

**UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE**

**Přírodovědecká fakulta**

**BAKALÁŘSKÁ PRÁCE**

**2013**

**Vladimír Vala**

**UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE**

**Přírodovědecká fakulta**

**Ústav geologie a paleontologie**

**Přehled svrchnopaleozoických obojživelníků České republiky**



**BAKALÁŘSKÁ PRÁCE**

Vladimír Vala

Vedoucí práce: RNDr. Martin Mazuch, PhD.

**Praha 2013**

## **Poděkování:**

Na tomto místě bych rád poděkoval svému školiteli RNDr. Martinovi Mazuchovi, PhD. za cenné připomínky a odborné rady, kterými přispěl k vypracování této bakalářské práce

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci na téma: Přehled svrchnopaleozoických obojživelníků České republiky vypracoval samostatně a použil k tomu literaturu, kterou uvádím v příloženém seznamu.

V..... dne .....

.....

Vladimír Vala

## **Abstrakt**

Tématem mé bakalářské práce je přehled svrchnopaleozoických obojživelníků na území České republiky. Krytolebcí jsou starobylí obojživelníci, kteří se vyvinuli ve svrchním devonu a nejvíce rozšíření byli během období karbonu a permu, některé druhy přežily až do křídy. Jsou vyznačeni v systému obojživelníků a krátce je popsána jejich anatomie. Dělíme je na dvě velké skupiny - Labyrinthodontia a Lepspondyli, kteří se liší v mnoha věcech, což je stručně popsáno v mojí práci. Nálezy krytolebců jsou omezeny pouze na sedimentační prostory pánví a brázd, v případě České republiky to jsou pánve západočeské, podkrkonošské a Boskovická brázda. V samotném přehledu jednotlivých druhů jsem se snažil o popsání druhů reprezentujících většinu známých skupin. Informace o některých druzích jsou kusé, protože nalezených fosilních pozůstatků je málo, nálezy jsou ve většině případů neúplné, a mnoho z těchto druhů je stále ještě objektem výzkumu.

## **Abstract**

The topic of my thesis is an overview of Late Paleozoic amphibians in the Czech Republic. Stegocephalians are ancient amphibians, which evolved in the Upper Devonian and were most prevalent during the Carboniferous and Permian, some species survived into the Cretaceous. They are highlighted in the amphibian system and their anatomy is briefly described. We divide them into two large groups - Labyrinthodontia and Lepspondyli who are different in many ways, which are briefly described in my work. Stegocephalian findings are limited only to sedimentation areas of basins and furrows, in the Czech Republic to the West Bohemian basins, Piedmont basins and Boskovická furrow. In the very list of species I have tried to describe the species representing most of the known groups. Information of some species are sketchy because there are few found fossil remains, findings are in most cases incomplete, and many of these species are still the subject of research.

## Obsah

1. Úvod .....	1
2. Stegocephali - krytolebcí .....	2
2.1 Anatomie a morfologie.....	3
3. Labyrinthodontia (vráskozubí).....	6
3.1 Ichthyostegalia .....	8
3.2 Temnospondyli.....	9
3.3 Anthracosauria .....	11
4. Lepospondyli (srostloobratlí).....	14
4.1 Microsauria .....	15
4.2 Lysorophia.....	16
4.3 Adelospondyli .....	16
4.4 Nectridea .....	16
4.5 Aïstopoda.....	18
5. Geologie oblastí s nálezy krytolebců v České republice .....	19
5.1 Západočeská oblast .....	20
5.2 Podkrkonošská oblast.....	20
5.3 Boskovická brázda .....	20
6. Přehled krytolebců nalezených na území České republiky .....	22
7. Závěr.....	36
8. Použitá literatura .....	37
9. Internetové zdroje .....	42
10. Zdroje obrázků .....	43

# 1. Úvod

Krytolebcí neboli Stegocephali jsou polyfyletickou skupinou obojživelníků, která zahrnuje infratřídy Labyrinthodontia a Lepospondyli. Samotný název Stegocephali není systematické označení, nýbrž jen umělé označení skupiny, které vyděluje jen starobyrou část obojživelníků. Žili v paleozoiku a mesozoiku (spodní devon až spodní křída), ale jejich hlavní rozvoj spadá do období karbonu až permu (v mesozoiku přežívalo už jen několik čeledí). Labyrinthodonti byli relativně velcí živočichové, kteří většinou dosahovali délek jednoho až dvou metrů (největší jedinci rodu *Mastodonsaurus* z triasu mohli měřit až 6 metrů, jedinci druhu *Prionosuchus plummeri* mohli být ještě větší). Lepospondyli byli menšího vzrůstu a jejich nálezy jsou vzácnější. Většina krytolebců byla dravá, vyjma čeledi Diadectidae, která zahrnovala herbivorní rody. První krytolebcí byli potravně vázáni na vodní prostředí i navzdory tomu, že souš už byla v té době obydlena členovci a měkkýši a nabízela hojnost potravy. Ryby a další vodní živočichové stále tvořili větší část jídelníčku. Pozdější obojživelníci expandovali na souš, avšak některé formy se vrátily zpět k vodnímu způsobu života a někteří se přizpůsobili dokonce i marinnímu způsobu života. Jelikož patří mezi zástupce bezblanných (Anamnia), byli na vodu vázaní i rozmnožováním, kam kladli vajíčka, kde je následně i sameček oplodnil. Po vylíhnutí malí pulci žili nějakou dobu ve vodě, kde dýchali pomocí keříčkovitých žaber, a až po vývinu plic mohli teprve vylézt na souš.

## 2. Stegocephali - krytolebci

Systém obojživelníků: Roček (2002)

Podtřída: Amphibia (obojživelníci) (spodní devon - recent)

**Infratřída: Labyrinthodontia (vráskozubí) (spodní devon - spodní křída)**

**Infratřída: Lemospondyli (spodní karbon - svrchní perm)**

Infratřída: Salientia, syn. Ecaudata (žáby, syn. bezocasí) (spodní trias - recent)

Infratřída: Urodela, syn. Caudata (ocasatí) (střední jura - recent)

Infratřída: Apoda (červoři) (spodní jura - recent)

Amphibia incertae sedis

Čeled': Albanerpetontidae (střední jura - spodní miocén)

*Stegocephali je umělé označení pro skupinu paleozoických a mesozoických obojživelníků zahrnovaných do infratříd Labyrinthodontia a Lemospondyli.*

*Obrázky doprovázející text jsou označeny a jejich zdroje jsou uvedeny v kapitole 10.*

## **2.1 Anatomie a morfologie**

**Lebka** krytolebců je zcela pokryta dermálními kostmi. Jedinými otvory na lebce jsou nozdry, očné a lichý týlní otvor. Lebka labyrintodontů je obvykle složitější a složena z více dermálních kostí než u lepospondylů.

Dermatocranium tvoří 15 kostí - premaxilla, nasale, maxilla, lacrimale, prefrontale, frontale, jugale, postfrontale, parietale, postorbitale, squamosum, supratemporale, postparietale, tabulare a quadratojugale (Romer, 1947).

Patrové kosti tvoří epipterygoid, os quadratum, párový pterygoid, párový vomer, ektopterygoidy. U nižších tetrapodů se vyskytuje ještě parasfenoid (Romer, 1947).

Endocranium se skládá ze tří sektorů a těmi jsou týlní, sluchový a oční. Regio occipitalis (týlní sektor) tvoří 4 kosti, z nichž jedna je párová a je to os occipitale. Dalšími kostmi jsou os supraoccipitale a basioccipitale. Regio oticalis (sluchová část) je tvořena sluchovou schránkou, která obsahuje prooticum a opisthoticum, fenestra ovalis (otvor vedoucí do vnitřní části ucha). Regio optica (oční část) zahrnuje basisfenoid, jehož dva výběžky zasahují do patrového komplexu a kloube se zde s pterygoidy a epipterygoidy. Důležitá je zde i rourovitá kost sfenetmoid, ve které se rozdvíhají čichové nervy k nosním schránkám (Romer, 1947).

Mandibulare zahrnuje dentale (kost zubní), praespleniale, postspleniale, angulare, supraangulare, koronoidy a articulare (Romer, 1947).

Dentin labyrintodontů je nápadně zvrásněn, zuby jsou malé a kuželové s velkou dřevnou dutinou (Špínar, 1984). Lepospondyli mají zuby jednoduché, kuželové, bez dřevné dutiny, krátké, ale silné, a postrádají labyrintodontní strukturu (Carroll a Gaskill, 1978).

**Páteř** samotná doznala mnoha změn oproti lalokoploutvým rybám, ze kterých se obojživelníci vyvinuli. Celkový počet obratlů se u většiny pohybuje mezi 9 - 63 obratli. Například u lepospondylů z řádu Aistopoda mohl počet obratlů být až 230 (Carroll a Gaskill, 1978). Obratle obojživelníků se odlišují od nižších obratlovců přítomností



speciálního kloubení, které je specifické pro všechny suchozemské obratlovce a je to přítomnost zygapofýz na obratlích a také díky tomu, že obratle jsou osifikovány. Zygapofýzy jsou speciální výběžky, které jsou dvojího typu - první se vyskytují na kraniální části obratle a nazývají se prezygapofýzy, na kaudální části obratle jsou postzygapofýzy (Romer, 1947). Různé skupiny krytolebců mají různé typy obratlů a to slouží jako důležitý znak při jejich rozpoznávání. Do labyrintodontů jsou zahrnovány dvě velké skupiny obojživelníků - Temnospondyli a Anthracosauria. Temnospondyli mají velké intercentrum a malé, párové pleurocentrum (Romer, 1947). Antrakosauři naopak zredukovali intercentrum a pleurocentrum se jim vyvinulo ve válcovitou strukturu, která chránila chordu (Romer, 1947). Lepospondylní obratel je charakteristický tím, že jeho centra se skládají, až na výjimky, pouze z pleurocenter, která jsou osifikována a tvoří jednolitý válec, kudy prochází chorda (Carroll a Gaskill, 1978).

Evoluční novinkou u obojživelníků byl vznik krku, který byl nezbytný pro život na souši. Jeho vznik souvisí s posunutím lopatkového pletence kaudálně, u ryb byl připojen přímo na dermální kosti lebky. Asi nejdůležitějšími součástmi krční páteře jsou první dva obratle - atlas a axis. Atlas umožňoval zvířeti kývat hlavou nahoru a dolů, kdežto axis dovoľoval zvířeti pohybovat hlavou ze strany na stranu. U různých skupin krytolebců se spojení atlas - axis vyvíjelo samostatně (Romer, 1947).

