

382-116-99 17/99 Kč 250,-

Z. Kvaček a kolektiv: ZÁKLADY SYSTEMATICKÉ PALEONTOLOGIE I.
paleobotanika, paleozoologie bezobratlých

Zlatko Kvaček
a kolektiv

**ZÁKLADY
SYSTEMATICKÉ
PALEONTOLOGIE I.**
paleobotanika, paleozoologie
bezobratlých



UČEBNÍ TEXTY UNIVERZITY KARLOVY V PRAZE

Zlatko Kvaček
a kolektiv

**ZÁKLADY
SYSTEMATICKÉ
PALEONTOLOGIE I.**

**paleobotanika, paleozoologie
bezobratlých**



PRAHA 2000

Ústav geologie a paleontologie
Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze

Ředitel ústavu: doc. RNDr. Jaroslav Marek, CSc.

Oddělení paleontologie:

Autoři: prof. RNDr. Zlatko Kvaček, DrSc. - editor
RNDr. Oldřich Fatka, CSc.
prof. RNDr. Oldřich Fejfar, CSc.
RNDr. Katarína Holcová, CSc.
Mgr. Martin Košťák
RNDr. Petr Kraft, CSc.
doc. RNDr. Jaroslav Marek, CSc.
doc. RNDr. Ilja Pek, CSc. †

PŘEDMLUVA

Následující učební text základů systematické paleontologie je určen především pro posluchače geologických a učitelských oborů s aprobací biologie. Shrnuje látku obsaženou v přednášce „Základy paleontologie“, a to části týkající se systematického přehledu paleontologických objektů. Vzhledem k omezenému rozsahu textu pokrývajícího botanickou i zoologickou tematiku nebylo možno přinést podrobnější přehled fosilních organismů. Přednost ve výběru měly takové skupiny, které se uvádějí v návazných přednáškách historické geologie. Učební text je rozdělen do dvou dílů. První zahrnuje paleobotaniku a zoopaleontologii bezobratlých, druhý je věnován zoopaleontologii obratlovců včetně člověka.

Pochopení výkladu předpokládá znalosti látky středoškolské biologie (viz ROSYPAL et al. 1998). Otázky všeobecné paleontologie zmíněné v úvodu jsou podrobně probrány v učebnici „Všeobecná paleontologie“ (POKORNÝ et al. 1992) a poskytují nezbytné informace k porozumění paleontologického systému. Také metodické postupy jsou předmětem samostatných učebních textů (PACLTOVÁ 1963, POKORNÝ et al. 1975).

Po delší době se tak dostává do rukou studentů učebnice zahrnující všechny systematické části paleontologie. Text je společným dílem pracovníků oddělení paleontologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy, spolu s předčasně zesnulým doc. RNDr. I. PEKEM, CSc. z Palackého Univerzity v Olomouci. Je pochopitelné, že v tak mnohočlenném autorském kolektivu se jistě projeví osobitý styl jednotlivých autorů. Při stručném podání látky mohlo též dojít k některým zjednodušením problematiky, jejichž výklad je obsažen jinde. Pro podrobnější údaje o systematické fosilních organismů odkazujeme posluchače na učebnice a učební texty vydané v dřívější době (NĚMEJC 1959, 1963, 1968, 1975, OBRHEL 1975, PACLTOVÁ 1990, POKORNÝ 1954, ŠPINAR et al. 1960, ŠPINAR 1964), z nichž některé jsou ovšem částečně zastaralé. Seznam literatury dále obsahuje některé cizojazyčné učebnice a prameny citované v omezeném rozsahu u příslušných kapitol. Odkazy na základní biologickou literaturu lze vyhledat v „Přehledu biologie“ (ROSYPAL et al. 1998). V pravopisu odborných termínů je zohledněn způsob navržený v „Akademickém slovníku cizích slov“ (PETRÁČKOVÁ & KRAUS 1998), pokud není v rozporu s platnými pravidly českého pravopisu. Upozorňujeme, že slovník obsahuje v oboru paleontologie řadu mylných věcných údajů. V stratigrafické terminologii se přidržujeme tradičního dělení na útvary a jejich části (spodní, svrchní, popřípadě střední), a to i v těch případech, kdy není ve shodě s nejnovějším stavem (např. silur, jura). Neužíváme termíny ranný a pozdní, které se dosud nevžily, i když jsou správnější pro vyjádření časových vztahů.

S výjimkou předmluvy a úvodu, na jejichž sestavení se podílel celý autorský kolektiv, jsou autoři kapitol uvedeni v obsahu. Technickou redakci, úpravu obrazových příloh a úpravu rukopisu pro tisk provedli DOMINIK HERR a RUDOLF TRNKA. Autoři jsou zavázáni recenzentům, doc. RNDr. B. KŘÍSOVI, CSc. a RNDr. R. HORNĚMU, CSc. za řadu návrhů a připomínek ke zpřesnění textu, které byly z velké části využity. Za další připomínky autoři děkují svým kolegům a spolupracovníkům doma i v zahraničí, s kterými se radili při zpracování jednotlivých skupin. Také v budoucnu autoři přivítají návrhy čtenářů na zlepšení a opravy případných nepřesností v textu.

V Praze, únor 1999.

Prof. RNDr. Zlatko Kvaček, DrSc.
za kolektiv autorů

OBSAH

Předmluva (kolektiv autorů)	3
1. Úvod (kolektiv autorů)	7
2. Systematický přehled fosilních organismů (Z. Kvaček)	11
Nadříše: <i>Bacteria</i> (O. Fatka)	13
Nadříše: <i>Eucarya</i> (O. Fatka, Z. Kvaček)	13
Říše: <i>Fungi</i> – houby (O. Fatka, Z. Kvaček)	13
Říše: <i>Plantae</i> – rostliny (O. Fatka, Z. Kvaček)	13
Podříše: <i>Algobionta</i> – řasy (O. Fatka, Z. Kvaček)	15
Oddělení: <i>Rhodophyta</i> – ruduchy (Z. Kvaček)	15
Oddělení: <i>Chromophyta</i> – hnědé řasy (Z. Kvaček)	16
Třída: <i>Chrysophyceae</i> – zlativky (K. Holcová)	17
Třída: <i>Bacillariophyceae</i> neboli <i>Diatomae</i> – rozsivky (O. Fatka)	17
Třída: <i>Phaeophyceae</i> – chaluhy (Z. Kvaček)	20
Oddělení: <i>Dinophyta</i> – obrněnky (O. Fatka)	22
Oddělení: <i>Chlorophyta</i> – zelené řasy (Z. Kvaček)	23
Třída: <i>Prasinophyceae</i> (O. Fatka)	24
Třída: <i>Chlorophyceae</i> (O. Fatka, Z. Kvaček)	25
Třída: <i>Charophyceae</i> – parožnatky (Z. Kvaček)	25
Skupina: <i>Acrিতarcha</i> (O. Fatka)	26
Podříše: <i>Embryobionta</i> neboli <i>Cormobionta</i> – vyšší rostliny (Z. Kvaček)	27
Vývojový stupeň: bryofytní rostliny – mechorosty (Z. Kvaček)	31
Oddělení: <i>Bryophyta</i> (Z. Kvaček)	31
Vývojový stupeň: psilofytní rostliny (Z. Kvaček)	33
Oddělení: <i>Protracheophyta</i> (Z. Kvaček)	35
Oddělení: <i>Rhyniophyta</i> (Z. Kvaček)	35
Oddělení: <i>Zosterophyllophyta</i> (Z. Kvaček)	36
Oddělení: <i>Trimerophytophyta</i> (Z. Kvaček)	37
Vývojový stupeň: pteridofytní rostliny – kaprad'orosty (Z. Kvaček)	37
Oddělení: <i>Lycopodiophyta</i> neboli <i>Lycophyta</i> – plavuňovité rostliny (Z. Kvaček)	38
Oddělení: <i>Equisetophyta</i> neboli <i>Sphenophyta</i> – přesličkovité rostliny (Z. Kvaček)	42
Oddělení: <i>Polypodiophyta</i> neboli <i>Pterophyta</i> – kapradinovité rostliny (Z. Kvaček)	45
Oddělení: <i>Progymnospermophyta</i> – prvosemenné rostliny (Z. Kvaček)	51
Vývojový stupeň: gymnospermické rostliny – nahosemenné (Z. Kvaček)	53
Oddělení: <i>Lyginodendrophyta</i> neboli <i>Pteridospermophyta</i> – lyginodendrovité (kaprad'osemenné) rostliny (Z. Kvaček)	54
Oddělení: <i>Cycadophyta</i> – cykasovité rostliny (Z. Kvaček)	59
Oddělení: <i>Ginkgophyta</i> – jinanovité rostliny (Z. Kvaček)	60
Oddělení: <i>Pinophyta</i> – jehličnaté rostliny (Z. Kvaček)	62
Oddělení: <i>Gnetophyta</i> – gnetovité (obalosemenné) rostliny (Z. Kvaček)	67
Vývojový stupeň: angiospermické rostliny – krytosemenné (Z. Kvaček)	67
Oddělení: <i>Magnoliophyta</i> (Z. Kvaček)	68
Říše: <i>Animalia</i> – živočichové (J. Marek)	75
Podříše: <i>Protozoa</i> – prvoci (K. Holcová)	75
Podříše: <i>Metazoa</i> – mnohobuněční (J. Marek)	85
Kmen: <i>Porifera</i> – živočišné houby (P. Kraft)	87
Kmen: <i>Archaeocyata</i> – archeocyáty (O. Fatka)	91
Skupina kmenů: <i>Coelenterata</i> – láčkovci (M. Košťák)	91
Kmen: <i>Cnidaria</i> – žahavci (M. Košťák)	92
Skupina kmenů: <i>Vermes</i> – červi (J. Marek)	108
Kmen <i>Plathelminthes</i> – ploštěnci (J. Marek)	108
Kmen <i>Nemertini</i> – pásnice (J. Marek)	108
Kmen <i>Nemathelminthes</i> – hlisti (J. Marek)	108
Kmen <i>Priapulida</i> – hlavatci (J. Marek)	108

Kmen <i>Annelida</i> – kroužkovci (J. Marek)	108
Skupina <i>Scolecodonta</i> – skolekodonti (J. Marek)	110
Kmen: <i>Mollusca</i> – měkkýši (J. Marek)	112
Podkmen: <i>Amphineura</i> (J. Marek)	114
Podkmen: <i>Conchifera</i> (J. Marek)	115
Třída: <i>Monoplacophora</i> (J. Marek)	117
Třída: <i>Gastropoda</i> – plži (J. Marek)	117
Třída: <i>Rostroconchia</i> (P. Kraft)	122
Třída: <i>Bivalvia</i> – mlži (P. Kraft)	124
Třída: <i>Scaphopoda</i> – kelnatky (P. Kraft)	130
Třída: <i>Cephalopoda</i> – hlavonožci (J. Marek, M. Košťák)	130
Třída: <i>Hyolitha</i> – hyoliti (P. Kraft)	143
Třída: <i>Cricoconarida</i> – tentakuliti (P. Kraft)	145
Kmen: <i>Arthropoda</i> – členovci (P. Kraft)	147
Podkmen: <i>Trilobitomorpha</i> – trilobiti (O. Fatka)	148
Podkmen: <i>Chelicerata</i> – klepítkatci (J. Marek)	151
Podkmen: <i>Crustacea</i> – korýši (P. Kraft)	156
Podkmen: <i>Tracheata</i> – vzdušnicovci (J. Marek)	165
Podkmen: <i>Pycnogonida</i> – nohatky (J. Marek)	170
Kmen: <i>Bryozoa</i> – mechovky (P. Kraft)	170
Kmen: <i>Brachiopoda</i> – ramenonožci (P. Kraft)	177
Kmen: <i>Echinodermata</i> – ostnokožci (O. Fatka)	182
Kmen: <i>Hemichordata</i> – polostrunatci (P. Kraft)	190
Skupina: <i>Chitinozoa</i> (O. Fatka)	197
Kmen: <i>Chordata</i> – strunatci (O. Fejfar)	199
Skupina: <i>Conodonta</i> (K. Holcová)	199
3. Ichnofosilie (I. Pek)	202
4. Evoluce flóry a fauny v geologické minulosti (Z. Kvaček, P. Kraft)	215
Literatura	225
Doplňkový terminologický slovník (kolektiv autorů)	226

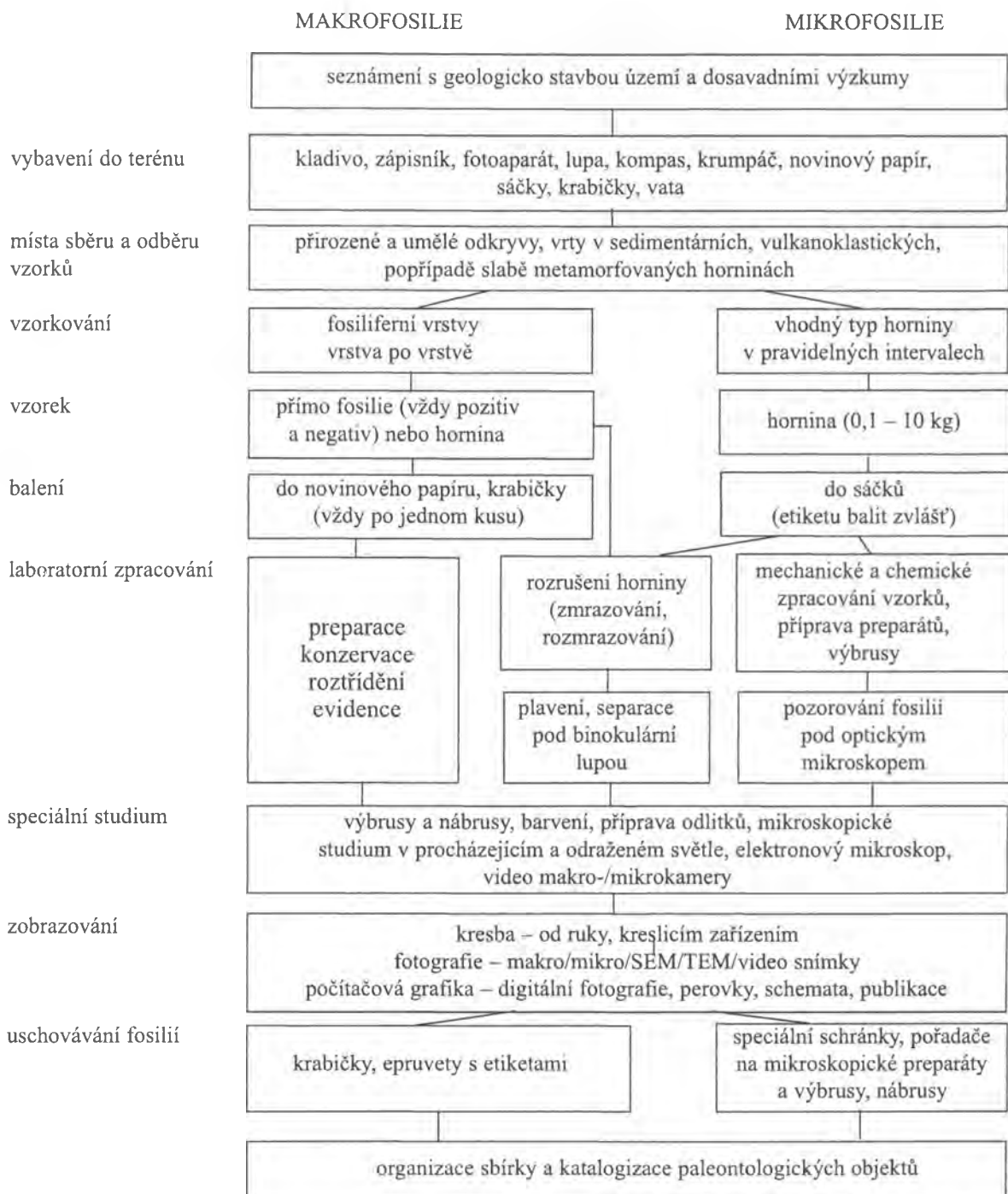
1. ÚVOD

DEFINICE. Úkolem systematické paleontologie je rozpoznat, charakterizovat a utřídit (klasifikovat) taxony vyhynulých organismů na základě jejich fosilních zbytků (zkamenělin, fosilií), ať již těl, otisků nebo stop či produktů jejich života. Zkameněliny jsou tedy jen zdánlivě součástí neživé přírody. Základ systému odpovídá systému žijících organismů, který v mnohém doplňuje. Systém užívaný paleontology však musí brát v úvahu nedokonalost a neúplnost fosilního záznamu, se kterým musí pracovat. Živé organismy je možné zkoumat všemi dostupnými metodami včetně studia biochemických procesů a genetického experimentu. U fosilních organismů se zachovávají především mineralizované či rezistentní, mechanicky nebo chemicky nejodolnější části těl, schránky, zbytky koster, jen ve zcela výjimečných případech i měkké části. Větší organismy se během fosilizace často rozpadají na jednotlivé části, popřípadě orgány, jejichž vypovídací hodnota je různá. Ne vždy se daří zpětně rekonstruovat vzhled a morfologii celých jedinců.

PARATAXONOMIE. Biologické obory studující recentní materiály mají k dispozici v současnosti žijící jedince a pokoušejí se zkoumané objekty klasifikovat v přirozených hierarchických klasifikačních systémech. Paleontologové jsou z objektivních příčin nuceni pro klasifikaci používat omezenější informace, neboť mohou studovat pouze to, co se z uhynulých organismů zachovalo. Takovýto „fosilní záznam“ je pouze částečnou informací, a proto část paleontologických objektů (nálezu) je klasifikována ve více či méně umělých klasifikačních schématech. I v těchto případech však je výhodné používat binomickou nomenklaturu (formální druhy) obdobnou jako v taxonomii. Tento přístup se nazývá **parataxonomií**. Parataxonomické jednotky jsou řazeny např. abecedně nebo jsou používány zvláštní jednotky („turmalní“ systém pro *spora dispersae* podle organizace římského vojska). Řada fosilních taxonů nemá odpovídající recentní zástupce, se kterými by bylo možno je srovnávat. Také v těchto a podobných případech se ke třídění často používají umělé systémy, jejichž jednotky nemusí odpovídat přirozeným taxonům a jen přibližně dovolují určit jejich příbuzenské vztahy. Do umělých systémů se např. třídí mikroorganismy s acidorezistentními schránkami zvané *Acritarcha*, listy kapradinového vzhledu, tzv. *Pteridophylla*, kosterní elementy ostnokožců, konodonti, stopy (ichnofosilie) apod.

METODY. Paleontologické metody sloužící k získání objektů výzkumu jsou pro tento obor specifické (tab. 1). V praxi se mluví o **makropaleontologickém** a **mikropaleontologickém** výzkumu, i když toto dělení jde napříč systémem. Makrofosilie se zpravidla získávají z hornin mechanicky, méně často rozpouštěním matečné horniny nebo se hledají již vyvětralé na povrchu. Mikrofosilie rozptýlené uvnitř sedimentů je nutné nejdříve separovat mechanicky a koncentrovat je např. **plavením** rozdružené horniny na sítěch a vybíráním pod preparační lupou (drobné schránky prvoků, zuby obratlovců, drobné plody, semena a megasporý rostlin aj.). Specifické jsou **metody palynologické**, jimiž se separují acidorezistentní mikrofosilie kombinací mechanického rozdružování a chemického rozpouštění hornin. Reziduum se pak maceruje a jednotlivé frakce se separují odstředěním, v těžkých kapalinách nebo na jemných mikrofiltrech. Vnitřní mikroskopické struktury zkamenělin poskytují další významné znaky. Studují se na **výbrusech, nábrusech**, lomných plochách apod. K pozorování povrchových skulptur se s výhodou používá rastrovací elektronová mikroskopie. V malé míře se částečně zachovává původní chemické složení organismů, což dovoluje použití biochemických a geochemických metod k doplnění charakteristiky taxonu.

NOMENKLATURA. Formální pravidla taxonomického jmenosloví – nomenklatura, jsou určena i pro paleontologii **mezinárodními pravidly (kódy) botanické a zoologické nomenklatury**. Oba kódy jsou až dosud vzájemně nezávislé a v určitých podrobnostech odlišné, je však snaha vytvořit společný nomenklatorický kód pro všechny říše. Základní taxonomické kategorie, jako je **druh (species)**, jehož jméno je binomické, **rod (genus)**, **čeleď (familia)**, **řád (ordo)** a **třída (classis)**, jsou společné pro všechny říše. Vyššími kategoriemi je u živočichů **kmen (phylum)** a **oddělení (divisio)**, u rostlin pouze **oddělení (divisio)** odpovídající kmenu. Koncovky jmen nadrodových jednotek jsou u nižších a vyšších rostlin, hub a živočichů odlišné (tab. 2).



Tabulka 1. Postup terénních a laboratorních prací

EVOLUCE. Paleontologie přináší hmatatelné důkazy o **vývoji organismů**. Má přímé vazby na evoluční biologii a historickou geologii. Výsledky jsou aplikovány v řadě dalších oborů. Systém přírozených taxonů má obrážet jejich **fylogenezi**. Jednotlivé taxony by měly být **monofyletické**, tedy všechny odvozené od společného předka. Ne vždy se daří tento požadavek uplatnit v praktické systematice. Některé skupiny bývají **parafyletické**, tj. neobsahují všechny potomky vzniklé ze společného předka. U některých skupin jsou spory o jejich **polyfyletickém** původu, tedy odvození od dvou či více nepřibuzných předků, jiné jsou zjevně polyfyletické.

STRATIGRAFIE. Paleontologie má nenahraditelný význam pro členění geologické historie Země. Obsah zkamenělin umožňuje rozdělit fosiliferní horninové komplexy na úseky (biozóny) charakterizované pří-

tomnosti určitých fosilních taxonů a pomocí nich navzájem korelovat horninová tělesa. To je náplní **biostratigrafie**.

Kategorie	<i>Animalia</i>	<i>Cormobionta</i>	<i>Algobionta</i>	<i>Fungi</i>
Kmen (oddělení)	přípony nejsou zavedeny	-phyta	-phyta	-mycota
Podkmen (pododdělení)		-phytina	-phytina	-mycotina
třída		-opsida	-phyceae	-mycetes
podtřída		-idae	-phycidae	-mycetidae
nadřád		-anae	-anae	-anae
řád	-ida	-ales	-ales	-ales
čeleď	-idae	-aceae	-aceae	-aceae

Tabulka 2. Přehled běžných kategorií taxonů vyšších než rod včetně koncovek jejich jmen

Pokud se tyto horninové komplexy člení z hlediska času, ve kterém vznikaly, jedná se o **chronostratigrafii**. Nevratnost (ireverzibilita) vývoje živých organismů umožňuje, že právě významné události (eventy) v jejich vývoji (vymírání, objevení se a expanze nových druhů apod.) jsou většinou rozhodující pro definici hranic chronostratigrafických jednotek, což chronostratigrafii a biostratigrafii značně sblíží.

Stratigrafické jednotky odpovídající chronostratigrafickým, ale pojímané jenom jako časové úseky abstrahované od konkrétních horninových těles, se nazývají **geochronologické**. Geologická historie Země se člení na celosvětově přijímané základní chronostratigrafické a geochronologické jednotky (tab. 3). K ustálení jejich hranic ve fanerozoiku slouží nejvýznamnější události ve vývoji zvláště mořských ekosystémů (masové vymírání, náhlé diverzifikace faun apod.) s globálním dosahem (viz kapitola 4).

SYSTÉM ORGANISMŮ. Veškeré buněčné organismy, tedy nikoliv viry a viroidy, se rozdělují podle ohrazení jaderné hmoty uvnitř buňky na dvě velké skupiny:

- *Prokaryota* – v buňkách není jádro oddělené od cytoplazmy blanou,
- *Eukaryota* – v buňkách je vždy ohraničené jádro.

Existuje větší počet dalších rozdílů v typu dělení, přenosu dědičných vloh a podrobnostech buněčné stavby (viz ROSYPAL et al. 1998). Podle nejnovějších názorů obsahuje systém buněčných organismů tři nadříše *Bacteria* (*Eubacteria*), *Archaea* (*Archaeobacteria*) a *Eucarya* (*Eukaryota*). Podle dosud vžitého systému tvoří *Eucarya* tři říše:

- *Plantae* (rostliny) – převážně autotrofní organismy s buňkami opatřenými buněčnou stěnou složenou z celulózy; obsahuje dvě podříše *Algobionta* (řasy) a *Embryobionta* neboli *Cormobionta* (vyšší rostliny),
- *Fungi* (houby) – heterotrofní organismy s buňkami opatřenými buněčnou stěnou často obsahující chitin,
- *Animalia* (živočichové) – heterotrofní organismy s buňkami bez buněčné stěny; obsahuje dvě podříše *Protozoa* (jedbuněční, prvoci) a *Metazoa* (mnohobuněční).

V některých novějších systémech je členění na říše změněno (viz blíže KALINA 1994, VÁŇA 1996). Samostatně jsou vyčleněny jako samostatné říše skupiny *Protoctista* (*Protista*), zahrnující jak živočišné, tak rostlinné stavebně jednoduché organismy (prvky a část řas) a *Chromista*, spojující část řas a houbových organismů. Mnohé skupiny jsou opravdu styčné mezi říší rostlinnou a živočišnou v tradičním pojetí. Tak někteří bičíkovci obsahují fotosyntetická barviva, ale v zásadě se živí heterotrofně, jiní bezbarví heterotrofní bičíkovci svou morfologií náležejí mezi řasové organismy. Podobné přechodné skupiny se vyskytují i mezi říší hub a živočichů (*Myxomycota*). Do systému hub se řadí lišejníky (*Lichenes*), skupina podvojných organismů složených ze dvou symbiotických složek, houby a řasy nebo houby a sinice.

mil. let	eon	éra	perioda	epocha	vývoj fauny	vývoj flóry			
0,01	FANEROZOIKUM	kenozoikum	kvartér	holocén	první hominidi období ptáků a savců	období magnoliofyt			
1,8				pleistocén					
23			terciér	neogén			pliocén		
				paleogén			miocén		
			oligocén				eocén		
			paleocén						
65		mezozoikum	křída	svrchní	vymírání dinosaurů, amonitů aj. období plazů a amonitů	první krytosemenné období cykadofyt, ginkgofyt a pinofyt první benčity			
142				spodní					
206			jura	svrchní					
				střední					
248			trias	spodní					
				svrchní					
290			paleozoikum	perm			svrchní	vymírání trilobitů aj. období obojživelníků	období pteridofyt a pteridosperm první nahosemenné
354							spodní		
418				karbon			svrchní	období ryb	
							spodní		
442		silur		přídolí	období mořských bezobratlých				
				ludlow					
				wenlock					
				llandovery					
495	ordovik	svrchní		první obratlovci první fauna se skeletem	období řas				
spodní									
545	kambrium	svrchní		první obratlovci první fauna se skeletem ediakarská fauna					
		spodní							
2500	PREKAMBRIUM	proterozoikum		neo mezo paleo	první prokaryota	první řasy			
							archaikum	thalamsofytikum	

Tabulka 3. Globální časová škála a vývoj flóry a fauny

S postupujícím výzkumem submikroskopických struktur a fyziologických pochodů lze očekávat další návrhy na zpřesnění systému a definice nových říší. Existují i návrhy na slučování napříč nově stanovenými říšemi (podříše *Chlorobionta* zahrnující zelené řasy a vyšší rostliny). Paleontologové nemají po ruce argumenty, aby mohli podstatnou měrou přispět k této diskusi. Ani při tradičním dělení, kterého se přidržíme, se nedá vždy bezpečně rozhodnout, ke které z říší fosilní organismus náleží. Obvykle musíme vycházet pouze ze zachovaných strukturálních znaků a jejich srovnání s existujícími organismy, neboť o submikroskopické stavbě, způsobu výživy ani o chemismu těl nejsou přímé informace k dispozici.

2. SYSTEMATICKÝ PŘEHLED FOSILNÍCH ORGANISMŮ

Základní rozdělení organismů podle stavby buňky

Základní stavební jednotkou organismů je buňka, zajišťující navzájem navazující reakce jako přenos energie, syntézu vlastních komponentů a rozmnožování. Na základě buněčné stavby jsou organismy rozdělovány na předjaderné (prokaryotické) a jaderné (eukaryotické). Do tohoto členění nejsou zařazovány parazitické nebuněčné živé soustavy (viry, viroidy a bakteriofágové), jejichž organizace je na podbuněčné úrovni. Buněčné organismy jsou nověji členěny do třech nadříší, z nichž jen dvě, *Bacteria* a *Eucarya* jsou známy ve fosilním stavu. Nadříší *Archaea*, odlišnou chemickým složením buněčné stěny a plazmatické membrány (ROSYPAL et al. 1998), ale tvarově podobnou bakteriím, se sotva kdy podaří ve fosilním stavu spolehlivě prokázat.

Nadříše: *Bacteria*

CHARAKTERISTIKA. Buňky prokaryotických organismů typu bakterií jsou obvykle malých rozměrů (do 10 μm), žijí jednotlivě, v koloniích, popřípadě vytvářejí vlákna. Základní látkou tvořící buněčnou stěnu je peptidoglykan. Plazmatická membrána obklopuje protoplast obsahující volně uloženou molekulu DNA (nukleotid, genofor).

Do této nadříše patří většina mikroorganismů typu bakterií, význačná jednoduchým rozmnožováním (příčným dělením, pučením, řídkěji pomocí hormogonií) a heterotrofním, řídkěji autotrofním typem výživy. Bakterie mají jednoduchou stavbu (jednotlivé buňky až buněčné skupiny) a ve fosilním stavu se obtížně prokazují. Nejstarší nálezy prokaryotických organismů jsou dnes známy z hornin 3,5 miliardy let starých. Patří nejspíše do nadříše *Bacteria*. Mezi bakterie patří i skupina *Cyanobacteria* – sinice, která je autotrofní a využívá k fotosyntéze vodu.

Skupina: *Cyanobacteria* – sinice

CHARAKTERISTIKA. Jednobuněčné, koloniální i mnohobuněčné organismy bez ohraničeného jádra, chloroplastů a mitochondrií. DNA je soustředěna v nukleoplazmatické oblasti (**genoforu**). Obsahují fotosyntetizující barviva, především **fykocyanin** a **chlorofyl a**, a jsou schopny fotosyntézy spojené s produkcí kyslíku (jako elektronový dárce slouží H_2O). Nejmenší buňky měří méně než 1 μm , mohou dosahovat až 60 μm , průměrná velikost buněk se pohybuje od 5 do 15 μm . Cytoplazma je obklopena čtyřvrstevnou plazmatickou membránou (**plazmalema**), která na svém povrchu obvykle vytváří slizovou vrstvu. Sinice nevytvářejí ani gamety ani bičíkaté zoospory, dělení buněk probíhá prostým zaškrcením od obvodu směrem do středu buňky. Nerozvětvená stélka vegetativních buněk je nazývána **trichomem**, který roste ve slizové pochvě tvořící **vlákno**. Trichom se může během růstu větvit. Jestliže jeden z trichomů protrhne slizovou pochvu a roste dál jako samostatné vlákno, mluvíme o **nepravém větvení**, jestliže nové vlákno vzniká změnou roviny dělení buněk trichomu, jedná se o **větvení pravé**. Vláknité sinice se rozmnožují **hormogoniemi** (oddělováním několikabuněčných částí vlákna od vlákna mateřského). Zesílením stěn některých buněk vznikají odpočivné spory (**akinety**), některé sinice se rozmnožují vytvářením postupně dozrávajících **endospor**, jiné mohou vytvářet zvětšené vegetativní buňky se zesílenou stěnou (**heterocysty**).







EKOLOGIE. Sinice jsou rozšířeny ve **sladkých i mořských vodách**, v **suchých pouštních i vlhkých půdách**. Existují typy jak eurytopní tak i stenotopní. Některé jsou bentické, známé jsou však i planktonické sinice a typy, u nichž se v průběhu životního cyklu střídají pohyblivá a nepohyblivá stadia. Různé druhy sinic žijí symbioticky, např. s houbami (lišejníky), s jätrovkami, kapradinami i s nahosemennými rostlinami, nebo dokonce s prvky. Množství sinic má schopnost vázat dusík, jiné jsou významnými hornino-

tvornými organismy, neboť se účastní tvorby karbonátů. Od prekambria jsou v litorálním prostředí známa makroskopická laminovaná útvary zvané **stromatolity**. Jsou tvořeny laminami organické hmoty (sinice rostoucí v době vegetační aktivity) střídajícími se s laminami sedimentárního detritu (usazené v době vegetačního klidu). *Gloeocapsomorpha* ZALESKI, jejíž kolonie produkují bitumenní látky, vytvářejí bitumenní břidlici zvanou **kukerzit** v ordovických sedimentech Pobaltí. Je hypo- nebo hypersalinní. Někdy bývá považována za zelenou řasu.

STRATIGRAFIE. Nejstarší nálezy sinicím podobných fosilií jsou uváděny z archaických hornin (3,5 miliardy let), výskyt sinic v **proterozoických** horninách (2,5 miliardy let) je nepochybný, v období kolem 2 miliard let byly dominujícími organismy tehdejších ekosystémů. V mladších útvarech až **do recentu** jsou běžně rozšířeny.

SYSTÉM. Výzkumy molekulární fylogeneze ukazují, že sinice tvoří uzavřenou skupinu s výjimkou nejjednodušších forem, které jsou pravděpodobně polyfyletické. Pro klasifikaci sinic je nejčastěji přijímána morfologická klasifikace, kdy jednobuněčné a mnohobuněčné formy jsou považovány za samostatné skupiny na úrovni třídy. Kritéria používaná pro klasifikaci recentních sinic (jako typy pigmentů, způsoby dělení, vlastnosti mimobuněčných obalů) nejsou pro paleontologii ve většině případů aplikovatelná.

Jeden z možných paleontologických klasifikačních přístupů ukazuje připojené schéma (obr. 1).

TŘÍDA	ŘÁD	ČELEĎ	ROD
Cocconeae (jednobuněčné)	Chroococcales	Chroococcaceae Entophysalidaceae	<i>Entophysalis</i> 
	Chamaesiphonales	Chamaesiphonaceae	<i>Chamaesiphon</i> 
	Pleurocapsales	Dermocarpaceae Xenococcaceae Hyllaceae	<i>Hyella</i> 
Hormogoneae (vláknité)	Oscillatoriales	Pseudanabaenaceae Oscillatoriaceae	<i>Microcoleus</i> 
	Nostocales	Nostocaceae Rivulariaceae Scytonemataceae	<i>Nostoc</i> 
	Stigonematales	Loriellaceae Nostochopsidaceae Mastigocladaceae Stigonemataceae	<i>Stigonema</i> 

Obr. 1. Základní systematické skupiny recentních sinic (*Cyanobacteria*) (GOLUBIC & KNOLL 1992)

Nadříše: *Eukarya* neboli *Eukaryota*

CHARAKTERISTIKA. Buňky eukaryotických organismů jsou v porovnání s prokaryotickými buňkami zpravidla větších rozměrů (5 – 100 μm i větší). Buňky mohou žít jednotlivě nebo v koloniích, obvykle však jsou součástí mnohobuněčných organismů s diferencovanými tkáněmi a orgány. Protoplast obsahuje jádro oddělené jadernou blánou. Dělení jádra nejčastěji probíhá dvojím způsobem:

mitózou – vznikají dvě geneticky shodná dceřinná jádra obsahující shodný počet chromozómů jako jádro mateřské buňky (probíhá u haploidních i diploidních somatických buněk beze změny ploidie).

meiózou – vznikají čtyři dceřinná jádra s polovičním počtem chromozómů, než mělo jádro mateřské buňky (je součástí životních cyklů při pohlavním rozmnožování, kdy dochází ke střídání diploidních a haploidních generací nebo fází).

Říše: *Fungi* – houby

CHARAKTERISTIKA. Houby v širším pojetí představují polyfyletickou skupinu eukaryotických heterotrofních organismů, které některými svými rysy (např. metabolickými pochody) připomínají živočichy, ale jsou složené z buněk opatřených stěnou a nemají lokomoční pohyb. V přírodě plní funkci rozkladačů, živících se na odumřelé organické hmotě (**saprofyti**), část však **parazituje** na živých organismech. Zvláštním případem jsou houby, které v těle hostí autotrofní organismus – sinici nebo řasu. Vzniká tak zvláštní druh symbiózy za vzniku **podvojného organismu** – **lišejníku** (*Lichenes*).

Stélky hub jsou jednobuněčné, vláknité (**hyfy**) nebo pletivé. Tubulární útvary, někdy s přepážkami, se nazývají **hyfy**, vzájemně propletené hyfy tvoří **mycelium**. Zesílená část hyfy se označuje jako **konidiofor**, na kterém jsou vytvářeny **konidie** (asexuální spory). Kompaktní sférické útvary obvykle sterilních buněk jsou nazývány **sklerocia** (tvrdá klidová stadia). U výše organizovaných hub se vyskytují plodnice.

Podstatnou součástí těl většiny hub je **chitin**. Díky obsahu chitinu přetrvávají zbytky hub ve fosilním stavu, a to ve formě hyf, spor a sklerocií, řidčeji se zachovávají i plodnice. Fosilní zbytky lišejníků jsou velmi vzácné a nepřinášejí podstatné údaje o jejich vývoji.

EKOLOGIE. Většina fosilních hub se nachází v souvislosti s vyššími rostlinami, ať už jako **paraziti** na živých tkáních, zejména na listech, nebo na odumřelých částech rostlin jako **saprofyti**. Zajímavý je doklad o **mykorhize** (symbióza houby a rostliny na kořenech) na rhizomoidech psilofytních rostlin již ze spodního devonu. Častější výskyt zbytků hub obvykle indikuje příbřežní (angl. inshore) podmínky a teplejší klima.

STRATIGRAFIE. Houby se vyskytují **od prekambria do recentu**. Paleozoické nálezy jsou vzácné (především karbon), od křídý jsou již známa diverzifikovaná společenstva fosilních hub. Od křídý jsou také houby (zejména jejich spory) používány pro biostratigrafické účely.

SYSTÉM. Pro dispersní spory a sklerocia, běžná např. v uhlí (**sklerotinit**), byly vytvořeny umělé systémy (obr. 2). Je popsáno přibližně 170 fosilních druhových taxonů shrnovaných pod označením jako „Fungi fossiles“. Přesné určení fosilních hub do přirozeného systému je však obvykle nemožné.

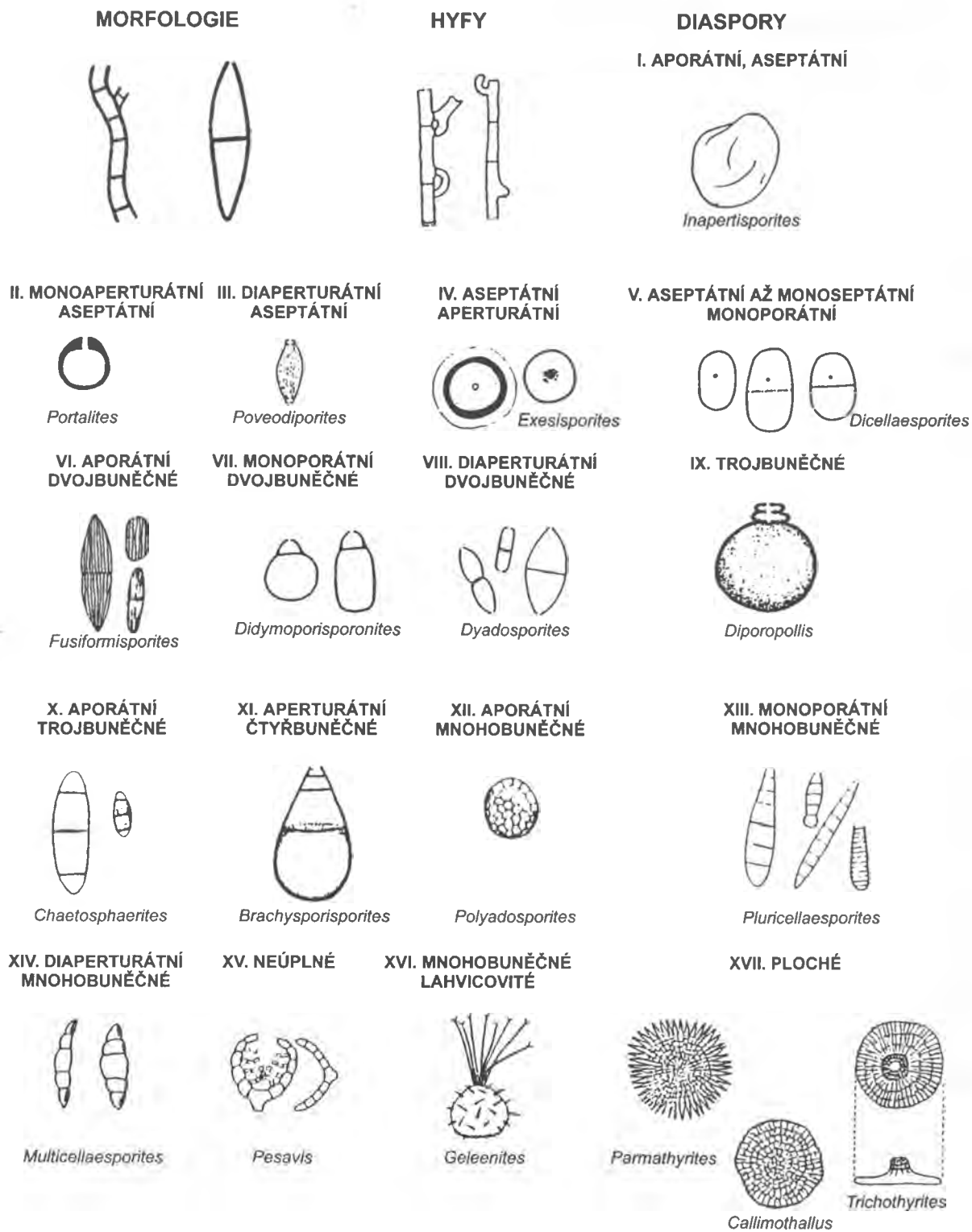
Říše: *Plantae* – rostliny

CHARAKTERISTIKA. Rostliny jsou eukaryotické, převážně autotrofní organismy, jejichž těla jsou složena z buněk opatřených stěnou obsahující celulózu. Jen u jednoduchých typů, zejména bičíkovců, buněčná stěna chybí. Liší se od všech ostatních organismů přítomností **chloroplastů** v buňce. Podle hypotézy původu eukaryotické buňky seriální endosymbiózou jsou rostliny (podobně jako ostatní *Eukaryota*) vlastně podvojně organismy. Chloroplasty (a mitochondrie) vznikly tím, že do původně heterotrofních prabuněk (progenot) pronikaly prokaryotické nebo i eukaryotické autotrofní organismy, které ztratily svou samostatnost.

Říše rostlin se tradičně dělí na dvě podříše:

- *Algobionta* – řasy,
- *Embryobionta* neboli *Cormobionta* – vyšší (suchozemské) rostliny.

V některých novějších systémech se od pojmu řas upouští a říše rostlin se omezuje jen na vyšší rostliny (viz úvod).



Obr. 2. Umělá morfologická klasifikace fosilních hub (ELSIK 1979)

Podříše: *Algobionta* – řasy

CHARAKTERISTIKA. Jejich těla tvoří výhradně **stélky**, a to buď jednobuněčné, vláknité nebo pletivné. Podle typu stélky rozeznáváme různé organizační stupně, z nichž nejdůležitější jsou: **monadoidní** či bičíkatý (stélky jednobuněčné, aktivně pohyblivé, buněčná stěna není vždy vyvinuta), **kapsální** (jednobuněčné stélky bez bičíků se stěnou tvořenou slizem), **kokální** (jednobuněčné stélky s pevnou buněčnou stěnou), **trichální** (stélky vláknité), **pletivný** (mnohobuněčné stélky, složené z prostorově uspořádaného systému jednojaderných buněk), **sifonální** (jednobuněčné mnohojaderné trubicovité až vakovité stélky) a **sifonokladiální** (mnohobuněčné stélky, buňky mnohojaderné). Řasy žijí převážně ve vodním prostředí. Zvláštní jsou případy symbiózy řasy s řasou, s prvokem a s korálovci (**zooxantely**). Důležitými znaky pro systematické dělení řas je charakter **barviv**, submikroskopická stavba buněk a složení zásobních látek. Životní cyklus probíhá v zásadě střídáním haploidní pohlavní generace (gametofytu) a diploidní nepohlavní generace (sporofytu). Velikost generací není vždy rovnovážná, v extrémních případech je jedna či druhá z generací redukována na zygotu nebo gamety (haplobiontní cyklus). Jednobuněčné řasy se často rozmnožují pouhým dělením. Ve fosilním stavu jsou tyto údaje nedostupné, a proto se zbytky fosilních řas určují podle morfologické podobnosti s dnešními zástupci, případně podle chemického složení zachovaných zbytků. Řasy jsou prokázány již v mladším prekambriu. Mnohé z nich jsou důležité horninotvorné fosilie.

System řas není zcela ustálený. Nejčastěji obsahuje sedm oddělení, z nichž následující jsou paleontologicky důležitá.

Oddělení: *Rhodophyta* – ruduchy

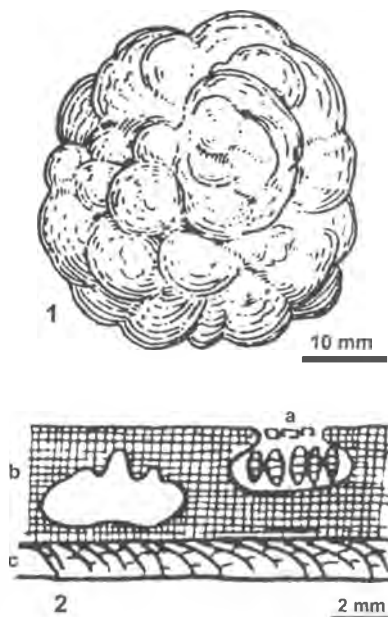
CHARAKTERISTIKA. Ruduchy tvoří jednobuněčné kokální, vláknité nebo pletivné stélky. Bičíkatá stadia nejsou vyvinuta. Mezi barvivy jsou zastoupeny hlavně **chlorofyl a**, případně **d**, **α** a **β karoteny**. Zásobní látkou je tzv. **florideový škrob**. V životním cyklu se střídá gametofytní a sporofytní generace. Stélky některých zástupců (řád *Cryptonemiales*) inkrustují **uhličitanem vápenatým** ve formě kalcitu, zřídka i aragonitu.

STRATIGRAFIE. První doklady z mladšího proterozoika nejsou vždy průkazné. V **paleozoiku** se setkáváme hlavně s vymřelými skupinami. Od druhohor se objevují ve velké rozmanitosti až **do recentu**.

EKOLOGIE. Ruduchy jsou především zastoupeny v **mořích**. Na korálových útesech vytvářejí mohutné nárůsty.

SYSTÉM. Oddělení obsahuje jedinou třídu *Rhodophyceae* rozdělenou do několika řádů. Řád *Cryptonemiales* je bohatě zastoupen ve fosilním stavu, zejména těmi skupinami, jejichž **stélky inkrustují vápencem**. Tvoří masívní stélky. U modernějších zástupců jsou diferencovány na **hypothalium**, **perithalium** a **epithalium** a uvnitř obsahují dutinky – **konceptakule** se sporami (obr. 3). U geologicky starších (např. *Solenopora* DYBOWSKI a příbuzné rody), rozvinutých hlavně v paleozoiku, nejsou stélky diferencované a ponořené konceptakule chybějí. Jejich systém je založen na vnitřní stavbě stélky, typu a umístění konceptakulí. Modernější typy z křídly a třetihor dobře odpovídají dnešním zástupcům. Často jsou horninotvorné.

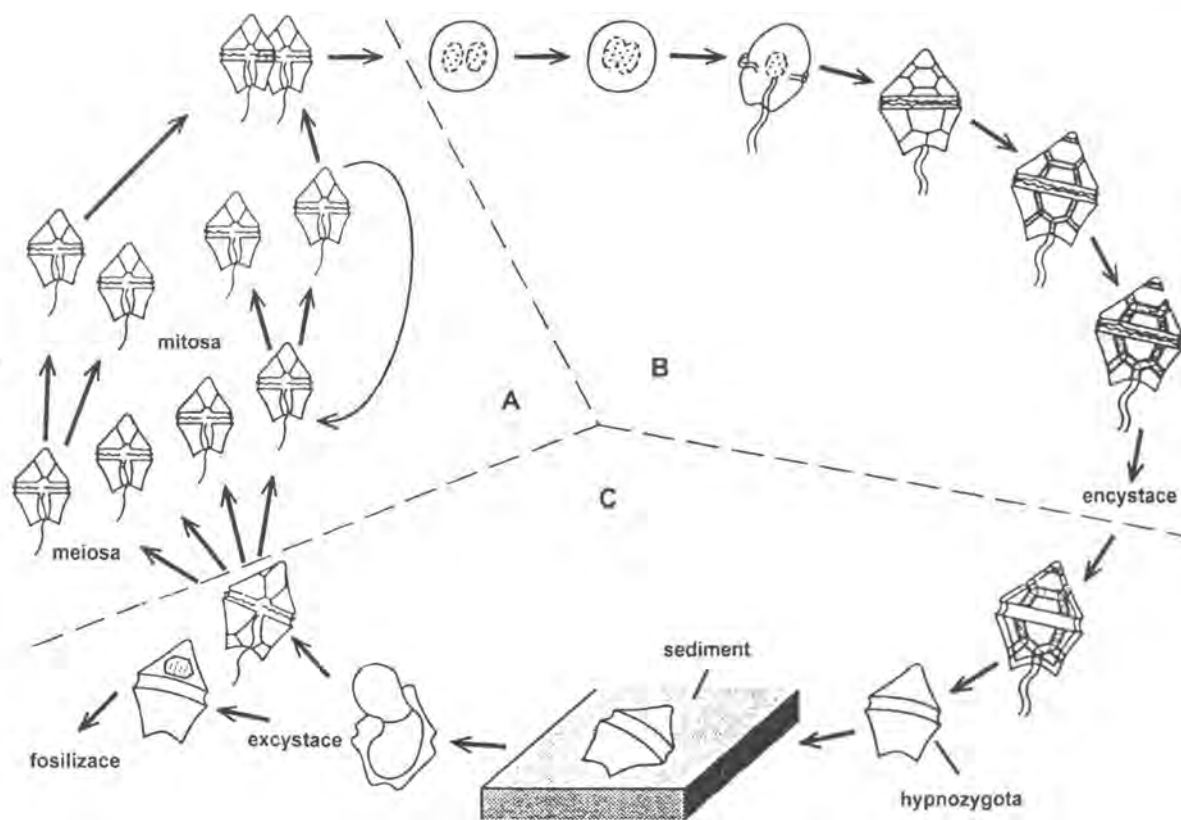
Lithothamnion PHILIPPI – převládají stélky hlízovité (obr. 3) až korálovitě laločnaté i lupenité. Skládají se ze tří vrstev, hypothalia, perithalia a epithalia, jejichž vnitřní stavba se liší. Hypothalium je složeno z volně spletených vláken. V perithaliu jsou vlákna těsně souběžně přitisklá, na řezu stélky je patrná koncentrická zonace. Objevují se zde konceptakule, které se otvírají buď jedním nebo více otvory podle druhu rozmnožovacích tělísek. Epithalium tvoří povrchovou vrstvu stélky složenou z plochých buněk. Podle úpravy konceptakulí a vnitřní struktury stélky se tento rod liší od příbuzných ruduch, z velké části vymřelých. Vyskytuje se od jury do recentu. Je to **horninotvorná** fosilie, skládající celé vápencové lavice, známé z třetihor jako **lithothamniové vápence**.



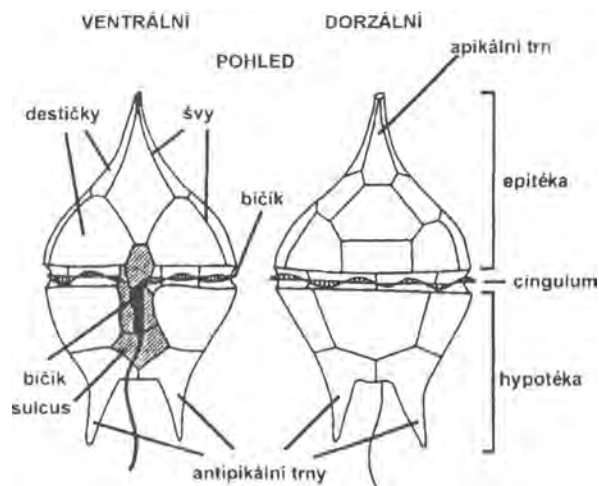
Obr. 3. *Lithothamnion* PHILIPPI: 1 vzhled žijící ruduchy, 2 průřez stélkou, a konceptakule, b perithalium, c hypothalium (OBRHEL 1975)

Oddělení: *Dinophyta* – obrněnky

CHARAKTERISTIKA. Obrněnky jsou jednobuněčné, v určité fázi životního cyklu obvykle pohyblivé buňky se dvěma bičíky (**flagellum**), v další části cyklu pak mohou tvořit odpočivné, dočasné nebo vegetativní cysty (obr. 4). Obsahují **chlorofyl a a c₂**. Velké členité jádro (**dynokaryon**) recentních druhů bývá dobře odlišitelné. Celá buňka je obalena obvykle celulózní tékou (**amphiesma**) složenou z jednotlivých destiček (**tabulae**), jejichž uspořádání a vzájemná pozice jsou nazývány tabulace. Téka pohyblivých stadií je dělena výraznou rovníkovou rýhou (**cingulum**), na horní část (**epitéka, epikon**) a spodní část (**hypotéka, hypokon**), kolmo na cingulum probíhá více či méně zřetelnou vertikální rýha (**sulcus**). Směr pohybu jedince pohyblivého (motilního) stadia určuje přední (**anterior, apex**) a zadní (**posterior, antapex**) část téky (obr. 5). Podobně i povrch, kde vyrůstají bičíky, je označován jako strana ventrální, zatímco opačný povrch je stranou dorzální (obr. 5).



Obr. 4. Zjednodušený diagram zobrazující hlavní vývojová stadia v životním stylu obrněnek (FENSOME & al. 1996)



Obr. 5. Morfologie téky pohyblivého stadia obrněnek (FENSOME & al. 1996)

V určité fázi životního cyklu vytvářejí obrněnky uvnitř téky odpočivnou jedno- či vícevrstevnou endocystu, která je tvořena **dinosporinem**. Na základě morfologie bývají cysty označovány jako:

- **proximální** – mají tvar přibližně shodný s tvarem téky a výběžky cysty kopírujícími výrůstky téky,
- **chorátní až proximochorátní** – mají více či méně sférické tělo s výběžky nebo lištami, které nemusí mít přímý vztah k tabulaci téky.

Morfologie výběžků a lišt na povrchu cyst se nazývá **paratabulace**. Ve fosilním záznamu se téměř výhradně zachovávají cystální stadia.

EKOLOGIE. Obrněnky žijí jak v **mořském** tak i ve **sladkovodním** prostředí. Známe zástupce autotrofní, saprofytické, symbiotické i parazitické. Způsob života může být jak holoplanktonní tak i meroplanktonní (produkují odpočivné bentosní cysty).

STRATIGRAFIE. Za nejstaršího známého zástupce obrněnek je považován **silurský** rod *Arpylorus* CALANDRA. Další nesporní zástupci obrněnek se vyskytují v karbonu. Největšího rozvoje dosahují v křídě. Z **recentu** je známo přibližně 1 000 druhů.

SYSTEMATIKA. Fosilní a recentní obrněnky jsou obvykle klasifikovány odděleně, v poslední době jsou pokusně klasifikovány ve společném systému, kdy je důraz kladen na strukturu stěny.

Oddělení: *Chromophyta* – řasy hnědé

CHARAKTERISTIKA. Řasy tohoto oddělení mají velmi různé stélky od bičíkovců až po nejmohutnější plektivné stélky chaluh. Jejich společným znakem je přítomnost barviv typu **chlorofylu a**, c_1 a c_2 , zpravidla v kombinaci s **fukoxantinem**, který dává stélkám charakteristické žlutohnědé zabarvení. V novějších systémech jsou oddělovány do samostatné říše *Chromista* (viz úvod). Rozdělují se do sedmi tříd, z nichž jen některé jsou známy ve fosilním stavu, řada patří mezi důležité **horninotvorné** fosilie.

Třída: *Coccolithophyceae* – kokolity

CHARAKTERISTIKA. Do této třídy spadá důležitá umělá skupina **nanofosilií** zvaná **vápnitý nanoplankton**. Jejich velikost se pohybuje od 0,5 do 20 μm , jsou tvarově značně diverzifikované, složené z **kalcitu**, výjimečně aragonitu. Jen část z nich se řadí mezi *Coccolithophyceae*. Ostatní mají nejisté systematické zařazení.

Coccolithophyceae jsou drobní bičíkovci (obr. 6) na povrchu s organickými **šupinami** složenými z látek podobných celulóze, z polysacharidů a bílkovin. Šupiny ještě v protoplazmě mineralizují. Tím se skupina odlišuje od svých nejbližších příbuzných ze třídy *Prymnesiophyceae* (*Haptophyceae*). Kalcifikované šupiny se dostávají na povrch buňky a tvoří **kokosféru** (obr. 7). Jednotlivé šupiny se nazývají **kokolity**.

Životní cyklus vápnitých bičíkovců prochází většinou dvěma fázemi: pohyblivou fází s bičíky a nepohyblivou fází. Pohyblivá fáze je haploidní, po splynutí dvou haploidních buněk vzniká buňka nepohyblivá, která se množí nepohlavně. Pro paleontologa je významný fakt, že kokolity produkované v jednotlivých částech životního cyklu jsou odlišné a často řazené do jiných taxonů. U pohyblivého stadia mohou kokolity chybět.

Kokolity se dělí na **holokokolity** (složené z krystalů stejné velikosti a tvaru – obr. 8) a **heterokokolity** (složené z různých krystalů – obr. 6-7). Pro účely biostratigrafie se studují téměř výhradně heterokokolity (morfologie viz obr. 6).

Vzhledem k malé velikosti se kokolity pozorují v **řádovacím** (obr. 9.4, 9.7) nebo transmisním elektronovém mikroskopu (obr. 7). V běžné praxi se používá ke studiu i světelný mikroskop s imerzním objektivem. V polarizovaném světle se sleduje např. způsob zhášení distálního a proximálního štítu, velikost a způsob zhášení centrální oblasti apod. (obr. 9.1, 9.5)

Skupina: **Vápnitý nanoplankton nejistého systematického postavení**

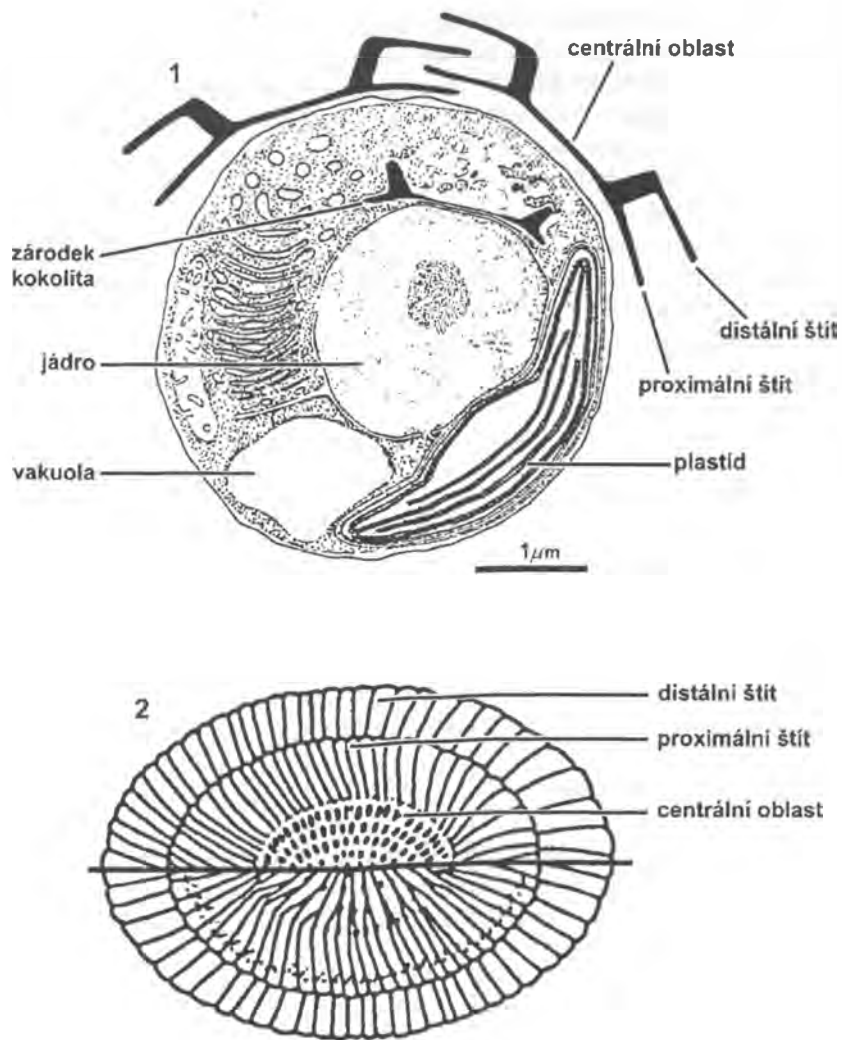
Je to umělá skupina morfologicky značně pestrá. Morfologické znaky na **nanolitech** (obdoba kokolitů) mají proto vlastní terminologii. Z této skupiny uvedeme příklady stratigraficky významných rodů:

Discoaster TAN (obr. 9.1-3) – relativně velké nanolity hvězdicového tvaru s různým počtem a tvarem ramen. Jsou jednou z nejdůležitějších skupin pro biostratigrafii terciéru.

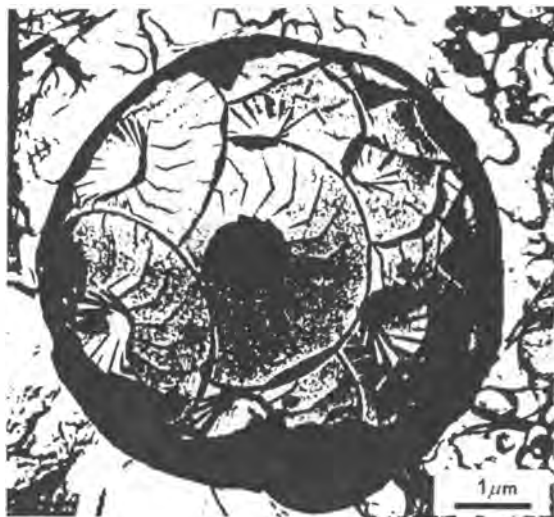
Sphenolithus DEFLANDRE (obr. 9.4-6) – se vyznačuje bazální částí, s které vystupuje různě tvarovaný kužel. Je také významný pro stratigrafii terciéru.

Nannoconus KAMPTNER (obr. 9.8) – významná nanofosilie jury a křídly. Její systematické začlenění je zcela nejasné. V tethydní oblasti je horninotvorný.

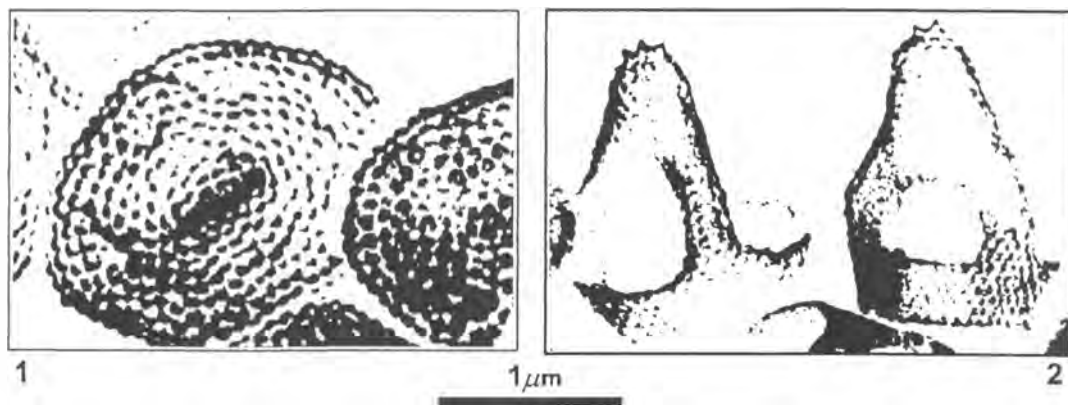
Thoracosphaera KAMPTNER (obr. 9.7) – kulovité vápnité útvary, o nichž byly vysloveny domněnky, že se jedná o spory některé skupiny mikroorganismů.



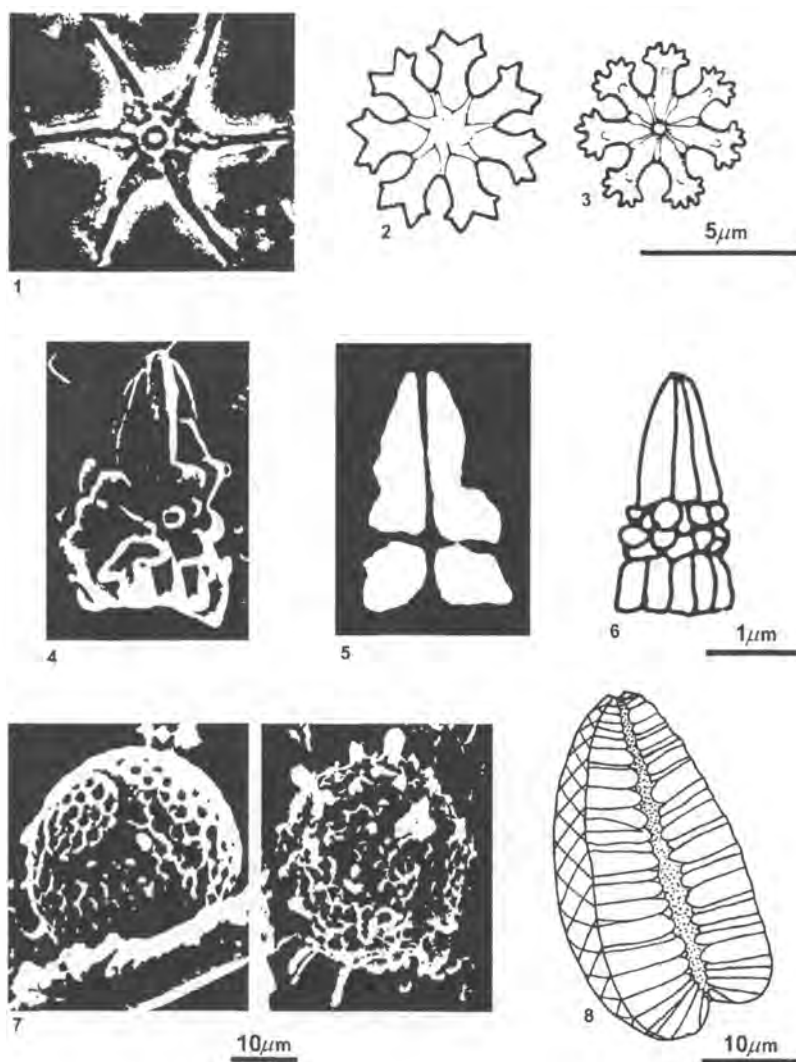
Obr. 6. Vývoj a morfologie kokolita: 1 formování kokolita v protoplazmě druhu *Emiliana huxleyi* (LOHMAN) HAY & MOHLER (PERCH-NIELSEN 1989), 2 základní morfologické termíny u kokolitů (HAQ 1978).



Obr. 7. Kokosféra druhu *Cyclococcolithus leptoporus* (MURAY & BLACKMAN) KAMPTNER, snímek z transmisního elektronového mikroskopu (OKADA 1972).



Obr. 8. Příklady holokokolitů: 1 *Homozygosphaera triarcha* HALLDAL & MARKALI, 2 *Sphaerocalyptra adenensis* KLEINE (KLEINE 1993).



Obr. 9. Příklady zástupců vápnitého nanoplanktonu nejistého systematického postavení: 1–3 *Discoaster* sp. div., 4–6 *Sphenolithus radians* DEFLANDRE, různé způsoby znázornění, 7 *Thoracosphaera* sp., 8 *Nannoconus steinmanni* KAMPTNER (1–3 PERCH-NIELSEN 1976, 4–6 HAQ 1978, 7 HAQ 1978, 8 MÜLLER 1958).

EKOLOGIE. Kokolity (a pravděpodobně i vápnitý nanoplankton nejistého systematického postavení) představují důležitou složku **mořského fytoplanktonu**. U některých taxonů se předpokládá, že nepohyblivé stadium může být přisedlé. Žijí jak v širomořských tak příbřežních oblastech. Část taxonů je euryhalinních, většina je stenohalinní. Citlivě reagují na změny **teploty**, a proto se využívají zvláště k paleoklimatologickým rekonstrukcím. Některé taxony vyžadují prostředí s vysokou dotací živin, jiné naopak s nízkou. Tato pozorování se využívají při paleoceanologických rekonstrukcích (interpretace oblasti s velkým množstvím živin a tedy s výstupními proudy apod.). Kokolity se živí převážně autotrofně. Jejich hojnost, podobně jako u jiných složek fytoplanktonu, sezónně kolísá. Vápnitý nanoplankton byl v některých obdobích horninotvorný, např. v již zmiňovaných nanokonových vápencích známých z tethydní oblasti. Tvoří také podstatnou součást známých **křídových útesů** na severu Evropy (pobřeží Anglie, Německa).

STRATIGRAFIE. První nálezy vápnitého nanoplanktonu jsou nejisté. Uvádějí se výskyty z mladšího paleozoika, dokonce ze siluru, tyto údaje jsou však většinou specialistů zpochybňovány. Spolehlivé nálezy pocházejí z **nejvyššího triasu**. K významné diverzifikaci dochází poprvé ve svrchní juře. Kokolity jsou hojné **od křídý do recentu**. Na našem území se vápnitý nanoplankton vyskytuje v sedimentech české křídý, ve flyšových sedimentech na Moravě (křída, paleogén) a v neogenních sedimentech vídeňské pánve a karpatské předhlubně.

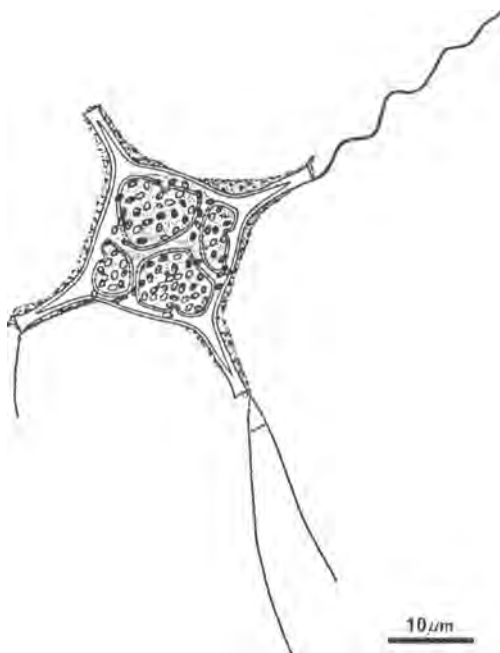
Třída: Chrysophyceae – zlativky

CHARAKTERISTIKA. Zlativky jsou převážně jednobuněčné řasy, vzácně i s vláknitou nebo pletivnou stélkou. Rozmnožování obvykle probíhá prostým dělením. Nepříznivá období přežívají ve formě cyst, které jsou křemité a zachovávají se někdy ve fosilním stavu. Dělí se na tři podtřídy, z nichž jen jedna, známá především pod pojmem **silikoflageláti**, je významná z hlediska mikropaleontologie.

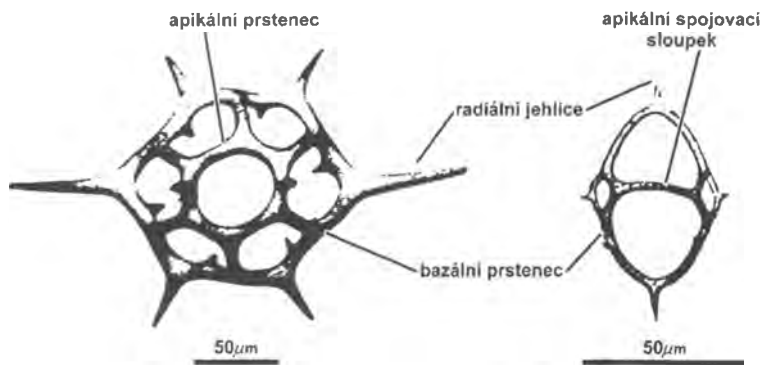
Podtřída: Dictyochophycideae (Silicoflagellata)

CHARAKTERISTIKA. Mořští bičíkovci s **křemitou kostrou** tvořenou opálem. Mají jeden bičík a většina protoplazmy je uvnitř kostry (obr. 10). Rozmnožují se nepohlavně. Kostra je tvořena u všech druhů **bazálním prstencem** doplněným dalšími strukturami (obr. 11). Laboratorní experimenty ukázaly, že vnitrodruhová variabilita tvaru koster je natolik velká, že morfologický systém používaný paleontology bude zřejmě umělý.

EKOLOGIE. Tvoří součást **mořského fytoplanktonu**, jejich rozšíření je kosmopolitní. Určité taxony charakterizují různé klimatické zóny. Důležitými limitujícími faktory pro ně je množství živin a množství SiO_2 v mořské vodě. Proto na jejich základě je možné dělat rekonstrukce paleoklimatologické (klimatic-



Obr. 10. Recentní silikoflagelát druhu *Dictyocha fibula* EHRENBERG (MARSHALL 1934, LOEBLICH & al. 1968).



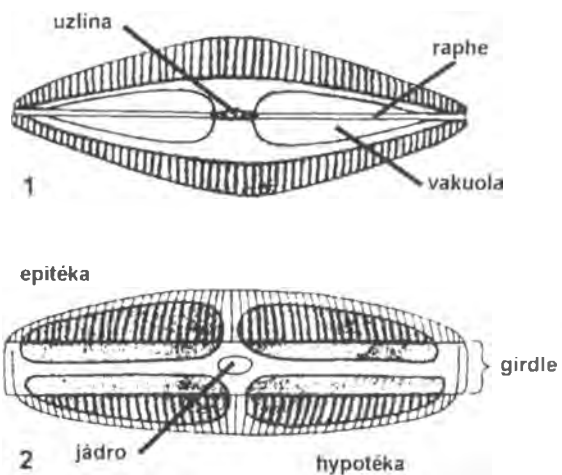
Obr. 11. Hlavní morfologické termíny na kostrách silikoflagelát (MANDRA 1972, OKADA 1975): 1 *Distephanus speculum* (EHRENBERG) HAECKEL, 2 *Dictyocha ausonia* DEFLANDRE.

ké zóny) a paleoceanologické (interpretace mořských proudů jako nositelů živin). Jsou **autotrofní**, některé obsahují symbiotické řasy.

STRATIGRAFIE. Spodní křída – recent, k větší diverzifikaci dochází ve svrchní křídě, paleocénu, oligocénu a od středního miocénu do pliocénu.

Třída: *Bacillariophyceae (Diatomae)* – rozsivky

CHARAKTERISTIKA. Jednobuněčné i koloniální organismy, v jejichž chloroplastech převládají **žlutohnědé karoteny** a **fukoxantiny** nad chlorofyly. Dosahují rozměrů od 1 μm po 2 mm, řetězky koloniálních forem mohou být až několik centimetrů dlouhé. **Opálem** inkrustovaná stěna tvoří dvoudílnou schránku (**frustule**) složenou z epitéky a hypotéky (obr. 12). Na základě symetrie schránky jsou rozsivky děleny na formy **penátní** a **centrické**. Každá z obou částí schránky je pak tvořena dnem (valva) a nízkým okrajem (pleura). Mezi valvou a pleurou probíhají jemné příčky (septa). Podle orientace je rozlišován pohled shora (valvární) a pohled z boku (pleurální). U penátních rozsivek je uprostřed vnitřního povrchu dna uzlina (nodulus centralis), na koncích dna jsou vyvinuty dvě menší uzliny (noduli terminales). Všechny tři uzliny jsou propojeny kanálikovitou rýhou (**raphe**), kterou se buněčná plazma dostává do styku s prostředím a cirkulaci umožňuje případný pohyb rozsivky.



Obr. 12. Morfologie rozsivek: 1 pohled shora, 2 pohled zdola (TAPPAN 1980)

EKOLOGIE. V **mořském** prostředí převažují centrické formy, zatímco **sladkovodní** společenstva obsahují převážně formy penátní. Jednotlivé druhy rozsivek jsou poměrně tolerantní ke změnám salinity a ke změnám teploty. Jsou známy případy, kdy některé taxony přežívají i teplotu -2°C , jiné jsou schopné žít i v horkých pramenech, kde teplota vody dosahuje téměř 40°C .

STRATIGRAFIE. Nejstarší mořské rozsivky byly zjištěny ve **spodní křídě**, zatímco sladkovodní se vyskytují od nejstarších třetihor (spodní část paleogénu). Jsou hojné v **recentu**. Rozsivky jsou využívány pro účely biostratigrafie.

SYSTÉM. Systém rozsivek je založen na morfologii schránky. Rozsivky se dělí do dvou skupin (podtříd) *Centricae* a *Pennatae*, považovaných nověji za samostatné třídy, a celkem osmi řádů.

Podtřída: *Centricae* – převážně mořské, solitérní i koloniální formy s radiálně uspořádanými póry na schránce, produkují odpočivné spory. Tato skupina je obvykle dále členěna do tří řádů. Vyskytuje se od spodní křídly do recentu.

Podtřída: *Pennatae* – převážně sladkovodní, solitérní i koloniální formy s bilaterálně uspořádanými póry na schránce, s raphe. Tato skupina je obvykle dále členěna do pěti řádů. Vyskytuje se od svrchní křídly do recentu, největšího rozšíření dosahuje v kenozoiku.

Třída: Phaeophyceae – chaluhy

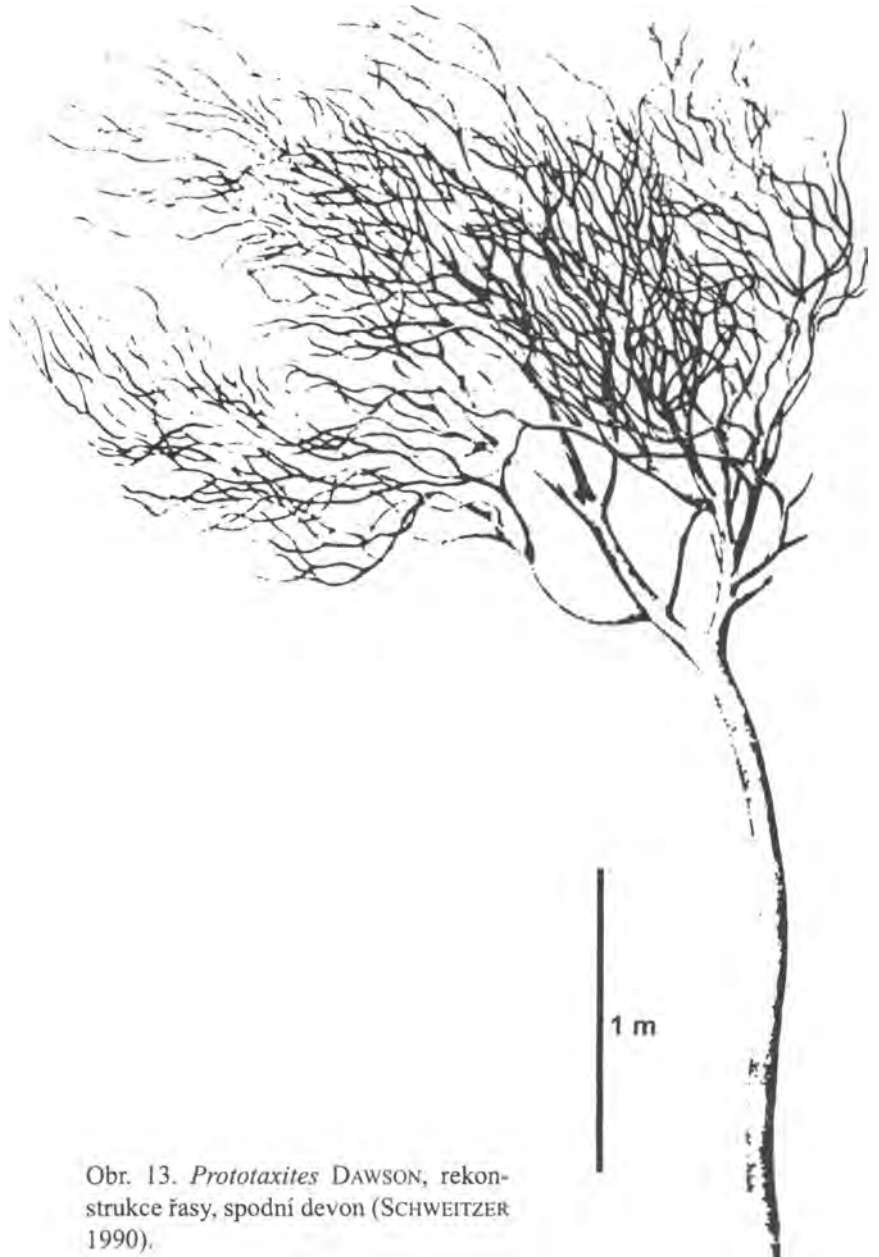
CHARAKTERISTIKA. Chaluhy jsou nejnápadnější mořské řasy. Jejich stélky mohou být vláknité, mnohem častěji však pletivné, dosahující **obřích** rozměrů. Mezi barvivy je zastoupen **chlorofyl a, c₁, c₂, β karoten** a **xantofyly**. V životním cyklu dochází ke střídání gametofytní a sporofytní generace. V jejich stélkách se nehromadí ani minerální ani rezistentní organické látky, a proto se vyskytují ve fosilním stavu většinou ve formě neurčitých **otisků**. U mnoha nelze bezpečně rozhodnout, patří-li mezi hnědé či zelené řasy nebo mezi ruduchy vzhledem k tvarové konvergenci stélky. Barviva se samozřejmě ve fosilním stavu nezachovala. Mnohé otisky určované kdysi jako otisky řas jsou ve skutečnosti stopy – ichnofosilie (např. *Fucoides*).

EKOLOGIE. Chaluhy jsou převážně obyvatelé litorální zóny **moře**. Pozoruhodná jsou však jejich nahromadění v podobě plovoucích ostrovů uprostřed oceánů, zvaná sargasová moře.

STRATIGRAFIE. O fosilní historii je málo spolehlivých dokladů. Otisky podobné chaluham se popisují již **od mladšího proterozoika**. S chaluhami byl často srovnáván *Prototaxites* DAWSON (silur-devon, také u nás v barrandieně). Byl to stromkovitý typ s vrcholem pentlicovitých fyloidů dosahující svými válcovitými stélkami přes 10 m délky a 50 cm v průměru (obr. 13). Stélky bývají mineralizované a sestávají z hustě spletených vláken (plektenchymu). Obsah kutinu a suberinu v tkáni stélky napovídá, že by *Prototaxites* mohl také představovat jednu z vymřelých skupin řas spojenou s výstupem rostlin na souš. Spolu se zbytky stélek se vyskytují drobná kulovitá tělíska obsahující spory (*Pachythea* HOOKER), která zřejmě sloužila k rozmnožování této řasy. Druhohorní a třetihorní nálezy chaluhy se porovnávají s **recentními** rody, např. *Cystoseirites* STERNBERG (obr. 14) podobný recentním chaluham nesoucím měchýře – aerocysty, jako *Cystoseira* AGARDH.



Obr. 14. *Cystoseirites* STERNBERG, otisk stélky, oligocén (KOVAR-EDER 1982).



Obr. 13. *Prototaxites* DAWSON, rekonstrukce řasy, spodní devon (SCHWEITZER 1990).

Oddělení: *Chlorophyta* – řasy zelené

CHARAKTERISTIKA. Zelené řasy vytvářejí téměř všechny stupně organizace stélky od bičíkovců až po pletivné stélky a typy sifonální a sifonokladiální. Mají **složení barviv společné s vyššími rostlinami: chlorofyly *a* a *b*** vedle α a β karotenů a některých xantofylů. Vedle pohlavního rozmnožování spojeného se střídáním generací se často vyskytuje nepohlavní nebo pouhé vegetativní dělení. Stěny buněk jsou celulózní (obvykle se nezachovávají). Fosilní jsou známe především ty části životního cyklu, jejichž stěny obsahují též sporopolenin. Některé zelené řasy mají mineralizované stélky, a proto se s nimi často setkáváme ve fosilním stavu (*Dasycladales*). Systém je nově založen na submikroskopických znacích bičíku a průběhu mitózy a obsahuje několik tříd, z nichž jen některé byly prokázány ve fosilním stavu.

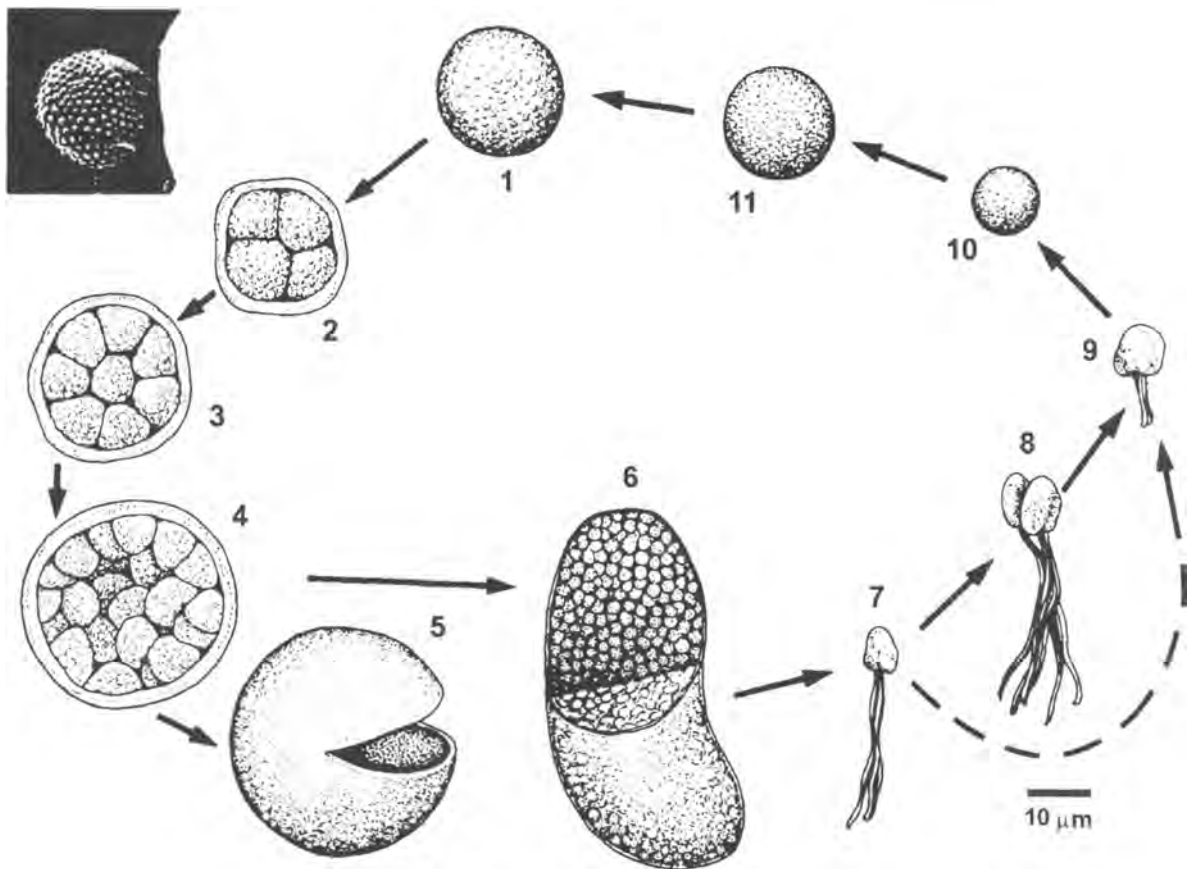
Třída: *Prasinophyceae*

CHARAKTERISTIKA. Pohyblivé stadium (se čtyřmi bičíky) se vnitřně dělí, zatímco stadium nepohyblivé se z něho vytváří přímo. Nepohyblivé stadium je nazýváno **phycoma** (obsahuje sporopolenin), v závěrečné fázi se mění v odpočivné stadium (obr. 15). Vnitřní vrstva stěny je tvořena pektinem, vnější vrstvu tvoří lipidní hmoty s radiálně uspořádanými elementy mastných kyselin, tzv. krystality.

EKOLOGIE. Recentní zástupci jsou kosmopolitní, převážně **mořští**. Žijí v hloubkách 5–10 m, phycoma bývá vytvářena i ve větších hloubkách. Fosilní nálezy nejsou ve výrazném rozporu s těmito pozorováními.

STRATIGRAFIE. Zástupci této třídy jsou známi **od prekambria do recentu**, jejich stratigrafická použitelnost je velmi omezena.

SYSTÉM. Velikost a stavba phycomy je obvykle používána pro klasifikaci fosilních nálezů na druhové úrovni. Dle pozorování recentních zástupců však tyto znaky nejsou systematicky významné, neboť jsou ekologicky podmíněny.



Obr. 15. Zjednodušený diagram zobrazující hlavní vývojová stadia v životním cyklu rodu *Tasmanites* NEWTON (*Prasinophyceae*): 1-4 rostoucí fykoma, 5 prázdná fykoma, 6 budoucí pohyblivé buňky uvnitř fykomy, 7-9 dělení pohyblivého stadia, 10-11 růst fykomy (GUY-OHLSON 1996).

Třída: Chlorophyceae – zelenivky

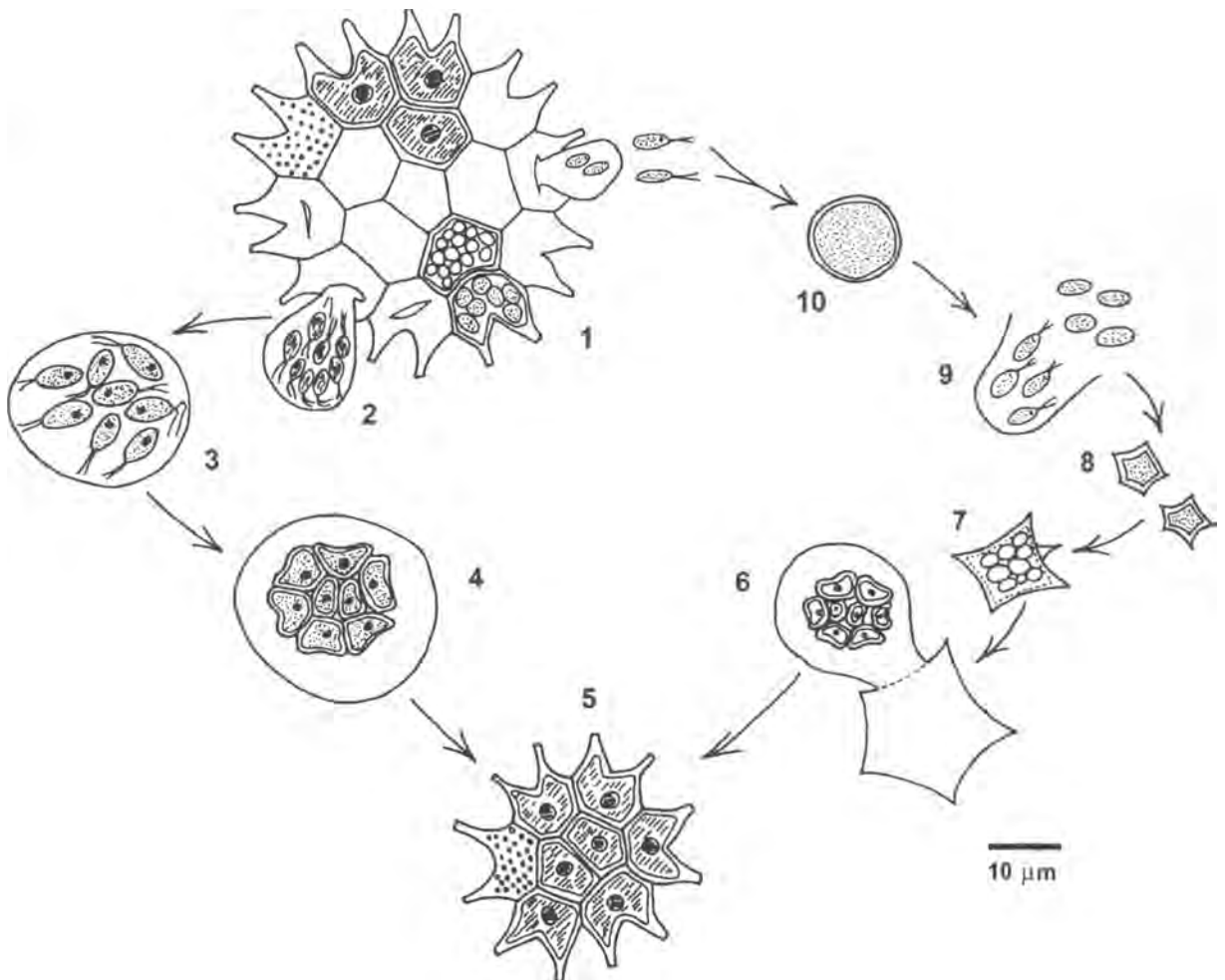
CHARAKTERISTKA. Tato morfologicky nejvíce diverzifikovaná skupina zelených řas zahrnuje jak různé početné shluky samostatných buněk, tak i koloniální formy. Solitérní buňky mají rozmanitou morfologii, koloniální cenobium je obvykle složeno z polygonálních (trojúhelníkovitých až šestibokých) buněk majících dvojrstevnou stěnu, retikulována je vnější vrstva (obr. 16). U recentních zástupců bývá buněčná stěna někdy proniklá sporopoleninem, případně impregnována křemíkem.

EKOLOGIE. Ekologicky jsou zelenivky závislé na stupni pronikání světla do vody. Jsou převážně vázány na **sladkovodní prostředí**.

STRATIGRAFIE. Nepochybní zástupci jsou známi **od karbonu**. Mají malý stratigrafický význam, neboť jejich nálezy pocházejí spíše ze sladkovodních facií. Zelenivky jsou hojné **v recentu**.

SYSTÉM. Poměrně vysoký stupeň polymorfie způsobuje značné problémy při klasifikaci fosilních nálezů. Dnešní zástupci se rozdělují do sedmi řádů.

Botryococcus KÜTZ.- kolonie těchto **olejotvorných** řas mají velikost 10 – 500 μm. Obsahují vedle chlorofylů i karoteny. Jejich převážně celulózní stěna se obvykle nezachovává. Nepochybní zástupci, zčásti řazení k vymřelým rodům, jsou známi od karbonu do recentu. Údaje z prekambria jsou pochybné. V recentu převažují v tropickém a mírném pásmu, jsou tolerantní k chladnějším sezónním výkyvům teploty. Jsou to převážně **sladkovodní řasy**.



Obr. 16. Zjednodušený diagram zobrazující hlavní vývojová stadia v životním cyklu rodu *Pediastrum* ZALESKY (*Chlorophyceae*): 1 cenobium, 2 vznik zoospor, 3 zoospory, 4 tvorba nového cenobia, 5 nové cenobium, 6 zrání polyhedronu a tvorba nového cenobia, 7 tvorba zoospor uvnitř polyhedronu, 8 polyhedron, 9 uvolňování gamet, 10 zygota (BATIEN 1996).

Třída: *Zygnematophyceae (Conjugatophyceae)* – spájkivky

CHARAKTERISTIKA. Vytvářejí jednobuněčné nebo nevětvené vláknité celulózní stélky, které jsou haploidní. Životní cyklus je tedy **haplobiontický**. Sexuální rozmnožování probíhá u vláknitých forem tak, že mezi dvěma přiléhajícími vlákny vznikne mezi vegetativními buňkami trubicovité spojení, v němž proběhne konjugace améboidních gamet. Ty vytvoří diploidní silnostěnnou **zygosporu**. Toto stadium se zachovává ve fosilním materiálu, neboť jeho stěna obsahuje sporopolenin. Vlastní celulózní stélky se zachovávají zřídka.

EKOLOGIE. Kosmopolitní, recentní výhradně **sladkovodní**, spíše preferují mělké, stagnující a dobře větvané vody.

STRATIGRAFIE. Sporopoleninové cysty se udávají **od ordoviku**, průkazné nálezy známe od karbonu **do recentu**.

SYSTEMATIKA. Klasifikace recentních zástupců je založena na morfologii stélek a počtu chloroplastů, a proto je nepoužitelná pro fosilní nálezy.

Třída: *Ulvophyceae*

CHARAKTERISTIKA. Třída obsahuje mnohobuněčné řasy s vláknitou až pletivnou stélkou, často sifonální a sifonokladiální. Vedle chlorofylů *a* a *b* se v chloroplastech objevují některé specifické xantofyly, jako sifonein a syfonoxantin. Obvykle se střídá gametofytní a sporofytní generace, z nichž poslední často převažuje. Část zástupců má **zvápenatělé** stélky, které se mohou hromadit v obrovském množství na dně moří.

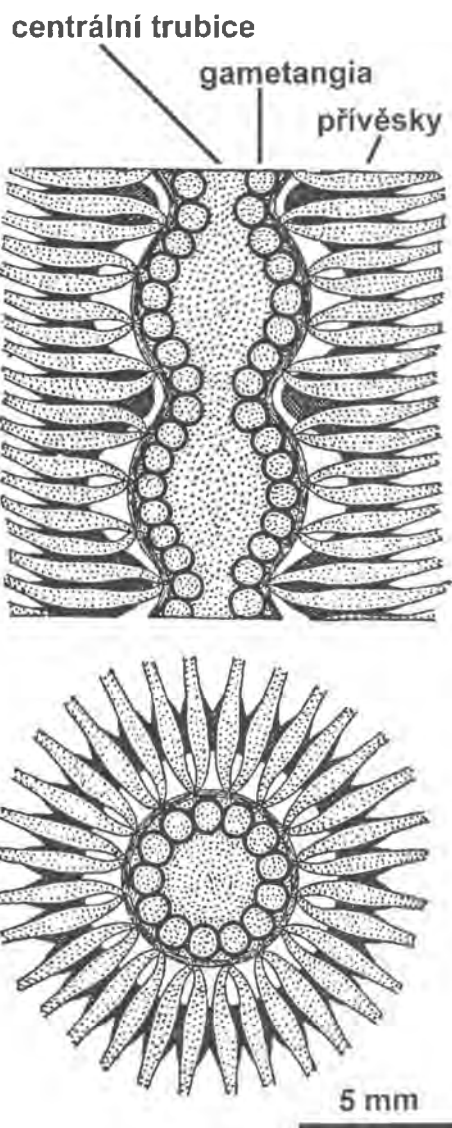
STRATIGRAFIE. Zeleným řasám se vzhledově blíží otisky z **kambrických** uloženin, dříve považované za plavuňovité rostliny (*Aldanophyton* KRYSHTOFOVICH = *Margaretia* WALCOTT). Spolehlivé doklady zástupců se zvápenatělými stélkami jsou známy **od staršího paleozoika**. V druhohorách se zvyšuje jejich diverzita. V **recentu** jsou zastoupeny řadou různých skupin.

EKOLOGIE. Velkou většinou žijí v **moři**, zejména v litorálním pásmu. Mnohé z nich jsou i sladkovodní. Řád *Trentepohliales* obsahuje **suchozemské** řasy porůstající listy a kůru stromů.

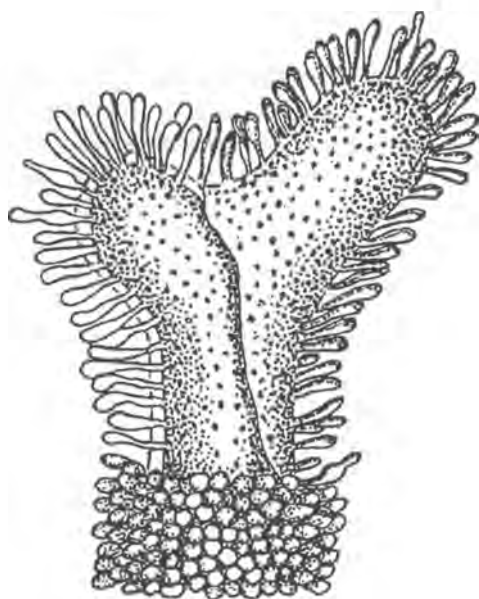
SYSTÉM. Podle typu stélek se člení do pěti řádů, z nichž jen dva, *Bryopridales* a *Dasycladales* jsou výrazněji zastoupeny ve fosilním záznamu.

Řád: *Bryopridales* – trubicovky – jejich stélky jsou sifonální, u rodu *Halimeda* LAMX. inkrustují vápencem a jsou složeny z **okrouhlých lupenitých článků**, které se po rozpadnutí stélky hromadí v sedimentu. *Halimeda* se podílí na budování korálových útesů. Žije především v mělkých a teplých mořích, tak jako řada dalších zástupců tohoto řádu

Řád: *Dasycladales* – stélku těchto sifonálních řas tvoří **centrální trubice** připojená k substrátu rhizoidy a pokrytá postranními jednoduchými i větvenými **přívěsky**. Mezi přívěsky se hromadí vápenitá, převážně **aragonitová hmota** jako inkrustace. Uvnitř stélky nebo v přívěscích se vytvářejí **gametangia** obsahující rozmnožovací tělíska – cysty (obr. 17). Systém fosilních zástupců je založen na tvaru a stavbě stélky, větvení přívěsků a jejich uspořádání a na umístění gametangií. U starých vymřelých typů jsou



Obr. 17. *Diploporea* SCHAFHAUTL, dasykladní řasa, podélný a příčný řez stélkou, trias (PIA in HIRMER 1927).

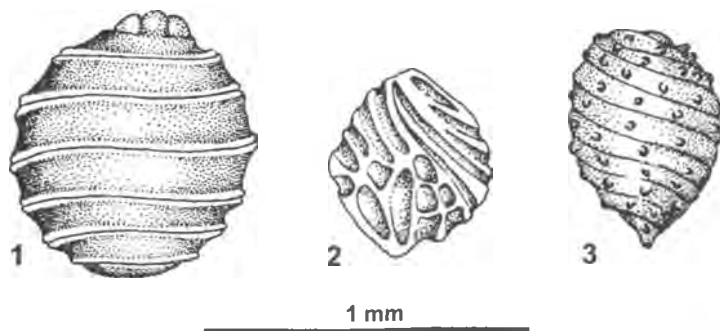
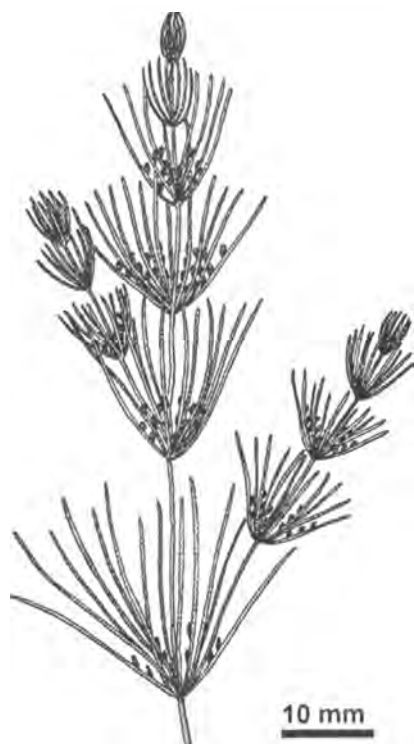


Obr.18. *Seletonella* KORDE, dasykladní řasa s neuspořádanými přívěsky, ordovik (STEWART & ROTHWELL 1993).

Rád *Charales* – **parožnatky** postoupily ve výstavbě stélky nejdále. Habituelně připomínají přesličky tím, že stélka je článkovaná, budovaná střídavě ze skupin prodloužených a velmi zkrácených buněk (obr. 19). Na nodech přisedají v přeslenech boční větve. Na spodu stélek vyrůstají rhizoidy. Ze zygoty, která je obalená pancírkem spirálně uspořádaných buněk ukončeným na vrcholu korunkou, vzniká nepohlavní propagační jednotka typu sporokarpu, zvaná **gyrogonit** (obr. 20). Gyrogonity nasedají jednotlivě v paždí některých větví stélky. Jejich stěny jsou zvápenatělé a výborně se zachovávají rozptýlené v jílo-

vitých vápencích a ve slínkách v podobě drobných mikrofosilií. Podle skulptury, směru vinutí a dalších znaků je vybudován jejich umělý systém. Jsou to **indexové fosilie** vhodné pro určování stáří sladkovodních a brakických uloženin.

Obr. 19. *Chara* LINNAEUS, habitus stélky, recent (STEWART & ROTHWELL 1993).



Obr. 20. Různé typy gyrogonitů: 1 *Gyrogonites* LAMARCK, paleogén, 2 *Atopochara* PECK, křída, 3 *Harrisichara* GRAMBAST, paleogén (STEWART & ROTHWELL 1993).

EKOLOGIE. Parožnatky osidlují **sladké a brakické** vody, kde tvoří ponořené trávníky. Jejich stélky často nacházíme inkrustované ve vápnatých sintrech.

STRATIGRAFIE. Nejstarší gyrogonity jsou popisovány ze **spodního devonu**. K velké diverzifikaci parožnatek došlo v křídě, v třetihorách jsou zastoupeny jak vymřelé tak dnes přežívající rody. **Do recentu** přežívá jen zlomek kdysi rozvinuté skupiny. Vedle gyrogonitů se zachovávají i slabě mineralizované stélky, známé např. ze spodního devonu Skotska.

Skupina: *Acritarcha*

CHARAKTERISTIKA. Umělá skupina *Acritarcha* byla definovaná v šedesátých letech EVITTEM pro objekty tvořené jedno- či vícevrstevnou **acidorezistentní organickou** stěnou obklopující centrální dutinu. Symetrie, tvar a ornamentace stěny je velmi variabilní (obr. 21). Do skupiny *Acritarcha* jsou řazeny organické mikrofosilie, které nejsou na základě morfologických kriterií přiřaditelné k obrněnkám a není je možné jednoznačně klasifikovat v rámci žádné z existujících skupin organismů.

EKOLOGIE. Většina druhů skupiny *Acritarcha* je známa z **mořských** sedimentů.

STRATIGRAFIE. Zástupci skupiny *Acritarcha* se vyskytují **od prekambria do recentu**. Pro jednotlivé útvary, především ve spodním paleozoiku, jsou vypracována poměrně podrobná schémata stratigrafického výskytu jednotlivých druhových taxonů. Od devonu se stratigrafický význam akritarch postupně snižuje.

SYSTÉM. *Acritarcha* jsou polyfyletickou skupinou morfologicky velmi variabilních mikroorganismů, představujících zbytky jednobuněčných nebo vyšších organismů rostlinné nebo živočišné říše. Pro jejich klasifikaci je obvykle používán parataxonomický přístup, kdy jednotlivé taxony jsou řazeny abecedně na rodové i druhové úrovni.

Podříše: *Embryobionta* neboli *Cormobionta* – vyšší (suchozemské) rostliny

CHARAKTERISTIKA. Vyšší (suchozemské) rostliny mají tělo (**kormus**) složené z **pravých pletiv** a jsou přizpůsobené životu na **souši**. Podle typu barviv (**chlorofyl a a b**) stojí nejbližše zeleným řasám, od kterých se odvozují. Jejich životní cyklus sestává ze střídání diploidní generace **nepohlavní (sporofytu)**, nesoucí výtrusnice (**sporangia**) s haploidními **výtrusy (sporami)** a haploidní generace **pohlavní (gametofytu)** nesoucí pohlavní orgány (gametangia) – samčí pelatky (antheridia) a samičí zárodečníky (archegonia) – s gametami. K životu na souši je zejména sporofytní generace vybavena:

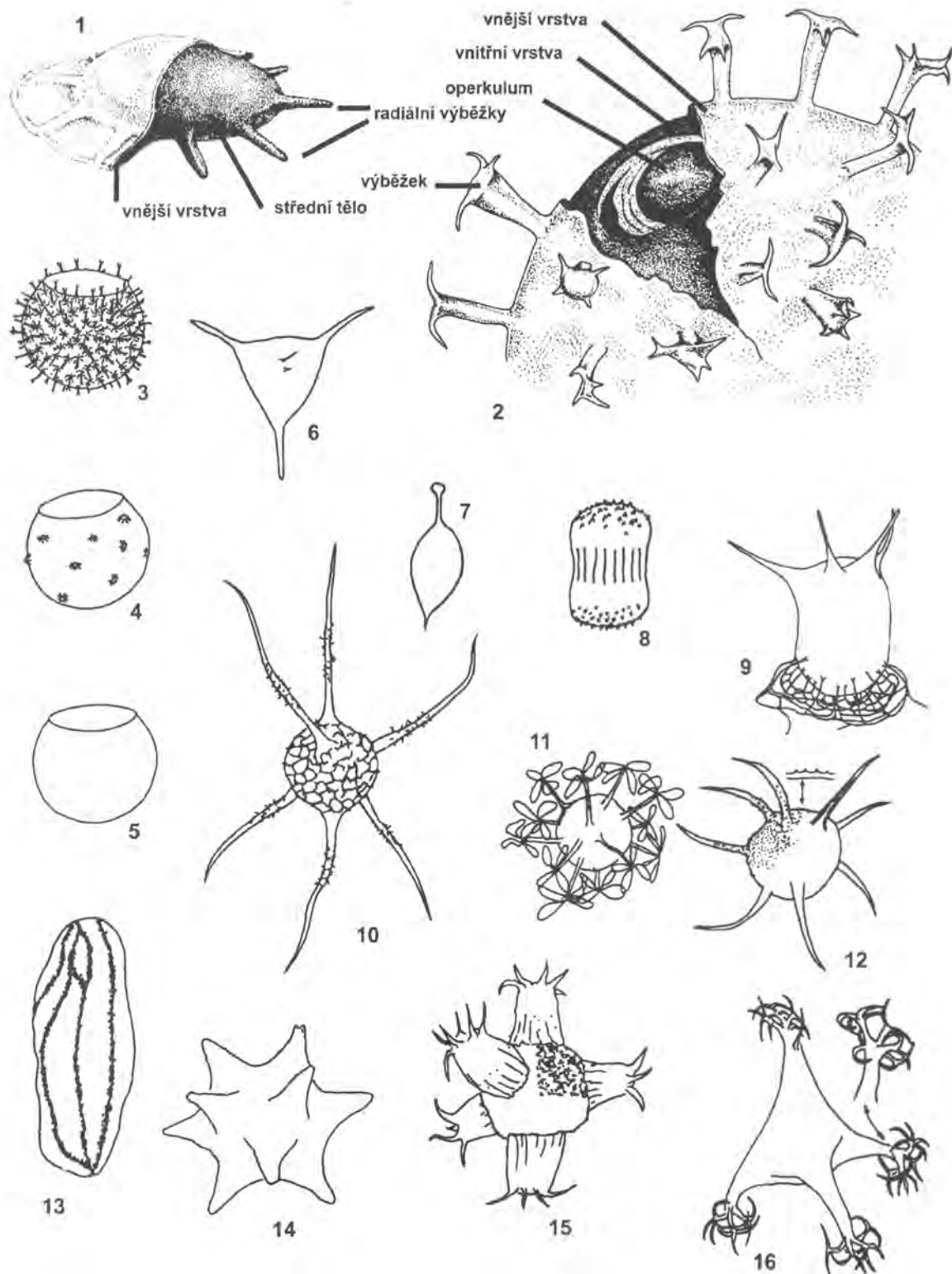
- **pokožkou** (epidermis) pokrytou rezistentní **kutikulou**, zabraňující vysychání,
- **průduchy** (stomaty), popřípadě jinými skulinami umožňujícími výměnu plynů,
- **vodivou soustavou**, rozvádějící vodní roztoky, napojenou na kořenový systém (u mechorostů a psilofytních rostlin na rhizoidy), čerpající roztoky ze substrátu,
- **výtrusy (sporami)** opatřeny sporopoleninovým obalem (**exosporem**) a schopnými transportu vzduchem.

Vodivou soustavu tvoří svazky cévní obsahující dřevní a lýkové elementy, u mechorostů nedokonale rozlišené trubicovité buňky (hydroidy, leptoidy). Dřevní elementy prodělaly vývoj od protáhlých buněk bez ztlustlin (u protracheofyt), přes cévice (tracheidy), tj. protažené buňky s různým typem ztlustlin stěn (např. kroužkovým, spirálním, schodovitým, dvůrkatým), až po cévy (tracheje), široké trubice vzniklé spojením řady buněk nad sebou. Nejdůležitější součástí lýka jsou sítkovice, tenkostěnné protažené buňky s perforovanými přepážkami.

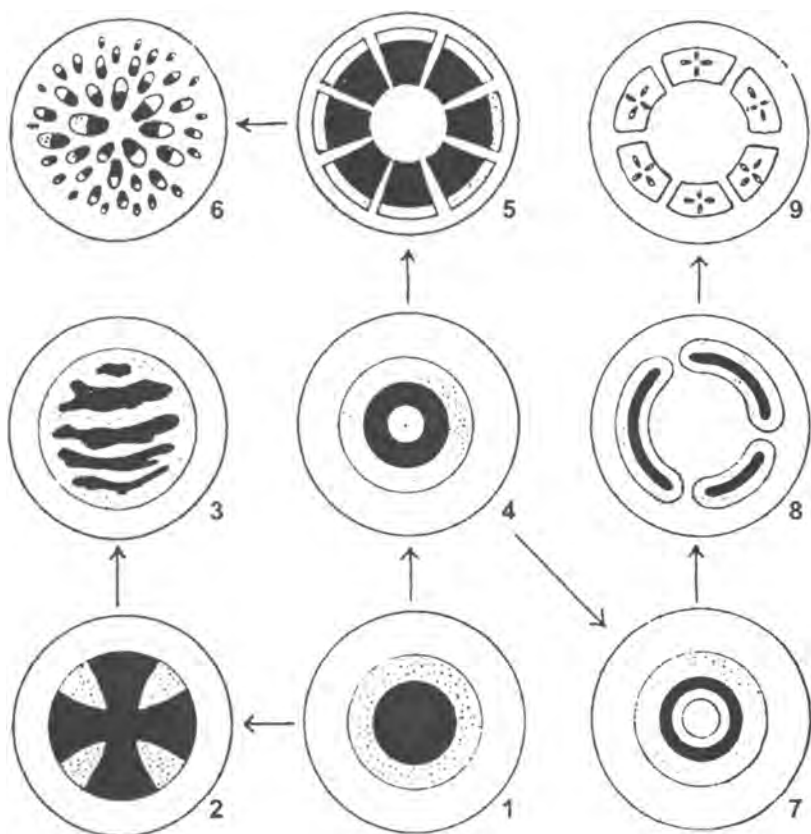
Podle konfigurace vodivých pletiv ve středním válci stonku (stéle) lze rozlišit řadu vzájemně navazujících typů: **protostélé, sifonostélé, aktinostélé, plektostélé; solenostélé, diktyostélé, polystélé; eustélé** a **ataktostélé** (obr. 22). Ve fosilním stavu se zachovává anatomická stavba stonku, zvláště dřevní části, zejména u mineralizovaných fosilií.

Listy vznikají až v pozdějším vývoji vyšších rostlin u kaprad'orostů a semenných rostlin. Jsou běžnými, ale také nejméně hodnotnými zkamenělinami, které rozlišujeme hlavně podle tvaru, žilnatiny, popřípadě postavení. Díky své rezistenci bývá fosilizována i kutikula, která jako reliéf zobrazuje stavbu pokožky, průduchů a trichomů. Nejdůležitější taxonomické znaky poskytují fertillní části rostlin, sporangia a jejich soubory, plody a semena. Dovolují nejspolehlivěji posoudit příbuzenské vztahy fosilních vyšších rostlin.

Spory patří k charakteristickým rostlinným orgánům, které díky své rezistentní stěně jsou schopné fosilizace a patří k běžným rostlinným mikrofosiliím. Vznikají ve výtrusnicích redukčním dělením (meiosou) zpravidla ve čtveřicích (tetrádách). Spory u původnějších rostlin jsou stejné velikosti (**homosporie**).



Obr. 21. Morfologie zástupců skupiny *Acritarcha*: 1 *Duvernaysphaera* STAPLIN emend. DEUNFF, 2 *Visbysphaera* LISTER emend. LE HERISSÉ, 3-4 *Stelliferidium* DEUNFF & al., 5 *Caldariola* MOLYNEUX, 6 *Veryhachium* DEUNFF emend. TURNER, 7 *Domasiella* EISENACK ex EISENACK & al., 8 *Acanthodiacrodium* TIMOFEEV, 9 *Arbusculidium* DEUNFF, 10 *Iberosphaeridium* CRAMER & al., 11 *Gracilisphaeridium* EISENACK & CRAMER, 12 *Gyalorhetium* LOEBLICH & TAPPAN, 13 *Eliasum* FOMBELLA, 14 *Cordobesia* POTHE DE BALDIS, 15 *Demorhetium* LOEBLICH & WICANDER, 16 *Vogtlandia* BURMANN (1-2 – LE HERISSÉ 1989, 3-5 – FATKA orig., 6-8, 10-16 – CRAMER & DIEZ 1979, 9 – FATKA & BROCKE 1999).



Obr. 22. Základní typy stél: 1 protostélé, 2 aktinostélé, 3 plektostélé, 4 sifonostélé, 5 eustélé, 6 ataktostélé, 7 solenostélé, 8 diktyostélé, 9 polystélé, dřevní část plně, lýková část tečkovaně (NOVÁK 1961).

U pokročilejších se vytvořila **heterosporie**, tj. rozlišily se menší **miospory** a větší **megaspory**. Spory menší než 200 μm jsou označovány jako miospory (vznikají obvykle ve velkém počtu v mikrosporangiiích), spory větší než 200 μm jsou nazývány megasporami (vznikají obvykle v menším počtu v megasporangiiích).

Počet megaspor se snižuje v extrémních případech až na jednu. Tato tendence vrcholí u semenných rostlin, kde se megasporangium přeměňuje v **pletivné jádro vajíčka** (nucellus) s jedinou megasporou (**zárodečným vakem**) posléze představující megagametofyt. Miospory u semenných rostlin se vzhledem zpočátku neliší od výtrusných rostlin (prepolen). Postupně ztrácejí proximální jizvy, mění se v **pylová zrna**, často se vzdušnými vaky. Na většině se objevují apertury jako brázdy (kolpy), otvory (póry) nebo jejich kombinace (obr. 97). Mikrogametofyt představuje **pylová láčka**. Fosilní miospory včetně pylu se studují buď dispersní, rozptýlené v sedimentech, nebo přímo z výtrusnic/prášníků (*in situ*).

Vznik a vývoj spor (podobně jako jiných rostlinných orgánů) je úzce spjat s funkčně-morfologickými změnami, které rostliny podstoupily v souvislosti s výstupem z vodního prostředí na souš. Tento výstup proběhl ve spodním paleozoiku a lze jej velmi dobře mikropaleobotanicky sledovat.

Stratigraficky nejstarší spory se objevují v průběhu **středního ordoviku**, ve svrchním ordoviku se v palynologických preparátech objevují první zbytky vodivých pletiv, zatímco makroskopické nálezy těl suchozemských rostlin jsou známy až ze siluru.

Spory vznikají redukčním dělením ve výtrusnicích zpravidla ve čtveřicích (**tetrádách**), vzácněji ve dvojicích (**dyádách**) nebo samostatně (**monádách**). Do dvojic nebo čtveřic mohou být spojeny trvale (**permanentní dyády a tetrády**) nebo z tohoto spojení mohou být uvolněny, a pak jednotlivé elementy (spory) nesou na proximální straně buď jednoduchou jizvu (spory **monoletní** – uvolněné z dyády nebo tetrády paralelně sestavených spor) nebo tzv. Y jizvu (spory **triletní** – uvolněné z tetrády se sporami v tetraedru), popřípadě jsou zcela bez jizvy (monády).

Morfologicky nejjednodušší spory jsou označovány jako **kryptospory**. Jedná se o objekty bez jednoduché nebo triletní jizvy, které se mohou vyskytovat ve formě monád a permanentních dyád a tetrád. Přestože nálezy kryptospor pocházejí téměř výhradně z mořských sedimentů, jejich původ je předpokládán na souši. Kryptospory připomínají svojí morfologií spory recentních mechorostů.

V morfologickém vývoji spor jsou obvykle odlišovány následující fáze:

1. **předkryptosporová** – vyskytují se monády a koloniální cenobia (končí ve spodním ordoviku)

2. **kryptosporová** – objevují se monády a permanentní dyády a tetrády (střední ordovik až báze siluru)
3. **miosporová** – objevují se miospory se slabě skulpturovaným povrchem (silur).

Většina paleozoických spor je známa z palynologických preparátů připravených macerací, v nichž obvykle mizí vztah mezi vlastními sporami a makroskopickými zbytky rostlin produkujícími spory. Většina macerací získaných spor (*spora dispersae*) je z tohoto důvodu klasifikována v samostatném **turmální systému** (ve smyslu POTONIE), odděleně od makroskopických zbytků rostlin.

Turmální systém používaný pro *spora dispersae* je jedním z typických příkladů parataxonomické klasifikace založené výhradně na morfologických znacích izolovaných objektů. V turmálním systému jsou používány následující hierarchické úrovně:

Anteturma – více či méně odpovídá třídě (*Sporites* pro spory a *Pollenites* pro pyl),

Turma – založena na hlavních morfologických znacích (např. charakter jizvy), více či méně odpovídá řádu (např. *Triletes*, *Monoletes*),

Subturma – založena na méně významných morfologických znacích (např. zonálnosti spor), více či méně odpovídá čeledi (např. *Zonotriletes*, *Azonotriletes*),

Infraturma – založena na rozdílech v povrchové skulptaci (např. *Apiculati* charakteristické přítomností výčnělků na povrchu).

Mnohem řídkěji jsou popisovány tzv. spory *in situ* (spory získané z výtrusnic odebraných přímo z makroskopických zbytků rostliny). Tím je umožněno částečné propojování turmálního systému pro *spora dispersae* s botanickým systémem rostlin.

V palynologických preparátech svrchnoordovických a mladších hornin se vyskytují také rourkovité objekty, interpretované jako zbytky vodivých pletiv (tzv. **tubulární** a **filamentózní maceráty**). I u těchto mikrofosilií neznáme přesný vztah k makroskopickým zbytkům rostlin, z nichž pocházejí, a proto i pro ně používáme **turmální systém** (s úrovněmi anteturma, turma, infraturma) založený na celkové morfologii v kombinaci s povrchovými skulpturami stěny. Tento turmální systém má shodnou klasifikační filozofii jako systém pro *spora dispersae*, ale je na něm zcela nezávislý.

Vedle nepochybných zbytků vyšších rostlin se v siluru a devonu vyskytují problematické stélky, některými vlastnostmi připomínající suchozemské rostliny. Jsou pokryté obvykle silnou **kutikulou**, částečně s otvory nebo pravými průduchy. Uvnitř nesou známky vodivých pletiv nebo skupiny tlustostěnných spor. Mohou představovat **přechodné stavy** mezi řasami a vyššími rostlinami.

Nematothallus LANG – povlaky stélkové povahy mající na povrchu tlustou kutikulu s otvory. Občas byly na nich pozorovány vodivé elementy s náznakem kruhových ztlustlin. Vyskytují se zejména ve spodním devonu (obr. 23).

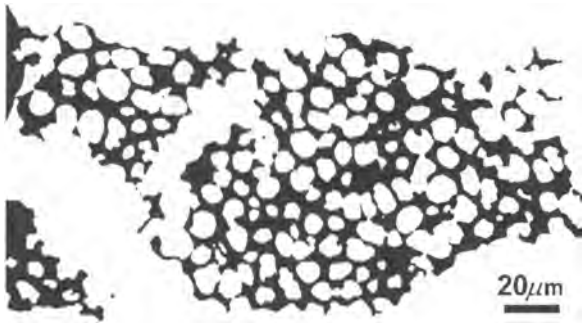
Parka FLEMING – ploché oválné stélky s radiálně uspořádanými políčky nesoucí na spodní straně výtrusnice (?) s hladkými tělisky představující snad spory. Připomíná zelenou řasu rodu *Coleochaete*, od které bývají odvozovány mechorosty. Vyskytuje se od svrchního siluru do spodního devonu (obr. 24).

Orestovia ZALESSKI – ploché, protažené, chudě větvené stélky mající na povrchu v prohlubinkách pravé průduchy. Uvnitř stélek byly pozorovány zbytky primitivních vodivých pletiv, popřípadě přilehlé spory. Stélky jsou silně kutinizované. Tato rostlina vytváří celé sloje tzv. papírového uhlí ve spodním devonu Kuzbasu a u Voroněže v Rusku (obr. 25).

SYSTÉM. V zásadě lze rozlišit mezi vyššími rostlinami dvě hlavní skupiny: mechorosty (*Bryophyta*) s málo rozvinutým sporofytem bez typických cévních svazků, a cévnaté rostliny (*Tracheophyta*) s mohutnějším sporofytem vybaveným cévními svazky. Cévnaté rostliny se dále rozpadají do dvou velkých skupin podle typu rozmnožování: **výtrusné** rostliny a **semenné** rostliny.

Podle poměru mezi haploidní a diploidní generací rozdělujeme vyšší rostliny v následujícím systému na **pět vývojových stupňů**, které nejsou vždy monofyletické:

- bryofytní rostliny – mechorosty – mají převahu gametofytní generace, na kterou je sporofyt vázán (**heteromorfní rodozměna s převahou gametofytu**).
- psilofytní rostliny – mají obě generace samostatné, svým vzrůstem přibližně srovnatelné (**izomorfní rodozměna**).
- pteridofytní rostliny – kaprad'orosty – mají obě generace samostatně žijící, sporofyt svým vzrůstem zdaleka převyšuje gametofyt (**heteromorfní rodozměna s převahou sporofytu**).
- gymnospermické rostliny – nahosemenné – mají **megagametofyt ukrytý uvnitř vajíčka**, který tvoří **primární endosperm** a v době růstu je vázán na sporofyt. Vajíčka jsou více méně volně přístupná, opylení zpravidla probíhá pomocí polinační kapky, oplození je jednoduché.
- angiospermické rostliny – krytosemenné – **megagametofyt ukrytý ve vajíčku** je značně redukován, vajíčka jsou ukryta v semeníku, opylení probíhá zachycením pylu na bliznu, **oplození je dvojité se vznikem sekundárního endospermu**.

