

Katedra geologie a paleontologie
Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

DIPLOMOVÁ PRÁCA

Variabilita stavcov permokarbónských lepospondylných
oobjživelníkov



Pavel Danko

Školitel':
Doc. RNDr. Zbyněk Roček, DrSc.

september 2004

POĎAKOVANIE

Chcem poďakovať predovšetkým svojmu školiteľovi a konzultantovi pánu doc. RNDr. Zbyňkovi Ročkovi DrSc. z katedry zoológie PŘF – UK v Prahe za odborné vedenie, cenné rady a pripomienky pri písaní diplomovej práce.

Ďakujem RNDr. Martinovi Košťakovi z katedry geologie a paleontologie PŘF – UK v Prahe za poskytnutie fosilného materiálu z paleontologických zbierok, Mgr. Borisovi Ekrtovi z paleontologického oddelenia Národného múzea v Prahe a doc. RNDr. Jaroslavovi Kraftovi CSc. zo Západočeského múzea v Plzni za sprístupnenie fosilného materiálu a poskytnutie techniky (digitálny fotoaparát, optický mikroskop, binokulárna lupa) k ďalšiemu spracovaniu získaných informácií počas výskumu.

Na záver chcem poďakovať svojim rodičom a kolegom z katedry geológie a paleontológie PŘF – UK v Prahe za podporu a uznanie v mojej vedeckej práci.

Prehlasujem, že som diplomovú prácu vypracoval samostatne s použitím odbornej literatúry a súhlasím s jej zapožičiavaním.

Obsah

1. Úvod		5
1.0.	Deskriptívna terminológia definitívneho stavca	
2.0.	Embryonálny pôvod stavca	
3.0.	Fylogenetická diferenciácia stavca u raných obojživelníkov	
4.0.	Problém lepospondylného stavca	
1.4.1	Historický prehľad názorov na charakter a vznik lepospondylného stavca	
2. Materiál a metodika		26
3. Výsledky		27

Labyrinthodontia

Discosauriscus pulcherrimus (Fritsch, 1879)

Discosauriscus potamites (Steen, 1938)

Discosauriscus sp.

Letoverpeton austriacum (Makowsky, 1876)

Letoverpeton moravicum (Fritsch, 1879)

Lepospondyli

Microbrachis pelikani Frič, 1876

Hyloplesion longicostatum (Frič, 1876)

Sauropleura scalaris (Frič, 1876)

Scincosaurus crassus Frič, 1876

Phlegethontia longissima (Frič, 1876) (partim) + *Oestocephalus
amphiurnum* (Cope, 1868) (partim) podľa Andersona, Carrolla &
Roweho (2003)

Oestocephalus granulosum (Frič, 1879)

4. Diskusia	49
5. Závery	55
6. Použitá literatúra	56

0. ÚVOD

1.1. Deskriptívna terminológia definitívneho stavca

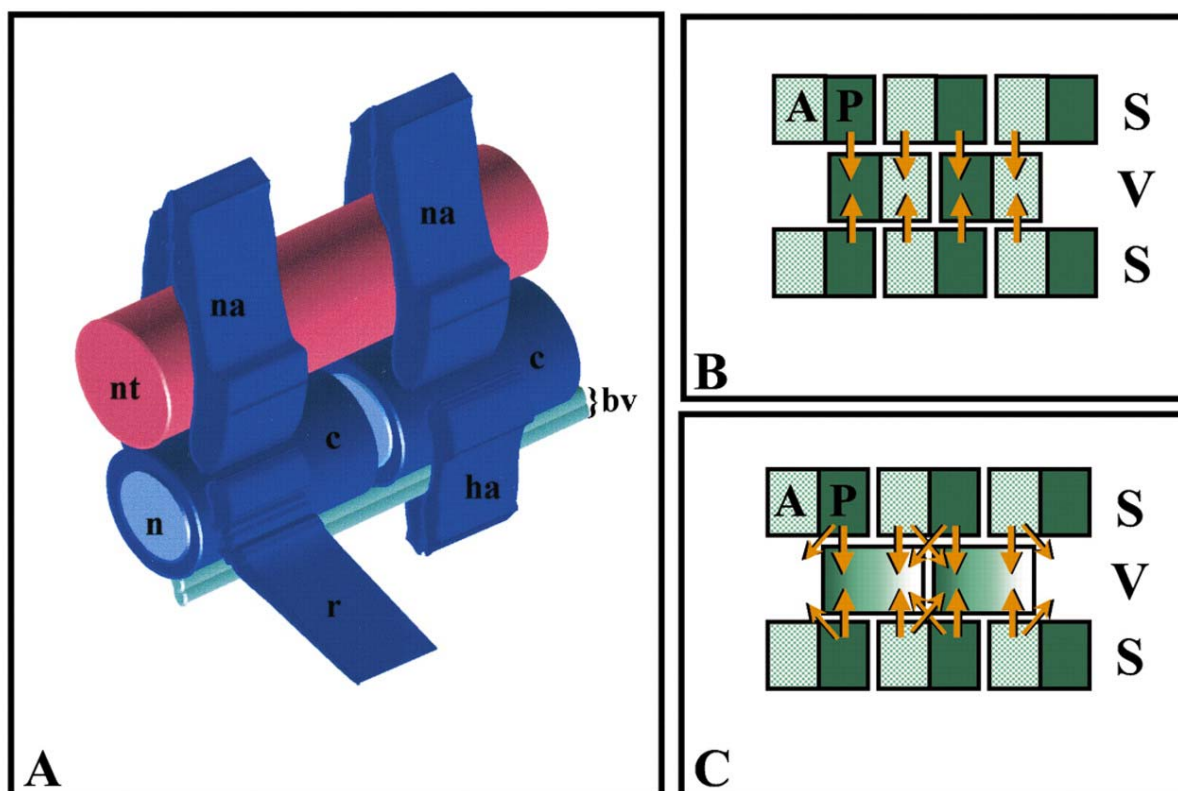
- Intercentrum** – predná časť tela stavca (u normálneho spojenia intercentrum – pleurocentrum)
- Pleurocentrum** – zadná časť tela stavca (u normálneho spojenia intercentrum – pleurocentrum)
- Neurálny oblúk** – dorzálny výbežok stavca
- Hemálny oblúk** – ventrálny výbežok chvostového stavca
- Tŕňový výbežok** – horný okraj neurálneho oblúka
- Priečný výbežok** – laterálny výbežok neurálneho oblúka
- Prezygapofýza** – predný výbežok klbiaci neurálne oblúky
- Postzygapofýza** – zadný výbežok klbiaci neurálne oblúky
- Pediceľ** – bazálna časť neurálneho oblúka, ktorá nesie tŕňový výbežok (procesus spinosus)
- Tuberkulum** – výbežok rebra, ktorý spája rebro s priečnym výbežkom neurálneho oblúka
- Kapitulum** – výbežok rebra, ktorý spája rebro s intercentrom
- Parapofýza** – miesto klbenia rebra k intercentru
- Diapofýza** – miesto klbenia rebra k priečnemu výbežku neurálneho oblúka
- Vertikálna striácia** – pozdĺžna ornamentácia na neurálnom a hemálnom oblúku jedincov z rádu Nectridea

1.2. Embryonálny pôvod stavca

Embryogeneticky sa chrbtica, pozostávajúca z jednotlivých stavcov, zakladá z mesodermálnych zárodočných vačkov. Každý mesodermálny vačok sa v ďalších štádiách diferencuje na **somitickú** časť (dorzálna pozícia) a hypoderm (ventrálna pozícia), obsahujúcu celómovú dutinu, ohraničenú somatopleurou a splachnopleurou. Somit a hypoderm sú vzájomne prepojené sekundárnym zúžením, mezomérou (nephrotom).

Somitická časť sa u stavovcov člení na tri histologicky nerozlišiteľné tkanivové súčasti – dermatom, myotom a **sklerotom**. Zo sklerotomu v priebehu ontogenézy vzniká chrupavčitý a následne osifikovaný základ stavca. Sklerotomálne zárodočné tkanivo je

situované laterálne od chordy (notochord) a jeho pozícia odpovedá úrovni myotomu v rámci pôvodného somitu. Po priečnom rozdelení sklerotomu na dve časti, každá splynie s príľahlou časťou susedného sklerotomu, od ktorého ho oddeľuje intersegmentálne septum (myoseptum). Výsledkom tohto procesu je stavcové centrum a ostatné jeho súčasti, ako neurálny a hemálny oblúk, ktoré zaujímajú intersegmentálnu pozíciu (Roček 1985a).



Obr. 1: A: 3D-model presakrálneho a kaudálneho stavcového komplexu, **na** – neurálny oblúk, **c** – centrum, **n** – chorda dorsalis, **nt** – neurálna trubica, **ha** – hemálny oblúk, **r** – rebro, **bv** – cievy; B (Dahmann & Basler, 1999) a C (Leakyho teória resegmentácie sklerotomu): prerozdelenie prednej (A) a zadnej (B) polovice sklerotomu (S) na stavcové centrum (V); podľa Morin-Kensicki; Melancon & Eisen (2002);

<http://dev.biologists.org/cgi/content/full/129/16/3851>

Podľa spôsobu osifikácie rozlišujeme dva základné typy stavcov, apsidospondylný a lepospondylný (Špinar 1984). Najviac zastúpeným je **apsidospondylný** typ, ktorý osifikuje na chrupavčitom podklade chordy dorsalis. Najskôr osifikujú neurálne oblúky (prípadne hemálne oblúky v kaudálnej časti chrbtice), ktoré obopínajú neurálnu trubicu po celej dĺžke, čím vzniká súvislý neurálny kanál. Centrálné elementy začínajú osifikovať z dvoch iniciálnych miest vzhľadom k chorde. Dorzálne od chordy osifikuje párové pleurocentrum, ktoré sa ďalej zväčšuje dorzolaterálne, laterálne a ventrálne väčšou rýchlosťou, ako v dorzálnom smere, kde obe polovice začínajú prirastať mediálne a ďalej kranálne a kaudálne

od miesta zrastu oboch polovic pleurocentra. Súčasne s osifikáciou pleurocentra prebieha pod chordou osifikovanie párového intercentra, umiestneného kraniálne od pleurocentra. V raste postupuje ventrolaterálnym, laterálnym a dorzálnym smerom a obdobne, ako je tomu u pleurocentra, v konečnom štádiu osifikácie obkolesuje chordu dorsalis v podobe prstencovitého útvaru.

Osifikačný proces sensu lato (v rámci chrbtice v priebehu ontogenézy) postupuje v kraniokaudálnom smere, čo sa diametrálne líši od rodu *Eustenopteron* (Eustenopteridae, Osteolepiformes), u ktorého tento proces prebieha v kaudokraniálnom smere a je pravdepodobne ekologického charakteru.

Jednotlivé súčasti definitívneho stavca, ktorý je typický pre moderne stavovce, osifikujú oddelene, asynchrónne nezávisle na sebe a v konečnom štádiu splývajú v stavcový komplex, zahrňujúci neurálny a hemálny oblúk a telo stavca, tvorené centrálnymi elementmi – pleurocentrum, intercentrum (Carroll 1989).

1.3. Fylogenetická diferenciácia stavca u raných obojživelníkov

V rámci fylogenetických línií labyrinthodontných obojživelníkov, dokumentovaných na paleontologickom materiále, sa zachovali rôzne stupne resegmentácie, vedúce k spojeniu intercentra a pleurocentra, ktoré najlepšie dokumentuje morfológická variabilita stavcových centier. V priebehu evolučnej línie Rhipidistia → Amphibia, konkrétne *Osteolepis* → Labyrinthodontia možno vysledovať dva hlavné evolučné resegmentačné trendy (Panchen 1967):

a) redukcia pleurocentrálnej osifikácie, typická pre Temnospondyli, fylogeneticky vedie k moderným obojživelníkom;

b) redukcia intercentrálnej osifikácie, typická pre Anthracosauria, fylogeneticky vedie k plazom (Švec 1984);

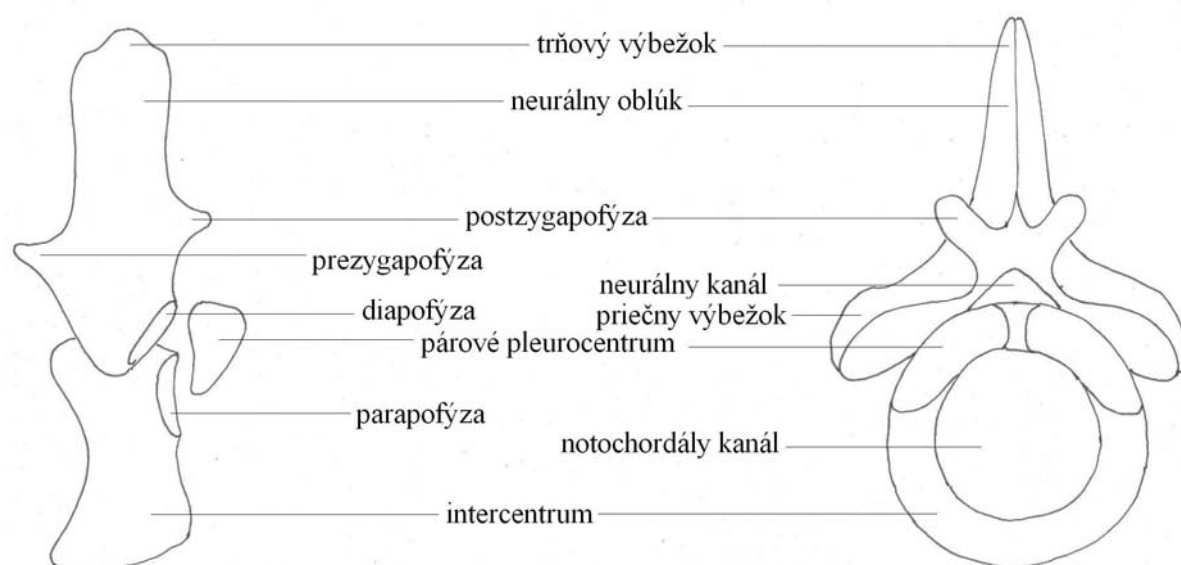
Podľa vzájomných veľkostných pomerov centrálnych elementov a stupňa resegmentácie sa definuje niekoľko typov stavcov (Romer 1947):

Protorachitomný – dominuje neúplne vyvinuté ešte párové intercentrum nad párovým pleurocentrom, umiestneným v dorzálnej polohe; vyskytuje sa u rodu *Osteolepis*



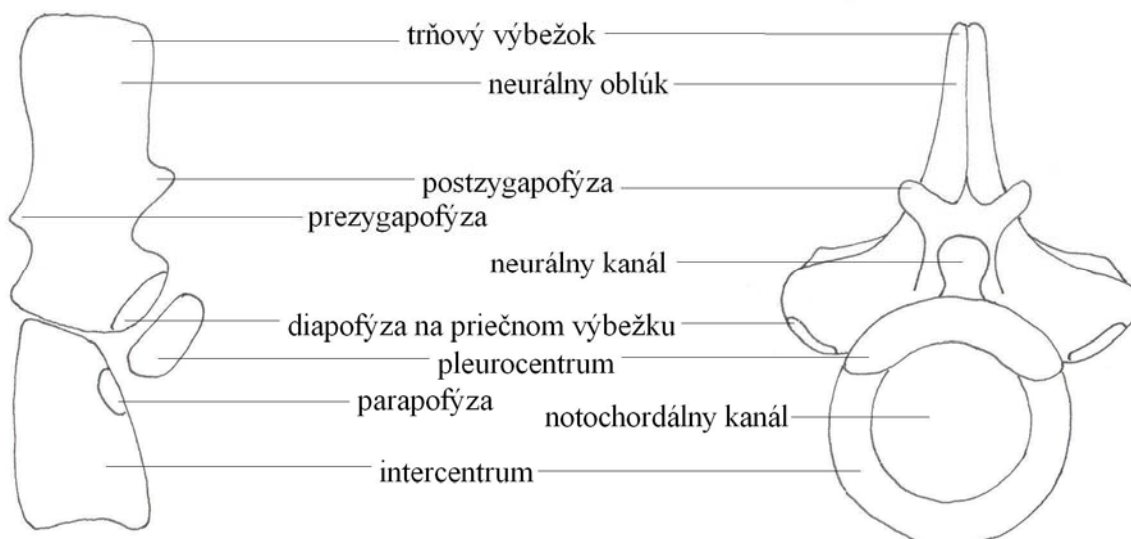
Obr. 2: Proterorachitomný typ stavca; originál podľa Romera, 1947

Rachitomný – dominuje zriedka dvojdielne intercentrum nad pleurocentrom; vyskytuje sa u rodu *Neldasaurus*



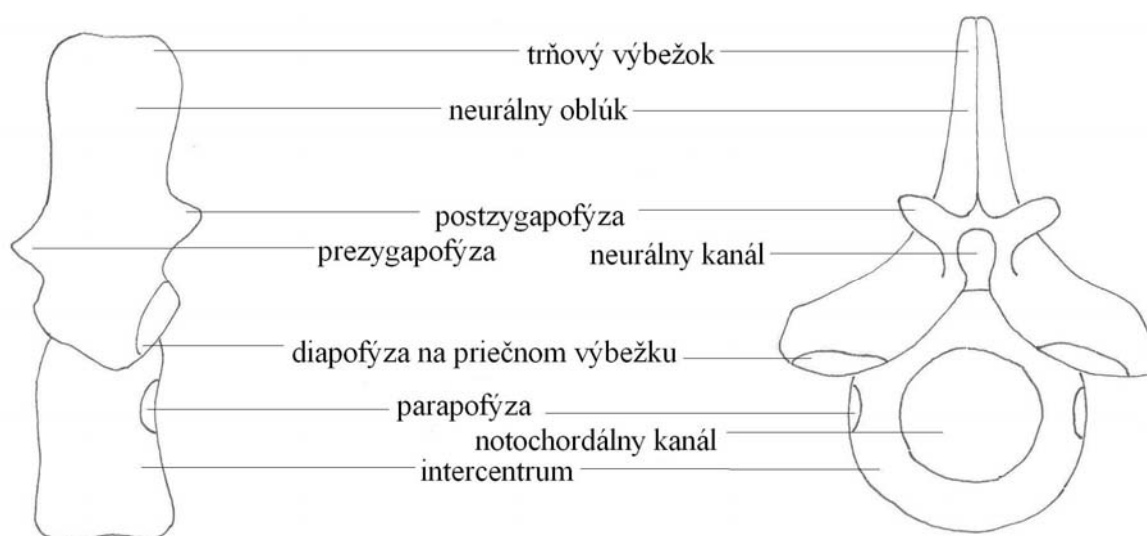
Obr. 3: Rachitomný typ stavca; original podľa Romera, 1947

Substereospondylný – dominuje intercentrum, pleurocentrum je nepatrné, alebo úplne redukované;



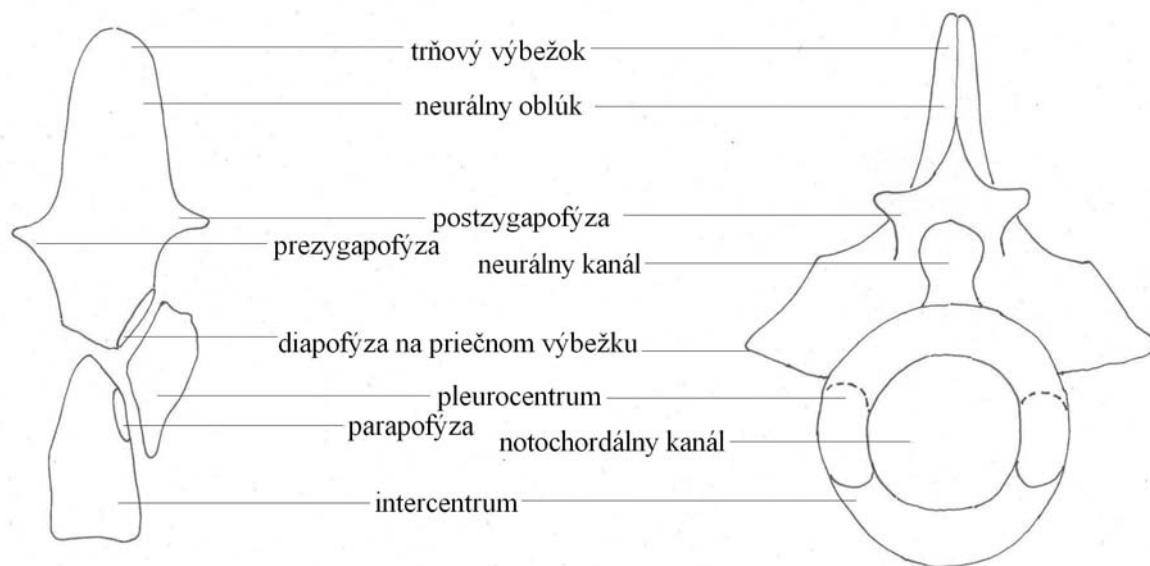
Obr. 4: Substereospondylný typ stavca; originál podľa Romera, 1947

Stereospondylný – dominuje intercentrum, pleurocentrum je redukované, častý výskyt v oblasti zátylku, doklad kraniokaudálneho postupu osifikácie; vyskytuje sa u rodu *Eryops*



