

# Proměny lopatkového pletence v evoluci obratlovců

Pavla Havelková

Končetinové pletence obratlovců zahrnují soubory kostí nebo chrupavčitých částí, jejichž hlavní funkcí je připojení párových končetin k tělu. Samozřejmě se na ně upínají také svaly, které končetinami pohybují. V případě pletence lopatkového, který upevňuje k tělu přední končetiny, jeho význam ještě vzrůstá u skupin se specializovaným typem pohybu. U žab, které při skoku dopadají na přední nohy, je tento pletenec schopen při dopadu absorbovat náraz a u skupin s aktivním letem (ptáci a netopýři) či hrabavými nohama (např. krtek, pásovec, mravenečník) je uzpůsoben k připojení mohutných prsních svalů. Následující přehled různých podob lopatkového pletence u fosilních i recentních forem odráží jeho evoluční vývoj a ukazuje variabilitu prvků, ze kterých se u jednotlivých skupin skládá.

V případě člověka a většiny ostatních placentálních savců je lopatkový pletenec tvořen pouze dvěma páry kostí — kostí klíční (clavicula) a lopatkou (scapula), které slouží k upevnění horních končetin k osovému skeletu těla. Představují však již pouze malý zlomek původně velkého počtu elementů, které hrály významnou roli při přechodu obratlovců na souš.

Z ontogenetického hlediska se lopatkový pletenec suchozemských obratlovců skládá ze dvou částí. (Při dermální — kožní — osifikaci dochází k přímé osifikaci buněk vaziva ve škáře — tyto elementy tedy nikdy nemohou být chrupavčité. Naproti tomu enchondrální kosti vznikají osifikací chrupavky v různých částech těla.)

První z nich, mající původ v dermální (neboli endesmální) osifikaci, zahrnuje kosti, které původně tvořily zadní okraj lebky pravděpodobných předků suchozemských obratlovců (tetrapodů) — lalokoploutvých ryb skupiny *Rhipidistia*. U jejich typického zástupce, devonského rodu *Eustenopteron*, bylo těchto elementů ještě velké množství: celé pásmo začínalo na spodní (ventrální) straně nepárovou kostí označovanou jako meziklíček (interclavicula), poté pokračovalo na obou stranách lebky klíčními kostmi a dále kostmi zvanými cleithrum, supracleithrum a anocleithrum a celý prstenec se na svrchní (dorzální) straně uzavíral nepárovým posttemporale (obr. 1 A).