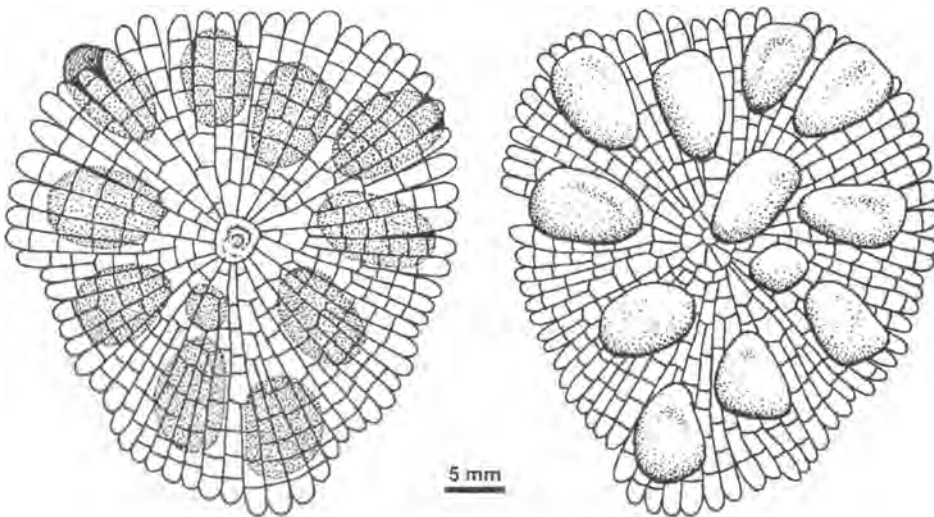


Obr. 23. *Nematothallus* LANG, útržek pletiva, spodní devon (TAYLOR & TAYLOR 1993).



Obr. 25. *Orestovia* ZALESSKI, stélky, spodní devon (MEYEN 1987). →

Obr. 24. *Parka* FLEMING, stélka z obou stran s naznačenými gametangii, spodní devon (TAYLOR & TAYLOR 1993).



Vývojový stupeň: **bryofytní rostliny – mechorosty**

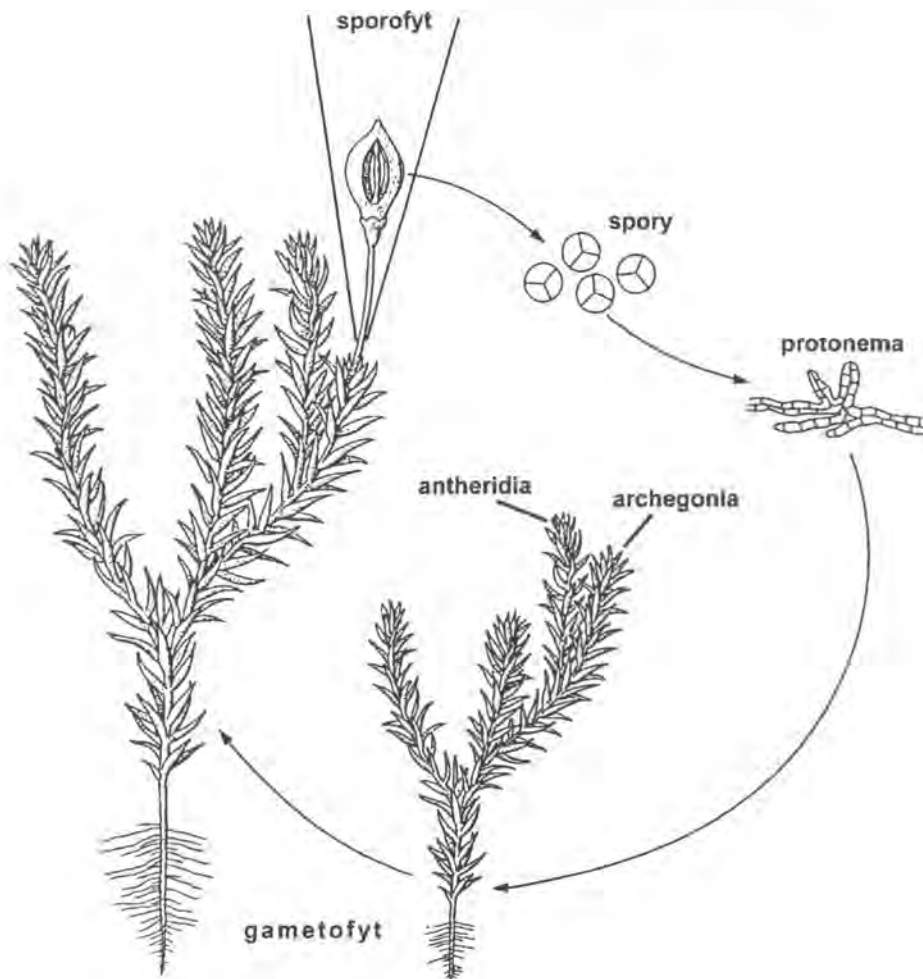
CHARAKTERISTIKA. Vývojový stupeň mechorostů se liší od většiny vyšších rostlin zahrnovaných mezi cévnaté rostliny (*Tracheophyta*) **nedostatkem cévních svazků**. V jejich životním cyklu **převládá gametofytní generace** (obr. 26). Systém mechorostů obvykle obsahuje jediné oddělení *Bryophyta* rozdělené do třech tříd: *Marchantiopsida* (jätrovky), *Anthocerotopsida* (hlevíky) a *Bryopsida* (mechy). Pro fytochemické i další rozdíly bývají tyto třídy považovány za samostatná oddělení.

Oddělení: *Bryophyta*

CHARAKTERISTIKA. Vlastní zelená mechová rostlina (gametofyt) vyrůstá z prvoklíčku (protonema). Je tvořena stélkou drobného vzrůstu, někdy rozčleněnou na **lodyžku** (kauloid) a **lístky** (fyloidy), připevněnou k substrátu jednoduchými vlákny, **rhizoidy**. Zvláště u mechů tvoří vodivé pletivo protažené buňky

bez kruhových či spirálních výztuh, zvané **hydroidy** a **leptoidy**. Na gametofyt je vázán nevětvený, zpravidla nezelený sporofyt, tvořený **štětem** s koncovou **tobolkou** (sporangiem).

EKOLOGIE. Mechorosty žijí obvykle v nejnižším patru **suchozemské** vegetace. Patří k pionýrským porostům osidlujícím obnažené podklady. Snášejí zastínění, pokrývají suché i vlhké půdy, močály, tvoří rašeliniště. Některé mohou inkrustovat uhličitanem vápenatým, např. v travertinových kaskádách (*Marchantia* LINNAEUS). Vzácnější jsou sladkovodní submersní (*Riccia* LINNAEUS).



Obr. 26. Životní cyklus mechorostů (JANSONIUS & MCGREGOR 1996).

STRATIGRAFIE. Ve fosilním stavu jsou známy **od spodního devonu**, ale již některé **ordovické** a **silurské** disperzní spory se jim podobají svou stavbou. Ty mohou naznačovat existenci společných předků mechorostů a psilofytních rostlin.

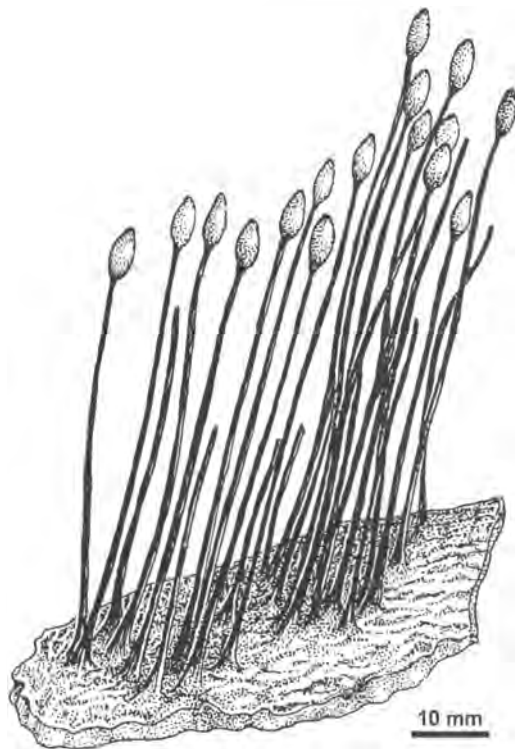
Sterilní stélky **játrovek** se vyskytují **od svrchního devonu**, celkem vzácné nálezy jsou známy v karbonu, druhohorách a terciéru. **Mechy** se také vzácně vyskytují v **prvohorách**. Ze svrchního permu jsou známy první doklady rašelínků (*Protosphagnum* NEUBURG). Fosilní doklady **hlevíků** (*Anthocerotopsida*) jsou spolehlivé až **od kříd**. Z fosilního záznamu se o vývoji mechorostů mnoho nedovídáme. **V rezentu** představují bohatě diverzifikovanou skupinu.

SYSTEM. *Bryophyta* se obvykle dělí na třídy (někdy považované za oddělení):

- *Marchantiopsida* – játrovky, mají tobolky bez sloupků, uvnitř obsahující vedle spor často i mrštníky.
- *Anthocerotopsida* – hlevíky, u nichž je tobolka velmi protažená, zelená, ve středu se sterilním sloupkem, chlopnovitě puká, uvnitř vedle spor jsou vyvinuty mrštníky.
- *Bryopsida* – mechy, u nichž je tobolka zpravidla se sloupkem, otvírá se víčkem, zřídka chlopněmi, mrštníky nejsou vyvinuty.

Sporogonites HALLE – za nejstarší makrofosilní doklady mechorostů se pokládají izolované štěty s koncovými tobolkami, které byly pod tímto názvem popsány ze spodního devonu (obr. 27). Je to rostli-

na dosud málo prozkoumaná. V pletivech štětu nebyly zjištěny vodivé elementy, výtrusnice mají sloupek sterilního pletiva a obsahují triletní spory. Tyto zbytky se podobají mechům s chlopňovitě pukavou tobolečkou bez víčka z řádu *Andreaeales*.



Obr. 27. *Sporogonites* HALLE, rekonstrukce skupiny štětů, spodní devon (STEWART & ROTHWELL 1993).

Vývojový stupeň: **psilofytí rostliny**

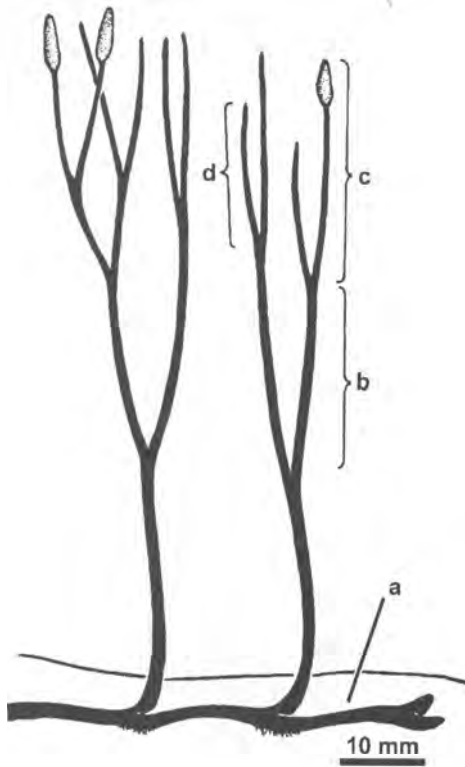
CHARAKTERISTIKA. Vývojový stupeň psilofytních rostlin zahrnuje skupinu čtyř oddělení zcela **vymřelých** jednoduchých **suchozemských** rostlin. Sporofyt a gametofyt jsou samostatné a svým vzrůstem vzájemně dosti podobné, vybavené svazky cévními. Nejsou u nich ještě vyvinuty pravé kořeny ani listy. Tělo se skládá z poléhavých **rhizomoidů**, někdy s rhizoidy, a z vystoupavých **mezomů a telomů**, někdy pokrytých trichomovými nebo ostnitými výrůstky. Telomy se větví **dichotomicky** (vidličnatě), **pseudomonopodiálně** (jedna větev vidličky přerůstá druhou) nebo **monopodiálně** (vytváří se centrální telom). **Sporofyty** nesou na fertálních telomech výtrusnice neboli **sporangia** (obr. 28). U **gametofytu** nesou některé telomy pohárkovité útvary s **pohlavními orgány**, buď s pelatkami nebo zárodečníky (obr. 29). Vodivá soustava jak u sporofytu tak u gametofytu je primitivní – **protostélická**. Vodivé dřevní elementy dosáhly u pokročilejších typů stadia pravých tracheid s dvouvrstevnou stěnou (G-typ), často se však vyskytují jen tracheidám podobné buňky s kruhovitým vyztužením stěny, která je uvnitř houbovitě pórzní (S-typ) (obr. 30–31) nebo protáhlé buňky bez vyztužení. Telomy jsou pokryté pokožkou s **pravými průduchy**. Sporangia jsou tlustostěnná, terminální nebo stranou přisedlá. Obsahují triletní spory obvykle stejné velikosti (**homosporie**).

EKOLOGIE. Psilofytí rostliny tvořily nízké bylinné až keřovité porosty **zaplavovaných břehů** v horní části litorální zóny (supralitorální). Jsou známy jak z brakických, tak sladkovodních facií. Žily zřejmě na rozhraní vody a souše **obojživelným** způsobem.

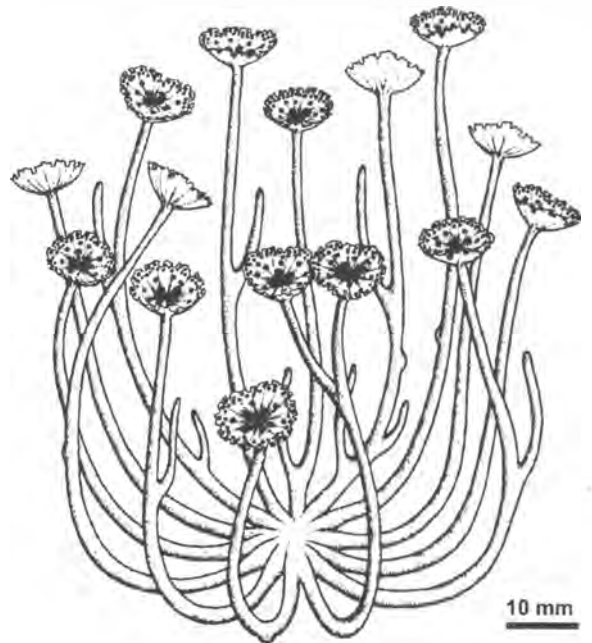
STRATIGRAFIE. První zástupci se objevují v **siluru**. Hlavní rozvoj psilofytních rostlin spadá do spodního devonu. Během devonu jsou vytlačovány kaprad'orostry. Značně pokročilé typy psilofytní rostliny (*Barrinophytales*) přežívají **do spodního karbonu**.

SYSTÉM. Podle typu vodivých elementů, větvení a pozice výtrusnic se dělí do čtyř oddělení:

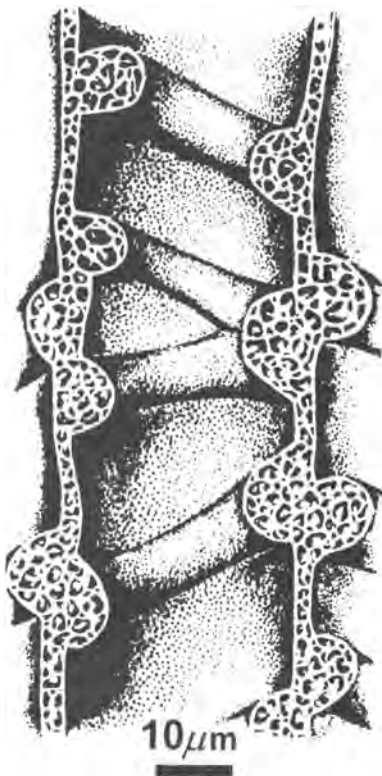
- *Protracheophyta*
- *Rhyniophyta*
- *Zosterophyllophyta*
- *Trimerophytophyta*.



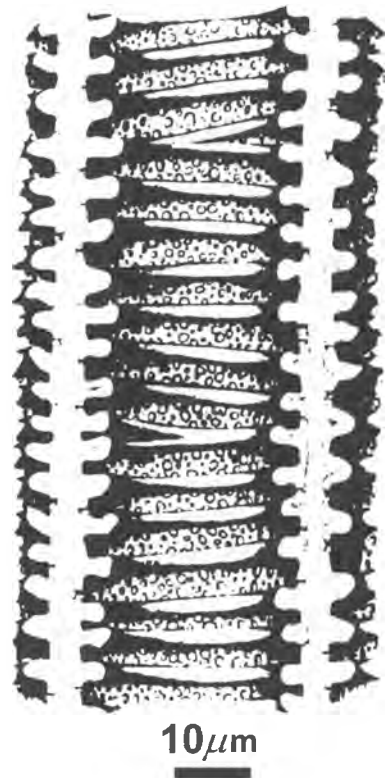
Obr. 28. Sporofyt psilofytní rostliny: *a* rhizomoid, *b* mezom, *c* fertální telom, *d* sterální telom (STEWART & ROTWELL 1993).



Obr. 29. *Sciadophyton* KRÄUSEL & WEYLAND, rekonstrukce gametofytu, spodní devon (KENRICK 1994).



Obr. 30. Vodivý element ryniofyt typu S (TAYLOR & TAYLOR 1993).



Obr. 31. Tracheida typu G (TAYLOR & TAYLOR 1993).

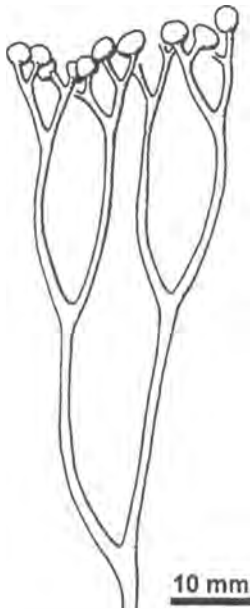
Oddělení: *Protracheophyta*

CHARAKTERISTIKA. Telomy jsou větvené **dichotomicky**. Ve vodivém pletivu byly prokázány vodivé buňky **bez výztuží** (výjimečně s náznaky kruhovitých ztlustlin). Výtrusnice nasedají **terminálně** na konci telomů. Oddělení obsahuje rostliny naznačující vztahy k mechorostům (např. *Horneophyton* BARGHOORN & DARRAH s vidličnatými výtrusnicemi se sloupkem, vztahovaný ke hlevíkům).

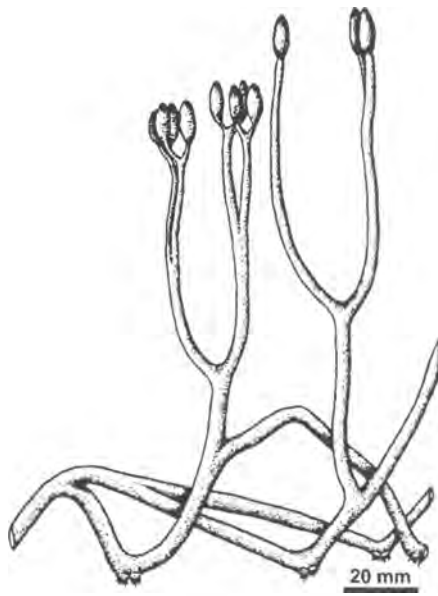
STRATIGRAFIE. Žily ve **svrchním siluru až spodním devonu**.

Cooksonia LANG – jsou známy jen terminální části sporofytu, vícekrát dichotomicky větvené, na konci s okrouhlými výtrusnicemi. *Cooksonia* platí za nejstarší makroskopický doklad vyšších rostlin. Byla popsána řada podobných samostatných rodů, odlišných např. stavbou výtrusnic. Spory jsou stejné velikosti (homosporie). *Cooksonia* se vyskytuje kosmopolitně od střední části siluru, také v barrandienu (obr. 32) až do spodního devonu.

Aglaophyton EDWARDS – sporofyt tvoří poléhavé rhizomoidy se skupinami rhizoidálních vláken a vidličnatě větvené telomy s terminální podlouhlou výtrusnicí (obr. 33). Na průřezu telomů zaujímá jen malou část centrální svazek (protostélé) bez typických tracheid, jen s vodivými elementy bez výztuží. Na pokožce byly zjištěny primitivní průduchy. Gametofyt má nevětvené telomy anatomicky odpovídající sporofytu ukončené pohárkem s pohlavními orgány. Vyskytuje se jen ve spodním devonu Skotska (lokality Rhynie).



Obr. 32. *Cooksonia* LANG, rekonstrukce vrcholu sporofytu, svrchní silur (TAYLOR & TAYLOR 1993).



Obr. 33. *Aglaophyton* EDWARDS, rekonstrukce sporofytu, spodní devon (SEWART & ROTHWELL 1993).

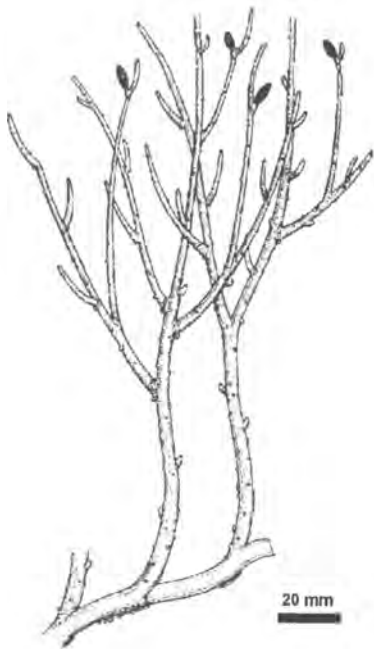
Oddělení: *Rhyniophyta*

CHARAKTERISTIKA. Větvení telomů zůstává většinou **vidličnaté**, poprvé se objevuje větvení **pseudomonopodiální**. Vodivé pletivo obsahuje **tracheidám podobné elementy (S-typ)**. Výtrusnice nasedají **terminálně** nebo **subterminálně**.

STRATIGRAFIE. Zástupci jsou rozšířeni **ve spodním devonu**.

Rhynia KIDSTON & LANG – telomy se větví dichotomicky až pseudomonopodiálně. Výtrusnice nasedají vedle vzrostného vrcholu subterminálně (obr. 34). Povrch telomů pokrývají průduchy a hrbolky připomínající hydatody (vodní skuliny). Mineralizované nálezy ze spodního devonu Skotska dovolily blíže rozpoznat anatomickou stavbu psilofytních rostlin.

Taenioocrada D. WHITE – zpočátku pseudomonopodiálně, výše dichotomicky větvené telomy tvoří hustou spleť zdánlivě plochých telomů, vzácně opatřených na konci skupinami vřetenovitých až kulovitých výtrusnic (obr. 35). Některé druhy nemají průduchy a žily patrně ponořené pod vodou. Vyskytuje se hojně ve spodnodedevonských uloženinách. V Porýní tvoří celé uhelné vrstvičky (haliseritové uhlí).



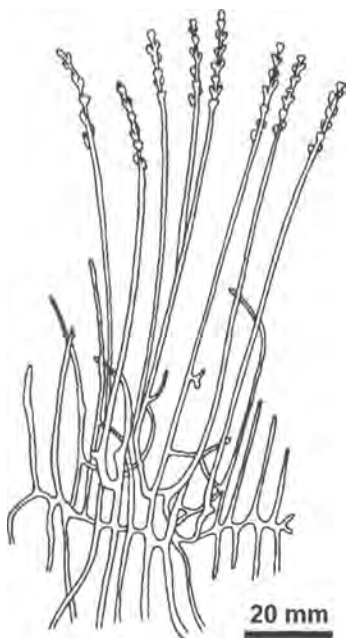
Obr. 34. *Rhynia* KIDSTON & LANG, rekonstrukce sporofytu, spodní devon (KENRICK & CRANE 1997).



Obr. 35. *Taeniochrada decheniana* (GOEPPERT) KRÄUSEL & WEYLAND, rekonstrukce sporofytu, spodní devon (SCHWEITZER 1990).

Oddělení: *Zosterophyllophyta*

CHARAKTERISTIKA. Toto pokročilejší oddělení má blízké vztahy k plavuňovitým rostlinám, které připomíná i vzhledem. Z rhizomoidů význačně větvených ve tvaru písmen H a K vyrůstají vystoupavé, dichotomicky až pseudomonopodiálně chudě větvené telomy,



Obr. 36. *Zosterophyllum myretonianum* LANG, rekonstrukce sporofytu, spodní devon (THOMAS & SPICER 1986).

někdy pokryté ostnitými výrůstky (enafyly). Konce telomů bývají **spirálně stočené**. Výtrusnice ledvinitého tvaru praskají příčnou štěrbinou a přisedají **bočně**, bývají sdruženy v koncové klasy. Protostélkové vodivé pletivo obsahuje **pravé tracheidy (G-typ)**. Triletní spory jsou vesměs stejné velikosti (homosporie), jen u řádu *Barrinophytales* je vyvinuta primitivní heterosporie (různě velké spory v tomtéž sporangiu).

STRATIGRAFIE. Mnoho zástupců je rozšířeno hlavně ve **spodním devonu**, malá část přežívá do svrchního devonu (*Barrinophytales do spodního karbonu*).

Zosterophyllum PENHALOW – poléhavé rostliny, tvořící splet' dichotomicky větvených rhizomoidů ve tvaru H a K. Vystoupavé telomy jsou lysé, v mládí spirálně na konci stočené, fertilní s koncovým jednořadým nebo dvouřadým klásem ledvinitých výtrusnic (obr. 36). Tracheidy mohou být spirálně až schodovitě ztlustlé. Řada zástupců se vyskytuje kosmopolitně ve **spodním devonu**.

Sawdonia HUEBER – rod habituelně dosti podobný předchozímu má telomy pokryté ostnitými enafyly. Průduchy leží vždy mimo ostny, do kterých nezasahuje žádná žilka. Tyto výrůstky jsou považovány za výchozí stadium **vývoje mikrofylního** typu olistění. Vystoupavá část až 30 cm vysoká ne-

se přisedlá či krátce stopkatá sporangia buď jednotlivě nebo v řídkých klasech (obr. 37). Protostélé obsahuje tracheidy kruhovitě ztlustlé. Zástupci tohoto rodu tvoří charakteristickou složku spodnosedevonských flór západní Evropy a Severní Ameriky.

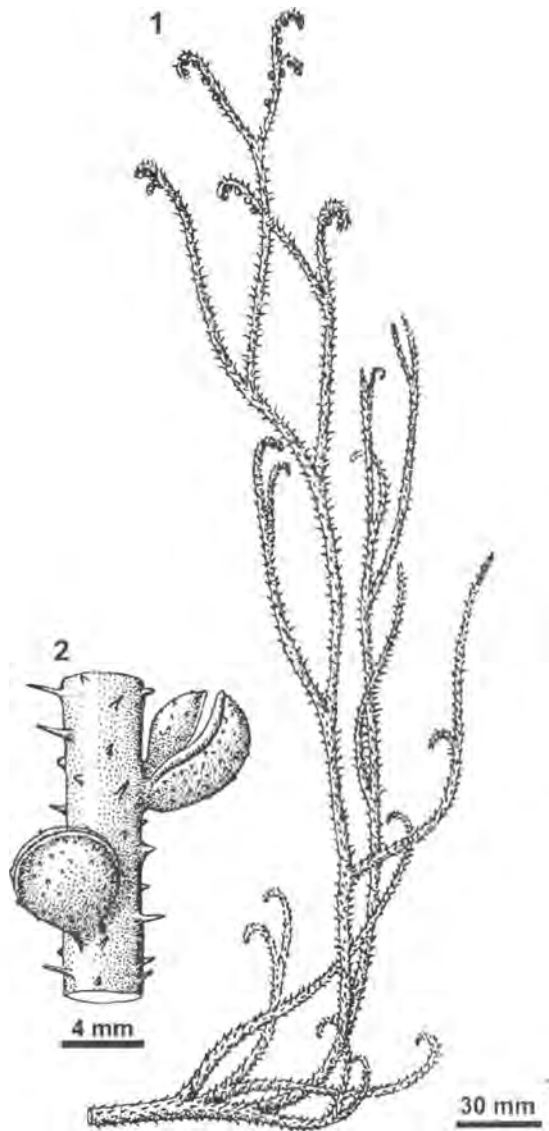
Oddělení: *Trimerophytophyta*

CHARAKTERISTIKA. Dosahují robustního vzrůstu do 1 m. Telomy sporofytu jsou **pseudomonopodiálně až monopodiálně** větvené, postranní telomy vytvářejí dichotomicky, někdy zčásti i trichotomicky větvené soustavy – výchozí stav pro vznik megafylního typu olistění. Telomy mohou být pokryty jemnými chlupovitými výrůstky. Vodivá soustava je **protostélková**, ale je mnohem mohutnější než u předchozích oddělení. Obsahuje **tracheidy kruhovitě, spirálně, schodovitě ztlustlé** (P-typ) až téměř dvůrkaté. Kůra i stéle je vyztuženo ligninem. Podzemní část si zachovává charakter větvených rhizomoidů. Vřetenovitá stopkatá sporangia tvoří **skupiny** na koncích některých telomů. Vzhled gametofytu není známý.

Vývojově tvoří *Trimerophytophyta* počátek **megafylní** vývojové linie směřující k rostlinám přesličkovitým, kapradinovitým a prvosemenným.

STRATIGRAFIE. Vyskytují se v několika málo rodech hlavně ve **spodním a středním devonu**, přežívají až do **svrchního devonu**.

Psilophyton DAWSON – tento nejrozšířenější zástupce mohutného vzrůstu se vyznačuje stejným větvením pseudomonopodiálního až monopodiálního typu s dlouhými postranními, dichotomicky větvenými soustavami. Fertilní části telomů nesou přímé nebo i převislé skupiny vřetenovitých výtrusnic (obr. 38), které se otvíraly podélnou štěrbinou. Vodivá soustava zaujímá asi čtvrtinu průřezu telomu. Vodivé elementy dosáhly nejpokročilejšího typu mezi psilofytními rostlinami: mezi tracheidami se vyskytují schodovitě ztlustlé tracheidy s drobnými okrouhlými ztenčeninami – první případ primitivních dvůrků (obr. 39). *Psilophyton* se vyskytuje od spodního do svrchního devonu, také ve středním devonu barrandienu.



Obr. 37. *Sawdonia* HUEBER: 1 rekonstrukce sporofytu, 2 sporangia, spodní devon (STEWART & ROTHWELL 1993).

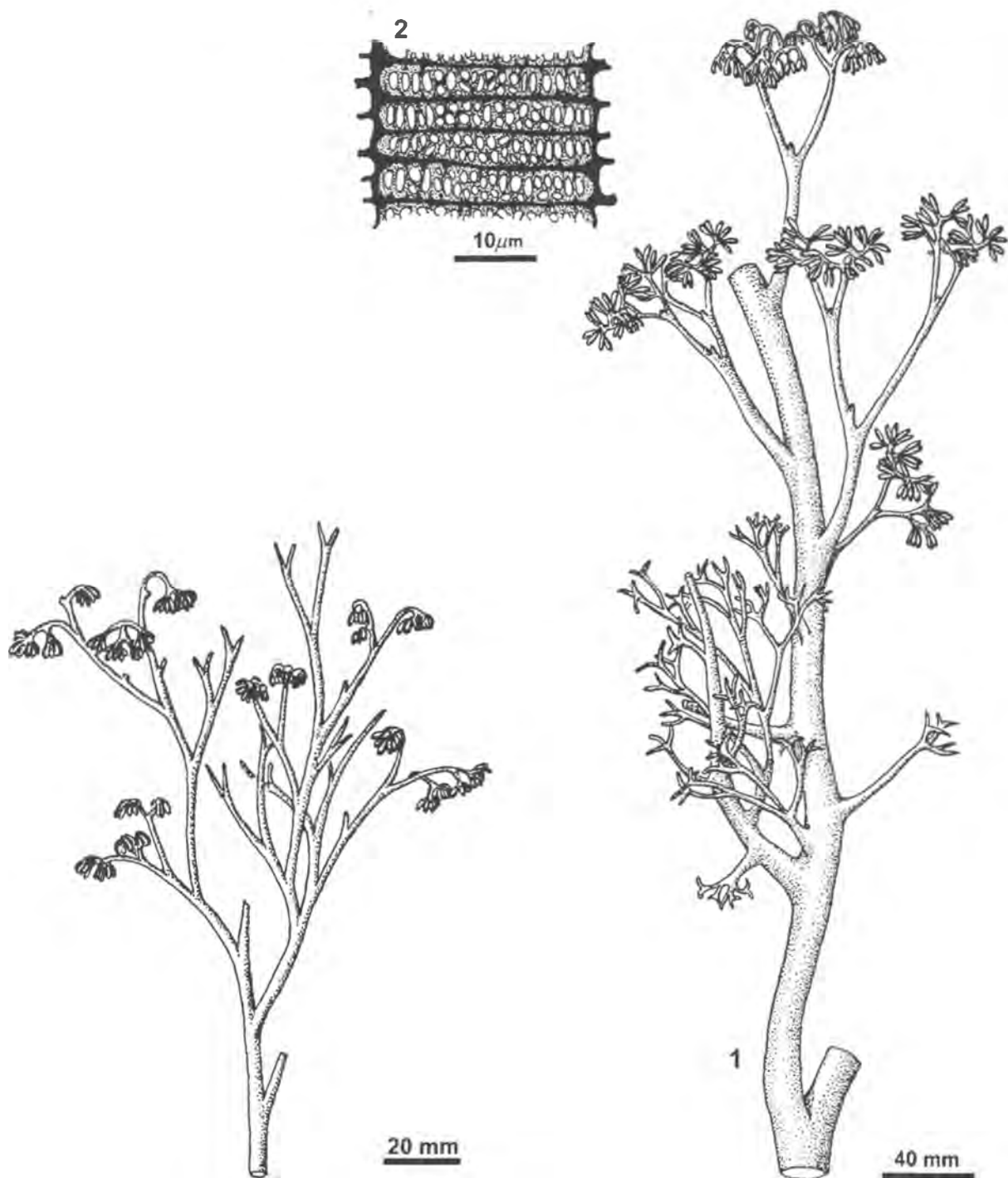
Vývojový stupeň: **pteridofytní rostliny** – kapradorosty

CHARAKTERISTIKA. Tento vývojový stupeň cévnatých (tracheofytních) rostlin má samostatnou, výživou **neodvislou sporofytní i gametofytní generaci**, ale gametofytní je silně **redukovaná** do formy drobného stélkovitého **proklu** většinou odděleného pohlaví. Sporofyt se skládá ze **stonků, kořenů a listů** a nese výtrusnice produkující spory (obr. 40). Listy vznikly buď z výrůstků na telomech (**primární mikrofylye** u plavuňovitých rostlin) nebo zploštěním a srůstem celých systémů telomů (**makrofylye** u ostatních oddělení). Kapradorosty se rozmnožují **sporami**. Odvozují se od psilofytních rostlin.

STRATIGRAFIE. První kapradorosty se objevují souběžně s psilofytními rostlinami již ve spodním devonu (*Baragwanathia* LANG & COOKSON). Během devonu nabývají převahu, v mladších prvohorách, zejména v karbonu dosahují maximálního rozvoje. S výjimkou oddělení *Progymnospermophyta*, které vymírá již v karbonu, přežívají ostatní kapradorosty do současnosti.

SYSTÉM. Podle charakteru listů, stonku a umístění výtrusnic se dělí do čtyř oddělení (také uváděných jako třídy):

- *Lycopodiophyta* (*Lycophyta*) – plavuňovité rostliny,
- *Equisetophyta* (*Sphenophyta*) – přesličkovité rostliny,



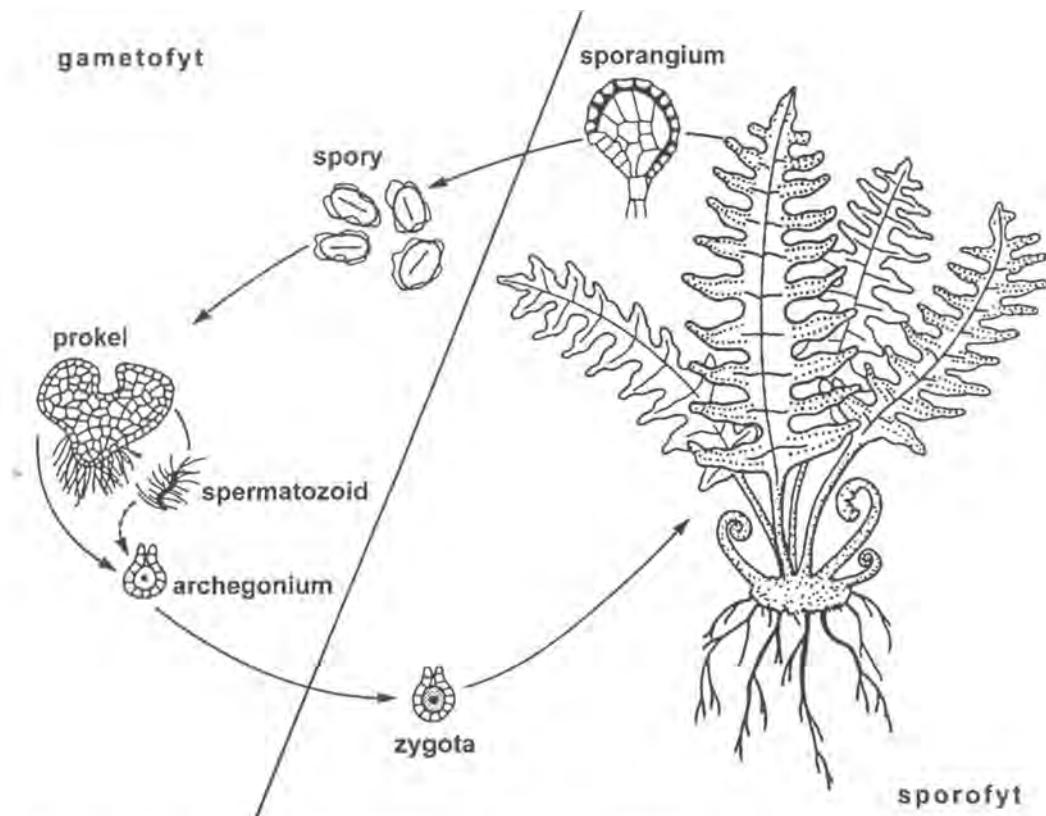
Obr. 38. *Psilophyton dapsile* KASPER, ANDREWS & FORBES, rekonstrukce, spodní devon (STEWART & ROTHWELL 1993).

Obr. 39. *Psilophyton dawsonii* BANKS, LECCLERQ & HUEBER: 1 rekonstrukce, 2 dvůrky ve stěně tracheidy (typ P), spodní devon (STEWART & ROTHWELL 1993).

- *Polypodiophyta* (*Pterophyta*) – kapradinovité rostliny,
- *Progymnospermophyta* – prvosemenné rostliny.

Oddělení: *Lycopodiophyta* (*Lycophyta*) – plavuňovité rostliny

CHARAKTERISTIKA. Tyto cévnaté výtrusné rostliny jsou **primárně mikrofylní**. Jejich listy vznikly z enafylů (u oddělení *Zosterophyllophyta*) tak, že do nich pronikla žilka vybihající ze stělé. U některých



Obr. 40. Životní cyklus kaprad'orostů (JANSONIUS & MCGREGOR 1996).

zástupců je v paždí listů vyvinuta **lingula** čili pajazýček. Výtrusnice nasedají **jednotlivě** na stoněk, většinou v paždí listů – **sporofylů**, které zpravidla tvoří jednoduché **šišťice**. Spory mohou být stejné velikosti (**homosporie**), část plavuňovitých rostlin je však **heterosporních**. Plavuňovité rostliny vznikly z psilofytních, a to z oddělení *Zosterophyllophyta*, s kterými tvoří přirozenou vývojovou linii. Ve stonku je vyvinuto **protostélé**, **sifonostélé** až **plektostélé**. Od bylinných typů se ještě ve svrchním devonu vyvinuly **první stromy**, které převládly v karbonu. U nich stonky druhotně tloustly.

EKOLOGIE. Jsou to převážně **suchozemské** rostliny. V minulosti tvořily hlavní **uhlotvornou** složku **kamenouhelných** močálových lesů tropického pásma. V dnešní době obývají nejrůznější části zeměkoule od tropického pásma po alpskou zónu velehor. Některé žijí také na dně jezer (*Isoetes* LINNAEUS).

STRATIGRAFIE. První zástupci se objevují již **ve spodním devonu**, hlavní rozvoj skupiny spadá do karbonu. Od permu **do recentu** přežívá jen několik málo rodů.

SYSTÉM. Obsahuje jedinou třídu *Lycopodiopsida*, která se dělí do několika řádů (zčásti vymřelých) podle přítomnosti linguly, charakteru spor a vzrůstu.

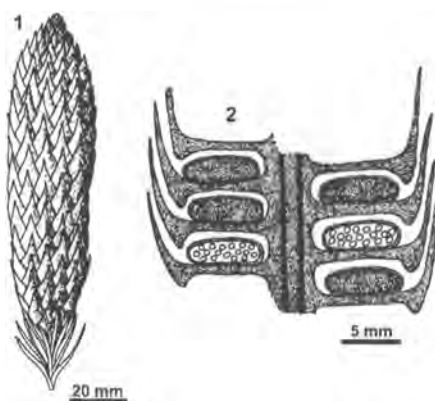
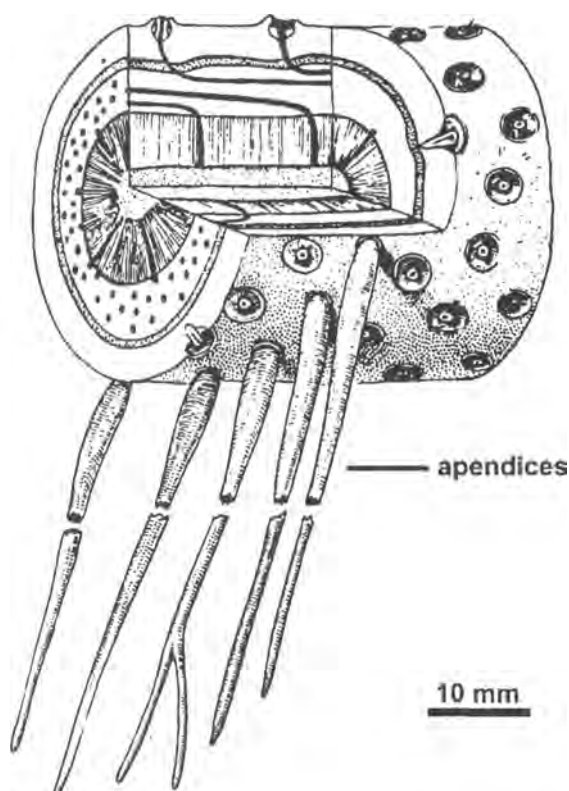
Řád: *Protolepidodendrales* – zahrnuje bylinné poléhavé rostliny s protostélickým stonkem, rozšířené ve spodním a středním devonu. Výtrusnice nejsou seskupeny do šišťic.

Protolepidodendron POTONIÉ & BERNARD – liší se od ostatních plavuňovitých rostlin tím, že listy jsou na konci vidličnatě rozštěpené, výtrusnice se z paždí listu vysunují na jeho bázi. Je to typ homosporický, elingulátní (bez vyvinutého pajazýčku). Svým vzrůstem připomíná dnešní bylinné plavuně. Vyskytuje se ve spodním a středním devonu, také v našem barrandienu (obr. 41).



Obr. 41. *Protolepidodendron* ARNOLD, rekonstrukce, spodní devon (TAYLOR & TAYLOR 1993).

Řád: *Lepidodendrales* – zahrnuje stromkovité až vysoké stromovité typy. Jejich kmene se skládaly především z mohutné kůry a slaběji vyvinuté dřevní části (**korové kmene**), uvnitř s dřevní (sifonostélické), které **druhotně tloustly**. Jejich kůra je v horní části kmene pokryta **listovými polštářky**, jejichž konfigurace je pro jednotlivé rody charakteristická. Ve spodní části kmene se kůra odlupovala podle různě hlubokých vrstev. Takové zkameněliny označujeme jako **dekortikáty**. Spodní část kmene se do půdy vícekrát dichotomicky rozvětňuje a tvoří plochý systém stonkové povahy. Jeho větve zvané **stigmatie** (obr. 42) nesou ve šroubovici vlastní duté kořeny – **apendices**. Celým stromem probíhá větrací pletivo, které v pruzích ústí do listových polštářků a dále do listů – na povrchu kmene se jeví jako v párech uspořádané jizvičky (**parichnos** – obr. 44). U pokročilejších typů je vždy vyvinuta **lingula**. Výtrusnice jsou umístěny **po jedné** na bazi sporofylů, které skládají **šišťice**. Spory jsou jak drobné (miospory) tak zvětšené (megaspory). V jednom sporangiu (obr. 43), často i v téže šišťici, se vyskytuje jen jeden typ spor. **Heterosporie** dochází někdy do extrémního případu, kdy v megasporangiu se vyvíjí jediná megaspóra („předsemenný stav“).



Obr. 43. *Flemingites* CARRUTHERS, šišťice lepidodendra: 1 celkový vzhled, 2 průřez ukazující sporofyly nesoucí megasporangia a mikrosporangia, karbon (THOMAS & SPICER 1986).

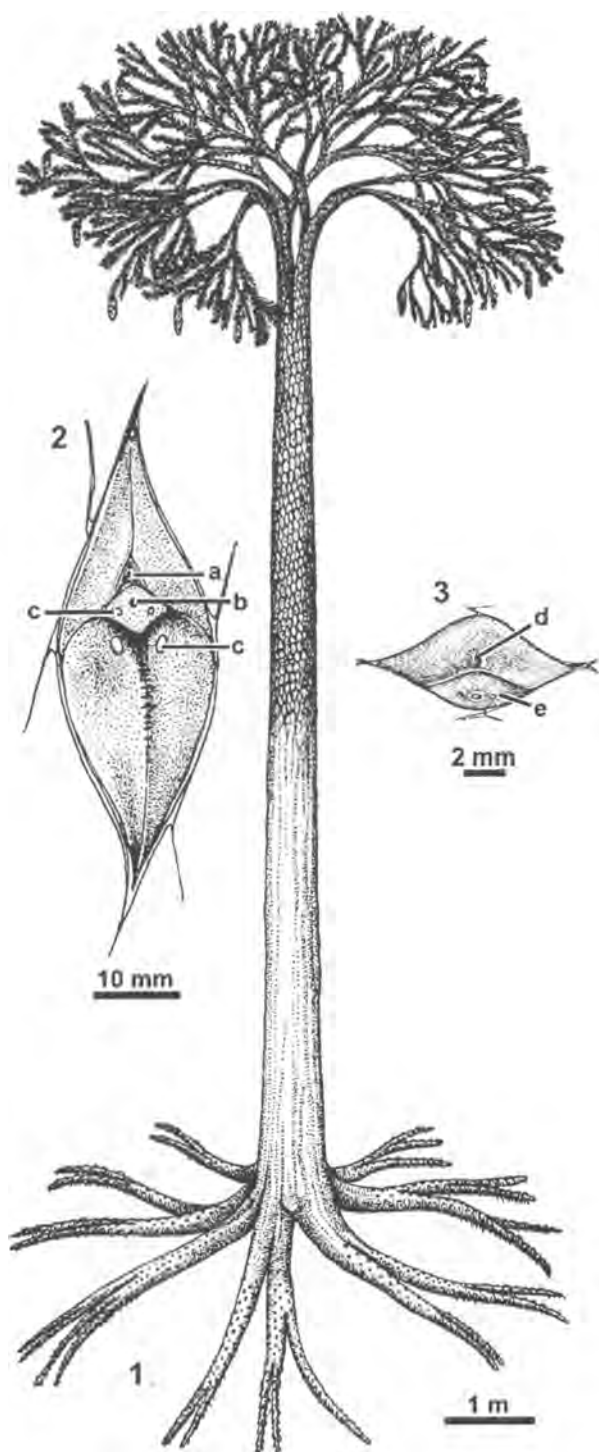
Obr. 42. Stigmatie nesoucí kořeny, karbon (STEWART & ROTHWELL 1993).

Zástupci tohoto řádu se vyskytují od svrchního devonu již jako uhlotvorné dřeviny, vymírají na konci spodního permu vlivem globální aridizace. Většina byla vázána na močálové prostředí.

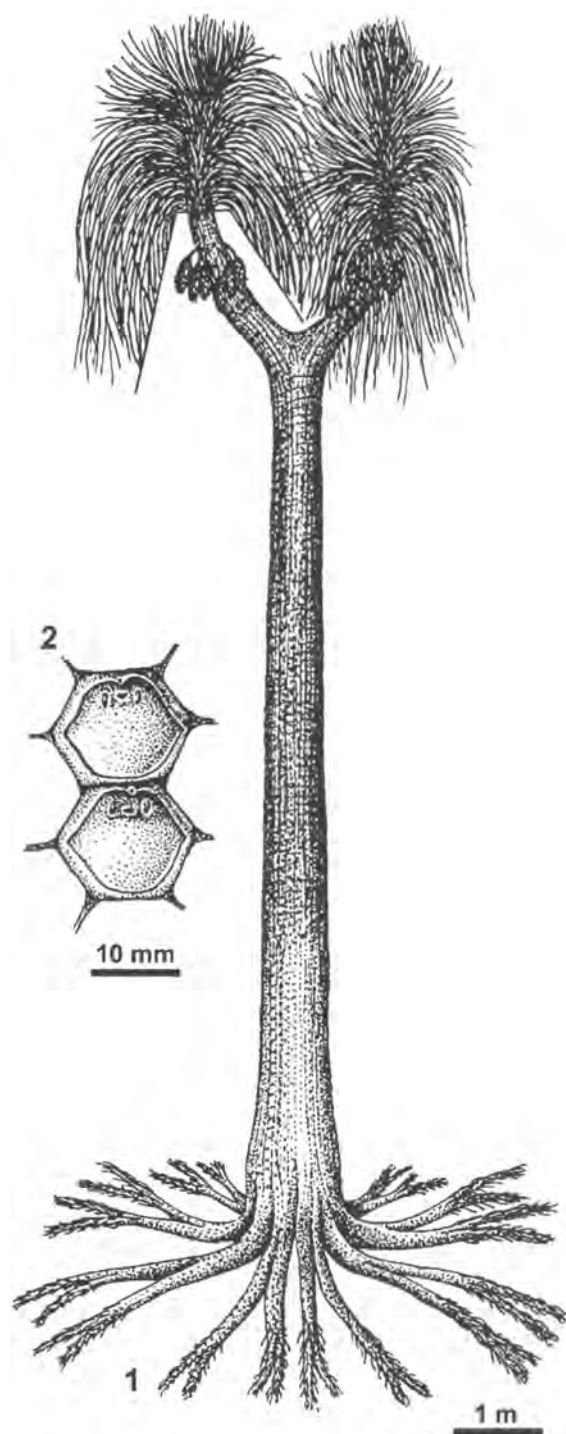
Lepidodendron STERNBERG – tyto stromy dosahovaly až 30 m výšky, měly rozvětvenou korunu i spodní systém stigmarií, který kotvil strom do bažinné houpaté půdy. Od horní části kmene až po tenké větve je kůra pokryta svislými větvenými polštářky ve šroubovici. Podle průduchů na listových polštářcích lze soudit, že tato část kmene byla zelená a přispívala k asimilaci. Listy dosahovaly i několika decimetrů délky. Šišťice vyrůstaly na konci větví (obr. 44.1–2). Fosilní části kůry jsou zvláště charakteristické pro karbonské uložení. Vzácnější jsou ve spodním permu.

Lepidofloyos STERNBERG – liší se od předchozího rodu kosočtverečnými listovými polštářky protaženými horizontálně (obr. 44.3). V šišťicích jsou buď jen mikrosporangia nebo megasporangia. V megasporangiu se vyvíjí jen **jediná megaspóra** (*Lepidocarpon* SCOTT). Šišťice jsou rozpadavé, sporofyl sloužil zřejmě jako létací aparát. Tento rod je omezen na období karbonu.

Sigillaria BRONGNIART – kmene jsou chudě větvené nebo jednoduché ve vrcholové části, na spodu jsou rozvětvené v poněkud redukovaný stigmatiový systém. Kůra je pokryta šestibokými až zaoblenými polštářky, které přes své šroubovité uspořádání vytvářejí svislé řady (**ortostichy**). Šišťice vyrůstají přímo na kmene – kauliflorie (obr. 45). Rod je významný pro svrchní karbon, přežívá do spodního permu.



Obr. 44. Rekonstrukce habitu a detaily kůry zástupců řádu *Lepidodendrales*: 1 *Lepidodendron* STERNBERG, 2 detail polštářku, a lingula, b cévní svazek, c parichnos, 2 *Lepidoslojos* STERNBERG, detail ploštářku, d lingula, e cévní svazek a parichnosy po stranách, karbon (STEWART & ROTHWELL 1993).



Obr. 45. *Sigillaria* BRONGNIART: 1 rekonstrukce habitu, 2 detail polštářku, karbon (STEWART & ROTHWELL 1993).

Žijící plavuňovité rostliny představují řády *Isoëtales* – šidlatkotvaré, lingulátní heterosporní, silně redukovaný koncový člen linie stromovitých plavuní, známý od křída, *Lycopodiales* – plavuňotvaré, bylinné homosporní elingulátní typy známé již od karbonu, a *Selaginellales* – vranečkotvaré, bylinné

lingulátní heterosporické typy, doložené ojediněle v karbonu a silně diferencované v druhohorách, zejména v křídě.

Oddělení: *Equisetophyta (Sphenophyta)* – přesličkovité rostliny

CHARAKTERISTIKA. Nápadným znakem tohoto oddělení je **článkovaný stonek** a uspořádání listů na nodech do **přeslenů**. Stonky byly buď **plné** (aktinostélické) nebo **duté** (zvláštní typ sifonostéle z rozdělenými provazci cévních svazků – arthrostéle). V minulosti Země dosahovaly **stromovitého vzrůstu** a **druhotně tloustly**. Listy jsou buď mnohožilné nebo častěji jednožilné, často bočně srůstající a redukováné. Sporangia vyrůstají po jednom až několika na stopkách (**sporangioforech**), které tvoří přesleny sestavené do šištice nebo pásů na stonku. **Šištice** mohou, ale nemusí obsahovat přesleny sterilních listenů, střídajících se se sporangiofory. V době zralosti se vnější vrstva spory zpravidla rozdělí do pentlic (**hapter**). U vymřelých rodů je vyvinuta heterosporie včetně extrémního případu, kdy v megasporangiu přetrvává jediná spora („předsemenný stav“). Adventivní kořeny vyrůstají z nodů (článků) na podzemních oddencích.

EKOLOGIE. Jak v minulosti tak v dnešní přírodě osidlují převážně **vlhká až mokřadní stanoviště**. V karbonu se podílely na vzniku **uhelných slojí**.

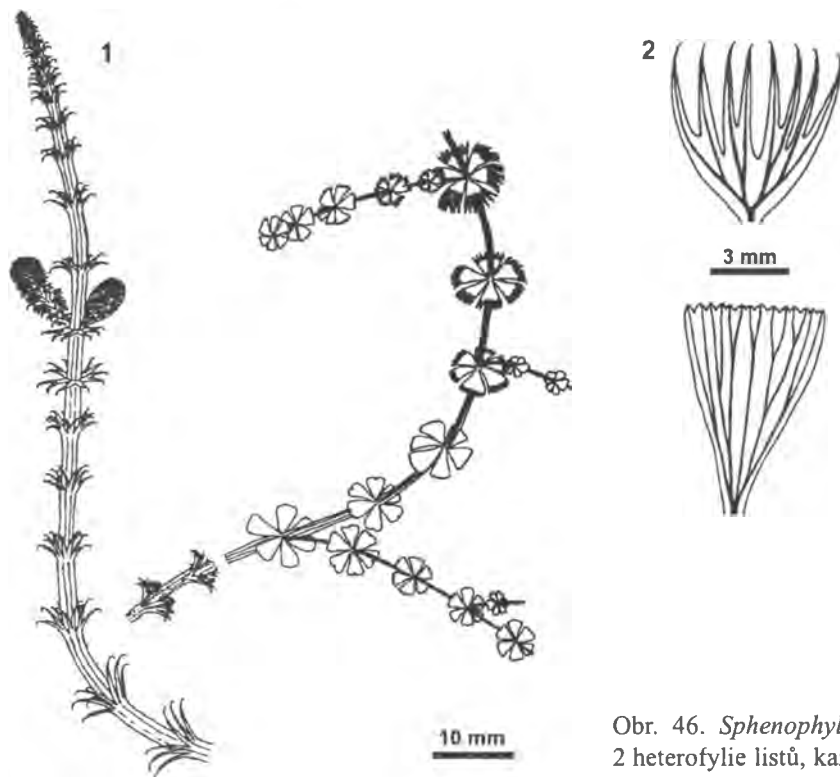
STRATIGRAFIE. Přesličkovité rostliny se objevují až **ve svrchním devonu** a jejich odvození od psilofytních rostlin není zcela objasněno. Největšího rozvoje dosahují v karbonu. **Do recentu** přetrvává jediný rod *Equisetum* LINNAEUS sensu lato – přeslička.

SYSTÉM. Obsahují jedinou třídu *Equisetopsida* rozdělenou na několik vymřelých řádů a na jediný přežívající do současné doby, a to podle stavby stonku, typu olistění a uspořádání šištic.

Řád: *Sphenophyllales* – stonky jsou **plné, proto- až aktinostélické**, stéle na průřezu trojboké. Stonky slabě druhotně tloustnou. Vzrůstem to byly poléhavé nebo vystoupavé, jednoduše větvené keřky v podrostu močálových pralesů permokarbonu. Listy v přeslenech jsou **mnohožilné**. Válcovité šištice vyrůstají na postranních větvích. Jsou **homosporní**.

Zástupci řádu se vyskytují od svrchního devonu do triasu.

Sphenophyllum BRONGNIART – sterilní článkované lodyhy s 6–9tičetnými přesleny mnohožilných klínovitých až oválných listů, jejichž čepel je často rozdělena do různé hloubky podle dichotomické žilnatiny. Na téže rostlině mohou vyrůstat celistvé i dělené listy (**heterofylie**). Fertilní lodyhy nesou obvykle štíhlé článkované šištice (obr. 46). V nich se střídají přesleny sterilních listenů a sporangioforů, nasedajících těsně nad pažďím a nesoucích po jedné až několika výtrusnicích (rod *Bowmanites* BINNEY). Na spo-



Obr. 46. *Sphenophyllum* BRONGNIART: 1 rekonstrukce, 2 heterofylie listů, karbon (THOMAS & SPICER 1986).

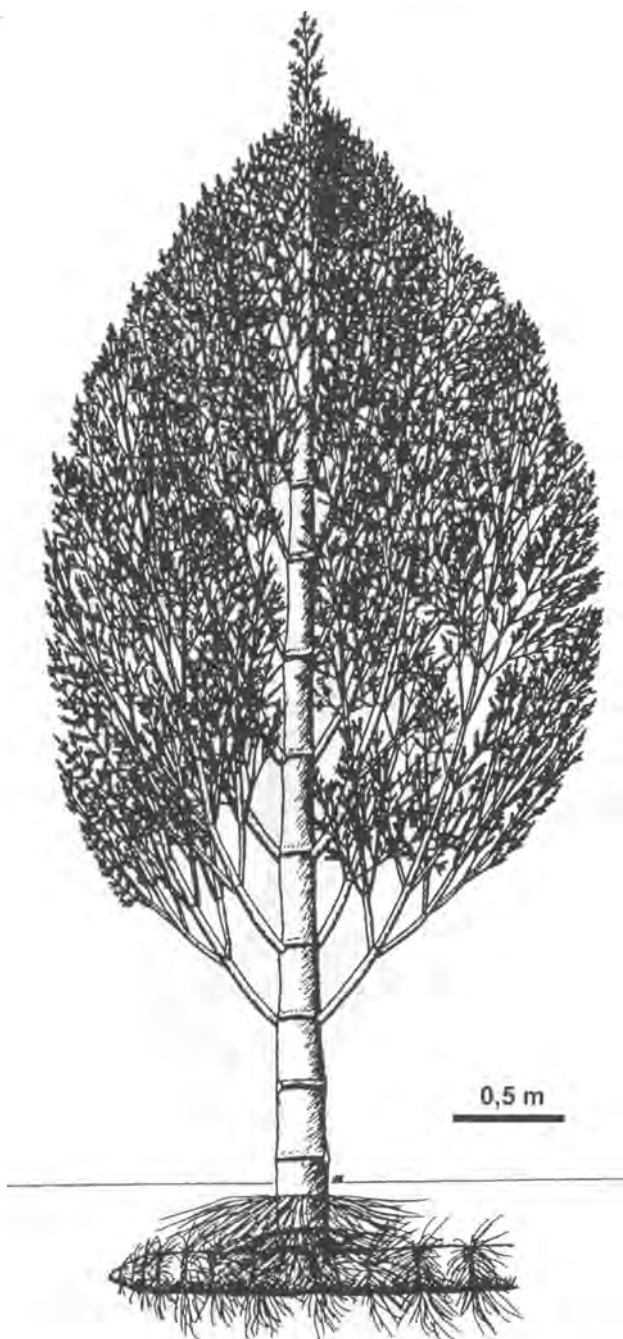
rách zhruba stejné velikosti je drobná triletní jizva. Rod obsahuje řadu stratigraficky významných druhů rozšířených od svrchního devonu do permu, kdy vymírá.

Řád: *Equisetales* – článkované stonky mají širokou dřevnou dutinu, jsou sifonostélické (tzv. arthrostélé), často s vyvinutým druhotným dřevem. V karbonu dosáhly **stromovitého vzrůstu**, později jsou převážně bylinné. Kořeny vyrůstaly z oddenků na nodech. Listy jsou v **mnohočetných přeslenech**, jen výjimečně dichotomicky rozdělené, zpravidla **jednožilné**, čárkovité až podlouhlé, často do určité míry vzájemně srostlé v límečky až pochvy. V článkovaných šišticích se buď střídají přesleny sterilních listů se sporangioforou nebo šištica sestává pouze ze sporangioforů, obvykle s několika výtrusnicemi. Spory i u vymřelých typů mají vnější vrstvu rozdělenou do pentlicovitých hapter. Zástupci z karbonu jsou někdy heterosporní.

Nejstarší zástupci jsou známy ze svrchního devonu, velkého rozvoje dosáhl řád v karbonu, v druhohorách je zastoupeno několik rodů, z nichž jediný (*Equisetum* LINNAEUS) přežívá do třetihor a recentu.

Calamites BRONGNIART – tyto stromovité přesličky dosahoval výše až 20 m. Byly obvykle pravidelně větvené. Tvořily tzv. **trubkové kmene** s mohutnou dřevnou dutinou a vrstvou druhotného dřeva. Na

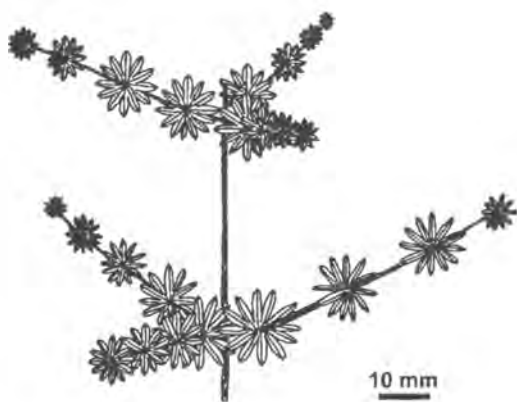
výlících dutin je vytlačen průběh cévních svazků, které se na nodech ve svém průběhu střídají a vzájemně spojují (u rodu *Archaeocalamites* STUR ze spodního karbonu jsou průběžné). Kmeny vyrůstaly převážně z vodorovných mohutných oddenků (obr. 47), výjimečně z rozšířeného spodku kmene. Povrch kmene byl hladký, článkovaný, s jizvami po větvích. Tenké větve nesly přesleny jednožilných listů, buď čárkovitých, vzájemně nesrostlých (formální rod *Asterophyllites* BRONGNIART – obr. 48) nebo podlouhlých, těsně při spodu límečkovitě srostlých (*Annularia*



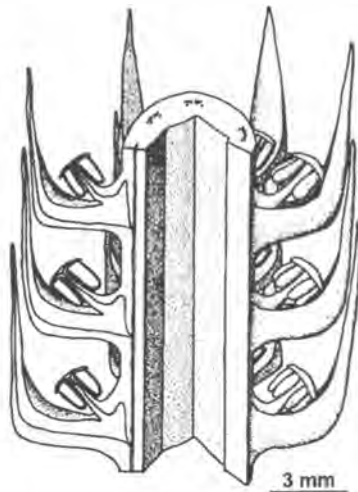
Obr. 48. *Asterophyllites* BRONGNIART, olístění kalamitů, karbon (NĚMEJC 1963).

Obr. 47. *Calamites* BRONGNIART, rekonstrukce habitu, karbon (THOMAS & SPICER 1986).

STERNBERG – obr. 49). Šišťice vyrůstaly buď samostatně nebo ve skupinách na postranních větvích, nesly střídavě přesleny sterilních listů a sporangioforů. Podle jejich vzájemné pozice a uspořádání se rozeznává řada různých přirozených rodů (např. *Calamostachys* SCHIMPER, *Palaeostachya* WEISS – obr. 50). Většina je homosporních, jen menší část má rozlišeny miospory a megaspory, u rodu *Calamocarpon* BAXTER vyspívá v megasporangiu jen jedina spora.

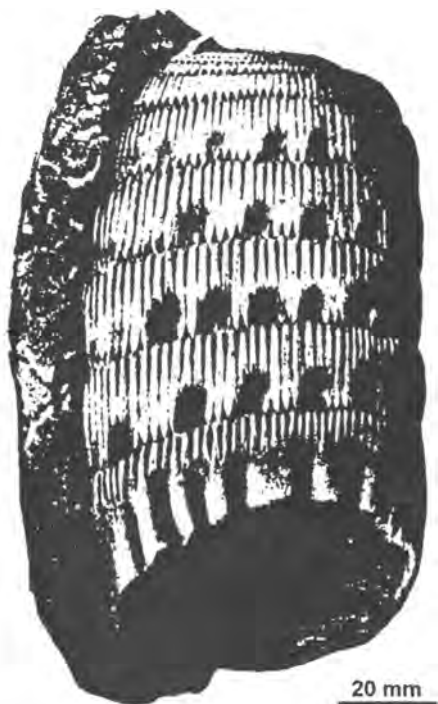


Obr. 49. *Annularia* STERNBERG, olistění kalamitů, karbon (THOMAS & SPICER 1986).



Obr. 50. *Palaeostachya* WEISS, průřez šišťice kalamitů, karbon (THOMAS & SPICER 1986).

Equisetites STERNBERG – tyto bylinné typy druhotně netloustly, i když dosahovaly značných rozměrů. Jejich listy jsou srostlé do pochev na nodech (obr. 51). Šišťice nasedají ve skupinách na postranní větve a nemají sterilní listy, sporangiofory jsou štítkovité, s výtrusnicemi na spodu štítku jako u dnešních přesliček (obr. 52). Na nodech podzemních oddenků se vyskytují přeslenité, hlízovitě zduřelé články, sloužící k vegetativnímu rozmnožování. *Equisetites* je znám již v karbonu, je význačnou fosilií triasu. Později přímo navazuje na dnešní rod *Equisetum*, známý od křídly.



Obr. 52. *Equisetites* STERNBERG, šišťice a zvětšený štítek naspodu s výtrusnicemi, trias (KELBER & HANSCH 1996).

Obr. 51. *Equisetites* STERNBERG, část lodyhy, trias (HIRMER 1927).

Oddělení: *Polypodiophyta (Pterophyta)* – kapradinovité rostliny

CHARAKTERISTIKA. Stonky kapradin až na výjimky nemají vyvinuté druhotné dřevo. Vedle bylinných typů jsou i v dnešní přírodě zastoupeny jako stromy. Jejich kmeny jsou obaleny mohutným pláštěm tvořeným spleť **vzdušných kořenů (plášťové kmeny)**. Část zaujímající stéle je menšího průřezu. Jeho uspořádání obráží rozvoj listové soustavy. Od původních **protostélických** typů se odvozují **sifonostélické** až **diktyostélické**. Vzácně se vyskytuje polystélie. Z oddenků a spodků stromů vyrůstají kořeny. Listy jsou **megafylního** typu. Vějíře vznikly srůstáním a zploštěním celých soustav telomů známých u oddělení *Trimerophytophyta*. Listové vějíře nesou na spodu či na okraji sporangia, obvykle v **kupkách (sorech)** – odtud jejich označení **trofosporofyly**. Sporangia jsou buď silnostěnná, **eusporangiátní**, na mohutné stopce a nemají vyvinutý prstenec (anulus) nebo jsou tenkostěnná, **leptosporangiátní**, na tenké stopce, ve stěně s vyvinutou řadou tlustostěnných buněk – **prstencem**, který napomáhá k otvírání výtrusnice. Mezi oběma extrémami jsou známé kapradiny (řád *Osmundales*), u kterých silnostěnné sporangium na mohutné stopce má na straně vyvinutou skupinu buněk na způsob prstence – typ **protopleptosporangiátní**. Většina kapradin je homosporních. Výjimku tvoří nepočtená skupina heterosporních vodních kapradin (např. *Salvinia*). Oddělení kapradinovitých rostlin vývojově navazuje na *Trimerophytophyta*.

EKOLOGIE. Většina kapradin je **suchozemských** a snáší zastínění v podrostu. Malá část žije ve **sladkých vodách**. Jak v minulosti (karbon) tak i v dnešní přírodě se jim daří zejména na vlhkých až bažinových podkladech a v horkém klimatu. Přizpůsobily se však i vysloveně suchým biotopům a zasahují i do chladných pásem.

STRATIGRAFIE. První primitivní zástupci se objevují **ve středním devonu**. Eusporangiátní kapradiny dosáhly vrcholu rozvoje v karbonu až permu a jen jako relikty přežívají do recentu. V druhohorách byly nahrazovány typy protopleptosporangiátními a posléze leptosporangiátními, které jsou i v **recentu** významně zastoupeny.

SYSTÉM. Systematické uspořádání kapradin je nejednotné. Tvoří jedinou třídu *Polypodiopsida*, která se dělí na několik skupin (podtříd, řádů), z nichž jen menší část je zcela vymřelá.

Řád: *Cladoxylales*

CHARAKTERISTIKA. Tyto nejprimitivnější kapradiny připomínají svým vzhledem psilofytní rostliny. Stonky monopodiálně větvené nesou vějíře listů rozdělené do úzkých úkrojků. V kmínku je vyvinuta polystélie. Vřetenovitá sporangia se seskupují ve stopkatých svazcích. Jsou známy od středního devonu do spodního karbonu.

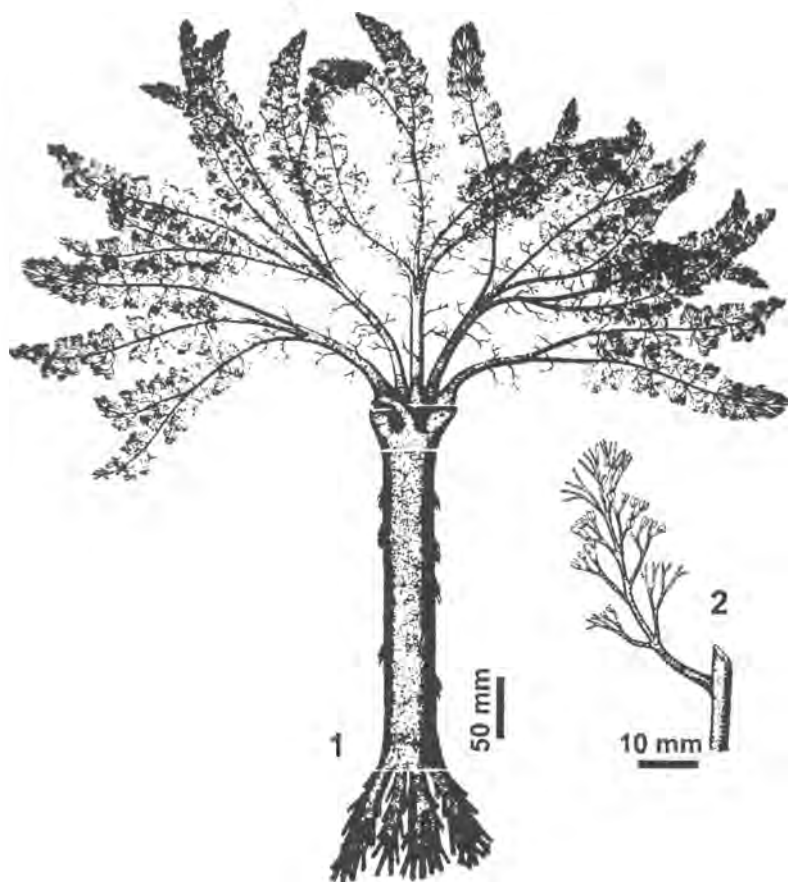
Pseudosporochnus H. POTONIE & BERNARD – tvořil nízké stromky do 3 m výšky, zakotvené v půdě silnými kořeny a nesoucí rozvětvenou korunu vějířů. Koncové větve složené z plochých úzkých úkrojků jsou do roviny zploštěné. V některých částech vějířů nesou úkrojky na konci vřetenovitá sporangia (obr. 53). Na průřezu kmínku jsou patrné samostatné provazce cévních svazků. Je to charakteristická rostlina středního devonu a vyskytuje se i u nás v barrandienu.

Řád: *Coenopteridales (Zygopteridales)*

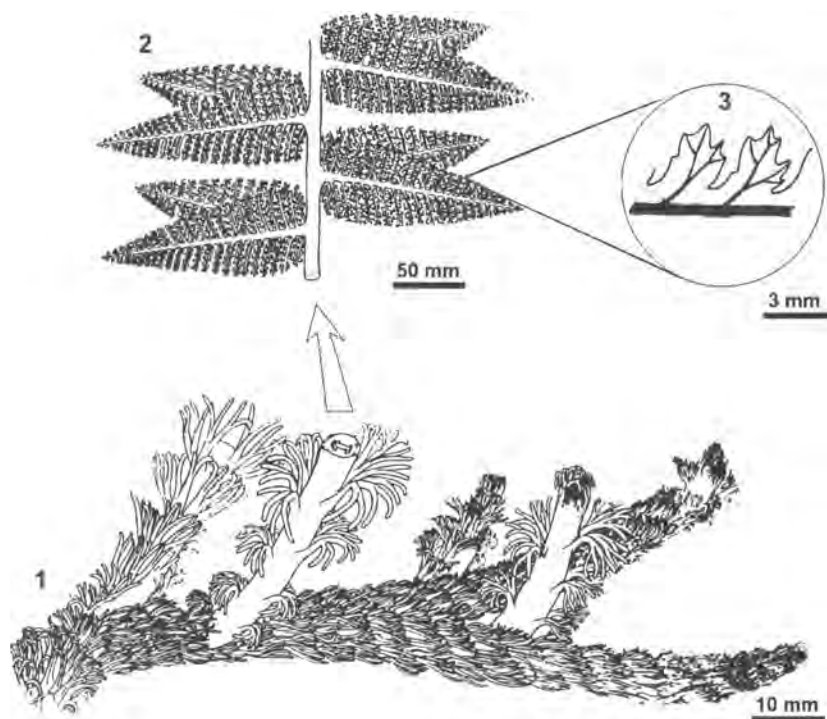
CHARAKTERISTIKA. Tyto keříkovité a **lianovité** kapradiny tvoří zcela vymřelou skupinu s charakteristickým uspořádáním stonků. Z hlavního radiálně symetrického stonku vybíhají mohutná vřetena, na průřezu **bisymetrická** (ve dvou rovinách), označovaná jako **fylofory**, z kterých teprve vyrůstají dvou- či čtyřradě vlastní listové vějíře (obr. 54). Průřezy fyloforů ukazují charakteristický tvar stéle, nejčastěji piškotovitý (typ *Clepsydroopsis* UNGER) nebo ve tvaru řeckého písmene eta (typ *Etapteris* BERTRAND) a další. Listové vějíře jsou původně silně dřípené, později zčásti srostlé do asymetrických vějířků (umělý rod *Alloiopteris* H. POTONIE – obr. 54.3), které mohou úplně splynout (*Desmopteris* STUR). Tlustostěnná sporangia buď bez prstence nebo s prstencem tvoří zpočátku stopkaté svazky při bázi vějířů, později se přesunují na vějířky nebo vřetena.

Je to heterogenní skupina často nedokonale známých rodů **ze středního devonu až permu**.

Zygopteris CORDA – z poléhavého hlavního stonku pokrytého palistovitými aflébiemi vyrůstaly vystoupavé fylofory (obr. 54.1), často pronikající kořenovým pláštěm stromovitých kapradin. Fylofory (typ *Etapteris*) nesly vějíře do čtyřech stran. Do spojitosti s nimi se dává rod *Corynepteris* BAILY, zahrnující alloiopteridní listy se skupinami tlustostěnných výtrusnic. Stonky i listové vějíře se vyskytují běžně v karbonu a permu.



Obr. 53. *Pseudosporochnus* POTONIÉ & BERNARD: 1 rekonstrukce, 2 vějířek s výtrusnicemi, střední devon (STEWART & ROTHWELL 1993).



Obr. 54. *Zygopteris* CORDA: 1 poléhavý stonek pokrytý palistovými afebiemi a nesoucí fylofor typu *Etapteris* RENAULT, 2 schéma postavení listových vějířů, 3 vějířky typu *Alloiopteris* POTONIÉ, karbon (TAYLOR & TAYLOR 1993).

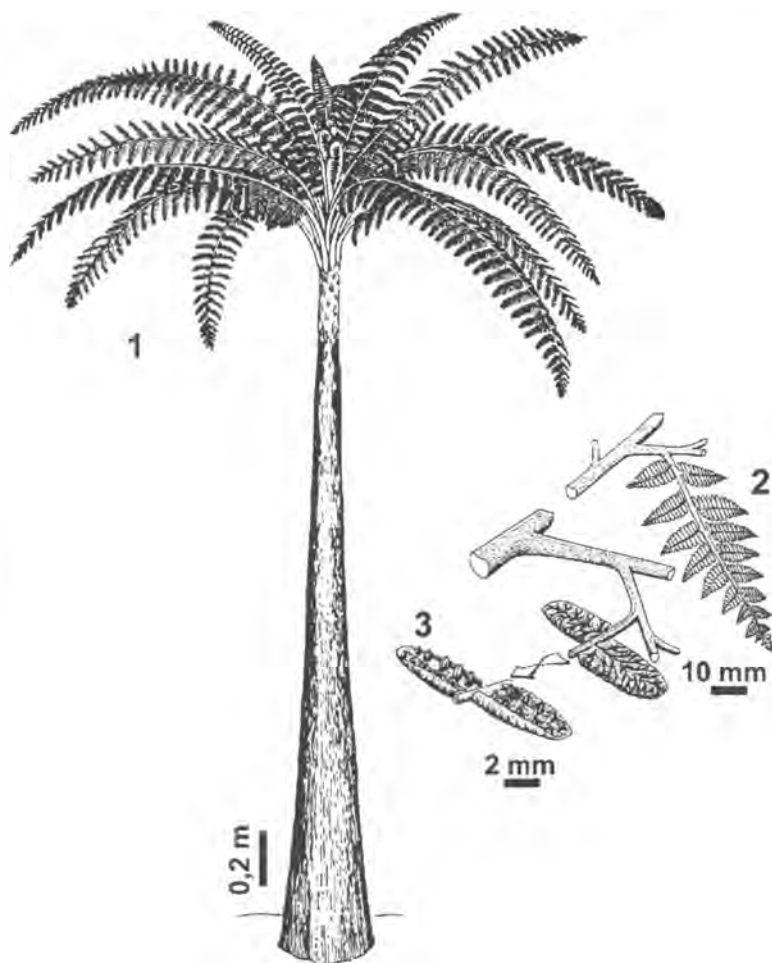
Řád: *Marattiales*

CHARAKTERISTIKA. Představují **stromovité kapradiny** s kmenem pokrytým pláštěm vzdušných kořenů. Stromy jsou nevětvené, s chocholem vějířů na vrcholu. Vřetena vějířů zanechávají výše na kmeni charakteristické listové stopy (obr. 55). Vodivé pletivo je sestaveno do složitého **diktyostélé** ve formě samostatných, v délce kmene vzájemně propojovaných provazců bez druhotného dřeva. Sporangia jsou tlustostěnná (**eusporangiátní**), po několika v chudých kupkách (sorech), často vzájemně srostlá (**synangia**).

Rozvoj řádu spadá **do karbonu**, řada zástupců se objevuje v druhohorách. Jako relikty přežívají tyto kapradiny **do recentu**, zejména v deštných tropických lesích (např. rody *Marattia* SCHWARTZ, *Danaea* SMITH aj.).

Psaronius COTTA – tyto stromovité kapradiny až 10 m vysoké s korunou mohutných mnohokrát lichozpeřených vějířů (obr. 55.1–2) se vyskytují ve formě oddělených orgánů, označovaných samostatnými rodovými jmény. Jako *Psaronius* se nazývají mineralizované kmeny se zachovaným kořenovým pláštěm, na průřezu s lamelami diktyostélé a listovými řapíky. Zuhelnělé vyšší části kmenů nebo jejich otisky nesou velké jizvy po nasedání listů, zpravidla ve šroubovici (rod *Caulopteris* LINDLEY & HUTTON) či dvouřadě (rod *Megaphyton* ARTIS). Olistění tvoří vícekrát složené vějíře, v mládí spirálně stočené na vrcholu, které se řadí ve sterilním stavu většinou k formálnímu rodu *Pecopteris* (BRONGNIART) STERNBERG (ušty vějířků nasedají na vřeteno širokou bází a nesbíhají – obr. 55.2, 68). Podle uspořádání a srůstání výtrusnic lze fertilmé vějíře přiřadit k několika přirozeným rodům, např. *Asterotheca* PRESL (výtrusnice volné v kruhu), *Acithea* SCHIMPER (dlouhé výtrusnice podélně srostlé – obr. 55.3).

Tento typ kapradin byl součástí karbonských lesů a je hojně zastoupen i v permu.



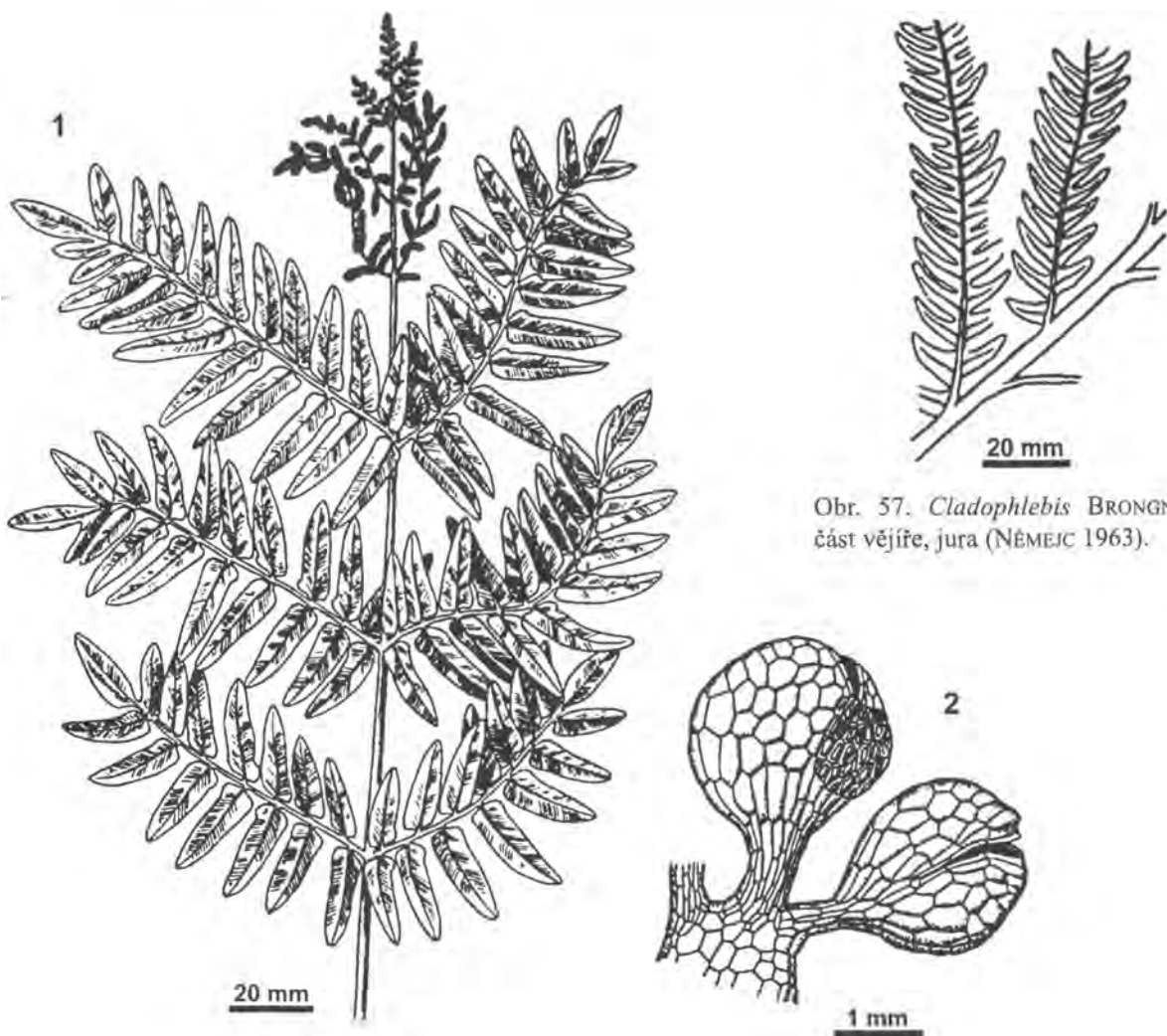
Obr. 55. *Psaronius* COTTA: 1 rekonstrukce, 2 olistění typu *Pecopteris* (BRONGNIART) STERNBERG, 3 fertilmé vějířek typu *Acithea* SCHIMPER, karbon (STEWART & ROTHWELL 1993).

Řád: *Osmundales*

CHARAKTERISTIKA. Jen část zástupců dosáhla stromkovitého vzrůstu, většinou jsou to statné byliny s poléhavým oddenkem. Charakteristickým znakem jsou **protoleptosporangiátní** výtrusnice (obr. 56.2). Stonky jsou **protostélícké** až **diktyostélícké** a vyskytují se často v mineralizovaném stavu. Sterilní olístění odpovídající tvarem recentnímu rodu *Todea* WILLD. & BAKER se označuje jako formální rod *Cladophlebis* BRONGNIART (obr. 57).

První zástupci se udávají z **permu**, rozvoj řádu spadá do mezozoika, **do recentu** přetrvávají tři reliktních rody.

Osmunda LINNAEUS – podezřel (obr. 56) – vytváří vějíře buď sterilní s normálním olístěním nebo fertily se silně redukovanou čepelí, které vyrůstají z krátkého stonku. Fosilní zbytky představují mineralizované lodyhy a otisky vějířů s volnou žilnatinou (žilky se vzájemně nespojují). Jsou známy od křídý a zejména v třetihorách. Podezřel je v současné přírodě dosti vzácná, i když kosmopolitní. Bývá rozdělována do drobnějších rodů. Roste zejména na zamokřených stanovištích.



Obr. 57. *Cladophlebis* BRONGNIART, část vějíře, jura (NĚMEJC 1963).

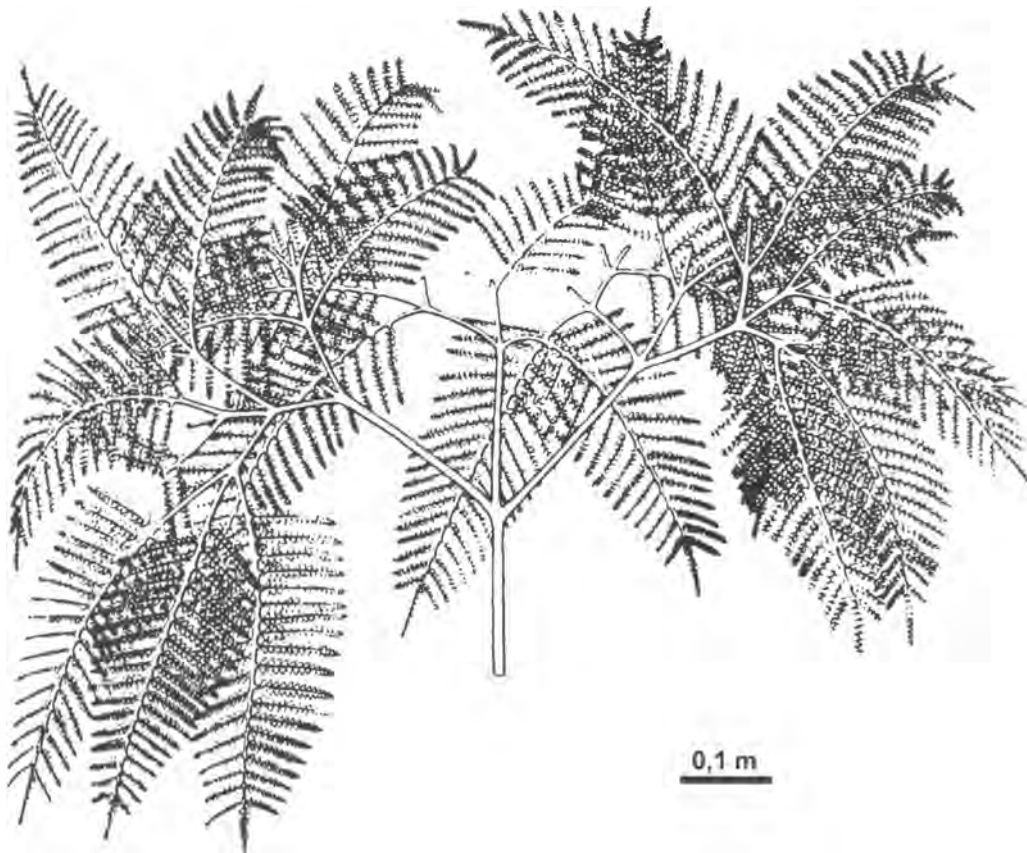
Obr. 56. *Osmunda* LINNAEUS: 1 část rostliny se sterilními a fertily vějíři, 2 detail výtrusnic, recent (HENDRYCH 1977).

Řád: *Polypodiales*

CHARAKTERISTIKA. **Leptosporangiátní** kapradiny, zahrnuté v této nejbohatší jednotce, představují vesměs byliny, epifyty a liany, zřídka stromy s rozmanitým tvarem listů, typem žilnatinou a uspořádáním

výtrusných kupek. Stavbou stonku jsou **protostélícké** až **diktyostélícké**, popřípadě **polystélícké**. Pro určování fosilních listů jsou vedle tvaru a žilnatiny vějířů zejména důležité výtrusnice a jejich uspořádání, spory *in situ*, popřípadě typ průduchů. Řád je rodově i druhově bohatý s prvními zástupci v **karbonu**, který se postupně rozvíjel v mezozoiku a je v **recentu** v plném rozvoji některými progresivními liniemi.

Gleichenia SMITH – tvoří svými mnohonásobně větvenými stonky vysoké houštiny. Vnitřní stavbou stonku odpovídá protostélé až solenostélé. Ve vějířích zpravidla zastavuje hlavní větveno svůj růst a vznikne zdánlivě vidličnaté větvení (obr. 58). Oválné listové ušty, pokud jsou fertilmí, nesou okrouhlé kupky 2–10 výtrusnic s ekvatoriálním prstencem. Výskyt se dá dobře sledovat podle charakteristicky ornamentovaných spor. Je to teplomilný element známý od křídý. V dnešních tropech tvoří často pionýrskou vegetaci.



Obr. 58. *Gleichenia* SMITH, rekonstrukce, svrchní křída (TAYLOR & TAYLOR 1993).

Tempskya CORDA – známé jsou jen nepravé kmínky do 6 m výšky, složené z několika sifonostélíckých stonků spojených kořenovým pláštěm (nepravé kmény). Ve spodní části kmínky uhnívaly ještě během růstu a končí špičatě. Drobné vějíře nasadaly podél celého kmínku (obr. 59), jak naznačují zbytky řapíků. Je to charakteristická zkamenělina křídý, která nemá obdobu v dnešní přírodě.

Woodwardia SMITH – statné bylinné kapradiny tohoto rodu nesou dvojité zpeřené vějíře. Na jejich vějířích podél střední žilky probíhá po obou stranách řada políček žilnatiny, navazujících na volné žilky směřující k okraji. Krátké čárkovité kupky vroubí oboustranně hlavní žilku (obr. 60). Několik zástupců tohoto rodu je rozšířeno od třetihor také v Evropě. Dnes je *Woodwardia* rozšířena jako relikv v teplých oblastech Asie, Středomoří, Makaronesie a Severní Ameriky.

Řád: *Hydropteridales*

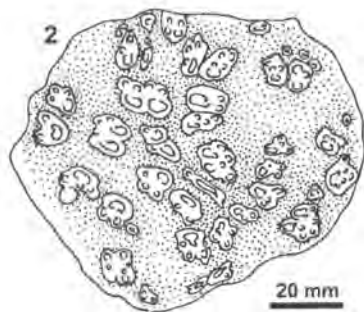
CHARAKTERISTIKA. Tvoří část **vodních** bylinných kapradin význačných **heterosporií**. Jejich stonky vzplývají drobnými listy na hladině. Kulovité kupky tenkostěnných výtrusnic nasadají na zvláštní stopky mimo listy a jsou obaleny ostěrou (**sporokarpy**). Skupina stojí vývojově izolovaná od ostatních kapradin.



Obr. 59. *Tempksya* CORDA: 1 rekonstrukce, 2 průřez nepravým kmenem, křída (STEWART & ROTHWELL 1993).

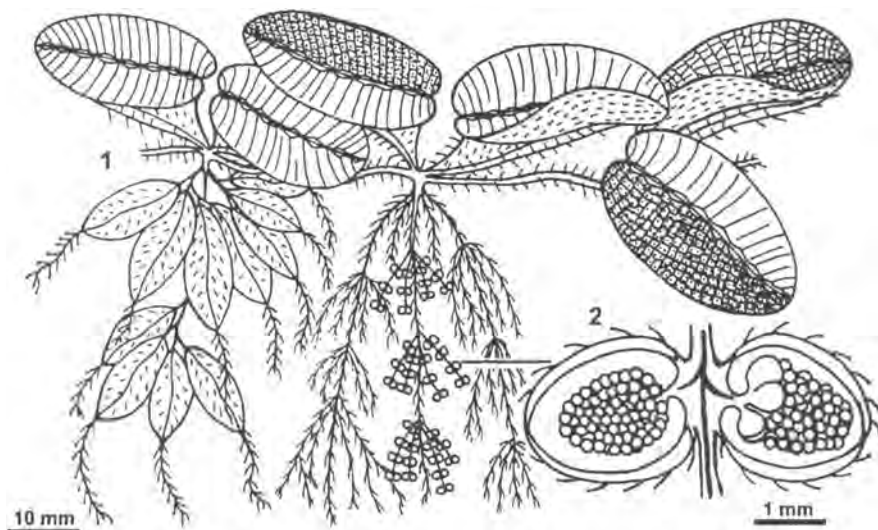


Obr. 60. *Woodwardia* SMITH, listový vějíř, neogén (HURNÍK 1978).



Jejich nálezy tvarově blízké dnešním zástupcům (např. rody *Salvinia* LINNAEUS a *Azolla* LAMARCK) se objevují ve **svrchní křídě**, rozvoj spadá do třetihor.

Salvinia LINNAEUS – nepukalka (obr. 61) – na chudě větvený stonek nasedají těsně za sebou dvojice vzplývavých oválných listů s charakterickou síťovitou žilnatinou. Pod nimi vyrůstá ponořený, silně větvený systém, nesoucí popřípadě sporokarpy, u fosilních zástupců také řady větvených plováků. Tento systém je vysvětlován jako třetí list v přeslenu. Kořeny chybějí. Nepukalky se objevují fosilní ve svrchní křídě. Jsou běžnou fosilií hnědouhelných uloženin v třetihorách. Dnes zaujímají reliktní areál zahrnující Eurasii, tropickou Ameriku a Afriku.



Obr. 61. *Salvinia reussii* ETTINGSHAUSEN: 1 rekonstrukce, 2 sporokarpy, neogén (BŮŽEK, KONZALOVÁ & KVAČEK 1982).

Oddělení: *Progymnospermyta* – prvosemenné rostliny

CHARAKTERISTIKA. Tyto vymřelé výtrusné megafylní rostliny **keřovitého** a **stromovitého** vzrůstu dospěly ve vývoji stonku od **protostélé** až k **eustélé**. Stonky **druhotně tloustly**. Listy připomínají primitivní kapradiny, vějířky mohou být vidličnatě dělené nebo celistvé s vějířovitou **dichotomickou** žilnatinou. Jeví tendenci k druhotné mikrofylii. Vřetenovitá sporangia jsou sestavena do samostatných částí vějířů nebo šišticových útvarů. Vedle **homosporních** typů se později objevují **heterosporní**. Tato skupina dala vznik nahosemenným rostlinám, s kterými je spojuje **pokročilý typ druhotného dřeva**.

EKOLOGIE. Suchozemské dřeviny vázané na sušší půdy mimo uhlotvorné močály.

STRATIGRAFIE. První prvosemenné rostliny se vyskytují **od středního devonu**, ve svrchním devonu byly rozšířeny kosmopolitně, jako relikty přežívají **do svrchního karbonu**.

SYSTÉM. Obsahují jedinou třídu *Progymnospermopsida* a několik řádů.

Protopteridium KREJČÍ – celá rostlina tvořila nízké, monopodiálně až pseudomonopodiálně široce větvené keře, jejichž kmínky s tříhranným protostélé druhotně tloustly a nesly drobné, až dvakrát vidličnatě dělené vějíře (obr. 62). Vřetenovitá sporangia vyrůstala na koncích některých větví, které byly měsíčkovitě sbalené. Spory se velikostí vzájemně příliš nelišily (homosporie). Sterilní části rostliny se hojně nacházejí **ve středním devonu**, bývají označovány umělým rodem *Hostinella* BARRANDE.



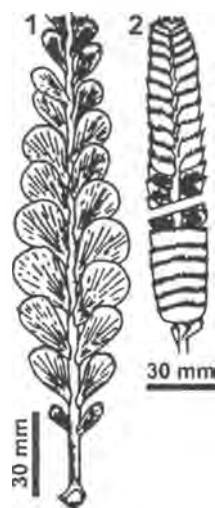
Obr. 62. *Protopteridium* KREJČÍ, rekonstrukce, střední devon (SCHWEITZER 1990).

Archaeopteris DAWSON – představuje **první eustélické stromy** se silně vyvinutým hustým druhotným dřevem. Mnohokrát složené vějíře sestávají z dvouřadých, celistvých až slabě dělených vějířků s vějířovitou dichotomickou žilnatinou. Fertilní vějířky tvoří zóny uvnitř sterilních vějířů nebo skládají celé samostatné šištice (obr. 63). Mají redukovanou čepel a nesou na dílčích úkrojcích koncová sporangia. Vedle homosporních jsou známé i případy heterosporní. *Archaeopteris* je charakteristickou dřevinou **svrchního devonu**, kdy tvořil lesy mimo bažiny.

Noeggerathia STERNBERG – připomíná žilnatinou a uspořádáním vějířků předchozí rod. Vějířky jsou opakvečité, dvouřadé na jednoduše zpeřených vějířích, které šroubovitě nasedají na silnější větve. Fertilní vějíře mají formu šištice (*Noeggerathiostrabus* O. FEISMANTEL), složených z dvouřadých, částečně redukovaných sporofylů nesoucích na **svrchní** straně sporangia (obr. 64). V jedné šištici jsou vyvinuty jak mikrosporofyly s výtrusnicemi produkujícími miospory, tak megasporofyly s výtrusnicemi obsahujícími megaspory. Zbytky olistění se hojněji nacházejí jen na některých lokalitách středoevropského svrchního karbonu, ojediněle i jinde v Evropě.



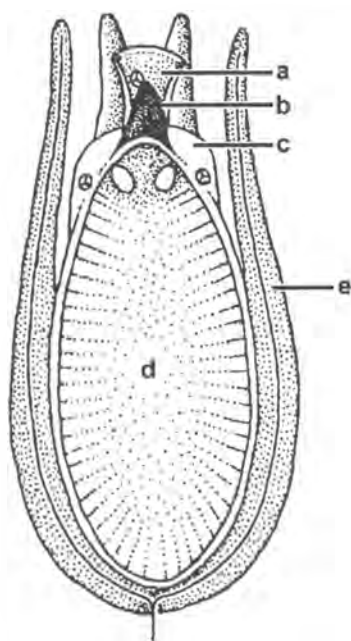
Obr. 63. *Archaeopteris* DAWSON: 1 rekonstrukce, 2 listový vějíř zčásti fertilní, svrchní devon (SCHWEITZER 1990).



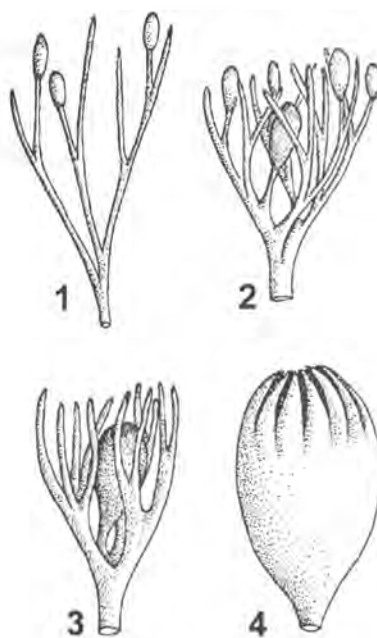
Obr. 64. 1 *Noeggerathia* STERNBERG, listový vějíř, 2 *Noeggerathiostrabus* O. FEISMANTEL, šištice, svrchní karbon (MEYEN 1987).

Vývojový stupeň: rostliny gymnospermické – nahosemenné

CHARAKTERISTIKA. Představují další významný evoluční stupeň cévnatých rostlin, u kterých se poprvé objevují **semena**. Gametofytní generace se zde stává plně závislou na sporofytu. Nahosemenné rostliny jsou vesměs dřeviny s **eustélíckým** uspořádáním vodivé soustavy a **druhotným** dřevem. Odvozují se teoreticky z heterosporních prvosemenných rostlin. Postupnou redukcí vyzrává v megasporangiu jediná megaspora, neopouští ho, ale vyrůstá uvnitř v gametofyt. Z megasporangia vzniká **pletivné jádro (nucellus)**, opatřené zpočátku lapacím zařízením ve tvaru trychtýřku (**lagenostoma**, neboli **salpinx** – obr. 65). Kolem pletivného jádra se seskupují stopky zesterilněných okolních výtrusnic, postupně srůstají a vytvářejí **obal (integument – obr. 66)**. Jeho trubičkovitý vrchol (**mikropyle**) přebírá funkci lapacího aparátu. Vzniká tak útvar zvaný **vajíčko (ovulum)**. Miospory přebírají roli **pylu**. Zachycují se na polinační kapce na vrcholu vajíčka, jejím vysycháním jsou vtahovány do tzv. pylové komory v horní části pletivného jádra, kde vyrůstají v pylovou láčku – mikrogametofyt. U modernějších nahosemenných prorůstá pylová láčka již od vrcholu vajíčka (obr. 67). Vnitřek pletivného jádra je vyplněn **zárodečným valem** – megagametofytem, ve kterém se vytvářejí **zárodečníky**. Oplození obstarávají buď spermatozoidy (u dnešních cykasů a jinanů) nebo spermatické buňky, které se posléze uvolní z pylové láčky. U nahosemenných rostlin jsou vajíčka **volně přístupná**, umístěná jednotlivě na listových vějířích (*Lyginodendropsida*) nebo na stopkách (*Ginkgophyta*), popřípadě jen částečně krytá v šišticích (*Cycadophyta*, *Pinophyta*) nebo hlávkách či češulích (*Caytoniopsida*). Po oplození vajíčka vzniká semeno s diploidním zárodkem, které je obklopeno haploidním živným pletivem (**primárním endospermem**). Rozvoj zárodku bývá u primitivních skupin opožděn až do doby po odpadnutí semene.



Obr. 65. Průřez primitivním vajíčkem: *a* lagenostoma, *b* sloupek sterilního pletiva, *c* pylová komora, *d* primární endosperm se zárodečníky na vrcholu, *e* neúplně srostlý integument (STEWART & ROTHWELL 1993).



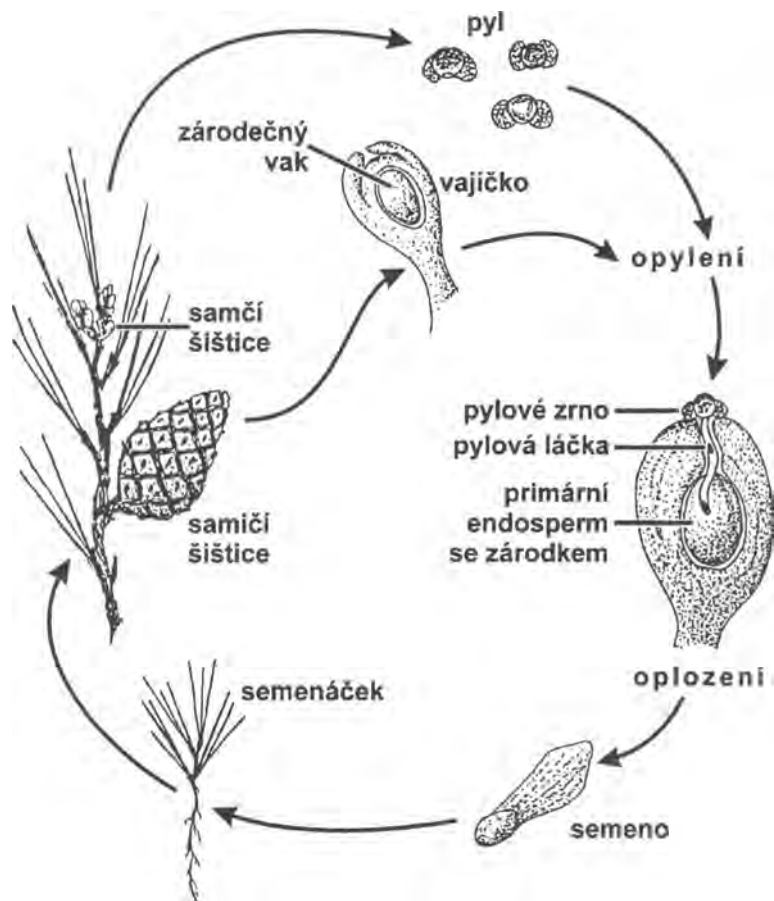
Obr. 66. Teoretické odvození vzniku vajíčka: *1* soubor fertálních a sterilních telomů psilofyt, *2* rozlišení megasporangia (uprostřed) a mikrosporangii u kaprad'orostů, *3* megasporangium obklopené sterilními úkrojky, *4* srůst úkrojků do podoby integumentu a vytvoření vajíčka (STEWART & ROTHWELL 1993).

Vývoj listu u nahosemenných navazuje na megafylní linii. U jehličnanů a jinanovitých rostlin však dochází k redukcí čepele za vzniku **druhotně mikrofylního (meiofylního)** typu.

EKOLOGIE. Primitivní nahosemenné (např. kaprad'osemenné) rostliny byly jednou ze složek karbonických močálů. V uhlotvorných močálových lesích třetihor převládaly některé jehličnany (tisovcovité). Nahosemenné jen zřídka zasahovaly na zasolené půdy mořského pobřeží (druhohorní *Cheirolepidiales*). Většinou patří k **mezofytním dřevinám**. Z tropického pásma byly z převážné části vytlačeny krytose-

mennými rostlinami ve svrchní křídě. V dnešní přírodě jsou spíše rozšířeny v chladnějších pásmech (horské lesy, tajga).

STRATIGRAFIE. Primitivní nahosemenné se odštěpily od oddělení *Progymnospermophyta* ve **svrchním devonu**. Jsou důležitou složkou flóry mladších prvohor, zcela převládly v **druhohorách** s výjimkou svrchní křídly, kdy zvolna ustupují krytosemenným rostlinám. Přežívají **do recentu** spíše jako relikty, jen moderní jehličnany (borovicotvaré, některé cyprišotvaré) jsou bohatěji zastoupeny.



Obr. 67. Životní cyklus nahosemenných rostlin (JANSONIUS & MCGREGOR 1996).

SYSTEM. K nahosemenným rostlinám patří pět oddělení, která se liší typem listů a uspořádáním sporofylů:

- *Lyginodendrophyta* (*Pteridospermophyta*),
- *Cycadophyta*,
- *Ginkgophyta*,
- *Pinophyta*,
- *Gnetophyta*.

Oddělení: *Lyginodendrophyta* (*Pteridospermophyta*) – lyginodendrovité (kaprad'osemenné) rostliny

CHARAKTERISTIKA. Stojí na počátku vývoje nahosemenných rostlin. Byly to dřeviny, stromy či poléhavé keře se slabým druhotným dřevem a rozvinutou dřevní (**manoxylické** dřeviny). Listy se příliš nelišily od **kapradinovitého typu** – vějíře až vícekrát složené, později i celistvé. První primitivní zástupci byli popsáni ze **svrchního devonu**. Velkého rozvoje dosáhly kaprad'osemenné rostliny v karbonu. Od permu se snižuje jejich diverzita, projevují se adaptace k sušším klimatickým podmínkám – jednodušší a tužší listová čepel, uspořádání semen do češulí. Poslední přežívají **do křídly**. Rostly z části na sušších půdách, některé přispívaly k tvorbě uhelných slojí (např. *Glossopteridales*).

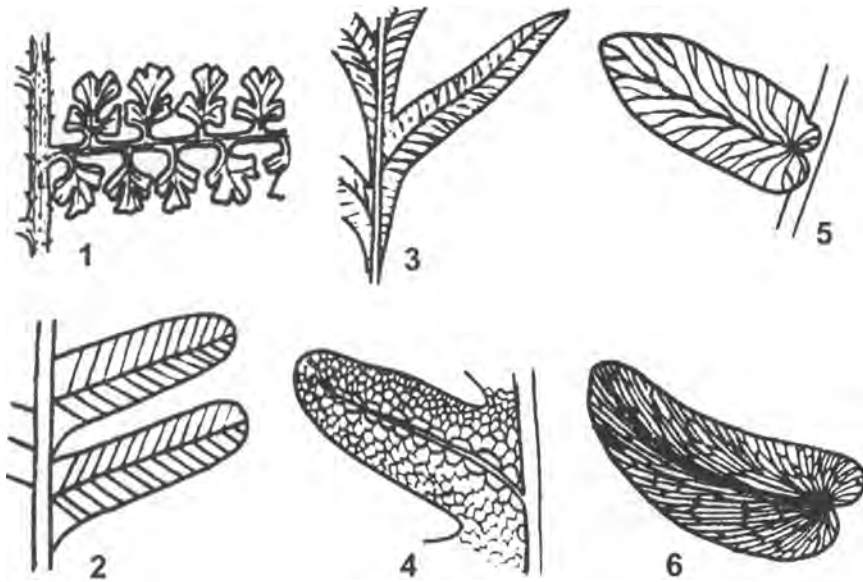
Toto značně heterogenní oddělení je možno zhruba rozdělit podle rozmístění semen na dvě třídy: *Lyginodendropsida* a *Caytoniopsida* obsahující po několika řádech.

Třída: *Lyginodendropsida*

CHARAKTERISTIKA. V této třídě jsou zachovány typické kapradinovitě listy, jež nesly většinou jednotlivá semena, někdy obklopená pohárkovitou kupulou, buď přímo na čepeli nebo na jeho změněných částech (trofosporofylech). Mikrosporangia, pokud je jejich souvislost spolehlivě doložena, produkovala triletní nebo monoletní spory (prepolen), výjimečně pyl se vzdušnými váčky.

Listy obvykle řadíme do **umělého systému** společného pro kapradiny (*Pteridophylla*). Nejznámější základní tvary (obr. 68) se označují jako:

- Sphenopteris* (BRONGNIART) STERNBERG – vějířky dělené,
- Pecopteris* (BRONGNIART) STERNBERG – vějířky celistvé, nesbíhavé, žilky se nespojují,
- Alethopteris* STERNBERG – vějířky celistvé, sbíhavé, žilky se nespojují,
- Lonchopteris* BRONGNIART – vějířky celistvé, připojené širokou bází, žilky vzájemně propojené,
- Neuropteris* (BRONGNIART) STERNBERG – celistvé vějířky připojené k větenu v jednom bodě, žilky se nespojují,
- Linopteris* PRESL – vějířky připojené v jednom bodě, žilky vzájemně propojené.

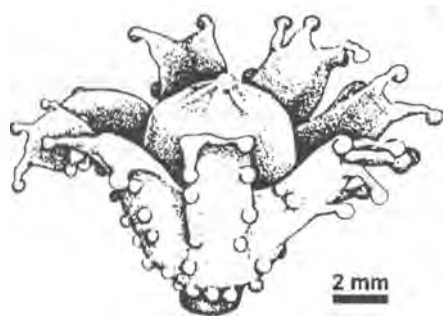


Obr. 68. Umělé rody kapradinového olistění: 1 *Sphenopteris* (BRONGNIART) STERNBERG, 2 *Pecopteris* (BRONGNIART) STERNBERG, 3 *Alethopteris* STERNBERG, 4 *Lonchopteris* BRONGNIART, 5 *Neuropteris* (BRONGNIART) STERNBERG, 6 *Linopteris* PRESL (OBRHEL 1975).

Řád: *Lyginopteridales* – *Lyginopteris* H. POTONIÉ – dosahoval stromkovitého vzrůstu. Eustélické kmene s centrální dřeví slabě druhotně tloustly (*Lyginodendron* GOURELIÉ, *Lyginopteris*), na tenkých větvích se v kůře projevují pruhy tvrdého pletiva v podobě podélně protažené sítě (diktyoxylonová struktura). Z dolní části kmene vyrůstaly adventivní kořeny směřující dolů. Rozvětvená koruna nesla velké vějíře sfenopteridního olistění (*Sphenopteris*). Povrch všech orgánů byl pokryt žlázkami, včetně jednosemenných pohárkovitých kupul (*Lagenostoma* WILLIAMSON – obr. 69), nalezených souběžně na redukovaných sporofylech. Samčí orgány tvořily shluky synangií s převážně triletními spory, podobnými sporám některých kapradin. *Lyginopteris* je důležitou fosilií pro členění karbonu ve sladkovodním vývoji.

Řád: *Medullosales* – *Medullosa* COTTA – stromy podobného vzhledu jako předcházející *Lyginopteris*, ale se složitější vnitřní stavbou kmene (obr. 70). Uvnitř eustélé se ve dřeví objevují další samostatné segmenty vodivého pletiva. U listů převládaly aleopteridní a neuropteridní tvary. Samčí orgány tvořily pohárkovitá až masivní synangia různé organizace, sestavená často do skupin (obr. 71.1). Miospory byly monoletní (prepolen). Mohutná semena (*Pachytesta* BRONGNIART) až 7 cm dlouhá tvořila semenné „peckovice“ s vnější masitou sarkotestou a vnitřní tvrdou sklerotestou (obr. 71.2). Jen zřídka zůstala ve spojení s vějířem, na které nasedala jednotlivě. Hojněji nacházíme izolované podlouhlé „peckovité“ sklerotesty na povrchu s třemi podélnými žebry (*Trigonocarpus* BRONGNIART).

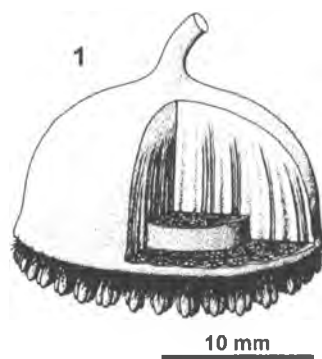
Tyto dřeviny patří k nejrozšířenějším kaprad'osemenným v karbonu a přežívají jen do permu. Byly součástí uhlotvorných lesů.



Obr. 69. *Lagenostoma* WILLIAMSON, semeno lyginopterid v čišce pokryté žlázkami, karbon (CRANE 1985).



Obr. 70. *Medullosa* COTTA, rekonstrukce, svrchní karbon (TAYLOR & TAYLOR 1993).



Obr. 71. Generativní orgány kaprad'osemenných řádu *Medullosales*: 1 samčí synangium typu *Potonia* ZEILLER, 2 olistění typu *Alethopteris* STERNBERG se semenem rodu *Pachytesta* BRONGNIART, svrchní karbon (STEWART & ROTHWELL 1993).

Třída: *Caytoniopsida*

CHARAKTERISTIKA. Část kaprad'osemenných rostlin jeví tendence seskupovat semena na sporofylech do samostatných fruktifikačních orgánů ve formě terčíků až češulí, ve kterých jsou částečně kryta. Na rozdíl od krytosemenných se při opylení dostávají pylová zrna až do pylové komory vajíček. Pyl bývá opatřen vzdušnými váčky a ztrácí ypsilonovou jizvu. Listy se zjednodušují až na celistvé tvary, častá je síťovitá žilnatina.

Rozvoj této třídy spadá do **permu** a druhohor, přežívají až **do křídý**.

Řád: *Glossopteridales* – byly to opadavé stromy typické pro permské flóry jižní pevniny **gondwany**. Na průřezu kmenem se jeví výrazné **letokruhy**. Dřevo bylo husté (pyknoxylické). Stromy měly bohatě

rozvětvenou korunu a plochý kořenový systém, typický pro **bažinaté** půdy. Tenčí kořeny byly zřejmě dužnaté, vyztužené systémem lišt (*Vertebraria* ROYLE). Listy vyrůstaly zčásti na zkrácených větévkách (brachyblastech) ve skupinách. Byly celokrajné, kopist'ovité až kopinaté většinou se síťovitou žilnatinou. Rod *Glossopteris* BRONGNIART má listy se střední žilkou (obr. 72.1), kdežto u podobného rodu *Gangamopteris* MCCOY střední žilka chybí. Reprodukční orgány se vzácně vyskytují v souvislosti s listy (obr. 72.2, 3). Mikrosporofyly podobné malým sterilním listům nesly shluky stopkatých jemně rýhovaných výtrusnic (prašníků) a byly sestaveny v koncových volných šišticích. Pyl byl **bisakátní**, se dvěma vzdušnými váčky. Megasporofyly se našly vzácně přirostlé k bázi sterilních listů, častěji izolované. Tvoří stopkaté **terčíkovité** až **češulovité** jednosemenné až mnohosemenné útvary různého uspořádání a velikosti. Jsou důkazem toho, že celá skupina se rozpadá do množství přirozených rodů, označovaných samostatnými jmény (např. *Ottokaria* ZEILLER – obr. 72.3). Někteří badatelé v nich viděli předky krytosemenných rostlin.

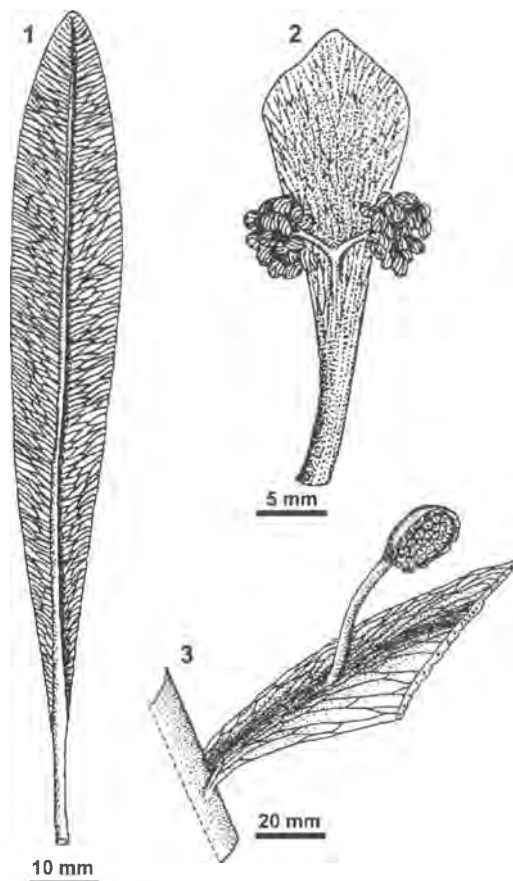
Tyto dřeviny vytvářely **uhlotvorné** lesy v podmínkách **mírného** klimatu. Jsou omezeny na permské uložení Indie, Austrálie, Antarktidy, jižní Afriky a Jižní Ameriky. Vzácně přecházejí do triasu.

Řád: *Peltaspermales* – o vzrůstu těchto dřevin nemáme přesné představy. Semena nasedala na spodních stranu **terčíků** po dvou až několika, které vyrůstaly střídavě na větenu redukovaného sporofyly.

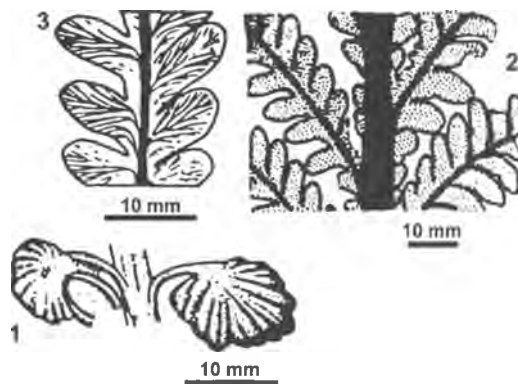
Autunia KRASSER (obr. 73) – svými vějíři dvakrát až třikrát složenými a tvarem vějířků připomíná aletopteridní olistění. Liší se však tím, že ušty vějířků sbíhají na střední větenu (**meziušty**), vějíře se větví sympodiálně, tj. vždy postranní vějíře střídavě pokračují ve směru hlavního větenu. Sterilní vějíře se formálně označují jako *Callipteris* BRONGNIART. Mikrosporofyly jsou pohárkovité a nesou 9 naspodu srostlých prašníků. Pyl je **bisakátní**. Vzácněji se vyskytují redukované megasporofyly nesoucí střídavě stopkaté terčíky s dvěma až několika semeny na spodní straně (*Autunia*). Olistění typu *Callipteris* se objevuje od nejsvrchnějšího karbonu do spodního permu. Druh *Callipteris conferta* (STERNBERG) BRONGNIART je důležitou indexovou fosilií pro stanovení hranice karbon – perm.

Druhotní zástupci (obr. 74) mají stopku ve tknutou ve středu terčíku (*Peltaspermum* HARRIS), samčí orgány (*Antevsia* HARRIS) produkovaly monosulkátní pyl (s jednou brázdou). Patří k nim olistění s lichozpeřenými vějíři (*Lepidopteris* SCHIMPER), indexová fosilie pro trias.

Řád: *Corystospermales* – zahrnuje kaprad'osemenné rostliny, u nichž jsou **jednotlivá vajíčka obklopená češulí (receptakulem)** tak, že otvorem na její bázi vyčnívá vrchol integumentu (mikropyle). Češule jsou sestaveny na redukovaných sporofylech (*Umkomasia* THOMAS – obr. 75.4). Samčí orgány se skládají ze stopkatých terčíkovitých synangií (*Pteroma* HARRIS – obr. 75.3, *Pteruchus* THOMAS), obsahu-

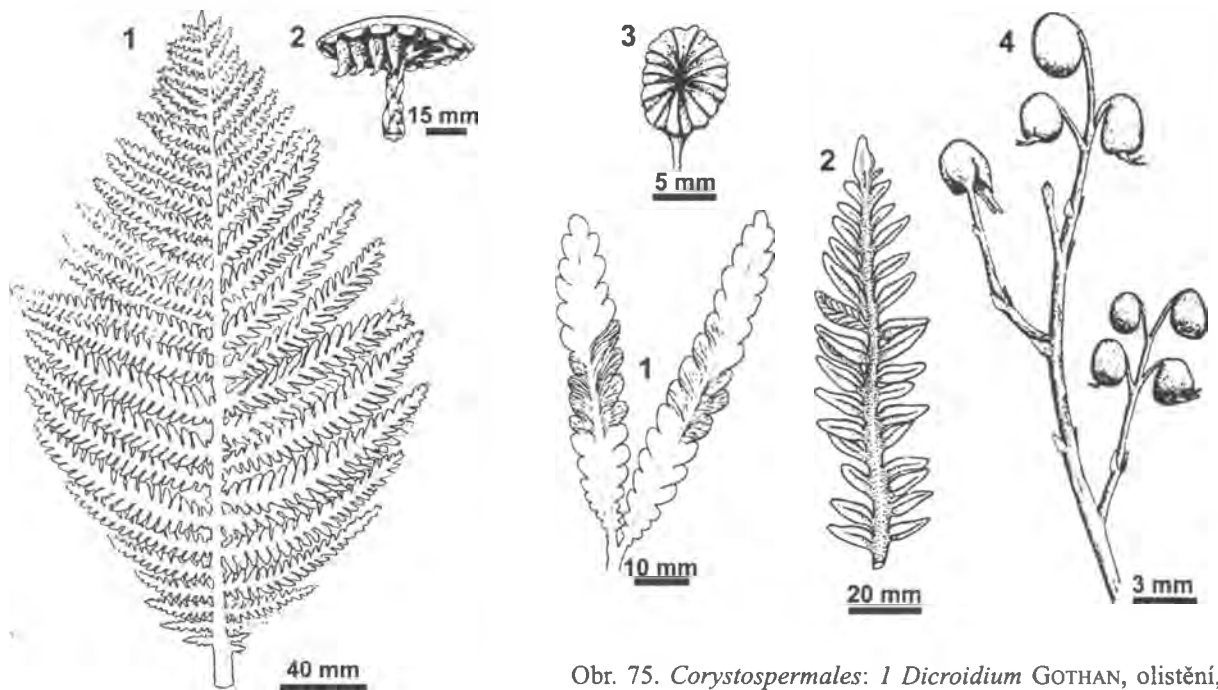


Obr. 72. *Glossopteris* BRONGNIART: 1 list, 2 mikrosporofyl s prašníky, 3 stopkatá hlávka typu *Ottokaria* ZEILLER se semeny, perm, Gondwana (STEWART & ROTHWELL 1993).



Obr. 73. *Peltaspermales*: 1 *Autunia* KRASSER, štítky se semeny, 2 *Callipteris* BRONGNIART, část vějíře s meziuštý, 3 detail žilnatiny, spodní perm (MEYEN 1987).

