

Přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity
Ústav botaniky a zoologie
Kotlářská 2
Brno CZ - 61137



**MORFOLOGIE A MYOLOGIE POUŠTNÍCH FOREM ŽAB
RODU *BREVICEPS* (ANURA, *BREVICIPITIDAE*) S OHLEDEM NA JEJICH
FYLOGENETICKÉ VZTAHY**

RIGORÓZNÍ PRÁCE

Mgr. Jiří Brůna

BRNO 2007

Prohlašuji, že jsem uvedenou práci vypracoval samostatně, jen s použitím citované literatury.

V Brně dne 15.5. 2007

.....
Jiří Brůna

BRŮNA J. 2007. External morphology and myology of the desert forms of *Breviceps* (Anura, Brevicipitidae) with comments to their phylogenetic relationship. Rigorous thesis. Masaryk University, Brno: 82 pp.

Anotace:

The phylogenetic relationships of brevipitid frogs are poorly understood. The first morphology phylogeny for genus Breviceps is presented, including representatives of 8 species (n= 84), and 1 hemisotid genus Hemisus (n=4) as outgroup. The total of 25 morphological characters (synapomorphies) were analysed using Maximum parsimony method - Paup 4.010b. Analysis of the data are consistent with the paraphyly of the Breviceps and forms two sister clades within the genus. Well supported is a monophyly of the clade B. namaquensis and B. macrops grouped with B. rosei as a sister taxon. This group forms a sister clade to the B. gibbosus, B. fuscus and B. verrucosus monophyletic group. Other two species B. adspersus and B. montanus forms a sister clade to this second group.

Morphometric study (diameter of the eye) is also described. Breviceps namaquensis and B. macrops possess the biggest eye diameter of the genus and also their six morphological adaptations are presented in this study.

Keywords: *Anura, Brevicipitidae, Breviceps, morphology, myology, phylogeny, adaptations*

Touto cestou bych chtěl poděkovat prof. Channingovi (University of the Western Cape, JAR) za poskytnutí zázemí, materiálu a laboratorní techniky včetně cenných rad v průběhu dlouhodobých stáží v Jihoafrické republice (2002-2005). Zároveň děkuji Dr. Minterovi (University of the North, JAR), Dr. Burgerovi (University of the Western Cape, JAR), Dr. Jenningsové (Natal Museum, JAR) a Dr. Mashininimu (Transvaal Museum, JAR) za poskytnutí půjčky studijního materiálu.

Za cenné rady z oblasti statistiky a statistické analýzi v programu Statistica for Windows bych chtěl poděkovat Mgr. E. Mazurové (PřF MU Brno) a za ochotnou spolupráci při zpracování morfologických dat v kladistickém programu Paup děkuji Dr. A. Tóthové (PřF MU Brno). Za všestrannou podporu děkuji také doc. Řehákovi a prof. Vaňharovi (Přf MU Brno).

OBSAH

1. ÚVOD	7
1.1. Systematika a rozšíření otylek	7
1.2. Topografie Jihoafrické republiky a ekologie otylek	10
1.2.1. Topografie, klima a podnebí Jihoafrické republiky	10
1.2.2. Biomy a ekologie otylek	13
1.3. Historie studia morfologie brevicpidních žab	15
1.4. Cíle rigorózní práce	18
2.MATERIÁL A METODY	19
2.1. Materiál	19
2.2. Metody získávání morfologických dat	19
2.2.1. Laboratorní popis a dokumentace vnější morfologie	19
2.2.2. Preparace svalů	20
2.3. Fylogenetická analýza	21
2.4. Morfometrická studie a statistická analýza	22
2.5. Nomenklatura	23
3.VÝSLEDKY	24
3.1. Vnitrodruhová fylogenetická analýza	24
3.1.1. Charakter vstupních dat	24
3.1.2. Analýza datových souborů	24
3.1.2.1. Topologie	24
3.1.2.2. Použité morfologické znaky	29
3.2. Statistické vyhodnocení morfometrických znaků	32
3.3. Morfologické adaptace	36
3.3.1. Pokožka	36
3.3.2. Abdominální a pektorální svalovina	37
3.3.3. Oči	38
3.3.4. Končetiny	38
3.3.5. Sluchový aparát a svalovina hlavy	39

4. DISKUZE	42
4.1. Vstupní data pro fylogenetickou analýzu	42
4.2. Fylogeneze rodu <i>Breviceps</i>	43
4.3. Morfometrická studie průměru oka	46
4.4. Morfologické adaptace pouštních forem rodu <i>Breviceps</i>	48
5. SHRUTÍ	51
6. POUŽITÁ LITERATURA	52
7. PŘÍLOHY	55

1. Úvod

1.1. Systematika a rozšíření otylek

Žáby čeledi *Brevicipitidae* COPE, 1857 (otylkovití) obývají rozmanité biotopy jižní a východní Afriky. Za zmínku stojí, že v poslední době docházelo k razantním změnám v oblasti taxonomie této skupiny na základě phylogenetických studií (LOADER ET AL. 2004; DUBOIS 2005; BOSSUYT ET AL. 2006; FROST ET AL. 2006). Po mnoho let byla uznávána podčeď *Brevicipitinae* STEJNEGER, 1910 (CHANNING 2001), která náležela do čeledi parosničkovití (*Microhylidae*). V posledních letech se ale většina odborníků přiklání k názoru, že brevicipidní skupina žab náleží do samostatné čeledi *Brevicipitidae* a je sesterskou skupinou parosničkovitých i hemisotidních žab (FROST ET AL. 2006; BOSSUYT ET AL. 2006; NUSSBAUM & WU 2007).

Otylky patří mezi robustní žáby s kulovitým tělem, horizontální zorničkou a zploštělou obličejovou částí. Jsou výhradně terestrické a dokonale adaptované k hrabavému způsobu života. Při vyrušení predátorem disponují schopností nafouknout své tělo pomocí obrovských plic a párových hrudních vaků. Tento obranný stav téměř znemožňuje predátorům dostat tyto žáby z jejich podzemních chodeb. Své chodby v zemi si hrabou pomocí dobře vyvinutých patních hrbolů (resp. mozolů) na zadních končetinách. Zástupci celé podčeledi hrabou výhradně pomocí zadních končetin. Otylky rodu *Breviceps* mají relativně krátké končetiny, a proto při pohybu na povrchu raději lezou než skáčou (BRŮNA 2005).

Rozmnožování a vývoj těchto obojživelníků nevyžaduje vodní fázi, neboť si staví tzv. zemní hnízda, kam kladou poměrně velká vejce, která se vyvíjejí přímo, tzn. bez vodního stadia. Obdivuhodný je typ amplexu u rodu *Breviceps*, kdy v důsledku zmiňovaných krátkých končetin, které neumožňují klasický inguinální (v oblasti

pánevního pletence) nebo axiální (v oblasti lopatkového pletence) amplex, dochází k vyměšování sekretu z hrudních kožních žláz samců, kteří na určitou dobu pevně přilnou ke hřbetní straně těla samic a po té kopulují (VISSER ET AL. 1981). Anglický název „rain frogs“ (dešťové žáby) je odvozen od chování těchto živočichů, neboť otylky zřídka vylézají na povrch vyjma období silných dešťů (CHANNING 2001). Jsou schopny setrvat zahrabané v zemi po dobu až několika měsíců. Samečkové otylek v období rozmnožování rezonují ze svých vyhrabaných děr v zemi, což vytváří silnější hlasový efekt (PASSMORE & CARRUTHERS 1995). Samečkové některých druhů dokonce pro jejich efektivnější hlasový rituál vyhledávají vyšší pozice (PASSMORE & CARRUTHERS 1995). Většinou volají za soumraku a v noci. Výjimkou bývají pouze deštivé dny, kdy za trvalého deště rezonují také přes den. Samci bývají podstatně menší než samice a jejich hrdélko bývá většinou pigmentované, i když existují výjimky (BRŮNA 2005).

Všichni zástupci čeledi *Brevicipitidae* jsou potravní specialisté – myrmekofágové (mravencožraví). Nepohrdnou však příležitostně i různými larvami hmyzu či drobnějšími brouky. Čeleď zahrnuje celkem pět rodů otylek: *Breviceps* MERREM, 1820; *Probreviceps* PARKER, 1931; *Balebreviceps* LARGEN & DREWES, 1989; *Callulina* NIEDEN, 1910; *Spaleaophryne* AHL, 1924 (LOADER ET AL. 2004).

Žáby rodu *Breviceps* zahrnují celkem 15 druhů a jsou z velké části rozšířeny na území Jihoafrické republiky, kde je většina z nich endemických kromě šesti zástupců zasahujících svým areálem rozšíření do okolních zemí. Mimo území Jihoafrické republiky (včetně JAR) se vyskytuje otylka velkooká (*B. macrops*) obývající pouštní oblasti Namaqualandu v Jihoafrické republice zasahující až do Namibie, dále otylka krátkohlavá (*B. adspersus*), která svým areálem rozšíření zaujímá oblast severního Transvaalu, na jihu zasahuje do severní části provincie Northern Cape a Eastern Cape, dále ji lze nalézt v Zimbabwe, Mosambiku a Namibii. Otylka mozambická (*B.*

mossambicus) se vyskytuje v Mozambiku, severním Natalu, Svazijsku a Zimbabwe. Otylka Powerova (*B. poweri*) obývá zejména oblasti východní až centrální Afriky (Tanzánie, severní Mozambik, Zair, Angola, Zambie). Nedávno objevený druh *Breviceps fichus* CHANNING & MINTER, 2004 byl popsán pouze z regionu Iringa v Tanzánii a je velice obtížné ho odlišit od otylky mozambické, proto je velká pravděpodobnost, že se areály rozšíření těchto dvou druhů kryjí a *B. fichus* má areál rozšíření daleko větší. Další druh *Breviceps sopranus* MINTER, 2003 obývá pobřežní lesy a trnité buše provincií Mpulanga a Kwazulu-Natal v Jihoafrické republice, dále východní Svazijsko a Mozambik (CHANNING 2001; CHANNING & HOWELL 2006).

Mezi endemicky se vyskytující zástupce žab rodu *Breviceps* v Jihoafrické republice patří otylka jahodová (*Breviceps acutirostris* POYNTON, 1963), která obývá horské oblasti jihozápadního Kapského regionu, poměrně nově popsáný druh *Breviceps bagginsi* MINTER, 2003 se vyskytuje v oblasti Bananango District v KwaZulu-Natal, kde obývá primární les v nadmořské výšce 900-1400 m. n. m. (FROST 2007). Otylka hnědá (*Breviceps fuscus* HEWITT, 1925) se vyskytuje na zalesněných svazích a pánvích jižní části Cape Fold Mountains. Otylka kapská (*Breviceps gibbosus* — MERREM, 1820) žije v oblasti Kapského poloostrova od Piketbergu po Stellenbosch s izolovanou populací v Newlands (Kapské město). Otylka horská (*Breviceps montanus* POWER, 1926) má areál rozšíření v západní části Cape Fold Mountains a na Stolové hoře. Otylka písečná (*Breviceps rosei* POWER, 1926), obývá pobřeží západního Kapska. Otylka lesní (*Breviceps sylvestris* FITZSIMONS, 1930) je vázaná na zalesněné oblasti východního a severního Transvaalu. Otylka bradavčitá (*Breviceps verrucosus* RAPP, 1842) je obyvatelem východní náhorní plošiny zasahující až do Lesota a Svazijška (CHANNING 2001).

FROST (2007) uvádí pravděpodobně nesprávně ještě šestnáctý druh, otylku skvrnitou (*Breviceps maculatus* FITZSIMONS, 1947), kterou zařadili do systému jako synonymum druhu *Breviceps verrucosus* autoři PASSMORE & CARRUTHERS (1979), ale následně byla opět vymezena jako samostatný druh (LAMBIRIS 1988). Vymezení samostatného druhu *B. maculatus* bylo uskutečněno na základě popisu drobných odlišností ve zbarvení *B. verrucosus* a *B. maculatus*, což potvrdil CHANNING (1989) a zpochybil tím status *B. maculatus* jako validně uznávaného samostatného druhu.

1.2. Topografie Jihoafrické republiky a ekologie otylek

Obojživelníci jsou obecně přímo či nepřímo ovlivňováni třemi důležitými ekologickými faktory: topografií, klimatem a vegetací (CHANNING & HOWELL 2006). Působení těchto faktorů na rozšíření otylek má význam jak historický, tak i v současnosti v ohledu na fylogenezi a evoluci celé skupiny těchto primitivních obratlovců. V této kapitole stručně popíši výše jmenované faktory s ohledem na distribuci jednotlivých zástupců žab rodu *Breviceps*. Tímto úvodem chci upozornit na ekologickou variabilitu čeledi *Brevicipitidae* s ohledem na počet druhů této skupiny žab.

1.2.1. Topografie, klima a podnebí Jihoafrické republiky

Jihoafrická republika (JAR) zaujímá svojí rozlohou nejjižnější cíp afrického kontinentu. Na jihovýchodě ji omývá Indický a na jihozápadě Atlantický oceán. Na severu sousedí s Namibií, Botswanou, Zimbabwe, Mozambikem a Svazijskem. Zcela obklopuje nezávislý stát Lesoto. JAR je rozsáhlá země a patří mezi největší státy Afriky. Od řeky Limpopo na severu země k Střelkovému mysu měří 2 000 km a od Port Nolloth na západě k Durbanu na východě měří 1 500 km. Celé jihoafrické pobřeží měří 3 000 km.

Geograficky ji lze rozdělit do 3 hlavních geografických celků: na centrální rozlehlou náhorní plošinu, na horský systém, který ji obklopuje a na členité pobřežní pásmo s Great Escarpment (Velkým srázem). Největší část Jihoafrické republiky zabírá náhorní plošina. Tato náhorní plošina leží v nadmořské výšce 1 200 - 1 800 metrů nad mořem, má různorodý charakter, který je místy kopcovitý s řadou stolových hor, na západě pak přechází ve skalnatou polopoušť, jako je horní část oblasti Karoo. Na severu tato plošina klesá do nadmořské výšky cca. 650 metrů nad mořem, do oblasti Kalahari, která je velmi suchá a známá díky svým typickým červeným písečným dunám. Plošina je na východě, jihu a západě ohraničena strmými svahy (Dračí hory). Poslední část tvoří pobřežní pás, který je většinou kompletně obklopen horským masívem. Tato velmi úrodná krajina leží v nadmořských výškách od 150 - 600 metrů nad mořem a obklopuje převážnou většinu Krugerova národního parku. Jihovýchodní část tohoto pásu zasahuje do kopcovité oblasti KwaZulu-Natal a dále k vysokým kopcům na jih od bývalé oblasti Transkei. Jihozápadní a západní části dominují rozečkané hřbety kapských hor, mezi něž patří Swartberg, Outeniqua a pohoří Cedarberg. Samotné pobřeží, které je 3 000 km dlouhé, je tvořeno ze 42% plážemi, z 27% skalnatým pobřežím a zbytek je kombinací obou. Divoké pobřeží poskytuje jen několik málo míst, která jsou vhodná pro přírodní přístavy: Saldanha Bay, Table Bay, Algoa Bay (Port Elizabeth), Durban a Richards Bay. Na severovýchodě, poblíž Mozambiku je původní pobřežní oblast St. Lucia - Kosy Bay, která se pyšní hustými borovicovými lesy a písečnými dunami.

Politicky se JAR dělí do devíti provincií: Gauteng, Limpopo, Mpumalanga, Free State, KwaZulu-Natal, North-West, Northern Cape, Eastern Cape a Western Cape. Mezi dvě nejvýznamnější řeky vnitřní náhorní plošiny patří řeka Orange, která vtéká to Atlantického oceánu a Limpopo, která vtéká do Indického oceánu přes Mozambik.

Teploty v JAR jsou ovlivňovány třemi základními jevy. Za prvé, díky vyšší nadmořské výšce jsou zde teploty vždy o něco nižší než v jiných zemích ve stejných zeměpisných šířkách, např. Austrálie. Za druhé, díky šířkovému rozpětí 13 stupňů, průměrné každoroční teploty jsou poměrně stejné a za třetí, jsou zde patrné velké teplotní rozdíly mezi západním a východním pobřežím, což způsobuje rozdíl teploty mezi Mozambik - Agulhasským proudem a Benguelským proudem. Více jak 40% země leží v nadmořské výšce nad 1 210 m, což je faktor, který ovlivňuje teploty a srážky zejména ve vnitrozemí. Většina jihoafrického území leží v subtropickém pásmu, na východě vlhkém a na západě suchém. Na pobřeží má středomořské a ve vnitrozemí kontinentální suché podnebí. Sever zasahuje do tropů. Chladný Benguelský proud, který se pohybuje z jihu na sever podél západního pobřeží, zabraňuje vzniku srážek a způsobuje, že na sever zasahuje výběžek pouště Namib. Jihovýchodní pobřeží omývá teplý Agulhasský proud, který přináší časté a vydatné deště. V oblastech, kde se země stýká s oceánem, vanou poměrně silné větry, zejména v jihozápadních a jižních pobřežních oblastech. Zbytek země je od těchto větrů ušetřen. Hlavní letní dešťové období zde trvá asi od listopadu do dubna. Zimní měsíce, květen až říjen, bývají relativně chladné, silné srážky dostává i jihozápad země, někdy zde dokonce stejně jako v Dračích horách sněží. Na východním pobřeží je i zima příjemně teplá. Srážek ubývá k severozápadu, více než polovina území je suchá až polosuchá. Pouze asi na 5% rozlohy země spadne více než 1 000 mm vody ročně.

