

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA UNIVERZITY KARLOVY
katedra zoologie

Hana Ročková

Morfogeneze pletence pánevního a urostylu žab

Vedoucí diplomové práce: Doc. RNDr. Ivan Horáček, CSc.
Konzultant: Doc. RNDr. Zbyněk Roček, DrSc.

Poděkování

Úvodem bych ráda poděkovala vedoucímu diplomové práce doc. RNDr. Ivanu Horáčkovi, CSc. a školiteli doc. RNDr. Zbyňku Ročkovi, DrSc. za vedení diplomové práce a poskytnutí cenných rad. Za pomoc při sběru a poskytnutí použitého materiálu děkuji Mgr. Jiřímu Brúnovi a Mgr. Lence Sedláčkové, oběma z PřF MU v Brně, Mgr. Pavle Havelkové z Biologické fakulty JU v Českých Budějovicích, Mgr. Davidu Fišerovi z muzea v Příbrami, Mgr. Karlu Královcovi a Mgr. Janu Duškovi, oběma z PřF UK v Praze, a Mgr. Borisu Ekrtovi z paleontologického oddělení Národního muzea v Praze.

Poděkování za pomoc při práci v laboratoři patří Mgr. Jorze Rudolfové, Haně Majorové. Mgr. Martinu Kuntdrátovi a Mgr. Josefu Hotovému děkuji za poskytnutí chemikálií a literatury.

Zvláštní dík náleží mojí rodině za podporu a toleranci.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala sama, pouze s použitím uvedené literatury.

OBSAH

1. Úvod	5
2. Materiál metodika	7
3. Výsledky	11
3.1. Morfogeneze pánevní oblasti <i>Discoglossus pictus</i>	11
3.2. Morfogeneze pánevní oblasti <i>Bombina variegata</i>	14
3.3. Morfogeneze pánevní oblasti <i>Bombina bombina</i>	20
3.4. Morfogeneze pánevní oblasti <i>Pelobates fuscus</i>	25
3.5. Morfogeneze pánevní oblasti <i>Xenopus laevis</i>	30
3.6. Morfogeneze pánevní oblasti <i>Bufo bufo</i>	35
3.7. Morfogeneze pánevní oblasti <i>Rana dalmatina</i>	41
3.8. Pánevní oblast různých ontogenetických stádií rodu <i>Palaeobatrachus</i>	45
4. Diskuse	47
4.1. Sacrum a variabilita této struktury	47
4.2. Urostyl a jeho variabilita	54
4.3. Pletenec pánevní	59
4.3.1. Ilium	61
4.3.2. Ischium	66
4.3.3. Pubis	67
5. Závěry	70
6. Seznam literatury	74

1. ÚVOD

Duellman a Truebová (1986) výstižně popsali skelet obojživelníků jako rigidní a zároveň flexibilní strukturu, která vyztučuje tělo, a zároveň umožňuje složitý pohyb.

Největší pohybová variabilita mezi obojživelníky se bezesporu vyvinula u žab a umožnila jim osídlit rozmanité typy prostředí. Zástupci Anura se pohybují plaváním, lezením a skákáním, které je považováno za nejodvozenější způsob lokomoce obojživelníků. Dále se u nich objevují i jiné schopnosti, např. zahrabávání se do substrátu. U žab mají hlavní podíl na těchto schopnostech zadní končetiny, které se pomocí pánevního pletence připojují k axiálnímu skeletu. Proto není divu, že se jednotlivé lokomoční typy žab od sebe liší i morfologií pánevní, sakrální a postsakrální částí kostry.

Pánev, zejména ilium, nese řadu druhově specifických znaků a právě tato struktura je nejčastěji používána při rutinním určování kosterních pozůstatků z vývržků sov nebo z fosilního záznamu (např. Böhme, 1977).

Mnoho prací se zabývá pletencem pánevním u fosilních obojživelníků a jejich předchůdců, jejich autory byli např. Eaton (1959), Hecht (1962), Sanchíz a Młynarski (1979) a dále Panchen a Smithson (1990). Anatomii nejstaršího obojživelníka *Ichthyostega* souhrnně popsal Jarvik (1996). Raným obojživelníkem pocházejícím z karbonských sedimentů je *Crassigyrinus scoticus*; jeho skeletem se zabývali Panchen a Smithson (1990). Labyrinthodontní obojživelníky z raného karbonu až střední jury studoval Wood a kol. (1985, z Warenové a Snella, 1991). Madagaskarský *Triadobatrachus massinoti* ze skupiny Proanura je fosilní obojživelník z triasu zmiňovaný např. Hechtem (1962, pod jménem *Protobatrachus*), Ragem a Ročkem (1989) a nejspíše tvoří mezičlánek mezi primitivními obojživelníky a žábami (Roček a Rage, 2000, z Heatwola a Carrolla, 2000).

První skutečnou žabu, *Prosalirus bitis*, studovali Shubin a Jenkins (1995) a Wakeová (1997). Jedinou vymřelou skupinou pravých žab (čeledi Palaeobatrachidae) se zabývali např. Fejérváry (1917), Portis (1922, z Heatwola a Carrolla, 2000) a Špinar (1972).

Kromě toho řada autorů studovala fosilní zástupce recentních čeledí. Jsou to například Fejérváry (1917), Noble (1924), Zwifel (1956), Hecht (1970), Sokol (1975), Baézová (1981, 1996), Böhme a kol. (1982), Baézová a Basso (1996), Bézová a Truebová (1997), Baézová a Rage (1998), Laucková a Tyler (1999), Bever (2002).

Studiem pánve recentních druhů obojživelníků se mnoho prací nezabývá a pokud ano, charakterizují pouze vnější morfologii (např. Madej, 1964; Michałowski, 1966), lebeční

skelet (např. Stadtmüller, 1936; Sokol, 1977), obecný ontogenetický vývoj axiálního skeletu (např. Shishkin, 1989), měření jednotlivých skeletálních struktur (např. Capula a kol., 1984) či popisují ocasaté obojživelníky (např.: Francisová, 1934).

Jiní autoři používají některých morfologických znaků k tvorbě kladogramů a jako důkazů různých evolučních teorií, např. Hecht (1963) a Kluge a Farris (1969).

Osovou kostru a pletenec pánevní recentních obojživelníků zmiňují ve svých pracích autoři, kteří jsou citováni v dalších kapitolách této práce.

Jak již bylo řečeno na začátku, většinou se lze setkat pouze s popisy definitivního stavu u dospělců. Pokud se někdo zabýval morfogenezí pánve, většinou charakterizoval jen jeden druh nebo několik sobě příbuzných skupin, náležících buď do jedné čeledi nebo čeledí blízce příbuzných. S hodnocením různých kosterních struktur z hlediska funkční morfologie (např. v souvislosti s typem pohybu) se lze v literatuře setkat jen velmi ojediněle.

Cílem této práce je prozkoumat ontogenetické procesy, kterými se formuje pánevní oblast skeletu, urostyl a sacrum a shrnout vývoj jednotlivých struktur u charakteristických představitelů různých lokomočních a ekologických typů.

3. MATERIÁL A METODIKA

Tato kapitola obsahuje výčet použitého materiálu (viz Tab.1) a postup, jakým byl zpracován. Vzhledem k tématu diplomové práce byly studované druhy žab vybírány jakožto charakterističtí reprezentanti určitých lokomočních a ekologických typů.

Xenopus laevis je čistě vodní druh, který se na souši pohybuje stejnými „plavacími“ pohyby jako ve svém přirozeném prostředí. Zástupci rodu *Bombina* jsou žáby zdržující se hlavně ve stojatých vodách a okolí, převážně se pohybují plaváním. Do stejné čeledi Discoglossidae se s kuškami řadí *Discoglossus pictus*, jenž dobře plave, ale i skáče. *Pelobates fuscus* patří k žábám se schopností se pomocí zadních končetin zahrabávat do substrátu. Čeleď Ranidae zahrnuje terestrické druhy žáb, které se pohybují hlavně saltací. Druh *Rana dalmatina* byl vybrán jakožto extrémě dobrý skokan. Poslední studovaný recentní terestrický druh *Bufo bufo* je představitelem žab pohybujících se lezením. Studováno bylo i několik dobře zachovaných pulců fosilní žáby rodu *Palaeobatrachus*, která je ekologickým typem blízkým *Xenopus laevis*.

V této a dalších kapitolách je užito pojmů pulec, subadult a adult. Ve shodě s Nieuwkoopem a Faberem (1967) je pulec jedinec do stádia 66, což je poslední stádium metamorfózy. Subadult navazuje na stádium pulce. Tato fáze trvá do doby pohlavní dospělosti. Za adulta, neboli dospělce, je považován fertilní jedinec.

Latinské pojmenování jednotlivých morfologických struktur je převzato z Gauppa (1896).

ODCHOV

Snůšky druhu *Pelobates fuscus*, *Rana dalmatina*, *Discoglossus pictus* a *Bufo bufo* byly umístěny do terárií, ve kterých tvořila vodní hladina $\frac{3}{4}$ celkové plochy a souš z kamenů, trsů trávy a písku $\frac{1}{4}$.

Po celou dobu odchovu, až po ukončení metamorfózy, byli pulci krmeni rozdrcenými sušenými kopřivami nebo rostlinným krmivem pro akvarijní ryby. Během metamorfózy přecházejí na živočišnou potravu a proto je nutné metamorfovaným subadultům poskytovat drobné bezobratlé, například malé instary cvrčků.

FIXACE

Jedinci byli fixováni, vždy minimálně po třech, ve 4% roztoku formaldehydu a to nejprve v pravidelných intervalech tří až sedmi dnů a později spíše podle viditelných změn ve vnějších morfologických znacích. Změny je možné pozorovat hlavně na vývoji zadních končetin, například v délkovém růstu končetiny či v postupné definici všech prstů.

URČOVÁNÍ STÁDIÍ

Jednotlivá stádia byla určována podle tabulek normálního vývoje druhu *Xenopus laevis* (Nieuwkoop a Faber, 1967). Výhody tohoto klíče před ostatními, například prací Gosnera (1960), spočívají ve větší přehlednosti a podrobnějších popisech jednotlivých struktur. Jsou zde charakterizovány vnější a vnitřní morfologické znaky jednotlivých stádií, přičemž pro zařazení použitých vzorků do jednotlivých fází ontogeneze byly využity pouze vnější morfologické znaky. Avšak vnitřní morfologické znaky, hlavně kosterní, byly také později s literaturou konfrontovány. Vývojové odlišnosti oproti *Xenopus laevis* jsou dané hlavně druhovou variabilitou.

Část materiálu získaná z jiných pracovišť byla již určená a obarvená, jednalo se o druhy *Xenopus laevis*, *Bombina bombina* a *Bombina variegata*, které byly zařazena do vývojových stádií podle Gosnera (1960). Proto je bylo nutné přehodnotit podle převodní tabulky uvedené v práci Truebové a Hankena (1992).

V práci Nieuwkoopa a Fabera (1967) jsou stádia charakterizována, kromě vnějších a vnitřních morfologických znaků, také časovými údaji uvedenými nejprve v hodinách a později ve dnech. Ovšem nejsou popsány podmínky laboratorního odchovu, na kterých rychlost ontogeneze žab, jakožto poikilotermních živočichů, závisí. Jedná se o teplotu prostředí, počet jedinců na určitý objem, výšku vodního sloupce, podíl souše v teráriu a samozřejmě množství dostupné potravy.

BARVENÍ

Materiál byl barven podle upravené metody Wassersuga (1976), jež se zakládá na diferenciálním barvení chrupavky a kosti. Je v ní využito schopnosti vazby alciánové modři na kolagen v chrupavkách a afinity alizarinu k iontům vápníku obsaženým v kostech. Roztokem KOH lze docílit prosvětlení měkkých tkání aniž je porušena základní topografie jednotlivých zkoumaných částí skeletu.

Postup barvení byl následující:

1. Jedince je nutné uchovat ve výše popsaném fixačním roztoku nejméně čtrnáct dní. Po osušení filtračním papírem a operačním zbavení vnitřních orgánů, kůže a očí (u starších stádií), se mohou přemístit do následujícího barvicího roztoku:

alciánová modř15 mg

96 % ethanol80 ml

ledová kyselina octová20 ml

V tomto roztoku byly vzorky ponechány 2 – 3 dny.

2. Dále byly vzorky opět osušeny filtračním papírem a promývaly se minimálně 5 dní v 96% ethanolu.
3. Opět osušené vzorky byly umístěny do maceračního roztoku KOH s malým množstvím barvicího roztoku alizarinu. Koncentraci roztoku KOH a délku macerace bylo nutné přizpůsobit velikosti jedince. Pro malé pulce jsem použila 3-4% roztok a ponechala jsem je v něm 3-5 dní. Žabky potřebují silnější roztok, tedy 6-7% a delší dobu macerace (5-7 dní). Alizarin se přidává v podobě nasyceného roztoku v 96% ethanolu (Jarošová, ústní sdělení). Výsledný macerační roztok přidáním několika kapek roztoku alizarinu nabude fialové až vínově červené barvy.
4. Vzorek, který v roztoku KOH ztratil pigment, má v měkkých tkáních zbytky alizarinu, tedy červené barvy. Ty bylo nutno vymýt vzestupnou glycerinovou řadou čítající roztoky 25, 50, 75 a 100%, v němž jsou nakonec vzorky trvale uchovávány. Tím se zbylé měkké tkáně dokonale prosvětlí. Po převedení vzorků do konečného 100% roztoku glycerínu je možné přidat krystalek fenolu pro trvalé zachování barev.

DOKUMENTACE

Pomocí digitálního fotoaparátu NIKON COOLPIX 950 a binokulárního mikroskopu NIKON SMZ-U byly obarvené exempláře zdokumentovány. Úpravu jednotlivých fotografií byla provedena v programu Adobe Photoshop Limited 6.0 a Corel PHOTO-PAINT 9.

Tabulka 1.

Čeleď	Druh	Zkoumaná stádia	Počet jedinců	Lokalita sběru	Sbíral/la	Uloženo
Discoglossidae	<i>Discoglossus pictus</i>	52 - adult	6	laboratorní odchov	Hana Ročková a Mgr. Jorga Rudolfová	na katedře zoologie PřF UK v Praze
	<i>Bombina variegata</i>	50 - adult	110	Jezeří v okrese Vsetín	Mgr. Lenka Sedláčková, PřF MU Brno, Mgr. Karel Královec, PřF UK Praha	na katedře zoologie PřF UK v Praze
	<i>Bombina bombina</i>	50 - adult	72	slanisko u Nesytu, jezera u Rakvic, Novosedly v okrese Břeclav	Mgr. Lenka Sedláčková, PřF MU Brno	na katedře zoologie PřF UK v Praze
Pipidae	<i>Xenopus laevis</i>	52 - 66	27	laboratorní odchov	Karel Královec, PřF UK Praha	na katedře zoologie PřF UK v Praze
Pelobatidae	<i>Pelobates fuscus</i>	44- 65	112	Příbramsko	Mgr. David Fišer, Muzeum Příbram	na katedře zoologie PřF UK v Praze
Bufonidae	<i>Bufo bufo</i>	50 - 66	95	Trója, Zruč nad Sázavou	doc. RNDr. Zbyněk Roček, DrSc., Mgr. Jan Dušek	na katedře zoologie PřF UK v Praze
Ranidae	<i>Rana dalmatina</i>	47 - 66	130	okolí Českých Budějovic	Mgr. Pavla Havelková, Biologická fakulta JU České Budějovice	na katedře zoologie PřF UK v Praze
†Palaeobatrachidae	† <i>Palaeobatrachus</i> sp.	52	83	Bechlejšovice u Děčína	Prof. Zdeněk V. Špinar	v Národním muzeu v Praze

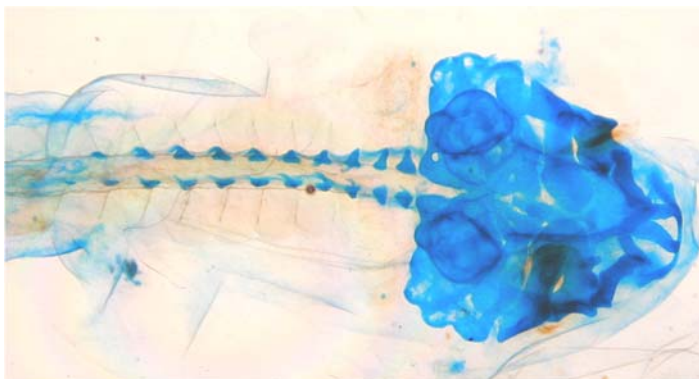
3.VÝSLEDKY

3.1. MORFOGEZE PÁNEVNÍ OBLASTI U *DISCOGLOSSUS PICTUS*

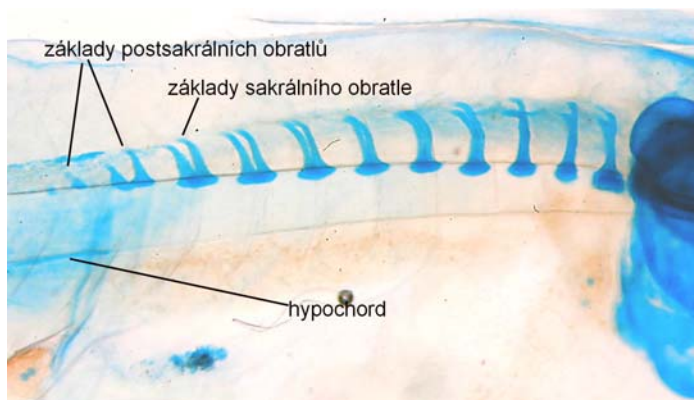
Stádium 52

Je vyvinut základ sakrálního, čili devátého, obratle, v podobě páru chrupavčitých půlměsíčkovitých struktur.

Také se objevuje desátý a jedenáctý pár základů obratlů, ty jsou, na rozdíl od předešlých, pouze v podobě bodových chondrifikací. To znamená, že se vyvíjejí dva postsakrální obratle. Je znatelná i další část urostylu, chrupavčitý hypochord umístěný pod chordou.



Obr. 1: Celkový dorzální pohled na *Discoglossus pictus* ve stádiu 52.

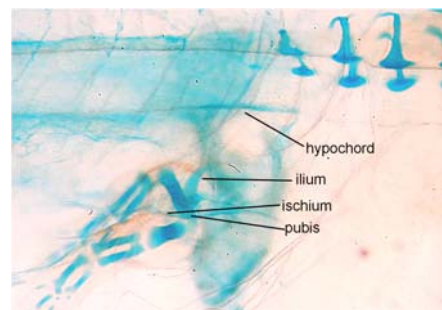


Obr. 2: Postkranální skelet *Discoglossus pictus* ve stádiu 52, z laterálního pohledu (pravá strana). Jsou vidět základy obratlů, hypochordu a zadních končetin.

Stádium 55

Základy sakrálního obratle rostou ventrálně i dorzálně a tak formují budoucí obratlové centrum a neurální oblouk.

V tomto stádiu jsou vyvinuty všechny tři části pletence pánevního, tzn. ilium, ischium a pubis. Tyčkovitá ilia se prodlužují směrem vzhůru k páteři. Ischia a pubes lze nalézt v podobě párových struktur umístěných vedle sebe a pod koncovým oddílem páteře. Ischium a pubis každé strany jsou navzájem spojeny do puboischiadické destičky, která obkružuje ventrolaterálně proximální hlavu femuru a předním koncem se spojuje s dorzálně umístěným iliem.



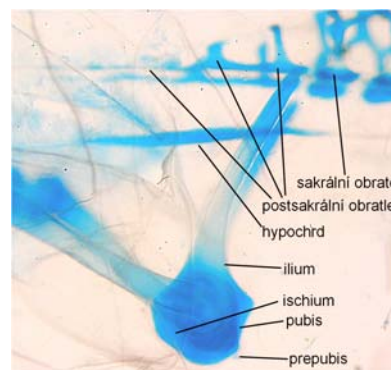
Obr. 3: Pánevní oblast skeletu *Discoglossus pictus* ve stádiu 55, z laterálního pohledu (pravá strana). Přítomny jsou všechny tři elementy pánevního pletence.

Celý chrupavčitý pletenec pánevní začíná rotovat, křídla ilii (*ala ossis ilii*) nejsou kolmé k páteři, zaujímají vůči axiálnímu skeletu trochu šikmou polohu. Ischia ještě nejsou kaudálně spojena s ilii. Obě doposud oddělené poloviny pánevního pletence rostou ventrálně a kaudálně proti sobě.

Stádium 56-57

Obě části sakrálního obratle jsou často výrazně asymetrické a kompletně chrupavčité. Dotváří se centrum a dorzální část neurálního oblouku sakrálního obratle. Na bocích začíná obratel osifikovat. Příčné výběžky se již odlišují od výběžků ostatních obratlů. Jsou výrazně větší a mají téměř eliptický tvar.

Kompletně chrupavčitý desátý obratel má tvar prstýnku, má tedy plně chondrifikované obratlové centrum a neurální oblouk. Po obou stranách začíná osifikovat. Je též ventrálně kloubně spojen se sakrálním obratlem a kaudálně splývá s útvarem tvořeným rudimenty jedenáctého a dvanáctého obratle. Hypochord se svým kraniálním koncem začíná přibližovat k páteři a tak postupně zaškrcuje chordu.



Obr. 4: Pánevní oblast jedince druhu *Discoglossus pictus* ve stádiu 57, z laterálního pohledu (pravá strana).

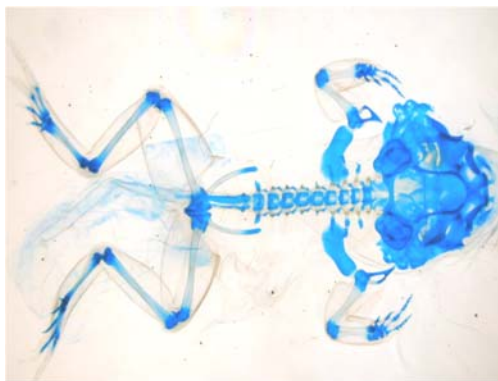
Křídla ilii (*ala ossis ilii*) jsou ze 2/3 osifikovaná a dosahují k ventrální straně páteře. Objevuje se na nich hřeben (*margo dorsalis*). Chrupavčitá ischia se kaudálně přiblížila až k sobě a spojila se. Pubes jsou též chrupavčité a nesou znatelný základ prepubes.

Stádium 57-58

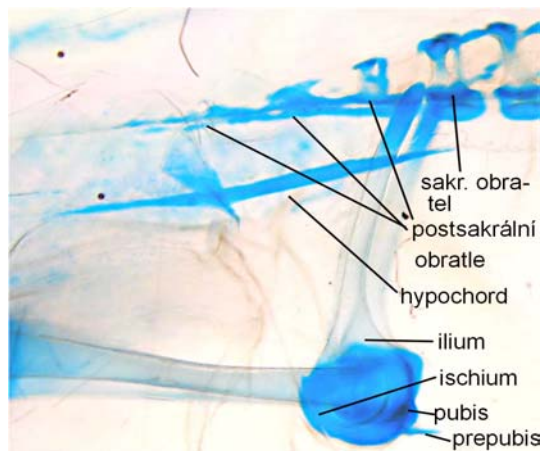
Chrupavčité je pouze centrum, dorzomediální část neurálního oblouku a diapofýzy sakrálního obratle, které mají tvar špičky kopí.

Urostyl je celkově velmi dlouhý, což je pro tento druh charakteristické. Hypochord začíná osifikovat a kraniálním koncem se stále přibližuje k páteři.

Prepubes se zvětšují a pubes se navzájem dostávají do těsné blízkosti. Hřeben ilii (*margo dorsalis*) se prodlužuje v souladu s prodlužováním ilii.



Obr. 5: *Discoglossus pictus* ve stádiu 57-58, z ventrálního pohledu. Modré jsou chrupavčité úseky a světlejší barvu mají již osifikované části.



Obr. 6: Pánevní oblast *Discoglossus pictus* ve stádiu 57-58, z laterálního pohledu. Za povšimnutí stojí základ epipubis prominující dopředu z pubické části pánevního pletence.

Adult

Celé sacrum osifikuje. Příčné výběžky sakrálního obratle mají tvar poměrně úzkého a velmi symetrického vějíře.

Urostyl dokončuje osifikaci dopsud chrupavčitých částí. Desátý obratel nese tyčkovité příčné výběžky. Celý je kloubně připojen k devátému, čili sakrálnímu obratli.