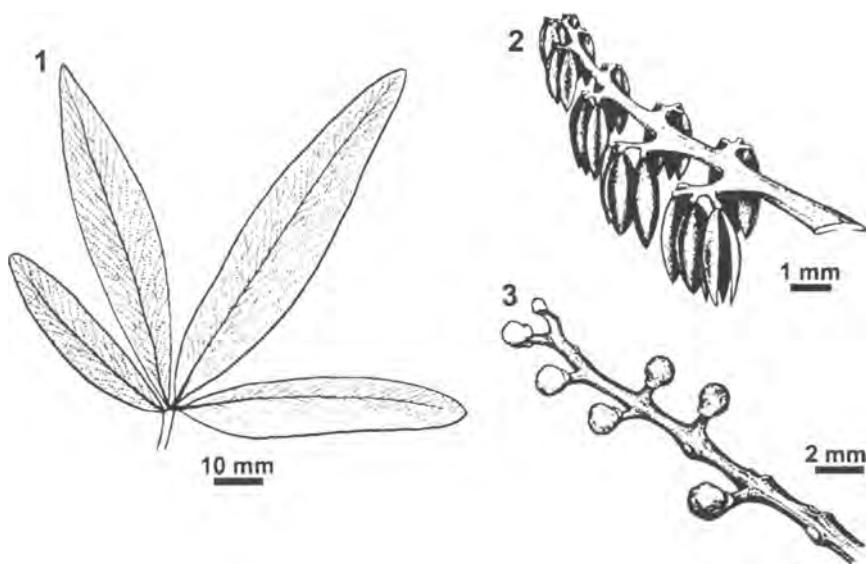
jících bisakátní pyl. Listové vějíře jsou u rodu *Pachypteris* BRONGNIART jednoduše až dvakrát zpeřené (obr. 75.2), u rodu *Dicroidium* GOTHAN vidličnatě rozvětvené (obr.75.1). Vyskytují se v druhohorách. Olistění typu *Pachypteris* je jednou z nejhojnějších fosilií jurských uhelných pánví, *Dicroidium* tvoří hlavní složku triasových flór Gondwany.



Obr. 75. *Corystospermales*: 1 *Dicroidium* GOTHAN, olistění, trias, Gondwana, 2 *Pachypteris* BRONGNIART, olistění, jura, 3 *Pteroma* HARRIS, samčí synangium odspodu, jura, 4 *Umkomasia* THOMAS, megasporofyly s jednosemennými češulemi, jura (CRANE 1985, STEWART & ROTHWELL 1993).

Obr. 74. *Lepidopteris* SCHIMPER: 1 olistění, 2 terčík se semeny typu *Peltaspermum* HARRIS, trias (CRANE 1985).

Řád *Caytoniales* – jednotlivé orgány těchto rostlin nebyly dosud nalezeny ve spojení a označují se odlišnými jmény (obr. 76). Olistění (*Sagenopteris* PRESL) sestává z **dlanitě složených** 3-6tičetných listů, často rozpadlých do jednotlivých kopinatých celokrajných listků se **sít'ovitou** žilnatinou. Samčí orgány (*Caytonanthus* HARRIS) tvoří stopkaté skupiny protažených synangií vzniklých srůstem 3 až 4 prašníků.



Obr. 76. *Caytoniales*: 1 *Sagenopteris* PRESL, olistění, 2 *Caytonanthus* HARRIS, mikrosporofyl s prašníky, 3 *Caytonia* THOMAS, megasporofyl s češulemi, křída (CRANE 1985).

Pyl je bisakátní. Vlastní rod *Caytonia* THOMAS byl stanoven na základě stopkatých dvouřadě klasovitě sestavených češulí, uzavírajících 8–30 semen. Češule jsou drobné, při bázi opatřené do šířky protaženým ústím připomínajícím rty. Způsob ukrytí semen je podobný jako u krytosemenných rostlin, pyl se však dostává až dovnitř češule a proniká do pylových komor vajíček, tedy neprorůstá láčkou. Přesto *Caytonia* dosahuje nejdokonalejšího ukrytí semen u kaprad'osemenných rostlin. Nálezy těchto češulí jsou známy jen z několika jurských lokalit např. v Anglii, v Maďarsku a Polsku, kdežto olistění typu *Sagenopteris* se vyskytuje mnohem hojněji od triasu po křídlo.

Oddělení: *Cycadophyta* – cykasovité rostliny

CHARAKTERISTIKA. Tvoří nevětvené nebo chudě větvené stromy s chocholem vějířovitých listů, popřípadě je kmen více či méně zkrácený, dokonce i podzemní. Kmeny s řídkým dřevem (**manoxylické**) jsou pokryty zbytky listových řapíků. **Megafylní** listy, v mládí často spirálně stočené, mají čepel jednoduše zpeřenou nebo celistvou a jsou zpravidla **kožovité**. Vajíčka vyrůstají na sporofylech soustředěných do šištice.

STRATIGRAFIE. Cykasovité rostliny se oddělily od rostlin kaprad'osemenných ve **svrchním karbonu**. Spojuje je zejména obdobná stavba **radiálně symetrických** vajíček. Jejich rozvoj spadá do druhohor.

SYSTEM. Dělí se na dvě třídy odlišné zejména charakterem šištice a typem průduchů. Třída *Cycadopsida* – vlastní cykasovité, přežívá až **do recentu**, třída *Cycadeoideopsida* (*Bennettitopsida*) **vymírá v křídě**.

Třída: *Cycadopsida* – cykasy

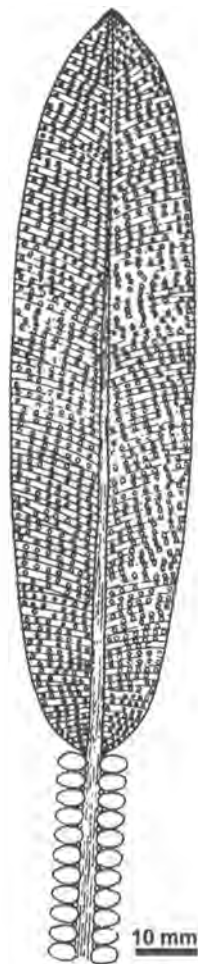
CHARAKTERISTIKA. Fosilní olistění cykasovitého typu se odvozuje od formálního rodu *Taeniopteris* BRONGNIART (obr. 77) s jednoduchým celistvým vějířem a málo větvenými žilkami. Postupným štěpením čepale podél žilnatiny a spojováním žilek vzniká řada listových tvarů, označovaných různými formálními rody. U rodu *Nilsonia* BRONGNIART (obr. 78) nejsou žilky větvené, čepel je buď celistvá nebo rozdělená na nepravidelně velké segmenty a nasedá shora na střední žebro. Společným znakem cykasů je typ průduchů bez specializovaných vedlejších buněk –



Obr. 77. *Taeniopteris* BRONGNIART (*Bjuvia* FLORIN), olistění cykasovitých, trias (MEYEN 1987).



Obr. 78. *Nilsonia* BRONGNIART, olistění cykasovitých, jura (STEWART & ROTHWELL 1993).



Obr. 79 *Phasmatocycas* MAMAY, rekonstrukce sporofylu, spodní perm (TAYLOR & TAYLOR 1993).

anomocytní typ. Ploché mikrosporofyly (tyčinky), na povrchu pokryté množstvím prašníků, skládají mohutné jednoduché šišťice. Pyl má lodičkovitý tvar s jednou brázdou (monosulkátní). Megasporofyly ukazují v některých případech zřetelně svoji listovou povahu. Ve spodní části nesou po obou stranách středního žebra přisedlá vajíčka, horní část tvoří **sterilní zbytek čepele**. Pokročilejší typy mají megasporofyly **štítkovitě**. Také megasporofyly skládají mohutné **jednoduché šišťice**. Jen u rodu *Cycas* LINNAEUS jsou šišťice terminální na kmeni a po jejich vyžrání vrchol pokračuje v růstu kmene (sporofyly tvoří zóny mezi vějíři).

Vedle méně průkazných listů popsaných výše se od svrchního karbonu objevují mineralizované části kmenů a izolované sporofyly. Ty zpočátku nesou po obou stranách spodní redukované části čepele řady přímých vajíček (např. *Phasmatoxycas* MAMAY – obr. 79). V průběhu mezozoika se počet vajíček snižuje a megasporofyl ztrácí svou listovou povahu. V české křídě se vyskytují semenné šišťice (*Microzamia* VELENOVSKÝ) podobné dnešnímu rodu *Zamia* LINNAEUS. Ještě v třetihorách se cykasy vyskytovaly v Evropě. Dnes zaujímají reliktní areál hlavně v Africe, Austrálii, východní Asii a v obou Amerikách.

Třída: Cycadeoideopsida (Bennettitopsida) – benetity

CHARAKTERISTIKA. Olistění připomíná cykasy. Podle členění čepele a nasedání segmentů na střední žebro se rozeznávají různé formální rody, z nichž nejhojnější jsou: *Pterophyllum* BRONGNIART – segmenty nasedají bočně, *Ptilophyllum* MORRIS – segmenty nasedají stříškovitě (obr. 80), *Otozamites* F. W. BRAUN – segmenty jsou při bázi ouškatě rozšířené a nasedají stříškovitě, *Nilssoniopteris* NATHORST – čepel celistvá, žilky zřídka větvené. Společným znakem olistění jsou **paracytní průduchy**, u nichž pár svěracích buněk po stranách provázejí dvě paralelní vedlejší buňky. Vyrůstem se benetity příliš nelišily od cykasů. Zásadní rozdíl spočívá v charakteru **šišťic**, které svým uspořádáním **připomínají květy**, jsou **jednopohlavné i oboupohlavné**. Pyl je lodičkovitý, monosulkátní, jako u cykasů.

Benetity jsou vymřelá skupina, která žila **od triasu do křídě** zejména v tropickém a subtropickém pásmu. Byly považovány za předchůdci krytosemenných rostlin, krytí semen je však zcela odlišného typu.

Williamsonia CARRUTHERS – menší stromky nesou vedle vějířů listů také stopkaté jednopohlavné „květy“ (obr. 81). Samčí (*Weltrichia* F. W. BRAUN) tvoří pohárkovitý útvar vzniklý částečným bočním srůstem mikrosporofylů. Vnitřek je pokryt útvary připomínající nektaria k lákání hmyzu, cípy nesou řady prašníků. Samičí šišťice mají zkrácené větveno ve formě kónického lůžka, na kterém vyrůstají stopkatá vajíčka stěsnaná mezi stopkaté sterilní štítky. Celek je obklopen sterilními listy na způsob květních obalů. Většina nálezů pochází z jury.

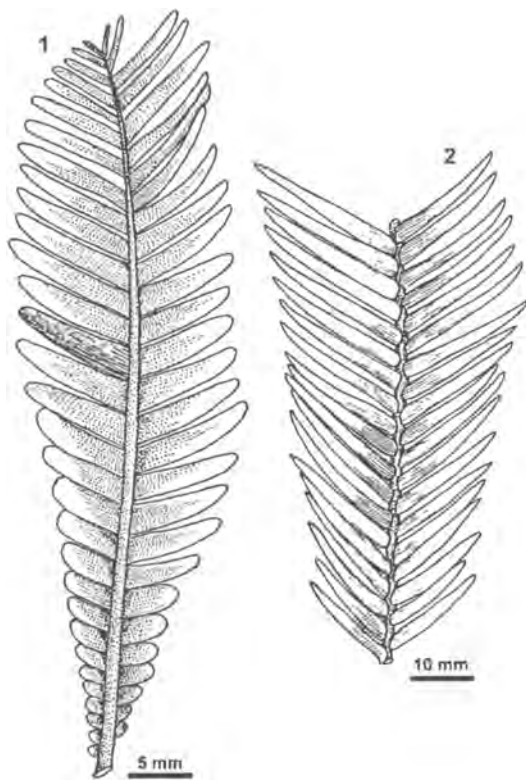
Cycadeoidea BUCKLAND – její kmeny jsou krátce válcovité až kulovité, obvykle nižší než 1 m, na které přímo přisedaly oboupohlavné šišťice částečně skryté mezi zbytky listových řapíků (kauliflorie). Na průřezu se jeví jako uzavřené útvary, obalené sterilními listy. Vnější část šišťice je tvořena kruhem masitých dovnitř ohnutých tyčinek, členěných do úkrojků s řadami prašníků. Ve středu na zkrácené ose vyrůstala opět hustě stopkatá vajíčka stěsnaná v pancíři složeném ze sterilních štítků. Podle výskytu drobných otvorů pronikajících stěny tyčinek byla vyslovena domněnka, že opylovači (nejspíše hmyz) se prokousávali dovnitř „květů“, které se nerozvíjely. Mineralizované kmeny se nacházejí zejména v křídě (např. Dakota, USA).

Oddělení: Ginkgophyta – jinanovité rostliny

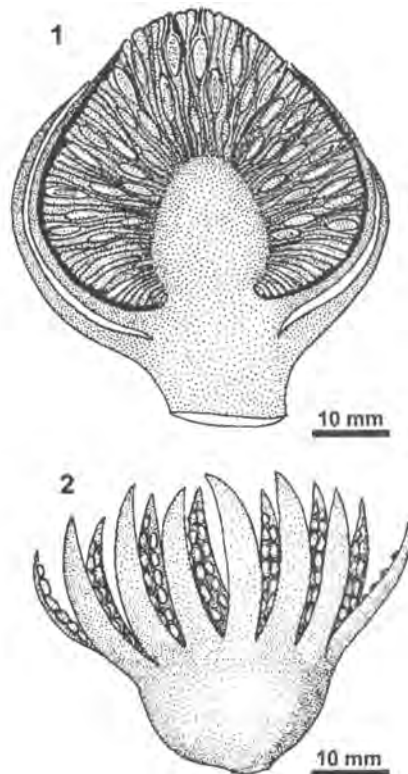
CHARAKTERISTIKA. U těchto dřevin s hustým (pyknoxylickým) dřevem se projevuje zmenšování listů (**druhotná mikrofylye**). Listy obvykle **dlanitě dělené až celistvé** se vyznačují **dichotomicky** dělenou žilnatinou. Z řapíku vystupují do čepele dvě hlavní žilky, které sledují okraj čepele. Uvnitř listové tkáně jsou **sekreční nádržky**. Jinany sezónně opadávají. Samčí orgány tvoří jednoduché volné šišťice připomínající jehnědy. Tyčinky jsou jednoduché, opatřené na konci dvěma (zřídka i více) prašníky. Pyl je lodičkovitý, s jednou brázdou (**monosulkátní**). Samičí orgány představují **vajíčka (semena)** na jednoduchých či větvených **stopkách jednotlivě** nebo ve **skupinách**. U jinanů se vyskytují zkrácené větévky, brachyblasty.

STRATIGRAFIE. První zástupci se objevují v **permu**, rozvoj skupiny spadá do **druhohor**, jako relikty přežívá **do recentu** jediný rod *Ginkgo*.

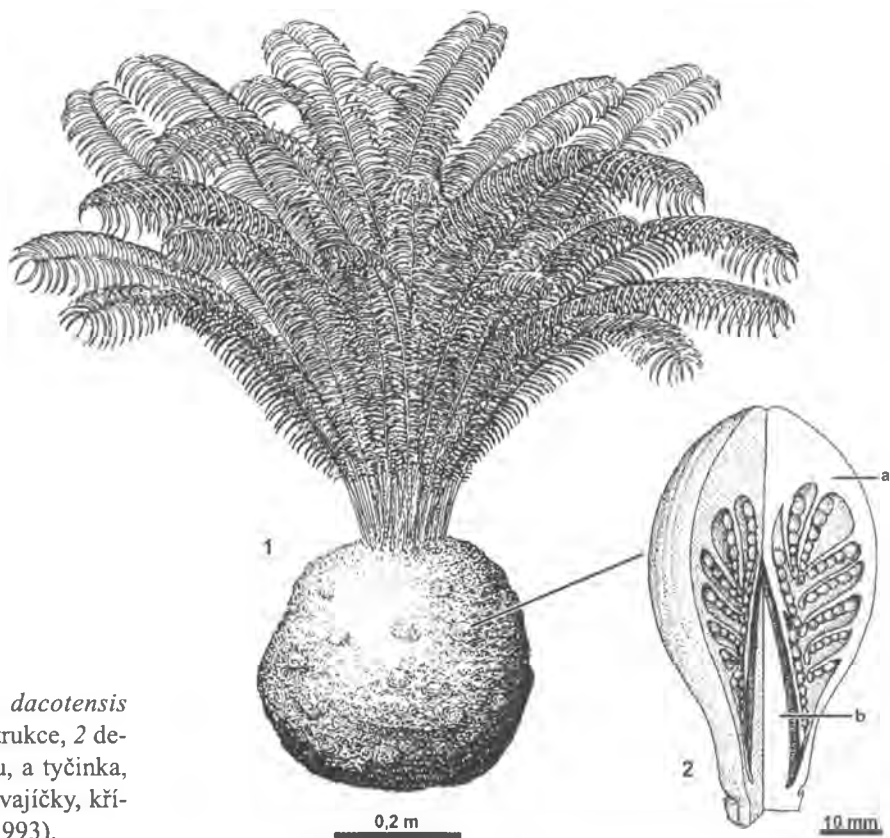
SYSTÉM. Jinanovité rostliny se řadí do jediné třídy a jediné řady. Přímá návaznost na oddělení *Progymnospermophyta* není dosud zcela doložena. Izolované listy se určují do řady formálních rodů (obr. 83): *Sphenobaiera* FLORIN – čepel je dělená do úzkých úkrojků podle žilnatiny, řapík není zřetelně oddě-



Obr. 80. Olistění benetitů: 1 *Pterophyllum* BRONGNIART, 2 *Ptilophyllum* MORRIS, druhohory (STEWART & ROTHWELL 1993).



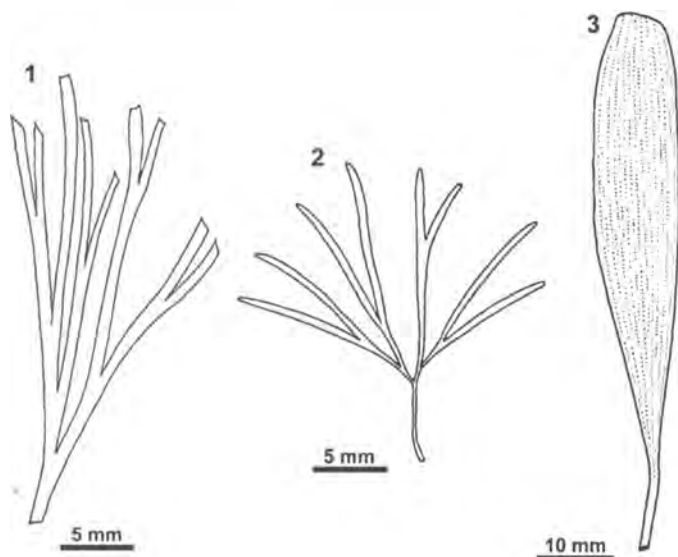
Obr. 81. 1 *Williamsonia* CARRUTHERS, samičí strobilus, 2 *Weltrichia* F. W. BRAUN, samčí strobilus, jura (STEWART & ROTHWELL 1993).



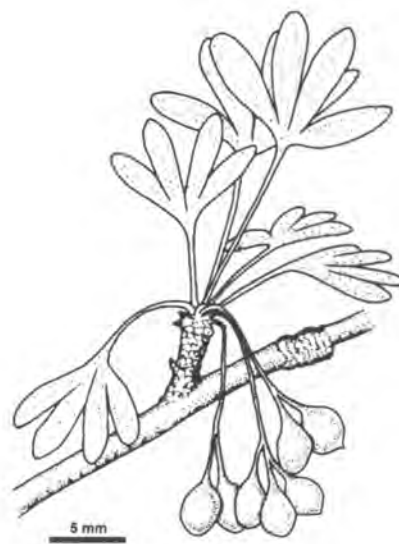
Obr. 82. *Cycadeoidea dacotensis* (MCBRIDE) WARD: 1 rekonstrukce, 2 detail oboupohlavného strobilu, a tyčinka, b lůžko pokryté stopkatými vajíčky, křída (STEWART & ROTHWELL 1993).

len od čepele (trias až křída), *Baiera* C. F. BRAUN – podobně dělená čepel jako předchozí, ale řapík je zřetelně vyvinut (trias – křída), *Erethmophyllum* THOMAS – čepel celistvá, kopistovitá (jura-křída).

Ginkgo LINNAEUS – jinan, je žijící fosilie známá jako mohutné stromy z našich parků, který má své předky doloženy v juře. Jejich listové tvary jsou buď hlouběji dělené do širších úkrojků (obr. 84) nebo téměř celistvé, dvoulaločné, jako u dnešního jinanu dvoulaločného. Stopky semen, pokud je známo, byly větvené. Na severní polokouli byl jinan běžně rozšířený ještě v třetihorách, v Evropě přetrval do konce pliocénu. Dnešní relik, dvoudomý strom *Ginkgo biloba* LINNAEUS – jinan dvoulaločný, je domácí v Číně.



Obr. 83. Olistění druhohorních jinanovitých: 1 *Sphenobayera* FLORIN, 2 *Bayera* C. F. BRAUN, 3 *Erethmophyllum* THOMAS (TAYLOR & TAYLOR 1993).



Obr. 84. *Ginkgo yimaensis* ZHOU & ZHANG, rekonstrukce, jura (TAYLOR & TAYLOR 1993).

Oddělení: *Pinophyta* – jehličnaté rostliny

CHARAKTERISTIKA. Zahrnuje stromy a keře s hustým dřevem (**pyknoxylické dřeviny**). Také toto oddělení jeví ještě výraznější tendence k zjednodušování listů (**druhotná mikrofylie**). Vedle původně pentlicovitých mnohožilných listů se záhy objevují zjednodušené listy jehlicovité a šupinovité, tak charakteristické pro dnešní jehličnany. Megasporofyty i mikrosporofyty jsou sestaveny v **šišticích odděleného pohlaví**, samičí, někdy i samčí šišťice jsou složeny.

STRATIGRAFIE. Nejstarší zástupci se objevují v karbonu, třída *Cordaitopsida* vymírá v permu, třída *Pinopsida* se rozvíjí v druhohorách a v mnoha moderních rodech přežívá do současnosti.

SYSTÉM. Dělí se zpravidla na dvě třídy – *Cordaitopsida* a *Pinopsida*.

Třída: *Cordaitopsida* – kordaity

CHARAKTERISTIKA. Vyznačují se velkými **pentlicovitými** listy s hustou paralelní žilnatinou, vyztuženými vedle žilek i tenkými pruhy tvrdého pletiva (nepravé žilky). Druhotné dřevo má tracheidy s hustě sestavenými dvůrkou (**araukaroidní tečkování**). Vyskytují se kosmopolitně **od karbonu do permu**.

Původ třídy je dosud problematický. Stavba dřeva připomíná rod *Archaeopteris* (*Progymnospermophyta*), semena jsou zploštělá podobně jako u některých zástupců kaprad'osemenných rostlin.

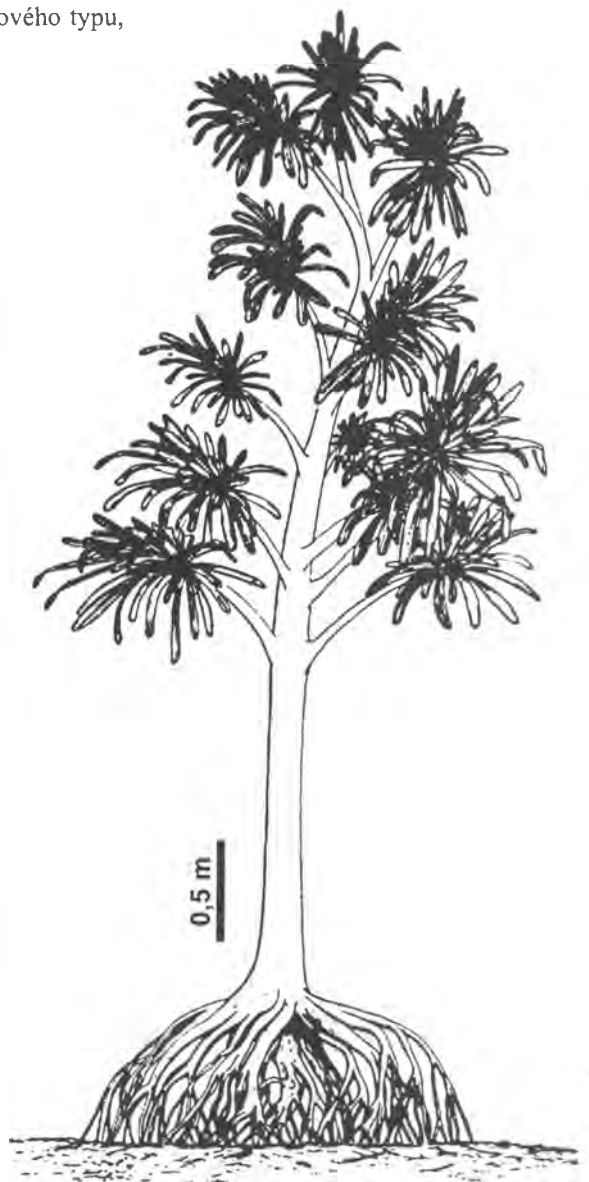
Cordaites UNGER – mohutné stromy až nižší stromky s chůdovitými kořeny (obr. 85) se často zachovávají jako mineralizované části kmenů („**araukarity**“). Uvnitř je vyvinuta tenká přehrádkovitě rozpraskaná dřev (Artisia STERNBERG). Listy nasedaly ve šroubovici a tvořily často hustě stažené skupiny. Dosahovaly délky několika decimetrů a svou paralelní žilnatinou připomínají jednoděložné rostliny. Samčí i samičí šišťice podobné klasům (*Cordaitanthus* O. FEISTMANTEL) vyrůstaly z větví mezi listy. Na

Obr. 85. *Cordaites* UUNGER, rekonstrukce stromu mangrovového typu, svrchní karbon (STEWART & ROTHWELL 1993).

hlavním vřetenu šištice v paždí podpůrných braktejí nasadaly malé šišticky tvořené skupinou drobných jalových šupin buď s tyčinkami nebo se stopkatými vajíčky ve stažené šroubovici. Pyl měl jeden rovníkový vzdušný váček (**monosakátní**) a zbytek ypsilonové jizvy (prepolen). Ve vyzrálém stavu visela zploštělá srdčitá semena (*Cardiocarpus* BRONGNIART) na prodloužených stopkách (obr. 86). Často se vyskytují izolovaně.



Obr. 86. *Cordaites* UNGER: 1 rekonstrukce prýtu s šišticemi, 2 list, 3 rekonstrukce části vyzrálé samičí šištice se stopkatými semeny (*Cardiocarpus* BRONGNIART), svrchní karbon (STEWART & ROTHWELL 1993).



EKOLOGIE. Kordaity byly součástí **uhlotvorných karbonových** močálů, kde svým vzrůstem připomínaly dnešní mangrovy (husté porosty dřevin na pobřežích tropických moří).

STRATIGRAFIE. Jsou doloženy **od karbonu, přežívají do permu.**

Třída: *Pinopsida* – jehličnany

CHARAKTERISTIKA. Jehličnany jsou pyknoxylické dřeviny s výrazně zmenšenými listy. Podle uspořádání dvůrků na tracheidách druhotného dřeva rozeznáváme typy s hustě stěsnanými dvůrky (**araukarioidní tečkování**), které jsou původnější, a modernější s volně rozmístěnými dvůrky (**abietoidní tečkování**). Listy jsou zpravidla **jehlicovité až šupinovité**, zřídka s plochou širší čepelí, jednožilné či vzácněji vícežilné. Často se různé typy olistění vyskytují na jedné a téže rostlině (heterofylie). Samčí orgány tvoří jednoduché šištice sestavené ze štítkovitých tyčinek. Pyl je často opatřen vzdušnými váčky. Samičí orgány odpovídají **složeným šišticím**, u kterých v případě archaických typů nasadají v paždí podpůrné šupiny **skupiny** stopkatých vajíček a sterilních šupinek. Postupným srůstáním a zplošťováním tohoto souboru vzniká později **semenná šupina**.

STRATIGRAFIE. První neúplné doklady pocházejí **ze svrchního karbonu**. Jehličnany se bouřlivě rozvíjejí od permu, kdy se úspěšně přizpůsobily globální aridizaci klimatu jednak redukcí listů, jednak vytvo-

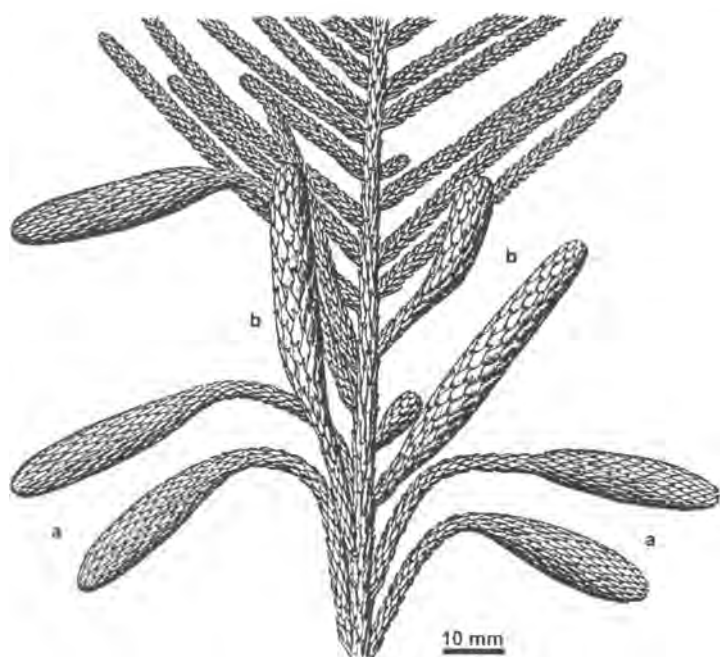
řením ochrany vajíček v šištících. Během druhohor se postupně zmenšuje počet primitivnějších zástupců a převažují skupiny přežívající **do recentu**. V třetihorách patří k důležité složce **uhlotvorné** vegetace.

SYSTÉM. Třída se rozděluje do několika řádů, z nich některé jsou vymřelé, a to podle stavby samičích šištice (srůstání semenné a podpůrné šupiny, jejich redukce, počet semen za semennou šupinou).

Řád: *Voltziales* – svým stromovitým vzrůstem a olistěním připomínají dnešní blahočety (araukarie). Samčí šištice produkují většinou pyl s jedním rovníkovým vzdušným váčkem (**monosakátní**) nebo s **přechody k bisakátnímu** typu. Samičí šištice ukazují nejprimitivnější stav mezi jehličnany, kde v paždí **podpůrné šupiny** nasedají **skupiny** vajíček a volných nebo jen částečně srostlých sterilních šupin (budoucí semenná šupina). Řada zástupců byla popsána z permu, triasu, vzácně i z jury.

Walchia STERNBERG (obr. 87) – tvořila menší stromy s pravidelně ploše rozdělenými větvemi vyrůstajícími téměř přeslenitě z kmene. Druhotné dřevo araukarioidního typu zaujímá většinu objemu kmene. Výlitky dosti široké dřene jsou podélně rýhované. Větve pokrývají šroubovitě postavené mírně odstálé hákovité jehlice. Koncové samčí šištice obsahují tyčinky s trojbokým štítkem, na nitce se skupinou prašníků. Pyl je monosakátní. Samičí šištice jsou dlouze válcovité, jejich podpůrné šupiny jsou na konci vidličnaté, v jejich paždí nasedá skupina sterilních šupinek a jedno vajíčko. Svým výskytem je tento rod (označovaný někdy nomenklatoricky nesprávným jménem *Lebachia* FLORIN) omezen na nejvyšší karbon a spodní perm. Příbuzné rody z téhož období mohou mít vajíček několik (např. *Walchiostrobus* FLORIN – obr. 88), popřípadě bez sterilních šupinek (*Ernestiodendron* FLORIN). Semena jsou plochá s úzkým křídelem (*Samaropsis* GOEPPERT). Tyto dřeviny byly součástí vegetace **sušších stanovišť**. Olistění větvky jsou běžnou fosilií neuhelných hnědočervených facií.

Pseudovoltzia FLORIN – olistění tvoří plošší dvouřadé jehlice na větvkách s patrnými zónami kratších a delších listů (sezónní růst). Samičí šištice nejsou příliš kompaktní. V paždí podpůrné jednoduché šupiny vyrůstá pěticipá, jen při spodu srostlá semenná šupina se třemi vajíčky (obr. 89). Svým výskytem je tento rod omezen na svrchní perm severní polokoule.



Obr. 87. *Walchia* STERNBERG, rekonstrukce plodné větve: a samčí šištice, b samičí šištice, spodní perm (FLORIN 1951).



Obr. 88. *Walchiostrobus* FLORIN, detail skupiny vajíček a sterilních šupin v paždí podpůrné šupiny, spodní perm (STEWART & ROTHWELL 1993).



Obr. 89. *Pseudovoltzia* FLORIN, detail vznikající semenné šupiny s třemi vajíčky v paždí podpůrné šupiny, svrchní perm (STEWART & ROTHWELL 1993).

Řád: *Cheirolepidiales* – stromy až dužnaté keřky nesou šupinové listy ve šroubovici nebo přeslenu, více či méně přirostlé k větvičce. Olistění s delší odstálou částí jehlice (*Pagiophyllum* HEER) nebo jen s velmi krátkým volným vrcholem (*Brachyphyllum* BRONGNIART – obr. 90) se opakuje i u jiných skupin jehličnanů (umělé rodové jednotky). V extrémních případech listy srůstají převážnou částí délky s větvičkou a tvoří dlouhé články (kladodia). Tracheidy druhotného dřeva mají tečkování abietoidní. Kulovité samčí šištice nasedají na konci větví a produkují specifický typ pylu bez vzdušných váčků se subekvatoriální rýžkou a zbytkem ypsilonové jizvy (*Classopolis* POCKOC). Samičí šištice mají podpůrnou šupinu do různé míry redukovanou, semenná šupina je masitá a **uzavírá** při své bázi **dvě obrácená vajíčka** v kapsovitých dutinách s ústím vroubeným papilami.

Tento řád zcela vymřelých jehličnanů lze sledovat od triasu do křídý zejména podle charakteristického pylu. Jeho zástupci patří k teplomilným elementům.

Frenelopsis SCHENK – stromy nebo i dužnaté metlaté keře, obývající často slané pobřežní půdy. Olistění tvoří dlouhé trojčlenné přesleny úplně podélně srostlých listů do stonkových článků (kladodií), na konci trojčlenných (obr. 91). Asi 2 cm velké kulovité samčí šištice produkovaly pyl typu *Classopolis*, jak bylo prokázáno poprvé na materiálu z české křídý. Samičí mohutné šištice byly rozpadavé a připomínají poněkud dnešní blahočety tím, že semena jsou úplně ponořená do šupiny, ale ve dvojicích (blahočety mají jediné semeno). Olistění této rostliny je běžné v křídě.

Řád: *Araucariales* – blahočetotvaré – dřeviny tohoto řádu jsou charakteristické tím, že podpůrná šupina srůstá se semennou (*Araucaria* JUSS.) nebo úplně redukuje (*Agathis* SALISB., *Wollemia* JONNES *et al.*). **Jediné semeno** je v prvním případě ponořené do pletiva šupiny nebo v druhém případě na ní leží. Tracheidy druhotného dřeva mají **araukaroidní tečkování**. Listy mohou být ploché, mnohožilné nebo hákovitě jehlicovité až šupinovité. Samčí šištice dosahují značné velikosti a produkují kulovitý pyl (inaperturátní) bez vzdušných váčků. Samičí šištice jsou **rozpadavé**.

Blahočetotvaré navazují na některé primitivní zástupce řádu *Voltziales*. V juře a křídě se vyskytovaly jak na severní tak jižní polokouli. Od třetihor se stahují na jižní polokouli, kde přežívají do současnosti třemi reliktními rody. Z nich nejrozšířenější *Araucaria* JUSS. (blahočet) vytváří mohutné stromy s charakteristicky rovnovážně postavenými větvemi na způsob přeslenů.

Araucarites PRESL – tímto formálním jménem se označují šištice a izolované šupiny s ponořeným jedním semenem (obr. 92). Bývají ve společnosti olistění typu *Brachyphyllum* nebo *Pagiophyllum* (obr. 90). Vyskytují se v juře. Na příkladu zkřemenělých nálezů z jury Patagonie lze prokázat, že mnohé z nich se zcela shodují s rodem *Araucaria*.

Řád: *Cupressales* – cypřišotvaré – zahrnují mamutí stromy až trpasličí keře. Druhotné dřevo je složeno z tracheid s **abietoidním tečkováním**. Často heterofylní olistění (od jehlicovitých plochých listů přes čtyřhranné hákovité po šupinovité) je uspořádáno **ve šroubovici, křížmostojně** nebo **přeslenitě**. Drobné samčí šištice produkují pyl bez vzdušných váčků (**inaperturátní**). Samičí šištice ukazují nejdůležitější znaky řádu: **srůstání semenné a podpůrné šupiny** v jeden celek, v jehož paždí vyrůstají dvě nebo častěji větší počet semen. Redukcí šištice vzniká semenná bobule (na př. u rodu *Juniperus* LINNAEUS – jalovce).

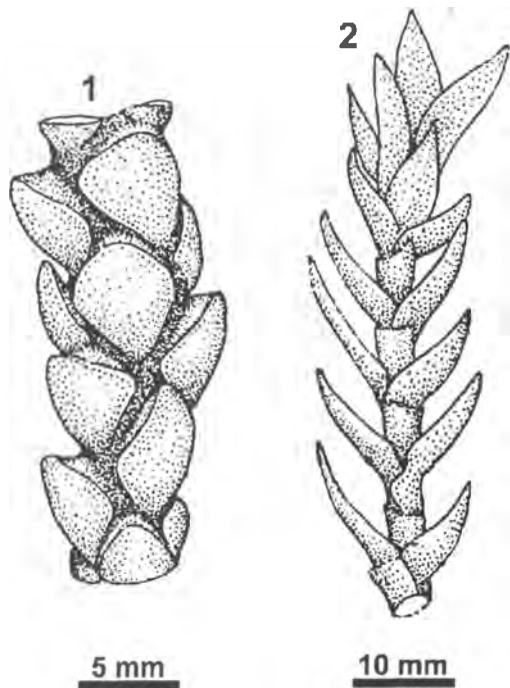
Nejstarší zástupci navazující na řád *Voltziales* se udávají z **triasu**. V juře a křídě nastává velký rozvoj této skupiny, který trvá až do třetihor. V mladších třetihorách se snižuje počet rodů, v **recentu** přetrvává zčásti jako relikty jen asi 30 rodů, rozšířených po obou polokoulích.

Sequoia ENDLICHER – sekvoje – tyto stromy obřího vzrůstu s jehlicovitými až šupinovitými listy se rozpoznají nejlépe podle kulovitých až podlouhle válcovitých samičích šištic (obr. 93), ve kterých zcela srůstá podpůrná a semenná šupina do **štítkovitého útvaru**. V jeho paždí nasedá v řadě několik semen s úzkou křídlatou obrubou. K tomuto rodu se řadí nálezy z křídý a třetihor, nověji oddělované do blízkce příbuzných samostatných rodů (obr. 93). V evropských mladších třetihorách rostl druh v zásadě shodný s dnešním jediným reliktním zástupcem (*Sequoia sempervirens* (LAMB.) ENDL. – redwood) omezeným na pacifické pobřeží Kalifornie.

Taxodium RICHARD – tisovec – tento mohutný strom vyhání z kořenů nad povrch půdy křulovité dýchací kořeny (**pneumatofory**). Jemné jehlicovité a šupinovité olistění sestavené dvouřadě **sezónně opadává** v celých letorostech. Drobné samčí šištice jsou hustě seskupeny na samostatných větvičkách. Kulovité a rozpadavé samičí šištice sestávají ze zcela srostlých komplexů semenné a podpůrné šupiny; na štítku je dobře patrný srůst podle ornamentace. Semena po několika za šupinami jsou hranatá.

Ve fosilním stavu se tisovec vyskytuje od svrchní křídý v mírných zónách severní polokoule. V mladších třetihorách byl rozšířen i v Evropě druhem, který je blízký dnešním reliktním z atlantické Severní Ameriky.

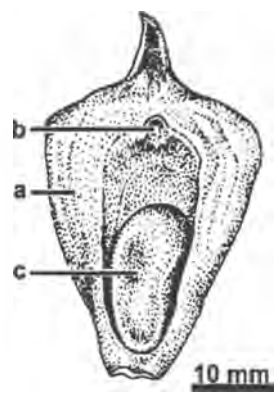
Glyptostrobus ENDLICHER – patisovec – podle šupinového olistění se jen obtížně odlišuje od ostatních podobných tisovcovitých. Drobné samčí šištice vyrůstají jednotlivě na koncích větví. Charakteristické jsou samičí oválné šištice (obr. 94) s vroubkovaně zdobeným štítkem šupiny. Semena vyrůstají po dvou v paždí šupin a nesou na jedné straně dlouhé asymetricky postavené křídlo.



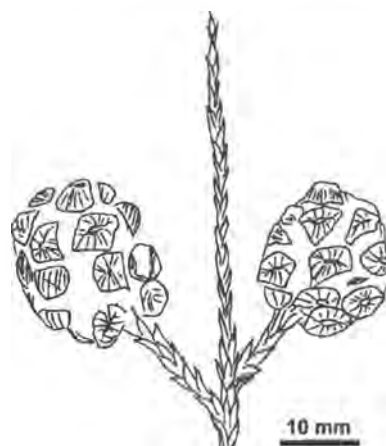
Obr. 90. Umělé rody olistění druhohorních jehličnanů: 1. *Brachyphyllum* BRONGNIART, 2. *Pagiophyllum* HEER (STEWART & ROTHWELL 1993).



Obr. 91. *Frenelopsis* SCHENK, větev, křída (STEWART & ROTHWELL 1993).



Obr. 92. *Araucarites* PRESL, izolovaná srostlá podpůrná (a) a semenná (b) šupina s ponořeným semenem (c), jura (STEWART & ROTHWELL 1993).



Obr. 93. *Quasisequoia couttsiae* (HEER) KUNZMANN, třetihory (MENZEL 1901).



Obr. 94. *Glyptostrobus europaeus* (BRONGNIART) UNGER, třetihory (KRÄUSEL & WEYLAND 1954).

Patisovec se běžně vyskytuje v třetihorách severní polokoule. Patřil k hlavním **uhlotvorným** dřevinám třetihor. V dnešní době roste jako relikv v jižní Číně, kde dává přednost zamokřeným půdám.

Řád: *Pinales* – borovicotvaré – dosahují obrovského stromovitého vzrůstu, jen zřídka to jsou keře (např. kleč). V druhotném dřevu jsou vyvinuty tracheidy s **abietoidním** tečkováním. Jehlicovité listy v průřezu ploché až kosočtverečné nasedají ve šroubovici, popřípadě na brachyblastech, u borovice (*Pinus* LINNAEUS) ve svazečkách. Samčí šištice obvykle ve skupinách produkují pyl většinou bisakátní. Kompaktní šištice sestávají z **podpůrných** a **semenných šupin**, které vzájemně **nesrůstají**, ale podpůrná šupina je do různé míry zmenšená, popřípadě úplně zaniká (*Pinus*). Semenná šupina nese **dvě** volná, zřídka ponořená, zpravidla dlouze křídlatá semena.

První doklady známé z **triasu** následuje řada vymřelých zástupců v celých druhohorách. Teprve v křídě se objevují rody známé ze současnosti. V třetihorách se vyskytují v Evropě i některé vzácné relikty z východní Asie (*Pseudolarix* GORDON, *Cathaya* CHUN & KUANG). Borovicotvaré patří v **recentu** k nejhojnějším jehličnanům severní polokoule.

Pinus LINNAEUS – borovice – svými dlouhými jehlicemi sestavenými do svazečků až po pěti se liší od všech ostatních jehličnanů. Drobné samčí šištice produkují ohromné množství pylu. Pylová zrna jsou bisakátní. Samičí šištice mohou dosahovat značných rozměrů. Semenná šupina má v paždí dvě semena, je zakončena buď kolmým (podrod *Pinus*) nebo protaženým (podrod *Strobus* SWEET & REHDER) štítkem. Podpůrná šupina není vyvinuta.

Podle fosilních nálezů samičích šištic je tento rod doložen od křídly (také v české svrchní křídě), v třetihorách je obecně rozšířen na severní polokouli. Dnes roste v mnoha druzích od tropického po arktické pásmo.

Řád: *Taxales* – tisotvaré – stojí poněkud stranou ostatních jehličnanů vzhledem k charakteru samičích orgánů, které představují **jednotlivá semena** obalená částečně nebo úplně dužnatým valem (epimatium). Dnes jsou to dvoudomé dřeviny, stromy i keře s plochými jehlicovitými vytrvalými listy. Drobné samčí šištice produkují inaperturátní pyl. Podle dnes uznávaného výkladu vznikla samostatně stojící semena redukcí celých samičích šištic. V dnešní přírodě jsou známa přechodná stadia tohoto procesu u příbuzného řádu *Cephalotaxales*, ve fosilním stavu však doklady vzniku tisotvarých chybí.

První zástupci (*Palaeotaxus* FLORIN) se ukazují poměrně záhy ve vývoji jehličnanů, již ve **spodním triasu**. V druhohorách přistupuje řada dalších vymřelých rodů podobného typu. V třetihorách se vyskytují i v Evropě dnešní více méně reliktní zástupci (např. *Taxus* LINNAEUS – tis, *Torreya* ARNOTT, *Amentotaxus* PILGER).

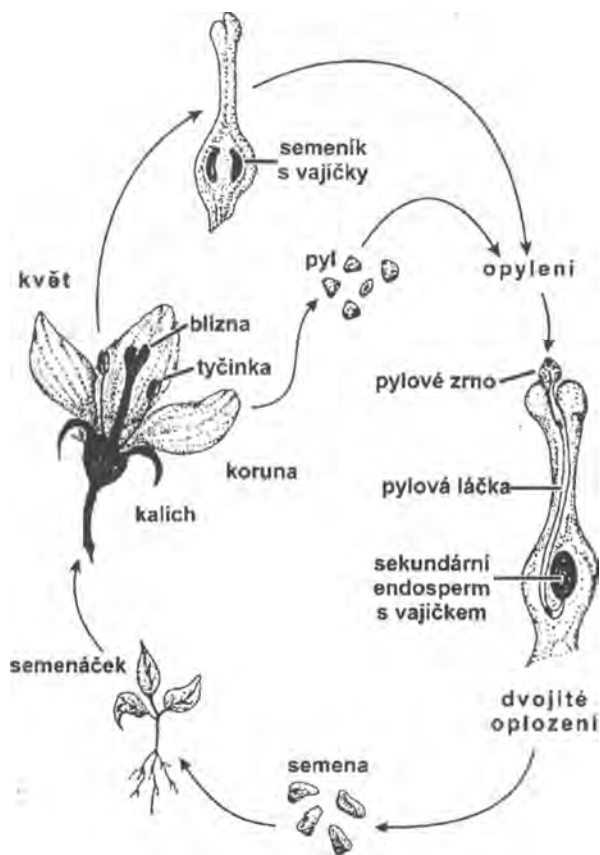
Oddělení: *Gnetophyta* – gnetovité (obalosemenné) rostliny

CHARAKTERISTIKA. Zahnují dnes malou izolovanou skupinu tří rodů habituelně si vzájemně nepodobných dřevin, stromů, lián a keřů, jevících některé znaky podobné krytosemenným rostlinám: Eustelický stonek obsahuje v dřevní části vedle tracheid i **tracheje** (cévy), které jsou však jiného původu než u krytosemenných. Listy jsou megafylní, vstřícné, popřípadě přeslenité, mají vesměs síťovitou žilnatinu, jen u chvojníku (*Ephedra* LINNAEUS) jsou redukovány na špičaté šupinovité listy. Vytvářejí **klasovité šištice** odděleného pohlaví, samčí s 1–6 tyčinkami v paždí šupin, výjimečně s rudimentem vajíčka (*Welwitschia* HOOKER) jako náznak dřívější oboupohlavnosti. Pyl je inaperturátní, zčásti s charakteristickou polyplikátní ornamentací. Samičí šištice, u chvojníku redukovány, jednosemenné, obsahují **dvouobalná** vajíčka (jediná výjimka mezi nahosemennými rostlinami). Opylení probíhá pomocí polinační kapky. Uvnitř vajíčka dochází k další silné redukci gametofytu s náznakem dvojího oplození, ale jiného typu, než jak je vyvinuto u krytosemenných rostlin.

STRATIGRAFIE. Podle nálezů pylu byla skupina kosmopolitní a více diverzifikována v **druhohorách**. Makrofosilní záznam je však značně neúplný (např. *Dreweria* CRANE & UPCHURCH ze spodní křídly Severní Ameriky). Další doklady této skupiny by mohly osvětlit dosud nejasný původ krytosemenných rostlin.

Vývojový stupeň: **angiospermické rostliny** – krytosemenné

CHARAKTERISTIKA. U tohoto vývojového stupně megafylní linie cévnatých rostlin dochází k maximální redukci gametofytní generace. Zároveň se zdokonaluje způsob ukrývání vajíček v konduplikátně srostlém megasporofylu, pestíku, přesněji v jeho spodní části, **semeníku**. Při opylení se přichytává pyl na bliznu a prorůstá svou láčkou do vajíček (obr. 95). V láčce se posléze oddělí dvě spermatické buňky. Ve vajíčku se jádro zárodečného vaku (megaspory) dělí obyčejně třikrát za sebou. Z výsledných 8 jader se



Obr. 95. Životní cyklus krytosemenných rostlin (JANSONIUS & MCGREGOR 1996).

ji i souběžná. Generativní orgány odpovídají specializovaným šišticím – květům, buď oboupohlavným nebo jednopohlavným, složeným ze souboru megasporofylů (pestíku) a mikrosporofylů (tyčinek), zpravidla obklopených květními obaly buď nerozlišenými (okvětí) nebo rozlišenými na korunu a kalich. Květy mohou být jednotlivé, často tvoří složitá květenství. Jsou adaptovány do různé míry k větrosnubnosti nebo hmyzosnubnosti, zřídka dochází k opylení jinak, např. vodou, ptáky. Pyl je vybaven na vnější straně stěny další vrstvou, zvanou **tektum**. Je velmi rozmanitý, kulovitý až oválný, s různě uspořádaným brázdami či póry, zřídka je inaperturátní. Během křídy se z původního lodičkového pylu s jedinou brázdou odvozují další základní typy (obr. 96). Vajíčka zpravidla se dvěma obaly (integumenty) ukrytá v semeníku zaujímají charakteristické pozice (placentace). **Semeník** vyžívá do **plodů** obvykle přizpůsobených k různému typu rozšiřování. Z hlediska fosilního záznamu představují květy, plody a semena nejcennější zdroj informací. Potíže s určováním disperzních pylových zrn, listů a dřeva řeší různé umělé systémy. Snahou je rekonstruovat celé rostliny.

EKOLOGIE. Krytosemenné rostliny dnes patří k nejrozšířenější rostlinné skupině **na souši** žijící od tropů po arktickou zónu. Mají neobyčejnou schopnost se adaptovat na nejrůznější podmínky a rozšiřovat se pomocí různých vektorů. Místo jejich vzniku se předpokládá v tropické zóně v povodí řek, kde jako drobné keříky obsazovaly obnažené půdy. Již od počátku svého vývoje se patrně vyskytovaly také jako **vodní byliny** (křídové doklady rodu *Ceratophyllum* LINNAEUS)

STRATIGRAFIE. Vývoj krytosemenných rostlin začíná během druhohor, kdy v triasu se objevují jejich dosud nedokonale známí možní předchůdci (např. *Sanmiguelia* R. W. BROWN). První spolehlivé doklady pocházejí ze **svrchní jury**. Od svrchní křídy probíhá bouřlivá diverzifikace souběžná s rozvojem vyšších obratlovců a hmyzu. V první etapě rozvoje končící před koncem paleogénu se objevují vesměs vymřelé skupiny (rody, čeledi), které byly v mladších třetihorách rychle nahrazovány moderními typy především dřevin. K většímu rozvoji **bylin** dochází od oligocénu, zejména však **koncem třetihor až do recentu**.

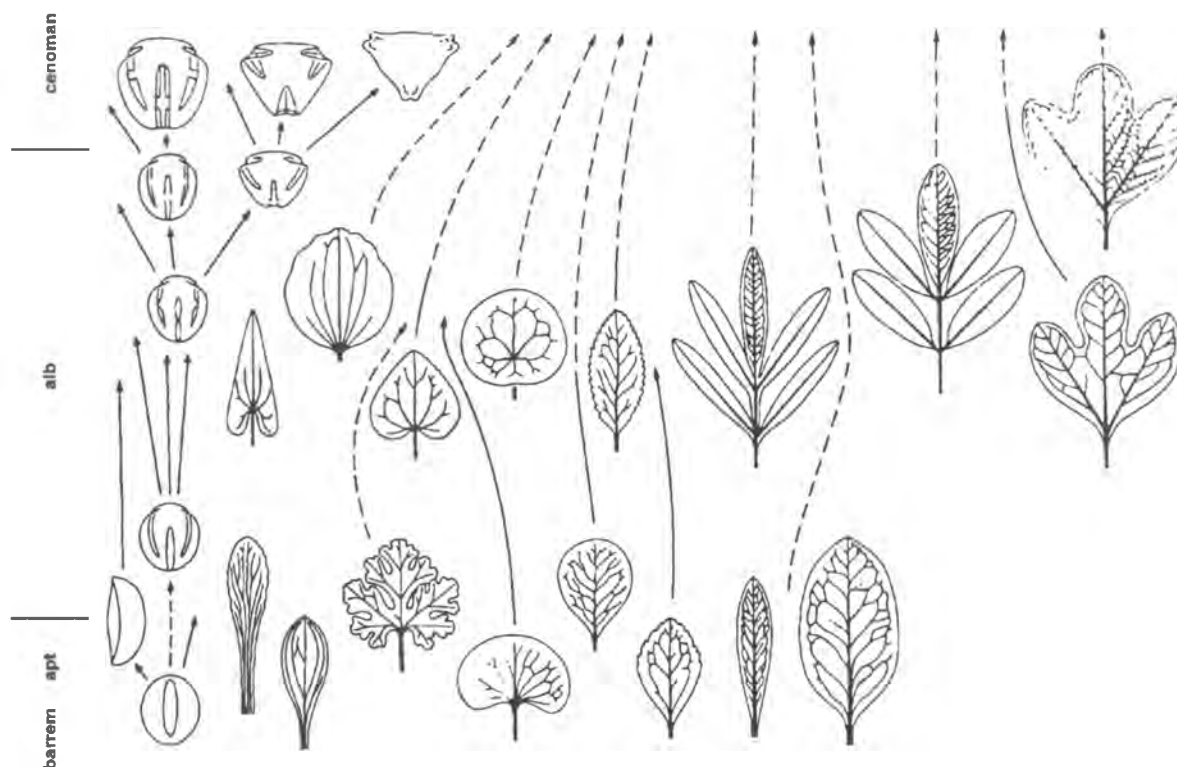
SYSTÉM. Je založen na stavbě reprodukčních orgánů a celém komplexu dalších znaků. Ohromná diverzita svědčí o skupině z velké části stále v rozvoji. Dělí se na více než 100 řádů seskupených tradičně do dvou, nověji do třech tříd a obvykle jedenácti podtříd.

osamostatní tři buňky protistojné na spodu, vaječná buňka a dvě synergidy v horní části a dvě zbylá splynou v diploidní jádro zárodečného vaku. Tento útvar představuje megagametofyt. Při oplození splyne jedna spermatická buňka s vaječnou buňkou za vzniku diploidní zygoty, základu zárodku, a druhá splyne s jádrem zárodečného vaku za vzniku triploidního živného pletiva (sekundární endosperm). Toto **dvojitě oplození** probíhá pouze u krytosemenných rostlin.

Do tohoto vývojového stupně dospívají rostliny patrně během druhohor, i když fosilní doklady k objasnění vzniku krytosemenných rostlin dosud chybějí. Krytosemenné rostliny tvoří jediné oddělení.

Oddělení: *Magnoliophyta*

CHARAKTERISTIKA. Jsou to rostliny rozmanitého vzhledu od mohutných stromů, keřů, lián, epifytů až po drobné byliny, v extrémních případech bezkořenné a bez znatelných listů. Ve stonku se vytváří **eustélé** nebo **ataktostélé**, v druhotném dřevu se vedle tracheid objevují tracheje (heteroxylický typ), které jen zřídka chybějí (homoxylický typ). Listy se **sít'ovitou žilnatinou** navazují na **megafylní** vývojovou linii, dochází však k různým přeměnám a redukcím čepele. Žilnatina je u prvních zástupců málo diferencovaná, řídká. Hned na počátku rozvoje se objevují základní její typy, zpeřená, znožená a dlanitá (obr. 96), pozdě-



Obr. 96. Diverzifikace pylu a listů krytosemenných rostlin ve střední části křídy (STEWART & ROTHWELL 1993).

Třída: *Magnoliopsida* – dvouděložné rostliny

CHARAKTERISTIKA. Dvouděložné rostliny, podle staršího jména známé jako *Dicotyledonae*, jsou charakterizovány znaky, jako **eustelická** stavba stonku, zárodek s **dvěma dělohami**, **hlavní kořen** pokračující v růstu, pyl rozmanitého typu, květy zpravidla s rozlišeným kalichem a korunou, zčásti s obaly různě redukovanými. Toto rozlišení vůči třídě *Liliopsida* však neplatí zcela absolutně. Dvouděložné se rozpadají do dvou skupin, nověji hodnocených jako samostatné třídy – bazální *Magnoliopsida* v užším pojetí a pokročilejší eudikotylní *Rosopsida*.

Ve fosilním záznamu se objevují dříve než jednoděložné, i když podle charakteru pylu a listové žilnatiny je nesnadné rozhodnout, kam zařadit první dokumenty ze spodní křídy. Pyl (obr. 96) je zpočátku monosulkátní (*Magnoliopsida* v užším pojetí) a teprve během spodní křídy vzniká typ trikolpátní, později i triporátní, trikolporátní a řada dalších (*Rosopsida*). Listová čepel je již ve spodní křídě tvarově diferencovaná, ale s jednoduchou žilnatinou, teprve ve svrchní křídě získává typickou jemně síťovitou areolaci a rozčlenění do žilek více řádů (obr. 96).

SYSTEM. Dvouděložné rostliny se podle systému TCHTADŽJANA a CRONQUISTA dělí na podtřídy:

- *Magnoliidae*,
- *Ranunculidae*,
- *Hamamelididae*,
- *Caryophyllidae*,
- *Dilleniidae*,
- *Rosidae*,
- *Asteridae*.

Podtřída: *Magnoliidae*

CHARAKTERISTIKA. Tyto primitivní dřeviny až byliny mají květy převážně oboupohlavné, květní orgány často ve šroubovici, troj- až mnohočetné, pyl převážně monosulkátní, semeník často složený ze samostatných vzájemně nesrostlých plodolistů (**apokarpický**), v pletivu listů a stonků jsou obvykle přítomné **sekreční nádržky**. Mezi dnešní zástupce patří např. *Magnolia* LINNAEUS (šácholan), *Laurus*



Obr. 97. *Myrtophyllum angustum* (Veleňovský) Knobloch, plodná větve, svrchní křída (Kräusel & Weyland 1954).

LINNAEUS (vavřín), *Piper* LINNAEUS (pepřovník), *Nymphaea* LINNAEUS (leknín). S jejich vymřelými zástupci se setkáváme od spodní křídly. Běžné jsou v třetihorách. Podle nálezu květů a pylu se dnes považuje za nejprimitivnější čeleď *Chloranthaceae*.

Řád: *Laurales* – vavřínovité – tvořily hlavní podíl na počátku diverzifikace dvouděložných. V třetihorách představovaly jednu ze vždyzelených teplomilných složek vegetace.

Myrtophyllum HEER (obr. 97) – tato běžná dřevina svrchní křídly připomíná žilnatinou celokrajných kopinatých listů blahovičnick. Podle stavby paracytních průduchů a plodenství patří do příbuzenstva čeledi *Lauraceae* (vavřínovité). Souběžně s listy byla prokázána i izolovaná šišticovitá květenství s květy, u nichž se prašníky otvírají klapkou (*Mauldinia* DRINNAN et al.).

Řád: *Magnoliales* – šácholanovité – zástupci tohoto řádu se pravděpodobně vyskytují již ve svrchní křídě (*Archaeanthus* DILCHER & CRANE – *Liriophyllum* LESQUEREUX, možný předek tulipánovníku *Liriodendron* LINNAEUS, terciér-recent).

Magnolia LINNAEUS – šácholan – dřeviny s jednoduchými celokrajnými listy patří mezi primitivní krytosemenné rostliny dnešní přírody. Spolehlivé doklady v podobě semen a plodů se udávají až z třetihor. Některé málo spolehlivé otisky listů z křídly se dávají do souvislosti s tímto rodem (*Magnoliaephyllum* KRASSER).

Podtřída: *Ranunculidae*

CHARAKTERISTIKA. Byliny i dřeviny s primitivní stavbou semeníku (častá apokarpie), ale s triaperturálním typem pylu. Jsou zastoupeny mnoha rody často v mimotropických pásmech: *Ranunculus* LINNAEUS (pryskyřník), *Berberis* LINNAEUS (dřišťál). Objevují se až později v třetihorách.

Podtřída: *Hamamelididae*

CHARAKTERISTIKA. U této také primitivní, dosti heterogenní skupiny dvouděložných došlo již v křídě k **oddělení pohlaví** drobných květů. Jsou to převážně větrosprašné dřeviny, jejichž květy jsou seskupeny často do **jeňed**. U malé části je vyvinuta homoxylie. Dnešní zástupci žijí především v mírném pásmu, jako *Cercidiphyllum* SIEBER & ZUCCARINI (žmarličník), *Liquidambar* LINNAEUS (ambroň), *Fagus* LINNAEUS (buk), *Quercus* LINNAEUS (dub), *Alnus* GAERTNER (olše), *Betula* LINNAEUS (břiza), *Myrica* LINNAEUS (vřesna), *Carya* NUTTAL (hikorie, ořechovec). Mnoho z nich, z části i vymřelých, bylo běžně rozšířeno v třetihorách na severní polokouli jako opadavá složka tehdejších lesů.

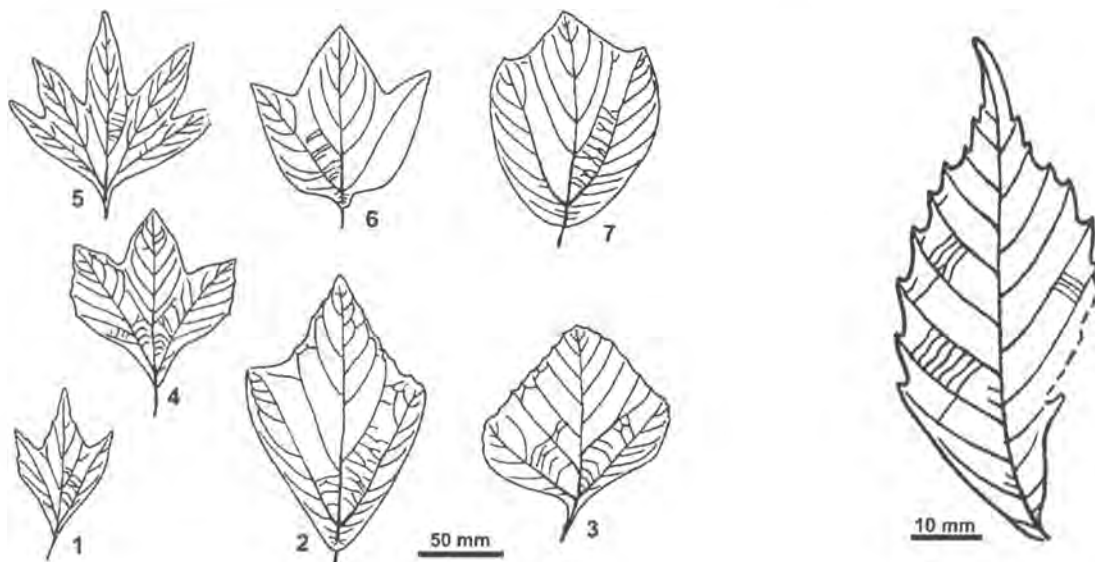
Řád: *Hamamelidales* – vilinotvaré – zástupci řádu tvoří primitivnější část podtřidy. U některých byly ještě vyvinuty oboupohlavné květy s obaly. V třetihorách byly běžně rozšířeny po celé severní polokouli. Dnes představují relikty.

Platanus LINNAEUS – platan – tyto impozantní stromy s tenkou olupující se kůrou, známé z našich parků, byly bohatě rozšířeny ve svrchní křídě. Jejich dlanitolaločné až dlanitě složené, výjimečně lichozpeřené listy představují řadu formálních jednotek, jejichž společným znakem je **znožená žilnatina** (obr. 98). Jejich jednopohlavná kulovitá květenství se našla již ve svrchní křídě. V třetihorách Evropy

rostl podivný druh s kopinatými vrubkovanými listy, který je dáván do příbuznosti s dnešním reliktem (*Platanus kerrii* GAGNEPAIN) z jv. Asie. V mladších třetihorách Evropy jsou platany podobné dnešním severoamerickým a předoasijským druhům.

Řád: *Fagales* – bukotvaré – vždyzelené i opadavé dřeviny, známé v několika vymřelých rodech z třetihor. Jeden z nejstarších zástupců, známých z křídy, je dnes omezen na jižní polokouli (*Nothofagus* BLUME). Rody *Quercus* LINNAEUS (dub) i *Fagus* LINNAEUS (buk) počínají svou diverzifikaci v pozdním paleogénu. Patří spíše k opadavé složce lesů severní polokoule.

Eotrigonobalanus WALTHER & KVAČEK – tento vymřelý zástupce má plody podobné bukvicím v kulách a kopinaté, jednoduše zubaté i celokrajné, kožovité listy (obr. 99). Charakterem plodů se blíží dnešní reliktní dřevině (*Trigonobalanus* FHORMAN) z jv. Asie. Byl důležitou složkou vždyzelených lesů starších třetihor v Evropě.



Obr. 98. Olistění křídových platanovitých: 1 *Platanus laevis* (VELENOVSKÝ) VELENOVSKÝ, 2 *Credneria bohémica* VELENOVSKÝ, 3 *Platanus velenovskyanana* KRASSER, 4 *Araliopsis mirabilis* (LESQUEREUX) RÜFFLE, 5 *Credneria senonensis* (KNOBLOCH) NĚMEJC & KVAČEK, 6 *Platanus falciloba* RÜFFLE & KNAPPE, 7 *Credneria subtriloba* ZENKER, svrchní křída (BOULTER & KVAČEK 1989).

Obr. 99. *Eotrigonobalanus* WALTHER & KVAČEK, list, třetihory (MAI & WALTHER 1985).

Podtřída: *Caryophyllidae*

CHARAKTERISTIKA. Stavbou svých většinou oboupohlavných, zčásti bezkorunných květů a převažujícím bylinným vzrůstem prozrazují značně pokročilou skupinu. Vajíčka nasedají v semeníku na jeho bázi nebo na centrální sloupek (centrospermický typ). Zástupci jsou běžně známi z naší přírody: *Silene* LINNAEUS (silenka), *Chenopodium* LINNAEUS (merlík). Objevují se až později v třetihorách.

Podtřída: *Dilleniidae*

CHARAKTERISTIKA. Tato objemná podtřída navazuje na *Magnoliidae*, je však již pokročilejší. Je těžké podat její obecnou charakteristiku, snad že květy jsou často pětičetné s rozlišenou korunou a kalichem, pomnožení tyčinek probíhá odstředivě, semeník tvoří několik srostlých plodolistů (*synkarpie*), vajíčka nasedají na stěny semeníku. Patří sem mnoho dřevin především tropického, ale i mírného pásma, zřídka byliny: *Cammelia* LINNAEUS (čajovník), *Hypericum* LINNAEUS (třezalka), *Erica* LINNAEUS (vřesovec), *Ulmus* LINNAEUS (jilm), *Tilia* LINNAEUS (lípa), *Salix* LINNAEUS (vrba), *Primula* LINNAEUS (prvosienka), *Viola* LINNAEUS (violka). Z třetihor byla dokumentována většina jmenovaných zástupců.

Řád: *Malvales* – slézotvaré – dřeviny, keře i byliny se vyznačují obvykle širšími listy s dlanitou žilnatinou, pokryté svazčitými trichomy. Jejich zástupci se vyskytují až v třetihorách. Údaje ze svrchní křídy (*Sterculia* LINNAEUS) jsou nespolehlivé.

Craigia W. W. SMITH & EVANS – nově doložená žijící fosilie, známá dnes jako vzácný strom z jv. Číny, byla rozšířena během třetihor po celé severní polokouli. Její křídlaté tobočky se rozpadají do jednotlivých chlopní, připomínající nažky jilmu (obr. 100). Na většině lokalit doprovázejí zbytky plodů dlanitě laločnaté velké listy typu *Dombeyopsis* UNGER.

Řád *Urticales* – kopřivotvaré – plodní doklady prokazují, že řád byl zastoupen ve svrchnokřídových flórách severní polokoule, a to tropickými rody. Z třetihor jsou známy vymřelé rody (*Cedrelospermum* SAPORTA) vedle dnešních opadavých dřevin. *Ulmus* LINNAEUS (jilm) je význačný pro lužní lesy mladších třetihor.

Zelkova SPACH – nejda (obr. 101) – stromy a keře tohoto rodu mají hrubě jednoduše zubaté listy připomínající blízkce příbuzný jilm. V otiscích se někdy nacházejí celé koncové větvičky s okrouhlými bezkřídlymi oříšky v paždí listů. Nejda má drobné jednopohlavné květy. Byla rozšířena od oligocénu po celé severní polokouli. Několik druhů přežívá do recentu v Asii, na Krétě a na Sicílii.



10 mm



10 mm

Obr. 100. *Craigia bronniei* (UNGER) KVAČEK, BŮŽEK & MANCHESTER, plodní chlopeň, třetihory (KRÁUSEL & WEYLAND 1954).

Obr. 101. *Zelkova zelkovifolia* (UNGER) BŮŽEK & KOTLABA, třetihory (KRÁUSEL & WEYLAND 1954).

Podtřída: *Rosidae*

CHARAKTERISTIKA. Tato podtřída je paralelní s *Dilleniidae* a svým objemem jí ještě převyšuje. Také v tomto případě je nějaká obecná charakteristika obtížná. Liší se např. dostředivým pomnožováním tyčinek, společná je častá pětičetnost volnokorunných květů. Mezi nejpočetnější řady patří luštěniny (*Fabales*), mezi další známé zástupce pak *Rosa* LINNAEUS (růže), *Rubus* LINNAEUS (ostružiník), *Acer* LINNAEUS (javor), *Cornus* LINNAEUS (dřín), *Vitis* LINNAEUS (réva), *Hedera* LINNAEUS (břečťan). Všechny tyto rody jsou doloženy v třetihorách.

Řád: *Fabales* – bobotvaré – jsou charakteristické svými bilaterálně souměrnými květy a plody typu lusku. V převážné většině mají složené listy. Dříve jediná čeleď *Leguminosae* se dnes rozpadá do třech čeledí, rozšířených hlavně v tropech, zasahujících však do mírného pásma. Je spolehlivě doložena až v třetihorách. Jen zřídka se daří fosilní zbytky klasifikovat do přirozeného systému. Jejich větší nahromadění se obvykle považuje za příznak suššího klimatu.

Podocarpium A. BRAUN (obr. 102) – tato dřevina se sudozpeřenými listy se objevuje hromadně v evropském neogénu v podobě izolovaných lístků a jednosemenných lusků. Je to vyhynulý zástupce se vztahy k několika rodům žijícím dnes v Africe.

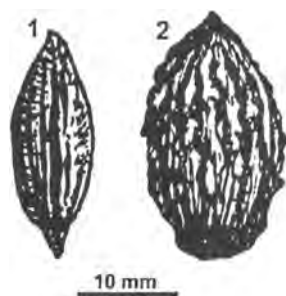
Řád: *Cornales* – dřínovité – tyto převážně dřeviny jsou rozšířeny hlavně v subtropích až tropech, zasahují i do mírného pásma. Jako fosilní doklady slouží především pecky jejich plodů, které se zachovávají někdy hromadně v hnědouhelných pánvích. Nejstarší jsou doloženy ve svrchní křídě.

Nyssa LINNAEUS – význačná dřevina zatopených půd, s celokrajnými až oddáleně zubatými listy a plody typu peckovic. Nejstarší doklady jsou známy z počátku třetihor, listy, pecky i pyl se často vyskytují v hnědouhelných vrstvách v mladších třetihorách. V Evropě rod nepřechází hranici pliocén – kvartér. Dnes zaujímá disjunktní areál typický pro třetihorní relikty – jv. část Spojených států a jv. Asie.

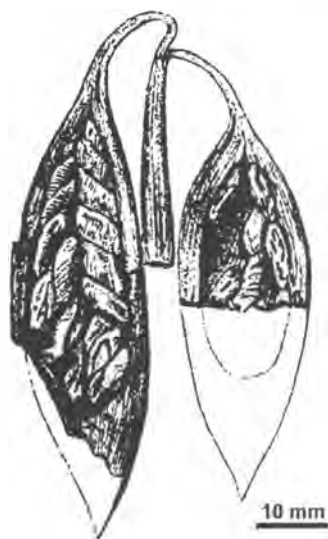
Mastixia BLUME (obr. 103) – význačný **teplomilný element**, dokumentovaný dvouplouzřými, podélně rýhovanými peckami, nahromaděnými hlavně v písčitéch uloženinách třetihor Evropy a mnohem vzácněji i Severní Ameriky. Spolu s blízkce příbuznými vymřelými rody (*Eomastixia* CHANDLER aj.) byl význačnou složkou vřezelých lesů až do miocénu. První zástupci jsou známi ve svrchní křídě. Dnes se vyskytuje jen v jv. Asii.



Obr. 102. *Podocarpium podocarpum* (A. BRAUN) HERENDEEN: 1 olístění, 2 lusk, neogén (KRÄUSEL & WEYLAND 1954).



Obr.103. Plody (pecky) čeledi *Mastixiaceae*: 1 *Mastixia amygdalaeformis* (SCHLOTHEIM) MAI, 2 *Eomastixia holzapfei* (MENZEL) MAI, třetihory (KRÄUSEL & WEYLAND 1954).



Obr. 104. *Spirematospermum wetzleri* (HEER) CHANDLER, plody se semeny (KOCH & FRIEDRICH 1971).

Podtřída: *Asteridae*

CHARAKTERISTIKA. Tato nejpokročilejší a velmi početná podtřída zahrnuje převážně srostlokorunné typy stromovitého a často bylinného vzrůstu. Sem patří velká čeleď *Asteraceae* (hvězdnicovité) a řada dalších známých zástupců jiných čeledí, jako *Menyanthes* LINNAEUS (vachta), *Sambucus* LINNAEUS (bez), *Myosotis* LINNAEUS (pomněnka), *Verbascum* LINNAEUS (divizna), *Lamium* LINNAEUS (hluchavka), doložených podle nálezů pylu, semen a plodů až v mladších třetihorách.

Třída: *Liliopsida* – rostliny jednoděložné

CHARAKTERISTIKA. Jednoděložné rostliny, dříve označované jako *Monocotyledonae*, navazují na primitivní dvouděložné magnoliidní skupiny. Jsou význačné tím, že stonky jsou **ataktostelické**, druhotně netloustnou, i když dosahují někdy stromovitého vzrůstu, na zárodku je vyvinuta **jedna děloha**, hlavní kořen brzy zaniká a je nahrazen **adventivními kořeny**, květy zpravidla s okvětím, často trojčetné, někdy jednopohlavné.

Ve fosilním stavu jsou spolehlivě doloženy **od křídý**. Jejich jednoduchý pyl, často s jedinou brázdou (monosulkátní) nebo jediným pórem (monoporátní) se jen obtížně odlišuje od primitivních skupin dvouděložných, přesto je udáván již ze spodní křídý. Několik řádů (např. *Arecales* – palmy, *Arales* – arónovité) se vyskytuje ve svrchní křídý, hlavní rozvoj spadá teprve do třetihor a částečně až **do recentu**.

SYSTEM. Dělí se obvykle do 4 podtříd:

- *Alismatidae*,
- *Arecidae*,
- *Liliidae* a
- *Commelinidae*.

Podtřída: *Alismatidae*

CHARAKTERISTIKA. Zahrnují poměrně archaické vodní a bahenní byliny, jejichž květy jsou částečně spirouckly uspořádané a mají apokarpický semeník. Tvoří několik řádů s rozdílným uspořádáním květů, buď s výrazným okvětím (*Butomales*, *Hydrocharitales*, *Alismatales*) nebo s drobnými květy v palicích (*Potamogetonales*). Mezi dnešní zástupce hojně rozšířené v třetihorách náleží především *Stratiotes* LINNAEUS (řezan) z řádu *Hydrocharitales* – jako zuhelnělá semena často v uhelných sedimentech, nověji i ostnitě listy, také v severních Čechách, a *Potamogeton* LINNAEUS (rdest) z řádu *Potamogetonales*, zachovaný jako listy a izolované plody.

Podtřída: *Arecidea*

CHARAKTERISTIKA. Mají květy redukované, někdy jednopohlavné, sestavené do palice (spadix) nebo jiných, často složitých květenství podepřených zpravidla **toulcem**. Je to druhá archaická skupina jednoduchých, dřeviny až drobné vodní bezkořenné byliny.

Řád: *Arecales* – arekotvaré neboli palmy – jsou zpravidla stromy, ale i poléhavé liány s nevětveným nebo chudě větveným stonkem (kmenem). Listy dosahující někdy i více metrů délky se roztrhávají na zpefené nebo dlanitě uspořádané úzké segmenty. Ve fosilním stavu je snadno poznáme, ale určení přírodního rodu je jen zřídka jisté. Charakteristické je mineralizované palmové dřevo (*Palmoxylon* SCHENK). Vějířovité listy připomínají *Sabal* ADANSON nebo *Chamaerops* LINNAEUS. Podle plodních zbytků a souběžných zpefených listů byly prokázány v Evropě, např. *Phoenix* LINNAEUS (datlovník), *Calamus* LINNAEUS (rotang). Jsou doloženy od křídý, v třetihorách jsou běžnou složkou uhlotvorných a lužních lesů, případně mangrovů (*Nypa* SCTECK.). Dokládají teplé klimatické podmínky.

Řád: *Typhales* – orobincotvaré – vodní až bažinné byliny typu rákosin, jejichž drobné květy jsou jednopohlavné. Podle drobných nažek jsou spolehlivě doloženy již od svrchní křídý a byly běžně rozšířeny v třetihorách severní polokoule.

Typha LINNAEUS (orobinec) – s drobnými květy ve dvou jednopohlavných palicích nad sebou, produkuje velké množství drobných plodů, které jsou ve fosilním stavu známy již od křídý a běžně se vyskytují celými třetihorami.

Sparganium LINNAEUS (zevar) – drobné květy jsou v jednopohlavných strboulech sestavených latovitě, samčí v horní a samičí v dolní části květenství. Květenství připomíná platany, s nimiž byl zevar zaměňován. Spolehlivě známý od starších třetihor, izolované plody časté v hnědouhelných pánvích.

Řád: *Arales* – arónotvaré – byliny, často epifytní, také vodní, jsou charakteristické svými širšími listy se síťovitou žilnatinou. U vodních derivátů (*Lemnaceae* – okřehkovité) dochází k silné redukci těla, kdy jediný lupínek představuje přeměněný stonek i list. Jsou převážně vázány na tropy. Listy tropických arónotvarých se objevují v eocénu, také u nás (Kučlín).

Limnobiophyllum KRASSILOV – tato vymřelá vodní rostlina tvoří dvojice nestejně velkých okrouhlých listů spojených výběžky. Podle stavby čepele a dvojího typu kořenů představuje mezičlánek spojující čeledi *Araceae* a *Lemnaceae*. Je vzácně doložen v chladnějších zónách svrchní křídý a paleogénu Severní Ameriky a východní Asie, v Evropě se objevuje v miocénu, také v severních Čechách.

Podtřída: *Liliidae*

CHARAKTERISTIKA. Pokročilá podtřída s většími oboupohlavnými květy zahrnující vesměs byliny, často hlíznaté a cibulovité, vzácně druhotné stromy (*Dracaena* VANDELLI ex LINNAEUS – dračinec) je zastoupena ve fosilním stavu poměrně málo s výjimkou několika málo zástupců, např. *Smilax* LINNAEUS – přestup, doložená z nejvyšší křídý a z třetihor charakteristickými srdčitými až vejčitě kopinatými listy s obloukovou síťovitou žilnatinou.

Řád: *Zingiberales* – zázvorovníkotvaré – převážně statné byliny, dosahující i více metrů výšky (*Musa* LINNAEUS – banánovník), vázané na tropické zóny, rozšířené zejména v bažinách. Podle charakteristických semen jsou doloženy od svrchní křídý, běžně pak v třetihorách.

Spirematospermum CHANDLER (obr. 104) – semena tohoto vymřelého zástupce se spirálně skulpturovaným osemením se někdy najdou natěsnaná ve vřetenovitých tobolkách, připomínajících dnešní rod *Cenolophon* BLUME z jv. Asie. Souběžně s nimi se vyskytují celistvé kopinaté listy se střední žilkou a šikmo k okraji vyběhajícími hustými souběžnými žilkami. Nejstarší nálezy pocházejí z nejsvrchnější křídly, rod se běžně vyskytuje v hnědouhelných vrstvách třetihor na území Eurasie.

Podtřída: *Commelinidae*

CHARAKTERISTIKA. Navazuje na předchozí podtřidu, liší se však postupným zmenšováním a zjednodušováním květů, sestavených do různých typů květenství. Převažuje větrosprašnost a bylinný vzrůst trávovitého habitu. Sem patří objemný řád *Poales* (lipnicotvaré), velmi málo dokumentovaný ve fosilním stavu, na rozdíl od bohatých nálezů plodů z řádů *Juncales* (sítinotvaré) a především *Cyperales* (šáchorotvaré). V třetihorách se běžně vyskytují rody *Carex* LINNAEUS (ostřice), *Scirpus* LINNAEUS (skřípina), *Dulichium* PERSOON a mnoho dalších. Hlavní rozvoj podtřídy spadá do období mladších třetihor až do recentu.

Říše: *Animalia* – živočichové

CHARAKTERISTIKA. Živočichové jsou jednobuněčné i mnohobuněčné eukaryotické organismy, které jsou obvykle schopny samostatného pohybu a živí se heterotrofně. Tradičně se dělí na dvě podříše: *Protozoa* – prvoci neboli jednobuněční a *Metazoa* – mnohobuněční (postavení prvoků viz Úvod).

Podříše: *Protozoa* – prvoci

SYSTEM. Systém prvoků, podobně jako u jiných skupin (viz podříše *Metazoa*), je značně nejednotný. Pokrok v elektronové mikroskopii v posledních letech způsobil, že systematika mnoha skupin byla značně pozměněna vzhledem k novým znalostem o ultrastruktuře buňky a není ještě ustálená. Proto pro základní orientaci uvádíme porovnání pozice prvoků s pevnou schránkou nebo kostrou (v přehledu podtrženo) v starších a modernějších systémech. V dalším textu je použito pojetí skupin, které převládá v paleontologii, kde systematika vychází z morfologie pevných částí těl.

HONIGBERG & al. 1964, upraveno podle VOJTEKA (viz ROSYPAL 1992)

Říše *Animalia* – živočichové

Podříše *Protozoa* – prvoci

Kmen *Sarcomastigophora* – bezbrví

Třída *Sarcodina* – panožkovci

Podtřída *Rhizopoda* – kořenonožci

Řád *Testacea* – krytěnky (*Thecamoebina*)

Řád *Foraminifera* – dírkonošci

Podtřída *Radiolaria* – mřížovci

Kmen *Ciliophora* – obrvení

Třída *Ciliata* – nálevníci (*Tintinnida*)

LEVIN 1980

Říše *Protozoa*

Kmen

Sarcomastigophora

Podkmen

Sarcodina

Třída

Lobosea (*Thecamoebina*)

Filosea (*Thecamoebina*)

Granuloreticulosea = *Foraminifera*

Acantharea

Polycystina = *Radiolaria*

Řád *Tintinnida*

Ciliophora

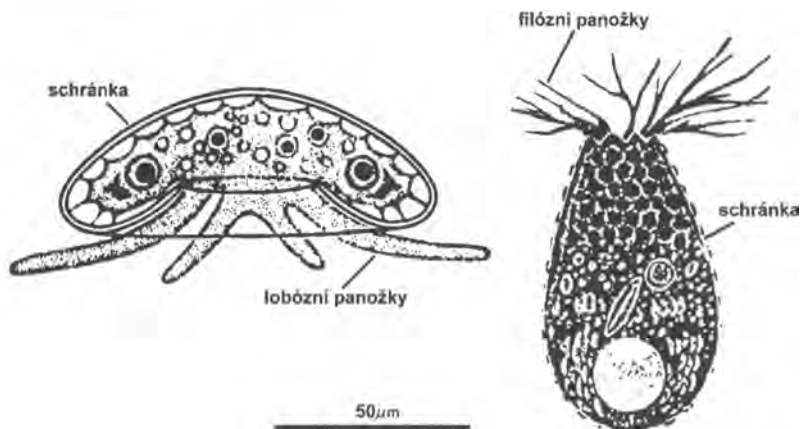
MARGULIS & al. 1989

Říše *Protoctista* (základní systematické členění založené na přítomnosti/nepřítomnosti bičíku a panožek a přítomnosti/nepřítomnosti pohlavního rozmnožování)

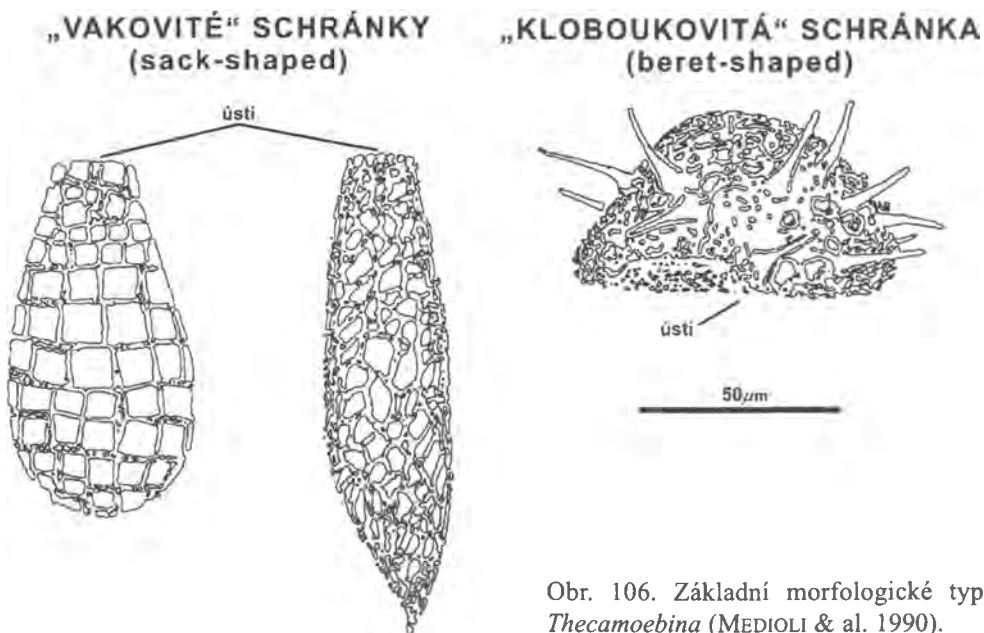
Kmen	Třída	Řád
<i>Rhizopoda</i>	<i>Lobosea (Thecamoebina)</i>	
	<i>Filosea (Thecamoebina)</i>	
<i>Actinopoda</i>	<i>Polycystina = Radiolaria</i>	
	<i>Acantharia</i>	
<i>Ciliophora</i>		<i>Tintinnida</i>
<i>Granuloreticulosa</i>	<i>Foraminifera</i>	

Umělá skupina: *Thecamoebina*

CHARAKTERISTIKA. Tato umělá skupina sdružuje prvky s pevnou schránkou žijící ve sladkých vodách. Mohou mít **lobátní**, **retikulátní** nebo **filózní** panožky (obr. 105). Rozmnožují se nepohlavně. Schránka může být buď **organická**, složená z látek bílkovinného charakteru, **křemitá**, zřídka **vápnitá**, anebo **aglutinovaná**. Je vždy **jednocomůrková** a vytváří dva základní morfologické typy (obr. 106): vakovitý (angl. „sack-shaped“) a kloboukovitý (angl. „beret-shaped“). Má jednoduché ústí. Schránka neroste.



Obr. 105. *Thecamoebina* s filózními a lobátními panožkami (MEDIOLI & al. 1990, HAUSMAN 1985).



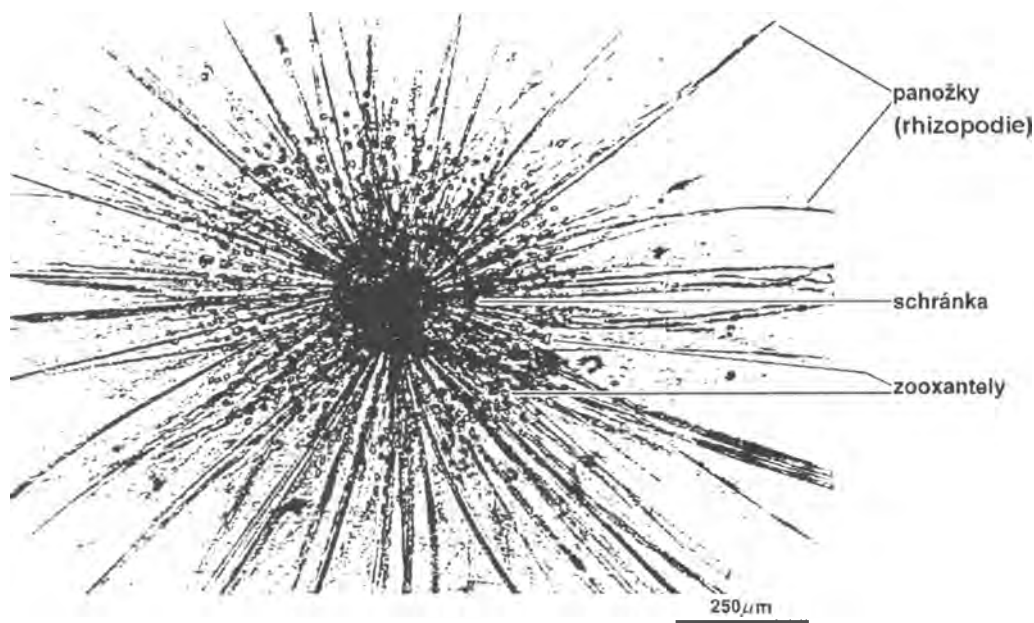
Obr. 106. Základní morfologické typy schránek *Thecamoebina* (MEDIOLI & al. 1990).

EKOLOGIE. Obývají nejrůznější biotopy od jezer přes rašeliniště, vlhké mechové porosty až po vlhké stěny nebo skuliny pod kůrou stromů. Přežití v těchto extrémních biotopech jim umožňuje schopnost **encystace** v nepříznivých obdobích.

STRATIGRAFIE. Nejstarší *Thecamoebina* byla nalezena v **karbonských sedimentech** na Ostravsku. Další nálezy pak pocházejí až ze svrchní křídy. **Od svrchní křídy do recentu** se nacházejí poměrně hojně.

Třída: *Foraminifera* – dírkovci, dírkonošci

CHARAKTERISTIKA (obr. 107). Jednobuněčné organismy převážně s pevnou **tektinovou, aglutinovanou** nebo **vápnitou schránkou** morfologicky i velikostně značně proměnlivou. Ve schránce jsou otvory: **póry a ústí** (odtud český i latinský název skupiny, lat. foramen = otvor), které slouží ke komunikaci živočicha s okolním prostředím pomocí síťovitě rozvětvených (retikulárních) panožek (**rhizopodie** – proto v starších systémech řazeny do skupiny *Rhizopoda*) obsahujících granulární protoplasmu (proto patří do skupiny *Granuloreticulosa*).



Obr. 107. Recentní planktonický dírkovec *Globigerinoides ruber* (D'ORBIGNY) (LEE 1989).

Charakteristické je **střídání pohlavního a nepohlavního rozmnožování** (obr. 108). Toto střídání nemusí být pravidelné, většinou chybí pohlavní rozmnožování. Pro paleontologa je významné, že střídání pohlavní a nepohlavní generace vede u mnoha taxonů dírkovců k vytváření dvou typů schránek (dimorfismus): jedinci vzniklí pohlavním rozmnožováním (**makrosférická generace**) mají větší počáteční komůrku než jedinci vzniklí nepohlavním rozmnožováním (**mikrosférická generace**). Dimorfismus byl pozorován již u paleozoických dírkovců.

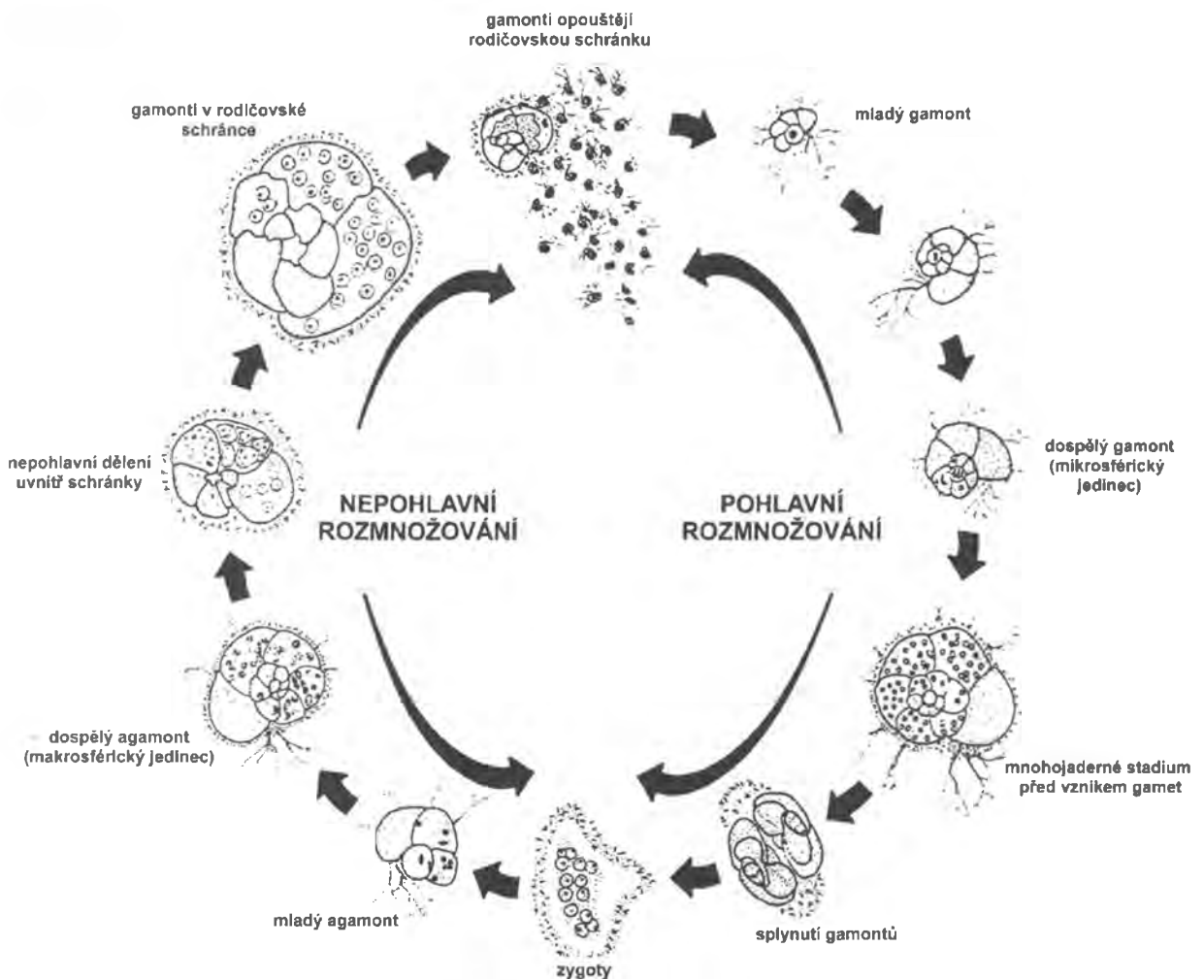
Růst schránky začíná zformováním počáteční komůrky (**prolokulum**) a pokračuje postupným přidáváním dalších komůrek. Mladí jedinci mají proto malý počet komůrek, jedinci s větším počtem komůrek jsou dospělí.

Schránka – předpokládá se, že z jedinců bez schránky se na začátku kambria vyvinuli zástupci se schránkou. Podle materiálu schránky rozeznáváme tři základní typy (obr. 109):

1. **organické schránky** složené z tektinu, což je organická látka tvořená komplexem bílkovin a polysacharidů,

2. **aglutinované schránky** tvořené cizorodými částicemi (zrníčka písku, schránky jiných organismů, např. rozsivek, mřížovců, jehlice hub), náhodně nebo častěji selektivně vybíranými a stmelnými vápnitým, železitým nebo křemitým tmelem. Podkladem pro přilepování cizorodých částic je organická tektinová vrstva (obr. 109),

3. **vápnité schránky** jsou schránky sekreční (materiál na stavbu schránky vylučuje živočich) tvořené aragonitem nebo kalcitem. Podle vnitřní struktury stěny se rozlišují tři podtypy:



Obr. 108. Životní cyklus dírkovců na příkladu druhu *Rosalina leei* HEDLEY (LEE 1989).

3.1. **mikrogranulární** – představují přechod od schránek aglutinovaných k sekrečním. V dopadajícím světle mají cukrovitý vzhled. Stěna je tvořena oválnými zrnky kalcitu obalenými kalcitovým cementem.

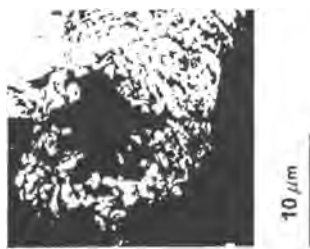
3.2. **porcelánní** – mají v dopadajícím světle vzhled porcelánu. Mohou být tvořeny jenom kalcitem,

3.3. **sklovité schránky** – pojmenované podle charakteristického sklovitého vzhledu v dopadajícím světle. Jsou kalcitové (s různým podílem Mg) nebo aragonitové.

Schránky foraminifer mohou být jednodukovkové nebo víceukovkové (obr. 110). Všechny schránky mají jedno nebo více **ústí**. Jsou to otvory, kterými živočich komunikuje pomocí panožek s okolím (obr. 111). U víceukovkových schránek rozlišujeme první ukovku (**prolokulum**) a ukovky následné. Jsou od sebe oddělené přepážkami (**septy**), které se na povrchu jeví jako mezukovkové švy (**sutury**). Ukovky mohou být uspořádané v řadě za sebou (**seriální**) nebo ve spirále rovinné (**planispirální**) nebo prostorové, tj. šroubovici (**trochospirální**). Spirální schránky, u nichž ukovky následujícího závitů překrývají ukovky závitů předcházejících, jsou **involutní**. Pokud jsou viditelné všechny závitů, nazýváme schránku **evolutní**. Na schránce se často vyskytuje různá **skulptura** (trny, žebra, síťování apod.)

EKOLOGIE. Dírkovci jsou **mořské** organismy, většinou stenohalinní, některé i euryhalinní. Žijí ve všech klimatických pásmech. Většina druhů je **bentických** (sesilní i vagilní bentos, infauna), osidlují všechny hlubkové zóny. **Planktonické** druhy tvoří významnou část zooplanktonu a žijí v hloubce 50–150 m. Pro život mnoha taxonů dírkovců jsou charakteristické symbiotické řasy – **zooxantely**. Na základě dobré znalosti jejich životních nároků v recentu (obsah kyslíku, salinita, hloubka, substrát apod.) jsou hojně využívány k paleoekologickým rekonstrukcím. Aktuologický přístup je možné dobře uplatnit zvláště pro společenstva z mladších třetihor.

AGLUTINOVANÁ STĚNA



1

PORCELÁNOVÁ STĚNA



2

SKLOVITÁ STĚNA



3

Obr. 109. Základní typy stěn schránky u dírkovců (LEE 1994): 1 *Hyperammina* sp., 2 *Adelosina dubia* (D'ORBIGNY), 3 *Rosalina bradyi* CUSHMAN (CIMERMAN & LANGER 1991).

Foraminifery mohou budovat vápence: horninotvorné jsou velké foraminifery v obdobích jejich největšího rozkvětu (mladší paleozoikum, křída, terciér) a planktonické foraminifery. Ty tvoří na dně oceánů nad karbonátovou kompenzační hloubkou (CCD) tzv. globigerinová bahna, kaly tvořené převážně planktonickými foraminiferami.

STRATIGRAFIE. Foraminifery se objevují poprvé v kambriu a přežívají do recentu. Nejstarší jsou reprezentované jednokomůrkovými jednoduchými formami s tektinovou nebo aglutinovanou schránkou. K velké diverzifikaci dochází v devonu. Ve spodní juře se objevují planktonické foraminifery. Existuje celosvětově platné zónování sedimentů křída a terciéru, založené na planktonických foraminiferách.

Na našem území se foraminifery vyskytují v starším paleozoiku barrandienu (ordovik – devon) a na Moravě (devon), v sedimentech české křída, v křídových a paleogenních sedimentech flyše na Moravě a v neogenních sedimentech vídeňské pánve a karpatské předhlubně na Moravě.

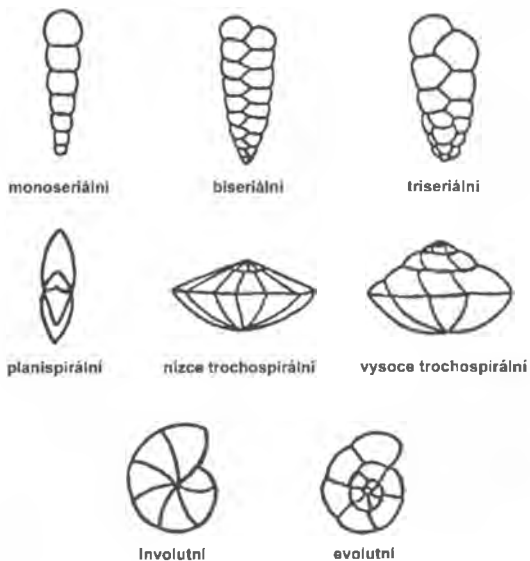
SYSTÉM. V současnosti je známo asi 30 – 40 000 druhů dírkovců, z toho je 4 000 recentních.

Obr. 110. Základní morfologické typy schránek dírkovců (HOLCOVÁ podle POKORNÉHO 1954).

JEDNOKOMŮRKOVÉ SCHRÁNKY



MNOHOKOMŮRKOVÉ SCHRÁNKY



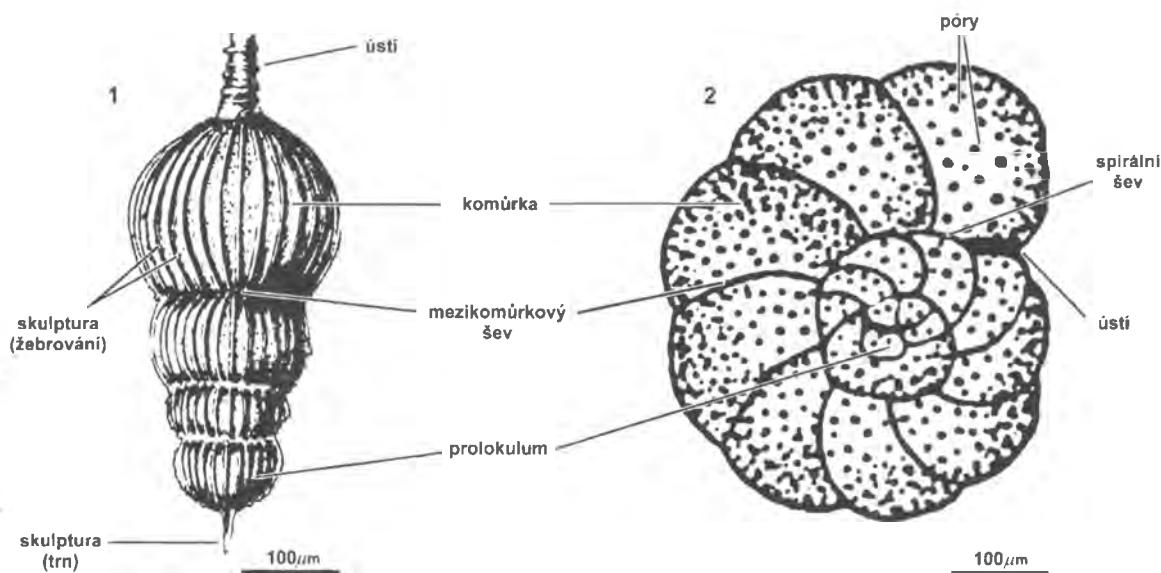
Základním kriteriem pro jejich členění je materiál schránky. Podle posledního stavu systému se dírkovci člení do dvou podtříd (popřípadě tříd – LOEBLICH & TAPPAN 1988) a dvanácti řádů. Nejdůležitější jsou následující skupiny:

Podtřída: *Athalamea* – schránka chybí, proto nejsou známi z fosilního záznamu.

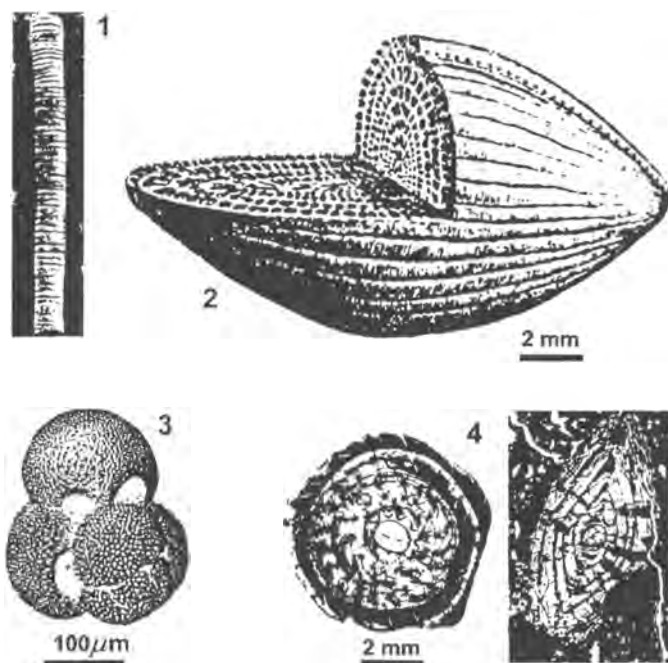
Podtřída: *Foraminifera* – dírkovci s pevnou schránkou (spodní kambrium-recent).

Řád: *Allogromida* – dírkovci s jednodomůrkovou tektinovou schránkou: rourkovitou, kulovitou nebo lahvičkovitou (kambrium – recent).

Řád: *Textulariida* (obr. 112.1) – dírkovci s aglutinovanou schránkou, může být primárně jednodomůrková nebo častěji mnohodomůrková. Jednodomůrkové schránky jsou jednoduše nebo větveně rourkovité, kulovité nebo planispirálně vinuté. Mnohodomůrkové schránky mohou mít všechny popisované tvary (obr. 110). Ve fosilním stavu jsou schránky převážně stlačené, což ztěžuje jejich určování. Jednodomůrkové taxony se vyskytují od kambria do recentu, mnohodomůrkové od devonu.



Obr. 111. Hlavní morfologické prvky na schránce dírkovců : 1 *Amphicoryna scalaris* (BATSCH), 2 *Lobatula lobatula* (WALKER & JACOB) (POKORNÝ 1954).



Obr. 112. Někteří zástupci foraminifer: 1 *Platsolenites antiquissimus* EICHWALD, kambrium, jeden z nejstarších nálezů foraminifer, 2 *Neoschwagerina craticulifera* (SCHWAGER), perm, 3 *Globigerinoides ruber* (D'ORBIGNY), třetihory 4 *Nummulites gallensis* HEIM, paleogén (1–2 LOEBLICH & TAPPAN 1988, 3 – CIMERMAN & LANGER 1991, 4 – SAMUEL & al.1972).

Řád: *Fusulinida* (obr. 112.2) – dírkovci s vápnitou mikrogranulátní mnohokomůrkovou schránkou, mohou mít velké, složité stavěné schránky. Jsou významné pro stratigrafii mladšího paleozoika. Znamé jsou od ordoviku do triasu.

Řád: *Miliolida* – dírkovci s vápnitou porcelánní mnohokomůrkovou schránkou. Schránky jsou spirální nebo mají zvláštní stavbu, kde komůrky přirůstají pod určitým úhlem (kvinkvelokulární typ – obr. 109.2 a další). Vyskytují se od karbonu do recentu.

Řád: *Lagenida* – dírkovci s vápnitou sklovitou schránkou, stěna alespoň části schránky je tvořena jenom jednou vrstvou kalcitových krystalů (monolamelární). Mají seriální nebo spirální mnohokomůrkové schránky, sekundárně se mohou objevovat schránky jednokomůrkové. Objevují se v karbonu a přežívají do recentu.

Řád: *Globigerinida* (obr. 112.3) – planktoničtí dírkovci s vápnitou sklovitou schránkou, většinou spirální, ale i biseriální a triseriální, přizpůsobenou planktonickému způsobu života. Žijí od jury do recentu.

Řád: *Rotaliida* (obr. 109.3) – mnohokomůrkové schránky, stěna schránky je vápnitá, sklovitá a složená z minimálně dvou vrstev kalcitových krystalů (bilamelární). Schránky mohou mít všechny tvary uváděné na obr. 110 nebo jejich kombinace. Znamé jsou od triasu do recentu.

Umělá skupina: „**velké foraminifery**“ – zahrnuje dírkovce se schránkou viditelnou pouhým okem (tj. o průměru několika milimetrů až centimetrů – maximálně okolo 15 cm) a se složitou vnitřní stavbou. Jsou známé od mladšího paleozoika a téměř všechny představují stratigraficky významné skupiny. Žijí benticky v mělkých mořích. Patří do řádů *Textulariida* (bez stratigrafického významu), *Fusulinida* (obr. 112.2) (rody *Fusulina* FISCHER DE WALDHEIM a *Schwagerina* MOELLER významné pro stratigrafii mladšího paleozoika), *Miliolida* (rody *Orbitolites* LAMARCK využívaný pro stratigrafii staršího terciéru a *Alveolina* D'ORBIGNY hojná v křídě a eocénu) a *Rotaliida* (rod *Nummulites* LAMARCK důležitý pro členění staršího terciéru (obr. 112.4) a další rody např. *Discocyclus* GUEMBEL, *Lepidocyclus* GUEMBEL, *Miogypsina* SACCO využívané pro stratigrafii v třetihorách). Jejich určování je složité, za použití orientovaných nábrusů a výbrusů.

Třída: *Radiolaria* – mřížovci

CHARAKTERISTIKA. Jednobuněčné organismy s **křemitou kostrou** radiálně nebo bilaterálně symetrickou (obr. 113). Protoplazma je rozdělena blanitým pouzdem (**centrální kapsulou**) na hustší **endoplazmu** (uvnitř kapsuly) a řidší **ektoplazmu** (vně kapsuly). Mřížovci mají dva typy panožek: silnější **axopodie** vyztužené osním vláknem a jemné **filopodie**. Rozmnožují se nepohlavně, někteří autoři předpokládají i pohlavní rozmnožování. Růst křemité kostry je velmi rychlý, probíhá centrifugálně (vnější struktury jsou mladší).

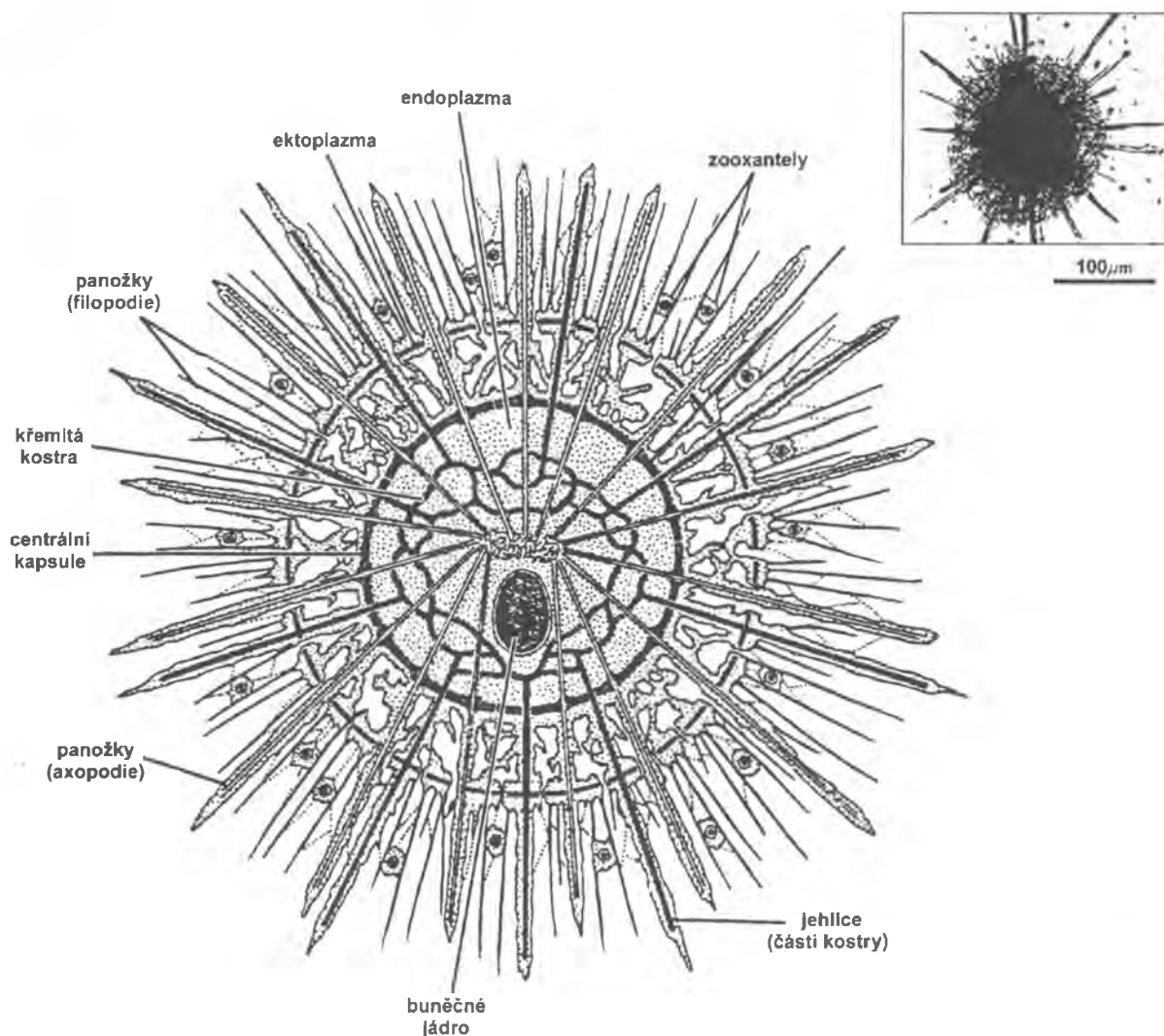
Kostra je budována opálem. Je tvořena z jehliček, které u většiny mřížovců navzájem srůstají do mřížovité struktury (odtud český název skupiny). Jehlice (obr. 114), které přirůstají na obou koncích, se nazývají **spojovací sloupky (bary)**, otvory mezi nimi **póry**. Jehlicím, které přirůstají jenom na jedné straně a druhý konec mají volný, ponecháváme název **jehlice**.

U koster rozlišujeme tři typy struktury stěny (obr. 114): 1. **mřížovitá** stěna (angl. latticed) – jehličky srůstají do sítě s výraznými, převážně hexagonálními póry, 2. **houbovitá** stěna (angl. spongy) – je to trojrozměrná struktura silnějších sloupků a malých nevýrazných pórů, 3. **ploténkovitá perforovaná** stěna (angl. perforate plate) – tvoří souvislou vrstvu kosterní hmoty s malými póry. Tvar schránky může být různý, nejčastěji kulovitý nebo zvonkovitý.

EKOLOGIE. Mřížovci jsou výhradně mořští, **stenohalinní** živočichové. Všichni jsou **planktoničtí** a **širomořští**. Pokud je nacházíme v mělkovodních sedimentech, byli tam posmrtně transportováni vlněním nebo mořskými proudy. Vyskytují se ve všech klimatických pásmech, jednotlivé taxony jsou vázány na určité klimatické zóny, což umožňuje paleoklimatologické interpretace v kvartéru a mladším terciéru. Mohou žít v hloubkách až do několika tisíc metrů (ve větších hloubkách je vyšší obsah SiO₂, který potřebují ke stavbě koster), maximum výskytu mají v hloubkách okolo 100 m. Radiálně souměrné taxony dávají přednost menším hloubkám, bilaterálně souměrné taxony jsou hojnější ve větších hloubkách. Mřížovci žijí soliterně, výjimečně tvoří kolonie. Velký význam pro jejich život mají symbiotické řasy – **zooxantely**.

Kostru mřížovců tvoří horninu nazývanou **radiolarit** (např. v juře tethydní oblasti). V recentu tvoří mřížovci tzv. radiolariová bahna na dně oceánů pod CCD.

STRATIGRAFIE. První výskyt koster mřížovců se udává již v **nejmladším prekambriu**, u bilaterálně souměrných typů v kambriu, zcela spolehlivé nálezy však pocházejí až z **ordoviku**. V paleozoiku převládají radiálně souměrné typy. Bohatě jsou zastoupeni v **recentu**.



Obr. 113. Recentní mřížovec ze skupiny *Spumellaria* (J. & M. CACHON 1994, KLING 1978).

Na našem území se mřížovci vyskytují v sedimentech starších prvohor barrandienu, v české křídě, v oligocénu pouzdřanské jednotky a v neogénu vídeňské pánve a karpatské předhlubně.

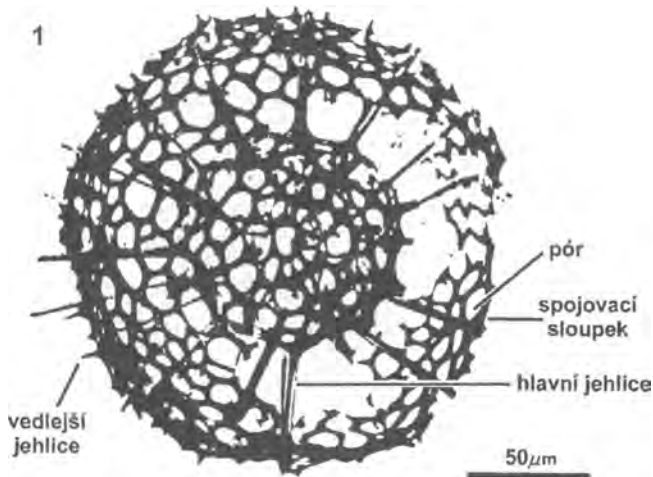
SYSTÉM. Celkem je známo asi 1 000 druhů mřížovců. Základem jejich systému, který vytvořil HAECKEL, byla již od minulého století souměrnost a tvar kostry. Rozvoj elektronové mikroskopie způsobil, že moderní systém radiolárií je založen na ultrastruktuře jejich axopodií. Tento vyloženě biologický systém není použitelný pro fosilní mřížovce, a proto se paleontologové přidrží klasifikace založené na morfologických typech koster.

Řád: *Spumellaria* (obr. 115) – sdružuje mřížovce s radiálně souměrnými kostrami. Celkový tvar schránky je nejčastěji kulovitý, ale může být i diskovitý. Zvláště pro mezozoikum jsou typické formy s rameny, které vyrůstají z kulovité schránky a působí dojemem trojčetné nebo čtyřčetné souměrnosti (prekambrium – recent).

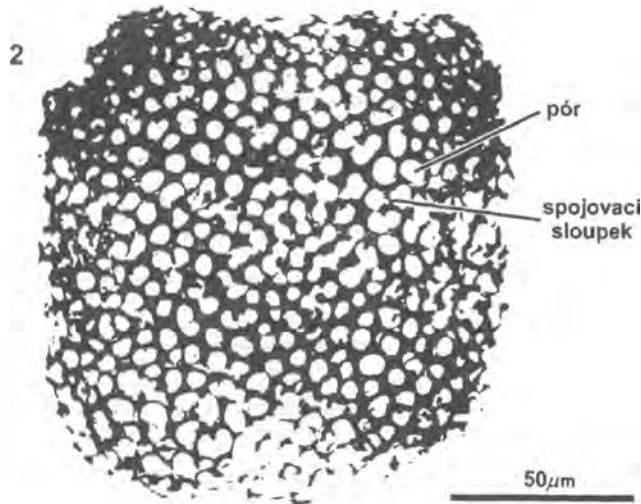
Řád: *Nassellaria* (obr. 115) – jsou skupinou s bilaterálně souměrnými kostrami. Nejčastěji mají zvonkovitý tvar. Jejich morfologie je složitější než u řádu *Spumellaria*, pro jednotlivé části jejich koster se používá zvláštní terminologie (kambrium-recent).

POZNÁMKA. Za blízké příbuzné mřížovců se pokládá skupina *Acantharia* (obr. 116) s kostrami složenými z celestinu (síran strontnatý). Jejich fosilní nálezy jsou problematické.

MŘIŽOVITÁ STĚNA



HOUBOVITÁ STĚNA



PERFOROVANÁ PLOTĚNKOVITÁ STĚNA



Obr. 114. Typy stěny u mřížovců (KLING 1978).

Třída: *Ciliata* – nálevníci

Řád: *Tintinnida*

CHARAKTERISTIKA. Živočišní prvoci ze skupiny nálevníků (*Ciliata*) s pevnou schránkou zvonkovitého tvaru (**lorika**) (obr. 117). U recentních zástupců je schránka organická nebo aglutinovaná. Měkké tělo přichycené v lorice má dvě buněčná jádra. Typickým znakem je přítomnost **brv**. Do příbuznosti tintinidů se klade skupina fosilních organismů, zvaná **kalpionely** s morfologicky podobnou, ale **kalcitovou** schránkou.

Loriky recentních tintinidů (obr. 118) mají většinou zvonkovitý tvar blízký tvaru kalpionel. Lorika má otvor, kolem kterého může být **límeček**. Na protilehlém konci se může nacházet **kaudální výběžek** (obr. 117). Kromě materiálu schránky se recentní tintinidi liší od kalpionel i větší tvarovou rozmanitostí svých lorik (např. loriky s dvěma otvory) a přítomností skulptury.

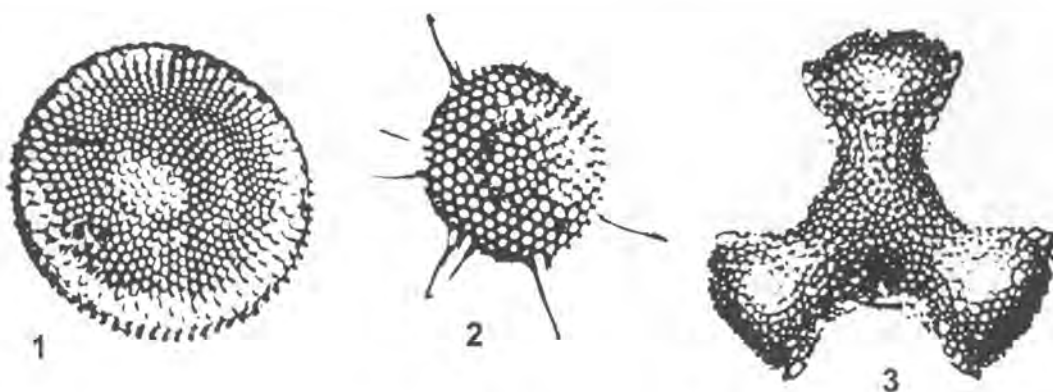
Není dosud dořešeno, zda kalpionely měly své loriky primárně vápnité nebo došlo-li k diagenetické rekrystalizaci původně aglutinované nebo organické schránky.

Kalpionely se studují ve výbrusech. Tvarově nejsou výrazně diverzifikovány (obr. 119). O tom svědčí i skutečnost, že je popsáno jenom 30 druhů prokazatelných kalpionel a dalších 60 druhů, které by mohly do této skupiny patřit.

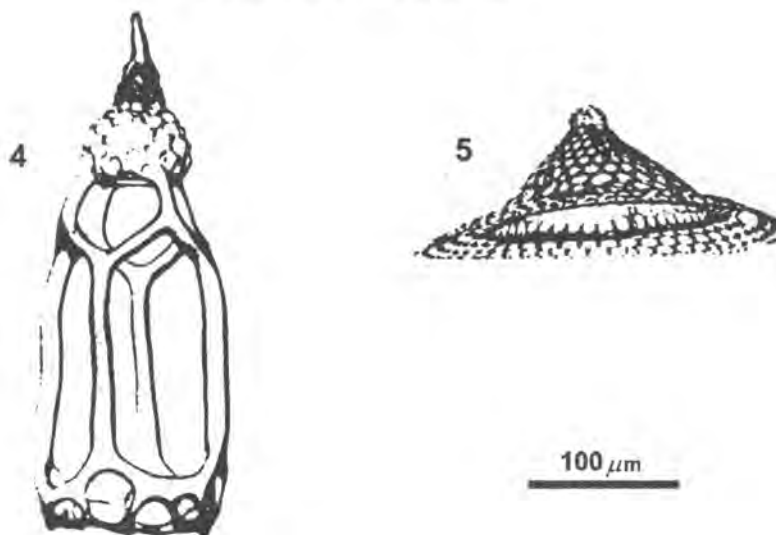
EKOLOGIE. Recentní tintinidi jsou převážně **mořské planktonické** organismy. Existují však i druhy euryhaliní, některé dokonce sladkovodní. Mohou být jak široomořské, tak příbřežní. U fosilních kalpionel se vzhledem k doprovodným společenstvům předpokládá, že to také byly široomořské planktonické organismy. Kalpionely jsou v tethydní oblasti horninotvorné a vytvářejí jemné **mikritické vápence**.

