

Skupina Protozoa – prvoci

(kambrium – recent)

Skupina zahrnuje jednobuněčné, většinou mikroskopické heterotrofní organismy, většinou omezené na vodní či alespoň vlhké prostředí nebo žijící parazitárně. Dělí se na vyšší počet kmenů, systém je však velmi neustálený a skupina prvoků ve skutečnosti zahrnuje různé vývojové linie jednobuněčných eukaryotních organismů. Z praktického hlediska lze fosilní formy řadit do klasických taxonů systému paltého v 80. letech 20. století. Některé skupiny si vytváří pevné schránky nebo vnitřní oporné struktury; pouze tyto, pro paleontologii významné skupiny, jsou uvedeny dále. Většina i velkých skupin prvoků není známa ve fosilních dokladech.

Třída Foraminifera – dírkonošci

Dírkonošci (Foraminifera: název odvozen z latinského foramen = otvor, ferre = nésti) jsou výlučně mořští prvoci, vylučující na povrchu těla pevnou schránku s póry a ústím. Podle typu panožek se v klasických systémech kladou do skupiny Granuloreticulosea (kmen Sarcodina). Jsou známi od kambria, s největším rozvojem zejména planktonních forem od mezozoika. V současnosti je známo asi 40 tis. druhů, z toho jsou asi 4 tis. druhů recentních.

CHARAKTERISTIKA

Foraminifery mají jednobuněčné tělo vybíhající do dlouhých anastomujících panožek (granuloretikulopodie), kterými plynule protéká granulární ektoplazma. Panožky slouží k lapání potravy. Tělo dírkonošců je ukryto v jednodukulární schránce nebo ve schránce složené z počáteční dukulky (prolukulum) a z dalších, postupně přikládaných dukulek. Charakteristické je střídání pohlavního a nepohlavního rozmnožování (metageneze). Nepohlavní rozmnožování je častější. Dochází k schizogonii a rozpadu buňky do vyššího počtu jedinců. Noví jedinci si vytváří schránku s menší počáteční dukulkou (mikrosférická generace). Pohlavně vzniklá generace, které je mnohem vzácnější než nepohlavní, si vytváří schránky s větší počáteční dukulkou (makrosférická generace). Schránky proto jeví dimorfismus, patrný již u paleozoických forem.

SCHRÁNKA

Rozeznáváme tři základní typy schránek: organické, aglutinované a vápnité. Organické schránky jsou složené z tektinu, což je organická látka složená z proteinů a polysacharidů. Ve fosilním stavu se nezachovává. Aglutinované schránky jsou tvořené cizorodými tělísky (xenozómaty: zrnka písky, mikroskopické schránky, úlomky schránek), které jsou stmelené vápnitým, železitým nebo křemitým tmelem. Podkladem, na který jsou xenozómata lepena, je tektinová vrstva na těle prvoka.

Vápnité schránky jsou vylučovány samotným dírkonošem. Jsou buď aragonitové nebo kalcitové. Stěna schránky může mít trojí strukturu. Mikrogranulární stěna je tvořena zrnky kalcitu uloženými v kalcitovém cementu. V dopadajícím světle má cukrovitý vzhled. Porcelánová stěna je tvořena kalcitem, je neprůsvitná, lesklá, bílé barvy. Sklovitá stěna je průsvitná, kalcitová nebo aragonitová, s různým podílem Mg. Schránky mohou být jednodukulové nebo vícedukulové. Jednodukulové schránky jsou trubcovité, někdy nepravidelně vinuté, lahvovité, vakovité nebo ploše spirálovité. U vícedukulových schránek je počáteční dukulka (prolukulum) a dukulky následující od sebe odděleny přepážkami (septy), které se na povrchu schránky jeví jako švy (sutury). Schránky mohou mít jedno i několik ústí.

Dukulky mohou být uspořádány v jedné nebo více řadách (uniseriální, biseriální a triaseriální schránky). Podle způsobu vinutí se rozlišují schránky seriální (dukulky jsou z řadě, nebo v řadách za

sebou), planispirální (komůrky jsou v rovinné spirále) a trochospirální (komůrky jsou v prostorové spirále). U spirálních schránek jsou vidět buď všechny předcházející komůrky (evolutní schránka) nebo poslední komůrka zakrývá komůrky předcházející (involutní schránka). Povrch schránek může být hladký nebo nést různou skulpturu, se žebry, trny, síťkováním povrchem apod. Velikost schránek je nejčastěji v desetinách mm, známé jsou i schránky mnohem větší, dosahující i několika mm až cm. Největší známé schránky mají délku až 10 cm (*Alveolinella*).

EKOLOGIE

Foraminifery jsou výlučně mořští prvoci (jsou známé i ze slaných jezer), některé snášejí i kolísání salinity nebo žijí ve vyslazených či hypersalinních vodách. Žijí ve všech klimatických zónách, od mělkého do hlubokého moře. Většina dírkonošců je bentických. Žijí přichyceni k pokladu, mají schopnost poplout nebo žijí i uvnitř sedimentu (infauní typy). Menší část známých foraminifer byla a je významnou součástí zooplanktonu, převážně v hloubkách 50 až 150 m. Jsou mikroskopičtí dravci, kteří pomocí panožek lapají drobnou potravu (řasy, jiné prvoky, organický detrit). Foraminifery se dají využít jako dobré paleoekologické indikátory. Umožňují rekonstruovat podmínky v geologické minulosti, např. teplotu vody, hloubku a salinitu, zejména pro období kenozoika.

GEOLOGICKÁ HISTORIE

Nejstarší foraminifery známe z kambria. Jejich schránky jsou jednokomůrkové, vakovitého typu s tektinovou nebo aglutinovanou schránkou. Velká diverzifikace a rozšíření bentických foraminifer probíhá v devonu. Planktonní foraminifery se objevují ve spodní juře, po krizi některých planktonních typů na konci křídý dochází počátkem terciéru k velkému rozvoji nových planktonních typů, který pokračuje do současnosti. Střídání generací vede k neustálému spadu schránek foraminifer na mořské dno, na kterém se hromadí jako eupelagický sediment. V současnosti je takovým typem globigerinové bahno, podobné sedimenty známe i z terciéru. I bentické foraminifery měly několik etap velkého rozvoje, často doprovázené nárůstem velikosti schránek. První "velké foraminifery" byly fusuliny a schwageriny z konce paleozoika, v eocénu pak nummuliti. Obě skupiny měly za příznivých podmínek významný podíl na tvorbě vápenců (např. nummulitové vápence eocénního stáří v Alpách a Dinaridách). Na našem území jsou foraminifery běžné ve středním devonu Barrandienu, v jemných sedimentech české křídové pánve (např. v březenském souvrství) a v miocénních sedimentech karpatské předhlubně (např. okolí Hodonína a Mikulova).

TAFONOMIE

Foraminifery se příznivě zachovávají ve vápnitých sedimentech. V závislosti na nasycení oxidem uhličitým však ve větších hloubkách (pod CCD: kompenzační karbonátová hloubka) dochází ke korozi až úplnému rozpuštění vápnitých schránek. Proto některé hlubokovodní sedimenty schránky foraminifer neobsahují. Foraminifery s aglutinovanými schránkami jsou na rozdíl od vápnitých schránek často stlačené a deformované, což znesnadňuje jejich určení.

METODIKA VÝZKUMU

Foraminifery jsou důležitými vůdčími fosiliemi. Jsou významné pro paleoklimatologická a paleogeochemická studia, neboť v jejich schránkách bývají zachovány poměry izotopů z doby života jedince. Volné schránky lze získat plavením s jílů, jílovců, slínů, z rozvětralých vápenců nebo se některé typy schránek dají získat extrakcí z vápnitých hornin pomocí kyselin, zejména roztoku CH_3COOH . Studují se pomocí mikroskopických metod. Významné je využití SEM. U některých skupin (fusuliny, nummuliti) se využívají orientované řezy ke studiu vnitřních struktur schránky. Často jsou

nutná statistická studia velkých vzorků, na kterých je možné vysledovat evoluční trendy či klimaticky (geochemicky) podmíněné změny velikosti, tvaru apod.

SYSTÉM

Základním kritériem systematického členění je materiál schránky. Dělí se na dvě podtřídy, z nichž jediná je známa ve fosilním stavu. Z rozlišovaných 12 řádů jsou uvedeny některé významnější.

Řád Allogromida

(kambrium – recent)

Mají jednodukou tektinovou schránku, kulovitou, rourkovitou nebo lahvicovitou.

Rody: *Ammodiscus*, *Saccamina*.

Řád Textulariida

(kambrium – recent)

Mají aglutinovanou schránku, většinou mnohokomůrkovou, nejrůznějšího tvaru.

Rod: *Textularia*.

Řád Fusulinida

(ordovik – trias)

Mají vápnitou, mikrogranulární, mnohokomůrkovou schránku, často složitě stavěnou a velkých rozměrů. Jsou stratigraficky významné pro svrchní karbon a perm, kdy byly důležitou součástí bentosu.

Rody: *Fusulina*, *Schwagerina*.

Řád Miliolida

(karbon – recent)

Mají vápnitou porcelánovou mnohokomůrkovou schránku, spirální nebo tzv. kvinkvelokulárního typu. Žijí benticky.

Rody: *Orbitolites*, *Peneroplis*, *Quinqueloculina*, *Spiroloculina*.

Řád Globigerinida

(jura – recent)

Planktonní dírkonošci s vápnitou sklovitou schránkou z menšího počtu komůrek, většinou spirálně vinutou, někdy kulovitou, biseriální nebo triseriální. Velikost je většinou menší než u bentických foraminifer. Mají horninotvorný význam.

Rody: *Globotruncana*, *Globigerina*, *Orbulina*.

Řád Rotaliida

(trias – recent)

Mají mnohokomůrkové schránky, sklovité, složené minimálně ze dvou vrstev kalcitových krystalů (bilamelární). Tvar schránek je nejrůznější, často jsou spirálně vinuté, někdy dosahují i větší velikosti.

Rody: *Cycloclypeus*, *Elphidium*, *Nummulites*.

Kmen Porifera – houbovci

(kambrium – recent)

Tělo houbovců má charakter průtočných systémů bez symetrie nebo s náznaky radiální symetrie z buněk odvozených z ektodermu a entodermu. Mezi těmito vrstvami leží rosolovitá mezenchymatická hmota (mezoglea, mezohyl). Nevytváří pravé tkáně.

Z ektodermu jsou odvozeny buňky na povrchu těla, vytvářející tzv. pinakoderm. Houbovci jsou tvořeni z několika do značné míry nezávislých buněčných typů. Ploché pinakocyty kryjí povrch těla; pórocyty mají vnitrobuněčný kanálek k nasávání vody a jsou umístěné napříč tělní stěnou; archeocyty jsou buňky zárodečné, koncentrované především v mesohylu; amébocyty mají schopnost pohybu a rozvádí živiny po těle; oporu těla zajišťují buňky zvané sklerocyty, které vytváří jehlice z anorganického materiálu (uhlíčitanu vápenatého nebo opálu) a spongocyty, produkující pružnou opornou látku spongin. Entodermálního původu je vnitřní výstelka (choanoderm) a současně trávicí povrch; tvoří jej choanocyty, které mají bičík a plazmatický límeček k filtraci potravy z vody. Choanocyty někdy splývají a vytváří choanosyncytium.

Z morfologického hlediska se rozeznávají tři skupiny houbovců. Nejjednodušší je askonový typ, s velkou dutinou uvnitř těla (spongocoel). Do spongocoelu je voda nasávána malými otvory na povrchu těla (ostie) a opouští jej velkým společným vyvrhovacím otvorem (oskulum). Složitější sykonový typ má vnitřní tělní stěnu vchlípenou do těla, jehož výsledkem je zvětšený trávicí povrch. Nejdokonalejší leukonový typ má redukovaný spongocoel, má řadu komor vystlaných choanocyty a soustavu kanálků, kterými proudí voda. Houbovci nemají trávicí, vylučovací, dýchací, oběhovou ani nervovou soustavu.

Houbovci jsou hermafroditi. Ze zygoty uložené v mezohylu vzniká volně plovoucí bičíkatá larva (parenchymela, amfiblastula), po jejímž přisednutí se rozrůstá nová houba. Rozmnožování nepohlavní je zajišťováno fragmentací, oddělením skupiny tělních buněk nebo pomocí archeocytů, které v ochranném obalu (gemule) opustí tělo houby. Po uvolnění z gemule dají vznik nové kolonii.

SKELET

Oporný skelet houbovců je tvořen pružnými sponginovými vlákny nebo jehlicemi. Jehlice jsou buď opálové nebo kalcitové, vzácněji je využíván i aragonit. Jehlice jsou tvořeny paprsky, uvnitř každého probíhá kanálek. Podle velikosti se jehlice dělí na makrosklery (tvoří oporu těla) a mikrosklery (mají spíše výplňovou funkci). Podle počtu os se rozlišují monoaxonní, triaxonní, tetraxonní a polyaxonní jehlice a bezosé sféry. Některé jehlice mohou mít i nepravidelný tvar (lithistidní jehlice). Počet paprsků je vyjádřen příponou –aktin (monaktin, triaktin, tetraktin, hexaktin apod.) Jehlice jsou někdy nepravidelně rozmístěny v těle, mohou ale také vytvářet i pravidelnou a poměrně pevnou vnitřní kostru. Jehlice někdy vyčníhají z těla a slouží k ukotvení na měkkém dně.

EKOLOGIE

Houbovci jsou výlučně vodní, převážně mořští živočichové. Sladkovodních druhů je velmi omezený počet. Jsou mikrofágní filtrátoři, kteří se významně podílejí na samočisticí schopnosti vod. Často vytváří rozsáhlé koberce na mořském dně, zejména v hloubkách několika desítek až stovek metrů (na

okrajích šelfů), běžné jsou i v mělkém litorálním prostředí. V příznivých podmínkách se někteří houbovci podíleli na stavbě útesů. Velmi rozšířené jsou v současnosti s boreálních oblastech.

GEOLOGICKÁ HISTORIE

Houbovci jsou známi od spodního kambria a vyskytují se víceméně stejnoměrně ve všech geologických obdobích. Za příznivých podmínek se spoludíleli na tvorbě nebo i samostatně vytvářely menší spongiové útesy (např. v období jury). Jehlice hub mají při větším nahromadění horninotvorný význam. K takovým horninám patří spongility a opuky v české křídě. Do blízkosti hub jsou kladeny i některé problematické a houbám podobné organismy, např. chancelorie, které mají jehlice s několika paprskovitými sklerity z uhličitanu vápenatého. Chancelorie jsou známy pouze z kambria) U nás jsou jehlice hub běžné od spodního paleozoika, nálezy celých těl jsou známy z uloženin české křídové pánve.

TAFONOMIE

Po odumření se tělo houbovce rozpadá. Spongin, pokud je přítomen, se rozkládá a jehlice jsou uvolněny a nachází se samostatně. Jen vzácněji se vyskytují nálezy celých těl hub, a to zejména takových, u kterých jsou jehlice stmeleny do větších pevných celků. Pozoruhodné jsou otisky celých těl hub ze spodního a středního kambria (např. v chenjinagské nebo burgeské fauně).

METODIKA VÝZKUMU

Volné jehlice hub se dají získat mechanicky rozplavováním sedimentů nebo chemickou extrakcí z vhodných hornin (např. rozpouštěním CaCO_3 pomocí roztoku HCl nebo CH_3COOH z vápenců). Klasifikace fosilních houbovců je proto do značné míry umělá a je založená na tvaru jehlic.

SYSTÉM

Klasifikace hub je založena na chemickém složení a tvaru jehlic. Nepřítomnost sponginu, přítomnost pouze hexactinellidních křemitých jehlic a vyvinuté choanosyncytium vedlo některé autory k rozdělení houbovců na dvě skupiny (podkmeny Symplasma a Cellularia). Toto dělení se dosud nevžilo. Běžné systémy rozlišují čtyři třídy, poslední s velmi malým počtem recentních druhů.

Třída Hexactinellida – křemítí

(kambrium – recent)

Skelet tvoří opálové jehlice, které jsou na povrchu těla pětiosé, uvnitř těla šestiosé. Jehlice často vytvářejí pevný a křehký skelet, vznikající překrytím a stmelěním výběžků sousedních jehlic. Mají vyvinuté choanosyncytium, chybí jim pinakoderm. Tělo je většinou sykonového typu, s velikostí 10 – 30 cm. Obývají především hlubokovodní prostředí. Jsou známy od spodního kambria, nejčastěji jsou nalézány jejich izolované spikuly. Celkový tvar těla u fosilních druhů bývá zachován výjimečně.

Rody: *Coeloptychium*, *Hydnoceras*, *Pyritonema*, *Protospongia*.

Třída Demospongia – rohovítí

(kambrium – recent)

Skelet tvoří křemité, většinou velmi drobné jehlice (mohou však i zcela chybět) a spongin. Jehlice jsou převážně tetraxonní nebo monaxonní. Skupina spodnopaleozoických lithistidních hub má malé nepravidelné jehlice. Tělo jsou vždy leukonového typu. Dosahují až několikametrové velikosti. Některé druhy mají schopnost vrtat do tvrdého vápencového podkladu a výrazně se tak podílejí na bioerozi. Do skupiny patří i sladkovodní druhy, které jsou ve fosilním stavu známe od křídý. Stmelené jehlice někdy uchovávají celkový tvar těla. Rohovití jsou známi od spodního kambria, k jejich velkému rozvoji došlo v juře a křídě.

Rody: *Cliona*, *Pirania*, *Siphonia*, *Spongilla*.

Třída Calcarea – vápnití

(kambrium – recent)

Jehlice jsou vápnité, volné i tvořící pevný skelet. Jehlice jsou nejčastěji monaktiny, triaktiny a tetraktiny. Tělo je většinou menších rozměrů, do 10 cm, většinou sykonového typu. Známé jsou od spodního kambria.

Rody: *Corynella*, *Leuconia*

Třída Sclerospongia – sklerospongie

(kambrium? – recent)

Tzv. koralinní houby tvoří málo početnou skupinou hub leukonového typu s masivními kostrami podobným skeletu korálnatců. Tělo živé houby tvoří jen tenký povlak s opornou sítí z křemitých jehlic a sponginu na povrchu masivní kostry z kalcitu. Dnes žijí v kryptickém prostředí na korálových útesech (podmořské jeskyně, pod převisy).

Rod: *Ceratoporella*

Třída Stromatoporoidea – stromatopory

(kambrium – křída)

Stromatopory jsou vyhynulou skupinou výlučně mořských živočichů, kteří si vytvářeli masivní kostry z uhličitanu vápenatého. Kostra zvaná coenosteum je hlízovitá, kulovitá, plochá nebo hrubě větvená. Dosahuje značné velikosti (až v řádu dm). Základ kostry je tvoří horizontální pláty (laminy), spojené vertikálními sloupky (pilae). Na povrchu coenostea jsou patrné hvězdicovité útvary (astrorhizy), umístěné na vyvýšených výstupcích. Makroskopicky je laminární uspořádání patrné na silnějších, koncentricky uspořádaných latilaminách. Uspořádání měkkých částí není známo.

EKOLOGIE

Stromatopory žily v mělkých teplém mořích. Jejich coenostea byla důležitou složkou útesotvorných organismů v siluru a devonu. V příznivých podmínkách se stromatopory stávaly skupinou na útesech převažující. Vytvářely poléhavé a povlékavé porosty, v klidnějším prostředí i hrubě větvené útvary (např. rod *Amphipora*).

GEOLOGICKÁ HISTORIE

Stromatopory jsou známy od kambria do křídy, s maximálním rozkvětem v siluru a devonu. Z našeho území jsou stromatopory známy z mělkovodních vápenců svrchního siluru a devonu Barrandienu (zejména z koněpruských vápenců, prag). Mají velké rozšíření a horninotvorný význam v devonu Moravského krasu (amfiporové vápence).

TAFONOMIE

Kostrы stromatopor se běžně nachází úplné, zejména u masivních typů.

METODIKA VÝZKUMU

Stromatopory jsou makroskopicky neatraktivní skupinou fosilií, neboť jejich coenostea mají obvykle nevzhledný tvar. Mohou však mít stratigrafický význam. Jejich klasifikace je založena na mikroskopickém studiu vnitřní stavby coenostea za pomoci orientovaných řezů a acetátových otisků.

SYSTÉM

Systematické postavení je nejasné. Stromatopory bývají kladeny do příbuznosti žahavců (Špinar 1960, Kvaček a kol. 2000) nebo k houbám, jmenovitě k třídě Sclerospongiae, se kterými mají řadu společných znaků (např. uspořádání astrorhiz připomíná soustavu lakun a kanálků na povrchu koralinních a některých rohovitých hub). Dělí se na šest řádů podle vnitřní stavby coenostea.

Rody: *Amphipora*, *Actinostroma*, *Stromatopora*.

Kmen Archeocyatha – archeocyatidi

(spodní kambrium)

Archeocyatidi (jméno odvozeno od achaios = starobylý a kyathos = pohár, číše) jsou vyhynulou skupinou výlučně mořských, přisedle žijících a většinou solitérních organismů nejasného systematického postavení.

CHARAKTERISTIKA

Kostra archeocyatidů je složená z uhličitanu vápenatého (kalcitu). Výška kostry je několik cm. Připomíná dva do sebe zasunuté kalichy spojené radiálními septy. Centrální dutina vnitřního kalicha je spojena s okolím póry ve stěně obou kuželů a prostorem mezi nimi, tzv. intervalem. Oba kalichy jsou spojeny vertikálními septy. Kromě toho mívají i horizontální, často perforovaná dna. Ke dnu byl jedinec připevněn stopkou a přichytným terčem vybíhajícím z báze vnějšího kalicha. Radiální symetrie je někdy silně potlačena. Uspořádání měkkých částí není známo.

EKOLOGIE

Archeocyatidi byli nepochybně bentickými filtrátory. Byli většinou solitérní, až ke konci jejich rozvoje nalézáme i náznaky koloniálního růstu. Rozšíření byli zejména v teplých mořích, kde společně s řasami byli prvními útesotvornými organismy. Jsou dobrými paleoklimatologickými indikátory, rozšířenými v tropickém a subtropickém klimatickém pásu.

GEOLOGICKÁ HISTORIE

Archeocyatidi se objevují na počátku spodního kambria a rychle dosáhli mimořádného rozvoje s vysokým počtem druhů. V tropických oblastech spodního kambria vytvářeli i menší útesy. Na konci spodního kambria počínají rychle ustupovat a vymírají na počátku kambria středního. Z našeho území známi nejsou, nejbližší jsou doloženi z vápenců spodního kambria z okolí Görlitz v Německu a ze spodního kambria Španělska.

TAFONOMIE

Archeocyatidi jsou nalézáni jako horninotvorná součást vápenců. Jejich kostry jsou běžně v původní životní pozici v biogenních vápencích, nebo jsou jejich kostry nalézány v bioklastických vápencích.

METODIKA VÝZKUMU

Výzkum archeocyatidů předpokládá studium orientovaných řezů, nebo studium silicifikovaných a chemicky uvolněných koster. Bývají využíváni pro stratigrafické účely, neboť jsou často jedinými makrofosílii s útesových vápencích spodního kambria.

SYSTÉM

Skupina bývá kladena do příbuzenstva houbovců (Porifera) nebo jsou chápáni jako vymřelý samostatný kmen. Taxonomicky se dělí na dvě třídy: Regulares (pravidelní archeocyatidi) a Irregulares (nepravidelní archeocyatidi).

Rody: *Archaeocyathus*, *Monocyathus*.

Kmen Cnidaria – žahavci

Žahavci (Cnidaria: jméno je odvozeno z řeckého knide = kopřiva) jsou v současnosti stejně jako v geologické minulosti velmi rozšířenou skupinou výlučně vodních, převážně mořských bezobratlých. Recentních druhů je 10 tis. a jsou děleny do čtyř tříd: polypovci (Hydrozoa), čtyřhranky (Cubozoa), medúzovci (Scyphozoa) a korálnatci (Anthozoa). S pochybnostmi je k žahavcům řazena i vyhynulá třída konulárií (Conulata).

CHARAKTERISTIKA

Tělo žahavců je radiálně symetrické, nejčastěji podle čísla 4. Je tvořeno tkáněmi odvozenými z ektodermu (epidermis) a entodermu (gastrodermis). Rosolovitá vrstva ležící mezi nimi je označována jako mezoglea. Mezoglea může být slabě až mohutně vyvinuta, zejména u medúzovců. Významným znakem skupiny jsou žahavé buňky (knidocyty). Obsahují organelu (nematocysta) se spirálně stočeným a po podráždění vystřeleným dutým vláknem. Knidocyty jsou koncentrovány zejména na chapadlech v žahavých bateriích. Slouží k obraně i lovu kořisti. Trávicí soustava je neprůchozí. Tvoří ji vakovitá dutina, pro zvětšení trávicí plochy často členěná vertikálními septy, zevně podepřenými septy na povrchu exoskeletu (koralitu). Trávicí dutina může být složitě větvená do systému kanálků vyplněných tekutinou (gastrovaskulární soustava). Soustava slouží k rozvodu živin, kyslíku a CO₂ po těle.

Svalovina žahavců je primitivně vyvinuta, vytváří ji zejména epiteliálně–svalové buňky. Dýchací a cévní soustava zcela chybí. Volně pohyblivé formy mají jednoduše vyvinutou nervovou soustavu se

smyslovými orgány (statocysta, chemoreceptory, jednoduché oči) koncentrovanými podél okraje zvonu v ropaliích. U přisedlých žahavců je rozvoj smyslových orgánů potlačen.

Volně a aktivně pohybliví žahavci (čtyřhranky, medúzovci) jsou solitérní. Pasivně plovoucí nebo přisedlí žahavci (většina polypovců, korálnatci) jsou často koloniální. Noví jedinci na nich vznikají pučením bez následného oddělení. U polypovců dochází k diferenciaci polypů na jedince s obrannou (daktylozoidi), vyživovací (gastrozoidi) a rozmnožovací funkcí (gonozoidi), případně i dalšími funkcemi (např. produkce plynu v pneumatoforu). U korálnatců k diferenciaci funkce polypů až na výjimky nedochází.

V rozmnožování je významné střídání pohlavní a nepohlavní generace (metageneze), spojené s vývinem přisedlého stadia (polyp) a pohyblivého stadia (medúza, hydromedúza). V ideálním cyklu se nejprve z volně plovoucí larvy (planula) vyvíjí polyp. Příčným zaškrcováním jeho vrcholové části dochází k oddělování malých, volně pohyblivých medúz (efýra). U koloniálních polypovců dochází k pučení a odškrcování malých medúz na povrchu kolonie na koncích gonozoidů. Rozmnožovací cykly jsou nejrůznějším způsobem modifikovány, často se ztrátou určitých stadií cyklu (medúzy nebo polypa).

SKELET

Oporný skelet žahavců může být organický (chitin, gorgonin) nebo, u korálnatců a některých polypovců, je tvořen uhličitanem vápenatým, zejména v aragonitové modifikaci. U některých fosilních korálnatců se předpokládá skelet kalcitový. U korálnatců je oporná kostra (koralit) vylučována epidermis (exoskelet), jen v menší míře a u některých vzniká endoskelet z jehlic spojených organickou hmotou. U problematické skupiny konulárií nalézáme periderm z fosforečnanu vápenatého. S výjimkou korálnatců a menší míře i polypovců žahavci nevytváří pevné skelety, které by byly schopny fosilizace. Proto nálezy čtyřhranek a medúzovců jsou ojedinělé a zachovalé jen za mimořádně příznivých podmínek (např. chenjiangská fauna, jurské solnhofenské vápence).

EKOLOGIE

Žahavci jsou převážně mořští živočichové, jen malá část jich pronikla do sladkých vod. Jsou početně zastoupeni od mělkého litorálu do velkých hloubek, s maximálním rozšířením v mělkých a teplých vodách tropického pásu. V malé míře jsou drobní a většinou solitérně žijící polypovci zastoupeni i v brakických a sladkých vodách. Útesotvorní (hermatypní) korálnatci mají velký význam jako horninotvorná skupina živočichů.

Jsou převážně dravci. Potravou žahavců je plankton a nekton, výjimečně je prokázána i filtrace fytoplanktonu. Velcí medúzovci a korálnatci jsou schopni ulovit i větší kořist, např. i ryby. U korálnatců a některých medúzovců je vyvinuta symbióza s jednobuněčnými řasami (zoxantelami). K lovu využívané toxiny produkované žhavými buňkami mohou citelně poranit, případně usmrtit i člověka.