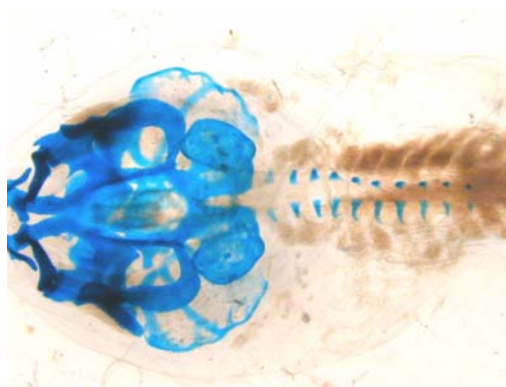
Pánevní pletenec je po dosažení tohoto stádia téměř celý osifikovaný a osifikace stále probíhá. *Ala ossis ilii* jsou téměř rovná a uprostřed zesílená. Výrazná prepubis neosifikuje, stejně jako pubis; obě struktury zůstávají chrupavčité.

3.2. MORFOGENEZE PÁNEVNÍ OBLASTI U *BOMBINA VARIEGATA*

Stádium 51-53

Ve stádiu 51 se poprvé objevují chrupavčité základy neurálních oblouků sakrálního obratle a v dalších stádiích pokračuje jeho chondrifikace. U některých jedinců však nebyl ještě ve stádiu 52 sakrální obratel nalezen.

Chrupavčité základy 10. (tedy prvního ocasního) obratle se vyvíjejí ve stádiu 53. V tomto stádiu se objevují na každé straně pod páteří dvě chrupavčité políčka. Jsou to základy femuru a ilia (základy *ala ossis ilii*). U některých jedinců se femur zakládá dříve než pánevní pletenec a celá zadní končetina se může dostat do velmi pokročilého stádia mnohem dříve, než se objeví základ pletence pánevního.



Obr. 7: *Bombina variegata*, stádium 53, z dorzálního pohledu.

Stádium 54-55

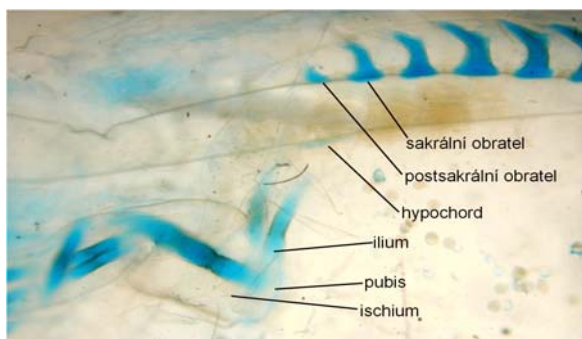
Pokračuje chondrifikace neurálních oblouků sakrálního obratle. Pár půlměsíčitých základů se zvětšuje a roste směrem do stran a dorzálně. Sakrální obratel nabývá z laterálního pohledu tvar trojúhelníku.

Vývoj 10. obratle následuje vývoj sakrálního obratle. Někteří jedinci mají teprve náznak neurálních oblouků desátého obratle, a to buď pouze na jedné straně nebo na obou stranách.

U části pulců se objevují chrupavčité základy neurálních oblouků 11. obratle, ačkoliv tyto jedinci ještě nemají ani náznak pletence pánevního. Na ventrální straně chordy lze rozeznat krátký chrupavčitý, tyčinkovitý hypochord.

Výběžky ilii (*ala ossis ilii*) se ve stádiu 54 z bodové chrupavky rozrůstají do tyčkovitého útvaru, který směřuje kolmo vzhůru k páteři a prodlužuje se tímto směrem, až se dostává na úroveň chordy. Růst výběžků může probíhat asymetricky. Tělo ilii je prozatím rovněž chrupavčité. Byly nalezeny chrupavčité základy pubes. Ischia nesou náznak chondrifikace a expandují ventrokaudálně.

I v tomto stádiu lze nalézt velké spektrum variability ve vývoji pánevní oblasti. Pánev je u některých jedinců stále bodového charakteru, ačkoli femur, tibia i fibula jsou již chrupavčité a



Obr. 8: *Bombina variegata*, přechodné stádium 54-55, z laterálního pohledu (pravá strana). Kromě postupně se vyvíjejících obratlů je vidět drobný tyčinkovitý hypochord a struktury pánevního pletence.

dokonce se chrupavka začíná objevovat i v distálních elementech zadní končetiny. U jiných chondrifikuje téměř celý femur a pánevní pletenec nebyl nalezen. A u dalších exemplářů se pánevní pletenec ani zadní končetina v tomto stádiu ještě neobjevují. Někdy se vyskytuje částečně chrupavčitý femur, ale chybějí doposud základy 10. obratle.

Stádium 55

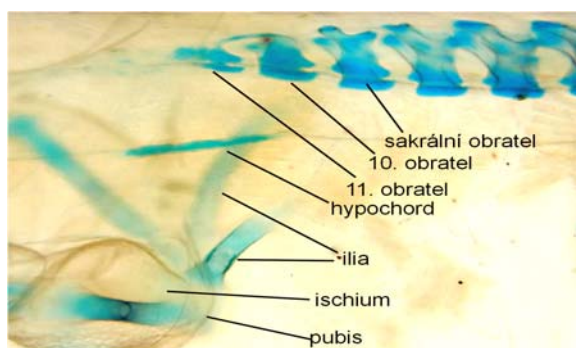
Pokračuje chondrifikace základů sakrálního obratle a jeho neurální oblouky začínají osifikovat. Objevují se příčné výběžky, které poté rostou do stran a rozšiřují se. Začíná chondrifikovat i obratlové centrum.

Na desátém, tedy prvním postsakrálním obratli začínají být znatelné diapofýzy a chrupavčité obratlové centrum. Stejně jako ve stádiu 54 mají někteří jedinci náznaky vznikajícího jedenáctého obratle.

Hypochord je stále malý a chrupavčitý, avšak zřetelně se prodlužuje kaudálním směrem.

Stádium 55-56

Vývoj sakrálního obratle pokračuje růstem jeho dosavadních částí, i když u některých jedinců jsou na tomto obratli ještě velmi drobné příčné výběžky. Pokračuje i jeho osifikace.



Obr. 9: Pánevní oblast druhu *Bombina variegata* ve stádiu 55-56, z laterálního pohledu (pravá strana). Markantní je pohyb přední části hypochordu směrem k páteři, čímž se zaškrcuje chorda.

Jedenáctý obratel se zvětšuje a nabírá tvaru protáhlých a poměrně mohutných chrupavčitých tyček. Je stále oddělený od 10. obratle, který nese náznaky začínající osifikace. Vznikají základy 12. obratle. Hypochord roste a začíná se stáčet tak, že se svým kraniálním koncem přibližuje

k páteři (viz obr. 9).

Uprostřed výběžků ilii se zakládá osifikační centrum. Zbytek ilii zůstává chrupavčitý. Ve stádiu 55 směřují výběžky ilii kolmo k páteři, ale ve stádiu 56 začíná pletenec pánevní rotovat směrem dozadu, takže se výběžky ilii dostávají vzhledem k páteři do šikmé pozice. Pubes a ischia jsou stále chrupavčitá a zvětšují se.

Stádium 56

Devátý (sakrální) obratel má větší chrupavčité příčné výběžky než v předchozím stádiu. Pokračuje osifikace neurálních oblouků a tvorba obratlového centra.

V tomto stádiu jsou přítomny chrupavčité základy 11. a 12. obratle, přičemž jedenáctý obratel začíná v některých případech osifikovat. Desátý a jedenáctý obratel nesou náznaky příčných výběžků. Hypochord roste kaudálním směrem.

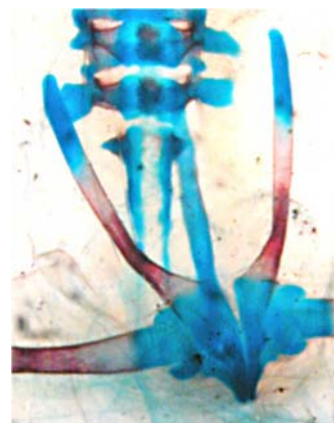
Stádium 56-57

Pokračuje tvorba chrupavčitého centra sakrálního obratle a oba jeho neurální oblouky se dorzálně navzájem spojují. Vývoj těchto struktur může probíhat asynchronně, tedy na jedné straně rychleji než na druhé. Příčné výběžky mají tvar malého špalíku a jsou celé chrupavčité.

Stádium 57-58

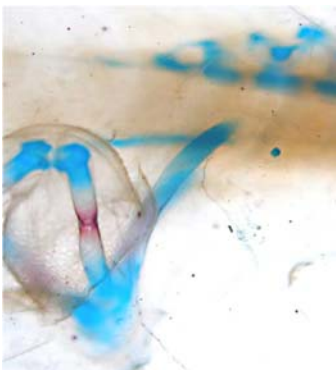
V tomto stádiu se dotváří centrum a dorzomediální část neurálních oblouků sakrálního obratle. V neurálních obloucích probíhá dorzálním směrem osifikace. Příčné výběžky nabývají eliptického tvaru a rozšiřují se, až se jejich tvar mění na křídlovitý.

Dokončuje se tvorba chrupavčitého těla 10. obratle a jeho neurálních oblouků a zakládají se jeho diapofýzy. Rovněž pokračuje jeho osifikace. Na jedné či obou stranách splývá, v místech kloubních spojení mezi obratli, 10. obratel s obratlem jedenáctým, takže mezi nimi zůstává jen otvor pro výstup spinálních nervů. Jedenáctý obratel se také zvětšuje, ale zůstává stále chrupavčitý. V některých případech splývá



Obr. 10: *Bombina variegata*, stádium 57-58, z ventrálního pohledu.

se základy dvanáctého obratle, které mají podobu páru protáhlých chrupavčitých tyčinek podél chordy.



Obr. 11: *Bombina variegata*, stádium 57-58 z laterálního pohledu (pravá strana).

Hypochord roste nyní i kraniálním směrem a zasahuje na úroveň zadního okraje devátého obratle. Na jeho ventrální hraně se u některých jedinců objevuje náznak začínající osifikace.

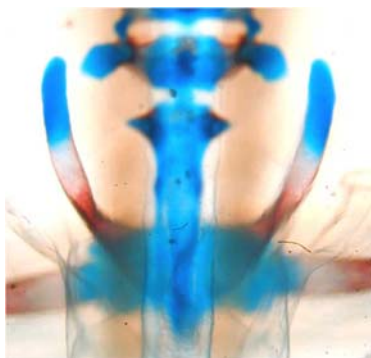
Pokračuje osifikace výběžků ilii, takže jsou ve stádiu 57 osifikována téměř z $\frac{1}{4}$ a ve stádiu 58 ze $\frac{2}{3}$. Zároveň se výběžky ilii prodlužují a při přechodu do dalšího stádia mohou dosahovat až k ventrální straně sakrálních diapofýz. Ischia expandují natolik, že se ventrálně navzájem dotýkají.

Stádium 58

Část urostylu, tvořená postsakrálními obratli, se kloubně připojuje k sakrálnímu obratli. Desátý, jedenáctý a pokud se vyskytují, tak i dvanáctý a třináctý obratel splývají dohromady. Spojují se buď ventrálně, v oblasti těla obratle, nebo i dorzálně v oblasti pre- a postzygapofýz. V případě obojího spojení se na urostylu vytvářejí jedno až dvě okna pro výstup spinálních nervů, přičemž záleží na tom, kolik obratlů srůstá.

Desátý obratel nese chrupavčité, trnovité příčné výběžky. Dvanáctý a třináctý obratel jsou většinou pouze rudimentární a málo znatelné.

Výběžky ilii nadále osifikují a prodlužují se. Na začátku stádia můžeme nalézt jedince s výběžky dosahujícími pouze do poloviny chordy. Exempláře představující konečnou fázi stádia mají ilia s výběžky ze $\frac{2}{3}$ osifikovanými a dosahujícími až k ventrální straně sakrálních diapofýz a dokonce se špičkami mírně hákovitě zahnutými a zploštělými, což by mohlo naznačovat možnost spojení těchto dvou struktur tenkým ligamentem.



Obr. 12: Stádium 58 druhu *Bombina variegata* z dorzálního pohledu.



Obr. 13: Stádium 58 druhu *Bombina variegata* z laterodorzálního pohledu.

Stádium 58-59

V tomto stádiu se dokončuje osifikace téměř celého těla sakrálního obratle a neurálních oblouků, s výjimkou dorzomediální části neurálních oblouků a mediální části obratlového centra. Příčné výběžky jsou chrupavčité, i když se u některých velmi vyspělých jedinců již mohou objevit při jejich bázi počátky osifikace. Velikostně a tvarově se diapofýzy během stádia pohybují od kosočtverečných, přes vějířovité až po roztažené, křídlovité.

Zajímavé je, že se objevují jedinci, kteří mají skelet na vysokém stupni ontogenetického vývoje, ale celý chrupavčitý, bez sebemenšího náznaku osifikace.

Postsakrální obratle následují svým vývojem sakrální obratle. Na desátém obratli se objevují diapofýzy různého tvaru, od velmi malých kulovitých až po delší tyčkovité. Pokračuje chondrifikace jedenáctého obratle, objevují se náznaky jeho obratlového centra.

Pubes obou stran se ve stádiu 59 dostávají velmi blízko k sobě.

Stádium 60-61

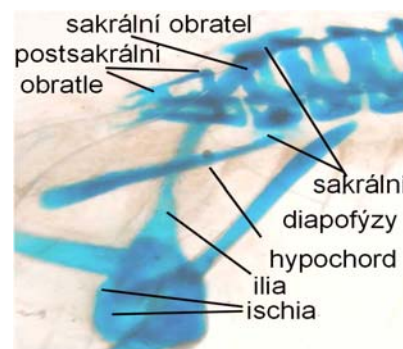
Osifikace postupuje tak, že nejpokročilejší jedinci mají chrupavčitý pouze dorzální spoj neurálních oblouků a sakrálních diapofýz. Příčné výběžky sakrálního obratle jsou rozmanitého tvaru, tzn. jsou v různém stupni vývoje, stejně jako u předešlých stádií. Konečného tvaru nabývají ve stádiu 61.

Hypochord dosahuje své konečné délky a kraniálním koncem se přibližuje k ventrální straně páteře a ve stádiu 61 se dostává k páteři i svým kaudálním koncem.

Osifikace výběžků ilii přechází i na tělo ilii. Na ischiích jsou pozorovatelné náznaky srůstu obou polovin.

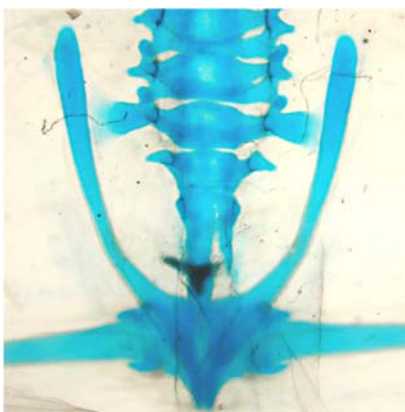
Stádium 62-63

Desátý obratle může být samostatný, pouze kloubně připojený k okolním obratlům. Vypadá pak jako zmenšenina předchozího obratle. Jedenáctý obratle se též může vyskytovat



Obr. 14: Jedinec druhu *Bombina variegata* ve stádiu 60. Ukázka toho případu, kdy je exemplář ve vysokém stupni vývoje, ale jeho skelet nenese žádný náznak osifikace.

v kompletní podobě, avšak pouze chrupavčitý. Většinou však všechny postsakrální obratle splývají dohromady.



Obr. 15: *Bombina variegata* ve stádiu 62 z dorzálního pohledu. Opět velmi vyspělý jedinec, avšak pouze s chrupavčítým skeletem.

Stále osifikující hypochord je již přiložený k páteři. Nejprve se připojuje k tělu sakrálního obratle a poté začíná srůstat s postsakrálními obratli. Ve stádiu 63 je hypochord připojen k ventrální straně celé postsakrální části páteře.

Ve stádiu 63 se pletenec pánevní dostává rotací do konečné horizontální pozice. Z ventrálního pohledu je patrné, že ischia jsou srostlá a pubes velmi blízko u sebe. U některých exemplářů můžeme pozorovat náznak jejich srůstu.

Stádium 66

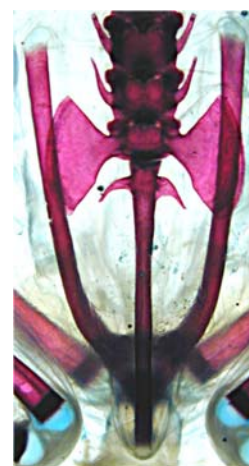
Desátý obratel se v některých případech připojuje prezygapofýzami k devátému obratli. Tento spoj se u žab obvykle nevytváří. Proto se objevuje pouze rudimetárně. V plně vyvinuté podobě se považuje za anomálii.

Adult

Dokončuje se osifikace dosud chrupavčitých částí sakrálního obratle. Kostěnou se stává dorzomediální část neurálních oblouků a mediální část obratlového centra. Chrupavčité zůstávají pouze kloubní spoje a pruh na distálním okraji výběžků.

Desátý obratel je již osifikovaný ve stejné míře jako devátý. Má trnovité příčné výběžky. Ventrálně i dorzálně je srostlý s jedenáctým obratlem. Rudimenty jedenáctého a dvanáctého obratle jsou rovněž pevně navzájem srostlé a jsou také plně osifikované. Urostyl nabývá konečného vzezření kompaktního kostěného útvaru.

Ilia jsou plně osifikované až na distální konce jejich rostrálních výběžků, které jsou v kontaktu se sakrálními diapofýzami. Ischia dokončují osifikaci, kdežto již jednolitá pubis zůstává po celý život chrupavčitá a dokonce se velikostně redukuje.



Obr. 16: Pánevní oblast dospělé žaby druhu *Bombina variegata* z dorzálního pohledu.

3.3. MORFOGENEZE PÁNEVNÍ OBLASTI U *BOMBINA BOMBINA*

Stádium 50-51

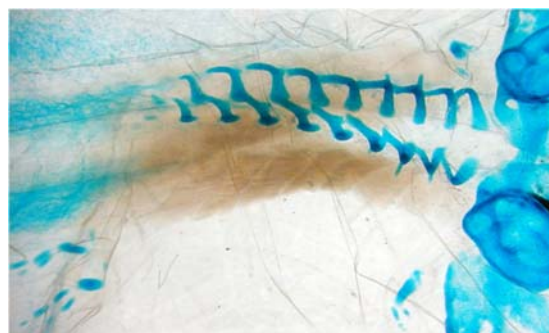
Lze pozorovat osm chrupavčitých párových základů neurálních oblouků presakrálních obratlů a ve stádiu 51 se objevuje i pár chrupavčitých bodových základů devátého, sakrálního obratle.

Stádium 52-54

Základy devátého obratle se zvětšují a mají z laterálního pohledu tvar tyčky táhnoucí se vertikálně podél chordy. Již ve stádiu 52 se objevuje chrupavčitý párový základ desátého obratle.

Ve stádiu 54 se z pletence pánevního zakládají anterodorzálně od femuru oba výběžky ilií.

Mají podobu krátké tyčinky a představují první chrupavčitou část pletence pánevního.



Obr. 17: Jedinec *Bombina bombina* ve stádiu 54 z laterálního pohledu. Jsou vidět základy pánevního pletence v podobě ala ossis ilii směřujících kolmo k páteři.

Stádium 55

Na devátém obratli jsou znatelné výrazné základy prezygapofýz zprostředkovávajících spojení s postzygapofýzami osmého, posledního presakrálního, obratle. Znatelně se tvoří obratlové centrum a dorzální část neurálního oblouku.

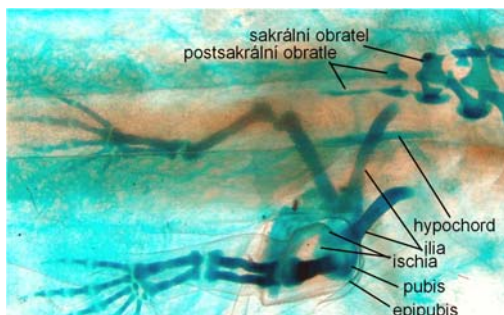
Desátý obratel následuje svým vývojem devátý obratel. Objevuje se velmi krátký chrupavčitý hypochord.

Ilii jsou již celá chrupavčitá, tedy i viditelná a iliakální výběžky (základy *ala ossis il.*) směřují kolmo k páteři. V tomto stádiu se objevují i chrupavčité pubes a ischia, která srůstají s ilii. Ischia také začínají expandovat kaudověventrálně proti sobě. Celý pánevní pletenec začíná, v pokročilejším vývojovém stupni tohoto stádia, rotovat.

Stádium 56

Neurální oblouk sakrálního obratle má chrupavčité boky, avšak není ještě kompletně dotvořen, chybí jeho dorzomediální část, stejně jako úplné centrum obratle. Objevují se příčné výběžky, které jsou ze začátku pouze malé a kulovité. Postupně rostou a protahují se

v tyčkovité útvary. Dotvořilo se spojení mezi devátým a osmým obratlem zprostředkované pomocí pre- a postzygapofýz.



Obr. 18 : Stádium 56 *Bombina bombina* z laterálního pohledu. Ala ossis ilii jsou delší než na předchozím obrázku a jsou již vidět chrupavčité pubes a ischia.

Desátý obratel je již poměrně vysoký a kromě neurálního oblouku je tvořen i základy obratlového centra. Objevují se základy jedenáctého obratle. Ty mají z boku tvar trojúhelníku a začínají splývat s desátým obratlem. Dvanáctý obratel se vyvíjí v podobě bodových chondrifikací. Hypochord roste a má již charakteristický tvar tyčky umístěné pod chordou.

Iliakální křídla (*ala ossis il.*) osifikují a dorůstají až k ventrální straně hypochordu. Iliia s ischii nejsou ještě plně srostlá. Pubes mají kranálně drobný výběžek (rudiment epipubis).

Stádium 57

Centrum sakrálního obratle nadále chondrifikuje. Dorzomediální část neurálních oblouků jsou již plně chrupavčitá a oba neurální oblouky jsou navzájem spojené. Příčné výběžky, stále pouze chrupavčité, se rozšiřují do stran.

Desátý obratel má kompletní chrupavčité neurální oblouky navzájem spojené a stejně jako na sakrálním obratli se zde dotváří obratlové centrum. Diapofýzy desátého obratle, které vznikají až v tomto stádiu, jsou drobné a kulovité. Tvoří se kloubní spojení devátého a desátého obratle. Rudimenty jedenáctého a dvanáctého obratle jsou úplně srostlé ve dva tyčkovité útvary podél chordy. Pokračuje vývoj hypochordu.

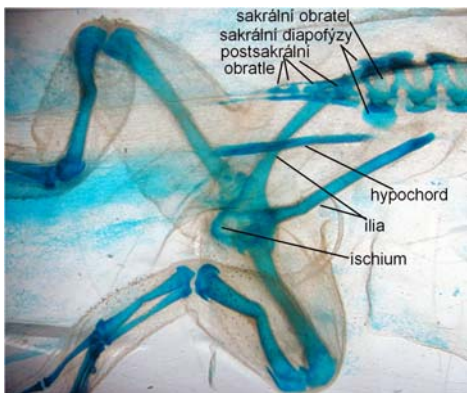
Pokračuje i rotace pánevního pletence, přičemž se výběžky ilii neustále prodlužují. Ischia obou stran se svými kaudálním konci navzájem dotýkají. Iliia a ischia jsou kompletně spojená.

Stádium 58

Centrum sakrálního obratle je již celé chrupavčité a začíná od středu osifikovat. Podobně začínají osifikovat neurální oblouky; chrupavčitá zůstává pouze dorzomediální část oblouků. Ta zůstává chrupavčitá. Příčné výběžky se stále zvětšují. Osmý obratel se často vyskytuje

jako obratel symsakrální, tzn. má rozšířený jeden nebo oba příčné výběžky, které později srůstají s příčnými výběžky sakrálního obratle a podílí se tak na kloubním spojení s ilii.

Rovněž neurální oblouky desátého obratle začínají osifikovat. Kloubní spojení devátého a desátého obratle se vytvořilo na ventrální straně mezi centry obou obratlů a u některých



Obr. 19: Pánevní oblast *Bombina bombina* ve stádiu 58, z laterálního pohledu (pravá strana). Znatelné jsou sakrální diapofýzy a hypochord, který se kranální koncem přibližuje k páteři.

