KOSMOS
PROBLEMY NAUK BIOLOGICZNYCH

Tom 60 2011
Numer 3–4 (292–293)
Strony 373–387

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika

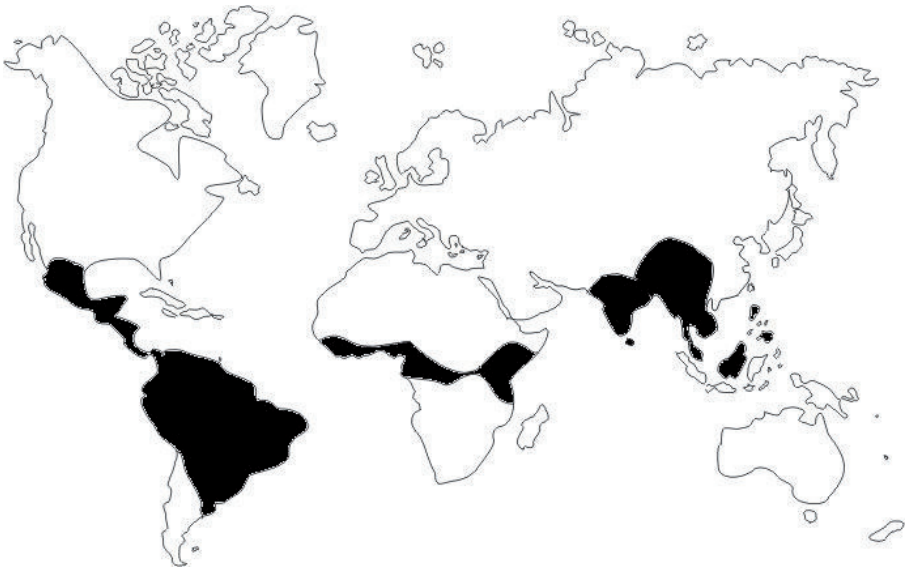
KAROLINA BUDZIK, KRYSTYNA ŻUWAŁA

Zakład Anatomii Porównawczej
Instytut Zoologii
Uniwersytet Jagielloński
Gronostajowa 9, 30-387 Kraków
E-mail: karolina.kawa@uj.edu.pl
krystyna.zuwala@uj.edu.pl

BIOLOGIA PŁAZÓW BEZNOGICH (GYMNOPHIONA) W ŚWIETLE NAJNOWSZYCH BADAŃ

WSTĘP

Do gromady płazów (Amphibia) należą przedstawiciele trzech rzędów: Anura, Urodela i Gymnophiona. Ostatnie z nich są ciągle mało poznane. Płazy beznogie zamieszkują wilgotne, tropikalne rejony Starego i Nowego Świata (Ryc. 1). Dotychczas opisanych zostało 188 gatunków. Zgodnie z ostatnią publikacją WILKINSON'A i współpracowników (2011) gatunki te zaliczono do 9 rodzin: Caecilidae, Dermophiidae, Herpelidae, Ichthyophiidae, Indotyphlidae, Rhinatrematidae, Scolecomorphidae, Siphonopidae i Typhlonectidae. Jednakże wszystkie cytowane w tym artykule prace (sprzed roku 2011) opierają się na „starym" podziale taksonomicznym Gymnophiona (wg NUSSBAUM 1979). Większość dorosłych osobników wyglądem przypomina nieco dżdżownicę i nierzadko prowadzi skryty, podziemny tryb życia. Ich ciało jest wydłużone i pozbawione kończyn, a skóra podzielona na pierścienie. Długość ciała większości gatunków zawiera się między 140 a 1000 mm. Największe osobniki osiągające do 1510 mm długości odnotowano dotychczas u *Caecilia thompsoni* (Ryc. 2), a najmniejsze u *Grandisonia brevis* mierzące około 112 mm (AMPHIBIAWEB 2011). Ubarwienie ciała płazów beznogich jest różnorod-



Ryc. 1. Rozmieszczenie geograficzne Gymnophiona.

Ryc. 2. *Caecilia thompsoni* (fot. Esteban Alzate).

ne. Część gatunków jest koloru ziemistego, szarego, upodabniającego je do otoczenia, natomiast u pozostałych gama barw waha się od żółtej, poprzez pomarańczową i różową do sinoniebieskiej oraz fioletowej.

Jedne z pierwszych doniesień na temat Gymnophiona pochodzą z prac niemieckiego zoologa i anatoma Leydiga z drugiej połowy XIX w. (LEYDIG 1860). Obszerniejsze opracowania zaczęły pojawiać się dopiero od lat 80. XX w. (np. DUELLMAN i TRUEB 1986). Od początku XXI w. liczba danych na temat tej grupy sukcesywnie wzrasta, szczególnie w takich dziedzinach jak genetyka czy biologia molekularna. Pomimo dynamicznie prowadzonych badań nadal mało wiadomo o ekologii płazów beznogich, a prowadzone obserwacje zwykle dotyczą pojedynczych gatunków. Niniejsze opracowanie ma na celu przedstawienie wybranych zagadnień z taksonomii i biologii płazów beznogich w świetle najnowszych badań. W polskiej literaturze biologicznej jedynie SURA (2005) i MAZGAJSKA (2009) podają obszerniejsze informacje na temat Gymnophiona.

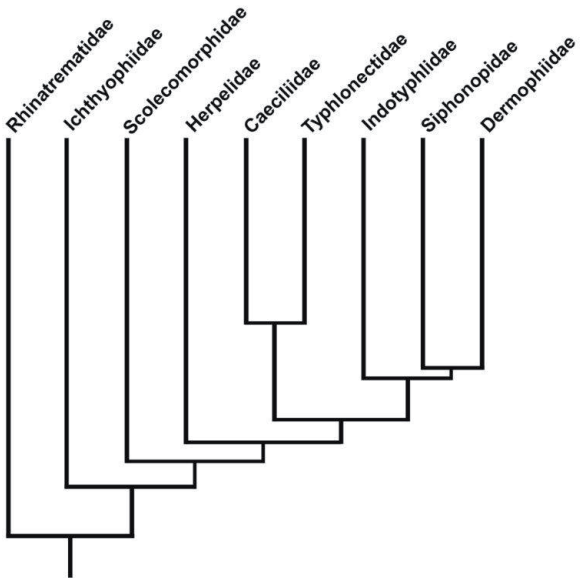
TAKSONOMIA I POCHODZENIE

Do końca lat 60. XX w. w rzędzie Gymnophiona wyróżniano tylko jedną rodzinę Caeciliidae. W latach 1968-1979 pierwotną rodzinę podzielono na 6 (NUSSBAUM 1977, 1979; TAYLOR 1968, 1969): Caeciliidae, Ichthyophiidae, Rhinatrematidae, Scolecomorphidae, Typhlonectidae i Uraeotyphlidae. Aktualnie WILKINSON ze współpracownikami (2011) zaproponował podział Gymnophiona na 9 rodzin (patrz *Wstęp*). Najliczniejsze z nich to rodzina Ichthyophidae (3 rodzaje, 50 gatunków) oraz Caecilidae (2 rodzaje, 42 gatunki).

Od dawna starano się ustalić filogenetyczne relacje pomiędzy płazami beznogimi. NUSSBAUM (1979) w oparciu o morfologiczne cechy tych zwierząt przedstawił ich pierwszą, numeryczną analizę filogenetyczną. Jego badania, jak i analizy DUELLMAN'A i TRUEB (1986) oraz HILLIS'A (1991) doprowadziły do wydzielenia kladu, który NUSSBAUM (1991) nazwał 'wyższymi' płazami beznogimi. Zaliczono tutaj rodzinę Caeciliidae, Typhlonectidae i Scolecomorphidae. Dalsze badania morfologiczne (WILKINSON i NUSSBAUM 1996, WILKINSON 1997), jak również molekularne, z wykorzystaniem genomu mitochondrialnego (SAN MAURO i współaut. 2004), wskazały na monofiletyczność 'wyższych' Gymnophiona. HASS ze współpracownikami (1993) określił taksonomiczną bliskość rodzin Caeciliidae i Typhlonectidae. Badania morfologiczne (NUSSBAUM 1977; WILKINSON 1992a, 1996) i molekularne (SAN MAURO i współaut. 2004) sugerują ponadto, że rodzina Rhinatrematidae stanowi grupę siostrzaną do wszystkich pozostałych beznogich. Ustalenia te potwierdzają najnowsze wyniki badań nad pokrewieństwem rodzin Gymnophiona (WILKONSON i współaut. 2011) (Ryc. 3).

WAKE i CASE (1975) sugerują, że Gymnophiona wywodzą się od czworonożnego, ogoniastego przodka, który na drodze licznych przemian adaptacyjnych zasiedlił prawdopodobnie wolną niszę ekologiczną, przechodząc do podziemnego trybu życia. Badania mitochondrialnego RNA wskazały, że Gymnophiona i Urodela są grupami siostrzanymi (HEDGES i współaut. 1993).

