

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
Katedra zoologie



**Komparativní vývojová morfogeneze vnějších
žaber u obratlovců**

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Barbora Crkvová

Vedoucí práce: Mgr. Robert Černý, Ph.D.

Praha 2009

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Roberta Černého, Ph.D. a s použitím citované literatury.

V Praze dne 5.8.2009

.....

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla velmi poděkovat svému školiteli Mgr. Robertovi Černému, Ph.D. za věnovaný čas, cenné postřehy a rady a v neposlední řadě za trpělivost a podporu, kterou mi poskytl během psaní bakalářské práce. Velký dík patří mému nejbližšímu oklolí za to, že mi po celou dobu nepřestávalo být oporou.

| | |
|--|-----------|
| Obsah | 1 |
| Abstrakt | 2 |
| 1. Úvod | 3 |
| 2. Výskyt na fylogenetickém stromě | 4 |
| 2.1. Amphibia..... | 4 |
| 2.1.1. Anura..... | 4 |
| 2.1.2. Urodela..... | 8 |
| 2.1.3. Gymnophiona..... | 11 |
| 2.2. Dipnoi..... | 13 |
| 2.3. Polypteriformes..... | 15 |
| 3. Morfogeneze a funkce | 17 |
| 3.1. Vyztužení a svalovina..... | 17 |
| 3.2. Cévní zásobení..... | 19 |
| 3.3. Epitel vnějších žaber..... | 22 |
| 3.4. Fenotypová plasticita..... | 25 |
| 4. Evoluční hypotézy | 27 |
| 4.1. Úrovně homologií..... | 27 |
| 4.2. Vnější žábry a evoluce párových končetin..... | 28 |
| 4.3. Podobné struktury..... | 29 |
| 4.3.1. Vnější žaberná filamenta..... | 29 |
| 4.3.2. Balancery..... | 30 |
| 5. Závěr | 32 |
| 6. Seznam literatury | 34 |
| 6.1. Přímé citace..... | 34 |
| 6.2. Nepřímé citace..... | 36 |

Abstrakt

Vnější žábry slouží jako struktura zajišťující embryonální a larvální dýchání. Napříč fylogenetickými liniemi vykazují velkou podobnost ve vzhledu a zřejmě i ve společném epidermálním původu. Zásadní rozdíly, ale najdeme v počtu párů vnějších žaber a v jejich umístění na žaberních obloucích. V tetrapodní linii najdeme u larev obojživelníků (Amphibia) v původním stavu tři páry vnějších žaber na branchiálních obloucích I-III, vnější žábry však mohou být redukovány a u skupin s přímým vývojem mohou úplně chybět. Ve skupině bahníci (Dipnoi) mají larvy amerického rodu *Lepidosiren* a afrického rodu *Protopterus* vždy čtyři páry vnějších žaber (oblouky I-IV), současní australští zástupci (rod *Neoceratodus*) vnější žábry nemají. Bichiri (Polypteriformes) mají pouze jeden pár vnějších žaber, který je však situován na hyoidním oblouku. Podobné struktury najdeme navíc u embryí paryb (u Elasmobranchii i Holocephali) a dokonce i u larev ryb ze skupin Chondrostei a Osteoglossiformes. To vše naznačuje, že vnější žábry jsou sekundární adaptací embryí a larev, které se mohla vyvinout konvergentně u obojživelníků, bahníků a bichirů. Pokud jsou tyto struktury homologní, tak je nutno tuto homologii hledat na nižších úrovních morfogeneze. Předložená práce představuje literární rešerši na toto téma.

Abstract

External gills are structures providing embryonic and larval respiration. Across phylogenetic lineages it shows high similarity in appearance and apparently also in a common epidermal origin. However, one can find essential differences regarding the number of pairs of external gills and their position on the gill arches. Therefore, in tetrapods, larvae of amphibians (Amphibia) possess three pairs of external gills on branchial arches I-III, but external gills might also be reduced and in those groups with direct development they can be fully absent as well. In lungfishes (Dipnoi), larvae of american *Lepidosiren* and african *Protopterus* possess always four pairs of external gills (branchial arches I-IV), on the other side, recent australian lungfishes (*Neoceratodus*) do not have external gills at all. Polypteriformes has only one pair of external gills originated on the hyoid arch. In addition, embryonic stages of Elasmobranchii and Holocephali and also larval stages of fish from groups Chondrostei and Osteoglossiformes evolved structures that resemble external gills. All this signifies that external gills can be considered secondary adaptations of embryos and larvae, which probably evolved convergently in several vertebrate lineages. This work represents literature rehere on this topic and it concludes that homology of external gills can be perceived on some basal levels of morphogenesis of these structures.

Klíčová slova: vnější žábry, larva obratlovce, respirace, žaberní oblouky, epidermis
Keywords: external gills, vertebrate larva, respiration, gill arches, epidermis

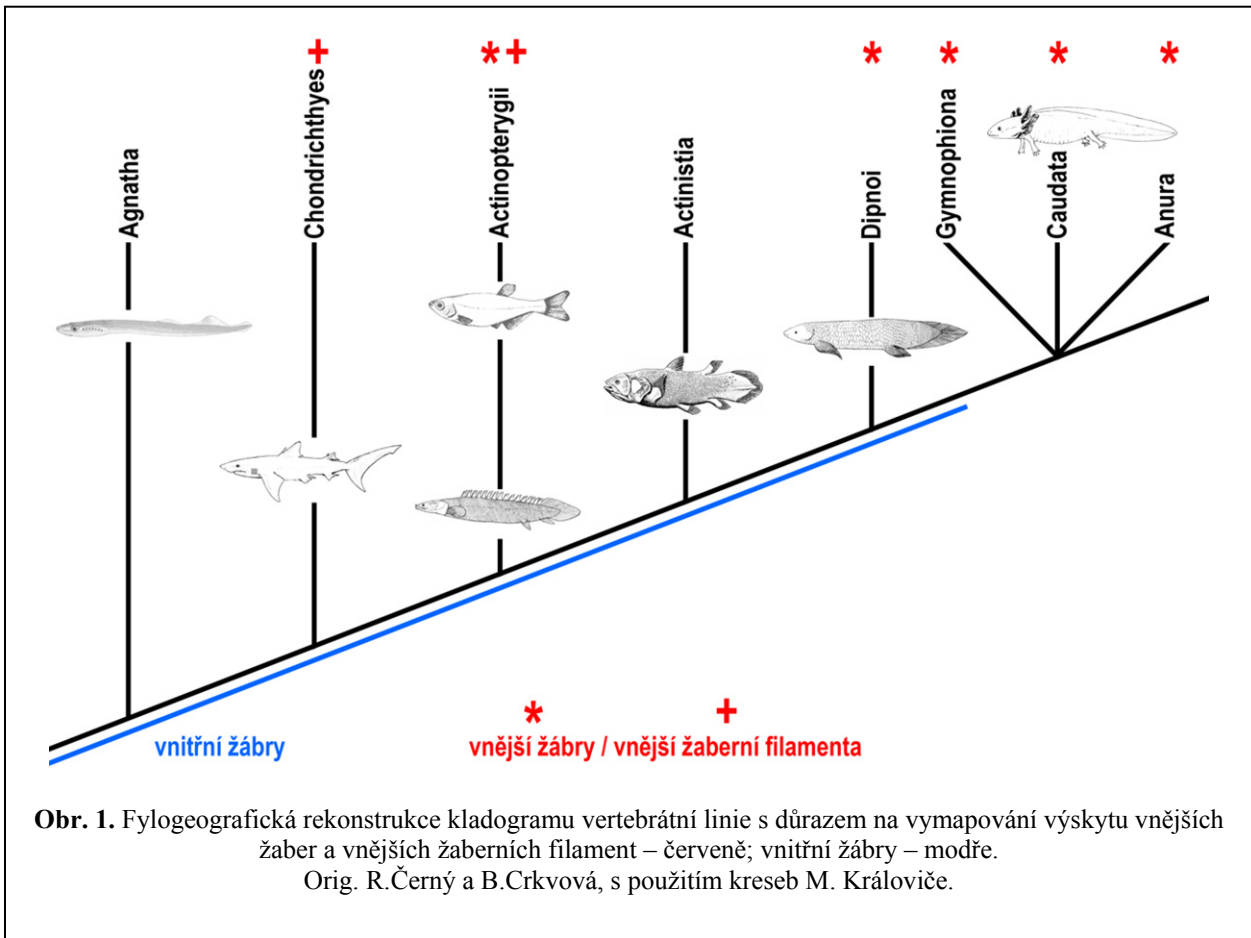
1. Úvod

Larvy vodních obratlovců představují přechodné období mezi embryem a pohlavně dospělým jedincem. Toto období je různě dlouhé, avšak ve vývoji jedince nezanedbatelné. Larvální stádia si proto pod vlivem selekce vyvinula spoustu specifických struktur, umožňujících dokonalé přizpůsobení této fázi života.

Jednou z takových struktur jsou i vnější žábry sloužící k dýchání vodních larev obojživelníků, bahníků a bichirů. Tento orgán je situován po stranách hlavy larválního stádia a je připojen k žaberním obloukům. Ve všech skupinách se jedná o nápadně podobnou strukturu křovitého vzhledu, původem z epidermis, tedy ektodermu. Výrazné prokrvení zajišťuje hustá síť vlásečnic a na povrchu najdeme samotný respirační epitel. V minulosti se proto díky této podobnosti objevovaly četné snahy prohlásit vnější žábry larev vodních obratlovců za homologní. Problém určení homologie komplikuje výskyt vnějších žaber na rozdílných žaberních obloucích – I-IV branchiální u bahníků, I-III branchiální u obojživelníků a hyoidní u bichira. Vnější žábry bichira (*Polypterus*) se také vyznačují rozdílnou vnitřní stavbou a spolu s nejasnostmi, týkajícími se jeho fylogenetického zařazení, zůstávají v otázce homologie největší neznámou.

Ve své následující práci se tedy nejdříve budu zabývat popisem vnějších žaber u jednotlivých skupin, s důrazem na počet párů a jim odpovídající žaberní oblouky, stupeň vyvinutosti a dobu po kterou se vnější žábry zachovávají. Další část se zabývá morfogenezí, vnitřní stavbou a také schopností plasticky reagovat na změnu vnějších podmínek. V poslední části rozeberu problematiku homologií a zmíním podobné struktury vyskytující se u embryí paryb a larev ryb ze skupin Chondrostei a Osteoglossiformes.

2. Výskyt na fylogenetickém stromě



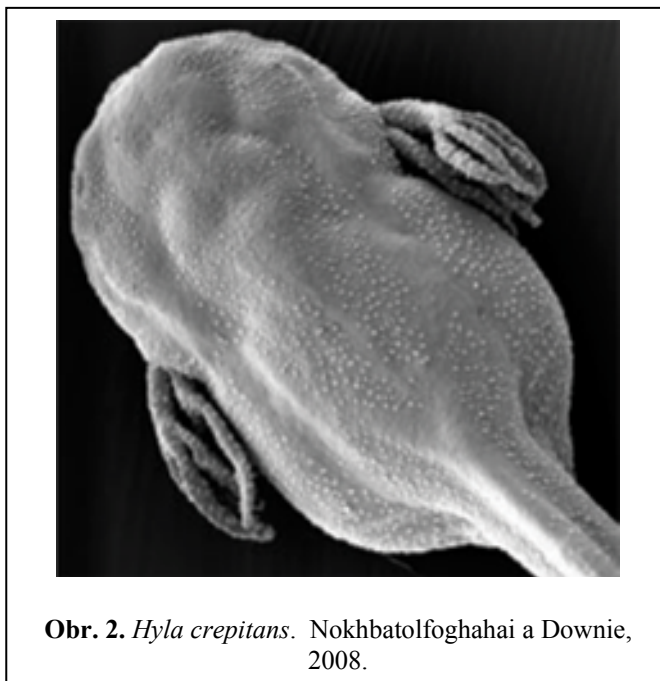
2.1. Amphibia

2.1.1. Anura

V linii, do které patří dnešní žáby (tj. taxon Anura), se během embryonálního a larválního stadia vývoje objevují dvě úzce spolu související avšak odlišné struktury pro získávání kyslíku z vody. Jsou to struktury obecně známé pod pojmy „vnější“ a „vnitřní“ žábry. Zda je použití těchto pojmů vhodné je však sporné, a to hned ze dvou důvodů. Tím prvním je, že termíny „vnější“ a „vnitřní“ přesně odpovídají skutečnému stavu pouze ve stádiu 23-24 Gosnerovy vývojové tabulky popsané na druhu *Bufo valliceps* (Gosner, 1960). V době své existence před uzavřením operkulárního záhybu jsou však obě struktury jasně vnější (Viertel a Richter, 1999). Proto pro ně Viertel (Viertel, 1991) zavádí nové pojmy – přetrvávající a dočasné. Tedy, že proximální žaberní struktura (v relativní pozici vůči

žabernímu oblouku), jasně odlišitelná ve stádiu 22 (Gosner, 1960), přetrvává. Na rozdíl od distální žaberní struktury, která z velké části ve stádiu 23-25 (Gosner, 1960) atrofuje a zbytek přerůstá takzvaným operkulem.

Operkulem je zde nazýván pouze záhyb kůže, který nemá nic společného s pravým osifikovaným operkulem u ryb (os operculare), jde tedy pouze o shodný, zavádějící název, nikoli o homologii (Witzmann, 2004). Druhým důvodem je fakt, že pojmem „vnitřní“ žábry obvykle označujeme žábry ryb, abychom je tak jasně odlišili od ektodermálních struktur sloužících k dýchání například larválním či neotenním jedincům ocasatých



Obr. 2. *Hyla crepitans*. Nokhbatolfoghahai a Downie, 2008.

oobjíživelníků – tedy žaber „vnějších“. Pokud ovšem stejným pojmem označíme přetrvávající žábry pulců, mohli bychom dojít k mylnému závěru, že se jedná o strukturu homologickou s pravými vnitřními žabrami ryb, tedy něco, co bylo zděděno od společného předka, slouží stejné funkci, je regulováno odpovídajícími si geny, atd. Přetrvávající („vnitřní“) žábry žab jsou strukturou zajišťující dýchací funkci v pokročilejším larválním stádiu, po zániku dočasných („vnějších“) žaber. Tyto přetrvávající žábry vznikají jako ventrální výchlípka dočasných žaber a odvozují tedy od nich svůj vznik. Ventrální výchlípka ektodermálních žaber pulců později přeroste kožním záhybem (operkulem) a tím dojde k její internalizaci, ke vzniku sekundárních „vnitřních“ žaber (Viertel a Richter, 1999; Duellman a Trueb, 1986). Pokud budeme vycházet z obecného předpokladu, že vnější žábry oobjíživelníků se nevyvinuly z vnitřních žaber ryb, potom i „vnitřní“ žábry pulců nemohou být s vnitřními žabrami ryb přímo homologické (Witzmann, 2004).