GEOLOGICKÁ HISTORIE

Žahavci se objevují již na počátku kambria a i některé prekambriky nálezy jsou s pochybnostmi kladeny k této skupině (vendská fauna). První doklady o rozvoji korálnatců máme z ordoviku. V siluru a devonu mají rugózní a tabulární korálnatci útesotvorný význam. Po vymizení tabulárních a rugózních korálnatců na konci paleozoika dochází k rozvoji šestičetných korálnatců, ve větší míře od jury. Další významnou etapou rozvoje moderních korálnatců je neogén až recent.

TAFONOMIE

Kostry korálnatců se běžně nachází úplné, u větvených typů i jako úlomky větví. Masivní a často i oválené kostry paleozoických korálnatců bývají jako hrubý bioklastický materiál přítomné v osypech v okolí útesů. Žahavce bez koster (medúzovce) známe jako otisky měkkých těl jen za mimořádně příznivých podmínek. Otisky organického štítu u skupiny Chondrophora jsou jen vzácné, většinou je známe ze sedimentů mělkovodního původu.

METODIKA VÝZKUMU

Studium korálnatců, jako skutečně významné fosilní skupiny, je založeno na orientovaných řezech kostrami a studiem výbrusů, nábrusů a z nich zhotovených acetátových otisků. Taxonomickým znakem je především uspořádání a počet sept a jejich vnitřní stavba uvnitř jednotlivých koralitů. U konulárií není dosud zcela vyhodnocen význam a variabilita povrchových struktur peridermu.

SYSTÉM

Klasifikace recentních zástupců kmene je dnes ustálena na čtyřech třídách. Vymřelá třída Conulata je řazena k žahavcům bez znalosti měkkých částí.

Třída Hydrozoa – polypovci

(kambrium – recent)

Polypovci jsou charakterističtí převahou polypového stadia v životním cyklu, často s polymorfií polypů. Medúza (hydromedúza) se objevuje jako volně plovoucí stadium v části životního cyklu, má většinou drobné rozměry a prostor pod zvonem má částečně uzavřen vodorovnou plachetkou (velum), která má význam pro aktivní pohyb (zužuje otvor, kterým při stažení zvonu proudí voda a umožňuje tak efektivnější reaktivní pohyb). Koloniální polypovci mají jednotlivé polypy (zooidy) propojeny trubicovitou gastrovaskulární dutinou (coenosark). Často jsou spojeni navzájem nebo k podkladu stolonem (hydrorhiza). Polyp v kolonii je označován jako hydrant. Kolonie mívá na povrchu ochrannou vrstvu (perisark) složenou z polysacharidů a proteinu (chitin). Kalichovitá část okolo hydranta je označována jako hydrotéka.

Přisedle žijící koloniální mořští polypovci byli doloženi již ve starším paleozoiku. Jsou k nim řazeni vyhynulí chetetidi (řád Chaetetida), kteří vytvářeli masivní trsy s granulózní, lamelózní nebo vláknitou mikrostrukturou. Podobně jako korálnatci měli chetetidi útesotvornou funkci.

Nejstarší doklady o existenci této polypovců jsou z kambria, obecně je však třída polypovců ve fosilních dokladech málo zastoupena. Některé současné typy polypovců (řád Milleporina) vytváří pevný vápenitý skelet, který vytváří masivní útvary připomínající exoskelet korálnatců. Útesotvorný význam mají polypovci v triasu a juře. K polypovcům patří i volně plovoucí kolonie polypovců (řády Siphonophora a Chondrophora). Malý počet polypovců je sladkovodní (nezmaři a sladkovodní medúzka *Craspedacusta sowerbyi* v našich vodách).

Řád Hydroida

(kambrium – recent)

Zahrnuje mořské i sladkovodní polypovce bez oporné kostry nebo s chitinózním pokryvem. Fosilní zástupci jsou velmi vzácní a známe je jako chitinózní koloniální rourky na pevném povrchu již ze staršího paleozoika. Za nejstarší sladkovodní zástupce nezmařů jsou považovány otisky těl z karbonu

USA (fauna z Mazon Creek). K hydroidům je kladen i rod *Boiophyton* z českého spodního ordoviku, v minulosti nesprávně považovaný za cévnatou rostlinu.

Rody: *Hydra*, *Chlorohydra*, *Mazohydra*, *Boiophyton*.

Řád Milleporina – millepory

(svrchní křída – recent)

Tzv. ohniví koráli vytváří pevné skelety z uhličitanu vápenatého. Mají silně žahavé polypy, způsobující citelná poranění na lidské kůži. V recentu jsou významnou útesotvornou skupinou.

Rod: *Millepora*.

Řád Stylasterina

(svrchní křída – recent)

Vytváří pevné, korálům podobné skelety jako předchozí skupina, se kterou bývá někdy spojována do řádu Hydrocorallina.

Řád Chaetetida – chetetidi

(ordovik – eocén)

Chetetidi vytvářeli koloniální, korálům podobné masivní útvary, se složitou granulózní nebo lamelózní strukturou. Jsou známi od ordoviku.

Rod: *Chaetetes*.

Řád Siphonophora – trubýši

(jura – recent)

Výlučně mořská skupina velkých a volně plovoucích koloniálních polypců, s plovákem vyplněným plynem (pneumatofor), který kolonii nadnáší na hladině, nebo s kuželovitým nektoforem, který u hlubinných forem pulsně pohání kolonii. Nematocysty vytváří mimořádně toxické látky, nebezpečné i člověku. Fosilní nálezy jsou problematické.

Rod: *Physalia*.

Řád Chondrophora

(kambrium – recent)

Volně plovoucí, výlučně mořští polypovci, na svrchní straně kolonie s chitinózním plovákem nebo štítkem, někdy s plachetkou. Kolonii vyživuje jediný velký polyp. K řádu bývají kladeny některé otisky připomínající chitinózní plachetku nebo štítek na povrchu těla. Jsou známy od ordoviku do recentu.

Rody: *Porpita*, *Velella*.

Třída Cubozoa – čtyřhranky

(prekambrium – recent)

Jsou výlučně volně žijící a aktivně plovoucí žahavci s vysokým čtyřbokým, silně průsvitným zvonem, který nese v rozích na masitých útvarech (pedálie) dlouhá nedělená, nebo kratší, bohatě větvená ramena. Na okraji manumbria mají poměrně dobře vyvinuté ropálie. Produkují mimořádně silné toxiny. Omezeny jsou na tropické a subtropické vody. Jsou aktivními dravci s rychlým pohybem. Ve fosilním stavu bezpečně doloženy nejsou, i když jsou k nim řazeny s pochybnostmi některé otisky z prekambriické vendské (= ediakarské) fauny a se solnhofenských vápenců.

Třída Scyphozoa – medúzovci

(kambrium – recent)

Medúzovci jsou význační volně pohyblivým stadiem (medúza). Medúza má tvar zvonu ve spodní části neuzavřeného plachetkou, s prodlouženými příústními laloky (manumbrium). Mají složitě vytvářenou gastrovaskulární soustavu, na okrajích zvonu leží ropálie. V životním cyklu se objevuje stadium polypa. Vznik medúz je spojen se strobilací přisedlých polypů. Nematocysty mohou obsahovat silné toxiny.

Medúzovci jsou většinou volně žijící a aktivně pohybliví dravci. Pohyb se uskutečňuje pomocí pulsních stahů zvonu a reaktivním vypuzením vody z prostoru pod zvonem. Některým medúzovcům ze svrchní strany vybíhá stopka pro pevné přichycení k podkladu (připomínají polypy), nebo je svrchní strana zvonu plochá a medúza jí volně leží na mořském dně (připomínají sasanky) a využívá symbiotické řasy v těle.

Fosilní nálezy medúz jsou velmi vzácné. Krásné otisky těl medúz pochází z malmu (svrchní jura) ze Solnhofenu. K medúzovcům jsou řazeny i některé problematičké nálezy z kambria (*Eldonia* – kambrium).

Řád Stauromedusae – kalichovky

(recent)

Medúzy s kalichovitým zvonem a krátkými rameny přisedle žijící na podkladu, zejména na chaluhách v chladných mořích.

Rod: *Halyclystus*.

Řád Coronatae – korunovky

(recent)

Velké, pestře zbarvené medúzy se zaškrbeným zvonem, žijící v hloubkách. Do jejich příbuznosti bývají kladeny vymřelé konulárie.

Řád Semaestomeae – talířovky

(kambrium – recent)

Nejběžnější medúzy s plochým zvonem a protaženými laloky manumbria. Jsou dravci, kteří se za dne zdržují v hloubkách, v noci vyplouvají k hladině společně se zooplanktonem a dalším nektonem. Některé produkují silné toxiny k ochraně a lovu kořisti. Do tohoto řádu patří většina fosilních nálezů medúz.

Rody: *Aurelia*, *Cyanea*, *Chrysaora*, *Pelagia*.

Řád Rhizostomeae – kořenouštky

(jura? – recent)

Medúzy se srostlými laloky manumbria. Jsou mikrofágové, někdy se symbiotickými řasami v tkáních.

Rody: *Cassiopea*, *Cotylorhiza*, *Rhizostoma*.

Třída Conulata – konulárie

(ordovik – trias)

Výlučně mořská skupina vyhynulých žahavců, kladených do příbuznosti medúzovců. Vytvářely si pevné, kornoutovité až šavlovité chitínofosfatické schránky čtyřbokého nebo obdélníkovitého průřezu (periderm), některé formy i o průřezu oválném. Schránka byla velmi tenká, pružná, na vnější straně pokryta jemnými až hrubými přírůstkovými liniemi, méně často i jemnými podélnými žebírky. Jejich křížením vzniká pravidelná, u některých konulárií až jemně trnitá povrchová struktura. Povrch mohl být i hladký. Podél hran na schránce jsou hluboké rýhy (angulární rýhy). Na povrchu schránky se vmáčknutím vytváří stěnová linie, která uvnitř schránky vytváří podélné septum. Na vrcholu schránky bývá vyvinut přichytný terčík, vzácněji i kořenovité výrůstky.

Nedostatek údajů o organizaci měkkých částí těla vedl k představě dravého způsobu života konulárií, podobně jako u některých recentních medúzovců. Dnes se spíše předpokládá, že konulárie filtrovaly drobnou potravu z vody. Konulárie žily přichycené vrcholem k podkladu nebo se předpokládá i nektonní způsob života, podobný dnešním medúzám (jsou zde však pochybnosti o vhodnosti peridermu k planktonnímu způsobu života). Zevní stěna peridermu je běžně využívána přisedlými organismy, zejména kraniidními ramenonožci.

Fosilní nálezy pochází spíše z hlubokovodních uloženin. Konulárie se objevují od počátku ordoviku, nejmladší nálezy pochází z triasu.

Třída má jediný řád Conulariida.

Rody: *Byronia*, *Conulariella*, *Metaconularia*, *Mesoconularia*, *Sphenothallus*.

Třída Anthozoa – korálnatci

(ordovik – recent)

Výlučně mořská skupina žahavců, v jejichž životním cyklu se objevuje pouze stadium polypa. Jsou nejvýznamnější skupinou žahavců s asi 6 tis. recentními druhy a jsou jedinou skutečně významnou skupinou fosilních žahavců.

Polyp vytváří pohlavní buňky. Z oplozeného vajíčka vzniká larva (planula), která po určité době přisedá a vytváří polypa. Vzniklý polyp se dále rozmnožuje pučením. Polyp si vytváří pevný exoskelet (koralit), většinou z aragonitu, nebo má vnitřní oporu těla z volných, ve tkáních uložených jehlic nebo z gorgoninu. Jehlice bývají někdy stmelené do pevné kostry.

Ústní otvor vybíhá do trávicí dutiny trubicovitým nebo štěrbinovitým hltanem, po jehož stranách do trávicí dutiny vybíhají dva obrvené žlábků (siphonoglyfy). Gastrovaskulární dutina je přepažena podélnými septy (mezenteria). Septa, která jsou přichycená k jícnu, se označují jako primární, mezi nimi leží septa volná. Septa jsou často vyztužena silnou svalovinou nebo septy vnějšího exoskeletu.

SKELET

Exoskelet je tvořen uhličitanem vápenatým (aragonitem, vzácněji i kalcitem) nebo rohovitou hmotou. Po přisednutí larvy se na bázi polypa vyloučí základní vápnitá destička. V průběhu dalšího růstu se ve

spodní části polypa vytváří protosepta, která vyztužující mezenteria, a současně po obvodu polypa vzniká téka. V průběhu dalšího růstu vznikají nová septa, vytváří se i horizontální přepážky (dna) a stěna téky se zesiluje. Dochází ke vzniku kornoutovitého nebo válcovitého koralitu. Korality mohou být solitérní, volné nebo mohou srůstat a vytvářet korálový trs. Mezi jednotlivými korality v trsu se pak vytváří coenenchym. V závislosti na způsobu tvorby koralitu, uspořádán, počtu sept a vodorovných přepážek se rozlišuje několik podtříd korálnatců, z části dnes již vymřelých. Kromě exoskeletu se v mezoglei vytváří vápnité nebo rohovité sklerodermity, jejichž splýváním vzniká endoskelet.

EKOLOGIE

Korálnatci jsou výlučně mořskou skupinou. Jejich růst je do značné míry závislý na symbióze s jednobuněčnými řasami (zooxantely). Koloniální korálnatci vyžadují stálou salinitu (27–38 ‰), teplotu vody okolo 20° C a dostatek světla pro symbiotické zooxantely. Solitérní korálnatci mohou žít i ve velkých hloubkách jako zcela heterotrofní organizmy. V závislosti na dynamice mořského prostředí se vytváří trsy bohatě větvené (v klidné vodě) až po masivní plátovité a bochníkové trsy (v neklidné vodě na okrajích útesu). Vnější tvar korálového trsu je silně proměnlivý a může se měnit v průběhu růstu. Mezi jednotlivými skupinami korálnatců jsou četné tvarové konvergence bez taxonomického významu.

GEOLOGICKÁ HISTORIE

Nejstarší korálnatci (tabulární koráli) se objevují ve spodním ordoviku, ve středním ordoviku se objevují koráli rugózní. V průběhu siluru dochází k rozmachu útesotvorných typů těchto dvou skupin a jejich rozvoj pokračuje do středního devonu. Po krizi ve svrchním devonu se rozvíjejí solitérní rugózní a od počátku triasu i šestičetní korálnatci. Další rozvoj útesotvorných korálnatců v juře a křídě patří již korálům šestičetným. Po krizi útesotvorných organismů na konci křídě se korálové útesy s některými již současnými taxony znovu objevují ve větší míře v oligocénu a miocénu a jejich tvorba pokračuje do současnosti. Útesotvorní korálnatci jsou a zřejmě i v minulosti byli velmi citlivou skupinou, rychle reagující na změny fyzikálně–chemických a biogenních podmínek v mořském prostředí (kolísání teploty vody, zakalení vody, snížení salinity, dostatek planktonní potravy aj.).

SYSTÉM

Korálnatci se dělí na tři recentní podtřídy, z nichž první (podtřída Ceriantipatharia) není známa fosilní. Podtřída Octocorallia je ve fosilním stavu nehojná, zatímco podtřída třetí – Zoantharia je velmi rozšířená od siluru do současnosti.

Podtřída Octocorallia (= Alcyonaria) – koráli osmičetní

(ordovik – recent)

Tělní souměrnost je založena podle čísla osm. Mají osm ramen, která jsou dutá a zpeřená. V jejich trsech jsou časté specializace. Někteří vytváří opornou vnitřní kostru z gorgoninu (řád Gorgonacea – rohovitky), mají vnitřní opory z volně uložených vápnitých jehlic ve tkáních (řád Alcyonacea), jsou zcela bez podpůrného skeletu (řád Pennatulacea – pérovníci) nebo mají pevnou vápnitou a pestře zbarvenou kostru (řád Stoloniifera). Nejstarší jsou známi od ordoviku, většinou podle izolovaných vápnitých jehlic.

Rody: *Alcyonium*, *Corallium*, *Gorgonia*, *Heliopora*, *Pennatula*, *Tubipora*.

Podtřída Zoantharia

(ordovik – recent)

Polypi mají nezpeřená, plná ramena, většinou ve vysokém počtu a často v násobku čísla šest, Podobně i počet sept v koralitu je často podle čísla šest. Jsou nejdůležitější skupinou solitérních i koloniálních korálnatců s útesotvorným významem. U nejvýznamnějšího recentního řádu Scleractinia je významné boční pučení, při kterém pohlavně vzniklý jedinec se po přisednutí pučením rychle rozrůstá do kolonie. V tkáních jsou významné zooxantely nebo zoochlorelly. Moderní klasifikace člení podtřídou do osmi řádů, z toho jen jediný přežil do recentu.

Řád Rugosa – koráli drsnatí

(střední ordovik – perm)

Jsou vyhynulí, solitérní i koloniální korálnatci. Tělní symetrie je primálně bilaterální, se septy ve čtyřech kvadrantech. V průběhu vývoje se mění na souměrnost podle čísla 4. Jsou pravděpodobnou výchozí skupinou, ze které vznikli šestičetní korálnatci. Jejich korality mají silnou vnější stěnu koralitu (epitéka), často s podélnými lištami a nápadnými přírůstkovými valy na povrchu. Někteří si vytvářeli i trvalé víčko. Ve vnitřní stavbě koralitu se podstatně podílejí vodorovná dna, na kterých za života seděl polyp. V ose jsou vertikální septy (až tři velikostních řádů) spojena do sloupku nebo spirálním stočením sept vzniká struktura podobná sloupku. Při okraji koralitu bývá zesílená sterezóna. Tvar koralitu je nejčastěji kalichovitý, rohovitý nebo válcovitý. Drsnatí koráli spolu s korály tabulátními měli velký útesotvorný význam v siluru a devonu. Dělí se na dvě skupiny.

Skupina Cystiphyllida

(střední ordovik – svrchní devon)

Korality jsou solitérní nebo ve svazcích. Septy mohou chybět, dna a dissepimenta jsou utvářena různým způsobem. Koralit je mělký, kalichovitý. Největší rozvoj prodělávají v siluru a devonu.

Rody: *Calceola*, *Cystiphyllum*, *Goniphyllum*, *Microplasma*, *Tryplasma*.

Skupina Stauriida

(střední ordovik – svrchní perm)

Korality jsou solitérní nebo koloniální. Septy jsou obvykle dobře vyvinuta, často s okrajovou stereozónou. Dna jsou většinou přítomna. Skupina zahrnuje většinu rugózních korálnatců, s největším rozvojem ve spodním a středním devonu.

Rody: *Enterophyllum*, *Konodophyllum*, *Phillipsastrea*, *Syringaxon*.

Řád Tabulata – koráli deskatí

(spodní ordovik – svrchní perm)

Jsou vyhynulí paleozoičtí korálnatci. Jsou vždy koloniální, s dobře vyvinutými horizontálními přepážkami (dna, tabulae) a obvykle polygonálními a dlouhými korality s perforovanými stěnami. U některých je vyvinut coenenchym. Jsou významnou skupinou útesotvorných organismů v siluru a devonu, ekologicky zastupující dnešní hermatypní korály.

Klasifikace rozlišují sedm řádů, z nichž pět je významných.

Podřád Favositina

(ordovik – perm)

Korality jsou polygonální, hustě nahloučené v masivních deskovitých koloniích, s krátkými trnovitými septy a četnými dny.

Rody: *Alveolites*, *Favosites*, *Pleurodictyum*, *Squamefavosites*, *Syringopora*.

Podřád Auloporina

(silur – devon)

Korality jsou většinou nízké, trubicovité, vytvářející řetízkovité povlékavé kolonie. Korality často nemají dna.

Rod: *Aulopora*.

Podřád Halysitina

(ordovik – silur)

Kolonie jsou tvořené korality seskupenými palisádovitě v řadách.

Rody: *Cateniopora*, *Halysites*.

Podřád Heliolitina

(střední ordovik – střední devon)

Kolonie jsou masivní, deskovité. Korality mají kruhovitý průřez, často s 12 krátkými septy, a jsou uloženy v coenenchymu. Skupina bývá někdy klasifikována jako samostatný řád.

Rody: *Heliolites*, *Propora*.

Řád Scleractinia

(karbon – recent)

Většinou koloniální, méně často i solitérní koráli, u recentních většinou se symbiotickými řasami. Exoskelet je aragonitový, se septy v násobku šesti. V průběhu růstu se objevuje dalších 6, 12 a posléze 24 metasept mezi šesti hlavními protosepty. Vnější stěna koralitu je slabě vyvinuta. Korality jsou často drobné, uloženy v coenenchymu. Jsou významnou útesotvornou skupinou, ve fosilních stavu hojně rozšířenou od jurského období.

Dělí se na pět podřádů.

Podřád Astrocoeniina

(střední trias – recent)

Útesotvorní koráli s malými koralitami.

Rod: *Acropora*.

Podřád Fungiina

(střední trias – recent)

Solitérní nebo koloniální, většinou útesotvorní koráli s velkými koralitami a porézními septy.

Rody: *Cyclolites*, *Fungia*.

Podřád Faviina

(střední trias – recent)

Většinou útesotvorní koráli s vějířovitě uspořádanými trabekulami na laminárních septech.

Rody: *Favites*, *Madreopora*, *Thecosmilia*.

Podřád Caryophyllina

(jura – recent)

Solitérní, ahermatypní koráli, s laminárními septy a nehojnými synaptikulami (spojky mezi septy).

Rody: *Caryophyllia*, *Micrabacia*.

Podřád Dendrophyllina

(svrchní křída – recent)

Koloniální nebo solitérní koráli, většinou ahermatypní. Septa jsou laminární, nepravidelně porézní.

Rody: *Dendrophyllia*.

Kmen Brachiopoda – ramenonožci

Ramenonožci (Brachiopoda): jméno je odvozeno z řeckého brachion = rameno a pous = noha) jsou výlučně mořskou skupinou bezobratlých s asi 350 recentními, avšak více než 30 tisíci fosilními druhy. Jedinci jsou vždy solitérní, s průměrnou délkou těla od několika mm do 5 cm.

CHARAKTERISTIKA

Tělo je bilaterálně symetrické, s enterocoelním coelomem uzavřeným v dvoumiskové schránce s fosforečnanu nebo uhličitanu vápenatého (kalcitu, vzácně i aragonitu), který je vylučovaný pláštěm. Schránka je na těle orientovaná dorzálně (hřbetní miska) a ventrálně (břišní miska). Uvnitř schránky je poměrně malé tělo, které je umístěno v zadní, vrcholové části misek. Tělo je složeno ze dvou částí. Prosoma chybí, mezosoma je malé s lofofórem, metasoma je malé. Větší část prostoru mezi schránkami zaujímá plášťová dutina, ve které je umístěn spirálně stočený párový filtrační a dýchací aparát, tzv. lofofór. Lofofór nese nitkovitá tykadélka krytá řasinkovým epitelem. Slouží k filtraci potravy, zejména drobného planktonu a organického detritu. Lofofór je současně dýchacím orgánem. Ze zadní části břišní misky vybíhá stvol, kterým je jedinec připevněn k podkladu. Stvol může být různě modifikován nebo může i chybět. Svaly procházející tělem jsou úpony přichycené k vnitřní straně misek. Slouží k uzavírání a otevírání misek a k rotačnímu pohybu schránky okolo stvolu. Skupiny svalů procházející dorzoventrálním směrem jsou adduktory (zavírače) a diduktory (otvírače). Fungují antagonisticky a umožňují uzavření, resp. pootevření misek. Mezi miskami nebo otvorem v břišní misce prochází stvol, kterým je jedinec přichycen k podkladu. Uvnitř misek je stvol přichycen skupinou svalů (adjustory), které umožňují rotaci misek na stvolu.

Trávící soustava začíná ústy ležícími při bázi lofofóru a končí řitním otvorem v plášťové dutině. U rhynchoneliforních ramenonožců střevo končí slepě. Významné jsou výběžky coelomové dutiny do pláště, jejichž průběh bývá pravidelně vtištěn na vnitřním povrchu misek jako soustava rozvětvených kanálků. Ze smyslových orgánů jsou nejvýznamnější hmatové štětinky (séty), které vybíhají vně schránky podél okraje misek. K vylučování slouží metanefridie. Ramenonožci jsou gonochoristi, s vnějším oplozením a vývojem přes volně plovoucí larvální stadium (aktinotrocha). Nemají schopnost

SCHRÁNKA

Schránka ramenonožců je dvoumisková, z různým profilem. Podle klenutí misek se rozlišují misky bikonvexní (obě klenuté), plano-konvexní (hřbetní miska je plochá) až konkavo-konvexní (hřbetní miska je konkávní). U většiny ramenonožců jsou misky kloubně spojené párem zubů vybíhajících z břišní misky a zapadajících do jamek v misce hřbetní. Miska břišní je většinou větší, často i klenutější. V její vrcholové části (palintrop) je stvolový otvor, kterým prochází masitý stvol. U primitivnějších ramenonožců je namísto kruhovitěho stvolového otvoru v palintropu vyvinut pouze trojúhelníkovitý otvor na zámkové linii (delthyrium) nebo podélný žlábek (stvolový žlábek). Zámkové políčko (interarea, pseudointerarea) leží mezi vrcholem a zadním okrajem misky. U misky hřbetní může zámkové políčko chybět, nebo v jeho střední části může ležet trojúhelníkovitý otvor (notothyrium). Delthyrium i notothyrium bývá částečně až úplně zakryto či vyplněno. Na povrchu misek bývají přítomna radiální žebra, nejružnější lišty, trny, koncentrické valy či lamely, z jemné skulptace povrchu jsou nejčastější jemné přírůstkové linie. Velmi jemná struktura povrchu (mikroornament) je zastoupen u některých ramenonožců kruhovitými nebo kosočtverečnými jamkami.

Typickým rysem většiny ramenonožců je jediný pár zubů v břišní misce a jim odpovídající pár jamek v misce hřbetní, s různě vyvinutými podpurnými zařízeními (lišty, valy). Ve vrcholovém prostoru břišní misky jsou bývají patrné vtisky svalů, která misky zavírají (adduktory), otevírají (diduktory), nebo připevňují stvol k misce (adjustory). U misky hřbetní jsou adduktory patrné ve středu misky, diduktory jsou uchyceny v prostoru mezi jamkami, často na vyvýšeném políčku (zámkový výběžek). Stažením diduktorů dochází k rotaci misek podél zámkové linie a jejich pootevření. Lofofór je podepřen buď krátkým výběžkem (brachiofor, krura), či dlouhým smyčkovitým nebo spirálním kalcifikovaným útvarem (brachidium).

U schránek kalcitických je stěna misek ze tří vrstev. Na povrchu misek leží organické periostrakum. Střední tenká vrstva (vrstva primární) je tvořena z granulárního nebo lamelárního kalcitu. Vnitřní vrstva je budována z kose ležících vláken kalcitu a je jedinou vrstvou, která se zesiluje v průběhu růstu schránky. Stěna kalcitických misek může být prostoupena póry (puktátní stěna), může být bez pórů (impuktátní stěna) nebo jsou zde sloupky uvnitř lamelární stěny (pseudopuktátní stěna). U schránek z fosforečnanu vápenatého je stavba misek odlišná, většinou se střídají laminy organického materiálu s laminami fosforečnanu vápenatého. Složení a struktura stěny misek je významným taxonomickým znakem a v detailech se liší i mezi blízkými skupinami ramenonožců.

EKOLOGIE

Ramenonožci jsou výlučně mořskou skupinou citlivou na pokles salinity (stenohalinní). Jsou rovněž jen nepatrně tolerantní na zvýšenou salinitu. Jsou důležitou součástí přisedlého (sesilního) bentosu, který potravu získává filtrací. Vyskytují se od mělkovodního prostředí (šelfy) do velkých hloubek. V geologické historii je zpočátku patrný jejich dominantní výskyt v mělkovodním prostředí, zejména v tropickém a subtropickém klimatu. Postupně však byli vytlačováni do hlubokovodního nebo kryptického prostředí (podmořské jeskyně, zastíněné převisy) již během mesozoika a terciéru. Dnes jsou významnou složkou hlubokovodních chladnovodních faun (psychrosféry), naopak jsou ojedinělí mezi bentosem mělké litorální zóny.

