

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA UNIVERZITY KARLOVY  
katedra zoologie

Jorga Rudolfová

Ontogenetický vývoj žeber u žab

Diplomová práce

Praha 2002

Prohlášení

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

-----

## Poděkování

Úvodem této práce bych ráda především poděkovala vedoucímu práce doc. RNDr. Zbyňku Ročkovi, DrSc. za cenné rady a připomínky. Dále děkuji všem spolupracovníkům, bez jejichž aktivní pomoci by tato práce nemohla vzniknout.

Haně Ročkové a mgr. Jiřímu Brůnovi za pomoc při odchovu zástupců zkoumaných druhů a pomoc při barvení ontogenetických řad.

Mgr. Lence Sedláčkové z PřF MU v Brně, mgr. Pavle Havelkové z Biologické fakulty JU v Českých Budějovicích, mgr. Davidu Fišerovi z Muzea v Příbrami, mgr. Karlu Královcovi z PřF UK v Praze a dr. Zdeňku V. Špinarovi z paleontologického oddělení Národního muzea v Praze za sběr použitého materiálu.

Josefu Hotovému za obětavou pomoc při jakýchkoli problémech.

Můj největší dík patří mé rodině, která mi poskytla nedocenitelnou morální podporu během celého studia.

## Obsah

1. Úvod.....	67
1.1. Stavba páteře u žab .....	78
1.2. Žebra u primitivních obojživelníků.....	89
1.3. Žebra u obojživelníků .....	1213
1.3.1. Žebra u ocasatých obojživelníků.....	1314
1.3.2. Žebra u žab .....	1415
1.4. Funkce žeber v průběhu evoluce.....	1516
1.5. Svaly upínající se na žebra u obojživelníků .....	1617
2. Materiál .....	1819
3. Metodika .....	1920
4. Výsledky .....	2223
4.1. <i>Bombina variegata</i> .....	2223
4.2. <i>Bombina bombina</i> .....	2627
4.3. <i>Discoglossus pictus</i> .....	3132
4.4. <i>Palaeobatrachus sp.</i> .....	3334
4.5. <i>Xenopus laevis</i> .....	3536
4.6. <i>Pelobates fuscus</i> .....	3940
4.7. <i>Rana dalmatina</i> .....	4243
5. Diskuse.....	4546
6. Závěr.....	5758
7. Seznam použité literatury.....	5960

## **Seznam zkratek**

m.	musculus
mm.	musculi
sp.	species
V	vertebra

## 1. Úvod

Osový skelet obojživelníků patří mezi stále diskutovaná témata. U žab je páteř považována za více specializovanou než u ocasatých obojživelníků a červorů. Proto jsem se v této práci soustředila na morfologickou variabilitu osového skeletu žab a její význam pro taxonomické hodnocení této skupiny obojživelníků.

Cope (1865; ex Duellman a Truebová, 1985) a Noble (1922) poprvé užívali morfologii obratlů pro vytvoření klasifikace žab. Nicholls (1916), Mookerjee (1931) a Griffiths (1963) zkoumali morfologii a vývoj obratlových center a vytvořili klasifikaci žab na základě typů obratlů. Morfologii obratlů jako taxonomický znak použili i Kluge a Farris (1969) a Gardiner (1983). Navzdory tomuto úsilí nebyly variabilita obratlů u dospělců žab, jejich ontogeneze, funkce a fylogenetický význam dosud uspokojivě vysvětleny.

Specifickou částí výzkumu osového skeletu žab se stala problematika přítomnosti či absence žeber. Žebra byla studována u jejich recentních i fosilních zástupců. Pro pochopení důvodů přítomnosti žeber a objasnění trendu jejich zachování, resp. vymizení během evoluce bylo nutné zkoumat fylogenetické vztahy mezi jednotlivými druhy, resp. čeleděmi. Objevila se řada prací (např. Féjérváry, 1918; Ritland, 1955; Lynch, 1973; Blanco a Sanchíz, 2000), jejichž autoři řešili problematiku perzistence žeber. Pozornost se zaměřila na recentní čeledi žab, u nichž je přítomnost žeber jasně prokazatelná (např. Worthy, 1987; Sedláčková, 1999; McDiarmid a Altig, 2000), i na recentní čeledi žab (např. Mookerjee, 1931; Magliová, rukopis k recenzi), kde se setkáváme s náznaky sekundárního vymizení žeber, nebo jejich trvalého splnutí s příčnými výběžky obratlů.

Recentní žáby lze rozdělit do tří skupin (Lynch, 1973). Do první skupiny lze zahrnout čeledi Leiopelmatidae, Discoglossidae a Pipidae. Tyto čeledi patří k tzv. primitivním žábám (Archaeobatrachia), které se vyznačují souborem primitivních znaků. Mezi tyto znaky můžeme počítat i výše zmiňovanou přítomnost žeber. Čeledi Leiopelmatidae se zabývali Féjérváry (1918), Mookerjee (1931), de Vos (1938), N. G. Stephenson (1951), E. M. Stephenson (1952, 1960), Ritland (1955), Worthy (1987) a Blanco a Sanchíz (2000). Čeď Discoglossidae studovali Féjérváry (1918), Mookerjee (1931), Clarke (1987), Magliová a Púgenerová (1998), Sedláčková (1999) a Blanco a Sanchíz (2000). Čeď Pipidae byla zkoumána po morfologické stránce v mnoha pracích, např. Ridewood (1897), Féjérváry (1918), Mookerjee (1931), Weisz (1945), Dunn (1948), Smit (1953), Nieuwkoop a

Faber (1967), Cannatella a Truebová (1988), Truebová a Hanken (1992), Blanco a Sanchíz (2000), McDiarmid a Altig (2000), Truebová a Massemin (2000) a Truebová a kol. (2000). Hlavní příčinou tolika informací o morfologii příslušníků této čeledi se zdá být snadné využití rodu *Xenopus laevis* jako modelového druhu pro vědecké experimenty v oblasti morfologie, genetiky, vývojové biologie atd.

Druhá skupina - tzv. přechodné žáby (Mesobatrachia) zahrnuje čeleď Pelobatidae, kterou se zabývali Fėjerváry (1918), Noble (1924a), Mookerjee (1931), Zweifel (1956), Wiens (1989), Magliová (1999) a Blanco a Sanchíz (2000).

Do třetí skupiny – tzv. odvozených žab (Neobatrachia) se řadí např. čeleď Ranidae, o níž lze získat poznatky z prací Gauppa (1896), Fėjerváryho (1918), Mookerjeeho (1931), Kempa a Hoyta (1967) a Blanca a Sanchíze (2000). O této čeledi existuje nejméně údajů týkajících se perzistence žeber.

Stupeň redukce žeber u recentních zástupců žab bylo nutné konfrontovat s poznatky o stavu žeber u fylogeneticky starších příbuzných. Celkový přehled fosilních žab a jejich předků, včetně problému redukce či zachování žeber, podali Sanchíz (1998), Roček (2000) a Roček a Rage (2000a, b, c). Milner (1988) a Warrenová a Snell (1991) studovali žebra a jim podobné struktury u triasových temnospondylních obojživelníků čeledi Capitosauridae, od nichž se odvozuje původ žab. Přechodnou skupinou mezi temnospondylními obojživelníky a žábami se zabývali Hecht (1962) a Rage a Roček (1989). Hecht (1963, 1970), Estes a Reig (1973), Evansová a kol. (1990) a Báezová a Basso (1996) popsali nejstarší žáby z období jury. Vymřelé druhy z nadčeledi Pipoidea zkoumal Nevo (1968), Špinar (1972), Báezová (1981, 1996), Báezová a Truebová (1997) a Henriciová a Báezová (2001).

Hlavním cílem této práce je porovnat na základě dosud publikovaných údajů a vlastního výzkumu larvální vývoj skeletu různých druhů fosilních i recentních skupin žab a zjistit, u kterých se zakládají žebra a zda tato žebra perzistují jako samostatné kosterní útvary až do stádia dospělé, nebo zda srůstají s příčnými výběžky obratlů.

## **1.1. Stavba páteře u žab**

Páteř žab lze rozdělit do tří částí: presakrální, sakrální a postsakrální, přičemž v této práci je největší důraz kladen na presakrální část.

Presakrální část je u recentních druhů žab složena z 5 až 9 obratlů. Jako podřadného klasifikačního znaku použili počet presakrálních obratlů už Nicholls (1916) a Noble (1922).

Griffiths (1963) považoval velký počet těchto obratlů za primitivní znak a malý počet za znak odvozený. Kluge a Farris (1969) publikovali tabulku rozdělující čeledi žab na dvě skupiny podle počtu presakrálních obratlů. První skupina zahrnovala čeledi o počtu 7 až 8 obratlů a druhá 8 až 9 obratlů. Jiní autoři navrhli alternativní klasifikaci podle obratlů. Lynch (1973) zavedl dělení na tři skupiny. Do první skupiny vymezené počtem 7 obratlů zařadil čeledi Pipidae a Bufonidae. Druhou skupinu charakterizovanou počtem 9 obratlů reprezentují čeledi Ascaphidae a Leiopelmatidae a třetí skupina zahrnuje zbylé čeledi žab.

Stavba obratlů žab se od ostatních obojživelníků značně liší (Shishkin, 1989). Centrum obratle se skládá z hypocentra a párového pleurocentra. Pleurocentrum se vyvíjí z tkáně dvou sousedních sklerotomů přiléhajících k dorzolaterální straně chordy. Hypocentrum vzniká ze střední části sklerotomu. V primárním stavu má podobu na dorzální straně neúplně uzavřeného prstence kolem chordy. K jeho posterolaterální straně se připojují první dvě žebra, další žebra se napojují na dvě hypocentra sousedních obratlů. Později se napojují i na neurální oblouky.

Každý obratel s výjimkou prvního obratle, tzv. atlasu, nese dva páry výběžků pro spojení se sousedním obratlem: prezygapofýzy s dorzomediálně orientovanou kloubní plochou, které jsou umístěné na předním konci obratle, se kloubně spojují s postzygapofýzami umístěnými na zadním konci nejbližšího předcházejícího obratle, jejichž kloubní plocha směřuje ventrolaterálně. Kromě těchto výběžků se u žab setkáváme s variabilními laterálními výběžky: diapofýzy neboli příčné výběžky pro připojení obratle k horní hlavici žebra, parapofýzy pro připojení k dolní hlavici žebra a pleurapofýzy představující spojení žebra s obratlem. U většiny druhů žab je tendence redukovat počet presakrálních obratlů jejich vzájemným splýváním. Nejčastěji splývají první a druhý obratel, a v důsledku toho i atlas nese pár příčných výběžků. Délka příčných výběžků, jejich šířka a orientace vzhledem k podélné ose těla velmi kolísají. Obecně platí, že příčné výběžky u  $V_2$  až  $V_4$ , resp.  $V_5$  jsou delší a mohutnější než příčné výběžky u dalších presakrálních obratlů (Duellman a Truebová, 1985). U primitivních skupin charakterizovaných volnými žebry mají tyto příčné výběžky tendenci být slabší a užší než příčné výběžky u sakrálních obratlů (Truebová, 1973).

## 1.2. Žebra u primitivních obojživelníků

Obojživelníci jsou nejstarší suchozemští obratlovci. Původ žab je odvozován z řádu temnospondylních obojživelníků z okruhu čeledí Doleserpetontidae nebo Capitosauridae (Roček a Rage, 2000a, Roček, 2002). Evolučním mechanismem jejich vzniku bylo zkrácení



somatogeneze v důsledku pedomorfózy (ontogenetický vývoj žab se zastavil v ranějším stádiu než je tomu u temnospondylů). Během evoluce proběhlo mnoho změn, které můžeme označit jako miniaturizaci, odlehčení, fenestraci, redukci nebo ztrátu. Ontogenetický vývoj nemá ve většině případů striktně rekapitulační průběh, některé znaky v ontogenezi vymizely, jiné byly do ní sekundárně zařazeny. Z tohoto důvodu je nutné provést porovnání průběhu ontogeneze u recentního a fosilního materiálu. Na základě porovnání vývoje homologických struktur lze určit evoluční trend daného znaku.

Hranici mezi lalokoploutvými rybami, které evolučně předcházejí obojživelníkům, a obojživelníky lze jen těžko přesně definovat. Pro zjednodušení situace se dále zaměřím až na obojživelníky z období karbonu, kteří se vyznačovali anatomickým přizpůsobením životu na souši a morfologickou a geografickou diverzifikací. Z hlediska presakrální části páteře a s ní souvisejícími žebry se situace od temnospondylních obojživelníků vyvíjela následovně.

Příslušníci temnospondylních obojživelníků z období prvohor a raných druhohor měli podle Ročka a Rageho (2000a) protáhlé tělo a poměrně krátké končetiny. Jejich páteř nesla dvouhlavá žebra o různém stupni osifikace v oblasti od druhého presakrálního obratle po přední kaudální obratle. Presakrální žebra se vyznačovala jedním nebo více plochými, ventrálně namířenými výběžky, zvanými *processus recurvatus* (Warrenová a Snell, 1991). Většina zástupců temnospondylů žila ve vodním prostředí. Existovaly však i výjimky vázané převážně k životu na souši.

Během evoluce směřující ke vzniku žab docházelo k mnoha redukcím postihujícím především kostru. Také oblast páteře prošla zjednodušením. To se projevilo hlavně na příčných výběžcích a žebrech. Tyto trendy byly pozorovatelné již u rodu *Triadobatrachus* (Proanura - obr. 6, str. 1288 ex Roček a Rage, 2000b) ze spodního triasu Madagaskaru, který tvoří přechod mezi primitivními obojživelníky a žábami. Na páteři zástupců tohoto rodu byla nalezena redukovaná, jednohlavá žebra (Roček a Rage, 2000b). Z celkové stavby těla je patrné, že tento obojživelník nebyl ještě schopen skákání (Hecht, 1962; Rage a Roček, 1989) a že se pohyboval lezením. Tato skutečnost naznačuje, že adaptace k novému způsobu pohybu nebyla prvotním impulzem ke vzniku žab.

Z období od raného triasu do rané jury se nedochovaly žádné doklady další evoluce žab. První pravé žáby (Anura) se objevují v rané juře a nesou hlavní znaky celé skupiny (Roček, 2000). Nejstarší zástupce *Prosalirus bitis* pochází z rané jury Severní Ameriky. Kosterní znaky svědčí o schopnosti skákavého pohybu (Shubin a Jenkins, 1995). Jeho páteř nese 4 až 5 párů krátkých, jednohlavých žeber. Jeden pár je pevně spojen s odpovídajícím

příčným výběžkem, zbylé páry jsou napojeny volně. Podle dochovaného fosilního materiálu není jisté, zda se jednalo o kloubní spojení nebo o srůst. Vzhledem ke skutečnosti, že během procesu fosilizace se kloubní spojení rozvolňují, přikláním se k názoru, že se jednalo o artikulaci se zachovaným chrupavčítým kontaktem. Jen tři páry žeber nesou *processus recurvatus*.

Ostatní zástupce žab z rané jury lze bez problémů zařadit k čeledím Leiopelmatidae (*Vieraella*, *Notobatrachus*) a Discoglossidae (*Eodiscoglossus*), které přežily až do současnosti.

Fosilní doklady existence druhu *Vieraella herbsti* (obr. 3, str. 1301 ex Roček, 2000) pocházejí z Jižní Ameriky. Páteř tohoto obojživelníka je charakteristická 2 až 4 páry volných žeber, která nesou *processus recurvatus* (Báezová a Basso, 1996). Podle některých autorů (Estes a Reig, 1973) jde o sesterskou skupinu čeledí Discoglossidae a Leiopelmatidae. Nověji (Roček, 2002) je řazena do čeledi Leiopelmatidae.

Podobný stupeň vývoje žeber nacházíme u jihoamerického *Notobatrachus degiustoi* (obr. 6, str. 1305 ex Roček, 2000). Volná žebra jsou u tohoto druhu přítomná na druhém až pátém presakrálním obratli a příležitostně i na obratli šestém. *Processus recurvatus* však chybí (Estes a Reig, 1973; Báezová a Basso, 1996).

Trojici nejstarších pravých žab doplňuje druh *Eodiscoglossus santonjae* (obr. 7, str. 1307 ex Roček, 2000) původem ze spodní křídly Španělska. Jeho žebra jsou volně napojena na druhý až čtvrtý presakrální obratel a *processus recurvatus* opět chybí (Hecht, 1970; Evansová a kol., 1990).

Skupinu primitivních žab dotváří čeleď Pipidae, jejíž recentní zástupci (např. *Pipa*, *Xenopus*) jsou značně pozměněni pedomorfózou. Nejstarší nálezy příslušníků této čeledi jsou datovány do spodní křídly. Pravděpodobně byla tato čeleď odvozena přímo z triasové skupiny Proanura (Báezová, 1996).

Za nejprimitivnější známé zástupce této čeledi lze podle Sanchíze (1998) považovat dva druhy rodu *Cordicephalus* (*C. gracilis* a *C. longicostatus*) a rod *Thoraciliacus* (*T. rostriceps*). Rod *Thoraciliacus* je blíže příbuzný křídovému zástupci *Saltenia ibanezi* (Báezová, 1981) a některým třetihorním pipidům, např. *Eoxenopoides reuningi* a *Shelania pasquali* (tato linie vyhynula ve třetihorách). Rod *Cordicephalus* je spíše bližší rodu *Xenopus*, který má návaznost do současnosti (Roček, 2000).

Oba rody (*Cordicephalus* a *Thoraciliacus*) se vyznačují přítomností 4 párů žeber na V<sub>2</sub> až V<sub>5</sub> a 8 presakrálními opisthocoelními obratli. Tento typ obratlů se u čeledi Pipidae zachoval až do současnosti (viz. **kap. 5. Diskuse**). Daný stav žeber byl pozorován u vymřelého druhu *Notobatrachus degiustoi* (Leiopelmatidae) a u blízce příbuzných druhů *Saltenia ibanezi* (Báezová, 1981) a *Shelania pasquali* (Estes a Reig, 1973; Báezová a Basso, 1996; Báezová a Truebová, 1997).

Druh *Thoraciliacus rostriceps* (obr. 12, str. 1313 ex Roček, 2000) pochází ze spodní křídly Izraele (Sanchíz, 1998). Jeho V<sub>2</sub> až V<sub>5</sub> nesou krátké příčné výběžky artikulující se žebrý. Na V<sub>6</sub> až V<sub>8</sub> jsou příčné výběžky dlouhé, trojúhelníkovitého tvaru a na distálním konci ostře zakončené. Žebra částečně splývají s příčnými výběžky (hlavně 1. a 4. pár žeber). U žeber nebyla zjištěna přítomnost *processus recurvatus*. První pár žeber je nejkratší a míří ventrolaterálně. Druhý pár je nejdelší, obvykle zakřivený a míří rovněž ventrolaterálně. Na jeho distálním konci je patrný náznak zbytku chrupavky pojící mezi sebou 2. a 3. žebro. Třetí pár míří paralelně s druhým párem a dosahuje délky o něco málo menší než výše zmiňovaný druhý pár. Čtvrtý pár je přibližně stejně dlouhý jako první pár a většinou míří také ventrolaterálně (příležitostně však může mít horizontální nebo dokonce dorzolaterální směr; Nevo, 1968).

Rod *Cordicephalus* (obr. 13, str. 1314 ex Roček, 2000), rovněž ze spodní křídly Izraele, se od předchozího rodu liší především v délce žeber a zakřivení příčných výběžků na V<sub>7</sub> a V<sub>8</sub> (Sanchíz, 1998; Roček, 2000). Třetí pár žeber je v porovnání s *Thoraciliacus rostriceps* výrazně delší než druhý pár. U rodu *Thoraciliacus* je tomu obráceně. Také jednotlivé druhy rodu *Cordicephalus* se navzájem odlišují. *C. longicostatus* má např. mnohem delší žebra než je tomu u *C. gracilis*.

Shrnu-li tedy situaci u raně křídových pipidů, mají příslušníci rodu *Thoraciliacus* krátká žebra a trojúhelníkovité příčné výběžky u V<sub>6</sub> až V<sub>8</sub>. Jde o odvozený stav. Naproti tomu příslušníci rodu *Cordicephalus* mají dlouhá žebra a příčné výběžky V<sub>6</sub> až V<sub>8</sub> zakřivené. Jde o primitivnější stav.

U dospělců obou výše zmiňovaných rodů je možné pozorovat variabilitu žeber co do tvaru, velikosti, směru a variabilitu ve splývání s odpovídajícími příčnými výběžky, což je závislé na pohlaví a věku jedince. Kupříkladu u starších jedinců dochází ke splývání častěji. Jak je patrné z uvedeného přehledu liší se oba rody od všech ostatních fosilních i recentních zástupců čeledi Pipidae přítomností čtyř párů volných žeber a tím, že presakrální obratle

nikdy nesplývají. U ostatních nenacházíme volná žebra a často dochází ke splývání presakrálních obratlů.

Blízce příbuzný druhu *Thoraciliacus rostriceps* je druh *Saltenia ibanezi* (obr. 17, str. 1321 ex Roček, 2000), jehož nálezy spadají rovněž do období křídý (Báezová, 1981). Pochází z oblasti Jižní Ameriky. Stejně jako dva předchozí rody se i *Saltenia* vyznačuje 8 opisthocoelními presakrálními obratli. U pulců a juvenilů jsou na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> patrné tři páry volných žeber, které v dospělosti splývají s odpovídajícími příčnými výběžky. První pár žeber je nejkratší a mírně zahnutý dopředu. Druhý a třetí pár jsou buď přibližně stejně dlouhé nebo je třetí pár poněkud delší. Třetí pár je nejslabší, což je patrné hlavně u mladších stádií, a distální konec těchto žeber je rozšířen (Báezová, 1981).

