

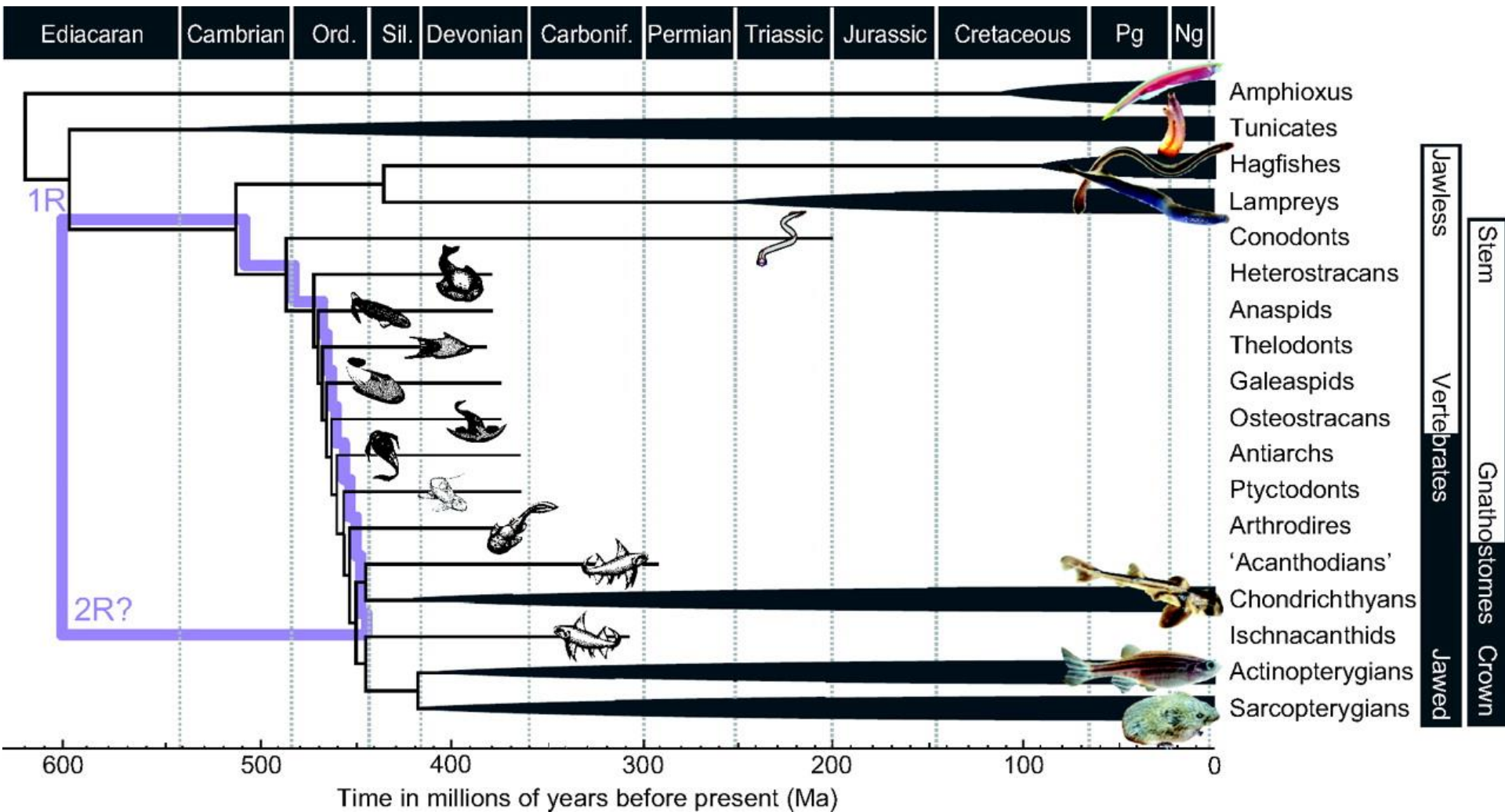
Fylogeneze a diverzita obratlovců

6. Craniata, Myxinoidea, Petromyzontida



Craniata

Myxinoidea a Vertebrata



Základní apomorfie Craniata

- * Neurální lišta
- * Plakody a z nich odvozené struktury (smyslové orgány apod.)
- * Mozek s rhombomerickou segmentací
- * Hypofýza – centrum humorální regulace, neuro i adenohipofýza
- * Celkovostní senzorické orgány s multiciliárními receptory (neuromasty)

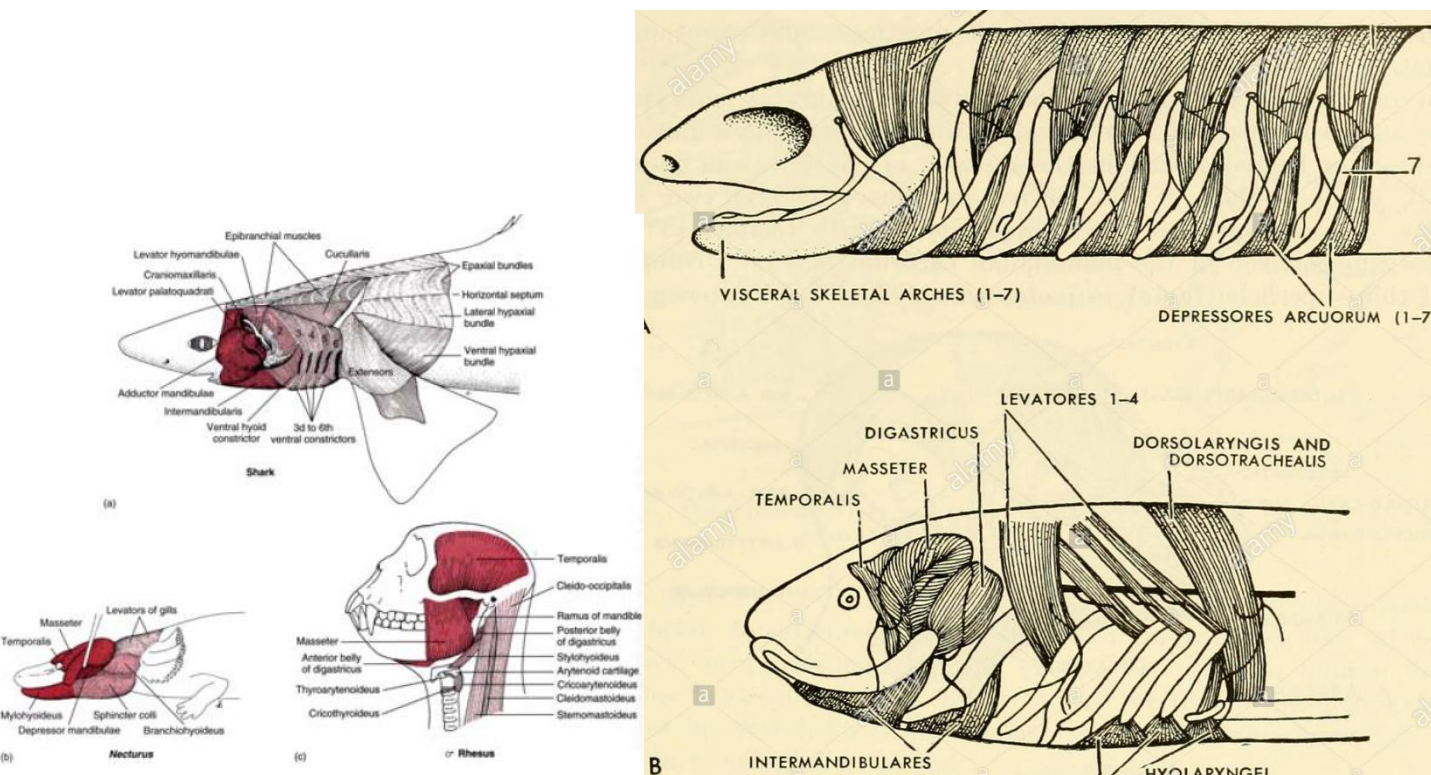
Zcela nové (nespolečné s Olfactores)

- Chrupavka s potenciálem mineralizace
- Zuby, exoskelet
- Axiální skelet a hlavový skelet
- Cévní systém - 3dílné srdce, cévy s endotelem etc.
- Vylučovací: glomerulární ledvina, nefron: Malphighiho tělísko + tubuly + primární močovod
- Kůže a kožní deriváty
- Zvětšení počtu genů v genomu

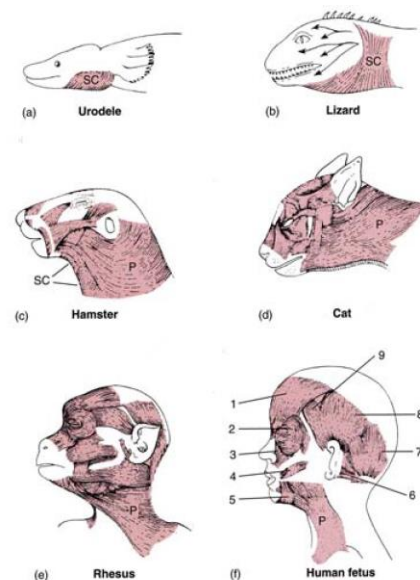
Žaberní oblast:

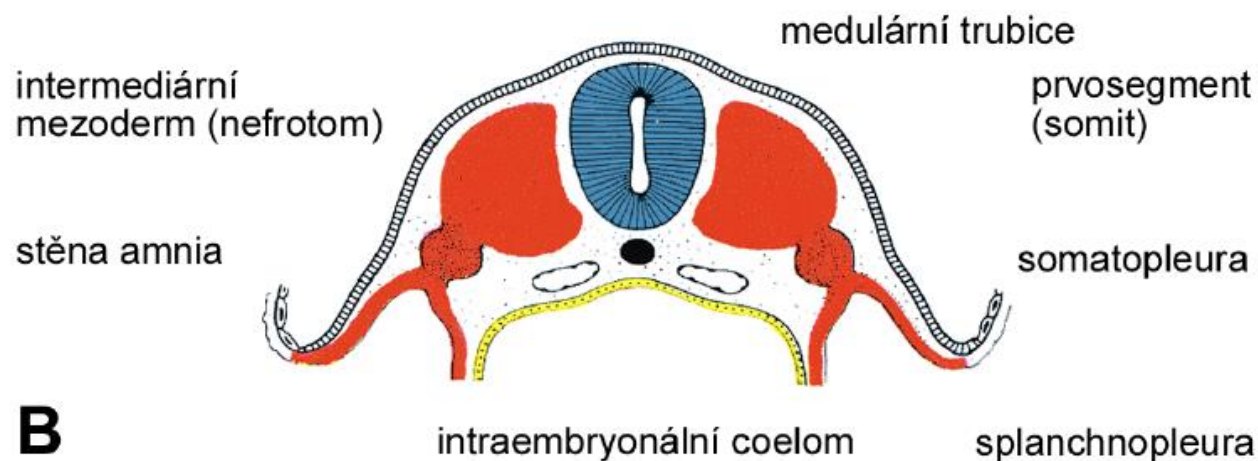
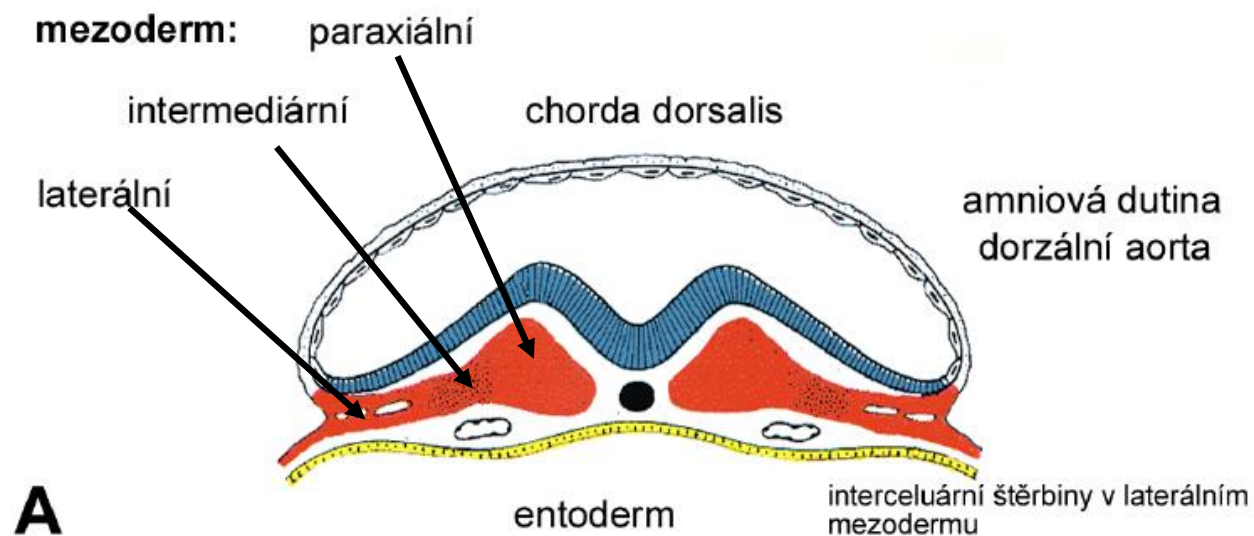
- Malý počet otvorů s vysoce specializovaným dýchacím epitelem (**žábra**)
- chrupavčité **žaberní oblouky** (viscerální skelet)
- **branchiomerická svalovina**
- průtok vody žaberní oblastí: aktivní svalová pumpa (visc. skelet + branchiomerické svaly)

žaberní oblouky, osvalení krku a tváře, původ v paraaxialním mesodermu



Savci přeměna v mimické svaly





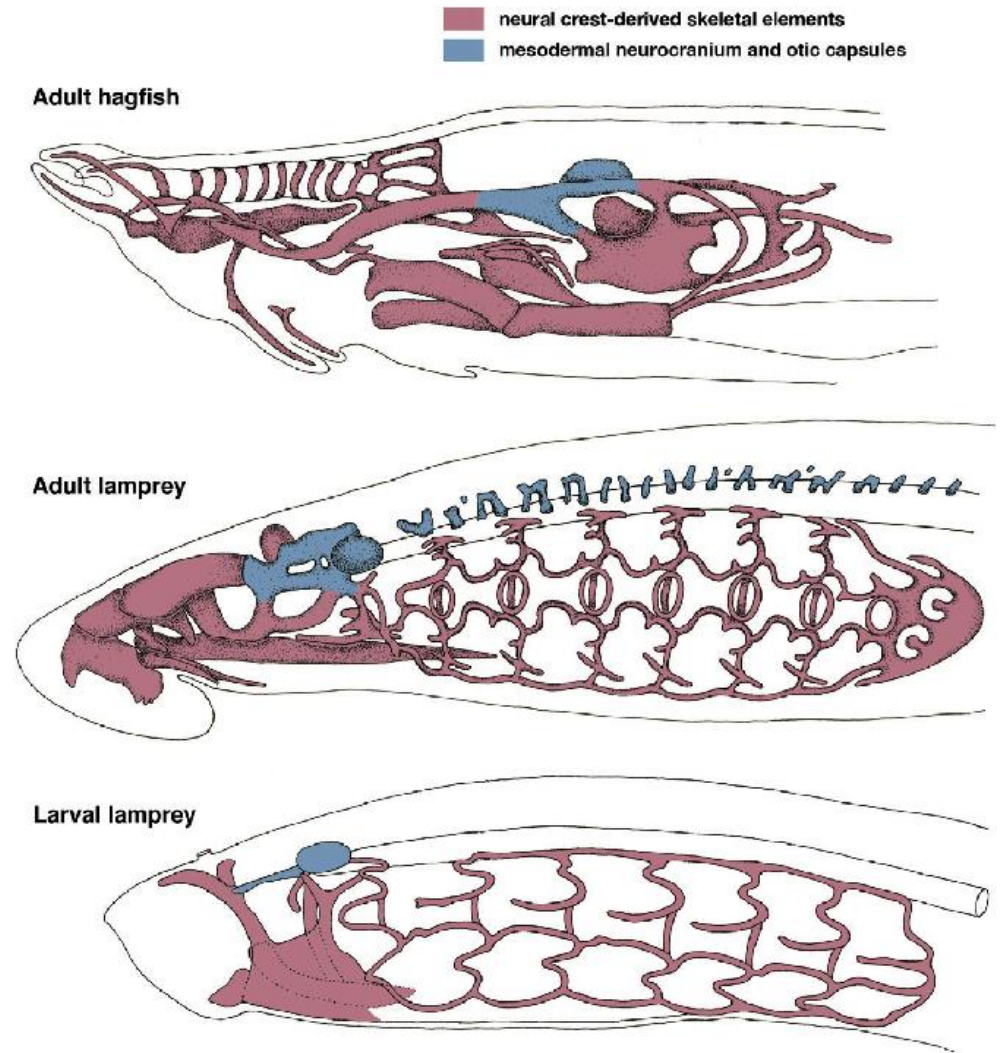
Mezoderm:

- **laterální mezoderm** - zachovává si podobu listu
- mezoderm po stranách chordy zmohtne v ploténku = tzv. **paraaxiální mezoderm**
- mezi oběma oddíly mezodermu = **intermediární mezoderm (nefrotomy)**

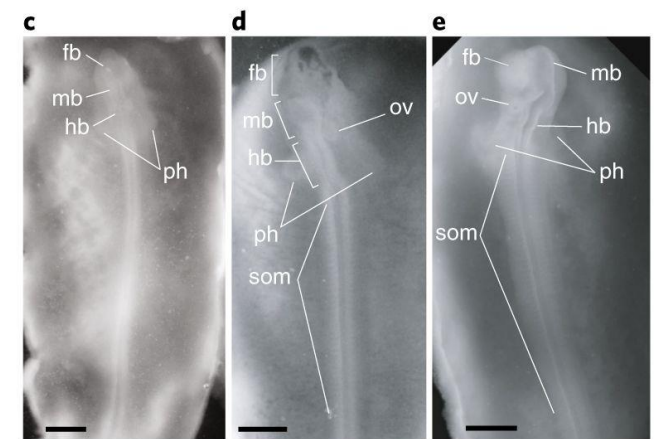
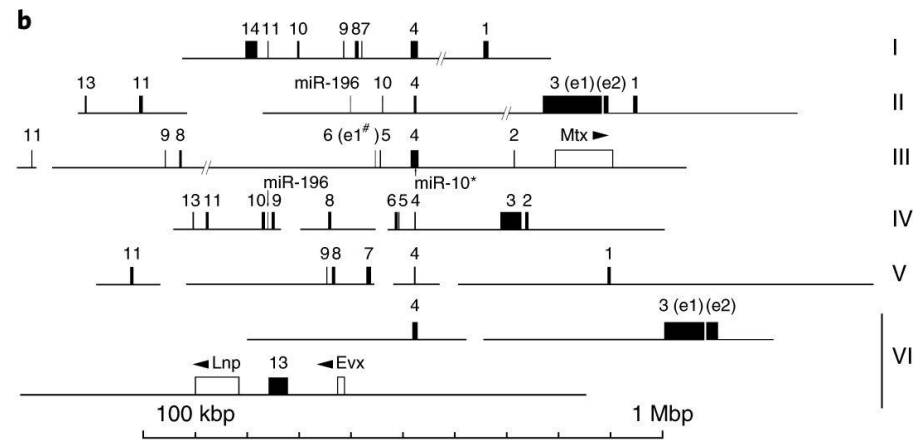
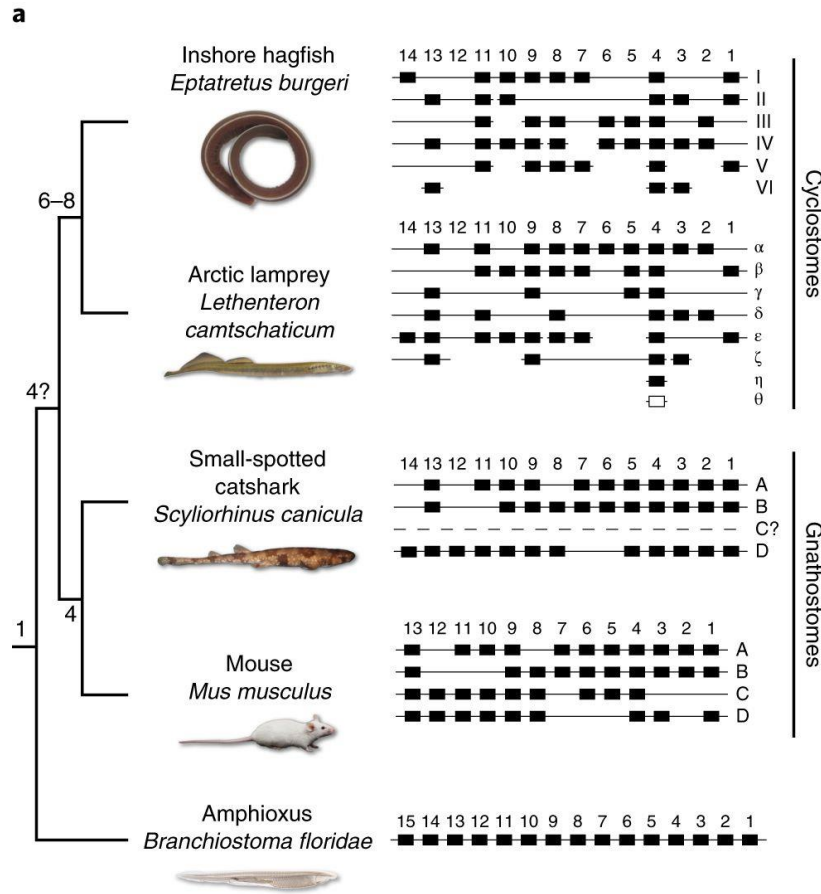
Potrava a trávení