Vzhled schránek je silně ovlivněn prostředím a způsobem života. K upevnění slouží masitý stvol, přichycený k pevnému podkladu nebo k jednotlivým kamínkům a zrnkům písku na dně. Stvol mohl být i zcela redukován a jedinec pak ležel volně na dně. Ukotvení na dně zajišťovaly trny vybíhajícími z povrchu misek do sypkého či bahnitého sedimentu. Méně běžná je cementace k pevnému podkladu jednou z misek. Vede pak k částečné ztrátě bilaterální symetrie misek. U skupiny richthofenidních ramenonožců šla specializace do takové míry, že miska břišní měla tvar kalicha přicementovaného kořenovitými výrůstky k povrchu, a miska hřbetní byla modifikována na silně pozmeněné víčko (podobná specializace je doložena u křídových mlžů rudistů a devonských korálnatců). Tvar schránky a struktury jejího povrchu jsou prvotřídními ekologickými indikátory prostředí a způsobu života, s řadou morfologických konvergencí v nezávislých fylogenetických liniích ramenonožců.

GEOLOGICKÁ HISTORIE

Ramenonožci se objevují ve spodním kambriu, kde jsou jednou z nejstarších složek tommotské fauny. V kambriu převládají skupiny s organofosfatickými miskami a skupiny chileidních, obolellidních, orthidních a protorthidních ramenonožců. Některé specializované skupiny kambrických ramenonožců vymřely již v průběhu kambria (obolellidní a většina chileidních ramenonožců). Od počátku ordoviku dochází z rychlé diverzifikaci a objevují se nové skupiny. Zatímco klitambonitidní a billingselidní ramenonožci (významné pro spodní ordovik) v průběhu ordoviku vymírají, orthidní, pentameridní a strofomenidní ramenonožci se silně rozvíjejí. Na konci ordoviku se objevují i první spiriferidní ramenonožci. V siluru a devonu ramenonožci stávají naprosto dominantní skupinou přisedle žijících mořských živočichů, zejména na útesech. Diverzifikují se další skupiny: rhynchonellidní, pentameridní, chonetidní, produktidní, spiriferidní, atrypidní a terebratulidní ramenonožci. Ve stejném období význam ramenonožců s organofosfatickými schránkami klesá. Na konci devonu ramenonožci začínají ztrácet svoji dominantní roli v mořských ekosystémech. V průběhu karbonu až triasu některé skupiny vymírají, zřejmě jako důsledek konkurence rapidně se rozvíjejících se mlžů. Konec permu přežívají kromě nemnoha organofosfatických ramenonožců jen rhynchonellidní, terebratulidní a poslední spiriferidní ramenonožci. Další, avšak menší rozkvět ramenonožců následuje v juře a křídě. Terebratulidní a rhynchonellidní ramenonožci zůstávají hojní i v mělkovodním prostředí, od konce křídý však i tyto skupiny ustupují. Nově se sice malá, ale dodnes existující skupina thecididních ramenonožců. V současnosti jsou rhynchonellidní a terebratulidní ramenonožci hojní pouze na místech, která jsou nepříznivá pro rozvoj mlžů (např. cirkumpolární a hluboké šelfové oblasti, strmé skalní stěny apod.). Výjimkou jsou ramenonožci lingulátní, kteří osídlují mělká písčito–bahnitá dna v tropech (např. bahno a písek mezi mangrovovými porosty) nebo žijí na pevném podkladu v oblastech upwellingu.

Ramenonožci byli velmi významnou skupinou na paleozoických útesech, i když nepatřili mezi vysloveně útesotvorné organizmy. Často jsou jedinými fosiliemi v sedimentárních sledech, zejména v mělkovodním prostředí nebo v extrémně hlubokovodních sedimentech. Mají velký stratigrafický význam, neboť jako vůdčí fosilie spolehlivě dokládají stáří usazenin a faciální prostředí. Jako skupina systematicky dobře zpracovaná a pro svoji omezenou schopnost migrace přes otevřená oceánská prostory jsou ramenonožci využíváni při paleogeografických, paleoklimatologických i evolučních studiích, zejména pro období staršího paleozoika.

TAFONOMIE

Ramenonožci bývají výborně zachovalými fosiliemi, poměrně často jsou nalézáni i v původní životní pozici ve shlucích několika jedinců. Po odumření se misky nesnadno oddělují zásluhou pevného spojení zuby zaklesnutými v jamkách a jsou přidržovány i svaly uvnitř schránky. Až na výjimky jsou misky kalcitové, které, na rozdíl od misek mlžů, hůře podléhají rozpuštění v porézních nepevných sedimentech. Ramenonožce proto nalézáme výborně zachovalé i tam, kde misky mlžů, plžů nebo

hlavonožců jsou zachované nevalně a mají stopy diagenetického rozpouštění. Při větším nahromadění mají schránky ramenonožců horninotvorný význam. Některé vápence, případně i jiné horniny, jsou podle nich i pojmenovány (např. stringocefalové vápence, obolové pískovce, orthisové pískovce).

METODIKA VÝZKUMU

Ramenonožce je možno sbírat jednak přímým vylamováním z pevné horniny nebo plavením misek z měkkých nebo sypkých sedimentů. Karbonátové misky někdy podléhají v průběhu diagenese silicifikaci a lze je pak získávat volné rozpouštěním karbonátové okolní horniny pomocí roztoku HCl nebo kyseliny octové. Tímto způsobem lze získat obrovské množství výborně zachovalého materiálu. Proslulé jsou silicifikované fauny ramenonožců z devonu a permu Severní Ameriky. Chemickou odolnost fosforečnanu vápenatého u linguliformních ramenonožců lze využít pro extrakci fosfatických misek rozpouštěním vápenců pomocí roztoku kyseliny octové. U některých skupin, zejména u ramenonožců rhynchonelidních, atrypidních, spiriferidních a terebratulidních, se pro studium vnitřní stavby misek využívá postupné ubrušování a orientované řezy, jež umožňují detailní studium a rekonstrukci brachiálního aparátu a dalších jemných vnitřních struktur.

SYSTÉM

Taxonomické členění skupiny se významně změnilo v uplynulých desetiletích. Původní systémy rozdělovaly ramenonožce podle nepřítomnosti či přítomnosti zubů na třídy Inarticulata (bezoporní) a Articulata (opornatí). Moderní klasifikace kladou důraz na složení a stavbu misek a dělí ramenonožce na skupiny s organofosfatickými miskami (kmen Linguliformea) a miskami z uhlíčitanu vápenatého (podkmeny Craniiformea a Rhynchonelliformea). Toto dělení je podpořeno i moderními studiemi na molekulární úrovni.

Třída Linguliformea

(kambrium – recent)

Méně početná třída zahrnující ramenonožce s organofosfatickými schránkami, kteří nemají vyvinutý zámkový aparát. Mají několik skupin svalů z uzavírání a šikmým střížným pohybům misek. Pootevření misek se uskutečňuje hydraulicky, zatažením těla k vrcholu misek, které misky rozevře. Většinou byl přítomen dlouhý stvol. Střevo je průchozí. Lofofór není nikdy podepřen pevnými strukturami. Na povrchu misek jsou někdy přítomny duté, někdy i větvíci se trny. Velikost misek je v mm řádu, maximálně až 5 cm. Skupina byla významná v kambriu a ordoviku. Od siluru ustupuje a do současnosti přežívá jen několik druhů, především v tropických oblastech a oblastech s výstupnými chladnými proudy.

Řád Lingulida

(kambrium – recent)

Schránky protažené, většinou slabě klenuté, bez zubů a jamek, v břišní misce je přítomen stvolový žlábek. Mají nebo je u nich předpokládán dlouhý, kontraktilní stvol.

Rody: *Elkania*, *Leptembolon*, *Lingula*, *Lingulella*, *Obolus*, *Paldiskites*, *Paterula*, *Rafanoglossa*.

Řád Acrotretida

(kambrium – devon)

Schránky velmi drobné až mikroskopické, většinou s kuželovitou břišní miskou a stvolovým otvorem na jejím vrcholu. Na larvální schránce je charakteristický mikroornament z mělkých kruhových jamek.

Rody: *Acrotreta*, *Numericoma*, *Opsiconidion*.

Řád Discinida

(ordovik – recent)

Schránky diskovitého nebo ploše kuželovitého tvaru s krátkým stvolem procházejícím trojúhelníkovitou štěrbinou nebo malým otvorem v zadní části misek. Typický je mikroornament s jamkami o velikosti několika mikrometrů.

Rody: *Discina*, *Orbiculoidea*, *Pelagodiscus*, *Schizotreta*, *Trematis*.

Řád Siphonotretida

(kambrium – devon)

Drobní až středně velcí ramenonožci okrouhlého obrysu s povrchem pokrytým dlouhými dutými trny a stvolovým otvorem na vrcholu protažené břišní misky.

Rody: *Celdobolus*, *Siphonotreta*, *Orbaspina*.

Třída Paterinata

(kambrium – ordovik)

Misky malé, oválně nebo eliptické s dobře vyvinutou pseudointerareou, na povrchu často s hlubokými jamkami. Pravděpodobně neměli funkční stvol.

Rody: *Lacunites*, *Micromitra*.

Podkmen Craniiformea

(ordovik – recent)

Málo početná skupina ramenonožců, jejichž schránky jsou z uhličitanu vápenatého, někdy v aragonitové modifikaci. Stvol je často redukovaný, jedinci bývají přicementováni k podkladu při současném potlačení mineralizace břišní misky. Zámkový mechanismus jim chybí nebo je nedokonale vyvinut. Střevo je průchozí, s řitním otvorem. Skupina se objevuje na počátku ordoviku avšak nikdy nedosáhla většího rozšíření. Na konci devonu téměř mizí a zůstávají pouze craniidní ramenonožci s několika druhy až do současnosti.

Řád Craniida

(ordovik – recent)

Schránka okrouhlá, s břišní miskou přicementovanou a hřbetní miskou nízce kápovitou. Uvnitř misek jsou nápadné svalové vtisky. Skupina je známa od ordoviku, od devonu má větší rozšíření a zůstává poměrně hojnou i v mesozoiku a kenozoiku. Dva druhy žijí dodnes ve Středozezemním moři a Atlantském oceánu.

Rody: *Crania*, *Orthisocrania*, *Petrocrania*, *Neocrania*.

Řád Craniopsida

(ordovik – karbon)

Většinou velmi drobní ramenonožci s oválnými miskami, přicementovaní k podkladu vrcholem břišní misky.

Rod: *Craniops*.

Řád Trimerellida

(ordovik – silur)

Velcí a mimořádně silnostěnní ramenonožci s aragonitovými miskami. Uvnitř misek jsou nápadné vystouplé plošiny pro upevnění svalů. Žili v mělké vodě s intenzivním prouděním, často vytvářeli monospecifické asociace. Byli významnou skupinou v tropických oblastech.

Rod: *Dinobolus*.

Podkmene Rhynchonelliformea

(spodní kambrium – recent)

Misky kalcitové, s párem zubů v břišní misce a jim odpovídajícím párem jamek v misce hřbetní. Zuby mohou druhotně chybět či jsou nahrazeny linií drobných zoubků podél zámkové linie. K otevření misek slouží didukty, jejichž stažením dojde k rotaci misek podél zámkové linie, k uzavření slouží addukty. Střevo končí slepě. Lofofór je často podepřen krurou nebo spirálním brachidiem. Skupina se objevuje ve spodním kambriu. Po hlavním rozvoji v siluru a devonu její význam poklesá. Naprostá většina dnes žijících druhů patří do dvou řádů tohoto podkmene, zbývající řády jsou vymřelé. Povrch misek je různě skulptován, s radiálními žebry, lamellami apod. Jednotlivé řády se liší morfologií misek, uspořádáním brachiálního aparátu i stratigrafickým rozšířením.

Třída Chileata

(spodní kambrium – perm)

Misky bez zubů, se stvolovým otvorem v břišní misce, někdy vpředu uzavřeným. Misky mají někdy jamkovitý ornament.

Rod: *Eodictyonella*.

Třída Obolellata

(spodní – střední kambrium)

Misky kruhovitě, s primitivním zámkovým aparátem a úzce trojúhelníkovitým nebo okrouhlým stvolovým otvorem v břišní misce. Povrch misek je hladký. Skupina prodělala rychlý rozvoj ve spodním kambriu, na počátku středního kambria zcela vymírá.

Rod: *Trematobolus*.

Třída Kutorginida

(spodní – střední kambrium)

Misky silně klenuté, břišní miska někdy asymetricky kuželovitá, bez zubů, jamek a zámkového výběžku, delthyrium a notothyrium je vyvinuto. Misky jsou na povrchu hladké, nebo s přírůstkovými liniemi, méně často bývají i radiální žebra.

Rod: *Nisusia*.

Třída Strophomenata

(spodní kambrium – trias)

Misky klenuté nebo ploché, hřbetní miska bývá konkávní. U misek bývají dobře vyvinuté zuby a jamky, mohou však být i druhotně redukované a podél zámkové linie jsou nahrazeny řadou malých druhotných zoubků. Mají dobře vyvinutá zámková políčka. Stěna schránky pseudopunktátní. Podpory lofoforu chybí nebo jsou nevýrazné, zámkový výběžek složen ze dvou laloků. Stvolový otvor bývá zcela zakryt deltidiální destičkou. Skupina dosáhla největšího rozkvětu v siluru, devonu a karbonu, nejstarší zástupci jsou známi již ze spodního kambria.

Řád Strophomenida

(ordovik – trias)

Schránka většinou konkávo–konvexní, hladká nebo s jemnými žebírky, drobná až velké velikosti. Jedinci většinou volně leželi na měkkém, bahnitém nebo písčitém dně.

Rody: *Aegiromena*, *Amphistrophia*, *Antigonambonites*, *Benignites*, *Leptaena*, *Leptostrophia*, *Rafinesquina*, *Shaleriella*, *Strophodonta*.

Řád Productida

(spodní devon – perm)

Misky plano–konvexní, velké, někdy kuželovité a až bizarní. Povrch břišní misky bývá hustě pokryt dlouhými dutými trny nebo trny vybíhají se zadního okraje břišní misky.

Rody: *Productus*, *Productella*, *Strophochonetes*, *Protochonetes*, *Dictyoclostus*.

Řád Orthotenedida

(ordovik – perm)

Schránka většinou bikonvexní, s jemnými radiálními žebírky, střední velikosti. Zámková políčka přítomna, s pseudodeltidem.

Rody: *Coolinia*, *Xystostrophia*.

Řád Billingsellida

(kambrium – ordovik)

Schránka většinou bikonvexní nebo konkavokonvexní, s vysokým břišním zámkovým políčkem s pseudodeltidem. Povrch s radiálními žebry.

Rody: *Billingsella*, *Antigonambonites*.

Třída Rhynchonellata

(spodní kambrium – recent)

Misky bikonvexní, impunktání nebo punktátní, s kalcifikovanou podporou lofofóru (krura, nebo brachidium).

Řád Protorthida

(kambrium – devon)

Schránky spíše menší velikosti, s vysokou břišní miskou a zámkovým políčkem. V břišní misce je vyvinuta jazykovitá podpora svalové plošiny (spondylium). U hřbetní misky chybí zámkový výběžek. Povrch misek nese radiálními žebra. Skupina se objevuje v kambriu, od ordoviku již nikdy nedosáhla většího rozšíření.

Rod: *Jamesella*, *Skenidioides*.

Řád Orthida

(kambrium – perm)

Schránka obvykle bikonvexní, s krátkými podporami lofofóru, s radiálně žebrovaným povrchem. Mají dobře vyvinutá zámková políčka. Stěna misek je impunktátní nebo punktátní. Řád je význačný pro ordovik, kdy dosahuje maxima rozvoje, od siluru ustupuje.

Rody: *Aulacella*, *Dalmanella*, *Dicoelosia*, *Drabovia*, *Eodalmannella*, *Hirnantia*, *Heterorthis*, *Isorthis*, *Jivinella*, *Lycophoria*, *Nocturnellia*, *Orthambonites*, *Orthis*, *Resserella*, *Rhipidomella*.

Řád Pentamerida

(střední kambrium – devon)

Často silně bikonvexní schránky jsou hladké nebo radiálně žebrované, většinou s palintropem. Uvnitř schránky jsou vyvýšené plošiny k upevnění svalů. Lofofór je podepřen násadci (tzv. kruralium).

Rody: *Conchidium*, *Clorinda*, *Ivdelinia*, *Porambonites*, *Sieberella*.

Řád Rhynchonellida

(ordovik – recent)

Většinou drobní až středně velcí, ovální až kruhovití ramenonožci se silně žebrovanými miskami a nápadně vytaženým vrcholem břišní misky. Přítomen je palintrop. Miska hřbetní bývá klenutější než miska břišní. Lofofór je spirálovitý, podepřený jen krátkými násadci. Okraj misek bývá často silně zubatý (cik–cak zazubený), někdy s vnitřními trny, které při rozevření misek vytvářely síto. Řád prodělal velký rozvoj v siluru a devonu, po úpadku na konci paleozoika došlo k jeho novému rozvoji v juře a křídě. Poměrně bohatě je řád zastoupen i současnosti. Většinou žili v mělkých a neklidných vodách na útesech nebo příbřežních mělčinách v dosahu vln.

Rody: *Ancilorhynchia*, *Rostricellula*, *Rhynchonella*, *Rhynchotrete*, *Sicorhynchia*, *Sphaerirhynchia*, *Stenorhynchia*, *Uncinulus*.

Řád Atrypida

(střední ordovik – devon)

Schránka bikonvexní, impunktátní, hladká nebo s radiálními žebry, běžné jsou dlouhé koncentrické lamely, někdy vybíhající do trnů a límce zvětšující plochu, kterou se jedinec opíral o měkké dno. Lofofór je spirální, orientovaný (většinou) dorzoventrálním směrem, s pevným brachidiem. Skupina je význačná pro silur a devon, charakteristická je pro útesové prostředí v siluru a devonu.

Rody: *Atrypa*, *Atrypoidea*, *Carinata*, *Dayia*, *Lissatrypa*, *Protozeuga*, *Rhynchospirina*, *Spinatrypa*.

Řád Spiriferida

(svrchní ordovik – perm)

Schránka bikonvexní, obvykle silně protažená do stran, s dobře vyvinutými zámkovými políčky. Povrch je pokrytý silnými žebry. Taxonomický význam má mikroornament, většinou z krátkých trnů a hrbolků. Zámková linie tvoří největší šířku misek. V ose misek leží sedlo a záhyb. Stěna misek není punktátní. Lofofór je spirální, vybíhá do stran a je podepřen spirálovitým brachidiem. Skupina prodělala největší rozvoj v devonu a karbonu.

Rody: *Acrospirifer*, *Cyrtia*, *Cyrtospirifer*, *Eospirifer*, *Delthyris*, *Howeella*, *Mucrospirifer*.

Řád Spiriferinida

(spodní devon – spodní jura)

Schránky jsou podobné předchozímu řádu, liší se však punktátní stěnou.

Rod: *Cyrtina*, *Syringothyris*, *Spiriferina*.

Řád Athyridida

(svrchní ordovik – jura)

Schránka je hladká nebo s koncentrickými lamellami, impunktátní, většinou bikonvexní s palintropem. Lofofór je spirální, vybíhající do stran, podepřený spirálním brachidiem spojeným v ose těla spojkou (tzv. jugum). Řád nikdy nedosáhl většího zastoupení. Jeho největší rozvoj spadá do svrchního devonu a spodního karbonu.

Rody: *Athyris*, *Composita*, *Meristella*, *Nucleospira*.

Řád Thecideida – thecidie

(svrchní trias – recent)

Drobní ramenonožci s miskou cementovanou k podkladu, bez stvolu, se zámkovým polem v břišní misce a složitě utvářenými vnitřními strukturami. Hřbetní miska plochá, podobná víčku.

Rody: *Lacazella*, *Thecidea*.

Řád Terebratulida

(spodní devon – recent)

Schránky kapkovitého obrysu, často silně bikonvexní, střední až velké velikosti, s palintropem. Stvol je mohutný, plně funkční a prochází velkým kruhovitým otvorem na vrcholu břišní misky. Delthyriální otvor je uzavřen destičkami. Povrch schránek je hladký nebo hrubě žebrovaný. Lofofór je smyčkovitý, podepřený brachidiem, které má smyčkovitý tvar. Řád se objevuje jako poslední velká

skupina ramenonožců na počátku devonu. Jeho význam vzrůstá v mesozoiku, zejména v juře a spodní křídě. Řád zahrnuje většinu recentních ramenonožců.

Rody: *Argyrotheca*, *Cryptonella*, *Digonella*, *Gibbithyris*, *Liothyrella*, *Rhipidothyris*, *Stiphothyris*, *Terebratulina*.

Kmen Bryozoa – mechovci

(ordovik – recent)

Mechovky či mechovci (Bryozoa: jméno pochází z řečtiny, je odvozené od mechovitěho vzhledu *brí – ó – zó – ah*). Jsou skupinou koloniálních živočichů s mikroskopickým tělem, jejichž coelom je rozdělený na tři části: protoel, mesocoel a metacoel. Metacoel odpovídá původní coelomové dutině a vytváří největší část těla.

CHARAKTERISTIKA

Tělo mechovek je děleno na přední část těla označovanou jako polypid (vlastní tělo živočicha s orgánovými soustavami) a zadní část těla, tzv. cystid (tělní stěna produkující pevnou chránku, zooecium). Tělní stěna (cystid) je pevně přichycena k zooeciu a spolu s polypidem vytvářejí jedince, tzv. zooida. Zooidi stejného vzhledu, v koloniích většinou převažující, se nazývají autozoidi. Zooidi s jinou morfologií a odlišnou funkcí jsou heterozoidi. Polypid má v přední části vířivý aparát kruhového nebo podkovovitěho vzhledu, tzv. lofofor, jehož jednotlivá chapadla jsou kryta obrveným epitelem. Při podráždění může být lofofor zatažen do cystidu. U některých mechovek je vytvářeno víčko zvané operkulum.

Mechovky jsou výlučně koloniální živočichové. Enkrustující nebo keříčkovitá kolonie nazývaná zoarium je tvořena z velkého počtu zooidů, kteří vznikli pučením z mateřského jedince. V kolonii jsou zooidi spojeni mezenchymatickým provazcem (funiculus), který je v těle zooida přichycen ke stěně žaludku. Tělo zooida je mikroskopické, válcovitěho nebo vakovitěho vzhledu, se silně zjednodušenou tělní stavbou. Trávicí soustavu tvoří průchozí trubice ve tvaru U s ústním otvorem při základu lofoforu. Řitní otvor leží v blízkosti lofoforu, avšak vždy vně. Mechovky jsou hermafroditi a rozmnožují se pohlavně i nepohlavně. Ze zygoty vzniká volně plovoucí larva trochoforového typu. Po jejím přisednutí z prvotního zooida, tzv. ancestruly, vyrůstá zoarium.

SKELET

Opora zoaria může být želatinozní nebo chitínózní, u mořských mechovek je často využíván uhličitán vápenatý. Až na výjimky jsou zoaria pevně přichycena k podkladu. Jednovrstevná zoaria pouze povlékají pevný podklad a nazývají se zoaria terčovitá nebo povlékavá. Mírně nad podklad se zdvihají zoaria masívní, homolovitá nebo hrubě větevnatá. Výše nad podkladem čnějí zoaria přichycená jen zesílenou stopkatou bází a mající nálevkovitý, vějířovitý nebo spirálovitý vzhled. Velikost zoarií se pohybuje od několika mm do asi 50 cm u některých vyhynulých forem. Průměrná velikost je v řádu několika mm až cm.

EKOLOGIE

Mechovky jsou výlučně vodní živočichové. Většina současných i vyhynulých druhů mechovek je mořských, sladkovodních druhů dnes žije asi 50, malý počet druhů je znám z vod brakických. Vyhynulých druhů je popsáno asi 15 tisíc. Mechovky jsou rozšířeny zejména v mělkých litorálních vodách s dostatkem kyslíku a potravy. Některé typy jsou však běžné i v hloubkách okolo tis. m. Někteří zástupci skupiny jsou známé až z hloubek okolo 8,5 km.

Mechovky získávají potravu aktivní filtrací vody uváděné do pohybu řasinkovým epitelem na povrchu lofoforu. Potravou je drobný plankton a organický detrit vznášející se ve vodě. Zejména povlékavá a terčovitá zoaria využívají vyvýšený podklad (ruduchy, chaluhy, mořské traviny, schránky jiných živočichů) pro snazší získání potravy z úrovně výše nade dnem (tzv. vysoký tier).

GEOLOGICKÁ HISTORIE

První mechovky se objevují na počátku ordoviku a záhy se stávají významnou složkou mořských společenstev. V průběhu ordoviku a siluru mají silné zastoupení mechovky trepostomátní a kryptostomátní a již od tohoto období mají význam při tvorbě menších útesů. V devonu a karbonu dosahují vrcholu rozvoje mechovky krystostomátní. Mechovky cyklostomátní nikdy nebyly dominantní skupinou, měly maximum rozvoje v křídě a brzy, již od počátku terciéru, jejich význam klesá. Moderní skupinou mořských mechovek jsou mechovky cheilostomátní, které se sice objevují až v juře, avšak již od konce křídý jsou dominantní skupinou mezi mořskými mechovkami. Sladkovodní mechovky jsou s pochybnostmi známy od křídý.

Mechovky měly v geologické historii několikrát útesotvorný význam, vždy spojený s rozvojem určité skupiny (ordovik: mechovky trepostomátní; devon až perm: mechovky kryptostomátní, paleocén: mechovky cheilostomátní). Moderní korálové útesy mají bohatou faunu enkrustujících mechovek. Od ordoviku mají horninotvorný význam, zejména v oblastech s tropickým a subtropickým klimatem.

SYSTÉM

Skupina byla dříve označována i jako podkmen Entoprocta, neboť podobně vypadající koloniální živočichové s řitním otvorem uvnitř lofoforu byli označováni jako Endoprocta. Oba tyto podkmeny byly zahrnovány do kmene Bryozoa. Skupina Endoprocta je v současném systému chápána jako samostatný kmen, vzniklý konvergentním vývojem. Pojem Entoprocta se tak stal nadbytečným. Kmen Bryozoa bývá někdy řazen pouze jako podkmen v rámci kmene Lophophorata (společně s podkmeny Brachiopoda a Phoronida). Moderní systémy (Boardman et al. 1893) však chápají tyto tři skupiny jako samostatné, byť evolučně blízce příbuzné kmeny.

Třída Phylactolaemata

(terciér – recent)

Mechovky s morfologicky identickými jedinci a neúplně vyvinutým cystidem. Mají podkovovitý lofofor a masitou destičku (epistom), která zakrývá ústní otvor. Vytváří většinou řídce větvené, povlékavé kolonie, které jsou někdy schopné plazivého pohybu. Sezónně vytváří ve funikulu statoblasty s ochranným obalem, které se po odumření polypidu uvolní a v příznivém období roku vytváří novou kolonii. Asi 50 známých druhů je sladkovodních. Fosilní nejsou bezpečně známy s pochybnostmi jsou k nim kladeny nálezy od křídý.

Rody: *Cristatella*, *Plumatella*.

Třída Gymnolaemata – keřnatenky

(ordovik – recent)

Jsou mechovky s chitinózním nebo kalcifikovaným zoariem. Lofofor je kruhovitý, mají dobře vyvinutý cystid a častá je polymorfie v kolonii. Kromě autozoidů, kteří získávají potravu, jsou v kolonii přítomni i heterozoidi (vibrakularie mají bičík a zajišťují pohyb vody podél kolonie, avicularie mají

přeměněné víčko vytvářející zoban a zajišťují obranu kolonie). U skupiny převládají povlékavá zoaria. Známo je asi 650 rodů.

Řád Ctenostomata – mechovky hřebínkovité

(ordovik– recent)

Zoaria jsou membranózní, želatinózní, většinou malých rozměrů. Zooecia jsou vakovitá, vzájemně se nedotýkají a mají v ústí víčka se štětinkami. Fosilní jsou vzácné.

Řád Cheilostomata – mechovky oružnaté

(jura – recent)

Zoaria jsou nejčastěji povlékavá nebo vytváří menší, často vějířovité nebo nálevkovité trsy. Zooecia jsou vakovitá až krabicovitá, těsně k sobě přiléhající, na povrchu s pestrými strukturami a uvnitř vždy bez přepážek. Ústí je kruhové, srpkovité až kapkovité, kryto operkulem. U některých zooecií je vyvinut tzv. kompenzační vak, který je hydrostatickým orgánem sloužícím při vysunování zoida ze zooecia. Jsou výlučně mořskými mechovkami. Prokázány jsou od jury do recentu. Od počátku křídý diverzita skupiny roste a dnes jsou nejhojnější a nejvýznamnější skupinou mechovek s asi 2800 druhy.