Poznany dotychczas zapis kopalny płazów beznogich jest dosyć skąpy. Do niedawna ograniczał się do nielicznych pojedynczych kręgów pochodzących między innymi z Brazylii (ESTES i WAKE 1972, RAGE 1991) i Boliwii (RAGE 1986, 1991). Duże znaczenie miało odkrycie *Eocaecilia micropodia* z Dolnej Jury (około 240 milionów lat temu) w Formacji Kayenta w północnej Arizonie. Jest to prawdopodobnie najstarszy i najbardziej pierwotny kopalny Gymnophiona. Poza typową dla



Ryc. 3. Taksonomiczne relacje pomiędzy rodzinami Gymnophiona (wg WILKINSON i współaut. 2011, zmieniony).

płazów beznogich budową żuchwy i obecnością jamy czułkowej, posiadał on cechy zarówno przedstawicieli współczesnego rzędu Urodela, jak i wymarłego rzędu Microsauria. Na uwagę zasługują dobrze rozwinięte oczy świadczące o raczej naziemnym trybie życia oraz obecność krótkich kończyn, których brak u współczesnych beznogich (JENKINS i WALSH 1993). Nieco młodszym, ważnym znaleziskiem jest *Rubricacaecilia* odnaleziona w Maroku i datowana na Dolną Kredę. Stanowi ona podstawę nowego rodzaju, który zdaje się być bardziej wyspecjalizowany niż *Eocaecilia* (EVANS i SIGOGNEAU-RUSSELL 2001). Jednak, za pierwszy zapis kopalny grupy koronnej Gymnophiona uważane są skamieniałe kręgi pochodzące z Formacji Wadi Milk w Sudanie, datowane na niespełna 100 mln lat temu (WERNER 1994, EVANS i współaut. 1996). *Rubricacaecilia* natomiast traktowana jest jako grupa macierzysta, stanowiąca takson siostrzany do grupy koronnej.

Na podstawie lokalizacji kopalnych płazów beznogich oraz rozmieszczenia współcześnie żyjących gatunków, trudno jest ustalić pierwotne pochodzenie tej grupy. Płazy, w tym także Gymnophiona, uważane są za grupę kręgowców niezdolną do dyspersji na duże odległości w obrębie oceanów (NUSSBAUM 1984), przez co ich rozmieszczenie geograficzne zdaje się odzwierciedlać dryf kontynentów. Historię rozprzestrzenienia się Gymnophiona próbują wytłumaczyć przynajmniej 3 hipotezy. Odkrycie *Eocaecilia* w Ameryce Północnej sugeruje, że pod koniec Triasu były one rozprzestrzenione na Laurazji. Taką hipotezę zaproponowali FELLER i HEDGES (1998), zakładając dyspersję płazów beznogich z Ameryki Północnej do Ameryki Południowej i Afryki przed całkowitym rozpadem Pangei. Biorąc jednak pod uwagę obecne rozmieszczenie beznogich na Gondwanie, zastanawiająca jest ich obecność w Azji (HEDGES i współaut. 1993). Ichthyophiidae jest jedyną rodziną Gymnophiona zamieszkującą Azję południowo-wschodnią wraz z Indiami i Sri Lanką. DUELLMAN i TRUEB (1986) wysnuli hipotezę nazwaną „Out of India", tłumaczącą, że płazy te rozprzestrzeniły się z płyty indyjskiej po jej zderzeniu z Azją. Alternatywna hipoteza zakłada, że Ichthyophiidae (i być może Uraeotyphlidae) przemieściły się do Indii z Azji południowo-wschodniej, przez co nazwano ją hipotezą „Out of Laurasia" (HEDGES i współaut.1993). Trwające nadal poszukiwania i analizy szczątków kopalnych Gymnophiona z pewnością będą inspiracją do tworzenia kolejnych hipotez dotyczących pochodzenia płazów beznogich.

ŚRODOWISKO ŻYCIA

Płazy beznogie są zwierzętami wilgotnych rejonów tropikalnych. Dorosłe osobniki rodziny Typhlonectidae oraz larwy wielu gatunków z innych rodzin zamieszkują siedliska wodne lub ziemnowodne. Natomiast większość form dorosłych z pozostałych rodzin jest dobrze przystosowana do podziemnego trybu życia (HIMSTEDT 1996), co być może powoduje, że uważane są zwykle za rzadko występujące. Niektórzy autorzy sugerują jednak, że część z tych gatunków występuje obficie w ekosystemach tropikalnych (np. LOVERIDGE 1936, HEBRARD i współaut. 1992).

Dotychczasowe badania wskazują na duże zróżnicowanie ich mikrosiedlisk. W rodzinie Typhlonectidae tylko rodzaje *Typhlonectes* i *Potomotyphlus* są formami ziemnowodnymi. Przykładowo *Typhlonectes compressicaudus* żyje w małych norach przy brzegach błotnistych rzek (TOEWS i MACINTYRE 1977). Żyjące pod ziemią gatunki mogą tworzyć systemy stałych tuneli (RENOUS i GASC 1989) i tak

jest na przykład u *Boulengerula taitana* zamieszkującego bogate gleby organiczne, do głębokości ponad 0,5 m (HEBRARD i współaut. 1992). *Siphonops paulensis* preferuje gleby suche (FREIBERG 1972) i jest często spotykany w mrowiskach lub w kopcach termitów (JARED i współaut. 1999). Część gatunków, jak *Rhinatrema bivittatum*, żyje w powierzchniowej warstwie runa leśnego (RENOUS i GASC 1989). Stosunkowo dobrze poznane dorosłe osobniki z rodzaju *Ichthyophis* obserwowano w glebie, ale także w pryzmach obornika, wśród gnijącej roślinności siedlisk antropogenicznych (BRECKENRIDGE i współaut. 1987, HIMSTEDT 1996), pod kłodami w ściółce lasów tropikalnych (INGER 1966), jak również w wodzie (PILLAI i RAVICHANDRAN 1999). Natomiast larwy z tego rodzaju odnotowano zarówno w siedliskach lądowych (HIMSTEDT 1996), jak i w mule stawów (HIMSTEDT 1991) czy małych kałużach w pobliżu potoków (SESHACHAR i MUTHUSWAMY IYER 1932).

Gatunki o podziemnym trybie życia prawdopodobnie wykazują migrację zależną od wilgotności środowiska. Już w pierwszej połowie XX w. LOVERIDGE (1936) podaje, że afrykański *Schistometopum gregorii* w czasie ulewnych deszczy zmierza w stronę powierzchni ziemi, a po ich ustąpieniu wycofuje się w głębsze partie gleby. Współcześnie KUPFER i współpracownicy (2005) stwierdzili, że płazy beznogie odbywają pionowe i poziome migracje. Odnotowali gromadzenie się zwierząt wokół wilgotnych siedlisk w porze suchej oraz ich znacznie wyższą frekwencję przy powierzchni w porze deszczowej.

Płazy beznogie, w zależności od rodzaju podłoża, poruszają się w różny sposób. Przy przemieszczaniu się po powierzchni ziemi najbardziej charakterystycznym dla nich jest ruch wijący (RENOUS i GASC 1986). Ruch robakowaty jest wykorzystywany w przemieszczeniu się w systemie podziemnych tuneli, bądź przy zakopywaniu się w ubitej ziemi (NUSSBAUM i NAYLOR 1982). Natomiast poruszanie się w wąskich przestrzeniach umożliwia pierwotny ruch akordeonowy, uważany za wtórnie utracony przez gatunki wodne (SUMMERS i OREILLY 1997).

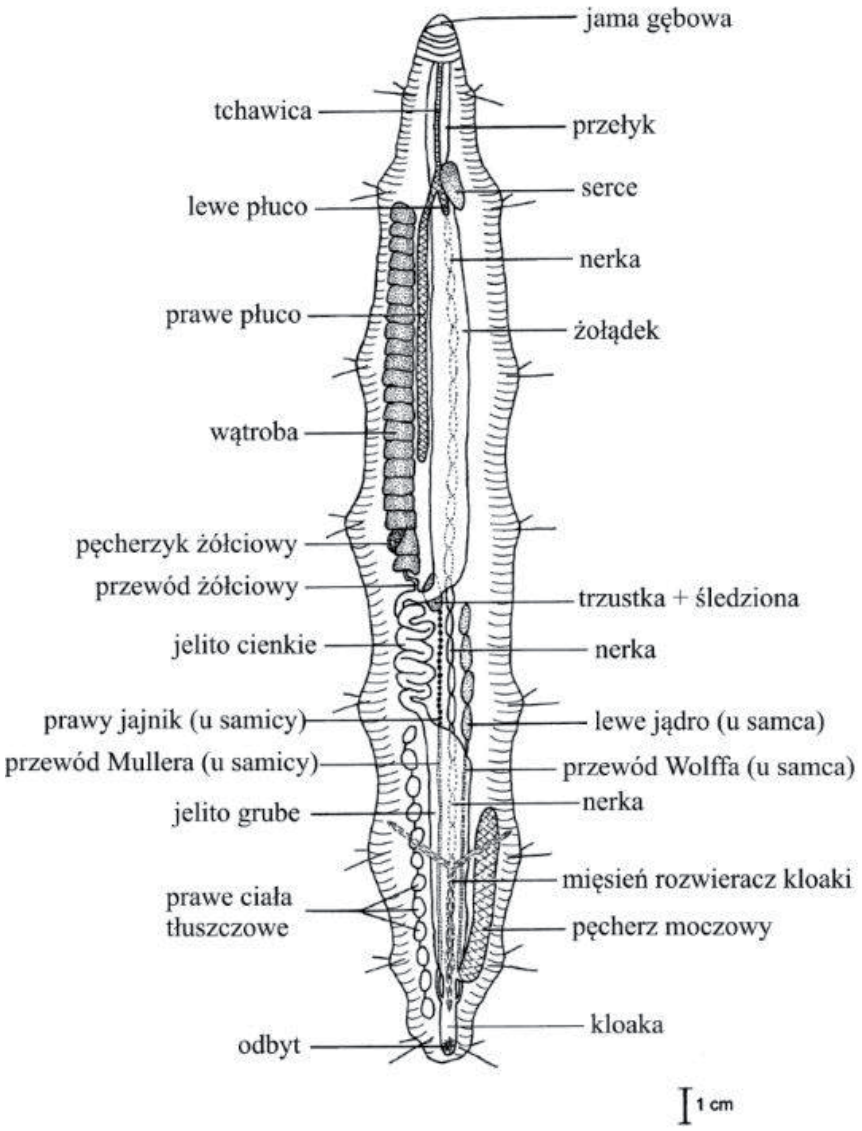
CHARAKTERYSTYCZNE CECHY ANATOMICZNE

Ciało płazów beznogich jest wydłużone i pozbawione kończyn. Na słabo wyodrębnionej głowie widoczne są małe, zwykle trudno dostrzegalne oczy oraz para czułków. Otwór gębowy jest końcowy lub dolny. Tylna część ciała jest zwykle tempo zakończona, z daleka trudno odróżnialna od części głowowej zwierzęcia. Skóra podzielona jest na pierścienie zewnętrzne (annuli), które odzwierciedlają wewnętrzną segmentację ciała (Ryc. 4). Pierścienie pokrywające się z mioseptami oraz kręgami noszą nazwę pierścieni pierwotnych i występują u wszystkich gatunków, natomiast pierścienie wtórne, leżące pomiędzy mioseptami, występują tylko u niektórych (WAKE 1975).