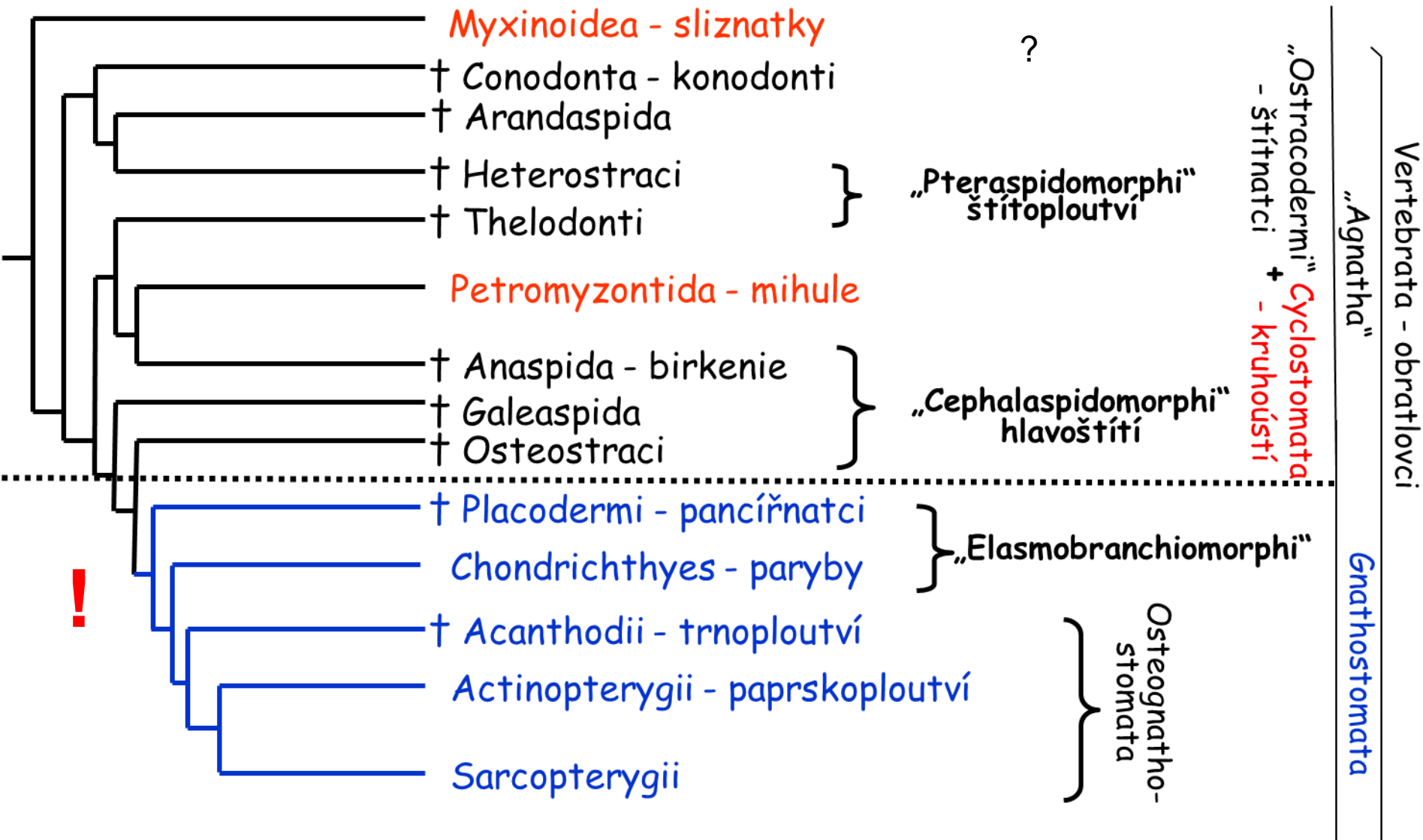
- členitý ústní aparát se specializovanými orgány (čelisti, zuby, jazyk)
- střevo s komplikovaným resorpčním epitelem, hladkou svalovinou, peristaltika
- trávení potravy extracelulárně, trávicí enzymy
- oddělená játra a pankreas

Hlava, mozek, smysly
Mineralizovaná tkán
Kostra, zuby



whole-cluster temporal colinearity (WTC) - u všech Cyclo- i Gnathostomata





Vývojové vztahy basálních recentních skupin tradičně nejasné

Agnatha – Ostracodermi, Cyclostomata

sliznatky a mihule - **bez dermálních kostí** a mineralizovaných tkání

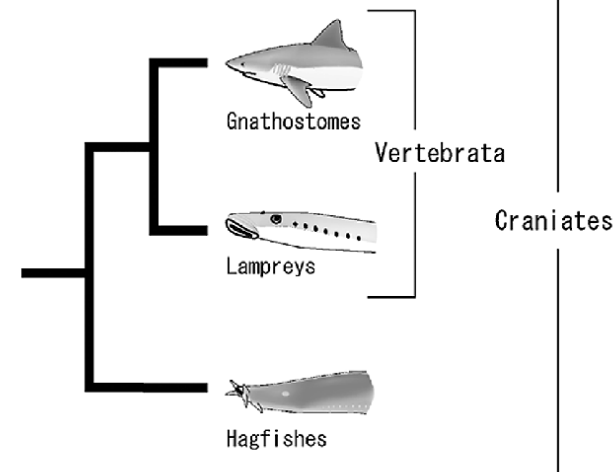
jen chrupavčitý endoskelet

sekundárně u mihulí, primárně u sliznatek

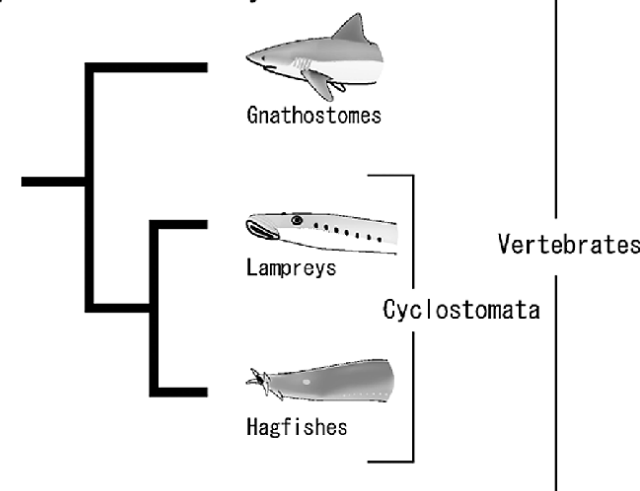
Kruhoústí – Cyclostomata monofylie/parafylie?

- společné znaky, plesiomorfie
- nemají** párové ploutve, chrupavčitá lebka bez čelistí, nepárový nosní otvor, složitý jazyk, nemají šupiny ani dermální kost
- notochord zachován (u mihulí chrupavčité horní oblouky obratlů)
- rohovité zoubky v ústech (odontoidy)

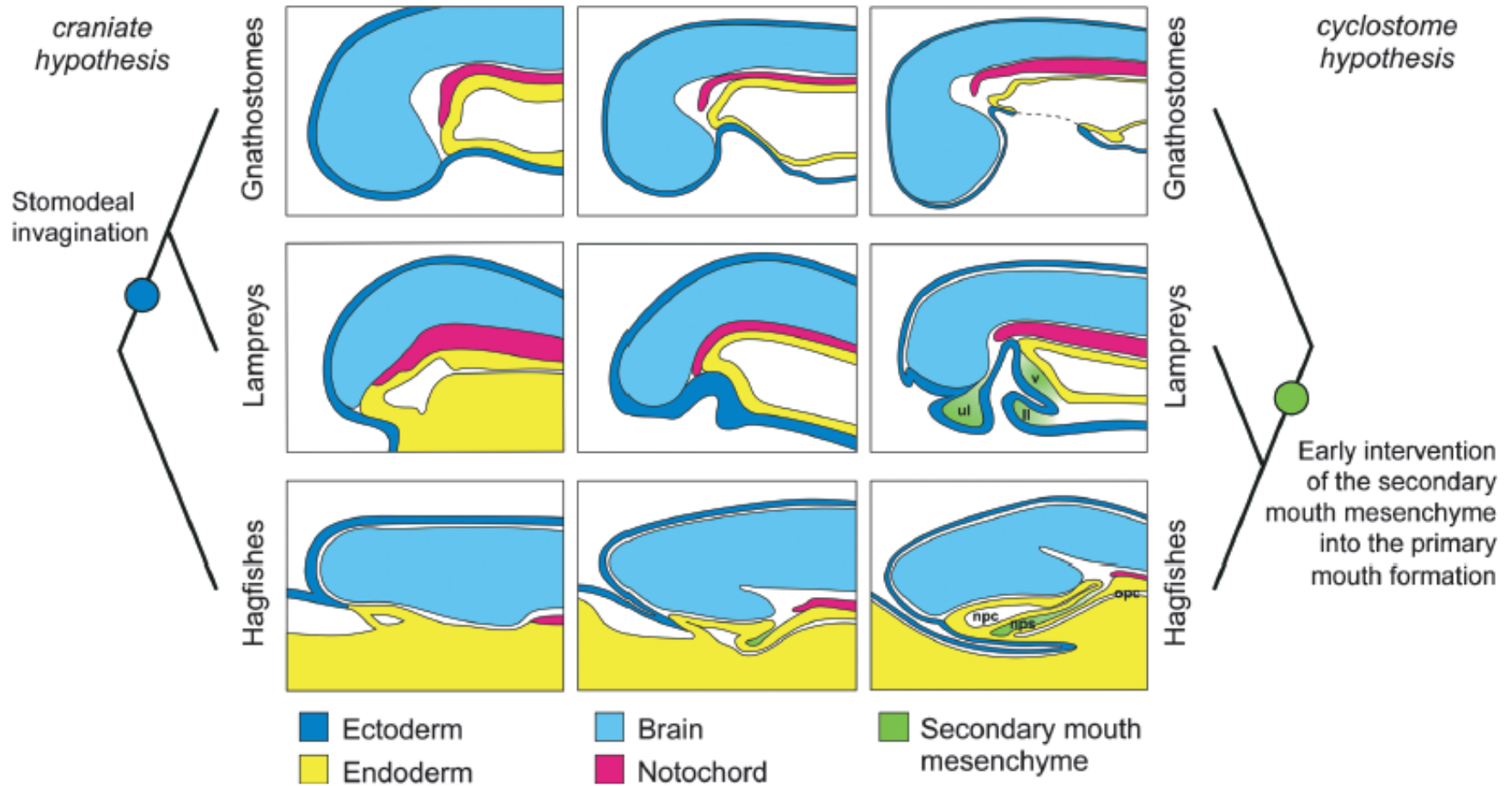
Craniate theory



Cyclostome theory



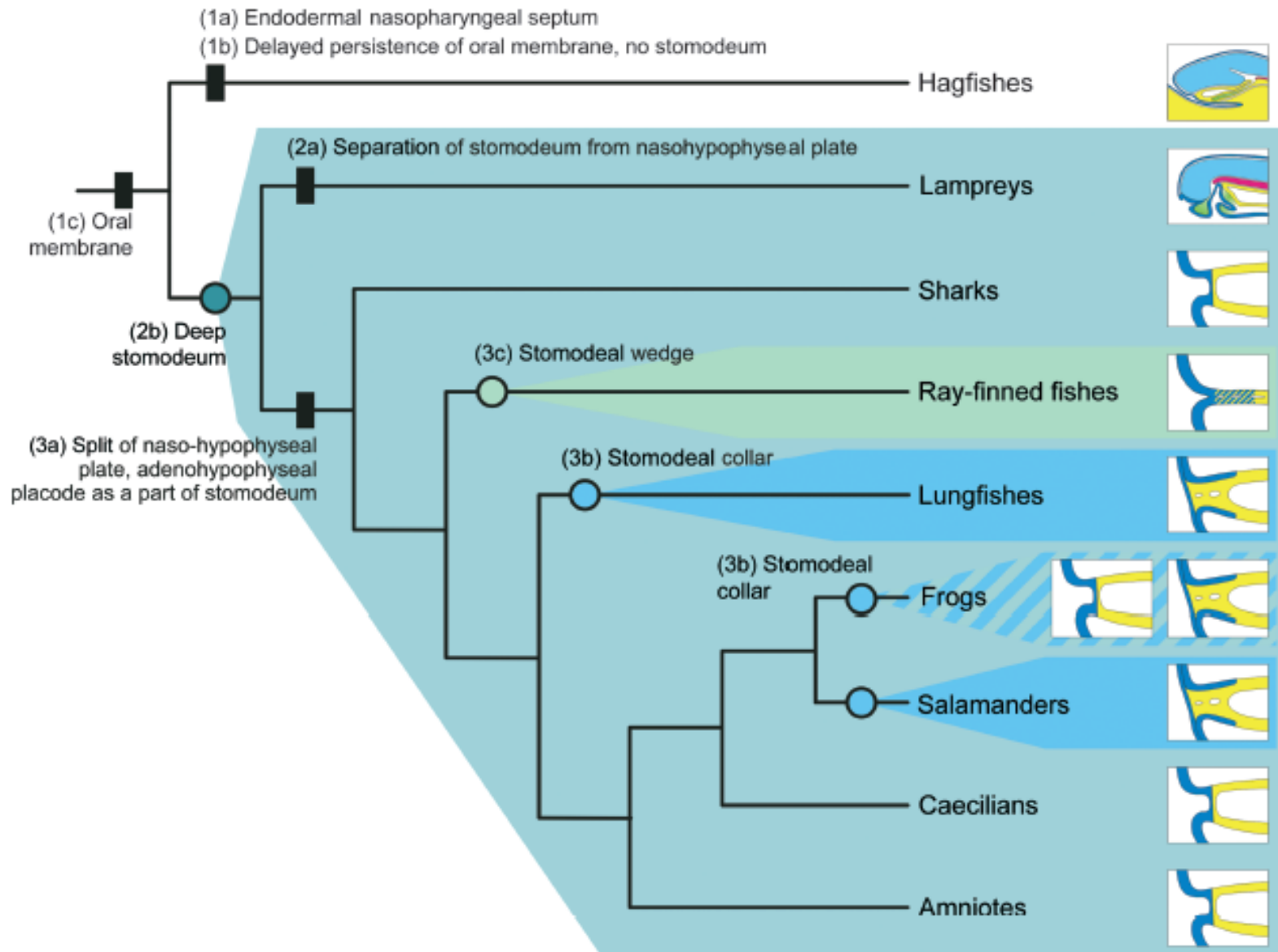
Soukup et al. 2012



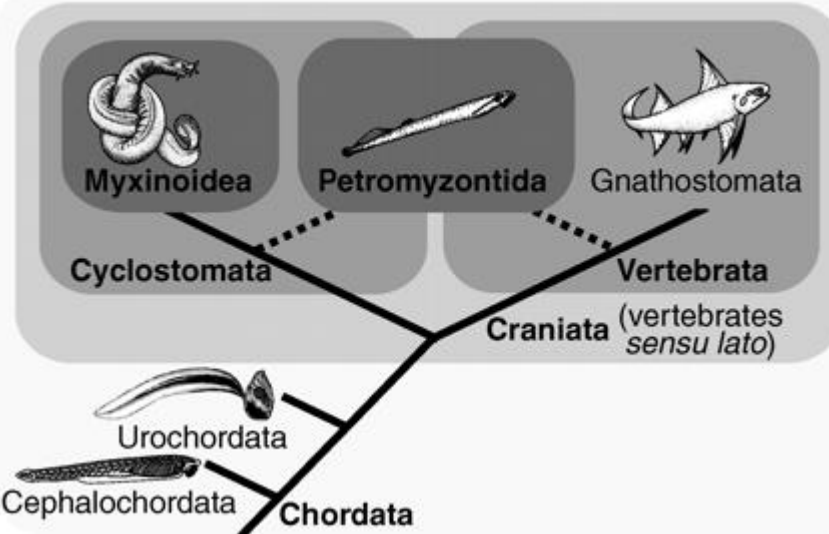
The main mode of primary mouth formation in gnathostomes (shark) compared with mouth formation in lampreys and hagfishes. The sagittal plane is shown, anterior to the left. The shark illustrates mouth formation via stomodeal invagination and perforation of the oral membrane. In lampreys, similar morphogenesis occurs including deeply invaginated stomodeum, but the forming oral membrane is made complex by the velum, which represents a part of the secondary mouth. This holds true for hagfishes as well. Here, however, the primary mouth formation arguably appears entirely in the endoderm domain, with ectoderm reaching this area rather late via the subcephalic cleft. The forming oral membrane later perforates to open the separate oropharyngeal and nasopharyngeal cavities. ll, lower lip; npc, nasopharyngeal cavity; nps, nasopharyngeal septum; opc, oropharyngeal cavity; ul, upper lip; v, velum

Formace primárních úst

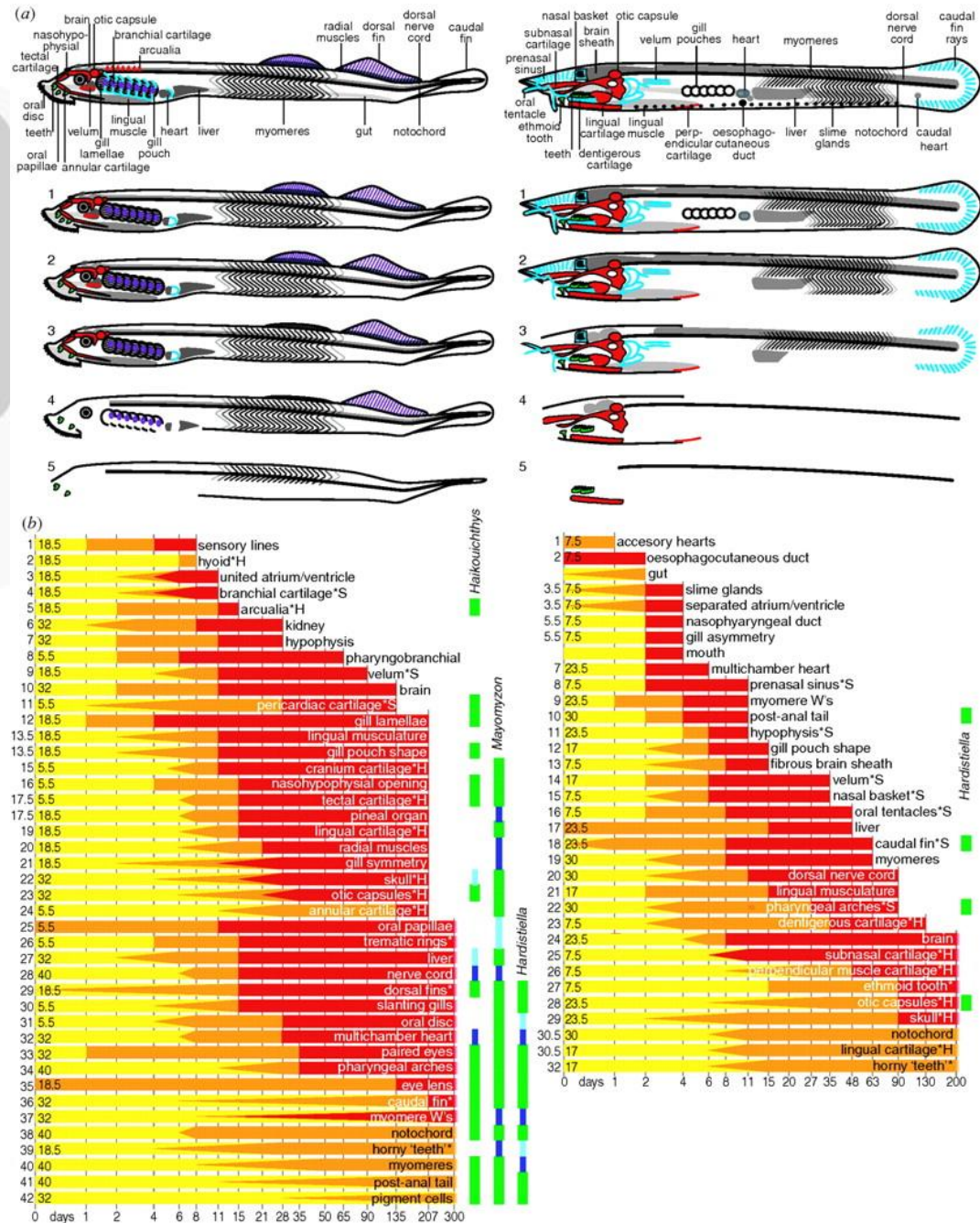
mihule a čelistnatci velmi podobně (invaginací stomodea), ale sliznatky mají zcela unikátní orofaryngeální morfogenezi (úplně jinou než ostatní Vertebrata)



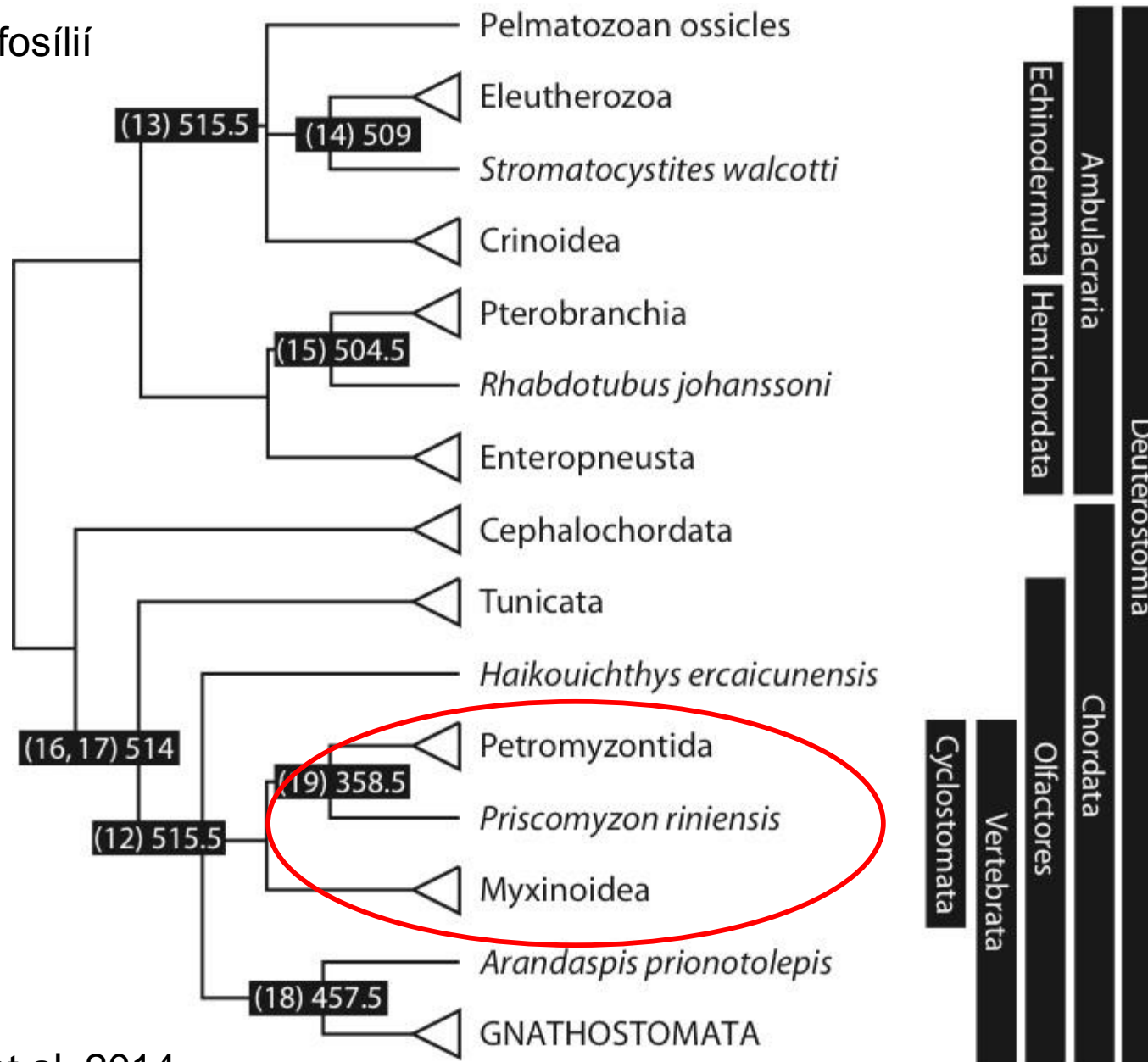
Sansom et al. 2010



(a) Adult lamprey (left) and hagfish (right) anatomy with reconstructions of the morphology at the end of decay stages 1–5. Red represents hard cartilage, blue is soft cartilage, purple is undetermined cartilage type and green is keratinous tissues.

