

Univerzita Karlova v Praze  
Přírodovědecká fakulta



VÝVOJ AORTÁLNÍCH OBLOUKŮ  
V PRŮBĚHU METAMORFÓZY  
*PELOBATES FUSCUS* (ANURA)

Hana Majorová

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Katedra zoologie

VEDOUCÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE:  
Doc. RNDr. Zbyněk Roček, DrSc.

PRAHA 2003

Na tomto místě bych chtěla poděkovat zejména svým rodičům za podporu během studia a Doc. RNDr. Zbyňku Ročkovi, DrSc. z katedry zoologie PřF UK za vedení diplomové práce. Dále bych chtěla poděkovat Prof. Aloisu Lametschwandtnerovi z Institut für Zoologie Universität Salzburg, Austria za seznámení s metodou přípravy korozivních preparátů cévního systému, za pomoc při jejich interpretaci, poskytnutí Mercoxu, mikromanipulátoru a za možnost pracovat na rastrovacím elektronovém mikroskopu (SEM). Prof. MUDr. Václavu Seichertovi, DrSc. za pomoc při nástřiku cévního systému tuší, za poskytnutí pinzet a za možnost přípravy skleněných kapilár. Prof. MUDr. Miloši Grimovi, DrSc. a MUDr. Ivo Klepáčkovi, CSc. za možnost pracovat na SEM Anatomického ústavu 1. LF UK. Dále bych chtěla poděkovat Prof. Jean-Marie Exbrayatovi a Marie-Thèrese Laurent z Laboratoire de Biologie Générale, Université Catholique de Lyon, France za poskytnutí literatury a možnosti zpracovávat vývoj aortálních oblouků u *Typhlonectes compressicauda* (Gymnophiona). Mgr. Davidu Fišerovi za poskytnutí pulců *Pelobates fuscus*, MUDr. Kofroňové a Ing. Pokornému za možnost práce na SEM Mikrobiologického ústavu AV ČR a Petru Kolesovi za pomoc při typografickém zpracování diplomové práce.

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně a výhradně s použitím citovaných pramenů. Souhlasím se zapůjčováním práce.

V Praze dne 26. srpna 2003

Hana Majorová

# Obsah

<b>1</b>	<b>ÚVOD</b>	<b>5</b>
1.1	Přehled dýchacích orgánů v průběhu vývoje obojživelníků . . . . .	6
1.1.1	Žábry . . . . .	6
1.1.2	Filtrační aparát . . . . .	8
1.1.3	Operculum . . . . .	9
1.1.4	Ventrální a dorsální velum . . . . .	10
1.1.5	Kůže . . . . .	10
1.1.6	Plíce . . . . .	11
1.1.7	Bucco-pharyngeální výstelka . . . . .	13
1.2	Vývoj dýchání a přechod obratlovců na souš . . . . .	13
1.3	Dělení krve v cévním systému obojživelníků . . . . .	14
1.3.1	Dělení krve v srdci a v aortálních obloucích dospělců a pulců žab	14
1.3.2	Dělení krve v srdci ostatních obojživelníků . . . . .	17
<b>2</b>	<b>MATERIÁL</b>	<b>19</b>
<b>3</b>	<b>METODY</b>	<b>22</b>
3.1	Příprava a pozorování korozivního preparátu cévního systému . . . . .	22
3.2	Různé typy určování vývojových stádií žab . . . . .	25
3.3	Přehled sporných názvů některých struktur . . . . .	26
<b>4</b>	<b>VÝSLEDKY</b>	<b>28</b>
4.1	Larvální vývoj . . . . .	28
4.1.1	Stádium 50 N/F . . . . .	28
4.1.2	Stádium 52 N/F . . . . .	31
4.1.3	Stádium 53 N/F . . . . .	35
4.2	Období metamorfózy . . . . .	40
4.2.1	Stádium 56 N/F . . . . .	40
4.2.2	Stádium 57 N/F . . . . .	47
4.2.3	Stádium 58 N/F . . . . .	51
4.2.4	Stádium 59 N/F . . . . .	55

4.2.5	Stádium 61 N/F . . . . .	61
4.2.6	Stádium 62 N/F . . . . .	64
4.2.7	Stádium 63 N/F . . . . .	76
4.2.8	Stádium 65 N/F . . . . .	81
4.2.9	Stádium 66 N/F . . . . .	86
<b>5</b>	<b>DISKUSE</b>	<b>89</b>
5.1	Aortální oblouky . . . . .	89
5.1.1	I. aortální oblouk . . . . .	89
5.1.2	II. aortální oblouk . . . . .	90
5.1.3	III. aortální oblouk . . . . .	90
5.1.4	IV. aortální oblouk . . . . .	102
5.1.5	V. aortální oblouk . . . . .	104
5.1.6	VI. aortální oblouk . . . . .	106
5.1.7	Aorta dorsalis lateralis . . . . .	112
<b>6</b>	<b>ZÁVĚR</b>	<b>117</b>
6.1	Shrnutí výsledků diplomové práce . . . . .	117
<b>7</b>	<b>LITERATURA</b>	<b>121</b>

# 1 ÚVOD

Vývojem aortálních oblouků žab se zabývalo jen málo autorů. Většina prací se zabývá vývojem u *Xenopus laevis*, který je běžnou laboratorní žabou. Aortální oblouky u *Xenopus* studovali např. Millardová (1945, 1942), Nikitin (1925), Nieukoop a Faber (1956). Cévní systém *Xenopus* je ale velmi odlišný od cévního systému *Pelobates* a i ostatních moderních žab. Několik dalších autorů (např. Strawinski, 1956; Witschi, 1956; Magnin, 1959, Lanot, 1962; De Saint-Aubain, 1985) se zabývalo vývojem aortálních oblouků u *Rana* případně *Bufo*. Znalosti o této problematice jsou ale spíše útržkovité. Obecně platí, že stavba aortálních oblouků je lépe prozkoumaná u dospělců. Vývoj aortálních oblouků žab v embryogenezi, v larválních stádiích a během metamorfózy není podrobněji znám. Studium vývoje cévního systému v průběhu metamorfózy *Pelobates fuscus* je tedy původní. Aortálními oblouky u dospělé *Pelobates* se zabýval jen Szarski (1937).

Většina autorů používala ke studiu aortálních oblouků metodu rekonstrukce ze seriálních histologických řezů, popřípadě systém aortálních oblouků nastříkávali tuší nebo jinou kontrastní látkou. Metoda, kterou jsem používala v této diplomové práci, se používá ke studiu cévního systému přibližně posledních třicet let (Murakami, 1971). Preparáty zhotovené metodou korozivního nástřiku směsí metylmetakrylátů mají velkou výhodu, neboť se dají pozorovat pod rastrovacím elektronovým mikroskopem. Díky dobrým vlastnostem nástřikových hmot a možnosti většího zvětšení může studium cévního systému jít do daleko větších detailů. Cévní systém žab byl touto metodou zkoumán hlavně u *Xenopus* (Bartel a Lametschwandtner, 2000) a u *Hyla* (McIndoe a Smith, 1984 a,b). Tyto práce se zabývaly hlavně vývojem cévního zásobení žaber, filtračního aparátu a plic. Použití této metody při studiu vývoje vlastních aortálních oblouků a jejich větví u žab a tedy i u *Pelobates fuscus* je unikátní.

Studiem vývoje aortálních oblouků žab se zabývám hlavně proto, že metamorfóza žab připomíná situaci při přechodu obratlovců na souš. Během metamorfózy dochází ke změně dýchání. Žaberní dýchání kyslíku rozpuštěného ve vodě se během metamorfózy změní na dýchání vzdušného kyslíku plicemi a kůží. Tuto změnu doprovází i přestavba aortálních oblouků. Z larválních aortálních oblouků, které jsou přerušeny žábami, se během metamorfózy stávají plynulé aortální oblouky. Celkově se tedy aortální oblouky, které u larev spíše připomínají situaci u ryb, změní do uspořádání podobné amniotům. Studium metamorfózy obojživelníků představuje mezi současnými obratlovci asi

nejlepší model pro přechod obratlovců na souš. Cílem této práce je objasnit přestavbu aortálních oblouků v průběhu metamorfózy *Pelobates fuscus*.

Z výše zmíněných důvodů nejprve shrnu poznatky a o přítomnosti a vývoji jednotlivých dýchacích orgánů a systému dělení krve u obojživelníků. Znalosti této problematiky jsou totiž podobně jako znalosti o vývoji aortálních oblouků spíše mozaikovitě. Přehled dýchacích orgánů, jejich vývoj a názory na dělení krve v cévním systému umožní i lepší porozumění vývoji aortálních oblouků.

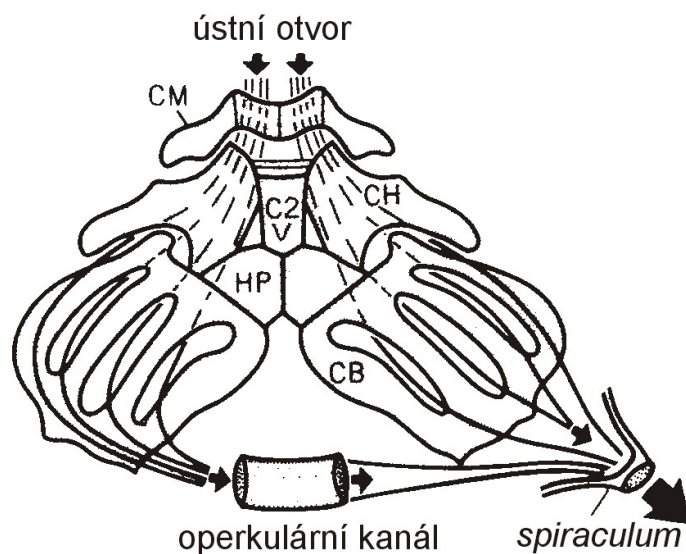
## 1.1 Přehled dýchacích orgánů v průběhu vývoje obojživelníků

### 1.1.1 Žábry

Žábry jsou primárně dýchací orgán, který je vytvořen na žaberních obloucích. Mimo dýchání udržují také rovnováhu solí v těle, vylučují  $\text{NH}_4^+$  a laktát, tím udržují stálé pH těla. Žábry jsou různě velké u jednotlivých druhů a podle toho se podílí na dýchání (Malvin, 1988).

**Vnější žábry** jsou vytvořeny jen na krátkou dobu v larválních stádiích žab na III. a IV. žaberním oblouku (Strawinski, 1956). De Saint-Aubainová (1985) však popisuje vnější žábry u pulců žab na prvních třech aortálních obloucích. Vnější žábry jsou zásobeny větvemi III. a IV. aortálního oblouku. U *Rana esculenta* vznikají vnější žábry od stádia 35 N/F. Od stádia 43 N/F, kdy dosáhnou maximální délky, se vnější žábry začínají redukovat. Ve stádiu 44 N/F se vnější žábry začínají rychle redukovat a překrývat operkulem. Protože jsou vnější žábry na levé straně těla větší, uzavře se *operculum* na levé straně později. Ve stádiu 46 N/F vnější žábry už chybí úplně (Strawinski, 1956). U *Xenopus* je vývoj vnějších žaber stejný jako u *Rana*, i přesto že u *Xenopus* vnitřní žábry vůbec nejsou (Millard, 1945).

**Vnitřní žábry** se vyvíjí na ventrální straně všech čtyř aortálních oblouků a mají keříčkovitou strukturu (Houdry, 1974). Na každém žaberním oblouku je 6–30 žaberních lupínek. Na VI. aortálním oblouku je žaberních lupínek nejméně. Vnitřní žábry jsou stále omývány proudem vody, která je nasávána nozdrami a ústy do hltanu, kde projde v žaberním koši okolo žaber. Z obou polovin žaberního koše se pak dostává ke spirakulu, kudy opouští tělo (Malvin, 1988). Pohyby ústní dutiny udržují stálý proud vody okolo žaber (Burggren, 1984). Viz obr. 1.

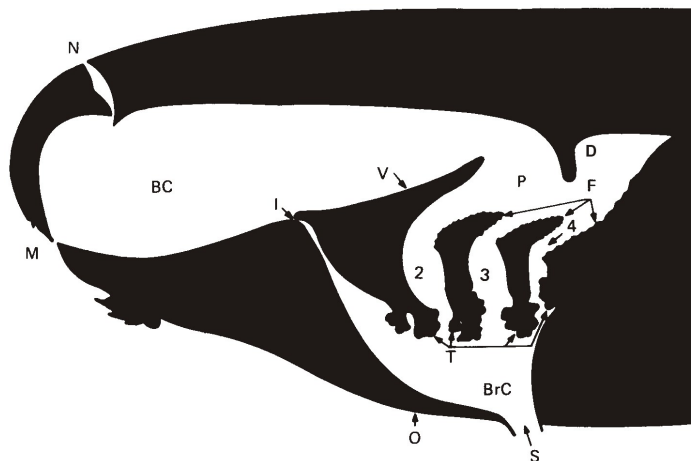


**Obrázek 1:** Schematické znázornění proudu vody žaberním košem larvy *Rana catesbeiana* ve vztahu k okolním chrupavkám. Šipky znázorňují proud vody, který se hned po vstupu do ústní dutiny nozdrami a ústním otvorem dělí na dva proudy. Voda projde žaberními štěrbinami. Z pravé poloviny žaberního koše je dále vedena operkulárním kanálem do spirakula. Z levé poloviny žaberního koše jde ke spirakulu rovnou a opouští tělo. Přerušovaná čára znázorňuje proud vody na dorsální straně chrupavek, plná čára znázorňuje proud vody na ventrální straně. Ventrální pohled. Z Gradwella (1972).

CB – ceratobranchialia, CH – ceratohyale, C2 – kopula, HP – hypobranchiale, CM – Meckelova chrupavka.

Vnitřní žábry *Rana* se tvoří na prvních čtyřech žaberních obloucích ve stádiu 35 N/F. Krátká cévní smyčka odstupuje z aortálního oblouku do každého základu vnitřních žaber. Ve stádiu 43 N/F mají už vnitřní žábry svou charakteristickou strukturu. Z žaberního oblouku vyrůstá žaberní lupínek, ze kterého se oddělují žaberní větve a na každé větvi je mnoho lamel. Na III. až V. žaberním oblouku jsou lupínky ve dvou řadách a VI. žaberní oblouk nese jen jednu řadu lupínek. Do stádia 55 N/F se zvýší počet lupínek na každém žaberním oblouku (asi 10 párů), stejně tak i počet lamel a cév v nich. Ve stádiu 59 N/F jsou vnitřní žábry na vrcholu svého vývoje a začínají se redukovat. Postupně klesá počet žaberních lupínek. Ve stádiu 63 N/F se lupínky stále ještě redukují, zmenšuje se žaberní koš a žábry jsou už jen na třech žaberních obloucích (III., IV. a V.). U čerstvě metamorfované žáby (stádium 66 N/F) jsou stále patrné pozůstatky po cévách žaberních oblouků, ale žaberní oblouky už chybí. Tyto cévy definitivně mizí do jednoho měsíce po metamorfóze (Strawinski, 1956). U *Discoglossus* jsou na koncových kapilárách žaber čtverhranné buňky s velkým počtem mitochondrií,





**Obrázek 2:** Schematický sagitální řez hlavou *Rana catesbeiana*. Z Gradwella (1972).

1-4 – žaberní štěrbinové prvky, BC – ústní dutina, BrC – dutina žaberního koše, D – dorsální velum, F – filtrační aparát, M – ústní otvor, N – nozdry, O – operculum, P – hltan, S – spiraculum, V – ventrální velum, T – vnitřní žábry.

které aktivně přenáší plyny. Výměna plynů žábry klesá s postupující metamorfózou, stejně tak se zmenšuje i jejich povrch a frekvence pohybů (viz graf na obr. 3). Během metamorfózy se žábry vstřebávají autolýzou pomocí alkalické fosfatázy (Malvin, 1988). Zajímavé je srovnání vývoje žaber u ryb a obojživelníků, viz obr. 4.

Rozdíl mezi vnitřními žábry a filtračním aparátem je v jejich umístění na žaberním oblouku a i v jejich cévním zásobení. Vnitřní žábry jsou umístěny na ventrální straně žaberního oblouku, zatímco filtrační aparát je na jeho dorsální straně (viz obr. 2). Do žaber přichází *arteria afferent* z aortálního oblouku a odchází *arteria efferent*, také do aortálního oblouku. Filtrační aparát je zásoben kapilárami z aferentních cév, ale krev je odváděna do žilního systému.

### 1.1.2 Filtrační aparát

Filtrační aparát je vytvořen na dorsální straně žaberního oblouku a je vyztužen chrupavkou. Primárně má filtrační funkci a druhotně může sloužit i k dýchání. Filtrační aparát je omýván vodou společně se žábry. Částice potravy se na něm zachycují a pohybem mukosního slizu se posouvají do jícnu (Malvin, 1988). (Viz obr. 2.)

Filtrační aparát u *Rana* začíná být patrný od stádia 46 N/F. Do každého valu filtračního aparátu vede samostatná céva z aortálního oblouku, tak je odděleno cévní zásobení pro žábry a pro filtrační aparát. Až do stádia 63 N/F nejsou na filtračním aparátu patrné žádné známky redukce, ale ve stádiu 66 N/F filtrační aparát už neexistuje. K zániku filtračního aparátu u *Rana* tedy dochází výrazně později než k redukci vnitřních žaber. Strawinski (1956) si nemyslí, že filtrační aparát má u pulců *Rana* také dýchací funkci, protože přenosu plynů brání silná vrstva slizu.

Jiná situace je u *Xenopus laevis*, který nemá vytvořené vnitřní žábry. Filtrační aparát u něj vzniká ve stádiu 44 N/F. Filtrační aparát na prvních dvou žaberních obloucích zásobuje IV. aortální oblouk, ze kterého se k němu odděluje silná větev. Na druhých dvou žaberních obloucích je filtrační aparát zásoben větvemi VI. aortálního oblouku. Filtrační aparát *Xenopus* tedy není zásobován z III. aortálního oblouku (Millard, 1945). Od stádia 59 N/F dochází k redukci a do konce metamorfózy filtrační aparát zmizí úplně (Bartel et al., 1999). Krev z filtračního aparátu se sbírá do žilního systému (Millard, 1945).

Protože *Xenopus laevis* nemá vnitřní žábry, a filtrační aparát je zásoben také větví VI. aortálního oblouku, domnívá se Nikitin (1925) a Millardová (1945), že by filtrační aparát mohl sloužit i k dýchání. Tuto domněnku potvrzuje i Savage (1955) na Microhylidae, kterým také chybí žábry a jsou schopni dýchat hypertrofovanou tkání filtračního aparátu.

### 1.1.3 Operculum

Dýchací funkci má u pulců pravděpodobně i *operculum* (Gradwell, 1969). *Operculum* je na rozdíl od ryb kožní záhyb, který roste směrem od hyoidního oblouku. Witschi (1956) popisuje, jak *operculum* srůstá s cervikálním záhybem, který roste v protilehlém směru. Srůstem operkula se uzavře pravá a levá dutina žaberního koše, které zůstávají propojeny na ventrální straně těla. Jedinou komunikací žaberní dutiny s okolím je otvor na levé straně těla – *spiraculum* (viz obr. 1).

*Operculum* se u *Rana* začíná tvořit ve stádiu 46 N/F. Gradwell (1969) zjistil schopnost pulců usměřňovat tok krve buď do operkula nebo do *musculus interhyoideus*. Proto soudí, že *operculum* má u pulců pomocnou dýchací funkci. U pulců *Pelobates* jsem výjimečné zásobení operkula nepozorovala (viz strana 102). Krev z operkula od-

chází stejně jako z ostatních míst kůže do žilního systému. Jestliže tedy má *operculum* dýchací funkci, dochází k mísení okysličené krve z operkula s odkysličenou krví ve *vena jugularis interna* stejným způsobem jako u krve přicházející z kůže.

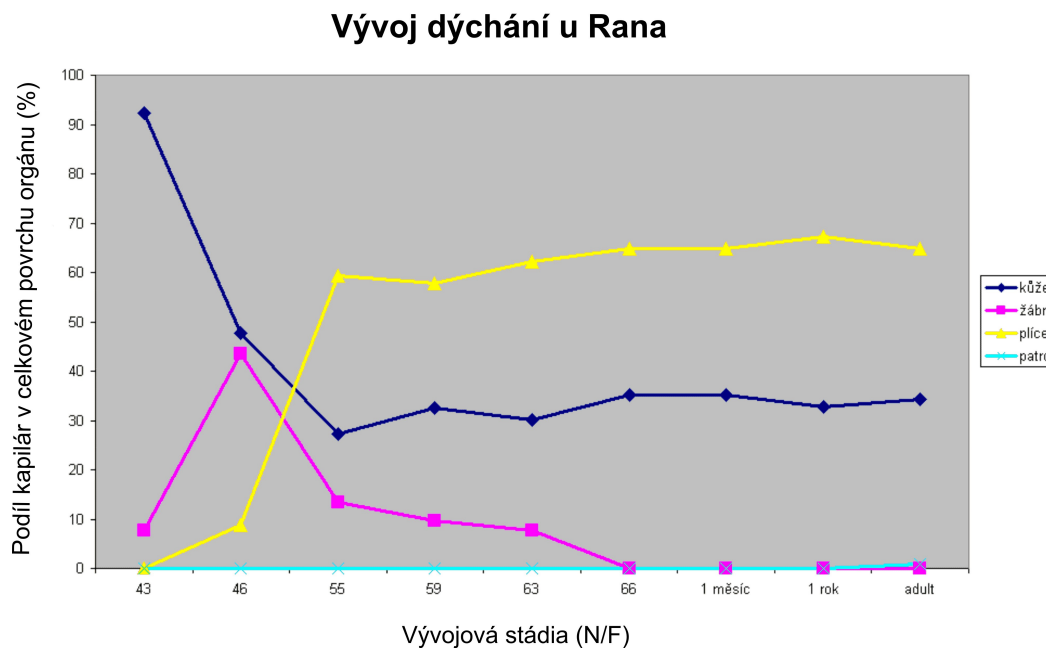
#### 1.1.4 Ventrální a dorsální velum

V žaberním koši jsou vytvořeny dvě řasy (velum), které oddělují žaberní koš od trávicí trubice. U *Rana* je vytvořeno ventrální velum, které chrání žaberní koš do poloviny jeho délky, a dorsální velum, které vystupuje vzadu ze stropu dutiny ústní (Savage, 1952). (Viz obr. 2.)

Ventrální velum je zásobeno větví *arteria carotis externa* a dorsální velum je zásobeno větví *arteria pulmonalis* (viz např. strana 31). Aichhorn a Lametschwandtner (1996) zamítli u *Xenopus* dýchací funkci ventrálního vela, protože krev z něj se sbírá do žilního systému. Tato skutečnost ale podle mého názoru nemusí být určující, protože krev z kůže a filtračního aparátu se také sbírá do žilního systému. Jestli tato kožní řasa dýchací funkci má nebo nemá, není zatím rozhodnuto.

#### 1.1.5 Kůže

Kůže je podle Szarského (1955) hlavním dýchacím orgánem obojživelníků. Dospělí obojživelníci dýchají kůží, plicemi a bucco-pharyngeální výstelkou (viz graf na obr. 3). Nejvíce se dýchání kůží uplatňuje u malých druhů (např. *Bombina* a *Leiopelma*, které mají největší podíl kožního dýchání ze všech studovaných žab). Ne všechny malé druhy používají jako hlavní dýchací orgán kůži, např. *Hyla* má velmi dobře vyvinuté plíce. U *Xenopus* a *Bufo* zjistil Szarski (1955), že jen 30% z celkového dýchání připadá na kůži (dýchají hlavně plicemi). Významné je kožní dýchání i pro ocasaté obojživelníky (73% dýchání u *Triturus* probíhá kůží). Zajímavé je srovnání hustoty kožních kapilár s intenzitou kožního dýchání. Kapiláry v kůži totiž souvisí primárně s dýcháním a až druhotně s rozvodem živin. Nejvíce kapilár je na zádech a stehnech a nejméně na plosce končetin nebo v ohybech kůže. Délka i hustota kapilár je závislá na velikosti těla žáby. Čím větší je žába, tím větší musí být délka kapilár a jejich hustota. Nejmenší hustotu kapilár Szarski (1955) zjistil u *Bombina bombina* a největší u *Rana esculenta*. Malé druhy, které dýchají převážně kůží, mají paradoxně nižší hustotu kapilár než druhy velké.



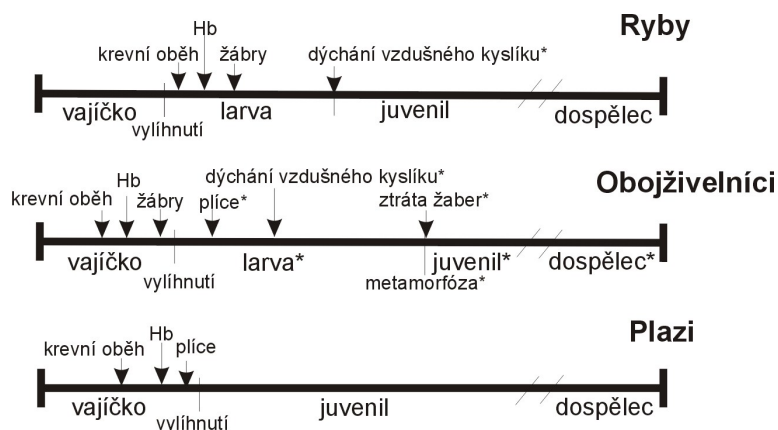
**Obrázek 3:** Vývoj dýchání *Rana esculenta* od larválních stádií až do dospělosti. Podíl jednotlivých orgánů na dýchání v průběhu vývoje. Intenzita dýchání jednotlivých orgánů je určena množstvím kapilár v jeho povrchu. Podle Starwinského (1956).

osa x – jednotlivá vývojová stádia *Rana esculenta* (N/F) osa y – procenta kapilár v jednotlivých orgánech (vztaženo k celkovému povrchu orgánu)

### 1.1.6 Pľíce

Pľíce mají tvar podlouhlé pyramidy, která je bází obrácena kraniálním směrem. Pľíce žab jsou uloženy dorsálně nad střevem a po stranách *aorta dorsalis lateralis* (viz obr 11).

Pľíce se u různých druhů žab vyvíjejí v různých stádiích. U larev *Pelobates* jsou vyvinuty už v prvním stádiu, které jsem studovala (50 N/F). Během larválního vývoje se prodlužují a před metamorfózou dosáhnou až na konec těla. Během metamorfózy se ještě dále zvětšují a prodlužují, přičemž jejich kaudální konce se stáčí a celkově rostou do šířky. *Arteria pulmonalis* už je plně vytvořena u stádia 50 N/F po celé délce pľic. Podobný vývoj pľic jako *Pelobates* je i u *Rana esculenta*, kde jsou už pľíce vytvořeny u stádia 46 N/F. Pľíce slouží k dýchání až od stádia 55 N/F, do té doby plní jen hydrostatickou funkci. Rozdělení pľic na septa je u *Rana* a *Pelobates* rozdílné (Strawinski, 1956). Odlišnou situaci zjistili Delsol a Flatin (1972) u *Rana temporaria*, kde pľíce vznikají až krátce před metamorfózou. Burggren a Pinder (1991) zjistili u *Bufo americanus*



**Obrázek 4:** Schematické znázornění hlavních změn ve vývoji cévního a dýchacího systému v souvislosti s životními obdobími nižších obratlovců. \* označuje změny nebo vývojová stádia která jsou v rámci třídy variabilní. Z Burggrena a Pindera (1991).

vznik plic až několik dní před dokončením metamorfózy. Lanot (1962) popsal vznik plic u *Rana*, ale v době jejich vzniku nebyla ještě vytvořena *arteria pulmonalis*. Millardová (1945) popisuje opačnou situaci u *Xenopus laevis*, kde jsou plice pravděpodobně funkční už od stádia 35 N/F, kdy se redukuje *ductus Botalli*. Pronych a Wassersug (1994) si myslí, že plice začne *Xenopus* používat až po metamorfóze. Zároveň ale zjistili, že bez možnosti dýchat vzdušný kyslík nedojde u pulců *Xenopus* k metamorfóze. Feder (1984) se zabýval příčinami plicního dýchání u pulců. Nejpravděpodobnější důvody jsou, že nafouklé plice mohou nadnášet, a tak usnadňovat pulcům pohyb, a nebo že dýchání vzdušného kyslíku jen odráží vývoj plic. Protože plice způsobují příliš velkou změnu vztlaku, nevyvíjejí se u larev žijících v proudící vodě (Burggren, 1984). U těchto druhů žab se plice tvoří až při metamorfóze. Nejdříve rostou plice do délky a ke konci vývoje se rozšiřují. U metamorfované žáby jsou plice širší a už se nedotýkají kaudálního konce břišní dutiny. Po metamorfóze se povrch plic zvětšuje septy a do délky ani do šířky už plice nerostou. Tento vývoj plic také potvrzuje Atkinson a Just (1975) u *Rana catesbeiana*. Pro funkci plic je nejdůležitější jejich prokrvení a jejich vnitřní povrch. Celková vnější délka plic už tak důležitá není. Szarski (1955) zjistil, že *Hyla*, která nejvíce dýchá plicemi, má nejdelší plicní kapiláry a také nejhustší kapilární síť. Absolutní délka plicních kapilár je různá, od 3 m u *Leiopelma* až do 34 m u *Hyla*. Nejvíce přepážek v plicích v poměru k celkovému povrchu plic je u *Bombina* a *Leiopelma* a nejmenší u *Xenopus* a *Bufo* (Szarski, 1955). Zajímavé je srovnání vzniku plicního dýchání u obojživelníků a plazů – viz obr. 4.

### 1.1.7 Bucco-pharyngeální výstelka

Dýchání sliznicí ústní dutiny a hltanu se uplatňuje hlavně u dospělých žab. (Starwinski, 1956). Szarski (1955) zjistil, že podíl bucco-pharyngeálního dýchání u dospělců žab je jen 3 až 0,2 procenta z celkového dýchání (viz graf na obr. 3).

Bucco-pharyngeálním dýcháním ocasatých obojživelníků se zabýval Bruner (1914). Zjistil, že tento typ dýchání se uplatňuje i ve vodním prostředí. Žaberní štěrbinu fungují u všech obojživelníků jako pumpa, která nasává vodu do úst a hltanu. Všichni obojživelníci kontrolují průtok vody otvíráním úst, nozder a žaberních štěrbin. Někteří ocasatí mají jednu nebo dvě choanální chlopně, které brání zpětnému toku vody do nosních dutin. Vodu tak nasávají hlavně ústy. Tento princip umožňuje uzavřít přívod vody do nosních dutin a zároveň dýchat. Odvozenější druhy ocasatých obojživelníků nasávají vodu hlavně nozdrami. Obdobu můžeme najít i u žab, protože pulci žab nasávají vzduch a vodu ústy, zatímco dospělci nozdrami (Burggren, 1984).

## 1.2 Vývoj dýchání a přechod obratlovců na souš

Čerstvě vylíhlé larvy nepoužívají dýchací orgány, protože jim k výměně plynů stačí difúze z okolí (Orlando a Pinder, 1995). Později larvy dýchají hlavně kůží a vnějšími žábrami, pak přechází na dýchání i vnitřními žábrami. Když se začínají vyvíjet plíce, pulec stále dýchá hlavně žábrami. Pro larvy i pulce během metamorfózy je hlavním dýchacím orgánem kůže (60 %) a jen 40 % výměny plynů se děje žábrami (Burggren a West, 1982; Burggren, 1984). Během metamorfózy dochází k radikální změně v koncentraci  $\text{CO}_2$  v krvi (parciální tlak  $\text{CO}_2$  se třikrát zvýší). Díky změně tlaku  $\text{CO}_2$  se mění i pH krve. V metamorfóze se poprvé v krvi objevuje hemoglobin dospělců (Just et al., 1973). Dospělá žába přijímá kyslík ze 70 % plicemi, ale na vylučování  $\text{CO}_2$  se podílí hlavně kůže a plíce jen částečně. Vylučování  $\text{CO}_2$  kůží umožní podle Burggren (1984) mrtvý prostor plic, kde se  $\text{CO}_2$  zadržuje. Tím se zvýší celková koncentrace  $\text{CO}_2$  v těle, která převyší koncentraci  $\text{CO}_2$  v okolí. Vzniká tak gradient, který napomáhá uvolňování  $\text{CO}_2$ . Při přechodu obratlovců na souš bylo dýchání vodního kyslíku rychle nahrazeno dýcháním vzdušného kyslíku, ale způsob vylučování  $\text{CO}_2$  stále připomíná život ve vodě (Burggren a West, 1982; Løvtrup a Pignon, 1969; Just et al., 1973). Tomuto vývoji odpovídá i regulace dýchání. U larev je dýchání regulováno hlavně hypoxií (při hypoxii vzroste ventilace). Larvy tedy regulují dýchání podle množství kyslíku v krvi.

Při metamorfóze se ale ztrácí žábry, které vylučují oxid uhličitý. Tím vzroste koncentrace  $\text{CO}_2$ , ale protože vzroste i koncentrace  $\text{HCO}_3^-$ , celkové pH krve se příliš nezmění. V dospělosti je dýchání regulováno množstvím oxidu uhličitého a množstvím kyslíku v krvi (Burggren a Pinder, 1991).

Při přechodu obratlovců na souš došlo pravděpodobně k podobné situaci. Packard (1976), který popsal styl dýchání devonských obojživelníků při přechodu na souš, se domnívá, že při přechodu na souš se snížila frekvence ventilace žaber a zvýšila se plicní ventilace. Plíce ale sloužily jen pro získávání kyslíku – na vylučování  $\text{CO}_2$  nestačily. Kůže byla velmi silná, a proto se na výměně plynů se nemohla podílet. Proto se postupně zvyšovalo množství  $\text{CO}_2$  v krvi. Aby se nezvyšovala kyselost krve, musel se zvýšit také podíl  $\text{HCO}_3^-$ , který krev pufoval. Krev se postupně nasýtila  $\text{CO}_2$ , až se přebytečný oxid uhličitý začal samovolně uvolňovat plícemi. Nebylo ani třeba zvyšovat plicní ventilaci, protože ta stačila na získávání kyslíku. Zvýšit exkreci kůží také nebylo možné, vzhledem k silnému dermálnímu krytu. Tato teorie odpovídá i vyšším parciálním tlakům  $\text{CO}_2$  u suchozemských obratlovců oproti vodním (Just et al., 1973). Szarski (1955) soudí, že obojživelníci při přechodu na souš měli sice vyvinuté plíce, ale ty z počátku nestačily. Proto obojživelníci začali dýchat kůží, a tak i aktivněji žít. Tento model mluví ve prospěch polyfyletického původu obojživelníků. Z jedné linie obojživelníků, kteří začali dýchat kůží, vznikli současní obojživelníci. Druhá větev, která upřednostnila plicní dýchání, vedla až k plazům. Dýchání kůží tak představuje velkou evoluční překážku. Nemůže se totiž vyvinout teplokrevnost ani tělní pokryv, protože kůže musí být stále vlhká. Také velikost živočicha je omezená. Větší jedinci musí snížit svůj metabolismus nebo zvýšit hustotou kožních kapilár. Silně prokrvená kůže také znemožňuje život v hypertonického prostředí (v moři) (Szarski, 1955).

## 1.3 Dělení krve v cévním systému obojživelníků

### 1.3.1 Dělení krve v srdci a v aortálních obloucích dospělců a pulců žab

Díky přechodu obratlovců na souš a vzniku plic bylo potřeba rozdělit odkysličenou krev z těla od okysličené krve z plic. Proto se začala v srdci vytvářet pravá a levá polovina (Farrell, 1977). Přesto na dělení krve v srdci a aortálních obloucích dospělců existuje několik teorií. Podle klasické teorie se okysličená a odkysličená krev v srdci skoro úplně oddělí. (Jen 16 % krve se v srdci mísí (De Saint-Aubain, 1985). Podle

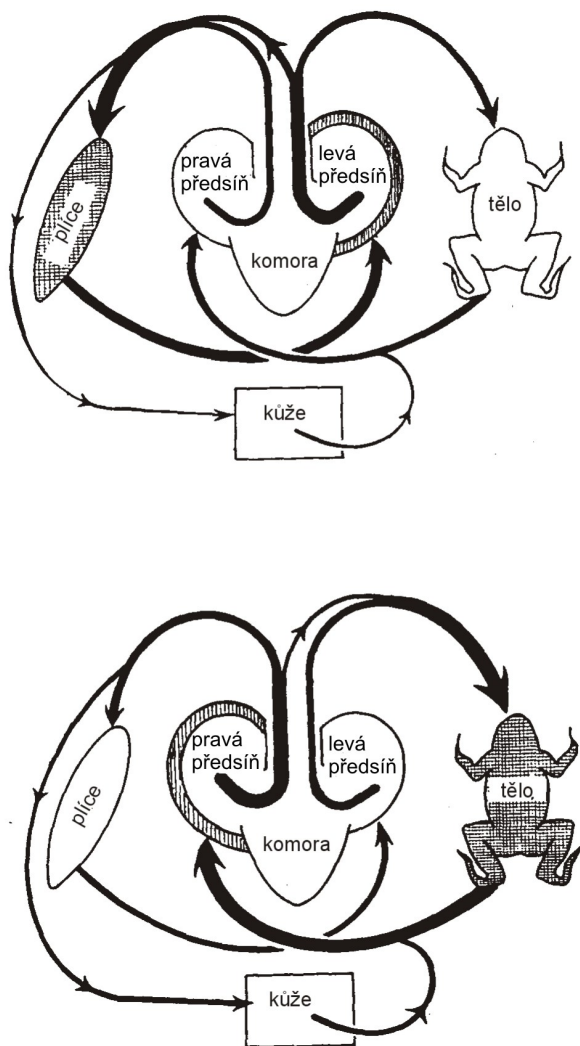
dalších teorií se krev v srdci mísí úplně. Také mechanismy dělení krve v srdci jsou málo prostudované a existuje několik možných vysvětlení.

Podle klasické teorie krev v srdci *Xenopus laevis* zůstává oddělena. Krev se nemísí, protože je pod tlakem, teče proudem, který se pohybuje do spirály. Spirální pohyb pravděpodobně vzniká už před vstupem do *conus arteriosus* a není tak závislý na přítomnosti spirální chlopně. Spirální pohyb krve je nejen u žab a ocasatých, ale byl zjištěn i v raných embryonálních stádiích kuřete. U žab vzniká pravděpodobně díky podkovovitému výstupu z komory, který tento pohyb podporuje. Spirální chlopeň v *conus arteriosus* už jen spirální pohyb udržuje (De Saint-Aubain, 1985). Krev se stáčí ve směru hodinových ručiček. Okysličená krev z plic přichází plicními žílami do levé před-síně. Pak pokračuje do levé poloviny komory. Krev z těla prochází přes *sinus venosus* do pravé před-síně, a pak do pravé části komory. Rozdělená krev z před-síní jde do komory, kde si stále udržuje rozdělení z před-síní. Toto dělení přejímají trabekuly komory. Při systole komory nejdříve jde odkysličená krev z pravé části do *cavum aorticum* (rozdělení *conus arteriosus* viz Simons, 1959). V *conus arteriosus* je ještě malý tlak a spirální chlopeň tak dovolí přesun krve do *cavum pulmo-cutaneum*. Protože je periferní odpor v plicně-kožním oběhu menší než v tělním, krev jde do plic a do kůže. V druhé části systoly komor se stáhne také *conus arteriosus* a spirální chlopeň tak oddělí dvě dutiny. Více okysličená krev z levé části komory pokračuje do systémových aortálních oblouků a část krve jde i do karotidálních aortálních oblouků. Na konci systoly jde nejvíce okysličená krev do karotidálních aortálních oblouků, kde je největší periferní odpor, který je udržován karotidálním labyrintem. Tak se nejvíce okysličená krev dostane přednostně do hlavy a mozku (DeGraaf, 1957; Turner, 1967).

Simons (1959) a De Saint-Aubainová (1985) s tímto dělením krve v srdci v zásadě souhlasí. Na základě studia anatomické stavby srdce si ale myslí, že krev prochází současně oběma částmi *conus arteriosus* a ne fázově posunutá jako v předcházejícím případě. Tato teorie ale uvádí jako důvody dělení krve jen anatomickou stavbu a nepracuje s rozdílnými tlaky v cévním systému.

Na základě poznatků z měření tlaku v cévách je založena další teorie. Plicní oběh dostává více krve, protože v plicním oběhu je menší periferní odpor, a tak jím krev teče výrazně rychleji. Zatím co se krev z plicního oběhu vrátí do srdce za tři systoly, tak z těla se vrátí do srdce po 25 systolách. Plicní oběh tedy má víc krve než systémový a karotidální dohromady. U *Xenopus* je odpor v karotidálním a systémovém oblouku stejný. Protože plicním oběhem teče více krve, tak i návrat neokysličené krve z těla





**Obrázek 5:** Schematické znázornění dělení krve u *Xenopus laevis*. Z DeGraafa (1957). A – teorie podle DeGraafa (1957), B – klasická teorie

musí být větší. A tento návrat se zvětší silnějším přítokem krve z kůže. Tato teorie jen upravuje množství krve, které prochází jednotlivými cévami. Jinak navazuje na klasickou teorii o dělení v *conus arteriosus* (DeGraaf, 1957). (Viz obr 5.)

Výsledky měření tlaku ale byly u Vandervaela (1933) rozdílné. Proto vznikla i další teorie, podle které spirální chlopeč nepomáhá dělení krve. Krev je rozdělena v před-síních, lehce se smísí v komoře a úplně se smísí v *conus arteriosus*. V každé polovině *conus arteriosus* je totiž podle Vandervaela (1933) tlak krve stejný. Většina autorů se ale přiklání k teorii, kdy se dělení krve udrží i v *conus arteriosus*. Kdyby se krev nedělila, neměla by septa v *conus arteriosus* význam.

Vzhledem k tomu, jak je nevyjasněná situace dělení krve v srdci dospělých žab, je situace u pulců zcela neznámá. Spirální chlopeň se vyvíjí až během metamorfózy, ale plíce, rozdělení předsíní a trabekuly v komoře jsou vytvořeny už u pulců. Pravděpodobně alespoň k částečnému dělení krve dochází. Znamější je situace dělení krve v aortálních obloucích. Během vývoje není krev po průchodu žábami nikdy úplně okysličená. Mezi aferentní a eferentní větvi žaber jsou totiž přímé spojky a všechna krev tak nemusí projít žábami. U *Rana temporaria* nejsou během larválního vývoje spojky mezi anteriorní a posteriorní větvi aortálního oblouku. Spojky začínají vznikat až na začátku metamorfózy v souvislosti s přestavbou cévního systému (Delsol a Flatin, 1972).

Jiná je ale situace u *Xenopus*, který má celkovou stavbu aortálních oblouků velmi odlišnou od situace u *Rana* nebo *Pelobates*. Larvy *Xenopus* nemají vnitřní žábry, a tak jsou u nich vytvořeny plíce a plicní oběh. Mezi aferentní a eferentní větvi k vnějším žábám jsou přímé spojky, a proto část krve zůstává neokysličená. Stejně tak krev, která jde do plic je už částečně okysličená, ale po opuštění plic je krev už plně okysličená. Larvy bez vnějších žaber mají aortální oblouky nevětvené (Millard, 1945).

### 1.3.2 Dělení krve v srdci ostatních obojživelníků

U ocasatých obojživelníků není v *conus arteriosus* spirální chlopeň vyvinuta tak jako u žab. Přítomnost spirální chlopně v *conus arteriosus* je závislá na podílu plicního dýchání. Její nepřítomnost nebo fenestrace interatriálního septa je jen sekundární úprava, která nesouvisí se stupněm vývoje. Spirální chlopeň je vyvinuta například u *Salamandra*, *Triturus*, *Siren* a *Amphiuma*. U *Cryptobranchus* a *Necturus* spirální chlopeň chybí úplně (Baker, 1949). Krev z těla jde po průchodu pravou částí komory do *conus arteriosus*, kde se stáčí po směru hodinových ručiček a jde po jeho ventrální části. Krev z plic se také po průchodu levou částí srdce stáčí po směru hodinových ručiček a v *conus arteriosus* jde po jeho dorsální straně. Krev se v aortálních obloucích mísí (De Saint-Aubain, 1985). Extrémním případem je stavba srdce bezplicných ocasatých obojživelníků, např. *Plethodon* a *Spelerpes*, kteří dýchají hlavně kůží. U těchto obojživelníků chybí plíce, a proto je jejich stavba srdce změněná. V předsíních úplně chybí interatriální septum. Spirální chlopeň je v *conus arteriosus* vytvořena, ale pravděpodobně jen podpírá stěny (Bruner, 1900). Systém dělení krve u červorů nebyl dosud popsán.

Stavbu srdce a složité dělení krve v srdci obojživelníků může vysvětlit situace u fosilních Temnospondyli (karbon až křída). U nich byla vytvořena interventrikulární kost, a tak i interventrikulární septum bylo pravděpodobně kompletní (Turner, 1967). Podobná situace je u recentních Dipnoi (např. *Lepidosiren* a *Neoceratodus*), kteří mají srdce rozdělené na dvě předsíně, komoru a *conus arteriosus*. Komora dvojdyšných je neúplně rozdělená interventrikulárním septem, které vzniká z jedné z trabekul. *Conus arteriosus* je esovitě prohnutý a má spirální chlopeň. Všechny aortální oblouky vystupují hned z *truncus arteriosus* (Klitgaard, 1978; Turner, 1967). Zajímavá je situace u fosilních Dipnoi, kteří měli srdce kompletně rozdělené. Byla u nich vytvořena úplná přepážka jak v předsíních, tak i v komoře. Srdce ryb už tedy bylo úplně rozdělené<sup>1</sup> (Frechkop, 1955). Interventrikulární septum vzniká i v ontogenezi ocasatých obojživelníků. V ontogenezi *Triturus* vzniká neúplné septum z jedné z trabekul komory. Septum se s postupujícím vývojem redukuje (Turner, 1967). U žab nebyl vznik septa v komoře zjištěn. Ale přesto je z uspořádání srdce patrné, že i u žab je tendence k dělení krve v srdci. Přechod na dýchání kůží ale obojživelníkům znemožnil další rozvoj interventrikulárního septa, protože okysličená krev z kůže a bucco-pharyngeální membrány se mísí s odkysličenou krví z těla. Extrémní je stav u bezplicných ocasatých obojživelníků, kteří dýchají pouze kůží. Jiná situace je u amniot, která se vydala cestou plicního dýchání. Díky rozvoji plicního dýchání postupně došlo k úplnému rozdělení komory. U plazů tak mohlo dojít k rozvoji kožního krytu, protože kůže nebyla k dýchání potřebná. Také proto se mohla u plazů vyvinout endotermie. Dýchání kůží tak pro obojživelníky představovalo daleko větší evoluční překážku než absence vaječných obalů (Szarski, 1955). Žáby se sice v rámci evoluce obojživelníků specializovaly hlavně na rozvoj plicního dýchání, ale kožní dýchání už bylo velmi významně vyvinuté. Nemohlo proto dojít k opětovnému vzniku interatriálního septa a zániku kožního dýchání. Situace u žab je tedy kompromisem mezi dýcháním kůží a plicemi. Vysvětlit princip a mechanismus dělení krve je obtížné, protože v cévním systému jsou kombinované dva zcela protichůdné požadavky na dělení krve.

---

<sup>1</sup>Dipnoi ale nejsou předky obojživelníků.

## 2 MATERIÁL

Vývoj aortálních oblouků jsem pozorovala na blatnici skvrnité (*Pelobates fuscus*) viz obr. 6. Čerstvě vylíhnuté pulce jsem získala od Mgr. Davida Fišera, který je odchytil u Příbrami. Pulce jsem odchovala v teráriích na katedře zoologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze.

Celkem jsem úspěšně nastříkla cévní systém 34 exemplářů ve 13 různých stádiích (od stádia 50 N/F do stádia 66 N/F). (Viz tabulka 2).

V diplomové práci používám označení jednotlivých vývojových stádií podle Nieu-koop a Fabera (1967) (dále jen N/F). Pro porovnání uvádím v tabulce 1 srovnání stádií podle Nieukoop a Fabera (1967) s dalšími běžně v literatuře používanými klasifikacemi.



Obrázek 6: Dospělec *Pelobates fuscus*.



Obrázek 7: Pulec *Pelobates fuscus* stádium 57 N/F.

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

Tabulka 1: Srovnání některých nejběžněji užívaných klasifikací vývojových stádií žab. Upraveno podle McDiarmida a Altiga (2000).