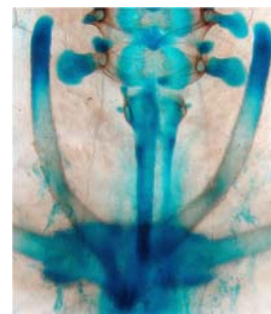
jedinců je i spojení mezi rudimenty pre- a postzygapofyzárního. Toto spojení je u recentních žab většinou zakrnělé, nedovyvinuté. Diapofýzy prvního postsakrálního obratle se prodlužují a získávají tyčkovitý tvar. Tento obratel také srůstá s rudimenty jedenáctého obratle a tak se podílí na tvorbě kompaktního urostylu. Některým jedincům se vytvářejí i rudimenty třináctého obratle, které srůstají se zbytkem postsakrální páteře. Hypochord se svým kranálním koncem přibližuje k páteři a též začíná na ventrální straně osifikovat.

Výběžky ilii dorůstají, během tohoto stádia, až k sakrálním diapofýzám a jejich špičky se hákovitě zahýbají. Zpočátku mohou být ještě celé chrupavčité, ale rychle osifikují a osifikace přechází i na těla ilii. Pubes se k sobě přibližují, dostávají se do těsné blízkosti a spojují se.

Stádium 59-62

Ve stádiu 59 se v pánevní oblasti objevuje osifikace neurálních oblouků jedenáctého obratle. Urostyl je v dalším stádiu (st. 60) velmi dlouhý, nejspíš je vyvinut i rudiment čtrnáctého obratle. U jedinců ve stádiu 62 mají diapofýzy sakrálního obratle konečný tvar a od báze začínají osifikovat. Hypochord se svým kranálním koncem dostává již do těsné blízkosti páteře.

Ilia jsou téměř celá osifikovaná, chrupavčité zůstávají pouze konce jejich výběžků.



Obr. 20: Dorzální pohled na pánevní oblast jedince druhu *Bombina bombina* ve stádiu 60.

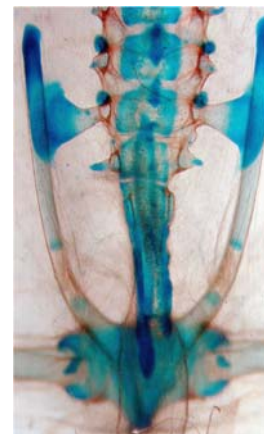
Stádium 63

Stádium 63 je charakterizováno rozšířenými příčnými výběžky desátého obratle, které tvarem připomínají špičku kopí. Pubes i ischia obou stran jsou přiložené k sobě a jsou navzájem spojené.

Stádium 64-65

Osifikace jedenáctého obratle značně pokročila. Hypochord je kraniálním koncem přiložen k ventrální straně devátého obratle. Svým kaudálním koncem se hypochord též pohybuje směrem k postsakrální části páteře a přikládá se k ní ve stádiu 65.

Obr. 21: Pánevní oblast *Bombina bombina* z dorzálního pohledu, ve stádiu 64. Na fotografii je vidět postupující osifikace.



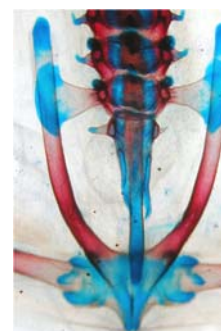
Stádium 66

Neurální oblouky sakrálního obratle jsou kompletně osifikované, centrum nadále osifikuje. Diapofýzy se v tomto stádiu nacházejí osifikované přibližně do poloviny své délky a rostou, ač svůj základní tvar již nemění.

Celá postsakrální část páteře na bocích osifikuje. Hypochord má osifikovanou přední polovinu a osifikace dále probíhá kaudálním směrem.

Osifikuje rovněž ischium.

Obr. 22: Pánevní oblast *Bombina bombina* z dorzálního pohledu, v posledním stádiu metamorfózy. Skelet je v tomto stádiu téměř definitivní a zbývající změny jsou jen minimální.



Adult

Dokončuje se osifikace obratlového centra a příčných výběžků sakrálního obratle, kterým zůstává pouze chrupavčitý pruh na distální straně. Tento chrupavčitý lem je důležitý pro spojení diapofýz s ilii a pro pohyb ilii vůči sakrálnímu obratli a proto dále neosifikuje.

Urostyl je téměř kompletně osifikovaný. Hypochord srůstá s postsakrálními obratli. Desátý obratel má trnovité příčné výběžky.

Ilia a ischia pletence pánevního kompletně osifikují. Pubes zůstává po celý život chrupavčité. Ischia a pubes obou stran jsou navzájem srostlá.

3.4. MORFOGENEZE PÁNEVNÍ OBLASTI U *PELOBATES FUSCUS*

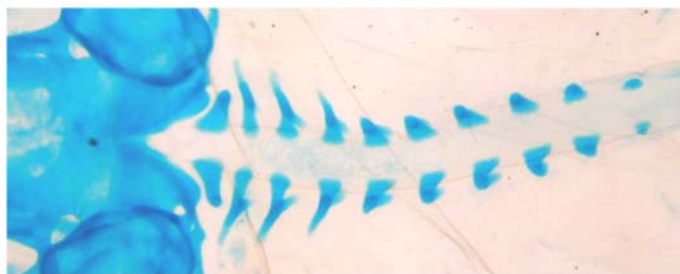
Stádium 50

Objevují se chrupavčité základy devátého, tedy sakrálního, obratle. Nejprve se vytvářejí jeho neurální oblouky, a to v podobě páru měsíčkovitých chondrifikací uložených nad chordou.

Stádium 51-52

Chrupavčité základy neurálních oblouků sakrálního obratle expandují, hlavně dorzálním směrem.

Objevují se základy desátého obratle, v podobě páru malých bodových chondrifikací umístěných nad chordou.

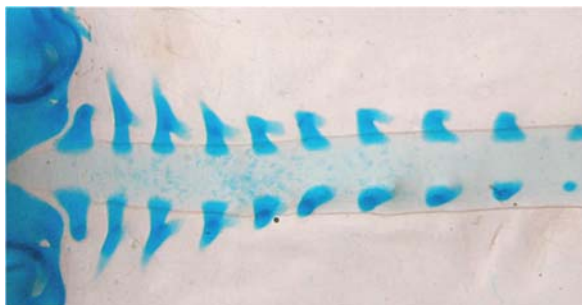


Obr. 23: *Pelobates fuscus*, stádium 51-52. Axiální skelet z dorzálního pohledu.

Stádium 52

Základy neurálních oblouků sakrálního obratle mají z laterálního pohledu téměř trojúhelníkovitý tvar s nejširší základnou ze všech doposud vytvořených obratlů. Objevují se první náznaky chondrifikace jeho obratlového centra.

Desátý obratel v podobě velkých bodových chondrifikací roste a tvarově se základy neurálních oblouků mění z laterálního pohledu na trojúhelníkovité.

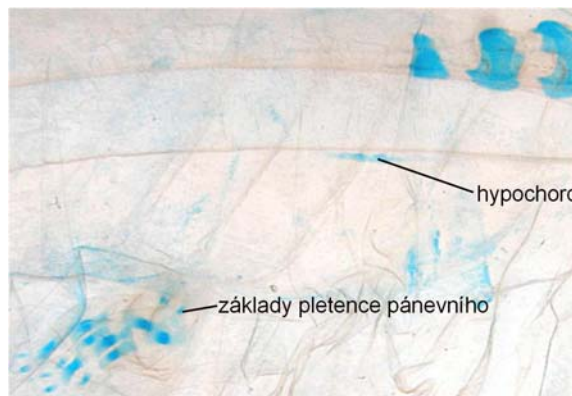


Obr. 24: Osová kostra *Pelobates fuscus* mezi stádii 52 a 53 z dorzálního pohledu.

Stádium 53

Dorzálně jsou neurální oblouky sakrálního obratle téměř kompletní, chybí pouze dorzomediální spoj zastřešující míchu. Základy obratlového centra jsou již zcela zřetelné. Začínají se vytvářet postzygapofýzy osmého obratle a prezygapofýzy devátého obratle a tak se formuje budoucí kloubní spojení těchto dvou obratlů. Vyvíjejí se též základy příčných výběžků sakrálního obratle.

Objevují se párové chrupavčité základy jedenáctého a u některých jedinců i dvanáctého obratle. Jsou viditelné v podobě dvou párových bodových chondrifikací podél chordy. V tomto stádiu je velká variabilita ve vývoji postsakrální části páteře. Obratle se mohou zakládat a vyvíjet asymetricky a dokonce může být dvanáctý obratel ve vyšším stupni vývoje než jedenáctý obratel. Poprvé se objevuje tyčinkovitý chrupavčitý hypochord.



Obr. 25: Pánevní oblast *Pelobates fuscus*, ve stádiu 53, z laterálního pohledu (pravá strana).



Obr. 26: Pánevní oblast *Pelobates fuscus*, ve stádiu 53, z ventrálního pohledu.

Pletenec pánevní se zakládá v podobě bodové chondrifikace nad femurem (z laterálního pohledu). Tento útvar se postupně prodlužuje do tyčky směřující kolmo k páteři. Zároveň se kranioventrálně od proximální hlavy femuru zakládá chrupavčitá puboischiadická destička. Výběžky ilií se prodlužují a rozšiřují, až mají kyjovitý tvar a na konci jsou hákovitě zahnuté.

Souběžně chondrifikuje i zbylá část ilia. Puboischiadická destička se rozšiřuje a kranálně se spojuje s tělem ilia. Ischium (pokud je vyvinuto) na ilium ještě nenavazuje. Obě poloviny pánevního pletence jsou ještě daleko od sebe.

Stádium 54

Dotváří se dorzomediální část neurálních oblouků sakrálního obratle, takže jsou navzájem spojené. Sakrální obratel se svými prezygapofýzami již téměř dotýká s postzygapofýz osmého

obratle. Pokročil i vývoj těla sakrálního obratle. Příčné výběžky mění svůj obdélníkovitý tvar na protáhlejší, stále jsou však z laterálního pohledu velmi nízké.

Na přechodu mezi stádiem 53 a 54 začínají srůstat základy jedenáctého a dvanáctého obratle.

Ischia obou stran rostou na kaudální straně proti iliu, až se jej téměř dotýkají.

Stádium 55

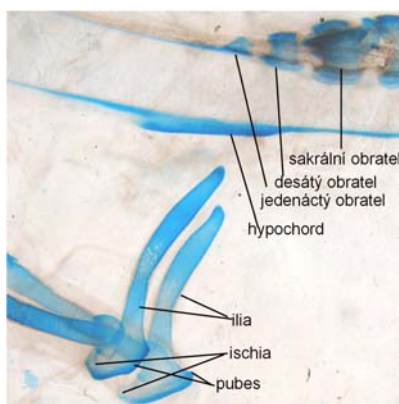
Sakrální obratel začíná osifikovat v místech okolo báze příčných výběžků. Vytvářejí se základy jeho postzygapofýz.

Desátý obratel má kompletní dorzální část neurálních oblouků, takže jsou nad míchou spojeny. Výrazně se utvářejí i jeho pre- a postzygapofýzy.

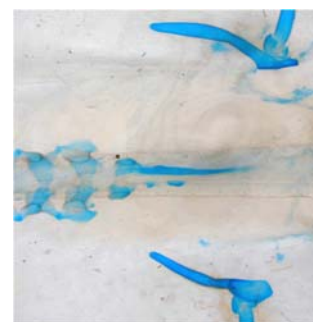
Prodlužují se výběžky ilii a ischium roste kaudověntroventrálním směrem. Pletenec pánevní začíná rotovat.

Stádium 56

Pokračuje osifikace sakrálního obratle, takže na konci tohoto stádia je chrupavčitá pouze dorzomediální část neurálních oblouků. Osifikují rovněž příčné výběžky a obratlové centrum sakrálního obratle. Prezygapofýzy se stávají součástí útvaru tvořeného mírně dilatovanými sakrálními diapofýzami.



Obr. 28: Pánevní oblast *Pelobates fuscus*, ve stádiu 56, z laterálního pohledu.



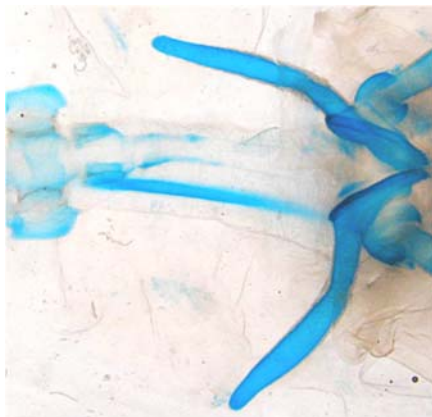
Obr. 27: Pánevní oblast *Pelobates fuscus*, ve stádiu 56, z dorzálního pohledu. Výrazné jsou dilatující sakrální diapofýzy.

Objevuje se osifikace v bocích desátého obratle. Jedenáctý a dvanáctý

obratel, respektive jejich rudimenty, srůstají do podoby dvou tyčinkovitých útvarů umístěných na obou stranách chordy. Hypochord roste.

Objevuje se osifikace v proximální třetině výběžků ilii. Ischia jsou již na obou stranách spojena s ilii a kaudálně se spojují navzájem. Obě pubis, které pozvolna

expandují kranioventrálně, jsou stále poměrně daleko od sebe. Pokračuje rotace pánevního pletence.



Obr. 29: Pánevní oblast *Pelobates fuscus*, ve stádiu 56, z ventrálního pohledu. Ischia se kaudálně dotýkají, ač pubes jsou ještě daleko od sebe.

Stádium 57

Postzygapofýzy sakrálního obratle nyní rovněž srůstají s křídlovitým komplexem tvořeným jeho diapofýzami a prezygapofýzami.

Desátý obratel ventrálně srůstá s rudimentem jedenáctého obratle a tím se stává součástí již téměř kompaktního urostylu. Hypochord se začíná svým kraniálním koncem přibližovat k ventrální straně chordy a tak ji zaškrcuje.

Stádium 60-64

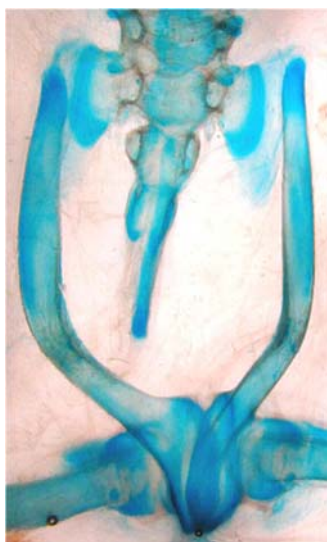
Na rozhraní mezi stádiem 60 a 61 je devátý (sakrální) obratel ventrálně, tedy svým centrem, kloubně spojen s desátým obratlem. V této fázi je desátý obratel kompletně srostlý se zbytkem axiálního skeletu umístěným kaudálně za ním a velmi dlouhé výběžky ilií ztrácejí kyjovitý tvar.

O něco později (st. 62-63) se dokončuje osifikace sakrálního obratle, přičemž chrupavčitý zůstává pouze laterální okraj sakrálních diapofýz, důležitý pro skloubení s výběžky ilií. Ve stejné době probíhá osifikace krátkého hypochordu, který je svým předním koncem těsně pod páteří.

Ve stádiu 62 se dostávají pubes do vzájemné těsné blízkosti. O něco později (st.62-63) se dokončuje osifikace výběžků ilií a ta získávají svůj konečný tvar. Chrupavčité zůstávají pouze distální



Obr. 30: Ventrální pohled na pánevní oblast *Pelobates fuscus* ve stádiu 62. Pubes obou stran jsou již velmi blízko u sebe.



Obr. 31: Pánevní oblast *Pelobates fuscus* ve stádiu 65 z dorzálního pohledu. Celá tato oblast dosáhla definitivního stavu svého tvarového a velikostního vývoje, pokračuje pouze osifikace.

konce výběžků, které se v tomto stádiu již nejspíš kloubí se sakrálními diapofýzami. Ischia a pubes jsou ve vzájemném kontaktu. Ischia osifikují.

Složené příčné výběžky sakrálního obratle nabývají svého konečného tvaru ve stádiu 63. Desátý obratel je ve stejném stádiu téměř kompletně osifikovaný. Má malé příčné výběžky. Hypochord se v tomto stádiu přibližuje k páteři i svým kaudálním koncem.

Na přelomu stádia 63 a 64 je kompletně osifikovaný hypochord stále volný, ač je celý blízko páteře a svým kraniálním koncem se připojuje k ventrální části devátého obratle až ve stádiu 64.

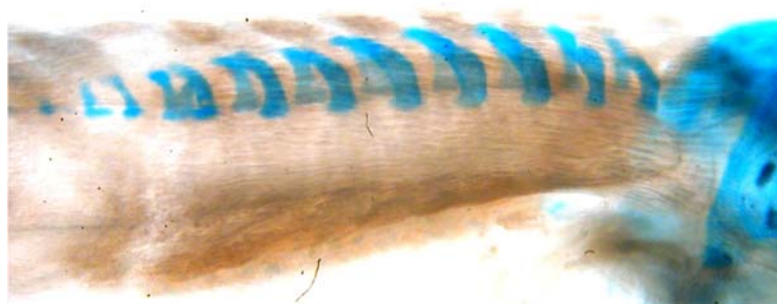
V následujících stádiích vývoj pokračuje. Dokončuje se osifikace jednotlivých struktur a spoje mezi nimi.

3.5. MORFOGENEZE PÁNEVNÍ OBLASTI U *XENOPUS LAEVIS*

Stádium 52

Poprvé se objevuje sakrální obratel, a to v podobě dvou chrupavčitých základů půlměsíčkovitého tvaru, umístěných nad chordou.

Vytváří se párový chrupavčitý základ neurálních oblouků 10. obratle. U některých jedinců je vývoj asymetrický; lze rozlišit počátek chondrifikace jednoho neurálního oblouku 11. obratle.



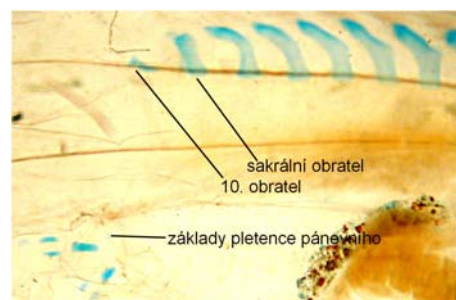
Obr. 32: Postkraniální skelet *Xenopus laevis* (stádium 52) z laterálního pohledu. Na obrázku jsou vidět půlměsíčité základy obratlů.

Stádium 53-57

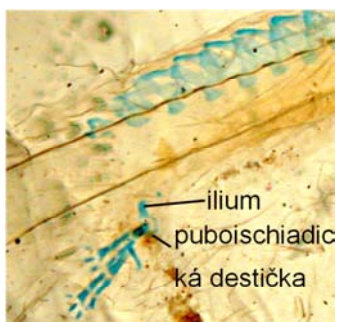
Oba chrupavčité základy neurálních oblouků sakrálního obratle rostou dorzomediálním směrem proti sobě a navzájem splývají ve stádiu 57.

Desátý a jedenáctý obratel jsou ve stádiu 53 na stejné vývojové úrovni jako sakrální obratel. Viditelně začínají chondrifikovat i neurální oblouky 12. obratle, který následuje svým vývojem předchozí obratle. Poprvé rozeznat hypochord tyčkovitého tvaru.

Ve stádiu 53 se objevují základy pletence pánevního v podobě dvou chrupavčitých políček ventrolaterálně pod páteří. Jsou to základy



Obr. 33: Postkraniální skelet *Xenopus laevis* ve stádiu 53, z laterálního pohledu. Objevují se základy zadních končetin a pánevního pletence.



Obr. 34: Stejná oblast kostry *Xenopus laevis* z laterálního pohledu ve stádiu 57.

puboischiadických destiček. Ve stádiu 54 z každé destičky expandují výběžky ilií. Puboischiadická destička je rozdělena mělkým acetabulem na dvě části: ischium a pubis, přičemž ischium je větší než pubis.

Na začátku stádia 55 se výběžky ilií neustále vertikálně prodlužují směrem k páteři. Ke konci stádia začíná rotace pánevního pletence z vertikální do horizontální polohy. Mezi stádii 56-57 ischium expanduje pozvolna posteroventrálním směrem.

Stádium 58

Sakrální obratel je chrupavčitý, tvořený neurálními oblouky a příčnými výběžky, které jsou stále ještě málo výrazné, protože se objevují teprve na počátku tohoto stádia. Nejspíše se již vytváří chondrifikující obratlové centrum. Začíná též osifikace neurálních oblouků, těsně pod bází příčných výběžků.

Desátý a jedenáctý obratel mají v tomto stádiu neurální oblouky obou stran navzájem spojené a začínají spolu splývat, což je možné pozorovat na některých exemplářích. Může se vyskytnout i párový izolovaný základ 12. neurálního oblouku, samozřejmě chrupavčitý. Řada exemplářů je bez hypochordu nebo se hypochord vyskytuje ve stejné podobě jako ve stádiu 53.

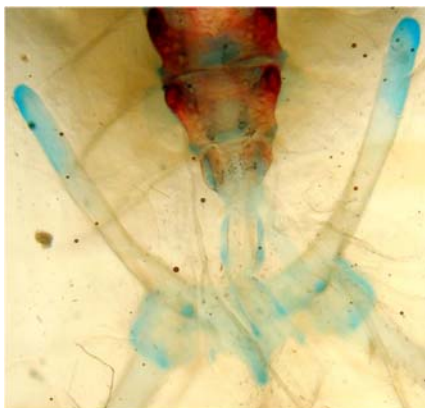
Pánevní pletenec je chrupavčitý, pouze výběžky ilií začínají osifikovat. Výběžky také směřují šikmo vzhůru, směrem k 10. obratli, a na začátku stádia dosahují téměř k ventrálnímu okraji chordy. Na dorzální straně báze výběžků se objevuje mohutný chrupavčitý výběžek (*processus superior*) ukloněný mírně dozadu. Ischia ještě nejsou ventrálně splynulá, pouze se navzájem dotýkají.

Stádium 59 - 60

Sakrální obratel má na začátku stádia 59 neurální oblouky téměř kompletně osifikované. Pouze jejich dorzomediální část, která se tvoří jako poslední je ještě chrupavčitá. Ve stádiu 60 je sakrální obratel kompletně osifikovaný. Příčné výběžky jsou ještě nevýrazné, chrupavčité, ale jejich dilatace v předozadním směru způsobuje, že získávají křídlovitý tvar, kdy jsou

diapofýzy širší než delší. Od báze začínají osifikovat a v dalších stádiích se tento tvar postupně zvětšuje.

Variabilita ve vývoji postsakrálních obratlů je velická. Základy desátého a jedenáctého obratle se nacházejí u všech jedinců, ale mohou být v podobě párových útvarů nebo oba



Obr. 35: Pánevní oblast *Xenopus laevis* ve stádiu 60, z dorzálního pohledu.

neurální oblouky mohou být již srostlé v celistvý oblouk, a mohou být buď celé chrupavčité nebo částečně osifikované. Základy 12. obratle se vyskytují opět pouze u některých jedinců. Desátý obratel je ventrálně spojen se sakrálním, tedy devátým obratlem prostřednictvím chrupavky. Hypochord nebyl opět nalezen.

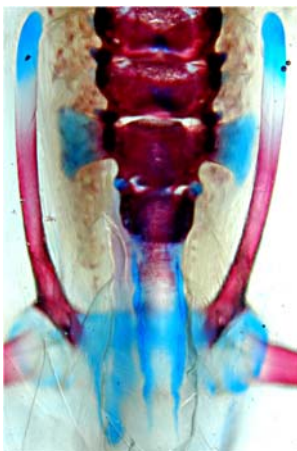
Na všech třech částech pánevního pletence lze pozorovat začínající osifikaci. Výběžky ilií osifikují ve stádiu 59 až do dvou třetin své délky. Při bázi těchto struktur je na dorzální, či v tomto stádiu ještě zadní hraně, již zmiňovaný, výrazný výběžek (*processus superior*). V následujícím stádiu (st. 60) jsou ilia již téměř celá osifikovaná. Protože stále probíhá rotace pánevního pletence, směřují výběžky ilií šikmo vzhůru k páteři. U jediného exempláře byla v tomto stádiu nalezena prepubis charakteristická pro pipidy. Ischia se dotýkají svojí ventrální částí a ve stádiu 60 na kaudventrálním konci srůstají.

Stádium 62-63

Neurální oblouky sakrálního obratle jsou kompletně osifikované, včetně dorzomediální části. Příčné výběžky již mají konečný křídlovitý tvar a stále osifikují.