Na rozdíl od ostatních oobjíživelníků, dočasné („vnější“) žábry u žab přetrvávají jen krátkou dobu, přesto nejsou nevýraznou strukturou (obr. 2.). Nokhbatolfoghahai a Downie (Nokhbatolfoghahai a Downie, 2008) popsali dočasné žábry na jedenadvaceti druzích z šesti významných žabích čeledí a přes přibližně stejné načasování a shodnost vývojového procesu zjistili mnoho rozdílů ve výsledné struktuře. První náznak budoucích dočasných žaber můžeme obvykle na embryu pozorovat před vylíhnutím, okolo stádia Gosner 18 (Gosner,

1960). Některé druhy se ovšem mohou líhnout dříve (Gosner uvádí, že již od stádia 16), například *Bufo beebei* ve stádiu 17 (Gosner, 1960). Další odchylky nalezneme u žab s přímým vývojem (patří mezi ně například zástupci čeledi Hemiphractidae), zde se základy dočasných žaber objevují dříve (Del Pino a Escobar, 1981, na *Gastrotheca riobambae*) – ve stádiu 15-16 (Gosner, 1960). Tyto základy, ať už v jakémkoliv stádiu, se tedy objevují jako nepravidelně tvarované, přibližně polokulovité bulky po obou stranách embrya, posteriorně za budoucí hlavou. Každá bulka se poté začne



Obr. 3. *Phylomedusa trinitatis* s dlouhými filamenty vnějších žaber. Nokhbatolfoghahai a Downie, 2008.

prodlužovat a rozdělovat tak, že ve výsledku zformuje větvenou strukturu. Ta dosahuje svého maximálního stupně vývoje v období okolo stádia 21-22 (Gosner, 1960). V tomto období lze také nejlépe porovnávat morfologické odlišnosti u jednotlivých čeledí, respektive druhů. Největší rozdíl spočívá v počtu hlavních větví jednotlivých žaber (1-4), míře prodloužení hlavního výběžku (obr. 3.), délce a tvaru jednotlivých filament a stejně tak i v zastoupení obrvených buněk na povrchu těchto žaberních filament. Stádia 23-25 (Gosner, 1960) byla původně vymezena podle stupně regrese dočasných žaber. Ve stádiu 23 (Gosner, 1960) překryje operkulární záhyb bazální část žaber, během stádia 24 (Gosner, 1960) postupuje operkulum posteriorně a začíná postupná regrese žaberních filament. Operkulum přerůstá žábry asymetricky a to tak, že žábry na pravé straně jsou již plně překryty, zatímco na levé straně zůstávají konce stále viditelné. Nakonec ve stádiu 25 (Gosner, 1960) jsou dočasné žábry kompletně schovány pod operkulem a z velké části atrofované. Od této doby fungují již plně pouze žábry „vnitřní“ – přetrvávající. A to až do doby metamorfózy, přeměny pulce v dospělou žábu.

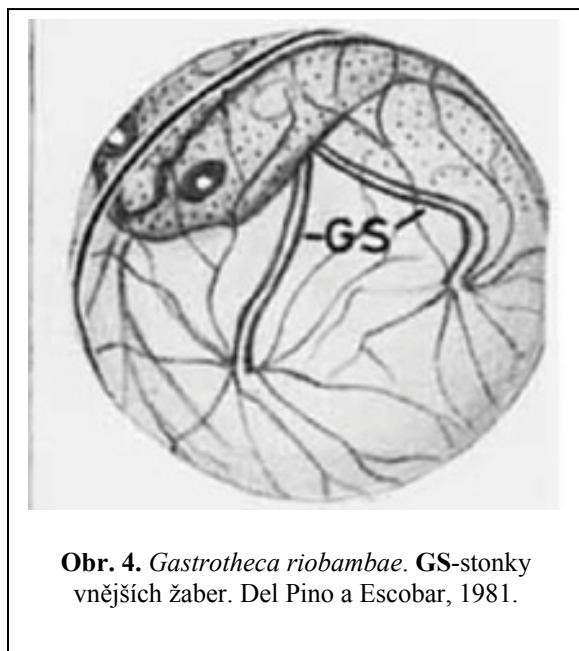
Na tomto místě je třeba říci, že ačkoliv dočasné žábry u žab jsou brány jako obecně přítomná struktura, najdeme i takové druhy, které je nemají vůbec. Witzmann (Witzmann, 2004) uvádí, že dočasné žábry u žab (stejně jako u ostatních obojživelníků) mohou vznikat na ceratobranchiálních I.-III. branchiálního oblouku (1-3. posthyoidní oblouky), často však bývají omezeny pouze na I. a II. branchiální oblouk, nebo dokonce jen na ten I. Taxon Anura zahrnuje přes pět a půl tisíce druhů, řazených do bezmála 40 čeledí. Jejich dočasné žábry jsou

samozřejmě čeled' od čeledě a druh od druhu různé, ale jak jsem již uvedla, jejich různorodost spočívá z velké části v poměru délek jednotlivých primárních větví a jejich filament. Proto zde uvedu popis vnějších žaber pouze pro pár vybraných čeledí s větším počtem druhů. Co zůstává u všech druhů neměnné, je obecná vnitřní stavba. Na povrchu jsou dočasné žábry pokryty dvouvrstvou epidermis skládající se z peridermis a sensorické vrstvy (Viertel, 1991), pod ní se nachází vrstva dermis a pojivové tkáně. Můžeme zde také nalézt malé ostrůvky okupované pharyngeálními buňkami entodermálního původu, proto také Viertel (Viertel, 1991) používá pro tuto oblast pojem ekto-entodermální přechodná zóna. Do vnějších žaber, jakožto orgánu výměny dýchacích plynů, samozřejmě pronikají cévy pravděpodobně původu mezodermálního. Neokysličnou krev přivádějí od srdce z počátečního, ihned se větvícího úseku (*truncus arteriosus*) ventrální aorty branchiální afferentní arterie, které se dále rozvětví v hustou kapilární síť. Nejjemnější povrchové kapiláry v distálních částech žaberních trsů se nacházejí hned pod ztenčenou vrstvou pojivové tkáně a dermis. Tím je umožněn kontakt přímo se sensorickou vrstvou pokožky a tloušťka bariéry mezi krví a vodou či tekutinou ve vajíčku, z níž je kyslík získáván, je minimalizována. Z kapilár se krev sbírá do branchiálních arterií efferentních, které ji okysličenou svedou zpět do těla. Celá struktura je pak pomocí svalstva zavěšena na chrupavčitém elementu příslušného žaberního oblouku zvaném *ceratobranchiale*. Stručný srovnávací přehled některých významnějších žabích čeledí zde uvádím podle práce Nokhbatolfoghahaie a Downieho (Nokhbatolfoghahai a Downie, 2008). Z čeledi *Bufo* vybrali čtyři zástupce: *Bufo beebei*, *Bufo bufo*, *Bufo marinus* a *Bufo viridis*. U *B. viridis* byly nalezeny čtyři páry dočasných žaber, což přímo neodpovídá obecnému stavu u obojživelníků (maximum jsou tři páry na třech branchiálních obloucích), a proto by bylo zajímavé zjistit, zda se jedná o přítomnost dvou párů na jednom z oblouků, či o brzké rozvětvení jednoho z hlavních stonků. U ostatních druhů se vyskytují dva páry s variabilním počtem krátkých filament (4-6 na anteriorním páru a 3-5 na posteriorním). Hustota obrvení daná počtem obrvených buněk je střední až velká.

Čeled' *Eleutherodactylidae* zahrnuje na 200 druhů, její zástupci nemají dočasné žábry vůbec, nebo se tyto objevují pouze přechodně v podobě malých výrůstků. O jejich funkčnosti se spekuluje (Thibaudeau a Altig, 1999).

Unikátní specializované žábry zvonovitého tvaru mají pulci z čeledi *Hemiphractidae*. Dospělé samice inkubují vajíčka po určitou dobu na svých zádech a specializované žábry pulců tedy zprostředkovávají výměnu plynů mezi matkou a embryem. Žaber mohou být dva páry, jeden pár nebo jeden pár vzniklý fúzí. Nezůstávají po stranách hlavy jako prosté

vyrůstky ale částečně nebo úplně uzavírají embryo se žloutkovým vakem do extraembryonálního vaku, který se vyplní tekutinou. Jsou bohatě prokrvené a od prokrvené



Obr. 4. *Gastrotheca riobambae*. GS-stonky vnějších žaber. Del Pino a Escobar, 1981.

dorzální tkáně matky je odděluje pouze tenká vrstva rosolovité hmoty vajíčka. Rody *Flectonotus* a *Cryptobatrachus* mají pouze jeden pár dočasných žaber částečně překrývající embryo, rody *Gastrotheca* a *Amphignathodon* mají také jeden pár, ten však vniká fúzí z původních dvou párů dočasných žaber (obr. 4.) a překrývá embryo kompletně (zfužovaný pár od nefužovaného odlišíme podle přítomnosti dvou stonků). U rodů *Fritziana*, *Hemiphractus* a *Stefania* najdeme dva páry obalující celé embryo (Duellman a Trueb, 1986; Del Pino a Escobar, 1981).

Velmi diverzifikovaná čeleď Hylidae vykazuje i velkou diverzitu v morfologii vnějších žaber, od krátkých málo obrvených žaber s nevýraznými filamenti po dlouhé hustě větvené žábry. Nokhbatolfoghahai a Downie (Nokhbatolfoghahai a Downie, 2008) pozorovali devět druhů – *Hyla microcephala*, *H. minuta*, *H. minuscula*, *H. geographica*, *H. boans*, *H. crepitans*, *Phrynohyas venulosa*, *P. trinitatis* a *Phyllodytes auratus*.

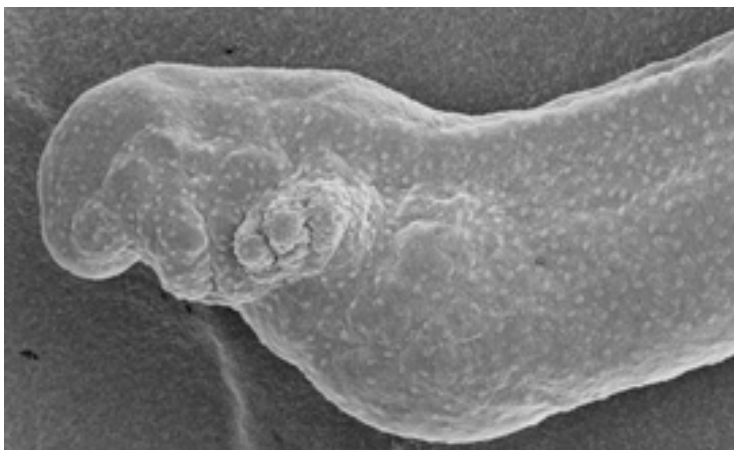
Z čeledi Ranidae pozorovali Nokhbatolfoghahai a Downie (Nokhbatolfoghahai a Downie, 2008) pouze dva druhy: *Rana temporaria* s dlouhými větvenými a hustě obrvenými žábry a *R. ridibunda* s krátkými, v porovnání s předchozími chudě vyvinutými žábry. Tento vzorek nám o tak velké čeledi mnoho neříká, avšak při takovém počtu druhů lze jen těžko náhodným výběrem sestavit vzorek, který by nám něco řekl obecně o vnějších žábách této čeledi.

2.1.2. Urodela

Stejně jako žáby i ocasatí obojživelníci mají vodní larvální stádium, vyznačující se typickými znaky pro larvu obojživelníků. Existují samozřejmě výjimky, u kterých probíhá prodloužený vývoj ve vajíčku a líhnoucí se jedinci jsou již plně terestrické zmenšeniny dospělé formy (například některé druhy z čeledi Plethodontidae). I u nich však můžeme nalézt

vnější žábry, které slouží k příjmu kyslíku v embryonální fázi života a před vylíhnutím jsou již plně resorbované.

Vnější žábry se u ocasatých obojživelníků mohou vyskytovat nejen u larev, ale také ve stádiu pohlavní dospělosti u neotenních jedinců. Neotenik je takový jedinec, u kterého se somatické a pohlavní orgány vyvíjejí rozdílnou rychlostí. Dojde k ustrnutí ve stádiu larvy se zachovanými larválními znaky, přitom ale rozmnožovací orgány dosahují vývojového stupně odpovídajícího pohlavně dospělému jedinci. Kromě vnějších žaber se z larválních znaků dále



Obr. 5. Zaklady vnějších žaber u embrya druhu *Ambystoma mexicanum*.
Orig. R.Černý.

zachovávají například larvální zuby, funkční postraní čára, nebo absence očních víček (Pough et al., 2004). Neotenie se může vyskytovat jako obligatorní i fakultativní a stupeň úrovně metamorfovanosti je u různých druhů různý. Jako příklad lze uvést čtyři fakultativně neotenní

druhy rodu *Ambystoma* (nejznámější z nich *A. gracile* a *A. tigrinum*), kde se na jedné straně vyskytují populace normálně metamorfující a na straně druhé populace, u kterých k metamorfóze nedojde, pokud se vodní prostředí, které obývají, nestane neobyvatelným (Duellman a Trueb 1986).

Ve všech možných případech výskytu vnějších žaber u ocasatých obojživelníků nacházíme vždy tři páry odvozující se od ceratobranchiálí I-III branchiálního oblouku (Duellman a Trueb, 1986; Witzmann, 2004). Z embryonálních základů vnějších žaber začnou vyrůstat prodlužující se výběžky (obr. 5.), kterým chybí jakákoliv skeletální výztuha. Jsou však podporovány svalstvem, které pomáhá žábry smršťovat, což slouží k obměně okolní vody obklopující žábry v případě vyčerpání kyslíku. Během vývoje se nejdříve na každé větvi postupně vyvinou dvě řady filament a později mohou být alternativně přidány třetí a čtvrtá řada. Délka jednotlivých filament je druh od druhu různá (Witzmann, 2004). Jednotlivé větve vnějších žaber vznikají na dorzální straně příslušného ceratobranchialia tak, že mezi hlavním stonkem vnějších žaber s jednotlivými lupínky a ceratobranchiale leží podle Schmalhausena (Schmalhausen, 1968) pojivová struktura, kterou nazývá žaberním septem. Jednotlivé hlavní

stonky vnějších žaber jsou pak jen jaksi ztenčenou dorzální částí žaberního septa (Rauther, 1937; Schmalhausen, 1968). Schmalhausen (Schmalhausen, 1968) dokonce uvádí, že žaberní septum společně s příslušnými stonky vnějších žaber tvoří dohromady jeden celek, který by podle něho mohl být homologní žabernímu septu u ryb. Většina larválních a neotenních ocasatých má také tři nebo čtyři páry žaberních štěrbin, ty se obvykle uzavírají, jakmile jsou vnější žábry resorbovány. Výjimku tvoří rody *Amphiuma* a *Cryptobranchus*, u kterých zůstávají štěrbinové otvory navzdory nepřítomnosti žaber (Duellman a Trueb, 1986).

Vnější žábry jsou jako ektodermální struktura v bezprostředním kontaktu s vnějším prostředím, a proto musejí být schopné poměrně plasticky odpovídat na různé ekologické změny okolních podmínek. Toto tvrzení dobře dokládá srovnávací studie rodů *Rhyacotriton* (Rhyacotritonidae), *Gyrinophilus* (Plethodontidae) a *Ambystoma* (Ambystomatidae), kterou provedli Valentine a Dennis (Valentine a Dennis, 1964). Na těchto třech rodech popsali tři různé typy larvy ocasatých obojživelníků, odlišujících se vnějšími i vnitřními znaky. Tyto odlišnosti přímo vyplývají z prostředí, ve kterém ta která larva žije. V případě rodu *Rhyacotriton* se jedná o horský potok, rod *Gyrinophilus* žije v proudících vodách a rod *Ambystoma* ve stojatých vodách rybníků nebo jezírek. Z podstaty vodního prostředí, které jednotlivé typy obývají, vyplývá i různá teplota vody a tím podmíněné odlišné množství dostupného kyslíku. Proto reakce na tyto odlišné podmínky logicky zahrnuje i morfologické změny na vnějších žábách, jakožto respiračním orgánu. Typ s nejméně vyvinutými vnějšími žábami (*Rhyacotriton*) se vyvíjí ve vodách horských potoků, jejich žábry jsou krátké a mají pouze jednu řadu krátkých filament. Larvální typ zastoupený rodem *Gyrinophilus* žije v proudících vodách řek, tedy stále ještě ve vodách s poměrně velkým procentem rozpuštěného kyslíku. Se svými dlouhými, zužujícími se větévkami žaber, nesoucích dvě řady středně dlouhých filament, představuje přechodný typ mezi výše popsanou larvou horských potoků a larvou stojatých vod rodu *Ambystoma*. Larvy obývající stojaté vody mají vnější žábry až křovitého vzhledu – dlouhé větve s dvěma řadami filament a spoustou dalších dlouhých filament vmezeřených ještě mimo řady. Toto extrémní zvětšení povrchu jim umožňuje efektivnější respiraci ve vodách s nízkým obsahem rozpuštěného kyslíku a tím zajišťuje jejich přežití (Duellman a Trueb, 1986).

