

**UNIVERZITA KARLOVA  
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA  
KATEDRA ZOOLOGIE**

**SROVNÁVACÍ MORFOGENEZE OTIKO – OKCIPITÁLNÍ  
ČÁSTI CHONDROKRANIA A PŘILEHLÝCH STRUKTUR  
U RODŮ *PELOBATES* A *SCAPHIOPUS* (PELOBATIDAE)**

**Oldřich Zahradníček**

**Diplomová práce**

**Vedoucí práce:**

Doc. RNDr. Zbyněk Roček, DrSc.

Praha 2003

**Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracoval samostatně, pouze s použitím citované literatury.**

V Praze 3. 4. 2003

.....

## Poděkování

Na tomto místě bych chtěl poděkovat zejména rodičům za podporu během studia, Doc. RNDr. Z. Ročkovi, DrSc. z katedry zoologie PřF UK za vedení diplomové práce a za půjčení odborné literatury, Carnegie muzeu za poskytnutí materiálu *Scaphiopus holbrooki*, J. Fulerové z Anatomického ústavu 1.LF UK za poskytnutí rad a chemikálií pro práci v laboratoři, RNDr. M. Kunderátovi z katedry zoologie PřF UK za pomoc v laboratoři, chemikálie a odbornou konzultaci, Mgr. P. Němcovi z katedry zoologie PřF UK za poskytnutí laboratorního vybavení, Mgr. M. Šanderovi za vajíčka *Pelobates fuscus*, RNDr. Švátorovi, Csc. z katedry zoologie PřF UK za poskytnutí prostoru v chovech, RNDr. J. Trbuškovi, PhD. z Vlastivědného muzea Olomouc za odbornou konzultaci, Ing. B. Vávrové z geologického ústavu AVČR za pomoc při fotodokumentaci.

## OBSAH

<b>ÚVOD</b> .....	8
1.    Systematika čeledi Pelobatidae .....	8
2.    Přenos zvuku z fyzikálního hlediska .....	11
3.    Typy přenosu zvuku u obojživelníků .....	13
<b>MATERIÁL</b> .....	14
<b>METODIKA</b> .....	16
<b>VÝSLEDKY</b> .....	18
<b>Ontogeneze otiko - okcipitální oblasti chondrokrania u <i>Pelobates fuscus</i></b> .....	18
<b>Larvální vývoj</b> .....	18
<b>Stádium 46</b> .....	18
1.    Otiko – okcipitální oblast mozkovny .....	18
1.1.    Dno mozkovny .....	18
1.2.    Laterální stěna mozkovny .....	18
1.3.    Dorzální stěna mozkovny .....	19
2.    Otická kapsula .....	20
2.1.    Mediální stěna .....	20
2.2.    Dorzální stěna .....	20
2.3.    Laterální stěna .....	20
2.4.    Báze .....	20
2.5.    Kapsulární prostory .....	21
<b>Stádium 48</b> .....	21
1.    Otiko – okcipitální oblast mozkovny .....	21
1.1.    Dno mozkovny .....	21
1.2.    Laterální stěna mozkovny .....	22
1.3.    Dorzální stěna mozkovny .....	23
2.    Otická kapsula .....	23
2.1.    Mediální stěna .....	23
2.2.    Přepážky uvnitř kapsuly .....	24
3.    Palatoquadratum .....	24
<b>Stádium 50</b> .....	24
1.    Otiko – okcipitální oblast mozkovny .....	24
1.1.    Dno mozkovny .....	24
2.    Otická kapsula .....	24
3.    Palatoquadratum .....	24
<b>Stádium 53 a 54</b> .....	25
1.    Otiko – okcipitální oblast mozkovny .....	25
2.    Otická kapsula .....	26
3.    Operkulární aparát .....	26
4.    Palatoquadratum .....	26
<b>Období metamorfózy</b> .....	26
<b>Stádium 55 a 56</b> .....	26
1.    Otiko – okcipitální oblast mozkovny .....	26
2.    Otická kapsula .....	26
3.    Plektrální aparát .....	28

4. Operkulární aparát.....	29
5. Palatoquadratum.....	29
6. Parasphenoid.....	29
7. Frontoparietale.....	29
<b>Stádium 58</b> .....	29
1. Otiko – okcipitální oblast mozkovny.....	29
2. Otická kapsula.....	30
3. Plektrální aparát.....	31
4. Operkulární aparát.....	31
5. Palatoquadratum.....	32
6. Frontoparietale a parasphenoid.....	32
<b>Stádium 61</b> .....	32
1. Otiko – okcipitální oblast mozkovny.....	32
2. Otická kapsula.....	33
3. Operkulární aparát.....	33
4. Palatoquadratum.....	33
5. Parasphenoid.....	34
6. Frontoparietale.....	34
<b>Stádium 63</b> .....	35
1. Otická kapsula.....	35
2. Palatoquadratum.....	35
<b>Stádium 64</b> .....	35
1. Otická kapsula.....	35
2. Středoušní elementy.....	35
3. Palatoquadratum.....	36
<b>Stádium 65</b> .....	38
1. Otiko – okcipitální oblast mozkovny.....	38
2. Otická kapsula.....	38
3. Plektrální aparát.....	38
4. Palatoquadratum.....	38
<b>Stádium 66</b> .....	38
1. Otiko – okcipitální oblast mozkovny.....	38
2. Otická kapsula.....	38
3. Palatoquadratum.....	39
<b>Ontogeneze otiko - okcipitální oblasti chondrokrania u <i>Scaphiopus holbrooki</i></b> .....	41
<b>Larvální období</b> .....	41
<b>Stádium 48</b> .....	41
1. Otiko – okcipitální oblast mozkovny.....	41
1.1. Dno mozkovny.....	41
1.2. Laterální stěna mozkovny.....	42
1.3. Dorzální stěna mozkovny.....	43
2. Otická kapsula.....	44
2.1. Mediální stěna.....	44
2.2. Dorzální stěna.....	44
2.3. Laterální stěna.....	44
2.4. Báze.....	44
2.5. Kapsulární prostory.....	45
3. Palatoquadratum.....	45
<b>Stádium 50</b> .....	45
1. Otiko – okcipitální oblast mozkovny.....	45

2. Otická kapsula.....	46
3. Palatoquadratum.....	46
<b>Stádium 53 a 55.....</b>	<b>47</b>
1. Otiko – okcipitální oblast mozkovny.....	47
2. Otická kapsula.....	48
3. Palatoquadratum.....	48
<b>Období metamorfózy.....</b>	<b>49</b>
<b>Stádium 56 až 57.....</b>	<b>49</b>
1. Otiko – okcipitální oblast mozkovny.....	49
2. Otická kapsula.....	49
3. Operkulární aparát.....	49
4. Frontoparietale a parasphenoid.....	50
<b>Stádium 58.....</b>	<b>50</b>
1. Otiko – okcipitální oblast mozkovny.....	50
2. Otická kapsula.....	50
3. Plektrální aparát.....	51
4. Operkulární aparát.....	52
5. Palatoquadratum.....	52
<b>Stádium 62 – 63 a 63.....</b>	<b>52</b>
1. Otiko – okcipitální oblast mozkovny.....	52
2. Otická kapsula.....	53
3. Plektrální aparát.....	54
4. Operkulární aparát.....	54
5. Palatoquadratum.....	54
6. Frontoparietale.....	55
<b>Stádium 64 a 64 – 65.....</b>	<b>55</b>
1. Otiko – okcipitální oblast mozkovny.....	55
2. Otická kapsula.....	56
3. Operkulární aparát.....	56
4. Palatoquadratum.....	57
<b>Stádium 66.....</b>	<b>57</b>
1. Otiko – okcipitální oblast mozkovny.....	57
2. Otická kapsula.....	57
3. Plektrální aparát.....	58
4. Operkulární aparát.....	58
5. Palatoquadratum.....	58
<b>Shody a rozdíly ve vývoji anatomických struktur v otiko – okcipitální oblasti chondrokrania u <i>Pelobates fuscus</i> a <i>Scaphiopus holbrookii</i>.....</b>	<b>58</b>
1. Otiko – okcipitální oblast mozkovny.....	58
1.1. Báze mozkovny.....	58
1.2. Laterální stěna mozkovny.....	58
1.3. Dorzální stěna mozkovny.....	59
2. Otická kapsula.....	59
2.1. Báze otické kapsuly.....	59
2.2. Mediální stěna kapsuly.....	59
2.3. Laterální stěna kapsuly.....	59
2.4. Dorzální stěna kapsuly.....	60
2.5. Polokruhové kanálky.....	60
2.6. Prootikum a exoccipitale.....	60
3. Plektrální aparát.....	60

4. Operkulární aparát.....	60
5. Palatoquadratum.....	61
5.1. Výběžky a kontakty palatoquadrata s mozkovnou a otickou kapsulou.....	61
6. Frontoparietale.....	61
7. Parasphenoid.....	61
8. Suprascapula.....	61
<b>DISKUZE</b> .....	62
<b>Vývoj anatomických struktur chondrokrania v otiko – okcipitální oblasti lebky</b>	
<b>žab</b> .....	62
1. Otiko – okcipitální oblast mozkovny.....	62
1.1. Báze mozkovny.....	62
1.2. Laterální stěna mozkovny.....	63
1.3. Dorzální stěna mozkovny.....	64
2. Otická kapsula.....	65
2.1. Báze otické kapsuly.....	65
2.2. Mediální stěna otické kapsuly.....	66
2.3. Dorzální stěna otické kapsuly.....	67
2.4. Laterální stěna otické kapsuly.....	68
2.5. Polokruhové kanálky.....	68
2.6. Osifikace otické kapsuly.....	69
3. Středoušní aparát.....	69
3.1. Plectrum, operculum a annulus tympanicus.....	69
4. Zadní část palatoquadrata a jeho výběžky.....	77
4.1. Processus ascendens palatoquadrati.....	77
4.2. Processus oticus larvalis a processus oticus adulti.....	77
4.3. Processus basalis palatoquadrati.....	78
<b>ZÁVĚR</b> .....	79
<b>LITERATURA</b> .....	82

# Úvod

## 1. Systematika čeledi Pelobatidae

Tato práce je založena na porovnání anatomických struktur neurálního endokrania v parachordální oblasti u evropského druhu *Pelobates fuscus* patřícího do podčeledi Pelobatinae a severoamerického druhu *Scaphiopus holbrooki* z podčeledi Scaphiopinae.

Mezi synapomorfie čeledi Pelobatidae patří srůst mezi sakrálním obratlem a urostylem, přítomnost metatarzálního hrbolu podepřeného dobře osifikovaným prehallaxem (Ford a Cannatella, 1993), skulptura na dermálních kraniálních kostech, přítomnost zubů v horní čelisti a široké příčné výběžky na sakrálních žebrech (Roček, 1981). Na základě odlišného ontogenetického vývoje frontoparietale někteří autoři (Roček, 2000) považují podčeledi Pelobatinae a Scaphiopinae za samostatné čeledi Pelobatidae a Scapiopodidae. Frontoparietale se u Pelobatinae zakládá ze tří osifikačních center: párového laterálního a jednoho centrálního (Roček, 1981). U Scaphiopinae vzniká frontoparietale jen z párového laterálního centra. Obě kosti jsou pak spojeny švem v mediální linii lebky.

Čeď Pelobatidae patří mezi starší skupiny žab, neboť je známa již z křídly. Její zástupci vznikli na území Laurasie a indického subkontinentu. Podčeledi Megophrynae vznikla na území indického subkontinentu, podčeledi Pelobatinae a Scaphiopinae na území laurasie (Roček, 2000). Pelobatinae a Scaphiopinae vznikly nejspíš z kdysi velmi rozšířené skupiny Leiopelmatidae (Špinar, 1984).

V době druhohor byly Evropa a Severní Amerika spojeny (viz mapy níže) (Špinar, 1984). Na území dnešní Severní Ameriky byli nalezeni z podčeledi Pelobatinae zástupci rodu *Eopelobates* z křídly Nového Mexika (Hunt a Lucas, 1992, 1993 ex Roček a Rage, 2000).

Z Evropy jsou první zástupci čeledi Pelobatidae známi až z terciéru. První záznam je rod *Eopelobates* ze spodního eocénu Portugalska. Další evropští eocénní zástupci jsou *Eopelobates wagneri* a *Eopelobates hinschei* z německého středního eocénu. Ze svrchního eocénu Anglie pochází *Eopelobates cf. hinschei*. Do období oligocénu přežil rod *Eopelobates* v podobě druhu *Eopelobates bayeri*, který byl nalezen ve vrstvách spodního oligocénu v Bechlejovicích u Děčína. Ze svrchního oligocénu je znám *Eopelobates anthracinus* z Německa (Špinar a Roček, 1984). V období oligocénu vznikl recentní rod *Pelobates*. Ve vrstvách nejsvrchnějšího oligocénu Německa byl nalezen *Pelobates decheni* (Böhme, Roček a Špinar, 1982). Z miocénu Evropy je znám *Pelobates*



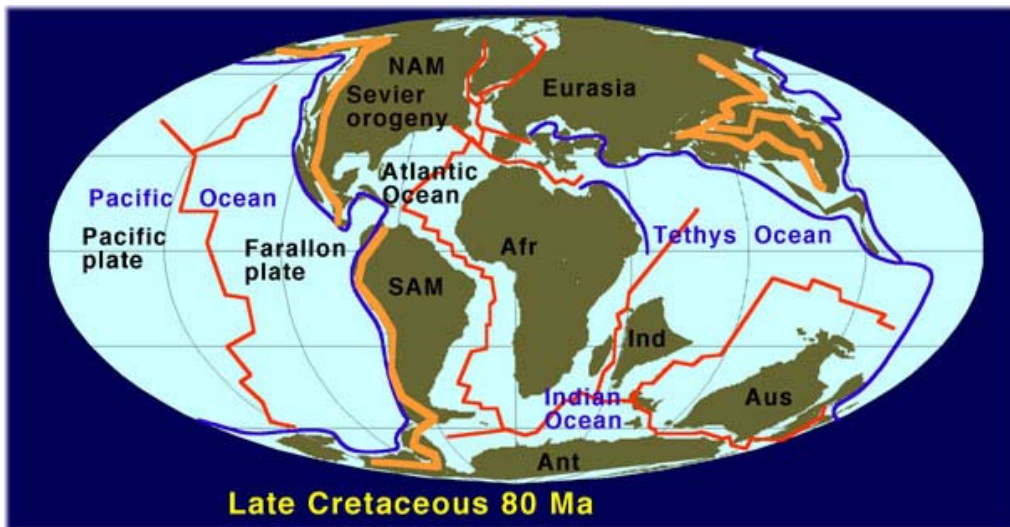
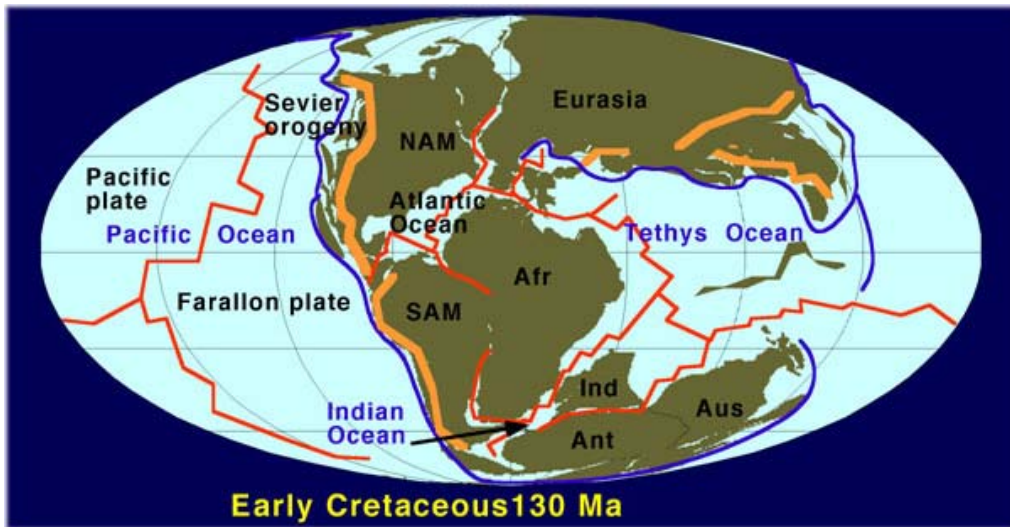
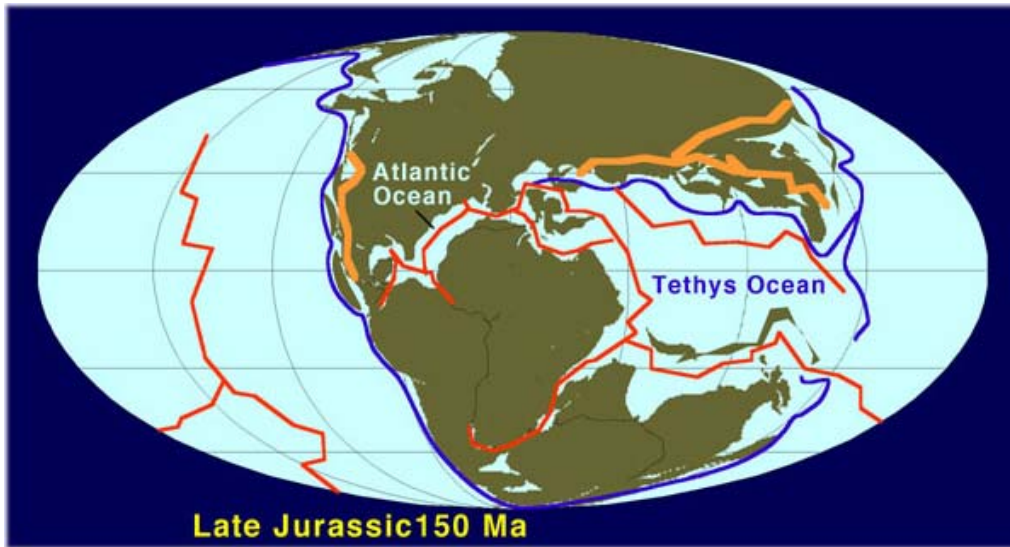
*cultripis*. Jeho první nález pochází z období středního miocénu. Od svrchního miocénu je znám *Pelobates fuscus* a od pliocénu *Pelobates syriacus* (Roček a Rage, 2000).

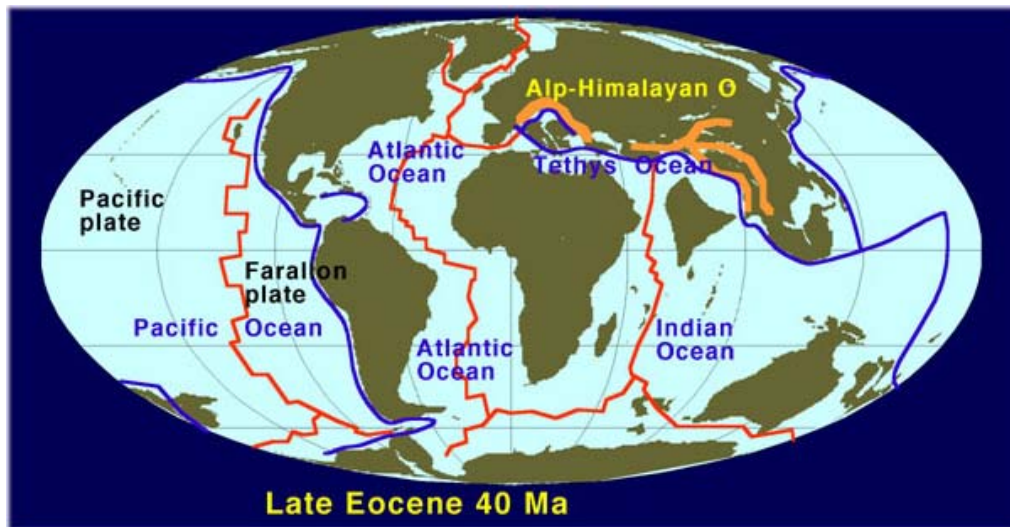
Ze spodního oligocénu Mongolska byla popsána *Uldzinia kurochkini* z nadčeledi Pelobatoidea (Gubin, 1996). *Pelobates sp.* byl popsán z časného středního miocénu Turecka. Z podčeledi Scaphiopinae to jsou *Macropelobates osborni* ze středního oligocénu Mongolska a *Macropelobates cratus* ze středního miocénu Číny (Roček a Rage, 2000).

V pozdní křídě se Severní Amerika oddělila od Evropy (Špinar, 1984) (viz mapy níže) a podčeď Pelobatinae podlehla během eocénu a spodního oligocénu na území Severní Ameriky v konkurenčním boji podčeledi Scaphiopinae. Z podčeledi Pelobatinae jsou známy nálezy žáby patřící nejspíš do rodu *Eopelobates* ze středního eocénu Wyomingu a *Eopelobates grandis* ze spodního oligocénu Jižní Dakoty (Henrici, 2002). Ze Severní Ameriky není záznam žab blízkých rodu *Pelobates* (Roček a Rage, 2000). Fosilní rod *Eopelobates* se jeví být fylogeneticky bližší recentnímu rodu *Pelobates*, než rodům *Scaphiopus* a *Spea* (Ford a Cannatella, 1993).

Podčeď Scaphiopinae je známa od spodního eocénu Severní Ameriky. Nejstarší nalezený zástupce je *Scaphiopus guthriei* ze spodního eocénu Wyomingu. Ve vrstvách středního oligocénu Severní Dakoty byl nalezen *Scaphiopus skinneri*, který je svou morfologií podobný recentnímu *Scaphiopus holbrooki*. Ve spodním miocénu Jižní Dakoty žil *Scaphiopus neuter*. Další miocénní druhy jsou *Scaphiopus hardeni* z Kansasu a *Scaphiopus wardorum* z Nebrasky (Roček a Rage, 2000). V pozdním miocénu vznikl z rodu *Scaphiopus* paedomorfický hypoosifikovaný rod *Spea*. Nejstarší zástupce tohoto rodu je *Spea studeri* z pozdního miocénu Kansasu. Ten je bližší recentnímu druhu *Spea bombifrons* než ostatní recentní druhy rodu *Spea*. *Spea bombifrons* je známa od středního miocénu Nebrasky. Ze spodního pliocénu Nevady je známa *Spea alexanderi*. Ze svrchního pliocénu Idaho *Spea hammondi* (Roček a Rage, 2000).

Mezi recentní druhy podčeledi Pelobatinae patří *Pelobates cultripis*, *P. fuscus*, *P. syriacus* a *P. varaldii*. U podčeledi Scaphiopinae to jsou *Scaphiopus couchii*, *S. holbrooki*, *S. hurteri*, *Spea bombifrons*, *S. hammondi*, *S. intermontana* a *S. multiplicata*.





Mapy rozdělení kontinentů v jednotlivých po sobě jdoucích geologických období (upraveno podle Rosse a Scottese, 2002 ex Blakey, 2002).

## 2. Přenos zvuku z fyzikálního hlediska

Pro pochopení funkce ucha tetrapodů je třeba vysvětlit tuto funkci z fyzikálního hlediska. Toto vysvětlení lze demonstrovat na savčím uchu, protože princip přenosu zvuku je u něj tentýž jako u obojživelníků. Hlavní rozdíl spočívá pouze v chybění vnějšího ucha.

Zvukové vlnění šířící se vzduchem je zachyceno ušním boltcem a odtud je vedeno vnějším zvukovodem k *membrana tympanica*. Samotná hlava klade zvukovým vlnám překážku a působí jejich ohyb, takže se tlak u hlavy mění v závislosti na frekvenci vlnění. Zvukovod má též svoji rezonanci. Tu zjistíme z rozdílu zvukového tlaku ve vchodu do zvukovodu a těsně při ušním bubínku. Tato rezonance je poměrně nevýrazná neboť ušní membrána většinu zvukové energie absorbuje a jen část odráží. Směrový účinek vnějšího ucha je způsoben stínem hlavy, průběhem zvukovodu a ušním boltcem. Boltce samotný přesunuje směr největší citlivosti dopředu (Kolmer a Kincl, 1980).

Co se vlastně děje při nárazu zvukových vln na ušní bubínek si můžeme vysvětlit na kmitající membráně umístěné ve vzduchu. Srazí-li se membrána s molekulou vzduchu v okamžiku, kdy se pohybují proti sobě, odrazí se molekula od membrány větší rychlostí, než s jakou na ni dopadla. Tento přírůstek rychlosti molekul ve směru pohybu membrány je velice malý, má však u všech molekul stejný směr, a proto se projeví makroskopicky. Způsobí vlnu zvýšené hustoty, která se vzduchem šíří přibližně rychlostí tepelného pohybu, tedy přibližně 330 m/s. Při opačném pohybu membrány, tedy ve směru pohybu molekul, vznikne vlna zředění. Tento proces se periodicky opakuje a vzniká zvukové

vlnění. V hustotní vlně je nepatrně vyšší hustota než v klidném vzduchu, a proto je tam také nepatrně větší tlak. Ve vlně zředění je tlak o něco menší. Tyto periodické změny tlaku rozechvějí ušní bubínek (Macháček, 1995).

Mechanické záchvěvy ušního bubínku snímají středoušní kůstky, na nichž se zmenšují amplitudy kmitů, ale zvětšuje se akustická impedance. Akustická impedance ( $Z$ ) je podíl akustického tlaku ( $p$ ) a objemové rychlosti ( $V$ ). Zvukový tok je součin akustické rychlosti ( $v$ ) a průřezu ( $S$ ), jímž se zvuk šíří.

Součin akustické výchylky ( $u$ ) a  $S$  je objemové posunutí tekutiny při akustické výchylce, takže zvukový tok je při podélném vlnění roven časové změně objemového posunutí tekutiny, a nazývá se proto též průtoková akustická rychlost nebo objemová rychlost.

Akustická impedance neboli akustický odpor má podobnou vlastnost jako elektrický odpor v tom, že závisí nepřímo úměrně na průřezu, jímž prochází zvukové vlny (Horák a kol., 1960).

Kombinaci středoušních kůstek můžeme chápat jako spřažené systémy hmotnostní a poddajnostní, protože každá z kůstek je připojena k sousedním pružnými středoušními svaly. Tyto svaly, přichází-li k uchu zvuk, jehož hlasitost se blíží prahu bolesti, se napnou a vykloní stapes stranou tak, že se jeho tlakový účinek na *fenestra ovalis* zmenší a zabrání se tak poškození vnitřního ucha (Kolmer a Kincl, 1980). Podobnou funkci by dle mého názoru mohl mít u žab *processus ascendens partis externae plectri*, který vybíhá z plektra a připojuje se k otické kapsule.

Středoušní kůstky jsou uloženy ve středoušní dutině nepravidelného tvaru. Tato dutina pohlcuje velmi účinně zvukovou energii.

Ze středoušní dutiny vede do hltanu Eustachova trubice, která vyrovnává velké přetlaky, která by přecházeli zvukovodem na ušní bubínek. Stapes se opírá svou ploškou o membránu *fenestra ovalis*, která tvoří vstup do vnitřního ucha.

K přenosu kmitů z ušního bubínku mechanickou soustavou dochází ve středním uchu na základě pákového principu. Akustický tlak se pak šíří kapalným prostředím vnitřního ucha. Vzhledem k poměrně malým plochám mechanické soustavy ve vztahu k velké ploše bubínku je poměr tlaků, popsáný u savců, na bubínku a přenosové soustavě asi 1:18, a transformační poměr akustických impedancí je pak asi 1:336. Tímto mechanickým přenosem zvuku nedochází k velkým ztrátám, které by jinak vznikly při přímém přechodu zvukového vlnění ze vzduchu na tekutinu.

Impedanci středního ucha nemůžeme posuzovat odděleně, ale dohromady s tekutinou vnitřního ucha a celým okolím, které je uváděno do vibrací. Mechanický systém středního

a vnitřního ucha má několik rezonancí, konkrétně u člověka ve frekvenčním rozsahu 1 až 2 kHz. Tato rezonance je ale vlivem velkého tlumení středního a hlavně vnitřního ucha rovnoměrná, takže přenos vibrací nastává ve velkém frekvenčním rozsahu s malými odchylkami. Při frekvencích pod rezonancí se uplatňuje rigidita systému, takže akustická rychlost předbíhá zvukovému tlaku. Nad rezonancí se uplatňují hmotnosti a nastává fázové zpoždění akustické rychlosti za zvukovým tlakem. Všeobecně je ale akustická impedance ucha malá a v místě rezonance se blíží impedanci vzduchu, takže přenos vibrací se děje bez větších ztrát

Vnitřní ucho pracuje jako tlakový přijímač zvuku. Když se tlakem prohne membrána ve *fenestra ovalis*, tak jako reakce na to se prohne ven membrána ve *fenestra rotunda*. Obě okénka tak kmitají s opačnou fází. Chvěním okének se uvede do pohybu i lymfa vnitřního ucha, která pak podráždí Cortiho orgán a organismus vnímá zvuk (Kolmer a Kincl, 1980).

### 3. Typy přenosu zvuku u obojživelníků

U obojživelníků bez tympana zajišťuje funkci přenosu zvukových vln jiná struktura, zvaná *operculum*. Ta vzniká z otické kapsuly a je ukotvena ve *fenestra ovalis*. K operkulu se upíná sval *m. opercularis* začínající na supraskapule lopatkového pásma. Tito obojživelníci zaznamenávají seismické vibrace prostřednictvím předních končetin. Vibrace se pak dále šíří přes *m. opercularis* na operkulum a odsud na perilympu vnitřního ucha (Lombard a Bolt, 1979). Operkulární systém slouží ke vnímání otřesů půdy (Plasota, 1974) o frekvenci pod 1 kHz, čili k slyšení zvuku šířícího se zemí. Naproti tomu tympanální orgán slouží ke vnímání akustických vln šířících se vzduchem a jejichž frekvence je nad 1 kHz. Tento druhý typ vnímání zvuku je úzce spojen s reprodukční komunikací, naproti tomu vnímání zvuku skrze přední končetiny, operkulární sval a *operculum* slouží například ke zjištění přítomnosti potravy či predátora. Z evolučního hlediska je proto výhodné, aby operkulární aparát začal fungovat u časně metamorfovaných zvířat, kdežto vznik tympanálního systému může být opožděn až do doby, kdy je zvíře pohlavně dospělé (Lombard a Straughan, 1974 ex Lombard a Bolt, 1979).

## MATERIÁL

Vajíčka *Pelobates fuscus* sbíral Martin Šandera roku 1999 v Maďarsku na lokalitě u města Dabass, ležícího asi 40 km jižně od Budapešti. Inkubace a odchov až po dospělé probíhal v chovech na katedře zoologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze a v mých soukromých teráriích..

Exempláře *Scaphiopus holbrooki* byly získány z Carnegie Museum z Pittsburgu v USA. Pochází z lokality ve státu Virginia, Richmond, New Kent. Další exempláře *S. holbrookii* jsou ze státu Ohio, Washington Co., sbíral je Scott Moody roku 1986.

V diplomové práci byla použita tabulka normálního vývoje Nieuwkoopa a Fabera (Nieuwkoop a Faber;1967). Podle ní jsem vybíral a určoval vývojová stádia žab. Pro porovnání uvádím další dvě používané tabulky normálního vývoje.

Taylor a Kollros (Taylor a Kollros;1946)	Nieuwkoop a Faber (Nieuwkoop a Faber;1967)	Gosner (Gosner; 1960)
I	46	26
II	47	27
-	48	-
III	49	28
-	50	-
IV	51	29
V	52	30
VI	53	31
VII	-	32
VIII	-	33
IX	54	34
X	55	35
XI	-	36
XII	-	37
XIII	56	38
XIV	57	39
XV	-	40
XVI	58	-
XVII	59	-
XVIII	60	41
XIX	-	-
XX	61	-
XXI	62	42
XXII	63	43
XXIII	64	44
XXIV	65	45
XXV	66	46

„-“, znamená, že chybí odpovídající stadium (upraveno podle Just a kol,1981).