STRATIGRAFIE. Fosilní tintinidi s organickou nebo aglutinovanou schránkou se nacházejí velice zřídka. Jsou známi **od devonu**. Kalpionely se vyskytují hojně v sedimentech **svrchní jury** a **spodní křídly** (na našem území např. ve štramberských vápencích na Moravě). Hojně jsou v tethydní oblasti.

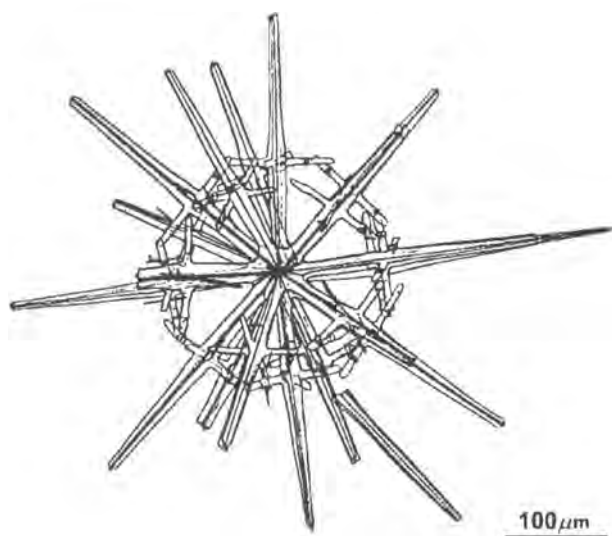
SPUMELLARIA



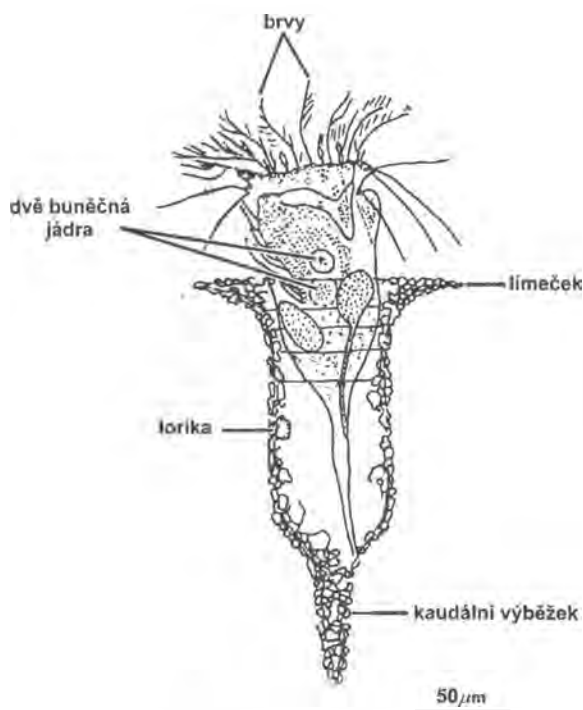
NASELLARIA



Obr. 115. Příklady tvarové variability koster u řádů *Spumellaria* a *Nassellaria* (KLING 1978).



Obr. 116. Kostra zástupce skupiny *Acantharia* (MERINFELD 1965)



Obr. 117. Schéma recentního jedince ze skupiny *Tintinnida* (FAURÉ-FRENIET 1924).



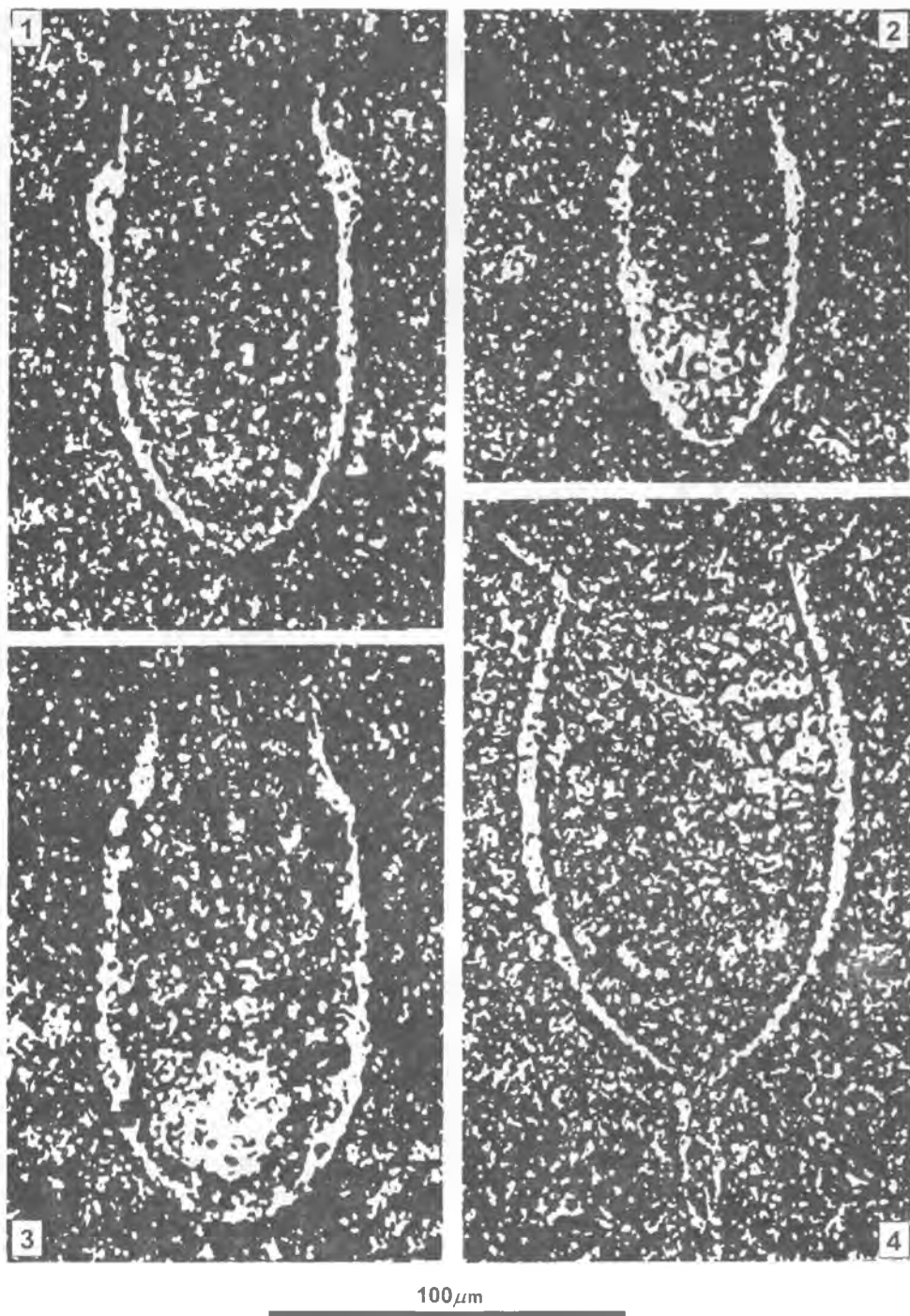
Obr. 118. Loriky recentních tintinid (KOFOID & CAMPBELL 1929).

Podříše: Metazoa – mnohobuněční

CHARAKTERISTIKA. Tělo je složeno z mnoha buněk, jejichž funkce i tvar je rozlišen. Buňky jsou uspořádány nejméně do dvou vrstev.

SYSTÉM. Klasifikace mnohobuněčných nad úrovní kmene není ustálena. Nejjednodušší z nich – *Parazoa* – představují kmene *Placozoa* (ve fosilním stavu nejsou prokázáni), *Porifera*, u kterých není ještě vyvinuta výrazná diferenciací buněk do pletiv a orgánů ani nervový systém, a podmíněně *Archaeocyatha*. Teprve u skupiny *Radiata (Diblastica)* zahrnující především láčkovce (kmene *Cnidaria* a *Ctenophora*) se vytvářejí tkáňe ze **dvou zárodečných listů**. Skupina *Bilateralia* – dvoustranně souměrní (také *Triblastica*), kam patří všichni ostatní mnohobuněční živočichové, je charakteristická **dvoustrannou souměrností** (vybočují z ní ostnokožci), která vznikla v souvislosti s přizpůsobením k aktivnímu pohybu. Její zástupci mají proto odchylně uspořádaný přední a zadní konec těla a rozlišenou spodní (břišní) a horní (hřbetní) stranu těla. Vpředu jsou ústa a smyslové orgány, často soustředěné do odlišitelné hlavové části, vzadu vývody trávicí a často i vylučovací a pohlavní soustavy. Břišní stranu určují ústa a orgány pohybu. Dalším typickým znakem je přítomnost **třetího zárodečného listu** – mezodermu a druhotné tělní dutiny – **coelomu**. Dělí se na prvoústé (*Protostomia* nebo *Gastroneuralia*) a druhoústé (*Deuterostomia* nebo *Notoneuralia*). U **prvoústých** jsou ústa na místě prvotního ústního otvoru – blastoporu. Řítní otvor, pokud je přítomen, vzniká na opačném konci těla druhotně vchlípením ektodermu. Mezoderm vzniká většinou z mezoblastů na hranici ektodermu a entodermu. **Nervová soustava** leží na **břišní straně** těla. Schránka je vnější, ektodermálního původu. K prvoústým patří kmene *Plathelminthes* až po *Brachiopoda*. **Druhoústí s nervovou soustavou na straně hřbetní** se vyznačují tím, že na místě prvotního ústního otvoru vzniká řítní otvor, ústní otvor vzniká druhotně, zpravidla na opačném konci zárodku. K druhoústým patří zbytek mnohobuněčných od ostnokožců (*Echinodermata*) až po strunatce (*Chordata*). V paleontologické praxi se často setkáme s výrazem bezobratlí (*Evertebrata, Invertebrata*), zahrnující všechny skupiny mnohobuněčných mimo obratlovců.

Při studiu tohoto učebního textu pozornějšího čtenáře jistě zarazí rozdíly v dělení mnohobuněčných živočichů do skupin vyšších taxonomických kategorií (kmenů, tříd a řádů), které je zde místy odlišné od



Obr. 119. Průřezy lorik kalpionel: 1–2 *Crassicollaria* REMANE, 3 *Calpionella* LORENZ, 4 *Tintinopsella* COLOM. (REMANE 1978)

dělení běžně používaného v učebnicích zoologie. Důvodů, proč vznikly rozdíly mezi oběma systémy, je několik.

Předně u mnoha skupin nejsou známi žádní fosilní zástupci a v systémech fosilií se o nich nehovoří (např. *Placozoa*, *Ctenophora* aj.). Naopak zcela vymřelé skupiny nenajdeme v mnoha systémech zoologů (*Trilobita*, *Archaeocyatha*, *Tabulata*, *Rostroconchia* atd.). Některé nálezy fosilních organismů jsou obtížně zařaditelné dokonce i na úrovni kmene – např. prekambriický rod *Tribrachidium* GLAESSNER (prekambrium, Ediacara), přiřazený provizorně k ostnokožcům pro celkovou podobnost a trojčetnou souměrnost, která je mezi živočichy stejně nezvyklá jako pětičetná souměrnost ostnokožců.

Na vzhled systému má vliv i rozdílný stupeň rozpracovanosti jednotlivých skupin. Příkladem zde mohou být červi, kteří se v zoologii dělí do několika kmenů, zatímco v paleontologii, kde nálezy otisků, schránek a čelistních elementů červů jsou ojedinělé, ztrácí praktický smysl je takto dělit, i když to ve většině případů možné je. V některých učebnicích systematické paleontologie se proto můžeme setkat s kmenem „*Vermes*“, což je ze zorného úhlu současné zoologie úroveň počátku 19. století. Naopak dnes již malá vymírající skupina, v zoologických systémech hodnocená jako podtřída *Nautiloidea* (s jediným žijícím rodem *Nautilus* LINNAEUS), byla ve starších prvohorách tak rozrůzněná, že se dělí na více než dvacet druhově velmi početných řádů. Podobné disproporce lze najít i mezi ramenonožci, mechovkami, korály a jinde.

Do užívaného systému se promítá i metodika studia vycházející ze zachování fosilních zbytků. Dobře je to viditelné např. u hmyzu. Zoologové hledají diakritické znaky ve stavbě ústních ústrojí, pohlavních orgánů, končetin apod. Paleontologové sledují uspořádání žilek na křídlech, která jsou nejpevnější součástí hmyzího skeletu a často se jako jediná součást z hmyzích těl zachovávají. V zoologii a paleontologii pak často vznikají souběžné a někdy nekompatibilní systémy dělení některých skupin. Je samozřejmou snahou moderní vědy postupně obě hlediska sblížovat.

V této souvislosti stojí za poznámku fakt, že hlavním rozdílem mezi paleontologickými a biologickými vědami, které všechny mají společný objekt výzkumu – organismy žijící dnes nebo kdysi na Zemi, jsou hlavně metody, jimiž je tento výzkum prováděn. Je možné si povšimnout, že dobře zachovalý kosterní materiál obratlovců z kvartéru a mladších třetihor studují raději zoologové než paleontologové, že recentní koleopterolog nechce mít obvykle s fosilními brouky nic společného anebo že mikrostruktury schránek bezobratlých lákají zase spíše paleontology.

Kmen: *Porifera* – živočišné houby

CHARAKTERISTIKA. Zástupci kmene mají velmi jednoduchou tělní organizaci. Nevytvářejí žádné tkáně ani orgány. Jejich tělo zůstává ve stadiu gastruly a je tvořeno dvěma vrstvami buněk (obr. 120.1). Ploché **ektodermální buňky** kryjí vnější povrch, límečkovité **entodermální buňky** mají funkci při příjmu potravy. Těmito dvěma zárodečnými listy je uzavřena vnitřní rosolovitá **mezenchymatická hmota**, do které sestupuje několik typů buněk a plní zde rozličné funkce (obr. 120.2).

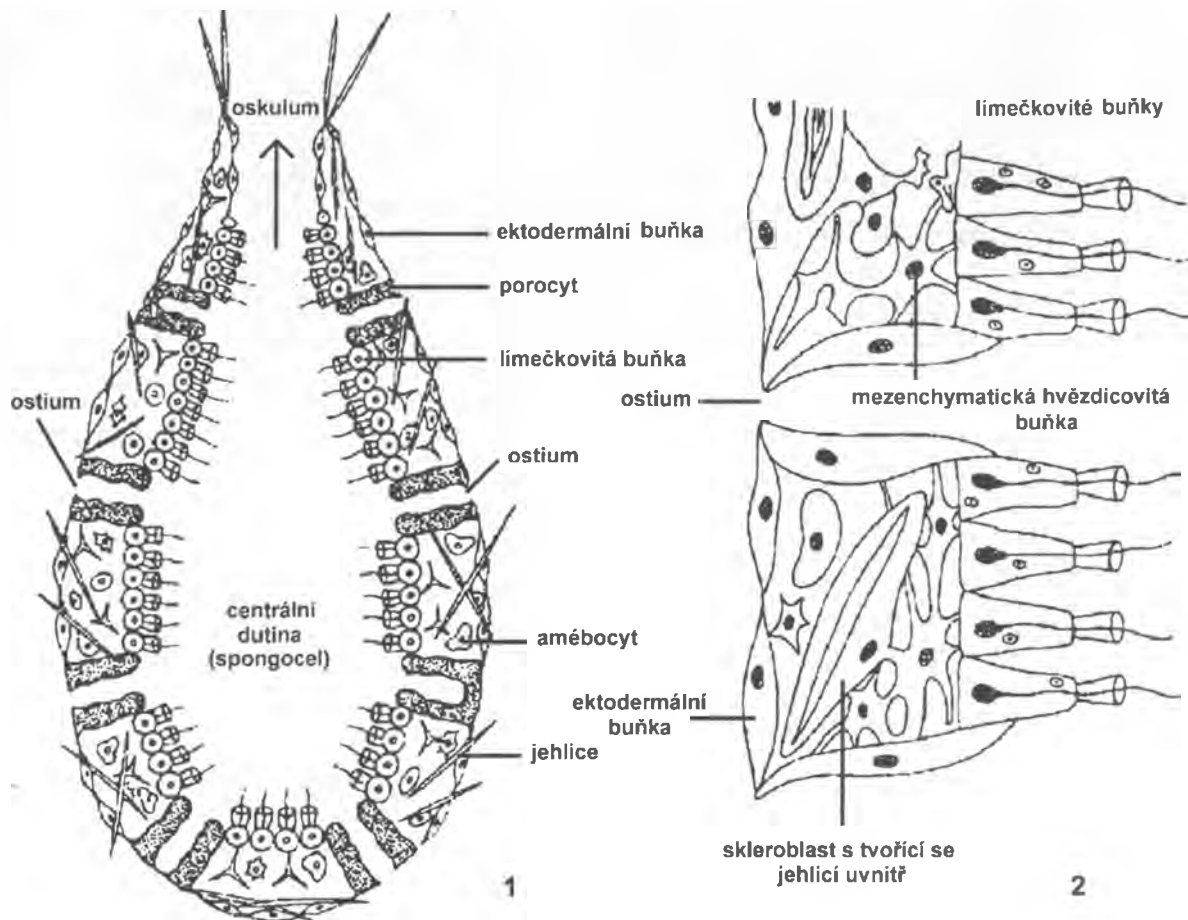
Na těle hub je patrný větší, zpravidla centrální, vyvrhovací otvor nazývaný **oskulum**. Celý povrch těla je perforován mnoha drobnými přijímacími otvůrkami, zvanými **ostia** (obr. 121). Proud vody je hnán bičíky **límečkovitých buněk** (choanocytů) ostií do centrální dutiny – **spongocelu** a oskulem tělo houby opouští (obr. 120, 122). Během průchodu tělem zachytávají límečkovité buňky z proudící vody potravu. Podle pozice a uspořádání límečkovitých buněk rozeznáváme tři tělní typy hub (obr. 122). U **askonního typu** pokrývají límečkovité buňky povrch spongocelu. U **sykonního typu** vytváří stěna spongocelu u vnitřního vyústění ostií záhyby (komůrky) vystlané límečkovitými buňkami. U nejsložitějšího, **leukonního typu** se límečkovité buňky dostávají až do zesílené tělní stěny a vytvářejí zde hnízda propojená systémem kanálků. Sestupování límečkovitých buněk do záhybů a jejich postupné uzavírání v tělní stěně vede ke zvětšení plochy pokryté límečkovitými buňkami, a tedy ke zvýšení účinnosti získávání potravy.

V mezenchymatické vrstvě se nacházejí různé typy buněk (obr. 120.2): archeocyty, které od límečkovitých buněk přejímají nestrávenou potravu. Jejich funkcí je trávení a předávání živin všem ostatním typům buněk. Porocyty jsou buňky s kanálkem, umístěné napříč tělní stěnou. Kanálek otevírající se na vnějším povrchu ostií zajišťuje zmíněný přísun vody do spongocelu. **Skleroblasty** jsou specializované buňky, v nichž se tvoří pevné elementy – jehlice.

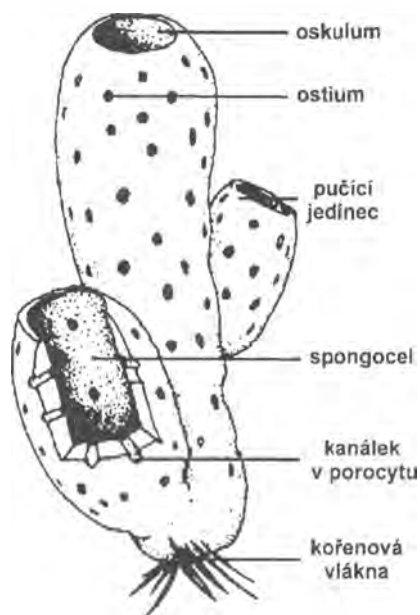
Kostra hub je tvořena **jehlicemi** a **sponginovými vlákny**. Jehlice jsou buď **křemité** (opál) anebo **vápnité** (kalcit, vzácně aragonit). Jehlice jsou tvořeny **paprsky** (radii). Uvnitř každého paprsku probíhá **kanálek**. Klasifikace jehlic je založena na jejich velikosti, souměrnosti, tvaru a na počtu paprsků. Podle velikosti dělíme jehlice na **mikrosklerity** a **makrosklerity**. Podle počtu os souměrnosti rozeznáváme **monoaxony**, **triaxony**, **tetraaxony**, **polyaxony** a **bezosé sféry** (obr. 123). Podle tvaru a počtu paprsků bylo rozlišeno mnoho typů. Běžně se používá výrazů složených z řecké předpony, která udává počet paprsků a přípony **-aktin** (tj. paprsek), např. triaktin, hexaktin. U některých typů hub se při bázi vyvinuly jehlice prodloužené pod tělo, které slouží k ukotvení v měkkém (bahnitém) substrátu (obr. 125.2).

Pružná sponginová vlákna tvoří obvykle spleť. Někdy však obalují části nebo dokonce celé jehlice. Mohou být také vyvinuty u konců jehlic a spojovat hroty sousedních paprsků. Takto vzniká prostorová síť jehlic, které mohou vývojem srůstat a vytvořit pevnou vnitřní kostru (obr. 124).

Houby vytvářejí často **kolonie**. Jedinci se v nich množí pučením (obr. 121).



Obr. 120. 1 Schematizovaný řez jedincem živočišné houby askonního typu (rod *Sycandra* HAECKEL, *Calcarea*, recent), 2 řez tělní stěnou houby askonního typu (LANG & al. 1971).

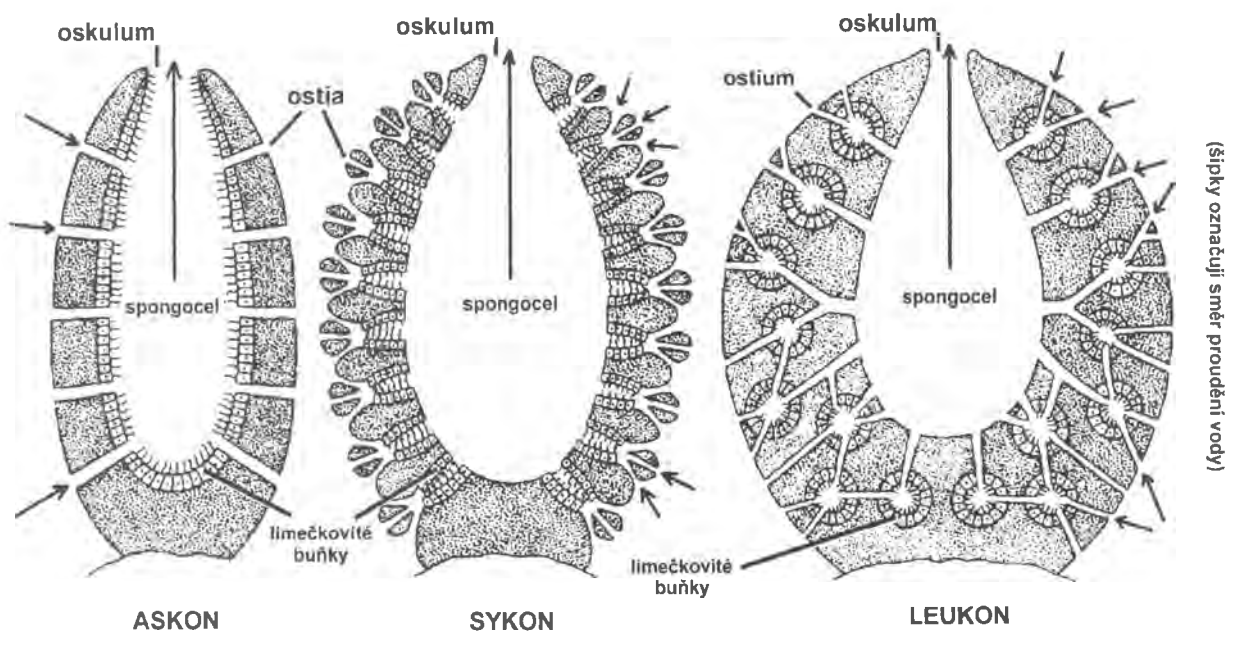


Obr. 121. Základní morfologie živočišných hub na příkladu kolonie tří jedinců (RIGBY in MURRAY 1985).

EKOLOGIE. Živočišné houby jsou především mořské, pouze jedna čeleď je sladkovodní. Nejčastěji se vyskytují v mělkých vodách, i když jsou známy i z hlubokovodního prostředí. Jsou to **mikrofágní pasivní filtrátoři**. Existují i vrtavé typy (vrtby na chemické bázi do vápenců, schránek měkkýšů apod.). Často vytvářejí **povlaky nebo porosty na pevném podkladě**, ale mohou mít i bochníkovitý tvar či tvořit větvenaté kolonie a obývat i nepevněný substrát. Houby se také podílejí na **tvorbě útesů**. V některých obdobích vytvářely dokonce **samostatné útesy**.

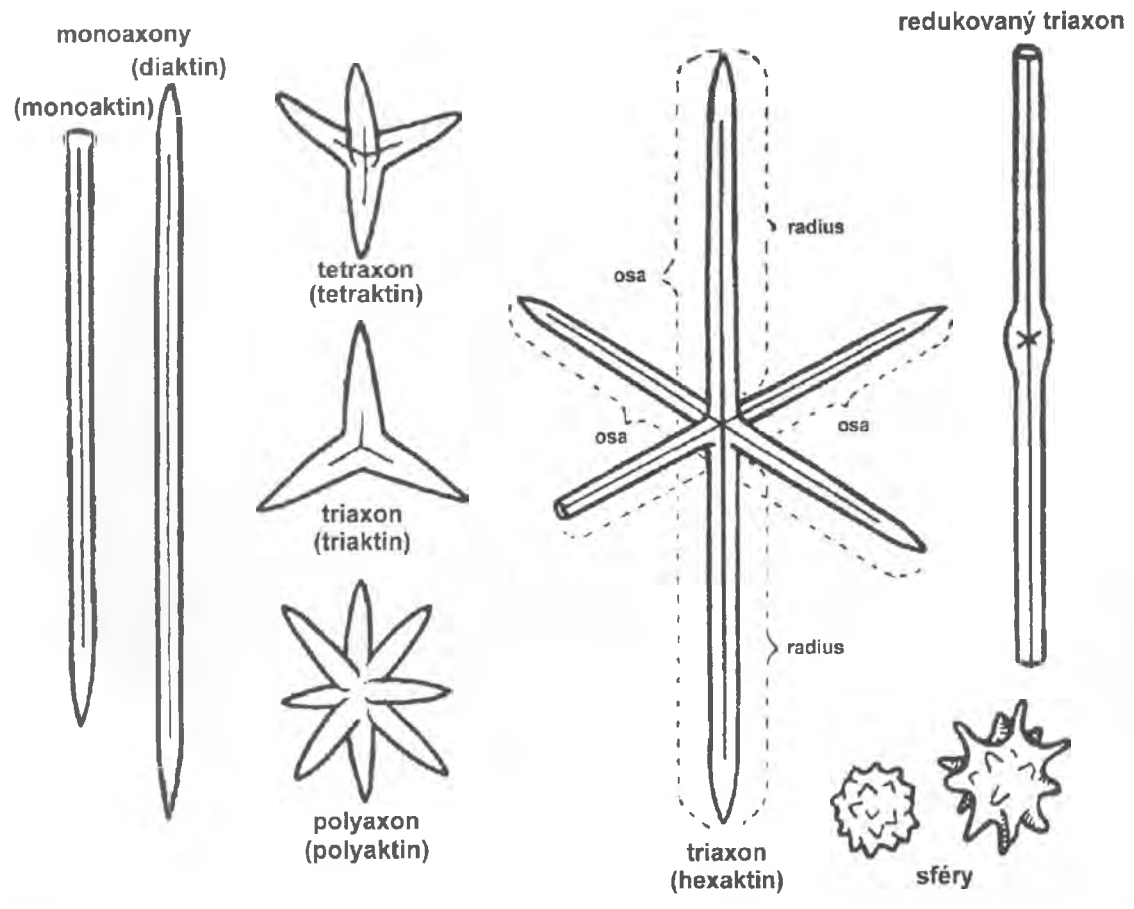
STRATIGRAFIE. Nejisté nálezy hub pocházejí ze svrchního proterozoika. S určitostí známe zástupce již **od nejspodnějšího kambria**. Žijí **do recentu**. Ve fosilním záznamu nacházíme především izolované jehlice, někdy integrované do větších celků, odrážející původní uspořádání. Nálezy celých jedinců nejsou v některých stratigrafických úrovních neobvyklé (často jde o druhy s pevnou vnitřní kostrou).

SYSTÉM. Je založen především na **chemickém složení a souměrnosti jehlic** a na **přítomnosti spongiových vláken**. (Tělní typy neslouží jako systematický znak vyšších kategorií a mohou se vyskytovat společně v různých systematických jednotkách.) Obvykle rozlišujeme tři třídy, všechny se stratigrafickým rozsahem od kambria do recentu.

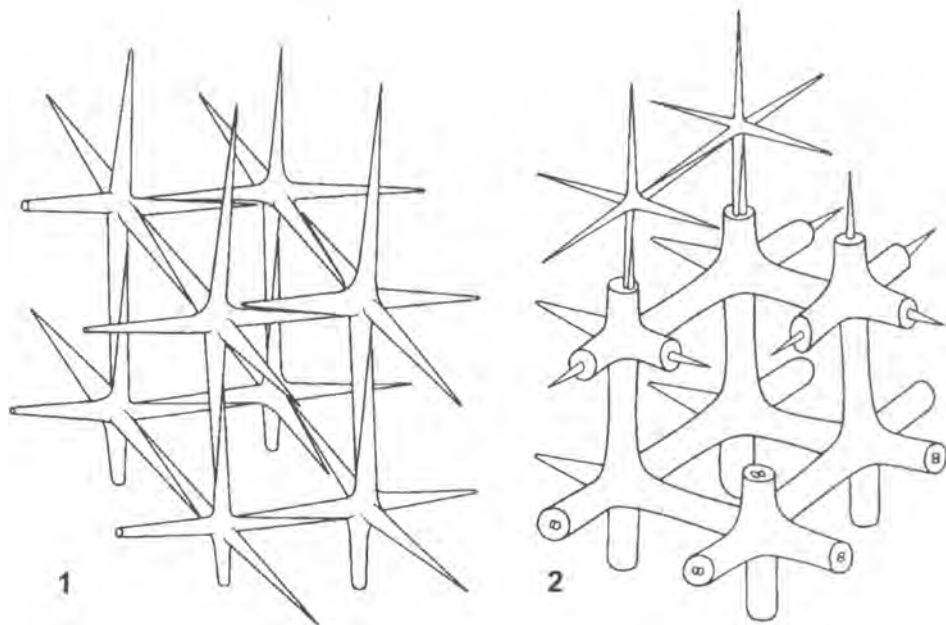


(šipky označují směr proudění vody)

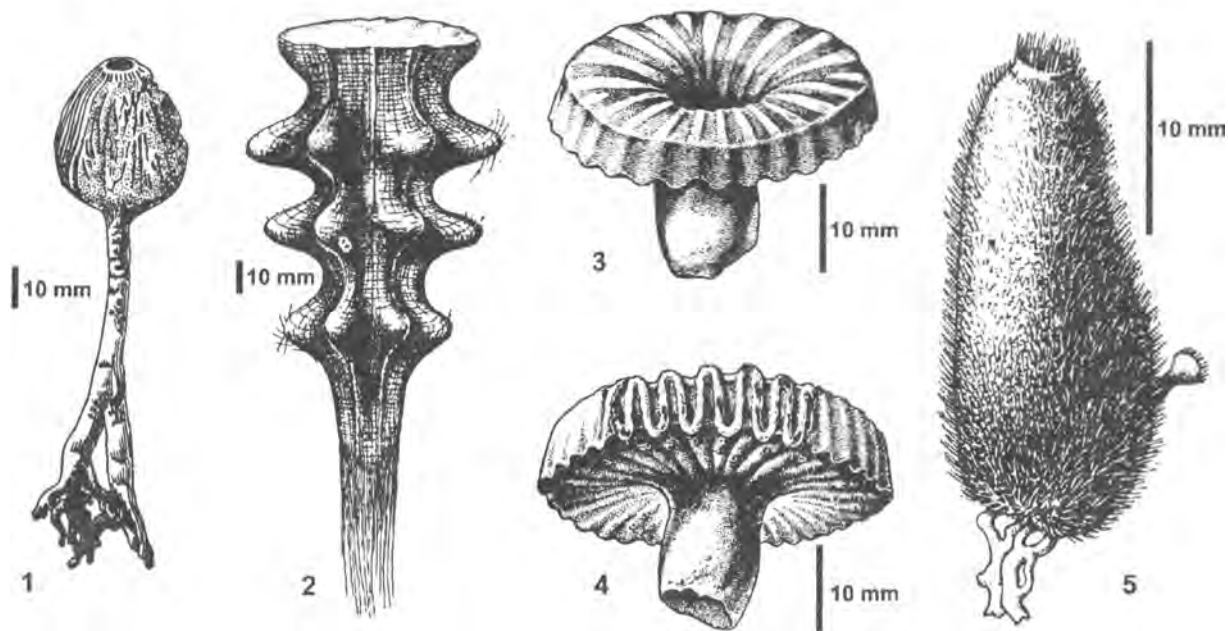
Obr. 122. Tělní typy živočišných hub (LANG & al. 1971).



Obr. 123. Hlavní typy jehlic (ŠPINAR 1960).



Obr. 124. Příklady prostorových sítí u třídy *Hexactinellida*: 1 oddělené, překrývající se hexaktiny, které vzájemně nesplynuly; mohou držet pohromadě pomocí sponginu, 2 překrývající se hexaktiny, které splynuly v pevnou kosturu (RIGBY in BOARDMAN & al. 1987).



Obr. 125. Zástupci živočišných hub: 1 *Siphonia* PARKINSON (*Demospongea*, svrchní křída – terciér), 2 *Hydnoceras* CONRAD (*Hexactinellida*, svrchní devon), patrná prostorová kostra splynutých jehlic a na bázi dlouze protažené jehlice (kořenová vlákna), 3-4 *Coeloptychium* GOLDFUSS (*Hexactinellida*, svrchní křída), má ostia situována na radiálních valech na vnějším povrchu rozšířené části, 5 *Corynella* ZITTEL (*Calcarea*, trias - křída) (1 ŠPINAR 1960, 2-5 REZVOJ & al. in SOKOLOV 1962).

Třída: *Demospongia* – houby rohovité

Zahrnuje zástupce, jejichž pevnými elementy jsou křemité jehlice a zároveň sponginová vlákna, nebo jen spongin, anebo pevné části zcela chybějí. Jejich jehlice jsou převážně tetraaxonní a monoaxonní. Všechny známé sladkovodní houby náleží do této skupiny.

Siphonia PARKINSON, svrchní křída – terciér – obr. 125.1, *Verruculina* ZITTEL, svrchní křída – terciér, *Pirania* WALCOTT, kambrium – silur.

Třída: *Hexactinellida* – houby křemité

Se vyznačuje nepřítomností sponginových vláken a jehlicemi odvozenými od triaxonu, které často splývají do prostorových sítí.

Hydnoceras CONRAD, svrchní devon – karbon – obr. 125.2, *Coeloptychium* GOLDFUSS, svrchní křída – obr. 125.3-4, *Protospongia* SALTER, spodní kambrium – ordovik.

Třída: *Calcarea* – houby vápnité

Je vyhrazena houbám, které mají vápnité jehlice. Nejčastěji jde o monoaktiny, triaktiny a tetraktiny. Mohou se vyskytovat izolovaně nebo v rámci prostorových sítí.

Corynella ZITTEL, jura – recent – obr. 125.5, *Leuconia* GRANT, trias – křída, *Peronidella* HINDE, trias – křída.

Kmen: *Archaeocyatha* – archeocyáti

CHARAKTERISTIKA. Jako archeocyáti (řecky *archaios* – starobylý, starý, *kyathos* – pohár, číše) jsou označovány vyhynulé sesilní organismy, které si vytvářely solitérní nebo koloniální vápnité kostry kuželovitě až pohárovitého tvaru.

Typická kostra archeocyáta má tvar na vrchol postaveného dvojrstevného kužele (obr. 126–127). Vnitřní a vnější stěna obklopují **centrální dutinu**. Prostor mezi vnější a vnitřní stěnou se nazývá **intervallum** (nebo někdy *loculum*), který je dále členěn **vertikálními septy** a **horizontálními dny**. Vnější i vnitřní stěna, septa, někdy i horizontální tabule jsou perforovány **póry**. Horní, obvykle rozšířená část kostry bývá otevřená, spodní zúžená část je hrot, který může být rozšířen v holdfast.

Anatomie měkkých částí není známa, proto i dýchání, způsob výživy a reprodukce zůstávají nepoznány. Pokud je předpokládáno postavení archeocyátů jako mezičlánku mezi prvoky a živočišnými houbami správné, lze výše zmíněné procesy předpokládat nejspíše na buněčné úrovni.

Výška koster se pohybuje do 150 mm (výjimečně až 600 mm), průměr dosahuje obvykle 10 – 25 mm (nejmenší 2–3 mm, největší až 300 mm). Menší a poróznější kostry se vyskytují ve starších úrovních, zatímco větší a méně porózní typy převládají v mladších úrovních spodního kambria.

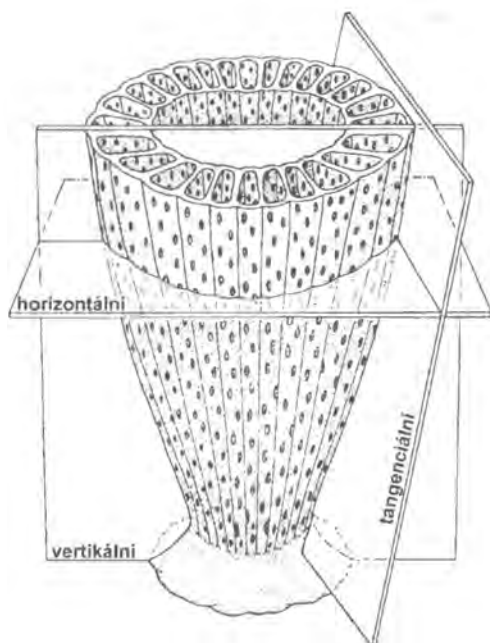
EKOLOGIE. I přes nedokonalou znalost měkkých tkání jsou archeocyáti podobně jako živočišné houby a koráli považováni za bentické filtrátory. Známé jsou formy solitérní (obr. 128.1–5) i koloniální (obr. 128.6–8). Ve spodním kambriu jsou archeocyáti nejvýznamnější skupinou horninotvorných organismů tvořících útesy v teplovodních klimatických oblastech tehdejších moří.

STRATIGRAFIE. Hojný výskyt ve **spodnokambrických** uloženinách umožňuje používat archeocyáty pro tvorbu lokálních biostratigrafických stupnic. Možnosti aplikace pro interregionální korelace jsou však velmi omezené. Archeocyáti **vyhynuli při hranici spodního a středního kambria** (obr. 129).

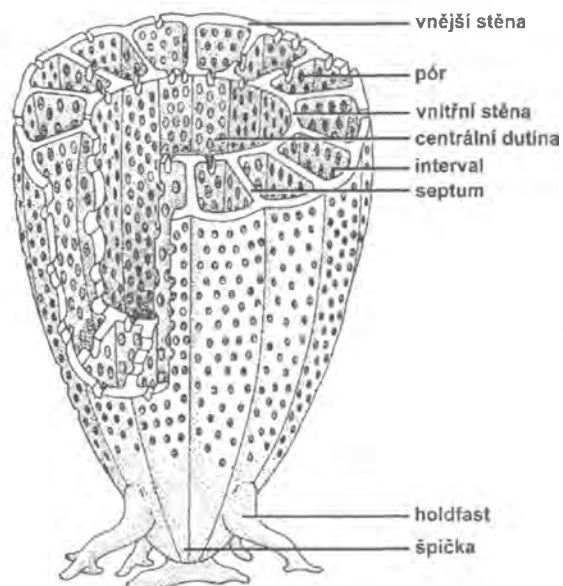
SYSTÉM. Pro systematické studium a klasifikaci archeocyátů je nutné zhotovit výbrusy jako řezy v horizontální, vertikální nebo tangenciální rovině (obr. 126). Obvykle jsou řazeni do samostatného kmene nejasného postavení. Dělí se do dvou tříd: *Regulares* – pravidelní archeocyáti (např. obr. 128.1, 4) a *Irregulares* – nepravidelní archeocyáti (např. obr. 128.2–3).

Skupina kmenů: *Coelenterata* – láčkovci

CHARAKTERISTIKA. Láčkovci jsou radiálně nebo bilaterálně souměrní živočichové s jednou rovinou souměrnosti. Tělo je tvořeno z **ektodermu** a **entodermu**. Mezi nimi se nachází nebuněčná vrstva – **mezoglea**. V ektodermu jsou přítomny různé specializované buňky (svalové, smyslové, žahavé atd.). Entoderm tvoří převážně žláznaté a resorbční buňky (v menší míře také nervové a svalové). Entodermální



Obr. 126. Orientace horizontální, vertikální a tangenciální roviny, jak jsou užívány při studiu archeocytů (RIGBY & GANGLOFF in BOARDMAN & al. 1987).



Obr. 127. Rekonstrukce skeletu solitérního archeocytá a morfologické termíny (RIGBY & GANGLOFF in BOARDMAN & al. 1987).

a ektodermální buňky mají schopnost vylučovat vápnitou, rohovitou nebo chitinosofsfatickou pevnou schránku. Systém nervových buněk tvoří **difuzní nervovou soustavu** bez výrazných ganglií. Ústní otvor vzniká z **blastoporu** a je zároveň otvorem vylučovacím. Tělní dutina je vakovitého tvaru a plní funkci zaživací i cévní – **gastrovaskulární cévní soustava**. Potrava je trávena mimobuněčně – **extracelulárně, fagocytózou** se dostává do resorbčních buněk, kde je zpracovávána v potravních vakuolách. Chapadla láčkovců mají několik typů žahavých buněk – **knidoblastů**. Dýchací soustava není vyvinuta, živočichové dýchají celým povrchem těla. Rozmnožování může být **pohlavní i nepohlavní**. Nepohlavní se uskutečňuje pučením, dělením nebo rejuvenací. U různých skupin láčkovců je rozmnožování velmi proměnlivé (bližší je rozvedeno u kmene *Cnidaria*). Láčkovci často vytvářejí kolonie, ve kterých může docházet ke specializaci jednotlivých individuí. Některé skupiny vytvářejí pevné schránky. Zejména koloniálně žijící láčkovci (např. korálatci a stromatopory) mají obrovský horninotvorný význam a výrazně se podílejí na stavbě korálových útesů.

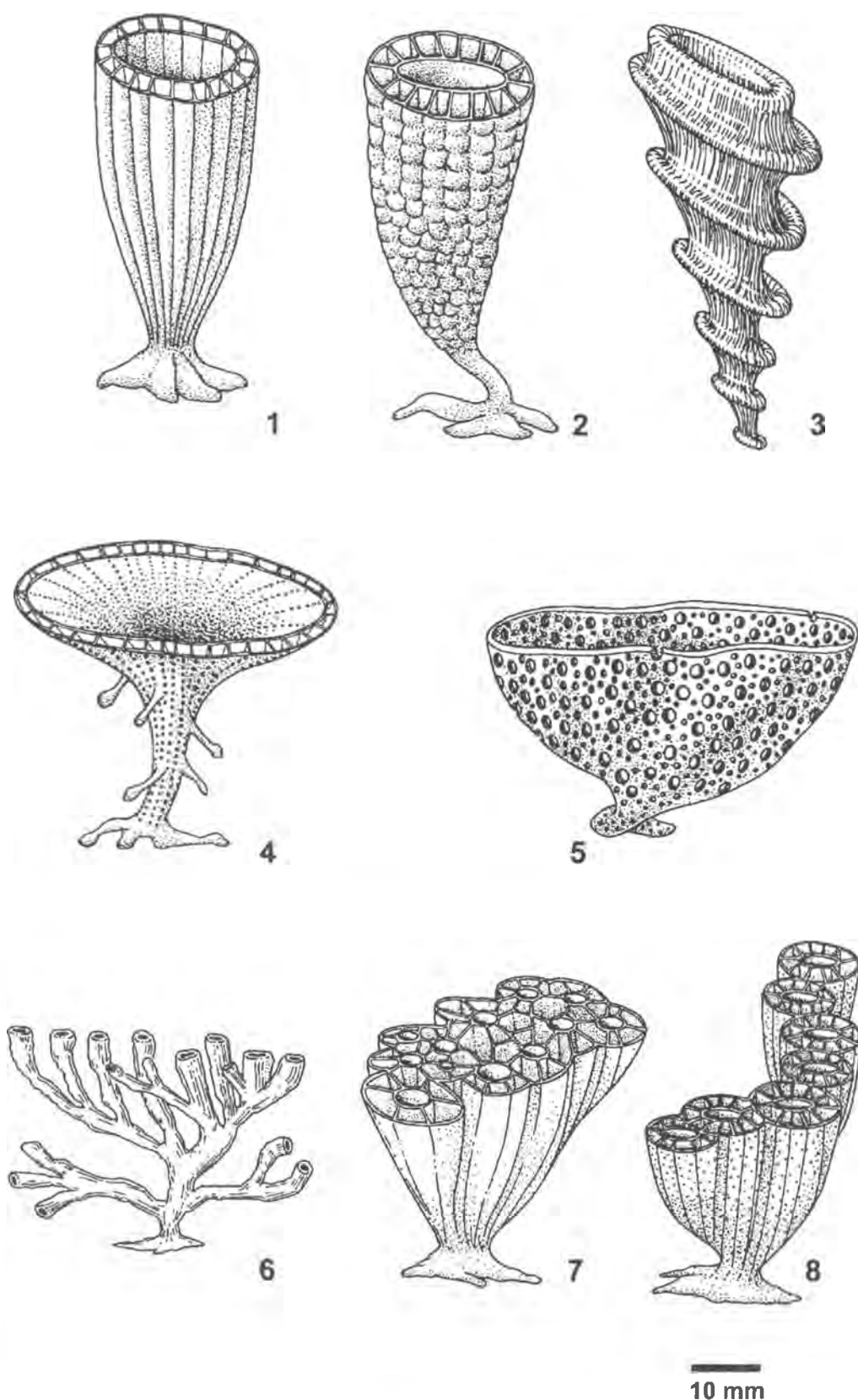
EKOLOGIE. Láčkovci jsou živočichové žijící **ve vodním prostředí, zejména mořském**, méně sladkovodním a brakickém. Mohou žít koloniálně (i specializace jedinců) nebo soliterně. Způsob života láčkovců je nektonní, planktonický i bentický, popř. nektoplanktonický nebo nektobentický. Obrovské diverzity dosahují v teplých, tropických vodách.

STRATIGRAFIE. Nejstarší problematické nálezy patrně medúzovců a pennatulátních korálatců pocházejí ze **svrchního prekambria**. Zcela bezpečně jsou známi od kambria. Maximální rozvoj zaznamenali pravděpodobně v devonu. Hojně jsou zastoupeni **v recentu**.

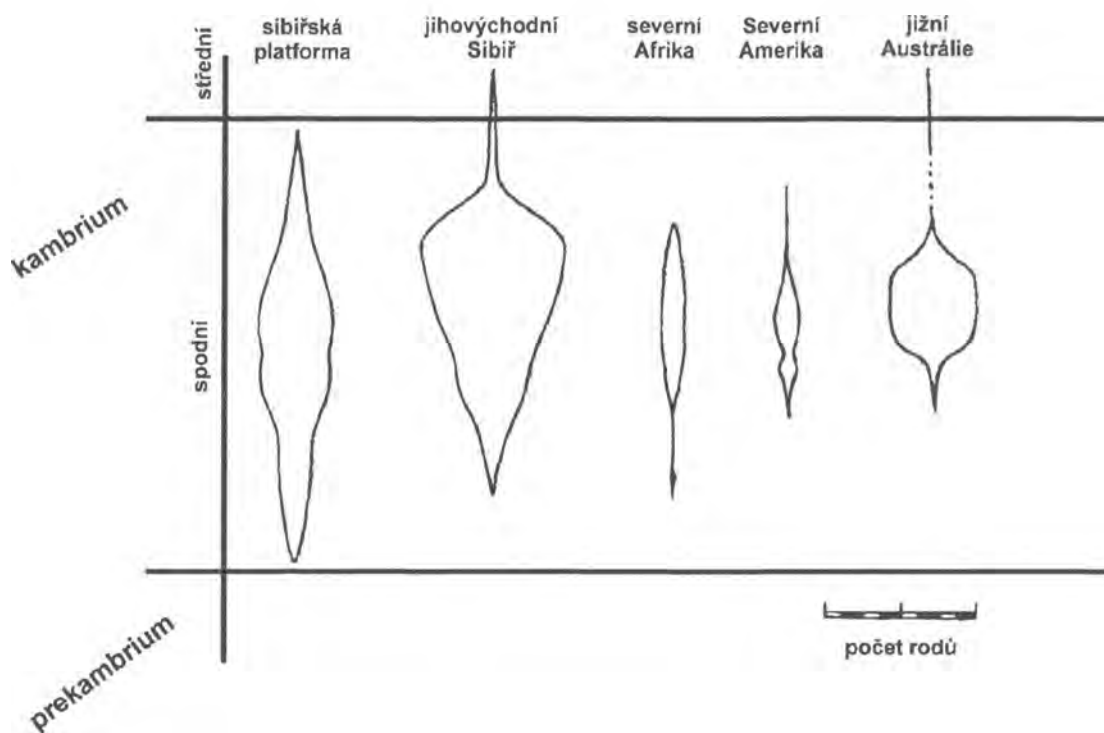
SYSTÉM. Láčkovci – *Coelenterata* se obvykle dělí na dva kmene, *Cnidaria* – žahavci a *Ctenophora* – žebertnatky. Ve fosilním stavu jsou důležití jen zástupci žahavců.

Kmen: *Cnidaria* – žahavci

CHARAKTERISTIKA. Láčka u kmene *Cnidaria* vytváří tři základní typy (obr. 130): **nečleněnou láčku** polypovců, **skyfistomu** se čtyřmi septy u medúzovců a **členěnou láčku** korálatců. Pro kmen jsou typické ektodermální žahavé orgány – **nematocyty** (obr. 131), umístěné na chapadlech v okolí ústního otvoru. Mohou obsahovat nematocysty různého typu (obr. 132). Typ **penetrant** uvolňuje vlákno, které proniká do kořisti a uvolňuje toxiny. **Volvoblasty** mají ovíjivou schopnost a **glutinanty** zachycují kořist pomocí lepových slizů. Žahavci vytvářejí dva základní typy – **polypa** a **medúzu** (obr. 133). Tyto typy jsou také



Obr. 128. Rekonstrukce skeletů solitérních a koloniálních archeocyátů: 1 jednoduše konický *Ajacyathus* BEDFORD, 2 jemně skulpturovaný silně konický *Kotuicyathus* ZHURAVLEVA, 3 příčně anulovaný, v průřezu eliptický *Orbicyathus* VOLOGNIN, 4 široce konický *Paranacyathus* BEDFORD, 5 porózní pohárovitý *Cryptoporocyathus* ZHURAVLEVA, 6 koloniální, větvený *Archaolynthus* TAYLOR, 7 masivní koloniální *Ajacyathus* BEDFORD, 8 řetězovitě uspořádaný *Ajacyathus* BEDFORD (RIGBY & GANGLOFF in BOARDMAN & al. 1987).



Obr. 129. Stratigrafické rozšíření archeocyátů na jednotlivých kontinentech (RIGBY & GANGLOFF in BOARDMAN & al. 1987).



1 nečleněná (polypovci)

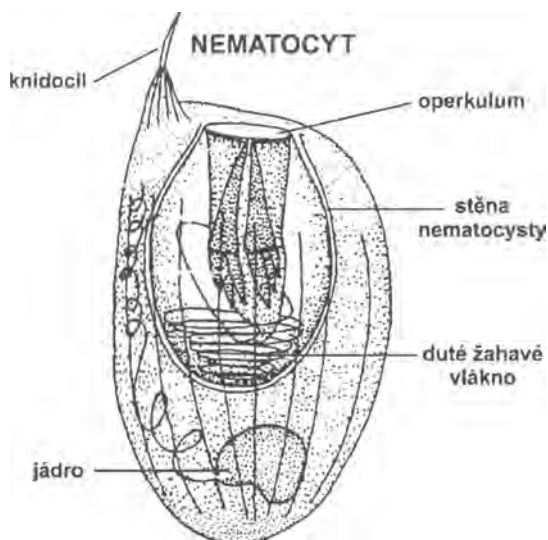
2 skyfistoma (medúzovci)

3 členěná (korálnatci)

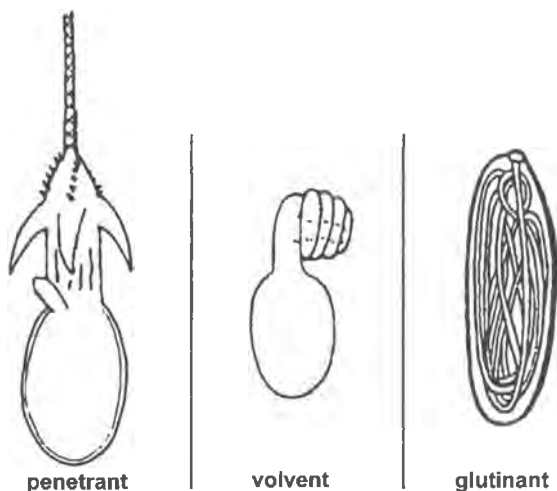
Obr. 130. Základní typy láčky (BUCHAR 1995).

většinou součástí jejich ontogenetického vývoje (obr. 134). **Polypové nepohlavní stadium** je přisedlé. Po přisednutí larvy se na opačném konci vytvářejí ústa. Polypi mohou vytvářet kolonie, které se nazývají **polymorfní** a **monomorfní** podle toho, zda jsou jedinci specializovaní či nikoliv. Polypi se rozmnožují pučením, dělením nebo rejuvenací. Mezoglea (silně vyvinuta zejména u korálnatců) obsahuje ekto- i entodermální buňky a vytváří tak **mezenchymatické pojivo**.

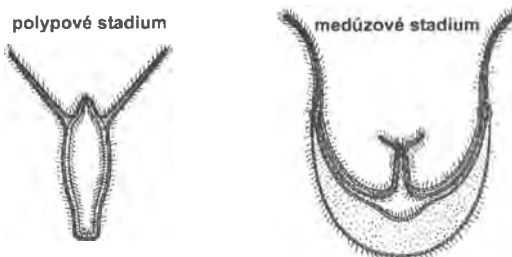
U korálnatců se ektodermální i entodermální buňky mění ve **skleroblasty**, schopné vylučovat vápnité tyčinky – základ vnitřní kostry, **endoskeletu**. Pevná vnější schránka žahavců – **exoskelet**, je vylučována ektodermem. Je tvořena převážně uhličitanem vápenatým, rohovinou (gorgoninem) nebo, u třídy *Conulata*, chitinofosfátem. **Medúzové pohlavní stadium** je pohyblivé. Na rozdíl od polypového stadia nevyučuje pevnou schránku. Tvar těla medúzy připomíná zvon nebo rozevřený deštník. Mezoglea je silně vyvinuta. Ústní otvor leží na spodní straně. Na okrajích jsou dobře patrná chapadla, dále pak smyslové a rovnovážné orgány. Medúzové stadium může vzniknout pohlavně i nepohlavně. Při pohlavním



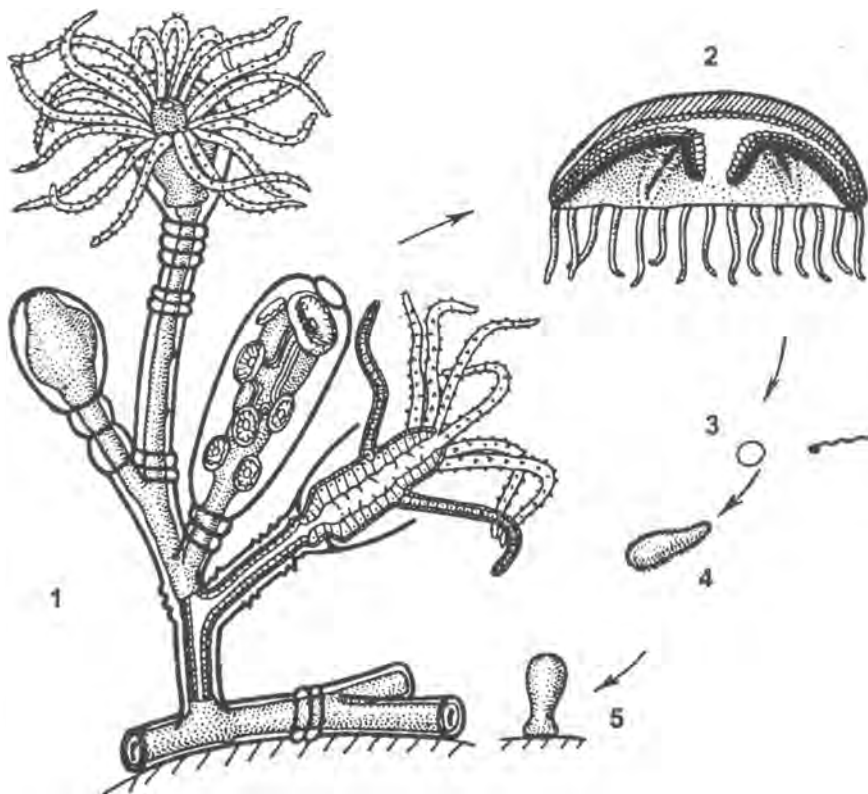
Obr. 131. Stavba nematocysty typu penetrant. Velikost nematocysty 0,01mm (BUCHAR 1995).



Obr. 132. Typy nematocyst (BUCHAR 1995).



Obr. 133. Dvě základní stadia láchkovců (medúzové stadium otočeno o 180°) (BUCHAR 1995).



Obr. 134. Střídání pohlavní a nepohlavní generace recentního mořského polypovce *Obelia* PÉRON: 1 kolonie specializovaných jedinců, propojených dutým stonkem, 2 nepohlavně vzniklé medúzové stádium, 3 samčí a samičí gamety, 4 obrvená pohyblivá larva - planula, 5 mladý polyp dává vznik nové kolonii (DRUŠČIC 1974).

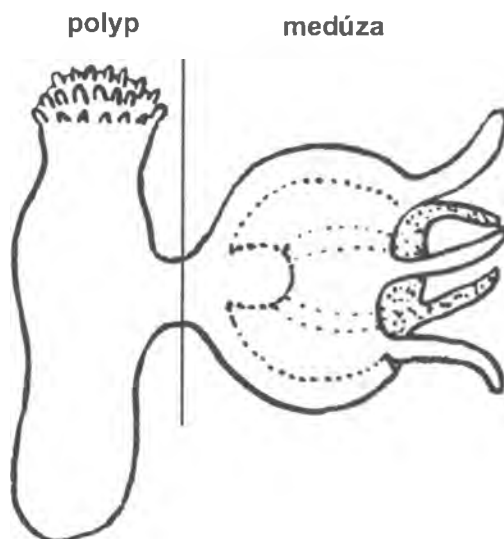
vzniku se po spojení gamet vytváří obrvená pohyblivá larva – **planula**, která se po přisednutí mění v polypa. Na těle polypa může docházet k pučení a odškrvení medúzových stadií (obr. 135) – nepohlavní vznik. Takto vzniklé medúzové stadium opět produkuje samčí a samičí gamety.

EKOLOGIE. Zástupci kmene *Cnidaria* jsou výlučně **vodní živočichové**. Obývají **převážně mořská prostředí**. Méně početní jsou sladkovodní a brakičtí zástupci. Pevné schránky vytvářejí zejména mořští zástupci. Koloniálně žijící žahavci (korálnatci, stromatopory a některé řady polypovců) se významnou měrou podílejí na stavbě **útesů**, zejména v tropických oblastech.

STRATIGRAFIE. Problematičtí zástupci žahavců jsou známi od svrchního prekambria. Zcela jednoznačné nálezy pocházejí z **kambria**. Skupina je významná i v **recentu**.

SYSTÉM. Do kmene *Cnidaria* jsou zde řazeny třídy: *Hydrozoa* (polypovci), *Scyphozoa* (medúzovci), *Stromatoporoidea* (stromatopory), *Conulata* (konulárie) a *Anthozoa* (korálnatci).

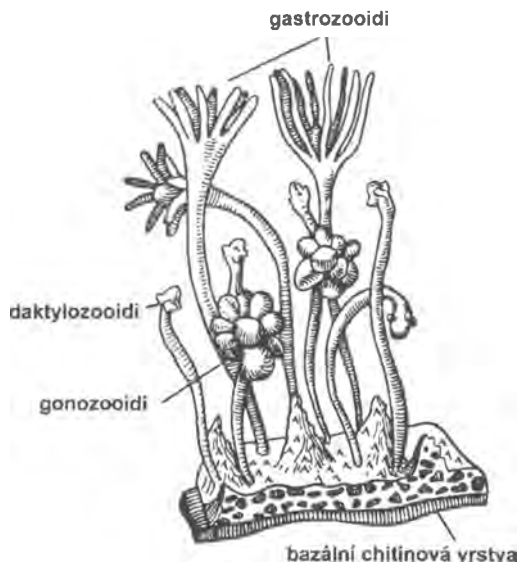
Třída: Hydrozoa – polypovci



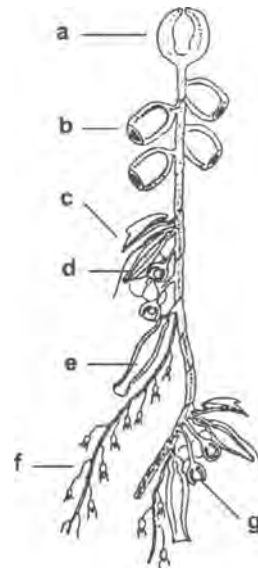
Obr. 135. Pučící medúza na těle polypa *Craspedacusta sowerbyi* LANKESTER (BUCHAR 1995).

CHARAKTERISTIKA. Polypovci mají radiální vícečetnou až čtyřčetnou tělní souměrnost. Jedná se většinou o drobné (2–3 mm) koloniální i solitérní láčkovce. Koloniální polypovci často vytvářejí trsy (obr. 136). V těchto trsech je velmi častým jevem **polymorfismus** – uzpůsobení jednotlivých **hydrantů** (specializovaných jedinců) různým funkcím (obr. 137). Potrava je zachycována **trofozooidy**, natrávena dalším specializovaným typem zooidů – **gastrozooidy**. Ochrannou funkci plní **daktylozooidi** a rozmnožování zajišťují **gonozooidi**. Maximální diferenciaci hydrantů představují kolonie trubýšů – *Siphonophora* (obr. 138). Spodní rozvětvená část trsu – **hydrorhiza** slouží k upevnění k substrátu. Z hydrorhizy vyrůstá stvol – **hydrocaulus**, na který nasedají jednotliví hydranti. Ti jsou propojeni systémem trubiček, které vlastně tvoří zažívací dutinu. U solitérních forem slouží k přichycení k podkladu báze se žláznatou tkání, která produkuje lepidivé látky. Ektoderm může vylučovat pevný endoskelet – **cenosteum**, tvořený buď chitinem, rohovinou nebo uhličitánem vápenatým. Tento skelet plní vyztužovací a ochrannou funkci.

Obr. 136. Kolonie polypovce *Campanularia* LAMARCK s kořenovitou bází – hydrorhizou a stonkem – hydrokaulem (ŠPINAR 1960).

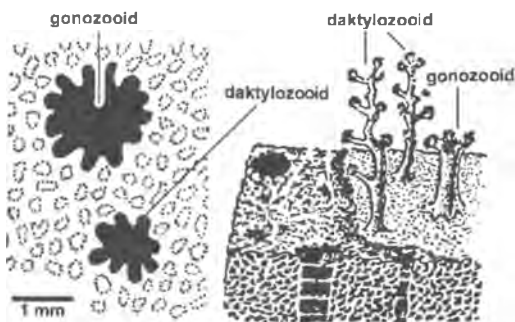


Obr. 137. Kolonie recentních polypovců *Hydractinia* BENEDEN se specializovanými jedinci (DRUŠČIC 1974).

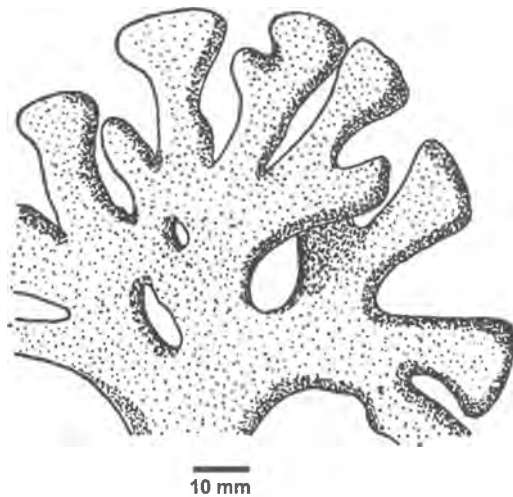


Obr. 138. Kolonie trubýšovců (*Siphonophora*): a plovák – pneumatofor, b nektofor, c fylozoid, d daktylozoid, e gastrozoid, f tykadla se bateriemi žahavých buněk, g gonozoid (BUCHAR 1995).

U řádu *Milleporida*, který vylučuje masivní vápnitou kostru, jsou na cenosteuu patrné otvůrky – **gastropóry** a **daktylopóry**, které jsou komůrkami gastrozooidů a daktylozooidů (obr. 139). Cenosteum má plátovitý nebo větvenatý tvar (obr. 140). Řád *Styllasterida* vytváří povlékavé nebo rozvětvené kolonie, tvořené masivní vápnitou kostrou (obr. 141). Póry bývají výrazně mělčí než u milleporid. K polypovcům



Obr. 139. Příčný řez kolonií řádu *Milleporida* (DRUŠČIC 1974) a kolonie řádu *Milleporida* se specializovanými jedinci (RŮŽIČKA 1961).



Obr. 140. Větvený trs rodu *Millepora* LINNAEUS, svrchní křížda – recent (DRUŠČIC 1974).

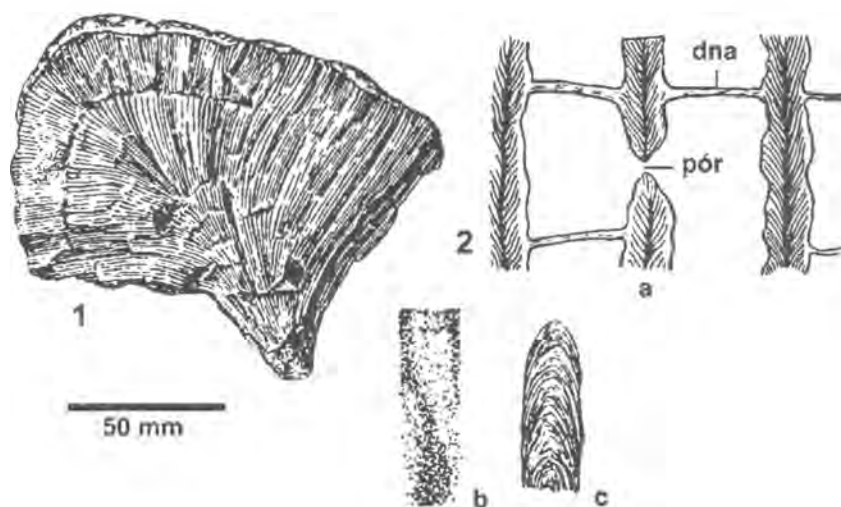
Obr. 141. *Stenohelia* KENT, zástupce řádu *Styllasterida*, recent (DRUŠČIC 1974).

bývá řazen vyhynulý řád *Chaetetida*. Jednotliví polypovci tohoto řádu vytvářejí kolonie podobné korálnatcům (obr. 142). Granulózní, lamelózní nebo fibroradiální mikrostruktura je tvořena krystalky kalcitu nebo aragonitu. Pevné schránky nevytvářejí hydromedúzy *Trachylinida* (obr. 143). U tohoto řádu se převážně vytváří pouze medúzové stadium. Nervová soustava hydromedúz je na vyšší úrovni než u ostatních polypovců. Tvoří ji dva nervové kruhy, které inervují smyslové orgány, svalovinu a rovnovážné orgány – **statocisty**. Statocisty obsahují vápnný krystal – **statolit**, vytvářený ektodermem. Rozmnožování polypovců je pohlavní a nepohlavní. Pohlavní rozmnožování je vázáno na medúzové stadium. Vznik polypů může být pohlavní i nepohlavní. Nejčastější formou nepohlavního rozmnožování je pučení (obr. 144).

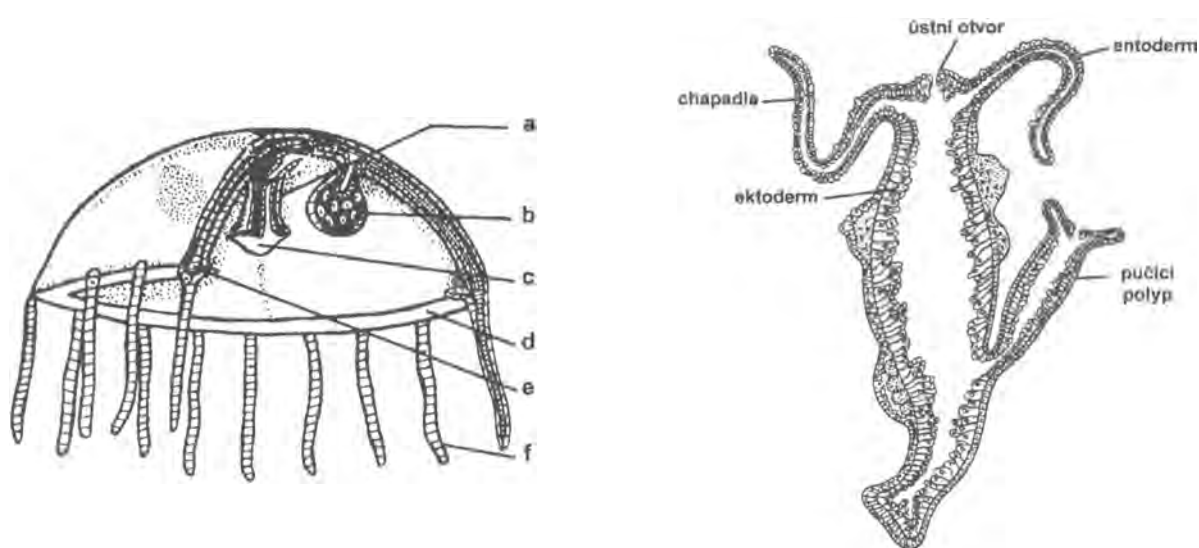
EKOLOGIE. Převážně **mořští**, ale i **sladkovodní** a **brakičtí** živočichové. Polypovci mohou vylučovat pevnou schránku. Ta je obvykle vápnná (u mořských zástupců), rohovitá nebo chitinózní (mořské i sladkovodní formy).

STRATIGRAFIE. **Kambrium – recent.**

SYSTÉM. Třída *Hydrozoa* je zde rozčleněna na šest řádů: *Hydroida* (kambrium – recent), *Trachylinida* (?kambrium, jura-recent), *Chaetetida* (střední ordovik – eocén, maximální rozvoj v karbonu), *Milleporida* (svrchní křída – recent), *Stylasterida* (svrchní křída – recent) a *Siphonoporida* (ordovik – recent).



Obr. 142. Řád *Chaetetida*: 1 celkový pohled na kolonii, 2 mikrostruktury: a fibroradiální, b granulózní, c lamelární (DRUŠČIC 1974).

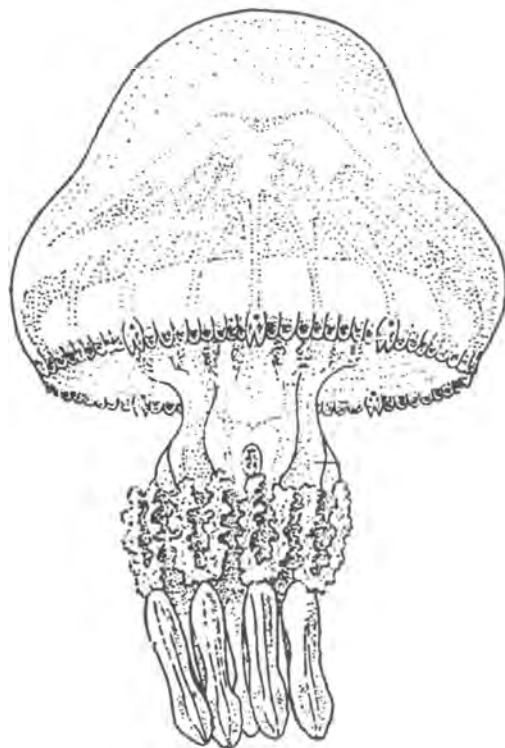


Obr. 143. Medúzové stadium recentního rodu *Obelia* PÉRON: a manubrium, b gonády, c ústní otvor, d velum, e okružní kanálek, f chlapadla (ŠPINAR 1960).

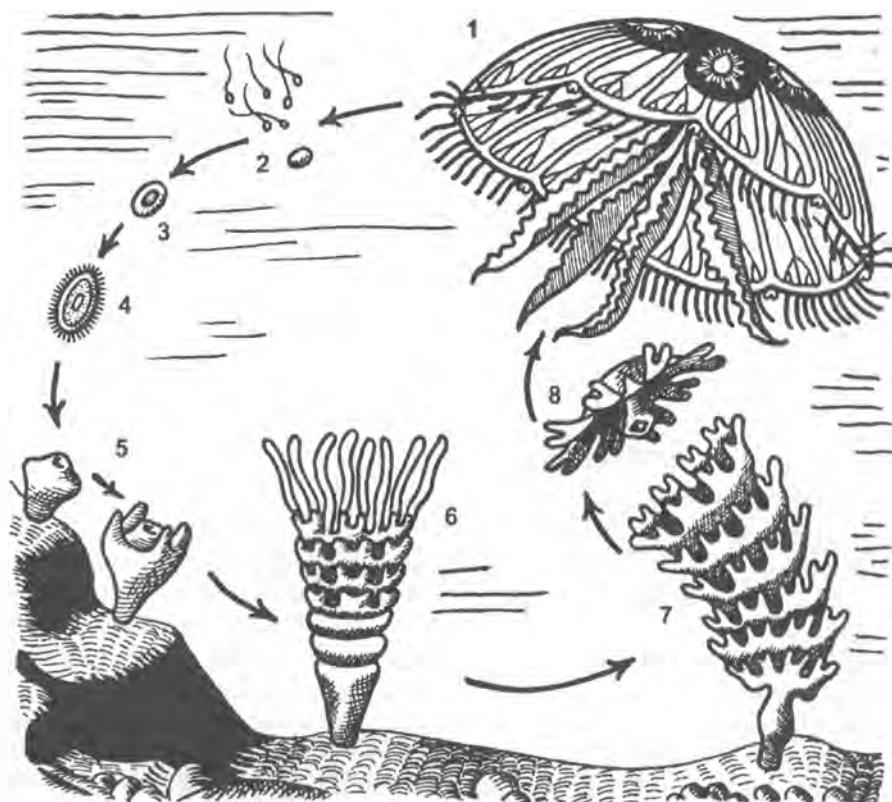
Obr. 144. Podélný řez pučícím polypem rodu *Hydra* LINNAEUS – nezmar (DRUŠČIC 1974).

Třída: *Scyphozoa* – medúzovci

CHARAKTERISTIKA. Tělní souměrnost medúzovců je čtyřčetná. Většinou vytvářejí zvoncovité, deštníkovité i polokulovité formy (obr. 145). Jsou to mořští, převážně volně plovoucí živočichové. Dosahují rozměrů od několika cm až po průměr 2 m s chapadly okolo 30 m dlouhými. Jsou to jedni z nejdelsích žijících živočichů. Tělo medúz je ohraničeno svrchní stranou – **exumbrelou**, a spodní stranou **subumbrelou**. Subumbrela přechází ve spodní části do **manubria**. Na okraji manubria mohou být vyvinuty příuštní laloky nebo ramena obsahující žahavé buňky. Při okrajích talíře medúzy jsou rozmístěna chapadla se žahavými buňkami a někdy je patrná plachetka – **velum**. Velmi dobře je vyvinuta **mezoglea**. Ústní otvor je čtyřhranného tvaru. Trávicí soustava medúzovců je **gastrovaskulární**. U medúzovců převládá medúzové stádium. Polypové stádium – **skyfistoma** – je příčně částečně rozděleno čtyřmi septy. *Scyphozoa* jsou převážně gonochoristé. Mají čtyři pohlavní žlázy zakládané v entodermu. Ty mohou produkovat buď samčí nebo samičí gamety. Po splynutí gamet se vytváří obrvené larvální stádium – **planula**. Tato larva přisedá na dno pomocí chitinózní nožky a mění se v polypové stádium – **skyfistomu**. Skyfistoma se příčně dělí na několik talířků, zárodků medúz, které se odškrcují a vytvářejí malé medúzy – **efýry**. Tomuto procesu říkáme **strobilace**. Efýry dorůstají v dospělou medúzu (obr. 146). Nervová soustava medúzovců je kruhového tvaru a kopíruje okraj medúzy. Z tohoto kruhu vybíhají paprsky směrem do středu. Nervová



Obr. 145. Recentní zástupce medúz *Rhizostoma pulmo* CUVIER (BUCHAR 1995).



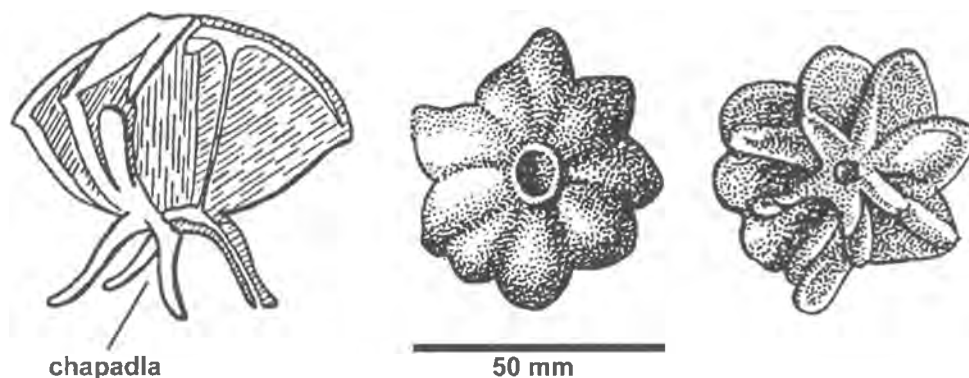
Obr. 146. Životní cyklus medúzy *Aurelia* PÉRON – LESNEUR: 1 dospělá medúza, 2 samčí a samičí gamety, 3 oplozené vajíčko, 4 obrvená larva – planula, 5 mladý polyp, 6 skyfistoma, 7 dospělý polyp, 8 efýry (ŠPINAR 1960).

soustava inervuje smyslové a rovnovážné orgány, koncentrované v **ropáliích**. Medúzovci nevytvářejí pevné schránky. Pravděpodobní zástupci medúzovců jsou známi v podobě otisků ze svrchního proterozoika. Jádra fosilních medúz byla popsána z kambria – rod *Brooksella* WALCOTT, podtřída *Protomedusae* (obr. 147). Vzácně jsou uváděny nálezy ze svrchní jury, křídly a terciéru.

EKOLOGIE. Medúzovci jsou **mořští** živočichové. Obývají různé hloubky chladných i tropických moří. Některé druhy jsou zdatnými plavci; např. čtyřhranka *Carybdea marsupialis* PERON-LESNEUR dokáže provést až dva stahy zvonu za vteřinu. Díky vysokému obsahu toxinů v žahavých buňkách jsou medúzy schopny usmrtit i velkou kořist. Běžně se živí i rybami.

STRATIGRAFIE. Svrchní proterozoikum – recent.

SYSTÉM. Třída *Scyphozoa* je zde rozčleněna na dvě podtřídy: *Scyphomedusae* a *Protomedusae*. Jako fosilie se zachovávají sporadicky.



Obr. 147. Jádra fosilních medúz rodu *Brooksella* WALCOTT (svrchní proterozoikum – střední kambrium) (DRUŠČIČ 1974).

Třída: *Conulata* – konulárie

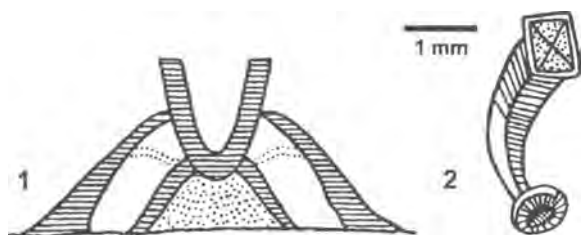
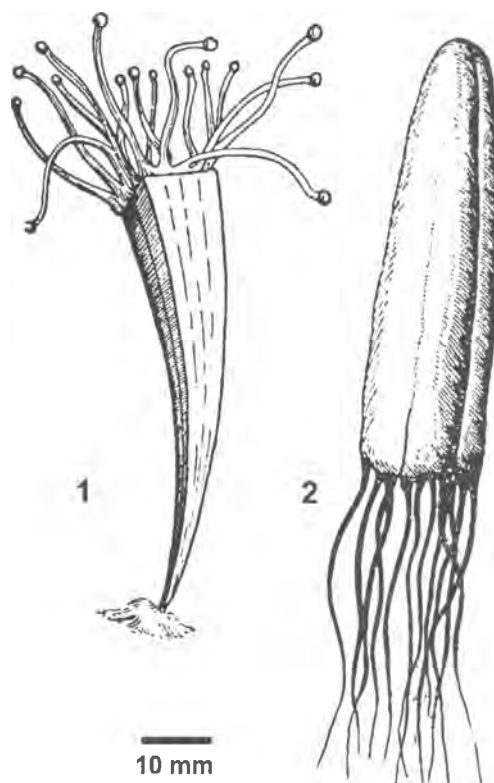
CHARAKTERISTIKA. Konulárie bývají někdy uváděny jako podtřída medúzovců (*Scyphozoa*), zejména pro čtyřčetnou tělní souměrnost. Ve fosilním záznamu jde o hojnou a stratigraficky významnou skupinu, která si s ohledem na určitá specifika (neznáme měkké části, přítomnost pevné schránky) zasluhuje samostatné postavení. *Conulata* jsou **vyhynulí** živočichové, vytvářející pevné **chitinofosfatické schránky** – **periderm**. Tvar schránky je pyramidální, kuželovitý, válcovitý nebo doutníkovitý (obr. 148). Velikost schránek kolísá od několika cm až po 30–40 cm. Schránka konulárií byla pravděpodobně za života pružná. Periderm je velmi tenký, od 0,5 do 0,3 mm, vzácněji až 1 mm. Mikrostruktura schránek je tvořena několika vrstvami. Na jejich stavbě se podílí chitin, chitinofosfát a fosforečnan vápenatý. K přichycení schránky k předmětům na dně sloužil buď chitinofosfatický **upevňovací terčík** (obr. 149), nebo se konulárie přitmelovala přímo hrotem. Na opačném konci byla schránka otevřená. Stěny schránky jsou v tomto místě prodloužené do **ústních laloků**, většinou trojúhelníkovitého či okrouhle trojúhelníkovitého tvaru. Tyto laloky kryly ústní otvor, pravděpodobně opatřené chapadly. Ústní laloky mohly schránku zcela nebo zčásti uzavřít (obr. 150). U některých forem konulárií zůstávalo ústí otevřené (obr. 151). Uzavírání schránek zajišťovaly svaly, které se upínaly na vnitřní stěnu laloku.

Na povrchu schránek jsou patrné podélné rýhy. Podél hran jsou to hluboké **angulární rýhy**. Uprostřed stěn probíhá **parietální linie**, která vzniká vmáčknutím schránky. Na povrchu se vmáčknutí projevuje vytvořením rýhy – **stěnové linie**. Uvnitř dává základ vytvoření septa – **hlavní lišty**. Hlavní lišta může být uvnitř schránky doplněna **vedlejšími lištami**, které leží mezi ní a hranou. Kromě těchto podélných rýh jsou na povrchu patrné různé skulptury (obr. 152). Mohou být příčné i podélné, tvořené žebry, někdy s granulovaným povrchem a většinou mají velký systematický význam.

Odrážejí průběh stěnových linií. Na stěnách schránky bývají viditelné **přirůstkové linie**, prohnuté směrem k ústí. U některých konulárií se v apikální části vytvářely dvě až tři přepážky – **diafragmy**. Prostor mezi nimi mohl být vyplněn plynem nadnášejícím schránku. U konulárií jsou často zachovány zřejmě původní černohnědé až hnědofialové barvy schránek.

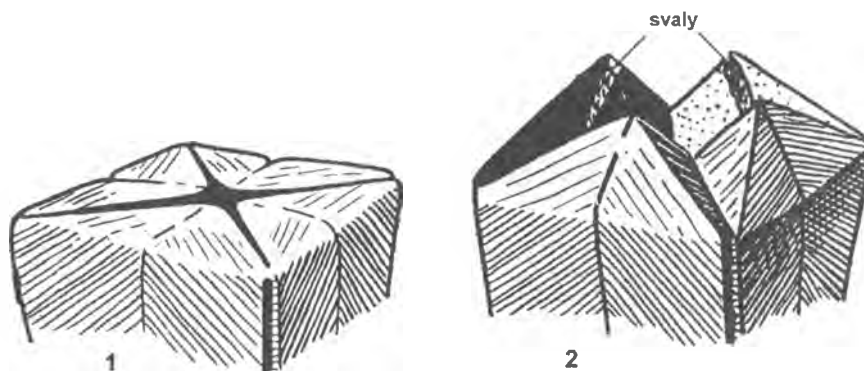
EKOLOGIE. Konulárie jsou vyhynulou skupinou výlučně **mořských** živočichů. Žily patrně benticky nebo nektonně. Při nektonním způsobu života se mohlo uplatňovat nadnášení plynu v komůrkách a stahy příústních laloků. U přisedlého stylu života mohly stahy laloků přihánět potravu.

Obr. 148. Rekonstrukce konulárií: 1 přisedlý typ, *Archaeoconularia* BOUČEK, ordovik – silur, 2 volně plovoucí typ, *Exoconularia* SINCLAIR, ordovik (DRUŠČIČ 1974).

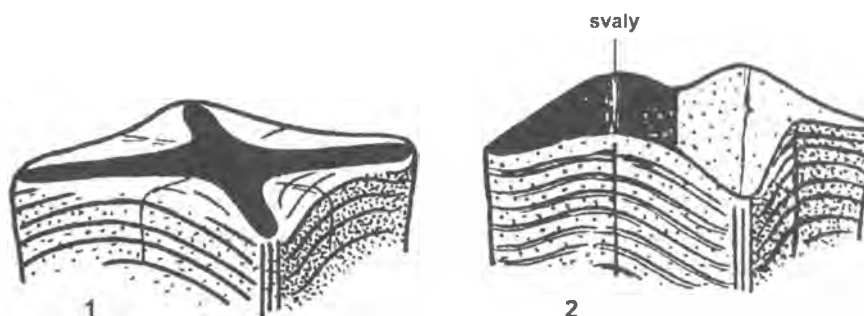


Obr. 149. 1 Upevňovací terčik konulárie, 2 mladý jedinec (ŠPINAR 1960).

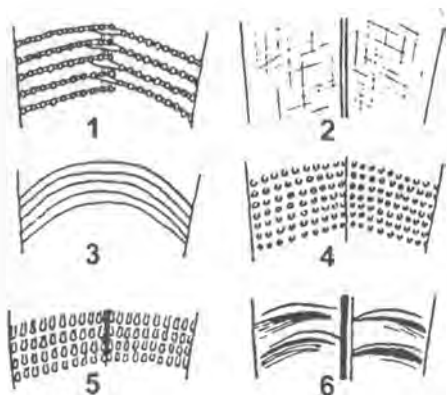
Obr. 150. Ústní laloky konulárií: 1 úplně sevřené, 2 zčásti otevřené s patrnými svaly (ŠPINAR 1960).



Obr. 151. Ústní laloky konulárií: 1 úplně uzavřené, 2 úplně otevřené (ŠPINAR 1960).



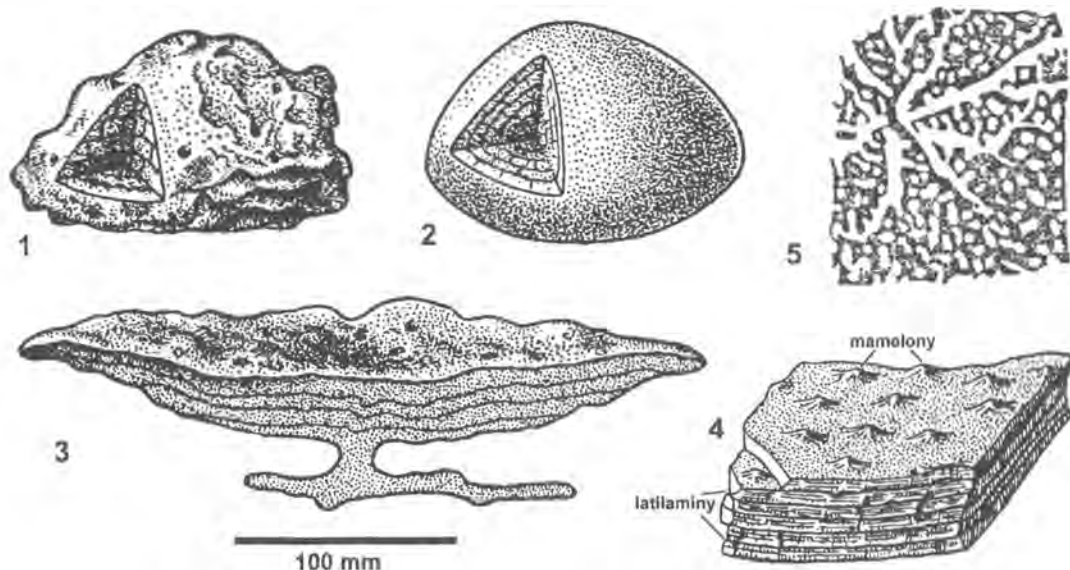
STRATIGRAFIE. Střední kambrium – trias (maximální rozvoj ordovik – silur).
 SYSTÉM. Třídu *Conulata* tvoří jediný řád *Conulariida*.



Obr. 152. Povrchové skulptury konulárií: 1 *Conularia* SOWERBY, 2 *Archaeoconularia* BOUČEK, 3 *Mesoconularia* BOUČEK, 4 *Metaconularia* FOERSTE, 5 *Pseudoconularia* BOUČEK, 6 *Eoconularia* SINCLAIR (RŮŽIČKA 1961).

Třída: *Stromatoporoidea* – stromatopory

CHARAKTERISTIKA. Stromatopory jsou vyhynulé, mořské, koloniálně žijící organismy. Jejich vápnité kostry – **cenostea** se výraznou měrou podílí na stavbě útesů zejména v devonu. Cenostea (vylučované tělem organismu – **cenosarkem**) jsou různých tvarů a velikostí. Mohou být hlízovitá, kulovitá, plochá nebo větvená. Základ vnitřní stavby kostry stromatopor tvoří horizontální pláty – **laminae** a vertikální sloupky **pilae**. Typické jsou hvězdčovitě útvary – **astrorhizy**, různě větvené kanálky, které mohou ústít na povrch. Bývají umístěny na kónických výstupcích – **mamelonách** (obr. 153). Astrorhizy vznikají v raných stádiích vzniku cenostea. V případě, kdy leží nad sebou, bývají spojeny kanálkem, ve kterém jsou vyvinuty drobné horizontální plátky – **dissepimenta**. Kromě dissepiment se na celkové stavbě cenostea podílí další **horizontální prvky** (obr. 154). Cysty jsou prostory čočkovitého tvaru, uzavřené laminami. **Laminy** jsou vzájemně rovnoběžné horizontální destičky. Vznikají buď

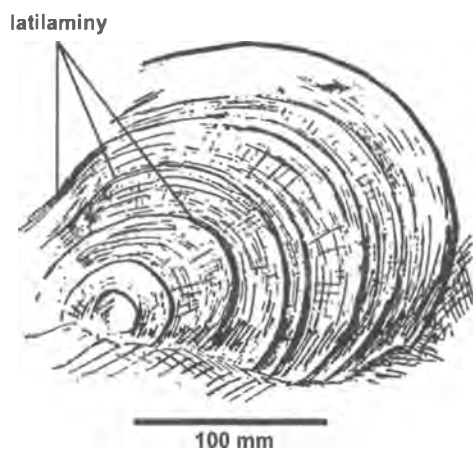
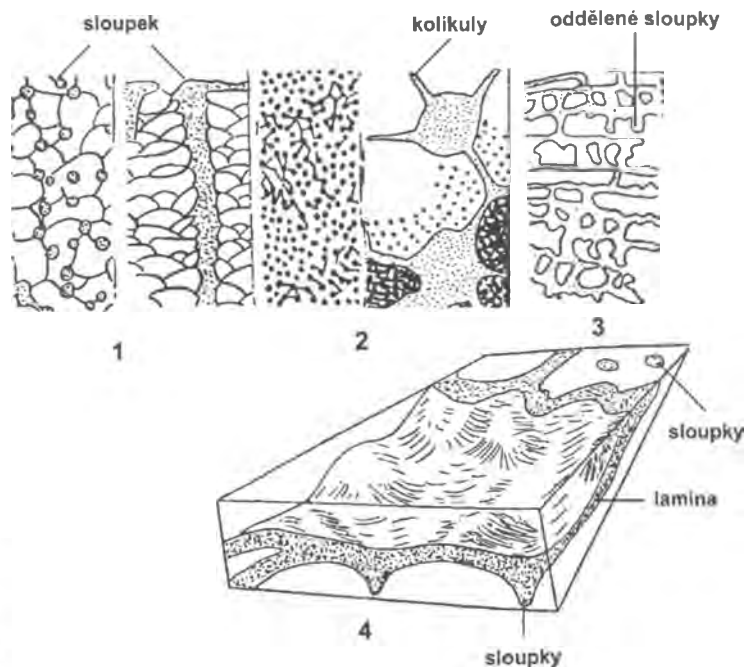


Obr. 153. 1-4 Tvary kolonií stromatopor, 5 příčný řez s astrorhizou (DRUŠČIC 1974).

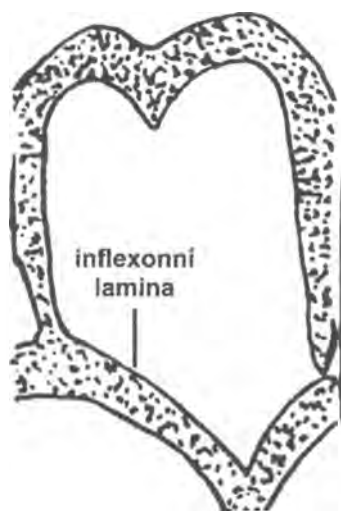
spojením **kolikul** – **kolikulární laminy** nebo srůstem konců vertikálních sloupečků – **kontinuální laminy**. Růst kolonie je periodický. Jednotlivé etapy růstu cenostea odrážejí **latilaminy** (obr. 155). **Vertikální prvky** (obr. 156) cenostea tvoří **sloupečky** a **cenostely**. Sloupečky mohou protínat horizontální prvky nebo se vytvářet mezi nimi. Cenostely vznikají srůstem sloupečků. **Inflexonní prvky** tvoří přechod mezi vertikálními a horizontálními prvky (obr. 157). Vnitřní struktura cenostea je typická pro různé řády stromatopor. U řádu *Labechiida* jsou cenostea tvořena systémem dotýkajících se cyst. Sloupečky a laminy bývají u tohoto řádu nerozlišitelné. Zástupci řádu *Clathrodictyonida* vytvářejí kostru tvořenou převážně inflexonními prvky, volnými laminami a krátkými sloupečky. Kolikulární laminy a různé dlouhé sloupečky vytvářejí stromatopory řádu *Actinostromatida*. Pro řád *Gerronostromatida* jsou typické kontinuální laminy. **Cenostromy** – kostry tvořené masivními horizontálními a vertikálními prvky – jsou typické pro rod *Stromatopora* GOLDFUSS (ordovik až perm), řád *Syringostromatida*.

EKOLOGIE. Stromatopory žily v **mělkých teplých mořích**. Zejména v siluru a devonu se výraznou měrou podílely na stavbě útesů (biostrom a bioherm), kde vytvářely poléhavé a povlékavé kostry. Je pravděpodobné, že v zaútesových tišinách vytvářely i větvenaté kostry, např. rod *Amphipora* SCHULTZ, známý z moravského devonu.

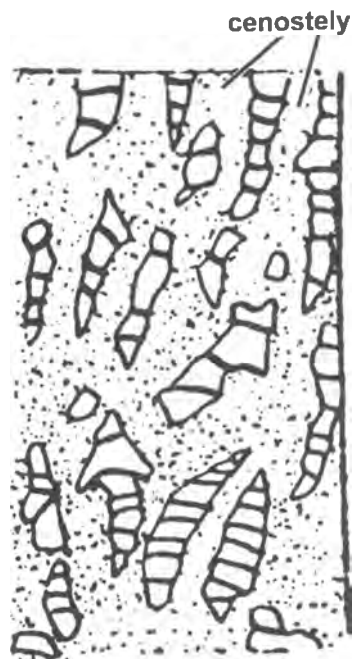
Obr. 154. Příčné a podélné řezy stromatopor: 1 *Labechia* MILNE EDWARDS, ordovik – karbon, 2 *Actinostroma* NICHOLSON, kambrium – spodní karbon, 3 *Simplexodictyon* NICHOLSON, silur, 4 *Clathrodiction* NICHOLSON & MURIE, kambrium – devon (DRUŠČIC 1974).



Obr. 155. Latilamininy na povrchu cenostea (ŠPINAR 1960).



Obr. 157. Inflexonní lamina na řezu stromatopory rodu *Clathrodiction* NICHOLSON & MURIE, kambrium – devon (DRUŠČIC 1974).



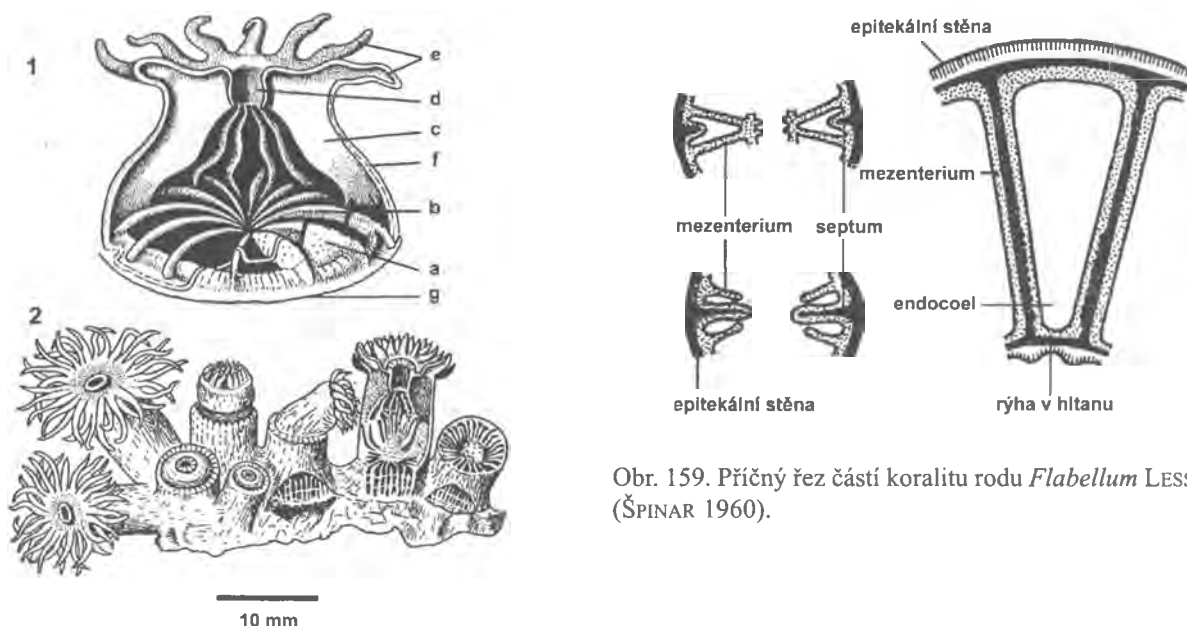
Obr. 156. Cenostely na řezu rodu *Trupetostroma* PARKS, devon (DRUŠČIC 1974).

STRATIGRAFIE. Kambrium – křída (maximální rozvoj v siluru a devonu).

SYSTÉM. Třída *Stromatoporoidea* se dělí na šest řádů: *Labechiida* (střední ordovik – silur), *Clathrodictionida* (kambrium – devon), *Actinostromatida* (kambrium – spodní karbon), *Gerronostromatida* (silur – devon), *Syringostromatida* (silur – devon) a *Sphaeractinida* (jura – křída).

Třída: Anthozoa – korálnatci

CHARAKTERISTIKA. Korálnatci jsou mořští, koloniální nebo solitérní láčkovci (obr. 158). Nevytvářejí medúzová stádia. Tělní souměrnost je bilaterální, druhotně radiální. Tělní láčka polypa je rozčleněna četnými měkkými, zdánlivě radiálními **mezenterii**. Mezenteria zvětšují trávicí plochu. Mohou být prodloužena k hltanu. Mezi nimi se vytvářejí kratší příčky. Někteří korálnatci vytvářejí dvojice mezenterii (obr. 159). Uprostřed nich je **endocoel**, mezi dvojicemi **exocoel**. **Nepárová mezenteria** mají mezi sebou **septální komůrky**. Mezenteria obsahují **žahavé** a **žláznaté** buňky. Potrava je opatřována systémem chapadel se žahavými buňkami. Počet chapadel kolísá od osmi do několika desítek. Tělo polypa je kryto vnější vápnitou nebo rohovitou kostrou – **exoskeletem**. Mezoglea vytváří tkáň – **mezenchym**, který produkuje vápnité nebo rohovité **sklerodermity**. Spojené sklerodermity vytvářejí **endoskelet** – **sklerobasis**. Samotný polyp má válcovitou nebo váčkovitou podobu. Ústní otvor je skulinovitý. V okolí hltanu probíhají do láčky jeden až dva obrvené žlábký – **sifonoglyfy**. Potrava je trávena vnitrobuněčně – **intracelulárně**, nebo mimobuněčně – **extracelulárně**. Přijímací otvor je i otvorem vyvrhovacím. Kostra polypa má poměrně složitou stavbu (obr. 160), typickou pro jednotlivé podtřídy korálnatců. Rozmnožování polypů je **pohlavní** a **nepohlavní**. Po splynutí gamet vzniká **planula**. Po přisednutí začíná vylučovat bazální vápnitou destičku. Výztuhu mezenterii zajišťují **protosepta**. Po obvodu jsou spojena **tékou**. Během ontogeneze se vytváří stále větší počet mezenterii a sept (metasepta). Kromě sept se na stavbě **korálitu** podílejí horizontální prvky – **dna** a **dýnka**. Slouží polypům jako podpůrné elementy při růstu vzhůru.



Obr. 159. Příčný řez částí korálitu rodu *Flabellum* LESSON (ŠPINAR 1960).

Obr. 158. 1 řez polypem korálnatce: a septum, b zřasený bazální epitel, c mezenterium, d ústní otvor a hltan, e chapadla, f stěna polypa, g bazální terč, 2 kolonie korálnatců řádu *Scleractinia* (ŠPINAR 1960).

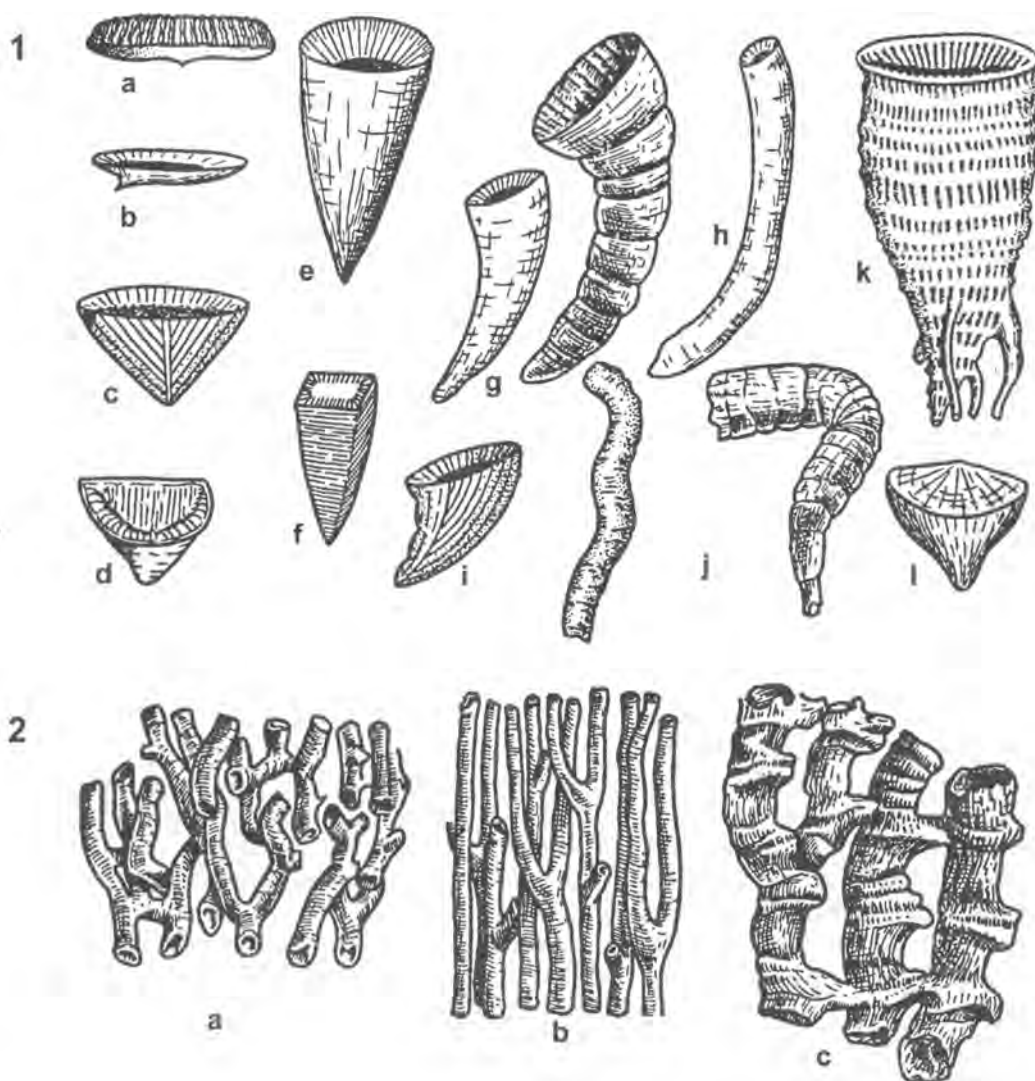
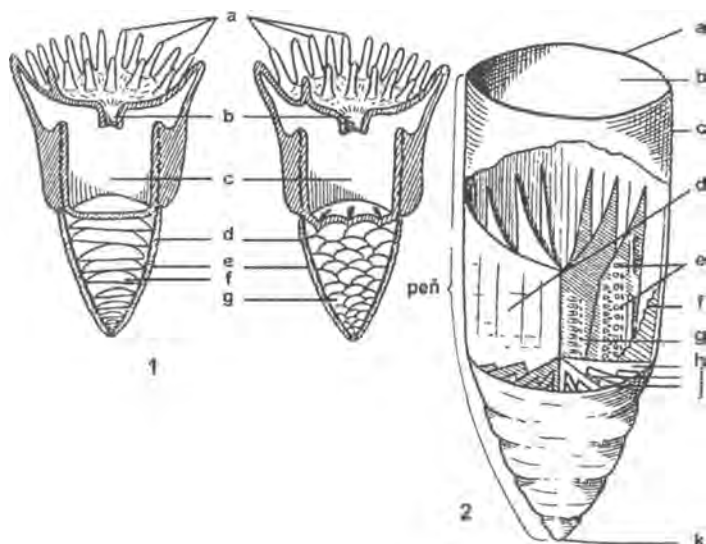
EKOLOGIE. Korálnatci jsou výlučně **mořští** láčkovci. Mohou žít solitérně i koloniálně (obr. 161). Kolonie vytvářejí v mělkých, čistých, prosvětlených, kyslíkem bohatých vodách, do hloubky 50 m. Korálové útesy vznikají na pevném podkladě. Koloniální korálnatci jsou stenohalinní a stenotermní živočichové. Jejich výskyt je omezen salinitou v rozmezí 27–38 ‰ a teplotou okolo 20 °C. Solitérní korálnatci mohou žít i ve velkých hloubkách (pod 5000 m). V závislosti na substrátu vytvářejí různé formy.

STRATIGRAFIE. (? svrchní proterozoikum), **kambrium – recent**.

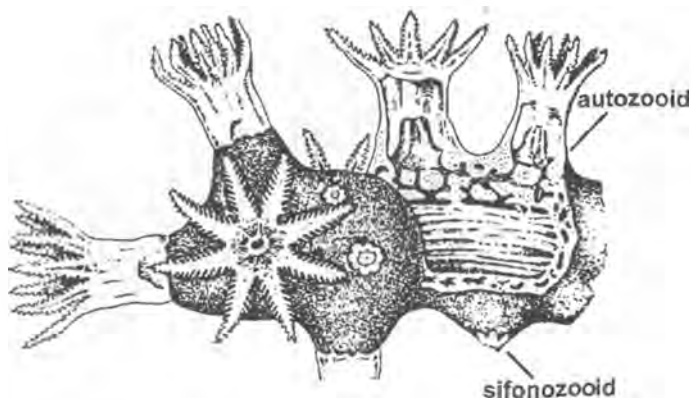
SYSTÉM. Třída *Anthozoa* se dělí na podtřídy: *Octocorallia* (? svrchní proterozoikum, perm – recent), *Hexacorallia* (spodní až střední trias – recent), *Tabulata* (svrchní kambrium – recent), *Heliolitoidea* (střední ordovik – devon) a *Tetracorallia* (*Rugosa*) (střední ordovik – perm).

Podtřída: *Octocorallia* – osmičetní – jsou koloniální živočichové. Druhotná tělní souměrnost je založena podle čísla 8. V koloniích jsou časté specializace (obr. 162). Vnitřní schránku (nadřád *Endosclerata*) tvoří rohovité nebo vápnité sklerity. U řádu *Tubiporida* (křída – recent) (obr. 163) vytvářejí sklerity vápnitou trubičku. U řádů *Gorgonida* – rohovitky (křída – recent) a *Pennatulida* (?svrchní proterozoikum,

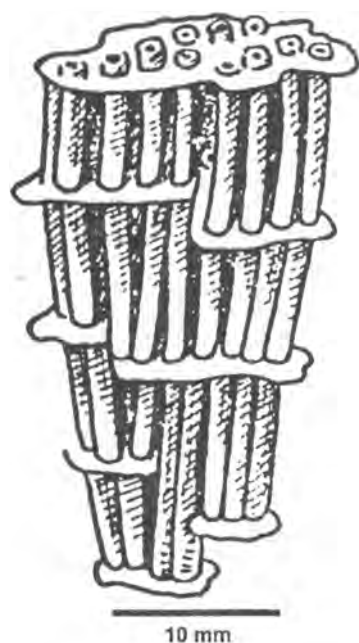
Obr. 160. Morfologie polypa a koralitu: 1 polyp: *a* chapadla, *b* hltan, *c* coelenteron, *d* pseudotéka, *e* epitéka, *f* tabula, *g* dissepimenta, 2 koralit: *a* kališní okraj, *b* kalich, *c* stěna koralitu, *d* řídicí septum, *e* karina, *f* vrubované septum, *g* synaptikula, *h* septum prvního řádu, *i* septum druhého řádu, *j* septum třetího řádu, *k* báze koralitu (ŠPINAR 1960).



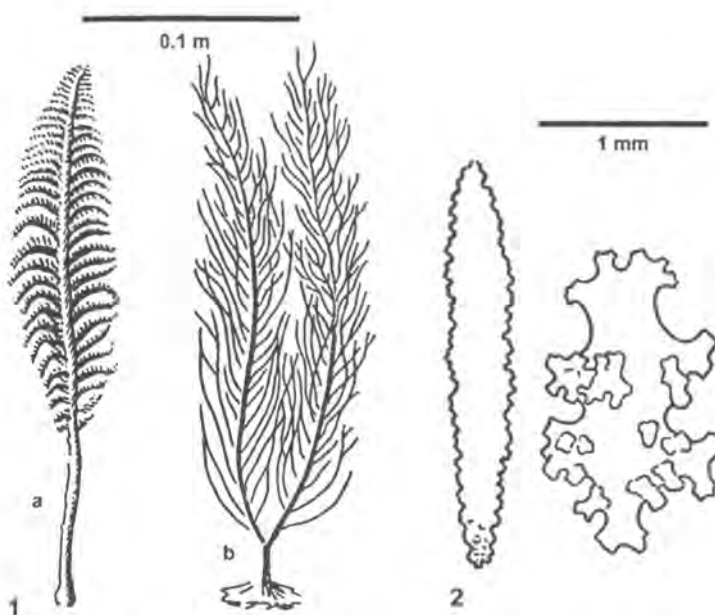
Obr. 161. 1 základní typy solitérních koralitů ze skupin *Scleractinia* a *Rugosa*: *a* terčovité, *b* pateloidní, *c* široce kuželovité, *d* kalceolidní, *e* úzce kuželovité, *f* pyramidální, *g* zakřiveně ceratoidní, *h* zakřiveně válcovité, *i* zakřiveně trochoidní, *j* červovité, *k* omfymaloidní s kořenovitými výběžky, *l* kalceolidní s víčkem, 2 tvary koloniálních koralitů čtyřčtetných korálů: *a* dendroidní, *b*-*c* faceloidní (ŠPINAR 1960).



Obr. 162. Specializace polypů v kolonii *Corralium rubrum* (LINNAEUS), korál červený, podtřída *Octocoralia* (DRUŠČIC 1974).



Obr. 163. *Tubipora* LINNAEUS – varhanitka, recentní zástupce řádu *Tubiporida*, křída – recent (ŠPINAR 1960).



Obr. 164. 1 zástupci osmičetných korálů: *a* řád *Pennatulida*, ? proterozoikum, trias – recent, rod *Pennatula* LINNAEUS, pérovník, recent, *b* řád *Gorgonida*, křída – recent, rod *Gorgonia* LINNAEUS, rohovitka, recent, 2 sklerity osmičetných korálů (ŠPINAR 1960).

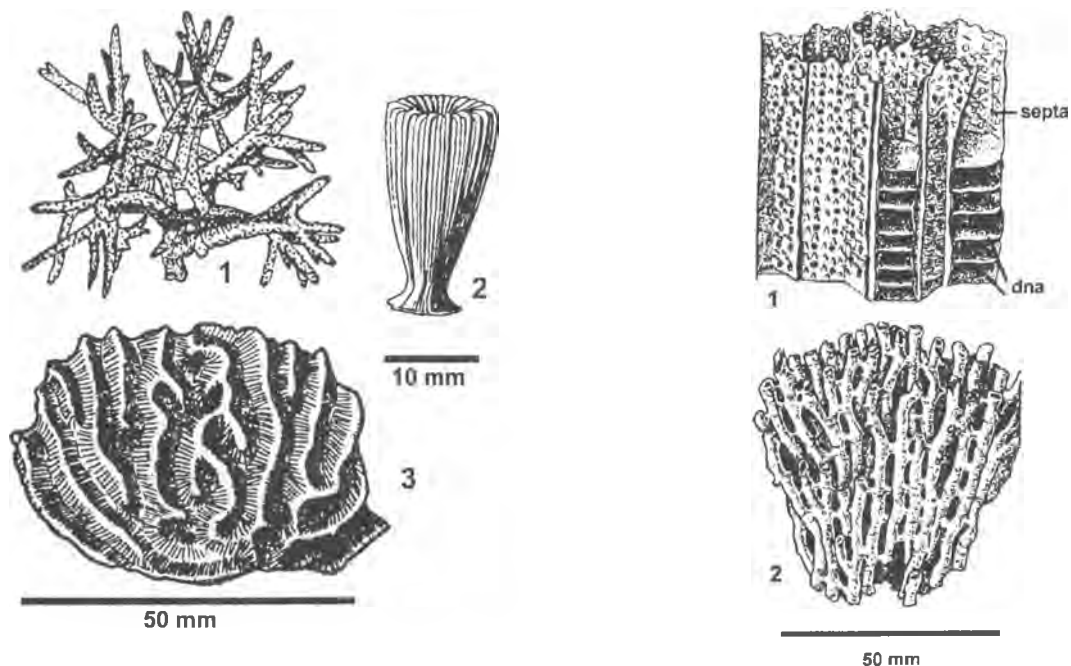
trias – recent) (obr. 164) vytvářejí sklerity masivní osovou strukturou. Vnější skelet (nadřád *Exosclerata*) vytvářejí *Trachypsamida* (perm) a masivní vápnitý skelet *Helioporida* (křída – recent).

Podtřída: *Hexacorallia* – šestičetní – mají tělní souměrnost založenu podle čísla šest. Vytvářejí pevné vápnité kostry. Pevnou schránku nevytváří řád *Actinaria* – sasanky. Řád *Scleractinia* zahrnuje solitérní i koloniální zástupce s pevnou kostrou (obr. 165).

Podtřída: *Tabulata* (obr. 166) – jsou vyhynulí koloniální korálnatci. Mají velmi dobře vyvinuty horizontální prvky kostry – dna a dissepimenta. Podtřída zahrnuje sedm řádů, z nichž neznámější jsou představitelé *Halysitida* (střední ordovik – svrchní silur) a *Favositida* (svrchní ordovik – svrchní perm).

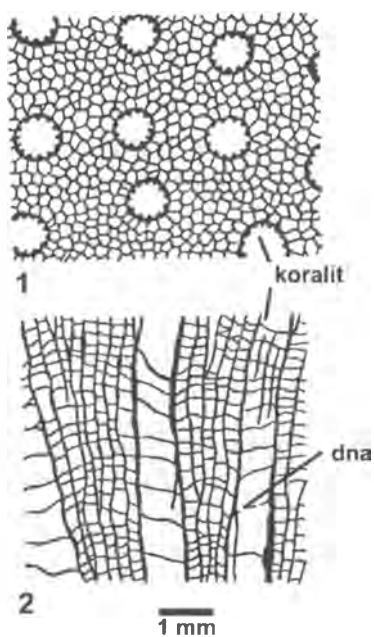
Podtřída: *Heliolitoidea* (obr. 167) – jsou prvohorní korálnatci s kruhovitým průřezem koralitu. Podtřída má tři řady, neznámější z nich je *Heliolitida* (svrchní ordovik – střední devon).

Podtřída: *Tetracorallia* (*Rugosa*) (obr. 168) – jsou vyhynulí, solitérní i koloniální korálnatci. Tělní souměrnost je primárně bilaterální, druhotně čtyři- nebo šestičetná (u solitérních). Podtřída zahrnuje čtyři řady – *Streptelasmatida* (střední ordovik – perm), *Columnariida* (střední ordovik – spodní perm), *Cystiphyllida* (střední ordovik – devon) a *Heterocorallida* (spodní karbon) (obr. 169).

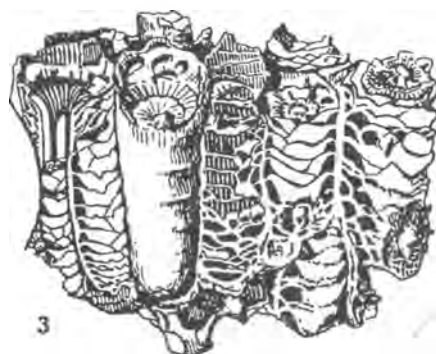
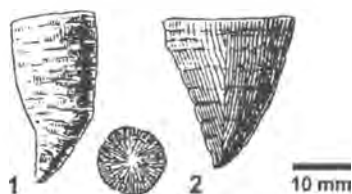


Obr. 165. Zástupci řádu *Scleractinia* (podtřída *Hexacoralia*): 1 *Acropora* OKEN, eocén – recent, 2 *Parasmilia* MILNE EDWARDS & HAIME, spodní křída – recent, 3 *Leptoria* MILNE EDWARDS & HAIME, svrchní křída - recent (DRUŠČIC 1974).

Obr. 166. 1 *Favosites* LAMARCK, silur – perm, 2 *Syringopora* GOLDFUSS, ordovik – perm (DRUŠČIC 1974).

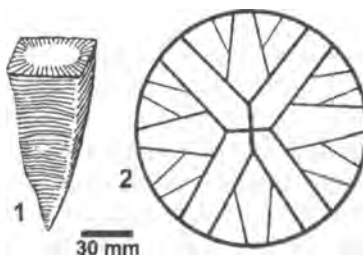


Obr. 167. *Heliolites* DANA, svrchní ordovik – střední devon: 1 příčný, 2 podélný řez (DRUŠČIC 1974).



Obr. 168. Podtřída *Tetracorallia* (*Rugosa*): 1 *Streptelasma* HALL, střední ordovik – silur, pohled z boku a příčný řez, 2 *Lambeophyllum* OKULICH, střední ordovik, 3 *Lonsdaleia* MCCOY, karbon (DRUŠČIC 1974).

Obr. 169. 1 *Goniophyllum* MILNE EDWARDS & HAIME, silur, 2 schematický řez zástupcem řádu *Heterocorallida* (DRUŠČIC 1974).



Skupina kmenů: *Vermes* – červi

CHARAKTERISTIKA. Mnohobuněční, dříve zařazovaní do jednoho **heterogenního** kmene červů, jsou se skupeni v dnešních systémech do **mnoha samostatných kmenů**. Některé kmeny jsou důležité z **evolučního hlediska**, i když neznáme žádné jejich fosilní zástupce. V následujícím přehledu jsou uvedeny kmeny *Plathelminthes* – ploštěnci, *Nemertini* – pásnice, *Nemathelminthes* – hlísti, *Priapulida* – hlavatci a *Annelida* – kroužkovci.

Kmen: *Plathelminthes* – ploštěnci

CHARAKTERISTIKA. Většinou **drobní**, výjimečně několik desítek centimetrů dlouzí červovití primitivní **prvoústí** živočichové. Tělo je tvořeno **ekto-** a **entodermem**, mezi nimiž je **parenchymové pletivo**. Poprvé se u nich objevují vylučovací žlázy – **protonefridie**.

EKOLOGIE. Původně vodní, **většinou mořští** živočichové, z nichž mnozí přešli k **parazitickému způsobu života**.

STRATIGRAFIE. **Recent**. Jako fosilie v podstatě neznámí. **Evolučně** jsou však velmi **významní** jako předpokládání **předci** četných ostatních systematicky vyšších skupin bezobratlých. Např. měkkýši vznikli velmi pravděpodobně z turbellaridních ploštěnců.

SYSTÉM. Dělí se na tři třídy: *Turbellaria* – ploštěnky, *Trematodes* – motolice a *Cestoida* – tasemnice.

Kmen: *Nemertini* – pásnice

CHARAKTERISTIKA. Červovití živočichové s **dlouhým** (několik milimetrů až metrů) **nečláňkovaným tělem** pokrytým **vířivým epitelem**. Jsou to **dravci**. Charakteristický je pro ně **vychlípitelný chobot** opatřený často **bodcem**.

EKOLOGIE. Až na malé výjimky **mořští**.

STRATIGRAFIE. **Recent**. Fosilní nejsou známi.

SYSTÉM. V systému stojí pásnice mezi ploštěnkami, z nichž se vyvinuly, a kroužkovci.

Kmen: *Nemathelminthes (Aschhelminthes)* – hlísti

CHARAKTERISTIKA. Jednoduše stavění **nečláňkovaní** červovití živočichové **bez cévní soustavy** a **coelomu**.

EKOLOGIE. **Vodní** (bentos vagilní i sesilní, plankton aj.) a zvláště **parazitičtí** (škrkavky, háďátka, roupi, vlasovci aj.).

STRATIGRAFIE. **Terciér až recent**.

SYSTÉM. Dělí se na šest tříd, jako fosilie má význam pouze třída *Nematomorpha* – strunovci, parazitující na členovcích. Nalezeni byli v eocénu Geiseltalu u Halle v Německu (*Gordius tenuifibrosus* VOIGT)

Kmen: *Priapulida* – hlavatci

CHARAKTERISTIKA. Mají válcovité tělo pokryté silnou příčně **kroužkovanou** a bradavičnatou **kutikulou**, kterou periodicky svlékají a která je schopná fosilizace. Ústa jsou na krátkém **chobotu s háčky**, v ústní dutině mají **chitinózní zoubky**.

EKOLOGIE. Žijí v bahně chladnějších **moří**, živí se **dravě**, kořist polykají.

STRATIGRAFIE. Známí **od středního kambria**, např. *Ottoia prolifica* WALCOTT z burgesských břidlic (obr. 170). Jako fosilie jsou vzácní.

SYSTÉM. Jeví určité vztahy k hlístům.

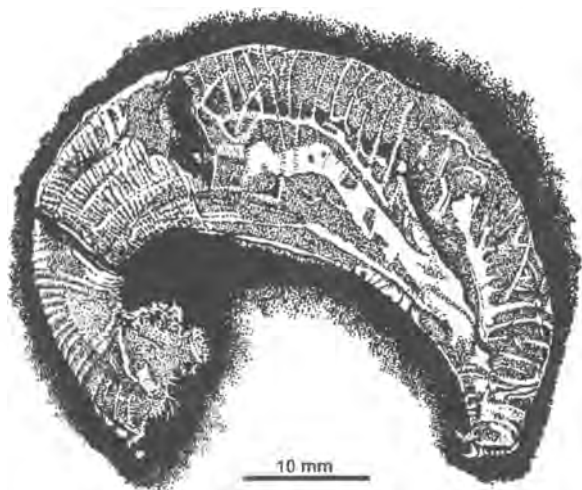
Kmen: *Annelida* – kroužkovci

CHARAKTERISTIKA. **Tělo** mají **čláňkované**, složené z mnoha **segmentů**. Mají třetí zárodečný list – **mezoderm**. Vylučovací ústrojí je dobře vyvinuté, **cévní soustava uzavřená**, **nervová soustava žebříčkovitá**. Ústní otvor v hlavové části těla je umístěn ventrálně, často mají v hltanu dobře vyvinutý složitý **čelistní aparát** z několika párových i nepárových zoubkovaných **chitinózních destiček**. Destičky mohou být i **zvápenatělé** a fosilní bývají označovány jako **skolekodonti**. Kromě skolekodontů se z fosilních kroužkovců nacházejí **vápnité** nebo **aglutinované schránky** (rourky), **stopy** po jejich prohrabávání se sedimentem a vzácně i **otisky měkkých částí**. Fylogeneze je neznámá, z anelidů však vznikli členovci.