Pro srovnání s rozmanitostí nalezenou u žab zde uvádím stručný přehled čeledí (Pough et al., 2004). Čeleď Ambystomatidae zahrnuje malé i velké druhy terestrických ocasatých obojživelníků s vodní larvou. Patří sem i asi nejznámější neotenní druh *Ambystoma mexicanum*. V čeledi Amphiumidae najdeme obojživelníky, kteří obývají vodní prostředí po

celou dobu života, líhnoucí se larvy však ztrácejí žábry hned záhy a dospělci už je nemají. Čeleď Cryptobranchidae je skupina zahrnující paedomorní a trvale vodní druhy. Ačkoliv ostatní larvální charakteristiky u nich zůstávají zachovány, dochází u obou rodů k resorbci vnějších žaber a u rodu *Andrias* i k uzavření žaberních štěrbin (Duellman a Trueb 1986). Polovodní obojživelníky s vodní larvou zahrnují čeledi Dicamptodontidae a Rhyacotritonidae. Čeleď Hynobiidae sdružuje vodní a terestrické druhy, kde nositelem vnějších žaber jsou opět vodní larvy. V čeledi Plethodontidae najdeme rody (*Eurycea*) u kterých druhy tvoří kontinuum od paedomorních jedinců s vnějšími žábry až po druhy plně metamorfované. Plně terestrické formy z této čeledi dokonce vodní larvu úplně vypustily a z vajíček se líhnou rovnou zmenšené formy podobající se dospělcům. Vnější žábry se plně vstřebají ještě v embryonální fázi těsně před líhnutím (například u druhu *Plethodon glutinosus*). Paedomorní vodní druhy s vyvinutými vnějšími žábry najdeme v čeledi Proteidae, jsou to severoamerický rod *Necturus* a nám známý macarát rodu *Proteus*. Salamandridae jsou skupinou s terestrickými i vodními zástupci majícími vodní larvu. Čeleď, která si ponechává vnější žábry i v dospělosti jsou severoameričtí Sirenidae.

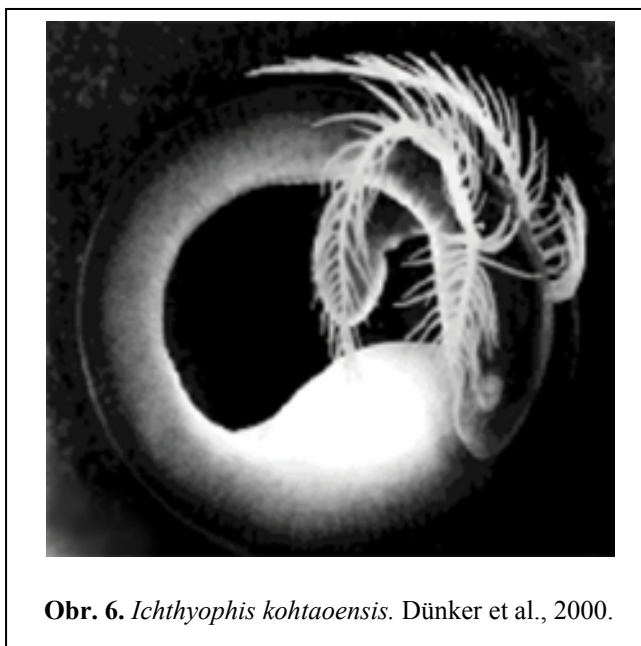
Detailnější vzhled vnějších žaber u ocasatých obojživelníků se pro jednotlivé čeledi prakticky nedá zobecnit, protože se jedná o znak, jenž svou morfologií plasticky odpovídá na adaptivní tlaky okolní. Pokud se zaměříme na druh, tak stabilita larválních struktur u jedinců daného druhu naznačuje, že tyto rozmanité znaky jsou do určité míry geneticky fixované. I zde však najdeme závislost vyvinutosti vnějších žaber na dostupnosti kyslíku v okolním prostředí. Tento jev se nazývá fenotypová plasticita a ukázkově ho popisuje např. pokus na druhu *Necturus maculosus*, který provedli Guimond a Hutchison (Guimond a Hutchison, 1976). Když byl *Necturus* držen v akváriu s dobře okysličenou vodou, vyvinul si pouze krátké větvičky vnějších žaber, narozdíl od doby kdy bylo kyslíku málo a *Necturus* měl po stranách hlavy velké vnější žábry křovitého vzhledu. Jakmile bychom srovnávali vyšší taxonomické jednotky, jasně se ukazuje, že evoluce znaků jako vnější žábry zde byla tažena ekologickými nároky napříč fylogenetickými liniemi (Valentine a Dennis 1964).

2.1.3. Gymnophiona

O zástupcích řádu Gymnophiona toho z obojživelníků víme nejméně a možná jsou i nejméně studovanou skupinou obratlovců vůbec. Patří sem šest čeledí tropických obojživelníků s podlouhlým tělem postrádajícím končetiny, jejichž zástupci obývají podzemí,

tlejší listí nebo polovodní až vodní prostředí (Dünker et al., 2000) a ve srovnání s ocasatými obojživelníky nebo vybranými čeleděmi žab o nich nevíme prakticky nic.

V obecných přehledech shrnujících celé obojživelníky se uvádí, že stejně jako u ocasatých nalezneme u červorů tři páry vnějších žaber vznikajících na ceratobranchiale I.-III. branchiálního oblouku (Duellman a Trueb, 1986). Stádiem nesoucím vnější žábry je u červorů embryo, přičemž způsob reprodukce může být oviparní, ovoviviparní nebo viviparní. Vnější žábry se nezachovávají v larválním stádiu, jako je tomu u ocasatých a ani



Obr. 6. *Ichthyophis kohtaoensis*. Dünker et al., 2000.

neotennie není u červorů známa (Duellman a Trueb, 1986); Wake (podle Dünker et al., 2000) však během svých pozorování našel rudimenty vnějších žaber u larev druhů *Epicrionops petersi* a *E. bicolor*.

U většiny druhů, kde byl popsán embryonální vývoj (například *Ichthyophis glutinosus*: Sarasin a Sarasin, 1887-1890; *Hypogeophis rostratus*: Brauer, 1899; *Ichthyophis kohtaoensis*: Dünker et al., 2000) najdeme na každé straně hlavy tři vnější žábry s typickou stavbou pro červory – tedy tři prodloužené a hustě zpeřené větve (obr. 6.). Výjimkou jsou živorodí Typhlonectidae, jejichž embrya mají pouze jediný vakovitě rozšířený pár vnějších žaber, který dosahuje poloviční až dvoutřetinové délky embrya a obvykle je omotán kolem těla embrya v děloze. Žábry jsou bohatě protkány sítí jemných povrchových cév a v žaberním epitelu najdeme mnoho specializovaných buněčných typů, což poukazuje k možné roli v materno-fetální komunikaci a oboustranné výměně látek (Hraoui-Bloquet a Exbrayat, 1994). Z dvanácti druhů této čeledi je embryo posáno pouze pro pět a vnější žábry dokonce pro čtyři druhy. Přítomnost takto výstředních žaber a živorodost se však pro čeleď Typhlonectidae zdá typická (Wilkinson a Nussbaum, 1997). Dünker et al. (Dünker et al., 2000) popisují embryonální a larvální vývoj typického druhu červora z čeledi Ichthyophiidae - *Ichthyophis kohtaoensis*. První náznaky vnějších žaber v podobě lehce zahnutých zduřenin se objevují v autory posaném stádiu 21 (to odpovídá koncovému stádiu neurulace) po stranách hlavové oblasti, zatím postrádají filamenta a žaberní štěrby mezi žaberními tyčinkami zůstávají

neperforované. Základy budoucích filament se začínají objevovat ve stádiu 22 ve formě malých bouliček na prvním a druhém páru žaber, na třetím páru se objeví až ve stádiu 24, kdy už jsou všechny větve značně prodloužené. Od stádia 29 až do ztráty vnějších žaber je druhý, prostřední pár delší než první a třetí, někdy dosahuje dokonce dvojnásobné délky a nese mnohem větší počet filament. Ve stádiu 36 je třetí pár zatažen do dutiny žaberního váčku a resorbován. Líhnutí nastává ve stádiu 37 a larva na své pozemní cestě k budoucímu akvatickému životu strhne zbývající dva páry vnějších žaber, po kterých zůstane viditelný jen otvor do dutiny žaberního váčku.

Zvláštní vývoj vnějších žaber popsal Wake (Wake, 1969) u druhu *Gymnopsis multiplicata proxima*. Po stranách hlavy embrya se nejdříve objeví anteriorní a posteriorní páry žaber (tedy první a třetí), dorostou téměř poloviny délky, které budou později dosahovat ve svém maximu a až poté se začne utvářet prostřední pár. Dále roste stejně jako ostatní dva páry, v době kdy se růst prvního a třetího zastaví, se ovšem prostřední pár dále prodlužuje až do doby kdy je téměř dvakrát tak dlouhý než anteriorní s posteriorním. Počátek růstu prostřední větve žaber může korelovat se zvýšenými nároky na kyslík rychleji se vyvíjejícího embrya po jeho vyklouznutí z vitelinní membrány. Tato korelace podporuje názor, že stejně jako ocasatí obojživelníci (Guimond a Hutchison, 1976; Bond, 1960) a žáby (Warkentin, 2000) reagují červoří plasticky na množství dostupného kyslíku v okolí zvýšenou vaskularizací a tím způsobeným zvětšením respiračního povrchu vnějších žaber a efektivnějším okysličováním krve (Wake, 1969).

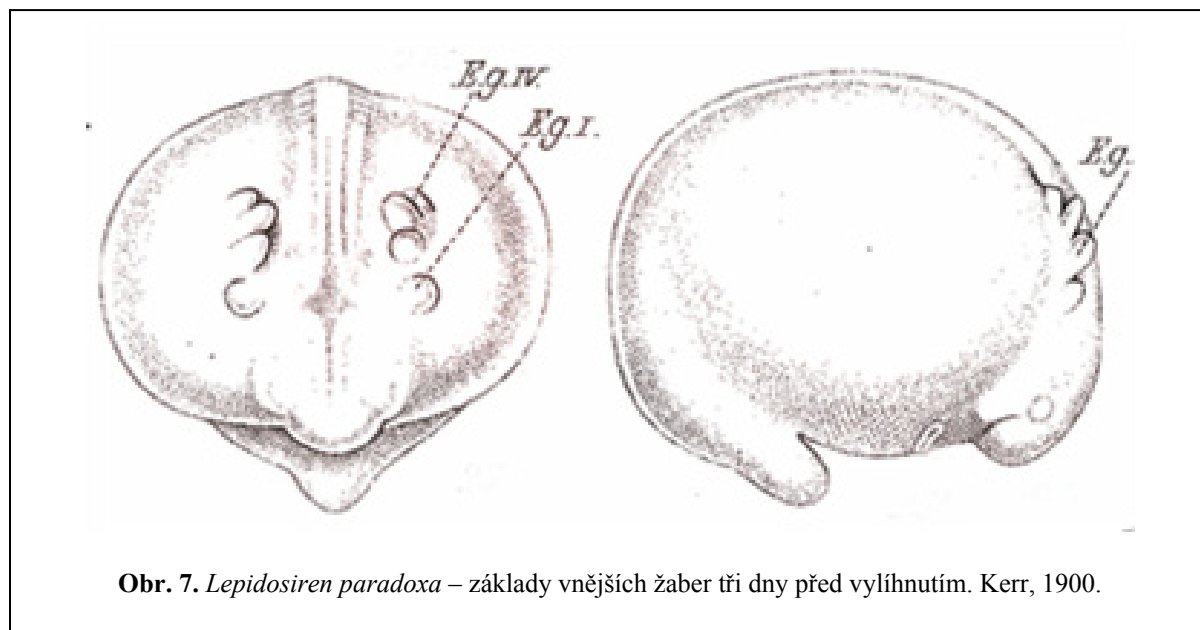
2.2. Dipnoi

U bahníků se vnější žábry vyvinuly jen u dvou nejpokročilejších rodů, jejichž dospělci se téměř přizpůsobili „terestrickému“ životu a jejich vnitřní žábry jsou redukované, tito bahníci tudíž z velké části závisí na plicním dýchání. Proto si embrya a larvy rodů *Lepidosiren* a *Protopterus* vyvinuly vnější žábry, aby jim umožnily překlenout období, kdy jim plíce ještě zcela nefungují. Naopak dospělec australského bahníka rodu *Neoceratodus* je mnohem více uzpůsobený pro život ve vodě, téměř zcela dýchá pravými vnitřními žabrami (Burggren a Johansen, 1986), a proto jeho larvy žádné přídatné orgány ve formě vnějších žaber nepotřebují.

Důležitým rozdílem od obojživelníků je, že dvojdyšní mají vždy 4 páry vnějších žaber (obojživelníci 3 páry) odvozených od branchiálních oblouků I-IV (Witzmann, 2004). Stavba

vnějších žaber zůstává prakticky identická jako u obojživelníků, žábry tvoří dlouhá větévka, na které po obou stranách vyrůstá řada filament a vytváří tak zpeřenou strukturu. Obsahují cévní smyčky odvozené od aortálních oblouků (Goodrich, 1958)

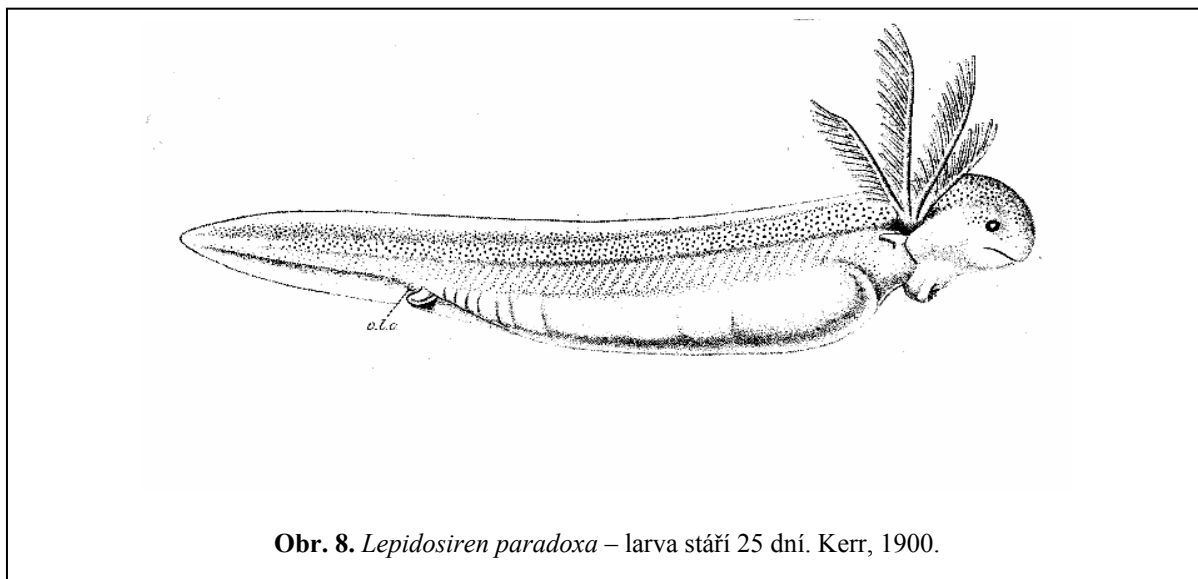
Detailní vývoj jihoamerického bahníka *Lepidosiren paradoxa* popisuje ve své práci Kerr



Obr. 7. *Lepidosiren paradoxa* – základy vnějších žaber tři dny před vylíhnutím. Kerr, 1900.