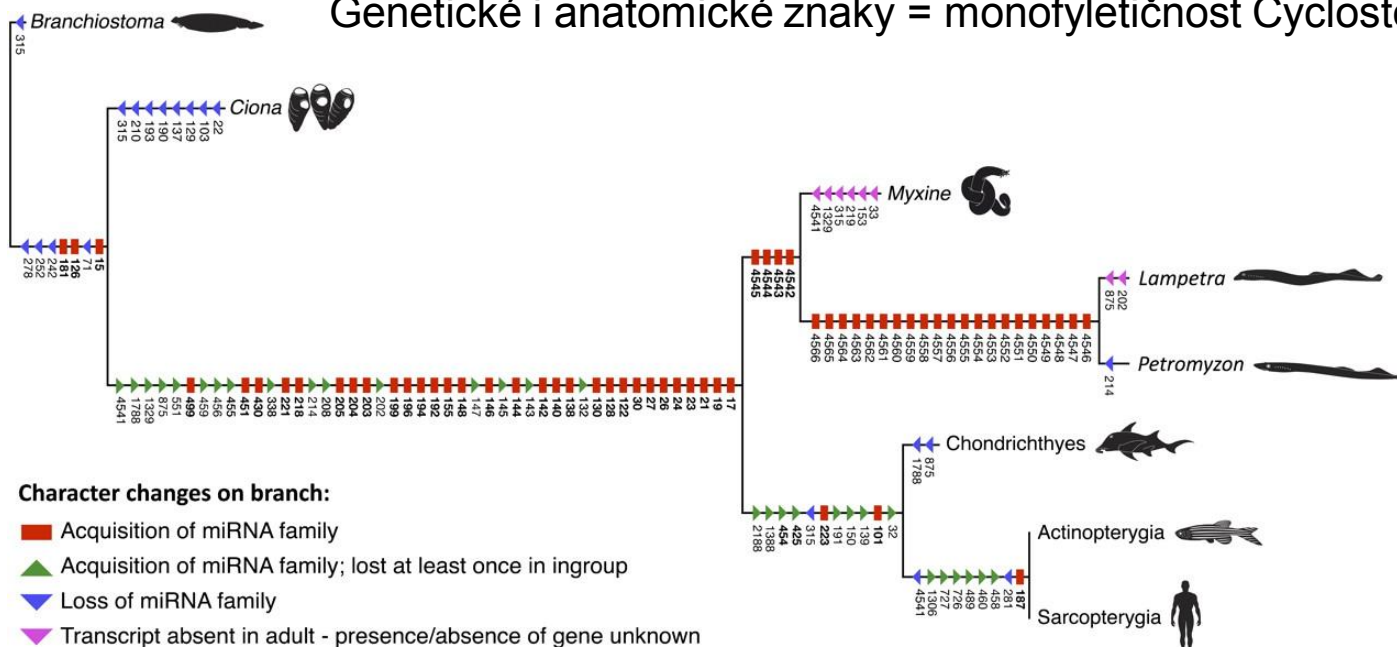


Datování fosílií

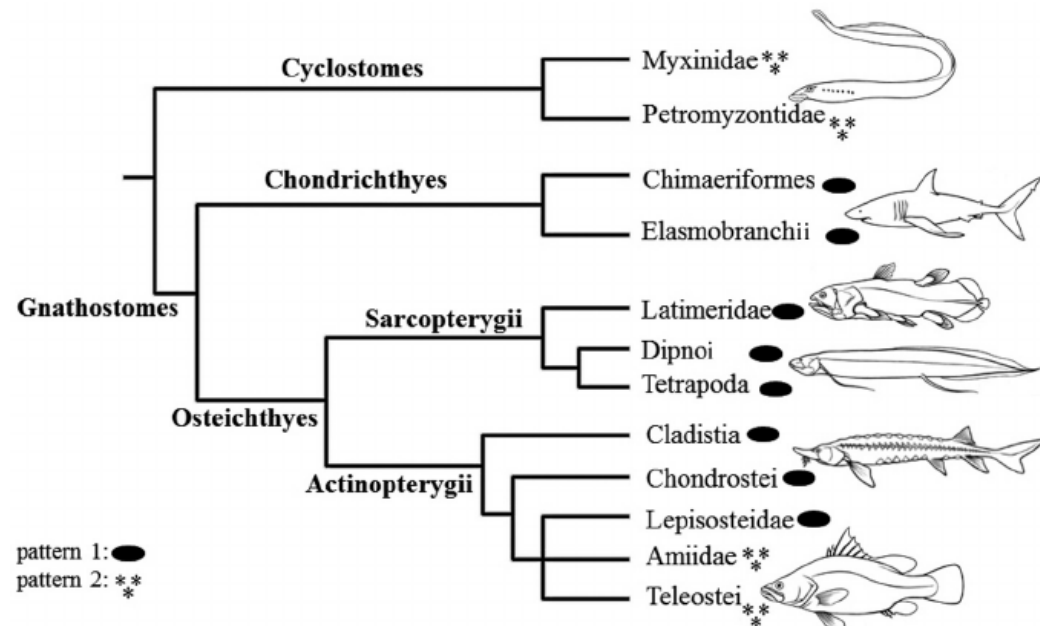


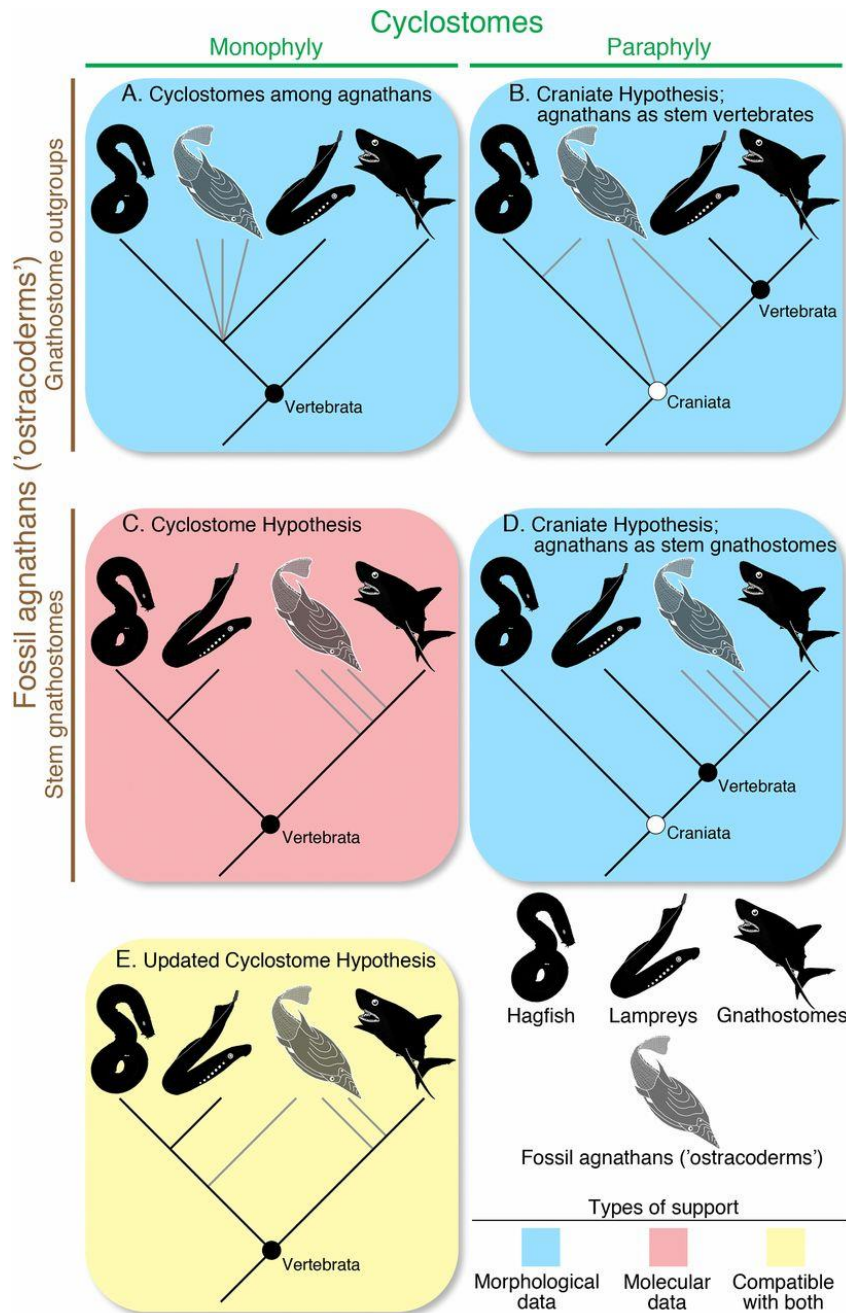
Genetické i anatomické znaky = monofyletičnost Cyclostomata

Micro RNA



Štítná žláza

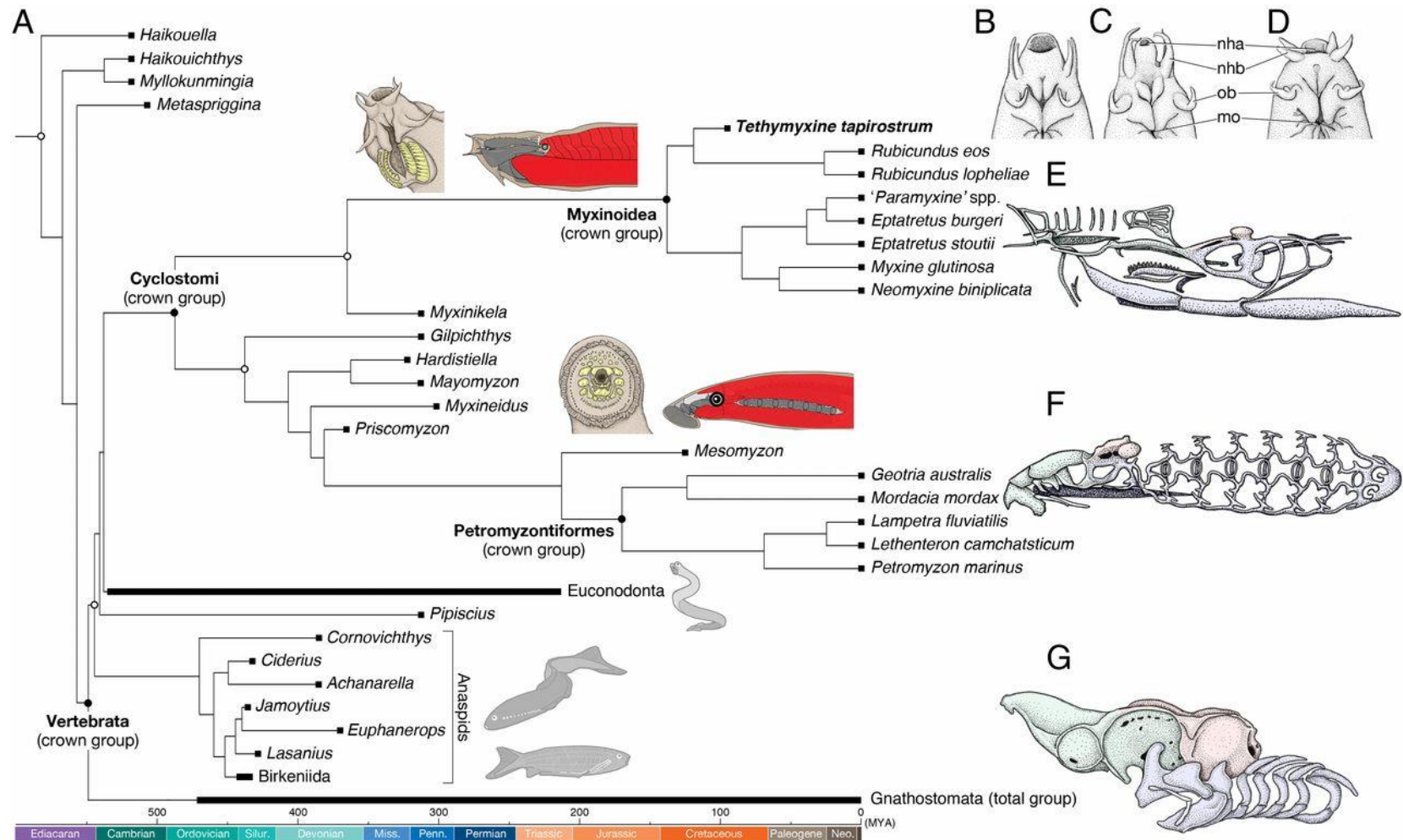




Miyashita et al. 2019

A summary of hypotheses for cyclostome relationships. The hypotheses differ in cyclostome monophyly or paraphyly (columns), and about relationships of fossil “agnathans” with respect to the cyclostome and gnathostome crowns (rows). Blue box = support from morphological data; red box = support from molecular data. Yellow box = compatible with both data types. (A) Noncladistic classification schemes based on morphological data with cyclostomes nested among agnathans. (B) Craniate hypothesis in early cladistic analyses based on morphological data, where hagfish and fossil agnathans become nested outside the crown vertebrate node. (C) Cyclostome hypothesis as supported by molecular data. Fossil agnathans are assumed on the gnathostome stem. (D) Craniate hypothesis in recent analyses of morphological data, where hagfish remain nested outside the crown vertebrate node. Fossil agnathans are placed on the gnathostome stem. (E) **Updated cyclostome hypothesis supported by the analyses of morphological data presented in this paper. Hagfish and lampreys form a clade of cyclostomes as supported by the molecular inferences.** However, some fossil agnathans are closer to the cyclostome crown than to the gnathostome crown.

Nutná kombinace morfologie a genetických znaků



Maximum parsimony and Bayesian inference potvrzují monofylii skupiny Dvě hlavní apomorfie – keratinové zuby (žlutě) a pozice svalstva (červeně)

(E, myxinooids; F, petromyzontiforms; G, gnathostomes), each is accompanied by a chondrocranium in left lateral view (green: neural crest-derived nasohypophyseal skeleton; red: mesodermally derived neurocranium; blue: neural crest-derived pharyngeal skeleton).

Cyclostomata

Synapomorfie

- Rohovité zoubky v savých ústech.
- Respirační plachetka (*velum*) v ústním aparátu.
- Složitý jazyk.
- Oporné elementy žaberního koše jsou uloženy vně žaberních váčků, žábry vznikají z endodermu.

„Agnatha“ bezčelistní Cyclostomata (kruhoústí)

Vodní formy s kruhovým průřezem těla, bez prostorné tělní dutiny, bez párových ploutví, bez čelistí, bez šupin, bez dermálních kostí a mineralizovaných tkání,

jen chrupavčitý endoskelet: pololebka + neurální oblouky (chybí u sliznatek), nepárová nozdra a nasohypofyzární kanál, chorda mohutná, nezaškrcená (axiální dopředný pohyb)

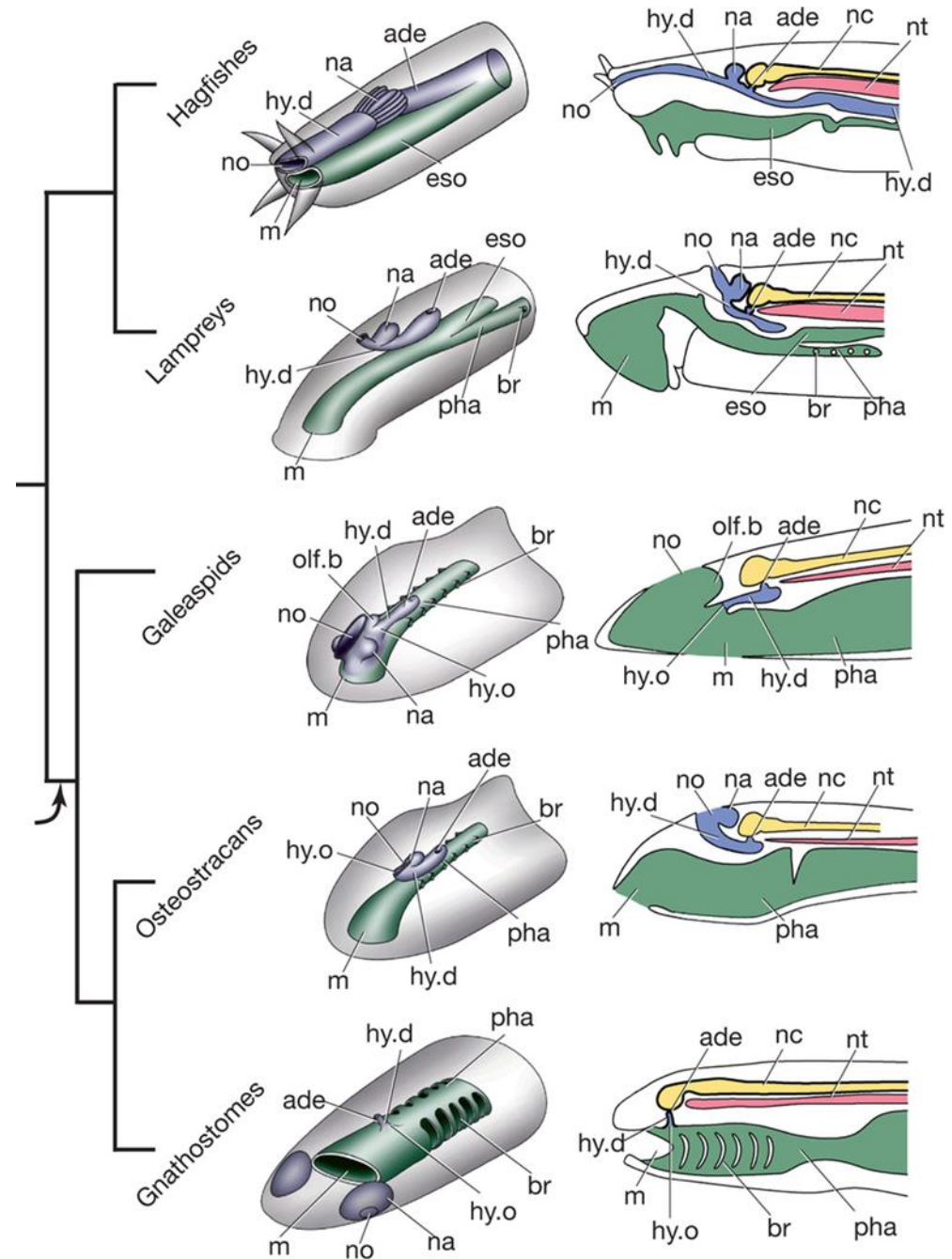
Žábra: endodermální žaberní váčky
řada autplesiomorfií (monomerní hemoglobin),
specifické adaptace u mihulí (parasitismus).