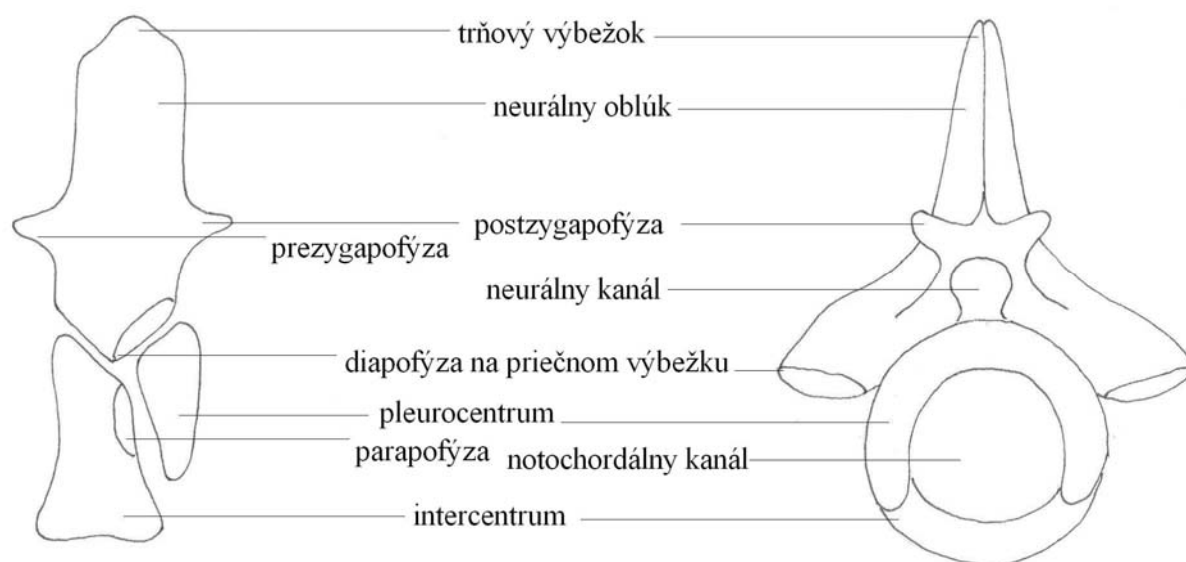
Obr. 5: Stereospondylný typ stavca; originál podľa Romera, 1947

Herpetospondylný – v porovnaní s rachitomným typom, dochádza k značnej redukcii intercentra za súčasného nárastu pleurocentra, tendenčne pokračuje redukcia intercentra; vyskytuje sa u rodu *Proterogyrinus*

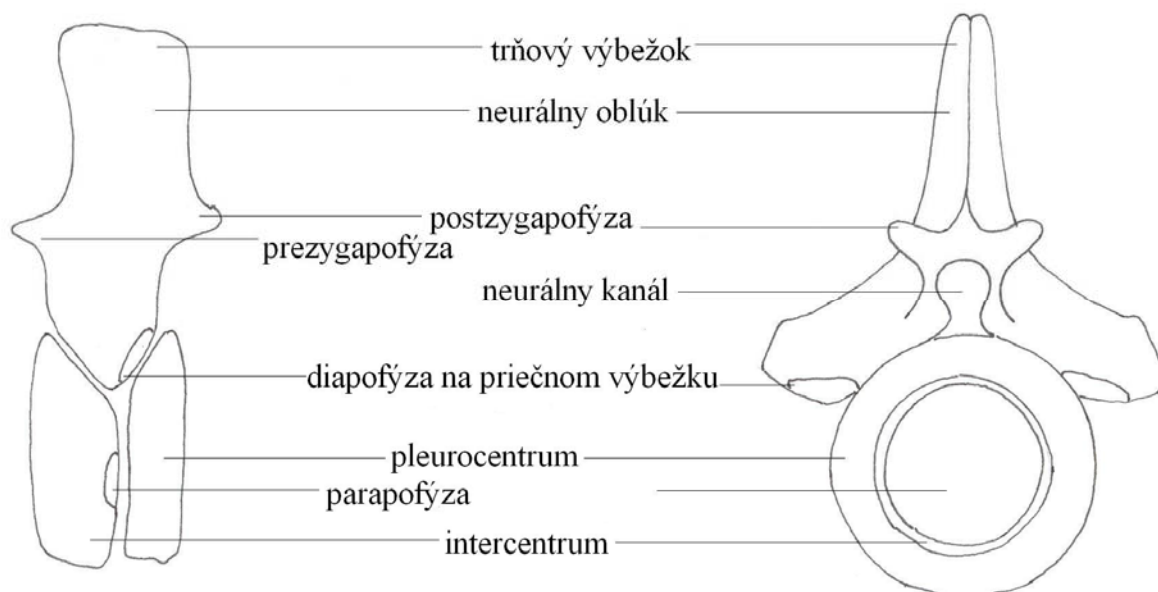


Obr. 6: Herpetospondylný typ stavca; originál podľa Romera, 1947

Embolospondylný (schizoméryný) – prechodný typ medzi rachitomným a emboloméryným, od herpetospondylného typu sa odlišuje v celkovej tendencii nárastu pleurocentra a intercentra do veľkostne zhodného pomeru, čo vedie k vzniku **embolomérneho** typu stavcových centier (Šiškin 1989); vyskytuje sa u rodu *Eogyrinus*



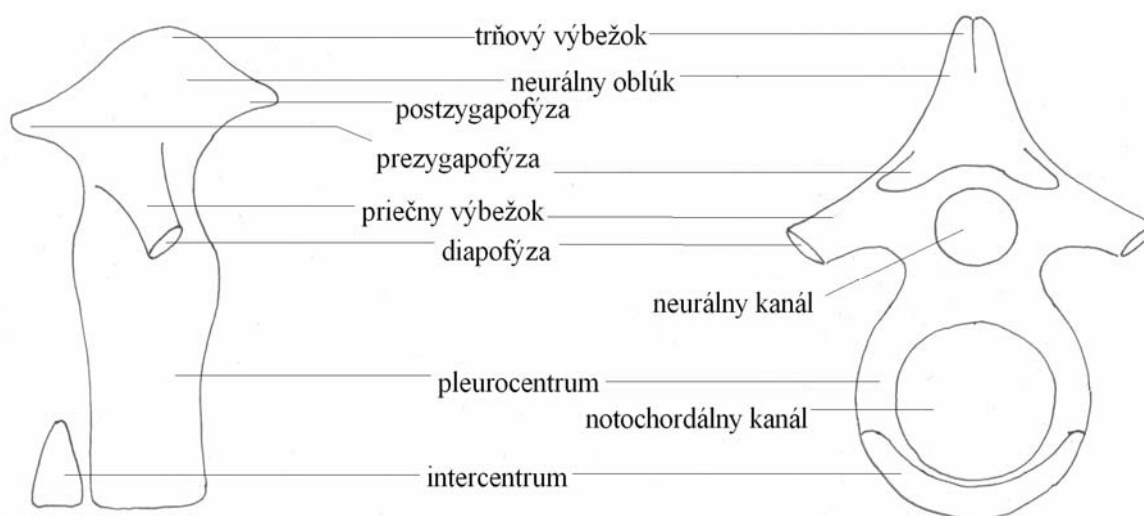
Obr. 7: Embolospondylný typ stavca; originál podľa Romera, 1947



Obr. 8: Embolométny typ stavca; original podľa Romera, 1947

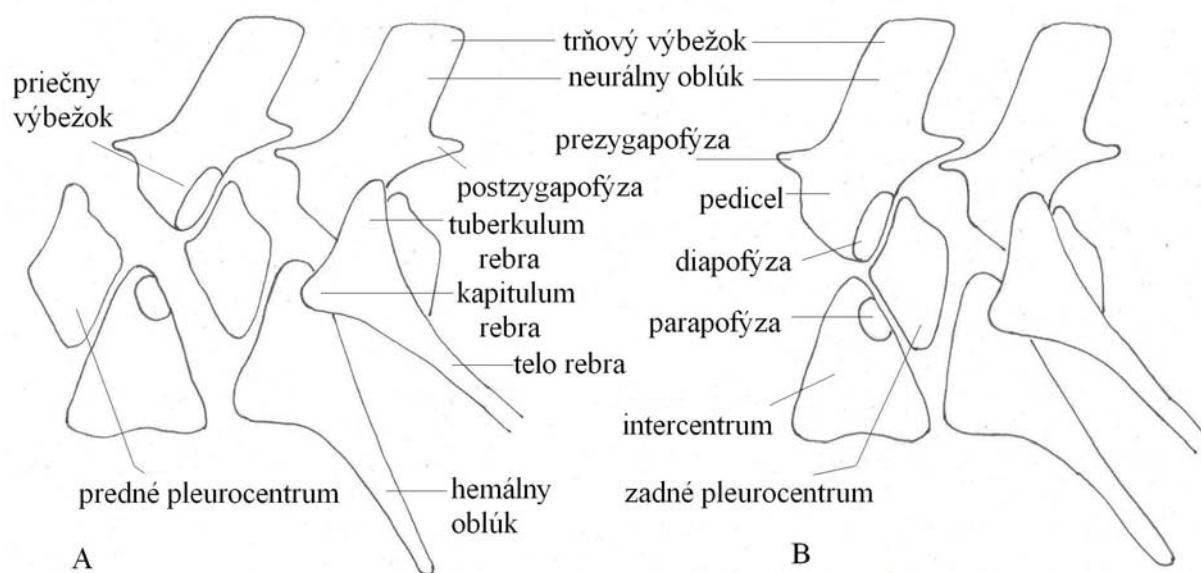
Gephyrostegoidný (podľa rodu *Gephyrostegus*) – pleurocentrum dominuje nad intercentrom (viď obr. 11), neurálny oblúk je párový a upína sa na pleurocentrum suturálne, štruktúrne je podobný herpetospondylnému typu, ktorý je oveľa menej osifikovaný

Seymouriamorfny (gastrocentrálny) – pleurocentrum dominuje nad intercentrom, intercentrum dosahuje maximálne $\frac{1}{4}$ až $\frac{1}{3}$ výšky pleurocentra, v niektorých prípadoch je intercentrum úplne redukované, neurálny oblúk sa k pleurocentru upína disuturálne (bez švu); vyskytuje sa u rodu *Seymouria*.



Obr. 9: Seymouriamorfny typ stavca; original podľa Romera, 1947

Vznik dvojhľavého rebra predstavuje prvý krok k zrealizovaniu resegmentácie stavcového centra. Na fylogenetickej úrovni sa nepriamo uskutočnila ešte pred objavením sa dvojhľavého rebra. Vede k normálnemu alebo anteropleurálnemu (plagiosauróvemu) splynutiu intercentra a pleurocentra, ktoré ďalej umožňuje amfiseptálny, či monoseptálny typ spojenia dvojhľavého rebra k stavcu (vid' obr. 10).

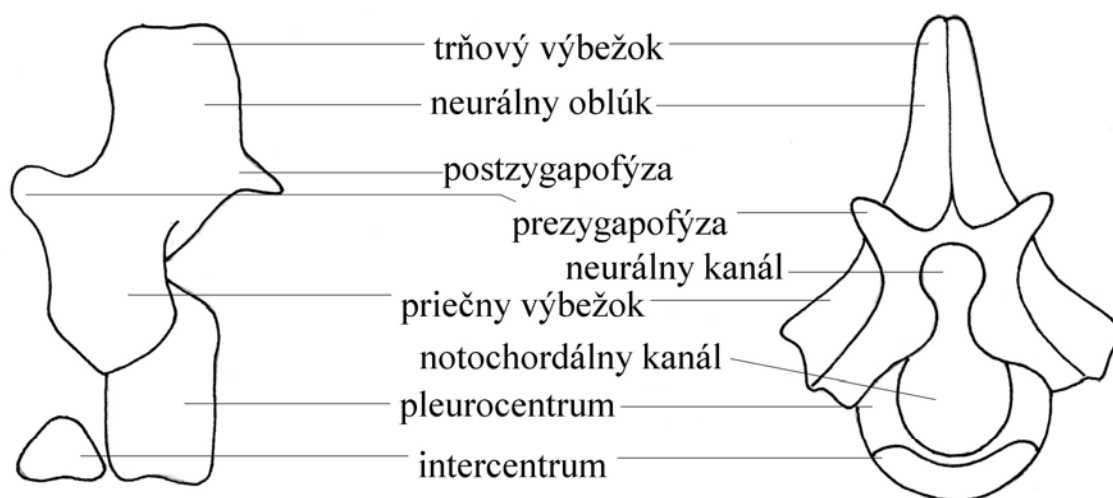


Obr. 10: **A** – anteropleurálne splynutie intercentra a pleurocentra; amfiseptálny typ pripojenia rebra k stavcovému komplexu; **B** – normálne splynutie intercentra a pleurocentra; monoseptálny typ pripojenia rebra k stavcovému komplexu; originál podľa Šiškina, 1989

Normálne splynutie intercentra a pleurocentra u tetrapodov prevláda a uskutočňuje sa medzi predným intercentrom a zadným pleurocentrom. Dvojhľavé rebro sa pri normálnom (resegmentačnom) type spĺývania centrálnych elementov monoseptálne pripája kapitulom rebra k parapofýze, umiestnenej na intercentre a tuberkulom rebra k diapofýze na apikálnom konci priečného výbežku neurálneho oblúka daného stavcového komplexu. Výnimkou je špecifické anteropleurálne plagiosauróvé (vnútrosegmentačné) spĺvanie, ktoré prebieha medzi predným pleurocentrom a zadným intercentrom (vid' obr. 10A) a dvojhľavé rebro spája parapofýzu predchádzajúceho intercentra a diapofýzu nasledujúceho neurálneho oblúka, čím dochádza k prepojeniu dvoch stavcových komplexov. Tento typ spĺývania centrálnych elementov a prepojenia dvojhľavého rebra so stavcom je dominantný u prechodných foriem evolučnej línie *Osteolepis* – Labyrinthodontia. Objavenie prvých plazov v období vrchného karbónu signalizuje završenie resegmentačného procesu (Šiškin 1989).

1.4. Problém lepospondylného stavca

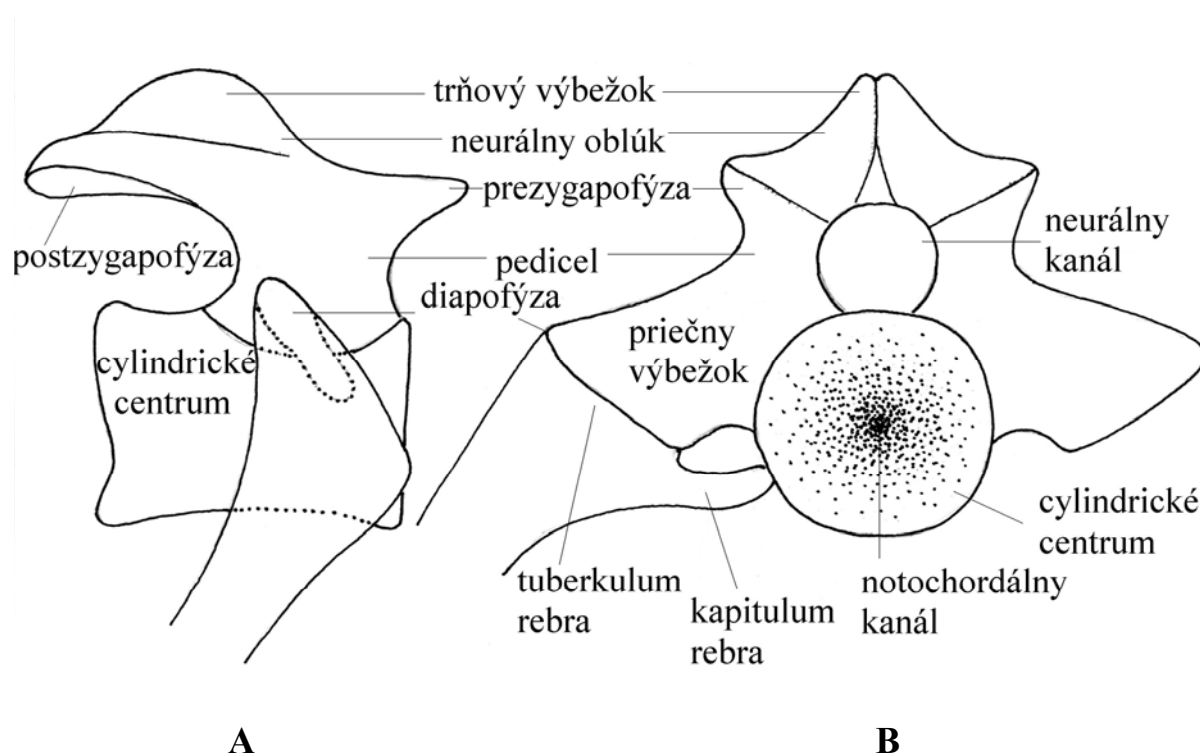
Carroll a Gaskillová (1978) ako prví súhrnne posúdili fylogenetické vzťahy, do dnešnej doby ťažko taxonomicky definovateľnej, skupiny permokarbónskych obojživelníkov, zvaných Lepospondyli, k morfológicky odlišnej, v systéme rovnocennej, no stratigraficky rozšírenejšej infratriede Labyrinthodontia (vrch. devon – sp. krieda). Zaoberajú sa tiež pôvodom lepospondylného stavcového centra.



Obr. 11: **Gefyrostegoidný stavec** rodu *Discosauriscus* z laterálneho a kranálneho pohľadu; originál podľa Romera, 1947

Predpokladajú pôvod lepospondylného stavca zo zloženého centra, ktoré sa vyskytuje u zástupcov skupiny Labyrinthodontia, čo sa snažia argumentovať prítomnosťou intercentier u niektorých radoch skupiny Lepospondyli (Carroll a Gaskillová 1978). Pre nedostatok presvedčivých paleontologických dokladov a nízku dôveryhodnosť neúplne zachovaného fosilného materiálu, do dnešnej doby neboli u skupiny Lepospondyli intercentra (prvotnejší názov: hypocentra) jednoznačne identifikované, čo celú záležitosť (určenie lepospondylného centra, ako odvodeného z labyrinthodontného stavca) kladie do čisto hypotetickej roviny. Aj napriek tomu obaja zmienení autori považujú centrum lepospondylného stavca za homologické s pleurocentrom labyrinthodontného stavca. Za rudimentárne intercentrum považujú drobný útvar v medzistavcových priestoroch

u príslušníkov čeľadí Gymnarthridae, Ostodolepidae, Trihecatontidae, Goniorynchonidae, patriacich do rádu Microsauria a u príslušníkov samostatnej čeľade Acherontiscidae.



Obr. 12: **Lepospondylný stavec** – **A** - laterálny (kraniálna časť smeruje doprava) a **B** - kraniálny pohľad: **1** – hlavné stavcové centrum, **2** – priečny výbežok neurálneho oblúka (procesus transversus), **3** – upínajúce sa rebro (corpus costae), **4** – neurálny oblúk; originál podľa Carrolla a Gaskillovej, 1978

Táto málo známa skupina malých bizarných permokarbónskych obojživelníkov stojí stranou od evolučnej línie *Osteolepis* → Labyrinthodontia, z dôvodu rozdielnosti fyziologických, ekologických a morfológických charakteristík.

U lepospondylných obojživelníkov nie je doteraz známe larválne štádium, ani prítomnosť vonkajších žiabier. Larvy sú známe u obojživelníkov skupiny Temnospondyli (*Apateon* – larválne štádium) a Anthracosauria (*Ariekanerpeton* – larválne štádium) (Carroll 2001).

Na zuboch chýba zvrásnený dentín, nie je vyvinutý vnútorný zubný oblúk a otický zárez, čím absentujú štruktúry stredného ucha (Carroll a Gaskillova 1978).

Môžu dosahovať vysokého počtu presakrálnych stavcov, od 19 až do 230, čo pravdepodobne súvisí s akvatickým a semiakvatickým spôsobom života, aj keď sa nevyklučuje život na súši, pravdepodobne v pôde (Štamberg 1998).



Obr. 13: *Branchiosaurus salamandroides* Fritsch, 1879, temnospondylný juvenilný obojživelník; na obr. je jedinec s nedokončeným procesom osifikácie chrbtice, ktorý primárne začína osifikáciou neurálnych oblúkov; originál ZP00275

Obr. 14: Fosilizovaný skelet rodu *Ariekanerpeton sigalovi* Laurin, 1996. Párovitosť neurálnych oblúkov a ešte neosifikované centrálné elementy je dokladom raného ontogenetického štádia; podľa Laurina, 1996

http://tolweb.org/tree?group=Ariekanerpeton_sigalovi&contgroup=Seymouriamorpha



Na rozdiel od skupiny Labyrinthodontia, je pre Lepspondyli charakteristická rýchla osifikácia pri malej veľkosti tela. Osifikácia stavcov prebieha v kraniokaudálnom smere, čo je pre obe skupiny spoločný znak, no poradie osifikovaných elementov je iné. U lepospondylov osifikuje najskôr telo stavca.

Typickou vlastnosťou, od ktorej bol odvodený i názov pre túto zvláštnu samostatnú skupinu obojživelníkov, je kompaktný stavec bez intercentra a pleurocentra, nazvaný lepospondylný (Zittel 1889). U žiadnej inej skupiny obojživelníkov sa tento morfológický novotvar nevyskytoval.

Na rozdiel od prevládajúceho apsidospondylného typu, centrum lepospondylného stavca sa morfológicky vyznačuje kompaktným (neplatí vždy) cylindrickým centrom, ktoré je mediálne zúžené do podoby klepsidier. Na oboch koncoch je centrum konkávne (amficoelným) a má zachovaný notochordálny kanál. Neurálne oblúky sa s centrom spájajú suturálne (švom), alebo disuturálne (súvisle bez švu).

