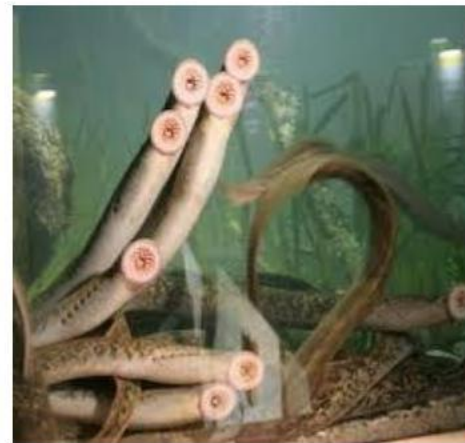


# Fylogeneze a diverzita obratlovců

## 6. Craniata, Cyclostomata



# Vertebrata

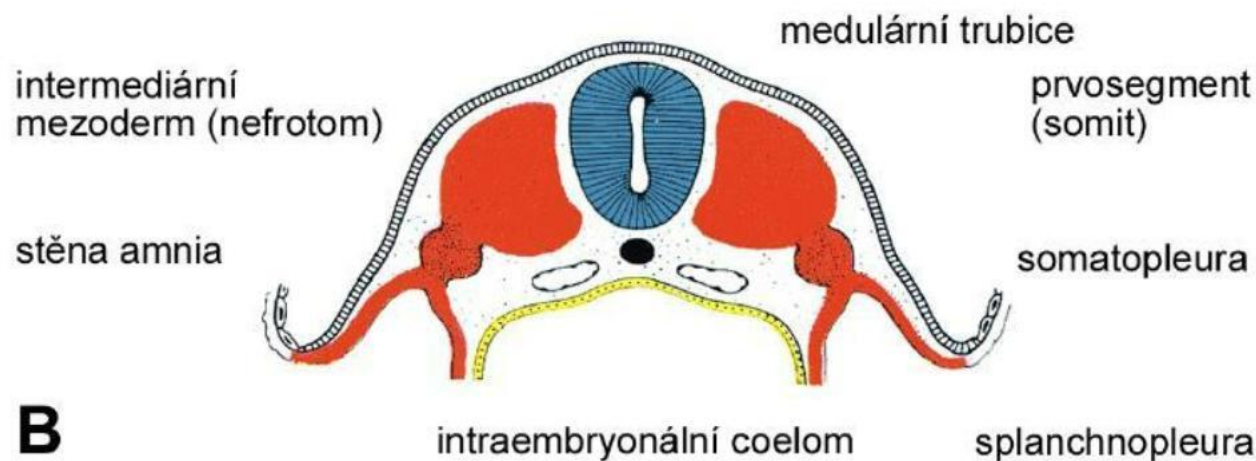
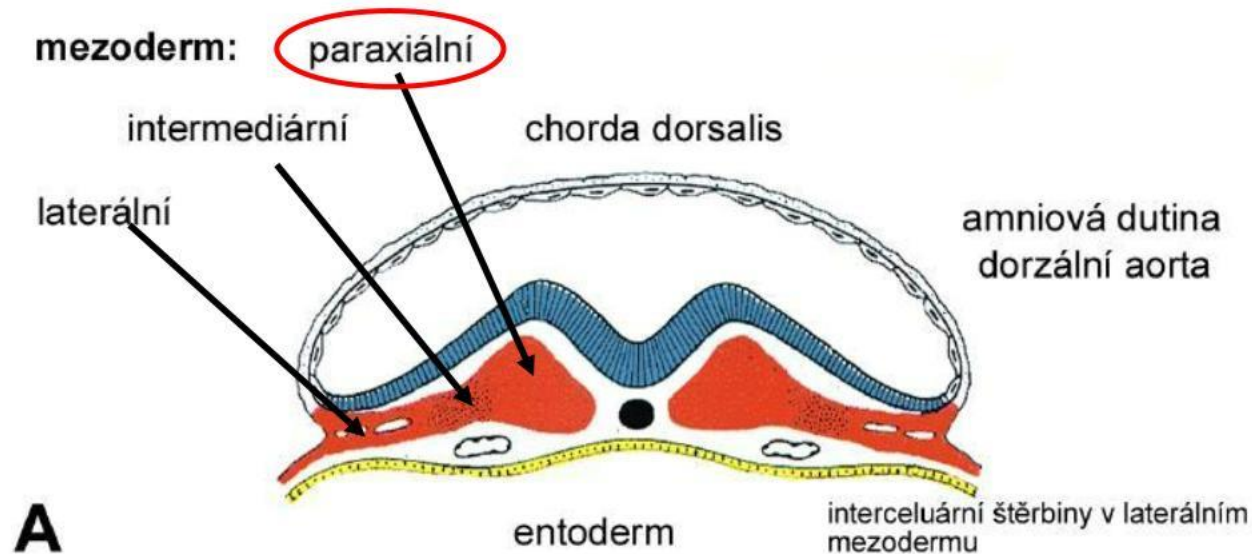
## Plesiomorfie

- \* 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)

## Základní autapomorfie

### Zcela nové (nespolečné s Olfactores)

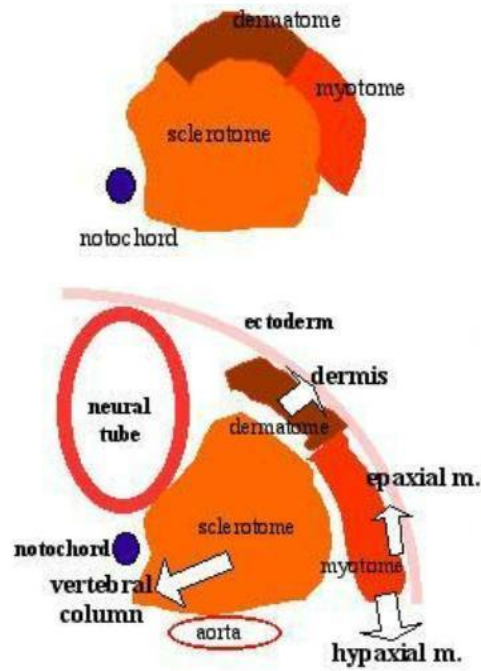
- Chrupavka s potenciálem mineralizace, zuby, exoskelet
- Axiální skelet a hlavový skelet
- Cévní soustava - 3dílné srdce, cévy s endotelem
- Vylučovací soustava - glomerulární ledvina, nefron: Malphighiho tělísko + tubuly + primární močovod
- Kůže a kožní deriváty
- Zvětšení počtu genů v genomu



Mezoderm:

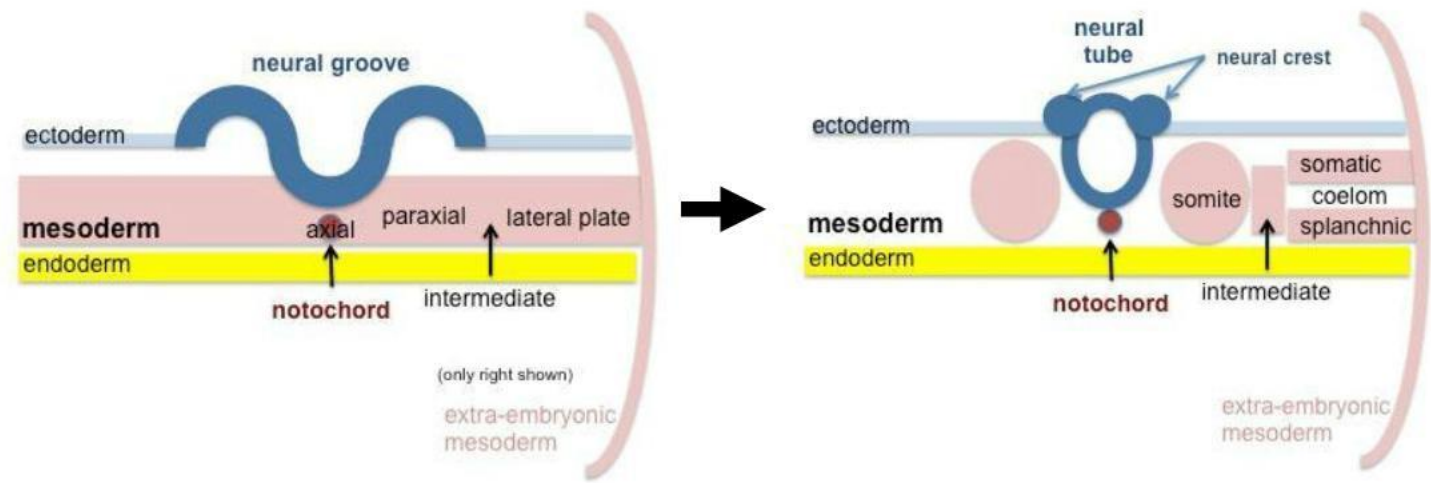
- **laterální mezoderm** - zachovává si podobu listu
- mezoderm po stranách chordy zmohtutní v ploténku = tzv. **paraaxiální mezoderm**
- mezi oběma oddíly mezodermu = **intermediární mezoderm (nefrotomy)**

paraaxiální mezoderm, somit



**Myotome formation**

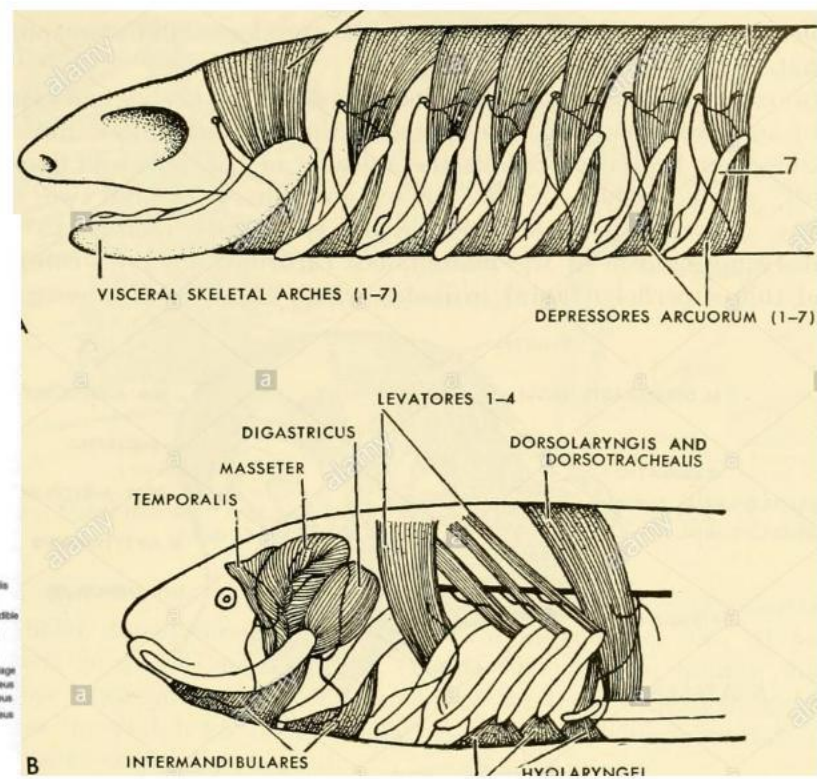
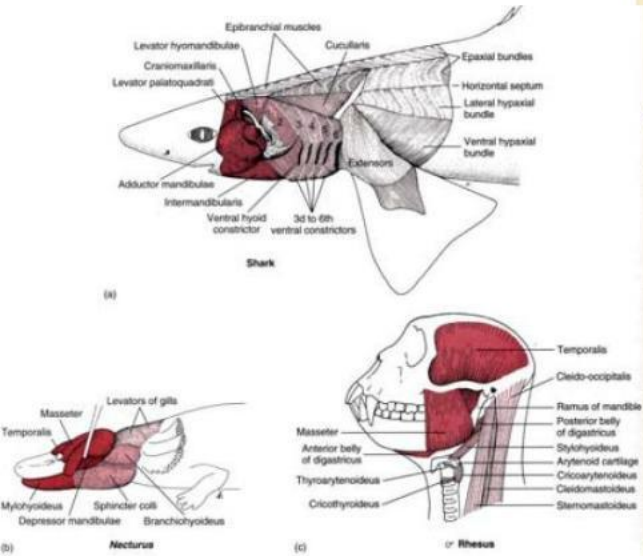
*diferenciace somitů:*  
**sclerotom** – žebra, obratle  
**myotom** - svaly  
**dermatom** - škůra



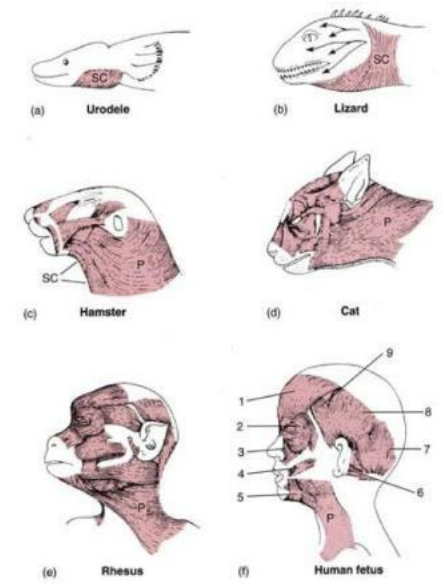
# Žaberní oblast:

- Malý počet otvorů s vysoce specializovaným dýchacím epitelem (žábra)
- chrupavčité žaberní oblouky (viscerální skelet)
- branchiomerická svalovina – svalová pumpa
- 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

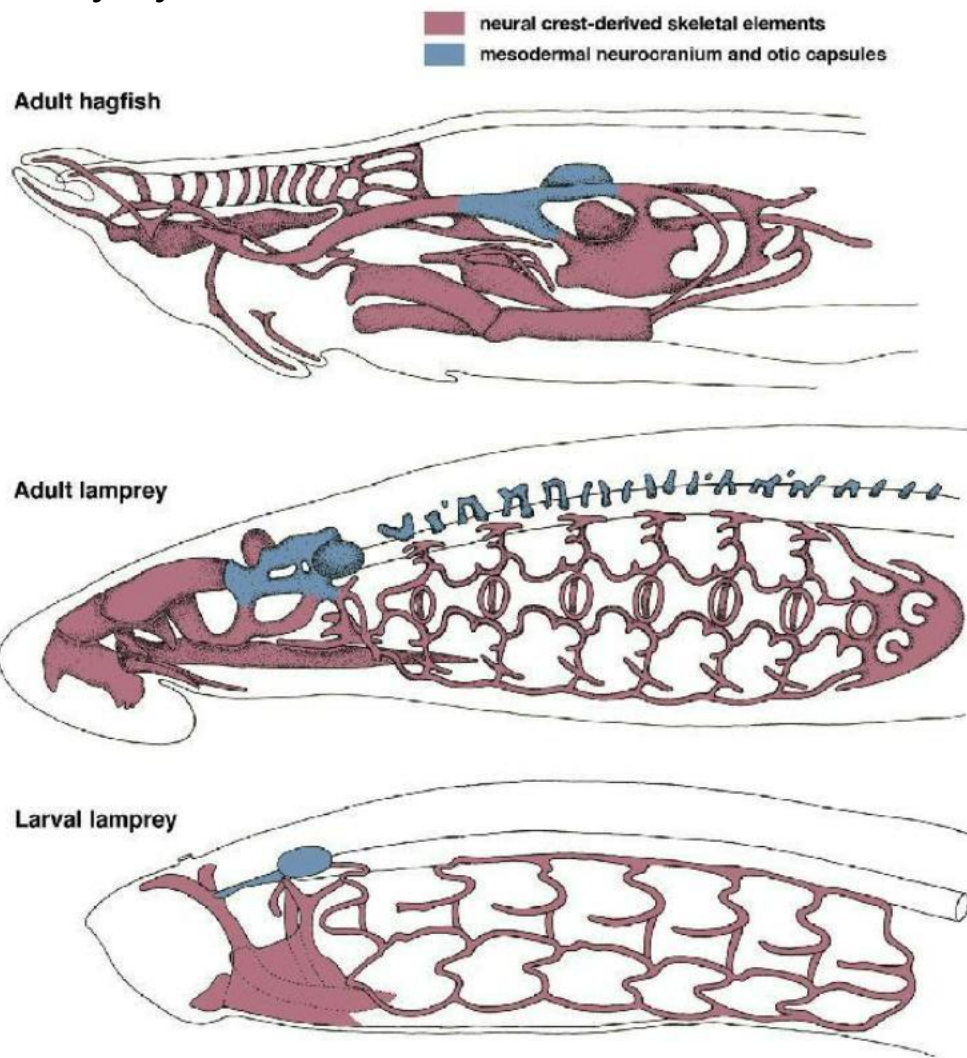


## Potrava a trávení, skupin bez čelistí

- 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

Chrupavka, kost - BNL  
– mesoderm  
druhotně chrupavčitá

**Hlava, mozek, smysly**  
**Mineralizovaná tkáň**  
**Kostra, zuby**



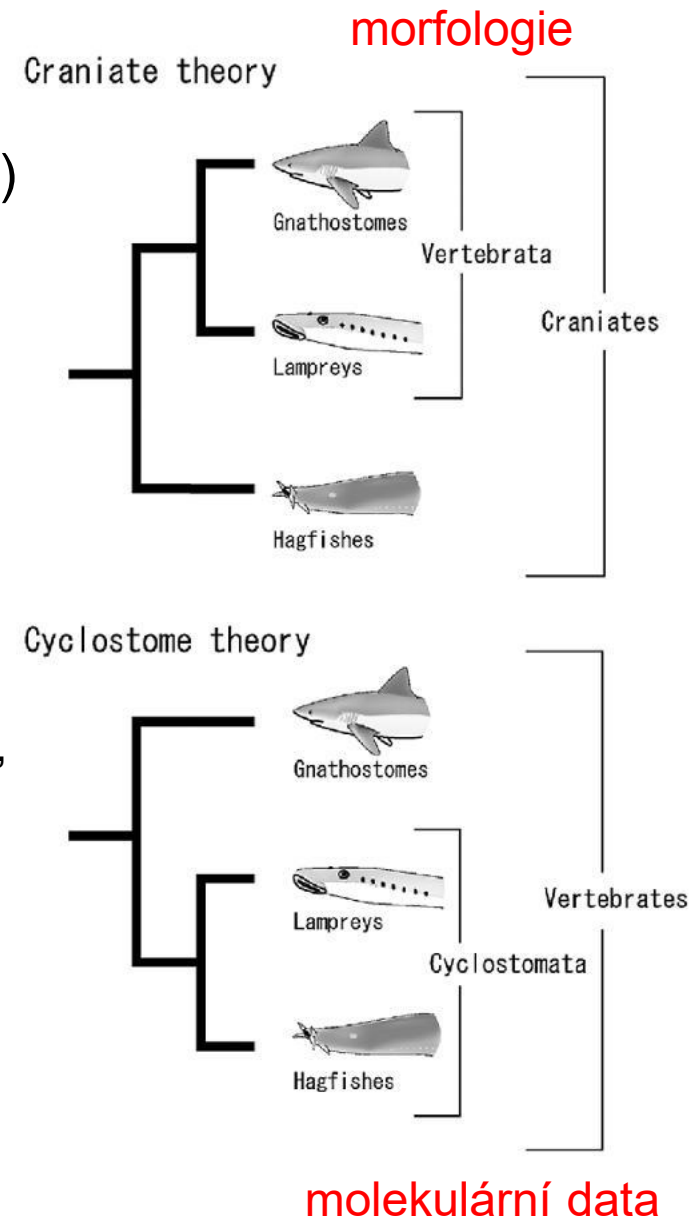
## Vývojové vztahy basálních recentních skupin tradičně nejasné

**Agnatha – Ostracodermi** (recentně jen sliznatky) + **Cyclostomata** (recentně jen mihule)

sliznatky a mihule - **bez dermálních kostí** a mineralizovaných tkání  
**jen chrupavčitý endoskelet**  
 sekundárně u mihulí, primárně u sliznatek

**Kruhoústí – Cyclostomata**  
**monofylie/parafylie?**

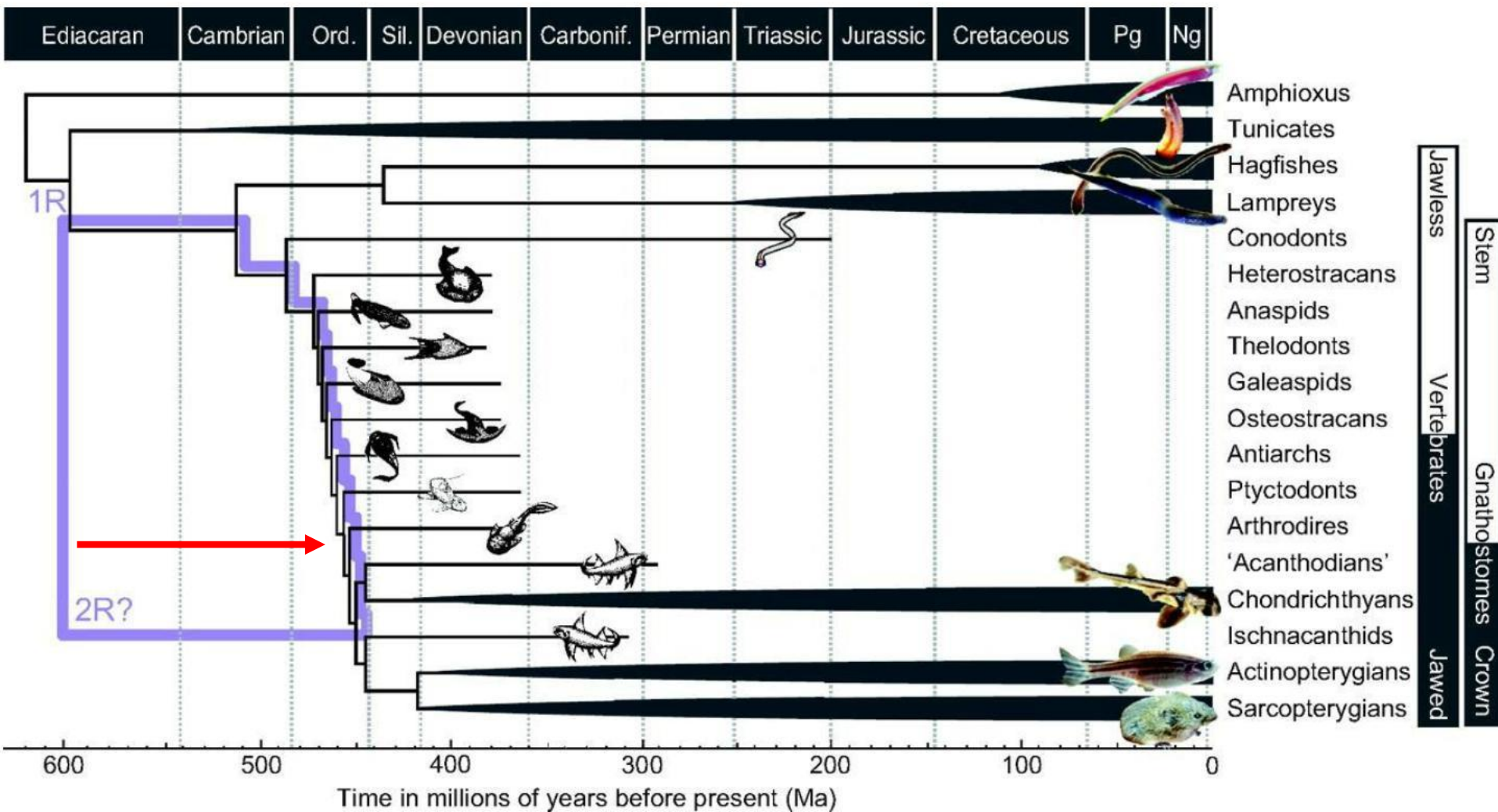
- společné znaky, plesiomorfie
- nemají** párové ploutve, chrupavčitá lebka bez čelistí, nepárový nosní otvor, složitý jazyk, nemají šupiny ani dermální kost
- notochord zachován (u mihulí chrupavčité horní oblouky obratlů)
- rohovité zoubky v ústech (odontoidy)