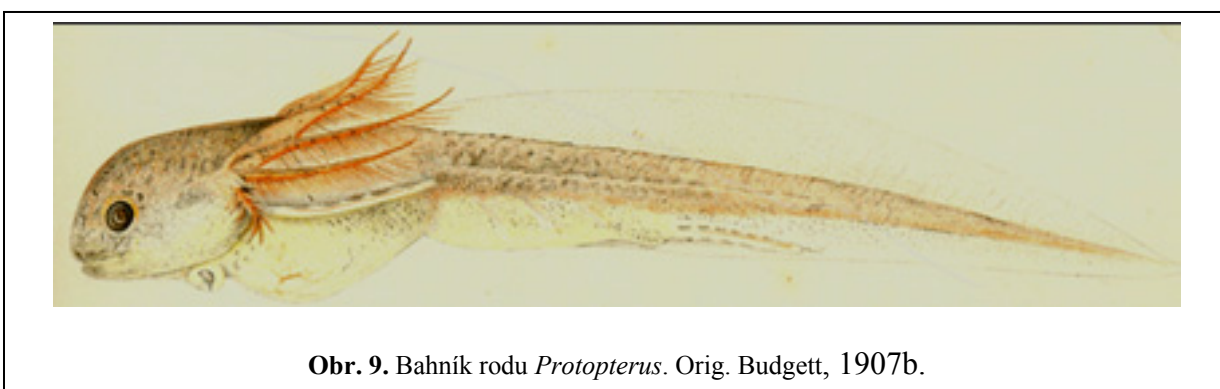
(Kerr, 1900), který s důrazem na vnější struktury zachycuje v embryonálním a larválním vývoji i vnější žábry. Kerr prvně pozoruje vnější žábry na embryu ve fázi zhruba čtyř dní před vylíhnutím, ve formě čtyř kulovitých výrůstků (obr. 7), přičemž třetí a čtvrtý ještě nejsou zcela odděleny. Výrůstky se od té doby prodlužují, a ačkoliv v době líhnutí již rozlišíme delší výčnělky, jsou zatím holé a ve srovnání s budoucí zpeřenou větévkou téměř zanedbatelné. Tři dny po vylíhnutí můžeme pozorovat počínající zpeřování větévek a s prodlužováním celé čtveřice vnějších žaber i vznik společného stonku. Tento vývoj pokračuje až do třicátého dne po vylíhnutí, kdy vnější žábry dosahují svého vývojového maxima. Ve stáří okolo šesti týdnů začíná larva velmi rychle metamorfovat, kromě jiných změn dojde díky zamezení přívodu krve do žaber k jejich nekrotizaci, odpadávání a rychlé resorpci toho, co zbylo. Kerr pozoroval závislost stupně vývoje embrya, a tedy i vnějších žaber, na okolní teplotě. V případě chladnějšího počasí byl celý vývoj zpožděn a tudíž i popis stádia podle dne stáří úplně neodpovídal embryím vyvíjejícím se v teplejších obdobích.

Během své existence jsou vnější žábry volně pohyblivé a můžeme pozorovat, jak jimi larva pošukává. Pigmentové buňky se nerozšiřují dále než k základu společného stonku a proto nesou vnější žábry červené zabarvení odpovídající jejich hustému prokrvení.



Obr. 8. *Lepidosiren paradoxa* – larva stáří 25 dní. Kerr, 1900.

Africký bahník rodu *Protopterus* (obr. 9.) má v larválním stádiu čtyři páry vnějších žaber, stejně jako bahník rodu *Lepidosiren*. *Protopterus* je ale pozoruhodný tím, že jsou u něho zbytky posledních tří párů vnějších žaber zachovány i v dospělosti, jsou normálně prokrveny odbočkami od aortálních oblouků prokrvujících žábry vnitřní (Goodrich, 1958). Schmalhausen (Schmalhausen, 1968) to zdůvodňuje možnou neotenií *Protoptera*. Pokud oba bahníky porovnáme, rod *Protopterus* se od *Lepidosiren* odlišuje delším vývojovým obdobím, po které zůstávají kořeny vnějších žaber oddělené. Jasně můžeme odlišit jednotlivé separované stonky v jedné linii za sebou (Budgett, 1907b). První zduřeniny v místech



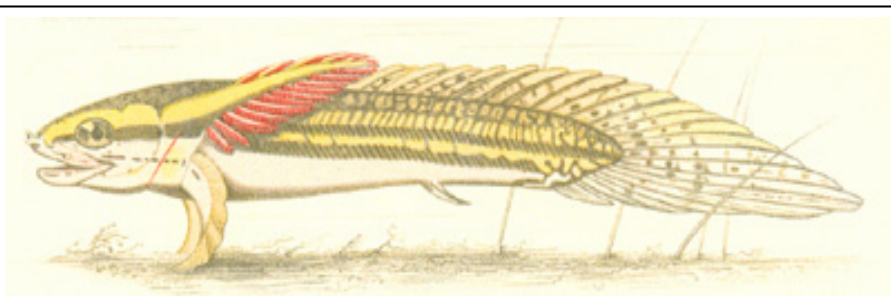
Obr. 9. Bahník rodu *Protopterus*. Orig. Budgett, 1907b.

budoucích vnějších žaber pozoroval Kerr (Kerr, 1909) na embryích druhu *Protopterus annectens* ve stádiu 18, ve stádiu 27 se vylíhne pulcovitá larva s již značně prodlouženými výrůstky. První náznaky zpeření se objevují ve stádiu 28 ve formě dvojité řady hrbolků na vnější straně hlavních stonků a dále se prodlužují. Maxima dosahují vnější žábry rodu *Protopterus* ve stádiu 32-34 a přibližně v té době začíná jejich společný kořen rotovat směrem

dopředu, takže anteriorní pár se stane ventrálním a nejposterioernější pár dorzálním (Budgett, 1907b). Rychlá metamorfóza, tak jak ji známe u rodu *Lepidosiren*, zde není známa, takže i redukce žaber je spíše pozvolná.

2.3. Polypteriformes

Na první pohled najdeme u bichirů vnější žábry, které velmi připomínají struktury výše popsané. Při bližším pohledu však zjistíme, že u bichirů se vyskytuje pouze jeden pár vnějších žaber (obr. 10.). Další odlišností je umístění vnějších žaber – u obojživelníků a bahníků



Obr. 10. Larva rodu *Polypterus*. Budgett, 1907.

nasedají vnější žábry na branchiální oblouky, zato u bichira na dorzální část hyoidního oblouku. Na branchiálních obloucích bichira žádný pár vnějších žaber nenajdeme (Rauther, 1937).

Přívod krve do vnějších žaber zajišťuje hyoidní aortální oblouk (hyoidní arterie); smyčka, která vybíhá do vnějších žaber, začíná v oblasti centra operkula a je tvořena hyoidní afferentní a hyoidní efferentní arterií (Budgett, 1907).

Detailní embryonální a larvální vývoj druhu *Polypterus senegalus* popsal podle materiálu dovezeného Budgettem Kerr (Kerr, 1907). Zřetelněji viditelné zduřeniny pozoroval na embryu ve stádiu 24. Ve stádiu 25 se tyto začínají zplošťovat a objevují se první stopy budoucích lístků zpeřujících hlavní stvol. Ve stádiu 30 se líhne nedovyvinutá larva se žlutkovým váčkem (Bartsch et al., 1997). Až do stádia 31 pokračuje zvětšování velikosti a prodlužování prstovitých výběžků, poté se výběžky sekundárně rozvětvuují. Růst vnějších žaber je poté kontinuální až do doby nekrózy počínající od distálních konců. Počátek redukce vnějších žaber je u různých druhů časově variabilní, většinou však až po dovršení stáří dvou měsíců a přibližné délky 60 mm (Bartsch et al., 1997).

3. Morfogeneze a funkce

3.1. Vyztužení a svalovina

Vzhledem k pozici vnějších žaber po stranách hlavy, laterálně od žaberních oblouků, je samozřejmé ptát se, jakým způsobem je tento přídatný dýchací orgán k lebce připojen. Původně měla být tato otázka jednou z hlavních součástí mé bakalářské práce, v průběhu literární rešerše jsem však narazila na problém velmi malého množství literatury, která se tímto problémem zabývá a i to, co se mi nakonec najít podařilo, se ukazuje jako rozporuplné nebo přinejmenším poněkud nekonkrétní.

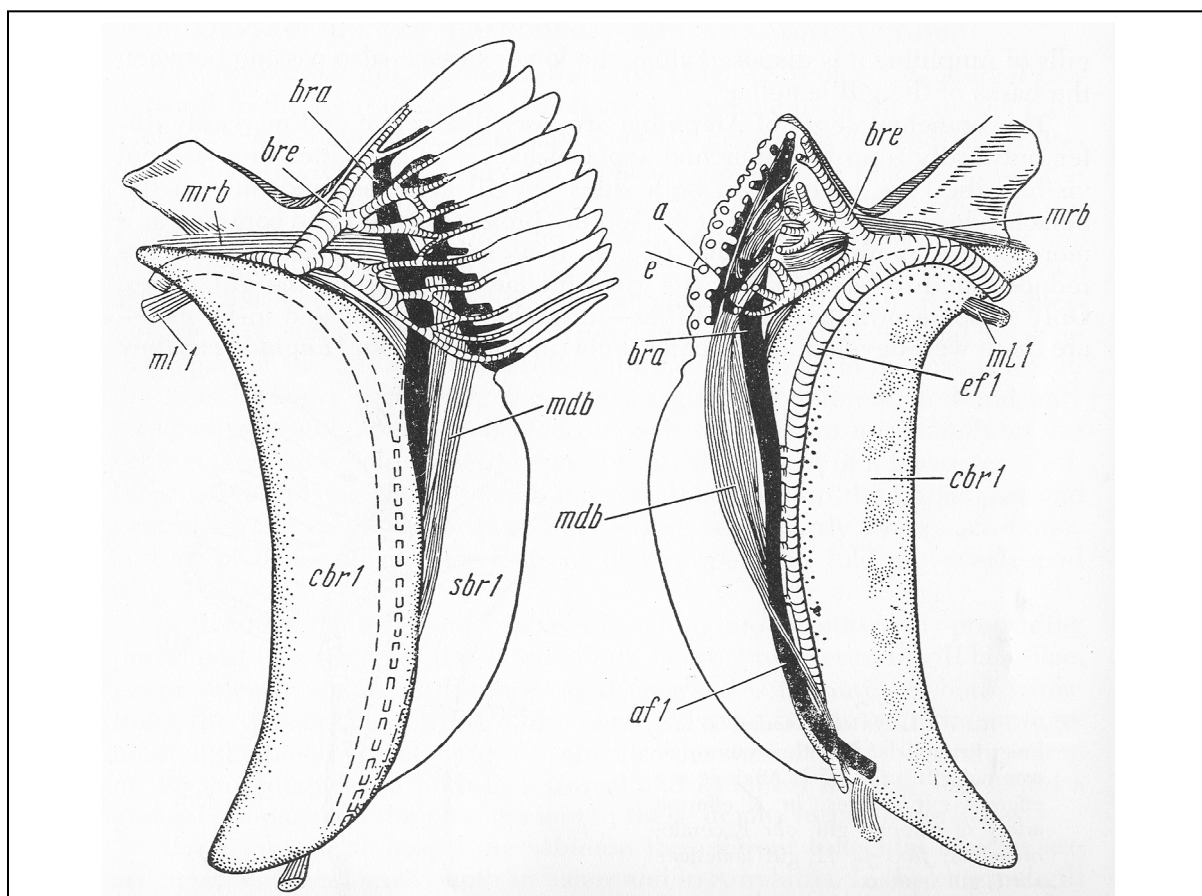
Dosavadní práce se shodují na tom, že vnější žábry se zakládají jako epidermální zduřeniny umístěné při horním okraji ceratobranchiálií (I-III u obojživelníků, I-IV u bahníků) (Schmalhausen, 1968; Duellman a Trueb, 1986). Během prodlužování základů žaber vznikne něco jako hlavní stonek, který postrádá jakýkoliv podpůrný kosterní element a k ceratobranchiali (tedy k chrupavčitému elementu žaberního oblouku) je připojen jen pomocí svalů. Witzmann (Witzmann, 2004) uvádí, že tento stonek je tvořen blíže neurčenou pojivovou tkání a Bond (Bond, 1960) se zmiňuje o výskytu nepravidelně roztroušených buněk a vláken tvořících tuto pojivovou tkáň stonku.

Schmalhausen (Schmalhausen, 1968) pojímá vnější žábry daleko komplexněji, jako součást celku spolu s takzvaným žaberním septem. Tento celek je dohromady podle Schmalhausena homologní žabernímu septu u ryb. Žaberní septum se sekundárně diferencuje mezi žaberními štěrbinami z proximální části základu žaberních oblouků, a protože horní elementy původních žaberních oblouků se u ocasatých obojživelníků redukovaly, žaberní přepážka tak nasedá ve ventrální části původního žaberního oblouku, tedy na ceratobranchiale. Schmalhausen toto popsal na rodu *Ranodon*, který má relativně krátké vnější žábry a proto je na nich dobře patrné, že hlavní stonek je pouze dorsální, určitým způsobem zhuštěné prodloužení žaberního septa. Schmalhausen věnuje otázce žaberního septa ve své knize (Schmalhausen, 1968) mnoho prostoru, ale i přesto však přinejmenším použití termínu „žaberní septum“ může být sporné, neboť jím označuje strukturu, která se u obojživelníků nachází topograficky zcela jinde, než je tomu u žaberního septa ryb.

Vnější žábry bichira (*Polypterus*) jsou tvořeny pouze jedním dlouhým výběžkem, který se v mnohém zásadně odlišuje od vnějších žaber ostatních skupin. Je situován netradičně - na

hyoidním oblouku a neméně pozoruhodný je fakt, že tento výběžek má výztuhu ve formě krátkého chrupavčitého paprsku (Witzmann, 2004; Schmalhausen, 1968), o kterém toho však mnoho nevíme. Ačkoliv výše zmínění autoři popisují přítomnost této chrupavčité struktury, nikdo se nepokusil tento element identifikovat. Mohlo by se jednat o prodloužení ceratohyale nebo o dorzálnější element hyoidního oblouku – epihyale. Rozhodně je tato identifikace jedna z klíčových pro další vývoj názorů na původ vnějších žaber a proto by vnější žábry bichira měly v budoucnu v mé diplomové práci stát v popředí zájmu.