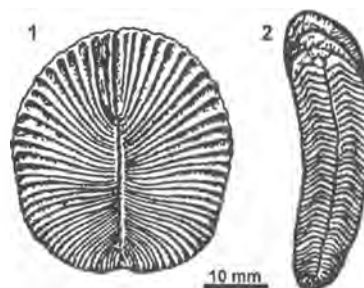
EKOLOGIE. Mořští, převážně mělkovodní, většinou vagilně nebo sesilně bentičtí, epifaunni i infaunni.

STRATIGRAFIE. Od svrchního prekambria do recentu. Snad nejstaršími známými, i když diskutabilními, kroužkovci jsou zástupci rodů *Dickinsonia* SPRIGG (obr. 171.1) a *Spriggina* GLAESSNER (obr. 171.2) z ediakarské fauny svrchního proterozoika.

SYSTÉM. Kmen se dělí do tří tříd, *Polychaeta* – mnohoštětinatci, *Myzostomida* a *Clitellata* – opaskovci. Pro paleontologii má význam zvláště třída *Polychaeta*.



Obr. 170. Otisk těla hlavatce *Ottoia prolifica* WALCOTT (kmen *Priapulida*) se zachovanými měkkými částmi, střední kambrium, Britská Kolumbie (MÜLLER 1993).



Obr. 171. Otisky měkkých těl nejstarších známých mnohobuněčných, blízkých kroužkovců: 1 *Dickinsonia costata* SPRIGG, 2 *Spriggina floundersi* GLAESSNER, svrchní prekambrium, jižní Austrálie (LEHMANN & HILLMER 1980).

Třída: *Polychaeta* – mnohoštětinatci

CHARAKTERISTIKA. Zřetelně segmentované tělo z mnoha stejných štětinkami pokrytých článků; na hlavovém článku mají tykadla nebo makadla a smyslové orgány (oči). Charakteristické jsou nečlánkované přívěsky – **parapodie** se svazečky **štětin** a hmatových brv nasedající po stranách na jednotlivé články (obr. 172).

EKOLOGIE. Většinou mořští, výjimečně sladkovodní. Vagilní nebo sesilní **bentos**, mnozí zástupci si vytvářejí dočasné nebo trvalé **rourky** (schránky) z **uhličitanu vápenatého**, nebo **aglutinované** z okolního materiálu. Zvláště větší rourky mohou být zaměněny s podobně vyhlížejícími schránkami plžů (*Vermetus* ADANSON). Liší se však stavbou stěny, která je pouze **dvouvrstevná**. Na příčném řezu jsou obě vrstvy složeny z různě hustých koncentricky uspořádaných lamel (obr. 173). V podélném řezu je tlustší vnější vrstva složena z parabolicky prohnutých lamel, vnitřní vrstva z lamel rovnoběžných s povrchem rourky. Rourky některých rodů (*Sabellaria* LAMARCK, *Serpula* LINNAEUS) se mohou v příhodných podmínkách vyskytovat hromadně a tvořit i podstatnou součást horniny. Známé jsou i mnoho metrů mocné, plošně velmi rozsáhlé **polychetové útesy** (např. v terciéru Německa).

STRATIGRAFIE. Od svrchního prekambria do recentu

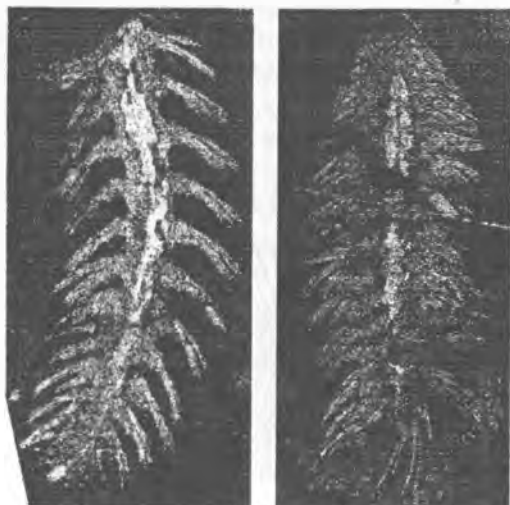
SYSTÉM. Dělí se na tři řády, z nichž jako fosilní mají význam pouze *Errantia* a *Sedentaria*.

Řád: *Errantia* – bloudivci

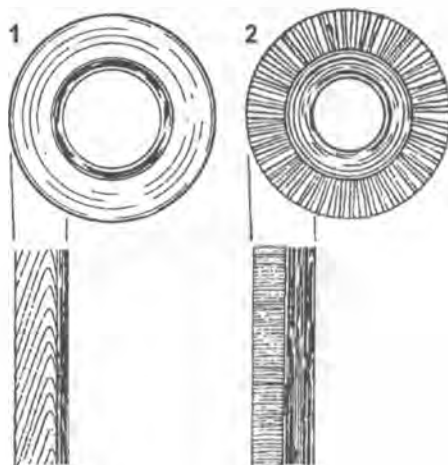
CHARAKTERISTIKA. Mnohoštětinatci s dobře odlišenou **hlavovou částí** a většinou silně vyvinutým **čelistním aparátem** kutikulárního původu. Příkladem může být i geologům dobře známý pískovnik – *Arenicola marina* LINNAEUS – žijící zahrabaný v jemném sedimentu v chodbičkách tvaru U. Na wattových pobřežích Severního moře bývají velké plochy hustě pokryty kuželovitými hromádkami jeho trusu (na análním konci chodbičky) a mělkými nálevkovitými prohlubněmi (na orálním konci) (obr. 174).

EKOLOGIE. Většinou vagilně bentičtí.

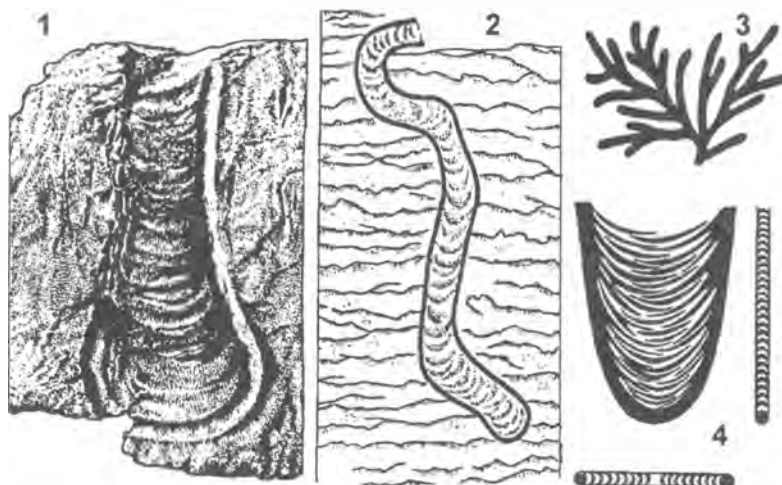
STRATIGRAFIE. Od svrchního prekambria do recentu. U-chodbičky byly popsány např. pod jménem *Diplocraterion* TORELL (viz kapitola 3. Ichnofosilie). **Čelistní elementy** jsou hojné zejména v paleozoiku, např. v siluru barrandienu. Pro hojnost a stratigrafický význam pro ně byla vytvořena samostatná parataxonomická skupina *Scolecodonta*.



Obr. 172. Otisky těl kroužkovců: infaunní rod *Burgessochaeta* WALCOTT a nektobentický *Canadia* WALCOTT, střední kambrium, Britská Kolumbie (způsob života vyplývá z tvaru a uspořádání zachovaných štětín) (BOARDMAN & al. 1987).



Obr. 173. Rozdíly ve stavbě a struktuře stěn schránek kroužkovců a plžů: 1 kroužkovec *Serpula* LINNAEUS, 2 plž *Vermetus* ADANSON (MULLER 1958).

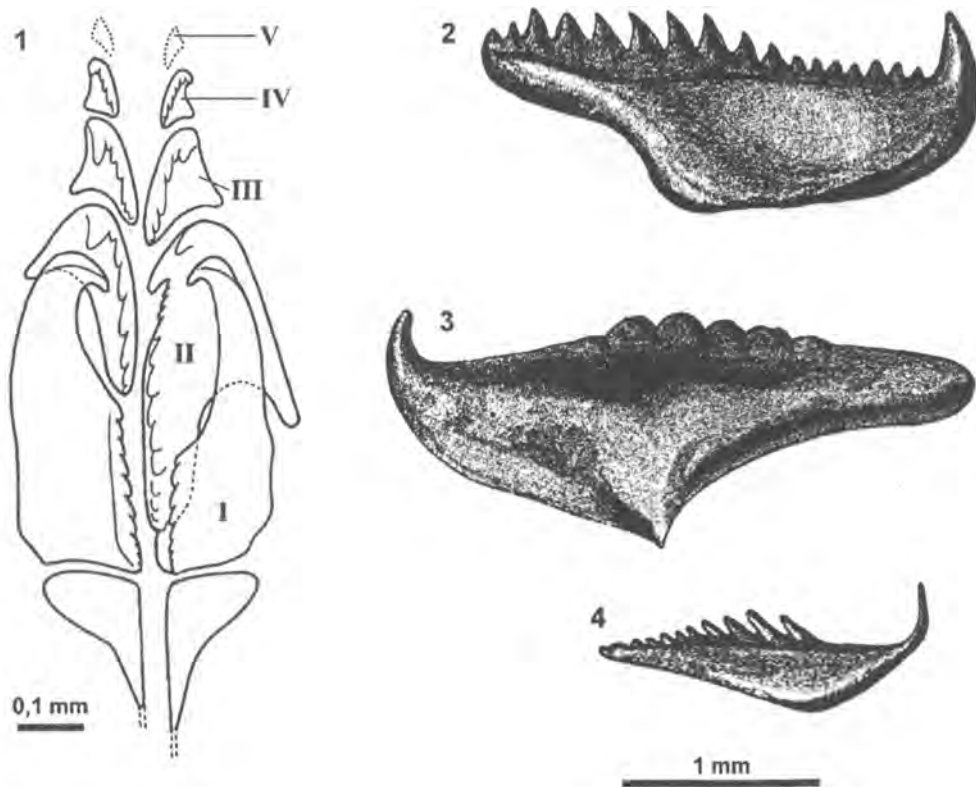


Obr. 174. Stopy po hrabání a vrtání kroužkovců: 1 *Corophioides* SMITH, vertikální chodba (doupě) ve tvaru U (stopy po postupném zahlubování chodby se nazývají galerie), kambrium, Estonsko, 2 *Polydora* BOSC, horizontální chodba (doupě) vyvrtaná ve schránce ústřice, eocén, Uzbekistán, 3 *Chondrites* STERNBERG, rozvětující se tunely pojídačů sedimentu, ordovik až terciér, kosmopolitický, 4 *Zoophycos* MASSALONGO, stopy po postupném projíždání se sedimentem. Na řezu je vidět řadu poloměsíčitých zbytků starších zahnutých částí tunelu, paleozoikum až terciér, kosmopolitický (DRUŠČIC 1974).

Skupina: *Scolecodonta* – skolekodonti

CHARAKTERISTIKA. Parataxonomická skupina pro **chitínové čelistní aparáty** a jednotlivé **zubní ploténky** mnohoštětinatců umístěné uvnitř vychlípitelného jícnu těchto kroužkovců. Jsou jedinou pevnou částí těla schopnou fosilizace (**zuhelňují**, jsou **černé** i **hnědé**, lesklé). Úplné čelistní aparáty (obr. 175.1) jsou nalézány jen vzácně a skládají se z jednoho páru ventrálně uložených **mandibul** a obvykle několika párů dorzálních zoubkovaných **maxil**, z nichž první přední pár má klešťovitý tvar s užšími držáky, další páry jsou ze zoubkovaných zubních plotének. Mohou se vyskytnout i nepárové ploténky (**paragnáty**).

STRATIGRAFIE. Hlavně **paleozoikum**, v Čechách hojně zejména v barrandienském ordoviku, siluru a devonu, např. rody *Pernerites* ŽEBERA, *Kettnerites* ŽEBERA aj. (obr. 175.2–4).



Obr. 175. 1 Úplný čelistní aparát mnohoštětinatce *Arabella* ROUMBOURAQUE, jura, Polsko (BOARDMAN & al. 1987), 2-3 skolekodonti *Kettnerites* ŽEBERA, 4 *Pernerites* ŽEBERA, silur, Čechy (ŽEBERA 1935).

Řád: *Sedentaria* – sedivci

CHARAKTERISTIKA. Mnohoštětinatci většinou **bez čelistního aparátu**, potravu získávají pomocí **lofoforu**. Žijí ve **vápnitých rourkách**, které snadno fosilizují. Od ordoviku do triasu se vyskytují rourky hladké, jen s přírůstkovými vráskami či valy, od jury přibývá zástupců se skulpturovanými rourkami. Drobná, velmi ozdobná vápnitá **vička** deštníkovitého tvaru se někdy nacházejí ve výplavech. Paleogénní ichnofosilie *Zoophycos* MASSALONGO z moravského flyše bývala mylně považována za otisk lofoforu (viz kapitola Ichnofosilie).

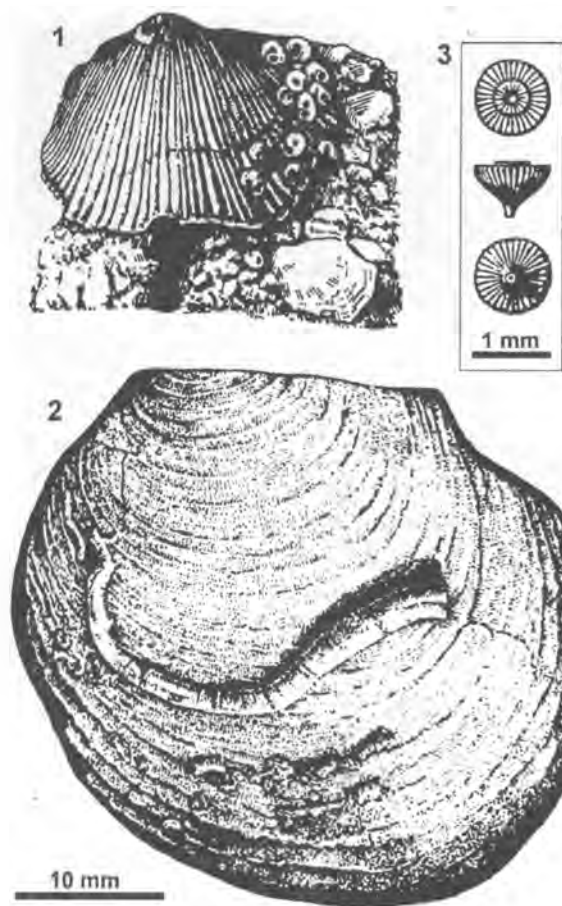
EKOLOGIE. Většinou **sesilní**.

STRATIGRAFIE. Od svrchního prekambria do recentu. U nás ve středním ordoviku bývají často na ortocerakonních schránkách hlavonožců přicementované rourky rodu *Conchicolites* NICHOLSON, v moravském kulmu jsou na listech a na schránkách jiných bezobratlých hojně drobné spirálovité rourky rodu *Spirorbis* DAUDIN (obr. 176.1), v křídě červovitě zkroucené rourky *Serpula* LINNAEUS (obr. 176.2–3) a *Glomerula* NIELSEN (*G. gordialis* (SCHLOTHEIM)) a v terciéru jižní Moravy rod *Pomatoceros* PHILIPPI (podobný rodu *Serpula*, ale s podélným hřebínkem) a drobné, slabě prohnuté rourky *Ditrupe* BERKELEY zaměnitelné s kelnatkami. Také *Volborthella tenuis* SCHMIDT ze skryjského kambria, která byla považovaná dlouho za hlavonožce, ve skutečnosti náleží k sabellaridním červům.

Třída: *Myzostomida*

CHARAKTERISTIKA. Mají **okrouhlé laločnaté zploštělé tělo** bez zevních známek **člámkování**, pokryté vířivým epitelem. **Parapodie** s ostrými **háčky**.

EKOLOGIE. Mořští, cizopasníci, parazitují na stoncích lilijic (obr. 177), v tělesné dutině ježovek a na tabulárních a heliolitidních korálech.



Obr. 176. Vápnité schránky (roučky) kroužkovců: 1 *Spirorbis* DAUDIN, devon, Rusko, 2 *Serpula* LINNAEUS, devon, Rusko, 3 *Serpula* LINNAEUS, víčko, recent (DRUŠČIC 1974).



Obr. 177. Nádor na stonku lilijice *Millericrinus* způsobený parazitickým myzostomátním červem *Myzostomites* CLARKE, svrchní jura, Německo (MÜLLER 1958).

STRATIGRAFIE. Ordovik až recent. Od nás známi z barrandienu. Nádory na silurských a devonských lilijicích a na silurských korálech rodů *Favosites* LAMARCK a *Heliolites* DANA.

SYSTÉM. Jsou příbuzní mnohoštětinatcům. Asi 130 recentních a několik desítek fosilních druhů.

Třída: *Clitellata* – opaskovci

CHARAKTERISTIKA. Kroužkovci se **zřetelným článkováním**, charakteristické jsou pro ně na některých člancích vyvinuté kožní žlázy, které v době páření tvoří **sedlo** neboli **opasek**. Výměšky těchto žláz slouží k přenosu pohlavních buněk a vytvářejí **vaječná pouzdra (kokony)**.

EKOLOGIE. Většinou **sladkovodní**, méně **suchozemské** organismy. Často žijí zahrabáni v bahně nebo vlhké půdě. Suchozemské druhy mají dlouze **válcovité tělo** složené z **mnoha článků** a na břišní straně s **pohybovými štětinkami**. Některé vodní druhy přešly k **cizopasnému** způsobu života, mají **zploštělé tělo** s nižším počtem článků (33) a obvykle na obou koncích těla **přísavky**.

STRATIGRAFIE. Terciér až recent. Unikátní nálezy pijavek a žížal jsou známé z oligocénních diatomitů u Bechlejovic v severních Čechách. Častější jsou nálezy kokonů.

SYSTÉM. Dělí se na podtřidu *Oligochaeta* – máloštětinatci, kam patří žížaly (jejich význam pro tvorbu půd je známý, stejně jako význam půdních horizontů pro stratigrafii kvartéru) a nítěnky, a podtřidu *Hirudinea* – pijavice. Máloštětinatci vznikli z mnohoštětinatců regresivním vývojem, spojeným zřejmě s opuštěním mořského prostředí. Z máloštětinatců se vlivem parazitismu vyvinuly pijavky, mezi oběma skupinami existují přechody.

Kmen: *Mollusca* – měkkýši

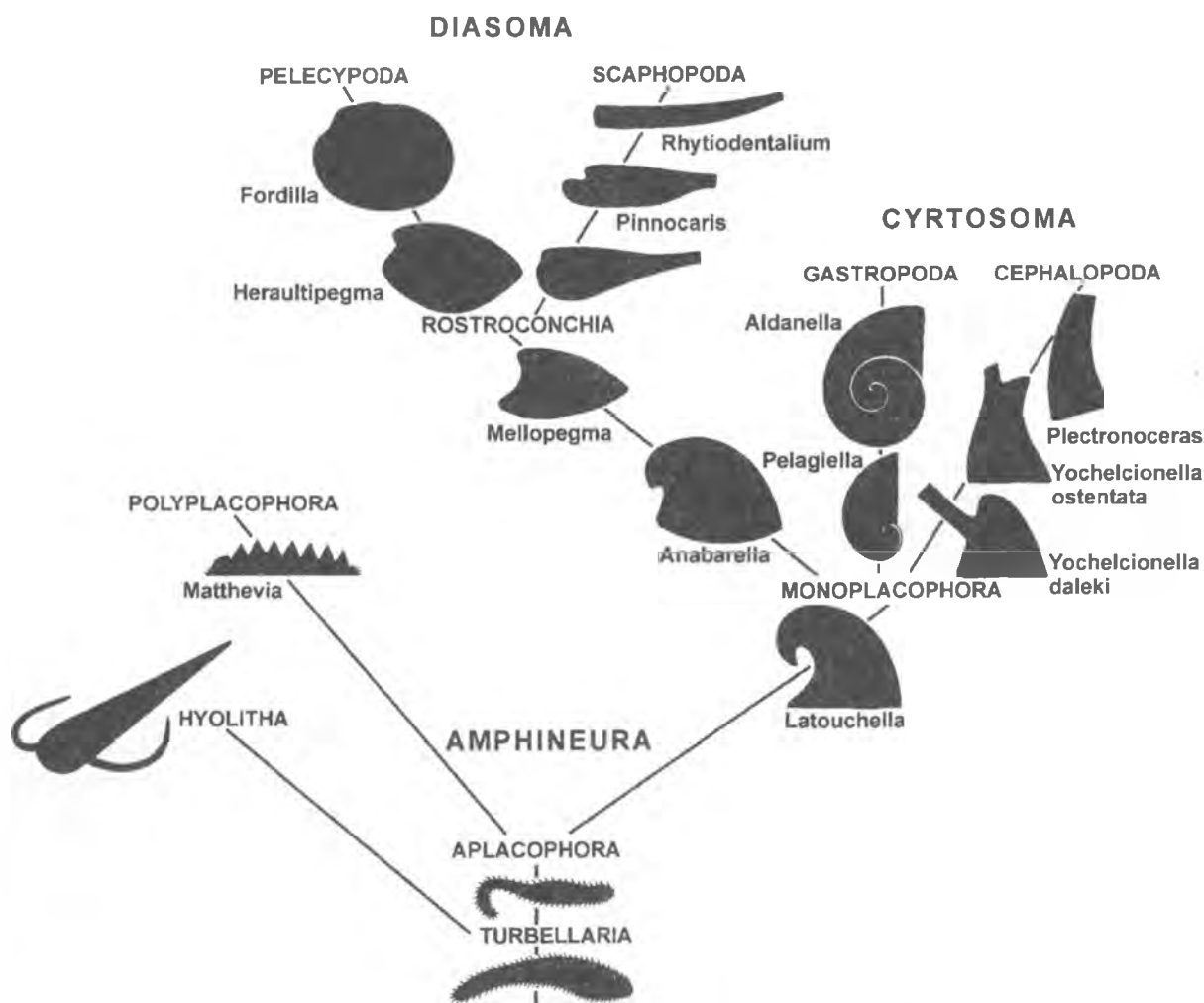
CHARAKTERISTIKA. Měkkýši jsou živočichové s **druhotnou tělní dutinou**, mají **tělo nečlánkované** (s výjimkou náznaků metamerie u několika starobylých skupin), **měkké, slizké, pokryté pláštěm**, který na hřbetní straně vylučuje vnější **vápnitou schránkou** většinou z jednoho kusu, u mlžů ze dvou misek

a u chroustnatek ze sedmi nebo častěji osmi destiček. Četní plži a hlavonožci mají schránku druhotně vnitřní, obvykle redukovanou, popř. jsou zcela bez ní. Prvotně chybí schránka pouze červocům. Měkkýši jsou většinou **dvoustranně souměrní** (kromě plžů, jejichž základním znakem je torze útrobního vaku), s tělem rozděleným na **hlavu** (kromě mlžů, rostrokonchií a kelnatek), **útrobní vak** a **nohu**, která je orgánem pohybu a může být podle toho různě modifikována (ramena u hlavonožců). Ústní ústrojí tvoří většinou **radula** (mimo mlže), jen někdy i **čelisti**. **Nervová soustava je uzlinového typu**. **Cévní soustava je otevřená**, dýchání zastávají **žábry** (kromě plicnatých plžů, kteří dýchají plicním vakem). K vyměšování slouží **metanefridie**. Pohlaví jsou většinou odděleného, ontogenetický vývoj je velmi podobný kroužkům, larva je trochoforového typu (**veliger**).

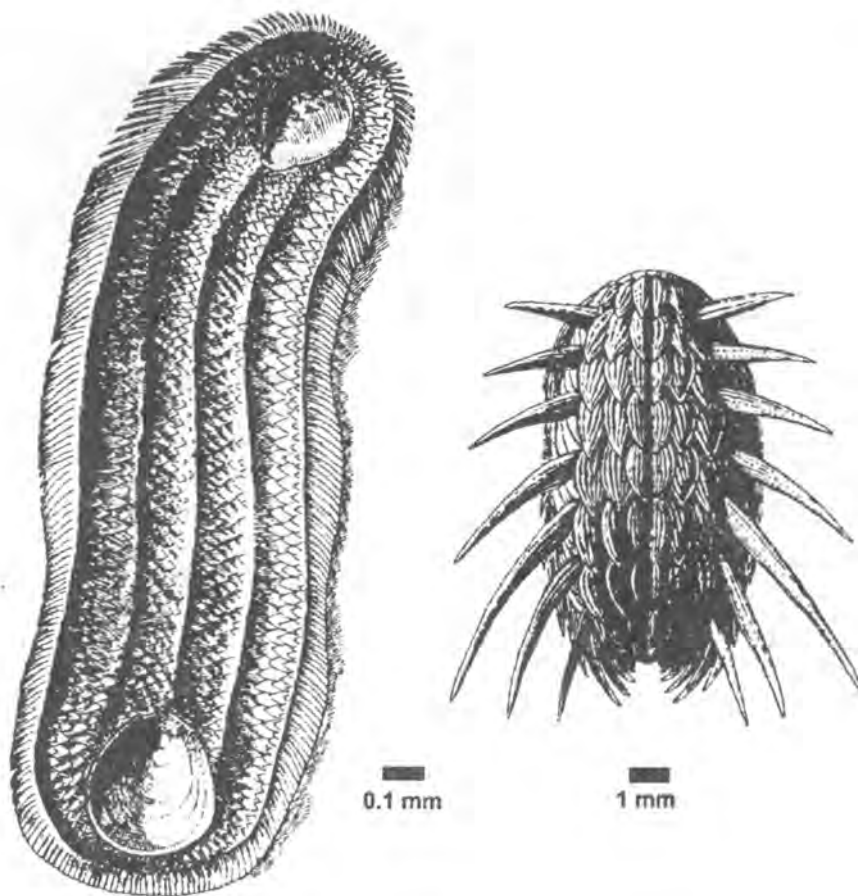
EKOLOGIE. Měkkýši jsou **převážně vodní a mořští**, mnozí však pronikli do **sladké vody** a četní plži i na **suchou zemi** (mimo oblasti věčného sněhu a ledu). Po členovcích jsou nejpočetnějším a ekologicky nejúspěšnějším kmenem bezobratlých. Po stránce dokonalosti tělesné stavby jsou nejdále z bezobratlých (hlavonožci), stavbou některých orgánů se dokonce blíží obratlovcům. Jsou největšími z bezobratlých (někteří hlavonožci dosahují délky kolem 20 m a váhy několika tun).

STRATIGRAFIE. Od **spodního kambria po recent**, s několika maximy rozvoje.

SYSTÉM. Měkkýši se dělí obvykle do dvou podkmenů *Amphineura* a *Conchifera* a osmi tříd: *Aplacophora*, *Polyplacophora* a *Monoplacophora* (*Tergomya*), *Rostroconchia*, *Bivalvia*, *Scaphopoda*, *Gastropoda*, *Cephalopoda* (obr. 178). S určitou nejistotou mezi ně náleží i *Cricoconarida* a *Hyolitha*.



Obr. 178. Schéma vývojových vztahů mezi jednotlivými třídami kmene měkkýšů (POJETA 1980).



Obr. 179. Pravděpodobní předchůdci měkkýšů. 1 *Halkieria evangelista* PEEL, spodní kambrium, Grónsko, 2 *Wiwaxia corrugata* (MATTHEW), střední kambriu, Britská Kolumbie (KRÁL, MAREK & FATKA 1998).

Podkmen: *Amphineura* – paplži

CHARAKTERISTIKA. Primitivní měkkýši, kteří se poněkud morfologicky liší od všech ostatních měkkýšů, a proto se předpokládá, že se od nich oddělili již v počátcích jejich vývoje v prekambriu.

EKOLOGIE. Výhradně mořští, většinou mělkovodní, vzácněji hlubokovodní.

STRATIGRAFIE. Střední kambrium – recent.

SYSTÉM. Dělí se na dvě morfologicky dosti odlišné třídy *Aplacophora* (též *Solenogastres*) a *Polyplacophora* (též *Loricata*), které mají zřejmě společné předky.

Třída *Aplacophora* – červovci

CHARAKTERISTIKA. Měkkýši s červovitě protáhlým tělem, většinou jen několik centimetrů dlouzí (od několika milimetrů do asi 30 cm), s nezřetelně oddělenou hlavou bez očí a silně redukovanou nohou (úzký obrvený kýl v břišní rýze), popř. zcela bez nohy. Plášť pokrývá celé tělo, jeho okraje lemují obrvenou břišní rýhu, plášťová dutina je redukována na malou dutinku v zadní části těla, někdy s jedním párem žaber, většinou však bez nich (obr. 180). Živočichové pak dýchají povrchem plášťové dutiny nebo jejími výběžky. Schránku nemají, nahrazují ji drobné vápnité jehličky, štětinky a šupinky (obr. 181.1) hustě vyztužující ztlustělou pokožku (kutikulu) zejména na hřbetní části těla a způsobující charakteristický hedvábný lesk živočicha. Jinými pevnými součástmi jsou drobné hltanové zoubky podobné zoubkům mnohoštětinatých tvořící jakousi velmi jednoduchou radulu.

Embryologická studia potvrzují, že jednoduchost tělesné stavby je primární. Nejedná se tedy o druhotně zjednodušené pokročilejší formy měkkýšů.

Názory o příbuznosti červovců s chroustnatkami vycházejí ze zjištění, že u trochoforové larvy červovců se v samém počátku ontogeneze zakládá sedm vápnitých destiček, které v dalším vývoji mizejí.

Navíc existuje teorie o vzniku sedmi destiček chroustnatek (embryologická studia a ordovický rod *Septemchiton* BERGENHAYN napovídají, že jich zpočátku bylo opravdu spíše sedm než obvyklých osm) a čepičkovité schránky přilipkoců splynutím mnoha pokožkových jehlic u společných předků všech měkkýšů (POJETA jr. 1972). Obě skupiny podkmene *Amphineura* měly tedy zřejmě společné předky, z kterých později nezávisle vznikli i zástupci podkmene *Conchifera*.

Hypotetickému předkovi měkkýšů se podobá asi 5 cm velká spodnokambrická *Halkieria* POULSEN, která má ploché, dlouze protáhlé červovité tělo. Hřbetní strana je pokryta mnoha řadami drobných úzkých vápnitých šupinek uprostřed a poněkud širších šupinek po obou stranách. Z boků trčí do stran jemné dlouhé vápnité štětinky. Hlavová a ocasní část je kryta oválnými, plochými čepičkovitými miskami, připomínajícími schránky přilipkoců. Další podobnou fosilií je *Wiwaxia* MATTHEW ze střednokambrických burgesských břidlic (Obr. 179).

EKOLOGIE. Výhradně **mořští** živočichové. Žijí zahrabáni v bahně nebo písku, ryjí v měkkém sedimentu nebo lezou po jeho povrchu. Živí se rozsivkami, foraminiferami a jinými prvky. Část druhů žije v koloniích láčkovců (korálů), které oškubávají a vysávají.

STRATIGRAFIE. Známí jen z **recentu** (kolem 260 druhů), teoreticky je možná fosilizace pokožkových šupinek a jehlic, ty však jsou asi pro malou velikost ve výplavech přehlíženy nebo nerozpoznány.

Třída: *Polyplacophora* – chroustnatky

CHARAKTERISTIKA. Relativně malí měkkýši (nejčastěji 1 – 7 cm dlouzí, vzácně až do 30 cm) s **oválným**, shora **zploštělým** mírně vyklenutým **tělem**. Hřbetní stranu kryje **plášť**, který po stranách těla lemuje mělkou rýhu – **plášťovou dutinu**, ve které je umístěno od 6 do více než 80 párů peříčkovitých **žaber**. **Hlavový terč** je od svalnaté **nohy** oddělen na břišní straně příčnou rýhou a nese jen **ústní otvor**, **bez tykadla a očí** (obr. 182). Anatomická stavba je jednoduchá, četné orgány jeví **tendenci k pseudo-metamerii** (žábry, uspořádání nervové soustavy, svalů apod.).

Plášť na hřbetní straně vylučuje **vápnitou schránku z osmi** (u ordovického rodu *Septemchiton* BERGENHAYN ze sedmi) **kloubnatě spojených desek**, na okrajích v různém rozsahu krytých pláštěm a lemovaných po celém obvodu živočicha širokým záhybem pláště – **perinotem**. Perinotum je chráněné **vápnitými šupinkami** nebo **jehličkami** (obr. 181.2). Desky strukturně sestávají ze **čtyř vrstev**: vnější tenké konchiolinové vrstvy – **periostraka** (nese pestrobarevné vzory), silně pórovitého **tegmenta**, tlustého vápnitého **artikulamenta** porcelánovitého vzhledu a vytvářejícího kloubní výběžky destiček (apofýzy) a tenkého vnitřního **hypostraka**.

Desky jsou **proděravělé** charakteristickým systémem drobných **pórů**, jimiž komunikuje nervová soustava s četnými drobnými **senzorickými orgány** – **estétami**, které mají často i funkci očí.

Desky chroustnatek se zachovávají fosilní, obvykle jednotlivě disartikulované. Morfologicky lze dobře určit polokruhovitě **desky hlavovou a ocasní** (která má apofýzy a výběžek zvaný **mucre**) (obr. 183). Obě jsou důležité pro určování rodů a druhů chroustnatek. Jednotlivé protáhlé **střední desky** jsou vzájemně kloubnatě spojené **apofýzami** na předním okraji. Od sebe je obvykle nelze rozpoznat, můžeme však na nich rozlišit trojúhelníkovitou střední oblast (**areu**) s nízkým kylem (**jugum**) a okrajové **pleurální oblasti**. Všechny desky mívají výraznou **skulpturu** z hrbolků, jamek, žebírek apod., někdy na jednotlivých oblastech různou.

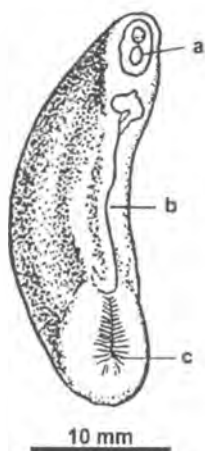
EKOLOGIE. Chroustnatky jsou **výlučně mořské** a nesnášejí výkyvy salinity. Žijí dobře maskovány krycím zbarvením jako málo pohyblivý **vaginální bentos** v mělkém prosvětleném litorálu na kamenech a porostech řas, jimiž se živí (oškrabují **radulou** povlak mikroskopických řas). Jen několik druhů je známo z hlubokých vod (7 000 m). Mělkovodní způsob života vedli i fosilní zástupci (v České republice známí již od spodního ordoviku). Nálezy v moravském kulmu (rod *Rhombichiton* DE KONINCK – obr. 184) byly sneseny do hlubšího prostředí turbiditními proudy.

STRATIGRAFIE. ?nejsvrchnější prekambrium, **svrchní kambrium** (rod *Matthevia* WALCOTT) **až recent systém**. Třída se dělí na dva řády – *Chitonida* a *Lepidopleurida*.

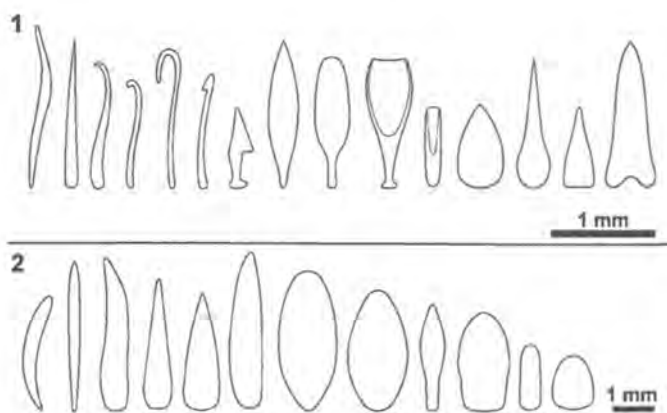
Podkmen: *Conchifera*

CHARAKTERISTIKA. Pokročilejší **měkkýši** se **schránkou** buď z **jedné** nebo ze **dvou misek**. Proti paplům (asi 1150 žijících druhů) jsou mnohem diverzifikovanější (asi 126 000 recentních druhů).

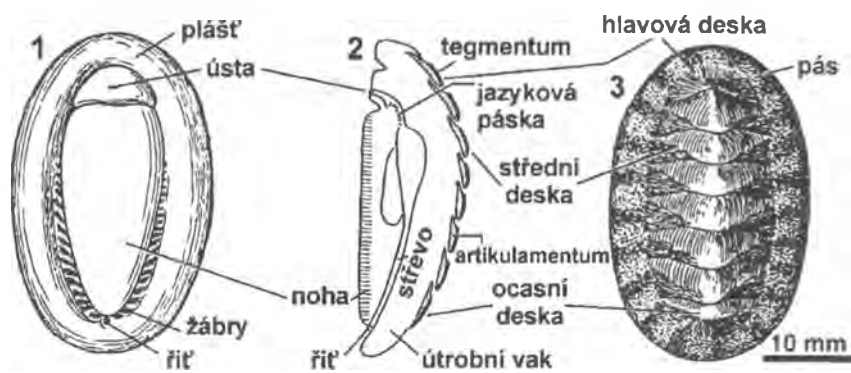
EKOLOGIE. **Většinou mořští** měkkýši žijící ve všech hloubkách. Zástupci mlžů a plžů pronikli do **brackických a sladkých vod** a plži i na **suchou zemi**, kterou obývají mimo polární pásmo od nížin až do výšek kolem 6000 m. n. m.



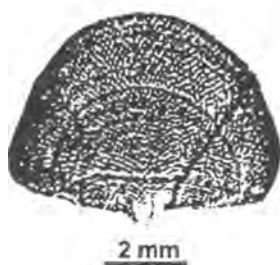
Obr. 180. Červovec *Neomenia carinata* TULLBERG, recent, Skandinávie: *a* ústa, *b* břišní rýha, *c* řiť (ORLOV 1962).



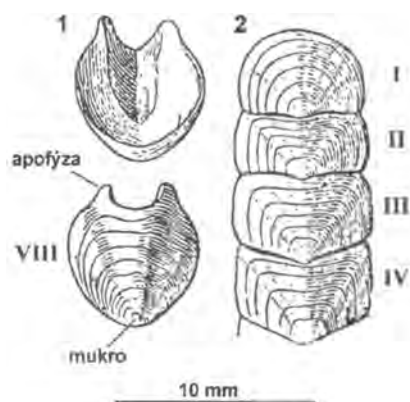
Obr. 181. Různé tvary vápnitých šupinek a štětiněk recentních červců (1) a recentních chroustnatek (2) (BOARDMAN & al. 1987).



Obr. 182. Schéma stavby těla chroustnatky *Ischnochiton* GRAY, recent: 1 pohled z břišní strany, 2 zjednodušený podélný řez tělem, 3 hřbetní strana (SHROCK & TWENHOFEL 1953).



Obr. 184. Hlavová deska chroustnatky *Rhombichiton laterodepressus* (BERGENHAYN), spodní karbon, Morava (LANG & al. 1982).



Obr. 183. Chroustnatka *Helminthochiton priscus* (MÜNSTER), spodní karbon, Belgie: 1 ocasní deska (VIII) z vnitřní a ze hřbetní strany, 2 hlavová deska (I) se třemi následujícími středními deskami (II-IV) (ORLOV 1962).

STRATIGRAFIE. Střední kambrium až recent.

SYSTÉM. Podkmen obsahuje třídu *Monoplacophora* (*Tergomya*), z které na jedné straně vznikla třída *Rostroconchia* a z té dále *Bivalvia* a *Scaphopoda*, a na druhé straně třídy *Gastropoda* a *Cephalopoda*. S určitými pochybnostmi se k měkkýšům kladou i třídy *Cricoconarida* a *Hyolitha*. V poslední době je tendence vytvářet nové samostatné třídy (např. *Paragastropoda*, *Helcionelloida* aj.).

Třída: *Monoplacophora* (*Tergomya*) – přilipkovci

CHARAKTERISTIKA. Drobní (do 4 cm), **dvoustranně souměrní** měkkýši s **metamerickým uspořádáním čtených tělesných systémů** – oběhového, vylučovacího, dýchacího, svalového a pohlavního a s **jednomiskovou** široce kuželovitou, vápnitou **schránkou** kryjící hřbetní část těla. Tělo sestává z malého, nezřetelně ohraničeného **hlavového oddílu**, **útrobního vaku** a okrouhlé ploché **nohy**. Hlava nese **ústa** obklopená **tykadly** a prstovitými **přívěsky**, **oči** u všech dnešních zástupců **chybí**. **Plášťová dutina** má podobu široké brázdy mezi okrajem pláště a nohou. Je v ní umístěno pět párů **peříčkovitých žaber** a ústí do ní několik párů vývodů ledvin, pohlavních orgánů a anální otvor. Svalnatou nohu ovládá pět až **osm párů skupin svalů** upnutých na vnitřní povrch schránky (obr. 185).

Schránka je **lžicovitá**, s vrcholem posunutým a směřujícím dopředu, u pokročilejších rodů částečně nebo v několika málo závitech **exogastricky svinutá** nad hlavový oddíl. Na vnitřním povrchu je vidět charakteristické **metamerované svalové vtisky**.

Evolučně významná skupina, snad předchůdci všech měkkýšů se schránkou.

Ekologie. **Výhradně mořští, vagilně bentičtí**, živí se organickým detritem. **Dříve převážně mělkovodní**. **Recentní** druh *Neopilina galathea* LEMCHE, vylovený r. 1952 dánskou hlubokomořskou expedicí na lodi Galathea ve východní části Tichého oceánu nedaleko břehů Mexika z hloubky 3 590 m, je **spíše hlubokovodní** (hlubokovodní refugium?). Dnes je známo z recentu již několik druhů a rodů, včetně mělkovodních.

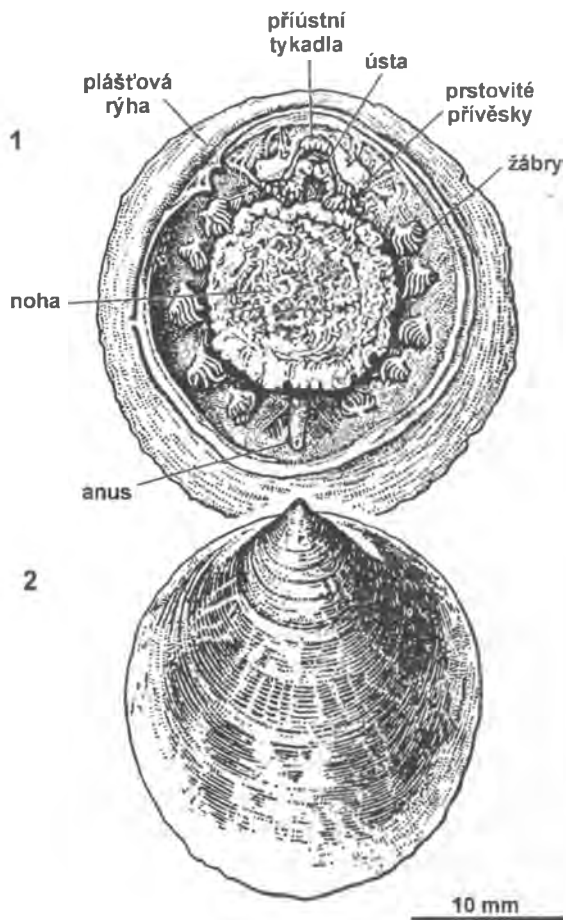
STRATIGRAFIE. **Svrchní kambrium až devon a recent**. Do objevu neopiliny byla skupina považována za vyhynulou.

SYSTÉM. Třída se dělí na řády *Tryblidiida* a *Cyrtonellida*. Do prvního patří jen několik desítek fosilních druhů, které náleží mezi nejvzácnější fosilie. Většina z nich je známá z barrandienu, např. svrchnosilurský rod *Drahomira* PERNER. Do druhého řádu patří např. rody *Cyrtolites* CONRAD a *Sinuitopsis* PERNER z ordoviku.

Třída: *Gastropoda* – plži (břichonožci)

CHARAKTERISTIKA. Měkkýši s **dobře ohraničenou hlavou**, **přetočeným útrobním vakem** a plochou svalnatou **nohou**, která slouží k pohybu lezením.

Na spodní straně hlavy jsou **ústa**, někdy i na dlouhém smrštitelném **chobotu**. Plži mají úzkou trávicí trubici, která prochází mezi propojenými **nadjícnovými** a **podjícnovými ganglii** a musí proto potravu zpracovávat **radulou** složenou z mnoha řad drobných zoubků. Uspořádání raduly a počet a tvar zoubků v jedné řadě je důležitým taxonomickým znakem. Dravé druhy (např. rody *Murex* LINNAEUS a *Natica* SCOPOLI) mohou radulou **vrzat** do schránek jiných měkkýšů (též s pomocí **kyselin** z upravených slinných žláz) nebo mít jeden ze zoubků vyrostlý do harpunovitěho tvaru napojený na **jedovou žlázu**



Obr. 185. *Neopilina galathea* LEMCHE, recent, Tichý oceán: 1 pohled z břišní strany, 2 hřbetní strana (DRUŠČIC 1974).

(*Conus* LINNAEUS). Jen **výjimečně** mohou mít plži párové popř. nepárové **čelisti** nebo jako čelisti **využívají víčko**, kterým proti okraji ulity mohou „rozkousat“ i silné ulity a schránky (např. *Strombus* LINNAEUS). Na horní straně hlavy je jeden až dva páry **tykadel**. Přední jsou hmatová, na bázi nebo na koncích zadních jsou **oči**.

Útrobní (viscerální) vak je obvykle umístěn ve **vápnité schránce – ulitě** a celou ji vyplňuje. Je v ní upevněn pomocí jednoho nebo dvou **zatahovacích svalů – retraktorů**, kterými může být v případě nebezpečí nebo nepřízně okolních podmínek do ulity zataženo celé tělo a u většiny plžů navíc zakryto **víčkem**. Útrobní vak je pokrytý **pláštěm**, který po stranách vytváří záhyb, mezi nímž a tělem vzniká **plášťová dutina**. V ní jsou umístěny **žábry** a ústí do ní **vylučovací pohlavní ústrojí**. Voda je k žábram přiváděna a odváděna přes výřezy nebo záhyby v plášti, které často srůstají až do trubic (**inhalantní a exhalantní sifon**). U plžů, kteří vystoupili **na souš**, byly žábry redukovány (bez vody se jemné lístky záber slepují a nevytvářejí dostatečně velkou plochu) a dýchání je zajišťováno silně prokrvenými stěnami plášťové dutiny – **plicním vakem** (podtřída *Pulmonata* – plicnatí). **Okraj pláště vylučuje ulitu**.

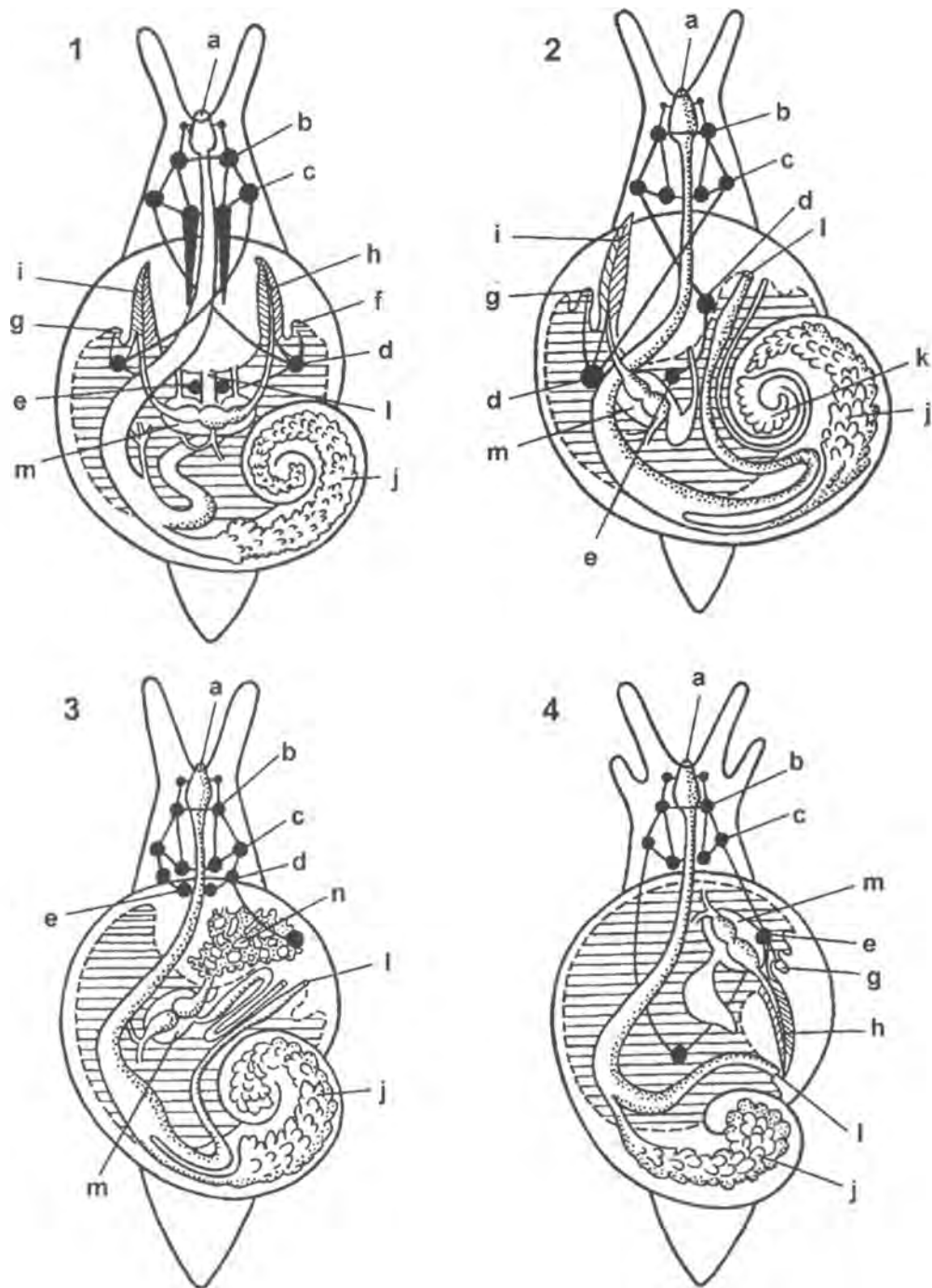
Noha je plochá, svalnatá a má obvykle žlázy vylučující **sliz** usnadňující **lezení**. U dravých zástupců se často rozšiřuje do laloků sloužících k **obejmutí kořisti**, podobně jako u zástupců planktonických, kde vytváří jakási „křídla“ nebo ploutve k **plavání**. U předožábřích je na zadní části nohy přirostlé vápnité nebo rohovité **trvalé víčko (operkulum)**, vinuté v opačné spirále než schránka. Víčkem živočichů po zatažení těla do ulity uzavírá její ústí.

Pro plže je typická **nesouměrnost těla a schránky** (obr. 186). Vznikla v ranné fylogenezi při vzniku z předků příbuzných přílipkvcům **torzí**, tj. **přetočením útrobního (viscerálního) vaku** vzhledem k hlavě **o 180° (proti směru hodinových ručiček)**. Došlo tak k uvolnění hlavy se smyslovými orgány a ganglii, které v pohybu a růstu bránila schránka (postupně se zvětšující a svinující nad hlavu) a k přesunutí těžké schránky s útrobním vakem na zadní část nohy, takže již dále nebyla nesena, ale tažena jako na smyku. V důsledku torze, probíhající u recentních plžů bezprostředně po vylíhnutí z vajíčka nebo po usazení larvy na dno, dochází k anatomickým změnám, např. k **překřížení nervových provazců**, vytvoření smyčky v průběhu **trávicí trubice**, přemístění análního otvoru nad hlavu, **přemístění plášťové dutiny s žábry před srdce** (podtřída *Prosobranchia* – **předožábří**) a pod vahou nalehlého útrobního vaku i k **redukci pravé žaberní větve a srdeční předsíně** na pravé straně. Později došlo u plžů k úpravám některých nevýhodných anatomických důsledků torze. U podtříd *Opisthobranchia* (**zadožábří**) a *Pulmonata* (**plicnatí**) je tak mimo jiné **druhotně** vyrovnáno překřížení nervových drah a u zadožábřích se dostává **žaberní větev opět za srdce** (avšak napravo a tím zase chybí i se srdeční předsíní na levé straně) (obr. 186).

Torze útrobního vaku a tím vzniklá **nesouměrnost těla** se promítá i do **tvaru schránky**, která je typicky **heterospirální**, tj. stočená nikoli v ploché (planispirální schránka), ale v **prostorové spirále**. Pokud se u některých břichonožců vyskytne pod vlivem např. přisedlého nebo planktonického způsobu života (*Patella* LINNAEUS, *Diodora* GRAY) schránka bilaterálně souměrná, mívá většinou heterospirální protoconchu a nesouměrně zůstává i měkké tělo. **Bilaterálně souměrnou schránku mají jen vyhynulí bele-rofontidi** (svrchní kambrium až trias), o jejichž systematickém zařazení se však dosud vedou diskuse (obr. 187). Tendence k **redukci schránky** je u plžů častá (z podtříd *Opisthobranchia* např. rod *Aplysia* LINNAEUS a pteropodi, z podtříd *Pulmonata* slimáci aj.), ale tyto plži se obvykle nevyskytují fosilní.

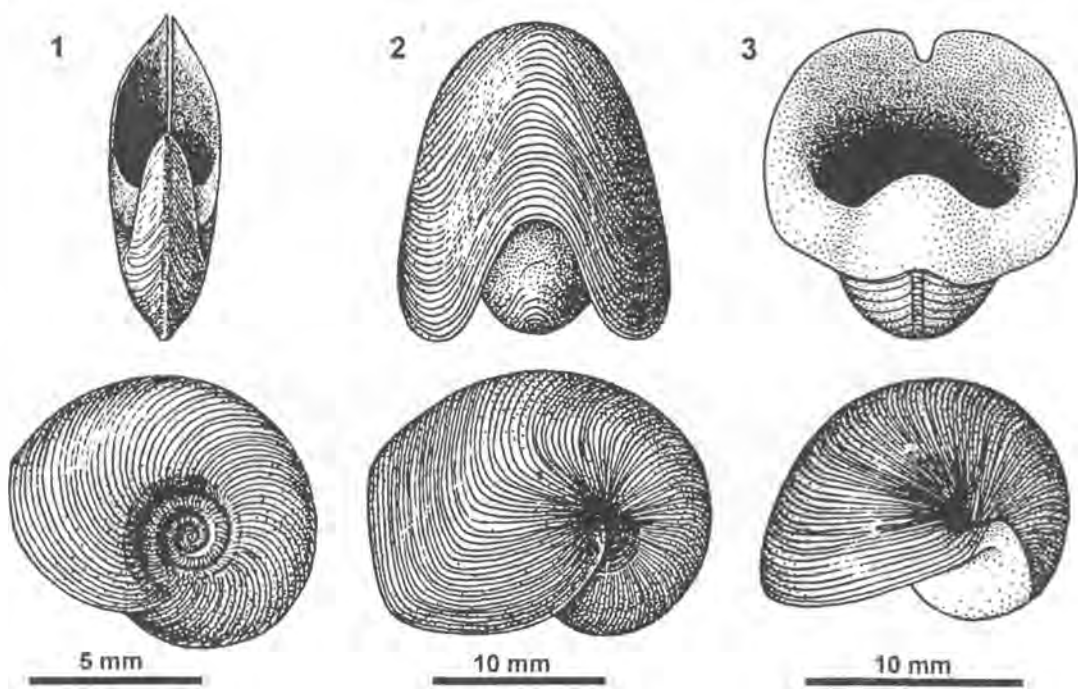
Pro paleontologii je zvláště důležitá nepárová vápnitá schránka neboli **ulita** vylučovaná pláštěm (obr. 188). Má obvykle dlouze či krátce kuželovitý tvar. Na vrcholu počíná drobnou počáteční (embryonální) schránkou – **protokonchou** a na dolním rozšířeném konci je otevřená otvorem nazývaným **ústí (apertura)**. Okraj ulity, který lemují ústí se jmenuje **obústí (peristom)**. Celá ulita je většinou **heterospirálně svinutá** a zpravidla **pravotočivá**. Pravotočivost nebo levotočivost schránky se zjistí postavením ulity vrcholem nahoru a ústím k pozorovateli. Je-li ústí na pravé straně, je schránka pravotočivá a naopak. **Levotočivost je výjimečná** (*Clausilia* DRAPARNAUD, *Physa* DRAPARNAUD, *Spiratella* BLAINVILLE). Může se však vyskytnout i u pravotočivých druhů jako vzácná patologie.

Otočení ulity okolo osy vinutí o 360° se nazývá **závitem**. Závit s ústím, který často objemově tvoří většinu ulity (např. u rodu *Haliotis* LINNAEUS) je **závit poslední**, všechny ostatní viditelné závitů až k vrcholu se nazývají souborně **kotouč (spira)**. Závitů mohou být volné, nebo se mohou vzájemně dotýkat (**evolutní ulity**), ale nejčastěji mladší závit částečně překrývají starší, či dokonce nejmladší závit zcela překrývá závit předcházející (**involutní ulity** – třeba u rodu *Cypraea* LINNAEUS). Spirální dotyková linie, v které se závitů dotýkají se nazývá **sutura**. Pokud se závitů na vnitřní straně v ose vinutí nedotýkají, vzniká mezi nimi užší nebo širší kuželovitý prostor – **píštěl (umbilikus)**. Píštěl může formu nepatrně skulinky, nebo dokonce může být zcela zaplněn kalusem (**umbilikální kalus**). V těchto případech tvoří stěna ulity otáčející se kolem osy vinutí **osový sloupek – kolumelu**, viditelnou uvnitř schránky při rozbití jejích stěn.

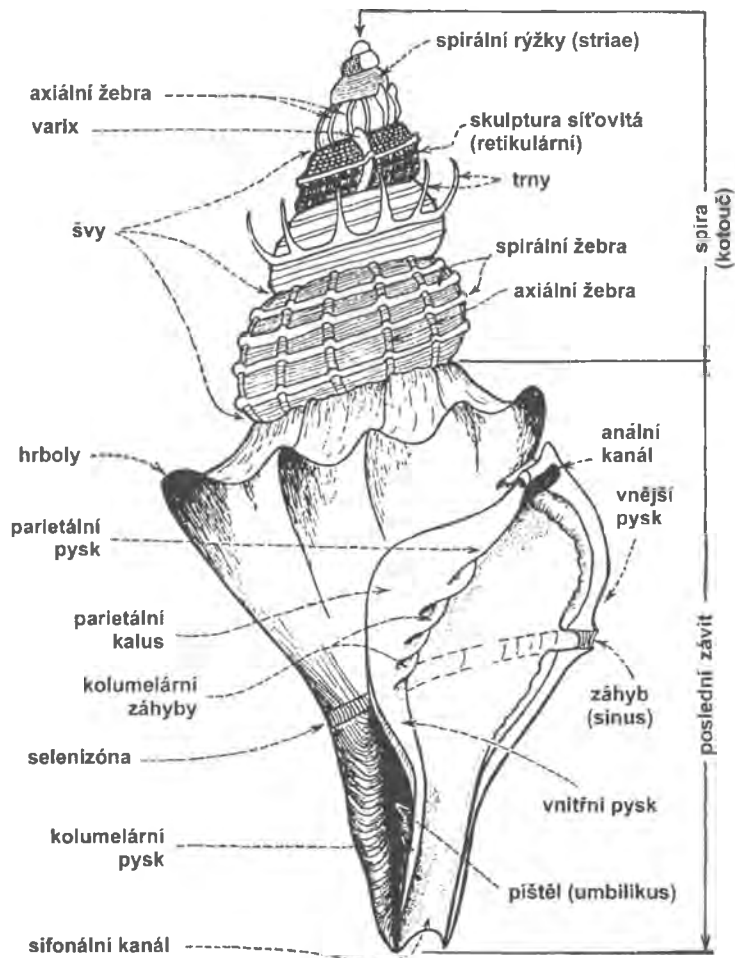


Obr. 186. Schematické znázornění typů nesouměrnosti u jednotlivých podtříd plžů: 1 *Prosobranchia* (*Diotocardia*), 2 *Prosobranchia* (*Monotocardia*), 3 *Pulmonata*, 4 *Opisthobranchia*, a ústa, b mozková uzlina, c pleurální uzlina, d parietální uzlina, e viscerální uzlina, f-g osfradia, h-i žábry, j játra, k pohlavní žláza, l řitní otvor, m perikardium, n plíce (DOGEL 1981).

Počet závitů schránky je stálý pro jednotlivé druhy a je dobrým **určovacím znakem**, stejně jako velikost prostorovosti spirály, podle které je schránka vinutá (**heterospiralita** schránky), která se promítá do **vrcholového úhlu** schránky (čím je schránka vyšší a věžovitější, tím má menší vrcholový úhel). Pro určovací účely se z praktického hlediska (snadná měřitelnost, vrchol ulity může být odlomen atd.) většinou měří úhel vymezený dvěma posledními (největšími) závitů, který je od vrcholového úhlu někdy odchýlený a nazývá se **pleurální úhel**.



Obr. 187. Zástupci bellerofontidů: 1 *Tropidodiscus* MEEK & WORTHEN, střední ordovik, Čechy, 2 *Sinuitopsis* PERNER, svrchní ordovik, Čechy, 3 *Bellerophon* MONFORT, střední devon, Německo (MOORE 1960).



Obr. 188. Morfologie ulity plžů (SHROCK & TWENHOFEL 1953).

Další důležitou částí schránky je okraj ústí (**obústí, peristom**). Dělí se na **vnější pysk**, který tvoří volná část závitů a **pysk vnitřní**, přiléhající k ulitě. Ten se dále dělí na **pysk kolumelární** (přiléhající k sloupku) a **pysk parietální** (přiléhající k předcházejícímu závitů). Parietální a kolumelární pysk bývají obvykle zesíleny nánosem hmoty schránky (**kalusem parietálním** nebo **kolumelárním**), aby skulptury a nerovnosti předcházejícího závitů nezraňovaly tělo měkkýše. V dolním konci obústí na rozhraní vnějšího a kolumelárního pysku bývá hluboký výřez, často protažený až do dlouhého kanálu. Je to **zářez** nebo **záhyb (sinus)** pro **inhalantní sifon**. Sinus pro **exhalantní (anální) sifon** nebývá tak nápadný a je umístěn někdy přibližně v polovině vnějšího pysku nebo nahoře na rozhraní vnějšího a parietálního pysku (anální kanál). Při postupném růstu schránky anální zářez zarůstá a zanechává na schránce úzký pruh s odlišnou skulpturou (tzv. **selenizonu**). Zde je nutno si uvědomit, že plži, kteří nemají výrazné sifony nebo nedýchají žábry (např. podtřída *Pulmonata*) mají obústí bez záhybů. Jiným důležitým znakem jsou vrásky, lamely, **lišty** a **zuby** na pyscích obústí, které mohou v extrémních případech ústí zúžit až do laločnatého tvaru. Pojmenování se řídí podle pysku, na kterém jsou (parietální zuby, kolumelární lišty).

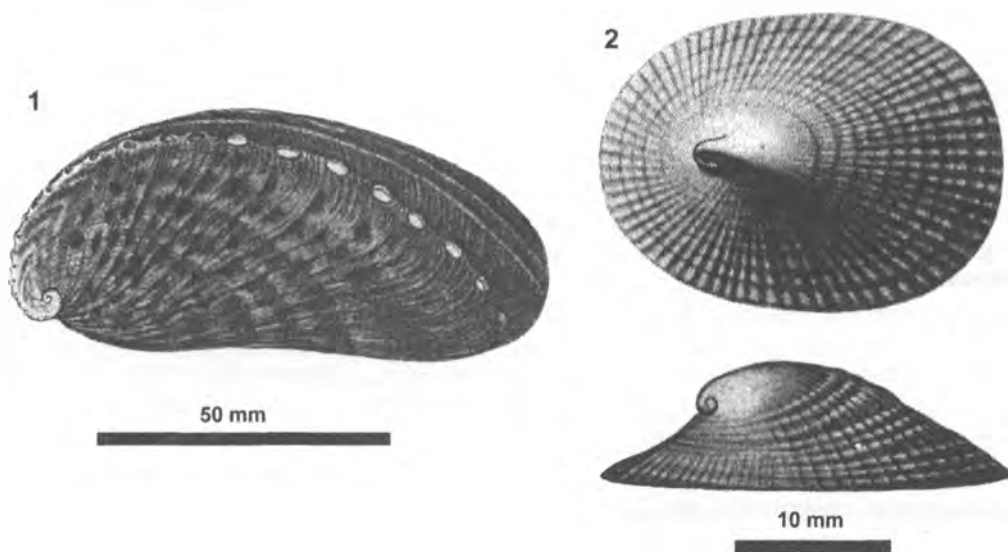
Vnější povrch schránky může být hladký, jen s **přírůstkovými liniemi** nebo skulpturovaný vráskami, rýžkami, lamelami, žebírky, **žebry**, valy apod. buď **přírůstkovými (příčnými, radiálními, rovnoběžnými)** s okrajem ústí, nebo **podélnými (spirálními)**, popřípadě obojími, které vzájemným křížením vytvářejí síťkovitou či mřížkovitou (**retikulární**) **skulpturu**. Na křížení příčných a podélných skulptur vznikají často zrnka, **hrbolky**, **trny** a **ostny**. Nápadnou skulpturou (např. u čeledi *Muricidae*) jsou **přírůstkové valy** často navíc zvýrazněné trny a ostny, které se pravidelně po obvodě závitů (např. po úhlech 60°) opakují. Nazývají se **varices** (jedn. č. *varix*) a jsou to ztlustlá obústí vzniklá periodickým zpomalením růstu schránky.

Ústí ulity bývá **uzavíráno víčkem** (viz výše), pro jehož popis je důležité, zda je rohovité (nefosilizuje) nebo vápnitě, zda má spirální nebo jinou stavbu, jaký má obrys (většinou odpovídá tvaru ústí) a zda má na vnitřním povrchu výrůstky a zuby. Vedle pravých (**trvalých**) **víček (operkul)** existují u pulmonátů, kteří víčko nemají (*Helix pomatia* LINNAEUS), i **víčka dočasná (epifragmy)**. Jsou vápnitá nebo tvořená uschlým slizem a plži si je vytvářejí v době přečkávání nepříznivých podmínek (u nás přes zimu, v jižní Evropě přes suché léto). Tato víčka jsou v průběhu roku odvrhována a znovu vytvářena a mají pórovitou strukturu – živočich přes ně dýchá.

EKOLOGIE. Jediná třída měkkýšů, jejíž zástupci žijí ve **vodě (mořské, brakické i sladké)** ve všech hloubkách i na **souši** (s výjimkou polárních krajín) až do výše kolem 6000 m. Jsou mezi nimi **býložravci** i **dravci**, žijí jako **sesilní** i **vaginální bentos**, **nektobentos** i **plankton**. Jedná se o nejpočetnější skupinu měkkýšů, čítající v současnosti kolem 110 000 druhů žijících a fosilních přibližně asi stejně tolik.

STRATIGRAFIE. Svrchní kambrium – recent.

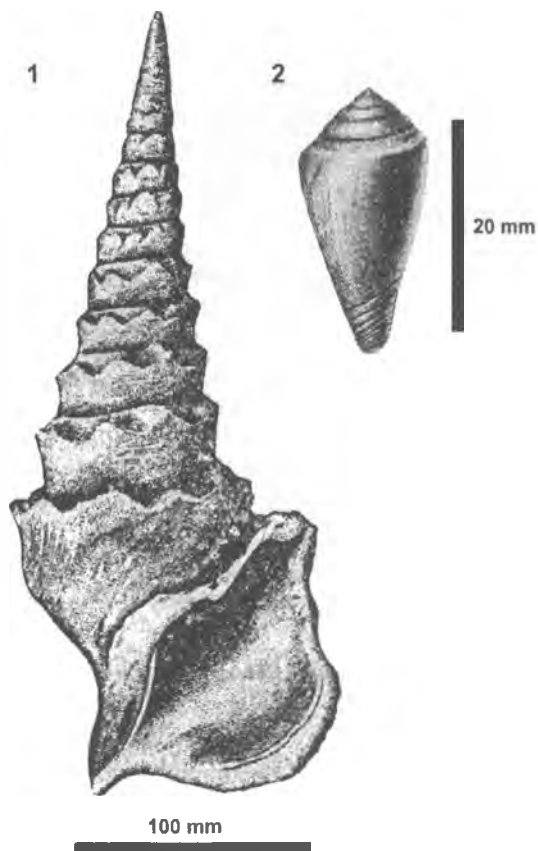
SYSTEM. Dělí se na podtřidy *Prosobranchia* – **předožábří** (např. *Haliotis* LINNAEUS, *Symmetrocapulus* HABER, *Euomphalus* SOWERBY, *Campanile* BAYLE, *Conus* LINNAEUS), *Opisthobranchia* – **zadožábří** (např. *Actaeonella* D'ORBIGNY) a *Pulmonata* – **plicnatí** (např. *Pupilla* LEACH) – obr. 189–193.



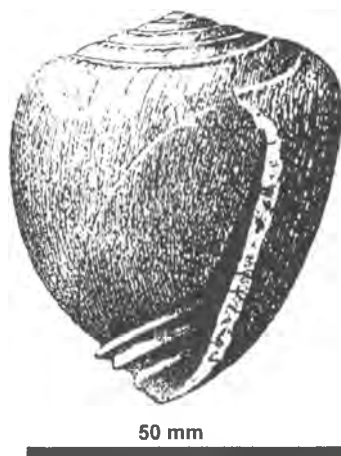
Obr. 189. Zástupci předožábřích: 1 *Haliotis asinina* (LINNAEUS), recent, Filipíny, 2 *Symmetrocapulus rugosus* (SOWERBY), střední jura, Francie (MOORE 1960).



Obr. 190. Zástupce předožábřých *Euomphalus pentagulatus* SOWERBY, spodní karbon, Belgie (MÜLLER 1960).



Obr. 191. Zástupci předožábřých: 1 *Campanile giganteum* BRUGUIERE, největší známý plž, eocén, Francie, 2 *Conus allionii* MICHELOTTI, miocén, Německo (ORLOV 1960). →



Obr. 192. Zástupce zadožábřých *Actaeonella gigantea* SOWERBY, svrchní křída, Rakousko (ZITTEL 1915).



Obr. 193. Zástupce plicnatých *Pupilla muscorum* (LINNAEUS), pleistocén, Česká republika (ORLOV 1960).

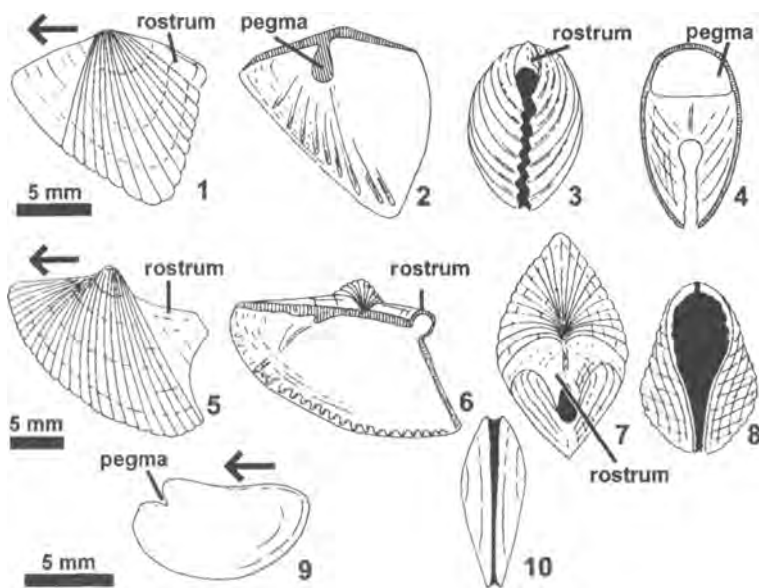
Třída: *Rostroconchia* – rostrokonchie

CHARAKTERISTIKA. Jedinci vylučovali **dvoustranně souměrnou** schránku, která tvarově připomíná dvoumiskovou schránku mlžů nebo dvouchlopňový karapax některých korýšů. (K oběma skupinám byli zástupci rostrokonchií dříve mylně řazeni.) Schránka je však **jednolitá** a neumožňuje otevírání pohybem

bočních částí („misek“) podél dorzálního okraje, přes který souvisle přecházejí vápnité vrstvy (obr. 194.4). V přední části schránky je různě velký **otvor** (obr. 194.8), kterým živočich nejspíše vysunoval svalnatou nohu, pomocí které se pohyboval. Na zadním konci schránky se nachází trubicovité **rostrum** (obr. 194.1, 194.3, 194.5-7), kterým zřejmě proudila voda do plášťové dutiny. U vývojově jednodušších zástupců je v přední části schránky vyvinuta destička, tzv. **pegma** (obr. 194.2, 194.9), která spojuje boční poloviny schránky („misky“) na opačném konci než rostrum. Je uložena příčně k povrchu „misek“ a směřuje od okraje šikmo do schránky.

Na vnitřním povrchu je patrná plášťová linie, kde se okrajové části pláště upínaly ke schránce.

Vnější povrch může být hladký nebo s patrnými přírůstovými liniemi. Častá jsou také paprscitá žebra sbíhající se k **vrcholu** schránky (obr. 194.1, 194.5).



Obr. 194. Charakteristické prvky morfologie schránky rostrokonchií: 1-4 *Eopteria* BILLINGS (*Conocardioida*) spodní ordovik, 1 pohled na boční část schránky (laterální), 2 podélný průřez schránkou; pegma je umístěno těsně před vrcholem, 3 pohled zezadu (posteriorní) na rostrum a otvor ve schránce, 4 příčný řez schránkou před vrcholem, 5-8 *Conocardium* BRONN (*Conocardioida*) střední ordovik – perm, 5 laterální pohled na schránku, 6 podélný průřez schránkou, 7 pohled na hřbetní stranu, 8 pohled na břišní stranu, 9-10 *Ribeiria* SHARPE (*Ribeirioida*) kambrium – ordovik, 9 pohled na schránku ze strany, 10 pohled na břišní stranu (ZIEGLER 1991).

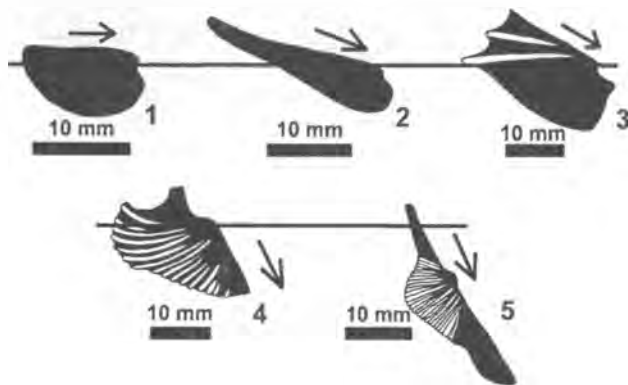
EKOLOGIE. Tito měkkýši se vyskytovali v **mořských** sedimentech jako součást **bentosu**. Odvozuje se, že většina žila částečně nebo úplně zahrabána v sedimentu (semiinfaunni a infaunni způsob života) (obr. 195). Podle tvarů ústí a svalových vtisků se také zdá, že většina se mohla volně pohybovat pomocí svalnaté nohy, kterou vysunovala ze schránky. Potravně se jedná o požírače suspenze a požírače substrátu.

STRATIGRAFIE. Skupina se objevila ve spodním **kambriu** a prochází téměř celým paleozoikem do svrchního **permu**. Maximální rodové diverzity dosahuje v kambriu a ordoviku, nejvíce druhů je naopak známo z devonu.

SYSTÉM. Rostrokonchie se dělí na dva řády – *Ribeirioida* a *Conocardioida*. Prvnímu řádu náležejí jednodušší formy (např. *Ribeiria* SHARPE, svrchní kambrium – ordovik – obr. 195.1, *Pinnocaris* ETHERIDGE, svrchní ordovik – silur – obr. 195.2), které mají jedno nebo dvě pegmata, schránku protaženou na zadním konci a u nichž všechny vrstvy přecházejí dorzální okraj schránky bez přerušení. Skupina se vyskytuje od spodního kambria do siluru. Zástupci druhého řádu (např. *Conocardium* BRONN, devon – karbon – obr. 194.5–8, *Eopteria* BILLINGS, spodní – střední ordovik – obr. 194.1–4) nemají obvykle pegma, schránka u nich bývá protažena v přední části a přes dorzální okraj pokračuje bez přerušení pouze jedna vrstva. Tato taxonomická jednotka je známa od svrchního kambria do svrchního permu.

Třída *Rostroconchia* je **evolučně důležitá** proto, že bývá považována za článek **spojující přilipkovec** (*Monoplacophora*) jako ancestoru a dvě descendentní linie – **mlže** (*Bivalvia*) a **kelnatky** (*Scaphopoda*) (obr. 178). První linie se odlišila vývojem aparátu, který umožnil pohyb dvou stejnocenných částí schrán-

ky (misek) podél hřbetního okraje do boků. Druhá linie se naopak odvozuje od dlouze protáhlých rostrakonchií, které uzavřením ventrálního okraje daly vzniknout trubicovitým, mírně se rozšiřujícím a na obou koncích otevřeným schránkám.

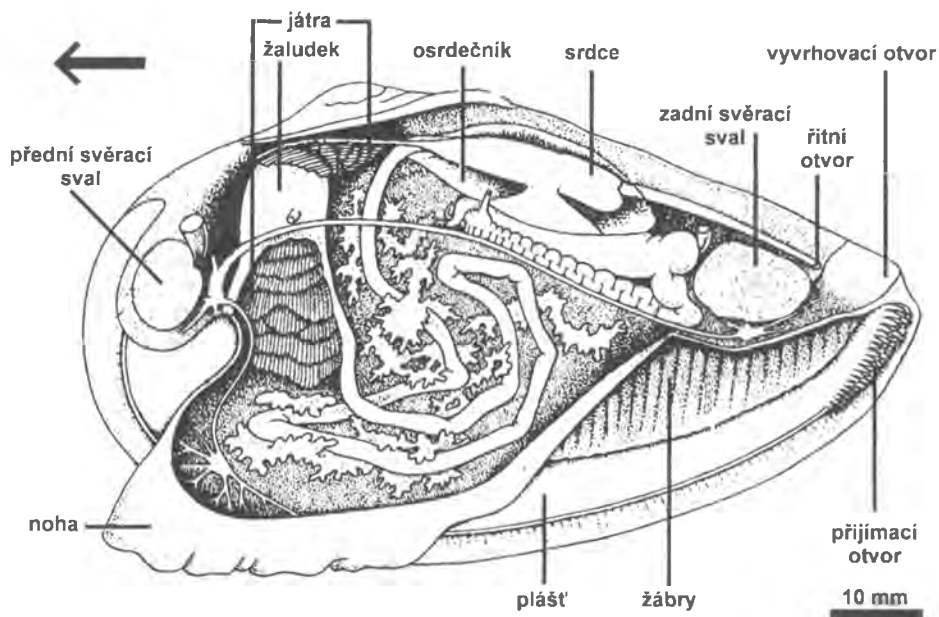


Obr. 195. Tvarové schéma několika rostrakonchií orientovaných v předpokládané životní pozici: 1 *Ribeiria* SHARPE (*Ribeirioida*) kambrium – ordovik, 2 *Pinnocaris* ETHERIDGE (*Ribeirioida*) svrchní ordovik – silur, 3 *Myocaris* SALTER (*Ribeirioida*) ordovik, 4 *Pseudoconocardium*, 5 *Conocardium* BRONN (*Conocardioida*) střední ordovik – perm, 6 *Arceodomus* (*Conocardioida*) (POJETA jr. in BOARDMAN & al. 1987).

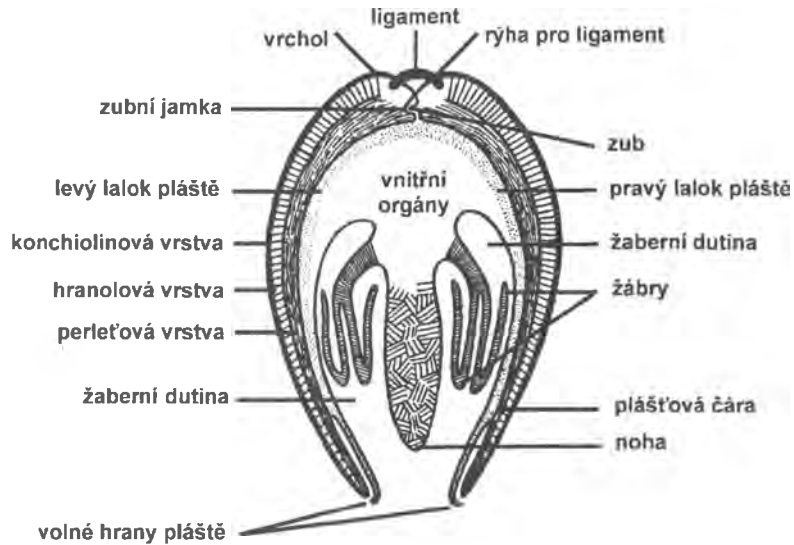
Třída: *Bivalvia* (*Lamellibranchiata*, *Pelecypoda*) – mlži

CHARAKTERISTIKA. Mlži jsou **bilaterálně souměrní**, výhradně **vodní měkkýši**. Tělo, které mají tvořeno **trupem** a **nohou** (obr. 196), je překryto vychlípěninami **pláště** (obr. 197), který vylučuje **dvoumiskovou schránku**. Hlava je redukována. Rovina souměrnosti probíhá **mezi miskami** (obr. 301). Obě misky jsou tedy primárně tvarově i velikostně stejné. Vlivem některých zvláštních adaptací (viz ekologie) může docházet ke ztrátě souměrnosti. Obě misky jsou pak tvarem i velikostí rozdílné.

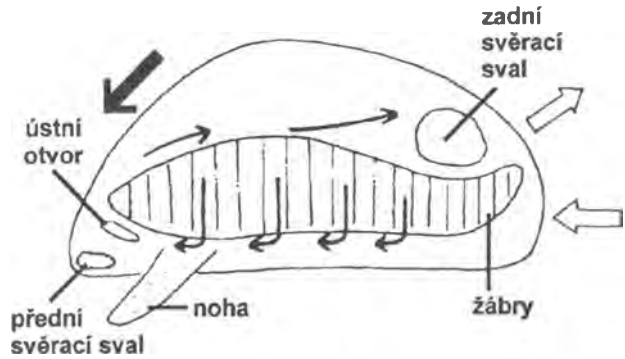
Mezi pláštěm a nohou vzniká na ventrální straně prostor – **žaberní dutina**, kde jsou uloženy **žábry** (obr. 197). Tento dýchací orgán je omýván proudem vody, který se do žaberní dutiny obvykle dostává přijímacím otvorem. Odtud je vířivým epitelem pláště nebo žaber usměrňován kolem žaber do přední části dutiny a odtud zpět k vyvrhovacímu otvoru, kterým se dostává odkysličená voda z těla ven (obr. 198).



Obr. 196. Schéma anatomie mlže rodu *Anodonta* LAMARCK – škeble (*Heteroconchia*) svrchní křída – recent (LANG & al. 1971).

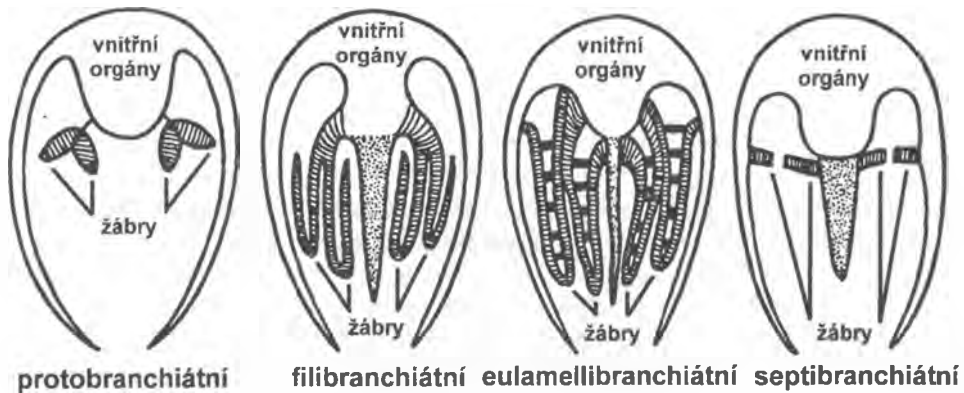


Obr. 197. Schematický řez tělem a schránkou mlže (ŠPINAR 1960).



Obr. 198. Cirkulace vody tělem mlže rodu *Mytilus* LINNAEUS – slávka (*Isofilibranchia*) jura – recent (ZIEGLER 1991).

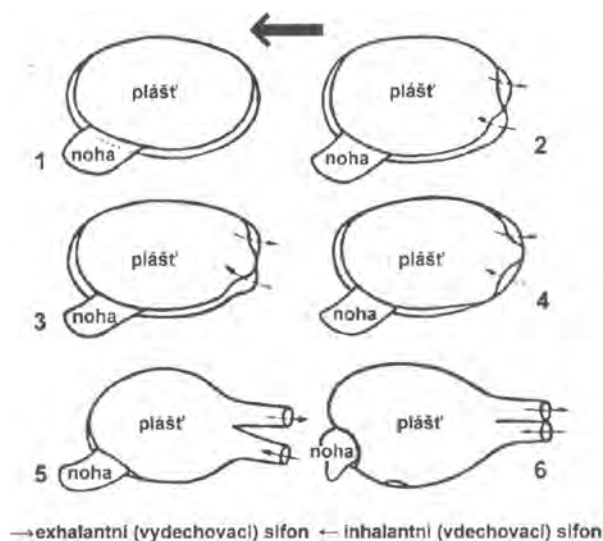
Stavba žaber a jejich tvar jsou důležitým znakem pro systematiku recentních mlžů. Rozlišují se **čtyři základní typy žaber** (obr. 199). Protobranchiální jsou tvořeny společnou stopkou a dvěma řadami lupínek. U filibranchiálního (nitkožábrého) typu dochází k protažení lupínek v dlouhá vlákna ohnutá do tvaru písmene W. Eulamellibranchiální (listožábrý) typ je odvozen od předchozího, ale větve každé lamely jsou navíc spojeny příčkami. Směrem od protobranchiálního k eulamellibranchiálnímu typu se zvětšuje plocha dýchání. Poslední typ žaber je septibranchiální, u kterého v žaberní dutině vzniká pouze příčná žaberní přepážka.



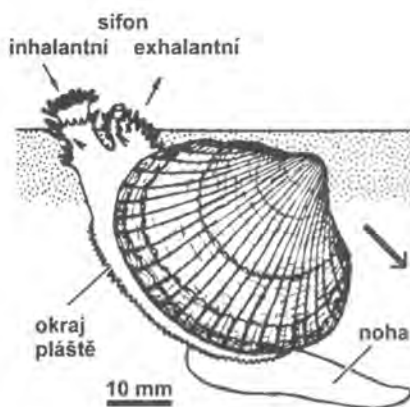
Obr. 199. Schematické znázornění typů žaber na příčných řezech (ŠPINAR 1960).

Trávicí soustava mlžů (obr. 198), kteří jsou mikrofágními filtrátory, začíná ústy v přední části těla. Zde se z vody, která proudí okolo žáber, získává potrava. Ta prochází krátkým jícnem do žaludku. Nestrávené zbytky se dostávají střevem do konečníku, který u většiny mlžů prostupuje osrdečník a srdeční komoru. Celá soustava končí řitním otvorem ústícím poblíž vyvrhovacího otvoru. Odtud jsou exkrementy odnášeny proudem odkysličené vody.

Okraje pláště jsou u většiny zástupců mlžů volné. V zadní části vzniká u obou polovin po dvou výřezech lemovaných brvami. Při uzavření misek, a tedy i pláště, zde zůstávají dva otvory. Spodní (postero-ventrálně) umístěný **otvor** se označuje jako **přijímací** a jím proudí voda a potrava do plášťové dutiny. Nad přijímacím otvorem je (posterodorzálně) situován otvor **vyvrhovací**, kterým se odvádí proud vody a exkrementy z plášťové dutiny ven (obr. 196, 200.1; dále např. u rodů *Nucula* LAMARCK, křída – recent, *Pecten* MÜLLER, paleogén – recent, *Arca* LINNAEUS, střední jura – recent, *Lima* BRUGUIÈRE, jura – recent). U pokročilejších mlžů zadní okraj pláště srůstá, a tím se tvoří stálé, od sebe oddělené otvory (obr. 200.2–3; např. u rodů *Cardita* BRUGUIÈRE, paleogén – recent, *Mytilus* LINNAEUS, svrchní jura – recent, anebo ještě pokročilejší *Solemya* LAMARCK, devon – recent – obr. 200.4). Jejich vnější partie se mohou dále prodlužovat v trubice zvané **sifony** (obr. 200.5–6; *Petricola* LAMARCK, paleogén – recent, *Mya* LINNAEUS, spodní jura – recent). Vznik sifonů souvisí především s hrabáním v substrátu. Ani zcela zahrabaný mlž neztrácí kontakt s vodním prostředím nade dnem (obr. 201). Hloubka hrabání je tedy úměrná prodlužování sifonů. Z přijímacího otvoru vzniká **vdechovací** (inhalantní) sifon, z vyvrhovacího otvoru sifon **vydechovací** (exhalantní). U specializovaných forem (*Teredina* LAMARCK, svrchní křída – neogén) jsou k sobě přiložené sifony **inkrustovány** uhličitánem vápenatým. Misky pak mohou být velikostně redukovány a zarůstají pevně do vápnité trubice chránící sifony, čímž je znemožněno jejich otevření.



Obr. 200. Vývoj sifonů: 1 plášťové laloky volné, nesrostlé, 2 výřezy dosud otevřeného pláště, 3 laloky srostlé v místě mezi výřezy, 4 laloky srostlé mezi výřezy a na postero-ventrálním okraji, vznikají dva sifony, 5 vznik protažených, tubicovitých sifonů; kromě antero-ventrálního okraje pláště srostlý, 6 sifony přiložené k sobě mohou obrůstat svalovou pochvou (NEVESSKAJA in EBERZIN 1960).

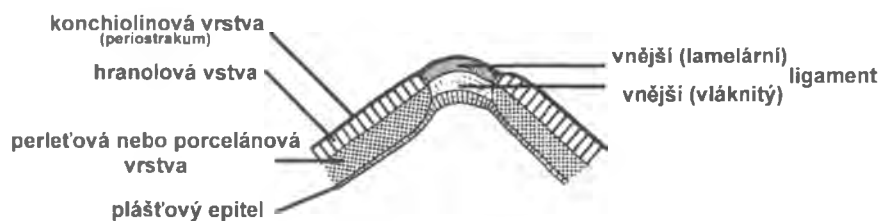


Obr. 201. Jedinec rodu *Cardium* LINNAEUS – srdcovka v životní pozici; celý mlž je pomocí nohy zahraban ve dně, komunikaci s vodním prostředím nade dnem zajišťují sifony (*Heteroconchia* neogén – recent (COX in MOORE 1969).

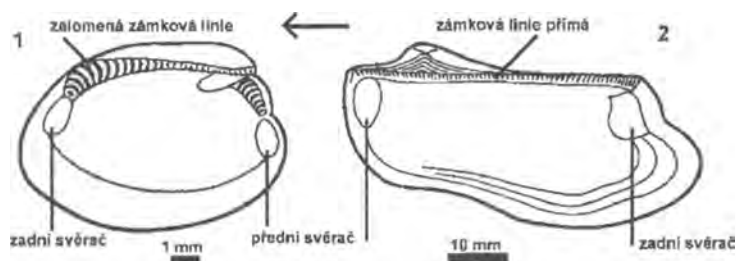
Schránka vylučovaná okrajem pláště se skládá z **několika vrstev** (obr. 202). Obecně je tvořena vnější tenkou **organickou** vrstvou zvanou **periostrakum** a vnitřní silnou **vápnitou** vrstvou. Periostrakum (zvané také vrstva konchiolinová podle konchiolinu, bílkoviny, která ji tvoří) obsahuje pigmenty a chrání vápnitou část schránky před působením kyselin i před mechanickými vlivy. Vnitřní vápnitá část bývá několikavrstevná. Jednotlivé vrstvy uhličitánu vápenatého se liší strukturou. Jako příklad lze uvést **hranolovou** (prizmatickou) strukturu tvořící vrstvu, která se skládá ze štíhlých hranolů obvykle orientovaných kolmo k povrchu misek. Hranolová vrstva může být na vnitřní straně překryta např. perleťovou vrstvou. Vrstva **perleťová** je budována tenkými šupinkami aragonitu uloženými rovnoběžně s vnitřním

povrchem misek, což vytváří typický lesk. Mnoho mořských mlžů má místo perleťové vrstvy vnitřní stranu misek pokrytu vrstvou **porcelánovou**. Ta je tvořena jehlicovitými krystaly aragonitu uspořádanými do plátků stojících kolmo k povrchu misek.

Na každé misce lze rozeznat **vrchol** (obr. 208). Je to nejstarší místo, odkud počínají růst. Při vrcholu je na vnitřním okraji misek vyvinut **zámek**, což je útvar složený ze **zubů** a **jamek** uspořádaných na **zámkové linii** (obr. 203), které do sebe na protilehlých miskách vzájemně zapadají. Slouží ke skloubení obou misek. Zuby a jamky se vyskytují v různém počtu a uspořádání na obou miskách. Podle toho se odlišují různé typy zámků, které slouží jako jeden z důležitých klasifikačních znaků (obr. 204). Jako příklad lze uvést **taxodontní** zámek (obr. 204.1–2) složený z většího počtu pravidelně se střídajících, malých, vzájemně podobných zubů a jamek, jejichž protažení se sbíhají směrem do misky. **Isodontní** zámek (obr. 204.3–4) se vyznačuje souměrných uspořádáním několika zubů a jamek na obou miskách. **Heterodontní** zámek (obr. 204.5–6) je tvořen menším počtem různě velkých zubů a jamek. Teto typ má několik podtypů. Extrémních tvarů nabývá zámek **pachyodontní** (obr. 204.7). Ten se vyznačuje jedním až třemi velkými, dlouhými čípkovitými zuby zapadajícími do hlubokých jamek.



Obr. 202. Struktura misek a ligamentu (ZIEGLER 1991).



Obr. 203. Příklady průběhu zámkové linie: 1 *Nucula* LAMARCK (*Palaeotaxodonta*) křída – recent, 2 *Arca* LINNAEUS (*Pteriomorpha*) střední jura – recent (ŠPINAR 1960).

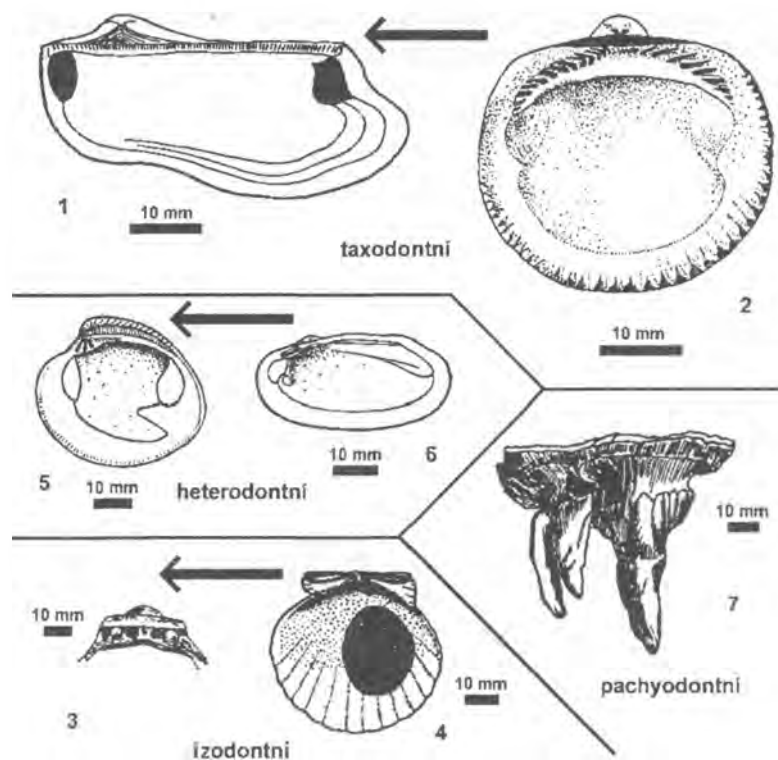
Kromě zámků se v této části schránky nachází i **ligament**. Je to organická, pružná, dvouvrstevná (obr. 202), konchiolinová spona, jejíž funkcí je otevírat misky při uvolnění svěračích svalů. Ligament může být různého tvaru (ohnutý pásek, špalíkovitý; celistvý, rozdělený) a je uložen při okraji misek v rýhách nebo jamkách (obr. 205).

Proti tahu ligamentu působí mohutné **svěračí svaly (adduktory)**. Jejich stažením jsou misky uzavírány. (Po odumření jedince svaly povolí, schránka se může otevřít a zůstat ležet na dně plochou obou misek.) Svěračí svaly jsou dva – **přední** a **zadní** (obr. 196). Úpony svalů zanechávají na vnitřním povrchu misek okrouhlé svalové vtisky (obr. 206).

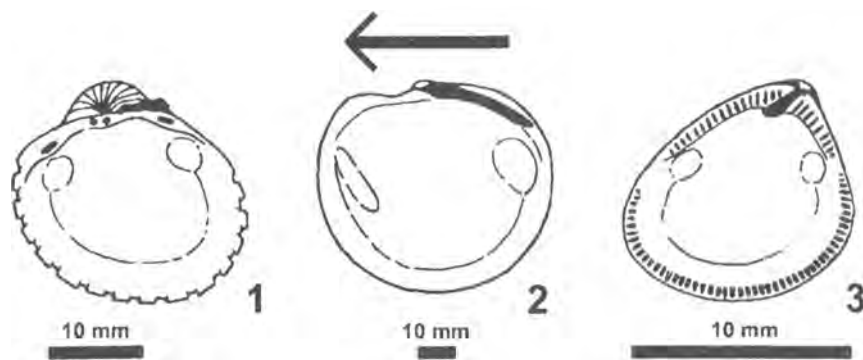
Mezi vtisky adduktorů prochází podél okraje misek **plášťová čára (paliální linie)** (obr. 206). Je to místo, kde je systémem drobných úponů uchycen plášť k vnitřnímu povrchu schránky (obr. 197). Tato linie buď kopíruje okraj misek anebo v ní může vznikat při zadním okraji prohyb, tzv. **paliální sinus** (obr. 206). Ten je odrazem vykrojení pláště při vzniku sifonů. Prohyb plášťové linie tedy obvykle indikuje mlže, který se zahrabává do sedimentu.

Vnější povrch misek může nést ornamentaci (**skulptury**), která je obecně dvojího typu. Prvním jsou různě zesílené **přírůstkové linie (koncentrická žebra)**. Druhý typ představují **radiální žebra** rozbíhající se od vrcholu. Skulptura schránky pak vzniká podle různého zvýraznění a modifikace obou prvků (obr. 207).

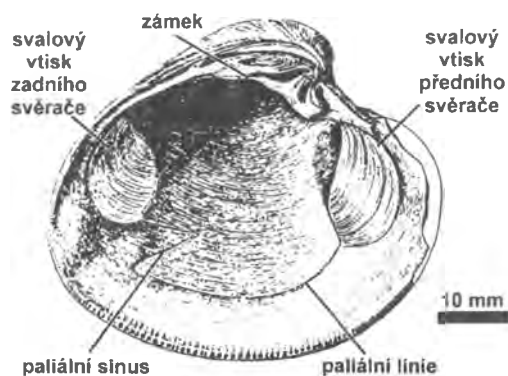
Orientace mlžů, popřípadě jejich misek, se řídí podle vnitřní morfologie (např. ústní otvor je vpředu, řitní otvor vzadu), která se projevuje v celkovém tvaru těla a schránky. Jednoduchý návod, který lze apli-



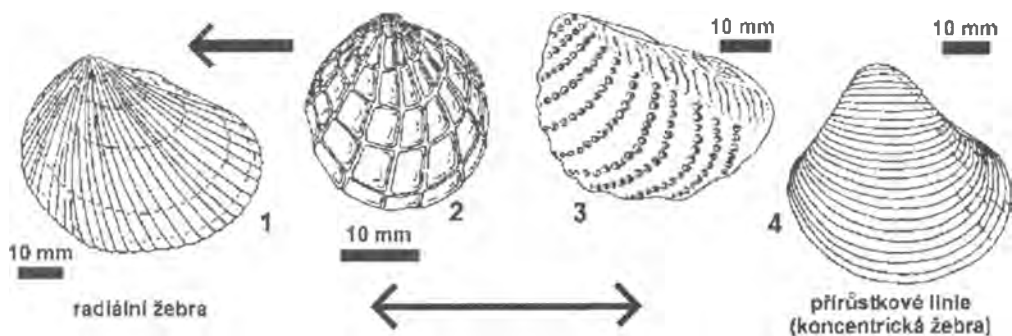
Obr. 204. Příklady typů zámku mlžů: 1 *Arca* LINNAEUS (*Pteriomorphia*) střední jura - recent, 2 *Glycymeris* DA COSTA (*Pteriomorphia*) svrchní křída - recent, 3 *Spondylus* LINNAEUS (*Pteriomorphia*) jura - recent, vrcholová část misky, 4 *Pecten* MÜLLER (*Pteriomorphia*) paleogén - recent, 5 *Venus* LINNAEUS (*Heteroconchia*) paleogén - recent, 6 *Unio* PHILIPSSON - velevrub (*Heteroconchia*) trias - recent, 7 *Hippurites* LAMARCK - „rudista“, levá miska (*Heteroconchia*) svrchní křída (ŠPINAR 1960).



Obr. 205. Příklady pozice ligamentu (vznačen černě): 1 *Cerastoderma* POLI (*Heteroconchia*) paleogén - recent, 2 *Lucina* BRUGUIERE (*Heteroconchia*) svrchní křída - recent, 3 *Nucula* LAMARCK (*Palaeotaxodonta*) křída - recent (ZIEGLER 1991).

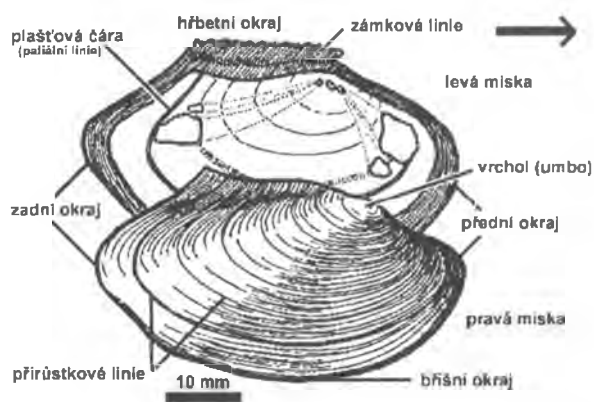


Obr. 206. Pozice svalových vtisků a průběh plášťové (paliální) linie na vnitřním povrchu schránky rodu *Venus* LINNAEUS (*Heteroconchia*) paleogén - recent (COX and MOORE 1969).



Obr. 207. Povrchové skulptury schránek mlžů: 1 *Monotis* BRONN (*Pteriomorphia*) svrchní trias – spodní jura, 2 *Cardiola* BRODERIP in MURCHISON (*Cryptodonta*) silur – devon, 3 *Myophorella* BAYLE (*Heteroconchia*) jura – spodní křída, 4 *Ceratomya* FISCHER (*Anomalodesmata*) jura (ZIEGLER 1991).

kovat u většiny mlžů, je následující: Schránku postavíme vrcholem vzhůru, zámkovou linii horizontálně. Zámková linie leží na **hřbetním (dorzálním)** okraji. Protilehlý, volný okraj misek představuje **břišní (ventrální)** okraj (obr. 208). Dále z vrcholu spustíme svislici, která schránku rozdělí na dvě nestejně velké části. Menší úsek obvykle reprezentuje **přední část** (až na některé výjimky), větší úsek **zadní část** schránky. Dále otočíme misky tak, aby přední okraj směřoval vpřed od nás a náš pohled byl v rovině souměrnosti. V této pozici lze určit na příslušné straně misku **levou a pravou**. U četných mlžů nelze uvedený návod spolehlivě použít. Existují proto pomocná kritéria pro určení orientace. Např. vrchol většinou směřuje vpřed; paliální sinus je vždy v zadní části; pokud jsou svalové vtisky nestejně velké, větší je nejčastěji vtisk zadní; jestliže byl jeden adduktor zcela redukován, zůstává jeden velký svalový vtisk zadního svěrače.

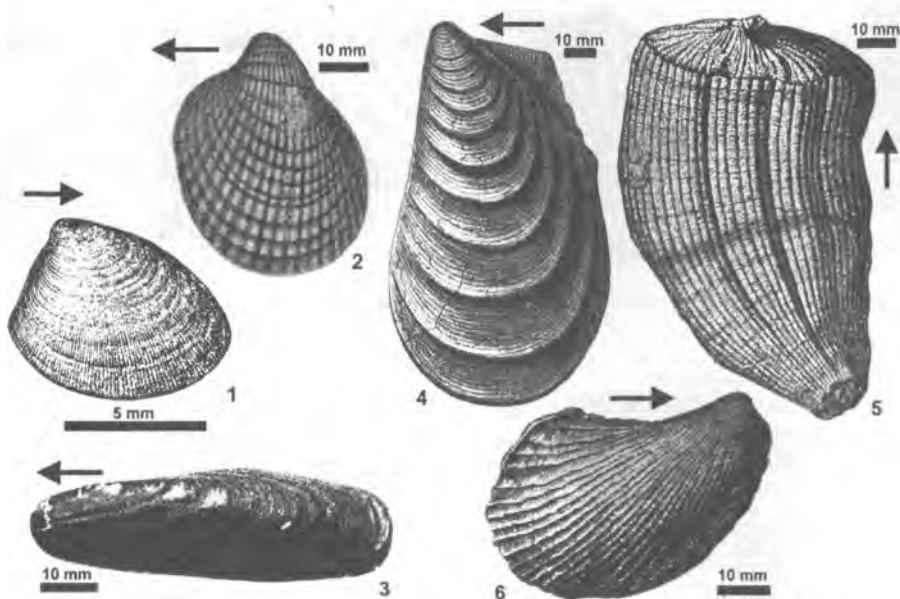


Obr. 208. Morfologie a orientace misek mlže (ŠPINAR 1960).

EKOLOGIE. Mlži jsou výhradně vodní měkkýši. Nejrozšířenější jsou v mořích, hojní i ve vodách brakických a sladkých. Nejčastěji je najdeme v mělkých vodách, ale některé taxony dosahují i několikakilometrových hloubek. Jde o podstatnou část bentosu. Pohybují se volně po dně, zahrabávají se do sedimentu (někdy velice hluboko, 30 cm i více), mohou se zavrtávat do dřeva (mechanicky) i kamene (především chemicky, např. *Lithophaga* RÖDING, jura-recent). Některé rody se pevně přitmelují k podkladu (*Ostrea* LINNAEUS, křída – recent, *Hippurites* LAMARCK, svrchní křída), což u nich obvykle vedlo ke ztrátě původní souměrnosti, anebo se upevňují tzv. byssovými vlákny (*Mytilus* LINNAEUS, svrchní jura – recent). Výjimečně žijí i nektobenticky (*Pecten* MÜLLER, paleogén – recent). Potravně jde o požírače suspenze nebo požírače substrátu (hrabavé formy).

STRATIGRAFIE. Mlži se vyskytují **od spodního kambria po recent**. Po celé paleozoikum žili ve stínu ramenonožců. V ordoviku mírně vzrostla jejich diverzita a ta se do permu udržovala na přibližně stejné úrovni. Od počátku mezozoika mlži zatlačili ramenonožce a stávají se jednou z dominantních skupin bentosu. Jejich diverzita se rychle zvyšuje (s mírným poklesem na konci křída) a v současnosti dosahuje globálního maxima.

SYSTÉM. Klasifikační systém mlžů je velice složitý. I když jde o skupinu, která obsahuje velké množství druhů (uvádí se více než 25 000), základní stavební plán celého těla je poměrně jednotný. Propracovaný systém se tedy nutně musí opírat o kombinaci mnoha znaků. Vyhovující charakteristika již jednotlivých podtříd by vyžadovala množství detailů, které by zcela překročily rámec tohoto učebního textu. Navíc existují různé klasifikační přístupy. Některé dávají přednost neontologickým znakům na měkkých částech (povaha žaber apod.), jiné naopak zohledňují fosilní materiál a vycházejí především ze znaků schránky (obr. 209), zejména stavby zámku.



Obr. 209. Zástupci mlžů: 1 *Nucula* LAMARCK (*Palaeotaxodonta*) křída - recent, 2 *Cardiola* BRODERIP in MURCHISON (*Cryptodonta*) silur – devon, 3 *Lithophaga* RÖDING (*Isofilibranchia*) jura – recent, 4 *Inoceramus* SOWERBY (*Pteriomorphia*) jura – křída, 5 *Hippurites* LAMARCK – rudista (*Heteroconchia*) svrchní křída, 6 *Pholadomya* SOWERBY (*Anomalodesmata*) svrchní trias - recent (1-2 NEWELL in MOORE 1969, 3-6 MULLER 1993).

Třída: *Scaphopoda* – kelnatky

CHARAKTERISTIKA. Kelnatky jsou bilaterálně souměrní měkkýši. Jejich protáhlé tělo je obklopeno pláštěm, který vylučuje **aragonitovou, třívrstevnou schránku**. Ta má obvykle tvar postupně se rozšiřující, **prohnuté rourky** podobné **klu** (obr. 211.1). Břišní strana je na vypuklé části, hřbetní na vyduť. Schránka je otevřena na obou koncích, uvnitř nejsou **žádné přepážky** a **není uzavírána víčkem** (obr. 210). Vnější povrch bývá hladký nebo podélně i příčně žebrovaný.

Tito měkkýši nemají hlavu. V přední, rozšířené části těla je zahrocená noha, která může být vysunována ústím schránky a pomocí které se živočich zahrabává.

Trávicí ústrojí začíná **ústním kuzelem** (chobotem). Za ním se nachází ústní dutina, ve které je uložena jazyková páska – **radula**. Odtud se potrava dostává jícnem do podkovovitého žaludku, ze kterého vybíhá zpět k přednímu okraji střevo. Trávicí soustava je zakončena řitním otvorem, který se otevírá do pláštěvé dutiny u zadního okraje nohy. Z báze ústního kuzele vyrůstají dvě skupiny **dlouhých vláken**, které slouží k uchvacování potravy. Tato vlákna, zvaná **kaptakula**, fungují též jako hmatový orgán. Kelnatky nemají oči. Rovněž nemají vyvinuty žábry, dýchají povrchem pláště.

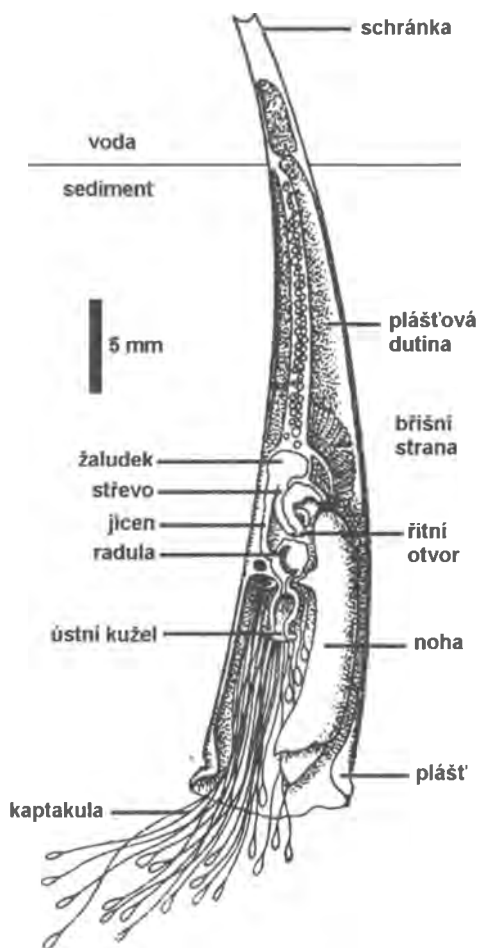
EKOLOGIE. Jde o výlučně mořské živočichy. Žijí benticky od mělkých vod až do hloubek několika tisíc metrů. Současné druhy nacházíme často ve vodách hlubších. Žijí zahrabáni přední, širší částí do měkkého sedimentu, zatímco malá část zadního, úzkého konce ční nade dno. Jsou to masožravci.

STRATIGRAFIE. Skupina je známa **od střední části ordoviku do recentu**. Největšího rozvoje dosahuje v současnosti.

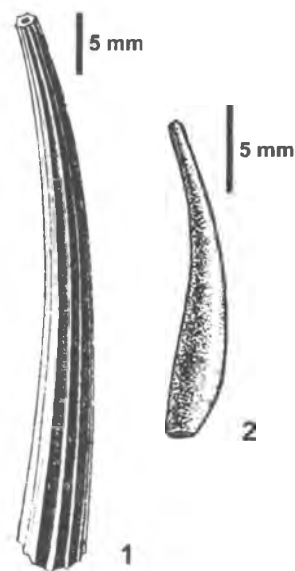
SYSTÉM. Třída *Scaphopoda* se dělí na dva řády (*Dentalioida*, střední ordovik – recent a *Siphonodentalioida*, perm – recent), jejichž nejvýznačnějšími zástupci jsou *Dentalium* LINNAEUS (střední trias – recent, obr. 211.1.), *Siphonodentalium* SARS (paleogén – recent, obr. 211.2).

Třída: *Cephalopoda* – hlavonožci

CHARAKTERISTIKA. Hlavonožci jsou **nejvýše organizovanou třídou měkkýšů** se značně složitou stavbou těla. Často dosahují velkých až gigantických rozměrů. Jsou to velmi pohybliví **aktivní dravci**, většinou **nektonní** (kromě chobotnic, které jsou převážně **nektobentické**). S tím souvisí **dokonale vyvinutá nervová soustava, smyslové orgány**, často až na úrovni obratlovců, např. zárodek lebky, **oči** se sklivcem



Obr. 210. Anatomie kelnatky rodu *Dentalium* LINNAEUS, střední trias – recent (LANG 1971).



Obr. 211. Zástupci kelnatek: 1 *Dentalium* LINNAEUS, střední trias – recent, 2 *Siphonodentalium* SARS, paleogén – recent (MÜLLER 1993).

Vystřikováním vody z plášťové dutiny hyponomem se hlavonožci reaktivním způsobem pohybují, často velice rychle. Ramen mají chobotnice osm, sépie a kalmaři deset (osm ramen a dvě delší vymrštělná chapadla). U loděnky (*Nautilus pompilius* LINNAEUS), kde mají samci kolem šedesáti pěti ramen a samice asi sto, vznikl tento počet dodatečnou specializací, neboť na nálezech spodnopaleozoických nautiloidů se zachovanými měkkými částmi je ramen vždy málo, i když nelze s jistotou říci, zda osm či deset. Ramena jsou vyzbrojena přísavkami (několika typů, loděnky mají tzv. cirri) nebo háčky (obr. 212).

Hlava nese dokonale vyvinuté oči, u dvoužábřích uzavřené se sklivcem, u loděnkovitých otevřené štěrbinovité. Ústa jsou vyzbrojena silnými čelistmi (jejich fosilizované vápnité zobákovité hroty se nazývají ryncholity, obr. 213), potrava je dále rozmělnována radulou. Do prostorné plášťové dutiny ústí ústrojí trávicí, vylučovací a pohlavní a je v ní umístěn jeden nebo dva páry žaber (loděnka).

Zadní část těla vyběhá do sifonálního provazce (u dvoužábřích je modifikován nebo redukován). Je to vlastně céva obklopená kaverosní žilou. Jeho pomocí živočich mění poměr krevní lymfy a plynu v komorách schránky nebo sépiové kosti, a tím i svůj vzhled ve vodním sloupci.

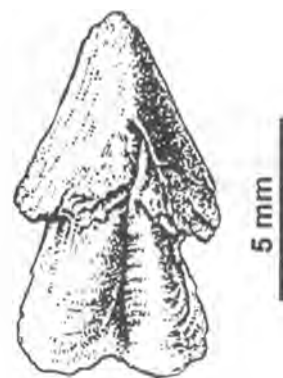
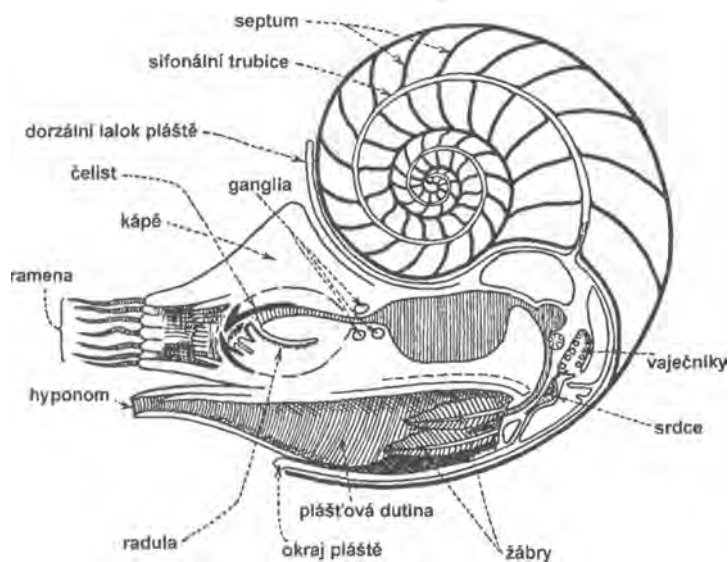
Tělo je u zástupců se schránkami do ní zatažitelné a u loděnky chráněné tuhou kápí, kterou živočich uzavírá ústí. Vápnitá víčka fosilních „nautiloidů“ i amonitů se nazývají aptychy.

Hlavonožci jsou pohlaví odděleného, na schránce se však pohlavní dimorfismus projevuje slabě a u fosilních zástupců byl prokázán jen málokdy.

Charakteristickým znakem hlavonožců je vnější schránka, ta se však u dvoužábřích stává schránkou vnitřní a je zčásti nebo zcela redukována. Obecně má tvar protáhlého kužele (obr. 214, 215), různě tvarovaného, prohnutého nebo spirálně svinutého, na vrcholu (apexu) s protokonchou (embryonální schránkou), na opačném (adorálním, orálním) konci s ústím, u některých zástupců štěrbinovitě zúženým laloky obústí. Adorální část schránky je tvořena jedinou velkou (obývací) komorou, v níž je umístěno

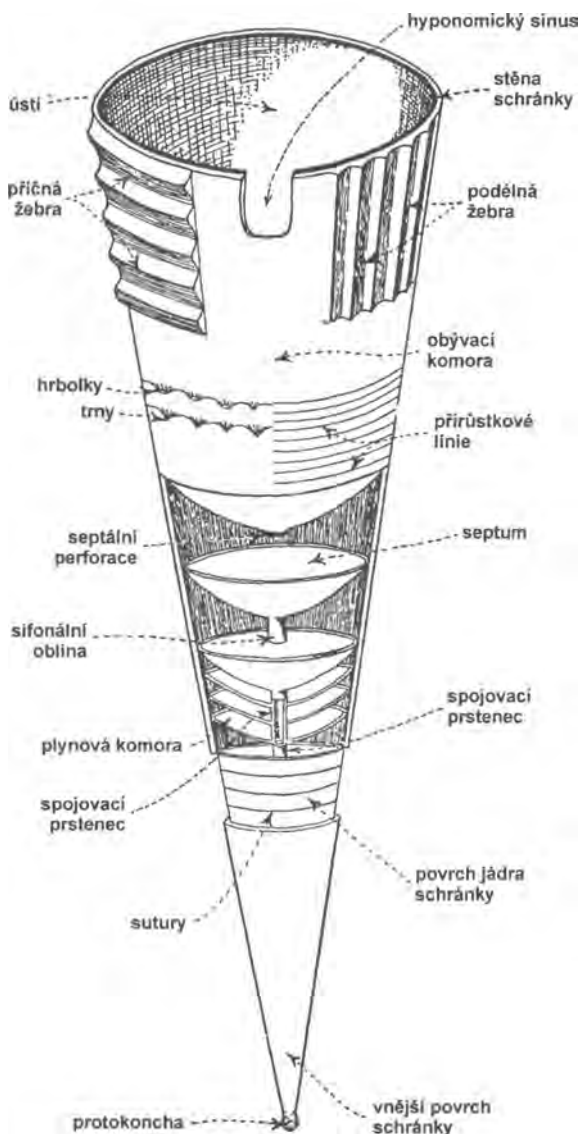
a barevným viděním aj., a orgány sloužící k pohybu, lovu (obraně) a zpracování kořisti. Morfologickou dokonalost doplňují až udivující instinkty, zvyky, způsoby a modely chování plně vyjádřené přirovnáním „primáti moře“.

Tělo hlavonožců je dvoustranně souměrné, zřetelně rozdělené na hlavu a vakovitý trup. Noha je morfologicky modifikována, její přední část na ramena a chapadla obklopující ústa, zadní část na hyponom (nálevku – u nautiloidů jen svinutou do kornoutu, u dvoužábřích srostlou do trubice).

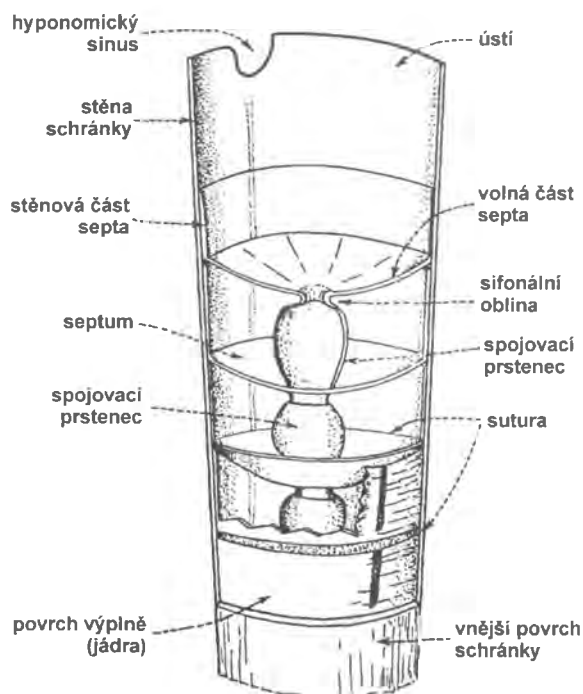


Obr. 213. Ryncholit *Rhynchoteuthis* D'ORBIGNY – horní čelist loďenky, křída, Krym (DRUŠČIC 1974).

Obr. 212. Schematický řez tělem loďenky *Nautilus pompilius* LINNAEUS, recent, Tichý oceán (SHROCK & TWENHOFEL 1953).



Obr. 214. Morfologie schránky nautiloidních hlavonožců (SHROCK & TWENHOFEL 1953).



Obr. 215. Vnitřní stavba schránky nautiloidních hlavonožců (FLOWER 1946).

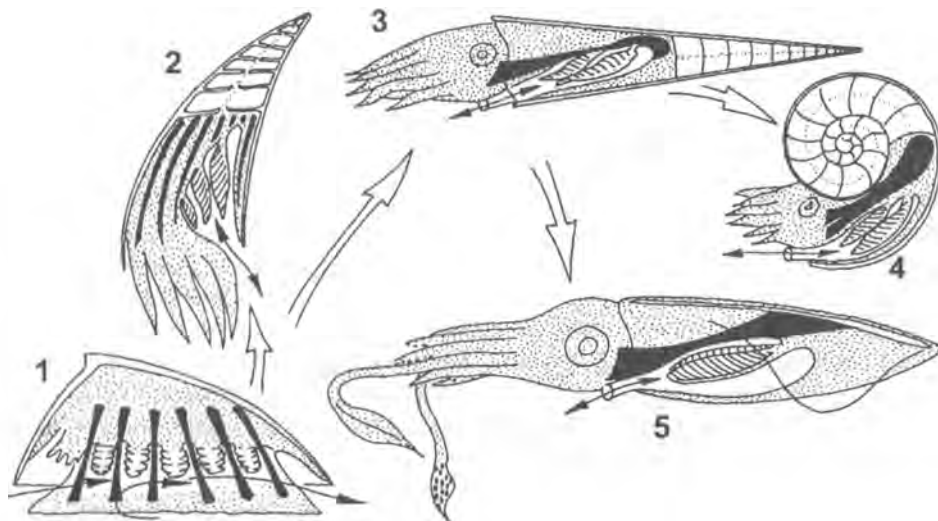
tělo živočicha. Apikální část je rozdělena přepážkami (septy) na sérii **plynových komor**, které dohromady tvoří **fragmokon** – hydrostatické zařízení (plovák s měnitelným vznosem), umožňující hlavonožcům vznášet se ve vodě. **Septa** sestávají z úzké **stěnové části**, napojené na stěnu schránky, **volné části** (vlastní přepážky polokulovitěho tvaru) a **sifonální oblíny**, tj. nálevkovitého protažení v místě **septální perforace**, kudy prochází **sifonální trubice**. Ta vzájemně propojuje všechny komory schránky, od obyvací až po protokonchu. **Spojovací prstence**, tvořící její stěnu uvnitř plynových komor od jedné sifonální oblíny k druhé, mají síťovitou strukturu a umožňují komunikaci mezi sifonálním provazcem a obsahem komor (plyn – v podstatě vydýchaný vzduch (N₂) a kapalina – krevní lymfa). **Tvar, struktury a umístění sifonální trubice** mají zásadní význam v **systematice** „nautiloidních“ (loděnkovitých) hlavonožců.

Linie připojení sept na stěnu schránky se nazývá **sutura**. U „nautiloidů“ je více méně přímá a kolmá k ose schránky; pokud je mírně zprohýbána, **sedla** ani **laloky** (viz dále u amonitů) nejsou zašpičatělé. Rozčlenění laloků a později i sedel sutury do složité zvlněné linie je charakteristické a velmi důležité pro určování amonoidů. Jeho účelem je zvětšení pevnosti schránky i při ztenčení jejích stěn a modifikace způsobu komunikace mezi sifonální trubicí a komorami s většími změnami tlaku, než dokáží „nautiloidi“.