Sledování srážek je v popředí zájmu. V porovnání s globálním každoročním průměrem dešťů, který je 857 mm, spadne v Jihoafrické republice pouze 464 mm ročně. Čtvrtina země má každoročně méně než 200 mm srážek a zbytek má často méně než 500 mm srážek, což je absolutní minimum pro zemědělskou činnost. Tyto vyprahlé oblasti se nacházejí zejména na severu a západu země. Krátké, ale vydatné bouřkové deště jsou

běžné na východě země, v Krugerově národním parku a v Dračích horách. Kapský poloostrov a Kapské město má zimní deště velmi podobné deštům ve středomoří. Úzký pobřežní pás na jihu země, okolo Garden Route (Zahradní cesty), má poměrně dostatek srážek po celý rok. Během studených zim v Dračích horách dokonce sněží.

Většina vnitrozemí má extrémní vlhkost vzduchu, až k úpatím hor, kde hodně prší a je často mlha. V létě se mlhy, které přináší Atlantický oceán dostanou v noci až 50 km do vnitrozemí, kde přes den mizí. Extrémní vlhko panuje v subtropické pobřežní oblasti KwaZulu-Natal kde v létě šplhají teploty vzduchu až na 40 stupňů Celsia.

1.2.2. Biomy a ekologie otylek

Lesní biom (forests biom). Je oblast, kde nikdy nemrzne a vyznačuje se průměrnými ročními srážkami s více jak 525 mm vody v zimním období a s více jak 725 mm v období letním. Nachází se v nadmořské výšce nad 2 100 m. n. m. Dochází zde vyjímečně k požárům, zejména v období vysoké vlhkosti. Jindy vlivem extrémně horkých a suchých podmínek může dojít k požáru a poničení infrastruktury celého lesa. Okolo 649 dřevitých a 636 bylinných rostlin je známo z lesního biomu v Jihoafrické republice. Rozlišují se 3 odlišné typy afrického lesního porostu (RUTHERFORD & WESTFALL 1986). Tento biom obývají otylky *Breviceps fuscus*, *B. poweri*, *B. sylvestris*, *B. verrucosus* a nedávno objevené druhy *B. bagginsi*, *B. sopranus*.

Savana. Patří mezi nejrozsáhlejší biomy v Jihoafrické republice. Savana zaujímá 46% celé oblasti a dominuje i v okolních afrických státech. Je charakterizována travnatým porostem a zřetelným horním patrem dřevitých rostlin. Pokud je horní patro více při zemi, označuje se jako "Shrubveld", pokud má densitu jako les, označuje se jako "Bushveld". Mezi enviromentální faktory charakterizující savanu patří nadmořská výška do 2 000 m. n. m., srážky od 235 do 1 000 mm za rok. Může zde mírně mrznout

0 až 120 dní v roce a vyskytuje se zde většina majoritních typů půdy. Dominantním patrem v savaně je travnatý porost, protože je zde nedostatek srážek pro zdárný vývoj stromového patra a dochází zde ke každoročním požárům, které revitalizují tento travní porost. Ve skutečnosti, většina druhů je adaptována k přežití požárů a méně než 10% rostlin obou rostlinných pater požáry nepřežije. Dominují zde trávy C4 typu (RUTHERFORD & WESTFALL 1986). Z otylek se v savanách vyskytují druhy *Breviceps mossambicus*, *B. adpersus*, *B. poweri*, *B. sylvestris*, *B. verrucosus*.

Travnatý biom (grassveld). Tento biom se nachází zejména v oblasti centrální náhorní plošiny Jihoafrické republiky a ve vnitrozemských oblastech KwaZulu-Natal a Východního Kapska. Topograficky se jedná hlavně o rovinatou oblast. Nadmořská výška dosahuje maximálně 2 850 m. n. m. Travnatý biom je narozdíl od savany charakterizován pouze vrstvou travnatého porostu bez stromového patra. Vyskytují se zde hojně geofyty. Pastviny, mrazy a požáry podporují růst travin a preventivně působí na rozvoj stromů. Vyznačuje se vysokou biodiverzitou a vyskytuje se zde mnoho endemických druhů rostlin a živočichů (RUTHERFORD & WESTFALL 1986). Travnatý biom poskytuje útočiště druhů otylek *Breviceps fichus*, *B. acutirostris*, *B. mossambicus*.

Pouště a polopouště. V Jihoafrické republice lze tento aridní biom rozlišit na Nama **Karoo Biom** a **Sukulent Karoo Biom**. Nama Karoo Biom se nachází na území centrální náhorní plošiny západní části Jihoafrické republiky v nadmořské výšce mezi 500 a 2 000 m. n. m. (převažuje 1 000 až 1 400 m. n. m.). Tento biom je druhý největší v oblasti a jeho hranice určuje objem srážek, který je v rozsahu 100 a 520 mm za rok (méně než 5% dešťů se dostane do řek). Predominantní půda je zde z 80% vápenitý typ. Dominantní vegetací jsou trávy a nízké keříčky. Převažují trávy typu C4 (RUTHERFORD & WESTFALL 1986). Nama Karoo Biom obývá otylka *Breviceps namaquensis*. **Sukulent Karoo Biom.** Je utvářen rovinatou krajinou, občas mírně

kopcovitou či kráterovitou. Nadmořská výška se pohybuje pod 800 m. n. m. (vyjíměčně 1500 m. n. m.), půda je vápenitá jako u Nama Karoo Biomu, ale srážky se pohybují mezi 20 až 290 mm za rok (minimální deště v zimním období, vysoká acidita v období letním). Během léta teplota vzduchu přesahuje 40°C. Zdrojem vody bývají pouze ranní mlhy. (COWLING *ET AL.* 1986, RUTHERFORD & WESTFALL 1986). Tento velice nehostinný biot obývá otylka *Breviceps macrops* a hraničně sem zasahuje *B. namaquensis*.

Tvrdoolistý biot (Fynbos). Některými prameny je fynbos nazýván jako “Kapská rostlinná říše” a patří mezi nejmenší “rostlinné říše” ze šesti světových. Jako jediná se nachází na území jednoho státu. Tento biot je charakteristický s vysokou druhovou diverzitou rostlin (8 700 druhů rostlin) a značnou převahou endemických druhů (68% rostlin je endemických). V pobřežních pásmech fynbosu se vyskytují druhy *Breviceps rosei*, *B. gibbosus* a *B. montanus*.

1.3. Historie studia morfologie brevicipitidních žab

V posledních letech neobyčejně stoupá zájem o studium afrických obojživelníků, neboť africký kontinent patří mezi jedny z nejméně prozkoumaných území, co se týče herpetofauny. Dokládají to každoroční objevy nových druhů obojživelníků po celém území Afriky. V neposlední řadě se zde otevírá řada příležitostí pro studium morfologie a fylogeneze této skupiny obratlovců, neboť existuje jen limitované množství prací zabývajících se touto tematikou.

Mezi jednu z prvních studií týkající se morfologie a anatomie otylek patří publikace BEDDARD (1908), který se zabýval celkovou anatomií a myologií tří exemplářů druhu *Breviceps verrucosus*. Ve své práci stručně popisuje rozdílné znaky mezi skokanem

(*Rana*) a otylkou (*Breviceps*). O tři roky později (BEDDARD 1911) v publikaci týkající se anatomie žab rodu *Megalophrys* (dnešního rodu *Megophrys*) zmiňuje záměnu druhů *B. gibbosus* za *B. verrucosus* (práce z r. 1908 se tedy týkala *B. gibbosus*) na základě špatného stavu konzervovaného materiálu.

Velkým přínosem pro systematické členění parosničkovitých žab byla monografická revize rodu *Breviceps* (POWER 1926), který podrobně popsal vnější morfologii 158 exemplářů otylek o celkovém počtu 10 druhů z nichž 4 popsal jako nové (*B. namaquensis*, *B. rosei*, *B. montanus*, *B. rugosus*) na základě tří morfometrických údajů (délka rostra, délka 4. prstu a poloměr oka) a 4 diagnostických znaků vnější morfologie (vnější a vnitřní patní hrbol, subartikulární hrbolky, charakter integumentu).

Mezi ranné osteologické práce, které vznikly ve 30. letech minulého tisíciletí patří srovnávací studie lebečních kostí rodů *Breviceps* a *Probreviceps* (DE VILLIERS 1933) a také práce týkající se histologického popisu lebky *Breviceps fuscus* (DE VILLIERS 1931). Zajímavá je také publikace (LAURENT 1942), kde se autor zabývá degenerací 5. prstu u šesti druhů otylek a popisuje hypotézu pravděpodobné migrace popisovaných druhů.

Problematikou amplexu otylek (adhéze) a studiem histologický řezů adhézních oblastí u *B. gibbosus* se zabývali VISSER ET AL. (1981). Autoři zjistili, že u samců se na sternu vyskytuje větší množství holokrynních žláz podobně jako u samic na dorzální straně. CARRUTHERS & PASSMORE (1978) ve svém stručném sdělení popisují některé morfologické adaptace na aridní prostředí u druhu *Breviceps macrops*.

Obecný popis několika znaků na vnější morfologii a osteologii šesti druhů otylek popisuje LARGEN & DREWES (1989) při mezidruhovém srovnávání nově popisovaného druhu otylky Hillmanovi (*Balebreviceps hillmani*).

Řada prací se zabývá popisem osteologie a vnější morfologie zástupců rodu *Hemisus* a *Breviceps* při studiu jejich fylogenetických vztahů (BLOMMERS-SCHLÖSSER 1993; CHANNING 1995; VAN DIJK 2001; LOADER ET AL. 2004; BOSSUYT ET AL. 2006).

Popis vnější morfologie jednotlivých zástupců podčeledi přináší řada knižních publikací a atlasů (CHANNING 2001; PASSMORE & CARRUTHERS 1995; CHANNING & HOWELL 2006; MEIJDEN ET AL. 2004).

Velmi detailní studii fylogenetickou studii (dizertační práce) čeledi *Microhylidae* na základě morfologických dat provedl WU (1994). Vyseletoval 21 znaků na vnější morfologii, 29 znaků na myologii a 138 znaků osteologických. Výsledkem této studie byla hypotéza monofyletického původu skupiny *Hemisomatinae* (*Hemisus* a *Rhynophryne*) a skupiny *Brevicipitinae* (*Spelaeophryne*, *Callulina*, *Probreviceps*, *Breviceps*, *Balebreviceps*). Detailní vnitrodruhovou analýzou se však ve své práci nezabýval.

LOADER ET AL. (2004) se zabývali fylogenezí podčeledi *Brevicipitinae* (*Breviceps* + *Spelaeophryne* + *Callulina* + *Probreviceps*) na základě analýzy mitochondriální DNA. Bohužel ale použili k analýze pouze jeden druh rodu *Breviceps* (*B. mossambicus*), proto nemohli potvrdit monofyletický původ tohoto rodu, který tvořil sesterskou skupinu větve *Callulina* + *Spelaeophryne* + *Probreviceps*. Rod *Probreviceps* vyšel v této studii jako parafyletický.

Fylogenetickou analýzou celé skupiny ranoidních žab (zahrnuje i parosničkovité žáby) se detailně zabývala SCOTT (2005) v rámci své dizertační práce. Nicméně se studovala fylogenetické vztahy na úrovni čeledí a detailně se fylogenezí rodu *Breviceps* v rámci své práce nevěnovala.

1.4. Cíle rigorózní práce

- Zjistit fylogenetické vztahy u vybraných druhů otylek na základě definovaných morfologických znaků, případně potvrdit monofylii rodu *Breviceps*
- Zjistit fylogenetické vztahy pouštních forem *B. namaquensis* a *B. macrops*
- Zjistit morfologické odlišnosti u ekologicky diferentních skupin otylek

2. Materiál a metody

2.1. Materiál

Ke studiu morfologie a následné fylogenetické analýze bylo celkem použito 8 druhů žab rodu *Breviceps* v celkovém počtu 84 exemplářů (n= 84), a to od druhů *Breviceps adpersus* (n= 13), *Breviceps fuscus* (n= 14), *Breviceps gibbosus* (n= 5), *Breviceps macrops* (n= 10), *Breviceps montanus* (n= 8), *Breviceps namaquensis* (n= 5), *Breviceps rosei* (n= 15) a *Breviceps verrucosus* (n= 14). Zástupci čeledi *Hemisotidae*, resp. zástupci devátého studovaného druhu, *Hemisis marmoratus* (n = 4), byli použiti jako „outgroup“ pro fylogenetickou analýzu. Pohlaví u studovaných jedinců nebylo zjišťováno nebo u již determinovaných jedinců nebylo pohlaví bráno v zřetel (na vymezené morfologické znaky se nevztahuje pohl. dimorfismus). Celkový podrobný přehled studovaných exemplářů je prezentován v kapitole 7, Příloha 10.

Studijní materiál byl fixovaný v 70% etanolu a pocházel ze sbírek University of the Western Cape (UWC) v Bellville, Natal Museum (NM) v Pietermaritzburgu a ze South African Museum (SAM) v Kapském městě.

2.2. Metody získávání morfologických dat

2.2.1. Laboratorní popis a dokumentace vnější morfologie

Studování jedinci byli fixováni v 70% alkoholu (u muzejních vzorků SAM a NM jsem nezjistil procentuální obsah fixačního alkoholu). Po vyjmutí z fixační nádoby jsem jedince určené k pitvě proplachoval pod tekoucí vodou cca. 2 minuty, aby došlo k částečné neutralizaci obsahu alkoholu v těle materiálu a lépe se s ním poté pracovalo.

Každého jedince jsem fotografoval pomocí fotoaparátu Nikon z dorzální, ventrální, laterální, kraniální i kaudální strany. Soustředil jsem se také na fotodokumentaci hlavních

determinačních znaků otylek (přední a zadní končetiny včetně patních hrbolů, resp. mozolů). Pouhým okem a pod binokulární lupou (zn. Leica) opatřenou fotoaparátem Olympus jsem popisoval zbarvení kůže a charakter povrchu kůže (pouze u fixovaného materiálu na ventrální a dorsální straně těla), utváření nohou a prováděl následující morfometrická měření: (a) délka těla – *Longitudo corporis* (L): od předního konce hlavy k hornímu okraji kloakálního otvoru (b) průměr oka – *Diameter oculi* (Lo): horizontální průměr viditelné části oční koule (c) rozestup víček – *Spatium palpebralis* (Spp): nejkratší vzdálenost mezi horními očními víčky (BARUŠ & OLIVA 1992). Zjištěná data jsem dokumentoval pomocí fotoaparátu a kresbami (viz kapitola 7. Přílohy).

2.2.2. Preparace svalů

Studovaní jedinci byli fixováni v 70% alkoholu. Po vyjmutí z fixační nádoby jsem jedince určené k pitvě proplachoval pod tekoucí vodou cca. 2 minuty, aby došlo k částečné neutralizaci obsahu alkoholu v těle materiálu a lépe se s ním poté manipulovalo. Následně jsem opatrně nastříhl kůži na břišní straně exempláře a za pomoci nůžek i rukou odpreparoval pokožku, aby nedošlo k porušení svalových vláken a svalových celků. Tímto způsobem jsem odpreparoval kůži celého těla u každého jedince.

Jednotlivé svalové fascie a celky jsem zkoumal a dokumentoval pod binokulární lupou (zn. Leica). Jednotlivé svalové komponenty jsem fotografoval pomocí připojeného fotoaparátu Olympus. Svalové úpony a uspořádání jednotlivých svalových svazků jsem dokumentoval kresbami pomocí kreslicího zařízení připojeného k binokulární lupě.

Studium myologie jsem prováděl pouze u fixovaném materiálu v přirozeném stavu, tak i na obarveném v *Lugolově roztoku*, který zvýraznil jednotlivá svalová vlákna a úpony.

Příprava Lugolova činidla: Rozpustil jsem jodid draselný (1,5g) v 100 cm³ vody a přidal jsem jód (0,5g). Výsledný roztok je roztokem trijodidu draselného KI₃ (na rozdíl od jodu je dobře rozpustný ve vodě). V tomto roztoku jsem nechal ponořený každý exemplář s odpreparovanou kůží po dobu několika minut, kdy došlo k fixaci barviva (oranžovo-žluté zbarvení) na svalovou tkáň. Po ukončení preparace a dokumentace jsem obarvený materiál opět propláchl ve vodě, aby došlo k odplavení Lugolova činidla.

2.3. Fylogenetická analýza

Matice morfologických znaků (vnější morfologie a myologie) studovaných taxonů byla sestavena jednak na základě vlastního pozorování (znak 3, 6, 8, 10, 13, 14 a 18-25) a jednak na základě již publikovaných prací (POWER 1926 – 1, 2, 4, 5, 12, 15 a 16; PARKER 1934 – znak 11; DREWES 1984 – znak 17; WU 1994 – znaky 7 a 9). Dříve publikované znaky jsem zrevidoval a změnil jsem pouze jejich stavy.

Jednotlivé stavy znaků u vybraných taxonů byly zaznamenány do tabulky v programu MS EXCEL (MS OFFICE) a poté převedeny do programu NEXUS (MADDISON ET AL. 1997), který je vstupním formátem programu PAUP 4.0b10 (SWOFFORD 2002). Všechny znaky měly stejnou váhu a byly parsimonně informativní (synapomorfní). K fylogenetické analýze morfologických dat jsem použil program PAUP verz. 4.0b10. Zaměřil jsem se na vyhledání nejvíce parsimonních fylogenetických stromů prostřednictvím metody maximální parsimonie (Maximum parsimony, MP) vyhledávající heuristickou metodou. Při každém hledání stromů bylo prověřeno 500 náhodných replikátů. Všechny znaky byly vyhodnocovány jako neuspořádané (Unordered) a měly stejnou váhu (Equal weight). Při analýze byla ověřena náhodná změna polohy větvi (Branch swapping) pomocí TBR algoritmu (tree-bisection reconnection; příkaz: hsearch

addseq=random nreps=500 swap=TBR). Při analýze byly zaznamenány počty maximálně parsimonních stromů, jejich celková délka, celkový index konzistence (CI) a celkový retenční index (RI) pomocí příkazu: describetree 1-x. Při větším počtu nalezených stromů byl výsledný strom zkonstruován metodou striktní shody (Strict consensus) a na základě rozšířeného většinového pravidla (Majority rule) pomocí příkazu contree/majrule=yes. Optimalizace charakteru znaku byla provedena pomocí Akcelerované transformace (ACCTRAN).