Na základe spoločných diagnostických znakov vertebrálnej morfológie sa systematicky zaraďujú do šiestich rádo (Carroll a Gaskillová 1978):

Microsauria sa všeobecne podobajú na menšie plazy zo skupiny captorhinomorpha. Majú kompletne valcovité centra, na oboch koncoch konkávne (amficoelné) a v celej dĺžke priechodné pre chordu (notochordálne). Neurálne oblúky môžu byť k centru pripojené súvisle, ako napríklad u rodu *Batropetes* (Microbrachomorpha) alebo

u príslušníkov čeľade Tuditanidae a Gymnarthridae (Tuditanomorpha), alebo švom, pričom tento typ spojenia prevláda. Oblúky trupových stavcov nie sú párové s výnimkou veľmi mladých jedincov. Pedicel vybieha nad prednú $\frac{1}{2}$ až $\frac{2}{3}$ dĺžky centra. Priečne výbežky vybiehajú laterálne z prednej časti pedicelu a predným okrajom sa skláňajú anteroventrálne k dorzálnemu okraju stykovej plochy predchádzajúceho centra (pleurocentra). Niekedy predný okraj oblúka prekrýva koniec centra a tvorí tak prídavnú stykovú plochu pre posterodorzálny okraj predchádzajúceho centra (už zmienená podobnosť s primitívnymi plazmi). Stykové plochy sú buď ploché, alebo takmer ploché (Gymnarthridae), kedy môžu zviať uhol do 45 stupňov. Trňové výbežky sú krátke a umiestnené v zadnej polovici neurálneho oblúka. U čeľadi Gymnarthridae a Ostodolepidae boli identifikované intercentra, ktorých laterálne časti môžu zasahovať až do blízkosti báze neurálnych oblúkov. Intercentra u zástupcov čeľade Trihecatontidae sú výrazne zdurené. U týchto skupín je kapitulum rebra napojené na zárez v dorzolaterálnom rohu intercentra. V transverzálnej rovine majú polmesiačikovitý tvar. Ak intercentrum chýba, slúži ako náhrada opory kapitula rebra laterálne vybiehajúci zadný okraj centra. Intercentra trupových stavcov chýbajú u microbrachomorphov a čeľadi Tuditanidae, Hapsidopareiontidae a Pantylidae(?). Počet presakrálnych stavcov je veľmi rozdielny, od 19 (*Batropetes*) do 45 (*Pelodosotis*) a sakrálnych stavcov 1 až 3.

U rádu Nectridea sa neurálne a hemálne oblúky pevne spájajú s centrom. To platí i pre veľmi mladé jedince. Centra sú typicky valcovité, uprostred sú trochu zúžené (podobne, ako u Microsaurov) do tvaru klepsidier a majú zachovaný notochordálny kanál. Neexistuje žiadny náznak intercentrálnych prvkov. Neurálne oblúky sú široké s veľkými zygapofýzami. Kĺbové plôšky zygapofýz sú buď v horizontálnej, alebo takmer v horizontálnej pozícii – to obmedzuje vertikálne ohýbanie chrbtice, no zároveň dovoľuje relatívne voľný laterálny pohyb. Prídavné spoje nad zygapofýzami tvoria páry apofýz. Počet (14 – 26) a morfológia presakrálnych a kaudálnych stavcov, počet párov apofýz, tvar a veľkosť neurálnych a hemálnych oblúkov sa v rámci skupiny veľmi odlišuje. Povrch neurálnych a hemálnych oblúkov je pokrytý jemnými ryhami.

Chrbtica jedincov z rádu Lysorophia pozostáva zo 69 až 97 presakrálnych stavcov, ktoré sa vyznačujú neurocentrálnymi sutúrami a rozdelením neurálneho oblúka na pár do úrovne zygapofýz. Každé centrum je rozbrázdnené piatimi až šiestimi pozdĺžnymi rýhami – dve ryhy sú dorzolaterálne, dve ventrolaterálne, jedna nepárová je na ventrálnej strane. Priečne výbežky sú relatívne krátke a vybiehajú laterálne z predného okraja neurálneho oblúka. Kĺbové plochy zygapofýz sú približne horizontálne a táto orientácia sa v rámci

chrbtice nemení. Hemálne oblúky sa pripájajú na ventrálny pár rýh. U starších jedincov sú uklonené pod rôznym uhlom smerom dozadu.

Počet trupových stavcov skupiny Adelospondyli je najmenej 70. Vyznačujú sa valcovitým centrom, ktoré je k neurálnemu oblúku pripojené švom. Sú bikonkávne a priechodné pre chordu. Na pedicela sa nachádza hlboký pozdĺžny žliabok, ktorý môže predstavovať rudiment pravej a ľavej polovice neurálneho oblúka, ktoré sú pevne spojené už od raného ontogenetického štádia. Zadný povrch kĺbovej plochy centra má charakteristické výbežky na uchytenie kapitula rebier. V prednej časti chrbtice je pedicel prichytený iba k prednej polovici centra, ale v segmentoch 30 – 35 oblúky zaberajú i intervertebrálnu polohu, podopierané zadnou časťou prednejšieho centra a predným povrchom základného centra. Priečne výbežky sú veľmi dlhé (podobnosť s *Labyrinthodontia* – *Greererpeton*, *Proterogyrinus*) a na ich základňach sú široké oblasti k uchyteniu s centrom.

Centra príslušníkov rádu Aistopoda sú vždy cylindrické a nerozoznatelne zrastené s neurálnym oblúkom. Na chvoste chýbajú hemálne oblúky. Intercentra chýbajú. Centra sú amficoelne a notochordálne. Pred priečnymi výbežkami neurálneho oblúka alebo za nimi sú otvory spinálnych nervov. Trňové výbežky (*procesus spinosus*) sú veľmi krátke, ale u rodu *Lethiscus* sú relatívne vysoké. Väčšina aistopodov má prídavné kĺbové plochy na neurálnych oblúkoch. Počet stavcov sa pohybuje od 78 (*Lethiscus*) do 230 (*Phlegethontia linearis*).

Acherontiscidae je jediná skupina lepospondylných obojživelníkov, ktorých centrum sa skladá z pleurocentra a intercentra.

Pleurocentra predných štyroch stavcov sú viac polmesiačikovité, ako cylindrické. V zvyšnej časti chrbtice dominujú cylindrické pleurocentra nad intercentrami. Na intercentra sa napájajú kapitula rebier. Trňové výbežky sú krátke a sú umiestnené výrazne v zadnej časti chrbtice. Priečne výbežky sú nevýrazné.

1.4.1 Historický prehľad názorov na charakter a vznik lepospondylného stavca

Zittel (1889) predpokladal holospondylnú štruktúru lepospondylného stavca so zachovaným notochordálnym kanálom po celej dĺžke cylindrického centra. V pozdĺžnom reze má centrum tvar klepsidier a niekedy je uprostred prerušené, čo je podľa neho dôsledok nedokončenej osifikácie.

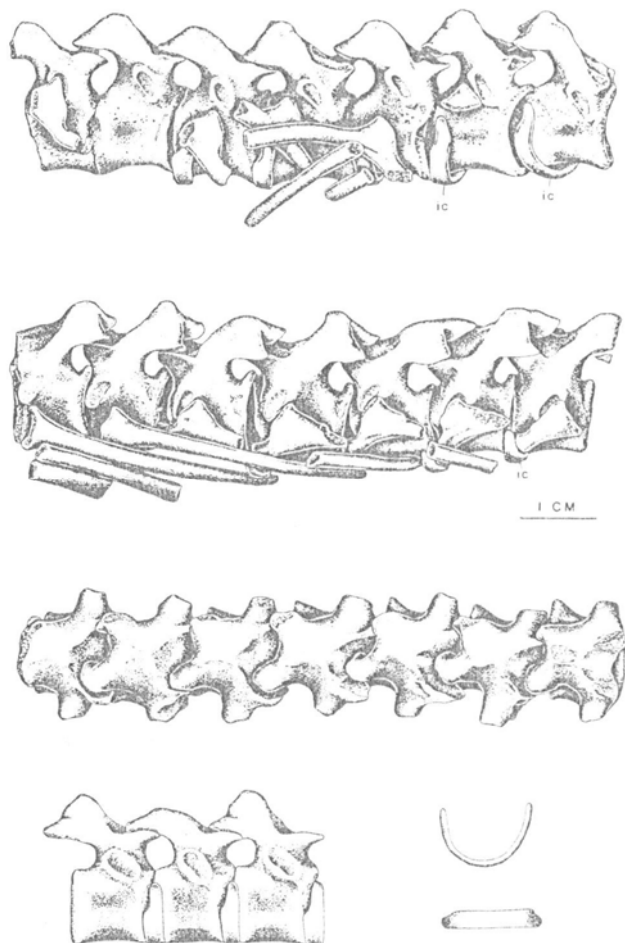
Zittelov predpoklad potvrdil Williston (1908) popisom druhu *Lysorophus tricarinatus* a poukazoval na jeho podobnosť s infratriadou Urodela, u ktorých je taktiež suturálny styk neurálneho oblúka a centra s chýbajúcim intercentrom. Jediným rozdielom sú dlhé a široké rebrá, ktoré nie sú typické pre modernú skupinu Urodela a tiež pre ich možných predkov z čeľade Branchiosauridae.

Podobnosť s plazmi, pre ich špecifickú štruktúru stavca, Williston zamietol, no v roku 1913 definoval u druhu *Ostodolepis brevispinatus* uchytenie kapitula rebier k stavcovému centru intervertebrálne na konci veľmi tenkého intercentra. Case (1929) však na takmer kompletnej kostre rodu *Ostodolepis* žiadne intercentra nezistil.

Podľa von Huena (1948), centrum lepospondylného stavca v konečnom štádiu osifikuje a je homologické s interventrale (pleurocentrum). O basiventrale (intercentrum) sa nejedná z dôvodu osamostatnených krokvíc (hemálne oblúky) v kaudálnej oblasti, ktoré sú vždy v resegmentačnom procese v priebehu ontogenézy formované s basiventrale. Tento model stavby stavca prisudzuje rádu Microsauria, ktoré podľa jeho názoru majú seymuriamorfný (gastrocentrálny) typ stavca, ako plazy a cicavce. Microsaury definuje, ako primitívne reptiliomorfné formy obojživelníkov a vysoký počet presakrálnych stavcov súvisí podľa jeho názoru s obdobím adaptácie na plavecký spôsob života. Microsaury sú podľa tohto autora pravdepodobne potomkami prvých najprimitívnejších tetrapodov z neznámej skupiny Anthrembolomeri s embolomérym stavcom.

Reptiliomorfný charakter rádu Microsauria sensu lato bol neskôr pojatý sensu stricto, čo znamená, že podobnosť s plazmi bola prisudzovaná len niektorým rodom. Do rádu Microsauria sa začleňujú jedince, ktoré spoľahlivo zodpovedajú základnému vzorcu morfológických charakteristík rodu *Microbrachis* (Schwarz 1908; Steenová 1938), to znamená, že majú valcovité stavcové centrum, na trupových stavcoch chýbajú intercentra, pedicel neurálneho oblúka je relatívne vysoký a úzky, priečne výbežky sú krátke a trňové výbežky sú nízke. U žiadnej z foriem, radených do rádu Microsauria neboli pozorované

intercentra na trupových stavcoch. Romer (1950) tento fakt vysvetlil holospondylným typom stavca a intercentra, ktoré pozoroval Williston u druhu *Ostodolepis brevispinatus*, interpretoval, ako fragmenty rebier. Nevylúčil však možnosť, že v niektorých prípadoch existovali v chrupavčitom stave.



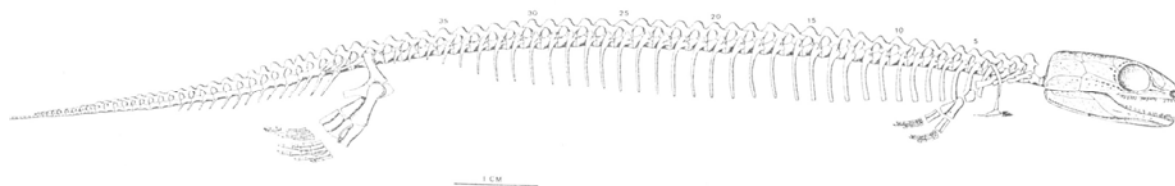
Obr. 15: Trupové stavce druhu *Ostodolepis brevispinatus* ; podľa Carrola a Gaskillovej, 1978

Túto alternatívu by spoľahlivo potvrdila prítomnosť chvostových krokvíc (hemálne oblúky). Hemálne oblúky boli však pozorované len u jedného jedinca rodu *Microbrachis*, preto ich prítomnosť, respektíve neprítomnosť, nemá vplyv na základnú diagnózu. Dvojhlavé rebro sa kapitulom upínalo na kĺbovú plochu centra a tuberkulom na priečny výbežok.

Westoll (1942b) a Romer (1950) odvodzovali pôvod skupiny Microsauria zo skupiny Ichthyostegália a to predovšetkým na podobnosti proporcií strechy lebečnej. Z hľadiska postkraniálneho skeletu sa holospondylný typ stavca u Ichthyostegálii

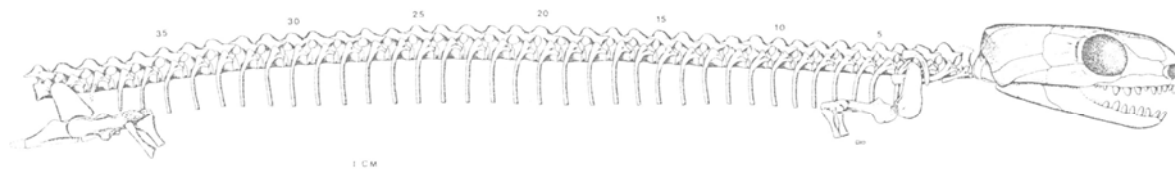
nepredpokladá, no eventuálnu spojitosť týchto dvoch skupín ďalej nevyklučuje fakt, že v rámci fylogény medzi skupinami obojživelníkov sa holospondylná forma stavca vyskytla viac, ako len raz.

Gregory et al. (1956) vychádzali z podobnosti stavcov typických predstaviteľov rádu Microsauria, *Microbrachis pelikani* Frič, 1876 a *Hyloplezion longicostatum* (Frič, 1876) s rodom *Cardiocephalus* z čeľade Gymnarthridae.



Obr. 16: Rekonštrukcia druhu *Microbrachis pelikani*; podľa Carrola a Gaskillovej, 1978

Odlišnosť vidia v polohe spojovacích facet pre kapitulum rebier a prítomnosti trňových výbežkov u typických druhov rádu Microsauria. Centra vyššie zmienených druhov majú tieto plôšky v blízkosti predného konca, kým u rodu *Cardiocephalus* sa kapitulum rebier upína intervertebrálne (Steenová 1938). Tento znak ma tento rod spoločný s radom Nectridea a podobnú stavbu atlasu s infratriadou Urodela.



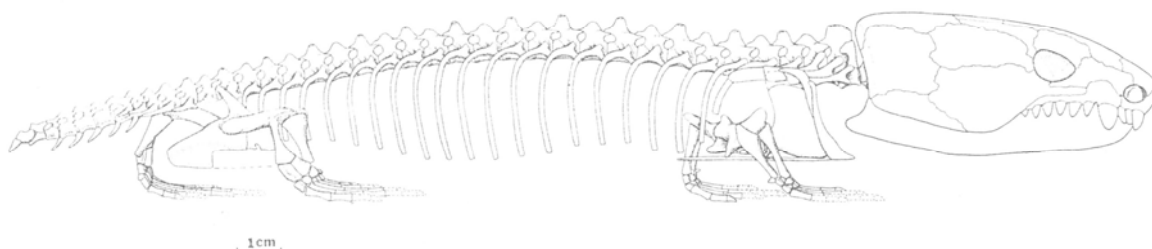
Obr. 17: Rekonštrukcia druhu *Cardiocephalus peabodyi*; podľa Carrola a Gaskillovej (1978)

Typické druhy rádu Microsauria, zástupci infratriedy Gymnophiona a infratriedy Urodela majú podobný model stavby stavca. Jedinou ich odlišnosťou je pozícia a štruktúra priečného výbežku, ktorý sa u infratriedy Urodela zakladá mediálne, čo vedie k záveru, že zhoda v stavbe stavca je patrná v dvoch líniach – na jednej strane Microsauria, Lysorophia, Gymnophiona a na druhej strane Nectridea, Aistopoda, Urodela. Rády Microsauria a Lysorophia na základe neurosuturálneho typu osifikácie centra s neurálnym oblúkom a tiež primitívneho znaku predného umiestnenia priečného výbežku sú podobné plazom.

Chrbtica rodu *Tuditonus* pozostáva z 29 presakrálnych stavcov, čo je viac, ako maximum zaznamenané u najprimitívnejších plazov – 26 (Romer 1956). Každý trupový stavec je tvorený jediným centrálnym elementom a je pevne prirastený k neurálnemu oblúku. Naproti tomu Peabody (1959) zistil, že u A. M. N. H. č. 6926 medzi intercentrom a hemálnym oblúkom je viditeľná hranica. U tohto exempláru sú centrá všetky stavcov blízko seba, preto sa nedá predpokladať prítomnosť intercentrálnych elementov ani keby boli v chrupavčitom stave. Ale u U. S. N. H. č. 4457 nie sú stavce tak tesne spojené, sú viac osifikované bez intercentier a zreteľne viditeľné.

U väčšieho exempláru (A. M. N. H. č. 6926) neurocentrálne sutúry chýbajú alebo je nevyrazná, čím sa podobá pelykosaurom (Romer a Price 1940). Neurocentrálne sutúry majú stavce mladých jedincov, ale u dospelcov zanikajú (Carroll a Baird 1968).

Carroll (1968) zistil, že kaudálne stavce druhu *Pantylus cordatus* Cope, 1871, na rozdiel od holospondylných trupových, sa skladajú z niekoľkých osifikovaných častí. Diplospondylný charakter chvostových stavcov naznačovala prítomnosť hemálnych oblúkov medzi hlavnými centrálnymi elementmi, keďže sa za základ hemálneho oblúka pokladá intercentrum (Williams 1959). Tieto štruktúry boli nezávisle pozorované i v prípade rodu *Microbrachis* (Steenová 1938), no všeobecne sa považuje ich prítomnosť za netypickú pre celú skupinu Microsauria (Romer 1950; Carroll a Baird 1968). Ich existencia jednoznačne indikuje homológiu lepospondylného pleurocentra s pleurocentrom plazov a labyrinthodontných obojživelníkov. Tento fakt je podporený výskytom intercentra, zjavne prirastenom k zadnému okraju centra atlasu u rodu *Pantylus*.



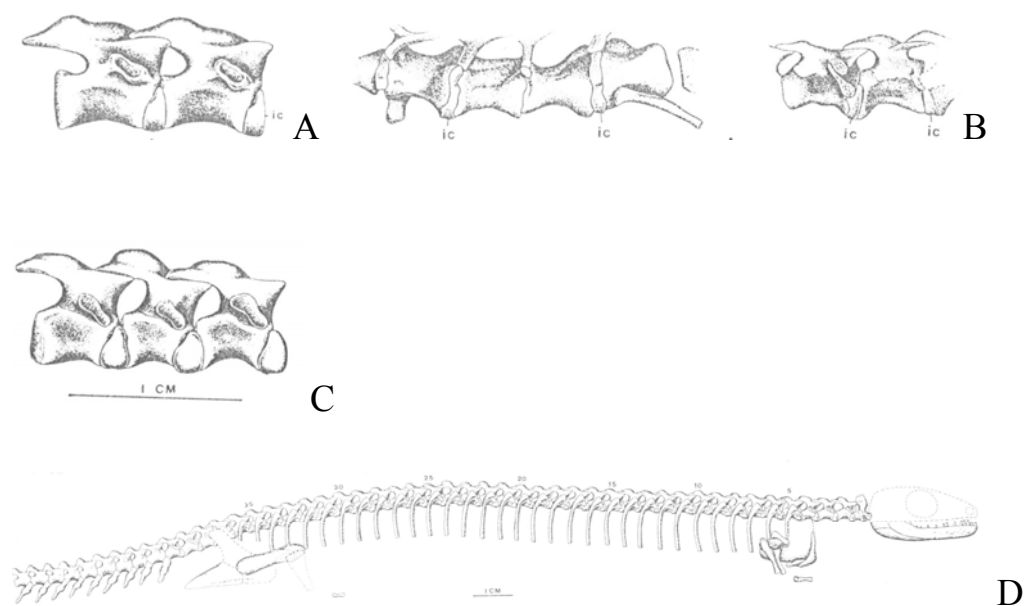
Obr. 18: Rekonštrukcia druhu *Pantylus cordatus*; podľa Carrola a Gaskillovej, 1978

Mnoho morfológických podobností tohto rodu s inými typickými microsaurami, ako *Tuditonus*, *Microbrachis*, *Asaphestera*, *Cardiocephalus* etc. , podporuje ich blízky príbuzenský vzťah a to odráža i rovnaký spôsob vzniku stavca.

Laerm (1976) zastával hypotézu, že lepospondylné obojživelníky, patriace do skupiny Lysorophia, majú charakteristické stavce, podobné stavcom kostnatých rýb z nadradu Teleostei. Predný i zadný okraj stavcového centra je u nich hladký, rovný a neobsahuje žiadne prídavné medzistavcové kĺby. Vysoký počet presakrálnych stavcov indikuje výraznú flexibilitu v rámci chrbtice, čo umožňovalo vlnivý pohyb. Podľa Romera (1950, 1966) by mohli Lysorophia patriť k Microsaurom, aj keď sú pre tento rád atypické. Carroll a Gaskillová (1978) stanovili jednoznačné rozdiely medzi Lysorophoidmi a Microsaurami, ale tiež uviedli možnosť existencie skupiny obojživelníkov, podobných microsaurom, z ktorej sa lysorophoidi mohli vyvinúť.

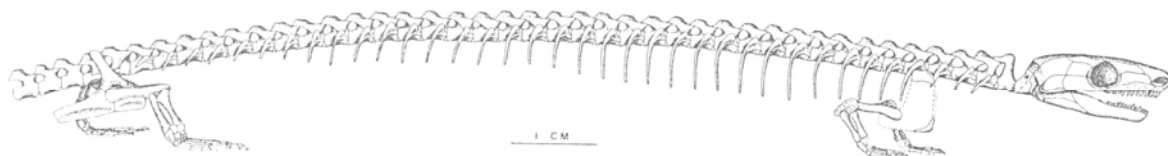
Carroll a Gaskillová (1978) zistili u niekoľkých rodov štruktúry, ktoré definujú ako intercentra. Na základe týchto štruktúr predpokladajú, že ich stavce sú ekvivalentné s plazmami. Túto ekvivalentnosť môže, okrem prítomnosti intercentrálnej osifikácie, dokazovať tiež prítomnosť hemálnych oblúkov, ktoré sú všeobecne definované u väčšiny microsaurov s výnimkou čeľade Tuditanidae a Hapsidopareiontidae.