**Končetiny** prošly velkou evoluční změnou. Z pádlovitých bezprstých končetin lalokoploutvých ryb se postupem času staly končetiny s různým počtem prstů - počet prstů na přední končetině byl u různých skupin různý a pohyboval se většinou mezi čtyřmi až pěti prsty, někteří Lepospondyli měli dokonce jen tři prsty (Carroll, 1970); počet prstů na zadní končetině se u pozdních forem ustálil na pěti (tak je tomu dodnes). Někteří z prvních obojživelníků měli prstů více, například *Acanthostega* měla 8, *Ichthyostega* 7, *Tulerpeton* 6 (Benton, 2005). U prvotních forem tetrapodů, jakými byla *Acanthostega* nebo *Ichthyostega*, chyběly nebo nebyly diverzifikovány karpální a tarzální kůstky (Carroll, 1988). To mělo za následek neohebnost končetin, tudíž pohyb po souši byl značně ztížený. Takovéto končetiny sloužily spíše jako pádla, pomocí kterých se pouze postrkovaly vpřed. Jejich pohyb by se dal přirovnat ke dnešním mořským želvám.

Přední končetiny se skládají z humeru (kost pažní), radia (kost vřetenní), ulny (kost loketní), vyvinutější formy měly carpalia (karpální kůstky), metacarpalia (záprstní kůstky) a digiti (prsty) (Romer, 1947).

**Lopatkový pletenec** se skládá z velké ploché kosti zvané cleithrum, dále z clavicyly (klíční kosti), interclavicyly (meziklíčku), scapuly (lopatky), která obsahuje jamku, kam se připojuje humerus, a coracoid (kosti krkavčí) (Romer, 1947).

Kvůli neschopnosti končetin nést tělo prvotních obojživelníků se u nich vyvinula masivní **žebra**, jaká má například *Ichthyostega*, jejíž žebra jsou masivní a široká, vzájemně se podporují, a tvoří tak dokonalou ochranu orgánů (Jarvik, 1952). Naproti tomu u vodních forem tetrapodů se žebra vyvíjela krátká a relativně slabá. U pozdějších forem, které měly končetiny dostatečně silné, aby mohly nést tělo, žebra už netvořila krunýř jako u prvotních forem.

**Pánevní pletenec** je znatelně mohutnější než lopatkový, protože nese většinu váhy zvířete. Na rozdíl od lopatkového pletence je přímo napojen na páteř (Roček, 2002). Skládá se ze tří kostí - os ilium (kost kyčelní), os pubis (kost stydká), os ischii (kost sedací) (Romer, 1947). Zadní končetina je napojena na pánev pomocí kyčelního kloubu. Místo, kde se stýkají všechny tři kosti, se nazývá acetabulum a je to kloubní jamka, kam se připojuje femur čili kost stehenní (Romer, 1947).

Na stavbě zadních končetin se podílí femur (kost stehenní), tibia (kost holenní), fibula (kost lýtková), tarsus (nárt), metatarsalia (kosti zánártní) a digiti (prsty) (Romer, 1947).

**Ocas** byl u většiny obojživelníků nejdůležitějším orgánem pohybu, protože mnoho druhů bylo buď čistě vodních nebo ve vodě trávilo většinu času. Proto nás potom nepřekvapí jeho délka, která mnohdy přesahovala délku těla. Nejvíce nápadné je to pro některé lepospondyly, u kterých může být ocas až dvakrát tak dlouhý co tělo (Carroll a Gaskill, 1978). Na ocase měli ocasní lem, který se u mnohých druhů mohl táhnout i po zádech dál. Suchozemské formy lem neměly. Krytoblepci tahali ocas po zemi, o čemž svědčí množství zkamenělin, kde máme zachovalé abradované spodní strany ocasů. Doloženo je to například u *Ichthyostegy* (Jarvik, 1952).

### 3. Labyrinthodontia (vráskozubí)

Systém: Carroll (1993), Roček (2002), doplněno

Infratřída Labyrinthodontia (spodní devon - spodní křída)

Řád: Ichthyostegalia (svrchní devon)

Řád: incertae sedis

Rod: *Crassigyrinus* (spodní karbon)

Nadčeleď: Loxommatoidea (spodní - svrchní karbon)

Řád: Temnospondyli (spodní karbon - spodní křída)

Nadčeleď: Colosteoidea (spodní karbon - svrchní karbon)

Nadčeleď: Trimerorhachoidea (spodní karbon - svrchní perm)

Nadčeleď: Edopoidea (svrchní karbon - spodní perm)

Nadčeleď: Eryopoidea (svrchní karbon - svrchní perm)

**Nadčeleď: Rhinesuchoidea (svrchní perm - spodní trias)**

**Nadčeleď: Capitosauroidea (spodní trias - svrchní trias)**

**Nadčeleď: Rhytidosteoidea (spodní trias)**

**Nadčeleď: Trematosauroidea (spodní trias - ?svrchní trias)**

**Nadčeleď: Brachyopoidea (perm - střední jura)**

**Nadčeleď: Metoposauroidea (svrchní trias)**

**Nadčeleď: Almasauroidea (svrchní trias)**

**Nadčeleď: Plagiosauridea (spodní trias - svrchní trias)**

Incertae sedis: *Balanerpeton woodi* (spodní karbon)

Řád: Anthracosauria (syn. Batrachosauria) (svrchní devon - svrchní perm)

Nadčeleď: Embolomeri (svrchní devon - spodní perm)

Nadčeleď: Gephyrostegida (spodní karbon - svrchní karbon)

Nadčeleď: Seymouriamorpha (spodní perm - svrchní perm)

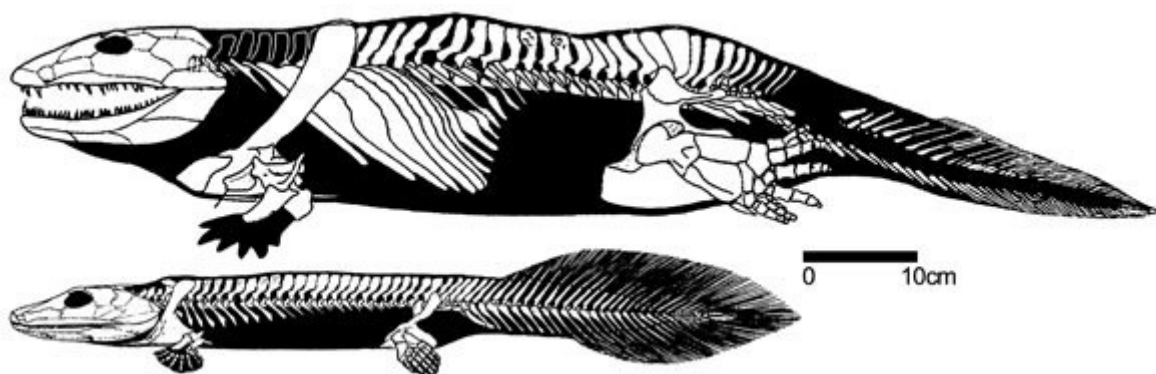
Nadčeleď: Diadectomorpha (svrchní karbon - spodní perm)

*Tučně jsou zvýrazněny nadčeledi, které spadají do skupiny Stereospondyli.*

Labyrintodonti jsou skupina krytolebců, která se na Zemi vyskytovala od svrchního devonu až do spodní křídy (jen pár reliktních druhů) (Schoch a Milner, 2000). Nejstarší zástupci této skupiny jsou svojí tělesnou stavbou ještě velice podobní lalokoploutvým rybám ze skupiny *Rhipidistia*, ze kterých se vyvinuli. Jde o řád Ichthyostegalia, který zahrnuje například přechodné formy *Ichthyostega* a *Acanthostega*. Nejčastěji jsou nazýváni jako "rybovití" obojživelníci. Další dva řády Temnospondyli a Anthracosauria se vyvinuly v nepřeberné množství forem a ovládly souš i vodní prostředí. Z řádu Anthracosauria se pravděpodobně vyvinuli první amniotní obratlovci (Carroll, 1970).

### 3.1 Ichthyostegalia

Ichthyostegalia neboli rybovití obojživelníci jsou nejstarší skupinou vráskozubých obojživelníků a nejstarší skupinou obojživelníků obecně. Pochází ze svrchního devonu. Prvním, asi nejznámějším a nominálním zástupcem této skupiny je *Ichthyostega stensioei*. Ta byla nalezena v Grónsku v první polovině dvacátého století. Byl to poměrně velký a robustní obojživelník, na délku měřil 1,5 metru a měl nápadně mohutnou kostru. Nejnápadnější na ní jsou její žebra, která jsou mohutná, zploštělá a nasedají na sebe navzájem, při čemž tvoří jakýsi krunýř, který ji chránil při pohybu po souši (Jarvik, 1952). Toto však mělo za následek ztrátu flexibility ve vodním prostředí. Končetiny měly sedm prstů (toto tvrzení platí pro zadní končetinu, přední nebyla nikdy nalezena) (Jarvik, 1996). Absence karpálních a tarzálních kostí nasvědčuje šoupavému pohybu po povrchu, jaký provozují například dnešní mořské želvy. O pohybu po souši dále nasvědčuje i obroušená spodní část ocasního lemu (Jarvik, 1952). *Ichthyostega* sice byla schopna dýchat pomocí prvotních plic, ale díky jejich nedokonalosti existovala podpora dýchání pomocí povrchu celého těla (Jarvik, 1952). Dalším zástupcem této skupiny je *Acanthostega gunnari*. Absence žebor, končetiny připomínající spíše ploutve a nápadný obrovský ocasní lem, který se mohl táhnout i po zádech, poukazuje na vodní způsob života.



Obr. 1 *Ichthyostega* a *Acanthostega*

### **3.2 *Temnospondyli***

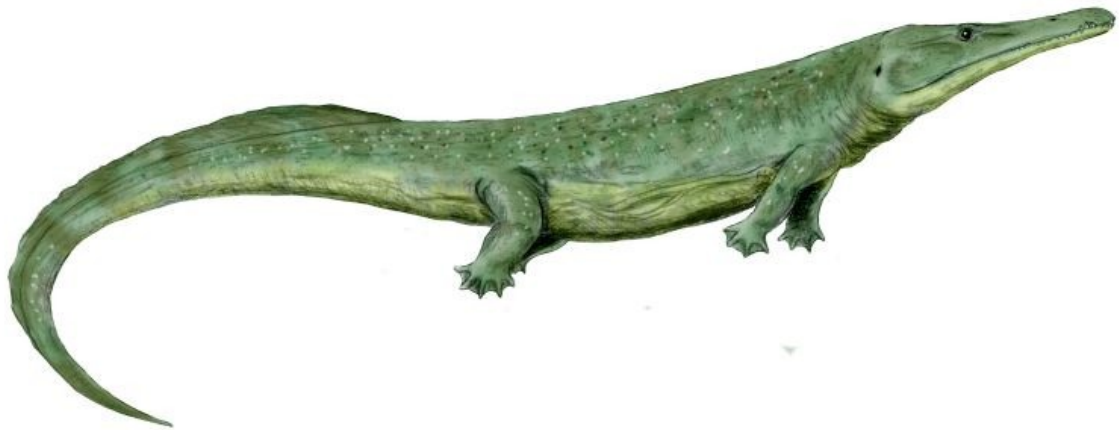
Velice rozšířená skupina primitivních obojživelníků, která zde přežila z období spodního karbonu až do období spodní křídly. Nejvíce rozšíření byli v karbonu až permu, pak jich začalo ubývat kvůli změně klimatu, kdy došlo k obrovské aridizaci celé planety spojené se vznikem jednoho obřího superkontinentu - Pangey, a také pravděpodobně kvůli konkurenci a predaci z řad plazů (Schoch a Milner, 2000). Velký podíl na redukcii jejich počtů mělo také velké vymírání na přelomu svrchní perm/spodní trias. Byli celosvětově rozšíření, ani Antarktida nebyla výjimkou. Většinou žili v humidním prostředí, to znamená poblíž jezera nebo řeky, některé druhy osídlily dokonce brakické či mořské prostředí, jiné se přizpůsobily trvalému životu na souši. Menší druhy aktivně lovily kořist, kdežto ty větší, hlavně jedinci o velikostech několik metrů, lovíli technikou připomínající dnešní krokodýly. Na tuto techniku byli dokonale přizpůsobeni, měli nozdry a oči umístěny na dorzální straně lebky, zploštělé tělo, silný ocas, tak jak je tomu u dnešních krokodýlů (Schoch a Milner, 2000).