Rod: *Membranipora*.

Třída Stenolaemata

Jsou mechovky s kalcifikovanými a protaženými zooecií. Zooecia jsou válcovitá, kuželovitá nebo hranolovitá. Lofofor je vždy kruhovitý. Zoaria jsou tvořena převážně autozoidy, heterozoidy jsou vzácní. Jsou výlučně mořskou skupinou, s maximálním rozvojem v paleozoiku. Z původních tří řádů do současnosti přežil jediný řád Cyclostomata.

Řád Cyclostomata – mechovky kruhoústé

Zoaria jsou obvykle povlékavá nebo plazivá, většinou malých rozměrů. Zooecia mají trubicovitý vzhled a tenké, pórovité stěny, uvnitř bez přepážek. Ústí zooecií je kruhové, vždy bez víčka. Nejstarší zástupci jsou známi z ordoviku a jsou poměrně rovnoměrně rozšířeni v paleozoiku. V juře a křídě prodělávají expanzi, od počátku terciéru ubývají.

Rod: *Crisia*.

Řád Cystoporata

(ordovik – perm)

Připomínají cyklostomátní mechovky, mají však srpkovité výběžky (lunarie) při ústí zooecia.

Rody: *Ceramopora*, *Fistulipora*.

Řád Trepostomata – mechovky měnoústé

(ordovik – perm)

Zoaria jsou obvykle větší, masivní. Mají kulovitý, bočníkovitý, deskovitý nebo hrubě větevnatý tvar. Zoaria jsou tvořena těsně k sobě přiléhajícími, válcovitými zooecií, která mají příčné přepážky

(diafragmy). Mezi těmito zooecii jsou sevřená redukovaná zoecia (tzv. mezopóry) s uzavřeným ústím a vyšším počtem přepážek. Ústí zooecií jsou mnohoúhelníkovitá až nepravidelná, bez víček. Skupina je známa od spodního ordoviku. V průběhu ordoviku prodělala největší expanzi a po jen dílčím rozvoji v siluru a devonu řád ztrácí význam a vymírá během triasu.

Rody: *Batostoma*, *Diplotrypa*, *Monotrypa*, *Monticulipora*, *Polyteichus*.

Řád Cryptostomata – mechovky kryptoústé

(ordovik – perm)

Zoaria jsou větevnatá, keřovitá, vějířovitá, nálevkovitá, u některých forem mají tvar šroubovice. Nikdy nevytváří povlékavá nebo masivní zoaria. Velikost zoarií může být až několik desítek cm. Větvě jsou silně kalcifikovány, s druhotně ponořenými ústími zooecií hluboko do nitra jednotlivých větví. Zoecia mohou ležet po obou stranách větví (skupina Cryptostomata s.s.), nebo ústí mohou ležet ve dvou podélných řadách po jedné straně větví (skupina Fenestrata). Cryptostomata a Fenestrata bývají některými autory považovány za samostatné řády. Jednotlivé větve jsou spojeny příčnými přepážkami, dissepimenty, které nenesou zoecia. Výsledkem je krajkovitý vzhled s četnými okénky, tzv. fenestrami, a odlišný vzhled "lícové" a "rubové" strany zoaria. Nejstarší kryptostomátní mechovky jsou známy ze spodního ordoviku. Hlavní rozvoj skupiny nastává v devonu a karbonu, kdy je významnou složkou útesotvorných a horninotvorných organizmů. Na konci permu vymírají.

Rody: *Archimedes*, *Chasmatopora*, *Cyclopelta*, *Fenestella*, *Hemitrypa*, *Isotrypa*, *Utopora*.

Kmen Annelida – kroužkovci

(kambrium – recent)

Kroužkovci jsou skupinou převážně vodních (mořských i sladkovodních) v menší míře i suchozemských živočichů. Kmen je velmi početný, v současnosti s asi 12 tisíci popsány druhy. Počet známých druhů fosilních je velmi nízký, převážně omezený jen na druhy vytvářející pevné rourky.

CHARAKTERISTIKA

Kroužkovci jsou vždy solitérní, volně i přisedle žijící živočichové s pravou tělní dutinou (coelom), metamerním uspořádáním těla a opakujícími se tělními orgány. Tělo je dlouhé několik mm až cm, válcovité, bilaterálně symetrické. Obvykle je členěno do vysokého počtu segmentů. Před ústy leží článek zvaný prostomium, na konci těla leží pygidium. Segmentace může být shodného typu po celém těle (homonomní) nebo je rozlišená do dvou či více typů (heteronomní). Přírůstková (generativní) zóna těla leží mezi předposledním článkem těla a pygidiem. Vnější segmentaci odpovídá segmentace uvnitř těla, s přepážkami (septy), které oddělují sousední coelomové váčky a s dorzálním a ventrálním mezenteriem, která drží trávicí trubici v ose těla. Povrch těla kryje tenká kutikula, chitínózní krycí destičky (elytry). Z těla vybíhají chitínózní štětiny (chéty). Epidermis může vylučovat pevnou schránku (rourku). U aktivně se pohybujících mořských forem po stranách těla leží parapodia, vnitřně vyztužená chitínózní jehlicí (acicula).

Trávicí soustava je trubicovitá, s ústy mezi prostomiem a následujícím tělním článkem. V ústech bývá u některých skupin složitý čelistní aparát z několika chitínózních zoubků. Střevo může mít v závislosti na charakteru přijímané potravy, silně zvětšený trávicí povrch, a to buď vchlípením dorzální stěny střeva (tyflosolis) nebo rozvětvením do četných slepých výběžků (u pijavek). V přední části trubice bývají vyvinuty žaludky s různou funkcí (rozmělnovací, trávicí). Potravou kroužkovců jsou u dravých

forem drobní živočichové. Přisedlé typy filtrují pomocí obrvených tykadélek plankton a organický detrit vznášející se ve vodě. Velká část kroužkovců se živí organickým detritem z bahna a půdy. Parazitární skupiny kroužkovců jsou specializovány na některé bezobratlé (např. myzostomátní kroužkovci na lilijích) nebo se živí tělními tekutinami obratlovců (pijavky). Nervová soustava je gangliová, s páry ganglií v každém segmentu, spojenými podélnými a příčnými spojkami. Na hlavě dochází ke koncentraci smyslových orgánů. Bývají zde tykadla, oči, makadla, smyslové štětiny aj. K dýchání slouží u vodních zástupců keříčkovité vychlípeniny epidermis (žábry) nebo k dýchání slouží celý povrch těla, neboť i tenká kutikula je dostatečně propustná pro plyny. Cévní soustava je uzavřená, s trubicovitou pulsující cévou hřbetní a cévou břišní. Spojeny jsou příčnými spojkami v každém tělním segmentu. Vylučovací orgány jsou metanefridie nálevkovitého typu, otevřené do okolí samostatnými vývody. Kroužkovci jsou gonochoristi i hermafroditi. Oplození je vnější, do vodního prostředí nebo zevních struktur (clitellum). Rozmnožovací cykly některých mořských kroužkovců zahrnují vznik epitokních jedinců, kteří mají pouze rozmnožovací funkci. Rozmnožování je často synchronizováno. Nepohlavní rozmnožování je vyvinuto u mořských i sladkovodních forem (např. odškrcování jedinců), významná je i velká schopnost regenerace.

SCHRÁNKA

Kroužkovci si většinou nevytváří pevné schránky s výjimkou některých přisedle žijících (sedentárních) mnohoštětinatců. Tato skupina vytváří rourky z organického materiálu, často vyztužených nalepenými tělisky (zrnky písku, úlomky schránek) nebo se stěnou mineralizovanou uhličitánem vápenatým. Velikost rourky je několik mm až cm, rourky jsou často spirálně vinuté nebo různě červovitě zprohýbané. Rourky bývají pevně přitmělené k pevnému podkladu. Někteří rournatci si vytváří vápenaté víčko. Struktura stěny rourky kroužkovců je laminární, tvořená z lamin CaCO_3 postupně zesilujících stěnu rourky a liší se od struktury ulit zevně velmi podobných plžů (např. nedovitek). Vysoký potenciál k zachování mají drobné chitínové čelisti paulinidních mnohoštětinatců. Tyto zoubky se označují jako skolekodonti a mají vzhled pilovitých destiček a zahrocených kusadel.

EKOLOGIE

Kroužkovci jsou převážně vodní živočichové, využívající nejrůznější potravní strategie: jsou dravci, filtrátoři, požírají organický detrit a parazitují jako ektoparaziti na bezobratlých i obratlovcích. Většinou žijí benticky na dně, po kterém popolézají pomocí parapodií, nebo jsou rourkou přicementováni k podkladu. Velmi drobné formy jsou součástí intersticiální fauny mezi zrnky sedimentu. Řada forem žije zahrabána do dna nebo si ve dně vytváří obytné rourky. Jen menší část kroužkovců je součástí planktonu a dokáže pomocí ploutvovitých parapodií i aktivně plavat. Suchozemští kroužkovci (opaskovci) žijí v půdě, v trouchu starých stromů nebo pod kůrou stromů. Někteří kroužkovci produkují toxické látky k ochraně před predací. K ochraně slouží i křehké chitínózní štětiny vyčnívající z pokožky a někdy hustě kryjící tělo a obsahující palčivé látky.

GEOLOGICKÁ HISTORIE

Nejstarší kroužkovci jsou známi ze spodního kambria. Jejich měkká těla byla dobře zachována jen za mimořádně příznivých podmínek, např. v burgesské nebo v chenjianské fauně. Stopy připisované kroužkovcům jsou známy již ze svrchního prekambria a i některé fosilie vendské fauny bývají s pochybnostmi považovány za kroužkovce (např. rod *Spriggina*). Na hojný výskyt dravých kroužkovců od ordoviku lze soudit podle hojného výskytu izolovaných částí čelistí (tzv. skolekodontů). Vápenaté rourky přisedlých rournatců jsou známy od ordoviku, ale až od mezozoika jsou velmi hojné na schránkách nejrůznějších skupin živočichů. Za příznivých podmínek vznikají činností rournatců v mělkých vodách i menší útesy (serpulové útesy).

TAFONOMIE

Měkká těla kroužkovců se zachovávají jen za mimořádně příznivých podmínek. Po uhynutí podléhají rychlému rozpadu. Z těl dravých forem mnohoštětinatců zůstávají chitinózní čelisti, které bývají v průběhu fosilizace karbonizované. Rourky přisedlých kroužkovců se naproti tomu zachovávají dokonale, jejich stěny však bývají rekrystalizovány. Pevná víčka však odpadávají a bývají nalézána izolovaně. Shluky rourek zachované na vrstevních plochách mohou reprezentovat jedince původně přichycené ke společnému podkladu, který zcela podlehl rozkladu po zakrytí sedimentem (např. stélka chaluh). Za schránky stmelené z cizích tělísek bývají považovány řady ze stejnoměrně velkých schránek nebo z jejich úlomků, není však vyloučen vznik těchto řad i jinými způsoby.

Třída Polychaeta – mnohoštětinatci

(kambrium – recent)

Téměř výlučně mořská skupina kroužkovců, význačná přítomností tykadel na prostomiu a párem parapodií na tělních segmentech.

Řád Phyllodocida

Většinou bentičtí, výlučně mořští mnohoštětinatci, volně pohybliví a často draví. Někteří žijí i planktonně. Do skupiny bývají kladené některé vzácně zachované fosilní typy.

Rody: *Aphrodita*, *Nereis*, *Tomopteris*.

Řád Eunicida

Převážně mořská skupina bentických mnohoštětinatců, volně pohyblivých i žijících v rourkách, štěrbinách kamenitého dna nebo v sedimentu. Jsou převážně dravci nebo se živí organickým detritem. Někteří žijí symbioticky s garnáty. Dosahují délky až dvou metrů, většinou jsou drobní. Fosilní zoubky, tzv. skolekodonti, bývají přiřazovány této skupině.

Rody: *Eunice*, *Palola*, *Kettnerites*.

Řád Spionida

Zahrnuje některé výlučně vrtavé typy, kteří si hloubí válcovité rourky ve vápnitém podkladu, např. ve schránkách měkkýšů. Žijí pouze v moři. Některé fosilní vrtavé formy bývají řazeny to této skupiny.

Rod: *Polydora*.

Řád Terebellida

Výlučně mořská skupina kroužkovců, kteří si vytváří obytné rourky v písčitém nebo bahnitém sedimentu. Stěny rourek mají vyztuženy cizími tělísky (zrnka písku, úlomky schránek). Živí se organickým detritem, který vybírají dlouhými tykadly. Bývají považováni za původce některých fosilních stop, zejména svislých rourek v pískovcových lavicích.

Rody: *Skolithos*, *Tigillites*.

Řád Sabellida

Rournatci této skupiny si vytváří rourky organické s cizími tělísky nebo s vápnitou stěnou. Rourky jsou pevně přichycené k podkladu. Jsou jedinou skupinou kroužkovců, která je významná ve fosilním stavu. Živí se filtrací organického detritu pomocí vějířovitých tykadélek v přední části těla.

Rody: *Protula*, *Rotularia*, *Sabella*, *Serpula*, *Spirorbis*, *Spirobranchis*, *Sclerostyla*.

Řád Myzostomida

Výlučně parazitární mnohoštětinatci s diskovitým tělem. Parazitují na ostnokožcích. Některé deformace na fosilních lilijích jsou přičítány této skupině.

Třída Oligochaeta – máloštětinatci

(terciér – recent)

Máloštětinatci jsou sladkovodní nebo terestričtí kroužkovci s opaskem, bez parapodií a s redukovanými štětinami. Fosilní jsou mimořádně vzácní.

Třída Hirudinea – pijavky

(jura – recent)

Parazitární kroužkovci se stálým počtem tělních segmentů, redukovanými septy a přísavkami na těle (u ústního otvoru a na břišní straně na konci těla). Jsou výlučně sladkovodní a terestričtí. Loví drobné bezobratlé nebo parazitují na obratlovcích. Fosilní jsou mimořádně vzácné, z nejstaršími nálezy ze svrchní jury (Solnhofen)

Kmen Mollusca – měkkýši

(kambrium - recent)

Měkkýši (Mollusca: název odvozen z latinského mollis = měkký) jsou významnou skupinou coelomátních bezobratlých od kambria do recentu. V průběhu své evoluční historie byly vždy důležitou součástí mořských, později i sladkovodních a suchozemských ekosystémů. Jeví obrovskou přizpůsobivost při zachování základního stavebního plánu těla. Velikost těla měkkýšů kolísá od několika desetin mm do několika metrů (maximum 20 m, hmotnost až několik tun), průměrná velikost je několik cm. V současnosti je známo asi 100 tis. druhů (uváděné počty v literatuře velmi kolísají), počet popsanych vymřelých druhů je srovnatelný a jistě byl vyšší nežli v současnosti (popsaných je asi 35 tis. druhů). Některé vyhynulé skupiny (např. amoniti) zahrnují tisíce druhů, u jiných skupin je počet fosilních zástupců výrazně nižší (např. suchozemští plži) nebo je vůbec neznáme.

CHARAKTERISTIKA

Měkké tělo měkkýšů je chráněno vnější schránkou z uhličitanu vápenatého, která může poskytovat ochranu celému tělu či vytváří vnitřní oporu, ale může být zčásti nebo i úplně redukována a tělo zůstává bez pevné schránky. Tělo je složeno ze tří částí: hlavy, nohy a útrobního vaku. Hlava nese smyslové orgány, především tykadla, je v ní koncentrována nervová tkáň a nese ústa s radulou. Noha je svalnatá, umožňuje lezení, případně plavání či hrabání, a může být nejrozumnějším způsobem modifikována (např. ramena u hlavonožců). V útrobním vaku na hřbetní straně těla jsou soustředěny tělní orgány. Po stranách těla splývá silně žláznatý plášť, který vylučuje schránku. Přehyb pláště (duplikatura) vytváří plášťovou dutinu, ve které leží dýchací orgány, řitní otvor, vyústění vylučovacích

orgánů a gonád. U některých skupin měkkýšů v dutině leží i chemoreceptory. Povrch těla měkkýšů je silně žláznatý. Kožně svalový vak je silně modifikovaný, jsou z něj vyčleněny skupiny svalů. Jsou to především zatahovače (retraktory), které zatahují nohu do schránky, a svěrače (adduktory), které přitahují dvoumiskovou schránku k sobě. Svalovina může být velmi silná a umožňuje mimořádnou pohyblivost, např. u hlavonožců.

Coelomová dutina je redukována na dutinu v okolí srdce (perikard). Trávicí soustava je průchodná trubice. Na dně ústí dutiny leží chitinózní škrabací páska (radula), které poskytuje oporu chrupavčitý odontofor. K jícnu přiléhají silné slinné žlázy. Žaludek je vakovitý, někdy se slepými výběžky a může obsahovat krystalický kuželík, který umožňuje trávení celulózy (produkuje amylázy). Střevo prochází útrobním vakem a ústí v plášťové dutině. K vylučování slouží metanefridie (ledviny), které jsou otevřené do dutiny perikardu.

Cévní soustava je otevřená, srdce má jednu až čtyři síně v závislosti na počtu ktenidií. Dýchací orgány leží v plášťové dutině a jsou nejrůznějšími způsobem modifikovány. Primární jsou hřebínkovité žábry (ktenidie), v průběhu evoluce se vytvořily také vláknité nebo lamelovité žábry. Počet žaber může být vysoký nebo může zůstat jen jediné ktenidie. U suchozemských plžů ktenidie zanikají a k dýchání slouží silně prokrvená stěna plášťové dutiny. U některých měkkýšů dýchací orgány v plášťové dutině zanikají a jsou nahrazeny dýcháním celým povrchem těla nebo se vytváří druhotné žábry vychlípěním pokožky. Soustava nervová je různé úrovně, od velmi primitivní s nepravidelnou sítí nervových vláken (amfineurie) až ke koncentraci nervové tkáně do mozku v chrupavčitém obalu. U většiny měkkýšů nacházíme dva páry nervových pruhů vybíhajících do těla (pedální a pleuroviscerální pruhy) s několika ganglii, které jsou navzájem propojené konektivy a komisurami. Smyslové orgány jsou nejrůznější funkce a úrovně. Významné jsou párovité oči, od jednoduchých miskovitých ke složitému komorovému oku, jednoduchých oček může být i vyšší počet. Chemoreceptory jsou koncentrovány na hlavě a v okolí žaber (osfradie).

Měkkýši jsou primárně gonochoristi, druhotně i hermafroditi, u některých zástupců s patrným pohlavním dimorfismem. Oplození je vnější nebo vnitřní s přímým vývojem nebo vývojem přes volně pohyblivou larvu trochoforového typu. Ta může různě vypadat u jednotlivých skupin měkkýšů. U mořských plžů a mlžů je význačnou larvou veliger, u sladkovodních mlžů glochidie. Až na výjimky jim chybí schopnost nepohlavního rozmnožování, rovněž schopnost regenerace měkkýšům chybí.

SCHRÁNKA

Schránka měkkýšů je nejrůznějším způsobem modifikovaná, vždy z uhličitanu vápenatého, v kalcitové nebo aragonitové formě. Tvoří ji tři vrstvy: vnější periostrakum, střední vrstva kalcitová prizmatická a vnitřní vrstva aragonitová (též porcelánová). Periostrakum (konchinová, konchiolinová vrstva) je tenká organická vrstva na povrchu schránky, tvořená proteinem konchinem. Kromě schránky může pokrývat i sifony a někdy přerůstá přes okraj schránky. Je lesklá, matná, může vybíhat do lamel a chloupků. Periostrakum má rohovou barvu, u sladkovodních mlžů bývá i zelené. Periostrakum je vylučováno okrajem pláště a v průběhu růstu se nezesiluje, naopak ve vrcholové části schránek se postupně stírá.

Prizmatická vrstva (ostrakum, hranolová vrstva) je tvořená z hranolů uhličitanu vápenatého, nejčastěji kalcitu, aragonit je znám u některých skupin mlžů (čeledi Unioidea, Trigoniidae). Hranoly jsou na sebe hustě natlačeny, spojeny tenkou vrstvou konchinu. Prizmatická vrstva je vylučována okrajem pláště a v průběhu růstu se nezesiluje.

K prizmatické vrstvě se na vnitřní straně schránek přikládá vrstva perleťová nebo porcelánová (hypostrakum). Je tvořena z aragonitu nebo méně často z kalcitu. Prostorově ji vytváří tabulkovité nebo vláknité krystalky navzájem spojené konchinem. Má perleťový lesk nebo je porcelánového vzhledu, u některých měkkýšů je průsvitná. Popsaná stavba schránek se může výrazně lišit mezi jednotlivými skupinami měkkýšů.

Schránka měkkýšů může být tvořena jedinou ulitou (přilipkovci, plži, kelnatky, hlavonožci), dvěma miskami (mlži) nebo ji tvoří několik vápnitých štítků. U primitivnějších měkkýšů je namísto schránky na povrchu těla vysoký počet vápnitých jehlic.

EKOLOGIE

V průběhu historie měkkýši osídlili všechna hlavní prostředí. Přežívají i aridních oblastech polopouští, největší rozvoj však mají v mělkovodním mořském prostředí. Jsou přítomni i ve velkých hloubkách oceánů, od paleozoika i v okolí termálních vývěrů na oceánském dně. V moři jsou součástí bentosu a to pohyblivého, pevně přisedlého i zahrabaného do dna. Někteří měkkýši vrtají do pevných podkladů (vrtaví mlži). Drobné formy s redukovanými schránkami jsou složkou zooplanktonu. Aktivními plavci (nektonem) se stali od počátku paleozoika hlavonožci. Měkkýši dokáží využít nejrůznější potravní zdroje. Primárně jsou spásáči, kteří pomocí raduly seškrabují nárůsty sinic a řas, v případě suchozemských plžů spásají vegetaci. Velká část měkkýšů, především mlži, jsou mikrofágové, filtrující drobný plankton a organický detrit z vody. Plži a někteří mlži vybírají organický detrit při lezení po dně. Jiní plži a hlavonožci jsou z velké části aktivní dravci, lovící jiné bezobratlé i ryby. K lovu využívají nejrůznější strategie. Dokonalá nervová soustava hlavonožců je nepochybně důsledkem predace na hbité kořisti. Hlavonožci ve starším paleozoiku a v menší míře i později byli na vrcholu potravní pyramidy v mořích.

Brakické prostředí a příliv–odlivová zóna v mořích jsou hojně osídleny mlži a plži, kteří jeví schopnost tolerance ke směnám salinity a k občasnému vysychání. Projevuje se nižší druhovou pestrostí a naopak vysokým počtem jedinců.

Sladkovodní a suchozemské prostředí bylo osídleno plži a v malé míře i mlži. I když se někteří dokázali přizpůsobit i nepříznivým klimatickým podmínkám, zejména vysychání, největší rozmanitosti dosáhli v humidním teplém klimatu s bujnou vegetací. Drobné ekologické niky a omezená pohyblivost podmiňuje velikost obývaného areálu. Taková prostředí, zejména ostrovního charakteru, k vysoké druhové pestrosti a endemismu suchozemských plžů. Příkladem jsou endemické fauny na Maltě a Baleárských ostrovech ve Středomoří.

Ze vzhledu zachovaných schránek a někdy i z dochovaných stop po činnosti (např. doupata vrtavých mlžů, stopy po predaci) můžeme velmi dobře odvodit způsob života fosilních forem. Časté jsou tvarové a funkční konvergence ve tvaru schránek a způsobu obživy mezi navzájem nepříbuznými skupinami plžů a mlžů.

GEOLOGICKÁ HISTORIE

Měkkýši se objevují na počátku kambria. V jeho průběhu zůstávají poměrně okrajovou skupinou živočichů, s malým počtem druhů a drobnou velikostí těla, převažují archaické formy (přilipkovci, bellerofontidi). Na počátku ordoviku dochází k rychlému rozvoji plžů a hlavonožců, z průběhu ordoviku následuje rozvoj mlžů. Od siluru jsou měkkýši důležitou skupinou v mořských ekosystémech, s mimořádným rozvojem hlavonožců, zejména loděnkovitých. V průběhu karbonu a permu jsou původní paleozoické čeledi mlžů a plžů postupně nahrazovány čeleděmi moderními a v mezozoiku tyto skupiny začínají vytvářet společenstva dnešního typu. V karbonu mlži a plži pronikají do sladkých vod, plži až na souš. V průběhu mezozoika dochází k rychlému rozvoji amonoidů, kteří na konci křídly vymírají. Od počátku terciéru se rozvíjí moderní plži, kteří společně s mlži tvoří převažující měkkýše v dnešních mořích. Četné linie plžů a mlžů (čeledi, rody) můžeme vysledovat hluboko do minulosti. Malé třídy (kelnatky, štítkonošci) nikdy nedosáhly většího rozšíření. Skupiny s velkým rozšířením ve starším paleozoiku (přilipkovci, bellerofontidi, rostroconchy) jsou dnes zcela okrajové nebo vyhynuly na konci paleozoika.

TAFONOMIE

Až na vzácné případy otisků celých těl známe s fosilních měkkýšů pouze schránky. Zachovávají se velmi příznivě ve vápnatých sedimentech, naproti tomu v siliciklastických sedimentech bývají schránky částečně vylouženy až zcela rozpuštěny a zůstávají jen části s jiným chemickým složením. Příkladem jsou aptychy, které jsou příznivě zachovány díky kalcitovému složení, zatímco aragonitové ulity amonoidů jeví stopy koroze a někdy až stínový způsob zachování. Schránky měkkýšů často podléhají bioerozi. Pokud leží delší čas na dně, rozpadají se činností vrtavých hub, mechovek a jiných měkkýšů. V mělkovodním prostředí bývají schránky mořskou abrazí charakteristicky omlety a rozlámány. Významný je chemismus prostředí. Ve sladkých vodách o nižším pH jsou schránky korodovány a při nezakrytí sedimentem rychle mizí. Totéž platí o suchozemských plžích, kteří se dobře zachovávají ve vápnatých půdách (např. v krasových oblastech, ve spraších), naopak v kyselých lesních půdách se rychle rozkládají.

METODIKA VÝZKUMU

Tvar a stavba schránky měkkýšů má pro paleontologické studium měkkýšů prvořadý význam. Radiální a koncentrické linie, stavba ústí, svalové vtisky, vzhled protokonchy a neanické schránky mají velký taxonomický význam. Při studiu některých hlavonožců jsou nezbytné orientované řezů schránkou, které poskytují informace o stavbě septa a sifonální trubice. Schránky měkkýšů se z hornin nejlépe získávají plavením (z písků, z jílu, ze slínů, z rozvětralých vápenců). Při zachování v siliciklastických horninách se využívají pružné hmoty (např. latex, silikon) k odlévání tvaru a ozdoby schránky z negativního otisku. Silicifikace schránek měkkýšů ve vápnatých sedimentech, která je běžná v paleozoiku, umožňuje jejich uvolnění z pevné horniny pomocí roztoků kyselin (octové, mravenčí, chlorovodíkové).

SYSTÉM

Systematické členění kmene je víceméně ustálené, s devíti třídami (Chaetodermomorpha, Neomeniomorpha, Polyplacophora, Monoplacophora, Gastropoda, Scaphopoda, Bivalvia, Rostroconchia a Cephalopoda) a některými vymřelými skupinami kladenými do jejich příbuznosti (+ Hyolitha + Tentaculita). Členění v rámci velkých tříd je předmětem diskusí, zejména u plžů, kde některé fosilní nálezy nelze jednoznačně přiřadit ani k přílipkovcům ani k plžům bez změny původní koncepce těchto skupin.

Třída Chaetodermomorpha (= Caudofoveata)

(recent)

Tělo je protažené, červovité, několik cm dlouhé, s radulou, na povrchu s chitinózní kutikulou nesoucí šupinky. Hlava je nezřetelná. Malá plášťová dutina leží na konci těla a nese ktenidie. Jsou malou mořskou skupinou, u které neznáme nepochybné fosilní doklady. Problematická spodnokambrická fosilie *Halkieria* je některými autory považována za hypotetického předchůdce této skupiny. Podobně vypadá i kambrický rod *Wiwaxia*.

Třída Neomeniomorpha (= Solenogastres)

(recent)

Tělo je červovité, bez šupinek a ktenidií, na břišní straně s rýhou s lištami připomínajícími nohu. Fosilní zástupci nejsou známi.