Intercentrum podľa Carrolla a Gaskillovej (1978) osifikovalo u zástupcov čeľadi Gymnarthridae, Ostodolepidae a Goniorhynchidae. V pozmenenom tvare bola táto štruktúra zistená tiež u zástupcov čeľade Trihecatontidae, čo naznačuje aspoň nejaký vzťah k jednej z týchto čeľadi. Čeľad' Gymnarthridae je zastúpená druhmi *Euryodus peabodyi*, *Euryodus primus* Olson, 1939 a *Euryodus dalyae*.



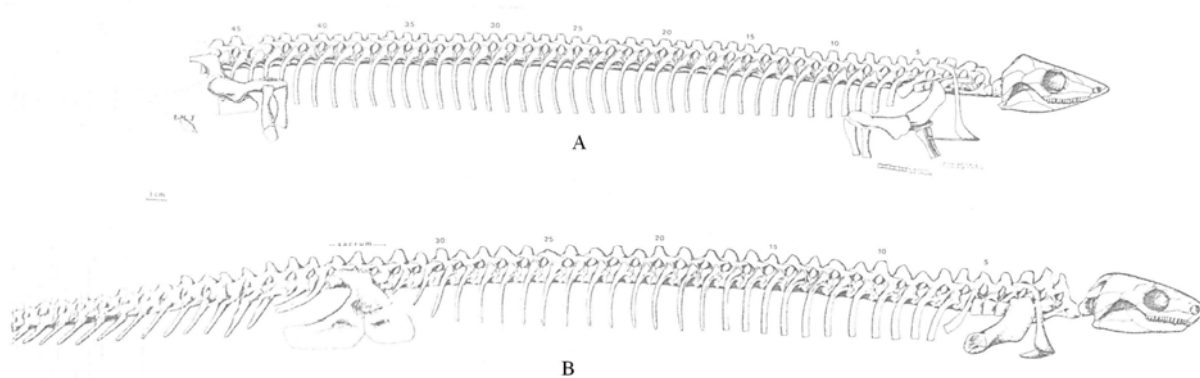
Obr. 19: A – trupové stavce druhu *Euryodus dalyae*; B – trupové stavce druhu *Euryodus primus*; C – trupové stavce druhu *Trihecaton howardinus*; D – rekonštrukcia druhu *Trihecaton howardinus*; podľa Carrolla a Gaskillovej (1978)

Okrem týchto gymnarthridných druhov sa stavce zachovali tiež u druhu *Hylarpeton*, no jeho centrum je jednoliaté, tvorené pleurocentrom. Carroll a Gaskillová (1978) to vysvetlili buď neprítomnosťou osifikácie, alebo postmortálnym odnosom. Čeľaď Gonorhynchidae je zastúpená jediným rodom *Rhynchonkos*, u ktorého sú malé intercentra jasne definovateľné. U Ostodolepidov je situácia podobná, ako u Gymnarthridov.



Obr. 20: Rekonštrukcia druhu *Gonorhynchus stovalli*; podľa Carrola a Gaskillovej, 1978

Rod *Ostodolepis* intercentra má, ale rodu *Pelodosotis* chýbajú. U určitého exempláru druhu *Micraroter erythrogeios* Daly, 1973 neboli identifikované, no u BPI 3839 sú intercentra prítomné (podobnosť s intercentrami rodu *Euryodus*). To naznačuje, že pravdepodobne nepatria do rovnakého rodu. Prvý exemplár sa vyznačuje viac charakteristikami (tvar neurálneho oblúka), typickými pre Gymnarthridae a Gonorhynchidae, kým BPI 3839 je bližší Ostodolepidom. Tieto dva rody však jednoznačne dokazujú bližšiu príbuznosť Ostodolepidov s Gymnarthridmi a Gonorhynchidmi, ako s inými Tuditanomorphami.



Obr. 21: Rekonštrukcia rodov *Pelodosotis* **A** a *Micraroter* **B**; podľa Carrola a Gaskillovej, 1978

Microsaury boli spolu s aistopodami a nectrideami zahrnuté do jednej taxonomickej jednotky Lepospondyli. Dôvodom tohto zatriedenia bola absencia intercentra

u všetkých členoch tejto skupiny. Ukázalo sa však, že niektoré microsaury intercentra majú, a tak ich stavec nemožno ďalej definovať ako lepospondylný. Microsaury sú preto iba vzdialenými príbuznými rádov Aistopoda a Nectridea. Absencia intercentra u väčšiny microsaurov naznačuje možnosť, že rády Nectridea a Aistopoda ich mohli iniciálne mať tiež, ale ich stratili. Podľa Thomsona a Bossyho (1970) & Bossyho (1976), sú Aistopoda a Nectridea podobné Anthracosaurom.

Keďže sa intercentrum v rámci infratriedy Lepospondyli pokladá za primitívny znak, potom jeho absencia u rodu *Sparodus*, v porovnaní s rodom *Cardiocephalus*, naznačuje, že rod *Sparodus* je na evolučne vyššom stupni rozvoja. U jedného z najranejších microsaurov, rodu *Asaphostera* sa stavce javia primitívne v tom, že ich centra vykazujú nedostatočnú osifikáciu, viditeľnú v priečnom reze. Tento znak je možné pozorovať rovnako u niektorých labyrinthodontných obojživelníkov (Carroll a Gaskillová 1978).

Estes (1983) dával intercentra do súvislosti s reevolúciou medzi primitívnejšími gekónmi a inými skupinami pokročilých plazov, po ich strate, respektíve začlenení do pleurocentra. Z biomechanického hľadiska by intercentra mohli slúžiť k zefektívneniu celkovej flexibility už tak značne predĺženej chrbtice, rovnako ako to umožňuje nárast počtu hlavných stavcových centier (Carroll 1988).

Je možné, že cylindrické centrum u lepospondylných obojživelníkov sa vyvinulo rovnako ako centrum labyrinthodontného typu, tvorené v počiatkových štádiách v rôznej miere pleurocentrom a intercentrom. Neexistujú však žiadne doklady prechodných foriem, ako je to v prípade vývoja labyrinthodontného centra. Početné nálezy nedospelých jedincov lepospondylov neukazujú ani náznak neúplnej osifikácie, čo znamená, že lepospondylné centrum sa tvorilo priamou osifikáciou bez medzistupňa chrupavky.

Všetky súčasné amniota a Amphibia majú rovnaký vzorec iniciálnej osifikácie perichordálnej trubice v dôsledku koncentrácie sklerotomálneho tkaniva okolo chordy dorsalis, no spôsob formovania a následné premeny v morfogenéze a osifikácii centra sú rozdielne a pre každú z týchto skupín charakteristické. Po tvorbe perichordálnej trubice nasleduje koncentrácia tkaniva v podobe kruhovitých perichordálnych prstencov, ktoré dávajú vznik intervertebrálnej chrupavke. Priestor medzi nimi je vyplňaný narastajúcim kosteným centrom.

Rýchla a priama osifikácia v raných ontogenetických štádiách lepospondylov vedie k silnejšiemu osovému skeletu, odolnému silám pôsobiacich pri akvatickom i terestrickom pohybe.

Hypotéza o evolučnej zmene z primitívneho mnohočasticového centra skupiny Rhipidistia a primitívnych tetrapodov k holospondylnému centru lepospondylov, moderných obojživelníkov a raných amniot súvisí s odlišným vývojom kostného tkaniva na úrovni ontogenetickej resegmentácie. Rhipidistia a Labyrinthodontia majú osifikáciu založenú na elementoch, tvoriacich sa vo fibrilárnej vrstve chordy dorsalis z iniciálne chrupavčitej podstaty. Holospondylné centrum tvorí tkanivo z perichordálnej vrstvy. Tie môžu osifikovať priamo na blanitý podklad chordy, alebo z chrupavčitého stavu (Carroll 1988).

U najstaršieho známeho zachovaného microsaura, neformálne pomenovaného ako microsauro z Goreville (KUVP 113202) Lombard & Bolt, 1999, dominuje amficoelne pleurocentrum, spojené sutúrou (syndesmoticky) s neurálnym oblúkom. Pleurocentra kaudálnych stavcov s neurálnym oblúkom, na rozdiel od presakrálnych stavcov, pevne zrastajú (synostoticky). Tento znak je typický pre microsaura z Goreville. Pre nedostatočné zachovanie kaudálnych oblastí skeletu lepospondylov nie je možné ich prípadné detailné porovnanie, a preto jediné vysvetlenie tejto jedinečnosti súvisí buď s veľkosťou, alebo vývojovým štádiom tohto jedinca. Prichádzajú do úvahy tiež obe varianty zároveň. Pleurocentrum nie je notochordálne. Medzi všetkými presakrálnymi pleurocentrami je charakteristické microsaurie intercentrum, ktorého prítomnosť podporuje hypotézu, že je homologické s intercentrom u iných raných tetrapodov. O niečo mladším zástupcom rádu Microsauria je druh *Utaherpeton franklini* Carroll, Bybee & Tidwell, 1991, u ktorého intercentra chýbajú. To by mohlo viesť k záveru, že v rámci skupiny Microsauria sa intercentrum niekoľkokrát atavisticky objavilo, ako súčasť tela stavca (Carroll a Chorn 1995).

Stavba stavcov rodu *Phlegethontia* zodpovedá základnému vzorcu aistopodného stavca. U mladých jedincov dominujú neurálne oblúky, podobne ako u Lissamphibii, čo nie je pre ontogenetický vývoj lepospondylného stavca charakteristické. Intercentra, či hemálne oblúky tento rod nemá rovnako, ako celý rad Aistopoda (Anderson 2002).

Mojou úlohou bolo na základe dostupných paleontologických vzoriek, uložených v depozitoch múzeí v rámci ČR a iných svetových inštitúcií, doterajších znalostí, naštudovanej literatúry a objektívneho prístupu, zhodnotiť, potvrdiť, či vyvrátiť hypotetický predpoklad, že lepospondylný stavec má skutočne pôvod u stavca labyrinthodontného typu.

2. MATERIÁL A METODIKA

Výskum spočíval v detailnom štúdiu zbierok Národného muzea, Přírodovědecké fakulty univerzity Karlovy v Prahe a Západočeského Muzea v Plzni. Metodika zahrňuje podrobný popis dostupného paleontologického materiálu za pomoci binokulárnej lupy, fotodokumentáciu digitálnymi snímkami, detailné kresby a interpretáciu morfológických štruktúr v oblasti chrbtice z niekoľkých hľadísk.

Po zrevidovaní všetkého dostupného materiálu nasledoval výber najlepšie zachovaných exemplárov na základe pozorovania a porovnávania pod binokulárnou lupou. Zúžený výber vzoriek bol podrobený detailnému pozorovaniu, popisu, význačné morfológické charakteristiky boli zakreslené a interpretované a na záver digitálne fotografované (100 OLYMPUS, E950, C3030Z). Snímkovanie bolo zamerané hlavne na súvislý sled stavcov a na väčšie detaily ich morfológie.

Snahou bolo sledovať variabilitu morfológie stavcov podľa súčasného taxonomického zaradenia, počas ontogenetického vývoja, v rámci chrbtice a medzi individuálnymi jedincami určitého druhu. V stavcovej morfológii je výskum zameraný predovšetkým na stavcové centrá, ktorých tvar, veľkosť a iné morfológické charakteristiky najlepšie vysvetľujú pôvod stavca, ako celku.

Študovaný materiál tvoria vzorky fosilizovaného postkranialneho skeletu so súvisle zachovaným sledom stavcov všetkých dostupných exemplárov lepospondylných a labyrinthodontných obojživelníkov. Labyrinthodontné obojživelníky sú reprezentované čeľaďou Discosauriscidae, ktoré sú v našich zbierkach najpočetnejšie a ich stavce predstavujú typickú diplospondylnú formu, ktorá sa u súčasných stavcov zachováva u nižších štádiách ontogenézy a je homologicky najbližšia tým lepospondylným stavcom, u ktorých bolo pozorované mult centrum, čo umožňuje objektívne porovnanie oboch hlavných skupín permokarbónskych obojživelníkov a prípadné vysvetlenie pôvodu lepospondylného stavca.

Nižšie uvádzam prehľad študovaného materiálu. Detailnú špecifikáciu (vrátane katalogových čísiel) uvádzam pri popise materiálu (viď kapitolu Výsledky).

Národní Muzeum, Praha

Študovaný materiál labyrinthodontných obojživelníkov z čeľade Discosauriscidae je reprezentovaný deviatimi exemplármi patriacich k druhom *Discosauriscus pulcherrimus*

(Fritsch, 1879) (1ks), *Letoverpeton austriacum* (Makowsky, 1876) (1ks) a *Discosauriscus* sp. (7ks).

Lepospondylné obojživelníky sú zastúpené dvadsiatimi dvoma exemplármi v šiestich druhoch, *Microbrachis pelikani* Frič, 1876 (13ks), *Hyloplezion longicostatum* (Frič, 1876) (1ks), *Sauroplesura scalaris* (Frič, 1876) (3ks), *Scincosaurus crassus* Frič, 1876 (3ks), *Phlegethontia longissima* (Frič, 1876) (partim) + *Oestocephalus amphiuminum* (Cope, 1868) (partim) podľa Andersona, Carrolla & Roweho (2003) (1ks) a *Oestocephalus granulosum* (Frič, 1879) (1ks).

Západočeské Muzeum, Plzeň

Materiál pozostával z dvadsiatich šiestich exemplárov lepospondylných obojživelníkov v štyroch druhoch, *Microbrachis pelikani* Frič, 1876 (19ks), *Sauroplesura scalaris* (Frič, 1876) (3ks), *Scincosaurus crassus* Frič, 1876 (3ks) a *Phlegethontia longissima* (Frič, 1876) (partim) + *Oestocephalus amphiuminum* (Cope, 1868) (partim) podľa Andersona, Carrolla & Roweho (2003) (1ks).

Přírodovědecká fakulta UK, Praha

Študované vzorky tvorí štyridsaťjeden dobre zachovaných exemplárov discosauriscidných obojživelníkov v šiestich druhoch, *Discosauriscus pulcherrimus* (Fritsch, 1879) (2ks), *Discosauriscus potamites* (Steen, 1938) (1ks), *Letoverpeton austriacum* (Makowsky, 1876) (7ks), *Letoverpeton moravicum* (Fritsch, 1879) (1ks), a *Discosauriscus* sp. (30ks).

3. VÝSLEDKY

Z kompletnej štúdie morfológie stavcov všetkých dostupných exemplárov, reprezentovaných druhmi *Microbrachis pelikani* Frič, 1876; *Hyloplezion longicostatum* (Frič, 1876); *Sauroplesura scalaris* (Frič, 1876); *Scincosaurus crassus* Frič, 1876; *Phlegethontia longissima* (Frič, 1876) (partim) + *Oestocephalus amphiuminum* (Cope, 1868) (partim) podľa Andersona, Carrolla & Roweho (2003) a *Oestocephalus granulosum* (Frič, 1879) vyplýva, že

lepospondylný stavec nie je holospondylný. Dominuje pleurocentrum a intercentrum bolo zatlačené a redukované.

Jednotlivé študované druhy možno podľa stavcovej morfológie a súčasného systematického zaradenia zatriediť do troch významných skupín, Microsauria (*Microbrachis pelikani* Frič, 1876; *Hyloplezion longicostatum* (Frič, 1876)), Nectridea (*Sauroplorea scalaris* (Frič, 1876); *Scincosaurus crassus* Frič, 1876) a Aistopoda (*Phlegethontia longissima* (Frič, 1876) (partim) + *Oestocephalus amphiuminum* (Cope, 1868) (partim) podľa Andersona, Carrolla & Roweho (2003); *Oestocephalus granulorum* (Frič, 1879)). U žiadného exempláru neboli zistené intercentra, no u druhu *Microbrachis pelikani* Frič, 1876 sa vyskytli štruktúry, ktoré naznačujú ich možnú prítomnosť.

Väčšina vzoriek je zachovaná z ventrálnej strany, čo znemožňuje určiť a popísať morfológické charakteristiky neurálneho oblúka a spôsob, akým sa spájajú s kompaktným centrom. Zachovali sa len fragmentárne, alebo ako výčnelky pozdĺž celého centra, ktoré naznačujú pôvodnú pozíciu neurálneho oblúka. V rámci chrbtice sa stavce nijak významne morfológicky nemenia. Rebrá sa k stavcom upínajú intervertebrálne, alebo v blízkosti predného okraja centra. Hemálne oblúky neboli zistené.

Disuturálne spojenie centrum – neurálny oblúk, uchytenie rebra v blízkosti predného okraja centra, respektíve jeho intervertebrálne kĺbenie a neprítomnosť hemálnych oblúkov určuje centrum, ako pleurocentrum.

LABYRINTHODONTIA

DISCOSAURISCUS PULCHERRIMUS (Fritsch, 1879)

Študovaný materiál: M (Národní Muzeum, Praha) č. 1751 – pleurocentra v proximálnej časti chrbtice; PF (Přírodovědecká fakulta UK, Praha) č. 45 – presakrálna chrbtica, zachované neurálne oblúky, pleurocentra a intercentra; č. 455 – proximálna časť presakrálnej chrbtice z dorzálnej strany, distálna časť je zachovaná v dextrolaterálnej rovine, zachované pleurocentrá;

Popis: Centra stavcov sú diplospondylné, tvorené dominujúcim pleurocentrom a vedľajším intercentrom, situovaným kranialne od hlavného centra. Uzavreté prstencovité pleurocentra sa suturálne pripájajú k neurálnym oblúkom, ktoré sa navzájom kĺbia zygapofýzami. Elementy

centra sa vyznačujú masívnou stavbou. Dvojhlavé rebrá sa upínajú na parapofýzu, umiestnenú na intercentre a diapofýzu priečných výbežkov.



Obr. 22: *Discosauriscus pulcherrimus* (Fritsch, 1879) – sled uzavretých pleurocentier s ventrálne umiestnenými intercentrami (M1751);

***DISCOSAURISCUS POTAMITES* (Steen, 1938)**

Študovaný materiál: PF (Přírodovědecká fakulta UK, Praha) č. 555 – izolované intercentrum, dorzálne neuzavreté pleurocentra;

Popis: Stavce majú masívnu stavbu a sú zložené z dvoch centrálnych elementov, ako u všetkých zástupcov čeľade Discosauriscidae. Centrum pozostáva z uzavretého pleurocentra a o niečo širšieho intercentra v porovnaní s druhom *Discosauriscus pulcherrimus* (Fritsch, 1879) a taktiež uzatvárajú menší polkruh, sú viac otvorené, menej osifikované (viď obr. 26). Vzhľadom k pleurocentru je ich pozícia kraniálna a koncovými výbežkami siahajú asi do prvej tretiny výšky hlavného centra. Neurálne oblúky sa k pleurocentru upínajú suturálne a majú rovnaký tvar a približne rovnaku veľkosť. Na silný pedicel nasadá rovnako vysoký tŕňový výbežok. Asi v polovici neurálneho oblúka vybiehajú v kraniokaudálnom smere prezygapofýzy a postzygapofýzy.



Obr. 23: *Discosauriscus potamites* (Steen, 1938) – neuzavreté pleurocentra a intercentra; dvojhľavé rebrá (PF555)

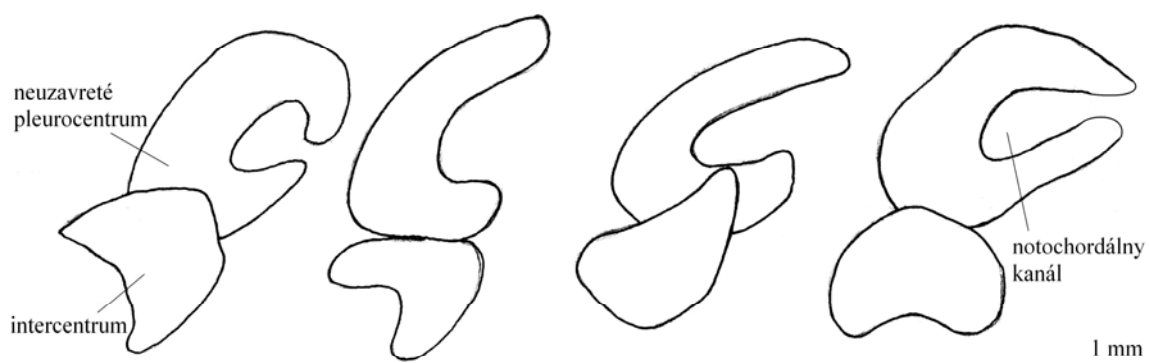
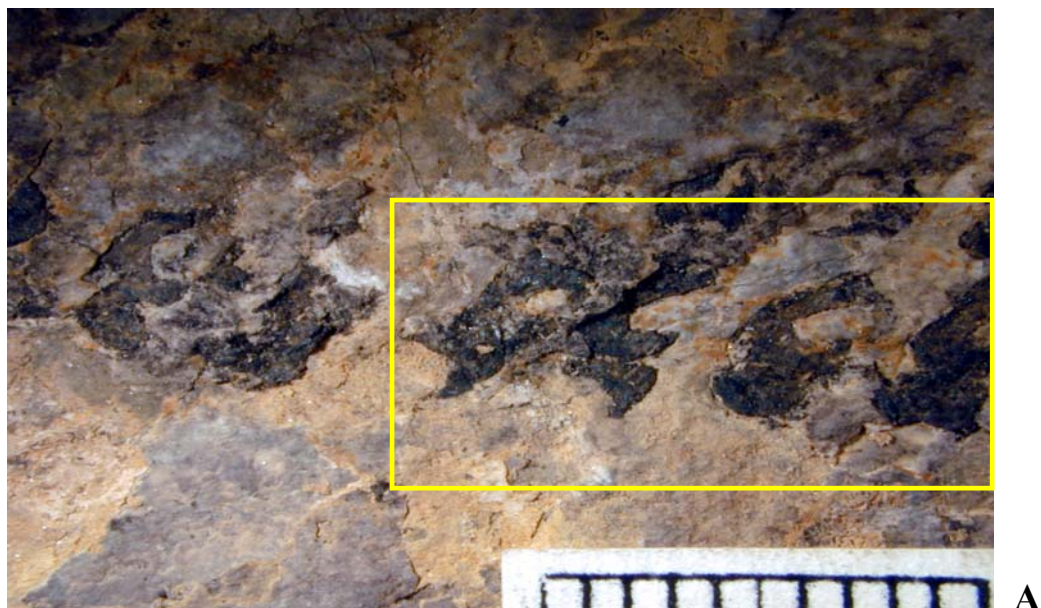
DISCOSAURISCUS SP.