Postsakrální část axiálního skeletu je osifikovaná, s výjimkou rudimentů 12. obratle. Pokud se tyto rudimenty vyskytují, jsou stále chrupavčité a srostlé s předchozím obratlem. Ve stádiu 63 se u některých jedinců nacházejí chrupavčité rudimenty 13. obratle navazující na 12. obratel. Desátý a jedenáctý obratel jsou též navzájem jak prostřednictvím rudimentárních zbytků svých center, tak i po obou stranách, v místech kloubního kontaktu prezygapofýz s postzygapofýzami. Vzniká tak rigidní, pevný útvar, který má na každé straně otvor pro výstup míšních nervů, dokládající segmentovaný původ této struktury. Desátý obratel nese

chrupavčité náznaky příčných výběžků. Urostyl se u některých jedinců výjimečně kloubí se sakrálním obratlem i pomocí prezygapofýz desátého obratle.

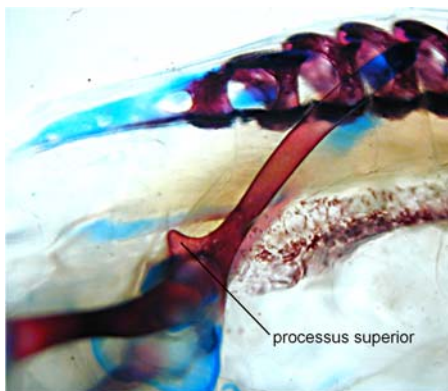


Obr. 36: Pánevní oblast skeletu *Xenopus laevis* ve stádiu 64, z dorzálního pohledu. Je vidět področilá osifikace a formující se sakrální příčné výběžky.

Ve stádiu 62 byl u jednoho exempláře nalezen chrupavčitý tyčkovitý hypochord. O stádium později byl nalezen u dvou jedinců a to již alespoň z 1/3 osifikovaný, avšak stále izolovaný od zbytku urostylu. Přesto se již začíná svým kraniálním koncem přibližovat k ventrální straně sakrálního obratle.

Ilia jsou chrupavčité již jen na distálním konci svých předních výběžků. Pubes osifikují a také začínají na ventrální straně navzájem srůstat. Ischia rovněž osifikují a jsou srostlá téměř po celém mediálním povrchu.

Pubes a ischia obou stran během stádia 63 kompletně srůstají dohromady a tvoří tak jednolitý útvar. U jednoho exempláře byla vyvinuta chrupavčitá prepubis.



Obr. 37: Pánevní oblast téhož jedince jako na předchozím obrázku, z laterálního pohledu.

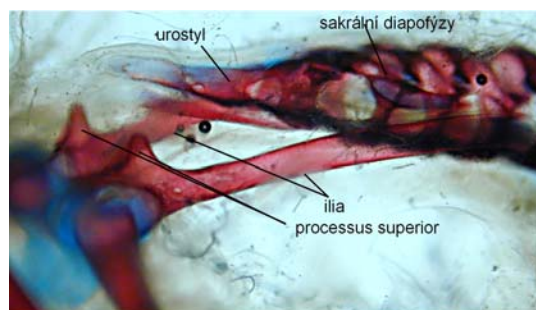
Stádium 66

Sakrální diapofýzy jsou plně osifikované, pouze při distálním okraji zůstává proužek chrupavky důležitý pro kontakt s ilii.

Postsakrální část páteře je srostlá v jediný osifikovaný útvar, na němž jsou osifikované rudimenty diapofýz 10. obratle a dále chrupavčité rudimenty diapofýz 11., 12. a 13. obratle. Hypochord je již plně osifikovaný, zrotovaný do horizontální polohy a připojený svým

kraniálním koncem k ventrální části sakrálního obratle. Srůstá s postsakrální částí páteře a kompletuje tak urostyl.

Pánevní pletenec se dostal do konečné pozice. Ilia jsou osifikovaná, s výjimkou distálních částí výběžků ilii, které zůstávají chrupavčité. Pubis a ischia jsou osifikovaná.



Obr. 38: Laterální pohled na pánevní oblast *Xenopus laevis* ve stádiu 66.

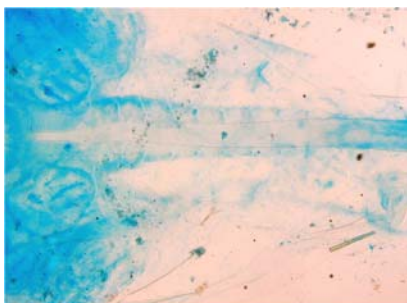
3. 6. MORFOGENEZE PÁNEVNÍ OBLASTI U *BUFO BUFO*

Stádium 50-55

Je vyvinuto devět párů základů obratlů v podobě chrupavčitých neurálních oblouků. Ty rostou dorzálním směrem, proti sobě. Devátý je sakrální obratel.

Během stádií 54 a 55 se objevují základy desátého, prvního postsakrálního obratle.

Ve stádiu 54 se vytvářejí všechny komponenty pletence pánevního, tzn. pubes, ischia a ilia i s výběžky směřují vertikálně k páteři.



Obr. 39: Postkraniální skelet *Bufo bufo* ve stádiu 51, z dorzálního pohledu.



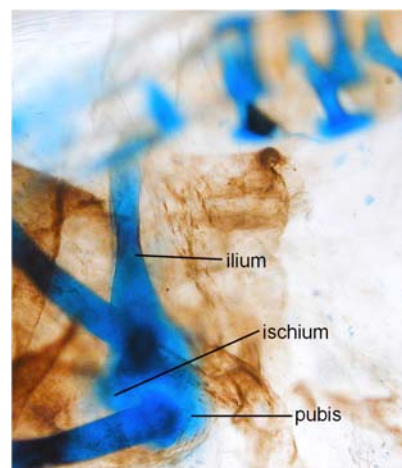
Obr. 40: Pánevní oblast *Bufo bufo* ve stádiu 54, z laterálního pohledu (levá strana).

Stádium 55-56

Ve stádiu 55 chybí z neurálních oblouků sakrálního obratle pouze malá dorzomediální část. Zároveň začíná jejich osifikace. Objevuje se rovněž centrum sakrálního obratle a malé, zaoblené příčné výběžky. Někteří jedinci ještě nemají žádné postsakrální obratle.

Na přechodu mezi stádii 55 a 56 se vyvíjí hypochord a začíná se zvětšovat.

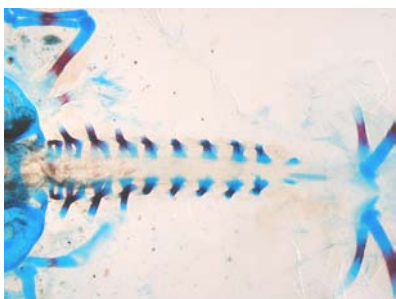
Výběžky ilii zůstávají v průběhu celého stádia 55 chrupavčité. Rostou, až dosahují k ventrální straně hypochordu a ve stádiu 56 osifikují. Ischia ve stádiu 55 expandují kaudově a o stádium později se u nejpokročilejších exemplářů kaudálními hranami spojují. V tomto stádiu se objevuje mohutná chrupavčitá expanze na pubes a pánevní pletenec velmi pozvolna rotuje.



Obr. 41: Pánevní oblast *Bufo bufo* ve stádiu 56, z laterálního pohledu (pravá strana). Jsou již přítomny všechny tři párové elementy pánve, tj. ilia, ischia a pubes.

Stádium 57

Osifikace neurálních oblouků sakrálního obratle nastává pouze u některých jedinců, ostatní mají sakrální obratel ještě kompletně chrupavčitý. Dorzální část neurálních oblouků sakrálního obratle není úplná a u různých jedinců v různém stupni vývoje. Chrupavčitému obratlovému centru ještě chybí celá ventrální a ventrolaterální část. Formuje se



Obr. 42: Stádium 57 druhu *Bufo bufo* z dorzálního pohledu.

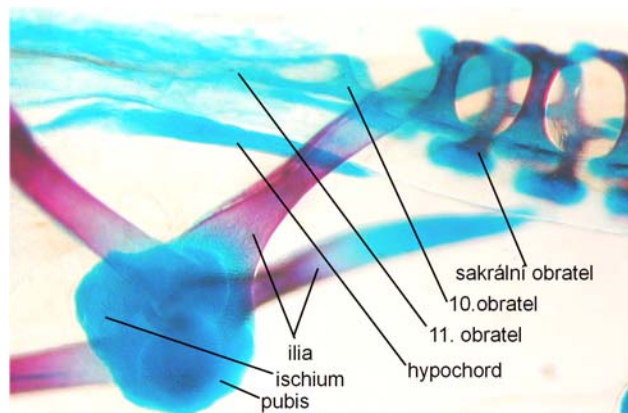
zygapofyzární kloubní spoj sakrálního obratle s posledním presakrálním obratlem. Příčné výběžky sakrálního obratle jsou stále chrupavčité a tvarově podobné velmi úzké špachtli.

Samostatný desátý obratel má podobu párové chondrifikace, která je z bočního pohledu trojúhelníkovitého tvaru. U pokročilejších exemplářů začíná v místech budoucích neurálních oblouků osifikovat, přibližně okolo místa vzniku příčných výběžků. Jedenáctý obratel se může vyskytovat, ale pouze jako pár bodových chondrifikací. Velmi krátký hypochord se předním koncem začíná přibližovat k páteři a na ventrální straně osifikuje.

Výběžky ilií ze začátku dosahují jen na úroveň hypochordu, později až k tělům obratlů. Na dorzální straně těchto struktur se objevuje poměrně mohutný hřeben, který svým růstem do délky sleduje postup osifikace. Ischia mohou být u jedinců na začátku stádia ještě navzájem nespojená, postupně se k sobě přibližují, až svými kaudálními hranami srůstají. Rovněž pubes expandují proti sobě.

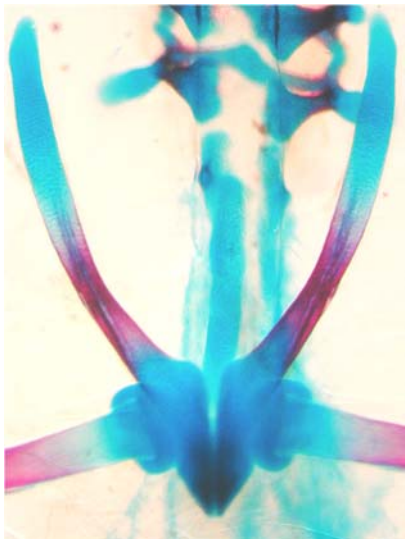
Stádium 58-59

Příčné výběžky sakrálního obratle začínají od báze osifikovat, současně s obratlovým centrem. Neurální oblouky jsou kompletní svými drzomediálními částmi splývají. V centru obratle jsou znatelná dvě boční ohniska osifikace. Celý obratel je ještě oddělený od ostatních obratlů, kloubní spoje se teprve dotvářejí.



Obr. 43: Pánevní oblast *Bufo bufo* ve stádiu 58-59, z laterálního pohledu (pravá strana).

Postupně osifikující desátý obratel srůstá ve stádiu 58 ventrálně s jedenáctým obratlem, ale s devátým (sokrálním) obratlem ještě není v kontaktu. Kloubně se s ním spojuje až v následujícím stádiu. Můžeme však nalézt i jedince, kteří ještě nemají tento spoj vyvinut.



Obr. 44: Pánevní oblast *Bufo bufo* ve stádiu 58-59, z ventrálního pohledu. Je vidět postupné splývání obou polovin pánve.

Jedenáctý obratel je zatím pouze chrupavčitý. U některých pulců je desátý obratel jako jediný postsokrální obratel a jedenáctý obratel chybí úplně. Naopak u pokročilých jedinců má desátý obratel kompletní a téměř zcela osifikované neurální oblouky. Chrupavčitá zůstává jen jejich dorzomediální část.

V některých případech můžeme nalézt i párové základy dvanáctého a třináctého obratle. Hypochord na ventrální straně osifikuje a kraniálním koncem se stále více blíží k páteři. Nabývá téměř konečného tvaru.

Výběžky ilií jsou v různé míře osifikované (od $\frac{1}{2}$ do $\frac{2}{3}$ své délky) a zasahují až k ventrální straně sakrálních diapofýz. Osifikace přechází ve stádiu 59 na „těla“ ilií. Dorzální hřeben ilií odpovídá svým rozsahem stupni osifikací výběžků ilií. Chrupavčitá ischia srůstají od kaudovertrální hrany dorzálním směrem a ve stádiu 59 jsou již kompletně srostlá. Pubes se k sobě postupně přikládají ventrálními hranami srůstají. U některých jedinců nejsou ještě ve vzájemném kontaktu, ale jsou již velmi blízko u sebe.

Stádium 62

Téměř zcela osifikované neurální oblouky sakrálního obratle mají jen malou dorzomediální část chrupavčitou. Obratlové centrum osifikuje po stranách a osifikace se šíří okolo chordy ventromediálním směrem. Diapofýzy jsou tvaru širší špachtle a od báze osifikují. Osifikace je ve srovnání s předešlými stádii znatelně pokročilejší.

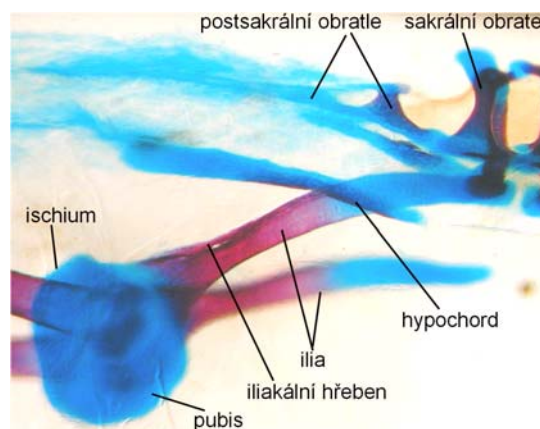
Desátý obratel se svým centrem kloubí se sakrálním obratlem. Jeho neurální oblouky po stranách osifikují, zbytek zůstává stále chrupavčitý. První postsokrální obratel srůstá kaudálně s chrupavčítým jedenáctým obratlem, tedy druhým postsokrálním. Jedenáctý obratel může

srůstat s rudimenty dvanáctého obratle a tím částečně formují budoucí urostyl. Jedenáctý obratel začíná rovněž osifikovat. Také hypochord stále osifikuje a nabývá konečného tvaru.

Výběžky ilií jsou ze 2/3 osifikované a dosahují až k sakrálním diapofýzám. Hřeben výběžků koresponduje svým rozsahem s osifikovanou částí ilií. Pokračuje osifikace v tělech ilií. Ischia jsou však stále chrupavčitá, ale celým svým vnitřním povrchem navzájem srostlá. Pubes jsou v různém stupni vývoje, od stádia, kdy ještě nejsou vzájemně spojena až po stádium plného srůstu po celé vnitřní ploše.



Obr. 45: Pánev *Bufo bufo* ve stádiu 62, z dorzálního pohledu. Obě poloviny jsou téměř kompletně srostlé.



Obr. 46: *Bufo bufo* ve stádiu 62, z laterálního pohledu. Pánevní pletenec je téměř v horizontální poloze. Patrný je pohyb osifikujícího hypochordu směrem k páteři. Za povšimnutí také stojí hřeben na dorzální straně ala ossis ilií.

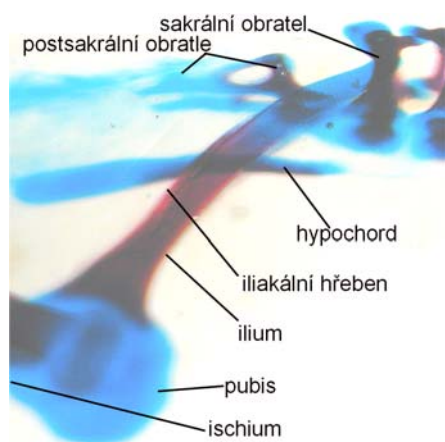
Stádium 63

Neurální oblouky devátého obratle jsou až na malou dorzomediální spojku celé kostěné; uvedená spojka se zachovává chrupavčitá, ale postupně se zmenšuje. Prezygapofýzy sakrálního obratle se dotýkají postzygapofýz osmého obratle. Sakrální diapofýzy dále osifikují a mají tvar poměrně široké špachtle. Pokračuje také osifikace obratlového centra ze dvou bočních center, chrupavčitá zůstává pouze ventromediální část.

Desátý, tedy první postsakrální obratel, je rudimenty svého centra a postzygapofýz srostlý s rudimentem jedenáctého obratle a s devátým obratlem se kloubí svým tělem. Tento obratel má osifikované neurální oblouky s chrupavčitou dorzomediální částí.



Obr. 47: Dorzální strana pletence pánevního *Bufo bufo* ve stádiu 63.



Obr. 48: Laterální pohled na pánevní oblast *Bufo bufo* ve stádiu 63.

Příčné výběžky desátého obratle jsou chrupavčité, malé a špičaté. Zbytky jedenáctého obratle osifikují v podobě rudimentů neurálních oblouků. Kraniální konec hypochordu je již velmi blízko ventrální straně páteře a nadále osifikuje. U některých jedinců jsou znatelné i rudimenty dvanáctého obratle.

Dorzálně se téměř po celé délce (vyjma distální třetiny) výběžků ilii táhne nízký hřeben, který je nyní vytvořen i na chrupavčité části. Pubes obou stran zůstávají chrupavčité a celou svou vnitřní

plochou navzájem srůstají. Ischia jsou také chrupavčitá a též navzájem srostlá.

Stádium 64

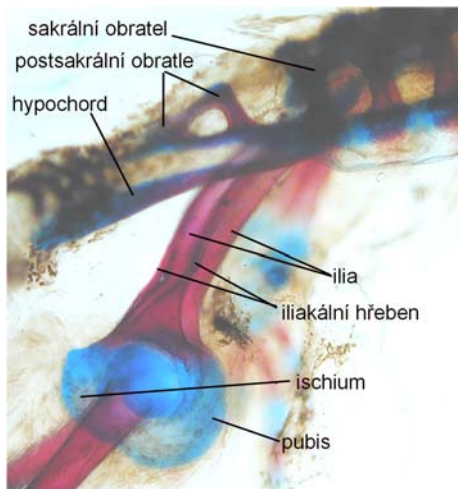
Příčné výběžky sakrálního obratle mají konečný tvar široké špachtle a jsou již z poloviny osifikované. Z neurálních oblouků zůstala chrupavčitá jen jejich uzoučká mediální spojka, což je místo, které se dotváří jako poslední. Centrum je téměř úplně osifikované, chrupavčité přetrvávají pouze oba boční proužky, navazující na neurální oblouk.

Z prvního postsakrálního obratle jsou vyvinuty a zároveň osifikovány neurální oblouky a základy centra, to vše je kaudálně srostlé s poněkud méně vyvinutým jedenáctým obratlem. Hypochord je ze $\frac{3}{4}$ osifikovaný a připojený předním koncem k ventrální části sakrálního obratle. Rovněž distálním koncem se přibližuje k ose páteře.

Ilia jsou ze $\frac{3}{4}$ osifikovaná. *Margo dorsalis* se táhne na dorzální straně osifikovaných částí výběžků ilii. Pubes a ischia obou stran jsou navzájem po celé vnitřní ploše srostlá. Začíná osifikovat ischium.

Stádium 65-66

Dorzomediální chrupavčitá spojka obou neurálních oblouků je velmi úzká nebo zcela zaniká a páteřní kanál je tak úplně krytý kostí. Příčné výběžky jsou na začátku stádia 65 ze $\frac{2}{3}$ osifikované, ve stádiu 66 zůstává chrupavčitý pouze proužek na distální hraně příčných výběžků, který je v kontaktu s ilii obou stran. Centrum dále osifikuje. Sakrální obratel dokončuje svoji osifikaci ve stádiu 66.



Obr. 49: Pánevní oblast skeletu *Bufo bufo* ve stádiu 65, z laterálního pohledu. Ilia jsou téměř kompletně osifikovaná. Znametelná osifikace je i v ischium. Hypochord se přikládá předním koncem k sakrálnímu obratli.

Postsakrální obratle i hypochord jsou již téměř kompletně osifikované, chrupavčité zůstávají jen z malé části. Hypochord nabývá konečného tvaru a po celé své délce se přikládá k páteři. V posledním stádiu metamorfózy (st. 66) srůstá s rudimenty center desátého a jedenáctého obratle. Ve stádiu 66 má urostyl konečnou podobu.

Pokračuje osifikace ichií a ilií. Ve stádiu 66 zůstává z pánevního pletence chrupavčitá pouze pubis. Distální špička výběžků ilií zůstává rovněž chrupavčitá.

3.7. MORFOGENEZE PÁNEVNÍ OBLASTI U *RANA DALMATINA*

Stádium 50-53

Ve stádiu 50 se objevuje šest až devět párů obloukovitých chrupavčitých základů neurálních oblouků a o stádium později mají všichni jedinci devět chrupavčitých párů, o něco větších, tyčkovitých základů neurálních oblouků. Devátý obratel je sakrální. Základy neurálních oblouků dále rostou hlavně dorzálním směrem a jejich báze mohutní.

Stádium 53-55

Pokračuje formování dorzální části neurálních oblouků sakrálního obratle a nejpokročilejším jedincům chybí pouze dorzomediální část. Začínají se rovněž vyvíjet jako prezygapofýzy a centrum. Obratlové tělo má tři chondrifikační ohniska. Dvě jsou po stranách chordy, při bázi neurálních oblouků a jedno je uprostřed na ventrální straně chordy. Ve fázi mezi stádii 53 a 54 se u některých exemplářů objevuje párový obloukovitý základ desátého obratle.

Základy desátého obratle lze ve stádiu 55 nalézt jako pár tyčkovitých chondrifikací nebo stále pouze jako chrupavčité body, které se v některých případech tvoří asymetricky, což znamená, že vzniká nejprve pouze jedna chondrifikace a to buď na pravé či na levé straně.



Obr. 50: Jedinec druhu *Rana dalmatina* ve stádiu 55, z dorzálního pohledu.

Objevuje se chrupavčitý tyčinkovitý hypochord.

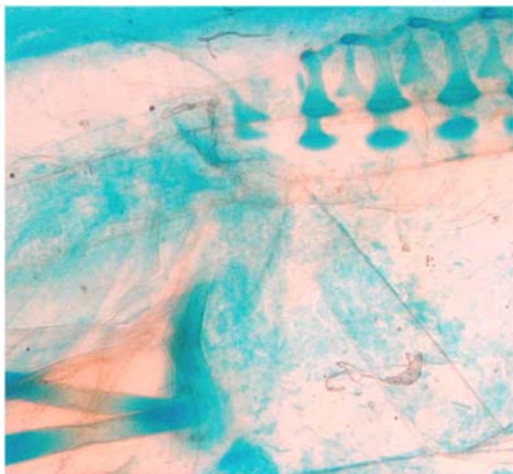
V průběhu stádií 54 a 55 se vytvářejí základy pánevního pletence. Lze nalézt jedince ještě bez zadní končetiny a pánevního pletence nebo již s tvořící se zadní končetinou, ale stále bez pánevního pletence. Kromě toho existují exempláře, které mají pod vznikajícím chrupavčítým femurem malou chrupavčitou pŕlměsíčitou destičku (puboischiadická destička). U nejpokročilejších pulců se nachází drobný tyčkovitý útvar, který reprezentuje výběžky ilií situované dorzokraniálně od proximálního konce femuru; ventrálně od něj je pŕlměsíčitá puboischiadická destička, která roste svými oběma konci směrem k výběžku ilia a začíná tak obkružovat vznikající proximální hlavici femuru.

Stádium 55-56

Základy diapofýz sakrálního obratle začínají osifikovat a na konci stádia 56 jsou osifikované také neurální oblouky. V dorzomediálním úseku neurálních oblouků se zachovává uzoučký chrupavčitý spoj mezi oběma stranami. Příčné výběžky sakrálního obratle mají zaoblený tvar prodlužující se později do podoby tyčky směřující kaudolaterálně.

Základy desátého obratle jsou vyvinuty u všech jedinců a ve stádiu 56 osifikují. U některých pulců se dokonce ve stádiu 55 bodově zakládá jedenáctý obratel a o stádium později i alespoň jednostranně dvanáctý obratel. V obou případech tyto obratle srůstají s předcházejícím - dvanáctý obratel s jedenáctým a jedenáctý obratel s desátým. Hypochord je ještě velmi malý.