Agnatha - nepárová chodba a nasohypofyzární kanál

Sliznatky – nasohypofyzární kanál do střeva

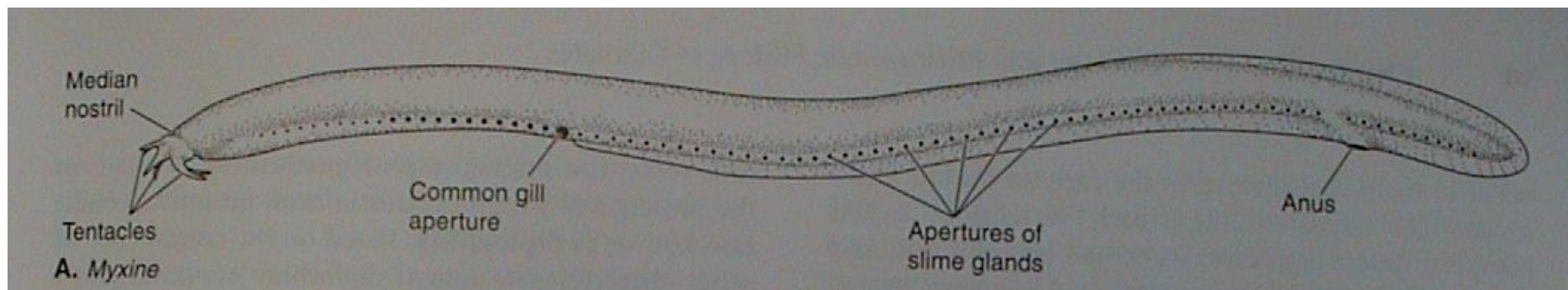
Mihule – nasohypofyzární kanál je slepý, hltan je dorsoventrálně dělený, spodní dýchací část slepá

Gnathostomata – párová nosní dutina
Rozdílné plakody – adenohypofyzární a čichová



Myxinoidea - sliznatky





Metamerní žlázy, sliz

3 páry hmatových tentakulí, odontoidy

Redukované oči

Voda nasávána nasohypofyzární chodbou

Nepárová nozdra

Periodický hermafroditismus, vnější oplození

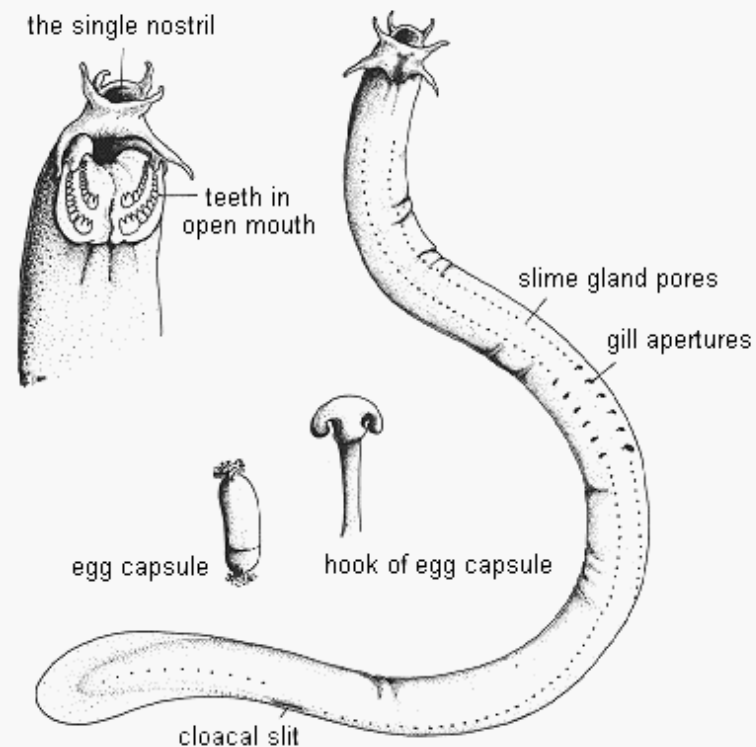
Jen levá Cuvierova chodba

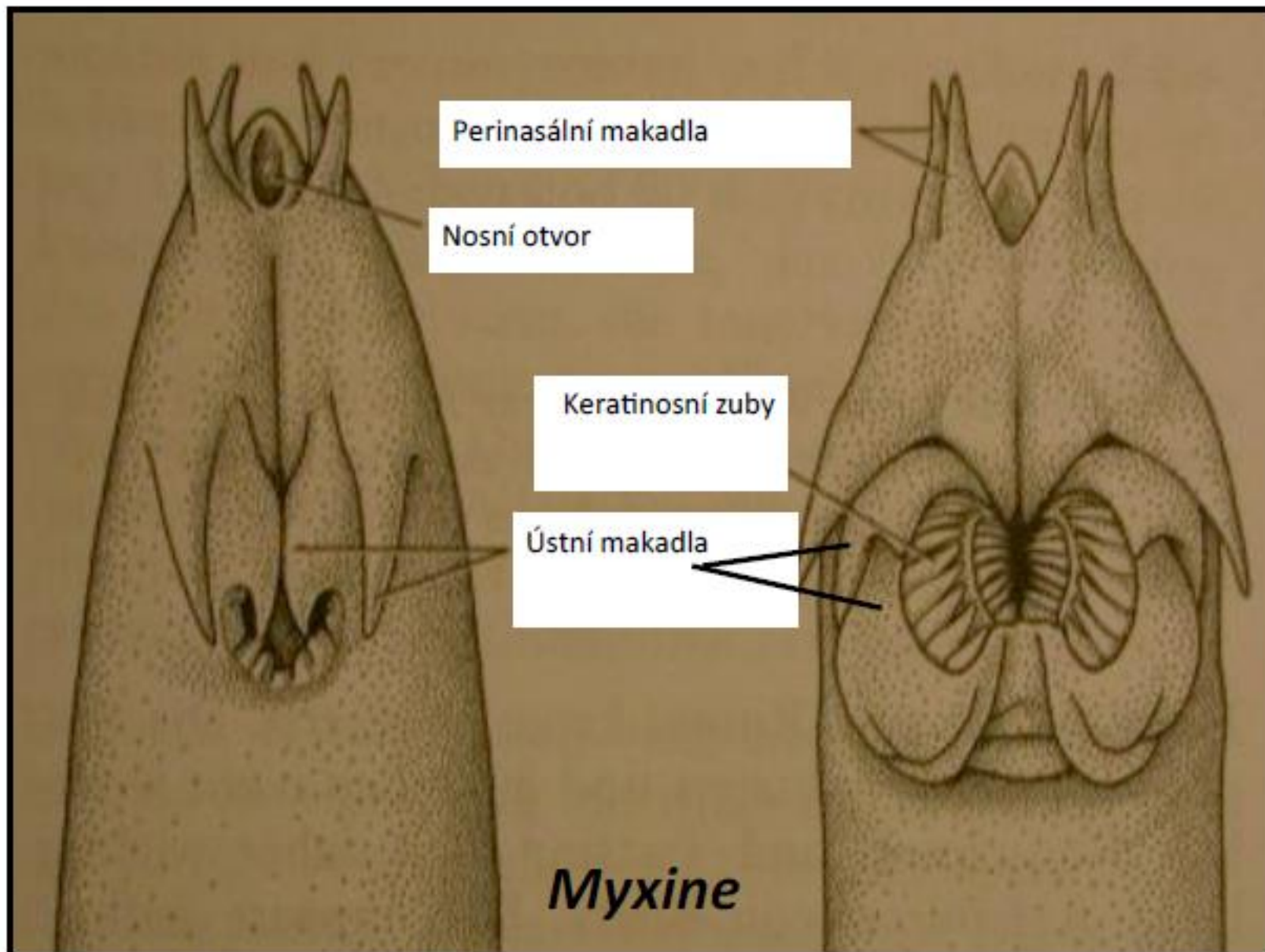
43 druhů 6 rodů, Myxine, Bdellostoma

- primárně mořské - tělní tekutiny s vysokým obsahem solí; isotonické s mořskou vodou

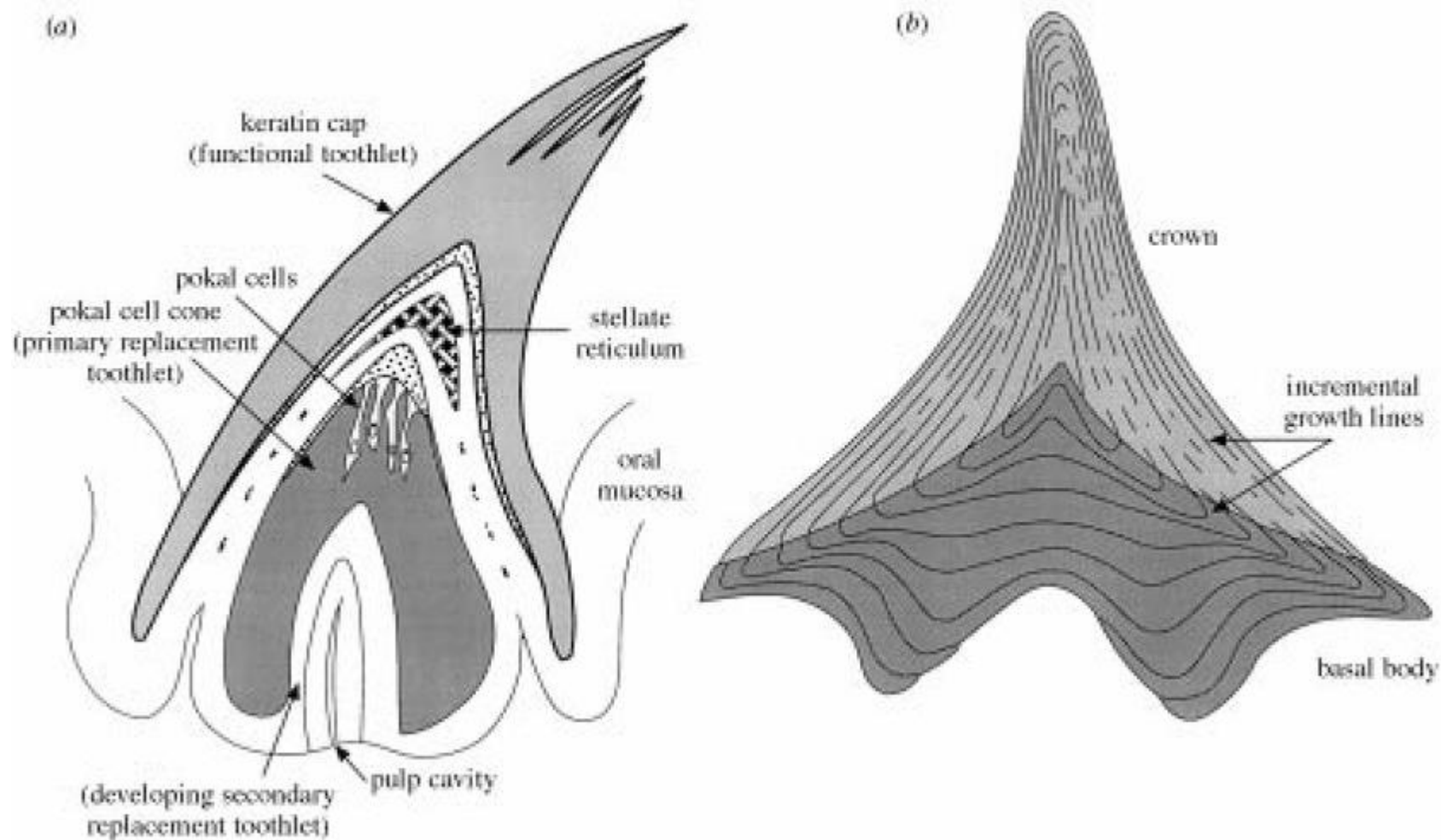
OSMOKONFORMITA

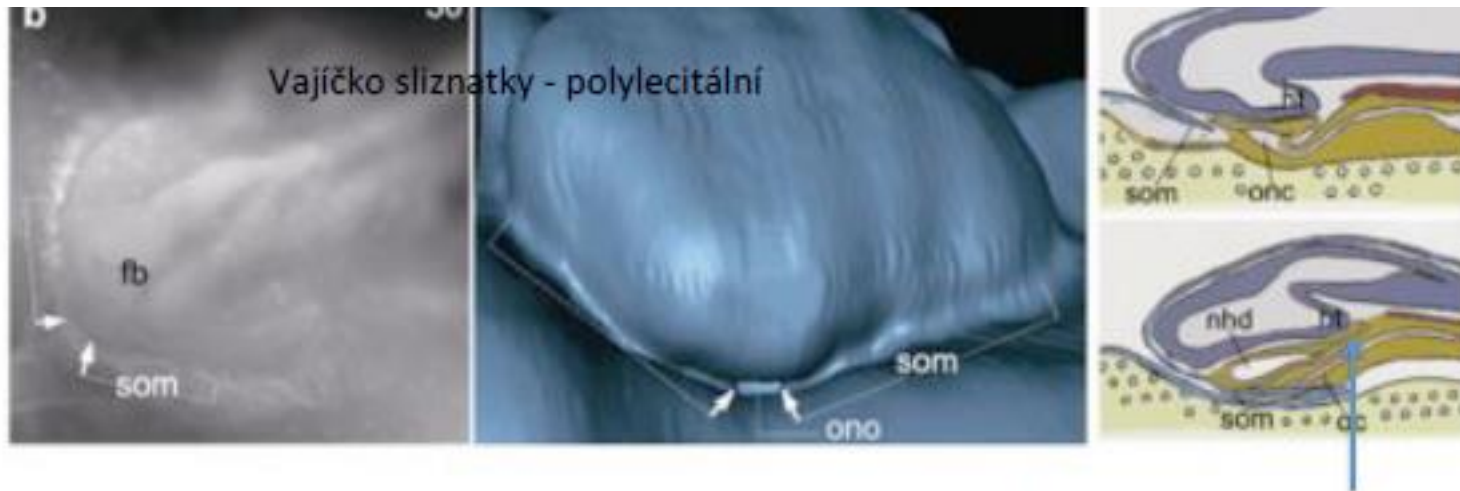
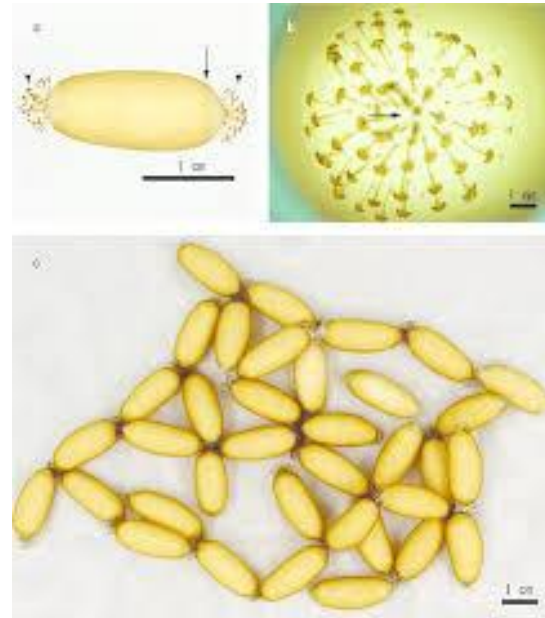
- kdežto obratlovci asi primárně sladkovodní - opodstatněnost vzniku ledviny jen v hypotonickém (sladkovodním prostředí)





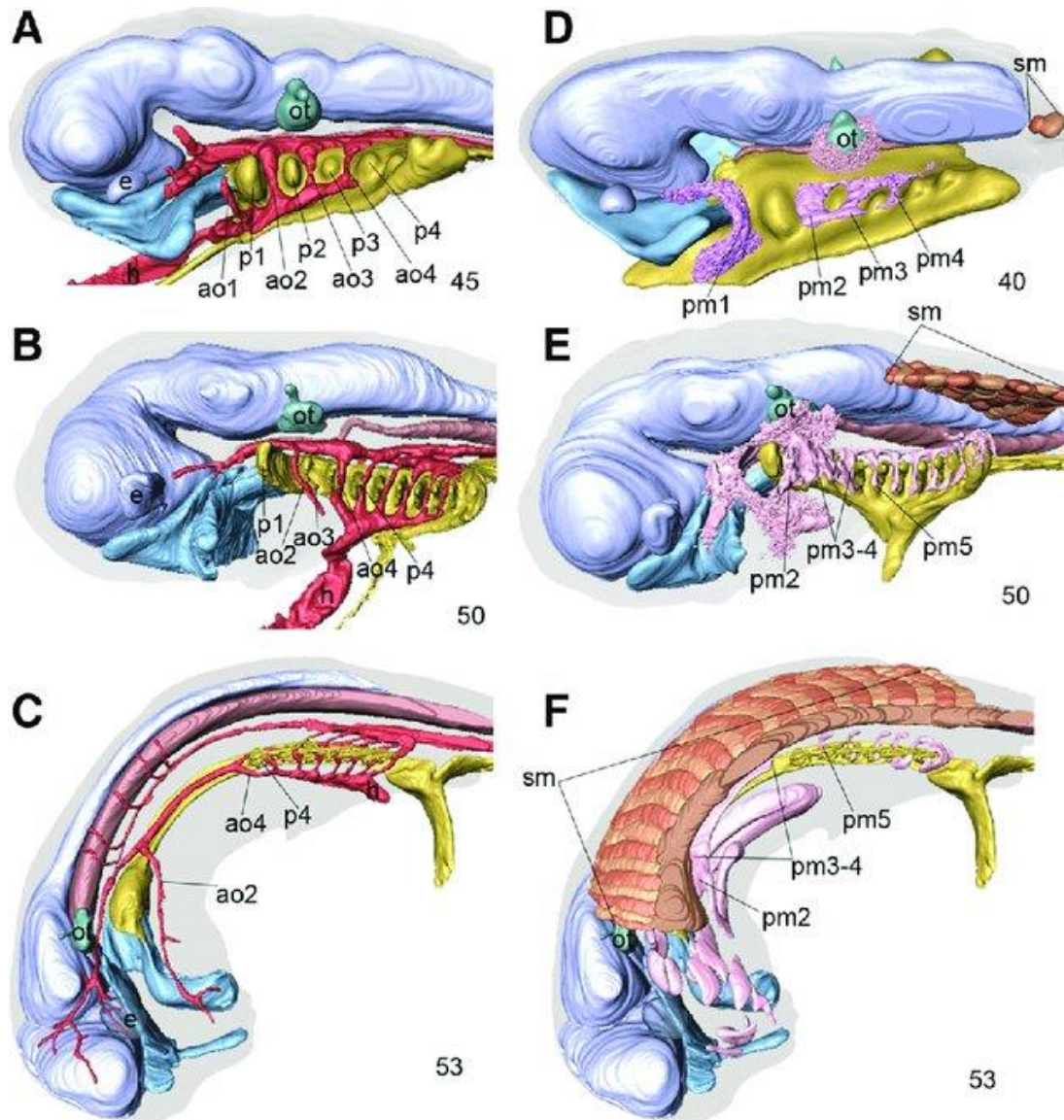
Keratinové zuby na jazyku – není jasná homologičnost, nedostatek embryologických informací, dlouho nebyla známa ontogeneze





adenohypofýza + faryngeální septum - endodermální

Problém: chybí data o embryogenesi sliznatky, poslední údaje 1910, 1960 -



Oisi et al 2013, 2015

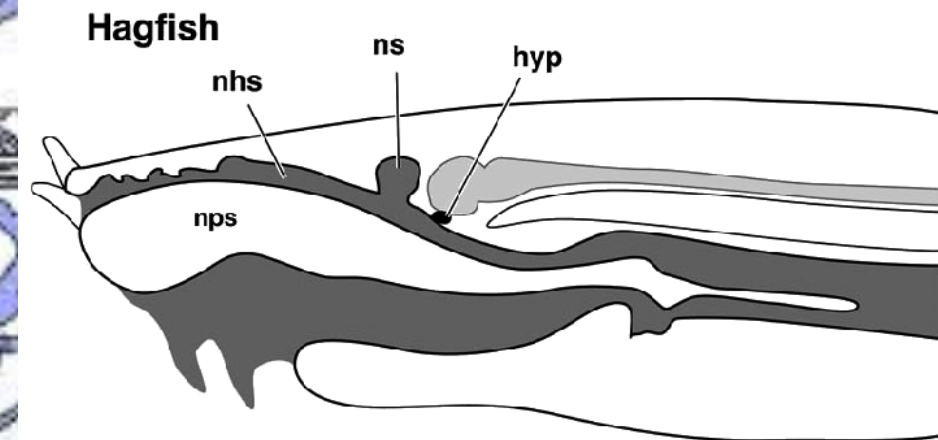
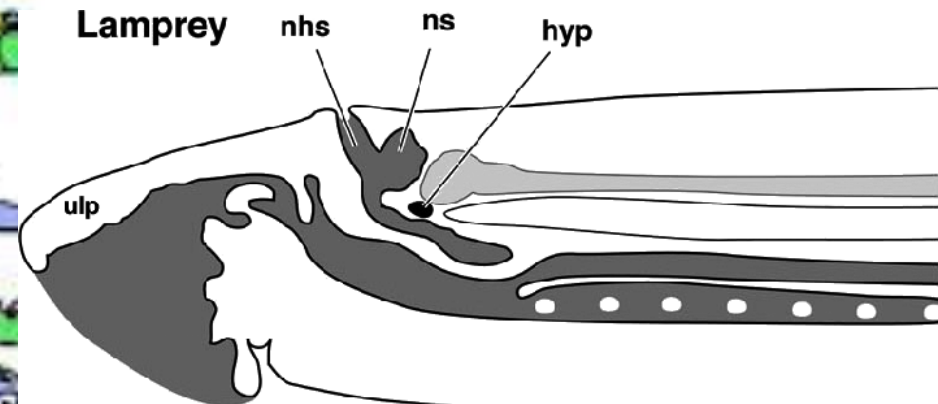
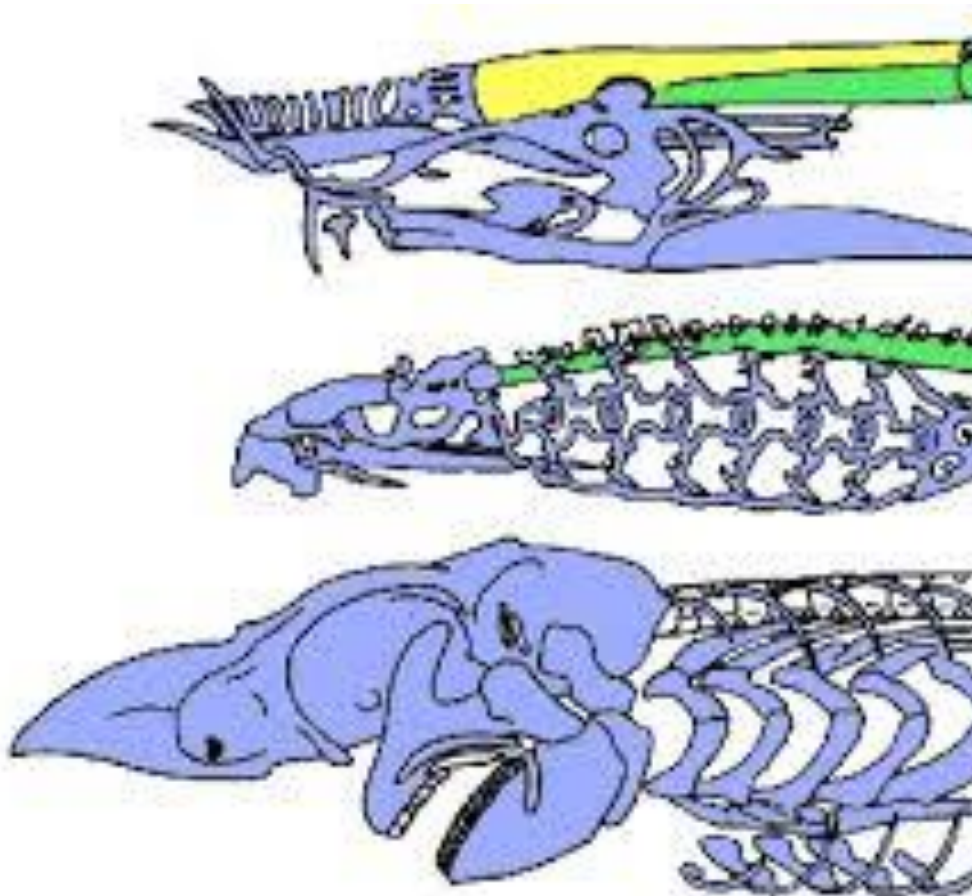
První detailní ontogeneze

Figure 2 Mid-to late pharyngular-stage embryos of *Eptatretus burgeri*. (A-C) Left lateral views of 3D-reconstructed embryos at stages 45, 50, and 53. Pharyngeal endoderm is colored yellow and the arterial system is colored red. The light blue color beneath the brain primordia represents oronasal ectodermal derivatives (for details, see [10]). Note that the caudal half of the pharynx shifts caudally by the expansion of the pharyngeal arch 3 and 4 domain. (D-F) Reconstructions of embryos at stages 40, 50, and 53, with Tbx1/10A-positive mesodermal components (colored pink) as well as somites (sm). Note that somites initially arise caudal to the entire pharynx at stage 40, and later shift rostrally to reach the mid-otic level (F).