Výsledné stromy získané fylogenetickou analýzou v programu PAUP, byly vizualizovány v programu TREEVIEW verze 1.6.6. (PAGE 1996) a převedeny do textového editoru MS WORD (MS OFFICE). Matice znaků použitá v analýze je uvedena v kapitole 7, Příloha 12. Kompletní přehled všech zkoumaných morfologických znaků je uveden v kapitole 3.1.2.2. Použité morfologické znaky.

2.4. Morfometrická studie a statistická analýza

Morfometrická studie byla provedena z dat získaných u 8 druhů rodu *Breviceps*, přičemž u druhů *B. adpersus*, *B. rosei* a *B. verrucosus* byli jedinci determinováni do úrovně subspecie. Morfometrická data byla získána celkem u 74 exemplářů rodu *Breviceps* (n= 74), a to od druhů *Breviceps adpersus* (n= 11), *Breviceps fuscus* (n= 12), *Breviceps gibbosus* (n= 5), *Breviceps macrops* (n= 10), *Breviceps montanus* (n= 8), *Breviceps namaquensis* (n= 5), *Breviceps rosei* (n= 12) a *Breviceps verrucosus* (n= 11). Přehled morfometricky studovaných exemplářů jednotlivých druhů je uveden v kapitole 7. Příloha 11.

Množství vzorků bylo ovlivněno nedostatkem dostupného studijního materiálu v muzeích a minimální možnosti studia těchto žab v přirozených podmínkách vzhledem k jejich ochraně a sezónnímu výskytu.

Nejdříve byla vyhodnocena homogenita dat na úrovni poddruhů a závislost mezi délkou těla a průměrem oka srovnána s lineární korelací pomocí Spearmanova koeficientu (R).

Průměrné délky těla srovnávaných skupin se lišily a nebylo možno nalézt společný interval pro všechny skupiny. Proto byla rozdílná délka průměru oka posuzována v indexových hodnotách průměr oka (Lo)/ délka těla (L). Vzhledem k nenormálnímu rozložení dat byl rozdíl v indexových hodnotách průměru oka testován mezi skupinami neparametrickým Mann-Whitney U-testem. Protože index sestává ze dvou hodnot odebraných na témže jedinci, hladina významnosti testu byla upravena podle Dunn-Šidáka na $1-(1-\alpha)^{1/k}$, kde pro dva znaky je $k=2$ {Sokal, 1995 #392}. Upravená hladina významnosti je tedy $p=0,025$. Hodnocení bylo provedeno softwarem STATISTICA FOR WINDOWS verze 5.5.

2.5. Nomenklatura

Vzhledem k tomu, že nomenklatura svalové soustavy byla v minulosti u žab velice synonymizována, převzal jsem terminologii z publikací DUELLMAN & TRUEB (1986), kde je obecný myologický popis rodu *Rana* a dále BIGALKE (1926), který ve své monografii popsal anatomicky rod *Bufo*.

Taxonomický přehled rodu *Breviceps* a celé čeledi *Brevicipitidae* pochází z všeobecně uznávaného internetového zdroje AMPHIBIAN SPECIES OF THE WORLD v. 5.0 (FROST 2007).

Morfometrická měření byla prováděna na základě morfometrických údajů podle BARUŠE & OLIVY (1992).

České názvosloví jednotlivých druhů bylo převzato z publikace MORAVEC (2001), která nezahrnuje nově objevené druhy *B. bagginsi*, *B. sopranus* a *B. fíchus*.

V textu týkajícího se fylogenetické analýzy (viz kapitola 2.3. Fylogenetická analýza a 3.1. Vnitrodruhová fylogenetická analýza) jsem uvedl v závorkách anglické názvy jednotlivých analytických kroků a příkazů týkající se programu PAUP 4.010b (SWOFFORD 2002), aby se předešlo případným terminologickým nejasnostem.

3. Výsledky

3.1. Vnitrodruhová fylogenetická analýza

3.1.1. Charakter vstupních dat

Pro fylogenetickou analýzu bylo celkem použito 8 druhů žab rodu *Breviceps* v celkovém počtu 84 exemplářů (n= 84) jako „ingroup“ a 1 druh *Hemisus marmoratus* (n= 4) jako srovnávací „outgroup“. Celkem bylo analyzováno 25 parsimonně informativních morfologických znaků (synapomorfních), které jsou uvedeny v kapitole 3.1.2.2.. Použité morfologické znaky.

3.1.2. Analýza datových souborů

3.1.2.1. Topologie

Celkem 25 dvou i vícestavových morfologických znaků (viz kapitola 3.1.2.2. Použité morfologické znaky a kapitola 7. Příloha 12) zaznamenaných pro 9 taxonů bylo analyzováno metodou MP (Maximum parsimony). Celkový počet nalezených stromů byl

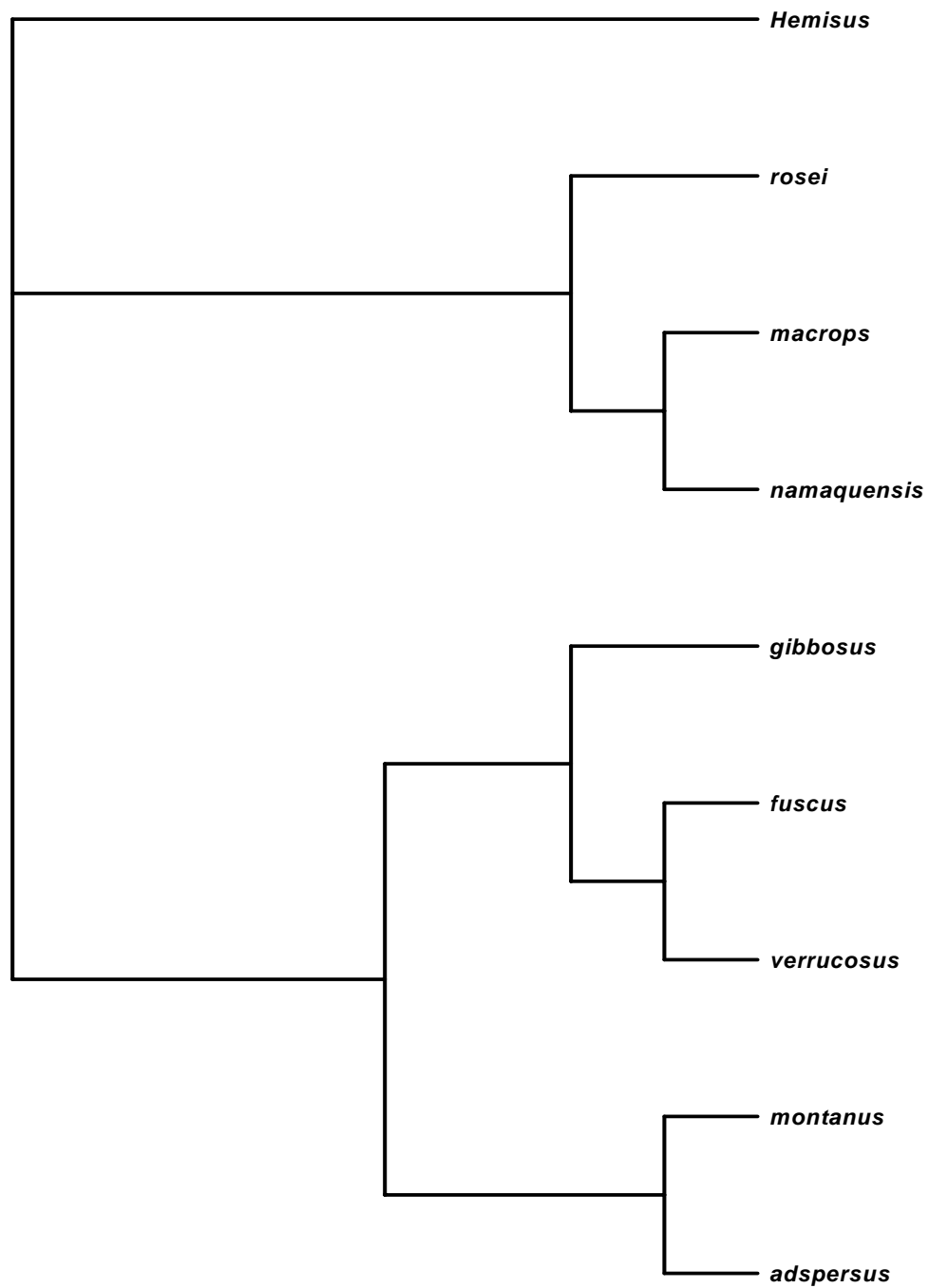
34725 a z nich počet zjištěných nejparsimoniálnějších stromů byl 8 (viz kapitola 7. Příloha 1). Topologie vypočítaných stromů byla navzájem velmi variabilní.

Konzistenční index (CI) a retenční index (RI) dosahovaly nadprůměrných hodnot (CI= 0, 6034; RI= 0, 5965). Index homoplazie byl celkem nízký (HI= 0, 3966). Překvapivě u všech osmi stromů je vidět náznak možného parafyletického původu rodu *Breviceps* (viz kapitola 7. Příloha 1). U tří stromů došlo k separaci druhu *Breviceps rosei* do samostatné větve. Naopak u všech vypočítaných stromů tvoří monofyletickou skupinu druh *B. gibbosus*, *B. fuscus*, *B. verrucosus*. Kromě této separované skupiny je u všech stromů vidět zřetelná monofylie skupiny *B. macrops* a *B. namaquensis*. Blízké fylogenetické vztahy také vykazuje *B. adpersus* a *B. montanus*.

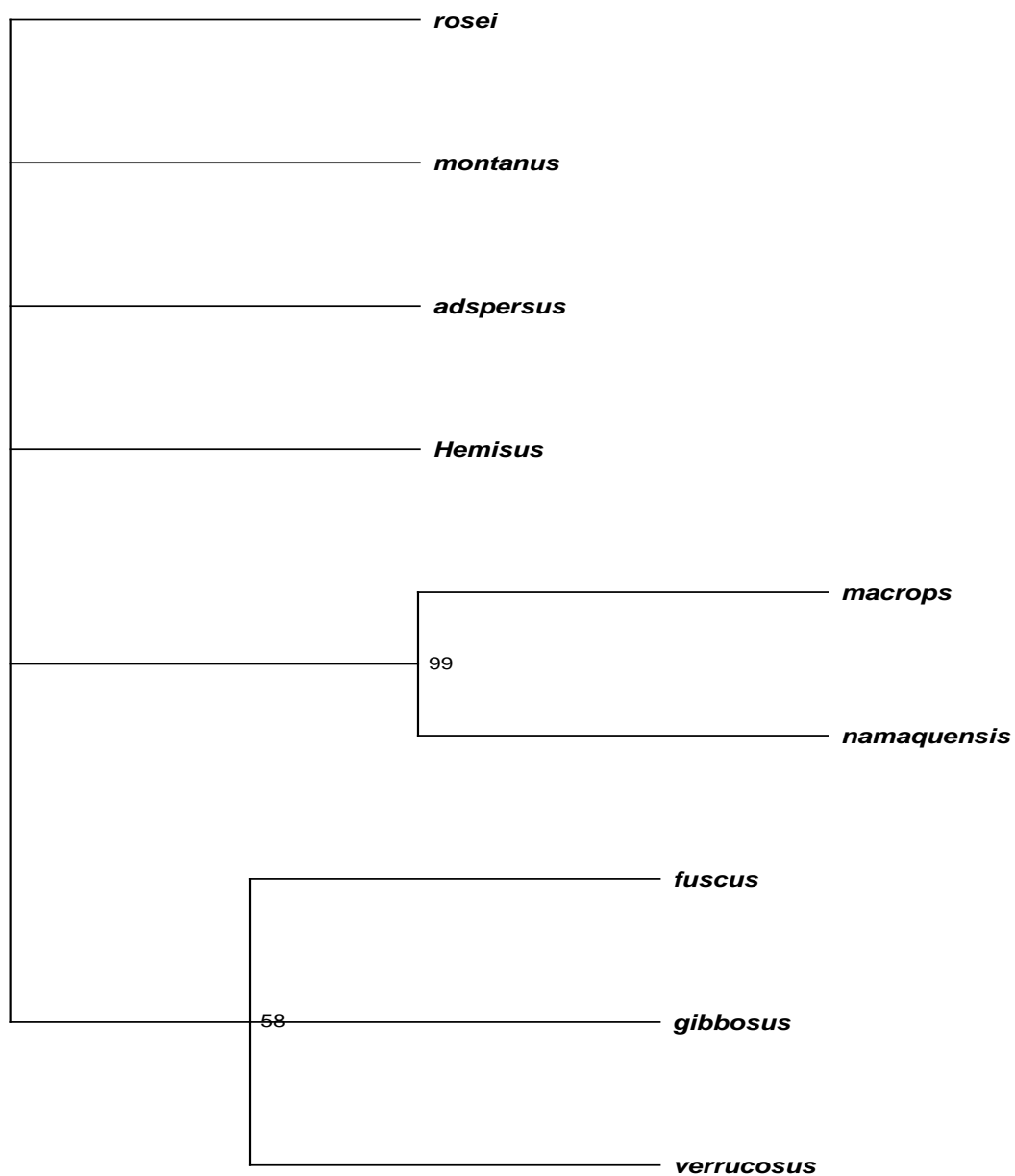
Z těchto osmi kladogramů byl vytvořen následně konsenzuální strom (Consensus tree) podle pravidla „Strict consensus“ (CI= 0, 6034; RI= 0, 5965) viz Obr. 1. Tento kladogram podporuje rovněž parafyletický původ rodu *Breviceps*. První, resp. bazální větev se rozděluje na dvě monofyletické větve. Jedna z nich je tvořena druhy *B. gibbosus*, *B. fuscus* a *B. verrucosus*, kde *fuscus* a *verrucosus* tvoří monofyletickou sesterskou skupinu. Druhá, podporuje monofyletický původ *B. adpersus* a *B. montanus*. Podle očekávání, nejvnitřnější (druhá) větev zahrnuje pouštní formy žab rodu *Breviceps*, a to *B. namaquensis*, *B. macrops* a *B. rosei*, kde sesterskou monofyletickou skupinu tvoří první dva jmenované druhy.

Další konsenzuální fylogenetický strom byl vytvořen podle pravidla „Strict consensus“ a „Majority rule“ (CI= 0, 6034; RI= 0, 5965) viz Obr. 2. Bootstrapová hodnota byla stanovena na 50 % (Bootstrap 50% majority rule consensus tree). Celkový počet replikátů byl 500. Tento kladogram má dvě vypovídající hodnoty. Dokazuje monofyletický původ pouštních forem *B. namaquensis* a *B. macrops*, což je podpořeno hodnotou bootstrapu 99, 6% a dále dokazuje monofyletický původ skupiny *B. gibbosus*,

B. fuscus a *B. verrucosus*, kde hodnota bootstrapu dosahuje 58, 6%. Pro ostatní druhy zahrnuté do analýzy nemá tento konsenzuální kladogram žádnou vypovídající hodnotu. Celkově tento kladogram podporuje parafylii rodu *Breviceps*.



Obr. 1. Konsenzuální fylogenetický strom konstruovaný metodou maximální parsimonie (Maximum parsimony, MP) na základě morfologických dat z celkového počtu 8 vypočítaných stromů. Délka stromu je 58 kroků (CI = 0, 6034; RI = 0, 5965; HI = 0, 3966; RC = 0, 3600).



10

Obr. 2. Konsenzuální (bootstrapovaný) fylogenetický strom konstruovaný metodou maximální parsimonie (Maximum parsimony, MP) a většinového pravidla (Majority rule > 50%) na základě morfologických dat z celkového počtu 8 vypočítaných stromů. Počet replikátů 500. V uzlech je uvedena hodnota bootstrapu vyšší než 50 % (CI = 0, 6034; RI = 0, 5965; HI = 0, 3966; RC = 0, 3600).