Ve stádiu 55 začíná rotace pletence pánevního. Výběžky ilií stále rostou a směřují mírně šikmo k páteři. Puboischiadickou destičku lze nalézt v podobě obloukovité chrupavky uložené ventrálně pod femurem nebo již připojenou k mezitím vzniklému tělu ilia. Všechny



Obr. 51: Pánevní oblast *Rana dalmatina* ve stádiu 56, z laterálního pohledu.

tyto části dohromady vytvářejí acetabulum. Ischiadická část splývá s iliem později než pubická část. V době, kdy je již pubis plně spojena s tělem ilia lze pozorovat postupné splývání ischia s ilii od acetabula směrem k periferii. Zároveň začínají ischia obou stran expandovat ventrálně proti sobě. Výjimečně se vyskytují jedinci, kteří v tomto stádiu ještě nemají žádné základy pánevního pletence.

Pokud je ve stádiu 56 pánevní pletenec již tvořen párem kompaktních útvarů skládajících se z ilia, ischia a pubis, objevuje se na dorzální

straně výběžků ilií malý hřeben. Tento hřeben se dále zvětšuje paralelně s prodlužováním výběžků ilií. Ty na konci stádia přesahují hypochord a dokonce osifikují do 2/3 své délky. Ischia a pubes se dostávají ventrálně do těsné vzájemné blízkosti. Spojení ischií s těly ilií je asymetrické, neboť ischia přesahují svou kontaktní hranou hranu ilia a vytvářejí tak špičatý hrbol (*spina pelvis posterior*).

Stádium 57

Osifikace obratlového centra sakrálního obratle začíná v medioventrální části obratlového těla, ve stejném místě, kde se nacházelo centrum chondrifikace. Diapofýzy se stále prodlužují.

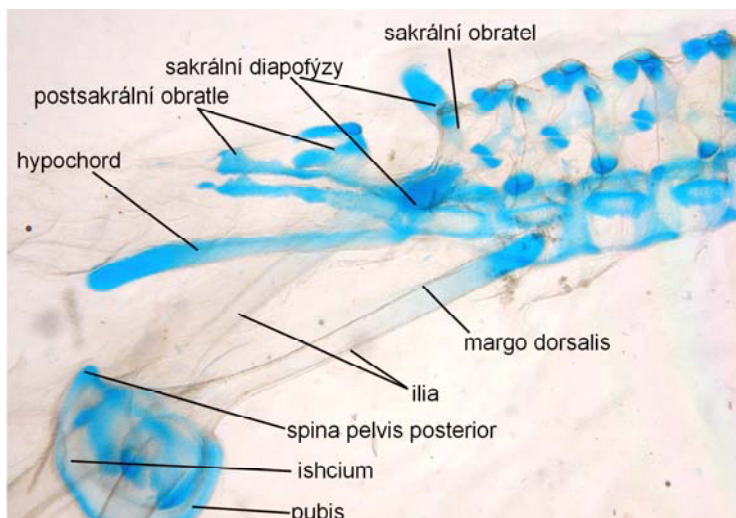
Osifikující hypochord se svým kraniálním koncem přibližuje k páteři.

Ilia jsou téměř kompletně osifikovaná. Svými výběžky zasahují až k sakrálním diapofýzám a pravděpodobně se s nimi spojují prostřednictvím ligamentu. Ischia se navzájem svými kaudálními částmi dotýkají. V několika případech nejsou ještě ischia zcela napojena na ilia a výběžky ilii jsou relativně kratší.

Stádium 61-66

Neurální oblouky sakrálního obratle jsou téměř celé osifikované, s výjimkou malé dorzomediální části. Obratlové centrum je též osifikované, až na dva okrsky sousedící po obou stranách obratle s neurálními oblouky. Příčné výběžky získávají konečný tvar a rovněž začínají od báze osifikovat. Definitivní velikosti dosahují až ve stádiu 64 a v této době též ukončují osifikaci; chrupavčité zůstávají pouze jejich distální konce. O dvě stádia později, tedy v posledním stádiu metamorfózy (st. 66), se dokončuje osifikace zbývajících částí sakrálního obratle.

Desátý obratel se ventrálně kloubně spojuje s devátým, sakrálním, obratlem a v následujícím stádiu (st.62) se dotvářejí i jeho neurální oblouky. V jedenáctém a dvanáctém obratli, pokud jsou přítomny, probíhá osifikace. Hypochord se na začátku této vývojové fáze dostává svým kraniálním koncem



Obr. 52: Laterální pohled na pánevní oblast skeletu *Rana dalmatina* ve stádiu 63.

velmi blízko k páteři, přikládá se k zadní části ventrální strany těla devátého obratle. Později (st. 63) se přibližuje k páteři i kaudálním koncem. Ve stádiu 66 tak vzniká kompaktní urostyl.

V oblasti pánve dokončují ilia osifikaci jako první, a to již ve stádiu 61, přičemž pouze distální konce jejich výběžků zůstávají chrupavčité. Celá osifikovaná část výběžků je dorzálně lemována poměrně mohutným hřebenem (*margo dorsalis*). Ve stádiu 63 se ilia svými těly spojují do tvaru písmene V. Pubes a ischia jsou po celé své délce ventrální hrany přiložena k sobě a srůstají o dvě stádia později, tedy ve stádiu 63. Ve stejném stádiu začíná osifikovat ischium. Vývoj pletence pánevního se dokončuje až po metamorfóze.

3.8. PÁNEVNÍ OBLAST RŮZNÝCH ONTOGENETICKÝCH STÁDIÍ RODU *PALAEOBATRACHUS*

Zařazení zkoumaných jedinců k příslušným stádiím bylo provedeno podle metodiky uvedené v příslušné kapitole. Rozdíl oproti recentním formám je v tom, že na těchto fosíliích jsou zachovány pouze osifikované struktury, chrupavčité struktury, které osifikovaným předcházely, zachovány nejsou. Hodnocen proto může být jen postup osifikace a morfologický vývoj osifikovaných struktur.

Stádium 55

V tomto stádiu lze rozeznat kosti zadních končetin (včetně článků prstů). Obě ilia jsou nepatrná a obě poloviny pletence nejsou ještě v kontaktu. Chybí také kontakt pánve s osifikovanou částí páteře.



Obr. 53: Dorzální pohled na jedince *Palaeobatrachus* přibližně ve stádiu 55.

Stádium 57-58

V této fázi vývoje se objevují všechny části pletence pánevního. Jeho obě poloviny jsou ještě daleko od sebe, takže nespíš ještě nebyly navzájem srostlé. Výběžky ilii jsou velmi krátké a rovněž sakrální diapofýzy nebyly vůbec osifikované.



Obr. 54: Skelet *Palaeobatrachus* sp. z ventrálního pohledu. Stádium přibližně 57-58.

Stádium 62-63

Pánevní oblast je již kompletní. Sakrální diapofýzy jsou menší než u dospělého, což by mohlo znamenat, že byly z větší části chrupavčité.

Hypochord se zachoval jako velmi mohutný tyčkovitý útvar.

Obr. 55: *Palaeobatrachus* sp. z dorzálního pohledu. Pulec v pokročilém stádiu metamorfózy, se zbytkem ocasu. Stádium přibližně 62-63.



Stádium 63-64

Jedinci v tomto stádiu jsou velmi vyspělí, mají však poměrně dlouhý ocas. Rovněž sakrální obratel ještě není odlišen od ostatních a nese ztatečně větší příčné výběžky. Nejspíš byly tyto struktury ještě chrupavčité a proto se nezachovaly.

Urostyl tvoří větší počet dobře identifikovatelných obratlů, které se liší pouze velikostí. Kaudálním směrem se zmenšují.

Pánevní pletenec se podobá této struktuře druhu *Xenopus laevis*. Iliia a ischia jsou plně vyvinutá. Iliia tvoří z dorzálního pohledu tvar písmene U. Dá se předpokládat, že pubes jsou rovněž v konečné podobě a navzájem splynulé stejně jako ischia.

Subadult-adult

Plně vyvinuté sakrální příčné výběžky lze pozorovat až po ukončení metamorfózy. Z ventrální strany se k nim přikládají ploché výběžky ilií delší plochou iliia, podobně jako u pipidů. U jednoho jedince tvoří dilatované sakrální diapofýzy příčné výběžky alespoň dvou obratlů. Lze z toho usuzovat, že sakrální obratel vznikl alespoň ze dvou původních obratlů.

Urostyl má v tomto stádiu podobu kompaktní tyčky. Částečně odlišitelný je pouze první postsakrální obratel. To je konečná podoba urostylu tohoto vymřelého druhu.

Zachovala se i osifikovaná pubis.



Obr. 56: Zachovalý otisk *Palaeobatrachus* sp. nejspíše z ventrální strany.

4. DISKUSE

4.1. SACRUM A VARIABILITA TÉTO STRUKTURY

Sacrum je obvykle jediný, specializovaný obratel, k němuž je připojen pletenec pánevní. Sakrální obratel nese pár prezygapofýz, které se kloubí s postzygapofýzami posledního presakrálního obratle (pokud spolu nesplývají). Sakrální postzygapofýzy u většiny žab chybějí (Holmes, 1906; Truebová, 1973; Duellman a Truebová, 1986). Příčné výběžky sakrálního obratle expandují do různých tvarů u primitivních skupin, u většiny žab jsou jen mírně dilatované a odvozené skupiny je mají tyčkovité (Truebová, 1973). Tvoří sakrální diapofýzy a kloubí se s ilii pletence pánevního. Dilatované sakrální diapofýzy mají tendenci směřovat kolmo k axiálnímu skeletu, kdežto tyčkovité jsou posterolaterálně orientované (Truebová, 1973). Pokud se na spoji ilii s osovým skeletem podílí ještě příčné výběžky jiných obratlů, pak se jim říká obratle synsakrální. To je případ například rodu *Palaeobatrachus*.

Sacrum zástupců čeledi Discoglossidae je většinou devátý obratel a to i u vymřelých, jako byl např. *Eodiscoglossus* ze svrchní křídly Španělska (Hecht, 1970). V dospělosti nese laterálně orientované příčné výběžky křídlovitého tvaru se zakřivenou distální hranou a ilia po nich kloužou dopředu a dozadu ve vazivové pochvě (Hecht, 1970; Iskandar, 1978; Cannatella, 1985; Magliová a Púgenerová, 1998; Sedláčková, 1999). Výjimku tvoří *Discoglossus pictus*, který sice má široká sakrální křídla, ale nikoliv se zakřivenou distální hranou (Cannatella, 1985) a ilia po sakrálních diapofýzách nekloužou dopředu a dozadu, ale pracují ve vertikální rovině. Podobně funguje tento kloub u rodu *Rana*, kde je ovšem vertikální pohyb větší a iliosakrální artikulace pohyblivější. Připojení urostylu k sakrálnímu obratli je pohyblivé.

U čeledi Pelobatidae je sacrum srostlé s urostylem (Lynch, 1973). Je velmi zajímavé, že Nicholls (1916) předpokládal u druhu *Pelobates fuscus* monokondylní sakrococygeální artikulaci a srůst pokládal spíše za anomálii. Někteří fosilní zástupci této čeledi, např. *Macropelobates osborni* (Noble, 1924) a *Eopelobates* (Zweifel, 1956) mají také urostyl k sakrálnímu obratli připojen monokondylně. Jiným, například *Scaphiopus alexanderi*, naopak urostyl se sakrálním obratlem srůstal (Zweifel, 1956). Možnost variability, která se vyskytovala u fosilních zástupců, lze předpokládat i u recentních zástupců. Studium této variability vyžaduje podrobnější výzkum a použití jiných metod.

Kolmo na sakrální obratel navazuje na každé straně do plochy rozšířený příčný výběžek. Ten byl v dilatované podobě vytvořen již u jmenovaných fosilních zástupců této čeledi.

Zástupci čeledi Pipidae mají v dospělosti sedm až osm presakrálních obratlů (Lynch, 1973), tzn. sakrální obratel je osmý až devátý v pořadí. Sedm presakrálních obratlů je u rodu *Pipa*, kde srůstá první a druhý obratel dohromady (Dunn, 1948). Laterálně směřující sakrální diapofýzy jsou křídlovitého tvaru a často srůstají s příčnými výběžky na urostylu, takže sacrum a urostyl tvoří rigidní strukturu. Svědčí o tom dva otvory pro výstup spinálních nervů v sakrálním obratli (Lynch, 1973; Truebová a kol., 2000).

Zástupci čeledi Bufonidae mají sedm či osm procoelních presakrálních obratlů a na ně navazující sakrální obratel nese vějířovitě rozšířené diapofýzy orientované mírně posterolaterálně. Sacrococcygeální artikulace je bikondylní (Lynch, 1973).

Dospělí zástupci čeledi Ranidae mají osm presakrálních obratlů (Lynch, 1973). Sacrum s urostylem nesrůstá, jsou navzájem spojeny bikondylně. Mírně dozadu směřující sakrální diapofýzy jsou hůlkovitého tvaru, kromě zástupců podčeledi Scaphiophryninae, kteří mají rozšířené sakrální diapofýzy (Parker, 1934 z Lynche, 1973). Fosilní zástupci této čeledi měli na sakrálním obratli tyčkovité příčné výběžky, které Fejérváry (1917) pokládal za pokročilý typ těchto struktur.

Čeď Palaeobatrachidae má sedm až osm procoelních presakrálních obratlů (Lynch, 1973). Složené sacrum (Portis, 1922; z Heatwola a Carrolla, 2000) u nich není srostlé s urostylem a nese křídlovitě rozšířené sakrální diapofýzy, které směřují v úhlu 90° od páteře. U jiných fosilních žab, např. druhu *Vieraella herbstii*, se našlo ještě devět presakrálních obratlů (Casamiquela, 1965; Estes a Reig, 1973; z Baézové a Bassa, 1996). Podobně je tomu i u jurského *Notobatrachus degiustoi* (Baézová a Basso, 1996). Předchůdce žab, *Triadobatrachus*, měl dokonce ještě 14 presakrálních obratlů. Při porovnání z počtem presakrálních obratlů u recentních žab, je z toho patrný trend postupného zkracování presakrální části páteře. Gans a Parsons (1966) to vysvětlovali potřebou rigidní tělní osy a lepšího ovládní polohy těla při skoku. Sakrální diapofýzy výše jmenovaných jurských zástupců Anura jsou mírně dilatované a u rodu *Notobatrachus* také mírně ukloněné směrem dozadu (Baézová a Basso, 1996).

Obecně se v ontogenezi sakrálního obratle objevují nejprve párové základy neurálních oblouků, které dále rostou a navzájem se spojují. Jako druhá struktura v pořadí vzniká obratlové centrum. Třetí v pořadí se vyvíjejí příčné výběžky, jenž se vzápětí u některých druhů rozšiřují. Následně všechny uvedené struktury osifikují ve stejném pořadí, v jakém

vznikaly. V tabulce 2 jsou uvedeny základní údaje ontogeneze sakrálního obratle pro všechny zkoumané a porovnávané druhy žab.

Jak již bylo výše zmíněno, neurální oblouky jsou prvními elementy sakrálního obratle, které se objevují a začínají osifikovat. U všech srovnávaných druhů vznikají přibližně ve stejnou dobu a i jejich vývoj probíhá obdobně. Mnou uvedené údaje se neliší od dat jiných autorů, kteří se tímto tématem zabývali a to i na jiných druzích, (Nieuwkoop a Faber, 1967), (Kempt a Hyot, 1967), (Weins, 1989), (Magliová a Púgenerová, 1998), (Magliová, 1999), (Sedláčková, 1999). Jelikož ve vývoji neurálních oblouků nebyly shledány žádné významné odlišnosti, nelze předpokládat, že má vliv na utváření jednotlivých lokomočních typů.

Obdobné závěry lze konstatovat pro obratlové centrum, jakožto v ontogenetickém pořadí druhou strukturu sakrálního obratle. Jedna ze dvou mnou pozorovaných odlišností se týká osifikace obratlového centra, konkrétně počtu ohnisek osifikace. U druhu *Bufo bufo* jsou rozpoznatelná dvě centra osifikace, což je v rámci druhů studovaných v této práci ojedinělé. Obratlová centra všech ostatních druhů osifikují pouze z jednoho ventromediálního centra. Podrobnější výzkum pro potvrzení vyžaduje použití detailnějších metod, např. metody seriálních řezů.

Duellman a Truebová (1986) se zmiňují o ontogenetickém vývoji obratlových center u čeledi Discoglossidae. Podle nich se určité fázi vývoje degeneruje část obratlového centra z chrupavčité tkáně zpět na tkáň vazivovou, takže obratlové centrum nelze metodou diferenciálního barvení zvýraznit jako strukturu zaškrcojící chordu, ale pouze jako element situovaný na jejím dorzálním povrchu. Zvrat vývoje chrupavky zpět k vazivu lze podle mých výsledků pozorovat i u *Xenopus laevis* a *Pelobates fuscus*. Naopak u druhů *Bufo bufo* a *Rana dalmatina* je možné metodou diferenciálního barvení sledovat celý průběh chondrifikace a na ní navazující osifikace celého obratlového centra, včetně zaškrcování chordy.

Nejvíce variabilním elementem sakrálního obratle jsou příčné výběžky. Rozdíly jsou patrné již v rané ontogenezi, kdy se např. u *Pelobates fuscus* a *Xenopus laevis* objevují jako široké a téměř obdélníkovité struktury, kdežto u ostatních zkoumaných druhů jako kulovité a teprve později se rozšiřující útvary. U *Bufo bufo*, *Discoglossus pictus*, *Palaeobatrachus* sp. a *Xenopus laevis* rostou sakrální příčné výběžky do vějířovitého nebo špachtlovitého tvaru a u *Bombina variegata* a *Bombina bombina* do tvaru křídlovitého s úzkou bází. Naproti tomu zástupci druhu *Pelobates fuscus* mají v dospělosti křídlovité sakrální diapofýzy se širokou bází. U *Rana dalmatina* zůstávají sakrální diapofýzy tyčkovité po celý život, během

ontogeneze se pouze prodlužují. Tato tvarová a zároveň funkční variabilita souvisí se způsobem pohybu a typu iliosakrální artikulace (viz kapitola 4.3.1.). Počátek rozšiřování příčných výběžků po jejich vzniku je u všech studovaných druhů přibližně stejný, relativně nejpozději začínají expandovat u *Xenopus laevis*.

Další zajímavostí v ontogenezi sakrálního obratle jsou pre- a postzygapofýzy. Ty u druhu *Pelobates fuscus* splývají mezi stádii 56 a 57 se sakrálními diapofýzami, s čímž se u ostatních studovaných druhů nesetkáváme. Těm zůstávají sakrální prezygapofýzy izolované a postzygapofýzy se vyskytují pouze rudimentárně.

Böhme a kol. (1982) u fosilního druhu *Pelobates decheni* popisuje složené sakrální diapofýzy, jež se skládají z jedné velké střední části, která by mohla být homologem sakrálních diapofýz, a dvou krajových menších částí. Krajové úseky by mohly u tohoto druhu vzniknout z pre- a postzygapofýz. Skutečnost, že se pre- a postzygapofýzy začleňují u recentních a nejspíše i u fosilních zástupců čeledi Pelobatidae do komplexu sakrálních diapofýz, by mohla poukazovat na ustálenou vlastnost této čeledi.

Poněkud se rozcházím s tvrzením Ridewooda (1897), že celý vývoj příčných výběžků probíhá daleko před tím, než se spojují s ilii pánevního pletence. Nemohu přesně posoudit, kdy se výběžky ilii dostávají do kontaktu se sakrálními diapofýzami, ale lze předpokládat, že k tomu dochází záhy poté, co tyto výběžky dosáhnou k jejich ventrální straně, což je podle mých výzkumů ve stádiu 63. Z údajů v tabulce 2, je zřejmé, že část vývoje probíhá paralelně a ne časově vzdáleně od sebe, jak tvrdí autor v roce 1897.

tabulka 2. základní mezníky ontogeneze sakrálního obratle. Čísla v tabulce znamenají stadia v nichž nastala daná změna.

	<i>Discoglossus pictus</i>	<i>Bombina variegata</i>	<i>Bombina bombina</i>	<i>Xeropus laevis</i>	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana dalmatina</i>
vznik základů neurálního oblouku sakrálního obratle	50-51	51	51	52	50	50	50-51
vznik obratlového centra sakrálního obratle	55	55	55	58	52	56	54-55
vznik příčných výběžků sakrálního obratle	55-56	55	56	57-58	53	56	55-56
neurální oblouk sakrálního obratle kompletní	56-57	57	57	57	54	58	55-56
počátek dilatace sakrálních diapofýz	56-57	55	57	59	54	57	nedilatuji
obratlové centrum sakrálního obratle kompletní chrupavčité	56-57	57	58	59	56	57	57
začátek osifikace neurálního oblouku sakrálního obratle	56-57	55	58	58	55	56	55-56
počátek osifikace centra sakrálního obratle	58-adult	56-57	58	59	56	58	57
dokončení růstu sakrálních diapofýz- mají konečný tvar	58-adult	61	62	62-63	63	64	61
počátek osifikace sakrálních diapofýz	58-adult	58-59	62	59	56	58	61
neurální oblouk sakrálního obratle osifikovaný	58-adult	subadult-adult	66	62-63	62-63	65	66
centrum sakrálního obratle osifikované	58-adult	subadult-adult	subadult-adult	subadult-adult	62-63	66	subadult-adult
dokončení osifikace příčných výběžků sakrálního obratle	58-adult	subadult-adult	subadult-adult	66	62-63	66	subadult-adult

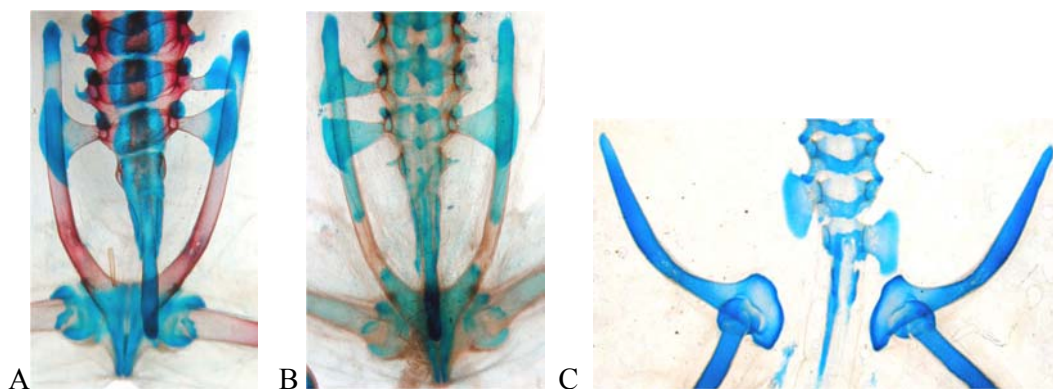
Je známo, že každý orgán či struktura má své normální a abnormální formy. Každá z těchto forem má určitou pravděpodobnost výskytu v přírodě (Malashichev, 1997). Nejčastěji se poslední presakrální obratel podílí svým jedním či oběma příčnými výběžky na iliosakrální artikulaci nebo na jedné straně úplně supluje sakrální příčný výběžek a tím se stává tzv. obratlem synsakrálním. Kromě toho může funkci sakrální diapofýzy zastávat také příčný výběžek prvního postsakrálního obratle nebo na tvorbě této diapofýzy alespoň participuje.

Z výsledků této práce je patrné, že u druhů *Bombina variegata*, *Bombina bombina* a *Pelobates fuscus* se tyto anomálie vyskytují poměrně často. Tuto skutečnost potvrdili rovněž Goette (1878), Sasserno (1836, oba z Howese 1886), dále Ridewood (1897) a Malashichev (1997), který se dále zmiňuje i o tom, že u druhu *Bombina variegata* bývá často desátý

obratel volný, nespojený s urostylem a přejímá typické morfologické rysy sakrálního obratle, s čímž jsem se u svých exemplářů nesešla.

Malashichev a Pawlowska-Indyková (1997) zjistili zajímavou skutečnost, že na vývoj sakrální oblasti páteře má vliv teplota. Při vyšších teplotách mají u *Bombina variegata* sakrální charakter příčné výběžky kaudálnějších obratlů a při nízkých teplotách naopak kranialnějším obratlů. To by mohlo být jednou z příčin velké variability této části osového skeletu.

Z mých pozorování dále vyplývá, že spektrum variability sakrální oblasti u rodu *Bombina* je stejné jako u ostatních zkoumaných druhů žab, ale frekvence je u něj ze všech druhů největší. Tuto skutečnost dokládají také Kovalenkova a Malashichev (1997), kteří ve své práci popisují významnou variabilitu v sakrální oblasti mezi jednotlivými populacemi, druhy a hybridy, zatímco ji u vzorků z extrémních přírodních podmínek výraznou variabilitu nezaznamenali.