Tato skupina je charakterizována stavbou center obratlů, kde převládá velké intercentrum a je přítomno malé párové pleurocentrum (Romer, 1947). Lebka má na sobě velké množství důlků a drážek (Romer, 1947). Jejich končetiny už jsou vyvinuté, to znamená, že se jim vyvinuly karpální a tarzální kůstky a počet prstů na končetinách se ustálil a do dnešní doby se u obojživelníků nezměnil. Na předních končetinách mají 4 prsty s prstovým vzorcem 2, 3, 3, 3 a na zadních mají 5 prstů s prstovým vzorcem 2, 3, 3, 3, 3 (Carroll, 1988).

Temnospondylní obojživelníci jsou velice diverzifikovanou skupinou a mnoho zástupců již bylo nalezeno i na území České republiky.

Ve spodním permu se vyvinuli Stereospondyli - skupina temnospondylních obojživelníků s dorso-ventrálně zploštělou a silně osifikovanou lebkou a slabě vyvinutými končetinami. Jejich lebky jsou tvarově různorodé - čenich může být protažen (lebka podobná krokodýlí), hodně protažen (podobnost s gaviálem), rozšířen (podobnost s aligátorem či kajmanem) nebo je lebka zkrácena a výrazně rozšířena (Schoch a Milner,

2000). Většina dosahovala délky mezi jedním až třemi metry, ale našly se i druhy, které mohly měřit až šest metrů. Většinou se jednalo o piscivorní živočichy. Obývali sladkovodní, brakické i mořské prostředí, v menší míře jsou zastoupeni suchozemští stereospondylové (Schoch a Milner, 2000). Patří sem například rod *Melosaurus* (svrchní perm Ruska) nebo druh *Prionosuchus plummeri* (svrchní perm Brazílie) (obr. 2). Tento druh je významný hlavně díky své velikosti. Nejdelší naměřená lebka měřila úctyhodných 800mm a podle odhadů by mohly existovat lebky ještě větší (Cox a Hutchinson, 1991). Stavbou těla připomínal krokodýla, respektive dnešního gaviála. Měl nápadně protáhlou frontální část lebky a dlouhé špičaté zuby, dlouhé tělo, krátké končetiny a mohutný ocas přizpůsobený k plavání (Cox a Hutchinson, 1991).



Obr. 2 *Prionosuchus plummeri*

Do triasu přežili z temnospondylních obojživelníků pouze stereospondylové a ti se během spodního triasu velice rychle rozšířili a obývali všechny kontinenty s výjimkou Jižní Ameriky. Většina skupin vymřela během svrchního triasu a dlouho se předpokládalo, že se žádný z temnospondylů nedožil jury či křídly. Avšak podle nových nálezů se ukázalo, že stereospondylové (a temnospondylové obecně) během svrchního triasu nevymřeli, ale přežili až do spodní křídly, kdy vyhynuli úplně. Během jury a křídly bylo jejich rozšíření omezeno pouze na oblasti Gondwany (Schoch a Milner, 2000).

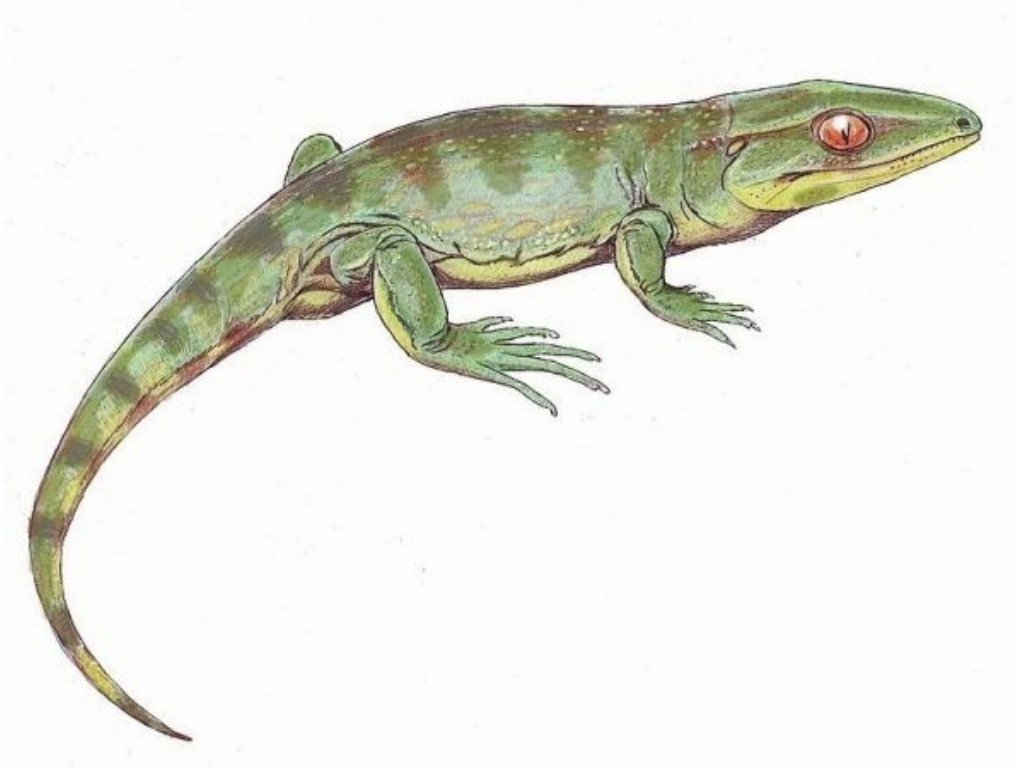
### **3.3 Anthracosauria**

Tato skupina starobyklých obojživelníků, která se vyvinula ve svrchním devonu, se anatomicky velmi podobá plazům a plazi se pravděpodobně z této skupiny také vyvinuli a to už během svrchního karbonu (Carroll, 1970). Její zařazení bylo už od samotného počátku velice komplikované. Nakonec je tato skupina chápána jako parafyletická (Benton, 2005). Společně s temnospondyly jsou řazeni mezi labyrinthodonty, ale mnohými autory jsou antrakosauři chápáni jako samostatná skupina paleozoických obojživelníků. Pro tuto skupinu je charakteristický takzvaný antrakosaurový typ lebky, což znamená, že se parietale (kost temenní) stýká s tabulare (kostí deskovitou) (Špinar, 1952). Od temnospondylů se odlišují stavbou center obratlů, kde intercentrum je redukované (tvoří jen srpky) a pleurocentrum je dominantní a má tvar válce (Romer, 1947). Přední i zadní končetiny jsou pětprsté s prstovým vzorcem 2, 3, 4, 5, 3; na pátém prstu zadní končetiny bývá jeden nebo dva články navíc (Carroll, 1970). Řád Anthracosauria nepřežil velké permské vymírání.

Do antrakosaurů patří nadčeleď Embolomeri, což je skupina převážně sladkovodních (možná i marinních) obojživelníků, kteří se vyznačovali podlouhlým tělem, ocasem přizpůsobeným k plavání (dlouhé podpurné trny na ocase) a měli malé až zakrnělé končetiny. Intercentrum a pleurocentrum u nich srostlo ve válec, který chránil chordu (Panchen, 1970). Lebky byly podlouhlé a jejich čelisti ukrývaly velké zuby, uzpůsobené k chytání kluzké kořisti.

Druhou dominantní skupinou obojživelníků v rámci antrakosaurů je nadčeleď Gephyrostegida. Jedná se o skupinu malých "ještěřkotvarých" obojživelníků, kteří se na Zemi vyskytovali od spodního do svrchního karbonu. Byli to převážně suchozemští živočichové (Carroll, 1970), na vodu však byli stále vázáni kvůli rozmnožování. Měli protaženou lebku, velké oči, velké množství drobných špičatých zoubků, pravděpodobně uzpůsobených k lovu hmyzu. Těla byla krytá drobnými šupinami (Špinar, 1952).





Obr. 3 *Gephyrostegus bohemicus*

Třetí nadčeledí jsou Seymouriamorpha. Byla to rozsáhlá skupina obojživelníků, která zahrnovala čeledi Discosauriscidae, Kotlassiidae a Seymouriidae (Roček, 2002). Každá z těchto čeledí se adaptovala k odlišnému způsobu života. Seymouriidae byli převážně terestričtí a připomínali ještěrky, u Discosauriscidů jsou známy jen juvenilní stádia (Klembara, 2001) a Kotlassidae byly velké opancéřované formy, které žily převážně ve vodě (Carroll, 1988). Byli nalezeni v Severní Americe, Evropě a Asii. Stavbou těla byli nápadně podobní plazům a dlouho se k nim řadili. K obojživelníkům byli přiřazeni až po nález larev s vnějšími žábami (Špinar, 1952). Z nálezů koproilitů se ukázalo, že to byli příležitostní kanibalové (Klembara a Meszáros, 1992).



Obr. 4 *Seymouria baylorensis*

Čtvrtou nadčeledí je Diadectomorpha, skupina velkých a převážně suchozemských paleozoických ještěrovitých obojživelníků, jejichž rozšíření je omezeno pouze na oblasti Severní Ameriky a Evropy. Spadá sem čeleď Diadectidae, což je největší skupina v rámci nadčeledi Diadectomorpha, a ta zahrnuje velké, suchozemské a herbivorní obojživelníky (Kissel, 2010). Druhou čeledí je Limnoscelidae, skupina velkých, terestrických predátorů. Pak je sem řazen ještě rod *Tsejia* (Kissel, 2010).