# Craniata / Cyclostomata

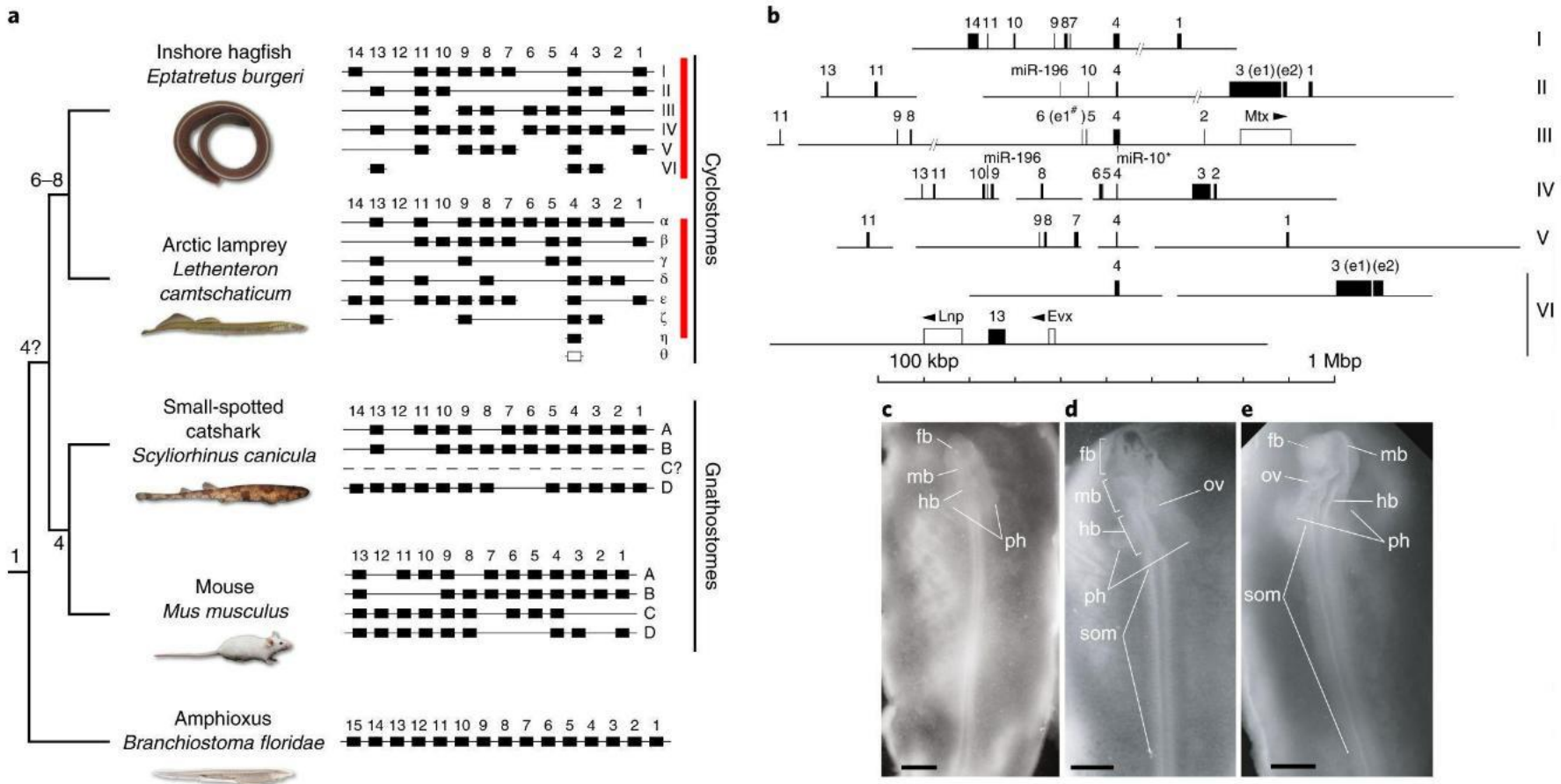
## Fylogenetická pozice Myxinoidea a Vertebrata

Dvojitá celogenomová duplikace, teorie 1/2R





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



Ale možná 2 první duplikace u kruhoústých a čelistnatců nezávisle mihule, sliznatky více než 4 shluky *Hox*, ((naznačuje jejich příbuznost))

Ale...

1. duplikace

2. duplikace

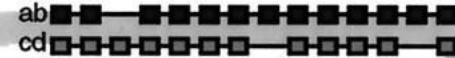
3. duplikace

A. Ancestral state

EVX13121110987654321

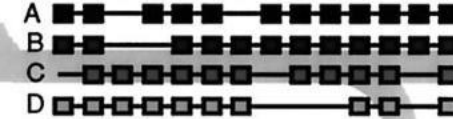
B. Ancient agnathan

EVX13121110987654321



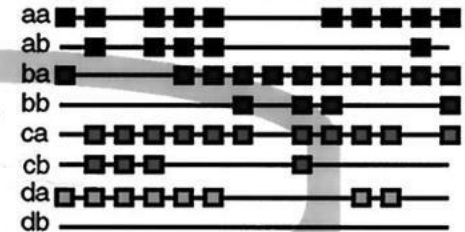
C. Ancient gnathostome

EVX13121110987654321



E. Ancient ray-finned fish

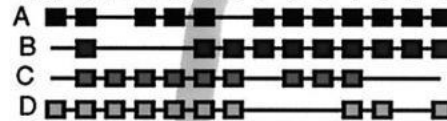
EVX13121110987654321



Duplikace vlastně byly 3

D. Mouse

Evx 13121110987654321



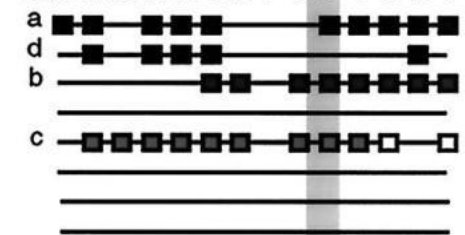
F. Zebrafish

evx 13121110987654321



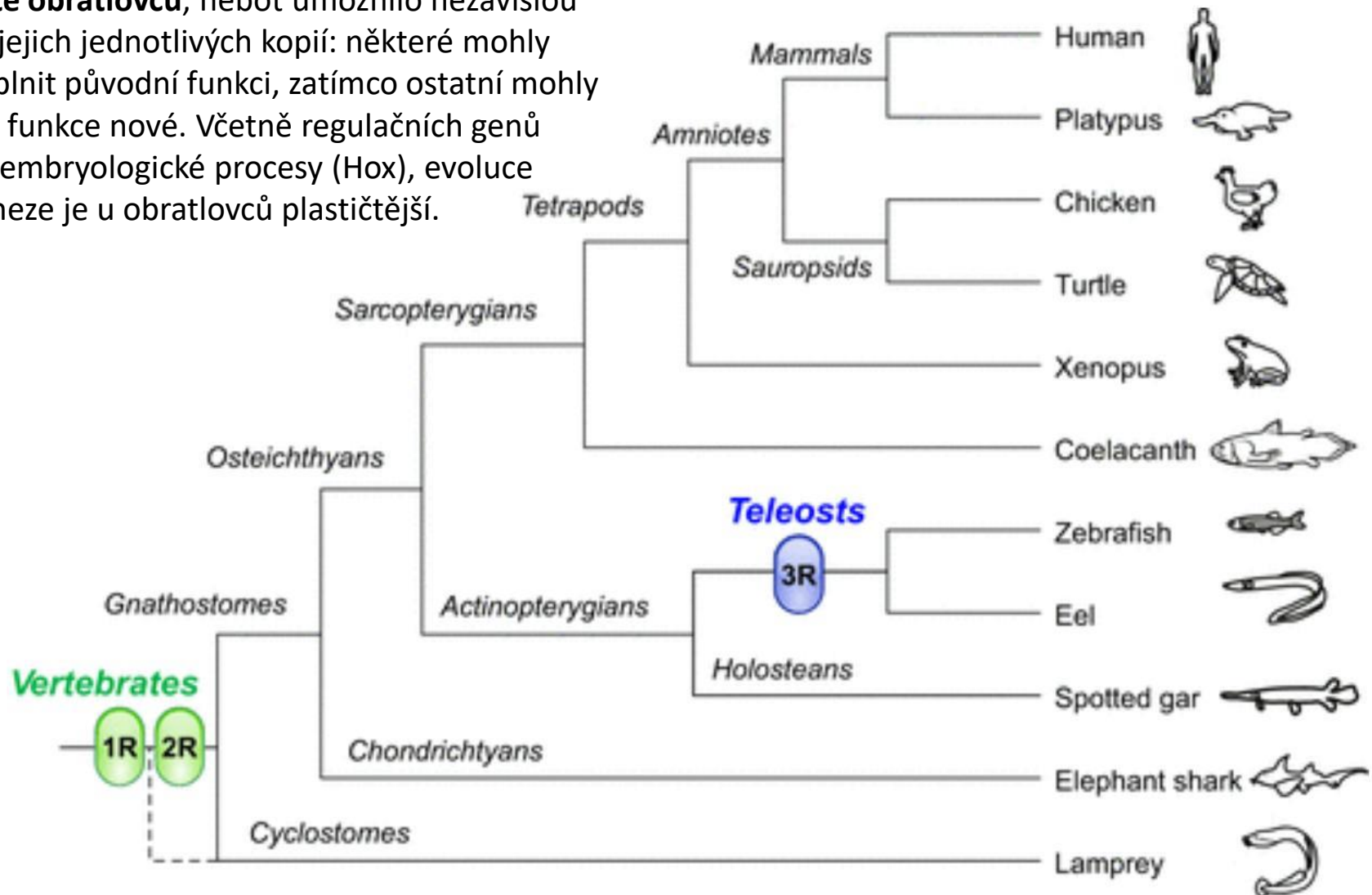
G. Fugu

Evx 13121110987654321

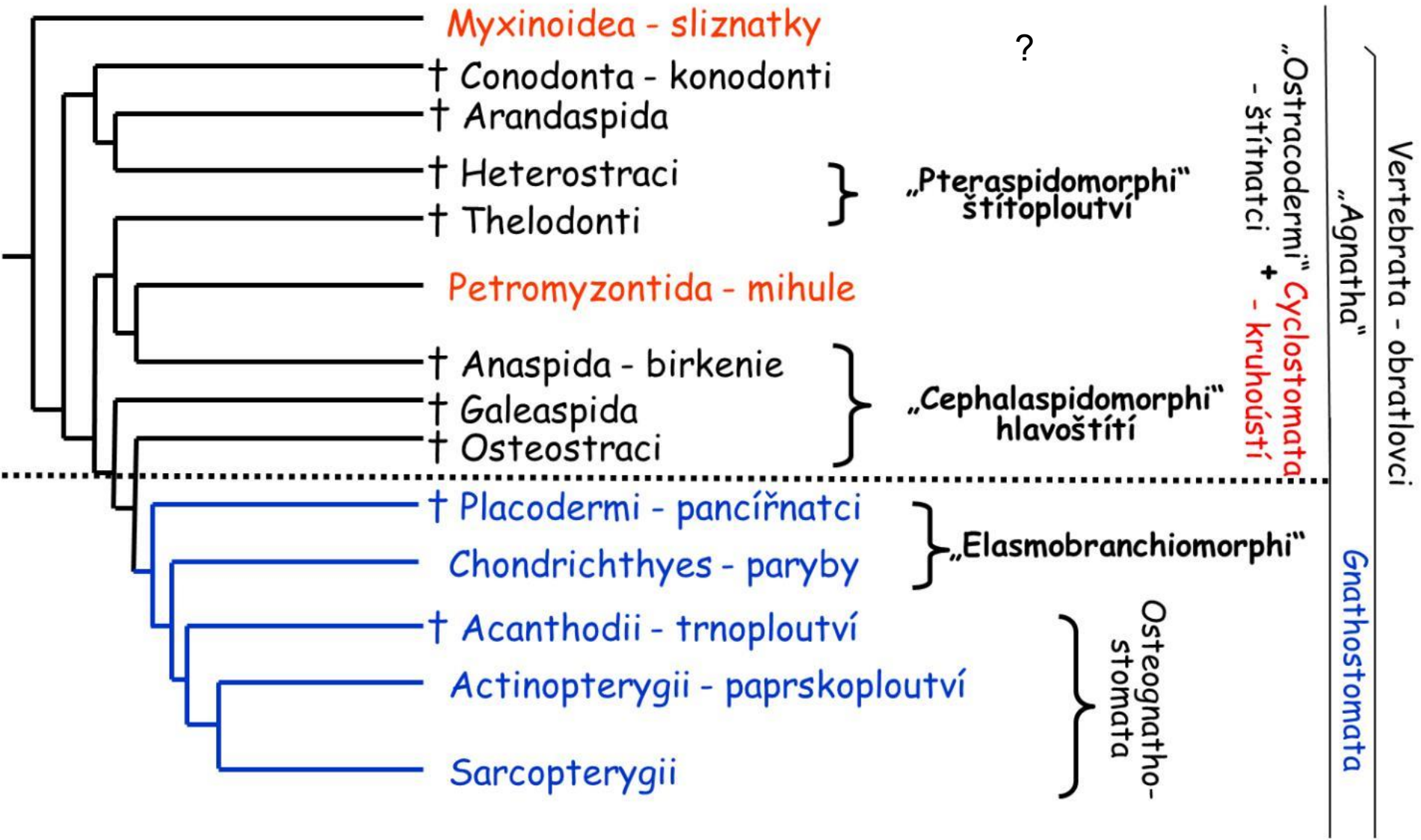


**ztráta genů je častější než genový zisk**, stav u předků (A) 13 genů HOX + EVX. 1. duplikace, pravděpodobně u Agnatha (B), ale rychlé ztráty u C a D skupiny 12 (AB) a 2 a 7 (CD). 2. duplikace, u Gnathostomata(C), následně ztráty 5 a 6 z clusteru HOXD; a u tetrapod ztráty HOXC1,HOXC3 a gen EVX z HOXBclusteru (D). 3. duplikace způsobila osm klastrů u Actinopterygii (E), + unikátní ztráty u zebrafish (F) a Fugu (G).

Zmnožení genů patrně významně přispělo k **evoluční plasticitě obratlovců**, neboť umožnilo nezávislou evoluci jejich jednotlivých kopií: některé mohly nadále plnit původní funkci, zatímco ostatní mohly získávat funkce nové. Včetně regulačních genů řídících embryologické procesy (Hox), evoluce ontogeneze je u obratlovců plastičtější.

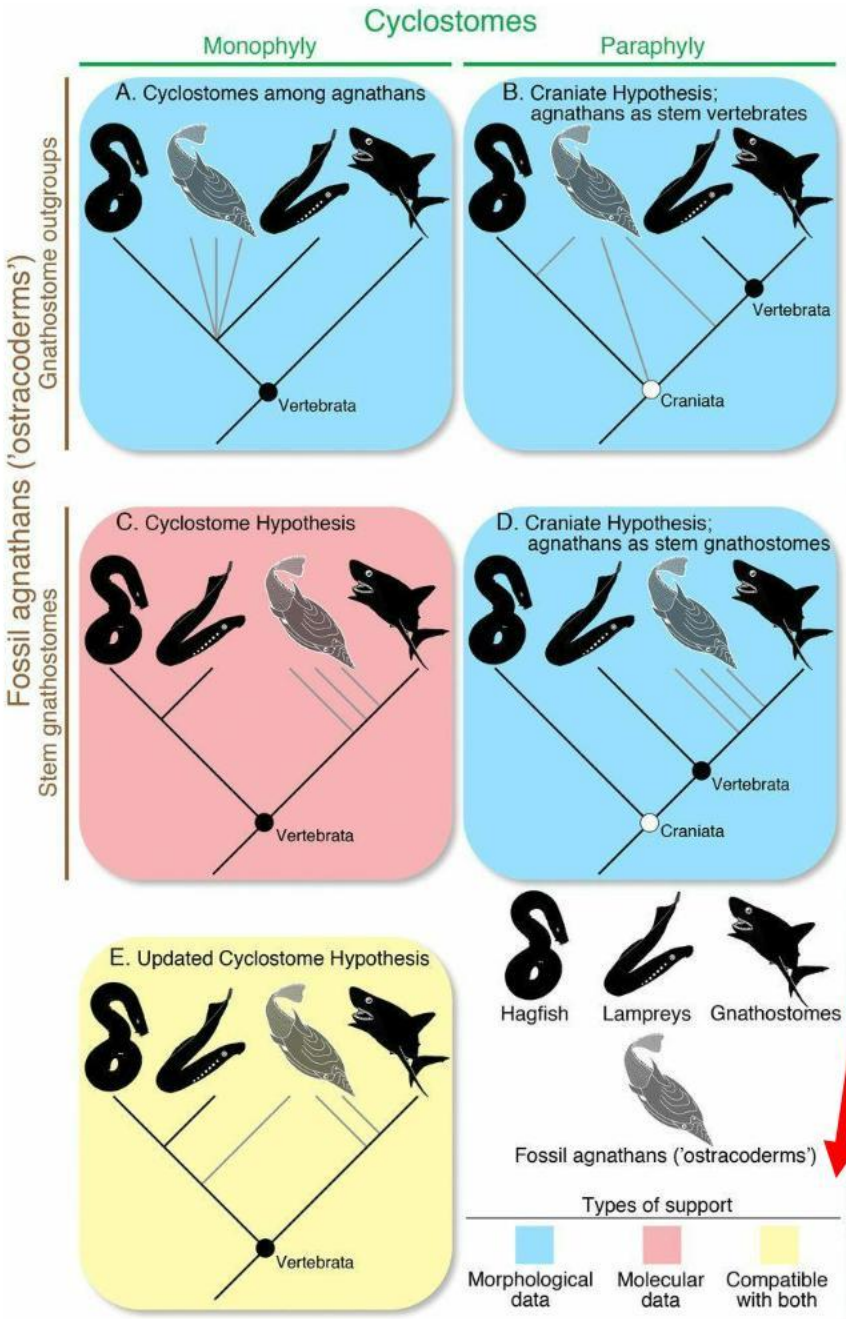


# Nevyjasněné příbuzenské vztahy sliznatek



Pozice Placodermi a Acanthodii – dle kostní tkáně

Miyashita et al. 2019



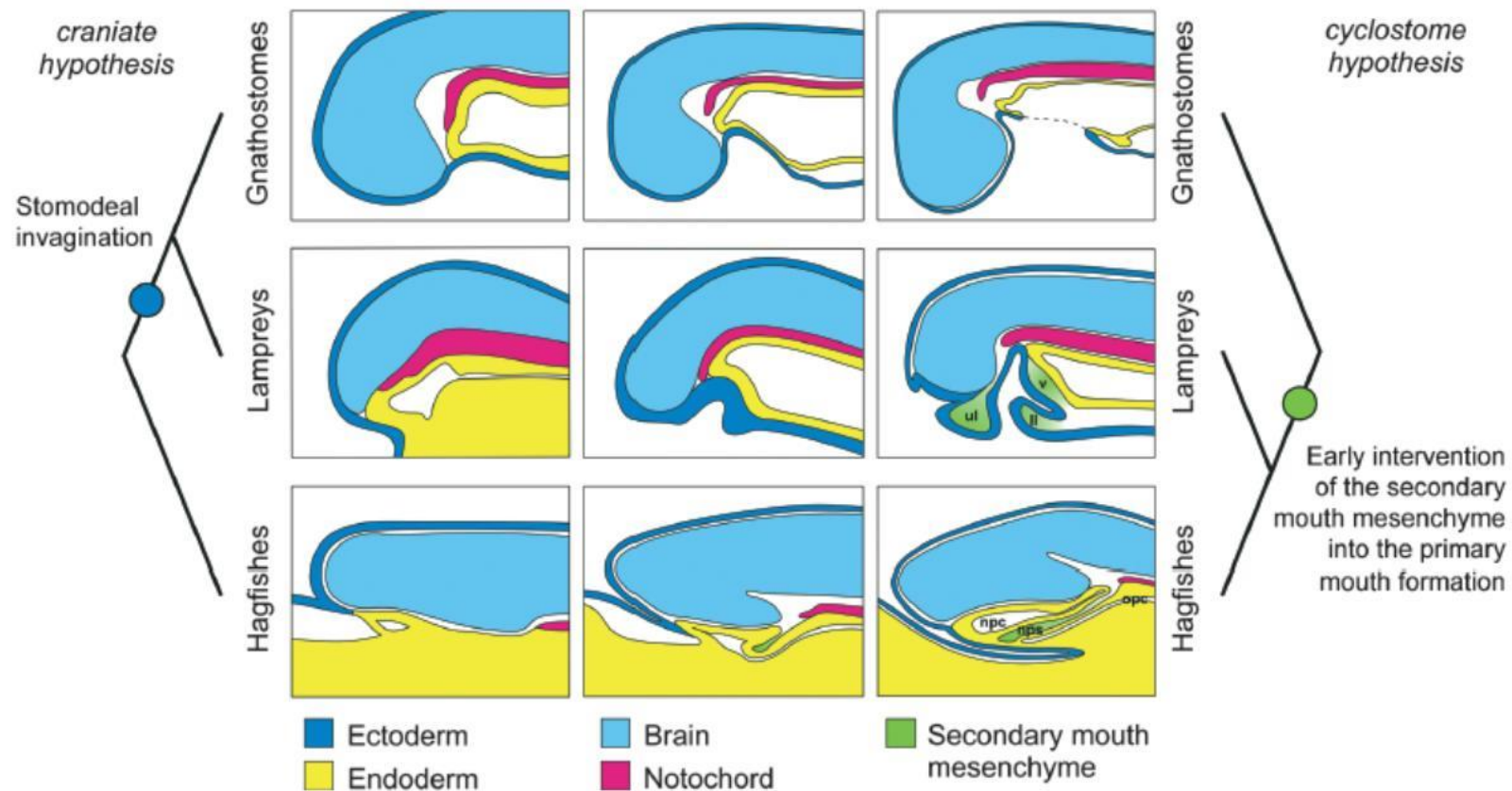
Hypotézy Cyclostomata – mono-parafylie, blue box = podpora z morfologických dat; red box = podpora z molekulárních dat, žluté pole = kompatibilní s oběma datovými typy.

- (A) Nekladistické klasifikační schémata založená na morfologických datech – Cyclostomata vnořená skupina mezi Agnatha,
- (B) Craniata založená na morfologických datech, sliznatky a fosilní Agnatha mimo Vertebrata,
- (C) Cyclostomata hypotéza podporovaná molekulárními daty. Fosilní Agnatha sesterští Gnathostomata,
- (D) Craniata hypotéza - sliznatky mimo korunní obratlovce,
- (E) aktualizovaná Cyclostomata (sliznatky a mihule). Nicméně, některé fosilní Agnatha jsou blíže k Cyclostomata než ke Gnathostomata.