Svaly asociované s vnějšími žabrami (obr. 11.) jsou svaly žaberních oblouků, začínají na posteriorním okraji žaberního oblouku a probíhají směrem dozadu a vzhůru a dále podél zadní



Obr. 11. Larva rodu *Ranodon* – první branchiální oblouk, anteriorní (vlevo) a posteriorní (vpravo) pohled. **mdb** – m. depressor branchiae, **ml 1** – m. levator arcus branchialis 1, **mrb** – m. retractor branchiae, **cbr 1** – ceratobranchiale, **ef 1** – efferentní branchiální arterie, **af 1** – afferentní branchiální arterie, **a, e** – afferentní a efferentní cévky žaberního lístku, **bra, bre** – afferentní a efferentní branchiální arterie vnějších žaber, **sbr 1** – žaberní septum. Schmalhausen, 1968.

stěny jednotlivých větví vnějších žaber, rozdělené na samostatné svazky křížují nejdříve afferentní a potom částečně i efferentní branchiální arterii a při spodním okraji žaberní větve, se konečně na rozhraní bází dvou řad žaberních lamel upínají ke spodní vrstvě kůže (Schmalhausen, 1968). U ocasatých obojživelníků se nazývají mm. depressores branchiarum a

jsou pokládány za homologní s mm. constrictores branchiales I-III popsanými u žab (Cannatella, 1999). Schmalhausen (Schmalhausen, 1968) uvádí ještě další svaly příslušející k vnějším žábřám, mm. retractores branchiarum. V případě druhého a třetího žaberního oblouku začínají také na ceratobranchiale, ale na jeho horním konci a upínají se na kůži při bázi žaberních lamel. M. depressor a m. constrictor tvoří ventrální a dorzální oddíl svalstva, které dohromady slouží k pohybu vnějších žaber. Velmi podobné uspořádání najdeme u bichira (Budgett, 1907).

Svalstvo žaberních oblouků je u žab inervováno IX (nervus glossopharyngeus, nerv jazykohltanový) a X (nervus vagus, bloudivý nerv) hlavovým nervem (Schlosser a Roth, 1995).

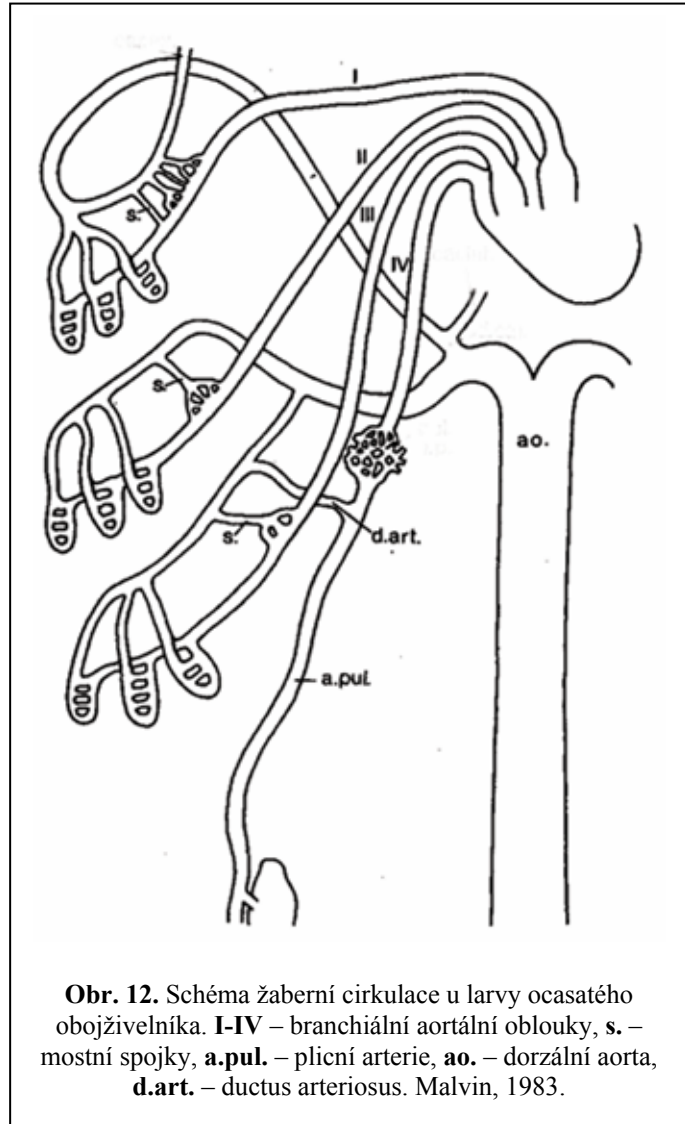
3.2. Cévní zásobení

Vnější žábry, jakožto orgán sloužící dýchací funkci, potřebují mít zajištěno dobré krevní zásobení a co nejtenčí bariéru mezi vodou, ze které je přijímán kyslík, a krví, která slouží k roznášení kyslíku po celém těle. Proto se cévy, zásobující vnější žábry krví od jejich báze až po terminální filamenta na konci jednotlivých trsů, větví v hustou kapilární pletěň, která se nachází těsně pod povrchovou vrstvou vnějších žaber. Tak bohaté povrchové prokrvení těchto dýchacích struktur je nezbytné, protože příjem kyslíku přes kůži i vnější žábry je pasivní (Duellman a Trueb, 1986) a závisí proto na tloušťce bariéry voda/krev, hustotě kapilární sítě a průtoku krve. Tepny přivádějící krev do žaber jsou odvozeny od aortálních oblouků vedoucích směrem od truncus arteriosus a říkáme jim afferentní branchiální arterie. Okysličenou krev z kapilární sítě sbírají efferentní branchiální arterie a svádějí ji do párových kořenů dorzální aorty.

Původní ancestrální počet aortálních oblouků, zachovaný u ryb, je šest (zakládají se vždy párově) (De Saint-Aubain, 1985). První mandibulární (zásobující spirakulární pseudo-žábry mandibulárního oblouku), druhý hyoidní (zásobující hyoidní hemi-žábry) a čtyři branchiální (zásobující žábry na branchiálních obloucích), každý z nich přivádí krev do žaber jako afferentní branchiální arterie a pokračuje efferentní branchiální arterií do párových kořenů dorzální aorty (De Saint-Aubain, 1985). U terestrických obratlovců se obvykle zakládají i mandibulární a hyoidní aortální oblouky, ale jejich vývoj je brzy zastaven a potlačen, což je pravděpodobně způsobeno absencí žaber na mandibulárním a hyoidním žaberním oblouku. Zbývající čtyři branchiální aortální oblouky pak ne vždy bývají zachovány

v plném počtu, protože u obojživelníků zásobují tři páry vnějších žaber pouze tři oblouky, a proto někdy může být třetí branchiální (resp. pátý) aortální oblouk redukován (Darnell, 1949).

Z ocasatých obojživelníků slouží jako vhodní jedinci k popsání cévního zásobení vnějších žaber neotenici. Darnell ve studii z roku 1949, která posloužila k určení fylogenetických vztahů mezi jednotlivými čeleděmi ocasatých obojživelníků, právě podle stavby aortálních oblouků, popisuje zástupce z dvou čeledí neotenních ocasatých: *Siren lacertina* a *Necturus maculosus* (Sirenidae a Proteidae). U obou druhů najdeme tři páry aortálních oblouků, odpovídající třem párům vnějších žaber – třetí neboli karotický oblouk, čtvrtý systematický oblouk a šestý neboli plicní oblouk a to, co obecně nazýváme afferentní a efferentní branchiální arterie I-III jsou vlastně ven vybíhající smyčky vytvořené na těchto aortálních obloucích (De Saint-Aubain, 1985).



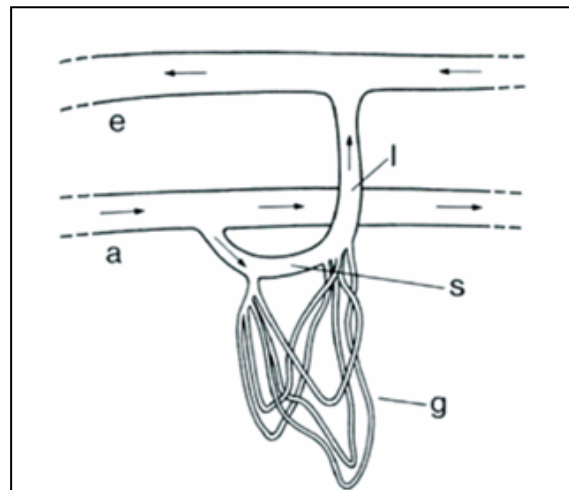
Obr. 12. Schéma žaberní cirkulace u larvy ocasatého obojživelníka. I-IV – branchiální aortální oblouky, s. – mostní spojky, a.pul. – plicní arterie, ao. – dorzální aorta, d.art. – ductus arteriosus. Malvin, 1983.

Pátý oblouk ani jeho pozůstatky Darnell u zástupců těchto dvou čeledí nenalezl. *Necturus maculosus* se od *Siren lacertina* liší společným počátkem afferentních branchiálních arterií II a III, které se rozdělují až před vstupem do příslušných žaber. Při bázi vnějších žaber najdeme u všech ocasatých takzvané žaberní spojky (z anglického „gill by-pass“), které přemostňují jednotlivé smyčky spojením afferentní větve s efferentní a fungují jako přímé pokračování aortálních oblouků směrem k dorzální aortě. Umožňují proudící krvi vynechat kapilární pletěň nebo její část, když je obsah kyslíku v krvi dostatečný a velkou roli hrají také při metamorfóze, kdy se u nich krevní proudění zachovává, kdežto celá smyčka arterií vedoucí do vnější žábry je vynechána a postupně atrofuje (De Saint-Aubain, 1981). Distálněji se potom nacházejí další takové spojky, u druhu *S. lacertina* početnější než u druhu *N. maculosus*

(Darnell, 1949) a na prvním páru vnějších žaber vždy početnější než na druhém a třetím (De Saint-Aubain, 1985). Z afferentní branchiální arterie III (aortální oblouk VI) odstupuje plicní tepna. Efferentní branchiální arterie sbírají krev z kapilární pleteně a ze spojek a odvádí ji vzhůru, kde se postupně spojují, až zformují kořeny dorzální aorty, které po splnutí pokračují jako jediná arterie putující na dorzální straně středem těla kaudálním směrem.

Běžnější stav cévního systému u ocasatých obojživelníků se zachovanými čtyřmi aortálními oblouky (obr. 12.) lze popsat na *Ambystoma mexicanum* (De Saint-Aubain, 1985; Malvin, 1983). Z truncus arteriosus odstupují čtyři aortální oblouky, první tři zásobují kreví vnější žábry a ze čtvrtého (VI. plicní oblouk) odstupuje plicní tepna. Třetí (V. aortální oblouk), který převzal krevní zásobení třetí žábry, je spojen se čtvrtým aortálním (VI.) obloukem pomocí ductus arteriosus.

Pokud porovnáme pulce žab a larvu ocasatých obojživelníků, zjistíme, že stav nacházející se u žab je daleko méně modifikovaný a více odpovídá původnímu vertebrálnímu uspořádání aortálních oblouků. Na každé straně jsou čtyři aortální oblouky, které ústí do dorzální aorty každý zvlášť a na nichž se v embryonálním vývoji zakládají smyčky afferentních a efferentních branchiálních arterií podle příslušného počtu dočasných (vnějších) žaber. V dalším larválním vývoji vnější žábry atrofují a na všech čtyřech aortálních obloucích se vyvíjejí žábry přetrvávající (vnitřní) (Viertel, 1991; De Saint-Aubain, 1985) s obdobným systémem cévního zásobení. Na rozdíl od ocasatých nemají žáby přímé spojky afferentních a efferentních branchiálních arterií při bázi dočasných žaber, není však pravda, že postrádají jakákoliv přemostění úplně. U *Rana temporaria* a *Bufo bufo* jsou afferentní a efferentní arterie propojeny sérií cévních smyček, ze kterých se odvětvují další smyčky – kapilární. Mezi připojením a odpojením kapiláry tak vznikne mostní spojka, která umožní vynechat kapilární smyčky z oběhu, stejně jako to u ocasatých umožňují mostní spojky na bázi žaber (obr. 13.). Výše popsaná cévní smyčka s kapilárními smyčkami je



Obr. 13. Schéma umístění mostní spojky na cévní smyčce zásobující žaberní filamentum. e – efferentní branchiální arterie, a – afferentní branchiální arterie, s – mostní spojka, I – cévní smyčka filamenta, g – kapiláry vnějších žaber. De Saint-Aubain, 1981.

přítomna v každém jednotlivém filamentu dočasných i přetrvávajících žaber (De Saint-Aubain, 1981).

Poněkud odlišná situace nastává u bahníků. Ačkoliv jejich vnější žábry se těm u obojživelníků velmi podobají, právě vývoj aortálních oblouků může být náznakem, že jde o podobnost vzniklou konvergencí (Witzmann, 2004). U ocasatých obojživelníků vedou čtyři posteriorní aortální oblouky (III-VI) krev kontinuálně z ventrální aorty přes afferentní a efferentní branchiální arterie do aorty dorzální, kdežto u bahníků je tomu jinak - aortální oblouky V a VI, totiž u *Protoptera* neprobíhají kontinuálně, ale skládají se z jedné afferentní arterie a dvou efferentních arterií, které se zakládají po stranách arterie afferentní (Laurent et al., 1978; Goodrich, 1958). U *Neoceratoda*, který je obecně považován za méně odvozeného najdeme dvě efferentní arterie dokonce i na aortálních obloucích III a IV. Rod *Protopterus* si ponechává v různém stupni redukované tři páry vnějších žaber (z původních čtyř u larvy) i v období dospělosti, jejich krevní zásobení je zajištěno odbočkami od aortálních oblouků IV až VI (Goodrich, 1958). To co u obojživelníků nazýváme ventrální aortou, u bahníků prakticky neexistuje, protože aortální oblouky odstupují přímo z bulbus cordis (truncus arteriosus) a tak jednou z mála shod zůstává plicní tepna odstupující od šestého aortálního oblouku a tudíž homologní plicní tepně obojživelníků (Burggren a Johansen, 1986).

U bichirů zásobuje vnější žábry druhý aortální oblouk, tedy hyoidní. Mandibulární oblouk podle Rauthera (Rauther, 1937) chybí úplně, Kerr (Kerr, 1907) ve své dřívější práci popisuje alespoň stopy po tomto I. aortálním oblouku. Vývoj zbývajících aortálních oblouků (III-VI) je oproti hyoidnímu značně zpožděn. Afferentní a eferentní hyoidní arterie jsou spojeny spojkami vbíhajícími do jednotlivých lístků zpeření a tvořícími tak sekundární kapilární smyčky. Zajímavý argument proti homologii vnějších žaber s ostatními obratlovčími skupinami je fakt, že na příčném řezu vnější žábrou najdeme afferentní hyoidní arterii na dorzální straně namísto ventrální (jako je tomu u bahníků a obojživelníků). Nicméně při bližším zkoumání bylo zjištěno, že je to sekundární změna stavu vzniklá rotací arterií při vstupu do vnějších žaber (Kerr, 1907).