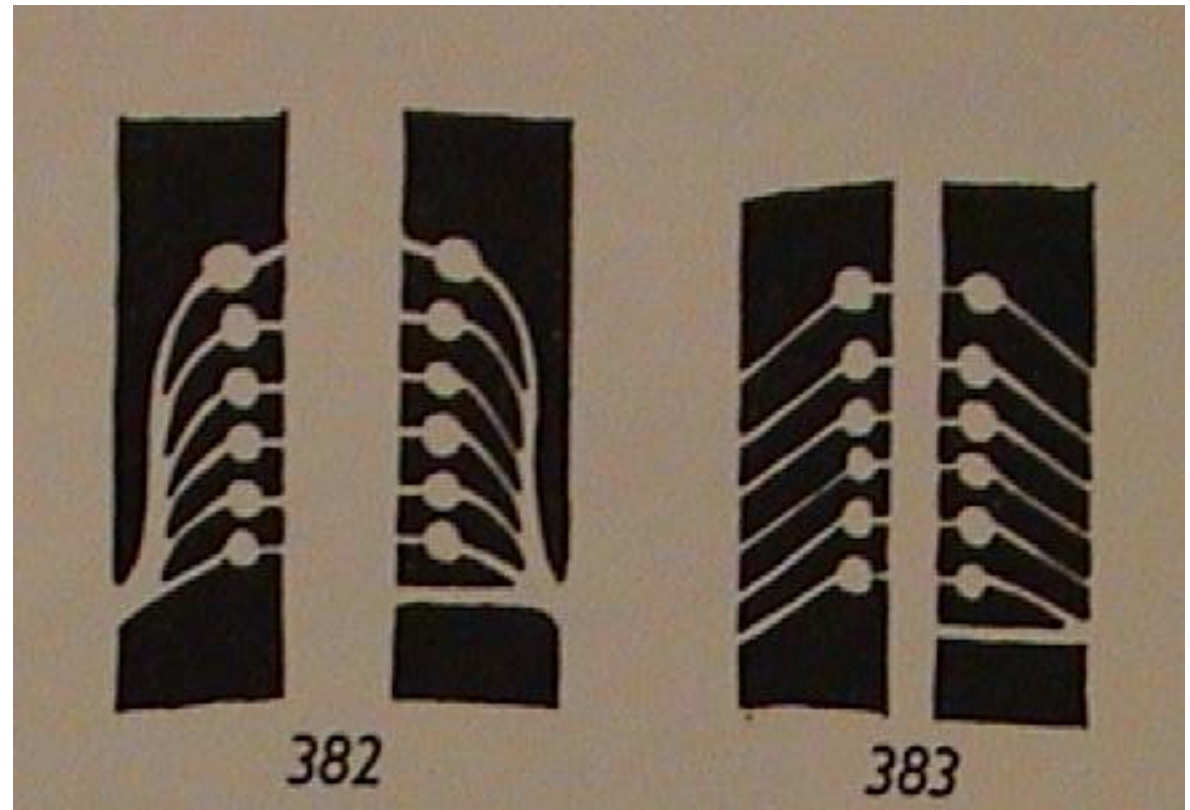
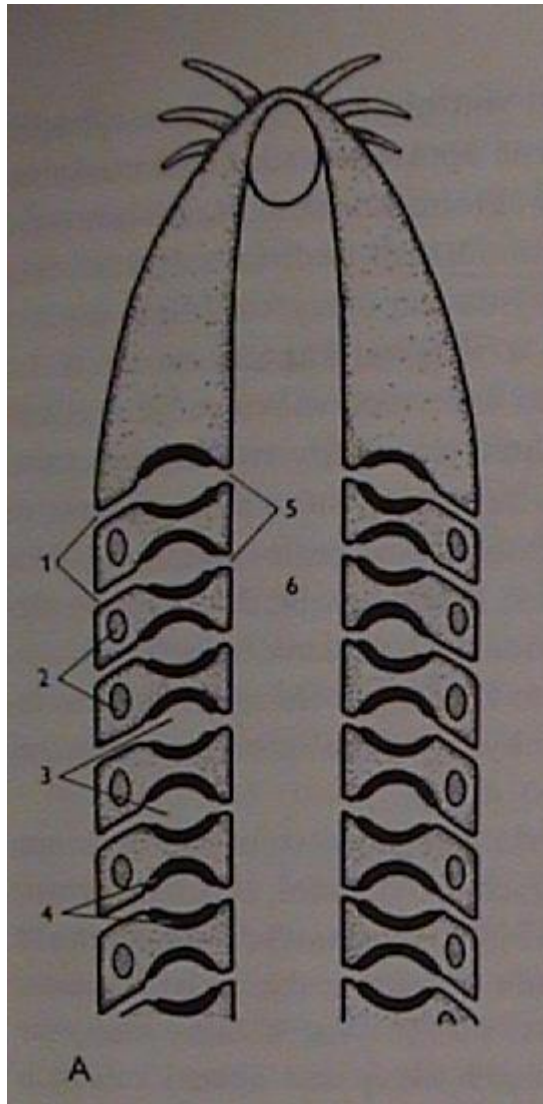
Žaberní skelet nenavazuje na žábra

Lebka – bez stropu neurokrania = hemikranium

Nasohypofyzární kanál otevřený volně do hltanu



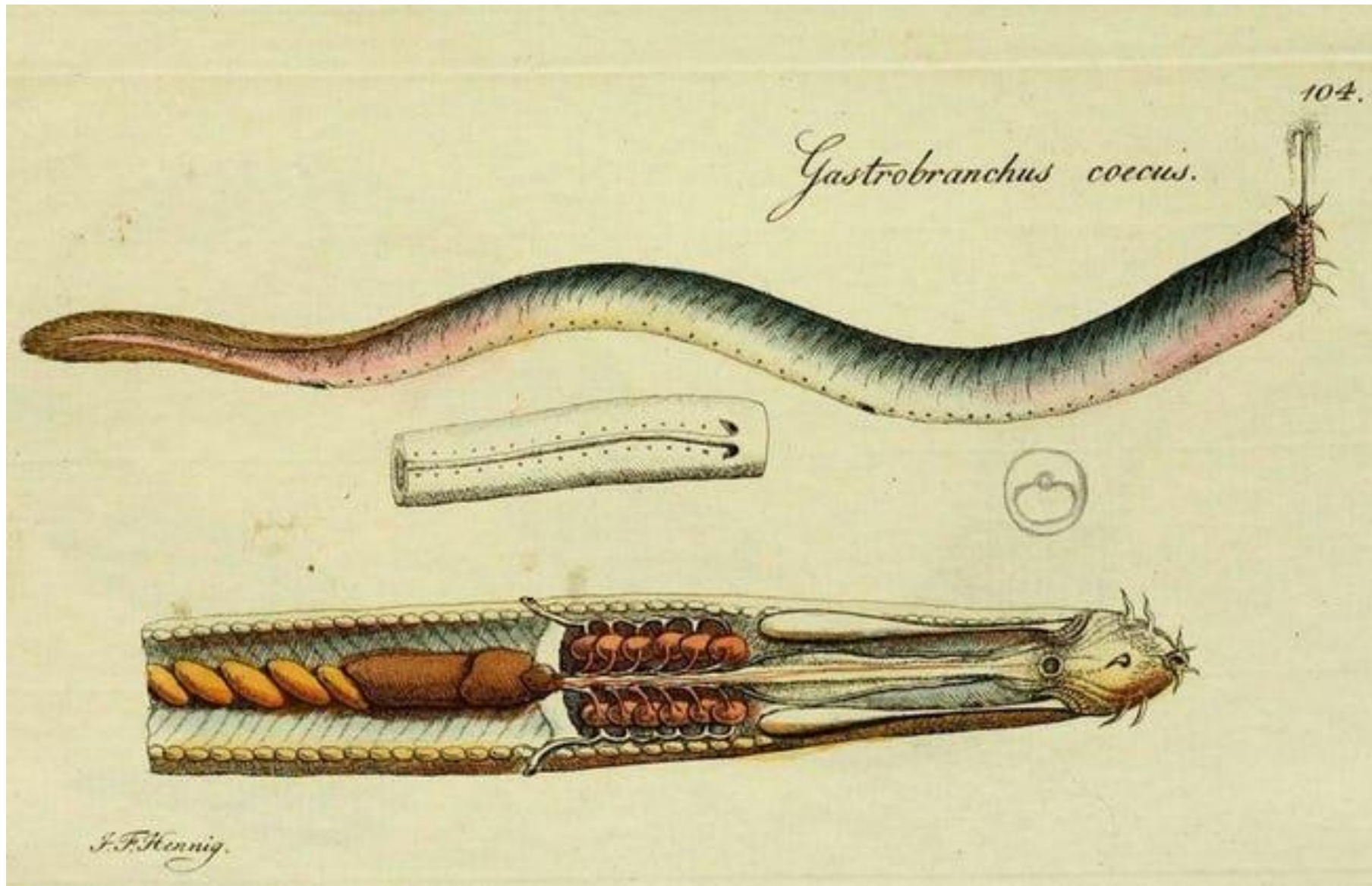
Dýchací soustava



Žaberní váčky uvnitř koše z chrupavčitých žaberních prstenců, výstelka **endodermálního původu**

ústí samostatně na povrch nebo do společného kanálku

Nejednotný počet žaberních otvorů (1-16) a endodermálních žaberních váček



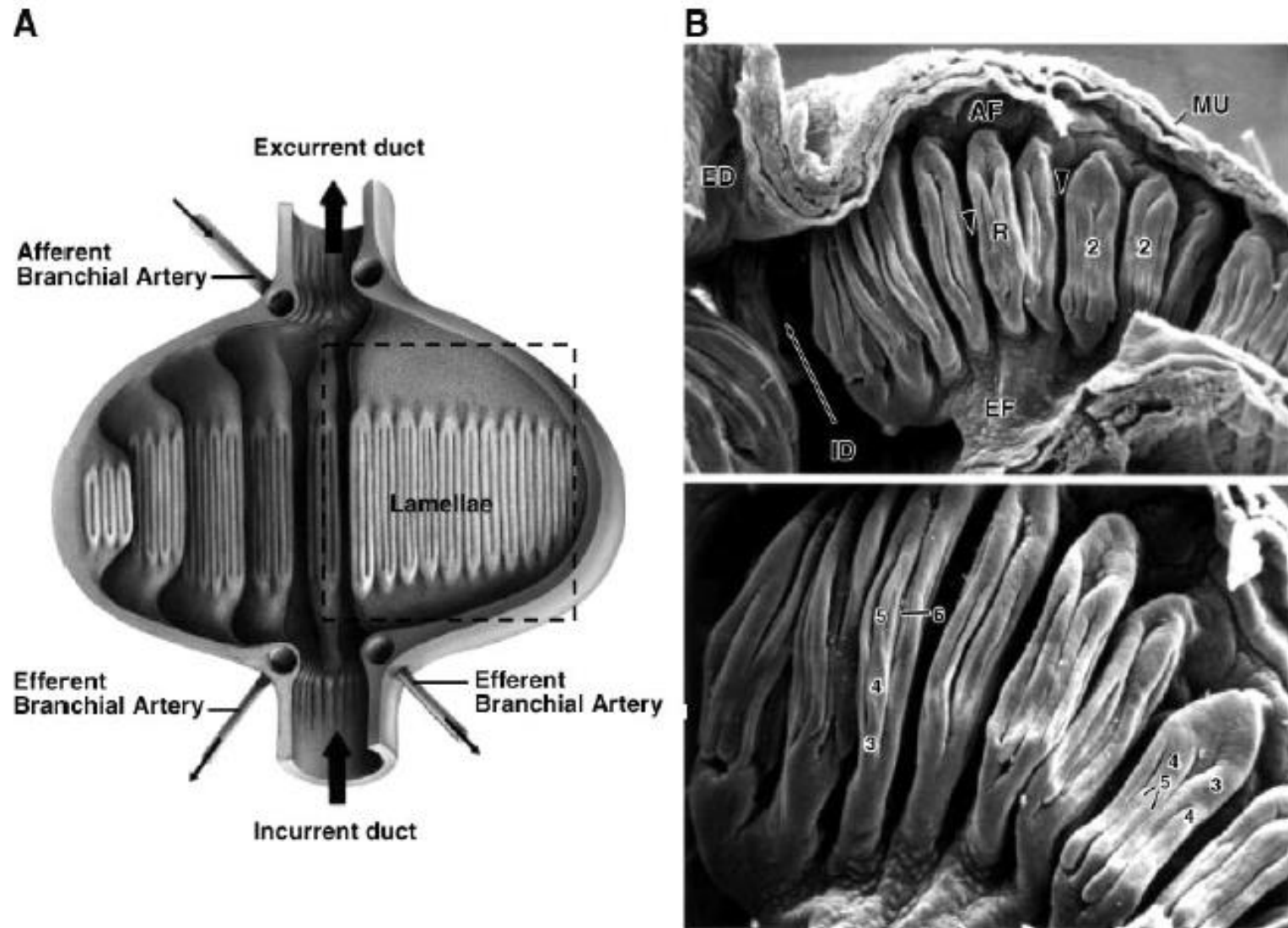
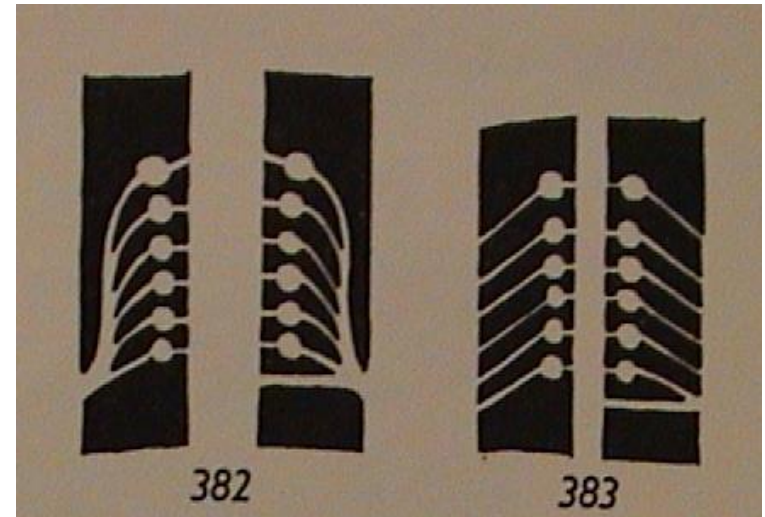


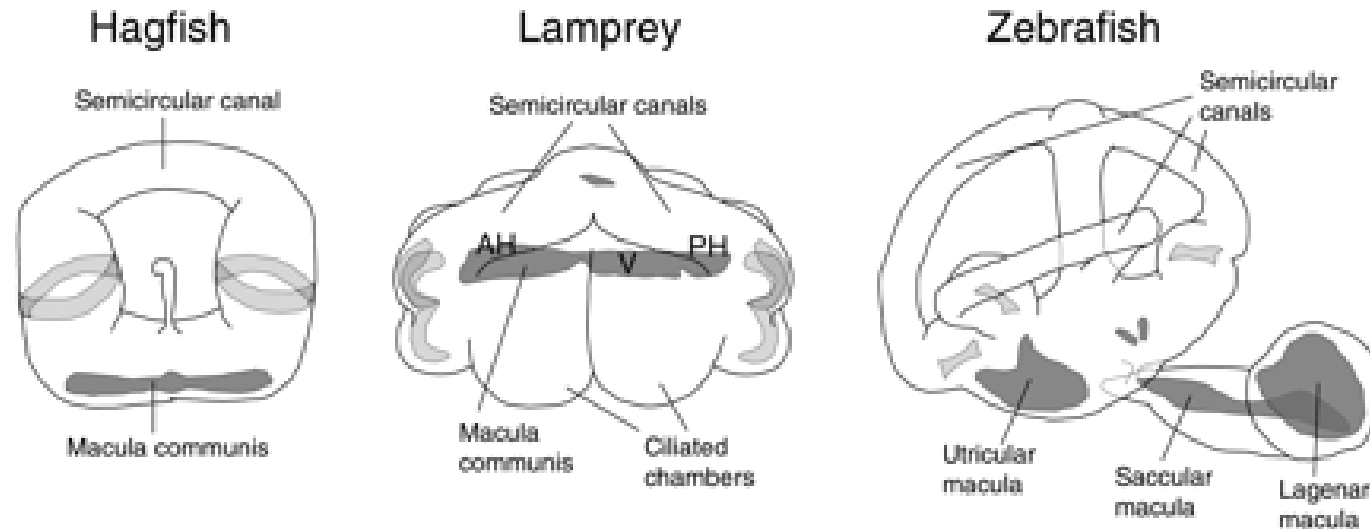
FIG. 3. Anatomy of hagfish gills. *A*: schematic of a longitudinal cut through a gill pouch from the Atlantic hagfish, with a lateral perspective of a primary gill fold (filament) and its lamellae (boxed area). Note radial arrangement of additional filaments around the pouch. Large arrows indicate direction of water flow; small arrows indicate direction of blood flow. [Modified from Elger (169).] *B*: scanning electron micrographs of a gill filament from the Pacific hagfish, comparable to boxed area in *A*. Top micrograph ($\times 30$) shows an overview of a filament, with afferent (AF) and efferent (EF) regions, and respiratory lamellae (R) with second-order folds (2). MU indicates muscular layer around the pouch. Arrow indicates flow of water through pouch from incurrent duct (ID) to excurrent duct (ED); arrowheads indicate flow of blood across filament. Bottom panel ($\times 70$) reveals higher order folds of the lamellae, i.e., third- (3), fourth- (4), fifth- (5), and sixth-order (6) folds. [Modified from Mallatt and Paulsen (432).]



Myxinidae – 2 rody, 23 druhů – 1 vnější
žaberní otvor

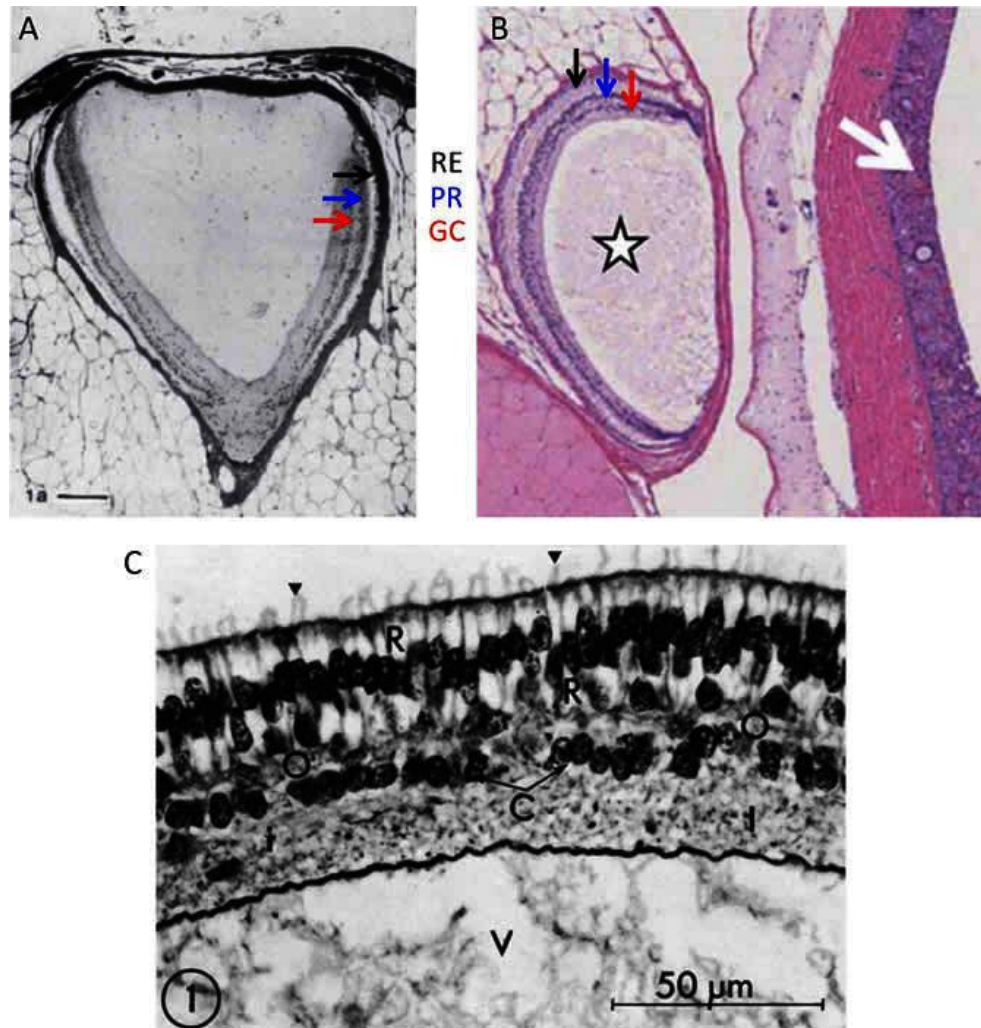
Myxine

Eptatretidae – 2 rody, 35 druhů, více otvorů
Eptatretus, Paramyxine



Comparative sketch of adult hagfish, lamprey and zebrafish inner ears. Lateral views with anterior to the left; not to scale. Sensory maculae are shown in dark grey; cristae are shown in light grey. Note the single macula communis in the hagfish and lamprey ear, and the asymmetric arrangement of three separate sensory maculae in the zebrafish ear. AH, V and PH are the anterior horizontal, vertical and posterior horizontal regions, respectively, of the lamprey macula communis.