Třída Monoplacophora – přílipkovci

(spodní kambrium – recent)

Tělo je drobné, bilaterálně symetrické, kryté kápovitou ulitou. Noha je kruhovitá, lemovaná štěrbinovitou plášťovou dutinou s několika páry žaber. Hlava nese jediný pár tykadel a není od těla zřetelně oddělena. V ústech leží radula, v žaludku je přítomen krystalický kuželík. V těle se opakují párovité orgány (gonády, vylučovací orgány, cévy), rovněž je přítomno několik párů retraktorů nohy. Schránka je kápovitá, drobná, s vrcholem posunutým dopředu, na vnitřní straně se vtisky několika párů retraktorů. Skupina je známa od spodního kambria a fosilní schránky jsou známy do devonu. Recentní zástupce byl objeven v roce 1953, v nedávné době byl nalezen i terciární zástupce. Přežívají ve velkých hloubkách oceánů jako pozůstatek kambrické evoluční fauny. Spodnopaleozoičtí přílipkovci jsou větší než recentní druhy a žili v mělkovodním mořském prostředí. Jejich schránky bývají někdy spirálně svinuté nad hlavu (exogastricky vinuté).

Rody: *Archinacella*, *Drahomira*.

Třída Polyplacophora – štítkonošci

(svrchní kambrium – recent)

Výlučně mořští měkkýši s bilaterálně symetrickým oválným tělem, krytým osmi vápnitými destičkami. Hlava je od těla oddělena rýhou, noha je velká, s přísavnou funkcí. Po stranách těla je štěrbinovitá plášťová dutina, ve které leží vysoký počet ktenidií. Hlava nese ústní otvor, tykadla a oči chybějí. Řiť je na konci těla. Nervová soustava je primitivního typu.

Schránka je tvořena osmi kloubnatě spojenými destičkami, umožňují stočení těla (volvaci). Po obvodu těla leží široký záhyb pláště (perinotum), které je pokryté vápnitými šupinkami nebo jehličkami. Desky schránky jsou složeny ze čtyř vrstev. Pod povrchových periostrakem leží porézní vápnité tegmentum, dále silné vápnité artikulamentum vytvářející kloubní plošky a vnitřní povrch vystýlá sklovité hypostrakum. Desky jsou perforované drobnými póry vyplněnými senzoryckými orgány (estéty), které plní zrakovou funkci.

Skupina je známa od kambria, nikdy však nedosáhla většího rozšíření. Přednostně se vyskytuje v mělkovodním mořském prostředí, často v kryptických podmínkách (pod kameny, pod převisy). Pomocí raduly spásají povlaky řas, jimiž se živí.

Rody: *Helminthochiton*, *Rhombochiton*, *Chiton*, *Matthewia*.

Třída Scaphopoda – kelnatky

(ordovik – recent)

Málo početná, výlučně mořská skupina měkkýšů s malou, trubicovitou, k jednomu konci se zužující schránkou. Plášťová dutina je štěrbinovitá, bez žaber. Noha je krátká, trojlaločnatá, hlava je bez očí a tykadel, zato nese vyšší počet nitkovitých tykadélek (kaptákula) k vybírání potravy (organického detritu) ze sedimentu. Žijí zahrabaně v bahně, s užším koncem vysunutým nad dno.

Kelnatky jsou známy od ordoviku, hojnější jsou v relativně hlubokovodních sedimentech od křídý. Stejný způsob života jaký je znám u recentních kelnatek se předpokládá již u nejstarších ordovických forem (*Plagioglypta*).

Rod: *Dentalium*.

Třída Bivalvia – mlži

(kambrium – recent)

Měkkýši bez zřetelné hlavy, s tělem chráněným dvoumiskovou schránkou vytvářenou pláštěm, který splývá po stranách těla. Misky (lastury) jsou spojeny v hřbetní linii pružným vazem ze zesíleného periostraka (ligament), který misky rozevírá, nebo dochází k jeho poklesu mezi lastury a vzniká pružný špalíkovitý útvar (resilium) nesený na výběžku zámku (chondrofor). Proti rozevírání působí dva skupiny svalů (svěrače, adduktory), které přirůstají ke stěně lastur v přední a zadní části misek. Lastury jsou kloubně spojeny v zámkové linii zámkem. Noha je primárně velká, druhotně bývá redukována u přisedlých forem. Noha je vysunována mezerou mezi předními laloky pláště a slouží k pohybu a čechrání sedimentu. V noze bývá byssová žláza, produkující pevná vlákna k přichycení k podkladu (byssová vlákna). Vysouvání nohy se děje tlakem hemolymfy, zatažení pomocí svalů (zatahovače, retraktory) upnutých ke stěně misek ve vrcholové části lastur. Žábry jsou silně modifikované. Původní lupínkovité žábry (ktenidie) jsou většinou nahrazeny nitkovitými (filibranchie) nebo lamelovitými (lamellibranchie) žábry; žábry mohou i zaniknout a namísto nich se objevuje příčná horizontální přihrádka (septibranchie). Žábry kromě dýchání slouží i k filtraci potravy (detritu, planktonu) z vody, malá část mlžů potravu vybírá ze sedimentu nebo loví větší kořist. Voda se dostává do plášťové dutiny přijímacím otvorem při zadním okraji (inhalantní otvor), v jeho blízkosti se nachází i otvor vyvrhovací (exhalační otvor), kterým voda opouští plášťovou dutinu. Otvory bývají protaženy do sifonů, které někdy mají i společný obal, potažený periostrakem nebo inkrustovaný uhličitánem vápenatým.

SCHRÁNKA

Podle pozice na těle rozlišujeme lasturu levou a lasturu pravou. Rovina symetrie tak leží mezi lasturami. Mezi vrcholy leží u některých misek zámkové políčko (area) nebo jsou před a za vrcholem plošky odlišené od zbývajících povrchu misek jinou ozdobou a rýhou (štítek, lunula). Lastury jsou kloubně spojené v zámkové linii, v které leží vyšší počet zubů stejného tvaru a velikosti (taxodontní zámek) nebo jsou zde dva či tři zámkové zuby pod vrcholem misek (heterodontní zámek). V průběhu evoluce vznikla i další uspořádání. Dysodontní zámek je tvořen malým počtem drobných zoubků při okraji misky. Isodontní zámek tvoří velké zuby po obou stranách jamky ligamentu. Schizodontní zámek je z velkých zubů nesoucích na povrchu rýhy kolmé k protažení zubu. Desmodontní zámek tvoří nově tvořené lišty při okraji misek, zatímco původní zuby jsou malé nebo zcela chybí. Na vnitřním povrchu misek jsou patrné vtisky předního a zadního adduktoru, spojené více či méně patrnou plášťovou linií. Jsou-li stejnoměrně vyvinuty oba dva svaly, hovoříme o izomyárním uspořádání, je jeden vtisk výrazně zmenšen, jde o anizomyární uspořádání. V závislosti na způsobu života může jeden svalový vtisk být i zcela redukován, tzv. monomyární uspořádání. Plášťová linie, jako důsledek přechodu na infauní způsob života a tvorbu a prodloužení sifonů, bývá v zadní části prohnuta a vzniká plášťový záhyb. Povrch misek nese koncentrickou (přirůstkové linie, valy) nebo radiální (žebra, žebírka, linie) ozdobu. Křížením obou směrů vznikají ostny a bradavky na povrchu misek. Divarikátní ozdoba probíhá kose k oběma směrům a vzniká jako funkčně morfologické přizpůsobení k zahrabání do sypkého sedimentu. Stavba stěny misek odpovídá obecné stavbě schránek měkkýšů, u některých skupin bývá mohutně vyvinuta aragonitová perleťová vrstva.

EKOLOGIE

Mlži žijí v moři, jen malá část osídlila i sladké vody. Žijí převážně hrabavě, V takovém případě jsou více či méně zabořeni do sedimentu, se sifony vysunutými nad dno. Přejít s přisedlým epibentickému způsobu života vedl k tvorbě přichycovacích orgánů (byssová vlákna) nebo k přímé cementaci schránky. Přisedlý způsob života někdy vede ke ztrátě symetrie. Někteří mlži vtáží do pevných pokladů, které mechanicky, chemicky či oběma způsoby narušují. Tento kryptický způsob života vedl ke zmenšení, ztenčení a až k téměř úplné redukci schránky. Menší část mlžů leží volně na dně nebo je schopna i krátkodobého plavání klapáním misek a vytlačováním vody z plášťové dutiny. Morfologie

schránek dokonale odráží způsob života, což umožňuje velmi přesné paleoekologické rekonstrukce založené na fosilním materiálu.

EVOLUČNÍ HISTORIE

Mlži se objevují ve spodním kambriu, většího rozšíření dosahují od svrchního ordovíku. Již v ordovíku se objevují heterodontní typy, i když dominantní zůstávají mlži s taxodontním zámkem, zejména mlži paleotaxodontní. Na počátku mesozoika začínají vytlačovat konkurenční ramenonožce a od jury jsou převažující skupinou bentických filtrátorů. Ve sladkovodním prostředí se mlži objevili na počátku karbonu. Četné dnes žijící čeledi a rody můžeme vysledovat hluboko do minulosti (křída, jura), ale jsou četné tvarové a funkční konvergence mezi nepříbuznými skupinami. Některé typické skupiny mlžů se vyhranily ekologicky a funkčně-morfologicky již na konci paleozoika a v mezozoiku (např. hřebenatky v karbonu, ústřice v juře) a přežívají v nezměněné formě do recentu. V současnosti mlži dosahují maximálního rozvoje v celé geologické historii skupiny s asi 8 tis. popsányými druhy.

Podtřída Protobranchia

(ordovik – recent)

Drobní mlži s aragonitovými lasturami, taxodontním zámkem, protobranchiemi, žijící semiinfauně. Potravu vybírají příústními papilami ze sedimentu. Je to skupina významná pro spodní paleozoikum

Rody: *Ctenodonta*, *Nucula*.

Podtřída Cryptodontia

(ordovik – recent)

Mlži drobné až střední velikosti s aragonitovými lasturami a dysodontním typem zámku. Žijí infauně i epifauně. Skupina byla velmi rozšířená v paleozoiku.

Rody: *Cardiola*, *Cardiolinka*, *Eopteria*, *Panenka*, *Slava*, *Solemya*.

Podtřída Pteriomorphia

(ordovik – recent)

Heterogenní skupina byssátních mlžů s různým utvářením svalů a zubů. Lastury jsou kalcitické, aragonitové nebo obojí.

Řád Arcoida

Mlži s oběma adduktory shodné velikosti (izomyární), zřetelným zámkovým polem a taxodontním zámkem. Žábry jsou filibranchie.

Rody: *Anadara*, *Arca*, *Glycymeris*, *Limopsis*.

Řád Mytiloida

Mlži z redukovaným předním svěračem (anizomyární) a dysodontním zámkem. Žábry jsou filibranchie nebo lamellibranchie. Někteří vrtají do tvrdého podkladu.

Rody: *Lithophaga*, *Modiolus*, *Mytilus*, *Pinna*.

Řád Pterioda

Anizomyární nebo monomyární mlži s filibranchiemi nebo lamellibranchiemi, velmi významní jsou od mezozoika. Zámek je často isodontní. Někteří jsou byssátní, jiní využívají cementace k podkladu, někteří leží volně na dně. Častá je ztráta tělní symetrie a redukce nohy.

Rody: *Actinopteria*, *Babinka*, *Exogyra*, *Flabellipecten*, *Gervillia*, *Gryphaea*, *Chlamys*, *Inoceramus*, *Lima*, *Lopha*, *Ostrea*, *Oxytoma*, *Pecten*, *Posidonia*, *Pteria*, *Pterinopecten*.

Podtřída Palaeoheterodonta

(ordovik – recent)

Mlži s aragonitovými miskami, často velmi silnostěnnými, s mohutně vyvinutým zámkem. Je významná pro paleozoikum a mesozoikum a zahrnuje většinu velkých sladkovodních mlžů.

Řád Modiomorphoida

Paleozoická skupina, ze které vznikla většina pozdějších mlžů z heterodontním typem zámku. Jsou významní pro ordovik a silur.

Rody: *Modiolopsis*, *Redonia*.

Řád Unioida

Morfologicky konzervativní skupina sladkovodních mlžů s dlouhou geologickou historií. Mají heterodontní typ zámku.

Rod: *Unio*.

Řád Trigonoida

Velcí mlži s trojúhelníkovitými silnostěnnými lasturami a schizodontními zuby. Byli významní v průběhu mesozoika, v současnosti jsou skupinou mizející, jen s malým počtem převážně tropických druhů.

Rod: *Trigonia*.

Podtřída Heterodonta

(ordovik – recent)

Heterodontní mlži s lamellibranchiemi, většinou s aragonitickými lasturami. Žijí převážně zahrabáni hlouběji do dna a s jeho povrchem jsou spojeni dlouhými sifony.

Řád Veneroida

Velmi početná skupina s pravým heterodontním typem zámku, silnými až tenkostěnnými lasturami. Většinou žijí mělce až hluboce zahrabáni do sypkého sedimentu.

Rody: *Cardita*, *Cerastoderma*, *Chama*, *Divaricella*, *Donax*, *Crassatella*, *Linga*, *Lucina*, *Megaxinus*, *Pelecypora*, *Tellina*, *Venerupis*, *Venus*.

Řád Myoida

Mají tenkostěnné a někdy až redukované lastury, často vrtají do pevného podkladu. Sifony jsou dobře vyvinuty.

Rody: *Corbula*, *Pholas*, *Teredo*.

Řád Hippuritoida – rudisti

Vymřelá skupina se silnostěnnými, koraloidními, inekvivalvními lasturami, přizpůsobenými k cementaci na pevném podkladu. Měli útesotvorný význam v teplých mořích křídového období.

Rody: *Diceras*, *Hippurites*, *Radiolites*.

Podtřída Anomalodesmata

(ordovik – recent)

Hrabavé nebo vrtavé formy často silně modifikovaného vzhledu. Zámek mají desmodontního typu. Skupina je poměrně rozšířená v mesozoiku.

Rody: *Edmondia*, *Pholadomya*, *Pleuromya*.

Třída Rostroconchia – rostrokonchie

(spodní kambrium – svrchní perm)

Vymřelá skupina měkkýšů s bilaterálně symetrickou jednolitou schránkou (dissokoncha) připomínající schránku mlžů. Pevná stěna podél dorzálního okraje však neumožňuje pootevření "misek". Na schránce jsou dva otvory. V přední části je větší otvor k vysouvání nohy, v zadní části při hřbetní straně je trubicovitý otvor (rostrum), kterým byla přiváděna voda do plášťové dutiny. V přední části bývá uvnitř schránky příčná přepážka (pegma). Povrch schránky je hladký nebo je pokryt silnými, často i dutými radiálními žebry. Na vnitřním povrchu je patrná plášťová linie.

Rostroconchy byli výlučně mořští měkkýši, semiinfauně nebo infauně žijící v sytkém sedimentu. Potravu získávali filtrací či vybíráním detritu.

Jsou zřejmě výchozí skupinou, ze které v průběhu paleozoika vznikly dvě skupiny měkkýšů: mlži a kelnatky. Mlži vznikli ztrátou mineralizace podél hřbetní linie v kambriu. Kelnatky vznikly protažením schránky v ordoviku. Skupina se dělí na dva řády.

Řád Ribeirioida – ribeirie

(spodní kambrium – silur)

Schránky jednodušší, protažené, s jedním nebo dvěma pegmaty, na povrchu s nevýraznou ozdobou.

Rod: *Ribeiria*.

Řád Conocardioida – konokardie

(svrchní kambrium – svrchní perm)

Schránky silně klenuté, s dlouhým rostem, pegma většinou chybí. Povrch schránky s nápadnými žebry. Přes hřbetní linii přerůstá jen jediná vrstva schránky.

Rody: *Conocardium*, *Eopteria*.

Třída Gastropoda – plži

(spodní kambrium – recent)

Měkkýši s tělem zřetelně rozčleněným na hlavu, nohu a útrobní vak, které pláštěm který vylučuje spirálně vinutou ulitu z jediného celku, u některých skupin i trvalé víčko. Hlava je rypákovitá nebo chobotovitá, s ústním tvorem s radulou a odontoforem. Na hlavě je jeden či dva páry tykadel a oči. Od nohy a útrobního vaku hlava není zřetelně oddělena. Noha je plochá, svalnatá, silně žláznatá a slouží k lezení po podkladu. Útrobní vak je spirálně stočený, čehož důsledkem je ztráta bilaterální symetrie a překřížení nervových drah. Plášťová dutina je stočena nad hlavu nebo leží na pravé straně těla u recentních forem, u vyhynulých forem mohla pravděpodobně ležet i nad zadní části nohy. V dutině leží jeden nebo dvě ktenidie, ústí do ní vývody gonád, ledvin a řitní otvor. K dýchání u suchozemských plžů slouží plicce tvořené prokrvenou stěnou plášťové dutiny. V těle jsou zachovány pouze zatahovače (retraktory) nohy, přichycené ve vrcholové části schránky. Trávicí soustava začíná ústy, do kterých ústí mohutné slinné žlázy, schopné produkovat toxiny nebo chemicky agresivní látky (kyseliny) sloužící k lovu kořisti. Střevo je stočeno kličkou v útrobním vaku a přiléhá k němu velký hepatopankreas.

U plžů dochází v průběhu ontogeneze k přetočení (torzi) útrobního vaku o 180°. Dochází tím k překřížení nervových provazců (streptoneurie, chiasmoneurie). Zpětným stočením dochází k narovnání provazců (euthyneurie), kterou nacházíme u plžů plicnatých a zadožábých. Důsledkem chiasmoneurie je přemístění plášťové dutiny se žábami před srdce nebo naopak opětovné posunutí posunutí žaber za srdce (euthyneurie). Voda je do plášťové dutiny nasávána inhalantním otvorem, který je často dlouze vytažen do trubicovitě inhalantního sifonu. Z dutiny je voda odváděna exhalantním otvorem (sifonem), jímž proudící voda vynáší odpadní látky s plášťové dutiny. Průběh sifonů je dobře patrný na ulitách jako zářezy a sifonální kanály. U vyhynulé skupiny bellerofontidů nacházíme zachovanou bilaterální symetrii. Pravděpodobně představují skupinu, která neprodělávala v ontogenezi torzi. Plášťová dutina byla nad koncem těla s párovitě uspořádanými žábami.

SCHRÁNKA

Ulity plžů jsou podle způsobu vinutí rozlišovány pravotočivé a levotočivé. Hyperstrofické ulity jsou jen zdánlivě levotočivé, neboť tělní organizace je shodná pravotočivými plži. Podle způsobu vinutí se rozlišují planispirální, pseudospirální a helikoidní ulity, některé ulity jsou kuželovité nebo kápoité. Na ulitě se rozeznává počáteční komůrka (protoconcha), ze které vybíhají závit oddělené švy (suturami). V ose vinutí leží sloupek (kolumela) nebo, pokud zůstává zachována v ose vinutí šterbina, vzniká píštěl (umbilicus). Ústí ulity nese na vnější straně vnější pysk, na straně vnitřní se vytváří pysk vnitřní. Pysky bývají obvykle zesíleny nánosem hmoty schránky (kalus), bývají zde zuby a lišty. Na spodním konci ústí bývá hluboký zářez vytažený často do dlouhého kanálu. Je to zářez pro inhalantní sifon. Exhalantní sifon nebývá tak nápadný a přiléhá ke švu při horním okraji ústí nebo vytváří zářez na vnější straně ústí. Při zarůstání tento anální zářez mívá odlišnou ozdobu a vytváří tzv. selenizónu. Povrch ulit může být hladký a lesklý, častěji je povrch se strukturami ve spirálním směru (podélné linie) nebo ve směru přírůstkovém (příčné linie). Kombinací obou směrů vznikají hrbolky, trny, ostny a lamely. Ostny vznikají i z dlouhých trubicovitě stočených výběžků pláště (tzv. varix), které vznikají periodicky při zpomalení růstu schránky.

Ústí bývá uzavíráno trvalým víčkem (operkulum), které má koncentrickou nebo spirální strukturu, může být mineralizované nebo jen rohovité. U suchozemských plžů slouží k ochraně proti vyschnutí víčko dočasné (epifragma), které je odvrhováno.

EKOLOGIE

Plži jsou nejúspěšnější skupinou měkkýšů, kteří postupně osídlili sladké vody i suchozemské prostředí. Dokázali se přizpůsobit i mimořádně suchým podmínkám v aridních oblastech, nevyhovuje jim však chladné klima. V moři osídlili mělkovodní i hlubokovodní prostředí, jsou dobře přizpůsobeni přílivu–odlivové zóně a jako zooplankton jsou rozšířeni i na otevřeném oceánu. V průběhu evoluce došlo opakovaně k redukci až ztrátě ulity. U takových zástupců ochranu před predátory zajišťují dráždivé a toxické látky v těle. Plži jsou aktivně pohybliví, jen malá část (nedovitky, čeled' Vermetidae) přešla k sesilnímu způsobu života doprovázenému ztrátou spirálního stočení ulity. Spásají řasy nebo vegetaci, řada plžů je dravých a potravně specializovaných na určitý druh kořisti, někteří lapají potravu na slizové plochy. Z morfologie schránek není tak dobře patrný způsob života jako u mlžů. Tvarové konvergence nejsou běžné u mořských forem, naproti tomu jsou velmi časté u plžů suchozemských. Jsou nejpočetnější skupinou měkkýšů, s asi 50 – 100 tis. druhy, počet fosilních se odhaduje přibližně stejný.

EVOLUČNÍ HISTORIE

Plži se objevují ve spodním kambriu, ale taxonomie většiny malých kápovitých i spirálně stočených schránek je velmi problematická. K plžům jsou kladeny problematické rody *Helcionella*, a *Coreospira*. V průběhu kambria a na počátku ordoviku dochází k prvnímu rozvoji plžů. Významnou skupinou té doby byli bellerofontidní plži. Jejich taxonomické postavení je předmětem diskuzí, protože mají zachovanou bilaterální symetrii a na okraji ústí mají hluboký zářez. První asymetričtí plži jsou známi ze svrchního kambria. V průběhu ordoviku až karbonu se gastropodové fauny staly velmi bohaté, ekologicky rozrůzněné a zaujímaly shodné niky jako moderní formy. První suchozemští plži, odvození z předožábřích se objevili v karbonu, plicnatí plži se vznikají v triasu (?) a dosáhli prvního většího rozvoje v juře a křídě. Stejně jako ostatní skupiny, i paleozoičtí plži byli ovlivněni vymíráním na konci permu. V průběhu mezozoika došlo k rozvoji nových skupin a tento proces probíhá do současnosti. Vrchol rozvoje dosáhli v kenozoiku. Planktonní plži (pteropodi) se objevují v eocénu a jsou významnou horninotvornou skupinou vytvářející pteropodový hlen na dně hlubšího šelfu.

Klasifikace plžů je založena na anatomické stavbě a charakteru protokonchy.

Řád Patellogastropoda

(trias – recent)

Plži s nízcí kuželovitou schránkou, odolnou radulou a bez ktenidií. Jsou herbivorní.

Rod: *Patella*.

Řád Vetigastropoda

(kambrium – recent)

Vývojově archaická skupina plžů, s hlubokým sifonálním zářezem, částečně zachovalou párovitostí v tělních orgánech, speciální strukturou stěny, trvalým víčkem a silnou perleťovou vrstvou u mnoha skupin. Do této skupiny je možno zahrnout i některé paleozoické skupiny nejistého postavení (bellerofontidi, macluritidi). Skupina mořská, sladkovodní, s malým počtem i suchozemských zástupců.

Rody: *Bellerophon*, *Calliostoma*, *Euomphalopterus*, *Fissurella*, *Gibbula*, *Haliotis*, *Kodymites*, *Lesuerilla*, *Oriostoma*, *Pleurotomaria*, *Sinuities*, *Tropidodiscus*.

Řád Neritimorpha

(silur?, trias – recent)

Skupina charakteristická unikátním typem protokonchy, obvykle s rychle se rozšiřujícími závitů na ulitě. Osídlují moře a v menší míře i brakické i sladké vody. Jsou herbivorní.

Rody: *Platyceras*, *Nerita*, *Theodoxus*.

Řád Caenogastropoda

(ordovik – recent)

Skupina zahrnující 60 % recentních plžů, s tvarově rozmanitými schránkami, charakteristicky vinutou protokonchou a častou potravní specializací včetně predace.

Rody: *Aporrhais*, *Athleta*, *Calyptrea*, *Cancellaria*, *Cerithium*, *Conus*, *Cypraea*, *Fasciolaria*, *Fusinus*, *Paleozygopleura*, *Murex*, *Nassa*, *Natica*, *Strombus*, *Trivia*, *Turritella*.

Řád Heterobranchia

(karbon – recent)

Mořští plži, kteří částečně nebo zcela ztrácejí ulitu. Dochází u nich ke zpětnému otočení útrobního vaku a postavení žábry za srdcem. Skupina zahrnuje spíše menší plže, často s druhotnými žábry na hřbetní straně těla. Do skupiny patří i planktonní pteropodi a nahožábří plži. Fosilní jsou známi od karbonu, jsou však poměrně vzácní. Do skupiny i sladkovodní a terestrickí plži, klasicky tvořící skupinu Pulmonata (jsou uvedeni samostatně).

Rody: *Bulla*, *Cylichna*, *Retusa*.

Skupina Pulmonata – plicnatí

(jura – recent)

Suchozemští, druhotně sladkovodní plži bez žaber, dýchající pomocí prokrvené stěny plášťové dutiny nebo celým povrchem těla. Ulita je zachována, většinou jednoduchého helikoidního typu nebo byla částečně až zcela redukována. Fosilní jsou známi od jury, s rychlým rozvojem od terciéru.

Rody: *Achaeozonites*, *Buliminus*, *Cepaea*, *Columella*, *Gyraulus*, *Helicopsis*, *Lymnaea*, *Pupilla*, *Planorbis*, *Succinea*.

Třída Cephalopoda – hlavonožci

(kambrium – recent)

Měkkýši s bilaterálně symetrickým tělem a silně modifikovanou nohou. Noha je přeměněná na ramena a chapadla s přísavkami, přísavnými rýhami a háčky k lovu, a na svalnatou nálevku (hyponom) u ústí plášťové dutiny. Počet ramen může být různý. U loděnek dosahuje až devadesáti, zatímco u moderních hlavonožců (sépie, chobotnice) je ustálen na počtu deseti nebo osmi. Hlava je od útrobního vaku nezřetelně oddělena. Plášť vylučuje schránku z uhličitanu vápenatého, většinou z aragonitu. Vnější schránka může být přítomna nebo je redukována na vnitřní opornou strukturu. Schránka je vyplněná komůrkami s plynem a slouží kromě ochrany i jako hydrostatické zařízení. Kromě gonád, trávicího a vylučovacího ústrojí ústí do plášťové dutiny i inkoustová žláza. Plášť zakrývající plášťovou dutinu je svalnatý a jeho stahem dojde skrze hyponom k vystříknutí vody a reaktivnímu pohybu těla vzad. K plavání slouží ploutvičkový lem nebo pár ploutviček po stranách těla.

Trávicí soustava hlavonožců začíná na hlavě ústy, která jsou obklopena věncem ramen. V ústech je zobákovitá čelist a radula, sloužící k ukousnutí a rozmělnění kořisti, časté je napojení na jedovou žlázu. Ze žaludku vybíhají slepé výběžky. Vylučovacími orgány jsou ledviny. Dýchacími orgány jsou ktenidie, buď v jediném nebo ve dvou párech. Jejich počtu odpovídá i počet srdečních síní. Nervová soustava je velmi dokonalá, s komorovým okem a koncentrací ganglií do mozku, který je bývá uložen v chrupavčité schránce. Mají dokonalé hmatové orgány, jsou mimořádně pohybliví a mají velkou schopnost přizpůsobení se struktuře a barvě podkladu. Barvoměnu těla umožňují pigmentové buňky v pokožce (chromatofory). Hlubinní hlavonožci mají světélkující orgány (luminifory). Hlavonožci jsou gonochoristi, s vnějším oplozením, často s péčí o vajíčka. Po páření a vykladení vajíček hlavonožci odumírají.

SCHRÁNKA

Schránka hlavonožců je z jediného celku a má tvar protáhlého kužele. Je primárně přímá nebo slabě zahnutá, časté je spirálnímu stočení. V průběhu vývoje se schránka různým způsobem modifikovala na vnitřní oporné zařízení. U některých evolučně pokročilých skupin hlavonožců schránka zanikla úplně.