**Molekulární data opakovaně ukazují na monofylii Cyclostomata**

**Nutná kombinace morfologie a genetických znaků**

## 1) Soukup et al. 2012 – zakládání primárních úst



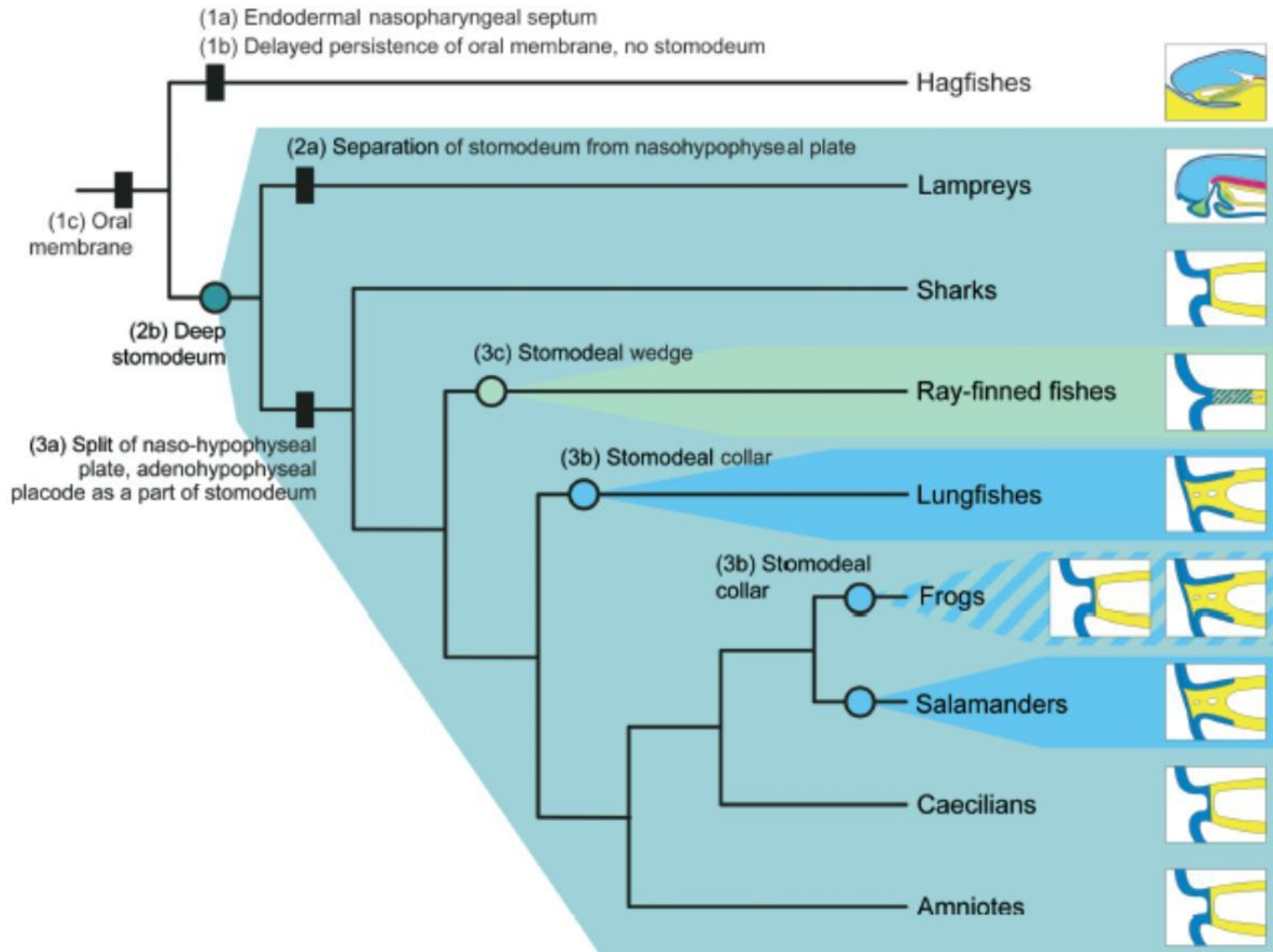
Čelistnatci a mihule tvoří ústa pomocí invaginace stomodea (primární ústní jamky) a perforace orální membrány. U mihule a čelistnatců, hluboká **invaginace stomodea**, ale zůstává dutina s velum, který představuje část sekundárních úst = craniate hypotéza

Ústní membrána později perforuje a **otevřít samostatné orofaryngeální a nosohltanové dutiny**, stejně u mihulí a sliznatek = cyclostome hypotéza

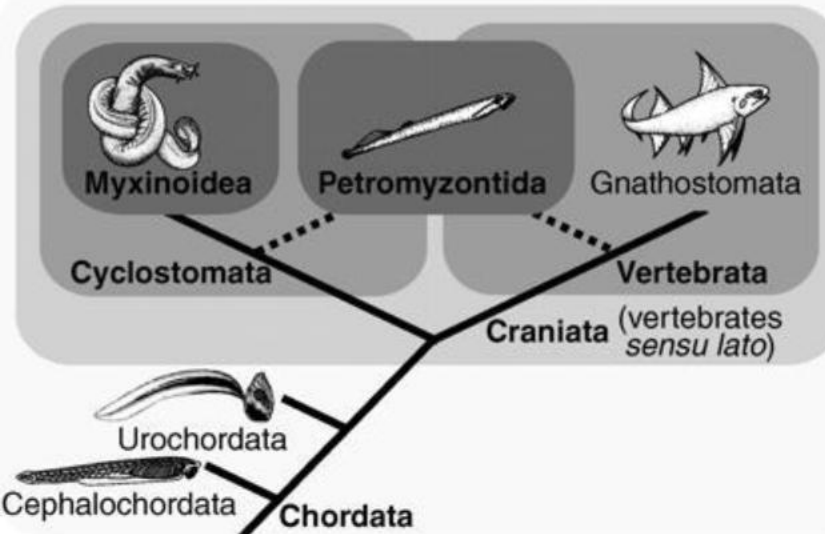
nosohltanová dutina II, spodní ret; npc, nosohltanová dutina; nps, nosohltanová přepážka; opc; orofaryngeální dutina; ul, horní ret; v, velum

## Formace primárních úst

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



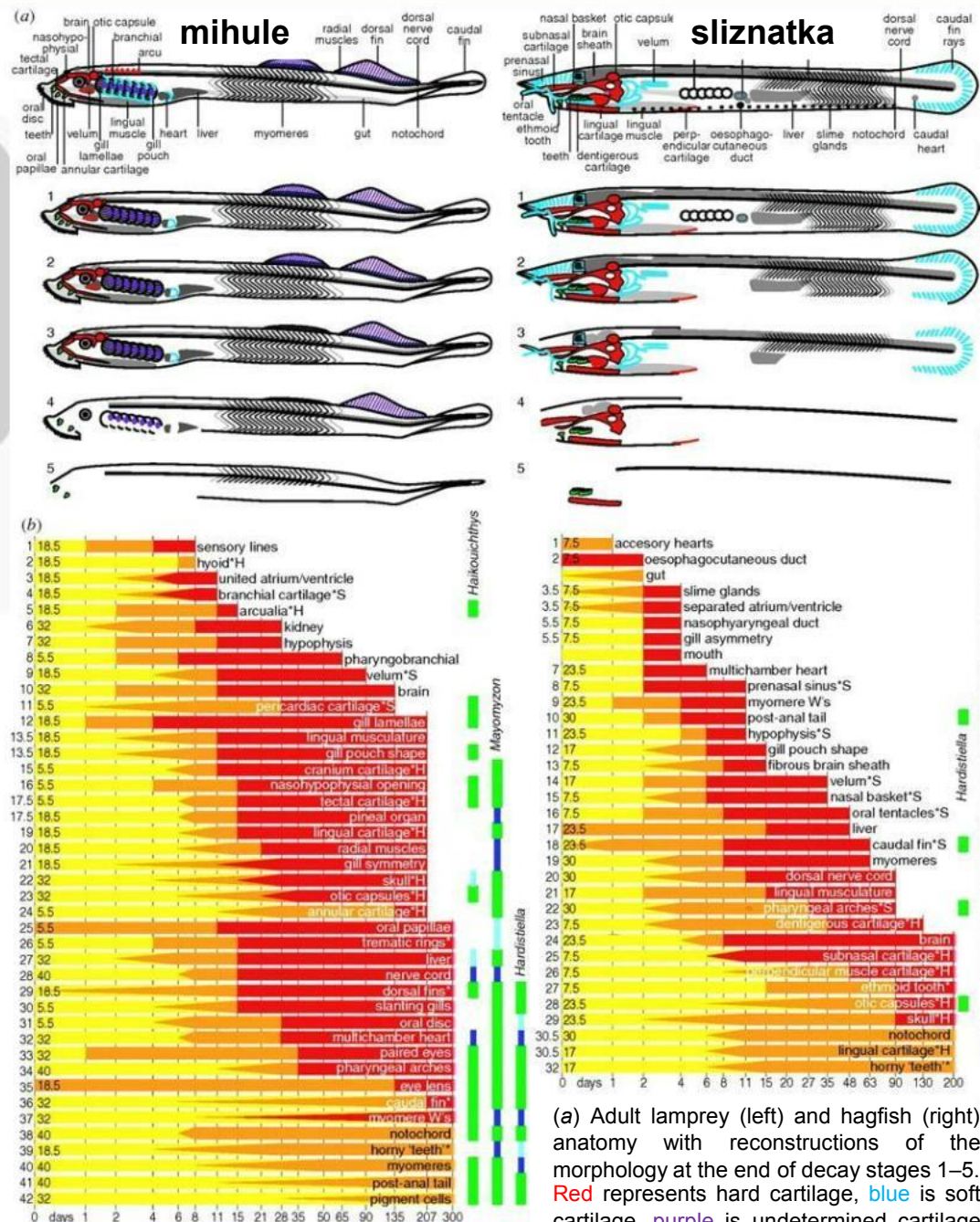
## 2) Sansom et al. 2010 – chrupavka



Ukazují na morfologické rozdíly mezi mihulí a sliznatkou.

Sliznatkám chybí – nervové řízení srdce, adenohypofýza, obratle, lymfocyty, osmoregulace, okohybné svaly) – jen regrese?

Cyclostomata nejsou monofyletický taxon?



(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.

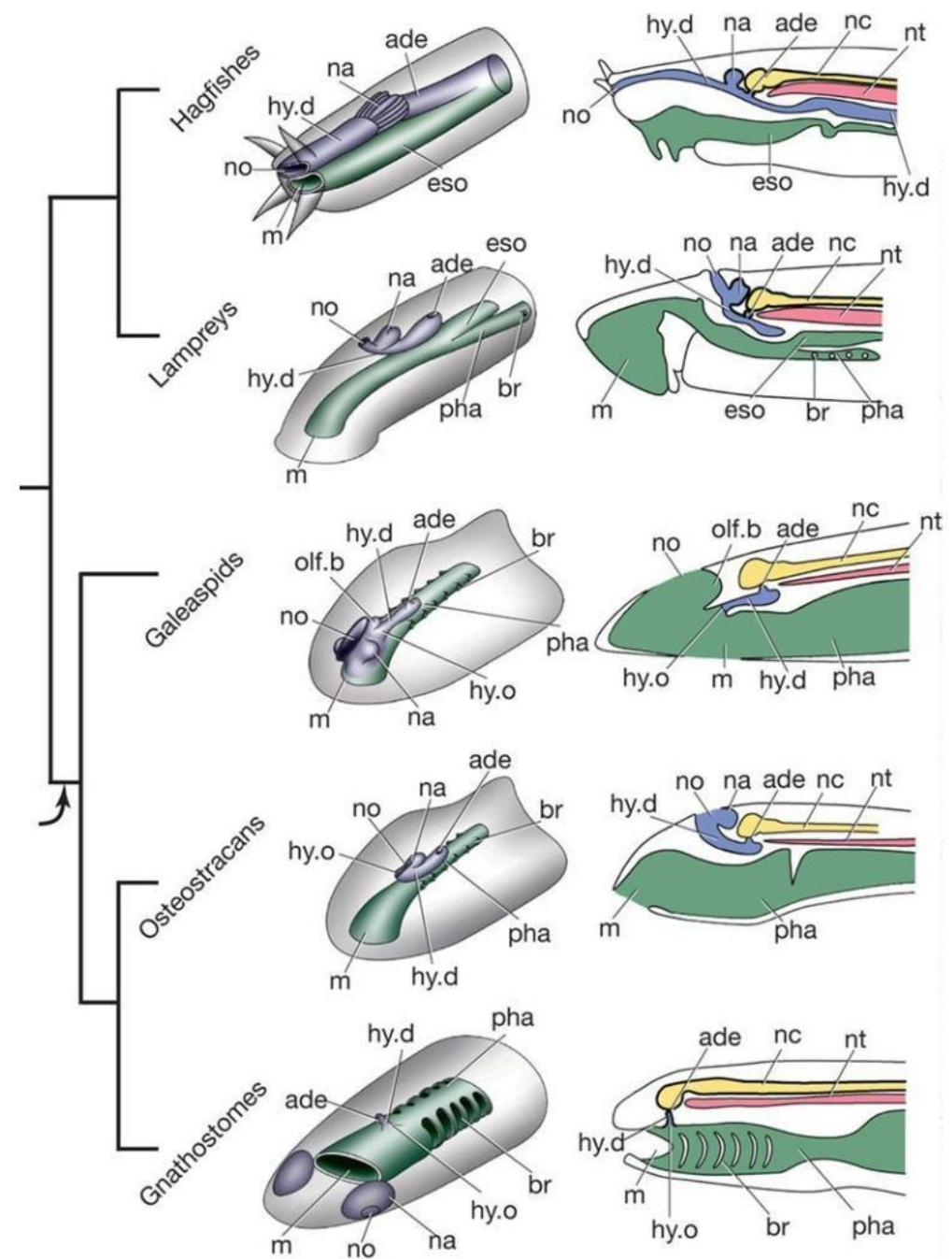


Ale později i morfologické podobnosti k monofylii Cyclostomata

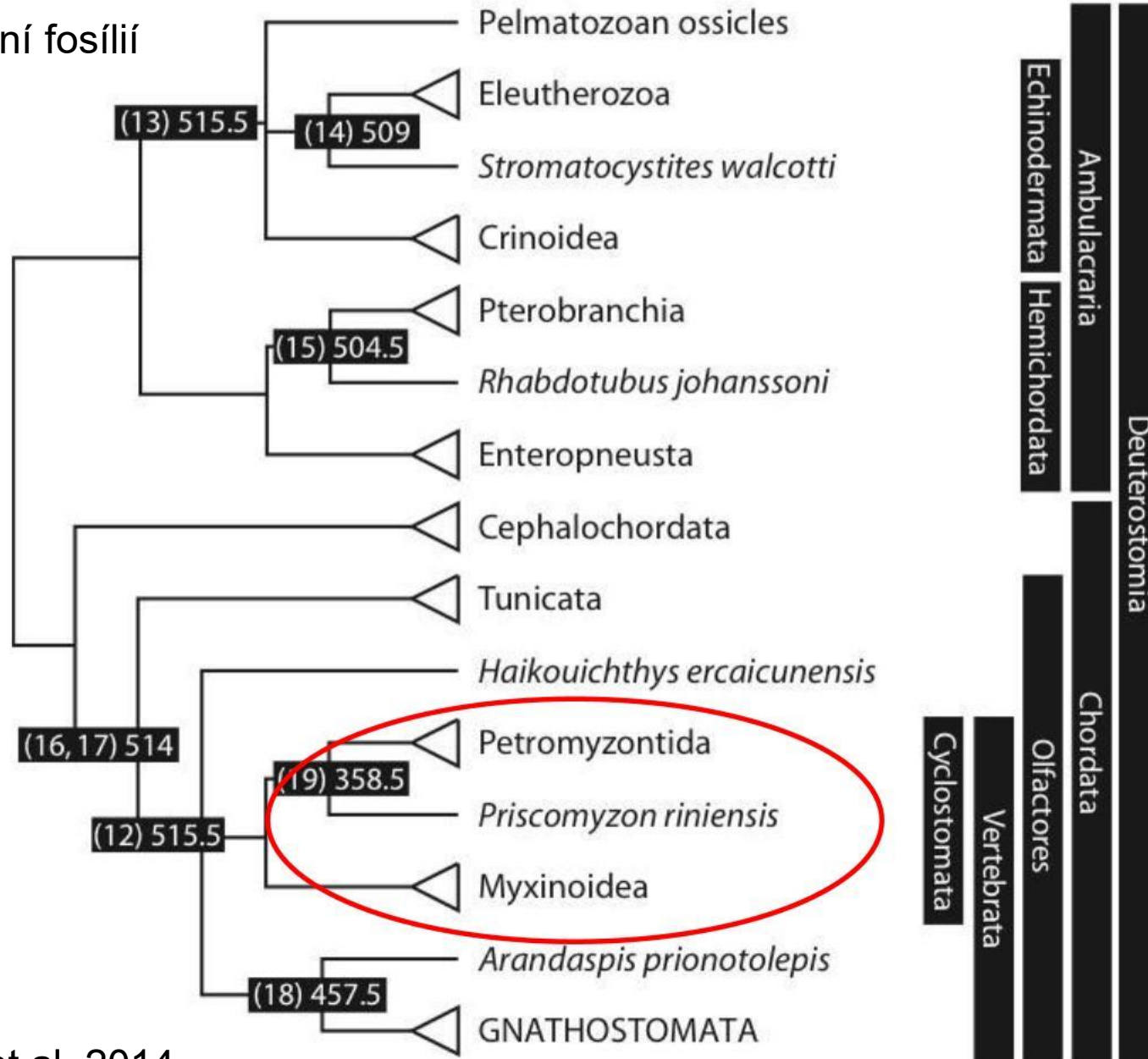
Sliznatky – nasohypofyzární kanál do střeva

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

Gnathostomata – párová nosní dutina  
Rozdílné plakody – adenohypofyzární a čichová

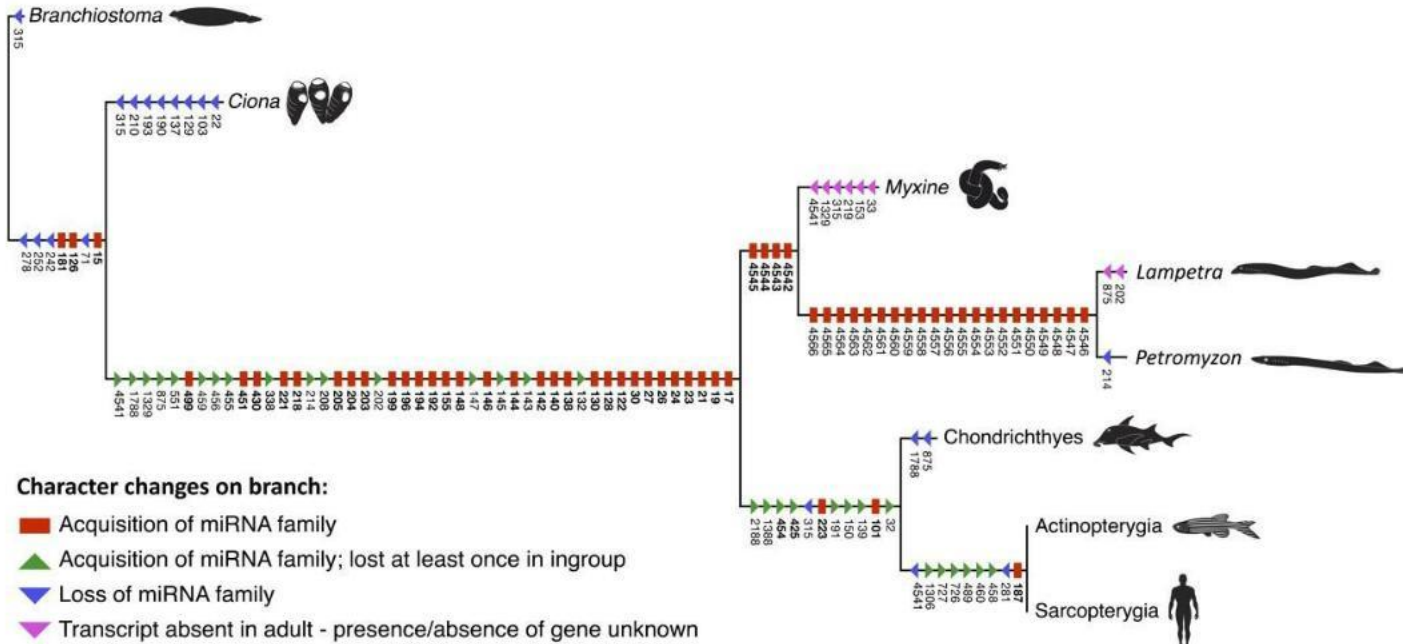


## 3) Datování fosílií

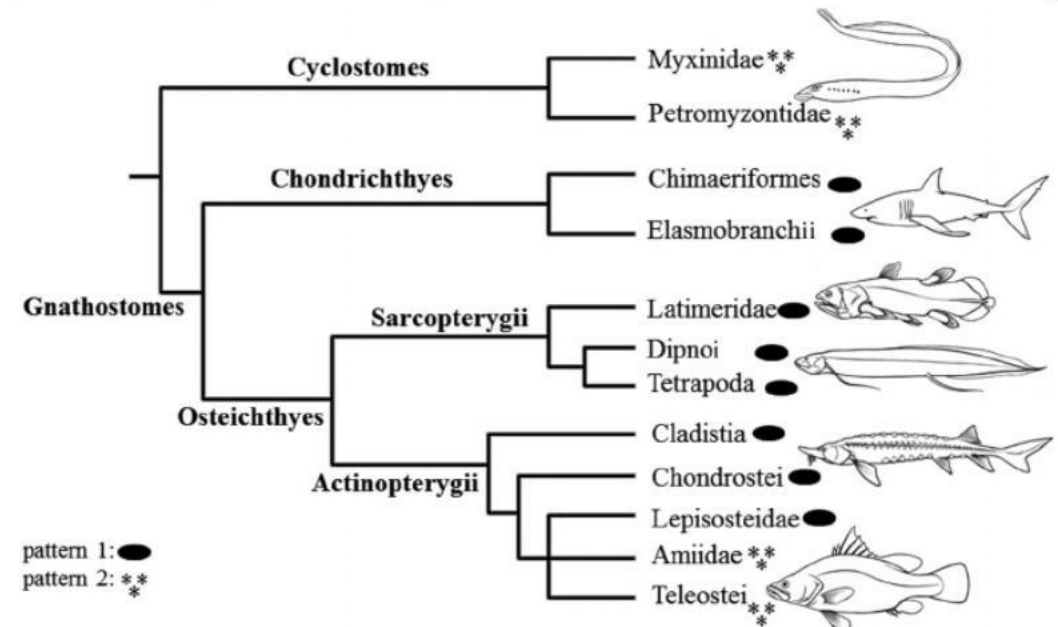


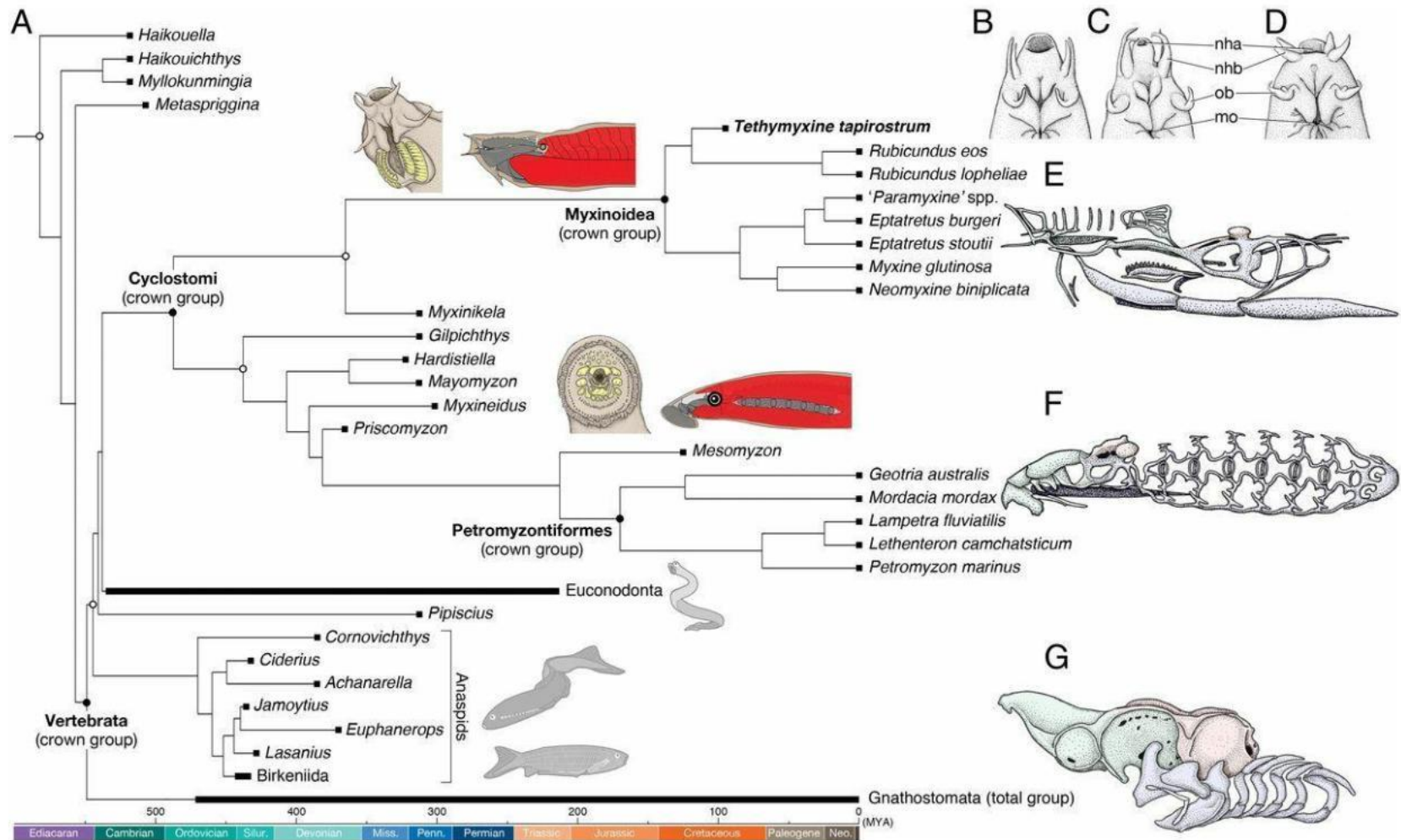
Kombinace přístupů - genetické i anatomické znaky = monofyletičnost Cyclostomata, rRNA