Třetihorní druh *Shelania pasquali* (obr. 18, str. 29 ex Báezová a Truebová, 1997) vykazuje obdobné znaky (Nevo, 1968; Báezová a Truebová, 1997): 8 opisthocoelních presakrálních obratlů a tři páry volných žeber na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> (oproti rodu *Saltenia* nejsou v dospělosti splynulé). Tvrzení Neva (1968) o přítomnosti žeber u tohoto druhu popírá Báezová a Truebová (1997). Podle jejich názoru se u rodu *Shelania* nacházejí na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> pouze příčné výběžky neobvyklého tvaru.

Velké vymírání na konci křídý přežily žáby navzdory své malé odolnosti vůči změnám životního prostředí bez větších problémů. Jedinou skupinou, která vymřela (v raném pleistocénu), byla čeleď Palaeobatrachidae, a to patrně v důsledku jejich permanentně vodního způsobu života s omezenou možností migrace (Roček, 2000).

Zástupci recentních čeledí Pelobatidae a Ranidae jsou známi až z období třetihor. Některé rody se vyznačují primitivními znaky, např. přítomností žeber během ontogeneze (rod *Eopelobates* – čeleď Pelobatidae, Noble, 1924a; Špinar, 1972), které se však u recentních zástupců této čeledi nedochovaly (viz. **kap. 5. Diskuse**).

### 1.3. Žebra u obojživelníků

Žebra vznikají stejně jako obratle z mesenchymálních buněk sklerotomů, které proliferují do oblasti myosept v jisté vzdálenosti od chordy (Goodrich, 1958 ex Blanco a Sanchíz, 2000). U primitivních obojživelníků jsou poměrně dlouhá a mají tendenci kopírovat tvar těla jako série obručí, připojujících se k obratlům. Jsou vyvinuta až do úrovně poloviny délky ocasu.

U vývojově nižších obratlovců (ryb) se setkáváme se dvěma typy žeber: dorzálními a ventrálními. U recentních obojživelníků zůstává zpravidla zachován pouze jeden typ (Eaton, 1959).

- U ocasatých obojživelníků se žebra jeví jako dorzální typ. Rudimentární ventrální žebra splývají s obratli.
- U červorů se jedná o ventrální typ žeber.
- U žab je proces vývoje žeber až na výjimky potlačen. V těchto výjimečných případech jsou zachována dorzální žebra.

Původně jednohlavá žebra se už u některých Embolomeri (Labyrinthodontia) postupně mění na dvouhlavá (Noble, 1954). Předpokládá se, že jde o zdvojené struktury, které vznikly fúzí dorzálních a ventrálních žeber u ryb (Naef, 1929 ex Noble, 1954). Pro tuto hypotézu však neexistuje žádný paleontologický důkaz. Žebra se dvěma hlavicemi u ocasatých obojživelníků mají svůj specifický význam, který spočívá v mechanické výhodě oproti žebrům s jedinou hlavicí. Žebra s rozdvojeným proximálním koncem totiž u terestricky žijících forem snáze odolávají tlaku vnitřních orgánů. U žab nebyla žebra se dvěma hlavicemi zjištěna (Noble, 1954).

### **1.3.1. Žebra u ocasatých obojživelníků**

Žebra ocasatých obojživelníků jsou homologní se strukturami u žraloků a amniot, na což lze usuzovat podle identického místa vzniku, shodného napojení žeber na obratle a obdobné polohy obratlových artérií (Francisová, 1934a). Mezi žebry obojživelníků a paryb však můžeme najít jeden rozdíl. U paryb se báze žeber podílejí na tvorbě oblouků na ventrální straně těla, zatímco žebra obojživelníků spoluvytvářejí neurální oblouky na dorzální straně (Göppert, 1895).

Otázkou artikulace žeber s příčnými výběžky se u ocasatých obojživelníků poprvé zabýval Gray (1930; ex Francisová, 1934a). V dospělosti u nich dochází ke splnutí žeber a příčných výběžků. Příčné výběžky jsou v raném ontogenetickém vývoji oddělené od obratlů a žeber. Leží laterálně od obratlového centra, neurálního oblouku a obratlové artérie. Splýváním s obratli uzavírají obratlovou artérii do otvoru vymezeného dvěma hlavami žebra (Eaton, 1959).

Žebra se formují jako seskupení mesenchymatických buněk v myoseptu a následně rostou mediálně a spojují se s příčnými výběžky (Mookerjee, 1931). Jsou dobře zachovaná v přední části páteře, hlavně u druhého a třetího obratle. První čtyři až pět žeber je ve středové části

ohnuto ostře dolů. Z tohoto místa vede posterolaterálním směrem ostrá hrana. Žebra u druhého a někdy i žebra u třetího obratle nesou na svých laterálních koncích velké ploché chrupavčité výběžky. Jedná se o místa úponu *mm. thoraci-scapulares*, na nichž je zavěšena *scapula*.

Stavba obratle je doplněna spinálními nervy, které nevystupují z neurálního kanálu skrz meziobratlové prostory (uzavřené tuhou vláknitou membránou) jako v případě většiny jiných obratlovců, ale skrz speciální otvory v těle obratle umístěné za příčnými výběžky.

### 1.3.2. Žebra u žab

Přítomnost žeber u žab zůstává nevyřešenou otázkou. Obecně jsou žebra považována za primitivní morfologický znak pozorovaný jen u několika recentních čeledí, zatímco absence žeber je označována za odvozený znak široce rozšířený u tohoto řádu. Féjérváry (1918) mylně uváděl, že všechny čeledi žab mají žebra. Jeho domněnka vycházela z chybného předpokladu, že příčné výběžky jsou tzv. primární žebra. U čtyř čeledí (*Ascaphidae*, *Leiopelmatidae*, *Discoglossidae* a *Pipidae*) označil výběžky na distálních koncích primárních žeber za tzv. sekundární žebra. Skutečná volná žebra byla poprvé zaznamenána u čeledi *Pipidae* v práci, kterou publikoval Noble (1924b; ex Zweifel, 1956). Nevo (1968) potvrdil výskyt volných žeber u křídových zástupců téže čeledi. Výběžky v podobě žeber byly pozorovány u 4 ze 17 recentních čeledí žab (Truebová, 1973). Jedná se o čeledi *Ascaphidae*, *Leiopelmatidae*, *Discoglossidae* a *Pipidae*. Podle práce Kovalenkové (1992) však není zcela jasné, zda lze tyto výběžky skutečně považovat za žebra. Někteří autoři (např. Lynch, 1973) navrhují pokládat je spíše za typické příčné výběžky stejně jako Féjérváry. Jiní autoři stále trvají na stanovisku, že žáby nemají žádná žebra (Gurtová a kol., 1978).

Oproti ocasatým obojživelníkům se žebra u žab formují z mesenchymatických buněk přilehlých k distálním koncům příčných výběžků v dorzální části myotomu (Mookerjee, 1931).

U žab se jeví jako evoluční trend ztráta žeber v zadním úseku presakrální oblasti ( $V_5$  až  $V_8$ ). I přesto zůstává u rodů patřících k různým vývojovým liniím schopnost diferencovat během ontogeneze aspoň přechodně rudimentární žebra. Žebra zůstávají zachována v přední části páteře a později ve většině případů ztrácejí nezávislost a splývají s příčnými výběžky obratlů. Tento stav byl pozorován u čeledi *Palaeobatrachidae* (Špinar, 1972), *Pipidae* (Truebová, 1996 ex Blanco a Sanchíz, 2000) a některých zástupců *Discoglossidae* (Emelianov, 1925 ex Blanco a Sanchíz, 2000). Žebra se vyskytují v počtu tří až čtyř párů

v asociaci s příčnými výběžky na obratlech V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub>, resp. V<sub>5</sub> (u čeledi Ascaphidae a Leiopelmatidae). V závislosti na stavu zachování žeber je možné vymezit tři základní skupiny, které označují stav přítomných žeber (Kluge a Farris, 1969):

- volná žebra u subadultů a adultů (Ascaphidae, Leiopelmatidae, Discoglossidae)
- volná žebra u subadultů (Pipidae, Palaeobatrachidae, rod *Bombina* z čeledi Discoglossidae)
- absence volných žeber (ztráta žeber během fylogeneze nebo nerozpoznatelné splývání během ontogenetického vývoje)

Absence volných žeber u dospělců lze vysvětlit několika důvody (Blanco a Sanchíz, 2000):

- volná žebra jsou spojená s příčnými výběžky
- rudimenty žeber se v raném ontogenetickém stádiu spojí s příčnými výběžky, zůstanou pouze jejich osifikační nebo chondrifikační centra, a oba elementy (žebro i odpovídající příčný výběžek) se u dospělců spojují v jediný element
- rudimenty žeber zůstanou jako chrupavčitá zesílení na distálním konci příčných výběžků.

#### 1.4. Funkce žeber v průběhu evoluce

Funkce žeber u obojživelníků se během evoluce poněkud měnila. U prvohorních předků obojživelníků dodávala dorzální žebra páteři sílu a tvrdost, aniž by inhibovala přesnost pohybů mezi jednotlivými segmenty páteře. U většiny jedinců se nacházela rovněž dlouhá, s příčnými výběžky nesplynulá, dvouhlavá ventrální žebra připojená ke *sternu*, stejně jako je tomu u člověka. Tato žebra zabraňovala extrémním pohybům mezi segmenty páteře. V některých případech (*Eryops*, *Ichthyostega*; Jarvik, 1996) nesla žebra výběžky zvané *processus recurvatus*, které fungovaly jako místa napojení *m. serratus* (Olson, 1936) a které tak zvyšovaly pevnost žeberního koše (Holmes, 1989). U recentních druhů obojživelníků, kde jsou doposud zachována žebra, je jejich přítomnost spojována s mechanismem dýchání (Cox, 1967). Zvláštní význam získala žebra u některých primitivních ocasatých obojživelníků. Jejich distální konce mohou v některých případech dokonce prorazit kůži a tím zastrašit nebo zranit útočícího predátora. Díky velké regeneraci není tento proces sebedestrukční (Noble, 1954).

## 1.5. Svaly upínající se na žebra u obojživelníků

### Ocasatí obojživelníci

Mezi nejstarší práce o axiálním svalstvu ocasatých obojživelníků patří publikace Maurera (1911; ex Duellman a Truebová, 1985) a Nishiho (1916; ex Duellman a Truebová, 1985). Detailní popis svalů u druhu *Salamandra salamandra* publikovala Francisová (1934b). Práce Naylora (1978; ex Duellman a Truebová, 1985) se zabývá páteří a trupovým svalstvem ve vztahu k fylogenetickému systému fosilních a recentních ocasatých. Nejnověji zpracovaný přehled svalstva u ocasatých obojživelníků je shrnut v práci Duellmana a Truebové (1985). Vzhledem k tématu této práce bude nadále popsána pouze situace týkající se svalstva žab.

### Žáby

S výjimkou práce Ritlanda (1955), která rozebírá postkranální svalstvo u rodu *Ascaphus*, a novějších prací Burtona (1983; ex Duellman a Truebová, 1985) o čeledi Microhylidae a Daviesové a Burtona (1982) o druhu *Rheobatrachus silus*, byla tematika axiálního svalstva žab opomíjena od roku 1896, kdy vyšla práce Gauppa o anatomii skokana hnědého (*Rana temporaria*). Podle práce Duellmana a Truebové (1985) mají Anura ve srovnání s ocasatými obojživelníky a červory relativně rigidní páteř a značně redukované svalstvo obratlů a těla. Tyto rozdíly ve svalové soustavě se zdají být spojeny s vývojem tzv. skákavého pohybu u žab, kde hlavní roli hrají silně vyvinuté svaly končetin. Féjérváry (1921) popsal svaly žab, které se upínají na jednotlivé části žeber:

1. *M. intercostalis primus*, který prochází mezi druhým a třetím obratlem, se upíná na *processus recurvatus costae I* (výběžek na prvním páru žeber).
2. *M. intercostalis secundus interior*, který prochází mezi třetím a čtvrtým obratlem, a *m. intercostalis secundus exterior*, který odstupuje od chrupavčité epifýzy druhého páru žeber, se upínají na *processus recurvatus costae II* (výběžek na druhém páru žeber).
3. *M. ileo-lumbaris lateralis* se upíná na *protuberantia costae III*, která se může vyskytovat na proximální části třetího páru žeber a stejně tak na distální části příčného výběžku. Proto nelze určit, zda se jedná o žebro nebo příčný výběžek.
4. *M. exoccipito-costalis superior* a *inferior*, které tvoří hranici mezi prvním párem žeber a skutečnými příčnými výběžky, se upíná na *crista trapezoidea*. Tato hrana je přítomna hlavně u čeledi Ranidae a většinou chybí u těch druhů žab, které mají volná žebra.



Přítomnost prvních dvou svalů je možné považovat za důkaz přítomnosti žeber. Druhé dva svaly nelze jako přímý důkaz použít. *Processus recurvati* mají stejnou funkci jako *processus uncinati* u ptáků a některých plazů, ale nejedná se o homologické struktury.

## 2. Materiál

Čeleď	Druh	Zkoumaná stádia	Počet jedinců	Lokalita	Sbíral/la	Poznámky
Discoglossidae	<i>Bombina bombina</i>	<50 – 66 (adult)	63 (8)	slanisko u Nesytu, Jezera u Rakvic, Novosedly v okrese Břeclav	mgr. Lenka Sedláčková, PřF MU Brno	uloženo na katedře zoologie PřF UK v Praze.
	<i>Bombina variegata</i>	50 – 66 (adult)	102 (5)	Jezerné v okrese Vsetín	mgr. Lenka Sedláčková, PřF MU Brno, mgr. Karel Královec, PřF UK Praha	uloženo na katedře zoologie PřF UK v Praze.
	<i>Discoglossus pictus</i>	52 - 58	4	laboratorní odchov	mgr. Jiří Brůna, PřF MU Brno	uloženo na katedře zoologie PřF UK v Praze
†Palaeobatrachidae	† <i>Palaeobatrachus</i> sp.	nelze přesně určit	83	Bechlejovice u Děčína	prof. Zdeněk V. Špínar	materiál uložen v paleontologickém oddělení Národního muzea v Praze
Pipidae	<i>Xenopus laevis</i>	52 - 66	27	laboratorní odchov	mgr. Karel Královec, PřF UK Praha	laboratorní odchov katedry fyziologie živočichů a vývojové biologie PřF UK v Praze
Pelobatidae	<i>Pelobates fuscus</i>	44 - 66	113	Příbramsko	mgr. David Fišer, Muzeum Příbram	laboratorní odchov katedry zoologie PřF UK v Praze
Ranidae	<i>Rana dalmatina</i>	47 - 66	126	poblíž Českých Budějovic	mgr. Pavla Havelková, Biologická fakulta JU, České Budějovice	laboratorní odchov katedry zoologie PřF UK v Praze

### 3. Metodika

#### 1. ODCHOV

Vajíčka *Pelobates fuscus* a *Rana dalmatina*, která jsem získala z výše uvedených zdrojů (viz. **kap. 2. Materiál**), byla přemístěna do terárií. Odchov larválních stádií z vajíček probíhal v podmínkách uváděných v práci Fokta (2000). V případě rodu *Discoglossus* jsem měla k dispozici omezený počet odchovaných jedinců, tudíž výsledky nelze považovat za statisticky významné.

#### 2. FIXACE

Během probíhajícího ontogenetického vývoje jsem v pravidelných intervalech tří až pěti dnů odebrala jednotlivá larvální stadia až po stadium dospělého. Jedince jsem fixovala po jednom v uzavíratelných lahvičkách v 96% ethanolu.

#### 3. URČOVÁNÍ STÁDIÍ

Na základě tabulek normálního vývoje Nieuwkoopa a Fabera (1967) jsem určila jednotlivá stadia. Tato tabulka byla vypracována pro rod *Xenopus laevis*. Ze všech dostupných tabulek normálního vývoje je nejpodrobnější. Určování ontogenetických stádií podle Nieuwkoopa a Fabera (1967) nebo Gosnera (1960) je založeno na porovnávání vnějších morfologických znaků a proto se jednotlivá stadia jiných druhů žab mohou lišit ve stupni vývoje kosterních znaků a vnitřních orgánů. Na tuto skutečnost je nutné brát ohled. Pro větší přehlednost uvádím dále v textu čísla stádií podle obou systémů. Stadia podle Gosnera jsou uváděna v závorce. Je možné to konfrontovat s převodní tabulkou podle Truebové a Hankena, 1992 (viz. **příloha 1**). U žab, stejně jako u většiny studenokrevných živočichů, je rychlost ontogenetického vývoje závislá na teplotě prostředí a u pulců žab také na denzitě (poměru mezi počtem jedinců a objemem nádrže). Pro členění ontogenetického vývoje nelze tudíž použít chronologická data (absolutní časové údaje).

#### 4. BARVENÍ

Vzorky jsem barvila podle upravené metody Wassersuga (1976). Tato metoda je založena na diferenciálním barvení kosti a chrupavky. Umožňuje pozorování obarveného skeletu

přes prosvětlené měkké tkáně, aniž by bylo nutné jejich odstranění. Zároveň zachovává přirozenou topografii kostí, včetně jejich artikulace.

Postup barvení odpovídá následujícímu schématu:

1. fixace – vzorky jsem fixovala v 96% ethanolu po dobu 5 až 14 dní;
2. eviscerace – ze vzorků jsem odstranila všechny vnitřní orgány a oči; pigment v kůži a pojivových tkáních, které brání viditelnosti a které je problematické odstranit během eviscerace, je vyplaven během macerace;
3. promývání – vzorky jsem promývala mírně tekoucí vodou po dobu 12 hod. a pak v deionizované vodě 2 hod.;
4. barvení chrupavky – odsála jsem přebytečnou vodu z povrchu vzorku a 2 až 3 dny jsem je ponechala v roztoku z 15 mg alciánové modři, 80 ml 96% ethanolu a 20 ml ledové kyseliny octové (každý den jsem roztok měnila za čerstvý);
5. vyplavování – 5 dní jsem vzorky ponechala v 10% ethanolu (roztok jsem měnila denně za čerstvý);
6. macerace – vzorky jsem macerovala 3 až 4 dny v 1% roztoku KOH; denně jsem roztok měnila za nový a pozorovala, zda se vzorky nerozpadají;
7. barvení kostí – vzorky jsem na 2 dny ponořila do 0,001% roztoku alizarinové červeně S v 1% KOH (roztok získal tmavě červenou barvu);
8. prosvětlování – vzorky jsem prosvětlovala ve stoupající glycerínové řadě (25%, 50%, 75%), v každém roztoku jsem je ponechala 24 hod.;
9. uchovávání – nakonec jsem vzorky převedla do 100% glycerínu a pro kvalitnější zachování vzorku v daném stavu jsem do každého přidala malé krystalky fenolu.

Délku trvání každého kroku postupu a koncentraci použitých roztoků jsem musela přizpůsobit druhu, trvání, způsobu uchování a velikosti vzorku. Zde uvedené doby odpovídají pro čerstvě fixované jedince o délce těla 5 – 10mm.

## 5. DOKUMENTACE

Obarvené vzorky jsem zdokumentovala digitální kamerou značky NIKON COOLPIX 950, který byl napojen přes binokulární mikroskop typu NIKON SMZ-U. Jednotlivé obrazové soubory jsem uchovávala na hard disku ve formátu JPG. Archivované fotografie jsem upravila pomocí programu Adobe Photoshop Limited 6.0.

**Příloha 1:**

Převodní tabulka jednotlivých ontogenetických stádií mezi dvěma systémy (Nieuwkoop a Faber, 1967; Gosner, 1960) podle práce Truebové a Hankena (1992)

Nieuwkoop a Faber (1956)	Gosner (1960)
46	26
47	27
48	-
49	28
50	-
51	29
52	30
53	31
-	32
-	33
54	34
55	35
-	36
-	37
56	38
57	39
-	40
58	-
59	-
60	41
61	-
62	42
63	43
64	44
65	45
66	46

## 4. Výsledky

V této práci jsem se zaměřila na podrobné studium vývoje presakrální části páteře a žeber u následujících druhů žab: *Bombina bombina*, *Bombina variegata*, † *Palaeobatrachus* sp., *Xenopus laevis*, *Pelobates fuscus* a *Rana dalmatina*. Sledovala jsem změny probíhající během ontogenetického vývoje v jednotlivých vývojových stádiích a tento trend jsem zaznamenala .

### 4.1. *Bombina variegata*

Páteř je tvořena 8 opisthocoelními presakrálními obratli a prochází následujícím vývojem.

#### Stádium 50 (28 – 29)

Objevují se chrupavčité základy presakrálních obratlů v podobě drobných párových tyčinkovitých, ventrálně rozšířených útvarů, které dorzolaterálně kryjí chordu. V tomto stádiu se ještě nevyskytují u všech jedinců. Pokud jsou přítomny, tak nejčastěji v počtu 5 párů. Jde o vyvíjející se neurální oblouky.

#### Stádium 51 (29)

Pokračuje vývoj obratlů. Základy neurálních oblouků se objevují v počtu 4 až 10 párů. Postupně dochází k jejich prodlužování. V některých případech je patrné stáčení dorzálních konců oblouků kaudálním směrem. Nejlépe vyvinuté jsou základy  $V_3$  až  $V_5$ .

#### Stádium 52 (30)

Ve většině případů je přítomno již nejméně 9 párů neurálních oblouků. Výjimečně se vytváří 10. pár. Dorzální konce oblouků se rozšiřují kaudálním směrem. Nejlépe zřetelná je tato tendence u základů  $V_2$  až  $V_5$ .

#### Stádium 53 (31)

Neurální oblouky obklopují chordu z celé boční strany. Většina z nich se na dorzálním konci stáčí kaudálním směrem. Nadále se rozšiřují na ventrálním konci a naznačují tak místa pozdějšího vzniku obratlových center. V ojedinělých případech se na  $V_3$  a  $V_4$  objevují základy budoucích příčných výběžků.