V této práci byla použita následující stádia:

*Pelobates fuscus*: 46, 47, 48, 49, 50, 52, 53, 58, 61, 63, 64, 65 a 66

*Scaphiopus holbrookii*: 48, 50, 52, 53, 55, 56, 57, 58, 62-63 a 66 - tato stádia jsou z Carnegie Museum

*Scaphiopus holbrookii*: 64 a 65- sběr Scott Moody

## METODIKA

Pulci a dospělci *Pelobates fuscus* byly fixovány 4-10% formalínem, *Scaphiopus holbrooki* 70% ethanolem.

Po fixaci jsem u pulců od stádia 58 výše provedl kvůli snadnějšímu krájení dekalcefikaci. Jako dekalcefikační médium jsem podle návodu Vacka (1972) použil 10% formalín s obsahem 55 g chelatonu III na 1 litr roztoku, přičemž délka dekalcefikace závisela na velikosti hlavy a pohybovala se od jednoho týdne u *Scaphiopus holbrooki* po čtyři měsíce u metamorfujících stádií *Pelobates fuscus*.

Po dekalcefikaci následovalo odvodnění tkáně v lázních ethanolu, jejichž koncentrace postupně vzrůstala. Tato řada alkoholů obsahovala 50%, 80%, 96% a 100% ethanol. V 50% a 80% ethanolu byly tkáňové bločky ponechány alespoň jeden den, v 96% ethanolu šest hodin. 100% ethanol byl použit ve třech po sobě jdoucích lázních, přičemž v každé lázni byly tkáňové bločky ponechány jednu hodinu, delší ponechání bločku v lázni by způsobilo přílišné ztvrdnutí tkáně. Postupné odvodnění zabraňuje deformaci tkání.

Po řádném odvodnění byla tkáň projasněna ve třech lázních methylbenzoátu a následně ve třech lázních benzenu. Důležité je ponechat krychlový tkáňový bloček, do délky hrany 1 cm, v každé lázni benzenu maximálně 15 minut. Delší působení benzenu působí opět přílišné ztvrdnutí tkáně, která se pak špatně krájí.

Projasněná tkáň byla převedena do třech lázní paraplastu (paraplast plus) a následně do něj zalita. Výsledný tkáňový bloček byl později krájen na sáňkovém mikrotomu Reichert.

Tloušťka histologických řezů je 10, 12, 14, 15 a 20 mikronů a to v závislosti na velikosti krájené hlavy a technických možnostech mikrotomu. U stádií 46, 47, 48, 49,50,52, 53, 58 druhu *Pelobates fuscus* byla použita tloušťka 10 mikronů. U stádia 61 použito 10 mikronů, přičemž od 34. skla, 5. řezu v 1. sloupku 12 mikronů. Stadium 63 bylo krájeno po 12 mikronech. Stadium 64 bylo krájeno po 12 mikronech a od 14. skla po 20 mikronech. Stádia 65 a 66 po 15 mikronech. Hlavy druhu *Scaphiopus holbrooki* byly všechny krájeny po 10 mikronech. Důvodem byla jejich malá velikost. U obou druhů byly krájeny celé hlavy, přičemž do diplomové práce byla použita jen parachordální oblast lebky.

Histologické řezy byly lepeny na podložní skla, jejichž povrch byl potřen tenkou vrstvou směsi bílku s glycerínem. Bílek a glycerín byly smíchány v poměru 1:1. Toto médium bylo fixováno přidáním thymolu.



Podle návodu Vacka (1972) následovalo barvení tkání Mayerovým haematoxilínem, eosínem a alciánovou modří.

Obarvené histologické řezy byly fotografovány digitálním fotoaparátem Nikon Coolpix 950 přes binolupu Nikon SMZ-U.

## Výsledky: Ontogeneze otiko - okcipitální oblasti chondrokrania u *Pelobates fuscus*

### Larvální vývoj

#### Stádium 46

Chrupavčité části jsou z mladé chrupavky.

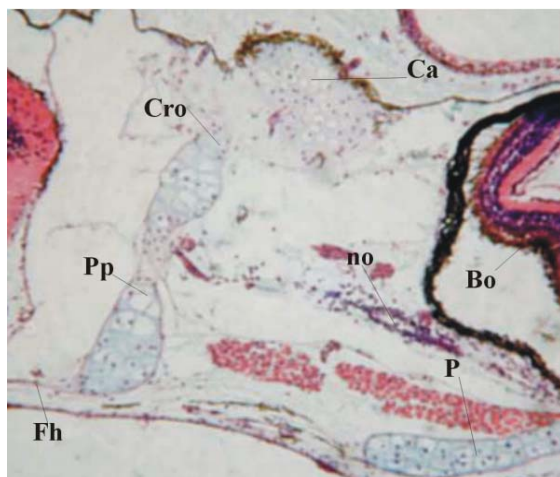
#### 1. Otiko-okcipitální oblast mozkovny

##### 1.1. Dno mozkovny

Je vytvořeno chrupavčité *planum basale* z párových parachordálií, která jsou rostrálně navzájem spojena chrupavkou zvanou *cartilago acrochordalis*. Tato chrupavka ohraničuje svým předním koncem rozsáhlý otvor dna mozkovny zvaný *fenestra hypophysalis*. *Cartilago acrochordalis* je spojené s *pila antotica*, která je součástí trabekul a svým zadním okrajem zasahuje na úroveň předního konce chordy. Ve své zadní části vybíhá parachordale dorzálně ve výběžek *crista occipitalis lateralis*. Laterálně vybíhá parachordale v *lamina basiotica*, která tvoří dno otické kapsuly. *Condyli occipitales* nejsou ještě vytvořeny. Mezi chordou a zadními konci parachordálií je *incisura occipitalis*. Již v tomto stádiu je vytvořen *foramen jugulare*, který je umístěn dorzolaterálně k parachordale a prochází jím IX a X hlavový nerv.

##### 1.2. Laterální stěna mozkovny

Přední část otiko-okcipitální oblasti mozkovny tvoří *pila antotica* a *cartilago orbitalis*



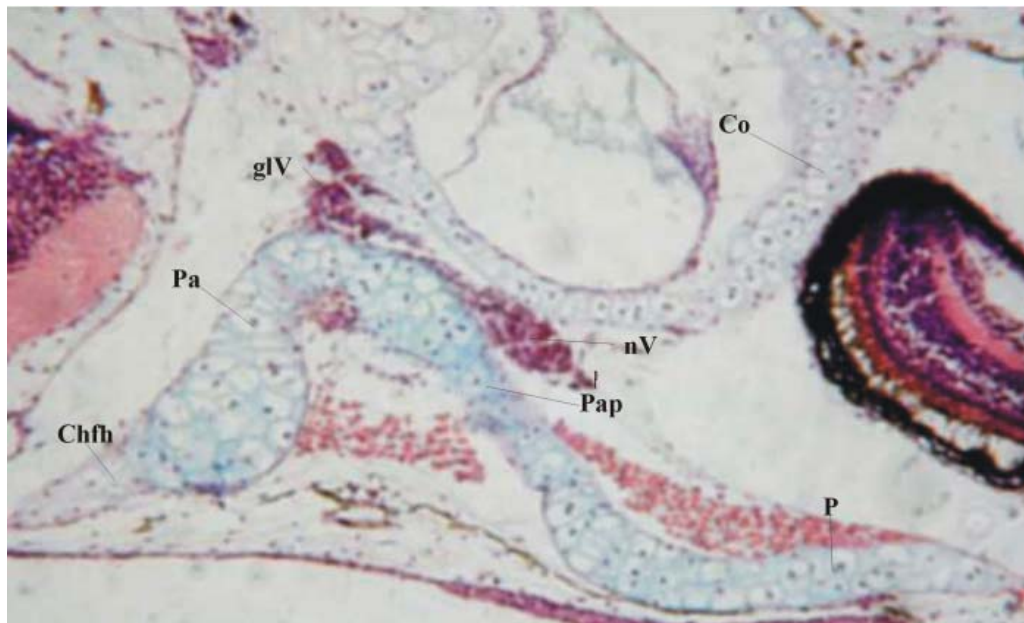
**Obr. 1** *P. fuscus* stádium 46: Příčný řez v oblasti předního konce otické kapsuly. Bo – *bulbus oculi*; Ca – zadní okraj *cupula anterior*; Cro – *cartilago orbitalis*; Fh – *fenestra hypophysalis*; no – *n. opticus*; P – *palatoquadratum*; Pp – *pila praeoptica*

(Obr.1) K zadní části *cartilago orbitalis* je dorzolaterálně připojený výběžek palatoquadrata zvaný *processus ascendens palatoquadrati* (Obr.2). V prostoru mezi *pila antotica*, *cupula anterior* a chrupavčítým spojením parachordale s otickou kapsulou (*commisura basicapsularis anterior*), je vytvořen zářez zvaný *fissura prootica*. Tímto zářezem prochází *n. trigeminus*,

*abducens* a *n. facialis* (Obr.3). Převážnou část laterální stěny mozkovny tvoří mediální stěna sluchového pouzdra (viz níže).

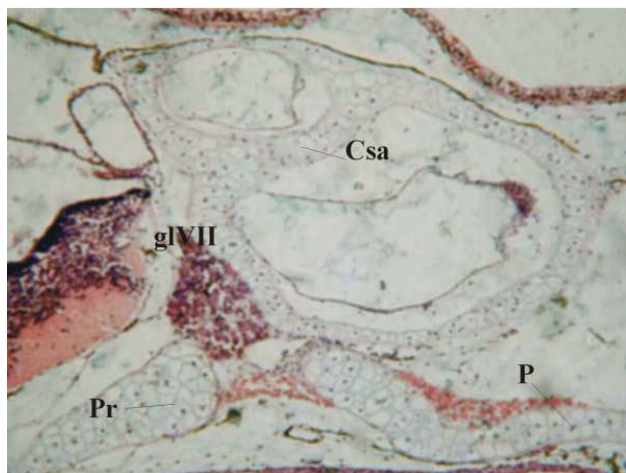
### 1.3. Dorzální stěna mozkovny

Částečně je již vytvořeno chrupavčité *tectum synoticum*, které navzájem spojuje obě



**Obr. 2** *P. fuscus* stádium 46: Příčný řez oblastí *processus ascendens palatoquadrati* (Pap). Co – *capsula otica*; glV – ganglion Gasseri; Chfh – počínající chondrifikace okraje *fenestra hypophysialis*; n – n. trigeminus; P – *palatoquadratum*; Pa – *pila antotica*,  
i

otické kapsuly. *Tectum synoticum* chondrifikuje z vaziva z jediného chondrifikačního



**Obr. 3** *P. fuscus* stádium 46: Příčný řez otickou kapsulou v úrovni *ganglion geniculatum* (glVII). Csa – *canalis semicircularis anterior*; P – *palatoquadratum*; Pr – *parachordale*.

centra, přičemž se spojuje s chrupavčitými *taenia tecti marginalis* obou kapsul. Vytváří se tak chrupavčité přemostění mozkovny. Rostrální konec tektu ohraničuje vazivovou fontanelu *fenestra frontoparietalis*. *Taenia tecti marginalis* zasahují před úroveň rostrálního okraje tektu. Ve své střední části pak *tectum synoticum* tvoří úplné překlenutí mezi oběma kapsulami. V zadní části

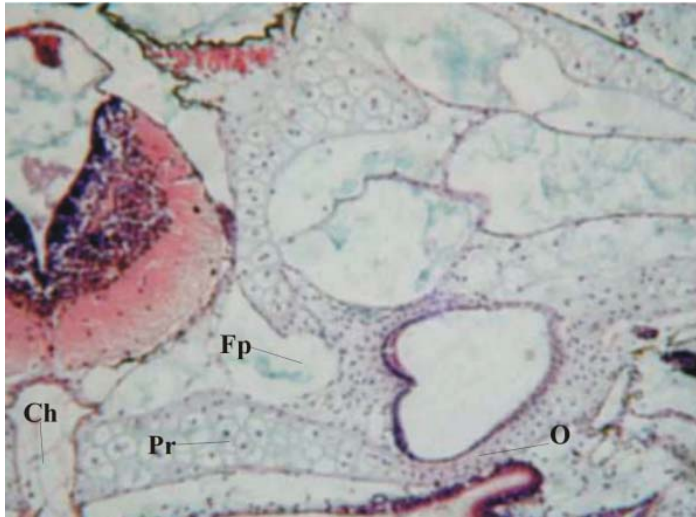
přesahují *taenia tecti marginalis* úroveň zadního okraje tekta.

## 2. Otická kapsula

Přední část kapsuly tvoří *cupula anterior* a zadní část *cupula posterior*. *Cupula anterior* zasahuje až na úroveň *pila antotica*. S výjimkou mediální stěny, která je částečně vazivová, je celá kapsula tvořena mladou chrupavkou z chondrocytů.

### 2.1. Mediální stěna

V přední části mediální stěny je vytvořen otvor, který se později rozděluje na



samostatné otvory zvané *foramen endolymphaticum* (Obr.6) a *foramen acusticum*. Tento rozsáhlý otvor je oddělen chrupavčitou přepážkou od *foramen perilymphaticum* (Obr.4), který perforuje mediální stěnu v její zadní části.

**Obr. 4** *P. fuscus* stádium 46: Příčný řez zadní částí otické kapsuly. Ch – *chorda dorsalis*; Fp – *foramen perilymphaticum*; O – oblast prochondroblastů; Pr – *parachordale*

### 2.2. Dorzální stěna

Dorzální stěna kapsuly je celá tvořena chrupavkou.

### 2.3. Laterální stěna

Laterální stěna je celá chrupavčitá. Její zadní část formuje dorzální okraj *foramen ovale*.

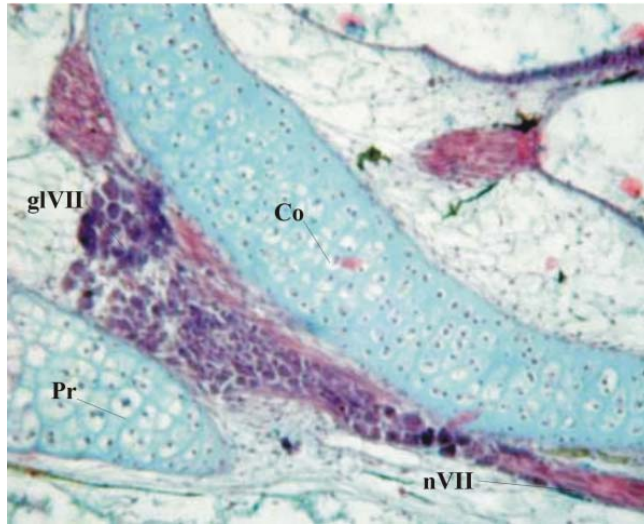
### 2.4. Báze

Základ báze otické kapsuly tvoří chrupavčitá *lamina basiotica* vybíhající z parachordale. Svou laterální částí formuje ventrální okraj primárního *foramen ovale*, ve kterém je napnuta blána z řídkého vaziva zvaná *membrana opercularis*. Ve své přední části je báze kapsuly spojená chrupavkou s parachordale. Tato komisura se nazývá *commisura basicapsularis anterior*. O něco dále je báze kapsuly spojena s parachordale prostřednictvím chrupavčité *commisura basicapsularis posterior*. Mezi oběmi komisurami leží primární *foramen ovale*. Ve své zadní části vybíhá parachordale ve výběžek *crista occipitalis lateralis*.

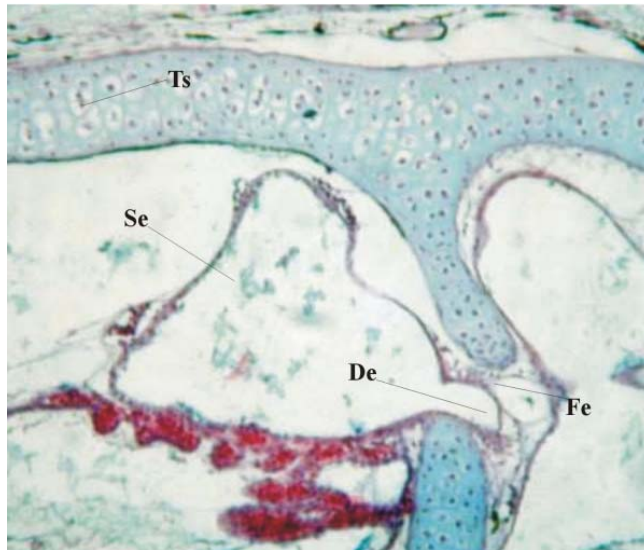


## 2.5.Kapsulární prostory

Dutina otické kapsuly (*cavum capsulae oticae*) je tvořena hlavní dutinou zvanou



**Obr. 5** *P. fuscus* stádium 53: Co – capsula otica; glVII – ganglion geniculatum; nVII – n. facialis; Pr – parachordale



**Obr. 6** *P. fuscus* stádium 53: Příčný řez lebkou v oblasti *foramen endolymphaticum* (Fe). De – ductus endolymphaticus; Se – saccus endolymphaticus; Ts – tectum synoticum

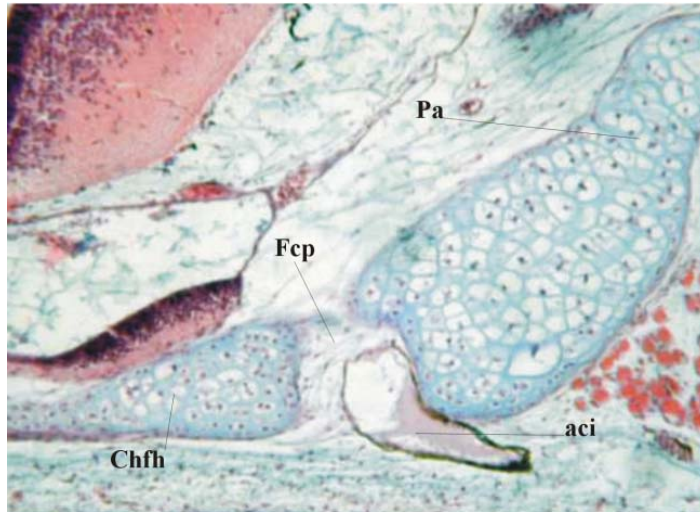
*cavum vestibulare commune* obsahující *cavum semicirculare anterius et lateralis*. *Cavum semicirculare anterius* obsahuje *ductus semicircularis anterior* a *cavum semicirculare lateralis* *ductus semicircularis lateralis*. V zadní části kapsulární dutiny je *cavum semicirculare posterius*, jehož prostor vyplňuje *ductus semicircularis posterior*. Stěny duktů jsou

z vaziva v podobě blány. V přední části vybíhají z mediální a dorzální stěny chrupavčitá septa, která se v krátkém úseku spojují a vytvářejí tak *canalis semicircularis anterior*. V zadní části kapsuly tvoří septa *canalis semicircularis posterior*. V laterální části kapsuly se vytváří septa budoucího, v tomto stádiu ještě neúplného, *canalis semicircularis lateralis*.

## Stádium 48

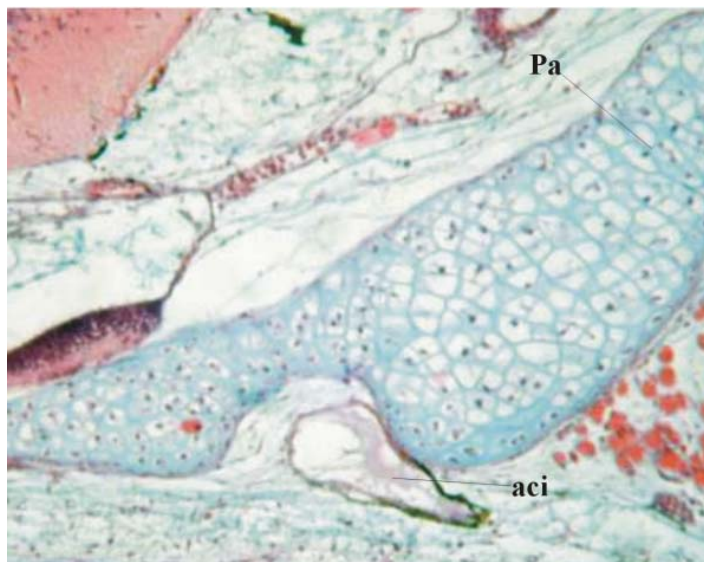
### 1. Otiko-okcipitální oblast mozkovny

#### 1.1. Dno mozkovny



**Obr. 7** *P. fuscus* stádium 53: Příčný řez oblastí *pila antotica* (Pa). Aci – *a. carotis interna*; Fcp – *foramen caroticum primarium*; Chfh – chondrifikovaná *fenestra hypophysialis*

*quadrata* k *pila antotica* vytváří párový *foramen caroticum primarium* (Obr.7). Prochází jím *a. carotis interna*. *Chorda dorsalis* se začíná ve své přední části redukovat. V této oblasti je kryta ze zdola i shora tenkými chrupavčitými komisurami *commissura hypochordalis* a *commissura epichordalis*. Pod chordou ležící *commissura hypochordalis* je na příčném řezu širší a zasahuje více dozadu než nad chordou ležící *commissura epichordalis*. Mezi chordou a zadním koncem parachordale nadále přetrvává *incisura occipitalis*.



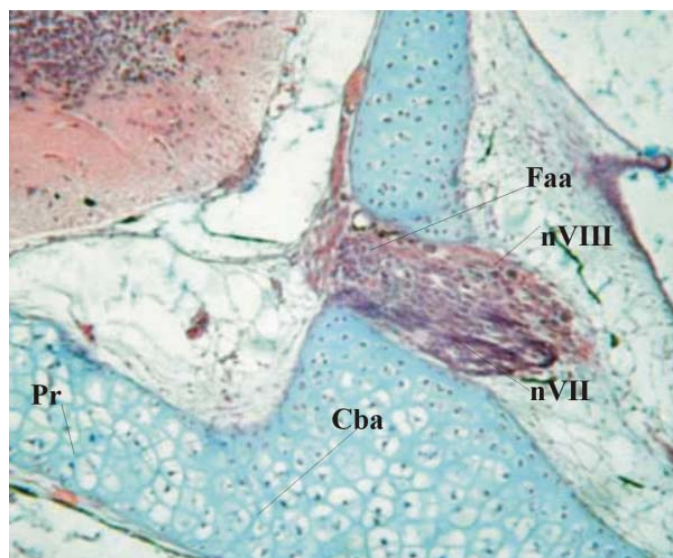
**Obr. 8** *P. fuscus* stádium 53: Před průchodem *a. carotis interna* (aci) skrz *foramen caroticum primarium* jde tato arterie směrem rostrálně a leží v zespođu otevřeném chrupavčitém kanálku. Pa – *pila antotica*

## 1.2. Laterální stěna mozkovny

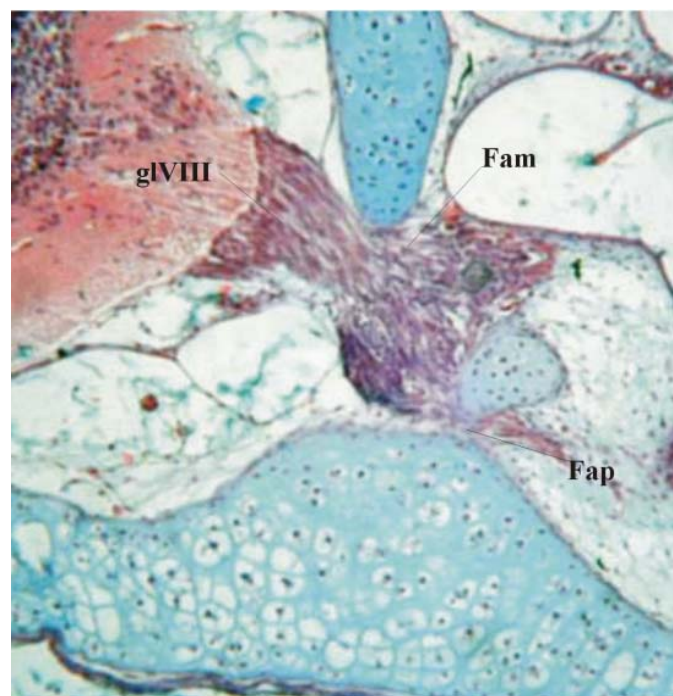
*Crista occipitalis lateralis* ještě není spojena s *taenia tecti marginalis*.

Dochází k postupné chondrifikaci okrajů vazivové membrány napnuté ve *fenestra hypophysialis*. V tomto chrupavčitém okraji, tvořeném mladší chrupavkou, než je chrupavka trabkul a *cartilago acrochordalis*, se před úrovní připojení palato-

### 1.3. Dorzální stěna mozkovny



**Obr. 9** *P. fuscus* stádium 53: Cba – *commissura basicapsularis anterior*; Faa – *foramen acusticum anterior*; nVII – *n. facialis*; nVIII – *n. vestibulo-cochlearis*; Pr – *parachordale*



**Obr. 10** *P. fuscus* stádium 53: Na tomto obrázku je vidět přepážka oddělující *foramen acusticum medius* (Fam) od *foramen acusticum posterius* (Fap). glVIII – *ganglion acusticum*

Zvětšuje se rozsah *tectum synoticum*.

## 2. Otická kapsula

### 2.2. Mediální stěna

V mediální stěně se vytváří chrupavčitá přepážka rozdělující otvor, kterým prochází *ductus endolymphaticus* a *n. acusticus*. Vzniká tak *foramen endolymphaticum* a *foramen*



*acusticum*. *Foramen acusticum* je umístěn vůči *foramen endolymphaticum* ventrokaudálně.

### 2.3. Přepážky uvnitř kapsuly

Je vytvořen *canalis semicircularis lateralis*.

### 3. Palatoquadratum

Ve své zadní části se palatoquadratum rozděluje na dvě části, které se vzadu opět spojují v jeden útvar. V úrovni rozdělení palatoquadrata na dvě části vzniká prostor, ve kterém se upínají čelistní svaly. Pod touto částí palatoquadrata leží kulovitá žláza *thymus*.

## Stádium 50

### 1. Otiko-okcipitální oblast mozkovny

#### 1.1. Dno mozkovny

*Incisura occipitalis* mezi chordou a parachordale se začíná uzavírat. Začínají vznikat párový *condylus occipitalis*. *Crista occipitalis lateralis* se synchondroticky spojuje s *taenia tecti marginalis* (Obr.13), kterým prochází *nn. glossopharyngeus et vagus*.

#### 2. Otická kapsula



V místě *prominentia ducti semicircularis lateralis* vybíhá z laterální stěny kapsuly chrupavčitý hřeben zvaný *crista parotica* (Obr.11). Překrývá tak shora prostor zvaný *fossa fenestrae vestibuli*.

**Obr. 11** *P. fuscus* stádium 53: Příčný řez lebkou v úrovni *foramen ovale* (Fo). Cp – larvální *crista parotica*; Dsl – *ductus semicircularis lateralis*; Mo – *membrana opercularis*

### 3. Palatoquadratum

*Palatoquadratum* vybíhá ve výběžek zvaný *processus oticus larvalis*. Tento výběžek je spojený synchondroticky s chrupavčítým hřebenem *crista parotica*. Na histologických



řezech je patrný původ přední části larvální *crista parotica* z buněčného materiálu otické kapsuly.

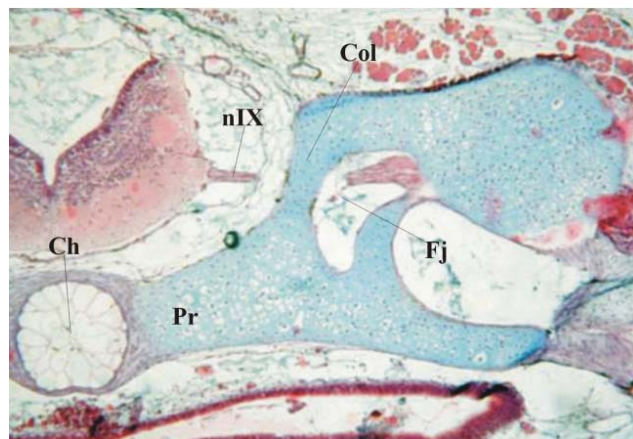
## Stádium 53 a 54

### 1. Otiko-okcipitální oblast mozkovny

Chrupavka *planum basale* a palatoquadrata je hypertrofovaná. Přední konec chordy se



**Obr. 12** *P. fuscus* stádium53: V tomto stádiu vzniká základ operkula (O) tvořený prochondroblasty a chondroblasty. Lb – lamina basiotica tvořící okraj primární *foramen ovale*



**Obr. 13** *P. fuscus* stádium53: Příčný řez v occipitální oblasti lebky. Col – *crista occipitalis lateralis*; Fj – *foramen jugulare*; Ch – *chorda dorsalis*; nIX – kořen *n. glossopharyngeus*; Pr – *parachordale*

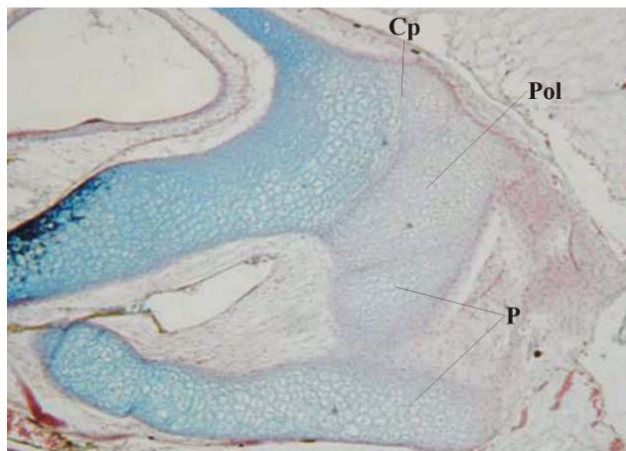
nadále redukuje. Její přední konec se nachází v úrovni *foramen acusticum*. Komisury okolo chordy ji zcela kryjí se shora i zdola od jejího rostrálního konce až po úroveň zadní části *foramen ovale*. *Commissura hypochordalis* zasahuje v porovnání s *commissura epichordalis* více dozadu. Vazivová membrána ve *fenestra hypophysialis* dále chondrifikuje a postupně se tento rozsáhlý otvor v bázi mozkovny uzavírá.

V tomto stadiu zadní okraj *fenestra hypophysialis* již nezasahuje do otické oblasti lebky. *Incisura occipitalis* je uzavřená a *condyli occipitales* jsou kompletně vytvořeny. Přední okraj *taenia tecti medialis* leží v úrovni *foramen caroticum*

*primarum*. Zadní okraj *tectum synoticum* ježí v úrovni *foramen acusticum*.

## 2. Otická kapsula

Chrupavka otické kapsuly vyzrává a stává se hyalinní. Je částečně vytvořena chrupavčitá přepážka oddělující vznikající *foramen acusticum posterior* od *foramen acusticum medialis* (Obr.10). *Processus oticus larvalis* mohutní. *Crista parotica* roste a ve své přední části je chrupavka přerušena malou oblastí vyplněnou mezenchymem. Ve stádiu 54 se poprvé objevují perichondrální osifikace *prooticum* a *exoccipitale*.



**Obr. 14** *P. fuscus* stádium 55: *Palatoquadratum* (P) se svým výběžkem *processus oticus larvalis* (Pol), který je připojen ke *crista parotica* (Cp) otické kapsuly.