Skóra przeobrażonych beznogich, podobnie jak u innych płazów, zbudowana jest z naskórka i skóry właściwej. W skórze właściwej wyróżniono warstwę gąbczastą i zbitą. W zewnętrznej części warstwy gąbczastej znajdują się gruczoły śluzowe i surowicze, chromatofory (LAWSON 1963) oraz charakterystyczne dla beznogich skórne łuski (ZYLBERBERG i WAKE 1990). Gruczoły śluzowe wydzielają na powierzchnię ciała hydrofilową mucynę, która pomaga w utrzymywaniu wilgotności skóry, sprzyja oddychaniu skórnemu i ułatwia ruch wzdłuż ścian tuneli. Gruczoły surowicze (GABE 1971) u Gymnophiona, wydzielające prawdopodobnie substancje ochronne, są większe i liczniejsze od gruczołów śluzowych (LAWSON 1963).

Obecność skórnych łusek u beznogich jest nawiązaniem do przodków. Zapis kopalny wskazuje, że niektóre Labyrinthodontia i wiele Lepospondyli miały ciała pokryte łuskami (COLBERT 1955). Ich obecność odnotowano w rodzinie Ichthyophiidae i u niektórych Caeciliidae (ZYLBERBERG i WAKE 1990) oraz u gatunków z Rhinatrematidae (GOWER i współaut. 2010). Ich występowanie jest związane z obecnością pierścieni wtórnych. Łuskom przypisuje się związek z utrzymywaniem sztywności ciała, ochroną narządów oraz ze spowolnieniem utraty wody. Ponadto mogą wywierać mechaniczny nacisk na gruczoły, powodując wyciskanie ich zawartości podczas ruchu (FOX 1983). Tak jest na przykład u osobników z rodzaju *Dermophis* i *Microcaecilia,* u których łącznotkankowa kieszonka łuski jest związana z gruczołem surowiczym (ZYLBERBERG i WAKE 1990).

W stadium larwalnym badanych gatunków skóra jest znacznie cieńsza niż u form dorosłych, a w naskórku występują komór-



Ryc. 4. Budowa wewnętrzna *Siphonops annulatus* (wg JUNQUEIRA i współaut. 1999, zmieniony).

ki Leydiga[1]. Podobne komórki stwierdzono u larw pozostałych rzędów płazów. Ich wydzielina zawiera prawdopodobnie śluz i jest związana z procesem linienia, osmoregulacją i magazynowaniem płynów (BRECKENRIDGE i współaut. 1987).

W budowie szkieletu beznogich widoczne są wyraźne adaptacje do podziemnego trybu życia. Czaszka jest spłaszczona grzebietobrzusznie i mocno skostniała (WAKE i HANKEN 1982), a liczne zrosty i redukcje kości czynią ją bardzo zwartą (TAYLOR 1969). Między rodzinami odnotowano różnice w budowie okolicy skroniowej (NUSSBAUM 1983). Ponadto YOUNG (1981) opisał u niektórych znaczne rozrośnięcie się kości nosowej i dolnej szczęki. Podobna budowa czaszki występowała już u prawdopodobnego jurajskiego przodka Gymnophiona *Eocaecilia micropodia* (JENKINS i WALSH 1993). Beznogie charakteryzuje specyficzny mechanizm zamykania szczęk, związany z dwiema grupami zamykających je mięśni o zintegrowanych funkcjach (m. levatores mandibulae oraz m. interhyoideus posteriori) (NUSSBAUM 1983). Na szczękach występuje kilka pokoleń zębów (polifiodontyzm), których liczebność wzrasta

[1]nazwa komórki Leydiga odnosi się zwykle do komórek wydzielających testosteron w jądrach ssaków, jednak w tym przypadku dotyczy komórek gruczołowych charakterystycznych dla skóry larw płazów

z wiekiem (WAKE 1992). U form dorosłych zęby są zagięte i ułożone w rzędach, dzięki czemu służą zarówno do chwytania zdobyczy, jak i jej przytrzymywania, gdy szczęki są rozwarte w trakcie połykania (WAKE 1976). Język jest mało ruchliwy (FREIBERG 1972) i nierozciągliwy (BEMIS i współaut. 1983), przez co nie odgrywa żadnej roli podczas polowania. Zęby zarodków gatunków żyworodnych są przeważnie rozlokowane w wielu rzędach na zewnętrznej powierzchni żuchwy, co umożliwia zdrapywanie pokarmu (WILKINSON 1991).

Wysoką sprawność wykonywanych ruchów umożliwia giętki kręgosłup, zbudowany z dużej liczby kręgów (70–283) oraz dobrze rozwinięta muskulatura tułowia (NUSSBAUM i NAYLOR 1982). Poza atlasem, pozostałe kręgi, to zwykle wyłącznie kręgi tułowiowe. W rodzinach Ichthyophiidae, Rhinatrematidae i Uraeotyphlidae stwierdzono także występowanie kręgów ogonowych (LAHANAS i SAVAGE 1992).

Budową układu krwionośnego płazy beznogie przypominają nieco płazy ogoniaste (LAWSON 1970), zaś charakterystyczną cechą ich układu chłonnego jest obecność licznych serc limfatycznych (GARLICK i współaut. 1979).

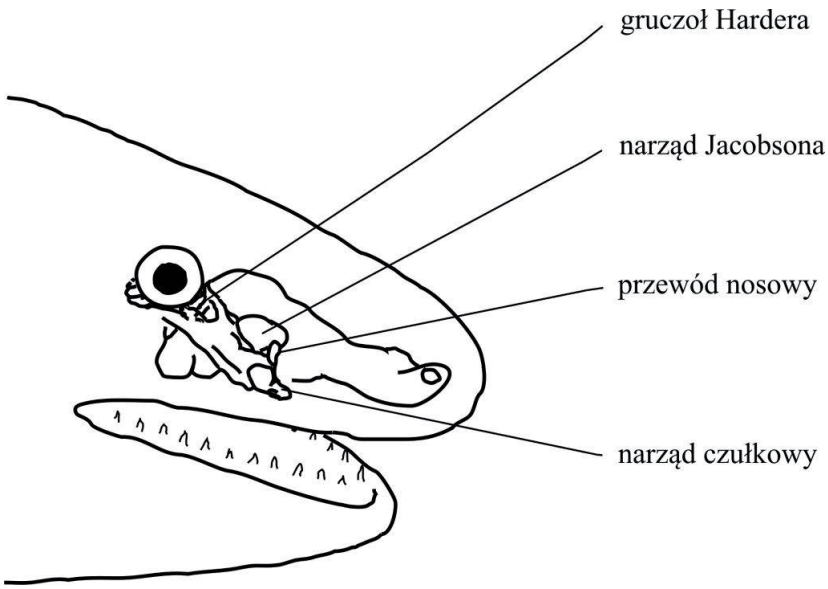
Narządem oddechowym większości dorosłych beznogich są płuca, a larw — skrzela zewnętrzne. Istotną rolę w procesach oddychania pełni także silnie unaczyniona skóra. Dotychczas ustalono, że u *Typhlonectes compressicaudus* (SAWAYA 1947) i *Typhlonectes natans* (SMITS i FLANAGIN 1994) przez skórę usuwany jest dwutlenek węgla. Beznogie, podobnie jak inne płazy, wykazują ruchy dna jamy gębowej pozwalające na tłoczenie powietrza do płuc (CARRIER i WAKE 1995). Z parzystych płuc funkcjonalne jest tylko jedno (BENNETT i WAKE 1974). Proporcje długości płuc w stosunku do długości ciała są istotną cechą taksonomiczną. Na przykład u *Herpele squalostoma* długość prawego płuca stanowi do 30% długości całego ciała, podczas gdy lewe mierzy zaledwie 5% tej długości (WILKINSON 1992b). Jedynym znanym dotychczas gatunkiem bezpłucnego Gymnophiona jest *Atretochoana eiselti*. Oddycha on wyłącznie przez skórę, czemu sprzyja wysokie stężenie tlenu, panujące w zamieszkiwanych przez niego górskich strumieniach (WILKINSON i współaut. 1998). W przypadku niektórych gatunków, skórne oddychanie utrudnia obecność łusek (COX 1967), które zmniejszają powierzchnię skórnej wymiany gazowej. U *Hypogeophis rostratus* problem ten jest redukowany poprzez ułożenie łusek w rzędach (LAWSON 1966).

Bardzo mało wiadomo na temat usuwania zbędnych produktów przemiany materii. Za usuwanie związków azotu, według STIFFLER'A i MANOKHAM'A (1994), oprócz skóry, odpowiadają głównie nerki.

NARZĄDY ZMYSŁÓW

Podobnie jak w innych grupach kręgowców, u płazów beznogich obserwuje się stopień rozwoju poszczególnych narządów zmysłowych w zależności od biologii i zajmowanego siedliska. Podziemne życie form dorosłych sprzyjało prawdopodobnie rozwojowi węchu, kosztem redukcji wzroku i słuchu. Natomiast związane z wodą dorosłe osobniki niektórych gatunków oraz wodne larwy charakteryzuje obecność dobrze rozwiniętej linii nabocznej (ROTH i współaut.1992).