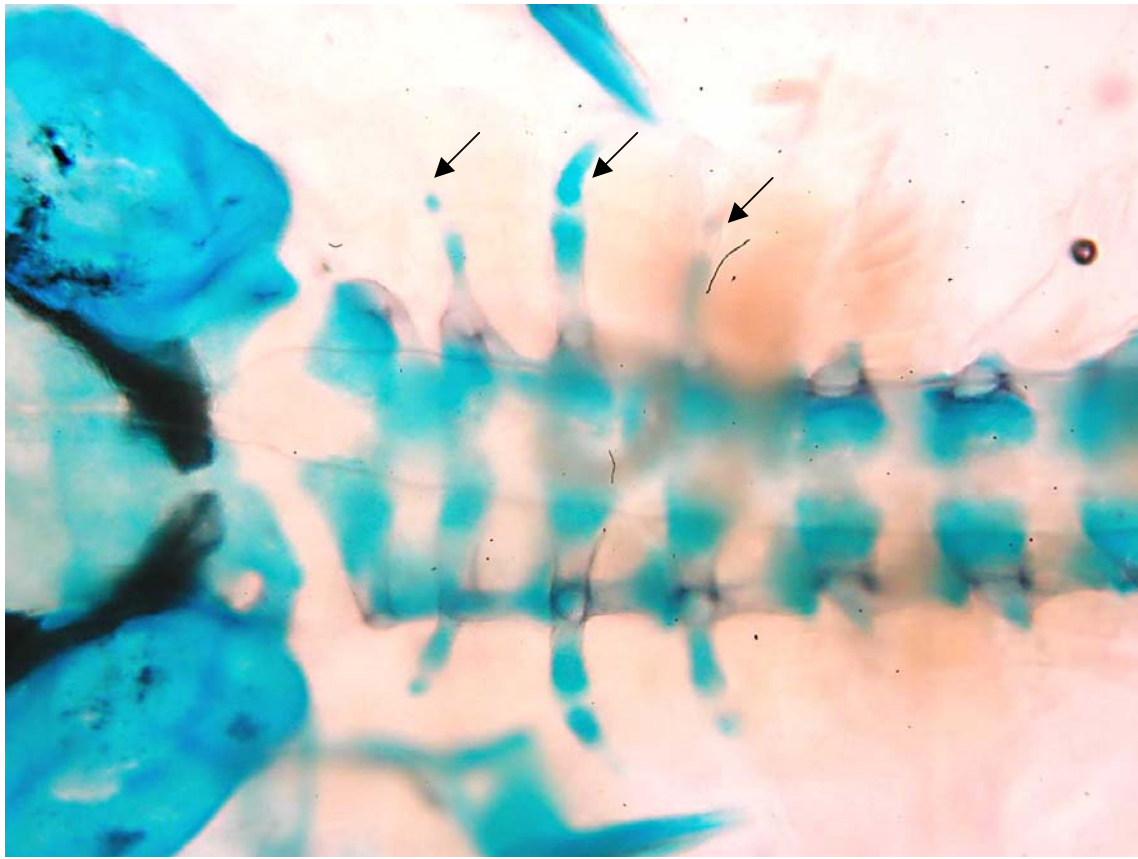
#### Stádium 54 (34)

U všech jedinců tohoto stádia jsou vytvořeny základy 10 obratlů. Dorzální konec oblouku se v některých případech začíná dotýkat základu následujícího obratle. U  $V_2$  až  $V_4$  jsou patrné

hrbolkovité náznaky příčných výběžků. Nejdále pokročil vývoj u základu prvního obratle, jehož neurální oblouky vytvářejí téměř celistvý prstenec.

#### Stádium 55 (35)

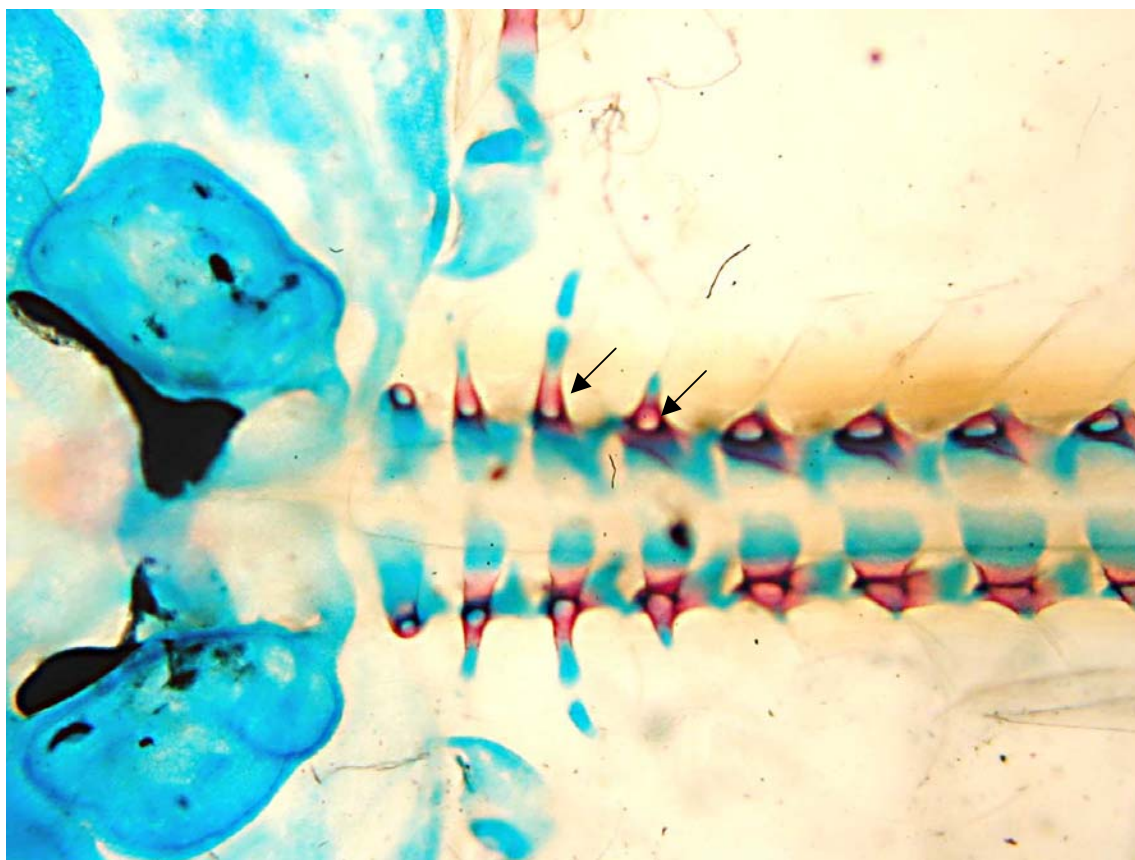
Vyvíjí se 10 párů obratlů s chrupavčitými příčnými výběžky. Na  $V_2$  až  $V_4$  mají tyčinkovitý tvar, na zbylých obratlech mají podobu hrbolků. U některých obratlů dochází k uzavírání obratlových center na ventrální straně páteře. V několika případech dochází k doteku kaudálně mířících dorzálních částí neurálních oblouků s následujícími obratli. Na dorzální straně páteře, v místě pozdějšího srůstu neurálních oblouků, se objevuje další výběžek, rostoucí mediálním směrem. Poprvé se objevují náznaky existence žebber na  $V_2$  až  $V_4$ . Nesrůstají však s odpovídajícími příčnými výběžky. Nejlépe patrný je rudiment žebra na třetím obratli (viz. **Obr. 1**).



Obr. 1: Chrupavčitá rudimentární žebra vyvíjející se na  $V_2$  až  $V_4$  (ventrální pohled) u druhu *Bombina variegata* ve stádiu 55 – 56 (35 – 38).

### Stádium 56 (38)

Obratlová centra 10 párů obratlů jsou celistvá. Dorzální strana páteřního kanálu zůstává dosud neuzavřená. Na většině obratlů jsou dobře vyvinuté příčné výběžky, na V<sub>9</sub> jsou viditelně větší a širší. Výběžky na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> jsou zachovány nejlépe. Příčné výběžky na V<sub>2</sub> jsou nejslabší a nejkratší, zatímco příčné výběžky V<sub>3</sub> jsou nejdelší a nejsilnější. Na jejich distální konce se připojují rudimenty žeber. Stále nedochází k jejich kompletnímu srůstu. Žebra zůstávají od příčných výběžků oddělena chrupavkou. Žebra na V<sub>2</sub> mají sférický tvar a spolu s odpovídajícími příčnými výběžky míří ventrokranálně. Žebra na V<sub>3</sub> jsou protáhlá a míří dorsokaudálně. Žebra na V<sub>4</sub> mají také sférický tvar a spolu s odpovídajícími příčnými výběžky míří ventrolaterálně. Poprvé se objevuje osifikace páteře v místě napojení příčných výběžků na neurální oblouky (viz. **Obr. 2**).



Obr. 2: Primární osifikace páteře v místě napojení příčných výběžků na neurální oblouky (dorzální pohled) u druhu *Bombina variegata* ve stádiu 56 – 57 (38 – 39).

### Stádium 57 (39)

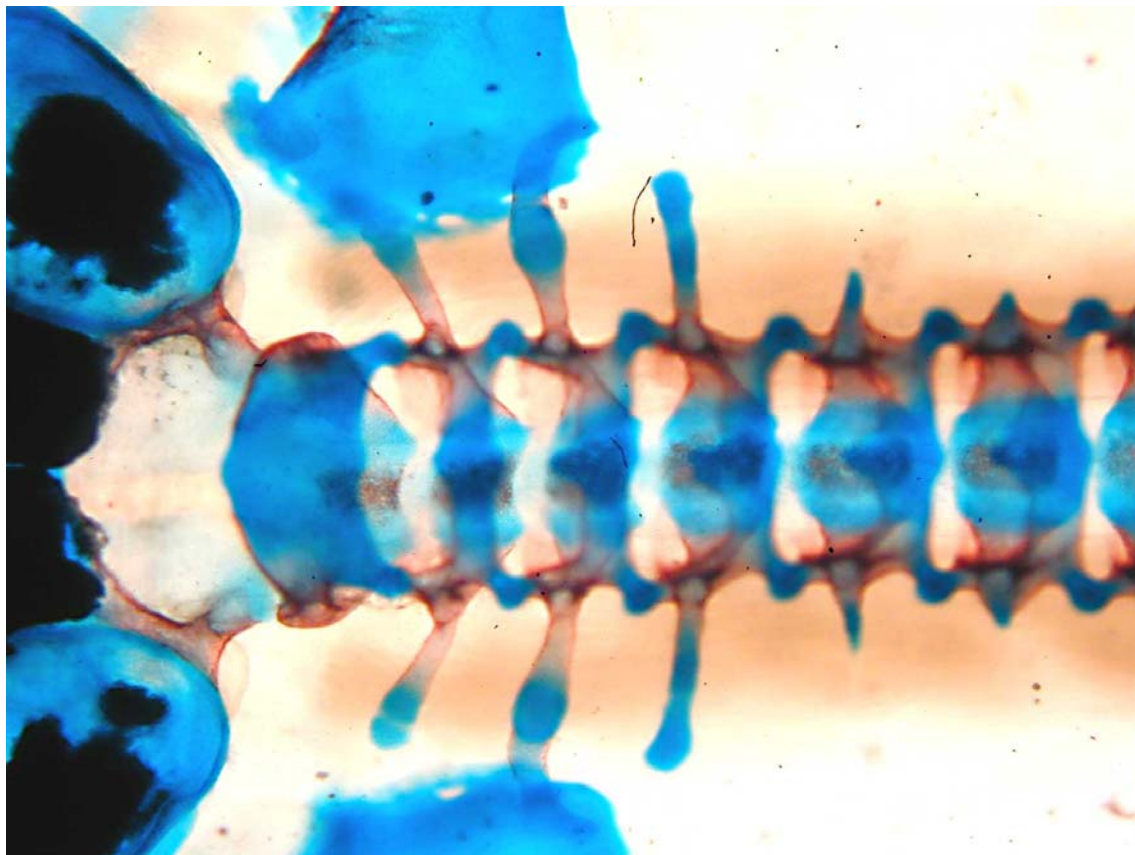
Všechny obratle jsou téměř spojeny do prstenců. Objevuje se i náznak 11. páru neurálních oblouků. Celkově se obratle stávají mohutnější a pokračuje i jejich osifikace v laterální části.



Osifikují i proximální části příčných výběžků (dobře patrné to je u V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub>). Rudiment žebra na V<sub>3</sub> se na distálním konci zakřivuje dorzálním směrem do tvaru písmene L.

#### Stádium 58 (40 – 41)

Obratle jsou téměř kompletně osifikované (viz. **Obr. 3**). Chrupavčité zůstávají pouze dorzomediální a ventromediální části prstenců, distální části příčných výběžků a rudimenty žeber. Nadále je patrná hranice srůstu příčných výběžků a žeber.



Obr. 3: Osifikace (červeně zbarveno) pokračující v rozsahu téměř celého obratlového prstence (dorzální pohled) u druhu *Bombina variegata* ve stádiu 58 (40 – 41).

#### Stádium 59 (40 – 41)

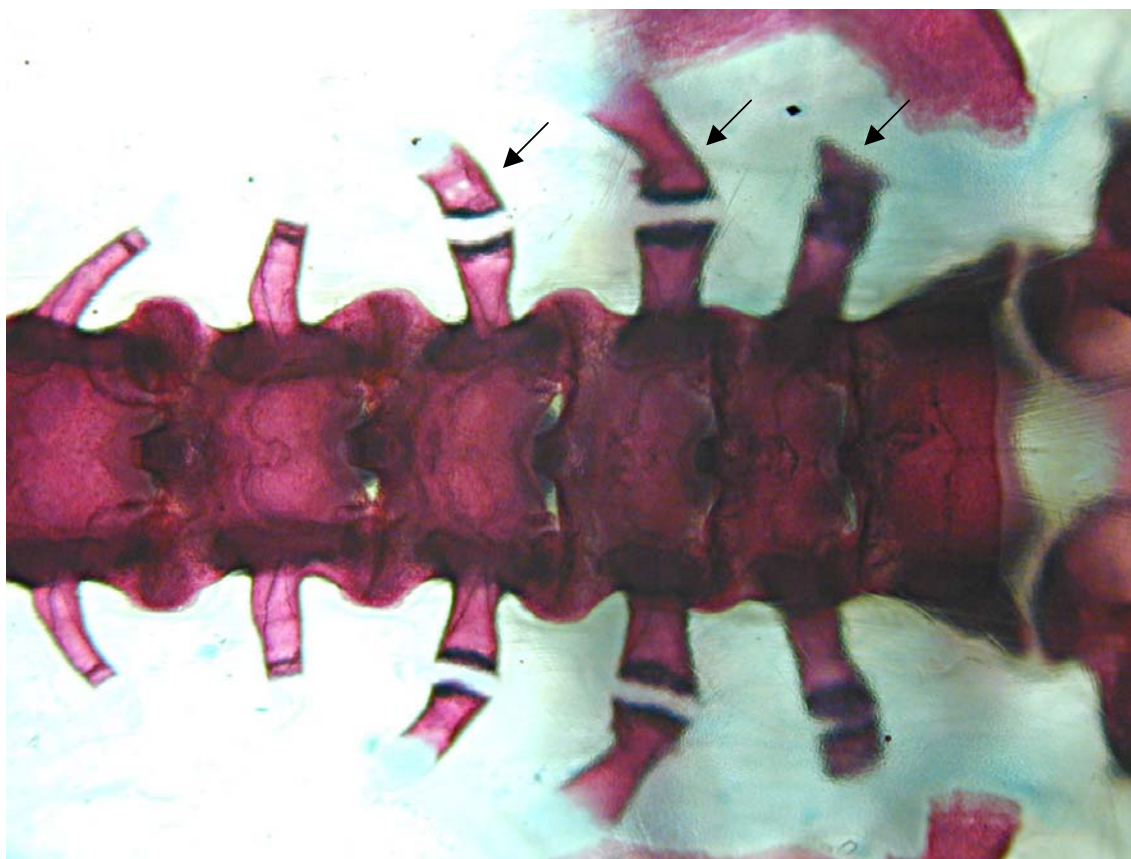
Oproti předchozím stádiím se liší přítomností chrupavčitého výběžku (*processus recurvatus*) na distální části rudimentu žebra, který odpovídá obratli V<sub>3</sub>. Výběžek směřuje dorzálně. Dále probíhá osifikace.

#### Stádium 60 – 61 (41 – 42)

V několika případech se objevuje shluk chrupavčitých buněk v distálním prodloužení příčného výběžku na obratli V<sub>5</sub>. Je možné, že se jedná o další rudiment žebra. Nedochází však ani ke kontaktu tohoto shluku s patřičným příčným výběžkem, ani ke srůstu.

#### Stádium 62 – 66 (42 – 46)

Nebyly zaznamenány žádné vývojové změny v oblasti presakrálních obratlů a rudimentů žeber oproti předchozím stádiím (viz. **Obr. 4**).



Obr 4: Plně osifikovaná páteř a rudimenty žeber (dorzální pohled) u druhu *Bombina variegata* ve stádiu dospělého.

### **4.2. *Bombina bombina***

Páteř je tvořena 8 opisthocoelními presakrálními obratli a prochází následujícím vývojem.

#### Stádium 50 (28 – 29)

Poprvé se objevují chrupavčité tyčinkovité základy neurálních oblouků presakrálních obratlů s rozšířenými ventrálními konci. Kryjí chordu dorzolaterálně.

### Stádium 51 (29)

Počet základů neurálních oblouků se zvyšuje. U většiny jedinců jsou patrné základy 9 obratlů. Nejlépe vyvinuty jsou u V<sub>2</sub> až V<sub>5</sub>.

### Stádium 52 (30)

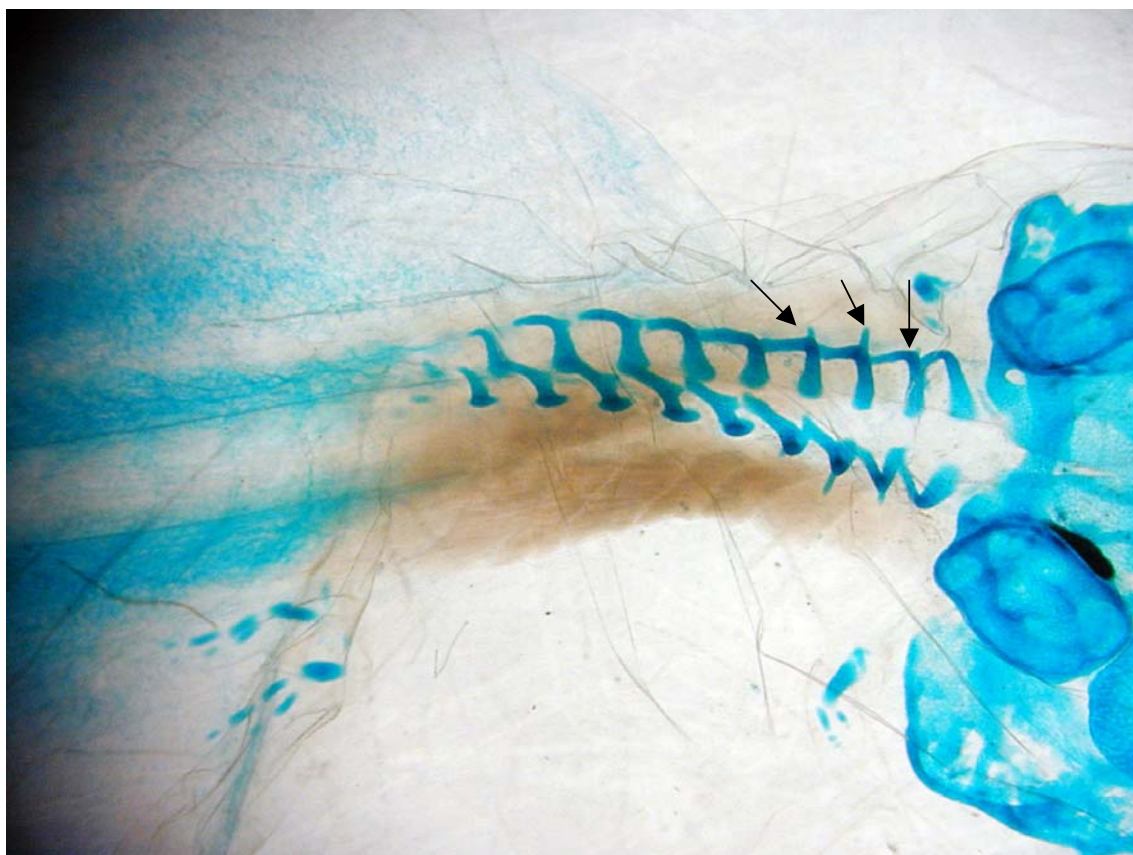
U všech jedinců se vyskytují základy 9 obratlů, v ojedinělých případech dokonce se základem 10. obratle. Dorzální konce většiny oblouků se stáčí kaudálním směrem.

### Stádium 53 (31)

Neurální oblouky se na ventrální straně nápadně rozšiřují. Na jejich dorzálním konci se začínají formovat prezygapofýzy a postzygapofýzy. V několika případech jsou na 2. až 5. oblouku hrbolkovité základy příčných výběžků.

### Stádium 54 (34)

Většina jedinců má vytvořeny základy 10 obratlů. Dorzální konce některých oblouků se začínají vidličnatě větvit. Příčné výběžky na 2. až 4. oblouku se prodlužují do tvaru tyčinek (viz. **Obr. 5**). Ostatní příčné výběžky na 5. až 7. oblouku zůstávají hrbolkovité. V několika případech se na ventrální straně chordy formují základy obratlových center.



Obr. 5: Chrupavčité tyčinkovité příčné výběžky na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> (boční pohled) u druhu *Bombina bombina* ve stádiu 54 (34).