Stádium	Číslo pulce	Rozměry		
		celková délka	délka těla	hmotnost
50	1	4,8 cm	1,9 cm	1,296 g
52	2	5,1 cm	2,1 cm	1,154 g
	3	5,5 cm	2,5 cm	2,319 g
	4	5,2 cm	2,3 cm	1,323 g
53	5	4,9 cm	2,2 cm	1,384 g
	6	5,5 cm	2,4 cm	2,149 g
56	7	6 cm	2,5 cm	3,522 g
	8	6,7 cm	2,9 cm	5,1 g
	9	6,6 cm	2,8 cm	3,659 g
	10	7 cm	3 cm	3,91 g
57	11	6,8 cm	3 cm	4,942 g
	12	7 cm	2,9 cm	5,689 g
	13	8,1 cm	3,2 cm	6,642 g
58	14	9,2 cm	3,6 cm	9,82 g
	15	6,2 cm	2,7 cm	3,456 g
	16	7 cm	2,9 cm	4,062 g
	17	8,1 cm	3,1 cm	4,505 g
	18	7,6 cm	3,1 cm	5,132 g
	19	8,94 cm	3,3 cm	6,2 g
	20	7,4 cm	3,1 cm	5,808 g
	21	8,3 cm	3,4 cm	6,778 g
59	22	6,9 cm	2,4 cm	2,625 g
61	23	7,3 cm	2,8 cm	2,901 g
	24	6 cm	2,7 cm	2,885 g
62	25	7,2 cm	2,5 cm	3,35 g
63	26	7,1 cm	3,2 cm	7,58 g
	27	4,9 cm	2 cm	1,635 g
	28	6,5 cm	2,4 cm	2,708 g
	29	7,8 cm	2,6 cm	4,151 g
64	30	6,4 cm	2,4 cm	3,491 g
65	31	2 cm	1,6 cm	1,118 g
66	32	3,2 cm	3,1 cm	2,156 g
	33	2,4 cm	2,3 cm	1,609 g
	34	2,6 cm	2,5 cm	2,128 g

**Tabulka 2:** Stádia a rozměry jednotlivých exemplářů *Pelobates fuscus*.

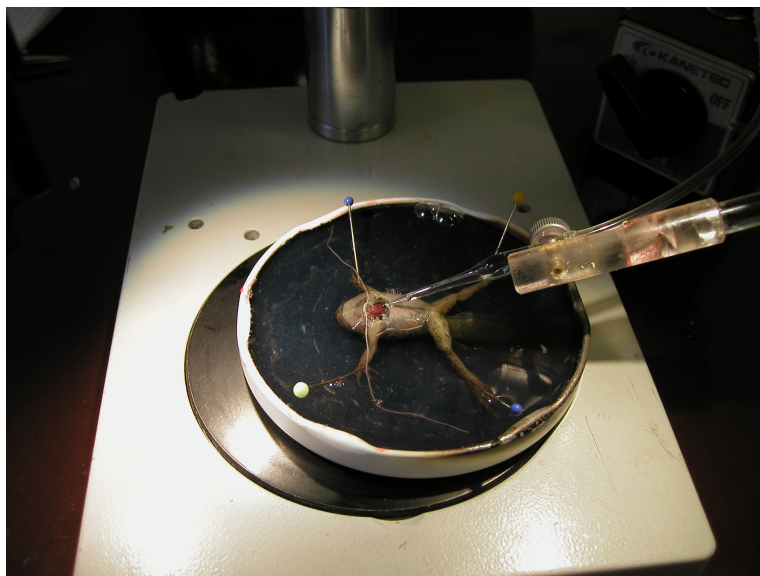
## 3 METODY

### 3.1 Příprava a pozorování korozivního preparátu cévního systému

Nejprve jsem pro studium vývoje aortálních oblouků používala metodu nástřiku cévního systému *Pelobates* přes srdeční komoru směsí želatiny a tuše (Seichert, ústní sdělení). Takto získané preparáty ale nevydržely prosvětlení tkání, odstranění pigmentů z kůže, ani barvení alcianovou modří a alizarinem na zviditelnění kostních a chrupavčitých tkání. Další možností bylo rekonstruovat cévní systém ze seriálních histologických řezů pomocí programu 3D-Studio. Nakonec jsem pro řešení této problematiky použila metodu korozivního nástřiku podle Lametschwandtnera a Aharinejada (1997); Lametschwandtnera et al. (1990); Bartela a Lametschwandtnera (2000) a Lametschwandtnera (ústní sdělení).

Pulce jsem uspala a následně usmrtila v 0,03% vodném roztoku MS 222 (Sigma –  $C_9H_{11}NO_2 \cdot CH_4SO_3$ ), což je anestetikum pro vodní živočichy. Preparát nesmí být předem dlouhodobě fixovaný, protože jinak dojde k rozvolnění cévních stěn a nastříkávaný polymer se rozlije do okolních tkání. Proto jsem nastříkávala cévní systém okamžitě po usmrčení. Pulce jsem připevnila špendlíky na misku vylitou voskem. Po celou dobu preparace i nástřiku byl pulec ve fyziologickém roztoku (viz dále) smíchaným s anestetikem MS 222. Postupně jsem pod binolupou odpreparovala kůži ventrální strany těla, svaly a perikard. Tím jsem zpřístupnila srdce, které u čerstvě usmrčených pulců stále tepe. Poté jsem pomocí dvou tenkých pinzet připravila uzlík z chirurgické oční nitě okolo *conus arteriosus* (viz obr. 8).

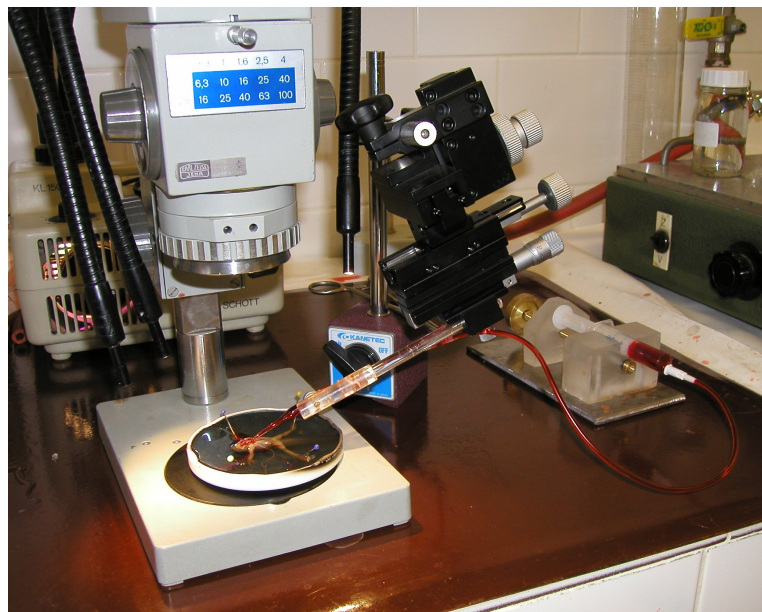
Dále jsem nastříhla srdeční komoru a pomocí mikromanipulátoru do ní vsunula skleněnou kapiláru. Kapiláru jsem upevnila v *conus arteriosus* stažením uzlíku. Tím se zabránilo vyklouznutí kapiláry během nástřiku a zpětnému toku nastříkávaných látek. Pak jsem otevřela obě předsíně případně i *sinus venosus*, aby se cévní systém otevřel. Poté jsem začala proplachovat cévní systém fyziologickým roztokem. Nebylo nutné promývat fyziologickým roztokem pro obojživelníky podle Ringera (6,5 g NaCl, 0,14 g KCl a 0,12 g  $CaCl_2$  na 1000 g vody.) (Lametschwandtner, ústní sdělení), protože dobré výsledky jsem získala i s lidským fyziologickým roztokem (Léčiva). Když se z cévního systému otevřenými předsíněmi vyplavila všechna krev, začala jsem nastříkávat



**Obrázek 8:** Detail pulce připraveného k nástřikávání Mercoxu. Pulec je za končetiny připněn na preparační misku. Srdce je zpřístupněno odpreparováním okolních tkání. Uzlík z chirurgické oční nitě přidržuje skleněnou kapiláru v *conus arteriosus*.

Mercoxem. MERCOX-CL-2R (Dainippon Ink and Chemicals, Tokyo, Japonsko; Ladd Burlington, Vermont, USA) je směs metakrylátů, která navíc obsahuje červené barvivo. Na zahájení polymerizace je nutné těsně před nástřikem smíchat Mercox s monomerem metylmetakrylátu v poměru 4:1. Pro pulce *Pelobates* je vhodné množství 4 ml Mercoxu smíchané s 1 ml monomeru přímo v injekční stříkačce. Na 10 ml monomeru se ještě přidává 0,625 g iniciátoru – paste MA. Mercox je vhodný na vytváření korozivního preparátu cévního systému, protože se během polymerizace srazí jen o 6 % (podklady od výrobce). Jeho teplota polymerizace je nízká, a tak nepoškodí endotel cév. Odlitek cév si zachová prostorové uspořádání i po odstranění okolních tkání v KOH. Nástřik provedený Mercoxem vydrží i vysoká napětí při pozorování na rastrovacím elektronovém mikroskopu. Částice Mercoxu jsou dostatečně malé, a tak projdou kapilárním řečištěm až do žil, tím je možné zobrazit kompletní cévní systém. Pomocí této nástřikové hmoty lze zobrazit otisky endotelových jader cév, což je důležité při rozlišování tepny, žíly a kapiláry (viz obr. 42). Něteří autoři před samotným nástřikem propláchnou cévní systém fixační látkou a tím ho zpevní. Zároveň se tak ale cévní systém zbaví elasticity a je křehčí. Předfixování ale není u pulců nutné a dobré výsledky jsem získala i bez něj. Aby byl proud nástřikové hmoty plynulý, posouvala jsem píst injekční stříkačky šroubem (viz obr. 9).





**Obrázek 9:** Celkový pohled na nastříkávání preparátu. Vpravo injekční stříkačka s Mercoxem a šroub, který umožňuje plynulý posun pístu stříkačky při nástřiku. Stříkačka je spojena s kapilárou tenkou hadičkou. Kapilára je upevněna v mikromanipulátoru (uprostřed). Na preparaci a kontrolu při nástřiku se používá binolupa (vlevo).

Nastříkávala jsem do té doby, dokud Mercox v injekční stříkačce a v přívodních hadičkách úplně neztvrdl – polymerizoval. Pak jsem celého nastříknutého pulce umístila na 24 hodin do 60°C teplé vodní lázně. Tím se úplně dokončila polymerizace. Následně jsem pulce dala na 24 až 48 hodin do 7,5 % KOH při 40°C, aby se odstranily všechny okolní tkáně. Vyšší koncentrace KOH neurychlí odstranění tkání. Naopak KOH saponifikuje Mercox a tím znehodnotí preparát, proto není vhodné zvyšovat koncentraci KOH a ani nechávat zbytečně preparát v KOH déle. U metamorfujících a dospělých žab je ještě vhodné provést dekalifikaci kostních tkání v 5 % kyselině mravenčí po dobu 5–15 minut. Tímto postupem jsem získala korozivní preparát (přesný odlitek cévního systému zbavený okolních tkání), který je možné rovnou pozorovat pod binolupou. Před pozorováním je ještě vhodné promýt korozivní preparáty v destilované vodě a tím je zbavit zbytků tkání. Po celou dobu musí být preparát stále potopen v kapalině.

Preparáty jsem ale dále připravovala k pozorování v elektronového rastrovacím mikroskopu, proto je nutné preparát úplně zbavit vody. Korozivní preparáty ale stačí odvodnit v exikátoru, protože neobsahují žádné živé tkáně. Pak se preparát upevní koloidním stříbrem na kovový nosič. Obvykle se nástřikem podaří zobrazit celý cévní systém a preparát je tedy dost velký (má stejnou velikost jako pulec). Na tak velkém

preparátu by se v elektronovém rastrovacím mikroskopu kumuloval náboj a znemožňoval by pozorování, proto je nutné preparát uzemnit. Elektrony se z preparátu odvádí pomocí vodivých měděných můstků, které se k němu ze stran přilepí koloidním stříbrem (Lametschwandtner et al., 1980). Nakonec se na preparát napráší tenká vrstva zlata a tím je připraven k pozorování. Korozivní preparáty *Pelobates fuscus* jsem pozorovala na elektronovém rastrovacím mikroskopu (SEM) katedry zoologie Salzburské university v Rakousku (Stereoscan 250, Cambridge, UK) při napětích 5-10 kV. Další pozorování jsem prováděla při napětí 20 kV na SEM Anatomického ústavu 1. LF UK v Praze (Sigma 100) a na SEM Mikrobiologického ústavu AV v Praze.

Korozivní preparáty se uchovávají buď už připravené k pozorování pro SEM nebo zmražené v destilované vodě. Podle mých zkušeností je vhodnější uskladnění v kostce ledu, protože nedochází k ulamování tenkých periferních cév. Digitální fotografie preparátů jsem upravovala v programech Adobe Photoshop a Corel Draw.

### 3.2 Různé typy určování vývojových stádií žab

Současní i starší autoři jsou nejednotní v používání vývojových kategorií pulců. Mnoho autorů používá vývojová stádia podle Gosnera (1960) (např. Gradwell, 1969), podle Taylora a Kollrose (1946) (např. Just a kol., 1973), podle Schumwaye (1940) (např. Turner, 1967) atd. (viz tab. 1 na straně 20). Mnoho autorů si definovalo vlastní stádia a nebo jen udávají celkovou délku těla larvy (Delsol a Flatin, 1972; Millard, 1945). Celková délka ale není vhodná pro srovnání s jinými druhy žab. Celková délka těla je u jednoho stádia daného druhu velmi variabilní, velikost záleží hlavně na potravě a na životních podmínkách. Pulci *Pelobates* např. u stádia 58 dosahovali celkových délek od 6,2 cm do 9 cm. Tyto délky se překrývaly i s okolními stádii, i když byly pulci chováni ve stejných podmínkách. Tato nejednotnost používání ztěžuje a mnohdy úplně znemožňuje srovnání s ostatními druhy a autory. Proto jsem se rozhodla pro používání stádií podle Nieukoop a Faber (1967), přestože je vytvořeno pro *Xenopus laevis*. Je to totiž nejčastěji používané určování vývojových stádií žab (např. Orlando a Pinder, 1995).

### 3.3 Přehled sporných názvů některých struktur

Protože cévní systém žab byl popisován útržkovitě v průběhu více než jednoho století (nejstarší práce o cévním systému žab citovaná v této diplomové práci je Maurer (1888)), názvosloví je značně nejednotné a většinou neodpovídá fylogenetickému ani ontogenetickému původu struktur. Proto v tabulce 3 (strana 27) uvádím vždy jméno používané v celé diplomové práci, důvod, proč jsem ho vybrala, definici dané struktury a další užívaná synonyma. Názvy ostatních cév jsou v zásadě ustálené a srozumitelné, a proto je v tabulce neuvádím.

Název používaný v diplomové práci	Důvod jeho používání	Definice struktury	Další používané názvy
<i>Conus arteriosus</i> (Romer a Parsons, 1977)	Označují se stejně i homologické struktury ostatních obratlovců. Odráží evoluční souvislosti.	Poslední oddíl srdce tvořený silnou srdeční svalovinou.	<i>Bulbus arteriosus</i> (Thomas, 1972); <i>Truncus arteriosus</i> (Oliver, 1909; Marshall, 1951); <i>Bulbus cordis</i> (Romer a Parsons, 1977)
<i>Truncus arteriosus</i> (Romer a Parsons, 1977)	Označují se stejně i homologické struktury ostatních obratlovců. Odráží evoluční souvislosti.	Společný cévní kmen pro všechny aortální oblouky. Navazuje na <i>conus arteriosus</i> , ale histologická stavba je stejná jako u tepen.	<i>Aorta ventralis</i> (Turner, 1967)
III., IV., V. a VI. aortální oblouk (Delsol a Flatin, 1972)	Číslování odráží pořadí vzniku aortálních oblouků jak v ontogenetickém tak ve fylogenetickém vývoji. Římské číslice se používají ve srovnávací anatomii obratlovců.	Arteriální branchiální oblouky, které vystupují z <i>truncus arteriosus</i> .	3, 4, 5, 6 (Turner, 1967); I, II, III, IV (Klinckowström, 1894; Strawinski, 1956); 1., 2., 3., 4. (Delsol a Flatin, 1972)
<i>Glomus caroticum</i> (karotidální labyrint) (Ishii et al., 1966; Kusakabe, 1992; Orlando a Pinder, 1995)	Nejčastěji používané a odráží vnější a vnitřní strukturu.	Chemoreceptor a baroreceptor na III. aortálním oblouku v místě odstupu <i>arteria carotis externa</i> .	<i>Glandula carotis</i> (Delsol a Flatin, 1972); <i>Bulbus caroticus</i> (Klinckowström, 1894)
Anteriorní a posteriorní větve aortálního oblouku (Delsol a Flatin, 1972)	Umožní odlišit rozdělení aortálního oblouku na dvě větve od dalšího větvení cév do vnitřních žaber.	Dvě cévy, na které se dělí aortální oblouky před vstupem do žaber.	<i>Arteriae afferentes et efferentes</i> (Strawinski, 1956)
Větve <i>arteria carotis interna: a. palatina anterior et posterior, a. ophthalmica</i> (Millard, 1945), <i>a. cerebralis</i> (Delsol a Flatin, 1972), <i>a. stapediales, a. hyoidea</i> (Fox, 1956)	Stručné a nejpřesněji vystihují stavbu u <i>Pellobates</i> .	Cévy hlavy, které vznikají z <i>arteria carotis interna</i> .	<i>Arteria carotis cerebralis</i> (Millard, 1945); <i>radices cerebrales</i> (Nieuwkoop a Faber, 1956); <i>arteria palatina</i> (Delsol a Flatin, 1972)
<i>Arteria occipito-vertebralis</i> (Millard, 1945; Marshall, 1951)	Vystihuje oblast, kterou céva zásobuje.	Céva, která vzniká z <i>aorta dorsalis lateralis</i> .	<i>Arteria vertebro-cerebrealis</i> (Robertson, 1914)
<i>Arteria cutanea</i> (Delsol a Flatin, 1972)	Stručné a výstižné. Více odpovídá situaci u pulců.	Céva, která zásobuje kůži.	<i>Arteria cutanea magna</i> (Millard, 1945; Marshall, 1951)
<i>Aorta dorsalis lateralis</i> (Fox, 1963)	Vystihuje uložení cévy v těle a odlišuje ji od nepárové <i>aorta dorsalis</i> .	Cévní kmen uložený dorsálně, do kterého se sbírá krev z aortálních oblouků.	<i>Radix aortae</i> (Delsol a Flatin, 1972)

Tabulka 3: Přehled sporných názvů některých struktur v cévním systému žab.

## 4 VÝSLEDKY

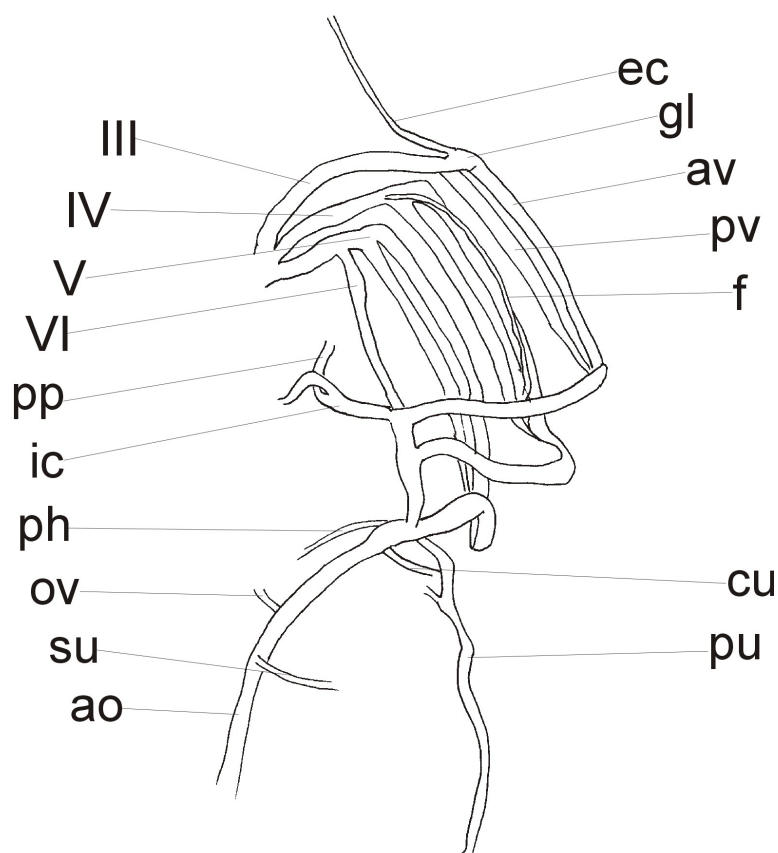
### 4.1 Larvální vývoj

#### 4.1.1 Stádium 50 N/F

*Truncus arteriosus* se větví na tři párové cévní kmeny pro III., IV. a společný kmen pro V. a VI. aortální oblouk. Všechny pokračují kranio-laterálně, pak se stáčí kaudálně a dorsálně.

**III. aortální oblouk** je na ventrální straně těla přerušen vyvíjejícím se karotidálním labyrintem (*glomus caroticum*). Z karotidálního labyrintu odstupuje rostrálně *arteria carotis externa*, která pokračuje kranio-mediálně po ventrální straně hlavy. V karotidálním labyrintu se III. aortální oblouk dělí na anteriorní a posteriorní větev. Posteriorní větev je silnější a je plynulým pokračováním aortálního oblouku. Anteriorní větev jde po její laterální straně a přímo navazuje na *arteria carotis externa*. Z ventrální strany posteriorní větve vedou *arteriae afferentes*, které se větví k vnitřním žábrám. Postupně se krev z žaber sbírá *arteriae efferentes*, které jsou stejně rozvětvené jako *arteriae afferentes* a kopírují jejich průběh. *Arteriae efferentes* se pak napojují na anteriorní větev III. aortálního oblouku. Žábry jsou vždy na ventrální straně aortálních oblouků, na rozdíl od filtračního aparátu, který je vždy na straně dorsální. Filtrační aparát u III. aortálního oblouku je ale zásoben cévou z IV. aortálního oblouku (viz dále). Za žábry se tenčí posteriorní větev napojují na silnější větev anteriorní. III. aortální oblouk se pak stáčí dorso-mediálně a napojuje se na *aorta dorsalis lateralis*. V místě napojení III. aortálního oblouku z *aorta dorsalis lateralis* odstupuje *arteria carotis interna*, která jde mediálně. Z *arteria carotis interna* odstupuje stejně silná *arteria palatina posterior*. *Arteria palatina posterior* dorsálně kříží vlastní *arteria carotis interna* a pokračuje rostrálním směrem. *Arteria carotis interna* se pak stáčí kaudálně. U tohoto stádia se mi nepodařilo zobrazit její další větve, ale je velmi pravděpodobné, že budou stejné jako v dalších stádiích. (Viz obr. 10 a 11.)

**IV. aortální oblouk** odstupuje z *truncus arteriosus* hned za III. aortálním obloukem a kopíruje i jeho průběh. Před vstupem do žaber vzniká z IV. aortálního oblouku céva, která jde po jeho dorsální straně k filtračnímu aparátu. Tato céva zásobuje filtrační

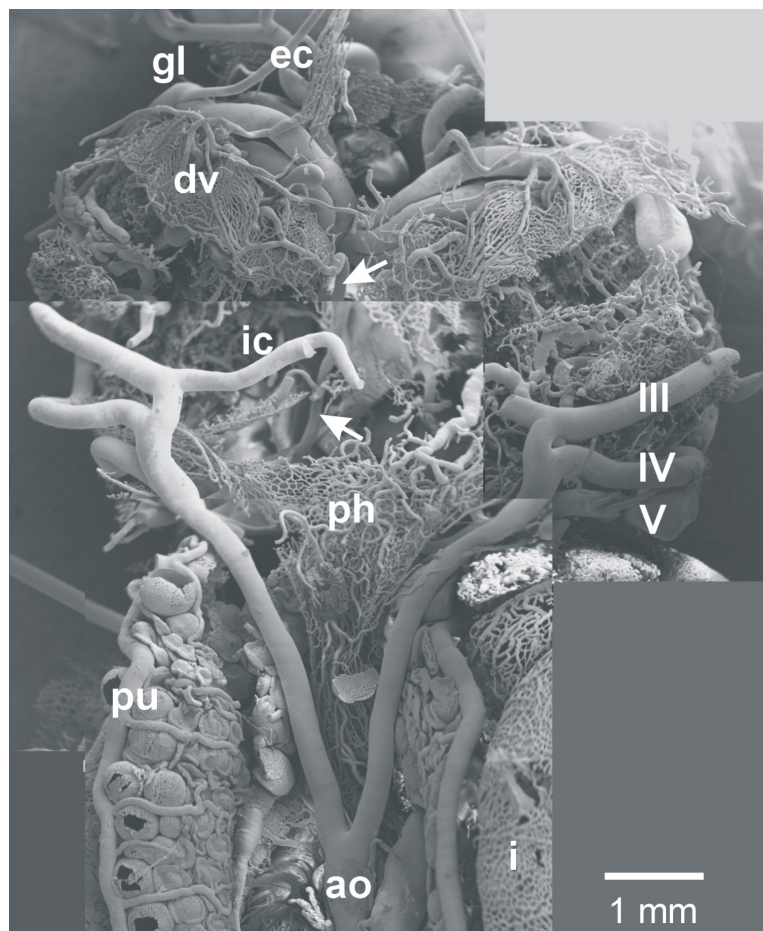


**Obrázek 10:** Systém aortálních oblouků *Pelobates fuscus* ve stádiu 50 N/F. Dorsální pohled. Pravá strana těla. Kraniální směr nahoru.

III-VI – III. až VI. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, av – anteriorní větev aortálního oblouku, cu – *arteria cutanea*, ec – *arteria carotis externa*, f – céva, která zásobuje filtrační aparát, gl – *glomus caroticum*, ic – *arteria carotis interna*, ov – *arteria occipito-vertebralis*, ph – *arteria pharyngea*, pp – *arteria palatina posterior*, pu – *arteria pulmonalis*, pv – posteriorní větev aortálního oblouku, su – *arteria subclavia*.

aparát u III. a IV. aortálního oblouku. Do žaber vstupuje IV. aortální oblouk mediálně od III. aortálního oblouku a také se dělí na anteriorní a posteriorní větev. Systém větvení k žábřám je stejný jako u III. aortálního oblouku. Po průchodu žábřami se zase obě větve spojí. IV. aortální oblouk pokračuje mediálně a napojí se na *aorta dorsalis lateralis*. (Viz obr. 11.)

**V. aortální oblouk** vzniká z *truncus arteriosus* společně s VI. aortálním obloukem. V. aortální oblouk je stejně silný jako předcházející dva aortální oblouky. Před žábřami z něj vzniká VI. aortální oblouk. V. aortální oblouk se pak dělí na anteriorní a po-



**Obrázek 11:** Dorsální pohled na korozivní preparát cévního systému *Pelobates fuscus* ve stádiu 50 N/F.

III-V – III. až V. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis*, dv – kapilární pleteň dorsálního vela, ec – *arteria carotis externa*, gl – *glomus caroticum*, i – kapiláry střeva, ic – *arteria carotis interna*, ph – kapilární pleteň dorsální strany hltanu a jícnu zásobená *arteria pharyngea* a *arteria oesophagea*, pu – *arteria pulmonalis* a z ní vznikající cévy a kapiláry plicních váčků. Šipky – céva k dorsálnímu velu žaberního koše. Tyčinka má délku 1 mm. Rostrální směr nahoru. Složeno z více fotografií.

steriorní větev a podobně jako III. a IV. aortální oblouk prochází žábry. Odstupuje z něj také céva, která zásobuje filtrační aparát nad V. a VI. aortálním obloukem. Po průchodu žábry se anteriorní a posteriorní větev spojí. Těsně před vstupem V. aortálního oblouku do *aorta dorsalis lateralis* se na něj napojuje VI. aortální oblouk a společně do ní vstupují. V. a VI. aortální oblouk se napojují na *aorta dorsalis lateralis* z ventrální strany narozdíl od III. a IV. aortálního oblouku, které do ní vstupují laterálně (viz obr. 10 a 11).

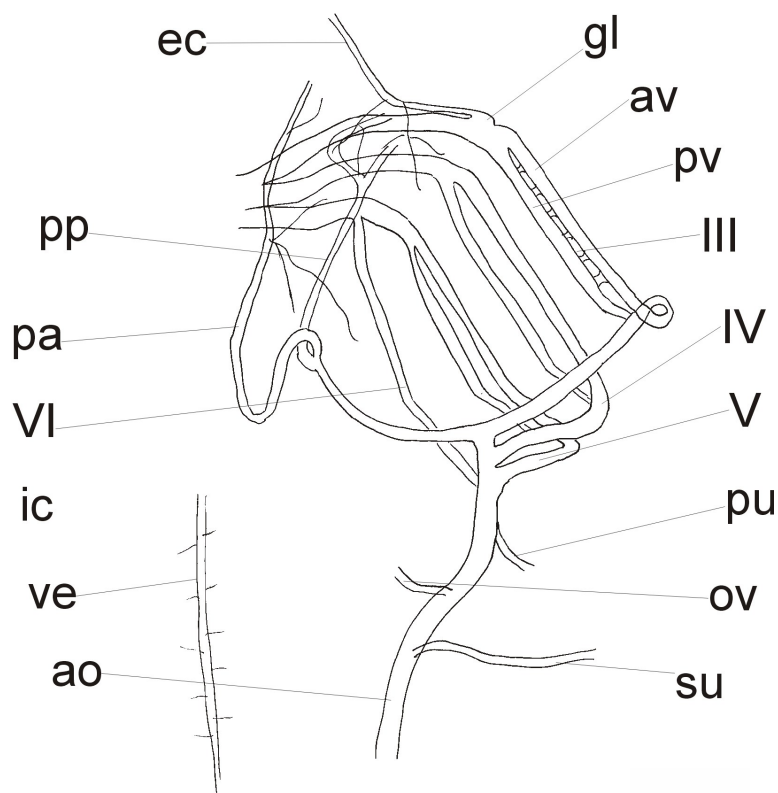
**VI. aortální oblouk** je ze všech aortálních oblouků nejtenčí a jde po svém vzniku z V. aortálního oblouku kaudálně. VI. aortální oblouk se nedělí na anteriorní a posteriorní větev a vzniká z něj jen několik cév do žaber. Pak se VI. aortální oblouk napojuje z ventrální strany na *aorta dorsalis lateralis* ve stejném místě jako V. aortální oblouk. Těsně před napojením VI. aortálního oblouku na *aorta dorsalis lateralis* z něj odstupuje *arteria pulmonalis*. *Ductus Botalli*, úsek VI. aortálního oblouku mezi odstupem *arteria pulmonalis* a napojením na *aorta dorsalis lateralis*, je velmi krátký. Z *ductus Botalli* vzniká *arteria cutanea*, která jde laterálně a zásobuje kůži. Z *arteria pulmonalis* se hned po jejím vzniku odděluje *arteria pharyngea*, jenž pokračuje mediálně a vzniká z ní kapilární pletěň na dorsální straně hltanu (viz obr. 11). Další větví, která vzniká z *arteria pulmonalis* je céva, která jde po ventrální straně žaberního koše, ale pak se vrací zpět na dorsální stranu těla a zásobuje dorsální velum žaberní dutiny. Krev z dorsálního vela je sbírána do žilního systému. (Viz obr. 11.) Z *arteria pulmonalis* pak vznikají cévy k anteriornímu výběžku plic. *Arteria pulmonalis* pokračuje na laterální straně plic až na jejich posteriorní konec. *Arteria pulmonalis* vysílá větve, které se dále rozpadají do kapilární pletěně kolem plicních váček (plicní váčky jsou už v tomto stádiu vyvinuty). Na pravé straně vede *arteria pulmonalis* mediálněji než na levé, vyvíjející se plíce jsou totiž utlačovány játry a střevními kličkami. (Viz obr. 10 a 11).

**Aorta dorsalis lateralis** vzniká v místě spojení III. aortálního oblouku s *arteria carotis interna*. Po III. aortálním oblouku se na ní napojuje IV. aortální oblouk a V. aortální oblouk společně s VI. aortálním obloukem. *Aorta dorsalis lateralis* poté pokračuje medio-kaudálně. Během svého průběhu odděluje *arteria occipito-vertebralis* a *arteria subclavia*, která je i u tohoto stádia vytvořena, i když přední končetina není na povrchu těla patrná. V mediální rovině se spojuje s *aorta dorsalis lateralis* z druhé poloviny těla a vytváří nepárovou *aorta dorsalis*. (Viz obr. 10 a 11.)

#### 4.1.2 Stádium 52 N/F

**III. aortální oblouk** odstupuje stejně jako u předcházejícího stádia a je před vstupem do žaber přerušen karotidálním labyrintem. Z karotidálního labyrintu odstupuje *arteria carotis externa*, která se nejdříve vrací podél III. oblouku, ale pak se stáčí medio-kraniálně a pokračuje na ventrální straně hlavy. Hned za karotidálním labyrintem se z III. aortálního oblouku odděluje drobná céva k žaberním svalům. Pak se III. aortální

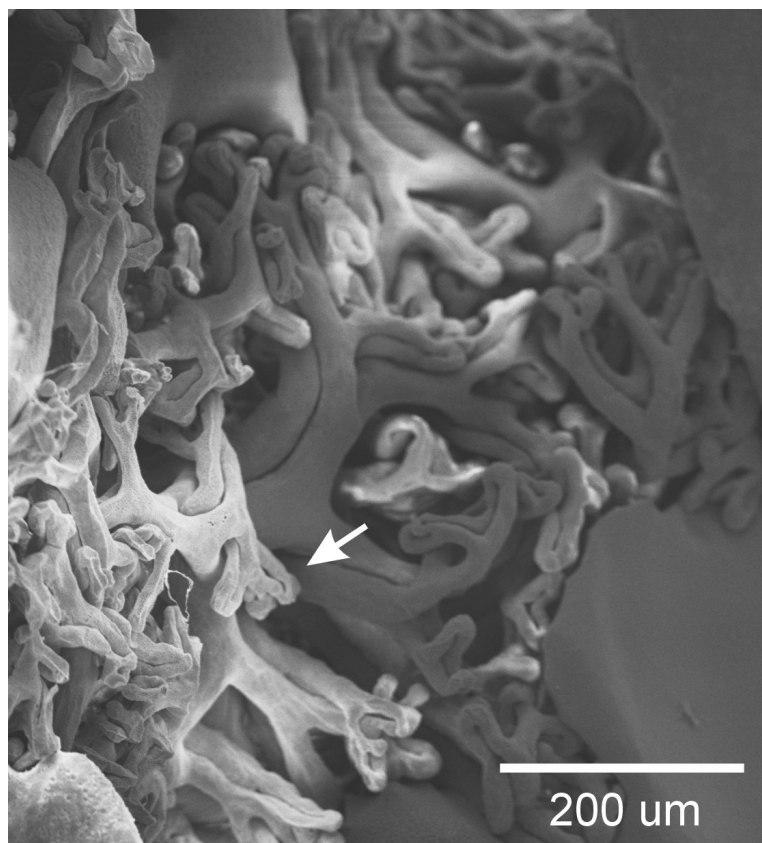




**Obrázek 12:** Systém aortálních oblouků *Pelobates fuscus* ve stádiu 52 N/F. Dorsální pohled. Pravá strana těla. Kraniální směr nahoru.

III-VI – III. až VI. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, av – anteriorní větev aortálního oblouku, ec – *arteria carotis externa*, gl – *glomus caroticum*, ic – *arteria carotis interna*, ov – *arteria occipito-vertebralis*, pa – *arteria palatina anterior*, pp – *arteria palatina posterior*, pu – *arteria pulmonalis*, pv – posteriorní větev aortálního oblouku, su – *arteria subclavia*, ve – *arteria vertebralis*.

oblouk dělí na anteriorní a posteriorní větev (viz obr. 14). Z posteriorní větve vznikají *arteriae afferentes* k žábrám. Krev ze žaber se sbírá do *arteriae efferentes*, které ústí do anteriorní větve III. aortálního oblouku (viz obr. 13). Po průchodu žábrami se posteriorní větev napojuje na anteriorní. III. aortální oblouk se stáčí mediálně a napojuje se na *aorta dorsalis lateralis*. Mediálně od místa napojení III. aortálního oblouku odstupuje *arteria carotis interna*. Podobně jako u předcházejícího stádia z ní odstupuje *arteria palatina posterior*. U dvou jedinců vedla *arteria palatina posterior* nad *arteria carotis interna*. U třetího exempláře byly obě cévy v jedné rovině. *Arteria palatina posterior* pokračuje kranio-laterálně a vzniká z ní céva, která zásobuje kaudální oblast stropu žaberní dutiny. Tato céva nebyla dosud popsána. Z *arteria palatina posterior* dále vzniká

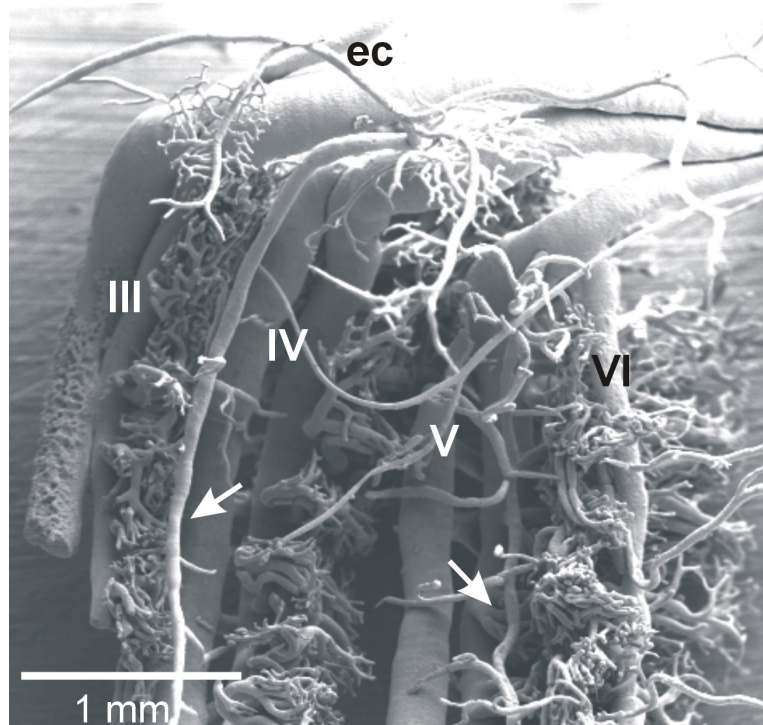


**Obrázek 13:** Detail větvení aferentních a eferentních cév a žaber u *Pelobates fuscus* ve stádiu 52 N/F. Šipka ukazuje větvení koncových kapilár. Tyčinka má délku 200  $\mu\text{m}$ .

*arteria hyoidea* a další drobné větve k hyoidnímu žabernímu oblouku. Z větví *arteria carotis interna* se u tohoto stádia podařilo nastříknout jen *arteria cerebralis* a přes ní i *arteria vertebralis*, která vzniká za mozkem, prochází kaudálně míšním kanálem a odděluje v pravidelných vzdálenostech větve k míšním obalům (viz obr. 12).

**IV. aortální oblouk** má stejný průběh jako u předcházejícího stádia. Před vstupem do žaber z něj odstupuje céva k filtračnímu aparátu (viz obr. 12 a 14).

**V. aortální oblouk** vzniká stejně jako u předcházejícího stádia. Protože je ale V. aortální oblouk umístěn mediálněji než III. a IV. aortální oblouk, tak i délka anteriorní a posteriorní větve je kratší než u III. a IV. aortálního oblouku. Ještě před vstupem do žaber z V. aortálního oblouku odstupuje větev zásobující filtrační aparát. Cévy na zásobení žaber vznikají stejně jako u předcházejícího stádia (viz obr. 14). Když se ante-



**Obrázek 14:** Dorsální pohled na aortální oblouky levé strany těla a jejich větvení do žaber. *Pelobates fuscus* ve stádiu 52 N/F.

III-V – III. až V. aortální oblouk, které se větví na anteriorní a posteriorní větev. (Anteriorní větev je vždy více vlevo, posteriorní větev je vždy více vpravo.) Po stranách aortálních oblouků jsou patrné kapiláry žaber, které jsou vytvořeny hlavně na ventrální straně.

VI – VI. aortální oblouk, který se nedělí na anteriorní a posteriorní větev, ec – *arteria carotis externa*, šipky označují cévy k filtračnímu aparátu, které vznikají z IV. a V. aortálního oblouku. Tyčinka má délku 1 mm. Rostrální směr nahoru.

riorní a posteriorní větev spojí, V. aortální oblouk vstupuje do *aorta dorsalis lateralis*. Těsně před vstupem se na něj napojuje tenčí VI. aortální oblouk (viz obr. 12).

**VI. aortální oblouk** se po svém odstupu z V. aortálního oblouku nedělí na anteriorní a posteriorní větev jako všechny předešlé aortální oblouky. Z VI. aortálního oblouku odstupují na obě strany drobné cévy do žaber, které se vzápětí vrací zpět do VI. aortálního oblouku. Na VI. aortálním oblouku tak vznikají krátké kličky cév. Systém větvení cév je tedy odlišný od ostatních aortálních oblouků. VI. aortální oblouk se po průchodu žábrami napojuje na V. aortální oblouk a s ním vstupuje do *aorta dorsalis lateralis*. V místě napojení V. aortálního oblouku také vzniká *arteria pulmonalis*. *Arteria pulmonalis* jde nejdříve mediálně a až pak se stáčí laterálně. Těsně na začátku *ductus Botalli* vzniká *arteria cutanea*, která odstupuje laterálně ke kůži. Úsek napojení

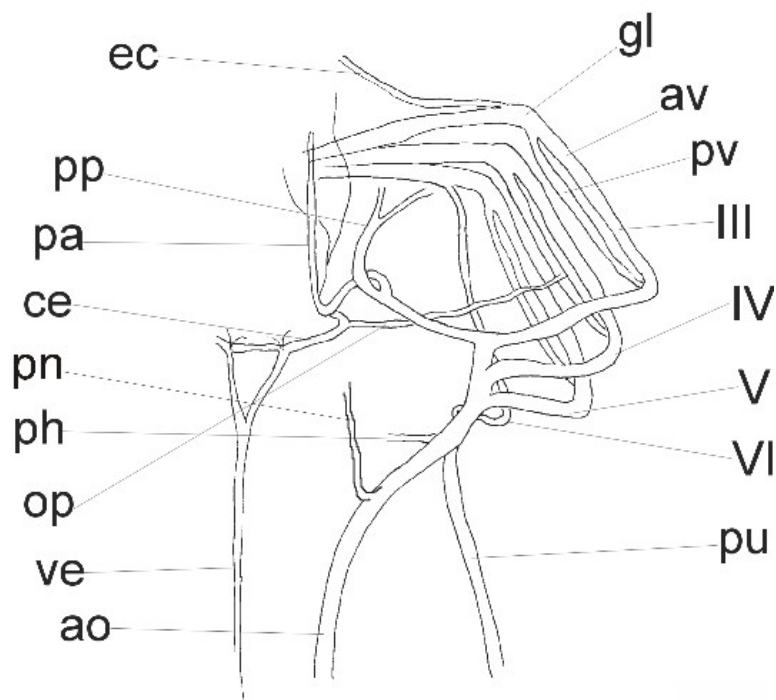
VI. aortálního oblouku na *aorta dorsalis lateralis* je ale velmi krátký, a tak obě výše zmíněné cévy vznikají vedle sebe. Podobně jako u předcházejícího stádia z *arteria pulmonalis* odstupuje céva k hornímu výběžku plic. *Arteria pulmonalis* pokračuje kaudálně po laterální straně plic a rozpadá se do kapilár plicních váčků. *Arteria pharyngea* a ani větve k dorsálnímu velu žaberního koše nebyla u tohoto stádia zaznamenána. (Viz obr. 12.)

**Aorta dorsalis lateralis** vzniká jako u předcházejícího stádia v místě spojení III. aortálního oblouku s *arteria carotis interna*. Po napojení IV., V. a VI. aortálního oblouku pokračuje *aorta dorsalis lateralis* medio-kaudálně. Vznikají z ní *arteria occipito-vertebralis* a *arteria subclavia*. V mediální rovině se *aortae dorsales laterales* spojují a vzniká *aorta dorsalis*, která pokračuje až do ocasu. (Viz obr. 12.)

#### 4.1.3 Stádium 53 N/F

U jednoho exempláře se podařilo zobrazit *conus arteriosus*. Nastříkla jsem jednu jeho polovinu, a tak je patrná spirální chlopeč, která rozděluje krev do pravé a levé poloviny těla. Také patrné, že *truncus arteriosus* je velmi krátký. *Truncus arteriosus* je jen společný úsek pro všechny aortální oblouky laterálně od *conus arteriosus*.

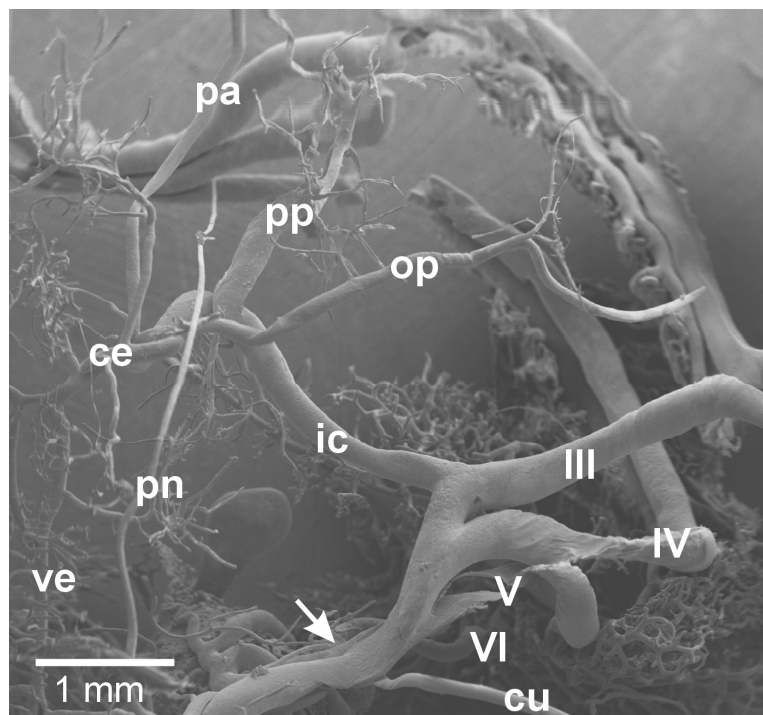
**III. aortální oblouk** vzniká stejně jako u předcházejících stádií a v oblasti karotidálního labyrintu odděluje *arteria carotis externa*. *Arteria carotis externa* jde nejprve mediálně podél III. aortálního oblouku, a pak se stáčí kranio-laterálně a odděluje větve na zásobení okolních svalů a ventrálního vela žaberního koše. III. aortální oblouk pokračuje laterálně a stáčí se směrem k žábrám. Před vstupem do žaber se dělí na anteriorní a posteriorní větve. Z posteriorní větve vznikají *arteriae afferentes* žaber a krev se pak sbírá *arteriae efferentes*, které ústí do anteriorní větve III. aortálního oblouku. Žábry jsou velmi dobře vytvořeny a jejich cévy a kapiláry vyplňují celou žaberní dutinu. Filtrační aparát je stejně jako u předcházejících stádií zásoben cévou ze začátku IV. aortálního oblouku. Po průchodu žábry se posteriorní větve napojí na anteriorní a III. aortální oblouk pokračuje mediálně a napojí se na *aorta dorsalis lateralis* (viz obr. 17). V místě připojení III. aortálního oblouku na *aorta dorsalis lateralis* odstupuje *arteria carotis interna*. *Arteria carotis interna* pokračuje stejně jako u předcházejícího stádia mediálně a odděluje *arteria palatina posterior*. *Arteria palatina posterior* jde



**Obrázek 15:** Systém aortálních oblouků *Pelobates fuscus* ve stádiu 53 N/F. Dorsální pohled. Pravá strana těla. Kraniální směr nahoru.