Dominującym zmysłem u beznogich zdaje się być węch. Płazy te odbierają bodźce chemiczne zarówno poprzez parzyste nozdrza, jak również przez wyspecjalizowane czułki połączone z narządem Jakobsona (Ryc. 5). Płaty węchowe są u nich znacznie większe niż u innych płazów (LESSA i WAKE 1992), a jama węchowa zajmuje prawie ¼ długości całej głowy (WAKE i HANKEN 1982). Jama węchowa i narząd Jakobsona są niemal całkowicie rozdzielone. Parzyste czułki, związane z narządem Jakobsona, występują we wszystkich rodzinach Gymnophiona (WAKE 1993a). Zlokalizowane są na głowie, w okolicy przedoczodołowej (Ryc. 6), a ich dokładne położenie pomiędzy okiem a nozdrzem jest ważną cechą taksonomiczną. Przykładowo u *T. compressicaudus* są usytuowane bezpośrednio za nozdrzem zewnętrznym, podczas gdy u *Rhinatrema colombianum* znajdują się tuż przed oczami (FREIBERG 1972). Dzięki związanym z nimi mięśniom mogą być wysuwane lub chowane w parzystych kanałach (POUGH i współaut. 1996). Na wierzchołku każdego czułka zlokalizowany jest otwór prowadzący do przewodu uchodzącego do narządu Jakobsona. Dodatkowo każdy czułek zaopa-



Ryc. 5. Schemat relacji pomiędzy narządami zmysłów (wg. MASON i współaut. 2005, zmieniony).

trzony jest w woreczek (BILLO i WAKE 1987). Przewód czułka pokrywa wydzielina z gruczołu homologicznego do gruczołu przyocznego u innych płazów (BADENHORST 1978). Czułki pełnią podwójną funkcję zmysłowo-chemorecepcyjną i dotykową (BADENHORST 1978, BILLO i WAKE 1987). Prawdopodobnie są pomocne przy wykrywaniu ofiar (POUGH i współaut. 1996). Zwierzęta mogą odbierać wrażenia chemiczne podczas przemieszczania się pod ziemią lub pływania, mimo, iż w obydwu przypadkach ich jama nosowa jest wtedy zamknięta (SCHMIDT i WAKE 1990). Niektórzy autorzy twierdzą, że narząd Jakobsona jest adaptacją do życia na lądzie (np. BERTMAR 1981), choć jest także dobrze rozwinięty u gatunków wodnych *Typhlonectes natans* (Ryc. 7) i *Chthonerpeton indistinctum.* Można to jednak wyjaśnić faktem, że u tych wodnych gatunków narządy zmysłu węchu prawdopodobnie pełnią istotną rolę w odbieraniu bodźców chemicznych rozpuszczonych w wodzie (SCHMIDT i WAKE 1990).

WARBECK i współaut. (1996) wykazali, że dorosłe *T. natans* znaczą zapachowo swoje wspólne kryjówki, ale także uwalniają związki chemiczne ważne w komunikacji między osobnikami (przekazywane dzięki prądowi wody). Odbiór tych feromonów pozwala osobnikom rozpoznawać swój gatunek oraz znaleźć miejsca grupowania się zwierząt, nawet w nieznanym środowisku.

Zmysł smaku płazów beznogich nie został dotychczas dobrze poznany. WAKE i SCHWENK (1986) opisują występowanie kubków smakowych zarówno u dorosłych osobników, jak i u larw. U badanych przez nich gatunków narządy smaku zlokalizowane są w wyściółce podniebienia oraz po wewnętrznej stronie szczęk w okolicach zębów, natomiast w przeciwieństwie do innych płazów (np. ŻUWAŁA 2005) nie odnotowano ich obecności na słabo wykształconym języku.

BILLO i WAKE (1987) sugerują, że płazy beznogie pochodzą od przodków z dobrze rozwiniętym narządem wzroku, które na drodze ewolucji utraciły (w różnym stopniu) zdolność widzenia. U większości form dorosłych prowadzących podziemny tryb życia oczy są uwstecznione w przeciwieństwie do gatunków wodnych, które mają bardziej złożoną budowę oka i prawdopodobnie widzą lepiej. Oczy są usytuowane po bokach głowy i pozbawione powiek, często osłania je skóra albo kość (WAKE i HANKEN 1982). W budowie siatkówki płazów beznogich nie stwierdzono czopków, a poza tym strukturalnie jest ona podobna do siatkówki większości kręgowców (WAKE 1985). DUENKER (1997), badając *I. kohtaoensis* wykazującego negatywną odpowiedź fototaktyczną stwierdził, że nawet słabo rozwinięte oczy mogą być w pewnym stopniu funkcjonalne.

Niektóre Gymnophiona i Urodela mogą korzystać z komunikacji dźwiękowej, jednak nie jest to u nich tak powszechne jak chociażby u Anura. Beznogie nie posiadają błony bębenkowej i prawdopodobnie słabo słyszą (WEVER 1975). Jakkolwiek wyjątkowo duże strzemiączko, całkowicie pokrywające równie duże okienko owalne, przypuszczalnie bierze udział w odbieraniu dźwięków. THUROW i GOULD (1977) odnotowali, że niektóre beznogie wydają ciche skamlenie, piski

lub pobrzękiwanie. Inne, niemal niesłyszalne dźwięki przypominające cmoknięcia, generowane są przypuszczalnie przez ruchy żuchwy. Wydawane dźwięki mogą być związane z orientacją przestrzenną.

U larw wszystkich płazów, w tym u beznogich w rodzinach Ichthyophiidae, Rhinatrematidae (FRITZSCH i współaut. 1985) oraz Uraeotyphlidae (WILKINSON 1992c) występują neuromasty. U dobrze poznanego rodzaju *Ichthyophis* tworzą one liczne linie zlokalizowane na odcinku głowowym oraz parzystą grzbietową biegnącą wzdłuż ciała. Leżą przede wszystkim w przedniej części głowy, szczególnie w okolicy przedszczękowej, gdzie też stwierdzono ich największe rozmiary.

Elektroreceptory (w formie narządów ampułkowych) występują wśród płazów wyłącznie u Gymnophiona. Najliczniej rozmieszczone są w przedniej części głowy (HETHERINGTON i WAKE 1979). Odnotowano je nie tylko u form larwalnych, ale także u dorosłych osobników niektórych gatunków wodnych i półwodnych, jak na przykład *T. compressicaudus* czy *H. rostratus* (FRITZSCH i WAKE 1986). System elektroreceptorów jest na tyle czuły, by wykrywać subtelne pola elektryczne generowane przez potencjalne ofiary i umożliwia ich lokalizację nawet gdy pozostają w ukryciu (HIMSTEDT i FRITZSCH 1990). Przykładowo, larwy *I. kohtaoensis* używają go do wykrywania większych od siebie ofiar (FRITZSCH i współaut. 1985). Zmysł elektryczny może także odgrywać rolę w uzyskiwaniu informacji na temat środowiska. Wiadomo, że larwa z rodzaju *Ichthyophis* dzięki zmianom pola elektrycznego wokół jej jamy gębowej może rozpoznawać odległości pomiędzy końcem pyska a powierzchnią wody (HETHERINGTON i WAKE 1979).

POWIĄZANIA TROFICZNE

Płazy, w tym także Gymnophiona, stanowią ważny element lądowej i wodnej sieci troficznej tropikalnych ekosystemów (STEWART i WOOLBRIGHT 1996). Pierwsze badania nad dietą zarówno przeobrażonych osobników lądowych, jak i wodnego stadium larwalnego, przeprowadził KUPFER ze współpracownikami (2005) na jajorodnym rodzaju *Ichthyophis*. W porze suchej, jak i deszczowej dorosłe osobniki są drapieżnikami polującymi w większości na makrofaunę glebową taką jak dżdżownice, mrówki i termity. Obserwacje innych lądowych beznogich wskazują, że polują one również na świerszcze i ślimaki (POUGH i współaut. 1996), stonogi (GABORIEAU i MEASEY 2004) oraz larwy Orthoptera (BEMIS i współaut. 1983, WAKE 1980). EXBRAYAT i DELSOL (1985) odnotowali, że *T. compressicaudus* może być padlinożercą, gdyż żywi się także martwymi rybami.

Larwy jajorodnych gatunków beznogich odżywiają się w środowisku wodnym (HIMSTEDT 1991). Jako drapieżniki, polują wyłącznie na wodne bezkręgowce (np. krewetki, larwy ważek, larwy ochotkowatych, małżoraczki). Ich dieta zmienia się w czasie i przestrzeni, w zależności od dostępności pożywienia (KUPFER i współaut. 2005). U gatunków o rozwoju bezpośrednim np. *Boulengerula taitana* i *Siphonops annulatus* (Ryc. 8) stwierdzono odżywianie się osobników młodocianych zewnętrzną warstwą skóry matki, która w czasie opieki nad potomstwem staje się znacznie grubsza i bogata w lipidy (KUPFER i współaut. 2006). WILKINSON ze współpracownikami (2008) twierdzi, że dermatotrofia może być zjawiskiem powszechnym u gatunków o rozwoju bezpośrednim. Zarodki gatunków żyworodnych odżywiają się nabłonkiem macicy (WAKE 1976, 1977). W obydwu sposobach żywienia stwierdzono występowanie u młodych specjalnego uzębienia, innego niż u osobników dorosłych (np. WILKINSON i NUSSBAUM 1998, KUPFER i współaut. 2006). Ponadto u niektórych gatunków odnotowano oofagię i adelofagię (DELSOL i współaut. 1986), czyli odżywianie się zarodków niezapłodnionymi oocytami oraz słabszymi i martwymi zarodkami.