Schránka je uvnitř dělená přepážkami (septy) do jednotlivých plynových komor, které vytváří fragmokon. Septa jsou vylučována povrchem pláště v zadní části těla, které vyplňuje největší obytnou komůrku při ústí schránky. Ve schránce je tělo přidržováno tkáňovým provazcem (sifonální provazec), který je uchycený v počáteční komůrce (protoconcha) na vrcholu schránky. Provazec prochází trubicovitým útvarem (sifonální trubice) propojujícím jednotlivé plynové komůrky. Septa mohou být jednoduše klenutá nebo až velmi složitě zprohýbaná. Jejich kontaktní linie s vnější stěnou schránky je označována jako šev (sutura). Průběh švu má velký taxonomický význam. U loděnkovitých a některých spodnopaleozoických hlavonožců je sutura přímá nebo slabě prohnutá. U amonoidů je sutura zvlněná až silně rozvětvená, se složitě utvářenými sedly a laloky. V okolí perforace septa sifonální trubicí je povrch septa vyhnutý (sifonální oblina), směr vyhnutí a místo perforace septa má taxonomický význam. U loděnkovitých hlavonožců oblina směřují k vrcholu schránky, u amonoidů je tomu naopak. Stěna sifonální trubice (spojovací prstence se sousedními oblinaми) je porézní a průchodná pro plyny. Umožněna je tím regulace tlaku plynu ve schránce a tím i kontrola hydrostatického vztahu. V okolí sifonální trubice bývají ve schránce různé druhotné (kamerální) uložení. Jejich rozmístění a tvar má systematický význam. Tvar a schránky může být různý. Rozeznáváme schránky přímé (ortokonní), prohnuté (cyrtokonní), spirálně vinuté s nezakrytými staršími závití (evolutní) nebo se závití zakrytými posledním závití (involutní), případně i stránky zcela nepravidelné. Povrch ulity může být hladký či nést různou podélnou či příčnou skulpturu. Kýl, příčná jednoduchá i dělená žebra, hrbolky a krátké trny jsou vyvinuty zejména na povrchu schránek amonoidů.

U hlavonožců dvoužábřích schránka prošla redukcí a posléze se zůstala jen vnitřní opornou a hydrostatickou strukturou. U belemnitů došlo k zesílení stěny stránky a zmenšení fragmokonu s plynovými komůrkami. Vzniklo masivní rostrum z radiálně a koncentricky rozmístěných kalcitických krystalů. Na vnitřním konci rostra (v jamce zvané alveola) je vsazen fragmokon, který je hřbetní straně protažen do aragonitového proostraka. U sépií je rostrum redukováno na drobný trnovitý výběžek a sépiová kost (sepion) je tvořena pevným proostrakem, ke kterému na břišní přiléhá křehká porézní vrstva odpovídající fragmokonu. U teuthidních hlavonožců zaniká i fragmokon a jejich tělní opora (gladius) je pozůstatkem proostraka. U některých hlavonožců je přítomno víčko (aptycha) kalcitického složení.

EKOLOGIE

Hlavonožci jsou nektonní nebo nektobentičtí živočichové. Jsou výhradně mořští aktivní dravci. Pravděpodobné pokusy o filtraci spojenou se sesilním způsobem života nebyly evolučně úspěšné. Dokáží rychle plavat, často vytváří hejna. Jsou citliví na pokles salinity. V paleozoiku žili především v mělkých mořích, v průběhu mezozoika osídlili i hlubší prostory na otevřeném moři. V současnosti jsou především hlubinným nektonem otevřeného oceánu, s řadou přizpůsobení velkým hloubkám (mají luminifory, vyvinuly se u nich různé orgány a složité strategie k lapání kořisti apod.). Mělkovodní druhy se predací vyhýbají pomocí dokonalého maskování. Dnes je známo asi 6 tis. druhů, počet fosilních hlavonožců činil několik desítek tisíc.

GEOLOGICKÁ HISTORIE

Hlavonožci se vyvinuli ve spodním kambriu z přílipkoců. Došlo k vytažení vrcholové části schránky, jejímu předělení septy a ke vzniku plynových komůrek jako orgánu umožňujícího volný pohyb ve vodě. U nejstarších hlavonožců (*Plectronoceras*) ze svrchního kambria se ještě předpokládá existence nohy, tělo však již bylo nadlehčováno plynovými komůrkami ve vrcholové části schránky. Mohutnou radiaci prodělávají hlavonožci ve spodním ordoviku. Vzniká více skupin (endoceráti, ellesmeroceráti, tarfyoceráti aj.) jako důsledek přizpůsobení se dravému způsobu života, rychlému pohybu a velké manévrovací schopnosti. V průběhu ordoviku, siluru a devonu byli hlavonožci významnými dravci, od devonu počali být zatlačováni rychle se rozvíjejícími obratlovci. Ke konci devonu řada linií mizí a přežívají jen některé skupiny, zejména amonoidi. Tato skupina s exogastricky vinutými schránkami a složité členěnými suturami byla dokonale přizpůsobena vznosu a tlaku vody i ve větších hloubkách. Od triasu se začala silně diverzifikovat a prodělala rychlý rozvoj v juře a křídě, se střídajícími se etapami diverzifikace a vymírání. Na konci křídě amonoidi zcela vymírají. Ve svrchním paleozoiku vznikají další linie, u kterých došlo ke zmenšení schránky a jejímu ponoření do těla jako vnitřní opory. Zejména linie belemnitů je v mezozoiku srovnatelně úspěšná jako amonoidi. Postupnou redukcí schránky u belemnitů dochází k vzniku současných skupin hlavonožců. Dvoužábří hlavonožci (kalmaři, olihně) a předchůdci sépii a chobotnic se objevují v juře a křídě.

Potřída Nautiloidea – nautiloidi

(svrchní kambrium – recent)

Mají vnější schránku, přímou, zakřivenou nebo spirálně stočenou, s jednoduchými švy a povrchem nesoucím nevýraznou ozdobu. Sifonální trubice leží většinou v ose schránky nebo je posunuta k okraji. U některých skupin jsou přítomny složité struktury na spojovacích prstencích a sifonálních oblinách. Mají dva páry žaber.

Řád Endoceratida – endoceráti

(svrchní kambrium – silur)

Primitivní nautiloidi se širokou, ventrálně ležící válcovitou sifonální trubicí, u některých uvnitř se složitými strukturami (endokony) a přímou až endogastricky spirálně vinutou schránkou. Skupina prodělává maximální rozvoj ve spodním a středním ordoviku, v siluru vymírá.

Rody: *Bathmoceras*, *Cameroceras*, *Endoceras*.

Řád Tarphyoceratida – tarfyoceráti

(střední ordovik – svrchní devon)

Schránka je exogastricky spirálně vinutá, s velkou protokonchou a válcovitou sifonální trubicí. Největší rozvoj prodělávají ve svrchním ordoviku a siluru.

Rody: *Discoceras*, *Peismoceras*, *Ophioceras*, *Tarphyceras*, *Trocholites*.

Řád Discosorida – discosoridi

(střední ordovik – svrchní devon)

Schránka je endogastricky zakřivená, mírně stlačená, se sifonální trubicí na břišní straně a plochými spojovacími prstenci. Největší rozvoj prodělávají v siluru a devonu.

Rod: *Phragmoceras*.

Řád Oncoceratida – onkoceři

(střední ordovik – střední karbon)

Schránka je exogastricky zakřivená, se sifonální trubicí na břišní straně a stlačenými spojovacími prstenci. Obývací komůrka je krátká. Maximální význam mají v devonu, do karbonu přežívají v malém počtu.

Rod: *Oncoceras*.

Řád Orthoceratida – orthoceři

(spodní ordovik – trias)

Schránka je přímá až slabě zakřivená, se sifonální trubicí v její ose. U některých forem může docházet až k extrémnímu zkrácení schránky nebo k jejímu spirálnímu stočení a k posunutí trubice k břišní nebo hřbetní straně. Řád je velmi heterogenní s některými skupinami s významnými kamerátními uloženinami (podřád Actinoceratina). Největšího rozmachu dosahují v siluru, devonu a ve spodním karbonu, pak jejich význam plynule klesá a vymírají na konci triasu.

Rody: *Actinoceras*, *Ascoceras*, *Kionoceras*, *Lituites*, *Michelinoceras*, *Orthoceras*, *Spiroceras*.

Řád Nautilida – loděnký

(devon – recent)

Schránka je exogastricky svinutá, s úzkou sifonální trubicí v ose schránky. Objevují se ve spodním devonu, největšího rozšíření dosahují v karbonu a permu, v recentu pět až sedm druhů.

Rody: *Aturia*, *Hercoglossa*, *Nautilus*.

Podtřída Ammonoidea – amonoidi

(spodní devon – svrchní křída)

Mají vnější schránku, nejčastěji spirálně stočenou, často se složitou ozdobou na povrchu. Šev je složitý, se sedly a laloky, sifonální trubice leží při břišní straně. Počet žaber není známý.

Řád Anarcestida – anarcestidi

(spodní devon – perm)

Schránka je přímá až spirálně stočená, s velkou protokonchou a jednoduchým agoniatickým typem švu. Schránka má píštěl. Zahrnuje čtyři podřady s výchozí skupinou baktritů (podřád Bactritina), kteří měli ortokonní až cyrtokonní schránky. Největší rozmach prodělávají ve středním a svrchním devonu.

Rody: *Anarcestes*, *Anetoceras*, *Bactrites*, *Manticoceras*, *Mimogoniatites*, *Pinacites*.

Řád Clymeniida – klymenie

(svrchní devon)

Amonoidi s okrajovou sifonální trubicí při hřbetní straně těla. Schránka je někdy trojúhelníkovitě vinutá. Sutura je goniatického typu.

Rody: *Clymenia*, *Wocklumeria*.

Řád Goniaticida – goniatici

(střední devon – svrchní perm)

Amonoidi se sifonální trubicí na břišní straně, s goniatickým švem z osmi laloků.

Rody: *Tornoceras*, *Goniatites*.

Řád Prolecanitida – prolekaniti

(spodní karbon – svrchní perm)

Schránka je hladká, s velkým píštělem a sifonální trubicí na břišní straně. Šev je goniatický až ceratický.

Řád Ceraticida – ceratici

(svrchní perm – svrchní trias)

Schránka je silně zdobená, s břišní sifonální trubicí a ceratickým švem. Skupina prodělala mohutný rozvoj v triasu, pak vymírá.

Rody: *Ceratites*, *Pinacoceras*.

Řád Phylloceratida – fyloceráti

(trias – křída)

Schránky hladké nebo slabě zdobené, s typickým fylloidním švem. Vinutí je většinou involutní. Velmi vyhraněná skupina s největším rozvojem ve spodní juře.

Rod: *Phylloceras*.

Řád Lytoceratida – lytoceráti

(jura – křída)

Schránky lehce stočené nebo s rozvinutou schránkou, se složitou suturou.

Rody: *Lytoceras*, *Spiroceras*.

Řád Ammonitida – amoniti

(svrchní trias – svrchní křída)

Schránky stočené, často dimorfní, s nápadnou ozdobou a amonitovou suturou.

Rody: *Cardioceras*, *Collignoniceras*, *Dactylioceras*, *Hoplites*, *Lewesiceras*, *Macrocephalites*, *Mantelliceras*, *Oppelia*, *Parkinsonia*, *Perisphinctes*, *Schloenbachia*.

Řád Ancyloceratina – ancyloceráti

(křída)

Schránka spirálně stočená nebo různě rozvinutá, někdy až nepravidelně vinutá. Největšího rozvoje dosahují ve spodní křídě.

Rody: *Ancyloceras*, *Baculites*, *Hamites*, *Hamulina*, *Scaphites*, *Spiroceras*, *Turrilites*.

Podtřída Coleoidea – dvoužábří

(karbon – recent)

Schránka je vnitřní, přímá nebo spirálně stočená, často silně redukováná. Sifonální trubice může chybět. Mají jeden pár žaber. Skupina zahrnuje více řádů, z nichž významnější jsou následující.

Řád Belemnitida – belemniti

(karbon – křída)

Mají vnitřní schránku s kalcitovým rostrem, které plnilo hydrodynamickou funkci. Měli osm až deset ramen s háčky (onychocyty). Jsou hojné v juře a křídě, často se vyskytují hromadně.

Rody: *Actinocamax*, *Duvalia*, *Hibolites*, *Megateuthis*.

Řád Spirulida

(paleocén – oligocén)

Schránka je vnitřní, s krátkým a zploštělým rostrem, ze kterého vybíhá spirálovitě stočený fragmokon se sifonální trubicí na břišní straně.

Řád Sepiida – sépie

(jura – recent)

Schránka je vnitřní, s opornou a hydrodynamickou funkcí. Mají osm ramen a dvě vymrštitelná chapadla, na konci rozšířená. Přísavky jsou stopkaté, vyztužené chitinózním prstencem. Fosilní jsou známy od jury.

Rody: *Sepia*, *Spirula*.

Řád Teuthida – kalmaři

(devon?, jura – recent)

Schránka je redukována na vnitřní opornou strukturu (gladius). Tělo je vřetenovité, dokonale hydrodynamické. Kromě osmi ramen mají dvě dlouhá, vymrštělná, na konci rozšířená chapadla s háčky. Fosilní nálezy jsou vzácné.

Rody: *Loligo*.

Řád Octopoda – chobotnice

(křída – recent)

Schránka je zcela redukována. Mají osm ramen s přísavkami bez háčků a chitinózního prstence. Někteří vytváří vnější spirálovitou schránku, která není homologická schránce loděnek (rod *Argonauta*). Fosilní nálezy jsou vzácné, rod *Argonauta* je znám od miocénu.

Rody: *Argonauta*, *Octopus*.

Kmen Echinodermata – ostnokožci

(kambrium – recent)

Ostnokožci (Echinodermata: jméno je odvozeno z řeckého echinos = ježek a derma = kůže). Jsou výlučně mořskou, striktně stenohalinní skupinou bezobratlých. Navzdory neobvyklému vzhledu s pětipaprscitou symetrií jsou velmi úspěšnou skupinou živočichů. Do současnosti bylo popsáno asi 6 tis. recentních druhů a více než 13 tis. druhů fosilních, zařazovaných až do 20 tříd.

CHARAKTERISTIKA

Ostnokožci jsou vždy solitérní, většinou volně žijící živočichové, s běžnou velikostí těla mezi 1 – 20 cm. Larva ostnokožců je bilaterálně symetrická, tělo dospělých ostnokožců má symetrii pětipaprscitou, druhotně někdy nahrazenou opět symetrií bilaterální, u vyhynulých forem dochází až ke ztrátě symetrie. Ostnokožci nemají vyvinutou hlavovou část. Na těle je rozlišována strana orální (s ústy), strana aborální (s řitním otvorem) a pět směrů radiálních (ambulakrální pole, radius; odpovídají radiálním větvím ambulakrálního systému) a interaradiálních (interambulakrální pole, interradius; leží mezi radiálními větvemi ambulakrálního systému).

Ostnokožci si vytváří oporný skelet, tzv. téku z vápnitých destiček, tzv. skleritů (většinou, v 95% z CaCO_3 v kalcitové modifikaci; méně, maximálně do 15 % i z MgCO_3). Destičky jsou vytvářeny uvnitř speciálních buněk odvozených od mezodermu. Počet skleritů kolísá od několika desítek do tisíců, od nesouměrného uspořádání až po přesné plánovité umístění s odpovídajícím speciálním tvarem skleritu. Téka tvořená sklerity je na povrchu kryta tenkou a jen zčásti mineralizovanou pokožkou.

Zvláštním orgánem je ambulakrální soustava. Jedná se o soustavu kanálků naplněných tekutinou, vznikající embryonálně z jednoho páru coelomové dutiny (tzv. hydrocoelu). Plní funkci cévní, dýchací a zejména je orgánem pohybu a získávání potravy. Kanálky vedou do tenkostěnných válcovitých útvarů zvaných ambulakrální panožky. Ty mohou být tlakem tekutiny v ambulakrální soustavě vysunuty z tělní stěny nebo otvory ve skleritech v ambulakrálních rýhách nebo ambulakrálních polích.

Ambulakrální soustava je obvykle napojena na zevní prostředí skrze madreporovou desku, která má vzhled jemného síta. Leží na aborální straně těla. Od ní vybíhá kamenný kanálek do okružního kanálku okolo jícnu. Po obvodu okružního kanálku leží Poliho váčky a Tiedmanova tělíska. Umožňují zadržování tekutiny v ambulakrálním systému. Z okružního kanálku vybíhají radiální kanálky, které po stranách vybíhají do váčkovitých dutin, tzv. ampulí. Stah drobných svalů v ampulách umožňuje, že ampula naplněná tekutinou se vyprázdní a tekutina hydraulicky vysune protilehlou válcovitou část, tzv. ambulakrální panožku. Součinnost ampuly a válcovité panožky s přísavným terčíkem na konci

umožňuje vysoce efektivní pohyb panožky. Ampula i panožka mají navíc vyvinut i systém podpůrných vápnných destiček. Pevné přichycení k podkladu zajišťuje jednak přísavná část na konci ambulakrální panožky, jednak systém žláz produkujících lepkavé sekrety na konci panožek. Koordinované vysunování, prohnutí a zasunování panožek umožňuje pomalý, avšak plynulý a efektivní pohyb jedince po podkladu. Panožky jsou rovněž dýchacím orgánem, podílí se na vylučování a přinejmenším u některých skupin plní i funkci chemoreceptorů. Počet panožek může být značný, až dva tisíce u jedince.

Dalším speciálním orgánem je hemální systém. Je tvořen houbovým orgánem přiléhajícím ke kamennému kanálku a dvěma okružními kanálky na orální a aborální straně. Funkcí hemálního systému je přenos živin z coelomických tekutin do pohlavního ústrojí.

Trávicí soustava je rozmanitě utvářena. Obvykle není vázána na pětipaprscitou souměrnost. Ústa leží v geometrickém středu ambulakrálních polí, otvor řitní bývá na protilehlém pólu těla. Destičky přiléhající k ústům jsou často přeměněny na pevné čelisti. U ježovek tak vzniká složitý útvar ze silných dlátovitých zubů, tzv. Aristotelova lucerna. Za jícnem leží trávicí trubice, která může být stočena, takže ústní a řitní otvor se ocitají vedle sebe (lilijice, četné vyhynulé skupiny) nebo je spirálně stočena (např. ježovky) s řití na protilehlém pólu těla, případně může i končit slepě a má pak vakovitý vzhled (hadice). Řitní otvor leží většinou v interradiu a bývá často na vyvýšeném útvaru (tzv. anální kužel, anální pyramida). V okolí řitního otvoru v jeho okolí leží speciálně utvářené destičky (periprokt), v jehož blízkosti bývají vývody pohlavních žláz.

SKELET

Téka ostnokožců má rozmanitý tvar. Je obvykle kalichovitá, vakovitá nebo bochníkovitá, nebo složitě rozčleněná, většinou pětialočetná. Sklerity jsou u většiny recentních ostnokožců pevně spojeny a po odumření zůstává pevný skelet. Destička je tvořena kalcitovými krystalky, které rostou apozicí ze syncytiální tkáně. Většinou se vytváří hranolovité tělísko, která splýváním se sousedními vytváří desky, trny nebo ostny. Sklerity mohou splývat a vytvářet velké destičky až pevnou vakovitou téku. Pozice skleritů na těle je obvykle přesně dána stavebním plánem a je druhově charakteristickým znakem. Kromě plochých destiček s převážně opornou funkcí se často vytváří i destičky válcovité. Mají ochrannou funkci (např. trny u ježovek) nebo slouží k lapání a dopravě potravy k ústům (pinnuly u lilijic a poupěnců).

EKOLOGIE

Ostnokožci jsou výlučně mořskou skupinou, velmi citlivou na pokles salinity (jsou přísně stenohalinní, proto dnes chybí v estuariích a Baltském moři). Přisedle nebo zahrabaně žijící ostnokožci jsou mikrofágové, kteří pomocí složitě rozvětvených ramen lapají plankton a organický detrit (lilijice, hadice, sumýši a četné vymřelé skupiny). Volně pohybliví ostnokožci seškrabují porosty řas (ježovky), vybírají organický detrit s usazenin (ježovky) nebo jsou predátoři jiných bezobratlých, především na měkkých (hvězdice).

Většina ostnokožců žije na dně a to od mělkých vod do velkých hloubek. Menší počet žije i volně. Pomocí plynulého pohybu ramen některé recentní lilijice dokážou přeplavat s místa na místo, zcela planktonní způsob života lze předpokládat u některých specializovaných fosilních lilijic (*Scyphocrinites* pomocí plovákového zařízení; *Saccocoma* aktivním plaváním pomocí pohybu ramen). Většina recentních bentosních ostnokožců se dokáže plynule pohybovat po podkladu pomocí panožek. Proti útočníkům jsou schopni se bránit křehkými pichlavými strukturami na povrchu těla (ostny), klíšťkovitými orgány (pedicelarie) a produkcí toxinů v těle nebo v dutých ostnech. Pestré zbarvení ostnokožců má proto nejen krycí, ale i s výstražnou funkcí.

GEOLOGICKÁ HISTORIE

První ostnokožci se objevují již na počátku kambria. Archaické skupiny byly důležitou součástí kambrické evoluční fauny (terčovci, pralilijice, ktenocystidi, styloforáti). Prudký rozmach ostnokožců, doprovázený ústupem archaických skupin, proběhl v ordoviku a siluru. V mělkovodním prostředí se objevily nové skupiny přisedle žijících ostnokožců (jablovci, lilijice, poupěnci, cyklocystoidi), ale i první zástupci moderních volně pohyblivých ostnokožců (ježovky, hadice, hvězdice, sumýši). Lilijice se stávají velmi významné v průběhu siluru, devonu a karbonu. Vytvářely rozsáhlé porosty na dně (krinoidové louky). V tomto období mají mimořádný horninotvorný význam. Jiné menší skupiny (jablovci, poupěnci, terčovci, karpoidi) nikdy srovnatelného rozvoje nedosáhly a ke konci paleozoika vymírají. V průběhu permu vymírá i většina paleozoických skupin lilijic. Jejich nový rozvoj nastává v triasu a juře. Od počátku křídy význam lilijic poklesá a jsou vytlačeni do hlubokomořského prostředí. V průběhu jury se začínají rychle rozvíjet a ekologicky diverzifikovat ježovky, které se od křídy stávají dominantní skupinou mezi ostnokožci.

TAFONOMIE

Kalcitový skelet ostnokožců se často výborně zachovává a bývá podstatnou a ve starším paleozoiku i převažující složkou vápenců (v krinoidových vápencích až z 95 %). S výjimkou ježovek se po odumření jedince sklerity snadno oddělují. Nálezy celých jedinců lilijic, hadic, hvězdic i jiných skupin jsou proto vzácné, často zcela ojedinělé a souvisí s jejich náhlým zakrytím sedimentem při katastrofických událostech. Často bývají například na bázi bouřkových sedimentů. Mnohé druhy byly proto popsány jen na základě morfologie izolovaných destiček. V průběhu fosilizace dochází k rekrystalizaci a proto nacházíme destičky ostnokožců vždy jako kalcitové monokrystaly s makroskopicky zřetelnou štěpností.

METODIKA VÝZKUMU

Pro studium ostnokožců jsou velmi výhodné silně zvětralé vápence nebo slínité horniny, ze kterých mohou být získány plavením izolované sklerity nebo vzácněji i celé těky (např. mikrokrinoidi, ježovky, cystoidi). V siliciklastických horninách bývají destičky vylouženy; pro jejich studium bývá nezbytná příprava latexových odlitků.

Při taxonomickém výzkumu se běžně využívá tvaru a přesného umístění destiček v těce. Vzhled celého jedince je pak možno odvodit i z jednotlivých izolovaných desek. Při popisu izolovaných stonkových částí lilijic (kolumnárií) se využívá umělého taxonomického systému.

SYSTÉM

Původní rozdělení kmene na podkmeny *Pelmatozoa* a *Eleutherozoa* (Špinar et al. 1960) je chápáno jako zastaralé. Nové rozdělení použité v *Treatise on Invertebrate Paleontology* a dále modifikované (Sprinke 1976) lépe vystihuje evoluční historii skupiny. Některé novější názory založené na kladistice se však opět vrací k původnímu členění na dva podkmeny (Smith 1984). Ve spodním paleozoiku existovaly mnohé skupiny s krátkou evoluční historií (např. třídy *Helicoplacoidea*, *Cyclocystoidea*, *Lepidocystoidea*, *Ctenocystoidea* aj.). Jejich morfologie zahrnuje znaky jiných skupin ostnokožců společně se znaky speciálními, proto jejich postavení v systému je velmi problematické. Důsledkem je nejednotnost v klasifikaci dělení kmene.

Podkmén Crinozoa

(střední kambrium – recent)

Zahrnuje velmi různorodou a důležitou skupinu paleozoické fauny, s mimořádným horninotvorným významem v paleozoiku, do současnosti přežívající asi 115 rody (620 druhů), převážně v hlubokých vodách. Počet fosilních druhů jde do mnoha tisíc. Mají poměrně malé tělo (kalich), ze kterého vybíhá pět, často dále rozvětvených ramen, jejichž aktivní plochu někdy zvětšují boční destičky, tzv. pinnule. Tělo je k podkladu přichyceno stonkem, někdy velmi dlouhým (až několik metrů).

Třída Crinoidea – lilijice

(spodní kambrium – recent)

Krinoidei (česky lilijice) mají tělo tvořeno kalichem a stonkem. Téka kalicha je vakovitá, s pevnou spodní částí z několika věnců robustních destiček (zejména interradiálně umístěných bazálních desek a desek radiálních). Kalich má zřetelnou pětípaprscitou symetrii s vyklenutou a poddajnou svrchní část (tegmen). Podle počtu věnců destiček se rozlišují kalichy monocyklické (z bazálií a radiálií) a dicyklické (pod bazálními deskami leží radiálně umístěné desky infrabazální). Uvnitř téky je spirálně prohnutá trávicí trubice ve tvaru U. Po obvodu kalicha leží ohebná ramena z kloubně napojených destiček, na vnitřní straně se žlábkem, ve kterém prochází radiální kanál ambulakrální soustavy s ambulakrálními panožkami. Tímto obrveným žlábkem je potrava posouvána k ústům. Ramena bývají větvená (dichotomicky i laterálně), s bočními destičkami (pinnuly), které zvětšují aktivní povrch při vybírání potravy s vody. Pohyb ramen zajišťuje dvojice podélných svalů. Kalich je spodní částí připevněn na stonk nebo z jeho báze vybíhají pohyblivé kořenovité výrůstky (cirry). Stonk je tvořen ze spojených kruhových destiček (kolumnárií), jejichž středem prochází kolagenní svazky zajišťující pevnost stonku. Ohebnost stonku byla omezená a to pouze v případě tzv. synartriální artikulace. Báze stonku vybíhá do kořenovitých výrůstků, kterými byla lilijice pevně přichycena k podkladu.

Lilijice se živí planktonem, případně i větší potravou. Jsou jednak rheofilní (nastavují kalich kolmo k proudu při dně jako síto) nebo rheofobní (mají kalich vodorovně a lapají padající detrit, případně vytváří aktivní proud pohybem ramen).

Skupina se objevuje ve středním kambriu. První větší rozmach zažívají ve středním ordoviku, dalším rozvojem a diverzifikací prochází lilijice v siluru a devonu, kdy na mořském dně vytvářely rozsáhlé kobercovité porosty („krinoidové louky“). Největší rodové bohatosti dosahují v karbonu. Od počátku triasu skupina ustupuje, od křídý jsou lilijice spíše v hlubokomořské prostředí, i když některé skupiny žijí i v mělkých vodách (recentní *Antedon*).

Podtřída Inadunata

(spodní ordovik – trias)

Primitivní lilijice s asi 2 tisíci druhy. Kalich je z pevně spojených desek, monocyklický i dicyklický, s volnými rameny bezprostředně nad radiálními destičkami. Ústní otvor je zakryt, ambulakrální rýhy zůstávají nezakryté. Ramena mohou i nemusí nést pinnule. Mnohé rody jsou drobné (někdy velmi drobné) a velmi jednoduše stavěné. V Barrandienu je skupina bohatě zastoupena v siluru a devonu.

Rody: *Caleidocrinus*, *Crotalocrinites*, *Encrinus*, *Holycrinus*, *Pachylocrinus*, *Pernerocrinus*, *Pisocrinus*, *Pygmaeocrinus*.