3.3. Epitel vnějších žaber

Žaberní epitel se nachází na povrchu jednotlivých větví vnějších žaber a jejich filament. Tento epitel zajišťuje funkci dýchací, je tedy hlavním povrchem přes který probíhá výměna

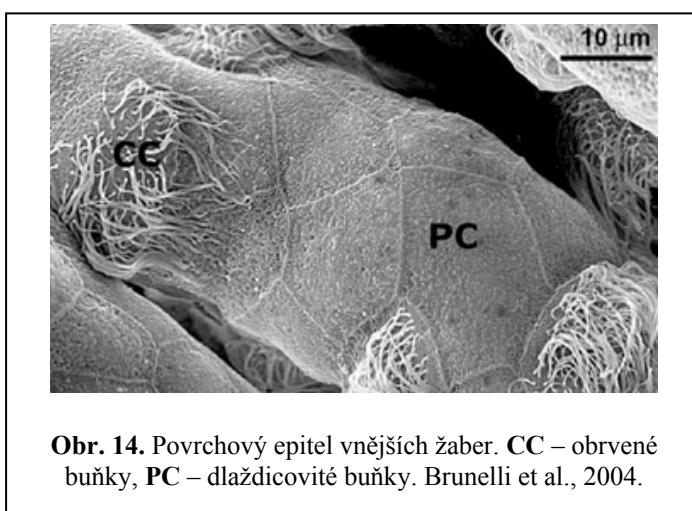
plynů, spekuluje se však také o funkci osmoregulační (příspěvek vnějších žaber však pravděpodobně nebude zásadní, Brunelli et al., 2004).

Z důvodů výše popsanych vyplývá že tento povrch má zcela zásadní význam při plnění dýchací funkce a proto byl v minulosti i nedávné současnosti poměrně podrobně studován.

Z ocasatých obojživelníků byla provedena studie například na *Salamandra salamandra* (Lewinson et al., 1987), z žab na *Rana cancrivora* (Uchiyama a Yoshizawa, 1992) a *Rana dalmatina* (Brunelli et al., 2004) a srovnávací studie šesti hlavních žabích čeledí (Nokhbatolfoghahai a Downie, 2008).

Použitím transmisní elektronové mikroskopie byly ve výše uvedených studiích rozeznány tři buněčné typy v povrchové vrstvě. Prvním a nejčastějším typem jsou ploché dlaždicovité buňky nepravidelného polygonálního tvaru se zbrzděným povrchem (obr. 14.). Mají velké laločnaté jádro situované na bazálním pólu, obvykle dvě jádérka a velmi dobře vyvinutý Golgi aparát. Lewinson et al. (Lewinson et al., 1987) rozpoznává těsně pod apikální membránou vertikálně seřazená sekreční granula s mukózním sekretem. Jednotlivé buňky jsou mezi sebou i s jinými buněčnými typy propojeny pomocí těsných spojů a desmosomů. V jejich bazolaterální membráně byla lokalizována Na⁺-K⁺-ATPáza, což poukazuje na možnou osmoregulační funkci (Lewinson et al., 1987). Na jejich povrchu můžeme pozorovat nízké mikrokly. Dlaždicovité buňky jsou v kontaktu s vrstvou typicky plochých buněk se zploštělým jádrem které oddělují dýchací epitel od pojivové tkáně ležící pod ním. Těmito buňkám se říká buňky bazální (někdy bývají též řazeny do buněk epitelu jako čtvrtý typ, nenacházejí se však v povrchové vrstvě).

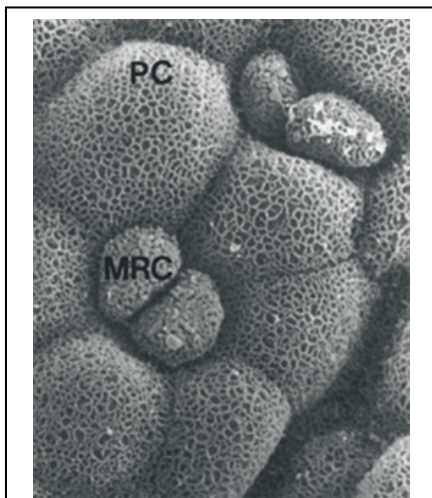
Buňky druhého typu jsou co do početnosti méně zastoupené, nazýváme je obrvené buňky (obr. 14.). Tvar těchto buněk je obvykle oploštělý a přesně pravoúhlý, jejich velké jádro situované na bazální straně buňky obsahuje velký podíl heterochromatinu a mezi ním a apikální membránou buňky se nachází četné mitochondrie. Povrch těchto buněk není hladký, nachází se zde velký počet krátkých brázd které se střídají s výčnělky ze kterých vystupují chomáče cilií. Na příčném řezu ukazují tyto cilie naprosto



Obr. 14. Povrchový epitel vnějších žaber. CC – obrvené buňky, PC – dlaždicovité buňky. Brunelli et al., 2004.

typickou stavbu – složení z 9+1 páru mikrotubulů. Studie provedené na *R. cancrivora* a *S. salamandra* se shodují i na tom že každá cilie má své vlastní bazální tělísko. Nokhbatolfoghahai a Downie (Nokhbatolfoghahai a Downie, 2008) zjistili velké rozdíly ve skladbě buněk při porovnávání epitelů vnějších žaber šesti žabích čeledí (Bufonidae, Hylidae, Pipidae, Microhylidae, Leptodactylidae a Ranidae) a to právě v procentuálním zastoupení a rozložení těchto obrvených buněk. Tato diverzita je velmi velká a je blíže rozebrána v části věnované taxonu Anura (2.1.1.)

Třetím typem buněk (obr. 15.) jsou buňky bohaté na mitochondrie – MR buňky (z angl. mitochondria-rich cell). Mají oválný tvar a ve srovnání s předchozími typy jsou ještě méně početné a jejich povrch zaujímá podstatně menší plochu. Jsou pokryté kartáčem dlouhých mikroklků. Nutno poznamenat, že Brunelli et al. (Brunelli et al., 2004) tento typ buněk vůbec nenachází a Nokhbatolfoghahai a Downie (Nokhbatolfoghahai a Downie, 2008) sice buňky pokryté mikroklky zaznamenali, nebyli však schopni říci, že by obsahovaly nějak prokazatelně větší počet mitochondrií. Jedinou detailní studií nám tedy zůstává ta na *S.salamandra*, protože Uchiyama a Yoshizawa (Uchiyama a Yoshizawa, 1992) se MR



Obr. 15. Pohled na MR buňky (MRC) žaberního epitelu. Lewinson et al., 1987.

buňkami sice zabývají, ale hlavně ve spojení s epitelem vnitřních žaber. Lewinson et al. (Lewinson et al., 1987) tvrdí, že MR buňky pozoroval často seskupené v párech a rozdělil je do dvou typů. První typ nazval „fibrilární“. Jsou to hojněji se vyskytující buňky, v jejich cytoplazmě nalezneme velké množství svazků intermediálních filament a volných ribozomů vyplňujících prostor mezi mitochondriemi. Vesikulární struktury jsou rozptýlené po cytoplazmě, nejčastěji v okolí Golgiho aparátu. Druhý typ MR buněk nazývá „tubulovesikulární“, je to protože prakticky celý prostor cytoplazmy mezi jádrem, mitochondriemi a buněčnou membránou je vyplněn velmi

propracovaným systémem tubulů a vesikulů. Vypadá to že tento systém komunikuje s povrchem epitelu, nicméně nebyl zjištěn žádný pohyb vesikulů dál přes basolaterální membránu.

Při srovnávání žaberního epitelu vnějších (neboli dočasných) s epitelem žaber přetrvávajících (vyskytují se u pulců žab), zjistíme, že je strukturálně takřka identický (Viertel 1991). To může být dáno shodným embryonálním původem obou struktur, v obou případech

se jedná o výběžky ektodermální epidermis (v prvním případě laterálně po stranách hlavy, v druhém ventrálně do dutin překrytých operkulem) a zároveň i přizpůsobením se stejné funkci. Uchiyama a Yoshizawa (Uchiyama a Yoshizawa, 1992) pozorovali v epitelu přetrvávajících žaber více specializovaných typů výše popsaných buněk (rozlišují například až čtyři různé typy MR buněk). Důvod této větší buněčné diverzity bude nejpravděpodobněji delší časový úsek po který se přetrvávající žábry u pulců zachovávají. Pro srovnání dočasné žábry začínají být viditelné ve stádiu 18 (Gosner, 1960) a ve většině případů jsou plně resorbovány ve stádiu 25 (Gosner, 1960), naproti tomu žábry přetrvávající jsou pozorovatelné od stádia 22 (Gosner, 1960) a zanikají až v období metamorfózy počínající stadiem 41 (Gosner, 1960). Vývoj přetrvávajících žaber a tedy i jejich epitelu je proto delší, podléhá delšímu působení vnějších vlivů a zabezpečuje larvě více funkcí (například reakce na osmotický stres - Uchiyama a Yoshizawa, 1992).

3.4. Fenotypová plasticita

Vnější žábry jsou adaptací embrya nebo larvy (případně neotenního jedince z řad ocasatých obojživelníků) obojživelníků, bahníků a bichirů. Slouží jako přídavný dýchací orgán v době, kdy stávající orgány larvy/embrya, sloužící k respiraci nestačí pokrýt náklady jedince. Proto by bylo výhodné, kdyby tato struktura byla schopna plasticky odpovídat na měnící se podmínky okolního prostředí a tím měnící se potřeby larvy/embrya. Plastická reakce by tak umožnila lepší přizpůsobení jedince, efektivnější využití výhod, jež mu vnější žábry poskytují i lepší konkurenceschopnost a tím větší šanci na přežití a proměnu v dospělce. A to je to, o co především v evolučním zápase s přírodou jde – co největší počet jedinců, kteří se dožijí reprodukčního věku.

Několik studií skutečně prokázalo, že takováto odpověď na tlaky okolního prostředí u vnějších žaber existuje. Plasticita může spočívat v rozdílné době a rychlosti ztráty vnějších žaber nebo ve změnách velikosti a prokrvení žaber a tvaru buněk žaberního epitelu. Série pokusů na druhích *Ambystoma jeffersonianum* a *Salamandra maculosa* (Bond, 1960) jasně ukázala, že celková velikost vnějších žaber a tvar a struktura jejich filament závisí na koncentraci kyslíku přítomném v médiu, kde byly larvy drženy. Při nízkých koncentracích kyslíku v prostředí měli jedinci nápadně zvětšené žábry s výrazně delšími filamenti, v prostředí bohatém na kyslík docházelo k opačnému efektu, tedy k celkovému zmenšení vnějších žaber. Bond za nejdůležitější příčinu změny velikosti žaber považuje změnu v počtu

a tvaru buněk žaberního epitelu filament. Nejpravděpodobnější vysvětlení pro změnu v žaberním epitelu najdeme ve zvýšeném průtoku krve žaberními filamenti, korelujícím se sníženou dostupností kyslíku. Tyto změny dále vyústí v prodloužení vaskulární smyčky a tím prodloužení konkrétního filamenta. Výše popsaný sled změn předpokládá, že horší dostupnost kyslíku primárně ovlivní průtok krve žábrami a následně tvar epiteliálních buněk. Z nedostatku důkazů však nemůže být vyloučena ani druhá možnost, že primární změny, a tedy prvotní odpověď probíhá na straně epiteliálních buněk.

Na žábách druhu *Agalychnis callidryas* lze pozorovat plasticitu na příkladě rozdílného načasování ztráty dočasných žaber a korelaci tohoto děje s líhnutím. Pulci těchto žab se líhnou z vajíček na společné snůšce a za normálních okolností ihned po vylíhnutí uzavírají přívod krve do dočasných žaber a ty velmi rychle atrofují. Dřívější ztrátu žaber lze experimentálně docílit zvýšenou expozicí povrchu vajíčka okolnímu vzdušnému prostředí, embryo poté dokončí svůj vývoj bez dočasných žaber a vylíhne se až nastane jeho čas. Pokud se pulec vylíhne do vody s malým obsahem kyslíku ponechá si dočasné žábry ještě po nějakou dobu aktivní (Warkentin 2000, 2007; Rogge a Warkentin, 2008).

Druh *Gastrotheca riobambae* z čeledi Hemphractidae má unikátní zvonovité žábry obalující embryo, které po kontaktu s vodním prostředím okamžitě ztrácí svou rudou barvu, což je způsobeno uzavřením krevní cirkulace. Uzavření přívodu krve do dočasných žaber je pravděpodobně způsobeno osmotickým šokem vyvolaným kontaktem s vodou. Pokud byli vylíhnutí pulci drženi v Ringerově roztoku (roztok izotonický s krví), cirkulace v dočasných žábrách zůstala nepřerušena (Del Pino a Escobar, 1981; Del Pino et al., 1975).

Ačkoliv výše popsané případy plastických odpovědí vnějších žaber podporují názor, že je to ve vývoji vodních larev důležitá respirační struktura, pokusy s larvami *Ambystoma punctuatum*, kterým byly vnější žábry odstraněny, naznačují opak. Jedinci zbavení vnějších žaber nebyli prakticky nijak limitováni oproti normálním jedincům a při snižování obsahu rozpuštěného kyslíku nebyla jejich respirační schopnost podstatně snížena až do stavu velmi hypoxického prostředí, kde se konečně zdá, že vnější žábry hrají alespoň nějakou roli (Boell et al., 1963). Navzdory těmto faktům by bylo unáhlené tvrdit, že tak výrazně vyvinutá struktura jako vnější žábry postrádá funkci.

4. Evoluční hypotézy

4.1. Úrovně homologií

V kapitole 2 jsem se detailně zabývala popisem vnějších žaber u jednotlivých skupin, včetně jejich pozice vůči žaberním obloukům. A právě to, od jakého žaberního (či viscerálního) oblouku se vnější žábry u daných skupin odvozují, nám může mnoho říci o jejich původu. Jako nepravděpodobná se proto zdá hypotéza společného původu vnějších žaber bichira a ostatních skupin. Bichir má totiž vnější žábry jako jediný na hyoidním oblouku a navíc jsou vyztuženy chrupavčitém paprskem, to z nich dělá naprosto mimořádnou strukturu, se kterou se nesetkáme v žádné jiné skupině. Důvodem, proč nemá *Polypterus* vnější žábry na branchiálních žaberních obloucích, by mohla být přítomnost masivního osifikovaného opercula, které může vnějším žábrám bránit ve vývoji na branchiálních obloucích už během ranného vývojového stádia (Rauther, 1937).