Wśród beznogich wyróżnić można zarówno płazy o bardzo wąskiej specjalizacji troficznej np. *Schistometopum thomense* żywiące się głównie dżdżownicami, jak i osobniki wszystkożerne np. *B. boulengeri* (JONES i współaut. 2006).

Nieliczne obserwacje wskazują na znaczną różnorodność sposobów zdobywania pożywienia. Ogólnie jednak lądowe osobniki po metamorfozie chwytają ofiary za pomocą uzębionych szczęk (O'REILLY i współaut. 2002). *G. seraphini* poluje na duże dżdżownice, które mogą być wciągane do tunelu za pomocą szybkich ruchów obrotowych ciała (BENNETT i WAKE 1974). *D. mexicanus* i inne

gatunki mogą bezpośrednio połykać długie ofiary (BEMIS i współaut. 1983), zaś *Ichthyophis* chwyta dżdżownicę i okręca się wokół niej, utrudniając jej ucieczkę (PATTLE i współaut. 1977).

Beznogie są drapieżnikami ekosystemów glebowych i ściółki (KUPFER i współaut. 2005), przez co potencjalnie mogą mieć wpływ na całe ekosystemy glebowe (JONES i współaut. 2006). Ich wrogami są grzebiące w ziemi ssaki i gady, a przede wszystkim węże (GOWER i współaut. 2004). Niewiele wiadomo na temat obrony Gymnophiona przed drapieżnikami. Jaskrawa barwa ciała niektórych gatunków wydaje się pełnić rolę odstraszającą, podczas gdy u innych ubarwienie jest kryptyczne. Natomiast połączenie jaskrawego ubarwienia z maskującym, obecne u pewnych płazów beznogich, według WOLLENBERGA i MEASEY'A (2009) może stanowić synergię funkcji aposematycznych i kryptycznych. Zjawisku temu sprzyjała prawdopodobnie stosunkowo rzadka ekspozycja na światło dzienne.

ROZRÓD

Płazy beznogie wykazują dużą różnorodność typów reprodukcji (WILKINSON i NUSSBAUM 1998). Najogólniej można je podzielić na gatunki jajorodne i żyworodne. Gatunki jajorodne odbywają gody co roku (EXBRAYAT i FLATIN 1985). U żyworodnego *T. compressicaudus* samce wykazują roczny cykl reprodukcyjny, podczas gdy u samic jest on dwuletni (EXBRAYAT 1984b).

W porównaniu do innych płazów, dymorfizm płciowy u Gymnophiona jest słabo zaznaczony. Główną cechą różnicującą płcie u niektórych gatunków jest kształt i wielkość kloaki. Na przykład u *I. kohtaoensis* samice o tej samej długości ciała co samce mają szersze i większe dyski kloakalne (KRAMER i współaut. 2001), natomiast w rodzinie Typhlonactidae stwierdzono sytuację odwrotną. U niektórych gatunków obserwuje się różnice między samcami a samicami w całkowitej długości ciała osobników, mimo, iż wiele gatunków jest pod tym względem monomorficzna. Samice *I. kohtaoensis* są znacząco większe niż samce (KUPFER 2009), a u *Scolecomorphus uluguruensis* opisano nawet różnice w liczbie pierścieni ciała oraz liczbie kręgów (NUSSBAUM 1985). Do tej pory nie odnotowano gatunków, u których długość ciała samców byłaby większa niż samic. Dodatkowo, u niektórych Caeciliidae dymorfizm płciowy zaznacza się w rozmiarze głowy, która u samców jest większa i szersza w porównaniu do samic o podobnej długości ciała (KUPFER 2009).

Zapłodnienie w tej grupie płazów jest wewnętrzne (WAKE 1995), a u samców występuje charakterystyczny narząd kopulacyjny zwany fallodeum (*phallodeum*) (YOUNG 1981). Na temat godów tych zwierząt wiadomo bardzo mało. Kopulacja u *T. compressicaudus* trwa około 3 godzin (MURPHY i współaut. 1977). U samicy przed kopulacją cewki gruczołowe przewodów Mullera produkują wydzielinę glikoproteinową, która przypuszczalnie pomaga w penetracji fallodeum oraz w utrzymaniu plemników przy życiu do momentu zapłodnienia (EXBRAYAT 1985).

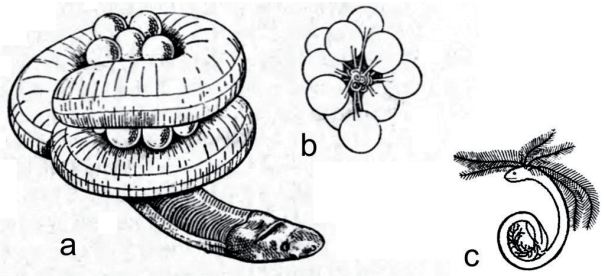
U gatunków jajorodnych występuje rozwój osobniczy (i) pośredni z wodnym stadium larwalnym, metamorfozą i lądowym stadium dorosłym lub (ii) bezpośredni bez larwy. Samice składają jaja w wilgotnej glebie lub w pobliżu wody (stawy, strumienie) (DÜNKER i współaut. 2000). Jaja gatunków z wolno żyjącą larwą mają zwykle okrągławy kształt o wymiarach 8x10 mm, a u gatunków z rozwojem bezpośrednim są kuliste o średnicy od 3 do 6 mm (WAKE 1993b). Większość samic składa od 20 do 50 jaj (EXBRAYAT i DELSOL 1988), często w formie tzw. korali, które wielokrotnie skręcają się wokół siebie i zlepiają (Ryc. 9b) (ALTIG i MCDIARMID 2007). U *S. annulatus* jaja mają przezroczystą osłonkę, przez co możliwe jest oglądanie zarodków podczas rozwoju (JARED i współaut. 1999). KUPFER (2009) wykazał, że u samicy *I. kohtaoensis* liczba składanych jaj jest związana z wielkością ciała. Samice wielu gatunków, między innymi z rodzaju *Ichthyophis* pilnują złożonych jaj i opiekują się nimi dopóki larwy się nie wylęgną i nie dostaną do pobliskiej wody lub podmokłej gleby (Ryc. 9a) (HIMSTEDT 1996). Samica *S. annulatus* otacza jaja swoim ciałem, jednak niepokojona nie wykazuje żadnych zachowań agresywnych. Po wylęgu, w przypadku niebezpieczeństwa, młode samodzielnie się wycofują i powracają, gdy potencjalne zagrożenie ustaje (JARED i współaut. 1999).

Ryc. 6. *Oscaecilia osae* (fot. Peter Weish).

Ryc. 7. *Typhlonectes natans* (fot. John White).

Niewiele jest także informacji na temat rozwoju osobniczego beznogich. Zarodki badanego przez DÜNKER i współaut. (2000) *I. kohtaoensis* rozwijają się w jajach owinięte wokół wielkiej kuli żółtka. Larwy (Ryc. 9c) prowadzą wodny tryb życia. Charakteryzują się takimi cechami jak obecność linii nabocznej, 3 par zewnętrznych skrzeli, ogona (w tym formowanie się i regresja płetwy ogonowej). Gatunki takie jak *I. glutinosus*

Ryc. 8. *Siphonops annulatus* (fot. Andrés Acosta).



Ryc. 9. *Ichthyophis glutinosus*: a. samica strzegąca jaj, b. zniesienie, c. larwa (wg. GADOW 1909, zmieniony).

(Ryc. 10) wymagają około 50 tygodni od wylęgu do przeobrażenia w formy lądowe (BRECKENRIDGE i współaut. 1987). U tego gatunku metamorfoza jest powolna i obejmuje przedłużoną fazę larwy wodnej. Gatunki z rodzaju *Siphonops* i *Hypogeophis* wykazują zaawansowany typ heterochronii przechodząc metamorfozę wkrótce po wykluciu i adaptując się do lądowego środowiska bez fazy wodnej (EXBRAYAT i HRAOUI-BLOQUET 1994).

Żyworodność wyewoluowała u płazów beznogich przynajmniej cztery razy (GOWER i współaut. 2008). Około 50% znanych gatunków Gymnophiona jest żyworodna (WAKE 1977) i wykazuje szereg cech morfologicznych i fizjologicznych związanych z tym typem rozmnażania. Dobrze zbadanymi pod tym względem gatunkami są *Dermophis mexicanus* (WAKE 1980) oraz *T. compressicaudus* (np. DELSOL i współaut. 1983). U *D. mexicanus* samce osiągają dojrzałość płciową zwykle po pierwszym roku życia. Podobnie samice dojrzewają płciowo w pierwszym roku i większość rozmnaża się na początku drugiego roku życia (WAKE 1980). Układ rozrodczy żyworodnych samic jest przystosowany do rozwoju zarodka. Jajowód w swo-

Ryc. 10. *Ichthyophis glutinosus* (fot. Kanishka Ukuwela).

jej tylnej części strukturalnie przypomina macicę (EXBRAYAT 1984a). W jajniku samicy *D. mexicanus* znajduje się od 13–36 komórek jajowych o średnicy 1,5 mm. W jajowodzie po zapłodnieniu rozwija się zwykle tylko od 4 do12 (WAKE 1980). W trakcie rozwoju, gdy kończy się zapas żółtka, zarodek żywi się wydzieliną ściany 'macicy' (DELSOL i współaut. 1986). Ściana jajowodu jest dobrze unaczyniona i posiada zdolności regeneracyjne (EXBRAYAT 1986). Zarodki badanych gatunków używają zębów płodowych do odrywania nabłonka ściany 'macicy' i jej wchłaniania wraz z wydzielinami produkowanymi przez 'macicę'. Taka ingerencja zarodka w śluzówkę 'macicy' powoduje stymulację do produkcji większej ilości wydzieliny (WAKE 1977).