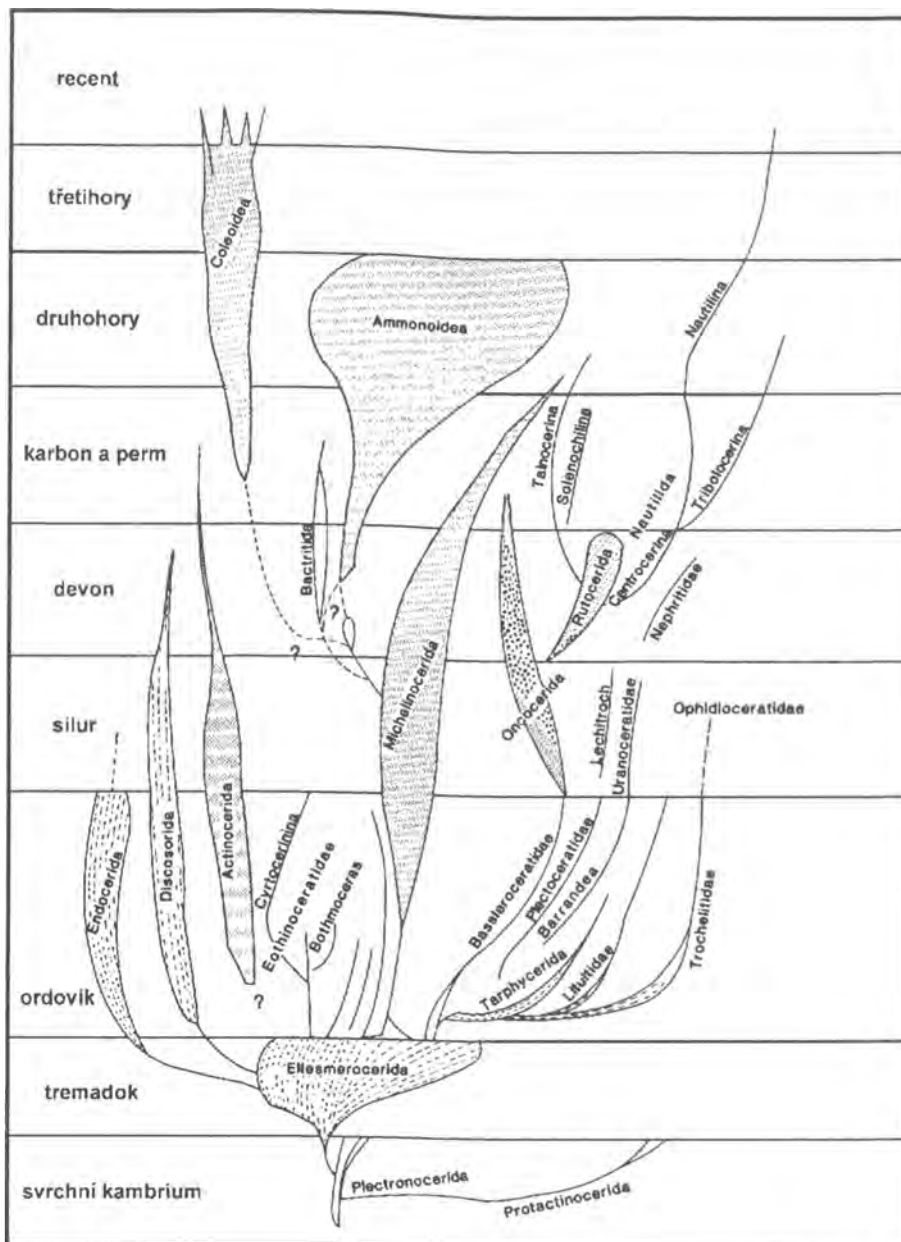
Hlavonožci se vyvinuli někdy během spodního kambria z přílipkvců (možná z okruhu rodu *Knights* MOORE) přepažením apikální (vrcholové) části schránky septy na sérii komor vyplněných plynem a vytvořením mechanismu změny vznosu takto vzniklého plováku (obr. 216). Principem další evoluce hlavonožců bylo přizpůsobení této soustavy dravému způsobu života hlavonožců, tak aby schránka při zachování ochranné funkce umožnila rychlý pohyb a snadné manévrování bez ztráty stability. To vedlo **během spodního paleozoika k rozrůznění** hlavonožců do asi dvacet skupin (řádů) (obr. 217) podle způsobu řešení tohoto nikoli jednoduchého problému. **Ke konci spodních prvohor** méně úspěšné modely ve vzájemné konkurenci a v konkurenci s nově se objevujícími dokonalejšími typy fauny (ryby) neobstály a **postupně zanikaly**. **Další rozvoj** hlavonožců je uvnitř nejúspěšnější morfologické linie (s exogastricky vinutými schránkami – břišní strana je na vnější straně spirály) podpořen **modifikací mechanismu vznosu**, s kterým souvisí **rozčleňování sutur** u **amonoidů** a vznikem nové morfologické linie vyznačující se **převodem vnější schránky na vnitřní (belemniti)** a později její **postupnou redukcí** (dvouzábří hlavonožci).

Zde je nutné si uvědomit, že současné dělení hlavonožců na podtřídy *Nautiloidea*, *Ammonoidea* a *Coleoidea* neodpovídá v podtřídě nautiloidů skutečnosti, protože se u všech v ní obsažených typů jedná o stejnocennou evoluční reakci. Mezi jednotlivými řády „nautiloidů“ jsou často mnohem větší morfologické rozdíly než mezi nautiloidy a amonoidy.

EKOLOGIE. Hlavonožci žili a žijí **výhradně v mořích** s normální salinitou (35 ‰), **nesnášejí** ani její malé **výkyvy**. Většina forem je **nektonních**, obvykle jsou dobrými a obratnými plavci – např. někteří recentní kalmaři náležejí k nejrychlejším vodním živočichům a dosahují rychlostí až přes 100 km/hod. **Část** hlavonožců je **nektobentických** (např. chobotnice, někteří amoniti a nautiloidi). Jiné specializace jsou vý-



Obr. 216. Schéma vzniku dvouzábřích hlavonožců: 1 hypotetický předek z třídy *Monoplacophora*, 2 nejstarší známý hlavonožec *Plectronoceras* ULRICH & FOERSTE, střední kambrium, Čína, 3 řád *Michelinoceratida*, ordovik – trias, 4 řád *Nautilida*, devon – recent, 5 podtřída *Coleoidea*, karbon – recent (BOARDMAN & al. 1987).



Obr. 217. Schéma vývoje jednotlivých skupin hlavonožců (WIEDMANN & KULLMANN 1988).

jimečné (nektoplanktonické formy apod.). Všichni jsou **aktivními dravci** a mohou žít i ve velkých hejnech, která jsou dokázána i z minulosti, např. u belemnitů z německé jury. V nejstarších prvohorách hlavonožci žili jen v mělkých teplých mořích nad šelfy, od ordoviku jednotlivé skupiny postupně pronikají i do chladných moří a od devonu a hlavně v mezozoiku i do větších hloubek (amonoidi) a vzdáleností od pobřeží. Dnes obývají všechna nevyslanená **moře** a **oceány**. **Hlubinné druhy** mají různá uzpůsobení včetně početných mnohobarevných **svítících orgánů**. **Gigantické druhy** jsou obvykle hlubokovodní a oceánské, vázané na oblasti, kam oceánské stoupavé proudy (upwelling) přinášejí dostatek potravy.

Dnešních asi 600 druhů z více než 100 000 druhů fosilních není známkou úpadku a vymírání, protože počty druhů v jednotlivých dobách jsou s dneškem srovnatelné.

STRATIGRAFIE. Od spodního kambria do recentu.

SYSTÉM. Obvykle se dělí na podtřídy *Nautiloidea* – loděnkovití, *Actinoceratoidea* – aktinoceratidi, *Endoceratoidea* – endoceratidi, *Bactritoidea* – baktritidi, *Ammonoidea* – amonoidi, *Coleoidea* – dvoužábří. Ve starších pracích se lze také setkat s dělením na podtřídy *Ectocochlia* a *Endocochlia*, tj. hlavonožci s vnější a vnitřní schránkou (toto dělení používali raději paleontologové) nebo s dělením na *Tetrabranchiata* a *Dibranchiata* (čtyř- a dvoužábří), které se zamlouvalo spíše zoologům. Obě tato děle-

ni jsou dnes neudržitelná, neboť např. mezi amonity jsou zástupci s vnitřní schránkou nebo s dvěma žábry a mezi „nautiloidy“ zástupci s nižším i vyšším počtem žaber než čtyři.

Podtřída: „Nautiloidea“ – loděnkovití

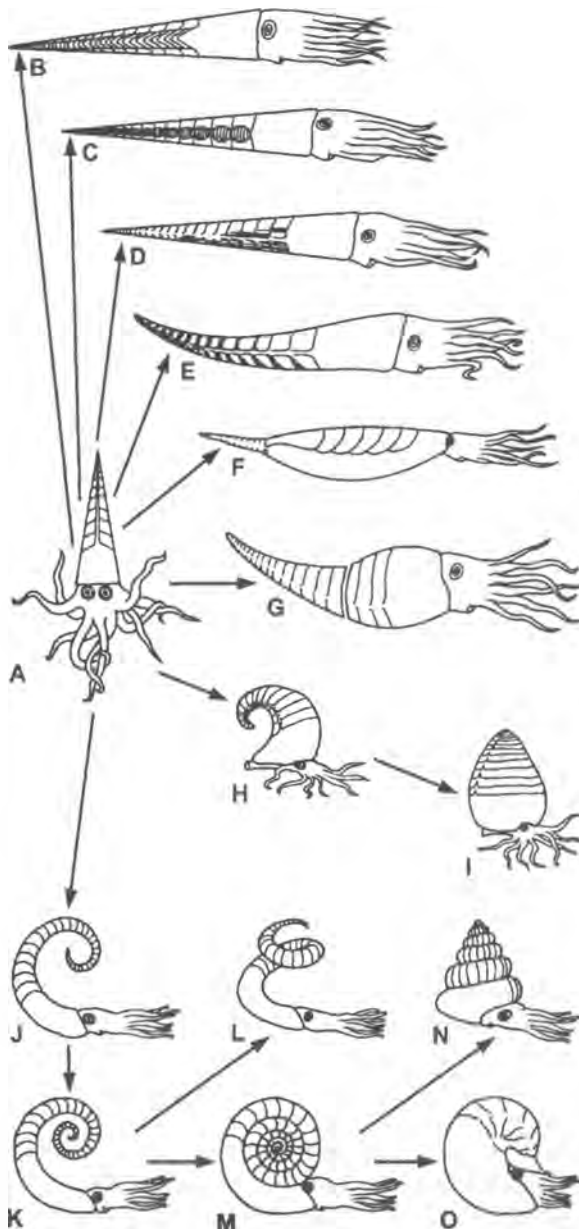
CHARAKTERISTIKA. Schránka má **nejrůznějších tvary** (obr. 218), od dlouze kuželovité přímé (**ortocerakonní**) přes ohnutou (**cyrtocerakonní**) až po **evolutně** (závity se jen dotýkají) nebo **involutně** (závity se překrývají) **planispirálně svinutou** (**tarfyocerakonní** a **nautilikonní**). Vyskytují se i schránky široce kuželovité (**brevikonní**), vejčité nebo svinuté s lalokovitě zúženými ústími (**gomfocerakonní** a **fragmocerakonní**), vinuté **slabě heterospirálně** (**trochocerakonní**) nebo jen zpočátku a pak přímé (**lituitikonní**), popřípadě jsou mladá stadia schránky v dospělosti odhazována (**askocerakonní** typ). Výška komor je u různých druhů různá.

Obecně **úzká sifonální trubice** má nejrůznější **polohu** (od **břišní** až po **hřbetní**), nejčastěji je však **subcentrální**. Také **tvár sifonálních oblín** (obr. 219.1) (od **přímých - ortochaoanitických** až po **silně zahnuté - cyrtochaoanitické**) a **tvár, tloušťka a struktura spojovacích prstenců** jsou velmi **rozmanité**. Druhy s ortocerakonní schránkou využívají k jejímu vyvažování vápnité **komorové uloženy** (uvnitř plynových komor) několika typů (obr. 219.2). Povrch schránek je většinou **hladký**.

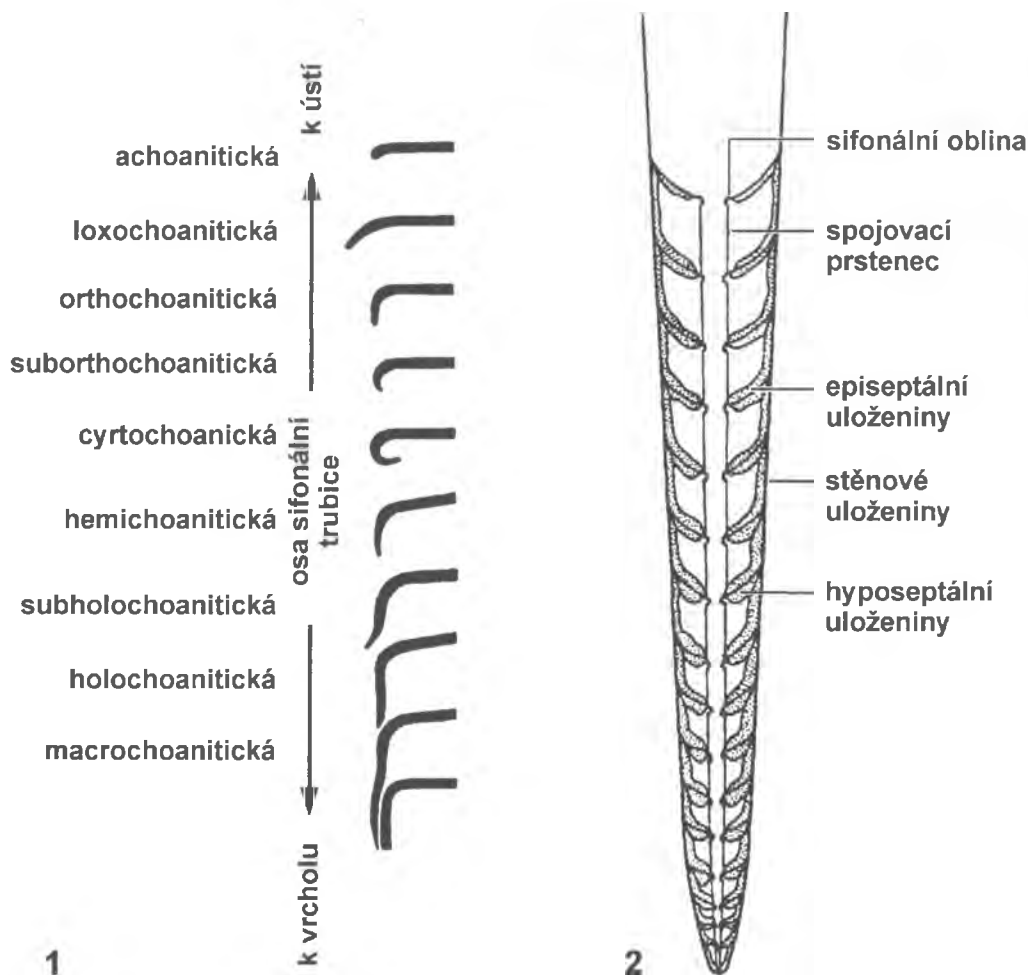
EKOLOGIE. **Mořští**, většinou **relativně mělkovodní** (i hlubší šelf), častější v teplých vodách než v chladných (tropy až teplejší mírné pásmo).

STRATIGRAFIE. **Od kambria do recentu.** Tři velké rozvoje v ordoviku, kdy vznikla většina skupin, další menší v siluru a devonu spojené s postupným vymíráním jednotlivých skupin. Od devonu silně ubývají, poslední ortoceratidi v triasu. Přes mezozoikum **do recentu přežívá** jen jeden řád *Nautilida*, dnes s **jediným rodem** (*Nautilus* LINNAEUS) a asi sedmi druhy.

SYSTÉM. Podtřída je silně **heterogenní** a udržuje se jen z tradice. Podle nejběžnějších rodů byly nazvány typy schránek, např. „*Orthoceras*“ (staří autoři tak označovali mimo jiné druhy dnes řazené k rodům *Michelinoceras* FOERSTE a *Arionoceras* BARSKOV), *Cyrtoceras* D'ORBIGNY, *Gomphoceras* SOWERBY, *Phragmoceras* BRODERIP, *Trochoceras* BARRANDE, *Ophioceras* BARRANDE, *Ascoceras* BARRANDE aj. U nás v barrandienu hojně zvláště v siluru a devonu.



Obr. 218. Typy schránek u nautiloidních hlavonožců, které jsou zároveň vývojovými adaptacemi k různému způsobu života (plavání): *A* předpokládaný bentický žijící předek, *B* endocerakonní schránka, *C* aktinocerakonní, *D* ortocerakonní, *E* cyrtocerakonní, *F* askocerakonní, *G* poteriocerakonní, *H* fragmocerakonní, *I* gomfocerakonní, *J* cyrtocerakonní exogastrická, *K* gyrocerakonní, *L* volně svinutá trochocerakonní, *M* tarfyocerakonní (planispirální evolutní), *N* těsně svinutá trochocerakonní (heterospirální), *O* nautilikonní (planispirální involutní) (BOARDMAN & al. 1987).



Obr. 219. Typy sifonálních oblín (1) a komorových uloženin (2) u nautiloidních hlavonožců (MOORE 1964).

Podtřída: *Actinoceratoidea* – aktinoceratidi

CHARAKTERISTIKA. Mají téměř výhradně dlouze kuželovité přímé (**ortocerakonní**) schránky, často větších rozměrů (do 1–2 m délky). Typická je široká, převážně **ventrální až ventrocentrální sifonální trubice** s kulovitými až čočkovitými **spojovacími prstenci** a se **složitou soustavou kanálů** a trubiček uvnitř (obr. 220). Některé rody mají i komorové nebo sifonální uložení.

EKOLOGIE. Většinou **mělkovodní**, teplomilné (**tropy a subtropy**) druhy žijící nejspíše jako nektobentos.

STRATIGRAFIE. **Spodní ordovik až karbon.** U nás v barrandienu v šareckém souvrství (mírné oteplení) a ve svrchním siluru a spodním devonu (např. na koněpruském korálovém útesu) – např. *Ormoceras* STOKES a *Eushantungoceras* SHIMIZU & OBATA. Vzácně i v ostravském karbonu – *Rayonoceras* CRONEIS.

Podtřída: *Endoceratoidea* – endoceratidi

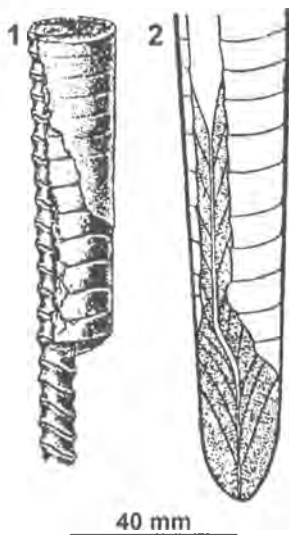
CHARAKTERISTIKA. **Ortocerakonní schránky**, obvykle **malého průměru** (většinou asi do 5 cm) a **často značné délky** (až do 3–5 m). Typická je **ventrální široká sifonální trubice**, zaujímající třetinu až polovinu průměru schránky, s velmi dlouhými trubicovitými **sifonálními oblínami (holochoanitickými)** a uvnitř (poblíž vrcholu fragmokonu) s kornoutovitými vyvažovacími uloženinami (**endokony**) (obr. 221). Endokony zcela nevyplňují sifonální trubici, v jejich středu zůstává volný uzoučký **endosifonální kanál** pro sifonální provazec.

EKOLOGIE. Obyvatelé teplých **mělkých moří (tropy a subtropy)**.

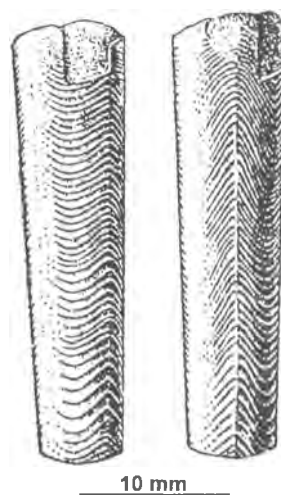
STRATIGRAFIE. **Ordovik**, zejména spodní. U nás několik málo druhů v šareckých vrstvách – např. *Vaginoceras* HYATT, podle nějž byly nazvány vaginátové vápence v baltském ordoviku.



Obr. 220. *Actinoceras* BRONN, střední ordovik, Rusko (DRUŠČIC 1974).



Obr. 221. *Dideroceras* FLOWER, střední ordovik, Švédsko: 1 pohled na schránku, 2 podélný řez schránkou (ORLOV 1962).



Obr. 222. *Pseudobactrites* FERON-NIČRE, střední devon, Rusko (ORLOV 1962).

Podtřída: *Bactritoidea* – baktriti

CHARAKTERISTIKA. Většinou mají hladké malé ortocerakonní (jen vzácně slabě prohnuté) schránky s velmi úzkou trubicovitou sifonální trubicí u ventrální stěny. Sutura je zvlněná s typickým úzkým ventrálním a někdy i s širokými bočními laloky. Protokoncha je velká a obvykle téměř kulovitá (obr. 222).

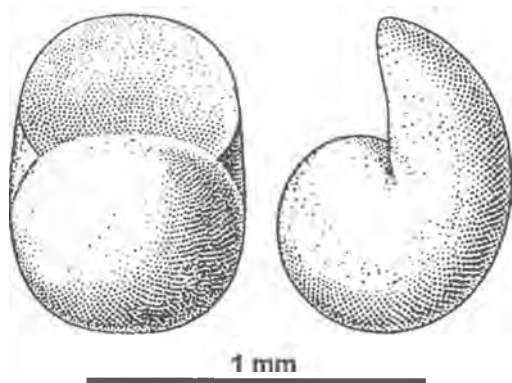
Tato málo početná podtřída hlavonožců dala vznik amonoidům a belemnitům (porovnej typické znaky), je proto evolučně velmi významná. U nás např. spodnosedevonský rod *Parabactrites* SHIMANSKY (zlíchov až spodní dalej). Jen pro zajímavost: nejstarší známé úlomky amonitů na světě se našly u nás v barrandienu (ve zlíchovu).

EKOLOGIE. Teplá mělká moře.

STRATIGRAFIE. Od devonu do karbonu, nezaručené nálezy v siluru a v triasu. (poznámka: český spodnordovický rod *Eobactrites* SCHINDEWOLF nepatří k baktritům, ale k ellesmeroceridům, zde zahrnutým pod nautiloidy.)

Podtřída: *Ammonoidea* – amonoidi

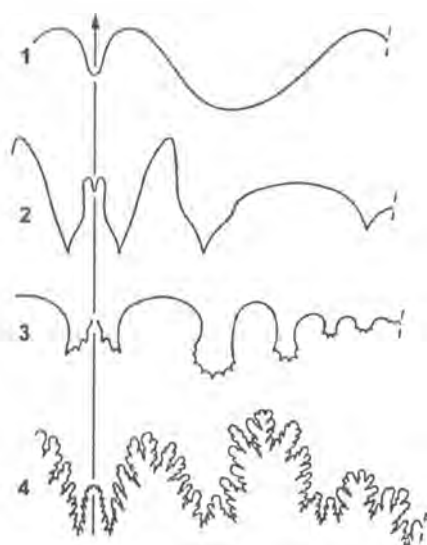
CHARAKTERISTIKA: Amonoidi jsou vyhynulou skupinou paleozoických a mezozoických hlavonožců. Vytvářeli aragonitové schránky různého typu, podobně jako nautiloidi (obr. 218). Schránka se skládá z protokonchy, fragmokonu a obývací komory. Počáteční komůrka – protokoncha (obr. 223) leží v ose vinutí (na rozdíl od nautiloidů). Od protokonchy vychází sifonální trubice, která je v její blízkosti výrazně rozšířena a vytváří cékum (obr. 224). Stěny céka tvoří vnitřní vápnitá a vnější organická vrstvička. Na stěnu se upíná prosifo. Sloužilo k přichycení zadní části těla. Sifonální trubice je velmi úzká a je umístěna na ventrální straně. Výjimku tvoří řád *Clymeniida*, u kterého je sifonální trubice na dorzální straně. U paleozoických amonoidů sifonální oblina směřují dozadu – jsou retrochoanitické, u mezozoických dopředu – prochoanitické. Protokoncha je od fragmokonu oddělena proseptem. Septa jsou uchycena ke schránce. Linie uchycení se nazývá šev – sutura (u prosepta – prosutura, u primárního septa – primární sutura). U amonoidů rozeznáváme čtyři základní typy sutur – švů: agoniatický, goniatický, ceratický a amonitový (obr. 225). U některých jurských a křídových amonitů se druhotně vytváří ceratický typ švu – pseudoceratický. Mezi jednotlivé laloky švu – ventrální (E), dorzální (I) a laterální (L), se vkládají sedla (S), často ještě složitě členěná. U involutních typů je obývací komůrka krátká, u evolutních zaujímá jeden až dva závit. Obústí může být jednoduché, s bočními oušky (jugální apofýzy) nebo s ventrální



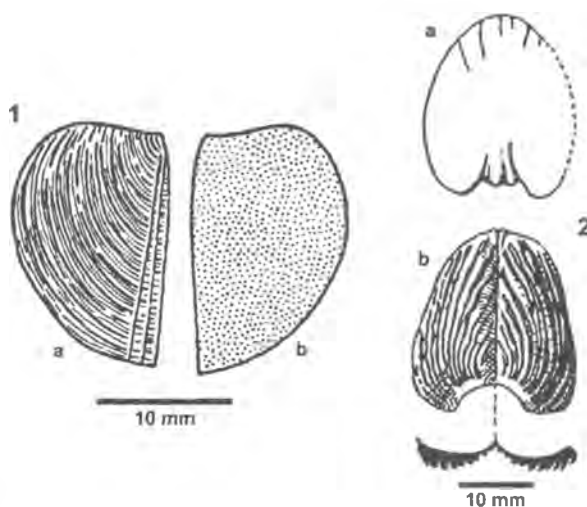
Obr. 223. Protokoncha – počáteční komůrka (DRUŠČIC 1974).



Obr. 224. Řez protokonchou (ŠPINAR 1960).



Obr. 225. Typy švů: 1 agoniatický, 2 goniatický, 3 ceratický, 4 amonitický (DRUŠČIC 1974).



Obr. 226. Typy aptychů: 1 diptychus, a vnitřní povrch, b vnější povrch (ŠPINAR 1960), 2a anaptychus, 2b synaptychus (RŮŽIČKA 1961).

ním výběžkem. Schránka je hladká nebo skulpturovaná. Mohou na ní být vyvinuta výrazná podélná i příčná žebra, rýhy, kýly, popř. jejich kombinace. Měkké části těla se téměř nezachovávají. U některých amonitů bylo rentgenem zjištěno osm až deset ramen. Otázka počtu žaber není doposud vyřešena. V obývací komoře byly zjištěny zbytky **raduly** se sedmi řadami chitínových zoubků, čelistní aparát (nález konchiolinového **rhyncholitu**) a **inkoustový vak**. Ústí schránky bylo kryto **kápní** nebo víčky – **aptychy** (obr. 226). Aptychy jsou tvořeny uhličitanem vápenatým a konchiolinem. Mohou být z jednoho kusu – **anaptychus**, srostlé ze dvou kusů – **synaptychus** nebo ze dvou volných částí – **diptychus**. Funkce aptychů nemusela být pouze uzavírací; mohly být také součástí čelistního aparátu.

EKOLOGIE: Amonoidi, stejně jako ostatní hlavonožci, byli karnivorními, výlučně mořskými živočichy. Vedli aktivní způsob života a byli patrně většinou výbornými plavci.

STRATIGRAFIE: spodní **devon** – **křída** (hranice křída-terciér)

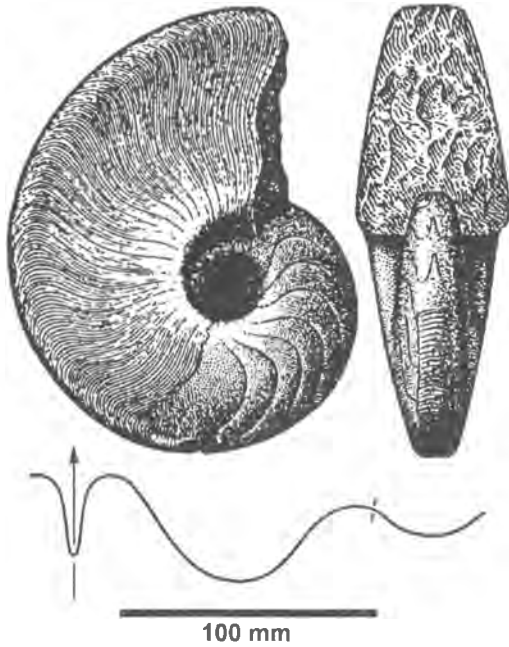
SYSTÉM: Podtřídu *Ammonoidea* dělíme na sedm řádů: *Agoniatitida* (devon – trias), *Goniatitida* (střední devon – perm), *Clymeniida* (svrchní devon), *Ceratitida* (spodní perm – trias), *Phylloceratida* (?perm, trias – křída), *Lytoceratida* (jura – křída) a *Ammonitida* (jura – křída).

Řád *Agoniatitida* (obr. 227) je charakterizován převážně **agoniatitovou**, vzácněji goniatickou a ceratickou suturou. Sifo bylo vždy na ventrální straně. Jejich fylogenetičtí předci byli patrně někteří zástupci podtřídy *Bactritoidea*, od nichž se oddělili ve spodním devonu.

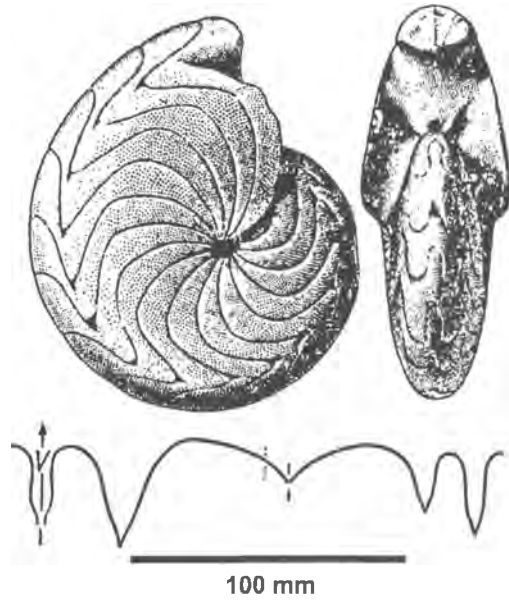
Zástupci řádu *Goniatitida* (obr. 228) vytvářeli převážně **goniatitový** typ švu, pozdější zástupci i ceratický. Sífonální trubice byla většinou v raných ontogenetických stádiích umístěna centrálně až dorzálně, u dospělých ventrálně. Goniatiti vznikli z agoniatitů ve spodním až středním devonu.

Clymeniida (obr. 229) jsou jediní amonoidi s dorzálně umístěnou sifonální trubicí. V raných ontogenetických stádiích byla však umístěna ventrálně. Vytvářeli goniatitový typ švu. Klyménie se od agoniatitů odštěpily v nižším svrchním devonu.

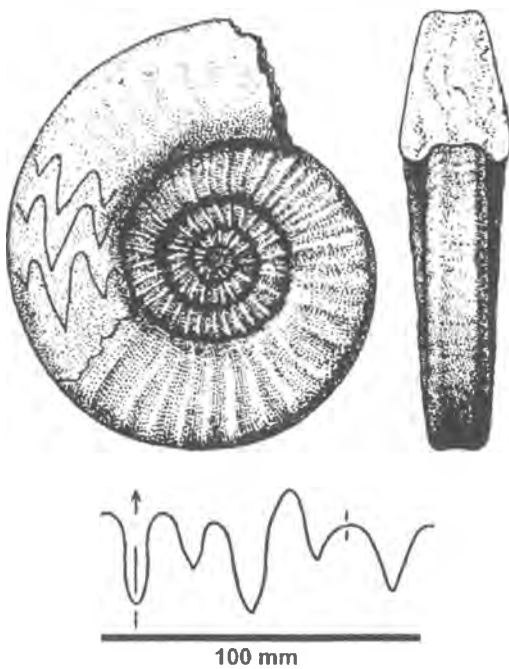
Agoniatiti dali ve spodním permu vznik také řádu *Ceratitida* (obr. 230), pro který je typický **ceratitový** šev. U některých zástupců může být i amonitový typ švu. Sifonální trubice je v dospělosti u všech zástupců umístěna ventrálně. Schránky jsou často skulpturovány, někdy bývá vytvořen i kýl.



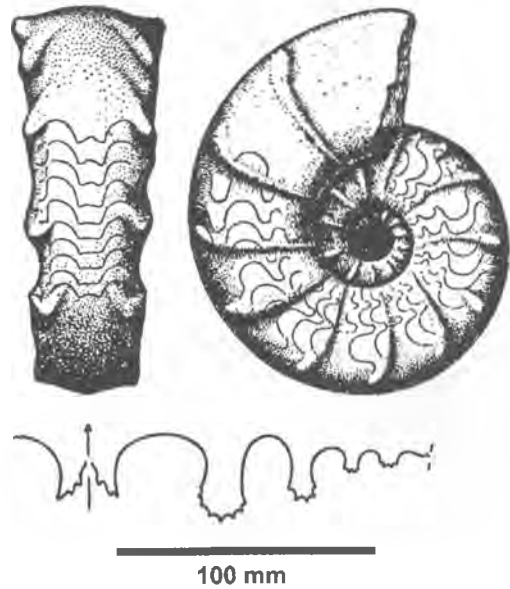
Obr. 227. *Agoniatites* MEEK, střední devon, (DRUŠČIC 1974).



Obr. 228. *Imitoceras* SCHINDEWOLF, svrchní devon – perm (DRUŠČIC 1974).



Obr. 229. *Goniclymenia* HYATT, svrchní devon (DRUŠČIC 1974).

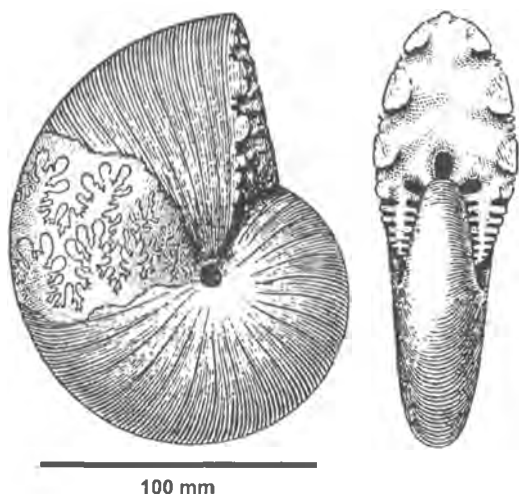


Obr. 230. *Ceratites* D'HAAN, střední trias (DRUŠČIC 1974).

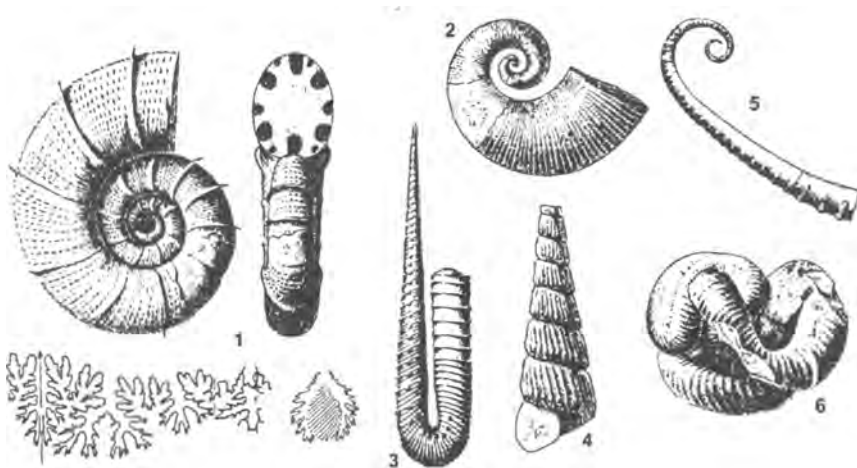
Ceratiti jsou výchozí skupinou pro řád *Phylloceratida* (obr. 231). U tohoto řádu je patrná složitější, evolučně pokročilejší **amonitová sutura**. Schránka je převážně involutní.

Řád *Lytoceratida* se počátkem jury oddělil od fylloceratidů. U zástupců tohoto řádu vznikaly různé typy schránek (obr. 232), včetně tzv. aberantních. Markantním příkladem je svrchnokřídový rod *Nipponites* YABE.

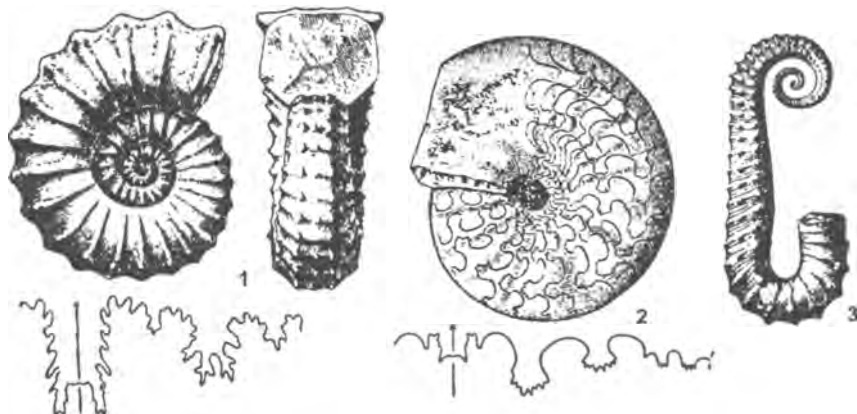
U zástupců řádu *Ammonitida* (obr. 233) se vyvinuly různé typy schránek – evolutní, involutní, hladké, žebrované, i s kýly. U svrchnokřídového rodu *Scaphites* PARKINSON je patrná tendence k rozvinutí schránky. U některých jurských a křídových amonitů se druhotně zjednodušuje typ švu a vytváří se **pseudoce-ratitový šev**.



Obr. 231. Rod *Phylloceras* SUESS, jura – křída (DRUŠČIC 1974).



Obr. 232. Řád *Lytoceratida*:
1 *Lytoceras* SUESS, jura,
2 *Pictetia* UHLIG, spodní křída,
3 *Hamulina* D'ORBIGNY,
spodní křída, 4 *Turrilites*
LAMARCK, křída, 5 *Anisoceras*
PICTET, křída, 6 *Nipponites*
YABE, svrchní křída (DRUŠČIC
1974).



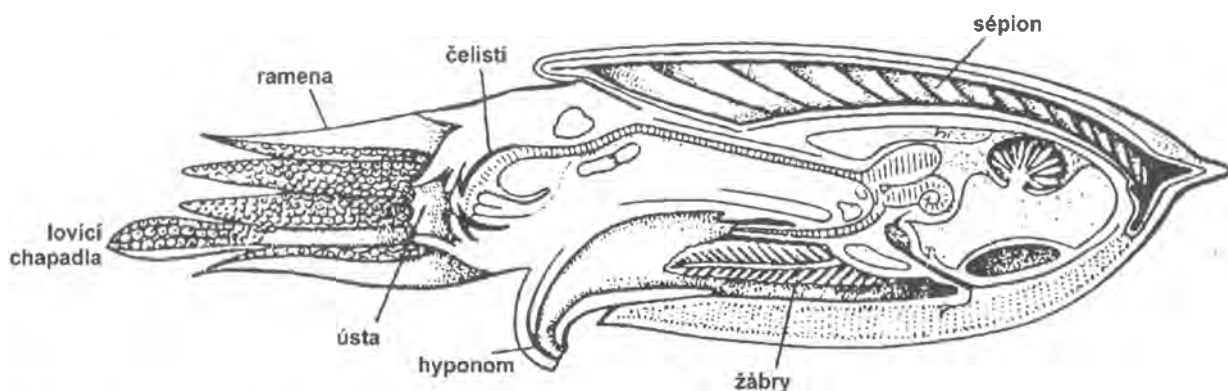
Obr. 233. Řád *Ammonitida*:
1 *Acanthoceras* NEUMAYR,
svrchní křída, 2 *Tissotia*
DOUVILLÉ, svrchní křída,
3 *Ancyloceras* D'ORBIGNY,
spodní křída (DRUŠČIC 1974).

Podtřída Coleoidea (Endocochlia, Dibranchiata) – dvoužábří hlavonožci

CHARAKTERISTIKA: K dvoužábřím hlavonožcům (obr. 234) patří všichni recentní hlavonožci s výjimkou rodu *Nautilus* LINNAEUS. Někteří recentní zástupci dosahují značných rozměrů – rod *Architeuthis* STEENSTRUP okolo 20 m s rameny. Dvoužábří hlavonožci mají vyvinuty dvě peříčkovité žábry – **ktenidia**. Velmi nápadná je **cefalizace** této skupiny měkkýšů. Hlava je obklopena osmi až deseti rameny opatřenými háčky nebo přísavkami. Potrava je přijímána zobákovitými čelistmi a rozmělnována **radulou** (obr. 235). Mají **párové ledviny**. Srdce je tvořeno dvěma **předsíněmi** a jednou **komorou**. Nervová soustava je na vysokém stupni vývoje, v hlavové části krytá ochrannou chrupavčitou schránkou. Velké oči jsou konvergentně shodné s obratlovčím typem. Typický je „reaktivní“ pohyb, při kterém je nasávána voda a vystřikována **srostlým hyponomem**. K plování a manévrování slouží také ploutvičky v apikální části těla, lemující tělo nebo rozšířené lemy na ramenech. U desetiramenných dvoužábřích jsou dvě ramena prodloužena v chapadla a uzpůsobena k lovu. U některých zástupců slouží **hektokotylové rameno** ke kopulaci. Jsou **gonochoristé**. **Chromatofory** způsobují barvoměnu. K ochraně před nepřáteli slouží také **inkoustový vak**, obsahující tmavohnědou tekutinu. **Vnitřní schránka** je obvykle konchiolinová nebo vápnatá, u některých zástupců je zcela redukována. Vnější schránku vytváří pouze samice rodu *Argonauta* FRORIEP, ta ovšem není homologická schránce nautiloidů, slouží pouze k ochraně vajíček. Fosilní dvoužábří měli schránku aragonitovou, kalcitovou, zřejmě i konchiolinovou, vzácně tvořenou frankolitem.

EKOLOGIE: Dvoužábří jsou výlučně **mořští**, převážně **nektonní**, vzácněji nektoplanktoničtí nebo nektobentičtí dravci. Jsou výbornými plavci, kteří dosahují vysokých rychlostí. Živí se korýši, rybami a ostatními měkkýši. Sami slouží jako potrava pro mnohé predátory. Žijí v příbřežních oblastech i ve velkých hloubkách. Hlubokovodní druhy mají vyvinuty světelné orgány.

STRATIGRAFIE: spodní devon – recent.



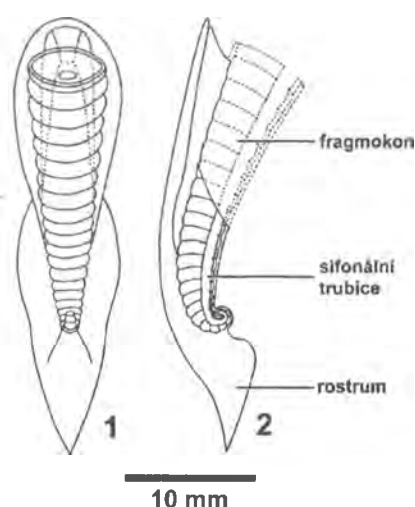
Obr. 234. Schematický řez sépii (DRUŠČIČ 1974).



Obr. 235. Ústní elementy amonitů: 1 a 3 čelisti neboli ryncholity, 2 zoubky raduly (ŠPINAR 1960).

SYSTÉM: Podle novějších klasifikací se dělí na nadřády *Belemnoidea*, *Vampyromorphoidea* a *Decapoda*. Do skupiny *Belemnoidea* patří řády: *Aulacocerida* (spodní devon – jura), jehož zástupci vytvářeli kalcitové rostrum – **telum**, *Phragmoteuthida* (svrchní perm – jura) s typicky vyvinutým trojdílným **proostrakem**, *Belemnitida* (? spodní karbon, svrchní trias, jura – křída,) a *Diplobelida* (svrchní jura – svrchní křída). *Vampyromorphoidea* zastupují řády: *Octopoda* (? svrchní křída – recent), *Vampyromorpha* (? jura – recent) a *Prototeuthida* (spodní jura – svrchní křída). *Decapoda* zahrnují dva až tři řády: *Spirulida* (paleocén – oligocén) (obr. 236), *Sepiida* (? jura – recent) vytvářející sépiovou kost – **sépion**, a *Teuthida* (? svrchní křída – recent) s typickým perem – **gladiem** (obr. 237).

Řád *Belemnitida* má z výše uvedených skupin největší stratigrafický význam. Podle vzácných nálezů měkkých částí těla soudíme, že belemniti připomínali některé recentní zástupce dvoužábřích (obr. 238). Ramena belemnitů v počtu osmi až deseti byla opatřena háčky – **onychyty**. Pevná vnitřní schránka je tvořena třemi základními komponenty (obr. 239). Kalcitové **rostrum** představuje **hydrodynamický orgán**. Mohlo zastávat různé funkce – ochranu fragmokonu, kompenzaci vzlaku atd. Je tvořeno vrstvami prizmatického kalcitu, které se střídají s organickými vrstvami s drobnými sférickými krystaly. Tyto vrstvy vytvářejí typickou **radiálně-koncentrickou stavbu** rostra. Uprostřed rostra probíhá **osová linie**. Povrch rostra bývá hladký, s podélnými rýhami (ventrální, dorzální, dorzolaterální, ventrolaterální), s drobným rýhováním – **striací**, granulovaný nebo s vtisky cév. Některé podélné rýhy a plošky (dorzolaterální) jsou



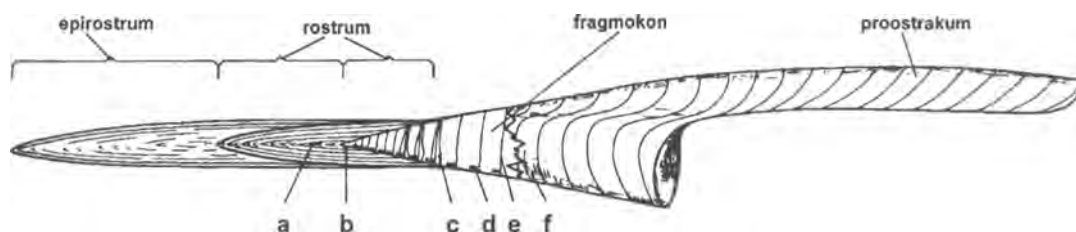
Obr. 236. Vnitřní schránka řádu *Spirulida* (paleocén): 1 ventrální pohled, 2 laterální pohled (JELETZKY 1969).



Obr. 237. Gladius recentních zástupců řádu *Teuthida* (ŠPINAR 1960).



Obr. 238. Rekonstrukce belemnita (KOŠŤÁK orig.).



Obr. 239. Vnitřní schránka řádu *Belemnitida*: a osová linie, b protokoncha, c kamerální uloženíny, d sifonální trubice, e septa, f konotéka (SPAETH 1976).

považovány za místa úchyty výztuhy ploutviček. Hrot rostra může být protažen v **epirostrum**, které patrně vzniká jako důsledek přechodu k pelagickému způsobu života v určitém ontogenetickém stádiu. V rostru bývá zasazen aragonitový **fragmokon** – **hydrostatický orgán**. Jamka, která kopíruje stěny fragmokonu, se nazývá **alveola**. Pokud byl prostor mezi rostrem a fragmokonem vyplněn organickou hmotou nebo aragonitem, které se později rozpustily, vzniká **pseudoalveola**. **Sifonální trubice** probíhá podél **ventrální strany** fragmokonu. **Sifonální obliny** jsou **retrochoanitické**. **Septa** jsou tvořena třemi vrstvami. Fragmokon je krytý dvouvrstevnou **konotékou** (perleťová a prizmatická vrstva). Konotéka vybíhá na dorzální straně v aragonitové **proostrakum**, které je považováno za homologický orgán **gladia** kalmarů. V České křídové pánvi je zastoupen zejména rod *Praeactinocamax* NAIDIN.

EKOLOGIE. Belemniti byli **mořští hlavonožci**, patrně žijící ve velkých hejnech. Příbřežní typy vytvářely kratší a masivnější rostra, dlouhá štíhlá rostra a epirostra svědčí o pelagickém způsobu života. Svrchnokřídoví belemniti (*Belemnitellidae*) jsou vázáni na příbřežní oblasti. Zbytky roster belemnitů byly nalezeny v oblastech žaludků zkamenělin mořských ještěřů (např. ichtyosaurů).

STRATIGRAFIE. První skuteční belemniti byli popsáni ze svrchního **triasu** Číny. Jejich rozvoj nastává v juře a pokračuje **do křídly**. Při hranici křída – terciér vymírají. Problematické nálezy ze spodního karbonu jsou dnes řazeny spíše k aulakoceridům, nálezy z eocénu k sepiidům a spirulidům.

Třída: *Hyolitha* – hyoliti

CHARAKTERISTIKA. Hyoliti jsou živočichové, kteří vytvářeli **vápnité, bilaterálně souměrné**, protažené schránky kryté **vičkem (operkulem)** (obr. 240, 243.7). Schránka (**koncha**) ve tvaru zploštělého kornoutu (či zaobleného a stlačeného jehlanu s průřezem čokovitým, eliptickým, trojúhelníkovitým aj.) (obr. 243.2, 243.8) vyrůstala z kónické embryonální komůrky ve vrcholu pod růstovým úhlem 10 – 40°. Její délka se pohybovala od 1 do 150 mm. Ve vrcholové části mohou být vyvinuta **septá**, oddělující komůrky. Ve schránce anebo vysunuty ven se u některých hyolitů dochovaly dva dlouhé, prohnuté, ploché, volně pohyblivé, trnovité elementy zvané **heleny**. Jsou interpretovány jako lišty k vyztužení okraje pláště (obr. 241) nebo jako opory při hrabání (viz ekologie).

Tvar a poloha vička závisí na tvaru ústí. Mnohé druhy mají ventrální stranu schránky protaženou oproti dorzální vpřed do zaoblené plošky (**liguly**, obr. 243.1, 243.3). Vičko kryjící takové ústí má kruhovitý tvar se zvednutou částí okraje a směřuje šikmo k výšce jehlanu schránky (obr. 243.3). Ústí jiných druhů jsou bez liguly. Vička jsou pak plochá a kolmá k výšce jehlancovité schránky (obr. 243.9). Na každém vičku mohou být patrné dva páry (z toho jeden na výběžku, obr. 243.5–6, 243.11) výraznějších svalových vtisků.

Vzácně se uvnitř schránky nacházejí zbytky trávicí soustavy (obr. 242). Jde o výlitky střeva. Směrem od ústí se na ventrální straně klikatí širokými, těsně k sobě přiloženými kličkami. Pod vrcholovou částí se střevo otáčí zpět a po dorzální straně kliček směřuje přímým úsekem konečniku k řítnímu otvoru situovanému při ústí schránky.

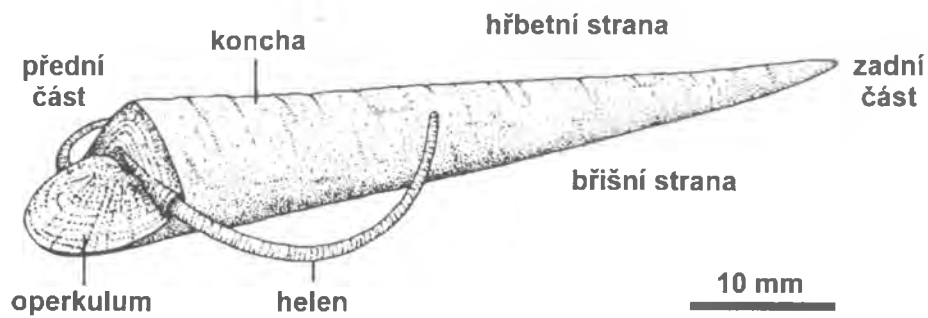
EKOLOGIE. Zástupci třídy *Hyolitha* byli výhradně **mořští živočichové**. Způsob jejich života není přesně znám. Podle tvaru schránky, síly stěny, tvaru ústí apod. se odvozují tři hlavní možné způsoby života – vagilně bentický, sesilně bentický anebo pelagický. Jedna z interpretací pelagického života počítá s aktivním pohybem pláště, který, vysunut částečně ven ze schránky a uchycen svým předním okrajem na vně roztažené heleny, vykonával vlnivý pohyb (obr. 241). Celý živočich tak mohl klouzavě plavat při dně způsobem zhruba přirovnatelným např. k pohybu rejnoků.

Jiná, novější interpretace helenů vychází z jejich přirozené orientace dorzálním směrem. V takovém případě mohly sloužit jako opory hrabajícího živočicha. Ten na břišní straně, na které ležel na dně, odklopil vičko a vysunul aparát, jímž hrabal. Odhrabaný materiál hromadil v příuštní části po obou stranách konchy. Heleny se o obě takto vzniklé elevace opíral, přičemž postavení helenů mu zajišťovalo, že se nezabořovaly a zůstávaly stále při povrchu na příuštním svahu.

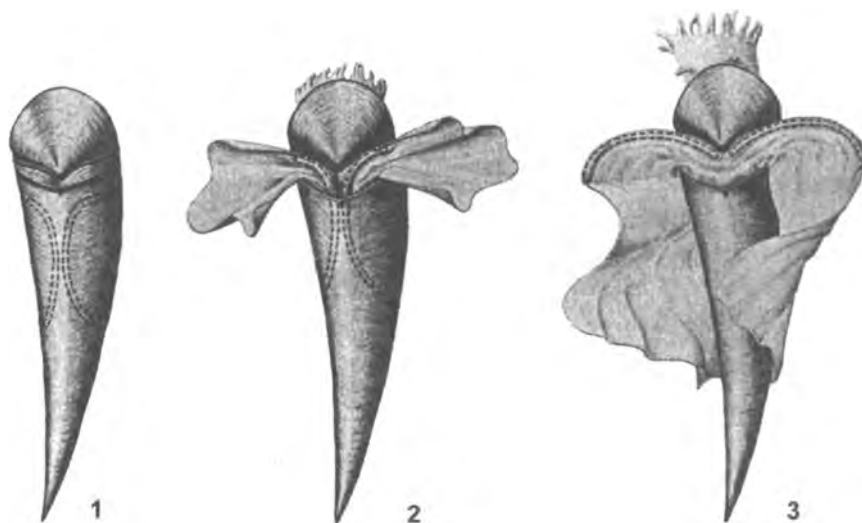
STRATIGRAFIE. Skupina je známa od **spodního kambria** do **středního permu**. Svou největší radiaci prodlélala již v **kambriu**, odkud je známo nejvíce druhů. Během ordoviku je stále bohatě diverzifikována, zatímco počínaje silurem počet druhů výrazně klesá a z permokarbonu jich je známo již jen kolem deseti.

SYSTEM. Hyoliti jsou mezi měkkýše řazeni provizorně, protože nebyly nalezeny znaky, které by příslušnost k tomuto kmeni jednoznačně potvrdily. Existují i představy, že hyoliti tvoří samostatný živočišný kmen.

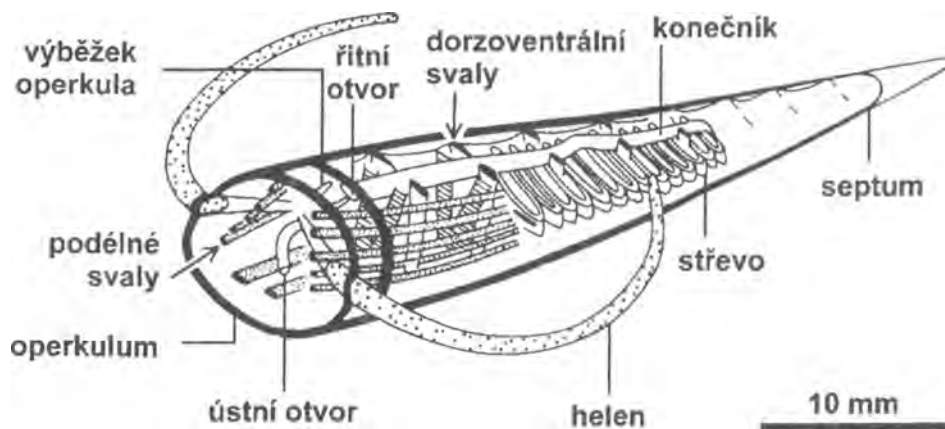
Dělení třídy *Hyolitha* na řády je založeno na vnitřní morfologii vrcholové části (počtu komůrek). V podrobnější klasifikaci se odráží tvar příčného průřezu schránkou, charakter ústí a operkula apod. Zástupci dvou hlavních skupin *Hyolithida* (spodní kambrium – střední perm) a *Orthothecida* (spodní kambrium – střední devon) jsou např. *Elegantilites* MAREK (ordovik, obr. 243.1–6) a *Orthotheca* NOVÁK (kambrium – střední devon, obr. 243.7–11).



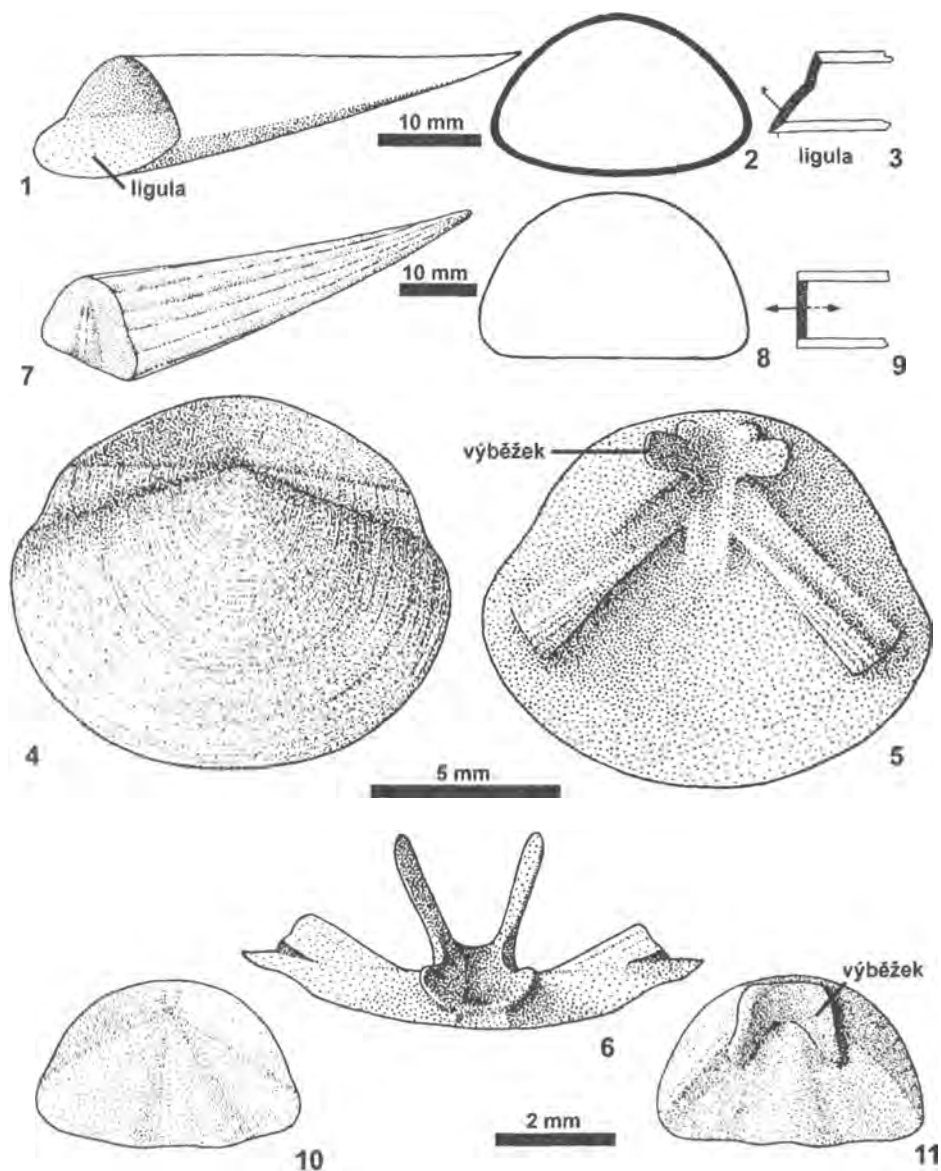
Obr. 240. Rekonstrukce hyolita rodu *Hyolithes* EICHWALD, na které jsou znázorněny pevné části a vyznačena orientace schránky a živočicha (MAREK 1963, POJETA in BOARDMAN & al. 1987).



Obr. 241. Rekonstrukce možného způsobu života hyolitů (heleny vyznačeny čárkovaně, jejich pozice je odvozena od fosilních nálezů): 1 schránka uzavřena operkulem, 2 operkulum otevírá schránku, živočich částečně vysunut, 3 schránka je otevřena a živočich vysunut včetně volné části pláště, která zajišťuje pohyb hyolita (FISHER in MOORE 1962).



Obr. 242. Rekonstrukce hyolita rodu *Gompholites* MAREK; znázorněny pouze části střeva a svalů (POJETA in BOARDMAN & al. 1987).



Obr. 243. Příklady schránek a víček hyolitů: 1-6 *Elegantiolites* MAREK, ordovik, 1 schránka bez víčka, 2 příčný průřez schránkou, 3 podélný průřez částí schránky při ústí (šipka ukazuje možný směr pohybu operkula – vyznačeno tmavě), 4 pohled na vnější povrch víčka, 5 vnitřní povrch víčka (výběžky sloužily k úponu svalů), 6 dorzální pohled na víčko, 7-11 *Orthotheca* NOVÁK, kambrium - střední devon, 7 schránka s víčkem, 8 příčný průřez schránkou, 9 podélný průřez částí schránky při ústí (šipka ukazuje možný směr pohybu operkula – vyznačeno tmavě), 10 pohled na vnější povrch víčka, 11 vnitřní povrch víčka (1, 4-6 MAREK 1967, 2-3, 9 MAREK 1966, 7-8, 10-11 MAREK 1963).

Třída: *Cricoconarida* – tentakuliti

CHARAKTERISTIKA. Tentakuliti jsou živočichové, kteří si ke své ochraně vytvářeli **drobné** (0,8–80 mm dlouhé), **úzce kónické** (kuželovité), **přímé schránky**. Každá schránka vyrůstá z **embryonální komůrky (protokonchy)** ve vrcholu kužele. Tato komůrka má kónický nebo kapkovitý tvar. Od vrcholu se kužel rozevívá pod malým růstovým úhlem (2–8°) směrem ke **kruhovitému ústí**. Schránka je pokryta **příčnými prstenci** (obr. 244), jež zesilují schránku. Projevují se vždy výrazněji a ostřeji na vnějším než na vnitřním povrchu. Uvnitř schránky se tedy mohou vyskytovat mělké deprese anebo je povrch zcela hladký. U některých forem jsou ve vrcholových partiích uvnitř kužele **přepážky (septa)**, která dělí tento prostor na komůrky (obr. 244, 245.1). Schránka je **vápnitá** a má **laminární stavbu**. Lamin může být různý počet (obr. 245.1).

EKOLOGIE. Tentakuliti se nacházejí výhradně v **mořských** sedimentech. Podle morfologie schránky se usuzuje, že žili převážně planktonicky v klidnějších vodách v nevelké hloubce.

STRATIGRAFIE. Nálezy tentakulitů pocházejí z hornin **spodnoordovických až svrchnodevonských**. Maximum rozvoje skupina dosáhla během **devonu**, kde je také stratigraficky důležitá. Od středního devonu však zaznamenává ústup, který vrcholí při svrchnodevonském vymírání (frasn-famen). Těsně po této události mizí poslední tentakuliti.

SYSTÉM. Tentakuliti jsou řazeni mezi měkkýše provizorně. Průkazné znaky pro jejich systematické zařazení se nezachovaly.

V rámci třídy *Cricoconarida* se rozlišují dva řády – *Tentaculitida* a *Dacryoconarida*, lišící se tvarem embryonální komůrky.

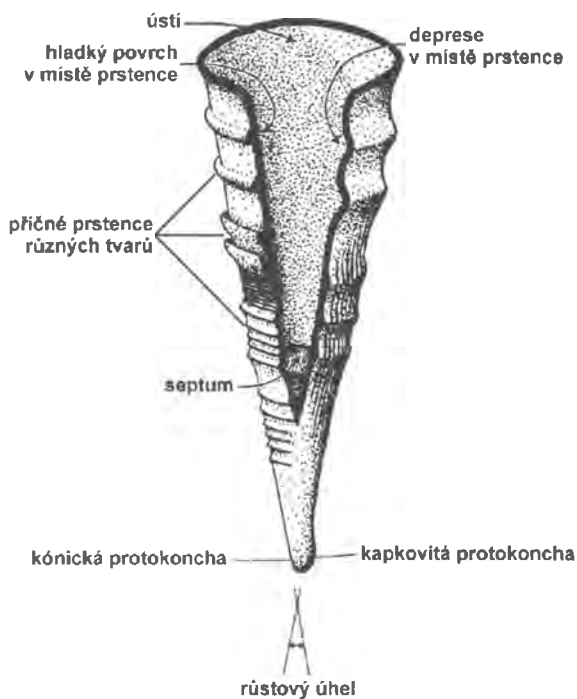
Řád: *Tentaculitida*

CHARAKTERISTIKA. „Praví“ tentakuliti se vyznačují **kónickou embryonální komůrkou** (obr. 245.1). Ve vrcholové části schránky bývají obvykle **vyvinuta septa**. Vnější povrch je pokryt různě širokými, nepravidelně rozmístěnými příčnými prstenci, často s ostrými hřbety (*Tentaculites* SCHLOTHEIM, silur – svrchní devon, obr. 245.1).

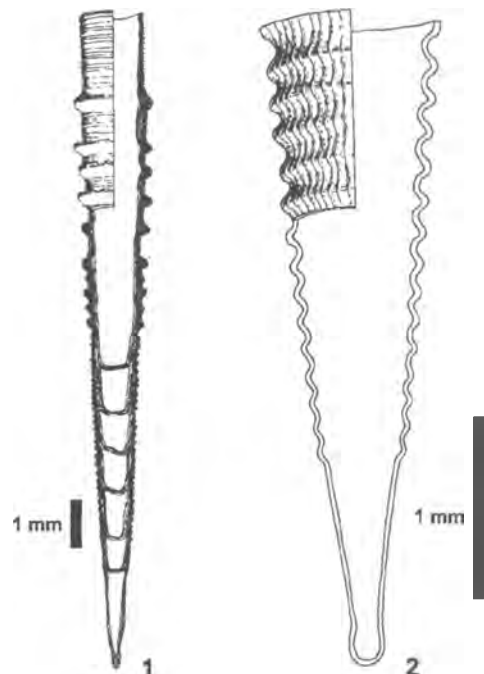
STRATIGRAFIE. Do tohoto řádu patří nejstarší tentakuliti pocházející ze **spodního ordoviku** (tremadoku). Skupina přežívá do **svrchního devonu** (frasn).

Řád: *Dacryoconarida*

CHARAKTERISTIKA. Hlavním znakem je **kapkovitá embryonální komůrka** (obr. 245.2). Obrys této komůrky tedy přesahuje celkový kuželovitý tvar schránky. Ve srovnání s „pravými“ tentakulity vytvářejí schránky menších rozměrů, průměrně 7–10 mm (oproti 15–30 mm). Ve vrcholové části **nemají septa**. Příčné prstence jsou široké, pravidelné a oblé; nejsou plně vyvinuty ve vrcholové části (*Nowakia* GÜRICH, svrchní silur – svrchní devon, obr. 245.2). Někteří zástupci mají schránku dokonce hladkou (*Styliolina* KARPINSKY, spodní silur – svrchní devon)



Obr. 244. Morfologické znaky schránky tentakulitů (FISHER in MOORE 1962).



Obr. 245. Řez schránkou a ukázka jejího vnějšího povrchu u typických zástupců tentakulitů: 1 *Tentaculites* SCHLOTHEIM (*Tentaculitida*) silur – devon, 2 *Nowakia* GÜRICH (*Dacryoconarida*) silur – devon (FISHER in MOORE 1962).

STRATIGRAFIE. První výskyt dakryokonaridních tentakulitů spadá do spodního **siluru**, poslední do **svrchního devonu** (famen). Tento řád se tedy objevil daleko později než předchozí, přežil však jen nepatrně déle. V devonu má značný stratigrafický význam.

Kmen: Arthropoda – členovci

CHARAKTERISTIKA. Členovci jsou **bilaterálně souměrní, coelomátní** živočichové. Tělo je zpravidla složeno z **většího počtu nestejnocenných článků (segmentů)**. Každý segment je tvořen čtyřmi destičkami (jedna břišní – sternum, jedna hřbetní – tergum a dvě postranní – pleury). Jednotlivé články jsou navzájem spojeny pružnými blankami, které umožňují např. ohnutí či protažení těla. Během vývoje došlo ke splývání různého počtu sousedních, sobě podobných článků ve větší celky. Většinou vznikají tři takové celky: **hlava (cephalon), hrud' (thorax) a zadeček (abdomen)**. Hlava u některých skupin splývá s různým počtem hrudních článků a vzniká **hlavohrud' (cephalothorax)**. Členovci mají **článkované končetiny** (odtud latinský název kmene). Původně bylo patrně pod každým článkem po páru stejnocenných končetin, které se vývojem diferencovaly, aby plnily různé funkce. U členovců vznikl ochranný, pevný tělní kryt, na který se zároveň upíná svalstvo. Jde o **vnější kostru**, jež je vylučována jednovrstevnou pokožkou. Buňky pokožky dávají vznik silné **kutikule**, obsahující **chitin**. Kutikula může být inkrustována uhličitánem vápenatým. Vytváří se tak hmota, která dobře fosilizuje. Pevná vnější kostra musí být **periodicky svlékána**, aby tělo mohlo zvětšovat objem. Téměř všichni členovci mají oddělené pohlaví a často se vyskytuje pohlavní dimorfismus (morfologické odlišení příslušníků jednotlivých pohlaví). Ontogenetický vývoj mají někteří členovci přímý, většina však prochází vývojem nepřímým (vajíčko – larva – dospělec). Raná ontogenetická stádia mají počet článků nižší, teprve dospělec dosahuje plného počtu článků a tělních přívesků. Tento počet se dále nezvyšuje, ale tělo může dále růst a zvětšovat se.

Ekologie. Členovci pronikli prakticky do **všech biotopů**. Lze je najít ve vodě (mořské i sladké), na souši i ve vzduchu. Jejich adaptabilita na nejrůznější způsoby života, prostředí, potravu apod. z nich činí evolučně velice úspěšnou skupinu, která dosáhla největší diverzifikace ze všech kmenů (nejstřízlivější odhady uvádějí více než 1 – 1,5 milionů fosilních i recentních druhů).

STRATIGRAFIE. Zástupci kmene *Arthropoda* jsou známi **od spodního kambria do recentu**. Někteří zástupci svrchnoproterozoických metazoí (z tzv. ediacarské fauny) připomínají např. segmentací nebo hlavovou částí pozdější členovce. Přiřazení těchto živočichů ke kmenu *Arthropoda* by ovšem bylo velmi spekulativní.

SYSTÉM. Na systematiku členovců existuje mnoho názorů. Některé považují celý kmen za monofyletický a dělí jej na nižší taxonomické jednotky, jiné za umělou polyfyletickou skupinu. Druhá skupina názorů rozděluje členovce na několik samostatných kmenů, aby se pokusila polyfyletičnost eliminovat a aby vytvořila přirozené monofyletické celky.

V tomto textu je dána přednost jedinému kmenu *Arthropoda*. Jeho další dělení je opět otázkou mnoha různých koncepcí.

Jako příklad možného dělení kmene členovců je uveden systém dvou oddělení a čtyř podkmenů, který je doplněn o stručné diagnózy jednotlivých taxonomických jednotek. Jde vlastně o rozšířenou a modifikovanou variantu níže uvedeného jednoduchého rozdělení kmene. Tato klasifikace je zde zmíněna proto, že její výpovědní hodnota může být pro mnohé usnadněním pro pochopení následujících kapitol.

Kmen *Arthropoda* se takto dělí na:

- oddělení *Amandibulata* – první pár končetin se výrazně odlišuje od ostatních končetin; za ústním otvorem nemají specializované končetiny přeměněné v ústní aparát. Zahrnuje podkmen *Trilobitomorpha* – první pár končetin je přeměněn v tykadla a podkmen *Chelicerata* – první pár končetin mají přeměněn v klepítka.
- oddělení *Mandibulata* – nejméně první pár končetin je přeměněn v tykadla; za ústním otvorem jsou nejméně dva páry končetin přeměněny v ústní ústrojí (mandibuly a maxily). Obsahuje podkmen *Branchiata* – první dva páry končetin mají přeměněny v tykadla, dýchacím ústrojím jsou žábry (tento podkmen zahrnuje korýše – *Crustacea*) a podkmen *Tracheata* – pouze první pár končetin je přeměněn v tykadla, druhý pár vymizel, dýchají vzdušnicemi.

Z praktického hlediska je v následujícím textu použito dělení kmene *Arthropoda* na následující podkmeny:

Trilobitomorpha – trojlaločnatci

Chelicerata – klepítkatci

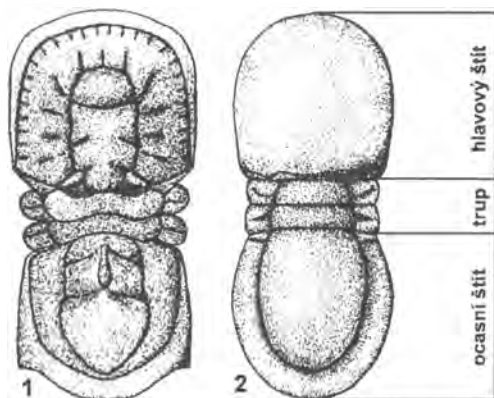
Crustacea – korýši
 Tracheata – vzdušnicovci
 Pycnogonida – nohatky

Podkmen: Trilobitomorpha – trojlaločnatci

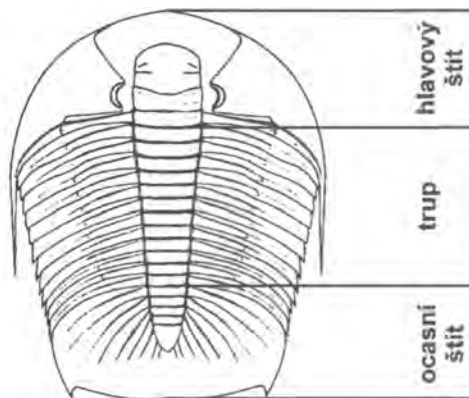
Třída Trilobita – trilobiti

CHARAKTERISTIKA. *Trilobita* (latinsky tres – tři, lobus – lalok) jsou **vyhynulou** skupinou paleozoických, dorzoventrálně zploštělých členovců malých až středních rozměrů (od několika mm po 70 cm délky), z nichž se většinou zachovává pouze chitinózní hřbetní krunýř (dorzální exoskelet).

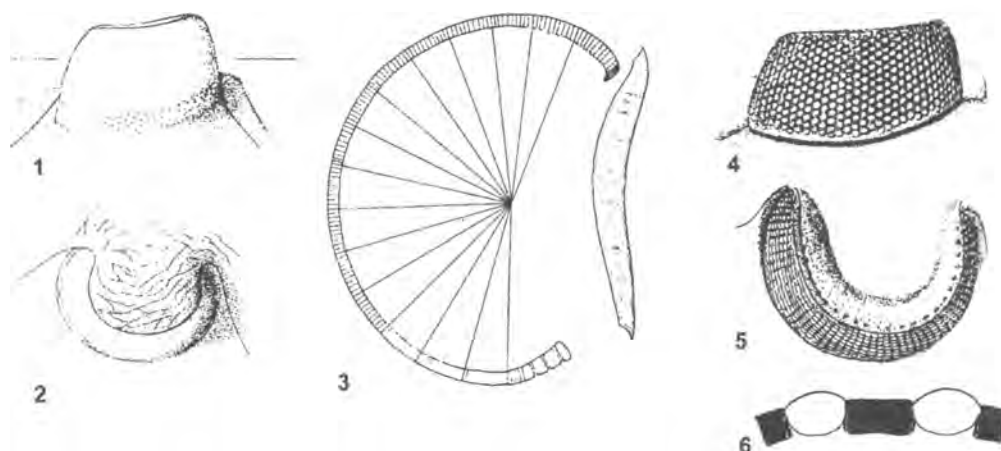
Hřbetní krunýř se podélně (sagitálně) dělí na tři části – **hlavový štít** (cephalon), **trup** (thorax) a **ocasní štít** (pygidium) (obr. 246, 247). Na spodní straně hlavového štítu je chitinózní **rostrum** a **hypostom** (kryt ústního otvoru). Příčně (transverzálně) lze na všech třech částech těla odlišit **osu** (rhachis) a **pleurální laloky** (pleurae). Na hlavovém štítu jsou dále rozlišovány následující části: **kranidium**, **glabela** (s glabelárními laloky a rýhami), **preglabelární pole**, **okrajový lem** a **rýha**, dále **týlní prstenec**, **pevné a volné líce** a **palpebrální laloky** nesoucí oči. Oči trilobitů mohou být dvojího typu: **holochroální** – početná očka leží vedle sebe a byla kryta společnou rohovkou, **schizochroální** – každé očko je kryto vlastní rohovkou (obr. 248).



Obr. 246. Rekonstrukce morfologie exoskeletů středokambričských agnostidních trilobitů: 1 *Diplorhina triplicata* HAWLE & CORDA, 2 *Phalagnostus nudus* (BEYRICH) (FATKA 1990).



Obr. 247. Rekonstrukce morfologie exoskeletu svrchnokambričského trilobita *Dikelocephalus minnesotensis* OWEN (HUGHES 1994).

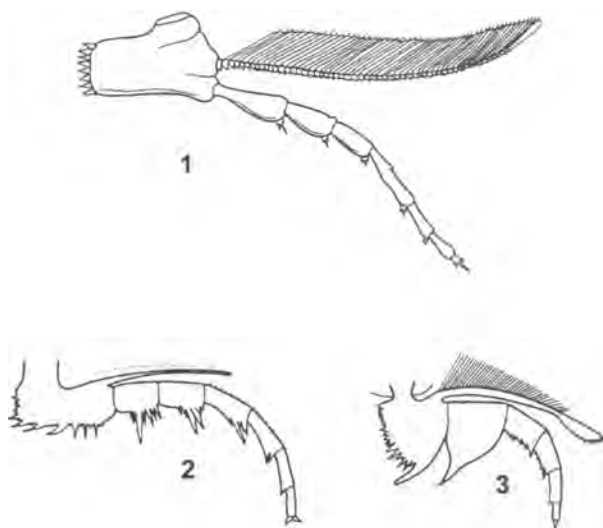


Obr. 248. Zřecí plochy očí trilobitů, holochroální oko spodnoordovického rodu *Asaphus* BRONGNIART při pohledu ze strany (1), shora (2) a v horizontálně vedeném příčném řezu (3), schizochroální oči spodnodevonského rodu *Odontochile* HAWLE & CORDA při pohledu ze strany (4), shora (5) a v příčném řezu (6) (CLARKSON 1973, 1975).

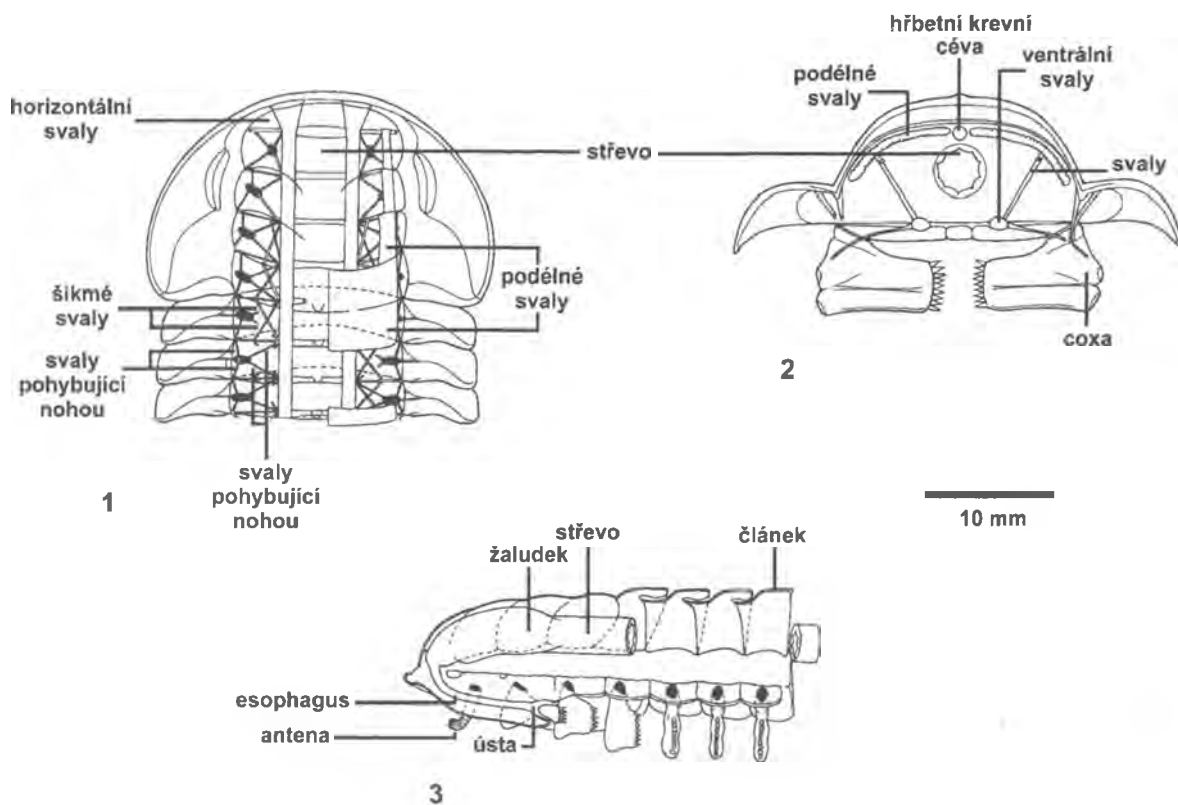
Na ventrální straně těla byl v hlavové části první pár končetin přeměněn v **článkovaná tykadla** (antennae), další čtyři páry hlavových končetin sloužily k chytání a mechanickému zpracování potravy (drobná kusadla). Končetiny trupových a ocasních článků se skládaly ze dvou větví. Z bazálního článku (**koxopodit**) vyrůstala větev zabezpečující dýchání – tvořena lupenitými žábry (**exopodit**) a větev sloužící k pohybu (lokomoční **endopodit**). Obě větve byly článkované (obr. 249). Měkké části jsou stejně jako končetiny známy jen u několika málo druhů.

Trávicí soustava trilobitů se skládá z úst, jícnu, žaludku (leží v hlavové části), střeva (probíhá trupem) a řitního otvoru (ústí na spodní straně pygidia) (obr. 250). Zbytky krevní soustavy nebyly zjištěny a její stavbu lze odvozovat pouze na základě analogie s jinými členovci.

Trilobiti byli pravděpodobně gonochoristé (odděleného pohlaví), u některých druhů je popisován pohlavní dimorfismus.



Obr. 249. Rekonstrukce dvouramenných končetin trilobitů: 1 končetina pátého trupového článku u rodu *Triarthrus* GREEN, 2 první trupový článek u rodu *Olenoides* MEEK, 3 druhý pygidialní článek u rodu *Naraoia* WALCOTT (ROBISON in BOARDMAN & al. 1987).



Obr. 250. Rekonstrukce vnitřní anatomie ordovického rodu *Triarthrus* GREEN: 1 dorzální pohled na hlavu a první tři trupové články dokumentující svaly, 2 příčný řez pátým trupovým článkem, 3 laterální řez hlavou a prvními třemi trupovými články (ROBISON in BOARDMAN & al. 1987).

ONTOGENEZE. Z vajíček se líhly larvy, které jsou označovány jako protaspidní stadium. Další růstová stadia jsou označována jako meraspidní a holaspidní.

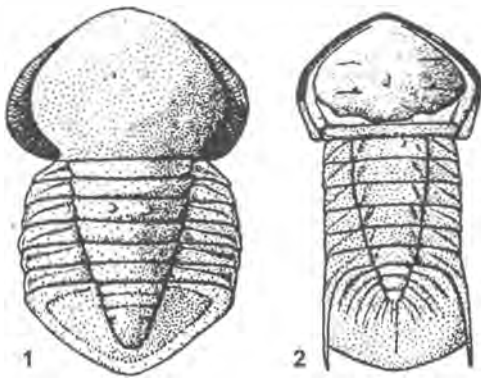
Protaspidní stadium – od vylíhnutí po rozlišení hlavového a ocasního štítu.

Meraspidní stadium – od oddělení prvního trupového článku po dosažení plného počtu trupových článků.

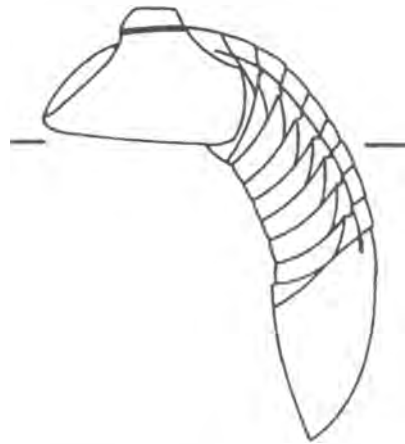
Holaspidní stadium – probíhá zvětšování krunýře. Končí stadiem gerontickým.

EKOLOGIE. Trilobiti žili výhradně v moři. Povrch krunýře bývá více či méně hladký, obvykle jím prostupují různé typy mechanoreceptorů a chemoreceptorů, které ústí na vnějším povrchu, kde vytvářejí hrboleky různé velikosti. Na spodní straně krunýře (tzv. duplikatuře) některých benthicky žijících druhů jsou vyvinuty tzv. **terrace lines** (ridges). Jedná se o schodovitě ustupující skulptury, jejichž vzájemná vzdálenost koresponduje se zrnitostí okolního sedimentu. Terrace lines ulehčovaly trilobitům hrabání ve svrchní vrstvě sedimentu.

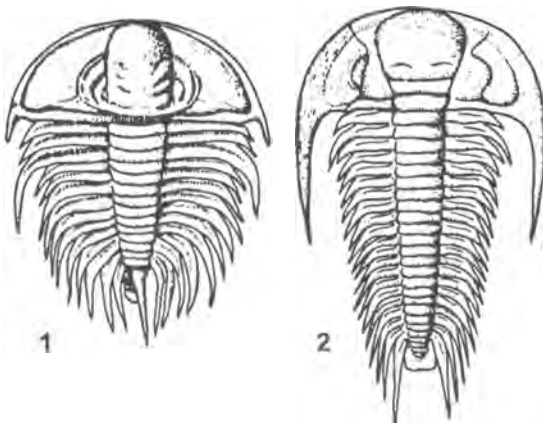
Někteří trilobiti byli slepí (žili zcela zahrabáni ve dně nebo uvnitř dutin, popřípadě dávali přednost hlubokovodním podmínkám, kde byl již nedostatek světla) (obr. 256), jiní se naopak vyznačují hypertrofovanými očima na dorzální straně krunýře (cyklopygidní skupina) (obr. 251), což svědčí o životě v prostředí s poněkud omezenými světelnými podmínkami. Někteří trilobiti mají oči posazené výrazně výše nad hlavovým krunýřem, což je interpretováno tak, že žili zahrabáni v sedimentu, z něhož vyčnívaly právě oči na tykadlovitých násadkách (obr. 252). Příslušníci řádu *Agnostina* (obr. 246) mají jen zcela vzácně vyvinuté oči dorzální, typické jsou pro ně oči ventrální, uložené v bezprostředním okolí ústního otvoru.



Obr. 251. Rekonstrukce morfologie exoskeletů ordovických trilobitů: 1 cyklopygidní rod *Pricyclopyge* R. & E. RICHTER, 2 remopleuridní rod *Girvanopyge* KOBAYASHI s hypertrofičnými očima (FORTEY 1985).



Obr. 252. Ordovický trilobit rodu *Nahannia* WESTROP & LUDWIGSEN při pohledu ze strany. Ocasní štít a trupové články zadní poloviny trupu jsou ponořeny do sedimentu, zatímco hlavový štít a přední část trupu leží na dně. V této životní pozici trilobiti vybírali organický detrit z povrchu sedimentu a částečně zabořeni se pomalu pohybovali vpřed (na obrázku směrem doleva) (WESTROP 1983).



Obr. 253. Rekonstrukce morfologie exoskeletů kambričských trilobitů: 1 *Olenellus* BILLINGS, spodní kambrium, 2 *Paradoxides* BRONGNIART, střední kambrium (STANLEY 1989).



Obr. 254. Rekonstrukce morfologie exoskeletu silurského proetidního trilobita rodu *Prionopeltis* HAWLE & CORDA (ŠNAJDR 1980).

Výše uvedená morfologická pestrost krunýřů trilobitů svědčí o vysokém stupni přizpůsobení různým způsobům života. Většina trilobitů, především středně velké a větší formy s plochým, robustním krunýřem, je v současnosti považována za filtrátory. S největší pravděpodobností se živili organickým detritem, který vybírali z povrchu mořského dna při mělkém hrabání. Drobní a středně velcí trilobiti (např. agnostidi – obr. 246, cyklopygidi – obr. 251) s nápadně tenkými krunýři jsou obvykle považováni za zástupce planktonu a nektonu. Tomu nasvědčuje i velmi nízký hydrodynamický odpor, který krunýře těchto trilobitů vykazují v proudící vodě.

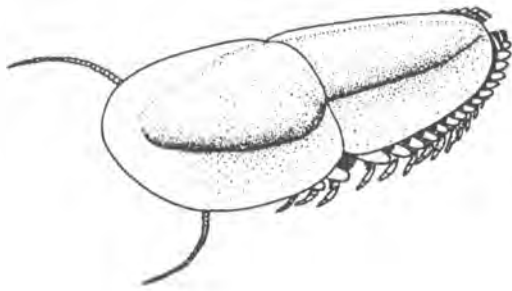
STRATIGRAFIE. Trilobiti jsou stratigraficky významní od svého objevení v **kambriu** až do vyhynutí v **permu**. Největšího stratigrafického významu dosahují v průběhu kambria a ordoviku, později se jejich stratigrafický význam snižuje. Někteří planktonicky a nektonně žijící trilobiti byli celosvětově rozšířeni a umožňují stratigrafickou korelaci i paleogeograficky velmi vzdálených oblastí.

SYSTÉM: Systematické rozdělení trilobitů je založeno na morfologii krunýře, mezi nejdůležitější znaky patří stavba hlavového štítu (lícni švy, glabela), počet a morfologie trupových článků a morfologie pygidia. Na základě průběhu lícniho švu jsou trilobiti děleni na opistopární, propární a gonatopární. Na základě velikosti pygidia dělíme trilobity neformálně na mikropygidní (obr. 253), makropygidní (obr. 257) a isopygidní (obr. 247). Třída obsahuje několik řádů a mnoho nižších jednotek, jejichž poslední uspořádání je v následujícím přehledu:

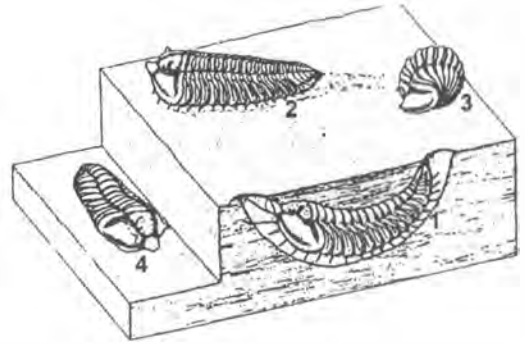
Řád <i>Agnostida</i>	podřád <i>Eodiscina</i> podřád <i>Agnostina</i> (obr. 246)
Řád <i>Redlichiida</i>	nadčeleď <i>Olenelloidea</i> (obr. 253.1) nadčeleď <i>Redlichioidea</i> nadčeleď <i>Paradoxidoidea</i> (obr. 253.2)
Řád <i>Naraoiida</i>	(obr. 255)
Řád <i>Corynexochida</i>	podřád <i>Corynexochina</i> podřád <i>Scutelluina</i> podřád <i>Leiostegiina</i> podřád <i>Lichina</i>
Řád <i>Phacopida</i>	podřád <i>Calymenina</i> (obr. 256) podřád <i>Phacopiina</i> (obr. 257) podřád <i>Cheirurina</i>
Řád <i>Ptychopariida</i>	podřád <i>Ptychopariina</i> nadčeleď <i>Ellipsocephaloidea</i> nadčeleď <i>Ptychoparioidea</i> podřád <i>Olenina</i> podřád <i>Harpina</i>
Řád <i>Asaphida</i>	nadčeleď <i>Anomocaroida</i> nadčeleď <i>Asaphoidea</i> nadčeleď <i>Dikelocephaloidea</i> (obr. 247) nadčeleď <i>Remopleuridoidea</i> nadčeleď <i>Cyclopygoidea</i> (obr. 251) nadčeleď <i>Trinucleoidea</i>
Řád <i>Proetida</i>	nadčeleď <i>Proetoidea</i> (obr. 254) nadčeleď <i>Bathyroidea</i>

Podkmen *Chelicerata* – klepítkatci

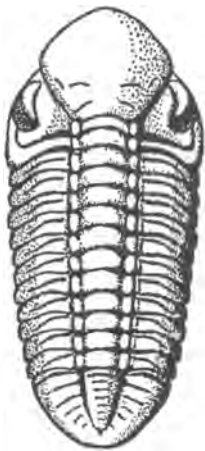
CHARAKTERISTIKA. Nemají oddělenou hlavu, předních sedm článků těla splývá v **hlavohrud'** (**proso-**ma), která nese **šest párů** jednovětvitých **končetin**. Zadní část těla (**opistosoma**, **abdomen**) složená z různého počtu článků bývá u starobylých vodních klepítkatců a u štírovitých rozdělena v širší **mezosomu** (někdy s končetinami přeměněnými na žábry) a užší **metasomu** bez končetin, zakončenou **trnem** (**telsonem**). Typický pro klepítkatce je zánik předního páru hlavových končetin tj. tykadel (antenu). Prvním párem se tak stávají **chelicery** nesoucí **klepítka** (chelae) a druhým **pedipalpy** (někdy také s klepítky nebo klepety) (obr. 258). Obojí jsou umístěné před ústy a slouží k uchopování a zpracování potravy. Za ústy jsou **čtyři páry lokomočních** končetin sloužících k pohybu a u vodních klepítkatců také k plavání – poslední pár může být veslovitě rozšířený. **Dýchají žábry, vzdušnicemi** nebo **plicemi**. Pohlaví jsou odděleného. Četní klepítkatci mají **jedové žlázy** spojené buď s chelicerami nebo s telsonem.



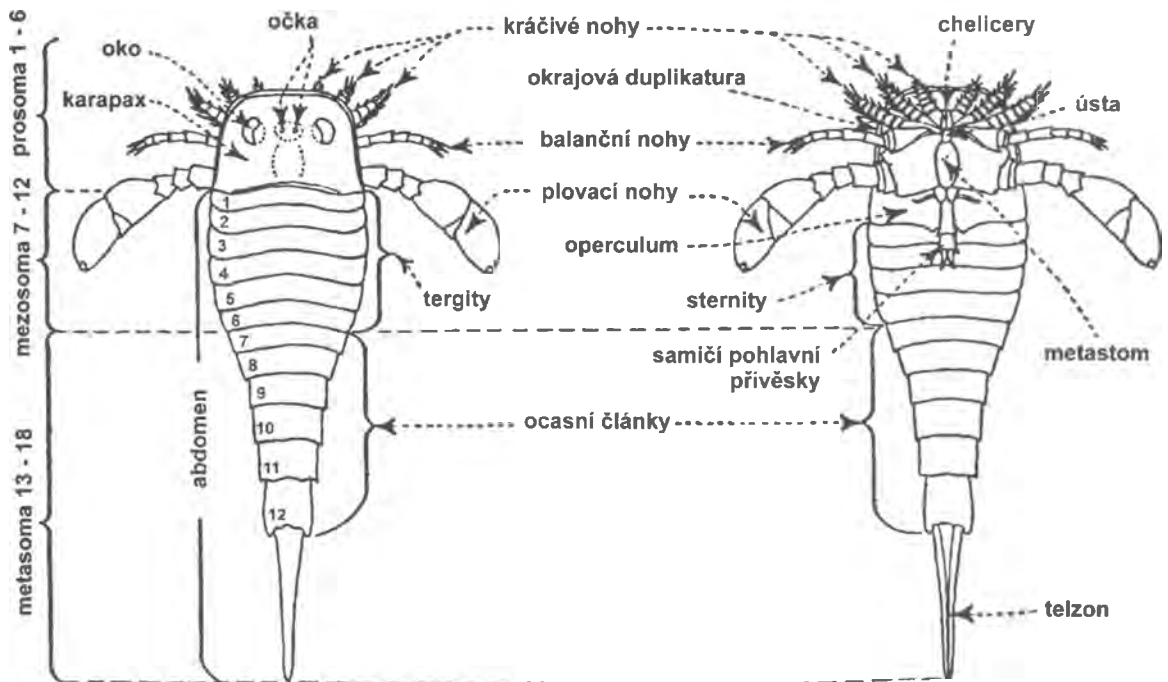
Obr. 255. Rekonstrukce morfologie exoskeletu středokambrického trilobita rodu *Naraoia* WALCOTT (BRIGGS & al. 1995).



Obr. 256. Různé životní pozice kalymenidního trilobita rodu *Neseuretus* HICKS: 1 předpokládaná pozice v doupěti ve tvaru U, 2 trilobit lezoucí po dně, 3 stočený trilobit, 4 mrtvý jedinec (HAMMANN 1985).



Obr. 257. Rekonstrukce morfologie exoskeletu devonského fakopidního trilobita rodu *Phacops* EMMRICH (CHLUPÁČ 1973).



Obr. 258. Morfologie chelicerát, kyjonožec rodu *Eurypterus* DE KAY, silur, Severní Amerika (CLARKE & RUEDEMANN 1912).

EKOLOGIE. Starobylí klepítkatci byli mořští, ale často jim vyhovovalo i brakické prostředí. Klepítkatci byli jednou z prvních skupin živočichů, která vystoupila v siluru na souš. Zatímco po devonu vodní druhy zaznamenaly prudký úbytek (dnes žije jen rod *Limulus* MÜLLER), suchozemské se rozšířily prakticky do všech biotopů souše. Některé opět láká voda (vodouch *Argyroneta* LATREILLE).

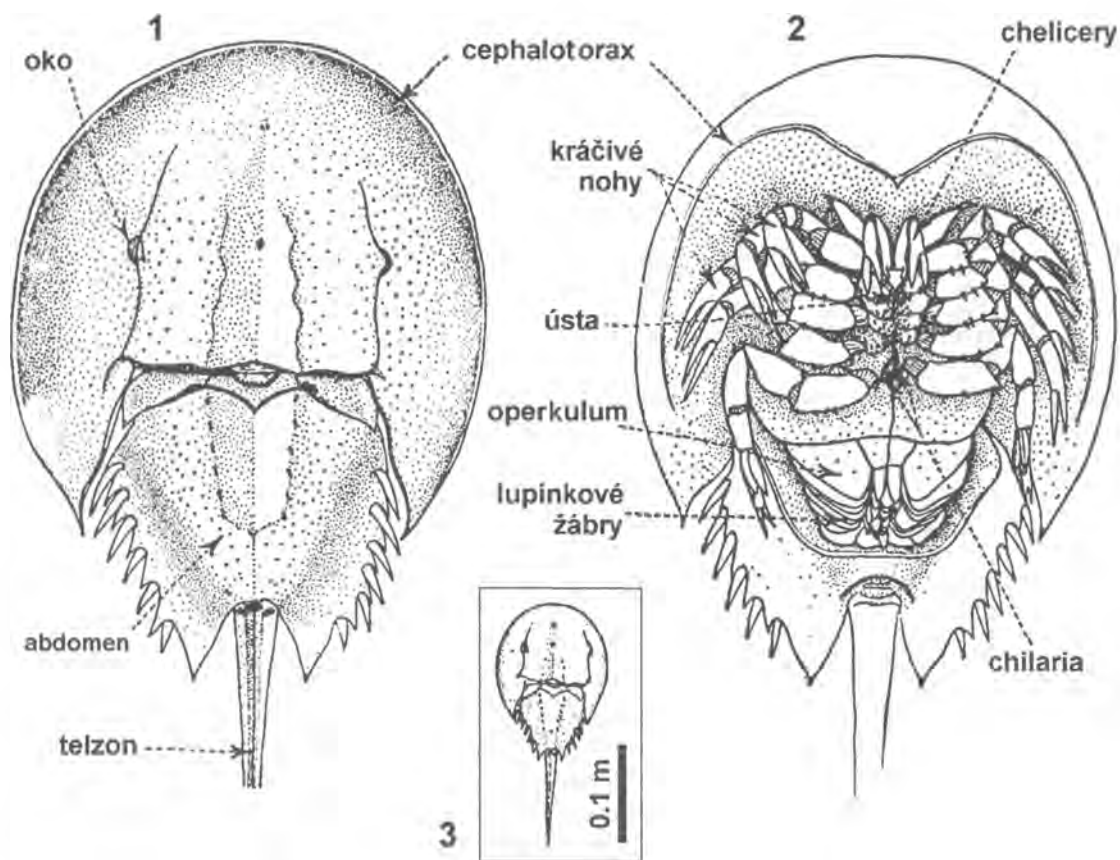
STRATIGRAFIE. Známí od kambria do recentu, vodní klepítkatci hojně od kambria do karbonu, pak sporadictí, suchozemští existují od siluru, od devonu hojně.

SYSTÉM. Dělí se na třídy *Merostomata*, *Scorpionomorpha*, *Arachnida*, *Solifugomorpha*, *Acaromorpha*. Všechny mají fosilní zástupce.

Třída: *Merostomata* – hrotnatci

CHARAKTERISTIKA. Vodní klepítkatci s velkou polokruhovitou prosomou (obr. 259) se zašpičatělými lícními úhly nebo trny, mezosoma většinou článkovaná, ale také ze splynutých článků (u limulidů), metazoma zakončena dlouhým mečovitým telzonem bez jedové žlázy, který může i samotný tvořit metasomu. Na hřbetní straně prosomy obvykle jeden pár postranních velkých složených očí a jeden pár jednoduchých středních oček, na břišní straně jsou chelicery, pedipalpy a čtyři páry kráčivých končetin, všechny zakončené klepítky. Na mezosomě jsou dvouvětvěné listovité končetiny se žábry. Střevo se silně rozvětvenými výrůstky (divertikulum) vyplňuje celou tělesnou dutinu (podobná divertikula mají i trilobiti). V ontogenezi je zajímavé první vývojové, „trilobitové“ stadium bez telzonu. Druhé vývojové stadium již telzon má. Naznačuje to příbuznost a asi společné předky s trilobity. Fosilizaci hrotnatců usnadňuje silně zvápenatělý chitinózní krunýř.

EKOLOGIE. Asi pět druhů recentního rodu *Limulus* MÜLLER (ostrorep) žije v litorálu tropických a subtropických moří a v ústích řek jv. Asie a atlantského pobřeží Severní a Střední Ameriky na písčitém, popř. jílovitém dně, kde sbírají drobné živočichy aj. Při rozmnožování se hromadně stěhují do přílivové zóny a za odlivu prohrabávají písek a kladou do něj vajíčka. Nálezové okolnosti potvrzují, že fosilní žili podobným způsobem.



Obr. 259. Morfologie hrotnatců, *Limulus polyphemus* LINNAEUS, recent, Atlantický oceán: 1 hřbetní strana, 2 břišní strana, 3 celkový pohled (SHROCK & TWENHOFEL 1953).

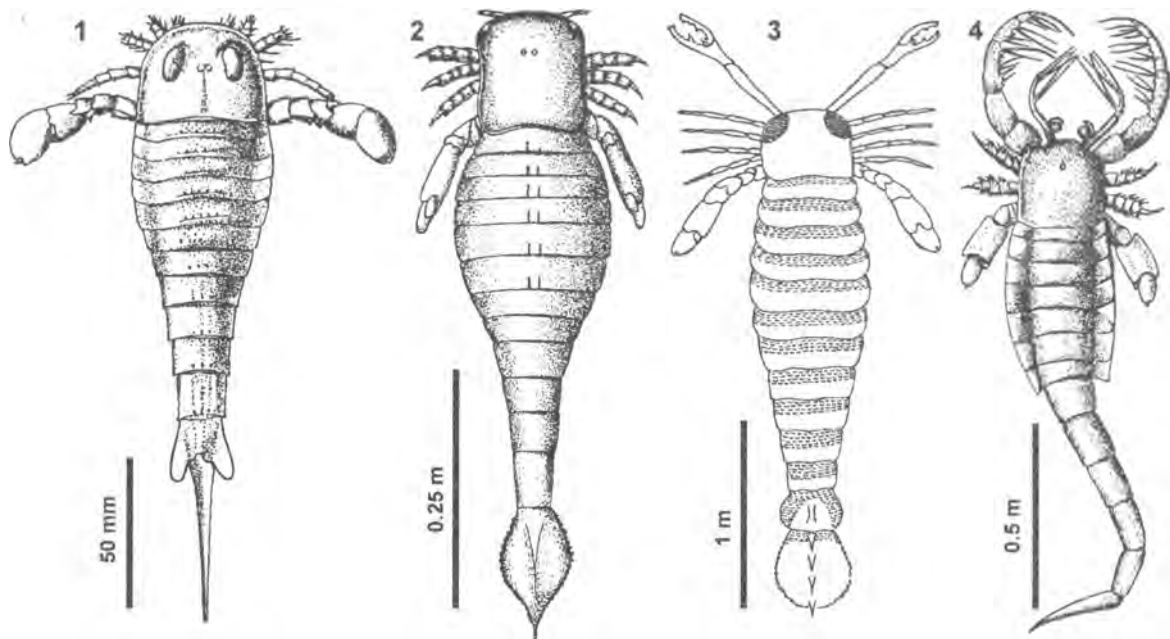
STRATIGRAFIE. Aglaspididi jsou známi z kambria Severní Ameriky, chasmataspididi ze spodního ordovíku Severní Ameriky, limulidi jsou rozšířeni od siluru do recentu v Americe, Evropě i Asii. Ze svrchní jury Solnhofenu jsou známé i řady stop s uhynulým limulem na konci. V ČR byli nalezeni v mořských patrech ostravského karbonu.

SYSTÉM. Řády: *Aglaspidida* – poněkud připomínají trilobity s telsonem, *Chasmataspidida* – mají krátkou širokou mezosomu tvořící s prosomou ovál a dlouhou užší metasomu z devíti článků zakončenou telsonem, *Limulida* – ostreopi s velkou polokruhovitou prosomou, mezosomou ze splynutých článků, metasomu tvoří často jen velmi dlouhý telzon.

Třída: *Scorpionomorpha*

CHARAKTERISTIKA. Mají velkou prosomu, mezosomu i metasomu článkovanou, na konci s telzonem. Z osmi řádů mají pro paleontologii význam *Eurypterida* – kyjonožci a *Scorpionida* – štíři.

Kyjonožci – *Eurypterida* – jsou vymřelí vodní klepítka, hojní v paleozoiku (obr. 260). Byli to největší existující členovci v historii Země, někteří dosahovali až 3 m délky. Končetiny mimo chelicery mají bez klepítek, druhý až pátý pár je obvykle kráčivý, jen u rodu *Mixopterus* RUEDEMANN je druhý a třetí pár větvenatý a slouží k lákání a uchopování kořisti. Poslední, šestý pár je plovací, veslovitě rozšířený. Ke zpracování potravy (drcení) slouží i ozubené kyčelní části lokomočních noh. Mezosoma a metasoma je z dvanácti článků, postupně se zužujících k telzonu, který má proměnlivý tvar, u mixoptera dráповitý zřejmě i s jedovou žlázou. Na prvních pěti člancích mezosomy jsou listkovité žaberní končetiny. Na prosomě mají pár velkých složených očí a další pár jednoduchých středních očí. Krunýř má charakteristickou skulpturu s drobnými pŕlměsíčky, takže lze identifikovat i drobné útržky. Nejčastějšími nálezy jsou však klepeta, telzony a ozubené kyčelní články nohou.



Obr. 260. Zástupci fosilních kyjonožců: 1 *Eurypterus fischeri* EICHWALD, silur, Pobaltí, 2 *Slimonia acuminata* (SALTER), silur, Anglie, 3 *Pterygotus (Acutiramus) bohemicus* (BARRANDE), silur, Čechy, 4 *Mixopterus kiaeri* STÖRMER, spodní. devon, Norsko (ŠPINAR & al. 1965).

Štíři – *Scorpionida* – jsou suchozemští klepítka s krátkými chelicerami a klepety na pedipalpách. Ostatní končetiny jsou kráčivé. Mezosoma (praeabdomen) je široká, metasoma (postabdomen) úzká, obě bez končetin, telzon dráповitý s jedovou žlázou. Dýchají plicními vaky.

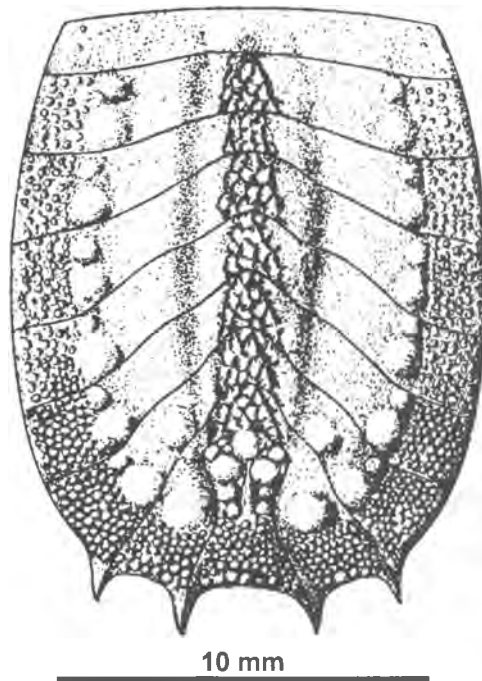
EKOLOGIE. Kyjonožci jsou považováni za mořské živočichy, ale velice často se vyskytují v brakickém prostředí, popř. i prostředí hypersalinním. Jsou mezi nimi druhy vagilně bentické, dobří plavci (*Eurypterus* DE KAY a *Pterygotus* AGASSIZ) i druhy číhající na kořist v porostech řas (*Mixopterus* RUEDEMANN). U štírů jsou všechny recentní druhy suchozemské, ale silurský *Palaeophonus* THORALL & LINDSTRÖM (obr. 261) patrně byl ještě vodním živočichem.

STRATIGRAFIE. Kyjonožci žili od ordoviku do spodního permu s maximálním rozvojem ve svrchním siluru a spodním devonu. V barrandienu jsou hojní zejména v požárském souvrství („eurypterový lom“ ve Velké Chuchli). Štíři jsou známi od siluru, fosilní nálezy jsou však mimo karbon velmi řídké. U nás popsáni FRIČEM z radnického karbonu.

SYSTÉM. Dělí se na šest žijících řádů, z nichž jsou významní *Scorpionida*, a dva řády jsou vymřelé. Z těch jsou nejvýznamnější *Eurypterida*.



Obr. 261. Vodní štír *Palaeophonus* THORALL & LINGSTRÖM, silur, Gotland, Švédsko (DRUŠIC 1974).



Obr. 262. Krunýř zadečky pavouka *Pseudoeophrynus ostraviensis* PŘIBYL, svrchní karbon, Morava (PŘIBYL 1958).

Třída: *Arachnida* – pavoukovci

CHARAKTERISTIKA. Suchozemští klepítkatci s velkou **hlavohrudí**, krátkými klepítkovitými nebo háčkovitými **chelicerami** opatřenými často jedovými žlázami, dlouhými **pedipalpami** a **čtyřmi páry kráčivých nohou**. **Hlavohrudí** i **abdomen** (opistosoma) obvykle bez **segmentace**. Dýchají **vzušnicemi** nebo **plicními vaky**. Fosilní nálezy jsou vzácné. U pravých pavouků (*Araneae*) s měkkou hlavohrudí a abdomenem odděleným **tenkou stopkou** se zachovávají silně sklerotizované sternální desky hlavohrudí a nohy (u nás např. v oligocénním diatomitu od Bechleovic). Výjimkou jsou nálezy celých pavouků i s kousky pavučin v jantaru. U zástupců podtřídy *Soluta* se nejčastěji zachovává **skulpturovaný abdomen** se zřetelnými **segmenty** (obr. 262) (u nás relativně časté nálezy v českém i moravském karbonu). Zbytky sekáčů (*Opiliorhaphae*) se segmentovaným abdomenem a dlouhými nohami jsou raritou.

EKOLOGIE. Výhradně **suchozemští**, do vody sestupuje např. vodouch stříbřitý (*Argyroneta aquatica* CLERCK), ale i ten žije v zachycené bublině vzduchu. Některé druhy jsou **sociální**. Všichni jsou dravci, kořist chytají velmi rozmanitými způsoby.

STRATIGRAFIE. Práví pavouci existují **od karbonu**, s řídkými nálezy zejména v karbonu a terciéru. Pancířnatí pavouci (*Soluta*) jsou hojní **v devonu a karbonu**, **v recentu** jsou známi z tropů. Sekáči byli nalezeni vzácně v karbonu, jinak jsou pouze recentní.

SYSTÉM. Podtřída *Araneae* – praví pavouci s jedním vymřelým a třemi dodnes žijícími řády. Podtřída *Soluta* – pancířnatí pavouci s dvěma řády a podtřída *Opiliorhaphae* – sekáči se třemi řády, z nichž jeden dožil recentu.

Třída *Solifugomorpha* – solifugy

CHARAKTERISTIKA. Asi 5 cm velcí klepítkači poněkud připomínající vzhledem pavouky. Tělo se dělí na hlavový oddíl (**proterosoma**) nesoucí velké a silné klepetovité, svisle postavené **chelicery**, dlouhé **pedipalpy** a **první pár nohou**, úzkou segmentovanou **mezosomu** s třemi posledními páry nohou a velkou segmentovanou **opistosomou**. Mají jeden pár **jednoduchých očí** a dýchají **trachejemi**.

EKOLOGIE. Jsou to **suchozemští** noční dravci žijící v pouštích.

STRATIGRAFIE. **Recentní**, jako fosilie jsou známé jen z **karbonu** Severní Ameriky a **jury** Německa.

SYSTEM. Jediný řád *Solifuga*.

Třída: *Acaromorpha* – roztočovití

CHARAKTERISTIKA. Většinou drobní až mikroskopičtí klepítkači s oddělenou přední částí těla (**gnathostoma**), na které jsou krátké **chelicery** a tenké **pedipalpy**, často modifikované do **bodavého ústrojí**. Zadní část těla splývá v jediný **nečlánkovaný celek** s kráčovými končetinami naspodu své přední části. Dýchají **trachejemi** nebo celým povrchem těla.

EKOLOGIE. **Suchozemští** roztočovití žijí na rostlinách a v půdě. **Vodní** (vzácně i mořští) se živí rozloženou organickou hmotou a jsou i draví. Četné druhy **parazitují** na bezobratlých (*Varroa jacobsoni* OUDEMANS), obratlovcích (klíšťata) i na rostlinách, kdy obvykle sají tělní tekutiny.

STRATIGRAFIE. **Recentní**, jako fosilie známí z **devonu** a z **terciéru** (z diatomitů a jantaru).

SYSTEM. Dělí se na tři řády – *Acariformes* (devon-recent), *Parasitiformes* (paleogén-recent) a *Opilio-carina* (recent).

Podkmen: *Crustacea* – korýši

CHARAKTERISTIKA. Nejvýznamnějším znakem korýšů jsou jejich rozeklané, **dvouvětevné končetiny**. Jejich základem je tříčlánkový **protopodit**, ze kterého vycházejí dvě mnohočlánkové větve – vnitřní **endopodit** a vnější **exopodit**.

Končetiny jsou vyvinuty na hlavě a hrudi, u některých korýšů i na zadečku. První dva hlavové články nesou každý po jednom páru **tykadel** – **antenuly** a **antény**. Další tři hlavové segmenty mají končetiny přeměněny v ústní ústrojí. První pár se nazývá **kusadla** – **mandibuly** (k jemnému rozmělnění potravy), další dva páry jsou **čelisti** – **maxily** (k hrubému rozmělnění potravy). Korýši dýchají **žábry**, které jsou umístěny na vnější straně protopoditů. Počet článků je u korýšů **proměnlivý** (10 – 50). Jsou však zřetelně rozděleny do tří celků – **hlavy** (cephalonu), **hrudi** (thoraxu) a **zadečku** (abdomenu). Na hřbetní straně pátého segmentu je časté zdvojení tělní stěny, která se během vývoje rozšíří a splyne s hřbetními destičkami (tergity) sousedních hrudních článků. Vzniká tak **hřbetní štít** – **karapax**, jenž kryje hlavohrud', anebo dvouchlopňová schránka uzavírající i celé tělo. Na konci zadečku je u většiny skupin korýšů vyvinut zvláštní článek zvaný **telson** (nenese žádné přívesky a nezapočítává se do počtu článků). Na jeho zadním konci bývají vyvinuty vidlicovitě uspořádané trny – **furka** (furkální vidlice).

Kutikula korýšů bývá často **inkrustována uhlíčitánem vápenatým** a usnadňuje tak jejich fosilizaci. Korýši se proto vyskytují hojně ve fosilním záznamu.

EKOLOGIE. Způsobem dýchání jsou korýši vázáni na **vodu** nebo alespoň na **vlhké prostředí** (u druhů, které žijí na souši). Většina jich žije v **mořích**. Mnoho skupin však proniklo do **sladkých vod**. Korýše najdeme ve všech hloubkách. Žijí **většinou benticky**, někteří se ovšem přizpůsobili **planktonickému** nebo **nektonnímu** způsobu života. Mohou se živit jak rostlinnou, tak živočišnou potravou. Mnozí korýši jsou **filtrátoři**, někteří jsou **dravci** a jiní se dokonce přizpůsobili **parazitickému** životu.

STRATIGRAFIE. Skupina je známa **od spodního kambria do recentu**.

SYSTEM. Znaky pro třídění jsou počet hrudních a zadečkových článků, stavba končetin apod. Korýši se dělí na řadu tříd. Jejich počet není dosud ustálen, bývá jich vyčleněno kolem deseti. V paleontologii se významněji uplatňují čtyři: *Branchiopoda* (lupenonožci), *Ostracoda* (lasturnatky), *Cirripedia* (svijonožci) a *Malacostraca* (rakovci).

Třída: *Branchiopoda* (*Phyllopoda*) – lupenonožci

CHARAKTERISTIKA. Mají **lupínkovité hrudní nohy**. Počet tělních článků, a tedy i končetin, je **neustálený**. V zadní části trupu končetiny chybějí. Druhý maxiliární segment (tj. celkově pátý) se na hřbetní straně rozšiřuje v **karapax**, který nepřiléhá k celému tělu, ale vzniká pod ním prostor. Tento pevný element je **chitinózní** nebo **vápno-chitinózní, jednoduchý a plochý** anebo **dvoudílný**.

EKOLOGIE. Jde o korýše žijící převážně v **sladké**, řídké v mořské **vodě**, kde mohou tvořit podstatnou součást zooplanktonu.

STRATIGRAFIE. Vyskytují se **od spodního devonu** do současnosti.

SYSTEM. Třída *Branchiopoda* je podle tvaru karapaxu dělena na dva řády: *Notostraca* – listonožky, u nichž je karapax tvořen **jedním plochým štítem** (např. *Triops* SHRANK – listonoh, svrchní karbon – recent; *Panacanthocaris* NOVOŽILOV, spodní jura, obr. 263) a *Onychura*, jehož zástupci mají karapax **dvoudílný**. V geologické historii má větší význam pouze podřád *Conchostraca* – škeblivky z řádu *Onychura*.

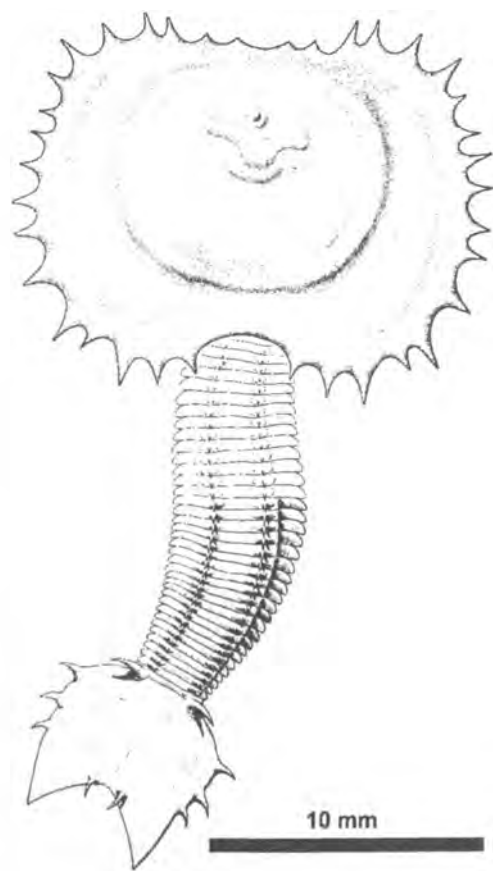
Podřád: Conchostraca – škeblivky

CHARAKTERISTIKA. Karapax má tvar **dvouchlopňové schránky**, která uzavírá u většiny druhů celé laterálně **zploštělé tělo** včetně hlavy (obr. 264). Karapax je **chitinózní**, někdy slabě impregnovaný uhličitánem vápenatým. Při svlékání **není** tento tělní kryt **odvrhován**, ale zůstává na vnější straně nové, větší misky. Tím se formují **přirůstkové linie**, často zřetelné (obr. 265). Na vnitřní straně karapaxu lze poblíž vrcholu pozorovat kruhový vtisk, který je místem úponu svěracího svalu. Hlava se stáčí na břišní stranu těla (obr. 264.1). Počet hrudních končetin kolísá mezi deseti a třiceti dvěma páry. Škeblivky dosahují délky těla nejvýše 2 cm. Jsou odděleného pohlaví, což u mnohých druhů vede i k dimorfismu schránek projevující se rozdíly ve tvaru či velikosti.

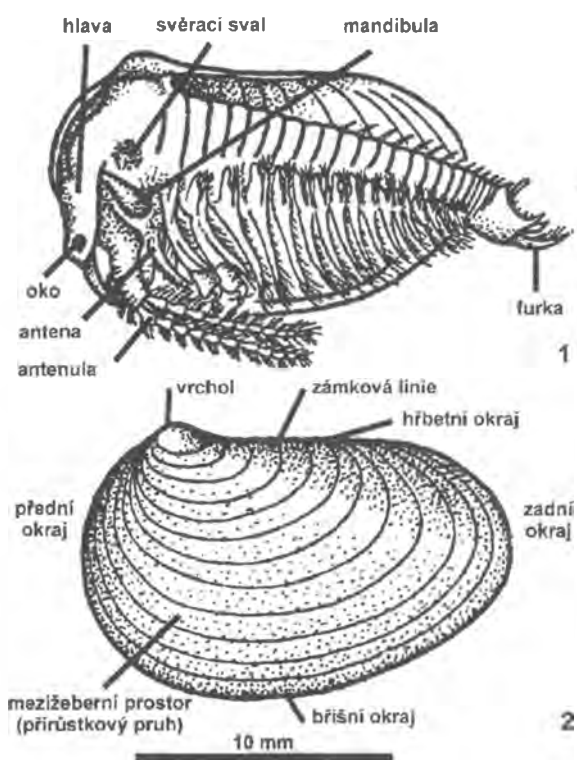
EKOLOGIE. Zástupci tohoto podřádu obývají **sladké a brakické vody**. Žijí na dně, kde leží na boku nebo se zahrabávají do bahna hlavou dolů.

STRATIGRAFIE. Skupina je známa **od spodního devonu** (nejisté nálezy pocházejí již ze siluru) až **do recentu**. Významné jsou např. v období permokarbonu.

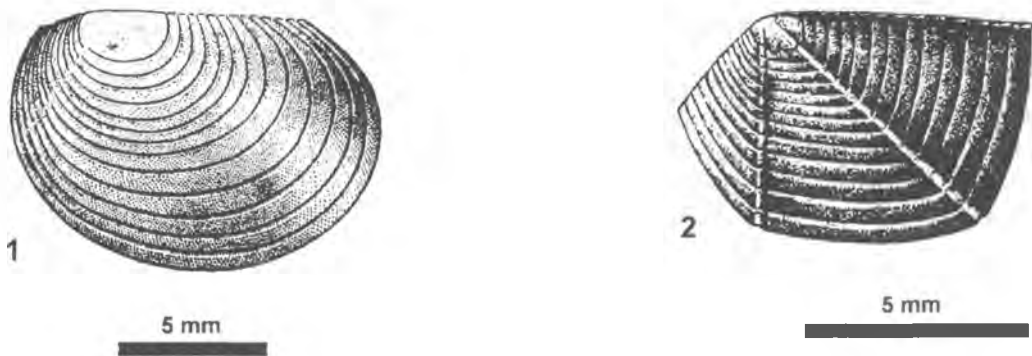
SYSTEM. Jednotlivé nižší taxony se rozlišují podle tvaru schránky, četnosti přirůstkových linií, přítomnosti radiálních žeber na schránce (analogickou strukturu lze pozorovat např. u mlžů) apod. (*Cyzicus* AUDOUIN (= *Estheria* RÜPPELL), recent; *Eocycticus* DADAY, recent, obr. 264; *Sinokontikia* NOVOŽILOV, svrchní jura, obr. 265.1; *Brachiorrynychia* NOVOŽILOV, střední karbon – svrchní perm, obr. 265.2).



Obr. 263. Lupenonožec *Panacanthocaris* NOVOŽILOV, spodní jura (NOVOŽILOV in ČERNÝŠEVA 1960).



Obr. 264. Škeblivka rodu *Eocycticus* DADAY, recent: 1 morfologie těla a jeho uložení v karapaxu (odstraněna levá chlopeč), 2 znaky a orientace levé chlopeč (ŠPINAR 1960).