### Stádium 55 (35)

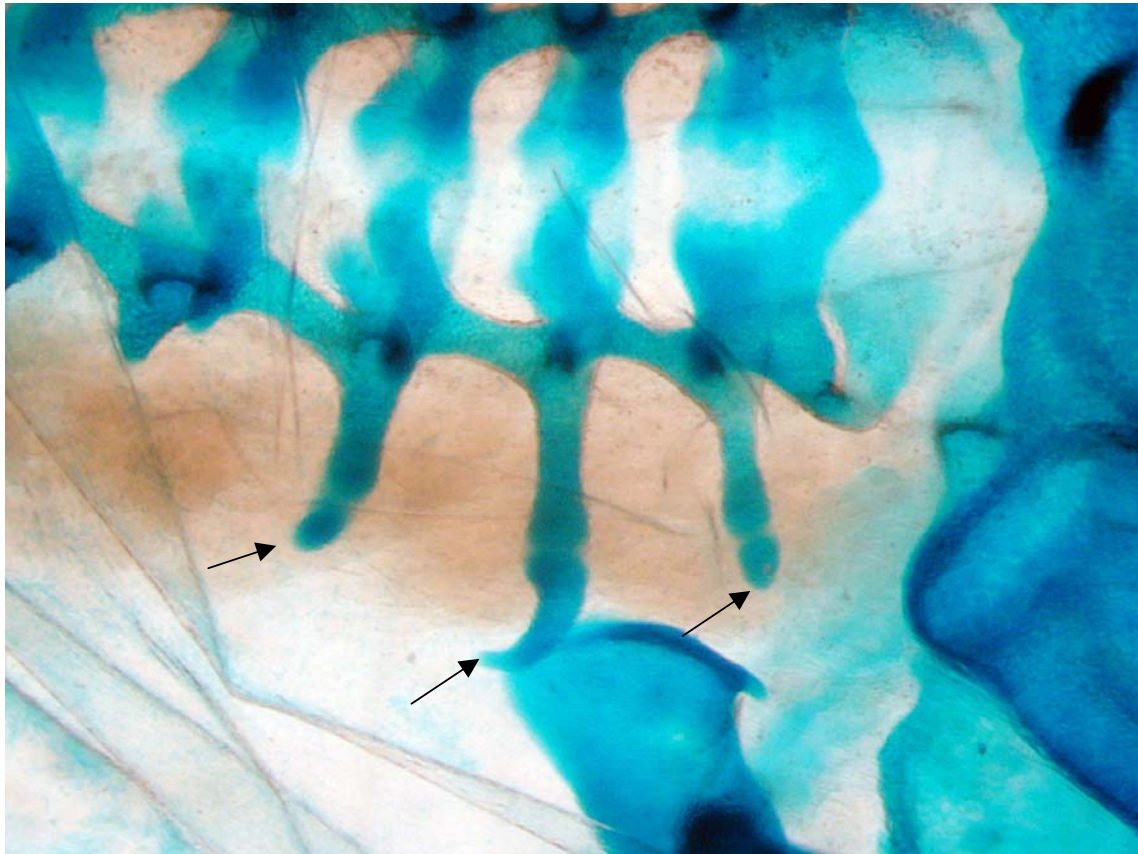
U všech jedinců je vytvořeno 10 základů obratlů. Dorzální části oblouků se dále prodlužují a směřují kaudálním směrem k následujícímu základu obratle. Růst pokračuje i v dorzomediální oblasti. U V<sub>1</sub> až V<sub>4</sub> jsou patrné náznaky obratlových center. Nejvíce je vyvinut základ prvního obratle, který v několika případech srůstá v dorzomediální části do tvaru prstence. Na V<sub>5</sub> až V<sub>9</sub> můžeme pozorovat zvětšující se hrbolkovité příčné výběžky. Na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> jsou příčné výběžky tyčinkovitého tvaru. Příčné výběžky na V<sub>2</sub> jsou nejslabší a nejkratší, směřují ventrolaterálně. Příčné výběžky na V<sub>3</sub> jsou nejsilnější a nejdelší, a stejně jako u příčných výběžků na V<sub>4</sub> jsou jejich distální konce rozšířeny a směřují ventrokaudálně. Poprvé jsou u některých jedinců na V<sub>2</sub> až V<sub>3</sub> zřetelné náznaky volných žeber. Mají převážně kulovitý nebo kapkovitý tvar. Dotýkají se distálních konců příčných výběžků, ale dosud nedochází k jejich vzájemnému srůstu.

### Stádium 56 (38)

Výjimečně se objevuje základ 11. obratle. Základy obratlů se začínají přetvářet do podoby prstenců, ale zatím pouze v náznacích. Do tvaru prstence je uzavřen V<sub>1</sub>. U V<sub>2</sub> až V<sub>6</sub> je možné pozorovat srůsty v dorzomediální oblasti. U většiny obratlů jsou založeny náznaky obratlových center. Na V<sub>1</sub> až V<sub>5</sub> probíhá ojedinele v laterální části oblouků osifikace. Na V<sub>5</sub> až V<sub>9</sub> jsou zachovány hrbolkovité příčné výběžky. Příčné výběžky na V<sub>9</sub> se postupně zvětšují oproti ostatním hrbolkovitým příčným výběžkům. Dochází k prodlužování tyčinkovitých příčných výběžků na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> (viz. **Obr. 6**). Na jejich distálních koncích jsou patrné tři páry chrupavčitých žeber (nesrůstají s příčnými výběžky). Tvar žeber je kulovitý (1. pár), zobcovitý, tzn. distální konec směřuje ventrálním směrem (2. pár), a oválný (3. pár). V několika případech je na 2. páru žeber chrupavčitý výběžek (*processus recurvatus*) směřující dorzálním směrem.

### Stádium 57 (39)

U většiny jedinců je vytvořen základ 12. obratle. Velká část obratlů je již přítomna ve tvaru prstenců. V dorzomediální části V<sub>5</sub> a V<sub>6</sub> se objevuje chrupavčitý výběžek mířící dorzálním směrem. Nadále se prodlužují příčné výběžky na V<sub>2</sub> až V<sub>5</sub>. Existující tři páry žeber se rovněž prodlužují, ale stále zůstávají odlišitelné od příčných výběžků. Osifikace pokračuje v laterální části obratlů a v proximální části příčných výběžků na V<sub>2</sub> a V<sub>3</sub>.



Obr. 6: Chrupavčitá rudimentární žebra na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> (dorzální pohled) u druhu *Bombina bombina* ve stádiu 56 (38).

#### Stádium 58 (40 – 41)

Žebra na V<sub>3</sub> se prodlužují do tvaru modifikovaného písmene L, tzn. že v jeho proximální části je dobře patrný chrupavčitý výběžek (*processus recurvatus*) mířící dorzálním směrem. Chrupavčité výběžky v dorzální mediální části obratlů jsou viditelné u V<sub>4</sub> až V<sub>8</sub>. Osifikace značně pokročila. Chrupavčité zůstávají pouze následující oblasti:

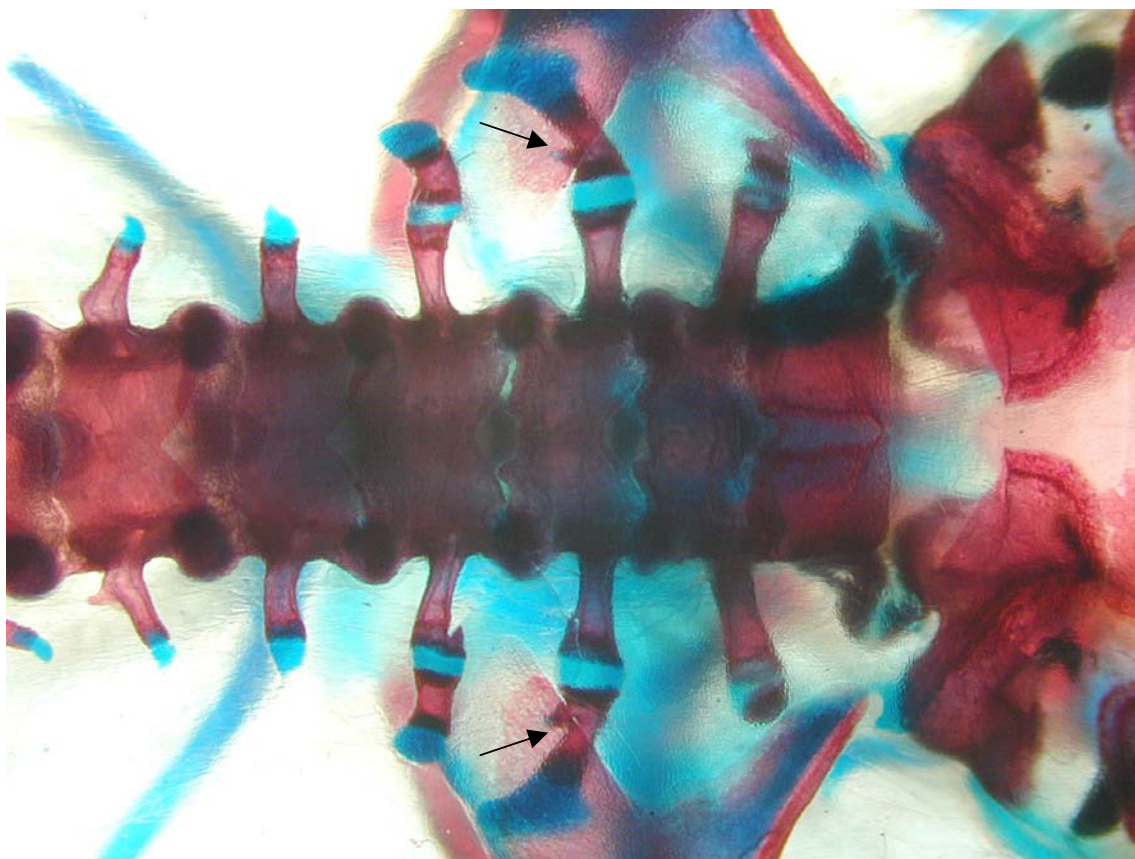
- ⇒ zčásti 10. obratel, celý 11. a 12. obratel;
- ⇒ dorzomediální části prstenců;
- ⇒ báze neurálních oblouků;
- ⇒ prezygapofýzy a postzygapofýzy;
- ⇒ příčné výběžky na V<sub>6</sub> až V<sub>9</sub>;
- ⇒ distální část příčných výběžků na V<sub>2</sub> až V<sub>5</sub>;
- ⇒ žebra na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> s výjimkou mediální části 2. páru žeber

Stádium 59 – 61 (40 – 42)

Osifikace pokračuje v oblasti proximálních částí hrbolkovitých příčných výběžků na V<sub>5</sub> až V<sub>8</sub>. Dochází k těsnějšímu spojení mezi žebry a příslušnými příčnými výběžky, ale stále nejde o nerozlišitelný srůst.

Stádium 62 – 63 (42 – 43)

V dorzomediální části obratlových prstenců se postupně snižuje poměr chrupavky vůči kosti.



Obr. 7: Částečně osifikovaná žebra s dobře patrným výběžkem zvaným *processus recurvatus* (označený šipkou) u druhu *Bombina bombina* ve stádiu dospělce.

Stádium 64 – 66 (44 – 46)

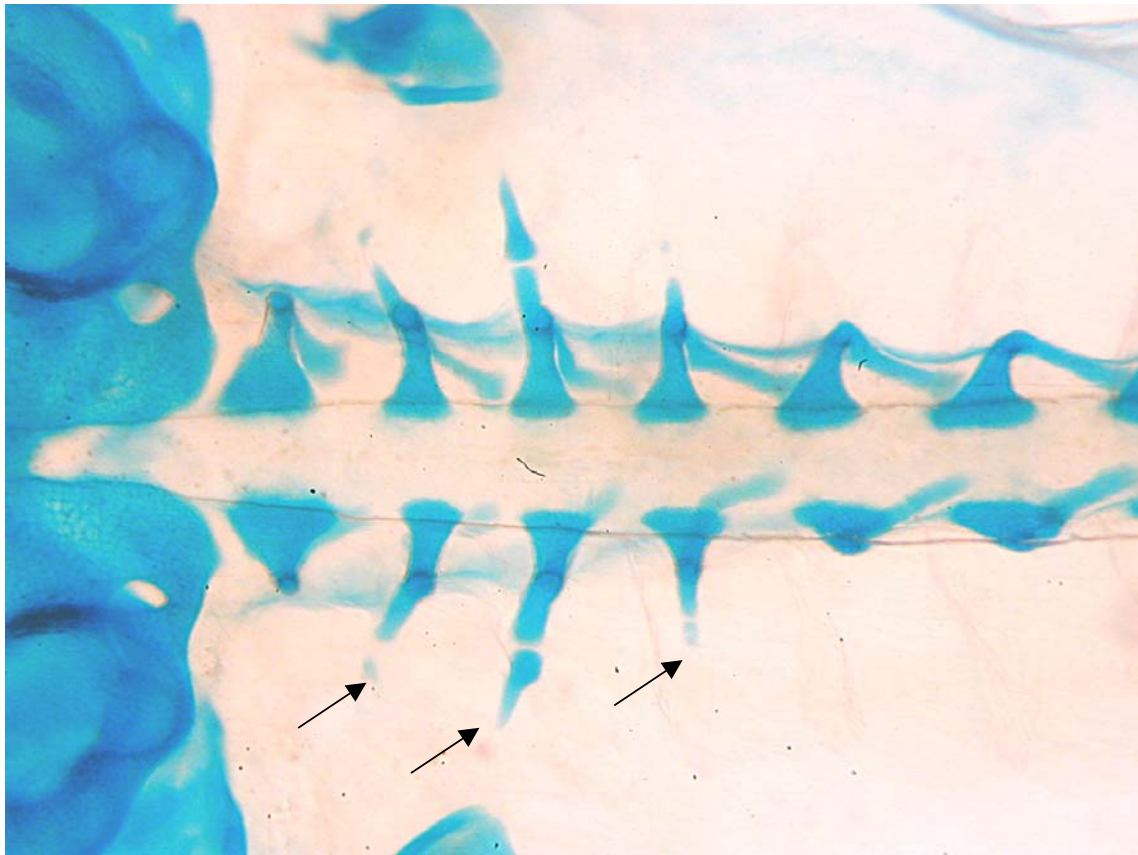
V několika případech je na obou stranách čtvrtého obratle patrný náznak srůstu příčných výběžků s příslušným žebrem. Ostatní žebra zůstávají od příčných výběžků nadále oddělená chrupavkou (viz. **Obr. 7**).

### 4.3. *Discoglossus pictus*

Páteř dospělé je tvořena 8 opisthocoelními presakrálními obratli a prochází následujícím vývojem.

#### Stádium 52 (30)

V tomto stádiu je vytvořeno 11 párů chrupavčitých neurálních oblouků, které mají tendenci se spojovat v dorzomediální části páteře. Příčné vývěžky se jeví jako laterální výběžky chrupavky od neurálních oblouků.



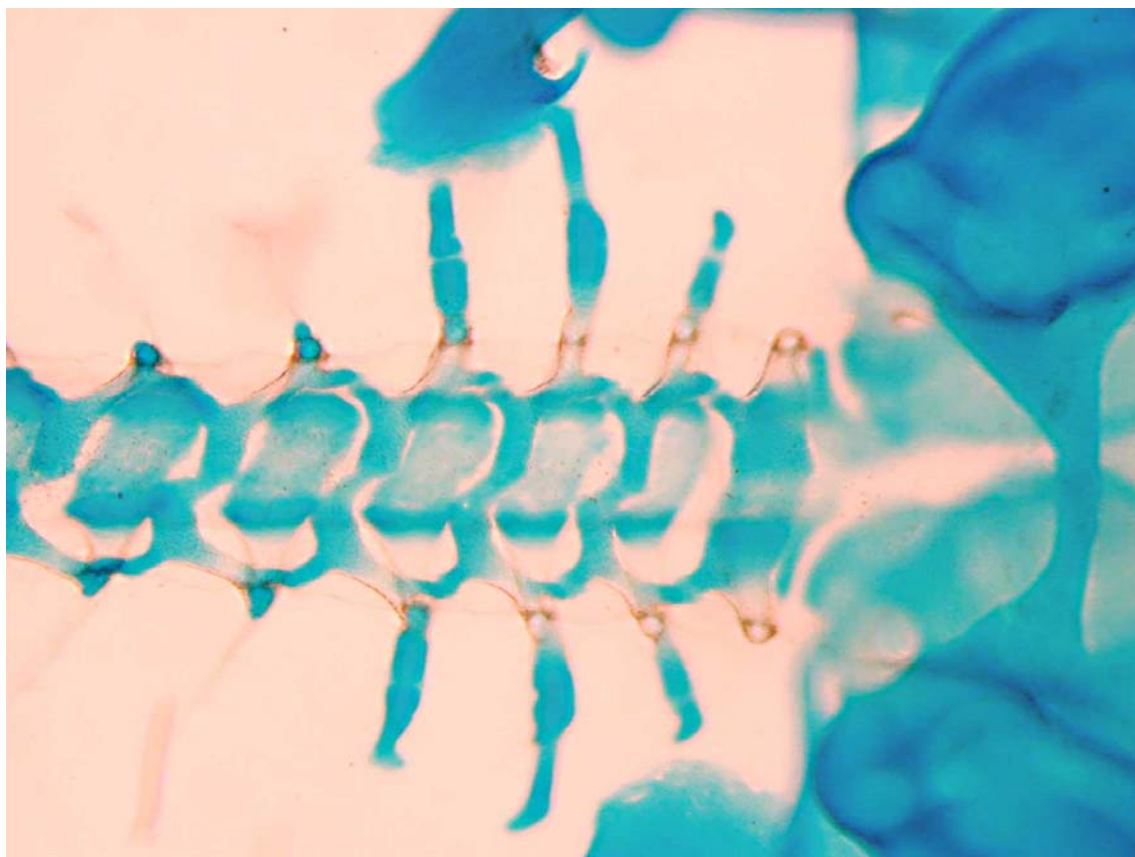
Obr. 8: Chrupavčitá rudimentární žebra na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> (dorzální pohled) u druhu *Discoglossus pictus* ve stádiu 54 (34).

#### Stádium 54 (34)

Na distálních koncích příčných výběžků se oddělují shluky chrupavčitých buněk. Jedná se o základy rudimentárních žebér, které se jako nezávislé elementy vyskytují v pozdějších stádiích na V<sub>2</sub> a V<sub>4</sub> (viz. **Obr. 8**).

### Stádium 55 – 56 (36)

Neurální oblouky obratlů a na ně nasedající příčné výběžky podléhají osifikaci v proximodistálním směru (viz. **Obr. 9**).



Obr. 9: Primární osifikace páteře (červeně zbarveno) v místě napojení příčných výběžků na neurální oblouky (dorzální pohled) u druhu *Discoglossus pictus* ve stádiu 56 (38).

### Stádium 57 – 58 (39 - 41)

Žebra se distálně prodlužují a rozšiřují. Postupně dochází k jejich srůstu s částečně osifikovanými příčnými výběžky na  $V_2$  a  $V_4$ . Žebra na  $V_3$  jsou nejdelší. Z jejich zadního okraje vybíhá dorzálním směrem chrupavčitý výběžek *processus recurvatus* (viz. **Obr. 10**). Žebra osifikují stejným způsobem jako je tomu u enchondrální osifikace dlouhých kostí. Osifikační proces začíná u žebra korespondujícího s  $V_3$ , pokračuje u  $V_4$  a končí u  $V_2$ . Distální konce žeber se postupně dorzoventrálně zplošťují.





Obr. 10: Chrupavčitý výběžek zvaný *processus recurvatus* je dobře patrný na druhém páru žeber na  $V_3$  (dorzální pohled) u druhu *Discoglossus pictus* ve st. 57 – 58 (39 – 41).

#### 4.4. *Palaeobatrachus* sp.

Páteř je složena z 9 procoelních obratlů. První dva obratle spolu vždy splývají. Někdy dochází ke splývání  $V_7$ ,  $V_8$  a  $V_9$  v tzv. *synsacrum*. Příčné výběžky těchto obratlů rovněž velmi často splývají. Během ontogeneze se vyvíjí pět párů volných žeber (viz. **Obr. 11**), ale většina v dospělosti splývá s příčnými výběžky na  $V_2$  až  $V_6$  (viz. **Obr. 12**). Žebra osifikují dříve než zadní část páteře a končetiny, ale ve stejnou dobu jako zadní část otických pouzder. Zadní končetiny se zakládají až ve stádiu, kdy je vytvořeno všech pět párů žeber. Některé exempláře mají plný počet žeber a typický počet obratlů, ale přitom neúplně vyvinuté zadní končetiny. Jiné exempláře mají vyvinuté zadní končetiny včetně ilii, ale pouze neúplný počet žeber a obratlů. Tento znak tedy bohužel nelze brát za směrodatný. Na základě těchto zjištění a dále uvedeného systému podle Špinara (1972) lze snáze určit jednotlivá ontogenetická stádia.



Obr. 11: Na pravé straně fotografie jsou dobře patrné tři páry volných žebber (označené šípkami) u rodu *Palaeobatrachus*. Jedná se o stádium 1 (pulec) podle Špinara (1972).

První dva srostlé obratle nesou příčné výběžky, které splývají s nejkratšími žebry. Příčné výběžky  $V_3$  jsou nejdelší a nejtlustší a míří ventrolaterálně. Jejich distální konce jsou příkře seříznuty a splývají se žebry. Tato žebra jsou distálně rozšířená a míří dorzolaterálně. V místě napojení na příčné výběžky nesou *processus recurvatus*. Příčné výběžky na  $V_4$  jsou stejně dlouhé nebo poněkud delší než příčné výběžky  $V_3$ , ale zároveň jsou značně užší. Hranice splývání příčných výběžků a žebber jsou hůře odlišitelné. Délka příčných výběžků obratle  $V_5$  je stejná nebo delší jak délka příčných výběžků u předchozího obratle. Míří ventrolaterálně a jsou užší než žebra, která s příčnými výběžky splývají a směřují kaudálně. Příčné výběžky  $V_6$  jsou kratší nebo stejně dlouhé jako příčné výběžky obratle  $V_5$ . Míří nepatrně ventrolaterálně. Distální konec je oblý a rozšířený. Míří laterálně nebo dorzolaterálně. Distální části příčných výběžků u  $V_4$ ,  $V_5$  a  $V_6$  se často navzájem dotýkají (obr. 18, str. 63 ex Špinar, 1972).



