

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 příchytými 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 směrem 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 ze 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 stácejí nad sikulu (reflexní a reklinátní typy). U některých typů větve

srůstají k sobě (skandentní typy) a vzniká rabdosom s jedinou větví s tékami ve dvou řadách (biseriální rabdosom). Redukcí jedné z větví vznikly na počátku siluru typy s rabdosomem z jediné větve (monograptidní typy). Tvar rabdosomů jednořadých (monograptidních) typů může být přímý, ploše nebo prostorově spirálovitý, ale dochází i k opětovnému rozvětřování kladii. U retiolitních graptolitů (skandentní dvouřadé typy) došlo k redukci stěny ték a rabdosom získal vzhled prostorové mříže.

Počítačové simulace pravidelně větvených rabdosomů pozoruhodně odpovídají morfologii rabdosomů 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 rabdosomů (s výjimkou některých monograptidů) v průběhu klesání vodním sloupcem dostávala do pomalé rotace. Z hlediska množství vody procezené větvemi rabdosomu je rotace efektivnější nežli pouhý pomalý pád. Tvar rabdosomů umožňoval, že graptoloidi byly dokonalým "kombajny" pro získání potravy při pomalém klesání nebo stoupání ve vodním sloupci.

Rabdosomy 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 rabdosomu 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 rabdosomů (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 rabdosomu 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 význačný 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 graptoloideí 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 organismy, 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 stolotéky. 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 sikula 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 bitéky a autotéky (*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 rabdosomu 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. Rabdosom 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*.