## 4. Lepospondyli (srostloobratlí)

Systém: Carroll a kol. (1998), Roček (2002)

Infratřída: Lepospondyli (spodní karbon - svrchní perm)

Řád: Microsauria (spodní karbon - spodní perm)

Incertae sedis: Utaherpeton (spodní karbon)

Podřád: Tuditanomorpha (svrchní karbon - spodní perm)

Podřád: Microbrachomorpha (svrchní karbon - spodní perm)

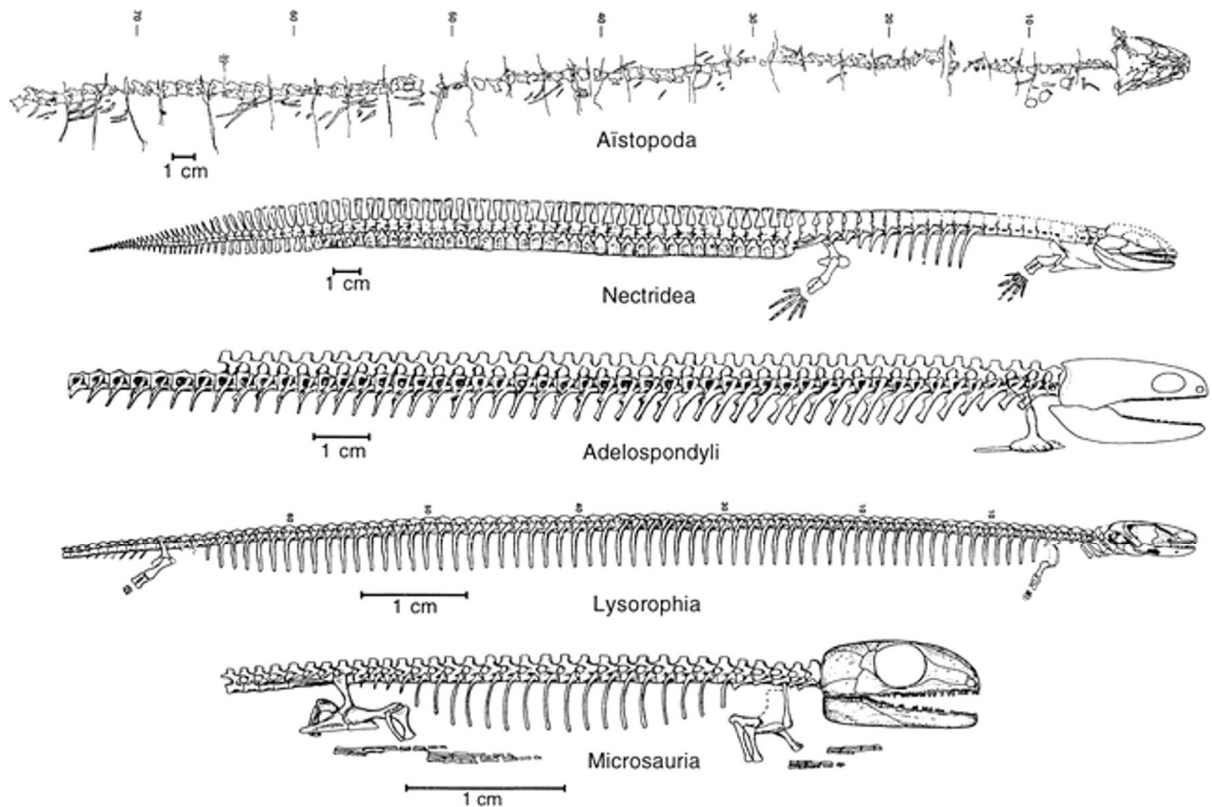
Řád: Nectridea (svrchní karbon - svrchní perm)

Řád: Lysorophia (svrchní karbon - spodní perm)

Řád: Adelospondyli (spodní karbon)

Řád: Aistopoda (spodní karbon - spodní perm)

**Lepospondyli** je skupina primitivních obojživelníků, která se na Zemi vyskytovala od spodního karbonu do svrchního permu, kdy při velkém permském vymírání vyhynula. Odlišují se od labyrintodontních obojživelníků stavbou obratlů, velkým počtem presakrálních obratlů, nepřítomností labyrintodontní struktury na zubech a chabě vyvinutým otickým zářezem (Carroll a Gaskill, 1978). Lepospondylní obratel je charakteristický tím, že jeho centra se skládají, až na výjimky, pouze z pleurocenter, která jsou už osifikována a tvoří jednolitý element (Carroll a Gaskill, 1978). Jednalo se o drobné živočichy (největším z nich byl *Diplocaulus*, který měřil 1 metr). Dalším nápadným znakem jsou redukované končetiny, u některých druhů končetiny dokonce chybí. Většina zástupců této skupiny má zploštělou lebku. Byly to formy terestrické, které nebyly příliš velké, nebo vodní a to buď permanentně nebo ty formy, které se u vody zdržovaly, ale nežily tam celý život (Carroll a Gaskill, 1978).



Obr. 5 Leptospondyli (Aistopoda - *Lethiscus stocki*, Nectridea - *Urocordylus wandesfordii*, Adelospondyli - *Palaeomolgophis scoticus*, Lysorophia - *Brachydetes newberryi*, Microsauria - *Utaherpeton franklini*). Podle Carrolla (2001).

#### 4.1 Microsauria

Je to skupina malých obojživelníků, jejichž nálezy pochází pouze ze severní polokoule se stratigrafickým rozšířením od spodního karbonu do spodního permu (Carroll a Gaskill, 1978). Hodně zástupců bylo nalezeno na území České republiky. Je to velice rozsáhlá skupina, která zahrnuje ještěrkovité typy přizpůsobené k životu na souši nebo naopak typy přizpůsobené k trvale vodnímu způsobu života nebo dokonce formy hrabavé (Carroll a Gaskill, 1978). Počet presakrálních obratlů se pohybuje mezi 19 a 45 (Carroll a Gaskill, 1978). Byly nalezeny i druhy, které měly vyvinuty vnější keříčkovité žábry u dospělého živočicha - *Microbrachis pelikani* (Vallin a Laurin, 2004). Společným znakem všech je však pouze jediná kost temporální série (tabulare) (Carroll a Gaskill, 1978).

## **4.2 *Lysorophia***

Skupina hadovitých obojživelníků s velkým počtem presakrálních obratlů, jejichž nálezy pochází hlavně ze Severní Ameriky a Velké Británie. Žili během období svrchního karbonu až do období spodního permu (Wellstead, 1991). Měli pružnou lebku s velkými očnicemi a velké množství presakrálních obratlů (69 až 97) (Wellstead, 1991). Jejich podlouhlé tělo a krátké končetiny nasvědčují vodnímu způsobu života.

## **4.3 *Adelospondyli***

Adelospondyli je skupina lepospondylních obojživelníků, kteří dosahovali malé velikosti. Měli hadovitá podlouhlá těla, malé, dobře vyvinuté končetiny, velké očnice byly na lebce posunuty rostrálně (Brough a Brough, 1967a). Pravděpodobně se jednalo o výhradně vodní živočichy, jejichž nálezy pochází pouze ze Skotska a celá tato skupina se vyskytovala jen v období spodního karbonu (Mississippian) (Andrews a Carroll, 1991).

## **4.4 *Nectridea***

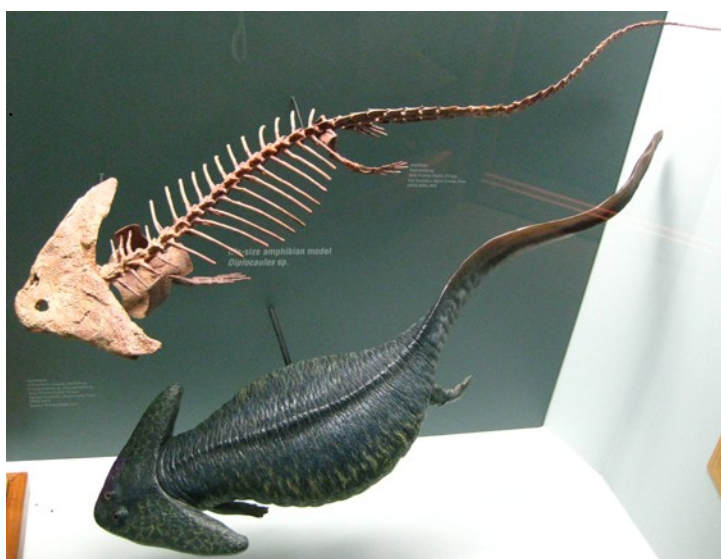
Řád Nectridea zahrnuje obojživelníky, kteří se vyskytovali na území Severní Ameriky a Evropy ve svrchním karbonu až spodním permu, pár druhů přežilo až do svrchního permu. Většina druhů vymřela během období spodního permu. Měli relativně krátký trup, na který navazoval velice dlouhý a ze stran zploštělý ocas (Carroll a Gaskill, 1978). Ocasní obratle jsou charakteristické pro tuto skupinu živočichů. Vyznačují se vějířovitě rozšířeným neurálním a hemálním obloukem ocasních obratlů, což patrně sloužilo jako výztuha ploutevního lemu (Carroll & Gaskill, 1978).

Tento řád zahrnuje tři čeledi - Urocordylidae, Diplocaulidae a Scincosauridae.

Do čeledi Urocordylidae patří typy s krátkým čenichem a trupem, drobnými končetinami a velmi dlouhým ocasem, který měřil až dvojnásobek délky celého těla (Milner, 1980). Byli to malí živočichové, kteří většinu svého života trávili ve vodě. Vypadali zhruba jako dnešní čolci.

Čeleď Diplocaulidae zahrnuje vůbec největší obojživelníky lepospondylního typu a zástupci této skupiny jako jediní přežili až do svrchního permu. Nápadným znakem této čeledi jsou bez diskuzí jejich lebky, respektive kosti tabulare a squamosum, které jsou velké a podlouhlé a tvoří jakási křídla (Milner, 1980). Rozpětí těchto "křídel" mohlo dosáhnout například u rodu *Diplocaulus* (perm Severní Ameriky) až ke 40 centimetrům, což je na živočicha o délce kolem jednoho metru neuvěřitelné. O funkci takhle tvarované hlavy se stále ještě diskutuje. Vzhledem k tomu, že *Diplocaulus* (obr. 6) měl krátké tělo, drobné končetiny a relativně krátký ocas, funkcí takové hlavy by mohlo být nějaké vylepšení pohybu ve vodě. Nabízí se možnost, že tato "křídla" používal ke změnám polohy ve vodním sloupci, kdy mu stačilo zvednout či sklopit hlavu a pomocí proudu se potopil hlouběji nebo vyplaval blíže k hladině.

Do čeledi Scincosauridae patří několik rodů a jedná se o malé terestrické formy, které připomínají ještěrky. Mezi nejznámější zástupce této čeledi patří *Scincosaurus crassus*, který žil v období svrchního karbonu na území České republiky a byl nalezen v Nýřanech (Frič, 1875).