III-VI – III. až VI. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, av – anteriorní větev aortálního oblouku, ce – *arteria cerebralis*, ec – *arteria carotis externa*, gl – *glomus caroticum*, op – *arteria ophthalmica*, pa – *arteria palatina anterior*, ph – *arteria pharyngea*, pn – *arteria palato-nasalis*, pp – *arteria palatina posterior*, pu – *arteria pulmonalis*, pv – posteriorní větev aortálního oblouku, ve – *arteria vertebralis*.

laterálně a vzniká z ní céva ke stropu žaberního koše, *arteria hyoidea* a několik dalších drobných cév. *Arteria carotis interna* jde medio-kaudálně, pak se prudce stáčí do kraniálního směru a vzniká tak *arteria palatina anterior* (viz obr. 16). *Arteria palatina anterior* jde po patře a oddělují se z ní tři cévy, které kopírují její průběh. V místě prudkého ohybu *arteria carotis interna* vzniká z ventrální strany krátký společný kmen pro *arteria ophthalmica* a *arteria cerebralis*. Laterálně z něj pak odstupuje *arteria ophthalmica*, která pokračuje nad *arteria carotis interna* až k oční kouli (viz obr. 16). *Arteria cerebralis* jde mediálně a anastomózuje se stejnou cévou z protilehlé strany těla. *Arteria cerebralis* pak pokračuje kaudálně, až se pod mozkem obě *arteriae cerebrales* spojí a vytvoří nepárovou *arteria vertebralis* (viz obr. 16). *Arteria vertebralis* prochází míšním kanálem a společně s *arteria cerebralis* zásobuje mozkové a míšní obaly (viz obr. 15 a 18).

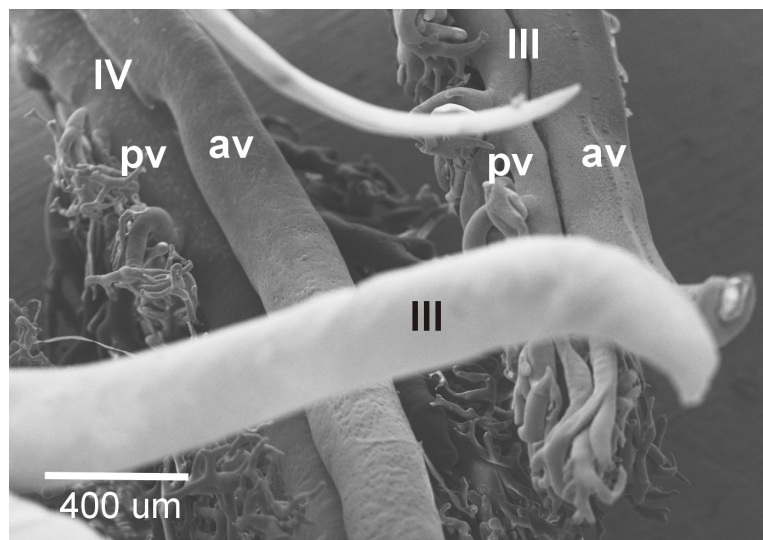


**Obrázek 16:** Dorsální pohled na aortální oblouky a *arteria carotis interna* pravé strany těla. *Pelobates fuscus* ve stádiu 53 N/F.

III-VI – III. až VI. aortální oblouk a jejich napojení na *aorta dorsalis lateralis*, ce – *arteria cerebralis*, cu – *arteria cutanea*, ic – *arteria carotis interna*, op – *arteria ophthalmica*, pa – *arteria palatina anterior*, pn – *arteria palato-nasalis*, která vzniká z *aorta dorsalis lateralis*, pp – *arteria palatina posterior*, ve – *arteria vertebralis*. Šipka ukazuje na *ductus Botalli*. Tyčinka má délku 1 mm. Rostrální směr nahoru.

**IV. aortální oblouk** se dělí stejně jako u předcházejících stádií na anteriorní a posteriorní větev. Cévy k žábřám vznikají výše popsaným způsobem. Anteriorní a posteriorní větev se po průchodu žábřami zase spojí. IV. aortální oblouk se stáčí mediálně a vstupuje do *aorta dorsalis lateralis*. Cévu k filtračnímu aparátu jsem u tohoto stádia nepozorovala. (Viz obr. 17 a 15).

**V. aortální oblouk** odstupuje společně s VI. aortálním obloukem. U tohoto stádia se VI. aortální oblouk odděluje z V. aortálního oblouku až těsně před vstupem do žaber. V. aortální oblouk se pak dělí na anteriorní a posteriorní větev a vstupuje do žaber. Z obou větví vznikají kapiláry žaber a z posteriorní větve vzniká společná céva filtračního aparátu pro V. a VI. aortální oblouk. Pak se obě větve spojí a V. aortální oblouk pokračuje mediálně a napojí se společně s VI. aortálním obloukem na *aorta dorsalis lateralis* (viz obr. 15 a 19).

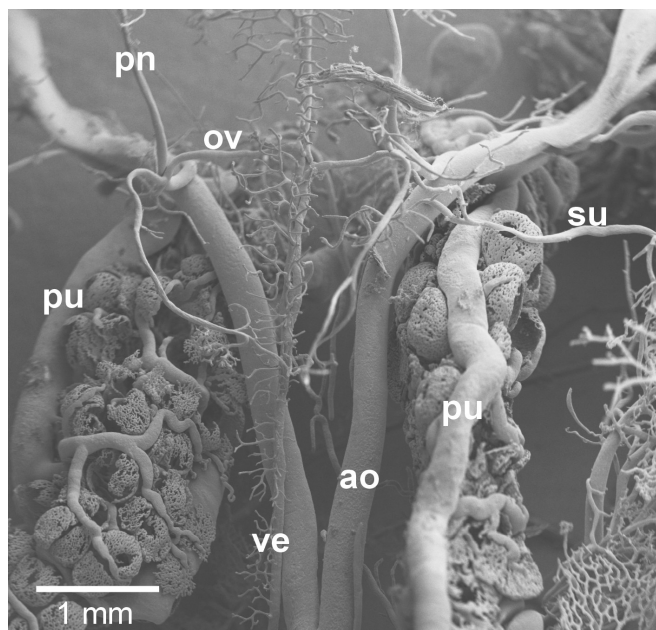


**Obrázek 17:** Detail anteriorních a posteriorních větví aortálních oblouků. Dorsální pohled na pravou stranu těla *Pelobates fuscus* ve stádiu 53 N/F.

III a IV – III. a IV. aortální oblouk, av – anteriorní větev aortálního oblouku do které ústí *arteriae efferentes*, pv – posteriorní větev aortálního oblouku, ze které vznikají *arteriae afferentes*. Kapiláry žaber jsou vytvořeny na ventrální straně aortálních oblouků. Tyčinka má délku 400 μm. Kraniální směr nahoru.

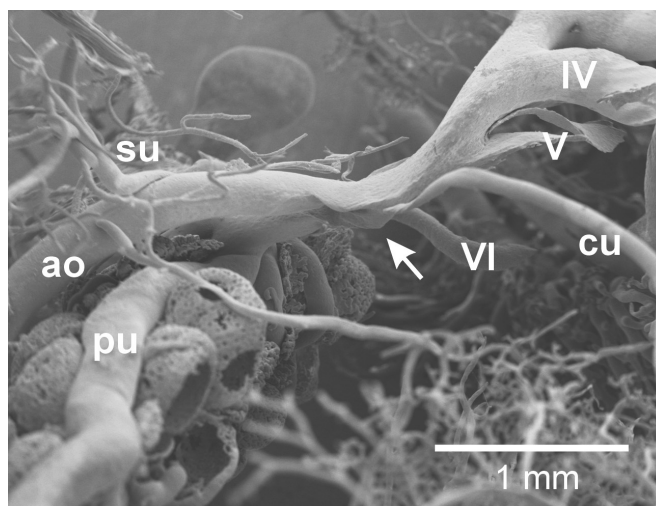
**VI. aortální oblouk** má přibližně poloviční průměr než V. aortální oblouk. Nedělí se na anteriorní a posteriorní větev a rovnou z něj vznikají kapiláry žaber. Prochází mediálně od V. aortálního oblouku. Po výstupu z žaber se stáčí a napojuje se z ventrální strany na V. aortální oblouk a s ním i na *aorta dorsalis lateralis*. U jednoho preparátu odstupuje *arteria pulmonalis* z *aorta dorsalis lateralis* až za napojením VI. aortálního oblouku. Z toho vyplývá, že *ductus Botalli* splynul s *aorta dorsalis lateralis*. *Arteria pulmonalis* pokračuje podél laterální strany plic až na jejich kaudální konec. *Arteria cutanea* odstupuje z *aorta dorsalis lateralis* hned po napojení VI. aortálního oblouku. *Arteria pharyngea* jsem u tohoto stádia nezaznamenal. (viz obr. 15 a 19).

**Aorta dorsalis lateralis** po napojení všech čtyř aortálních oblouků pokračuje medio-kaudálně. Vzniká z ní *arteria palato-nasalis*, která nebyla u žab dosud popsána. *Arteria palato-nasalis* jde po dorsální straně těla kraniálním směrem a končí v nozdřích (viz obr. 16 a 18). Společně s *arteria palato-nasalis* vzniká i *arteria occipito-vertebralis* (viz obr. 18). Její první větev zásobuje týlní oblast a druhá větev se napojuje v mediální rovině na *arteria vertebralis* (viz výše). Další větví *aorta dorsalis lateralis* je *arteria subclavia* do přední končetiny. *Aorta dorsalis lateralis* pokračuje kaudálně a v mediální rovině splývá *aorta dorsalis lateralis* z druhé poloviny těla a vytváří tak *aorta*



**Obrázek 18:** Dorsální pohled na *aorta dorsalis lateralis* a plíce *Pelobates fuscus* ve stádiu 53 N/F.

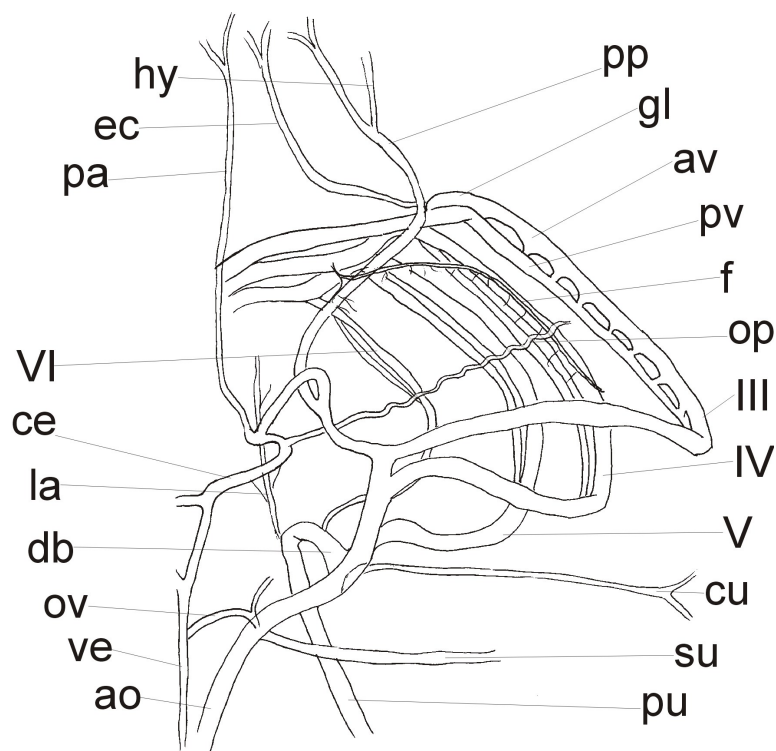
ao – *aorta dorsalis lateralis*, ov – *arteria occipito-vertebralis*, která spojuje *aorta dorsalis lateralis* s *arteria vertebralis*, pn – *arteria palato-nasalis*, pu – *arteria pulmonalis* a kapiláry plic, su – *arteria subclavia*, ve – *arteria vertebralis* a její drobné větve, které zásobují míchu. Tyčinka má délku 1 mm. Rostrální směr nahoru.



**Obrázek 19:** Laterální pohled na napojení aortálních oblouků na *aorta dorsalis lateralis* a vznik dalších cév. *Pelobates fuscus* ve stádiu 53 N/F.

IV-VI – IV. až VI. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, cu – *arteria cutanea*, pu – *arteria pulmonalis*, su – *arteria subclavia*. Šipka ukazuje na *ductus Botalli*. Tyčinka má délku 1 mm. Rostrální směr vpravo.





**Obrázek 20:** Systém aortálních oblouků *Pelobates fuscus* ve stádiu 56 N/F. Dorsální pohled. Pravá strana těla. Kraniální směr nahoru.

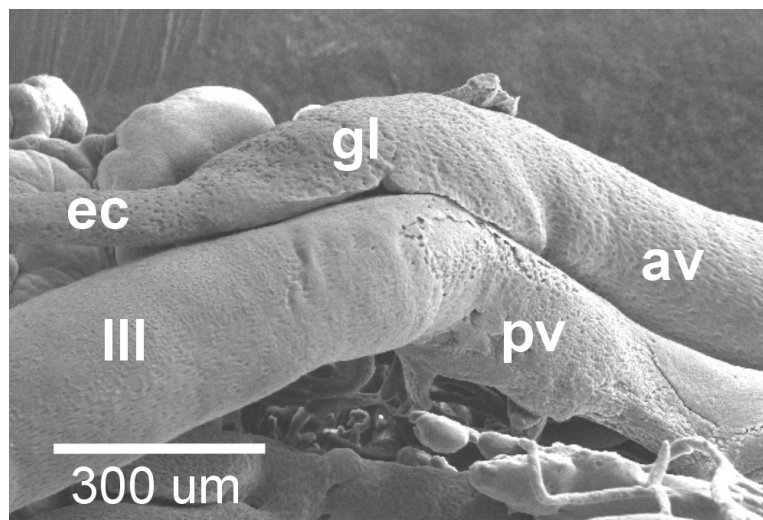
III-VI – III. až VI. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, av – anteriorní větev aortálního oblouku, ce – *arteria cerebialis*, cu – *arteria cutanea*, db – *ductus Botalli*, ec – *arteria carotis externa*, f – céva, která zásobuje filtrační aparát, gl – *glomus caroticum*, hy – *arteria hyoidea*, la – *arteria pharyngea*, op – *arteria ophthalmica*, ov – *arteria occipito-vertebralis*, pa – *arteria palatina anterior*, pp – *arteria palatina posterior*, pu – *arteria pulmonalis*, pv – posteriorní větev aortálního oblouku, su – *arteria subclavia*, ve – *arteria vertebralis*.

*dorsalis* (viz obr. 18). *Aorta dorsalis* pokračuje v mediánní rovině až do ocasu. (Viz obr. 15.)

## 4.2 Období metamorfózy

### 4.2.1 Stádium 56 N/F

**III. aortální oblouk** stejně jako u předcházejícího stádia jde kranio-laterálním směrem až ke karotidálnímu labyrintu. Při nástřiku vznikly dva proudy. První proud nástříkávaného polymeru šel ventrálněji a to z III. aortálního oblouku přímo do posteriorní větve III. aortálního oblouku. Druhý proud šel dorsálněji do anteriorní větve a do *ar-*

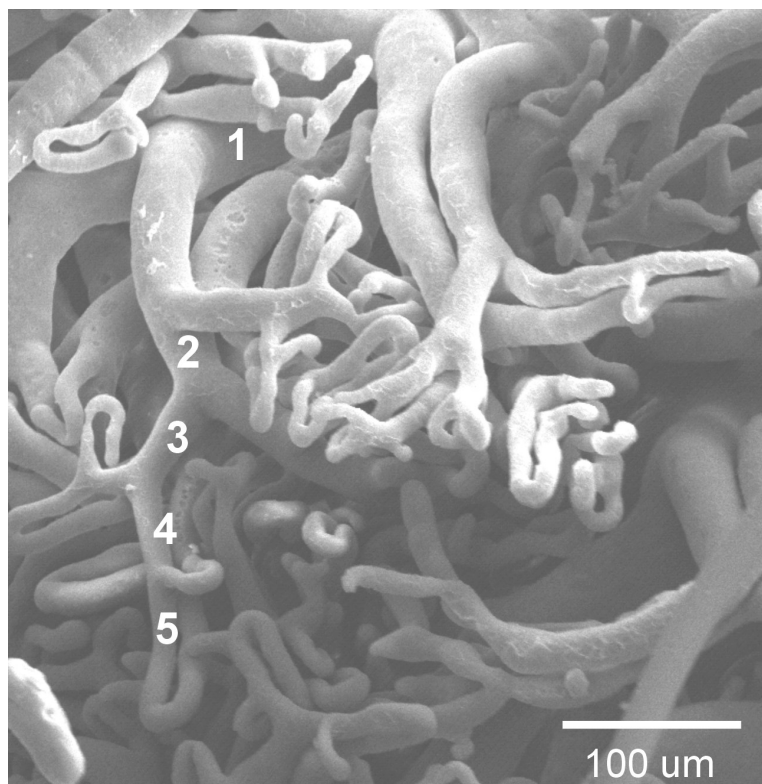


**Obrázek 21:** Detail karotidálního labyrintu na III. aortálním oblouku. Dorsální pohled na pravou stranu těla. *Pelobates fuscus* ve stádiu 56 N/F.

III – III. aortální oblouk, av – anteriorní větev III. aortálního oblouku, ec – *arteria carotis externa*, gl – *glomus caroticum* (karotidální labyrint), pv – posteriorní větev III. aortálního oblouku. Tyčinka má délku 300  $\mu\text{m}$ . Rostrální směr vlevo.

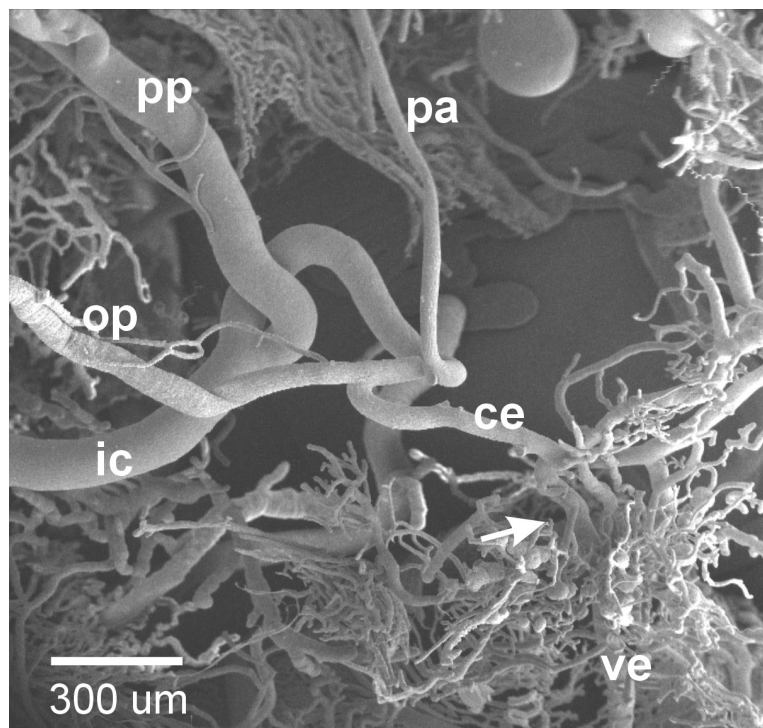
*teria carotis externa*. Z toho vyplývá, že se III. aortální oblouk dělí na anteriorní a posteriorní větev už v karotidálním labyrintu. Také to dokazuje, že posteriorní větev je plynule napojena na proximální část aortálního oblouku a přivádí krev do žaber, zatímco anteriorní větev krev z žaber odvádí. *Arteria carotis externa* je tak kraniálním pokračováním anteriorní větve (viz obr. 21). *Arteria carotis externa* pokračuje od karotidálního labyrintu mediálně podél III. aortálního oblouku, kde odděluje větev k *musculus interhyoideus* a k ventrálnímu velu žaberní dutiny. *Arteria carotis externa* se potom stáčí kraniálně a rozpadá se do několika cév na spodní straně ústní dutiny. U jednoho exempláře se dokonce křížila *arteria carotis externa* z pravého aortálního oblouku s karotidou z levého aortálního oblouku, každá pak zásobovala opačnou polovinu hlavy.

Anteriorní a posteriorní větev III. aortálního oblouku vstupují do žaber a jsou spojeny přibližně osmi anastomózami. Krev z posteriorní větve projde jako u předcházejících stádií do *arteriae afferentes*, které se větví až do čtvrtého a pátého řádu. *Arteriae efferentes* sbírají krev z žaber do anteriorní větve aortálního oblouku (viz obr. 22). Krev pokračuje do hlavy via *arteria carotis externa* nebo do těla přes *aorta dorsalis lateralis*. Po průchodu žábrami se tenčí posteriorní větev napojí poslední anastomózou na hlavní anteriorní větev. III. aortální oblouk se pak stáčí dorsálně a mediálně



**Obrázek 22:** Detail aferentních a eferentních cév žaber. *Pelobates fuscus* ve stádiu 56 N/F. Cévy se větví do pátého řádu (viz číslice). Eferentní céva je vždy nad cévou afferentní. Tyčinka má délku 100  $\mu\text{m}$ .

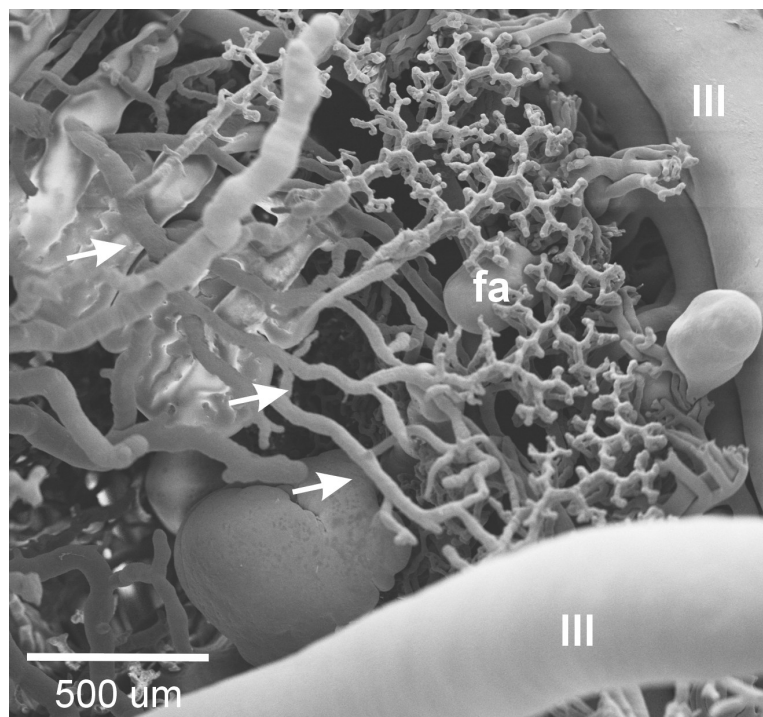
a napojuje se na *aorta dorsalis lateralis*. V místě napojení III. aortálního oblouku na *aorta dorsalis lateralis* vzniká stejně jako u předcházejícího stádia *arteria carotis interna*. *Arteria carotis interna* pokračuje mediálním a kraniálním směrem a odstupuje z ní *arteria palatina posterior*. Toto větvení je obdobně jako u předcházejících stádií značně variabilní. U dvou exemplářů vedla *arteria palatina posterior* nad *arteria carotis interna* a u druhých dvou exemplářů vedla *arteria palatina posterior* pod *arteria carotis interna*. *Arteria palatina posterior* pokračuje kranio-mediálně a odstupuje se z ní několik cév (céva ke stropu žaberní dutiny a *arteria hyoidea*, která zásobuje sval dorsální strany žaberního aparátu). *Arteria palatina posterior* dále pokračuje kraniálně a rozpadá se do tří svalů na přední a laterální části hlavy. *Arteria carotis interna* se stáčí kaudálním a mediálním směrem a větví se na *arteria palatina anterior* a *arteria ophthalmica* (viz obr. 23). *Arteria palatina anterior* se prudce otáčí a v mediální rovině jde kraniálně a několika větvemi zásobuje patro. U jednoho exempláře byly nalezeny anastomózy mezi *arteria palatina anterior* a větví *arteria cerebralis*, která jde nad ní.



**Obrázek 23:** Dorsální detailní pohled na větve *arteria carotis interna* levé strany těla. *Pelobates fuscus* ve stádiu 56 N/F.

ce – *arteria cerebralis*, ic – *arteria carotis interna*, op – *arteria ophthalmica*, pa – *arteria palatina anterior*, pp – *arteria palatina posterior*, ve – *arteria vertebralis*. Šipka ukazuje kapiláry zásobující mozek, které vznikají z trojúhelníku, který tvoří *arteria cerebralis*. Tyčinka má délku 300  $\mu\text{m}$ . Rostrální směr nahoru.

U dalšího exempláře tyto anastomózy nebyly vytvořeny. *Arteria ophthalmica* jde laterálně a odděluje *arteria cerebralis*. *Arteria ophthalmica* pak pokračuje až nad žábry a zásobuje oční kouli. *Arteria ophthalmica* na rozdíl od ostatních tepen zvlhěná. *Arteria cerebralis* jde kaudo-mediálně a odděluje větev, která jde rostálním směrem nad *arteria palatina anterior*. *Arteria cerebralis* se pak spojuje příčnou spojkou se stejnojmennou cévou na druhé polovině hlavy, ale stále pokračuje pod mozkem, a vznikají z ní četné cévy k mozkovým obalům. Pod mozkem se *arteriae cerebrales* spojí a vytvoří *arteria vertebralis*. Z tohoto drobného Willisova okruhu odstupuje mnoho kapilár k mozkovým obalům (viz obr. 23). *Arteria vertebralis* pokračuje kaudálně páteřním kanálem a vznikají z ní cévy k míšním obalům. *Arteria vertebralis* je napojena *arteria occipito-vertebralis* na *aorta dorsalis lateralis* (viz obr. 20).

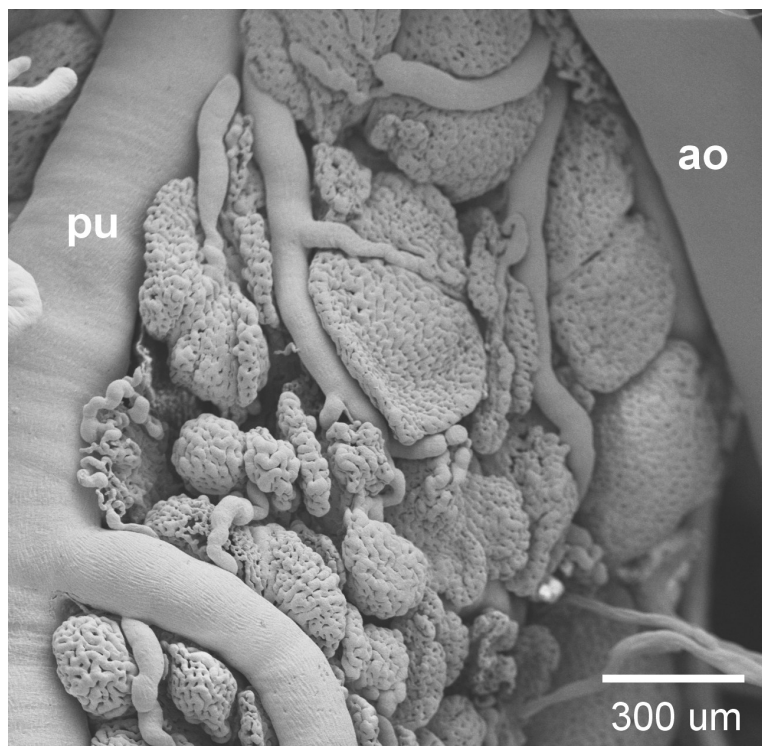


**Obrázek 24:** Dorsální pohled na III aortální oblouk a filtrační aparát. Pravá strana těla *Pelobates fuscus* ve stádiu 56 N/F.

III – III. aortální oblouk, fa – kapiláry filtračního aparátu. Šipky ukazují žíly, do kterých se krev z filtračního aparátu sbírá. Tyčinka má délku 500  $\mu\text{m}$ . Rostrální směr nahoru.

**IV. aortální oblouk** stejně jako u předcházejících stádií pokračuje po výstupu z *truncus arteriosus* podél III. aortálního oblouku. Něž se rozdělí na anteriorní a posteriorní větev do žaber, odstupuje z jeho dorsální strany céva k filtračnímu aparátu. Z této cévy vzniká drobná větev ke svalům žaberních oblouků. Stejně jako u předcházejících stádií vede tato céva nad IV. aortálním obloukem a zásobuje filtrační aparát u III. a IV. aortálního oblouku. Krev z filtračního aparátu se sbírá do žilního systému (viz obr. 24). Z anteriorní strany IV. aortálního oblouku vzniká céva k *musculus interhyoideus*. Pak se IV. aortální oblouk dělí na anteriorní a posteriorní větev do žaber. Obě větve vedou mediálně od větví III. aortálního oblouku. Posteriorní větev může být tenčí. Stejně jako u předcházejícího aortálního oblouku z ní vznikají *arteriae afferentes* žaber. Po průchodu žábrami se spojuje anteriorní a posteriorní větev. IV. aortální oblouk se pak stáčí dorso-mediálně a napojuje se na *aorta dorsalis lateralis*.

**V. aortální oblouk** vystupuje z *truncus arteriosus* společně s VI. aortálním obloukem. VI. aortální oblouk vzniká z V. aortálního oblouku buď v polovině jeho délky

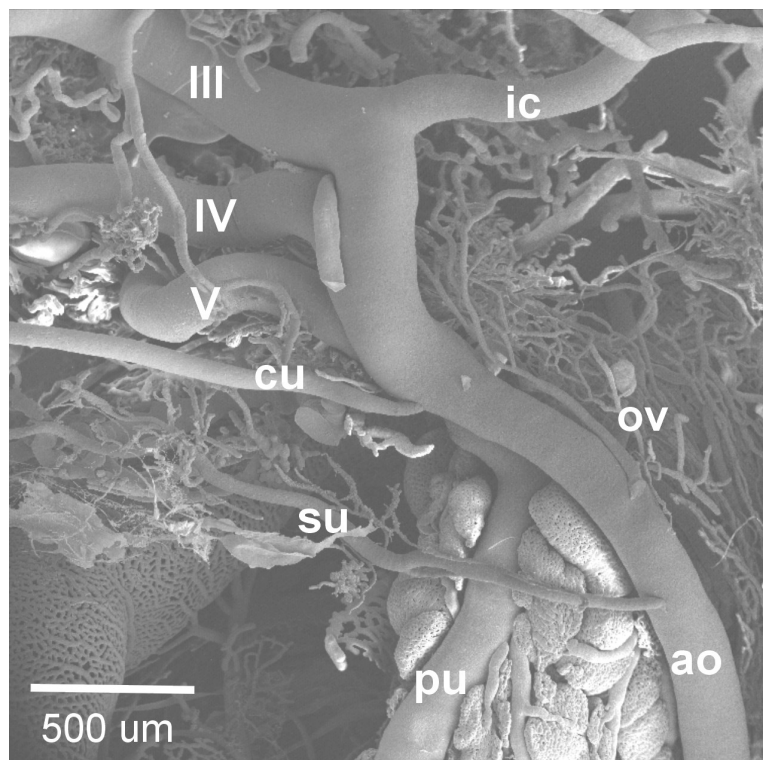


**Obrázek 25:** Dorsální pohled na korozivní preparát plic. Cévy a kapiláry vyvíjejících se plicních váčků *Pelobates fuscus* ve stádiu 56 N/F. Levá plíce.

ao – *aorta dorsalis lateralis*, pu – *arteria pulmonalis* (patrné otisky endotelových jader). Tyčinka má délku 300  $\mu\text{m}$ . Kraniální směr nahoru.

před žábry nebo blíže u žaber. Místo vzniku VI. aortálního oblouku závisí více na jedinci než na stádiu vývoje. Před žábry se V. aortální oblouk dělí na anteriorní a posteriorní větev a vstupuje do žaber (viz obr. 20). V tomto místě vzniká také céva k filtračnímu aparátu nad V. a VI. aortálním obloukem. Posteriorní větev může být drobnější než větev anteriorní. Cévní zásobení žaber je stejné jako u předcházejících aortálních oblouků. Po průchodu žábry se V. aortální oblouk stáčí medio-kraniálně a vstupuje do *aorta dorsalis lateralis*. Těsně před tím se na něj napojuje VI. aortální oblouk.

**VI. aortální oblouk** po svém vzniku z V. aortálního oblouku pokračuje kaudálně. U jednoho exempláře měl anteriorní a posteriorní větev. Kapiláry k žábry se v tomto případě oddělovaly jako u ostatních aortálních oblouků. Anteriorní větev se ale spojí s posteriorní větví daleko dříve než u ostatních aortálních oblouků. U dalších exemplářů se VI. aortální oblouk nedělil a procházel žábry podobně jako u předcházejícího



**Obrázek 26:** Dorsální pohled na *aorta dorsalis lateralis* levé strany těla. *Pelobates fuscus* ve stádiu 56 N/F.

III-V – III. až V. aortální oblouk a jejich napojení na *aorta dorsalis lateralis*, ao – *aorta dorsalis lateralis*, ic – *arteria carotis interna*, cu – *arteria cutanea*, ov – *arteria occipito-vertebralis*, pu – *arteria pulmonalis*, su – *arteria subclavia*. Tyčinka má délku 500  $\mu\text{m}$ . Rostřální směr nahoru.

stádia. VI. aortální oblouk má přibližně poloviční průměr než V. aortální oblouk. Po průchodu žábry se medio-kraniálně stáčí a odstupuje od něj *arteria pulmonalis*. *Arteria pulmonalis* je ve svém průměru asi dvojnásobná než VI. aortální oblouk. Společný úsek *arteria pulmonalis* a VI. aortálního oblouku před napojením na *aorta dorsalis lateralis* je *ductus Botalli*, který je většinou velmi krátký. U jednoho exempláře byl *Ductus Botalli* delší a na preparátu bylo patrné, že se *arteria pulmonalis* nastříkla via VI. aortální oblouk, protože u napojení *ductus Botalli* na *aorta dorsalis lateralis* se daly rozlišit dva různé proudy nástřikové hmoty. Délka *ductus Botalli* byla u jednotlivých exemplářů velmi variabilní. *Arteria pulmonalis* pokračuje mediálně a odděluje větev k horní části plic. Dále z *arteria pulmonalis* vzniká *arteria pharyngea*, která vede v mediální rovině kraniálním směrem a odděluje větvičky k hltanu. *Arteria pulmonalis* se ostře stáčí kaudálně a laterálně. Pak *arteria pulmonalis* pokračuje podél laterální stěny plic až k jejich kaudálnímu konci a vysílá cévy, které tvoří kapilární pletěň okolo plic-

ních váčků (viz obr. 25). Z *ductus Botalli* laterálně odstupuje *arteria cutanea*, která se u povrchu těla větví na anteriorní a posteriorní větev do kůže (viz obr. 26).

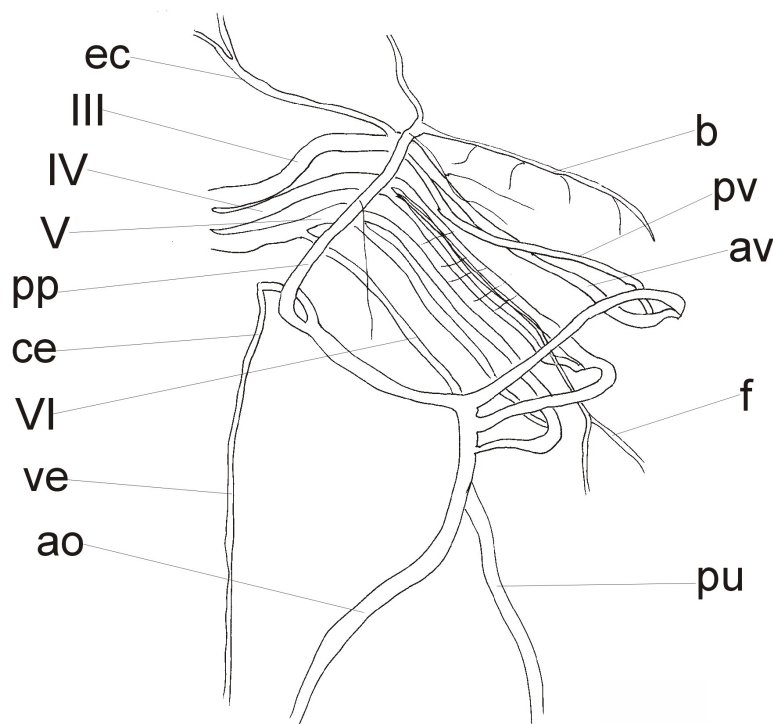
**Aorta dorsalis lateralis** po napojení III., IV. a V. a VI. aortálního oblouku pokračuje mediálně (viz obr. 26). Medio-kraniálně se od ní odděluje *arteria occipito-vertebralis*, která se hned větví. První větev – *arteria occipitalis* se vrací kraniálně podél *aorta dorsalis lateralis* a zásobuje kapilárami týlní oblast. Druhá větev jde mediálně k mozku a napojuje se na *arteria vertebralis*. Mozek je tak zásoben větvemi *arteria carotis interna* (*arteria cerebralis*), ale také větvemi *aorta dorsalis lateralis*, tak je zajištěn dostatečný přívod krve. V místě odstupu *arteria occipito-vertebralis* laterálně odstupuje *arteria subclavia*. *Arteria subclavia* pokračuje laterálně a vysílá mnoho drobných cév na zásobení přední končetiny, která se ještě vyvíjí pod kůží těla (viz obr. 26). *Aortae dorsales laterales* se spojují v mediální rovině a tvoří *aorta dorsalis*. (Viz obr. 20).

#### 4.2.2 Stádium 57 N/F

U tohoto stádia jsem nastříkla i *conus arteriosus*, tak je patrná jeho spirální chlopeň. *Conus arteriosus* končí a navazuje na něj *truncus arteriosus*, ze kterého začínají laterálně odstupovat žaberní oblouky. Na rozdíl od stádia 53 N/F už je *truncus arteriosus* delší a lépe vytvořený.

**III. aortální oblouk** pokračuje po svém odstupu z *truncus arteriosus* laterálně. Stejně jako u předcházejících stádií je přerušen karotidálním labyrintem. Hlavní proud krve III. aortálního oblouku po průchodu karotidálním labyrintem pokračuje do posteriorní větve. Druhý proud krve III. aortálním obloukem jde do *arteria carotis externa* a do anteriorní větve. *Arteria carotis externa* vystupuje z karotidálního labyrintu, jde medio-kraniálně a nakonec se vidlicovitě větví na ventrální části hlavy. Z posteriorní větve vzniká z ventrální strany mnoho cév k žábřám, které se po průchodu žábřami napojují na anteriorní větev. Část krve se do anteriorní větve dostane anastomózami. Po průchodu žábřami se anteriorní a posteriorní větev spojí (viz obr. 29.) Anteriorní větev pokračuje plynule jako III. aortální oblouk, pak se mediálně stáčí a vstupuje do *aorta dorsalis lateralis*. Naproti vstupu III. aortálního oblouku do *aorta dorsalis lateralis* vzniká *arteria carotis interna*. *Arteria carotis interna* jde medio-kraniálně a



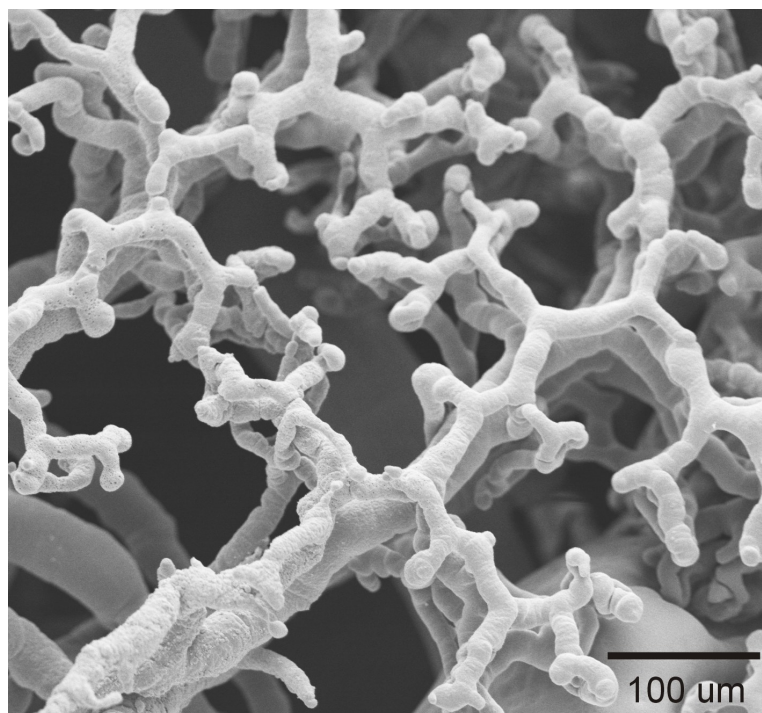


**Obrázek 27:** Systém aortálních oblouků *Pelobates fuscus* ve stádiu 57 N/F. Dorsální pohled. Pravá strana těla. Kraniální směr nahoru.

III-VI – III. až VI. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, av – anteriorní větev aortálního oblouku, b – céva ke stropu žaberní dutiny, ce – *arteria cerebialis*, ec – *arteria carotis externa*, f – céva, která zásobuje filtrační aparát, pp – *arteria palatina posterior*, pu – *arteria pulmonalis*, pv – posteriorní větev aortálního oblouku, ve – *arteria vertebralis*.

v blízkosti mozku se oddělí *arteria palatina posterior*. *Arteria palatina posterior* pokračuje nad *arteria carotis interna*, stáčí se laterálně a kaudálním směrem z ní vznikají tři drobné cévy, které zásobují strop žaberní dutiny. Pak se z ní laterálně odděluje větší céva – *arteria hyoidea*, která vede na III. aortálním obloukem a vysílá kaudálně několik drobných cév. *Arteria palatina posterior* pokračuje kraniálně po laterální straně hlavy. *Arteria carotis interna* vede mediálně, a pak se stáčí kaudálně. Jako *arteria cerebialis* a následně jako *arteria vertebralis* prochází pod mozkem a míchou. Další větve *arteria carotis interna* se u tohoto stádia nepodařilo nastříknout. (Viz obr. 27.)

**IV. aortální oblouk** se stejně jako u předcházejících stádií před žábry dělí na anteriorní a posteriorní větev, které se dále větví k žábřám. Z ventrální strany posteriorní větve vznikají dvě cévy, které jdou kraniálně a zásobují *musculus interhyoideus*.

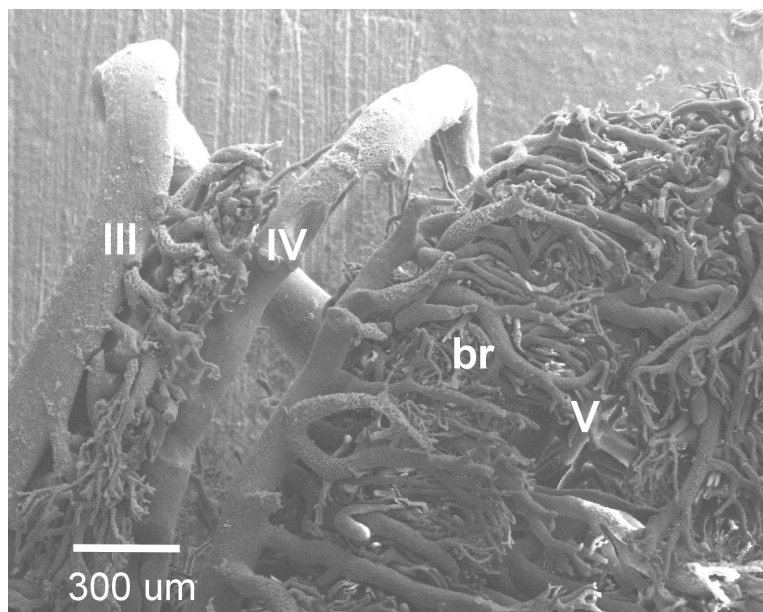


**Obrázek 28:** Detail větvení kapilár filtračního aparátu u III. aortálního oblouku. Dorsální pohled na *Pelobates fuscus* ve stádiu 57 N/F. Tyčinka má délku 100  $\mu\text{m}$ .

Z posteriorní větve vzniká céva, která zásobuje filtrační aparát. Pak se IV. aortální oblouk stáčí mediálně a napojuje se na *aorta dorsalis lateralis*. (Viz obr. 28.)

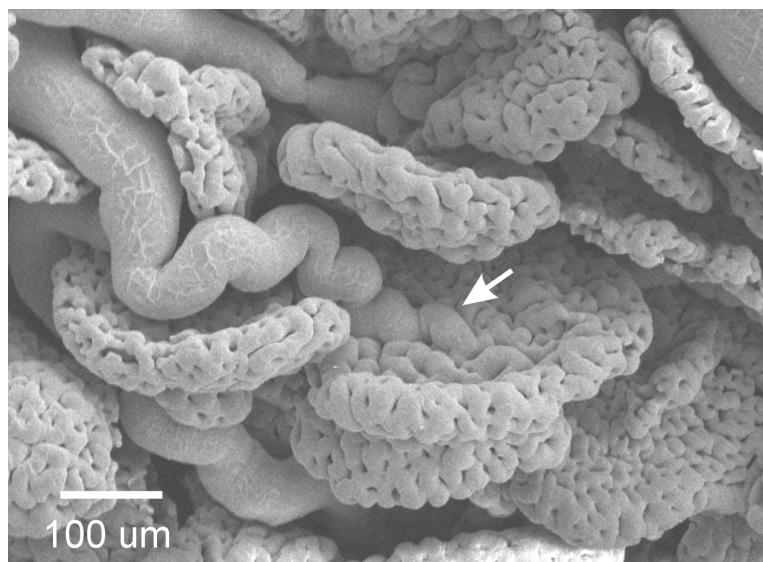
**V. aortální oblouk** odstupuje z *truncus arteriosus* společně s VI. aortálním obloukem. Po oddělení VI. aortálního oblouku pokračuje V. aortální oblouk mediálně. Podobně jako z předcházejících aortálních oblouků z něj vznikají anteriorní a posteriorní větve, které prochází žábry. Filtračnímu aparátu V. a VI. žaberního oblouku je zásoben cévou vznikající z posteriorní větve V. aortálního oblouku. Po průchodu žábry se V. aortální oblouk mediálně stáčí a společně s VI. aortálním obloukem se napojuje na *aorta dorsalis lateralis*.

**VI. aortální oblouk** pokračuje po svém vzniku z V. aortálního oblouku kaudálně. VI. aortální oblouk je tenčí než V. aortální oblouk. Stejně jako u předcházejících stádií se VI. aortální oblouk nedělí na anteriorní a posteriorní větve. Po průchodu žábry se VI. aortální oblouk napojuje společně s V. aortálním obloukem na *aorta dorsalis lateralis*. Před jeho vstupem do *aorta dorsalis lateralis* se z něj odděluje *arteria pulmo-*



**Obrázek 29:** Ventrální pohled na aortální oblouky a cévy žaber. *Pelobates fuscus* ve stádiu 57 N/F.

III-V – III. až V. aortální oblouk. Kapiláry na III. a IV. aortálním oblouku jsou částečně odlámané, to umožňuje u IV. aortálního oblouku rozlišit jeho anterioní a posterioní větev, br – kapiláry žaber. Tyčinka má délku 300  $\mu\text{m}$ . Rostrální směr vlevo.



**Obrázek 30:** Detail kapilár vyvíjejících se plicních váčků, které ještě nejsou naplněny vzduchem. *Pelobates fuscus* ve stádiu 57 N/F.

Šipka ukazuje cévu (větev *arteria pulmonalis*), která se rozpadá do kapilár jednoho plicního váčku. Tyčinka má délku 100  $\mu\text{m}$ .