## 3. Operkulární aparát

Poprvé je patrný v zadní části *fenestra ovalis* shluk mezenchymu a prochondroblastů. Tento shluk buněk vzniká z buněk řídkého vaziva *membrana opercularis* a je raným základem operkula (Obr.12). Od této chvíle můžeme nazvat *foramen ovale* jako *foramen ovale secundarium*.

## 4. Palatoquadratum

*Processus ascendens palatoquadrati* se postupně dezintegruje, ale v tomto stádiu je stále v krátkém úseku vytvořen. *Processus oticus larvalis* nadále mohutní.

## Období metamorfózy

### Stádium 55 a 56

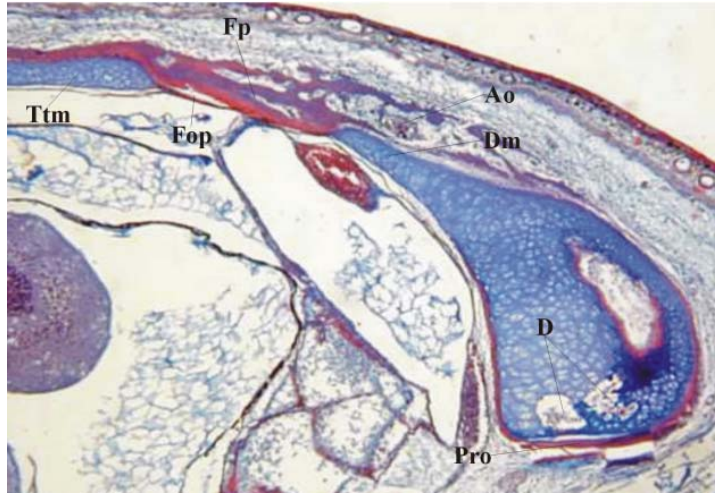
#### 1. Otiko-okcipitální oblast mozkovny

*Chorda dorsalis* se stále více redukuje.

#### 2. Otická kapsula

Na povrchu kapsuly jsou patrné *prominentia ducti semicircularis lateralis, anterior et posterior*. Tenké septum vymežující *canalis semicircularis posterior* se ve své střední části rozpouští a zůstávají jen jeho okrajové části směřující proti sobě. *Canalis semicircularis posterior* tak v tomto stádiu zaniká a *ductus semicircularis posterior* je uložen v prostoru zvaném *recessus posterior vestibuli*. *Crista parotica* mohutní

a expanduje laterálně. Je tvořena mladou hypertrofovanou chrupavkou. Původně jediný

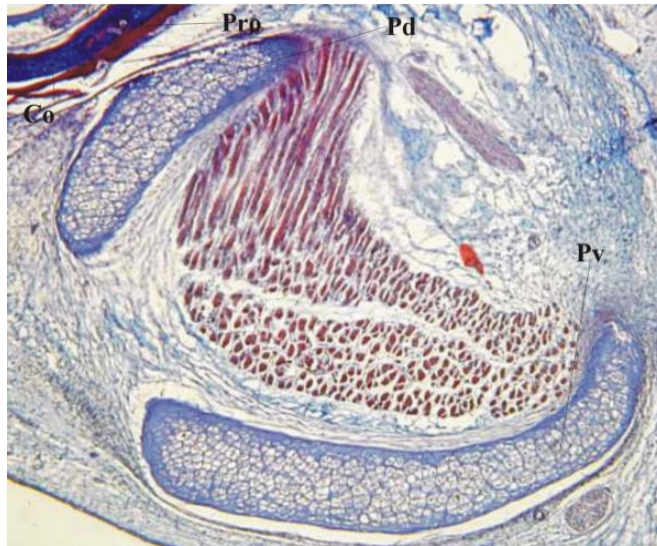


**Obr. 15** *P. fuscus* stádium 58: Příčný řez lebkou v úrovni *cupula anterior*. Ao – *a. occipitalis* uzavřená v kanálku z *frontoparietale* (Fp); D – dutiny ve stěně kapsuly po rozpadu chondrocytů mladé chrupavky; Dm – *taenia tecti marginalis*; Pro – *prooticum*; Ttm – *taenia tecti medialis*; Fop – vazivová *fontanella parietalis*

*foramen acusticum* je z větší části rozdělen chrupavčitou přepážkou, vybíhající ze zadní části spodního okraje otvoru a končící volně v prostoru, na *foramen acusticum posterior* a otvor, který je později rozdělen na *foramen acusticum*

*medius* a *foramen acusticum anterior* (Obr.9). Tato chrupavčitá přepážka nabývá tvaru

čtvrtměsíce. Laterální okraj *lamina basalis* tvořící spodní okraj *fenestra ovalis* je z mladé hypertrofované chrupavky a vybíhá dorzálně v hřeben zvaný *crista praeopercularis*. V tomto stádiu je *crista praeopercularis* tvořena shlukem mezenchymatických a prochondroblastických buněk



**Obr. 16** *P. fuscus* stádium 58: Příčný řez palatoquadratem v jeho střední části, kde je rozděleno na dorzální (Pd) a ventrální (Pv) část. Co – *capsula otica*; Pro – *prooticum*

původem z řídkého vaziva *membrana opercularis*. Prostor

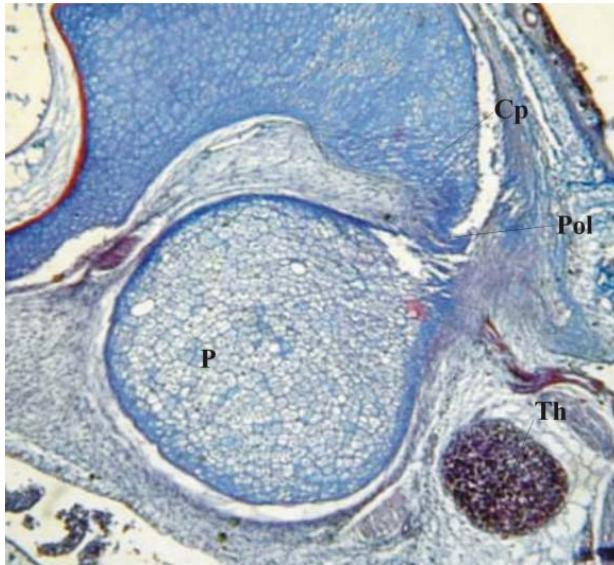
*fenestra ovalis* tak částečně zesponuje a se vznikem operkula vzniká sekundární *fenestra ovalis*, jehož spodní okraj tvoří *crista praeopercularis*. V mediální stěně je vytvořena přepážka rozdělující *foramen perilymphaticum* na dva otvory: *foramen perilymphaticum superius* a *foramen perilymphaticum inferius*. Otvorem *foramen perilymphaticum superius* prochází *ductus perilymphaticus superior* jdoucí do mozkovny.



Skrz foramen *perilymphaticum inferior*, který se otvírá do *foramen jugulare*, prochází *ductus perilymphaticus inferior*. *Crista parotica* vybíhá na svém zadním konci ve výběžek oválného tvaru, jehož podélná osa leží v horizontále.

### Osifikace:

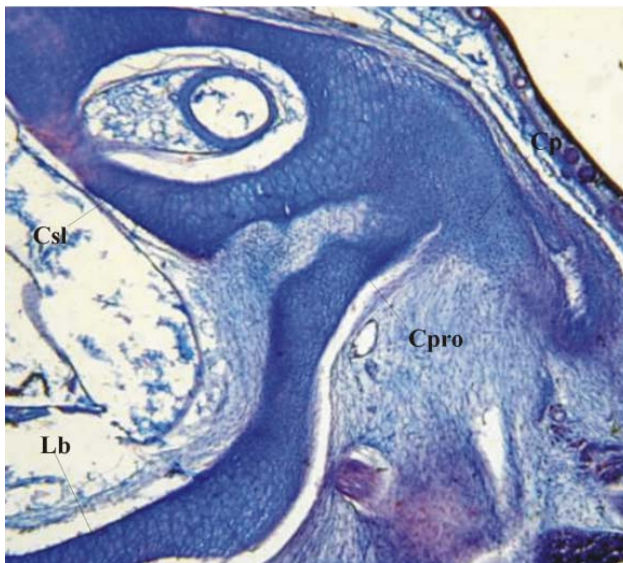
V tomto stádiu dochází k perichondrální osifikaci kapsuly. Jsou vytvořena dvě



**Obr. 17** *P. fuscus* stádium 58: Pol – postupně se dezintegroující *processus oticus larvalis* ve své zadní části. Cp – *crista parotica*; P – *palatoquadratum*; Th – *thymus*

na laterální povrch kondylů.

### 3. Plektrální aparát



**Obr. 18** *P. fuscus* stádium 58: Chrupavčité spojení předního konce *crista praeopercularis* (Cpro) s larvální *crista parotica* (Cp). Csl – *canalis semicircularis lateralis*; Lb – *lamina basiotica*

osifikační centra. V přední části kapsuly vzniká *prooticum* a v zadní části *exoccipitale*. *Prooticum* osifikuje v oblasti *canalis semicircularis anterior*, dna kapsuly a laterální stěny. *Exoccipitale* tvoří osifikovanou mediální stěnu v úrovni *foramina perilymphatica*. Okraj *foramen perilymphaticum superius* je ve své horní části osifikován. Okraj *foramen perilymphaticum inferius* je osifikován celý. Osifikace *exoccipitale* zasahuje

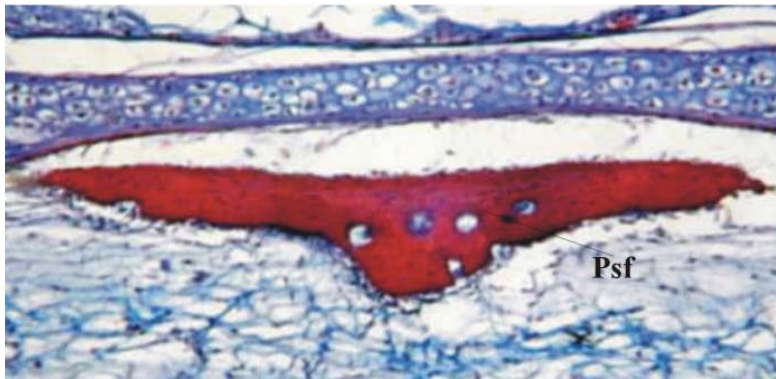
K *membrana opercularis* se připojuje rudimentální vaz *ligamentum suspensorio-columellare*, směřující latero-ventrálně. V něm dochází postupně k chondrifikaci. Toto chondrifikační centrum je základem středoušního elementu *pars interna plectri*, který je tak původem z tohoto vazů.

#### 4. Operkulární aparát

Je vytvořeno oválné chrupavčité operkulum, opírající se svou dorsální částí o horní chrupavčitý okraj *fenestra ovalis*. Ventrální část operkula je připojena vazivem k okraji původně primární *fenestra ovalis*. V přední části operkula nelze tento kontakt vazy s chrupavkou operkula striktně histologicky odlišit kvůli pozvolnému přechodu vazivových buněk přes prochondroblasty až k chondrocytům. Nad zadním koncem laterální stěny kapsuly vzniká chrupavčitá *suprascapula*.

#### 5. Palatoquadratum

*Processus oticus larvalis* dále mohutní (Obr.14). V úrovni *processus oticus larvalis* vybíhá palatoquadratum v laterodorzální hřeben. Ten je ve své přední části tenký s ostrou hranou a je tvořený chondroblasty. Kaudálním směrem jsou tyto buňky zralejší a mění se



v chondrocyty. Chrupavčitý hřeben je v těchto místech široký, se zaobleným okrajem a stáčí se dorzálně.

**Obr. 19** *P. fuscus* stádium 58: Příčný řez parasfenoidem (Pfs) v jeho rostální části.

#### 6. Parasphenoid

Z vaziva ležícího pod *planum basale* osifikuje *parasphenoid*. Přední konec parasfenoidu zasahuje na úroveň *foramen caroticum primarum* a zadní konec na úroveň těsně před *foramen perilymphaticum superior*. Ve své přední části nabývá na příčném řezu oválného tvaru s hrotem směřujícím ventrálně a směrem dozadu (Obr. 19) se rozšiřuje v tenkou širokou desku jdoucí pod kapsulami až pod *foramen ovale*. V zadní části není střední část parasfenoidu ještě osifikována.

#### 7. Frontoparietale

*Frontoparietale* osifikuje z vazy nad *tectum synoticum* ze tří center.

### Stádium 58

#### 1. Otko-okcipitální oblast mozkovny

Zadní část *pila antotica* se redukuje. *Foramen caroticum primarum* splývá s *foramen oculomotorium*. *Chorda dorsalis* je zatlačována dále dozadu a celkově se redukuje. Její vazivové stěny postupně chondrifikují. Stěny *foramen jugulare* jsou osifikovány. Je osifikována i *crista occipitalis lateralis*. Přední konec *tectum synoticum* leží v úrovni zadní části *cupula anterior*.

## 2. Otická kapsula



**Obr. 20** *P. fuscus* stádium 58: Příčný řez oválným okénkem. Cpro – *crista praeopercularis*; Mo – *membrana opercularis*; O – přední konec operkula; Pip – *pars interna plectri*; Va – vaz připojující ventrální část operkula ke spodnímu okraji původně primární *foramen ovale*.

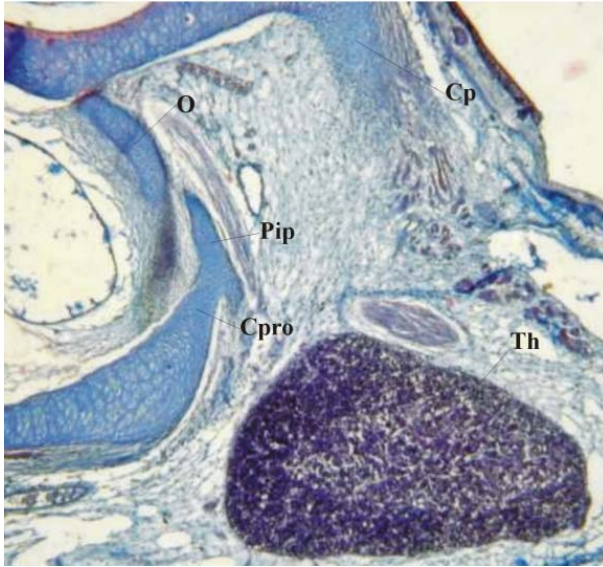
*acusticum anterius*. *Crista praeopercularis* se spojuje ve své přední části s *crista parotica* (Obr.18).

### Osifikace:

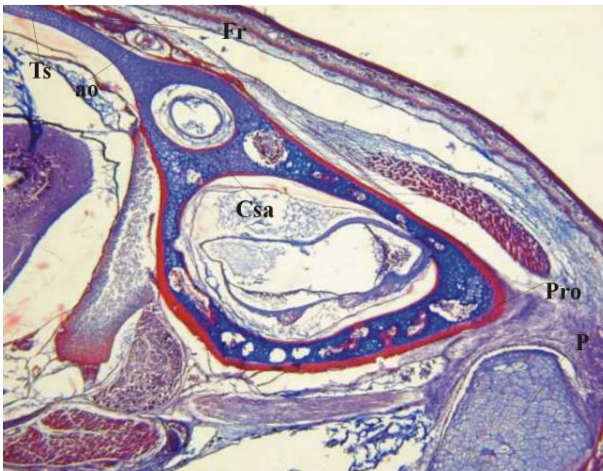
Poprvé se na různých místech kapsuly objevují enchondrální osifikace (Obr.22). Tyto osifikace se nacházejí v místech rozpadu chondrocytů, kde namísto nich vznikají malé dutiny. *Prooticum* (Obr.15) tvoří osifikace dna kapsuly, její laterální stěny až do úrovně *foramen acusticum anterius*. Přední část dorsálního okraje tohoto otvoru je také osifikována. *Exoccipitale* je tvořeno osifikací v místech dorzálního okraje *foramen acusticum medius*, zadní části *septum semicircularis lateralis*. Dorzální stěna kapsuly osifikuje od úrovně přední části *foramen acusticum anterius*. Tato osifikace směrem

Septum vytvářející *canalis semicircularis anterior* mohutní. Zbytek septa vymezující prostor pro *ductus semicircularis posterior* se dále redukuje. *Foramen acusticum* je rozdělen dvěma chrupavčitými přepážkami na *foramen acusticum posterius, anterius et medius*. *Foramen acusticum posterius* je vymezen na příčném řezu poloměsíčitou chrupavčitou přepážkou, *foramen acusticum medius* poloměsíčitou přepážkou a vertikální chrupavčitou přepážkou, která ho odděluje od *foramen*





**Obr. 21** *P. fuscus* stádium 58: *Pars interna plectri* (Pip) se synchondroticky spojuje svým ventrálním okrajem s dorzálním okrajem *crista praeopercularis* (Cpro). O – operculum; Cp – larvální *crista parotica*; Th – thymus



**Obr. 22** *P. fuscus* stádium 63: Příčný řez v přední části otické kapsuly. Ve jejích stěnách jsou patrné enchondrální osifikace a dutiny vzniklé rozpadem chondrocytů. ao – *a. occipitalis* uzavřená v kanálku z frontoparietale (Fr); Csa – *canalis semicircularis anterior*; P – *palatoquadratum*; Pro – *prooticum*; Ts – *tectum synoticum*

### 3. Plektrální aparát

*Pars interna plectri* (Obr.20) je svým ventrálním okrajem synchondroticky spojena s *crista praeopercularis* (Obr.21).

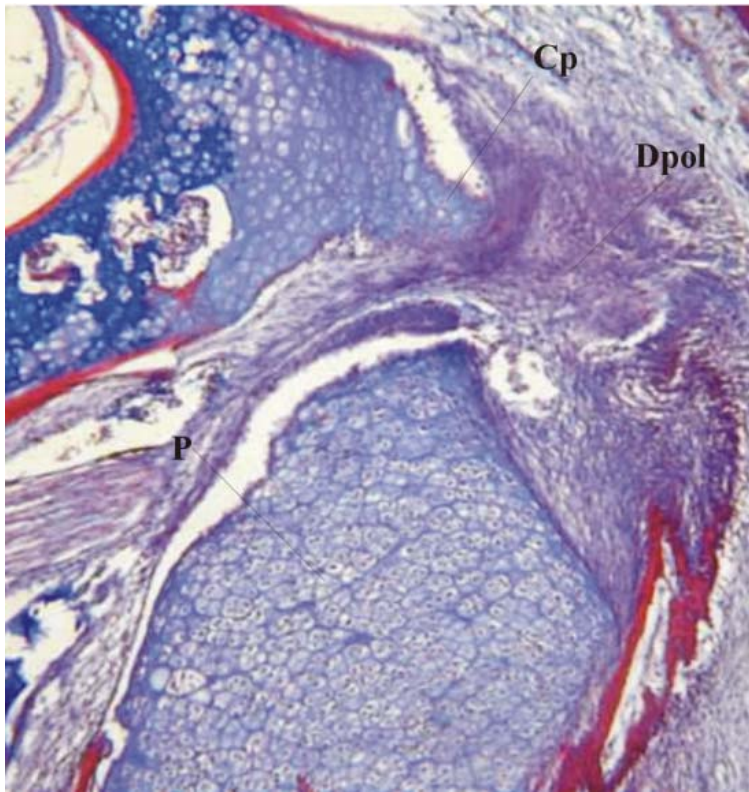
### 4. Operkulární aparát

*Operculum* se zvětšuje, má tvar podšálku, jehož konvexní povrch směřuje laterálně. Na této straně vybíhá *operculum* ve dva hrboly. Vnější a spodní povrch je zdrsněn pro úpon

dozadu přechází i na mediální stěnu kapsuly. Okraje *foramen perilymphaticum* jsou kompletně osifikovány. Zadní část pouzdra je téměř celá osifikována, s výjimkou malé oblasti laterální stěny v místě, nad kterým leží *suprascapula*. Neosifikovaný zůstává rovněž chrupavčitý hřeben vybíhající laterálně z báze kapsuly v úrovni *commissura basicapsularis posterior*.

Chrupavčitá zůstává také k chordě přiléhající parachordální část dna kapsuly. *Crista occipitalis lateralis* je celá osifikována. *Prooticum* je odděleno od *exoccipitale*. Tyto dva kostěné elementy se stýkají na hranici, kterou vymezuje *foramen acusticum anterius*.

vazů, jimiž je *operculum* připevněno k spodnímu okraji původně primární *fenestra ovalis* a ke *crista praeopercularis*, která tvoří spodní okraj sekundární *fenestra ovalis*. Vaz fixující



*operculum* ke *crista praeopercularis* je pokračováním vazů, jímž se na vnější zdrsňený povrch operkula upíná v tomto stádiu vzniklý *m. opercularis*.

**Obr. 23** *P. fuscus* stádium 63: V tomto stádiu je *processus oticus larvalis* (Dpol) zcela dezintegrován. Rovněž dochází k rozrušení předního konce larvální *crista parotica* (Cp). P – *palatoquadratum*, na jehož vnějším povrchu leží dermální kost *sauamosum*.

## 5. Palatoquadratum

*Processus oticus larvalis* se začíná redukovat (Obr.17). *Palatoquadratum* má ve své zadní části tvar misky otočené konkavitou dopředu. Do této dutiny se upínají čelistní svaly *m. levator mandibulae longus superficialis* a *m. levator mandibulae longus profundus*. Ve stádiu 57 je *processus ascendens palatoquadrati* zcela dezintegrován.

## 6. Frontoparietale a parasphenoid

Nepárové frontoparietale překrývá endokranium až po úroveň *foramen acusticum anterius*. Zadní konec parasfenoidu zasahuje po úroveň *foramen perilymphaticum*.

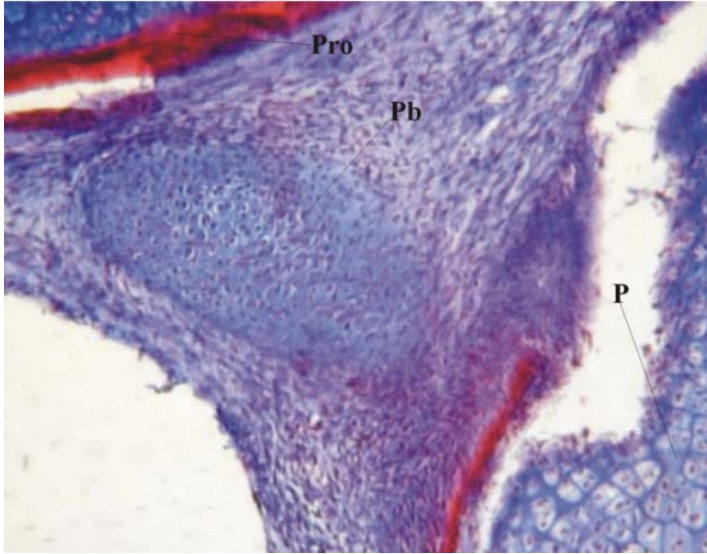
## Stádium 61

### 1. Otiko-okcipitální část mozkovny

Zadní okraj *pila antotica* se dále redukuje.



## 2. Otická kapsula



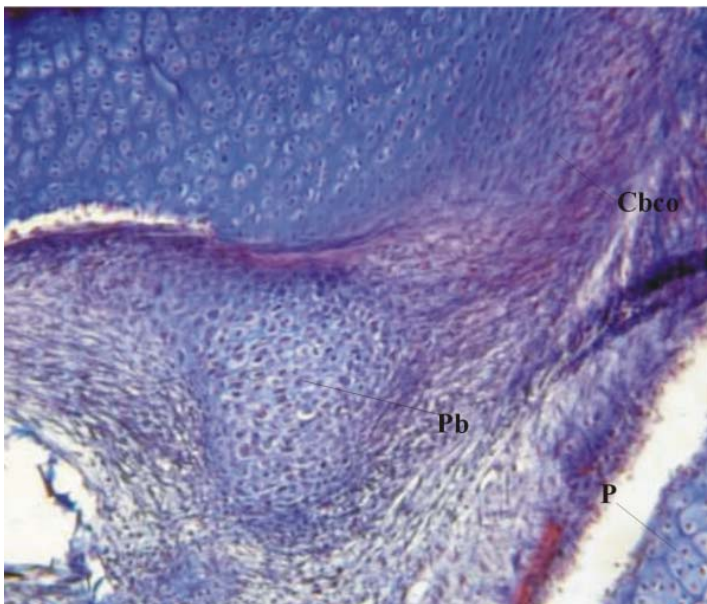
**Obr. 24** *P. fuscus* stádium 63: P – palatoquadratum; Pb – příčný řez přední částí *processus basalis palatoquadrati*, který ještě není v tomto stádiu synchondroticky spojený s vlastním palatoquadratem (P).

Dutiny po rozpadu chondrocytů ve stěnách kapsul se zvětšují. Oblasti perichondrální osifikace se rozšiřují. Larvální *crista parotica* postupně zaniká.

## 3. Operkulum

*Operculum* roste a je v lateromediálním směru více zploštělé než v předchozím stádiu.

## 4. Palatoquadratum

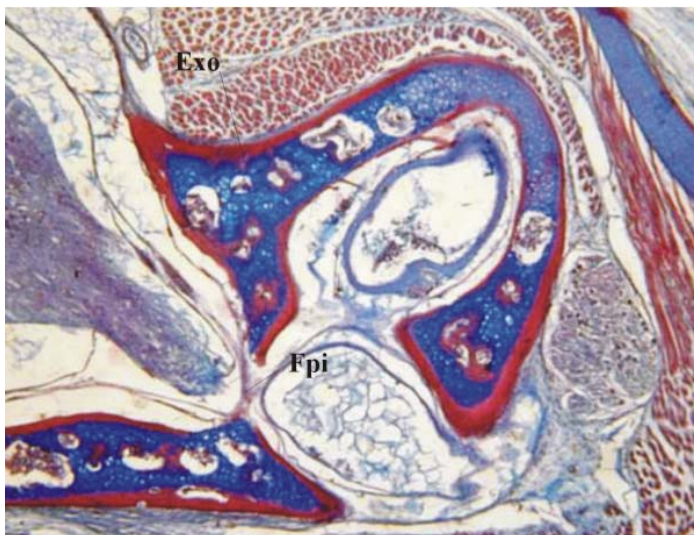


**Obr. 25** *P. fuscus* stádium 63: Příčný řez zadní částí *processus basalis palatoquadrati* (Pb). Cbco – diferencující se *crista basalis capsulae oticae*; P- palatoquadratum

Dochází k výrazným morfologickým změnám palatoquadrata, které postupně rotuje. *Processus oticus larvalis* téměř zanikl. V úrovni *processus oticus larvalis* je laterodorsální hřeben palatoquadrata spojen synchondroticky s dorsální částí palatoquadrata. Prostor mezi tímto hřebenem a dorzální částí palatoquadrata je tedy oproti stádiu 58

uzavřen chrupavkou. V přední části má na příčném průřezu palatoquadratum tvar příčného řezu koloboukem, svou spodní stranou otočenou nahoru.

## 5. Parasphenoid

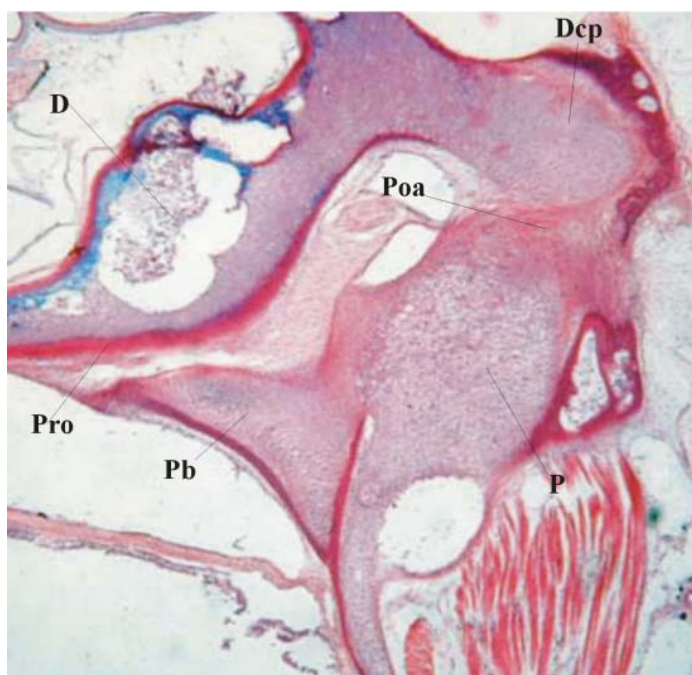


**Obr. 26** *P. fuscus* stádium 63: Příčný řez zadní částí otké kapsuly. Exo – *exoccipitale*; Fpi – *foramen perilymphaticum inferior*

Zadní část parasphenoidu je ve své mediální části osifikována a je oddělena krátkým úsekem vaziva od laterálních osifikovaných částí parasphenoidu. Mediální část zasahuje více dozadu oproti laterálním částem. Směrem dopředu je *parasphenoid* vytvořen jako jednolitý osifikovaný element nepřerušný vazivovými úseky.

## 6. Frontoparietale

Střední osifikovaná část frontoparietale je na příčném řezu ve směru ventrodorzálním širší než v předchozím stádiu.



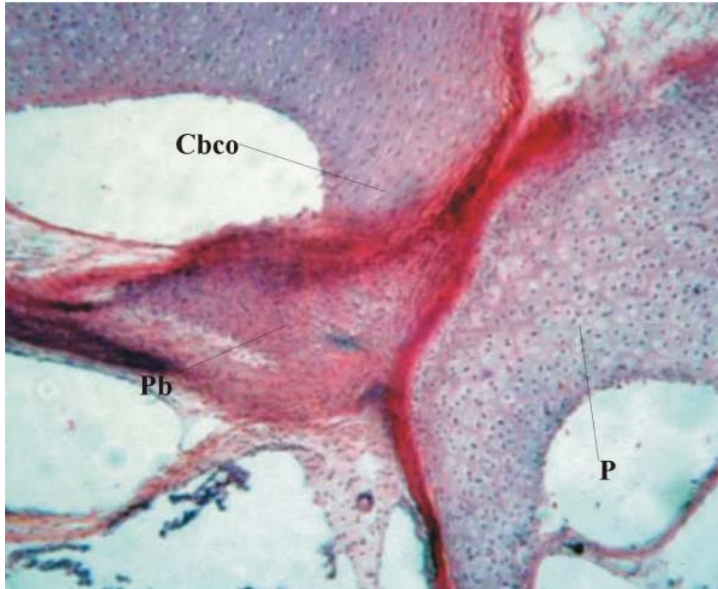
**Obr 27.** *P. fuscus* stádium 66: Příčný řez lebkou v oblasti nově vytvořeného *processus oticus adulti* (Poa). V tomto stádiu je chrupavka kapsuly i palatoquadrata hyalinní. D – dutina po zaniklých chondroblastech; Dcp – definitivní *crista parotica*; P – *palatoquadratum*; Pb – *processus basalis palatoquadrati* je spojený synchondroticky s palatoquadratem; Pro – *prooticum*

## Stádium 63

### 1. Otická kapsula

Larvální *crista parotica* se dále rozpadá. Dutiny ve stěnách kapsuly se zvětšují. *Cupula anterior* je s výjimkou *taenia tecti marginalis* a zadní laterální části zcela perichondrálně osifikována.

### 2. Palatoquadratum



**Obr. 28** *P. fuscus* stádium 66: Příčný řez synchondrotickým spojením zadní části *processus basalis palatoquadrati* (Pb) s výběžkem laterálního okraje *lamina basiotica* zvaným *crista basalis capsulae oticae* (Cbco). P – *palatoquadratum*

*Processus oticus larvalis* zanikl (Obr.23). V úrovni před spojením parachordalií s kapsulami se vytváří chrupavčitý *processus basalis palatoquadrati*, který je obklopen mezenchymatickými buňkami. Naproti němu se z kapsuly začíná diferencovat chrupavčitá *crista basalis capsulae oticae*, která je spojena vazivem s laterokaudální částí *processus basalis palato-*

*quadrati*. Palatoquadratum rotuje a jeho zadní část je kompaktní bez dutiny.

## Stádium 64

### 1. Otická kapsula

Chrupavčité buňky larvální *crista parotica* se mění v mezenchymatické buňky, které částečně putují v podobě proudu ventrálně a část jich zůstává na svém původním místě. Část proudu buněk jdoucích ventrálně se mění na buňky vazivové. *Chorda dorsalis* je v otické oblasti téměř zcela redukována.

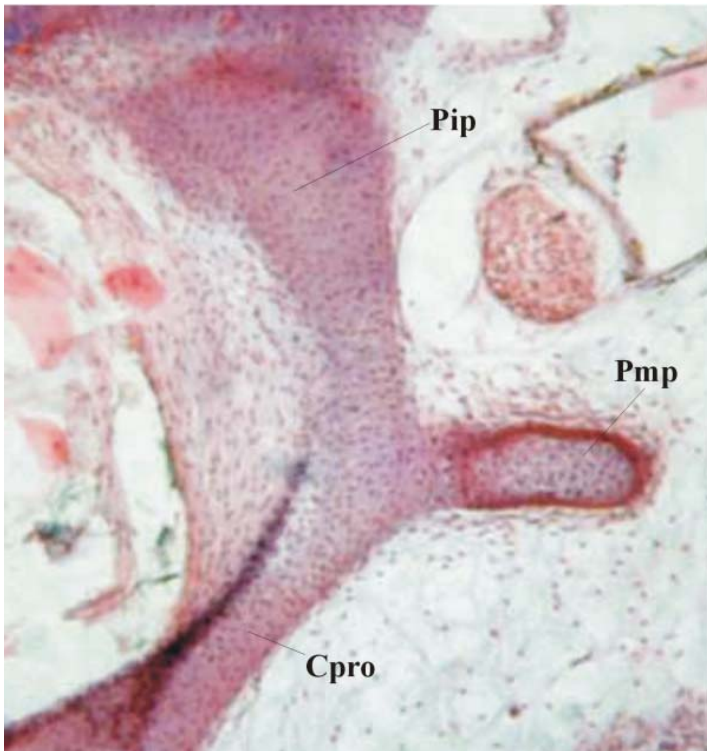
### 2. Středoušní elementy

V úrovni předního konce operkula vzniká z rudimentální zadní části vazivového *ligamentum suspensorio-columellare* chrupavčitá střední část plektra *pars media plectri*. Ta má





**Obr. 29** *P. fuscus* stádium 66:  
Dcp – definitivní *crista parotica*;  
Pmp – *pars media plectri*



**Obr. 30** *P. fuscus* stádium 66:  
Synchondrotické spojení  
perichondrálně osifikované *pars  
media plectri* (Pmp) s *pars interna  
pectri* (Pip). Cpro – *crista  
praeopercularis*

oválný tvar. Její podélná osa jde rostrokaudálně a svou mediální částí je synchondroticky spojena s *pars interna plectri*. Dorsální část *pars media plectri* je proudem vazivových buněk spojena s *crista parotica*. Je vytvořen základ *tuba auditiva* a středoušní dutiny.

### 3. Palatoquadratum

*Processus basalis palatoquadrati* je na svém předním i zadním okraji tvořen z chondroblastů. Jeho přední část má na příčném řezu rohlíkovitý tvar s konci

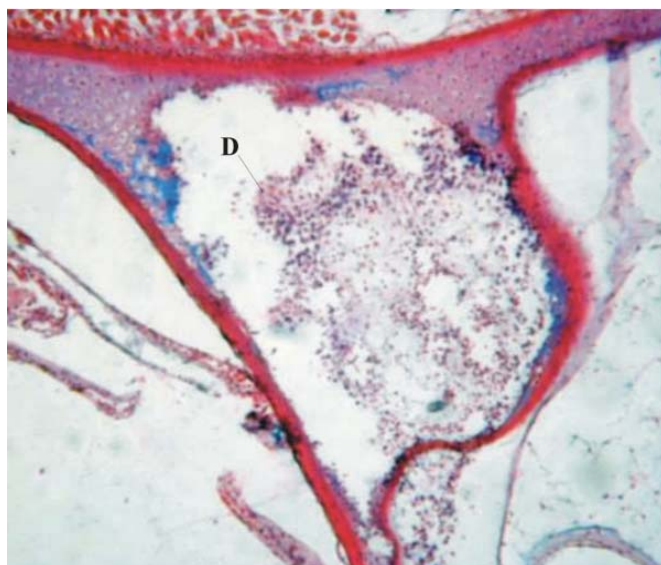
směřujícími mediálně a ventrálně. Směrem dozadu nabývá mediální část na šíři, zatímco



**Obr. 31** *P. fuscus* stádium 66: Příčný řez operkulem (O) v jeho zadní polovině. K jeho vnějšímu povrchu je připojen sval *m. opercularis* (Mo). Dorzální okraj operkula je kloubně spojen s dorzálním okrajem *foramen ovale*.

v

ventrální část je užší. Zadní část je na příčném řezu oválná a její ventrální část je širší než mediální. V místě původního *processus oticus larvalis* vybíhá palatoquadratum v dorzálně směřující výběžek z chondrocytů.



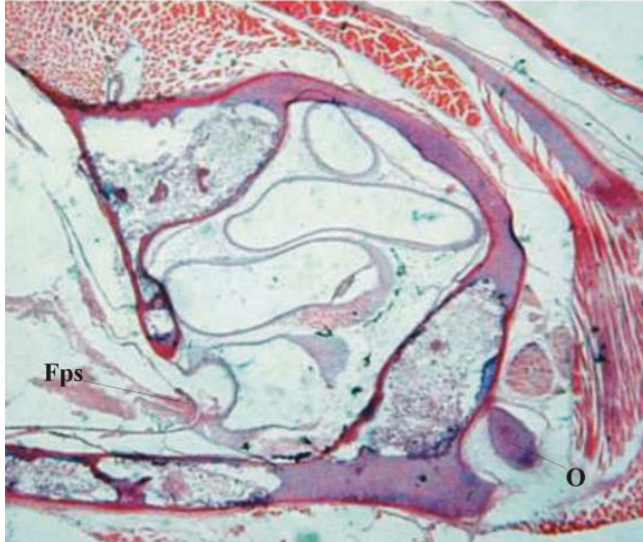
**Obr. 32** *P. fuscus* stádium 66: Perichondrálně osifikovaná dorzomediální část otické kapsuly, jejíž vnitřní chrupavčitá část je téměř celá odbouraná. Vznikají rozsáklé kapsulární dutiny (D)

## Stádium 65

### 1. Otiko-okcipitální oblast mozkovny

Mezi parachordale a otickou kapsulou se vytváří kostěný spoj. *Fissura prootica* se uzavírá a vzniká *foramen prooticum*, který zůstává u *Pelobates fuscus* dorzálně otevřený.

### 2. Otická kapsula



**Obr. 33** *P. fuscus* stádium 66: Příčný řez zadní částí otické kapsuly za *foramen ovale*. O – zadní konec operkula; Fsp – *foramen perilymphaticum superius*

Dutiny ve stěnách kapsul se zvětšují. Definitivní *crista parotica* postupně roste.

### 3. Plektrální aparát

*Pars interna plectri* vertikálně expanduje až k dorsálnímu okraji *fenestra ovalis*. *Pars media plectri* zasahuje v porovnání s předchozím stádiem více dopředu. Je perichondrálně osifikována (Obr.29) a vazivový proud buněk tvořící zadní část rudimentálního vazy *ligamentum suspensorio-columellare* zaniká.

### 4. Palatoquadratum

*Processus basalis palatoquadrati* je spojen prostřednictvím chondroblastů s *crista basalis capsulae oticae*. Vytváří se *processus oticus adulti* spojující *palatoquadratum* s *crista parotica*. Tento spoj je vytvořen ze zrajících chondroblastů.

## Stádium 66

### 1. Otiko-okcipitální oblast mozkovny

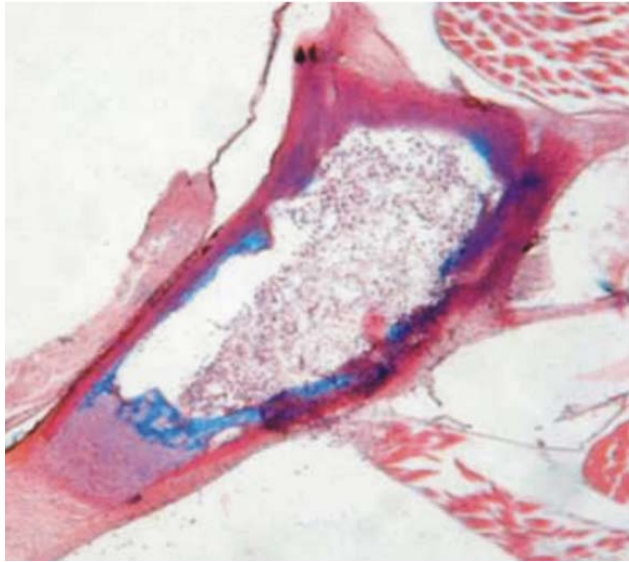
*Chorda dorsalis* je v parachordální oblasti zcela redukována.

### 2. Otická kapsula

Otická kapsula je z velké části perichondrálně osifikována. *Prooticum* a *exoccipitale* jsou stále odděleny pruhem chrupavky situovaným v úrovni *foramen acusticum anterius*.



Ve stěnách kapsul dochází k další dezintegraci chrupavky apoptózou. Stěny kapsul jsou



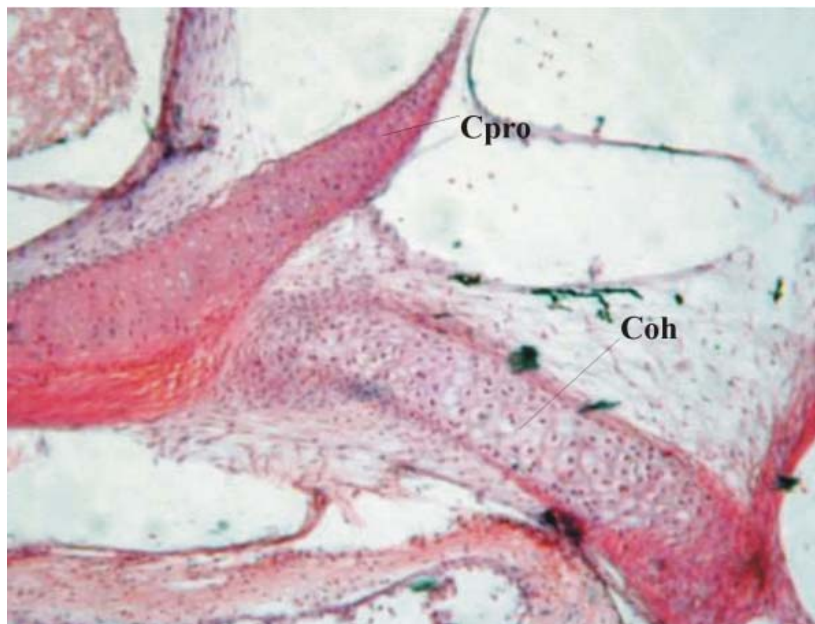
**Obr. 34.** *P. fuscus* stádium 66: Příčný řez perichondrálně osifikovaným okcipitálním kondylem. Chrupavka uvnitř kondylu je rozpuštěná.

vyplněny rozsáhlými dutinami, ve kterých jsou kostěné laminy vzniklé enchondrální osifikací chrupavky. Celý proces rozpadu buněk chrupavky ve stěnách kapsul není evidentně ještě na konci metamorfózy dokončen. Hyalinní chrupavka zůstává neporušená okolo *canalis semicircularis anterior*. V úrovni přední části *foramen ovale* ve

stěnách kapsul jsou jen malé dutiny. Je vytvořena definitivní *crista parotica*, která směřuje více laterálně, oproti plně vyvinuté larvální *crista parotica*, která směřovala lateroventrálně.

### 3. Palatoquadratum

*Processus oticus adulti* je vytvořen z hyalinní chrupavky. *Processus basalis palatoquadrati* je spojen hyalinní chrupavkou s *crista basalis capsulae oticae* a svou laterální částí synchondroticky s vlastním palatoquadratem.



**Obr. 35** *P. fuscus* stádium 66: Příčný řez lebkou v úrovni *foramen ovale*. Coh – *ceratohyale*; Cpro – *crista praeopercularis*



**Obr. 36** *P. fuscus* stádium 58:  
Příčný řez v úrovni *foramen ovale*. mO – *m. opercularis*;  
O – *operculum*;  
Su – *suprascapula*



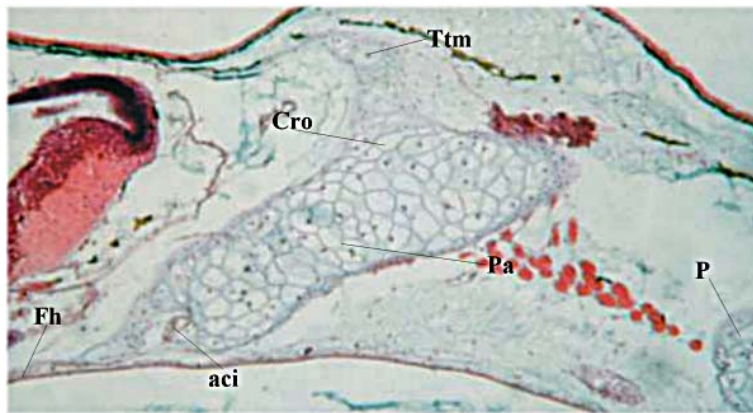
## Ontogeneze otiko - okcipitální oblasti chondrokrania u *Scaphiopus holbrooki*

### Larvální období

#### Stádium 48

#### 1. Otiko-okcipitální oblast mozkovny

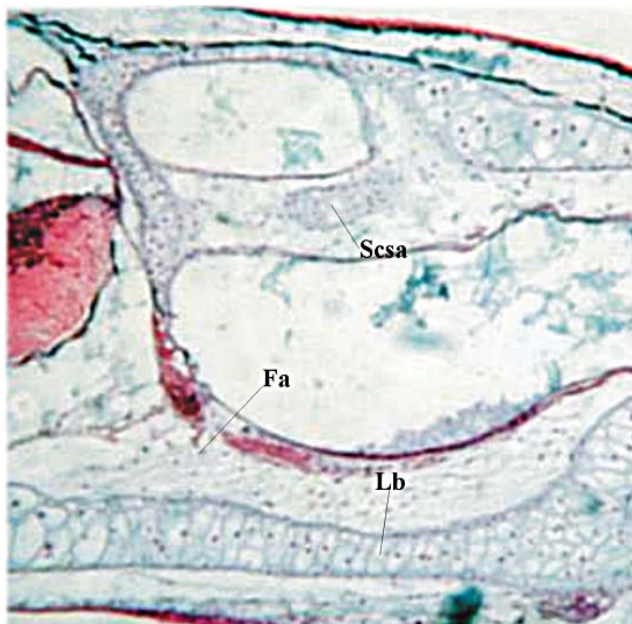
##### 1.1. Dno mozkovny



**Obr. 37** *S. Holbrooki* stádium 48: Příčný řez lebkou v úrovni *pila antotica* (Pa). aci – *a. carotis interna* před svým vstupem do mozkovny; Cro – *cartilago orbitalis*; Fh – *fenestra hypophysialis*; P – *palatoquadratum*; Ttm – *taenia tecti medialis*

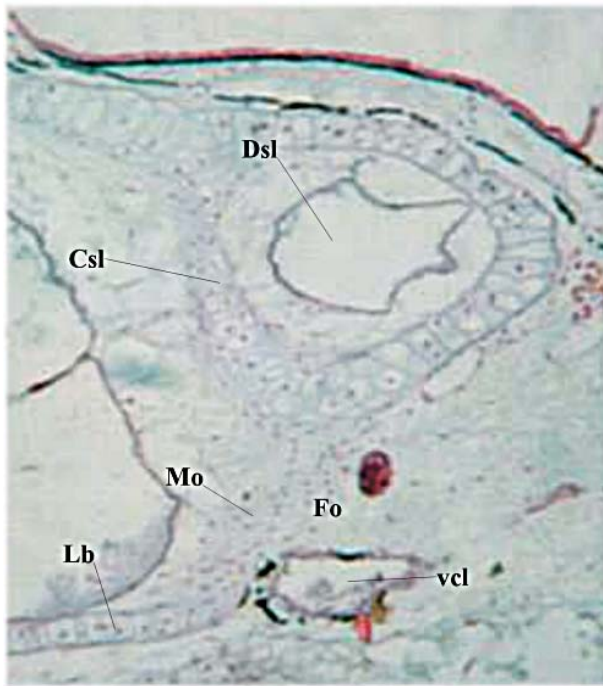
Dno mozkovny je tvořeno chrupavčítým *planum basale* původem z párových parachordálií, která jsou vepředu spojena chrupavkou zvanou *cartilago acrochordalis*. Tato chrupavka ohraničuje zadní okraj *fenestra hypophysialis*.

Parachordale se spojuje s otickou kapsulou v její přední části prostřednictvím *commissura basicapsularis anterior* a v zadní části prostřednictvím *commissura basicapsularis*



**Obr. 38** *S. holbrooki* stádium 48: Příčný řez otickou kapsulou v úrovni společného otvoru zahrnujícího budoucí *foramen acusticum* (Fa) a *foramen endolymphaticum*. Na tomto obrázku je jen část později samostatného *foramen acusticum*. Lb – *lamina basiotica*; SCSA – *septum canalis semicircularis anterior*

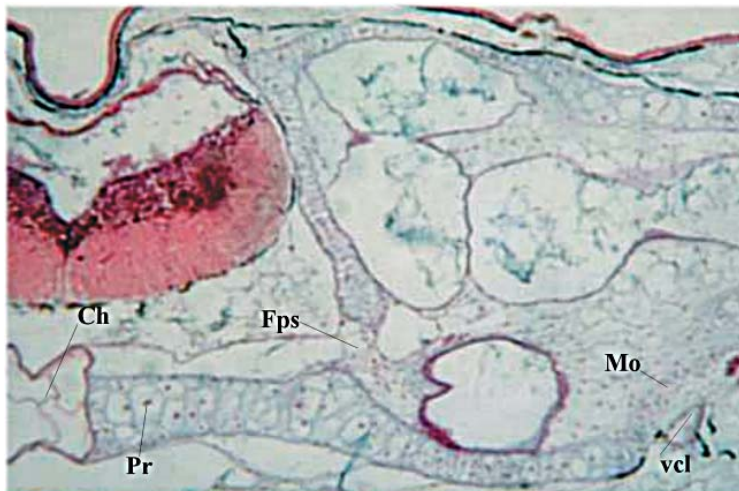
*posterior*. Kaudální část parachordalií se zužuje a má tvar tyčinek. Z parachordale vybíhá *crista occipitalis lateralis*, která je v kontaktu s *taenia tecti marginalis*. . Vytváří se tak



**Obr. 39** *S. holbrooki* stádium 46: Příčný řez v úrovni *foramen ovale* (Fo). Csl – nově vzniklé septum z mladých chondroblastů tvořící *canalis semicircularis lateralis*. Dsl – *ductus semicircularis lateralis*; Lb – *lamina basiotica*; Mo – *membrana opercularis*; vcl – *aorta dorsalis* přiléhající k *membrana opercularis*

*fissura metotica*, kterou prochází *n. glossopharyngeus et vagus*. Mezi zadní částí parachordálií a chordou je vytvořena *incisura occipitalis* (Obr.42). *Crista occipitalis lateralis* je v těsném kontaktu s *taenia tecti marginalis*. *Chorda dorsalis* je na svém rostrálním konci shora i ze zdola kryta chrupavčitými *commissura epichordalis et hypochordalis*, přičemž *commissura hypochordalis* zasahují dále směrem dozadu než *commissura epichordalis*.

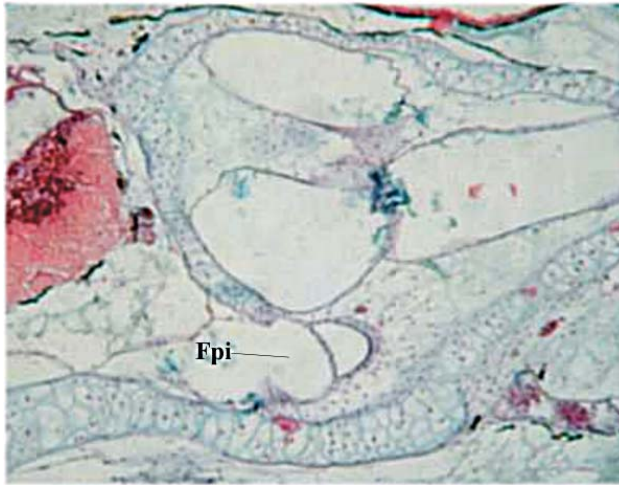
## 1.2. Laterální stěna mozkovny



**Obr. 40** *S. holbrooki* stádium 48: Příčný řez úrovní *foramen perilymphaticum superior* (Fps). Ch – *chorda dorsalis*; Mo – *membrana opercularis*; Pr – *parachordale*; vcl – *aorta dorsalis*

*Pila antotica* je spojena dorzálně s *cartilago orbitalis*, jejíž zadní konec se stáčí směrem laterálně. Dorzomediálně vybíhá *cartilago orbitalis* v hřeben z prochondroblastů zvaný

*taenia tecti marginalis* (Obr.37). Ten je spojen s obdobným hřebenem jdoucím z protilehlé *cartilago orbitalis* prostřednictvím vazů. *Taenia tecti marginalis* je spojena

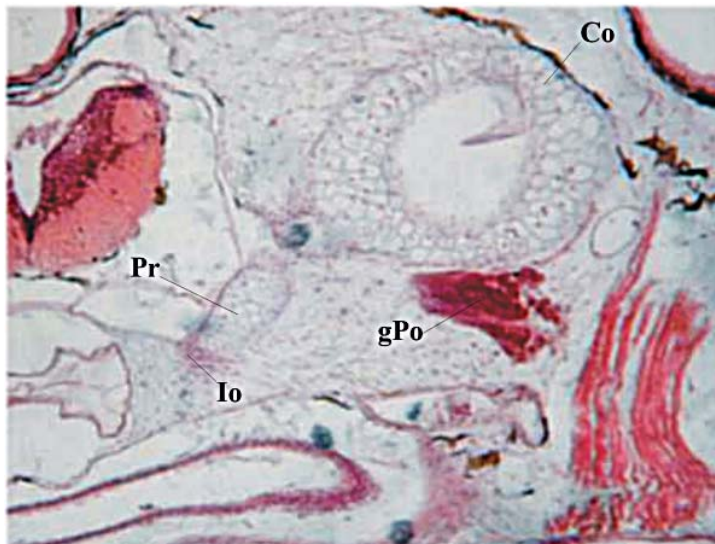


**Obr. 41** *S. holbrooki* stádium 48: Příčný řez úrovní *foramen perilymphaticum inferior* (Fpi)

synchondroticky s *cupula anterior* otické kapsuly (Obr.43). K dorzolaterální části *cartilago orbitalis* je připojeno tenkým chrupavčítým spojem zvaným *processus ascendens palatoquadrati palatoquadratum*. Je vytvořen *foramen prooticum*, jehož přední okraj tvoří *processus ascendens palatoquadrati*.

Z mediální strany ho ohraničuje *pila antotica*. Jeho dorsální okraj tvoří spojení *pila antotica* s kapsulou. Zadní okraj *foramen prooticum* tvoří stěna kapsuly a laterální okraj tvoří *processus oticus larvalis*. Skrz *foramen prooticum* prochází *n. trigeminus*, *n. abducens* a *n. facialis*.

### 1.3. Dorzální stěna mozkovny



**Obr. 42** *S. holbrooki* stádium 48: Příčný řez zadní částí otické kapsuly (Co). gPo – postotický ganglionický komplex zahrnující spojená ganglia IX. a X. nervu; Io – *incisura occipitalis*; Pr – zadní konec parachordale. Mezi parachordalem a otickou kapsulou je *fissura metotica*.

Dorzální stěna mozkovny je tvořena vazivem, spojujícím dorzomediální hřebenovité výběžky *taenia tecti marginalis* jdoucí z *cartilago orbitalis*. *Taenia tecti marginalis* přechází na otickou kapsulu v podobě dorzomediálně směřujících chrupavčitých výběžků.

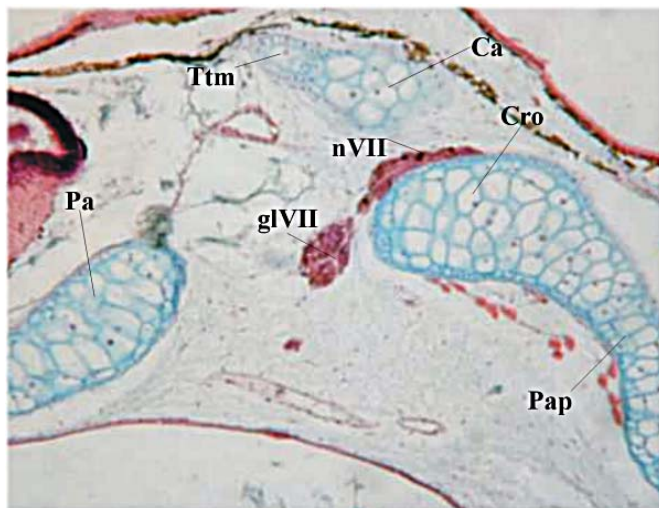


## 2. Otická kapsula

Je tvořena mladou chrupavkou a vazivem.

### 2.1. Mediální stěna

Společný otvor pro *n. vestibulo-cochlearis* a *ductus endolymphaticus* není



**Obr. 43** *S. holbrooki* stádium 50: příčný řez lebkou v úrovni synchondrotického spojení *taenia tecti marginalis* (Ttm) a *cupula anterior* (Ca) otické kapsuly. Cro – *cartilago orbitalis*; glVII – *ganglion geniculatum*; nVII – *n. facialis*; Pa – *parachordale*; Pap – *processus ascendens palatoquadrate*

v tomto stádiu rozdělen chrupavkou, ale jen vazivovou přepážkou (Obr.38). Tento rozsáhlý otvor je oddělen chrupavčitou přepážkou od *foramen perilymphaticum superior*. *Foramen perilymphaticum superior* (Obr.4) je v tomto stádiu oddělen tenkou přepážkou z prochondroblasů od *foramen perilymphaticum inferior* (Obr.41).

### 2.2. Dorzální stěna

Dorzální stěna kapsuly je celá tvořena mladou chrupavkou a ve své rostrální části vybíhá v krátký chrupavčitý hřeben *taenia tecti marginalis* směřující mediodorzálně.

### 2.3. Laterální stěna

Laterální stěna je celá chrupavčitá. Svým laterálním okrajem ohraničuje shora *foramen ovale*. Na povrchu je patrná *prominentia ductus semicircularis lateralis*. V místě *processus oticus larvalis* se začíná tvořit larvální *crista parotica*.

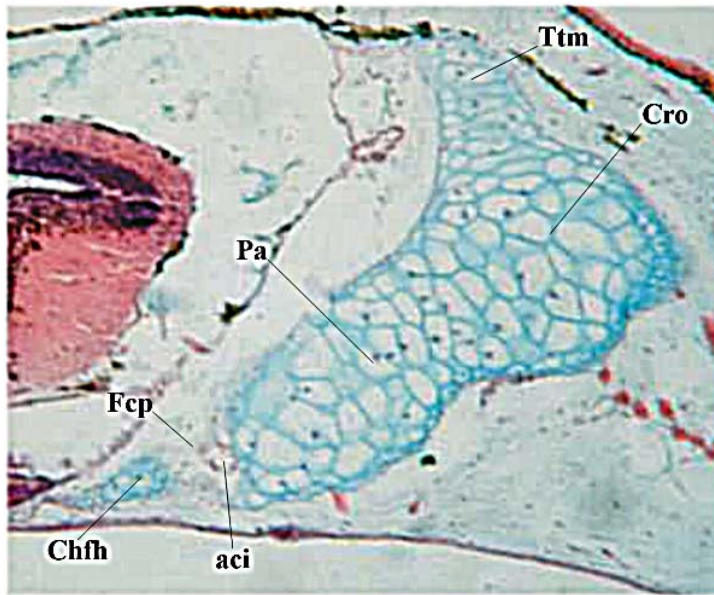
### 2.4. Báze

Báze kapsuly je tvořena chrupavčitou *lamina basiotica*. V její přední části není chrupavka vytvořena a místo ní je vazivo tvořící primární kapsulární bázi (Obr.45). Tato část se nazývá *fissura mesotica*. Pod *fissura mesotica* se shlukují mezenchymatické buňky dotvářející sekundární bázi otické kapsuly. *Fissura mesotica* je oddělena od primárního *foramen ovale* chrupavkou. Ve *foramen ovale* je napnuta *membrana opercularis* tvořená řídkým vazem. Přední část otické kapsuly je připojena k parachordale prostřednictvím chrupavčité *commisura basicapsularis anterior*. Zadní část kapsuly pak prostřednictvím chrupavčité *commisura basicapsularis posterior*.

## 2.5. Kapsulární prostory

Septa vymezující *canalis semicircularis anterior* (Obr.38) *et lateralis* (Obr.39) jsou vytvořena. *Canalis semicircularis posterior* ještě není uzavřen.

## 3. Palatoquadratum



**Obr. 44** *S. holbrooki* stádium 50: Příčný řez lebkou v úrovni *foramen caroticum primarium* (Fcp), kterým vchází do mozkovny *a. carotis interna* (aci). Cro – *cartilago orbitalis*; Chfh – chondrifikovaný okraj *fenestra hypophysalis*; Ttm – *taenia tecti marginalis*

Palatoquadratum je spojeno s *cartilago orbitalis* výběžkem zvaným *processus ascendens palatoquadrati*. V oblasti *cupula anterior* je palatoquadratum v těsném kontaktu spojeno s bází kapsuly. Před tímto těsným kontaktem jde *nerv truncus maxillo-mandibularis V*. Více dozadu je vytvořen výběžek palatoquadrata zvaný *processus oticus larvalis* (Obr.46). Od zadní části chrupavčitého palatoquadrata jde k laterálnímu výběžku báze kapsuly (*lamina basiotica*) vaz. Všechny chrupavčité struktury v parachordální oblasti jsou z mladé chrupavky tvořené chondrocyty.

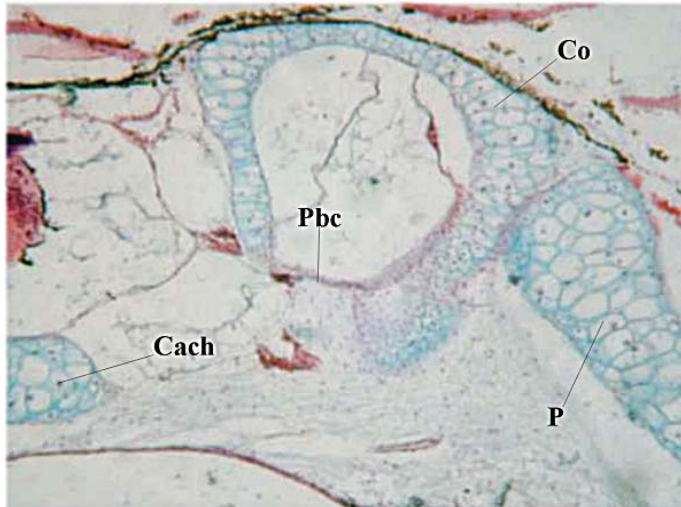
Palatoquadratum je spojeno s *cartilago orbitalis* výběžkem zvaným *processus ascendens palatoquadrati*. V oblasti *cupula anterior* je palatoquadratum v těsném kontaktu spojeno s bází kapsuly. Před tímto těsným kontaktem jde *nerv truncus maxillo-mandibularis V*. Více dozadu je vytvořen výběžek palatoquadrata zvaný *processus oticus larvalis* (Obr.46). Od zadní části chrupavčitého

## Stádium 50

### 1. Otiko-okcipitální oblast mozkovny

Okraje vaziva napnutého ve *fenestra hypophysalis* chondrifikují do podoby tenké lamely mladých chondroblastů odlišitelných od ventrální části *pila antotica*. *Pila antotica* je perforována otvorem *foramen oculomotorius*. Mezi mladou chrupavkou vzniklou z vazivové membrány *fenestra hypophysalis* a *pila antotica* je vytvořen otvor zvaný *foramen caroticum primarium* pro půchod arterie *a. carotis interna*. Před svým vstupem do mozkovny je arterie uložena v žlábkku z trabekul, ze zdola otevřeném. V úrovni *foramen endolymphaticum* je vytvořeno chrupavčité *tectum synoticum* v podobě tenkého proužku chrupavky tvořícího příčné přemostění mozkovny. V tomto stádiu je vytvořena pouze jeho

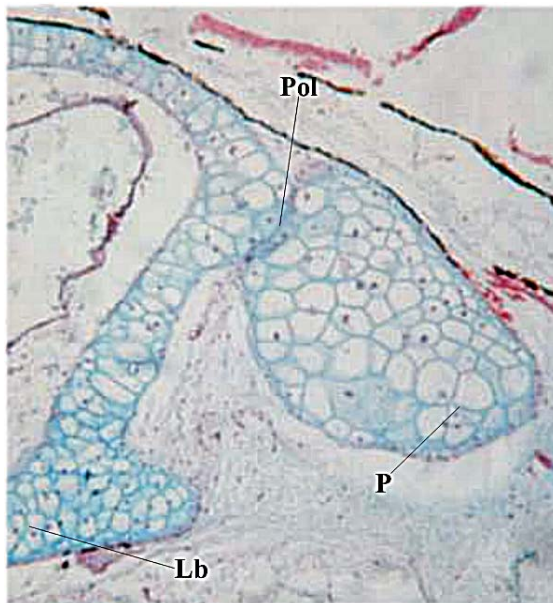




**Obr. 45.** *S. holbrooki* stádium 50: Příčný řez otickou kapsulou (Co) v úrovni *cartilago acrochordalis* (Cach). Sekundární chrupavčitá kapsulární báze je vytvořena jen částečně. Větší část tvoří pouze primární vazivová báze kapsuly (Pbc), pod kterou se tvoří shluk mezenchymatických buněk, později chondrifikujících, putujících od parachordale.

střední část, která není spojena s *taenia tecti marginalis* vybíhajících z kapsul. *Incisura occipitalis* ještě není uzavřena. *Crista occipitalis lateralis*, která je původem z parachordálií, synchronoticky srůstá se zadní částí *taenia tecti marginalis*.

## 2. Otická kapsula



V mediální stěně se vytváří chrupavčitá přepážka oddělující *foramen endolymphaticum* od *foramen acusticum*. *Canalis semicircularis posterior* je již vytvořen.

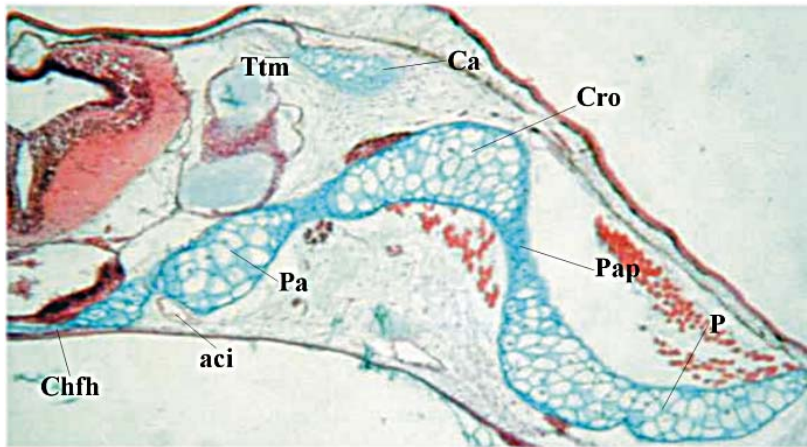
**Obr. 46.** *S. holbrooki* stádium 50: Příčný řez otickou kapsulou v úrovni *processus oticus larvalis* (Pol). Lb – *lamina basiotica*; P – *palatoquadratum*

## 3. Palatoquadratum

V zadní části *processus oticus larvalis* se tvoří z materiálu palatoquadrata shluk chondroblastů, přecházející v kaudálním směru v chondrocyty. Ty jsou synchronórou spojeny s *prominentia ductus semicircularis lateralis*.

## Stádium 53 a 55

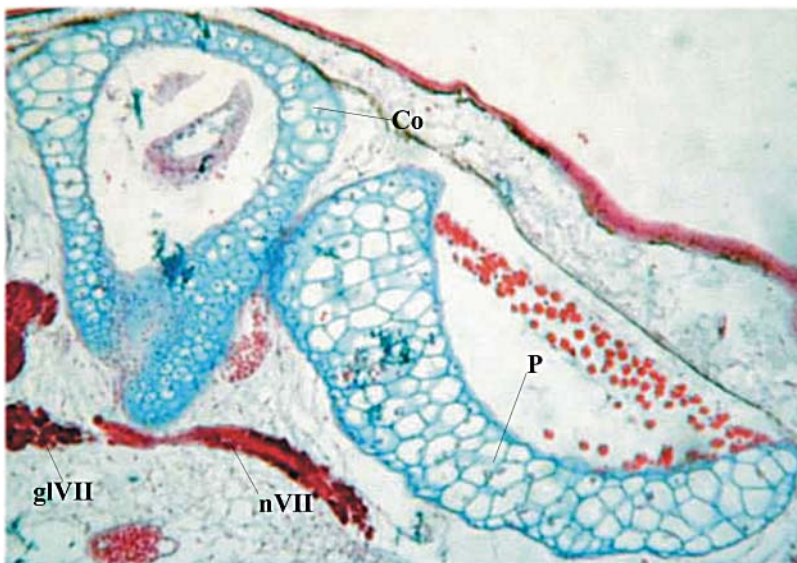
Celá parachordální oblast mohutní a chrupavka je jen ve stádiu mladé chrupavky.



**Obr. 47** *S. holbrooki* stádium 53: Příčný řez lebkou v úrovni *processus ascendens palatoquadrati* (Pap). aci – *a. carotis interna*; Ca – *cupula anterior*; Cro – *cartilago orbitalis*; Chfh – chondrifikovaná membrána v původní *fenestra hypophysalis*; P – *palatoquadratum*; Pa – *pila antotica*; Ttm – *taenia tecti marginalis*

## 1. Otiko-okcipitální oblast mozkovny

Vazivo ve *fenestra hypophysalis* je v parachordální oblasti chondrifikováno. Chrupavčité *tectum synoticum* je již spojeno s *taenia tecti marginalis* vybíhající z kapsul. Jeho

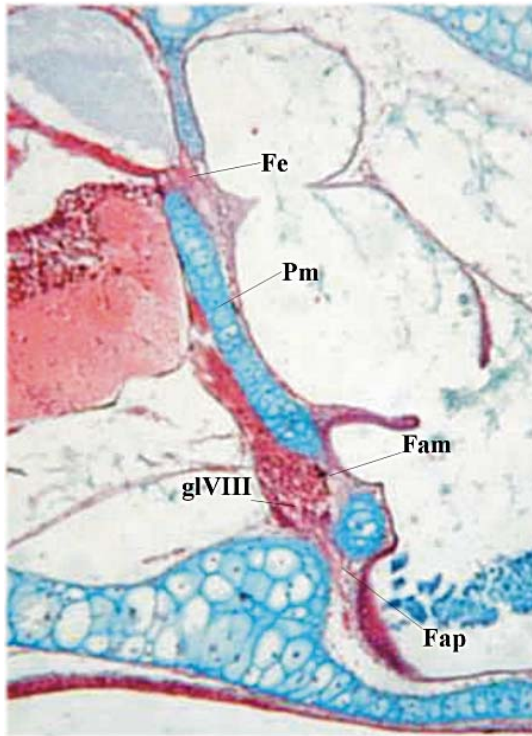


**Obr. 48.** *S. holbrooki* stádium 53: Příčný řez otickou kapsulou v úrovni *ganglion geniculatum* (glVII). Pod primární vazivovou kapsulární bází chondrifikuje báze sekundární. Co – *capsula otica*; nVII – *n. facialis*; P – *palatoquadratum*. Na obrázku je patrný srůst palatoquadrata s kapsulární stěnou.

rostrální střední část vybíhá v *taenia tecti medialis*, která přesahuje rostrálním směrem *taenia tecti marginalis* kapsul. *Taenia tecti marginalis* není spojena chrupavkou s *taenia tecti medialis*, ale jen s vazivem, tvořícím okno *fontanella parietalis*. Zadní konec střední části

*tectum synoticum* naopak nezasahuje tak daleko jako *taenia tecti marginalis*. Přední konec chordy je v úrovni těsně za výstupem *n. facialis* z mozkovny.

## 2. Otická kapsula



**Obr. 49** *S. holbrooki* stádium 53: Příčný řez otickou kapsulou v úrovni *ganglion acusticum* (glVIII). *Foramen acusticum* je rozdělen přepážkou na *foramen acusticum mediale* (Fam) a později samostatný otvor *foramen acusticum posterius* (Fap). *Foramen endolymphaticum* (Fe) je oddělen od *foramina acustica* chrupavčitou přepážkou (Pm).

## 3. Palatoquadratum

Ve stádiu 53 *processus ascendens palatoquadrati* (Obr.47) mohutní. Spojení palatoquadrata s bází kapsuly a *processus oticus larvalis* se stávají širšími. V úrovni těchto spojení nabývá *palatoquadratum* poloměsíčitého tvaru. Jeho ventrální konec směřuje laterálně a dorzálně dorzálně. Ve stádiu 55 dochází k tvarovým změnám palatoquadrata. V úrovni přední části *processus oticus larvalis* nabývá *palatoquadratum* poloměsíčitý tvar, stejně jako ve stádiu 53. O něco více dozadu se laterální konce palatoquadrata spojují, což se na příčném řezu jeví jako kruh s otvorem uprostřed, ve kterém jsou umístěny čelistní svaly (v dorzální části otvoru to je *m. levator mandibulae longus superficialis* a ve spodní části otvoru *m. levator mandibulae longus profundus*) (Obr.50). Ve své zadní části je pak *palatoquadratum* u obou stádií kompaktní.

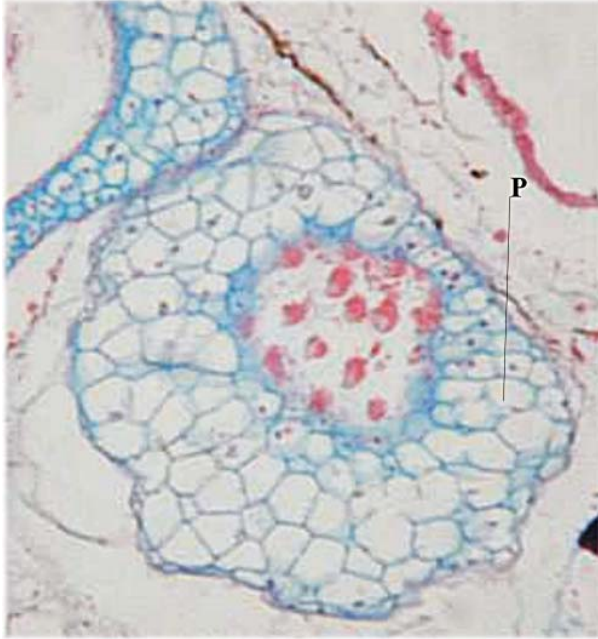
Ve *fissura mesotica* se mezenchymatické buňky pocházející z parachordale mění v chondroblasty a ty v chondrocyty (Obr.48). Pouze malá část buňek setrvává v mezenchymatické podobě. V mediální stěně se vytváří chrupavčitá přepážka rozdělující *foramen acusticum* na *foramen acusticum mediale* a otvor, který se později ve stádiu 55 rozděluje na *foramen acusticum anterius et posterius* (Obr.49). Na povrchu kapsul jsou patrné *prominentia ducti semicircularis anterior, lateralis et posterior*. Ve stádiu 55 je larvální *crista parotica* zejména v úrovni za *processus oticus larvalis* plně vyvinuta. Její distální část směřuje lateroventrálně (Obr.51). Ve stádiu 55 vznikají *prooticum* a *exoccipitale* v podobě tenkých lamel kosti.



## Období metamorfózy

### Stádium 56 až 57

#### 1. Otiko-okcipitální oblast mozkovny



**Obr. 50** *S. holbrooki* stádium 55: Příčný řez palatoquadratem (P) v jeho střední části. Dorzálně je patrný *processus oticus larvalis*, který není zdaleka tak mohutný jako u *P. fuscus*

Přední konec chordy se redukuje. Komisury, které chordu překrývají zasahují více dozadu, než v předchozích stádiích. *Tectum synoticum* spolu s *taenia tecti medialis* tvoří střechu mozkovny od úrovně *foramen acusticum* po *foramen perilymphaticum superius*. Zadní část *taenia tecti marginalis* zasahuje na úroveň *foramen perilymphaticum inferius*. *Incissura occipitalis* je uzavřená a vytváří se *condyli occipitales*. Přední část chordy se dále redukuje. Plně vyvinutá je pak od úrovně *commissura basicapsularis anterior*.

Chorda má ve své redukované části na příčném řezu tvar úzké štěrbiny.

#### 2. Otická kapsula

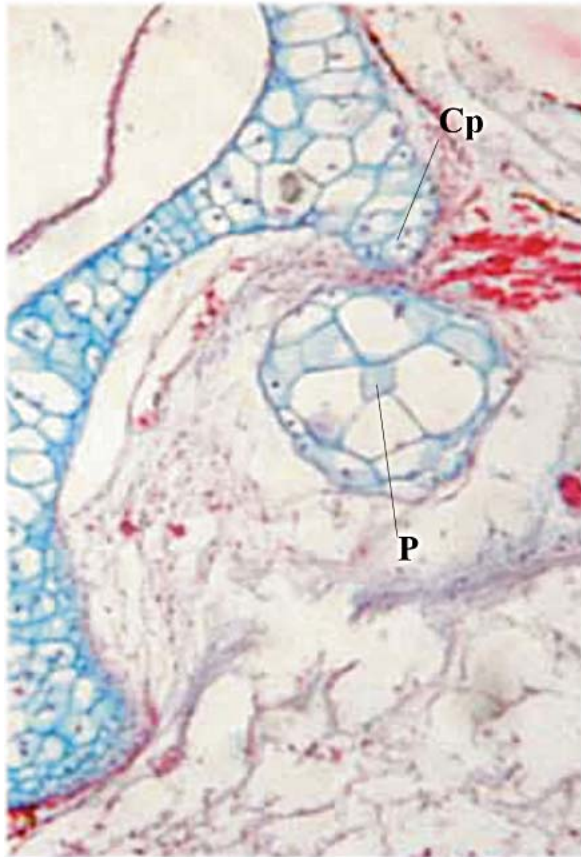
V mediální stěně kapsuly se vytváří chrupavčitá přepážka, která v tomto stádiu ještě neúplně odděluje budoucí *foramen acusticum anterior* od *foramen acusticum posterior*. Z materiálu *membrana opercularis* vzniká *crista praeopercularis*, která je synchondroticky spojená s laterálním okrajem *lamina basiotica* tvořící spodní okraj původně primárního *foramen ovale*. *Foramen ovale* tak částečně obliteruje a se vznikem operkula vzniká sekundární *foramen ovale*.

#### 3. Operkulární aparát

V zadní části *foramen ovale* je vytvořeno chrupavčité *operculum*. To nabývá tvaru podšálku, který svojí konvexitou směřuje lateroventrálně. Je volně zavěšeno v řídkém vazivu *membrana opercularis*.



#### 4. Frontoparietale a parasphenoid



**Obr. 51** *S. holbrooki* stádium 55: Příčný řez v úrovni zadní části palatoquadrata (P). Cp – crista parotica směřuje lateroventrálně

Ve stádiu 57 je vytvořeno párové *frontoparietale* osifikující přímo z vaziva. Mezi jeho oběma částmi je neosifikovaná vazivová část mediální fontanela (Obr.55). *Frontoparietale* zčásti kryje tepnu *a. occipitalis*. *Parasphenoid* je ve stádiu 57 již také vytvořen.

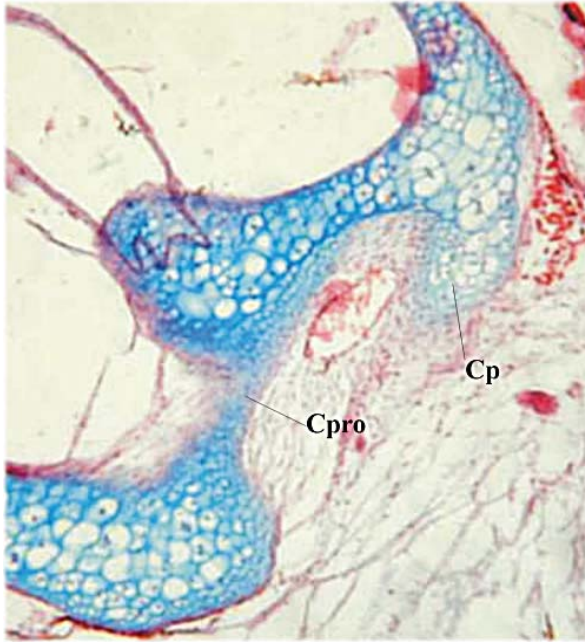
#### Stádium 58

##### 1. Otiko-okcipitální oblast mozkovny

Přední konec chordy zasahuje k úrovni výstupu *n. facialis* z mozkovny.

##### 2. Otická kapsula

Mladá chrupavka kapsul začíná vyžrávat v hyalinní chrupavku. Chrupavčité septum v mediální stěně již odděluje *foramen acusticum anterior* od *foramen acusticum posterior*. Kromě těchto dvou otvorů je vytvořen *foramen acusticum mediale*. V tomto stádiu jsou tedy vytvořeny tři akustické otvory. V bázi kapsuly je stále malá *fissura mesotica* neuzavřená chondrocyty. Tato malá oblast se nachází v úrovni výstupu kořenu *n. facialis* z mozkovny. Roste larvální *crista parotica* a směřuje lateroventrálně. Směrem dozadu se distální konec *crista parotica* ohýbá směrem mediálně (Obr.52) a od jejího okraje vychází ventrálním směrem proud mezenchymatických buněk. *Crista praeopercularis* je spojena



**Obr. 52** *S. holbrooki* stádium 58: Příčný řez zadní částí *crista parotica* (Cp), jejíž distální konec se stáčí směrem ventromediálním. Cpro – *crista praeopercularis*

ve své přední části s *crista parotica*. Ze shluku mezenchymatických buněk, vyběhajících z laterálního okraje báze kapsuly se vytváří chrupavčitý hřeben *crista basalis capsulae oticae* směřující lateroventrálně.

### 3. Plektrální aparát

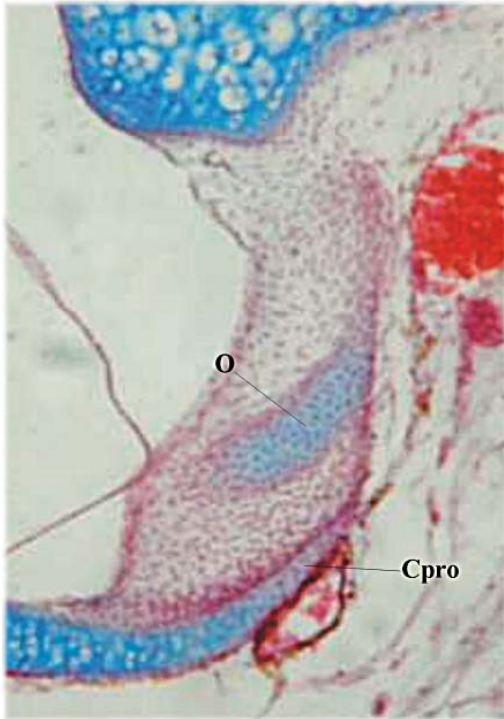
Je vytvořena chrupavčitá *pars interna plectri*, která je spojena sychondrózou s dorzálním



**Obr. 53** *S. holbrooki* stádium 58: Příčný řez v úrovni *foramen ovale*. Je vytvořena chrupavčitá *pars interna plectri* (Pip), sychondroticky spojená s *crista praeopercularis* (Cpro).

okrajem *crista praeopercularis* (Obr.53). *Pars interna plectri* vzniká z materiálu zadní části rudimentálního vazů *ligamentum suspensorio-columellare*.

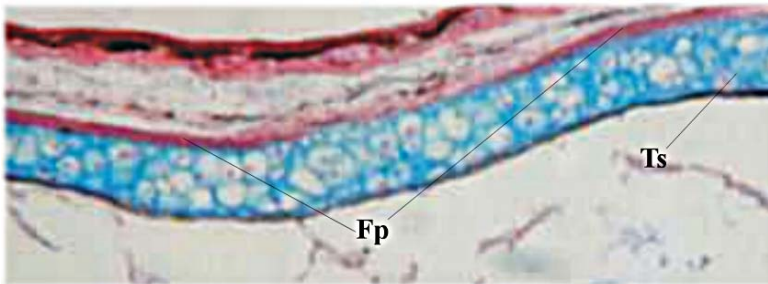
#### 4. Operkulární aparát



**Obr. 54** *S. holbrooki* stádium 58: Příčný řez přední částí operkula (O). Cpro – *crista praeopercularis*

Ve směru dorzoventrálním je protáhlejší než u předchozího stádia. Jeho ventrální část směřuje ventromediálně (Obr.54). Dorzální část je spojena perichondriem s dorzálním okrajem *foramen ovale*. Ventrální část operkula je připojena k ventrálnímu okraji původně primárního *foramen ovale* vazem, jehož konzistence je hustší než okolní vaz *membrana opercularis*. Tento vaz se diferencuje z vazivových buněk *membrana opercularis*. K lateroventrálnímu povrchu zadního konce operkula se upíná *m. opercularis* jdoucí od supraskapuly, jejíž rostrální konec leží nad kapsulou v úrovni *foramen jugulare*.

#### 5. Palatoquadratum



**Obr. 55** *S. holbrooki* stádium 58: Příčný řez frontoparietalem (Fp), které vzniká ze dvou osifikačních center, mezi nimiž leží vazivová fontanella. Ts – *tectum synoticum*

Palatoquadratum je ve své střední části rozděleno na dorzální a ventrální část, přičemž *processus*

*ascendens palatoquadrati* vybíhá z části

dorzální. O něco více dozadu se pak obě části spojují v jeden celek, v jehož zadní části je vytvořen *processus oticus larvalis*.

### Stádium 62 – 63 a 63

#### 1. Otiko-okcipitální oblast mozkovny

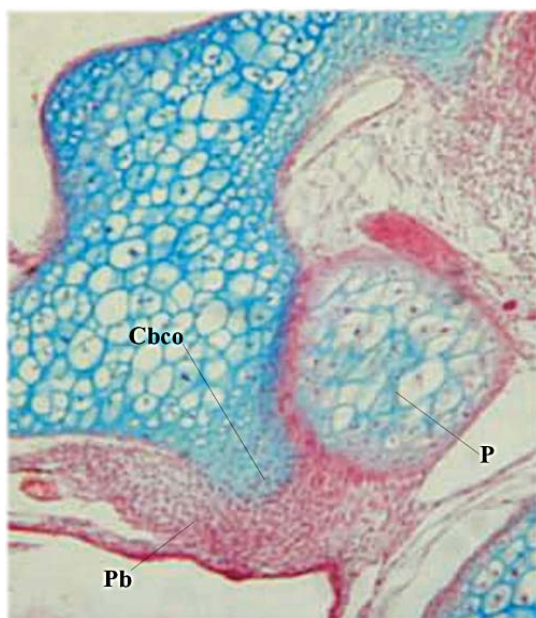
Ve střední části *planum basale* je vyvrálejší chrupavka než v *lamina basalis*. *Pila antotica* se dále redukuje. Rozpouští se téměř úplně chrupavčitá přepážka mezi *foramen*





**Obr. 56.** *S. holbrooki* stádium 63: Příčný řez úrovni dezintegrovaného *processus oticus larvalis*. Cp – definitivní *crista parotica*; P - *palatoquadratum*

## 2. Otická kapsula



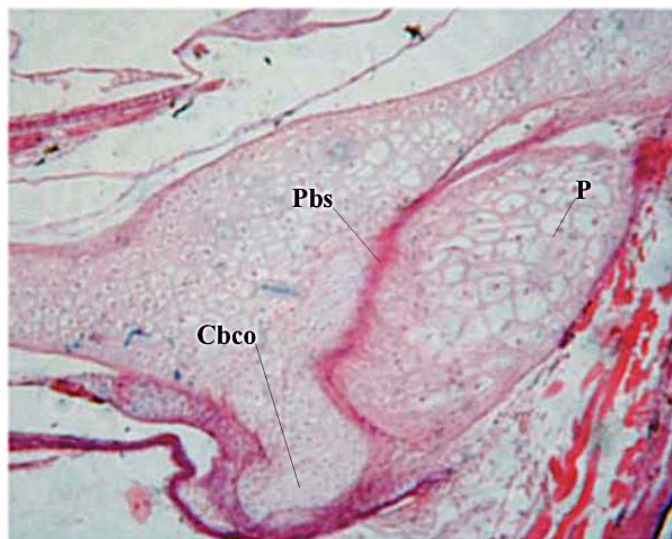
**Obr. 57.** *S. holbrooki* stádium 63: Příčný řez v úrovni zadního konce palatoquadrata (P). Vytváří se *processus basalis palatoquadrati* (Pb) v podobě shluku mezenchymatických buněk, které postupně chondrifikují. Cbco – *crista basalis capsulae oticae*

*oculomotorius* a *foramen caroticum primarum* a zůstává z ní jen malý chrupavčitý element. *Chorda dorsalis* je dále redukována. Její přední konec zasahuje na úroveň *commissura basicapsularis anterior*. V úrovni předního konce chordy se začíná chrupavčité dno mozkovny ztenčovat.

Vytváří se definitivní chrupavčitá *crista parotica* v úrovni před *foramen ovale*. Tvoří se z buněčného materiálu palatoquadrata a je zahnutá ventromediálně. Vzadu se desintegruje larvální část *crista parotica* v mezenchymatické buňky. Některé zůstávají na svém místě a část z nich putuje v podobě proudu podél laterálního povrchu palatoquadrata.



### 3. Plektrální aparát



**Obr. 58** *S. holbrooki* stádium 64: Příčný řez zadní částí palatoquadrata (P), které je těsně za *processus basalis palatoquadrati* spojeno sází kapsuly. Toto spojení se nazývá přídatný bazální spoj (Pbs). Cbco – *crista basalis capsulae oticae*

*Pars interna plectri* roste směrem k dorzálnímu okraji *foramen ovale*. Její dorzální část je pak tvořena mladší chrupavkou, která směrem dozadu přechází v pro-chondroblasty. *Pars interna plectri* je v tomto stádiu v malé míře rotována mediálně.

### 4. Operkulární aparát

*Operculum* je v tomto stádiu mohutnější a na svém průřezu elipsoidní.

### 5. Palatoquadratum

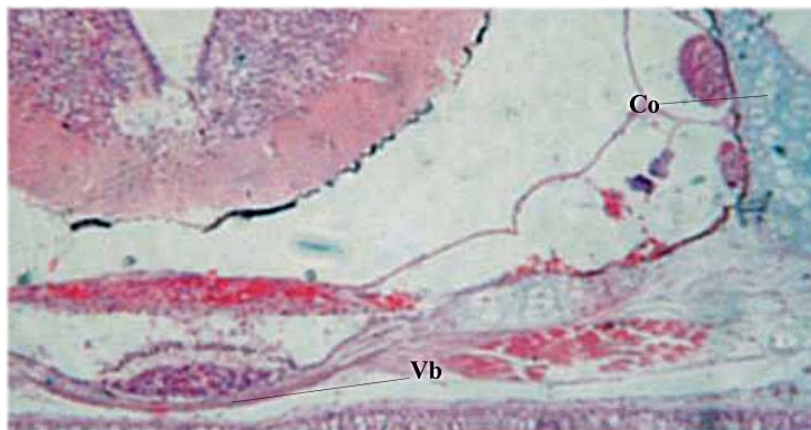


**Obr. 59.** *S. holbrooki* stádium 66: Příčný řez v lebku v úrovni *processus oticus adulti* (Poa). Cp – přední konec definitivní *crista parotica*; P - *palatoquadratum*

Palatoquadratum prochází značnými tvarovými změnami. Na příčném řezu má tvar písmene „C“. Oproti předchozím stádiím jeho okraje směřují mediálně. Více dozadu je uzavřeno a vytváří se v něm jamka (Obr.56). *Processus ascendens palatoquadrati* je zcela rozrušen. *Processus oticus larvalis* je v tomto stádiu taktéž zcela dezintegrován (Obr.56). Začíná se diferencovat *processus basalis palatoquadrati* v podobě rohliovitého shluku mezenchymatických buněk spojených s *crista basalis capsulae oticae* (Obr.57), která je mohutnější než u *P. fuscus*. *Processus basalis*

*palatoquadrati* není ještě spojen s vlastním palatoquadratem.

## 6. Frontoparietale

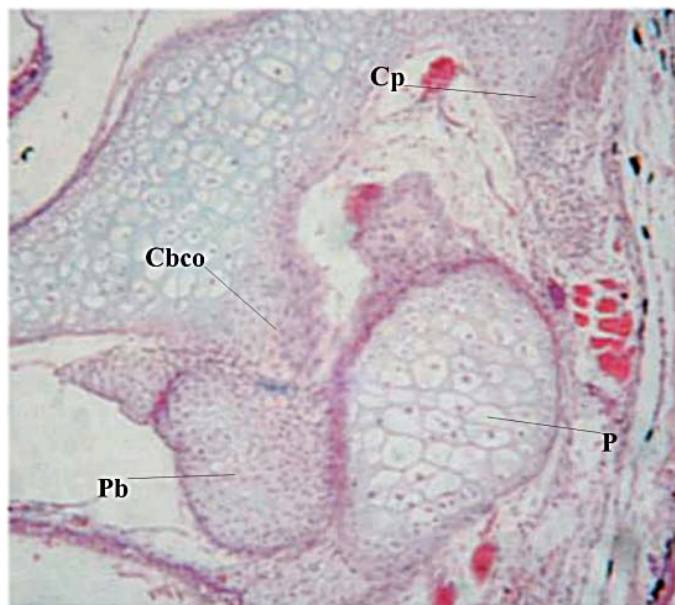


**Obr. 60** *S. holbrooki* stádium 66: Příčný řez lebkou v úrovni těsně před *commisura basicapsularis anterior*. Přední části *planum basale* (Vb) je z velmi tenké chrupavky. Co – *capsula otica* *parietalem*.

Obě kosti dále expandují směrem k mediální linii. Zůstává mezi nimi neosifikovaný vazivový úsek tvořící šev. Tepna *a. occipitalis* je z části uzavřena v kanálku tvořeném *fronto-*

## Stádium 64 a 64-65

### 1. Otiko-okcipitální oblast mozkovny



**Obr. 61** *S. holbrooki* stádium 66: příčný řez lebkou v úrovni zadní části palatoquadrata (P). *Processus basalis palatoquadrati* (Pb) je v těsném kontaktu svou laterální částí s vlastním palatoquadratem. Dorzálně je pak chondroblasty spojen s *crista basalis capsulae oticae* (Cbco). Cp – definitivní *crista parotica*

*Pila antotica* se nadále redukuje. Mizí chrupavčitá přepážka mezi *foramen oculomotorius* a *foramen caroticum primarium*. Okolo zbytku chordy není vytvořena *commissura epichordalis* a její vazivové obaly jsou rozvolněny.

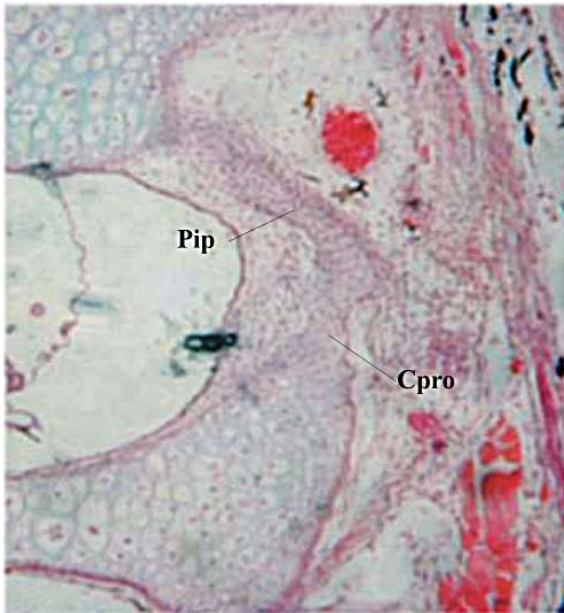
## 2. Otická kapsula



**Obr. 62** *S. holbrooki* stádium 66: Příčný řez lebkou v úrovni foramen ovale. Pmp – *pars media plectri*

Mladá kapsulární chrupavka se postupně mění na hyalinní.

## 3. Operkulární aparát



**Obr. 63** *S. holbrooki* stádium 66: Příčný řez lebkou v úrovni *foramen ovale*. *Pars interna plectri* (Pip) je svým dorzálním koncem mírně rotována mediálně a ventrálně je sychondroticky spojena s *crista praeopercularis* (Cpro).

*Operculum* dále mohutní a vybíhá laterálně ve dva hrboly. Směrem kaudálně se zužuje a svou ventrální částí se vytáčí lateroventrálně.



#### 4. Palatoquadratum



**Obr. 64** *S. holbrooki* stádium 66: Příčný řez lebkou v úrovni *foramen ovale*. O – operculum, jehož laterální povrch vyběhá ve dva hrboly. Th - thymus

chrupavčitý *processus oticus adulti* (Obr.59) z buněk dezintegrovaného *processus oticus larvalis*. Ventrální část palatoquadrata v úrovni *processus oticus adulti* je tvořena hyalinní chrupavkou.

Přeměnou desintegrovaných buněk *processus oticus larvalis* se vytváří chrupavčitý *processus oticus adulti*. *Processus basalis palatoquadrati* je tvořen chondrocyty a je spojen prostřednictvím chondroblastů s *crista basalis capsulae oticae*. *Processus basalis palatoquadrati* není ještě spojen s vlastním palatoquadratem. Bezprostředně za tímto bazálním spojením je vytvořen srůst palatoquadrata s laterální částí *lamina basiotica* zvaný přídatný bazální spoj (Obr.58). Toto spojení je široké a není zprostředkováno výběžky. V těchto stádiích se vytváří

#### Stádium 66

##### 1. Otiko-okcipitální oblast mozkovny

Střední část *planum basale* v úrovni spojení parachordalií s kapsulami je tvořena velmi tenkou chrupavkou (Obr.60). *Chorda dorsalis* je značně redukována a její přední konec začíná v úrovni *foramen jugulare*. Od úrovně *ganglion acusticum* směrem dozadu jsou stále patrné její vazivové zbytky. *Foramen jugulare* se posouvá laterodorzálně k parachordale.

##### 2. Otická kapsula

*Fissura mesotica* se uzavírá chrupavkou. Sekundární báze kapsuly je tak kompletní.

**osifikace:** Kapsuly jsou osifikovány pouze perichondrálně (enchondrální osifikace ještě nejsou přítomny). *Prooticum* a *exoccipitale* nejsou srostlé. Hranici mezi nimi tvoří úroveň akustických otvorů. Neosifikovány zůstávají *crista parotica*, laterální část stěny kapsuly



v úrovni *crista basalis capsulae oticae* a oblast laterální části *lamina basiotica* v úrovni za *foramen ovale*.

### 3. Plektrální aparát

Z proudu buněk které jsou rudimentem zadní části vazů *ligamentum suspensorio-columellare* se vytváří malá chrupavčitá *pars media plectri* (Obr.62), která není v tomto stádiu spojena s *pars interna plectri* (Obr.63).

### 4. Operkulární aparát

Dorzální část operkula je ve tvaru zahroceného hřebene směřujícího rostrokaudálně. Jeho ventrální část je zaoblená (Obr.64).

### 5. Palatoquadratum

*Processus basalis palatoquadrati* je spojen zrajícími chondroblasty s *crista basalis capsulae oticae*. *Palatoquadratum* je na konci metamorfózy v těsném kontaktu s *processus basalis palatoquadrati* (Obr.61).

## Shody a rozdíly ve vývoji anatomických struktur otiko - okcipitální části chondrokrania u *Pelobates fuscus* a *Scaphiopus holbrooki*

### 1. Otiko-okcipitální část mozkovny

#### 1.1. Báze mozkovny

U *P. fuscus* se *condyli occipitales* vytváří ve stádiu 50. U *S. holbrooki* později na začátku metamorfózy ve stádiu 56. Vazivová membrána ve *fenestra hypophysalis* je ve stádiu 53 v parachordální oblasti u obou druhů chondrifikována.

U *P. fuscus* se vytváří *foramen caroticum primarum* ve stádiu 48 a u *S. holbrooki* ve stádiu 50.

#### 1.2. Laterální stěna mozkovny

U *S. holbrooki* je *foramen prooticum* vytvořen již ve stádiu 48, u *P. fuscus* se vytváří uzavřením *fissura prootica* před koncem metamorfózy ve stádiu 65. *Foramen jugulare* je u *P. fuscus* vytvořen ve stádiu 48. Jeho pozice je dorzolaterálně k parachordale. U *S. holbrooki* se na začátku larválního vývoje vytváří *fissura metotica*, která později obliteruje a vzniká *foramen jugulare*. *Fissura metotica* je umístěna laterálně od parachordale, a se vznikem *foramen jugulare* se přesouvá směrem dorzálně do stejné

pozice jako u *P. fuscus*. U obou druhů se ve stádiu 50 *crista occipitalis lateralis* spojuje s *taenia tecti marginalis*. U *P. fuscus* má *crista occipitalis lateralis* atypický tvar v podobě kolmého výběžku z parachordale. Přepážka mezi *foramen caroticum primarum* a *foramen oculomotorium* se rozpouští a oba otvory splývají v jeden. U *P. fuscus* se tento společný otvor vytváří ve stádiu 58 a u *S. holbrooki* až ke konci metamorfózy ve stádiu 64-65.

### 1.3. Dorzální stěna mozkovny

*Tectum synoticum* je vytvořeno u *P. fuscus* ve stádiu 46 a u *S. holbrooki* o něco později ve stádiu 50. Dopředu pak vybíhá v *taenia tecti medialis*.

## 2. Otická kapsula

U *P. fuscus* se objevují během metamorfózy ve stěnách otických kapsul vedle enchondrálních osifikací i dutiny po rozpadu buněk chrupavky. Tyto dutiny se zvětšují a na konci metamorfózy vyplňují téměř celou stěnu otické kapsuly.

### 2.1. Báze otické kapsuly

Báze otické kapsuly je tvořena z chrupavky *lamina basiotica*, která vybíhá laterálně z parachordálií. U *P. fuscus* je báze celá chrupavčitá již ve stádiu 46. U *S. holbrooki* je v bázi prostor *fissura mesotica* vyplněný mezenchymem. Tento mezenchym se začíná ve stádiu 53 měnit v chondroblasty, které dále dozrávají v chondrocyty. K úplné chondrifikaci mezenchymu v bázi kapsuly dochází až na konci metamorfózy ve stádiu 66. *Crista praeopercularis* vzniká u obou druhů ve stádiu 56. *Crista basalis capsulae oticae* vzniká u *P. fuscus* ve stádiu 61 a u *S. holbrooki* ve stádiu 58.

### 2.2. Mediální stěna kapsuly

U *P. fuscus* se vytváří ve stádiu 48 chrupavčitá přepážka oddělující *foramen endolymphaticum* od *foramen acusticum*. U *S. holbrooki* se tato přepážka vytváří ve stádiu 50. *Foramen acusticum* se u obou druhů rozděluje dvěma přepážkami na tři akustické otvory. První otvor, který se oddělí, je *foramen acusticum medius*. U obou druhů k tomu dochází ve stádiu 53. Další dva otvory, *foramen acusticum anterius et posterius*, vznikají u obou druhů ve stádiu 58. *Foramen prilymphaticum* se u obou druhů ve stádiu 56 rozděluje chrupavčitou přepážkou na *foramen perilymphaticum superius et posterius*.

### 2.3. Laterální stěna kapsuly

Larvální *crista parotica* se vytváří u *P. fuscus* ve stádiu 50 a u *S. holbrooki* ve stádiu 48. K dezintegraci larvální *crista parotica* dochází u *P. fuscus* ve stádiu 61 a u *S. holbrooki* je tento rozpad patrný ve stádiu 63. Definitivní *crista parotica* se vytváří u *P. fuscus* ve stádiu 65 a u *S. holbrooki* ve stádiu 63.

## 2.4. Dorzální stěna kapsuly

Dorzální stěna kapsuly je od začátku mého sledování chrupavčitá. U *P. fuscus* to je od 46. stádia a u *S. holbrooki* od 48. stádia.

## 2.5. Polokruhové kanálky

U *P. fuscus* ve stádiu 46 jsou vytvořeny *canalis semicircularis anterior* a *canalis semicircularis posterior*. *Canalis semicircularis lateralis* se vytváří ve stádiu 48. U *S. holbrooki* je ve stádiu 48 vytvořen *canalis semicircularis anterior* a *canalis semicircularis lateralis*. Ve stádiu 50 pak vzniká *canalis semicircularis posterior*.

## 2.6. Prooticum a exoccipitale

Perichondrální osifikace otické kapsuly v podobě prootika a exoccipitale se objevují u *P. fuscus* ve stádiu 54 a u *S. holbrooki* ve stádiu 55. U *P. fuscus* dochází uvnitř stěn kapsuly od stádia 58 kromě vytváření dutin také enchondrální osifikaci. Během metamorfózy dochází k masívní resorpci chrupavky ve stěnách otické kapsuly, což je doprovázeno akcelerací perichondrální osifikace v celé oblasti. U *S. holbrooki* je kost na povrchu kapsul na konci metamorfózy v podobě velmi tenké lamely, kdežto u *P. fuscus* je *prooticum* a *exoccipitale* značné tloušťky.

## 3. Plektrální aparát

Mezenchymatický základ *pars interna plectri* je u *P. fuscus* patrný ve stádiu 56. U *S. holbrooki* je *pars interna plectri* viditelná jako malý chrupavčitý element synchondroticky spojený s *crista praeopercularis* od stádia 58. Chrupavčitá *pars media plectri* je viditelná u *P. fuscus* od stádia 64. Je synchondroticky spojená s *pars interna plectri* a ve stádiu 65 perichondrálně osifikuje. U *S. holbrooki* vzniká *pars media plectri* ve stádiu 66. Je chrupavčitá a není spojená s *pars interna plectri*. U obou druhů je patrný vznik plektrálního aparátu ze zadního konce rudimentálního vazy *ligamentum suspensorio-columellare*, který se jeví jako proud vazivových buněk vybíhající lateroventrálně z *membrana opercularis*. Zbytek tohoto vazy se objevuje těsně před vznikem *pars interna plectri*.

## 4. Opekulární aparát

*Operculum* vzniká u *P. fuscus* ve stádiu 53 a u *S. holbrooki* je viditelné od stádia 56-57. *M. opercularis* vzniká u obou druhů ve stádiu 58. *Suprascapula*, ke které se *m. opercularis* upíná vzniká u *P. fuscus* ve stádiu 56 a u *S. holbrooki* je patrná od stádia 58.

## 5. Palatoquadratum

### 5.1. Výběžky a kontakty palatoquadrata s mozkovnou a otickou kapsulou

U *S. holbrooki* je od stádia 48 palatoquadratum připojeno k bázi otické kapsuly. Jedná se o kontakt, popřípadě u některých jedinců o srůst. Těsně před tímto kontaktem vychází z ganglion *Gasseri* dorzolaterálně nerv *truncus maxillo-mandibularis V*. Tento spoj u *P. fuscus* nevzniká. *Processus ascendens palatoquadrati* je vytvořen u obou druhů od mnou zkoumaných nejranějších stádií. U *P. fuscus* se ve stádiu 56 začíná redukovat, a ve stádiu 57 zaniká u *S. holbrooki* je ve stádiu 58 stále vytvořen a ve stádiu 62-63 je zcela dezintegrovan. *Processus oticus larvalis* vzniká u *P. fuscus* ve stádiu 50 a u *S. holbrooki* ve stádiu 48. Na začátku metamorfózy se začíná tento výběžek rozpadat a ve stádiu 63 je u obou druhů zcela dezintegrovan v jednotlivé mezenchymatické buňky, které zčásti setrvávají na místě a zčásti putují v proudu podél vnějšího povrchu palatoquadrata. *Processus oticus adulti* se vytváří u obou druhů ve stádiích 64-65 z buněk dezintegrovaného *processus oticus larvalis*. *Processus basalis palatoquadrati* vzniká jako shluk mezenchymatických buněk ventromediálně k palatoquadratu u *P. fuscus* ve stádiu 61 a u *S. holbrooki* je patrný od stádia 63. Postupně chondrifikuje a synchronoticky se spojuje s *crista basalis capsulae oticae*. Na konci metamorfózy je u *P. fuscus* *processus basalis palatoquadrati* synchronoticky spojen s vlastním palatoquadratem. U *S. holbrooki* není ještě toto synchronotické spojení vytvořeno. U *S. holbrooki* se ve stádiu 64 vytváří těsně za *processus basalis palatoquadrati* přídatný bazální spoj palatoquadrata s bází kapsuly. U *P. fuscus* se toto přídatné spojení zadního konce palatoquadrata s laterálním koncem *lamina basiotica* nevytváří.

### 6. Frontoparietale

Frontoparietale vzniká u *P. fuscus* ve stádiu 56 ze tří osifikačních center. U *S. holbrooki* ve stádiu 57 ze dvou osifikačních center. U *P. fuscus* je vytvořeno v podobě jedné kosti a u *S. holbrooki* v podobě párové kosti. Ta je uprostřed spojena švem.

### 7. Parasphenoid

Parasfenoid vzniká u *P. fuscus* ve stádiu 56 a u *S. holbrooki* ve stádiu 57.

### 8. Suprascapula

*Suprascapula* vzniká u *P. fuscus* ve stádiu 56 a u *S. holbrooki* je viditelná od stádia 58.



## DISKUZE

### Vývoj anatomických struktur endokrania v parachordální oblasti lebky žab

#### 1. Otiko-okcipitální oblast mozkovny

##### 1.1. Báze mozkovny

Základ báze mozkovny v otické oblasti lebky tvoří párová chrupavčitá parachordalia ve tvaru tyčinek ležících podél chordy (Kardong, 1995). Před parachordaliemi je další pár tyčinkovitých chrupavek zvaných trabekuly (*trabeculae posteriores*) (Reiss, 1997), ležících pod přední částí mozku (prosencephalon). Parachordalia jsou původem z mezodermy (Reiss, 1997). Parachordalia se na svém rostrálním konci spojují jedno s druhým prostřednictvím chrupavky *cartilago acrochordalis*. Ta leží těsně před předním koncem chordy (Reiss, 1997). *Trabeculae posteriores* jsou spojeny svými zadními konci s *cartilago acrochordalis*. *Trabeculae posteriores* jsou ve své zadní části spojeny a vytváří tak plošku *planum trabeculae posticum* (Plasota, 1974b). *Cartilago acrochordalis* a *planum trabeculae posticum* vytváří dohromady chrupavčitou bázi lebky, kterou Gaupp (1892) nazval *planum basale*. *Planum basale* tvoří zadní hranici otvoru *fenestra hypophysalis*, neboli podle Sokola (1981) *fenestra basicranialis*, který je vytvořen v bázi lebky. Jeho laterální hranice tvoří *trabeculae posteriores* (Truebová a Hanken, 1992). V dalším vývoji dochází k chondrifikaci okrajů vazivové membrány ve *fenestra hypophysalis* (Plasota 1974b uvádí, že trabekuly rostou mediálně). *Fenestra hypophysalis* tak obliteruje a na jeho místě zůstává malý otvor (Plasota, 1974b), který se později uzavírá chrupavkou. Vzniká tak chrupavčitá ploška nazývaná *basis crani*, vybíhající od *solum nasi*. Je tenká a vzadu splývá s *planum basale* (Sokol, 1981). Hranice mezi *basis cranii* a *planum basale* je vymezena párovým otvorem *foramen caroticum primarium*, kterým prochází *arteria carotis interna* (Sokol, 1981). Na začátku larválního vývoje je vytvořen mezi zadním koncem parachordale a chordou zářez zvaný *incisura occipitalis*. Ta se později, se vznikem okcipitálních kondylů, uzavírá (Trbušek, 2002). Parachordální chrupavky jsou ve své ventrální části pod chordou spojeny prostřednictvím *commisura hypochordalis*. Tato struktura je pro žáby charakteristická (Sokol, 1974). Nachází se i u primitivního rodu *Leiopelma* (Stephenson, 1951). Shora jsou parachordalia spojena prostřednictvím *commisura epichordalis* (Trbušek, 2002). *Commisura hypochordalis* zasahuje více dozadu než *commisura epichordalis*.

## 1.2. Laterální stěna mozkovny

Laterální stěna mozkovny je s výjimkou některých buněk *pila metoptica*, které jsou původem z neurální lišty, původem z mezodermu (Reiss, 1997). Zadní konec trabekuly vyběhá v dorzální chrupavčitý výběžek *pila antotica* (Plasota, 1974b). Rostrálně vyběhá trabecula v *pila preoptica* (Reiss, 1997). Dorzálně k těmto výběžkům trabekuly vzniká chrupavka *cartilago orbitalis*. Plasota (1974b) popisuje vznik párové *cartilago orbitalis* z pojivové tkáně membrány tvořící laterální stěnu mozkovny. Tato chrupavka je spojena svým rostrálním koncem s *pila preoptica* a kaudálním koncem s *pila antotica* (Reiss, 1997). Sokol (1981) považuje *pila antotica* za součást *cartilago orbitalis*. *Pila preoptica*, *pila antotica* a *cartilago orbitalis* vymezují otvor, jímž prochází *n. opticus*, *n. oculomotorius* a *a. ophthalmica* (Reiss, 1997). Později se tento velký otvor rozděluje chrupavčitou přepážkou zvanou *pila metoptica* na malý otvor *foramen opticum*, jímž prochází *n. opticus* a velký otvor *foramen oculomotorius*, skrz který prochází *n. oculomotorius* a *a. ophthalmica* (Reiss, 1997). *Pila antotica* tvoří přední okraj *foramen prooticum* (Sokol, 1981). Reiss (1997) popisuje u *Ascaphus truei* mezenchymatický výběžek jdoucí ze zadního konce *cartilago orbitalis* směrem ke *cupula anterior* otické kapsuly. Stadtmüller (1936) nazývá tento výběžek *taenia tecti marginalis*. Ten během ontogenetického vývoje chondrifikuje a spojuje *cartilago orbitalis* s otickou kapsulou. Reiss (1997) nazývá tento výběžek *taenia marginalis*. *Taenia tecti marginalis* tvoří dorsální okraj *foramen prooticum*. Stejně spojení *cartilago orbitalis* s otickou kapsulou jsem našel u *Scaphiopus holbrooki*. Hall a Larsen (1998) popsali spojení *cartilago orbitalis*, prostřednictvím *taenia tecti marginalis*, s předním koncem otické kapsuly u příbuzného druhu *Scaphiopus intermontanus*. U *Pelobates fuscus* se přední část *taenia tecti marginalis*, spojující *cartilago orbitalis* s přední částí otické kapsuly nevytváří. *Foramen prooticum* tak zůstává u tohoto druhu dorzálně otevřený, stejně jako u Dendrobatidae (Hass, 1995). Takto dorzálně otevřený *foramen prooticum* je výsledkem paedomorfózy typu neotenie (Hass, 1995), při které daná struktura zůstává v larvální podobě i u adultů a dále se již nevyvíjí. Stejně dorzálně otevřený *foramen prooticum* u *P. fuscus* popisuje Plasota (1974b). Sokol (1981) popisuje u *Pelodytes punctatus* otvor v *taenia tecti marginalis* pro průchod *n. trochlearis*. U discoglossoidní linie, do níž patří druhy jako jsou *Ascaphus truei* (Reiss, 1997) a *Discoglossus pictus* (Ramaswami, 1942; Trbušek, 2002), je přítomna komisura, oddělující *foramen prooticum* od *foramen facialis*, zvaná *commissura facialis*. Ta odděluje *ganglion Gasseri* od *ganglion geniculatum*. U těchto zástupců

prochází skrz *foramen prooticum n. trigeminus*, *n. abducens* a anterodorzální nervy laterální linie (Schlosser a Roth, 1995; Schlosser a Roth, 1997a, 1997b; Reiss, 1997). U Pelobatoidea a Neobatrachia jsou *ganglion Gasseri* a *ganglion geniculatum* spojená. Nejsou rozdělená prefaciální komisurou (Sokol, 1981). Mezi zástupce s tímto ganglionickým komplexem patří *Rana temporaria* (Stadtmüller, 1936), *Pelodytes punctatus* (Sokol, 1981), *Pelobates fuscus*, *Scaphiopus holbrooki*. Oddělená trigeminofaciální ganglia jsou primitivním vzorem. To ale neznamená, že Pelobatoidea nejsou primitivní žáby. Znamená to jen, že náleží již do fylogenetické radiace vedoucí k Neobatrachia (Sokol, 1981). Na začátku larválního vývoje popisuje Trbušek (2002) diferenciaci *fissura metotica* a z ní posléze vzniklého *foramen jugulare*. *Fissura metotica* je více protáhlá než *foramen jugulare*. *Foramen jugulare* se začíná diferencovat na začátku larválního období v podobě perforace lokalizované na laterálním okraji dna mozkovny. Jeho dorzomediální okraj tvoří *crista occipitalis lateralis*. Tímto otvorem opouští mozkovnu společný kmen *n. glossopharyngeus* a *n. vagus*. Později, na konci metamorfózy, do tohoto otvoru zasahuje i *saccus perilymphaticus* (Trbušek, 2002). Tento otvor je vytvořen kaudálně od perilymfatických otvorů (Reiss, 1997). Pozice *foramen jugulare* je od svého vzniku laterodorzálně ke dnu mozkovny, zatímco u *Discoglossus pictus* popisuje Trbušek (2002) jeho pozici laterálně vůči dnu mozkovny. U *Scaphiopus holbrooki* se *foramen jugulare* vytváří ve stejné pozici jako u *Discoglossus pictus*, ale během metamorfózy se přesouvá do pozice laterodorzálně ke dnu mozkovny. Poloha *foramen jugulare* je tak na konci metamorfózy u *P. fuscus* a *S. holbrooki* stejná.

### 1.3. Dorzální stěna mozkovny

Obě otické kapsuly jsou navzájem spojeny chrupavčítým přemostěním zvaným *tectum synoticum* (Gaupp, 1892). Stadtmüller (1936) nazval tuto část *tectum posterius*. *Tectum posterius* však neexistuje jako samostatná část dorzální střechy mozkovny, ale jedná se pouze o synonymii. Gaupp (1892) popsal jeho vznik nezávisle na otických kapsulách, s jejichž mediálními výběžky zvanými *taenia tecti marginalis* se později synchondroticky spojuje. Dopředu vybíhá *tectum synoticum* v *taenia tecti medialis* (Stadtmüller, 1936), Ramaswami (1940) popisuje tuto strukturu u *Uperodon systoma* jako *tectum medium*. *Taenia tecti medialis* se vepředu spojuje s laterální stěnou mozkovny prostřednictvím *taenia tecti transversalis* (Stadtmüller, 1936). Plasota (1974b) nazývá tuto část střechy mozkovny *tectum transversum*. Mezi *tectum synoticum*, *taenia tecti marginalis*, *taenia tecti medialis* a *tectum transversum* je vazivová *fontanella parietalis* (Plasota, 1974b).

## 2. Otická kapsula

Statoakustický aparát se embryonálně zakládá z epidermální plakody, ležící laterálně od zadního mozku. Plakoda se zanořuje a vytváří váček statocytu (=otocysta) vyplněný tekutinou (Kent, 1987). Nieuwkoop a Faber (1967) popisují vznik otické kapsuly kumulací mezenchymatických buněk podél báze, přední a zadní stěny otocysty. Otocysta podle nich tuto kumulaci indukuje. Otická kapsula se u všech žab na svém počátku vývoje skládá ze tří částí: z přední části zvané *cupula anterior*, zadní části *cupula posterior* a báze kapsuly (Nieuwkoop a Faber, 1967). Báze obou kupul jsou ploché a široké, zatímco jejich apikální konce jsou úzké (Nieuwkoop a Faber, 1967).

### 2.1. Báze otické kapsuly

Mezenchymatické buňky vybíhají laterálně z parachordale a kondenzují podél ventrolaterálního povrchu otocysty (Gaupp, 1892; Reiss, 1997; Trbušek, 2002). Vytváří se tak mezenchymatický prekurzor *lamina basiotica* (Reiss, 1997), který postupně chondrifikuje. Podle Gauppa (1892) se *lamina basiotica* vytváří jako laterální chrupavčitý výběžek parachordale. De Beer (1937) uvádí vznik chrupavčité kapsulární báze ze samostatného chondrifikačního centra. Van Seters (1922) uvádí u *Alytes* vznik báze ze dvou samostatných chondrifikačních center. V bázi kapsuly se nachází velký *otvor fenestra basicapsularis* (Stadtmüller, 1936). Jeho okraje chondrifikují a vzniká primární *foramen ovale* (de Beer, 1937). Primární stěna báze kapsuly je tedy vazivová (Pusey, 1943) a chrupavka je sekundární stěnou kapsulární báze (Stadtmüller, 1936). Podle Stephensona (1951) u rodu *Leiopelma* vzniká *lamina basiotica* z basitrabekuly a postpalatina. Stephenson (1951) mylně uvedl, že primární báze kapsuly je též chrupavčitá. *Lamina basiotica* je připojena zprvu vazivovými, později chrupavčitými komisurami k parachordale (de Beer, 1937). Přední část báze kapsuly je spojena s parachordale prostřednictvím *commissura basicapsularis anterior* (de Beer, 1937; Plasota, 1974b). Reiss (1997) ji nazval *commissura mesotica anterior*. Zadní část báze kapsuly je napojena na parachordale prostřednictvím *commissura basicapsularis posterior* (Plasota, 1974b). Reiss (1997) ji nazval *commissura mesotica posterior*. Lynn (1942) popisuje tyto komisury jako výběžky parachordale. Mezi *lamina basiotica*, *commissura basiotica anterior* a parachordale je vazivová část neuzavřená chrupavkou, zvaná *fissura mesotica* (Reiss, 1997). Tu jsem u *Pelobates fuscus* nepozoroval. U *Scaphiopus holbrooki* se *fissura mesotica* uzavírá na konci metamorfózy. Laterálně je *lamina basiotica* oddělena od vlastní otické kapsuly otvorem *foramen ovale* (Stadtmüller, 1936).



## 2.2. Mediální stěna otické kapsuly

Mediální stěna je na začátku svého vývoje vazivová. Během ontogenetického vývoje postupně až na otvory pro průchod *n. vestibulo-cochlearis*, *ductus endolymphaticus* a *ductus perilymphaticus* chondrifikuje (Stadtmüller, 1936). De Beer (1937) popsal, že mediální stěna u *Alytes* nechondrifikuje a zůstává vazivová. Van Seters (1922) ale u *Alytes* naopak popisuje vznik chrupavčité mediální stěny. V její přední části je společný otvor pro průchod *ductus endolymphaticus* a *n. vestibulo-cochlearis*. Ten se později rozděluje proužkem chrupavky jdoucím od dorzálního ke kaudálnímu okraji (Stadtmüller, 1936). Tuto chrupavčitou přepážku popsal Gaupp (1892) jako laterální rozšíření parachordale. Rozdělením otvoru vznikají otvory dva: posterodorzálně ležící *foramen endolymphaticum* pro průchod *ductus endolymphaticus* a anteroventrálně ležící *foramen acusticum* (Stadtmüller, 1936). *Foramen acusticum* je většinou rozdělen chrupavčitými přepážkami na dva nebo tři otvory. Jeden nerozdělený *foramen acusticum* je u rodu *Hemissus* (de Villiers, 1931a ex Plasota, 1974b). Dva akustické otvory (*foramen acusticum anterius* a *foramen acusticum posterius*) jsou u *Xenopus* (Stadtmüller, 1936; Nieuwkoop a Faber, 1967), *Pelodytes* (Sokol, 1981), *Rana* (de Beer, 1937) a *Heleophryne* (van der Westhuizen, 1961). Tři akustické otvory (*foramen acusticum anterius*, *foramen acusticum medius* a *foramen acusticum posterius*) mají *Leiopelma* (Stephenson, 1951; Pusey, 1938), *Discoglossus* (Stadtmüller, 1936), *Ascaphus* (Pusey, 1838), *Bombina* (Ramaswami, 1942), *Alytes* (Ramaswami, 1942), *Bufo* (Stadtmüller, 1936; Ecke, 1935), Dendrobatidae (Hass, 1995), *Hyla* (Stadtmüller, 1936), *Pelobates* (Stadtmüller, 1936; Plasota, 1974). Roček (1981) popisuje u *Pelobates fuscus* jeden *foramen acusticum*. U mnou sledovaných starších larválních a metamorfujících exemplářů jsem našel tři akustické otvory. U *Scaphiopus holbrooki* jsem našel taktéž tři akustické otvory. V zadní části mediální stěny je otvor *foramen perilymphaticum* pro prostup *ductus perilymphaticus* (de Beer, 1937; Fritzsche a Wakeová, 1988). *Foramen perilymphaticum* se může rozdělit chrupavkou na *foramen perilymphaticum superius et inferius*. Otvorem *foramen perilymphaticum superius* prochází *ductus perilymphaticus superior*, který opouští otickou kapsulu a jde do mozkovny. Skrz *foramen perilymphaticum inferius* jde *ductus perilymphaticus inferior*, který rovněž opouští prostor otické kapsuly a jde do *saccus perilymphaticus*. *Saccus perilymphaticus* je umístěn v oblasti *fissura metotica*, v pozdějším vývoji nazývané *foramen jugulare*, korespondujícího s *recessus scalae tympani* u vyšších tetrapodů (de Beer, 1937) *Saccus perilymphaticus* je shora kryt chrupavkou *taenia tecti*

*marginalis* (Stephenson, 1951). *Saccus perilymphaticus* je spojen s *ductus perilymphaticus superior* v kraniální dutině prostřednictvím *canalis perilymphaticus anastomoticus*, který prochází skrze *fissura metotica*. *Canalis perilymphaticus anastomoticus* je oddělen od *n. glossopharyngeus et vagus* pruhem chrupavky, jdoucího od okraje parachordale ke stěně otické kapsuly. Ve *fissura metotica* se tak mohou vytvářet dva otvory: přední *foramen perilymphaticum accesorius* pro vstup *ductus perilymphaticus accesorius* a zadní *foramen jugularis* pro vstup *nn. glossopharyngeus et vagus* (de Beer, 1937). *Foramen perilymphaticum accesorius* chybí například u *Discoglossus pictus* (Trbušek, 2002), nebo u mnou zkoumaných *Pelobates fuscus* a *Scaphiopus holbrooki*. Haas (1995) popsal nepřítomnost *foramen perilymphaticum accesorius* u Dendrobatidae, stejně jako u mnoha zástupců Bufonidae. *Foramen perilymphaticum inferius* se otvírá v oblasti *foramen jugulare* (de Beer, 1937). Na konci larválního období do *foramen jugulare* zasahuje u *Discoglossus pictus* (Trbušek, 2002) a mnou zkoumaných blatnicovitých *saccus perilymphaticus*. Přítomnost dvou perilymfatických otvorů závisí na morfologii *recessus partis basilaris* (de Beer, 1937). U pipy je *recessus* málo vyvinut a proto má jen jeden *foramen perilymphaticum (superius)*. Ten je podle de Beera (1937) evolučně starší.

### 2.3. Dorzální stěna otické kapsuly

Podle Trbuška (2002) chondrifikuje dorzální stěna na začátku larválního období. Později mediálním směrem vybíhá v chrupavčitý hřeben *taenia tecti marginalis*, který se spojuje s chrupavčítým *tectum synoticum* (Plasota, 1974b). V bázi tohoto hřebenu je mělký žlábek *sulcus occipitalis* (Trbušek, 2002), v kterém leží *a. occipitalis*. Tato arterie se později, na začátku metamorfózy, u *P. fuscus* a *S. holbrooki* uzavírá do kanálku tvořeného laterokaudální částí frontoparietale. Stejný kanálek ve *frontoparietale* pozoroval Roček (1981) u *P. fuscus* a Trbušek (2002) u *Discoglossus pictus*. Během utváření polokruhových kanálků dorzální stěna v jejich místě mohutní a nad *canalis semicircularis anterior* vzniká *prominentia ducti semicircularis anterior*. Nad *canalis semicircularis posterior* to je *prominentia ducti semicircularis posterior* (Roček, 1981). Roček (1981) popisuje u *P. fuscus* hřeben *crista frontoparietalis* jdoucí v rostrokaudálním směru přes dorzální stěnu kapsuly, který se připojuje ke krátkému hřebeni *crista frontoparietalis posterior* jdoucím ve směru kaudolaterálním. U mnou pozorovaných jedinců *P. fuscus* a *S. holbrooki* jsem nenašel zřetelně odlišitelné ztlustěliny dorzální stěny kapsuly, které by napovídaly o existenci *crista frontoparietalis* a *crista frontoparietalis posterior*.

#### 2.4. Laterální stěna otické kapsuly

Laterální stěna otické kapsuly je oddělena od báze kapsuly velkým otvorem *foramen ovale* (Parker, 1871 ex Plasota, 1974b; Parker a Bettany, 1877). Laterální stěna tak tvoří jeho dorzální okraj. V místě *canalis semicircularis lateralis* během larválního vývoje vzniká *prominentia ducti semicircularis lateralis*. Tento val roste laterálně a vzniká larvální *crista parotica*, která je tvořena mladší chrupavkou, než zbylá část laterální stěny kapsuly (van der Westhuizen, 1961). Larvální *crista parotica* je tedy původem z materiálu otické kapsuly a není od ní oddělena perichondriem (van der Westhuizen, 1961). Z toho je patrné, že larvální *crista parotica* je homologická s *prominentia ductus semicircularis lateralis*. Se vznikem *crista parotica* souvisí vytvoření prostoru zvaného *fossa fenestrae vestibuli* nad *foramen ovale* (Stadtmüller, 1936). V průběhu metamorfózy dochází v době dezintegrace *processus oticus larvalis* také k rozpadu larvální *crista parotica* ve směru rostrokaudálním (van der Westhuizen, 1961). Na jejím místě se z buněk rozpadlého *processus oticus larvalis* a tedy z materiálu nejspíš kombinovaného původu (z kapsuly a palatoquadrata) vytváří definitivní chrupavčitá *crista parotica* nahrazující larvální *crista parotica* (van der Westhuizen, 1961). U mnou sledovaných druhů jsem pozoroval odlišný tvar definitivní *crista parotica* oproti larvální *crista parotica*, která u *P. fuscus* směřuje více laterálně (larvální *crista parotica* směřuje ventrolaterálně) a u *S. holbrooki* ventromediálně (larvální *crista parotica* směřuje lateroventrálně). Definitivní *crista parotica* je spojena chrupavčitou lištou, tvořící přední okraj *foramen ovale*, s předním okrajem *crista praeopercularis* (van der Westhuizen, 1961).

#### 2.5. Polokruhové kanálky

De Beer (1937) popisuje vznik *canalis semicircularis anterior*, *canalis semicircularis posterior* a *canalis semicircularis lateralis* tvorbou sept. Septum polokruhového kanálku vzniká spojením dvou výběžků vybíhajících proti sobě. *Canalis semicircularis anterior* a *canalis semicircularis lateralis* podle Reisse (1997) u *Ascaphus truei* vznikají dříve, než *canalis semicircularis posterior*. U *P. fuscus* Roček (1981) popisuje absenci *canalis semicircularis posterior*. U mnou pozorovaných jedinců v době vzniku *canalis semicircularis anterior* vzniká i *canalis semicircularis posterior*, který později zaniká. *Canalis semicircularis lateralis* vzniká jako poslední. *Ductus semicircularis posterior* je pak uložen v *recessus posterior vestibuli* a není uzavřen v chrupavčitém kanálku (Roček, 1981). U *Scaphiopus holbrooki* se vyvíjí všechny tři polokruhové kanálky,

ale stejně jako popisuje Reiss (1997) jako první vznikají *canalis semicircularis anterior* a *canalis semicircularis lateralis*. *Canalis semicircularis posterior* vzniká jako poslední.

## 2.6. Osifikace otické kapsuly

Na konci larválního období či na začátku metamorfózy začíná perichondrálně osifikovat otická kapsula. Truebová a Hanken (1992) popisují u *Xenopus laevis* dvě osifikační centra. Z prvního, které u *Xenopus laevis* vzniká dříve se rozrůstá v oblasti occipitálního oblouku kost *exoccipitale*. V přední části kapsuly vzniká *prooticum* (Truebová a Hanken, 1992). *Exoccipitale* začíná osifikovat blízko budoucího synostotického spojení s prootikem. Toto spojení vzniká až u adultů (Truebová, 1966). *Prooticum* začíná osifikovat v mediální stěně otické kapsuly. Tato osifikace se pak šíří laterálně. *Exoccipitale* s prootikem vytváří laterokaudální část mozkovny a větší část povrchu otické kapsuly (Truebová a Hanken, 1992). Někdy zůstávají *exoccipitale* s prootikem odděleny i u adultů (de Sa a Truebová, 1991). Trbušek (2002) popsal u *Discoglossus pictus* perichondrální osifikaci v podobě prootika a *exoccipitale*, která není po metamorfóze ještě u konce svého vývoje. Stejná situace je u *Scaphiopus holbrooki*. U *Pelobates fuscus* dochází k akceleraci perichondrální osifikace již během metamorfózy. Další typ osifikace vyskytující se u žab je enchondrální osifikace. Trbušek (2002) popisuje její vznik u *Discoglossus pictus* až po metamorfóze. U čerstvě metamorfovaných *Scaphiopus holbrooki* jsem ještě enchondrální osifikaci nepozoroval, kdežto u *Pelobates fuscus* dochází vedle masivní resorpce chrupavky otického pouzdra také k enchondrální osifikaci již v průběhu metamorfózy.

## 3. Středoušní aparát

### 3.1. Plectrum, operculum a annulus tympanicus

Sluchová kůstka *plectrum*, nebo-li *columella auris* se ve své neredukované formě skládá ze tří částí: **1.** část přiléhající k *membrana opercularis* – Parker (1871 ex Plasota, 1974b) ji nazývá „interstapediale“, Gaupp (1892) *pars interna plectri*, *pars interna columellae*, nebo *pseudoperculum*, Kingsbury a Reed (1909) „fenestral plate“ a Tumarkin (1955 ex Plasota, 1974b) *otostapes*. **2.** prostřední část plektra nazývá Parker (1871 ex Plasota, 1974b) *mediostapediale*, Gaupp (1892) *pars media plectri*, *pars media columellae* a *pars ossea*, Tumarkin (1955 ex Plasota, 1974b) *mediostapes*. **3.** část opírající se o *membrana tympanica* nazývá Parker (1871 ex Plasota, 1974b) *extrastapediale*, Gaupp (1892) *pars externa plectri*, *pars externa columellae* a *extracolumella*, de Beer (1937) *hyostapes*.

*Plectrum* je složeného původu. Villy (1890) a Kingsbury a Reed (1909) popisuje vznik jeho proximální části *pars interna plectri* z vazivové *membrana opercularis* napnuté



ve *foramen ovale*. Trbušek (2002) popisuje vznik *pars interna plectri* u *Discoglossus pictus* chondrifikací zadní části neredukovaného vazy *ligamentum suspensorio columellare*, který splývá s *membrana opercularis*. U mnou pozorovaných *P. fuscus* a *S. holbrooki* se na začátku metamorfózy těsně před vznikem *pars interna plectri* objevuje rudiment *ligamentum suspensorio-columellare* v podobě proudu vazivových buněk spojených s *membrana opercularis*. Tento rudiment vazy jde lateroventrálně a záhy v něm chondrifikuje *pars interna plectri*. Vznik *pars media plectri* popisuje Villy (1890) jako výrůstek *pars interna plectri*. Dombrovskij (1917 ex Plasota, 1974b) popisuje u *Pelobates fuscus* *pars media plectri* jako element, který se s *pars interna plectri* synchondroticky spojuje. U mnou sledovaných *P. fuscus* jsem našel patrnou srůstovou zónu, vyznačující se histologicky odlišitelnou mladší chrupavkou. To potvrzuje nález nesrostlých částí plektra *pars interna plectri* a *pars media plectri* u mnou sledovaných *S. holbrooki*. Trbušek (2002) popisuje vznik tohoto elementu ze samostatného chondrifikačního centra vzniklého ve vazy *ligamentum suspensorio-columellare*. U *Pelobates fuscus* a *Scaphiopus holbrooki* jsem pozoroval těsně před vznikem *pars media plectri* vznik rostrálnější části rudimentálního vazy *ligamentum suspensorio-columellare* spojeného s *pars interna plectri*. *Pars media plectri* v něm záhy vzniká ze samostatného chondrifikačního centra stejně jako u *Discoglossus pictus* (Trbušek, 2002). *Pars interna plectri* a *pars media plectri* jsou tedy stejného původu z materiálu vazy *ligamentum suspensorio-columellare*. Nejčastěji používaná a mylná interpretace vzniku *pars interna plectri* a *pars media plectri* je dána redukcí vazy *ligamentum suspensorio-columellare* u modernějších druhů žab, který pak působí dojmem proudu buněk vznikajícího z řídkého vaziva *membrana opercularis*. Marec (1945) popisuje perichondrální osifikaci *pars media plectri*, ve které zůstává dřevná dutina. Tuto perichondrální osifikaci jsem pozoroval na koci metamorfózy u *P. fuscus*, nikoliv však u *S. holbrooki*, kde její vývin nebyl evidentně u konce. Dřevná dutina u *P. fuscus* a *S. holbrooki* na konci metamorfózy chybí.

Další středoušní element vzniká z materiálu *membrana opercularis*, v zadní části *foramen ovale*. Jedná se o chrupavčité *operculum* (Gaupp, 1892), které Wiedersheim (1906) nazval „stapedial plate“. *Operculum* se spojuje s dorzokaudálním okrajem *foramen ovale* (Kingsbury a Reed, 1909). Oproti tomu Sedra a Michael (1957) u *Xenopus laevis* popisují *operculum* jako výběžek zadního okraje *foramen ovale*. Volné *operculum* není u tohoto druhu přítomno (Truebová a Hanken, 1992).

Další části středoušních elementů jsou distální část plektra *pars externa plectri* a *annulus tympanicus* ve kterém je napnuta *membrana tympanica* (Gaupp, 1892). Jejich vznik

popisuje Maree (1945) ze společného mezenchymatického základu. *Annulus tympanicus* se vytváří v podobě tenké poloměsíčité chrupavky, která obkružuje *pars externa plectri* (Maree, 1945). Na konci svého vývoje se oba konce *annulus tympanicus* spojují a vytváří se chrupavčitý prstenec (Smirnov a Vorobyeva, 1988). De Beer (1937) popisuje po metamorfóze spojení dorzální části *annulus tympanicus* s definitivní *crista parotica*. *Pars externa plectri* se spojuje s *pars media plectri* (Noble, 1931). *Pars externa plectri* vybíhá ve výběžek připojující se k definitivní *crista parotica*, který Gaupp (1892) nazývá *processus dorsalis*, *processus superior columellae*, nebo *processus ascendens*, Parker (1871 ex Plasota, 1974b) „suprastapediale“ a de Beer (1937) *laterohyale*. Van der Westhuizen (1961) popisuje vznik *processus ascendens* u *Heleophryne purcelli* splynutím chrupavčitého výběžku, jdoucího od *pars externa plectri*, s chrupavčítým výběžkem definitivní *crista parotica*.

Kingsbury a Reed (1909) homologizovali plektrální aparát s rybí hyomandibulou. Eaton (1939) homologizoval hyomandibulu skupiny ryb Rhipidistia se sluchovou kůstkou Stegocephalia, která se posléze přeměnila v plektrální aparát obojživelníků. Jarvik (1954) popsal hyomandibulu u prototetrapodní skupiny Rhipidistia. Určil na ní pět spojů, které byly zprostředkovány výběžky (nejsou to pravé anatomické výběžky) hyomandibuly, s okolními kraniálními elementy. Na proximální části hyomandibuly to jsou *processus dorsalis* spojený s paroccipitálním výběžkem prootika a *processus oticus* spojený s ventrální částí otické kapsuly. Distální část hyomandibuly vybíhá ve tři výběžky: *processus hyoideus* spojený s ceratohyale, *processus quadratus* spojený s palatoquadratem a *processus opercularis* spojený s dermální kostí *operculare*, která je součástí skřelí. Lombard a Bolt (1979) homologizovali výběžky hyomandibuly eusthenopteronu s výběžky plektrálního aparátu obojživelníků. Podle nich má většina adultních žab na plektu tři výběžky homologické s výběžky hyomandibuly eusthenopteronu. Jedná se o *processus oticus*, který se u žab připojuje ke spodnímu okraji *foramen ovale*, *processus dorsalis*, neboli u žab nazývaný *processus ascendens* připojující se ke *crista parotica* a *processus opercularis*, který je spojen s *membrana tympanica*. Během ontogeneze sluchové kůstky vzniká u některých žab všech pět výběžků, které nemají dlouhého trvání (Lombard a Bolt, 1979). De Beer (1937) a Severtzov (1968) popisují na plektu žab *processus quadratus* spojený s palatoquadratem. *Processus hyoideus* tvořící blastémový spoj plektra s *ceratohyale* popsal Lombard a Bolt (1979). Gregory (1915 ex Plasota, 1974b) homologizoval *processus opercularis* hyomandibuly s *membrana tympanica*.

Další možnost srovnání žabí sluchové kůstky představuje řád Temnospondyli patřící do podtřídy Labyrinthodontia (Špinar, 1984). Temnospondylní skupina obojživelníků byla v největším rozkvětu na konci paleozoika a v triasu (Špinar, 1984) a tvořila výchozí skupinu vedoucí k žabám (Roček a Rage, 2000). Tuto teorii potvrzuje i morfologie sluchové kůstky temnospondylů. Morfologické znaky temnospondylní kolumely, které jsou společné s morfologickými strukturami žabí sluchové kůstky jsou: ploška *pars interna plectri*, která se opírá o *membrana opercularis* a má rovný ventrální okraj; absence pravých anatomických výběžků spojujících *plectrum* s neurokranium a vybíhajících z těla či ploché části plektra; přítomnost zadního zářezu na ploché části plektra, který může být spojen s odděleným operkulem či výběžkem z otické kapsuly; předozadně zploštělé tělo sluchové kůstky (Lombard a Bolt, 1988).

Stadtmüller (1936) popisuje *annulus tympanicus* žab jako výrůstek palatoquadrata mezi čelistním kloubem a *processus muscularis*. U temnospondylů čeledi Dissorophidae se tympanum zakládalo na bázi kónické středoušní dutiny, stejně jako u žab. Středoušní dutina byla z větší části vymezena squamosem a dorzálním výběžkem palatoquadrata (Lombard a Bolt, 1988). U adultních žab má *annulus tympanicus* stejnou polohu jako dorzální výběžek palatoquadrata u Dissorophidae. U této temnospondylní skupiny podpírá dorzální výběžek palatoquadrata ventrokaudální okraj *membrana tympanica*, stejně jako *annulus tympanicus* žab (Lombard a Bolt, 1988). Na základě těchto podobností temnospondylního dorzálního výběžku palatoquadrata a žabiho *annulus tympanicus* Lombard a Bolt (1988) tyto dvě struktury homologizovali.

*Operculum* nebylo ve fosilním záznamu obojživelníků nalezeno. Na jeho přítomnos však podle Lombarda a Bolta (1988) ukazuje zářez na zadním okraji *pars media plectri* temnospondylních obojživelníků. *Operculum* proto muselo být chrupavčité i u této skupiny.

Van der Westhuizen (1961) odvozoval vznik *pars interna plectri* a *pars media plectri* z rybího *infrapharyngohyale*. Villy (1890) popisuje vznik plektra nezávisle na hyoidním oblouku z materiálu *membrana opercularis*. Stal se tak předchůdcem teorie, která popisuje vznik plektra sekundárně z neurokrania. Dle této teorie nemá *plectrum* nic společného s hyomandibulou, která zanikla během fylogenetického vývoje (Tumarkin, 1955 ex Plasota, 1974b).

Podle Nobleho (1931) je *pars externa plectri* homologní se symplektikem ryb. Van der Westhuizen (1961) popsal vznik *pars externa plectri* z epihyale, které bylo dle jeho názoru druhotně inkorporováno do quadrata. Gadow (1889 ex Plasota, 1974b)

popisoval vznik *processus ascendens partis externae plectri* z otické části neurokrania. Violette (1930) uvedl teorii původu plektra z prvního branchiálního oblouku. *Annulus tympanicus* vzniká podle van der Westhuizen (1961) rovněž z *epihyale*. Van der Westhuizen (1961) homologizoval operkulum s *infrapharyngohyale*. Van der Westhuizenovy homologizace jednotlivých částí přesně s jednotlivými částmi hyoidního oblouku jsou teorií založenou na pozici jednotlivých elementů středního ucha, které jsou porovnávány s obecným schématem stavby branchiálního oblouku. Na základě klasické histologie nelze přesně určit, který element vzniká z které část branchiálního oblouku. Van der Westhuizenova teorie zůstává stále nepotvrzena a je dle mého názoru dost nejednoznačná.

Středoušní aparát může podléhat různým typům redukcí. Tyto redukce jsou důsledkem různých typů přizpůsobení se životnímu prostředí, nebo paedomorfózy (Smirnov a Vorobyeva, 1988). Smirnov (1991) popisuje u žab tři typy paedomorfózy: progenezi, neotenií a post – displacement.

Progenezi popsal na příkladu rodu *Microhyla*. U nejmenšího zástupce *M. heymonsi* je kompletně celé střední ucho redukováno. U čerstvě metamorfované *M. pulchra* popisuje chondrifikaci pouze *pars interna plectri*. Ostatní středoušní elementy jsou přítomny jen ve formě mezenchymatického základu. U *M. ornata* několik dní po metamorfóze našel středoušní elementy v pokročilejším stupni vývoje: *pars media plectri* a *annulus tympanicus* začali chondrifikovat. *Pars externa plectri* byla stále mezenchymatická.

Neotenií, která je charakteristická vývojem dosahujícím pouze juvenilního stupně morfogeneze, přičemž pohlavní zralosti je dosaženo (Gould, 1977), popsal Smirnov (1989,1991) na rodu *Bombina*. Středoušní aparát je zde redukováným stupněm rodů *Alytes* a *Discoglossus*, patřících do téže čeledi Discoglossidae. U víceletých jedinců *Bombina orientalis* našel osifikovanou *pars media plectri*. *B. bombina* plektrum zcela postrádá. U *B. variegata* popsali Ecke (1935) a Stadtmüller (1936) také úplnou redukci plektrálního aparátu a *annulus tympanicus*.

Třetí typ paedomorfózy, post–displacement, který je charakteristický zpožděným začátkem morfogeneze popsal na rodu *Bufo*. U čerstvě metamorfované *B. bufo* našel Smirnov (1991) chrupavčitou *pars media plectri*. Ostatní elementy byly pouze ve formě mezenchymatického základu. U juvenilních jedinců chybí *membrana tympanica*, *pars media plectri* je chrupavčitá, *pars externa plectri* a *annulus tympanicus* jsou mezenchymatické. U větších jedinců není *pars media plectri* plně chondrifikována a *pars externa plectri* je osifikována jen částečně. U pohlavně zralých jedinců jsou všechny části



středního ucha kompletní. U juvenilů *B. melanosticus* našel všechny komponenty středního ucha plně vyvinuté.

U mnou sledované čeledi Pelobatidae dochází rovněž k redukcím středoušního aparátu. U *Pelobates fuscus* popisuje Dombrovskij (1917 ex Plasota, 1974b) variabilní redukci plektrálního aparátu. U většiny jedinců našel malý element ze srostlých *pars interna plectri* a *pars media plectri*. Gadow (1889 ex Plasota, 1974b) popisuje vzácně přítomnost *pars externa plectri*, která však nevybíhá v *processus ascendens* připojující s ke *crista parotica* otické kapsuly. Plasota (1974) našel u *P. fuscus* velmi malou *pars interna plectri* v místě u předního okraje *foramen ovale*. Roček (1981) popisuje vznik malé *pars interna plectri* v průběhu metamorfózy a v průběhu dalšího ontogenetického vývoje, na konci metamorfózy, její vymizení. Tato mylná interpretace byla dána variabilní redukcí plektrálního aparátu uváděnou Dombrovskim (1917 ex Plasota, 1974b). U mnou sledovaných jedinců se *pars interna plectri* vyvíjí na začátku metamorfózy. V jejím průběhu vzniká *pars media plectri*, sychondroticky srůstající s *pars interna plectri*. Na konci metamorfózy jsem pozoroval perichondrální osifikaci *pars media plectri*. *Pars externa plectri* jsem nenašel ani v podobě mezenchymatického základu. U *P. fuscus* je patrné, že tento stav je konečný a je tedy výsledkem paedomorfózy typu neotenie. U dalšího zástupce čeledi Pelobatidae severoamerického *Scaphiopus holbrooki* popsal Ramaswami (1935) vývoj plektra v následující časové posloupnosti. Mylně uvedl, že jako první vzniká *pars media plectri*. Následně se k jejímu vnitřnímu konci připojuje malá *pars interna plectri*. Distálně se pak *pars media plectri* spojuje s chrupavkou *pars externa plectri*, která vybíhá v *processus ascendens* připojující se k definitivní *crista parotica*. U mnou pozorovaných zástupců jsem našel na začátku metamorfózy malou chrupavčitou *pars interna plectri*, která postupně rostla směrem k dorzálnímu okraji *foramen ovale*. Na konci metamorfózy vznikla *pars media plectri*, která nebyla ještě spojená s *pars interna plectri*. Vývoj plektra tedy u tohoto druhu není po metamorfóze definitivní. Mé výsledky potvrzují závěry, ke kterým došel Ramaswami (1935); lze říci, že redukce u *S. holbrooki* na konci metamorfózy je výsledkem progeneze a ne neotenie jako u evropského druhu *P. fuscus*. Určení tohoto typu paedomorfózy podporuje vývoj plektra popsany Wiensem (1989) na severoamerickém druhu *Spea bombifrons*. Tento rod je hypoosifikovaným rodem rodu *Scaphiopus* (Roček, 2000). Wiens (1989) popisuje konec vývoje plektra u *Spea bombifrons* až po metamorfóze. Ještě později plektrum osifikuje, ve stádiu chrupavky zůstává jen *pars externa plectri*, která nevybíhá v *processus ascendens*. *Pars externa plectri* je obklopena shora otevřeným chrupavčítým prstencem *annulus*

*tympanicus*. Stejná situace je u příbuzného druhu *Scaphiopus intermontanus* (Hall a Larsen, 1998). Wiens (1989) popisuje u *S. bombifrons* ve stejné době, kdy osifikuje plektrum osifikací operkula, která začíná od jeho centra. Vycházím-li z představ, že žáby jsou neotenickým stupněm temnospondylních obojživelníků (Roček a Rage, 2000), u kterých bylo *operculum* chrupavčité (Lombard a Bolt, 1988), pak Wiensova interpretace osifikace operkula bude nejspíš chybná a bude se jednat ne o osifikaci, ale o kalcifikaci chrupavky. To podporuje i skutečnost, že chrupavka krania obojživelníků podléhá především perichondrální osifikaci (což je patrné i na plektru).

Další čeleď, které se týkají redukce středoušních elementů, je čeleď Pipidae patřící do primitivní skupiny Archeobatrachia (Zweifel, 1994). U *Xenopus laevis* je vyvinuto kompletní plektrum (Nieuwkoop a Faber, 1967), které nevybíhá v *processus ascendens* (van Seters, 1922). Volné *operculum* není přítomno (de Villiers, 1932; Nieuwkoop a Faber, 1967). Uvažuje se, že u tohoto druhu je ve formě tenkého chrupavčitého okraje v zadní části *foramen ovale* (Truebová a Hanken, 1992). U *Hymenochirus curtipes* je situace stejná jako u *Xenopus laevis* (van Seters, 1922). U třetího zástupce čeledi Pipidae *Pipa aspera* je vytvořeno mohutné osifikované plektrum bez *processus ascendens*. *Operculum* není vyvinuto ve volné formě a Truebová s Messeminem (2001) popisují jeho kompletní redukci. Na absenci *processus ascendens* u čeledi Pipidae poukazoval také de Beer (1937). Další čeleď vyznačující se redukcí středoušního aparátu a patřící mezi Archeobatrachia je čeleď Ascaphidae (Zweifel, 1994). Noble a Putnam (1931 ex Plasota, 1974b) popsal u rodu *Ascaphus* úplnou redukci plektra.

Další čeledi u nichž je středoušní aparát vyvinut v neredukované či redukované formě patří do skupiny žab Neobatrachia (Ford a Cannatella, 1993). U jihoamerického rodu *Brachycephalus* patřícího do čeledi Brachycephalidae je středoušního aparát kompletně redukován (Slabbert, 1945). U *Heleophrynus purcelli* patřící do čeledi Heleophrynidae popsal vývoj středoušního aparátu van der Westhuizen (1961). Tato jihoafrická žába má plektrum kompletní, včetně *processus ascendens*. *Annulus tympanicus* je srpkovitý a z jeho přední strany vybíhá hákovitý výběžek zahnutý okolo squamosa. *Operculum* je u tohoto druhu přítomno. Jihoamerický druh *Eleutherodactylus nubicola* (Leptodactylidae), který postrádá larvální vývoj, má plektrální a operkulární aparát dobře vyvinut (Lynn, 1942). Rod *Hemisus* z čeledi Hemisotidae má zcela redukovaný středoušní aparát. U čeledi Bufonidae se středoušní aparát vyvíjí, nebo může být kompletně redukován (Smirnov, 1991). Kompletní redukci středního ucha popsal také Parker (1881 ex de Villiers, 1932) na rodu *Phryniscus*, který je v současné době rozdělován do tří rodů. U moderní čeledi

Ranidae se u rodu *Rana* vyvíjí plektrální a operkulární aparát ve své neredukované formě (Smirnov a Vorobyeva, 1988; Stadtmüller, 1936). Naopak u jihoafrického rodu *Cacosternum* dochází k úplné redukci středoušního aparátu (de Villiers, 1931b ex de Villiers, 1932).

Z uvedeného přehledu redukcí a komplexností středoušního aparátu je patrné, že tyto skutečnosti nelze interpretovat pro fylogenetickou příbuznost jednotlivých skupin žab. Podobné redukce u různých skupin žab jsou důsledkem konvergentního vývoje vlivem podobného životního prostředí a reprodukčních mechanismů.

Pipidae, kteří vokalizují pod vodou (Elepfandt a kol., 2000) nemají vyvinuté volné *operculum*. Plektrum mají mohutné a plně vyvinuté (Smirnov a Vorobyeva, 1988). Funkci operkulárního aparátu nahrazuje systém postranních čar na hlavě, který u ostatních druhů žab zaniká v průběhu metamorfózy (Edwards a Kellyová, 2001). Při reprodukční vokalizaci vnímají zvuk přes plektrum a možná i systémem postranních čar na hlavě (Tobiasová a kol., 1998).

Evropští Pelobatinae a severoameričtí Scaphiopinae patřící do čeledi Pelobatidae mají odlišnou reprodukční strategii (Lizana a kol., 1994), která předurčuje typ redukce středoušního aparátu. *Scaphiopus* a *Spea* mají nejkratší larvální vývoj mezi žábami, *Pelobates* naopak nejdelší (Buchholz a Hayes, 2002). Smirnov (1992) u *P. fuscus* uvádí dobu larválního vývoje jednu, dvě a více sezón. Rozmnožovací vokalizace u *Pelobates* probíhá pod vodou stejně jako u xenopa (Nöllert, 1990; Lizana a kol., 1994). Vnímání zvuku by pak mělo zajistit *operculum*, které přijímá vibrace prostřednictvím předních končetiny a svalů *m. opercularis*. Domnívám se, že operkulární aparát, důležitý při vyhledávání potravy a časného upozornění na přítomnost predátora, hraje jen částečnou roli při vnímání vokalizace. Redukovaný plektrální aparát by pak mohl být částečně funkčně nahrazen venózně – endolymfatickým systémem přenosu zvukových vln do vnitřního ucha, na který upozornil u obojživelníků již Schmalhausen (1968). Takto přenášený zvuk by mohl být ještě zesílen rozsáhlými dutinami ve stěnách kapsul. Čerstvě metamorfovaný *S. holbrooki* nemá plně vyvinutý plektrální aparát z důvodu rychlého larválního vývoje. U adultů, u nichž dochází k reprodukční vokalizaci také pod vodou (Roček, ústní sdělení), je plektrální aparát plně vyvinut.

#### 4. Palatoquadratum a jeho výběžky v otiko-okcipitální oblasti chondrokrania

*Palatoquadratum* žab je v otiko-okcipitální oblasti připojeno k neurokraniu výběžky. U pulců to jsou *processus ascendens palatoquadrati* a *processus oticus larvalis* (Plasota,

1974b). U adultů se palatoquadratum spojuje s neurokranium výběžky *processus oticus adulti* a *processus basalis* (Plasota, 1974b).

#### 4.1. *Processus ascendens palatoquadrati*

Připojení *processus ascendens palatoquadrati* k neurokranium je variabilní. K *pila antotica* se *processus ascendens palatoquadrati* připojuje u *Rana temporaria* (Plasota, 1974b), *Uperodon systoma* (Ramaswami, 1940) a *Pelodytes punctatus* (Sokol, 1981). U *Pelobates fuscus* se připojuje ve vyšší úrovni ke *cartilago orbitalis*. Podobné spojení *processus ascendens palatoquadrati* s mozkovnou jako u *Pelobates fuscus* našel Ramaswami (1940) u *Rana hexadactyla*, *R. tigrina*, *R. curticeps*. Všichni Discoglossidae mají *processus ascendens palatoquadrati* připojen ke *cartilago orbitalis* (Pusey, 1943). U *Ascaphus truei* tento typ spojení popsali Pusey (1943) a Reiss (1997). U *Xenopus laevis* toto spojení popsali Sedra a Michael (1957), u rodu *Leiopelma* Stephenson (1951). Podobné spojení jsem našel u *Scaphiopus holbrooki*. Podle Puseye (1943) je toto vyšší spojení palatoquadrata s *cartilago orbitalis* původní, spojení s níže umístěnou *pila antotica* odvozené. Podle Nobleho (1931) je *processus ascendens palatoquadrati* u všech obojživelníků homologní a je neosifikovaným rudimentem epipterygoidea labyrinthodontů. Jarvik (1954) homologizoval *processus ascendens palatoquadrati* se *supratharyngohyale*. Z toho můžeme odvodit nepřítomnost suprafaryngohyale u žab po metamorfóze. U druhu *Philautus variabilis* patřícího do čeledi Rhacophoridae *processus ascendens palatoquadrati* nevzniká (Ramaswami, 1938). Tento výběžek je larvální strukturou a během larválního vývoje či metamorfózy zaniká u všech druhů žab, s výjimkou *Ascaphus truei* (van Eaden, 1951). Swart a de Sa (1999) našli na *processus ascendens palatoquadrati* u *Rhinophrynus dorsalis* chrupavčitý výběžek, který je outapomorfií čeledi Rhinophrynidae.

#### 4.2. *Processus oticus larvalis* a *processus oticus adulti*

*Processus oticus larvalis* je struktura vznikající během larválního vývoje u většiny žab. Spojuje zadní část palatoquadrata s larvální *crista parotica*, která tvoří lateroventrálně ukloněný hřeben otické kapsuly. *Processus oticus larvalis* zaniká před metamorfózou. Na konci metamorfózy pak vzniká na místě dezintegrovaného *processus oticus larvalis* *processus oticus adulti*. Gaupp (1893) považoval *processus oticus larvalis* za larvální specializaci přítomnou jen u žab, zatímco *processus oticus adulti* za strukturu homologickou s *processus oticus* ocasatých obojživelníků. *Processus oticus larvalis* se u většiny druhů žab dezintegruje v jednotlivé mezenchymatické buňky, ze kterých

následně vzniká *processus oticus adulti*, připojující se k definitivní *crista parotica* otické kapsuly. Parker (1871 ex Plasota, 1974b) byl názoru, že *processus oticus larvalis* je homologní s dorzálním koncem hyoidního oblouku a *processus oticus adulti* je derivát dezintegrovaného *processus ascendens palatoquadrati*. Pusey (1938) usuzuje z tvaru zadní části larválního palatoquadrata, který vypadá jako jeden velký *processus oticus*, na původnost *processus oticus larvalis*. U *Leiopelma archeyi* nedochází k dezintegraci *processus oticus larvalis* (Stephenson, 1951). Stephenson (1951) z toho usuzuje na homologii *processus oticus larvalis* a *processus oticus adulti*. *Processus oticus larvalis* nevzniká během ontogeneze u všech žab. Nebyl nalezen u pulců *Bufo* (Ramaswami, 1940), *Pseudophryne* (Jacobson, 1968), *Rana curticeps* (Ramaswami, 1940), *Alytes obstetricans* (Peeters, 1910; Maree, 1945), *Discoglossus* (Pusey, 1938). U mnou zkoumaných *Pelobates fuscus* je vytvořen *processus oticus larvalis* jako viditelný výběžek palatoquadrata spojující se s larvální *crista parotica*. U *Scaphiopus holbrooki* vypadá spojení *processus oticus larvalis* s *crista parotica* spíše jako spojení těla palatoquadrata, které nejeví podobu výběžku, s *crista parotica*.

#### 4.3. *Processus basalis palatoquadrati*

Tento výběžek spojující palatoquadratum s laterální částí báze otické kapsuly nazval Gaupp (1892) *processus basalis*. De Beer (1926 ex de Beer, 1937) na základě průběhu nervu *r. palatinus VII*, který u žab prochází před tímto palatobazálním spojem a u ostatních obratlovců za tímto spojem, považoval *processus basalis* žab za nehomologický s pravým *processus basalis* ostatních obratlovců. Pravý *processus basalis* podle něj u žab zcela zanikl. Na základě svých úvah nazval tento výběžek *processus pseudobasalis*. Pusey (1938) poukazoval na částečné odvození tohoto elementu u *Ascaphus truei* a *Discoglossus pictus* (Pusey, 1938, 1943) z pravého *processus basalis* předků. Přítomnost tohoto výběžku palatoquadrata společně s prepalatinním spojením u larev a adultů *Ascaphus truei* považovali de Beer (1937), Pusey (1938), Ramaswami (1940) a Maree (1945) za důkaz, že se jedná u tohoto druhu jako jediného o pravý *processus basalis*. De Beer (1937) homologizoval jím nazývaný *processus pseudobasalis* žab s *commissura postpalatina*, která je součástí neurokrania. De Villiers (1932) popsal postpalatinovou komisuru u *Xenopus laevis* jako chrupavčité pokračování palatoquadrata perzistujícího během ontogenetického vývoje. Pusey (1938) popsal tento element jako výběžek anterolaterálního okraje otické kapsuly. Kruitjer (1931 ex Plasota, 1974) homologizoval *processus basalis* u *Megophrys montana* s částí hyoidního oblouku. Van der Westhuizen (1961) u *Heleophryne purcelli* s částí mandibulárního oblouku. V současnosti se uznává názor



Gauppa (1892) a názor de Beera (1937) je odmítán, na základě pozičních změn *r. palatinus VII* během ontogeneze. Tyto změny pozoroval Reiss (1997) u *Ascaphus truei* a Trbušek (2002) u *Discoglossus pictus*. Reiss (1997) považuje vznik *processus basalis* z palatoquadrata za důkaz původu tohoto výběžku z mandibulárního oblouku. *Processus basalis palatoquadrati* je struktura vznikající u většiny žab v průběhu metamorfózy (viz moje pozorování u *P. fuscus* a *S. holbrooki*). U některých druhů, např. je *Rana curtiiceps* (Ramaswami, 1940) a *Heleophryne purcelli* (van der Westhuizen, 1961) se *processus basalis* vyskytuje i v larválním období, kdy je v poloze za *r. palatinus VII*. Van der Westhuizen (1961) pozoroval během metamorfózy *Heleophryne purcelli* dezintegraci chrupavčitého larválního *processus basalis* v jednotlivé mezenchymatické buňky, které vytvářejí základ pro vznik definitivního *processus basalis*. U tohoto druhu se na tvorbě *processus basalis* podílí buňky z dezintegrované zadní části palatoquadrata. U *Discoglossus pictus* se na vzniku *processus basalis* zadní část palatoquadrata nepodílí (Trbušek, 2002). Během ontogeneze se *processus basalis* sychondroticky spojuje s výběžkem *lamina basiotica*, který Trbušek (2002) nazval *crista basalis capsulae oticae*. Stejně spojení jsem pozoroval i u *Pelobates fuscus* a *Scaphiopus holbrooki*. Van der Westhuizen (1961) či Reiss (1997) nazývali tuto strukturu „otic ledge“. Slabbert (1945) ji nazval „ventral ledge“. Na konci metamorfózy či po metamorfóze dochází k sychondrotickému spojení *processus basalis* s palatoquadratem (viz vlastní pozorování u *Pelobates fuscus* a *Scaphiopus holbrooki*).

Kromě *processus basalis palatoquadrati* se palatoquadratum spojuje v úrovni hned za *processus basalis palatoquadrati* s otickou kapsulou. Tento spoj se uskutečňuje srůstem zadní části palatoquadrata sází kapsuly prostřednictvím perichondria. Tvar mediální části palatoquadrata přesně kopíruje část povrchu báze kapsuly, s kterou je srostlé.

## ZÁVĚR

Ontogenetický vývoj parachordální části chondrokrania u *Pelobates fuscus* a *Scaphiopus holbrooki* vykazuje množství odvozených specializovaných i původních znaků. Ze zjištěných informací nemohu potvrdit některými autory uznávané rozdělení čeledi Pelobatidae na evropskou čeleď Pelobatidae a severoamerickou čeleď Scaphiopodidae. Důležité vývojové shody a rozdíly ve vývoji struktur u *Pelobates fuscus* a *Scaphiopus holbrooki* lze shrnout do několika následujících bodů:

1. *Foramen prooticum* je u *S. holbrooki* shora uzavřen prostřednictvím synchondrotického spojení *taenia tecti marginalis* s *cupula anterior* otické kapsuly. U *P. fuscus* přední část *taenia tecti marginalis* vlivem neotenie nevzniká a *foramen prooticum* tak zůstává shora otevřen.
2. Z materiálu parachordálií vzniká sekundární báze otických kapsul v podobě *lamina basiotica*. *Lamina basiotica* je tedy vývojově součástí dna mozkovny a ne otické kapsuly.
3. U *S. holbrooki* je patrná až do konce metamorfózy *fissura mesotica*, což je štěrbin v bázi kapsuly neuzavřená chrupavkou. U *P. fuscus* nebyla *fissura mesotica* přítomna již na začátku larválního vývoje.
4. *Commisura praefacialis* se u *P. fuscus* a *S. holbrooki* nevytváří. *Ganglion geniculatum* splývá s *ganglion Gasseri*. Tyto dvě skutečnosti lze považovat za znaky odvozené a typické pro moderní linie žab.
5. Ve své zadní části vybíhá parachordale ve výběžek *crista occipitalis lateralis* spojující se s *taenia tecti marginalis* jdoucí z otické kapsuly. U *S. holbrooki* je *crista occipitalis lateralis* tvarově stejná jako u primitivních Discoglossidae. U *P. fuscus* vybíhá *crista occipitalis lateralis* kolmo z parachordale. Tento znak je odvozený.
6. Ze zadní části parachordálií se diferencují okcipitální týlní hrboly.
7. *Foramen jugulare* je u *P. fuscus* přítomen již od počátku larválního vývoje. Je umístěn laterodorzálně k zadní části báze mozkovny. U *S. holbrooki* vzniká napřed *fissura metotica*, z které se později vytváří *foramen jugulare*. *Fissura metotica* je umístěna laterálně k zadní části dna mozkovny. Čerstvě vzniklý *foramen jugulare* je ve stejné poloze jako *fissura metotica*, avšak během metamorfózy se jeho poloha přesouvá více dorzálně do stejné polohy jako u *P. fuscus*. Laterodorzální poloha *foramen jugulare* k bázi lebky je odvozená od původní polohy laterální.

8. Na konci larválního období a během metamorfózy dochází k redukci zadní části *pila antotica*. V důsledku toho splývají původně samostatné otvory *foramen caroticum primarum* a *foramen oculomotorium*.
9. *Tectum synoticum* vzniká u obou druhů ze samostatného chondrifikačního centra.
10. U obou druhů chondrifikuje otická kapsula jako celek. Nejpozději se tvoří mediální stěna, v které se nachází od staršího larválního období tři akustické otvory, jeden otvor endolymfatický a dva otvory perilymfatické.
11. Otické kapsuly začínají u obou druhů perichondrálně osifikovat na konci larválního období. U *P. fuscus* však dochází již během metamorfózy k akceleraci této osifikace, která je nejspíš reakcí na masivní rozpouštění chrupavky ve stěnách kapsul doprovázené tvorbou dutin a trámců enchondrální osifikace. U *S. holbrooki* je na konci metamorfózy přítomna jen perichondrální osifikace v podobě tenkých lamel tvořících *exoccipitale* a *prooticum*.
12. Na konci metamorfózy je přítomen plektrální aparát u obou druhů v redukovaném stavu. Jsou vyvinuty jen *pars interna plectri* a *pars media plectri*. U *P. fuscus* je tento stav konečný a je způsoben neotenickými procesy. U *S. holbrooki* je redukce způsobená jiným typem paedomorfózy, progenezí. Plektrální aparát se u tohoto druhu dotváří až po metamorfóze. *Pars interna plectri* a *pars media plectri* vznikají ze samostatných chondrifikačních center v zadní části rudimentálního vaziva *ligamentum suspensorio-columellare*. *Pars interna plectri* se později sychondroticky spojuje s *pars media plectri* (toto spojení jsem u *S. holbrooki* nepozoroval, ale ze stavu chrupavky je evidentní, že k němu po metamorfóze dochází).
13. *Operculum* vzniká u obou druhů z řídkého vaziva *membrana opercularis*, stejně jako *crista praeopercularis*.
14. *Processus ascendens palatoquadrati* se u obou druhů spojuje s *cartilago orbitalis*, což je znak původní.
15. *Processus oticus adulti* a definitivní *crista parotica* vznikají u obou druhů z buněk *dezintegrovaného processus oticus larvalis*.
16. Před *processus oticus* je *palatoquadratum* u *S. holbrooki* v těsném kontaktu a u některých jedinců i srůstá se stěnou otické kapsuly.
17. *Processus basalis palatoquadrati* vzniká u obou druhů ze shluku mezenchymatických buněk ležících mediálně k *palatoquadratu*. Tento výběžek se posléze sychondroticky spojuje s výběžkem jdoucím ventrolaterálně z laterální části *lamina basiotica*. Na konci metamorfózy dochází u *P. fuscus* k sychondrotickému spojení *processus basalis*

*palatoquadrati* s vlastním palatoquadratem. U *Scaphiopus holbrooki* není toto spojení *processus basalis palatoquadrati* s palatoquadratem vytvořeno. Evidentně k němu ale dochází o něco později po metamorfóze.

18. U *S. holbrooki* se vytváří těsně za *processus basalis palatoquadrati* přídatný bazální spoj, který není zprostředkován pravými anatomickými výběžky. Jedná se pouze o srůst dvou elementů prostřednictvím perichondria.

## LITERATURA

**Blaky, 2000:** <http://www.elasmo.com>

**Böhme, W. Z., Roček, Z. a Špinar, Z. V., 1982:** On *Pelobates decheni* Troschel, 1861, and *Zaphrissa eurytelis* Cope, 1866 (Amphibia: Salientia: Pelobatidae) from the early Miocene of Rott near Bonn, West Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2: 1-7.

**Buchholz, D. R. a Hayes, T. B., 2002:** Evolutionary patterns of diversity in spadefoot toad metamorphosis (Anura: Pelobatidae). *Copeia* 2002: 180-189

**de Beer, G.R., 1937:** The development of the vertebrate skull. Clarendon Press, Oxford

**De Sá, R.O. a Trueb, L., 1991:** Osteology, skeletal development, and chondrocranial structure of *Hamptophryne boliviana* (Anura: Microhylidae). *Journal of Morphology* 209: 311-330.

**de Villiers, C. G. S., 1931:** Some features of the cranial anatomy of *Hemisus marmoratus*. *Anat. Anz.* 71. (non vidi)

**de Villiers, C. G. S., 1931:** The cranial characters of the brevicipitid genus *Cacosternum* (BOULENGER). *Quart. Journ. Micr. Sci. Bd.* 74. (non vidi)

**de Villiers, C. G. S., 1932:** Über des Gehörskelett der Aglossen Anuren. *Anat. Anz.* 74: 33-55.

**Dombrovskij, B. A., 1917:** Srovnatelno – anatomiceskij očerk provodjaščego zvuk apparata zemnovodnych. *Zap. kiev. Obšč. Est.* 26. (non vidi)

**Eaton, T. H., 1939:** Development of the frontoparietal bones in frogs. *Copeia* (1939) 2: 95-97.

**Ecke, H., 1935:** Anatomische und histologische Untersuchungen am Labyrinth der Erdkröte (*Bufo vulgaris* Laur.). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 29: 79-113.

**Edwarda, Ch. J. a Kelly, D. B., 2001:** Auditory and lateral line inputs to the midbrain of an aquatic anurans; *Neuroanatomic Studies in Xenopus laevis*. *The Journal of Comparative neurology* 438: 148-162.

**Elepfandt, A., Eistetter, I., Fleig, A., Gunther, E., Hainich, M., Hepperle, S. a Traub, B., 2000:** Hearing treshold and frequency discrimination in the purely aquatic frog *Xenopus laevis* (Pipidae): measurement by means of conditioning. *Journal of Experimental biology* 203 (23): 3611-3629.

**Ford, L. S. a Cannatella, D. C., 1993:** The major clades of frogs. *Herp. Monogr.* 7: 94-117.



- Fritzsich, B. a Wake, M.H., 1988:** The inner ear of Gymnophione Amphibians and its nerve supply: a comparative study of regressive events in a complex sensory systém (Amphibia, Gymnophiona). *Zoomorphology* 108: 201-217.
- Gadow, H., 1889:** On the modifications of the first and second visceral arches, with especial reference to homologies of the auditory ossicles. *Phil. Trans. roy. Soc. London (B)*, 179. (non vidi)
- Gaupp, E., 1892:** Grundzüge der Bildung und Umbildung des Primordialcraniums von *Rana fusca*. *Verhandl. Anat. Ges. Wien*.
- Gosner, K., 1960:** A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183-190.
- Gould, S. J., 1977:** *Ontogeny and Phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press, London
- Gregory, W. K., 1915:** Present status of the problem of the origin of the tetrapods with special reference to the skull and paired limbs. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 26. (non vidi)
- Gubin, Y. M., 1996:** The first find of Pelobatids (Anura) in the Paleogene of Mongolia. *Paleontologicheskii Zhurnal* (4).
- Hall, J. A. a Larsen, J. H., 1998:** Postembryonic ontogeny of the spadefoot toad, *Scaphiopus intermontanus* (Anura: Pelobatidae): Skeletal morphology. *Journal of Morphology* 238: 179-244.
- Haas, A., 1995:** Cranial features of dendrobatid larvae (Amphibia, Anura, Dendrobatidae). *Journal of Morphology* 224 (3): 241-264.
- Henrici, A. C., 2002:** Description of *Eopelobates grandis*, a late Eocene anuran from Chardon formation of South Dakota. *Annals of Carnegie museum* 71 (4).
- Horák, Z., Krupka, F., Šindelář, V., 1960:** *Technická fyzika*. SNTL, Praha
- Hunt, A. P. a Lucas, S. G., 1992:** Stratigraphy, paleontology and age of the Fruitland and Kirtland Formations (Upper Cretaceous), San Juan Basin, New Mexico. *New Mexico geological Society, Guidebook* 43: 217-239.
- Hunt, A. P. a Lucas, S. G., 1993:** *Vertebrate Paleontology in New Mexico. Cretaceous vertebrates of New Mexico*. New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin 2
- Jacobson, C.M., 1968:** The development of the chondrocranium in two species of the Australian anuran genus *Pseudophrynae* FITZINGER. *Austr. J. Zool.* 16: 1-15.

- Jarvik, E., 1954:** On the visceral skeleton in *Eusthenopteron* with a discussion of the parasphenoid and palatoquadrate in fishes. Kungl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. 5: 1-104.
- Just, J. J., Kraus-Just, J. a Check, D. A., 1881:** Metamorphosis: A problem in developmental biology. Survey of chordate metamorphosis. Plenum Press, New York a London
- Kardong, K.V., 1995:** Vertebrates comparative Anatomy, Function, Evolution. Wm. C. Brown Communications, Inc., USA
- Kent, G.C., 1987:** Comparative anatomy of the vertebrates. Wm. C. Brown Communications, Inc., USA
- Kingsbury, B. F. a Reed, H. D., 1909:** The columella auris in Amphibia. J. Morphol. 20 (4): 549-628.
- Kolmer, F. a Kincl, J., 1980:** Prostorová akustika. SNTL, Praha
- Kruijtzter, E. M., 1931:** De Ontwikkeling van het Chondrocranium en enkele Kopzenuwen van *Megalophrys montana*. Proefschr. Leiden (non vidi)
- Lizana, M., Márquez, R. a Martín-Sánchez, R., 1994:** Reproductive Biology of *Pelobates cultripes* (Anura: Pelobatidae) in Central Spain. Journal of Herpetology 28 (1): 1-6.
- Lombard, R.E. a Bolt, J.R., 1979:** Evolution of the tetrapod ear: an analysis and reinterpretation. Biological Journal of the Linnean Society 2 (1): 19-76.
- Lombard, R.E. a Bolt, J.R., 1985:** Evolution of the amphibian tympanic ear and the origin of frogs. Biological Journal of the Linnean Society 24: 83-99.
- Lombard, E.R. a Bolt, J.R., 1988:** Evolution of the stapes in paleozoic tetrapods. In Fritzsich, B. (Ed.): Evolution of the Amphibian Auditory systém: 37-67.
- Lombard, E. R. a Straughan, I. R., 1974:** Functional aspects of anuran middle ear structures. Journal of Experimental Biology, 61. (non vidi)
- Lynn, W.G.G., 1942:** The embryology of *Eleuterodactylus nubicola*, an anuran which has no tadpole stage. Contr. Embryol. Carney. Inst. 190: 27-62.
- Macháček, M., 1995:** Encyklopedie fyziky. Mladá Fronta, Fond AVČR pro vydávání vědecké literatury, Praha
- Maree, W.A., 1945:** Contribution to the cranial morphology of the European anuran *Alytes obstetricans* (Laurenti). Ann. Univ. Stellenbosch 23A (2-6): 43-89.
- Nieuwkoop, P.D. a Faber, J., 1967** Normal Table of *Xenopus laevis* (Daudin): A systematical and chronological survey of the development from the fertilized egg till the end of metamorphosis. North-Holland Publishing Company, Amsterdam

- Noble, G. K., 1931:** The biology of the Amphibia. New York, Mc Graw – Hill
- Noble, G. K. a Putnam, P. G., 1931:** Observations on the life history of *Ascaphus truei* STEJNEGER. Copeia: 97. (non vidi)
- Nöllert, A., 1990:** Die Knoblauchkröte. Die Neue Brehm – Bücherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt
- Parker, W. K., 1871:** On the structure and development of the skull of the common frog (*Rana temporaria* L.), I. Phil. trans. roy. Soc. London (B), 161. (non vidi)
- Parker, W. K. a Bettany, G. T., 1877:** The morphology of the skull. Maxmilian and co., London
- Parker, W. K., 1881:** On the structure and development of the skull in the Batrachia III. Phil. trans. roy. Soc. London 172. (non vidi)
- Peeters, J. L. E., 1910:** Over de Ontwikkeling van het Chondrocranium en de Kraakbeenige Wervelkolom van Eenige Urodels en Anurs. Proefschr. Leiden.
- Plasota, K., 1974:** The auditory ossicle of the Anura and problem of its homology. Przegląd Zoologiczny (1974): 77-82.
- Plasota, K., 1974:** The development of the chondrocranium (neurocranium, and the mandibular and hyoid arches) in *Rana temporaria* L. and *Pelobates fuscus* (Laur.). Zool. Pol. 24 (1): 99-168.
- Pusey, K., 1938:** Structural changes in the anuran mandibular arch during metamorphosis with reference to *Rana temporaria*. Quart. J. Micr. Sci. 80: 479-552.
- Pusey, H. K., 1943:** On the head of the liopelmatid frog *Ascaphus truei*. I. The chondrocranium, jaws, arches, and muscles of a partly – grown larva. Quart. J. Micr. Sci. 84: 105-185.
- Ramaswami, L.S., 1935:** The cranial morphology of some exemples of Pelobatidae (Anura). Anat. Anz. 81: 65-96.
- Ramaswami, L. S., 1938:** Connexions of pterygoquadrate in tadpole of *Philautus variabilis* (Anura). Nature 142: 577-578.
- Ramaswami, L. S., 1940:** Some aspects of the chondrocranium in tadpoles of south Indian frogs. J. Mysore Univ. B1, 4: 15-41.
- Ramaswami, L. S., 1942:** The Discoglossid skull. Proceedings of the Indian Academy of Sciences 16 (1): 10-24.
- Ramaswami, L.S., 1944:** The Chondrocranium of two torrent dwelling Anuran tadpoles. J. Morph., 74: 347-374.

- Reiss, J. O., 1997:** Early development of chondrocranium in the tailed frog *Ascaphus truei* (Amphibia: Anura): Implications for anuran palatoquadrate homologies. *Journal of Morphology* 231: 63-100.
- Roček, Z., 1981:** Cranial anatomy of the family Pelobatidae STANNIUS, 1856, with outlines of their phylogeny and systematics. *Acta Universitatis Carolinae – Biologica* (1981): 1-164.
- Roček, Z., 2000:** Amphibian biology Vol. 4. Palaeontology. The Evolutionary History of Amphibians. Chapter 14: Mesozoic Anurans. Surrey Beatty & Sons Pty Limited
- Roček, Z. a Rage, J.-C., 2000:** Amphibian biology Vol. 4. Palaeontology. The Evolutionary History of Amphibians. Chapter 15: Tertiary Anura of Europe, Africa, Asia, North America and Australia. Surrey Beatty & Sons Pty Limited
- Sedra, S. N. a Michael, M. I., 1957:** The development of the skull, visceral arches, larynx and visceral muscles of the South African clawed toad, *Xenopus laevis* (Daudin) during the process of metamorphosis (from stage 55 to stage 66). *Verh. Kgl. Nederl. Akad. Wet., Afd. Naturkunde* 51: 1 – 80.
- Severtzov, A.S., 1968:** The evolution of the hyobranchial apparatus in the larvae of Amphibia. A Thesis Abstract published by the Institute of Zoology, Academy of Science, USSR
- Schlosser, G. a Roth, G., 1995:** Distribution of cranial and rostral spinal nerves in tadpoles of the frog *Discoglossus pictus* (Discoglossidae). *Journal of Morphology* 226: 189-212.
- Schlosser, G. a Roth, G., 1997:** Evolution of nerve development in frogs. I. The development of peripheral nervous system in *Discoglossus pictus* (Discoglossidae). *Brain, Behavior and Evolution* 50: 61-93.
- Schlosser, G. a Roth, G., 1997:** Evolution of nerve development in frogs. II. Modified development of peripheral nervous system in the direct – developing frog *Eleutherodactylus coqui* (Leptodactylidae). *Brain, behavior and Evolution* 50: 94-128.
- Schmalhausen, I. I., 1968:** The Origin of Terrestrial Vertebrates. Academic Press, Inc., New York, London
- Slabbert, G.K., 1945:** Contributions to the cranial morphology of the european anuran *Bombina variegata* (Linné). *Annals of the University of Stellenbosch* 23 (5): 67-89.
- Smirnov, S. V., 1989:** Postmetamorphic skull development in *Bombina orientalis* (Amphibia, Discoglossidae), with comments on neoteny. *Zool. Anz.* 223: 91-99.

- Smirnov, S.V., 1990:** Evidence of neoteny: A paedomorphic morphology and retarded development in *Bombina orientalis* (Anura, Discoglossidae). *Zool. Anz.* 225: 324-332.
- Smirnov, S.V., 1991:** The Anuran middle ear: Developmental heterochronies and adult morphology diversification. *Belg. J. Zool.* 121: 99-110.
- Smirnov, S. V., 1992:** The influence of variation in larval period on adult cranial diversity in *Pelobates fuscus* (Anura, Pelobatidae). *J. Zool.* 226 (4): 601-612.
- Smirnov, S.V., 1994:** Postmaturation skull development in *Xenopus laevis* (Anura, Pipidae): Late appearing bones and their bearing on the pipid ancestral morphology. *Russia Journal of Herpetology* 1: 21-29.
- Smirnov, S.V., Vorobyeva, E.I., 1988:** Morphological grounds for diversification and evolutionary change in the amphibian sound-conducting apparatus. *Anat. Anz.* 166: 317-322.
- Sokol, O. M., 1981:** The larval chondrocranium of *Pelodytes punctatus*, With a Review of tadpole chondrocrania. *Journal of Morphology* 169: 161-183.
- Stadtmüller, F., 1936:** Krania und Visceralskelett der Stegocephalen und Amphibien. In: Bolk, L., Göppert, E., Kallius, E. and Lubosch, W. (ed.): *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*: 601-698.
- Stephenson, N.G., 1951:** On the development of the chondrocranium and visceral arches of *Leiopelma archeyi*. *Transactions of the Zoological Society of London* 27 (2): 204-253.
- Swart, C. C. a de Sa, R. O., 1999:** The chondrocranium of the Mexican burrowing toad, *Rhinophrynus dorsalis*. *Journal of Herpetology* 33 (1): 23-28.
- Špinar, Z. V., 1984:** Paleontologie obratlovců. Academia, Praha
- Špinar, Z. V. a Roček, Z., 1984:** The discovery of the impression of the ventral side of *Eopelobates anthracinus* Parker, 1929 holotype. *Amphibia – Reptilia* 5 (2): 87-95.
- Tobias, M. L., Viswanathan, S. S. a Kelly, D. B., 1998:** Rapping, a female receptive call, initiates male – female duets in South African clawed frog. *Proc. Natl. Acad. Sci USA* 95: 1870-1875.
- Trbušek, J., 2002:** Vývoj otiko-okcipitální oblasti chondrokrania, zvukovodného aparátu a posteriorního spojení palatoquadrata u žáby *Discoglossus pictus* OTTH 1837 (Amphibia: Anura: Discoglossidae). *Doktorská disertační práce*, Přírodovědecká fakulta Univerzity Palackého v Olomouci. Olomouc
- Trueb, L., 1966:** Morphology and development of the skull in the frog *Hyla septentrionalis*. *Copeia* 3: 562-573.



- Trueb, L. a Hanken, J., 1992:** Skeletal development in *Xenopus laevis* (Anura: Pipidae).  
J. Morph. 214: 1-41.
- Trueb, L. a Massemin, D., 2001:** The osteology and relationships of *Pipa aspera*  
(Amphibia: Anura: Pipidae), with notes on its natural history in French Guiana.  
Amphibia – Reptilia 22 (1): 33-54.
- Tumarkin, A., 1955:** On the evolution of the auditory conducting apparatus: A new theory  
based on functional considerations. Evolution 9. (non vidi)
- van Eeden, J. A., 1951:** The development of the chondrocranium of *Ascaphus truei*  
Stejneger with special reference to the relations of the palatoquadrate  
on to the neurocranium. Acta Zool. 32: 41-176.
- van Seters, W. H., 1922:** Le développement du chondrocrâne d'*Alytes obstetricans* avant  
la métamorphose. Archives de Biologie 32:373-491.
- Vacek, Z., 1972:** Histologie a histologická technika. Avicenum, Praha
- Villy, F., 1890:** The development of the ear and accessory organs in the common frog. Quart.  
J. Micr. Sci. 30:523-550.
- van der Westhuizen, C.M., 1961:** The development of the chondrocranium of *Heleophryne*  
*purcelli* Sclater with special reference to the palatoquadrate and sound-conducting  
apparatus. Acta. Zool. 42: 1-72.
- Violette, H. N., 1931:** The endodermal origin of middle ear cartilages of *Rana*. Proc. Soc.  
exp. Biol. Med. N. Y. 29 (non vidi)
- Wiedersheim, B., 1906:** Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena
- Wiens, J.J., 1989:** Ontogeny of the skeleton of *Spea bombifrons* (Anura: Pelobatidae).  
J. Morph. 202: 29-51.
- Zweifel, R. G. 1994:** Obratlovci. Žáby. Nakladatelský dům OP, Praha