Obr. 57: Pánevní oblasti druhů *Bombina bombina* (A,B) a *Pelobates fuscus* (C) z dorzálního pohledu. Na obrázku je vidět účast posledního presakrálního obratle na stávající či budoucí iliosakrální artikulaci.

Weins (1989) se zabýval *Spea bombifrons*, druhem příbuzným *Pelobates fuscus*, a o abnormalitách se nezmiňuje. Naopak Nicholls (1916) pokládá zástupce čeledi Pelobatidae za žáby s extrémní variabilitou sakrálního obratle. Popisuje například abnormální srůsty mezi urostylem a sakrálním obratlem u čeledi, kde se podle tohoto autora běžně, vyskytuje spojení monokondylní. Avšak ostatní výše zmínění autoři, kteří se zabývali zástupci této čeledi, závěry Nichollse popírají. Na materiálu *Pelobates fuscus*, který jsem v této práci studovala, jsem se nesešla se srůsty příčných výběžků urostylu se sakrálními diapofýzami.

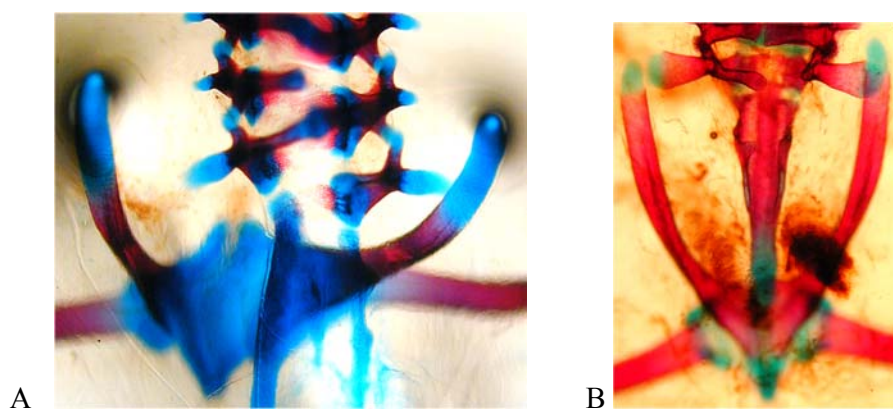
Vzorky *Pelobates fuscus* použité pro tuto práci vykazují v sakrální oblasti skeletu pouze výše popsanou variabilitu (viz str. 46 a 47). K podobným výsledkům dospěla i Talaverová (1990), která popisuje variabilitu sakrální oblasti u *Pelobates cultripes*. U tohoto druhu se též vyskytují již popsané odchylky jako u ostatních druhů (viz str. 46 a 47) a zároveň i srůsty mezi sakrálním obratlem a urostylem, kdy se urostyl svými příčnými výběžky podílí na tvorbě křídlovitých sakrálních diapofýz.

Materiálu pro studium sakrální oblasti u *Xenopus laevis* a *Discoglossus pictus* bylo k dispozici jen málo, takže šíři jejich variability nelze přesně určit. Na zkoumaných exemplářích nebyla zaznamenána žádná z již popsaných abnormálních struktur (viz str. 46 a 47). Pouze u některých dospělých jedinců *Xenopus laevis* se zachoval volný desátý obratel tvořící spojku mezi sakrálním obratlem a urostylem.

Ridewood (1897) a Baézová (1981) zaznamenali, že poslední presakrální obratel u pipidů může být zavzat do sakrální oblasti, takže diapofýzy pro kontakt s ilii patří devátému a desátému obratli. Tato anomálie se dokonce vyskytuje již u vymřelých pipoidních žab (Baézová, 1981).

U *Rana dalmatina* jsem nenašla žádné odchylky od normálního stavu ačkoliv u *Rana temporaria* zaznamenány byly (Lloyd Morgan, 1830; Howes, 1823 oba z Howese, 1886; Kovalenková, 1992). Například Kovalenková (1992) popisuje u tohoto druhu všechny výše charakterizované anomálie (viz str. 46-48).

Anomálie v sakrální oblasti u rodu *Bufo* zaznamenal již Adolfi (1801 a 1803, z Howese 1886). Studium materiálu *Bufo bufo* neukázal výše uvedenou (viz str. 46-48), variabilitu v sacrum. Byly nalezeny pouze dva exempláře s abnormálně utvářeným neurálním obloukem sakrálního obratle (viz obr.: 58). U prvního došlo ke spojení levého neurálního oblouku sakrálního obratle s pravým neurálním obloukem posledního presakrálního obratle. Protilehlý neurální oblouk presakrálního obratle zůstal volný. Naopak pravý neurální oblouk sakrálního obratle jeví tendenci splynout s neurálním obloukem prvního postsakrálního obratle. U druhého je pravá část neurálního oblouku rudimentární a levá plně vyvinutá. V porovnání s ostatními sledovanými druhy byla u *Bufo bufo* velice nízká frekvence variabilita sakrální oblasti páteře.



Obr. 58: Pánevní oblast skeletu *Bufo bufo* z dorzálního pohledu. **A.** Jedinec ve stádiu 58 a **B.** ve stádiu 65-66.

Na studovaném materiálu jsem našla zřídka popsanou odchylku v ontogenezi sakrálního obratle u některých jedinců druhu *Xenopus laevis* a *Bombina variegata*, v podobě vytvořených sakrálních postzygapofýz, které se kloubily s prezygapofýzami následujícího obratle začleněného již do urostylu. Tento jev zmiňují také Baézová a Basso (1996) u fosilních žab rodu *Notobatrachus* a Ritland (1955) u rodu *Ascaphus*.

4.2. UROSTYL A JEHO VARIABILITA

Urostyl, neboli coccyx, je terminálním elementem osové kostry (Duellman a Truebová, 1986) a někteří autoři (Fordová a Cannatella, 1993) jej považují za synapomorfii žab. Je to struktura tvořící rigidní oporu pro pohyb zadní končetiny a zároveň absorbuje konečný tlak vznikající pohybovou setrvačností (Baruš a Oliva, 1992) chrání též orgány pod ním ležící (Mahendra a Charan, 1972).

Urostyl vzniká splynutím postsakrálních obratlů a tyčkovitého hypochordu. Leží mezi ilii pánevního pletence a nese úponové plochy pro připojení svalů této oblasti. Desátý obratel zprostředkovává spojení celého urostylu se sakrálním obratlem. Někteří autoři, například Green (1931) a Whiting (1961), poukazují na důležitost různých typů sacrococcygeální artikulace pro odlišné způsoby lokomoce žab (bližší popis na str. , v kapitole Ilium).

Urostyl se většinou kloubí se sakrálním obratlem bikondylně (Holmes, 1906). Je tomu tak například u zástupců čeledi Palaeobatrachidae, Ranidae a některých zástupců čeledi Bufonidae (Lynch, 1973).

Sedláčková (1999) a Magliová a Púgenerová (1998) tvrdí, že u rodu *Bombina*, zástupce čeledi Discoglossidae, se urostyl připojuje k sakrálnímu obratli monokondylně.

U některých pipidů, afrických a neotropických bufonidů a u pelobatidů je spojení monokondylní nebo urostyl se sakrálním obratlem srůstají (Ridewood, 1897; Nicholls, 1916; Lynch, 1973; Cannatella a Truebová, 1988; Mc Diarmid a Altig, 2000, Truebová a kol., 2000; Van Dijk, 2002).

Podle Truebové (1973) se primárně vyskytuje bikondylní spojení a ostatní typy jsou od něj odvozené.

Dorzální hřeben a laterální výběžky urostylu jsou u různých druhů vyvinuty v různém rozsahu. Blízko předního konce urostylu je po stranách pár malých otvorů, kterými prochází poslední pár spinálních nervů (Holmes, 1906). Podle níže uvedených autorů a mých pozorování jsou u některých druhů dva páry těchto otvorů.

Na předním konci urostylu se u většiny druhů žab vyskytují jeden až dva páry diapofýz, čili příčných výběžků, které mohou splývat s příčnými výběžky sakrálního obratle, jako např. u pipidů (Lynch, 1973; Truebová a kol., 2000). Lze je nalézt i u všech mnou zkoumaných druhů s výjimkou *Rana dalmatina*. To souhlasí s konstatováním Truebové (1973), že tyto diapofýzy chybí u pokročilejších skupin.

Tyto výběžky měli již fosilní zástupci, např. z čeledi Discoglossidae (Hecht, 1970, Iskandar, 1978) a Pelobatidae (Noble, 1924; Zweifel, 1956).

Normálním vývojem urostylu během metamorfózy se zabývali již Branham a List (1979) a to na pozdějších stádiích pěti druhů žab (*Xenopus laevis*, *Bufo americanus*, *Pseudacris triseriata*, *Hyla chrisoscelis* a *Rana pipiens*). Vznik a vývoj postsakrálního osového skeletu je podle nich u těchto druhů obdobný, lišící se pouze v detailech. Urostyl v ontogenezi vzniká podle Branhama a Lista (1979) z jednoho páru „basidorsalií“ umístěných nad chordou a hypochordu ležícího pod chordou. Během metamorfózy se vyskytují „basidorsalia“ jako podélné párové proužky hyalinní chrupavky. Rostou dorzálně a tak překrývají nervovou trubici. Na dorzální straně se „basidorsalia“ stýkají a v některých místech srůstají. Každé z basidorsalií je laterálně preforováno jedním nebo dvěma otvory pro výstup spinálních nervů.

Z mých pozorování vyplývá, že „basidorsalia“ popsaná výše zmíněnými autory jsou navzájem splynulé základy neurálních oblouků desátého, jedenáctého a dvanáctého obratle, které se zakládají samostatně, a u již v raných stádiích ontogeneze srůstají do jednoho útvaru. Proto je nejspíše Branham a List (1979) popisují na pozdějších stádiích jako jednolitou strukturu. U některých druhů žab (viz Tabulka 3) se zakládají i rudimety dalších

postsakrálních obratlů. V tabulce jsou uvedeny všechny druhy žab studované v této práci a klíčové momenty ontogeneze urostylu.

Údaje shrnující vývoj urostylu naznačují, že vývoj této struktury probíhá podle obecného schématu. Jediná markantnější odchylka od tohoto schématu je absence příčných výběžků na prvním postsakrálním obratli u *Rana dalmatina*. Mahendra a Charan (1972) popisují příčné výběžky na urostylu *Rana tigrina*, které však mohou u některých jedinců chybět. Naopak u *Rana temporaria* jsou přítomny konstantně (Mahendra a Charan, 1972). Lynch (1973) však tvrdí, že tyto výběžky chybí u všech ranidů.

Příčinou absence diapofýz na urostylu nejspíše nebude adaptace ke skákavému pohybu, protože nepřítomnost těchto výběžků není u žab pohybujících se skokem konstantní.

Podle Lynche (1973) nejsou vyvinuty diapofýzy straně urostylu také u čeledi Palaeobatrachidae. To je velmi zvláštní, protože někteří autoři (např.: Estes a Reig, 1973; z Baézové a Bassa, 1996) považují příčné výběžky na urostylu za znak primitivních druhů žab. U čeledi Bufonidae jsou proto diapofýzy na urostylu považovány spíše za abnormalitu, avšak u mnou zkoumaných jedinců *Bufo bufo* se nacházely pravidelně. Velké nesrovnalosti mezi jednotlivými autory svědčí o nedokonalém prozkoumání tohoto elementu osového skeletu žab a jsou nejspíše podpořeny i velkou vnitrodruhovou a mezidruhovou variabilitou. Svědčí o tom i tvrzení Weinse (1989), že *Spea bombifrons*, náležící do stejné čeledi jako *Pelobates fuscus*, tyto výběžky též postrádá, zatímco u druhého zmíněného druhu se vyskytují.

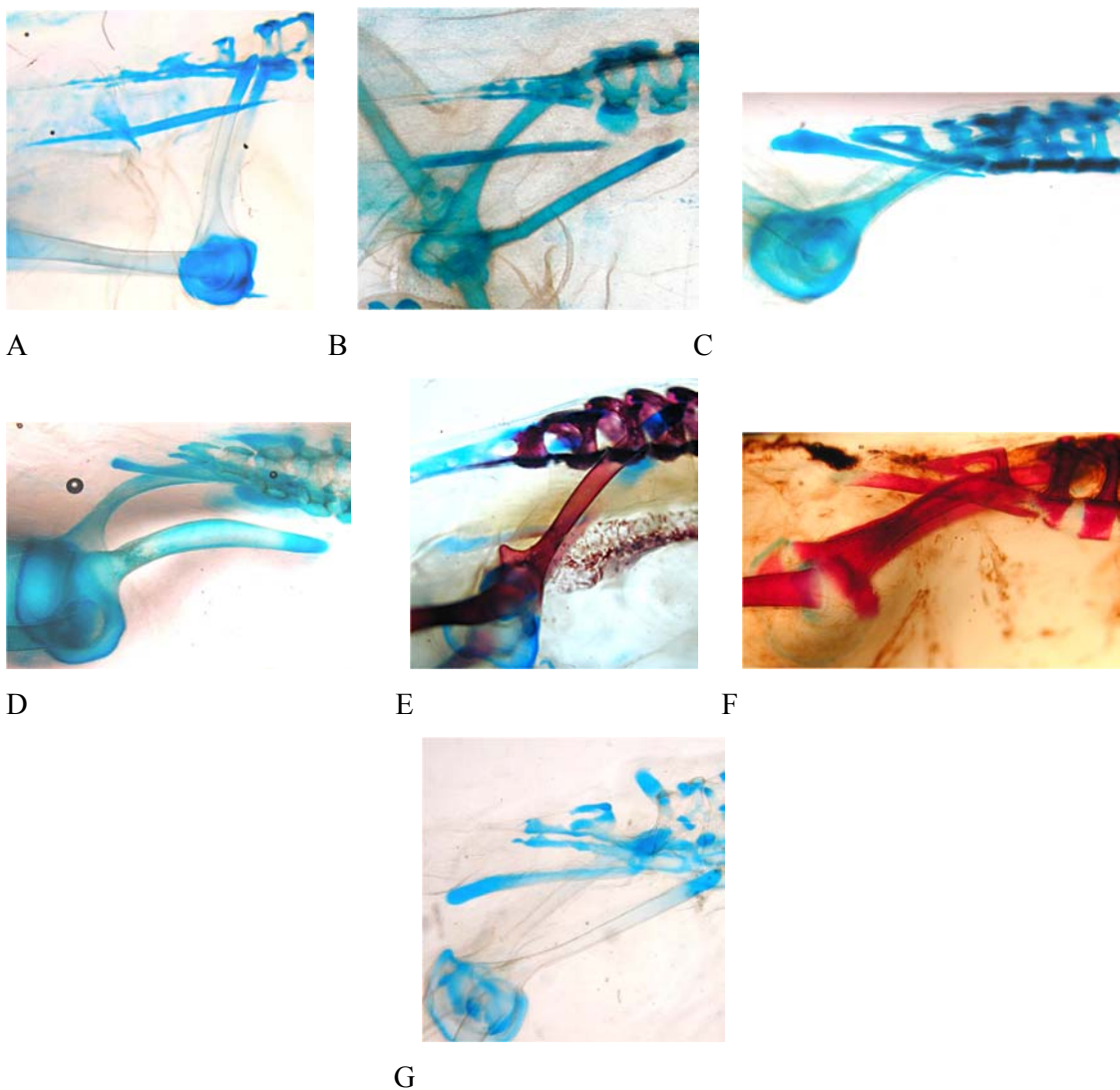
Naopak u pipidů se mohou diapofýzy desátého obratle rozšiřovat a splývat s dilatovanými diapofýzami sakrálního obratle (Lynch, 1973; Truebová a kol., 2000) a tak se účastní iliosakrální artikulace. Desátý obratel se tímto stává obratlem synsakrálním.

Osový skelet pokračuje jedenáctým obratlem, který se u *Discoglossus pictus*, *Xenopus laevis* a *Pelobates fuscus* objevuje v ontogenezi mnohem dříve než u ostatních zkoumaných druhů, především *Bufo bufo*.

Další, dvanáctý obratel se zakládá u *Xenopus laevis* a *Pelobates fuscus* dříve, než srostou předchozí postsakrální obratle, což je ve srovnání s ostatními zkoumanými druhy (viz Tabulka 3) neobvyklé.

Na rozdíl od údajů Nieuwkoopa a Fabera (1967) se u mých exemplářů *Xenopus laevis* vytvářejí ještě základy třináctého obratle, kdežto podle již zmíněných autorů urostyl vzniká ze základů 10. až 12. obratle a hypochordu, tak jak je to u mého materiálu *Pelobates fuscus* a *Rana dalmatina*.

Poslední částí urostylu je hypochord. Při porovnání této struktury z laterálního pohledu jsou patrné tvarové rozdíly u jednotlivých studovaných druhů.



Obr. 59: Tvarové odlišnosti hypochordu u **A.** *Discoglossus pictus*, **B.** *Bombina bombina*, **C.** *Bombina variegata*, **D.** *Pelobates fuscus*, **E.** *Xenopus laevis*, **F.** *Bufo bufo* a **G.** *Rana dalmatina*. Laterální pohled.

Bombina bombina a *variegata* mají poměrně dlouhý hypochord trojúhelníkovitého tvaru, který se směrem dozadu rozšiřuje. Někteří zástupci těchto druhů však mají hypochord kyjovitěho tvaru s nejširším distálním koncem. Jejich blízký příbuzný, *Discoglossus pictus*, má též dlouhý hypochord tvaru trojúhelníku, ale širší je strana přiložená k postsakrální části páteře. Naopak hypochord u *Xenopus laevis* a *Pelobates fuscus* je krátký a kyjovitý.

Hypochord *Rana dalmatina* je dlouhý kyjovitý s distálním koncem zahnutým ventrokaudálně. Podrobnější popis funkce hypochordu při lokomoci by vyžadoval další výzkum.

Pozdní objevení se hypochordu v ontogenezi *Xenopus laevis* při použití metody diferenciálního barvení by bylo možné vysvětlit skutečností, že až do stádia 61 je hypochord tvořen převážně z fibrilární pojivové tkáně (Branham a List, 1979). To ale nevysvětluje skutečnost, že někteří jedinci mají obarvený hypochord a jiní ho obarvený nemají. Je pozoruhodně, že uvedení autoři neobjevili žádnou osifikaci v oblasti urostylu ani u exemplářů ve vyšším vývojovém stupni. Na mém materiálu *Xenopus laevis* hypochord osifikoval. Možné vysvětlení je ve způsobu odchovu, kdy došlo k jevu, se kterým je možné se setkat u žab rodu *Bombina*, u nichž nacházíme téměř metamorfované jedince z celou chrupavčitou kostrou bez náznaku osifikace.

Urostyl jako celek je v dorzálním pohledu (viz obr. 60, v kapitole Ilium) u různých druhů výrazně odlišný. Nejvýraznější variantou je extrémně krátký urostyl *Pelobates fuscus*, což potvrzuje i Zweifel (1956). Naopak *Rana dalmatina* a *Discoglossus pictus* mají nejdelší urostyly ze všech porovnávaných druhů a podle Zweifela (1956) také zástupci rodu *Spea* a *Scaphiopus* mají dlouhý urostyl, ačkoliv jsou příbuzní s *Pelobates fuscus*. Protáhlý urostyl je také u *Palaeobatrachus*, což by mohlo souviset s délkou hypochordu. Ten se svou distální částí nejvíce podílí na celkové délce urostylu, protože kaudálně více či méně přesahuje postsakrální část páteře.

Mé výsledky se však většinou shodují se závěry ostatních autorů, kteří se zabývali tímto tématem. Malé odlišnosti ve stádiích u jednotlivých mnou porovnávaných druhů žab a druhů zkoumaných ostatními (např. Zweifelem, 1956; Nieuwkoopem a Faberem, 1967; Kempem a Hyotem, 1967; Mahendrou a Charanem, 1972; Truebovou a Hankenem, 1992; Magliovou a Púgenerovou, 1998; Magliovou, 1999; Sedláčkovou, 1999; Mc Diarmidem a Altigem, 2000; Truebovou a kol., 2000) mohou být způsobeny rozdílnými metodami odchovu a počtem exemplářů jednotlivých stádií. Významnou roli může hrát také vnitrodruhová variabilita. To potvrzují i autoři zkoumající jiné druhy, jako např. Worthy (1987), který studoval rod *Leiopelma*. U jednotlivých druhů se mohou zakládat rudimenty postsakrálních obratlů unilaterálně nebo se stává, že posteriorněji situovaný základ obratle je ve vyšším stupni vývoje než předešlý obratel.

Tabulka 3: základní mezníky ontogeneze urostylu. Čísla v tabulce znamenají stadia, v nichž nastala daná změna.

	<i>Discoglossus pictus</i>	<i>Bombina variegata</i>	<i>Bombina bombina</i>	<i>Xenopus laevis</i>	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana dalmatina</i>
vznik základů 10. obratle	52	53	52	52	51-52	54-55	53-55
vznik hypochordu	55	54-55	55	53	53	55-56	55
vznik základů obratlového centra 10. obratle	56	55	56	62	57-58	58	56
vznik základů 11. obratle	52	54	56	52	53	57	55-56
splynutí 10. a 11. obratle	56-57	57-58	56	58	60-61	58	56
vznik základů 12. obratle	56-57	55-56	56	53	53	58	56
dokončení tvorby chrupavčitého neurálního oblouku 10. obratle	56-57	57-58	57	58	57	59-62	62
vznik příčných výběžků 10. obratle	56-57	55	57	62	58	59-62	-----
vznik kloubního spojení mezi sakrálním a prvním postsakrálním obratlem	56-57	58	58	59-60	61-62	58-59	61
splynutí 11. a 12. obratle	56-57	57	57	62	53-54	62	56
počátek osifikace 10. obratle	56-57	55-56	58	59-60	56	57	56
vznik základů 13. obratle	56-57	58	58	54-57	-----	58	-----
splynutí 12. a 13. obratle	56-57	58	58	63	-----	58	-----
počátek pohybu kraniálního konce hypochordu	56-57	55-56	58	63	62-63	57	57
počátek osifikace hypochordu	57-58	57	58	62	62-63	57	57
začátek osifikace 11. obratle	58-adult	56	59	59-60	62-63	62	61
počátek pohybu kaudálního konce hypochordu	58-adult	61	64	64-66	63-64	64	63
srůst hypochordu s postsakrální částí páteře	58-adult	63	66	66	64-adult	65-66	66
počátek osifikace 12. a následujících postsakrálních obratlů	58-adult	subadult-adult	66	64-66	62-63	subadult-adult	61
dokončení osifikace urostylu	58-adult	subadult-adult	subadult-adult	62-adult	63-adult	subadult-adult	subadult-adult

4.3. PLETENEC PÁNEVNÍ

Pletenec pánevní žab je tvořen třemi páry elementů zvaných ilia, ischia a pubes (Holmes, 1906; Truebová, 1973; Duellman a Truebová, 1986). Ilia tvoří přední část acetabula a na druhé straně se kloubí se sakrálními diapofýzami pomocí ligamentu (Holmes, 1906; Noble 1954). Variabilita ilii se projevuje v nestejně délce, zakřivení a v přítomnosti hřebenu a protuberancí pro připojení různých svalů. Odlišné je i jejich skloubení se sakrálními příčnými

výběžky. Ilii se kloubí s ventrální stranou sakrálních diapofýz (Duellman a Truebová, 1986). U těch žab, které mají rozšířené sakrální diapofýzy s rovnými laterálními hranami, spojuje anterolaterální konce ilii protilehlých stran povrchový příčný ligament. Toto uspořádání maximalizuje předozadní pohyb pánevního pletence v horizontální rovině a minimalizuje laterální a dorzální rotaci.

Další typ iliosakrální artikulace je charakteristický dobře vyvinutou kloubní kapsulou a ligamentem uloženým hluboko v dorzální svalovině (Duellman a Truebová, 1986). Většina žab má rozšířené sakrální diapofýzy s konvexními laterálními hranami. Ilii se s nimi kloubí pomocí širokého, příčného ligamentu a žlábkovité chrupavky, která lemují distální hranu diapofýz. Toto spojení umožňuje laterální rotaci pánve v horizontální rovině.

Následující typ iliosakrální artikulace je velmi podobný předešlému. Liší se pouze okrouhlým tvarem diapofýz a jejich posterolaterální orientací (Duellman a Truebová, 1986). Ilium se připojuje k sakrální diapofýze pomocí úzkého, příčného ligamentu. S okrouhlým tvarem diapofýz souvisí i absence žlábkovitého tvaru okrajové chrupavky. Toto spojení umožňuje dorzoventrální exkurze pánve, což je dobře vyvinuto zejména u žab rodu *Rana* (podrobnější popis viz níže).