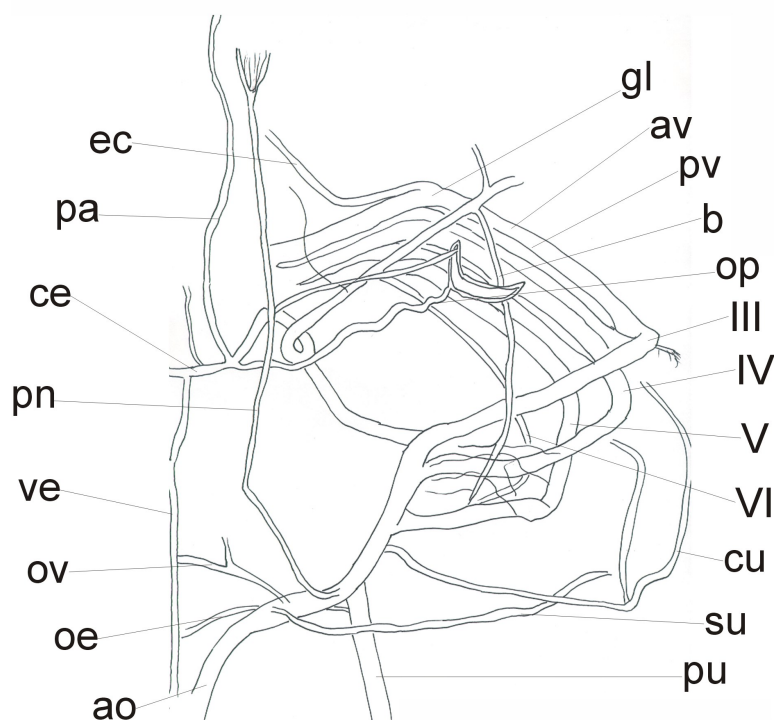
*nalis*. *Arteria pulmonalis* jde na laterální straně plic a rozpadá se do kapilár plicních váčků (viz obr. 30). *Arteria cutanea* ani *arteria pharyngea* se nepodařilo u tohoto stádia nastříknout.

**Aorta dorsalis lateralis** vzniká napojením III. aortálního oblouku na *arteria carotis interna*. Ústí do ní IV. a dále V. s VI. aortálním obloukem společně. Pak se z *aorta dorsalis lateralis* oddělují stejné větve jako v předcházejících stádiích – *arteria occipito-vertebralis* a *arteria subclavia*. *Aortae dorsales laterales* potom pokračují kaudálně a vzniká z nich *aorta dorsalis*. (Viz obr. 27)

#### 4.2.3 Stádium 58 N/F

U tohoto stádia jsem nastříkla i srdeční komoru, na které je vidět uspořádání trabekul. Také se díky nástřiku přes srdeční komoru nastříkla koronární tepna, které odstupuje z levé strany *conus arteriosus* a zásobuje svalovinu srdeční komory. Struktura *conus* a *truncus arteriosus* je stejná jako u přecházejících stádií.

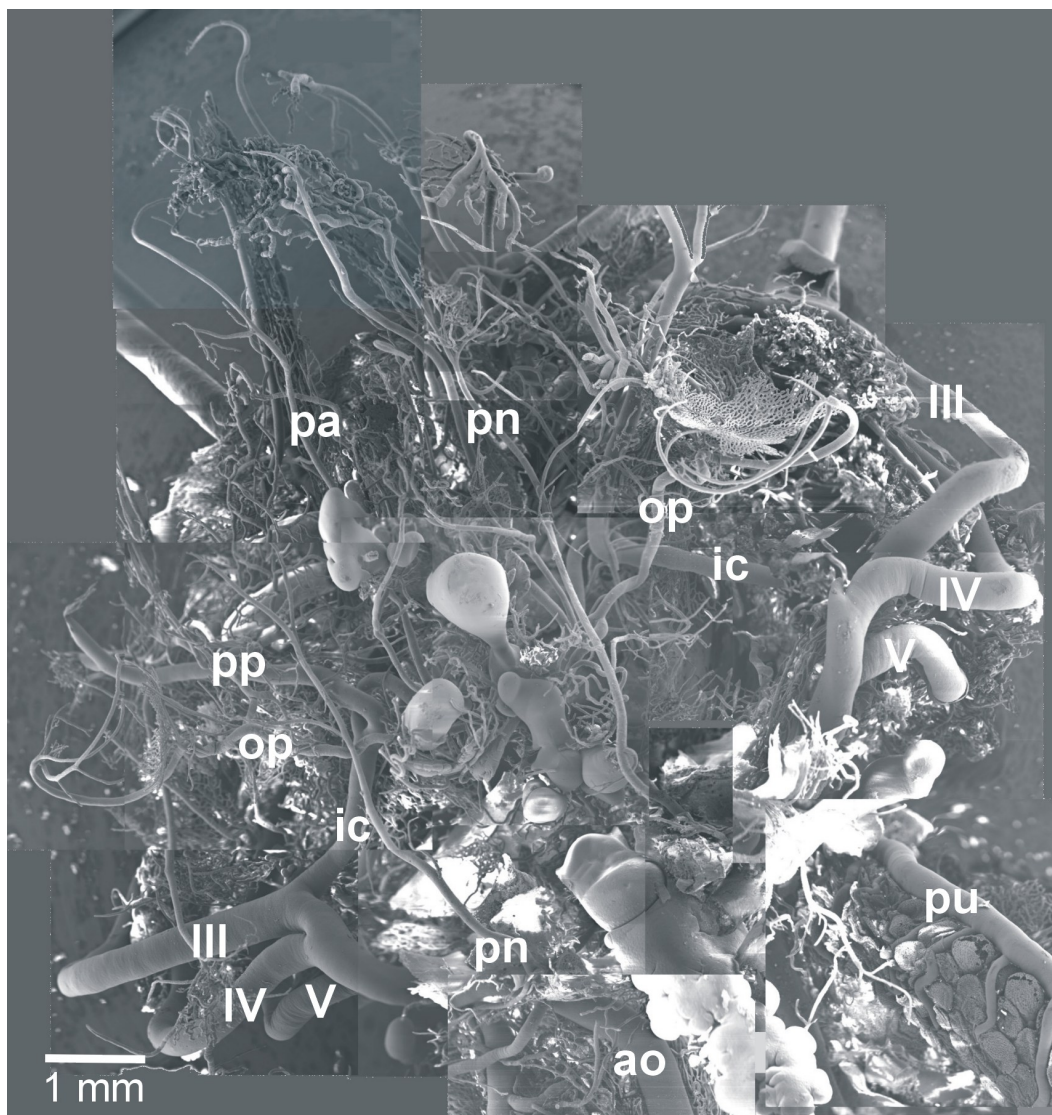
**III. aortální oblouk** vystupuje laterálně z *truncus arteriosus* a pokračuje ke karotidálnímu labyrintu. V místě karotidálního labyrintu se z něj odděluje *arteria carotis externa* a drobná céva k *musculus interhyoideus*. *Arteria carotis externa* pokračuje kranio-mediálně. Vzniká z ní céva, která zásobuje ventrální velum žaberního koše a *musculus interhyoideus*. Dál pak jde *arteria carotis externa* kranálně a přiblíží se ke stejnojmenné cévě z druhé poloviny hlavy, se kterou se může i křížit. V místě přiblížení se *arteria carotis externa* rozpadá do drobných kapilár a zásobuje spodinu dutiny ústní. Po průchodu karotidálním labyrintem se III. aortální oblouk dělí na anteriorní a posteriorní větev, které se výše popsáním způsobem větví k žábrám. Anteriorní a posteriorní větve jsou spojeny mnoha anastomózami. Posteriorní větev není na svém konci napojena zpět na anteriorní, ale slepě končí a přesahuje do délky III. aortálního oblouku. III. aortální oblouk se po průchodu žábry mediálně stáčí a napojuje se na *aorta dorsalis lateralis*. V místě jeho napojení z *aorta dorsalis lateralis* odstupuje *arteria carotis interna*. *Arteria carotis interna* pokračuje rostálně, a pak z ní odstupuje *arteria palatina posterior*. *Arteria palatina posterior* jde nad *arteria carotis interna*, a pak se stáčí a vede kranio-laterálně. V úrovni nad aortálními oblouky z ní vzniká dlouhá céva, která vede kaudálně a zásobuje strop žaberní dutiny nad připojením aortálních



**Obrázek 31:** Systém aortálních oblouků *Pelobates fuscus* ve stádiu 58 N/F. Dorsální pohled. Pravá strana těla. Kraniální směr nahoru.

III-VI – III. až VI. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, av – anteriorní větev aortálního oblouku, ce – *arteria cerebralis*, cu – *arteria cutanea*, ec – *arteria carotis externa*, gl – *glomus caroticum*, oe – *arteria oesophagea*, op – *arteria ophthalmica*, ov – *arteria occipito-vertebralis*, pa – *arteria palatina anterior*, pn – *arteria palato-nasalis*, pp – *arteria palatina posterior*, pu – *arteria pulmonalis*, pv – posteriorní větev aortálního oblouku, su – *arteria subclavia*, ve – *arteria vertebralis*.

oblouků k *aorta dorsalis lateralis*. Kraniálně se *arteria palatina posterior* rozpadá do kapilár svalů na laterální straně hlavy (viz obr. 31). *Arteria carotis interna* jde po svém vzniku medio-kraniálně, ale pak se prudce stáčí medio-kaudálně. Kraniálním směrem přechází do *arteria palatina anterior* a laterálním směrem se od ní odděluje *arteria ophthalmica* a *arteria cerebralis* (viz obr. 31 a 32). *Arteria palatina anterior* pokračuje kraniálně až na konec horní čelisti, kde se větví. *Arteria ophthalmica* vede laterálně a odstupuje z ní *arteria cerebralis*. *Arteria ophthalmica* je zvlněná a zásobuje stěnu oční koule (viz obr. 32). *Arteria cerebralis* jde kaudálně. Odděluje se z ní řada kapilár mozku a také větší céva, která vede kraniálním směrem podél *arteria palatina anterior*. Tato céva nebyla dosud u žab popsána. Byla vytvořena u tří ze čtyř zkoumaných exemplářů a zmiňují se o ní i u předcházejících stádií. Potom *arteriae cerebrales* tvoří pod mozkem trojúhelník, protože se nejdříve propojí příčnou spojkou a splynou až kaudál-



**Obrázek 32:** Dorsální pohled na korozivní preparát cévního systému *Pelobates fuscus* ve stádiu 58 N/F.

III-V – III. až V. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, ic – *arteria carotis interna*, op – *arteria ophthalmica*, pa – *arteria palatina anterior*, pn – *arteria palato-nasalis*, pp – *arteria palatina posterior*, pu – *arteria pulmonalis*. Tyčinka má délku 1 mm. Rostrální směr vlevo nahoru. Složeno z více fotografií.

něji. Z kaudálního vrcholu tohoto trojúhelníka vychází *arteria vertebralis*, která vysílá mnoho kapilár k mozkovým a míšním obalům. (Viz obr. 31.)

**IV. aortální oblouk** stejně jako u předcházejících stádií vede laterálně podél dolního okraje III. aortálního oblouku. Odděluje se z něj céva, která zásobuje filtrační aparát.

Tato céva má laterální větev, která vede nad IV. aortálním obloukem k filtračnímu aparátu a větev mediální, která se dále dělí do stropu žaberní dutiny. IV. aortální oblouk se rozděluje na posteriorní a anteriorní větev. Stejně jako u předcházejícího stádia posteriorní větev končí slepě. Pak se anteriorní větev IV. aortálního oblouku stáčí mediálně a napojuje se na *aorta dorsalis lateralis*.

**V. aortální oblouk** vychází z *truncus arteriosus* společně s VI. aortálním obloukem. Když se VI. aortální oblouk oddělí od V. aortálního oblouku, vzniká z V. aortálního oblouku céva k filtračnímu aparátu. Tato céva zásobuje filtrační aparát na V. a VI. žaberním oblouku a po průchodu filtračním aparátem slepě končí. V. oblouk prochází žábry rozdělený na anteriorní a posteriorní větev stejně jako předcházející aortální oblouky. Slepé zakončení posteriorní větve není tak patrné jako u III. a IV. aortálního oblouku. V. aortální oblouk se mediálně stáčí, napojuje se na něj VI. aortální oblouk a společně vstupují do *aorta dorsalis lateralis*.

**VI. aortální oblouk** má přibližně poloviční průměr než V. aortální oblouk, ze kterého vznikl. VI. aortální oblouk jde mediálně podél V. aortálního oblouku a odstupují z něj cévy k žábram. Po průchodu žábry se stáčí mediálně a napojuje se společně s V. aortálním obloukem na *aorta dorsalis lateralis*. Napojuje se přes *ductus Botalli*, který je silnější než VI. aortální oblouk, protože jím prochází hlavní proud krve do *arteria pulmonalis*. Do *arteria pulmonalis* se tedy krev dostává hlavně via *aorta dorsalis lateralis*. Z *arteria pulmonalis* se odděluje *arteria pharyngea* k trávicí trubici a několik cév k horní části plic. *Arteria pulmonalis* pak pokračuje na laterální straně plic a zásobuje je krví (viz obr. 32). Kaudální konec plic zasahuje až na konec trupu. Z *ductus Botalli* vzniká *arteria cutanea*, která jde laterálně a dělí se na dvě větve. Obě větve se na různé úrovni stáčí na ventrální stranu těla. *Arteria cutanea* je větší než v předcházejících stádiích, protože kůže postupně získává dýchací funkci (viz obr. 31).

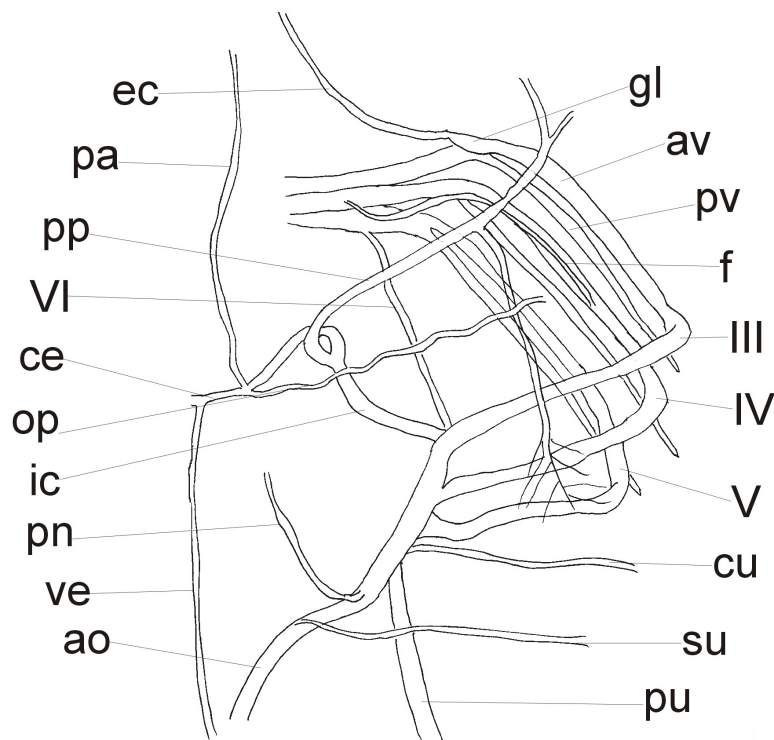
**Aorta dorsalis lateralis** se po napojení všech aortálních oblouků se stáčí medio-kaudálně. Z dorsální strany z ní vzniká *arteria palato-nasalis*, která vede nejprve kaudálně, pak se ale stáčí a pokračuje v dorsální části rostálně. Jde těsně po laterální straně lebky, kříží *arteria carotis interna* a pokračuje dál nad *arteria palatina anterior* až se na předním konci hlavy rozpadá do cév nozder. Laterálně z ní vzniká větev, která končí v ocnici. *Arteria palato-nasalis*, nebyla ještě u žab popsána. (Nazvala

jsem ji podle podobné cévy ocasatých obojživelníků (více viz strana 114). (Viz obr. 32). Další větví *aorta dorsalis lateralis* je céva k dorsálnímu povrchu trávicí trubice – *arteria oesophagea*. Z *aorta dorsalis lateralis* dále vzniká *arteria occipito-vertebralis*, která se napojuje na *arteria vertebralis*, a tak umožňuje zásobení mozku nejen přes *arteria carotis interna*. Od *aorta dorsalis lateralis* laterálně odstupuje *arteria subclavia*, vzniká z ní několik drobných cév, prochází pod *arteria cutanea* a zásobuje krví přední končetinu. *Aorta dorsalis lateralis* se spojuje se svojí větví z druhé poloviny těla a vytváří nepárovou *aorta dorsalis*. Z *aorta dorsalis* vznikají větve ke stěně střev – *arteria mesenterica*. Pak z *aorta dorsalis* vzniká nepárová *arteria iliaca*, která se hned dělí na *arteriae iliaceae* do zadních končetin. *Aorta dorsalis* pak pokračuje dále do ocasu.

#### 4.2.4 Stádium 59 N/F

**III. aortální oblouk** jde podobně jako u předcházejících stádií laterálně a v místě *glomus caroticum* se z něj odděluje *arteria carotis externa*. *Arteria carotis externa* má podobný průběh jako u předcházejících stádií. III. aortální oblouk se dělí na posteriorní a anteriorní větev do žaber. Stejně jako u předcházejících stádií je přímým pokračováním III. aortálního oblouku jeho posteriorní větev. Z posteriorní větve vznikají *arteriae afferentes*, které vstupují do žaber. V tomto stádiu už dochází k postupné redukci žaberních kapilár, která se projevila i na korozivním preparátu (viz obr. 35). Kapiláry žaber, které se u předcházejících stádií větvy až do pátého řádu, se začínají redukovat od svého distálního konce. Postupně zaniká větvení koncových kapilár. Většina žaberních kapilár je v tomto stádiu rozvětvena do třetího nebo čtvrtého řádu. Zánik kapilár se dá pozorovat i na změněné struktuře jejich stěn (viz obr. 35). Krev ze žaber se sbírá do *arteriae efferentes*, které se také redukují výše popsaným způsobem. *Arteriae efferentes* vstupují do anteriorní větve aortálního oblouku. III. aortální oblouk se pak dorso-mediálně stáčí a vstupuje do *aorta dorsalis lateralis*. V místě napojení III. aortálního oblouku na *aorta dorsalis lateralis* vystupuje *arteria carotis interna*. *Arteria carotis interna* se dělí stejně jako u předcházejícího stádia. Laterálně z ní vzniká *arteria palatina posterior*. *Arteria palatina posterior* prochází nad žaberním košem okolo anteriorního pólu očníce. Odděluje se z ní céva, která podbíhá očníci a vystupuje z dorsální strany nad aortální oblouky a zásobuje strop žaberní dutiny (viz obr. 34). *Arteria palatina posterior* pokračuje laterálně a později kraniálně po vnější straně hlavy. Vznikají z ní cévy vedoucí ke spánkové oblasti. *Arteria carotis interna*



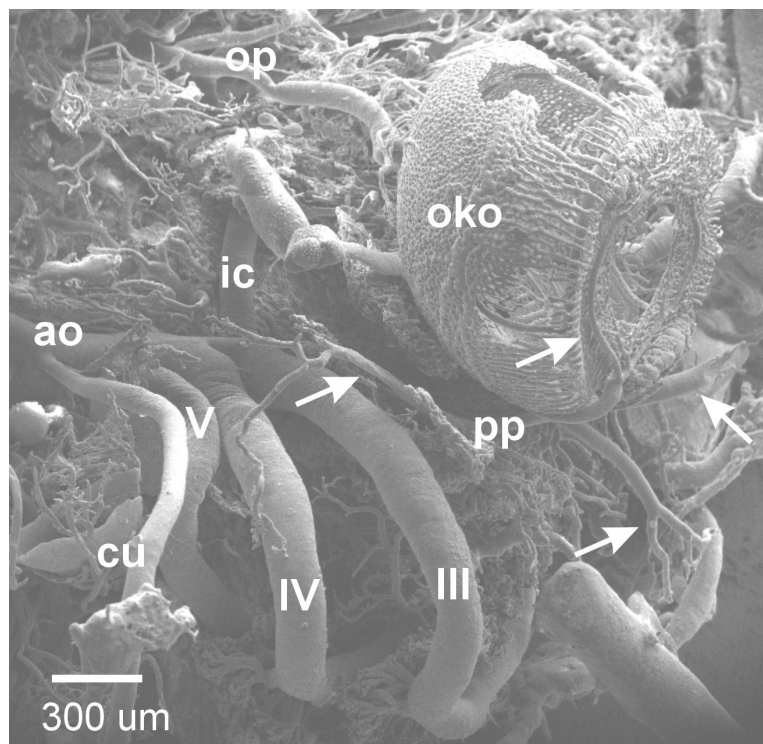


**Obrázek 33:** Systém aortálních oblouků *Pelobates fuscus* ve stádiu 59 N/F. Dorsální pohled. Pravá strana těla. Kraniální směr nahoru.

III-VI – III. až VI. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, av – anteriorní větev aortálního oblouku, ce – *arteria cerebralis*, cu – *arteria cutanea*, ec – *arteria carotis externa*, f – céva, která zásobuje filtrační aparát, gl – *glomus caroticum*, ic – *arteria carotis interna*, op – *arteria ophthalmica*, pa – *arteria palatina anterior*, pn – *arteria palato-nasalis*, pp – *arteria palatina posterior*, pu – *arteria pulmonalis*, pv – posteriorní větev aortálního oblouku, su – *arteria subclavia*, ve – *arteria vertebralis*.

pokračuje mediálně a stejně jako u předcházejících stádií se rozpadá do tří dalších větví. Anteriorně z ní vzniká *arteria palatina anterior*, která zásobuje patro. Laterálně vzniká *arteria ophthalmica* k oku (viz obr. 34). Poslední větví *arteria carotis interna* je *arteria cerebralis*, která pokračuje mediálně a se svojí protilehlou větví vytváří pod mozkem drobný trojúhelník. Z kaudálního apexu tohoto trojúhelníka odstupuje *arteria vertebralis*. *Arteria cerebralis* a *arteria vertebralis* zásobují svými větvemi mozkové a míšní obaly (viz obr. 33).

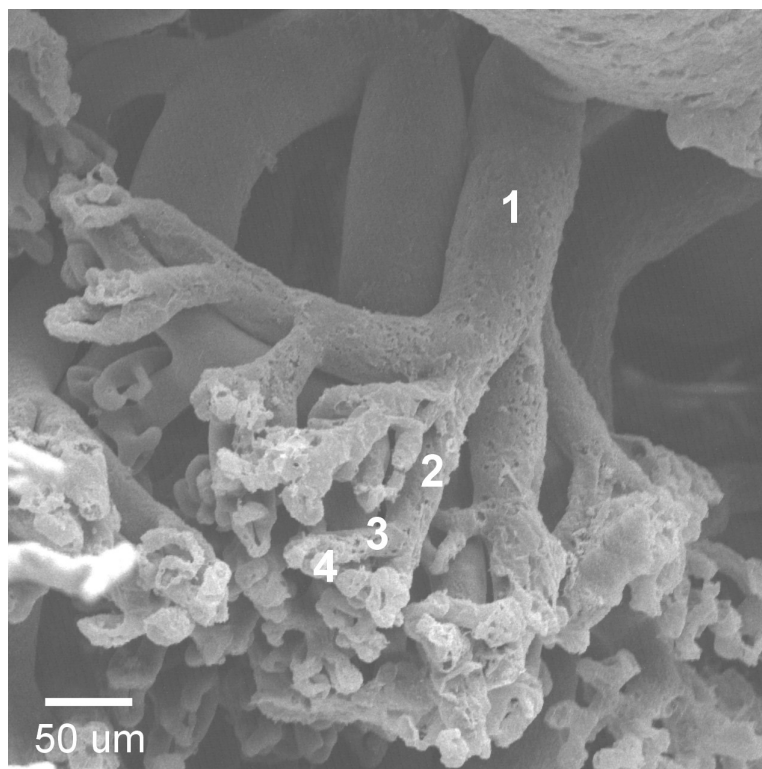
**IV. aortální oblouk** se na laterálním okraji těla větví na anteriorní a posteriorní větev. Kapiláry žaber jsou redukováné stejným způsobem jako u III. aortálního ob-



**Obrázek 34:** Laterální pohled na aortální oblouky a jejich topografický vztah k oční kouli. Pravá strana těla. *Pelobates fuscus* ve stádiu 59 N/F.

III-V – III. až V. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, cu – *arteria cutanea*, ic – *arteria carotis interna*, oko – cévy a kapiláry oční koule, op – *arteria ophthalmica*, pp – *arteria palatina posterior*. Šipky ukazují jednotlivé větve *arteria palatina posterior* (zleva nejdříve větev ke stropu žaberní dutiny, větev k oční kouli, jedna z větví laterální stěny žaberního koše a rostrální pokračování *arteria palatina posterior*). Tyčinka má délku 300  $\mu\text{m}$ . Rostrální směr vpravo.

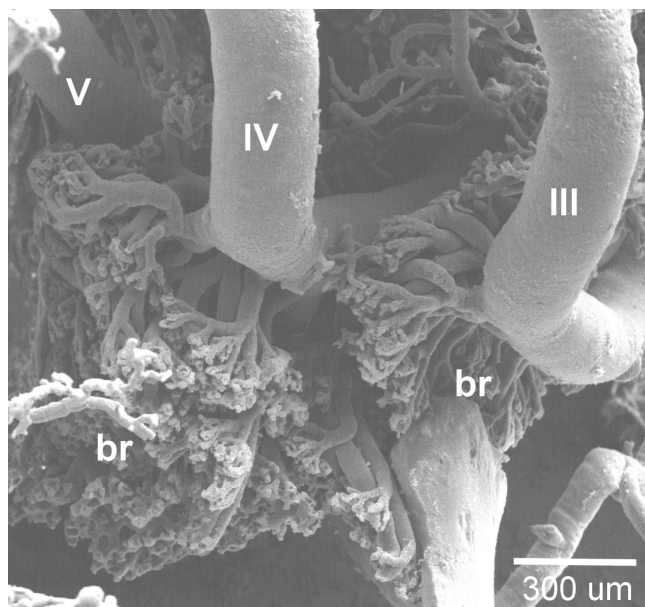
louku (viz obr. 36). Po průchodu žábrami se IV. aortální oblouk stáčí dorso-mediálně a napojuje se na *aorta dorsalis lateralis*. Posteriovní větev IV. aortálního oblouku slepě končí. Kapiláry jsou na konci posteriovní větve delší, protože jsou stále napojené na anteriorní větev. Slepé zakončení posteriovní větve je tedy pouze zdánlivé. Posteriovní větev je delší než větev anteriorní, a proto kapiláry žaber přesahují až za anteriorní větev, která se stáčí k *aorta dorsalis lateralis* (viz obr.36). Kapiláry tohoto distálního úseku mají výrazně delší primární a sekundární úseky než ostatní kapiláry žaber, ale větví se do stejného řádu jako ostatní žaberní kapiláry. Z IV. aortálního oblouku také vzniká céva k filtračnímu aparátu, který se také začíná redukovat.



**Obrázek 35:** Detail redukovaných aferentních a eferentních cév žaber. *Pelobates fuscus* ve stádiu 59 N/F. Redukce probíhá od distálního konce a je patrná i na korozivním preparátu. Cévy jsou větvené do čtvrtého řádu (viz číslice) a redukoval se počet větví. Eferentní céva je nad cévou aferentní. Tyčinka má délku 500  $\mu\text{m}$ .

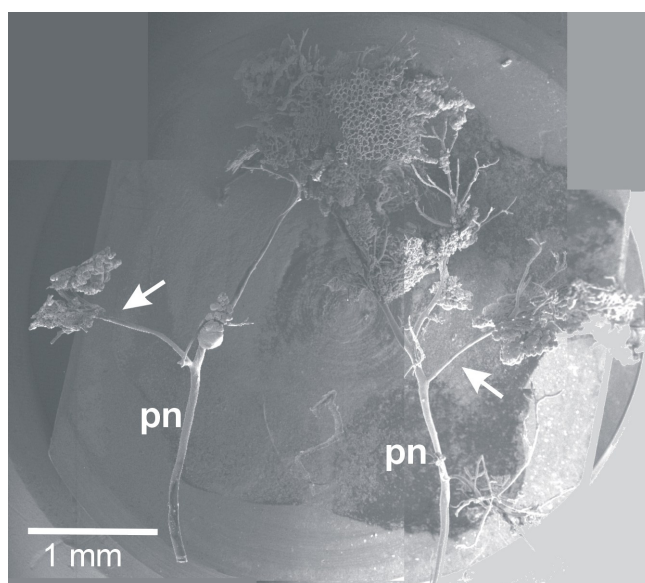
**V. aortální oblouk** vzniká z *truncus arteriosus* společně s VI. aortálním obloukem. V. aortální oblouk se stejně jakou předcházejících stádií dělí na anteriorní a posteriorní větev do žaber, které mají stejnou strukturu cév a kapilár jako předcházející III. a IV. aortální oblouk. Po průchodu žábrami V. aortální oblouk pokračuje podél *aorta dorsalis lateralis* a spojuje se s VI. aortálním obloukem. Společně pak oba vstupují do *aorta dorsalis* přes *ductus Botalli*. (Viz obr. 33.)

**VI. aortální oblouk** je výrazně tenčí než ostatní aortální oblouky. Vzniká z V. aortálního oblouku a prochází žábrami. Těsně před vstupem do *aorta dorsalis lateralis* z něj nejdříve vzniká *arteria pulmonalis* a až po ní i *arteria cutanea*. *Arteria pulmonalis* je výrazně silnější než VI. aortální oblouk a i než *arteria cutanea*. *Arteria pulmonalis* pokračuje po laterální straně plic, které zásobuje, a končí až na jejich kaudálním apexu. *Arteria cutanea* tedy vzniká už z *ductus Botalli*, odstupuje laterálně a pod kůží se dělí na kraniální a kaudální větev, které se dále rozpadají až do kapilár zásobujících kůži těla (viz obr. 33 a 38).



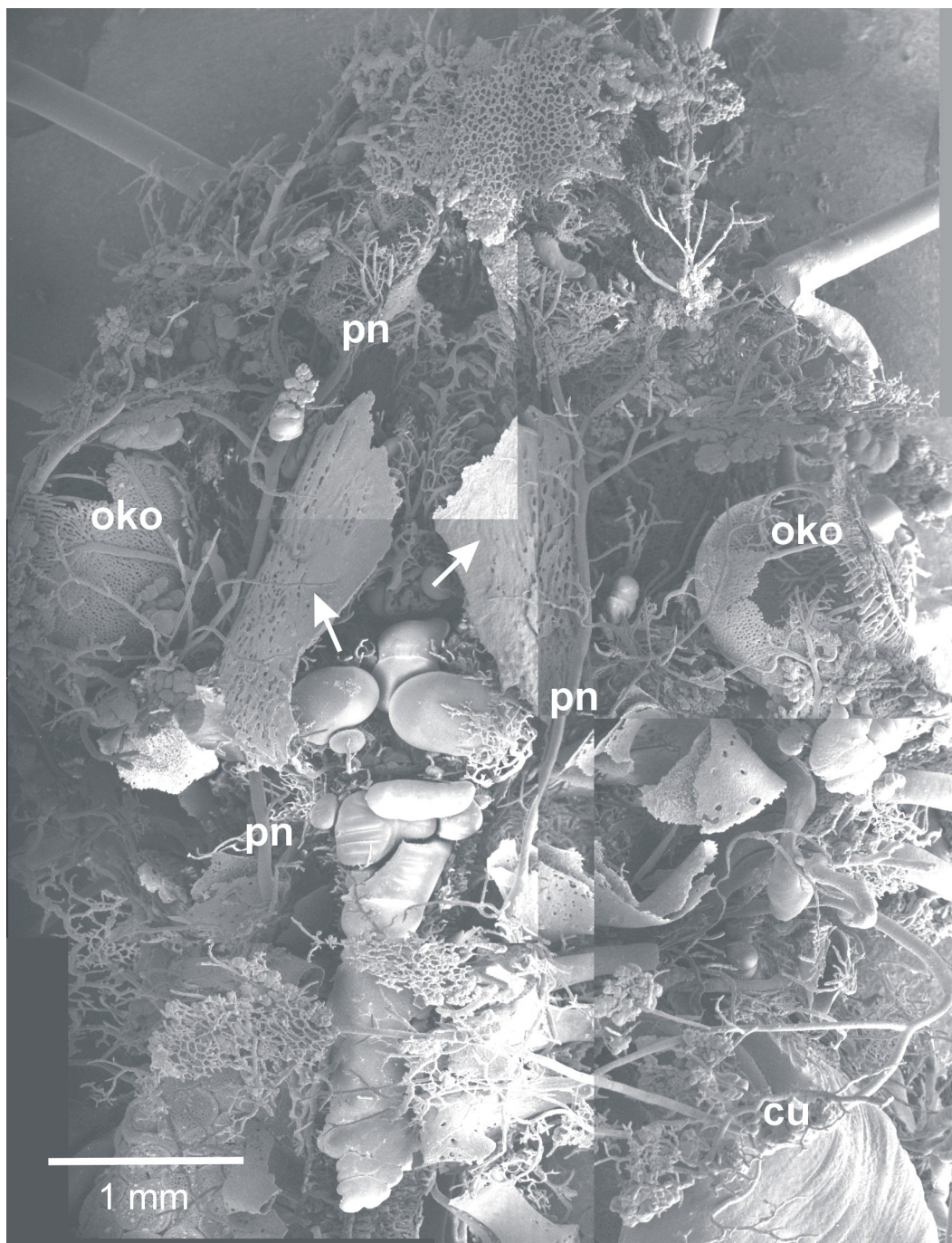
**Obrázek 36:** Laterální pohled na aortální oblouky a redukované cévy a kapiláry žaber. *Pelobates fuscus* ve stádiu 59 N/F.

III-V – III. až V. aortální oblouk, br – cévy a kapiláry žaber, které se postupně redukují. Tyčinka má délku 300  $\mu\text{m}$ . Kraniální směr vpravo.



**Obrázek 37:** Dorsální pohled na odpreparovanou *arteria palato-nasalís*. *Pelobates fuscus* ve stádiu 59 N/F.

pn – *arteria palato-nasalís*, která odstupuje od *aorta dorsalis lateralis* a končí v nozdrách. Šipky ukazují větve *arteria palato-nasalís* k očnici. Tyčinka má délku 1 mm. Rostrální směr nahoru. Složeno z více fotografií.



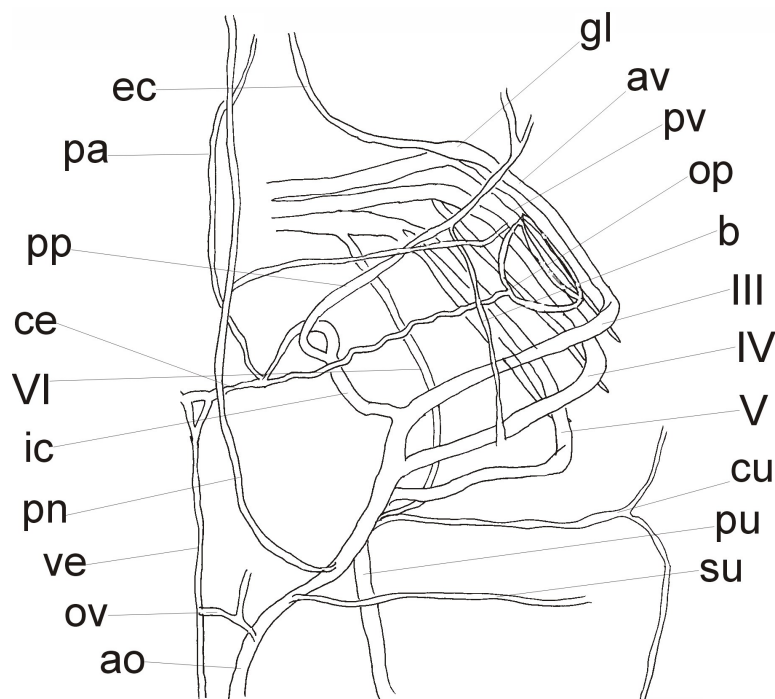
**Obrázek 38:** Dorsální pohled na korozivní preparát cévního systému *Pelobates fuscus* ve stádiu 59 N/F. Průběh *arteria palato-nasalis* ve vztahu k okolním strukturám.

cu – *arteria cutanea*, oko – cévy a kapiláry oční koule, pn – *arteria palato-nasalis*. Šipky označují *os frontoparietale* (tento preparát nebyl dekalifikován, proto se zachovala kostěná tkáň). Tyčinka má délku 1 mm. Rostrální směr nahoru. Složeno z více fotografií.

**Aorta dorsalis lateralis** jde kaudálně a napojují se na ni všechny aortální oblouky. Z *aorta dorsalis lateralis* vznikají stejné cévy jako u předcházejících stádií. Nejdříve vzniká *arteria palato-nasalis*, která vystupuje dorsálně a odděluje se z ní několik drobných cév k oblasti páteře. *Arteria palato-nasalis* pak pokračuje kraniálním směrem na dorsální straně těla. Prochází vně mozkovny a odděluje větev, která jde k anteriornímu pólu očníce. *Arteria palato-nasalis* pak pokračuje až k nozdram, kde se rozpadá do kapilární pleteně (viz obr. 37 a 38). Další větví *aorta dorsalis lateralis* je *arteria occipito-vertebralis*. Stejně jako u předchozích stádií se odděluje větev k týlní oblasti a její druhá větev se napojuje na *arteria vertebralis* a dodává tak krev pro zásobování mozku. Laterálně z *aorta dorsalis lateralis* vzniká *arteria subclavia* pro zásobení přední končetiny. *Aortae dorsales laterales* jsou utlačovány rozvíjejícími se plicemi.

#### 4.2.5 Stádium 61 N/F

**III. aortální oblouk** v místě karotidálního labyrintu se odděluje *arteria carotis externa* a větví se na anteriorní a posteriorní. *Arteria carotis externa* pokračuje kraniálně po spodině dutiny ústní a zásobuje *musculus interhyoideus*. Větvení k žábřám a redukce kapilár je podobná jako u předcházejícího stádia. Po průchodu žábřami se III. aortální oblouk napojuje na *aorta dorsalis lateralis*. V místě tohoto napojení odstupuje stejně jako u předchozích stádií *arteria carotis interna*. *Ductus caroticus* je plně vytvořen a nejeví známky redukce (viz obr. 39 a 40). Z *arteria carotis interna* se odděluje *arteria palatina posterior*, ze které odstupuje *arteria hyoidea* k hyoidnímu žabernímu oblouku, a céva, která zásobuje strop žaberní dutiny. *Arteria palatina posterior* dále pokračuje rostrálním směrem, prochází pod očnicí a vznikají z ní cévy svalů laterální stěny žaberního koše a hlavy. *Arteria carotis interna* pokračuje kraniálně a postupně z ní vznikají *arteria palatina anterior*, *arteria ophthalmica* a *arteria cerebralis*. *Arteria palatina anterior* zásobuje patro a jde až na přední konec hlavy. *Arteria ophthalmica* přichází k oční kouli a větví se okolo ní do sítě kapilár. *Arteria cerebralis* pokračuje k mozku a v mediální rovině se spojuje se svou protilehlou větví a tvoří trojúhelník cév, ze kterého vznikají cévy pro zásobení mozku. Stejně jako u předcházejících stádií z obou *arteriae cerebrales* kaudálně vzniká *arteria vertebralis*, která prochází páteřním kanálem a zásobuje míšní obaly. Splynutím laterálních větví *arteria vertebralis* vznikají na dorsální straně míchy dvě paralelně uložené cévy, které prochází po celé délce míchy (viz obr 39).

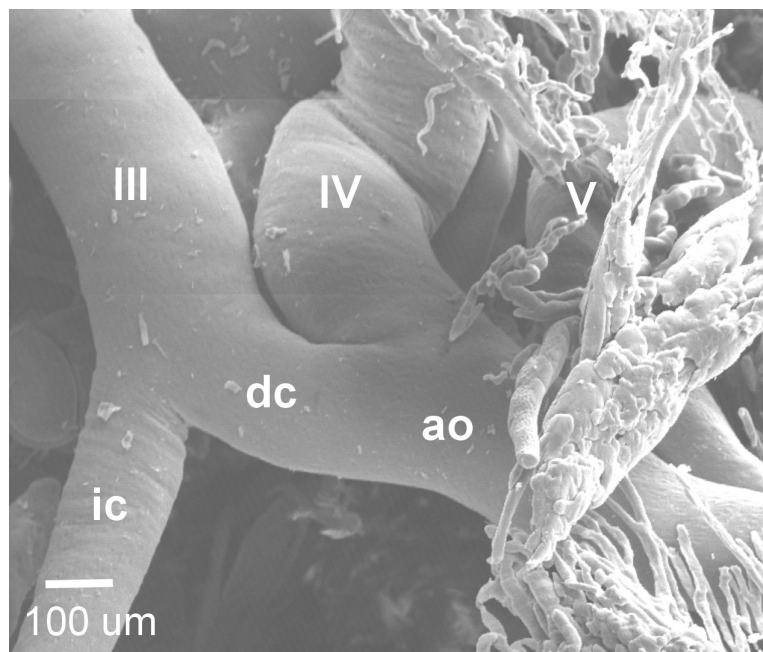


**Obrázek 39:** Systém aortálních oblouků *Pelobates fuscus* ve stádiu 61 N/F. Dorsální pohled. Pravá strana těla. Kraniální směr nahoru.

III-VI – III. až VI. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, av – anteriorní větev aortálního oblouku, b – céva, která zásobuje strop žaberní dutiny, ce – *arteria cerebralis*, cu – *arteria cutanea*, ec – *arteria carotis externa*, gl – *glomus caroticum*, ic – *arteria carotis interna*, op – *arteria ophthalmica*, ov – *arteria occipito-vertebralis*, pa – *arteria palatina anterior*, pn – *arteria palato-nasalis*, pp – *arteria palatina posterior*, pu – *arteria pulmonalis*, pv – posteriorní větev aortálního oblouku, su – *arteria subclavia*, ve – *arteria vertebralis*.

**IV. aortální oblouk** vzniká z *truncus arteriosus* a větví se stejně jako u předcházejících stádií do žaber. Uspořádání cév i kapilár žaber je stejné jako u předcházejícího stádia. Po průchodu žábry se IV. aortální oblouk napojuje na *aorta dorsalis lateralis* (viz obr. 39 a 41). Céva k filtračnímu aparátu nebyla nalezena.

**V. aortální oblouk** je už tenčí než IV. aortální oblouk. Od stádia 61 N/F je tedy patrná jeho redukce, ale jeho průběh zůstává stále stejný. V. aortální oblouk stejně jako u předcházejících stádií odstupuje z *truncus arteriosus* a odděluje se z něj VI. aortální oblouk. V. aortální oblouk se pak dělí na anteriorní a posteriorní větev. Po průchodu žábry se obě větve spojí. V. aortální oblouk pokračuje podél *aorta dorsalis lateralis* a spojuje se s VI. aortálním obloukem. Oba aortální oblouky společně vstupují do *aorta dorsalis lateralis* (viz obr. 42 a 43).



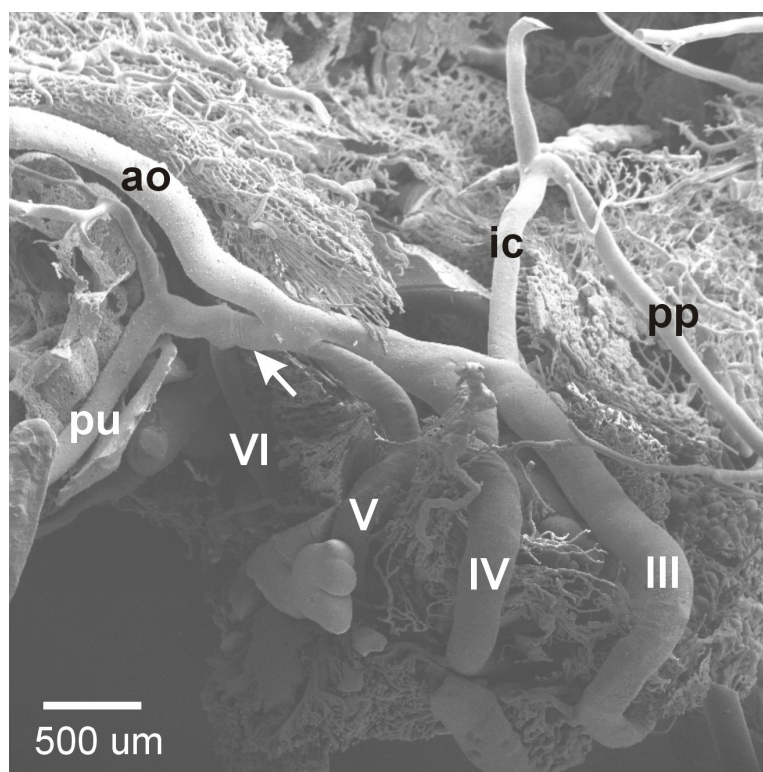
**Obrázek 40:** Detailní dorsální pohled na oblast *ductus caroticus*. Pravá strana těla *Pelobates fuscus* ve stádiu 61 N/F.

III-V – III. až V. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, dc – *ductus caroticus*, ic – *arteria carotis interna*. Tyčinka má délku 100  $\mu\text{m}$ . Rostrální směr vlevo.

**VI. aortální oblouk** po svém vzniku z V. aortálního oblouku jde kaudálně a prochází žábry. VI. aortální oblouk se začíná zvětšovat a v tomto stádiu má stejný průměr jako V. aortální oblouk. Před vstupem do *aorta dorsalis lateralis* se z něj odděluje *arteria pulmonalis* (viz obr. 41 a 43). Z *ductus Botalli* vzniká *arteria cutanea*. Na *ductus Botalli* se napojuje V. aortální oblouk, a pak V. a VI. aortální oblouk společně vstupují do *aorta dorsalis lateralis* (viz obr. 43). Z *arteria pulmonalis* stejně jako u předcházejících stádií odchází *arteria pharyngea* k hltanu, který má také dýchací funkci, a také cévy ke kranální části plic. *Arteria pulmonalis* poté pokračuje na laterální straně plic a zásobuje všechny plicní váčky (viz obr. 46). *Arteria cutanea* jde na laterální stranu těla a zásobuje kůži. V kůži jsou v tomto stádiu vytvořené dvě kapilární pleteně. Primární kapilární pleteně pulce postupně zaniká a pod ní vzniká sekundární kožní kapilární pleteně dospělé žáby (viz obr. 44 a 45).

**Aorta dorsalis lateralis** vzniká v místě spojení *arteria carotis interna* s III. aortálním obloukem. Na *aorta dorsalis lateralis* se stejně jako u předcházejících stádií napojuje IV. aortální oblouk a společně V. a VI. aortální oblouk přes *ductus Botalli* (viz obr. 41). Dále z *aorta dorsalis lateralis* odstupují *arteria palato-nasalis*, *arteria occipito-vertebralis* a *arteria subclavia*. *Arteria palato-nasalis* jde nejprve kaudálně,





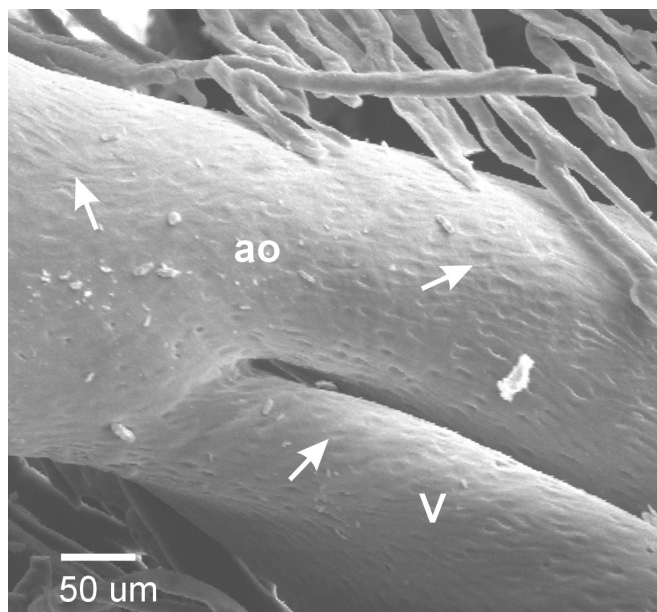
**Obrázek 41:** Laterální pohled na aortální oblouky pravé strany těla. *Pelobates fuscus* ve stádiu 61 N/F.

III-VI – III. až VI. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, ic – *arteria carotis interna*, pp – *arteria palatina posterior*, pu – *arteria pulmonalis*. Šipka ukazuje na *ductus Botalli*. Tyčinka má délku 500  $\mu\text{m}$ . Rostrální směr vpravo.