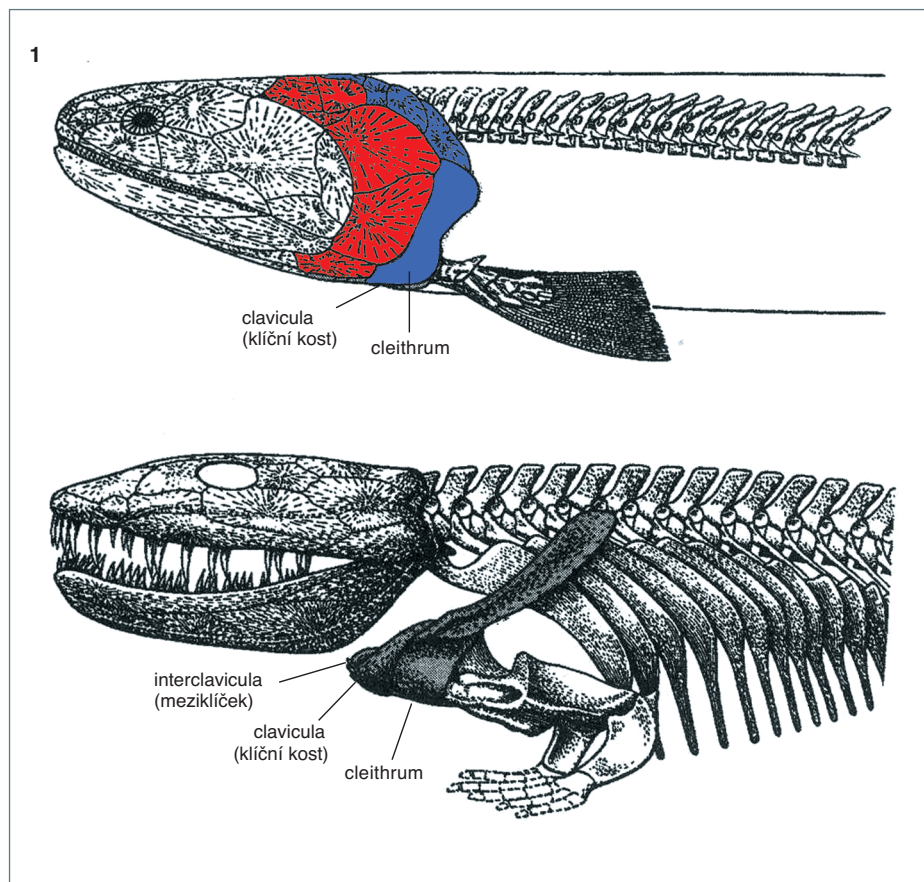
Druhým typem — enchondrální osifikací — vznikala pouze párový scapulocoracoid, který na obou stranách přirůstal k vnitřní straně cleithra. Tento velký počet dermálních částí se během evoluce u suchozemských obratlovců redukoval, zatímco scapulocoracoid se naopak záhy po přechodu na souš rozdělil na samostatnou lopatku a kost krkavčí (coracoid).

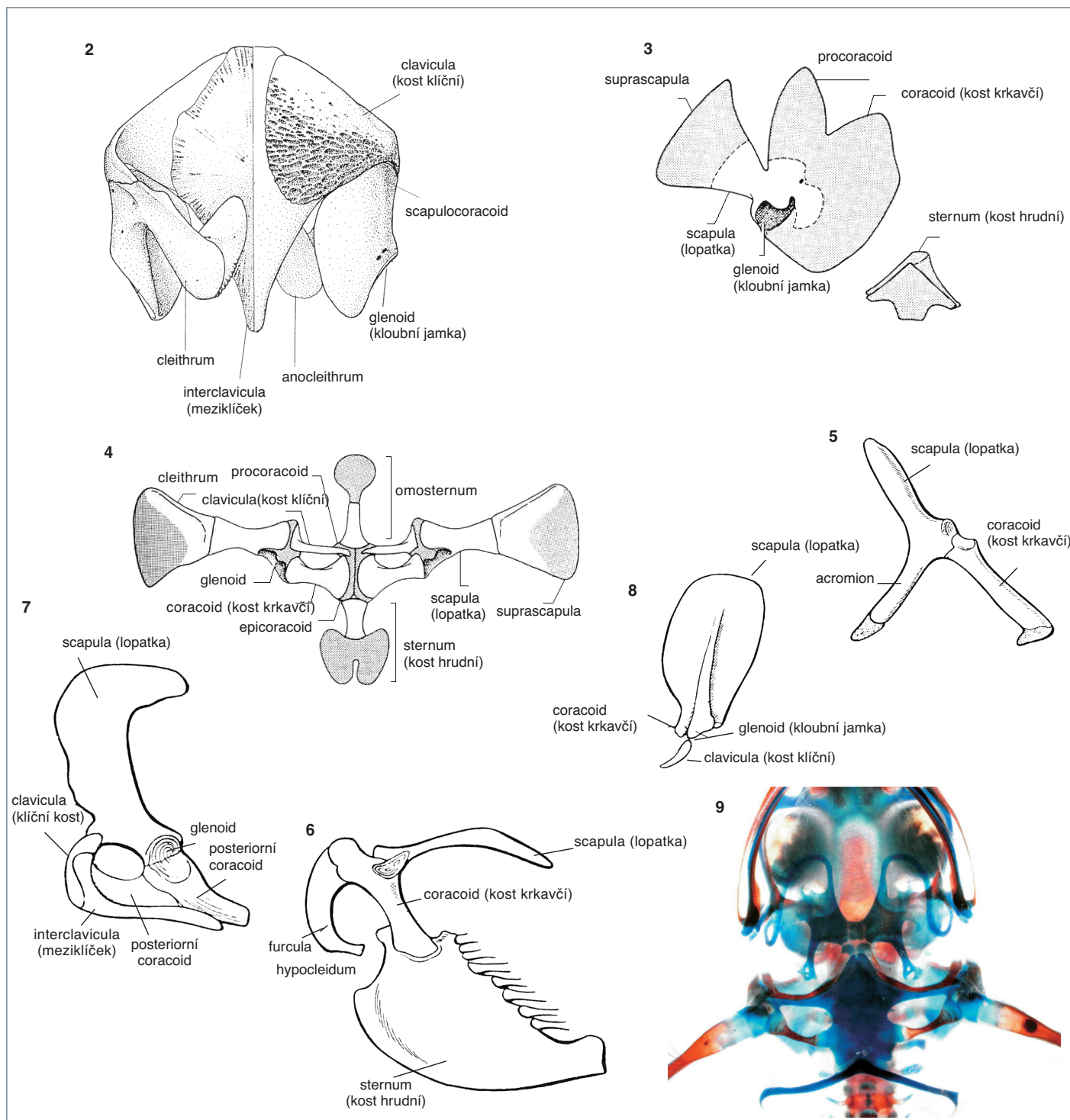
V důsledku ztráty dermální osifikace na lebce a zásadní redukcí enchondrální osifikace je lopatkový pletenec paryb (*Chondrichthyes*) zastoupen pouze scapulocoracoidem, který je stejně jako zbytek kostry tvořený zvápenatělou chrupavkou. Obě poloviny pletence navíc ve střední (mediální) linii srůstají v jediný nepárový element. U kostnatých ryb (*Osteichthyes*) je dermální část stále ještě začleněna do lebeční série kostí pletence lopatkového a tudíž se skládá z velkého množství částí, které v podstatě odpovídají stavu u výše zmíněné devonské ryby *Eustenopteron*. Stejně tak je prsní ploutev připojena na cleithrum pomocí párového scapulocoracoidu.