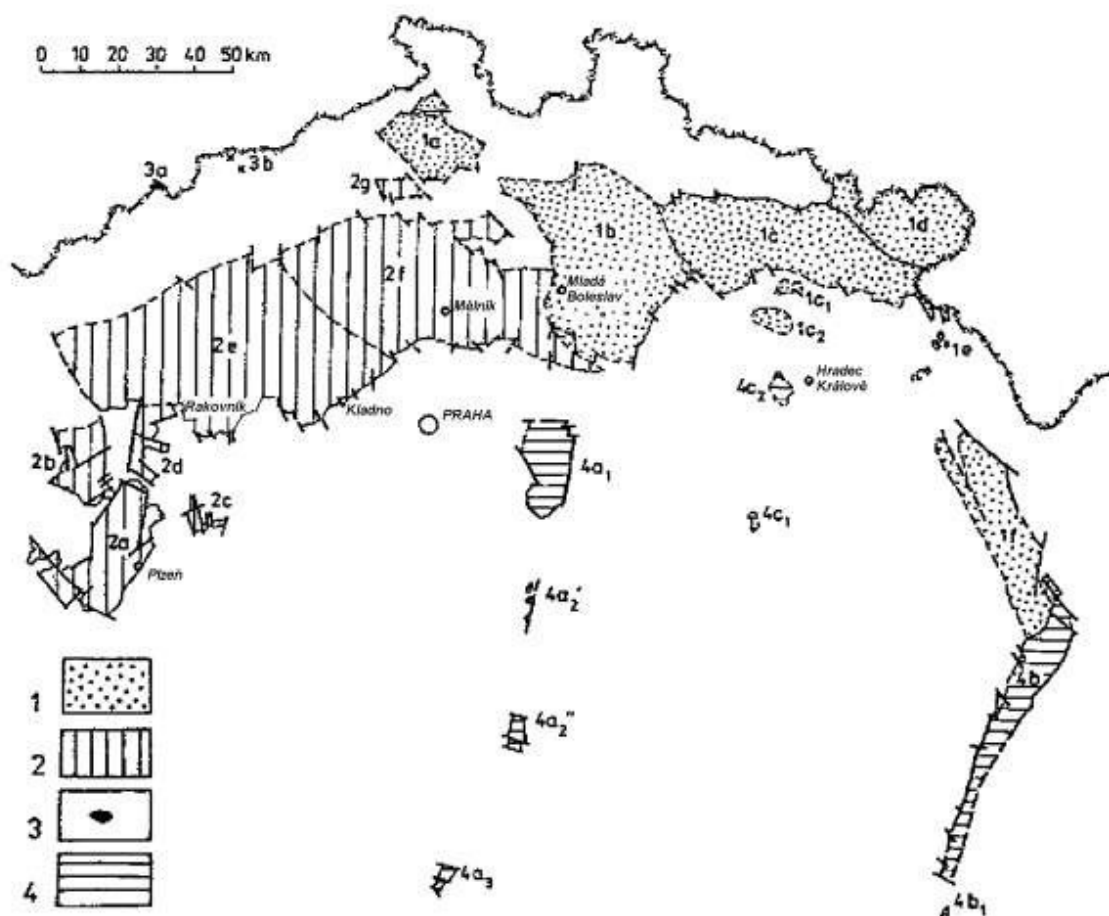
Obr. 6 *Diplocaulus*. Muzeum Denver

## **4.5 Aistopoda**

Tento řád zahrnuje jedny z nejstarších obojživelníků vůbec. Aistopodi se vyvinuli během spodního karbonu a vymřeli ve spodním permu. Byli to malí živočichové o délce většinou prvních desítek centimetrů a velice připomínali hady. Jejich tělo se skládá až z 230 obratlů, končetiny jsou buď hodně redukované nebo úplně chybí a na kostře nenajdeme lopatkový ani pánevní pletenec (Carroll a Gaskill, 1978). Kloubení horní a dolní čelisti bylo podobné jako u dnešních hadů. Lebka je lehká a velice pružná, kloubení je doplněno silnými vazy. Dlouho se předpokládalo, že taková lebka dovozovala zvířeti do široka rozevřít čelisti a pozřít potravu značné velikosti (jako je tomu u hadů) (Lund, 1978), avšak po relativně nedávném výzkumu se zjistilo, že tomu tak nebylo (Anderson, 2002).

## 5. Geologie oblastí s nálezy krytolebců v České republice

Permokarbonské pánve vznikaly během posledních fází variského orogenního cyklu, kdy variský orogén denudoval. Vznikalo velké množství vnitrohorských pánví porušovaných zlomy, které byly rychle zanášeny sedimentem. Jak denudace pokračovala, plocha pánví se zvětšovala a pánevní oblasti se navzájem spojovaly (Pešek a kol., 2001).



Obr. 7 Rozšíření permokarbonských limnických pánví v Českém masívu (Pešek a kol., 2001)



## **5.1 Západočeská oblast**

Západočeské pánevní oblasti se rozléhají mezi městy Plasy, Radnice a Nýřany. Do této oblasti spadá Plzeňská pánev, Nýřanská pánev a Manětínská pánev. Všechny tři pánve jsou uhlonosné a Plzeňská je z nich největší. Probíhala zde fluviální a lakustrinní sedimentace (Chlupáč a kol., 2002). Vznikaly zde rozsáhlé bažiny, které se potom transformovaly ve velké zásoby černého uhlí. V litologickém záznamu se nám tu střídají šedé a červené vrstvičky, což je způsobeno vlivem klimatu na sedimentaci, kdy se v aridnějším období ukládaly červené vrstvy a v humidnějším zase šedé, bohaté na organickou hmotu. Z hornin zde nalézáme pískovce, prachovce, jílovce, arkózy a sloje uhlí (Pešek a kol., 2001).

## **5.2 Podkrkonošská oblast**

Podkrkonošská oblast se nachází na severovýchodě Českého masivu a nachází se zde sedimenty svrchního karbonu, spodního permu a částečně i spodního triasu. Na jihu je překryta marinními sedimenty České křídové pánve. V karbonských uloženinách se nachází uhelné sloje, které jsou bohaté na fosilie. Nalezneme zde černošedé jílovce, šedé prachovce, pískovce, červené a hnědé arkózy, uhlí. V celé oblasti můžeme nalézt velké množství spodnopermských vulkanitů (Pešek a kol., 2001).

## **5.3 Boskovická brázda**

Boskovická brázda je příkopová propadlina, která se nachází mezi Českomoravskou vrchovinou a Brněnskou vrchovinou. Je asi 100 kilometrů dlouhá a asi 3-10 kilometrů široká. Její směr je směrem od SSV k JJZ (Pešek a kol., 2001). Jsou zde velké mocnosti (až 3

kilometry) hrubozrnných slepenců a brekcií, vápenců, pískovců, jílovců, břidlic. Nalézají se tu i sloje uhlí, křídové sedimenty, terciární flyše a kvartérní sedimenty (Pešek a kol., 2001).



Obr. 8 Paleoekologická rekonstrukce karbonského lesa

## 6. Přehled krytolebců nalezených na území České republiky

Prvním člověkem, který objevil, shromáždil a následně zevrubně popsal nespočet druhů a rodů paleozoických krytolebců byl Antonín Frič. Převážnou část níže stručně popsaných druhů popsal právě Frič. Dalším významným badatelem, který se podílel na objevech krytolebců byl Alexander Makowsky. Ve dvacátém století se objevováním a dalším zkoumáním zabývali například Augusta, Milner, Roček, Sequeira, Steen, Špinar, Švec, Werneburg (Steen, 1938; Špinar, 1952; Milner a Sequeira, 1993; Werneburg, 1986, 1988, 1989; Zajíc, 1997). Od konce 20. století až do současnosti se stegocefalům věnuje také Klembara a Meszáros (Klembara a Meszáros, 1992). Sám Klembara v roce 2005 popsal nový druh diskosauriscida *Makowskia laticephala* (viz níže) (Klembara, 2005). Při stručném popisu druhů jsem základní informace čerpal ze souhrnného seznamu fauny od Štamberga a Zajíce (Štamberg a Zajíc, 2008) a dále ze série knih *Encyclopedia of Paleoherpétology*, konkrétně z dílů 1, 3B, 5A, 5B, a snažil jsem se tam zahrnout zástupce z většiny známých skupin.

### ***Baphetes bohemicus* (Frič, 1885)**

**Zařazení:** Labyrinthodontia/Incertae sedis/Loxommatoidea/Loxommatidae

**Stratigrafické zařazení:** svrchní karbon

**Naleziště:** Nýřany



Obr. 9 Lebka rodu *Megalocephalus* (blízký příbuzný druhu *Baphetes bohemicus*)

*Baphetes* měl širokou a zploštělou lebku dlouhou kolem 30 centimetrů, která měla zaoblený čenich (Milner a Lindsay, 1998). Tvarem se podobala lebce krokodýla. Délka

celého těla se pohybovala kolem metru a půl. *Baphetes bohemicus* byl vodní predátor, který měl dlouhé a špičaté zuby přizpůsobené k lovu ryb.

### ***Cochleosaurus bohemicus* (Frič, 1875)**

**Zařazení:** Labyrinthodontia/Temnospondyli/Edopoidea/Cochleosauridae

**Stratigrafické zařazení:** svrchní karbon

**Naleziště:** Nýřany, Třemošná



Obr. 10 Lebka druhu *Cochleosaurus bohemicus*

Tento tetrapod byl střední velikosti, velikost jeho těla se většinou pohybovala v rozmezí od 120 do 160 centimetrů. Lebka byla zploštělá, relativně široká a měřila kolem 20 centimetrů (Carroll, 1988). Opět je tu nápadná podoba s lebkou krokodýla. *Cochleosaurus* ho pravděpodobně připomínal i způsobem života.

### ***Mordex laticeps* (Frič, 1881)**

**Zařazení:** Labyrinthodontia/Temnospondyli/Eryopoidea/Dissorophidae

**Stratigrafické zařazení:** svrchní karbon

**Naleziště:** Nýřany, Třemošná

*Mordex laticeps* byl nepříliš velký tetrapod, jenž měl lebku dlouhou okolo 30 centimetrů a délka těla v dospělosti činila něco málo přes jeden metr. Jeho lebka byla krátká a široká s velkými orbitami, žebra byla krátká a drobná. Počet presakrálních obratlů

se odhaduje na 22. Byla nalezena dokonce i krátká srpkovitá intercentra. Podle fosilních pozůstatků je zřejmé, že tělo obojživelníka bylo kryto šupinami (Milner a Sequeira, 2003).

***Limnogyrinus elegans*** (Frič, 1881)

**Zařazení:** Labyrinthodontia/Temnospondyli/Eryopoidea/Micromelerpetontidae

**Stratigrafické zařazení:** svrchní karbon

**Naleziště:** Nýřany

Popisovaný exemplář tohoto druhu byl velice malého věku, jeho lebka byla krátká a široká a měřila pouhých 18 milimetrů (Milner a Sequeira, 2003). Dle odhadů mohl mít *Limnogyrinus* kolem 30 drobných a špičatých zubů na maxile a 45-55 na mandibule (Milner a Sequeira, 2003).

***Cheliderpeton vranyi*** (Frič, 1877)

**Zařazení:** Incertae sedis

**Stratigrafické zařazení:** spodní perm

**Naleziště:** Olivětín, Ruprechtice



Obr. 11 *Cheliderpeton vranyi*

Čenich zvířete je oblý (lebka obecně se podobá aligátoří), lebka je užší v oblasti lícních kostí (osa zygomatica) a je celkově protáhlá. Orbity jsou malé a kruhové, otický

zářez je dlouhý a úzký. Délka lebky se pohybuje mezi 8 až 19 centimetry. Tento údaj reprezentuje juvenilní a adultní formy (Werneburg a Steyer, 2002).