3.1.2.2. Použité morfologické znaky

1. Tvar rostra (POWER 1926; viz kapitola 7, Příloha 2)

- 0. Zploštělé, ploché
- 1. Zakulacené
- 2. Jemně zašpičatělé
- 3. Dlouhé, špičaté, ostré

2. Průměr oka v poměru k délce těla (POWER 1926; viz kapitola 7, Příloha 3)

- 0. menší než 6x
- 1. v rozmezí 6,1 - 8x
- 2. nad 8,1x

3. Přítomnost chrupavky (subkutánně) na úrovni oblasti středního ucha

- 0. Přítomna
- 1. Chybí

4. Charakter povrchu pokožky na břišní straně těla (POWER 1926; viz kap. 7, Př. 4)

- 0. Jemný, translucetní (průhledný)
- 1. Hladký
- 2. Hrubý až granulózní (bradavičnatý)

5. Charakter povrchu pokožky na hřbetní straně těla (POWER 1926; viz kap. 7, Př. 4)

- 0. Hladký až jemně granulózní povrch
- 1. Hrubý, hustě granulózní povrch

6. Tympanum (viz kap. 7, Příloha 5)

- 0. Zřetelné *tympanum* nebo zakryté kůží (*operculum* subkutánně)
- 1. Nežřetelné *tympanum*, chybí i subkutánně

7. Poměr délky 1. prstu k délce 2. prstu (přední končetina; WU 1994)

- 0. Druhý prst delší než první

1. První prst delší než druhý

2. $1=2$

8. Poměr délky 2. prstu k délce 5. prstu (zadní končetina; WU 1994)

0. Druhý je delší než pátý

1. Pátý je delší než druhý

2. $2=5$

9. Poměr délky 2. prstu k délce 4. prstu (přední končetina)

0. Druhý prst je delší než čtvrtý

1. Čtvrtý je delší nebo roven délce prstu druhého

10. Tvar 1. a 5. prstu (zadní končetina)

0. První a pátý prst stejně dlouhý jak široký nebo širší jak delší

1. První a pátý prst je delší jak širší

11. Délka vnějšího prstu v poměru k bázi 3. a 4. prstu zad. končetiny (PARKER 1934)

0. Přesahuje bázi třetího a čtvrtého prstu

1. Nepřesahuje bázi třetího a čtvrtého prstu

12. Subartikulární hrbolky (mezi články prstů - přední končetina; POWER 1926)

0. Přítomny, malý počet, jednoduché nebo úplně chybí

1. Přítomny, početné

13. Vnější patní hrbol (zadní končetina; viz kap. 7, Příloha 6)

0. Oválný nebo puchýřovitý

1. Keratizovaný, lopatovitý

14. Palmární hrbolky (báze prstů - přední končetina)

0. Dobře vyvinuté

1. Málo vyvinuté nebo chybí

15. Vnitřní patní hrbol zadní končetiny (POWER 1926; viz kap. 7, Příloha 6)

- 0. Přesahuje hranu
- 1. Nepřesahuje hranu

16. Základ vnitřního patního hrbolu zadní končetiny v poměru k avisu nejdelšího prstu ve stupních (POWER 1926)

- 0. Do 50°
- 1. Nad 50°

17. Tvar *musculus submental* (DREWES 1984; viz kap. 7, Příloha 7)

- 0. Ostrý trojúhelník
- 1. Tupý, neostrý trojúhelník nebo destička
- 2. Netrojúhelníkovitého tvaru, válečkovitý

18. Spojení *musculus obliquus externus (m. ob. ext.)* a *fascia dorsalis*

- 0. *M. ob. ext.* připojen svou střední částí v plné délce k *fascia dorsalis*
- 1. *M. ob. ext.* připojen svou přední nebo zadní částí
- 2. Nespojují se

19. Přítomnost blanitého švu na břišní straně mezi *musculus pectoralis* a *musculus abdominalis*

- 0. Přítomen široký a rozvinutý šev
- 1. Přítomen jemný a nepatrný šev
- 2. Šev nepřítomen

20. Vzdálenost mezi *musculus dorsalis scapulae* a *m. latissimus dorsi*

- 0. Jsou spojeny v plné délce
- 1. Spojeny polovinou svojí celkové délky nebo spojeny pouze na bázi *coracoïdu*
- 2. Nespojují se

21. Spojení párového svalu *m. geniohyoideus lateralis*

- 0. Obě poloviny svalu jsou odděleny
- 1. Spojeny méně jak $\frac{1}{2}$
- 2. Obě poloviny jsou spojeny více jak z $\frac{1}{2}$

22. *Musculus pectoralis portio abdominalis*

- 0. Obě poloviny svalu nejsou v kontaktu nebo se dotýkají pouze v malém bodě
- 1. Obě poloviny svalu jsou plně spojeny nebo se překrývají

23. Poměr délky *musculus obliquus externus* k úrovni *musculus dorsalis scapulae* (*m. d. sc.*)

- 0. Dosahuje a kryje *m. d. sc.*
- 1. Nepřekrývá *m. d. sc.*

24. Poměr úponu *musculus rectus abdominis* (*m. rect. abd.*) k mediálnímu úponu *m. gracilis*

- 0. *M. rect. abd.* na úrovni úponu *m. gracilis/semitemdosus*
- 1. *M. rect. abd.* nad úrovní úponu *m. gracilis/semitemdosus*

25. Spojení *musculus subhyoideus* a *musculus intermaxillaris*

- 0. Oba svaly spojeny
- 1. Svaly částečně spojeny nebo odděleny

3.2. Statistické vyhodnocení morfometrických znaků

Souhrnná data (všechny tři subspecie dohromady) pro *B. rosei* vykazovala homogenitu, významně odpovídala lineárnímu modelu (Spearmanův $R=0.86$, $p<0.05$) a proto byly poddruhy sloučeny a analyzovány v jednom celku. Totéž bylo provedeno u druhu *B. verrucosus* (Spearmanův $R=0.90$, $p<0.05$). Délka těla jedinců poddruhu *B.*

adpersus pentherii byla menší než u poddruhu *B. adpersus adpersus* a shodnost průběhu závislosti délky těla a průměru oka nebylo možno vzhledem k limitované velikosti vzorku vyhodnotit. Proto byly obě subspecie analyzovány samostatně. Popisná statistika pro délku těla a indexových hodnot průměr oka / délka těla u studovaných exemplářů a srovnání rozložení indexů průměru oka / délka těla mezi jednotlivými druhy žab rodu *Breviceps* jsou znázorněny v Tabulce I. a v Tabulce II.

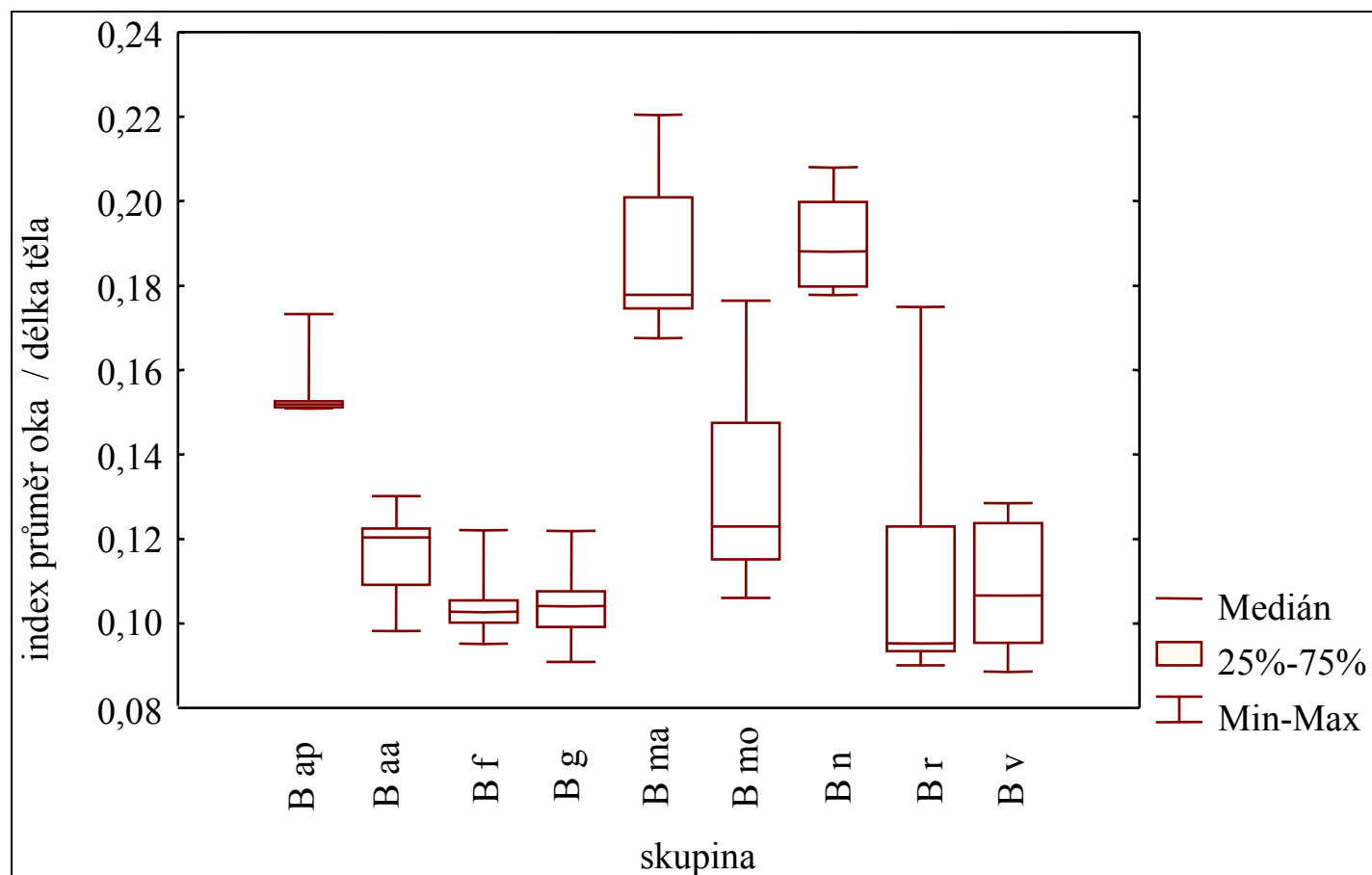
Druh/ vzorek	Velikost vzorku	Délka těla			Index		
		<i>medián</i>	<i>minimum</i>	<i>maximum</i>	<i>Medián</i>	<i>Minimum</i>	<i>maximum</i>
<i>B ap</i>	5	36,2	30,0	37,1	0,15	0,15	0,17
<i>B aa</i>	6	47,8	43,0	58,0	0,12	0,10	0,13
<i>B f</i>	12	38,6	30,3	42,0	0,10	0,10	0,12
<i>B g</i>	5	48,0	40,2	55,0	0,10	0,09	0,12
<i>B ma</i>	10	38,1	31,3	45,0	0,18	0,17	0,22
<i>B mo</i>	8	28,9	17,0	33,0	0,12	0,11	0,18
<i>B n</i>	5	42,0	37,5	45,0	0,19	0,18	0,21
<i>B r</i>	12	31,2	16,0	35,5	0,10	0,09	0,18
<i>B v</i>	11	30,0	24,0	44,0	0,11	0,09	0,13

TAB. I. Popisná statistika pro délku těla a indexových hodnot průměr oka / délka těla u studovaných exemplářů rodu *Breviceps* ($p < 0,05$). Vysvětlivky: **B. aa** = *Breviceps adpersus adpersus*; **B. ap** = *Breviceps adpersus pentherii*; **B. f.** = *B. fuscus*; **B. g.** = *B. gibbosus*; **B. ma.** = *B. macrops*; **B. mo.** = *B. montanus*; **B. n.** = *B. namaquensis*; **B. r.** = *B. rosei*; **B. v.** = *B. verrucosus*.

druh	<i>B ap</i>	<i>B aa</i>	<i>B f</i>	<i>B g</i>	<i>B ma</i>	<i>B mo</i>	<i>B n</i>	<i>B r</i>	<i>B v</i>
<i>B ap</i>		*	*	*	*	-	*	*	*
<i>B aa</i>			-	-	*	-	*	-	-
<i>B f</i>				-	*	*	*	-	-
<i>B g</i>					*	-	*	-	-
<i>B ma</i>						*	-	*	*
<i>B mo</i>							*	*	*
<i>B n</i>								*	*
<i>B r</i>									-
<i>B v</i>									

TAB. II. Srovnání rozložení indexů průměru oka / délka těla mezi jednotlivými druhy žab rodu *Breviceps*. Statisticky významně odlišné indexy mezi skupinami jsou v tabulce označeny * (U test, $p < 0.025$). Vysvětlivky: **B. aa** = *Breviceps adspersus adspersus*; **B. ap** = *Breviceps adspersus pentheri*; **B. f.** = *B. fuscus*; **B. g.** = *B. gibbosus*; **B. ma.** = *B. macrops*; **B. mo.** = *B. montanus*; **B. n.** = *B. namaquensis*; **B. r.** = *B. rosei*; **B. v.** = *B. verrucosus*.

Skupiny *Breviceps adspersus adspersus*, *B. fuscus*, *B. gibbosus*, *B. montanus*, *B. rosei* a *B. verrucosus* vykazují srovnatelnou velikost průměru oka. Tyto skupiny mají nejmenší průměr oka ze všech srovnávaných skupin. Průměr oka u *Breviceps adspersus pentheri* je ve srovnání s těmito skupinami vyjma skupiny *B. montanus* větší. Největší průměr oka vykazují skupiny *B. macrops* a *B. namaquensis*, a to statisticky významně od všech ostatních skupin (viz Graf 1).



Graf 1. Srovnání rozložení indexů průměr oka / délka těla u jednotlivých druhů žab rodu *Breviceps* ($p=0,025$). Vysvětlivky: **B. aa** = *Breviceps adspersus adspersus*; **B. ap** = *Breviceps adspersus pentheri*; **B. f.** = *B. fuscus*; **B. g.** = *B. gibbosus*; **B. ma.** = *B. macrops*; **B. mo.** = *B. montanus*; **B. n.** = *B. namaquensis*; **B. r.** = *B. rosei*; **B. v.** = *B. verrucosus*.

3.3. Morfologické adaptace

3.3.1. Pokožka

B. macrops. Kůže na břišní straně těla je velmi tenká, porézní, hladká a na většině povrchu až průsvitná. Bílý pigment je zřetelný v oblasti pletence lopatkového a difúzně se rozšiřuje do stran. Oblast hrdla je bez pigmentu. Hřbetní strana je hladká s drobnými krémově zbarvenými pigmentovými skvrnami.

B. namaquensis. Břišní strana je pokryta velmi tenkou kůží, na několika místech průhlednou (zejména v oblasti střední části břicha) a hladkou. Bílý pigment jsem u většiny jedinců našel v oblasti předních končetin. Oblast hrdélka je jemně granulózní. Hřbetní strana je pokryta pigmentovanou, hladkou kůží.

B. rosei. Ventrální část je jemně granulózní a na většině místech bíle pigmentovaná. Hrdélko je více zvrásněné (zejména u samců). Nenašel jsem žádná místa, která by se vyznačovala přítomností tenké až průsvitné pokožky. Dorzální část je jemně granulózní a pigmentovaná.

B. gibbosus. Abdomen je hladký, na mnoha místech však granulózní s kožními záhyby (zejména v oblasti od pletence lopatkového k hrdlu). Tmavá pigmentace je zřetelná na krémovém základě. Dorzální část je tmavě pigmentovaná, velice silně granulózní s výraznými hrbolky. Stupeň granulace se stupňuje směrem k hlavě.

B. montanus. Pokožka na břišní straně těla je jemně granulózní, v některých místech (hrdlo, sternum) se vytvářejí kožní lemy a záhyby. Abdomen je světlě zbarvený s tmavohnědými pigmentovými skvrnami. Dorzální část těla je hustě granulózní a pigmentovaná.

B. adpersus. Ventrální část je hladká, bílá s pigmentací v oblasti hrdla u obou pohlaví. Dorzální část těla je jemně granulózní a pigmentovaná.

B. fuscus. Abdomen je tmavě pigmentovaný, hladký a anteriorně se objevují pravidelně rozložené hrbolky. Dorzální část je uniformně tmavě pigmentovaná a posetá jednoduchými hrbolky.

B. verrucosus. Ventrum je granulózní, hustě uspořádané hrbolky. Pigmentace břišní strany je zřetelná zejména hrdelní a sternální oblasti. Jinak je břišní strana světlého základu. Dorzum je silně granulózní, nepravidelné tuberkuly se nahušťují zejména v hlavové části. Dorzální strana je tmavě pigmentovaná.

3.3.2. Abdominální a pektorální svalovina

B. macrops. Prsní svalovina je velmi gracilní. Spojení *musculus pectoralis* je pouze částečné, posteromediálně, méně jak z jedné poloviny. Sternální oblast není zcela pokryta svalovinou, pouze jemné fascie. V místě spojení *musculus pectoralis* a *musculus rectus abdominis* je výrazně široký, rozsáhlý blanitý šev.

B. namaquensis. Párový prsní sval (*musculus pectoralis*) je dlouhý, gracilní a spojen posteromediálně pouze v malém bodě. Sternální oblast je obdobně viditelná a nekrytá jako u předchozího druhu. V místě spojení *m. pectoralis* a *m. rectus abdominis* je široký a rozsáhlý šev blanitého charakteru.

B. rosei. *Musculus pectoralis* je masivní, ventro-mediální spojení obou svalů je většího rozsahu a sternální oblast je mírně otevřená, resp. nekrytá svalovinou. Blanitý šev v místě spojení *m. pectoralis* a *m. rect. abdominis*. je jemný, méně výrazný a netvoří široký blanitý spoj.

B. gibbosus. Pektorální svalovina je velmi vyvinutá. *Musculus pectoralis* je překrývá *sternum* a spojuje se anteriorně s *musculus coracoradialis*. Sternální oblast je pokryta prsními svaly v plném rozsahu. V místě spojení prsních svalů a *m. rectus abdominis* je vytvořen úzký blanitý šev.

B. montanus. Prsní svalovina je masivní, avšak ke spojení *m. pectoralis* dochází posteromediálně méně jak z ½. Sternální oblast je částečně volně přístupná (nekrytá svalovinou). V místě spojení *m. pectoralis* a *m. rectus abdominis* je přítomen nepatrný šev.

B. adpersus. Svalovina v oblasti sternu je masivní, ale *m. pectoralis* nepřekrývá sternum v plném rozsahu. Šev v oblasti spojení prsních svalů s břišním *m. rectus abdominis* je téměř nezřetelný.

B. fuscus. *Musculus pectoralis* je silný, spojený postero-mediálně, ale sternální oblast je částečně otevřená. Šev na břišní straně je nepatrný, ale viditelný.

B. verrucosus. Prsní svaly (*m. pectoralis*) spojeny v malém bodě posteromediálně. *Sternum* je volně přístupné. Blanitý šev je vyvinutý, široký, ale ne v takovém rozsahu jako u *B. namaquensis* a *B. macrops*.