Obr. 12: Na obou stranách plně osifikované páteře jsou dobře vidět čtyři páry volných žeber (označené šipkami) u rodu *Palaeobatrachus*. Jedná se o stádium 3 (pulec) podle Špinara (1972).

#### **4.5. *Xenopus laevis***

Páteř je složena z 8 opisthocoelních presakrálních obratlů a prochází následujícím vývojem.

##### Stádium 48 – 51 (27 – 29)

Jako první se začínají formovat neurální oblouky v podobě drobných párových tyčinkovitých útvarů na V<sub>1</sub> až V<sub>7</sub>.

##### Stádium 52 (30)

U většiny jedinců jsou patrné základy 11 párů chrupavčitých neurálních oblouků, které dorzolaterálně kryjí chordu. Poprvé se objevují tyčinkovitá chrupavčitá žebra. Formují se jako kondenzovaná pojivová tkáň v myoseptech naproti 2., 3. a 4. neurálnímu oblouku, dřív než odpovídající příčné výběžky. Jejich chondrifikace však pokračuje pomalu.

### Stádium 53 – 54 (31 – 34)

Většina jedinců má vytvořeny základy 12 obratlů. Začínají se formovat první chrupavčitá obratlová centra. Objevují se náznaky prezygapofýz a postzygapofýz.



Obr. 13: Na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> jsou dobře patrná plně vyvinutá chrupavčitá žebra (dorzální pohled) u druhu *Xenopus laevis* ve stádiu 59 (40 – 41).

### Stádium 55 (35)

U několika jedinců začíná probíhat osifikace laterálních částí prvních dvou neurálních oblouků. Je možné identifikovat chrupavčité základy tyčinkovitých příčných výběžků na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> a hrbolkovité příčné výběžky na V<sub>5</sub> až V<sub>7</sub>.

### Stádium 56 (38)

Osifikace postupně zahrnuje větší část neurálních oblouků a některá obratlová centra.

### Stádium 57 (39)

První dva páry žebber jsou chrupavčité a jsou napojeny hustou pojivovou tkání na příčné výběžky V<sub>2</sub> a V<sub>3</sub>. Druhý pár je delší než první a dosahuje laterálně až k supraskapule. V tomto stádiu je u třetího páru patrná začínající osifikace. Vývoj a osifikace žebber na V<sub>2</sub> a V<sub>4</sub>

jsou poněkud opožděny oproti vývoji prvního páru žeber. Osifikace pokračuje dále v oblasti neurálních oblouků a obratlových center.



Obr. 14: Žebra na  $V_2$  až  $V_4$  plně osifikují (červeně zbarveno) s výjimkou distálních konců (dorzální pohled) u druhu *Xenopus laevis* ve stádiu 63 (43).

#### Stádium 58 – 59 (40 – 41)

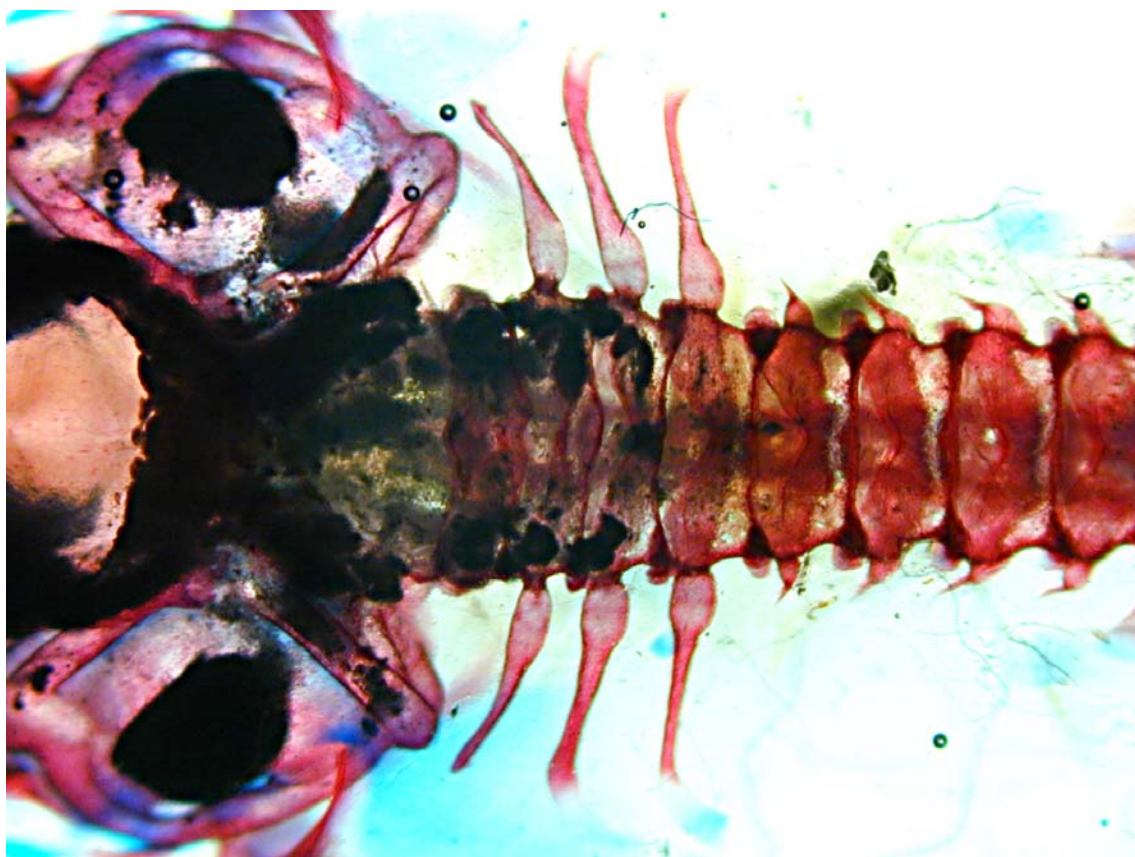
Spojení prvních dvou párů žeber na  $V_2$  a  $V_4$  s příčnými výběžky je prostřednictvím primitivní chrupavky. Chrupavčitý třetí pár žeber (s výjimkou středové části) je stále spojen s příčnými výběžky  $V_4$  pouze pojivovou tkání. Žebra jsou dlouhá a tenká (viz. **Obr. 13**). Ve středové části u všech třech párů žeber se začíná projevovat osifikace. První pár směřuje ventrokranálně, uprostřed je zúžený a jeho distální konec je rozšířený a zaoblený. Druhý pár je nejdelší a nejtlustší. Míří ventrolaterálně. Jeho distální konec je zašpičatělý a někdy může být od zbytku žebra oddělen. Třetí pár míří ventrokaudálně. Jeho distální konec je stejně jako u prvního páru rozšířený a zaoblený. V několika případech se distální konce prvního páru žeber stáčely k osifikovaným kondylům lebky (mohlo to však být způsobeno pouze chybnou fixací zkoumaného materiálu).

#### Stádium 60 – 63 (41 – 43)

Osifikace obratlů značně pokročila. Žebra na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> plně osifikují (viz. **Obr. 14**). Tkáň spojující první dva páry žebor s odpovídajícími příčnými výběžky se začíná měnit na chrupavku a napojení třetího páru žebor se mění na primitivní chrupavku. Postupně se rovněž stává chrupavčitém. Na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> jsou plně vyvinuté chrupavčité příčné výběžky už ve stádiu 61 (41 - 42), zatímco na V<sub>5</sub> až V<sub>8</sub> až ve stádiu 63 (43).

#### Stádium 64 (44)

Na všech obratlích probíhá osifikace příčných výběžků. Žebra se na svém distálním konci ventrolaterálně ohýbají. Žebra začínají splývat s patričnými příčnými výběžky.



Obr. 15: Dokončuje se osifikace páteře a splývání žebor s odpovídajícími příčnými výběžky na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> u druhu *Xenopus laevis* ve stádiu 66 (46).

#### Stádium 65 – 66 (45 – 46)

Žebra na V<sub>3</sub> a V<sub>4</sub> jsou o 30% delší než žebra na V<sub>2</sub>. Měsíc po metamorfóze se distálně prodlužují, až jsou dvakrát delší než první pár. První pár nenese distální chrupavku. Postupně

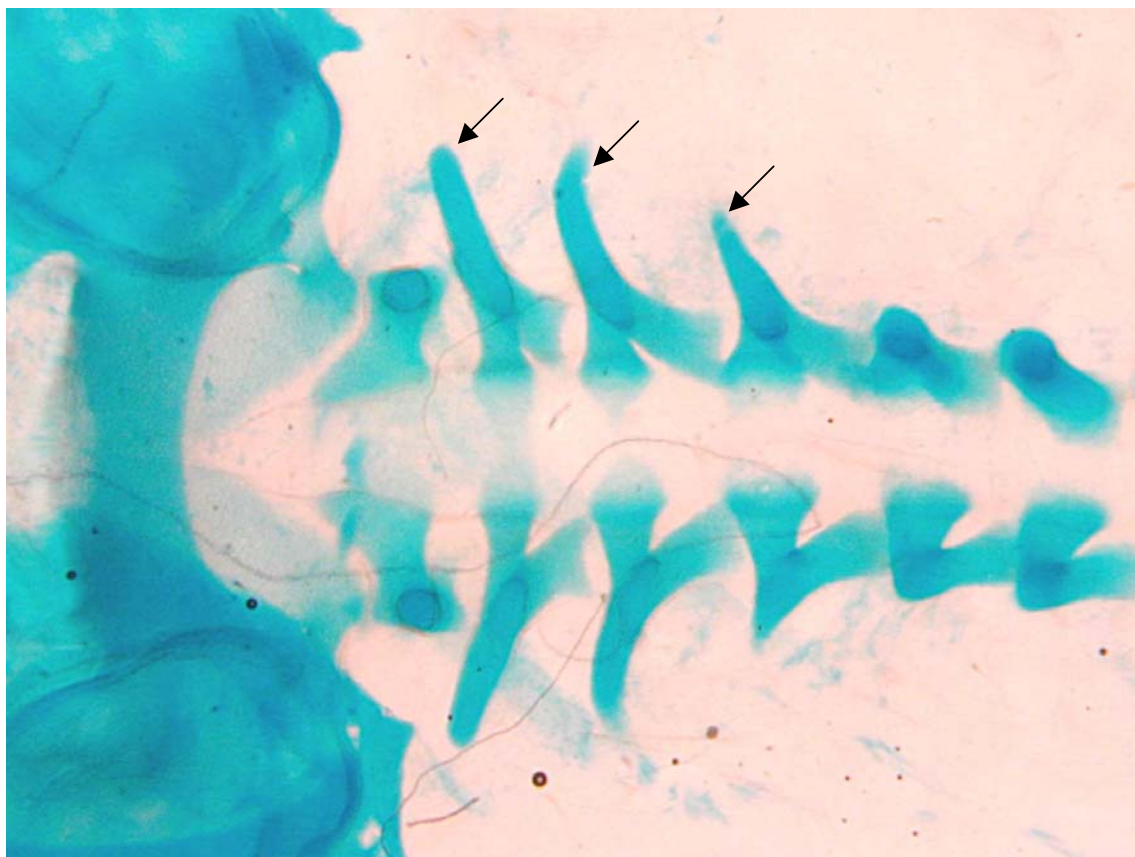
se dokončuje splývání žeber s odpovídajícími příčnými výběžky (viz. **Obr. 15**). Osifikují střední části žeber, přičemž proximální a distální konce zůstávají chrupavčité.

#### **4.6. *Pelobates fuscus***

Páteř je složena z 8 procoelních presakrálních obratlů. Prochází následujícím vývojem.

##### Stádium 48 – 49 (27 – 28)

V několika případech se poprvé objevuje 6 párů chrupavčitých neurálních oblouků, které laterálně kryjí chordu.



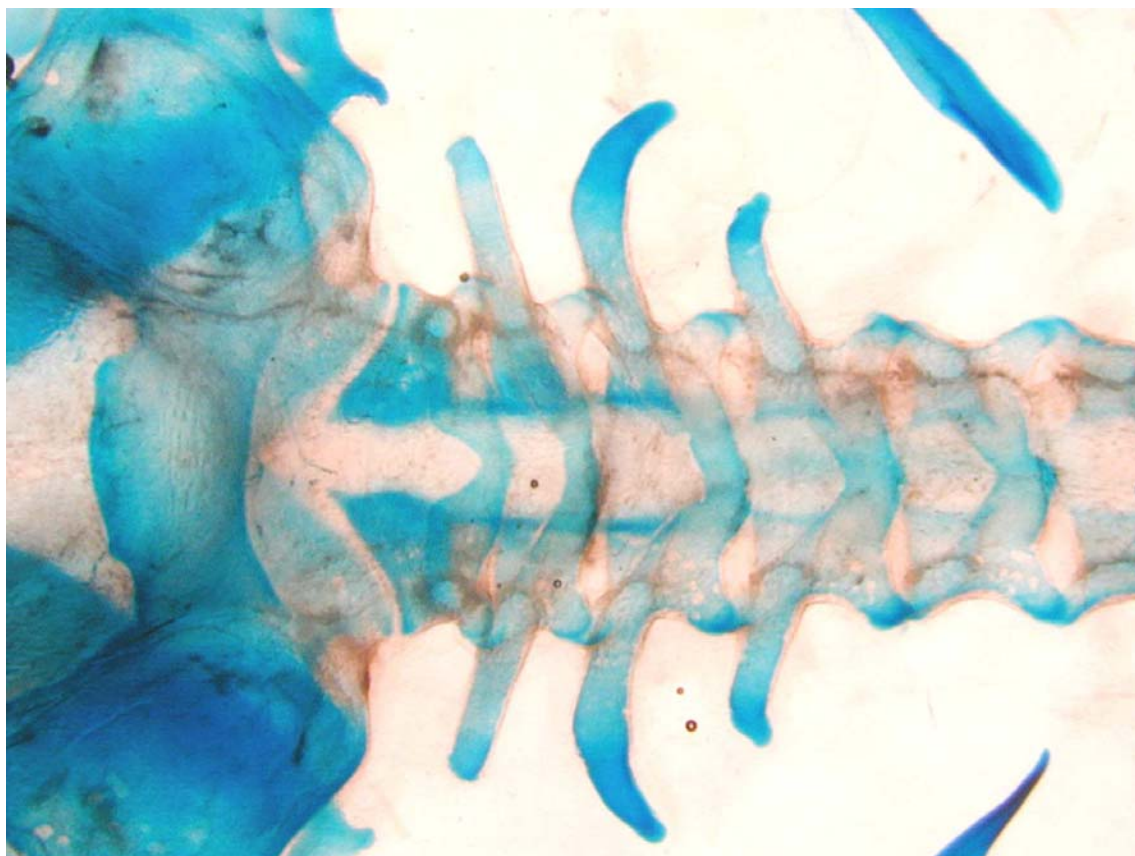
Obr. 16: Na  $V_2$  až  $V_4$  se objevují chrupavčité tyčinkovité příčné výběžky (dorzální pohled) u druhu *Pelobates fuscus* ve stádiu 52 (30).

##### Stádium 50 – 51 (28 – 29)

U většiny jedinců je přítomno 9 párů chrupavčitých neurálních oblouků, jejichž dorzální konce se stáčeji kaudálním směrem.

### Stádium 52 (30)

V několika případech se objevuje i 10. pár chrupavčitých neurálních oblouků. Oblouky kryjí chordu dorzolaterálně. Na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> se objevují tyčinkovité příčné výběžky (příčné výběžky na V<sub>3</sub> jsou nejdelší – viz. **Obr. 16**), zatímco na V<sub>5</sub> až V<sub>8</sub> jsou příčné výběžky hrbovkovité. Všechny příčné výběžky míří ventrokraniálně.



Obr. 17: Pokračující osifikace (světlejší části) zasahuje i na proximální části příčných výběžků u V<sub>7</sub> až V<sub>4</sub> (dorzální pohled) u druhu *Pelobates fuscus* ve stádiu 56 (38).

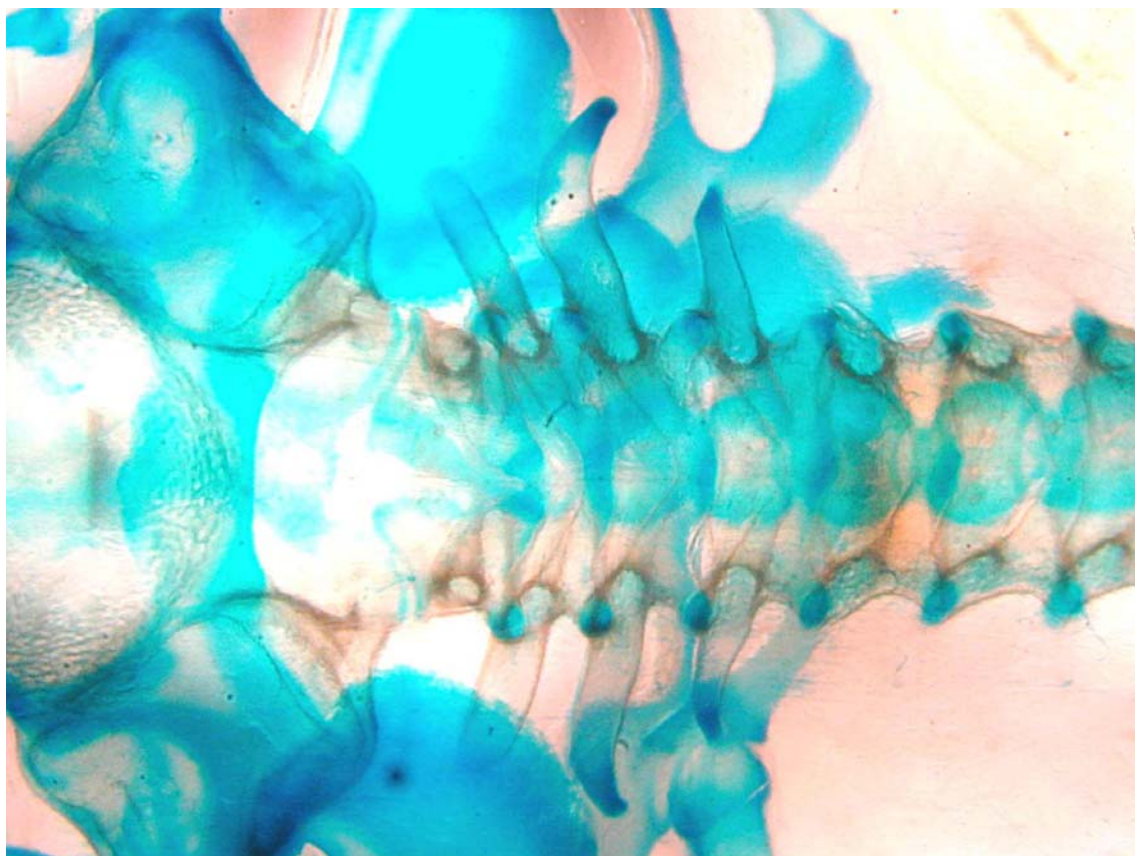
### Stádium 53 (31)

Deset párů chrupavčitých neurálních oblouků se v dorzomediální části postupně začíná uzavírat v kranio-kaudálním směru. V laterální části oblouků jsou patrné prezygapofýzy a postzygapofýzy. Zatím však nedochází ke kontaktu sousedních obratlů. Na ventrální straně páteře se formují chrupavčitá obratlová centra. Postupně se na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> prodlužují tyčinkovité chrupavčité příčné výběžky. Příčné výběžky na V<sub>3</sub> jsou nejdelší a nejtlustší. Jejich distální konce se v několika případech stáčí kaudálním směrem. Distální konce příčných výběžků na V<sub>4</sub> jsou jako jediné zašpičatělé.



#### Stádium 54 – 55 (34 – 35)

U většiny jedinců je vyvinuto 12 párů chrupavčitých neurálních oblouků, které se uzavírají do prstenců kranio-kaudálním směrem. V několika případech jsem pozorovala náznaky švů na příčných výběžcích V<sub>2</sub>. Mohlo by jít o místo srůstu rudimentů žeber a příčných výběžků. V jednom případě začínají neurální oblouky osifikovat z laterální strany.



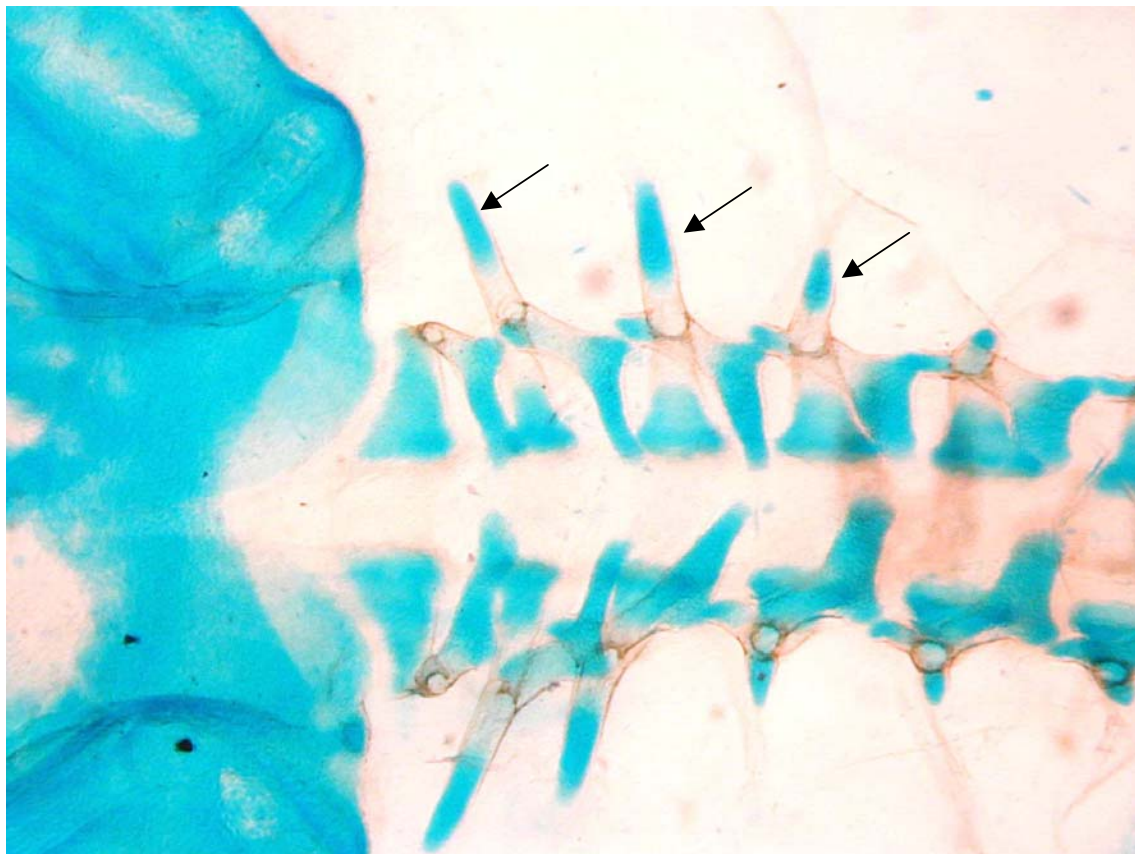
Obr. 18: Páteř je plně osifikovaná (světlejší části) včetně příčných výběžků na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> s výjimkou jejich distálních konců (dorzální pohled) u druhu *Pelobates fuscus* ve stádiu 65 (45).