Ve 20. století se vědci snažili homologizovat alespoň vnější žábry obojživelníků s vnějšími žábry dvojdyšných. Hlavní problém spočívá v přítomnosti čtvrtého páru vnějších žaber na ceratobranchiale čtvrtého branchiálního oblouku u dvojdyšných, který nebyl přesvědčivě doložen u obojživelníků. Jakýsi rudiment je snad zachován u larvy primitivního ocasatého obojživelníka rodu *Ranodon*. Schmalhausen (Schmalhausen, 1968) je však jediný, kdo se o něm zmiňuje a společně s nepřímým důkazem (jedná se o otisky po branchiálních arteriích) přítomnosti čtvrtého páru u fosilního předka dnešních obojživelníků (*Dvinosaurus*) (Sushkin, 1936) to považuje za jasnou známku toho, že vnější žábry v obou skupinách mají jednotný původ u společného předka dvojdyšných a obojživelníků. Pravděpodobnější hypotézou, nebo přinejmenším důkladněji podloženou, je druhá možnost - vznik podobných vnějších žaber v obou skupinách konvergencí (Witzmann, 2004). Prvním důvodem je odlišná stavba aortálních oblouků bahníků a obojživelníků (důkladně rozebraná v kapitole o cévním zásobení 3.1.2.). Druhým a možná závažnějším důvodem je výskyt velkého osifikovaného operculare a suboperculare (Campbell a Barwick, 1986) u fosilních devonských bahníků (*Uranolophus* a *Speonesydrion*). Witzmann (Witzmann, 2004) uvádí, že tyto kosti mohly znemožňovat vývoj vnějších žaber, stejně jako je tomu u dnešního bichira (*Polypterus*) a australského bahníka rodu *Neoceratodus*. *Neoceratodus* vnější žábry vůbec nemá a narozdíl od bahníků s vnějšími žábry z čeledi Lepidosirenidae má zachované operkulum (os operculare) poměrně dobře (Bemis, 1986). Daším důvodem, proč se klonit k tomuto názoru,

je skutečnost, že devonští bahníci se vyvinuli v plně mořském prostředí a měli velmi dobře vyvinuté žábry vnitřní (Campbell a Barwick, 1986; Bemis 1986), tedy naopak než je tomu u dnešních bahníků (Lepidosirenidae), obývajících sladkovodní prostředí s vnějšími žábry, kteří jsou považováni za nejodvozenější větev dvojdyšných (Burggren a Johansen, 1986). Výše zmíněná fakta podporují hypotézu, že vnější žábry jsou u bahníků znakem nepůvodním a vzniklým v nedávné evoluční historii pouze v linii Lepidosirenidae.

Tyto poznatky mne vedou k názoru, že vnější žábry jakožto přídatný dýchací orgán larválních forem nemohly vzniknout u společného předka bahníků, bichirů a obojživelníků, ale vznikly v evoluci nezávisle na sobě nejméně třikrát. Homologie má ale mnoho podob, a lze se zamyslet nad tím, do jaké míry byl vznik těchto struktur nezávislý. Tyto linie mohly například zdědit schopnost vyvinout si přídatný larvální dýchací „orgán“ v případě potřeby zlepšení respiračních schopností. Mohly zdědit něco jako určitý vývojový vzor, mechanismus, který umožní vznik vždy podobně vypadajících prstovitých, vláknitých výběžků epidermálního původu napříč evolučními liniemi. V případě obojživelníků se jedná o nově vzniklou strukturu vnějších žaber, protože schopnost vytvářet žábry podobné těm rybím ztratili už na počátku evoluce tetrapodní linie (Witzmann, 2004). Odvození bahníci si vnitřní žábry redukovali v důsledku adaptace na příjem vzdušného kyslíku a jejich larvy si proto také pomohly vývojem vnějších žaber. Nápadně podobnou strukturou jsou i níže popsaná vnější žaberná filamenta, ač se jim připisuje jiný embryonální původ, u paryb a některých kostnatých ryb.

Ať už je původ těchto struktur jakýkoliv, bylo by zajímavé zjistit, zda mají mechanismy, kterými všechny tyto přídatné respirační orgány vznikají, něco společného.

4.2. Vnější žábry a evoluce párových končetin

V kontextu tohoto textu by bylo zajímavé zmínit Kerrův (Kerr, 1907) názor na homologii vnějších žaber s párovými končetinami čelistnatců. Kerr považoval vnější žábry za starobylý znak obratlovců, který je charakteristický pro ancestrální formy, a proto v něm viděl dobrý prekurzor budoucích párových končetin. Dle Kerra mohly právě vnější žábry v tomto „primitivním“ (plesiomorfním) stavu potenciálně dát vznik pohyblivému orgánu, jehož vývojový mezistupeň mohl mít zvýšenou motorickou funkci (už přítomnou v rudimentárním stavu) a stát se tak párovou končetinou Gnathostomat. Tento názor však zůstal z důvodu

absence jakéhokoliv přímého důkazu pouze mezi mnoha hypotézami o vzniku párových končetin

Další hypotézou přisuzující vznik párové končetiny žaberní oblasti je Gegenbaurova hypotéza (Gegenbaur, 1878) o vzniku končetin z elementů žaberních oblouků. Gegenbaur svou teorii založil na srovnávání anatomie žaberního aparátu u paryb a kostnatých ryb. U paryb se žaberní oblouk skládá z proximálního epibranchialia a ceratobranchialia, které tvoří vlastní „žaberní oblouk“ a z distálních žaberních paprsků. Žaberní paprsky jsou chrupavčité distální výběžky kloubící se bazálním koncem k vlastnímu oblouku (Gillis et al., 2009). Gegenbaur přirovnal stavbu výše popsaného žaberního oblouku paryb ke skeletální stavbě párové končetiny čelistnatců. Tento pohled tedy předpokládá homologii pletence párové končetiny s proximální částí žaberního oblouku (epi- a ceratobranchiale) a endoskeletonu párové končetiny s distálně situovanými žaberními paprsky. Paryby jsou naneštěstí jediná skupina, kde se žaberní paprsky zachovaly a tak zůstávají jedinou skupinou organismů, kde lze tuto hypotézu testovat (Gillis et al., 2009). Recentně Gillis et al. (Gillis et al., 2009) na rejnoku druhu *Leucoraja erinacea*, například ukázali, že regulační funkce Shh (gen *Sonic hedgehog*) a Fgf8 (fibroblastový růstový faktor 8) je při morfogenezi žaberních paprsků tohoto rejnoka obdobná, jako při vzniku párových končetin čelistnatých.

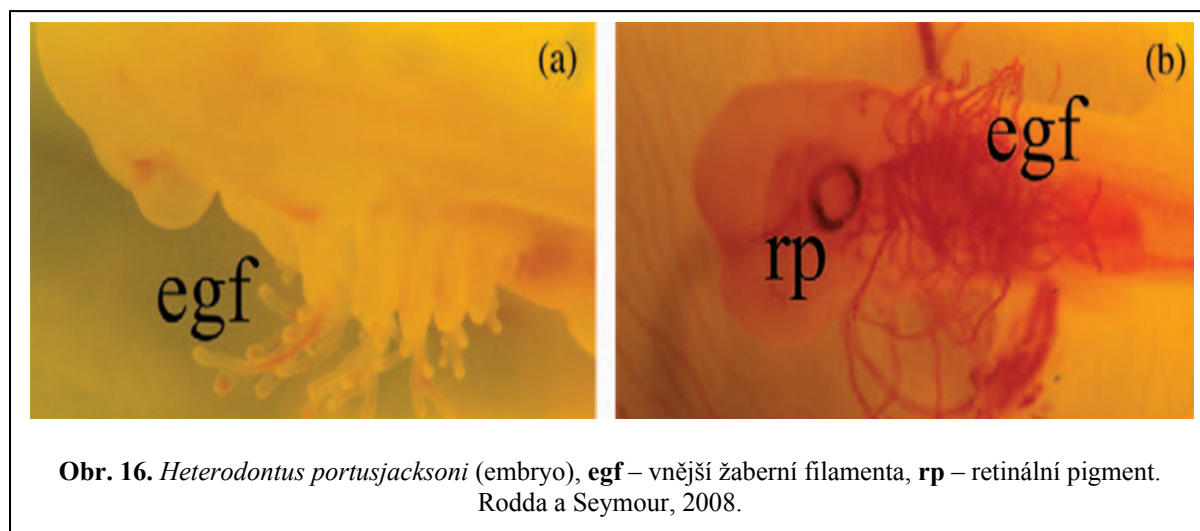
4.3. Podobné struktury

4.3.1. Vnější žaberní filamenta

Vnější žaberní filamenta jsou přídatná embryonální až larvální struktura vyskytující se u paryb (Chondrychthies) a ryb ze skupin Teleostei a Chondrostei. Na první pohled svou stavbou ihned připomínají vnější žábry obojživelníků či dvojdyšných. Cévní zásobení obdobně jako u vnějších žaber zajišťuje smyčka branchiální arterie afferentes přecházející v branchiální arterii efferentes, v každém filamentu je vždy jedna.

Roku 1909 se o nich zmiňuje Goodrich (Goodrich, 1909), popisuje je jako prodloužené výběžky lupínek vnitřních žaber, které si embryo (*Torpedo*) uzpůsobilo tak, aby jimi kromě kyslíku získávalo i živiny ke své výživě. Později je Goodrich (Goodrich, 1958) nazývá vnějšími žaberními filamenty a odlišuje je tak od pravých vnějších žaber, vyskytujících se například u *Protoptera*. Tato filamenta vznikají za shodným účelem jako vnější žábry,

výsledná struktura je prakticky identická (obr. 16.), nejasností ale zůstává embryonální původ vnějších žaberních filament. V článku autorů Hermens et al. (Hermens et al., 2007) je uvedeno, že původ vnějších žaberních filament (u druhu *Heterotis niloticus*) je entodermální, toto tvrzení ale není nijak analyzováno ani jinak datově podloženo, a proto z něho bohužel nelze vyvozovat žádné závěry týkající se srovnávání vnějších žaber s vnějšími žaberními



filamenty. Podle Goodrich (Goodrich, 1958) mají tato filamenta všichni zástupci skupiny Elasmobranchii. Na žraloku druhu *Heterodontus portusjacksoni* se detailním studiem embryonálního vývoje zabýval Rodda a Seymour (Rodda a Seymour, 2008) a na rejnoku druhu *Raja erinacea* provedli podobný výzkum Pelster a Bemis (Pelster a Bemis, 1992). Didier et al. (Didier et al., 1998) popisují vnější žaberní filamenta u druhu *Callorhynchus milii*, zástupce skupiny Holocephalii. V celé třídě paryb se jedná o strukturu embryonální, která zaniká těsně před vylíhnutím nebo narozením (v závislosti na typu rozmnožování).

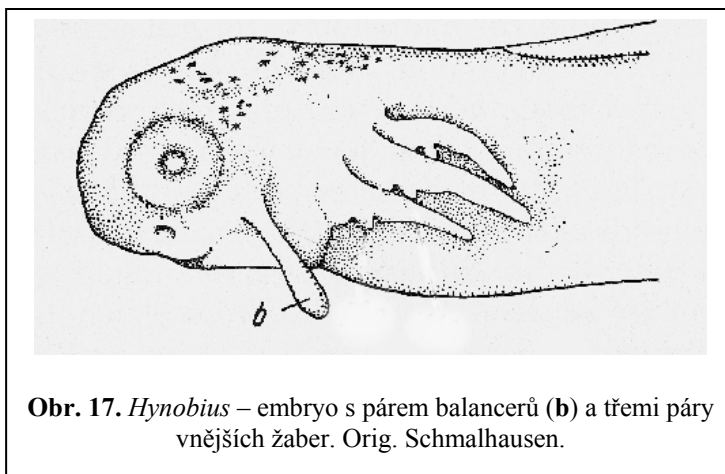
U kostnatých ryb najdeme tato filamenta sloužící k dýchání pouze u larev dvou druhů skupiny Osteoglossiformes jedná se o druh *Heterotis niloticus* (Hermens et al., 2007 a Budgett, 1907b) a *Gymnarchus niloticus* (Budgett, 1907b).

Menší vnější žaberní filamenta byla nalezena u larev starobylých ryb skupiny Chondrostei – studie na druhu *Acipenser baeri* (Gisbert, 1999).

Kromě funkce dýchací slouží filamenta k získávání živin, alespoň u živorodých druhů, (Goodrich 1909, Rodda a Seymour, 2008), a také k zadržování močoviny dokud není embryo schopné plně osmoregulovat (Kormanik, 1993).

4.3.2. Balancery

Balancery jsou párové výběžky objevující se po stranách hlavy některých ocasatých obojživelníků (Ambystomatidae, Salamandridae a Hynobiidae). Zakládají se podobně jako vnější žábry ve formě polokulovitého hrbolku laterálně od viscerálních oblouků, v tomto případě v oblasti



Obr. 17. *Hynobius* – embryo s párem balancerů (**b**) a třemi páry vnějších žaber. Orig. Schmalhausen.

vyvíjejícího se mandibulárního až hyoidního oblouku, na chrupavčitém palatoquadratu (Goodrich, 1958; Crawford a Wake, 1998). Zmiňuji je zde proto, že v minulosti byly balancery považovány za výrůstek reprezentující hyoidní pár vnějších žaber, ale tuto hypotézu většina faktů nepodporuje a proto se už dnes zdá nepravděpodobná (Goodrich, 1958). Tyto tyčinkovité výstupky slouží vyvíjející se larvě jako podpurný, stabilizující orgán, a protože se na jejich koncích nachází adhezivní žláza, tak slouží také jako adhezivní struktura (Duellman a Trueb, 1986). Proto se balancery spíše považují za homologní adhezivnímu orgánu (cementové žíze) žab (Goodrich, 1958). Časná morfogeneze balancerů se však zdá být natolik podobná morfogenezi vnějších žaber, že by jistě bylo velice zajímavé srovnat molekulární faktory morfogeneze těchto struktur.

5. Závěr

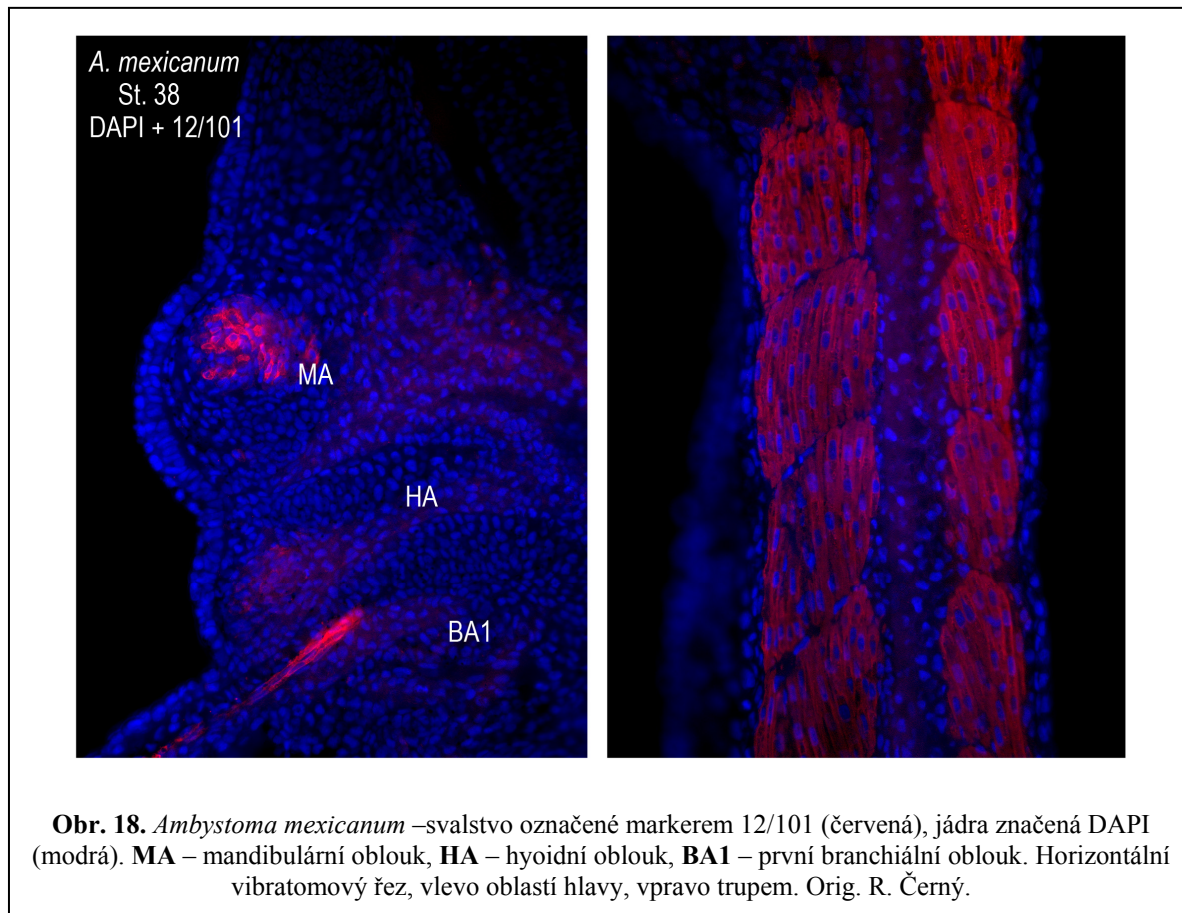
Jak vyplývá z předchozích kapitol, vnější žábry jsou sekundárně vzniklý přídatný respirační orgán larev (a neotenních jedinců) nižších vodních obratlovců. Právě vnější žábry najdeme pouze v linii Sarcopterygii (tedy u bahníků a obojživelníků) a u bichirů (Polypteriformes), o jejichž taxonomickém zařazení se stále spekuluje. Přes tuto fylogenetickou blízkost skupin s vnějšími žábry se ale zdá, že tento znak mohl vzniknout v evoluci vícekrát. Zásadním problémem při snaze tyto struktury prohlásit za homologní se ukázal počet jejich párů. V linii Sarcopterygii mají *Protepterus* a *Lepidosiren* (Dipnoi) čtyři páry vnějších žaber, zatímco odvozenější Amphibia mají tři páry a nebo méně (druhotná redukce u některých čeledí žab). Bichiri (Polypteriformes), kteří mají z těchto skupin nejbazálnější pozici, mají však pouze jeden pár a ten se od vnějších žaber všech ostatních skupin liší i vnitřní stavbou a topografickou pozicí.