K zásadní přestavbě lopatkového pletence samozřejmě došlo při přechodu prvních obratlovců na souš (viz Živa 2002, 3: 130–133). Výraznou změnou bylo oddělení dermálních kostí pletence od lebky následkem zániku skřelí (obr. 1 B). Vznikla tak vlastně krční oblast těla. Prvními suchozemskými obratlovcí, u kterých se lopatkový pletenec dochoval, jsou primitivní obojživelníci rodů *Ichthyostega* a *Acanthostega* ze svrchního devonu Grónska. Dermální část jejich pletence je již značně redukována a zahrnuje pouze meziklíček, kosti klíční a cleithra, v případě rodu *Acanthostega* se zachovávají ještě redukována anocleithra (obr. 2). Enchondrální osifikace je zastoupena párovým osifikovaným scapulocoracoidem. U obojživelníků se také v souvislosti se vznikem předních končetin, které nesou váhu těla, poprvé setkáváme s kloubní jamkou (glenoid) pro připojení kosti pažní (humerus). V průběhu dalšího evolučního vývoje pokračovala redukce dermálních prvků. U enchondrálních částí pletence naopak došlo k rozvoji (počtu i velikosti), což zřejmě souvisí se zvětšováním předních končetin a tím i svalů upínajících se právě na tyto elementy.