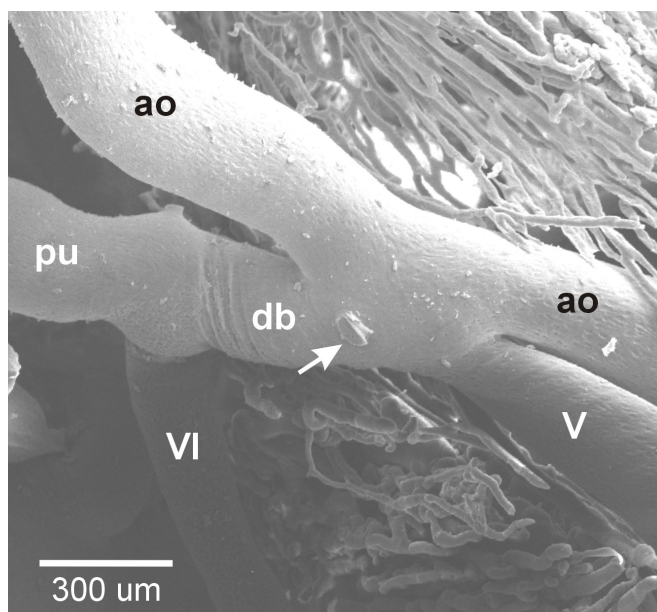
pak se laterálně stáčí a výsledně pokračuje kraniálním směrem. *Arteria palato-nasalis* prochází v dorsální části těla podél mozkovny a vzniká z ní větev, která jde k anteriornímu pólu očníce. *Arteria palato-nasalis* končí v kapilární pleteni nozder. *Arteria occipito-vertebralis* stejně jako u předchozích stádií odděluje větev k týlní oblasti a druhou větví se napojuje na *arteria vertebralis*. *Arteria subclavia* odstupuje laterálně do přední končetiny. U jednoho ze dvou exemplářů byla *arteria subclavia* na krátkém úseku zdvojená (viz obr. 46). *Aortae dorsales laterales* pokračují kaudálně a splývají do nepárové *aorta dorsalis*.

#### 4.2.6 Stádium 62 N/F

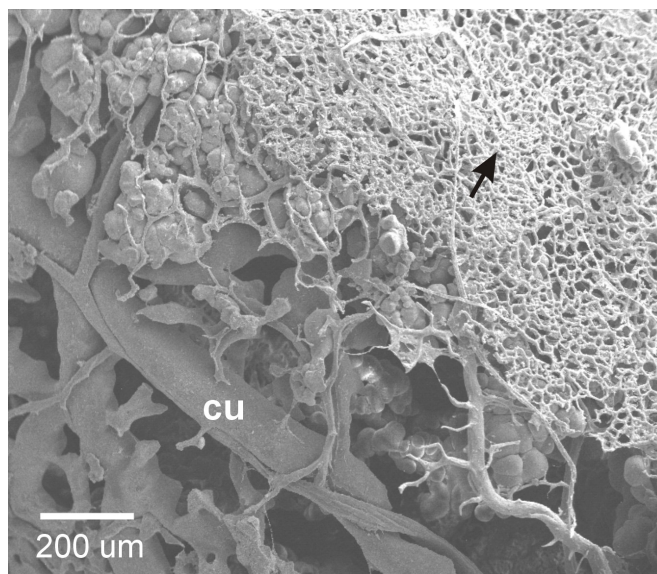
**III. aortální oblouk** stejně jako u předchozího stádia pokračuje ke karotidálnímu labyrintu, který má stejnou podobu jako u larev. Z místa karotidálního labyrintu odstupuje *arteria carotis externa*, která zásobuje ventrální velum žaberního koše a *musculus*



**Obrázek 42:** Detail otisků endotelových jader. *Pelobates fuscus* ve stádiu 61 N/F.  
 ao – *aorta dorsalis lateralis*, V – V. aortální oblouk. Šipky označují otisky endotelových jader. Tyčinka má délku 50  $\mu\text{m}$ . Kraniální směr vpravo.

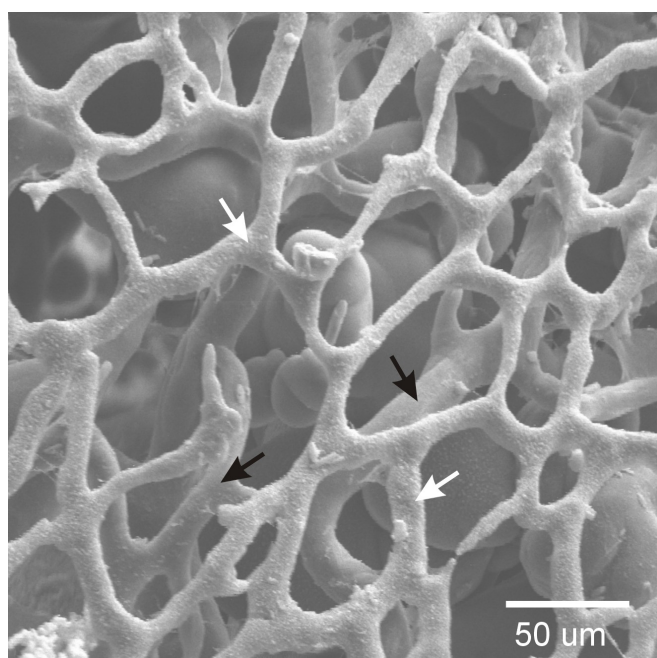


**Obrázek 43:** Detail napojení V. a VI. aortálního oblouku na *aorta dorsalis lateralis*. Laterální pohled na pravou stranu těla. *Pelobates fuscus* ve stádiu 61 N/F.  
 V a VI – V. a VI. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, db – *ductus Botalli*, pu – *arteria pulmonalis*. Šipka ukazuje na odlomenou *arteria cutanea*. (Na všech cévách jsou patrné otisky endotelových jader.) Tyčinka má délku 300  $\mu\text{m}$ . Kraniální směr vpravo.



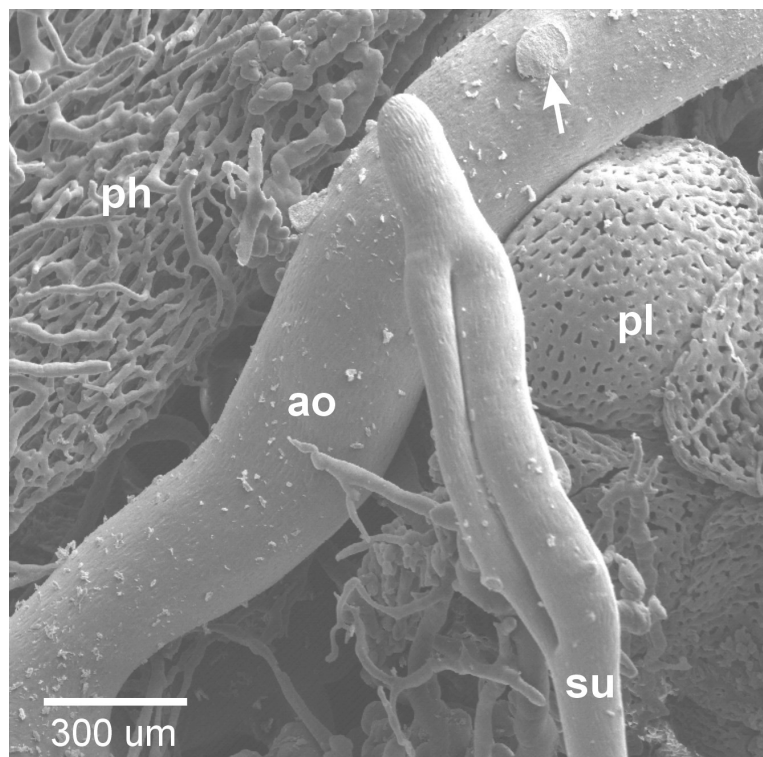
**Obrázek 44:** *Arteria cutanea* a její větvení do kapilár kůže. Dorsální pohled na levou stranu těla. *Pelobates fuscus* ve stádiu 61 N/F.

cu – *arteria cutanea*. Šipka označuje kožní kapilární pletěň zad. Tyčinka má délku 200  $\mu\text{m}$ . Kraniální směr nahoru.



**Obrázek 45:** Detail dvou kapilárních pletení kůže zad. *Pelobates fuscus* ve stádiu 61 N/F.

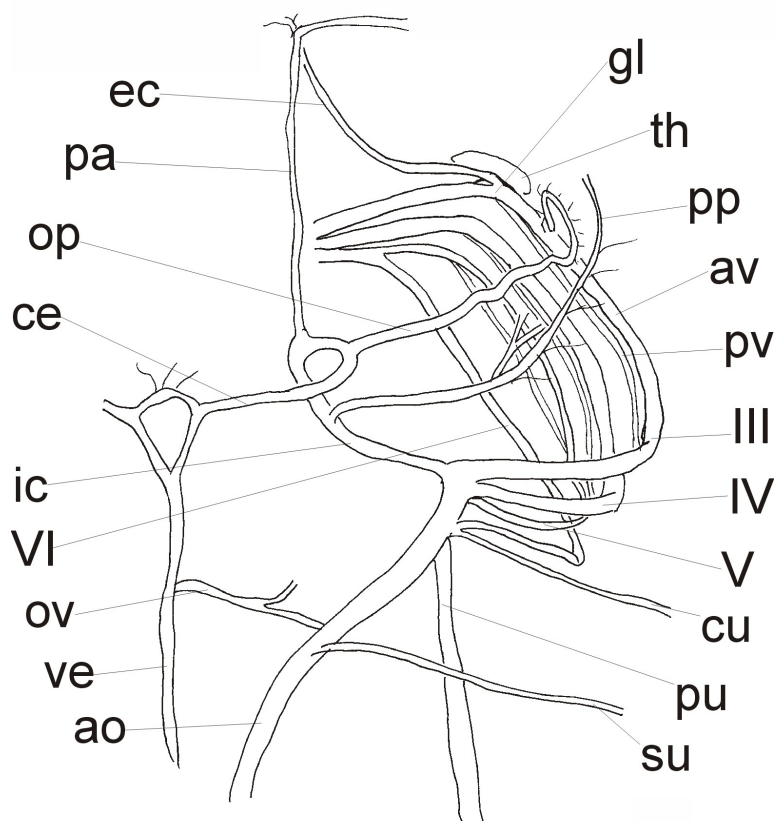
Bílé šipky označují zanikající primární kapilární pletěň larev. Černé šipky ukazují na vznikající sekundární kapilární pletěň dospělce. Tyčinka má délku 50  $\mu\text{m}$ .



**Obrázek 46:** Detailní dorsální pohled na *arteria subclavia*. *Pelobates fuscus* ve stádiu 61 N/F.

ao – *aorta dorsalis lateralis*, ph – kapiláry dorsální stěny hltanu, pl – kapiláry plicních váčků, su – anomálie na *arteria subclavia*, která je na krátkém úseku tvořena dvěma cévami. Šipka ukazuje odlomenou *arteria occipito-vertebralis*. Tyčinka má délku 300  $\mu\text{m}$ . Kraniální směr vlevo.

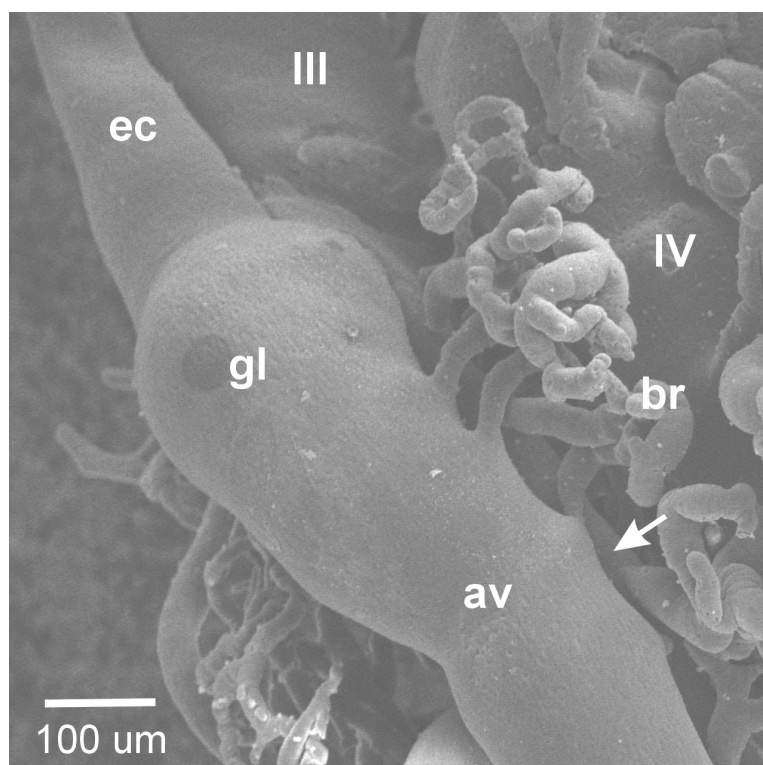
*interhyoideus* (viz obr. 48 a 52). U tohoto stádia se podařilo zobrazit nástřikovou hmotou i štítnou žlázu, která je zásobena *arteria thyroidea* (větev *arteria carotis externa*). Štítná žláza se nachází u III. aortálního oblouku (viz obr. 49). Okolo *glomus caroticum* se začíná pozvolna tvořit kapilární síť přestavbou kapilár žaber (viz obr. 48). III. aortální oblouk se dělí na anteriorní a posteriorní větev. Celková délka žaber je výrazně kratší než u předchozích stádií (viz obr. 52). Redukované jsou i žaberní cévy a kapiláry. Primární a sekundární úseky aferentních a eferentních cév jsou velmi silné. Na tyto cévy navazuje jen několik redukovaných větví třetího řádu. Při redukci žaberních kapilár tedy mizí větvení do dalších řádů a redukuje se počet větví aferentních a eferentních cév (viz obr. 50 a 51). Anteriorní větev III. aortálního oblouku se po průchodu žábry napojuje na *aorta dorsalis lateralis* a posteriorní větev stejně jako u předchozích stádií slepě končí. *Arteria carotis interna* vzniká stejně jako u předchozího stádia, pokračuje medio-laterálně a vzniká z ní *arteria palatina posterior*. *Arteria palatina po-*



**Obrázek 47:** Systém aortálních oblouků *Pelobates fuscus* ve stádiu 62 N/F. Dorsální pohled. Pravá strana těla. Kraniální směr nahoru.

III-VI – III. až VI. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, av – anteriorní větev aortálního oblouku, ce – *arteria cerebralis*, cu – *arteria cutanea*, ec – *arteria carotis externa*, f – céva, která zásobuje filtrační aparát, gl – *glomus caroticum*, ic – *arteria carotis interna*, op – *arteria ophthalmica*, ov – *arteria occipito-vertebralis*, pa – *arteria palatina anterior*, pp – *arteria palatina posterior*, pu – *arteria pulmonalis*, pv – posteriorní větev aortálního oblouku, su – *arteria subclavia*, th – cévní zásobení štítné žlázy, ve – *arteria vertebralis*.

*sterior* jde laterálně, odděluje několik drobných cév. Cévu ke stropu žaberního koše se u tohoto stádia nepodařilo nastříknout a je možné, že už není vytvořena. *Arteria palatina posterior* pokračuje pod oční koulí na laterální stranu hlavy. *Arteria carotis interna* se postupně dělí na *arteria palatina anterior*, *arteria ophthalmica* a *arteria cerebralis*. *Arteria palatina anterior* jde po patře a odděluje drobné cévy na jeho zásobení (viz obr. 53). *Arteria ophthalmica* je zvlněná a na přední části oční koule se stáčí do kruhu, ze kterého se postupně oddělují další kapiláry. *Arteria cerebralis* jde stejně jako u předcházejících stádií mediálně. Anastomózuje se svou protilehlou větví a z této spojky vznikají kapiláry k mozku. *Arteriae cerebrales* se kaudálněji spojují do *arteria*



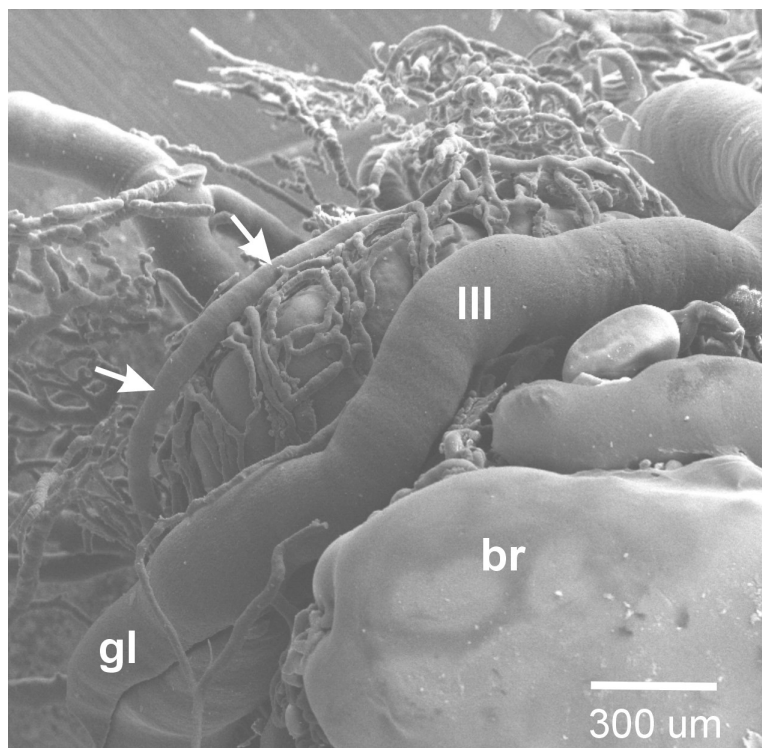
**Obrázek 48:** Detailní pohled na karotidální labyrint z ventrální strany. *Pelobates fuscus* ve stádiu 62 N/F. Pravá strana těla.

III a IV – III. a IV. aortální oblouk, av – anteriorní větev III. aortálního oblouku, br – kapiláry žaber, ec – *arteria carotis externa*, gl – *glomus caroticum*. Šipka ukazuje na posteriorní větev III. aortálního oblouku. Tyčinka má délku 100  $\mu\text{m}$ . Rostrální směr vlevo.

*vertebralis* a vzniká tak charakteristický trojúhelník (viz obr. 53). Z *arteria cerebralis* se oddělují kapiláry pro zásobení mozku. *Arteria vertebralis* prochází míšním kanálem a zásobuje míchu. Vznikají z ní stejně jako u předcházejícího stádia další cévy míchy. Na *arteria vertebralis* se napojuje *arteria occipito-vertebralis* (viz obr. 53).

**IV. aortální oblouk** je v tomto stádiu už nejsilnějším aortálním obloukem (viz obr. 52). Stejně jako u přecházejících stádií se IV. aortální oblouk dělí na anteriorní a posteriorní větev. Celková délka žaber a větvení cév a kapilár je stejně redukováno jako u III. aortálního oblouku. Posteriorní větev slepě končí a anteriorní větev IV. aortálního oblouku se po průchodu žábrami stejně jako u předcházejících stádií napojuje do *aorta dorsalis lateralis*. U tohoto stádia je ještě vytvořena céva k filtračnímu aparátu.

**V. aortální oblouk** je stále ještě velmi silný (viz obr. 52). Kaudálně se z V. aortálního oblouku odděluje VI. aortální oblouk. V. aortální oblouk se pak dělí na anteriorní

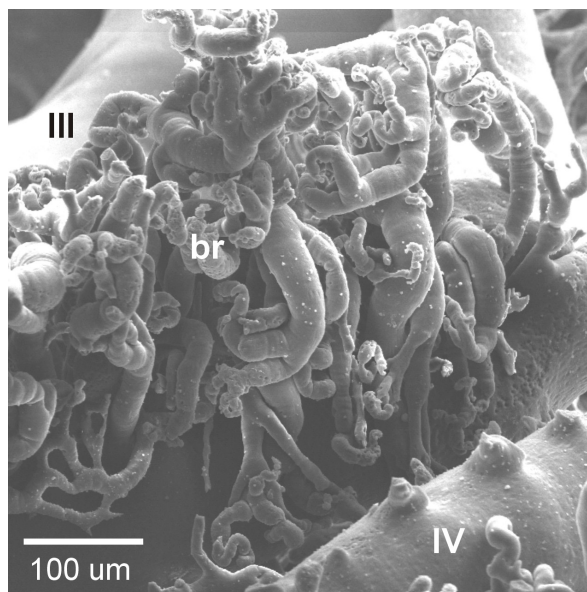


**Obrázek 49:** Pohled na ventrální stranu III. aortálního oblouku a cévní zásobení štítné žlázy. *Pelobates fuscus* ve stádiu 62 N/F. Pravá strana těla.

III – III. aortální oblouk, br – artefakt v místě žaberních kapilár, gl – *glomus caroticum*. Šipky označují *arteria thyroidea*, ze které vznikají kapiláry ke štítné žláze. Tyčinka má délku 300  $\mu\text{m}$ . Rostrální směr vlevo.

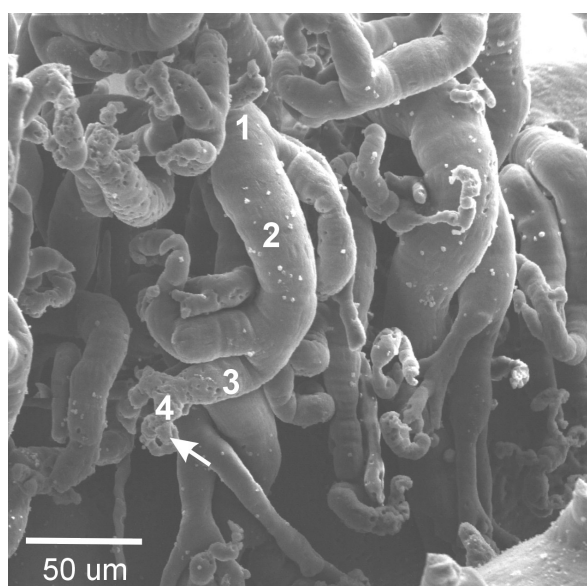
a posteriorní větev. Posteriorní větev je tenká a slepě končí, anteriorní větev se po průchodu žábry stáčí mediálně. V. aortální oblouk pokračuje podél *aorta dorsalis lateralis* až k VI. aortálnímu oblouku. Oba aortální oblouky se spojí a společně vstupují do *aorta dorsalis lateralis* (viz obr. 54).

**VI. aortální oblouk** jde po svém vzniku z V. aortálního oblouku kaudálním směrem. Při průchodu žábry se nedělí na anteriorní a posteriorní větev a ani z něj nevznikají kapiláry pro zásobení žaber. Před vstupem VI. aortálního oblouku do *aorta dorsalis lateralis* se z něj odděluje *arteria pulmonalis*. Dalším pokračováním VI. aortálního oblouku je *ductus Botalli*, který je tenčí než u předcházejícího stádia. VI. aortální oblouk se napojuje na V. aortální oblouk a vzniká z něj *arteria cutanea* (viz obr. 54). *Arteria pulmonalis* zásobuje krví plicní váčky, které jsou už naplněné vzduchem (viz obr. 55). *Arteria cutanea* se větví do kapilárních pletení kůže. Primární povrchová



**Obrázek 50:** Redukované žaberní cévy a kapiláry III. aortálního oblouku. Ventrální pohled na *Pelobates fuscus* ve stádiu 62 N/F. Levá strana těla.

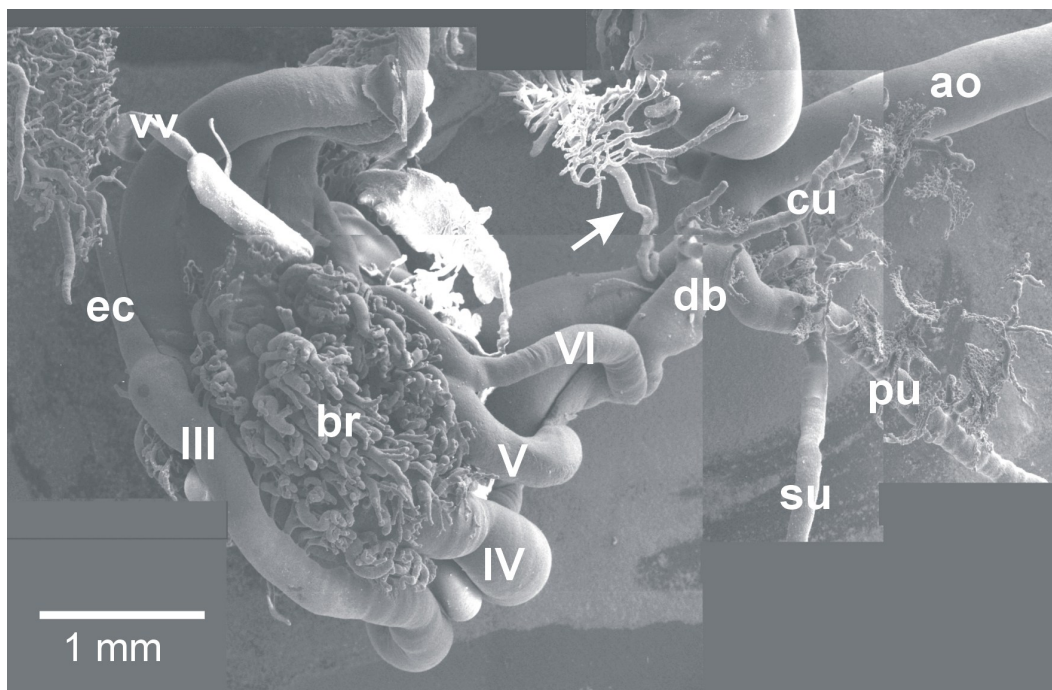
III a IV – III. a IV. aortální oblouk (kapiláry IV. aortálního oblouku jsou odlámané), br – redukované aferentní a eferentní cévy. Tyčinka má délku 100  $\mu\text{m}$ . Rostrální směr vlevo.



**Obrázek 51:** Detail aferentních a eferentních cév III. aortálního oblouku. *Pelobates fuscus* ve stádiu 62 N/F.

Cévy žaber jsou větvené do čtvrtého řádu (viz číslice), ale výrazně se redukoval počet jejich větví. Redukce je patrná na distálních koncích cév (šipka). Větve prvního a druhého řádu jsou velmi silné. Tyčinka má délku 50  $\mu\text{m}$ .



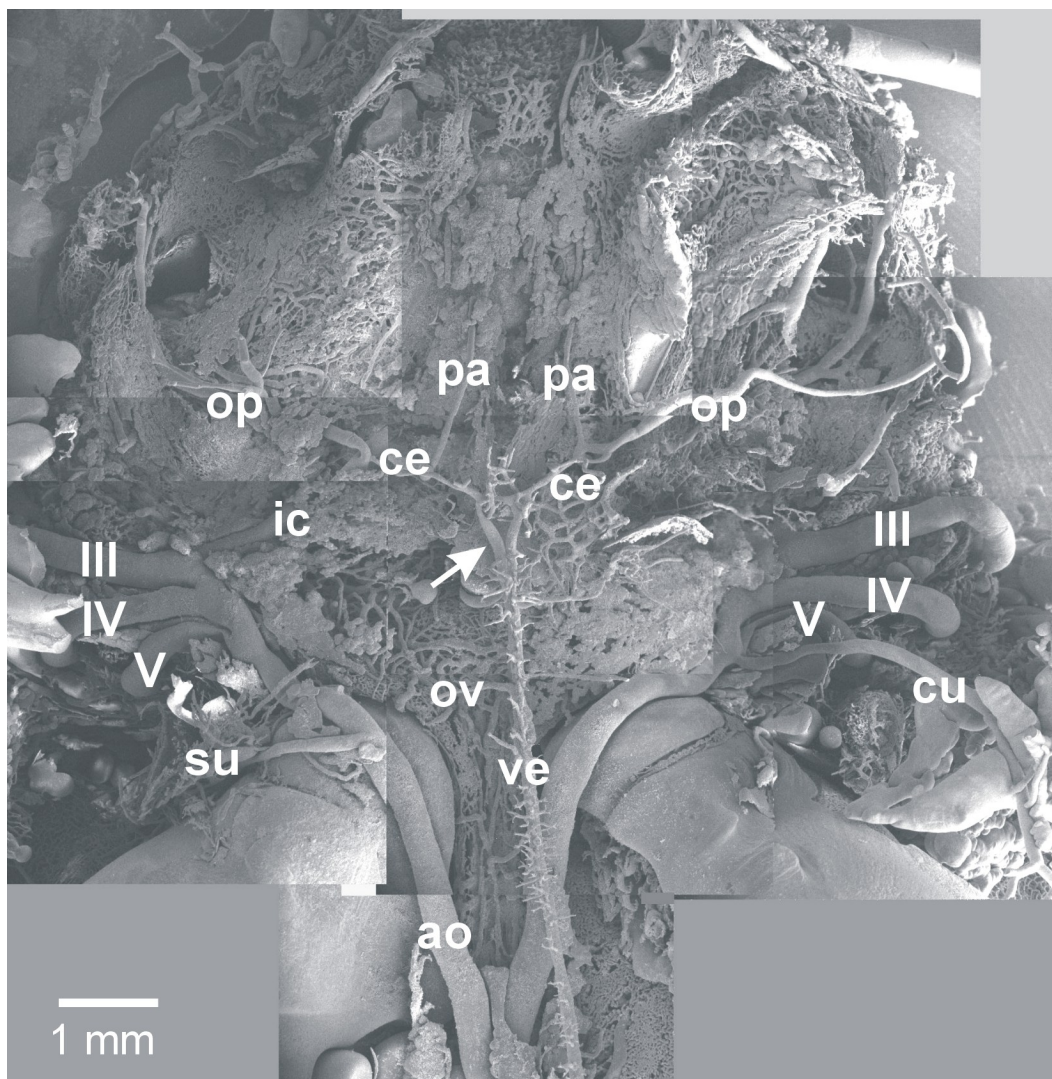


**Obrázek 52:** Celkový ventrální pohled na aortální oblouky *Pelobates fuscus* ve stádiu 62 N/F. Pravá strana těla.

III-VI – III. až VI. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, br – cévy redukovaných žaber, cu – *arteria cutanea*, db – *ductus Botalli*, ec – *arteria carotis externa*, pu – *arteria pulmonalis*, su – *arteria subclavia*, vv – větev *arteria carotis externa*, která zásobuje ventrální velum. Šipka označuje *arteria pharyngea*. Tyčinka má délku 1 mm. Rostrální směr vlevo. Složeno z více fotografií.

kapilární pletěň je více redukovaná než u předcházejícího stádia a vyskytuje se jen ostrůvkovitě. Pod ní vznikla nová kapilární síť dospělého (viz obr. 56 a 57).

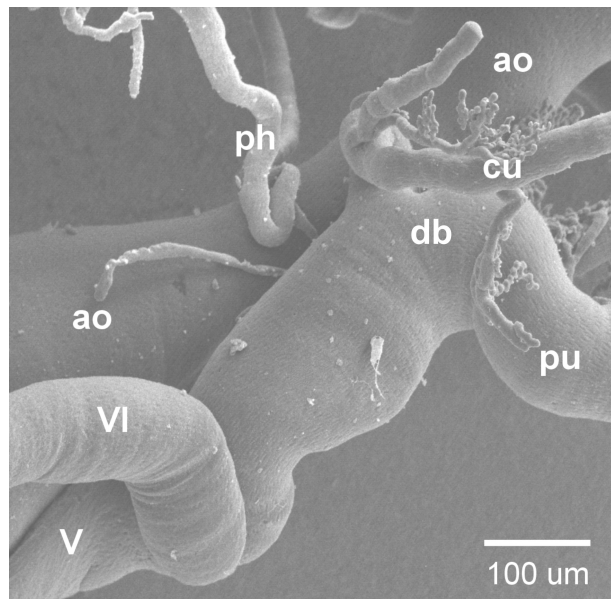
**Aorta dorsalis lateralis** je stále napojená na všechny aortální oblouky. III. aortální oblouk se na ni napojuje stejně jako v předcházejících stádiích a není patrná ani známka redukce *ductus caroticus*. *Ductus Botalli* je již tenčí, než u předcházejícího stádia. Z *aorta dorsalis lateralis* odstupuje *arteria palato-nasalis*, která stejně jako v předcházejících stádiích jde po dorsální straně těla, odděluje větev k očnici a končí v kapilární pleteni nozder (viz obr. 58) Dalšími větvemi *aorta dorsalis lateralis* jsou *arteria occipito-vertebralis* a *arteria subclavia* (viz obr. 52). *Arteria occipito-vertebralis* je stejně jako u předcházejících stádií napojena na *arteria vertebralis*. *Arteria subclavia* je stejně mohutná céva jako *arteria pulmonalis*. *Aortae dorsales laterales* kaudálněji splývají do *aorta dorsalis*. V tomto stádiu jsem zachytila i vznik *arteriae iliaceae*. Nejdříve



**Obrázek 53:** Celkový pohled na dorsální stranu cévního systému *Pelobates fuscus* ve stádiu 62 N/F.

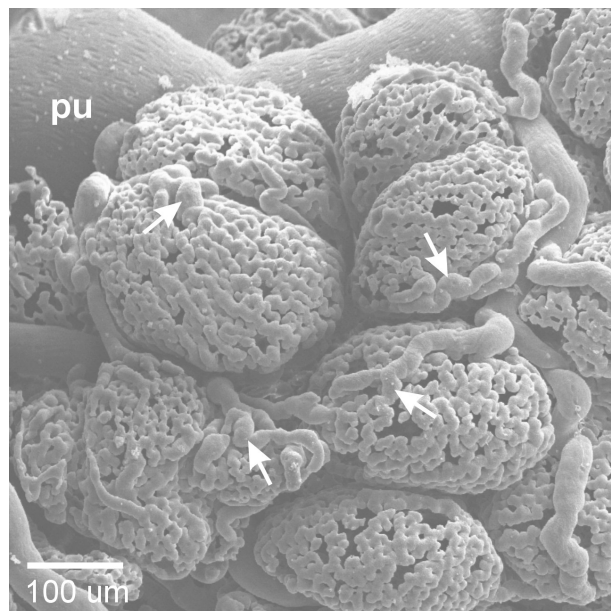
III-V – III. až V. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, ce – *arteria cerebralis*, cu – *arteria cutanea*, ic – *arteria carotis interna*, op – *arteria ophthalmica*, ov – *arteria occipito-vertebralis*, pa – *arteria palatina anterior*, su – *arteria subclavia*, ve – *arteria vertebralis*. Tyčinka má délku 1 mm. Rostrální směr nahoru. Složeno z více fotografií.

se z *aorta dorsalis* oddělí společný kmen, který se dělí na *arteriae iliaceae* do zadních končetin. *Aorta dorsalis* pokračuje dále až na konec ocasu jako *aorta caudalis*.



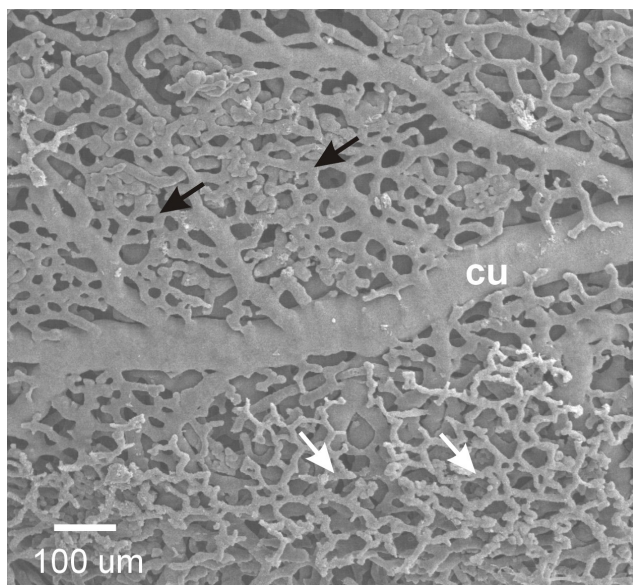
**Obrázek 54:** Detail napojení V. a VI. aortálního oblouku na *aorta dorsalis lateralis*. Ventrální pohled na pravou stranu těla. *Pelobates fuscus* stádium 62 N/F.

V a VI – V. a VI. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, db – *ductus Botalli*, cu – *arteria cutanea*, ph – *arteria pharyngea*, pu – *arteria pulmonalis*. Tyčinka má délku 100  $\mu\text{m}$ . Kraniální směr vlevo.



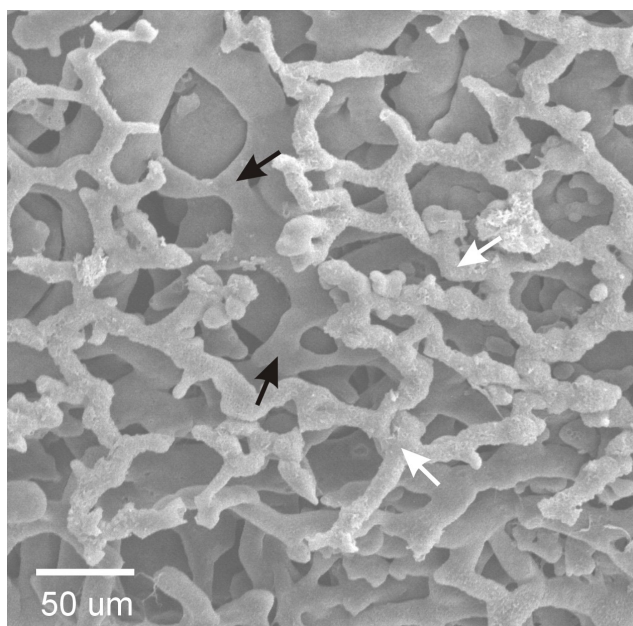
**Obrázek 55:** Detail větvení *arteria pulmonalis* do kapilár plicních váčků. *Pelobates fuscus* ve stádiu 62 N/F. Pravá strana těla. Dorsální pohled.

pu – *arteria pulmonalis* (patrné otisky endotelových jader). Šipky označují cévy, které zásobují jeden plicní váček. Tyčinka má délku 100  $\mu\text{m}$ . Kraniální směr vlevo.



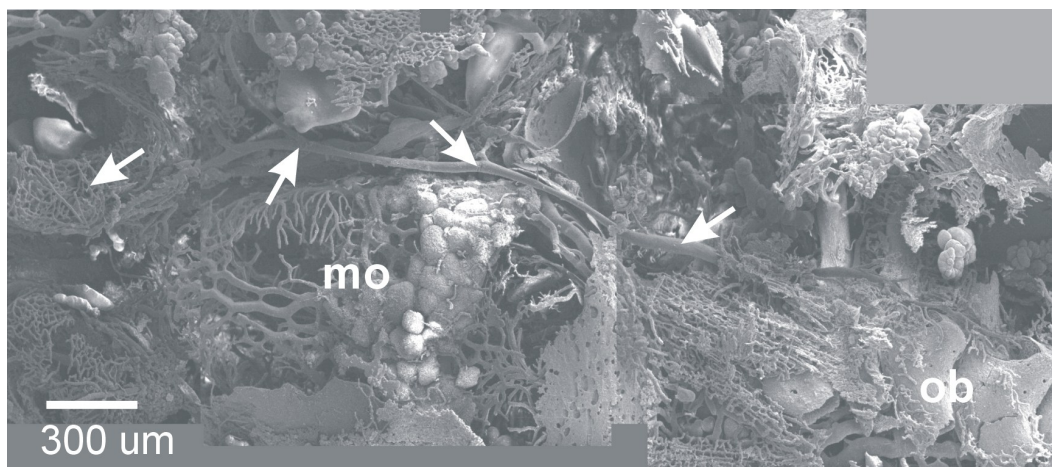
**Obrázek 56:** Laterální pohled na *arteria cutanea* a kapiláry kůže na pravém boku těla. *Pelobates fuscus* ve stádiu 62 N/F.

cu – *arteria cutanea*. Bílé šipky ukazují na ostrůvky primární kapilární sítě. Černé šipky označují sekundární kapilární síť, která je velmi dobře vyvinutá. Tyčinka má délku 100 μm. Kraniální směr vlevo.



**Obrázek 57:** Detail dvou kapilárních pletení kůže. *Pelobates fuscus* ve stádiu 62 N/F.

Bílé šipky označují zanikající primární kapilární síť. Černé šipky označují tvořící se sekundární kapilární síť. Tyčinka má délku 50 μm.

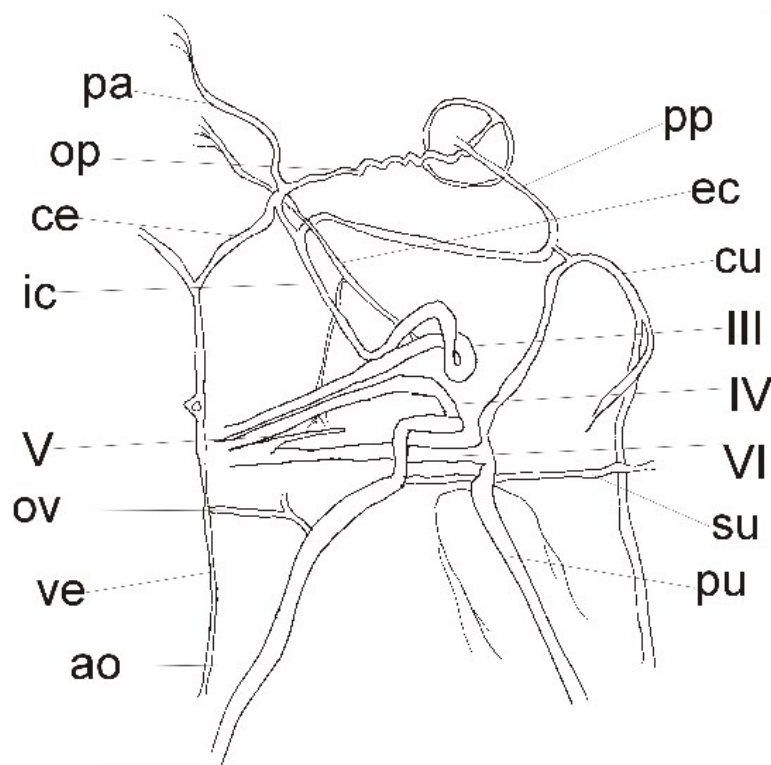


**Obrázek 58:** Detail *arteria palato-nasalis*. Dorsální pohled na pravou stranu těla *Pelobates fuscus* ve stádiu 62 N/F.

mo – cévní zásobení mozku, ob – obratle (tento preparát nebyl dekalifikován). Šipky ukazují na *arteria palato-nasalis* (první šipka zprava označuje kapilární síť v nozdřích, druhá šipka zprava ukazuje místo odstupu větve k očnici). Tyčinka má délku 300  $\mu\text{m}$ . Rostrální směr vlevo. Složeno z více fotografií.

#### 4.2.7 Stádium 63 N/F

**III. aortální oblouk** vystupuje laterálně z *truncus arteriosus* a je tenčí než IV. aortální oblouk. Stejně jako u předcházejících stádií se z něj odděluje *arteria carotis externa*, která vzniká z jeho ventrální strany. Okolo karotidálního labyrintu se začíná tvořit kapilární pleteň. *Arteria carotis externa* pokračuje kranio-mediálně a odděluje větev, která zásobuje ventrální velum, jehož kapiláry jsou velmi redukovány. *Arteria carotis externa* dále pokračuje na ventrální stranu hlavy, kde se rozpadá do kapilární sítě. V tomto stadiu už žábry úplně zanikly. Úsek III. aortálního oblouku, který jimi procházel, je zkrácený. Z celého průběhu III. aortálního oblouku žábry zůstává v tomto stádiu jen krátká klička (viz obr. 59). Protože ještě v předcházejícím stádiu byly žábry vyvinuty, došlo pravděpodobně k náhlému uzavření tenčí posteriorní větve. III. aortální oblouk tak tvoří jen původní anteriorní větev. III. aortální oblouk ztratil napojení na *aorta dorsalis lateralis*. *Ductus caroticus*, který ještě byl v minulém stádiu vytvořený, úplně zanikl. V místě původního napojení *ductus caroticus* na *aorta dorsalis lateralis* zůstala jen drobná vyvýšenina (viz obr. 63). Přímým pokračováním III. aortálního oblouku je tedy *arteria carotis interna*. *Arteria carotis interna* pokračuje kranio-mediálně nad parasphenoidem. Laterálně se z ní odděluje *arteria palatina posterior*, která se stáčí kaudálně a anastomózuje s *arteria cutanea* (viz obr. 59). *Arteria palatina posterior* se

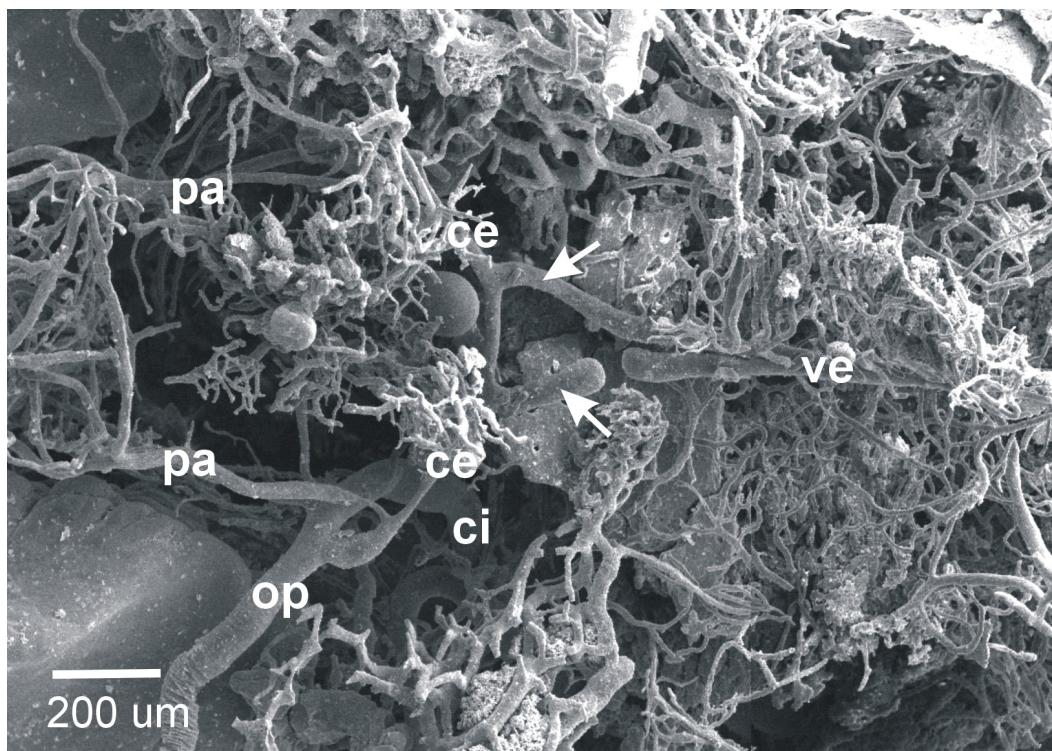


**Obrázek 59:** Systém aortálních oblouků *Pelobates fuscus* ve stádiu 63 N/F. Dorsální pohled. Pravá strana těla. Kraniální směr nahoru.

III-VI – III. až VI. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, ce – *arteria cerebrialis*, cu – *arteria cutanea*, ec – *arteria carotis externa*, ic – *arteria carotis interna*, op – *arteria ophthalmica*, ov – *arteria occipito-vertebralis*, pa – *arteria palatina anterior*, pp – *arteria palatina posterior*, pu – *arteria pulmonalis*, su – *arteria subclavia*, ve – *arteria vertebralis*.

pak stáčí kraniálně, z ventrální strany přichází k očnici a rozpadá se do kapilární pletně očnice. *Arteria carotis interna* pokračuje mediálně a stejně jako u předcházejících stádií z ní vznikají tři větve. První se odděluje *arteria palatina anterior*, pak *arteria ophthalmica* a nakonec *arteria cerebrialis* (viz obr. 60). *Arteria palatina anterior* jde rostrálně a vzniká z ní mnoho kapilár pro zásobení patra. *Arteria ophthalmica* pokračuje laterálně, jako velmi zvlněná céva a rozpadá se do kapilár oční koule. *Arteria cerebrialis* se stáčí mediálně a kaudálně. Nad parasphenoidem se stáčí kaudálně a

anastomózuje s *arteria cerebrialis* z druhé poloviny těla. *Arteria cerebrialis* pokračuje kaudálně až se obě *arteriae cerebrales* spojí a vytvoří společně *arteria vertebralis* (viz obr. 60). Větve *arteria cerebrialis* zásobují mozek a jeho obaly. *Arteria vertebralis* pokračuje kaudálně těly obratlů a vydává drobné větvičky pro zásobení míchy. Také u tohoto stádia je na *arteria vertebralis* napojena *arteria occipito-vertebralis*.