Podtřída Flexibilia

(střední ordovik – svrchní perm)

Méně početná skupina paleozoických lilijic. Mají dicyklické kalichy se třemi infrabazálními deskami, z nichž jedna je větší než dvě zbývající. Brachiální desky jsou začleněny do stěny kalicha. Ústa a

ambulakrální rýhy leží na povrchu termenu. Ramena jsou vždy bez pinnul, často jsou svinutá dovnitř nad kalich.

Rod: *Taxocrinus*.

Podtřída Camerata

(ordovik – střední perm)

Nejpočetnější skupina paleozoických lilijic. Kalich je monocyklický i dicyklický, složený z vyššího počtu nepohyblivě spojených desek s hladkými švy. Spodní části ramen bývají pevně srostlé s kalichem. Ramena vždy nesou pinnule. Ústní otvor a ambulakrální rýhy jsou překryty termenem z mnoha pevně spojených destiček. V Barrandienu početně zastoupená skupina, s některými vůdčími druhy.

Rody: *Agariocrinus*, *Marhoumacrinus*, *Platycrinites*, *Scyphocrinities*.

Podtřída Articulata

(trias – recent)

Zahrnuje všechny postpaleozoické lilijice. Kalich je malý, prakticky jen z bazálních, případně i infrabazálních desek. Kalich je značně pohyblivý a ohebný. Ramena nesou pinnule. Ústa a ambulakrální rýhy leží na povrchu tegmenu. Stonek bývá redukován a k přichycení k podkladu slouží cirry.

Rody: *Pentacrinus*, *Saccocoma*.

Podkmen Blastozoa

(spodní kambrium – perm)

Zahrnuje důležité vyhynulé skupiny paleozoické fauny. Počet fosilních druhů jde do mnoha tisíc. Tělo je vakovité, většinou přichycené krátkým či delším stonkem k podkladu. Nemají ramena, namísto nich slouží k lovu potravy párovité brachioly v ambulakráliích. Často mají vyvinuty různé typy dýchacích struktur.

Třída Diploporita – jablovci

(spodní ordovik – devon)

Jablovci této třídy mají vakovitou téku z vyššího až vysokého počtu nepravidelných destiček v několika řadách. Na horní straně téky leží příústní desky lemující peristom. Ke štěrbinovitým ústům přiléhá pět (někdy jen tři) potravních rýh (ambulakrálních brázd), z jejichž distálních konců vybíhají slabé, často zakrnělé brachioly. Mezi příústními deskami vybíhá pyramidovitý anální otvor z pěti či více análních desek (anální pyramida). V blízkosti úst leží hydropór, který ústí do ambulakrálního systému. S výjimkou desek u peristomu jsou všechny desky téky perforovány párovitými otvory (diplopóry). Jablovci této skupiny často neměli stonek k přichycení, ale přisedali rozšířenou bází k pevnému povrchu nebo měli spodní část vakovité téky zabořenou do sedimentu. Jablovci žili přisedle, často ve skupinách, zejména v mělkých vodách a měli zřejmě vyšší toleranci na zviřený sediment. Objevují se na počátku ordoviku, v jeho průběhu dosahují maxima rozvoje. Od siluru ustupují a mizí na konci devonu.

Rody: *Aristocystites*, *Bulbocystis*, *Glyptosphaerites*, *Hippocystis*, *Palaeosphaeronites*, *Proteocystites*.

Třída Rhombifera – jablovci

(spodní ordovik – devon)

Mají podobný vzhled jako předchozí třída, liší se však routovými (rombickými) póry. Routové póry leží vždy na dvou sousedních deskách a jejich počet bývá různě redukován. Většinou měli kratší stonek k přichycení. Známi jsou od ordoviku do devonu.

Rody: *Echinosphaerites*, *Caryocrinites*, *Cheirocrinus*, *Homocystites*, *Rhombifera*.

Třída Blastoidea – poupěnci

(ordovik – perm)

Spíše menší ostnokožci. Tělo je tvořeno kalichem a většinou krátkým stonkem. Kalich je zřetelně pětípaprscitě symetrický, v ambulakrálních směrech se dvěma liniemi krycích destiček, mezi kterými vybíhaly dvě řady brachiol. Spodní část kalicha je tvořena třemi destičkami, nad kterými leží pět radiálních desek, v dalším věnci v interradiálním směru pět desek deltoidových. Na vrcholu kalicha leží ústa obklopená ústími hydrospir nebo pěti velkými spirakuly, z nichž jedno bývá větší a pravděpodobně v něm ležel řitní otvor. Uvnitř kalicha je zvláštní dýchací zařízení (hydrospiry). Třída se dělí se dva řady (Fissiculata a Spiraculata) podle přítomnosti spirakul a pozice hydrospir. Poupěnci se objevují v ordoviku a největší rozkvět prodělávají v karbonu, kdy lokálně mají až horninotvorný význam. V Barrandienu jsou poupěnci nehojní v siluru a devonu.

Rody: *Caryoblastus*, *Mespilocystites*, *Pentremites*, *Polydeitoideus*.

Třída Eocrinoidea

(spodní kambrium – silur)

Tělu tvoří vyšší počet desek s póry podél švů mezi deskami, k podkladu je přichycená stonkem různé délky. Mají podobné umístění ambulakrálního systému a řitního otvoru jako jablovci tj. na vrcholu těky, dlouhé biseriální brachioly (tj. ze dvou řad destiček) jsou často rozvětvené. Skupina zahrnuje spíše malé formy, s největším rozkvětem v kambrickém období.

Rody: *Akadocrinus*, *Lichenoides*.

Podkmen Echinozoa

(spodní kambrium – recent)

Ostnokožci s dobře patrnou pětípaprscitou symetrií, bez brachiol a ramen, s diskovitou až kulovitou tékou, která může být druhotně redukována na izolované sklerity volně uložené v pokožce.

Třída Echinoidea – ježovky

(ordovik – recent)

Zahrnuje nejúspěšnější recentní ostnokožce. Vytváří si těku pokrytou dlouhými, kloubně přichycenými ostny. Na téce jsou dobře patrná radiální (ambulakrální) pole ze dvou řad perforovaných destiček, mezi kterými leží interambulakrální pole z destiček neperforovaných. U ježovek nepravidelných jsou ambulakrální plochy označovány jako petaloidy (sg. petala). Ambulakrální nožky jsou válcovité až nitkovité, na konci s přísavkou. Nožky prochází otvůrky v destičkách radiálního pole. Spodní (orální) strana ježovek vytváří okolo ústního otvoru políčko (peristom). V ústech může být silný čelistní útvar (Aristotelova lucerna). Protilehlá aborální strana má

ve středu apikální terč. Je tvořen dvojitým prstencem destiček obklopujícím destičky v okolí řitního otvoru (periproktu). Každá destička prstence nese malý otvor, buď vyústění gonád (genitální póry), nebo ústí ambulakrálního systému (okulární póry). Rovněž zde leží madreporová deska. Většina desek téky nese ve svém středu jednu či několik artikulačních bradavek, na které nasedají kloubní ploškou kalcitové ostny. Pohyb ostnů umožňují drobné svaly při jejich bázi. Mezi ostny leží drobné orgány rovnováhy a klíškovité pedicelarie k obraně. Podle symetrie lze rozdělit ježovky na pravidelné (regulární), u kterých periprokt leží ve středu apikálního terče (endocyklické ježovky), a ježovky nepravidelné (irregulární), u nichž je pětípaprsčitá symetrie nahrazena symetrií bilaterální. Důsledkem bilaterální symetrie je posunutí periproktu dozadu (exocyklické ježovky).

Ježovky jsou poměrně vyhraněnou skupinou ostnokožců od počátku své existence. Nejstarší se objevují již v ordoviku, charakteristická rysy na téce se objevují od karbonu. V paleozoiku nikdy nedosáhly většího rozšíření. V triasu došlo k rozvoji cidaridních ježovek, na který počátkem jury navázal mohutný rozvoj moderních skupin ježovek, pravidelných i nepravidelných. Od tohoto období zůstávají dodnes nejúspěšnější skupinou mořských ostnokožců. Mají vynikající schopnost přizpůsobení se specifickým ekologickým nikám a využití různých zdrojů potravy. Systematické členění třídy je velmi složité, se třemi podtřídami.

Podtřída Perischoechinoidea

(ordovik – recent)

Zahrnuje primitivní paleozoické endocyklické ježovky, většinou s pružnými kulovitými tékami a s četnými řadami interambulakrálních desek. Jsou výchozí skupinou ostatních skupin ježovek. Vyskytují se od ordoviku do recentu, nikdy však nedosáhly většího rozšíření. U nás jsou známé nálezy destiček v siluru a devonu Barrandienu.

Rod: *Aulechinus*.

Podtřída Cidarioidea

(devon – recent)

Pravidelné endocyklické ježovky s pevnými tékami, vždy pouze se dvěma řadami desek v ambulakrálních i interambulakrálních směrech. Každá interambulakrální deska nese mohutnou bradavku se širokým dvůrkem, na které sedí velmi silný dlouhý trn. V ústech jsou mohutné čelisti (Aristotelova lucerna). Známý jsou od devonu, s větším rozvojem od triasu.

Rody: *Cidaris*, *Heterocentrotus*, *Plegiocidaris*.

Podtřída Euechinoidea

(svrchní trias – recent)

Zahrnuje pouze postpaleozoické ježovky, pravidelné i nepravidelné, s dvěma sloupci desek v ambulakrálních i interambulakrálních směrech. Mají složitěji vyvinuté násadce svalových úponů čelistí (Aristotelovy lucerny) nežli cidaridní ježovky. Čelisti mohou i chybět. Systematické členění je složité, se dvěma infratřídami (Echinothuroidea a Acroechinoidea). Druhá skupina se dělí na tři kohorty (Diadematacea, Echinacea a Irregularia), z nichž pouze dvě poslední mají větší význam.

Kohorta Echinacea

Endocyklické ježovky s dlátovitými zuby, silnými ostny a patrnými švy mezi tekálními deskami. Žijí většinou epibenticky, často mají schopnost dlabat vakovitá doupata v pevném podkladu. Nejstarší jsou známy od svrchního triasu, silně se rozvíjejí od spodní jury.

Rody: *Arbacia*, *Echinus*, *Paracentrotus*.

Kohorta Irregularia

Nepravidelné, bilaterálně symetrické ježovky srdcovitého, pentagonálního až eliptického obrysu. V dospělosti většinou ztrácejí čelistní aparát. Bradavky a trny na svrchní straně těla jsou uspořádány k jednostrannému pohybu. Většinou žijí zahrabaně v písčitém a bahnitěm dně. Nejstarší jsou známy ze spodní jury, prodělávají silný rozvoj v křídě a terciéru. Dělí se na několik řádů, nejvýznamnější čtyři jsou uvedeny.

Řád Cassiduloida

Tělo ploše kulovité až eliptické, periprokt je často v análním žlábků.

Rody: *Clypeus*, *Echinolampas*, *Pygurus*.

Řád Clypeasteroida

Těly velké až velmi malé, ploché až mírně klenuté, často s otvory v téce, uvnitř s podpůrnými pilíři, s čelistním aparátem.

Rody: *Clypeaster*, *Mellita*.

Řád Holasteroida

Mají tělo srdcovitého obrysu a protažený apikální terč.

Rod: *Echinocorys*.

Řád Spatagnoida

Mají srdcovitou tělo s apikálním systémem. Apikální terč a peristom zpravidla posunut dopředu, periprokt dozadu. Nemají čelistní aparát.

Rody: *Echinocardium*, *Micraster*.

Třída Holothuroidea – sumýši

(ordovik – silur)

Ostnokožci s válcovitým masitým tělem. Tělo je redukováno na mikroskopické destičky (sklerity), volně uložené v pokožce. Sklerity mají tvar sítěk, kotviček a háčků. Fosilní sklerity jsou známy od ordoviku, známe je i z českého spodního devonu.

Třída Edrioasteroidea – terčovci

(spodní kambrium – spodní karbon)

Ostnokožci s tékou složenou z vysokého počtu nepravidelných destiček, s pěti zřetelnými ambulakrálními liniemi (často sinusoidně prohnutými) oddělenými širokými interambulakrálními poli. Téka je přichycena širokou bází k podkladu; výsledkem je terčovitý až kulovitý tvar těla. Ambulakrální linie se sbíhají k ústům v centru svrchní strany, řitní otvor leží v interambulakrálním poli na svrchní straně. Neměli brachioly ani ramena, rovněž vzhled ambulakrálních nožek je neznámý. Skupina nebyla nikdy příliš rozšířená, větší význam měla pouze lokálně (např. v Barrandienu brdské střední kambrium).

Rody: *Hemicystites*, *Stromatocystites*.

Podkmen Asterozoa

(ordovik – recent)

Zahrnuje převážně moderní ostnokožce, s maximálním rozšířením v recentu. Tělo je rozděleno na centrální diskovitou část (terč), ze které vybíhá pět nebo více ramen. Ústa leží na spodní straně těla, řitní otvor (pokud je přítomen) leží na svrchní straně. Tělní organizace připomíná ostatní skupiny ostnokožců. Radiální větve ambulakrální soustavy leží v rýze na spodní straně těla, a připomíná tak spíše soustavu lilijic nežli ježovek.

Třída Stellerioidea – hvězdýši

(ordovik – recent)

Zahrnuje tři třídy, z nich poslední je vyhynulá.

Podtřída Asteroidea – hvězdice

(spodní ordovik – recent)

Tělo obvykle vybíhá do pěti ramen nezřetelně oddělených od centrálního terče. Na svrchní straně těla je několik řad desek (karinátní, dorzolaterální a marginální desky), které mohou být vůči sobě pohyblivé i pevně zaklesnuté; spodní strana nese dvě řady desek, skrz které prochází ambulakrální panožky. Po straně dvojité řady desek leží linie z adambulakrálních desek, které přiléhají deskám marginálním. Okolo úst desky vytváří pevný příústní prstenec. Mezi destičkami vybíhají výběžky coelomu (papuly) s dýchací funkcí. Hvězdice jsou převážně aktivní dravci lovící měkkýše, s mimotělním trávením kořisti. Nejstarší jsou známy od spodního ordoviku, fosilní jsou vzácné.

Rody: *Siluraster*.

Podtřída Ophiuroidea – hadice

(spodní ordovik – recent)

Tělo má zřetelně oddělený centrální terč a pět hadovitých mimořádně pohyblivých ramen. Destičky v ramenech jsou vůči sobě kloubně spojeny a vytváří obratle. Hadice jsou požírači suspenze nebo jsou dravci žijící spíše v hlubším moři. Nejstarší jsou známy od spodního ordoviku, jsou však vzácné.

Rody: *Eoophiura*, *Paleura*.

Podtřída Somasteroidea

(spodní až střední ordovik)

Vyhybnulá skupina s pětiúhelníkovitou plochou tékou bez zřetelně oddělených ramen. Téku tvoří pět ramen v ambulakrálních směrech. Každé rameno je z dvojité řady desek, ze kterých do stran vybíhají lištovité desky vyplňující interambulakrální pole. Okraj téky tvoří řada tenkých okrajových (marginálních) desek. Jsou pravděpodobně výchozí skupinou pro hvězdice a hadice, s krátkou evoluční historií od spodního do středního ordoviku.

Rod: *Achegonaster*.

Podkmen Homalozoa

(spodní kambrium – devon)

Téka homalozoi je bez pětíprstité nebo bilaterální symetrie. Téku tvoří vysoký počet nepravidelných destiček, které někdy vybíhají do dlouhých bizarních výčnělků. Mají struktury podobné hydropóru nebo struktury interpretované jako žaberní štěrby. Z téky vybíhají dvě nebo jediné rameno (brachiola, stonek) z dvojité řady destiček. Skupina je různě interpretována, buď jako ostnokožci nebo jako sesterská skupina strunatců (třída Calcichordata; Jefferies 1986).

Třída Homostelea

(střední kambrium – spodní ordovik)

Téka je nepravidelná, plochá, z menšího počtu okrajových (marginálních) a vyššího počtu (desítky až stovky) drobných centrálních desek, s nediferencovaným stonkem se dvou až tří řad drobných destiček. Na straně protilehlé stonku leží dva otvory, interpretované jako ústa a řiť. Skupina je význačná pro střední kambrium, s asi deseti známými rody.

Rod: *Trochocystites*.

Třída Homoiostelea

(střední kambrium – devon)

Téka je nepravidelná, zploštělá, z vyššího počtu drobných desek, s dlouhým stonkem a kratší brachiolou (aulakofoř). Struktury interpretované jako hydropor a gonopor leží v blízkosti brachioly, řitní otvor leží v blízkosti stonku, který je v podélném směru diferencován na proximální širší část a distální, delší a štíhlejší část. Skupina se objevuje v kambriu a vymírá ve středním devonu.

Rod: *Dendrocystites*.

Třída Stylopora – styloporáti

(střední kambrium – svrchní karbon)

Téka je nepravidelná, se silně diferencovanou spodní a svrchní stranou ploché asymetrické téky. Téka má silné okrajové (marginální) desky a vysoký počet menších desek centrálních. Stonek je dlouhý, diferencovaný, sloužící k pohybu po dně. Interpretace skupiny je velmi rozdílná, buď jako sesterské skupiny strunatců (kalcichordáti) nebo jako aberrantních ostnokožců. Skupina je velmi bohatě zastoupena v kambriu a ordoviku Barrandienu. Dělí se na dva řády.

Řád Cornuta

Téka se silnými margináliemi, často protaženými do dlouhých tenkých výběžků. Ústa jsou velmi drobná. Při stonku četné oválné póry. Stonek je velmi dlouhý, štíhlý.

Rody: *Ceratocystis*, *Cothurnocystis*.

Řád Mitrata

Téka má klenutou svrchní stranu (karapax) z četných drobných destiček a plochou nebo slabě konkávní spodní stranu (plastron) z menšího počtu desek. Marginální desky jsou silné, přesahující na obě strany téky, většinou bez dlouhých výběžků. Stonek kratší než u Cornuta, často se zubovitými výběžky.

Rody: *Balanocystites*, *Lagynocystites*, *Mitrocystella*, *Mitrocystites*, *Prokopicystis*.

Kmen Arthropoda – členovci

Skupina Trilobita – trilobiti

(kambrium – perm)

Trilobiti (Trilobita: název odvozen z latinského tres = tři, lobus = lalok, podle těla rozděleného do tří podélných laloků) jsou vyhynulou skupinou dorzoventrálně zploštělých paleozoických trojlaločnatců. Jsou nejstaršími známými členovci, přítomnými již v uloženinách spodního kambria. Poslední zástupci vyhynuli na konci permu. V průběhu 350 mil. let existence si udrželi pozoruhodnou uniformitu základní stavby těla, dosáhli však mimořádně tvarové i ekologické variability v dílčích znacích. Do současnosti bylo popsáno asi 1500 rodů, počet druhů dosahuje mnoha tisíc. Několik set druhů má velký stratigrafický význam, zejména pro období kambria a ordoviku.

CHARAKTERISTIKA

Měkké tělo trilobitů bylo na hřbetní straně kryto kalcifikovaným krunýřem (exoskeleton), spodní strana těla a končetiny měly kutikulu tenkou, pouze organickou, která se většinou nezachovává. Délka krunýře se pohybuje od několika mm do více než 50 cm, výjimečně i více. Krunýř je v podélném směru rozdělen do tří laloků (osní rhachis a postranní pleurální laloky), ve směru příčném se dělí na hlavový štít (cephalon), trup (thorax) ze dvou až čtyřiceti článků, a na nedělený ocasní štít (pygidium). Okraje dorzálního krunýře jsou podhrnuty částečně i na břišní stranu, kde vytváří duplikaturu. Na břišní straně cephalonu jsou přítomny ještě dvě kalcifikované části krunýře, rostrum podél předního okraje cephalonu, a hypostom, který ležel před ústním otvorem. Jejich tvar a napojení na přední okraj cephalonu má velký systematický význam.

Končetiny trilobitů byly článkované, dvouvětevné, se silnější kráčivou vnitřní větví (endopodit) a lupenitou vnější větví (exopodit). Vnitřní větev s kráčivou funkcí je složena ze šesti článků (podomer). Kyčelní článek i jednotlivé podomery jsou otrněné, koncový článek končetiny vybíhá do tří trnů. Vnější větev končetiny leží dorzálně nad kráčivou končetinou a je složena z lupinkovitých nebo vláknitých žaberních plátek, které se částečně překrývají. Kromě dýchací funkce měla vnější větev i plovací funkci. Končetiny jsou známé u asi 20 druhů trilobitů a je patrná značná variabilita ve stavbě jejich žaberních plátek. Končetiny na cephalonu nejsou zřetelně odlišeny od končetin trupu s výjimkou prvního páru, který je jednovětevný a přeměněn na tykadla (antény). Pygidium nese končetiny podobné končetinám trupovým, pouze poslední pár je přeměněn na jednovětevné článkované cerky. Tykadla a cerky měly smyslovou funkci a byly pokryty tenkými štětinkami. Končetiny se zachovávají zcela mimořádně, neboť byly jen slabě sklerotizovány.

Trávicí soustava začínala ústy ležícími na spodní straně hlavy za hypostomem. Před ústy neležely končetiny specializované k lovu nebo přidržování potravy (např. jako u korýšů). Jejich stavba je velmi podobná končetinám na trupových člancích a pygidiu. Předpokládá se, že jejich otrněné kyčelní články mohly přidržovat a případně i drtit ulovenou kořist. Jícen pokračuje přímo do složitě větveného žaludku v cephalonu. V ose těla vybíhalo ze žaludku trubicovité střevo s četnými bočními slepými výběžky (divertikuly), které končilo řitním otvorem na konci těla. Jiné orgány nejsou prokazatelně doloženy. Ze smyslových orgánů známe párové složené oči, které jsou dvojího typu. Holochroální oči byly kryty společnou rohovkou, zatímco schizochroální oči jsou tvořeny z menšího počtu samostatných oček s vlastní rohovkou a připomínají spíše ommatidia jiných skupin členovců. V závislosti na způsobu života, mohly být oči zakrnělé nebo i zcela chybět. U některých trilobitů v pelagickém způsobem života (cyklopygidní a remopleuridní trilobiti, rody *Bohemilla*, *Opipeuter*) však docházelo k jejich hypertrofii a až splývání do jediného optického orgánu vpředu a po stranách hlavy.

Svalovina trilobitů je známa pouze nepřímo podle míst úponů na vnitřní straně krunýře. Úpony hlavových končetin jsou někdy patrné na vnitřním povrchu glabely jako mělké vtisky. Svaly zajišťovaly nejen pohyb končetin, ale i pohyblivost jednotlivých částí krunýře vůči sobě. Systém kloubních plošek na okraji trupových článků a předním okraji pygidia umožňoval stažením svalů stočení krunýře (volvaci) jako pasivní způsob ochrany před nepříznivým vlivem okolí (např. útokem dravců). Pevnost volvace zajišťovaly i složité útvary a modelace okraje krunýře na přední straně cephalonu a na okraji pygidia (tzv. koaptivní struktury), které při stočení do sebe zaklesly na principu zámku a klíče. Trilobiti byli pravděpodobně odděleného pohlaví, i když pohlavní dimorfismus u nich není jednoznačně doložen. Vývoj z vajíčka probíhal přes larvální stadia s vyšším počtem ekdyzí. Počáteční larvální protaspidní stadium mělo krunýř rozdělený pouze na cephalon a pygidium. Meraspidní stadia měla s každou ekdyzí ze zvětšující počet trupových článků. Dospělé holaspidní stadium mělo již ustálený počet článků, avšak i v tomto stadiu docházelo k růstu a ekdyzím. Ekdyzi jednoznačně dokládá krunýř fosilizovaný v tzv. Salterově pozici, u které je cephalon převrácen a oddělen od zbývajících částí krunýře. Většina nálezů neúplných krunýřů trilobitů jsou ve skutečnosti pouze jejich exuvie.

Kutikula trilobitů byla inkrustována uhličitánem vápenatým s nízkým obsahem Mg. Od ostatních známých skupin členovců je kutikula trilobitů pozoruhodná dosud nedoloženou přítomností chitinu. Kutikulu tvoří poměrně tenká vnější vrstva s velkými kalcitovými hranoly kolmými k povrchu krunýře, a mnohem silnější vnitřní vrstva s laminární stavbou. Kutikula je perforovaná četnými kanálky pro smyslové buňky (senzily). Měly většinou charakter jemných smyslových vlásků a štětinek citlivých na chvění a chemismus vody. Významnou strukturou jsou terasovité linie. Vytváří je systém víceméně paralelních stupňovitých linií, nejčastěji na okraji cephalonu, pygidia a na ventrálních duplikaturách. Pravděpodobně sloužily k monitorování proudění vody podél těla.

STAVBA EXOSKELETONU

Krunýř trilobitů se dělí na hlavový štít (cephalon), trup (thorax) z jednotlivých článků (segmentů) a na ocasní štít (pygidium). Navzájem byly spojeny pouze blanitými spoji. Blanité spoje jsou i mezi osní částí cephalonu a jeho okrajovými částmi. Po uhynutí jedince nebo při svlékání dochází na cephalonu na linii lícního švu k rozpadu původně jednolitého hlavového štítu na osní kranidium a párovité volné líce (tzv. librigeny, sg. librigena). Na kranidiu je obvykle nápadná vyvýšená osní část zvaná glabela, která bývá členěna glabelárními rýhami do glabelárních laloků. Jejich uspořádání a počet odpovídá původní segmentaci cephalonu. Na párových méně klenutých bočních lalocích kranidia (pevné líce) leží v blízkosti lícního švu na vyvýšených palpebrálních lalocích párové oči. Boční okraje cephalonu často vybíhají do lícních trnů. Povrch kranidia může být členěn rýhami na další části. U některých skupin trilobitů (trinukleidní a harpidní trilobiti) je okraj cephalonu přeměněn na plochý, různě široký perforovaný lem se senzorickou a opornou funkcí. Průběh lícních švů je v

zásadě trojího typu. Rozeznává se propární (zadní část protíná okraj cephalonu před lícním úhlem nebo trnem), opistopární (protíná zadní okraj kranidia) nebo marginální (běží po hraně kranidia) šev.

Trup se skládá z osy a postranních pleurálních laloků. Trupové články se skládají z osy a postranních pleur, nesoucí obvykle hluboké pleurální rýhy. Na vnitřní části pleurální duplikatury se nachází Panderovy orgány. Zabraňovaly překřížení okrajů pleur při stočení trupu.

Pygidium vzniklo splynutím trupových článků a jsou na něm kromě osní části (pygidiální osa) patrné pleurální rýhy i sutury na místě splynutých článků (interpleurální rýhy). Utváření a povrch krunýře je mimořádně různorodý, s vráskami, hrbolky, trny, jamkami, terasovitými liniemi a četnými dalšími strukturami.

EKOLOGIE

Trilobiti byli převážně po dně nebo v blízkosti dna se zdržující bentózní živočichové, vyhledávající organický detrit a případně i lovící menší bezobratlé. Byli úzce přizpůsobení speciálním ekologickým nikám, v závislosti na charakteru sedimentu, hloubce, obsahu kyslíku ve vodě, klimatu a na dalších fyzikálně-chemických faktorech. Někteří, zejména velcí trilobiti byli i dravci. Stopy po predaci trilobitů jsou sice doloženy, jasný není způsob usmrcení a požití větší kořisti, neboť trilobitům chyběly specializované končetiny k uchopení a rozdělení větší kořisti. Někteří trilobitů filtrovali organický detrit z usazenin na dně a vody níže nade dnem, některé skupiny žily zahrabány do sypkého dna. Trilobiti byli obecně horšími plavci, jsou však i výjimky. U cyklopygidních trilobitů a některých specializovaných taxonů (*Bohemilla*, *Opipeuter*, *Carolinites*) je patrný hydrodynamický tvar těla, zesílená svalovina plovacích končetin, hypertrofie očí, i světélkující orgány svědčící pro aktivní plavání a lov v hlubších zastíněných vodách.

Trilobiti osídlovali mělkovodní litorální prostředí až prostředí hlubšího šelfu. V jednotlivých obdobích vytvářeli druhově charakteristická bentická společenstva, z četnými endemickými druhy na jednotlivých paleokontinentech.