3.3.3. Oči

Při popisu diagnostických znaků vnější morfologie otylek jsem si všiml výrazného rozdílu v průměru oka u pouštní formy *Breviceps macrops* a *B. montanus* (viz kapitola 7, Příloha 3). Provedl jsem tedy u studovaných exemplářů (n= 74) všech 8 druhů morfometrická měření průměru oka (Lo) a statisticky vypočítal poměr k délce těla (L). Morfometrická studie je k nahlédnutí v kapitole 3.2. Morfometrická studie a statistická analýza

3.3.4. Končetiny

B. macrops. Končetiny jsou lopatovité a bez hrbolků. Mezi prsty předních a zadních končetin jsou vytvořené kožovité lemy připomínající blány, které jim dodávají lopatovitý charakter (viz kapitola 7, Příloha 8).

B. namaquensis. Palmární tuberkuly, resp. hrbolky jsou na přední noze dobře vyvinuté a subartikulární hrbolky jsou zdvojené. Zadní končetiny mají lopatovitý charakter a vnitřní prst je delší než širší.

B. rosei. Končetiny nejsou nijak modifikované. Tento druh nemá na nohou žádné kožní lemy a subartikulární hrbolky jsou rozmístěny jednotlivě. Vnitřní a vnější prst zadní nohy nejsou delší než širší.

B. gibbosus. Palmární hrbolky jsou nezřetelné, subartikulární jsou jednotlivě rozmístěny a nevýrazné. Na zadních končetinách je masivní vnější patní mozol. První prst u nohy je velmi široký, pátý prst naopak delší než širší.

B. montanus. Mozoly na předních končetinách jsou dobře vyvinuté. První a pátý prst zadní končetiny jsou širší než delší. Vnější patní mozol je zduřelý, masivní.

B. adpersus. Palmární hrbolky jsou vyvinuty jednotlivě ve formě nepatrných zduřenin. První a páté prsty zadních nohou jsou nápadně široké, nejsou delší než širší. Vnější patní mozol je keratinózní, masivní.

B. fuscus. Mozoly na předních i zadních nohou jsou nevýrazné, vzhledu nepatrných zduřenin. Jsou rozmístěny jednotlivě. Prsty na všech končetinách jsou zřetelně dlouhé, delší než širší.

B. verrucosus. Subartikulární hrbolky jsou rozmístěny jednotlivě, jsou puchýřovité, jemné a nevýrazné. První a pátý prst nohy jsou delší než širší, vnější patní hrbol je výrazný, keratinózní.

3.3.5. Sluchový aparát a svalovina hlavy

B. macrops. Úplná redukce sluchového aparátu. *Membrana tympani* je nezřetelná. Viditelná pouze část *crista parotica* a *squamosum*. Na tyto dvě kosti se posteriorně napojuje mohutný *musculus depressor mandibulae* a laterálně *musculus temporalis*

externus, který je neobvykle vyvinutý. Ventro-laterálně se napojuje na *crista parotica* také *musculus masseter major*. V místě spojení *m. depressor mandibulae* a *m. rhomboideus*, dorzolaterálně nad *crista parotica* se nachází volně uložená, chrupavčitá destička neznámého významu. Na *crista parotica* se dále viditelně pojí *m. cucullaris* a *m. levator scapulae superior* (viz kapitola 7, Příloha 5).

B. namaquensis. Obdobná úplná redukce sluchového aparátu jako u předchozího druhu. *Membrana tympani* je nezřetelná. Viditelná pouze část *crista parotica*. *Squamosum* je dorzálně kryto mohutným *m. rhomboideus*. *Musculus depressor mandibulae*, *musculus temporalis externus* a *musculus masseter major* jsou dobře vyvinuty a pojí se ventro-laterálně na *crista parotica*. V místě spojení *m. depressor mandibulae* a *m. rhomboideus*, dorzolaterálně nad *crista parotica* se nachází volně uložená, chrupavčitá destička neznámého významu. Na *crista parotica* se dále viditelně pojí *m. cucullaris* a *m. levator scapulae superior*.

B. rosei. *Membrana tympani* je zřetelná. Na *crista parotica* se posteriorně napojuje mohutný *musculus depressor mandibulae*. *Musculus temporalis externus* je redukovaný oproti mohutnému *musculus masseter major*, který se pojí ventro-laterálně na *squamosum*. V místě spojení *m. depressor mandibulae* a *m. rhomboideus*, dorzolaterálně nad *crista parotica* se již chrupavčitá destička nenachází.

B. gibbosus. *Membrana tympani* je zřetelná. Na *crista parotica* se posteriorně napojuje extrémně mohutný *musculus depressor mandibulae*. *Musculus temporalis externus* je redukovaný oproti mohutnému *musculus masseter major*, který se pojí ventro-laterálně na *squamosum*. V místě spojení *m. depressor mandibulae* a *m. rhomboideus*, dorzolaterálně nad *crista parotica* se chrupavčitá destička nenachází. *Musculus masseter minor* je velmi masivní (viz kapitola 7. Příloha 5).

B. montanus. *Membrana tympani* je zřetelná. Na *crista parotica* se posteriorně

napojuje *musculus depressor mandibulae*. *Musculus temporalis externus* je redukovaný, ale přítomen ventro-laterálně se pojí na *operculum*. *Musculus masseter major* se pojí ventro-laterálně na *squamosum*. Chrupavčitá destička se zde nenachází. *Musculus masseter minor* je masivní.

B. adpersus. *Membrana tympani* je zřetelná. Na *crista parotica* se posteriorně napojuje masivní *musculus depressor mandibulae*. *Musculus temporalis externus* je redukovaný a velmi málo zřetelný. *Musculus masseter major* je mohutný a pojí se ventro-laterálně na *squamosum*. Chrupavčitá destička se zde nenachází. *Musculus masseter minor* je masivní.

B. fuscus. *Membrana tympani* je zřetelná. Na *crista parotica* se posteriorně napojuje *musculus depressor mandibulae*. *Musculus temporalis externus* je redukovaný, ale přítomen ventro-laterálně se pojí na *operculum*. *Musculus masseter major* se pojí ventro-laterálně na *squamosum*. Chrupavčitá destička se zde nenachází. *Musculus masseter minor* je masivní.

B. verrucosus. Na *crista parotica* se posteriorně napojuje masivní *musculus depressor mandibulae*. *Membrana tympani* je zřetelná. *Musculus temporalis externus* je redukovaný a velmi málo zřetelný. *Musculus masseter major* je mohutný a pojí se ventro-laterálně na *squamosum*. Chrupavčitá destička se zde nenachází. *Musculus masseter minor* je masivní.

4. Diskuze

4.1. Vstupní data pro fylogenetickou analýzu

Matice pro fylogenetickou analýzu byla vytvořena na základě morfologických znaků stanovených na vnější morfologii a myologii. Při sestavování této matice bylo záměrem zaznamenat maximální počet morfologických znaků, které by byly parsimonně informativní (synapomorfního charakteru). Její součástí se staly jednak znaky převzaté z literatury (viz kapitola 2.3. Fylogenetická analýza) u kterých jsem změnil pouze jejich stavy, a jednak znaky původní, k rekonstrukci fylogeneze rodu *Breviceps* použité poprvé. Každopádně i některé z těchto znaků měly základ v dostupné literatuře (diagnostické klíče, jednotlivé morfologické popisy v atlasech apod. – e.g. CHANNING 2001; PASSMORE & CARRUTHERS 1995). Znaky, které použil WU (1994), CHANNING (1995), NUSSBAUM & WU (2005) byly diagnostikovány za účelem analýzy na vyšší taxonomické úrovni než rodové, a proto většina těchto znaků by neměla v analýze na úrovni rodů informativní charakter a jednalo by se z větší části o znaky autapomorfní. Majoritu znaků jsem však diagnostikoval jako znaky původní na základě vlastního morfologického a anatomického popisu jednotlivých exemplářů.

Analýza souboru morfologických dat pomocí programu PAUP 4.0b10 (SWOFFORD 2002) metodou MP (Maximum parsimony) prokázala stejnou váhu všech znaků, všechny znaky byly parsimonně informativní a vykazovaly poměrně nízkou přítomnost homoplázií (HI= 0, 39). Celkový počet zjištěných stromů byl 34725 a z nich počet vypočítaných nejparsimoniálnějších stromů byl 8 (viz kapitola 7. Příloha 1). Topologie těchto nejvíce parsimonních stromů byla navzájem variabilní. Konzistenční index (CI) a retenční index (RI) dosahovaly nadprůměrných hodnot (CI= 0, 6034; RI= 0, 5965). Vzhledem k variabilitě těchto stromů byla dále aplikována metoda „Maximum

parsimony“ a „50 % Majority rule“, která umožňuje vybrat jeden z celkového počtu nejparsimoniálnějších stromů (50% bootstrap majority rule consensus tree). Tento výsledný strom měl z větší části vypovídající hodnotu pro majoritu zástupců rodu (pro 5 druhů) a jejich seskupení s minimálním počtem homoplazických znaků (viz kapitola 4.2. Fylogeneze rodu *Breviceps*). Pro 3 zbývající druhy neměl vypovídající hodnotu téměř žádnou, a proto pro studium fylogenetických vztahů v rámci rodu by byla vhodná detailnější studie těchto druhů zejména na základě osteologických znaků, které jsou více konzervativní a dobře využitelné na vyšší taxonomické úrovni (MEIJDEN ET AL. 2004 Z DUELLMAN & TRUEB 1986).

4.2. Fylogeneze rodu *Breviceps*

Fylogenetickými vztahy otylek, resp. fylogenezí v rámci rodu *Breviceps* se v minulosti ještě nikdo cíleně nezabýval, a proto je velice obtížné hledat v dostupné literatuře srovnávací argumenty. Nicméně, předmětem řady studií posledních let byly fylogenetické vztahy jednotlivých čeledí skupiny ranoidních žab (*Ranoidea*), kam náleží i čeleď *Brevicipitidae* (WU 1994; MEIJDEN ET. AL. 2004; SCOTT 2005).

WU (1994) na základě analýzy 188 morfologických znaků došel k závěru, že skupina *Hemisomatinae* (zahrnuje rody *Hemisus* a *Rhynophrynus*) a skupina *Brevicipitinae* (zahrnuje rody *Spelaeophryne*, *Callulina*, *Probreviceps*, *Breviceps*, *Balebreviceps*) jsou monofyletického původu a jeví se jako sesterské taxony. K obdobnému závěru došli i MEIJDEN ET. AL. (2004), kdy na základě analýzy DNA překvapivě zjistili, že podčeleď *Brevicipitinae* nenáleží do čeledi *Microhylidae*, ale tvoří sesterskou monofyletickou větev spolu s čeledí *Arthroleptoidea*. Na základě těchto dvou analýz by mohla být podle mého názoru skupina otylkovitých žab uznávána jako samostatná čeleď. Na druhé straně, je třeba vzít v úvahu fakt, že pro tyto analýzy bylo

vybráno vždy velmi málo reprezentativních druhů otylek (1-2 druhy) a vzhledem k jejich morfologické i ekologické variabilitě v rámci rodu by se při analýze celé skupiny těchto žab mohlo dojít k úplně odlišným závěrům. BLOMMERS-SCHLOSSER (1993) se zabývala fylogenetickými vztahy mezi rody *Hemisus* a *Breviceps*. Výsledkem její analýzy 22 znaků byl jeden strom (CI= 0, 59), který dokumentoval blízké příbuzenské vztahy mezi oběma rody a zařadila tak skupinu otylek do čeledi *Hemisotidae*. Tuto hypotézu zpochybnil následně CHANNING (1995) na základě revize její práce, kdy pouze 10 znaků bylo parsimonně informativních a zbylých 12 byly znaky autapomorfní. Nově zanalyzoval 22 znaků vybraných z dostupné literatury a potvrdil, že *Hemisus* a *Breviceps* jsou sesterské taxony a *Breviceps* nenáleží do čeledi *Hemisotidae*. FROST ET AL. (2006) prověřili dostupné taxonomické studie a došli k závěru, že *Hemisotidae* a *Brevicipitidae* jsou sesterskými taxony.

LOADER ET AL. (2004) se cíleně zabývali fylogenezí podčeledi *Brevicipitinae* na základě analýzy mitochondriální DNA. Bohužel použili k analýze pouze jeden druh rodu *Breviceps* (*B. mossambicus*), a proto nebylo možné potvrdit monofyletický původ tohoto rodu a zaměřili se analyticky více na ostatní rody čeledi *Brevicipitidae*.

Během monografické revize rodu *Breviceps* (POWER 1926) podrobně popsal vnější morfologii 158 exemplářů otylek o celkovém počtu 10 druhů z nichž 4 popsal jako nové (*B. namaquensis*, *B. rosei*, *B. montanus*, *B. rugosus*) na základě tří morfometrických údajů (délka rostra, délka 4. prstu a poloměr oka) a 4 diagnostických znaků vnější morfologie (vnější a vnitřní patní hrbol, subartikulární mozoly, charakter integumentu). Studium vnější morfologie dokázal rozlišit tři skupiny žab v rámci rodu *Breviceps*: (a) skupina Gibbosus - zahrnuje *B. gibbosus*, *rosei*, *fuscus*, *tympanifer* – *synonymum verrucosus*, *rugosus* – *synonymum verrucosus* (b) skupina Mossambicus - zahrnuje *B. mossambicus*, *parvus* - *synonymum adpersus*, *montanus* (c) skupina

Macrops - zahrnuje *B. macrops*, *B. namaquensis*.

PARKER (1934) ve své monografii rozděluje rod *Breviceps* na dvě skupiny podle délky vnějšího prstu a podle podílu průměru oka v délce těla. První skupina zahrnuje druhy *B. verrucosus*, *B. fuscus*, *B. gibbosus*, *B. rosei* a druhá, *B. namaquensis*, *B. montanus*, *B. macrops*, *B. adpersus*.

Obdobných výsledků rozdělení rodu jako POWER (1926) jsem dosáhl v předkládané studii. Překvapivě u všech osmi alternativních stromů je hypoteticky vidět možný parafyletický původ rodu *Breviceps* (viz kapitola 7. Příloha 1). U všech vypočítaných stromů tvoří monofyletickou skupinu druh *B. gibbosus*, *B. fuscus*, *B. verrucosus*. Kromě této monofyletické vnější větve je u všech stromů vidět monofyletická skupina *B. macrops* a *B. namaquensis*.

Konsenzuální kladogram MP (Obr.1) a konsenzuální kladogram 50% Majority rule (Obr. 2) podporují rovněž parafylii rodu *Breviceps*. Bazální vnější větev se rozděluje na dvě monofyletické větve. Jedna z nich je tvořena druhy *B. gibbosus*, *B. fuscus* a *B. verrucosus*, kde *fuscus* a *verrucosus* tvoří monofyletickou sesterskou skupinu. Hodnota bootstrapu je 58, 9%. Podle mého názoru, hypoteticky je toto rozdělení velice pravděpodobné vzhledem k areálu rozšíření těchto druhů. Původní druh, *B. gibbosus*, obývá jihozápadní část provincie Western Cape. Evolučně se tato skupina mohla vyvíjet dále směrem po pobřeží na východ, kde má areál rozšíření *B. fuscus* a východněji pak i *B. verrucosus*. Areál rozšíření těchto tří druhů na sebe vzájemně navazuje, a proto si myslím, že v souladu s výsledky této studie druhy *B. gibbosus*, *B. fuscus* a *B. verrucosus* tvoří fylogeneticky velmi blízce příbuznou a monofyletickou skupinu v rámci rodu. Jejich sesterskou monofyletickou větev tvoří druhy *B. montanus* a *B. adpersus*. Tyto druhy jsou svým areálem rozšíření sympatrické s předchozími druhy, a proto je dosti pravděpodobné, že pocházejí z jednoho společného předka (monofylie) jak naznačuje

Obr. 1. Vzhledem k tomu, že *B. montanus* a *B. adpersus* obývají velmi rozmanité biotopy (horské oblasti s vyšší nadmořskou výškou, pohoří, lesy aj.), které se ve větší míře liší od biotopů předchozí skupiny, mohlo dojít v rámci evoluce k oddělení skupiny *montanus* / *adpersus* od skupiny *gibbosus* / *fuscus* / *verrucosus* právě vlivem těchto ekologických faktorů.

Vnitřní větev konsezuálního kladogramu (viz Obr.1) zahrnuje pouštní formy žab rodu *Breviceps*, a to *B. namaquensis*, *B. macrops* a *B. rosei*, kde sesterskou monofyletickou skupinu tvoří první dva jmenované druhy. Bootstrapová metoda (50% bootstrap majority rule consensus tree) toto rozložení ale nepodporuje (viz Obr. 2). Dokazuje pouze významně monofyletický původ pouštních forem *B. namaquensis* a *B. macrops*, což je podpořeno vysokou hodnotou bootstrapu 99,6%. V případě, že by *B. rosei* byl základem této větve, mohlo dojít v průběhu evoluce k šíření této formy pobřežním pásmem z provincie Western Cape směrem na sever k Namibii, kde se mohla evolučně vlivem odlišných ekologických podmínek separovat monofyletická sesterská skupina *macrops* / *namaquensis*. Areály rozšíření všech tří druhů na sebe navazují. Jak dokladuje Majority rule kladogram (Obr. 2.), u druhů *B. rosei*, *montanus* a *adpersus* došlo pravděpodobně k výskytu homoplazických znaků v největším rozsahu, a proto je bootstrap nižší jak 50% a ramena větví poměrně dlouhá. Tyto tři druhy vyžadují tedy detailnější fylogenetické zpracování.