Micro RNA



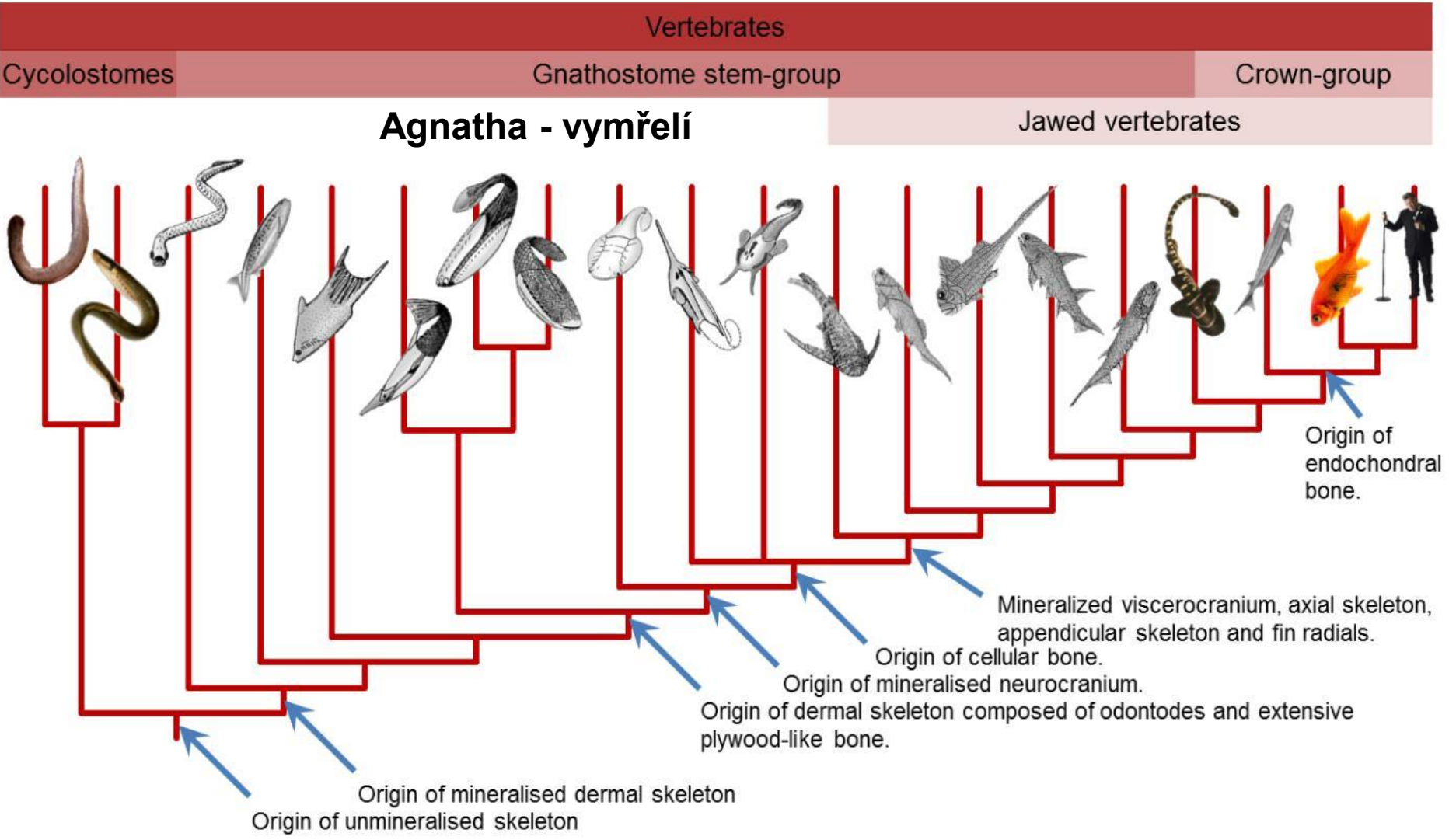
Štítná žláza





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

(E, myxinoids; 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

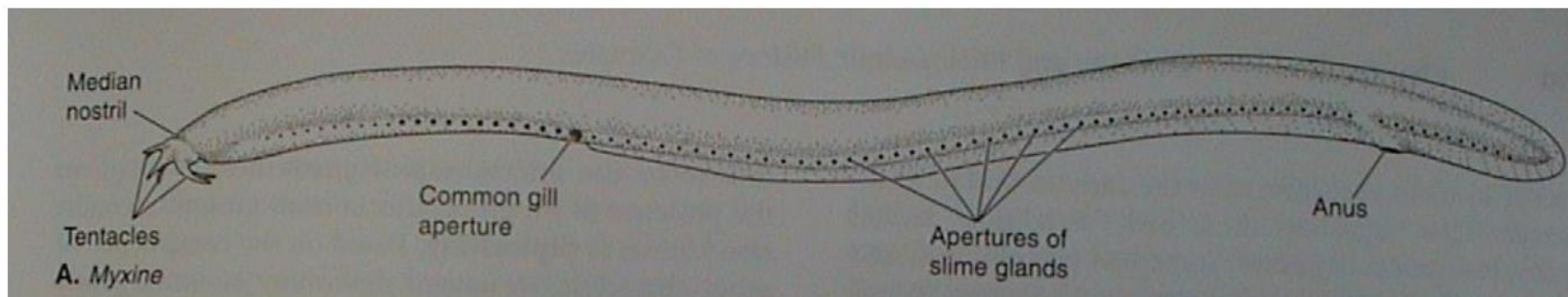
*od Gnathostomata ordovik-devon, 470-360 mil.*

## Synapomorfie

- Vodní formy s kruhovým průřezem těla, bez prostorné tělní dutiny, bez párových ploutví, bez čelistí, bez šupin, bez dermálních kostí a mineralizovaných tkání
- 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.
- Jen chrupavčitý endoskelet - pololebka + neurální oblouky (chybí u sliznatek),
- nepárová nozdra a nasohypofyzární kanál (spojení hypofýzy a čichové chodby),
- notochord mohutný, nezaškrčený (axiální dopředný pohyb)

## Myxinoidea - sliznatky





Metamerní žlázy, sliz

3 páry hmatových tentakulí, odontoidy

Redukované oči

Voda nasávána nasohypofyzární chodbou

Nepárová nozdra

Periodický hermafroditismus, vnější oplození

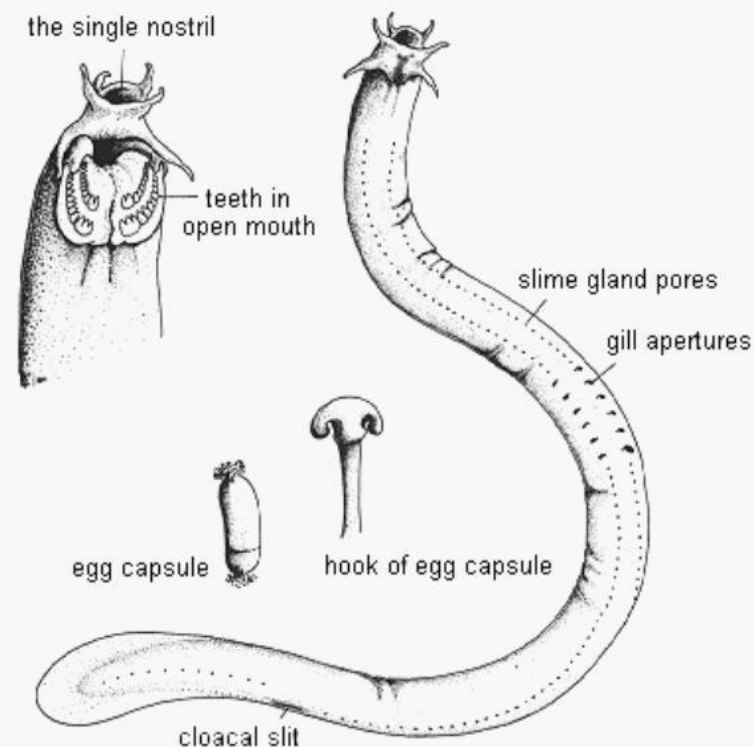
Jen levá Cuvierova chodba – cévní systém

43 druhů 6 rodů, *Myxine*, *Bdellostoma*

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

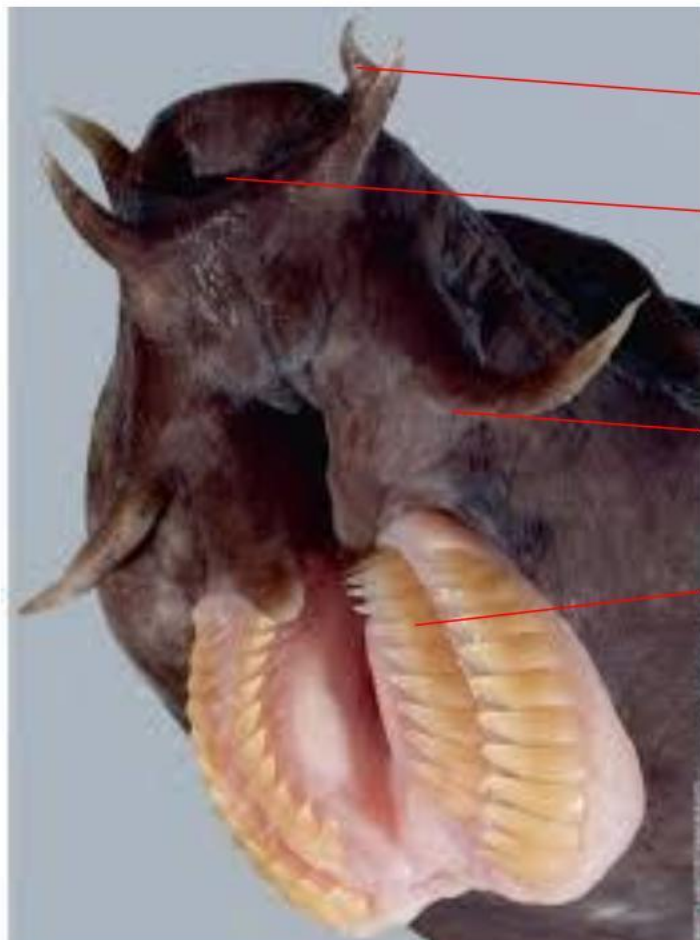
## OSMOKONFORMITA

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





Keratinové zuby na jazyku (zatažitelné) – není jasná homologičnost, nedostatek embryologických informací, dlouho nebyla známa ontogeneze, jazyk je hodně odlišný od mihulí

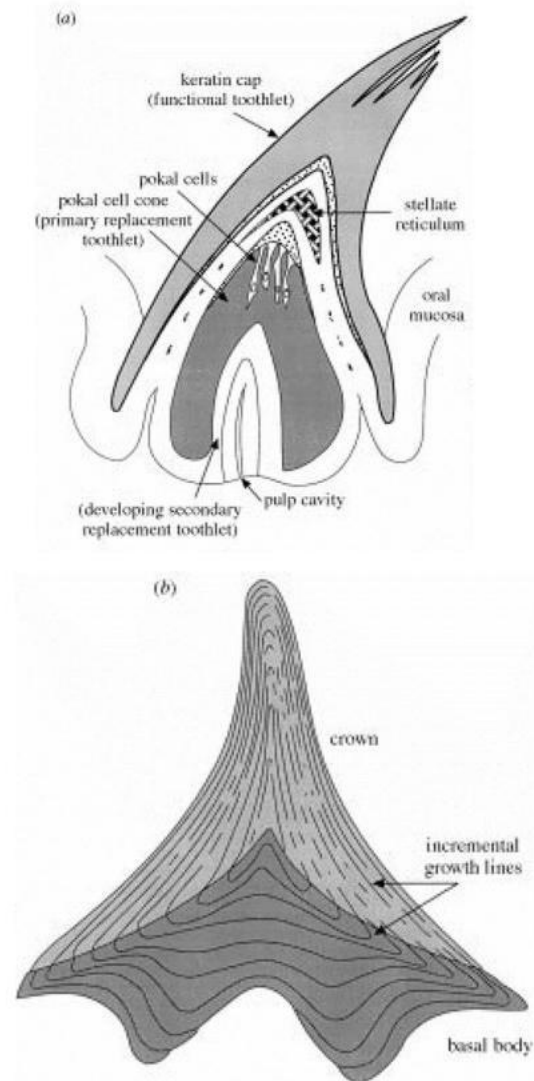


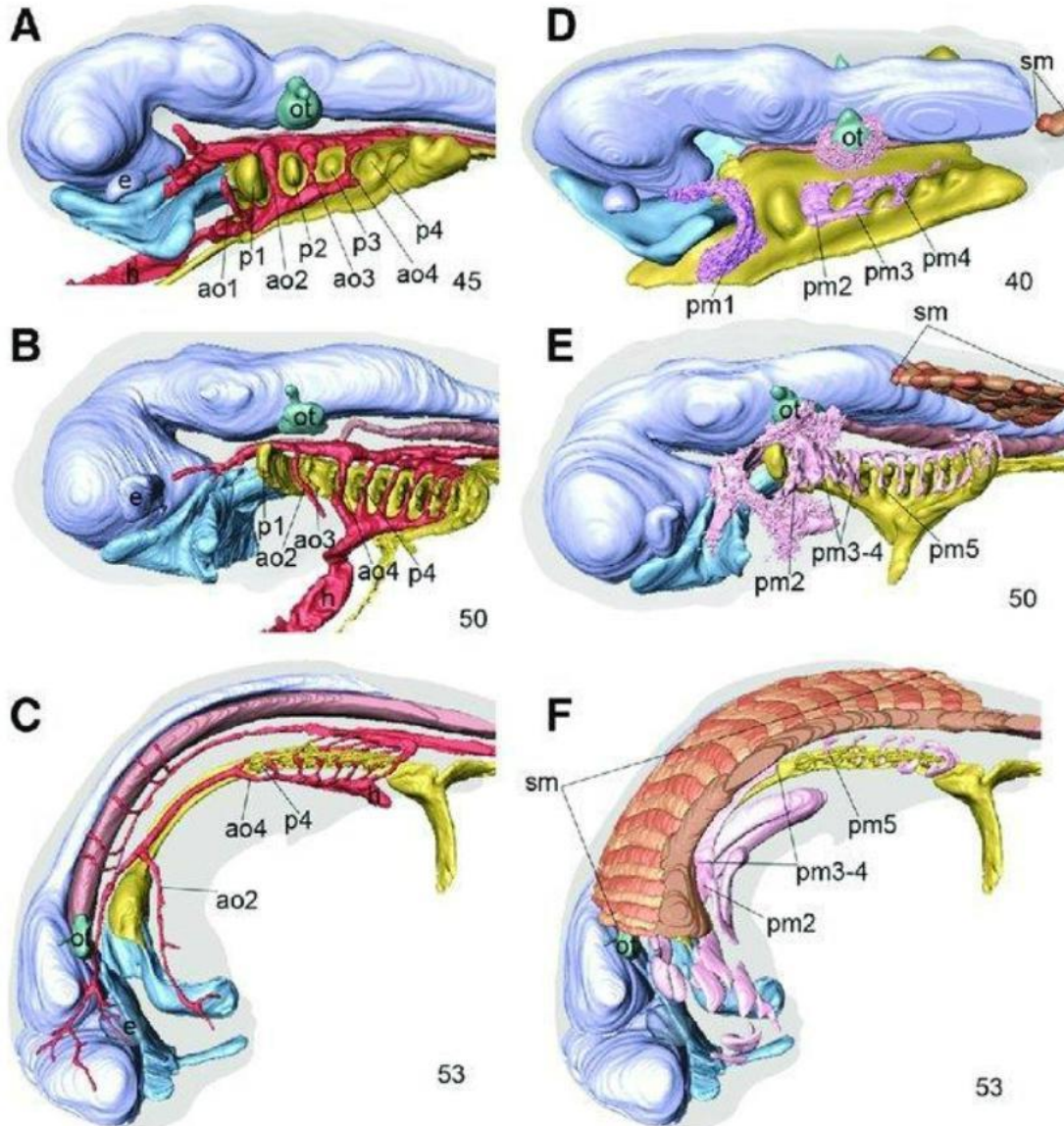
perinasální  
makadla

nosní otvor

ústní makadla

keratinové  
zuby





Oisi et al 2013, 2015

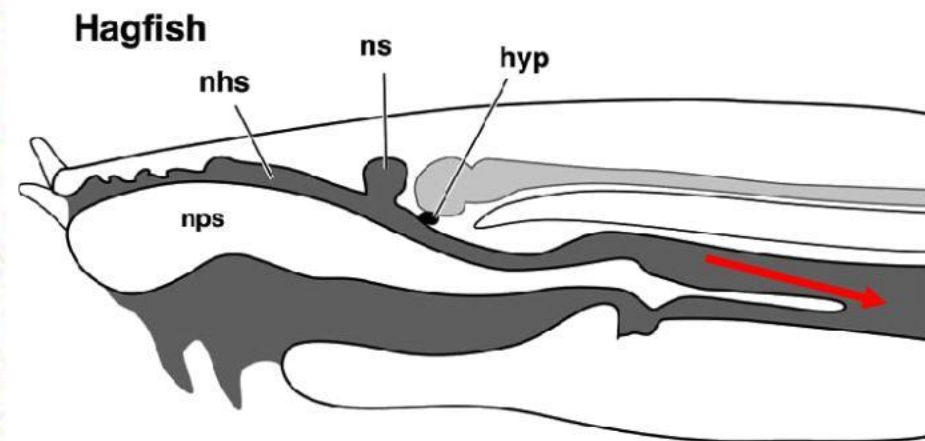
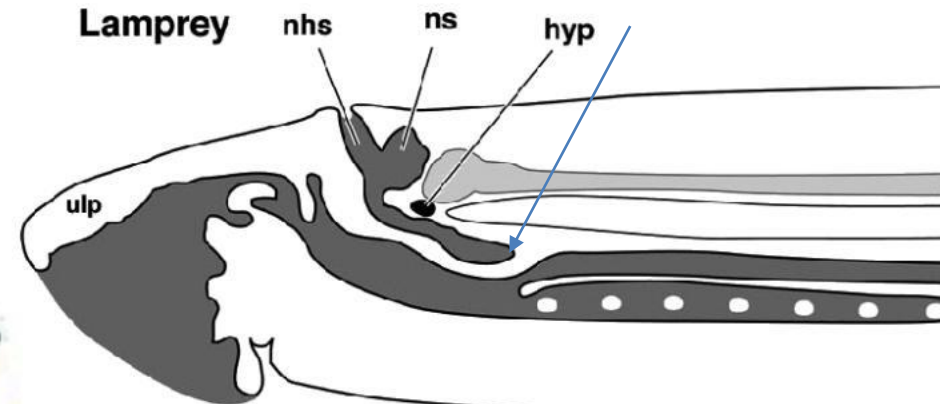
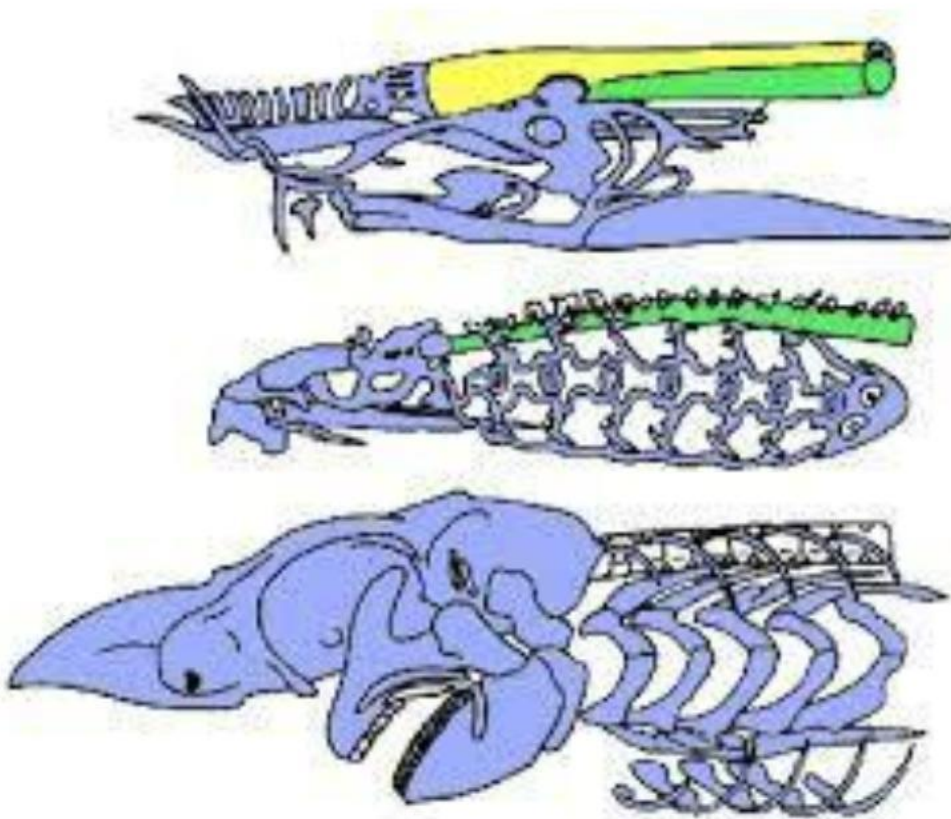
## První detailní ontogeneze sliznatek

Embrya *Eptatretus burgeri*. Faryngeální endoderm je zbarven žlutě a arteriální systém je zbarven červeně. Světle modrá barva pod mozkem představuje oronasální deriváty ektodermu.

(A-C) Zadní polovina hltanu se posune dozadu rozšířením faryngálního oblouku.