Študovaný materiál: M (Národní Muzeum, Praha) č. 1718 – pleurocentrá v disartikulovanej pozícii; č. 1731 – súvislá rada disartikulovaných pleurocentier; č. 1719 – pleurocentrá; č. 1727 – neúplne odhalená, ale súvislá chrbtica, neurálne oblúky sú zachované fragmentárne; č. 1717 – pleurocentra z ventrálnej strany; č. 1711 – distálna časť chrbtice; č. 1760 – fragmentárne zachované neurálne oblúky z dorzálnej strany, izolovaná séria štyroch neurálnych oblúkov vykazuje oblúkovitý okraj tŕňového výbežku a nedostatočne vytvarované postzygapofýzy; PF (Přírodovědecká fakulta UK, Praha) č. 1472 – zachovaná presakrálna časť chrbtice; č. 1504 – presakrálna časť chrbtice zachovaná v dorzálnej strany s pleurocentrami; č. 1481, 1402 – distálna časť presakrálnej a kaudálna časť chrbtice; č. 1498 – dva jedince s čiastočne zachovanou chrbticou; č. 1478 – dobre zachovaný úsek štyroch stavcov z laterálnej strany, neurálne oblúky v pôvodnej pozícii, stavcové centrá sú zrotované do kraniokaudálnej polohy; č. 1198 – chrbtica je zachovaná z laterálnej strany, neurálne oblúky; č. 724 – proximálna a mediálna časť presakrálnej chrbtice, oblasť pletenca prednej končatiny, rebrá, pleurocentrum; č. 65 – proximálna časť presakrálnej chrbtice, ktorá je zachovaná z dorzálnej strany; č. 324 – dorzálne zachovaná proximálna časť presakrálnej chrbtice, niekoľko pleurocentier v distálnej časti chrbtice; č. 727 – proximálna časť chrbtice

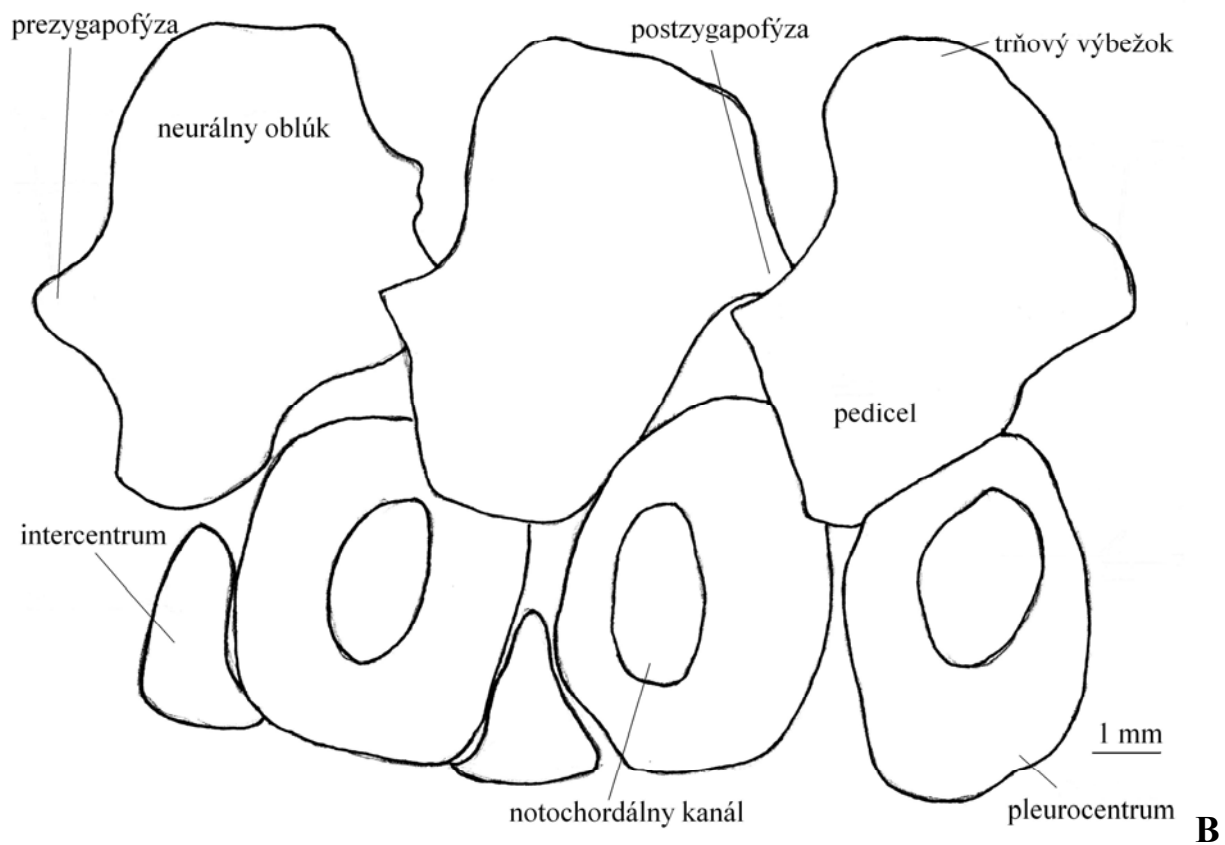
v laterálnej polohe prechádza do dorzolaterálnej polohy, v proximálnej časti sú štyri neurálne oblúky; č. 38 – jedinec z laterálnej strany, pleurocentrá sú zachované v pôvodnej polohe; č. 52 – dva jedince s neúplne zachovaným skeletom, jeden je orientovaný dorzálna a má zachovanú len proximálnu časť, druhý je v dorzolaterálnej polohe s dobre zachovaným sledom stavcov, neurálne oblúky v asociácii s pleurocentrami, v distálnej časti sú neurálne oblúky izolované od pleurocentier, v oboch prípadoch sa zachoval pôvodný sled stavcov, na vzorke sú patrné zvyšky tretieho jedinca; č. 43 – úsek chrbtice v laterálnej rovine, fragmenty neurálnych oblúkov; č. 59 – tri jedince so zachovanými neurálnymi oblúkmi a pleurocentrami; č. 653 – presakrálna chrbtica s neurálnymi oblúkmi a izolovanými pleurocentrami, intercentrum; č. 66 – zachovaný sled neurálnych oblúkov presakrálnej chrbtice z laterálnej strany; č. 33 – úsek chrbtice z dorzálnej strany, pleurocentrum; č. 1959 – jedinec z ventrálnej strany, pleurocentrá; č. 2056 – neurálne oblúky z dorzálnej strany presakrálnej chrbtice; č. 1965 – pleurocentrá; č. 1981 – medzi dvoma pleurocentrami je zachované intercentrum; č. 2058 – úsek chrbtice, zachovanej z dorzálnej strany, nedokončená osifikácia neurálneho oblúka; č. 1967 – sled siedmich izolovaných intercentier, asociovaných s rebrami; č. 721 – presakrálna intercentrá; č. 1341 – dva jedince, jeden kompletný, sled intercentier; č. 1394 – ventrálna strana chrbtice s centrami; č. 1347 – izolované intercentrum medzi časťami skeletu pletenca prednej končatiny; č. 1391 – tri pleurocentra a dve intercentra; č. 1359 – sled šiestich pleurocentier a ôsmich intercentier;

Popis: Diplospondylné stavce pozostávajú z dominujúceho pleurocentra a intercentra.

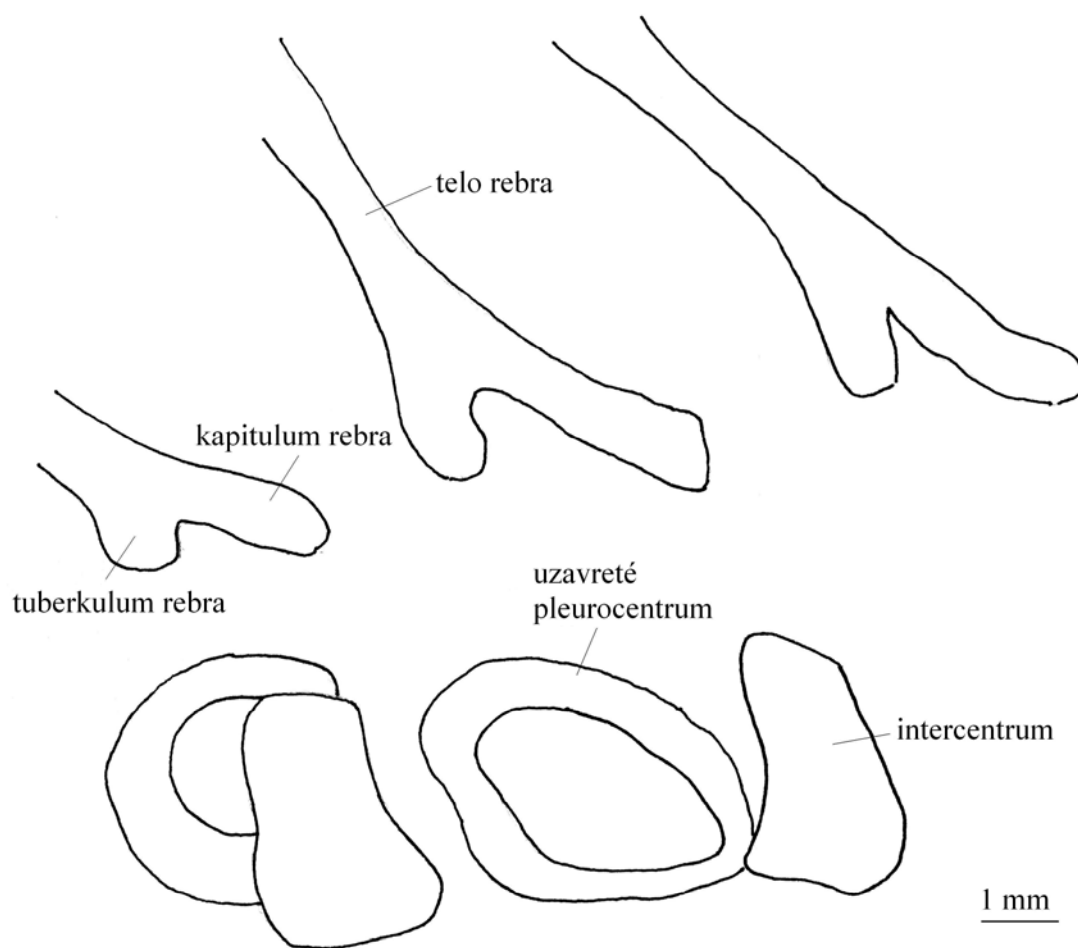
Pleurocentra majú tvar uzavretého, alebo čiastočne neuzavretého prstenca masívnej stavby. Intercentra siahajú asi do polovice výšky pleurocentra. Neurálne oblúky s vysokým trňovým výbežkom nasadajú pedicelom na pleurocentrum suturálne (sydesmoticky). Neurálne oblúky sa kĺbia prostredníctvom zygapofýz, ktoré vybiehajú kraniálne a kaudálne z miesta styku pedicelu a trňového výbežku neurálneho oblúka.

**B**

Obr. 24: *Discosauriscus* sp. **A** – sled šiestich neuzavretých pleurocentier s ventrálne umiestnenými intercentrami (kat. č. PF1359); **B** – popis jednotlivých štruktúr na fotografii A



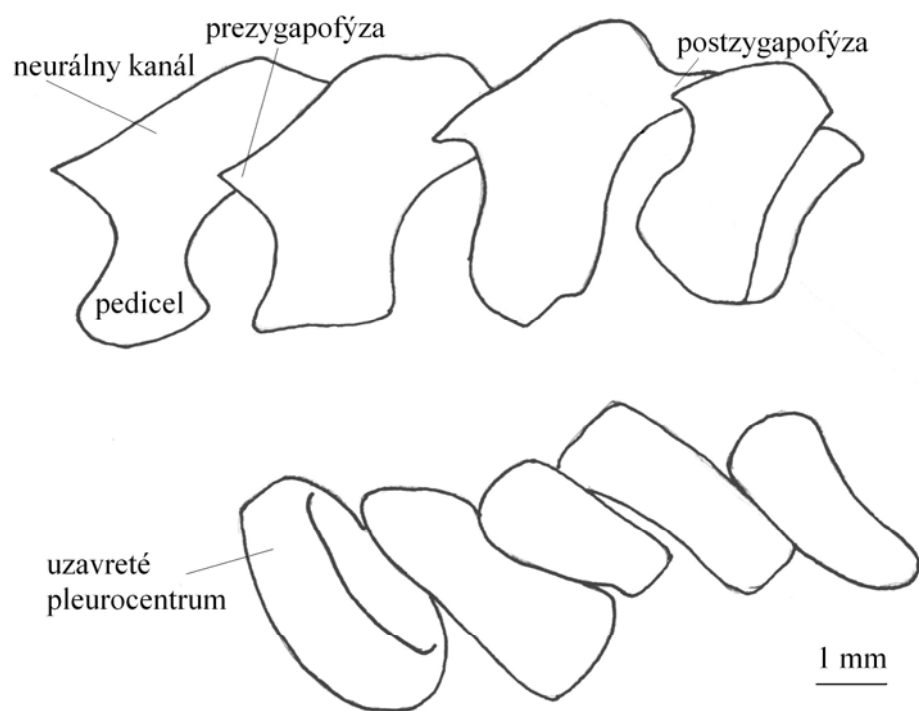
Obr. 25: *Discosauriscus* sp. **A** – tri kompletne zachované stavce; intercentrum je kaniálne od uzavretého pleurocentra (PF1347); **B** – popis jednotlivých anatomických štruktúr na fotografii **A**

**B**

Obr. 26: *Discosauriscus* sp. **A** – pleurocentra s intercentrami (kat. č. PF1391); **B** – popis jednotlivých struktur na fotografii B



A



B

Obr. 27: *Discosauriscus* sp. **A** – sled neurálnych oblúkov a pleurocentier; kraniaľne od sledu pleurocentier sú dvojhlavé rebrá, ktoré smerujú kapitulum dorzálne k neurálnym oblúkom (kat. č. PF52); **B** – popis jednotlivých štruktúr na fotografii A

LETOVERPETON AUSTRIACUM (Makowsky, 1876)

Študovaný materiál: M (Národní Muzeum, Praha) č. 3017 – jedinec z dorzálnej strany bez kaudálnej chrbtice, pleurocentrá; PF (Přírodovědecká fakulta UK, Praha) č. 790 – jedinec bez kaudálnej chrbtice, proximálna časť s pleurocentrami je zachovaná dorzálne, distálna časť s neurálnymi oblúkmi je zachovaná laterálne, v sakrálnej časti je zachované izolované intercentrum; č. 852 – súvislá presakrálna chrbtica z laterálnej strany, neurálne oblúky, viditeľné kĺbenie prezygapofýz a postzygapofýz, dorzálne neuzavreté pleurocentra; č. 851 – jedinec z laterálnej strany a bez kaudálnej chrbtice, pleurocentra; č. 619 – izolované intercentrum, pleurocentrum z laterálnej strany, kompletne neurálne oblúky z laterálnej strany; č. 816 – súvislý sled šiestich intercentier s pleurocentrami; č. 983 – jedinec z dorzálnej strany, pleurocentra sakrálnej chrbtice; č. 820 – izolované intercentrum a pleurocentrum, chrbtica z dorzálnej strany;

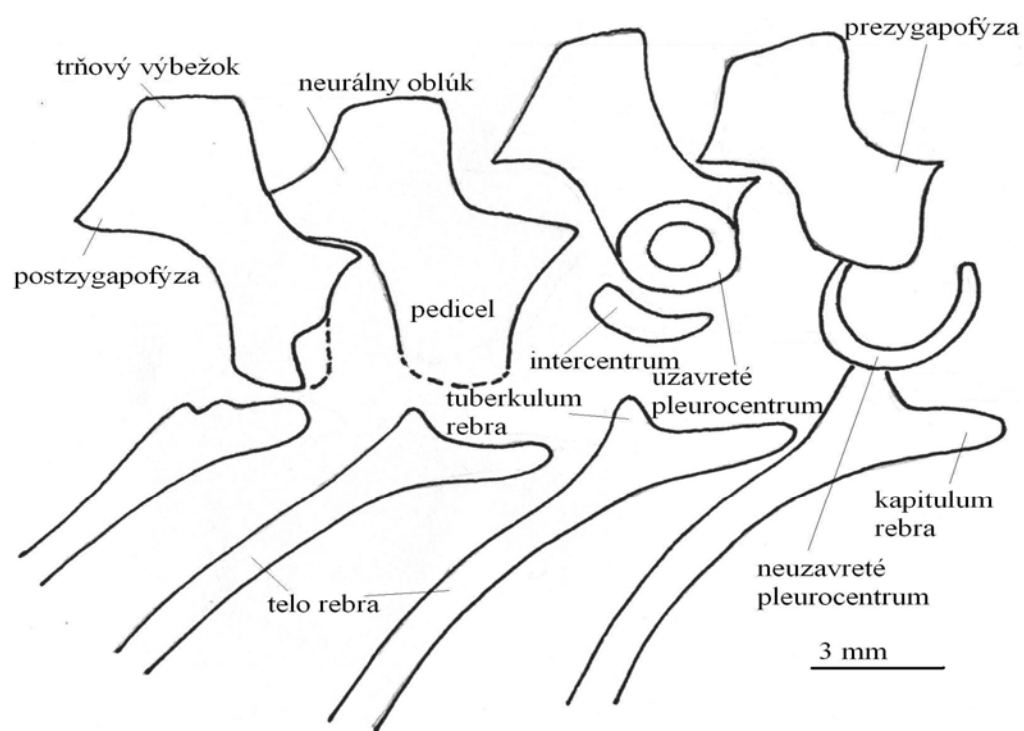
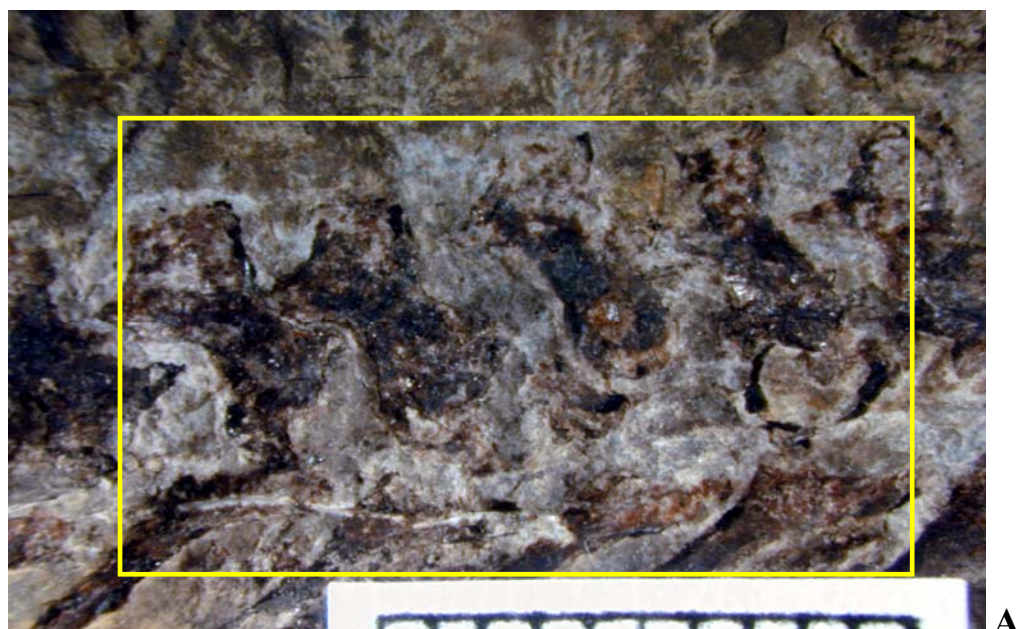
Popis: Pleurocentra sú neuzavreté a polkruhovitú, v priečnom reze tenkostennú. Intercentrum má naopak masívnu polmesiačikovitú stavbu a je umiestnené ventrolaterálne od predného okraja každého pleurocentra, ale veľkostí tvorí len asi polovicu hlavného centra.



Obr. 28: *Letoverpeton austriacum* (Makowsky, 1876) – sled trupových intercentier a neuzavretých polkruhovitých pleurocentier (kat. č. PF816);

Niektoré pleurocentra sú uzavreté, valcovité s masívnou stavbou a nachádzajú sa v tesnej blízkosti báze pedicelu neurálneho oblúka bez viditeľného neurosuturálneho

spojenia. Trňové výbežky na neurálnych oblúkoch majú hranatý tvar a výrazne vyvinuté zygapofýzy kĺbia jednotlivé neurálne oblúky. Kapitula rebier smerujú kraniálne, tubercula rebier kaudálne. Pozdĺž chrbtice sa dĺžka a robustnosť tela rebier mení. Zmenšujú sa v kraniokaudálnom smere.