4.3. Morfometrická studie průměru oka

Morfometrii oka u rodu *Breviceps* se jako první věnoval POWER (1926). Prověřil celkem 10 druhů (z toho dnes 2 synonyma) ve 157 exemplářích. Počty exemplářů jednotlivých druhů se výrazně lišily a byly velice nereprezentativní (např., *B. namaquensis* 2; *B. rosei* 1; *B. montanus* 3; *B. macrops* 5; *B. verrucosus* 3; *B. gibbosus* 14; *B.*

fuscus 24). Autor vypočítal podíl průměru oka v délce těla. Výsledek byl násobek délky oka v délce těla. Skupina s největším průměrem oka byla tvořena druhy *B. macrops* a *B. namaquensis*, skupina se střední délkou oka byla složena z *B. montanus*, *B. mossambicus* a nejmenší oko bylo zjištěno u druhů *B. gibbosus*, *B. fuscus*, *B. rosei*, *B. verrucosus*. Obdobně na základě tohoto znaku klasifikuje rod i PARKER (1934), kdy druhy s nejmenším okem tvoří *B. verrucosus*, *B. gibbosus*, *B. fuscus*, *B. rosei*, *B. sylvestris*, druhy se střední hodnotou pak *B. montanus*, *B. adspersus*, *mossambicus*, *poweri* a druhy s největším okem byly *B. macrops*, *B. namaquensis*.

V prezentované studii se průměrné délky těla srovnávaných skupin lišily a nebylo možno nalézt společný interval pro všechny skupiny. Proto byla rozdílná délka průměru oka posuzována v indexových hodnotách průměr oka / délka těla. Vzhledem k nenormálnímu rozložení dat byl rozdíl v indexových hodnotách průměru oka. Skupiny *Breviceps adspersus adspersus*, *B. fuscus*, *B. gibbosus*, *B. montanus*, *B. rosei* a *B. verrucosus* vykazují srovnatelnou velikost průměru oka. Tyto skupiny mají nejmenší průměr oka ze všech srovnávaných skupin. Průměr oka u *Breviceps adspersus pentheri* je ve srovnání s těmito skupinami vyjma skupiny *B. montanus* větší. Největší průměr oka vykazují skupiny *B. macrops* a *B. namaquensis*, a to statisticky významně od všech ostatních skupin (hladina významnosti $p=0,025$). Prakticky se tyto výsledky neliší od výsledků publikovaných v předchozí literatuře (POWER 1926; PARKER 1934). Variabilita ve velikosti oka u tří skupin otylek je podle mého názoru evolučního charakteru a byla ovlivněna velkou měrou ekologickými faktory. Jistou roli zde může hrát i parafyletický původ rodu (viz Obr. 1). Pouštní druhy *B. macrops* a *B. namaquensis* obývají čistě aridní oblasti, vyznačují se soumráchnou až noční aktivitou, po většinu roku jsou ukryty v podzemních chodbách a v období reprodukce vylézají na povrch. Velké oči pravděpodobně obsahují velké množství tyčinek a na větší ploše lépe absorbuje odraz

světelných částic (např. měsíční svit) od písčitého substrátu. Ostatní druhy se vyznačují spíše soumráchnou i denní aktivitou v ekologicky velmi podobných podmínkách.

4.4. Morfologické adaptace pouštních forem rodu *Breviceps*

V této kapitole se budu věnovat pouze pouštním druhům *Breviceps macrops* a *Breviceps namaquensis*, neboť na základě zjištěných dat (viz kapitola 3.3. Morfologické adaptace) vykazují unikátní morfologické adaptace na život v aridním prostředí a tím se zřetelně liší od ostatních druhů otylek.

V dříve publikované literatuře je možno nalézt velmi podrobný popis vnější morfologie jednotlivých recentních druhů rodu *Breviceps* (PARKER 1934; PASSMORE & CARRUTHERS 1995; CHANNING 2001; CHANNING & HOWELL 2006). Jako diagnostický znak použil charakter pokožky již POWER (1926), když zaznamenal mezidruhové rozdíly i shody (synapomorfie) v charakteru povrchu pokožky na ventrální i dorzální straně těla. Tyto znaky (znak 4 a 5; viz kapitola 3.1.2.2. Použité morfologické znaky) jsem použil i v této práci pro fylogenetickou analýzu. PASSMORE & CARRUTHERS (1995) a CHANNING (2001) popisují pokožku na ventrální straně těla u druhů *B. macrops* a *B. namaquensis* jako jemnou až průhlednou, dále zmiňují zvláštní lopatovité utváření končetin, které jsou opatřeny lemy mezi prsty u *B. macrops* a zdvojenými tuberkuly u *B. namaquensis*. Pouze informativní nebo diagnostický charakter má zmínka o velikosti očí v několika dostupných publikacích (POWER 1926; PARKER 1934; PASSMORE & CARRUTHERS 1995; CHANNING 2001). CARRUTHERS & PASSMORE (1978) ve své stručné zprávě popisují přímo některé adaptace na pouštní prostředí v oblasti Porth Nolloth u druhu *B. macrops*. Jednou z nich je utváření nohou, které nemají vyvinuté patní hrboly, ale disponují kožovitými lemy mezi prsty končetin pro snadnější pohyb v písku. Jako další adaptaci tohoto druhu popsali nepigmentovanou a extrémně tenkou pokožku, která je průhledná a

pravděpodobně slouží jako mechanismus přenosu tepla mezi oběhovým systémem zvířete a zemským povrchem. Zbývající pigmentovaná část pokožky hypoteticky slouží k odrazu přebytečné tepelné energie.

Myslím si, že charakter pokožky těchto dvou druhů jistě souvisí s termoregulací v nehostinných podmínkách, které tyto žáby obývají. Jemná pokožka jim umožňuje lepší kontakt mezi tělem a substrátem, i snadnější příjem nebo výdej tepelné energie.

S výměnou tepelné energie u otylky velkooké a otylky namibijské souvisí pravděpodobně zvláštní utváření prsní a břišní svaloviny. BEDDARD (1908) popisuje u druhu *B. verrucosus* (resp. *B. gibbosus*; viz kapitola 1.3. Historie studia morfologie čeledi *Brevicipitidae*) párový prsní sval *musculus pectoralis* jako mohutný, skládající se ze tří částí (*portio sternalis posterior*, *portio sternalis anterior*; *portio abdominalis*) a netvoří mezeru mezi jednotlivými částmi, které kryjou *sternum*. Nikdo jiný se popisem myologie rodu *Breviceps* v minulosti již nezabýval. Na základě mého pozorování mohu potvrdit, že sternální oblast nebyla krytá svalovinou alespoň z části u všech studovaných druhů kromě *B. gibbosus*, ale jednotlivé druhy vykazovaly signifikantní synapomorfie v oblasti spojení obou polovin *m. pectoralis portio abdominalis* (viz znak 22 v kapitole 3.1.2.2. Použité morfologické znaky). Nejvíce gracilní *m. pectoralis*, který minimálně překrýval sternální oblast jsem našel u *B. macrops* a *B. namaquensis*. Podle mého názoru, toto utváření pektorální svaloviny může souviset s výměnou tepelné energie mezi zemským povrchem a tělem živočicha, neboť tělní dutina není dostatečně chráněna silnou vrstvou svaloviny jako u ostatních druhů a může mít spojitost s charakterem pokožky popsaném výše. U otylky velkooké a otylky namibijské jsem zjistil i extrémně rozsáhlý abdominální šev, který tvoří blanku mezi *musculus rectus abdominis* a *m. pectoralis portio abdominalis* (viz znak 19 v kapitole 3.1.2.2. Použité morfologické znaky), který termoregulační hypotézu může jen potvrdit.

Mezi další adaptace pouštních forem otylek jsem zařadil velikost očí (POWER 1926; PARKER 1934). Pouštní druhy *B. macrops* a *B. namaquensis* obývají čistě aridní oblasti, vyznačují se soumráchnou až noční aktivitou, po většinu roku jsou ukryty v podzemních úkrytech a v období reprodukce vylézají na povrch. Velké oči pravděpodobně obsahují velké množství tyčinek a na větší ploše lépe absorbuje odraz světelných částic (např. měsíční svit) od písčitého substrátu (viz předchozí kapitola). Statistické vyhodnocení těchto údajů je prezentováno v Grafu č. 1. (viz kapitola 3.2. Statistické vyhodnocení morfometrických znaků).

Za další adaptaci na pouštní prostředí lze považovat charakteristické utváření končetin. Morfologický popis končetin prezentovaný v této studii se nijak výrazně neliší od dosud publikovaných prací (POWER 1926; PARKER 1934; CARRUTHER & PASSMORE 1978; PASSMORE & CARRUTHERS 1995; CHANNING 2001). Lopatovité utváření končetin s kožními lemy bez tuberkulů je charakteristické pro *B. macrops* a slouží ke snadnějšímu pohybu v sypkém písku pobřežních dun (CARRUTHERS & PASSMORE 1978). Naopak zdvojené subartikulární tuberkuly na končetinách druhu *B. namaquensis* souvisí pravděpodobně s jiným charakterem substrátu, neboť tato otylka obývá spíše vnitrozemní oblasti (i šterkovitého typu), a proto není striktně vázána na oblast písčitých dun.

Mezi poslední adaptace jsem zařadil utváření svaloviny hlavy a redukci sluchového aparátu u obou pouštních druhů. V dostupné literatuře se nikdo touto problematikou nezabýval. Popisný a determinační charakter mají pouze zmínky o přítomnosti bubínku (*tympanum*) u druhu *B. verrucosus* (autapomorfni znak) a nezřetelném bubínku u ostatních druhů (PASSMORE & CARRUTHERS 1995; CHANNING 2001). U pouštních druhů došlo k úplné a vývojově progresivní redukci sluchového aparátu (viz kapitola 3.3.5. Sluchový aparát a svalovina hlavy) pravděpodobně vlivem faktorů prostředí. Vzhledem k napojení většiny svalů na *crista parotica* a *squamosum*,

kteře jsou také v přímém kontaktu se *suprascapulou* prostřednictvím *m. cucullaris* a *m. levator scapulae superior*, dochází zřejmě k příjmu akustických signálů formou přenosu vibrací písčitém substrátem přes přední končetiny, *suprascapulu* a spodní čelist do mozku obdobným způsobem jako u ocasatých obojživelníků (DUELLMAN & TRUEB 1986).

5. Shrnutí

1. Ve většině topologií sestavených na základě morfologických znaků je evidentní parafyletický původ rodu *Breviceps*.
2. Pouštní formy, *Breviceps macrops* a *Breviceps namaquensis*, tvoří blízce příbuznou monofyletickou skupinu.
3. Druhy *Breviceps gibbosus*, *B. fuscus* a *B. verrucosus* na základě analýzy morfologických dat vykazují vzájemnou monofylii a jsou to blízce příbuzné sesterské taxony.
4. Morfometrie průměru oka statisticky signifikantně prokazuje, že největší průměr oka mají pouštní formy *macrops* / *namaquensis*, což zřejmě souvisí s jejich morfologickými adaptacemi.
5. U zkoumaných zástupců pouštních forem *macrops* / *namaquensis* byly popsány následující morfologické adaptace (z toho 3 nové – b, c, f): (a) charakter abdominální pokožky (b) charakter utváření a spojení prsní svaloviny (*m. pectoralis*) (c) přítomnost extrémně širokého a blanitého švu na *m. rectus abdominis* (d) nadprůměrná velikost očí

(e) charakter utváření předních a zadních končetin (f) absolutní redukce sluchového aparátu

6. Použitá literatura

BARUŠ V., OLIVA O. ET AL. 1992. Fauna ČSFR. Obojživelníci, *Amphibia*. Academia, Praha, 338 pp.

BEDDARD F. E. 1908. On the musculature and other points in the anatomy of the Engystomatid Frog, *Breviceps verrucosus*. *Proc.Zool.Soc.Lond.* **1908**: 11-41.

BEDDARD F. E. 1911. Contributions to the anatomy of the Anura. *Proc.Zool.Soc.Lond.* **1911**: 393-415

BIGALKE R. 1926. Zur myologie der Erdkröte (*Bufo vulgaris*, Laurenti). *Inaugural-dissertation*. Friedrich – Wilhems – Universität, Berlin 286-353.

BLOMMERS-SCHLOSSER R. M. A. 1993. Systematic relationships of the Mantellinae Laurent 1946 (Anura Ranoidea). *Ethology, ecology and evolution* (2), July 1993: 199-218.

BOSSUYT F., BROWN R.M., HILLIS D.M., CANNATELLA D.C. & MILINKOVITCH M.C. 2006. Phylogeny and biogeography of a cosmopolitan frog radiation: Late Cretaceous diversification resulted in continent-scale endemism in the family *Ranidae*. *Syst. Biol.* **55** (4): 579-594.

BRŮNA J. 2005. Pouštní otylky – žáby rodu *Breviceps* [Desert Rain Frogs - Frogs from the Genus *Breviceps*]. *Živa* **4**: 182-183p.

CARRUTHERS V. C. & PASSMORE N. I. 1978. A note on *Breviceps macrops*. *Jour.Herp.Ass.Afr.* **18**: 13-15.

COWLING R.M., PIERCE S.M. & MOLL E.J. 1986. Conservation and utilization of South Coast Renosterveld, an endangered South African vegetation type. *Biological Conservation* **37**: 363-77.

DE VILLIERS C.G.S. 1929. Some features of the early development of *Breviceps*. *Annals of the Transvaal Museum.* **13**: 142-151.

DE VILLIERS C.G.S. 1933. *Breviceps* and *Probreviceps*: a comparison of the cranial osteology of two closely related anuran genera. *Anat. Anz.* **75** (12-14):257-276.

DREWES R.C. 1984. A phylogenetic analysis of the *Hyperoliidae* (Anura): Treefrogs of Africa, Madagascar and the Seychelles Islands. California Academy of Sciences, San Francisco. 70pp.

- DUBOIS A. 2005. Amphibia mundi 1.1. An ergotaxonomy. of recent amphibians. *Alytes* **23**: 1–24.
- DUELLMAN W. E. & TRUEB L. 1985. Biology of Amphibians. McGrawHill New York, i-xvii + 670p.
- FROST, D. R., T. GRANT, J. FAIVOVICH, R. H. BAIN, A. HAAS, C. F. B. HADDAD, R. O. DE SÁ, A. CHANNING, M. WILKINSON, S. C. DONNELLAN, C. J. RAXWORTHY, J. A. CAMPBELL, B. L. BLOTTO, P. MOLER, R. C. DREWES, R. A. NUSSBAUM, J. D. LYNCH, D. M. GREEN, AND W. C. WHEELER. 2006. The Amphibian Tree of Life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*: 370.
- FROST D. R. 2007. Amphibian Species of the World: an Online Reference Version 5.0 (1st February, 2007). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- CHANNING A. 1989. Comments on a review of the amphibians of Natal. *Lammergeyer* **40**: 1-3.
- CHANNING A. 1995. The relationship between *Breviceps* (Anura: Microhylidae) and *Hemisus* (Hemisotidae) remains equivocal. *Journal of the Herpetological Association of Africa*. **44** (2):55-57.
- CHANNING A. 2001. Amphibians of Central and Southern Africa. Cornell University Press, Ithaca. 470pp.
- CHANNING A. & HOWELL K. M. 2006. Amphibians of East Africa. Edition Chimaira. 418pp.
- LAMBIRIS A. J. L. 1988. A review of the Amphibians of Natal. *Lammergeyer - Journal of the Natal Parks Board* **39**:1-210.
- LAMBIRIS A. J. L. 1989. The Frogs of Zimbabwe. Museo Regionale di Scienze Naturali. *Monografia X*. Torino. 246pp.
- LARGEN M. J. & DREWES R. C. 1989. A new genus and species of brevipitine frog (Amphibia Anura Microhylidae) from high altitude in the mountains of Ethiopia. *Tropical zoology* **2** (1) 1989: 13 – 30.
- LAURENT R. 1942. Note sur l'osteologie des genres *Breviceps* et *Phrynomerus* (Batraciens). *Rev. Zool. Bot. Africa*. **35** : 417-418.
- LOADER S.P., GOWER D.J., CLARKE B.T., HOWELL K.M., DOGGART N., RÖDEL M.-O., DE SÁ R.O., COHEN B.L. & WILKINSON M. 2004. Phylogenetic relationships of African Microhylid frogs inferred from DNA sequences of mitochondrial 12S and 16S ribosomal rRNA genes. *Organisms Diversity and Evolution* **4**: 227-235.
- LOADER, S.P., CHANNING, A., MENEGON, M. & DAVENPORT, T. 2006. A new species of *Probreviceps* from the Eastern Arc Mountains, Tanzania. *Zootaxa* **1237**: 45-60.

- MADDISON D.R., SWOFFORD D.L. & MADDISON W.P. 1997. NEXUS: An Extensible File Format for Systematic Information. *Systematic Biology* **46**: 590-621.
- MEIJDEN A., VENCES M. & MEYER A. 2004. Novel phylogenetic relationships of the enigmatic brevicipitine and scaphiophrynine toads as revealed by sequences from the nuclear *Rag-1 gene*. *Proc. R. Soc. Lond. B (Suppl.)* **271**: 378-381p.
- MORAVEC J. 2001. České názvy živočichů IV. Obojživelníci (*Amphibia*) [Czech vernacular names of the Animals IV. Amphibians (*Amphibia*)]. - Národní museum, Praha, 148 pp.
- NUSSBAUM R.A. & WU S.H. (IN PRESS). Morphological assessments and phylogenetic relationships of the Seychellean frogs of the family *Sooglosidae* (Amphibia: Anura). *Zoological studies* **46** (3).
- PAGE R. D. 1996. TreeView: an application to display phylogenetic trees on personal computers. *Computer applications in the biosciences* **12**: 357-358.
- PARKER H. W. 1934. A monograph of the frogs of the family *Microhylidae*. British Museum of Natural History. 208pp.
- PASSMORE N. I. & CARRUTHERS V. C. 1979. South African Frogs. Witwatersrand University Press, Johannesburg. 268pp.
- PASSMORE N. I. & CARRUTHERS V. C. 1995. South African Frogs: A Complete Guide. Southern Book Publisher, Halfway House. 322pp.
- POWER, J.H. 1926. A monographic revision of the genus *Breviceps*, with distribution records and description of new species. *Ann. S. Afr. Mus.* **20**: 451-471.
- RUTHERFORD M.C. & R.H. WESTFALL. 1986. Biomes of southern Africa – an objective categorization. *Memoirs of the Botanical Survey of South Africa* **54**: 1-98.
- SCOTT E. 2005. A phylogeny of ranid frogs (Anura: Ranoidea: Ranidae), based on a simultaneous analysis of morphological and molecular data *Cladistics* **21** (6), 507–574.
- SWOFFORD D.L. 2002. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods), version 4.0b10. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- VAN DIJK D.E. 2001. Osteology of the ranoid burrowing african anurans *Breviceps* and *Hemisus*. *African Zool.* **36** (2): 137-141.
- VISSER J., CEI J. M. & GUTIERREZ L. S. 1982. The histology of dermal glands of mating *Breviceps* with comments on their possible functional value in microhylids (Amphibia: Anura). *S.Afr.J.Zool.* 1982, **17**: 24-27.
- WU SH. 1994. Phylogenetic relationships, higher classification, and historical biogeography of the microhyoid frog (*Lissamphibia: Anura: Brevicipitidae and Microhylidae*). *PhD. Dissertation*, University of Michigan, Ann. Arbor, MI.