#### Stádium 56 – 58 (38 - 41)

Postupně osifikuje celá páteř (viz. **Obr. 17**). Chrupavčité zůstávají pouze báze neurálních oblouků, dorzomediální část páteře, prezygapofýzy a postzygapofýzy, distální konce příčných výběžků (ojediněle osifikují příčné výběžky na V<sub>2</sub> celé). Na příčných výběžcích u V<sub>3</sub> je patrný chrupavčitý výběžek mířící dorzálním směrem (připomíná *processus recurvatus* na rudimentech žeber).

#### Stádium 59 – 66 (40 – 46)

Osifikace nadále pokračuje (viz. **Obr. 18**). Stále se prodlužují příčné výběžky na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub>. Příčné výběžky na V<sub>2</sub> mají tyčinkovitý tvar. Jejich šířka je po celé délce stejná. Míří ventrokranálně. Většinou celé osifikují. Příčné výběžky na V<sub>3</sub> jsou nejdelší a nejtlustší, obloukovitě zahnuté kaudálním směrem. Jejich distální konce míří dorzálně. Osifikují v proximální části. Příčné výběžky na V<sub>4</sub> jsou nejkratší a míří kraniálně. Jejich distální konce jsou zašpičatělé a míří dorzokaudálně. Osifikují také jen v proximální části.



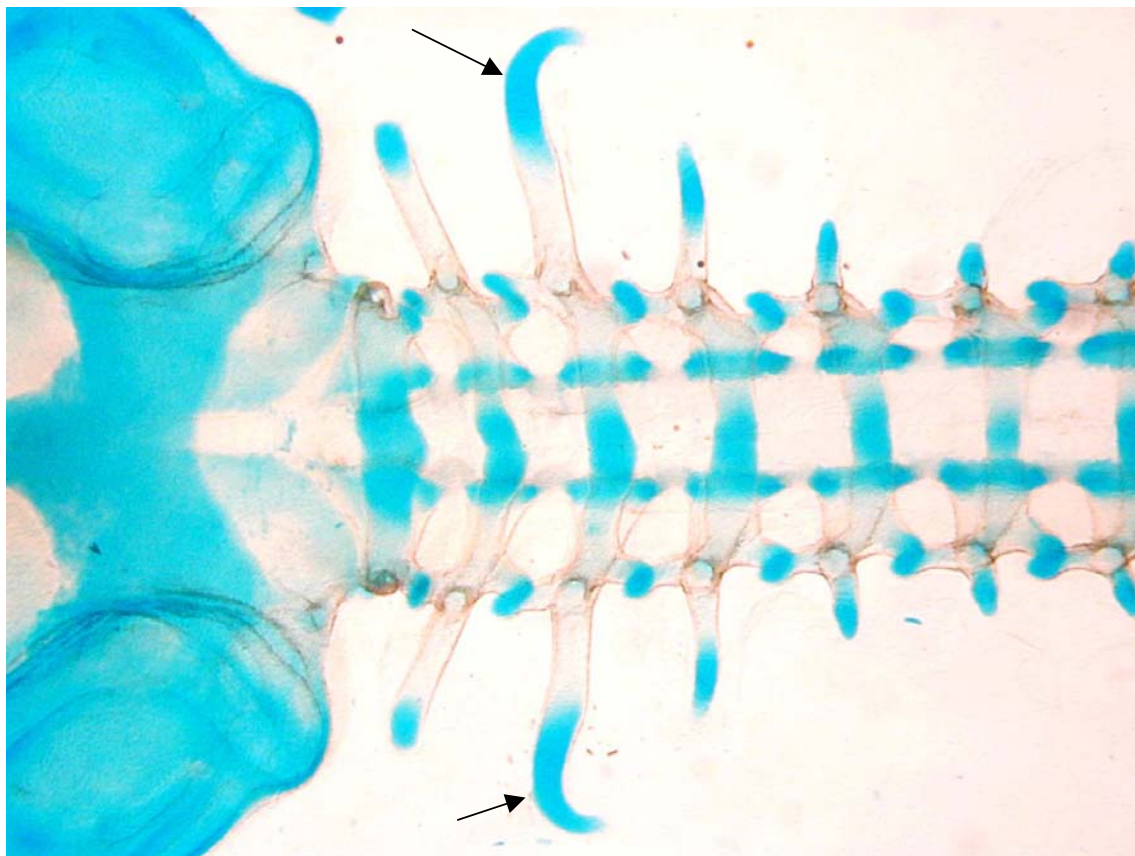
Obr. 19: Dochází k primární osifikaci v místě napojení příčných výběžků na neurální oblouky. Na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> jsou dobře patrné chrupavčité tyčinkovité příčné výběžky (dorzální pohled) u druhu *Rana dalmatina* ve stádiu 55 (35).

#### **4.7. *Rana dalmatina***

Páteř je tvořena 8 procoelními presakrálními obratli. Vývoj páteře probíhá podle následujícího schématu.

### Stádium 50 – 51 (28 – 29)

Objevují se základy obratlů v podobě 8 – 9 párů chrupavčitých neurálních oblouků. Kryjí chordu laterálně. V několika případech se jejich dorzální konce začínají stáčet kaudálním směrem.



Obr. 20: Pokračující osifikace zasahuje i příčné výběžky. Distální konec příčného výběžku na V<sub>3</sub> má tvar písmene L, jako je tomu u rodu *Bombina* (Discoglossidae). Dorzální pohled na druh *Rana dalmatina* ve stádiu 62 (42).

### Stádium 52 – 54 (30 – 34)

U všech jedinců je vytvořeno 9 párů chrupavčitých neurálních oblouků, u některých je vytvořen i desátý oblouk. Na dorzální straně oblouků se vyvíjejí prezygapofýzy a postzygapofýzy. Na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> jsou patrné hrbolkovité chrupavčité příčné výběžky. Postupně se jejich distální konce prodlužují. Ojedinele se začínají uzavírat oblouky v dorzomediální rovině kranio-kaudálním směrem.

### Stádium 55 (35)

Deset párů chrupavčitých neurálních oblouků se postupně v kranio-kaudálním směru dorzomediálně uzavírá. U většiny obratlů jsou vytvořena obratlová centra. Všechny obratle (s výjimkou prvního) mají vyvinuty chrupavčité příčné výběžky. Jejich délka se kaudálním směrem zmenšuje. Distálním směrem se zužují. Příčné výběžky na  $V_2$  a  $V_3$  míří ventrokranálně. Příčné výběžky na  $V_3$  jsou širší než příčné výběžky na  $V_2$ . Příčné výběžky na  $V_4$  míří ventrokaudálně. Příčné výběžky na zbylých obratlech směřují kaudálně. Jejich délka je přibližně stejná. Objevují se náznaky primární osifikace (viz. **Obr. 19**). Osifikují laterální části neurálních oblouků, část obratlových center s výjimkou vetromediální části, proximální části příčných výběžků na  $V_2$  až  $V_4$ .

### Stádium 56 – 57 (38 – 39)

Většina neurálních oblouků je uzavřena do prstenců, přičemž dorzomediální část zůstává chrupavčitá (stejně jako prezygapofýzy a postzygapofýzy, báze oblouků, distální konce příčných výběžků a v podstatě celé  $V_9$  a  $V_{10}$ ). Dochází nadále k prodlužování příčných výběžků na  $V_2$  až  $V_4$ . Výjimečně osifikují i distální části těchto výběžků. Příčné výběžky na  $V_3$  mají tvar distálního konce zašpičatělý. V několika případech lze pozorovat náznak švu na příčných výběžcích u  $V_4$ . Je možné, že jde o hranici srůstu rudimentárních chrupavčitých žeber s chrupavčitými příčnými výběžky.

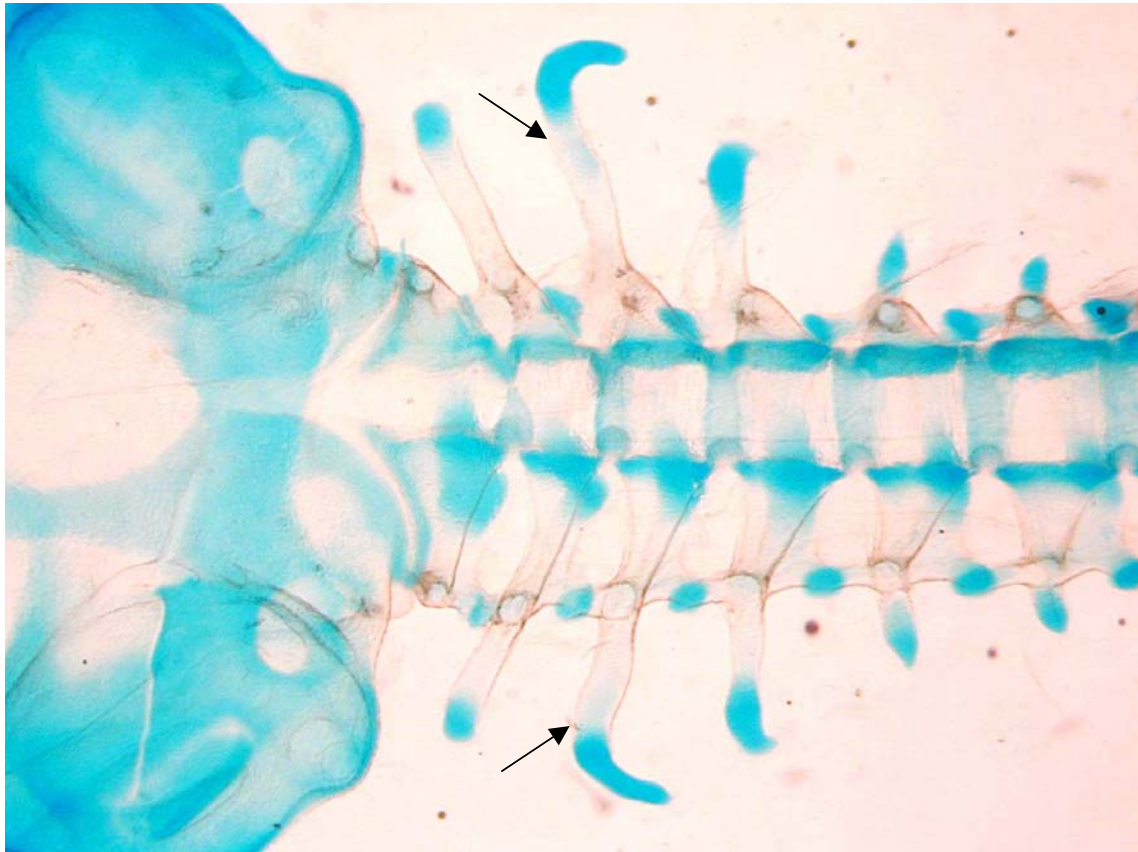
### Stádium 58 – 62 (40 – 42)

Obratlové prstence zcela kryjí chordu. Sousední obratle se dotýkají chrupavčitými plochami prezygapofýz a postzygapofýz. Stále pokračuje osifikace. Příčné výběžky na  $V_2$  mají tyčinkovitý tvar a míří ventrokranálně. Zhruba čtvrtinu jeho délky od distálního konce tvoří chrupavka. Příčné výběžky na  $V_3$  se distálním směrem zužují a míří také ventrokranálně. Jejich distální konce se zalamují do pravého úhlu kaudálním směrem podobně, jako je tomu u rodu *Bombina*. Chrupavka tvoří třetinu jejich délky od distálního konce. Příčné výběžky na  $V_4$  míří laterálně. Jejich distální konce se rozšiřují a chrupavka tvoří polovinu jejich délky od distálního konce. Příčné výběžky na ostatních obratlech mají zašpičatělé distální konce. Příčné výběžky na  $V_5$  bývají zpravidla delší než zbylé zadní presakrální příčné výběžky. Ojedinele srůstají v dorzomediální části chrupavčitém spojem první dva obratle.

### Stádium 63 – 66 (43 – 46)

Distální konce zadních presakrálních příčných výběžků se ve srovnání s jejich bází rozšiřují. V několika případech byl na příčných výběžcích  $V_3$  vyvinut chrupavčitý výběžek směřující

kraniálním směrem. Mohlo by jít o *processus recurvatus* typický pro rody *Ascaphus*, *Bombina*, *Discoglossus* a *Barbourula* (viz. **Obr. 21**). U těchto rodů vybíhá zmíněný výběžek z rudimentů žeber. Podobná situace u rodu *Rana* by rovněž naznačovala srůst rudimentárních žeber s příčnými výběžky. Postupující osifikace zasahuje dorzomediální části prstenců v zadní presakrální části a případně i distální konce příčných výběžků těchto obratlů.



Obr. 21: Ojediněle se na příčném výběžku V<sub>3</sub> jeví chrupavčitý výběžek (ventrální pohled) u druhu *Rana dalmatina* ve stádiu 63 (43). Mohlo by jít o *processus recurvatus*.

## 5. Diskuse

V této práci jsem se zaměřila na starobyrou čeleď Discoglossidae, jejíž nejstarší zástupci jsou známi již ze střední jury. Z praktických důvodů jsem se soustředila na druhy *Bombina bombina* a *Bombina variegata*, i když jsem si byla vědoma skutečnosti, že se jedná o druhy značně pozměněné pedomorfózou. Údaje o čeledi Discoglossidae jsem alespoň částečně doplnila studiem *Discoglossus pictus*, který je fylogeneticky mnohem bližší starobylym mesozoickým formám (např. *Eodiscoglossus*).

Páteř rodu *Bombina* je v dospělosti tvořena 8 opisthocoelními presakrálními obratli, jedním sakrálním obratlem a urostylem. U druhého, třetího a čtvrtého obratle jsou během larválních stádií vyvinuta rudimentární volná žebra napojující se na příčné výběžky. V dospělosti dochází k jejich chrupavčitému kontaktu s příčnými výběžky. První obratel nemá vyvinuty příčné výběžky a rovněž nenesé žádná žebra.

Celý larvální vývoj u obou druhů (*Bombina bombina* a *Bombina variegata*) je v základních rysech identický. Také ontogenetický vývoj druhu *Bombina orientalis* je do značné míry srovnatelný s oběma výše uvedenými evropskými druhy (Magliová a Púgenerová, 1998). Bylo zjištěno (Sedláčková, 1999), že ontogenetický vývoj kostry obou druhů našich kuněk se poněkud liší chronologicky. Tato heterochronie je však v oblasti osového skeletu a žeber málo výrazná. Nepatrné rozdíly jsem pozorovala u těchto znaků:

⇒ 11. obratel:

- u druhu *Bombina bombina* od stádia 56 (38)
- u druhu *Bombina variegata* od stádia 57 (39)

⇒ příčné výběžky na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub>

- u druhu *Bombina bombina* od stádia 54 (34)
- u druhu *Bombina variegata* od stádia 55 (35)

K žádnému podobnému posunu ve vývojové heterochronii však nedochází při vývoji žeber a osifikaci páteře. V případě žeber ve tvaru písmene L na V<sub>3</sub> je situace dokonce opačná, tzn. že tato žebra se u druhu *Bombina bombina* vyvíjejí později (od stádia 58 / 40 – 41) než u *Bombina variegata* (od stádia 57 / 39).

Porovnáme-li rod *Bombina* s recentními zástupci čeledi Discoglossidae (*Alytes*, *Barbourula*, *Discoglossus*), lze konstatovat, že jejich somatický vývoj není tak zkrácen. Uvádím pro názornost rozdíly ve vývoji některých kosterních znaků u všech recentních

zástupců dané čeledi (Mookerjee, 1931; Clarke, 1987; Magliová a Púgenerová, 1998; Sedláčková, 1999; Blanco a Sanchíz, 2000):

⇒ osifikace páteře

- u druhu *Alytes obstetricans* od stádia 54 (34)
- u rodu *Discoglossus* od stádia 55 – 56 (36)
- u druhu *Bombina orientalis* od stádia 55 – 56 (37)
- u druhu *Bombina bombina* a *Bombina variegata* od stádia 56 (38)

⇒ přítomnost žeber

- u rodu *Discoglossus* od stádia 54 (34)
- u druhu *Bombina bombina* a *Bombina variegata* od stádia 55 (35)
- u druhu *Bombina orientalis* od stádia 55 – 56 (36)
- u druhu *Alytes obstetricans* od stádia 55 – 56 (37)

⇒ osifikace žeber

- u rodu *Discoglossus* od stádia 55 – 56 (36)
- u druhu *Alytes obstetricans* od stádia 57 – 58 (40)
- u rodu *Bombina* zůstávají žebra chrupavčitá

Dostupné údaje pro rod *Barbourula* (Clarke, 1987) neuvádějí konkrétní ontogenetická stádia, a tudíž ontogenetický vývoj tohoto rodu nelze porovnat s ostatními recentními rody čeledi Discoglossidae. Zástupci tohoto rodu mají stejně jako ostatní recentní zástupci čeledi Discoglossidae na V<sub>2</sub> a V<sub>4</sub> rudimenty žeber. Žebra jsou oddělena od příčných výběžků úzkým proužkem chrupavky, a tudíž s nimi synostoticky nesplývají. Jejich distální část je kryta chrupavčitou čepičkou, která postupně osifikuje a expanduje do dlouhého výběžku (Clarke, 1987).

U většiny recentních zástupců této čeledi (*Bombina*, *Barbourula*, *Discoglossus*) je dobře patrný chrupavčitý výběžek, *processus recurvatus*, vybíhající z proximálního konce třetího páru žeber. Ve většině případů míří dorzálním až dorzokaudálním směrem. Poprvé zmiňuje jeho existenci u zástupců čeledi Discoglossidae Féjerváry (1918). Podle literárních údajů (Magliová a Púgenerová, 1998; Blanco a Sanchíz, 2000) není možné potvrdit přítomnost tohoto výběžku také u rodu *Alytes*. Vývoj presakrálních obratlů a rudimentů žeber je u zástupců tohoto rodu srovnatelný s vývojem u rodu *Discoglossus*. Na základě tohoto tvrzení

je pravděpodobné, že *processus recurvatus* se vyskytuje rovněž u zástupců rodu *Alytes*. Tento chrupavčitý výběžek se také objevuje na distálních koncích příčných výběžků V<sub>3</sub> u zástupců druhů *Pelobates fuscus* a *Rana dalmatina*. Na základě této skutečnosti lze stanovit hypotézu o vzniku příčných výběžků u těchto druhů srůstem s rudimentárními žebry (viz. **kap. 4. Výsledky**).

Odlišnosti mezi zástupci recentních rodů čeledi Discoglossidae jsem našla ve vývoji zadní části presakrální páteře. U zástupců rodu *Discoglossus* se příčné výběžky formují z laterální části mesenchymu a k distálnímu konci se zužují do špičky. Jejich distální konec je tvořen chrupavkou, která se liší od chrupavčité epifýzy příčných výběžků. Pravděpodobně reprezentují rudimentární žebra, která na rozdíl od předních presakrálních žeber nikdy nepodléhají osifikaci. Podobné struktury byly pozorovány u zástupců druhu *Pelobates cultripipes* (Blanco a Sanchíz, 2000), zástupců rodu *Hyla* (Blanco a Sanchíz, 2000; Brůna, 2002) a zástupců rodu *Bufo* (Mookerjee, 1931; Blanco a Sanchíz, 2000). U zástupců rodu *Bombina*, *Barbourula* a *Alytes* jsem na zadní části presakrální páteře nezjistila žádné náznaky rudimentárních žeber.

Žebra u recentních druhů čeledi Discoglossidae mají svůj evoluční základ u fosilních zástupců této čeledi. Z jejich porovnání je zřejmé, že během evoluce došlo k výrazné redukci osifikace. Například rod *Discoglossus* má mnoho společných znaků s třetihorním rodem *Latonia*. Liší se stupněm osifikace, neboť u dospělců rodu *Latonia* je charakteristická hyperosifikace některých kosterních elementů (Evansová a kol., 1990).

Pro nejstaršího dochovaného zástupce čeledi Discoglossidae z období jury *Eodiscoglossus santonjae* (8 presakrálních obratlů - Hecht, 1970) a pro vymřelý druh *Opisthocoelellus hessi* (9 presakrálních obratlů – Špinar, 1976) z oligocénu platí, že mají opisthocoelelní presakrální obratle (tento typ obratlů se v současnosti dochoval jenom u tří čeledí: Discoglossidae, Rhinophryniidae, Pipidae – Evansová a kol., 1990) a že V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> nesou tři páry volných žeber, stejně jako je tomu u recentních zástupců této čeledi (Hecht, 1970; Estes a Reig, 1973; Špinar, 1976).