Obr. 29: *Letoverpeton austriacum* (Makowsky, 1876) **A** – sled šiestich trupových stavcov; neurálne oblúky a pleurocentra sú k sebe prirastené; intercentrum (kat. č. PF852); **B** – popis jednotlivých anatomických štruktúr na fotografii A

***LETOVERPETON MORAVICUM* (Fritsch, 1879)**

Študovaný materiál: PF (Přírodovědecká fakulta UK, Praha) č. 825 – izolované intercentrá a pleurocentrá;

Popis: Pleurocentra majú tvar uzavretého, alebo čiastočne neuzavretého prstenca. Intercentra sú širšie, ako u druhu *Letoverpaton austriacum* Makowsky, 1876.

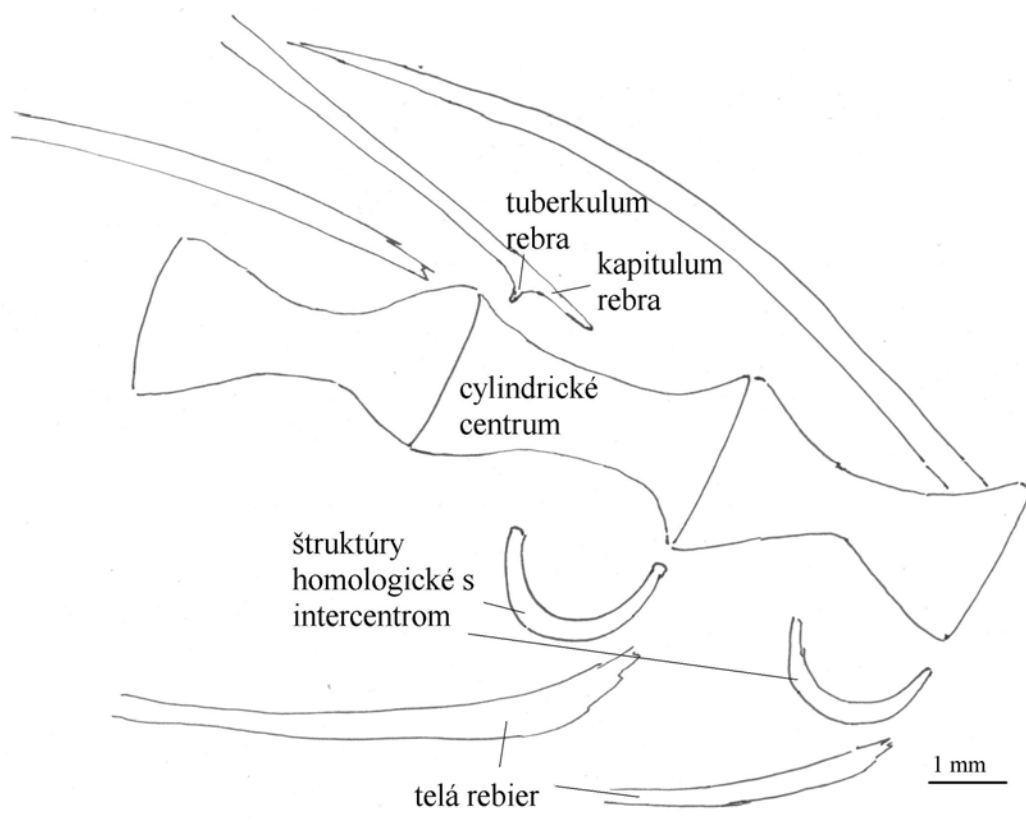
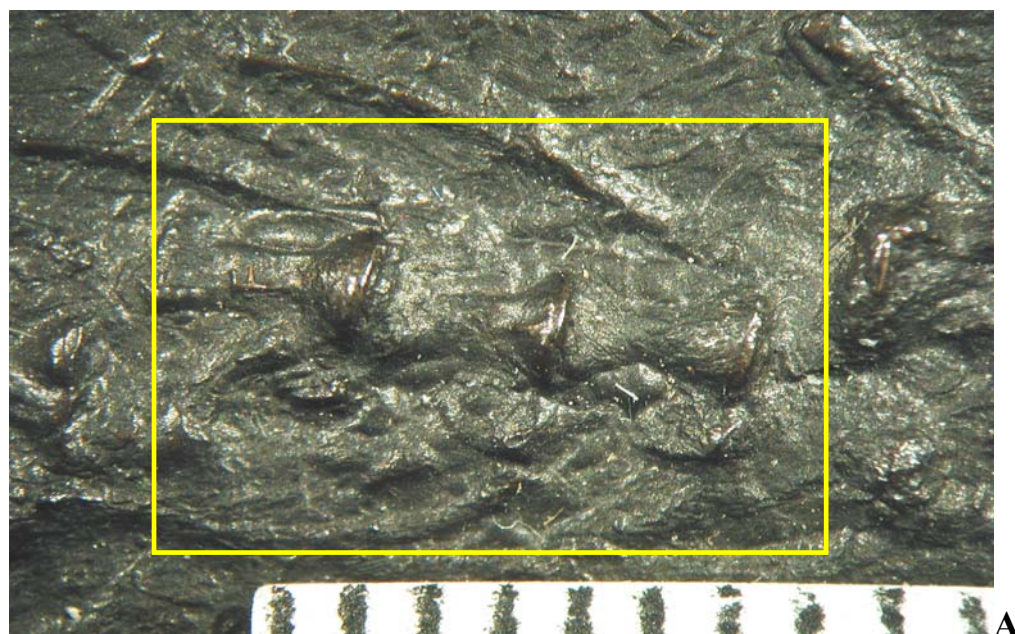
LEPOSPONDYLI

***MICROBRACHIS PELIKANI* Frič, 1876**

Študovaný materiál: M (Národní Muzeum, Praha) č. 1372 – súvislá chrbtica z dorzálnej strany; č. 639 (*Limnerpeton obtusatum*, Fritsch; *Microbrachis pelicani*, Carroll a Gaskillová 1978; *Hyloplesion longicostatum*, Werneburg 1994) – sakrálna a kaudálna časť chrbtice; č. 1061 – trupové stavce, č. 507 (originál je uložený vo viedenskom geologickom ústave), 1062, 508, 1381, 1385, 1685 (sp. ?), 1700, 3322, 1686, 1692; ZP (Zapadočeské Muzeum, Plzeň) č. 695 – súvislá chrbtica z dorzálnej a laterálnej strany; č. 673 – súvislá presakrálna chrbtica; č. 678 – súvislý sled centier z laterálnej strany; č. 566 – presakrálna stavce; č. 565 – izolovaný úsek presakrálnych stavcov z ventrálnej strany; č. 571 – stavce z laterálnej strany v asociácii s neurálnymi oblúkmi, typický klepsidrový tvar centier; č. 576 – súvislý sled presakrálnych stavcov; č. 693 – súvislá chrbtica; č. 699 – centra v asociácii s rebrami; č. 700 – úsek štyroch presakrálnych stavcov; č. 706 – súvislá chrbtica z laterálnej strany, centra sú v asociácii s neurálnymi oblúkmi; č. 707 – súvislá chrbtica, centra sú v asociácii s rebrami; č. 715 – stavce z ventrálnej a ventrolaterálnej strany; č. 1215 – súvislá presakrálna a kaudálna chrbtica; č. 1338 – presakrálna chrbtica z laterálnej strany; č. 1213 – presakrálna chrbtica, centra; č. 1233 – centra a neurálne oblúky presakrálnych chrbtice; č. 1205 – centra; č. 1204 – úsek štyroch stavcov v asociácii s rebrami;

Popis: Trupové stavce majú z ventrálnej strany pretiahnutý klepsidrový tvar a ich veľkosť sa pozdĺž chrbtice zachováva. Mediálna časť jednoduchého centra sa výrazne zužuje. Medzi jednotlivými stykovými plochami centier nie je náznak medzistavcovej osifikácie, no v blízkosti kraniálnej časti dvoch susediacich centier exempláru M1061 sa dajú rozoznať

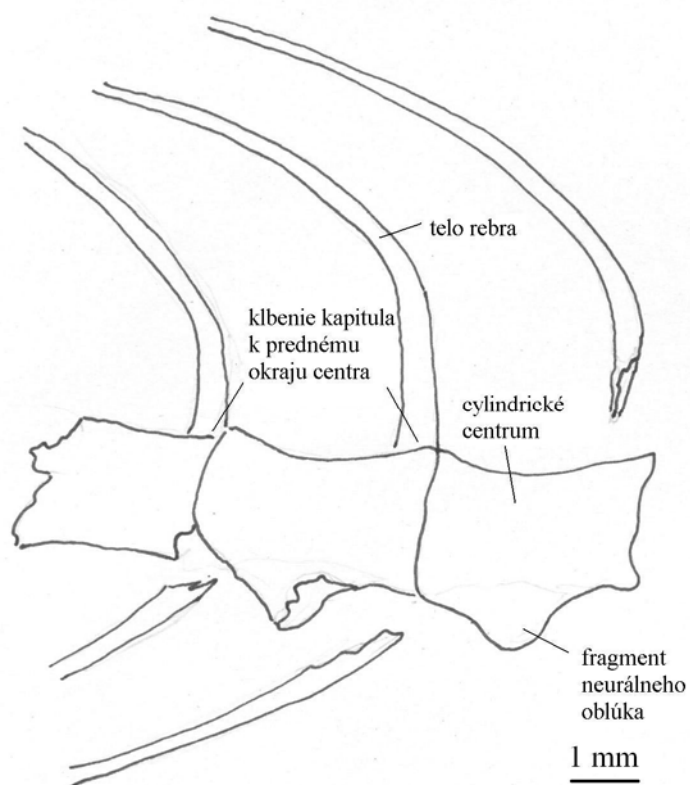
pravidelné polmesiačikové štruktúry (vid' obr. 30). Buď sa jedná o fragmenty neurálnych oblúkov, alebo tieto štruktúry možno pokladať za intercentrálne osifikácie. Tvar, veľkosť a i poloha vzhľadom k hlavnému centru to potvrdzuje. Keďže sa v rámci chrbtice nevyskytujú opakovane, nie je možné tieto štruktúry s istotou považovať za intercentra.



Obr. 30: *Microbrachis pelikani* Frič, 1876 **A** – tri pevne spojené trupové centra; fragmenty dvojhľavých rebier naznačujú intervertebrálny styk s centrom; ventrálne od prednej polovice centra sa nachádzajú štruktúry homologické s intercentrom (kat. č. M1061); **B** – popis jednotlivých anatomických štruktúr na fotografii **A**

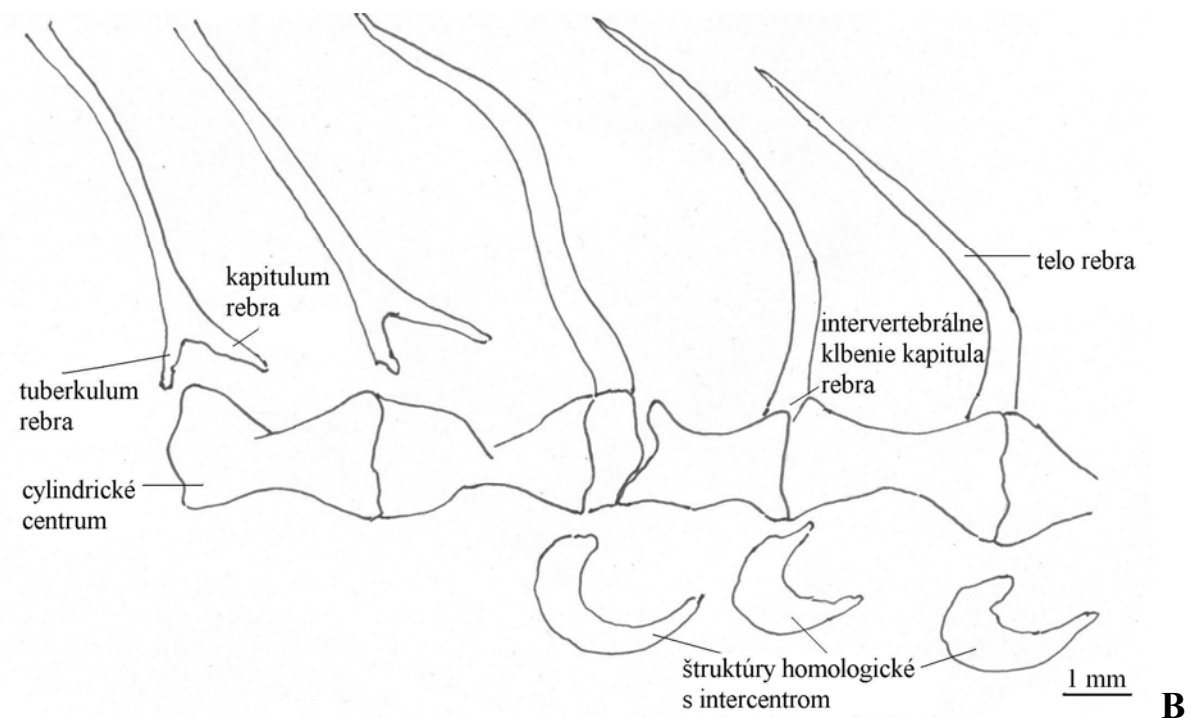
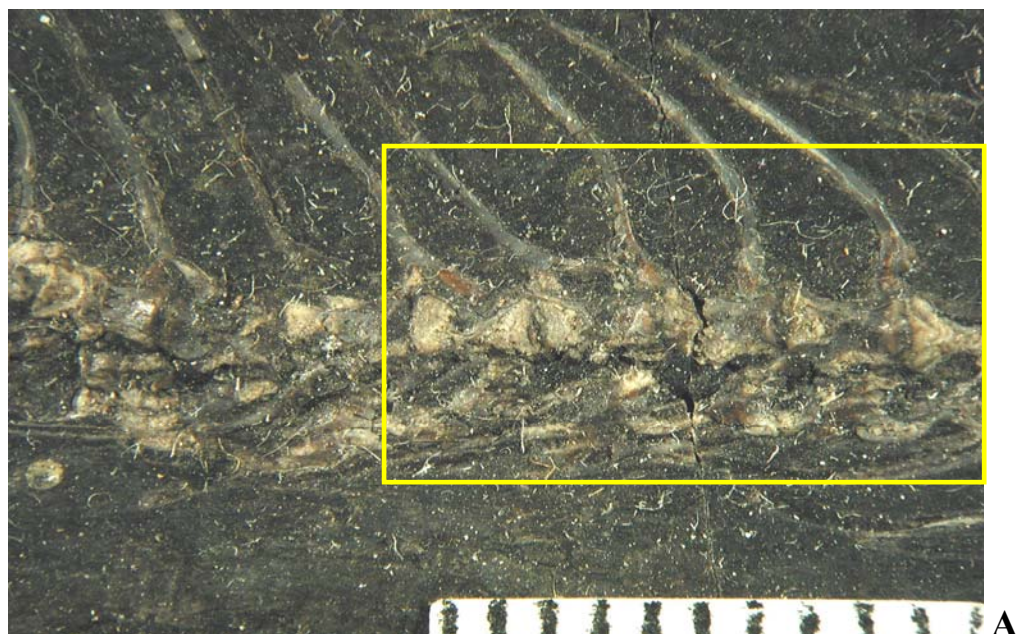
V kaudálnej oblasti sa stavcové centrá symetricky skracujú. Sú bez hemálnych oblúkov. Výrastky pozdĺž celého centra pravdepodobne predstavujú úlomky disuturálne (synostoticky) uchytených neurálnych oblúkov (viď obr. 31), ktoré sa zlomili nad vlastným

okrajom. Dvojhlavé rebrá sa kapitulom upínajú v blízkosti predného okraja centra, alebo intervertebrálne.



B

Obr. 31: *Microbrachis pelikani* Frič, 1876 **A** – sled trupových stavcov; rebrá sa kľbia k prednej časti centra; neurálne oblúky sú zachované fragmentárne (M1372); **B** – popis jednotlivých štruktúr na fotografii A

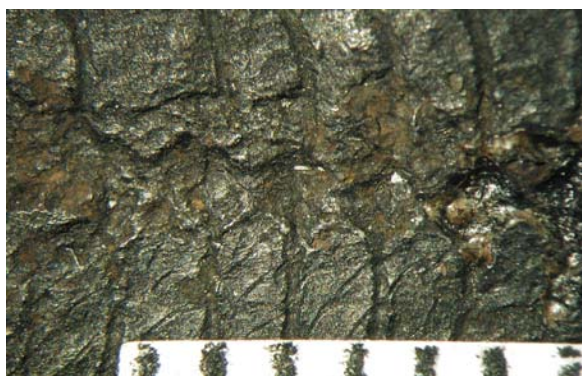


Obr. 32: *Microbrachis pelikani* Frič, 1876 **A** - trupové stavce; rebrá sa kľbia k prednej časti centra; v blízkosti intervertebrálneho styku je štruktúra homologická s intercentrom (M1372); **B** – popis jednotlivých štruktúr na fotografii **A**

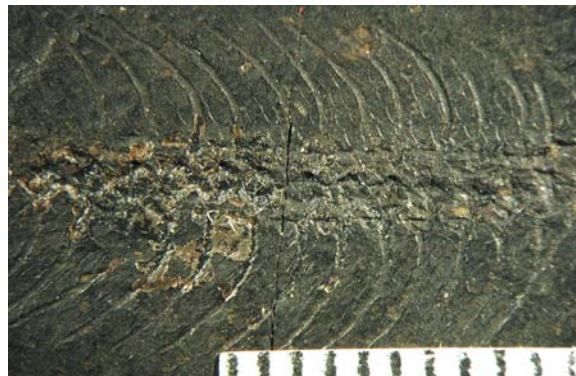
HYLOPLESION LONGICOSTATUM (Frič, 1876)

Študovaný materiál: M (Národní Muzeum, Praha) č. 851 – centra v asociácii s rebrami;

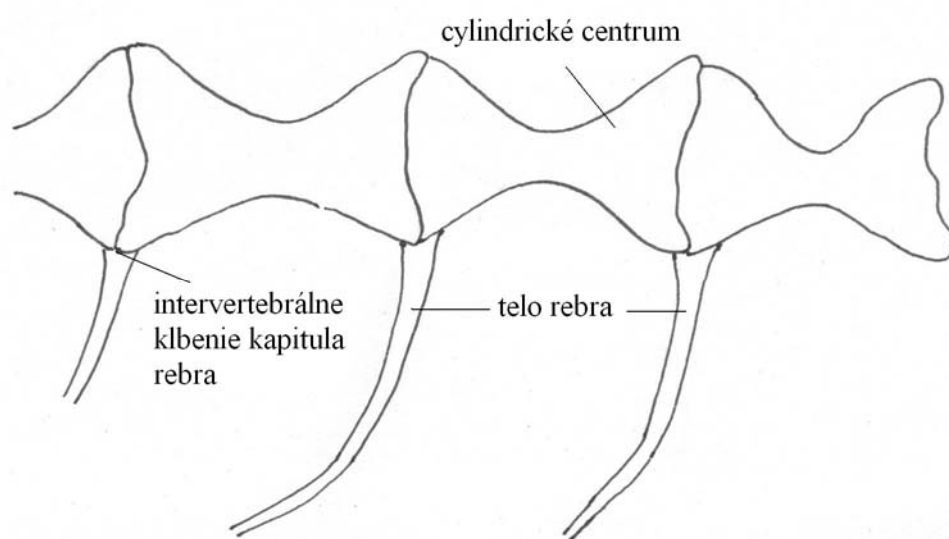
Popis: Rebrá sú symetricky rozmiestnené po oboch stranách reťazca stavcov a upínajú sa intervertebrálne (vid' obr. 33A). Centrá sa vzájomne tesne dotýkajú. Majú charakteristický klepsidrový tvar, uprostred zúžený. Polmesiačikovitité štruktúry, ktoré boli pozorované u predchádzajúcich exemplároch druhu *Microbrachis pelikani* Frič, 1876, sa u tohto druhu nevyskytujú. V proximálnej časti chrbtice medzi jednotlivými rebrami v blízkosti zúženej časti centra sa nachádzajú pravdepodobne fragmentárne zachované neurálne oblúky v podobe polkruhovitých útvarov. V distálnej časti sa nezachovávajú (vid' obr. 33B).