Skrzela zarodków lądowych gatunków żyworodnych są trójramienne, z długimi lub krótkimi wyrostkami na każdym ramieniu, w zależności od gatunku. W wydłużonej metamorfozie, przed narodzinami skrzela są resorbowane. Natomiast zarodki *T. compressicaudus* posiadają jedną parę dużych, silnie unaczynionych workowatych skrzeli (WAKE 1993b). Skrzela zarodka umożliwiają wymianę tlenu, między krwią matki a krwią płodu (TOEWS i MACINTYRE 1977, EXBRAYAT i DELSOL 1988). Ciąża u tego gatunku trwa około 6 miesięcy, po których rodzi się od 2 do 4 zarodków (DELSOL i współaut. 1983).

PODSUMOWANIE

Płazy beznogie to tropikalne zwierzęta o skrytym trybie życia. Ich liczne adaptacje do życia pod ziemią budzą zainteresowanie badaczy. Mimo to wiele aspektów biologii Gymnophiona jest nadal słabo poznanych, podobnie jak pochodzenie, rozmieszczenie i liczebność populacji. W dobie silnego zagrożenia płazów, duże trudności sprawia określenie sytuacji wielu gatunków oraz podjęcie odpowiednich działań dla ich zachowania. Aktualnie najwięcej uwagi w tej grupie płazów poświęca się ich taksonomii, określaniu liczebności czy opisowi biologii rozrodu. Trwają także badania dotyczące anatomii i morfologii narządów smaku w rozwoju.

BIOLOGIA PŁAZÓW BEZNOGICH (GYMNOPHIONA) W ŚWIETLE NAJNOWSZYCH BADAŃ

Streszczenie

Płazy beznogie (Gymnophiona) stanowią jeden z trzech rzędów współcześnie żyjących płazów. Występują głównie w tropikalnych regionach Azji, Afryki oraz Ameryki Środkowej i Południowej. Większość z nich prowadzi podziemny tryb życia, a ich pozbawione kończyn, podzielone na pierścienie wydłużone ciało, przypomina dżdżownicę. Liczne adaptacje płazów beznogich do podziemnego trybu życia są coraz częściej przedmiotem badań. Wiedza na temat ich pochodzenia i taksonomii jest fragmentaryczna. W dodatku, dotychczas odnaleziony i opisany zapis kopalny jest bardzo skąpy. Pomimo licznych badań, wciąż niewiele wiadomo również na temat ekologii Gymnophiona. Dotychczas ustalono między innymi że niemal połowa spośród znanych 188 gatunków jest żyworodna. Większość aktualnych badań dotyczy określenia pokrewieństwa pomiędzy poszczególnymi rodzinami oraz szerszego poznania biologii ich rozrodu. Celem tej pracy jest zaprezentowanie wiedzy z zakresu pochodzenia, środowiska życia, anatomii, odżywiania oraz rozrodu Gymnophiona.

THE LATEST RESEARCH ON THE BIOLOGY OF CAECILIANS (GYMNOPHIONA)

Summary

Caecilians (Gymnophiona) are one of the three modern order of amphibians. They live in tropical regions of the Old World and the New World and in most their lifestyle is underground. Additionally, their limbless, divided into annuli, elongate body, externally resembles earth-worm. Numerous adaptations of Gymnophiona to underground life arouse interest. The knowledge of their origin and taxonomy is incomplete. So far, the fossil record which has been found and described is very scanty. Despite abundant research, the knowledge about ecology of these animals is still deficient. Most of modern research focuses currently on establishing relationships among the families and their breeding. The aim of the paper is to present the latest research on the biology of the caecilinas (origin, environment, anatomy, nutrition and breeding).

LITERATURA

ALTIG R., MCDIARMID R. W., 2007. *Morphological diversity and evolution of egg and clutch structure in amphibians.* Herpetol. Monogr. 21, 1–32.

AMPHIBIAWEB, 2011. *Information on amphibian biology and conservation.* [web application]. Berkeley.

BADENHORST A., 1978. *The development and the phylogeny of the organ of Jacobson and the tentacular apparatus of Ichthyophis glutinosus (Linne´).* Ann. Univ. van Stellenb A2 1, 1–26.

BEMIS W. E., SCHWENK K., WAKE M. H., 1983. *Morphology and function of the feeding apparatus in Dermophis mexicanus (Amphibia: Gymnophiona).* Zool. J. Linn. Soc. 77, 75–96.

BENNETT A. F., WAKE M. H., 1974. *Metabolic correlates of activity in the Caecilian Geotrypetes seraphini.* Copeia 1974, 764–769.

BERTMAR G., 1981. *Evolution of vomeronasal organs in vertebrates.* Evolution 35, 359–366.

BILLO R., WAKE M. H., 1987. *Tentacle development in Dermophis mexicanus (Amphibia, Gymnophiona) with an hypothesis of tentacle origin.* J. Morphol. 192, 101–111.

BRECKENRIDGE W. R., NATHANAEL S., PEREIRA L., 1987. *Some aspects of the biology and development of Ichthyophis glutinosus (Amphibia: Gymnophiona).* J. Zool. 211, 437–450.

CARRIER D. R., WAKE M. H., 1995. *Mechanism of lung ventilation in the caecilian Dermophis mexicanus.* J. Morphol. 226, 289–295.

COLBERT E. H., 1955. *Scales in the Permian amphibian Trimerorhachis.* Am. Mus. Novit. 1740, 1–17.

COX C. B., 1967. *Cutaneous respiration and the origin of the modern Amphibia.* Proc. Linn. Soc. Lond. 178, 37–47.

DELSOL M., FLATIN J., EXBRAYAT J.–M., BONS J., 1983. *De´veloppement embryonnaire de Typhlonectes compressicaudus (Dume´ril et Bibron, 1841). Constitution d'un ectotrophoblaste.* Bull. Soc. Zool. Fr. 108, 680–681.

DELSOL M., EXBRAYAT J.–M., FLATIN J., GUEYDAN–BACONNIER M., 1986. *Nutrition embryonnaire chez Typhlonectes compressicaudus (Dume´ril et Bibron, 1841), Amphibien Apode vivipare.* Me´m. Soc. Zool. Fr. 43, 39–54.

DUELLMAN W. E., TRUEB L., 1986. *Biology of Amphibians.* McGraw-Hill, New York.

DUENKER N., 1997. *Development and organization of the retinal dopaminergic system of Ichthyophis kohtaoensis (Amphibia: Gymnophiona).* Cell Tissue Res. 289, 265–274.

DÜNKER N., WAKE M. H., OLSON W. M., 2000. *Embryonic and larval development in the Caecilian Ichthyophis kohtaoensis (Amphibia, Gymnophiona): a staging table.* J. Morphol. 243, 3–34.

ESTES R., WAKE M. H., 1972. *The first fossil record of caecilian amphibians.* Nature 239, 228–231.

EVANS S. E., MILNER A. R., WERNER C., 1996. *New salamander and caecilian material from the late Cretaceous of the Sudan.* Palaeontology 39, 77–95.

EVANS S. E., SIGOGNEAU-RUSSELL D., 2001. *A stem–group caecilian (Lissamphibia: Gymnophiona) from the Lower Cretaceous of North Africa.* Palaeontology 44, 259–273.

EXBRAYAT J.-M., 1984a. *Variations histologiques des voies genitals femelles au cours de la reproduction chez Typhlonectes compressicaudus, Amphibien, Apode vivipare.* Bull. Soc. Herp. Fr. 29, 67–68.

EXBRAYAT J.-M., 1984b. *Cycle sexuel et reproduction chez un amphibian apode: Typhlonectes compressicaudus (Dume´ril et Bibron 1841).* Bull. Soc. Herp. Fr. 32, 31–35.

EXBRAYAT J.-M., 1985. *Cycle des canaux de Mu¨ ller chez le ma`le adulte de Typhlonectes compressicaudus (Dume´ril et Bibron 1841), Amphibien Apode.* C. R. Acad. Sci. Paris 301: 507–512.

EXBRAYAT J.-M., 1986. *Quelques aspects de la biologie de la reproduction chez Typhlonectes compressicaudus (Dume´ril et Bibron 1841) Amphibien Apode.* Bull. Soc. Herp. Fr. 38, 20–23.

EXBRAYAT J.-M., DELSOL M., 1985. *Reproduction and growth of Typhlonectes compressicaudus – a viviparous gymnophione.* Copeia 1985, 950–955.

EXBRAYAT J.-M., DELSOL M., 1988. *Oviparite´ et de´veloppement intraute´rin chez les Gymnophiones.* Bull. Soc. Herp. Fr. 45, 27–36.

EXBRAYAT J.-M., FLATIN J., 1985. *Les cycles de reproduction chez les amphibiens apodes. Influence des variations saisonnie`res.* Bull. Soc. Zool. Fr. 110, 301–305.

EXBRAYAT J.-M., HRAOUI-BLOQUET S., 1994. *Un example d'heterochronie: la me´tamorphose chez les Gymnophiones.* Bull. Soc. Zool. Fr. 119, 117–126.

FELLER A. E., HEDGES S. B., 1998. *Molecular evidence for the early history of living amphibians.* Mol. Phylogenet. Evol. 9, 509–516.

FOX H., 1983. *The skin of Ichthyophis (Amphibia: Caecilia): an ultrastructural study.* J. Zool. Lond.199, 223–248.

FREIBERG M. A., 1972. *Los anfibios (Amphibia).* [W:] *Zoologı´a Hispanoamericana. Vertebrados.* CENDRERO L. (red.). Porrua´, Me´xico, 333–446.