Moderní obojživelníci jsou oproti nejstarším skupinám již značně morfologicky odvození. Platí to i o červorech (*Gymnophiona*), jejichž lopatkový pletenec byl stejně jako končetiny zcela redukován. U ocasatých (*Caudata*) došlo ke značné redukci dermální osifikace, takže se u nich pletenec skládá pouze z jednoho párového elementu, jehož poloviny se ventrálně překrývají (obr. 3). Lze na něm rozlišit chrupavčitý procoracoid, kost krkavčí a suprascapula a osifikovanou lopatku. Lopatkový pletenec žab (*Anura*) patří v rámci obratlovců k nejsložitějším (obr. 4). Výčet dermálních kostí zahrnuje kost klíční a již velmi redukované cleithrum, enchondrální

Obr. 1 Vznik lopatkového pletence suchozemských obratlovců oddělením dermálních kostí zadního okraje lebky, enchondrální scapulocoracoid je přirostlý k vnitřnímu povrchu cleithra. A — *Eustenopteron* (dermální kosti operkulární série jsou vybarveny červeně, série lopatkového pletence modře); B — *Ichthyostega* (podle Jarvika 1980, 1996 a Ročka 2002)





Obr. 2 Lopatkový pletenec primitivního obojživelníka *Acanthostega gunnari*; levá část — svrchní pohled, pravá část — spodní pohled (podle Coatese 1996); Obr. 3 Mlok skvrnitý (*Salamandra salamandra*), pravá část lopatkového pletence při spodním pohledu (podle Francise 1934, Duellmana a Truebové 1994); Obr. 4 Skokan zelený (*Rana esculenta*), spodní strana lopatkového pletence (podle Gauppa 1896, Duellmana a Truebové 1994); Obr. 5 — Želva (*Chelone*), pohled z levé strany na lopatkový pletenec (podle Romera 1970); Obr. 6 Orel (*Haliaeetus*), levý boční pohled na lopatkový pletenec (podle Romera 1970); Obr. 7 Ptakopysk (*Ornithorhynchus anatinus*), levý boční pohled na lopatkový pletenec (podle Parkera 1868 a Romera 1970); Obr. 8 Vačice (*Didelphys*), levý boční pohled na lopatkový pletenec (podle Romera 1970); Obr. 9 Kuňka žlutobřichá (*Bombina variegata*), spodní pohled na lopatkový pletenec jedince obarveného alizarinem (červeně — kost) a alcyánovu modří (chrupavka). Foto P. Havelková

elementy pak zastupuje rozdělená osifikovaná lopatka a kost krkavčí. K tomu se ještě přidává několik chrupavčitých prvků (procoracoid, epicoracoid a suprascapula), které jsou ale zřejmě pouze neosifikovanými částmi lopatky a kosti krkavčí. Ve středu umístěný meziklíček zaniká, ale objevuje se jiný nepárový element — kost hrudní (sternum). V ontogenetickém vývoji ji lze od meziklíčku dobře odlišit, protože osifikuje enchondrálně a zakládá se tedy jako chrupavka. U ocasatých je hrudní kost tvořena pouze oválným chrupavčitém plát-

kem, naproti tomu u některých žab je dokonce dvojdielná (přední omosternum a vzadu uložené vlastní sternum) a tvořená jak chrupavkou, tak i kostí. Díky výraznému zkrácení žebér současných obojživelníků se s nimi kost hrudní nedostává do kontaktu. Naproti tomu prakticky u všech blanatých (amniotních) obratlovců se žebra ventrálně připojují na hrudní kost a vytvářejí tak hrudní koš.

U recentních amniot cleithrum již chybí, zato se u většiny plazů kromě kosti klíční zachovává také meziklíček (haterie r.

*Sphenodon*, šupinatí — *Squamata*). Existují samozřejmě výjimky, např. chameleoni (*Chamaeleonidae*) tyto dermální elementy zcela postrádají. U želv (*Testudinata*) se stávají součástí spodní části krunýře (plastron) jako entoplastron (meziklíček) a epiplastron (kost klíční). Krokodýli (*Crocodylia*) mají z dermálních kostí pletence zachovaný pouze meziklíček. U hadů (*Ophidia*) je lopatkový pletenec spolu s předními končetinami zcela redukován. Co se týká enchondrálních součástí, prodělaly větší přeměnu u želv, kde tvoří „tro-