7. Přílohy

Příloha 1. Kladogramy

Příloha 2. Tvar rostra

Příloha 3. Porovnání velikosti oka

Příloha 4. Charakter povrchu pokožky

Příloha 5. Svalovina hlavy

Příloha 6. Patní hrboly zadní nohy

Příloha 7. Tvar *musculus submentalis*

Příloha 8. Morfologické adaptace - končetiny

Příloha 9. Lokality pouštních forem

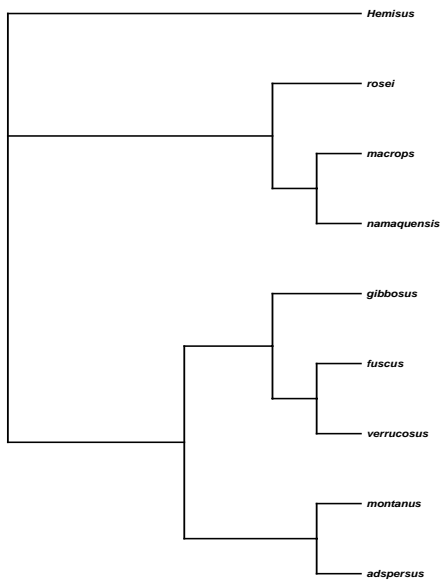
Příloha 10. Studovaný materiál (morfologie)

Příloha 11. Studovaný materiál (morfometrická studie)

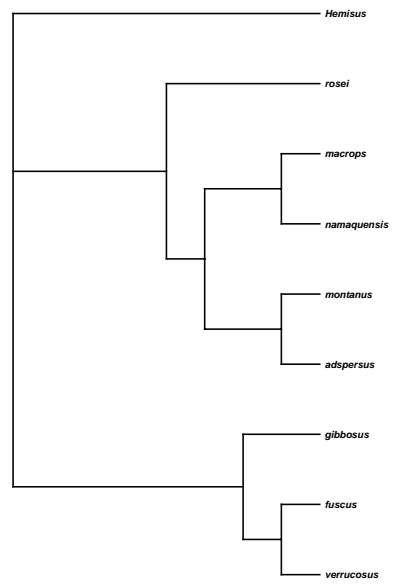
Příloha 12. Matice morfologických znaků

Příloha 1. Kladogramy

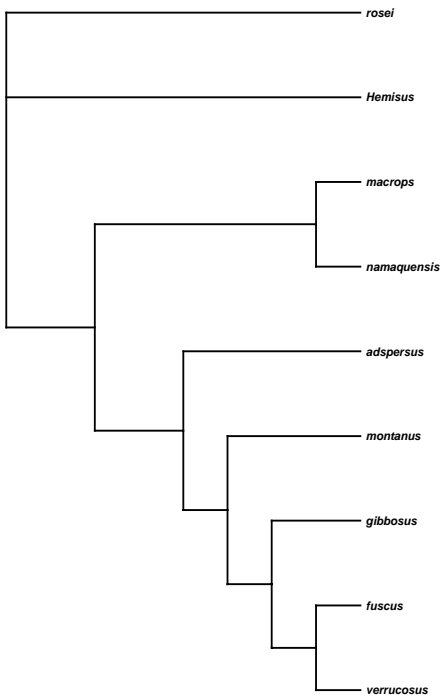
A – H = najparsimoniálnější fylogenetické stromy (CI= 0, 6034;RI= 0, 5965)



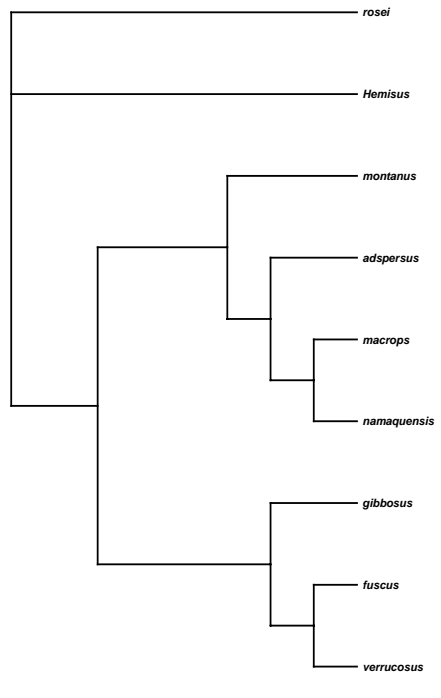
A



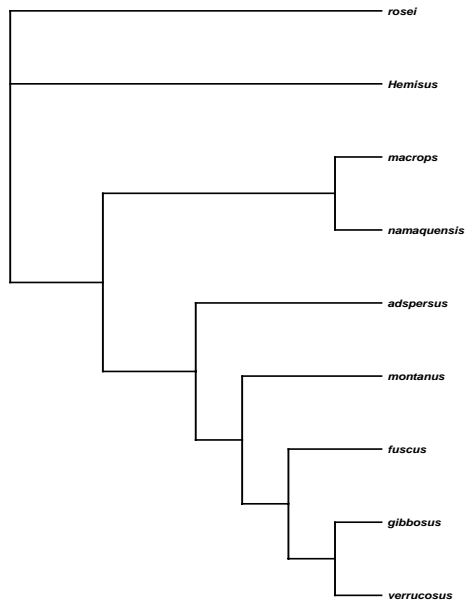
B



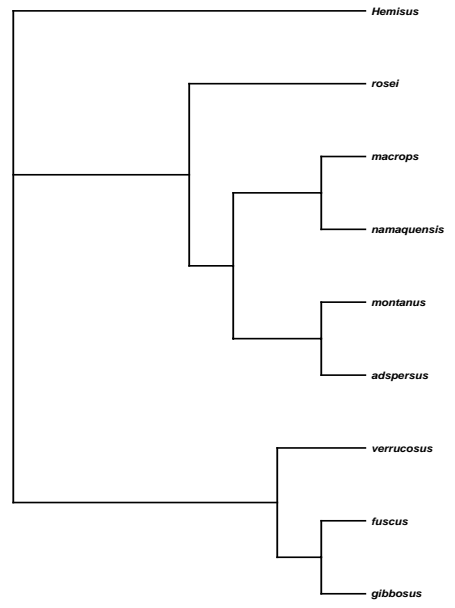
C



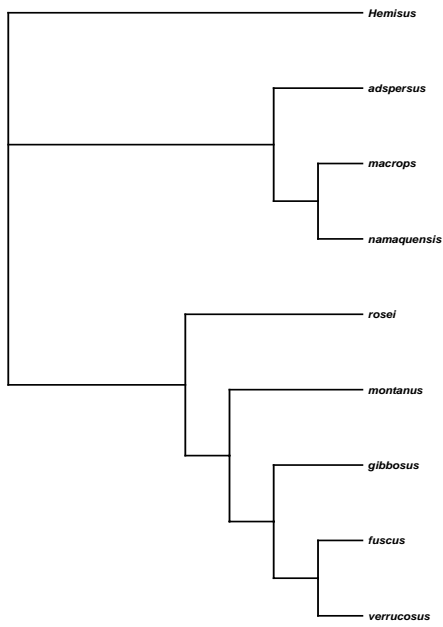
D



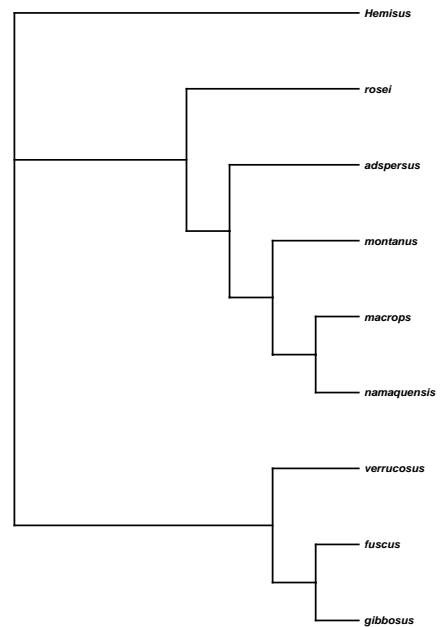
E



F



G



H

Příloha 2. Tvar rostra

A – laterální pohled – *Breviceps macrops* (SAM ZR 09503)

B – laterální pohled – *Breviceps gibbosus* (AC 560)

C – laterální pohled – *Breviceps montanus* (SAM ZR 43276)

D – laterální pohled – *Hemisus marmoratus* (AC 2012)

Měřítko 10 mm



A



B



C



D



Příloha 3. Porovnání velikosti oka

A – laterální pohled – *Breviceps macrops* (AC 580)

B – laterální pohled – *Breviceps montanus* (SAM ZR 43272)

Měřítko 10 mm



A



B



Příloha 4. Charakter povrchu pokožky

A – dorzální pohled - *B. fuscus* (CDNEC 10645 3324 Cd)

B – dorzální pohled - *B. namaquensis* (AC 2494)

C – ventrální pohled - *B. fuscus* (CDNEC 10645 3324 Cd)

D – ventrální pohled - *B. namaquensis* (AC 2494)

Měřítko 10 mm



A



B



C



D



Příloha 5. Svalovina hlavy

A – *B. namaquensis* (AC 2494)

O – oko

mrh - *musculus rhomboideus*

cp – *crista parotica*

MDM – *musculus depressor mandibulae*

MMMi – *musculus masseter minor*

MMMa – *musculus masseter major*

MTE – *musculus temporalis externus*

B – *B. gibbosus* (AC 2493)

O – oko

Op - *operculum*

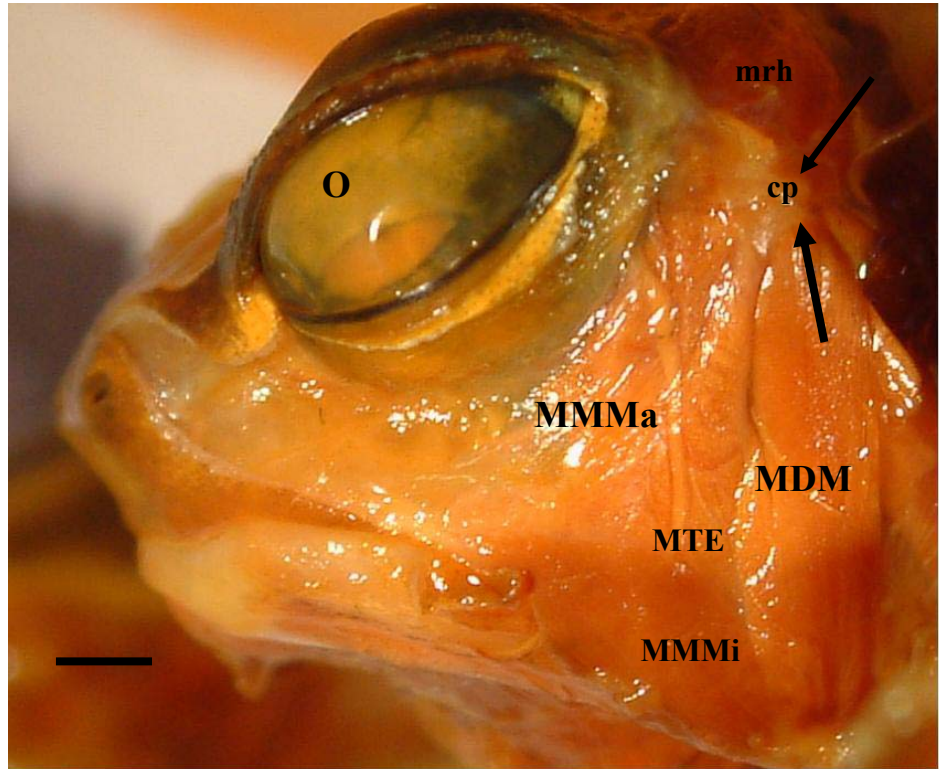
cp – *crista parotica*

MDB – *musculus depressor mandibulae*

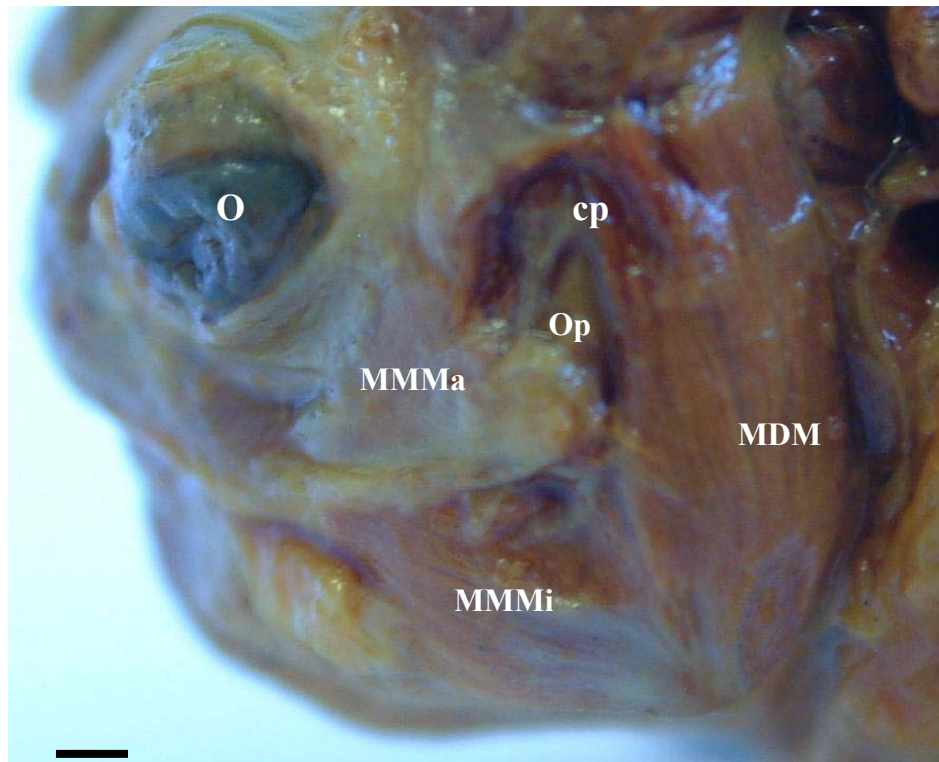
MMMi – *musculus masseter minor*

MMMa – *musculus masseter major*

Měřítko = 1 mm



A



B

Příloha 6. Patní hrboly zadní nohy

A – ventrální pohled – *Breviceps gibbosus* (AC 560)

B – ventrální pohled – *Breviceps verrucosus* (NM 07063)

C – ventrální pohled – *Breviceps macrops* (SAM ZR 09503)

D – ventrální pohled – *Breviceps montanus* (SAM ZR 43277)

Měřítko 10 mm



A



B



C



D



Příloha 7. Tvar *musculus submentalis*

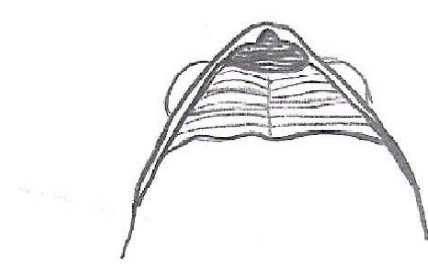
A – ventrální pohled - *Breviceps verrucosus* (NM 054 57)

B – ventrální pohled – *Hemisis marmoratus* (AC 2012)

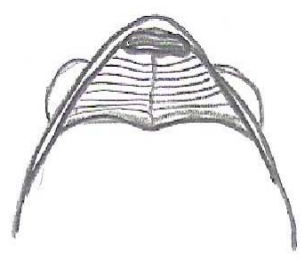
C – ventrální pohled – *Breviceps macrops* (SAM ZR 09503)

Měřítko 10 mm

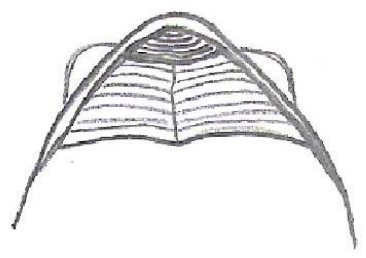
(platí pouze pro schematické nákresy hlavy - vlevo, neplatí pro schematické nákresy svalů – vpravo)