***Melanerpeton pusillum*** (Frič, 1878)

**Zařazení:** Labyrinthodontia/Temnospondyli/Eryopoidea/Branchiosauridae

**Stratigrafické zařazení:** spodní perm

**Naleziště:** Olivětín

Tento živočich byl velice malého vzrůstu. V dospělosti měřil na délku až 55 milimetrů a jeho lebka měřila necelý centimetr, čenich byl krátký a široký (Frič, 1880). Pro rod *Melanerpeton* je charakteristický dlouhý a rovný ectopterygoid a dlouhý palatine (Werneburg 1986, 1989). *Melanerpeton pusillum* se vyznačuje od ostatních kratším a širším palatinem, delším vomerem, kratším postorbitalem a vysoce osifikovanou kyčelní kostí (Werneburg, 1988). Při pohledu na malé a špičaté zoubky, lze usuzovat, že se jednalo o požírače hmyzu.

***Branchiosaurus salamandroides*** (Frič, 1875)

**Zařazení:** Labyrinthodontia/Temnospondyli/Eryopoidea/Branchiosauridae

**Stratigrafické zařazení:** svrchní karbon až spodní perm

**Naleziště:** Třemošná, Nýřany



Obr. 12 *Branchiosaurus salamandroides*

*Branchiosaurus salamandroides* byl tvor s krátkou a širokou lebkou a dosahoval velice malých rozměrů. Frič udává maximální délku nalezených jedinců 64 milimetrů. Velice nápadné na lebce jsou velké orbity. Byla nalezena juvenilní stádia s dokonale zachovanými vnějšími žábry i dospělí jedinci (Frič, 1879). Při pohledu na zvíře zjistíme, že má relativně krátké a mohutné tělo, krátký ocas a dlouhé prsty. S přítomností vnějších žaber i u dospělých jedinců lze předpokládat, že se jedná o ryze vodního živočicha.

### ***Capetus palustris* (Steen, 1938)**

**Zařazení:** Labyrinthodontia/Temnospondyli/Incertae sedis

**Stratigrafické zařazení:** svrchní karbon

**Naleziště:** Nýřany



Obr. 13 *Capetus palustris*

*Capetus* byl velký až jeden a půl metru dlouhý predátor, který obýval naše území ve svrchním karbonu. Lebka největšího nalezeného jedince měřila úctyhodných 40 centimetrů a při své velikosti by se řadil k největším nalezeným tetrapodům nýřanské fauny. Měl mohutnou lebku, velké tělo, mohutné končetiny a silný ocas. Tvarem těla a hlavně tvarem lebky, která byla obloukového tvaru, připomínal aligátora. Sdílel stejnou niku společně s dalším velkým tetrapodem - s rodem *Cochleosaurus*. Kvůli absenci juvenilních stádií jakékoliv velikosti lze usuzovat, že *Capetus* nevyužíval toto území k rozmnožování (Sequeira & Milner, 1993).

***Archegosaurus dyscriton* (Steen, 1938)**

**Zařazení:** Labyrinthodontia/Temnospondyli/Eryopoidea/Archegosauridae

**Stratigrafické zařazení:** spodní perm

**Naleziště:** Košťálov



Obr. 14 Lebka druhu *Archegosaurus decheni* (sesterský taxon k *Archegosaurus dyscriton*)

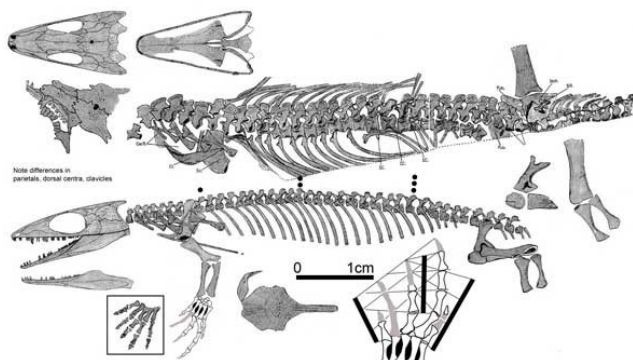
A. *dyscriton* měl úzkou a protáhlou lebku, čelisti nesly velký počet malých, špičatých a zakřivených zubů uzpůsobených pro lov ryb. Tvarem těla připomínal krokodýla. Měl oči i nozdry na vrcholu hlavy, nepřiliš velké končetiny, ale dostatečně silné na to, aby unesly tělo živočicha, dlouhý ocas s lemem. Navíc měl hřbet a ocas pokryt šupinami (Milner, 1978). Délka živočicha se mohla vyšplhat až k jednomu metru.

***Gephyrostegus bohemicus* (Jaekel, 1902)**

**Zařazení:** Labyrinthodontia/Anthracosauria/Gephyrostegida/Gephyrostegidae

**Stratigrafické zařazení:** svrchní karbon

**Naleziště:** Nýřany



Obr. 15 *Gephyrostegus bohemicus* (Brough a Brough, 1967b)



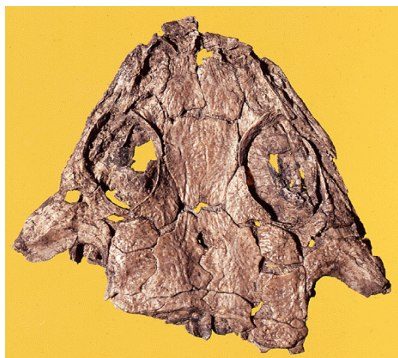
*Gephyrostegus bohemicus* byl malý asi 22 centimetrů dlouhý antrakosaur, který tvarem těla připomínal ještěrku. Podle Carrolla byl tento tvor převážně terestrický, ale kvůli rozmnožování se stále musel vracet do vody. *Gephyrostegus* nebo jeho příbuzní byli pravděpodobně předchůdci plazů (Carroll, 1970).

***Discosauriscus austriacus*** (Makowsky, 1876)

**Zařazení:** Labyrinthodontia/Anthracosauria/Seymouriamorpha/Discosauriscidae

**Stratigrafické zařazení:** spodní perm

**Naleziště:** Bačov, Boskovice, Drválovice, Kladoruby, Kochov, Malá Lhota, Míchov, Obora, Podolí, Ruprechtice, Sudice, Trávník



Obr. 16 *Discosauriscus austriacus*

*Discosauriscus* je dominantním antrakosaurem nacházeným v Boskovické brázdě, mnohdy s výjimečným způsobem zachování (Chlupáč a kol., 2002). Zajímavou věcí na nálezech je to, že jsou ve valné většině nalézána pouze larvální a juvenilní stádia těchto obratlovců. Klembara (Klembara, 2001) předpokládá, že dospělé formy žily suchozemským způsobem života a proto nejsou dochovány v takovém množství.

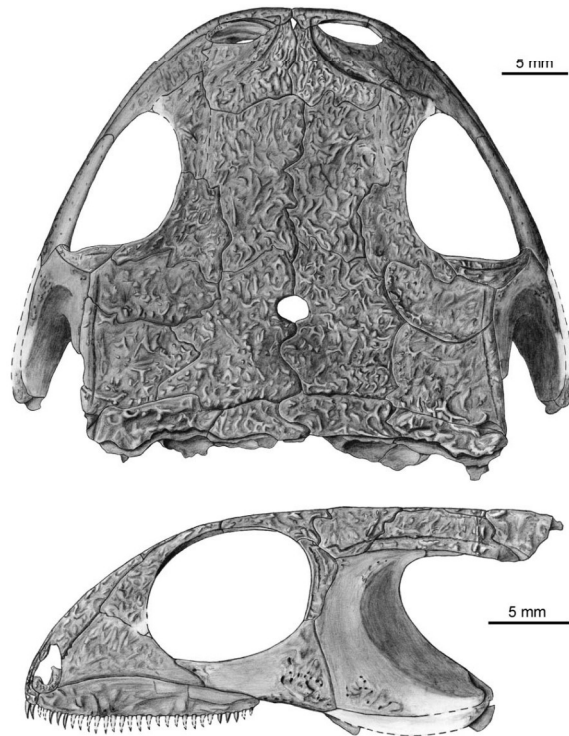
Lebka měla trojúhelníkový tvar, kde squamosum (kost šupinatá) vybíhá nápadně do stran. Nápadné jsou na lebce velké orbity. Tělo obojživelníka bylo kryto drobnými kruhovitými šupinkami o průměru zhruba 2 milimetry (Špinar, 1952; Klembara a Meszáros, 1992). Přední i zadní končetiny měly pět prstů a ty měly prstový vzorec 2, 3, 4, 5, 3 (Špinar 1952).

***Makowskia laticepala*** (Klembara, 2005)

**Zařazení:** Labyrinthodontia/Anthracosauria/Seymouriamorpha/Discosauriscidae

**Stratigrafické zařazení:** spodní perm

**Naleziště:** Kochov



Obr. 17 *Makowskia laticepala* (Klembara, 2005)

*Makowskia* byla popsána slovenským paleontologem Jozefem Klembarou v roce 2005 (Klembara, 2005) a jedná se o nový přírůstek do čeledi Discosauriscidae. Řadí se sem díky několika znakům, které jsou pro celou tuto skupinu společné. Krátká předočnicová oblast, kulaté až oválné orbity, které jsou umístěny na frontální straně lebky, široký a hluboký otický zářez a kulaté šupinky pokrývající tělo (Klembara, 2005). Naproti tomu se od této skupiny liší nosními kůstkami, které jsou stejně dlouhé jako jsou široké, široké interorbitální oblasti, zvětšení distálního konce čtvrtého a pátého žebra, maxila je nejvyklenutější ve střední části, kdežto u ostatních zástupců této skupiny je to v přední části (Klembara, 2005).

***Solenodonsaurus janenschii*** (Broili, 1924)

**Zařazení:** Labyrinthodontia/Anthracosauria/Incertae sedis/Soledonsauridae

**Stratigrafické zařazení:** svrchní karbon

**Naleziště:** Nýřany



Obr. 18 *Solenodonsaurus janenschii*

Lebka solenodonsaura byla velká a triangulární (měřila kolem 15 centimetrů). Orbity nesměřují přímo dopředu. Jsou zde přítomny primitivní otické zářezy. Zuby jsou kuželové a je na nich patrná labyrinthodontní struktura. *Solenodonsaurus* měl šupiny podobné jako rod *Discosauriscus*, ale užší. Jednalo se o výlučně suchozemského živočicha (Carroll a kol., 1972).

***Oestocephalus granulosum*** (Frič, 1880)

**Zařazení:** Lepospondyli/Aïstopoda/Ophiderpetontidae

**Stratigrafické zařazení:** svrchní karbon

**Naleziště:** Nýřany



Obr. 19 *Oestocephalus granulosum*

*Oestocephalus* je paleozoický hadovitý obojživelník, který byl nalezen v Nýřanské pánvi. Jeho lebka je lehká a pružná a jsou na ní roztroušeny důlky a drážky. Orbity jsou posunuty frontálně směrem k nozdram. Na spodní čelisti je až 50 zubů. Rod *Oestocephalus* má přes 100 presakrálních obratlů a jeho žebra jsou ve tvaru písmene K. Na jeho těle nenajdeme žádné končetiny ani lopatkový a pánevní pletenec (Carroll a Gaskill, 1978).