nožku“, jejíž dorzální část reprezentuje lopatku, z ventrálních elementů představuje vpředu umístěná tyčinka pouze výběžek lopatky (acromion scapulae) a zadní tvoří kost krkavčí (obr. 5). Želvy mají také redukované sternum a jejich žebra jsou přirostlá k vnitřnímu povrchu vrchní části krunýx (karapax), takže se u nich jako u jediných obratlovců nachází lopatkový pletenec ventrálně od žeber. U většiny ptáků, kromě těch, u nichž jsou redukované (běžci a někteří papoušci), klíční kosti srůstají uprostřed do podoby vidličky (furkula). Její ventrální výběžek (hypocleidum) pokládají někteří autoři (Romer 1970, Jessop 1994) za homologický s interklavikulou (obr. 6). Je zajímavé, že furkula byla vytvořena také u několika skupin teropodních dinosaurů (např. *Allosauridae*). Jde však zřejmě pouze o nezávislý výskyt (konvergenci), protože furkulu lze nalézt i u skupin, které s největší pravděpodobností nebyly předky dnešních ptáků (Bryant a Russell 1993). Lopatka se u ptáků redukovala do podoby úzkého elementu, zatímco mnohem větší význam získala kost krkavčí, zejména její dorzální výběžek (acroracoid), který funguje jako kladka pro šlachy jednoho z létacích svalů — *musculus supracoracoideus*. Hrudní kost ptáků je mohutný osifikovaný útvar, na kterém se u všech létavých ptáků vytvořil hřeben pro připojení létacích svalů.

V linii synapsidních plazů (předků savců) se kromě původní (předního) kosti krkavčí (coracoid), která je homologická s coracoidem bezblanných (anamniotních) obratlovců, vytvořil i nový (zadní, někdy nazývaný metacoracoid), který je homologický s coracoidem placentálních savců. Vejcorodí savci (*Monotremata*) mají v podstatě ještě plazí typ lopatkového pletence. Mezi primitivní znaky patří přítomnost velkého meziklíčku a obou kostí krkavčích (obr. 7). U embryí vačnatců (*Marsupialia*) se ještě zachovávají rudimenty přední kosti krkavčí (v průběhu ontogeneze se ztrácí) a metacoracoidu (u dospělců tvoří pouze výběžek na lopatce — *processus coracoideus*). Tento jev zřejmě souvisí se skutečností, že mláďata po porodu používají přední končetiny při přesunu do matčina vaku (Klima 1978). Meziklíček je už zcela redukovaný (obr. 8).

U placentálních savců (*Placentalia*) zbývá z dermální části pletence pouze část klíční kosti, protože bylo zjištěno, že její mediální konec u savců osifikuje enchondrálně, a tudíž není zcela homologický s původní klíční kostí ryb. U mnoha skupin placentálů (hlavně běhajících) klíční kost zcela chybí (např. chobotnatci — *Proboscidea*, lichokopytníci — *Perissodactyla*, sudokopytníci — *Artiodactyla*). Díky tomu nedochází k přenosu otřesů při skocích na zbytek kostry, protože lopatka, která je uložena pouze ve svalovině, nemá

napojení na osový skelet. U vodních skupin s přeměněnými končetinami (kytovci — *Cetacea*, sirény — *Sirenia*) klíční kost během ontogenetického vývoje zaniká. Lopatka je vyvinuta u všech skupin savců (připojují se na ni svaly pohybuující končetinou), většinou je přítomen i rudiment metacoracoidu (jako výběžek *processus coracoideus* na lopatce).

Přestože moderní metody výzkumu (např. studium exprese určitých genů) přináší stále nové závěry, ještě není zcela vyčerpán ani potenciál klasických morfologických postupů. Jde např. o sledování ontogenetického vývoje kosterních částí na preparátech s diferenciálně obarvenou chrupavkou a kostní tkání (obr. 9), či rekonstrukce zkoumaných elementů na základě seriálních histologických řezů.