(D-E) Somity, původně vzadu, se přesouvají dopředu k otickým kapsulím (F).

lebka – bez stropu neurokrania = hemikranium  
 nasohypofyzární kanál otevřený volně do hltanu



Sliznatky, mihule

Nehomologické velum

Sliznatky - chrupavka netvoří oporu žaberním štěrbinám, žaberní skelet nenavazuje na žábra

Sliznatky

Ale v ocasní části chrupavčité hrbolky – redukované obratle? podobnost s mihulí

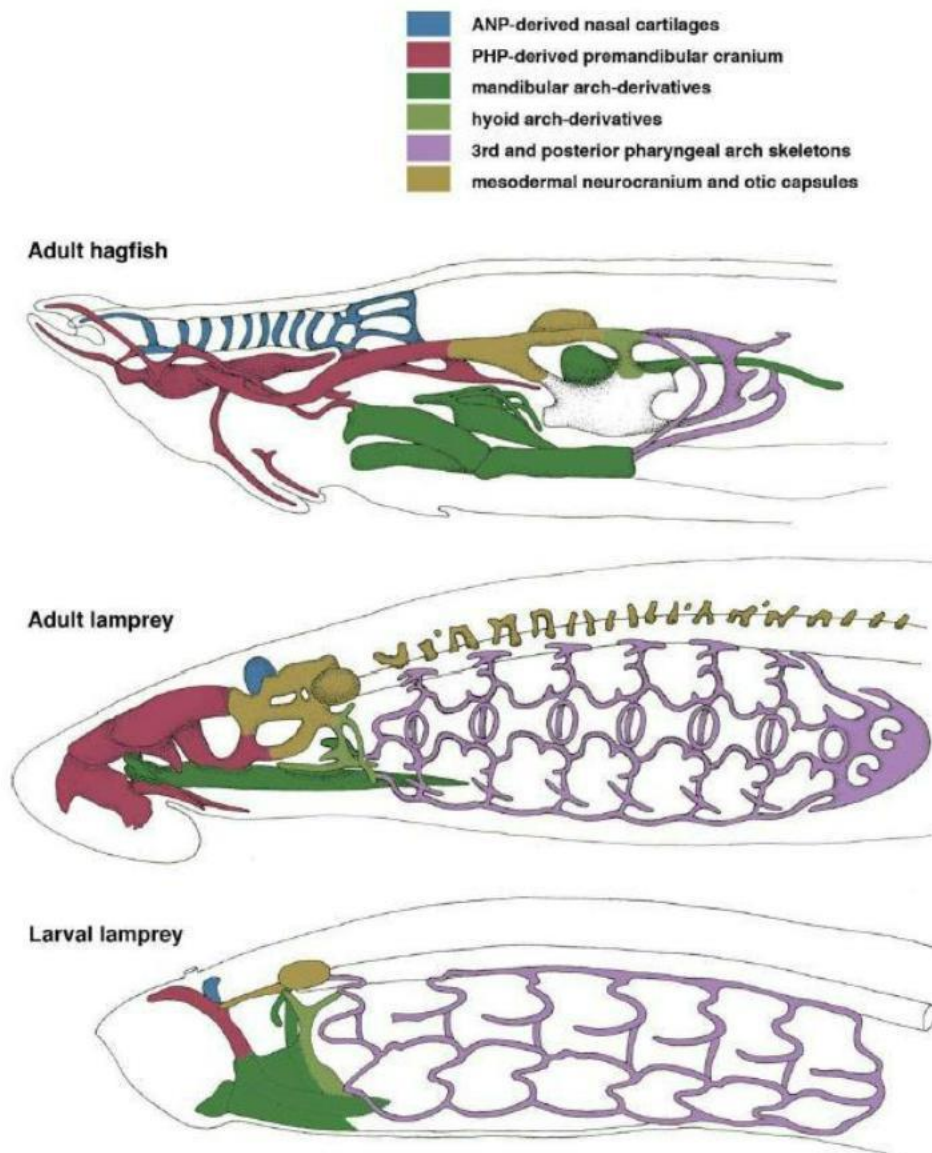
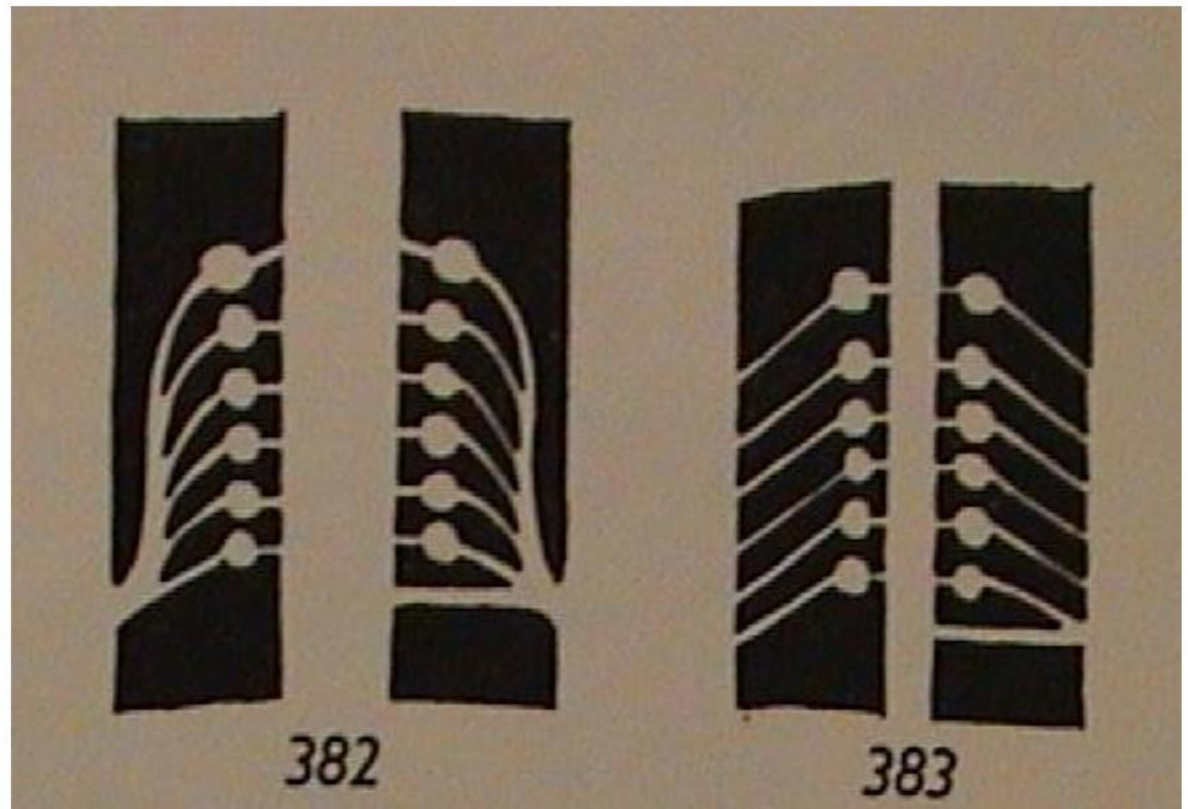
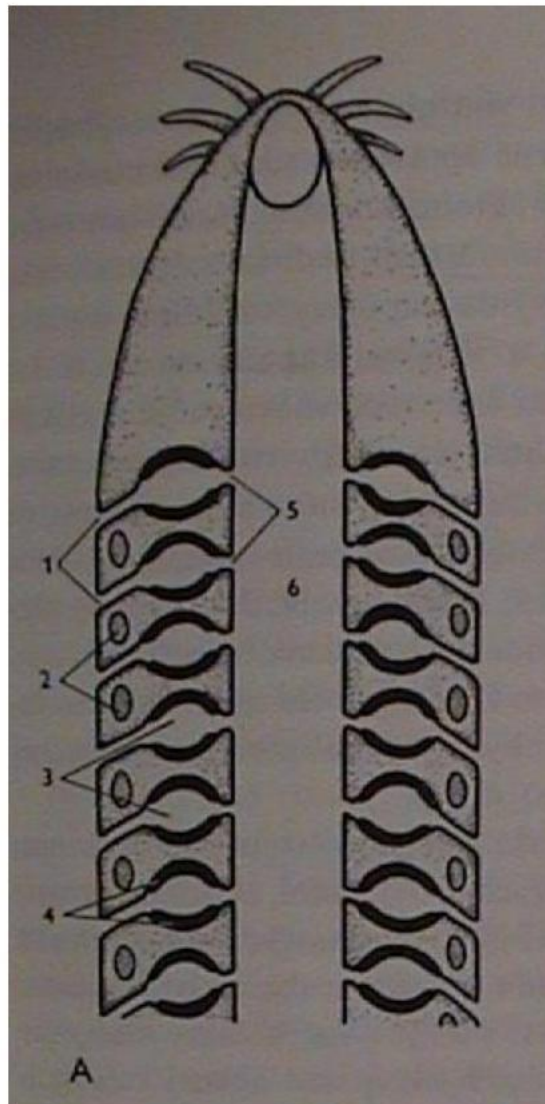


Fig. 10. Homology of chondrocranial elements in cyclostomes. Hagfish and lamprey chondrocrania were compared on the basis of our results. Hagfish chondrocranium was redrawn from the work of Holmgren and Stensiö (1936), and those of the lamprey from the work of Marinelli and Strenger (1954) and Fontaine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

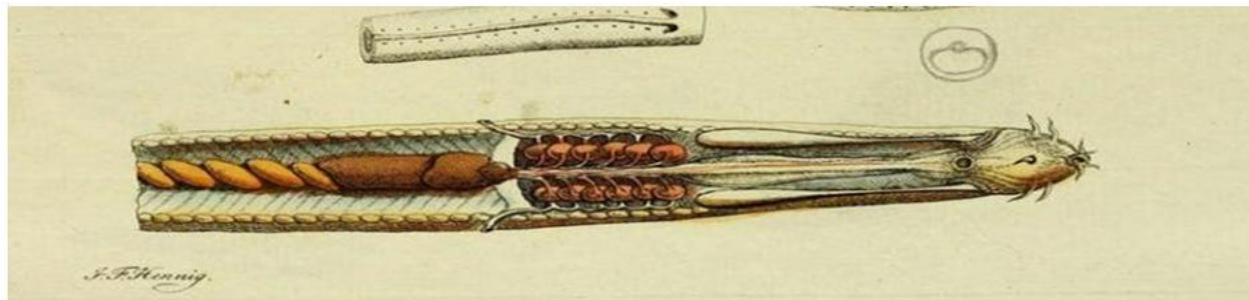
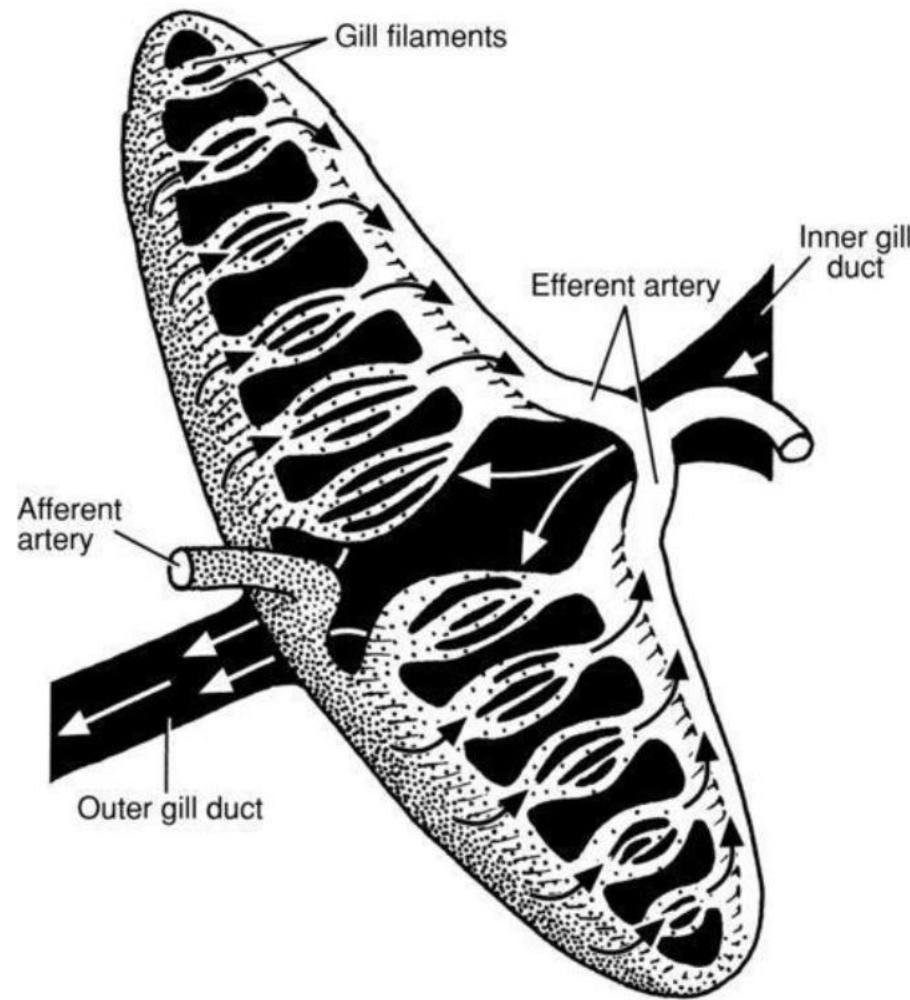
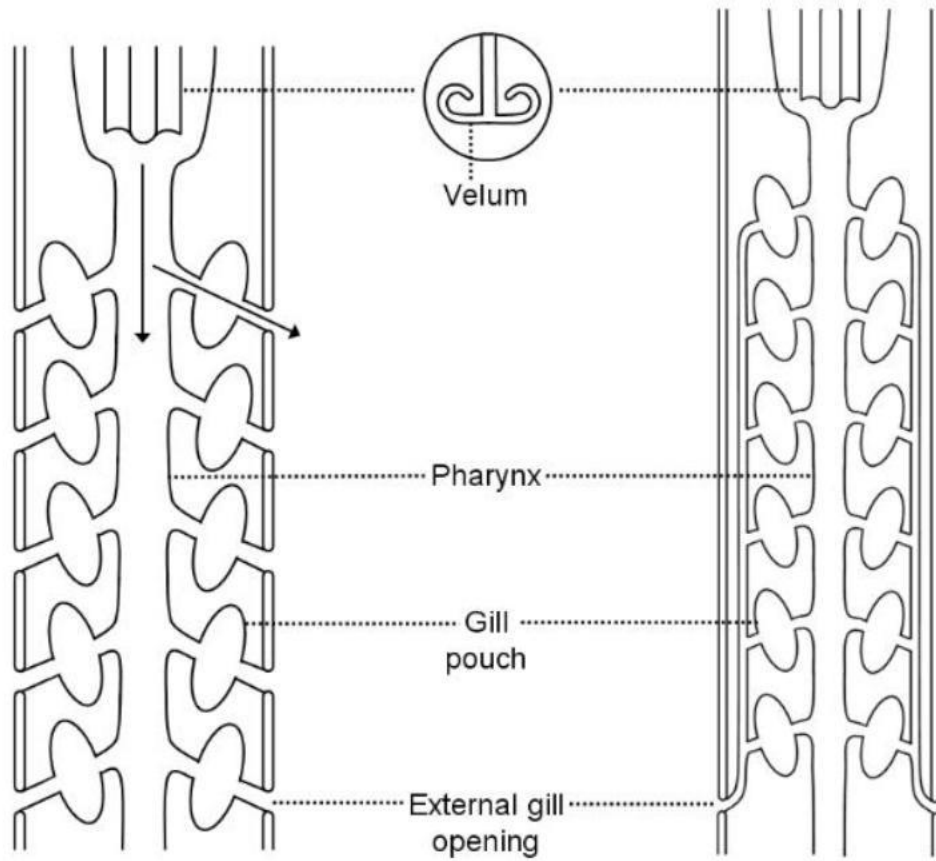
## Dýchací soustava



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 žaberních váček



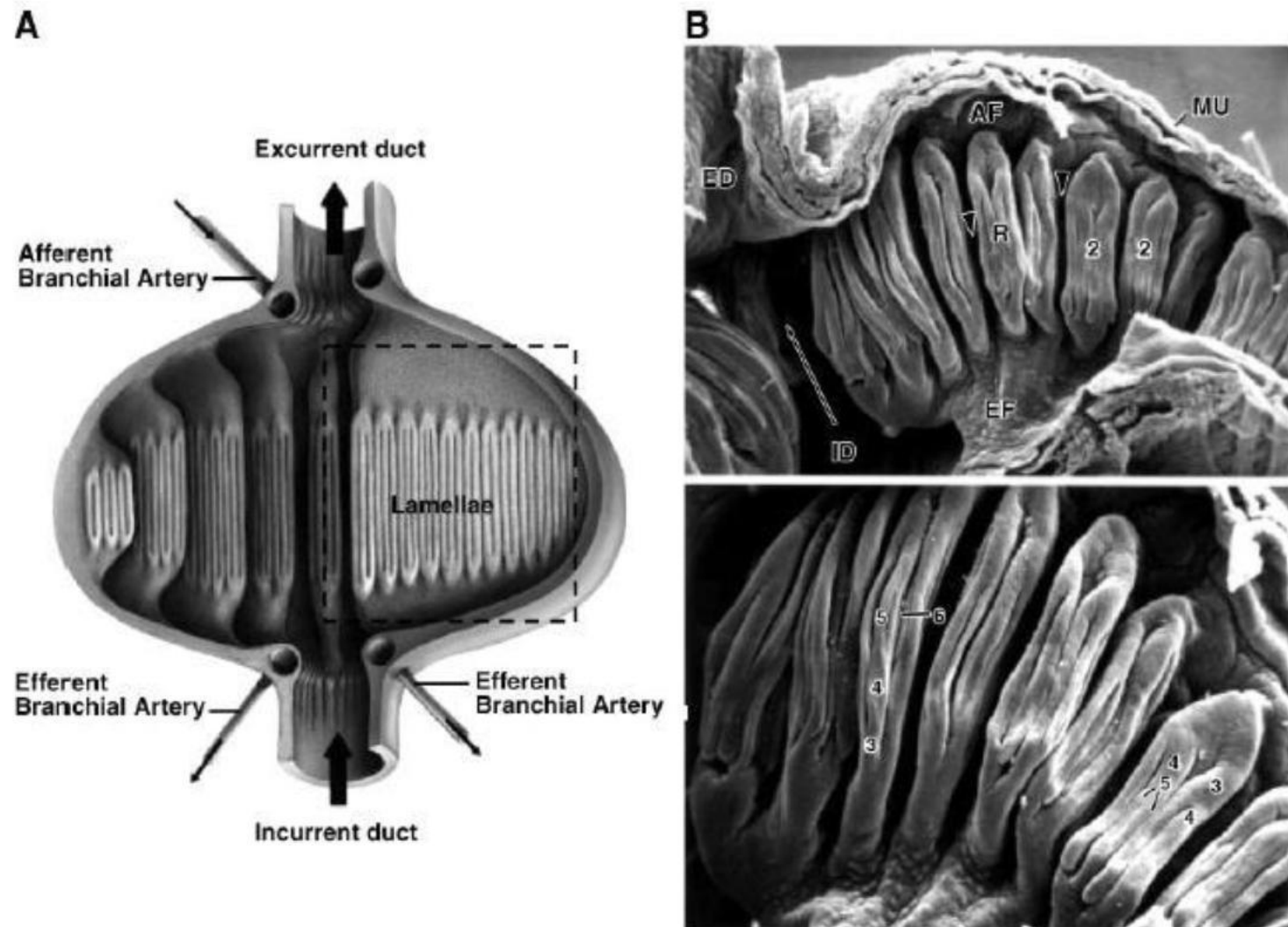
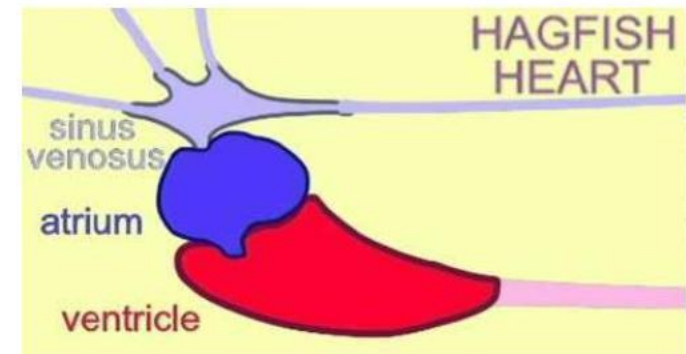
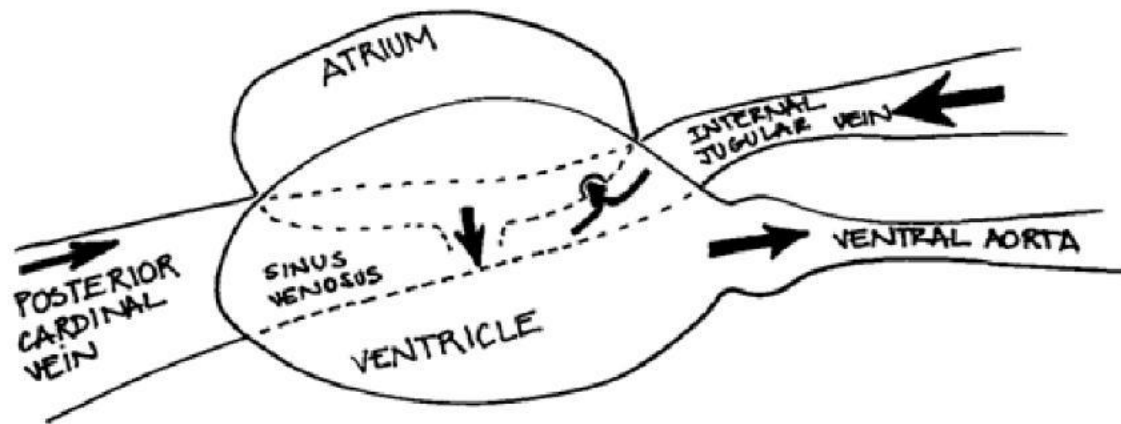
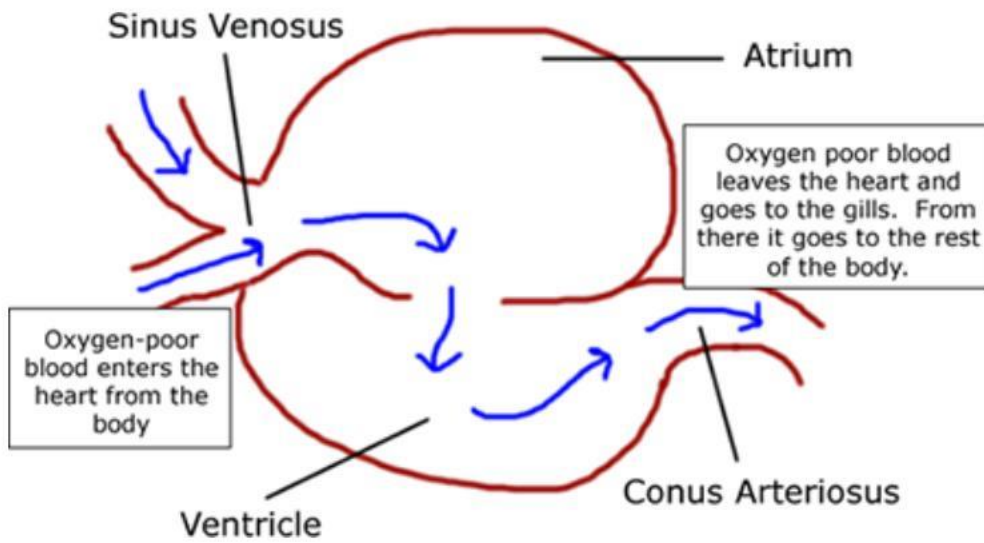


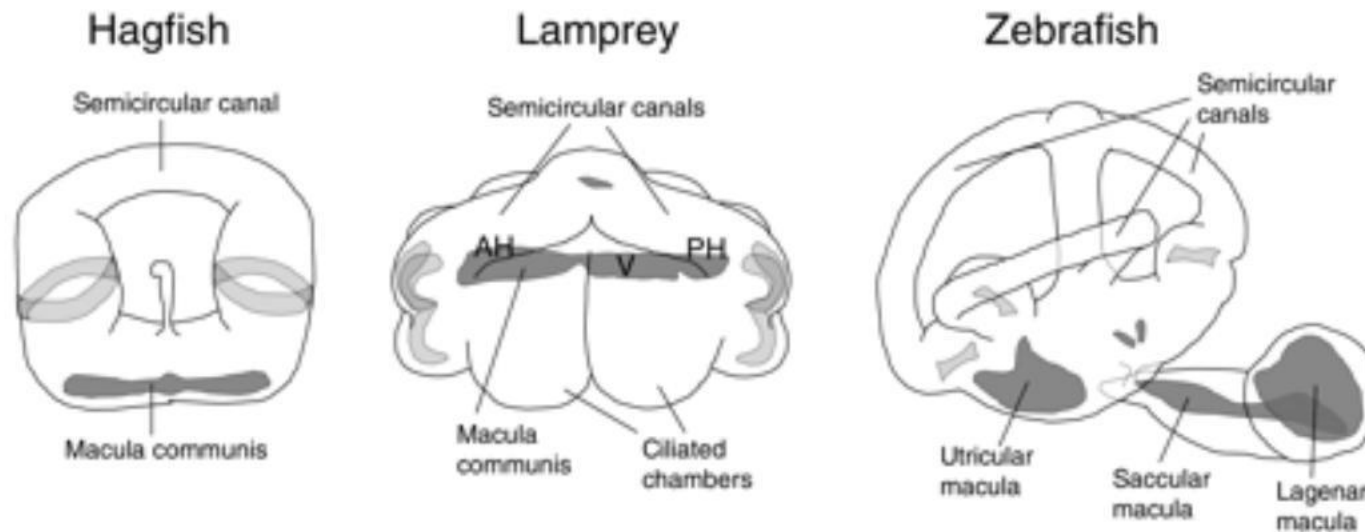
FIG. 3. Anatomy of hagfish gills. *A*: schematic of a longitudinal cut through a gill pouch from the Atlantic hagfish, with a lateral perspective of a primary gill fold (filament) and its lamellae (boxed area). Note radial arrangement of additional filaments around the pouch. Large arrows indicate direction 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).]



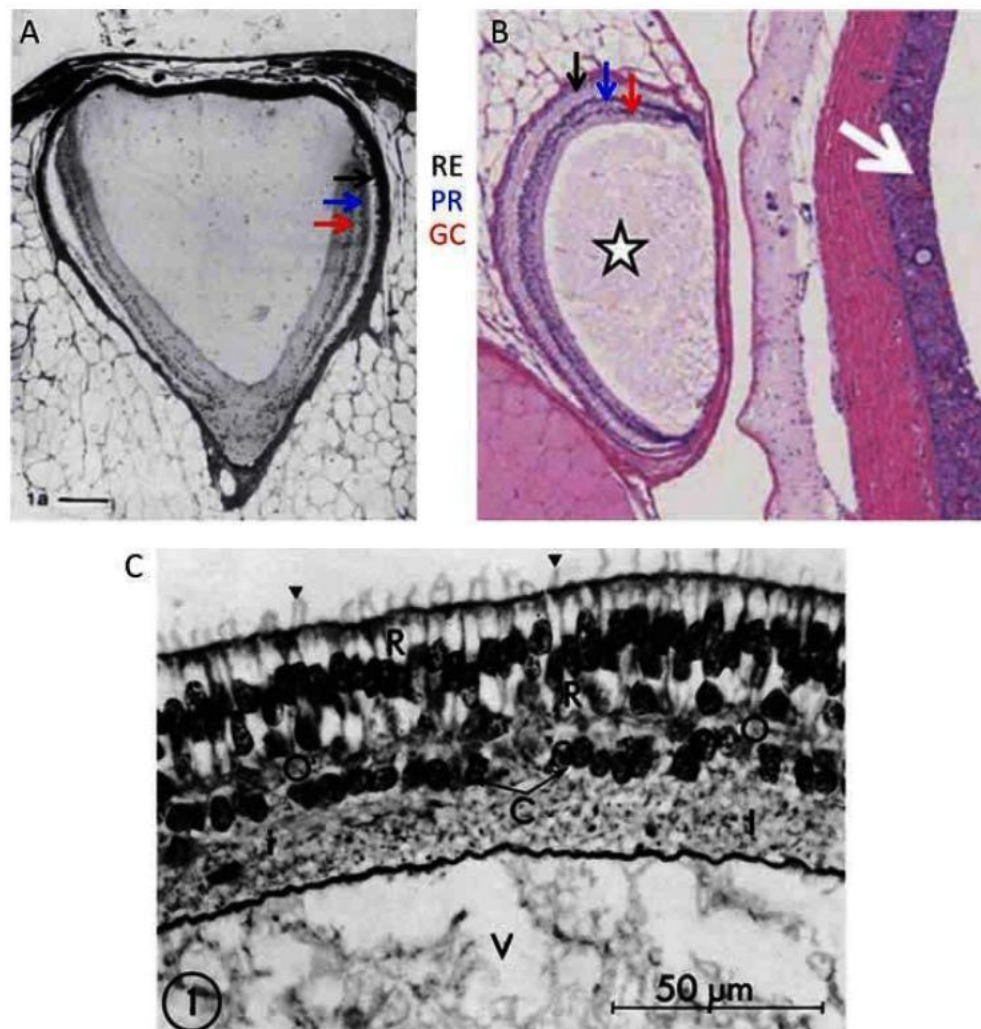
Autonomní srdce, aditivní srdce v ocasní části, erythrocyty, unikátní Granulocyty (velmi moderní, podobné savčím)



Vnitřní ucho – pouze 1 chodba (mihule 2) ve vnitřním uchu, sliznatky nemají segmentované skvrny (makula) a krysty (z nich kanálky).



Srovnání dospělých sliznatek, mihulí a ryb. Smyslové makula jsou zobrazeny v tmavě šedě; krysty jsou zobrazeny světle šedě. **Jediná skvrna = makulum communis v uchu sliznatky** a mihule, asymetrické uspořádání tří samostatných smyslových makul v uchu ryb. AH, V a PH jsou přední horizontální, vertikální a zadní horizontální oblasti macula communis u mihule.



## Oko sliznatky

chybí čočka i okohybné svaly  
2vrstvá retina, n. opticus velmi tenký

Chybí chiasma opticum

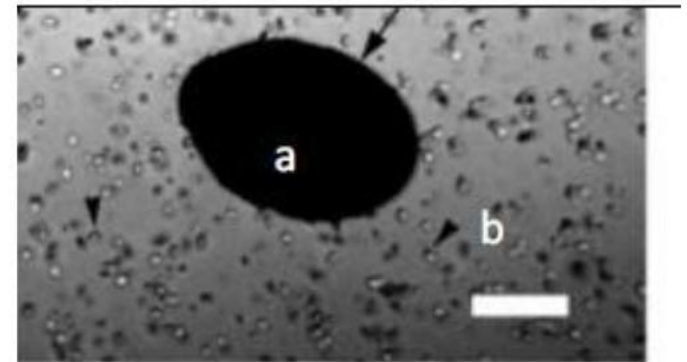
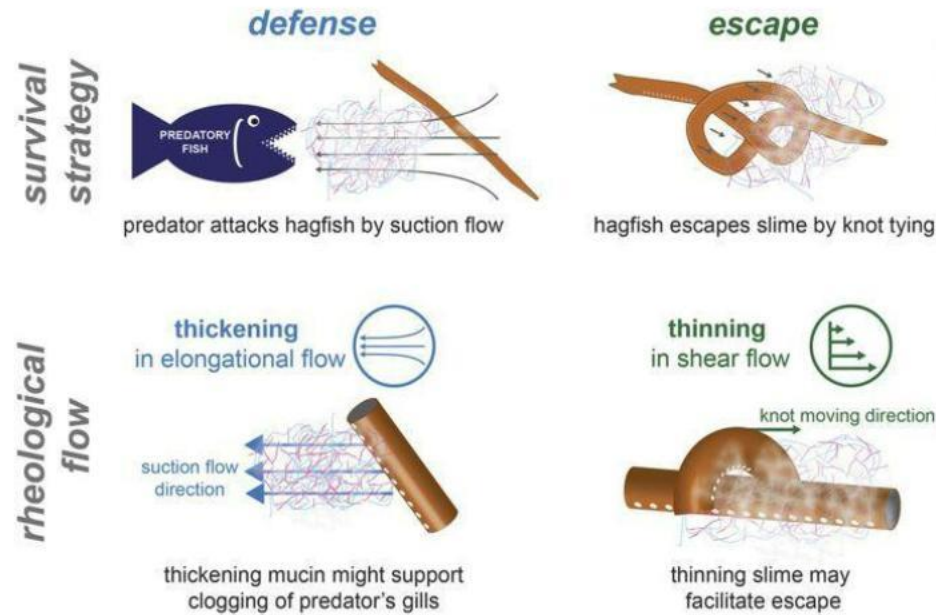
## Mozeček

(obvykle má mozečková kůra dva systémy somatických projekcí – ipsilaterální - na stejné straně, bilaterální – na obou stranách)

ipsilaterální projekce redukována jen 15%

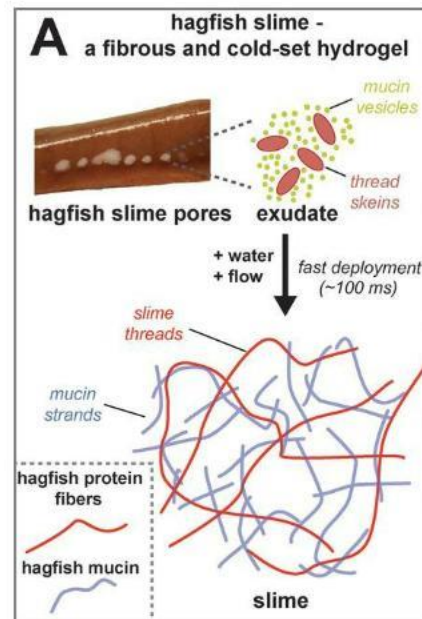
A,B, řezy okem sliznatek. A, *Eptatretus burgeri*. Stupnice řídítka 0,15 mm. B, *Eptatretus stoutii*. Oko (hvězdička). Šipky (GC) gangliové buňky; modré (PR) fotoreceptory; a černé (RE) sítnicové epitelové buňky. C, Dva trojúhelníky označují dva vnější segmenty. R, receptorové buňky; O, vnější synaptická vrstva; C, buněčná těla projekčních neuronů; I, vnitřní vláknitá vrstva; V, sklivec.

## Unikátní kožní kolagen (proteiny serin, treonin)



a) proteinová vřeténka a b) mucinové měchýřky ve vodě praskají a vytvářejí vrstvu slizu

Dokonalá obrana – zalepení žaber čelistnatců.

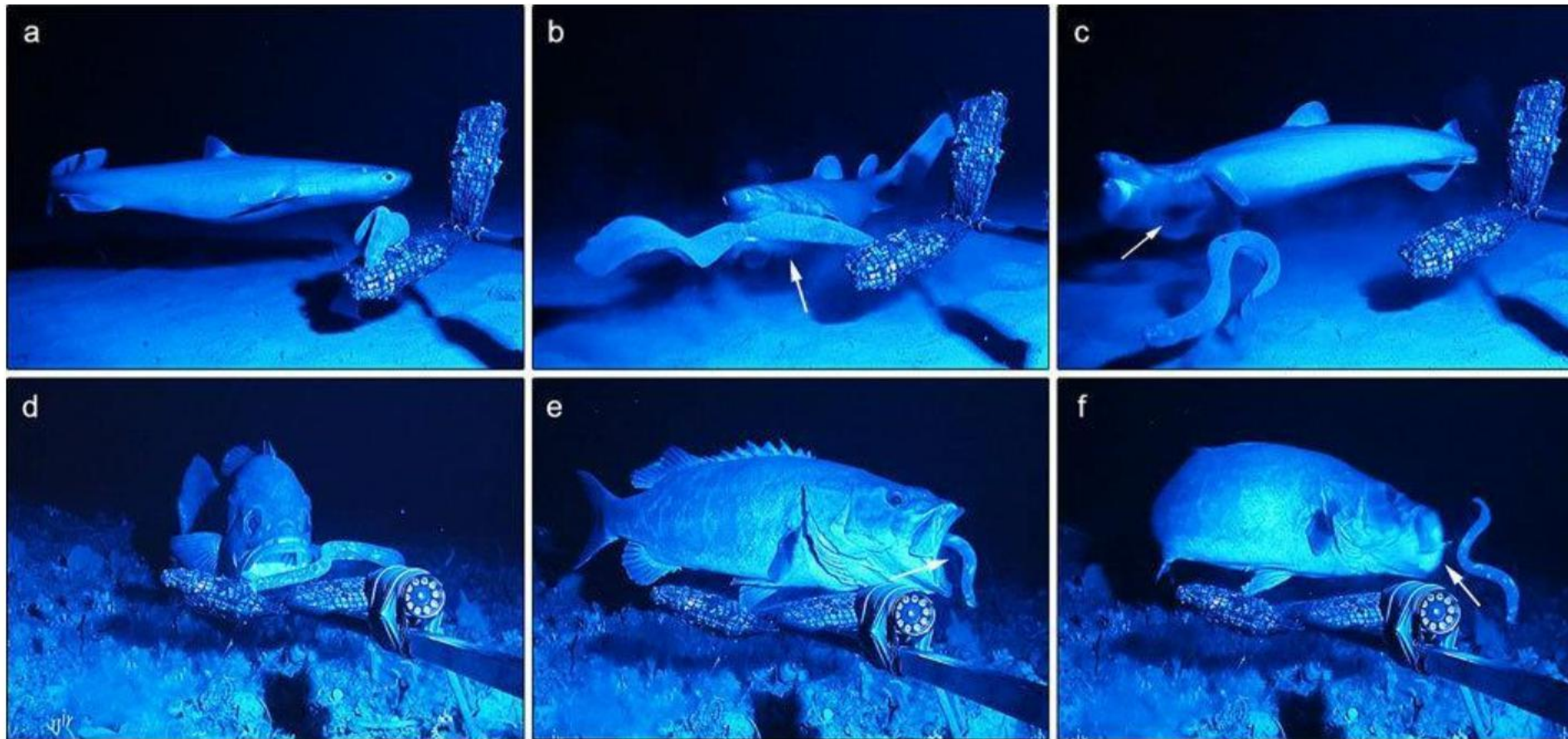


[http://www.youtube.com/watch?v=tKTRv3hx1s0&list=PLE0B26B1CCB3FC9FE&index=7&feature=plpp\\_video](http://www.youtube.com/watch?v=tKTRv3hx1s0&list=PLE0B26B1CCB3FC9FE&index=7&feature=plpp_video)

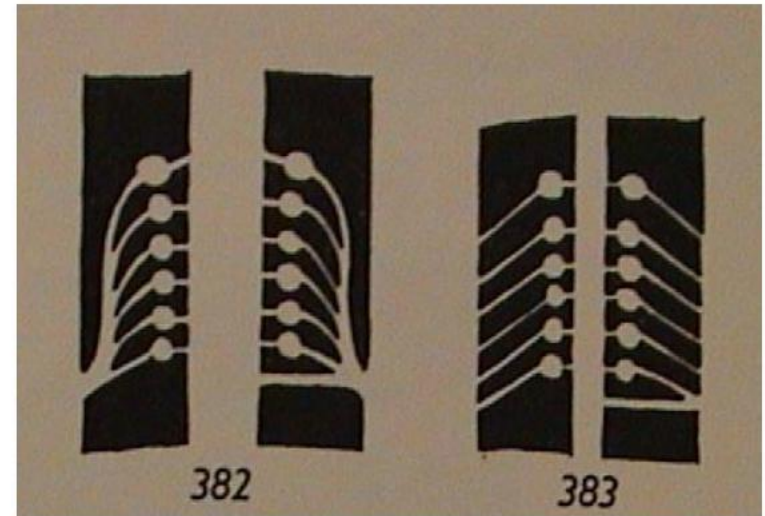
<https://www.youtube.com/watch?v=Bb2EOP3ohnE&list=PLE0B26B1CCB3FC9FE&index=2>

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

Zintzen et al. 2011 SciRep



Adaptace proti predátorům v akci: žralok *Dalatias licha* (a-c) a *Polyprion americanus* (d-f) se pokoušejí ulovit sliznatku. Nejprve se predátoři přiblíží ke své potenciální kořisti. Zakousnou se do jejího těla nebo se jí pokusí spolknout, ale sliznatky okamžitě vystříknou do úst predátorů proudy slizu (šipky). Ti se dusí, a dáví se ve snaze odstranit sliz z úst a žaberních komor.

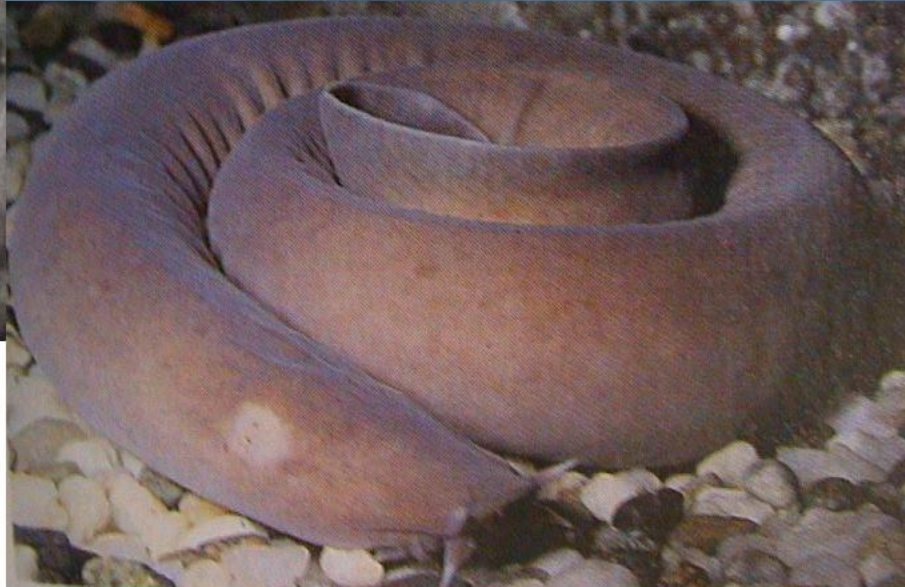


Myxinidae – 2 rody, 23 druhů – 1 vnější žaberní otvor, *Myxine*

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

Myxinoidea - sliznatky

*Myxine*



*Myxine mcmillanae*  
hlubokomořská  
Karibik

## Reprodukce

*Myxine glutinosa*

© C. Ortlepp

Polylecitální vajíčka, rohovité obaly se tvoří již v ovariu

Gonáda nemá vývod

Gamety se uvolňují do coelomu a pak do kloaky

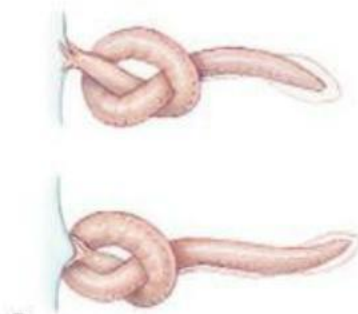
Samic je v populaci si 100x víc než samců

Přímý vývoj

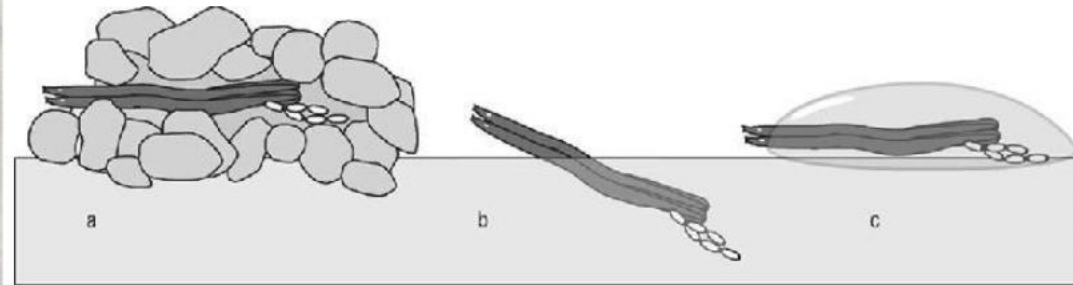
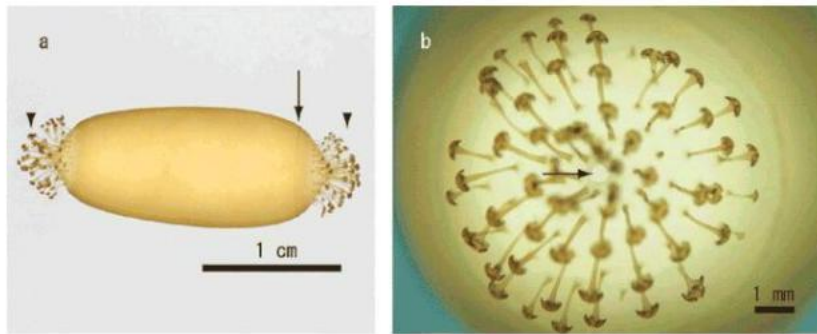
Intenzivní lov, místy hojné tisíce ks/km<sup>2</sup>

Koloniální, šelf, „krtina“=1 jedinec

[https://www.google.com/search?q=knotting+hagfish&sca\\_esv=fc2ebee71a55c782&tbm=vid&prmd=ivnbz&sxsrf=ACQVn09dKwaphQVad5YpSel7BBIuBZVtpQ:1711456998417&ei=5sICZtaGGaWhi-gPm\\_2C-Ac&start=10&sa=N&ved=2ahUKEwjWkcGT-pGFAXWl0AIHHZu-AH8Q8tMDegQIBRAE&biw=1920&bih=1039&dpr=1#fpstate=ive&vld=cid:b88cf4c5,vid:RrPvMMkQkk0,st:0](https://www.google.com/search?q=knotting+hagfish&sca_esv=fc2ebee71a55c782&tbm=vid&prmd=ivnbz&sxsrf=ACQVn09dKwaphQVad5YpSel7BBIuBZVtpQ:1711456998417&ei=5sICZtaGGaWhi-gPm_2C-Ac&start=10&sa=N&ved=2ahUKEwjWkcGT-pGFAXWl0AIHHZu-AH8Q8tMDegQIBRAE&biw=1920&bih=1039&dpr=1#fpstate=ive&vld=cid:b88cf4c5,vid:RrPvMMkQkk0,st:0)



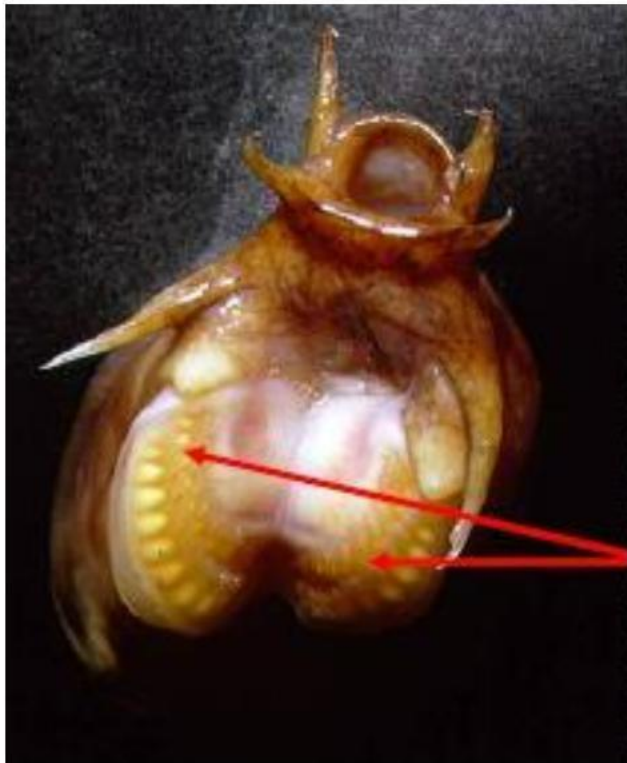




Hypotetická místa pro ukládání vajíček. Předpokládá se, že sliznatky ukládají vajíčka buď a) do prostor mezi kameny, b) pod písek, nebo c) do hmoty vlastního slizu.