Obr. 265. Ukázky zástupců podřádu *Conchostraca*: 1 *Sinokontikia* NOVOŽILOV, svrchní jura, 2 *Brachiorrynychia* NOVOŽILOV, karbon – svrchní perm (NOVOŽILOV in ČERNÝŠEVA, 1960).

Třída: *Ostracoda* – lasturnatky (ostrakodi, skořepatci)

CHARAKTERISTIKA. Ostrakodi jsou **drobní**, obvykle kolem milimetru velcí korýši. Největší druhy dosahují několika centimetrů. Velice **nezřetelně článkované**, ze stran **zploštělé tělo** je celé uzavřené ve **dvouchlopnovém karapaxu (schránce)**.

Hlava není zřetelně oddělena a nese **čtyři** páry přívěsků – **antenuly, antény, mandibuly** a **jeden pár maxil** (obr. 266). Antenuly slouží k pohybu, jako smyslový orgán a jako orgán rovnováhy. Antény představují pohybový orgán užívaný k plavání nebo lezení. Mandibuly jsou používány především k porcování potravy a ke žvýkání. Maxily podporují mandibuly, dopravují potravu do úst a přihánějí proud vody sloužící k dýchání.

Trup je opatřen **třemi** páry končetin (redukovanými někdy až na jediný pár). Celé tělo tak má maximálně **sedm** párů tělních přívěsků. Tělo je zakončeno **furkou**. U této třídy tedy **nejsou** vyvinuty **abdominální přívěsky** (končetiny).

Karapax se skládá ze dvou tvarově **podobných chlopní**, které mohou být **stejně** nebo **odlišné velikosti** (obr. 267, 271.5). Nestejná velikost je způsobena **překryvem** misek na jejich volném okraji (přední, břišní a zadní část schránky), kde často vznikají struktury rýh a lemů, které do sebe na opačných chlopních vzájemně zapadají. Obě chlopně jsou kloubově spojeny **zámkem** na **dorzálním** okraji. Zámek je tvořen zuby a jamkami nebo obrubami a vybráními uspořádanými na zámkové linii (obr. 268, 269). Rozlišují se různé typy zámkových uspořádání. Chlopně jsou uzavírány **svěracími svaly**, které procházejí napříč tělem a upínají se svými konci na schránku. Úpony se projevují na vnitřní straně chlopní jako **svalové vtisky** (obr. 269, 272.2, 272.5).

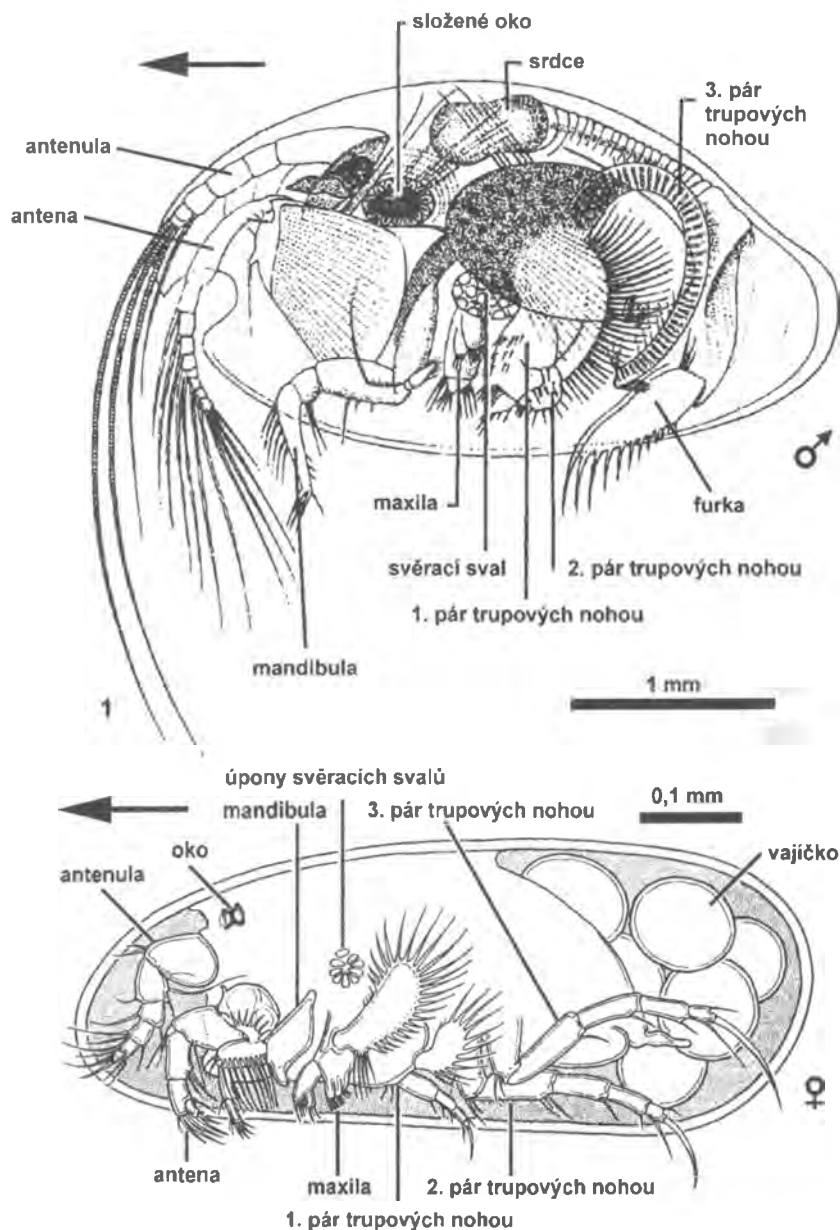
Každá chlopeň je tvořena dvěma částmi – **vnější** a **vnitřní lamelou** (obr. 267). Vnější lamela je miskovitá a představuje vnější ochranu těla. Je **třívrstevná** (obr. 270) a bývá v **celé ploše kalcifikována**. Vnitřní lamela pokrývá část těla uvnitř schránky a je **chitinózní**. U některých skupin **částečně vápenatí**, a to v úzkém pruhu při okrajích chlopní (obr. 267, 270). Tento kalcifikovaný pás srůstá s vnější lamelou při jejím obvodu v tzv. srůstovém pásmu (obr. 269). Tím vzniká zdvojení pevných částí na okraji schránky, a proto se zvápnělá část vnitřní lamely nazývá **duplikatura** (obr. 270). Stěny vnější (u okraje i vnitřní) lamely jsou prostoupeny množstvím **pórových kanálků** (obr. 270). Funkce kanálků je různá, některými procházejí na vnější povrch brvy citlivé pravděpodobně na světlo.

Povrch schránky může být hladký nebo opatřen strukturami a sovkami, např. laloky, brázdami, hrboleky, jamkami, zrny, vpichy, síťovitou ornamentací apod. Při okraji chlopní mohou vznikat zuby, trny, lem (velum) aj. (obr. 271.1).

U mnoha druhů bývá zřetelný pohlavní **dimorfismus**. Např. samičky beyrichiidních ostrakodů mají schránku opatřenou párem zvláštních laloků zvaných plodiště (obr. 271.3–5), kde jsou zadržována vajíčka do vývinu larev.

Pro správný popis jakéhokoliv organismu je nutno jej orientovat podle vžitých pravidel. U lasturnatek jde často o obtížný úkol, kterému může napomoci několik pravidel: svalové vtisky svěracích svalů jsou v přední části schránky; střední brázda bývá v přední polovině ohnutá vpřed; trny směřují vzad; okrajové zoubky bývají vpředu jemné, vzadu mohutnější.

Ekologie. Zástupci třídy *Ostracoda* obývají velice široké spektrum biotopů **vodního prostředí**. Jsou velice dobrými paleoekologickými indikátory. Většinou se vyskytují v **mořích**, ale žijí i ve vodách **bra-**

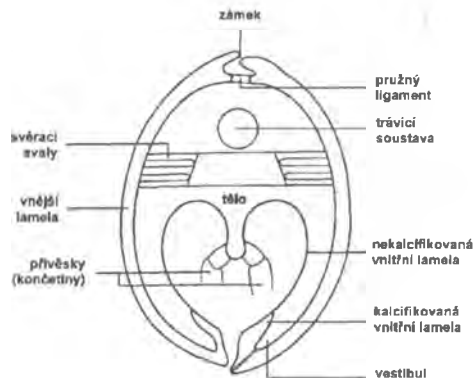


Obr. 266. Morfologie ostrakodů: 1 samec rodu *Cypridina* MILNE EDWARDS (*Myodocopida*) recent, 2 samice rodu *Darwinula* BRADY & ROBERTSON (*Podocopida*) s odstraněnou levou chlopní, svrchní karbon – recent (HOWE & al. in MOORE 1961).

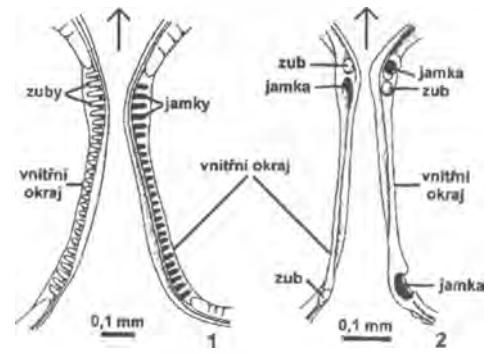
kických i sladkých. Některé formy jsou schopny tolerovat i značně vysokou salinitu kolem 55 ‰. Nejhojnější jsou v **mělkých, teplých mořích**, vyskytují se však i ve **značných hloubkách** a v **chladných vodách**. Sladkovodní druhy dávají přednost vodám **stojatým** (rybníky, kaluže). Mohou však žít i ve stálém proudu. Většina žije **benticky** při dně, na rostlinách, někteří se zahrabávají v bahnitěm substrátu. **Méně** druhů je **pelagických**. Živí se rozmanitou, **čerstvou i rozkládající se** potravou živočišného i rostlinného původu, kterou **okusují, filtrují** i loví jako **dravci**.

STRATIGRAFIE. První ostrakodi se objevují **ve spodním kambriu**. Větší rozvoj této skupiny začíná ordovikem a kulminuje poprvé v devonu. Paleozoické typy pak postupně ustupují a některé mizí. Tento pokles trvá do konce permu. Od počátku triasu nastupuje druhý nárůst diverzifikace, který trvá do **současnosti**. Moderní typy ostrakodů se od počátku mezozoika postupně rozrůžňují natolik, že počet recentních rodů dokonce překonává první, devonské maximum.

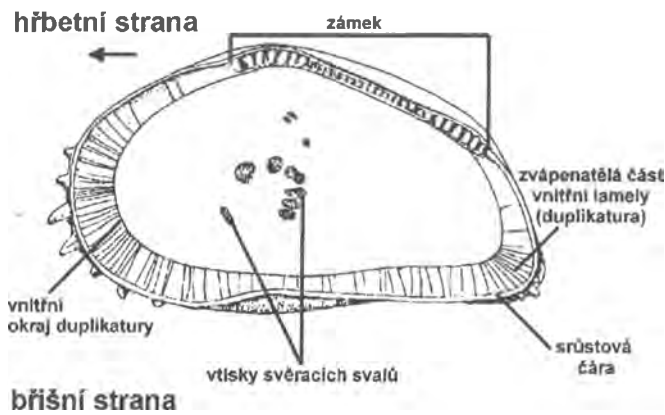
Skupina má stratigrafický význam. Zvláště důležití jsou ostrakodi sladkých a brakických vod, kde, vzhledem k absenci foraminifer, představují nejdůležitější skupinu mikrofosilií.



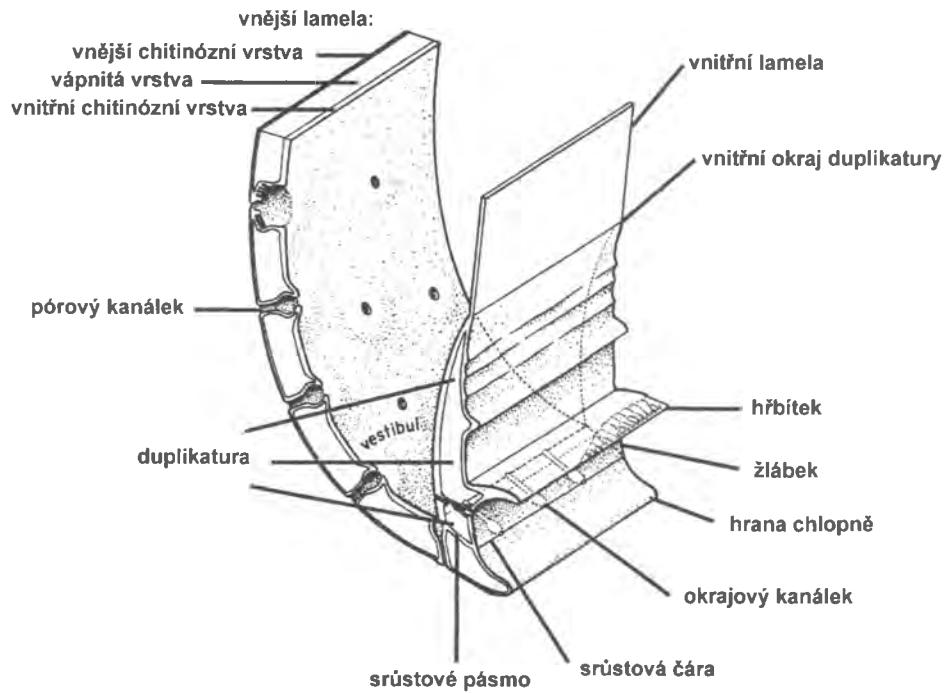
Obr. 267. Schematický průřez ostrakodem (KAESLER in BOARDMAN 1987).



Obr. 268. Ukázky zámkových struktur ostrakodů (SCOTT in MOORE 1961).

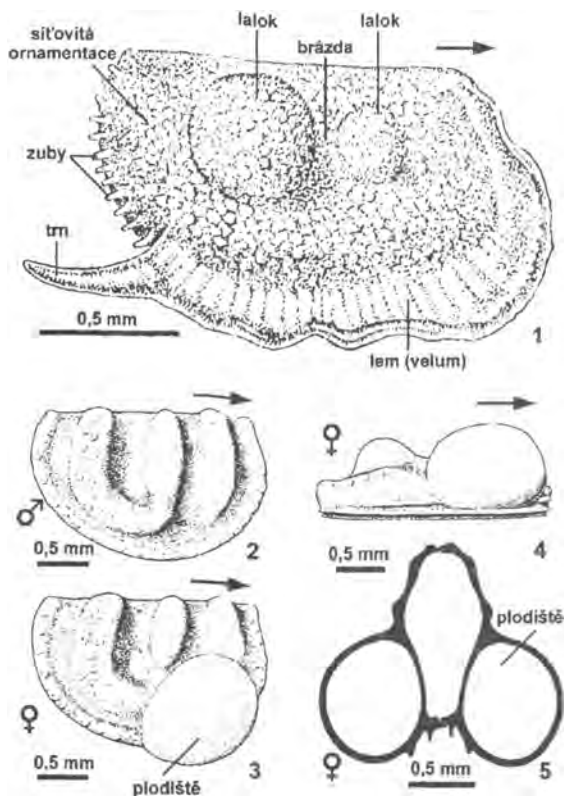


Obr. 269. Morfologie vnitřní strany schránky: pohled do pravé chlopně (BENSON & al. in MOORE 1961).



Obr. 270. Schematický řez volným okrajem chlopně (SCOTT in MOORE 1961).

Obr. 271. Ukázky znaků vnějšího povrchu schránky: 1 *Hollinela* CORYELL (*Palaeocopida*) střední devon – perm, 2-5 *Beyrichia* M'COY (*Palaeocopida*) silur – střední devon, vše pravé chlopně, 2 samec, laterální pohled, 3-5 samice, 3 laterální pohled, 4 ventrální pohled, 5 příčný řez (1 ZANINA & POLENOVA in ČERNÝŠEVA 1960, 2-5 BENSON & al. in MOORE 1961).



SYSTÉM. Klasifikace ostrakodů je poměrně složitá. Systém taxonů přezívajících do recentu, u kterých je možno uvažovat znaky měkkých částí, bylo nutno sjednotit se systémem taxonů vymřelých, jejichž charakteristika může být založena pouze na morfologických znacích schránky. Nebyl však nalezen univerzální morfologický znak, který by umožnil jednoduše definovat např. řády, takže současná dělení třídy *Ostracoda* se opírají o kombinaci více znaků. Na jejich základě je stanoveno pět (podle některých autorů šest) řádů, které jsou informativně uvedeny včetně stručných charakteristik:

Řád: *Archaeocopida* (= *Bradoriida*) – dlouhá zámková linie, přímá nebo prohnutá; břišní okraj konvexní; většinou výrazný oční hrbolek; schránka pouze lehce kalcifikována; povrch hladký nebo s prohyby, pokrytý jemnými vpichy nebo vráskami; chlopně stejné nebo téměř stejné velikosti. Spodní kambrium – spodní ordovik. *Bradoria* MATTHEW (spodní kambrium – střední kambrium), *Walcotella* ULRICH & BASSLER (střední kambrium, obr. 272.1).

Řád: *Leperditicopida* (= *Leperditiida*) – zámková linie dlouhá a přímá; břišní okraj konvexní; schránka silná, výrazně kalcifikovaná; povrch obvykle hladký, u některých s jemnými hrbolky; chlopně stejné nebo téměř stejné velikosti; svalový vtisk svěrače velký, složený z mnoha malých druhotných vtisků. Svrchní kambrium – svrchní devon. *Leperditia* ROUAULT (silur – devon), *Eoleperditia* SWARTZ (střední ordovik, obr. 272.2).

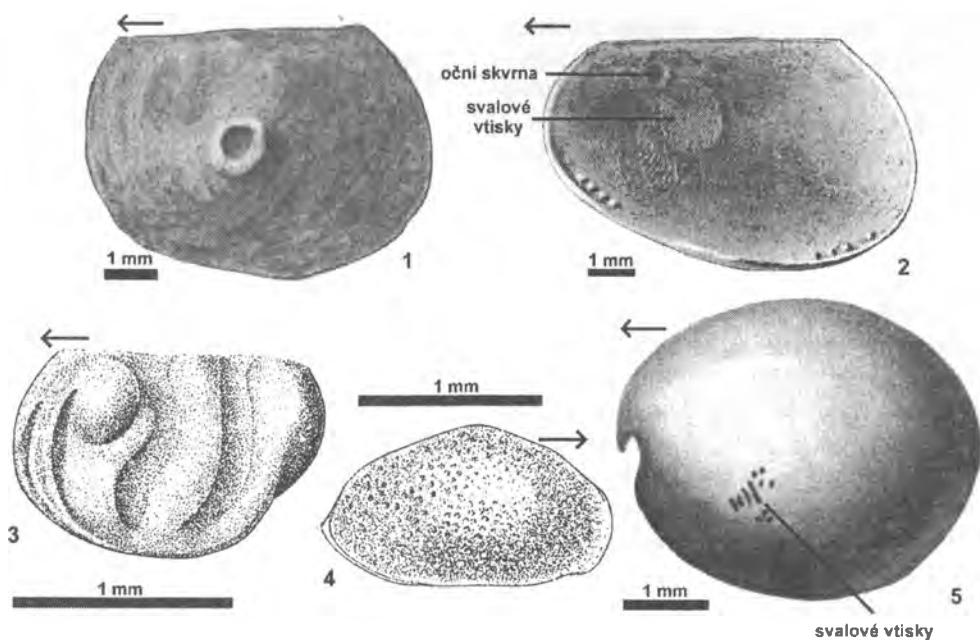
Řád: *Palaeocopida* (= *Beyrichiida*) – zámkový okraj dlouhý, přímý nebo konvexní; břišní okraj konvexní; povrch s ornamentací, běžné jsou laloky, brázdy a struktury na břišním okraji schránky, někdy povrch hladký; chybí kalcifikovaná část vnitřní lamely (duplikatura); chlopně stejné i nestejně velikosti; svalový vtisk svěrače malý, jedoduchý. Spodní ordovik – střední perm. *Beyrichia* M'COY (silur – střední devon, obr. 271.2–5), *Primitia* JONES & HOLL (ordovik – devon), *Ceratopsis* ULRICH (střední ordovik – svrchní ordovik, obr. 272.3).

Řád: *Podocopida* – dorzální okraj mírně konvexní až přímý a kratší než celková délka schránky; břišní okraj konvexní nebo zvlněný; povrch hladký nebo se síťovitou ornamentací, jamkami, hrbolky či trny; duplikatura úzká i široká, někdy chybí; chlopně nestejně velikosti; svalový vtisk svěrače jako kruhový shluk drobných vtisků nebo množství samostatných redukovaných vtisků ve shluku, řadách anebo samostatně. Spodní ordovik – recent. *Cypris* MÜLLER (neogén – recent, obr. 272.4), *Cytherella* JONES (jura – recent), *Eucandona* DADAY (trias – recent).

Řád: *Myodocopida* – dorzální okraj mírně konvexní až přímý či zvlněný; břišní okraj konvexní; povrch rýhovaný, hladký, s vpichy nebo se síťovitou ornamentací; v přední části chlopní často zobákovitý výběžek (rostrum) nad zářezem schránky; duplikatura vyvinuta; chlopně stejné nebo téměř stejné velikosti; svalový vtisk svěrače jako shluk tří vtisků nebo složitý soubor vtisků; většinou planktonické druhy, antény uzpůsobeny k plavání. Ordovik – recent. *Entomozoe* PŘIBYL (silur – perm), *Vltavina* BOUČEK (svrchní devon), *Azygocypridina* SYLVESTER-BRADLEY (recent, obr. 272.5).

Třída: *Cirripedia* – svijonožci

CHARAKTERISTIKA. Na rozdíl od ostatních korýšů žije většina svijonožců v dospělosti **přisedle**, což u nich vedlo k hlubokým anatomickým změnám. Složitý ontogenetický vývoj prochází přes řadu volně



Obr. 272. Zástupci jednotlivých řádů ostrakodů: 1 *Walcotella* ULRICH & BASSLER (*Archaeocopida*) střední kambrium, 2 *Eoleperditia* SWARTZ (*Leperditicopida*) střední ordovik, 3 *Ceratopsis* ULRICH (*Palaeocopida*) střední ordovik – svrchní ordovik, 4 *Cypris* MÜLLER (*Podocopida*) neogén – recent, 5 *Azygocypridina* SYLVESTER-BRADLEY (*Myodocopida*) recent (1, 5 BENSON & al. in MOORE 1961, 2 SCOTT in MOORE 1961, 3 ZANINA & al. in ČERNÝŠEVA 1960, 4 LJUBIMOVA & al. in ČERNÝŠEVA 1960).

pohyblivých larválních stádií. Poslední z nich (tzv. cypridní larva) je uzavřena ve dvouchlopnovém karapaxu a má hlavu složenou z pěti a trup ze šesti článků, které nesou tělní přívěsky (končetiny). Zadeček, který je bez přívěsků, je složen z pěti článků. Vnější vzhled připomíná cypridní larva vzdáleně ostrakoda. Tato larva si najde vhodný podklad a přichytí se k němu antenulami, tedy předním koncem těla. Od tohoto okamžiku pokračuje ontogeneze hlubokými změnami v morfologii. Tělo sesilních dospělců zůstává uzavřeno v karapaxu, který je tvořen dvěma bilaterálními záhyby (= původní chlopně cypridní larvy). Takto vzniká útvar zvaný plášť (vzhledem k plášti měkkýšů či brachiopodů jde o termín poněkud zavádějící). Plášť je navíc chráněn z vnější strany zvápenatělými částmi exoskeletonu – vápnitými destičkami. Destiček může být různý počet a každá má svůj zvláštní název. Některé destičky spolu mohou pevně srůst.

Mnohočlánkové, bičíkovité hrudní nohy zůstávají v počtu maximálně všech šesti párů (obr. 273), jsou vysunovány ze schránky a slouží jako orgán k zachycování potravy.

EKOLOGIE. Jde o výhradně mořské, sesilně bentické korýše obývající většinou mělké vody. Některé taxony se přizpůsobily dokonce entoparazitickému způsobu života, což u nich vedlo až k úplné redukci končetin a trávicího ústrojí v dospělých stádiích.

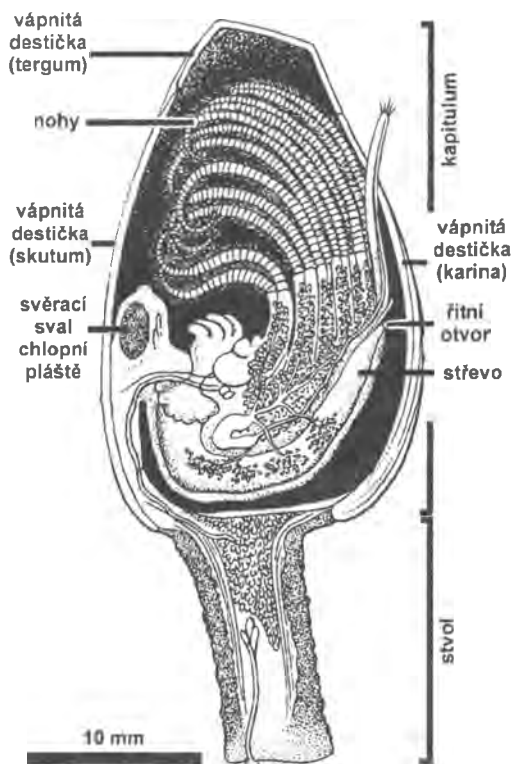
STRATIGRAFIE. Svijonožci se vyskytují od svrchního siluru do recentu. Největším rozvojem procházejí v současnosti.

SYSTÉM. Třída *Cirripedia* se dělí na čtyři řády (podle některých autorů pouze na tři, podle jiných až na pět). V geologické historii je významněji zastoupen pouze jediný, a to *Thoracica* – vilejší, který reprezentují rody *Balanus* DA COSTA (paleogén – recent, obr. 274.1), *Lepas* LINNAEUS (paleogén – recent, obr. 273, 274.2).

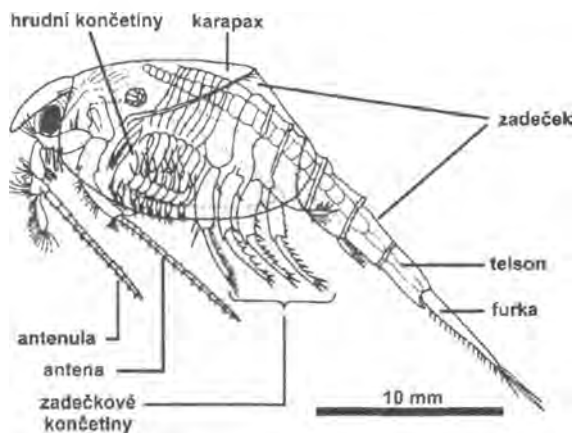
Třída: *Malacostraca* – rakovci

CHARAKTERISTIKA. Počet tělních článků se u této třídy pohybuje v rozmezí 19–20. Hlavu tvoří pět segmentů, trup osm a zadeček šest až sedm článků. Všechny segmenty nesou přívěsky (končetiny) včetně šesti zadečkových. Trupové končetiny jsou uzpůsobeny tak, že umožňují aktivní plavání.

Krunýř je často velice pevný a je složen ze čtyř vrstev: 1. epikutikuly (vnější, tenká, pigmentovaná, organická vrstva, která fosilizací mizí), 2. exokutikuly (silnější, pigmentovaná vrstva, složená z uhlíkatu vápenatého a malého množství fosforečnanu vápenatého), 3. endokutikuly (hlavní vápnitá, mírně pig-



Obr. 273. Vnitřní morfologie svijonožce rodu *Lepas* LINNAEUS – vilejš, paleogén – recent (LANG & al. 1971).

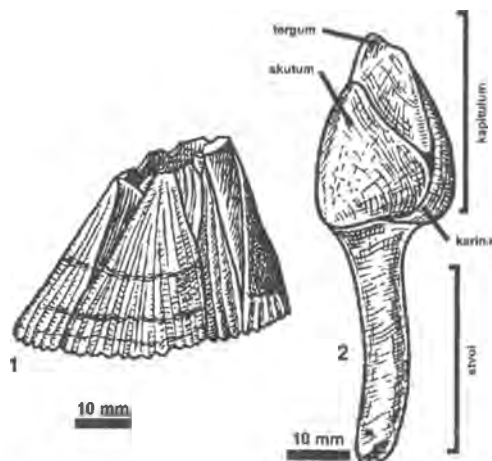


Obr. 275. Vnitřní morfologie fylokarida rodu *Nebalia* LEACH, recent (KAESLER in BOARDMAN 1987).

čichy nektonní. Někteří se však přizpůsobili i k hrabání v bahnitěm dně. Zvláštním způsobem filtrují jemnou potravu z bahna anebo ze suspenze.

STRATIGRAFIE. Nejstarší fylokaridní korýše lze nalézt v sedimentech spodního **kambria**. Do **recentu** tato podtřída přežívá v jediné čeledi (*Nebaliidae* – nebálie, obr. 275). Skupina není obecně hojná. V geologické historii se však v několika poměrně úzkých časových intervalech významně rozšířila.

SYSTÉM. Rozdělení fylokaridů do tří řádů je založeno na morfologii telsonu a furky. *Ceratiocaris* M'COY (?spodní ordovik, svrchní ordovik – spodní devon, ?svrchní perm, 276.1), *Caryocaris* SALTER (ordovik, obr. 276.2), *Echinocaris* WHITFIELD (střední devon – spodní karbon, obr. 276.3), *Aristozoe* BARRANDE (střední ordovik – střední devon, obr. 276.4).



Obr. 274. Zástupci svijonožců: 1 *Balanus* DA COSTA paleogén – recent, 2 *Lepas* LINNAEUS – vilejš, paleogén – recent, s uvedením názvů destiček a oddílů těla (ŠPINAR 1960).

mentovaná vrstva, tvořená silnými lamelami stejného složení jako předchozí) a 4. **vnitřní blanité vrstvy** (organická, nezachovává se). Karapax překrývá nejen hlavu, ale i trup (a někdy částečně i zadeček). Může být celistvý anebo dvouchlopňový. Na hlavě jsou na výbězcích vyvinuty složené oči.

EKOLOGIE. Rakovci obývají **vody od mořských po sladké**. Někteří (např. *Oniscoidea* – stínky) se adaptovali k životu na **souši**. I když jsou schopni dýchat vzdušný kyslík, vyžadují vlhké prostředí.

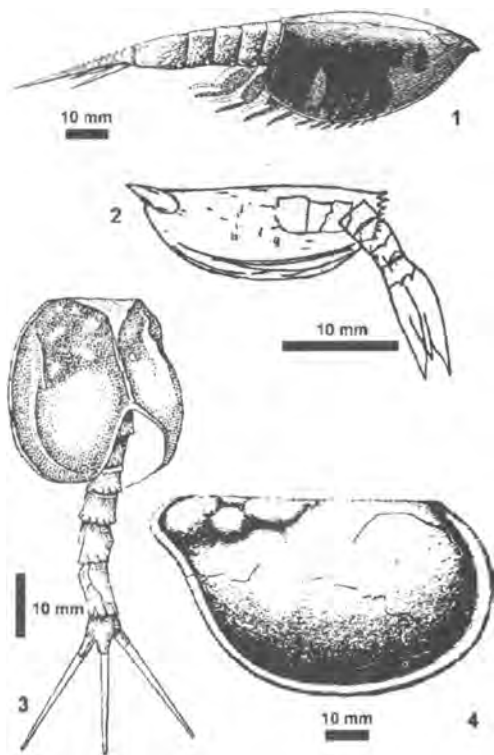
STRATIGRAFIE. Zástupce této třídy lze nalézt od **spodního kambria** do **recentu**.

SYSTÉM. Třídu *Malacostraca* lze podle jednoho z klasifikačních systémů rozdělit na dvě podtřídy: *Phyllocarida* – fylokaridi a *Eumalacostraca*.

Podtřída: *Phyllocarida* – fylokaridi

CHARAKTERISTIKA. Karapax je **dvouchlopňový**. Obě chlopně jsou spojeny svěracím svalem. Karapax uzavírá osm volných trupových článků. Částečně může překrývat i část zadečku, který je složen ze **sedmi** segmentů. Poslední z nich není opatřen končetinami (obr. 275). Zadeček je zakončen telsonem nesoucím **nesegmentovanou furku** (obr. 276.3).

EKOLOGIE. Zástupci této skupiny jsou výhradně **mořští**. Vyskytují se do velkých hloubek. Jde o živo-



Obr. 276. Zástupci fylokaridů: 1 *Ceratiocaris* M'COY, ordovik – spodní devon, ?svrchní perm, 2 *Caryocaris* SALTER, ordovik, 3 *Echinocaris* WHITFIELD, střední devon – spodní karbon, 4 *Aristozoe* BARRANDE, střední ordovik – střední devon (1, 4 ROLFE in MOORE 1969, 2-3 KRESTOVNIKOV in ČERNÝŠEVA 1960).

Podtřída: *Eumalacostraca*

CHARAKTERISTIKA. Karapax je u této podtřídy ce-listvý. Není tedy dvouchlopnový jako u fylokaridů, oproti kterým rovněž chybí sedmý článek zadečku a furka na telsonu.

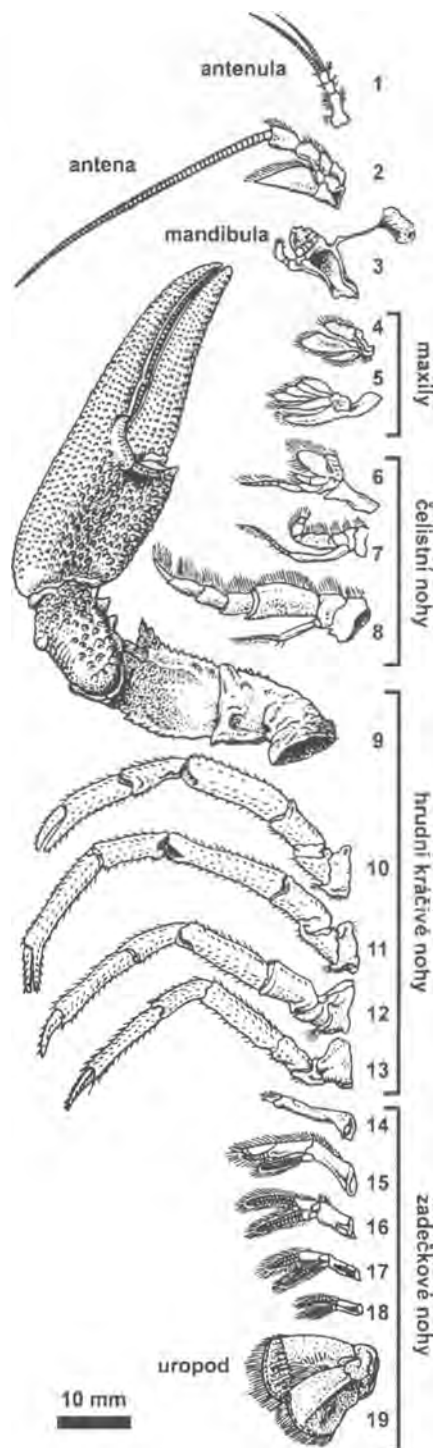
EKOLOGIE. Zástupci skupiny mají různorodé ekologické nároky a lze je najít v mořích i sladkých vodách.

STRATIGRAFIE. Od spodního devonu do recentu.

SYSTÉM. V rámci této podtřídy bývá vyčleňováno pět (až šest) nadřádů. Ve fosilním záznamu je významněji zastoupen pouze jediný, a to nadřád *Eucarida* (silný karapax přirostlý na dorzální straně ke všem hrudním článkům, složené oči jsou na pohyblivých výběžcích; ?perm, trias – recent). Ze dvou řádů, na které lze nadřád rozdělit, je opět významný pouze jeden – *Decapoda* – desetinožci.

Řád: *Decapoda* – desetinožci

CHARAKTERISTIKA. První tři páry hrudních končetin jsou přeměněny v čelistní nožky (maxilipedy). Následujících pět párů hrudních přívěsků jsou kráčivé nohy, které mohou sloužit i k plavání. Z nich vždy první, tj. celkově čtvrtý pár hrudních končetin, a popřípadě další mají na konci vyvinuta klepeta (obr. 277, 278). Klepeta slouží k uchopení a drcení kořisti, ale i k obraně. Kutikula je silně sklerotizována, u lezoucích druhů navíc inkrustována uhličitánem vápenatým.



Obr. 277. Končetiny desetinožce rodu *Astacus* FABRICIUS – rak, svrchní křída – recent (LANG & al. 1971).

Obr. 278. Základní morfologické znaky desetinožce na příkladu rodu *Astacus* FABRICIUS – rak, svrchní křída – recent (DVOŘÁK & RŮŽIČKA 1972, ŠPINAR 1960)

EKOLOGIE. Většina desetinožců žije v moři, někteří pronikli do vod sladkých a dokonce i na souš (převážně krabi). Žijí pelagicky i benticky. Nejhojnější jsou nehluboko pod hladinou, ale známe je i z největších hloubek.

STRATIGRAFIE. Nejisté nálezy desetinožců pocházejí z permu. S jistotou se vyskytují od spodního triasu do současnosti.

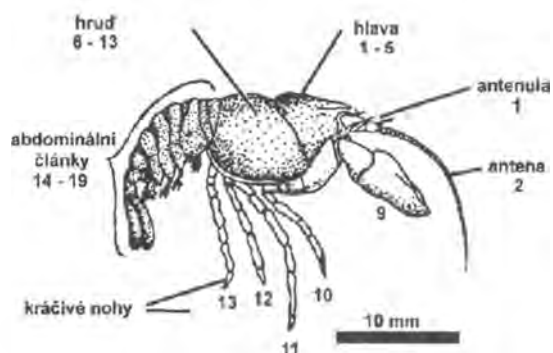
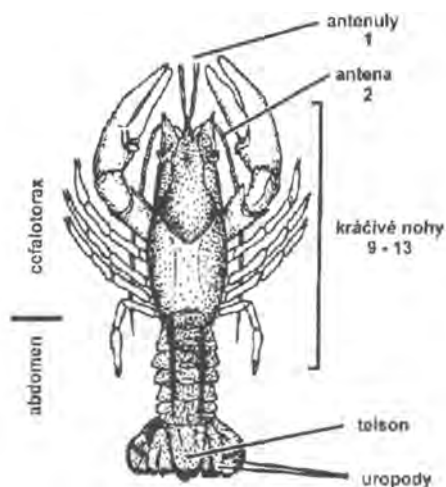
SYSTÉM. Podle některých klasifikací se řád *Decapoda* dále dělí na plovoucí (*Natantia*) a lezoucí (*Reptantia*). Z nich druhý zahrnuje čtyři nižší jednotky:

Palinura, spodní trias – recent (*Palinurus* WEBER – langusta, svrchní křída – recent; *Cycleryon* GLAESSNER, jura, obr. 279.1).

Astacidea, perm – recent (*Astacus* FABRICIUS – rak, křída – recent, obr. 277, 278; *Homarus* WEBER – humr, křída – recent; *Paraclythia* FRITSCH, svrchní křída, obr. 279.2);

Anomura, jura – recent (*Pagurus* FABRICIUS – poustevníček, křída – recent, obr. 279.3; *Galathea* FABRICIUS, křída – recent).

Brachyura, jura – recent (*Pilumnus* LEACH – krab, paleogén – recent, obr. 279.4; *Cancer* LINNAEUS – krab, neogén – recent).



Podkmen: *Tracheata* – vzdušnicovci

CHARAKTERISTIKA. Tělo se zřetelně oddělenou hlavou (**caput**) a **trupem**, rozděleným někdy na **hrud'** (**thorax**) a **zadeček** (**abdomen**). Každý **článek** (**somit**) je krytý chitinovým krunýřem, rozděleným na pevnější **hřbetní** (**tergít**) a **břišní** destičku (**sternit**), spojené na **bocích** tenčími pružnými, zprohýbanými blanami umožňujícími dýchací pohyby (**pleurity**). **Přívěsky hlavy** mají funkci **smyslovou** (**tykadla**) a **ústní**. **Lokomoční končetiny** jsou na člancích **trupu**, v případě kdy je zadeček oddělen, jsou pouze na **hrudi** (zde se také vyvíjejí křídla), **abdomen** je **bez končetin**. Vzdušnicovci dýchají **trachejemi**, které ústí na bocích těla **stigmaty**. Malé druhy mohou dýchat i **povrchem těla**. Tento způsob zásobování tkání kyslíkem je limitem velikosti těla. V recentu je to asi 20–30 cm, v minulosti v obdobích se zvýšeným obsahem O₂ (např. karbon) až asi 80–150 cm.

Vzdušnicovci jsou **nejpočetnější recentní skupinou** – mají přes jeden milion popsaných druhů. Fosilní jsou vzácní, jejich nálezy jsou omezeny téměř výhradně na **otisky křídel** (nejpevnější součást těla).

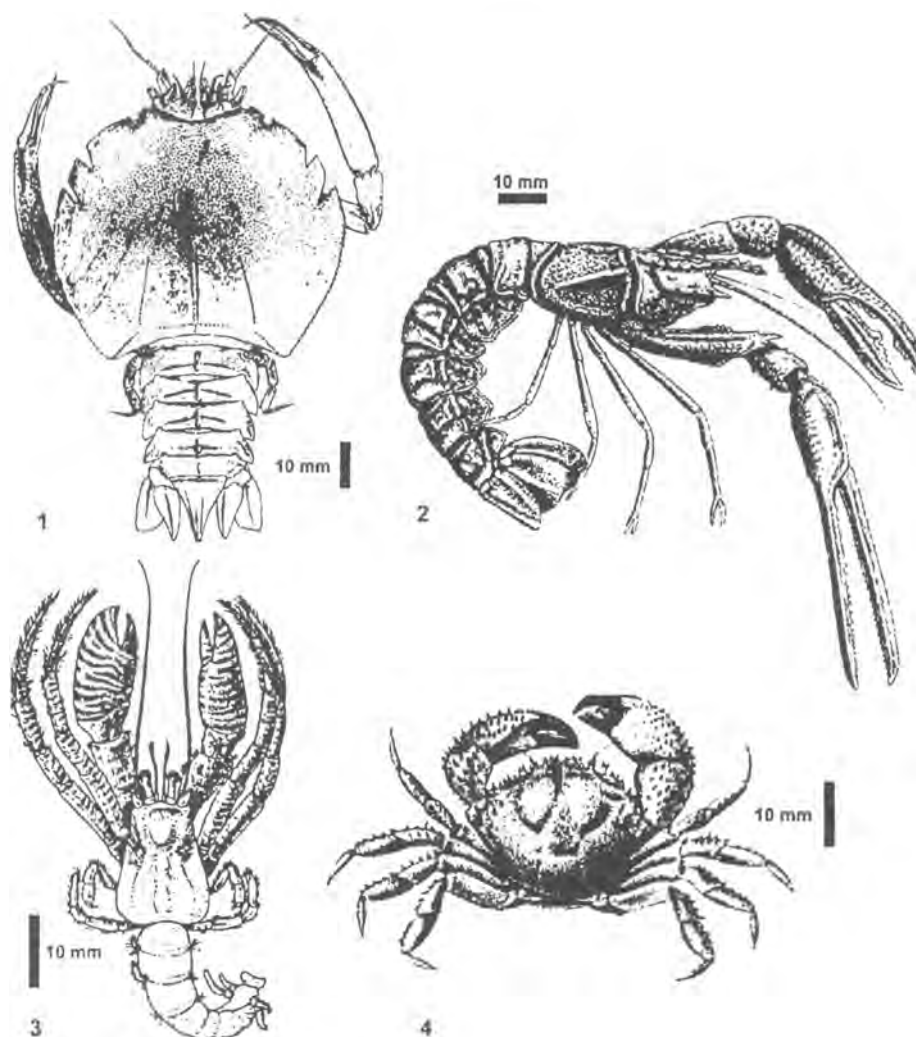
EKOLOGIE. Většina vzdušnicovců je **suchozemská**, převážně **mají křídla a létají**, někteří jsou druhotně vodní nebo mají ve vodě žijící larvální stadia, která dýchají tracheálními žábry.

STRATIGRAFIE. Známí **od devonu**, křídlatí **od karbonu do recentu**.

SYSTÉM. Dělí se na pět tříd, z nichž jako fosilní jsou významné *Diplopoda*, *Chilopoda* a *Insecta*.

Třída: *Diplopoda* – mnohonožky

CHARAKTERISTIKA. Tělo mají **silně protažené, válcovité**, s krunýřem inkrustovaným uhličitánem vápenatým. Na hlavě mají po jednom páru tykadel, mandibul a maxil a dvě skupiny jednoduchých očí. Krátká **hrud'** sestává ze **čtyř článků**, na každém je jeden pár noh. Na dlouhém **zadečku každý článek** (a je jich i hodně přes sto) nese **dva páry končetin**, dýchacích orgánů a nervových ganglií. Výjimku tvoří jen poslední článek, který je bez končetin.



Obr. 279. Zástupci dekapodů: 1 *Cycleryon* GLAESSNER (*Palinura*), jura, 2 *Paraclythia* FRITSCH (*Astacidea*), svrchní křída, 3 *Pagurus* FABRICIUS – poustevníček (*Anomura*), křída – recent, 4 *Pilumnus* LEACH (*Brachyura*), paleogén – recent (1, 2, 4 GLAESSNER in MOORE 1969, 3 DE HASS & KNORR 1966).

V České republice jsou početné nálezy nádherně zachovaných mnohonožek z karbonu popsanych FRÍČEM v díle „Fauna der Gaskohle“ (obr. 280). Odjinud jsou známé např. z baltského nebo dominikánského jantaru.

Mezi mnohonožky bývají kladeny až 1,5 m dlouhé **karbonské arthropleury** (*Arthropleura* JORDAN & MEYER – obr. 281), známé i u nás z úlomků z Plzeňska a Ostravska. Teprve novější nálezy nedeformovaných jedinců se zachovalou hlavou a hlavovými přívěsky umožnily vyjmout tuto skupinu z příbuzenství trilobitů, kteří mají také dvouvětévné končetiny, a přiřadit ji k mnohonožkám.

EKOLOGIE. Suchozemské, žijí na vlhkých tmavých místech (pod kameny, v hrabance) a živí se **rostlinnou potravou**. Pohybují se pomalu. Nejsou jedovaté.

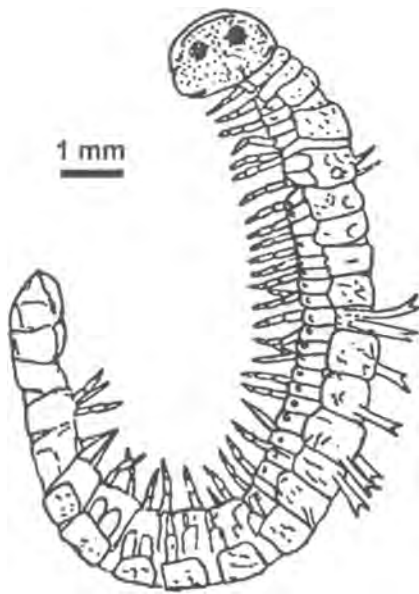
STRATIGRAFIE. Od devonu do recentu, hojně nálezy v karbonu a v terciéru (sladkovodní sedimenty, jantar).

Třída: *Chilopoda* – stonožky

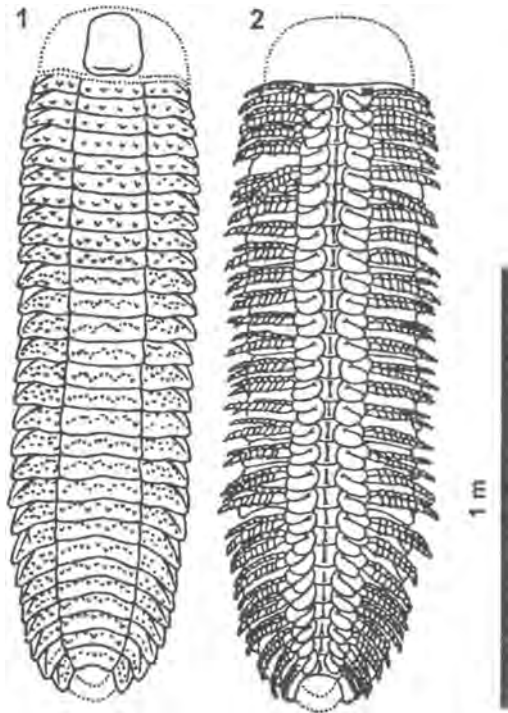
CHARAKTERISTIKA. Mají štíhlé, shora **zploštělé tělo**, celkem z 15–173 článků. Na hlavě je pár dlouhých **tykadel**, pár **mandibul** a dva páry slabších **maxil**, z nichž zadní nese **makadla**. Teprve za nimi jsou velké silné **klešťovité ústroje** (změněné končetiny) s jedovou žlázou (velké stonožky jsou nebezpečné i člověku). Na všech ostatních člancích (kromě posledních dvou) je **po jednom páru kráčivých končetin**.

EKOLOGIE. Suchozemští dravci.

STRATIGRAFIE. Od karbonu do recentu. Nálezy jsou vzácné.



Obr. 280. Mnohonožka *Acantherpestes vicinus* FRITSCH, svrchní karbon, Čechy (FRITSCH 1899).



Obr. 281. *Arthropleura armata* JORDAN, svrchní karbon, Francie (WATERLOT 1953).

Třída: *Insecta* – hmyz

CHARAKTERISTIKA. Tělo je složeno ze tří oddílů – hlavy, hrudi a zadečku.

Hlava ze šesti splynutých článků nese jeden pár **tykadel (anteny)** a ústní ústroje – kusadla svrchního páru (**mandibuly**), kusadla spodního páru (**maxily**) s **čelistními makadly** (palpi maxillares) a **spodní pysk (labium)** s **pyskovými makadly** (palpi labiales). Morfologie **ústního ústrojí** se u různých řádů hmyzu mění podle způsobu výživy a je důležitým určovacím znakem – ústrojí **kousací, bodací, sací, picí a lízací**. Na hlavě je jeden pár většinou **velkých složených očí** a obvykle **tři jednoduchá očka** (ocelli). Počet oček ve složených očích (ommatidia) je různý, nejvíce je jich u vážek a některých brouků (až 30 000).

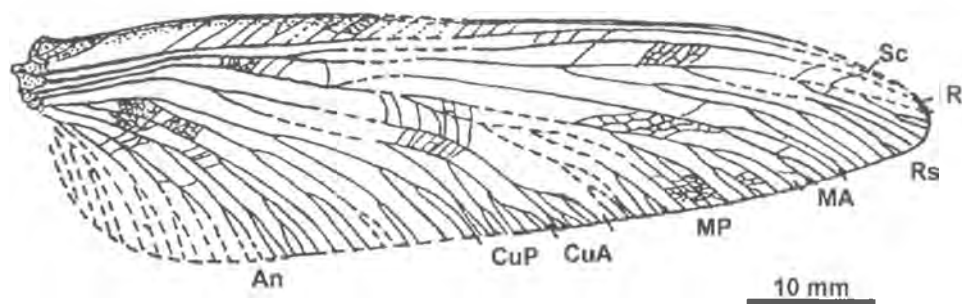
Hrud' je ze **tří článků** předo-, středo- a zadohrudi (pro-, mezo- a metathoraxu). Na každém článku je **pár článkovaných nohou** (odtud i starší název třídy *Hexapoda* – šestinozí). Na druhém a třetím článku je navíc **po páru křídel** (chybí primárně u bezkřídých), z nichž přední pár může být modifikován (**krovky**) a zadní redukován (kyvadélka) nebo chybět (dvoukřídli). U některých druhů druhotně chybějí oba páry křídel, někdy jen u některých životních forem (např. u mravenčích dělníků) nebo v určité části života dospělce (mravenčí matky po svatebním letu).

Zadeček původně z jedenácti, většinou však jen ze šesti až osmi článků. Je **bez kráčivých končetin**, na osmém a devátém článku však mohou být u některých druhů **kopulační přívěsky** a **kladélko** a poslední článek mohou ukončovat článkované přívěsky (**cerky**).

Dýchání zabezpečují vzdušnice (**tracheje**), nervový systém a **smyslové orgány** mohou být složité a **dokonalé** (např. jemný čich – dorozumívání pomocí feromonů, vnímání tepla a infračervené vidění, barevné vidění, schopnost složité orientace, vydávání a přijímání zvuků, složité dorozumívací systémy a sociální chování apod.).

Hmyz je většinou **odděleného pohlaví**. Z nakladených **vajíček** se líhnou **larvy**, které u křídlatého hmyzu s **proměnou nedokonalou** jsou **podobné dospělcům**, ale bez křídel a s nedovyvinutým pohlavním ústrojím. Po několika **svlékáních** (ecdysis) dospěje larva (**nymfa**) přes několik larválních stádií až do posledního, které se po svlečení mění v dospělce (**imago**). Patří sem např. jepice, vážky, rovnokřídli, švábi, ploštice, mšice, apod. U hmyzu s **proměnou dokonalou** se **larva** naprosto **nepodobá dospělcům** a nazývá se **housenka, ponrava, struska** apod. Po dosažení určité velikosti se zakuklí a teprve z **kukly** (pupy) se líhne okřídlený **dospělec**. Takto se vyvíjejí např. brouci, motýli, blanokřídli, dvoukřídli, vši, blechy apod.

Velmi charakteristickým orgánem hmyzu jsou křídla. Skládají se ze dvou blan (horní vzniká z tergitu, spodní z pleuritu), silně sblížených a spojených trámečky (dělají tak dojem blány jediné). Mezi blanami jsou žilky (nervatura), v kterých jsou vzdušnice, krev a nervy. Na povrchu křídla a na žilkách jsou chloupky nebo šupinky (motýli). **Křídla jsou mechanicky nejodolnější součástí těla hmyzu a téměř všechny fosilní nálezy jsou omezeny na otisky křídel.** Jiné části těla se nacházejí nepoměrně vzácněji (např. v jantaru). **Uspořádání nervatury křídel je velmi dobrým taxonomickým znakem a odráží dobře i fylogenetický vývoj skupiny.** Paleontologové proto věnují křídům hmyzu velkou pozornost. **Hlavní žilky** vybíhající z báze křídla mají své jméno a zkratku (obr. 282). U doplňujících žilek, které vznikají z hlavních rozvětvením, se přidává ke zkratce písmeno A (anterior) pro přední a písmeno P (posterior) pro zadní větve a při dalším větvení čísla a dále malá písmena. Navíc se přidává znaménko + nebo -, podle toho, zda žilka vystupuje nebo zapadá pod úroveň křídla, (příklad: $CuA_{2b}(+)$). Prostory mezi doplňujícími žilkami vyplňují ještě menší žilky příčné nebo tvořící síťovitý vzor (archedictyon). Zadní část křídla u báze bývá od ostatní plochy křídla často oddělena záhybem a odlišně (obvykle hustěji) žilkována. Označuje se jako anální pole (An) a žilky jako anální (A). Za análním polem bývá ještě někdy malé pole jugální, též se záhybem. Záhyby slouží k zaklesnutí předních a zadních křídel, aby mohly pracovat současně. Křídly pohybují svaly upínající se na bázi křídel na malé zpevněné plošky (pteralia), které mají také svá označení.



Obr. 282. Křídlo jedné z nejstarších známých paleopter, paleodiktioptera *Ostrava nigra* KUKALOVÁ, svrchní karbon, Morava (KUKALOVÁ 1960).

Vznik křídel u hmyzu se snaží vysvětlit několik teorií, z nichž nejvíce uznávaná je Cramptonova paranotální teorie. Podle ní vznikla křídla ze širokých plochých výběžků (paranot) měkké blanky (pleury) spojující pohyblivě tergít (hřbetní část krunýře) a sternit (břišní krunýř). Paranota brzdila pád a seskoky z výšky a selektivně se prodlužovala až umožňovala i plachtění. Původně byla paranota na všech třech člancích hrudi (a menší dokonce i na člancích zadečku), takže nejstarší druhy z vymřelých řádů *Palaeodictyoptera* a *Megaseoptera* měly tři páry křídel, i když první pár byl rudimentární. Po jeho redukci zůstaly dva páry, tak jak je známe u většiny hmyzu. Nejstarší křídlatý hmyz, který začal létat (*Palaeoptera*), mohl křídly pohybovat jen nahoru a dolů a nemohl je skládat (dnes z této skupiny žijí třeba vážky a jepice). Dalším pokrokem byla možnost složit křídla nad zadeček (*Neoptera*), takže hmyz může využívat různých úkrytů. Tento způsob mnohé skupiny neopter zdokonalily vytvořením **pevných krovek** z předního páru křídel (brouci), nebo dokonce i redukcí jednoho nebo obou párů křídel až opět k druhotně bezkřídlym formám.

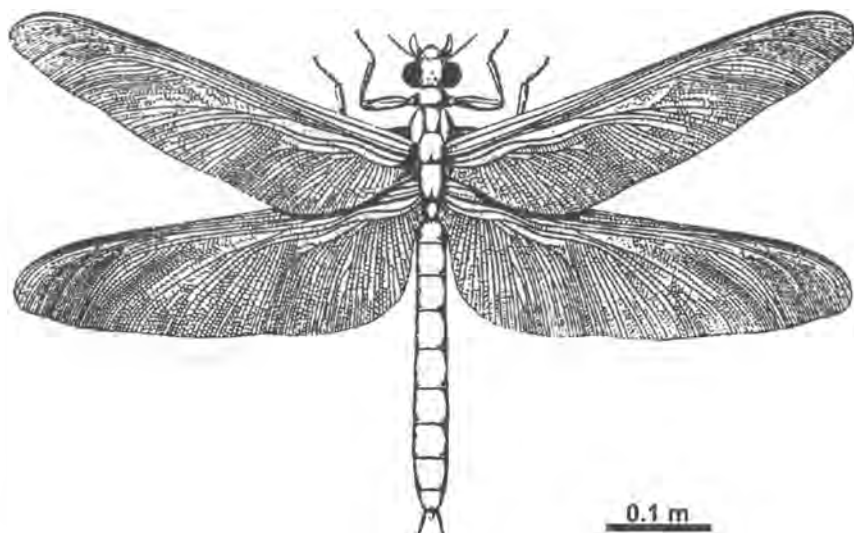
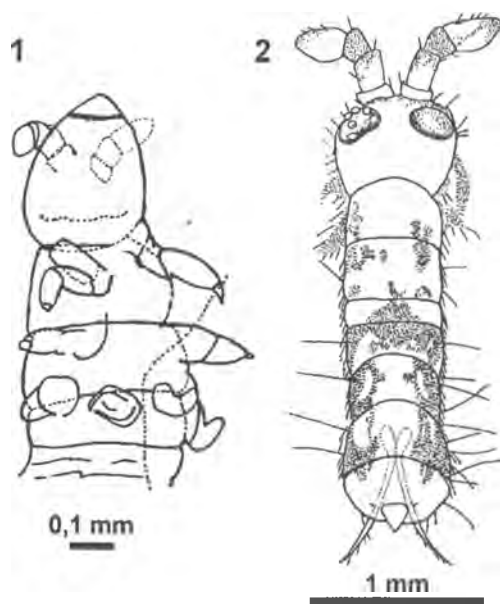
EKOLOGIE. Převážně **suchozemští**, od tropů až po polární kraje, od nížin po nejvyšší hory. Někteří zástupci druhotně vodní (potápníci, splešťule), ale četné druhy mají ve **vodě žijící larvy** (vážky, komáři). Časté jsou úzké vztahy s jinými druhy organismů (opylovači, paraziti apod.). Z evolučního hlediska je zajímavý **sociální hmyz** (včely, termity, mravenci apod.).

STRATIGRAFIE. **Od středního devonu do recentu**, nejstarší skupiny jsou bezkřídle (chvostokoci) (obr. 283.1). Paleopterní křídlatí zástupci od spodního karbonu, neopterní od spodního permu, sociální hmyz (mravenci) od svrchní křídly.

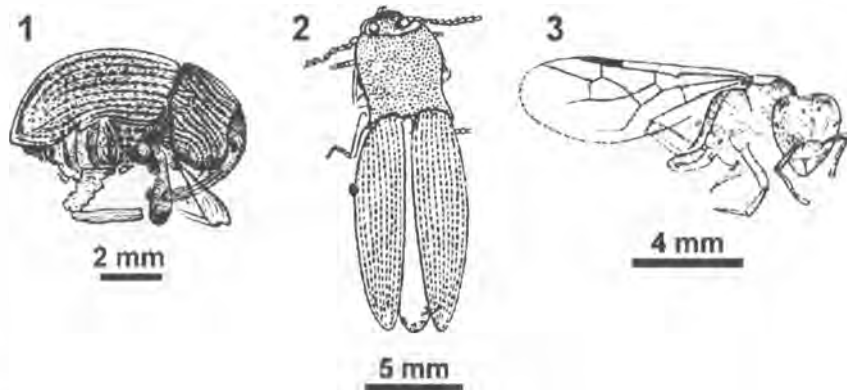
SYSTEM. Třída *Insecta* se dělí na dvě základní podtřídy *Apterygota* (bezkřídli) a *Pterygota* (křídlatí). Mezi *Apterygota* patří všechem primitivní primárně bezkřídly hmyz, obvykle malých rozměrů, charakterizovaný zadečkem ze šesti až jedenácti článků často se stopami končetin a ústním ústrojím kousacím či bodacím, zatažitelným u většiny (kromě šupinušek) do ústní kapsuly. Oči má většinou jednoduché, jen vzácně složené. Vývoj je jednoduchý, bez přeměny. Ze známějších řádů sem náležejí hmyzenky (*Protura*), šupinušky (*Thysanura*) a chvostokoci (*Collembola*) (obr. 283.2).

Obr. 283. Fosilní chvostokoci: 1 *Rhyniella praecursor* HIRST & MAULIK, nejstarší známý hmyz (bezkrídlý), střední devon, Skotsko (SCOURFIELD 1940), 2 *Protentomobrya walkeri* FOLSOM, z jantaru, svrchní křída, Kanada (FOLSOM 1937).

Do velké podtřídy *Pterygota* (třicet tři řádů, přes milion žijících druhů) patří nejen všechny skupiny s křídly, ale i skupiny druhotně bezkrídle. Zadeček má obvykle méně článků než jedenáct, vždy bez přívěsků (kromě cerk). Ústní ústrojí různých typů je vždy vně hlavy. Podtřída je obvykle rozdělována na primitivnější *Palaeoptera* (obr. 284), kteří nemohou skládat křídla (např. vymřelé řády *Palaedictyoptera*, *Megasecoptera*, *Protodonata* a žijící jepice (*Plecoptera*), vážky (*Odonata*) aj.) a pokročilejší *Neoptera* (obr. 285) s možností složit křídla (např. švábi (*Blattaria*), rovnokřídli (*Orthoptera*), škvori (*Dermaptera*), všekazi (*Isoptera*), vši (*Anoplura*), síťokřídli (*Neuroptera*), chrostici (*Trichoptera*),



Obr. 284. *Meganeura monyi* BRONGNIART, největší známý hmyz s rozpětím křídel kolem 70 cm, karbon, Evropa (LEHMANN & HILLMER 1980).



Obr. 285. Zástupci fosilních neopter: 1 nosatec *Chalcodermus kirschi* DEICHMÜLLER, 2 kovařík *Elaterites dicrepidoides* DEICHMÜLLER, 3 mravenec *Hypoclinea kutschlinica* DEICHMÜLLER, paleogén, Čechy (DEICHMÜLLER 1881).

motýli (*Lepidoptera*), dvoukřídli (*Diptera*), blechy (*Siphonaptera*), brouci (*Coleoptera*), blanokřídli (*Hymenoptera*) aj.). Někteří autoři dělí *Pterygota* na infratřídy *Hemimetabola* (hmyz s proměnou nedokonalou) a *Holometabola* (s proměnou dokonalou). Toto rozdělení se neshoduje s dělením na *Palaeoptera* a *Neoptera*; mezi hmyz s proměnou nedokonalou patří i jednodušší zástupci skupiny *Neoptera* (např. *Blattaria* a *Orthoptera*).

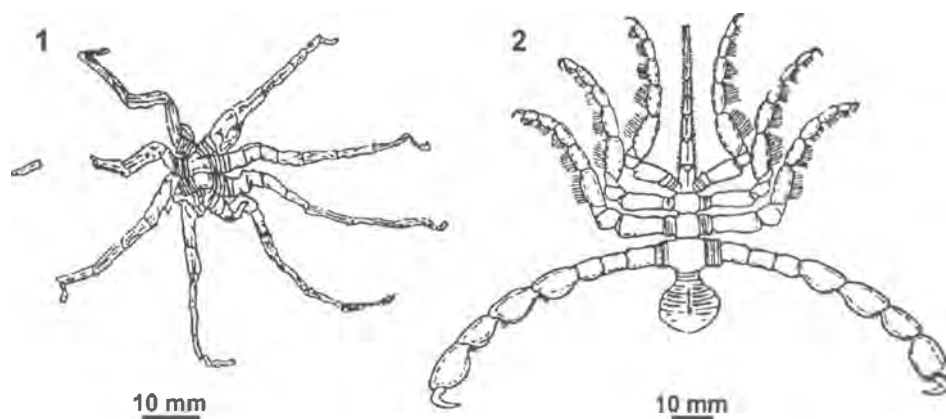
Podkmen: *Pycnogonida* – nohatky

CHARAKTERISTIKA. Dosti velcí (1–15 cm) podivně vyhlížející členovci s velmi drobnou článkovanou hlavohrudí, z které vybíhá dopředu válcovitý chobot s ústy (obr. 286). Na hlavohrud' nasedá obvykle 7 (až 9) párů velkých dlouhých článkovaných nohou zakončených drápy. První pár je vyzbrojen klepety, druhý má funkci tykadel, třetí (jen u samců) slouží k opatrování vajíček, 4–5 párů je kráčivých. Abdomen je krátký, válcovitý bez segmentace. Vzhledem k nepatrné velikosti hlavohrudí přechází většina tělesných orgánů do bazálních částí nohou. Příbuzenské vztahy k ostatním podtřídám členovců nejsou jasné.

EKOLOGIE. Mořští dravci a poloparaziti. Vysávají hydroidní a korálové polypy, fosilní formy žily podobně na lilijicích.

STRATIGRAFIE. Fosilní zástupci známi jen z německého spodním devonu (Budenbach), jinak asi 300 recentních druhů.

SYSTÉM. Dva řády, devonský *Palaeopantopoda* a recentní *Pantopoda*.



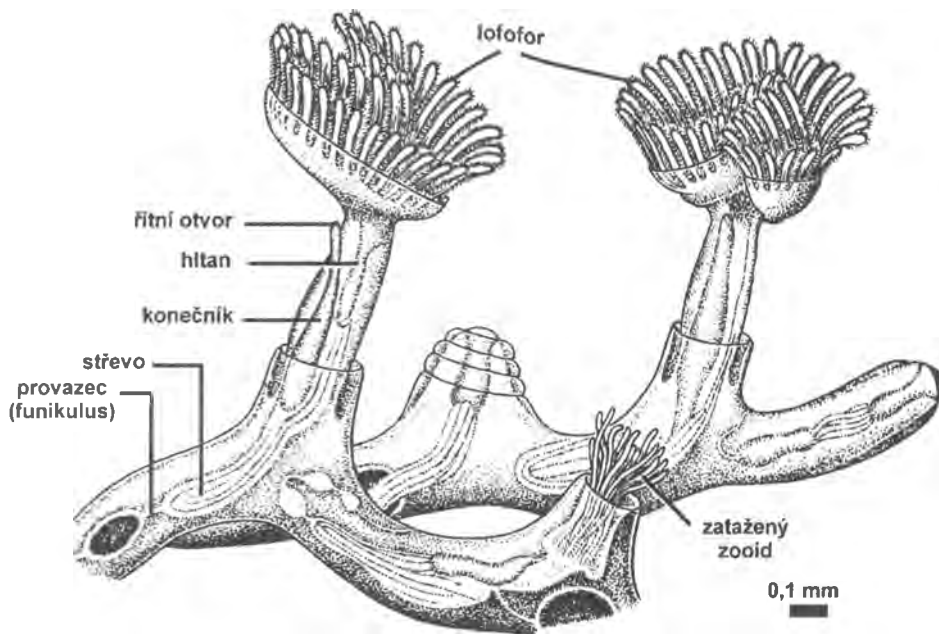
Obr. 286. Fosilní nohatky: 1 *Palaeopantopus* BROILI, 2 *Palaeoisopus* BROILI, spodní devon, Německo (BROILI 1929,

Kmen: *Bryozoa* (*Ectoprocta*) – mechovky

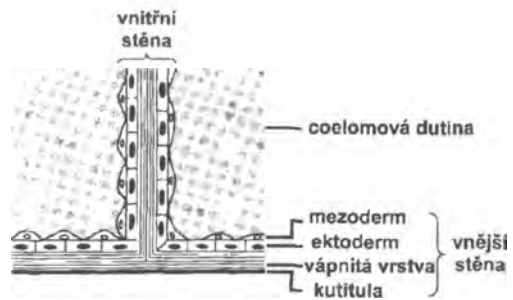
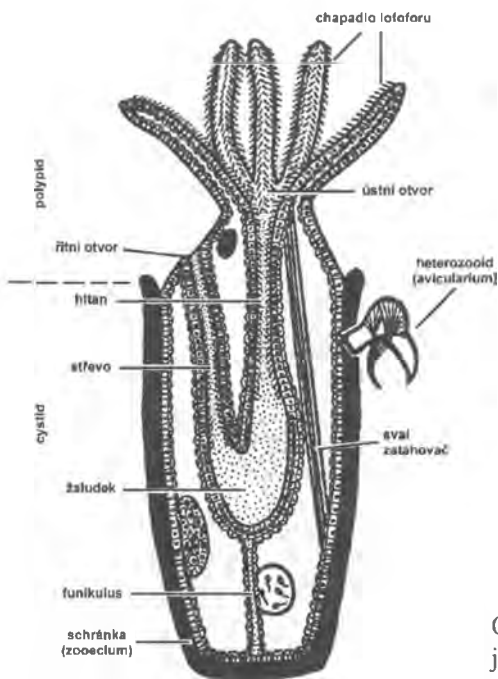
CHARAKTERISTIKA. Kmen zahrnuje mikroskopické, výhradně **vodní, coelomátní** živočichy žijící v **koloniích**. Každý jedinec v kolonii se nazývá **zooid**. V kolonii žijící zooidi jsou obvykle polymorfní. Normálně vyvinutý jedinec se nazývá **autozooid**. Funkčně specializovaný jedinec s redukovanou základní tělesnou strukturou nese obecné označení **heterozooid**. Existuje několik typů heterozooidů, z nichž každý je označen vlastním názvem (avicularium – zooid redukovaný v jakési drobné klíšťky, jehož úkolem je čistit povrch kolonie apod.).

Autozooid má kolem ústního otvoru vyvinut kruhovitý nebo polokruhovitý útvar zvaný **lofofor**, který je tvořen **obrvenými chapadly** (obr. 287). **Trávicí soustava** je ve tvaru písmene U. **Řítní otvor** se otevírá poblíž úst, ale je situován **vně lofoforu** (odtud název *Ectoprocta*). Tělo je složeno ze **dvou oddílů**. Přední, hlavová část se nazývá polypid, zadní, trupová se označuje jako cystid (obr. 288).

Ke své ochraně vylučuje zooid **schránku – zoecium**, která je obvykle rourkovitá, vakovitá, krabicovitá apod. Ze zoecia vysunuje zooid přední část těla (polypid) včetně věnce chapadel. Při podráždění se naopak může celý zatahnout zpět. K tomu slouží buď zatahovací svaly anebo kompenzační vak (viz *Cheilostomata*). Schránka je vylučována buňkami ektodermu a je tvořena pevnou **chitinózní** anebo **želaťtinózní** organickou kutikulou. Tato kutikula může být prostoupena **uhlíčitánem vápenatým**, a tím vznikne vápnitá vrstva, která ze všech částí těla mechovky nejlépe fosilizuje (obr. 289). U některých mechovek se zoecium uzavírá **víčkem** neboli **operkulem**.



Obr. 287. Hlavní morfologické znaky mechovek na příkladu rodu *Plumatella* LAMARCK (*Phylactolaemata*), recent (LANG & al. 1971).



Obr. 289. Schéma stavby tělesné stěny vápenochitinózního zoocia mechovky (autozooida) (BOARDMAN & CHEETHAM in BOARDMAN 1987).

Obr. 288. Schematický řez autozooidem (tj. normálně vyvinutým jedincem) (ŠPINAR 1960).

Jednotlivá zoocia se vzájemně spojují a vytvářejí tak vnější kostru kolonie (mechovkového trsu) zvanou **zoárium**. Zoária mohou být povlékavá, keřovitá, nálevkovitá, masivní apod.

EKOLOGIE. Mechovky jsou převážně **mořské**. Některé taxony se však přizpůsobily životu v **brakických i sladkých vodách**. Pouze mořské mechovky mají vápnitá zoária, sladkovodní vylučují zoária pouze chitinózní nebo želatinózní.

Mechovky obývají převážně **mělčí, čisté, dobře prokysličené vody**. Často se rovněž vyskytují na **útesech**. V některých obdobích geologické historie (např. v ordoviku) tvořily dokonce **samostatné útesy**.

STRATIGRAFIE. Mechovky se vyskytují **od ordoviku do recentu**. Vzhledem k tomu, že počátkem ordoviku známe tuto skupinu již diverzifikovanou, je zřejmé, že její vývoj musel začít již v kambriu. Navíc ze svrchního kambria jsou známé fosilie, které jsou s rezervou k mechovkám řazeny.

SYSTÉM. Ve starších systémech (např. ŠPINAR 1960) se kmen *Bryozoa* dělí na dva podkmeny – *Entoprocta* a *Ectoprocta*. Na základě novějších studií byl podkmen *Entoprocta* – mechovnatci vyčleněn jako samostatný kmen. (Jde o mechovkám velice podobné živočichy, kteří mají řitní otvor umístěn uvnitř věnce obrvených chapadel. Není však u nich vyvinut coelom. Ve fosilním záznamu nebyli nalezeni, a proto nejsou v tomto textu podrobněji zmiňováni.) Termín *Ectoprocta* se tak stal synonymem názvu *Bryozoa*.

Bryozoa se dělí na tři třídy – *Phylactolaemata*, *Stenolaemata* a *Gymnolaemata*. První třída, jejímiž charakteristickými znaky je mimo jiné podkovovitý tvar lofoforu a nekalcifikovaná zooecia, nemá v paleontologii větší význam. Naopak druhé dvě třídy zahrnují významné fosilní zástupce.

Vzhledem k tomu, že důležitými určovacími znaky jsou i detaily vnitřní morfologie zooecií, je nutno mechovky studovat na řezech (např. nábrusech).

Třída: *Stenolaemata*

CHARAKTERISTIKA. Jedinci mají kruhový lofofor. Zooecia jsou **kalcifikována** a jsou **protažená**, válcovitého nebo kuželovitého tvaru. Polymorfismus zooidů není u této skupiny častý.

EKOLOGIE. Jde výhradně o **mořské** mechovky.

STRATIGRAFIE. Třída je známa **od spodního ordoviku** (podle nejistých nálezů snad již od svrchního kambria), maximálního rozvoje dosáhla během paleozoika. Koncem permu a během triasu vymírá většina skupin a **odnes** přežívá pouze jedna.

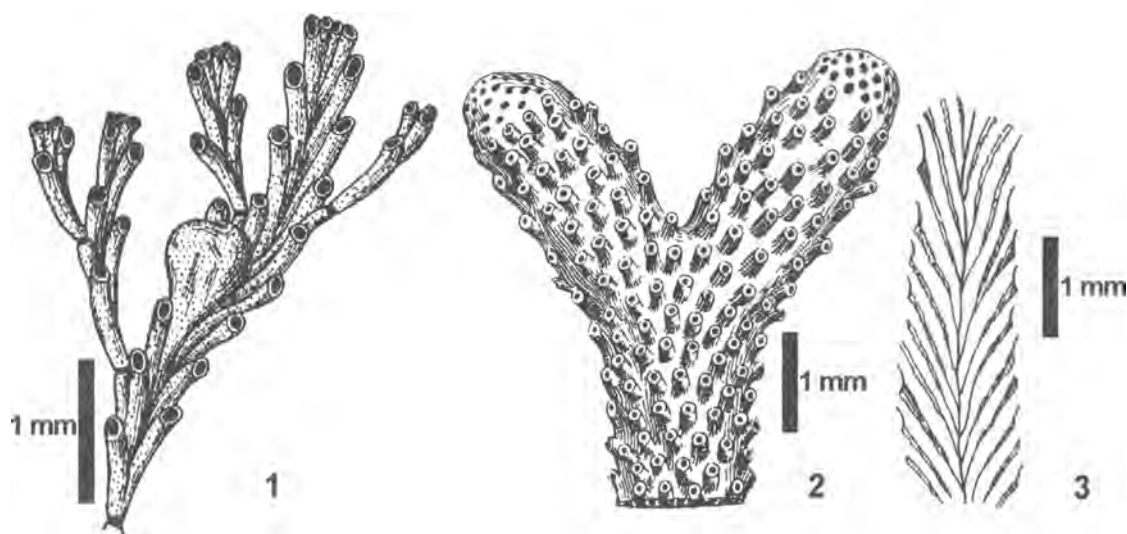
SYSTÉM. Třída *Stenolaemata* zahrnuje tři řády – *Cyclostomata*, *Trepostomata* a *Cryptostomata*. Všechny mají paleontologický význam.

Řád: *Cyclostomata* – mechovky kruhousté

CHARAKTERISTIKA. Zoária jsou obvykle pvlékavá nebo plazivá. Jednoduchá **trubicovitá** zooecia mají tenké, jemně **pórovité** stěny (obr. 290.1). Uvnitř **nejsou** příčné **přepážky** (obr. 290.3). Ústí zooecií je **kruhové**, vždy **bez víček** (obr. 290).

STRATIGRAFIE. Zástupci tohoto řádu jsou známi **od spodního ordoviku** (s rezervou již od svrchního kambria) až **do recentu**. Poměrně stále rozšíření během paleozoika je následováno snížením počtu taxonů v triasu. V juře dochází u této skupiny k expanzi, která vrcholí v křídě. Do recentu cyklostomátních mechovek opět ubývá.

Crisevia MARCUS (recent, obr. 290.1), *Filicrisina* D'ORBIGNY (křída), *Cardioecia* CANU et BASSLER (svrchní křída, obr. 290.2–3), *Actinopora* D'ORBIGNY (křída – recent).



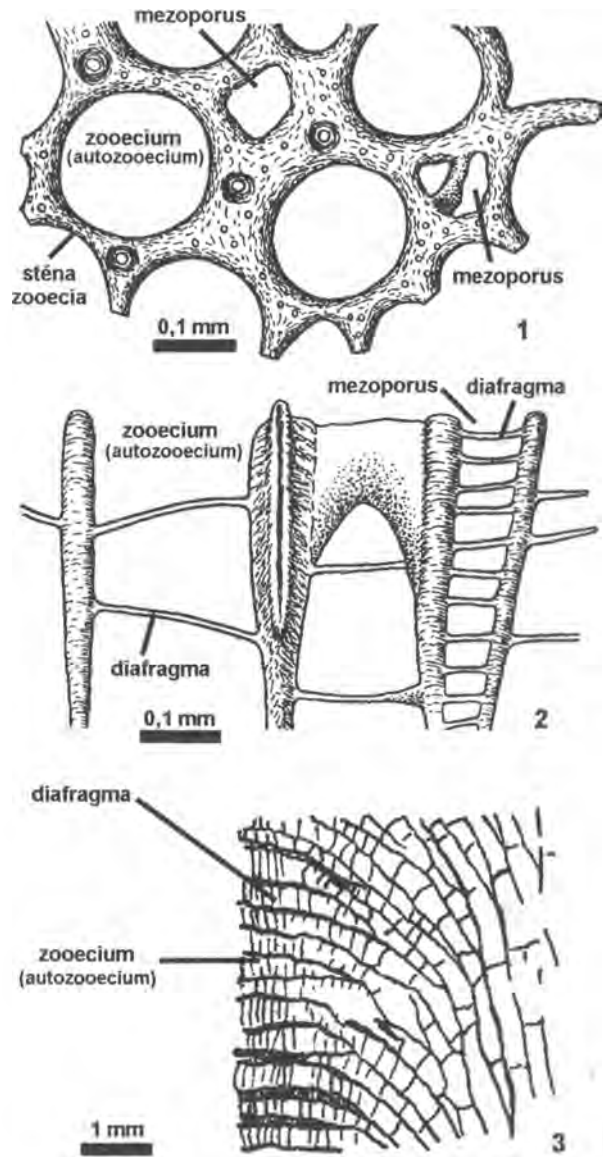
Obr. 290. Zástupci cyklostomátních mechovek: 1 *Crisevia* MARCUS, recent, 2-3 *Cardioecia* CANO et BASSLER, svrchní křída, 2 fragment zoária, 3 podélný průřez (BASSLER in MOORE 1978).

Řád: *Trepostomata* – mechovky měnouště

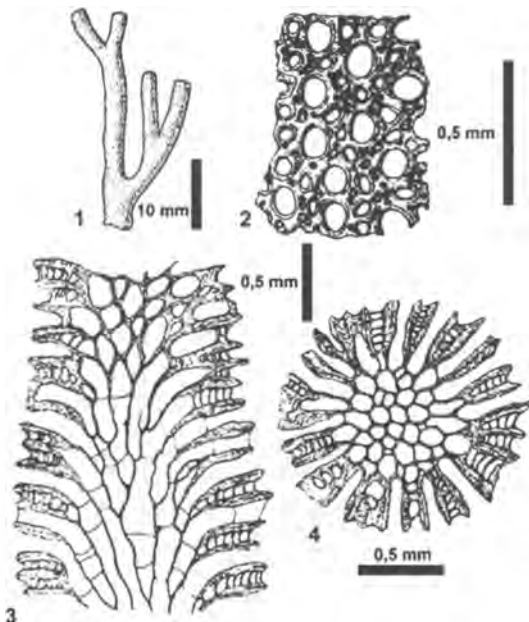
CHARAKTERISTIKA. Zoária jsou obvykle masivní – kulovitá, bočníkovitá, deskovitá, anebo jsou větvenatá – keřovitá či vějířovitá. Zoária tvoří těsně k sobě přiléhající zooecia a tzv. **mezopóry** (obr. 291, 292). Mezopóry jsou redukovaná zooecia, vždy menší než normální zooecia (autozooecia), při ústí uzavřená. Protážená, trubicovitá zooecia jsou v proximální části (starší, tedy uvnitř kolonie) tenkostěnná, v distální (mladší, na okraji zoária) naopak silnostěnná (obr. 292.3). Uvnitř zooecií i mezopórů jsou četné příčné přepážky – **diafragmy**. Tyto příčky jsou mnohem četnější v mezopórech než v zooeciích (obr. 291.2, 292.3). Navíc jejich frekvence v obou strukturách distálním směrem roste (obr. 291.3). Ústí zooecií jsou kruhová, mnohoúhelníkovitá až nepravidelná (obr. 291.1, 292.2).

STRATIGRAFIE. Tyto mechovky se vyskytují s jistotou **od počátku ordoviku** a poslední zástupci vymírají během **triasu**. Maximální rozvoj prodělaly již během ordoviku. Od nejmladšího ordoviku, kdy došlo k výrazné redukci počtu rodů, zaznamenáváme období dílčí diverzifikace v devonu a v karbonu. Poté již trepostomátních mechovek jen ubývá.

Dekayella ULRICH (ordovik, obr. 291), *Pseudobatosomella* MOROZOVA (devon – karbon, obr. 292), *Polyteichus* POČTA (ordovik).



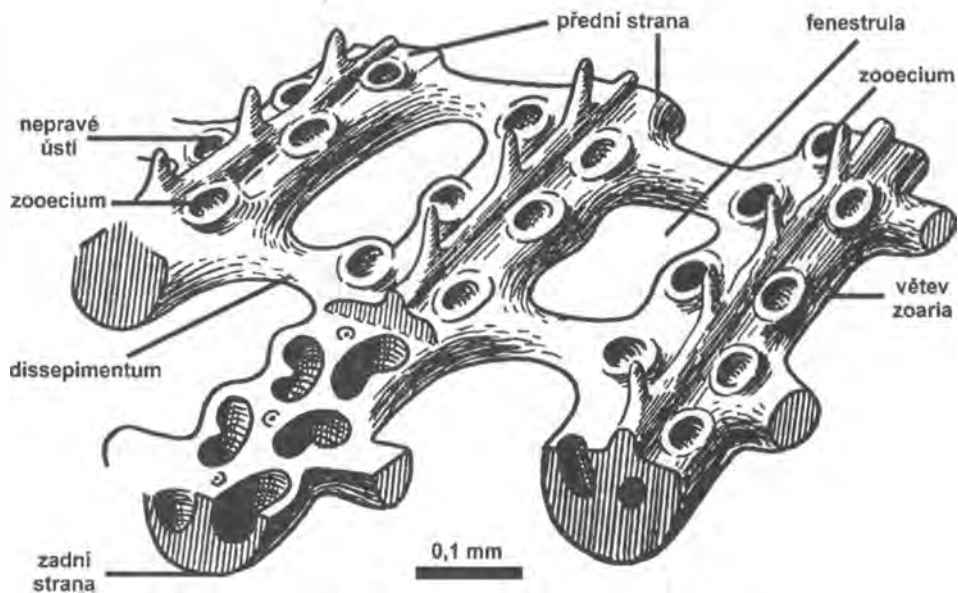
Obr. 291. Stavba zoária trepostomátní mechovky rodu *Dekayella* ULRICH: 1 tangenciální průřez, 2-3 podélné průřezy, 2 silně zvětšený detail, 3 pohled na okrajovou a centrální část zoária (ŠPINAR 1960).



Obr. 292. Zástupce trepostomátních mechovek, rod *Pseudobatosomella* MOROZOVA, devon – karbon: 1 fragment zoária, 2 tangenciální průřez, 3 podélný průřez, 4 příčný průřez (1 BASSLER in MOORE 1978, 2-3 ASMROVA & al. in SARYČEVA 1960).

Řád: *Cryptostomata* – mechovky krytousté

CHARAKTERISTIKA. Větvenatá zoária bývají keřovitěho, vějířovitěho nebo nálevkovitěho tvaru, anebo mají tvar šroubovice. Kryptostomátní mechovky nikdy netvoří povlékavá či masivní zoária. Jednotlivé větve mohou být spojeny četnými příčkami – **dissepimenty**, čímž vzniká krajkovitý vzhled s jemnými očky – **fenestrulami** (obr. 293). Zooecia jsou obvykle krátká, hruškovitá nebo hranolovitá. Kolem zooecií se tvoří silná druhotná vrstva uhličitanu vápenatého. Mocná kalcifikace rovněž způsobuje ponořování ústí



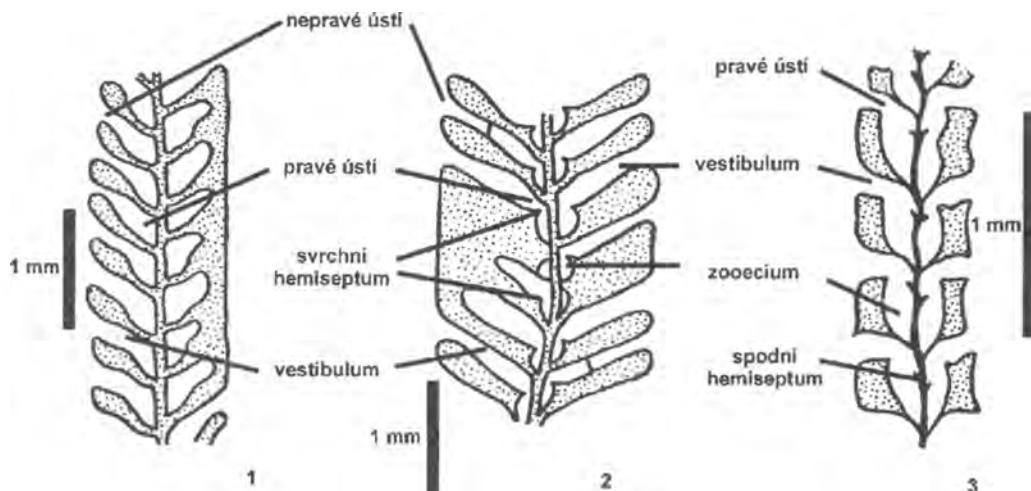
Obr. 293. Stavba zoária kryptostomátní mechovky rodu *Fenestrellina* D'ORBIGNY, karbon – perm (ŠPINAR 1960).

do centra větvi. Tím vzniká dlouhá, trubicovitá chodbička, zvaná **vestibulum** (obr. 294). Ta se otevírá na povrchu větve tzv. **nepravým ústím**, zatímco **pravé ústí** na druhém konci vestibula zůstává skryto (odtud název řádu). Z báze vestibula může do zoecia vybíhat neúplná přepážka – svrchní **hemiseptum** (obr. 294.2). U některých taxonů navíc vzniká spodní hemiseptum, které se tvoří níže v zadní stěně zoecia (tedy šikmo proti svrchnímu hemiseptu, obr. 294.3).

STRATIGRAFIE. Kryptostomátní mechovky se vyskytovaly **od počátku ordoviku do konce permu**, kdy vyhynuly. Období maximálního rozvoje spadá do devonu.

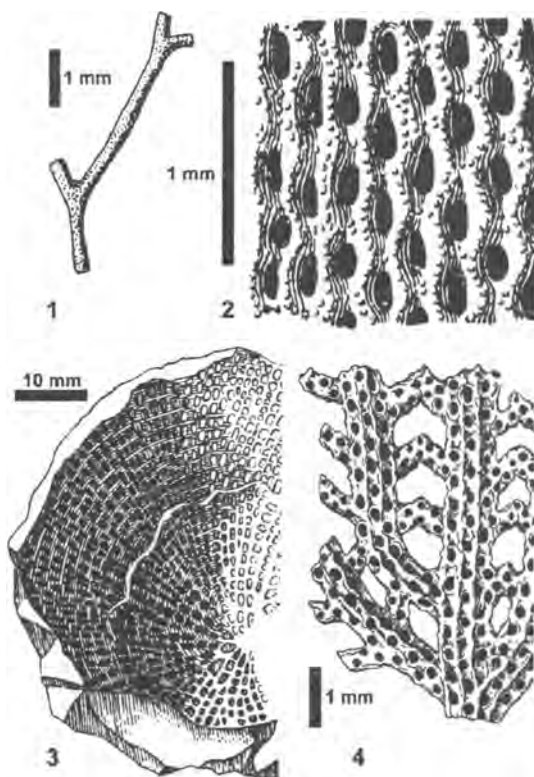
SYSTÉM. V některých systémech bývá řád *Cryptostomata* pojat úžeji a jako samostatný řád je od něj oddělena jednotka *Fenestrata*. Takto vzniklé dva taxony se kromě jiného odlišují tím, jakým směrem jsou orientována ústí zoecií. U řádu *Cryptostomata* se otevírají buď na obě strany dvouvrstevných větví anebo po celém obvodu válcovitých větviček. Pro řád *Fenestrata* je typické, že všechna ústí směřují pouze na jednu stranu větvi, kde jsou obvykle ve dvou podélných řadách.

Rhinidictya ULRICH (ordovik, obr. 294.1–2, 295.1–2), *Synocladia* KING (karbon – perm, obr. 295.3–4), *Fenestella* LONSDALE (ordovik – perm), *Archimedes* OWEN (karbon – perm).



Obr. 294. Podélné řezy zoárii kryptostomátních mechovek s patrnou charakteristickou vnitřní stavbou: 1-2 *Rhinidictya* ULRICH, ordovik, 3 *Arthropora* ULRICH, ordovik (ŠPINAR 1960).

Obr. 295. Zástupci kryptostomátních mechovek: 1-2 *Rhinidictya* ULRICH, ordovik, 1 celkový pohled na fragment zoária, 2 povrch zoária, 3-4 *Synocladia* KING, karbon – perm, 3 celkový pohled na část nálevkovitého zoária, 4 detail povrchu zoária (BASSLER in MOORE 1978).



Třída: *Gymnolaemata* – keřnatenky

CHARAKTERISTIKA. Zoária jsou obvykle povlékavá. Zooidi mají kruhový lofofor. Stěna zoocíí je chitinózní nebo želatinózní, není anebo je pouze částečně kalcifikována. Zooidi jsou **polymorfní**. U nejjednodušších příslušníků této třídy se v povlékavých, nekalcifikovaných zoáriích vyskytují zooidi jediného typu, kteří rostou a existují téměř nezávisle jeden na druhém. Naopak složitější mají mnohem komplexnější organizaci kolonie a nacházíme u nich různorodé typy zooidů v částečně kalcifikovaných zoocíích.

EKOLOGIE. Většinou jde o **mořské** mechovky. Převládají **povlékavá** zoária.

STRATIGRAFIE. Zástupci této skupiny se objevují ve **svrchním ordoviku** a žijí **dodnes**. Hlavní **rozvoj** třídy nastal v **křídě** a zahrnuje většinu v současnosti žijících mechovek.

SYSTÉM. Do této třídy patří dva řády – *Ctenostomata* a *Cheilostomata*, z nichž především druhý jmenovaný poskytuje významné fosilní zástupce.

Řád: *Ctenostomata* – mechovky hřebínkovité

CHARAKTERISTIKA. Obvykle **povlékavá** zoária bývají **malých rozměrů**. Zoocia jsou chitinózní, tenkostěnná. Vzhledem ke stavbě a látkovému složení zoocíí zástupci tohoto řádu fosilizují zřídka. Zooidi vyrůstají pučením z vláknitých, chitinizovaných **stolonů**, které spojují jedince v kolonii (obr. 296). **Vakovitá** zoocia, která se často vzájemně nedotýkají (obr. 297), se otevírají ústími, která jsou kryta **operkulou** s četnými **štětinami**.

EKOLOGIE. Tato skupina zahrnuje v převážné míře **mořské** mechovky, i když několik zástupců proniklo až do **sladkých vod**.

STRATIGRAFIE. Nález příslušníků tohoto řádu pocházejí z **ordoviku až recentu**.

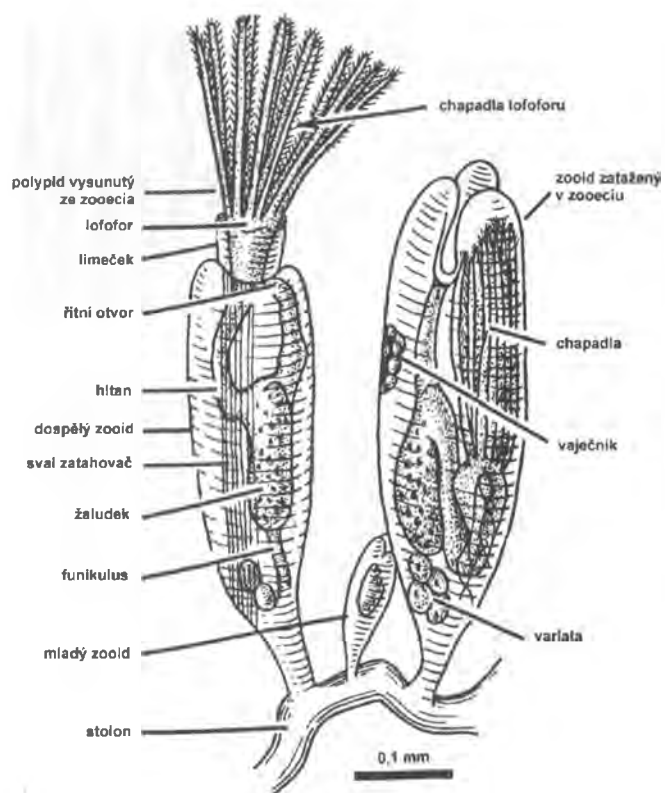
Arachnidium HINCKS (recent, obr. 297.1), *Eliasopora* BASSLER (silur – spodní karbon, obr. 297.2).

Řád: *Cheilostomata* – mechovky oružnaté

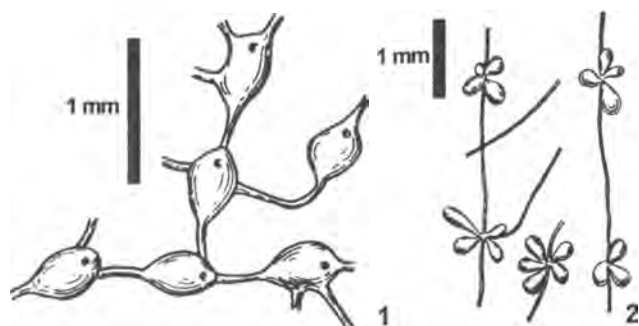
CHARAKTERISTIKA. Zoária jsou v převážně **povlékavá**. Jsou tvořena zoocíí **vakovitého** až **krabicovitého** tvaru, která k sobě těsně **přiléhají** svými stěnami (obr. 298, 299). V přilehlých stěnách se nacházejí **póry**. Zoocia nejsou nikdy protáhle trubicovitá a nikdy v nich nejsou příčné přepážky. Ústí v přední části zoocia může mít tvar kruhovitý, polokruhovitý, poloměsíčitý, kapkovitý apod. a je kryto **operkulem** (obr. 298). Toto víčko může mít výběžky nebo zářezy, kterým se říká **zámek (kardel)**. U některých cheilostomátních mechovek je vyvinut hydrostatický orgán – tzv. **kompenzační vak** (kompenzatrix), který při naplnění vodou zajišťuje vysunování zooida ze zoocia (obr. 298). Naopak při vypuštění vody z vaku je zooid zatahován zpět. Formy, které nemají kompenzační vak, používají k vysunování a zatahování svalstvo.

EKOLOGIE. Cheilostomátní mechovky jsou **mořské**.

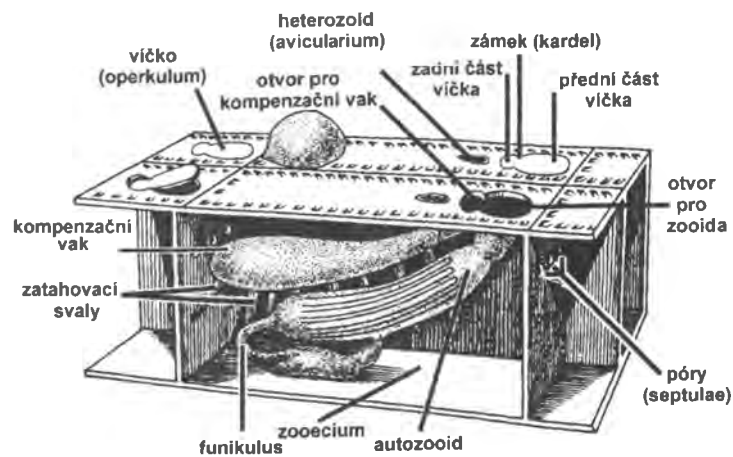
STRATIGRAFIE. Tento řád je prokázán **od svrchní jury do recentu**. Již v křídě zaznamenal mohutnou expanzi. Po drobných dílčích redukcích počtu taxonů (např. na hranici K/T) roste postupně diverzita skupiny až do recentu, kdy představuje nejhojnější řád mechovek.



Obr. 296. Hlavní morfologické znaky ktenostomátní mechovky rodu *Farrella* EHRENBERG, recent (ŠPINAR 1960).

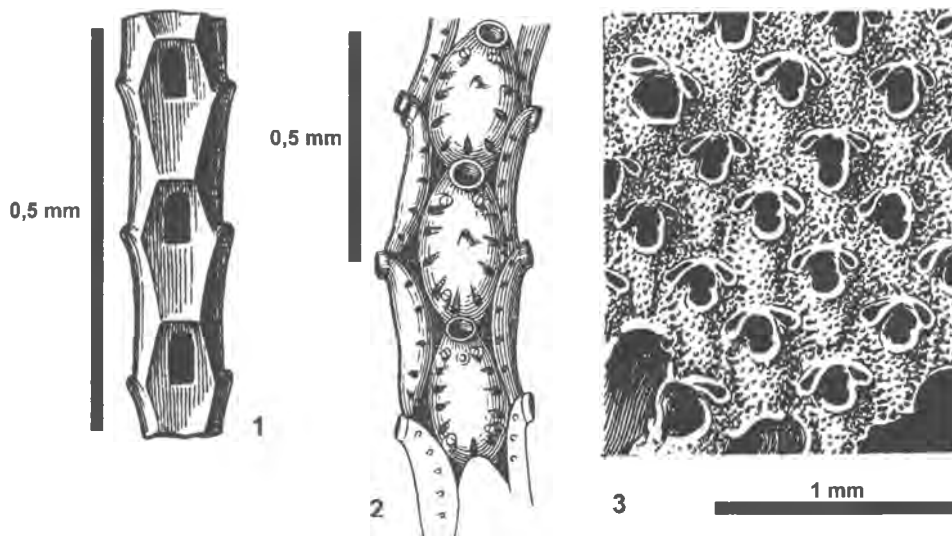


Obr. 297. Zástupci ktenostomátních mechovek: 1 *Arachnidium* HINCKS, recent, 2 *Eliasopora* BASSLER, silur – spodní karbon (1 ŠPINAR 1960, 2 BASSLER in MOORE 1978).



Obr. 298. Schéma zoária cheilostomátní mechovky (BASSLER in MOORE 1978).

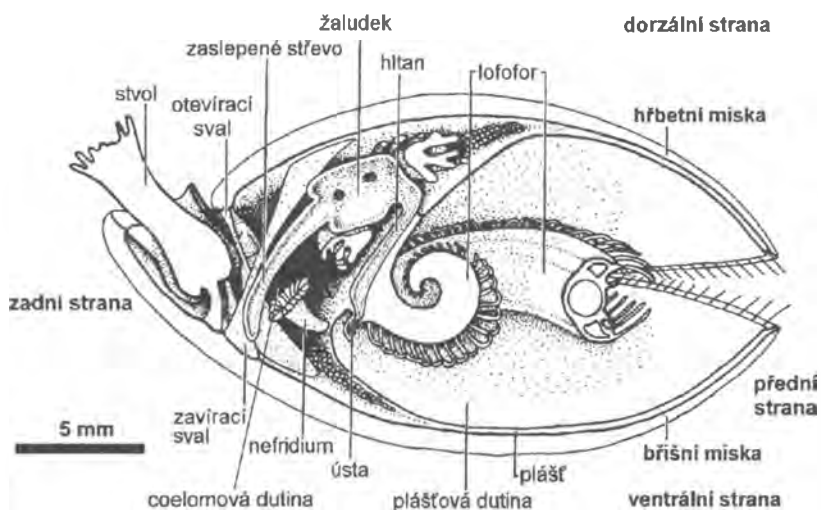
Quadricellaria D'ORBIGNY (křída, obr. 299.1), *Tessaradoma* NORMAN (recent, obr. 299.2), *Hippaliosina* CANU (křída – recent, obr. 299.3), *Retepora* LAMARCK (paleogén – recent).



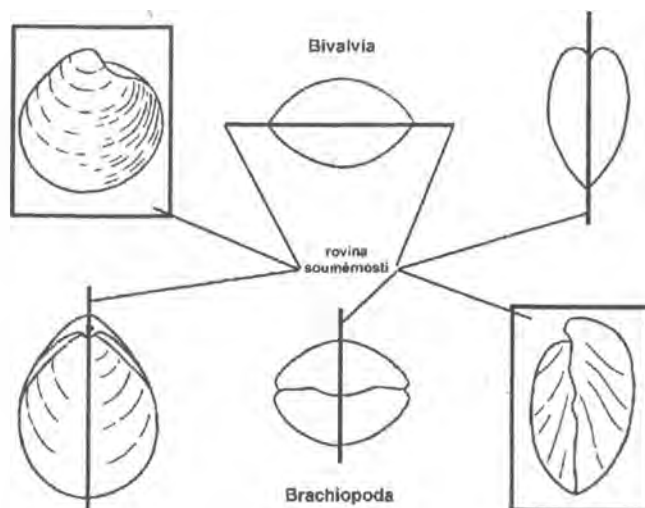
Obr. 299. Zástupci cheilostomátních mechovek: 1 *Quadricellaria* D'ORBIGNY, křída, 2 *Tessaradoma* NORMAN, recent, 3 *Hippaliosina* CANU, křída – recent (BASSLER in MOORE 1978).

Kmen: *Brachiopoda* – ramenonožci

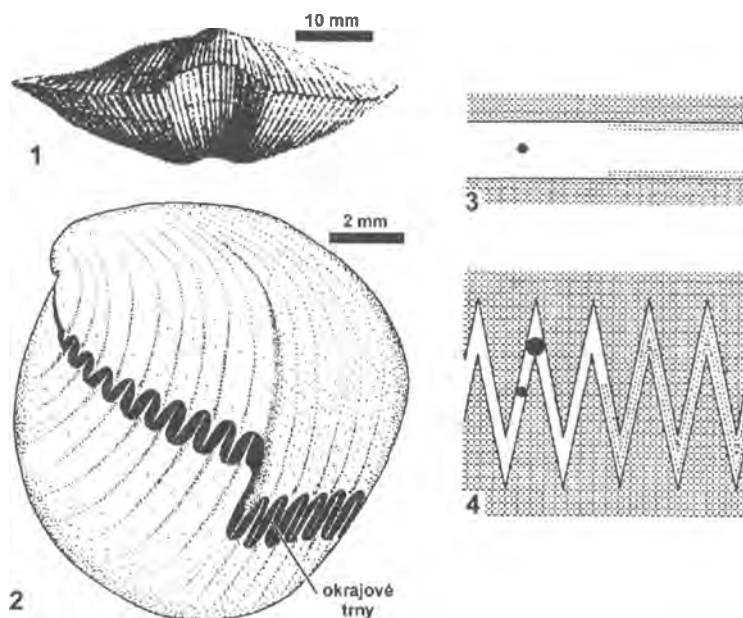
CHARAKTERISTIKA. Ramenonožci jsou **bilaterálně souměrní** coelomátní živočichové. Tělo je uzavřeno ve **dvoumiskové schránce**, která je vylučována pláštěm (obr. 300). Rovina souměrnosti probíhá **kolmo přes misky** (obr. 301). Schránka se skládá z **břišní** a **hřbetní** misky a otevírá se tedy v dorzoventrálním směru. **Břišní** miska je vždy **větší**, **hřbetní** vždy **menší**. Na obou miskách je patrný **vrchol**, kde je nejstarší část schránky a odkud začal růst misek. Vrchol indikuje **zadní** část schránky (těla). Obě misky k sobě přiléhají a stýkají se v dotykové linii (**komisuře**), které probíhá po celém obvodu okraje misek. V přední části schránky bývá komisura obvykle prohnutá (obr. 302.1). U některých specializovaných forem může však mít i složitější průběh (obr. 302.2, 302.4). Misky jsou vzájemně spojeny **zámkem** (*Articulata*) anebo zámeček chybí (*Inarticulata*). Zámeček leží v **zámkové linii**, což je pomyslná čára, podél níž se děje pohyb misek. Zámková linie je přirozeně součástí komisury.



Obr. 300. Schematický řez tělem recentního ramenonožce rodu *Terebratulina* D'ORBIGNY (*Articulata*) se znázorněním hlavních orgánů, jura – recent (WILLIAMS & ROWELL in MOORE 1965).



Obr. 301. Znárodnění rozdílů v souměrnosti schránek mlžů a ramenonožců (ŠPINAR 1960).



Obr. 302. Příklady průběhu komisury na předním okraji misek: 1 *Spirifer* SOWERBY (*Articulata*, karbon, 2 *Sphaerirhynchia* COOPER & MUIR-WOOD (*Articulata*), silur, otevřená schránka; prohnutá komisura má navíc klikatý průběh opatřený trny, které zapadají do prostorů na vnitřní straně žeber (tj. uvnitř schránky), 3 znázornění možné interpretace klikatého okraje misek (horní obrázek ukazuje rovný okraj, spodní kresba klikatý okraj schránky - klikatá komisura značně omezuje maximální velikost částecek, které pronikají mezi miskami, aniž by zmenšovala světlost otvoru; má tedy funkci síta zabraňujícího průniku větších tělísek k měkkým tkáním) (1 MÜLLER 1993, 2 WILLIAMS & ROWELL in MOORE 1965, 3 RUDWICK 1970).

Z **břišní** misky, popřípadě výřezem mezi miskami (u vývojově starších ramenonožců) obvykle vychází masitý **stvol** (obr. 300), kterým je jedinec poután k podkladu (obr. 303). Stvol prochází miskou v její zadní, vrcholové části **stvolovým otvorem**.

Schránka ramenonožců je vylučována okraji pláštěových laloků a je buď **chitinofosfatická** anebo **vápnitá**. Chitinofosfatická schránka má na svrchní straně tenkou organickou vrstvičku – periostrakum (u fosilií se nezachovává). Pod ní se střídají vrstvy fosfatické a organické. Vápnitá schránka je tvořena **třemi** vrstvami. Svrchní vrstvička je organické periostrakum. Pod ní leží tenká vnější kalcitická vrstva nazývaná jako vrstva primární. Je tvořena velice jemným granulárním kalcitem (pouze u strofomenidů ji tvoří

jemné laminy). Na vnitřní straně schránky je vylučována sekundární vrstva. Ta je složena z tenkých vláknitých krystalů kalcitu, které delší osou svírají ostrý úhel s povrchem misky. U některých druhů může být vyvinuta i čtvrtá vrstva. Jde o tzv. prizmatickou vrstvu na vnitřní straně schránky. Skládá se z velkých kalcitových krystalů orientovaných delší osou kolmo k povrchu.

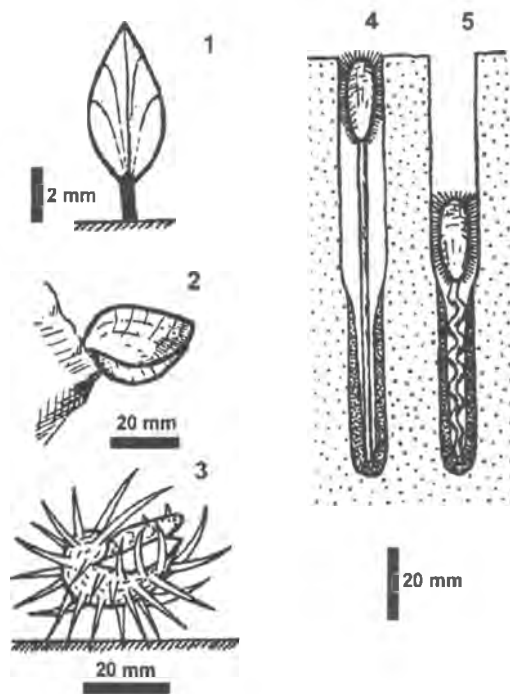
Vápnité schránky mají na příčných řezech patrné struktury, které jsou důležité pro klasifikaci ramenonožců. Schránka může být prostoupena jemnými póry, které se na řezu jeví jako kanálky (puktátní struktura). U některých ramenonožců jsou misky jen zdánlivě pórovité (pseudopuktátní). Tato struktura vzniká změnou orientace vláken uhličitanu vápenatého do kuželovitých tvarů. U třetího typu struktury (impuktátní) jsou vrstvy tvořící schránku celistvé.

Skulptury schránky jsou analogické skulpturám mlžů.

Skupinou živočichů, která vytváří ramenonožcům nejpodobnější schránku jsou mlži. K odlišení stačí nejčastěji určit průběh roviny souměrnosti (obr. 301). V mnohých případech (úlomky schránky, netypické formy apod.) je však potřeba ověřit další znaky. Přehled hlavních rozdílů je uveden v tab. 4.

EKOLOGIE. Zástupci kmene jsou výhradně mořští filtrátoři, mikrofágové. Původně hojně obývali mělké, dobře prokysličené vody. Počátkem mezozoika je z biotopů, které obývali v průběhu paleozoika, vytlačili mlži. Dnes se proto často vyskytují ve velkých hloubkách. Nejčastěji žijí přichyceni stvolem k podkladu (obr. 303.1–2) nebo zahrabáni v sedimentu (obr. 303.4–5). Některé fosilní druhy ležely volně na dně, některé byly opřeny o dno nebo ukotveny v měkkém sedimentu trny na schránce (obr. 303.3), některé se přitmelovaly jako např. ústřice.

STRATIGRAFIE. Ramenonožci se vyskytují **od spodního kambria do recentu**. Období jejich hlavního rozvoje spadá do paleozoika, kdy tvořili významnou složku mořského bentosu. Maximálního stupně diverzifikace dosáhli v devonu. Počátkem triasu (tedy následně po vymírání na hranici perm-trias) se snížil počet čeledí asi na jednu pětinu v porovnání se stavem v paleozoiku. Byl to důsledek vytlačení této skupiny mlži, který se projevuje dodnes. Brachiopodi přežívají asi ve 250 druzích, z nichž mnohé se přizpůsobily méně příznivým životním podmínkám.



Obr. 303. Některé způsoby připevnění ramenonožců k podkladu: 1 *Rustella* WALCOTT (*Inarticulata*) schránka na krátkém stvolu, spodní kambrium, 2 *Liothyrella* THOMSON (*Articulata*) schránka připevněna stvolem těsně k podkladu, neogén – recent, 3 *Productus* SOWERBY (*Articulata*) schránka opřená na dně o dlouhé trny, karbon – perm, 4–5 *Lingula* BRUGUIERE (*Inarticulata*) schránka ukotvená na dlouhém stvolu, 4 v klidu, 5 při podráždění, ordovik – recent (ŠPINAR 1960).

znak	Brachiopoda	Bivalvia
misky	navzájem nestejně	primárně stejné
rovina souměrnosti	kolmá na misky	mezi miskami
stvolový otvor	může být přítomen	žádný
zámek	zuby na jedné, jamky na druhé misce	zuby i jamky na obou miskách
ligament	žádný	přítomen
při uvolnění svalů	misky zavřeny	misky otevřeny
vrstvy (vápenité) schránky (v pořadí od vnější k vnitřní)	3 (4) – periostakum primární sekundární (prizmatická)	3 (4) – periostakum prizmatická perleťová nebo porcelánová (semiprizmatická)

Tabulka 4. Vybrané znaky pro rozlišení ramenonožců a mlžů (ŠPINAR 1960, upraveno).

SYSTÉM. Kmen *Brachiopoda* je v některých systémech uváděn pouze jako třída v rámci kmene *Tentaculata* – chapadlovci. Do tohoto kmene je řazen společně s chapadlovkami – *Phoronidea* a mechovkami – *Bryozoa*. Společným znakem všech tří tříd jsou obrvená chapadla tvořící lofofor. Na základě význačných odlišností se však dnes většinou považují za tři samostatné kmény.

Systém vyšších taxonomických jednotek ramenonožců prošel v polovině devadesátých let dvacátého století význačnými změnami. V zásadě byly navrženy dva systémy odlišné od tradičního, který dělil brachiopody na dvě třídy *Inarticulata* – **bezoporní** a *Articulata* – **opornatí**. Tyto taxonomické přístupy, zjednodušeně řečeno, vlastně vyčerpávají možné kombinace několika málo zásadních znaků – látkového složení schránky, průchodnosti trávicího traktu a artikulace misek (tab. 5).

návrh dělení: autor: důraz na znaky:	na třídy HUXLEY 1869 2	na třídy POPOV & al. 1993 1	na podkmény WILLIAMS & al. 1996 1, 2
znaky			
1) chitinofosfatická schránka 2) žádný zámek a průchodný trávicí trakt	Inarticulata	Lingulata	Linguliformea
1) vápenitá schránka 2) žádný zámek a průchodný trávicí trakt			Craniiformea
1) vápenitá schránka 2) zámek a neprůchodný trávicí trakt	Articulata	Calcicata	Rhynchonelliformea

Tabulka 5. Názory na systematické dělení ramenonožců.

Vzhledem k tomu, že se v současnosti stále nejčastěji používá tradiční, vžitě dělení na *Inarticulata* a *Articulata*, omezíme se v dalším výkladu pouze na stručnou charakteristiku těchto tříd (obr. 304).

Třída: *Inarticulata* – bezoporní

CHARAKTERISTIKA. Inartikulární brachiopodi mají schránku **chitinofosfatickou** nebo mineralizovanou **uhličitanem vápenatým**. Obě misky jsou si velice často navzájem velikostně i tvarově **podobné**. **Nemají zámek**, misky u sebe drží pouze silou **svalů**. Svalový systém je proto komplikovaný (obr. 305). Existují zde svaly pohybující miskami v dorzoventrálním směru. Tyto svaly jsou kolmé na misky. Jde o centrální svaly plnící funkci svěracích svalů – **adduktorů**, které schránku uzavírají. Dále je to vrcholový sval fungující patrně jako otevírací sval – **diduktor**, který zřejmě pomáhá schránku otevírat. Navíc jsou přítomny svaly **boční** a **příčné**, které umožňují nejen pohybovat miskami předozadním (anterio-posteriorním), respektive bočním (laterálním) směrem, ale při stažení zamezují rotaci misek a nahrazují tak zámek. Stvol může procházet mezi miskami, aniž by v nich byl výřez nebo otvor. Lofofor (obr. 309.1) **není vyztužen** ramenními podporami. Trávicí soustava ve tvaru písmene U je **ukončena řitním otvorem**, který se otevírá v blízkosti ústního otvoru.

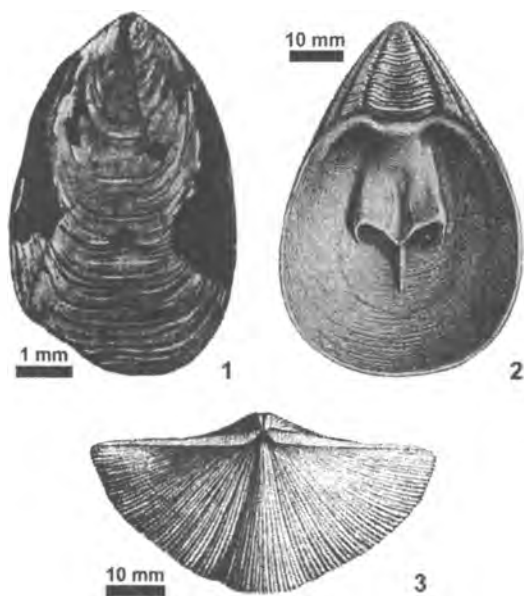
STRATIGRAFIE. Vyskytují se **od spodního kambria do recentu**. Vrchol jejich rozvoje spadá do spodního paleozoika.

Lingula BRUGUIÈRE (ordovik – recent, obr. 303.4–5, 305, 309.1), *Lingulipora* GIRTY (střední devon – spodní karbon, obr. 304.1), *Obolus* EICHWALD (střední kambrium – střední ordovik), *Paterula* BARRANDE (střední – svrchní ordovik), *Acrotreta* KUTORGA (kambrium – ordovik), *Trimerella* BILLINGS (silur, obr. 304.2).

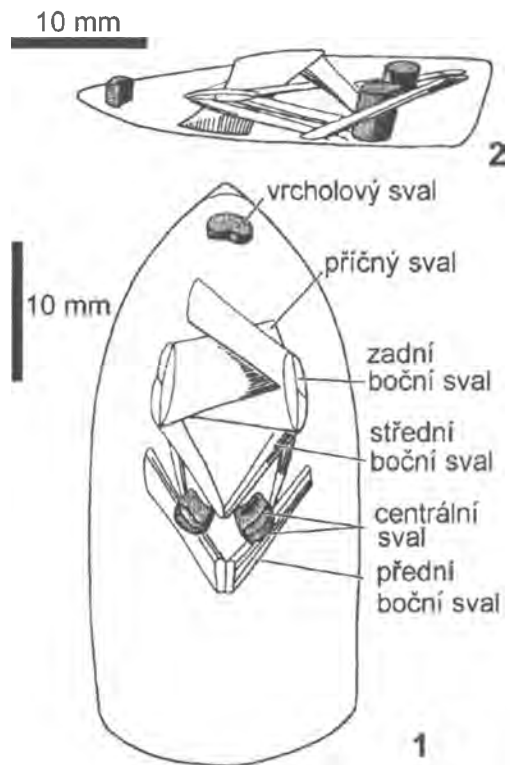
Třída: *Articulata* – opornatí

CHARAKTERISTIKA. Schránku mají vždy z **uhličitanu vápenatého**. Břišní a hřbetní miska jsou obvykle tvarově i velikostně výrazně **odlišné**. Misky drží pohromadě nejen **svaly**, ale i **zámek** (obr. 306).

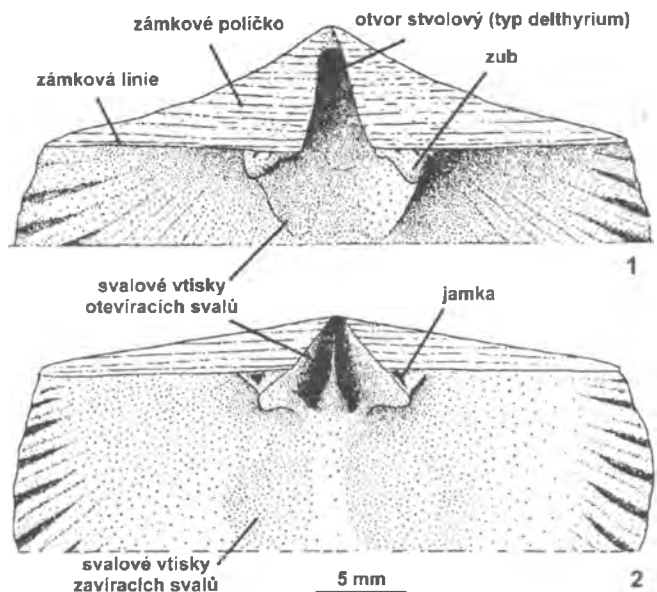
Zámek umožňuje pohybovat miskami pouze ve směru dorzoventrálním. Tvoří jej **dva zuby** na břišní misce a **dvě jamky** na misce hřbetní. Zuby i jamky jsou umístěny na okraji plošky vybíhající od vrcholu zvané **zámkové políčko** (interarea).



Obr. 304. Zástupci ramenonožců: 1 *Lingulipora* GIRTY (*Inarticulata*) vnější strana břišní misky, střední devon – spodní karbon, 2 *Trimerella* BILLINGS (*Inarticulata*) vnitřní strana břišní misky, silur, 3 *Spirifer* SOWERBY (*Articulata*) pohled na vnější stranu hřbetní misky a vrcholovou část břišní misky, karbon, (1 GORJANSKIJ in SARYČEVA 1960, 2 AGER & al. in MOORE 1965, 3 MÜLLER 1993).



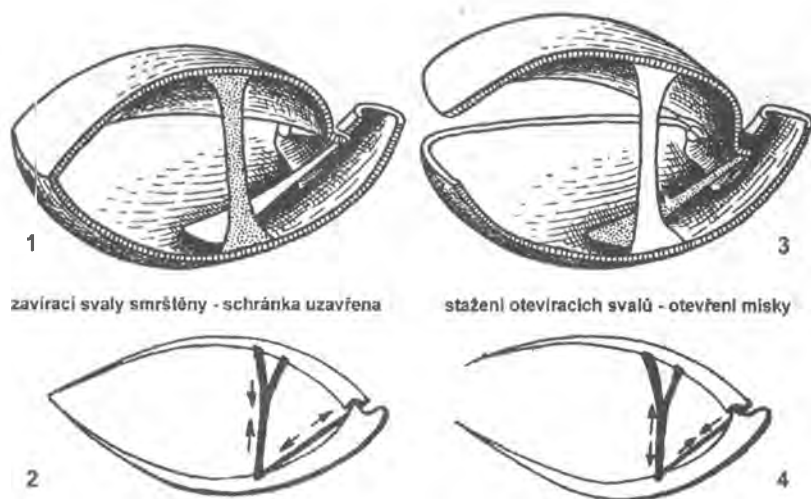
Obr. 305. Svalový systém inartikulárního ramenonožce rodu *Lingula* BRUGUIERE, ordovik – recent (WILLIAMS a ROWELL in MOORE 1965).



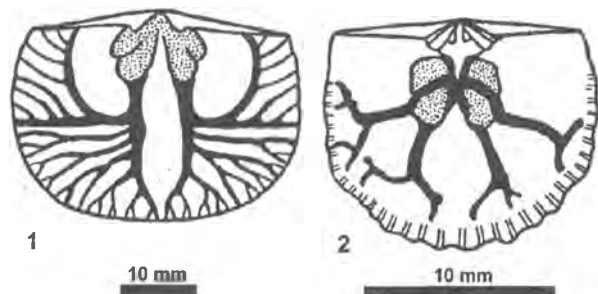
Obr. 306. Zámek u artikulétního ramenonožce rodu *Hesperorthis* SCHUCHERT & COOPER, ordovik – silur (RUDWICK 1970).

Jeden pár **zavíracích** (svěracích) svalů – adduktorů je kolmý na misky a jejich stažením dochází k pevnému uzavření schránky. Úpony těchto svalů se obvykle nacházejí přibližně v zadní třetině misek (obr. 307). Na vnitřním povrchu misek zanechávají svalové vtisky. Na břišní misce je srdcovitý, dvojitý vtisk (obr. 308.1) a na hřbetní misce dva páry vtisků, které odrážejí rozdělení svalu v dorzální části na dva prameny (obr. 308.2).

U ramenonožců neexistuje struktura podobná ligamentu mlžů, který otevírá schránku, když povolí adduktory. Artikulétní brachiopodi mají proto vyvinuty dva páry svalů **otevíracích** – diduktorů. Ty svým



Obr. 307. Činnost svalů a mechanismu otevírání a zavírání schránek u artikulátních ramenonožců: 1-2 zavření misek smrštěním zavíracích svalů (vytečkovány), 3-4 otevření misek smrštěním otevíracích svalů (vytečkovány) (ŠPINAR 1960).



Obr. 308. Morfologie vnitřní strany misek. Znázorněny jsou svalové vtisky (vytečkovány) a vaskulární stopy (černě): 1 břišní miska rodu *Strophomena* RAFINESQUE in DE BLAINVILLE (*Articulata*) střední ordovik – svrchní ordovik, 2 hřbetní miska rodu *Orthis* DALMAN (*Articulata*) spodní – střední ordovik (ŠPINAR 1960).