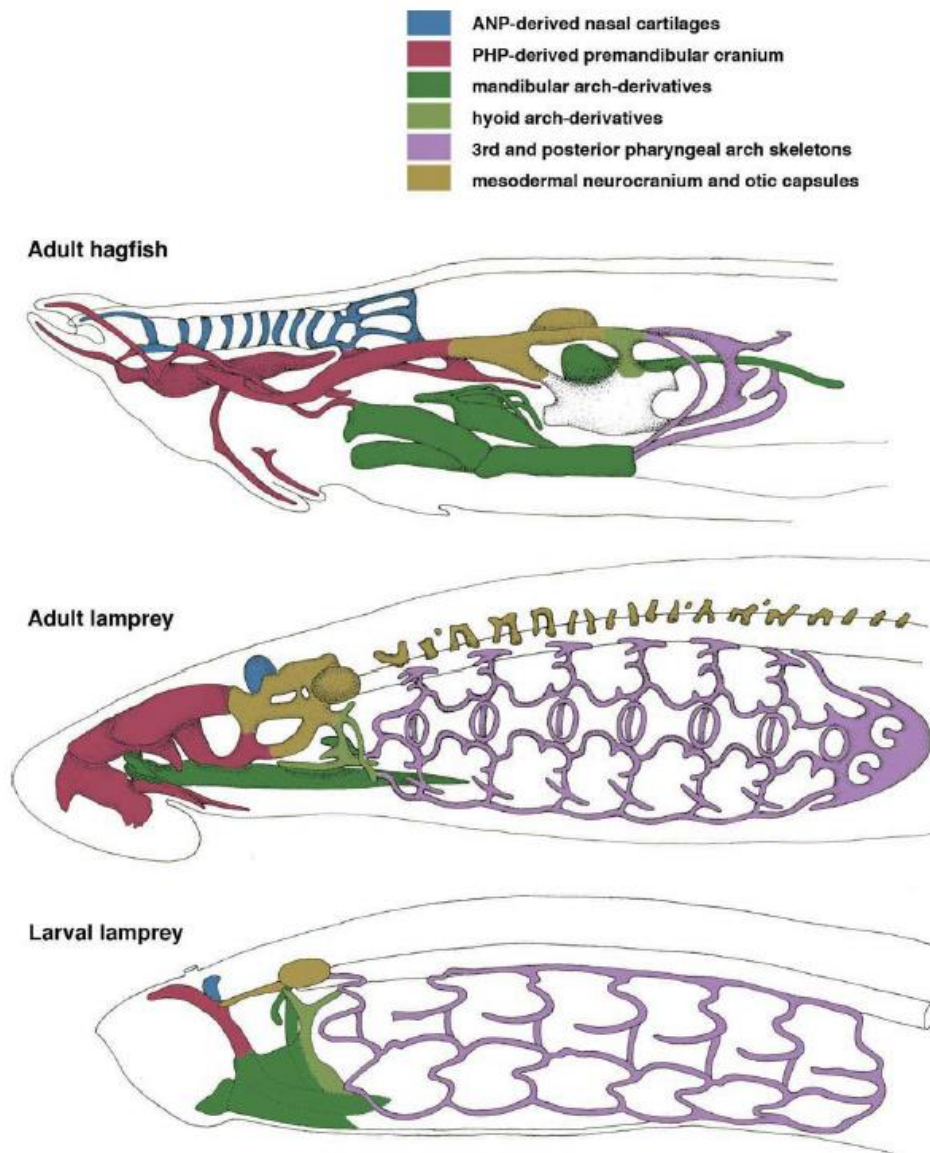
Agnatha – pouze 2 chodby v rovnovážném ústrojí, u sliznatek bez morfologicky vymezených maculae a crist - extrémní autplesiomorfie ?



Oko sliznatky:

- *Absence čočky
- *Absence okohybných svalů
- *Dvouvrstevná retina bez vícevrstevné polohy integračních neuronů, n.opticus velmi tenký (30 μm)
- chiasma opticum součástí hypothalamu
- zrkové projekce jako u jiných (thalamus, tectum) ale ipsilaterální projekce jen 15%
- *Ektodermální plakoda – ne čočka, pouze nepigmentová skvrna na kůži

A,B, Light micrographs of sections through hagfish eyes. A, *Eptatretus burgeri*. Scale bar 0.15 mm. From Locket & Jorgensen (56). B, *Eptatretus stoutii*. Eye (starred) and eye-patch (arrowed). Stain: Hematoxylin and Eosin. From Zeiss et al (267). Arrows indicate nuclear layers as follows: red (GC) ganglion cells; blue (PR) photoreceptors; and black (RE) retinal epithelial cells. C, Electron micrograph of retinal section, *Eptatretus stoutii*. The two triangles mark two outer segments. R, receptor cells; O, outer synaptic layer; C, cell bodies of projection neurons; I, inner fiber layer; V, vitreous body. Distinct outer and inner limiting membranes are visible.

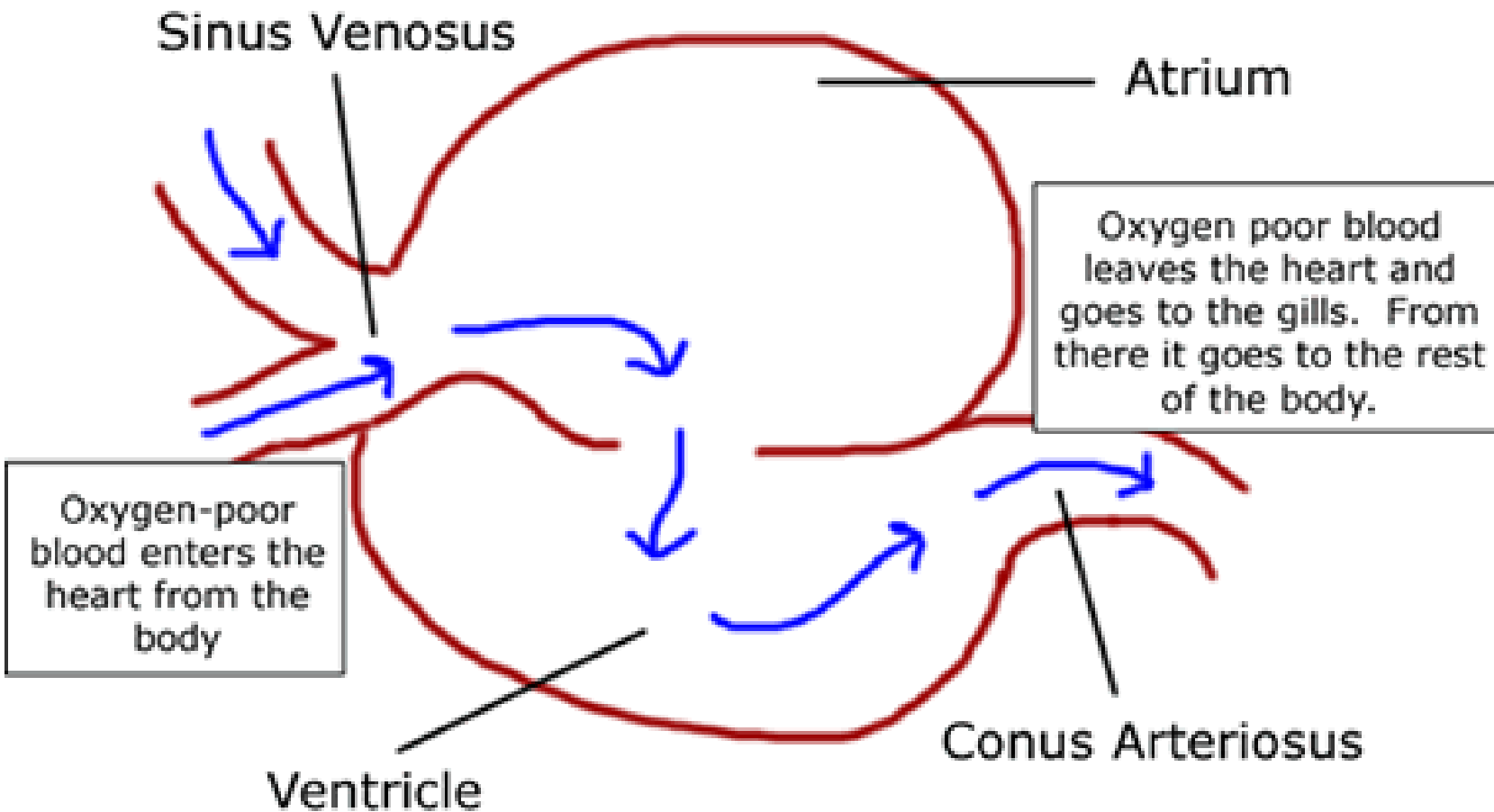


Sliznatky, mihule

Nehomologické velum

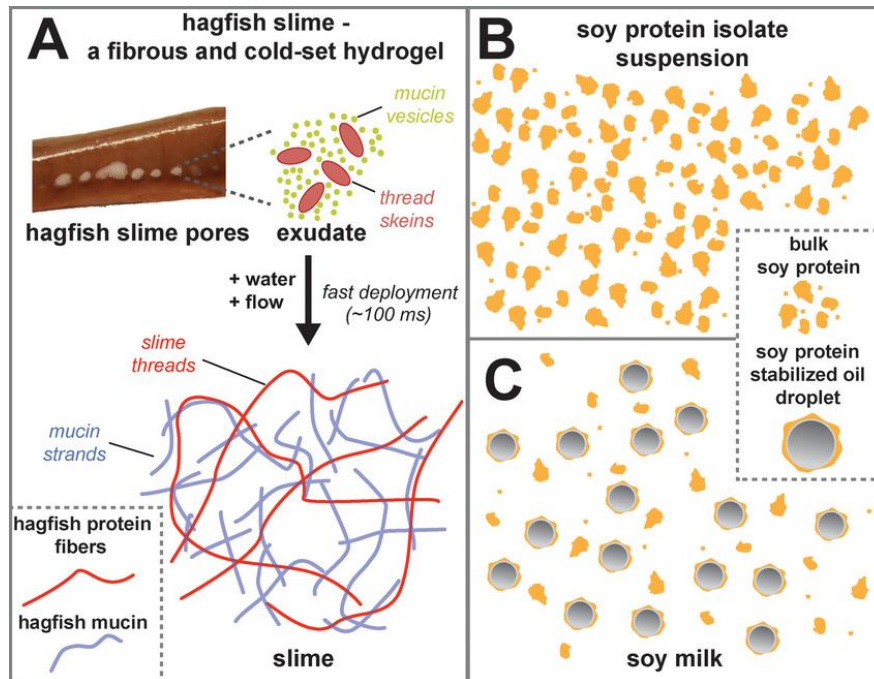
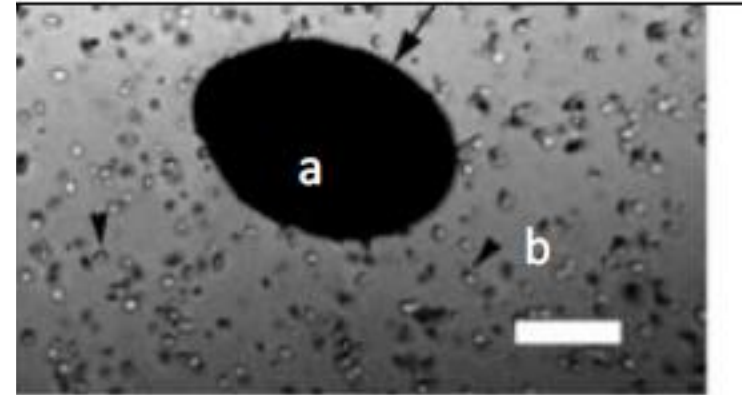
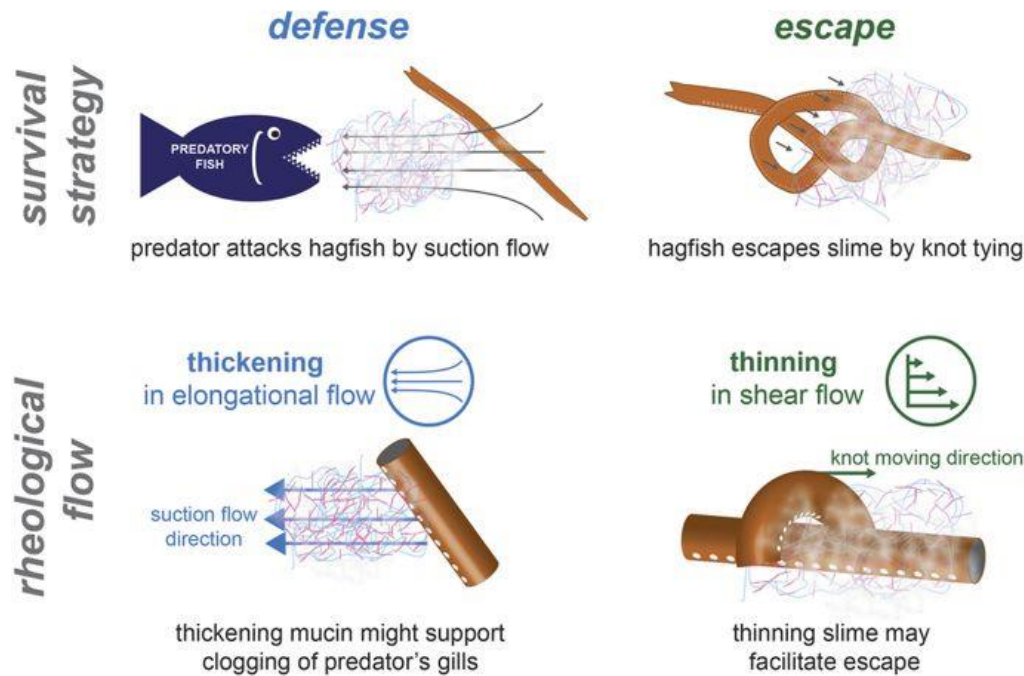
Sliznatky - chrupavka
netvoří oporu žaberním
štěrbínám

Fig. 10. Homology of chondrocranial elements in cyclostomes. Hagfish and lamprey chondrocrania were compared on the basis of our results. Hagfish chondrocranium was redrawn from the work of Holmgren and Stensiö (1936), and those of the lamprey from the work of Marinelli and Strenger (1954) and Fontaine (1958).



Autonomní srdce, aditivní srdce v ocasní části,
erythrocyty, unikátní granulocyty

Unikátní kožní kolagen (serin, treonin)



Sliz sliznatky:

(a) proteinová "vřeténka" + (b) mucinové měchýřky → ve vodě praskají a podél proteinových vřetének vytvářejí dočasný slizový agregát

Efektivní zalepení žaber čelistnadců ! – dokonalá obrana

<http://jeb.biologists.org/content/217/13/2288>

http://www.youtube.com/watch?v=tKTRv3hx1s0&list=PLE0B26B1CCB3FC9FE&index=7&feature=plpp_video

<https://www.youtube.com/watch?v=Bb2EOP3ohnE&index=3&list=PLE0B26B1CCB3FC9FE>

https://www.youtube.com/watch?v=_8FVpj0p-iU

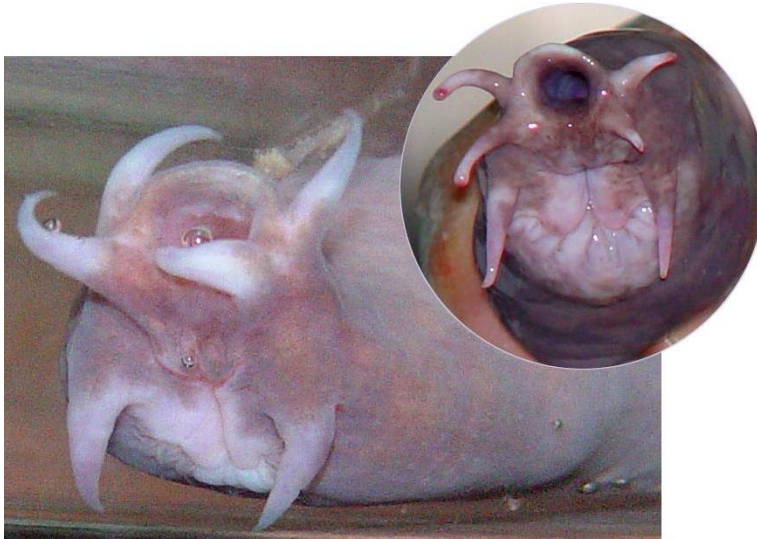
<https://phys.org/news/2017-12-loose-skin-slack-volume-hagfish.html>

Myxinoidea - sliznatky

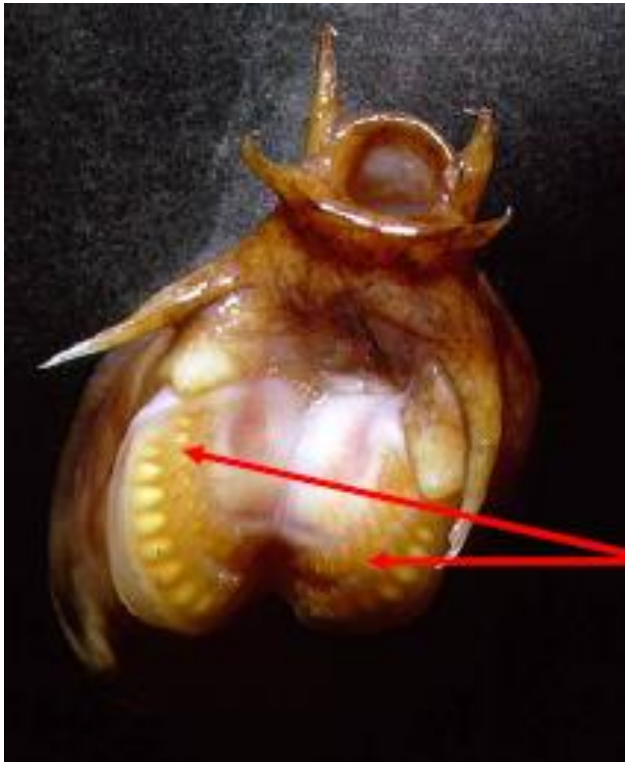
Myxine



Myxine mcmillanae
hlubokomořská
Karibik



Bdellostoma (80 cm)
potravou jsou poraněné a mrtvé ryby,
členovci, měkkýši



Odontoidy jen na dvojlaločném jazyku, funguje jako
čelisti – prolezou skřelemi ryb nebo se provrtají přes
tělní stěnu a vyžírají vnitřnosti



Myxine glutinosa



© C. Ortlepp

Polylecitální vajíčka, rohovitě obaly se tvoří již v ovariu

Gonáda nemá vývod

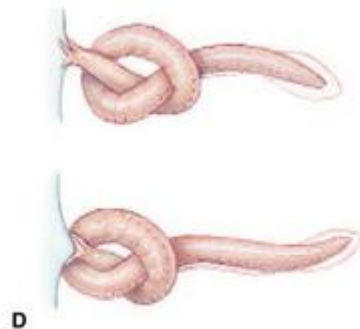
Gamety se uvolňují do coelomu a pak do kloaky

Samice je v populaci a si 100x víc než samců

Přímý vývoj

Intenzivní lov, místy hojné tisíce ks/km²

Koloniální, šelf, „krtina“=1 jedinec



D



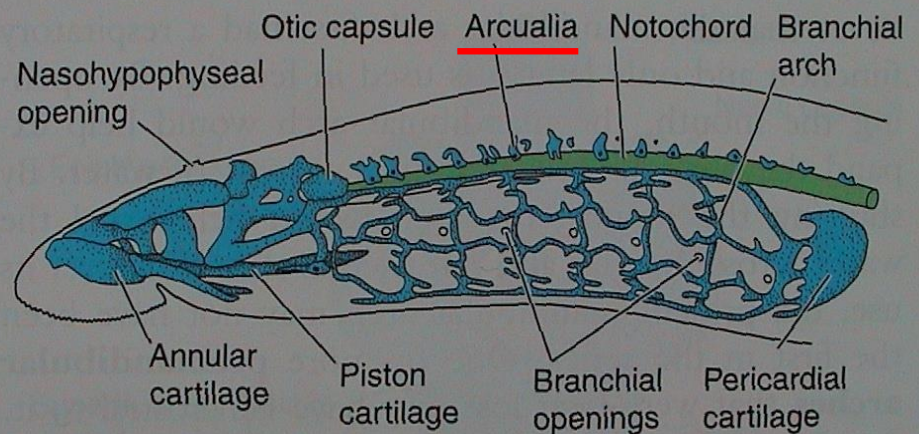
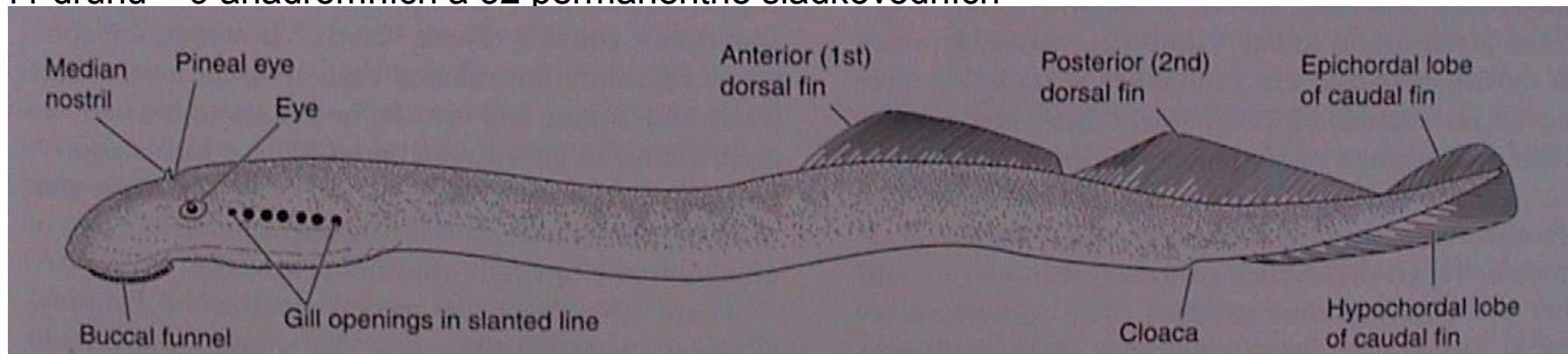
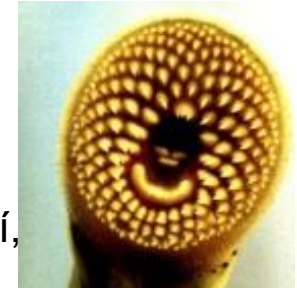
Petromyzontida - mihule



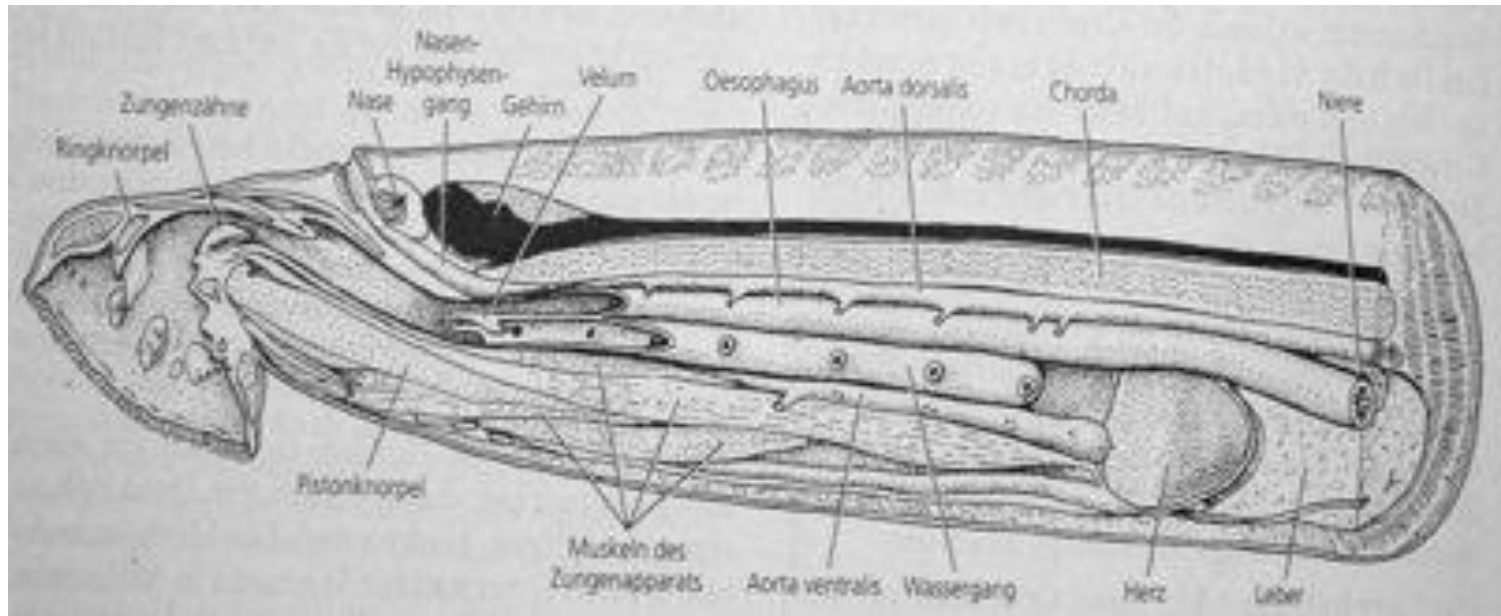
Druhotně bez exoskeletu a párových přívěsků, jen chrupavčitý endoskelet, arcualia, mohutné chorda, bez horizontálního septa