A



B



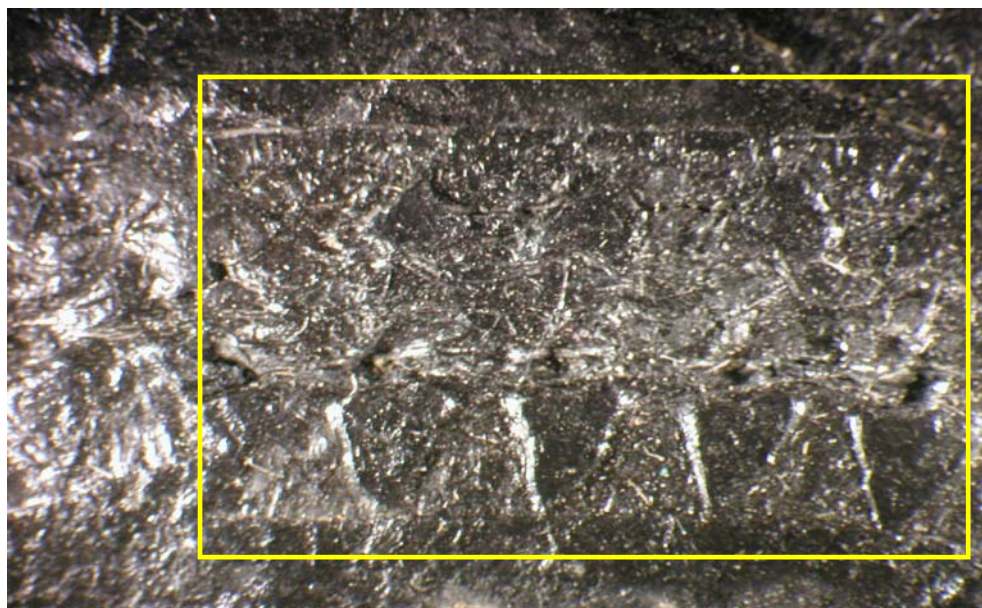
C

Obr. 33: *Hyloplesion longicostatum* (Frič, 1876) **A** – trupové stavce s intervertebrálnym klbením rebier (M851); **B** – presakrálna chrbtica (M851); **C** – popis štruktúr na fotografii A

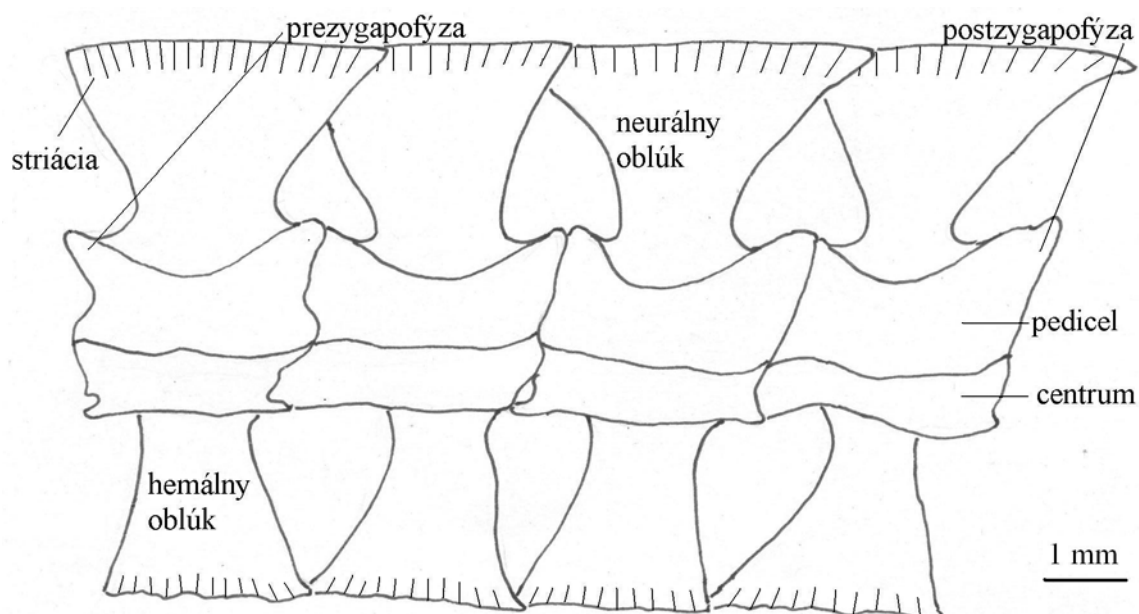
SAUROPLEURA SCALARIS (Frič, 1876)

Študovaný materiál: M (Národní Muzeum, Praha) č. 874 – kaudálne stavce, č. 860, č. 391; ZP (Zapadočeské Muzeum, Plzeň) č. 1210 – stavce z laterálnej strany s neurálnymi i hemálnymi oblúkmi; č. 580 – stavcové centra s neurálnymi oblúkmi; č. 1199 – súvislá chrbtica s neurálnymi a hemálnymi oblúkmi;

Popis: Stavce sú tvorené jednoduchým valcovitým centrom bez intercentrálnej osifikácie. Majú robustnejšiu stavbu, ako rád Microsauria a pomer ich dĺžky a šírky je približne rovnaký. Neurálne oblúky majú široký vejárovitý tvar a na centrum sa upínajú disuturálne. Tříňové výbežky neurálnych oblúkov sú výrazne skulpturované vertikálnymi striáciami, ktoré možno pozorovať aj na hemálnych oblúkoch kaudálnych stavcov. Neurálne i hemálne oblúky sú rovnako dlhé, no šírka okraja tříňového výbežku na neurálnom oblúku je dvakrát väčšia, ako je okraj hemálneho oblúka. Tie sa k centru pripájajú suturálne a ich poloha vzhľadom k neurálnym oblúkom je v jednej ose (viď obr. 34), čo predstavuje dôležitý poznatok o pôvode tela stavca, ktoré nemohlo byť pôvodne rozdelené na intercentrum a pleurocentrum, keďže hemálny oblúk pôvodne nesúvisí s týmto centrom. Intervertebrálna poloha rebier (Gregory et al. 1956) posiluje predpoklad, že centrum je zastúpené pleurocentrom. Z pedicelu vybiehajú široké zygapofýzy, ktoré sa značne podieľajú na spevnení osového skeletu.



A



B

Obr. 34: *Sauropleura scalaris* (Frič, 1876) **A** – sled chvostových stavcov (ZP1210); **B** – popis štruktúr na fotografii A

SCINCOSAURUS CRASSUS Frič, 1876

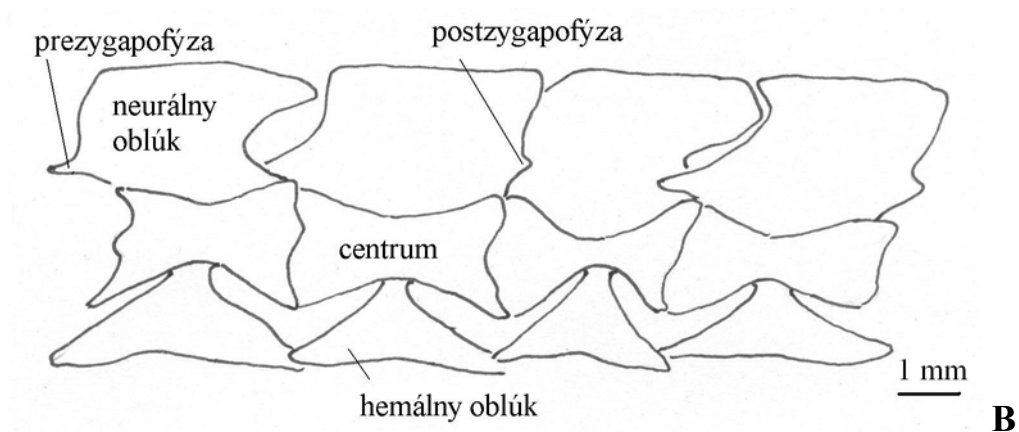
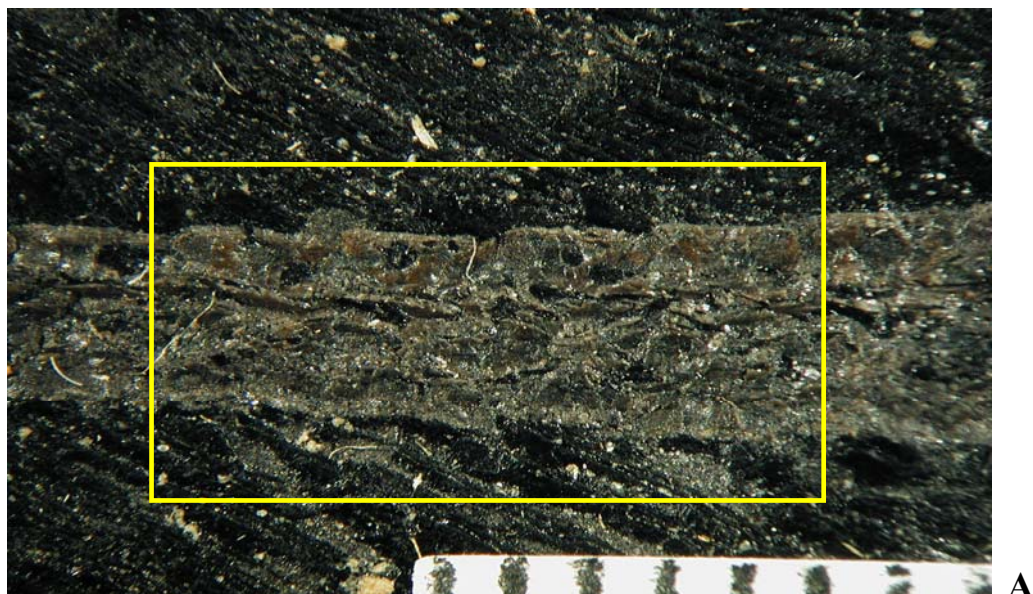
Študovaný materiál: M (Národní Muzeum, Praha) č. 1275, č. 1348, č. 469; ZP (Zapadočeské Muzeum, Plzeň) č. 2234 – kaudálna časť chrbtice s neurálnymi a hemálnymi oblúkmi; č. 1319 – kaudálna časť chrbtice; č. 714 – presakrálné stavce s centrami a neurálnymi oblúkmi;

Popis: Centra sú valcovité, mierne predĺžené a mediálne sa zužujú po oblúkovitej krivke do typického klepsidrového tvaru v priečnom reze. Pozostávajú len z jedného elementu bez vedľajšej intercentrálnej osifikácie. Na jednoduché stavcové centrum disuturálne nasadá široký neurálny oblúk bázou pedicelu, ktorý sa na centrum upína v prvých $\frac{2}{3}$ dĺžky centra. Na styku centra a neurálneho oblúka je dobre definovateľný žliabok, ktorý je pravdepodobne pozostatok osifikáčného procesu týchto dvoch súčastí stavca počas ontogenetického vývoja. Zygapofýzy možno dobre rozpoznať na presakrálnych trupových stavcoch, morfológicky viac podobných microsauriemu typu stavca. Na mierne zaoblenom okraji trňového výbežku neurálneho oblúka trupového stavca je patrná vrúbkovaná skulpturácia (vid' obr. 35).



Obr. 35: *Scincosaurus crassus* Frič, 1876 – trupové stavce (ZP714)

Kaudálne sa výška neurálnych oblúkov a dĺžka centier skrakuje. Trňové výbežky neurálnych oblúkov kaudálnych stavcov nadobúdajú hranatý tvar bez vrúbkovania. Hemálne oblúky majú vejárovitý tvar a veľkostne zodpovedajú asi polovici neurálneho oblúka. K centru sa pripájajú mediálne k zúženej časti centra (vid' obr. 36).

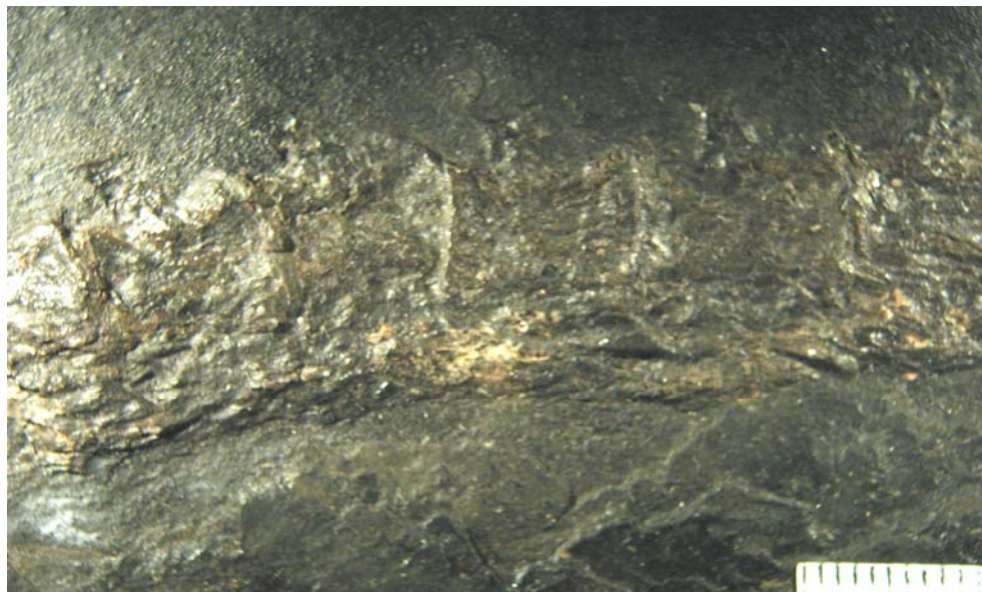


Obr. 36: *Scincosaurus crassus* Frič, 1876 **A** – chvostové stavce (sada č. 26297); **B** – popis morfológických štruktúr na fotografii A

PHLEGETHONTIA LONGISSIMA (Frič, 1876) (partim) +
Oestocephalus amphiuminum (Cope, 1868) (partim) podľa Andersona, Carrolla & Roweho
 (2003)

Študovaný materiál: M (Národní Muzeum, Praha) č. 440 – izolované úseky stavcov; ZP (Zapadočeské Muzeum, Plzeň) č. 713 – súvislý úsek asi desiatich stavcov;

Popis: Nízke neurálne oblúky, ktoré sa k centru pripájajú disuturálne a kompaktné centra sa tesne dotýkajú bez intercentrálnej osifikácie. Hemálne oblúky neboli zistené.



Obr. 37: *Phlegethontia longissima* (Frič, 1876) (partim) + *Oestocephalus amphiuminum* (Cope, 1868) (partim) podľa Andersona, Carrolla & Roweho (2003) – trupové stavce s fragmentárne zachovanými neurálnymi oblúkmi (ZP713)

***OESTOCEPHALUS GRANULOSUM* (Frič, 1879)**

Študovaný materiál: M (Národní Muzeum, Praha) č. 390 – sled asi 20 artikulovaných stavcov;

Popis: Nízke neurálne oblúky sa k centru pripájajú disuturálne. Medzi centrami nebola zistená žiadna intercentrálna osifikácia.

Pre zástupcov rádu Aistopoda, kam patria oba predchádzajúce druhy, nie je typická prítomnosť hemálnych oblúkov (Anderson 2002), čo naznačuje, že hlavné centrum je tvorené pleurocentrom.

4. DISKUSIA

Na základe dostupného paleontologického materiálu postkraniaálneho skeletu permokarbónskych obojživelníkov je možné charakter lepospondylného stavca z fylogenetického hľadiska interpretovať dvoma rôznymi spôsobmi:

1. **holospondylita** - pleurocentrum a intercentrum pôvodného zloženého stavcového centra splynuli v jedno kompaktné cylindrické hlavné stavcové centrum.
 2. **redukcia** - v tomto prípade nedošlo k splynutiu pleurocentra a intercentra v jedno kompaktné centrum, ale k zatlačeniu jedného z týchto elementov zloženého stavca. Holospondylnosť by spoľahlivo vysvetľovala neprítomnosť intervertebrálnej osifikácie v rámci chrbtice všetkých jedincov zo skupiny Lepospondyli, no podľa posledných objavov u dlhotelých permských microsaurů sa zdá byť najpravdepodobnejšia druhá varianta výkladu. Lepospondylné centrum nie je holospondylné, ako sa domnieval Zittel (1889), ale vzniklo redukciou intercentra, ako už predpokladala väčšina autorov (von Huene 1948...). Zittel (1889) sa domnieval, že lepospondylný stavec je holospondylný, a teda vznikol splynutím intercentra a pleurocentra. Toto tvrdenie argumentoval klepsidrovým tvarom stavcového centra. Niekedy slabo vyvinutá mediálna časť centra podľa neho predstavuje nedokončenú osifikáciu intercentra a pleurocentra v kompaktné centrum (holospondylné). Táto predstava však nie je správna. Stavcové centrum je súčasť stavca, ako celku aj keď jeho jednotlivé časti osifikujú asynchrónne a oddelene. Preto je nutné sa dívať na jeho pôvod v kontexte s neurálnym a hemálnym oblúkom. Ešte dôležitejšia je topológia dvojhľavého rebra, ktoré osifikuje synchrónne so stavcovým centrom počas ontogenetickej resegmentácie. Ak by bol lepospondylný stavec holospondylný, ako tvrdil Zittel (1889), capitulum rebra by sa kĺbilo na mediálnu časť centra. Pozícia kapitula určuje priebeh myosepta v rámci stavcového centra. Von Huene (1948) charakterizoval lepospondylný stavec u rádu Microsauria, ako gastrocentrálny a prirovnal ho ku stavcom plazov a cicavcov. Do istej miery mal pravdu, keď kompaktné centrum označil, ako interventrale (pleurocentrum) na základe disuturálneho spojenia centra a neurálneho oblúka. Túto morfológickú interpretáciu však nemožno použiť v prípade definitívneho stavca, kde sú všetky jeho súčasti pevne spojené.
- Lepospondylný stavec je fylogeneticky resegmentovaný typ stavca, tvorený jedným osifikovaným elementom, pričom jeden z nich sa redukoval. V rámci celej skupiny lepospondylov boli definovaní zástupci, ktorých stavcové centrum je fylogeneticky resegmentované a je tvorené dvoma osifikovanými elementami – intercentrom a

pleurocentrum. Carroll & Gaskillová (1978) jednoznačne určili tento asymetrický diplospondylný stavec len u príslušníkov niektorých čeľadí rádu Microsauria – Gymnarthridae, Ostodolepidae, Trihecatontidae a Goniorynchonidae – a u príslušníkov samostatnej čeľade Acherontiscidae. Každá táto skupina sa vyznačuje charakteristickou morfológiou v rôznej miere osifikovaného intercentra, ktoré je rudimentárne a pleurocentrum predstavuje dominujúci element stavcového centra. Dominuje pleurocentrum a intercentrum je buď úplne redukované, alebo sa zachováva, ako rudiment v oblasti kraniálneho okraja pleurocentra. To znamená, že lepospondylný stavec má skutočne fylogenetický pôvod u pokročilých labyrinthodontných obojživelníkov.

Pred ontogenetickou resegmentáciou je sklerotom v rovnakej úrovni, ako myotom. Sklerotom sa pri resegmentácii symetricky (Dahmann & Basler, 1999) rozdelí na prednú a zadnú časť. Po preskupení prednej časti k zadnej časti predchádzajúceho resegmentovaného sklerotomu a zadnej časti k prednej časti nasledujúceho resegmentovaného sklerotomu vznikne sklerotomálny základ, podľa ktorého prebehne osifikácia stavca. Tento tzv. vzor, podľa ktorého osifikuje stavec do konečnej podoby, je po resegmentácii umiestnený vzhľadom k myotomu v interseptálnej pozícii, čo umožňuje dvojhlavému rebro kĺbiť sa na základ samotného stavca a nie do intervertebrálneho priestoru. Dvojhlavé rebro osifikuje v myosepte, čo je prepážka, oddeľujúca dve susediace myoméry, ktoré vznikli z myotomálneho zárodočného tkaniva. Dvojhlavé rebro sa na osifikovaný stavec kĺbi dvoma výbežkami. Kratším tuberculom na diapofýzu priečného výbežku, ktorý vybieha laterálne z pedicelu neurálneho oblúka a dlhším capitulom na parapofýzu intercentra. Intercentrum a pleurocentrum sú osifikované elementy stavca. Základom intercentra je kraniálne umiestnená časť resegmentovaného a preskupeného sklerotomu a základom pleurocentra je časť umiestnená kaudálne. Resegmentácia neprebíha len v rámci ontogenézy, ale aj v priebehu fylogenézy stavcového centra. Preto na základe topologických zmien počas ontogenetickej resegmentácie, možno vysledovať a odvodiť tieto zmeny i v rámci fylogenézy. Výsledkom fylogenetickkej resegmentácie sú tzv. resegmentačné štádia, ktorých počiatok je u skupiny Rhipidistia. Sú dôsledkom miery osifikácie sklerotomálneho základu stavcového centra. Osifikačný proces jednotlivých fylogeneticky resegmentačných štádií stavca ustrnul v určitom stupni, ktorý je označovaný, ako definitívny. V priebehu evolúcie sa vyskytli rôzne typy fylogeneticky resegmentovaného stavcového centra, u ktorých nie je ťažké určiť totožnosť jednotlivých elementov centra bez znalostí postupu embryogenézy stavca. Existujú však i typy tzv. fylogeneticky neresegmentovaných stavcových centier (Plagiosauria). V skutočnosti však i fylogeneticky neresegmentované stavcové centrum je embryonálne

resegmentované. Z tejto dôležitej skutočnosti som vychádzal pri morfolologickej interpretácii tzv. lepospondylného stavca.

Na nýranskom materiále som zistil štruktúry, ktoré by mohli byť homologické s intercentrami. Zistené štruktúry boli pozorované na exemplároch M1061 a M1372, patriacich do druhu *Microbrachis pelikani* Frič, 1876 z čeľade Microbrachidae. Štruktúry sa nachádzajú v blízkosti kraniálneho konca stavcového centra, čo anatomicky zodpovedá intercentru. Veľkosť i tvarovo sa podobajú štruktúram, ktoré boli pozorované u Microsaurov z paleontologických lokalít USA.