FRITZSCH B., WAHNSCHAFFE U., DE CAPRONA M.–D. C., 1985. *Anatomical evidence for electroreception in larval Ichthyophis kohtaoensis.* Naturwissenschaften 72,102–104.

FRITZSCH B., WAKE M. H., 1986. *The distribution of ampullary organs in Gymnophiona.* J. Herpetol. 20, 90–93.

GABE M., 1971. *Donne´es histologiques sur le te´gument d'Ichthyophis glutinosus L. (Batracien Gymnophione).* Ann. Sci. Nat. 13, 573–608.

GABORIEAU O., MEASEY G. J., 2004. *Termitivore or detritivore? A quantitative investigation into the diet of the East African caecilian Boulengerula taitanus (Amphibia: Gymnophiona: Caecilidae).* Anim. Biol. 54, 45–56.

GADOW H., 1909. *Amphibia and reptiles.* MacMillan and Co., London.

GARLICK R. L., DAVIS B. J., FARMER M., FYHN H. J., FYHN U. E. H., NOBLE R. W., POWERS D. A., RIGGS A., WEBER R. E., 1979. *A fetal–maternal shift in the oxygen equilibrium of hemoglobin from the viviparous caecilian, Typhlonectes compressicauda.* Comp. Biochem. Physiol. 62A, 239–244.

GOWER D. J., GIRI V., DHARNE M. S., SHOUCHE Y. S., 2008. *Frequency of independent origins of viviparity among caecilians (Gymnophiona): evidence from the first 'live–bearing' Asian amphibian.* J. Evol. Biol. 21, 1220–1226.

GOWER D. J., RASMUSSEN J. B., LOADER S. P., WILKINSON M., 2004. *The caecilian amphibian Scolecomorphus kirkii Boulenger as prey of the burrowing asp Atractaspis aterrima Gunther: trophic relationships of fossorial vertebrates.* Afr. J. Ecol. 42, 83–87.

GOWER D. J., WILKINSON M., SHERRATT E., KOK P. J. R. 2010. *A new species of Rhinatrema Duméril & Bibron (Amphibia: Gymnophiona: Rhinatrematidae) from Guyana.* Zootaxa 2391, 47–60.

HASS C. A., NUSSBAUM R. A., MAXSON L. R., 1993. *Immunological insights in to the evolutionary his-*

tory of caecilians (Amphibia: Gymnophiona): relationships of the Seychellean caecilians an apreliminary report on family-level relationships. Herpetol. Monogr. 7, 56–63.

HEBRARD J. J., MALOIY G. M. O., ALLIANGANA D. M. I., 1992. *Notes on the habitat and diet of Afrocaecilia taitana (Amphibia: Gymnophiona).* J. Herpetol. 26, 513–515.

HEDGES S. B., NUSSBAUM R. A., MAXSON L. R., 1993. *Caecilian phylogeny and biogeography inferred from mitochondrial DNA sequences of the 12S rRNA and 16S rRNA genes (Amphibia: Gymnophiona).* Herpetol. Monogr. 7, 64–76.

HETHERINGTON T. E, WAKE M. H., 1979. *The lateral line system in larval Ichthyophis (Amphibia: Gymnophiona).* Zoomorphologie 93, 209–225.

HIMSTEDT W., 1991. *Zur Biologie und Larvenentwicklung der thailändischen Blindwühle Ichthyophis kohtaoensis.* Veröff. Naturhist. Mus. Bertholdsburg 6, 16–24.

HIMSTEDT W., 1996. *Die Blindwühlen. Neue Brehm Bücherei* Bd. 630. Westarp, Magdeburg.

HIMSTEDT W., FRITZSCH B., 1990. *Behavioural evidence for electroreception in larvae of the caecilian Ichthyophis kohtaoensis (Amphibia, Gymnophiona).* Zool. Jb. Physiol. 94, 486–492.

HILLIS D. M., 1991. *The phylogeny of amphibians: current knowledge and the role of cytogenetics.* [W:] *Amphibian Cytogenetics and Evolution*. SESSIONS S. K., GREEN D. M. (red.). Academic Press, San Diego, CA, 7–31.

INGER R. F., 1966. *The systematics and zoogeography of the amphibia of Borneo.* Fieldiana Zool. 52, 1–402.

JARED C., NAVAS C. A., TOLEDO R. C., 1999. *An appreciation of the physiology and morphology of the Caecilians (Amphibia: Gymnophiona).* Comp. Biochem. Physiol. 123, 313–328.

JENKINS F. Jr., WALSH D. M., 1993. *An early Jurassic caecilian with limbs*. Nature 365, 246–250.

JONES D. T., LOADER S. P., GOWER D. J., 2006. *Trophic ecology of East African caecilians (Amphibia: Gymnophiona), and their impact on forest soil invertebrates.* J. Zool. 269, 117–126.

JUNQUEIRA L. C. U., JARED C., ANTONIAZZI M. M., 1999. *Structure of the caecilian Siphonops annulatus (Amphibia, Gymnophiona): general aspect of the body, disposition of the organs and structure of the mouth, oesophagus and stomach.* Acta Zool. - Stockholm 80, 75–84.

KRAMER A., KUPFER A., HIMSTEDT W., 2001. *Haltungund Zucht derthaila¨ndischen Blindwu¨hle Ichthyophis kohtaoensis (Amphibia: Gymnophiona: Ichthyophiidae).* Salamandra 37,1–10.

KUPFER A., 2009. *Sexual size dimorphism in caecilian amphibians: analysis, review and directions for future research.* Zoology 112, 362–369.

KUPFER A., NABHITABHATA J., HIMSTEDT W., 2005. *Life history of amphibians in the seasonal tropics: habitat, community and population ecology of a caecilian (genus Ichthyophis).* J. Zool. Lond. 266, 237–247.

KUPFER A., MÜLLER H., ANTONIAZZI M. M., JARED C., GREVEN H., NUSSBAUM R. A., WILKINSON M., 2006. *Parental investment by skin feeding in a caecilian amphibian.* Nature 440, 926–929.

LAHANAS P. N., SAVAGE J. M., 1992. *A new species of Caecilian from the Pen´nsula de Osa of Costa Rica.* Copeia 1992, 702–708.

LAWSON R., 1963. *The anatomy of Hypogeophis rostratus Cuvier (Amphibia: Gymnophiona or Gymnophiona). Part I, the skin and skeleton.* Proc. Univ. Durham. Phil. Soc. 13A, 254–273.

LAWSON R., 1966. *The anatomy of the heart of Hypogeophis rostratus (Amphibia, Gymnophiona) and its possible mode of action.* J. Zool. Lond. 149, 320–336.

LAWSON R., 1970. *The caecilian cardio-vascular system and intra–amphibian relationships.* J. Zool. Lond. 160, 199–229.

LESSA E. P., WAKE M. H., 1992. *Morphometric analysis of the skull of Dermophis mexicanus (Amphibia: Gymnophiona).* Zool. J. Linn. Soc. 106, 1–15.

LEYDIG F., 1860. *Uber die Schleichenlurche (Coeciliae). Ein Beitrag zur anatomischen Kenntnis der Amphibien.* Z. Wiss. Zool. 18, 283–386, 291–297.

LOVERIDGE A., 1936. *Scientific results of an expedition to rain forest regions in eastern Africa. VII. Amphibians*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. 79, 369–430.

MASON R. T., LEMASTER M. P., MÜLLER-SCHWARZE D., 2005. *Chemical Signals in Vertebrates 10*. Springer Science + Business Media, Inc., New York.

MAZGAJSKA J., 2009. *Płazy świata.* PWN, Warszawa.

MURPHY J. B., QUINN H., CAMPBELL J.A., 1977. *Observations on the breeding habits of the aquatic caecilian Typhlonectes compressicaudus*. Copeia 1977, 66–69.

NUSSBAUM R. A., 1983. *The evolution of a unique dual jaw-closing mechanism in caecilians (Amphibia: Gymnophiona) and its bearing on caecilian ancestry*. J. Zool. Lond. 199, 545–554.

NUSSBAUM R. A., 1984. *Amphibians of the Seychelles.* [W:] *Biogeography and Ecology of the Seychelles Islands.* STODDART D. R. (red.). Junk, The Hague, 379–415.

NUSSBAUM R. A., 1985. *Systematics of caecilians (Amphibia: Gymnophiona) of the family Scolecomorphidae.* Occ. Pap. Mus. Zool.Univ. Mich.713,1–49.

NUSSBAUM R. A., 1977. *Rhinatrematidae: a new family of caecilians (Amphibia: Gymnophiona).* Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan 682, 1–30.

NUSSBAUM R. A., 1979. *The taxonomic status of the caecilian genus Uraeotyphlus.* Peters. Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan 687, 1–20.

NUSSBAUM R. A., 1991. *Cytotaxonomy of caecilians.* [W:] *Amphibian Cytogenetics and Evolution*. SESSIONS S. K., GREEN D. M. (red.). Academic Press, San Diego, CA, 22–76.

NUSSBAUM R. A., NAYLOR B. G., 1982. *Variation in the trunk musculature of caecilians (Amphibia: Gymnophiona).* J. Zool. Lond. 198, 383–398.

O'REILLY J. C., DEBAN S. M., NISHIKAWA K. C., 2002. *Derived live history characteristics constrain the evolution of aquatic feeding behavior in adult amphibians.* [W:] *Topics in Functional and Ecological Vertebrate Morphology*. AERTS P., D'AOŰT K., HERREL A., VAN DAMME R. (red.). Shaker Publishing, Maastricht, 153–190.

PATTLE R. E., SCHOCK C., CREASEY J. M., HUGHES G. M., 1977. *Surpellic films, lung surfactant, and their cellular origin in newt, caecilian, and frog.* J. Zool. Lond. 182, 125–136.