GEOLOGICKÁ HISTORIE

Nejstarší trilobiti se objevují v atdabanu (spodní kambrium), avšak až po výskytu tommotské fauny. Předchůdci trilobitů ze svrchního prekambria nejsou známi. V průběhu kambria převládají typy s vysokým počtem trupových článků (polymerní trilobiti). Na konci kambria většina skupin vymírá a do ordoviku přežívá jen několik skupin. Ve spodním ordoviku však prodělávají rychlou adaptivní radiaci a osídlují nová prostředí, zejména prostředí útesová. Další diverzifikace probíhá ve středním a svrchním ordoviku, kdy trilobiti dosahují vrcholu rozvoje a největší morfologické pestrosti. V průběhu siluru a devonu zůstávají významnou skupinou bentosu. Od konce devonu, po vymírání na rozhraní středního a svrchního devonu, jsou již jen okrajovou skupinou mořských bezobratlých. V karbonu a permu jsou málo zastoupeni a to pouze trilobity proetidními. Na konci permu skupina vymírá úplně.

Trilobiti jsou významnými vůdčími fosiliemi. Kromě biostratigrafické zonace (např. v kambriu) se trilobiti využívají i k vymezení faunistických paleoprovincií. Např. v ordoviku lze rozlišit calymeno-dalmanitidní chladnovodní provincii (Francie, severní Afrika, střední Evropa, Turecko), bathyuridní provincii v tropickém klimatu (Severní Amerika, Sibiř a severní Čína), asafidní provincii v subtropickém klimatu Baltoskandinávie a Ruské platformy a dikelokefalidní provincii v jižní Číně a Austrálii, tehdy v mírném pásu Gonwanského kontinentu.

Na našem území je velmi bohatým a klasickým územím Barrandien, odkud pochází nálezy mnoha typických druhů ze středního kambria, spodního ordoviku až středního devonu. Méně druhů trilobitů je známo i z devonu Moravského krasu, čelechovického devonu a spodního karbonu Slezska o okolí Brna.

TAFONOMIE

Trilobiti patří k nejhojnějším fosiliím staršího paleozoika, v malém měřítku mohou mít až horninotvorný význam. Nálezy celých exoskeletonů jsou však vzácné. Je to dáno malou odolností blanitých spojů mezi částmi exoskeletonu. Po uhynutí jedince blanité spoje podlehly rozkladu a proud nebo činnost jiných organismů vedla k oddělení osamostatněných částí krunýře. Při ekdyzi došlo již primárně k oddělení cephalonu a někdy volných lící od zbývajících částí krunýře. Běžně je pak nacházíme exuvie splavené na jedno místo a velikostně vytříděné. Původní barvy krunýře nejsou až na výjimky známy, ojedinělé nálezy ukazují na pruhy a kruhovitě skvrny v řadách rovnoběžných s průběhem pleur.

V písčitéch sedimentech se exoskelety trilobitů často nezachovávají. O osídlení takového dna trilobitovou faunou však svědčí charakteristické stopy po pohybu (*Cruziana*, *Rusophycus*). Příčinou je chemické rozpouštění kalcitických krunýřů v průběhu diagenese. Slabě sklerotizované končetiny a tykadla se zachovávají velmi vzácně. Průběh trávicí trubice byl zjištěn podle její odlišné výplně od okolního sedimentu, a to i u jedinců z Barrandienu.

METODIKA VÝZKUMU

Většina nálezů trilobitů pochází z pevných hornin (siliciklastických i karbonátových). Ve vápnatých sedimentech mají trilobiti zachován původní krunýř, z klastických sedimentech bývá krunýř vyloužen a zachovává se jádro a otisk. Za příznivých geochemických podmínek bývají některé části exoskeletonu silicifikované a dají se získat rozpouštěním v roztoku kyseliny octové nebo HCl. Silicifikované krunýře jsou mimořádně vhodné ke kvantitativním a detailním studiím (např. larválních stadií).

Klasifikace je založena na stavbě dorzálního exoskeletonu, velký význam se přikládá tvaru a umístění hypostomu na ventrální straně těla.

SYSTÉM

Systematika trilobitů se několikrát výrazně změnila. Do nedávné doby používané systematické členění třídy bylo založeno na průběhu a pozici lícního švu na cephalonu. S současným systémem, použitým v posledním vydání *Treatise on Invertebrate Paleontology* je důraz kladen na komplex znaků, kromě jiného i na charakteru a umístění hypostomu.

Samotná taxonomická pozice skupiny Trilobita je předmětem diskuse. Trilobiti jsou byli klasicky chápáni jako třída Trilobita podkmene Trilobitomorpha. Existují však názory, že podkmen Trilobitomorpha je polyfyletická skupina. Vezme-li se v úvahu pojetí ostatních skupin členovců (Crustacea, Chelicerata, Uniramia) i jako kmenů (základem je stavba končetin na hlavovém tagmatu), pak by bylo možné skupinu Trilobita uznat i za samostatný kmen.

Řád Redlichiida

(spodní - střední kambrium)

Výchozí skupina trilobitů s velkým polokruhovitým cephalonem a dlouhými lícními trny, čtenými trupovými články vybíhajícími do trnů a drobným pygidiem. Oči jsou velké. Zahrnuje čtyři podřády: Olenelloidea, Emulelloidea, Redlichoidea a Paradoxidoidea.

Podřád Paradoxidoidea je významný pro střední kambrium a zahrnuje velké, v českém kambriu velmi rozšířené rody.

Rody: *Akadoparadoxides*, *Eccaparadoxides*, *Hydrocephalus*, *Paradoxides*, *Rejkocephalus*.

Řád Agnostida

(spodní kambrium - svrchní ordovik)

Drobní trilobiti s podobně vypadajícím cephalonem a pygidiem. Jsou slepí, s typickým diskovitým stočením. Podřád *Agnostina* je charakteristický pouze dvěma trupovými články, druhý podřád *Eodiscina* zahrnuje velmi drobné trilobity se třemi trupovými články.

Rody: *Agnostus*, *Corrugatagnostus*, *Diplorrhina*, *Peronopsis*, *Phalacroma*, *Sphaeragnostus*, *Dawsonia*.

Řád Naraoiida

(střední kambrium)

Krunýř je nekalcifikovaný, složený pouze z cephalonu a pygidia.

Rod: *Naraoia*.

Řád Corynexochida

(spodní kambrium - střední devon)

Heterogenní řád s glabelou různého tvaru, obvykle s rovnoběžnými okraji nebo rozšiřující se anteriorně. Lícni šev opistopární. Pygidium je velké, trup ze sedmi nebo osmi článků. Dělí se na tři podřady: *Corynexochiina*, *Leioestegina* a *Scutelluina*.

Podřád *Scutelluina* zahrnuje trilobity s plochým krunýřem, výrazně anteriorně rozšířenou glabelou a pygidiem hladkým nebo s vějířovitě uspořádanými žebry. Podřád je hojný v českém ordoviku, siluru i devonu s řadou druhů.

Rody: *Bumastus*, *Ectillaenus*, *Iliaenus*, *Paralejurus*, *Radioscutellum*, *Scutellum*, *Stenopareia*.

Řád Lichida

(střední kambrium - střední devon)

Krunýř je obvykle otrněný nebo s granulemi. Dělí se na tři podřady.

Podřád *Lichida* zahrnuje spíše větší trilobity s neobvykle členěnou a širokou glabelou, pygidium je často větší než kranidium a nese tupé trny. Povrch krunýře je hustě pokryt hrubými granulemi. Skupina nikdy nebyla příliš rozšířena a patří mezi spíše vzácnější trilobity. Nejstarší jsou známi ze spodního ordoviku Barrandienu a přežívají do svrchního devonu.

Rody: *Acanthopyge*, *Hemiarges*, *Lichas*.

Podřád *Odontopleuroidea* zahrnuje většinou drobné a hustě otrněné trilobity, s glabelou nesoucí tři postranní laloky. Pygidium je krátké, silně otrněné. Skupina je známa od svrchního kambria, největší rozvoj prodělala v siluru a spodním devonu. Žili spíše v hlubších vodách. V Barrandienu jsou hojní v silurských laminovaných břidlicích i vápencích svrchního siluru a devonu.

Rody: *Leonaspis*, *Miraspis*, *Odontopleura*, *Primaspis*, *Selenopeltis*.

Třetí podřád *Dameselloidea* je znám pouze ze středního a svrchního kambria a zahrnuje otrněné trilobity. Je pravděpodobně sesterskou skupinou předchozího podřadu.

Řád Phacopida

(spodní ordovik - svrchní devon)

Velmi významný řád převážně propárních trilobitů převážně střední velikosti. Rozpadá se do tří zřetelně odlišných podřádů.

Podřád Cheirurina zahrnuje trilobity s anteriorně se rozšiřující glabelou a malými holochroálníma očima. Lícni šev je propární. Trup z osmi až 19 článků. Pygidium s výraznými laloky nebo trny. Skupina zahrnuje četné charakteristické druhy od spodního ordoviku do středního devonu.

Rody: *Ceraurus*, *Cheirurus*, *Cromus*, *Deiphon*, *Eccoptochile*, *Encrinurus*, *Parapilekia*, *Placoparia*, *Sphaerexochus*.

Druhý podřád Calymenina se vyznačuje lichoběžníkovitou glabelou se čtyřmi až pěti páry laloků. Lícni šev gonatopární. Oči jsou malé, holochroální. Trup z 11 až 13 článků. Pygidium zaoblené nebo trojúhelníkovité, často s koadaptivními strukturami. Skupina je význačná pro siliciklastické uložení mírného pásu v ordoviku, s četnými druhy i na našem území. Skupina je známá od spodního ordoviku do středního devonu.

Rody: *Calymene*, *Colpocoryphe*, *Gravicalymene*, *Homalonotus*, *Metacalymene*, *Prionocheilus*.

Třetí podřád Phacopina je význačný anteriorně se rozšiřující glabelou, schizochroálníma očima, propárním lícním švem a nepřítomností rostra. Trup z 11 článků. Pygidium s četnými žebry, středně velké nebo dosahující velikosti cephalonu. Skupina je bohatě zastoupena v českém spodním ordoviku, siluru i spodním devonu, vymírá na konci devonu. Druhy této skupiny dávaly přednost spíše hlubšímu zastíněnému prostředí a jsou významnou součástí tzv. atheloptických společenstev.

Rody: *Acaste*, *Ananaspis*, *Chasmops*, *Dalmanitina*, *Odontochile*, *Ormathops*, *Phacops*.

Řád Ptychopariida

(spodní kambrium - svrchní devon)

Parafyletický řád, zahrnující mnoho vysoce modifikovaných skupin s volným hypostomem. Často mají redukované oči nebo jsou slepí. Dělí se na tři podřady.

Podřád Ptychopariina zahrnuje trilobity s četnými trupovými články, menším pygidiem a nečleněnou i členěnou glabelou. Je význačný pro kambrium, se dvěma nadčeleděmi Ellipsocephaloidea (glabelu mají nečleněnou) a Ptychoparioidea (glabelu mají obvykle členěnou). U nás jsou hojně a druhově bohatě zastoupeny v uloženinách středního kambria Barrandienu.

Rody: *Agraulos*, *Conocoryphe*, *Ellipsocephalus*, *Ptychoparia*, *Sao*, *Skreiaspis*.

Druhý podřád Olenina zahrnuje trilobity s kuželovitou glabelou, velkým trupem a drobným pygidiem, často se vyskytující v prostředí s nedostatkem kyslíku ve vodě. Skupina je známa od svrchního kambria do konce ordoviku.

Rody: *Bienvillia*, *Leptoplastus*, *Olenus*, *Peltura*, *Triarthrus*.

Třetí podřád Harpina zahrnuje trilobity s výrazným jemně perforovaným hlavovým lemem. Sloužil jako oporné zařízení na dně. Trilobiti této skupiny dávali přednost mělkým teplým vodám, často v útesovém prostředí. Jsou známi od spodního ordoviku do středního devonu, u nás jsou hojně v silurských a spodnodevonských vápencích.

Rody: *Eoharpes*, *Harpes*.

Řád Asaphida

(svrchní kambrium - silur)

Morfologicky velmi různorodý řád. Zahrnuje šest nadčeledí.

Nadčeled Anomocaroida je nepočetná a výskytem omezená na kambrium.

Nadčeled Asaphoidea je velmi rozšířena v ordoviku. Zahrnuje velké trilobity s nečleněnou nebo slabě členěnou glabelou, plochých krunýřem a velkým pygidiem, u některých skupin nesoucím párovými trny.

Rody: *Asaphus*, *Asaphellus*, *Bohemaspis*, *Ceratopyge*, *Nobiliasaphus*.

Nadčeled Dikelocephaloidea je význačná pro spodní ordovik. Zahrnuje většinou velké trilobity s plochým krunýřem a velkým, na konci často otrněným pygidiem.

Rod: *Dikelocephalina*.

Nadčeled Remopleuridoidea zahrnuje menší trilobity s kruhovitou glabelou, velmi úzkými lícemi a plochým pygidiem s vějířovitě uspořádanými rýhami. Nadčeled je omezena výskytem na ordovik, v Barrandienu se vyskytuje poměrně vzácně.

Rody: *Amphion*, *Apatokephalus*, *Remopleurides*.

Nadčeled Cyclopygoidea zahrnuje trilobity s velkou a silně klenutou glabelou, hypertrofovanými očima a úzkými pleurálními laloky na trupu. Trilobiti této skupiny byli aktivní plavci, pravděpodobně dravci. Jsou rozšířeni v hlubokovodních sedimentech při vnějším okraji šelfů. Skupina se objevuje ve spodním ordoviku a vymírá na jeho konci. V Barrandienu jsou místy hojní v černě zbarvených jílovitých břidlicích ordovických souvrství.

Rody: *Cyclopyge*, *Degamella*, *Ellipsotaphrus*, *Nileus*, *Pricyclopyge*.

Nadčeled Trinucleoidea zahrnuje menší trilobity s krátkým plochým trupem z menšího počtu článků a cephalonem s velkou nečleněnou glabelou. U většiny rodů je vyvinut perforovaný lem okolo cephalonu, vytažený do dlouhých lícních trnů. Skupina je velmi rozšířena v ordoviku. Vyskytuje se převážně z písčitojílovitých sedimentech hlubšího moře.

Rody: *Ampyx*, *Cryptolithus*, *Dionide*, *Marrolithus*, *Orometopus*, *Trinucleoides*.

Řád Proetida

(ordovik - perm)

Trilobiti s velkou a klenutou glabelou, obvykle bez lícních trnů. Lícní šev opistopární. Oči velké, holochroální. Trup z 8 až 10 článků, pygidium velké, s výraznou osou. Skupina není příliš hojná v ordoviku, je však velmi rozšířena ve vápencích siluru a devonu. Proetidi jako jediná devonské vymírání a definitivně mizí až v permu. V České republice jsou známy četné druhy z barrandienského siluru a devonu, s devonu Čelechovic a mořského karbonu Moravy. Řád se dělí na dvě nadčeledi, z nichž pouze Proetoidea má význam pro naše území.

Rody: *Aulacopleura*, *Gerastos*, *Harpidella*, *Otarion*, *Prionopeltis*, *Proetus*, *Orbitoproetus*, *Unguloproetus*.

Kmen Hemichordata – polostrunatci

Třída Graptolithina – graptoliti

Graptoliti (Graptolithina: název odvozen z řeckého graphos = psát, lithos = kámen) jsou vyhynulou skupinou výlučně mořských koloniálních živočichů, mající vzhled prutů nebo keřků. Jsou v paleozoiku významnou třídou řazenou do kmene polostrunatců (Hemichordata). Mají mimořádný stratigrafický význam v ordoviku a siluru.

CHARAKTERISTIKA

Graptoliti jsou výlučně koloniální živočichové, s podpůrnou a ochranou vnější kostrou (rabdosome). Rabdosome vytvářeli pučením jedinci (zooidi) jednotlivě obývající komůrky (téky). Jedinci v kolonii byli spojeni tkáňovým provazcem (stolonem). Rabdosome vznikal pučením z počáteční téky (sikula) na proximálním konci rabdosome. Na distálním konci postupně se prodlužující větve přirůstaly nové téky. Tvar ték je většinou trubicovitý, s ústím různě utvářeným (přímým, zahnutým), někdy vytaženým do trnů. Na rabdosome mohou být téky jediného nebo dvou až tří typů.

Z vrcholu počáteční komůrky, sikuly, vybíhá tenké vlákno (nema), od jejího ústí vybíhá silnější vlákno (virgela). Nema má někdy složité ukončení, s přichytnými háčky a kotvičkami. Organická hmota tvořící rabdosome se nazývá periderm. Její chemické složení není přesně známo, na rozdíl od starších předpokladů dnes víme, že neobsahoval chitin.

Vzhled zooidů není znám, předpokládá se podobnost s recentními křídložábrymi (třída Pterobranchia), kteří mají vakovité tělo s párem tykadélek k filtraci potravy. Z ultrastruktury stěny téky se předpokládá, že zooidi byli schopni pohybovat se i po povrchu téky, se kterou zůstávali spojeni dlouhým a ohebným stonkem. Z podobnosti z křídložábrymi je pravděpodobné, že pokud v téce zooid uhynul, pučením ze stolonu byl v téce nahrazen novým zooidem.

STAVBA RABDOSOMU

Stěna téky je tvořena ze dvou vrstev. Vnitřní vrstva je tvořena fuselárním pletivem z poloprstencovitých pásků, tzv. fuselárních článků. Poloprstence do sebe zapadají a na místě jejich styku vzniká klikatý (cik–cak) šev. Vnitřní vrstvu překrývá kortikální vrstva, která má laminární strukturu a v průběhu života zooida je zesilována.

Téky jsou trubicovité nebo trojboké, krátké, mírně až silně prodloužené, ukloněné k ose větve pod víceméně stálým úhlem, od těsně přitíštěných až k odstávajícím. Téky jsou na otevřeném konci někdy zúžené, mohou vybíhat to hákovitých laloků a trnů. Téky mohou ústít různým směry i v rámci stejného rabdosome.

Téky na větvích dendroideí jsou trojího typu. Menší bitéky a stolotéky spolu s většími autotékami vytváří triády. Další triáda vznikala pučením stolotéky. Autotéky jsou interpretovány jako samičí a bitéky jako samčí komůrky. U graptoloideí jsou téky jediného typu (autotéky) s proximální částí (protékou), která vytváří společný kanálek pro všechny téky v rabdosome.

Rabdosome se v průběhu evoluce rychle vyvíjel. Vznik graptoloidů se předpokládá z plovoucích graptolitů rodu *Radiograptus* nebo *Rhabdinopora*, kteří měli tři nebo čtyři primární větve vybíhající se sikuly. Rabdosomey spodnoordovických graptoloidů byly složeny z vyššího počtu větví, rozbíhajících se dichotomicky nebo laterálně. Velikost jejich rabdosome byla značná a dosahovala až desítek cm. Jejich vznášení ve vodě podporovaly síťkovité nebo padákovité struktury mezi větvemi. Na počátku spodnoordovické radiace graptoloidů došlo k redukci počtu větví a k jejich stáčení. Se sikuly většinou vycházejí dvě větve, které splývají dolů (pendentní a deklinátní typy), napřimují se (deflexní nebo horizontální typy) nebo se stáčí nad sikulu (reflexní a reklinátní typy). U některých typů větve srůstají k sobě (skandentní typy) a vzniká rabdosome s jedinou větví s tékami ve dvou řadách (biseriální rabdosome). Redukcí jedné z větví vznikly na počátku siluru typy s rabdosome z jediné

větve (monograptidní typy). Tvar radosomů jednořadých (monograptidních) typů může být přímý, ploše nebo prostorově spirálovitý, ale dochází i k opětovnému rozvětřování kladí. U retiolitních graptolitů (skandentní dvouřadé typy) došlo k redukci stěny ték a radosom získal vzhled prostorové mříže.

Počítačové simulace pravidelně větvených radosomů pozoruhodně odpovídají morfologii radosomů známých fosilním rodů. Ukazuje se, že způsob větvení a orientace na nich ležících ték je maximálně efektivní z hlediska filtrace potravy z vody. Pro pokusech s modely se většina radosomů (s výjimkou některých monograptidů) v průběhu klesání vodním sloupcem dostávala do pomalé rotace. Z hlediska množství vody procezené větvemi radosomu je rotace efektivnější nežli pouhý pomalý pád. Tvar radosomů umožňoval, že graptoloidi byly dokonalým "kombajny" pro získání potravy při pomalém klesání nebo stoupání ve vodním sloupci.

Radosomy dendroidních graptolitů byly přizpůsobeny přichycení na dně nebo byly dlouhým vláknem (nemou) připevněny k plovoucímu podkladu. Řídce větvené typy dendroideí mají volné, někdy také anastomující větve. Větší vějířovité a zejména nálevkovité typy mají víceméně paralelní větve s tékami pospojovanými dissepimenty bez ték. Dissepimenta zpevňovala a udržovala tvar radosomu a zabraňovala překládání větví přes sebe.

EKOLOGIE

Graptoliti byli výlučně mořskými živočichy. Potravu získávali filtrací drobného planktonu a organického detritu, a to v různých hloubkách. Dvě hlavní skupiny, tj. dendroidi a graptoloidi, žili odlišným způsobem. Dendroidi byli převážně bentičtí koloniální živočichové, kteří byli přichyceni ke dnu stonkem a mezi dlouhými větvemi se zooidy nechali proudit vodu. Odpovídá tomu tvar jejich radosomů (vějířovitý, dlouze prutovitý nebo nálevkovitý). Graptoloidi žili volně, vznášeli se ve vodním sloupci, přednostně ve větších hloubkách (v desítkách až stovkách metrů). Z dostupných údajů je patrná hloubková stratifikace jednotlivých typů a osídlování zejména hlubších vod při hraně šelfů. U některých graptoloidů se předpokládá přichycení pomocí závěsných orgánů (nema, virgela) na plovoucích předmětech, např. na chomáčích řas. Uvažována je i schopnost pomalé rotace celého radosomu a jeho pohybu vodním sloupcem na principu lodního šroubu a to pasivní i aktivní, tj. činností zooidů. Mezi graptoloidy lze zřetelně vyčlenit fauny vznášející se při hraně šelfů od graptoloidů otevřeného oceánu, např. tzv. izograptidová fauna v ordoviku reprezentuje graptoloidy otevřeného oceánu.

GEOLOGICKÁ HISTORIE

Nejstarší graptoliti jsou známi od středního kambria. Mohutný rozvoj skupina prodělává ve spodním ordoviku. V průběhu tremadoku dochází k rozštěpení na dvě hlavní větve: graptoloidy a dendroidy. Graptoloidi prodělávají rychlý rozvoj spojený s redukcí počtu větví (od vícevětvených typů k dvouvětveným a biseriálním typům) a přechodem k planktonnímu způsobu života. Pro tremadok je význačná anizograptová fauna s *Rhabdinopora*, *Bryograptus* a *Kiaerograptus*. V dapingu se rozvíjí dichograptová fauna s význačnými rody *Tetragraptus*, *Didymograptus* a *Isograptus*. Pro střední a svrchní ordovik je význačná diplograptidní fauna s převahou biseriálních typů jakými jsou *Glyptograptus*, *Nemagraptus* a *Dicellograptus*. Po klimatické krizi na konci ordoviku dochází k novému rozvoji graptoloidů od počátku siluru. Přežívají některé biseriální typy (retioliti, diplograpti, glyptograpti) a zejména se rozvíjejí formy s jedinou větví (monograpti; monograptová fauna). Poslední monograpti vymírají ve spodním devonu (stupeň prag). Rychlé evoluce a široké geografické rozšíření činí z graptoloidů ideální vůdčí fosilie ordoviku a siluru.

Dendroidi se objevují již ve středním kambriu. Z některých planktonních typů dendroidů se na počátku ordoviku vyštěpují graptoloidi. Dendroidi jsou morfologicky konzervativnější a hlavní

morfologické typy přežívají bez větších změn až do karbonu, v jehož průběhu vymírají. Stratigrafický význam v podstatě nemají.

TAFONOMIE

Graptoliti mají většinou typické zachování, při kterém se původní organická hmota peridermu změní na hnědý až lesklý černý grafitoidní povlak bez detailů stavby ték. Dochází i k výrazné deformaci rabdosomů zploštěním v břidlicích, při kterém rabdosomy získávají víceméně dvourozměrné zachování. Graptoliti jsou nejčetnější v černých graptolitových břidlicích, které se usazovaly na dně v bezkyslíkatém prostředí. Nedošlo tím k destrukci rabdosomů jinými organizmy, které bylo běžné na dnech s bohatou faunou. Trojrozměrně zachovalé rabdosomy jsou poměrně vzácné. Shluky několika rabdosomů (synrabdosomy) mohou reprezentovat původní životní shluky přichycené ke společnému pokladu, uvažováno je však i zachycení několika rabdosomů do shluku sliznatého organického detritu ("mořského sněhu") při jeho propadání vodním sloupcem a přichycujícím k sobě okolní samostatné rabdosomy.

METODIKA VÝZKUMU

Graptoliti jsou skupinou studovanou intenzivně od poloviny 19. století, zejména pro potřeby stratigrafie. Při studiu graptolitů se vychází ze způsobu větvení, typu, tvaru a velikosti rabdosomu, ték a jejich počtu na jednotku délky. Tato popisná klasifikace je dostatečná pro stratigrafické využití, neodráží však zcela fyletickou příbuznost. Pro studium ték v trojrozměrném zachování se využívá uvolnění (bohužel však jen fragmentů) rabdosomů z vápenců nebo chalcedonitů pomocí roztoků kyselin (CH_3COOH , HF). Uvolněné rabdosomy ukazují mimořádně jemné struktury, dobře patrné až při velkém zvětšení, např. struktury kortexu.

SYSTÉM

Systematické zařazení graptolitů bylo nejisté a byli po dlouhou dobu považováni za polypovce. Po detailním studiu ultrastruktur ték byla shledána (Kozłowski 1948) jejich podobnost s rourkami recentního rodu *Rhabdopleura* (třída Pterobranchia, kmen Hemichordata). Níže uvedený systém je provizorní a postavení některých taxonů je v něm nejisté. Zahrnuje celkem šest řádů, z nichž pouze dva jsou významné.

Řád Dendroidea – dendroidi

(střední kambrium – karbon)

Graptoliti s četnými větvemi, často rovnoběžnými, anastomujícími, někdy spojenými dissepimenty. Téky jsou diferencované na autotéky, bitéky a stotéky. Tvar rabdosomu je většinou keříčkovitý, stromovitý nebo nálevkovitý, se stopkou k přichycení na dně. Klasifikace je založena na způsobu větvení.

Rody: *Acanthograptus*, *Callograptus*, *Dendrograptus*, *Desmograptus*, *Dictyonema*, *Paleodictyota*, *Ptilograptus*, *Rhabdinopora*.

Řád Graptoloidea – graptoloidi

(spodní ordovik – spodní devon)

Rabdosomy z několika, dvou nebo jen jediné větve, složené s ték víceméně shodného tvaru a velikosti (autotéky). Vždy je přítomna síkula s nemou. Žili volně jako plankton. Dělí se na tři podřády.

První dosud nepojmenovaný podřád zahrnuje čeleď Anisograptidae, stratigraficky omezenou na tremadok. Zahrnuje typy se dvěma, třemi nebo čtyřmi větvemi vybíhajícími se sikuly, které se dále mohou větvit. U některých typů jsou ještě přítomny bitěky a autotěky (*Kiaerograptus*), u jiných již chybí (*Bryograptus*).

Rody: *Bryograptus*, *Kiaerograptus*.

Podřád Dichograptina

(spodní – svrchní ordovik)

Zahrnuje graptoloidy pouze s autotékami, bez virgely, se dvěma větvemi vybíhajícími se sikuly, které se dále mohou, avšak nemusí větvit. Proximální počátek rhabdosomu je buď jednoduchý (nadčeleď Dichograptacea) nebo je složitě utvářen (nadčeleď Glossograptacea). Prodělávají velký rozvoj v arenigu, vymírají před koncem ordoviku.

Rody: *Acrograptus*, *Azygograptus*, *Corymbograptus*, *Didymograptus*, *Holograptus*, *Isograptus*, *Phyllograptus*, *Tetragraptus*.

Podřád Virgellina

(svrchní ordovik – spodní devon)

Zahrnuje graptoloidy, u nichž ze sikuly vždy vybíhá virgela. Rhabdosom je většinou biseriální nebo jen z jediné řady ték. Zahrnuje četné čeledi svrchního ordoviku, siluru a spodního devonu.

Rody: *Climacograptus*, *Cyrtograptus*, *Dicellograptus*, *Glyptograptus*, *Monoclimacis*, *Monograptus*, *Petalograptus*, *Rastrites*, *Retiolites*, *Spirograptus*.