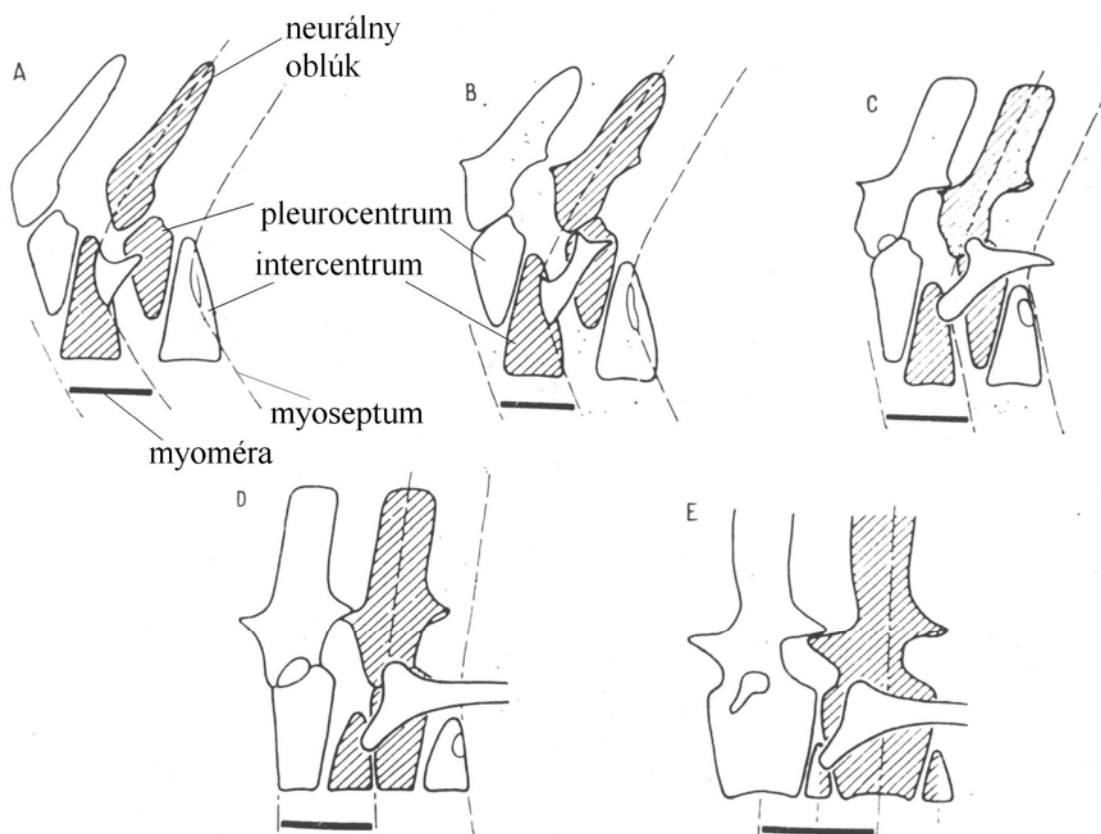
Ak však vylúčime tieto ojedinelé nálezy, charakter stavcového centra možno s určitosťou interpretovať len na základe topologických rozdielov dvojhlavého rebra a stavca. Už samotná existencia dvojhlavého rebra je dôkazom resegmentácie. Dvojhlavé rebro sa capitulum kĺbi do medzistavcového (intervertebrálneho) priestoru, respektíve k prednej časti centra. To naznačuje, že lepospondylné centrum bolo v priebehu evolúcie resegmentované na intercentrum a pleurocentrum. Následne došlo k postupnej redukcii intercentra a expanzii pleurocentra, keďže capitulum rebra sa posunulo kraniálne. Intercentrum u skupiny Lepospondyli buď úplne zaniklo, alebo sa zachováva v rudimentárnej podobe. Veľmi podobná situácia je u temnospondylných obojživelníkov zo skupiny Plagiosauria, ktorých stavcové centrum je fylogeneticky neresegmentované a ich rebrá sa kĺbia intervertebrálne. Rozdiel spočíva v tom, že capitulum rebra nie je umiestnené medzi stavcami (monoseptálne kĺbenie rebra), ale sa kĺbi k zadnej časti predchádzajúceho centra (amfiseptálne kĺbenie rebra). Táto vzájomná topológia stavcových centier a rebra naznačuje, že sa nejedná o tzv. normálne (intrasegmentačné) splývanie intercentra a pleurocentra, ako u väčšiny tetrapodov a tiež lepospondylov, ale ide o tzv. anteropleurálny (plagiosaurí, resp. resegmentačný) spôsob splývania intercentra a pleurocentra. Embryonálne sa plagiosaurí typ stavcového centra resegmentuje, no obe časti resegmentovaného sklerotomu zostávajú v pozícii pôvodného neresegmentovaného sklerotomu. U definitívneho stavca existuje inverzia poradia osifikovaných elementov centra. Kraniálne je umiestnené pleurocentrum (tzv. predné pleurocentrum) a kaudálne je umiestnené intercentrum (tzv. zadné intercentrum). U plagiosaurov sa redukovalo pleurocentrum a expandovalo intercentrum.

Morfologická analýza ostatných častí lepospondylného stavca, ktoré priamo súvisia so stavcovým centrom, to potvrdzuje. Ide predovšetkým o vzájomný vzťah centra k hemálnemu, neurálnemu oblúku a dvojhlavému rebro.

Neurálny i hemálny oblúk sa s hlavným stavcovým centrom môže spájať suturálne (syndesmoticky) a disuturálne (synostoticky). Podľa klasického výkladu von Huena

(1949) a Williamsa (1959), pleurocentrum tvorí základ neurálneho oblúka a intercentrum predstavuje základ hemálneho oblúka, keďže na úrovni ontogenézy tieto elementy vzájomne súvisia. To by znamenalo, že o pleurocentrum, ako hlavné stavcové centrum, by sa jednalo v prípade disuturálneho styku neurálneho oblúka s hlavným centrom. Tento fakt je možné tvrdiť len v prípade, že sa jedná o definitívny stavec.

Centrum lepospondylného stavca je teda tvorené pleurocentrom. Intercentrum bolo zatlačené a v konečnom štádiu úplne redukované, čím sa interseptum dostalo do intervertebrálneho priestoru.

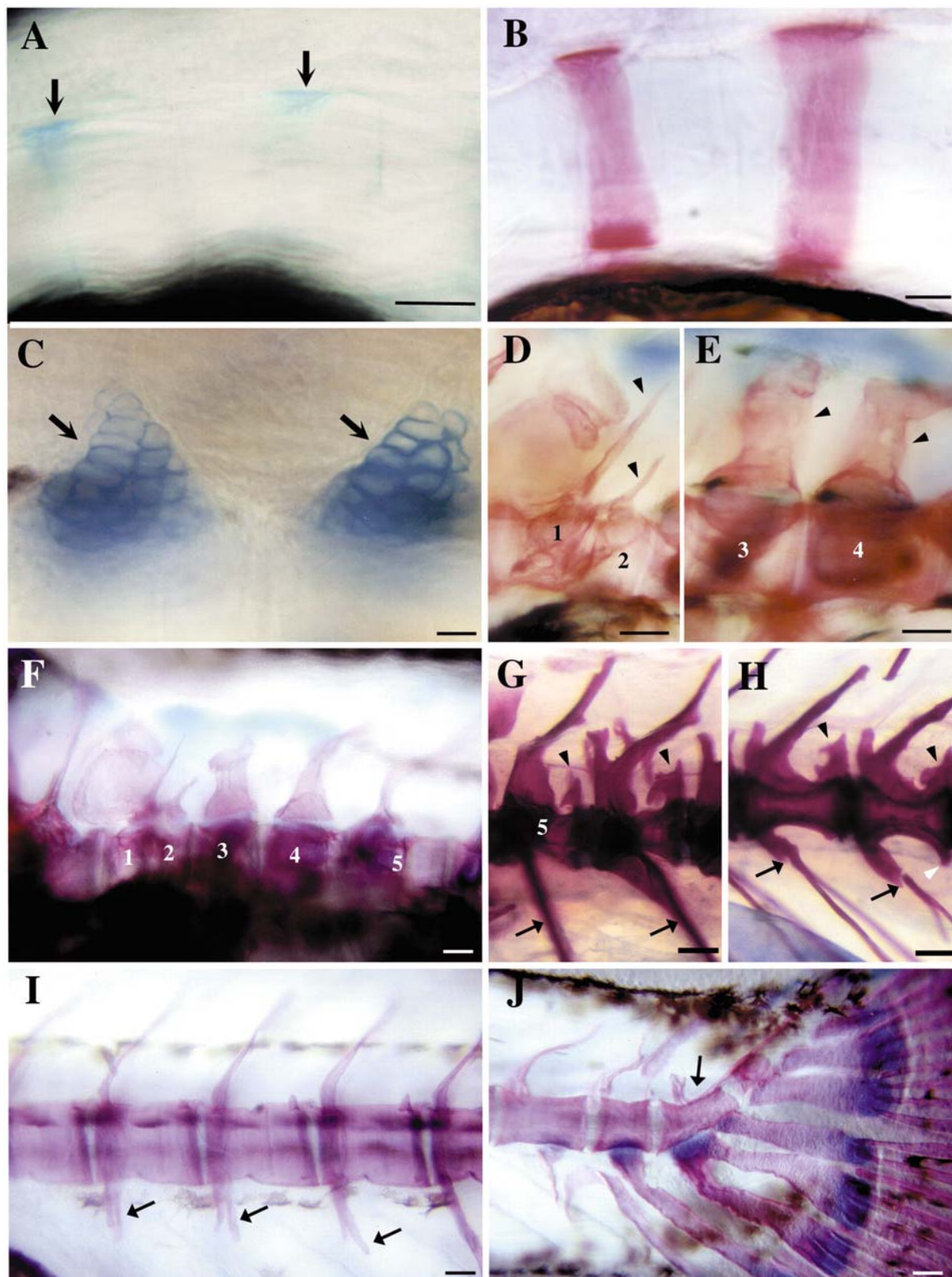


Obr. 38: Ontogenetická resegmentácie; postupný prechod od anteropleurálneho (A, B, C) k normálnemu spojeniu intercentra a pleurocentra; počiatok procesu vzniku dvojhlavého rebra; dochádza k redukcii intercentra za súčasného nárastu pleurocentra, ktoré v konečnom štádiu resegmentácie disuturálne (syndesmoticky) splýva s neurálnym oblúkom (D, E); podľa Šiškina (1989)

Hemálne oblúky sú súčasťou stavca len v kaudálnej časti chrbtice a k centru sa upínajú z ventrálnej strany, plnia tak ochrannú funkciu veny caudalis. Táto časť chrbtice sa u lepospondylných obojživelníkov len zriedkavo zachováva ucelene, a preto táto vlastnosť sa u nich nepovažuje za typickú. No u zachovaných exemplároch rodu *Pantylus* (Carroll 1968) a *Microbrachis* (Steenová 1938) tieto štruktúry boli identifikované. Absentujú iba u rádu Aistopoda. Ich prítomnosť jednoznačne dokazuje existenciu intercentier na úrovni chrupavky.

Lepospondylné obojživelníky sú nositeľmi stavca, ktorý sa nápadne zhoduje so stavcovou morfológiou Teleostei (vid' obr. 39) s konečnou osifikáciou v priebehu ontogenetického vývoja. Táto podobnosť sa týka len rádu Microsauria a Lysorophia (Laerm 1976). Podľa Romera (1950, 1966) by mohli patriť Microsauria a Lysorophia do jednej skupiny a predstavovali by tak vývojové štádia v rámci jednej skupiny, hoci sú si tieto dva rády navzájom atypické. Vyššie zmienená morfológická zhoda by to nepriamo dokazovala. Boli síce stanovené jednoznačné rozdiely medzi oboma rádmami, no nebola ani vylúčená možnosť existencie skupiny obojživelníkov, podobných Microsaurom, z ktorých sa Lysorophoidi mohli vyvinúť (Carroll a Gaskillová 1978).

Túto podobnosť si tiež možno vyložiť, ako paralelný vývoj, súvisiaci s podobnou biomechanikou pohybu. To by mohlo znamenať, že Lepospondyli boli viac vodné, ako suchozemské živočíchy.



Obr. 39 (A-J): Ontogenetický vývoj chrbtice kostnatej ryby zo skupiny Teleostei; **A (7 dňový jedinec)** – dorzálne k chorde sa hromadí kostné tkanivo (označené šipkami); **B (8 dňový jedinec)** – prstence tkaniva okolo chorde; **C (13 dňový jedinec)** – základ budúceho neurálneho oblúka (označené šipkami); **D (21 dňový jedinec)** – krčné stavce 1 a 2 s neurálnymi oblúkmi (označené čiernymi hrotmi), ktoré v dospelosti zanikajú; **E (21 dňový jedinec)** – prvé dva trupové stavce s charakteristicky veľkými neurálnymi oblúkmi (označené čiernymi hrotmi);

F (16 dňový jedinec) – krčné stavce 1 a 2 v spojení s trupovými stavcami 3 až 5; **G (2 ročný jedinec)** – rebrá (označené šípkami); **G, H (2 ročný jedinec)** – dorzálne (označené čiernymi hrotmi, G, H) a ventrálne (označené bielym hrotom, H) výbežky v zadnej časti centier trupových stavcov; **H, I (16 dňový jedinec)** – hemálne oblúky (označené šípkami); **J (16 dňový jedinec)** – centrum bez neurálneho oblúka; **mierka:** A – C (15 µm), D – F, I, J (50 µm), G, H (400 µm); podľa Morin – Kensicki, Melancon & Eisen, 2002

<http://dev.biologists.org/cgi/content/full/129/16/3851>

5. ZÁVERY

1. U druhu *Microbrachis pelikani*, patriaci do čeľade Microbrachidae, boli zistené štruktúry, ktoré priamo naznačujú zložený pôvod lepospondylného stavca.
2. Lepospondylný stavec je tvorený kompaktným pleurocentrom, ku ktorému sa pripája neurálny oblúk, u niektorých rodov v kaudálnej časti chrbtice i hemálny oblúk.
3. Intervertebrálna pozícia rebra vzhľadom k stavcovému centru a prítomnosť osamostatnených hemálnych oblúkov naznačuje pôvodne diplospondylnú povahu lepospondylného centra, ktorá sa u niektorých primitívnych rodov zachováva.
4. Lepospondylný stavec má pravdepodobne fylogeneticko-resegmentačný pôvod u labyrinthodontných obojživelníkov.
5. Variabilita stavcov úzko súvisí so stupňom osifikácie vývojových štádií a ekologickou adaptáciou na prostredie.

6. POUŽITÁ LITERATÚRA

- Anderson, J. S. (2002): Revision of the Aistopod genus *Phlegethontia* (tetrapoda: Lepspondyli). – *Journal of Paleontology*, 76, 6: 1029 – 1046
- Augusta, J. (1939): Příspěvek k poznání stegocephala *Hyloplezion longicostatum* (Fritsch) ze svrchního karbonu z Třemošné u Plzně. – *Příroda*, 32: 88 – 91
- Baird, D. (1964): The Aistopod Amphibians Surveyed. – *Breviora*, 206: 1 – 17
- Bossy, K. V. (1976): Morphology, paleoecology, and evolutionary relationships of the Pennsylvanian urocordylid neotrideans (Subclass Lepspondyli, Class Amphibia). – Unpublished thesis, Yale University
- Carroll, R. L. (1966): Microsaurs from the Westphalian B of Joggins, Nova Scotia. – *Proceedings of the Linnean Society of London*, 177: 63 – 97
- Carroll, R. L. (1968): The postcranial skeleton of the Permian microsaur *Pantylus*. – *Canadian Journal of Zoology*, 46, 1175 – 1192
- Carroll, R. L. (1988): An articulated gymnarthrid microsaur (Amphibia) from the Upper Carboniferous of Czechoslovakia. – *Acta Zoologica Cracoviensia*, 31, 11: 441 – 450
- Carroll, R. L. (1989): Developmental aspects of lepospondyl vertebrae in Paleozoic tetrapods. – *Historical Biology*, 3, 1 – 25
- Carroll, R. L. (2001): The origin and early radiation of terrestrial vertebrates. – *Journal of Paleontology*, 75, 6: 1202 – 1213
- Carroll, R. L. (2002): Vertebral development in the Devonian sarcopterygian fish *Eustenopteron foordi* and the polarity of vertebral evolution in non-amniote tetrapods. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22, 3: 487 – 502

- Carroll, R. L. & Baird, D. (1968): The Carboniferous Amphibian *Tuditonus* [*Eosauravus*] and the Distinction Between Microsaur and Reptiles. – American Museum Novitates, 2337: 1 – 50
- Carroll, R. L. & Gaskill, P. (1971): A captorhinomorph reptile from the lower Permian of Europe. – Journal of Paleontology, 45, 3: 450 – 463
- Carroll, R. L. & Gaskill, P. (1978): The Order Microsauria. – Memoirs of the American Philosophical Society, 126, 1 – 208
- Carroll, R. L. & Chorn, J. (1995): Vertebral development in the oldest microsauro and the problem of lepospondyl relationships. – Journal of Vertebrate Paleontology, 15: 37 – 56
- Case, E. C. (1929): Description of a nearly complete skeleton of *Ostodolepis brevispinatus* Williston. – Contributions from the Museum of Paleontology of University of Michigan, 3, 5: 81 – 107
- Estes, R. (1983): Handbook of Paleoheterology: Amphisbaenia, 22, 249
- Gregory, J. T. ; Peabody, F. E. & Price, L. I. (1956): Revision of the Gymnarthridae American Permian Microsaur. – Bulletin of the Peabody Museum of Natural History, 10: 1 – 77
- Huene, F. R. von (1948): The systematic position of the Microsauria. – American Journal of Science, 246: 44 – 45
- Jarvik, E. (1986): The origin of the Amphibia. – Studies in Herpetology, Roček Z. (ed.), 1 – 24
- Laerm, J. (1976): The development, function, and design of amphicoelous vertebrae in teleost fishes. – Zoological Journal of the Linnean Society, 58, 237 – 254
- Laurin, M. (1996): A reevaluation of *Ariekanerpeton*, a Lower Permian seymouriamorph (Tetrapods: Batrachosauria) from Tadzhikistan. – Journal of Vertebrate Paleontology, 16, 4: 653 – 665

- Lombard, E. R. & Bolt, J. R. (1999): A Microsaur from the Mississippian of Illinois and a standard format for morphological characters. – *Journal of Paleontology*, 73, 5: 908 – 923
- Milner, A. C. (1994): The aistopod amphibian from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland. – *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 84, 363 – 368
- Morin-Kensicki, E. M., Melancon, E. & Eisen, J. S. (2002): Segmental relationship between somites and vertebral column in zebrafish. – *Development*, 129: 3851 – 3860;
<http://dev.biologists.org/cgi/content/full/129/16/3851> (2004)
- Olson, E. C. (1971): A skeleton of *Lysorophus tricarinatus* (Amphibia: Lepspondyli) from the Hennessey formation (Permian) of Oklahoma. – *Journal of Paleontology*, 45, 3: 443 – 449
- Panchen, A. L. (1967): The homologies of the labyrinthodont centrum. – *Evolution*, 21: 24 – 33
- Peabody, F. E. (1959): Trackways of living and fossil salamanders. – *University of California Publications in Zoology*, 63: 1 – 48
- Reisz, R. R. & Modesto, S. P. (1996): *Archerpeton anthracos* from the Joggins Formation of Nova Scotia: a microsaur, not a reptile. – *Canadian Journal of Earth Sciences*, 33, 703 – 709
- Roček, Z. (1985): *Evoluce obratlovců*. – Academia, Praha. 216 s.
- Roček, Z. (2002): *Historie obratlovců*. – Academia, Praha. 512 s.
- Romer, A. S. (1947): Review of the Labyrinthodontia. – *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 99, 1: 1 – 368
- Romer, A. S. (1950): The nature and relationships of the Paleozoic microsaur. – *American Journal of Science*, 248, 628 – 654

- Romer, A. S. (1956): *The Osteology of the Reptilia*. – Chicago. 772 s.
- Romer, A. S. & Price, L. I. (1940): Review of the Pelycosauria. – Special Paper of Geological Society of America, 28: 1 – 538
- Schultze, H. P. & Foreman, B. (1981): A new gymnarthrid microsauro from the Lower Permian of Kansas with a review of the tuditanomorph microsaur (Amphibia). – Occasional Papers of the Museum of Natural History, 91: 1 – 25
- Schwarz, H. (1908): Über die Wirbelsäule und die Rippen Holoospondyler Stegocephalen (Lepospondyli Zitt.). – *Beit Paläont Geol Öst – Ung*, 21, 63 – 105
- Steen, M. C. (1938): On the fossil Amphibia from the Gas Coal of Nýřany and other deposits in Czechoslovakia. – *Proceedings of Zoology Society of London*, 108 (S. B): 205 – 283
- Šiškin, M. A. (1989): On the resegmentation of vertebrae in the early tetrapods. – *Acta Musei Reginaehradecensis S.A: Scientiae naturales*, 22: 105 – 115
- Špinar, Z. V. (1984): *Paleontologie obratlovců*. – Academia, Praha. 859 s.
- Špinar, Z. V. (1952): Revise některých moravských Discosauriscidů. – *Rozpravy Ústředního Ústavu geologického*, 15, 1 – 159
- Štamberg, S. (1998): Za nejstaršími suchozemskými čtvernožci. – *Živa*, 3: 121 – 122
- Švec, P. (1984): The vertebrae of the Lower Permian genus *Discosauriscus* Kühn, 1933 (Amphibia, Discosauriscidae); notes on their morphology and evolution. – *Věstník Ústředního ústavu geologického*, 59, 5: 291 – 298
- Thayer, D. W. (1985): New Pennsylvanian lepospondyl amphibians from the Swisshelm Mountains, Arizona. – *Journal of Paleontology*, 59, 3: 684 – 700
- Thomson, K. T. & Bossy, K. H. (1970): Adaptive trends and relationships in early Amphibia. – *Forma et functio*, 3, 7 – 31

- Wellstead, C. F. (1991): Taxonomic revision of the Lysorophia, Permo–Carboniferous lepospondyl amphibians. – *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 209: 1 – 90
- Werneburg, R. (1994): Der Lettenkohlsandstein von Bedheim (Südthüringen) und seine Wirbeltierfauna (Unter – Keuper). – *Beitr. Geol. Thür.*, 1: 53 – 63
- Westoll, T. S. (1942): Ancestry of Captorhinomorph Reptiles. – *Nature*, 149: 667 – 668
- Williams, E. E. (1959): Gadow's arcualia and the development of tetrapod vertebrae. – *Quarterly Review of Biology*, 34, 1: 1 – 32
- Williston, S. W. (1908): *Lysorophus*, A Permian Urodele. – *Biological Bulletin*, 15, 229 – 240
- Williston, S. W. (1914): Restorations of some American Permocarboniferous amphibians and reptiles. – *Journal of Geology*, 22, 57 – 70
- Woodward, A. S. (1897): On a new specimen of the Stegocephalan *Ceraterpeton galvani* (Huxley) from the Coalmeasures of Castlecomer, Kilkenny, Ireland.
- Zittel, K. A. von (1890): *Handbúch der Palaeontologie III. Band Vertebrata (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves)*