### ***Phlegethontia longissima* (Frič, 1875)**

**Zařazení:** Lepospondyli/Aïstopoda/Phlegethontiidae

**Stratigrafické zařazení:** svrchní karbon až spodní perm

**Naleziště:** Nýřany



Obr. 20 *Phlegethontia longissima*

*Phlegethontia*, původně nazývána jako *Dolichosoma* (Štamberg a Zajíc, 2008), byl zhruba metrový aïstopodní obojživelník. Vyznačoval se hadovitou stavbou těla bez končetin, vysokým počtem obratlů (ten se udává mezi 200 až 210 obratli) (Anderson, 2002), a drobnou lebkou, která obsahuje velké množství patrně odlehčujících otvorů. Oči byly rostrálně posunuty relativně blízko nozdram. Podobně jako ostatní aïstopodi měl pružné čelisti doplněné o silné vazy (Lund, 1978).

***Sauropleura scalaris* (Frič, 1875)**

**Zařazení:** Lepospondyli/Nectridea/Urocordylidae

**Stratigrafické zařazení:** svrchní karbon

**Naleziště:** Nýřany



Obr. 21 *Sauropleura scalaris*

*Sauropleura scalaris* je krytolebec s protáhlým, téměř až hadovitým tělem, s úzkou a dlouhou lebkou plnou špičatých zoubků (Milner, 1980). Byl to živočich s relativně krátkým tělem oproti ocasu, kdy ocas byl delší jak tělo a obsahoval daleko větší počet obratlů. U čeledi Nectridea počet presakrálních obratlů nikdy nepřevýší číslo 26 (Hall, 2007). Všechny čtyři končetiny jsou miniaturní a je zřejmé, že nemohly sloužit k pohybu po suché zemi. Přední končetiny měly 4 prsty a prstový vzorec byl 2, 3, 4, 3, zadní pět prstů s prstovým vzorcem 2, 3, 4, 4, 3 (Milner, 1980).

***Ptyonius bendai*** (Frič, 1895)

**Zařazení:** Lepspondyli/Nectridea/Urocordylidae

**Stratigrafické zařazení:** svrchní karbon

**Naleziště:** Košťálov



Obr. 22 *Ptyonius marshi* (blízký příbuzný druhu *Ptyonius bendai*)

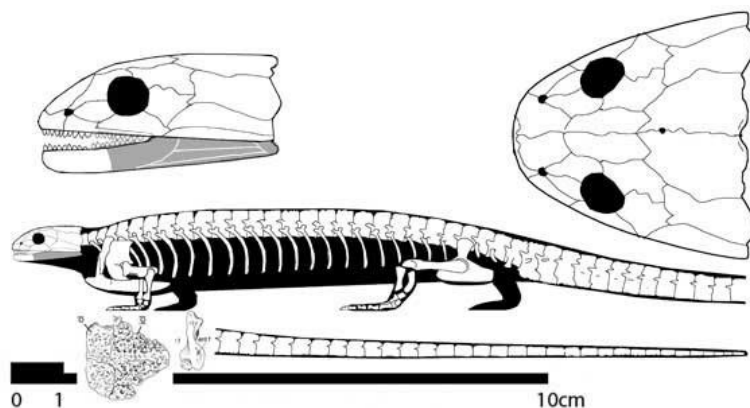
Lebka je úzká, podlouhlá a čenich se zašpičatuje, pravděpodobně kvůli hydrodynamice (Frič, 1895). Tělo je drobné a nese drobounké končetiny, které určitě nesloužily k pohybu po suché zemi. Hlavním lokomočním orgánem byl bezpochyby ocas, který byl více než dvakrát delší než zbytek zvířete. Přední i zadní končetiny byly čtyřprsté s prstovým vzorcem 2, 3, 4, 3. Karpální a tarzální kůstky nebyly osifikovány (Milner, 1980).

***Scincosaurus crassus*** (Frič, 1875)

**Zařazení:** Lepspondyli/Nectridea/Scincosauridae

**Stratigrafické zařazení:** svrchní karbon

**Naleziště:** Nýřany



Obr. 23 *Scincosaurus crassus*

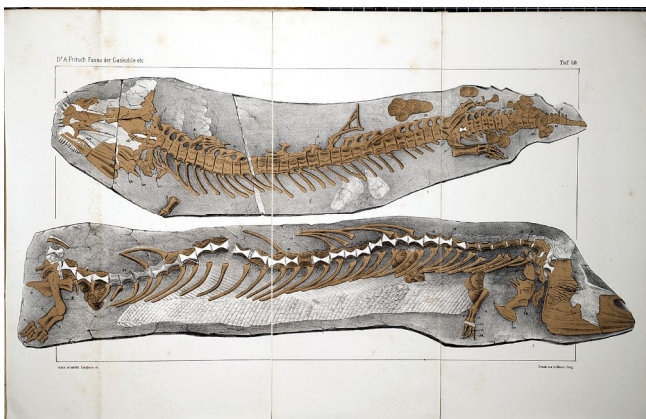
*Scincosaurus crassus* měl menší lebku s malými očnicemi a malými nozdrami posunutými blíže k orbitám (Frič, 1875). Celý lopatkový pletenec byl silnější než u ostatních zástupců této skupiny. Končetiny byly velice dobře vyvinuty. Daleko lépe než u většiny z řádu Nectridea. Rod *Scincosaurus* měl robustní kosti končetin a měl dobře vyvinutý olecranon (Hall, 2007). Přední končetiny byly čtyřprsté a zadní byly pětiprsté. Prstový vzorec pro zadní končetiny je 2, 3, 4, 3, 2 (Hall, 2007). Tento živočich byl pravděpodobně v dospělosti čistě suchozemským tvorem, s výjimkou období páření.

### ***Microbrachis pelikani* (Frič, 1875)**

**Zařazení:** Lepospondyli/Microsauria/Microbrachomorpha/Microbrachidae

**Stratigrafické zařazení:** svrchní karbon

**Naleziště:** Nýřany



Obr. 24 *Microbrachis pelikani*

*Microbrachis pelikani* byl nepříliš velký obojživelník, v průměru měřil kolem 15 centimetrů. Zajímavostí na něm je to, že se na lebkách našly takové drážky, kde byly za života vnější žábry. Tyto drážky ležely na lacrimale, nasale, prefrontale, frontale a postfrontale (Vallin a Laurin, 2004). Z počátku se myslelo, že tyto drážky byly přítomny pouze na lebkách juvenilních stádií, kde také byly pozorovány (Steen, 1938), ale později se ukázalo, že byly přítomny i na lebkách dospělých jedinců (Carroll a Gaskill, 1978). *M. pelikani* měl 38 presakrálních obratlů a jeden sakrální (Vallin a Laurin, 2004). Jednalo se o

výlučně vodního života, což dosvědčují končetiny, které nebyly nijak robustní. Přední končetina měla jen 3 prsty, jejichž prstový vzorec byl 2, 3, 3, a zadní končetina měla prstů 5 s prstovým vzorcem 2, 3, 4, 4, 3 (Vallin a Laurin, 2004).

### **Hyloplesion longicostatum (Frič, 1875)**

**Zařazení:** Lepospondyli/Microsauria/Microbrachomorpha/Hyloplesiodontidae

**Stratigrafické zařazení:** svrchní karbon

**Naleziště:** Nýřany, Třemošná



Obr. 25 *Hyloplesion longicostatum*

Délka lebky hyloplesiona se pohybovala mezi 3,7 až 16,3 milimetry a délka celého živočicha činila kolem 80 milimetrů. Jeho zuby byly jednoduché kuželové. Měl 30 presakrálních obratlů, jeden sakrální. Přední končetiny byly tříprsté a zadní byly pětiprsté. Prstové vzorce jsou 2, 3, 3 a 2, 3, 4, 5, 3. Tělo je podlouhlé, končetiny jsou velice drobné, ale jsou osifikovány. Nedá se s jistotou říci, jestli to byl vodní nebo suchozemský živočich (Carroll a Gaskill, 1978).



## 7. Závěr

Stegocephalia neboli krytolepci byli velice rozsáhlou, rozmanitou a úspěšnou skupinou. Jsou velice důležitou skupinou z hlediska evoluce. Nejenom, že se z antrakosaurů vyvinuli během období karbonu plazi, ale z lepospondylních obojživelníků se patrně vyvinuli dnešní moderní obojživelníci, jako jsou ocasatí a červoři. Z řádu Temnospondyli se pravděpodobně ve spodním triasu odštěpila větev, ze které se vyvinuly žáby. Nálezů krytolebců je u nás velké množství a jejich naleziště jsou hlavně v Plzeňské pánvi, v Boskovické brázdě a Podkrkonošské pánvi.

Systematika krytolebců je velice složitá věc a v posledních letech je terčem zájmu vědců. Například systém labyrintodontů doznal mnoha změn - u temnospondylů se vyděluje samostatná část, která sdružuje pozdněpermské a hlavně mesozoické obojživelníky (Stereospondyli). K antrakosaurům byli nedávno připojeni Diadectomorpha, kteří byli dlouhou dobu řazeni k plazům. Je velice pravděpodobné, že v následujících letech se systém krytolebců ještě změní.

## 8. Použitá literatura

- 1) Anderson, J. S. (2002): *Revision of the aistopod genus Phlegethontia (Tetrapoda: Lepospondyli)*. - Journal of Paleontology, 76 (6), s. 1029-1046.
- 2) Andrews, S. M. & Carroll, R. L. (1991): *The order Adelospondyli: Carboniferous lepospondyl amphibians*. - Trans. R. Soc. Edinburgh: Earth Sci. 82, s. 239-275.
- 3) Benton, M. (2005): *Vertebrate palaeontology*. - 3rd ed., Blackwell Publishing, Malden, s. 74-101.
- 4) Brough, M.C & Brough, J. (1967a): *Studies on early tetrapods*. - Philosophical Transactions of the Royal Society, B, Biological Sciences, 252 (776), s. 107-165.
- 5) Brough, M.C. & Brough, J. (1967b): *The genus Gephyrostegus*. - Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences, 252 (776), s. 147-165.
- 6) Carroll, R.L. (1970): *The ancestry of Reptiles*. - Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 257 (817), s. 267-308.
- 7) Carroll, R.L. (1988): *Vertebrate paleontology and evolution*. - Freeman, New York, 698 s.
- 8) Carroll, R. L. (1993): *Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere*. - Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York, 684 s.
- 9) Carroll, R.L. (1998): *Cranial anatomy of ophiderpetontid aistopods: Palaeozoic limbless amphibians*. - Zoological Journal of the Linnean Society, 122, 143-166.
- 10) Carroll, R.L. (2001): *The origin and early radiation of terrestrial vertebrates*. - Journal of Paleontology, 75 (6), s. 1202-1213.
- 11) Carroll, R.L. & Gaskill, P. (1978): *The order Microsauria*. - Memoirs of the American Philosophical Society, 126, Philadelphia, s. 1-211.
- 12) Carroll, R. L., Bossy, K. A., Milner, A. C., Andrews, S. M., Wellstead, C. F. (1998): *Lepospondyli. Microsauria, Nectridea, Lysorophia, Adelospondyli, Aistopoda,*

*Acherontiscidae*. - Encyclopedia of Paleoherpétology - Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Part 1, s. 1-216.