U raných fosilií pravých žab z období jury (Shubin a Jenkins, 1995; Báezová a Basso, 1996; Sanchíz, 1998) a u žijících zástupců čeledí Ascaphidae, Leiopelmatidae a Discoglossidae se nacházejí volná žebra u dospělců aspoň na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> a případně i na V<sub>5</sub> (Duellman a Truebová, 1985; Worthy, 1987; Clarke, 1988). Recentní zástupci čeledi Discoglossidae mají v dospělosti žebra osifikovaná, zatímco u zástupců čeledi Ascaphidae a Leiopelmatidae zůstávají žebra převážně chrupavčitá (N. G. Stephenson, 1951;



E. M. Stephenson, 1952; Ritland, 1955). Dříve byly rody *Ascaphus* a *Leiopelma* (Fitzinger, 1861; McCulloch, 1919) označovány za primitivní diskoglosidní žáby. Později došlo k jejich oddělení do samostatných čeledí na základě práce Greena a kol. (1980). I přes tuto skutečnost je na základě podobnosti anatomických a morfologických znaků považována čeleď Discoglossidae za více příbuznou ostatním vyšším žábám než čeledím Ascaphidae a Leiopelmatidae (Sokol, 1975, 1977; Lynch, 1973; Cannatella, 1985).

Také zástupci vymřelé čeledi Palaeobatrachidae se podobají zástupcům evolučně primitivnějších čeledí Ascaphidae a Leiopelmatidae. Pro všechny tři čeledi († Palaeobatrachidae, Ascaphidae, Leiopelmatidae) je typický počet 9 presakrálních obratlů. Jde o nejvyšší počet presakrálních obratlů u zástupců recentních čeledí. Jednoznačnost fylogenetického postavení čeledi Palaeobatrachidae je poněkud ztížena korelací dalších znaků se zástupci jiných recentních čeledí. Například procoelní typ obratlů u zástupců této čeledi je shodný se zástupci vývojově pokročilejších čeledí Pelobatidae a Ranidae. Oproti tomu počet 5 párů žeber se shoduje se situací u zástupců vymřelých druhů *Thoraciliacus rostriceps* (Pipidae – Nevo, 1968; Sanchíz, 1998) a *Notobatrachus degiustoi* (Leiopelmatidae – Estes a Reig, 1973; Báezová a Basso, 1996) z období druhohor (viz. **kap. 1.2. Žebra u primitivních obojživelníků**). U žádného zástupce recentního rodu se však takto vysoký počet párů žeber nevyskytuje. Presakrální páteř zástupců čeledi Palaeobatrachidae nese volná žebra u larev ve shodě se zástupci recentních rodů *Bombina* (Discoglossidae), *Pipa* a *Xenopus* (Pipidae). Tato žebra v dospělosti splývají s odpovídajícími příčnými výběžky. Žebra u zástupců rodu *Bombina* zůstávají i v dospělosti chrupavčitá, zatímco žebra u zástupců rodů *Pipa*, *Xenopus* a *Palaeobatrachus* plně osifikují.

Na postavení čeledi Palaeobatrachidae ve fylogenetickém stromu žab existuje mnoho názorů. Nejčastěji bývá považována za blízce příbuznou čeledi Pipidae. Jedním z důvodů je, že zahrnuje vodní žáby z období oligocénu, jejichž tvar těla připomíná zástupce recentního rodu *Xenopus*. Oproti rodu *Xenopus* však dosahují menších rozměrů. Obě čeledi († Palaeobatrachidae, Pipidae) jsou na základě tohoto tvrzení řazeny do skupiny Aglossa (Cope, 1865 ex Duellman a Truebová, 1985; Féjérváry, 1921; Hecht, 1963). V oblasti páteře se však mezi oběma čeleděmi nacházejí odlišnosti. Zástupci čeledi Palaeobatrachidae mají pět párů volných žeber a procoelní obratle, zatímco čeleď Pipidae je typická třemi páry žeber a opisthocoelními obratli.

Pro zástupce čeledi Palaeobatrachidae, stejně jako pro všechny fosilní nálezy, platí, že je obtížné určit, zda případná individuální variabilita (pohlavní a věková) odpovídá skutečnému

stavu, nebo zda jde o deformace, které byly způsobeny příčinou smrti (mechanický tlak nebo akce predátora) nebo zda jde o důsledek procesu fosilizace. Tato skutečnost poněkud ztěžuje možnost vzájemného porovnání jednotlivých kosterních struktur mezi zástupci fosilních a recentních čeledí.

Vzhledem k proběhlému procesu fosilizace, který nezanechal ve většině případů žádné zbytky měkkých tkání, nebylo možné (i přes blízkou příbuznost s rodem *Xenopus*) pro určení jednotlivých ontogenetických stádií použít tabulku normálního vývoje Nieuwkoopa a Fabera (1967). Proto jsem použila tabulku ontogenetického vývoje, kterou vytvořil Špinar (1972) pro tuto čeleď. Podle tohoto systému lze vývoj dokumentovat na posloupnosti osifikace obratlů a vývoje žeber.

Z důvodu blízké příbuznosti čeledi Palaeobatrachidae s čeledí Pipidae jsem se zaměřila na ontogenetický vývoj páteře u zástupců druhu *Xenopus laevis*.

*Xenopus laevis* bývá velmi často používán jako modelový organismus díky možnosti nenáročného laboratorního odchovu. Z tohoto důvodu existuje o jeho ontogenetickém vývoji nejvíce záznamů (Ridewood, 1897; Weisz, 1945; Smit, 1953; Nieuwkoop a Faber, 1967; Truebová a Hanken, 1992; Blanco a Sanchíz, 2000; McDiarmid a Altig, 2000). Stavba presakrální části páteře a stav žeber u zástupců tohoto druhu se oproti třetihorním fosiliím (*Xenopus romeri* z paleocénu, *Xenopus arabiensis* z oligocénu) výrazně nezměnily (Henriciová a Baézová, 2001).

Páteř dospělých zástupců rodu *Xenopus* je tvořena 8 opisthocoelními presakrálními obratly. Tento počet odráží stav u druhohorních a některých třetihorních zástupců čeledi Pipidae. Obratle jsou vzhledem k velikosti notochordu mnohem menší než je tomu u rodu *Pipa*.

Páteř zástupců rodu *Pipa* je na rozdíl od zástupců rodu *Xenopus* tvořena jenom 7 presakrálními obratli. Tento počet odráží situaci u zástupců třetihorního rodu *Eoxenopoides* z téže čeledi (Baézová a Truebová, 1997). Většinou dochází ke splývání prvních dvou obratlů. Tři páry žeber v dospělosti splývají s odpovídajícími příčnými výběžky na V<sub>1-2</sub>, V<sub>3</sub> a V<sub>4</sub> (Dunn, 1948; Truebová a Massemin, 2000; Truebová a kol., 2000), což odpovídá stavu u vymřelých rodů *Eoxenopoides* a *Saltenia*. K osifikaci postkranálního skeletu dochází u zástupců rodu *Pipa* až po metamorfóze (stádium 66/46), naproti tomu u zástupců rodu *Xenopus* už ve stádiu 58 – 66 (40 – 46). U zástupců rodu *Pipa* osifikují všechny části páteře

synchronně, zatímco u zástupců rodu *Xenopus* osifikují obratle před žebry (Truebová a kol., 2000).

Obecně pro zástupce rodů *Pipa* a *Xenopus* platí následující tvrzení, která se týkají ontogenetického vývoje příčných výběžků a jim odpovídajících rudimentů žeber (Ridewood, 1897). Na základě vlastních pozorování mohou tato fakta potvrdit.:

- ⇒ vývoj obratlů je epichordeální (obratle se formují na dorzální straně notochordu);
- ⇒ příčné výběžky a jim odpovídající žebra jsou považovány za dvě části téže chondrifikační dráhy; nejprve jsou spojeny s neurálními oblouky obratlů, ale později se stávají samostatnými elementy;
- ⇒ žebra mají zprvu cylindrický tvar, později se rozrůstají do šířky na obou koncích více než ve svém středu;
- ⇒ distální konce příčných výběžků se také rozšiřují, žebra se napojují na příčné výběžky pomocí nodálních vyvýšenin;
- ⇒ distální konce žeber jsou pokryty chrupavkou; u prvního páru žeber (na  $V_2$ ) zůstává tato chrupavka malá, zatímco u druhého páru se značně prodlužuje;
- ⇒ žebra jsou odlišitelná v larválních stádiích, během pozdních stádií metamorfózy ztrácejí vlastní identitu a nelze je oddělit od příčných výběžků, ke kterým přirůstají;
- ⇒ žebra u třetího a čtvrtého obratle jsou shodná co do délky i šířky ;
- ⇒ příčné výběžky u  $V_3$  a  $V_4$  jsou u dospělých stádií velmi dlouhé a otočené dozadu, jsou napojeny na svaly související se sub-aquatickým pohybem (viz. **kap. 1.5. Svaly upínající se na žebra u obojživelníků**).

Recentní rody se liší počtem presakrálních obratlů a načasováním osifikace páteře. Pro názornost uvádím některé rozdíly, které jsem zjistila porovnáním výsledků vlastních pozorování a literárních údajů o rodech *Xenopus*, *Pipa* a *Hymenochirus* (Cannatella a Truebová, 1988; Truebová a Massemin, 2000; Truebová a kol., 2000).

- ⇒ počet presakrálních obratlů
  - u rodu *Xenopus* 8 obratlů
  - u rodu *Pipa* 7 obratlů
  - u rodu *Hymenochirus* 6 obratlů
- ⇒ osifikace páteře
  - u rodu *Xenopus* ve stádiu 58 – 66 (40 – 46)

- u rodu *Pipa* až po metamorfóze ve stádiu 66 (46)

⇒ průběh osifikace páteře

- u rodu *Xenopus* osifikují obratle před žebry
- u rodu *Pipa* osifikují obratle a žebra synchronně

Osifikaci žeber u zástupců rodu *Xenopus* jsem pozorovala ve stádiu 60 - 63 (41 - 43), což popírá údaje podle Smita (1953) a Truebové a Hankena (1992), kteří uvádějí začátek osifikace obratlů ve stádiu 58 (40 - 41).

Dostupné literární údaje pro rod *Hymenochirus* (Cannatella a Truebová, 1988) neuvádějí konkrétní ontogenetická stádia, tudíž nelze uvést vývoj zástupců tohoto rodu do souvislosti se zástupci ostatních recentních rodů čeledi Pipidae.

Při porovnání recentních zástupců a fosilních zástupců čeledi Pipidae jsem zjistila, že recentní rody odrážejí co do počtu presakrálních obratlů stav u svých předků. Pro křídové zástupce této čeledi (*Thoraciliacus rostriceps*, *Cordicephalus gracilis*, *Cordicephalus longicostatus*, *Saltenia ibanezi*) a třetihorní *Shelania pasquali* je typický počet 8 presakrálních obratlů (Nevo, 1968; Báezová, 1981; Báezová a Truebová, 1997; Sanchíz, 1998; Roček, 2000). Tento stav zůstal zachován u zástupců recentního rodu *Xenopus*. U zástupců třetihorního rodu *Eoxenopoides* (Báezová a Truebová, 1997) byly nalezeny presakrální obratle v počtu 6 až 7, což odpovídá situaci u zástupců recentních rodů *Hymenochirus* (6) a *Pipa* (7). Naproti tomu žebra ve volném stavu (*Thoraciliacus rostriceps*, *Cordicephalus gracilis*, *Cordicephalus longicostatus*, *Saltenia ibanezi*) se u zástupců žádného recentního rodu v dospělosti nevyskytují. U zástupců recentních rodů nesou V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> volná žebra během larválního vývoje, která v dospělosti ztrácejí vlastní identitu a splývají s odpovídajícími příčnými výběžky. Splývání žeber s odpovídajícími příčnými výběžky byla pozorována také u zástupců vymřelých rodů *Eoxenopoides* a *Saltenia*.

Na základě těchto tvrzení jsem zjistila značnou podobnost mezi stavbou postkranálního skeletu u raných ontogenetických stádií recentních rodů a stavbou postkranálního skeletu u dospělců vymřelých rodů. Tato tendence opět potvrzuje teorii o původu žab tzv. pedomorfózou.

U všech zástupců dosud zmiňovaných čeledí (Discoglossidae, † Palaeobatrachidae a Pipidae) se aspoň během ontogeneze vyskytují rudimentární žebra v počtu 3 až 5 párů, zatímco u zástupců *Pelobates fuscus* (Pelobatidae) a *Rana dalmatina* (Ranidae) jsem nenalezla žádná volná žebra ani během ontogeneze. Příčné výběžky u zástupců těchto druhů

mají tendenci se rozšiřovat a prodlužovat (Ridewood, 1897; Truebová, 1973). Spolu s přítomností *processus recurvatus* na příčných výběžcích V<sub>3</sub> jde o další důkaz hypotézy vzniku příčných výběžků srůstem s žebry během evoluce.

Z důvodu potvrzení nebo vyvrácení uvedené hypotézy jsem se zaměřila na ontogenetický vývoj zástupců druhu *Pelobates fuscus*. Páteř u dospělců je tvořena 8 procoelními presakrálními obratli, stejně jako je tomu u páteře třetihorních předků. Porovnála jsem vlastní výsledky o zástupcích *Pelobates fuscus* s literárními údaji o zástupcích *Pelobates cultripes* (Magliová, 1999; Blanco a Sanchíz, 2000) a nenalezla jsem velké rozdíly v jejich ontogenetickém vývoji. Za jedinou odlišnost lze považovat stav žeber u obou druhů. Podle Blanca a Sanchíze (2000) se u druhu *Pelobates cultripes* objevují v pozdních stádiích ontogenetického vývoje laterálně od příčných výběžků na V<sub>5</sub> až V<sub>8</sub> samostatná osifikační centra, která pravděpodobně reprezentují rudimentární žebra. Ta však okamžitě splývají s odpovídajícími příčnými výběžky tak, že je není možné od sebe rozeznat. U zástupců *Pelobates fuscus* jsem naopak zjistila náznaky srůstu příčných výběžků a žeber u V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub>. Náznaky švů na příčných výběžcích, které mohou představovat místa srůstu s rudimentárními žebry, jsem objevila i u zástupců druhu *Rana dalmatina* ve stádiu 56 - 57 (38 - 39). Obdobnou situaci pozorovali Blanco a Sanchíz (2000) na zástupcích rodu *Hyla*.

Osifikace páteře je často synchronizována s osifikací jiných částí těla. U zástupců *Pelobates cultripes* probíhá osifikace páteře ve stejném stádiu jako osifikace lebky (Magliová, 1999). U zástupců *Spea bombifrons* a *Spea multiplicata* předchází osifikace páteře osifikaci zadních končetin stejně jako je tomu u zástupců rodu *Discoglossus* z čeledi Discoglossidae (Wiens, 1989).

Zástupci rodu *Spea* vykazují v oblasti páteře osifikaci nižšího stupně oproti ostatním rodům čeledi Pelobatidae. Také při porovnání se zástupci rodů jiných čeledí (*Hyla* a *Rana*) jsem zaznamenala určité zpoždění ve vývoji (osifikace lebky a páteře probíhá u zástupců rodu *Spea* mnohem později – Wiens, 1989). Tento časový posun je dobře patrný při srovnání se zástupci druhů rodu *Pelobates* (*P. cultripes* a *P. fuscus*) v oblasti osového skeletu a žeber u těchto znaků:

⇒ osifikace páteře

- u rodu *Spea* od stádia 55 – 56 (36)
- u druhu *Pelobates cultripes* od stádia 53 (31)
- u druhu *Pelobates fuscus* od stádia 54 – 55 (34 – 35)

⇒ přítomnost obratlových prstenců

- u rodu *Spea* od stádia 57 – 58 (40)
- u druhu *Pelobates cultripes* od stádia 55 (35)
- u druhu *Pelobates fuscus* od stádia 53 (31)

⇒ osifikace příčných výběžků

- u rodu *Spea* od stádia 65 (45)
- u druhu *Pelobates cultripes* od stádia 55 – 56 (37)
- u druhu *Pelobates fuscus* od stádia 56 (38)

Osifikace páteře u zástupců čeledi Pelobatidae lze porovnat se zástupci recentních druhů čeledi Discoglossidae. Nejdříve se projevuje osifikace páteře u zástupců *Pelobates cultripes* (ve stádiu 53 / 31) a o stádium později (54 / 31) u zástupců *Alytes obstetricans*. Nejpozději dochází k osifikaci páteře u zástupců *Bombina bombina* a *Bombina variegata* (ve stádium 56 / 38). V podstatě je vývoj páteře z hlediska tohoto znaku u obou čeledí srovnatelný. Oproti zástupcům těchto čeledí je vývoj páteře u zástupců čeledi Pipidae (*Xenopus laevis*, *Pipa* sp.) opožděn.

Jestliže budeme uvažovat, že rody *Spea* a *Scaphiopus* mají společného předka a jestliže jsou sesterskou skupinou pro rod *Pelobates*, pak může být omezená osifikace a malá tělesná velikost rodu *Spea* obrácenou hyperosifikací typickou pro rody *Pelobates* a *Scaphiopus* (Magliová, 1999).

Dále jsem provedla porovnání recentních a fosilních zástupců této čeledi a dospěla jsem k následujícím zjištěním. Zástupci vymřelého rodu *Eopelobates* pocházející z období třetihor (nejstarší fosílie spadají do eocénu) mají páteř složenou z 8 procoelních presakrálních obratlů (Špinar, 1972). V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> u zástupců tohoto rodu nesou během larválního vývoje (ve stádiu, kdy ještě není celá páteř plně osifikovaná) krátká žebra. Ta později splývají s odpovídajícími příčnými výběžky. Příčné výběžky na V<sub>2</sub> míří ventrolaterálně. Příčné výběžky na V<sub>3</sub> jsou nejdelší a nejtlustší, míří laterokaudálně. Příčné výběžky na V<sub>4</sub> jsou poněkud slabší a kratší, míří laterálně (Zweifel, 1956; Špinar, 1972; Roček a Rage, 2000c). Stav presakrální páteře typický pro fosilní zástupce čeledi Pelobatidae se nedochoval u žádného recentního rodu.

Rod *Eopelobates* bývá považován za příbuzný rod k vymřelému rodu *Palaeobatrachus* z čeledi Palaeobatrachidae, který však vykazuje mnohem primitivnější znaky (Špinar, 1972). Zástupci obou rodů se adaptovali na terestrický život, což lze dokázat přítomností procoelních

obratlů. Zatímco zástupci rodu *Palaeobatrachus* se sekundárně vrátili k vodnímu životu, zástupci rodu *Eopelobates* se ještě více adaptovali na suchozemský život. U zástupců *Eopelobates* došlo tak ke vzniku nových znaků, mezi které můžeme počítat snížení počtu žeber z pěti párů (stav u zástupců *Palaeobatrachus*) na tři páry.

V ontogenetickém vývoji čeledi Pelobatidae a Pipidae byl zaznamenán časový posun (heterochronie) při vzniku příčných výběžků v přední a zadní části presakrální páteře (Blanco a Sanchíz, 2000). Příčné výběžky v přední presakrální oblasti vznikají z laterálních částí chrupavčitých neurálních oblouků, zatímco příčné výběžky v zadní presakrální části vznikají většinou v době, kdy je už celá páteř osifikovaná.

Klesající chondrogenetická aktivita tedy způsobuje, že zadní příčné výběžky vznikají mnohem menší. Tato heterochronie může mít vliv i na absenci žeber v zadní presakrální oblasti páteře (žebra pocházejí ze stejného typu embryotických buněk jako příčné výběžky, příčné výběžky i žebra vznikají poblíž myosepta). U čeledi Pipidae, jejíž zástupci ztrácejí volná žebra v dospělosti, se žebra a příčné výběžky formují v pozdějších stádiích ontogenetického vývoje (stádium 57/39) než u čeledi Discoglossidae (*Discoglossus* – 54/34, *Bombina bombina* a *Bombina variegata* – 55/35, *Bombina orientalis* – 55 – 56/36, *Alytes* – 55 – 56/37), jejíž zástupci nesou volná žebra i v dospělosti. Zpoždění ve formování příčných výběžků může také ovlivnit tvar a velikost žeber (krátké příčné výběžky – dlouhá žebra). U zástupců rodu *Xenopus* jsou patrná žebra ve tvaru tenkých, dlouhých elementů, zatímco zástupci rodu *Bombina* se vyznačují kratšími a silnějšími žebry.

Poslední zkoumanou čeledí byli Ranidae. Zaměřila jsme se na ontogenetický vývoj zástupců *Rana dalmatina*.

První fosílie této čeledi pocházejí z období třetihor (nejstarší nálezy spadají do eocénu). Původ některých našich druhů (*Rana temporaria*, *Rana arvalis*, *Rana dalmatina*, *Rana esculenta*) se datuje do období pliocénu (Roček a Rage, 2000c). Páteř recentních zástupců této čeledi je tvořena 8 procoelními presakrálními obratli (Gaupp, 1896; Kemp a Hoyt, 1967).