Právě pomocí těchto metod studuji ontogenetický vývoj lopatkového pletence žab. Cílem mé práce je objasnit evoluční vývoj této složité struktury s přihlednutím k faktu, že žáby mají jako jediná skupina obojživelníků (z dnešních i vymřelých) rozdělený scapulocoracoid na lopatku a kost krkavčí. Dále se zabývám otázkou, jakou roli při vývoji a stavbě lopatkového pletence hraje typ pohybu (skákání u skokanů — *Ranidae*, plavání u drápatek — *Pipidae* a drobné skoky u ropuch — *Bufo* a *Bombina* a blatnic — *Pelobatidae*).

## Neobvykle sfarbený slepých lámavý

Marián Filípek

Nielen laik, ale aj herpetológ si pri pohľade na modro sfarbeného slepúcha povie, že ide najskôr o nejaký tropický druh, a ak pochádza z našej prírody, tak možno patrí medzi rozprávkové bytosti. Telo dospelého slepúcha lámavého (česky slepýš křehký — *Anguis fragilis*) kryté hladkými lesklými šupinami je totiž najčastejšie sfarbené hnedo, bronzovo až čokoládovo. Sfarbenie hornej strany tela môže byť však aj žltkasté či sivé. Brucho je sfarbené inak, samce majú na ňom úzky čiernastý až čierny pruh, u samíc je jednofarebné, bridlicovo až čiernastosivé, ojedinele čierne. V kresbe sa ale vyskytujú rôzne odchyľky.

Najčastejšou farebnou variétou sú jedince s jasno modrými škvrkami na chrbtovej strane tela, ktoré sú v staršej literatúre označované ako aberácia *incerta*, v novšej literatúre ako var. *colchicus*. Niektorí autoři, napr. J. Lác (1967), považujú toto sfarbenie typické pre poddruh *A. fragilis colchicus*, pričom ale berú do úvahy aj niektoré morfologické znaky — napr. viditeľný ušný otvor. Počet takto sfarbených jedincov v areáli rozšírenia druhu stúpa smerom na východ a je častejší hlavne u starších



samcov. Na Slovensku priraduje k tomuto poddruhu spomínaný autor 36,6 % slepúchov a domnieva sa, že k vzniku tejto formy prispela izolácia niektorých populácií v období posledného glaciálu. Slepúchy obvykle bez modrých škvrn a niektorých ďalších morfologických znakov (napr. ušný otvor je viditeľný len výnimočne) sú rozšírené predovšetkým v západnej časti Európy a sú často radené k poddruhu *A. fragilis fragilis*. Keďže rozhranie medzi oboma možnými poddruhmi prebieha približne v Karpatoch a v predhorí Álp, môžeme sa stretnúť na území Moravy a Slovenska s rôzne sfarbenými jedincami.

Pri kontrole chráneného územia Včelíny v Súčanskej doline, ktorá leží v strednej časti Bielych Karpát, som 10. 5. 2004 pozoroval mimoriadne zaujímavu sfarbu-

Modro sfarbený slepúch lámavý (*Anguis fragilis*) z Bielych Karpát, chránené územie Včelíny v Súčanskej doline, pozorovaný 10. 5. 2004. Foto M. Filípek

ného slepúcha lámavého, ktorý mal modro sfarbenú chrbtovú časť súvisle od záhlavia až po koniec tela (viď obr.). Ako udáva I. Zwach (1990), celkom modrý exemplár slepúcha by mal byť uložený v Národnom múzeu v Prahe. Lokalitu tohoto nálezu neuvádza. Mnoho pozorovaný dospelý jedinec, zrejme samec, dlhý okolo 30 cm s priemerom tela 1,5 cm, mal regenerovaný chvost a po fotografickom zdokumentovaní bol vypustený späť do prírody. Dúfajme, že sa jeho unikátne gény pre modré sfarbenie prejaví v tejto časti Bielych Karpát aj na jeho potomstve.