POUGH F. H., HEISER J. B., MCFARLAND W. N., 1996. *Vertebrate Life* (4 wyd.). Englewood Cliffs, Prentice-Hall.

PILLAI R. S., RAVICHANDRAN M. S., 1999. *Gymnophiona (Amphibia) of India: a taxonomic study.* Rec. Zool. Surv. India Occ. Pap. 172, 1–117.

RAGE J.-C. 1986. *Le plus ancien Amphibien apode (Gymnophiona) fossile. Remarques sur la reÂpartition et l'histoire paleobiogeographie des Gymnophiones*. Comptes Rendus de l'AcadeÂmie des Sciences, Paris 302, 1033–1036.

RAGE J.-C. 1991. *Gymnophionan amphibian from the Early Paleocene (Santa Lucia Formation) of Tiupampa: the earliest known Gymnophiona*. [W:] *Fosiles y facies de Bolivia, 1. Vertebrados.*

Revista Technica de Yacimientos Petroliferos Fiscales Bolivianos. SUAREZ-SORUCO R. (red.). 12, 359–718.

RENOUS S., GASC J.-P., 1986. *Le fouissage des Gymnophiones (Amphibia): hypothe`se morphofonctionelle fonde´e sur la comparaisonavec autres verte´bre´s apodes*. Zool. Jb. Anat. 114, 95–130.

RENOUS S., GASC J.-P., 1989. *Body and vertebral proportions in Gymnophiona (Amphibia): diversity of morphological types.* Copeia 1989, 837–847.

ROTH G., DICKE U., NISHIKAWA K., 1992. *How do ontogeny, morphology, and physiology of sensory systems constrain and direct the evolution of amphibians?* Am. Nat. 139, 105–124.

SAN MAURO D., GOWER D. J., OOMMEN O. V., WILKINSON M., ZARDOYA R., 2004. *Phylogeny of caecilian amphibians (Gymnophiona) based on complete mitochondrial genomes and nuclear RAG1.* Mol. Phylogenet. Evol. 33, 413–427.

SAWAYA P., 1947. *Metabolismo respirato´ rio de anfı´bio Gymnophiona, Typhlonectes compressicauda (Dum. et Bibr.).* Bolm. Fac. Fil. Cienc. Letr. Ser. Zool. 12, 51–56.

SCHMIDT A., WAKE M. H., 1990. *Olfactory and vomeronasal systems of caecilians (Amphibia: Gymnophiona).* J. Morphol. 205, 255–268.

SESHACHAR B. R., MUTHUSWAMY IYER M. S., 1932. *The Gymnophiona of Mysore.* Half-yearly J. Mysore Univ. 6, 171–175.

SMITS A. W., FLANAGIN J. I., 1994. *Bimodal respiration in aquatic and terrestrial Gymnophionan amphibians.* Am. Zool. 34, 247–263.

STEWART M. M., WOOLBRIGHT L. L., 1996. *Amphibians.* [W:] *The Food Web of a Tropical Rain Forest.* REAGAN D. P., WAIDE R. B. (red.). The University of Chicago Press, Chicago and London, 273–320.

STIFFLER D. F., MANOKHAM T., 1994. *Partitioning of nitrogen excretion between urea and ammonia and between skin and kidneys in the aquatic caecilian Typhlonectes natans.* Physiol. Zool. 67, 1077–1086.

SUMMERS A. P., OREILLY J. C., 1997. *A comparative study of locomotion in the caecilians Dermophis mexicanus and Typhlonectes natans (Amphibia: Gymnophiona).* Zool. J. Linn. Soc. 121, 65–76.

SURA P., 2005. *Encyklopedia współczesnych płazów i gadów.* Fundacja na rzecz Miasta Nowego Sącza, Nowy Sącz, 160–161.

TAYLOR E. H., 1968. *The Caecilians of the World: A Taxonomic Analysis.* University of Kansas Press, Lawrence, KS.

TAYLOR E. H., 1969. A *new family of African Gymnophiona.* Univ. Kansas Sci. Bull. 48, 297–305.

THUROW G. R., GOULD H. J., 1977. *Sound production in a caecilian.* Herpetologica 33, 234–237.

TOEWS D., MACINTYRE D., 1977. *Blood respiratory properties of a viviparous amphibian.* Nature 266, 464–465.

WAKE M. H., 1975. *Another scaled caecilian (Gymnophiona: Typhlonectidae).* Herpetologica 31, 134–136.

WAKE M. H., 1976. *The development and replacement of teeth in viviparous caecilians.* J. Morphol. 148, 33–64.

WAKE M. H., 1977. *Fetal maintenance and its evolutionary significance in the Amphibia: Gymnophiona.* J. Herpetol. 11, 379–386.

WAKE M. H., 1980. *Reproduction, growth and population structure of the central American caecilian Dermophis mexicanus.* Herpetologica 36, 244–256.

WAKE M. H., 1985. *The comparative morphology and evolution of the eyes of caecilians (Amphibia, Gynmnophiona).* Zoomorphology 105, 277–295.

WAKE M. H., 1992. *Patterns of peripheral innervation of the tongue and hyobranchial apparatus in caecilians (Amphibia: Gymnophiona).* J. Morphol. 212, 37–53.

WAKE M. H., 1993a. *Evolutionary diversification of cranial and spinal nerves and their targets in the gymnophione amphibians.* Acta Anat. 148, 160–168.

WAKE M. H., 1993b. *Evolution of Oviductal Gestation in Amphibians.* J. Exp. Zool. 266, 394–413.

WAKE M. H., 1995. *The spermatogenic cycle of Dermophis mexicanus (Amphibia: Gymnophiona).* J. Herpetol. 29, 119–122.

WAKE M. H., CASE S. M., 1975. *The chromosomes of Caecilians (Amphibia: Gymnophiona).* Copeia 1975, 510–516.

WAKE M. H., HANKEN J., 1982. *Development of the skull of Dermophis mexicanus (Amphibia: Gymnophiona), with comments on skull kinesis and amphibian relationships.* J. Morphol. 173, 203–222.

WAKE M. H., SCHWENK K., 1986. *A Preliminary Report on the Morphology and Distribution of Taste Buds in Gymnophiones, with Comparison to Other Amphibians.* J. Herpetol. 20, 254–256.

WARBECK A., Breiter I., Parzeffall J., 1996. *Evidence for chemical communication in the aquatic caecilian Typhlonectes natans (Typhlonectidae, Gymnophiona).* Mem. Bioespeol. 23, 37–41.

WERNER C., 1994. *Der erste Nachweis von Gymnophionen (Amphibia) in der Kreide (Wadi–Milk–Formation, Sudan).* Neues Jahrbuch für Geologie und Paléontologie, Monatshefte 1994, 633–640.

WEVER E. G., 1975. *The caecilian ear.* J. Exp. Zool. 191, 63–72.

WILKINSON M., 1991. *Adult tooth crown morphology in the Typhlonectidae (Amphibia: Gymnophiona). A reinterpretation of variation and its significance.* Z. Zool. Syst. Evolut. Forsch. 29, 304–311.

WILKINSON M., 1992a. *The phylogenetic position of the Rhinatrematidae (Amphibia: Gymnophiona): evidence from the larval lateral line system.* Amphibia-Reptilia 13, 74–79.

WILKINSON M., 1992b. *Novel modification of the tetrapod cardiovascular system in the west african caecilians Herpele squalostoma (Amphibia: Gymnophiona: Caeciliaidae).* J. Zool. Lond. 228, 277–286.

WILKINSON M., 1992c.*On the life history of the caecilian genus Uraeotyphlus (Amphibia: Gymnophiona).* Herpetol. J. 2, 121–124.

WILKINSON M., 1996. *The heart and aortic arches of rhinatrematid caecilians (Amphibia: Gymnophiona).* Zoomorphology 105, 277–295.

WILKINSON M., 1997. *Characters, congruence and quality: a study of neuroanatomical and traditional data in caecilian phylogeny.* Biol. Rev. 72, 423–470.

WILKINSON M., NUSSBAUM R. A., 1996. *On the phylogenetic position of the Uraeotyphlidae (Amphibia: Gymnophiona).* Copeia 1996, 550–562.

WILKINSON M., NUSSBAUM R. A., 1998. *Caecilian viviparity and amniote origins.* J. Nat. Hist. 32, 1403–1409.

WILKINSON M., SEBBEN A., SCHWARTZ E. N. F., SCHWARTZ C. A., 1998. *The largest lungless tetrapod: report on a second specimen of Atretochoana eiselti (Amphibia: Gymnophiona: Typhlonectidae) from Brazil.* J. Nat. Hist. 32, 617–627.

WILKINSON M., KUPFER A., MARQUEZ-PORTO R., JEFFKINS H., ANTONIAZZI M. M., JARED C., 2008. *One hundred million years of skin feeding? Extended parental care in a Neotropical caecilian (Amphibia: Gymnophiona).* Biol. Lett. 4, 358–361.

WILKINSON M., SAN MAURO D., SHERRATT E., GOWER D. J., 2011. *A nine-family classification of caecilians (Amphibia: Gymnophiona).* Zootaxa 2874: 41–64.

WOLLENBERG K. C., MEASEY J., 2009. *Why colour in subterranean vertebrates? Exploring the evolution of colour patterns in caecilian amphibians.* J. Evol. Biol. 22, 1046–1056.

YOUNG J. Z., 1981. *The Life of Vertebrates* (3 wyd.) Oxford University Press, New York.

ZYLBERBERG L., WAKE M. H., 1990. *Structure of the scales of Dermophis and Microcaecilia (Amphibia:Gymnophiona), and a comparison to dermal ossification of other vertebrates.* J. Morphol. 206, 25–43.

ŻUWAŁA K., 2005. *Budowa narządów smaku w rozwoju osobniczym płazów (Anura, Caudata).* Wydawnictwo Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków.