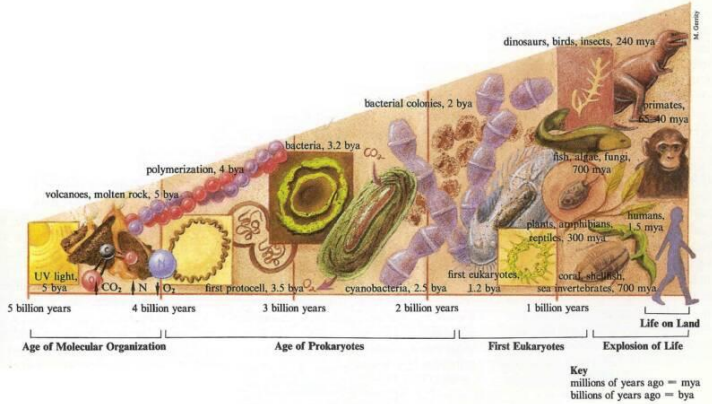
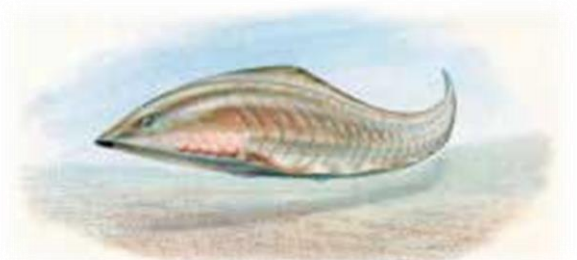
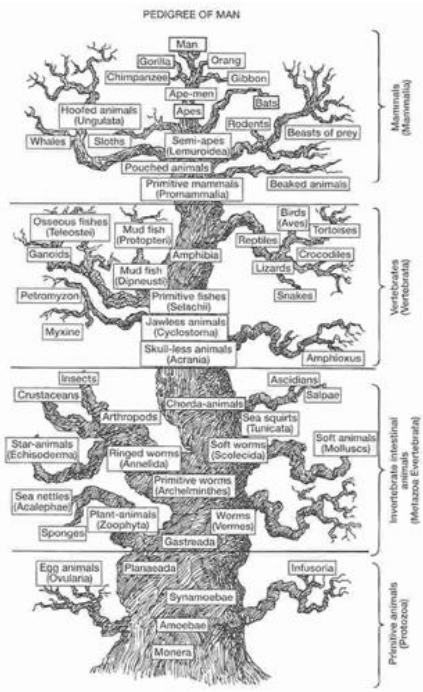
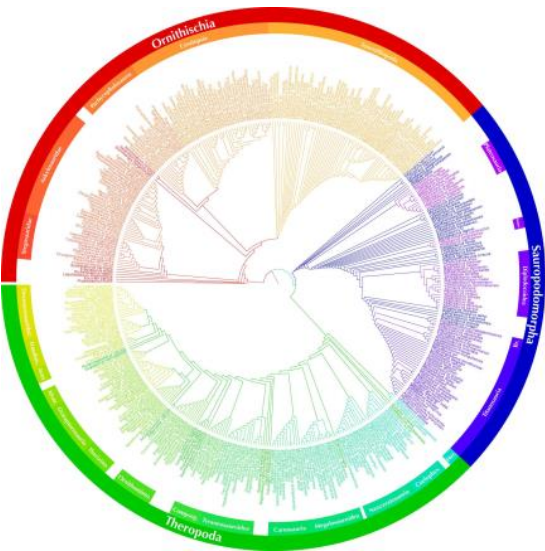
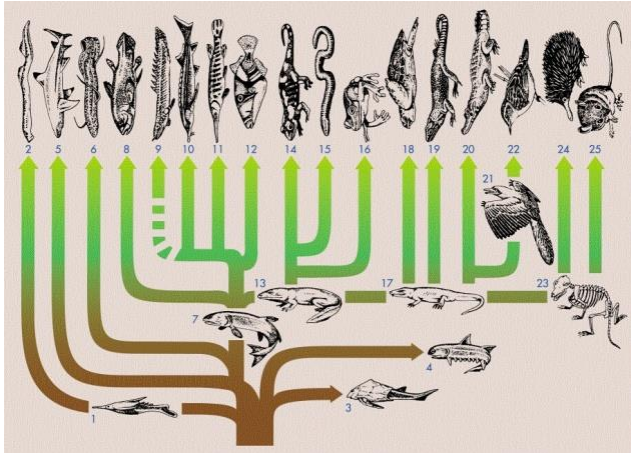
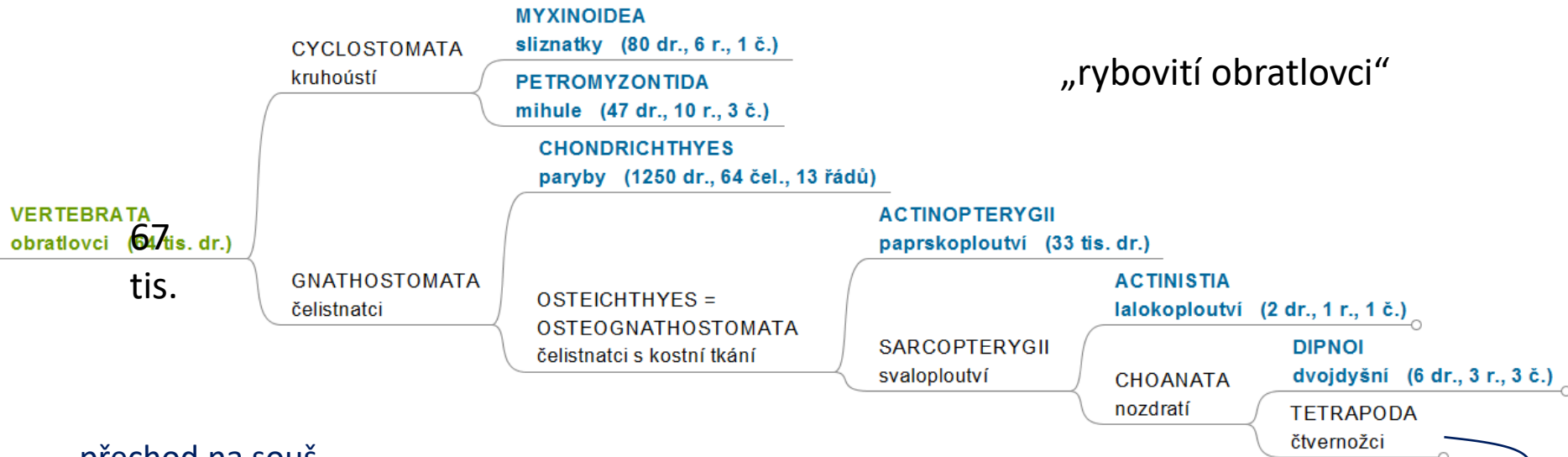


# Vertebratologické repetitorium

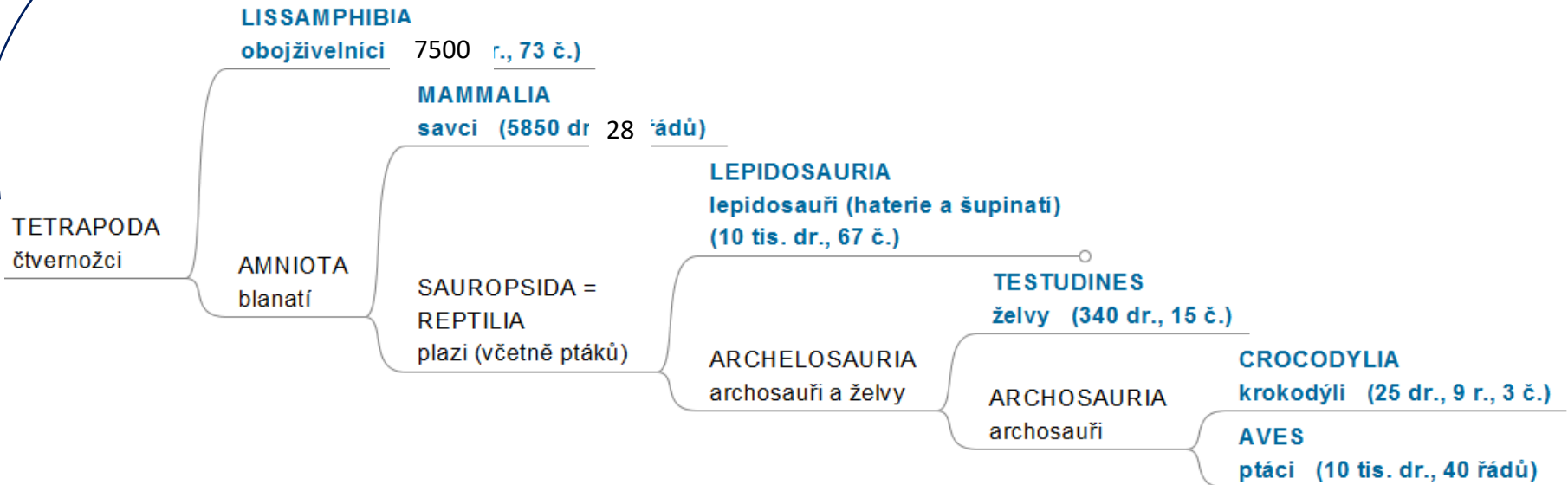


**Adam Konečný**  
 Vertebrate Research Group  
 ÚBZ, PŘF, MU

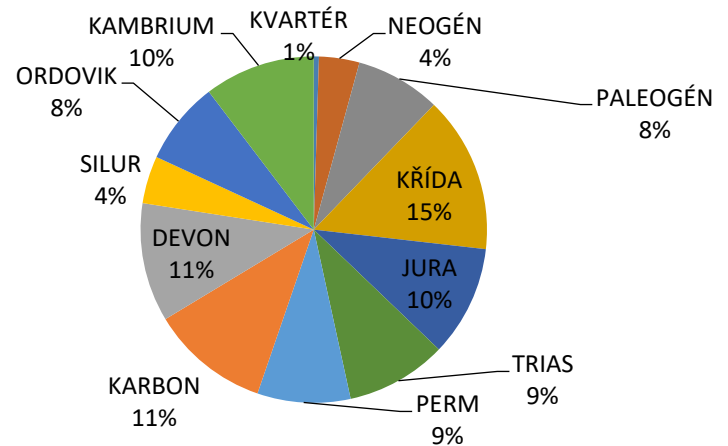
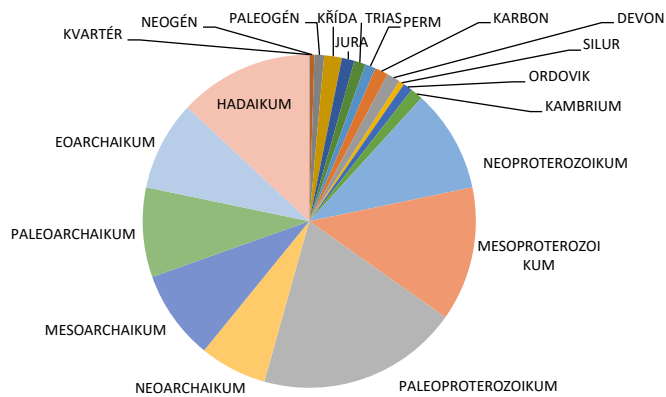
„rybovití obratlovci“

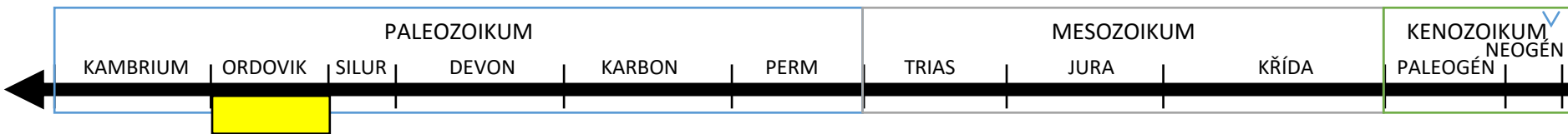


přechod na souš



EÓN	ÉRA	PERIODA	max Ma	min Ma	trvání	% z trvání fanerozoika, tj. z 541 M	% z trvání existence Země, tj. z 4600 M
FANEROZOIKUM	KENOZOIKUM	KVARTÉR	2.58	0	2.58	0.48	0.06
		NEOGÉN	23	2.58	20.4	3.77	0.44
		PALEOGÉN	66	23	43	7.95	0.93
	MESOZOIKUM	KŘÍDA	145	66	79	14.60	1.72
		JURA	201	145	56	10.35	1.22
		TRIAS	252	201	51	9.43	1.11
	PALEOZOIKUM	PERM	299	252	47	8.69	1.02
		KARBON	359	299	60	11.09	1.30
		DEVON	419	359	60	11.09	1.30
		SILUR	444	419	25	4.44	0.52
		ORDOVIK	485	444	41	7.76	0.91
		KAMBRIUM	541	485	56	10.35	1.22
PROTEROZOIKUM	NEOPROTEROZOIKUM		1000	541	459		9.98
	MESOPROTEROZOIKUM		1600	1000	600		13.04
	PALEOPROTEROZOIKUM		2500	1600	900		19.57
ARCHAIKUM	NEOARCHAIKUM		2800	2500	300		6.52
	MESOARCHAIKUM		3200	2800	400		8.70
	PALEOARCHAIKUM		3600	3200	400		8.70
	EOARCHAIKUM		4000	3600	400		8.70
HADAIKUM			4600	4000	600		13.04





485 – 443 Ma

# ORDOVIK

42 M – 8%

oceán Paleotethys, 4 velké kontinenty: Gondwana, Laurentia, Baltika a Siberia  
 rozsáhlá mělká epikontinentální moře s velkým množstvím sedimentů z holé pevniny

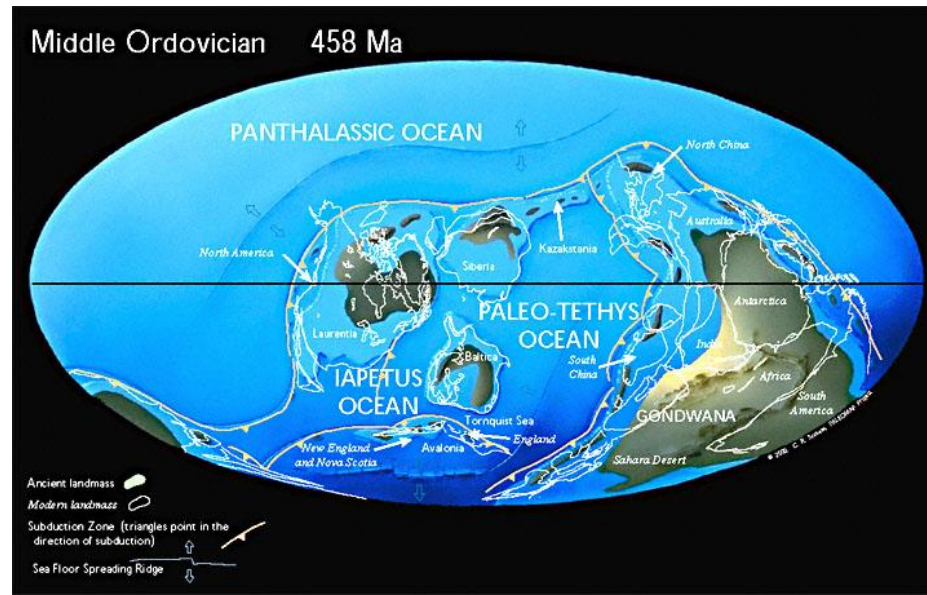
korálové útesy s množstvím bezobratlých

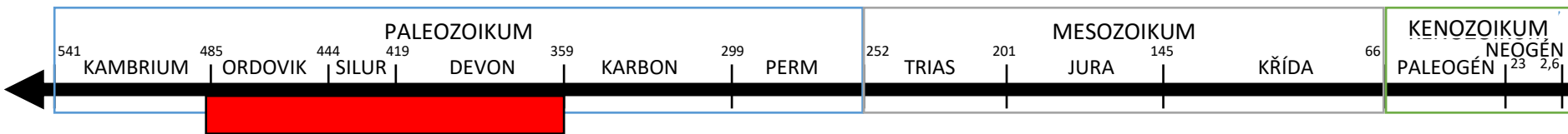
raný ordovik – pokračování velmi teplého klimatu z kambria, poté ochlazování

pozdní ordovik – rozsáhlé zalednění Země

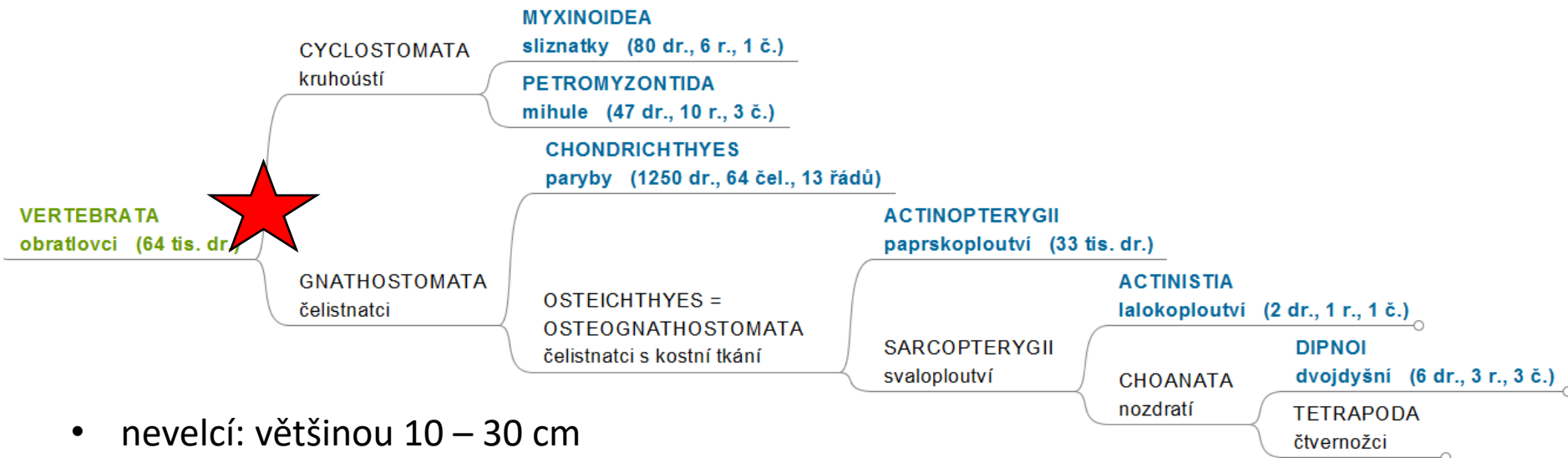
členovci poprvé vystupují na souš  
**nejstarší „Ostracodermi“:**  
**Arandaspida a Astraspida**  
 fragmenty prvních čelistnatců  
 („Acanthodii“ a „Placodermi“)

koncem ordoviku první z 5 velkých vymírání (postiženi zejm. trilobiti, ostnokožci a ramenonožci)

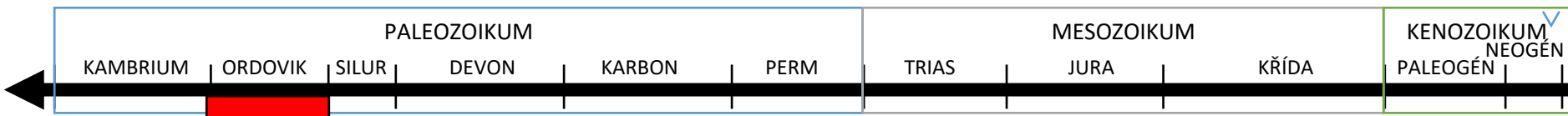




# „OSTRACODERMI“ - štítnatci



- nevelcí: většinou 10 – 30 cm
- nejhojnější v siluru a zejm. začátkem devonu
- kostěný kožní krunýř, pokrýval hlavu či celou přední část těla (acelulární kost, aspidin)
- zadní část těla s kostěnými šupinami
- pravděpodobně již měli kostěný lebeční endoskelet
- parafyletická linie s postupně divergujícími kmenovými liniemi před vznikem čelistnatců
- apomorfie čelistnatců se objevují mozaikovitě napříč liniemi
- nejstarší nálezy z pozdního kambria: fragmenty kostěných pancířů (*Anatolepis*)



# ARANDASPIDA

480-443 Ma

endemiti Gondwany (nacházení v Austálii a J. Americe)

mělká příbřežní moře

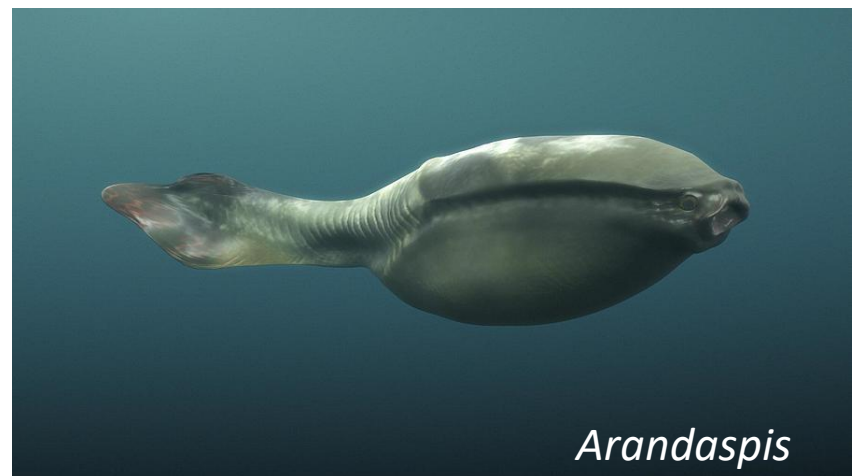
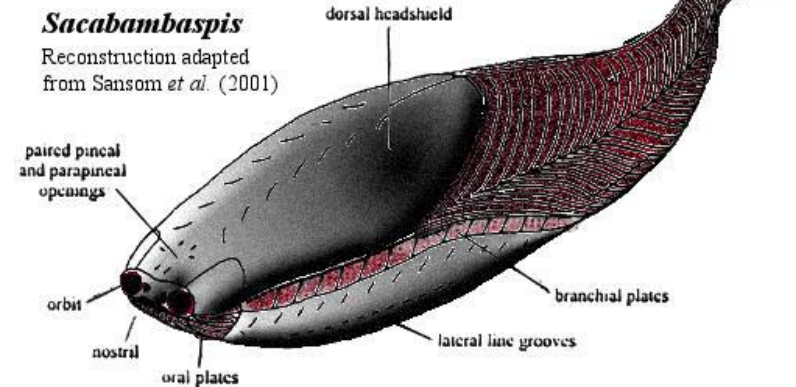
menší formy s pohyblivým ocasem (do 30 cm)

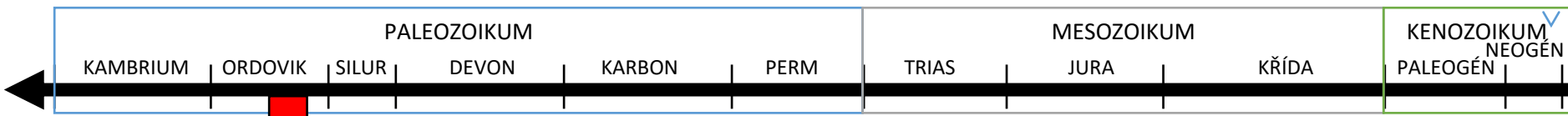
**horní a dolní kostěný štít** (aspidin – **acelulární kost**) odděleny řadami malých destiček kryjícími žaberní otvory (více než 10-15)

*Anatolepis* (fragmenty **odontodů** již z pozdního kambria)

*Sacabambaspis* (30 cm, J. Amerika)

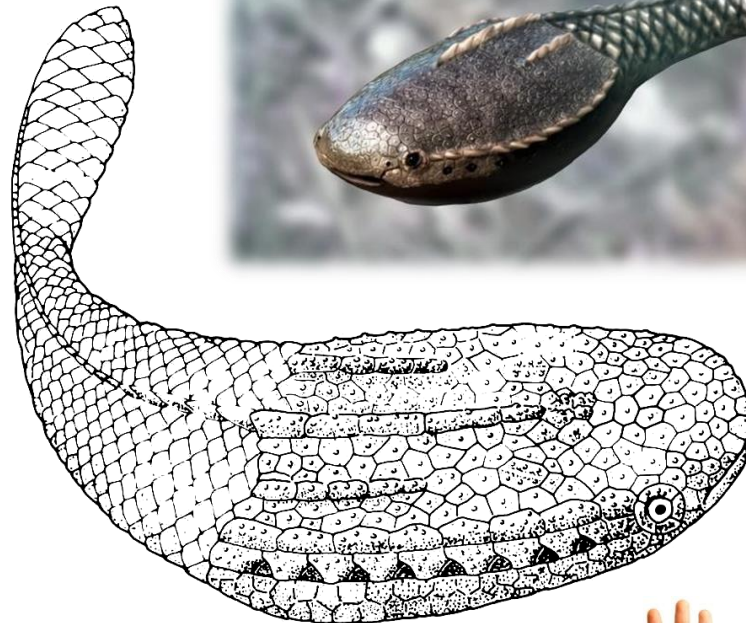
*Arandaspis* (20 cm, Austrálie)

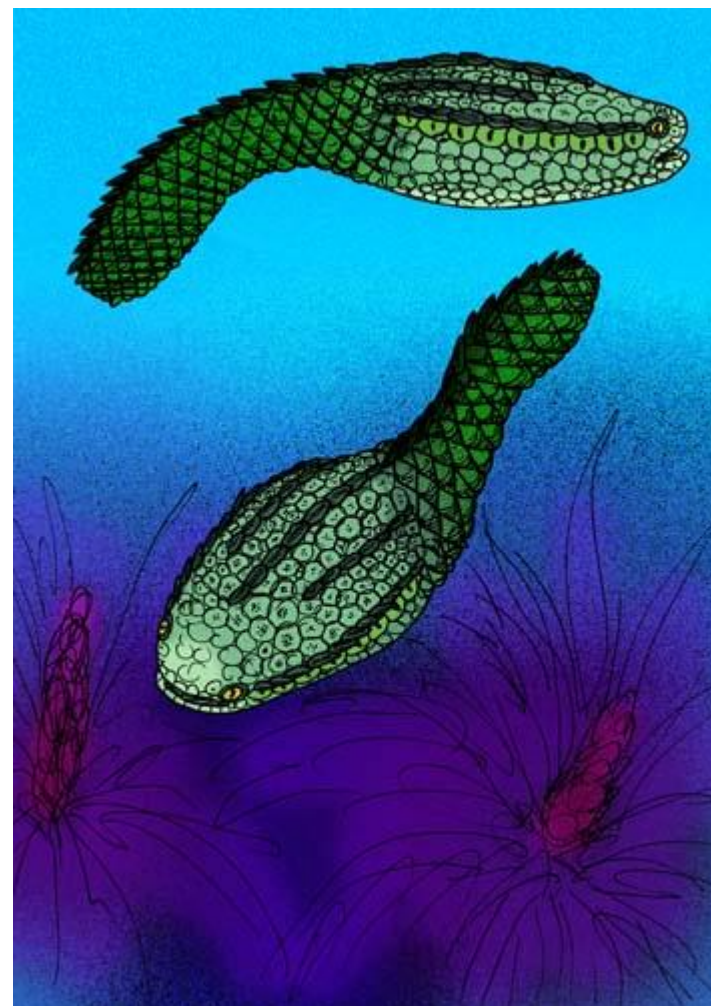
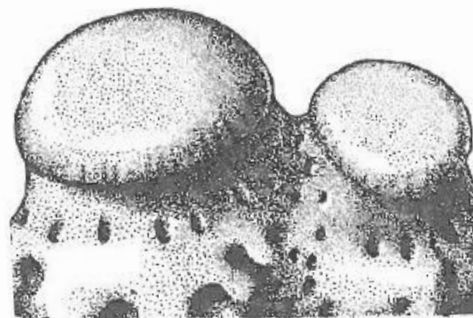
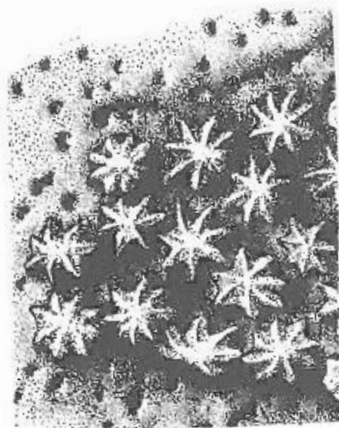




# ASTRASPIDA

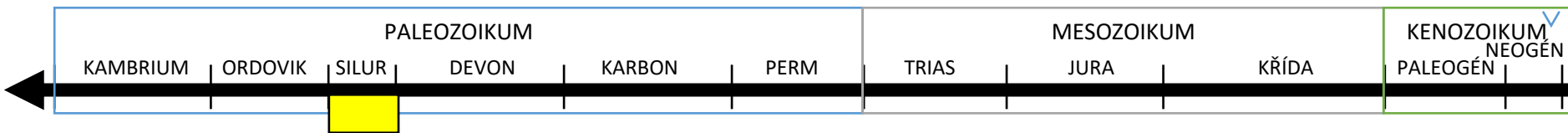
střední – mladší ordovik  
 rod *Astraspis* („hvězdový štít“)  
 13-15 cm, mořský  
 cca 450 Ma, pískovce USA a Kanady (Ch. Willcott, 1892)  
**charakteristický tvar dentinových hrboleků na povrchu štítků**  
 oči laterálně  
 10 párů **nekrytých** žaberních otvorů





Obr. 180 Nahoře *Astraspis desiderata* ze středního ordoviku Severní Ameriky při pohledu na hlavovou část z dorzální strany. Celková délka štítu (až k předpokládanému ústnímu otvoru) přibližně 10 cm. Vlevo dole detailní pohled na dentinové hrbolky *Astraspis desiderata*, vpravo dentinové hrbolky *Pycnaspis splendens* (střední ordovik, Severní Amerika). Nahoře podle Tarloa, z Moy-Thomase a Milese (1971), dole podle Ørviga (1958, 1967).





443 – 419 Ma

# SILUR

24 M – 4,5%

sblížení až konečné spojení Baltiky a Avalonie (dnešní Británie a Irsko) s Laurentií z J až JV – uzavření oceánu Iapetus

otevření a rozšiřování Rheického oceánu mezi Laurentií a Gondwanou

počátkem siluru se opět oteplilo na úroveň současných hodnot rovníkových moří  
 klima proměnlivé: 4 velké chladné epizody s nárůstem ledovců v prvních 15 mil. letech  
 teplá tropická a subtropická moře od rovníků až k 50. stupni

obnova po vymírání z konce ordoviku

rozvoj mořských bezobratlých

pobřežní oblasti kolonizovány

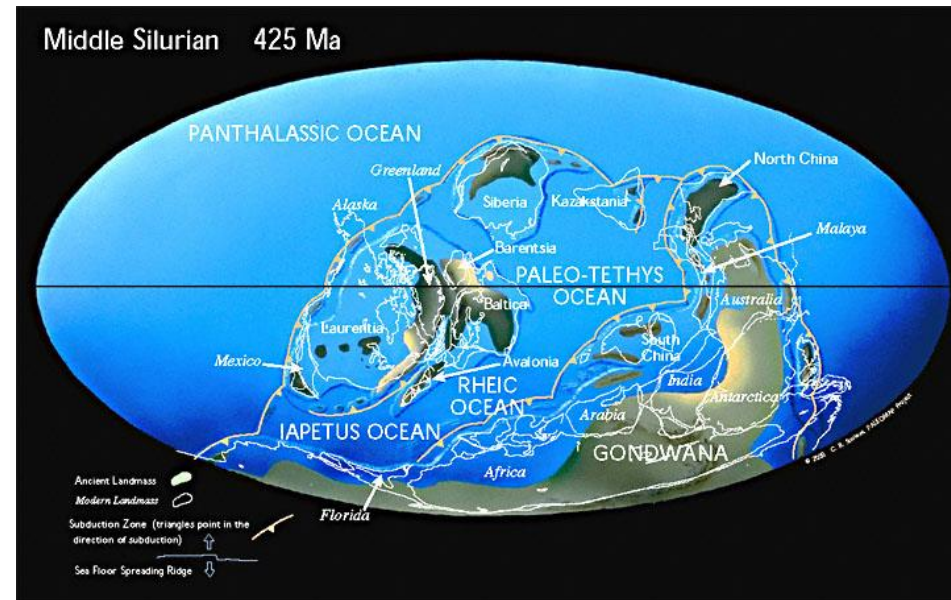
prvními drobnými cévnatými rostlinami

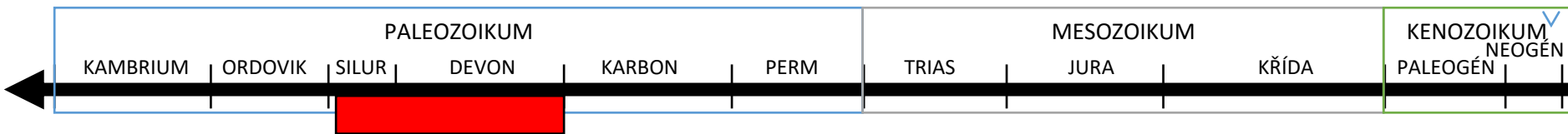
**rozvoj vodních obratlovců (čelistnaticů!):**

**nejběžnější různé formy štitnaticů**

**raný silur: trnoploutví, pancířnatci a paryby**

**pozdí silur: Osteognathostomata (obě linie)**





# HETEROSTRACI

440-359 Ma

do 30 cm (výjimečně až 150 cm)

dorzoventrálně zploštělá přední část a úzká zadní část těla

zahrnuje i nektonické (aktivně plovoucí formy)

**hlavohrudní kostěný pancíř z tubulárního dentinu a acelulární kosti**

trup kryt drobnými šupinami

žádný zachovaný endoskelet

subterminální ústa

nazohypofyzární kanál (jako u sliznatek)

žaberní štěrbinu skryté uvnitř pancíře ústí do **peribranchiálního prostoru – společné vyústění**

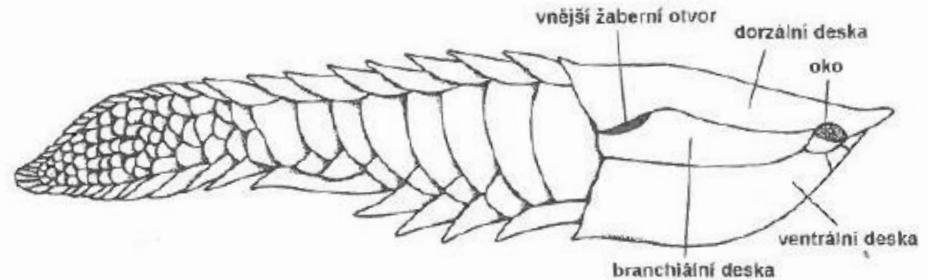
asi 300 druhů

evoluční trend: postupný rozpad pancíře

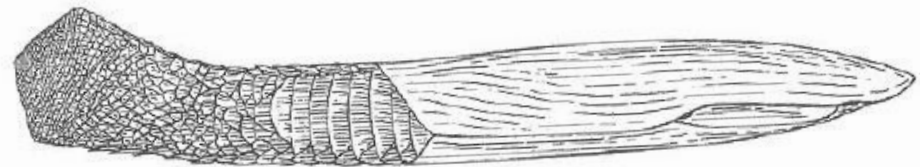
*Drepanaspis*

*Torpedaspis*

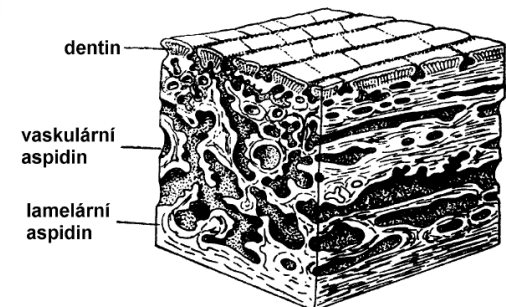
*Pteraspis*

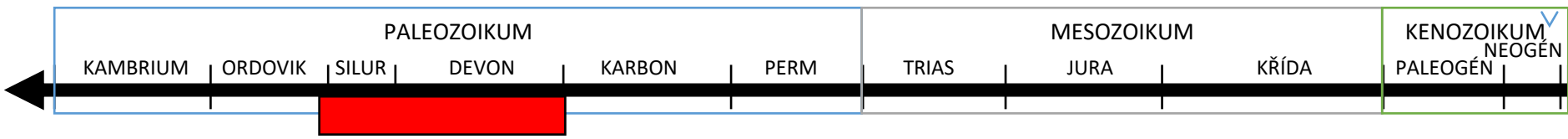


Obr. 181 *Anglaspis heintzi* (Pteraspidomorphi, Heterostraci, Cyathaspida) ze spodního devonu Špicberk. Celková délka přibližně 6 cm. Podle Kiaera (1932).



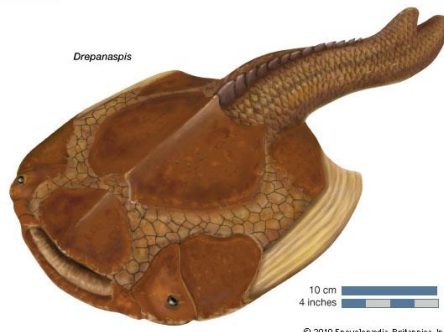
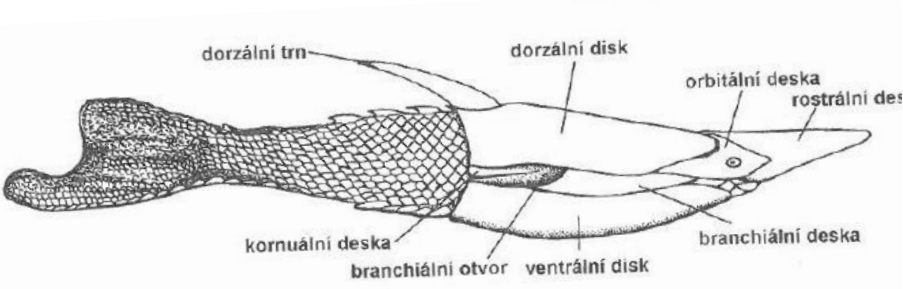
Obr. 182 *Torpedaspis elongata* (Pteraspidomorphi, Heterostraci, Cyathaspida) ze svrchního siluru Kanady. Podle Broada a Dineleye (1973).



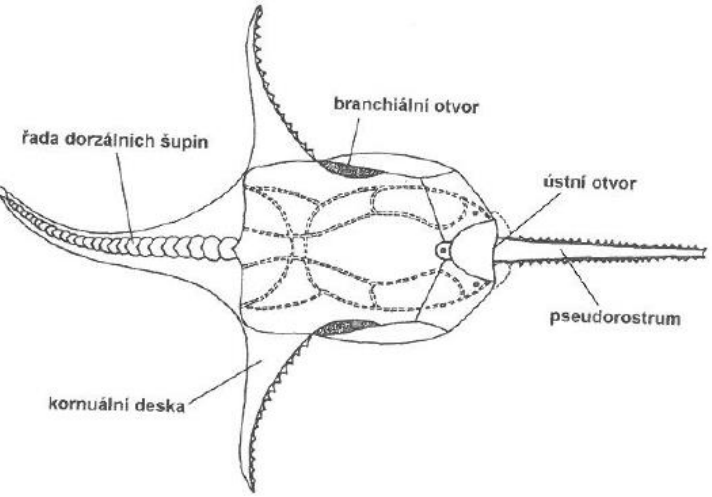


# HETEROSTRACI

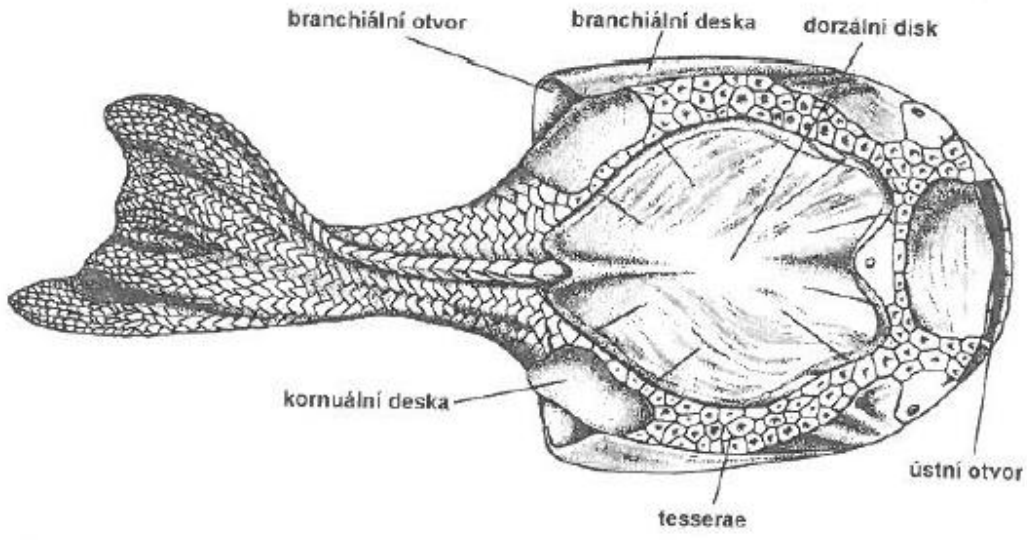
Obr. 183 *Pteraspis rostrata* (Pteraspido-morphi, Heterostraci, Pteraspida) ze spodního devonu Velké Británie. Celková délka přibližně 23 cm. Podle Whitea (1935).



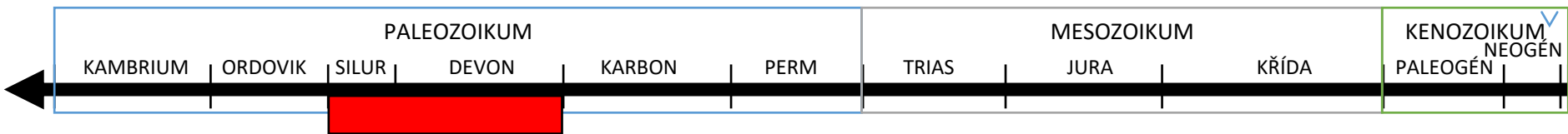
© 2010 Encyclopedia Britannica, Inc.



Obr. 184 *Doryaspis* sp. (Pteraspidomorphi, Heterostraci, Pteraspida) ze spodního devonu Špichek. Celková délka téměř 17 cm. Podle Heintze, z Moy-Thomase a Milese (1971).



Obr. 185 *Drepanaspis gemuendensis* (Pteraspidomorphi, Heterostraci, Drepanaspida) ze spodního devonu Německa. Celková délka přibližně 28 cm. Podle Grosse (1963).



# ANASPIDA (birkenie)

444-359 Ma

zejm. na severní polokouli

malí (15 cm), mořští i sladkovodní

**aktivní plavci**, detrit

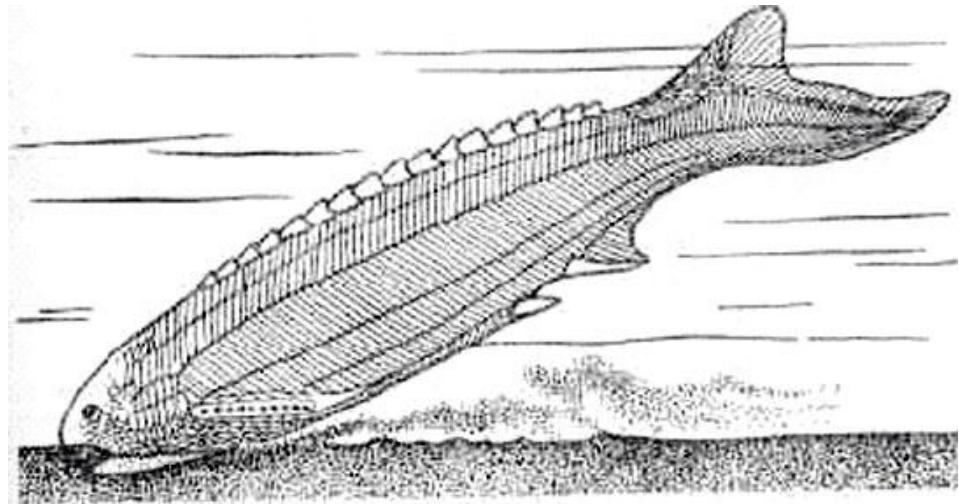
**bez masivního štítu**, ale malé šupiny

někteří s útvary podobnými párovým ploutvím, sklerot. prstenec, endokranium

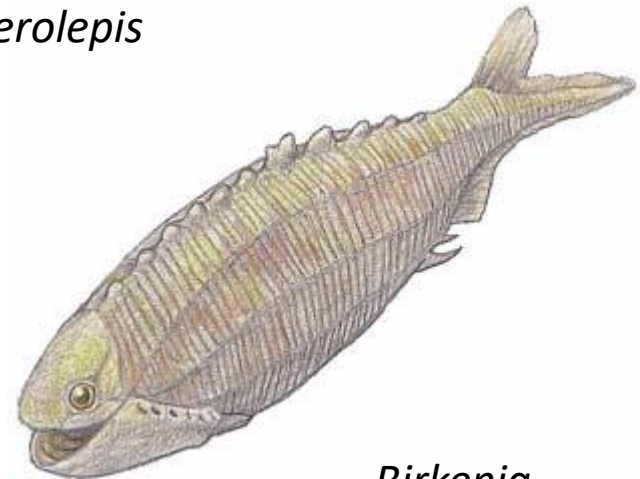
**hypoceršní ocasní ploutev**

řada 5-15 žaberních otvorů (výjimečně přes 30 – *Jamoytius* a *Euphanerops*)

*Pharyngolepis*, *Birkenia*



*Pterolepis*

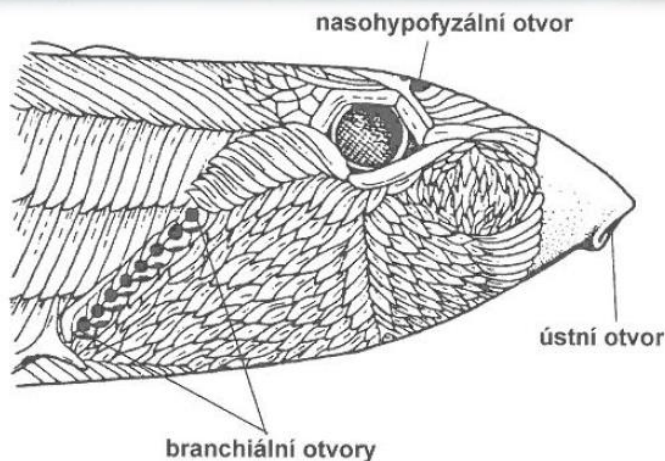


*Birkenia*

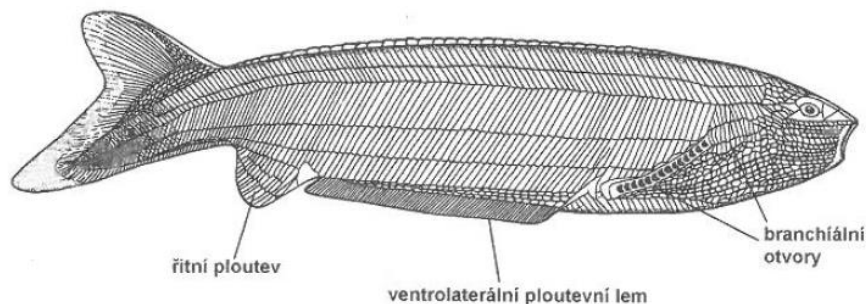




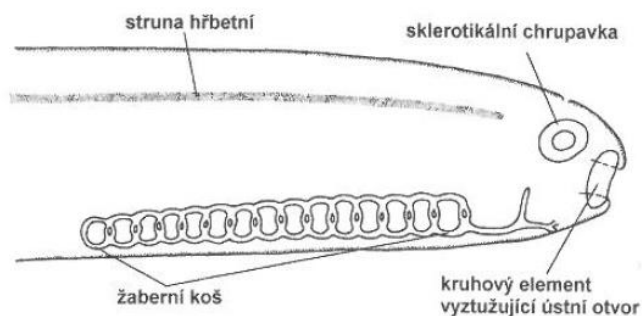
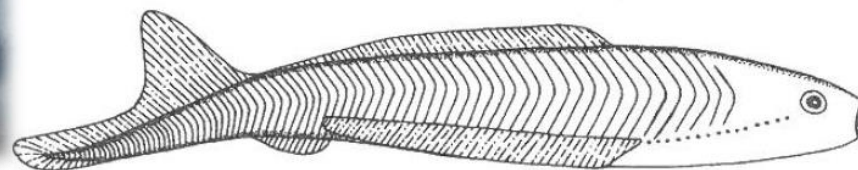
*Jamoytius*



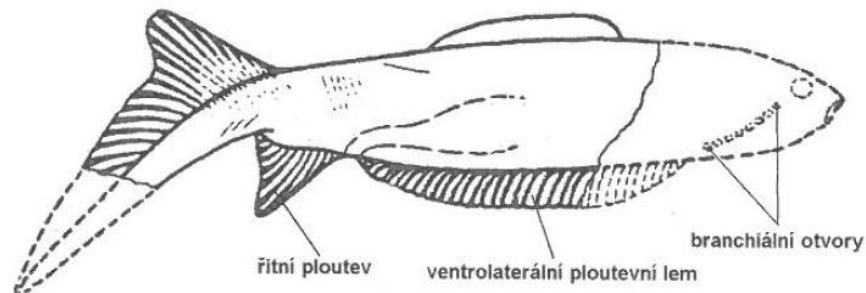
Obr. 186 *Birkenia elegans* (Cephalaspidomorphi, Osteostraci, Anaspida) ze svrchního siluru Skotska. Hlavový konec těla. Podle Heintze (1958), z Jarvika (1980).



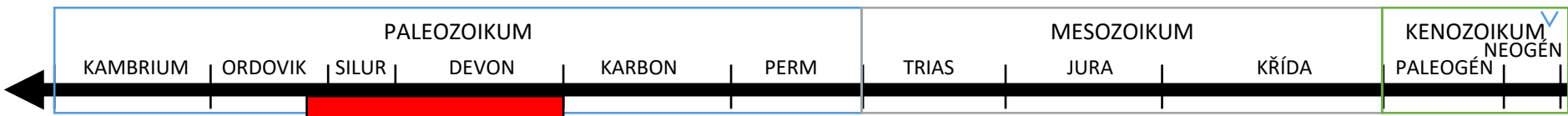
Obr. 187 *Pharyngolepis oblongus* (Cephalaspidomorphi, Osteostraci, Anaspida) ze svrchního siluru Norska. Celková délka těla přibližně 22 cm. Podle Ritchieho (1964).



Obr. 188 *Jamoytius kerwoodi* (Cephalaspidomorphi, Osteostraci, Anaspida) ze svrchního siluru Skotska. Nahoře celková rekonstrukce těla, dole rekonstruované vnitřní části lebky a branchiálního aparátu. Celková délka těla přibližně 18 cm. Podle Ritchieho (1968).



Obr. 189 *Endeiolepis aneri* (Cephalaspidomorphi, Osteostraci, Anaspida) z nejspodnějšího svrchního devonu Kanady. Podle Stensiöho (1964).



# THELODONTI

453-359 Ma

kosmopolitní

mělká moře i sladké vody

**tělo kryto šupinami**

bazální část **šupiny** – acelulární kost s dřevovou dutinou

na povrchu šupiny kryty dentinem

**hypocerkní** ocasní ploutev

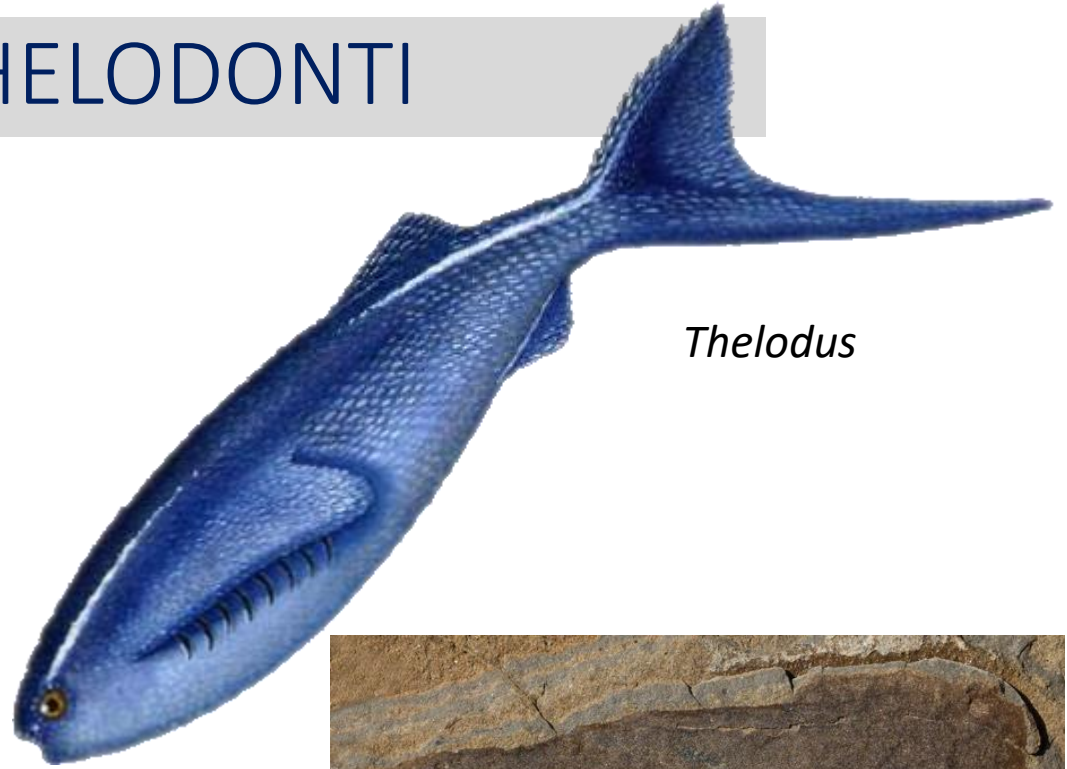
terminální ústní otvor

ventrolaterální lemy

silur a spodní devon Kanady: s odlišným **žaludkem!**

*Loganellia* (10-20 cm, svrchní silur Evropy)

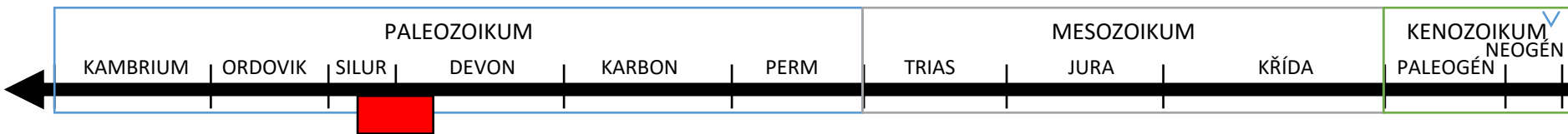
*Thelodus* (silur Evropy)



*Thelodus*



*Loganellia*



# GALEASPIDA

430-400 Ma

dnešní jižní Čína, Tibet a Vietnam

mělká moře i sladké vody

**masivní hlavohrudní krunýř** (zploštělý u filtrátorů detritu na mořském dně)

tělo kryto drobnými šupinami

**hypocerkní ocasní ploutev**

velký otvor na dorsální straně krunýře

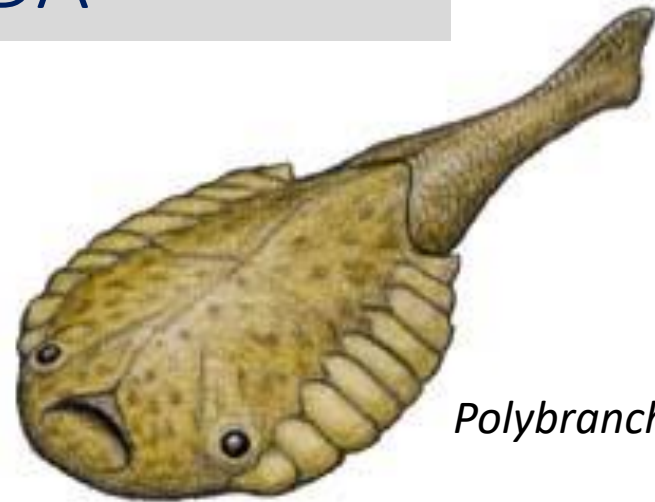
ústní otvor na ventrální straně krunýře

**osifikovaný lebeční endoskelet**

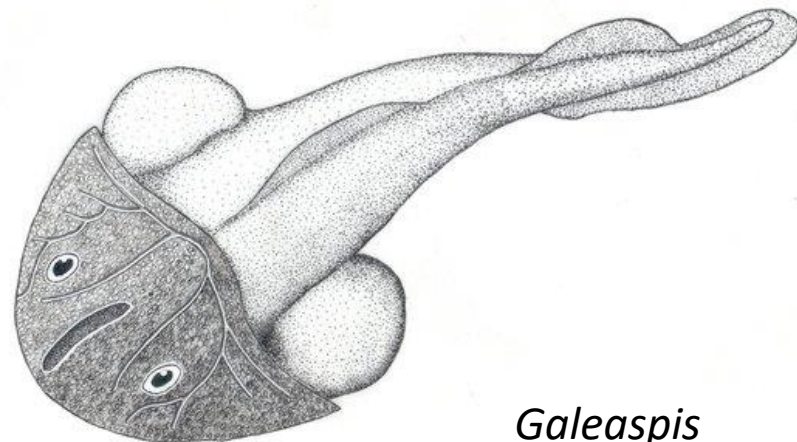
obratlovci s největším počtem žaberních otvorů

přes 50 rodů

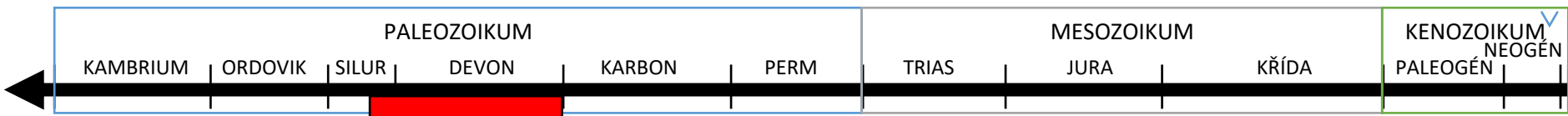
*Galeaspis*, *Polybranchiaspis* (až 45 párů žaberních otvorů)



*Polybranchiaspis*



*Galeaspis*



# OSTEOSTRACI

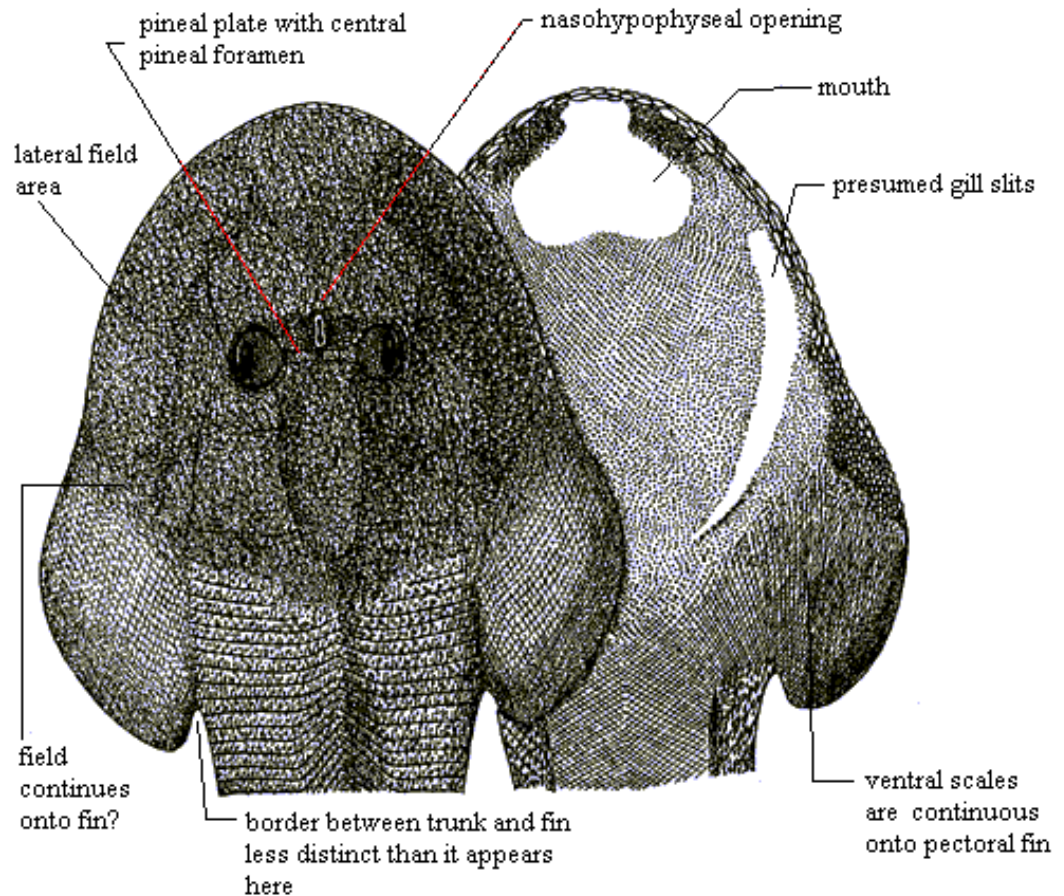
428-359 Ma

na severní polokouli

15-20 cm

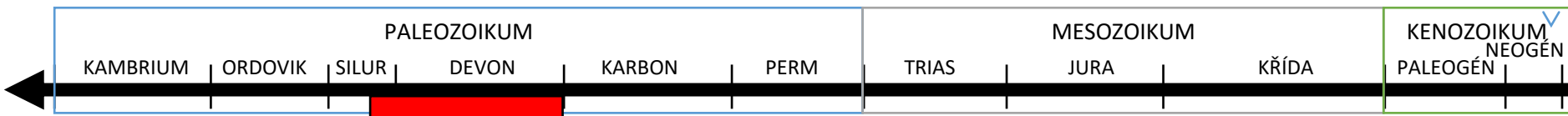
velký kostěný hlavový štít s  
očima na vrcholu

*Ateleaspis*, *Cephalaspis*,  
*Tremataspis*, *Zenaspis*,



**Fig. 1. *Ateleaspis tessellata* headshield and pectoral fins in dorsal and ventral views, modified from Ritchie (1967).**

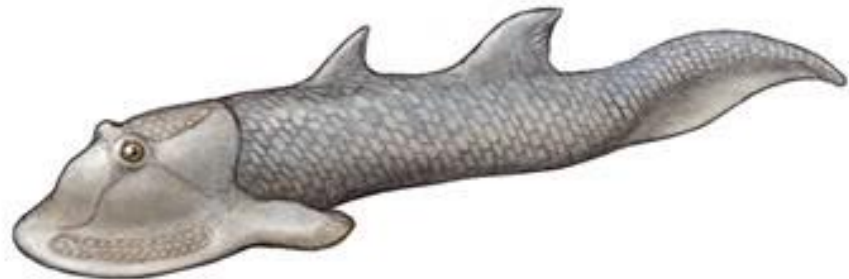


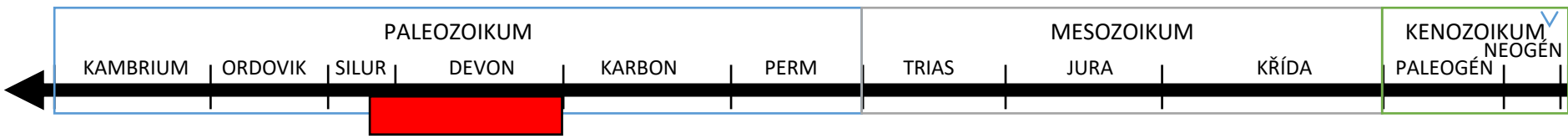


## OSTEOSTRACI

428-359 Ma

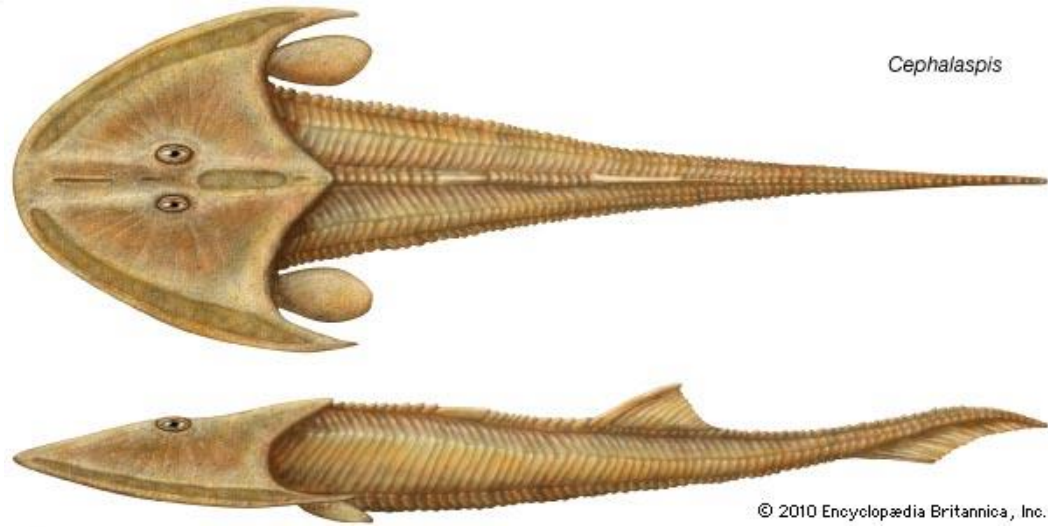
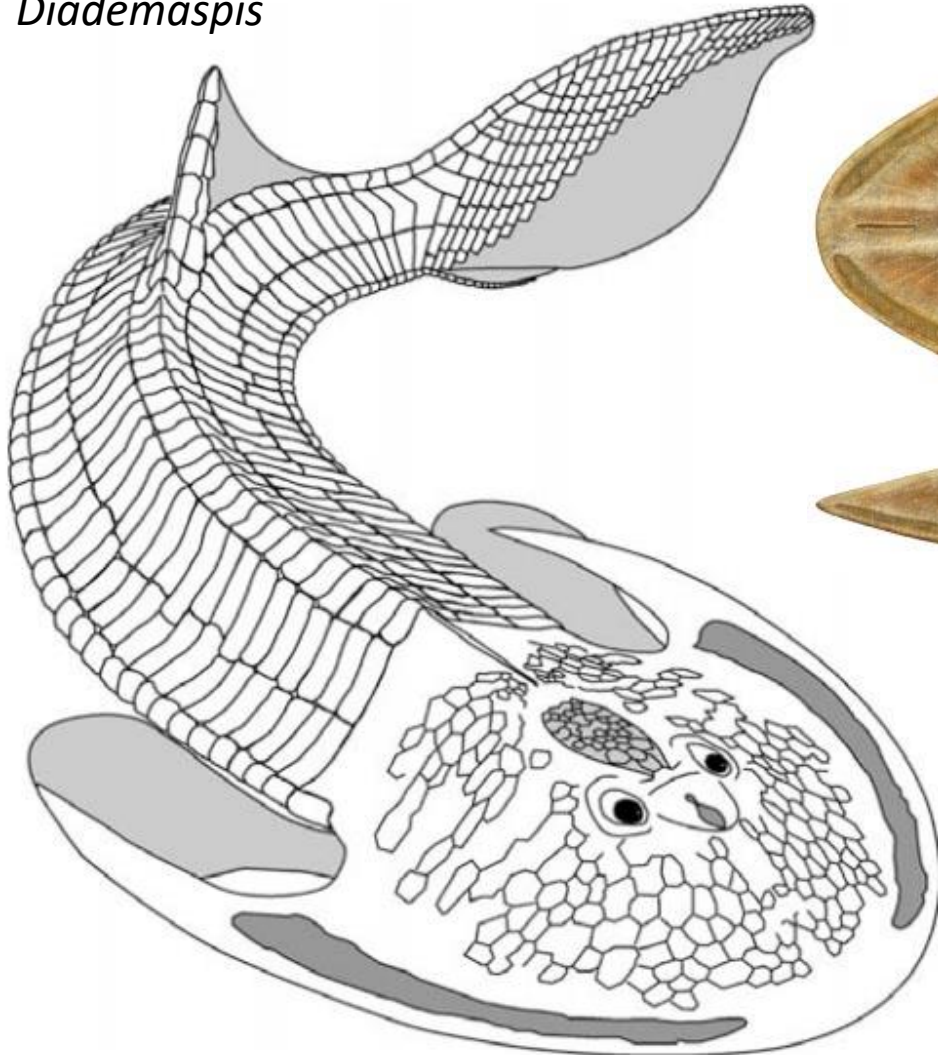
- nejvíce **odvozených** znaků připomínajících stavbu čelistnatců (**párové prsní ploutve, buněčná kost**, 2 dorzální ploutve, aj.)
- i zde se uvažovalo o vztahu k recentním mihulím (nazohyofyzární vak)
- u odvozenějších forem: hlavový štít po stranách vybíhal **do trnů** a připomínal tak podkovu
- ***Ateleaspis***: silur – spodní devon; 15-20 cm; Skotsko, Norsko, Rusko; uzavřená moře nebo ústí řek; nejstarší známý obratlovec s **párovými ploutvemi** (prsními) s pletenci připojenými ke štítu; 2 dorzální ploutve – první krytá šupinami, druhá větší opatřena trny; hlava – kostěný štít, tělo – kostěné šupiny; ústa naspodu





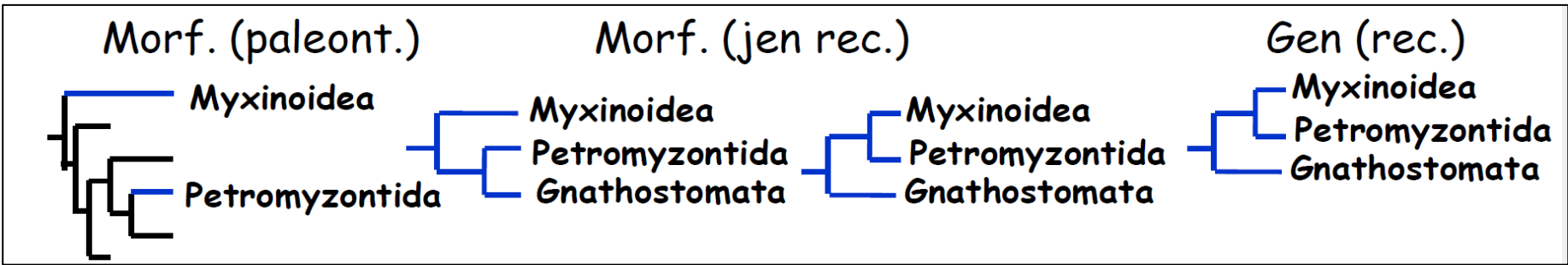
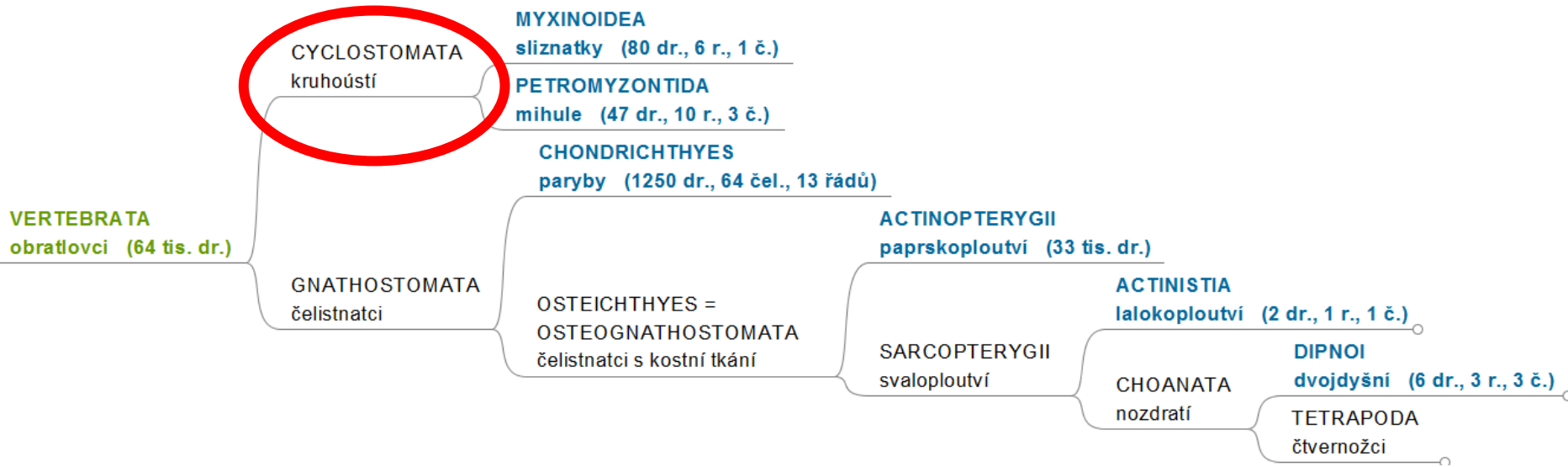
# OSTEOSTRACI

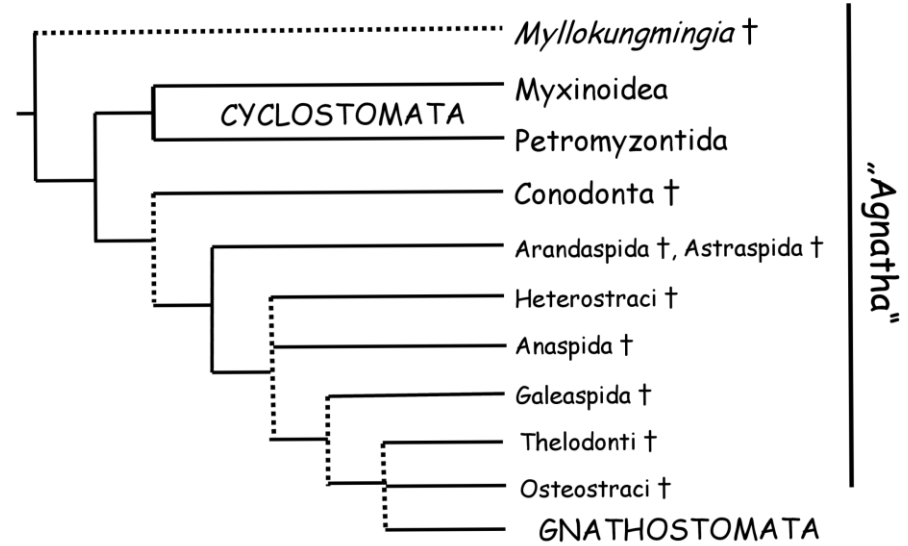
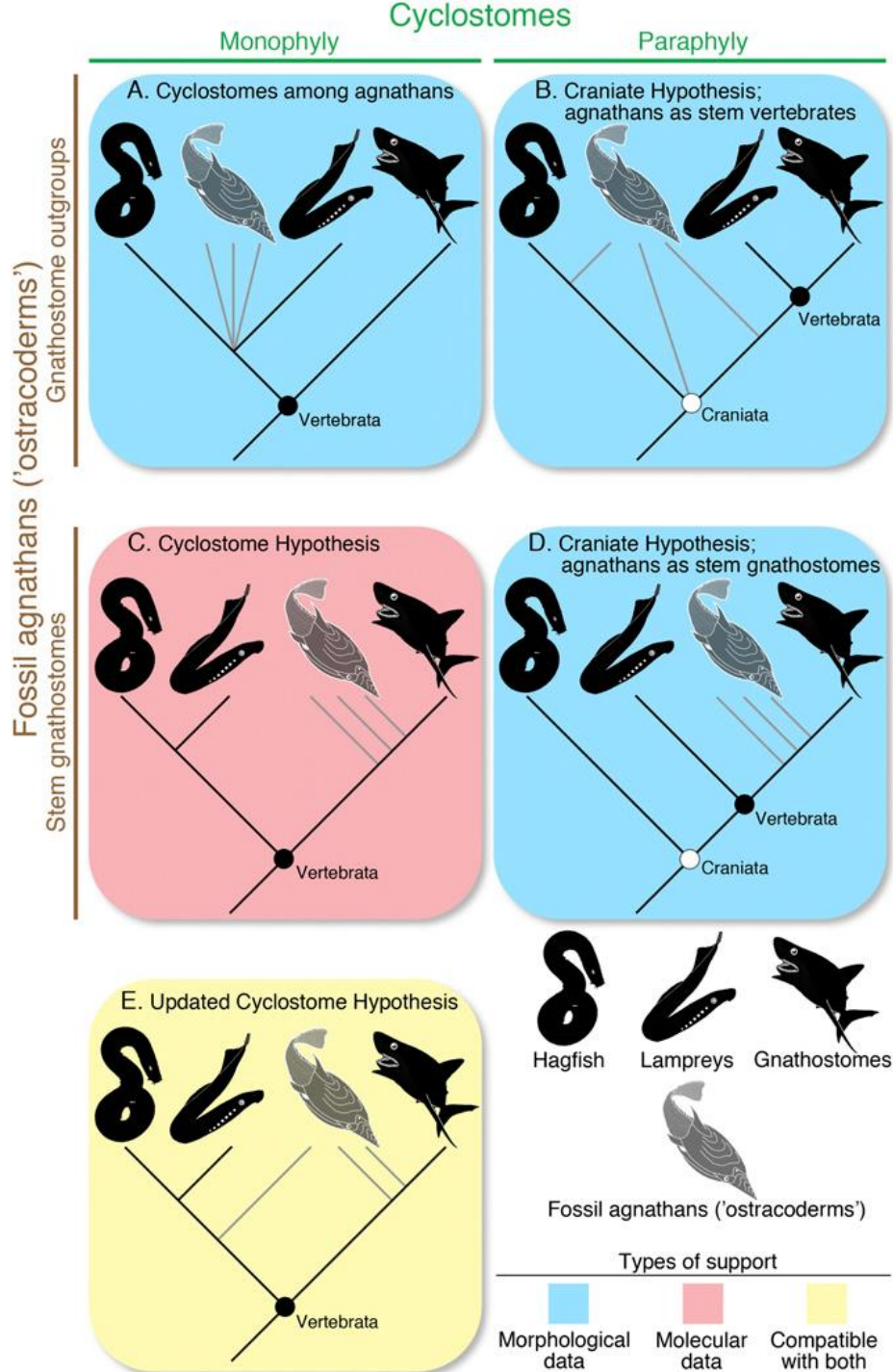
*Diademaspis*



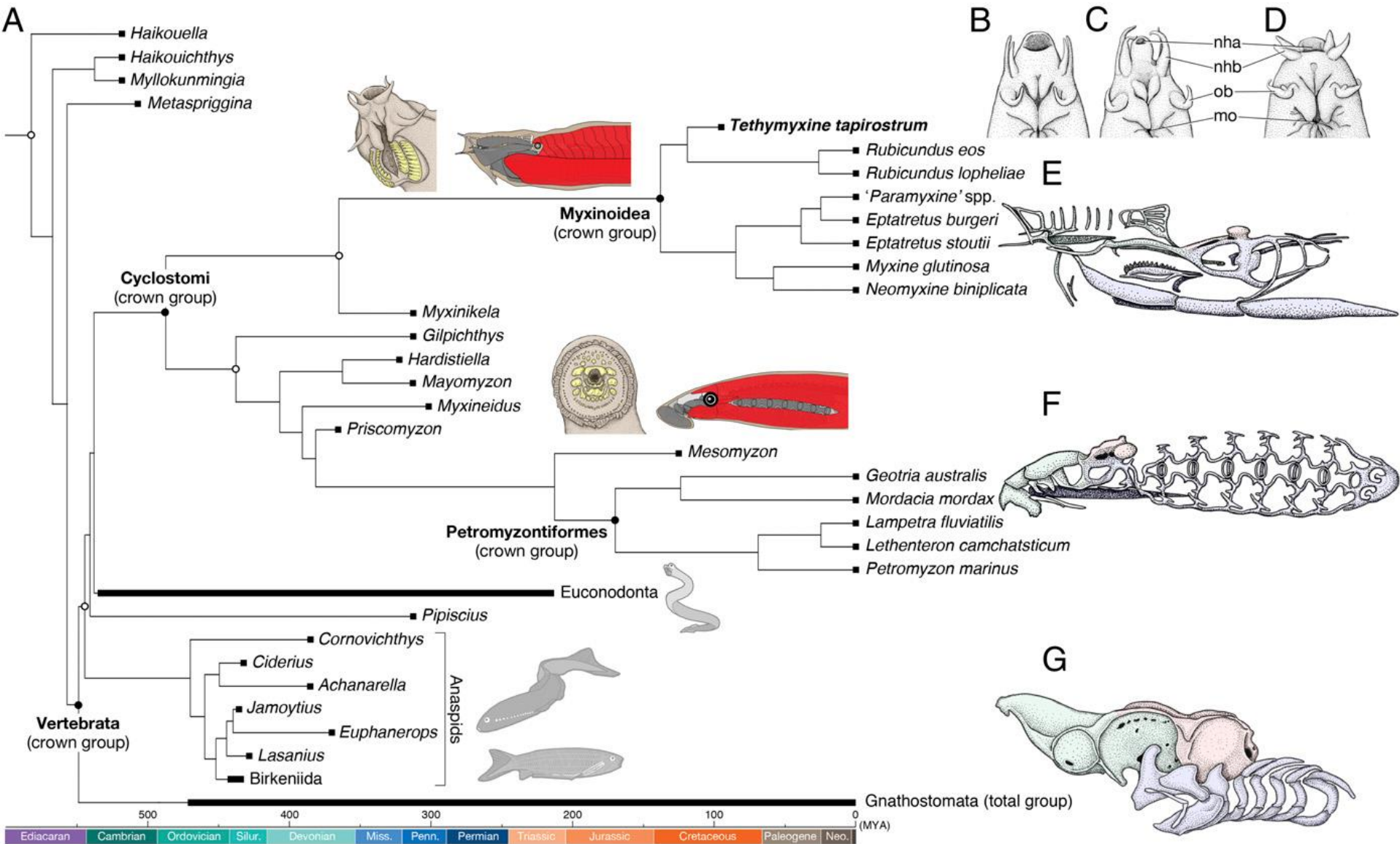
© 2010 Encyclopædia Britannica, Inc.

# VERTEBRATA versus CRANIATA





Miyashita et al. 2019





*Petromyzon*

*Myxine*



Cyclostomata



*Pteraspis*



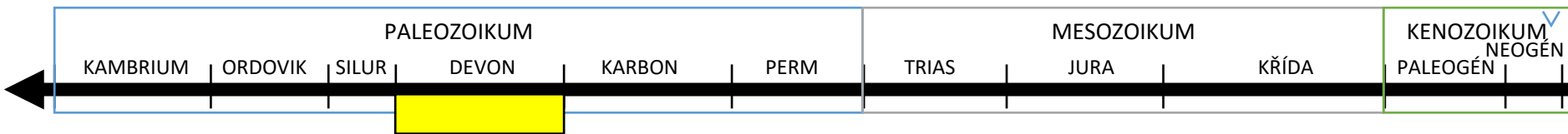
*Hemicyclaspis*



*Drepanaspis*



*Pharyngolepis*



419 – 359 Ma

# DEVON – věk ryb

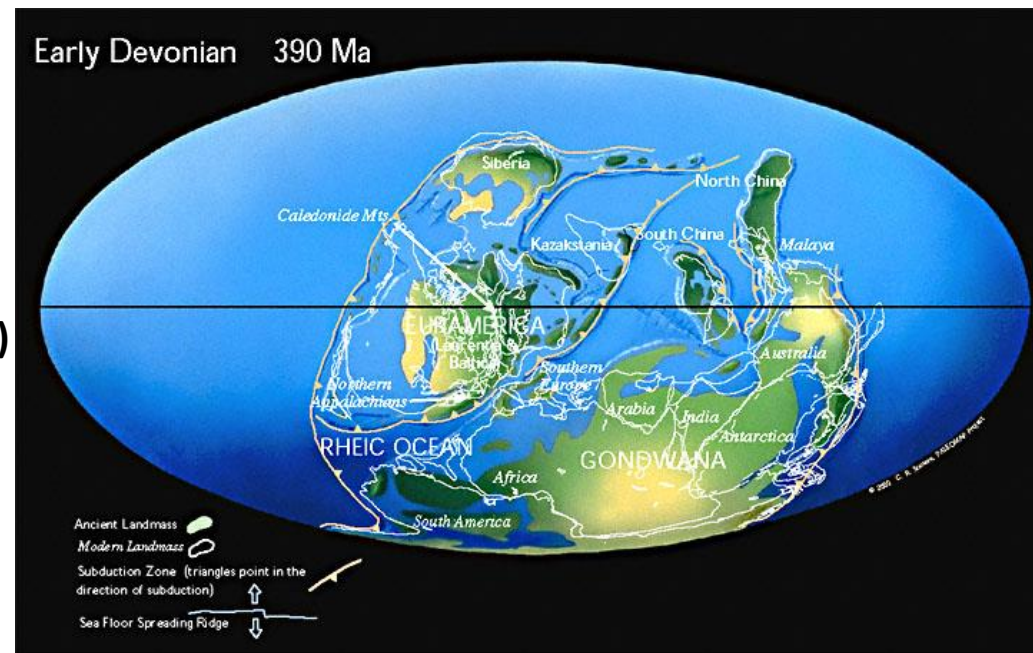
60 M – 11%

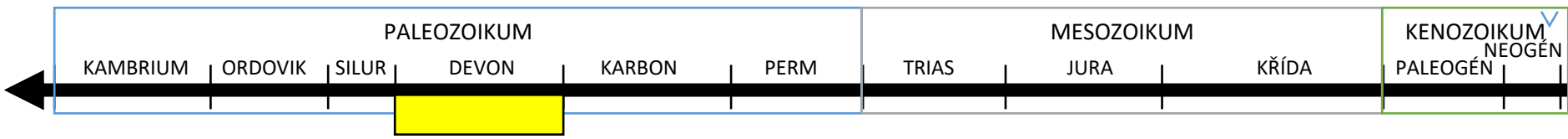
spojena Baltika a Avalonie s Laurentií (Euramerika=Laurussie), oceán Iapetus zanikl (400 Ma)  
 mohutné tektonické pochody (vznik Kaledonského a Apalačského pohoří) – dotvořeno v raném D  
 Gondwana rotovala ve směru hod. ručiček (osa v Austrálii) – západní okraj se posouval do rovníkové oblasti směrem k Euramerice, až **srážka ve středním devonu** – Hercynské vrásnění  
 klima teplé a suché: oceány 26-30°C, chladnější a vlhčí k pólům (nezaledněné)  
 méně výrazné rozdíly mezi rovníkovými a polárními oblastmi než dnes

nárůst diverzity rostlin,  
 které postupovaly do vnitrozemí  
 a vytvořily první lesy

**bouřlivý rozvoj a nárůst diverzity  
 rybovitých obratlovců (dominují pancířnatci)  
 na konci D přechod na souš  
 – první čtvernožci**

**VYMÍRÁNÍ v pozdním devonu  
 (375-359 Ma) (†všichni štítnatci a pancířnatci)**



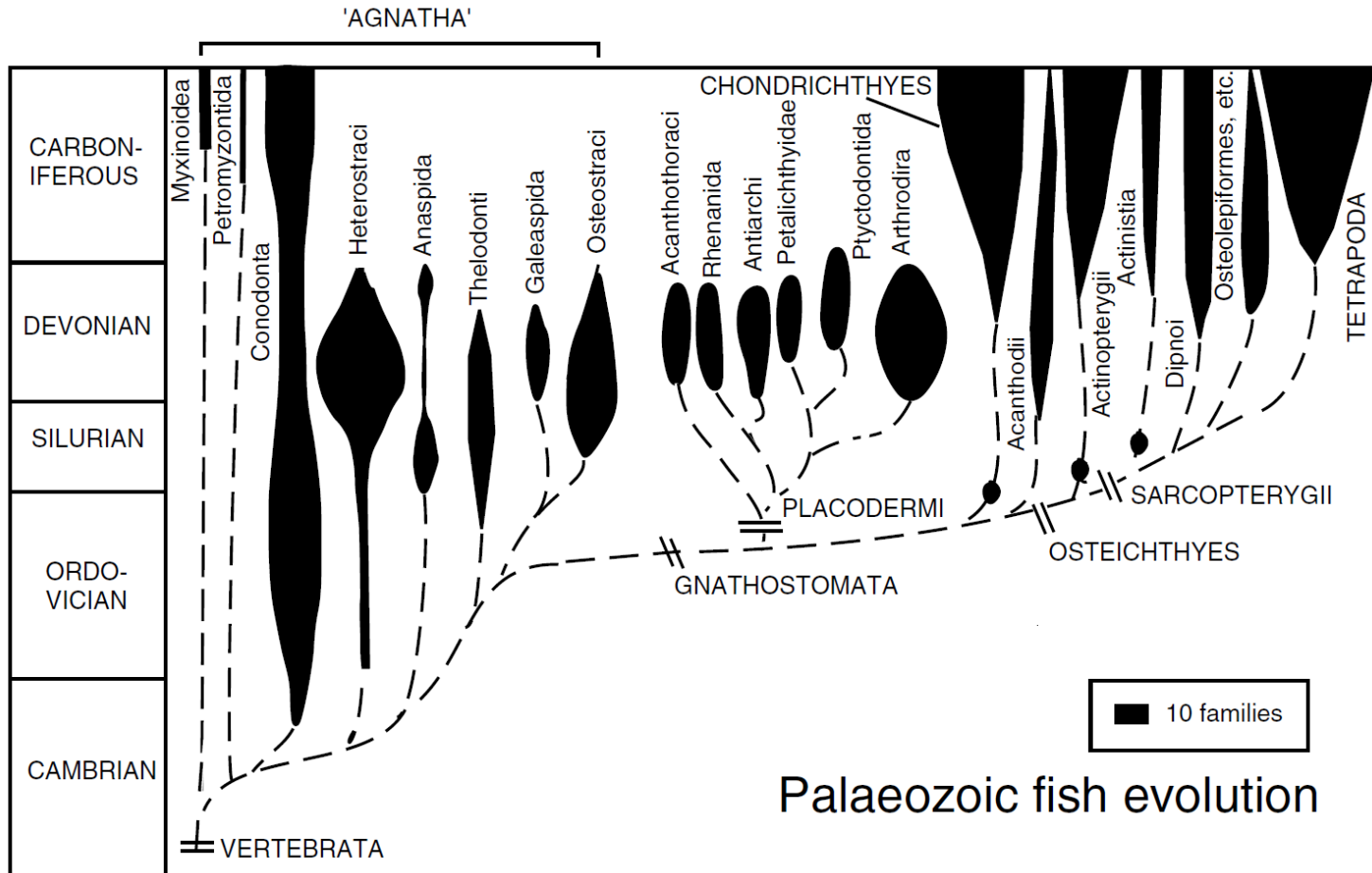


419 – 359 Ma

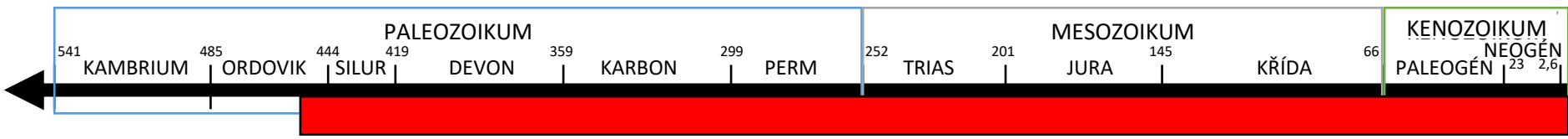
# DEVON – věk ryb

60 M – 11%

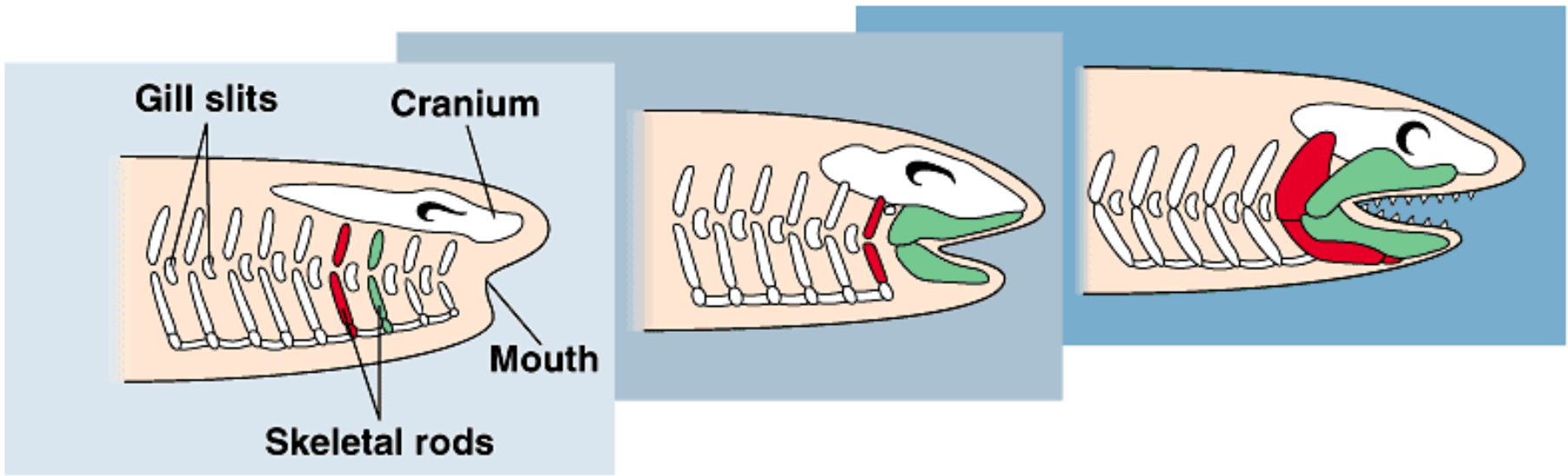
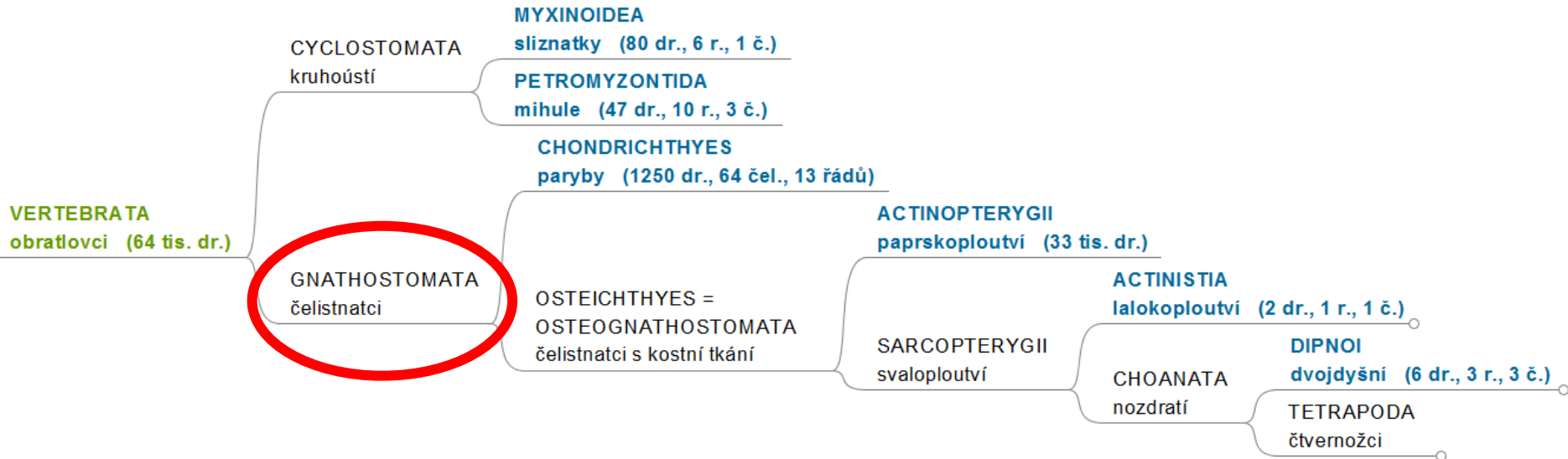
vrcholný rozvoj CONODONTA, „OSTRACODERMI“, „PLACODERMI“ a „ACANTHODII“  
 paryby, paprskoploutvé a svaloploutvé ryby a přechodné formy k čtvernožcům







# GNATHOSTOMATA - čelistnatci

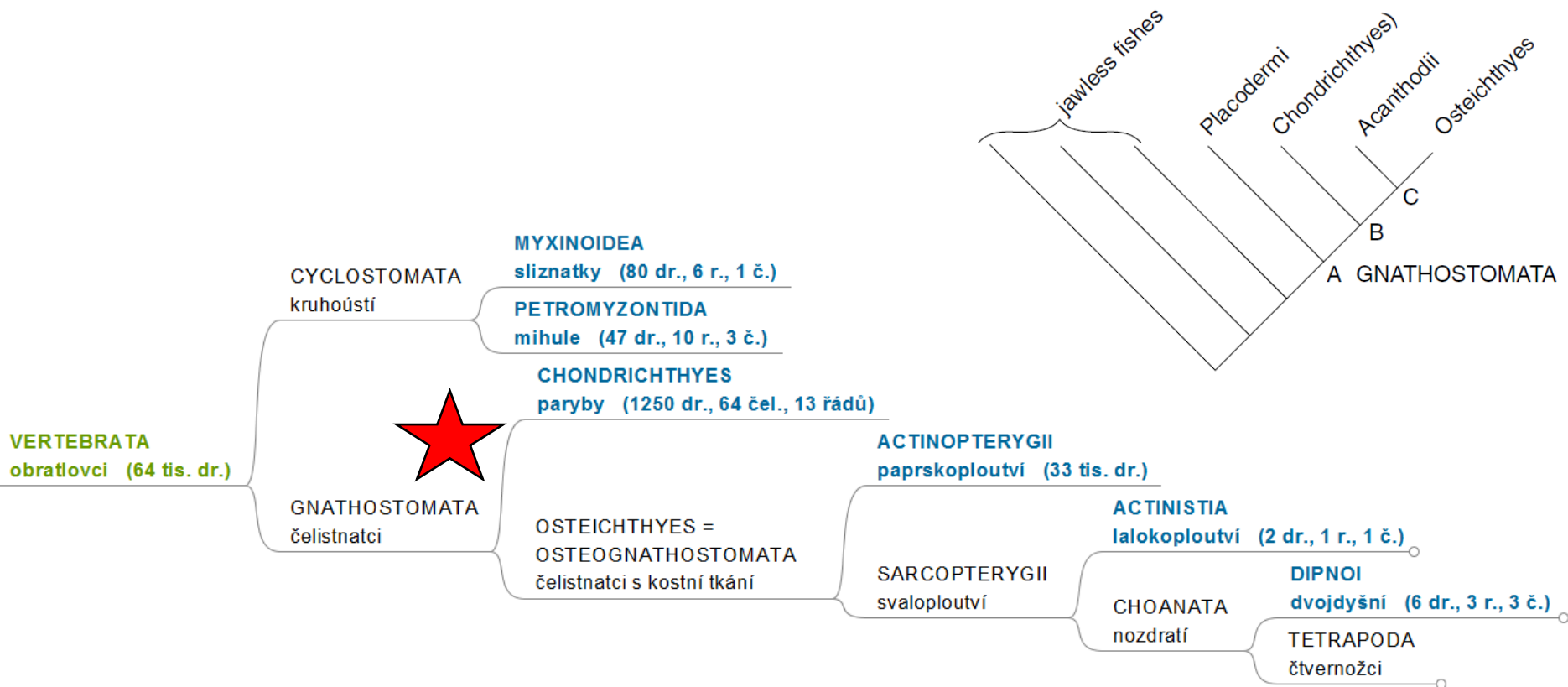


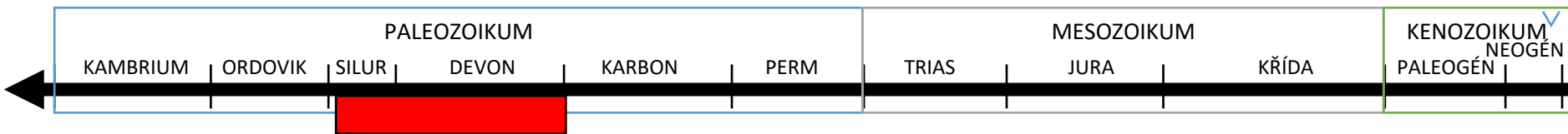
# ČELISTNATCI (GNATHOSTOMATA) - apomorfie

(objevují se mozaikovitě již v různých štítnatčích kmenových liniích („Ostracodermi“))

- **čelisti** z prvního párového žaberního oblouku
- proměny v 2. ŽO (jazylkový), redukce 1. žaberní štěrbinu (*spiraculum*)
- **endoskelet z kostní tkáně**, pravé zuby
- dva **páry končetin** s vnitřní kostrou a pletenci
- žebra
- překřížení dorzálních a ventrálních spinálních nervů, myelinová pochva obalující axony
- *septum horizontale* – horizontální vazivová přepážka rozdělující svalovinu trupu na dorzální (epaxiální) a ventrální (hypaxiální) část
- **párový nosní otvor a čichové chodby**, adenohipofýza ústí do ústní dutiny
- **tři polokružné chodby** (včetně horizontální) v labyrintu vnitřního ucha
- oči s akomodačním aparátem
- diferencovaný žaludek
- žábry vně žaberních oblouků, nikdy ve váčcích, ektodermálního původu
- molekula hemoglobinu se čtyřmi řetězci (po genové duplikaci)
- vrátnicový krevní oběh v ledvinách
- pohlavní orgány s vývody (u samců většinou z Wolffovy chodby)
- adaptivní imunitní odpověď

# PANCIŘNATCI („PLACODERMI“)





## „PLACODERMI“ (pancířnatci)

počátek siluru – konec devonu/začátek karbonu (438-359 Ma)

### čelisti

mohutný kostěný krunýř (dermální kost s tvrdou tkání podobnou dentinu) pokrývá třetinu až polovinu těla

hlavová a hrudní část, **pohyblivý, někdy kloubní spojení**

zadní část těla kryta šupinami či holá

**pravá celulární kost** s lakunami

často dorzoventrálně zploštělí – život při dně, ale někteří i dobře plovoucí rybovitého tvaru těla

většinou několik desítek cm, výjimečně až 10 m

vyvinuty kousací desky, ne pravé zuby

osifikované neurální a hemální oblouky obratlů, i kompletní prstence kolem chordy

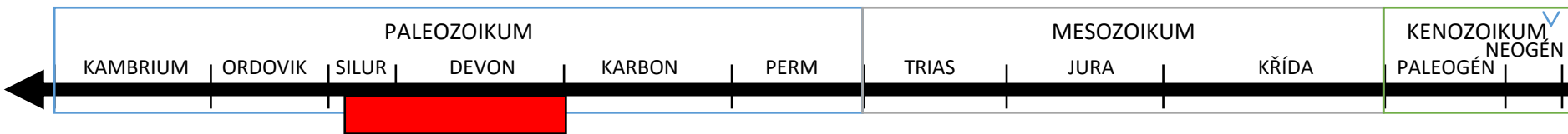
chrupavčitý i částečně kostěný lebeční endoskelet

břišní ploutve často redukované

neměli řitní ploutev

**3 polokružné chodby ve vnitřním uchu**

někteří měli na břišních ploutvích pářicí orgány – **pterygopody**



# „PLACODERMI“ (pancířnatci)

jediný párový žaberní otvor na bocích mezi pancíři (žaberní oblouky kryty kostěnými víčky)

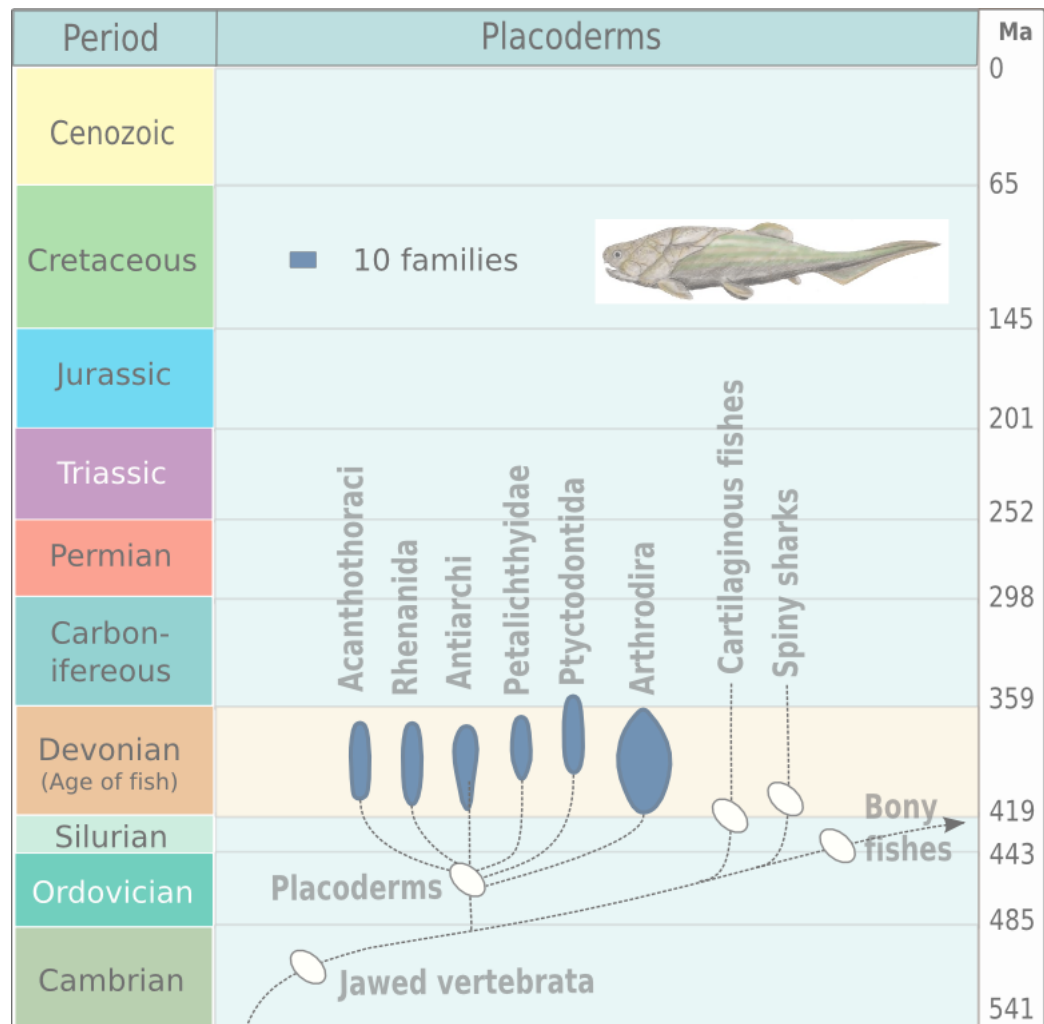
párové prsní ploutve s pletenci (někdy opancéřované)

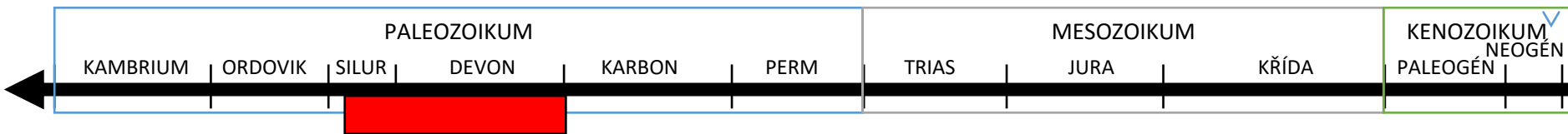
ocasní ploutev heterocerkní až difycerkní

**nejúspěšnější obratlovci devonu**

6-8 hlavních linií:

ACANTHOTHORACI, RHENANIDA, **ANTIARCHI**, PETALICHTHYIDA, PTYCTODONTIDA, **ARTHRODIRA**, BRINDABELLASPIDA, PHYLLOLEPIDA





# ANTIARCHI (vesloploutví)

438-360 Ma

nevelcí s malou hlavou, spodními ústy a zvláštními veslovitými prsními ploutvemi (tzv. artropterygia) – měly zevní kožní kostru a s trupem spojeny zvláštními klouby

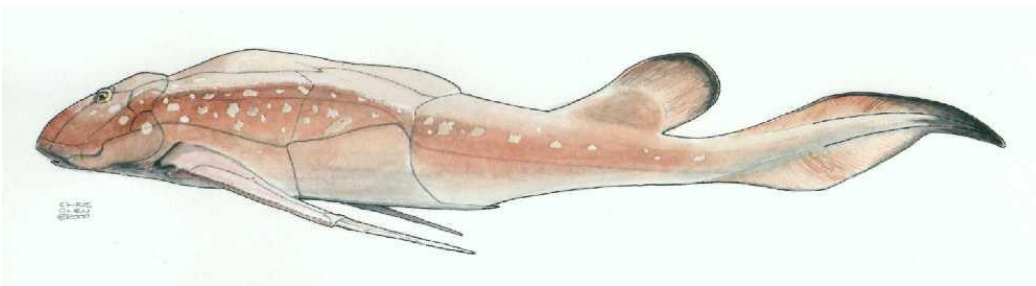
## obě části krunýře srostlé

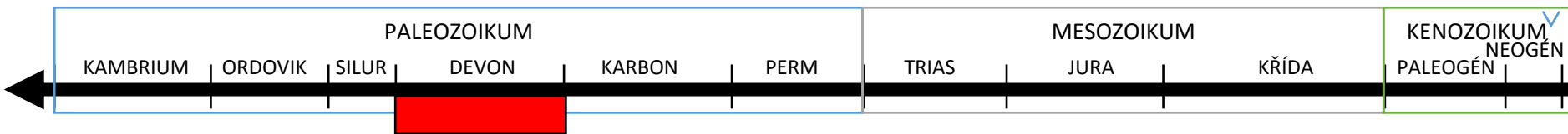
proudový orgán na hlavě a přední části těla uspořádan podobně jako u paryb

specializovaná skupina – filtrátoři na dně sladkovodních stojatých vod a řek (**spodní ústa**)

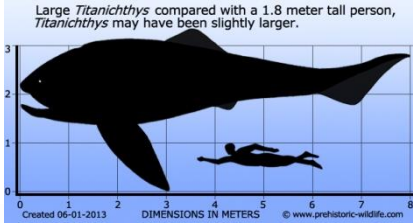
evolučně velice úspěšný rod **BOTHRIOLEPIS** – devonské vrstvy mnoha oblastí světa od Grónska do jižní Číny a Austrálie

celkem asi 100 druhů





# ARTHRODIRA (kloubnatci)



420-360 Ma

**více než polovina** známých pancířnatců (téměř 200 rodů)

drobné formy i největší devonští predátoři: *DUNKLEOSTEUS* a *DINICHTHYS*

**velká hlava, párový kloub mezi hlavovým a hrudním pancířem**

krunýř výlučně z **kostních** desek, ocasní ploutev vždy **heteroceršní**

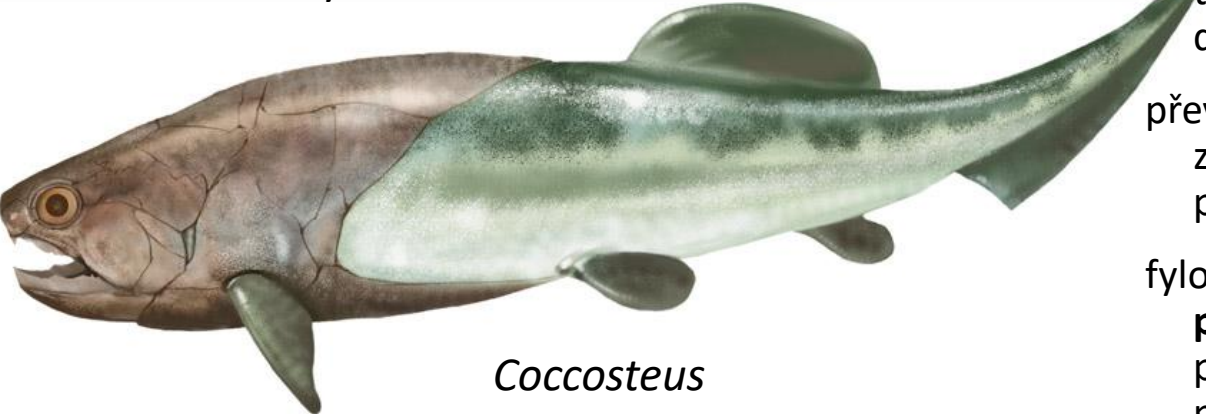
některé druhy s **koncovými** ústy a torpédovitým tělem se patrně živily dravě a rychle plavaly

převážně však sběrači organických zbytků při dně se zploštělým tělem a pomalým plaváním při dně

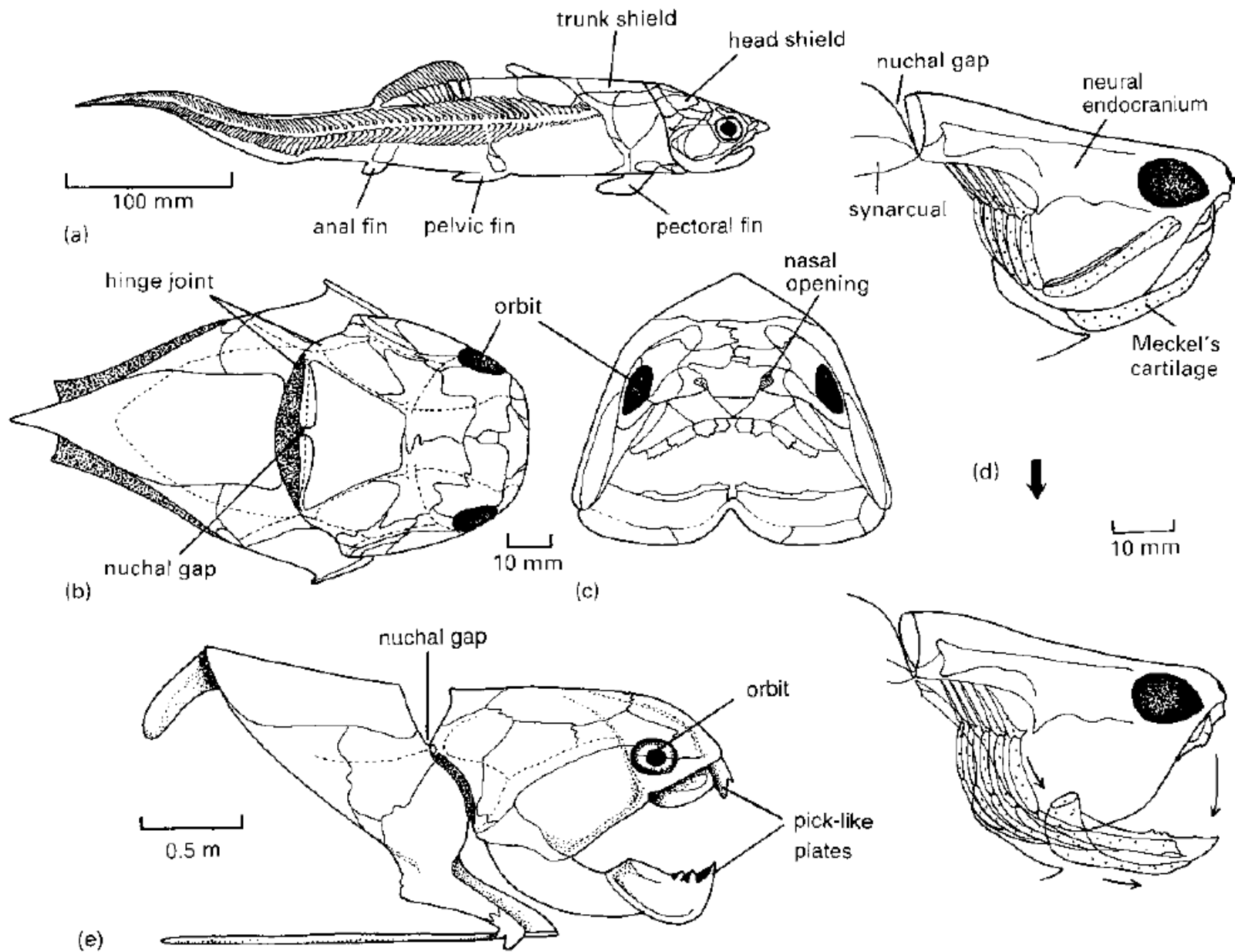
fylogenetický trend: **postupná redukce pancíře a rozvoj prsních ploutví** – patrně souvislost s přechodem k nektonickému způsobu života



*Dunkleosteus*  
380-360 Ma  
až 10 m, 3,6 tuny

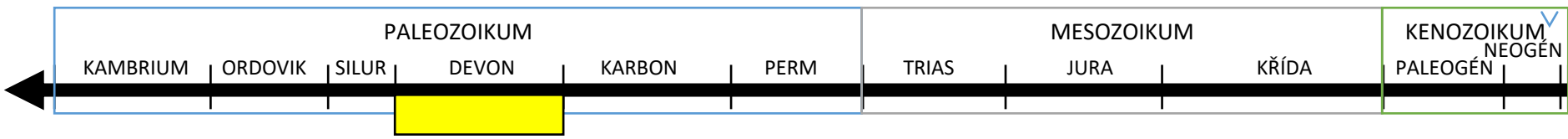


*Coccoosteus*



**Fig. 3.13** The arthrodire placoderms *Coccoosteus* from the Mid-Devonian of Scotland (a–d) and *Dunkleosteus* from the Upper Devonian of North America (e): (a) whole body in lateral view, (b) head shield in dorsal and (c) anterior views, and (d) jaw opening movements showing the position of the head and visceral and branchial skeletons, with the jaws closed (left) and open (right); (e) lateral view of armour shield. [Figures (a, e) after Moy-Thomas and Miles, 1971; (b, c) after Miles and Westoll, 1968; (d) after Miles, 1969.]





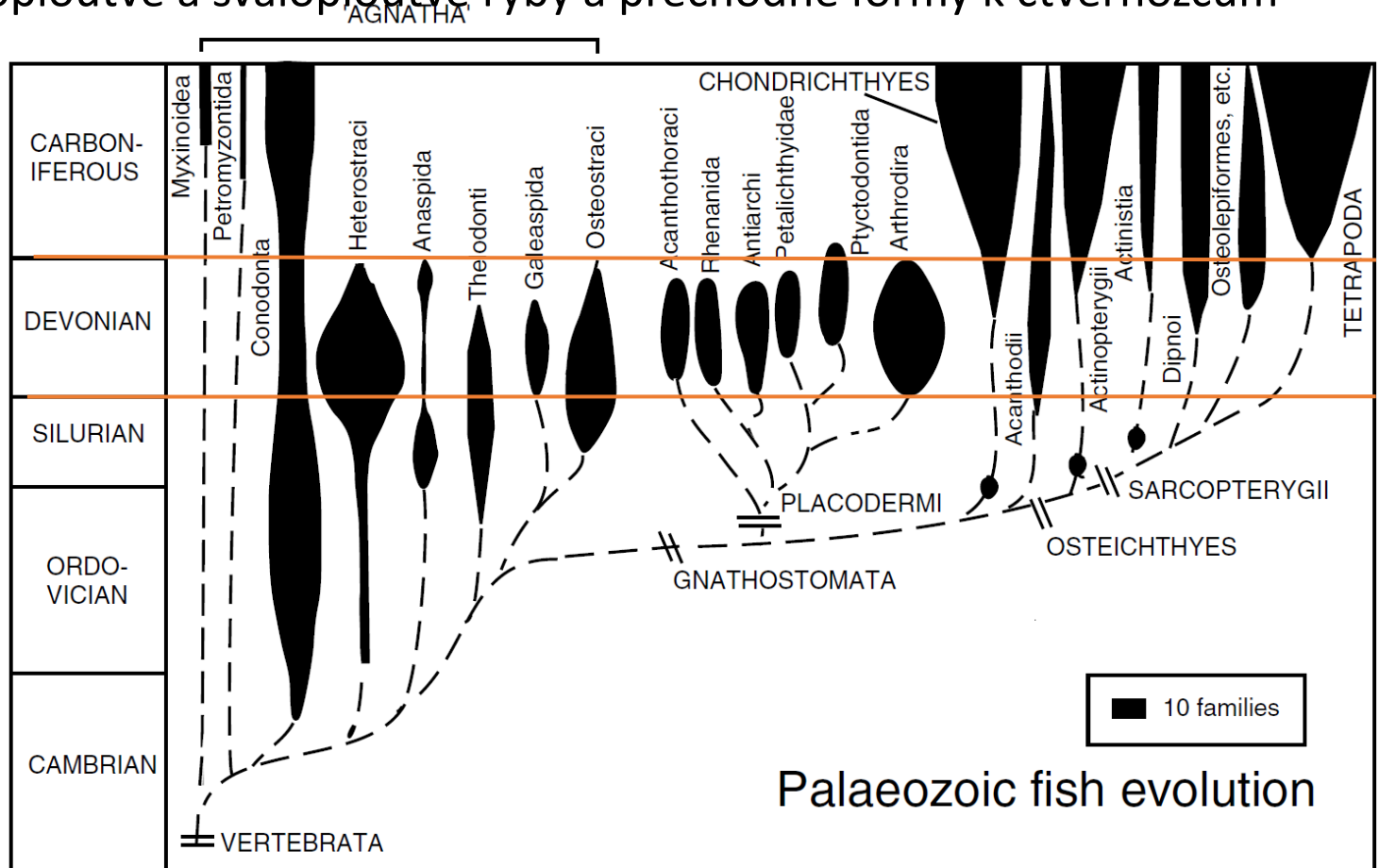
419 – 359 Ma

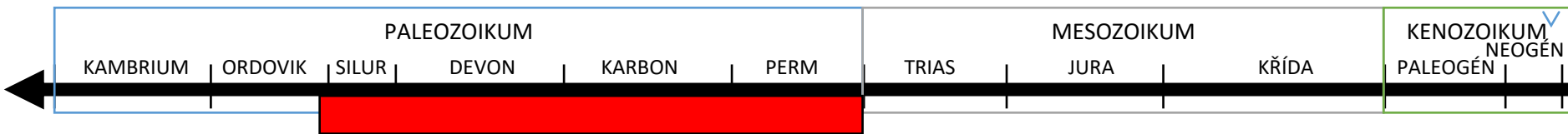
# DEVON – věk ryb

60 M – 11%

vrcholný rozvoj CONODONTA, „OSTRACODERMI“, „PLACODERMI“ a „ACANTHODII“  
 paryby, paprskoploutvé a svaloploutvé ryby a přechodné formy k čtvernožcům

## 4 skupiny čelistnatců





# „ACANTHODII“ (trnoploutví)

**pozdní ordovik (časný silur) – perm**

v paleo-záznamu nejstarší známí čelistnatci

rozvoj diverzity **v časném devonu**, několik linií přežilo do karbonu a jedna do permu

štíhlé rybovitě tělo většinou do 20 cm délky (až 250 cm)

zachovaná chorda, osifikované oblouky obratlů

**heterocerkní** ocasní ploutev, 1-2 hřbetní, anální

párové ploutve modifikovány **do dlouhých trnů** z dentinu (ochranná funkce, někdy i erektilní schopnost)

**6 až 0 párů břišních trnů** mezi párovými ploutvemi

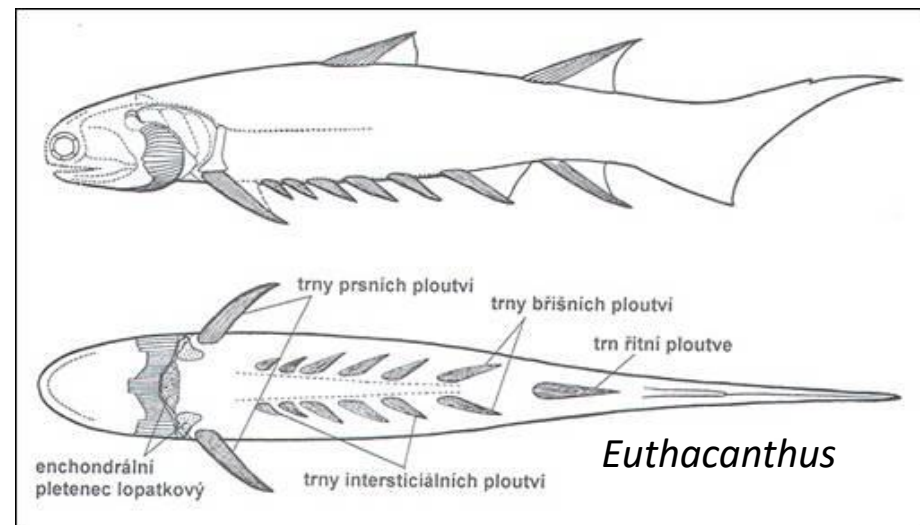
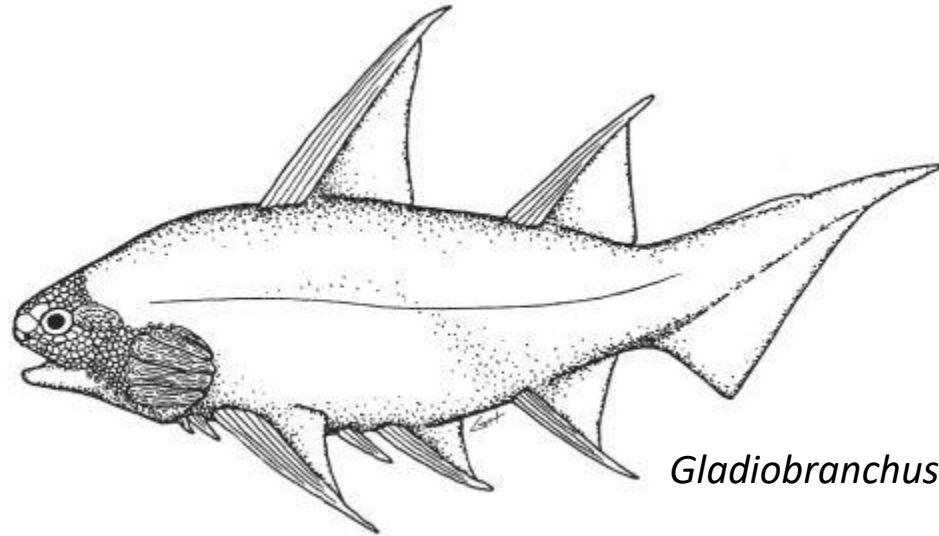
kostěné plátky na hlavě a malé šupiny na těle z dentinu a destičky z kosti

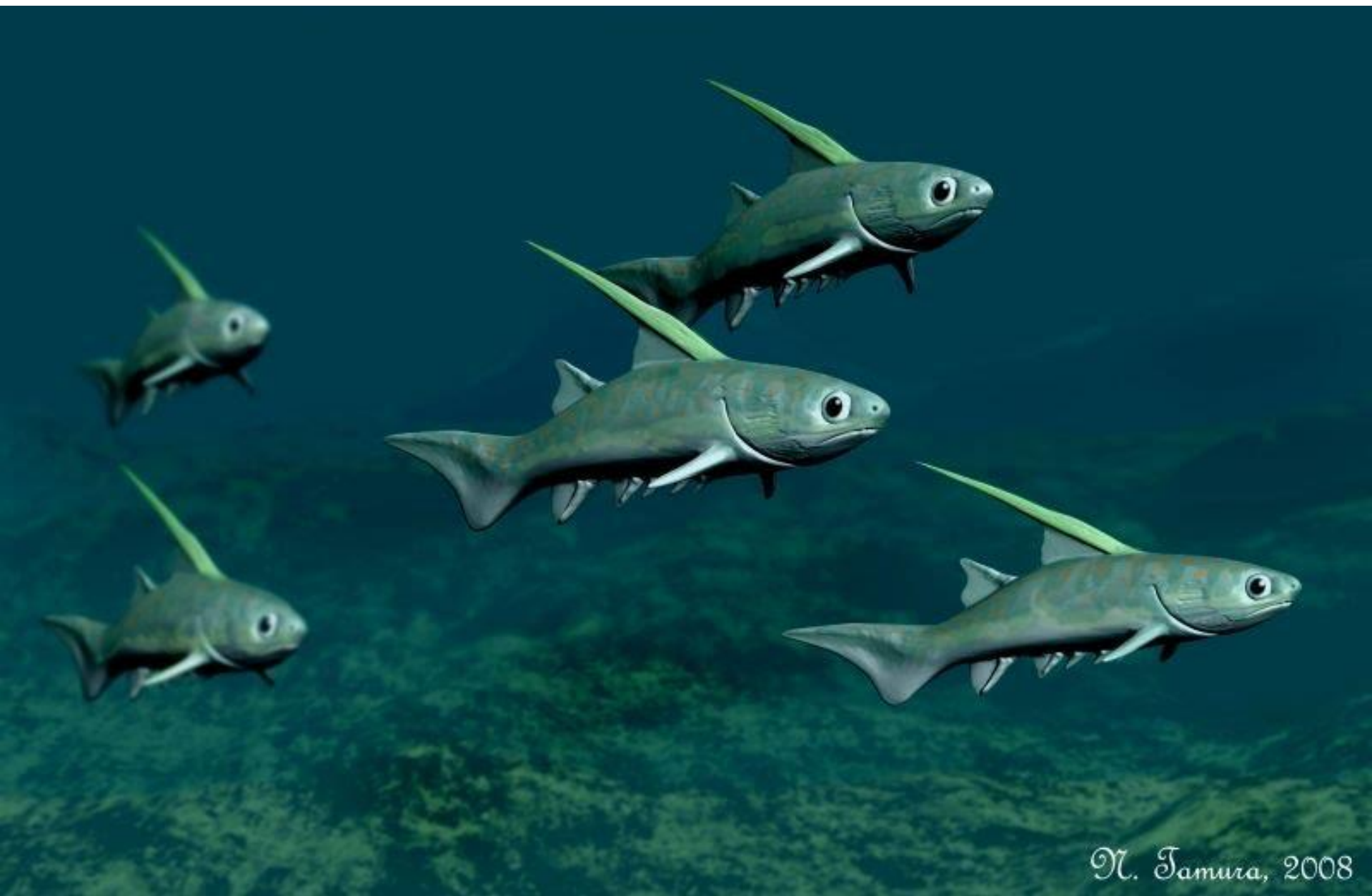
velké oči podpírané sklerotikálními prstenci

většina neměla zuby – filtrace drobných částic, ojediněle i dravci; **koncová ústa**

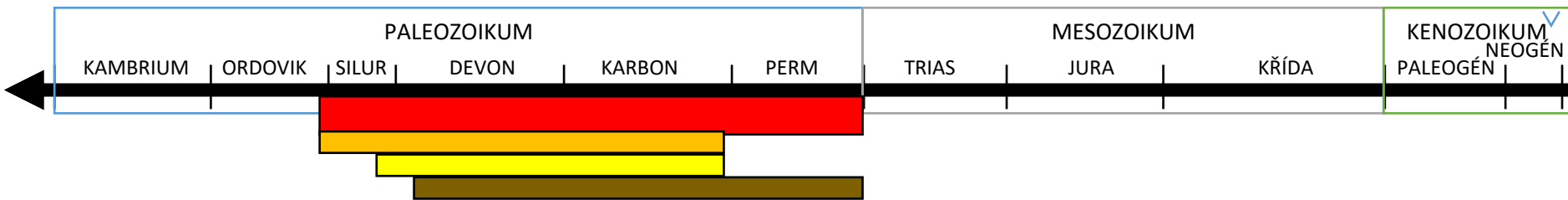
otevřené hluboké vody, původně mořské, pelagicky

**žaberní otvory překryty útvarem podobným skřeli**





*N. Tamura, 2008*



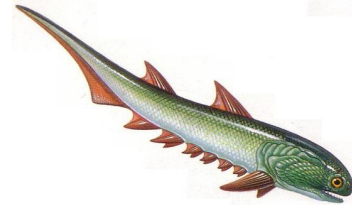
## „ACANTHODII“ (trnoploutví)

3 hl. skupiny:

„**CLIMATIIFORMES**“ (svrchní ordovik – svrchní karbon)

převážně drobné, někdy bezzubé formy ve sladké vodě, větší dermální kostní desky na hlavě

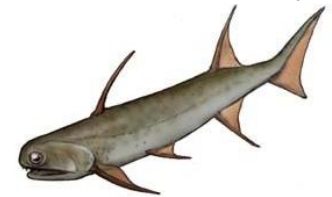
*Parexus*, *Climatius* (10-30 cm), *Gladiobranchus*



**ISCHNACANTHIFORMES** (svrchní silur – svrchní karbon)

mohutné čelisti, dravé druhy z moří, podobné žralokům (ale měly terminální ústa); postupný evoluční trend přechodu k mikrofágní výživě

*Xylacanthus* (až 2 m), *Ischnacanthus*



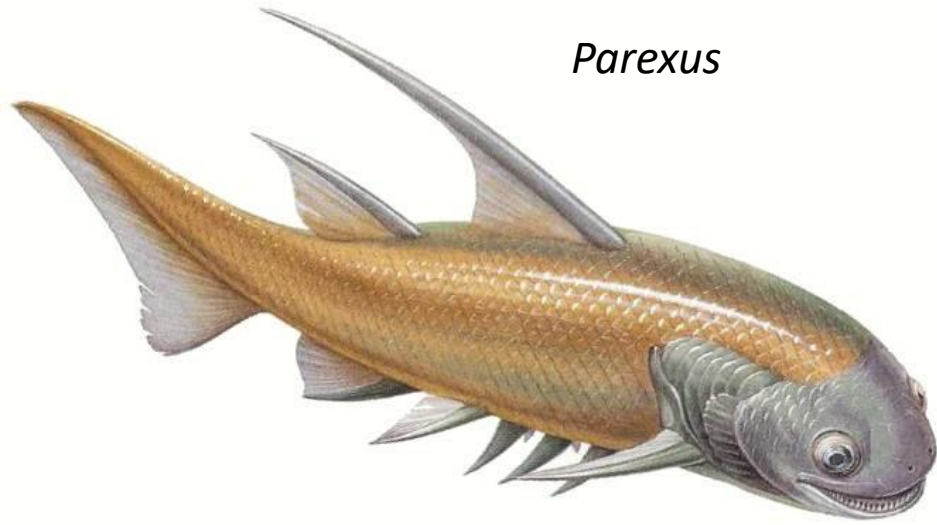
**ACANTHODIFORMES** (spodní devon – perm)

redukce ploutví (jen 1 hřbetní, 1 či žádná vmezeřená), vývojově nejmladší skupina, kompletně bez zubů – mikrofágie, drobnější formy mohly sloužit jako potrava papskoploutvým rybám

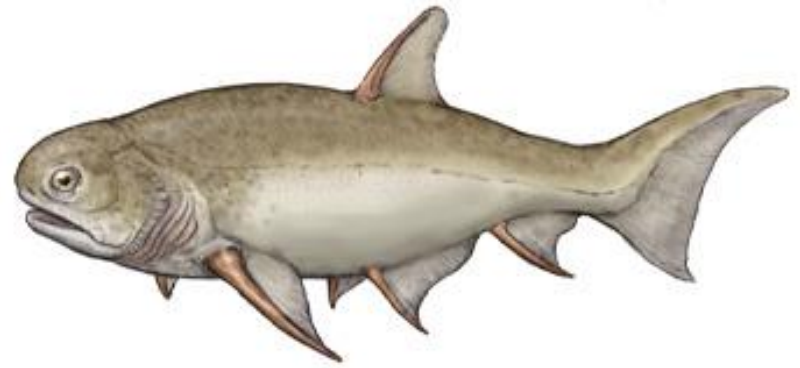
*Cheiracanthus*, *Acanthodes*, *Pseudacanthodes*



*Parexus*

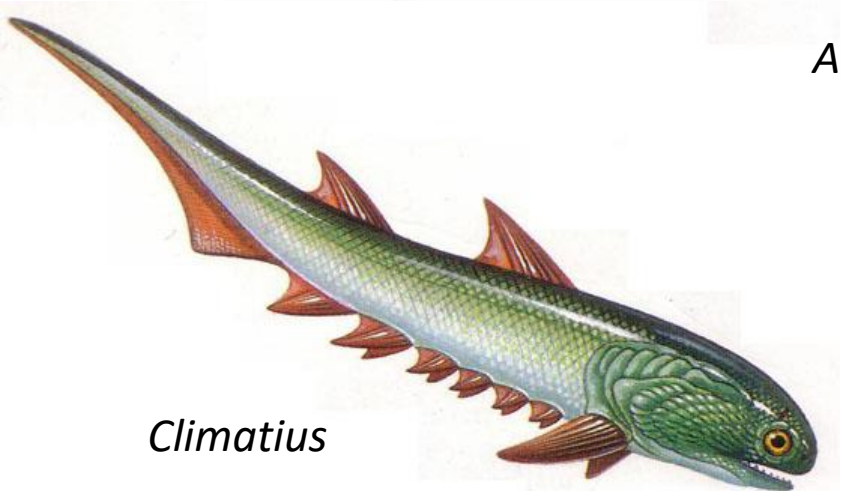


*Cheiracanthus*

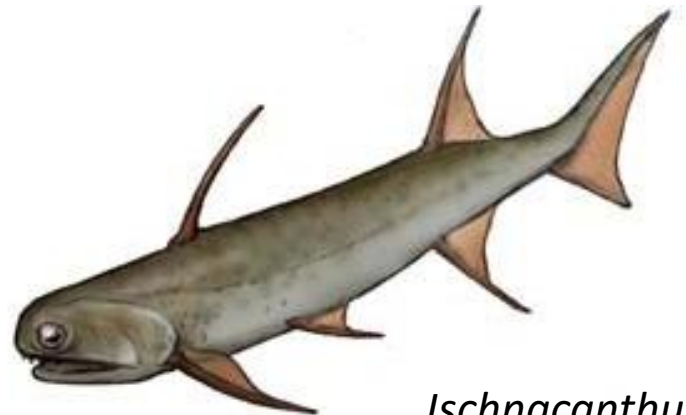


*Acanthodes*

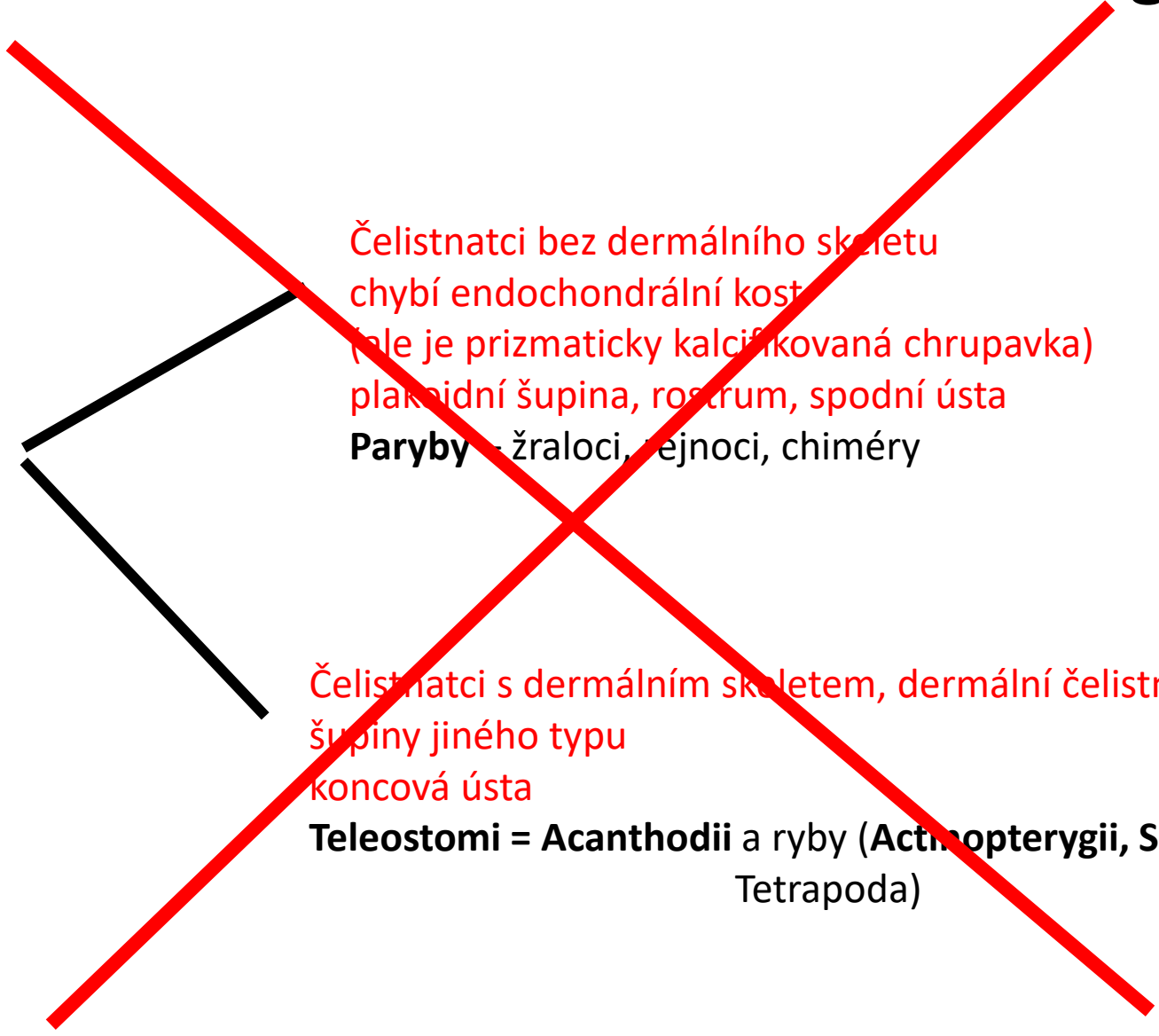
*Climatius*



*Ischnacanthus*



# Gnathostomata – základní divergence

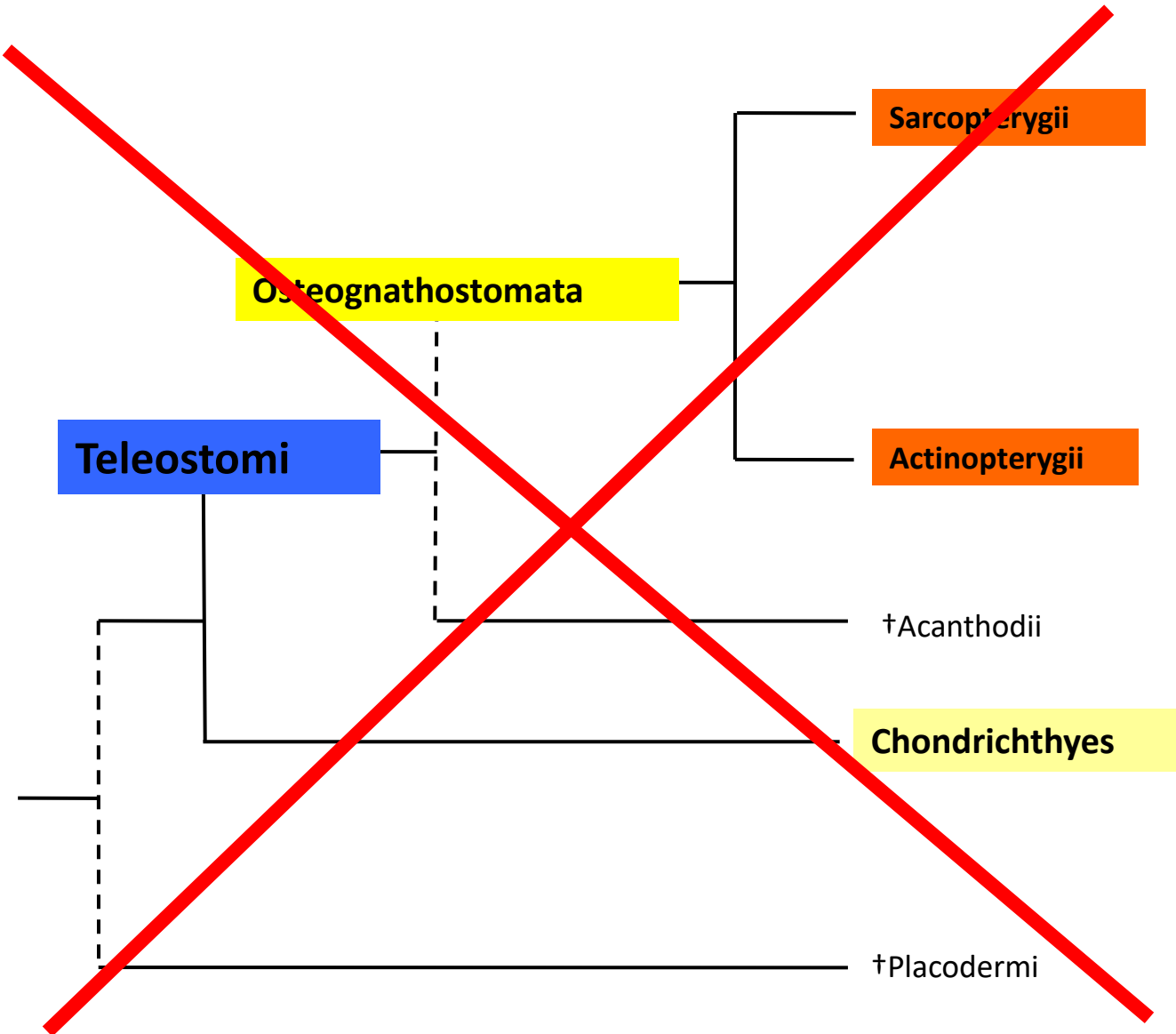


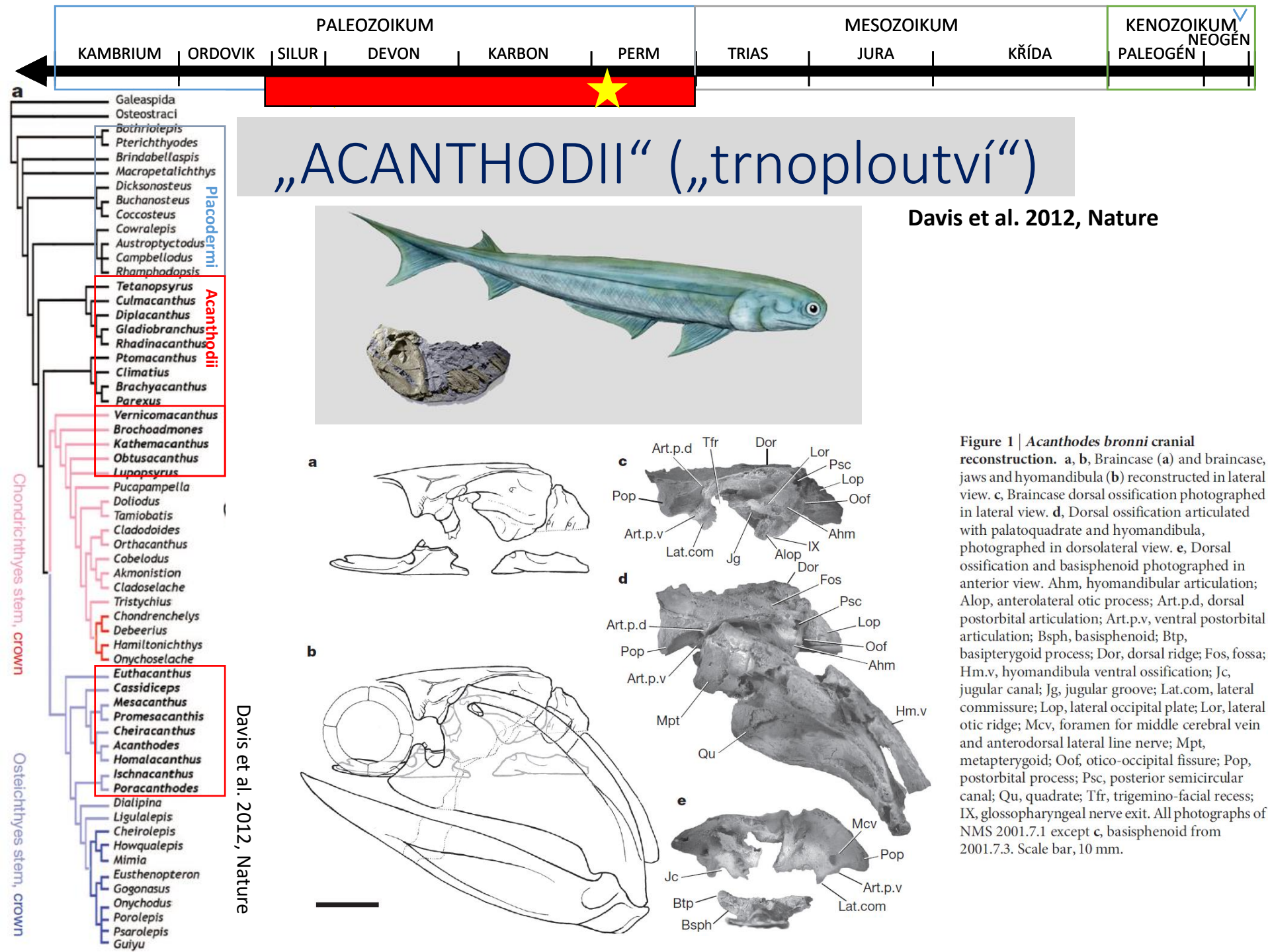
Čelistnatci bez dermálního skeletu  
chybí endochondrální kosti  
(ale je prizmaticky kalcifikovaná chrupavka)  
plakoidní šupina, rostrum, spodní ústa  
**Paryby** – žraloci, vejnoci, chiméry

Čelistnatci s dermálním skeletem, dermální čelistní kosti  
šupiny jiného typu  
koncová ústa

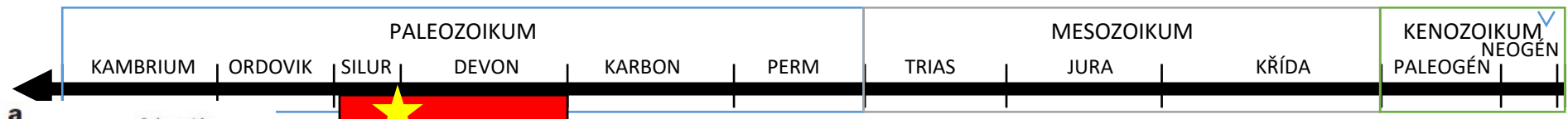
**Teleostomi** = **Acanthodii** a ryby (**Actinopterygii**, **Sarcopterygii** - včetně  
Tetrapoda)

# Fylogeneze obratlovců s čelistmi









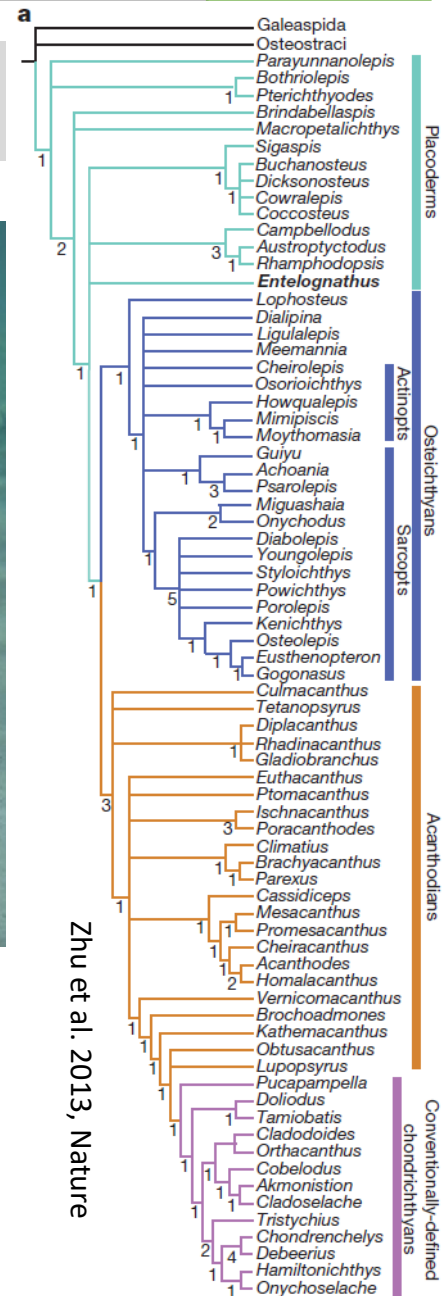
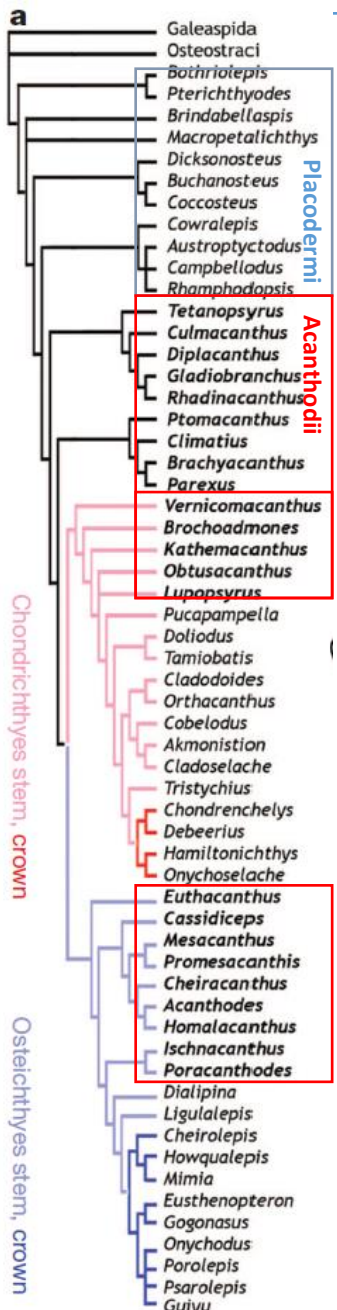
# Entelognathus – pancířnatec?

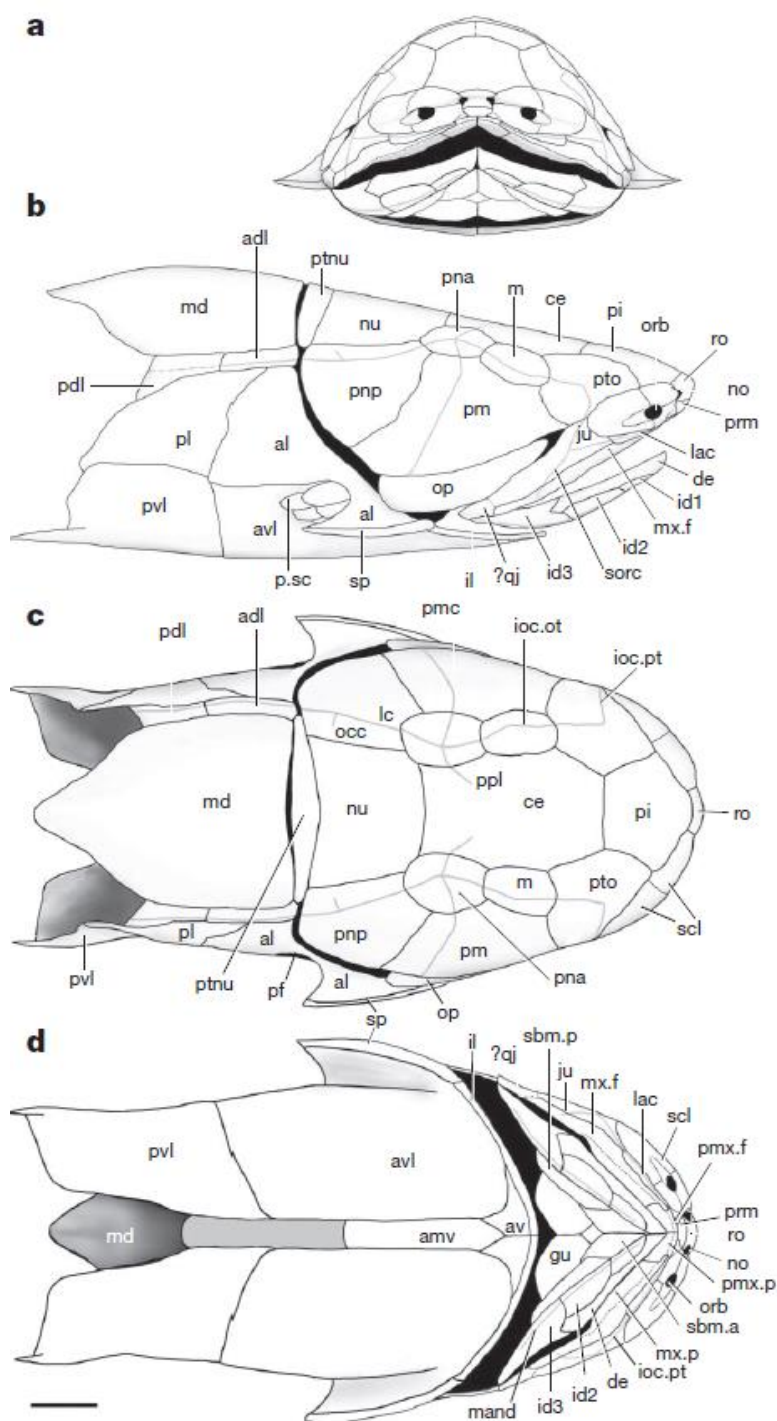
Zhu et al. 2013, Nature



**Entelognathus primordialis** (419 Ma, Yunnan, Čína)  
 nejstarší známý obratlovec s moderními čelistmi  
 (krycí kosti okrajů čelisti: premaxilla, maxilla a mandibula) – znak až u Osteognathostomata

<https://www.youtube.com/watch?v=hXrcUgd1nQA>

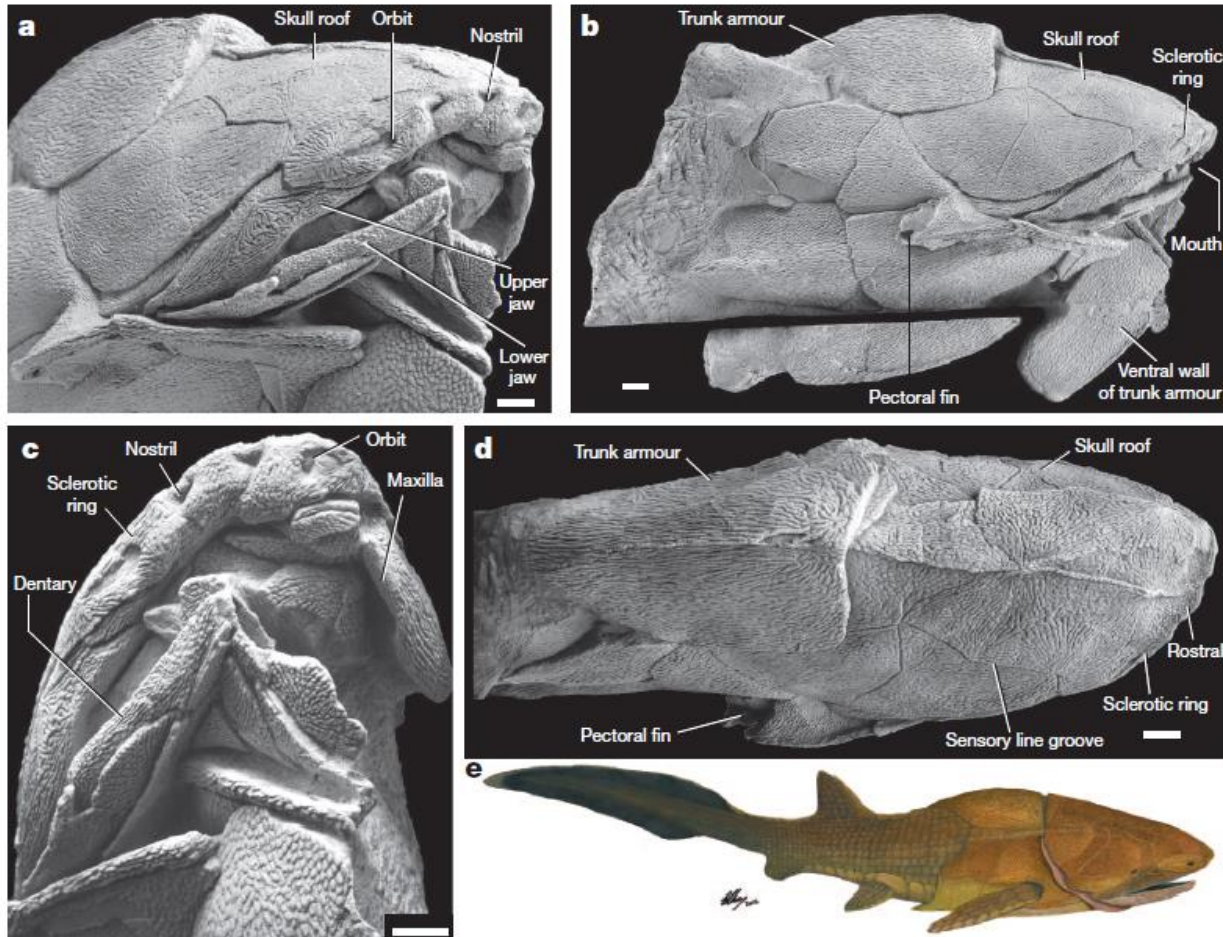




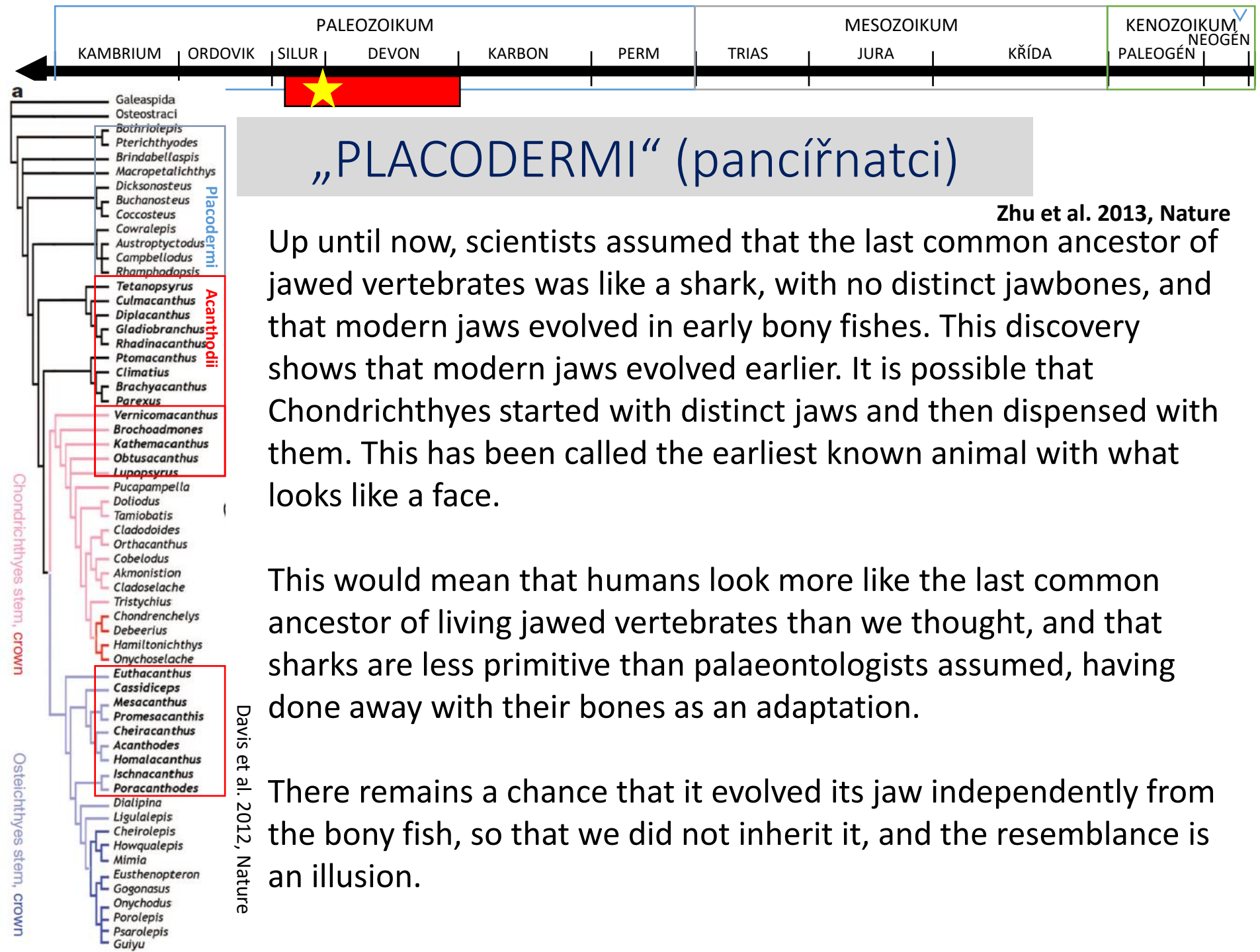
## *Entelognathus primordialis*

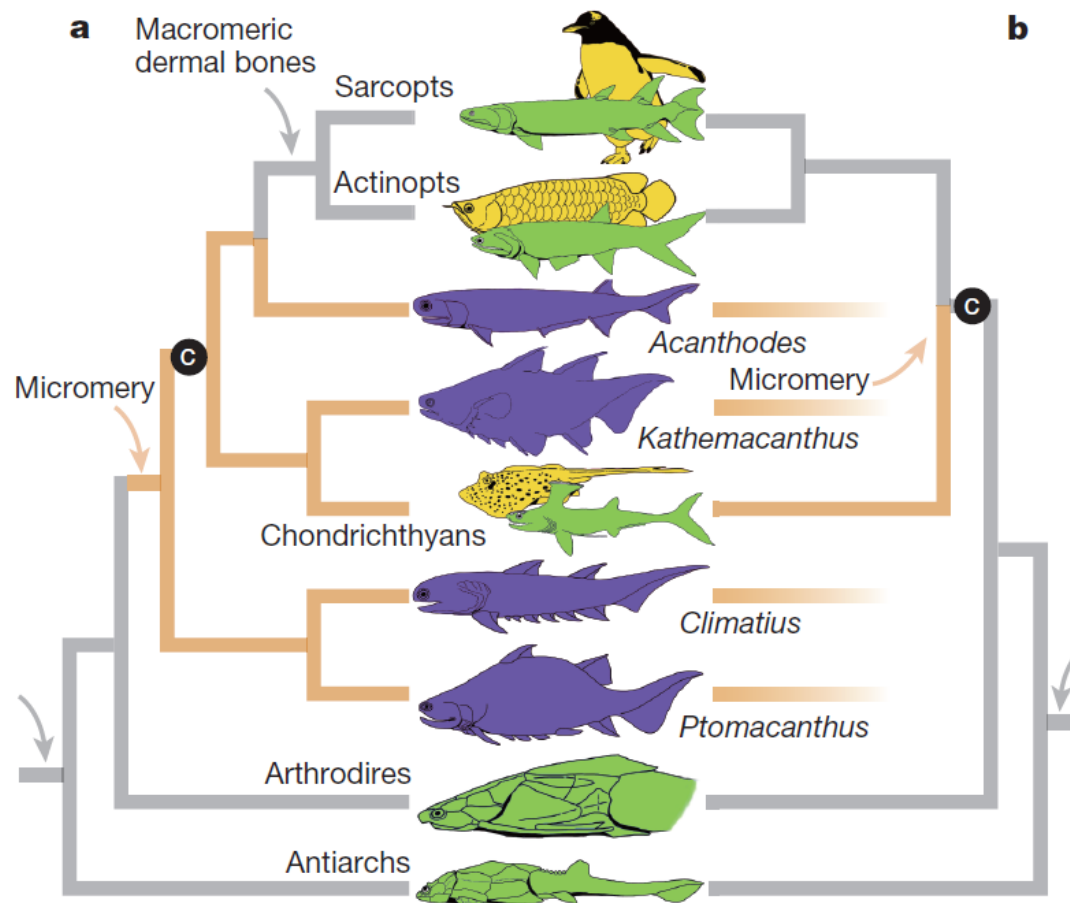
nejstarší známý obratlovec s moderními čelistmi  
„nejstarší známý živočich s tváří“

**Figure 3 | *Entelognathus primordialis* gen. et sp. nov.** a–d, Restoration of the dermal skeleton in anterior (a), lateral (b), dorsal (c) and ventral (d) views. Scale bars, 1 cm. adl, anterior dorsolateral plate; al, anterior lateral plate; amv, anterior medioventral plate; av, anteroventral plate; avl, anterior ventrolateral plate; ce, central plate; de, dentary; gu, principal gular; id1–3, first to third infradentary; il, interlateral plate; ioc.ot, otic branch of infraorbital line groove; ioc.pt, postorbital branch of infraorbital line groove; ju, jugal; lac, lacrimal; lc, main lateral line groove; m, marginal plate; mand, mandibular line groove; md, median dorsal plate; mx.f; facial lamina of maxilla; mx.p, palatal lamina of maxilla, no, nostril; nu, nuchal plate; occ, occipital cross commissure; op, opercular; orb, orbital fenestra; pdl, posterior dorsolateral plate; pf, pectoral fenestra; pi, pineal plate; pl, posterior lateral plate; pm, postmarginal plate; pmc, postmarginal line groove; pmx.f, facial lamina of premaxilla; pmx.p, palatal lamina of premaxilla, pna, anterior paranuchal plate; pnp, posterior paranuchal plate; ppl; posterior pitline; prm, premedian; ptnu, postnuchal plate; pto, postorbital plate; pvl, posterior ventrolateral plate; p.sc; pectoral fin scales; qj, quadratojugal; ro, rostral plate; sbm.a, anterior submandibular; sbm.p, posterior submandibular; scl, sclerotic plate; sorc, supraoral line groove; sp, spinal plate.



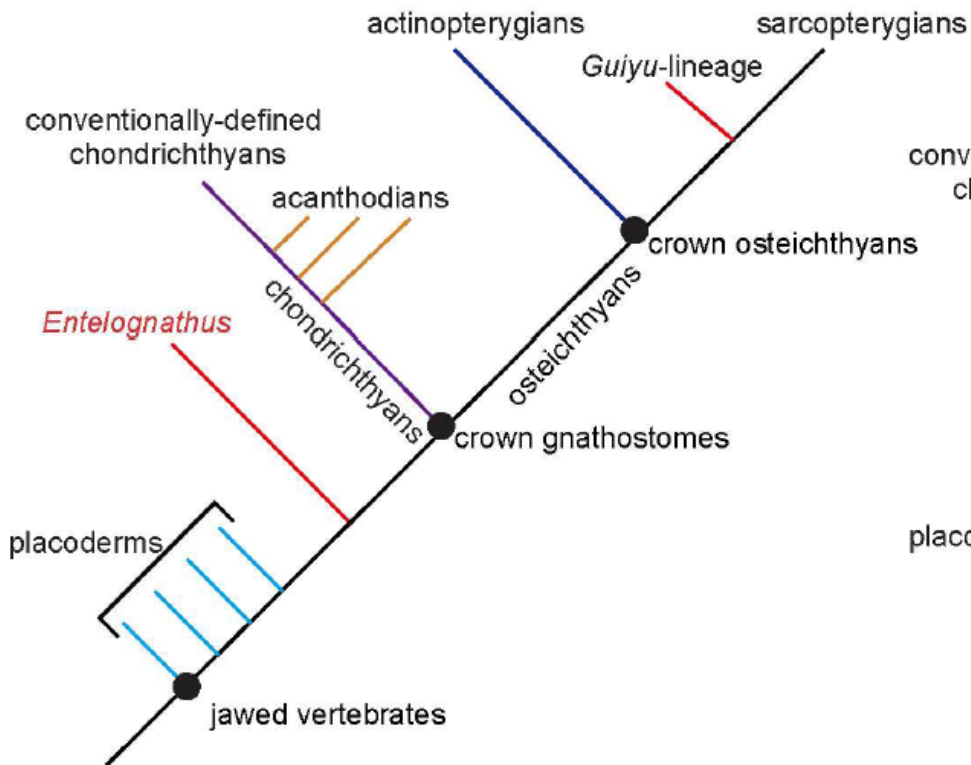
**Figure 2** | *Entelognathus primordialis* gen. et sp. nov., a 419-million-year-old jawed fish from the Kuantu Formation (Late Ludlow, Silurian), Qujing, Yunnan. a–d, Holotype V18620, a three-dimensionally preserved specimen with head and trunk armour in anterolateral (a), lateral (b), anteroventral (c) and dorsal (d) views. A small part of the left trunk armour was accidentally sawed off as extraneous material and repositioned in b. Scale bars, 1 cm. e, Life restoration.





**Figure 1 | Competing hypotheses of dermal skeleton condition at the crown gnathostome node.** **a**, Simplified gnathostome phylogeny based on ref. 16. The micromeric condition (brown branches) in acanthodians (purple) and chondrichthyans brackets the crown gnathostome node (C). The macromeric condition (grey branches) is proposed as non-homologous in osteichthyans (sarcopterygians and actinopterygians) and placoderms (for example, arthrodires and antiarchs). **b**, Inferred macromeric condition at the crown gnathostome node (C), as suggested by recent findings supporting placoderm-osteichthyan dermal skeleton homology. This implies that micromery in acanthodians and chondrichthyans is derived, and questions the positions of acanthodians as stem gnathostomes and stem osteichthyans.

a



b

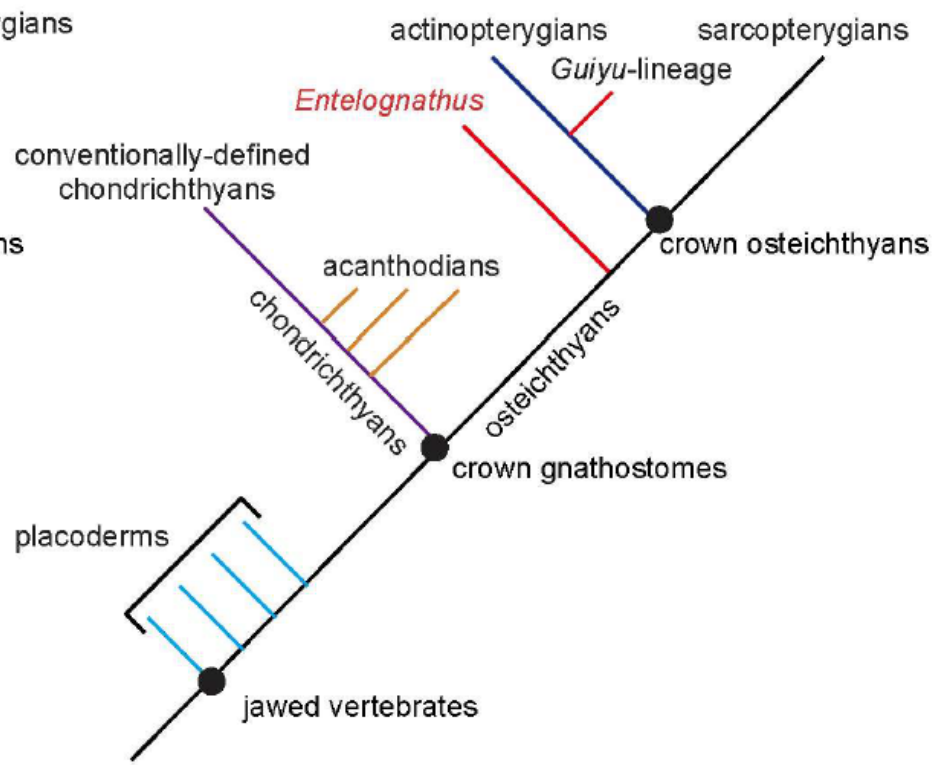
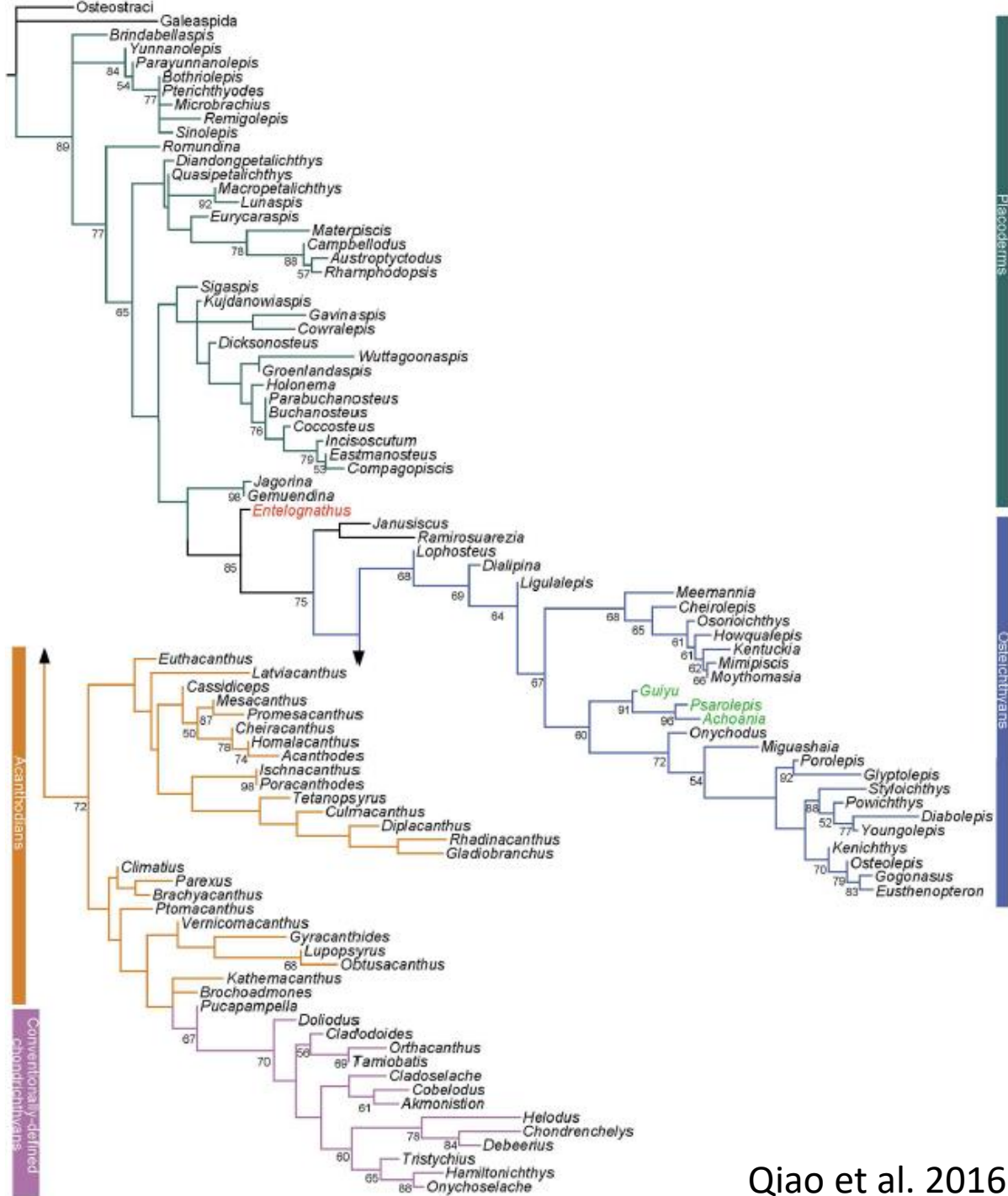
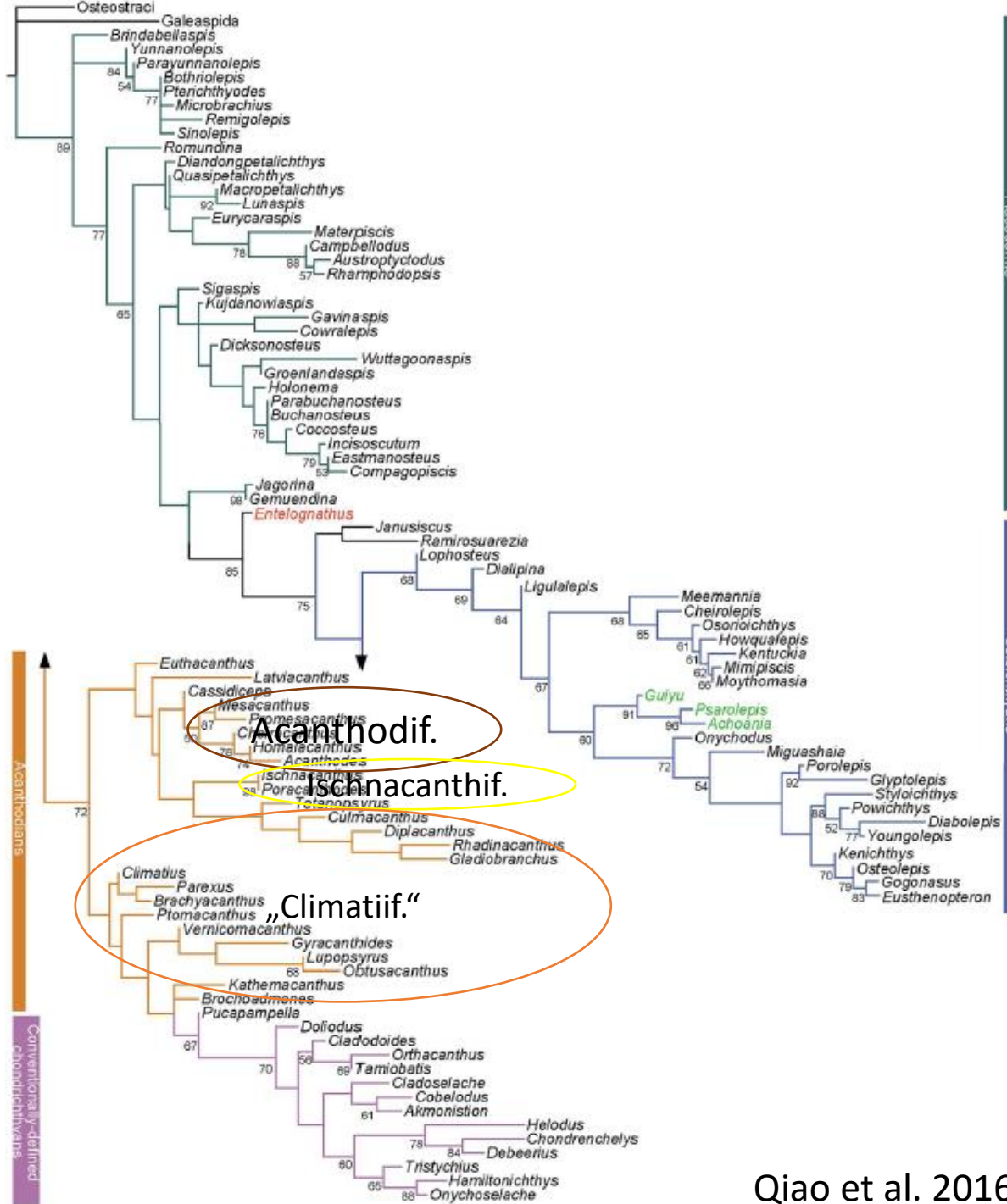
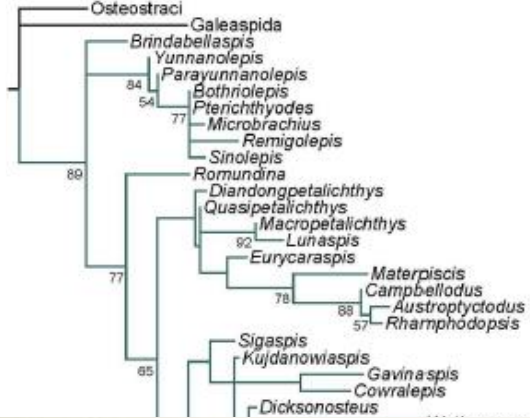


Fig 1. Summary trees of conflicts between Zhu et al.'s [18] (a) and Long et al.'s [20] (b).

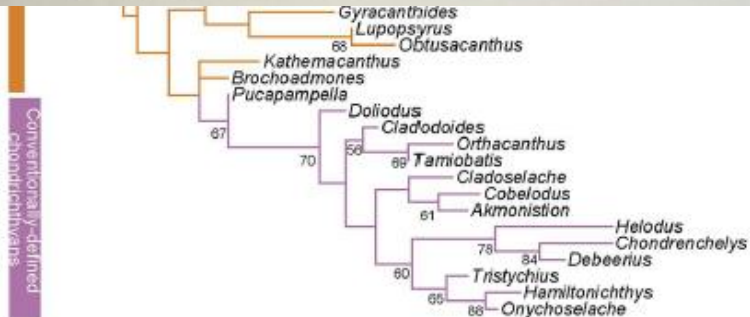
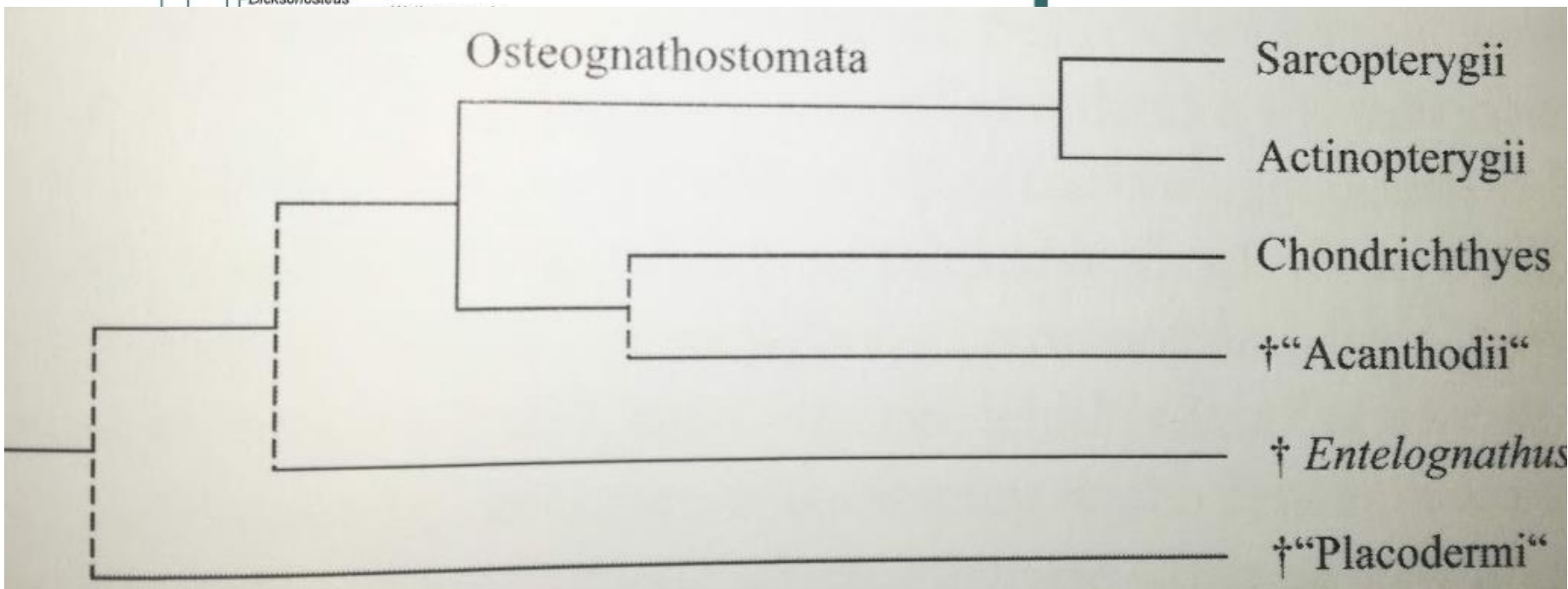








Placodermms



Conventionaly-defined chondrichthyan

# CHONDRICHTHYES - paryby

## Charakteristika

Převážně mořští čelistnatci s chrupavčítým endoskeletem.

Tělo torpédovitého tvaru středních až velkých rozměrů.

Nozdry a ústa ventrálně.

4-7 žaberních oblouků.

Plakoidní šupiny.

Heterocerkní ocasní p.



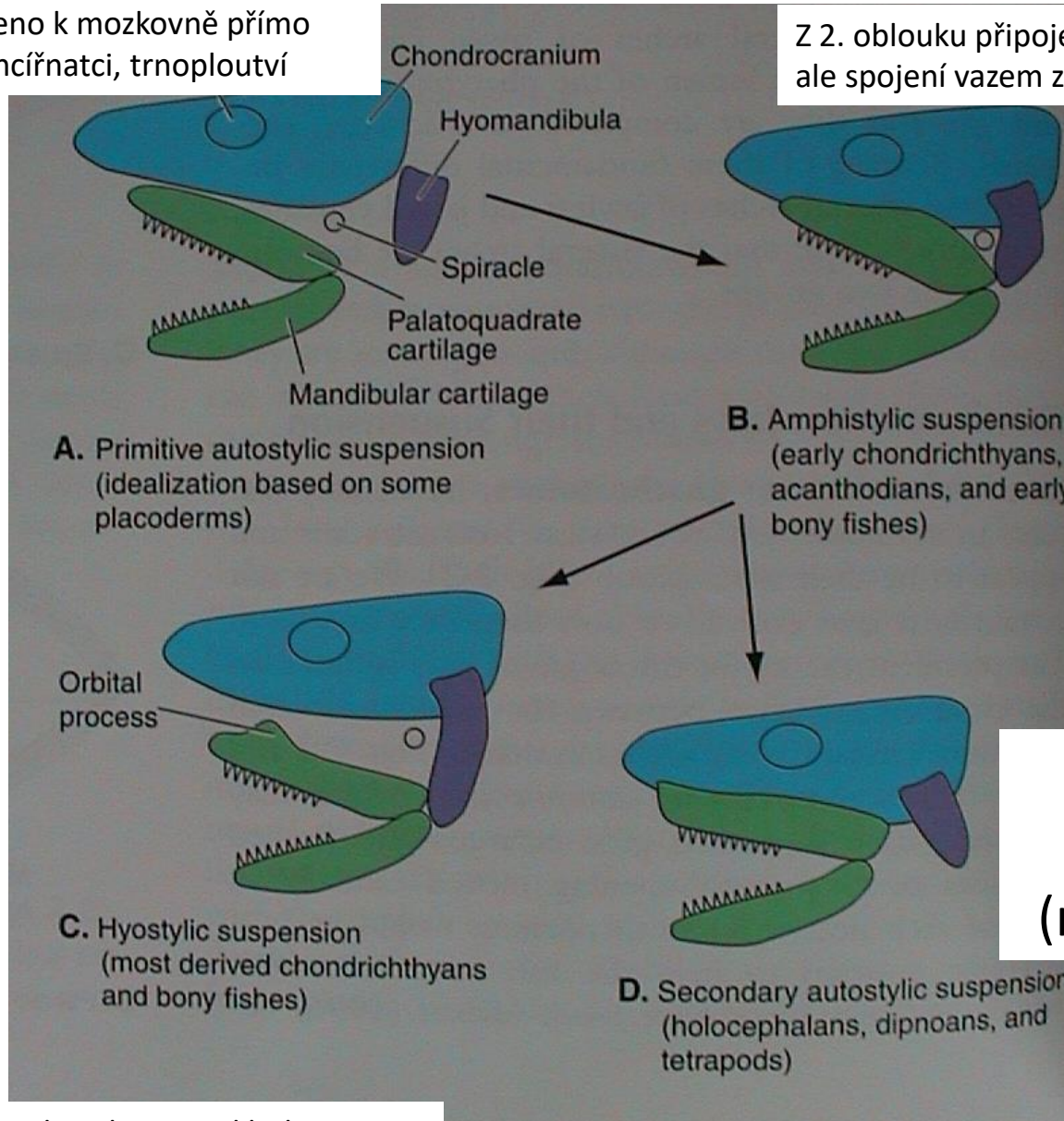
# Připojení viscerocrania k neurocraniu

palatoquadratum připojeno k mozkovně přímo vazy nebo srůstem – pancířnatci, trnoploutví

Z 2. oblouku připojeno hyomandibulare, ale spojení vazem zachováno

autostylie  
(euautostylie)

amphistylie



hyostylie

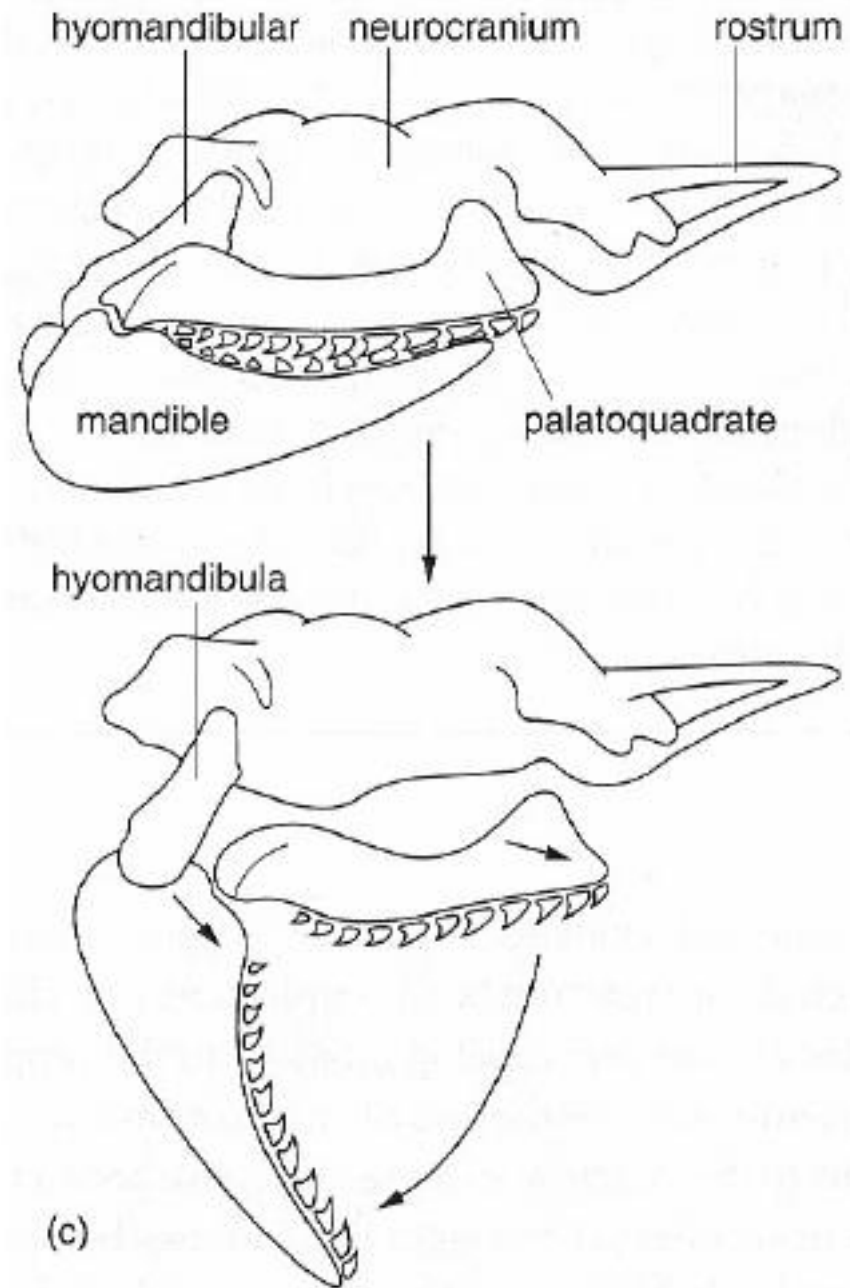
sekundární  
autostylie  
(metautostylie)

Uvolnění vazy, spojení jen skrze hyomandibulare  
Paryby a ryby, paprskoploutvé – druhotná redukce

Srůstá horní čelist (již jen dermálního původu) s mozkovnou, u suchoz. Tetrapod

# uzavřené neurocranium (*chondrocranium*)

- Čelisti tvořené párovou chrupavkou  
(palatoquadratum + mandibulare)
- Holostylie – palatoquadratum srostlé s neurocraniem (chiméry)
- Amfistylie – přímé spojení + hyomandibulare (primitivní příčnoústí)
- Hyostylie – spojení pouze pomocí hyomandibulare (pokročilejší příčnoústí)



# kostra končetin rybovitých obratlovců

„Agnatha“

nepárový ploutevní lem – chrupavčité paprsky

**Gnathostomata**

vodní obratlovci – ichthyopterygia (ploutve)

**A) Nepárové ploutve** – ocasní (C), hřbetní (D), řitní (A)

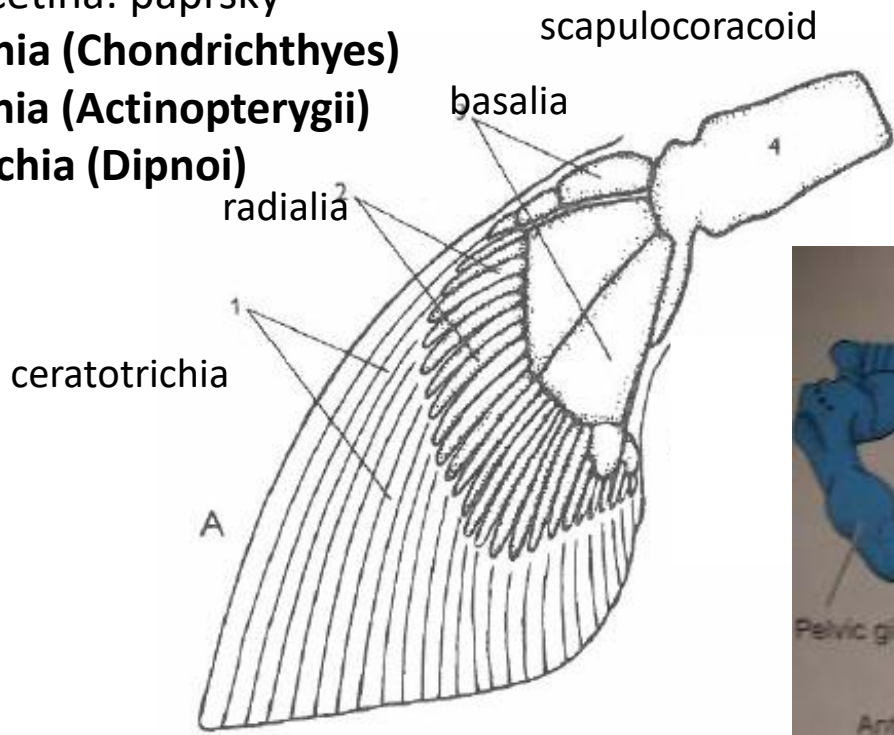
fixace v trupu – **pterygiofory** D a A, v páteři C

volná končetina: paprsky

**ceratotrichia (Chondrichthyes)**

**lepidotrichia (Actinopterygii)**

**camptotrichia (Dipnoi)**



PINNA PECTORALIS

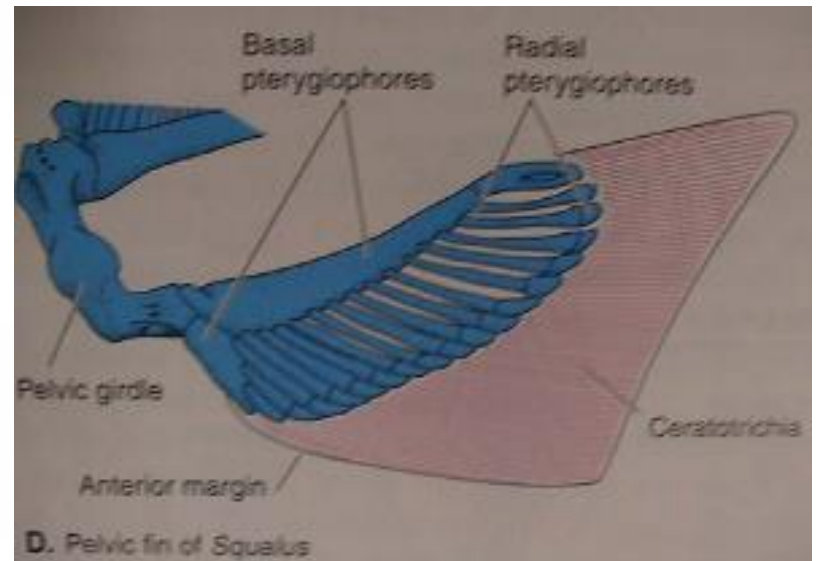
**primární je vlnění** – význam nepárových párové až při přechodu na souš

**B) Párové** – prsní (P), břišní (V)

Fixace v trupu: pásma (lopatkové, pánevní)

volná končetina:

**basalia-radialia-paprsky**



PINNA VENTRALIS

## Párové končetiny jen u čelistnatců

ploutve - **ichtyopterygia**

nohy – **chiropterygia**

**Homologické útvary** – pletenec + soubor distálních volných elementů

### *Pletenec přední končetiny*

Paryby: chrupavčitý **scapulocoracoid** – z něj endochondrální osifikací **scapula** a **krkavčí kosti** u ryb až ptáků

Dermální kosti - ryby – **cleithrum** (dále přetrvává u některých obojživelníků a jako rudiment u synapsidů a plazů, **clavicula** (poprvé u ryb)

### *Volná přední končetina*

**paryby** – proximální 3 bazální pterygiofory = **bazália**

Za nimi řada radiálních pterygioforů = **radiália**

**Actinopterygii** – bazália vymizela, radiália zkrácena

Volná hrudní končetina – **Rhipidistia** (**humerus, radius, ulna, carpalia, metacarpalia, digiti**)

**Vodní amniota** – ichtyosauři, kytovci, sirény, ploutvonožci

– zvýšení počtu prstů (**polydaktylie**) a prstních článků (**polyfalangie**)

### *Pletenec zadní končetiny*

pánevní pásmo

**paryby** – chrupavka – **pubioischadicum** nebo **ischiopubicum**, u ryb jedna kost

– **basipterygium**,

u **suchozemských** – mohutnění ve známé 3 kosti – ilium, ischium a pubis

### *Volná zadní končetina*

u paryb 2 bazália; Actinopterygii – bazália i radiália vymizela, paprsky (**lepidotrichia**) dosedají rovnou na basipterygium

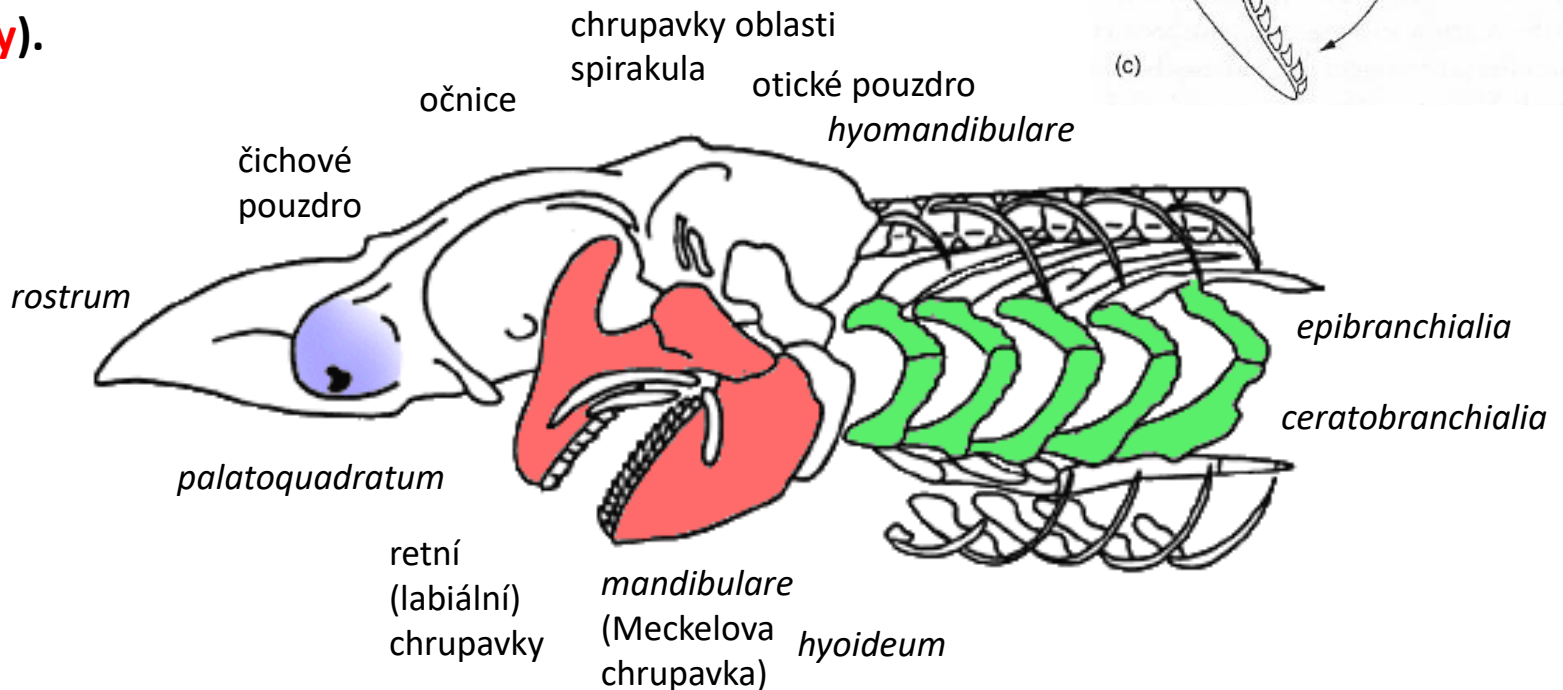
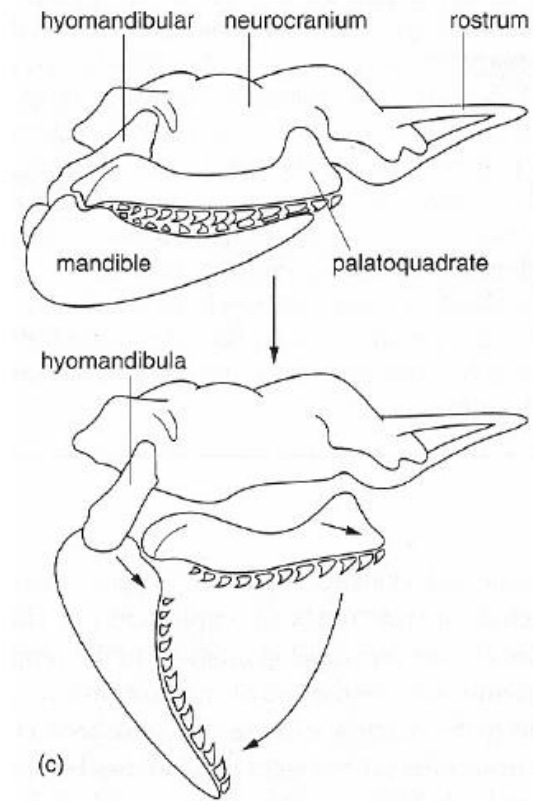
U suchozemců – femur, tibia a fibula, tarsalia, metatarsalia, tarsometatarsus u ptáků

Z funkčního hlediska 3 segmenty – **stylopodium** (humerus, femur), **zeugopodium**

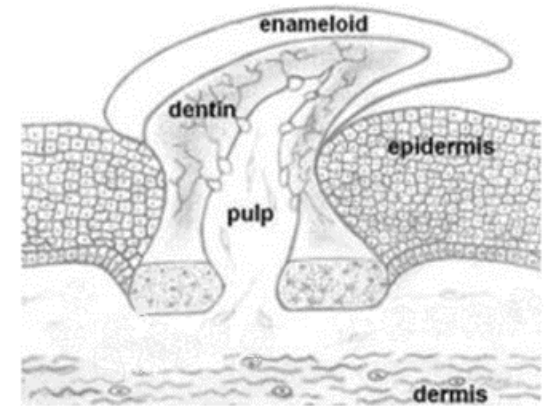
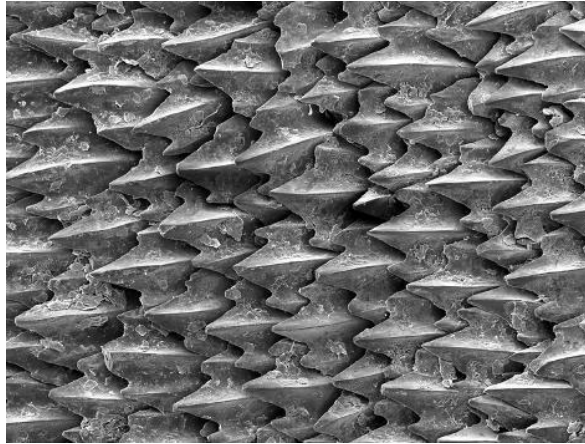
(radius, ulna, fibula, tibia), **autopodium** (prsty)

# Apomorfie paryb (Chondrichthyes)

- **Plakoidní šupiny**, zuby a způsob jejich výměny.
- **Redukce dermálního skeletu.**
- **Chrupavčitý endoskelet** s prizmaticky zvápenatělou chrupavkou
- **Uzavřené neurocranium** (*chondrocranium*).
- Je vytvořen **protáhlý rypec** (*rostrum*).
- Kopulační orgány na břišních ploutvích samců (**pterygopody**).



# Apomorfie



<http://www.biolsci.org/v05p0226.htm>

- Plakoidní šupiny, zuby a způsob jejich výměny
- Kopulační orgány na břišních ploutvích samců (pterygopody)





# Zuby



Great White Shark

Shortfin Mako

Porbeagle

Sand Tiger

Tiger Shark

Blue Shark

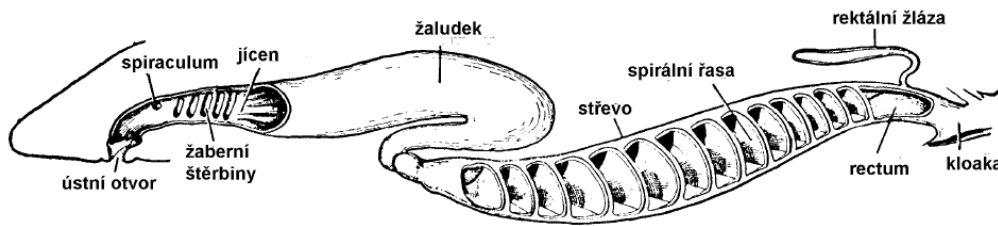
Lemon Shark

© Joshua K. Moyer



# Trávicí soustava

- Spirální řasa = **typhlosolis** – zvětšení plochy sliznice
- Predátoři, planktonofágové, bentofágové
- Velká játra – vysoký obsah olejovité látky (squalen) – hydrostatický orgán
  - Nemají plynový měchýř
  - Až 25% hmotnosti žraloka



# Smysly



Zrak – obecně dalekozrací, nejhorší ze smyslů

Mají *tapetum lucidum* (odrazivá vrstva)

Druhé víčko – ochrana predátorských druhů

Dobře vidí i za šera, možnost regulace vnikajícího světla

SLUCH – slyší 10-800 Hz (člověk 20-20 000 Hz)

vnější zvukovod na lebce za/nad očima

vnitřní ucho má tři polokružné kanálky, drobné statokonie

# Smysly

Čich – krev cítí do 400 metrů (zevní nozdry)

Proudový orgán – pouze na hlavě

ELEKTRICKÁ ENERGIE – rejnoci

Torpediniformes

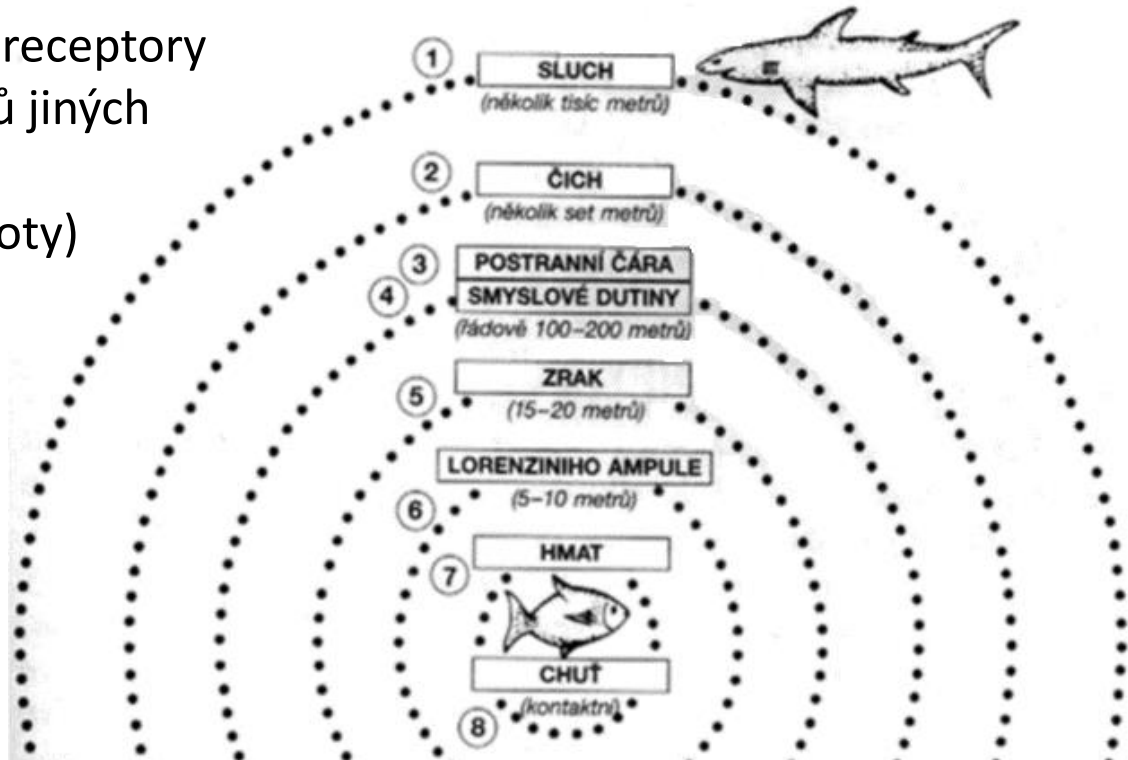
Pozměněná svalová tkáň

50 – 2000 voltů

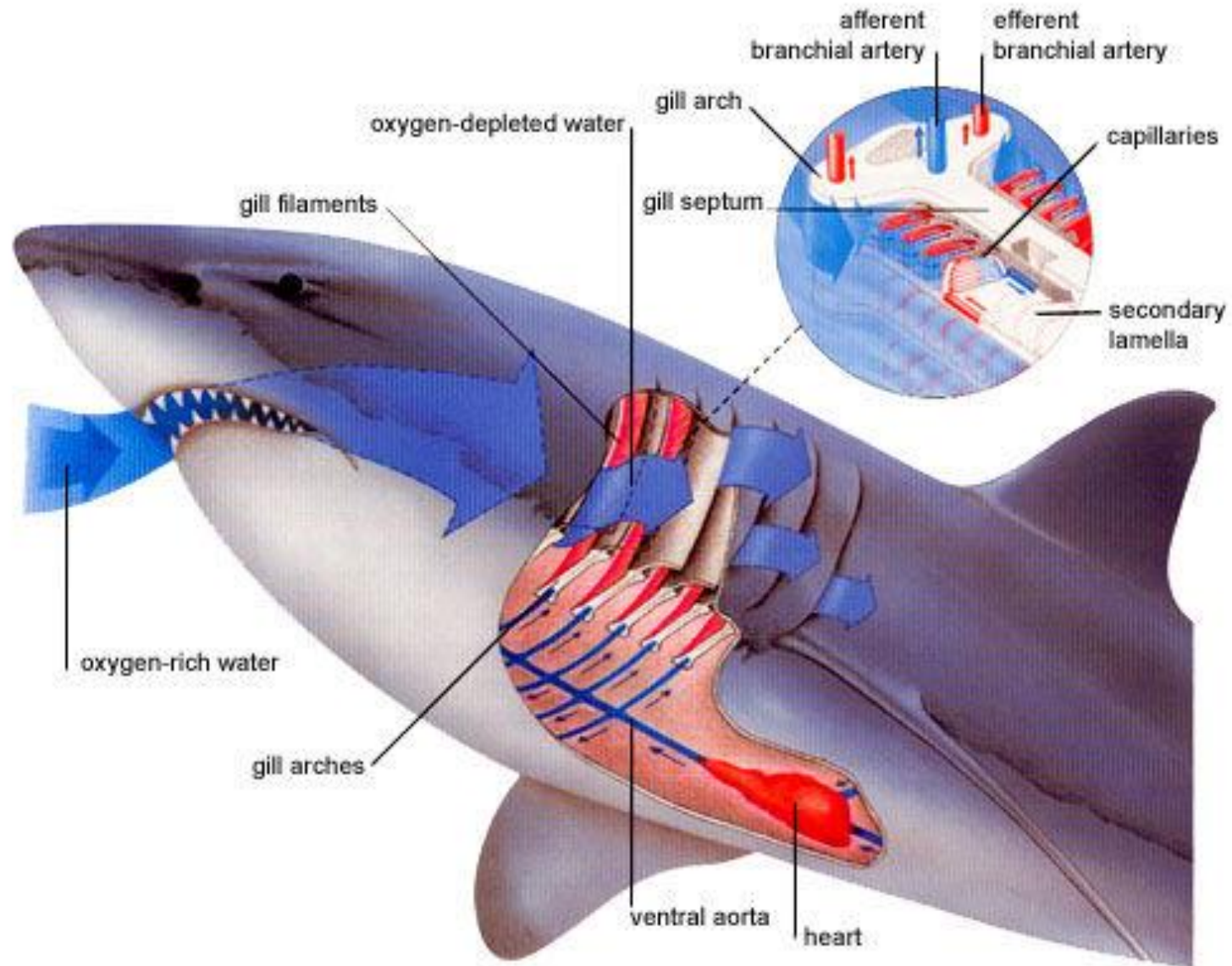
**LORENZINIHO AMPULE** – elektroreceptory

Detekce elektrických impulsů jiných  
živočichů

(svalová činnost, změna teploty)

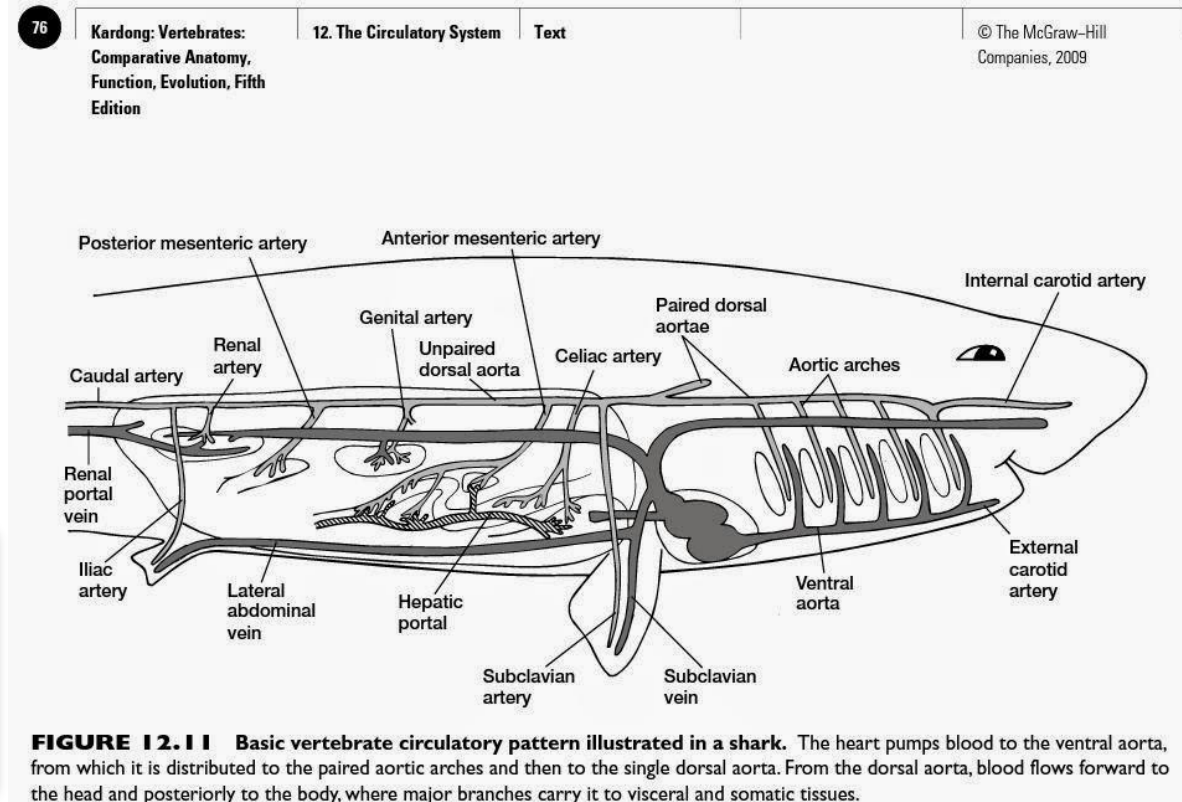
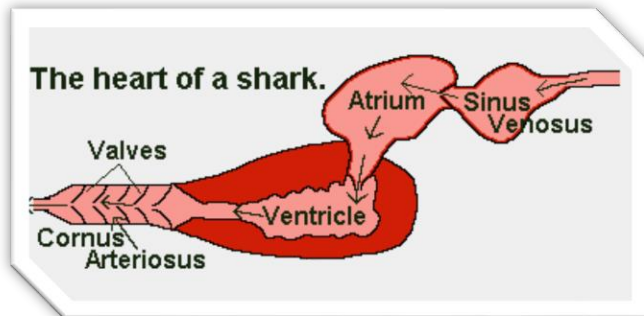


# dýchací soustava

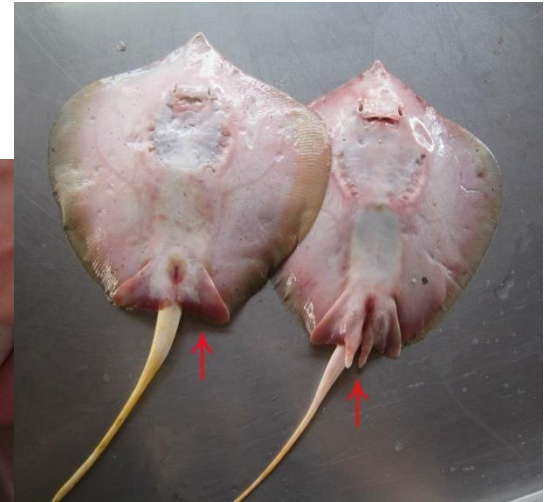


# Orgánové soustavy – cévní soustava

Srdce ve zcela uzavřeném osrdečníku, 4 zřetelné oddíly (žilný splav, předsíň, komora, srdeční násadec). Systém tepen a žil značně symetrický a v podstatě shodný jako u ryb.

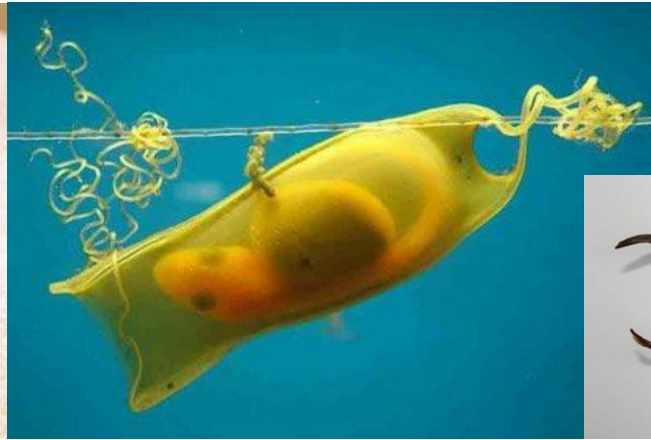


# Pterygopody



# Orgánové soustavy - rozmnožovací

- Samci mají párové kopulační orgány vzniklé z břišních ploutví.
- Oplození je vnitřní, vejce jsou velká.
- Častá je vejcoživorodost a vývoj je přímý, bez stádia larvy.

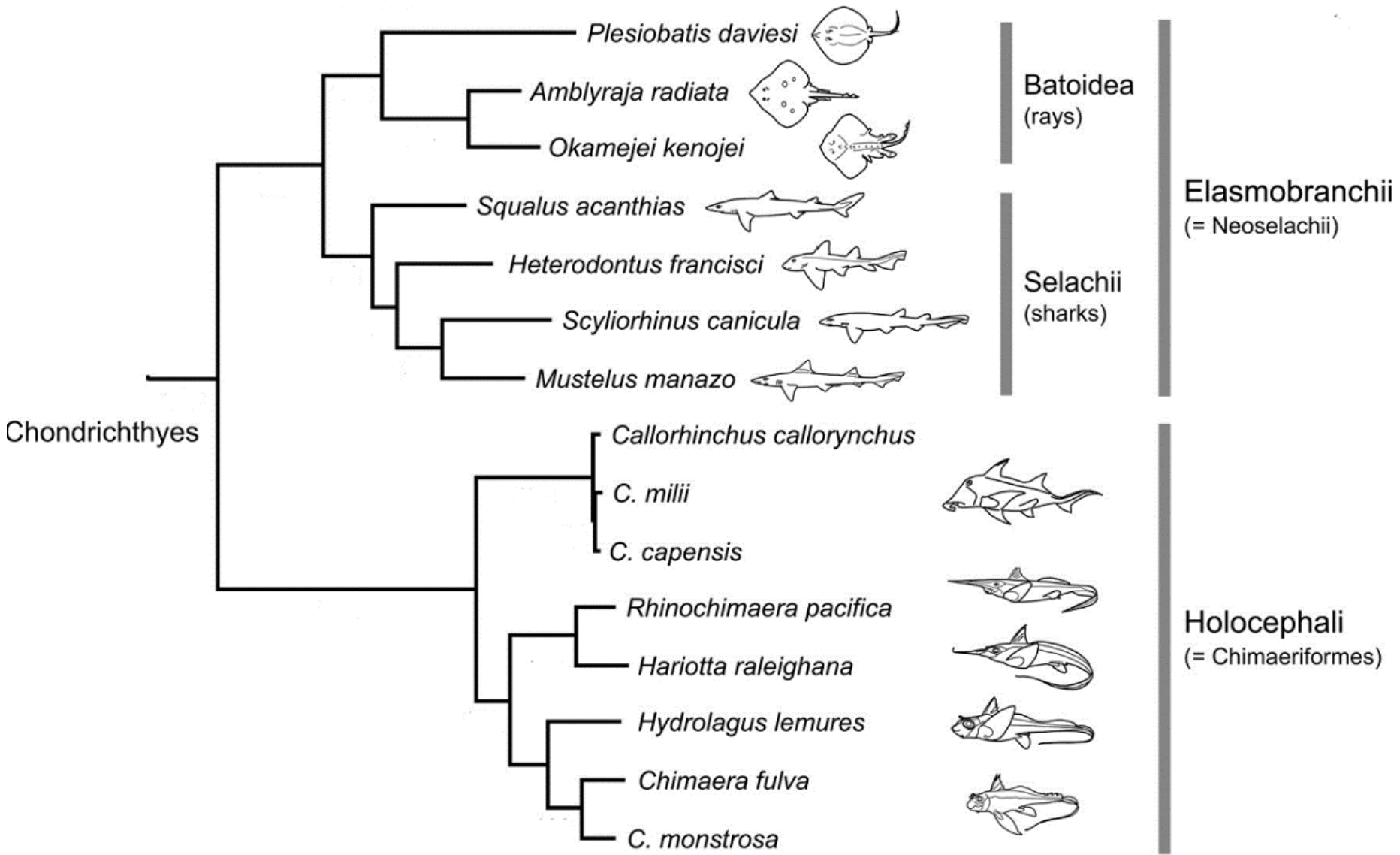




# rozmnožování



- oplození vnitřní - vejcorodí (40% - původní) i živorodí (2-100 mlád'at)
- Březost až 24 měsíců + malé množství mlád'at = K-stratégové
- Nitroděložní výživa embrya
  - oofagie – pojídání ovulovaných neoplodněných vajíček (liškoun)
  - adelofagie – pojídání okolních embryí tím nejsilnějším (žralok písečný)
  - matrotrofie – výživa zajištěna matkou:
    - lecitotrofie = žloutek – analogické savcům (Carcharhinidae, Sphyrnidae)
    - histotrofie = „děložní mléko“ – výživa zajištěna sekrecí dělohy (manta)



# Zvláštnosti chimér (Holocephali)

Apomorfie - Holostylní lebka s palatoquadratem přímo spojeným s neurokraniem

Plakoidní šupiny jen místy, zuby nemají sklovinu a mají tvar plochých desek, zuby nejsou vyměňovány, obratle nemají těla, na povrchu pouze jedna žaberní štěrbin, vnitřní žaberní štěrbin jsou čtyři

Zřetelný pohlavní dimorfismus – samice větší, samci nepárový výrůstek na hlavě – přichycení samice při páření.

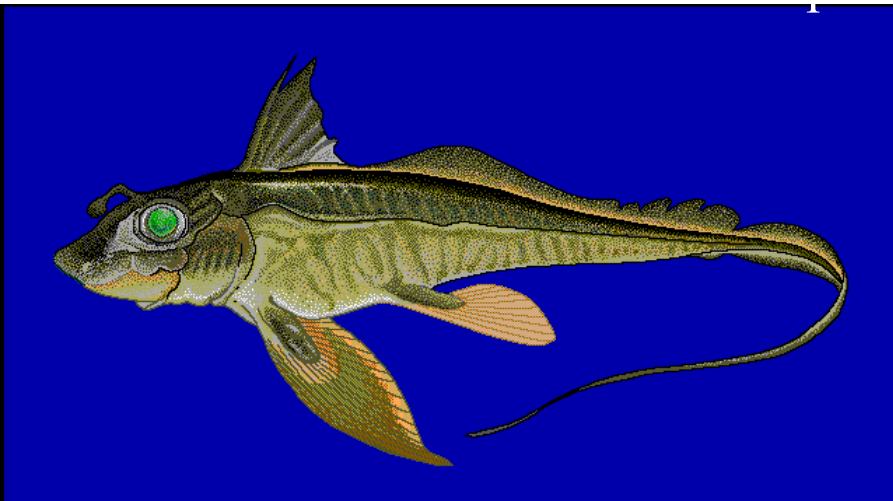
Nemají kloaku, žebra

Všechny druhy vejcorodé

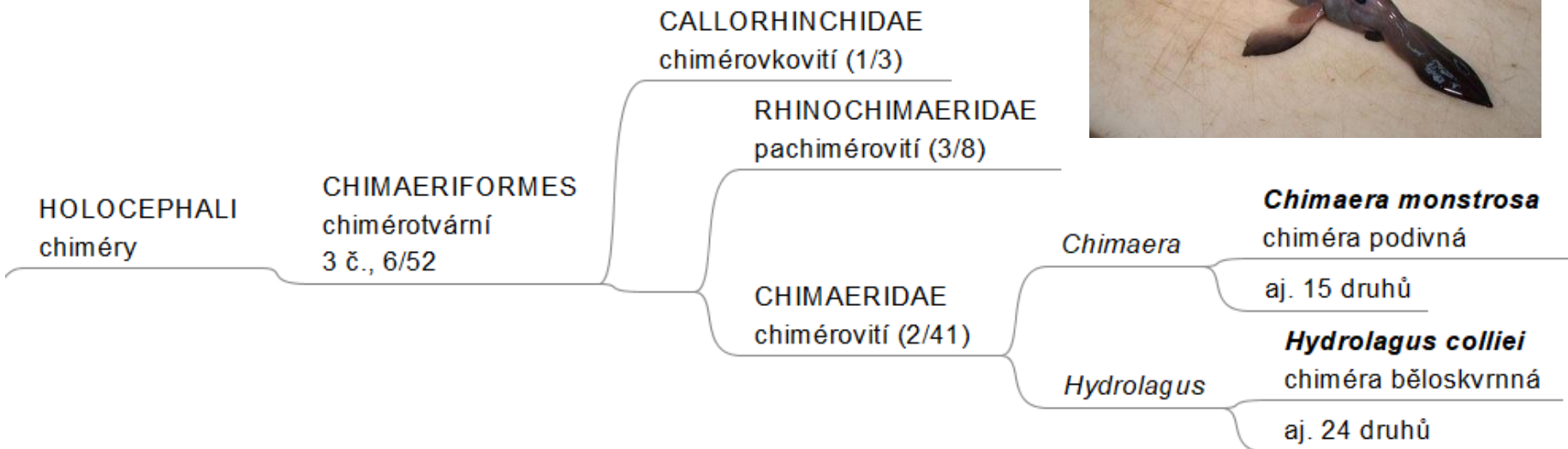
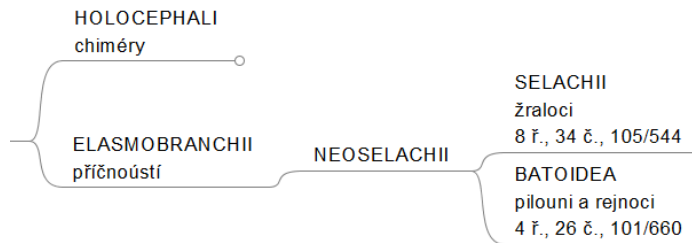
– dvě velká protáhlá vejce.

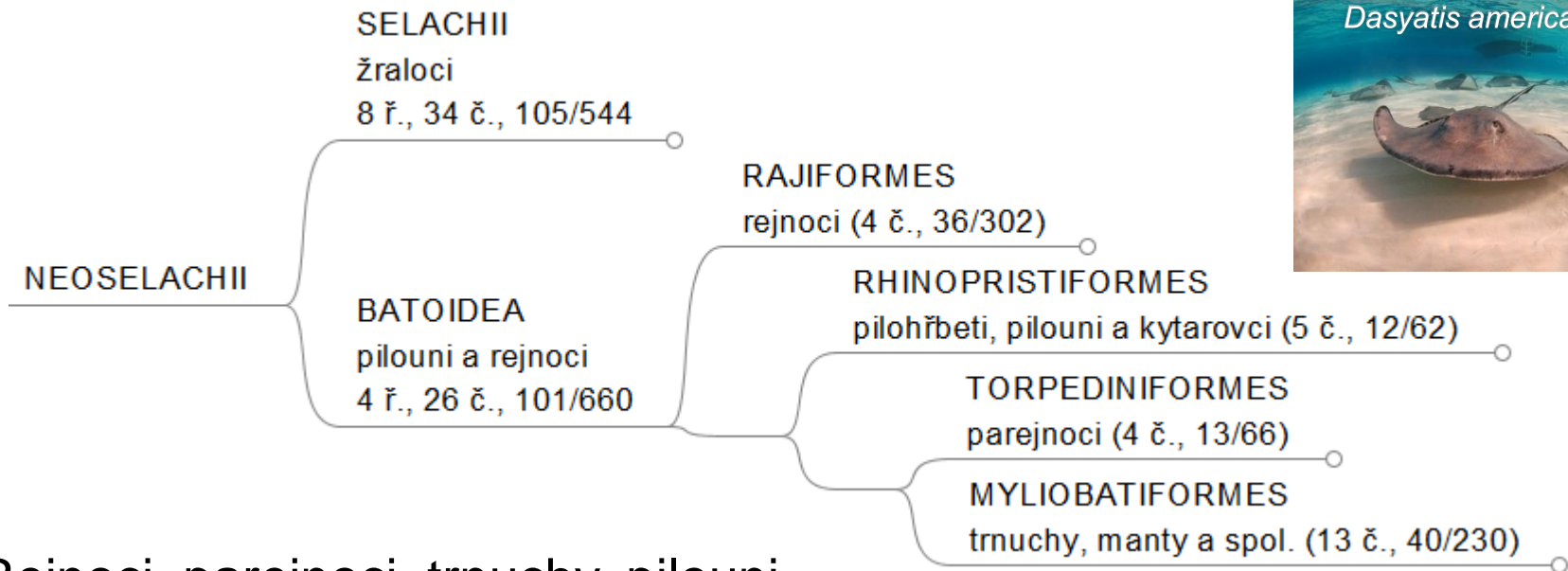


*Chimaera monstrosa* - chiméra podivná  
Středomoří, evropské atlantské pobřeží



- velké prsní ploutve, bičovitý ocas
- šupiny jen místy (hlava, hřbet, pterygopody)
- velká hlava, krátké rostrum, primární autostylie (**holostylní I.**)
- obratle bez těl, chorda zachována
- chybí žebra
- 4 páry žaberních štěrbin krytých kožním žaberním víčkem, podepřeným chrupavkou připojenou k jazylkovému oblouku
- spiraculum uzavřené • deskovité **zuby bez skloviny**, monofiodontní chrup
- **pohlavní dimorfismus** - samice větší
- samec má na hlavě výrůstek k přichycení samice při páření (tenaculum), 2 další výrůstky před břišními ploutvemi
- chybí kloaka, oviparní—1-2 vejce až 30 cm
- benticky, 200-2000 m
- hřbetní jedový trn





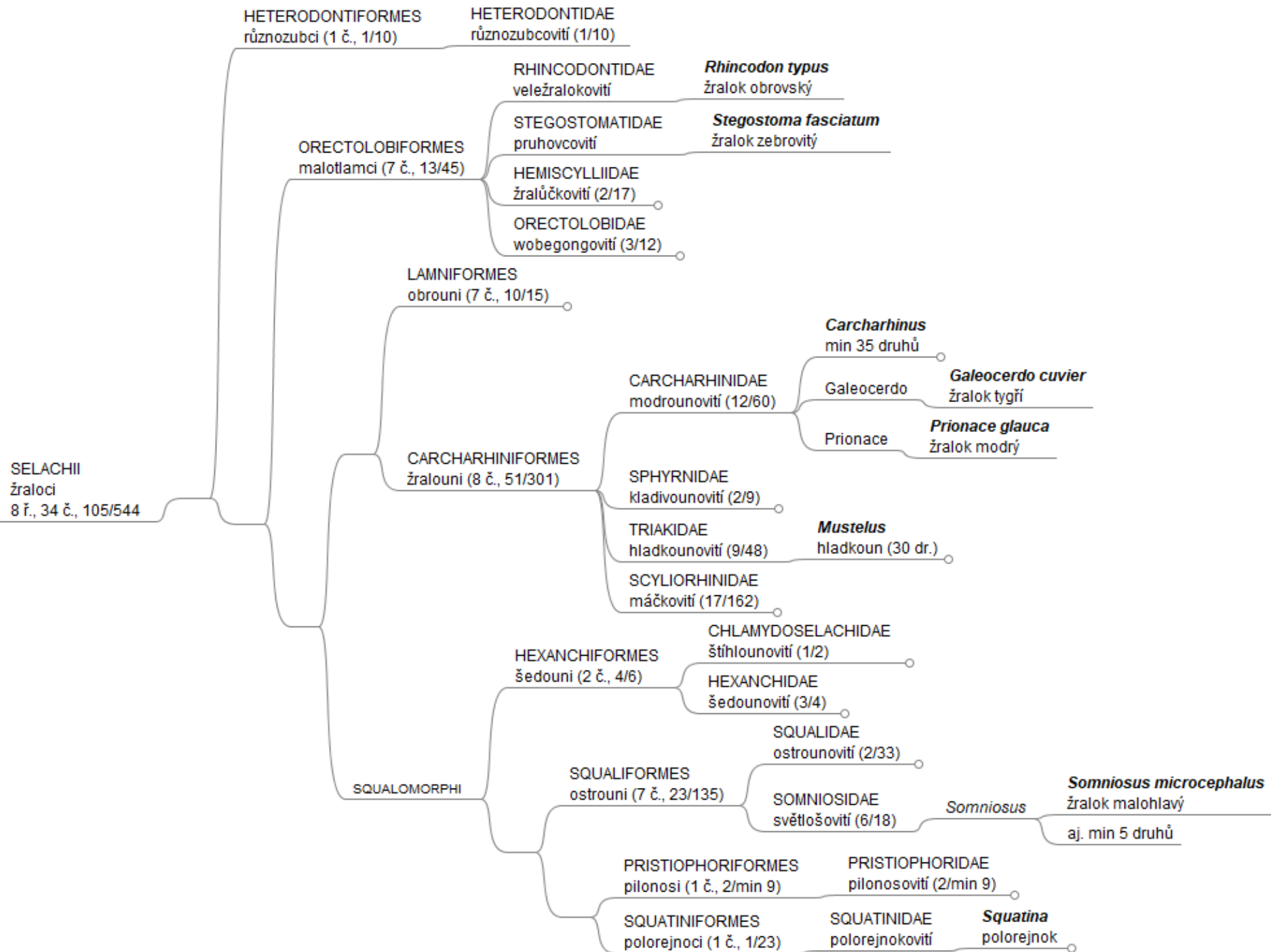
Rejnoci, parejnoci, trnuchy, pilouni.  
Zploštělé tělo, často protažený ocas.



*Pristis zijsron*



*Manta alfredi*



# Diverzita - Selachii

Žraloci



*Scyliorhinus canicula*



*Sphyrna lewini*

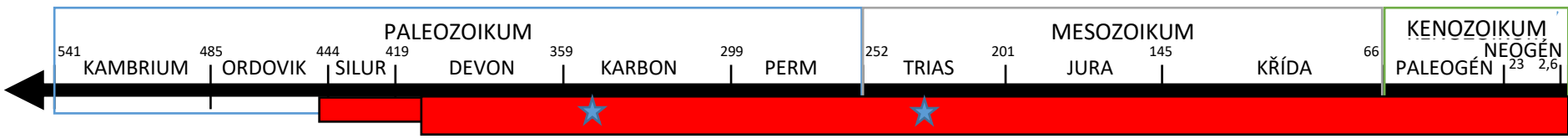


*Carcharodon carcharias*

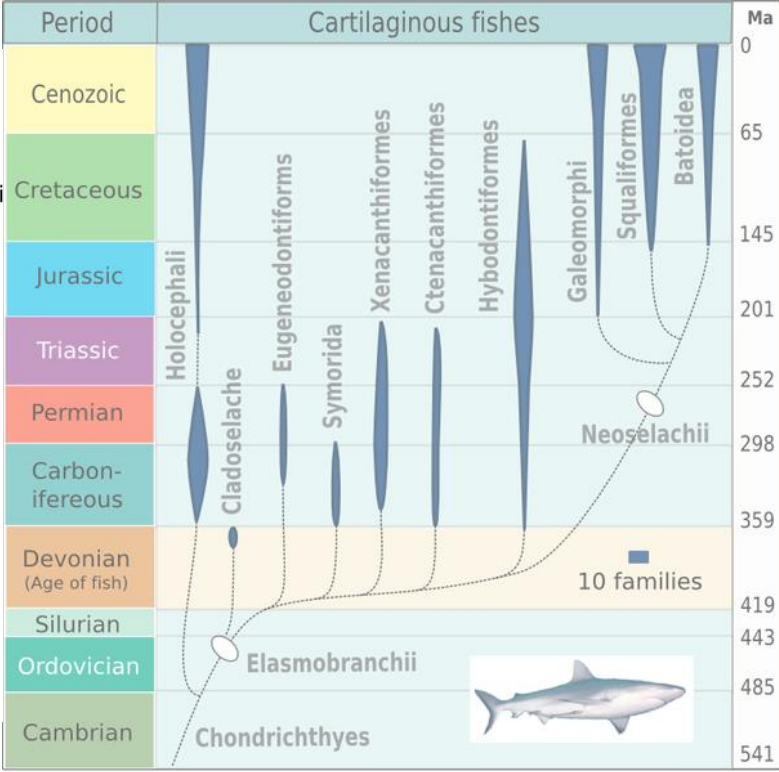
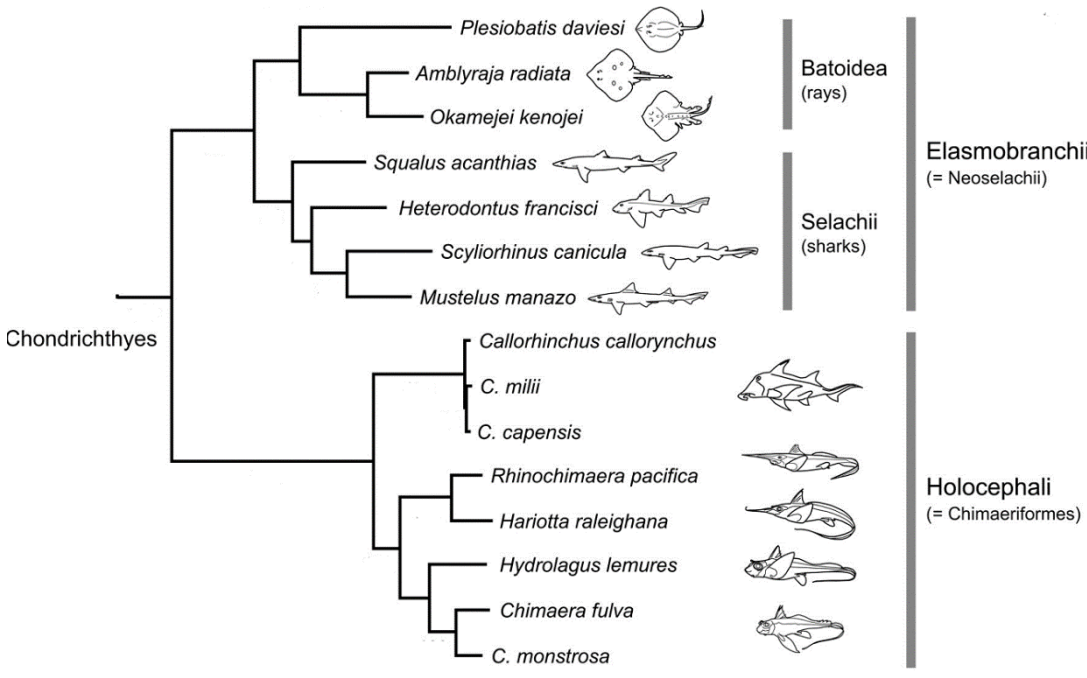


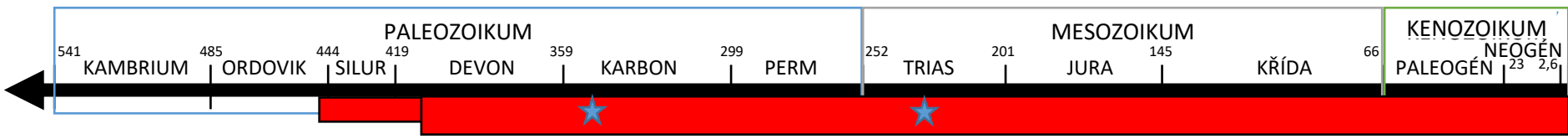
*Rhincodon typus*





# CHONDRICHTHYES - paryby





# PRVNÍ PARYBY (CHONDRICHTHYES)

svrchní ordovik a silur – izolované ostny, šupiny a zuby

spodní devon – první fosilie s evidentně prizmaticky kalcifikovanou chrupavkou

devon – vznik hlavních linií paryb

karbon – rozsáhlá radiace

**chiméry (HOLOCEPHALI):** vyhraněná starobylá skupina, doložená od **spodního karbonu** (izolované zubní desky známy již ze svrchního devonu)

**příčnoústí (ELASMOBRANCHII, NEOSELACHII):** bohatý fosilní záznam s více vymřelými bazálními liniemi

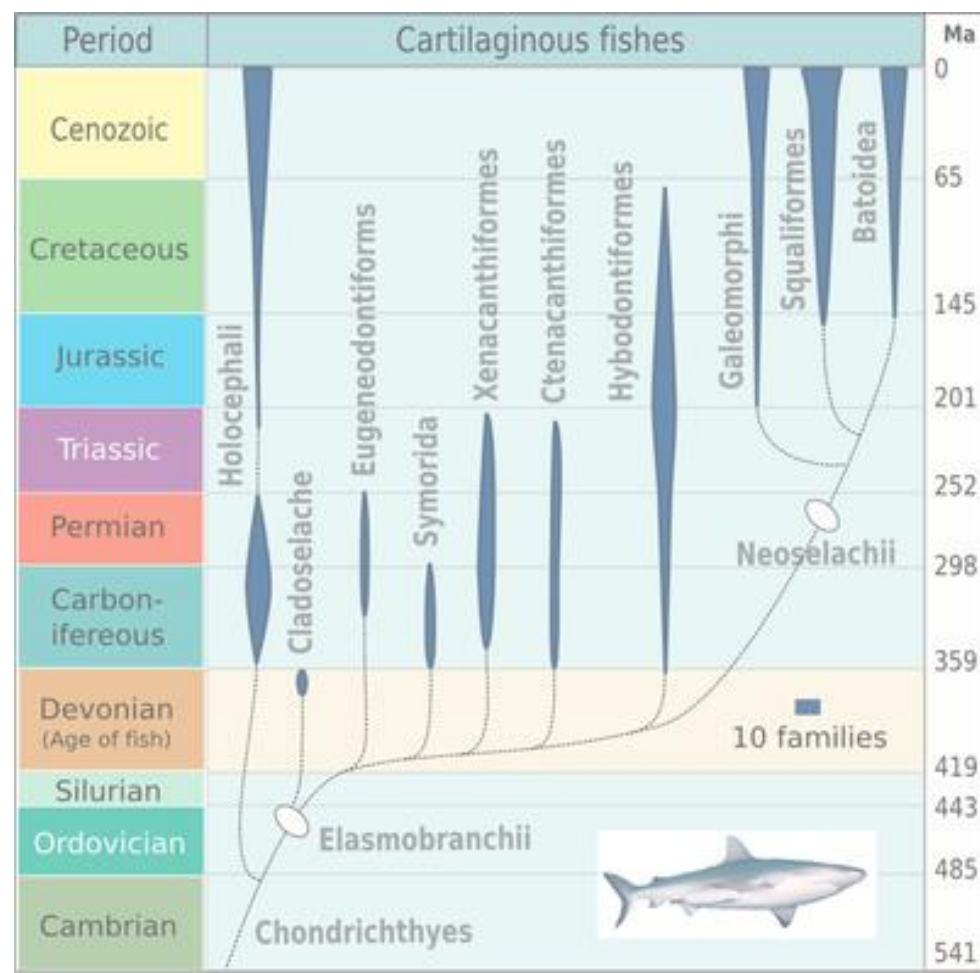
(*Pucapampella* – devon Brazílie, blízko společného předka)

svrchnodevonský rod *Cladoselache*

XENACANTHIDA (sladkovodní)

CTENACANTHIDA (dominantní žraloci konce prvohor)

HYBODONTIDA (krátké čelisti)



system

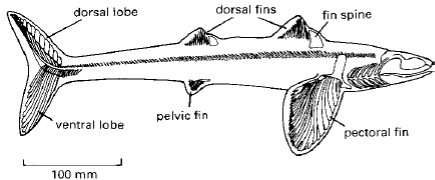


Fig. 3.15 *Cladoselache*, one of the first sharks. (After Zittel, 1932.)

† Cladoselachida

† Xenacanthida

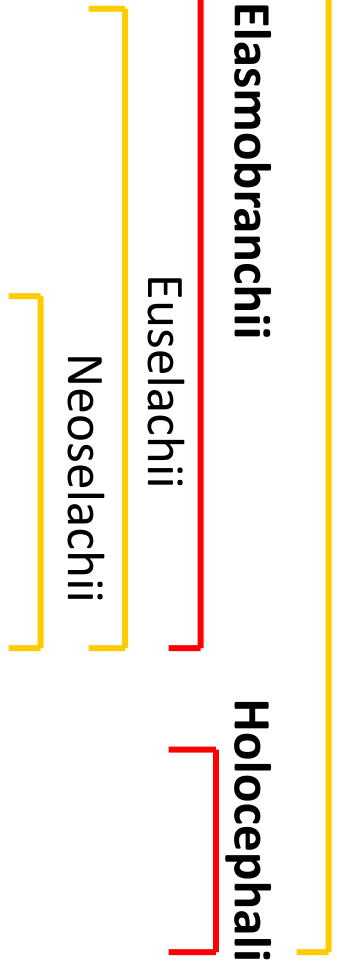
† Ctenacanthida

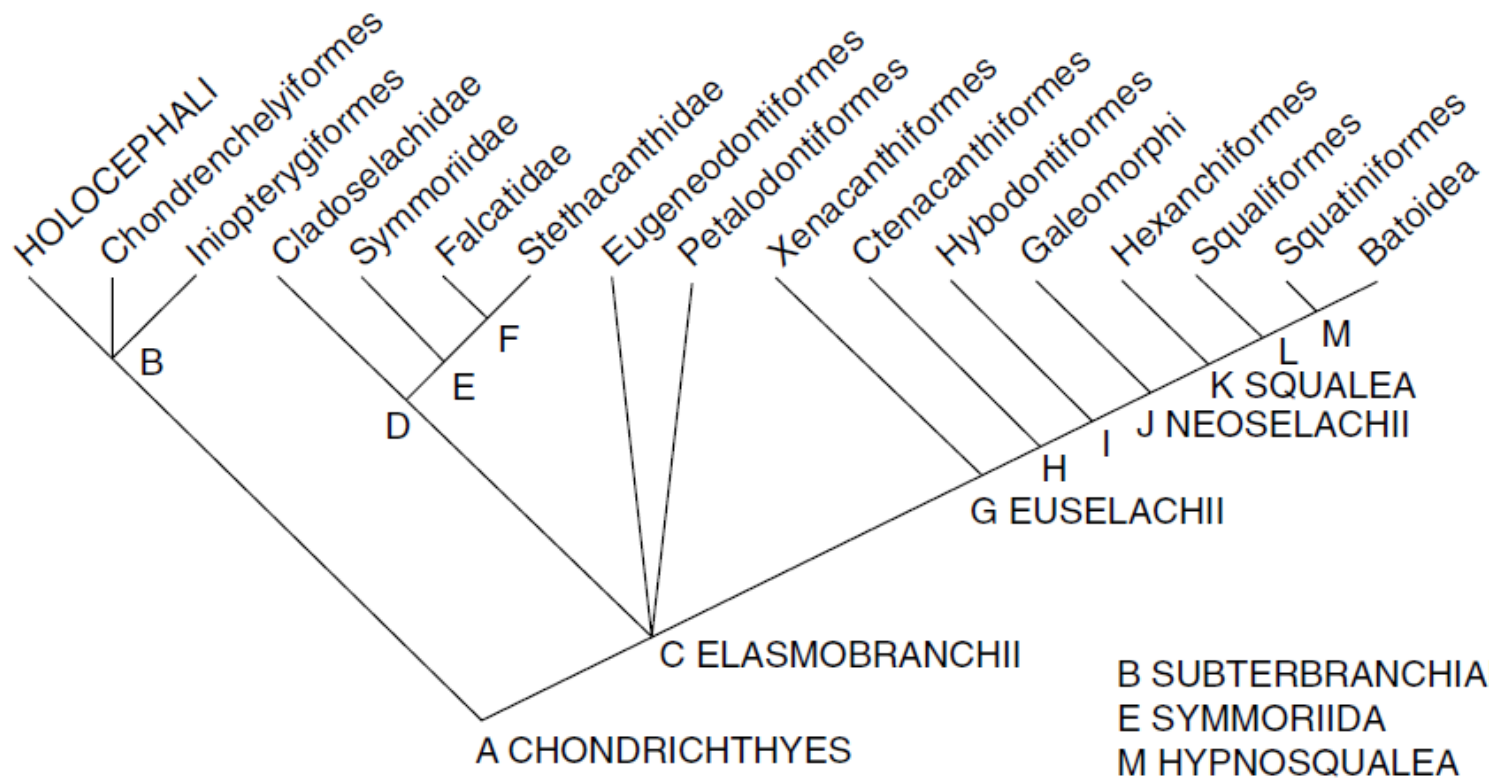
† Hybodontida

**Batoidea**

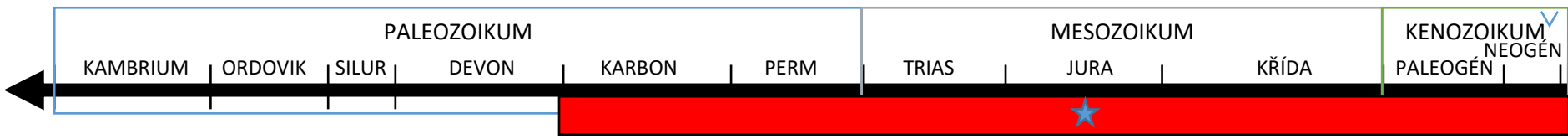
**Selachii**

Subterbranchialia





Cladogram showing postulated relationships of cartilaginous fishes, based on Gaudin (1991), de Carvalho (1996), Shirai (1996) and Coates and Sequeira (2001a). Synapomorphies: **A CHONDRICHTHYES**, prismatically calcified cartilage, second or single dorsal fin situated at pelvic level, a metapterygium articulating with 5+ radials and with an anteriorly directed proximal facet and a posteriorly directed axial radial series, myxopterygial claspers, elongate hyoid rays and various braincase characters (Coates and Sequeira, 2001a, p. 253); **B SUBTERBRANCHIALIA**, pelvic metapterygium that spans the entire fin base; **C ELASMOBRANCHII**, hypochordal (lower) lobe of caudal fin large; **D**, hyomandibular crescentic; **E SYMMORIIDA**, posterior dorsal fin with delta-shaped cartilage; **F**, dorsal spine concave forwards and with large opening behind; **G EUSELACHII**, braincase with elongated otic region, anal fin, tribasal pectoral fin (metapterygium, mesopterygium, propterygium); **H**, two dorsal fin spines, fin spines with pectinate ornament, deeply inserted fin spines; **I**, palatoquadrates fused at the symphysis, calcified ribs, pelvic metapterygium articulates with all or all but first radials; **J NEOSELACHII**, extrabranchial cartilages on hyomandibular (epihyal) only, right and left coracoids fused; **K SQUALEA**, ectethmoid process present, orbital articulation present, suborbital shelf absent, basitrabecular process present, notochordal constriction reduced, complete haemal arches in precaudal tail region; **L**, ectethmoid process absent, notochord constricted along entire vertebral column, enlarged supraneurals preceding second dorsal fin, precaudal haemal processes as elongate as lower caudal skeleton, spiracle valve present, longitudinal precaudal keel present; **M HYPNOSQUALEA**, anterior expansion of pectoral fin.



# SUBTERBRANCHIALIA

spodní karbon – recent

svrchní devon – izolované zubní desky

radiace v karbonu

3 skupiny:

Iniopterygiformes: **Iniopteryx** – svrchní karbon USA  
(velká hlava, dlouhé prsní ploutve vysoko umístěné – křídlovitý pohyb, kulatá ocasní ploutev)

Chondrenchelyiformes: **Chondrenchelys** – spodní karbon Skotska (úhořovitě tělo bez ocasní ploutve, malá holostylní lebka, zubní desky)

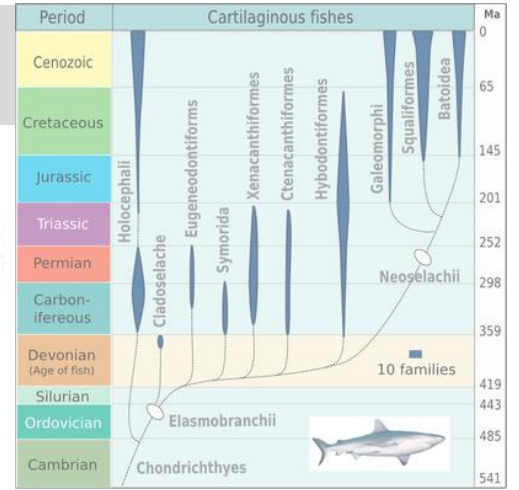
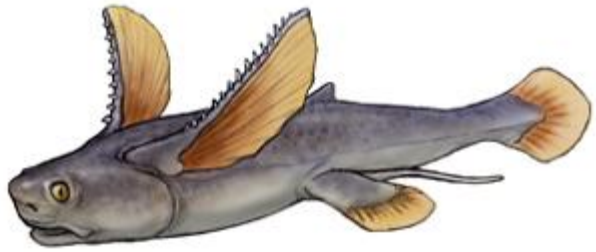
Holocephali

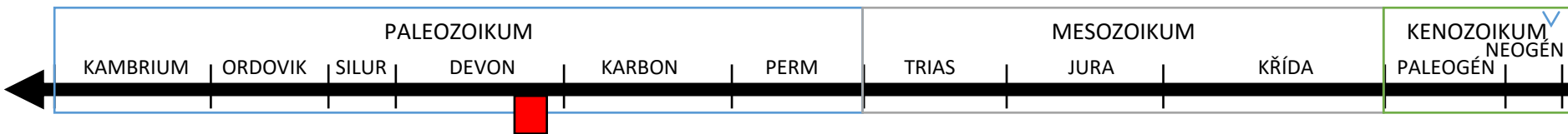
typické chiméry

objevily se v juře

*Ischyodus* – střední jura Evropy

malá lebka, holostylie, 2 páry zubních desek v horní a jeden pár v dolní čelisti, bičovitý ocas, velké prsní ploutve, trn v dorsální ploutvi možná s jedovou žlázou





# CLADOSELACHIDA

svrchní devon (Ohio)

bohatě diverzifikovaný rod

***Cladoselache***

2 m

téměř lysé tělo

téměř symetrická ocasní ploutev

prsí a břišní ploutve s pletenci

dvě hřbetní ploutve s trny

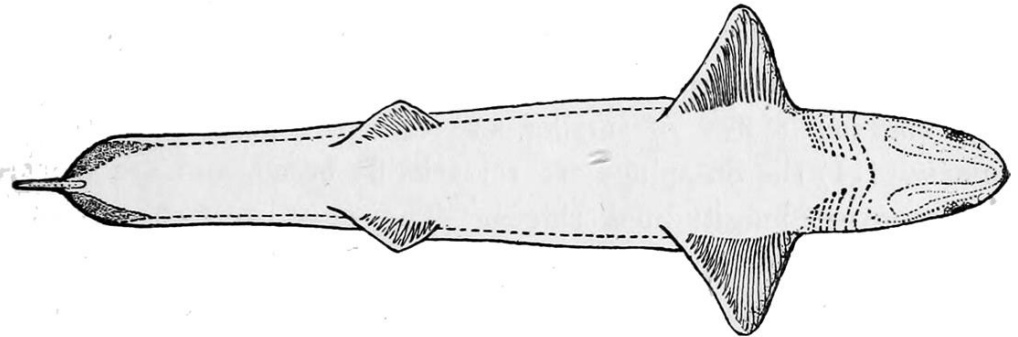
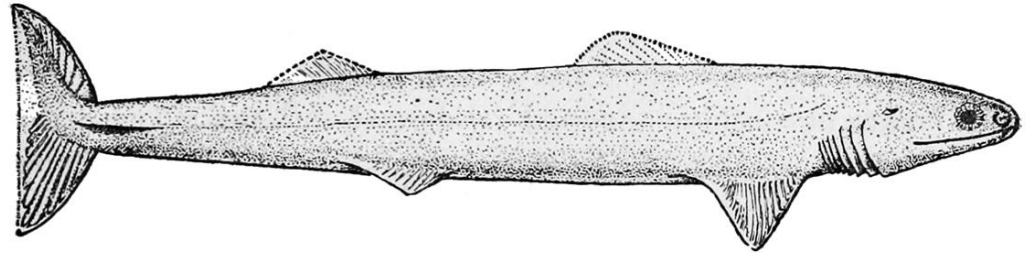
nemá anální ploutev

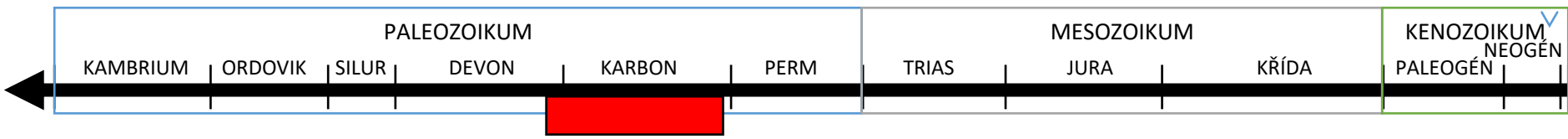
5-7 párů žaberních štěrbin

terminální ústa

kořist spíše polykal

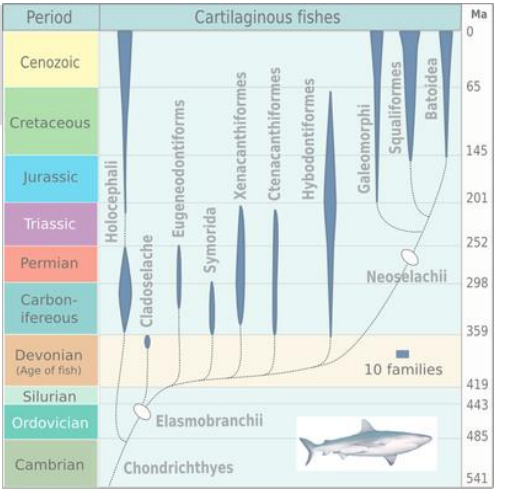
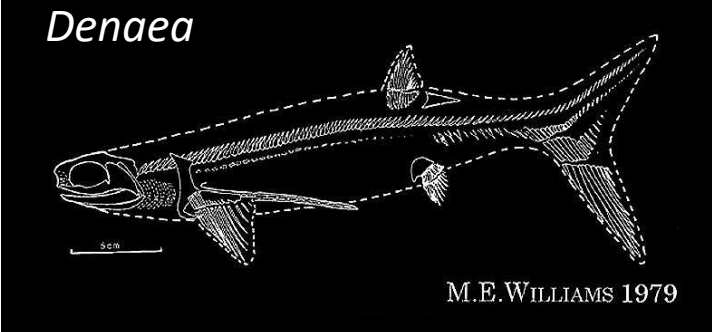
rychlý agilní plavec – mohl unikat  
dunkleosteovi



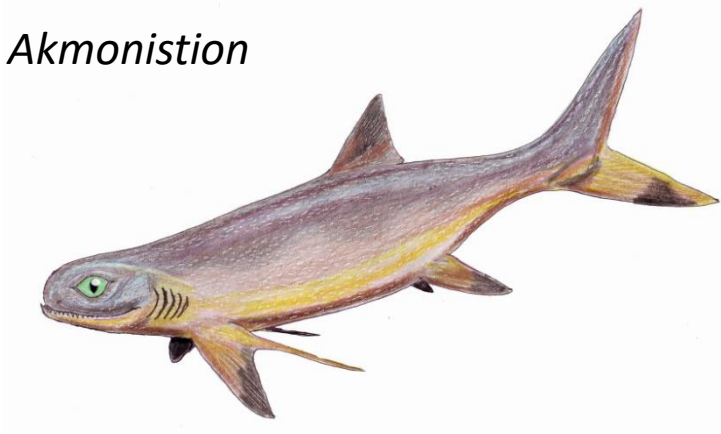


# SYMMORIIFORMES

spodní devon – svrchní karbon  
 možná parafylum  
 neobvyklé formy raných žraloků –  
 spíš chiméry...



*Akmonistion*

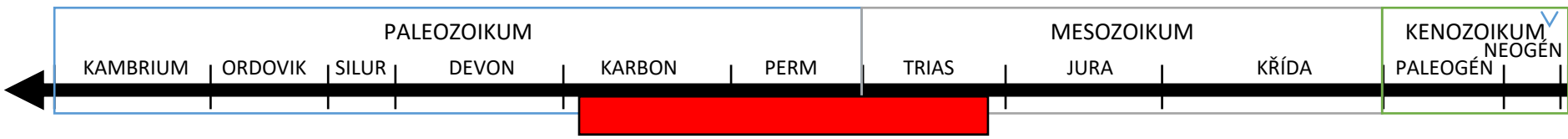


*Symmorium*



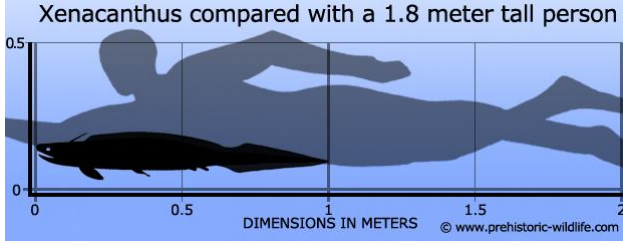
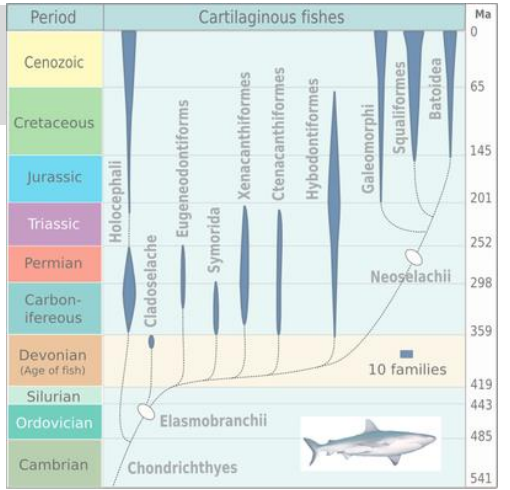
*Falcatus*

*Stethacanthus*

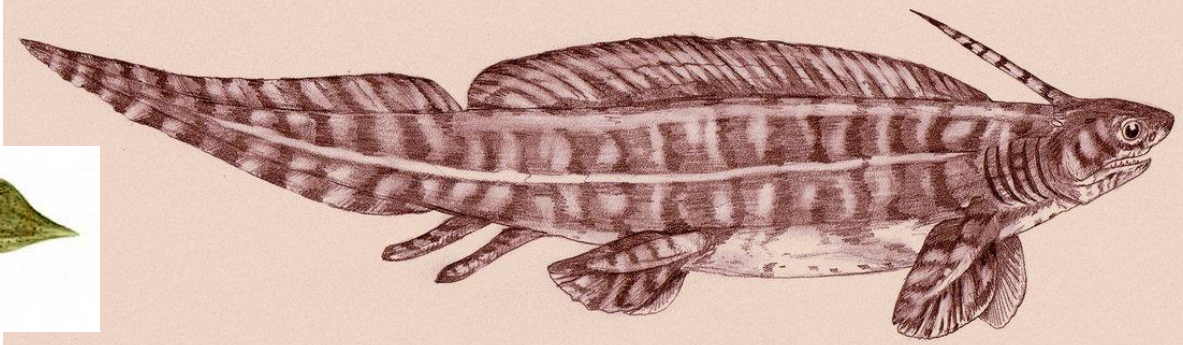
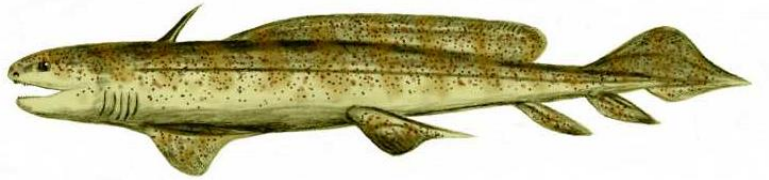
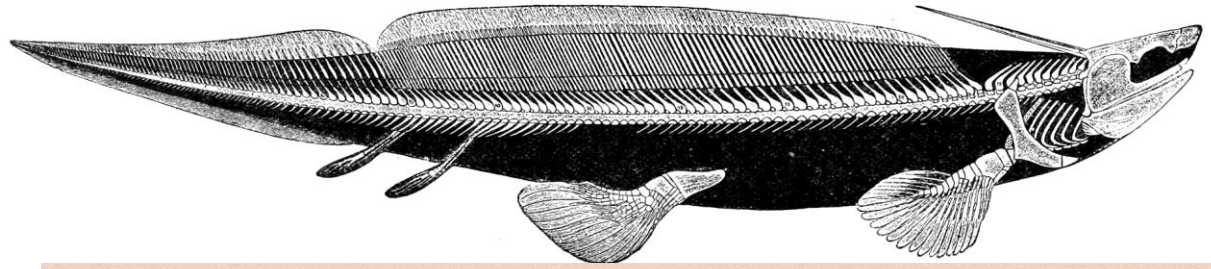


# XENACANTHIFORMES

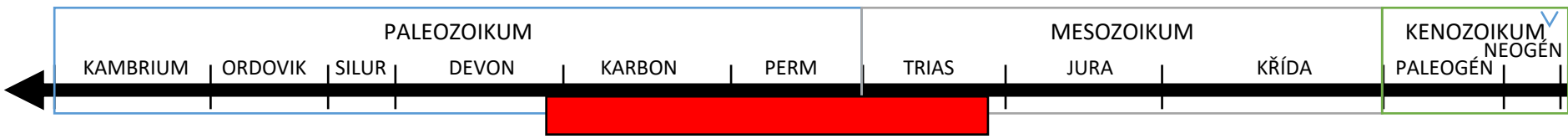
spodní karbon – trias (většina vyhynula při permské masové extinkci)  
 sladkovodní prostředí  
 žili jako dvojdyšní  
 pilovitý trn za hlavou  
 zuby s laterálními zoubky  
 převyšujícími centrální



*Xenacanthus*  
 někt. až 4 m, spodní perm  
 široké párové ploutve  
 dlouhá hřbetní ploutev  
 zašpičatěná difycerní ocasní  
*Orthacanthus*







# CTENACANTHIFORMES

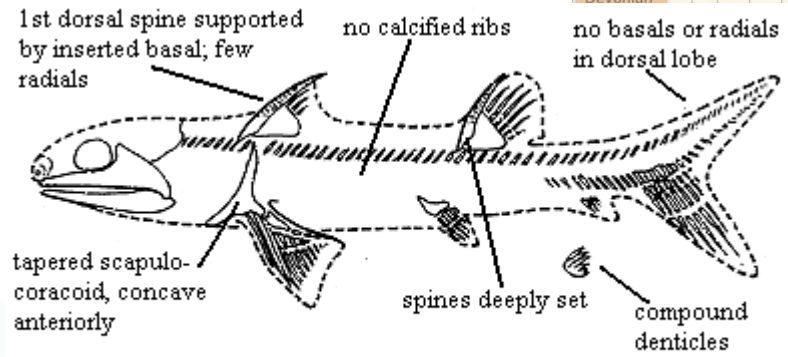
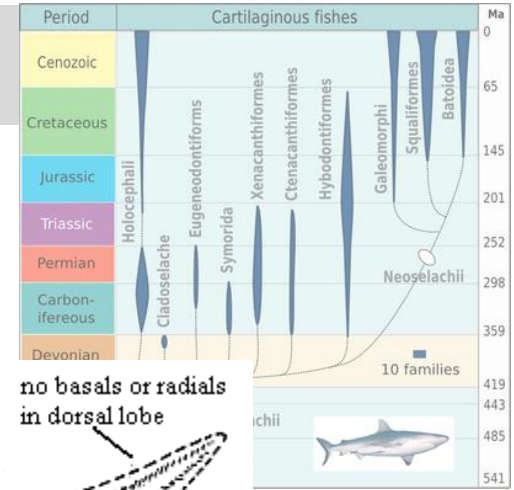
svrchní devon – trias

dominantní žraloci konce prvohor

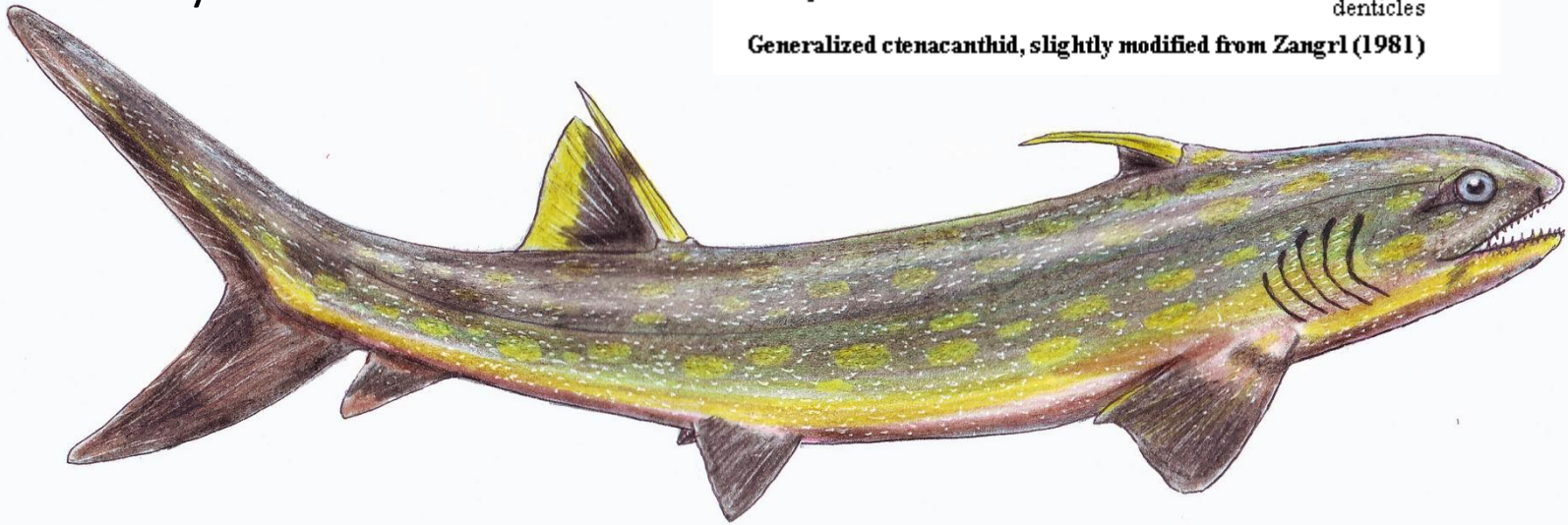
ploutve podobné moderním žralokům

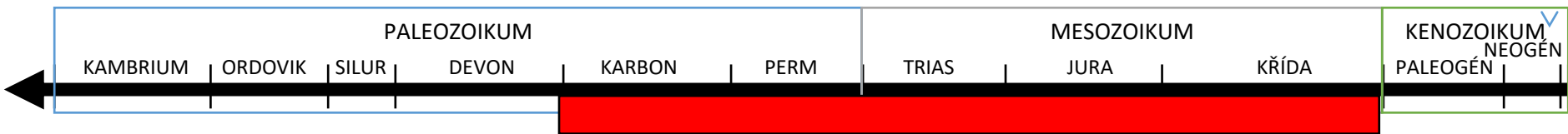
2 trny v dorsálních ploutvích, hluboko ve svalech

devonský *Ctenacanthus*



Generalized ctenacanthid, slightly modified from Zangrl (1981)





# HYBODONTIFORMES

svrchní devon – svrchní křída

hlavní diverzifikace v triasu

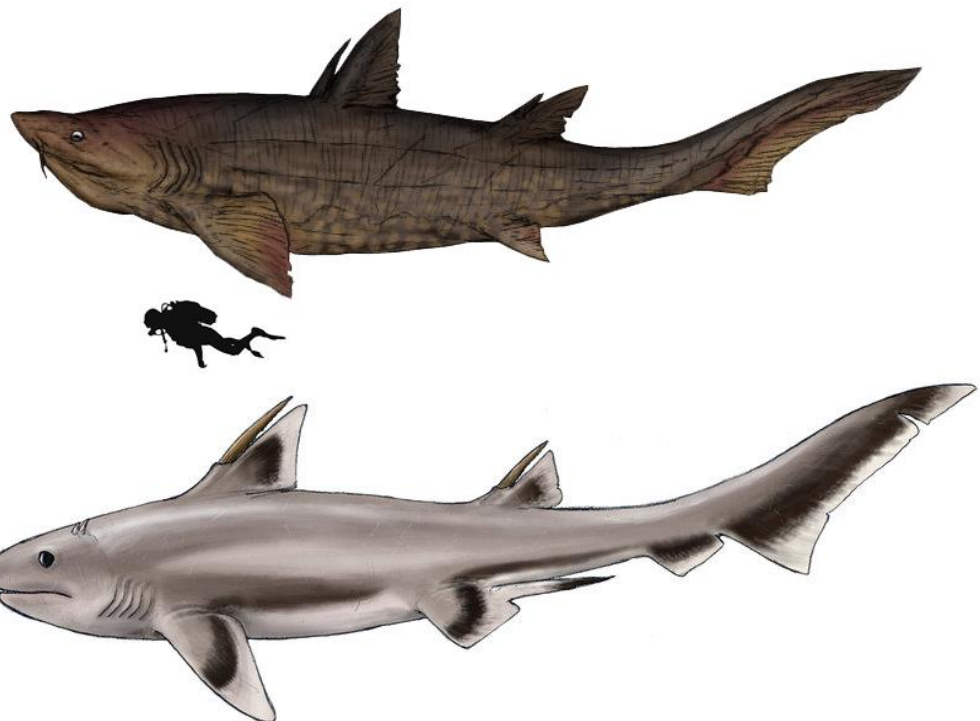
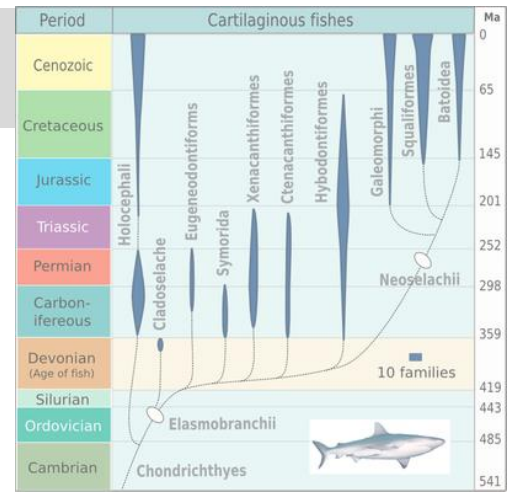
dominantní žraloci jury Evropy a sev. Ameriky  
 přežili až do pozdní křída, kdy už žili společně s  
 moderními žraloky (Neoselachii)

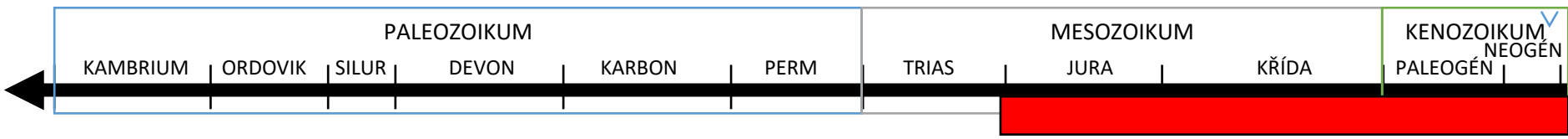
pomalí plavci, schopní rychlých výpadů  
 párové ploutve k řízení a stabilizaci  
 centrum pohybu plně heterocerkní ocasní  
 ploutev

různé typy zubů -> různé typy kořisti  
 výrazně mořská skupina (s výjimkami)

*Ptychodus* – až 10 m, křída sev. Ameriky

*Hybodus* – cca 2 m, svrchní perm až svrchní  
 křída





# NEOSELACHII

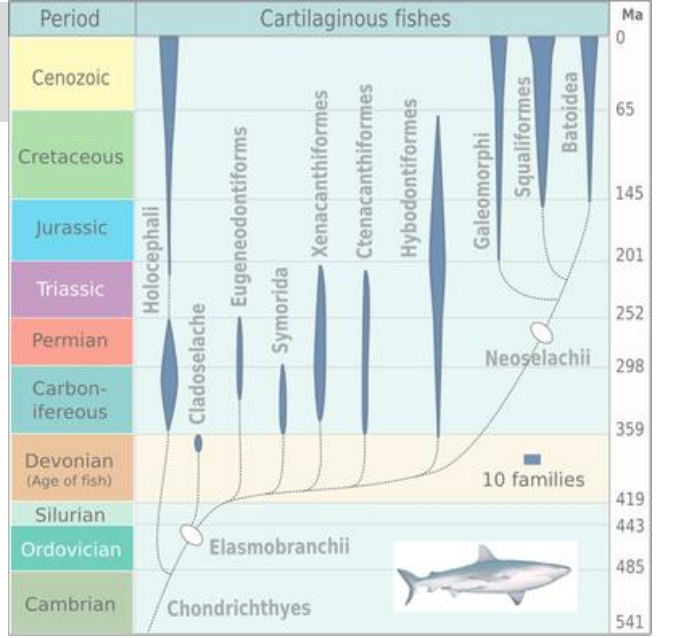
**starobylí žraloci i chiméry:**

karbon – rozsáhlá radiace  
 během permu a triasu pokles diverzity, některé formy (zejm. hybodonti) přežili do druhohor

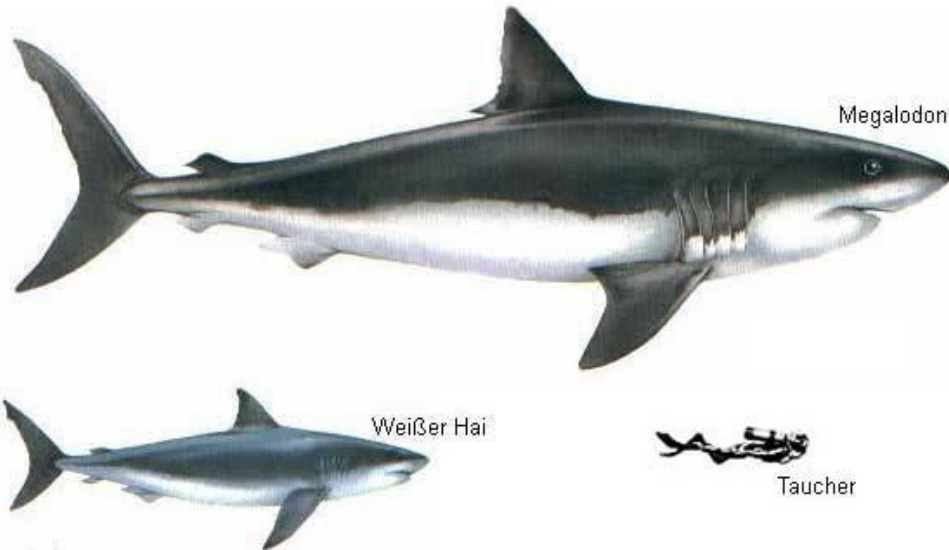
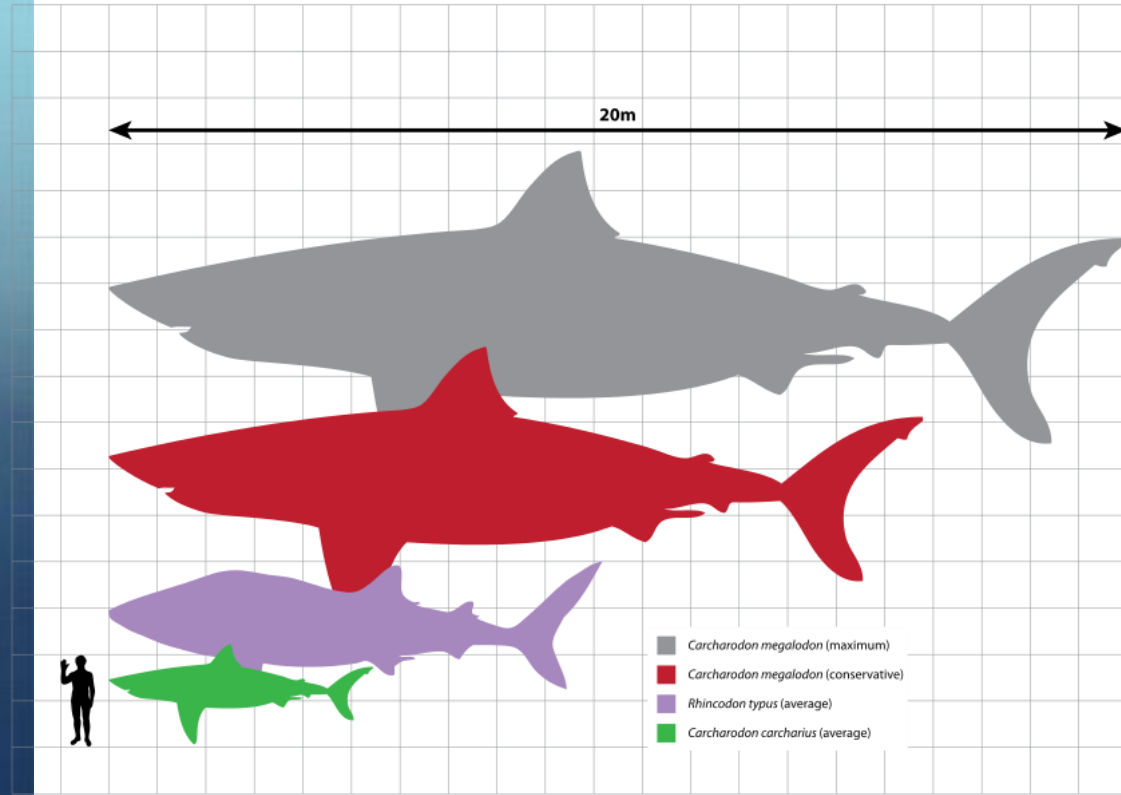
moderní žraloci a rejnoci – **Neoselachii** – diverzifikace v mořích pozdního mezozoika (jura a křída) a kenozoika  
 obtíže ve studiu jejich raného vývoje – fosilie zubů nepostačují k jasné klasifikaci

**tendence:**

- šířeji otevíratelné čelisti (vysoká mobilita čelistního kloubu)
- více větších pilovitých zubů
- delší rostrum a spodní umístění úst
- větší mozek a čichová pouzdra
- obratle z kalcifikované chrupavky – pevnější opora a rychlejší plavání







## ***Carcharodon megalodon***

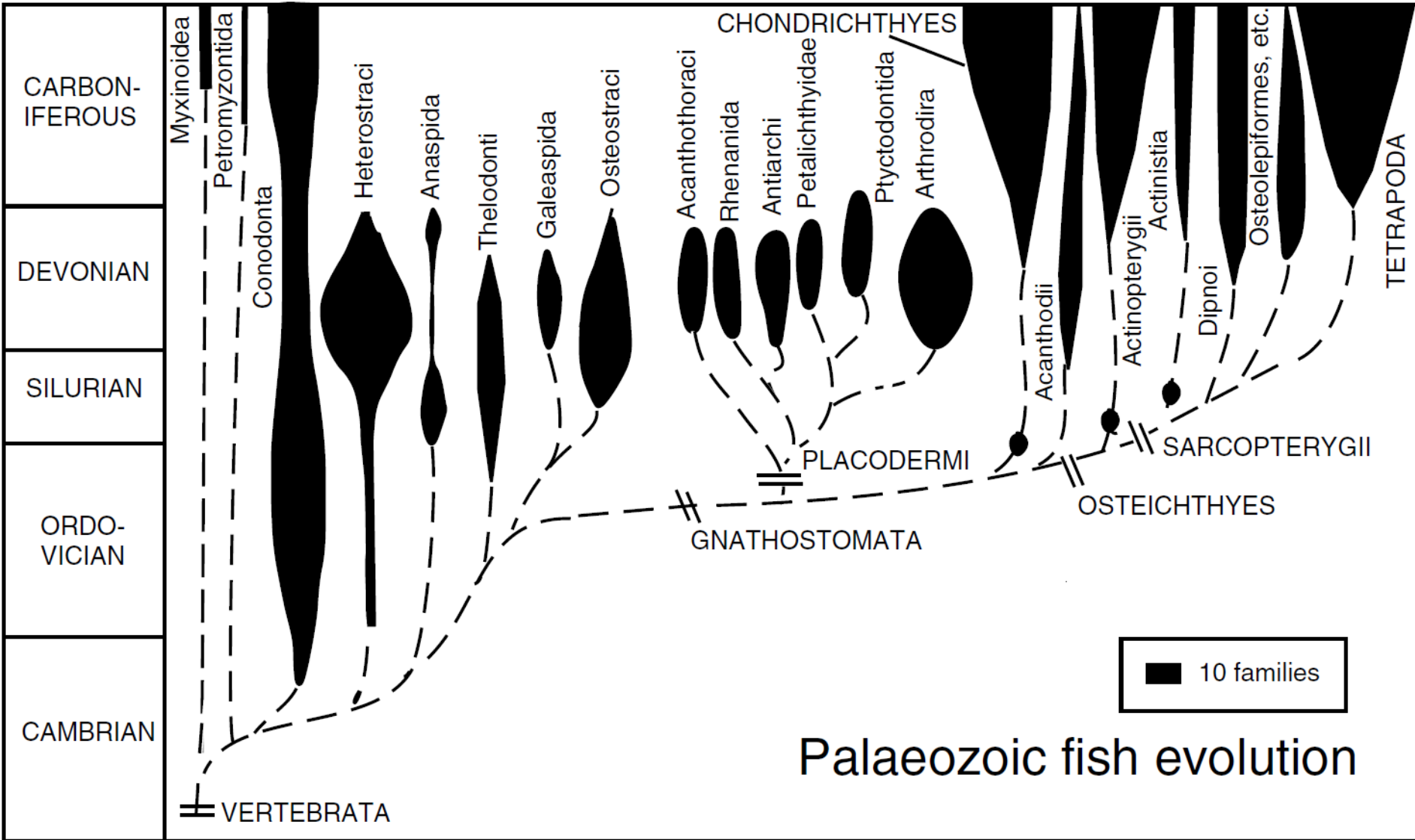
28-1,5 Ma (pozdní oligocén – raný pleistocén)

Neoselachii – Galeomorphi –  
Lamniformes – Lamnidae nebo  
Otodontidae (jako *Carcharocles m.*)  
kosmopolitní výskyt

<https://www.youtube.com/watch?v=Spo8vkrJFRo>

<https://www.youtube.com/watch?v=LOcSgbf8LoQ>

'AGNATHA'



Palaeozoic fish evolution