*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

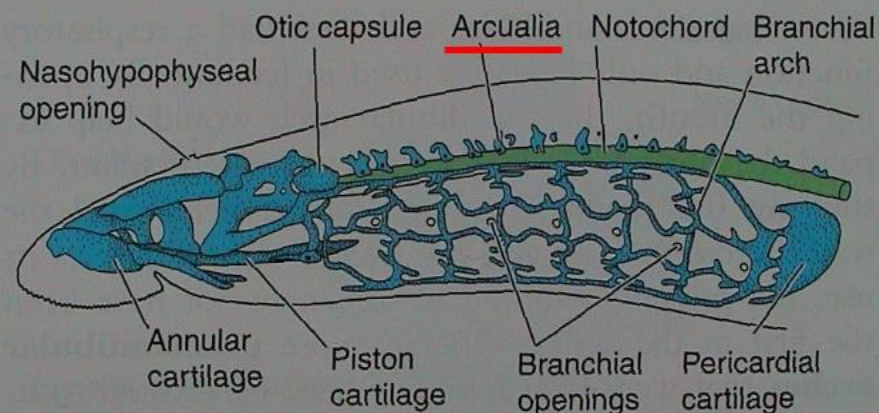
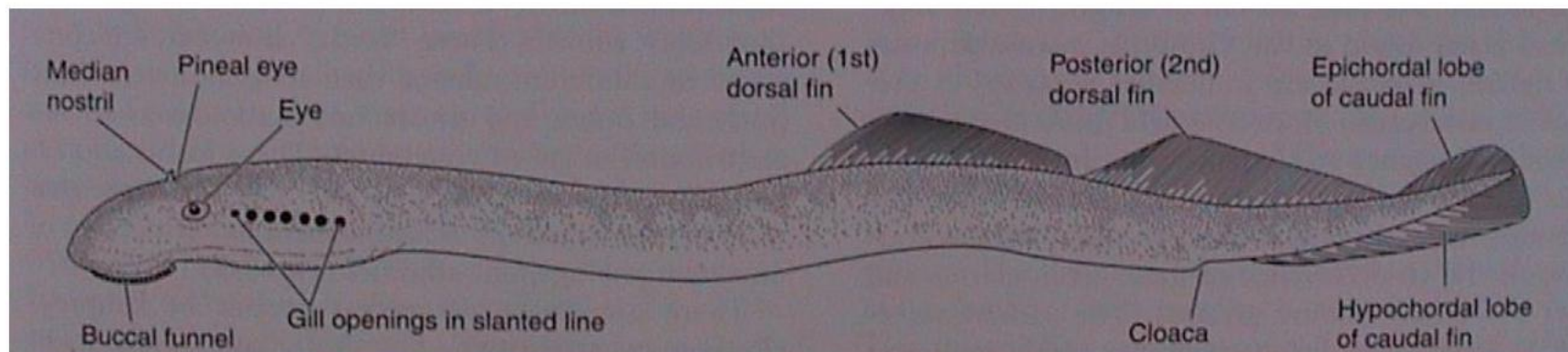
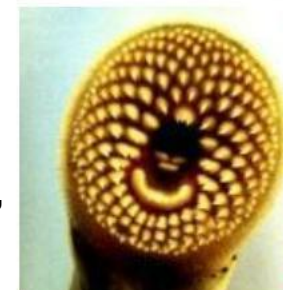
# Petromyzontida - mihule



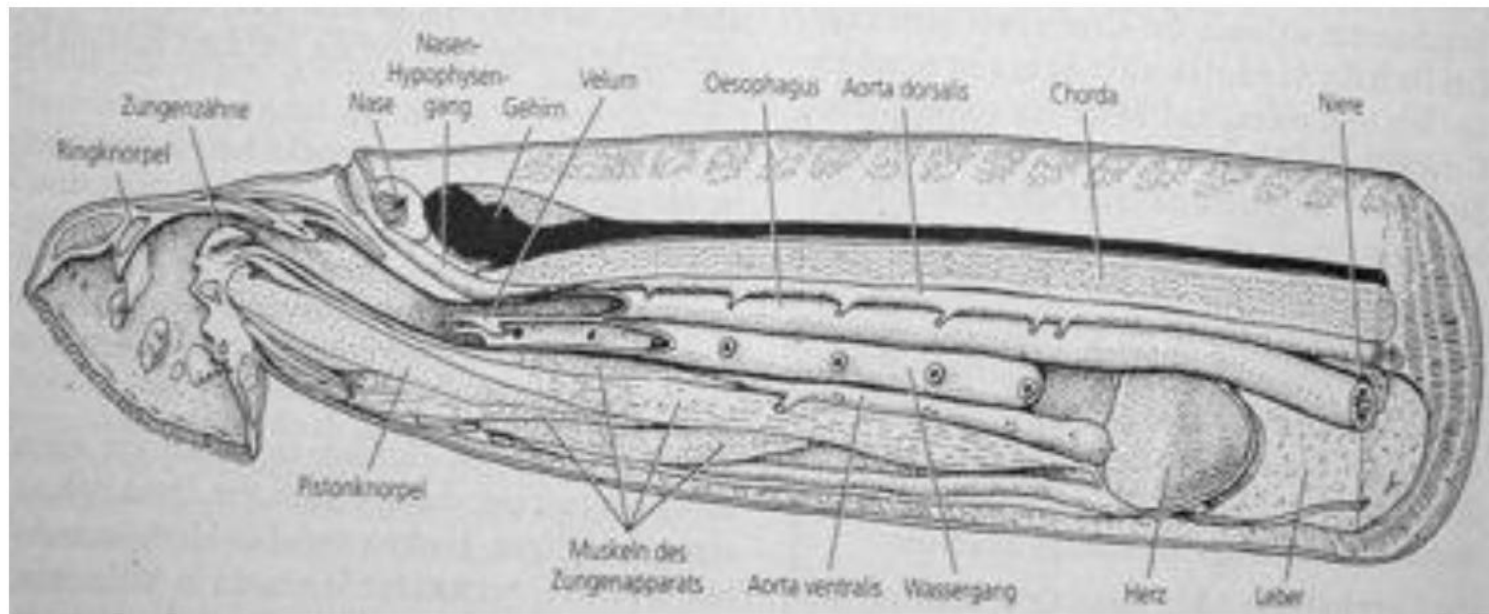
Druhotně bez exoskeletu a párových přívěsků, jen chrupavčitý endoskelet, arcualia, mohutný notochord, bez horizontálního septa

Přísavný ústní terč s odontoidy,

nepárový čichový ústroj druhotně splynutím, dorzální a ventrální kořeny alternují,



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

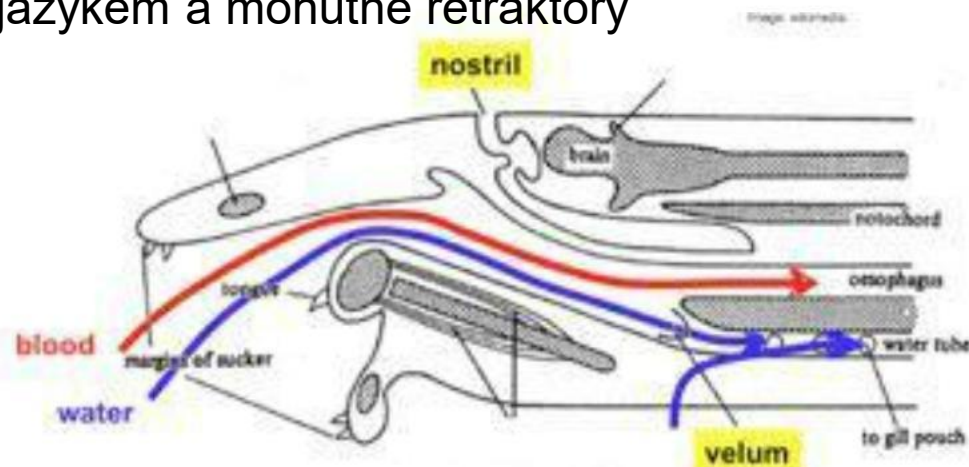
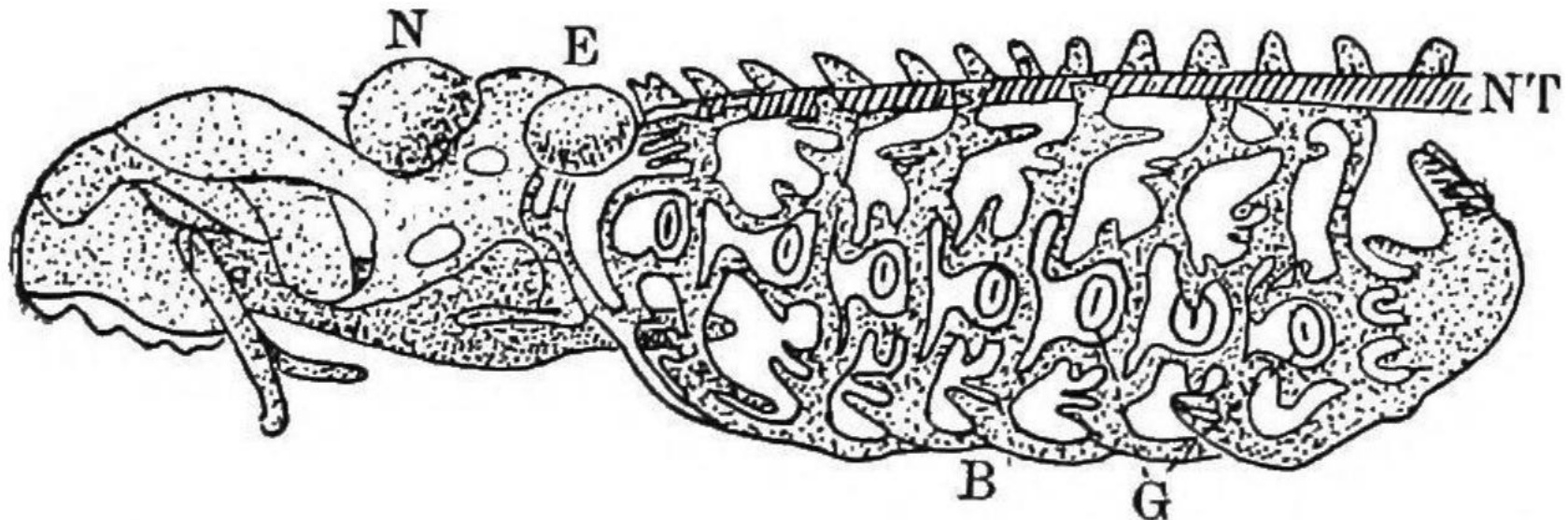


Fig. 3-5. A diagrammatic median section of the head of an adult lamprey.  
Modified from Alexander, R.M. 1975. The churoates. Cambridge University Press, Cambridge.

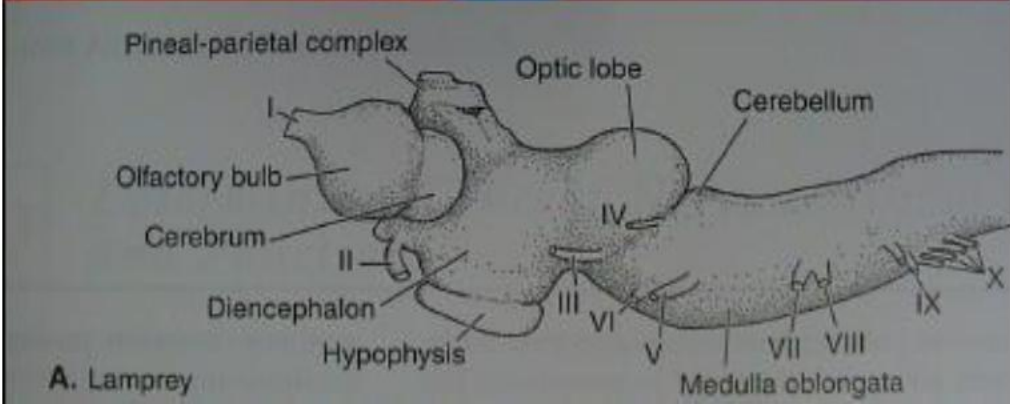
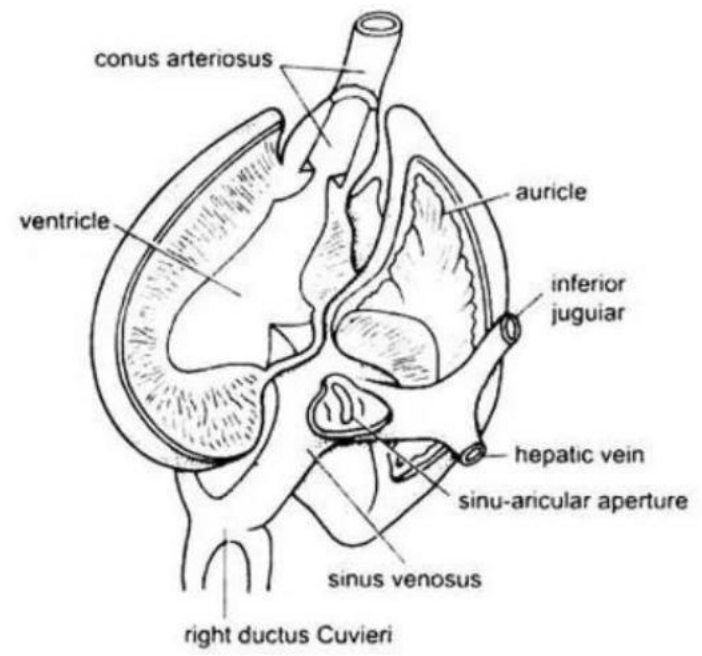
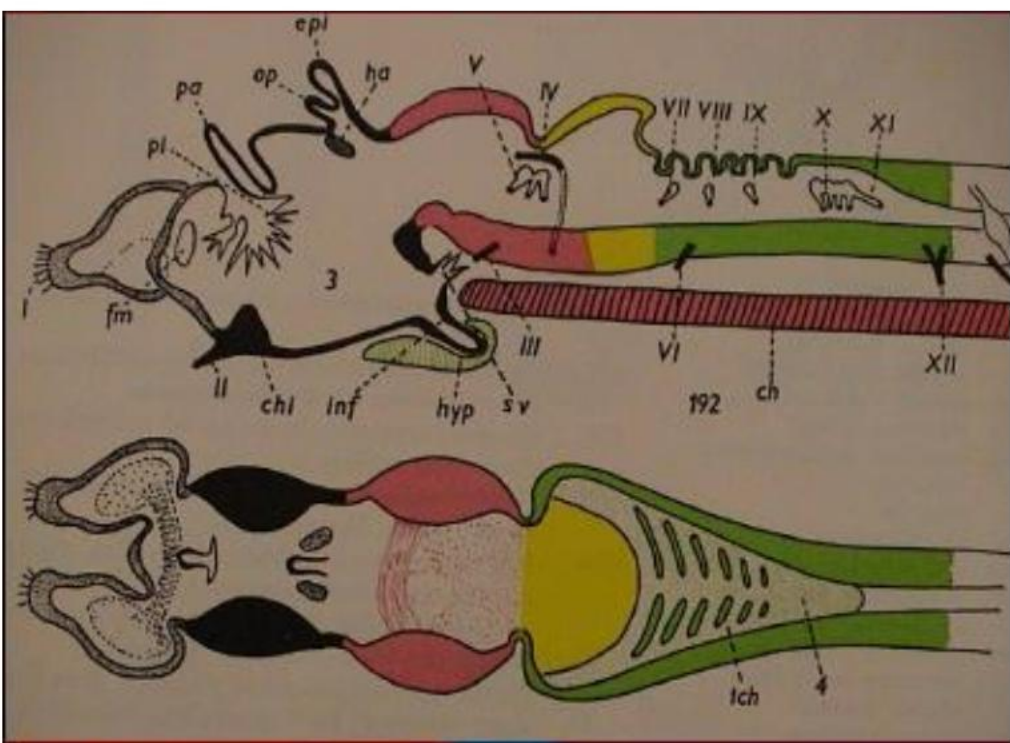
lebka = paleocranium (pololebka), prechordalia a parachordalia  
7 žaberních otvorů

**branchialní skelet:** 9 svislých nepravidelných oblouků (1. a 2. před 1. štěrbinou), vzájemně propojená – poslední navazuje na coelom

- není homologický s branchiálním skeletem Gnathostomata  
vně žaberního aparátu (Hox geny), více typů chrupavky



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

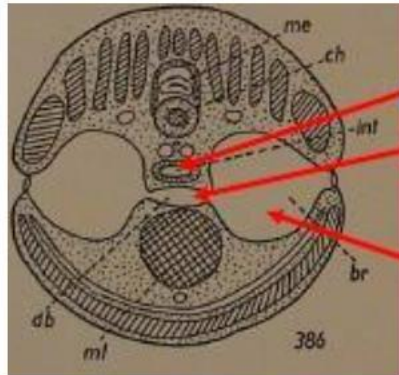
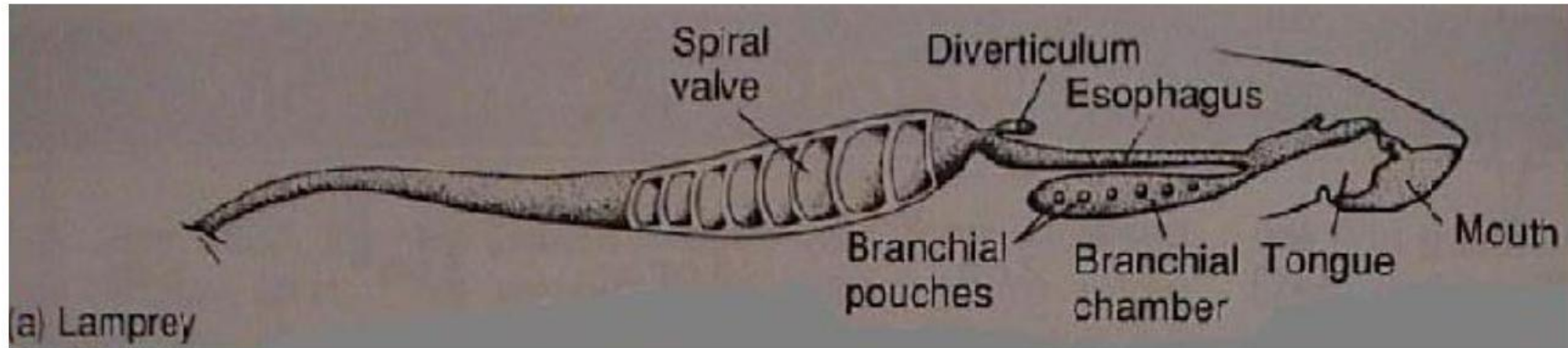


**žilné srdce** – sinus venosus, atrium, ventriculus, conus arteriosus (srdečný násadec, srdeční svalovina, tepe a má chlopně)

Larva conus, dospělec bulbus arteriosus sinus, jen pravý ductus Cuvieri, více druhů hemoglobinu a granulocytů

A. Lamprey

**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

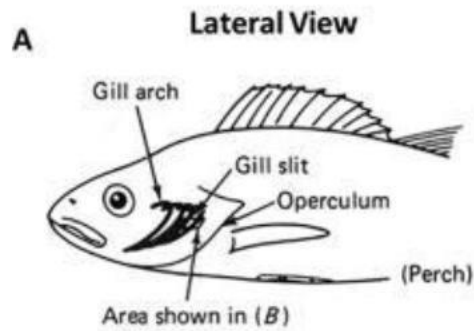
žaberní váček

**Mesonefros**, párová Wolfova chodba,  
urogenitální sinus

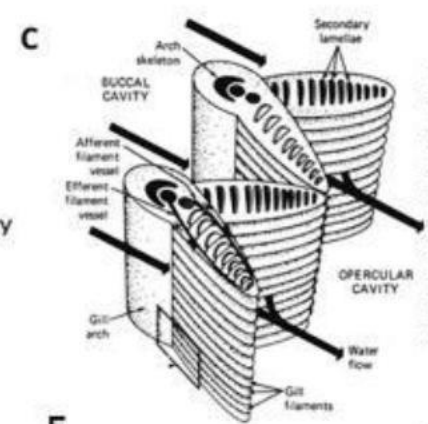
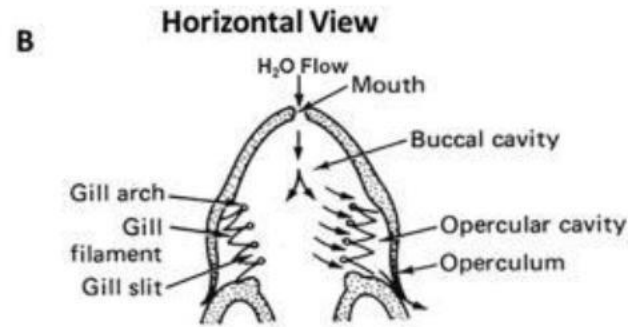
stavba žaber více jako u paryb než u  
sliznatek

Gonády nepárové, vajíčka oligoleciální

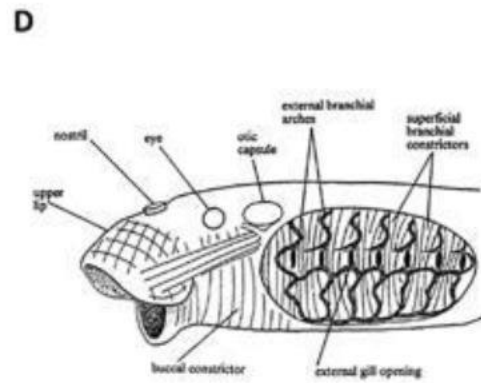




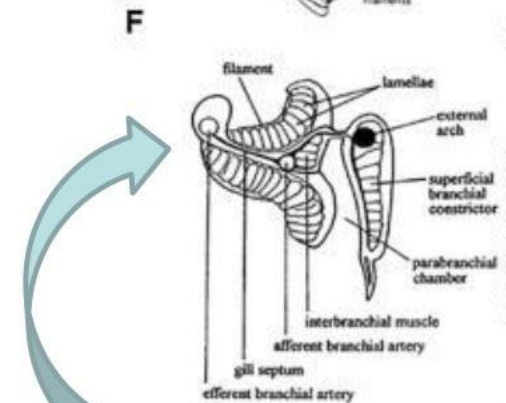
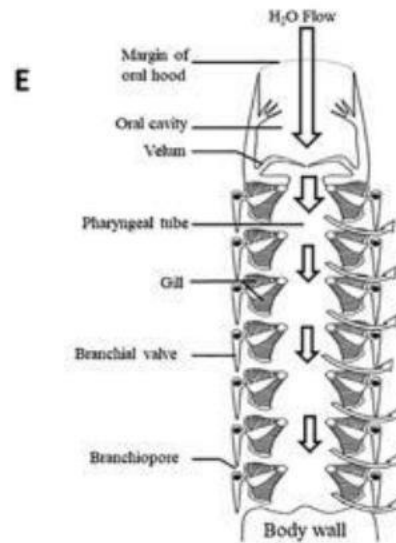
**Teleost Fish**



ektoderm



**Larval Lamprey**



entoderm

41 druhů – 9 anadromních (tření ve sladké v.) a 32 permanentně sladkovodních

### A) Parasitické druhy:

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

### B) Neparazitické druhy:

po metamorfóze 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 (parazitická, Dunaj, Rakousko-Ukrajina)

*E. mariae* - m. ukrajinská, ad neparazitiční, nepřijímají potravu, hynou

**Geotriidae (Au, NZ, 4 druhy) - mihulicovití**

**Mordaciidae (Sam (Chile), Au 3 druhy) – mihulkovití anadromní**

lov pro olej (výroba svíček), později ke konzumaci, *Caspiomyzon* – až 30 mil ročně (Volha) přerušení migračních cest, téměř všude



## ***Petromyzon marinus* – mihule mořská**

Minoha-filtrace detritu, po několika letech

hematofágní a migrace do moře, 100vky km

Vnitrozemské populace migrují z/do jezera

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 3druhů lososovitých

ryb, dříve výlov 3000 tun/rok, nyní 5-10 t



Adulti zahrabávají jikry 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 cívky, kruhové velum, nerozdělený jícn, hltan se šterbinami, endostyl – po metamorfóze do párové thyreoidy, mozek nedifer. – oční skvrna bez dif. jednotlivých struktur, základy otického váčku, po vykulení – jednovrstevná pokožka