Epitel vnějších žaber je dobře prostudovaný pouze u obojživelníků, a to hlavně u žab a ocasatých. Buněčné typy nalezené u obou skupin jsou si velmi podobné, což může být důsledkem odvození vnějších žaber všech obojživelníků ze společného předka, na stranu druhou ale tato „stejnost“ může být zapříčiněna konvergentním působením analogických vnějších podmínek. Obdobné informace o struktuře povrchu vnějších žaber bahníků a bichira naprosto chybějí, což naneštěstí znemožňuje jakékoliv srovnání.

Vznik struktury jako jsou vnější žábry nebude asi evolučně nijak komplikovaný. Nasvědčuje tomu jejich možný trojí nezávislý vznik a také existence podobně vypadajících vnějších žaberních filament. Ta najdeme u embryí paryb, larev kostnatých ryb ze skupiny Osteoglossiformes (*Heterotis niloticus* a *Gymnarchus niloticus*) a u některých larev paprskoploutvých ryb z bazální skupiny Chondrostei (*Acipenser baeri*). Tato žaberní filamenta vznikají jako filamentární výrůstky „vnitřních“ žaber a kromě podobného vzhledu plní také obdobnou funkci jako právě vnější žábry.

Během své práce na tomto tématu jsem se potýkala s velkým nedostatkem jakékoliv literatury a většina té existující je 40 až 100 let stará. Chybí detailní ultrastrukturální studie i srovnávací morfologické studie. Přesto mi tato rešerše poskytla materiály a hlavně přehled o daném tématu, důležitý pro mou budoucí diplomovou práci. V té bych se proto chtěla podrobně zaměřit na vnější žábry bichira *Polypterus senegalus* a jejich srovnání s vnějšími žábry *Ambystoma mexicanum* (možný molekulární marker může být například 12/101

značící mezodermální kosterní svalstvo, obr. 18.). Nabízí se také možnost srovnání vnějších žaber s vnějšími žaberními filamenty jesetera (*Acipenser sp.*).



6. Seznam literatury

6.1. Přímé citace

- Bartsch P, Gemballa S, Piotrowski T.** 1997. The embryonic and larval development of *Polypterus senegalus* Cuvier, 1829: its staging with reference to external and skeletal features, behaviour and locomotory habits. *Acta Zoologica* 78:309-328.
- Bemis WE.** 1986. Feeding system of living Dipnoi: Anatomy and function. *Journal of Morphology Supplement* 1:249-275. New York (Alan R. Liss, Inc.).
- Boell EJ, Greenfield P, Hille B.** 1963. The respiratory function of gills in the larvae of *Ambystoma punctatum*. *Developmental Biology* 7:420-431.
- Bond AN.** 1960. An analysis of the response of salamander gills to changes in the oxygen concentration of the medium. *Developmental Biology* 2:1-20.
- Brunelli E, Perrotta E, Tripepi S.** 2004. Ultrastructure and development of the gills in *Rana dalmatina* (Amphibia, Anura). *Zoomorphology* 123:203-211.
- Budgett JS.** 1907. On some points in the anatomy of *Polypterus*. In: *The work of John Samuel Budgett, Balfour student of The University of Cambridge: Being a collection of his zoological papers, together with a biographical sketch by A.E.Shipley, F.R.S., and contributions by Richard Assheton, Edward T.Browne, J.Herbert Budgett and J.Graham Kerr* (ed. Kerr JG). pp. 100-117. Cambridge: Cambridge University Press.
- Budgett JS.** 1907b. On the breeding-habits of some west-african fishes, with an account of the external features in the development of *Protopterus annectens* and a description of the larva of *Polypterus lapradei*. In: *The work of John Samuel Budgett, Balfour student of The University of Cambridge: Being a collection of his zoological papers, together with a biographical sketch by A.E.Shipley, F.R.S., and contributions by Richard Assheton, Edward T.Browne, J.Herbert Budgett and J.Graham Kerr* (ed. Kerr JG). pp. 119-139. Cambridge: Cambridge University Press.
- Burggren WW, Johansen K.** 1986. Circulation and respiration in Lungfishes (Dipnoi). *Journal of Morphology Supplement* 1:217-236. New York (Alan R. Liss, Inc.).
- Campbell KSW, Barwick RE.** 1986. Paleozoic lungfishes – A review. *Journal of Morphology Supplement* 1:93-131. New York (Alan R. Liss, Inc.).
- Cannatella D.** 1999. Architecture: Cranial and axial musculoskeleton. In: *Tadpoles: The biology of anuran larvae* (eds. McDiarmid RW & Altig R). pp. 52-91. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Crawford AJ, Wake DB.** 1998. Phylogenetic and evolutionary perspectives on an enigmatic organ: the balancer of larval caudate amphibians. *Zoology* 101:107-123.
- Darnell RM.** 1949. The aortic arches and associated arteries of caudate amphibia. *Copeia* 1(1949):18-31.
- De Saint-Aubain ML.** 1981. Shunts in the gill filament in tadpoles of *Rana temporaria* and *Bufo bufo* (Amphibia, Anura). *The Journal of Experimental Zoology* 217:143-145.
- De Saint-Aubain ML.** 1985. Blood flow patterns of the respiratory systems in larval and adult amphibians: Functional morphology and phylogenetic significance. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 23:229-240.
- Del Pino EM & Escobar B.** 1981. Embryonic stages of *Gasfrotheca riobambae* (Fowler) during maternal incubation and comparison of development with that of other egg-brooding hylid frogs. *Journal of Morphology* 167:277-295.

- Del Pino EM, Galarza ML, De Albuja CM, Humphries AA, JR.** 1975. The maternal pouch and development in the marsupial frog *Gastrotheca riobambae* (Fowler). *The Biological Bulletin* 149:480-491.
- Didier DA, Leclair EE, Vanbuskirk DR.** 1998. Embryonic staging and external features of development of the chimaeroid fish, *Callorhinchus milii* (Holocephali, Callorhinchidae). *Journal of Morphology* 236:25-47.
- Duellman W & Trueb L.** 1986. *Amphibian biology*. New York: McGraw Hill.
- Dünker N, Wake MH, Olson WM.** 2000. Embryonic and larval development in the Caecilian *Ichthyopsis kohtaoensis* (Amphibia, Gymnophiona): A staging table. *Journal of Morphology* 243:3-34.
- Gillis JA, Dahn RD, Shubin NH.** 2009. Shared developmental mechanisms pattern the vertebrate gill arch and paired fin skeletons. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:5720-5724.
- Gisbert E.** 1999. Early development and allometric growth patterns in Siberian sturgeon and their ecological significance. *Journal of Fish Biology* 54:852-862.
- Goodrich ES.** 1909. Part IX. Vertebrata craniata In: *A Treatise on Zoology* (ed. Lankester R). London: Adam and Charles Black.
- Goodrich ES.** 1958. *Studies on the structure and development of vertebrates*. Vol. II. Chapters 9-14. Dover publications, Inc. New York and Constable and Company Ltd. London.
- Gosner KL.** 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16:183-190.
- Hermens M, Daffé M, Vandewalle P.** 2007. Observations of the reduction of external gill filaments during larval development in *Heterotis niloticus*. *Belgian Journal of Zoology* 137:247-249.
- Hraoui-Bloquet S & Exbrayat JM.** 1994. Development of gills in *Typhlonectes compressicaudus*, a viviparous gymnophionan amphibian. *Annales des Sciences Naturelles-Zoologie et Biologie Animale* 15:33-46.
- Kerr JG.** 1900. The external features in the development of *Lepidosiren paradoxa*, Fitz. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character* 192:299-330.
- Kerr JG.** 1907. The development of *Polypterus senegalus* Cuv. In: *The work of John Samuel Budgett, Balfour student of The University of Cambridge: Being a collection of his zoological papers, together with a biographical sketch by A.E.Shipley, F.R.S., and contributions by Richard Assheton, Edward T.Browne, J.Herbert Budgett and J.Graham Kerr* (ed. Kerr JG). pp. 195-289. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kerr JG.** 1909. Normal plates of the development of *Lepidosiren paradoxa* and *Protopterus annectens*. In: *Normentafeln zur entwicklungsgeschichte der wirbeltiere* (ed. Keibel F). pp. 1-31. Jena, Verlag von Gustav Fischer.
- Kormanik GA.** 1993. Ionic and osmotic environment of developing Elasmobranch embryos. *Environmental Biology of Fishes* 38:233-240.
- Laurent P, DeLaney RG, Fishman AP.** 1978. The vasculature of the gills in the aquatic and aestivating lungfish (*Protopterus aethiopicus*). *Journal of Morphology* 156:173-208.
- Lewinson D, Rosenberg M, Warburg MR.** 1987. Ultrastructural and ultracytochemical studies of the gill epithelium in the larvae of *Salamandra salamandra* (Amphibia, Urodela). *Zoomorphology* 107:17-25.
- Nokhbatolfoghahai M & Downie JR.** 2008. The external gills of anuran amphibians: Comparative morphology and

- ultrastructure. *Journal of Morphology* 269:1197-1213.
- Pelster B & Bemis WE.** 1992. Structure and function of the external gill filaments of embryonic skates (*Raja erinacea*). *Respiration Physiology* 89:1-13.
- Pough FH, Janis CM, Heiser JB.** 2004. *Vertebrate life* (Seventh edition). Pearson Education International.
- Rauther M.** 1937. Pharynx und epitheliale organe der pharynxwand. In: *Handbuch der vergleichenden anatomie der wirbeltiere*. Volume 3. pp. 211-278. Berlin & Vienna (Urban & Schwarzenberg).
- Rodda KR & Seymour RS.** 2008. Functional morphology of embryonic development in the Port Jackson shark *Heterodontus portusjacksoni* (Meyer). *Journal of Fish Biology* 72:961-984.
- Rogge JR & Warkentin KM.** 2008. External gills and adaptive embryo behavior facilitate synchronous development and hatching plasticity under respiratory constraint. *The Journal of Experimental Biology* 211:3627-3635.
- Schlosser G & Roth G.** 1995. Distribution of cranial and rostral spinal nerves in tadpoles of the frog *Discoglossus pictus* (Discoglossidae). *Journal of Morphology* 226:189-212.
- Schmalhausen II.** 1968. *The origin of terrestrial vertebrates*. Academic Press. New York & London.
- Thibaudeau G & Altig R.** 1999. Endotrophic anurans: Development and evolution. In: *Tadpoles: The biology of anuran larvae* (eds. McDiarmid RW & Altig R). pp. 170-188. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Uchiyama M & Yoshizawa H.** 1992. Salinity tolerance and structure of external and internal gills in tadpoles of the crab-eating frog, *Rana cancrivora*. *Cell and Tissue Research* 267:35-44.
- Valentine BD & Dennis DM.** 1964. A comparison of the gill-arch system and fins of three genera of larval salamanders, *Rhyacotriton*, *Gyrinophilus*, and *Ambystoma*. *Copeia* 1(1964):196-201.
- Viertel B & Richter S.** 1999. Anatomy: Viscera and endocrines. In: *Tadpoles: The biology of anuran larvae* (eds. McDiarmid RW & Altig R). pp. 92-148. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Viertel B.** 1991. The ontogeny of the filter apparatus of anuran larvae (Amphibia, Anura). *Zoomorphology* 110:239-266.
- Wake MH.** 1969. Gill ontogeny of embryos of *Gymnophis* (Amphibia: Gymnophiona). *Copeia* 1(1969):183-184.
- Warkentin KM.** 2000. Environmental and developmental effects on external gill loss in the red-eyed tree frog, *Agalychnis callidryas*. *Physiological and Biochemical Zoology* 73:557-565.
- Warkentin KM.** 2007. Oxygen, gills and embryo behavior: mechanisms of adaptive plasticity in hatching. *Comparative Biochemistry and Physiology* A148:720-731.
- Wilkinson M & Nussbaum RA.** 1997. Comparative morphology and evolution of the lungless caecilian *Atretochoana eiselti* (Taylor) (Amphibia: Gymnophiona: Typhlonectidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 62:39-109.
- Witzmann F.** 2004. The external gills of Palaeozoic amphibians. *Neues Jahrbuch Fur Geologie Und Palaontologie-Abhandlungen* 232:375-401.

6.2. Nepřímé citace

- Brauer A.** 1899. Beiträge zur kenntnis der entwicklungsgeschichte und der anatomie der Gymnophionen. II. Die entwicklung der äussern form. *Zool. Jahrb., Anat.* 12:477-508. Citováno podle Wake. 1969.
- Gegenbaur C.** 1878. *Elements of comparative anatomy*. McMillan, London. Citováno podle Gillis et al. 2009.

- Guimond RW & Hutchison VH.** 1976. Gas exchange of the giant salamanders of North America. In: *Respiration of Amphibious Vertebrates* (ed. Hughes GM). pp. 318-338. New York (Academic Press). Citováno podle Witzmann. 2004.
- Malvin GM.** 1983. Control of respiratory organ blood flow in a trimodal breather, *Ambystoma tigrinum*. Ph. D. dissertation. University of New Mexico. Citováno podle De Saint-Aubain. 1985.
- Sarasin P & Sarasin F.** 1887-1890. Entwicklung über anatomie des *Ichthyophis*. *Ergebnisse Naturwiss. Forsch. Ceylon* 4:153-263. Citováno podle Wake. 1969.
- Sushkin PP.** 1936. Notes on the pre-Jurassic Tetrapoda from USSR. III. *Dvinosaurus amalitzky*, a perennibranchiate stegocephalian from the Upper Permian from North Dvina. *Trudy Paleontological Institute Academe Nauk SSSR* 4:43-91. Citováno podle Witzmann. 2004.