Ischium tvoří zadní část acetabula a jeho tvarová variabilita koreluje se svaly začínajícími v této oblasti (Holmes, 1906; Duellman a Truebová, 1986).

Pubis tvoří ventrální část acetabula a většinou zůstává chrupavčitá po celý život. U některých druhů (např. zástupců čeledi Pipidae) může kalcifikovat či osifikovat a pak je spojení s ostatními elementy těžko rozeznatelné (Holmes, 1906; Duellman a Truebová, 1986).

U leiopelmatidů a pipidů (*Xenopus* a *Pseudhymenochirus*) se na pletenec pánevní napojují pomocné elementy (Duellman a Truebová, 1986). Jedná se o prepubis, zvanou též epipubis. Je to malá chrupavčitá destička připojená k pubis (Lynch, 1973; Duellman a Truebová, 1986). De Villiers (1934) předpokládal, že epipubis je derivátem vazivového pruhu zvaného linea alba a později dokonce uvažoval o její homologii s ypsiloidní chrupavkou ocasatých obojživelníků.

Pletenec pánevní je z morfologického hlediska velmi stabilní struktura, na které jsem nenašla žádné abnormality ani výraznou vnitrodruhovou variabilitu. Avšak Malashichev (1999) předpokládal, že vliv na vývoj pánve a její formování může mít i velikost viscerální dutiny a tedy i orgány v ní, hlavně velikost střev.

Důležitá je korelace vývoje pletence pánevního a zadní končetiny, protože ta se většinou zakládá dříve než pánev a často se dostává do velmi pokročilého stádia vývoje chrupavky ještě před vznikem pletence pánevního.

4.3.1. ILIUM

Ilia jsou pánevní elementy, které vybíhají směrem dopředu v dlouhé výběžky (*ala ossis ilii*). V ontogenezi se zakládají jako první z pánevních elementů a zůstávají po celou dobu párové, i když u některých druhů navzájem srůstají.

V evoluci ilia neexpandovala od míst kloubení s ostatními pánevními elementy směrem dopředu, ale prodlužovala se současně se zkracováním páteře, takže kyčelní kloub se posouvá podél ocasu dozadu (Roček, 2002). Příčinou elongace ilíí byla patrně nutnost udržení minimální vzdálenosti mezi předními a zadními končetinami.

V ontogenetickém vývoji se ilia zakládají jako chrupavčité destičky umístěné nad proximální hlavou femuru a prodlužují až k ventrální straně sakrálních diapofýz, s nimiž se posléze koubí.

Začátek ontogeneze ilíí probíhá u všech zkoumaných druhů synchroně. Ke zrychlení nebo zpomalení jejich vývoje dochází až ve fázi, kdy výběžky ilíí dosahují k ventrální straně sakrálních diapofýz. Nejdříve (viz Tabulka 4) dosahují ilia k ventrální straně příčných výběžků sakrálního obratle u *Discoglossus pictus*, což by mohlo být logické vzhledem nutnosti rychlého vývoje v jeho přirozeném prostředí. Z mého odchovu usuzuji na důležitost světelného režimu, neboť při dvacetičtyřhodinovém osvětlení prodělali jedinci tohoto druhu celý vývoj až po ukončení metamorfozy během čtrnácti dnů.

Naopak růst výběžky ilíí se zdá být pomalý u *Pelobates fuscus* a *Xenopus laevis*. U posledního zmíněného druhu se dají příčiny hledat opět v životním prostředí. Je to plně akvatický druh, pro který vysychání vodních ploch není vývojovým mezníkem.

Dalším ukazatelem zrychlení vývoje elementu, který se podílí na lokomoci je u *Discoglossus pictus* rychlé dokončení osifikace ilíí oproti ostatním uvedeným druhům v tabulce 4.

S jiným projevem heterochronie ve vývoji ilíí, nejspíše souvisejícím s nutností dokonalého pohybu mimo vodní prostředí, se setkáváme u *Rana dalmatina*. Z tabulky 4 je patrné, že se hřebeny křídel ilíí (*margo dorsalis*) vytvářejí mnohem dříve než u ostatních zkoumaných

druhů. To by mohlo mít souvislost s brzkou schopností saltace. Podobně je tomu u druhu *Discoglossus pictus*, kde se hřebeny tvoří v přibližně stejné fázi vývoje.

Pro lokomoci je důležitá již sama přítomnost výběžků a hřebenů na iliích. Podle Ritlanda (1955) má *Bombina* jednoduchá a hladká ilia oproti rodu *Discoglossus*, který má na iliích hřeben (*margo dorsalis*) pro připojení příslušných svalů (např. *m.obliquus externus* a *m. iliacus externus*) stejně jako u zástupců čeledi Ranidae (viz Tabulka 4). Sedláčková (1999) uvádí, že ilia *Bombina bombina* postrádají hřebeny na výběžcích ilií, ale mají alespoň malé jamky a výběžky v okolí acetabula, které u *Bombina variegata* chybějí. To odpovídá mým výsledkům. *Processus superior*, což je výběžek na dorzální straně výběžků ilií, je výrazně větší u *Xenopus laevis* než u ostatních zkoumaných druhů. *Margo dorsalis* se vyskytuje již u vymřelého zástupce této čeledi *Eodiscoglossus* (Hecht, 1970).

Podle Sedláčkové (1999) a z mých výsledků je patrné, že ilia jsou u *Bombina bombina* a *Bombina variegata* mediálně spojena, kdežto u *Bombina orientalis* zůstávají po celý život separovaná (Magliová a Púgenerová, 1998).

Přítomnost hřebenů na výběžcích ilií u pipidů, tedy v mém případě u *Xenopus laevis*, potvrzuje Lynch (1973), Cannatella (1985), Truebová a kol. (2000) a Cannatella a Truebová (1988). Truebová a Hanken (1992) při popisu ontogeneze skeletu *Xenopus laevis* tvrdí, že hřeben na *ala ossis ilii* je plně vyvinut až 6 měsíců po metamorfóze, což jsem neměla možnost posoudit. Ilii se u tohoto druhu proximálními konci spojují a tvoří z dorzálního pohledu útvar tvaru písmene U (Cannatella, 1985). Je to zřejmě společný znak všech pipidů, protože to potvrzuje i Truebová a kol. (2000), kteří studovali ontogenezi skeletu u pipy (*Pipa pipa*).

Podobně je tomu u pelobatidů a ranidů, kde ilia připomínají spíše tvar písmene V (Cannatella, 1985). U pelobatidů nebyly nalezeny na křídlech ilií žádné hřebeny. Vzhledem k tomu, že se vzájemné spojení ilií vyskytuje jen u některých druhů, stejně jako *margo dorsalis*, stojí za zamyšlení důvod jejich vzniku a funkce při lokomoci. To však nelze přesně určit bez studia svalových úponů a mechanismu pánve při lokomoci.

Mé výsledky studia ilií u *Xenopus laevis* se shodují s výsledky Nieuwkoopa a Fabera (1967) a Weisze (1945), výsledky studia pelobatidů s výsledky Weinse (1989), a výsledky studia ilií u *Rana temporaria* s výsledky Greena (1931).

Důležitým jevem ve vývoji pánevní oblasti je rotace celého pánevního pletence ze základní vertikální polohy do pozice horizontální, která začíná podle všech přibližně ve stádiu

55 a dle mých výzkumů pokračuje v průběhu celé ontogeneze až do ukončení metamorfózy. Avšak Sedláčková (1999) se zmiňuje o přerušení tohoto procesu na několik stádií, což jsem nepozorovala, ač jsme měly obě k dispozici stejný materiál. Sedláčková rovněž uvádí, že ilia jsou spojena se sakrálními diapofýzami tenkým ligamentem, což lze předpokládat, nikoliv však metodou diferenciálního barvení přesně určit. V jiných aspektech jsou však naše výsledky studia vývoje pánevního pletence shodné.

Tabulka 4: základní mezníky ontogeneze ilii. Čísla v tabulce znamenají stadia, v nichž nastala daná změna.

	<i>Discoglossus pictus</i>	<i>Bombina variegata</i>	<i>Bombina bombina</i>	<i>Xenopus laevis</i>	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana dalmatina</i>
vznik základů ala ossis ilii	do st.55	53	54	54	53	54	54-55
ilia jsou kompletní	55	54	55	54	53	55	54-55
počátek rotace pánevního pletence	55	55-56	55	55	55	56	55
počátek osifikace ala ossis ilii	55-56	55-56	56	57-58	56	56	55-56
ilia dosahující k ventrální straně sakrálních diapofýz	56-57	57-58	58	60	62-63	58-59	57
počátek osifikace těla ilii	57-58	60	58	61-62	64	58-59	58-61
dokončení osifikace ilii	58-adult	subadult-adult	subadult-adult	66-adult	66-adult	66	subadult-adult
vznik výběžků, processus superior, margo dorsalis a jiných struktur na ala ossis ilii	56-57	-----	subadult-adult	58	-----	57	55-56

Velmi důležitou kapitolou je iliosakrální artikulace, která mezidruhově odlišná. U druhů s rozšířenými sakrálními diapofýzami se po nich pohybují ilia v předozadním směru (Palmer, 1960 z Whitinga, 1961).

U zástupců druhu *Xenopus laevis* lze při lokomoci pozorovat předozadní pohyb mezi pánví a páteří (Palmer, 1960; z Whitinga, 1961). Bylo zjištěno na čerstvém preparátu, kde páteř volně klouzala dopředu a dozadu po pánevním pletenci a to v drážce na medio-dorzální straně ilia a na ventrální straně sakrálních diapofýz. Na živém zvířeti se tento pohyb projevuje kontrakcí a protažením celého těla o cca 20%. Klidová délka těla je 9,5 cm. V akci se tělo může zkrátit až na 9,0 cm a prodloužit až na 10 cm, jak bylo zjištěno z filmových záběrů.

Rentgenové snímky ukázaly, že podobný mechanismus a uspořádání této oblasti existuje i u druhu *Pipa pipa* (Dunlap, 1960; z Whitinga, 1961). Také je zde páteř posouvána dopředu po iliiích. Klouzavá iliosakrální artikulace pipidů nemusí mít primárně souvislost s pohybem,

ale může mít dýchací a hydrostatickou funkci. Pipidi ve vodě většinou zaujímají bipední čili vertikální postoj a vodní hladiny se dotýkají pouze konci prstů. Tento postoj mohou změnit bez pohybu končetinami a to tak, že nejspíše vyrovnávají tlak v plicích jako potápěči. Mohou se též rychle a hlučně nadechovat, což vyžaduje dobrou plicní svalovou kontrolu (Green, 1931). Podílejí se na tom tři skupiny svalů, které přímo působí na velikost plic. Jeden z těchto svalů, iliopulmonární sval, u rodu *Xenopus* začíná na iliu. U rodu *Pipa* je podobný sval, ale začíná na femuru. Tato teorie však není v dnešní době příliš akceptována.

Žáby, jejichž sakrální diapofýzy nejsou rozšířené (např. *Rana dalmatina*), mají spojení mezi sakrální částí páteře a ilii zprostředkované čepovým kloubem. Pomocí rentgenových snímků sedících žab a "stojících" žab (skákajících proti vertikální zdi) byly měřeny úhly mezi páteří a ilii, a mezi páteří a urostylem (Passaway, 1960, z Whitinga, 1961). Jako osa páteře byla brána linie jdoucí skrz poslední tři presakrální obratle a osa ilii linie spojující sakrální artikulaci a acetabulum. Fotografie ukázaly, že úhel mezi páteří a ilii se mění od 147° až 160° naměřených v klidové poloze, až na 90° až 95° naměřených u pohybujících se žab. Ilii mohou tudíž v kloubu při změně držení těla rotovat až o úhel 60°. Vertebrourostylární úhel pro "stojící" žáby byl 167 až 180° a pro sedící žáby 125 až 120°. Z toho vyplývá, že se urostyl při lokomoci pohybuje podobně (možná o trochu méně) jako ilia.

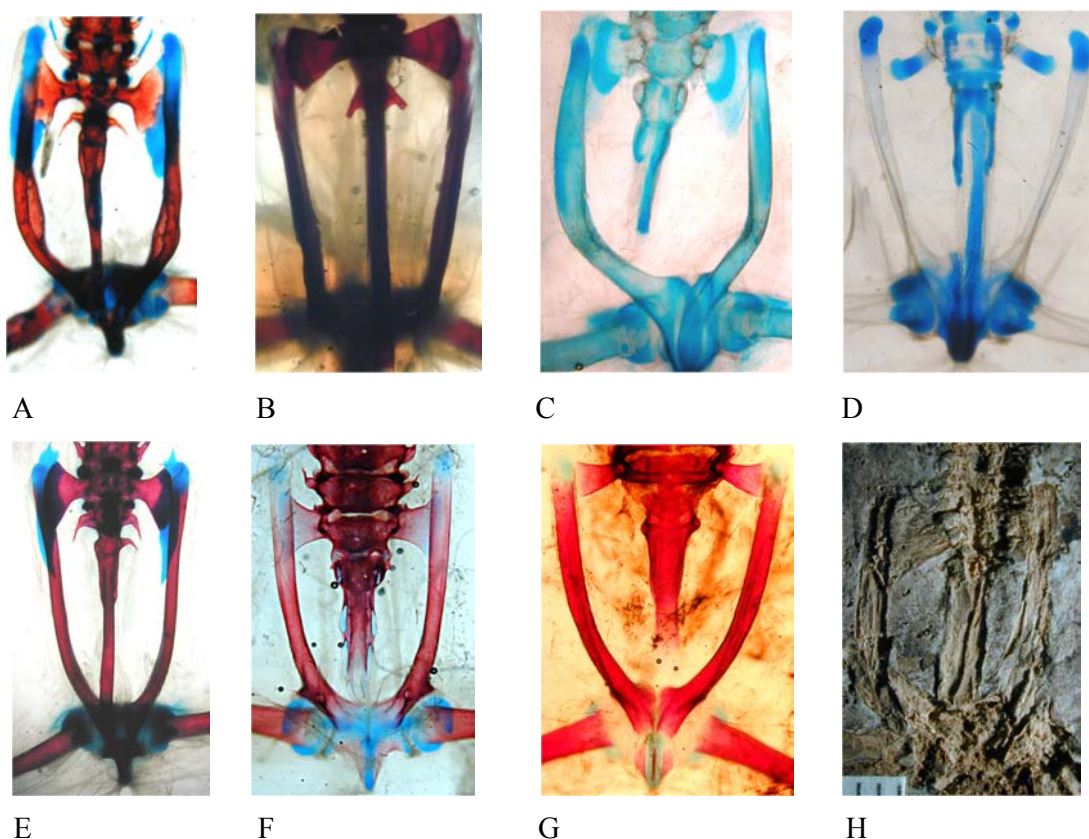
Pohyb iliosakrálního kloubu na mrtvém těle skokana ukázal, že páteř může rotovat dorzálně v úhlu okolo 40° za klidovou pozici úhlu mezi páteří a ilii (150° až 160°). Takový pohyb umožňuje žábě při skoku hodně vyklenout hřbet. Vyklenutí zad není patrné při krátkém pohybu, což může znamenat, že nahrbený hřbet souvisí s vývojem skákavého typu pohybu.

Saltace je považována za nejodvozenější způsob pohybu obojživelníků, jenž byl umožněn změnou iliosakrální artikulace z dorzálně nasedajících ilii na sakrální diapofýzy na ventrálně nasedající ilia (Shubin a Jenkins, 1995). Dráhu vlastního skoku někteří autoři, např. (Zug a Altig, 1978), přirovnávají k trajektorii projektilu. Pokud žába přistává na přední končetiny a zadek a zadní končetiny jsou právě před přistáním, je setrvačnost přejímána předními končetinami. Setrvačnost pohybující se pánve je přejímána později, přes zadní končetiny, a to změnou svalového napětí. Jestliže je hřbet vyklenutý ještě před přistáním, iliosakrální artikulace má při absorpci tlaků vzniklých při dopadu větší význam.

Pokud se žába chystá ke skoku, zaujímá nejprve skrčenou pozici, kdy jsou úhly v iliosakrálním, kyčelním, kolenním a kotníkovém kloubu zmenšeny a zadní noha se dostává do blízkosti přední končetiny.

Při odskoku se kyčelní, kolenní a kotníkový kloubní úhel rozevírají a celá zadní končetina se napne do jedné přímky. Podle fotografií bylo zjištěno, že se při odskoku rozevírá i iliosakrální úhel, což znamená, že se na něm podílejí též extensory pánevního pletence.

Změny v úhlu mezi urostylem a pánví jsou důležité v odskokovém i přistávacím mechanismu.



Obr. 60: Pánevní oblast všech recentních popisovaných druhů z dorzálního pohledu a fosilního druhu (H) z ventrálního pohledu. Záměrně jsou vybrána nejstarší stádia, která byla k dispozici pro lepší porovnání morfologických odlišností u jednotlivých lokomočních typů. **A.** *Bombina variegata*, adult; **B.** *Discoglossus pictus*, adult; **C.** *Pelobates fuscus*, st. 65; **D.** *Rana dalmatina*, st. 66; **E.** *Bombina bombina*, adult; **F.** *Xenopus laevis*, st. 66; **G.** *Bufo bufo*, st.66; **H.** *Palaeobatrachus*, adult.

Za zmínku také stojí porovnání různého tvaru *ala ossis ilii* v konečných stádiích metamorfózy a po metamorfóze (viz obr. 59 a 60). Iliu u příslušníků rodu *Bombina* jsou při

bázi mírně zahnutá do oblouku, kdežto zástupce stejné čeledi, *Discoglossus pictus*, má ilia rovná a velmi podobná „terestrickému“ druhu *Rana dalmatina*. *Discoglossus pictus* je druh žáby, který nejen dobře plave, ale i skáče.

Extrémně zahnutá ilia druhu *Pelobates fuscus* by mohla svým tvarem vypovídat o typické schopnosti těchto žab, zahrabávání do substrátu. Naopak velmi mírně zakřivená ilia jsou charakteristická pro druh *Xenopus laevis*, jehož reprezentanti se pohybují výlučně plaváním a jsou-li z nějakého důvodu na souši, vykonávají stejné pohyby jako ve vodě. Pánev *Bufo bufo* (viz obr. 60) je velmi podobná pávni rodů *Bombina* a *Xenopus*. Zástupci fosilního rodu *Palaeobatrachus* mají ilia zahnutá a na první pohled podobná iliiím druhů *Bombina variegata*, *Pelobates fuscus* a *Xenopus laevis*, poslední jmenovaný druh je dnes řazen do jeho blízkosti. O vlivu lokomoce na tvar ilii nelze bez studia fondce pánve vyslovit žádné definitivní závěry.

4.3.2. ISCHIUM

Ischium je struktura zakládající se párově, odděleně od ilia. V dalším vývoji však s iliem splývá, a nakonec ischia obou protilehlých stran srůstají navzájem, čímž vytvářejí jednotný rigidní útvar.

U všech zkoumaných druhů probíhal ontogenetický vývoj ischia velmi podobně, pouze s malými odlišnostmi danými nejspíše faktory odlišného odchovu. Základní etapy ontogeneze tohoto pánevního elementu jsou uvedeny v tabulce 5.

Autoři zabývající se vznikem a vývojem ischia u *Xenopus laevis* byli Nieuwkoop a Faber (1967), s nimiž se má data plně shodují. Pokud se týče vzniku ischií u žab čeledi Pelobatidae existují rozdíly mezi *Spea bombifrons*, u kterého ontogenezi ischií studoval Weins (1989), a evropským rodem *Pelobates*. Zatímco u rodu *Spea* vznikají tyto struktury až ve stádiu 57-58, rodu *Pelobates* je to mnohem dříve (viz Tabulka 5). Weins (1989) také uvádí, že ischia začínají osifikovat hned v příštím stádiu po jejich založení, což se mi zdá velmi neobvyklé.

Ve stádiu splynutí ischií obou stran se však mé výsledky s Weinsovými shodují a rozdíly jsou minimální (podle Weins ischia splývají hned po ukončení metamorfozy). Naopak s Magliovou (1999), která studovala ontogenezi *Pelobates cultripes* a s Greenem (1931), který studoval skokana *Rana temporaria* se plně shodují. Vývoj ischia u druhu *Discoglossus pictus* jsem konzultovala s prací Brůny (2002) a naše výsledky se rozcházejí jen minimálně.

Tabulka 5: základní mezníky ontogeneze ischia. Čísla v tabulce znamenají stadia v nichž nastala daná změna.

	<i>Discoglossus pictus</i>	<i>Bombina variegata</i>	<i>Bombina bombina</i>	<i>Xenopus laevis</i>	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana dalmatina</i>
vznik párových ischií	do st.55	54	55	53	53	54	54-55
počátek kaudovětrální expanze ischií proti sobě	55	54-55	55	56-57	55	55-56	55
ischia se ventrokaudálními hranami navzájem dotýkají	56-57	57-58	57	59	56	56	57
plné spojení vnitřních povrchů obou ischií	58-adult	64-66	63	63	65	58-59	63
počátek osifikace ischia	58-adult	66	66	59	62-63	64	63
dokončení osifikace ischia	58-adult	subadult-adult	subadult-adult	66-adult	63-adult	66	subadult-adult

4.3.3. PUBIS

V tabulce 6 je popsán základní vývoj této struktury. Jak je vidět, pubis není z hlediska ontogeneze zdaleka tak zajímavým elementem jako předcházející části pánevní oblasti. Vývoj pubis je velmi podobný u všech zkoumaných druhů a malé odlišnosti mohou být způsobeny již zmiňovanými faktory odchovu.

Pubis zůstává u většiny druhů žab celý život chrupavčitá, pouze u některých osifikuje nebo může kalcifikovat, což je podle Truebové (1973) sekundární jev v evoluci Anura. Pubis například kalcifikuje u *Rana pipiens* (Gaupp, 1896; Kemp a Hyot, 1967) nebo u rodu *Ascaphus* (Ritland, 1955). Osifikaci v této části pánve u pipidů potvrzuje De Villiers (1925, z Greena 1931), Weisz (1945), Nieuwkoop a Faber (1967), Truebová (1973), Cannatella (1985), Cannatella a Truebová (1988) a Truebová a Hanken (1995), kteří se zaměřili na druh *Xenopus laevis* a Truebová a kol. (2000) popisující druh *Pipa pipa*.

Další náznak osifikace v pubické části pánve popisuje Stephensonová (1960) u druhu *Leiopelma hamiltoni* a Wild (1997) u druhu *Ceratophrys cornuta*, kde může u velkých jedinců osifikovat ta část pubis, která se podílí na tvorbě acetabula. Osifikovaná pubis se zachovává i u vymřelého *Eodiscoglossus* (Discoglossidae) (Hecht, 1970), a některých fosilních zástupců čeledi Pelobatidae, např.: *Macropelobates osborni* (Noble, 1924) a *Eopelobates* (Zweifel, 1956). Naopak *Notobatrachus* (Leiopelmatidae) (Baézová a Basso, 1996) a *Scaphiopus alexanderi* (Pelobatidae) (Zweifel, 1956) měli pubis chrupavčitou, stejně jako předchůdce žab, *Triadobatrachus massinoti* (Griffiths, 1963).

Jak již bylo řečeno, měl předchůdce žab pubis chrupavčitou a tento stav se zachoval i u mnoha fosilních druhů žab. Některým druhům však pubis osifikovala a dodnes se nachází (alespoň v náznacích) i u několika málo recentních druhů. To vyvolává otázku, zda je u Anura původnější chrupavčitá či kostěná pubis a pokud je osifikovaná podoba tohoto elementu sekundárním jevem, jaké přináší výhody.

Pro definování těchto trendů by bylo zapotřebí průzkum většího množství fosilního i recentního materiálu, avšak možnost paralelismu ve výskytu osifikace pubis, jakožto sekundárního jevu je pravděpodobná.

Druhou strukturou této oblasti, která stojí za bližší zmínku je prepubis neboli epipubis. Tento útvar nasedající na přední stranu pubis se vytváří u zástupců čeledi Ascaphidae (Van Dijk, 1955; Cannatella, 1985) a Leiopelmatidae (Stephensonová, 1952; Worthy, 1987), kde má štítovitý tvar, stejně jako u *Xenopus laevis* a ostatních pipidů (Cannatella a Truebová, 1988). S tím se neshodují výsledky Truebové a kol. (2000), která nezaznamenala u druhu *Pipa pipa* žádné známky přítomnosti epipubis.

Vývoj této struktury u *Xenopus laevis* je popsán ve výsledcích této práce a shoduje se s poznatky Nieuwkoopa a Fabera (1967). Van Dijk (1955) předpokládá, že epipubis *Ascaphus* a *Xenopus* jsou homologické útvary.