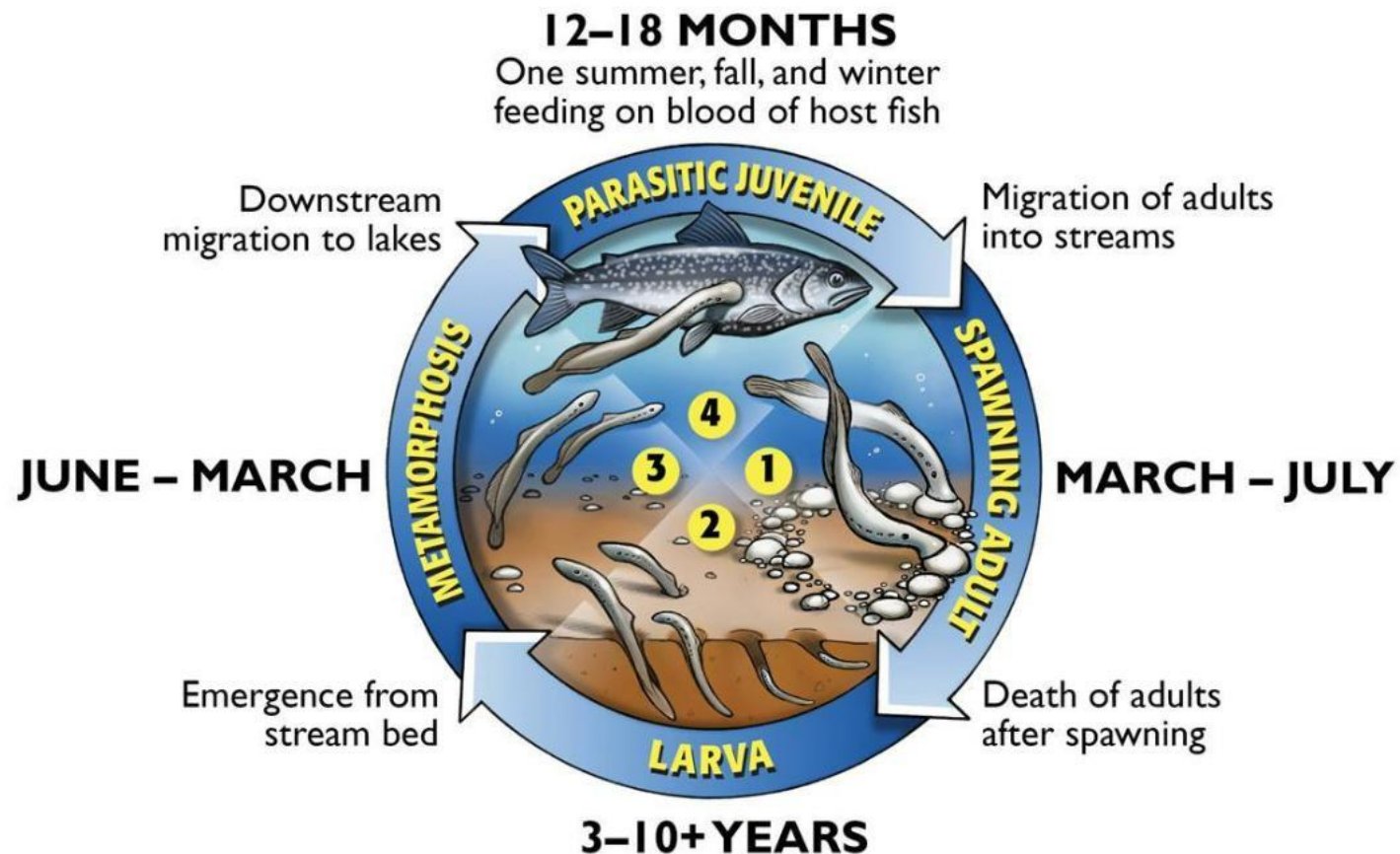
## Životní cyklus

tření – jaro, štěrk, 16°C

monogamní teritoriální *Petromyzon*, koloniální *Lampetra*

velké druhy stovky tis. vajíček, malé tisíce

po spáření úhyn





*Lampetra planeri*

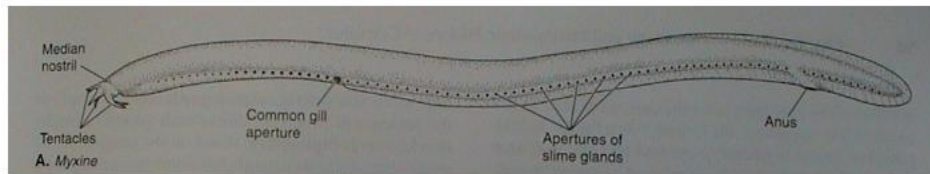


vnější oplození  
po tření hynou  
nepřímý vývoj  
– larva minoha

minoha



## Myxinoidea (Hyperotreti) - sliznatky

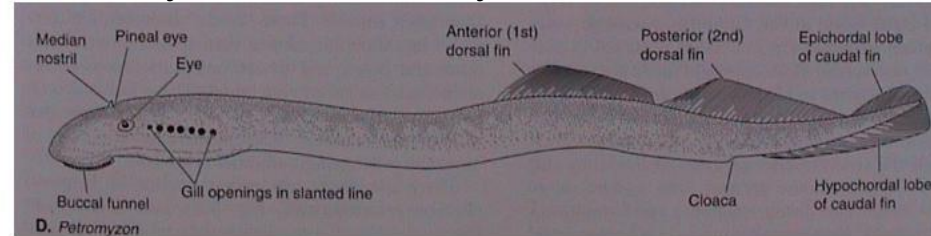


- primárně mořské (chladná moře)
  - tělní tekutiny s vysokým obsahem solí, isotonické s mořskou vodou (**OSMOKONFORMITA**)
- **chybí obratle**
- metamerní žlázy, sliz
- hvězdicovitá ústa, hmatové tentakule a odontoidy na dvoulaločném jazyku
- nepárová nozdra, voda nasávána nasohypofyzární chodbou
-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

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

43 druhů 6 rodů, *Myxine*,  
*Bdellostoma*

Dýchací aparát

Sliznatky

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

## 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*

Mihule

**žaberní váčky** uvnitř koše ze 7 chrup. žaberních oblouků, ústí samostatně na povrch 7 žaberními skulinami po stranách za hlavou  
hltan 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

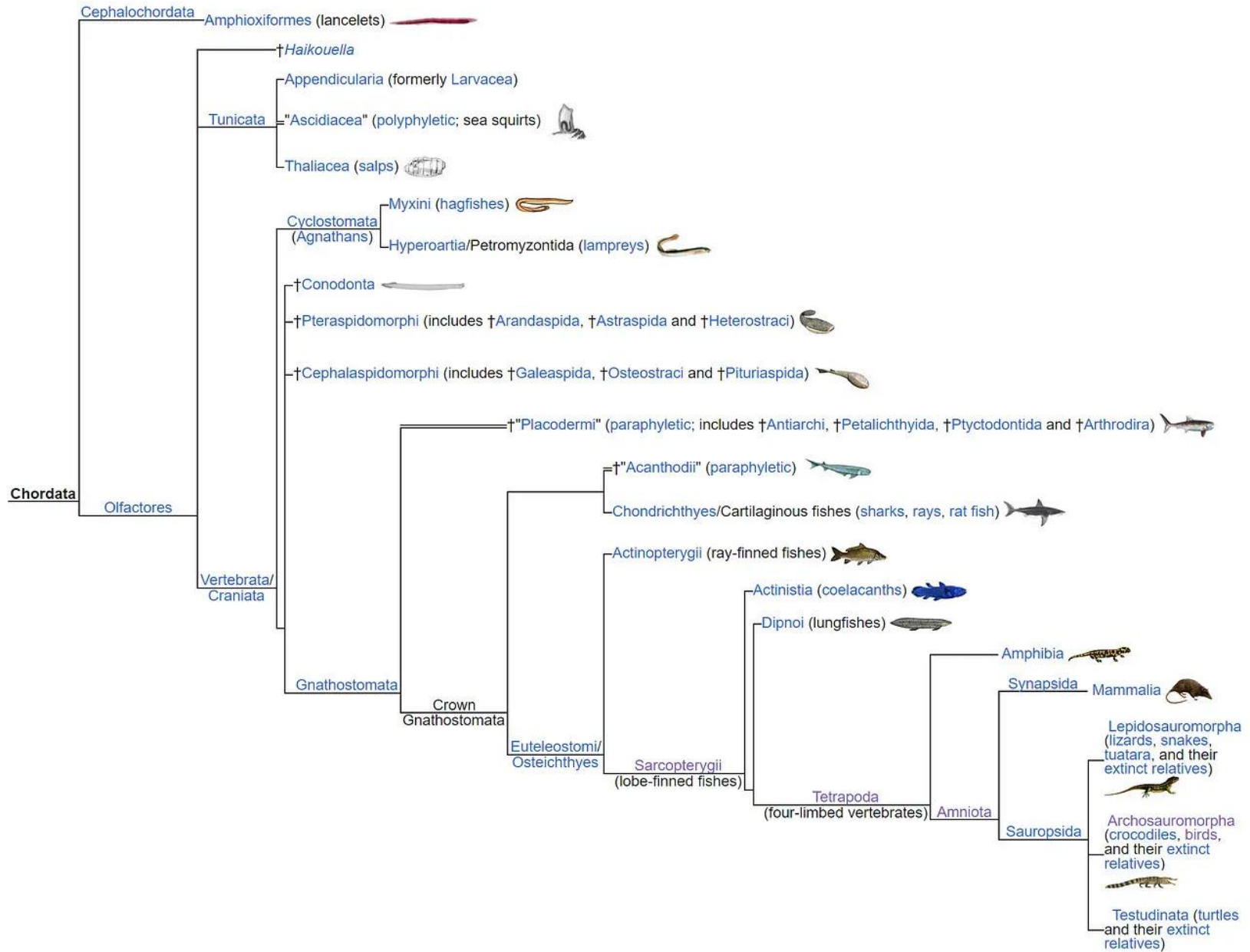
čelistnatci

- **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

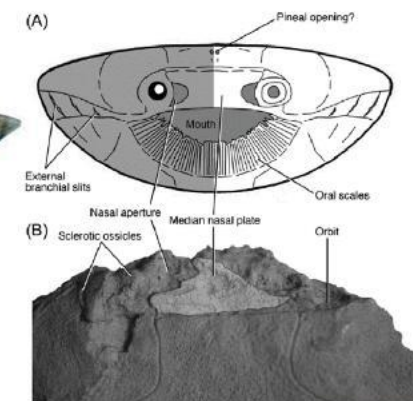
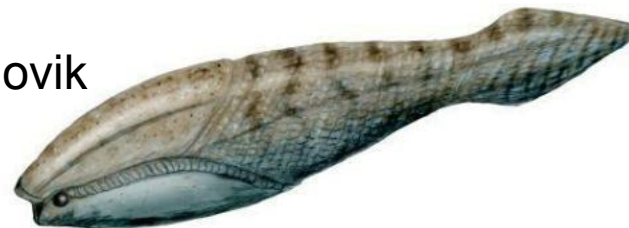


## "Pteraspidomorphi" - vymřelí

dorzální a ventrální deska z kostěných štítků na hlavě

### † Arandaspida

**Anatolepis** - kambrium Wyoming, ordovik  
Špicberky



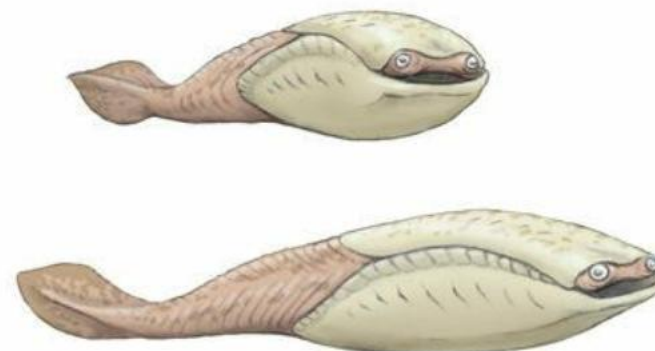
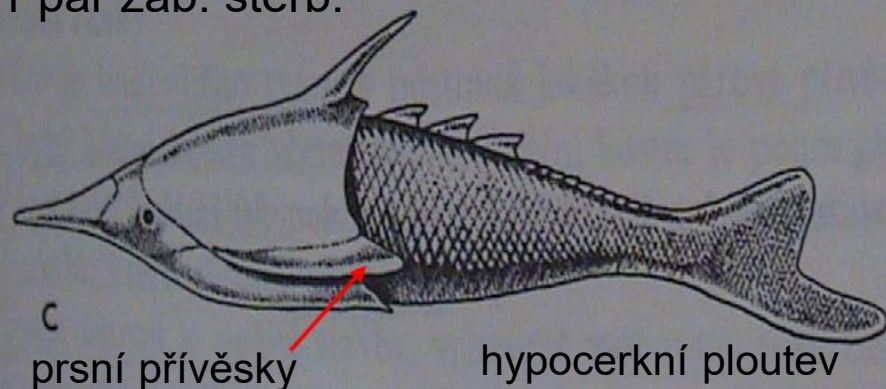
**Sacabambaspis** - ordovik – Bolívie, ryba bez čelistí, 30cm

### † Heterostraci - štítoploutví

#### **Pteraspis**

devon – Anglie, **párové nozdry**,  
nasohypofyzární kanálek

1 pár žab. štěrb.

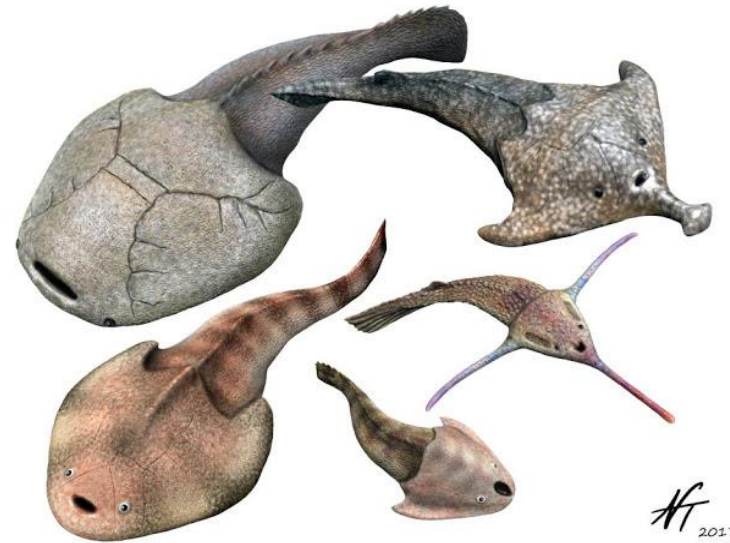


# Cephalaspidomorphi

## † Galeaspida

devon Čína, Vietnam, perichondriální kost,  
masivní hlavohrudní pancíř (někdy k  
Osteostraci)

v perichondriu se diferencují  
osteoblasty, kostěný plášť (obstupuje  
tělo budoucí kosti)

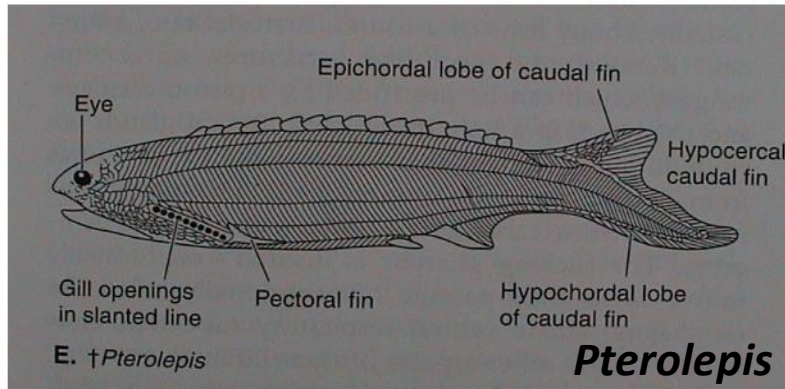


*Birkenia elegans*

# Anaspidomorphi

bez hlavového štítu

## † Anaspida - birkenie



párové přívěsky,  
hypocerkní ploutev,  
notochord do spodního laloku C ploutve

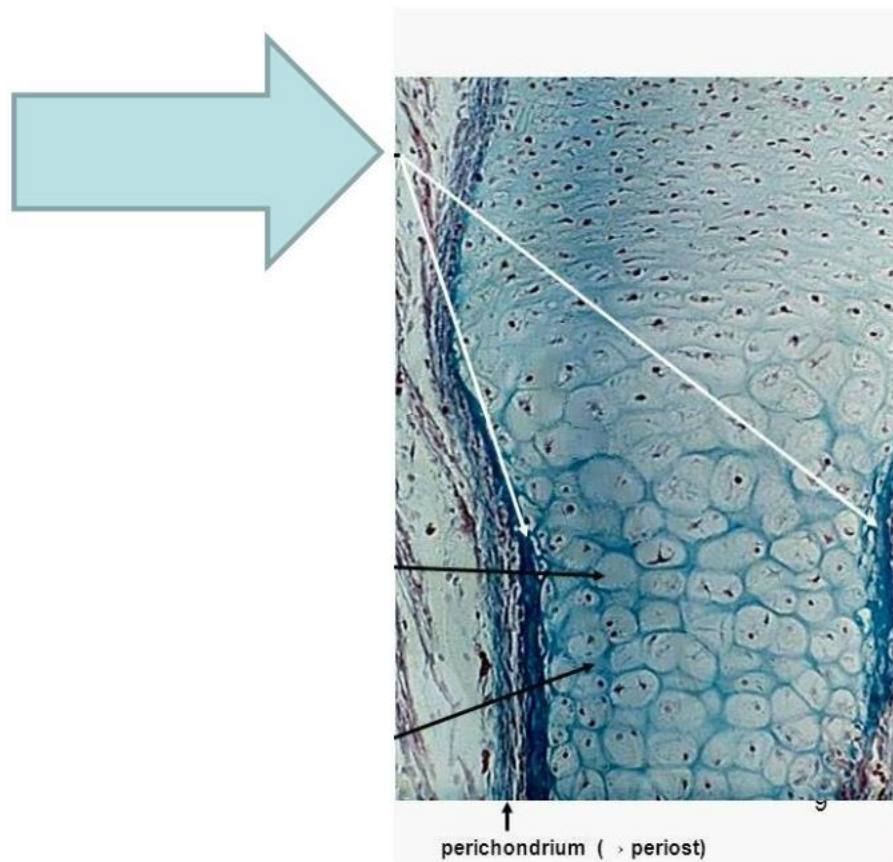


skupiny drobných štítků,  
za hlavou linie 10 žaberních otvorů,  
nevětvené paprsky

## Perichondriální osifikace - povrchová osifikace z perichondria

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

Na povrchu diafýzy (střední části kosti) vzniká dutý kostní válec – manžeta



Desmogenní osifikací vnitřní vrstvy perichondria, diferenciace na osteoblasty.

Manžeta brání výživě, difuzi z perichondria

## Thelodontomorphi



## † Thelodonti

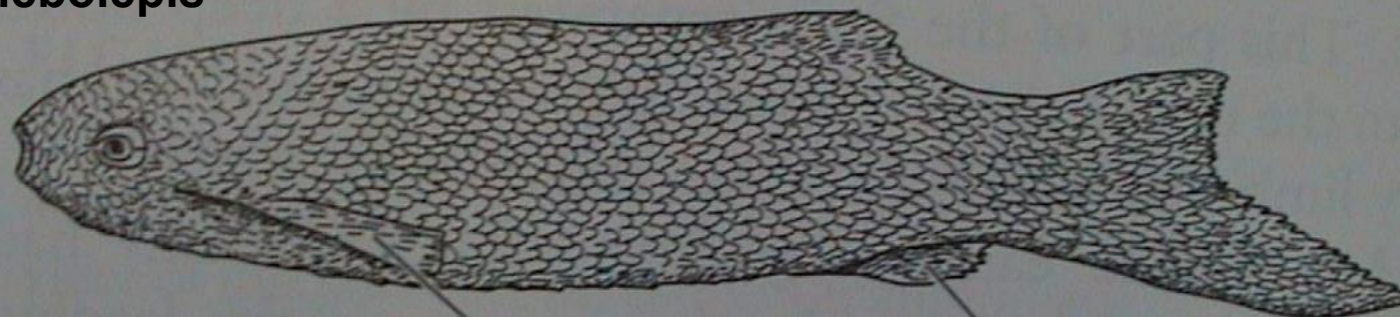


bez hlavového štítu

**Alchetron**

párové prsní přívěsky, drobné štítky na těle,  
hypocerkní ploutev, skupina žaberních otvorů, zoubky v hltanu  
(jiný původ než pravé zuby), žaludek

## Phlebolepis



C. † *Phlebolepis*

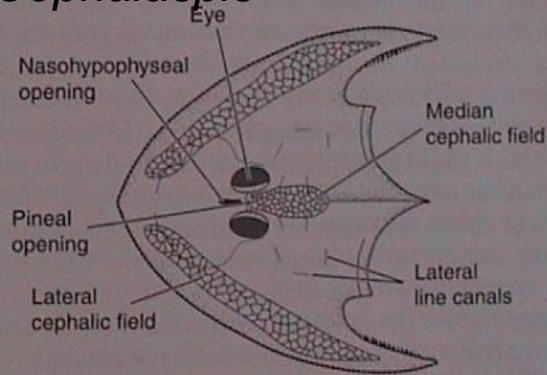
Pectoral fin

Anal fin

## Osteostraci – štítohlaví, silur – devon

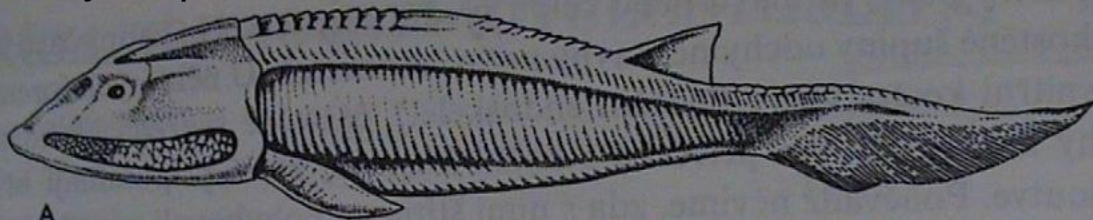
široký hlavový štít, na trupu destičky z dentinu, na povrchu něco jako sklovina  
 perichondriální osifikace, preadaptace ke zvětšování těla, sladkovodní,  
 oči nahoře na hlavě, shora na hlavě 3 políčka ze štítků chránících kanálky (hlavové  
 nervy, postranní čára, elektrorecepce?), na dně hltanu destičky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

### Cephalaspis

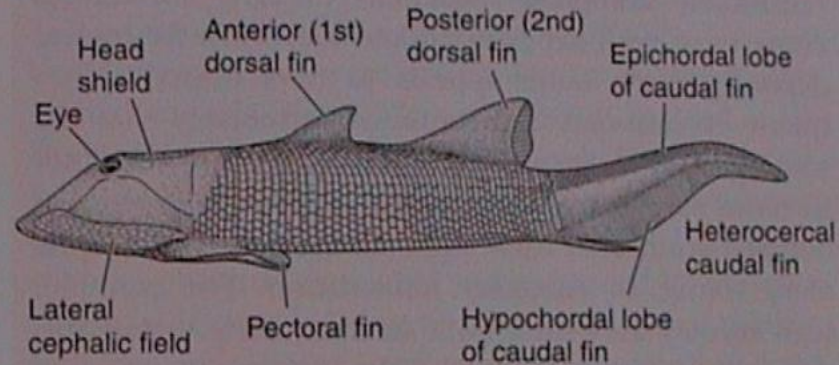


H. †*Cephalaspis*

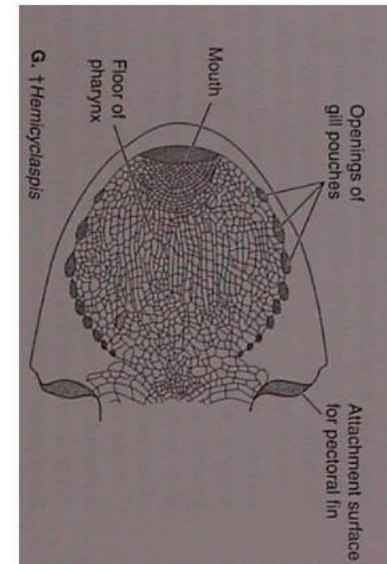
### Hemicyclaspis



A



F. †*Ateleaspis*



G. †*Hemicyclaspis*