Z hlediska vývoje žeber zkoumal tuto čeleď poprvé Fėjérváry (1918), který chybně považoval příčné výběžky obratlů za žebra. Mookerjee (1931) naznačil přítomnost chrupavčitých struktur na distálních koncích příčných výběžků, které jsou homologické se žebry u skupiny Archaeobatrachia. V dospělosti zůstávají na distálních koncích příčných výběžků chrupavčité čepičky. Není zde však patrný žádný šev, který by potvrdil srůst příčných výběžků se žebry. Přesto mohu souhlasit s teorií vzniku příčných výběžků srůstem

s rudimentárními žebry na základě přítomnosti *processus recurvatus* na příčném výběžku V<sub>3</sub> a základě délky příčného výběžku V<sub>3</sub>, který přesahuje délku příčných výběžků u zbývajících obratlů. Tuto domněnku uvedl již roku 1952 E. M. Stephenson. Blanco a Sanchíz (2000) pozorovali ve stádiu 55 – 56 (36), resp. 49 (28) u druhů *Rana catesbeiana*, resp. *Rana perezi* dvě osifikační centra u příčných výběžků předních presakrálních obratlů, která byla oddělena neúplným chrupavčítým prstencem. Tento prstenec v dospělosti mizí. Domnívali se, že může jít o přechodná rudimentární žebra. U zástupců *Rana dalmatina* jsem se s obdobnými osifikačními centry nesetkala. Osifikace příčných výběžků předních presakrálních obratlů u zástupců *Rana dalmatina* probíhá stejným způsobem jako u druhu *Discoglossus jeanneae*. Příčné výběžky spolu s laterální částí neurálních oblouků osifikují v proximodistálním směru. Na zadních presakrálních obratlech dochází k prodlužování chrupavčitých čepiček na distálních koncích příčných výběžků v době, kdy osifikují neurální oblouky. Konečná délka příčných výběžků u dospělců (včetně chrupavčitých čepiček) odpovídá délce příčných výběžků u skupiny Archaeobatrachia.

Délka příčných výběžků na V<sub>2</sub> až V<sub>4</sub> u zástupců rodů *Rana* a *Pelobates* přesahuje délku příčných výběžků u ostatních obratlů. Tato tendence evokuje myšlenku, že příčné výběžky u dospělců jsou výsledkem splývání rudimentárních žeber a příčných výběžků u larev, které lze prokázat výskytem dvou rozdílných osifikačních center (pro žebra a příčné výběžky zvlášť) během ontogenetického vývoje. Na základě vlastního pozorování se domnívám, že tato teorie platí.



## 6. Závěr

1. Samostatná žebra zachovaná na  $V_2$  až  $V_4$  u larev až do dospělosti jsem zjistila u zástupců čeledi Discoglossidae (*Bombina bombina*, *Bombina variegata*, *Discoglossus pictus*). Tato žebra v dospělosti osifikují.
2. Samostatné základy žeber na  $V_2$  až  $V_4$  během ontogeneze, které však v dospělosti synototicky splývají s příčnými výběžky, jsem zjistila u zástupců čeledi Pipidae (*Xenopus laevis*) a zástupců vymřelé čeledi Palaeobatrachidae (*Palaeobatrachus* sp.). Tato žebra v dospělosti také osifikují.
3. U zástupců čeledi Pelobatidae (*Pelobates fuscus*) a Ranidae (*Rana dalmatina*) jsem nezjistila ani během ontogeneze žádné základy žeber na  $V_2$  až  $V_4$ .
4. U zástupců recentních čeledí (*Bombina bombina*, *Bombina variegata*, *Discoglossus pictus* a *Xenopus laevis*) lze nalézt max. 3 páry žeber, zatímco u zástupců vymřelé čeledi Palaeobatrachidae jsem vypočetla 5 párů žeber.
5. Mezi vznikem předních a zadních příčných výběžků obratlů u zástupců čeledi Pelobatidae a Pipidae jsem vysledovala časový posun. Přední příčné výběžky, na něž nasedají žebra u primitivních druhů žab, vznikají dříve než zadní příčné výběžky, které se objevují až v době, kdy je už celá páteř osifikovaná. Tato heterochronie může mít vliv na absenci žeber v zadní části páteře a na tvar a velikost žeber v přední části páteře. Délka příčných výběžků je nepřímo úměrná délce žeber. U zástupců rodu *Xenopus* jsou žebra dlouhá a tenká, zatímco u zástupců rodu *Bombina* jsou krátká a silná.
6. Kromě předních presakrálních žeber jsem u zástupců rodu *Discoglossus* našla náznaky chrupavčitých struktur na  $V_5$  až  $V_8$ , které pravděpodobně představují rudimentární žebra. Tato zadní presakrální žebra oproti předním presakrálním žebrům nikdy nepodléhají osifikaci. Literární údaje uvádějí existenci těchto struktur také u zástupců rodu *Rana*. S tímto tvrzením se na základě vlastních pozorování nemohu pro zástupce druhu *Rana dalmatina* ztotožnit.
7. Na příčných výběžcích  $V_3$  u zástupců druhu *Pelobates fuscus* a *Rana dalmatina* jsem objevila chrupavčitý výběžek, zvaný *processus recurvatus*, který vybíhá dorzálním směrem z distálního konce žebra na  $V_3$  u primitivních druhů žab. Domnívám se, že příčné výběžky u zástupců těchto druhů mohly vzniknout během evoluce srůstem s rudimentárními žebrými. Není proto zcela jisté, zda lze čeledi Pelobatidae a Ranidae považovat za odvozené žáby.

8. Z těchto výsledků lze dedukovat, že samostatná žebra zachovávaná se na  $V_2$  a  $V_4$  až do dospělosti se vyskytují jako korelované znaky u zástupců čeledi Discoglossidae, u zástupců čeledi Pipidae tato žebra srůstají s odpovídajícími příčnými výběžky a u zástupců čeledi Pelobatidae a Ranidae tato žebra zcela chybí, což odpovídá situaci u většiny recentních žab.
9. U primitivních obojživelníků existoval plný počet dobře vyvinutých žeber, z čehož lze dedukovat, že se jednalo o primitivní stav. Na základě toho mohu konstatovat, že zachování žeber u žab je výchozím evolučním stavem, zatímco jejich kompletní redukce je stavem odvozeným.

## 7. Seznam použité literatury

- Báez, A. M. (1981): Redescription and relationships of *Saltenia ibanezi*, a late Cretaceous pipid frog from Northwestern Argentina. - *Ameghiniana*, 3–4: 127-154.
- Báez, A. M. (1996): The fossil record of the Pipidae. Pp. 329–347, In: R. C. Tinsley a H. R. Kobel (Eds.): *The biology of Xenopus*. - Clarendon press, Oxford
- Báez, A. M. a N. G. Basso (1996): The earliest known frogs of the Jurassic of South America: Review and cladistic appraisal of their relationships. - *Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A (Geologie Paläontologie)*, 30: 131-158
- Báez, A. M. a L. Trueb (1997): Redescription of the Paleogene *Shelania pascuali* from Patagonia and its bearing on the relationships of fossil and recent frogs. - *Scientific Papers, Nat. Hist. Mus., The University of Kansas*, 4: 1-41
- Blanco, M. J. a B. Sanchíz (2000): Evolutionary mechanisms of rib loss in anurans: A comparative developmental approach. - *J. Morphol.*, 244: 57–67
- Brůna, J. (2002): Vývoj skeletu u žab rodu *Discoglossus* (Anura: Discoglossidae). - Diplomová práce, PřF MU Brno
- Burton, T. C. (1983): The musculature of the Papuan frog *Phrynomantis stictogaster* (Anura: Microhylidae). - *J. Morphol.* 175: 307–324 (non vidi)
- Cannatella, D. C. (1985): A phylogeny of primitive frogs (Archaeobatrachia). - Ph. D. Dissertation, The University of Kansas, Lawrence
- Cannatella, D. C. a L. Trueb (1988): Evolution of Pipoid frogs: Morphology and phylogenetic relationships of *Pseudhymenochirus*. - *J. Herpet.*, 22: 439-456
- Clarke, B. T. (1987): A description of the skeletal morphology of *Barbourula* (Anura: Discoglossidae), with comments on its relationships. - *J. Nat. Hist.*, 21: 879–891
- Cope, E. D. (1865): Sketch of the primary groups of Batrachia Salientia. - *Nat. Hist. Rev.*, 5: 97–120 (non vidi)
- Cox, C. B. (1967): Cutaneous respiration and the origin of the modern Amphibia. - *Proc. Linnean Soc., London*, 178: 37-48
- Davies, M. a T. C. Burton (1982): Osteology and myology of the gastric brooding frog *Rheobatrachus silus* Liem (Anura: Leptodactylidae). - *Austr. J. Zool.*, 30: 503-521
- Duellman, W. E. a L. Trueb (1985): *Biology of amphibians*. - McGraw-Hill Book co., New York, 670 pp.

- Dunn, E. R. (1948): American frogs of the family Pipidae. - Am. Mus. Nat. Hist., NY, 1384: 1-13
- Eaton, T. H. Jr. (1959): The ancestry of modern Amphibia: A review of the evidence. - Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist., 12: 155–180
- Emelianov, S. V. (1925): Zur Frage die Entwicklung der Wirbelsäule bei den Amphibien. - Russk. Zool. Zh., 5: 53–72 (non vidi)
- Estes, R. a O. Reig (1973): The early fossil record of frogs: A review of the evidence. Pp. 1–63, In: J. L. Vial (Ed.): Evolutionary biology of the anurans. - Univ. Missouri Press, Columbia
- Evans, S. E., A. R. Milner a F. Mussett (1990): A discoglossid frog from the Middle Jurassic of the England. - Paleontology, 33 (2): 299-311
- Féjérváry, A. M. (1918): Über die rüdimentären Rippen der Anuren Batrachier. - Verh. Zool. – Botan. Ges. Wien, 1918: 114–128
- Féjérváry, A. M. (1921): Kritische Bemerkungen zur Osteologie, Phylogenie und Systematik der Anuren. - Archiv für Naturgeschichte, 37: 1–30
- Fitzinger, L. J. (1861): Eine neue Batrachier Gattung aus Nuv-Seeland. - Verhandlungen des Zoologisch-botanischen Gessellschaft in Wien II, 217 pp. (non vidi)
- Fokt, M. (2000): Žáby jako terarijní zvířata. - Nakl. Jan Vašut, Havlíčkův Brod, 64 pp.
- Francis, E. T. B. (1934a): The anatomy of the *Salamander*. III. Skeleton. - Oxford, Pp. 16–47
- Francis, E. T. B. (1934b): The anatomy of the *Salamander*. IV. The muscles. - Oxford, Pp. 48–122
- Gardiner, B. G. (1983): Gnathostome vertebrae and the classification of the Amphibia. - Zool. J. Linnean Soc., 79: 1-59
- Gaupp, E. (1896): Anatomie des Frosches. I. Lehre vom Skelet und vom Muskelsystem. - Friedrich Vieweg und Sohn, Braunschweig, 229 pp.
- Goodrich, E. S. (1958): Studies on the structure and development of vertebrates. - Vol. 1, NY, Dover (non vidi)
- Gosner, K. L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with note on identification. - Herpetologica, 16: 183-190
- Göppert, E. (1895): Zur Kenntnis der Amphibienrippen. - Morph. Jb., 22: 441–448
- Gray, P (1930): On the attachments of the Urodele rib to the vertebra, and their homologies with the capitulum of the Amniote rib. - Proc. Zool. Soc., London, Pp. 907–911 (non vidi)

- Green, D. M., G. H. Daugherty a J. P. Bogart (1980): Karyology and systematic relationships of the Tailed Frog *Ascaphus truei*. - *Herpetologica*, 36: 346-352
- Griffiths, I. (1963): The phylogeny of Salientia. - *Biol. Rev.*, 38: 241-292
- Gurtová, N. N., B. S. Matvejev a F. Y. Dzeržinskij (1978): Praktičeskaja zootomija pazvanočnych. - Vysšaja škola, Moskva, 404 pp.
- Hecht, M. K. (1962): A reevaluation of the early history of the frogs. Part I. - *Systematic Zool.*, 11 (1): 39–44
- Hecht, M. K. (1963): A reevaluation fo the early history of the frogs. Part II. - *Systematic Zool.*, 12(1): 20-35
- Hecht, M. K. (1970): The morphology of *Eodiscoglossus*, a complete Jurassic frog. - *Am. Mus. Novitates*, 2424: 1-17
- Henrici, A. C. a A. M. Báez (2001): First occurrence of *Xenopus* (Anura: Pipidae) on the Arabian Peninsula: A new species from the Upper Oligocene of Yemen. - *J. Paleont.*, 75 (4): 870-882
- Holmes, R. (1989): Functional interpretations of the vertebral structure in Paleozoic labyrinthodont amphibians. - *Hist. Biol.*, 2: 111–124
- Jarvik, E. (1996): The Devonian tetrapod *Ichtyostega*. - *Fossils and Strata*, 40: 55-56
- Kemp, N. A. a J. A. Hoyt (1967): Sequence of ossification in skeleton of growing and metamorphosing tadpoles of *Rana pipiens*. - *J. Morphol.*, 129: 415-444
- Kluge, A. G. a J. S. Farris (1969): Quantitative phyletics and the evolution of anurans. - *Systematic Zool.*, 18: 1-32
- Kovalenko, E. E. (1992): Anomalii pazvanočnika bezchvostych amfibij. - Sankt Peterburg, Izdatelstvo S. – Peterburskogo univerzitata, 141 pp.
- Lynch, J. D. (1973): The transition from archaic to advanced frogs. Pp. 133–182, In: J. L. Vial (Ed.): *Evolutionary biology of the anurans*. - University of Missouri Press, 470 pp.
- Maglia, A. M. (rukopis k recenzi): Skeletal development of *Pelobates cultripes* and comparisons of the osteogenesis of pelobatid frogs (Anura: Pelobatidae).
- Maglia, A. M. a L. A. Púgener (1998): Skeletal development and adult osteology of *Bombina orientalis* (Anura: Bombinatoridae). - *Herpetologica*, 54 (3): 344–363
- Maurer, F. (1911): Die ventralen Rumpfmuskulaturen von *Menobanchus*, *Menopoma* und *Amphiuma*, vergleichen mit des gleichen Muskelnderer Urodelen. - *Jena Zeit. Naturw.*, 47: 1–42 (non vidi)
- McCulloch, A. R. (1919): A new discoglossid frog from New Zealand. *Transactions of the N. Z. Institute*, 51: 447–449 (non vidi)

- McDiarmid, R. W. a R. Altig (2000): Tadpoles: The biology of anuran larvae. - The University of Chicago Press, USA, 444 pp.
- Milner, A. R. (1988): The relationships and origin of living amphibians. In: M. J. Benton (Ed.): The phylogeny and classification of the tetrapod. Vol. 1: Amphibians, reptiles, birds. - Systematics Association, Special Vol. 35A, Pp. 59–102, Clarendon Press, Oxford
- Mookerjee, H. K. (1931): On the development of the vertebral column of Anura. - Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, 219: 165–195
- Naef, A. (1929): Notizen zur Morphologie und Stammesgeschichte der Wirbeltiere. - Zool. Jahrb. Anat. Abt., 50: 581–600 (non vidi)
- Naylor, B. G. (1978): The systematics of fossil and recent salamanders (Amphibia: Caudata), with special reference to the vertebral column and trunk musculature. - Edmonton, Univ. Alberta, Ph. D. Dissertation (non vidi)
- Nevo, E. (1968): Pipid frogs from the early Cretaceous of Israel and pipid evolution. - Bull. Mus. Comp. Zool., 136 (8): 255-318
- Nicholls, G. C. (1916): The structure of the vertebral column in the Anura phaneroglossa and its importance as a basis of classification. - Proc. Linn. Soc. London, Z, 128: 80-92
- Nieuwkoop, P. D. a J. Faber (1967): Normal table of *Xenopus laevis* (Daud.) a systematical and chronological survey of the development from the fertilized egg till the end of metamorphosis. - Amsterdam: North – Holland Publ. Co., 238 pp.
- Nishi, S. (1916): Zur vergleichenden Anatomie der eigentlichen Ruckenmuskeln. - Morphol. Jahrb., 50: 167-318 (non vidi)
- Noble, G. K. (1922): The phylogeny of the Salientia. - Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 46: 1-87
- Noble, G. K. (1924a): A new spadefoot toad from the oligocene of Mongolia with a summary of the evolution of the Pelobatidae. - Am. Mus. Novitates, 132: 1–15
- Noble, G. K. (1924b): Contributions to the herpetology of the Belgian Congo based on the collection of the American Museum Congo Expedition, 1909 – 1915. - Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 49: 147–347 (non vidi)
- Noble, G. K. (1954): The biology of the Amphibia. - McGraw – Hill Book Company, NY, 577 pp.
- Rage, J. C. a Z. Roček (1989): Redescription of *Triadobatrachus massinoti* (Piveteau, 1936) an anuran amphibian from the Early Triassic. - Paleontographica, 206: 1-16
- Ridewood, W. G. (1897): On the development of the vertebral column in *Pipa* and *Xenopus*. - Anat. Anz., 13: 359-374

- Ritland, R. M. (1955): Studies on post-cranial morphology of *Ascaphus truei*. - J. Morphol., 97: 119-170
- Roček, Z. (2000): Mesozoic anurans. Pp. 1295–1331, In: H. Heatwole a R. L. Carroll (Eds.): Amphibian Biology 4. - Surrey Beatty and Sons PT4 Limited, Australia
- Roček, Z. (2002): Historie obratlovců. Academia, 436pp.
- Roček, Z. a J.-C. Rage (2000a): Anatomical transformations in the transition from temnospondyl to proanuran stages. Pp. 1274–1282, In: H. Heatwole a R. L. Carroll (Eds.): Amphibian Biology 4. - Surrey Beatty and Sons PT4 Limited, Australia
- Roček, Z. a J.-C. Rage (2000b): Proanuran stages (*Triadobatrachus*, *Czatkobatrachus*). Pp. 1283–1294, In: H. Heatwole a R. L. Carroll (Eds.): Amphibian Biology 4. - Surrey Beatty and Sons PT4 Limited, Australia
- Roček, Z. a J.-C. Rage (2000c): Tertiary Anura of Europe, Africa, Asia, North America, and Australia. Pp. 1332–1387, In: H. Heatwole a R. L. Carroll (Eds.): Amphibian Biology 4. - Surrey Beatty and Sons PT4 Limited, Australia
- Sanchíz, B. (1998): Salientia. Part IV. In: O. Kuhn (Ed.): Handbuch der Paläoherpetologie. - Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 275 pp.
- Sedláčková, L. (1999): Srovnání ontogenetického vývoje skeletu kuňky obecné (*Bombina bombina*) a kuňky žlutobřiché (*Bombina variegata*). - Diplomová práce, PřF MU Brno.
- Shishkin, M. A. (1989): The axial skeleton of early amphibians and the origin of resegmentation in tetrapod vertebrae. - Progress in Zoology, 35: 180-195
- Shubin, N. H. a F. A. Jenkins, Jr. (1995): An Early Jurassic jumping frog. - Nature, 277: 49-52
- Smit, A. L. (1953): The ontogenesis of the vertebral column of *Xenopus laevis* (Daudin), with special reference to the segmentation of the metatic region of the skull. - Ann. Univ. Stellenbosch, 29: 79–136
- Sokol, O. M. (1975): The phylogeny of anuran larvae: A new look. - Copeia, 1: 1–23
- Sokol, O. M. (1977): The free swimming *Pipa* larvae, with a review of pipid larvae and pipid phylogeny (Anura: Pipidae). - J. Morphol., 154: 357-426
- Stephenson, E. M. (1952): The vertebral column and apendicular skeleton of *Leiopelma hochstetteri* Fitzinger. - Transaction of the Royal Society of New Zealand, 79: 601–613
- Stephenson, E. M. (1960): The skeletal characters of *Leiopelma hamiltoni* McCulloch, with particular reference to the effects of heterochrony on the genus. - Transactions of the Royal Society of New Zealand, 88 (3): 473-488
- Stephenson, N. G. (1951): Observations on the development of the amphicoelous frogs, *Leiopelma* and *Ascaphus*. - J. Linn. Soc. (Zool.), 42: 18-31

- Špínar, Z. V. (1972): Tertiary frogs from Central Europe. - Academia, Praha, 286 pp.
- Špínar, Z. V. (1976): *Opisthocoelellus hessi*, a new species of the family Bombinidae Fitzinger, 1826 from Oligocene of Czechoslovakia. - J. Geol. Sci. Paleontology, 18: 53-67
- Trueb, L. (1973): Bones, frogs, and evolution. Pp. 65–132, In: J. L. Vial (Ed.): Evolutionary biology of the anurans. - University of Missouri Press, Columbia, 470 pp.
- Trueb, L. (1996): Historical constraints and morphological novelties in the evolution of the skeletal system of pipid frogs (Anura: Pipidae). Pp. 349–377 In: R. C. Tinsley a H. R. Kobel (Eds.): The biology of *Xenopus*. - Oxford, Clarendon press (non vidi)
- Trueb, L. a J. Hanken (1992): Skeletal development in *Xenopus laevis* (Anura: Pipidae). - J. Morphol., 214: 1-41
- Trueb, L. a D. Maselein (2000): The osteology and relationships of *Pipa aspera* (Amphibia: Anura: Pipidae), with notes on its natural history in French Guyana. - Amphibia - Reptilia, 22: 33-54
- Trueb, L., L. A. Púgener a A. M. Maglia (2000): Ontogeny of the Bizarre: An osteological description of *Pipa pipa* (Anura: Pipidae), with an account of skeletal development in the species. - J. Morphol., 243: 75–104
- de Vos, C. M. (1938): The inscriptions ribs of *Leiopelma* and their bearing upon the problem of abdominal ribs in Vertebrata. - Ant. Anz., 87: 82-101
- Warren, A. a N. Snell (1991): The postcranial skeleton of Mesozoic temnospondyl amphibians: A review. - Alcheringa, 15: 43-64
- Wassersug, R. J. (1976): A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin – fixed vertebrates. - Stain Technology, 51 (2): 131–134
- Weisz, P. B. (1945): The development and morphology of the larvae of the South African Clawed Toad, *Xenopus laevis*. - J. Morphol., 77: 163-217
- Wiens, J. J. (1989): Ontogeny of the skeleton of *Spea bombifrons* (Anura: Pelobatidae) - J. Morphol., 202: 29-51
- Worthy, T. H. (1987): Osteology of *Leiopelma* (Amphibia: Leiopelmatidae) and descriptions of the three new subfossil *Leiopelma species*. - J. Roy. Soc. of New Zealand, 17 (3): 201–251
- Zweifel, R. G. (1956): Two pelobatid frogs from the Tertiary of North America and their relationships to fossil and recent forms. - Am. Mus. Nov., 1762: 1-45