Přísavný ústní terč s odontoidy, pololebka, 9 párů žab. oblouků se 7 otvory,

nepárový čichový ústroj druhotně splynutím, dorzální a ventrální kořeny alternují, 41 druhů – 9 anadromních a 32 permanentně sladkovodních



A. *Petromyzon*, lateral view of cranial skeleton



Adult – přísavný terč s pístovitým jazykem a mohutné retraktory
Podobné jako u Gnathostomata

Homologony čelistí
Oporné struktury jazyka
Apomorfie mukochrupavky

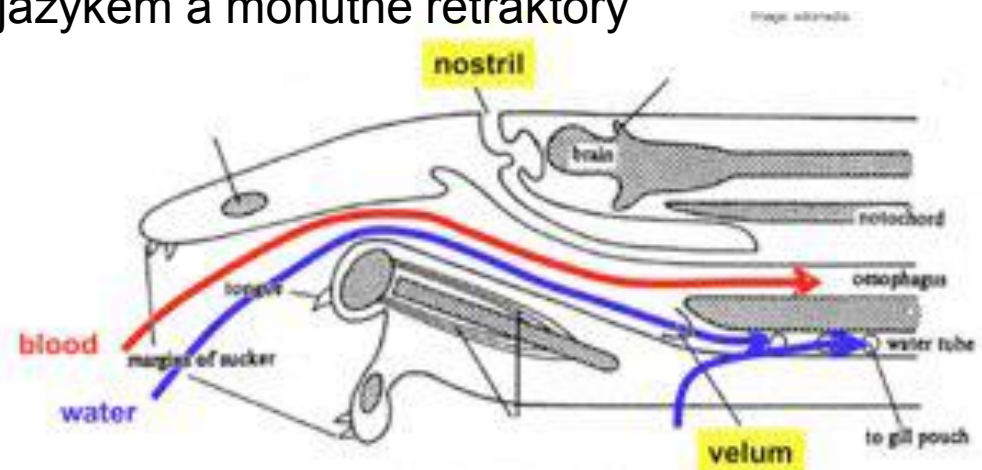
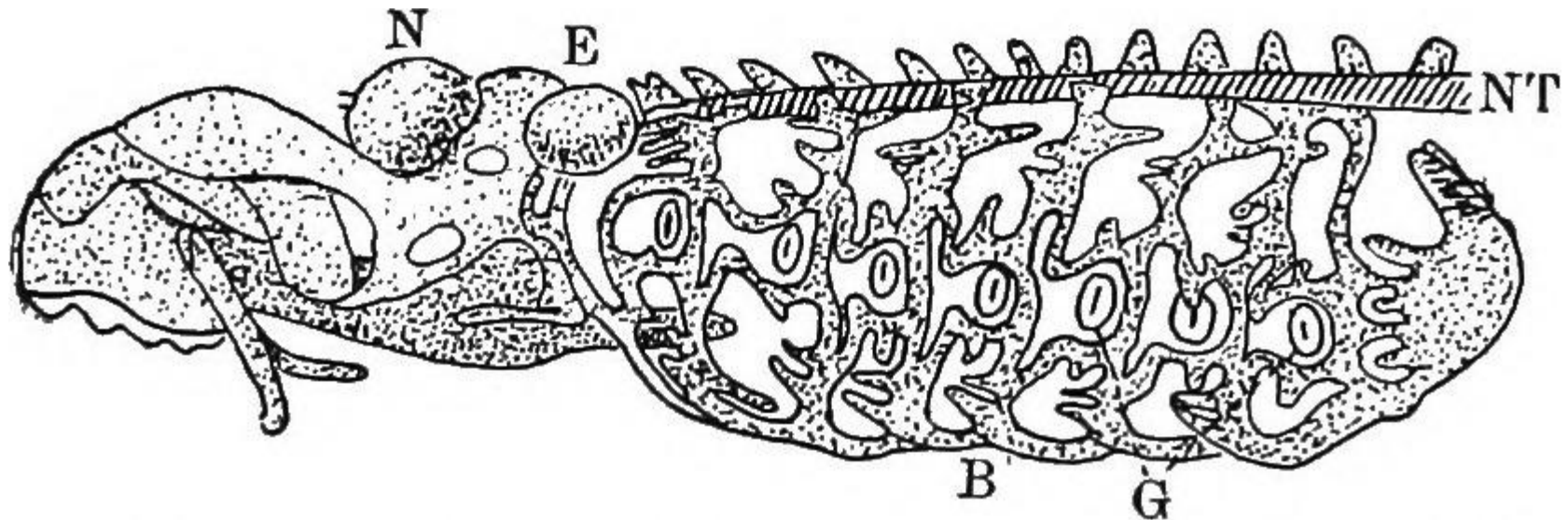


Fig. 3-5. A diagrammatic median section of the head of an adult lamprey.
Modified from Alexander, R.M. 1975. The chondrites. Cambridge University Press, Cambridge

lebka=paleocranium (pololebka)

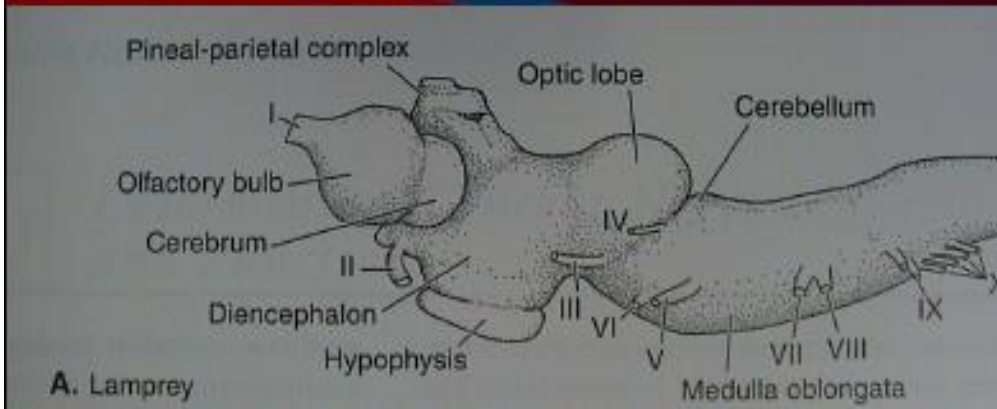
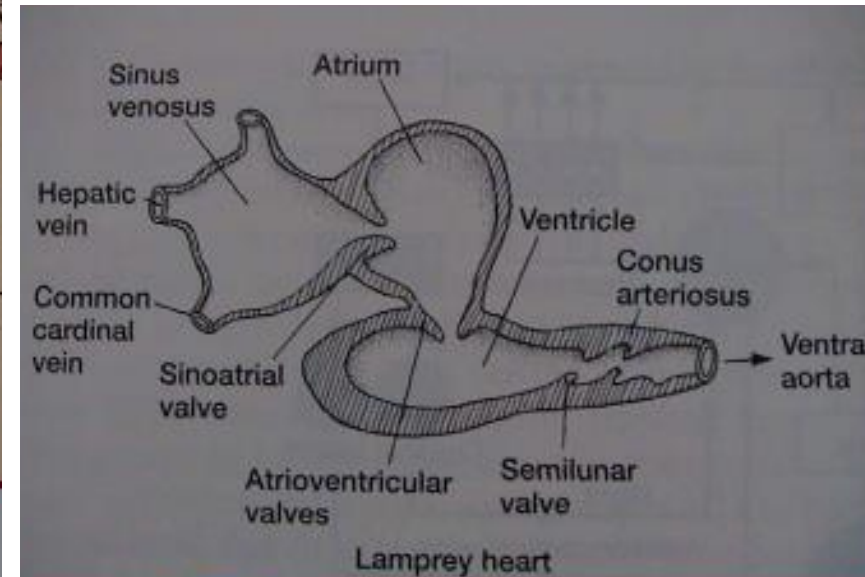
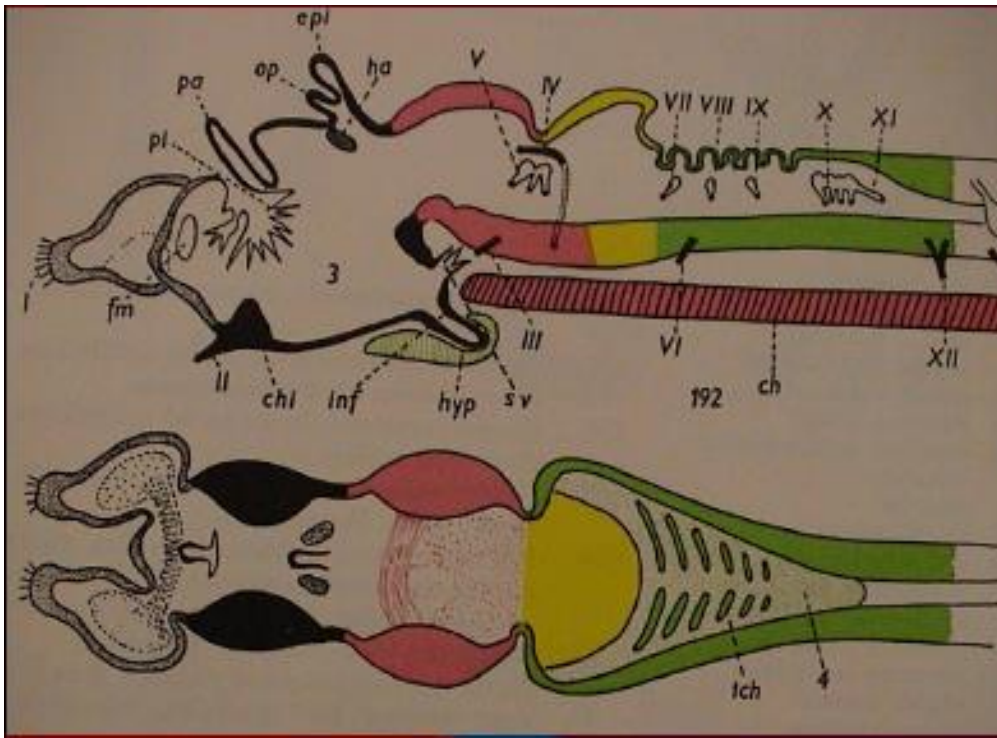
branchialní skelet: 9 svislých nepravidelných oblouků(1.a2.před 1.štěrbinou), vzájemně propojená – poslední navazuje na perikard

- není homologický s branchiálním skeletem Gnathostomata
vně žaberního aparátu, více typů chrupavky

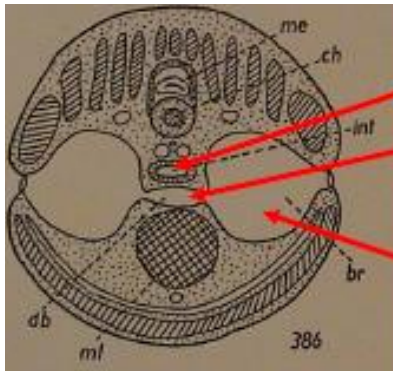
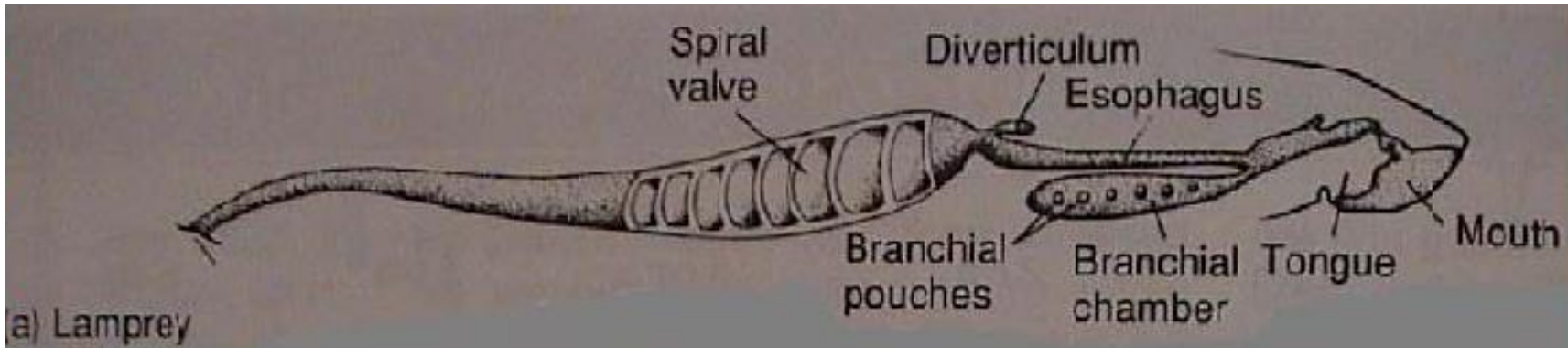


Pětidílný mozek, u minoh 3dílný – telencephalon, diencephalon, tegmentum, velký diencephalon - hypothalamus

žilné srdce – sinus venosus, atrium, ventriculus, conus arteriosus (srdečný násadec) a jen pravý ductus Cuvieri, více druhů hemoglobinu a granulocytů



U mihulí je dýchací část hltanu se 7 páry vnitřních žaberních skulin oddělena od trávicí části, u minoh jsou trávicí i dýchací cest v hltanu společné, žalubek chybí, střevo – spirální řasa



trávicí část hltanu
dýchací část hltanu

žaberní váček

Mesonefros, párová Wolfova chodba,
urogenitální sinus

stavba žaber více jako u paryb než u
sliznatek

Gonády nepárové, vajíčka oligoleciální

A) Parasitické druhy:

kata- i anadromní (*Petromyzon*, *Lampetra fluviatilis*, *Geotria*) i trvale sladkovodní (*Eudontomyzon danfordi*, *E.mariae*), některé mrchožravé (*Caspiomyzon*), velké – parazitický život (18-30 měsíců)

B) Neparasitické druhy:

po metamorfoze nepřijímají potravu, menší než larva, nemigrují, žijí 6 měs. (*Lampetra planeri*, *Eudontomyzon gracilis*, *E.vladykovi*, aj.)

Petromyzontidae (NAm, EuAs: *Petromyzon marinus* - m.mořská

Lampetridae: *Lampetra fluviatilis* - m.říční

L. planeri - m. potoční,

Eudontomyzon danfordi – m.karpatská,

E.mariae - m.ukrajinská

Geotridae (Au, NZ, 4 druhy) - mihulicovití

Mordaciidae (Sam, Au 3 druhy) - mihulkovití



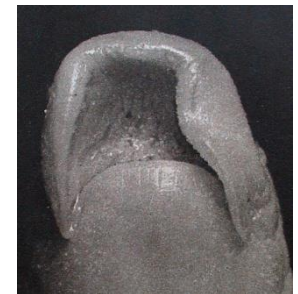
Lampetra planeri

Konrad P. Schmidt



vnější oplození
po tření hynou
nepřímý vývoj
– larva minoha

minoha



Petromyzon marinus – mihule mořská - dravá



Minoha-filtrace detritu, po několika letech hematofágní a migrace do moře

Predace-přisávají se ozubeným ústním terčem a jazykem narušují kůži ryb a nasávají kaši ze svalů s krví

Ekologická katastrofa

Ontario (1835), kanál Ontario Erie 1919

1921 Erie, 1936 Michigan, 1937 Huron, 1946

Horní, nyní ve všech jezerech

Extinkce 3 druhů lososovitých ryb, dříve výlov

3000 tun/rok, nyní 5-10 t



Životní cyklus

tření – jaro, štěrk, 16°C

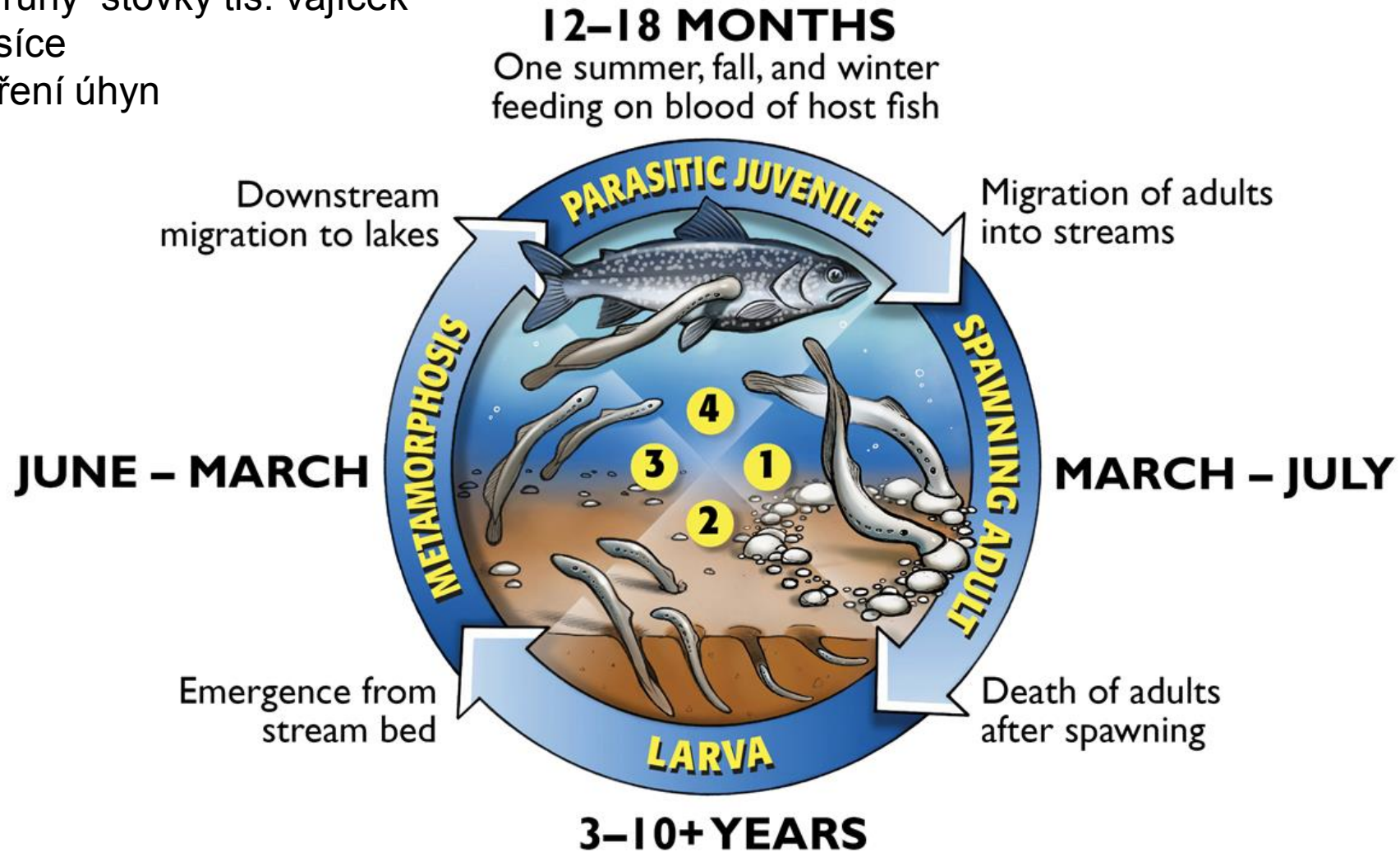
monogamní teritoriální *Petromyzon*

koloniální *Lampetra*

velké druhy stovky tis. vajíček

malé tisíce

po spáření úhyn



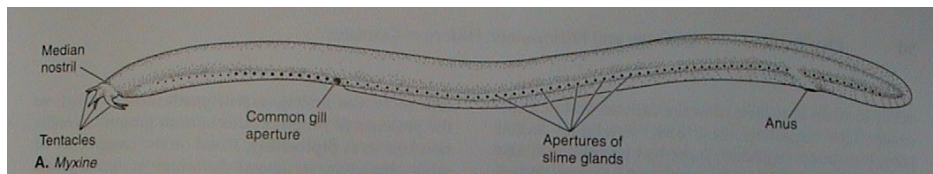
Adulti zahrabávají jirky do písku, za 14 dní se líhnou 5-7 mm velké minohy (**minoha**, "*Ammocoetes branchialis*(Linne), endostyl, hltan nerozdělen, velum jako filtr.orgán, oči nevyvinuty, mikrofágní, vývoj 1-10 (3-6) let, metamorfóza koncem léta trvá 4-5 týdnů: zkrácení těla, ústní terč, pigmentace, ploutve, zuby a oči

Larva mihule: horní ret s filtračními ciry, kruhové velum, nerozdělený jícen, hltan se šterbinami, endostyl – po metamorfóze do párové thyreoidy, mozek nedifer. – oční skvrna bez dif.jednotlivých struktur, základy otického váčku, po vykulení – jednovrstevná pokožka