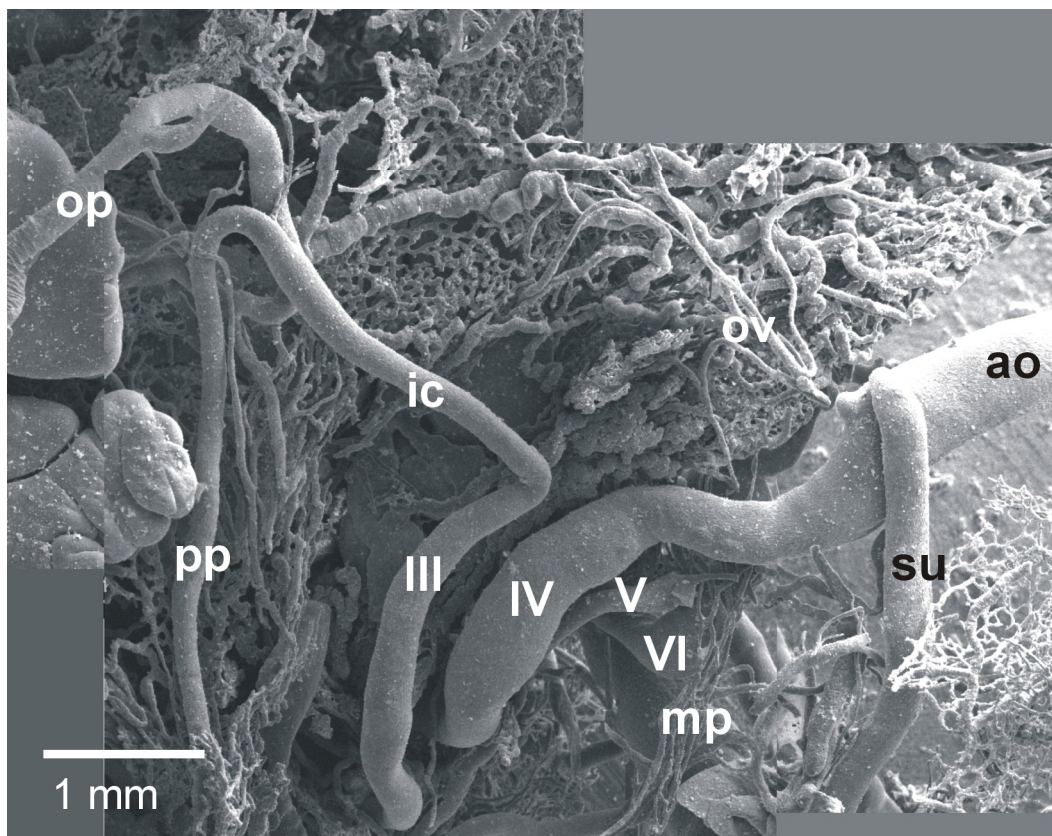


**Obrázek 60:** Dorsální pohled na větve *arteria carotis interna*. *Pelobates fuscus* ve stádiu 63 N/F.

ce – *arteria cerebralis*, z které vznikají kapiláry pro vyživování mozku, ci – *arteria carotis interna*, op – *arteria ophthalmica*, pa – *arteria palatina anterior*, ve – *arteria vertebralis*, z které odstupují kapiláry k mozku a míše. Šipky ukazují trojúhelník cév pod mozkem. Tyčinka má délku 200  $\mu\text{m}$ . Rostrální směr vlevo. Složeno z více fotografií.

**IV. aortální oblouk** je jediným aortálním obloukem, který v tomto stádiu neztratil napojení na *aorta dorsalis lateralis*. IV. aortální oblouk je silnější než III. aortální oblouk a začíná po něm přebírat funkci hlavního kmene pro rozvod krve do těla (viz obr. 61). IV. aortální oblouk jde po odstupu z *truncus arteriosus* laterálně. Kapiláry vnitřních žaber zanikly stejně jako u III. aortálního oblouku, proto je IV. aortální oblouk zkrácený. IV. aortální oblouk se stáčí dorso-mediálně a přímo navazuje na *aorta dorsalis lateralis*. (Viz obr. 61 a 62.)

**V. aortální oblouk** ztratil napojení na *aorta dorsalis lateralis* a začal se redukovat. Redukce probíhá od jeho distální části, a proto je v tomto stádiu vytvořen jen jeho ventrální úsek. V. aortální oblouk vzniká z většího VI. aortálního oblouku po jejich společném odstupu z *truncus arteriosus*. V. aortální oblouk se redukuje od místa svého napojení na *aorta dorsalis lateralis* z důvodu růstu *musculus petrohyoideus posterior*.



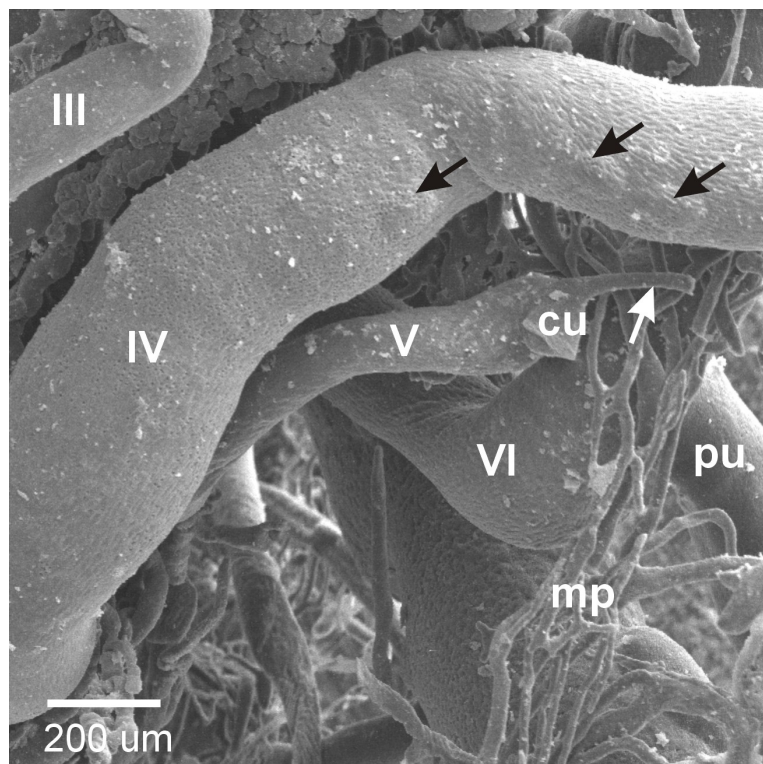
**Obrázek 61:** Dorsální pohled na aortální oblouky levé strany těla *Pelobates fuscus* ve stádiu 63 N/F.

III – III. aortální oblouk ztratil napojení na *aorta dorsalis* a plynule navazuje na *arteria carotis interna*, IV – IV. aortální oblouk je nejsilnější a navazuje na něj *aorta dorsalis lateralis*, V – V. aortální oblouk se redukuje v souvislosti s růstem *musculus petrohyoideus posterior*, VI – VI. aortální oblouk ztratil napojení na *aorta dorsalis lateralis*, ao – *aorta dorsalis lateralis*, ic – *arteria carotis interna*, mp – kapiláry *musculus petrohyoideus posterior*, op – *arteria ophthalmica*, ov – *arteria occipito-vertebralis*, pp – *arteria palatina posterior*, su – *arteria subclavia*. Tyčinka má délku 1 mm. Rostrální směr vlevo. Složeno z více fotografií.

Tato redukce je patrná i na koroziivním preparátu (viz obr. 62). V místě původního napojení V. aortálního oblouku je patrná vyvýšenina.

**VI. aortální oblouk** je stejně silný jako IV. aortální oblouk a pokračuje od vydělení z V. aortálního oblouku laterálně. VI. aortální oblouk ztratil napojení na *aorta dorsalis lateralis*, protože *ductus Botalli* zanikl. Zánik *ductus Botalli* způsobilo, že se VI. aortální oblouk nestáčí jako III. a IV. aortální oblouk, ale pokračuje po svém vzniku stále laterálně. Z VI. aortálního oblouku kranálně vzniká *arteria cutanea* a kaudálně *arteria pulmonalis*. *Arteria cutanea* pokračuje po svém vzniku kranálně a odděluje větev na



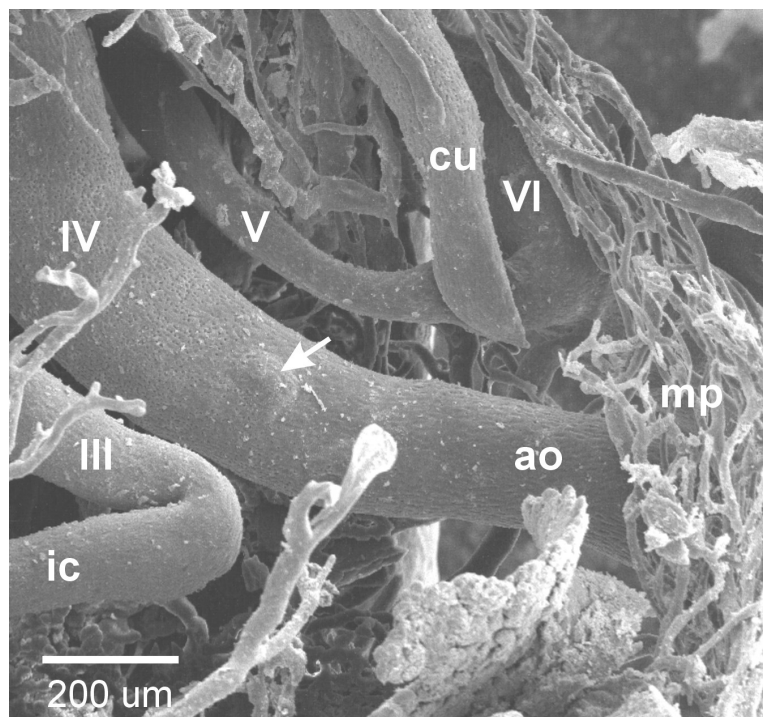


**Obrázek 62:** Detail redukce V. aortálního oblouku v souvislosti s růstem *musculus petrohyoideus posterior*. Dorsální pohled na levou stranu těla *Pelobates fuscus* ve stádiu 63 N/F.

III-VI – III. až VI. aortální oblouk, cu – odlomená *arteria cutanea*, která u tohoto exempláře výjimečně vzniká z V. aortálního oblouku, mp – kapiláry *musculus petrohyoideus posterior*, pu – *arteria pulmonalis*, která plynule navazuje na VI. aortální oblouk. Bílá šipka označuje úsek V. aortálního oblouku redukovaného v důsledku růstu *musculus petrohyoideus posterior*. Černé šipky označují drobné vyvýšeniny, které zůstaly po napojení V. a VI. aortálního oblouku na *aorta dorsalis lateralis*. Tyčinka má délku 200  $\mu\text{m}$ . Rostrální směr vlevo.

zásobení kůže zad. Dále pokračuje kranio-laterálně a v nejvyšším bodě svého průběhu anastomózuje s větví *arteria palatina posterior*. Pak se *arteria cutanea* stáčí kaudálně a zásobuje kůži na bocích a na zádech. *Arteria pulmonalis* jde kaudálně na laterální straně plic. Redukce *ductus Botalli* a natažení VI. aortálního oblouku tak vytvořilo více místa pro plíce, které byly laterálně limitované právě *arteria pulmonalis*. U jednoho ze čtyř exemplářů se *arteria cutanea* při redukci *ductus Botalli* stala větví V. aortálního oblouku. Jde o vývojovou anomálii tohoto jedince (viz obr. 63).

**Aorta dorsalis lateralis** pokračuje od napojení IV. aortálního oblouku kaudálně. V místech napojení III., V. a VI. aortálního oblouku jsou na ní patrné drobné vyvýšeniny. Stejně jako u předcházejících stádií z ní vzniká *arteria oesophagea*, *arteria subclavia* a *arteria occipito-vertebralis*. *Arteria oesophagea* zásobuje dorsální stranu jícnu.



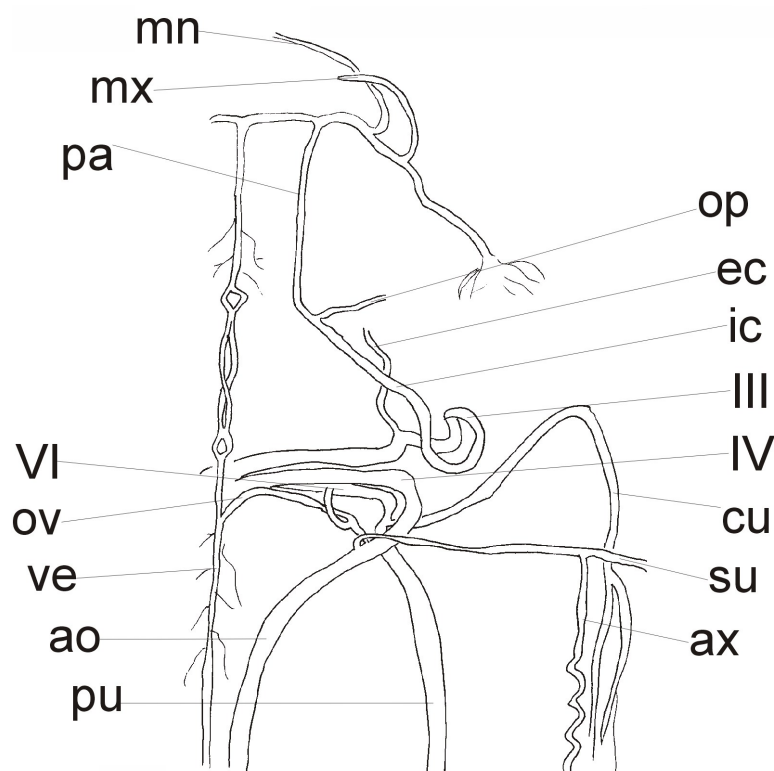
**Obrázek 63:** Detail zániku *ductus caroticus*. Dorsální pohled na pravou stranu těla *Pelobates fuscus* ve stádiu 63 N/F.

III-VI – III. až VI. aortální oblouk (V. oblouk je na pravé straně těla méně redukován než na levé. U tohoto exempláře je vytvořena anomálie, kdy *arteria cutanea* vzniká z V. aortálního oblouku. Na tomto obrázku je patrné jak malý rozdíl vzniku *musculus petrohyoideus posterior* stačí na vznik této anomálie.), ao – *aorta dorsalis lateralis*, cu – *arteria cutanea*, ic – *arteria carotis interna*, mp – kapiláry *musculus petrohyoideus posterior*. Po *ductus caroticus* zůstala jen drobná vyvýšenina (viz šipka). Tyčinka má délku 200  $\mu\text{m}$ . Rostrální směr vlevo.

*Arteria subclavia* je velmi dobře vyvinutá, pokračuje laterálně a větví se až v přední končetině (viz obr. 61). Z *aorta dorsalis lateralis* se pak odděluje *arteria occipito-vertebralis*, která vysílá několik větví do týlní krajiny a nakonec se napojuje na *arteria vertebralis*. *Aorta dorsalis lateralis* dále pokračuje kaudálně, spojuje se s *aorta dorsalis lateralis* z druhé poloviny těla a společně vytvoří *aorta dorsalis*. Vznik *arteriae iliacaе* je stejný jako u předcházejícího stádia, jen úsek *aorta caudalis* už je kratší.

#### 4.2.8 Stádium 65 N/F

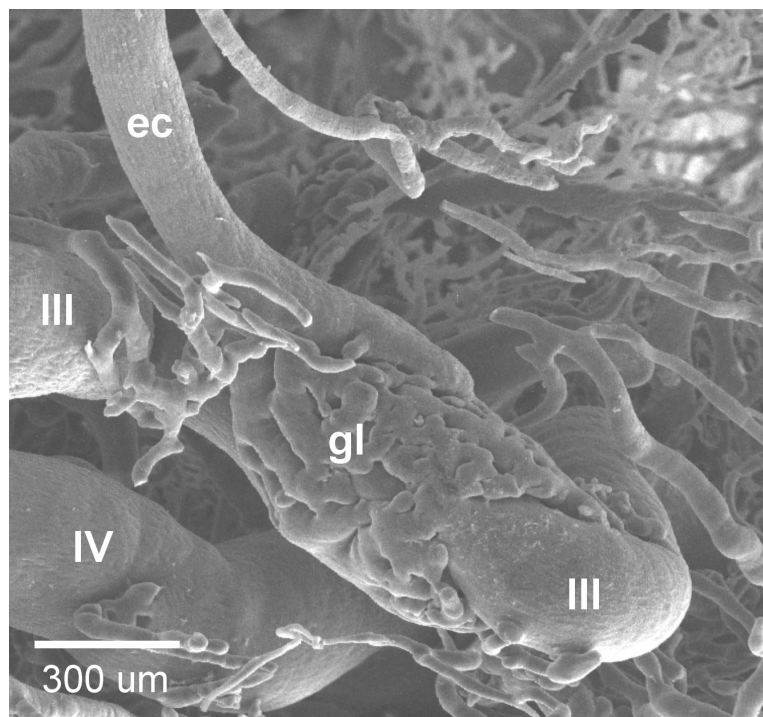
**III. aortální oblouk** vzniká z *truncus arteriosus* a pokračuje laterálně. Pak se stáčí kraniálně a v místě *glomus caroticum* se z něj odděluje *arteria carotis externa*. Karotidální labyrint už má jinou strukturu než u larev. *Glomus caroticum* představuje



**Obrázek 64:** Systém aortálních oblouků *Pelobates fuscus* ve stádiu 65 N/F. Dorsální pohled. Pravá strana těla. Kraniální směr nahoru.

III, IV a VI – III., IV. a VI. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, ax – *arteria axillaris*, ce – *arteria cerebralis*, cu – *arteria cutanea*, ec – *arteria carotis externa*, ic – *arteria carotis interna*, mn – *arteria maxillaris*, mn – *arteria mandibularis*, op – *arteria ophthalmica*, ov – *arteria occipito-vertebralis*, pa – *arteria palatina anterior*, pu – *arteria pulmonalis*, su – *arteria subclavia*, ve – *arteria vertebralis*.

kapilární pleteň, která je vytvořená okolo III. aortálního oblouku. Tato kapilární pleteň je napojena na III. aortální oblouk a na *arteria carotis externa* (viz obr. 65). *Arteria carotis externa* drobnými větvemi zásobuje *musculus interhyoideus* a ventrální velum, které je již velmi redukováno (viz obr. 66). *Arteria carotis externa* dále pokračuje kranio-mediálně až k okraji dolní čelisti. III. aortální oblouk po vzniku *arteria carotis externa* pokračuje laterálně. III. aortální oblouk se pak stáčí kranioálně, dorsálně a nakonec mediálně, tím vzniká smyčka, která je pozůstatkem po žábřácích (viz obr. 64). Dalším pokračováním III. aortálního oblouku je *arteria carotis interna*. Stejně jako u předcházejícího stádia není III. aortální oblouk napojen na *aorta dorsalis lateralis*. *Arteria carotis interna* pokračuje kranio-mediálně. Podobně jako u předcházejících stá-



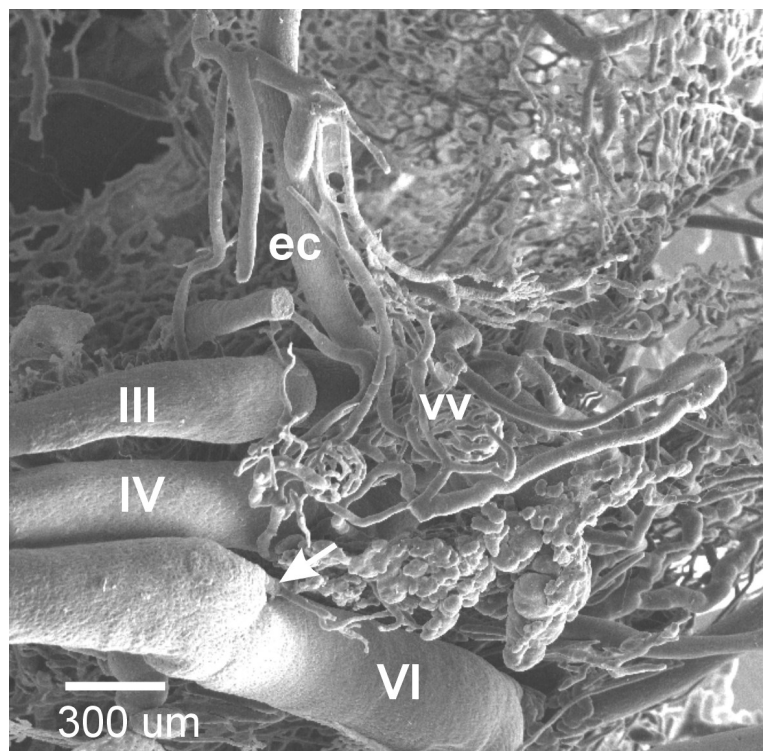
**Obrázek 65:** Detail *glomus caroticum*. Dorsální pohled na pravou stranu těla *Pelobates fuscus* ve stádiu 65 N/F.

III a IV – III. a IV. aortální oblouk, ec – *arteria carotis externa*, gl – kapiláry *glomus caroticum*. Tyčinka má délku 300  $\mu\text{m}$ . Rostrální směr nahoru.

díí z ní vzniká *arteria palatina posterior*, která anastomózuje s *arteria cutanea*. *Arteria palatina posterior* se za anastomózou stáčí kraníálně a pokračuje po laterální straně hlavy. Před napojením na *arteria palatina anterior* se z *arteria palatina posterior* od-  
dělují cévy k horní a dolní čelisti. *Arteria carotis interna* se po vzniku *arteria palatina posterior* dělí na *arteria palatina anterior* a *arteria ophthalmica*. *Arteria cerebralis* se nepodařila u tohoto stádia nastříknout. *Arteria ophthalmica* se stáčí laterálně a zásobuje stěnu oční koule. *Arteria palatina anterior* pokračuje kraníálně a v rostrální oblasti se napojí na příčnou spojku mezi *arteria vertebralis* a *arteria palatina posterior*.

**IV. aortální oblouk** pokračuje po výstupu z *truncus arteriosus* jako hlavní kmen pro přívod krve do těla. Stejně jako III. aortální oblouk vede IV. aortální oblouk laterálně, pak se ale dorsálně stáčí a napojuje se na *aorta dorsalis lateralis*.

**V. aortální oblouk** je u tohoto stádia vytvořen jen jako drobná céva, která se od-  
děljuje od VI. aortálního oblouku, a po krátkém úseku zaniká (viz obr. 67).

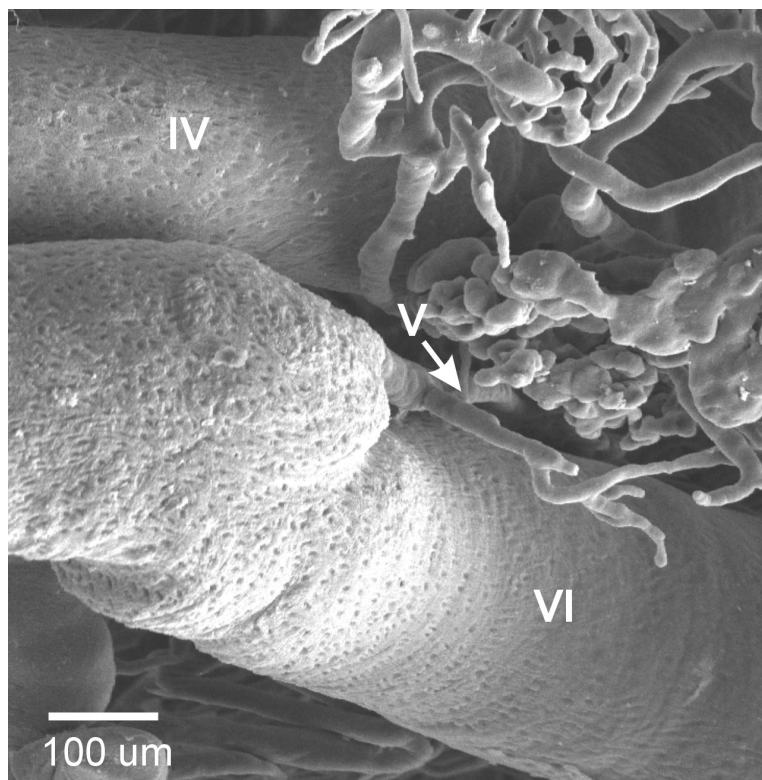


**Obrázek 66:** Redukované kapiláry ventrálního vela. *Pelobates fuscus* ve stádiu 65 N/F. Ventrální pohled na pravou stranu těla.

III, IV a VI – III., IV. a VI. aortální oblouk, ec – *arteria carotis externa*, vv – kapiláry ventrálního vela. Šipka ukazuje na redukovaný V. aortální oblouk. Tyčinka má délku 300  $\mu\text{m}$ . Rostrální směr nahoru.

**VI. aortální oblouk** odstupuje laterálně z *truncus arteriosus*, pak se kaudálně stáčí a rozděljuje se na *arteria cutanea* a na *arteria pulmonalis*. *Arteria cutanea* jde nejdříve kraniálně, ale od místa anastomózy s *arteria palatina posterior* se stáčí kaudálně a větví se ke kůži boků a zad. *Arteria pulmonalis* je výrazně silnější než *arteria cutanea*. *Arteria pulmonalis* vede po laterální straně plic a vznikají z ní všechny cévy plic. Plice jsou u tohoto stádia velmi dobře vyvinuté. Plicní váčky jsou plné vzduchu a podílí se na dýchání.

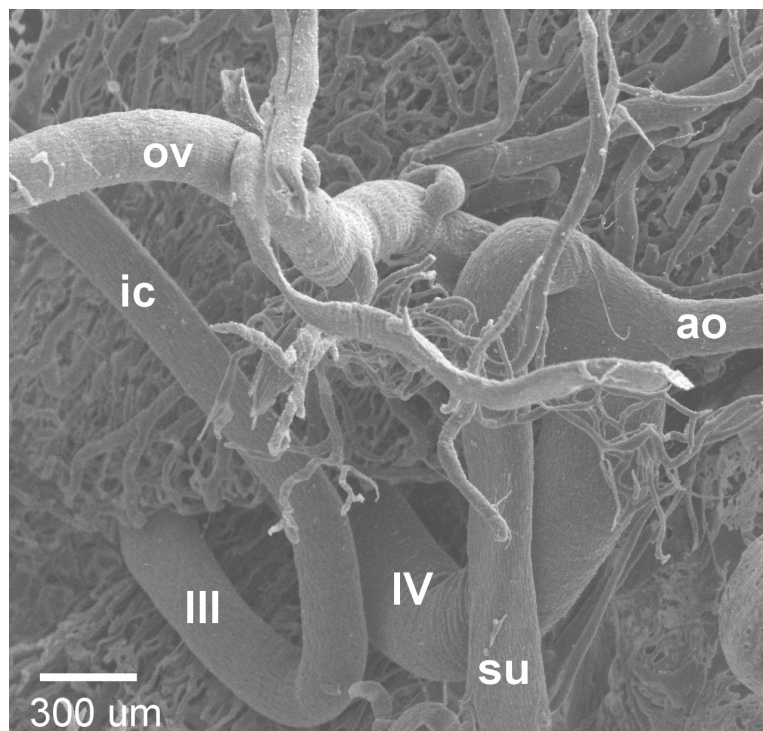
**Aorta dorsalis lateralis** se po napojení IV. aortálního oblouku stáčí kaudálně. U tohoto stádia nelze rozeznat, kde končí IV. aortální oblouk a kde začíná *aorta dorsalis lateralis*. Mediálně se z *aorta dorsalis lateralis* odděluje *arteria occipito-vertebralis*, která se větví k týlní oblasti a jedna její větev se napojuje na *arteria vertebralis*. *Arteria vertebralis* vede kraniálně i kaudálně pod mozkem a míchou. Pod mozkem se *arteria vertebralis* dělí na dvě cévy, které se okolo sebe obtáčí, aby se zase spojily do



**Obrázek 67:** Detail redukovaného V. aortálního oblouku. Ventrální pohled na aortální oblouky *Pelobates fuscus* ve stádiu 65 N/F. Pravá strana těla.

IV-VI – IV. až VI. aortální oblouk. V. aortální oblouk je redukovaný do tenké cévy. Tyčinka má délku 100  $\mu\text{m}$ . Rostrální směr nahoru.

nepárové *arteria vertebralis*. Pokaždé když je *arteria vertebralis* nepárová, odděluje se z ní mnoho kapilár k mozkovým a míšním obalům. Z *aorta dorsalis lateralis* vzniká *arteria subclavia* (viz obr. 68). *Arteria subclavia* jde laterálně a zásobuje přední končetinu. Před vstupem do přední končetiny se z ní oddělí *arteria axillaris*, která vede kaudálním směrem na laterální straně těla (viz obr. 64). *Aorta dorsalis lateralis* pak pokračuje kaudálně a v mediánní rovině se setkává se s *aorta dorsalis lateralis* z druhé poloviny těla a společně tvoří nepárovou *aorta dorsalis*. V tomto stádiu je již nepárová céva, ze které vznikají *arteriae iliaceae*, silnější než *aorta caudalis*. Proto se zdá, že se redukovaná *aorta caudalis* odděluje od cévního kmenu k zadním končetinám.

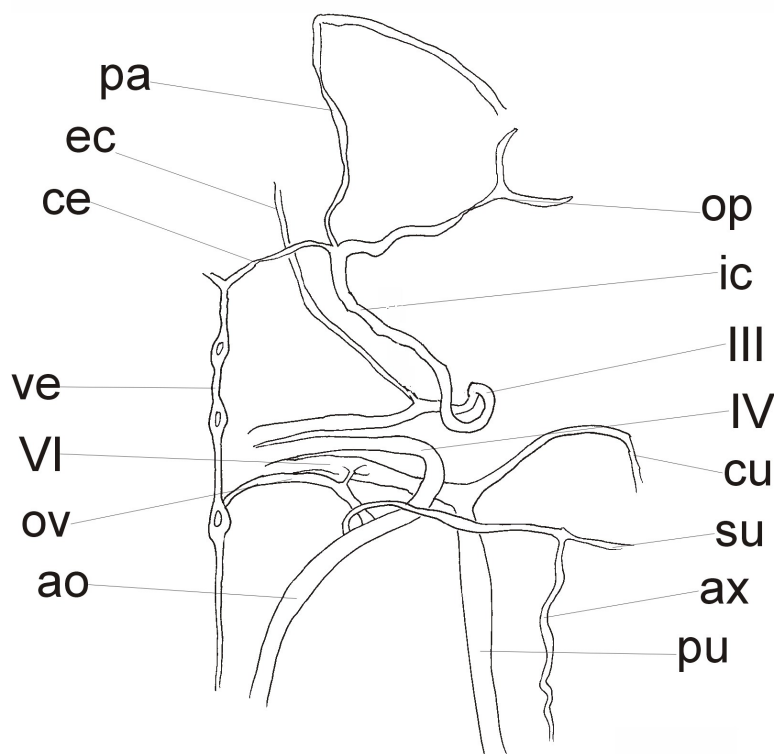


**Obrázek 68:** Detail větvení *aorta dorsalis lateralis*. Dorsální pohled na levou stranu těla *Pelobates fuscus* ve stádiu 65 N/F. (Anomální stav, protože zpravidla bývá *aorta dorsalis lateralis* silnější a *arteria subclavia* a *arteria occipito-vertebralis* tenčí.)

III a IV – III. a IV. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, ic – *arteria carotis interna*, ov – *arteria occipito-vertebralis*, su – *arteria subclavia*. Tyčinka má délku 300  $\mu\text{m}$ . Rostrální směr vlevo.

#### 4.2.9 Stádium 66 N/F

**III. aortální oblouk** na ventrální straně v místě karotidálního labyrintu odděluje *arteria carotis externa*. Na III. aortálním oblouku je smyčka po zaniklých žábrách, která je kratší než u předcházejícího stádia. III. aortální oblouk přímo pokračuje jako *arteria carotis interna*. *Arteria carotis interna* se stejně jako u předcházejících stádií dělí na *arteria palatina anterior* do patra, *arteria ophthalmica* k oční kouli a *arteria cerebralis* k mozku. *Arteria palatina posterior* se u tohoto stádia nepodařilo prokázat. *Arteriae cerebrales* se pod mozkiem spojují do nepárové *arteria vertebralis*, která pokračuje kaudálně páteřním kanálem. Na několika místech se *arteria vertebralis* rozdělila na dvě cévy a vytvořila malé okénko (viz obr. 69).



**Obrázek 69:** Systém aortálních oblouků *Pelobates fuscus* ve stádiu 66 N/F. Dorsální pohled. Pravá strana těla. Kraniální směr nahoru.

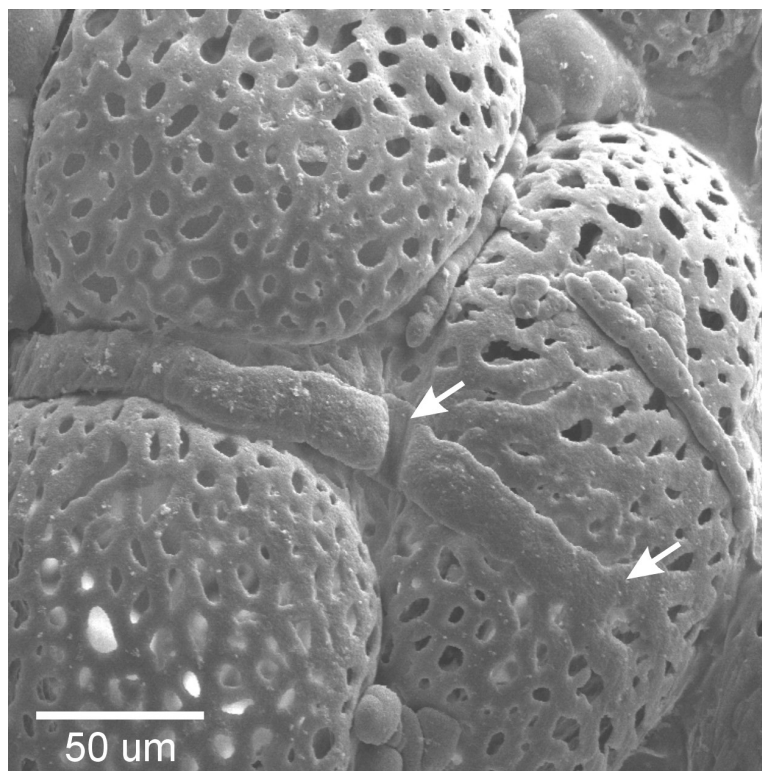
III, IV a VI – III., IV. a VI. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, ax – *arteria axillaris*, ce – *arteria cerebralis*, cu – *arteria cutanea*, ec – *arteria carotis externa*, ic – *arteria carotis interna*, op – *arteria ophthalmica*, ov – *arteria occipito-vertebralis*, pa – *arteria palatina anterior*, pu – *arteria pulmonalis*, su – *arteria subclavia*, ve – *arteria vertebralis*.

**IV. aortální oblouk** stejně jako u předcházejícího stádia je nepřerušovaný a napojuje se přímo na *aorta dorsalis lateralis*.

**V. aortální oblouk** úplně zanikl.

**VI. aortální oblouk** stejně jako u předcházejícího stádia není napojen na *aorta dorsalis lateralis* a přímo se dělí na *arteria cutanea* a *arteria pulmonalis*. Plíce jsou velmi dobře vyvinuté a plicní váčky jsou plné vzduchu (viz obr. 70).





**Obrázek 70:** Detail kapilár a cév plicních váčků. *Pelobates fuscus* ve stádiu 66 N/F.

Plicní váčky jsou plné vzduchu a zaujímají maximální možný objem. To způsobuje zploštění cév, které plicní váček zásobují (viz šipky). Tyčinka má délku 50  $\mu\text{m}$ .

**Aorta dorsalis lateralis** navazuje na IV. aortální oblouk a nedá se od něj odlišit. *Aorta dorsalis lateralis* je utlačována rozvíjejícími se plicemi a stejně jako u předcházejícího stádia je uložena blíže k mediánní rovině. Z *aorta dorsalis lateralis* vzniká *arteria occipito-vertebralis*, která je napojena na *arteria vertebralis*. Dále z ní vzniká *arteria subclavia*, ze které vzniká i *arteria axillaris* jako u předcházejícího stádia. *Aortae dorsales laterales* splývají do nepárové *aorta dorsalis* stejně jako u předcházejícího stádia.

## 5 DISKUSE

### 5.1 Aortální oblouky

V embryogenezi obojživelníků je postupně vytvořeno šest aortálních oblouků. První dva aortální oblouky se redukují v raných stádiích embryogeneze. III. až VI. aortální oblouk jsou vytvořeny u žab až do metamorfózy, kdy se V. aortální oblouk redukuje. U některých ocasatých obojživelníků přetrvávají všechny čtyři aortální oblouky až do dospělosti. Vývoj aortálních oblouků u červorů je značně variabilní a velmi málo prozkoumán. Uvádím i srovnání s vývojem aortálních oblouků dvojdyšných ryb a haterie novozélandské, kteří mají mnoho znaků společných s obojživelníky.

U žab není vždy průběh aortálních oblouků konstantní, jak je běžné u vyšších obratlovců. Cévy mohou být napojené na jiné aortální oblouky, mohou se v různé míře redukovat nebo naopak přetrvávají larvální struktury (Millard, 1942). Často se anomálie vyskytují jen na jedné straně těla, a tak umožňují přežití až do dospělosti. Larvy se zásadněji anomáliemi se dospělosti nedožijí (O'Donoghue, 1931). Na *Pelobates* jsem také pozorovala některé anomálie, větší odchylky jsem ale nenašla. Pravděpodobně i proto, že pulci byli odchyceni v přírodě až po vylíhnutí. Pozdním odchycem už pravděpodobně došlo k výrazné selekci.

#### 5.1.1 I. aortální oblouk

Úplně vytvořený I. aortální oblouk jsem u larválních stádií *Pelobates* nepozorovala. U *Pelobates* je pravděpodobně ventrolaterální část I. aortálního oblouku součástí *arteria carotis externa*. Dorsální úsek I. aortálního oblouku je částí *arteria palatina posterior*, která je pravděpodobně kraniálním pokračováním *aorta dorsalis lateralis*. Domnívám se, že *arteria palatina anterior* nevzniká z prvních dvou aortálních oblouků a ani z *aorta dorsalis lateralis*, její průběh tomu totiž neodpovídá. Moje pozorování jsou v souladu s pozorováním Millardové (1945), jen nesouhlasím s jejím tvrzením, že *arteria palatina anterior* obsahuje také úseky I. aortálního oblouku. Kompletně je I. aortální oblouk patrný jen u raných larválních stádií. U embrya *Xenopus laevis* se začíná I. aortální oblouk tvořit u stádia 26 N/F a od stádia 32 N/F zaniká, v dalším vývoji už je přítomen jen jako součást výše zmíněných cév. Podrobněji se vývojem I. aortálního oblouku u *Xenopus laevis* zabývali Millardová (1945) a Nieuwkoop a Faber (1956). I. aortální

oblouk u *Rana esculenta* zjistil i Maurer (1888). V ontogenetickém vývoji ocasatých obojživelníků (*Ambystoma* a *Necturus*) je I. aortální oblouk také vytvořen (Schumway et al., 1930). U červorů nebyla raná embryogeneze nikdy studována. *Lepidosiren paradoxa* (Dipnoi) má v raném larválním stádiu vytvořeny rudimenty I. aortálního oblouku (Robertson, 1914).

### 5.1.2 II. aortální oblouk

U pulců *Pelobates* jsem kompletní II. aortální oblouk nepozorovala. Podobně jako I. aortální oblouk se i II. aortální oblouk stává součástí *arteria palatina posterior* a její větve *arteria hyoidea*. II. aortální oblouk je vytvořen jen u embryí ve stádiích 30 až 32 N/F. II. aortální oblouk není u žab nikdy kompletní a vzniká jen jako slepý výběžek z *aorta dorsalis lateralis* těsně u vstupu III. aortálního oblouku (Millard, 1945; Nieuwkoop a Faber, 1956; Delsol a Flatin, 1972). II. aortální oblouk je v ontogenezi ocasatých obojživelníků zaznamenán (např. u *Necturus*) jako výběžek *aorta dorsalis lateralis* (Schumway et al., 1930). Vývoj II. aortálního oblouku není u červorů dosud znám. U *Lepidosiren paradoxa* (Dipnoi) je v raném larválním stádiu vytvořen rudiment II. aortálního oblouku (Robertson, 1914).

### 5.1.3 III. aortální oblouk

Přestože jsem se v této práci nezabývala raným larválním vývojem, uvádím na základě literatury i vznik jednotlivých aortálních oblouků, aby byla diskuse přehledná a ucelená.

III. aortální oblouk je vytvořen u larev žab od stádia 30 N/F (Millard, 1945). U larev s vnějšími žábry (stádium 32 až 44 N/F) vede III. aortální oblouk krev přes kapiláry prvního páru vnějších žaber a končí v *aorta dorsalis lateralis* (Delsol a Flatin, 1972). U těchto larev začne už k existující anteriorní větvi vyrůstat ze srdce posteriorní větev, která se s ní v žaberním oblouku spojí. Vnější žábry zásobuje jen posteriorní větev, a proto se dále dělí na jednu aferentní a eferentní cévu. III. aortální oblouk (na rozdíl od IV. aortálního oblouku) má u *Xenopus* anastomózy mezi anteriorní větví a aferentní cévou. (Millard, 1945 a Nikitin, 1925).

U *Pelobates* je III. aortální oblouk u pulců s vnitřními žábry úplně vyvinut a tvoří hlavní přívod okysličené krve do těla. III. aortální oblouk *Pelobates* odstupuje

samostatně z *truncus arteriosus* a pokračuje laterálně. Ještě na ventrální straně těla z III. aortálního oblouku odstupuje *arteria carotis externa*. V místě oddělení *arteria carotis externa* se nachází karotidální labyrint (viz dále). V karotidálním labyrintu se III. aortální oblouk u larev dělí na anteriorní a posteriorní větev do žaber. Plynulým pokračováním III. aortálního oblouku je posteriorní větev, zatímco anteriorní větev je spojena s *arteria carotis externa*. Z posteriorní větve vzniká céva, která zásobuje filtrační aparát. Cévy vnitřních žaber odstupují z posteriorní větve aortálního oblouku. Tyto aferentní cévy se větví až do čtvrtého nebo pátého řádu. Krev z žaber je sbírána eferentními cévami, které mají stejnou strukturu větvení. Eferentní cévy se sbírají do anteriorní větve aortálního oblouku (viz obr. 22). Na rozdíl od *Pelobates* se cévy žaber u *Litoria* větví jen do čtvrtého řádu (McIndoe a Smith, 1984a). Mezi posteriorní i anteriorní větví aortálního oblouku u pulců *Pelobates* nejsou přímé spojky, tyto spojky vznikají až ve stádiích těsně před metamorfózou. Anteriorní a posteriorní větev III. a IV. aortálního oblouku jsou pod sebou, zatímco u V. aortálního oblouku jdou vedle sebe. U *Litoria* je situace jiná, protože anteriorní a posteriorní větev III. a IV. aortálního oblouku jdou vedle sebe a u V. a VI. aortálního oblouku jdou nad sebou (McIndoe a Smith, 1984b). U *Pelobates* nevzniká z III. aortálního oblouku céva filtračnímu aparátu. Na rozdíl od *Litoria*, kde kapiláry k filtračnímu aparátu odstupují z posteriorní větve III. aortálního oblouku. Kapiláry zobrazené korozivním nástřikem filtračního aparátu a vnitřních žaber *Pelobates fuscus* a *Litoria ewingi* byly ale svým upořádáním shodné (McIndoe a Smith, 1984a). Uspořádání kapilár filtračního aparátu *Xenopus* se ale dost liší (Bartel et al., 1999). To, že *Pelobates* má stejnou strukturu větvení kapilár jako *Litoria* a jinou než *Xenopus* je ale zvláštní. Filtrační aparát *Pelobates* je totiž zásoben podobně jako filtrační aparát *Xenopus*, který nemá vytvořenu větev na jeho zásobení z III. aortálního oblouku jako u *Litoria* (Millard, 1945 a Nikitin, 1925). Moje pozorování III. aortálního oblouku a cév žaber a filtračního aparátu je v souladu s výsledky Delsol a Flatin (1972) a McIndoe a Smith (1984a). III. aortální oblouk u pulce *Alytes* také studoval Magnin (1959). Rozcháším se ale s McIndoe a Smith (1984b), kteří se domnívají že filtrační aparát je zásoben hlavně z anteriorních větví aortálních oblouků a nenašli u něj spojení s posteriorní větví aortálního oblouku. Žábry jsou podle nich na posteriorní větví III. aortálního oblouku, na anteriorní i posteriorní větví u IV. aortálního oblouku a na anteriorní větví V. a VI. aortálního oblouku. Toto tvrzení by ale odporovalo celkovému schématu fungování žaber a protirečí také jejich dalším výsledkům (McIndoe a Smith, 1984a). Podobné výsledky lze získat při nekompletním nástřiknutí

cév. McIndoe a Smith (1984b) zjistili na dorsální straně žaberních oblouků a filtračního aparátu “poloměsíčitý orgán”. Podle mého názoru by mohlo jít o část perikardu a perikardiální dutiny. U *Pelobates* se po průchodu žábrami anteriorní a posteriorní větev III. aortálního oblouku spojí. III. aortální oblouk se pak stáčí dorsálně a laterálně a vstupuje do *aorta dorsalis lateralis*. V tomto místě také kraniálně odstupuje *arteria carotis interna* (viz dále). U larev *Xenopus* od stádia 46 N/F má III. aortální oblouk funkci hlavního přívodu okysličené krve do těla. Millardová (1945) ho u *Xenopus* označuje jako larvální aortu. Je zajímavý rozpor ve studiích *Xenopus laevis* u Millardové (1945) a Weisze (1945). Zatímco Millardová (1945) zjistila, že III. aortální oblouk je silný kmen až do metamorfózy, kdy ztrácí napojení na *aorta dorsalis lateralis*, Weisz (1945) si myslí, že se III. aortální oblouk začíná redukovat už od larvy stádia 32 N/F. III. aortální oblouk má údajně úplně chybět, jak během larválního vývoje, tak během metamorfózy. Moje pozorování a i většina ostatních studií potvrzuje teorii Millardová (1945). (Viz obr. 71 na straně 116.)

Na začátku metamorfózy (od stádia 57 N/F) se u *Pelobates* posteriorní větev III. aortálního oblouku začíná od distálního konce pozvolna redukovat. Nejdříve se přeruší distální kapiláry žaber a anastomózy s posteriorní větví, ale samotná posteriorní větev se redukuje pomaleji. Proto vzniká dojem, že okolo stádia 58 N/F posteriorní větev slepě končí, přestože dříve byla napojena na anteriorní větev. Tento jev také může souviset s největším rozvojem žaber ve stádiu 58 N/F, protože posteriorní větev do délky přesahuje větev anteriorní. Slepé zakončení posteriorní větve zjistili i McIndoe a Smith (1984a) u *Litoria* ve stádiu 58 N/F.

Během metamorfózy *Pelobates* se žábry redukují jen velmi pomalu. Ve stádiu 62 N/F jsou kapiláry žaber větvené až do čtvrtého řádu (viz obr. 51). Mezi stádii 62 a 63 N/F ale najednou žábry mizí a aortální oblouk už není rozdělen na anteriorní a posteriorní větev. Tento skok se dá vysvětlit náhlým uzavřením posteriorní větve. Krev tak proudí rovnou do anteriorní větve a žábry obchází. Žábry se pak redukují bez krevního zásobení. Anastomózy mezi anteriorní a posteriorní větví jsou důležité hlavně před úplnou redukcí žaber, kdy jsou koncové kapiláry žaber redukované a většina krve tak prochází anastomózami. Aortální oblouk je tak tvořen jen anteriorní větví. Podobná je situace u *Dipnoi* (viz dále). Oproti tomu se Delsol a Flatin (1972) domnívají, že během metamorfózy se přímé spojky mezi anteriorní a posteriorní větví zvětšují a proudí jimi více krve než žábrami. Postupně se pak žábry redukují a anteriorní a posteriorní větev anastomózami úplně splynou. Plynulý aortální oblouk je tedy podle této teorie tvořen

jak anterioní tak i posterioní větví. U *Pelobates* stádií 62 a 63 N/F zaniká *ductus caroticus* – úsek *aorta dorsalis lateralis* mezi III. a IV. aortálním obloukem. U *Pelobates* dochází k redukci ve stejných stádiích jako u *Xenopus* (Millard, 1945; Nieuwkoop a Faber, 1956). (Viz obr. 71 na straně 116.)

III. aortální oblouk má i po metamorfóze důležitou funkci. U dospělého *Xenopus laevis* zásobuje 42% těla. Vznikají z něj totiž větve k hltanu, jícnu, brzlíku, k *annulus tympanicus*, k *musculus petrohyoideus*, k *musculus cucularis*, k *musculus depressor mandibulae*, k *musculus interhyoideus* a k *musculus masseter major et minor* (Millard, 1945). Tyto větve jsou i u *Pelobates* jako větve *arteria carotis interna*, i když nejsou všechny úplně vyvinuté (viz dále). Při pokusech s přerušením jednoho III. aortálního oblouku u *Xenopus* přežili pulci několik dalších dní, ale při zničení obou III. aortálních oblouků umírali okamžitě. Z toho je patrné, jak je III. aortální oblouk důležitý v porovnání s ostatními aortálními oblouky (Millard, 1945).

U ocasatých obojživelníků (např. *Salamandra*) jsou v ontogenetickém vývoji na III. aortálním oblouku vytvořeny žábry. U *Hynobius* jsou vnější žábry také zásobeny III. aortálním obloukem. Systém aferentních a eferentních cév je shodný se žábami, jen nebyly zjištěny přímé anastomózy, které by povrch žaber obcházely (Kato a Kurihara, 1989). Z III. aortálního oblouku je ještě vytvořena céva k *musculus trapezius*, který je původně žaberním svalem (Fox, 1959).

U červorů je znám ontogenetický vývoj aortálních oblouků jen u *Ichthyopsis glutinosus* (Ramaswami, 1944) a stav aortálních oblouků u embrya odpovídajícího larvě a embrya těsně před narozením u živorodého *Typhlonectes compressicauda* znám z vlastního pozorování. U *Ichthyopsis* je III. aortální oblouk vytvořen jen u larev, kde je rozdělen na aferentní a eferentní větev do vnějších žaber. Během metamorfózy III. aortální oblouk mizí a krev do hlavy je přiváděna IV. aortálním obloukem. Tento červor také nemá vytvořenu *arteria carotis externa* ani v larválních stádiích. Hlava je zásobena prodlouženou *aorta dorsalis lateralis* – *arteria carotis interna*. V rané fázi embryogeneze *Typhlonectes* je III. aortální oblouk vytvořen. Jeho aferentní větev vede do vnějších žaber a eferentní větev vystupuje z žaber a napojuje se na *aorta dorsalis lateralis*. V této fázi vývoje není vůbec vytvořena *arteria carotis externa*. Z levé eferentní větve III. aortálního oblouku anteriorně odstupuje *arteria thyroidea* ke štítné žláze. *Arteria carotis interna* jde jako kraniální pokračování *aorta dorsalis lateralis* do hlavy, kde se odděluje *arteria palatina posterior*. U embrya těsně před vylíhnutím III. aortální ob-

louk prochází rovnou do *aorta dorsalis*. Z jeho ventrální strany vzniká *arteria carotis externa*, která se hned větví na dvě cévy. V blízkosti *arteria carotis externa* vzniká i *arteria carotis interna*, která pokračuje do hlavy ve formě tří větví. *Arteria thyroidea* je vytvořena v dorsální části. Ontogenetický vývoj nebyl u jiných červorů dosud studován, proto lze uvést jen situaci u dospělců. Červoři ale v dospělosti mají aortální oblouky již značně přizpůsobené podlouhlému tvaru těla. Je proto skoro nemožné určit jednotlivé aortální oblouky. U všech červorů je vytvořena na každé straně těla *arteria carotis interna* jako pokračování *aorta dorsalis lateralis*. Nelze ale říci, zda s ní *arteria carotis externa* splynula nebo není vytvořena. Na ventrální straně je vytvořena párová céva, která přivádí krev do karotid a tím i do *aorta dorsalis lateralis* a do těla. Jak je ale patrné z ontogeneze *Ichthyopsis* nelze určit, jestli se jedná o III. nebo IV. aortální oblouk (Ramaswami, 1944).

V pozdějších larválních stádiích *Lepidosiren* (Dipnoi) jsou na III. aortálním oblouku vytvořeny vnější žábry. III. aortální oblouk je tak přerušen na aferentní a eferentní větev. Během redukce vnějších žaber se mezi aferentní a eferentní větví vytvoří spojka. Všechny cévy distálně od této anastomózy se redukují a tím vzniká plynulý aortální oblouk. Tento typ redukce, kdy se všechny cévy od určitého úseku vstřebávají, by mohl odpovídat i zániku posteriorní větve aortálních oblouků u *Pelobates* (viz výše). V dospělosti je III. aortální oblouk plynulý a podobně jako u obojživelníků se z jeho ventrální strany odděluje *arteria carotis externa* a z dorsální strany *arteria carotis interna* (Robertson, 1914). Odlišná je situace u *Neoceratodus*, kde i v dospělosti je III. aortální oblouk přerušen žábry.

U *Sphenodon punctatus* (Reptilia) je i v dospělosti zachován *ductus caroticus*, což je pro plazy dost netypické. *Arteria carotis externa* se u haterie větví i k ventrální straně krku a ke štítné žláze (O'Donoghue, 1921).

**Arteria carotis externa** odstupuje z ventrální části III. aortálního oblouku a pokračuje po ventrální straně hrdla až na spodinu úst a u dospělců až do jazyka. U *Pelobates* je *arteria carotis externa* plynulým pokračováním anteriorní větve III. aortálního oblouku. Toto uspořádání se dá vysvětlit teorií, že *arteria carotis externa* je pokračováním *aorta dorsalis lateralis* jako u Dipnoi (viz dále). Většinou je ale *arteria carotis externa* uváděna jako kraniální pokračování *aorta ventralis* (resp. aferentní větve III. aortálního oblouku) (např. McIndoe a Smith, 1984a). V larválních stádiích je u *Pelobates* vytvo-

řena céva, která z *arteria carotis externa* odstupuje hned za karotidálním labiryntem. Zásobuje ventrální velum žaberní dutiny. Klinckowström (1894) podobnou větev u *Pipa* nazývá *arteria hyoideo-lingualis*. Tato céva je vytvořena i u *Xenopus* (Aichhorn a Lametschwandtner, 1996). Ventrální velum se v průběhu metamorfózy redukuje. Podle mého pozorování se z cév jeho kraniální části stávají cévy zásobující štítnou žlázu. Původní cévy ventrálního vela se totiž rozpadají do kapilár váčků, které odpovídají struktuře této žlázy (viz obr. 66). Poprvé jsem zjistila štítnou žlázu a *arteria thyroidea*, která jí zásobuje až ve stádiu 65 N/F (viz obr. 65) Witschi (1956), ale pozoroval základy štítné žlázy už u larev před metamorfózou. Konce *arteria carotis externa* se rozpadají do kapilární pleteně v mediánní rovině. U několika pulců se *arteriae carotides externae* křížily a každá zásobovala protilehlou polovinu ústní dutiny. Tento jev jsem našla u několika pulců v odlišných vývojových stádiích, proto pravděpodobně nejde o charakteristiku určitého stupně vývoje, ale o anomálii. Během vývoje se průběh *arteria carotis externa* výrazně nemění. U dospělce *Leiopelma hochstetteri* se hned po vzniku *arteria carotis externa* z karotidálního labyrintu odděluje větev do kůže, která ale nezásobuje ventrální velum. *Arteria carotis externa* pokračuje kraniálně a dělí se na povrchovou a hlubokou větev (Elsie a Stephenson, 1947). Podobné větvení *arteria carotis externa* jsem u *Pelobates* nepozorovala. U dospělců *Rana temporaria* vzniká díky redukci žaber *arteria carotis externa* společně s *arteria carotis interna* z karotidálního labyrintu (např. Gaupp, 1896). Podobnou situaci jsem u metamorfovaných žab *Pelobates* nenašla. V tomto stádiu vývoje se kořeny obou *arteriae carotides* přiblížily, ale mezi nimi byla stále dost dlouhá smyčka III. aortálního oblouku. K postupnému splynutí pravděpodobně dochází až dlouho po metamorfóze.

U ocasatých obojživelníků se stupeň metamorfózy dá určit podle splynutí *arteria carotis externa et interna*. Při kompletní metamorfóze vystupují *arteria carotis externa et interna* z karotidálního labyrintu (např. *Amphiuma*). Tento znak i odpovídá klasifikaci ocasatých obojživelníků. Situace u červorů (viz výše).

Zajímavý je vznik III. aortálního oblouku u *Lepidosiren paradoxa* (Dipnoi). *Arteria carotis externa* (*arteria lingualis*) vzniká jako větev *aorta dorsalis lateralis* hned vedle *arteria carotis interna*. Když dochází k redukci vnějších žaber, tak se *arteria carotis externa* prodlužuje a napojuje se na aferentní větev III. aortálního oblouku, její část pokračuje kraniálně na spodinu dutiny ústní. Úsek aferentní i eferentní větve III. aortálního oblouku mezi *arteria carotis externa* a *interna* mizí. *Arteria carotis externa* má tedy funkci anastomózy. Začátky aferentní a eferentní větve přetrvávají až do do-



spělosti v podobě tenkých cév zásobujících rudiment žaber a i snad hyoidní žaberní oblouk. *Arteria carotis externa* není tedy kraniálním pokračováním *truncus arteriosus* resp. *aorta ventralis* (např. Romer a Parsons, 1977; Witschi, 1956), ale podle larválního vývoje *Lepidosiren paradoxa* je *arteria carotis externa* větví *aorta dorsalis lateralis*, která se napojila na III. aortální oblouk. III. aortální oblouk u Dipnoi tedy není celý úsek od výstupu z *truncus arteriosus* až k *arteria carotis interna*, ale jen krátký úsek od *truncus arteriosus* k *arteria carotis externa*. Úsek mezi začátky obou karotid je tedy původem z *aorta dorsalis lateralis* resp. z *arteria carotis externa*. Jestli u obojživelníků vzniká *arteria carotis externa* podobným způsobem, nebylo dosud zjištěno. Kdyby ovšem tak vznikala, došlo by v evoluci ke kuriózní situaci. Nejprve by *arteria carotis externa* vznikla z *arteria carotis interna* a vzdálila by se od ní na délku žaber na ventrální stranu těla. S postupnou redukcí žaber by se ale zase obě *arteriae carotides* druhotně spojily. Zjištění jestli *arteria carotis externa* vzniká podobným způsobem i u obojživelníků by znamenalo důkladně prostudovat jejich embryonální vývoj.

**Glomus caroticum (karotidální labyrint)** se nachází na III. aortálním oblouku v místě odstupu *arteria carotis externa*. Karotidální labyrint se postupně vyvíjí už od larválních stádií, ale plně funkční jako chemoreceptor a baroreceptor je až po metamorfóze (Kusakabe, 1992). U larev *Pelobates* se na korozivním preparátu podařilo prokázat jeho schopnost dělit proudy krve do posteriorní větve aortálního oblouku, do *arteria carotis externa* a anteriorní větve aortálního oblouku. *Glomus caroticum* u larev nemá výrazně jinou strukturu a podobá se spíše rozšířené cévě (viz obr. 21). Schopnost karotidálního labyrintu larev dělit proudy krve zjistil i Kusakabe (1992). V průběhu larválního vývoje a metamorfózy (*Rana catesbeiana*) vznikají v *glomus caroticum* chemoreceptivní buňky. Ve stádiích 48 až 54 N/F začínají chemoreceptivní buňky teprve vznikat. Z toho vyplývá, že v raných larválních stádiích chemorecepce *glomus caroticum* ještě nefunguje. Také u larev *Xenopus* není *glomus caroticum* ještě funkční (Orlando a Pinder, 1995). Funkce karotidálního labyrintu u larev není objasněna.

Během metamorfózy se u *Pelobates* vytvoří kapilární pleteň, která obaluje III. aortální oblouk. *Arteria carotis externa* je napojena i na III. aortální oblouk a i na kapilární síť (viz obr. 65). Tato kapilární síť pravděpodobně vzniká z eferentních cév žaber. Několik eferentní cév v blízkosti *glomus caroticum* se totiž zkracuje a stáčí (viz obr. 48). Je pravděpodobné, že tyto cévy obalí III. aortální oblouk, a tak vytvoří jeho kapilární pleteň. U *Pelobates* postupný vývoj karotidálního labyrintu odpovídá vývoji

chemoreceptivních buněk zjištěných u jiných druhů žab. Ve stádiích 56 až 61 N/F se chemoreceptivní buňky napojují na hladké svaly. A ve stádiích 62 až 66 N/F se okolo nich vytváří speciální podpůrné buňky. Postupně se buňky napojují na okolí, ale chemoreceptivní funkce se objevuje až po metamorfóze (Kusakabe, 1992). Také u *Xenopus* začíná karotidální labyrint plnit svou úlohu až po ukončení metamorfózy (Orlando a Pinder, 1995).

U dospělce *Rana* a *Bufo* karotidální labyrint připomíná rozšíření plné trabekul a komůrek (Ishii et al., 1966). Této struktuře také odpovídají kapiláry u *Pelobates*. Vytvořený je *glomus caroticum* také u dospělce *Pipa americana* a *Rana* (Klinckowström, 1894). Jak už bylo uvedeno, karotidální labyrint má u dospělců žab funkci chemoreceptoru a baroreceptoru. Pravděpodobně jde o předchůdce karotidálního tělíska savců, které má také chemoreceptivní funkci (Kusakabe et al., 1995). Karotidální labyrint je inervován z *nervus caroticus* (Ishii et al., 1966). De Saint-Aubainová (1985) popsala inervaci karotidálního labyrintu X. a XI. hlavovým nervem a sympatickými vlákny. *Glomus caroticum* vnímá pouze velké rozdíly tlaku. Při stimulaci chemoreceptorů se zvyšuje frekvence dýchání. Když je ale tlak krve příliš velký, přestanou fungovat chemoreceptory a dýchání se zastaví. Karotidální labyrint tak hraje významnou úlohu při regulaci dýchání (Ishii et al., 1966). U pulců žab jsou buňky podobné buňkám karotidálního labyrintu také v anastomózách VI. aortálního oblouku u vnitřních žaber. Proto by i zde mohla být prokázána chemorecepce (Malvin, 1988). Karotidální labyrint by mohl být první z anastomóz mezi anteriorní a posteriorní větví III. aortálního oblouku (McIndoe a Smith, 1984). Moje pozorování na *Pelobates* tuto hypotézu podporuje. Protože se III. aortální oblouk dělí na anteriorní a posteriorní větev právě v oblasti karotidálního labyrintu, mohlo by opravdu jít o první anastomózu. Také studie Malvina (1988) a Terhala (1941) u ocasatých obojživelníků tuto teorii potvrzují.

U ocasatých obojživelníků nemá karotidální labyrint stejnou strukturu jako u žab. Na jeho místě je vytvořena hustá kapilární pleteň (Terhal, 1941). Původnější struktura u ocasatých tak více připomíná vznik karotidálního labyrintu z anastomózy. U červorů ani u dvojdyšných nebyl karotidální labyrint zaznamenán.

**Arteria carotis interna** začíná v místě napojení III. aortálního oblouku na *aorta dorsalis lateralis*. Přestože je *arteria carotis interna* anteriorním pokračováním *aorta dorsalis lateralis* (např. Romer a Parsons, 1977), zařadila jsem ji kvůli přehlednosti

k III. aortálnímu oblouku. Během metamorfózy (stádium 62 N/F) se totiž redukuje *ductus caroticus*, a tak se *arteria carotis interna* stává přímým pokračováním III. aortálního oblouku. Z uspořádání cévního systému larev, které jsem pozorovala, není možné určit, jestli primárně *arteria carotis interna* vzniká jako anteriorní pokračování *aorta dorsalis lateralis* nebo je součástí III. aortálního oblouku.

U larev *Pelobates* odstupuje z *arteria carotis interna* silná *arteria palatina posterior*, která prochází *fenestra orbitalis* (Delsol a Flatin, 1972) a zásobuje dorsální stranu dutiny ústní a žvýkácí svaly. Millardová (1945) ale popisuje, jak *arteria palatina posterior* vstupuje s *arteria carotis interna* do lebky a později vychází mezerou k *foramen oculomotorius*. U *Pelobates* jsem vztah k okolním kostem nestudovala. Podle smyčky vytvořené u větvení *arteria palatina posterior* (viz obr. 23) je ale vidět, že se *arteria palatina posterior* hned po svém vzniku prudce laterálně stáčí. Proto si myslím, že u *Pelobates* nevstupuje *arteria palatina posterior* do lebky. *Arteria palatina posterior* u pulců *Pelobates* vydává několik tenkých cév a *arteria hyoidea* k jazylkovému žabernímu oblouku a ke stropu žaberní dutiny. *Arteria palatina posterior* dále pokračuje na laterální straně lebky a větví se k okolním svalům a k patru. *Arteria carotis interna* po oddělení *arteria palatina posterior* prochází skrz *foramen caroticum* (Delsol a Flatin, 1972) a stáčí se kaudálně. Po krátkém úseku se dělí na tři větve: *arteria palatina anterior*, *arteria cerebralis* a *arteria ophthalmica* (viz obr. 23). *Arteria palatina anterior* se ostře stáčí, vystupuje z mozkovny skrz *foramen cranio-palatinum* (Delsol a Flatin, 1972) a jde v mediální rovině po stropu ústní dutiny. *Arteria cerebralis* jde nejdříve laterálně a po oddělení *arteria ophthalmica* se stáčí kaudálně. *Arteria cerebralis* anastomózuje se svou protilehlou větví a zásobuje mozkové obaly. Obě protilehlé *arteriae cerebrales* jdou kaudálně a po kratším úseku splývají a tvoří nepárovou *arteria vertebralis*. *Arteria vertebralis* prochází páteřním kanálem a tenkými větvemi zásobuje míšní obaly. K *arteria vertebralis* se připojuje *arteria occipito-vertebralis* (viz dále). Pod mozkem pulce se tak vytváří okruh, který je zásoben dvěma tepnami. Silnější je *arteria cerebralis*, ale dá se předpokládat, že při jejím porušení by mozek dostatečně zásobovala její protilehlá větev, případně *arteria occipito-vertebralis*. Na bázi mozku tak vzniká funkční obdoba Willisova okruhu, jak je znám z lidské anatomie. Je možné, že se jedná o homologii s lidským Willisovým okruhem, protože přívodné cévy tvoří stejně jako u lidí *arteria carotis interna* a *arteria vertebralis*. Jestliže tyto struktury jsou skutečně homologické, tak by musela *arteria occipito-vertebralis* během evolučního vývoje ztratit spojení s aortou a redukovat se na cévu na bázi mozku. *Arteria ophthal-*

*mica*, jako třetí větev *arteria carotis interna*, jde laterálně a zásobuje oční kouli. Její průběh je pro tepnu dost netypický, protože u pulce je *arteria ophthalmica* velmi zvlněná (viz obr. 32). Jedná se pravděpodobně a adaptaci na pohyby oční koule, která není v očníci pevně ukotvená. Očnice je spojena s ústní dutinou, a tak při přijímání potravy může docházet k pohybu oční koule. Další možné vysvětlení je kompenzace rychlého růstu těla během larválního období, protože růst těla je zvláště u pulců *Pelobates* velmi výrazný. Zvlnění a stočení *arteria ophthalmica*, tak podle mého názoru umožňuje její natažení, aniž by se céva poškodila. Částečné zvlnění *arteria ophthalmica* zůstane i po metamorfóze. Může jít o pozůstatek po larválním vývoji, adaptaci na pohyby oční koule nebo o přípravu na další růst těla až do dospělosti. Základní větvení *arteria carotis interna* pulce *Pelobates* se shoduje s pozorováním Millardové (1945). Podobné větvení je i u *Rana*, kde ale nebyla zjištěna *arteria palatina posterior* (Delsol a Flatin, 1972). U pulce *Xenopus* stádia 44 N/F byla nalezena céva, která vzniká z III. aortálního oblouku těsně před *aorta dorsalis lateralis*. Tato větev se hned dělí na dvě do *musculi constrictores branchiales* (z těchto svalů v dospělosti vzniká *musculus petrohyoideus* a *musculus cucullaris* (viz výše)). U pozdějších stádií vznikají navíc další větve k brzlíku a k výstelce stropu žaberní dutiny. III. aortální oblouk zásobuje dorsální svaly viscerokrania (čtyři *constrictores branchiales*) (Millard, 1945). Podle mých předpokladů by tuto funkci mohly mít cévy, které se u larev *Pelobates* oddělují z *arteria palatina posterior*, případně další z drobných větví *arteria carotis interna*.

Během metamorfózy se změní průběh a funkce *arteria palatina posterior*, proto je různými autory, kteří popisovali situaci u dospělců žab, jinak pojmenována. U dospělce *Pelobates* se nazývá *arteria orbito-nasalis* (Szarski, 1947). Kvůli přehlednosti ponechávám její původní název. *Arteria palatina posterior* už nejde po svém vzniku přímo kraniálně jako u pulce, ale laterálně a kaudálně. Na kraji těla vytvoří anastomózu s *arteria cutanea* a od místa této anastomózy se stáčí kraniálně a mediálně. *Arteria palatina posterior* pak prochází očníci, kde se rozpadá do mnoha cév. Po průchodu očníci se znovu spojí do jediné cévy a pokračuje po laterální straně hlavy rostrálně. Laterálně z ní odstupuje nejdříve *arteria maxillaris*, která zásobuje horní čelist, pak se z ní odděluje *arteria mandibularis* do spodní čelisti. Na *arteria palatina posterior* je tak patrný její původ v cévách I. a II. aortálního oblouku i v dospělosti. *Arteria palatina posterior* se dále stáčí mediálně a z kaudální strany se na ni napojuje *arteria palatina anterior*. V mediální rovině se setkává *arteria palatina posterior* s *arteria palatina posterior* druhé poloviny hlavy a společně tvoří *arteria vertebralis* i v hlavové

části. Změny probíhají během metamorfózy u *arteria carotis interna*. *Arteria cerebralis* postupně redukuje svojí anastomózu a trojúhelník, který tvoří pod mozkem se tak od stádia 60 N/F zmenšuje. U různých jedinců splynou *arteriae cerebrales* různě. Někdy vznikne několik “okének”, u dalších jedinců se cévy okolo sebe obtáčí. *Arteria palatina anterior* se během metamorfózy ztenčí, ale jinak svůj průběh výrazně nemění (stále zásobuje patro ústní dutiny). Rostrálně se napojuje na *arteria palatina posterior*. Jiná je situace u *Xenopus*, kde *arteria palatina anterior* během metamorfózy úplně mizí (Millard, 1945). *Arteria ophthalmica* není po metamorfóze už tolik zvlhčená a i cévní zásobení oka je lépe vyvinuté než u larev. U dospělce *Leiopelma hochstetteri* je vytvořena jen *arteria palatina* a *arteria vertebralis*. *Arteria palatina* se dělí na *arteria palatina anterior*, která jde dopředu až do sliznice patra, a na *arteria palatina posterior*, která prochází orbitou. O *arteria ophthalmica* chybí v literatuře jakákoliv zmínka. *Arteria vertebralis* se podobně jako u *Pelobates* napojuje na *arteria occipito-vertebralis* (Elsie a Stephenson, 1947). U *Rana* se *arteria cerebralis* napojuje na *arteria vertebralis* stejným způsobem jako u *Pelobates* (Gaupp, 1896). *Xenopus* nemá příčné napojení *arteria palatina posterior* et *anterior* na *arteria cerebralis* (Millard, 1941). Ze srovnání s ostatními druhy žab vyplývá, že cévy, které vznikají z *arteria carotis interna* jsou stejné. U většiny žab jsou popsány jak *arteria palatina posterior* et *anterior*, *arteria ophthalmica*, *arteria cerebralis*, tak i *arteria vertebralis* (Delsol a Flatin, 1972; Gaupp, 1896). Tyto cévy zásobují přibližně stejné oblasti, i když jejich koncové větve se u různých druhů žab liší. Např. u *Rana* je vytvořena *arteria stapediales* jako jedna z větví *arteria palatina posterior*, ale mizí v raných embryonálních stádiích. *Arteria stapediales* je ale přítomna před metamorfózou u *Bufo* a našla jsem ji jako tenkou cévu také i u larev *Pelobates*. *Arteria hyoidea* je obdobně vytvořena jen během larválního vývoje a v metamorfóze mizí.

Situace u ocasatých obojživelníků je podobná jako u žab. Srovnání je ale ztíženo používáním různých jmen pro stejné cévy, proto používám stále stejná pojmenování. *Hynobius* má podobně jako žáby vytvořenou *arteria palatina posterior*, ze které vzniká *arteria hyoidea*, případně i *arteria stapediales*. *Arteria palatina posterior* jde vně lebky a odděluje jednu větev k očníci. *Arteria carotis interna* vstupuje do chondrokrania po odstupu *arteria palatina posterior*. Dělí se podobně jako u žab na *arteria ophthalmica*, *arteria cerebralis* a *arteria palatina anterior* (Fox, 1959). U *Ambystoma* se *arteria carotis interna* větví v blízkosti *ganglion nervi facialis* (Field, 1893). U červorů nebyla *arteria carotis* dále studována.

U dvojdyšných je vznik *arteria palatina posterior* z I. a II. aortálního oblouku, lépe patrný. *Arteria carotis interna* je zaznamenána u *Lepidosiren* (Robertson, 1914). Podrobněji je ale prostudována jen u *Neoceratodus*. U *Neoceratodus* se z *arteria carotis interna* těsně před jejím vstupem do lebky skrz *foramen hypophyseos* ventrálně odděluje *arteria mandibularis*. *Arteria mandibularis* vzniká z eferentní větve I. aortálního oblouku, a proto se napojuje na *aorta dorsalis lateralis*. Z II. aortálního oblouku zůstala v larválních stádiích zachována eferentní céva. Tato céva se hned po svém odstupu z *aorta dorsalis lateralis* dělí na *arteria hyoidea* a *arteria stapediales*. U Dipnoi, ale na rozdíl od obojživelníků, *arteria stapediales* vstupuje do lebky a prochází laterálně od společného ganglia pro V. a VII. hlavový nerv. *Arteria stapediales* ale z lebky opět vystupuje (*foramen sphenooticum*) a pokračuje na její laterální straně k orbitě, k lícní oblasti a do *musculus masseter*. *Arteria hyoidea* sestupuje do operkula a do *musculus levator II*. V pozdějších stádiích *arteria hyoidea* mizí (Fox, 1963). Zajímavý je vývoj *arteria stapediales* u savců a ve zkratce ho uvádím, i když to s tématem diplomové práce bezprostředně nesouvisí. *Arteria stapediales* totiž prochází otvorem sluchové kůstky (*stapes*) a ztratí své napojení na *arteria carotis interna* a anastomózami se spojí s *arteria carotis externa*, tím vzniká *arteria meningeae* (Fox, 1963). Fox (1963) se na základě situace u dvojdyšných domnívá, že *arteria ophthalmica* by mohla být cévou vznikající z eferentní větve premandibulárního žaberního oblouku. S tímto tvrzením spíše nesouhlasím, protože u larev *Pelobates* je *arteria ophthalmica* uložena kaudálněji než *arteria stapediales*. Toto rozmístění během metamorfózy mění v důsledku redukce žaber, a tak se *arteria ophthalmica* dostává před *arteria palatina posterior*.

U *Sphenodon* (Reptilia) je většina hlavy zásobena *arteria palatina posterior* (*arteria stapediales*), která zásobuje sluchové ústrojí, spánkovou oblast, očníci, horní a dolní čelist a týlní oblast. Z dalších větví *arteria carotis interna* byla zaznamenána jen *arteria palatina anterior* (O'Donoghue, 1921).

Srovnání větví *arteria carotis interna* je problematické, protože se u ní vyskytuje značná variabilita a hlavně různí autoři používají zcela odlišná pojmenování. Pokusila jsem se homologizovat *arteria palatina posterior* s *arteria stapediales*. Z výše citovaných prací se ale nedá přesně určit, jestli celé úseky těchto cév jsou homologické nebo jestli *arteria stapediales* odpovídá jen anteriorní části *arteria palatina posterior* (po odstupu *arteria hyoidea*). Proto se v této práci držím značení, které je používáno u *Xenopus* – *arteria palatina posterior*. Velká variabilita této větve *arteria carotis interna* je vidět i u ostatních obratlovců, kde jsou její jednotlivé větve vyvinuty v různé míře. V evoluci

obratlovců je patrné konstantní zásobení mozku přes *arteria carotis interna* (např. obdoba Willisova okruhu u obojživelníků). Naproti tomu je ale zásobení vnějšího povrchu hlavy nekonstantní. Tato nepravidelnost je pravděpodobně způsobena vývojem čelistí a okolních svalů až ke vzniku sekundárního čelistního kloubu u savců.

#### 5.1.4 IV. aortální oblouk

Larvální vývoj IV. aortálního oblouku je znám hlavně u *Xenopus*. IV. aortální oblouk je vytvořen od stádia 30 N/F (Millard, 1945). Od stádia 32 N/F u *Xenopus* IV. a III. aortální oblouk zásobují vnější žábry (Nikitin, 1925). Také IV. aortální oblouk se dělí na anteriorní a posteriorní větev, která se dále dělí na aferentní a eferentní část. Na rozdíl od III. aortálního oblouku je IV. aortální oblouk méně vyvinutý a má vytvořeny anastomózy mezi anteriorní a aferentní větví. Jestliže je jedna z vnějších žaber zdvojená, tak je zásobována kapilárami, které vzniknou na této anastomóze. *Xenopus* má od stádia 46 N/F, kdy se redukovaly vnější žábry a s nimi i tenčí posteriorní větev, aortální oblouky až do dospělosti plynulé a bez větvení (Millard, 1945).

U larev *Pelobates* s vnitřními žabrami odstupuje IV. aortální oblouk samostatně z *truncus arteriosus*. U pulců má stejný průměr jako III. aortální oblouk. Dělí se na anteriorní a posteriorní větev, které podobně jako u III. aortálního oblouku zásobují vnitřní žábry. Vývoj anteriorní a posteriorní větve IV. aortálního oblouku je stejný jako u III. aortálního oblouku. U *Pelobates* se ze IV. aortálního oblouku v jeho anteriorní části odděluje céva, která jde k filtračnímu aparátu a k žaberním svalům (viz obr. 14). Céva k filtračnímu aparátu je vytvořena i u pulců *Xenopus*, kde mimo filtračního aparátu také zásobuje *musculus subarcualis rectus III*. Další větev IV. aortálního oblouku *Xenopus* ještě zásobuje *musculus subarcualis rectus IV* (Millard, 1945). Strawinski (1956) našel cévy IV. aortálního oblouku, které zásobují *operculum*. U *Pelobates* jsem zvláštní zásobení operkula nepozorovala a domnívám se, že má stejnou dýchací funkci jako ostatní kůže. Podle Strawinski (1956) je *operculum* zásobeno *arteria opercularis* z IV. aortálního oblouku. Naproti tomu Gradwell (1969) zjistil, že ventrální část operkula je u pulce *Rana* zásobena větvemi *arteria carotis externa*, posteriorní část operkula větvemi *arteria pulmonalis* a mediální část je zásobena z III. a IV. aortálního oblouku. Pomocí vasokonstrikce lze zásobovat krví buď *operculum* nebo *musculus interhyoideus*. Proto se Gradwell (1969) domnívá, že má *operculum* dýchací funkci, i když krev z operkula pokračuje do žilního systému.

Jako jediný ze čtyř aortálních oblouků neztrácí IV. aortální oblouk během metamorfózy *Pelobates* spojení s *aorta dorsalis lateralis* (když nebudeme brát *arteria carotis interna* jako anteriorní pokračování *aorta dorsalis lateralis*). Hlavním rozvodným kmenem se stává právě díky *aorta dorsalis lateralis*. Z tohoto důvodu IV. aortální oblouk během metamorfózy ještě zesiluje (viz obr. 61). Stejně jako u III. aortálního oblouku se během metamorfózy zkrátí úsek probíhající žábry a filtračním aparátem a vytvoří se klička. Tepny, které se u larvy oddělovaly z *aorta dorsalis lateralis*, vznikají u dospělého jakoby z IV. aortálního oblouku. Jsou to: *arteria occipito-vertebralis*, *arteria subclavia* a *arteria oesophagea*. Po splynutí *aortae dorsales laterales* resp. IV. aortálních oblouků vzniká nepárová *aorta dorsalis* (viz obr. 71 na straně 116). IV. aortální oblouk je u dospělých *Alytes* podobný jako u *Pelobates* (Magnin, 1959). Jiná situace je ale u *Pipa americana*, kde *arteria cutanea* vychází z IV. aortálního oblouku a ne z VI. aortálního oblouku jako u *Pelobates* (Klinckowström, 1894). Při pokusech s destrukcí aortálních oblouků u pulců Millardová (1945) zjistila, že při přerušení jednoho IV. aortálního oblouku pulci přežili, případně zemřeli až po metamorfóze. Po zničení obou IV. aortálních oblouků přežili pulci alespoň jeden měsíc. U pulců, kteří přežili, se neredukoval *ductus caroticus* a III. aortální oblouk tak zůstal napojen na IV. aortální oblouk i v dospělosti. III. aortální oblouk u nich zůstal (stejně jako u larev) hlavním rozvodným kmenem do těla.

U ocasatých obojživelníků (např. *Salamandra* a *Ambystoma*) jsou žábry larev vytvořeny podobně jako u žab (také na IV. aortálním oblouku). IV. aortální oblouk je ale u larev ocasatých obojživelníků větší než III. aortální oblouk (Terhal, 1941).

U embryí *Typhlonectes* (Gymnophiona) jsem zjistila, že IV. aortální oblouk vede po celou dobu krev do vnějších žaber a jeho eferentní větví se krev z žaber sbírá do *aorta dorsalis lateralis*. *Ichthyopsis* má v larválních stádiích na IV. aortálním oblouku vytvořeny žábry. Během metamorfózy se žábry redukují a v dospělosti je IV. aortální oblouk hlavním rozvodným kmenem těla. Jestli je IV. aortální oblouk zachován i u dalších dospělců červorů nelze rozhodnout (Ramaswami, 1944). Hlavní rozvod krve do těla u červorů tvoří III. nebo IV. aortální oblouk společně s *aorta dorsalis lateralis*.

U larev dvojdyšných (*Lepidosiren*) je situace podobná jako u ocasatých obojživelníků. IV. aortální oblouk zásobuje vnější žábry a je rozdělen na aferentní a eferentní větev. V dospělosti je průběh IV. aortálního oblouku plynulý (Robertson, 1914). U dospělého *Neoceratodus* je IV. aortální oblouk rozdělen na aferentní a eferentní větev.



Z eferentní části IV. aortálního oblouku je vytvořena céva, která vede ventrálně k jícnu, perikardu a k srdci (Kellicott, 1915).

### 5.1.5 V. aortální oblouk

V. aortální oblouk vzniká u larev *Xenopus laevis* ve stádiu 30 N/F, kdy se zakládá jako výběžek *aorta dorsalis lateralis*. U pozdějších stádií (32 N/F) se V. aortální oblouk prodlužuje a ventrálně se napojuje na IV. aortální oblouk (Millard, 1945). V. aortální oblouk je u *Xenopus* kompletně vytvořen u stádia 35 N/F (Nieuwkoop a Faber, 1956). Výsledně tedy u *Xenopus* V. aortální oblouk vzniká z IV. aortálního oblouku. Jiná je situace u *Pelobates*, kde v larválních stádiích V. aortální oblouk odstupuje společně s VI. aortálním obloukem. Společný odstup V. a VI. aortálního oblouku je také u *Alytes* (Magnin, 1959). U larev *Pelobates* má V. aortální oblouk větší průměr než VI. aortální oblouk, který z něj odstupuje. V. aortální oblouk je u larev dobře vyvinutý. Stejně jako III. a IV. aortální oblouk se i V. aortální oblouk dělí na anteriorní a posteriorní větev, které vstupují do žaber. Z V. aortálního oblouku vzniká céva k filtračnímu aparátu V. a VI. žaberního oblouku. (viz obr. 14). U pulců *Rana* se V. aortální oblouk nevětví do žaber, ale jde rovnou do *aorta dorsalis lateralis* (Lanot, 1962). U *Xenopus* je V. aortální oblouk přímý a nevětví se k vnějším žábrám (Millard, 1945). Oproti tomu Nikitin (1925) u *Xenopus* zjistil, že se V. aortální oblouk k žábrám větví.

U *Xenopus* je filtrační aparát zásoben zvlášť jednou cévou z V. a jednou cévou z VI. aortálního oblouku (Millard, 1945). U *Pelobates* se po průchodu žábrymi anteriorní a posteriorní větev spojí a V. aortální oblouk se napojí na VI. aortální oblouk. Oba společně ústí do *aorta dorsalis lateralis*. U některých pulců se dokonce zdálo, že je V. aortální oblouk přímým pokračováním *aorta dorsalis lateralis* a shora se k němu napojuje III. a IV. aortální oblouk. Pravděpodobně to je způsobeno společným napojením V. a VI. aortálního oblouku. U *Rana* je také společné napojení V. a VI. aortálního oblouku na *aorta dorsalis lateralis* přes *ductus Botalli* (Lanot, 1962).

Od začátku metamorfózy dochází u *Pelobates* k redukci V. aortálního oblouku. Z V. aortálního oblouku se stává nedělená céva, která zmenšuje svůj průměr až úplně mizí. Od začátku metamorfózy totiž začíná vznikat mezi V. a VI. aortálním obloukem *musculus petrohyoideus posterior*. *Musculus petrohyoideus posterior* je branchiálním svalem, který u dospělého zajišťuje dýchání. Svým růstem *musculus petrohyoideus posterior* utlačuje V. aortální oblouk, který postupně mizí. V. aortální oblouk tedy za-

niká v souvislosti s dýcháním vzdušného kyslíku. Tuto redukci jsem zachytila ve stádiu 63 N/F, kdy u *Pelobates* zůstává jen anteriorní část V. aortálního oblouku napojená na VI. aortální oblouk a posteriorní úsek napojený na *aorta dorsalis lateralis* mizí. Redukce V. aortálního oblouku je patrná díky nástřiku vznikající kapilární pleteně *musculus petrohyoideus posterior*. Až k tomuto svalu je V. aortální oblouk dobře vyvinut, ale jeho další úsek je redukován do tenké kapiláry (viz obr. 62 a 71). U některých žab přetrvává V. aortální oblouk do dospělosti ve formě ligamenta (Delsol a Flatin, 1972). Zánik V. aortálního oblouku v souvislosti s růstem *musculus petrohyoideus posterior* zjistili podle histologických řezů i Lanot (1962) a Delsol a Flatin (1972). *Arteria cutanea* u jednoho exempláře *Pelobates* vznikala z V. aortálního oblouku. Delsol a Flatin (1972) potvrdili, že u některých druhů žab *arteria cutanea* z V. aortálního oblouku vzniká. U *Xenopus* dochází na rozdíl od *Pelobates* k regresi V. aortálního oblouku už od stádia 50 N/F, kdy V. aortální oblouk ztrácí spojení s *aorta dorsalis lateralis*. Ventrální část V. aortálního oblouku u *Xenopus* přetrvává až do metamorfózy. Během metamorfózy ale V. aortální oblouk zaniká úplně (Millard, 1945). Byla popsána i anomálie u dospělé žáby (Eales, 1949), kdy V. aortální oblouk přetrvával na obou stranách těla. Ostatní aortální oblouky byly normálně vyvinuté. V. aortální oblouk odstupoval společně s VI. aortálním obloukem a napojoval se na *aorta dorsalis lateralis* těsně za IV. aortálním obloukem. U tohoto jedince se také zachoval *ductus arteriosus*, ale *ductus Botalli* zanikl.

U larev ocasatých obojživelníků je V. aortální oblouk normálně vyvinutý a jsou na něm vytvořeny žábry. Do dospělosti V. aortální oblouk přetrvává jen u některých ocasatých a u jiných zaniká podobně jako u žab. V dospělosti je V. aortální oblouk vytvořen u *Ambystoma* a *Plethodon*, ale je tenčí než ostatní aortální oblouky. U *Necturus* je V. aortální oblouk vytvořen a i v dospělosti na něm jsou vnější žábry (VI. aortální oblouk u *Necturus* zanikl). U *Amphiuma*, *Salamandra* a *Triturus* V. aortální oblouk v dospělosti úplně zanikl podobně jako u žab (Darnell, 1949). Ne všichni ocasatí obojživelníci tedy mají v dospělosti vytvořeny čtyři aortální oblouky. Mezi ocasatými je zajímavá situace u příslušníků čeledi Plethodontidae, kteří nemají vytvořeny plíce. Se ztrátou plic se každý druh vyrovnal jinak, např. u *Plethodon*, *Eurycea* a *Gyrinophilus* je V. aortální oblouk posledním vytvořeným aortálním obloukem, protože VI. aortální oblouk úplně zanikl. V. aortální oblouk u nich tak převzal funkci VI. aortálního oblouku. Jiná situace ale je u *Desmognathus*, kde zanikl V. aortální oblouk a VI. aortální oblouk je vytvořen (McMullen, 1938). V. aortální oblouk je v evoluci nahrazen rozvo-

jem VI. aortálního oblouku, jak potvrzuje i vývoj *Pelobates*. V. aortální oblouk není ještě u obojživelníků úplně redukovaný, proto může ve speciálních případech (jako jsou např. Plethodontidae) nahradit VI. aortální oblouk.

V embryonálním vývoji *Typhlonectes* (Gymnophiona) jsem pozorovala V. aortální oblouk jen jako tenkou cévu. V raném embryonálním stádiu z levé části V. aortálního oblouku vzniká tenká céva k hltanu, a pak se V. aortální oblouk napojuje na *aorta dorsalis lateralis*. U pozdějšího embryonálního stádia je V. aortální oblouk spojen tenkou cévou s VI. aortálním obloukem. *Ichthyopsis* má redukovaný VI. aortální oblouk. Podobně jako u některých bezplicných, převzal u něj V. aortální oblouk funkci hlavního cévního kmene do plic. Napojení V. aortálního oblouku na *aorta dorsalis lateralis* přetrvává až do dospělosti (Ramaswami, 1944). U dospělých červorů je z výše zmíněných důvodů nemožné rozhodnout, jestli se jedná o V. nebo VI. aortální oblouk.

U *Lepidosiren* (Dipnoi) jsou v larválních stádiích na V. aortálním oblouku vytvořeny vnější žábry. V dospělosti je V. aortální oblouk vytvořen, ale žábry už jsou redukované, a tak je jeho průběh plynulý (Robertson, 1914). *Neoceratodus* má i v dospělosti na V. aortálním oblouku vytvořeny žábry (Kellicott, 1905). U plazů je v dospělosti V. aortální oblouk redukovaný podobně jako u žab.

### 5.1.6 VI. aortální oblouk

VI. aortální oblouk je u larev *Xenopus* kompletní až od stádia 35 N/F, což je daleko později než ostatní aortální oblouky. VI. aortální oblouk se u *Pelobates* odděluje od V. aortálního oblouku a jde podél něj. Podobná situace je u *Xenopus*, *Alytes* a *Rana* (Millard, 1945; Delsol a Flatin, 1972). U larev *Pelobates* je VI. aortální oblouk ze všech oblouků nejtenčí. Někdy se dělí na anteriorní a posteriorní větev, ale jen na kratším úseku než předcházející oblouky a u většiny larev se nedělí vůbec. Z krátkého úseku VI. aortálního oblouku odstupují kapiláry zásobující vnitřní žábry. U *Rana* se VI. aortální oblouk k vnitřním žábrám nevětví (Lanot, 1962). Filtrační aparát je u *Pelobates* zásoben společnou větví z V. aortálního oblouku. VI. aortální oblouk *Xenopus* zásobuje jen filtrační aparát. Protože je filtrační aparát zásobený z VI. aortálního oblouku soudí Millardová (1945), že filtrační aparát má i dýchací funkci (viz strana 9). U *Xenopus* větve VI. aortálního oblouku také zásobují *musculus subarcuatus rectus* IV. žaberního oblouku. V dalším úseku se VI. aortální oblouk larev *Pelobates* napojuje na V. aortální oblouk a odstupuje z něj silná *arteria pulmonalis*. Dále následuje krátký společný úsek

V. a VI. aortálního oblouku, a pak se oba oblouky společně napojují na *aorta dorsalis lateralis*. V blízkosti *arteria pulmonalis* vzniká ze VI. aortálního oblouku (resp. už z *ductus Botalli*) *arteria cutanea* a drobnější *arteria pharyngea*. Pulci některých druhů žab mají společnou *arteria pulmo-cutanea* (Delsol a Flatin, 1972). U *Pelobates* vznikají *arteria pulmonalis* a *arteria cutanea* těsně za sebou, ale samostatně, a společný pulmo-cutaneální kmen tudíž není u larev *Pelobates* vytvořen. Vznik *arteria cutanea* z *ductus Botalli* pozorovala i De Saint-Aubainová (1985). U larev *Xenopus* je stavba VI. aortálního oblouku odlišná. *Arteria cutanea* vzniká jako větev *arteria pulmonalis* až během metamorfózy. Larvy *Xenopus* nemají na rozdíl od *Pelobates* vytvořen *ductus Botalli* a VI. aortální oblouk rovnou pokračuje jako *arteria pulmonalis*. *Ductus Botalli* existuje jen během růstu VI. aortálního oblouku z *aorta dorsalis lateralis* (stádia 30 až 32 N/F). Hned jak se VI. aortální oblouk napojí na srdce a začne být funkční, tak napojení na *aorta dorsalis lateralis* mizí (Millard, 1945). Rychlé přerušení *ductus Botalli* popisuje i Nikitin (1925).

Během metamorfózy *Pelobates* se vymění funkce V. a VI. aortálního oblouku. V. aortální oblouk slouží hlavně u larev, kde vede krev do žaber. V. aortální oblouk larev je stejně silný jako III. a IV. aortální oblouk a mizí až během metamorfózy. VI. aortální oblouk získává funkci až v průběhu metamorfózy, kdy přivádí krev do kůže a k plicím. V průběhu metamorfózy se na VI. aortálním oblouku redukuje větvení k žábřám a zvětšuje se jeho průměr. U *Pelobates* se redukuje *ductus Botalli* ve stádiu 63 N/F, a tak VI. aortální oblouk ztrácí napojení na *aorta dorsalis lateralis* (viz obr. 71). Jako důvody zániku *ductus Botalli* uvádí Delsol a Flatin (1972) růst *musculus petrohyoideus posterior*, větší množství hormonů štítné žlázy nebo velký proud krve do plic. Lanot (1962) u *Rana* jako důvod redukce *ductus Botalli* uvádí stlačení nervem *laryngeus brevis* a také vývoj *musculus petrohyoideus posterior*, který vzniká mezi V. a VI. aortálním obloukem. Při pokusném přerušení jednoho VI. aortálního oblouku se jeho distální část napojila na *arteria subclavia* (neobnovil se *ductus Botalli*, ale vznikla nová spojka). Tito pulci ale nepřežili déle než do začátku metamorfózy. Při zničení obou VI. aortálních oblouků nepřežil žádný pulec (Millard, 1945).

U larev ocasatých obojživelníků (např. *Salamandra* a *Ambystoma*) je VI. aortální oblouk vytvořen a odstupuje přímo z *truncus arteriosus* (Delsol a Flatin, 1972). Stejně jako u pulců žab je velmi tenký a nejsou na něm vytvořeny žábry. Během metamorfózy u *Ambystoma* a *Salamandra* zaniká *ductus Botalli* (Terhal, 1941). Přerušením VI. aortálního oblouku v úseku *ductus Botalli* lze u larev *Ambystoma* indukovat metamorfózu.

Přerušením ventrální části VI. aortálního oblouku naopak k metamorfóze nedojde a *ductus Botalli* a žábry se zachovají (Figge, 1934). U *Necturus* je VI. aortální oblouk vytvořen jen u larev a jen jako výběžek *aorta dorsalis lateralis*. Z tohoto krátkého úseku také vzniká *arteria pulmonalis*. V dospělosti je VI. aortální oblouk úplně redukován a *arteria pulmonalis* je napojena na společný kmen IV. a V. aortálního oblouku (Schumway et al., 1930; Darnell, 1949). U neotenických forem ocasatých obojživelníků přetrvává *ductus Botalli* až do dospělosti (*Siren* a *Cryptobranchus*). Podle Bakera (1949) nemá ale aktivita plic daného druhu vliv na přetrvání *ductus Botalli*. U žab tato teorie nebyla potvrzena a podle larválního vývoje je spíše pravděpodobnější, že zánik *ductus Botalli* je úzce spojený se zahájením plicního dýchání.