A



B



C

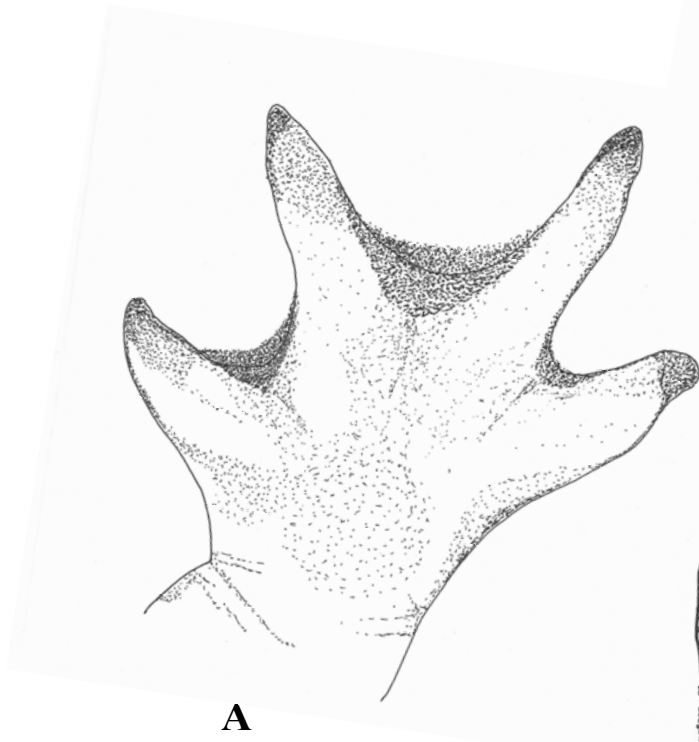


Příloha 8. Morfologické adaptace - končetiny

A – ventrální pohled – levá ruka – *B. macrops* (SAM ZR 09503)

B – ventrální pohled – levá noha – *B. macrops* (SAM ZR 09503)

Měřítko 10 mm



A



B

Příloha 9. Lokality pouštních forem

A – Lokalita *B. macrops*, Porth Nolloth, JAR

B – Lokalita *B. namaquensis*, Namaqualand, JAR



A



B

Příloha 10. Studovaný materiál (morfologie)

Natal Museum

Druh		Země	Provincie	Lokalita	Sběratel	Evidenční číslo
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus adpersus</i>	RSA	Kwazulu-Natal	Durban	Ripley, S.	NM 01913
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus adpersus</i>	RSA	Kwazulu-Natal	Durban	Ripley, S.	NM 01912
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus adpersus</i>	RSA	Kwazulu-Natal	Durban	Ripley, S.	NM 01911
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus adpersus</i>	RSA	Kwazulu-Natal	Durban	Ripley, S.	NM 01910
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus adpersus</i>	RSA	Kwazulu-Natal	Charter's Creek	Tinley, K.	NM 01947
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus adpersus</i>	RSA	Kwazulu-Natal	Durban	Wager, V.A.	NM 05488
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus adpersus</i>	RSA	Kwazulu-Natal	Durban	Ripley, S.	NM 01917
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus adpersus</i>	RSA	Kwazulu-Natal	Durban	Wager, V.A.	NM 05486
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	RSA	Western Cape	Knysna Forest	Londt and Miller	NM 06929
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	RSA	Western Cape	Knysna		NM 00196
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	RSA	Western Cape	Grootrivier on National Road	Lawrence, R.F. & J.Y. Lawrence	NM 01440
<i>Breviceps</i>	<i>gibbosus</i>	RSA	Western Cape	Newlands	Rose, W.	NM 01901
<i>Breviceps</i>	<i>gibbosus</i>	RSA	Western Cape	Stellenbosch		NM 01902
<i>Breviceps</i>	<i>rosei rosei</i>	RSA	Western Cape		Rose, W.	NM 01906
<i>Breviceps</i>	<i>rosei rosei</i>	RSA	Western Cape		Rose, W.	NM 01905
<i>Breviceps</i>	<i>rosei rosei</i>	RSA	Western Cape	Cape Town	Wager, V.A.	NM 05466
<i>Breviceps</i>	<i>rosei rosei</i>	RSA	Western Cape	Kommetjie Beach	Poynton, J.C.	NM 01907
<i>Breviceps</i>	<i>rosei vansoni</i>	RSA	Western Cape	Bredasdorp District	Visser, J.D.	NM 01908
<i>Breviceps</i>	<i>rosei vansoni</i>	RSA	Western Cape	Bredasdorp District	Visser, J.D.	NM 01909
<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus tympanifer</i>	RSA	Eastern Cape	Hogsback	Wager, V.A.	NM 05461
<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus tympanifer</i>	RSA	Kwazulu-Natal	Vernon Crookes Nature Reserve	van Rensberg, J.	NM 06835
<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus verrucosus</i>	RSA	Kwazulu-Natal	Hillcrest	Wager, V.A.	NM 05458
<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus verrucosus</i>	RSA	Kwazulu-Natal	Pietermaritzburg, Sweetwaters	Naidoo, J.	NM 01899
<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus verrucosus</i>	RSA	Kwazulu-Natal	Nkandhla Forest	van Bruggen, A.C. & W.H. van Bruggen	NM 05356
<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus verrucosus</i>	RSA	Kwazulu-Natal	Hillcrest	Wager, V.A.	NM 05457
<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus verrucosus</i>	RSA	Kwazulu-Natal	Hillcrest	Wager, V.A.	NM 05459
<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus verrucosus</i>	RSA	Kwazulu-Natal	Hillcrest	Wager, V.A.	NM 05460
<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus verrucosus</i>	RSA	Mpumalanga	Mariepskop Forest Reserve, NE area	van Bruggen, A.C. & W.H. van Bruggen	NM 06076
<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus verrucosus</i>	RSA	Kwazulu-Natal	Qudeni	Wager, V.A.	NM 07071
<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus verrucosus</i>	RSA	Kwazulu-Natal	Karkloof Nature Reserve	Walker, P.	NM 07063
<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus verrucosus</i>	RSA	Kwazulu-Natal	Karkloof Nature Reserve	Walker, P.	NM 07064

University of the Western Cape

Druh		Země	Provincie	Lokalita	Sběratel	Evidenční číslo
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus pentheri</i>	RSA		Jagersbos Langkloof	Burger, M.	CDNEC 11111 3324Cc
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus pentheri</i>	RSA		Joubertina	Burger, M.	CDNEC 11199 3323
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus pentheri</i>	RSA		Joubertina	Burger, M.	CDNEC 11201 3323
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus pentheri</i>	RSA		Joubertina	Burger, M.	CDNEC 11200 3323
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus pentheri</i>	RSA		Alexandria	Burger, M.	CDNEC 11036 3326Cb
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	RSA		Kareedouw Pass	Burger, M.	CDNEC 10645 3324 Cd
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	RSA			Chaninnig, A.	AC 558
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	RSA			Chaninnig, A.	AC 556
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	RSA		Kareedouw Pass	Burger, M.	CDNEC 10929 3324 Cd
<i>Breviceps</i>	<i>gibbosus</i>	RSA	Western Cape	Piekenierskloof Pass	Burger, M.	AC 2493
<i>Breviceps</i>	<i>gibbosus</i>	RSA	Western Cape	Stellenbosh	Channing, A.	AC 560
<i>Breviceps</i>	<i>gibbosus</i>	RSA	Western Cape	Stellenbosh	Channing, A.	AC 563
<i>Breviceps</i>	<i>montanus</i>	RSA		Gamka Mt.	Burger, M.	CDNEC 10928 3321Db
<i>Breviceps</i>	<i>montanus</i>	RSA		Gamka Mt.	Burger, M.	CDNEC 10929 3321Db
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	RSA		Porth Nolloth	Channing, A.	Nemá
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	RSA		Porth Nolloth	Channing, A.	Nemá
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	RSA	Northern Cape	Porth Nolloth	Channing, A.	AC 580
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	RSA	Northern Cape	Porth Nolloth	Channing, A.	AC 581
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	RSA	Northern Cape	Porth Nolloth	Channing, A.	AC 582
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	RSA	Northern Cape	Porth Nolloth	Channing, A.	AC 559
<i>Breviceps</i>	<i>namaquensis</i>	RSA	Northern Cape		Burger, M.	AC 2494
<i>Breviceps</i>	<i>rosei vasoni</i>	RSA	Western Cape		Channing, A.	AC 561
<i>Breviceps</i>	<i>rosei</i>	RSA			Channing, A.	BFP/A96
<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus</i>	RSA		Mkambati	Burger, M.	CDNEC 12046 3129 Bd
<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus</i>	RSA		Fort Fordyce	Burger, M.	CDNEC 12429
<i>Hemisus</i>	<i>marmoratus</i>	Tanzánie		Mikumi	Channing, A.	AC 1983
<i>Hemisus</i>	<i>marmoratus</i>	Tanzánie		Usangu, Msuya	Channing, A.	AC 2012
<i>Hemisus</i>	<i>marmoratus</i>	?			Channing, A.	AC 2095
<i>Hemisus</i>	<i>marmoratus</i>	?			Channing, A.	AC 1861

South African Museum

Druh		Země	Provincie	Lokalita	Sběratel	Evidenční číslo
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	RSA	Eastern Cape	Keurboomsrivier_Forest_Reserve	Boycott RC , Stiller M.	SAM ZR 50026
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	RSA	Eastern Cape	Keurboomsrivier_Forest_Reserve	Boycott RC , Stiller M.	SAM ZR 50027
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	RSA	Eastern Cape	Keurboomsrivier_Forest_Reserve	Boycott RC , Stiller M.	SAM ZR 50028
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	RSA	Eastern Cape	Knysna	Lawrence, RF.	SAM ZR 18014
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	RSA	Eastern Cape	Knysna	Lawrence, RF.	SAM ZR 18014
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	RSA	Eastern Cape	Swellendam	Barry	SAM ZR 02151
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	RSA	Eastern Cape	George	Willman, M.	SAM ZR 03204
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	RSA	Northern Cape	Porth Nolloth	Kolbe, FC.	SAM ZR 09425
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	RSA	Northern Cape	Porth Nolloth	Kolbe, FC.	SAM ZR 09426
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	RSA	Northern Cape	Porth Nolloth	Kolbe, FC.	SAM ZR 09503
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	RSA	Northern Cape	Porth Nolloth	Kolbe, FC.	SAM ZR 09505
<i>Breviceps</i>	<i>montanus</i>	RSA	Western Cape	Table moutain	Gow, CE.	SAM ZR 43272
<i>Breviceps</i>	<i>montanus</i>	RSA	Western Cape	Devil'1 Peak	Gow, CE.	SAM ZR 43273
<i>Breviceps</i>	<i>montanus</i>	RSA	Western Cape	Table moutain	Gow, CE.	SAM ZR 43275
<i>Breviceps</i>	<i>montanus</i>	RSA	Western Cape	Table moutain	Gow, CE.	SAM ZR 43276
<i>Breviceps</i>	<i>montanus</i>	RSA	Western Cape	Table moutain	Gow, CE.	SAM ZR 43277
<i>Breviceps</i>	<i>montanus</i>	RSA	Western Cape	Table moutain	Gow, CE.	SAM ZR 43278
<i>Breviceps</i>	<i>namaquensis</i>	RSA	Norther Cape	Porth Nolloth	Biden, CL.	SAM ZR 12 210
<i>Breviceps</i>	<i>namaquensis</i>	RSA	Norther Cape	Porth Nolloth	Scully, WC.	SAM ZR 02144
<i>Breviceps</i>	<i>namaquensis</i>	RSA	Norther Cape	Churchhaven, Langebaan Peninsula	Pauw, A.	SAM ZR 50876
<i>Breviceps</i>	<i>namaquensis</i>	RSA	Norther Cape	Churchhaven, Langebaan Peninsula	Pauw, A.	SAM ZR 50877
<i>Breviceps</i>	<i>rosei</i>	RSA	Western Cape	Hermanus	Boycott RC , Greig JC.	SAM ZR 50029
<i>Breviceps</i>	<i>rosei</i>	RSA	Western Cape	Hermanus	Boycott RC , Greig JC.	SAM ZR 50030
<i>Breviceps</i>	<i>rosei</i>	RSA	Western Cape	Melkbosstrand	De Villiers AL., Boycott RC	SAM ZR 50033
<i>Breviceps</i>	<i>rosei</i>	RSA	Western Cape	Melkbosstrand	De Villiers AL., Boycott RC	SAM ZR 50034
<i>Breviceps</i>	<i>rosei</i>	RSA	Western Cape	Melkbosstrand	De Villiers AL., Boycott RC	SAM ZR 50035
<i>Breviceps</i>	<i>rosei</i>	RSA	Western Cape	Melkbosstrand	De Villiers AL., Boycott RC	SAM ZR 50036
<i>Breviceps</i>	<i>rosei</i>	RSA	Western Cape	Melkbosstrand	De Villiers AL., Boycott RC	SAM ZR 50037

Příloha 11. Studovaný materiál (morfometrická studie)

Rod	Druh	Evidenční číslo	Rod	Druh	Evidenční číslo
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus pentheri</i>	CDNEC 11111 3324Cc	<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	SAM ZR 09505
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus pentheri</i>	CDNEC 11199 3323	<i>Breviceps</i>	<i>montanus</i>	CDNEC 10928 3321Db
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus pentheri</i>	CDNEC 11201 3323	<i>Breviceps</i>	<i>montanus</i>	CDNEC 10929 3321Db
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus pentheri</i>	CDNEC 11200 3323	<i>Breviceps</i>	<i>montanus</i>	SAM ZR 43272
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus pentheri</i>	CDNEC 11036 3326Cb	<i>Breviceps</i>	<i>montanus</i>	SAM ZR 43273
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus adpersus</i>	NM 01913	<i>Breviceps</i>	<i>montanus</i>	SAM ZR 43275
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus adpersus</i>	NM 01912	<i>Breviceps</i>	<i>montanus</i>	SAM ZR 43276
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus adpersus</i>	NM 01911	<i>Breviceps</i>	<i>montanus</i>	SAM ZR 43277
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus adpersus</i>	NM 01910	<i>Breviceps</i>	<i>montanus</i>	SAM ZR 43278
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus adpersus</i>	NM 01947	<i>Breviceps</i>	<i>namaquensis</i>	AC 2494
<i>Breviceps</i>	<i>adpersus adpersus</i>	NM 05488	<i>Breviceps</i>	<i>namaquensis</i>	SAM ZR 12 210
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	NM 06929	<i>Breviceps</i>	<i>namaquensis</i>	SAM ZR 02144
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	NM 00196	<i>Breviceps</i>	<i>namaquensis</i>	SAM ZR 50876
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	NM 01440	<i>Breviceps</i>	<i>namaquensis</i>	SAM ZR 50877
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	CDNEC 10645 3324 Cd	<i>Breviceps</i>	<i>rosei vansonii</i>	AC 561
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	AC 558	<i>Breviceps</i>	<i>rosei</i>	BFP/A96
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	AC 556	<i>Breviceps</i>	<i>rosei</i>	SAM ZR 50034
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	CDNEC 10929 3324 Cd	<i>Breviceps</i>	<i>rosei</i>	SAM ZR 50035
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	SAM ZR 50026	<i>Breviceps</i>	<i>rosei</i>	SAM ZR 50036
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	SAM ZR 50027	<i>Breviceps</i>	<i>rosei</i>	SAM ZR 50037
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	SAM ZR 50028	<i>Breviceps</i>	<i>rosei rosei</i>	NM 01906
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	SAM ZR 18014	<i>Breviceps</i>	<i>rosei rosei</i>	NM 01905
<i>Breviceps</i>	<i>fuscus</i>	SAM ZR 18014	<i>Breviceps</i>	<i>rosei rosei</i>	NM 05466
<i>Breviceps</i>	<i>gibbosus</i>	NM 01901	<i>Breviceps</i>	<i>rosei rosei</i>	NM 01907
<i>Breviceps</i>	<i>gibbosus</i>	NM 01902	<i>Breviceps</i>	<i>rosei vansonii</i>	NM 01908
<i>Breviceps</i>	<i>gibbosus</i>	AC 2493	<i>Breviceps</i>	<i>rosei vansonii</i>	NM 01909
<i>Breviceps</i>	<i>gibbosus</i>	AC 560	<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus tympanifer</i>	NM 05461
<i>Breviceps</i>	<i>gibbosus</i>	AC 563	<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus tympanifer</i>	NM 06835
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	nemá	<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus verrucosus</i>	NM 05458
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	nemá	<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus verrucosus</i>	NM 01899
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	AC 580	<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus</i>	CDNEC 12046 3129 Bd
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	AC 581	<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus</i>	CDNEC 12429
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	AC 582	<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus verrucosus</i>	UWC 8479
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	AC 559	<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus verrucosus</i>	UWC 8379
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	SAM ZR 09425	<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus verrucosus</i>	UWC 8579
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	SAM ZR 09426	<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus verrucosus</i>	JPL1504
<i>Breviceps</i>	<i>macrops</i>	SAM ZR 09503	<i>Breviceps</i>	<i>verrucosus verrucosus</i>	CDNEC 10363

Příloha 12. Matice morfologických znaků

V prvním řádku (šedá výplň) je uvedeno pořadí jednotlivých morfologických znaků. Všechny morfologické znaky, včetně jejich stavů jsou podrobně definovány v kapitole 3.1.2.2. Použité morfologické znaky.

druh / znak	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
<i>B. macrops</i>	1	0	0	0	0	1	2	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>B. fuscus</i>	0	2	1	2	1	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	2	1	0	1	0	0
<i>B. rosei</i>	2	2	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>B. gibbosus</i>	0	2	1	2	1	0	1	2	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>B. namaquensis</i>	1	0	0	0	0	1	2	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>B. verrucosus</i>	2	2	1	2	1	0	1	2	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	2	0	1	0	1	1
<i>B. montanus</i>	2	1	1	2	1	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>B. adspersus</i>	2	1	1	1	0	0	2	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	2	1	0	1	1	1
<i>Hemisus sp.</i>	3	2	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	2	2	2	2	0	1	1	0	1	1