13) Carroll, R. L., Kuhn, O., Tatarinov, L. P. (1972): *Batrachosauria (Anthracosauria), Gephyrostegida - Chroniosuchida*. - Encyclopedia of paleoherpétology, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Portland, Part 5B, s. 1-81.

14) Cox, C. B. & Hutchinson, P. (1991): *Fishes and amphibians from the Late Permian Pedra de Fogo Formation of northern Brazil*. - Palaeontology, 34 (3), s. 561-573.

15) Frič, A. (1875): *Über die Fauna der Gaskohle der Pilsner und Rakovnitzer Beckens*. - Sitzungsberichte der Böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften, Prague, s. 70–79.

16) Frič, A. (1879): *Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens*. - Band 1, Heft 1, Selbstverlag, Prague, s. 1-92.

17) Frič, A. (1880): *Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens*. - Band 1, Heft 2, Selbstverlag, Prague, s. 93-126.

18) Frič, A. (1895): *Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens*. - Band 3, Heft 4, Selbstverlag, Prague, s. 105-132

19) Hall, B. K. (2007): *Fins into limbs: evolution, development, and transformation*. - University of Chicago Press, Chicago, 433 s.

20) Chlupáč, I. a kol. (2002): *Geologická minulost České republiky*. - Academia, Praha, 436 s.

21) Jarvik, E. (1952): *On the fish-like tail in the ichthyostegid stegocephalians*. - Meddelelser om Grönland, 114 (2), s. 1-90.

22) Jarvik, E. (1996): *The Devonian tetrapod Ichthyostega*. - Scandinavian University Press, Oslo, 213 s.

23) Kissel, R. (2010): *Morphology, Phylogeny and Evolution of Diadectidae (Cotylosauria: Diadectomorpha)*. - University of Toronto Press, Toronto, 185s.

- 24) Klembara, J. (2001): *Osteológia a fylogenéza zástupcov čeláde Discosauriscidae (Reptiliomorpha, Seymouriamorpha) zo spodného permu Boskovickej brázdy na Morave.* - MS Přírodověd. fak. Univ. Komenského, katedra ekológie, Bratislava.
- 25) Klembara, J. (2005): *A new discosauriscid seymouriamorph tetrapod from the Lower Permian of Moravia, Czech Republic* - *Acta Palaeontologica Polonica*, 50 (1), s. 25–48.
- 26) Klembara, J. & Meszáros, S. (1992): *New finds of Discosauriscus austriacus (Makowsky 1876) from the lower Permian of Boskovice furrow (Czecho - Slovakia)* - *Geologica Carpathica*, 43 (5), s. 305-312.
- 27) Lund, R. (1978): *Anatomy and relationships of the family Phlegethontiidae (Amphibia, Aistopoda)* - *Annals of the Carnegie Museum*, 47, s. 53-79.
- 28) Milner, A. C. (1980): *A review of the Nectridea.* - The terrestrial environment and the origin of land vertebrates (in A. L. Panchen ed.), Academic Press London a New York, s. 439-496.
- 29) Milner, A. C. & Lindsay, W. (1998): *Postcranial remains of Baphetes and their bearing on the relations of the Baphetidae (= Loxommatidae).* - *Zoological Journal of the Linnean Society*, 122 (1-2), s. 211-235.
- 30) Milner, A. R. (1978): *A reappraisal of the early Permian amphibians Memnonomenos dyscriton and Cricotillus brachydens.* - *Paleontology*, 21 (3), s. 667-686.
- 31) Milner, A. R. & Sequeira, S. E. K. (2003): *Revision of the amphibian genus Limnerpeton (Temnospondyli) from the Upper Carboniferous of the Czech Republic.* - *Acta Palaeontologica Polonica*, 48 (1), s. 123-141.
- 32) Panchen, A. L. (1970): *Anthracosauria.* - *Encyclopedia of Paleoherpetology*, Gustav Fischer Verlag, Jena, Part 5A, s. 1-84.
- 33) Pešek, J. a kol. (2001): *Geologie a ložiska svrchnopaleozoických limnických pánví České republiky.* - *Český geologický ústav, Praha*, s. 1-234.
- 34) Roček, Z. (2002): *Historie obratlovců: evoluce, fylogeneze, systém.* - *Academia, Praha*, s. 204-233.

- 35) Romer, A. S. (1947): *Review of the Labyrinthodontia*. - Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, Cambridge, 99 (1), s. 1-368.
- 36) Sequeira, S. E. K. & Milner, A. R. (1993): *The temnospondyl amphibian Capetus from the upper carboniferous of the Czech republic*. - Paleontology, 36 (3), s. 657-680.
- 37) Schoch, R. R. & Milner, A. R. (2000): *Stereospondyli*. - Encyclopedia of Paleoherpitology, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Part 3B, s. 1-203.
- 38) Steen, M. C. (1938): *On the fossil Amphibia from the Gas Coal of Nýřany and other deposits in Czechoslovakia*. - Proceedings of the Zoological Society of London, B108 (2), s. 205-283.
- 39) Špinar, Z. (1952): *Revise některých moravských Discosauriscidů*. - Přírodovědecké vydavatelství, Praha, s. 1-160.
- 40) Špinar, Z. (1984): *Paleontologie obratlovců*. - Academia, Praha, s. 167-213.
- 41) Štamberg, S. & Zajíc, J. (2008): *Carboniferous and Permian faunas and their occurrence in the limnic basins of the Czech Republic*. - Museum of Eastern Bohemia, Hradec Králové, 224 s.
- 42) Vallin, G. & Laurin, M. (2004): *Cranial morphology and affinities of Microbrachis, and a reappraisal of the phylogeny and lifestyle of the first amphibians*. - Journal of Vertebrate Paleontology, 24 (1), s. 56-72.
- 43) Wellstead, C. F. (1991): *Taxonomic revision of the Lysorophia, Permo-Carboniferous lepospondyl amphibians*. - Bulletin of the American Museum of Natural History, 209, s. 1-90.
- 44) Werneburg, R. (1986): *Branchiosaurier aus dem Rotliegenden (Unterperm) der CSSR*. - Zeitschrift geol. Wissenschaften, 14(6), 10 Abb., 2 Tab., Berlin, s. 673-686.
- 45) Werneburg, R. (1988): *Die amphibienfauna der Oberhöfer Schichten (Unterrotliegendes, Unterperm) des Thüringer Waldes*. - Naturhistorisches Museum Schloß Bertholdsburg Schleusingen, Veröffentlichungen, Band 3, s. 2-27.
- 46) Werneburg, R. (1989): *Labyrinthodontier (Amphibia) aus dem Oberkarbon und Unterperm Mitteleuropas* - Systematik, Phylogenie und Biostratigraphie. - Freiburger Forsch. H., C 436, s. 7-57.

47) Werneburg, R. & Steyer, J. S. (2002): *Revision of the Cheliderpeton vranyi Fritsch, 1877 (Amphibia, Temnospondyli) from the Lower Permian of Bohemia (Czech Republic)*. - Paläontologische Zeitschrift, Stuttgart, 76 (1), s. 149-162.

48) Zajíc, J. (1997): Zoopaleontologie limnického permokarbonu Boskovické brázdy - současný stav výzkumu. - Geol. výzk. na Moravě a Slezsku, Brno, 4, s. 85-59.

## 9. Internetové zdroje

- 1) <http://www.wikipedia.org>
- 2) <http://www.palaeos.com/vertebrates/tetrapoda>
- 3) <http://paleodb.org>
- 4) <http://www.reptileevolution.com>
- 5) <http://tolweb.org/Discosauriscus/17544>
- 6) <http://www.biolib.cz>

## 10. Zdroje obrázků

- 1) <http://www.reptileevolution.com/lchthyostega.htm>
- 2) [http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Prionosuchus\\_BW.jpg](http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Prionosuchus_BW.jpg)
- 3) <http://www.palaeocritti.com/by-group/gephyrostegida/gephyrostegus>
- 4) <http://www.dinosoria.com/tetrapode.htm>
- 5) Carroll, R.L. (2001): *The origin and early radiation of terrestrial vertebrates*. - Journal of Paleontology, 75 (6), s. 1202-1213.
- 6) <http://petrifiedwoodmuseum.org/SOGallery47.htm>
- 7) [http://pruvodce.geol.cechy.sci.muni.cz/regionalni\\_geol/Suk\\_obr14.jpg](http://pruvodce.geol.cechy.sci.muni.cz/regionalni_geol/Suk_obr14.jpg)
- 8) [http://www.search4dinosaurs.com/rb\\_carboniferous.html](http://www.search4dinosaurs.com/rb_carboniferous.html)
- 9) <http://www.artsourceasia.com/pages/fossilpages/fossil17.html>
- 10) <http://www.biolib.cz/en/taxonimage/id106536/>
- 11) [http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Temnospondyli\\_-\\_Cheliderpeton\\_vranyi.JPG](http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Temnospondyli_-_Cheliderpeton_vranyi.JPG)
- 12) [http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Branchiosaurus\\_salamandroides.JPG](http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Branchiosaurus_salamandroides.JPG)
- 13) <http://www.biolib.cz/IMG/GAL/106635.jpg>
- 14) [http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Archegosaurus\\_decheni.JPG](http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Archegosaurus_decheni.JPG)
- 15) <http://palaeos.com/vertebrates/reptiliomorpha/gephyrostegidae.html>
- 16) <http://tolweb.org/Discosauriscus/17544> - L. Osvald 1996 (Faculty of Natural Sciences, Bratislava)
- 17) Klembara, J. (2005): *A new discosauriscid seymouriamorph tetrapod from the Lower Permian of Moravia, Czech Republic* - Acta Palaeontologica Polonica, 50 (1), s. 25–48.
- 18) [http://tolweb.org/tree/ToLimages/solenodonsaurus\\_skeleton.jpg](http://tolweb.org/tree/ToLimages/solenodonsaurus_skeleton.jpg)
- 19) <http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/8/80/Oestocephalus.jpg/250px-Oestocephalus.jpg>
- 20) <http://www.lifebeforethedinosaurs.com/2012/01/phlegethontia.html>
- 21) <http://www.biolib.cz/en/taxonimage/id42499/>
- 22) <http://www.pbase.com/hajar/image/143799491>
- 23) <http://www.reptileevolution.com/scincosaurus.htm>
- 24) [http://www.sil.si.edu/imagegalaxy/imageGalaxy\\_enlarge.cfm?id\\_image=11072](http://www.sil.si.edu/imagegalaxy/imageGalaxy_enlarge.cfm?id_image=11072)
- 25) <http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/e6/Hyloplesion.jpg>