Přítomností VI. aortálního oblouku u zástupců čeledi Plethodontidae se zabývá více prací. Vzhledem k tomu, že druhy čeledi Plethodontidae nemají vytvořené plíce je redukována i *arteria pulmonalis*. *Ductus Botalli* je u bezplicných zachován až do dospělosti (Bruner, 1900). S redukcí plic se každý druh čeledi Plethodontidae vyrovnal jinak. Někteří mají zachovány pozůstatky VI. aortálního oblouku až do dospělosti, jiným VI. aortální oblouk úplně zanikl a nebo jeho funkci případně přebíral V. aortální oblouk. Posledním aortálním obloukem u *Desmognathus* je VI. aortální oblouk, který je zachován od výstupu z *truncus arteriosus* až k odstupu *arteria pharyngea*. *Arteria pharyngea* zásobuje mimo hltanu také kůži, kterou ještě zásobuje *arteria cutanea* (Bruner, 1900; Woldt, 1897). Větve VI. aortálního oblouku také zásobují jícnem, žaludek a kůži ramene (McMullen, 1938). U *Plethodon* je posledním plně vytvořeným aortálním obloukem V. aortální oblouk, ale u jeho začátku je zachován rudiment VI. aortálního oblouku. U *Eurycea* a *Gyrinophilus* VI. aortální oblouk chybí úplně. V. aortální oblouk se v různé míře redukuje během metamorfózy. Z toho vývoje je patrné, že redukce VI. aortálního oblouku není příčinou zániku plic (McMullen, 1938).

*Typhlonectes compressicauda* (Gymnophiona) má u raného embryonálního stádia VI. aortální oblouk napojen přímo na *aorta dorsalis lateralis*. Z pravého VI. aortálního oblouku se přibližně v jeho polovině odděluje *arteria pulmonalis* do plic. Z levého VI. aortálního oblouku kranálně pokračuje tenká céva k hltanu. VI. aortální oblouk je na obou stranách těla napojen na *aorta dorsalis lateralis* (*ductus Botalli* je zachován). S postupujícím vývojem se na pravé straně těla zvětšuje *arteria pulmonalis*, ze které kranálně odstupuje *arteria laryngea* k hrtanu, který má dýchací funkci (Exbrayat, ústní sdělení). VI. aortální oblouk je napojen na V. aortální oblouk a přes něj je napojen na *aorta dorsalis lateralis* (vlastní pozorování). U *Ichthyopsis* není VI. aortální oblouk

vytvořen ani v larválních stádiích. Jeho funkci úplně převzal V. aortální oblouk. Stav aortálních oblouků u dospělců je natolik přizpůsoben tvaru těla, že je nemožné určit, jestli se jedná o V. nebo VI. aortální oblouk. Ostatní cévy, které u žab nebo ocasatých obojživelníků vznikají z VI. aortálního oblouku, nejsou u červorů vůbec vytvořeny (Ramaswami, 1944).

*Lepidosiren* (Dipnoi) má v larválních stádiích na VI. aortálním oblouku vytvořené žábry. Už v larválních stádiích jsou vytvořeny plíce a *arteria pulmonalis*, která vzniká z VI. aortálního oblouku u jeho vstupu do *aorta dorsalis lateralis*. VI. aortální oblouk je velmi tenký, proto většina krve jde do *arteria pulmonalis* přes *aorta dorsalis lateralis*. V dospělosti je VI. aortální oblouk plynulý a bez žaber (Robertson, 1914). Dospělý jedinec *Neoceratodus* má na VI. aortálním oblouku vytvořeny žábry. VI. aortální oblouk vstupuje společně s V. aortálním obloukem do *aorta dorsalis lateralis*. *Arteria pulmonalis* odstupuje těsně před vstupem VI. aortálního oblouku do *aorta dorsalis lateralis*. *Arteria cutanea* vzniká jako větev *arteria occipito-vertebralis* (Kellicott, 1905).

U *Sphenodon* (Reptilia) je *ductus Botalli* zachován i v dospělosti (O'Donoghue, 1921). Pro zajímavost se zmíním i o savcích, kde je *ductus Botalli* vytvořen pouze v embryonálním vývoji. Při narození se stahem okolních svalů *ductus Botalli* uzavře. Po deseti dnech už je u myši vytvořen jen jako proužek vaziva. U člověka se uzavře až po čtyřech týdnech po narození (VanIngen, 1958).

**Arteria pulmonalis** je už velmi dobře vytvořena u pulců *Pelobates* od stádia 50 N/F, společně s plícemi. U *Rana temporaria* vzniká ale až těsně před metamorfózou (Delsol a Flatin, 1972). *Arteria pulmonalis* odstupuje z VI. aortálního oblouku těsně před jeho vstupem do *aorta dorsalis lateralis*. Už u larev *Pelobates* je *arteria pulmonalis* silná céva, která jde podél laterální strany plic. U pulců je stejně silná jako první tři aortální oblouky, tedy výrazně silnější než VI. aortální oblouk. Protože je *ductus Botalli* u pulců stejně silný jako *arteria pulmonalis*, tak se většina krve do *arteria pulmonalis* pravděpodobně dostává přes *aorta dorsalis lateralis*. Z *arteria pulmonalis* odstupuje jedna nebo dvě cévy ke kraniálnímu hrotu plic a větev, která zásobuje dorsální stranu hltanu a jícnu – *arteria pharyngea* (viz dále). Z *arteria pulmonalis* vzniká i céva, která prochází po dorsální straně aortálních oblouků, pak se vynořuje na dorsální stranu těla a zásobuje dorsální velum žaberního koše (viz obr 11). Toto velum má podle mého názoru dýchací funkci stejně jako dutina hltanu, i když se z něj krev odvádí do žilního

systému (viz strana 10). Dále *arteria pulmonalis* pokračuje na laterální straně plic a vznikají z ní kapiláry plicních váčků, končí až na kaudálním konci plic. Větve *arteria pulmonalis* pravděpodobně zásobují orgány, které mají dýchací funkci (Delsol a Flatin, 1972)

Jak již bylo zmíněno, v průběhu metamorfózy se redukuje krátký ale silný *ductus Botalli*. Krev se do *arteria pulmonalis* začíná dostávat zvětšeným VI. aortálním obloukem. Díky zániku *ductus Botalli* se VI. aortální oblouk narovná a jde laterálně po ventrální straně těla. *Arteria pulmonalis* a s ní i *arteria cutanea* se tak dostanou k ventro-laterálnímu okraji těla. Plíce se lehce pootočí a mohou dále růst do šířky. Zánik *ductus Botalli* tak pravděpodobně umožní i větší rozvoj plic, který je limitován laterálně procházející *arteria pulmonalis*. Přerušení *ductus Botalli* je tak podle mého názoru nezbytné pro další růst plic. S růstem plic se prodlužuje i *arteria pulmonalis* a zvětšuje se i její průměr.

Jiná je situace u *Xenopus*, kde už od stádia 35 N/F získává *arteria pulmonalis* všechnu krev via VI. aortální oblouk, protože *ductus Botalli* je již redukován (viz výše) (Millard, 1945). Witschi (1956) dokonce popisuje *arteria pulmonalis* jako větev VII. aortálního oblouku, který má být spojen s VI. aortálním obloukem. Posuzuje *arteria pulmonalis* jako aferentní větev, plicní kapiláry jako odvozené z žaberních kapilár a *vena pulmonalis* jako eferentní větev VII. aortálního oblouku. Tato teorie je zajímavá, ale na její ověření by bylo nutné podrobně prostudovat embryonální vývoj. Většina prací se ale drží představy, že *arteria pulmonalis* je větví VI. aortálního oblouku, protože VII. aortální oblouk dosud nikdo v ontogenezi neprokázal. (Viz obr. 71.)

**Arteria cutanea** vzniká u larev *Pelobates* jako větev VI. aortálního oblouku, u *arteria pulmonalis*, ale už v úseku *ductus Botalli*. Dělí se na anteriorní a posteriorní větev a postupně se zvětšuje a prodlužuje. Celkově je tenčí než *arteria pulmonalis*. V larválních stádiích *Pelobates* se *arteria cutanea* větví do primární sítě kapilár, která je vytvořena nad škárrou a umožňuje pulci výměnu plynů s okolím (viz dále).

Po redukcii *ductus Botalli* u *Pelobates* odstupuje *arteria cutanea* rostrálně z VI. aortálního oblouku a anastomózuje s *arteria palatina posterior*. Pak se *arteria cutanea* kaudálně stáčí a pokračuje po laterální straně těla. Szarski (1937) u dospělců *Pelobates* anastomózy mezi *arteria cutanea* a *arteria palatina posterior* nenašel. Tuto anastomózu zaznamenal pouze u dospělců *Rana* a *Bufo*. Během metamorfózy začíná z *arteria cu-*

*tanea* vzniká sekundární kapilární síť pod škárrou a primární kapilární síť mezi škárrou a epidermis postupně zaniká. U stádia 61 N/F je patrné zanikání povrchové kapilární pleteně na sekundární hlubší kapilární síti dospělce. Ve stádiu 62 N/F je primární kapilární síť vytvořena jen ojediněle (viz obr 56). Sekundární kapilární síť také tvoří anastomózy s podkožní pletení žil (předávání tepla nebo výměna látek). Stejný vývoj kapilár kůže pozorovala i De Saint-Aubainová (1982), na rozdíl od Strawinski (1956), který zjistil, že druhotná kapilární síť je mezi škárrou a epidermis, a až pod škárrou je primární kapilární síť. U *Xenopus* vzniká *arteria cutanea* z *arteria pulmonalis*, ale až během metamorfózy (Millard, 1945). U *Leiopelma hochstetteri* je *arteria cutanea* stejně silná jako *arteria pulmonalis* (Elsie a Stephenson, 1947). *Arteria cutanea* může také u různých druhů vznikat z jiných aortálních oblouků. U *Pipa americana* je *arteria cutanea* větví IV. aortálního oblouku (Klinckowström, 1894). Delsol a Flatin (1972) zjistili *arteria cutanea* jako větev V. aortálního oblouku. U jednoho exempláře *Pelobates* vznikala *arteria cutanea* z V. aortálního oblouku.

U ocasatých během metamorfózy nevzniká druhotná kapilární pleteň, pouze roste hustota kapilár. Řidší kapilární síť žab je tedy odvozenějším znakem.

**Arteria pharyngea** vzniká u *Pelobates* už v larválních stádiích jako větev *arteria pulmonalis*, poté běží rostrálně a zásobuje dorsální stranu hltanu. Její průběh se během metamorfózy nemění. U *Pelobates* větve *arteria pharyngea* anastomózuje s *arteria occipito-vertebralis*. Podle Marshalla (1951) anastomózuje *arteria pharyngea* s *arteria palatina posterior*, *arteria carotis interna* a s *arteria occipito-vertebralis*. Větev k hltanu z VI. aortálního oblouku dospělce zjistil i Klinckowström (1894). Protože je *arteria pharyngea* větví VI. aortálního oblouku a její větve jsou spojeny s cévami, které vedou krev do hlavy, je pravděpodobné, že *arteria pharyngea* přivádí krev k okysličení do ústní dutiny (Marshall, 1951). U dospělce *Bufo* je ale *arteria pharyngea* větví IV. aortálního oblouku. Mezi IV. aortálním obloukem a odstupem *arteria pharyngea* je vytvořena chlopeň. Chlopeň pravděpodobně pouští spíše odkysličenou krev do *arteria pharyngea*, která u dospělce zásobuje kapiláry dutiny ústní (společně s *arteria cutanea*) (Suchard, 1902). Někteří autoři popisují i *arteria laryngea* z VI. aortálního oblouku, která jde k hrtanu a k hltanu. O dýchací funkci hrtanu se u žab nezmiňuje nikdo. Jen u *Typhlonectes compressicauda* (Gymnophiona) má dýchací funkci také trachea (Exbrayat, ústní sdělení). Pravděpodobně se ale jedná o *arteria pharyngea*, jen jinak nazvanou. *Arteria pharyngea* není vytvořena u ocasatých obojživelníků (Marshall, 1951).



### 5.1.7 Aorta dorsalis lateralis

*Aorta dorsalis lateralis* začíná u larev *Pelobates* v místě napojení III. aortálního oblouku a odstupu *arteria carotis interna*, která je považována za její kraniální pokračování. Jde kaudálně a postupně se na ní napojují všechny aortální oblouky. Dále z *aorta dorsalis lateralis* odstupuje *arteria occipito-vertebralis* a za ní *arteria subclavia* (viz obr 18). Z *aorta dorsalis lateralis* také vzniká *arteria palato-nasalis*, která nebyla dosud u žab popsána. Je to dlouhá a tenká céva, která jde rostrálním směrem. *Arteria palato-nasalis* vysílá větev k oku a končí v nozdrách (viz dále). Z *aorta dorsalis lateralis* odstupuje i *arteria oesophagea* k hltanu, která je vytvořena také u *Leiopelma* (Elsie a Stephenson, 1947). Začátky výše zmíněných arterií jsou nekonstantní a mohou být od sebe různě daleko nebo i vznikat v jiném pořadí. Pak následuje úsek, ze kterého se žádné cévy neoddělují. Poté splývají *aortae dorsales laterales* do nepárové *aorta dorsalis*. V tomto místě také odstupuje *arteria coeliaco-mesenterica* ke střevu. Dále se z *aorta dorsalis* oddělují cévy k ledvinám, střevu, gonádám a zadním končetinám. Moje pozorování je v souladu s Delsol a Flatin (1972).

Během metamorfózy se redukuje *ductus caroticus* (úsek *aorta dorsalis* mezi napojením III. a IV. aortálního oblouku), tím se III. aortální oblouk osamostatní. IV. aortální oblouk zůstává napojen na *aorta dorsalis lateralis*, která se stává jeho plynulým pokračováním. V. a VI. aortální oblouk také ztratí spojení s *aorta dorsalis lateralis* (viz výše). (Viz obr 62.) *Aortae dorsales laterales* jsou během metamorfózy tlačeny vyvíjejícími se plicemi mediálně. Proto jsou v pokročilejších stádiích *aortae dorsales laterales* blíže u sebe. Zajímavý je vznik *arteriae iliacaе* během metamorfózy, přestože přímo s tématem diplomové práce nesouvisí, tak ho uvádím. Z *aorta dorsalis* se ventrálně oddělí společný kmen, který se pak větví na *arteriae iliacaе* do každé končetiny. Během metamorfózy se společný kmen prodlužuje a *aorta dorsalis* zkracuje. Proto je po metamorfóze situace v této oblasti následující: Na *aorta dorsalis* plynule a bez možnosti rozlišení navazuje na společný kmen a z něj se větví *arteriae iliacaе* do končetin. Stejnou situaci zjistili Nieuwkoop a Faber (1956) u *Xenopus laevis*.

U dospělých ocasatých obojživelníků je *aorta dorsalis lateralis* vytvořena stejně jako u žab. U některých druhů splývají *aortae dorsales laterales* hned jak se k sobě přiblíží (*Siren*, *Ambystoma* a *Plethodon*). U *Necturus*, *Amphiuma* a *Triturus* splývají podobně jako u žab až za úrovní srdce. U ocasatých se z *aorta dorsalis* odděluje společná céva, která se v mediální rovině dělí na anteriorní *arteria palato-nasalis*, která pokračuje

po patře a na posteriorní *arteria vertebralis*. *Arteriae vertebrales* z každé poloviny těla jdou vedle sebe, zásobují míchu a na rozdíl od žab spolu nesplývají. Další větví *aorta dorsalis* je *arteria subclavia* do předních končetin (Darnell, 1949).

U *Typhlonectes* jsou *aortae dorsales laterales* nejsymetričtěji vytvořeny v raném embryonálním stádiu. S postupujícím vývojem se pravá *aorta dorsalis lateralis* posouvá na levou stranu těla, pravděpodobně v důsledku rozvoje plic na pravé straně. U dospělých výše zmiňovaných červorů jsou *aortae dorsales laterales* dobře vytvořené a spojují se do nepárové *aorta dorsalis* pod srdcem (vlastní pozorování). *Herpele* má zachovanou jen pravou *aorta dorsalis lateralis* (Ramaswami, 1944). Obdobně jako z předcházejících aortálních oblouků ani z *aorta dorsalis lateralis* nevznikají stejné cévy jako u ostatních žab a ocasatých obojživelníků. I tak je *aorta dorsalis* hned po III. aortálním oblouku nejméně redukovanou cévou u červorů.

Lepidosiren (Dipnoi) má párové kořeny *aorta dorsalis* vytvořené jen v raných larválních stádiích a s postupujícím vývojem se zkracují. U dospělé se všechny aortální oblouky napojují rovnou na nepárovou *aorta dorsalis*. Situace podobná pulcům žab je tedy jen v larválním vývoji. Z *aorta dorsalis* po vstupu VI. aortálního oblouku odstupuje *arteria pulmonalis* a *arteria occipito-vertebralis*. Dále začínají z *aorta dorsalis* vznikat cévy k dorsálním svalům, které u žab již chybí. Z *aorta dorsalis* vznikají i další cévy k orgánům břišní dutiny (Robertson, 1914). U *Sphenodon* (Reptilia) vznikají podobně jako u žab větve k jícnu, do předních končetin a k orgánům břišní dutiny (O'Donoghue, 1921).

**Arteria subclavia** vzniká z *aorta dorsalis lateralis* a zásobuje krví přední končetinu. Je vytvořena už u larev *Pelobates* od stádia 50 N/F. U těchto larev se ještě přední končetina vyvíjí pod kůží těla. Nejvíce se *arteria subclavia* vyvíjí během metamorfózy společně s přední končetinou a prodlužuje se hlavně do délky. V posledních stádiích metamorfózy z ní odstupuje *arteria axillaris*, která jde kaudálně a až na bok a zásobuje okolní svalstvo. Větev k míše jsem u *Pelobates* nezaznamenala. *Arteria axillaris* je ve své proximální části zvlněná a stejně jako *arteria ophthalmica* (viz výše) tím pravděpodobně kompenzuje růst a pohyby přední končetiny. U *Xenopus* se *arteria subclavia* odděluje jako větev *arteria occipito-vertebralis* (Nieuwkoop a Faber, 1956). U *Leiopelma hochstetteri* z *arteria subclavia* nevzniká *arteria axillaris* jako u *Rana*. U jednoho exempláře v metamorfóze jsem zjistila, že *arteria subclavia* byla tvořena

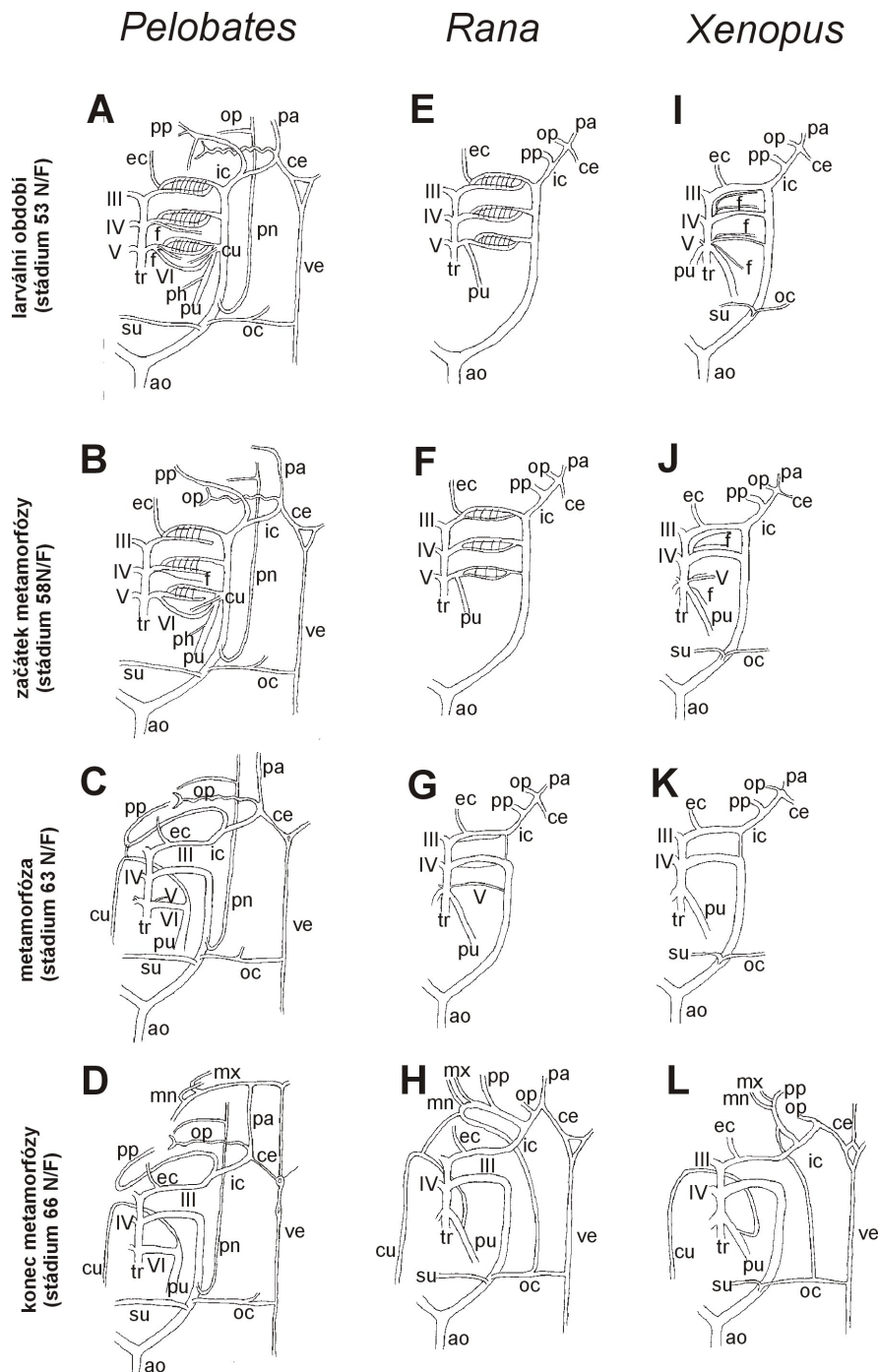
dvěma cévami, které se zase spojovaly do jedné *arteria subclavia* (viz obr. 46).

**Arteria occipito-vertebralis** vzniká z *aorta dorsalis lateralis* už v prvních stádiích, které jsem pozorovala (50 N/F). U *Xenopus* vzniká *arteria occipito-vertebralis* ve stádiu 44 N/F (Millard, 1945). *Arteria occipito-vertebralis* zásobuje jednou větví týlní oblast a druhá její větev se napojuje na *arteria vertebralis*. (U jednoho pulce jsem našla i samostatný odstup obou větví přímo z *aorta dorsalis lateralis*.) *Arteria occipito-vertebralis* tak tvoří spojku mezi *aorta dorsalis lateralis* a větvemi *arteria carotis interna*, které zásobují mozek a míchu. *Arteria occipito-vertebralis* tak zaručuje trvalý přívod krve k mozku (viz výše). Během metamorfózy se průběh *arteria occipito-vertebralis* nemění. U *Leiopelma hochstetteri* vzniká *arteria occipito-vertebralis* v oblasti ramene a odstupuje z ní menší větev, která jde k ventrální straně míchy a spojuje se s *arteria cerebralis*. Větší větev ale pokračuje kraniiálně podél dorsální strany páteře až k očnici a ke stropu dutiny ústní. U *Leiopelma* není vytvořena *arteria vertebralis* jako u *Pelobates* (Elsie a Stephenson, 1947).

*Lepidosiren* (Dipnoi) má také vytvořenou cévu, která odpovídá *arteria cerebralis* i *arteria occipito-vertebralis*. Tato céva vzniká z *aorta dorsalis* u napojení VI. aortálního oblouku, pokračuje rostrálně a na bázi mozku splývá do nepárové cévy. Tato céva se ale brzy zase rozdělí a napojí se na *arteria carotis interna*. Její větve se pak stočí kaudálně a jdou vedle sebe míšním kanálem a spojují se s cévami z *aorta dorsalis*.

**Arteria palato-nasalis** nebyla dosud u žab popsána. Pravděpodobně proto, že je to velmi tenká a dlouhá céva. V celé její délce jsem ji zachytila u jednoho pulce ve stádiu 53 N/F, u dvou pulců ve stádiu 58 N/F a u jednoho pulce ve stádiích 59 N/F a 62 N/F. Její začátek jsem zaznamenala u všech studovaných stádií. *Arteria palato-nasalis* ve všech případech odstupuje z dorsální strany *aorta dorsalis lateralis* mezi *arteria pulmonalis* a *arteria occipito-vertebralis*. Pokračuje kaudálně, pak se stáčí mediálně a hned kraniiálně. Výsledně jde v blízkosti mediální roviny. Průběh *arteria palato-nasalis* kopíruje uložení mozku. V úrovni větvení *arteria carotis interna* z ní vzniká tenká větev k anteriornímu okraji očnice, kde se rozpadá do sítě kapilár. Hlavní větev stále pokračuje kraniiálně až se nakonec rozpadá do kapilár epitelu nozder. *Arteria palato-nasalis* je nejvíce dorsálně uložená větší céva, kterou jsem pozorovala. Tuto cévu jsem nazvala podle podobné cévy, která je vytvořena u ocasatých obojživelníků. V dospělosti je u ocasatých obojživelníků vytvořena *arteria palato-nasalis*, která má ale společný

odstup s *arteria vertebralis* (viz výše). U žab je *arteria vertebralis* tvořena splynutím *arteriae cerebrales* a napojení na *aorta dorsalis lateralis* je pomocí *arteria occipito-vertebralis*. Proto u žab odstupuje *arteria palato-nasalis* samostatně a pokračuje jen rostrálním směrem. Je pravděpodobné, že smyčka, kterou *arteria palato-nasalis* vytvoří hned po svém vzniku je pozůstatkem po době, kdy se z ní kaudálním směrem oddělovala *arteria vertebralis*. Na základě průběhu této cévy lze posuzovat systém zásobení mozku a míchy u ocasatých obojživelníků za původnější na rozdíl od žab, jejichž zásobení mozku vykazuje znaky amniot.



**Obrázek 71:** Schematické srovnání vývoje aortálních oblouků *Pelobates fuscus* s *Rana esculenta* a *Xenopus laevis*. Ventrální část vlevo, dorsální strana vpravo.

A-D z vlastního pozorování, E-G podle Delsola a Flatina (1972), H podle Gauppa (1899) a Delsola a Flatina (1972), I-K podle Patersonové (1942), Millardové (1945) a Delsola a Flatina (1972), L podle Patersonové (1942), Millardové (1941 a 1945) a Delsola a Flatina (1972).

III-VI – III. až VI. aortální oblouk, ao – *aorta dorsalis lateralis*, b – vnitřní žábry, ce – *arteria cerebialis*, cu – *arteria cutanea*, ec – *arteria carotis externa*, f – cévy k filtračnímu aparátu, ic – *arteria carotis interna*, mn – *arteria mandibularis*, mx – *arteria maxillaris*, oc – *arteria occipito-vertebralis*, op – *arteria ophthalmica*, pa – *arteria palatina anterior*, ph – *arteria pharyngea*, pn – *arteria palato-nasalis*, pp – *arteria palatina posterior*, pu – *arteria pulmonalis*, su – *arteria subclavia*, tr – *truncus arteriosus*, ve – *arteria vertebralis*.

## 6 ZÁVĚR

### 6.1 Shrnutí výsledků diplomové práce

1. *Arteria carotis externa* je u larev rostrálním pokračováním anteriorní větve aortálního oblouku, a tím i větví *aorta dorsalis lateralis*. *Arteria carotis externa* je tedy původem z *aorta dorsalis* a ne pokračováním *aorta ventralis*.
2. Kapiláry karotidálního labyrintu se vyvíjí až v posledních stádiích metamorfózy (63 N/F) pravděpodobně z eferentních cév žaber. U larev je v místě *glomus caroticum* vytvořeno jen zesílení, ve kterém vzniká posteriorní a anteriorní větev III. aortálního oblouku a *arteria carotis externa*.
3. Céva odstupující z *arteria carotis externa*, která u larev zásobuje ventrální velum, se v dospělosti podílí na zásobení štítné žlázy.
4. Vnitřní žábry jsou u larev zásobeny z posteriorních větví III., IV. a V. aortálního oblouku. Z aortálních oblouků vznikají aferentní cévy, které se větví až do pátého řádu. Krev z žaber je odváděna eferentními cévami, které se větví podobně. Eferentní cévy ústí do anteriorních větví aortálních oblouků. Žábry jsou vytvořeny na ventrální straně aortálních oblouků.
5. Při redukci vnitřních žaber zanikají jejich cévy od svých distálních konců. Zároveň se postupně snižuje počet jejich větví. Ve stádiu 62 N/F se uzavře posteriorní větev, a tak vzniká plynulý aortální oblouk tvořený anteriorní větví.
6. Filtrační aparát je vytvořen jen u larev a je zásoben cévami, které vznikají ze IV. a V. aortálního oblouku. Krev se z filtračního aparátu sbírá do žilního systému. Filtrační aparát je umístěn na dorsální straně aortálních oblouků. Začíná se redukovat od stádia 61 N/F.
7. Z *arteria carotis interna* nejdříve odstupuje *arteria palatina posterior*. *Arteria carotis interna* se dále dělí na *arteria palatina anterior*, *arteria ophthalmica* a *arteria cerebralis*.

8. Z *arteria palatina posterior* odstupuje céva zásobující strop žaberní dutiny (céva nebyla dosud popsána). Dále se odděluje céva k očnici, *arteria hyoidea* a cévy k okolním žaberním svalům.
9. *Arteria palatina anterior i posterior* jsou vytvořeny u larev a přetrvávají i po metamorfóze.
10. *Arteria ophthalmica* je zvlněná, aby lépe kompenzovala pohyby oční koule a růst těla. Kvůli pohybům přední končetiny je podobně zvlněná je *arteria axillaris*.
11. *Arteriae cerebrales* tvoří pod mozkem *arteria vertebralis*, která je napojena pomocí *arteria occipito-vertebralis* na *aorta dorsalis lateralis*. Pod mozkem tak vzniká Willisův okruh, který zaručuje přívod krve k mozku dvěma hlavními cévami. Willisův okruh je vytvořen u Amniot, zatímco u ocasatých obojživelníků vyvinut ještě není.
12. III. aortální oblouk ztrácí ve stádiu 63 N/F napojení na *aorta dorsalis lateralis*. Redukuje se *ductus caroticus*. Příným pokračováním III. aortálního oblouku se stává *arteria carotis interna*.
13. U larev je III. aortální oblouk hlavním cévním kmenem vedoucím krev do těla. Od stádia 62 N/F se III. aortální oblouk ztenčuje a jeho funkci hlavního cévního kmene přebírá IV. aortální oblouk.
14. V. aortální oblouk se redukuje od stádia 62 N/F kvůli růstu *musculus petrohyoideus posterior*. Redukce začíná od jeho dorsálního konce. Ve stádiu 66 N/F V. aortální oblouk už neexistuje.
15. VI. aortální oblouk vzniká z V. aortálního oblouku a společně s ním se napojuje na *aorta dorsalis lateralis*.
16. VI. aortální oblouk larev většinou není rozdělen na anteriorní a posteriorní větev a vzniká z něj jen několik větví k žábřám.

17. *Ductus Botalli* je u larev velmi krátký. Odstupuje z něj *arteria cutanea*. *Ductus Botalli* zaniká ve stádiu 63 N/F. Zánik *ductus Botalli* souvisí s přechodem na dýchání vzdušného kyslíku, a mimo jiné umožní další rozvoj plic, které jsou laterálně omezované právě *arteria pulmonalis*.

18. Délka *Ductus Botalli* je velmi variabilní. U některých exemplářů i splývá s *aorta dorsalis lateralis*.

19. VI. aortální oblouk má po metamorfóze funkci hlavního cévního kmene do plic.

20. *Arteria pulmonalis* je už společně s plicemi vytvořena ve stádiu 50 N/F. Vznikají z ní *arteria pharyngea* (zásobení dorsální stěny hltanu) a céva, která zásobuje dorsální velum žaberní dutiny. *Arteria cutanea* odstupuje z *Ductus Botalli*. U jednoho exempláře odstupovala z V. aortálního oblouku.

21. Během metamorfózy zaniká primární kapilární síť kůže a pod ní vzniká sekundární kapilární síť dospělé.

22. Plíce jsou tvořeny váčky, které se postupně zvětšují a plní vzduchem. Každý váček je zásoben jednou přívodní cévou, která se v jeho stěně větví do sítě kapilár.

23. *Arteria subclavia* je vytvořena u pulců už ve stádiu 50 N/F, kdy přední končetina není na povrchu těla ještě vůbec patrná.

24. *Aorta dorsalis lateralis* je ze stran utlačována rozvíjejícími se plicemi. Proto se v průběhu metamorfózy přibližuje více k mediální rovině.

25. *Arteria palato-nasalis* je u žab popsána poprvé. Odstupuje z *aorta dorsalis lateralis*, jde kraniálně na dorsální straně těla podél mozkovny, kde z ní odstupuje větev k oku, a končí v nozdřích. Homologická céva je vytvořena u ocasatých obojživelníků, kteří ale mají jinak uspořádané cévní zásobení hlavy.



**26.** Žáby představují mezistupeň mezi původnějším uspořádáním hlavových cév ocatých obojživelníků (např. *arteria palato-nasalis*) a odvozenějším cévním systémem Amniot (např. vytvoření Willisova okruhu).

## 7 LITERATURA

- Aichhorn, H.; Lametschwandtner, A.**, 1996. Vascular regression during the amphibian metamorphosis – a scanning electron microscope study of vascular corrosion cast of the ventral velum in tadpoles of *Xenopus laevis* Daudin. *Scanning*, 18: 447-455.
- Atkinson, B. G.; Just, J. J.**, 1975. Biochemical and histological changes in the respiratory system of *Rana catesbeiana* larvae during normal and induced metamorphosis. *Dev. Biol.*, 45: 151-165.
- Baker, C. L.**, 1949. The comparative anatomy of the aortic arches of the urodeles and their relation to respiration and degree of metamorphosis. *J. Tennessee Acad. Sci.*, 24: 12-40.
- Bartel, H.; Lametschwandtner, A.**, 2000. Intussusceptive microvasculat growth in the lung of larval *Xenopus laevis*. A light microscope, transmission electron microscope and SEM study of microvascular corrosion cast. *Anat. Embryol.*, 202: 55-66.
- Bruner, H. L.**, 1914. The Mechanism of Pulmonary respiration in Amphibians with gill clefts. *Morphol. Jahrb.*, 48: 63-82
- Bruner, H. S.**, 1900. On the heart of lungless salamandres. *Jour. Morph.*, 16: 323-336.
- Burggren, W. W.; Doyle, M.**, 1986. Ontogeny of regulation of gill and lung ventilation in the bullfrog (*Rana catesbeiana*). *Respir. physiol.*, 66: 279-291.
- Burggren, W. W.; West, N. H.**, 1982. Changing respiratory importance of gills, lungs and skin during metamorphosis in the bull frog (*Rana catesbeiana*). *Resp. physiol.*, 47: 151-164.
- Burggren, W. W.; Pinder, A. W.**, 1991. Ontogeny of cardiovascular and respiratory physiology in lower vertebrates. *Annu. Rev. Physiol.*, 53: 107-735.
- Burggren, W. W.**, 1984. Transitions of respiratory processes during amphibian metamorphosis: from egg to adult; Respiration and metabolism in embryonic vertebrates. *R. S. Seymour, The Hague, Nijhoff*, 31-53.
- Darnell, R. M. Jr.**, 1949. Aortic arches and associated arteries of caudate Amphibia. *Copeia*, 1949: 18-31.
- De Graaf, A. R.**, 1957. Investigation into the distribution of the blood in the heart and aortic arches of *Xenopus laevis*. *J. Exp. Biol.*, 34: 143-172.
- De Saint-Aubain, M. L.**, 1982. The morphology of amphibian skin vascularization before and after matamorposis. *Zoomorphology*, 100: 55-63.
- De Saint-Aubain, M. L.**, 1985. Blood flow patterns of the respiratory system in larval and adult amphibian: Functional morphology and phylogenetic significance. *Zeit. Zool. Syst. Evol.-forsch.*, 23: 229-240.
- Delsol, M.; Flatin, J.**, 1972. Anatomie du systeme vasculaire des tetards de batraciens. *Paris: Lib. Facult. Sci.*, 1-63.

- Eales, N.**, 1949. Persistent fifth arterial arch in the frog. *Nature, GB*, 165(4147): 648.
- Elsie, M., Stephenson, N. G.**, 1947. On the circulatory system of *Leiopelma hochstetteri* with particular references to the posterior cardinal vein and to the blood-vessels of the kidneys. *Trans. R. Soc. N. Z.*, 76: 492-503.
- Farrel, A. P.**, 1997. Evolution of cardiovascular systems: Insights into ontogeny, Molecules to organisms. Buggren, W. W.; Keller, B. B., *Cambridge Univ. Press.*, 101-113.
- Feder, M. E.**, 1984. Consequences of aerial respiration for amphibian larvae, Respiration and metabolism of embryonic vertebrate. Seymour, R. S., *Dordrecht: Dr. W. Junk*, 71-86.
- Field, H. H.**, 1893. Sur la circulation embryonnaire dans la tete chez l'Axolotl. *Anat. Anz.*, 8: 634-638.
- Figge, F. H. J.**, 1934. The effect of ligation of the pulmonary arch on Amphibian metamorphosis. *Physiol. Zool.*, 7:149-177.
- Fox, H.**, 1956. The study of the development of the head and pharynx of the larval urodele *Hynobius* and its bearing on the evolution of the vertebrate head. *Phil. Trans. R. Soc.*, 242: 151-205.
- Fox, H.**, 1963. Prootic arteries of larvae of Dipnoi and Amphibia. *Acta Zool.*, 44: 1-16.
- Frechkop, S.**, 1955. Le cour de la grenouille et l'origine du cercle double de la circulation sanguine. *Bull. Inst. Roy. Scien. Natur. De Belgique*, 31(47): 1-23.
- Gaupp, E.**, 1896. A. Echer's und R. Wierdesheim's Anatomie des Frosches. *Braunschweig: Vieweg und Sohn.* 285-317
- Gradwell, N.**, 1969. The respiratory importance of the vascularization of the tadpole operculum in *Rana catesbeiana*. *Canadian J. Zool.*, 47: 1239-1243.
- Grandwell, N.**, 1972. Gill irrigation in *Rana catesbeiana*, I. On the anatomical basis. *Can. J. Zool.*, 59: 501-521.
- Houndry, J.**, 1974. Etude des branchies internes puis leur regression au moment de la metamorphose, chez larve de *Discoglossus pictus* (OTTH), Amphibien, Anure. *J. Microsc.*, 20: 165-182.
- Infantino, R. L. Jr.**, 1989. Ontogeny of gill and lung ventilatory responses to oxygen and CO<sub>2</sub> in the bullfrog (*Rana catesbeiana*). *American Zool.*, 29: 57 (abstrakt).
- Ishii, K.; Honda, K.; Ishii, K.**, 1966. The function of carotid labyrinth in the toad. *Tohoku J. Exp. Med.*, 88: 103-116.
- Just, J. J.; Gatz, R. N.; Crawford, E. C.**, 1973. Changes in the respiratory functions during metamorphosis of the bullfrog (*Rana catesbeiana*). *Resp. physiol.*, 17: 276-282.
- Kato, S.; Kurihara, K.**, 1989. The blood vascular architecture of the salamander external gill: A scanning microscopic study of corrosion cast. *Okajimas Folia Anat. Jpn.*, 66(4): 171-194.

- Kellicott, W. E.**, 1915. The development of the vascular and respiratory system of *Ceratodus*. *Mem. N. Y. Acad. Sci.*, 2(4): 135-249.
- Klinckowström, A. V.**, 1894. Zur Anatomie der Pipa Americana. 3. Gefäßsystem und ebentane symphysähe. *Zool. Jahrb. Abt. Ont.*, 7: 647-666.
- Klitgaard, T.**, 1978. Morphology and histology of the heart of the Australian lungfish *Neoceratodus forsteri* (Krefft). *Acta zool. Stockholm*, 59: 187-198.
- Kusakabe, T.**, 1992. Ultrastructural characteristic of glomus cells in the external carotid artery during the larval development and metamorphosis in bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Anat. Rec.*, 233: 461-466.
- Lametschwandtner, A.; Aharinejad, S.**, 1997. Scanning electron microscopy / Corrosion casting technique in biological and medical research. State of the art and perspectives. Recent advances in microscopy of cells, Motta, P. M., *Antonio Delfino Editore Rome*, 51-57.
- Lametschwandtner, A.; Lametschwandtner, U.; Weiger, T.**, 1990. Scanning electron microscopy of vascular corrosion cast - technique and applications - updated review. *Scanning microscopy*, 4(4): 889-941.
- Lametschwandtner, A.; Miodonski, A.; Simonsberger, P.**, 1980. On the prevention of specimen charging in scanning electron microscopy of vascular corrosion cast by attaching conductive bridges. *Microscopie*, 36: 270-273.
- Lanot, R.**, 1962. Evolution des arcs arteriels posterieurs au cours de la metamorphose chez la grenouille rousse (*Rana temporaria*). *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 96: 703-722.
- Løvtrup, S.; Pigon, A.**, 1969. Observation on the gill development in frog. *Ann. Embryol. Morphol.*, 2: 3-13.
- Magnin, E.**, 1959. Anatomie du tetard d'*Alytes obstetricans* Laur. *Act. Soc. Linn. Bordeaux*, 98: 1-60.
- Malvin, G. M.**, 1988. Gill structure and function amphibian larvae. Comparative pulmonary physiology: current concepts, Wood, S. C., *New York: Marcel Dekker*, 121-151.
- Marshall, A. M.**, 1951. The Frog: an introduction to anatomy, histology and embryology. *MacMillan London*, 22-139.
- Maurer, F.**, 1888. Die Kiemen und ihre Gefäße bei Anuren und Urodelen Amphibien und Umbildungen der beiden ersten Arterienbogen bei Teleostiern. *Gegenbaurs Morphol. Jahrb.*, 14: 175-222.
- McIndoe, R.**, 1984b. Functional morphology of gills in larval amphibians. Respiration and metabolism of embryonic vertebrate, Senyournour, R. S., *Dordrecht: Dr. W. Junk*, 55-69.
- McIndoe, R.; Smith, D. G.**, 1984a. Functional anatomy of the internal gills of the tadpole *Litoria ewigni* (Anura: Hylidae). *Zoomorphology*, 104: 280-291.

- Mc Mullen, E. C.**, 1938. The morphology of the aortic arches in four genera of plethodontid salamanders. *J. Morph.*, 62: 559-597.
- McDiarmid, R. W.; Altig R.**, 2000. Research, materials and Technique. Tadpoles – the biology of anuran larvae, McDiarmid, R. W.; Altig R., *The University of Chicago Press*, 7-23.
- Millard, N.**, 1941. The vascular anatomy of *Xenopus laevis* (Daudin). *Roy. Soc. S. Afr.*, 28(5): 217-234.
- Millard, N.**, 1942. Abnormalities and variations in the vascular system of *Xenopus laevis* (Daudin). *Trans. Roy. Soc. S. Africa.*, 29: 9-28.
- Millard, N.**, 1945. The development of the arterial system of *Xenopus laevis*, including experiments on the destruction of the larval aortic arches. *Roy. Soc. S. Af.*, 30: 217-234.
- Murakami, T.**, 1971. Application of the scanning electron microscope to the study of fine distribution of blood vessels. *Arch. Histol. Jp.*, 32: 445-454.
- Nieuwkoop, P. D.; Faber, J.**, 1956. Normal table of *Xenopus laevis* (Daudin): A systematical and chronological survey of the developpement from the fertilized egg till the end of the metamorphosis, *North-Holland, Amsterdam*, 121-129.
- Nikitin, B.**, 1925. Some particularities in the development of the vascular system of *Xenopus laevis*. *Bull. Soc. Nat. Moscou.*, 34: 286-308.
- O'Donoghue, C. H.**, 1921. The blood vascular system of the Tuara – *Sphenodon punctuatus*. *Phil. Trans.*, 210(B): 175-252.
- O'Donoghue, C. H.**, 1931. Abnormalities in the blood vascular system of the Anura. *Trans. Roy. Soc. Edin.*, 57: 179-224.
- Oliver, K. K.**, 1909. The structure of the truncus arteriosus in species of the genera *Hyla*, *Limnodynastes*, *Chiroleptes*, *Heleioporus*, *Pseudophryne* and *Notaden*. *Proc. Roy. Soc. Victoria*, 22(2): 198-208
- Orlando, K.; Pinder, A. W.**, 1995. Larval cardiorespiratory ontogeny and allometry in *Xenopus laevis*. *Physiol. Zool.*, 68: 63-75.
- Packard, G. C.**, 1976. Devonian amphibians: Did they excrete carbon dioxide via skin, gills or lungs? *Evolution*, 30: 270-280.
- Paterson, N. F.**, 1942. The anterior blood vessels of *Xenopus laevis*. *S. Af. J. Sci.*, 38: 279-291.
- Pronych, S.; Wassersug, R.**, 1994. Lung use and development in *Xenopus laevis* tadpoles. *Canadian J. Zool.*, 72: 738-743.
- Ramaswami, L. S.**, 1944. An account of the heart and associated vessels in some genera of Apoda (Amphibia). *Proc. Zool. Soc.*, 114(1,2): 117-139.
- Robertson, J. I.**, 1914. The development of the heart and vascular system of *Lepidosiren paradoxa*. *Quart. J. Micr. Sci.*, 59: 53-132.

- Romer, A. S.; Parsons, T. S.**, 1977. The vertebrate body. *W. B. Saunders company, Philadelphia*.
- Savage, R. M.**, 1952. Ecological, physiological and anatomical observations of some species of anuran tadpoles. *Proc. Zool. Soc. London*, 122: 467-514.
- Savage, R. M.**, 1955. The ingestive, digestive and respiratory system of the microhylid tadpole, *Hypopachus aquae*. *Copeia*, 1955: 120-127.
- Schumway, W.; Olson, S. M.; Kugler, O. E.**, 1930. Origin of the aortic arches in Amphibia. *Anat. Rec.*, 47: 322 (abstract).
- Simons, J. R.**, 1959. The distribution of the blood from the heart in some amphibians. *Proc. Zool. Soc. London*, 132: 51-64.
- Strawinsky, S.**, 1956. Vascularization of respiratory surfaces in ontogeny of the edible frog, *Rana esculenta*. *Zool. Poloniae*, 7: 327-365.
- Suchard, E.**, 1902. Structure du bulbe du coeur, du tronc arteriel et des vaisseaux qui portent de ce tronc chez quelques Batraciens. *Arch. Anat. Micr.*, 5: 457-484.
- Szarski, H.**, 1937. The blood vessels of the thymus gland in some of the Salientia. *Bull. Acad. Pol. Sc. Lett.*, B2: 139-149.
- Szarski, H.**, 1947. On the blood-vascular system of the Salientia. *Bull. Acad. Pol. Sc. Lett.*, B2: 305-315.
- Szarski, H.**, 1955. La vascularization des surfaces respiratoires chez les Amphibiens. *C. R. Assoc. Anatom.*, 42: 1267-1273.
- Terhal, H. J. J.**, 1941. On the heart and arterial arches of *Salamandra maculosa* Laur. and *Ambystoma mexicanum*, show during metamorphosis. *These - Zoological Laboratory of the Government University Leyden.*, 1-93.
- Thomas, E. I.**, 1972. Structure of the heart in the tadpole larvae of *Rana tigrina* Daudin. *Ann. Zool. Agra.*, 8: 41-50.
- Turner, S. C.**, 1967. A comparative account of the development of the heart of the newt and frog. *Act. Zool. Stockholm*, 48: 43-57.
- Vandervael, F.**, 1933. Recherches sur la mecanisme de la circulation de sang dans le coeur des Amphibiens Anoures. *Arch. Biol.*, 44(3): 577.
- VanIngen, H. C.**, 1958. Les caracteres microscopiques de l'obliteration du canal arteriel du Botal. *C. R. Ass. Anat.*, 100: 923-929.
- Weisz, P. B.**, 1945. The development and morphology of the larva of the south african clawed toad, *Xenopus laevis*. *J. morph.*, 77: 23-45.
- Witschi, E.**, 1956. Integration of larval organs. Development of vertebrates, Witschi, E., *Philadelphia: W. B. Saunders*, 115-137.
- Woldt, M.**, 1897. The pulmonary arch of lungless salamanders. *Proc. Indiana Acad. Sci.*, 1897: 206.