V rámci čeledi Discoglossidae mají druhy rodu *Bombina* před pubis pouze drobné rozšíření. U druhu *Bombina orientalis* se podle Magliové a Púgenerové (1998) epipubis vůbec nevytváří. Naopak u žab rodu *Discoglossus* je epipubis přítomna v podobě velmi úzkého proužku chrupavky (Cannatella, 1985), což potvrzují i mé výsledky.

Green (1931) považuje epipubis za přizpůsobení k akvatickému způsobu života, Trebová (1973) za odvozenou strukturu.

Tabulka 6: základní mezníky ontogeneze pubes. Čísla v tabulce znamenají stadia v nichž nastala daná změna.

	<i>Discoglossus pictus</i>	<i>Bombina variegata</i>	<i>Bombina bombina</i>	<i>Xenopus laevis</i>	<i>Pelobates fuscus</i>	<i>Bufo bufo</i>	<i>Rana dalmatina</i>
vznik párových pubes	do st. 55	54	55	53	53	54	54-55
srůst pubes s ilii	do st. 55	54	55	53	53	54	55
spojení pubes obou stran navzájem kaudálními hranami	58-adult	62-63	58	62	62-63	58	61
plné spojení vnitřních ploch obou pubes	58-adult	66	63	63	65	62	63
vznik prepubes (epipubes)	56-57	-----	56	59	-----	-----	-----
začátek osifikace pubes	-----	-----	-----	59	-----	-----	-----
dokončení osifikace pubes	-----	-----	-----	66-adult	-----	-----	-----

5. ZÁVĚRY

SACRUM

- Sacrum je u všech studovaných druhů žab devátý obratel.
- Sakrální obratel nese v dospělosti u druhů *Discoglossus pictus*, *Bombina variegata*, *Bombina bombina*, *Pelobates fuscus*, *Xenopus laevis* a *Palaeobatrachus* rozšířené příčné výběžky směřující kolmo k páteři, které se liší tvarem. Odlišná situace je u *Rana dalmatina*, kde jsou posterolaterálně orientované sakrální diapofýzy tyčkovité po celý život.
- V ontogenezi se u všech studovaných druhů nejprve utvářejí neurální oblouky, poté centrum obratle a jako poslední se tvoří příčné výběžky tohoto obratle.
- Neurální oblouky se vyvíjejí u všech zkoumaných druhů obdobně, proto nelze předpokládat, že mají vliv na utváření jednotlivých lokomočních typů.
- Vývoj obratlového centra se u různých druhů liší šířkou chondrifikace a počtem a lokalizací osifikačních center. Obratlová centra u zástupců čeledi Discoglossidae v ontogenezi zčásti degenerují z chrupavčité tkáně zpět na tkáň vazivovou (Duellman a Truebová, 1986). Tento proces lze podle mých pozorování nalézt i u *Xenopus laevis* a *Pelobates fuscus*. Naopak u *Bufo bufo* a *Rana dalmatina* chondrifikují celá těla obratlů. U *Bufo bufo* se jako u jediného druhu zakládají dvě centra osifikace. Jestli má odlišný vývoj této struktury souvislost s typem lokomoce nelze použitou metodou určit. Avšak při porovnání pohybových schopností jednotlivých zkoumaných druhů není tato vzájemná souvislost pravděpodobná.
- Příčné výběžky sakrálního obratle se u *Pelobates fuscus* a *Xenopus laevis* zakládají široké, kdežto u ostatních druhů jsou úzké a zaoblené.
- Tvar sakrálních diapofýz v dospělosti je charakteristický pro jednotlivé lokomoční typy.
- *Pelobates fuscus* má do sakrálních diapofýz inkorporované sakrální pre- a postzygapofýzy, což u jiných druhů není.
- Část vývoje sakrálních příčných výběžků probíhá po dotyku těchto struktur s výběžky ilii. Funkční spojení mezi sakrálním obratlem a ilii se nejspíš vytváří

v přibližně stejnou dobu, kdy začíná daný jedinec používat zadní končetiny jako lokomočního orgánu.

- Největší variabilita sakrální oblasti skeletu se projevuje v tvarové odlišnosti sakrálních diapofýz. Abnormality v této oblasti byly nalezeny u všech zkoumaných druhů, s výjimkou *Rana dalmatina*. Vyjma druhu *Bufo bufo* byly pozorované anomálie obdobné.

UROSTYL

- Velikostně a tvarově odlišný urostyl vzniká u všech zkoumaných druhů žab splynutím různého počtu postsakrálních obratlů s tyčkovitým hypochordem, který se u jednotlivých druhů rovněž svým tvarem liší.
- Stádia, ve kterých se v ontogenezi objevují základy postsakrálních obratlů, se u jednotlivých druhů liší. U *Discoglossus pictus*, *Xenopus laevis* a *Pelobates fuscus* vznikají postsakrální obratle dříve než u ostatních druhů. Zajímavé je, že se jedná o reprezentanty „primitivních“ čeledí.
- *Pelobates fuscus* má oproti ostatním sledovaným druhům extrémně krátký urostyl a hypochord, který je dospělosti pevně začleněn do masivního sakrálního komplexu. Tento jev může souviset se schopností zahrabávání do substrátu pomocí zadních končetin.
- *Rana dalmatina* a *Discoglossus pictus* mají nejdelší urostyly ze všech studovaných druhů a oba druhy jsou také nejlepšími skokany.
- U různých druhů se vyskytují různé způsoby artikulace urostylu se sakrálním obratlem. Typ tohoto spojení je jedním ze všeobecně uznávaných ukazatelů různých pohybových schopností. Pohyblivý urostyl vůči zbytku páteře je u skákavých druhů žab a urostyl pevně spojený s páteří u akvatických druhů žab.
- Na předním konci urostylu se u většiny druhů žab (i fosilních) vyskytují jeden až dva páry diapofýz, které mohou splývat s příčnými výběžky sakrálního obratle a tvořit tak rigidní strukturu. Tyto diapofýzy nebyly nalezeny pouze u *Rana dalmatina*, ačkoliv ostatní druhy rodu *Rana* je podle jiných autorů mají. Podle Truebové (1973) je tato absence známkou pokročilých skupin. Tato skutečnost může mít důvod v mezidruhové i vnitrodruhové variabilitě, ale přítomnost těchto výběžků na urostylu pravděpodobně nesouvisí s typem lokomoce.

- Mezidruhová tvarová a délková variabilita postsakrální oblasti axiálního skeletu a hlavně její části zvané hypochord je velká. Značné rozdíly lze nalézt v ontogenezi této oblasti kostry i v rámci uvnitř jednotlivých druhů.

PLETENEC PÁNEVNÍ

- Pletenec pánevní se u všech zkoumaných druhů skládá ze tří párových elementů: ilií, ischií a pubes.
- Iliia jednotlivých druhů mají již v různých fázích ontogeneze odlišný tvar a hlavně zakřivení.
- Ontogeneze ilií probíhá u všech druhů stejně. Markantnější rozdíly jsou patrné ve stádiích, kdy *ala ossis ilii* dosáhnou k ventrální straně sakrálních diapofýz. U terestrických druhů k tomu dochází v dřívějších stádiích, v pozdějších spíše u akvatických druhů. Výjimku tvoří *Pelobates fuscus*, jehož ilia dosáhnou k sakrálním příčným výběžkům poměrně pozdě. Zde je možné hledat souvislost s dlouhým larválním vývojem, existencí gigantických pulců a schopností přetrvat, při dostatku potravy, v larvální formě i do další sezóny. Pak může být časově posunutá i potřeba zadních končetin pro pohyb, neboť žáby začínají používat zadní končetiny jako lokomoční orgán, přibližně ve stejnou dobu, kdy ilia dosahují k ventrální straně sakrálních diapofýz.
- Pro pohyb je dále důležitá přítomnost hrbolů (*processus superior*) a hran (*margo dorsalis*) na *ala ossis ilii*. Ty jsou přítomny v různé míře u všech sledovaných druhů, pouze *Bombina variegata* a *Pelobates fuscus* mají ilia hladká.
- Iliia se proximálními konci navzájem spojují a z dorzálního pohledu připomínají písmeno V u pelobatidů a ranidů a písmeno U u pipidů a rodu *Palaeobatrachus*. Spojená ilia ostatních popisovaných druhů se podobají spíše iliím *Rana dalmatina*, i když u rodu *Bombina* se podobají spíše širokému písmeni V.
- Nepochybně důležitá pro pohyb je iliosakrální artikulace. Ta se liší u žab s rozšířenými sakrálními diapofýzami a u žab s tyčkovitými sakrálními diapofýzami. Funkční analýza pánve však nemohla být metodou diferenciálního barvení provedena.
- Rotace pánevního pletence probíhá u všech studovaných druhů pouze s minimálními odchylkami.

-
- Ontogeneze ischia se u mnou studovaných druhů žab probíhá přibližně stejnou rychlostí.
 - Pubis se svým vývojem mezidruhově příliš neliší. Pouze u druhu *Xenopus laevis* osifikuje, u ostatních zůstává chrupavčitá po celý život a u rodu *Bombina* dokonce velmi nevýrazná.
 - Epipubis je útvar navazující na přední stranu pubis. Výrazná se nachází u druhu *Xenopus laevis*. U *Discoglossus pictus* je ve tvaru úzkého chrupavčitého proužku a u zástupců rodu *Bombina* pouze jako zanedbatelná rozšířenina na pubis. Při lokomoci nemá nejspíš žádnou funkci a proto na ni nemá žádný vliv.

7. SEZNAM LITERATURY

- BAÉZ, A.M. (1981) Redescription and relationships of *Saltenia ibanezi*, a Late Cretaceous pipid frog from northwestern Argentina. – *Ameghiniana* 3-4: 127-154.
- BAÉZ, A.M. (1996) The fossil record of the Pipidae. Pp 329-347, In: R.C. Tinsley a H.R. Kobel (Eds.): *The biology of Xenopus*. – Clarendon press, Oxford.
- BAÉZ, A.M. a N.G. BASSO (1996) The earliest known frogs of the Jurassic of South America: review and cladistic appraisal of their relationships. – *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A (Geologie Paläontologie)* 30: 131-158.
- BAÉZ, A.M. a J.C. RAGE (1998) Pipid frogs from the Upper Cretaceous of In Beceten, Niger. – *Palaeontology* 14 (4): 669-691.
- BAÉZ, A.M. a L. TRUEB (1997) Redescription of the Paleogene *Shelania pascuali* from Patagonia and its bearing on the relationships of fossil and Recent Frogs. – *Scientific Papers, Nat. Hist. Mus., The University of Kansas* 4: 1-41.
- BARUŠ, V. a O. OLIVA (1992) Fauna ČSFR. Obojživelníci. Amphibia. – Academia, Praha: 338pp.
- BEVER, G. (2002) Variation in the anuran ilium and its implications for special-level identification of fragmentary fossil Specimens. – *Journal of Vertebrate Paleontology* 22, Supplement to Number 3:36A.
- BÖHME, W., ROČEK, Z. a Z.V. ŠPINAR (1982) On *Pelobates decheni* Troschel, 1861, and *Zaphrissa eurypelis* Cope, 1866 (Amphibia: Salientia: Pelobatidae) from the Early Miocene of Rott near Bonn, West Germany – *Journal of Vertebrate Paleontology* 2 (1): 1-7.
- BÖHME, G. (1977) Zur bestimmung quartären anuren Europas an hand von skelettemlementen. – *Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe* 3: 283-299.
- BRANHAM, A.E. a J.C. LIST (1979) Development of urostyle during metamorphosis in five species of Anura – *Journal of Morphology* 159: 311-330.
- BRŮNA, J. (2002) Vývoj skeletu u žab rodu *Discoglossus* (Anura: Discoglossidae) – Diplomová práce, Masarykova univerzita, Brno.
- CANNATELLA, D.C. (1985) A phylogeny of primitive frogs (Archeobatrachians) – Nепublikovaná disertační práce, The Univesity of Kansas, Lawrence.
- CANNATELLA, D.C. a L. TRUEB (1988) Evolution of pipoid frogs: intergenetic

- relationships of the aquatic frog family Pipidae (Anura). – Zool. Journal of the Linn. Soc. 94: 1-38.
- CAPULA, M., NASCETTI, G., LANZA, B., BULLINI, L. a E.G. CRESPO (1984) Morphological a genetic differentiation between the Iberian and the other West Mediterranean *Discoglossus* species (Amphibia Salentia Discoglossidae). – Monitore zool. ital. (N.S.) 19:69-90.
- DE VILLIERS, C.G.S. (1934) On the morphology of the Epipubis, the Nobelian bones and the phallic organ of *Ascaphus truei* Stejneger. – Anat. Anzieger 78: 23-47.
- DUELLMAN, W.E a L. TRUEB (1986) Biology of Amphibians. – McGraw-Hill Book Company, USA.
- DUNN, E.R. (1948) American frogs of the family Pipidae. – Am. Mus. Nat. Hist. 1384: 1-13.
- EATON, T.H Jr. (1959) The ancestry of modern Amphibia. A review of the evidence. – Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist. 12:155-180.
- FEJÉRVÁRY, G.J. (1917) Anoures fossiles des couches préglaciaires do Püspökfürdő en Hongrie – Földtany Közlöny, Budapest.
- FRANCIS, E.T.B. (1934) The anatomy of Salamander – Clarendon Press, Oxford.
- FORD, L.S. a D.C. CANNATELLA (1993) The major clades of frogs. – Herpetol. Monogr. 7:94-114.
- GANS, C a T.S. PARSONS (1966) On the origin of the jumping mechanism in frogs. – Evolution 20: 92-99.
- GAUPP, E. (1896) Anatomie des Froches. I. Lehre vom Skelet und vom Muskelsystem. – Friedrich Vieweg und Sohn, Braunschweig.
- GOSNER, K.L. (1960) A simplified table for staging anuran embryos and larvae with note on identification - Herpetologica 16: 183-190.
- GRIFFITHS, I. (1963) The phylogeny of Salientia – Biol. Rev. 38: 241-292.
- GREEN, T.L. (1931) On the pelvis of the Anura: a study in adaptation and recapitulation. – Proc. Zool. Soc. Lond.: 1259-1290.
- HEATWOLE, H. a R.L. CARROLL (2000) Amphibian Biology 4 – Surrey Beatty and Sons PTY Limited, Australia.
- HECHT, M.K. (1962) A reevaluation of the early history of the frogs. Part I. – Systematic. Zool. 11 (1): 39-44.

- HECHT, M.K. (1963) A reevaluation of the early history of the frogs. Part II. – Systematic Zool. 12 (1): 20-34.
- HECHT, M.K. (1970) The Morphology of *Eodiscoglossus*, a complete Jurassic frog – Am. Mus. Novitates 2424: 1-17.
- HOLMES, S.J. (1906) Biology of frog – The Macmillan Company, New York, USA.
- HOWES, G. B. (1886) On some abnormalities of the Frog's vertebral column. *R. temporaria*. – Anatomischer Anzeiger 1: 277-281.
- ISKANDAR, D.T. (1978) A new species of *Barbourula*: First record of a discoglossid anuran in Borneo. – Copeia 4: 564-566.
- JARVIK, E. (1996) The Devonian tetrapod *Ichthyostega*. – Fossils and Strata 40:64-67.
- KEMP, N.E. a J.A. HYOT (1967) Sequence of ossification in the skeleton of growing and metamorphosing tadpoles of *Rana pipiens* – Journal of Morphology 129:415-444.
- KLUGE, A.G. a J.S. FARRIS (1969) Quantitative phyletics and the evolution of anurans – Systematic Zoology 18 (1): 1-32.
- KOVALENKO, E.E. (1992) Anomalii pazvanočnika bezchvostych amfibij. – Sankt Peterburg, Izdatelstvo St., Peterburskogo universitata.
- KOVALENKO, E.E. a Y.B. MALASHICHEV (1997) Sacrum variability analysis in anuran representatives of Discoglossidae. – Herpetology'97 (Abstracts of the Third World Congress of Herpetology) Prague, Czech Republic.
- LAUCK, B. a M.J. TYLER (1999) Iliac shaft curvature: A novel osteological feature distinguishing two closely related species of Australian frogs. – Transaction of Royal Society of S. Australia 123: 151-152.
- LYNCH, J.D. (1973) The Transition from archaic to advanced Frogs – University of Missouri Press, Columbia.
- MADEJ, Z. (1964) Studies on the Fire Bellied Toad *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) and Yellow Bellied Toad *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758) of Upper Silesia and Moravian Gate – Acta Zool. Kraków 9: 291-334.
- MAGLIA, A.M. (1999) (rukopis k recenzi) Skeletal development of *Pelobates cultripes* and comparisons of the osteogenesis of pelobatoid frogs (Anura: Pelobatoidea).
- MAGLIA, A.M. a L.A. PÚGENER (1998) Skeletal development and adult osteology of *Bombina orientalis* (Anura: Bombinatoridae) – Herpetologica 54(3): 344-363.

- MAHENDRA, B.C. a D. CHARAN (1972) Homology a functional significance of the urostyle in *Rana tigrina* Daud. and *Bufo andersonii* Bouleng. – *Annals of Zoology* 8: 51-60.
- MALASHICHEV, Y.B. (1997) Qualitative analysis of sacrum variability in some *Bombina* species – *Herpetologia Bonnensis*: 257-263.
- MALASHICHEV, Y.B. (1999) Evolutionary changes of the pelvic girdle in Tetrapoda - evidence from ontogenetic studies. Pp.27-30 In: *The Origins of Animal Body Plans and Their Fossil Records (International Symposium), Early Life Research, Kunming.*
- MALASHICHEV, Y.B. a A. PAWLOWSKA-INDYK (1997) Temperature dependent variability and sacrum features displacement in *Bombina variegata* (Anura: Discoglossidae) - *Herpetology'97 (Abstracts of the Third World Congress of Herpetology) Prague, Czech Republic.*
- MC DIARMID, R.D. a R. ALTIG (2000) *Tadpoles (The Biology of anuran larvae)* – The University of Chicago Press, USA.
- MICHAŁOWSKI, J. (1966) Studies of the relationships of *Bombina bombina* (Linnaeus) and *Bombina variegata* (Linnaeus). II. Some taxonomic characters of tadpoles of both species and of tadpoles obtained from crosses under laboratory conditions. – *Acta Zool. Cracov.* 11 (6): 181-205.
- NIEUWKOOP, P.D. a J. FABER (1967) *Normal Table of Xenopus laevis (Daudin)* – North-Holland Publishing Company, Amsterdam.
- NICHOLLS, G.C. (1916) The structure of the vertebral column in the Anura *Phaneroglossa* and its importance as a basis of classification. – *Proc. Linn. Soc. London Z* 128: 80-92.
- NOBLE, G. K. (1924) A new Spadefoot Toad from the Oligocene of Mongolia with a summary of the evolution of Pelobatidae – *American Museum Novitates* 132:1-15.
- NOBLE, K.G. (1954) *The Biology of Amphibia* – Dover Publications, N. Y.
- PANCHEN, A.L. a T.R. SMITHSON (1990) The pelvic girdle and hind limb of *Crassigyrinus scoticus* (Lydekker) from the Scottish Carboniferous and the origin of the tetrapod pelvic skeleton – *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 81: 31-34.
- RAGE, J. –C. a Z. ROČEK (1989) Redescription of *Triadobatrachus massinoti* (Piveteau,

- 1936) an anuran amphibian from the early Triassic. – *Palaeontographica A* 206: 1-16.
- RIDEWOOD, W.G. (1897) On the development of the vertebral column in *Pipa* and *Xenopus* – *Anatomischer Anzeiger* 13: 359-374.
- RITLAND, R.M. (1955) Studies on the post-cranial morphology of *Ascaphus truei* – *Journal of Morphology* 97: 119-170.
- ROČEK, Z. (2002) Historie obratlovců. Pp. 204-241 – Academia, Praha.
- SANCHÍZ, F.B. a M. MŁYNARSKI (1979) Pliocene Salamandrids (*Amphibia, Caudata*) from Poland. – *Acta Zool. Cracov.* 24 (4):175-188.
- SEDLÁČKOVÁ, L. (1999) Srovnání ontogenetického vývoje skeletu kuňky obecné (*Bombina bombina*) a kuňky žlutobřiché (*Bombina variegata*). – Diplomová práce, Brno.
- SHISHKIN, M.A. (1989) The axial skeleton of early amphibians and the origin of resegmentation i tetrapod vertebrae. – *Progress in Zoology* 35: 180-196.
- SHUBIN, N.H. a F.A. JENKINS, Jr. (1995) An Early Jurassic jumping frog – *Nature* 277: 49-52.
- SOKOL, O.M. (1975) The phylogeny of anuran larvae: A New Look. – *Copeia* 1:1-23.
- SOKOL, O.M. (1977) The free swimming *Pipa* larvae, with a review of pipid larvae and pipid phylogeny (Anura: Pipidae) – *J. Morphol.* 154:357-426.
- STADTMÜLLER, F. (1936) Kraniaum und Visceralskelett der Stegocephalen und Amphibien. Pp 501-698 in „Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere“, ed by L. Bolk, E. Göppert, e. Kallius, W. Lubosch. Urban and Schwarzenberg, Berlin.
- STEPHENSON, E.M. (1952) The vertebral column and appendicular skeleton of *Leiopelma hochstetteri* Fitzinger – *Transactions of the Royal Society of New Zealand* 79: 601-613.
- STEPHENSON, E.M. (1960) The skeletal characters of *Leiopelma hamiltoni* Mc Culloch, with particular reference to the effects of heterochrony on the genus. – *Transactions of the Society of New Zealand* 88 (3): 473-488.
- ŠPINAR, Z.V. (1972) Tertiary frogs from Central Europe. – Academia, Praha.
- TALAVERA, M.R.R. (1990) Evolution de Pelobatidos y Peloditidos (Amphibia, Anura): Morphologia y desarrollo del sistema esqueletico – Universidad Complutense de

- Madrid, Madrid.
- TRUEB, L. (1973) Bones, frogs, and evolution. Pp. 65-132 in „Evolutionary Biology of the Anurans“ ed J.E. Vial. Univ. Missouri Press, Columbia.
- TRUEB, L. a J. HANKEN (1992) Skeletal development in *Xenopus laevis* (Anura: Pipidae) – Journal of Morphology 214: 1-41.
- TRUEB, L., L.A. PÚGENER a A.M. MAGLIA (2000) Ontogeny of the bizzare: An osteological description of *Pipa pipa* (Anura: Pipidae), with an account of skeletal development in the species – J. Morphol. 243: 75-104.
- VAN DIJK, D.E. (1955) The „Tail“ of *Ascaphus*: A historical résumé and new histological-anatomical details. – Annals of the University of Stellenbosch 31A (1): 1-71.
- VAN DIJK, D.E. (2002) Longitudinal sliding articulations in pipid frogs. – South African Journal of Science 98: 555-556.
- WAKE, M.H. (1997) Amphibian locomotion in evolutionary time – Zoology 100: 141-151.
- WARREN, A. a N. SNELL (1991) The postcranial skeleton of Mesozoic temnospondyl amphibians: a review – Alcheringa 15: 43-64.
- WASSERSUG, R.J. (1976) A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates – Stain Technology 51 (2): 131-134.
- WHITING, H.P. (1961) Pelvic girdle in amphibian locomotion. – Symp. Zool. Soc. Lond. 5: 43-57.
- WEINS, J.J. (1989) Ontogeny of the skeleton of *Spea bombifrons* (Anura: Pelobatidae) – Journal of Morphology 202: 29-61.
- WEISZ, P.B. (1945) The development and morfology of the larva of the South African Clawed Toad, *Xenopus laevis* – Journal of Morphology 77: 163-217.
- WILD, E.R. (1997) Description of the adult skeleton and developmental osteology of the hyperossified Horned Frog, *Ceratophrys cornuta* (Anura: Leptodactylidae) – Journal of Morphology 232: 169-206.
- WORTHY, T.H. (1987) Osteology of *Leiopelma* (Amphibia: Leiopelmatidae) and descriptions of three new subfossil *Leiopelma* species. – J. Roy. Soc. of New Zealand 17 (3): 201-251.
- ZUG, G.R. a R. ALTIG (1978) Anuran locomotion – structure and function: The

jumping forces of frogs: J. Wash. Acad. Sci. 68: 144-146.

ZWEIFEL, R.G. (1956) Two pelobatid frogs from the Tertiary of North America and their relationships to fossil and recent forms - American Museum Novitates 1762: 1-45.