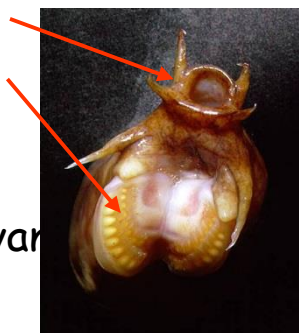


Shrnutí

Myxinoidea (Hyperotreti) - sliznatky

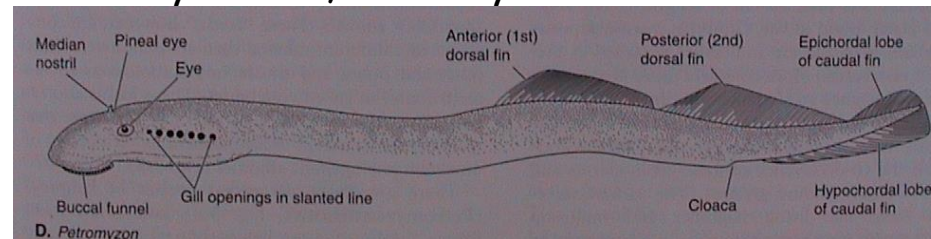


- primárně mořské (chladná moře)
- tělní tekutiny s vysokým obsahem solí, isotonické s mořskou vodou (OSMOKONFORMITA)
- **chybí obratle**
- metamerní žlázy, sliz
- hvězdicovitá ústa, hmatové tentakule a odontoidy na dvoulaločném jazyku
- nepárová nozdra, voda
- nasávána nasohypofyzární chodbou
- periodický hermafroditismus, vnější oplození, opakovaná reprodukce, vývoj přímý



Petromyzontida (Hyperartia) - mihule

Petromyzontes, Petromyzones



- potamotokní nebo sladkovodní
- OSMOREGULACE v hypotonickém prostředí
- neurální oblouky obratlů
- slizové buňky
- kruhový přísavný ústní terč s odontoidy, minoha s podkovovitými ústy
- nepárová nozdra, voda nasávána do nasohypofyzárního váčku
- pohlaví oddělené, mihule umírá po první reprodukci, larva minoha



Myxinoidea - sliznatky

- hltnan s trávicí i dýchací funkcí
- jen levá Cuvierova chodba,
- jen 1 polokružná chodba

43 druhů 6 rodů, *Myxine*,
Bdellostoma

Petromyzontida - mihule

- trávicí a dýchací cesty oddělené,
jen u minoh společné
- jen pravá Cuvierova chodba
- 2 polokružné chodby
- 1. duplikace Hox genů

41 (9+32) druh, *Petromyzon*,
Lampetra, *Eudontomyzon*

Dýchací aparát

Sliznatky

žaberní váčky uvnitř koše z chrupavčitých žaberních prstenců, ústí samostatně na povrch, nebo do společného kanálku, hltnan nerozdělen na trávicí a dýchací část

Mihule

žaberní váčky uvnitř koše ze 7 chrup. žaberních oblouků, ústí samostatně na povrch 7 žaberními skulinami po stranách za hlavou
hltnan rozdělen na trávicí a dýchací část

Myxinoidea

sliznatky

- **jen chorda**
- metamerní slizové žlázy
- **1 polokružná chodba**
- nasohypofyzární chodba
- dorzální a ventrální kořeny
- spojení v míšní nerv
- **osmokonformita**

Petromyzontida

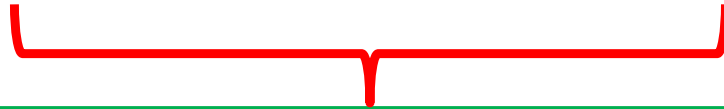
mihule

- **jen základy neurálních oblouků obratlů**
- jen slizové buňky
- **2 polokružné chodby**
- nasohypofyzární vak
- kořeny se nespojují
- **osmoregulace**

Gnathostomata

čelistnatci

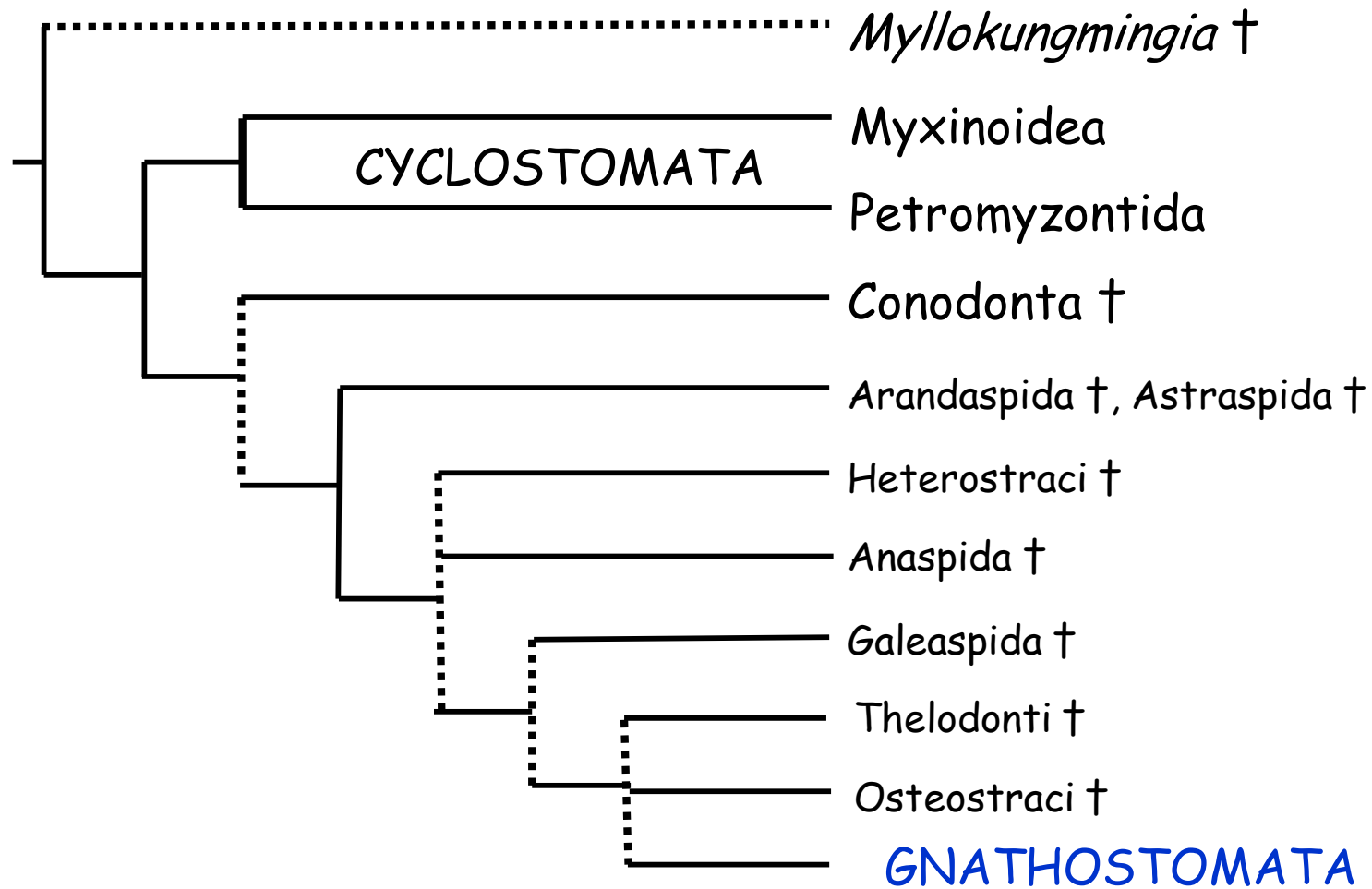
- **obratle**
- slizové buňky, kožní žlázy
- **3 polokružné chodby**
- dorzální a ventrální kořeny
- spojení v míšní nerv
- **osmoregulace**



- jen chrupavka, není kost
- 7-9 žaberních oblouků
- nepárový ploutevní lem
- nepárová nozdra
- žábry ve váčcích - entoderm
- nepárová gonáda bez vývodů
- odontoidy v ústech – sání
- složitý jazyk

- chrupavka a celulární kost
- čelisti
- párové končetiny
- párové nozdry
- žábry na přepážkách (obloucích)
- plíce
- párové gonády

VERTEBRATA



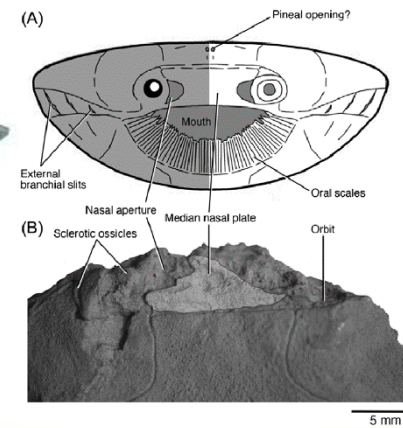
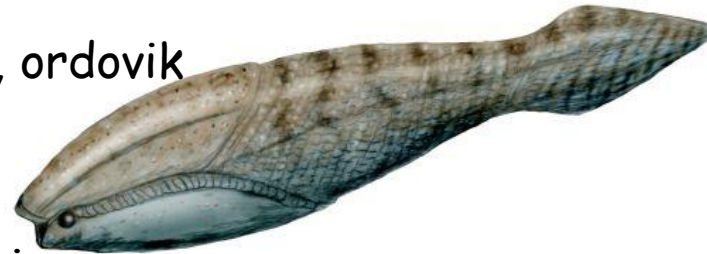
"Agnatha"

Agnatha - vymřelí

dorzální a ventrální deska z kostěných štítků na hlavě

† Arandaspida

Anatolepis - kambrium Wyoming, ordovik
Špicberky

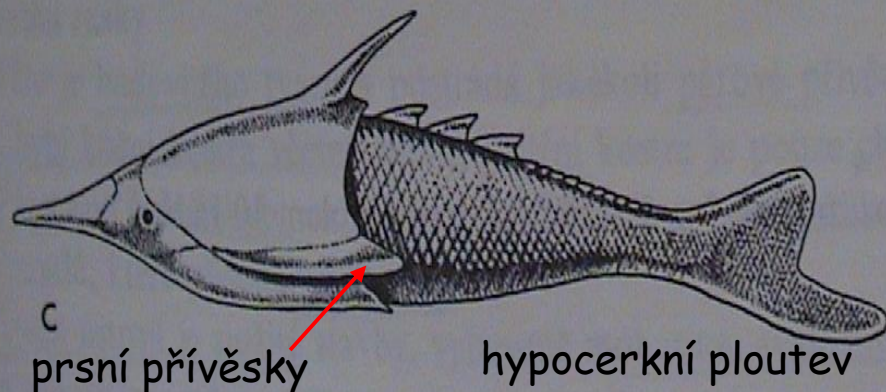
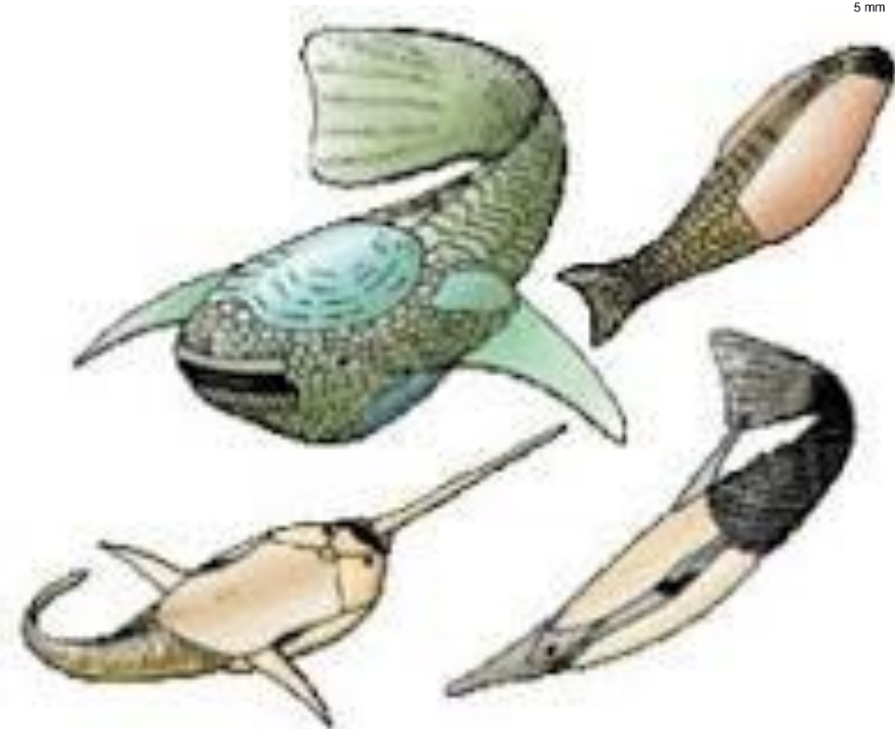


Sacabambaspis - ordovik - Bolívie

† Heterostraci - štítoploutví

Pteraspis

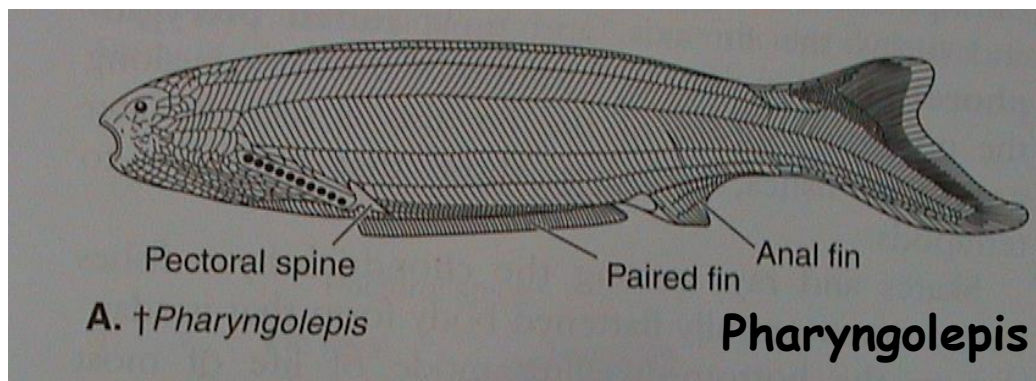
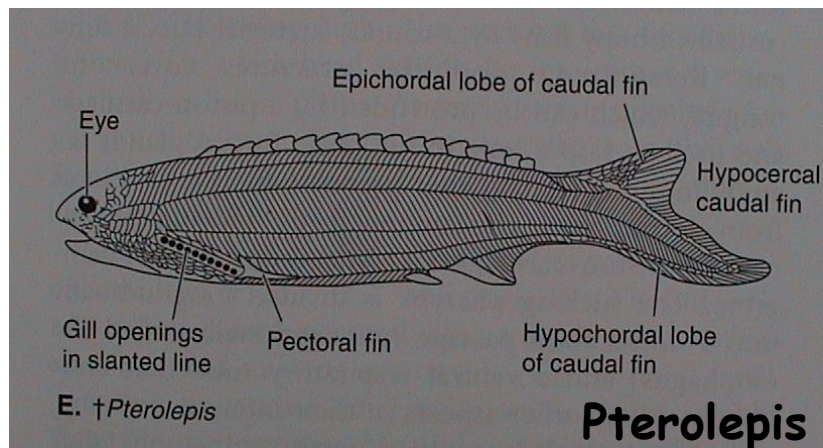
devon - Anglie, **párové nozdry**,
1 pár žab. štěrby.



c

prsni přívěsky

hypoceršní ploutev

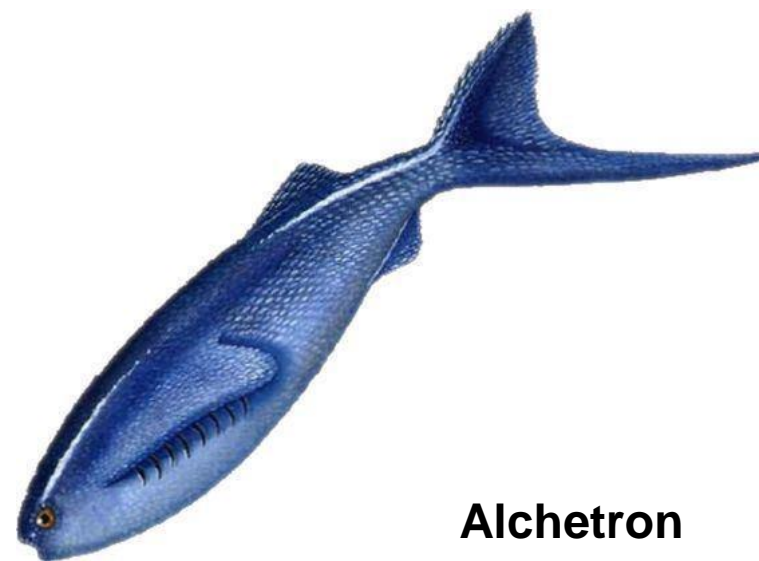
bez hlavového štítu† **Anaspida** - birkenie

párové přívěsky, hypoceršní ploutev, skupiny drobných štítků, za hlavou linie 10 žaberních otvorů, nevětvené paprsky

† **Galeaspida** - devon Čína, Vietnam, perichondriální kost (někdy k Osteostraci) v perichondriu se diferencují osteoblasty, kostěný plášť (obklápí tělo budoucí kosti)

bez hlavového štítu

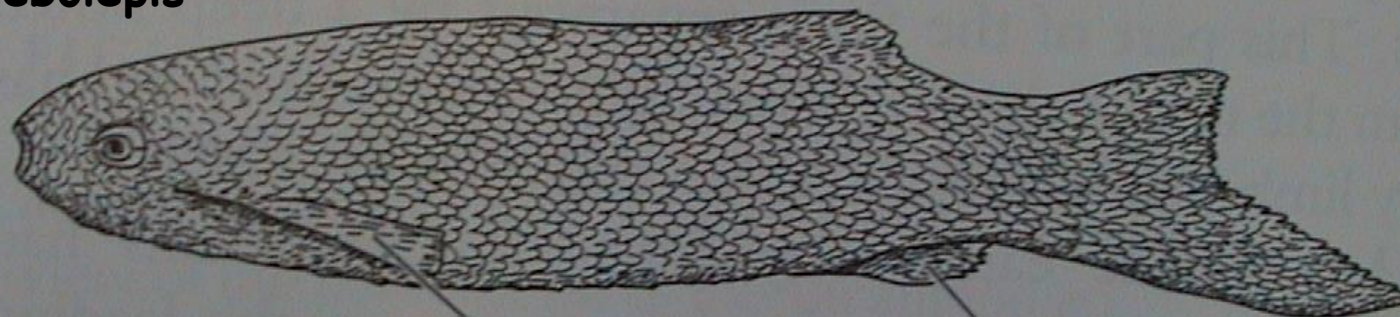
† **Thelodonti**



Alchetron

párové prsní přívěsky, drobné štítky na těle,
hypocerkní ploutev, skupina žaberních otvorů

Phlebolepis



C. † *Phlebolepis*

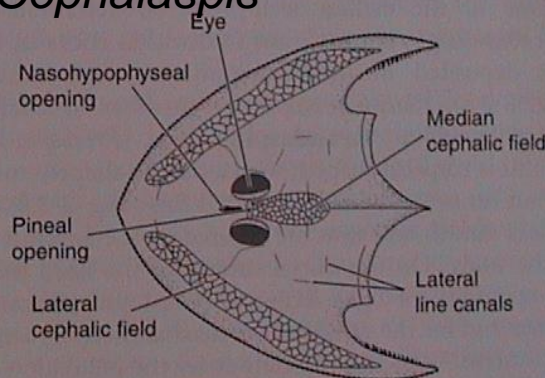
Pectoral fin

Anal fin

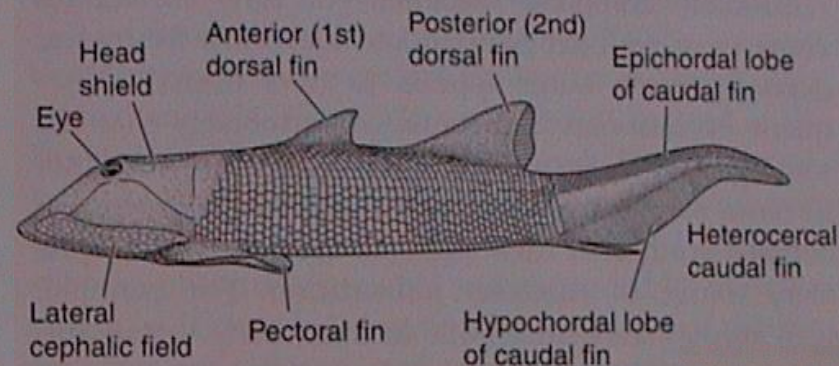
Osteostraci – štítohlaví, silur – devon

široký hlavový štít, na trupu destičky z dentinu, na povrchu něco jako sklovina
perichondriální osifikace, preadaptace ke zvětšování těla, sladkovodní,
 oči nahoře na hlavě, shora na hlavě 3 políčka ze štítků chránících kanálky (hlavové nervy, postranní čára, elektrorecepce?), na dně hltanu destičky – pohyblivost, drcení potravy

Cephalaspis

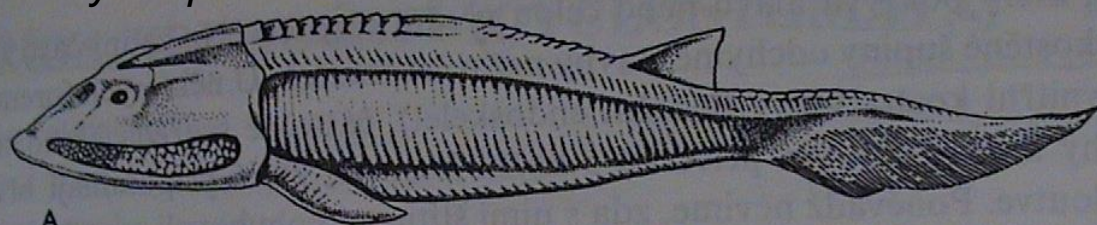


H. †*Cephalaspis*

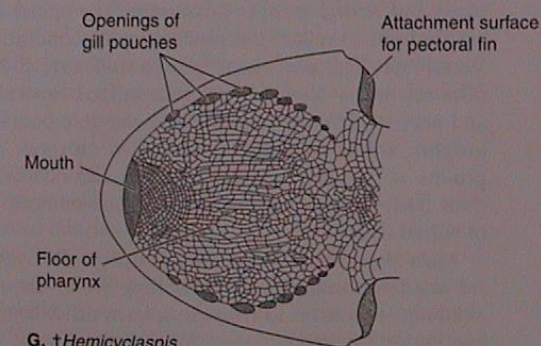


F. †*Ateleaspis*

Hemicyclaspis



A



G. †*Hemicyclaspis*

Do chrupavky **vápenaté soli**, buňky chrupavky odříznuty od kyslíku a živin - smrt. Pak do ní **krevní vlásečnice**, pórovitá struktura, posléze známá jako kostní dřeň.

V jádru kosti se ustanoví tzv. **primární osifikační jádro**; z něj osteoblasty (ale i osteoklasty s neméně důležitou rolí) šíří do všech částí budoucí kosti.

Postupně až do růstových plotének, kde neustále vzniká nová chrupavka, odstupuje do stran, mineralizuje a po osídlení kostními buňkami se mění v **regulérní kost**.