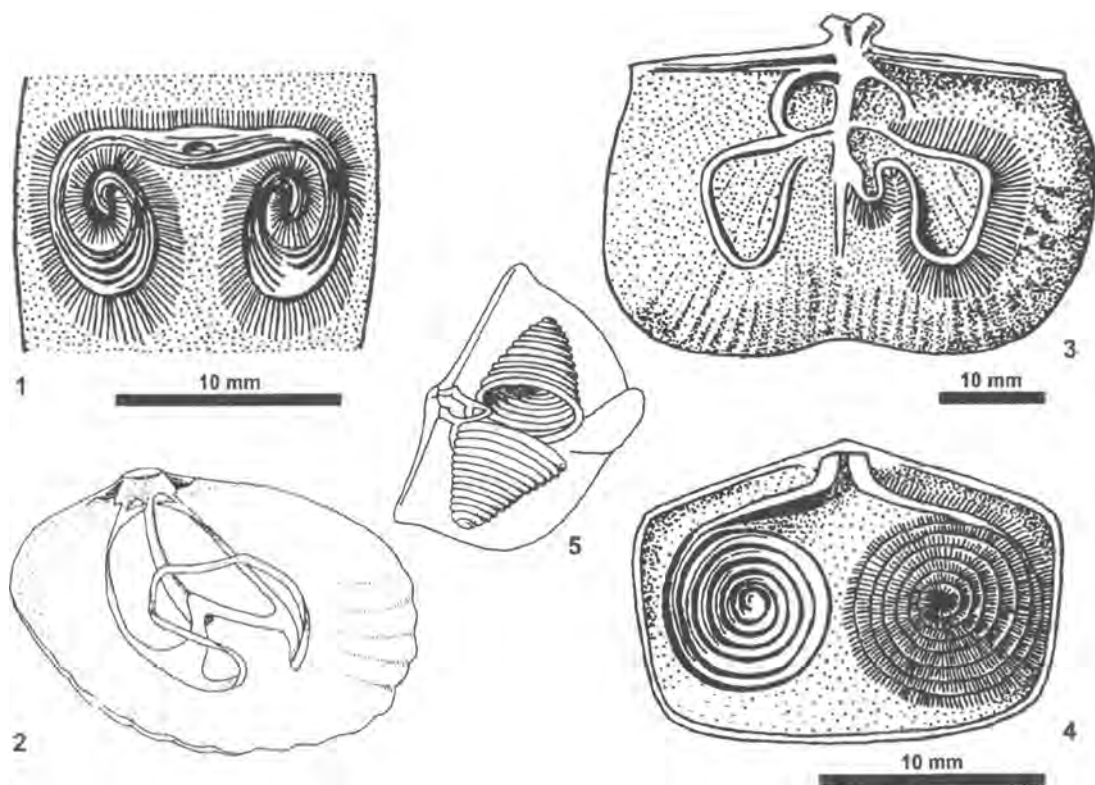
stahem schránku otevírají. Jsou umístěny šikmo na misky (obr. 307). Jejich úpony nalezneme v centrálních i vrcholových partiích břišní misky (obr. 300, 306, 307, 308.1), přičemž při vrcholu bývá někdy vyvinuta zvláštní zešíkmená ploška (platforma), která umožňuje kolmé uchycení svalu vzhledem k jeho pohybu. Úpony diduktorů na hřbetní misce jsou umístěny přímo ve vrcholu misky posteriorně od zámku (obr. 308). Hřbetní miska je tedy otevírána pákovým pohybem kolem zámku, a to tahem krátkého ramene za zámek. Stvol (pokud je přítomen) prochází otvorem v břišní misce a je ovládán stvolovými svaly. Ve hřbetní misce jsou situovány různě složité **ramenní podpory** (obr. 309.2-5). Trávicí soustava končí **slepě**, řitní otvor není vyvinut (obr. 300). Nestrávené zbytky potravy jsou vyvrhovány ústním otvorem, kam se dostávají ze střeva protisměrnými (antiperistaltickými) stahy trávicí soustavy.

STRATIGRAFIE. Stejně jako předchozí třída i artikulátní brachiopodi jsou známi **od spodního kambria do recentu**. Maximálního rozvoje dosáhli koncem spodního paleozoika, i když pozici jedné z dominantních skupin mořského bentosu si udrželi po celé paleozoikum.

Orthis DALMAN (spodní ordovik – střední ordovik, obr. 308.2), *Strophomena* RAFINESQUE in DE BLAINVILLE (střední ordovik – svrchní ordovik, obr. 308.1), *Rhynchonella* FISCHER v. WALDHEIM (svrchní jura – spodní křída), *Terebratula* MÜLLER (neogén), *Spirifer* SOWERBY (karbon, obr. 302.1, 304.3).

Kmen: *Echinodermata* – ostnokožci

CHARAKTERISTIKA. Tělo téměř všech ostnokožců je charakterizováno pětičetnou souměrností (obr. 310). Tato souměrnost je druhotná, neboť původně byli ostnokožci souměrní dvoustranně, což lze dokladovat jak na některých fosilních zástupcích, tak i na larválních stádiích recentních druhů. Tělo dospělých ostnokožců není článkováno a pětičetnou souměrnost (u některých skupin dvoustrannou) je možné sledovat jak na uspořádání pevných částí kostry (**skeletu**), tak i na měkkých tkáních. Pevná podkožní kostra je vylučována vnější tkání a je tvořena morfologicky různě utvářenými, navzájem pevně nebo kloubně spojenými destičkami (**sklerity**) z uhličitanu vápenatého. Uspořádání destiček kostry je buď nesouměrné nebo podle plánu různého stupně složitosti. Počet kosterních elementů se pohybuje od několika desítek po stovky tisíc, podobně i velikost jednotlivých elementů je v rozmezí od 30 μm po několik milimetrů v průměru. Na povrchu je celá kostra kryta tenkou, částečně mineralizovanou pokožkou. Kostra, a tím



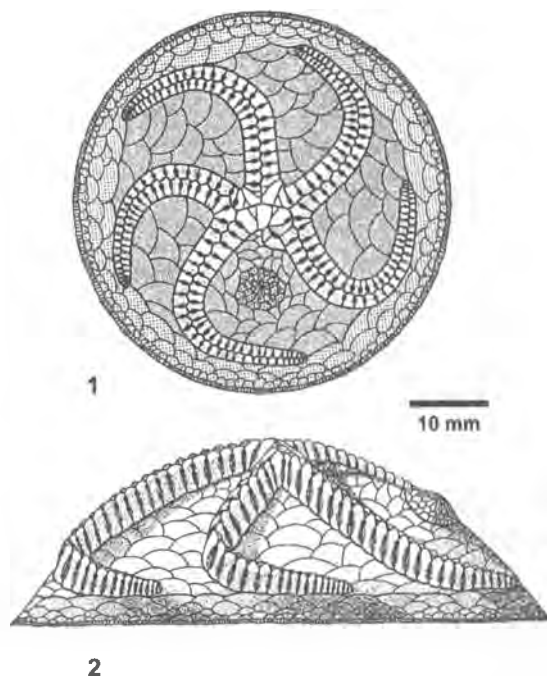
Obr. 309. Různé typy lofoforů a ramenní podpory na vnitřní straně hřbetních misek: 1 *Lingula* BRUGUIERE (*Inarticulata*) lofofor bez ramenních podpor, ordovik – recent, 2 *Dictyoclostus* MUIR-WOOD (*Articulata*) spodní karbon, 3 *Davidsonia* BOUCHARD (*Articulata*) střední devon, 4 spriferidní (*Articulata*) střední ordovik – spodní jura, 5 terebratellidní (*Articulata*) spodní devon - recent (1-3 ŠPINAR 1960, 4-5 WILLIAMS & ROWELL in MOORE 1965).

i celé tělo ostnokožce, může mít nejrůznější tvar (pohárovitý, vakovitý, hvězdicovitý, terčovitý, aj. – obr. 311). Kostra a měkké tkáně obvykle tvoří centrální část (tému), která může přecházet v ramena, popřípadě brachiálie, stonek, atd. (obr. 312).

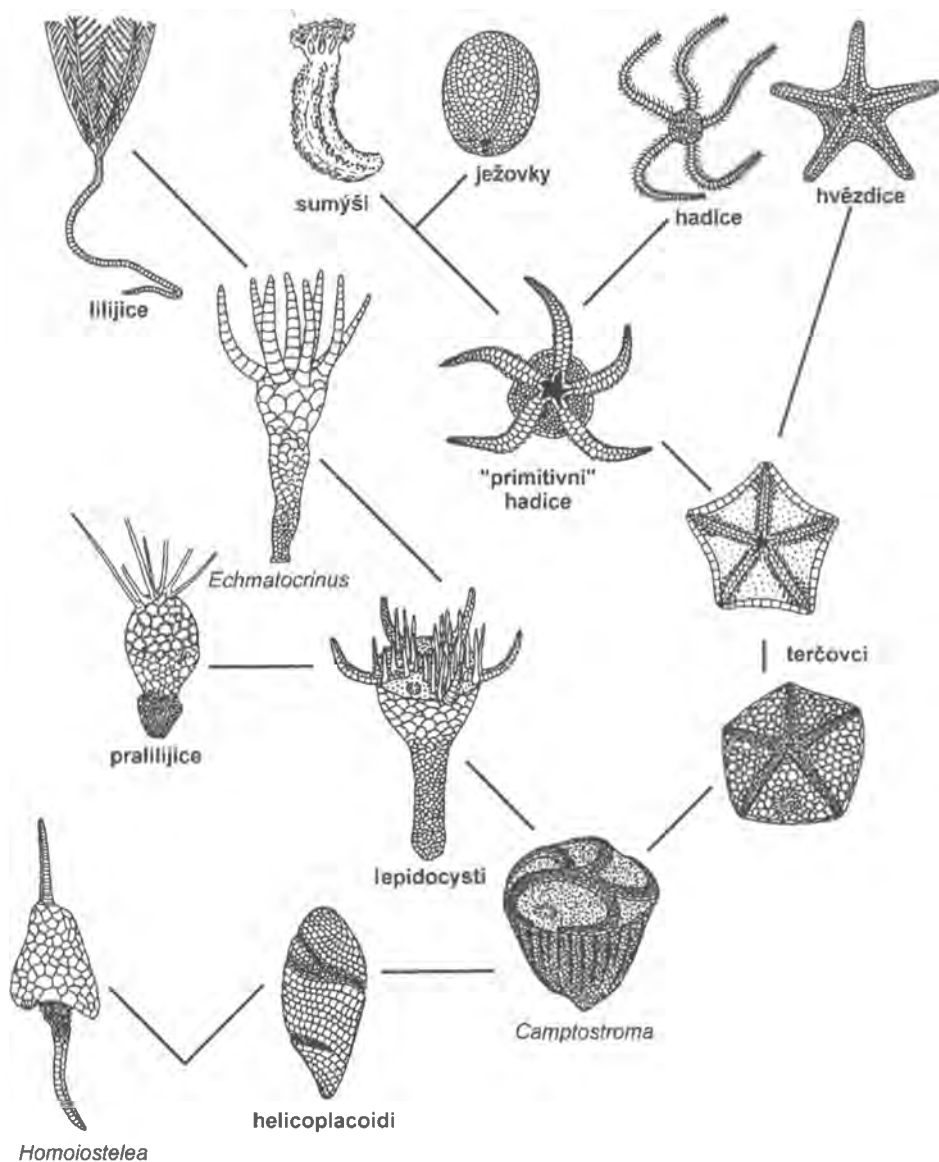
Nervová soustava zůstala vzhledem k malé pohyblivosti na nízkém vývojovém stupni s ganglii soustředěnými kolem hltanu a s nervovými drahami zasahujícími až do nejmenších výběžků těla.

Trávicí soustava je většinou jednosměrná, sestávající z úst, žaludku, střeva a řiti kryté anální pyramidou. U některých ostnokožců může být uzavřená, neboť nestrávené zbytky jsou vyvrhovány ústním otvorem.

Ostnokožci mají jako jediná skupina vyvinutou tzv. „vodní“ neboli **ambulakrální soustavu**, sloužící jak k pohybu a dýchání, tak i k získávání potravy. Ambulakrální soustava tvořená **madreporovou deskou**, **kamenným, kruhovým a radiálním kanálkem** a jednotlivými **panožkami** (obr. 313) se morfologicky výrazně projevuje i ve stavbě kostry. U pětičetně souměrných ostnokožců je kolem ústního otvoru paprscitě uspořádáno pět ambulakrálních polí, která jsou tvořena řadami specializovaných destiček. V ose ambulakrálního pole vedou ambulakrální rýhy po stranách lemované řadou porů, jimiž



Obr. 310. Rekonstrukce morfologie devonského zástupce terčovců (*Edrioasteroidea*), druh *Lebetodiscus dickinsoni* (BILLINGS): 1 idealizovaný orální povrch téky, 2 pohled na téku ze strany (BELL 1977).



Obr. 311. Předpokládaná evoluce ostnokožců (PAUL & SMITH 1984).

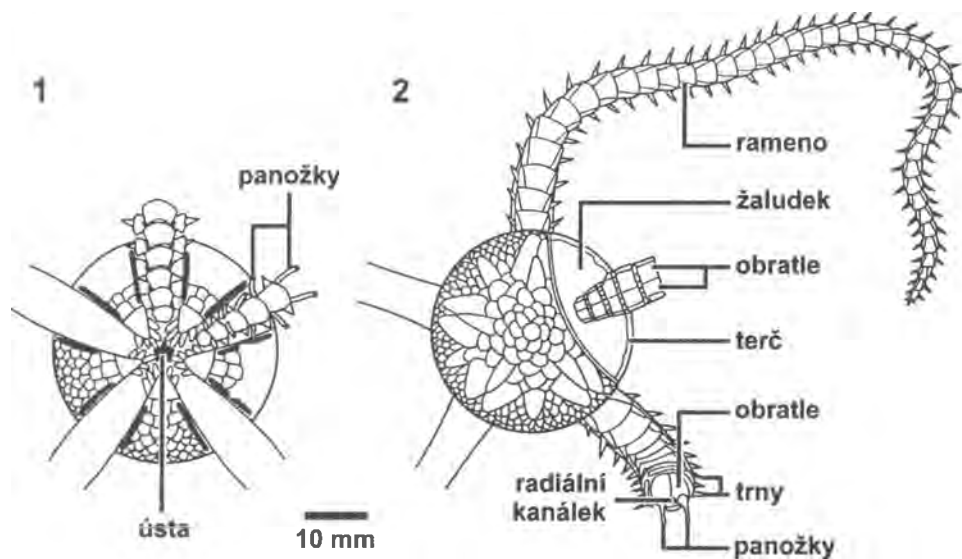
prostupují brvovité panožky (**podia**). Ty svým vířením uvádějí vodu v ambulakrální rýze do pohybu, což vede k oxyličnímu organismu a zároveň je k ústům přinášena mikroskopická potrava. Panožky volně žijících forem se mohou zkracovat a prodlužovat a bývají zakončeny přísavkami, kterými může být tělo přitahováno. Tím je umožněn pomalý plynulý pohyb. Ambulakrální pole jsou vzájemně oddělena interambulakrálními (interradiálními) sektory.

EKOLOGIE. Ostnokožci jsou výhradně **mořští**, mohou vést následující způsoby života (obr. 314):

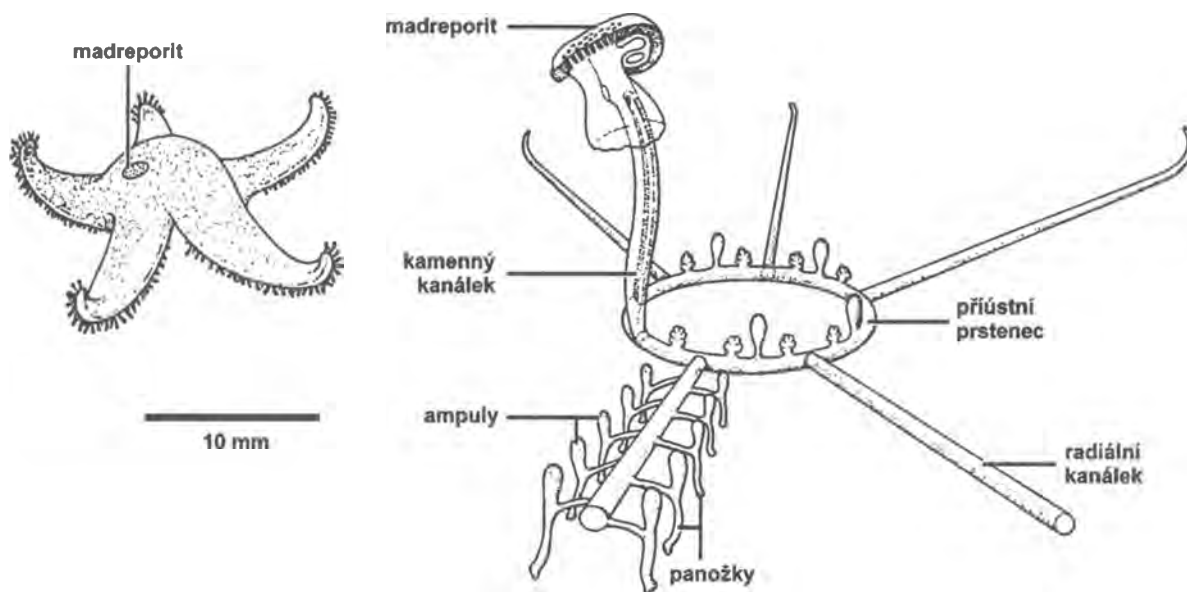
1. epifaunální filtrátoři suspenze (obr. 314.1, 4),
2. mobilní epifaunální požírači suspenze a infaunální hrabající požírači suspenze (obr. 314.2, 5),
3. mobilní herbivoři a karnivoři (obr. 314.3, 6).

Paleozoičtí ostnokožci náležejí převážně první a druhé skupině, neboť v průběhu paleozoika lze předpokládat vysokou produkci organické hmoty řasového původu, zatímco od mezozoika do recentu postupně převažují spíše zástupci třetí skupiny.

STRATIGRAFIE. Ostnokožci patří ke stratigraficky významným fosiliím od **kambria** do **recentu**, v jednotlivých časových úsecích mají různé skupiny různý význam. Na příklad ve svrchním siluru barrandieny je významným rod *Scyphocrinites* ZENKER (lilijice), v triasu je pro stratigrafické účely užíván rod *Encrinus* SCHULTZE (lilijice), obecně lze konstatovat, že v terciéru jsou nejvýznamnější ježovky (*Clypeaster* LAMARCK). V různých obdobích fanerozoika měli ostnokožci i horninotvorný význam.



Obr. 312. Rekonstrukce morfologie recentního zástupce hadic (*Ophiuroidea*): 1 spodní (orální) strana, 2 svrchní (aborální) strana (SPRINKLE in BOARDMAN & al. 1987).



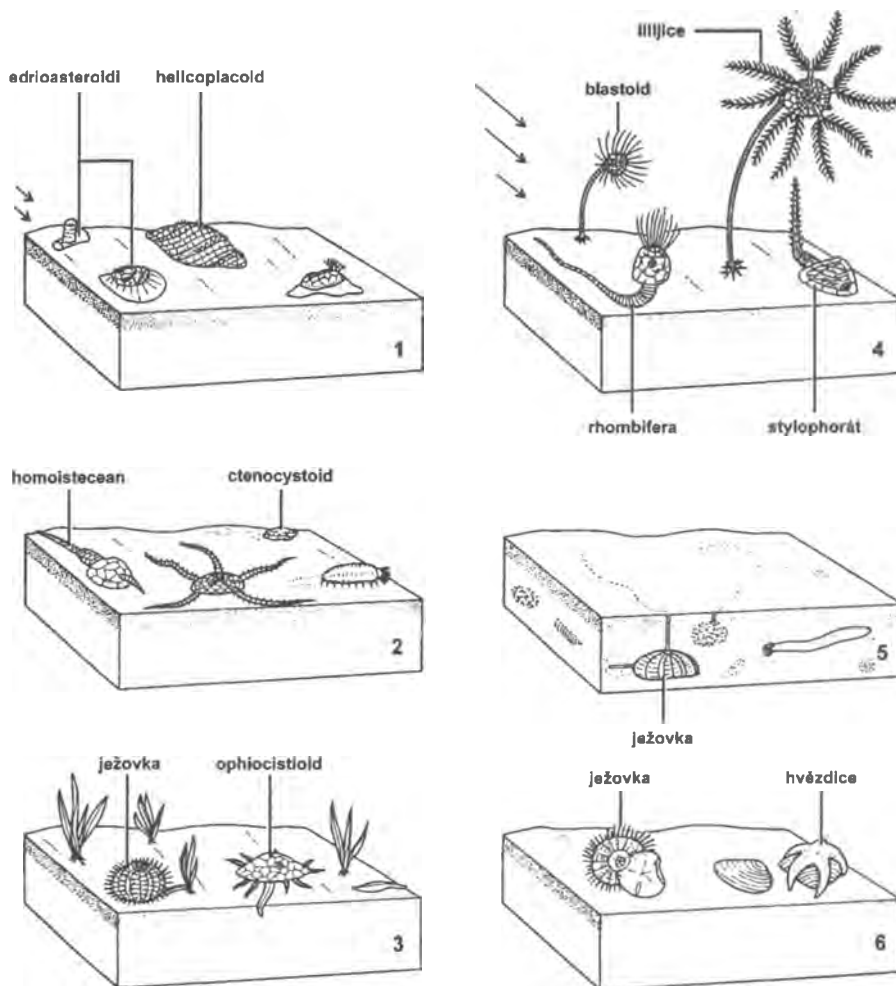
Obr. 313. Části vodní soustavy recentní hvězdice (SPRINKLE in BOARDMAN & al. 1987).

SYSTEM. Zoologický systém ostnokožců je velmi složitý a jejich klasifikace není přijímána jednotně. Někteří autoři rozlišují až 21 samostatných tříd. Jedním z přístupů přijímaných větším počtem badatelů je dělení ostnokožců do 3 základních podkmennů:

- Podkmen *Pelmatozoa* – zahrnuje většinou přisedlé ostnokožce
- Podkmen *Eleutherozoa* – zahrnuje volně pohyblivé ostnokožce
- Podkmen *Homalozoa* – pouze paleozoičtí ostnokožci.

Z několika dalších klasifikací kmene ostnokožců lze uvést v posledních letech poměrně často přijímané dělení do pěti podkmennů, založené na začlenění fosilních, poměrně málo diverzifikovaných taxonů (především kambro-ordovického stáří) do základního schématu, vycházejícího z klasifikace recentních zástupců.

PODKMEN	TŘÍDA
<i>Crinozoa</i>	<i>Crinoidea</i> – lilijice (obr. 315) <i>Paracrinoidea</i>
<i>Blastozoa</i>	<i>Blastoidea</i> – poupěnci <i>Rhombifera</i> – jablovci <i>Diploporita</i> – jablovci <i>Eocrinoidea</i> – pralilijice (obr. 316)
<i>Asterozoa</i>	<i>Asteroidea</i> – hvězdice <i>Ophiuroidea</i> – hadice
<i>Homalozoa</i>	<i>Stylophora</i> (obr. 318) <i>Homostelea</i> (obr. 317) <i>Homoiostelea</i> (obr. 318) <i>Ctenocystoidea</i>
<i>Echinozoa</i>	<i>Holothuroidea</i> – sumýši <i>Edrioasteroidea</i> – terčovci (obr. 310) <i>Echinoidea</i> – ježovky (obr. 319) <i>Helicoplacoidea</i>



Obr. 314. Způsoby života fosilních a recentních ostnokožců: 1 epifaunální filtrátoři suspenze žijící přímo na mořském dně, 2 mobilní epifaunální požírači suspenze, 3 mobilní herbivoři, 4 epifaunální filtrátoři suspenze, 5 infaunální hrabající požírači suspenze, 6 mobilní karnivoři (SPRINKLE in BOARDMAN & al. 1987).

Třída: *Crinoidea* – lilijce

CHARAKTERISTIKA. Lahvicovitá až kulovitá téka, složená z několika prstenců desek obsahuje většinu orgánů a dělí se na kalich a tegmen (obr. 315). Mají úplnou trávicí soustavu zahnutou do tvaru U. Z horní části kalicha vybíhají větvená nebo nevětvená ramena s otevřenou vodní soustavou. Opačná strana kalicha obvykle přechází ve stonk složený z nízkých, diskovitých článků (kolumnálií), jejichž centrálním otvorem (lumenem) procházejí nervy. Pro časté nálezy izolovaných kolumnálií byl vypracován samostatný umělý systém. Stonk bývá zakončen aparátem (**holdfast**) umožňujícím přichycení ke dnu nebo k plovoucím předmětům.

Zahrnují více než 1 000 rodů.

STRATIGRAFIE. Vyskytují se od spodního ordoviku po recent, v různých stratigrafických úrovních fanerozoika patří k horninotvorným organismům. Stratigraficky významní zástupci jsou např. ve svrchním siluru barrandienu (rod *Scyphocrinites* ZENKER) a v různých úrovních mezozoika (v triasu rod *Encrinus* SCHULTZE).

Třída: *Blastoidea* – poupěnci

CHARAKTERISTIKA. Prvohorní ostnokožci s pětičetnou souměrností těl, která jsou složena z téky (kalicha), ramen a stonku. Téka má tvar kulovitý až hruškovitý a připomíná květní poupě. Je tvořena pevně spojenými destičkami ve třech nad sebou ležících kruzích. Od úst na svrchní straně se rozbíhá pět ambulakrálních polí. Podél nich jsou v řadě vyvinuty tzv. hydrospirické póry v místech vyústění řasnatých hydrospir, které sloužily nejspíše k dýchání. Hydrospiry vedou do pěti větších otvorů – spirakul, umístěných kolem úst. Jeden z nich je zvětšen a mohl mít funkci řitního otvoru.

EKOLOGIE. Mělkovodní mořský bentos.

STRATIGRAFIE. Od siluru do permu, kdy vymírají. Rozkvětu dosahují v karbonu a spodním permu.

Třídy: *Diploporita* a *Rhombifera* – jablovci

CHARAKTERISTIKA. Vymřelí ostnokožci, kteří postrádají radiální souměrnost. Tělo je složeno z téky (kalicha), ramen (brachiálií) a někdy také ze stonku. Desky téky jsou třívrstevné, střední vrstva (mezotéka) je prostoupena kanálky. Jejich uspořádání je významným systematickým znakem – jsou-li vyvinuty po dvou na téže desce, nazýváme je diplopóry, je-li pár kosočtverečných pórů zpravidla spojených kanálkem na dvou sousedních deskách, jsou to dichopóry. Od ústního otvoru se rozbíhá zpravidla pět ambulakrálních rýh. Zde bylo umístěno několik ramen (jen zřídka zachovaných). Řiť byla kryta tzv. anální pyramidou, tvořenou pěticí trojbokých desek.

EKOLOGIE. Mořský bentos v hlubším sublitorálu.

STRATIGRAFIE. Jablovci se poprvé objevují ve středním ordoviku, do ordoviku spadá i období jejich rozvoje, vymírají v devonu.

SYSTÉM. Dříve spojení do třídy *Cystoidea*. Tvoří dvě oddělené skupiny *Diploporita* a *Rhombifera*, hodnocené nověji jako samostatné třídy.

Třída: *Eocrinoidea*

CHARAKTERISTIKA. Malá skupina starobylých ostnokožců podobajících se lilijcím. Tělo je tvořeno stonkem, jehož distální konec nese přisedací aparát. Proximálně stonk přechází v nálevkovitý až kulovitý kalich složený z několika desítek až stovek desek. Pětičetně souměrná ambulakrální soustava je na svrchním povrchu kalichu a částečně přechází i na biseriálně uspořádané brachiálie (destičky jsou uspořádány ve dvou řadách). Anální otvor uložen ventrolaterálně na kalichu (obr. 316).

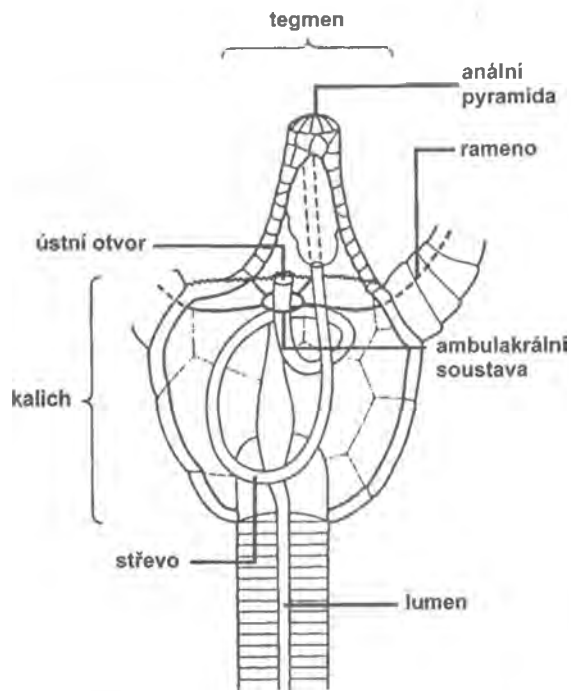
Zahrnují přibližně 20 rodů.

Gogia WALCOTT – střední kambrium (obr. 316.1), *Lichenoides* BARRANDE – střední kambrium (obr. 316.2).

STRATIGRAFIE. Vyskytují se od spodního kambria do svrchního ordoviku, nejsou stratigraficky významní.

Třída: *Asteroidea* – hvězdice

CHARAKTERISTIKA. Hvězdicovité tělo s coelomem zasahujícím do ramen (obr. 313). Ústní otvor leží centrálně na spodní straně těla. Trávicí soustava krátká, rovná. Spodní povrch ramen nese ambulakrální rýhy.



Obr. 315. Vnitřní anatomie lilijce (BOARDMAN & al. 1987).

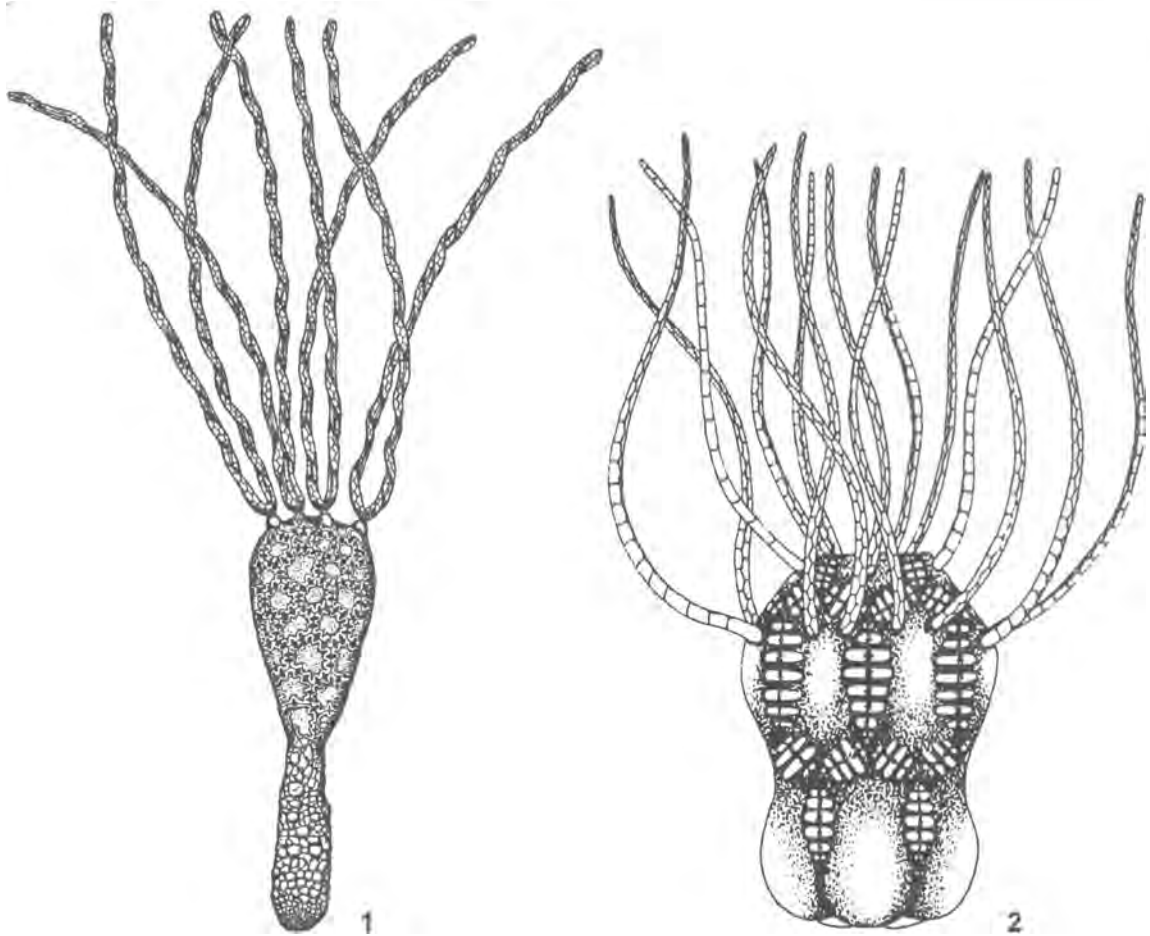
Zahrnují přibližně 45 rodů.

Siluraster JAEKEL – silur, *Bohemaster* JAEKEL – ordovik.

STRATIGRAFIE. Zástupci této skupiny se vyskytují od ordoviku do recentu, nejsou stratigraficky významní.

Třída: Homostelea

CHARAKTERISTIKA. Dvoustranně souměrní, dorzoventrálně zploštělí ostnokožci, na jejichž těle je možné odlišit stonek a téku obvykle okrouhlého tvaru. Krátký stonek je složen ze dvou až tří podélných řad drobných desek. Téku tvoří několik větších okrajových desek (**marginalia**), které obklopují několik desítek až stovek drobných středních desek (**centralia**). Marginální desky obklopují desky centrální jak na svrchním tak na spodním povrchu téky.



Obr. 316. Rekonstrukce morfologie středokambrických „pralilijic“ (*Eocrinoidea*): 1 *Gogia spiralis* ROBISON (ROBISON 1965), 2 *Lichenoides priscus* BARRANDE (FATKA 1984).

Na stonku protilehlé straně téky jsou dva otvory, interpretované jako ústa a řiť (obr. 317).

Zahrnují přibližně 10 rodů.

Trochocystites BARRANDE, střední kambrium (obr. 317).

STRATIGRAFIE. Zástupci této skupiny se vyskytují ve středním kambriu, kde mohou mít význam pro lokální biostratigrafii.

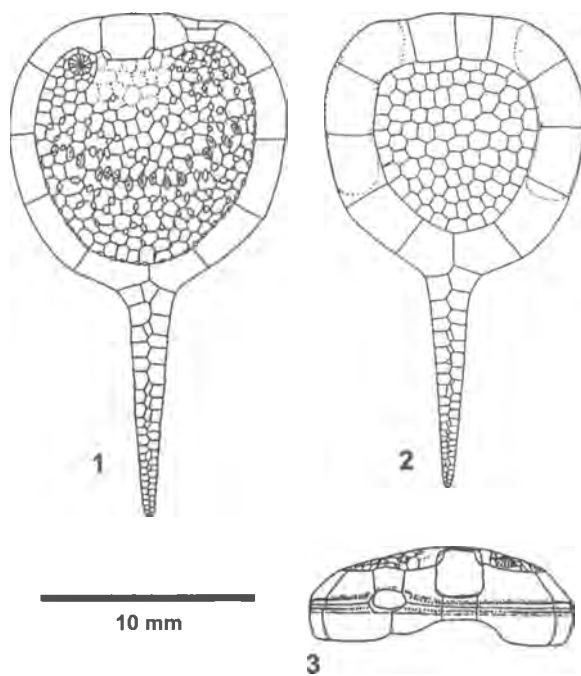
Třída: Homoiostelea

CHARAKTERISTIKA. Nesouměrní, dorzoventrálně zploštělí ostnokožci, na jejichž těle je možné odlišit téku s jedním nebo dvěma „rameny“ (**aulakofor**). Desky téky jsou velké, u některých forem mohou být diferencovány na okrajové a střední. Z jedné strany téky vyrůstá pohyblivý aulakofor složený z několika morfologických typů desek, který sloužil nejspíše k získávání potravy (obr. 318.1).

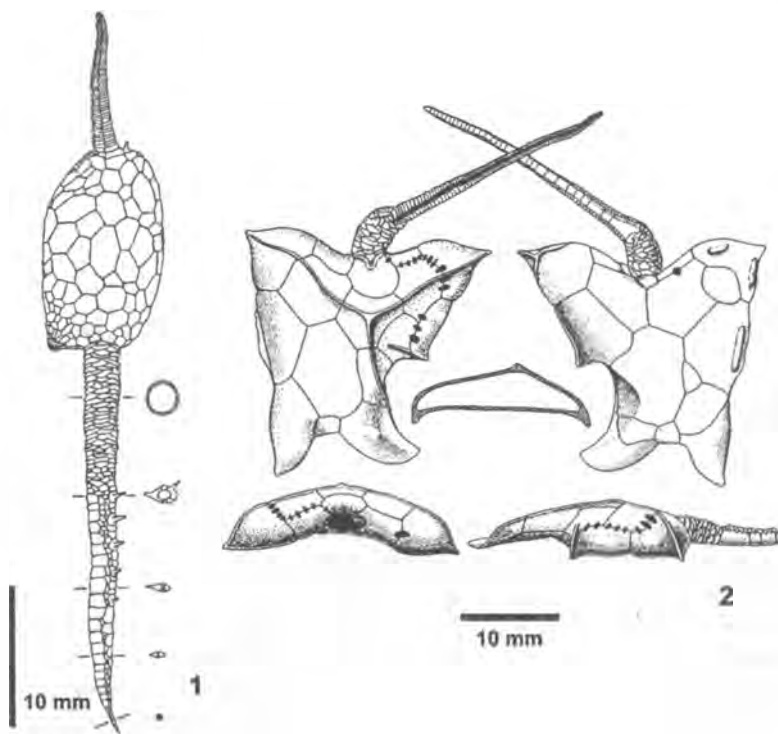
Zástupci této skupiny bývají některými autory klasifikováni jako **Calcichordata**. V posledních třiceti letech se podle „kalcichordátové teorie“ připouští možnost vývoje strunatců z dvoustranně souměrných forem ostnokožců. Tato teorie vychází z odlišné funkčně-morfologické analýzy a interpretace forem řazených v systému ostnokožců mezi *Homoiostelea*. Názory na tuto teorii se různí a v současné době nelze definitivně rozhodnout, zda *Homoiostelea* náležejí k ostnokožcům nebo strunatcům s vápnitou kostrou.

Castercystis ROBISON & UBAGHS – střední kambrium (obr. 318.1), *Ceratocystis* JAEKEL – střední kambrium (obr. 318.2).

STRATIGRAFIE. Zástupci této skupiny se vyskytují od středního kambria do svrchního karbonu. Obvykle nejsou používáni pro stratigrafické účely.



Obr. 317. Rekonstrukce středokambriického ostnokožce *Trochocystites bohemicus* BARRANDE: 1 svrchní strana, 2 spodní strana, 3 pohled zepředu (FRIEDRICH 1993).



Obr. 318. Rekonstrukce morfologie středokambriických homalozoidních ostnokožců: 1 *Castercystis vali* UBAGHS & ROBISON (UBAGHS & ROBISON 1985), 2 *Ceratocystis perneri* JAEKEL (UBAGHS 1967).

Třída: *Edrioasteroidea* – terčovci

CHARAKTERISTIKA. Pětičetně souměrní ostnokožci s terčovitou tékou (obr. 310), jejichž kostra je složena z četných, navzájem pohyblivě spojených destiček mnohoúhelníkovitého tvaru. Destičky svrchní strany téky (**orálního povrchu**) jsou charakteristické zoubkovaným obrysem, neboť mezi jednotlivými destičkami se nacházejí póry. Oproti tomu destičky spodní strany (**aborální povrch**) mají okraje hladké. Od centrálně umístěného ústního otvoru se na svrchní straně téky rozbíhalo pět přímých nebo srpovitě zahnutých ambulakrálních rýh. Řitní otvor krytý **anální pyramidou** ležel mimostředně na svrchní straně.

Lebetodiscus BELL – ordovik (obr. 310).

STRATIGRAFIE. Zástupci třídy se vyskytují od **spodního kambria do spodního karbonu**.

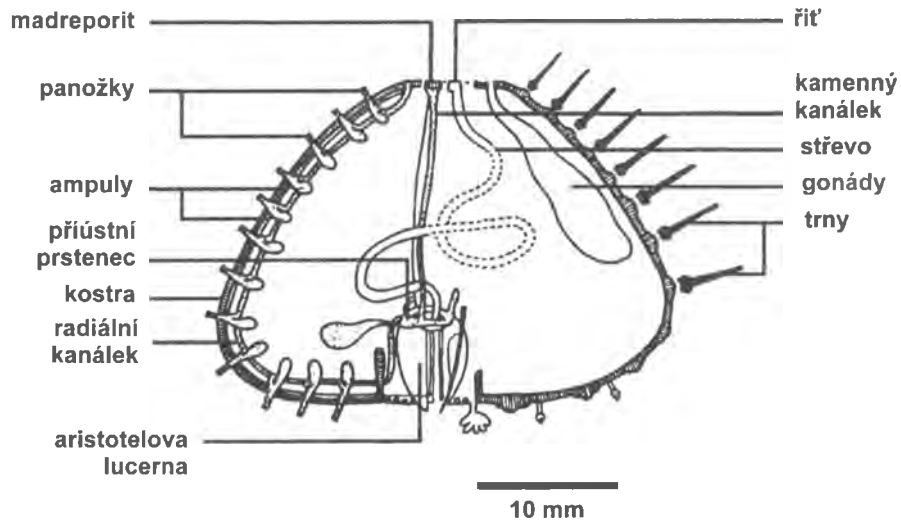
Třída: *Echinoidea* – ježovky

CHARAKTERISTIKA. Kulovitá až zploštělá kostra je tvořena množstvím radiálně uspořádaných a navzájem pevně spojených desek dvojího typu. Zatímco desky prvního typu (**ambulakrální desky**) mají dva otvory (póry), kudy vedly k povrchu výběžky ambulakrální soustavy, desky druhého typu (**interambulakrální desky**) mají na povrchu vyvinut výčnělek, na nějž nasedají pohyblivé trny. Na spodním povrchu vyčnívají z ústního otvoru krytého pokožkou zuby tzv. **Aristotelovy lucerky**. Trávicí soustava je tvořena střevem, které je ve svém průběhu mezi spodním (orálním) a svrchním (aborálním) povrchem esovitě stočené (obr. 319). Ústí řitním otvorem, který se může nacházet na stejném (**orálním**) povrchu kostry jako jsou uložena ústa nebo na povrchu protilehlém (**aborálním**).

Zahrnují více než 1 100 rodů.

Cidaris LESKE, *Clypeaster* LAMARCK.

STRATIGRAFIE. Vyskytují se **od ordoviku po recent**, stratigraficky významné jsou pro druhohory a třetihory.



Obr. 319. Vnitřní anatomie ježovky (BOARDMAN & al. 1987).

Kmen: *Hemichordata* – polostrunatci

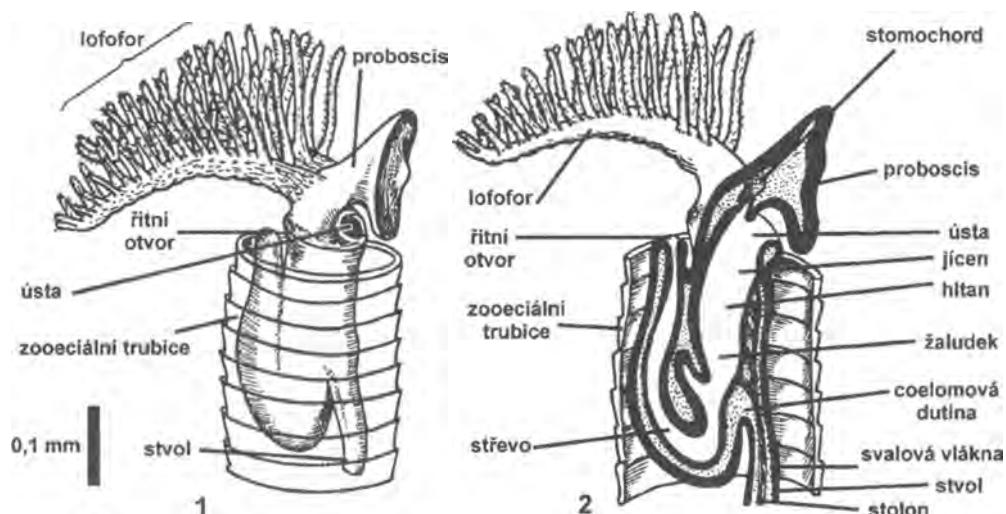
CHARAKTERISTIKA. Polostrunatci jsou **dvoustranně souměrní** živočichové, jejichž tělo se skládá ze **tří** nestejných, od sebe vzájemně oddělených **oddílů** (prosomy – žaludu, mezosomy – límce a metasomy – trupu). Mají několik progresivních znaků: 1) Ze hřbetní strany přední části hltanu vyčníhá do žaludu vychlípenina zvaná **stomochord (hemichorda)**, která histologickou stavbou odpovídá hřbetní struně strunatců (obr. 320). Nejde však o orgány homologické, proto se od polostrunatců (až na jednu, pterobranchiovou teorii) neodvozuje původ strunatců. 2) Přední část jícnu je opatřena dvěma řadami **žaberních štěrbin** (v počtu 1 až >100 párů), které spojují jeho dutinu s vnějším prostředím a slouží k dýchání. 3) Nesou primitivní náznak trubicovité nervové soustavy.

EKOLOGIE. Jde výhradně o **mořské** živočichy. Žijí buď sesilně anebo zahrabáni do dna.

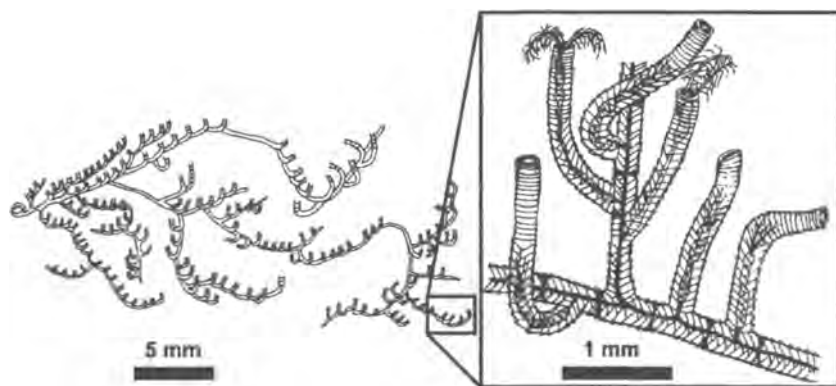
STRATIGRAFIE. Polostrunatci jsou známi od kambria do recentu.

SYSTÉM. Recentní zástupci kmene se obvykle dělí do dvou tříd: *Enteropneusta* (nemá známé fosilní zástupce) a *Pterobranchia* – křídložábří (zastoupená ve fosilním záznamu od spodního ordoviku do recentu). Uvedené třídy nejsou paleontologicky příliš významné.

Na základě podobnosti struktur schránky (obr. 321) se zástupci křídložábřích je do kmene jako samostatná třída řazena významná fosilní skupina *Graptolithina* – graptoliti.



Obr. 320. Morfologické a anatomické znaky zooidu u polostrunatce rodu *Rhabdopleura* ALLMAN (*Pterobranchia*) svrchní křída - recent: 1 pohled z pravé strany na jedince v zoeciální trubici (pokračování stvolu směrem ke stolonu nevyznačeno), 2 mediální řez zooidem ilustrující jeho anatomii (ŠPINAR 1960).



Obr. 321. Pevná kostra kolonie (cenecia) křídložábřého polostrunatce rodu *Rhabdopleura* ALLMAN (*Pterobranchia*) svrchní křída - recent, a zvětšený detail dvou větví, kterými probíhá černě vyznačený, větvící se stolon, a šesti zoeciálních trubic se zooidy spojenými se stolony svými stvoly (BARNES & al. 1991).

Třída: *Graptolithina* – graptoliti

CHARAKTERISTIKA. Graptoliti jsou koloniální živočichové. Vylučovali organickou podpůrnou a ochrannou vnější kostru zvanou **rabdosom**. Jedinci tvořící kolonii – **zooidi**, obývali malé komůrky nazývané **téky** (obr. 322) a navzájem byli spojeni tkáňovým provazcem – **stolonem** (obr. 327), který prochází celým rabdosomem. Rabdosom vyrůstal z počáteční téky zvané **síkula** (obr. 323), kterou obýval zárodečný zooid. Odtud se pučením, a tedy nepohlavně, oddělil zooid, který vytvářel první téku. Sledem následujících pučení (obr. 327) se postupně vytvořila řada komůrek formující **větev** rabdosomu (obr. 322), která

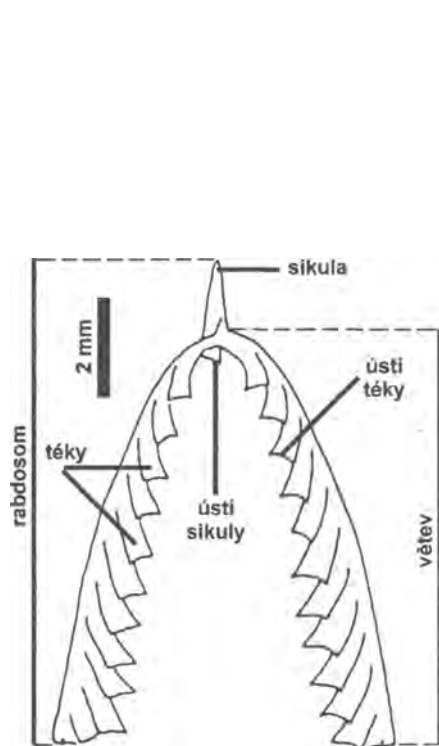
tak má v dorzoventrálním pohledu podobu pilky (zoubky představují jednotlivé komůrky). Tvar ték je rozmanitý. Nejjednodušším typem jsou trubicovité téky s jednoduchým kruhovitým nebo oválným ústím. V průběhu vývoje skupiny vznikly různě tvarované téky (ohnuté, soudkovité aj.), jejichž ústí může být navíc kryto tvarově rozmanitými útvary (obr. 331.3). Sikula je oproti ostatním tékám kuželovitá a složená ze dvou strukturálně odlišných částí (z prosikuly tvořené páskou vinutou v prostorové spirále do tvaru kužele a metasikuly, která se skládá z poloprstenců do sebe zapadajících, obr. 323). Z vrcholu sikuly mnoha graptolitů vyrůstá tenké vlákno – **nema**.

Organická hmota tvořící radosom se nazývá **periderm**. Její chemické složení není přesně známo. Je však zřejmé, že má bílkovinnou povahu a neobsahuje žádný chitin. Periderm je tvořen dvěma strukturálně odlišnými vrstvami (obr. 324). Vnitřní, **fuselární vrstva** (pletivo), je složena z úzkých, příčných poloprstencových pásek, tzv. **fuselárních článků**, se zkosenými oběma konci. Poloprstence do sebe zapadají svými konci v místech proložení roviny bilaterální symetrie, kde se tak tvoří dva protilehlé (dorzální a ventrální) **klikaté** („cik-cak“) švy. Fuselární pletivo může být na vnější straně pokryto druhou, **kortikální vrstvou** (pletivem) (obr. 329). Tato laminovaná vrstva byla za života kolonie neustále zesilována, takže bývá nejsilnější v proximální části radosomu.

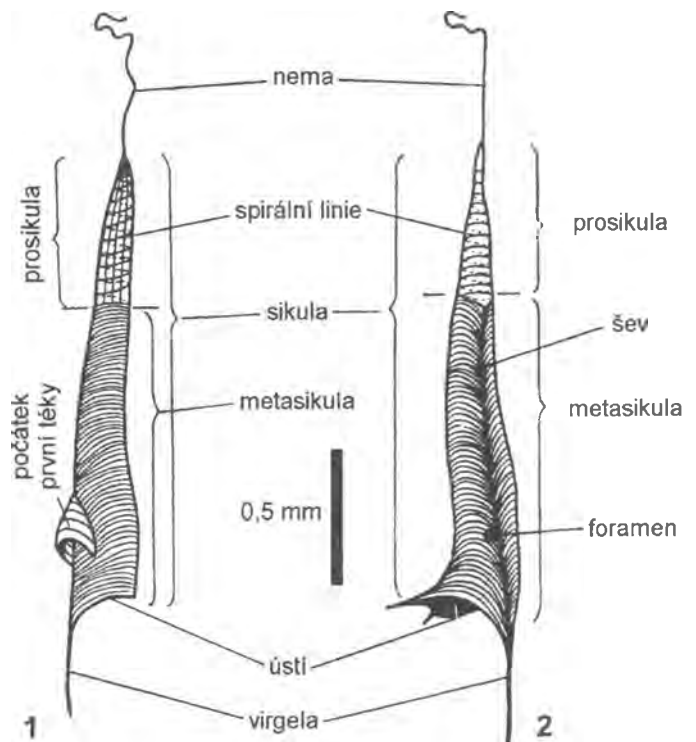
EKOLOGIE. Graptoliti jsou výhradně **mořští filtrátoři**. Lze odvodit se dva způsoby jejich života – **se silně bentický a planktonický**.

STRATIGRAFIE. Graptoliti se vyskytují **od středního kambria do spodního karbonu**. Planktonické druhy (především řád *Graptoloidea*) mají velký stratigrafický význam. Jsou to významné vůdčí fosilie pro období ordovik – spodní devon.

SYSTÉM. Graptoliti byli dlouho řazeni mezi láčkovce. Teprve v padesátých letech převládl názor, že jde o vyhynulou skupinu polostrunatců. Dnes je v rámci třídy *Graptolithina* stanoveno šest řádů, z nichž pouze dva, *Dendroidea* a *Graptoloidea*, jsou hojně zastoupeny a zahrnují naprostou většinu druhů této třídy.



Obr. 322. Radosom graptolita rodu *Didymograptus* M'COY (*Graptoloidea*) s vyznačením nejvýznamnějších morfologických znaků, spodní – střední ordovik (MALETZ 1995).



Obr. 323. Počáteční komůrka (sikula) graptolita rodu *Diplograptus* M'COY (*Graptoloidea*) střední – svrchní ordovik: 1 pohled na ventrální stranu, 2 laterální pohled na sikulu se vznikající první tékou (ŠPINAR 1960).

Řád: Dendroidea – dendroidi

CHARAKTERISTIKA. Zástupci tohoto řádu tvořili obvykle mnohavětevné rabdosomy nálevkovitého, vějířovitého nebo keřovitého tvaru (odtud jejich název) (obr. 325, 328). Větve jsou často navzájem spojeny **dissepimenty** (příčky z kortikální hmoty) (obr. 326) a **anastomózami** (dočasná splynutí sousedních větví) (obr. 328.2), čímž je zesilován rabdosom. Mezery omezené sousedními větvemi a spojovacími prvky se označují jako **fenestruły** (obr. 325.2, 326).

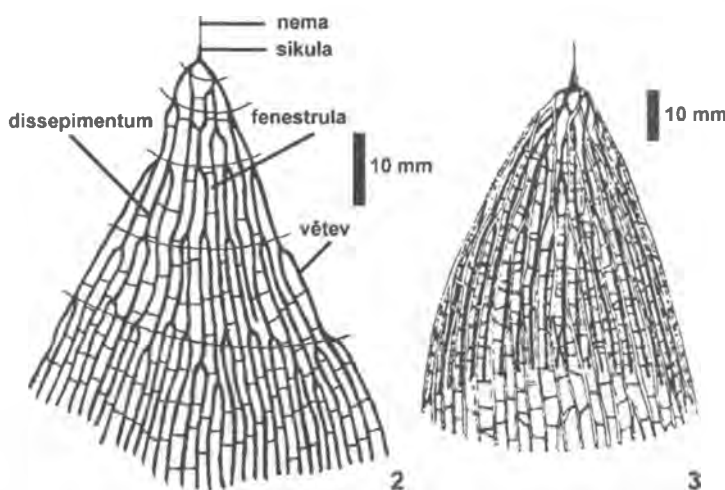
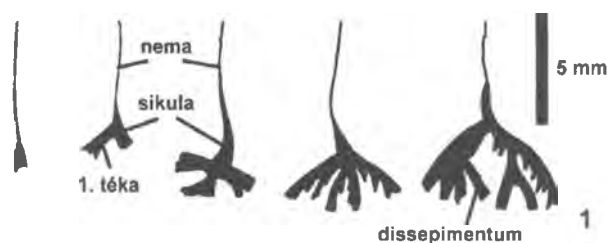
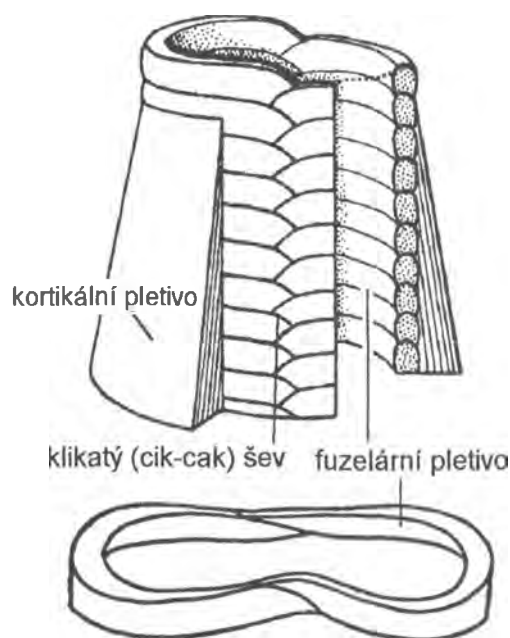
Větve jsou tvořeny třemi typy ték – **stolotékami**, **autotékami** a **bitékami**, které jsou výsledkem pravidelného pučení stolonu v **triádách** (obr. 327), tzn. roztrojení stolonu. Vnější segment pokračoval stolotékou k další triádě. Z prostředního vypučel zooid obývající autotéku a vnitřní segment dal vzniknout obyvateli bitěky. Autotéka je vždy větší než bitéka (obr. 326). Autotéky jsou interpretovány jako samičí a bitěky jako samčí komůrky.

Větvení rabdosomu vzniká modifikací triád: po roztrojení stolonu směřují dva segmenty do stoloték a jeden do autotěky. Vypadává zde tedy bitéka a ze segmentů ve stolotékách vynikají stolony pučící dále v klasických triádách až do dalšího rozvětvení.

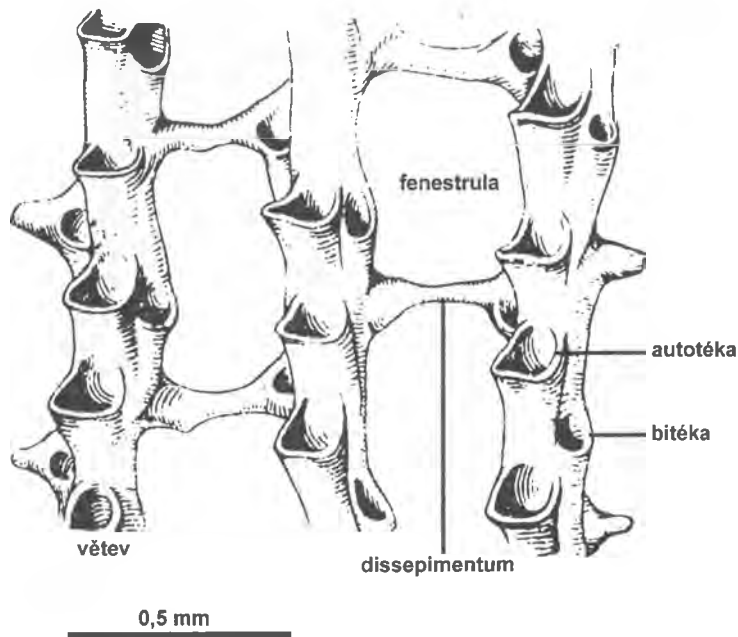
Stolon procházející stolotékami byl **sklerotizován**, tzn. byl těsně obalen peridermem. Měl tak dvojí ochranu, kterou tvořily stěny stoloték a navíc procházel tubicí uvnitř těchto komůrek.

EKOLOGIE. Naprostá většina dendroidů žila jako **sesilní bentos**. Koncem sikuly narůstají k podkladu nebo se uchycují terčem či kořenovitými výrůstky na konci stonku na bázi rabdosomu. Jsou však známy i planktonické druhy dendroidů. Některé z nich si dokonce vytvářely na konci nematu plovací měchýře.

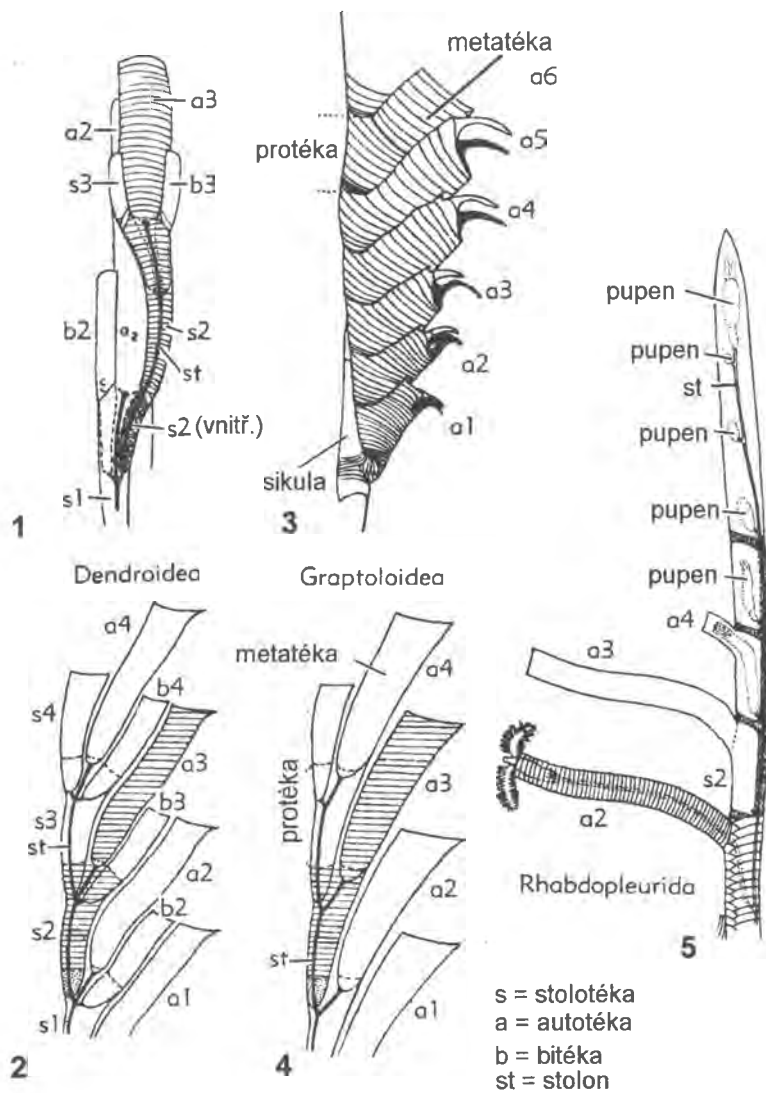
STRATIGRAFIE. Dendroidi žili od **středního kambria do spodního karbonu**. Svým stratigrafickým rozsahem tedy pokrývají celé období existence třídy *Graptolithina*. Vzhledem k tomu, že jde především o benthické organismy, jejich stratigrafický význam je malý. Pouze ve spodním ordoviku (tremadoku) se hojně vyskytují planktonické druhy dendroidních graptolitů, což z nich činí důležité vůdčí (indexové) fosilie.



Obr. 325. Růst rabdosomu dendroidního graptolita rodu *Rhabdinopora* EICHWALD, spodní ordovik: 1 raná růstová stádia rabdosomu, 2 rabdosom vzrostlého jedince s vyznačenými morfologickými znaky, 3 rekonstrukce prostorového tvaru rabdosomu (1 ŠPINAR 1960, 2 BERGMAN & STRIDSBERG 1980, 3 KRÖMMELBEIN)



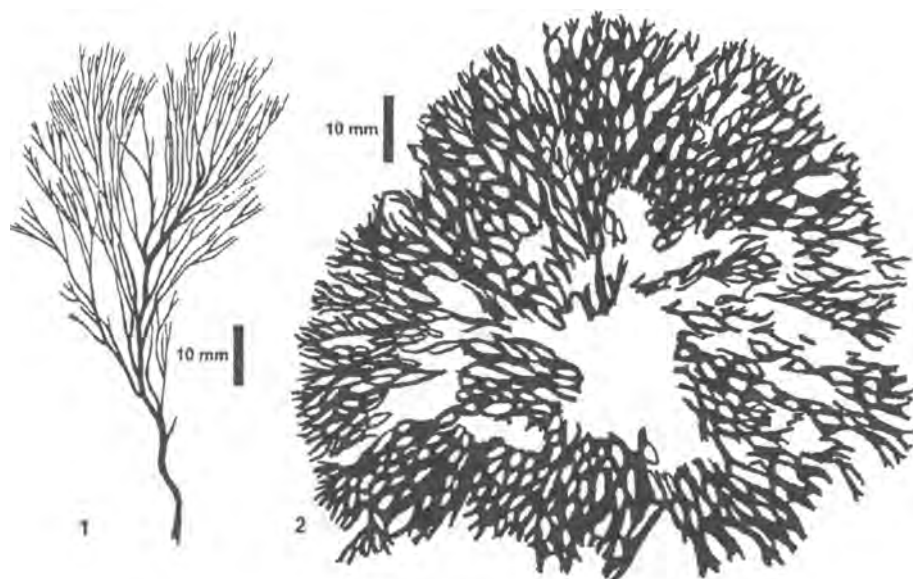
Obr. 326. Stavba větví a uspořádání ték dendroidního graptolita rodu *Rhabdinopora* EICHWALD, spodní ordovik (OBUT in GEKKER 1964).



Obr. 327. Porovnání růstu větví a způsobu pučení zooidů: 1-2 dendroidní graptoliti, 3-4 graptoloidi, 5 rhabdopleuridi (BULMAN in TEICHERT 1970).

SYSTÉM. Systém dendroidů je dosud značně umělý a klasifikuje taxony často na základě ekologicky podmíněných znaků.

Rhabdinopora EICHWALD (spodní ordovik, obr. 325, 326), *Dendrograptus* HALL (střední kambrium – karbon, obr. 328.1), *Palaeodictyota* WHITFIELD (silur – střední devon, obr. 328.2).



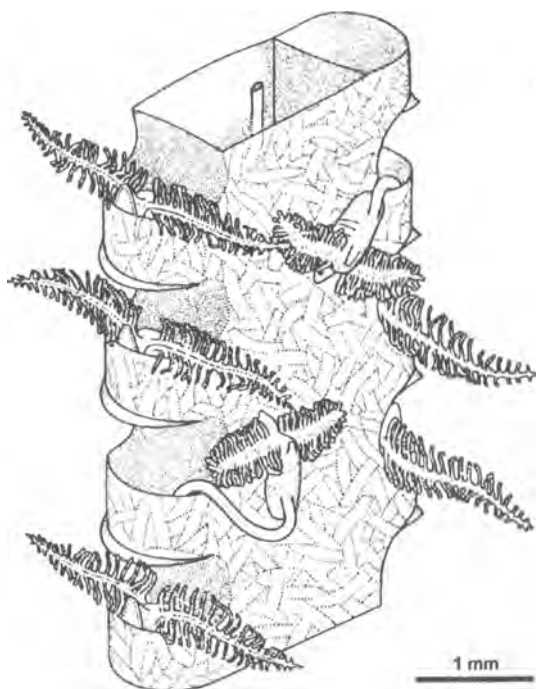
Obr. 328. Zástupci dendroidních graptolitů: 1 *Dendrograptus* HALL, střední kambrium – karbon, 2 *Palaeodictyota* WHITFIELD, silur – střední devon (BULMAN in TEICHERT 1970).

Řád: *Graptoloidea* – graptoloidi

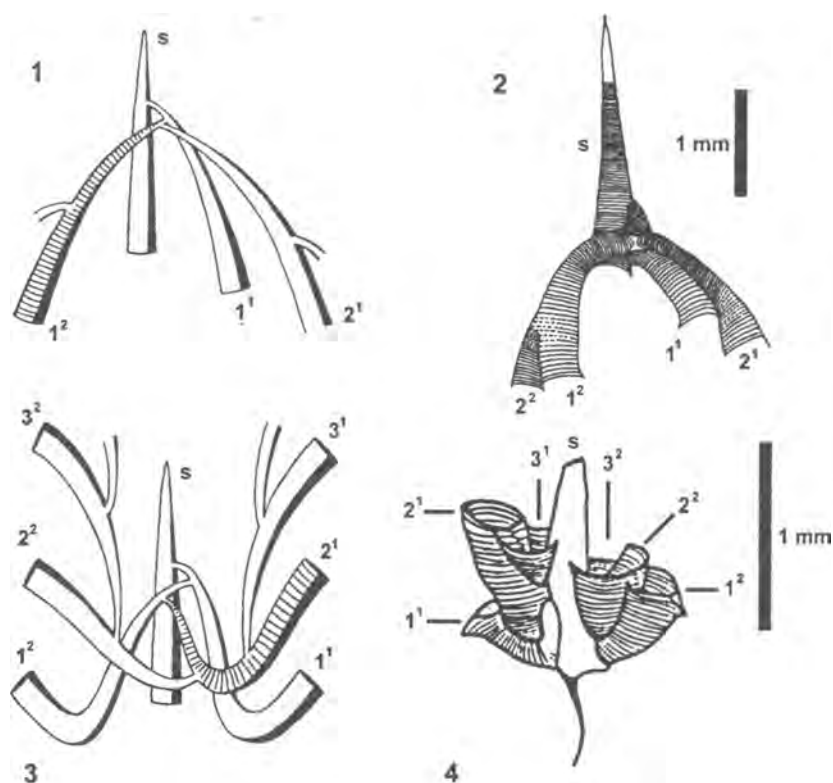
CHARAKTERISTIKA. Zástupci tohoto řádu obývali obvykle málovětevné radosomy. Větve jsou tvořeny pouze jedním typem ték, **autotékami**, z nichž každá se skládá ze dvou částí – z **protéky** a **metatéky** (obr. 327). Protéka odpovídá stolatéce dendroidů a metatéka autotéce dendroidů. Protéky sousedních autoték na sebe navazují a vytvářejí společný kanálek, kterým prochází **nesklerotizovaný stolon** (obr. 328). Z této stavby radosomu vychází představa, že graptoloidi byli hermafroditi.

Z některých, tzv. dikalikálních ték, vyběhají dvě nové téky. Dvojitý pučení z jednoho zooida zakládá dvě nové větve a dochází k větvení radosomu (obr. 330).

Všechny větve radosomu jsou uniseriální (tj. tvořené jednou řadou ték) a mohou být různě orientovány vzhledem k sikule. Např. ve směru jejího ústí směřují u **pendentních** forem (obr. 322), proti směru ústí u **reklinačních**. U některých graptoloidů se větve reklinačních forem přiblížily těsně k sobě a navzájem srostly dorzálními stranami (**skandentní** formy). Takový radosom vytváří zdání jediné větve se dvěma řadami ték, pokud srostly dvě větve (biseriální formy) (obr. 329, 330.3–4, 331.2). Analogicky existují tri- a kvadriseřiální graptoliti.



Obr. 329. Část radosomu biseriálního graptolita rodu *Climacograptus* HALL, svrchní ordovik, s hypotetickou rekonstrukcí zooidů, jejichž činností je na vnější povrch nanášeno kortikální pletivo (vzniká tak struktura pruhů pletiva připomínající obvaz) (BERRY in BOARDMAN 1987).



Obr. 330. Schéma růstu a uspořádání ték v proximální části rabdosomu některých rodů graptoloidů: 1-2 *Didymograptus* M'COY, pendentní forma, spodní – střední ordovik, 3-4 *Hustedograptus* MITCHELL, biseriální, tj. dvouřadý graptolit, střední – svrchní ordovik (dikalikální téky na obr. 1 a 3 vyznačeny šrafovou) (1, 3 COOPER & FORTEY 1983, 2 BULMAN in TEICHERT 1970, 4 MITCHELL 1987).

EKOLOGIE. Zástupci tohoto řádu žili **planktonicky**. Někteří se vznášeli volně, jiní se zřejmě přichytávali nematem k vznášejícím se organismům, např. řasám. Graptoloidi se ponejvíce nacházejí v černých („graptolitových“) břidlicích. Tyto sedimenty jsou produktem anoxických podmínek. Zde nežili destruenti, kteří by rozložili organickou hmotu rabdosomů, které po odumření kolonie klesly na dno. Dokonce se ukazuje, že samotná existence graptoloidů je spojena s prostředím vázaným na rozsáhlé výskytu anoxického prostředí.

STRATIGRAFIE. Graptoloidi se oddělili od dendroidů jako jejich dceřiná vývojová linie ve **spodním ordoviku** (ve svrchním tremadoku) ztrátou biték a přežili **do spodního devonu**. Po celou dobu existence jsou graptoloidi jako převážně planktonická skupina význačnými indexovými fosiliemi.

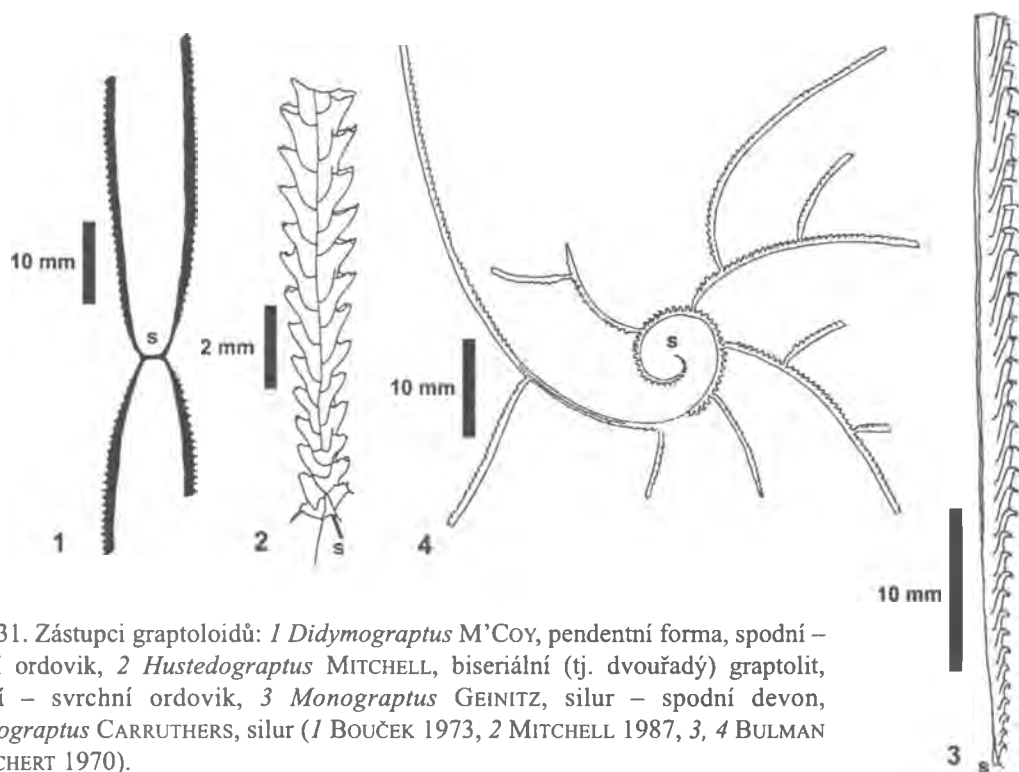
Celkový trend u graptoloidů vede ke ztrátě větví. Ve spodním ordoviku převládají vícevětévné formy (obr. 331.1), ve středním a svrchním ordoviku jsou to dvouvětévné (obr. 322, 330.1-2) a biseriální graptoliti (obr. 329, 330.3-4, 331.2), v siluru a spodním devonu převažují taxony jejichž rabdosom je tvořen jedinou větví (monograptidi) (obr. 327.3, 331.3).

SYSTÉM. Současný systém graptoloidů vychází především z celkového tvaru rabdosomu, charakteru ték a způsobu vývoje prvních ték rabdosomu (obr. 330). Nižší taxony se většinou určují na základě biometrických údajů.

Didymograptus M'COY (spodní ordovik – střední ordovik, obr. 322, 330.1-2), *Tetragraptus* SALTER (spodní – střední ordovik, obr. 331.1), *Diplograptus* M'COY (střední ordovik – svrchní ordovik, obr. 323), *Hustedograptus* MITCHELL (obr. 331.2), *Monograptus* GEINITZ (silur – spodní devon, obr. 331.3), *Cyrtograptus* CARRUTHERS („spodní“ silur, obr. 331.4).

Uvedené charakteristiky vycházejí z tradičního pojetí, tak jak je uvedeno v řadě učebnic. V nedávné době byl učiněn pokus předefinovat jednotlivé skupiny tak, aby byly pokud možno monofyletické. I když se tento nový přístup již částečně vžil, dozná ještě patrně dílčích změn. Proto jej zde uvádíme pouze informativně.

Řád *Dendroidea* odpovídá výše uvedené charakteristice, pouze s tím rozdílem, že zahrnuje pouze ty formy, které byly připevněny k podkladu, tedy formy bentické.



Obr. 331. Zástupci graptoloidů: 1 *Didymograptus* M'COY, pendentní forma, spodní – střední ordovik, 2 *Hustedograptus* MITCHELL, biseriální (tj. dvouřadý) graptolit, střední – svrchní ordovik, 3 *Monograptus* GEINITZ, silur – spodní devon, 4 *Cyrtograptus* CARRUTHERS, silur (1 BOUČEK 1973, 2 MITCHELL 1987, 3, 4 BULMAN in TEICHERT 1970).

Řád *Graptoloidea* zahrnuje planktonické formy, které mají i v dospělém stadiu vyvinuto nema. Do tohoto řádu tedy spadají jak všichni graptoloidi charakterizovaní výše, tak planktoničtí „dendroidi“ s nematem. Příkladem takového graptolita je *Rhabdinopora* EICHWALD (obr. 325, 326).

Umělá skupina: *Chitinozoa*

Termín *Chitinozoa* byl poprvé použit EISENACKEM pro lahvicovité mikrofosilie, které našel v organickém reziduu spodnopaleozoických hornin.

CHARAKTERISTIKA. Pro jednotlivé elementy je užíván termín **vesicle**, na němž bývá odlišována **komůrka** postupně přecházející do **krčku**, který je uzavřen **prosomou** (*Prosomatifera*) nebo **operkulem** (*Operculatifera*) (obr. 332, 18-20).

Tělo chitinozoí je obvykle tvořeno dvouvrstevnou stěnou skládající se:

z **vnitřní vrstvy** (endodermu – obvykle silnější, mající v celém svém průběhu konstantní tloušťku, bez ultrastruktury) a z **vnější vrstvy** (ektodermu – síla i ultrastruktura jsou velmi variabilní, vytváří povrchovou ornamentaci, která se používá pro klasifikaci na druhové, někdy i rodové úrovni).

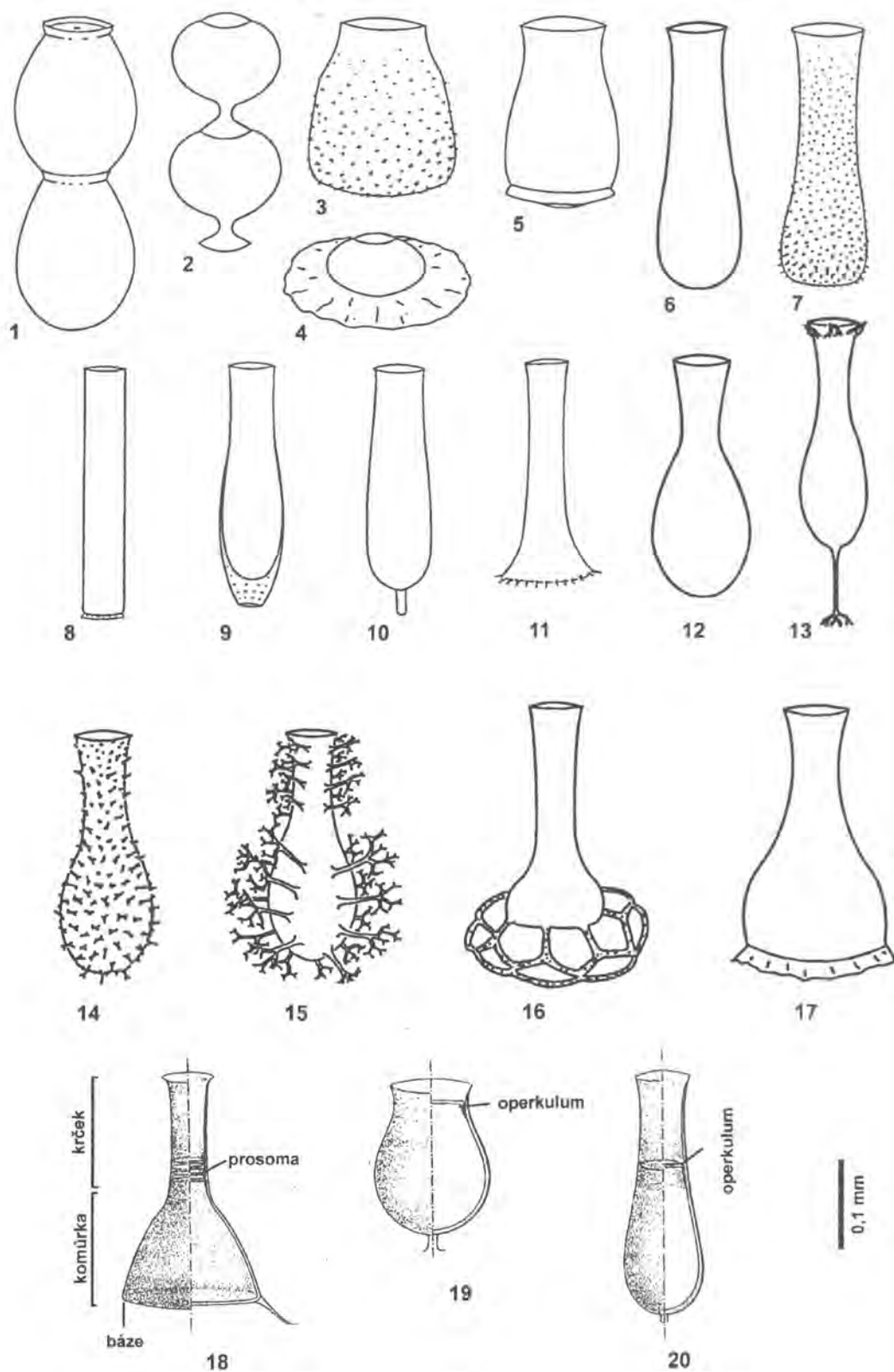
Velikost chitinozoí se nečastěji pohybuje v rozmezí 50 – 250 μm . Obvykle se chitinozoa vyskytují izolovaně jako jednotliví, od sebe navzájem oddělení jedinci. U značného počtu druhů jsou dokumentovány nálezy v tzv. řetězcích (angl. chain-like structures), kdy jedinci na sebe navzájem jednoduše přisedají (angl. simple juxtaposition, obr. 332.1) nebo jsou spojeni dvojitě (angl. double adhesion), popřípadě se jedná o zesílené spojení nebo o spojení do spirály (angl. helicoidal catenary linkage). U několika druhů jsou známy agregáty uspořádané v ploše (angl. planar aggregates).

Přesné chemické složení hmoty tvořící těla chitinozoí se nepodařilo určit, obvykle je tato látka nazývána „pseudochitinem“ (= C-H-O-N sloučenina blíže neznámého vzorce).

EKOLOGIE. Nálezy chitinozoí jsou známy **výhradně z mořských sedimentů**, kde se vyskytují od mělkovodních prostředí po uložení šelfu a svahu (vzhledem k výjimečnosti spodnopaleozoických sedimentů abysálního původu nejsou dosud prokázána z tohoto prostředí).

Někteří autoři obhajovali benthický způsob života chitinozoí (KOZLOWSKI). Vzhledem ke geografickému rozšíření je však obecně přijímán planktonický nebo epiplanktonický způsob života pro „chitinozoa produkující organismy“ (chitinozoophorans).

STRATIGRAFIE. Nejstarší nálezy chitinozoí jsou známy ze **spodního ordoviku**, zatímco nejmladší zástupci byli popsáni ze **svrchního devonu**. Skupina se tedy vyskytovala po dobu přibližně 130 milionů let.



Obr. 332. Zástupci chitinozoí: 1 *Desmochitina* EISENACK, 2 *Margachitina* EISENACK, 3 *Eisenackitina* JANSONIUS, 4 *Pterochitina* EISENACK, 5 *Armoricochitina* PARIS, 6 *Conochitina* EISENACK, 7 *Belonechitina* JANSONIUS, 8 *Tanuchitina* JANSONIUS, 9 *Velatachitina* POU MOT, 10 *Eremochitina* TAUGOURDEAU & JEKHOWSKY, 11 *Spinachitina* SCHALLREUTER, 12 *Lagenochitina* EISENACK, 13 *Urochitina* TAUGOURDEAU & JEKHOWSKY, 14 *Angochitina* EISENACK, 15 *Gotlandochitina* LAUFELD, 16 *Plectochitina* CRAMER, 17 *Cyathochitina* EISENACK restr. PARIS, 18-20 morfologie zástupců *Lagenochitinae* (18), *Desmochitinae* (19) a *Conochitinae* (20), starší paleozoikum (PARIS)

Chitinozoa vymřela před 360 miliony let. Hojný výskyt (až 3000 jedinců v jednom gramu horniny) v kombinaci s rozsáhlým paleogeografickým rozšířením, rychlým morfologickým vývojem a poměrně nízkým stupněm závislosti na typu sedimentárního prostředí činí z chitinozoí jednu z nejdůležitějších skupin pro biostratigrafii spodního paleozoika.

SYSTÉM. Názory na systematické postavení a původ chitinozoí se různí a ani po více než 60 letech intenzivního studia nejsou zcela jednotné.

Celkově lze názory na zařazení chitinozoí rozdělit do dvou základních proudů:

– **přiřadit chitinozoa k živočišné říši:** Již EISENACK poukázal na vztahy chitinozoí k prvokům (především kořenonožcům), DEFLANDRE zdůraznil podobnost s tintinidy. Na začátku šedesátých let si KOZLOWSKI povšiml podobnosti s vajíčky různých metazoí.

– **přiřadit chitinozoa k rostlinné říši:** V sedmdesátých letech předpokládal OBUT příbuznost chitinozoí a obrněnek, zatímco LOCQUIN na počátku osmdesátých let obhajoval příbuzenské vztahy k houbám (*Chitinomycetes*).

V současnosti je obecně akceptována představa, že chitinozoa jsou vajíčka jedné nebo více zatím blíže neurčených skupin metazoí („egg hypothesis“).

Kmen: *Chordata* – strunatci

CHARAKTERISTIKA. Strunatci mají na hřbetní (dorzální) straně vyvinutou hřbetní strunu (**chorda dorsalis**), která je entodermálního původu. Je to pružný válec zamezující předozadnímu smrštění při pohybu. U vyšších strunatců je nahrazena mezodermální páteří. Na hřbetní (dorzální) straně je dále umístěna **nerвовá dutá trubice**. Charakteristickým znakem na břišní (ventrální) straně je **ventrální zažívací trubice** s ústním a řitním otvorem. Za řitním otvorem je vyvinut ocas. Hrtan (pharynx) za ústním otvorem má do boku řadu **žaberních štěrbin**, které formují **žaberní koš**. Žábry zde zajišťují okysličování krve. Žaberní štěrbininy se vyskytují v raných stádiích ontogeneze u všech obratlovců. U suchozemských zástupců se během vývoje ztrácejí, u většiny vodních zůstávají i v dospělosti. Krevní oběh je od raných ontogenetických stadií poháněn **ventrálně uloženým srdcem**.

SYSTÉM. Nižší strunatci patří k podkmenům *Tunicata (Urochordata)* – pláštěnci (vršenky, salpy a sumky) a *Acrania (Cephalochordata)* – bezlebeční (kopinatci). Až na výjimky (nálezy podobné bezlebečným z kambria Kanady) nejsou známi ve fosilním stavu. Vyšší strunatci tvoří podkmen *Vertebrata*, hojně zastoupený ve fosilním záznamu (viz 2. díl učebního textu). Podmínečně se ke strunatcům řadí umělá (parataxonomická) skupina *Conodonta* zřejmě vyhynulých organismů soudě podle vzhledu neúplně zachovaných těl.

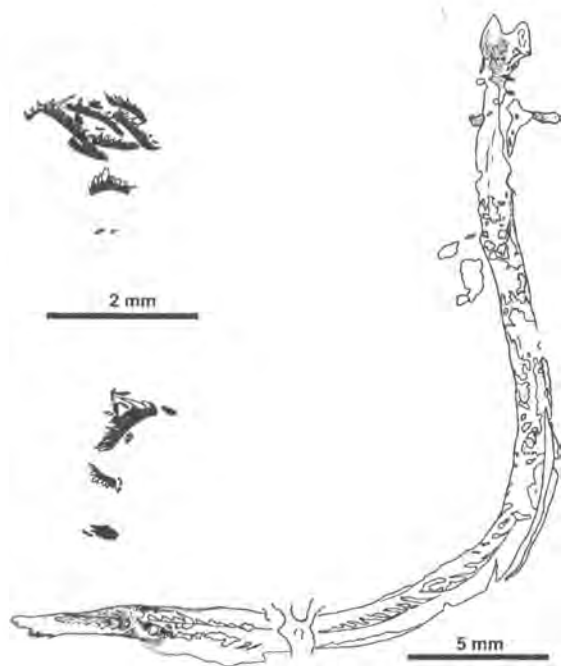
Skupina: *Conodonta*

CHARAKTERISTIKA. Tato umělá skupina, klasifikovaná obvykle jako nižší jednotka než kmen, sdružuje většinou párové **zoubkovité útvary** složené z organické hmoty a **fosforečnanu vápenatého** (apatitu). Systematická příslušnost těchto fosilií ani funkce zoubkovitých útvarů není přesně známa, s největší pravděpodobností byly jednotlivé elementy součástí trávicí soustavy. V klidném sedimentačním prostředí mohla zůstat zachována tzv. **přirozená společenstva** (obr. 333), obsahující konodonty různých typů, jejichž pozice by měla odpovídat původní poloze v měkkém těle. Nálezy fosilizovaných měkkých těl s přirozeným společenstvem konodontů v hlavové části jsou pokládány za zbytky „konodontového organismu“ (obr. 334). Ostatní fosilie s konodonty v břišní oblasti jsou považovány za predátory „konodontového organismu“.

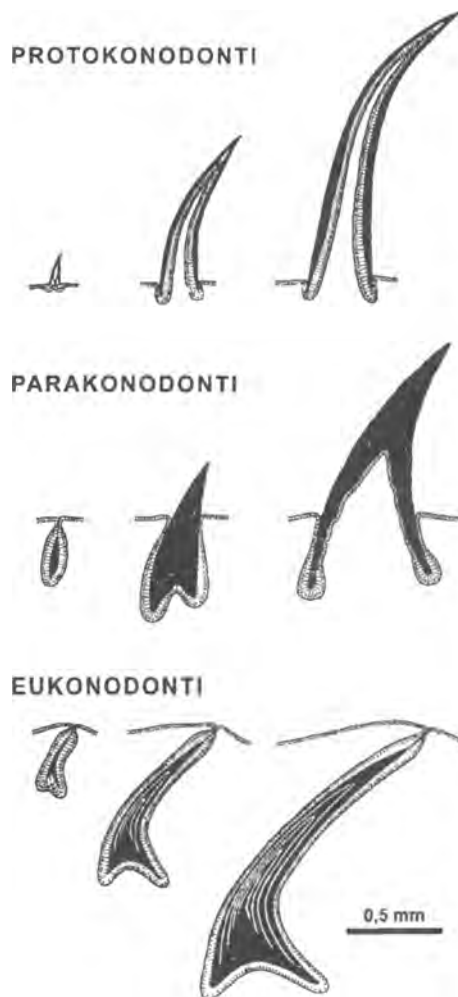
Typickým znakem vnitřní stavby konodontů je laminace. Jedná se o **růstové lamely**. Jejich uspořádání vyplývá ze způsobu růstu a je důležité pro systematiku konodontů a posouzení evolučních změn. Mezi lamelovaným materiálem se nachází nelamelovaný, tzv. „**bílý materiál**“. Rozlišují se tři typy konodontů na základě jejich způsobu růstu (obr. 335):



Obr. 333. Přirozené společenstvo konodontů (SCHMIDT & MÜLLER 1964).



Obr. 334. Rekonstrukce „konodontového“ organismu s konodonty v hlavové části (BRIGGS & al. 1983).



Obr. 335. Typy konodontů rozlišené na základě způsobu přirůstání lamel (BENGSTON 1976).

1. **protokonodonty** – vyznačují se primitivním způsobem růstu, který je typický pro nálezy z kambria. Lamely přirůstají jenom po vnitřní straně. Konodont byl v průběhu růstu v kontaktu s měkkými částmi těla jenom ze spodní strany.

2. **parakonodonty** – jsou charakterizovány středně pokročilým typem růstu, typickým pro kambrické a část ordovických nálezů. Lamely přirůstají na vnitřní a částečně i vnější části elementu, který byl v průběhu růstu částečně obalen měkkou tkání.

3. **eukonodonty** – s pokročilým typem růstu se objevují od konce kambria. Lamely přirůstají rovnoměrně po celém povrchu elementu tak, že nová lamela pokrývá celou předcházející lamelu. Předpokládá se, že konodonty tohoto typu byly zcela pokryty měkkou tkání.

Tvar elementů je rozmanitý. Rozlišuje se množství morfologických typů, nejčastěji roztríděných do tří základních skupin (obr. 336):

1. **koniformní** – jednodušší kónické formy,
2. **ramiformní** – elementy pozůstávající z řady za sebou následujících, různě velkých zoubků,
3. **pektinimorfní** – elementy s řadou zoubků uspořádaných kolmo na ploténku, do které se řada zoubků rozšiřuje.

Základní morfologické prvky používané k popisu konodontů jsou zobrazeny na obr. 336. Důležitým morfologickým znakem je také povrchová skulptace.

EKOLOGIE. Předpokládá se, že „konodontový“ organismus byl **mořský**, převážně stenohalinní. Způsob života se mohl u některých taxonů lišit. Nenacházejí se však v extrémně mělkovodních ani hlubokovodních sedimentech. „Konodontové“ organismy byly rozšířeny kosmopolitně, v poslední době se u nich studuje provincialismus.

STRATIGRAFIE. Spodní kambrium až svrchní trias s výrazným rozvojem v ordoviku, devonu a méně výrazným v triasu. Na našem území se nacházejí v barrandienu a v moravském devonu. Mají mimořádný stratigrafický význam. V různých útvarech (např. v ordoviku a v devonu) patří k nejvýznamnějším biostratigrafickým skupinám.

SYSTÉM. Systematická příslušnost zůstávala až do 80tých let našeho století zcela nejasná. Teprve studium měkkých částí těl s konodontovými elementy zachovanými v hlavové části umožnilo předpokládat blízké vztahy k raným zástupcům chordát. Část konodontů je považována za zbytky patřící ke kmeni *Chaetognatha* – ploutvenky.

Dosud je známo asi 230 druhů konodontů dělených do dvou tříd.

Třída: *Paraconodontida*

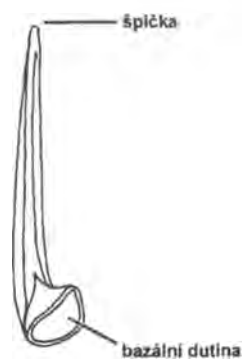
Málo početná skupina převážně koniformních konodontů s málo početnými lamelami, bez nelamelovaného materiálu a s velkou bazální dutinou. Vyznačují se primitivním a středně pokročilým způsobem růstu (spodní kambrium – střední ordovik).

Třída: *Conodontophorida*

Konodonty všech morfologických typů s početnými laminami, „bílým materiálem“ a malou bazální dutinou, všechny jsou charakterizovány pokročilým způsobem růstu (kambrium – svrchní trias).

POZNÁMKA. Barva konodontů měnící se od žluté po tmavě hnědou se používá k odhadu tepelné historie hornin. Konodonty tmavnou v důsledku zvýšeného tepelného gradientu v hornině.

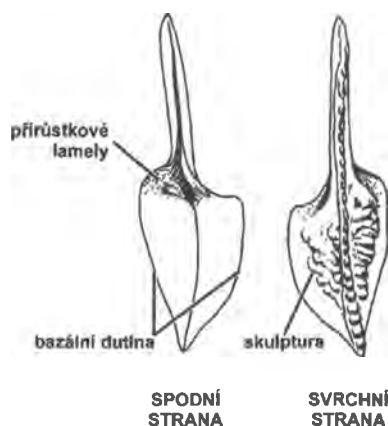
KONIFORMNÍ KONODONT



RAMIFORMNÍ KONODONT



PEKTINIMORFNÍ KONODONT



Obr. 336. Základní morfologické typy konodontů a hlavní morfologické termíny (MÜLLER 1978)

3. ICHNOFOSILIE

Ve fosilním záznamu se často zachovávají stopy po životní aktivitě různých skupin organismů, které jsou označovány jako **ichnofosilie**. Odvětví paleontologie, které se zabývá výzkumem fosilních stop, se nazývá **ichnologie** (též palichnologie, na rozdíl od neoichnologie, která zkoumá recentní stopy). Ichnofosilie jsou označovány rodovými a druhovými jmény (formální ichnorody a ichnodruhy). Nomenklatura fosilních stop se řídí zoologickým kódem (viz úvod). Analýza ichnofacií přináší mnoho důležitých informací nejen pro paleontologické a paleoekologické syntézy, ale i pro paleogeografické rekonstrukce a alespoň rámcově pro odhady batymetrické.

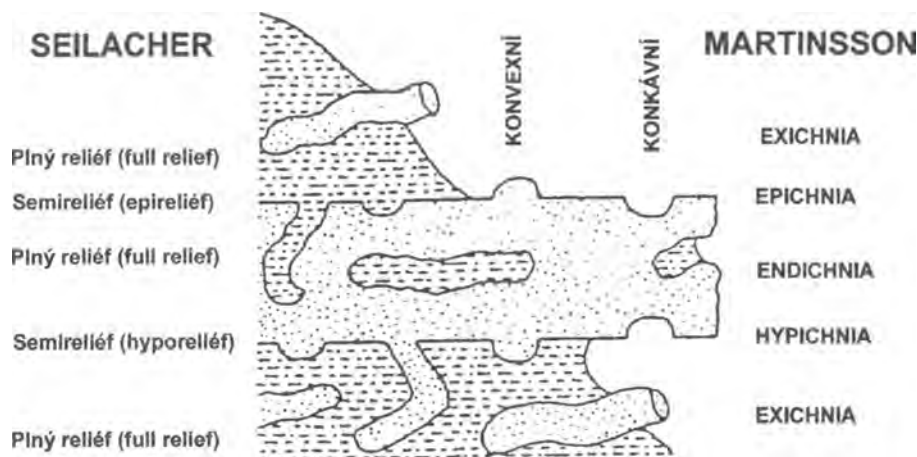
Klasifikace fosilních stop

Fosilní stopy studují především paleontologové, ale i sedimentologové a litologové. Popis jednotlivých ichnotaxonů a ichnospolečenstev je záležitostí paleontologickou; biogenní sedimentární struktury v širším slova smyslu studuje paleontologie a sedimentologie. Oba obory používají podle zaměření studia různá klasifikační hlediska a systémy. Nejpoužívanějšími klasifikačními schématy je toponomická a etologická klasifikace.

Toponomická klasifikace

Toponomická (stratinomická) klasifikace kategorizuje stopy podle jejich **pozice** v sedimentárních vrstvách. Touto terminologií lze rovněž vyjádřit zachování stop, jejich pozici v sedimentární sekvenci, lze vyjádřit i genetické podmínky, tj. stanovit alespoň přibližně vznik stopy. Výhodou této klasifikace je, že dovoluje popisovat stopy, a to na poměrně značné informativní úrovni, i bez hlubších znalostí ichnotaxonomie. Další výhodou je její jednoznačnost, takže nedochází k zbytečnému používání mnoha opisných názvů (obr. 337). Toponomická klasifikace rozlišuje následující kategorie stop:

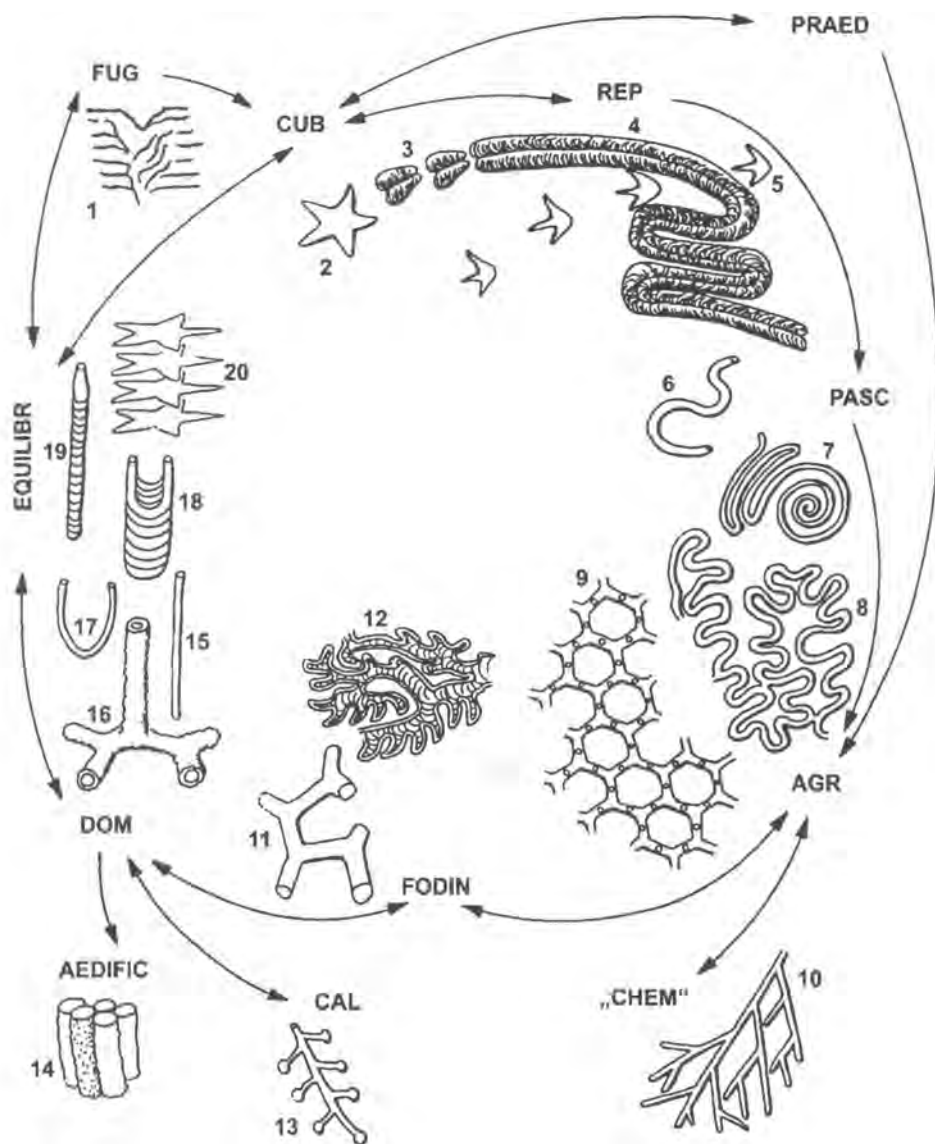
- **exichnia** – biogenní struktury, zachované v plném reliéfu, vytvořené vně vrstevní plochy.
- **epichnia** – biogenní struktury vytvořené na povrchu vrstev, zachované v konkávním nebo konvexním semireliéfu.
- **endichnia** – biogenní struktury zachované uvnitř vrstvy; reliéf stop je plný.
- **hypichnia** – biogenní struktury zachované v konkávním nebo konvexním reliéfu na spodních vrstevních plochách.



Obr. 337. Toponomická (stratinomická) klasifikace fosilních stop (MARTINSSON 1970).

Etologická klasifikace

Tuto hojně používanou genetickou klasifikaci navrhl SEILACHER (1953, 1964). Jednotlivé kategorie jsou založeny na různých etologických projevech původců stop, např. stopy po lezení, vyžírání, stopy po vytváření doupat, predaci atd. U těchto skupin je zdůrazněn spíše především typ chování než samotné morfologické vlastnosti stop. Hranice mezi jednotlivými etologickými kategoriemi nejsou ostré, existuje řada přechodných typů; např. doupata nebo vrtby v pevných substrátech mají v první řadě funkci obytnou, jsou však i záznamem dalších životních projevů původce – přijímání potravy, pohybu atd. (obr. 338).



Obr. 338. Etologická klasifikace fosilních stop (vztahy mezi jednotlivými skupinami jsou znázorněny šipkami): 1 únikové struktury, 2 *Asteriacites* SCHLOTHIEM, 3 *Rusophycus* HALL, 4 *Cruziana* D'ORBIGNY, 5 stopy bipedálních obratlovců (kurzichnia), 6 *Planolites* NICHOLSON, 7 *Helminthoidea* SCHAFFHÄUTL, 8 *Cosmorhaphé* FUCHS, 9 *Paleodictyon* MENEGHINI, 10 *Chondrites* STERNBERG, 11 *Thalassinoides* EHRENBERG, 12 *Phycosiphon* FISCHER-OOSTER, 13 *Celliforma* BROWN, 14 aedificichnia, 15 *Skolithos* HALDEMANN, 16 *Ophiomorpha* LUNDGREN, 17 *Arenicolites* SALTER, 18 *Diplocraterion* TORELL, 19 *Gastrochaenolites* LEYMERIE, 20 *Asteriacites* SCHLOTHIEM (vertikálně se opakující). FUG – fugichnia, CUB – cubichnia, REP – repichnia, PRAED – praedichnia, PASC – paschichnia, AGR – agrichnia, "CHEM" – chemichnia, FODIN – fodinichnia, CAL – calichnia, AEDIFIC – aedificichnia, DOM – domichnia, EQUILIBR – equilibrichnia (BROMLEY 1996).

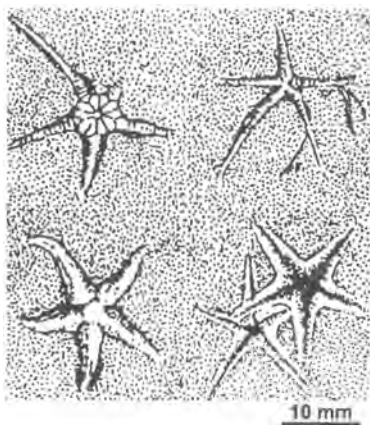
V následujícím textu jsou přehledně uvedeny jednotlivé etologické kategorie s příklady některých významných ichnorodů.

Cubichnia (stopy po odpočinku)

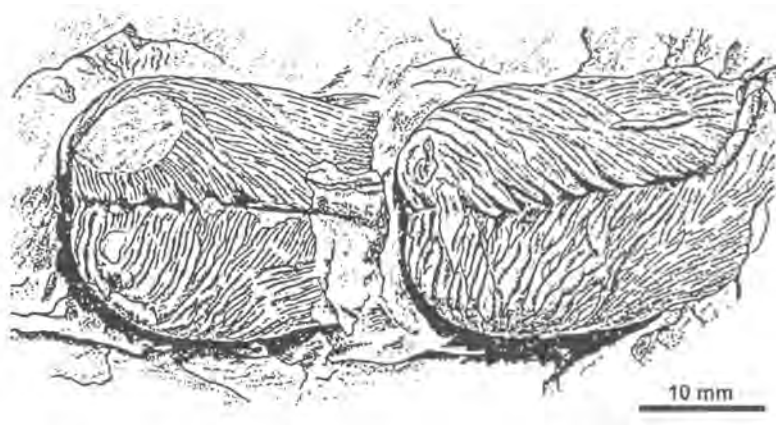
Stopy vytvářené vagilním epibentosem a nektobentosem. Jde o stopy vytvořené živočichy v klidovém období nebo živočichy, kteří hledají dočasný úkryt před napadením predátory.

Asteriacites SCHLOTHEIM (svrchní proterozoikum – terciér) – hvězdicovité stopy, někdy s příčně skulpturovanými rameny. Jde o odpočinkové stopy hvězdic nebo hadic (obr. 339).

Rusophycus HALL (svrchní proterozoikum – devon) – oválné, dvojlaločnaté útvary. Postranní části nejsou jemné příčné nebo šikmo probíhající rýhování. Jsou interpretovány jako odpočinkové stopy trilobitů (obr. 340).



Obr. 339. *Asteriacites* SCHLOTHEIM, odpočinkové stopy hvězdic nebo hadic (BROMLEY 1996).



Obr. 340. *Rusophycus* HALL, odpočinkové stopy trilobitů (FENTON 1936).

Repichnia (stopy po lezení)

Reflektují především pohybovou aktivitu živočichů. Objevují se zejména na vrstevních plochách, nebo sledují určitá litologická rozhraní. Tyto stopy jsou jak endogenního, tak exogenního původu. Mohou být částečně i fodinichnii, ale tato skutečnost se prakticky neprojevuje morfologicky.

Cruziana D'ORBIGNY (svrchní proterozoikum – trias) – horizontálně probíhající přímé nebo nepravidelně zvlněné stopy s centrálním kýlem a šikmo rýhovanými postranními částmi. Stopy po lezení členovců, většinou trilobitů (obr. 341).

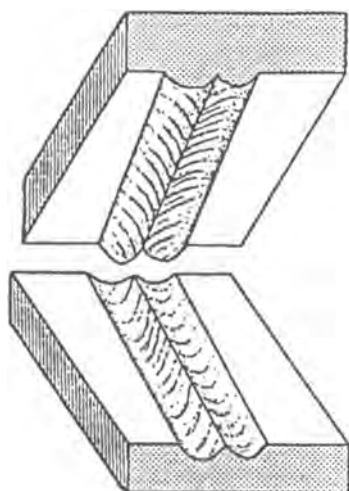
Spirodesmos ANDRÉE (kambrium – recent) – bezstrukturní, horizontálně uložené spirální stopy. Jedná se o tigmotaktické stopy patrně červů nebo plžů (obr. 342).

Pascichnia (stopy pastvy)

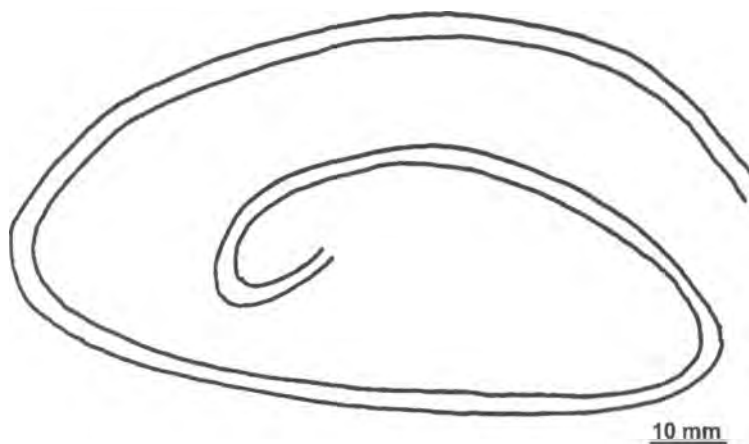
Stopy vzniklé orientovaným požíváním substrátu. Původcem je endobentos i epibentos. Morfologicky jsou stopy paralelní, meandrující, polygonální, koncentrické nebo radiální, nejčastěji však meandrující a maximálně využívající nutričně bohatý prostor.

Nereites MAC LEAY (proterozoikum – miocén, ? recent) – horizontálně meandrující epichnia, sestávající z centrální části a laterálně umístěných laločnatých segmentů, tvořených obvykle granulometricky hrubším materiálem. Za původce jsou považovány červovité organismy (? žaludovci) živící se jako požírači substrátu (obr. 343).

Phycosiphon FISCHER-OOSTER (ordovik – recent) – drobná postdepozitní endichnia a epichnia složená z laločnatých meandrů ve tvaru U, která jsou vyplněna pravidelnými nebo nepravidelnými příčkami („spreity“). Stopy jsou uloženy většinou horizontálně. Původcem je blíže neznámý požírač substrátu v dysoxických až anoxických podmínkách (obr. 344).



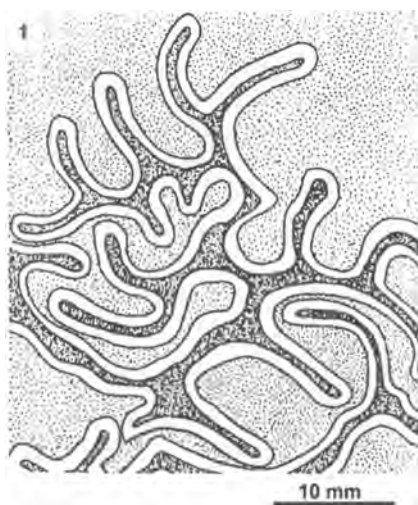
Obr. 341. *Cruziana* D'ORBIGNY, stopy po lezení trilobitů: 1 konkávní epireliéf, 2 konvexní hyporeliéf (UCHMAN 1996).



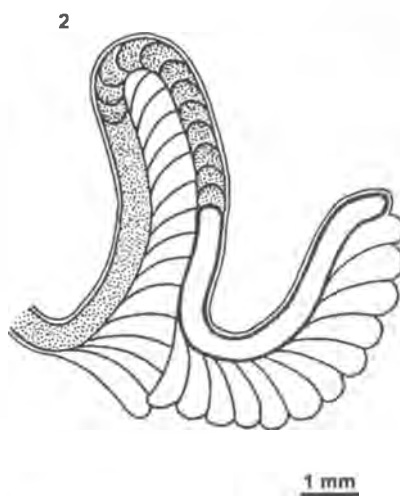
Obr. 342. *Spirodesmos* ANDRÉE, tigmatotaktická stopa, konvexní hyporeliéf (PEK 1996).



Obr. 343. *Nereites* MACLEAY in MURCHINSON, složitě utvářené stopy pastvy (MULLER 1984).



Obr. 344. *Phycosiphon* FISCHER-OOYSTER: 1 vrstevní plocha s horizontálně probíhající stopou, 2 detail stopy (stopa má přísně tigmofobický charakter, jednotlivé úseky se nikdy nepřetínají !) (BROMLEY 1996).

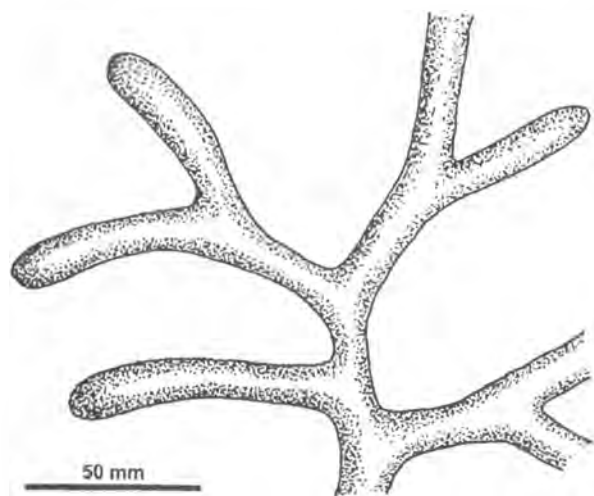


Planolites Nicholson, 1873 (proterozoikum – recent) – horizontálně nebo subhorizontálně probíhající tunely s bezstrukturní výplní, která je petrograficky odlišná od hostitelské horniny. Příčný průřez stopou je kruhovitý až eliptický. Povrch planolitů je hladký nebo podélně nebo příčně rýhovaný (obr. 345). Za původce je považován vermiformní požírač substrátu, extrémně tolerantní k faciálním podmínkám.

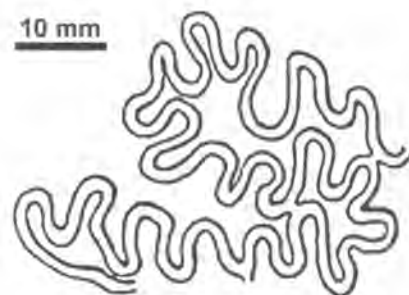
Agrichnia (stopy pastvy)

Jde o stopy označované z morfologického hlediska jako „grafoglyfy“. Vytvářejí geometrické obrazce a spolu s pravým větvením představují otevřený systém schopný opakovaného použití. Stopy patrně sloužily (a slouží) jako „pasti“ na mikroorganismy nebo k jejich kultivaci jako chemosymbiontů. Pro některé typy této skupiny (např. *Chondrites*, *Pragichnus*) se též používá označení „chemichnia“.

Cosmorhaphé FUCHS (kambrium – recent) – nevětvící se hypichnia vytvářející undulace nebo meandry dvou řádů. Stopy odrážejí činnost producenta při kultivaci mikroorganismů (obr. 346).



Obr. 345. *Planolites* NICHOLSON, jednoduše utvářené stopy pastvy, většinou vodorovně uložené (BOUČEK 1965).



Obr. 346. *Cosmorhaphé* FUCHS, pravidelně meandrující horizontální potravní stopy.

Chondrites STERNBERG (kambrium – recent) – postdepozitní endichnia či epichnia složená z vertikální šachty (nebo svazku šachet) a četných šikmo až vodorovně probíhajících a dendriticky se větvících chodbiček. Za původce jsou považováni živočichové žijící v anaerobním prostředí, patrně jako chemosymbionti odčerpávající ze sedimentů H_2S nebo CH_4 (obr. 347).

Paleodictyon MENEGHINI (kambrium – recent) – horizontální predepozitní hypichnia vytvářející pravidelnou síť hexagonálních políček, někdy s vertikálními výběžky. Původcem je blíže neznámý organismus, jehož chodby mohly sloužit ke kultivování mikroorganismů (obr. 348).

Fodinichnia (požerky)

Jedná se o stopy vyvolané endobentosem a v menší míře epibentosem, které odrážejí především činnost spojenou s vyžíráním substrátu. Současně však jde o více či méně permanentní obytné struktury. Stopy této kategorie představují jednoduché nebo větvící se trubice či složité plošné nebo trojrozměrné útvary.

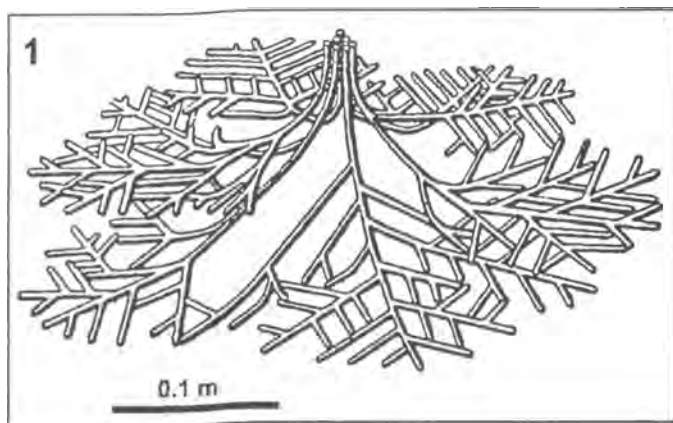
Dictyodora WEISS (kambrium – karbon) – endogenní, velice složité, nepravidelné helikoidní útvary se zřaseným povrchem tvořeným jemnými, hustě nahloučenými příčkami („spreity“). Uvnitř periklinálních zřasených lamin je umístěna šachtovitá základní chodba. Původci těchto stop byly patrně červovité organismy, žijící uvnitř sedimentu a konzumující jeho organickou složku (obr. 349).

Zoophycos MASSALONGO (proterozoikum – recent) – komplikované šroubovice složené z mnoha příček („spreitů“) ve tvaru U nebo J. Horizontální řezy stopou mají obvykle eliptický nebo laločnatý obrys. Původci jsou různé typy edafofágních organismů (červi, členovci, žaludovci) (obr. 350).

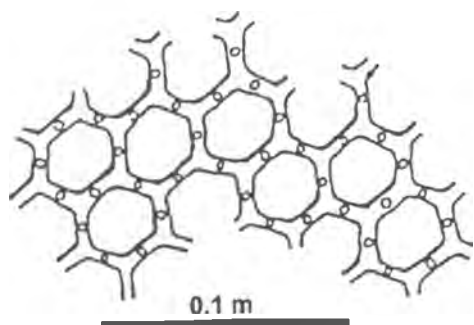
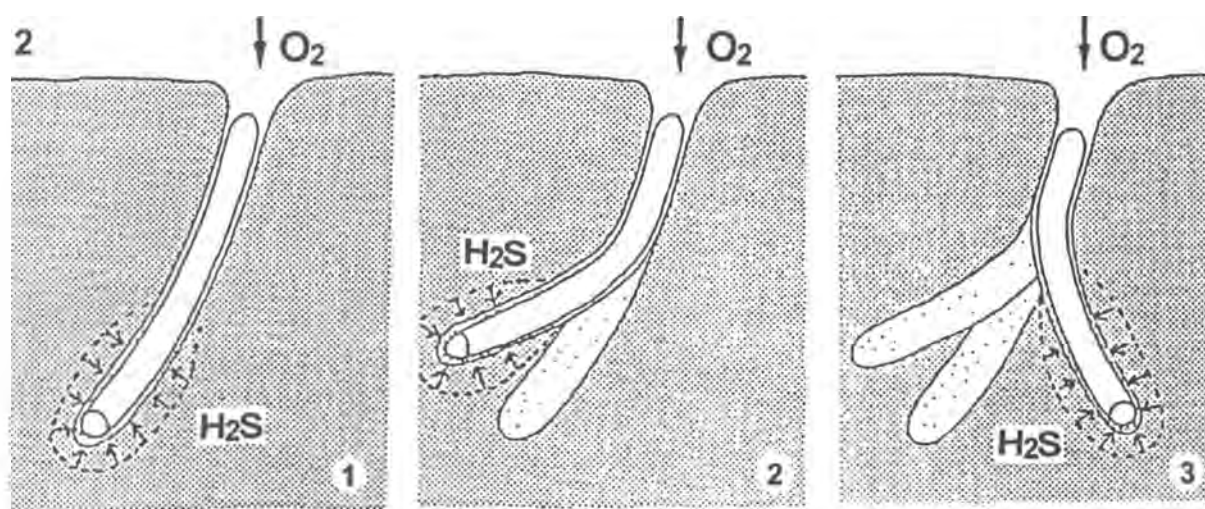
Domichnia (doupata)

Obytné struktury vytvářené přisedlým nebo polopřisedlým endobentosem, zejména požírači suspenze nebo predátory. Struktury mohou mít v některých případech velikost původce stopy, kdy kopírují jeho rozměry, zejména šířku, či tvar. Morfologicky se projevují jako jednoduché tunely nebo šachty, po případě jako systémy horizontálních, vertikálních i šikmých tunelů, chodeb a šachet. Obytné struktury musely fungovat po delší časové období nebo po celý život původce, takže jejich stěny jsou zpravidla vyztužovány např. slizovým povlakem. Chodby mohou být vyztuženy i aglutinovanými kuličkami bahna nebo zrní písku, která jsou vtlačena do stěn.

Arenicolites SALTER (kambrium až recent) – doupata tvořená svislými trubicemi ve tvaru U, vždy bez příček mezi rameny. Původcem jsou infaunni červi (obr. 351).

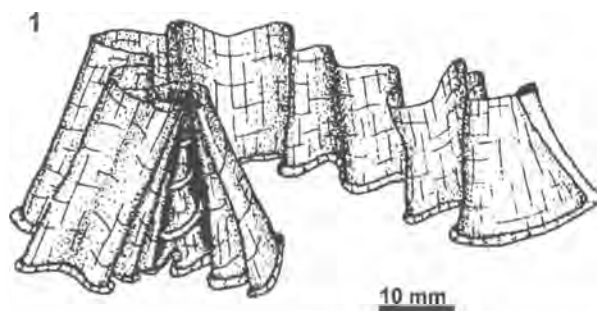


Obr. 347. *Chondrites* STERNBERG: 1 rekonstrukce prostorového uspořádání stopy, 2 původce stopy, který odčerpával z anaerobního sedimentu H_2S (jednotlivé fáze jsou označeny písmeny A-C) (FU 1991).



Obr. 348. *Palaeodictyon* MENEGHINI, horizontálně probíhající hexagonálně uspořádaná agrichnia. (PEK & MIKULÁŠ 1996)

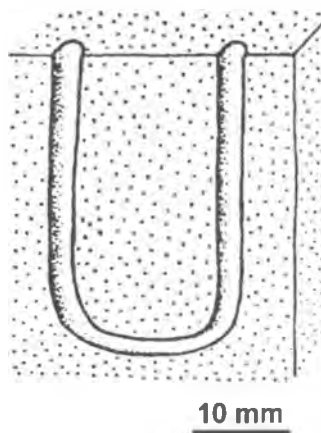
Obr. 349. *Dictyodora* WEISS: 1 rekonstrukce prostorového vývoje stopy, 2 horizontální (nejčastěji se vyskytující) řez stopou (PFEIFFER 1965, PEK 1986).



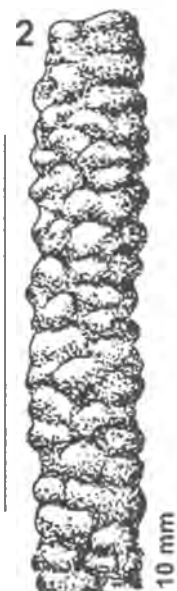
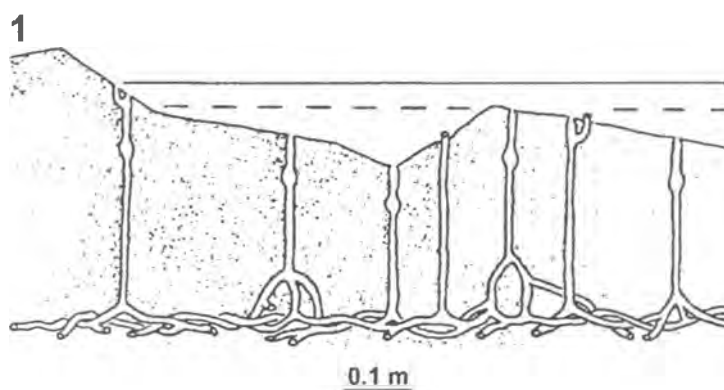
Ophiomorpha LUNDGREN (perm – recent) – jednoduché nebo ypsilonovitě se větvcí systémy tubicovitých endichnií, většinou s hrboľatým povrchem (modifikovaným peľety). Původcem jsou callianassidní raci (obr. 352).



Obr. 350. *Zoophycos* MASSALONGO, horizontální řez stopou (GEKKER & UŠAKOV 1962).



Obr. 351. *Arenicolites* SALTER, vertikální řez doupětem tvaru U (BOUČEK 1965).



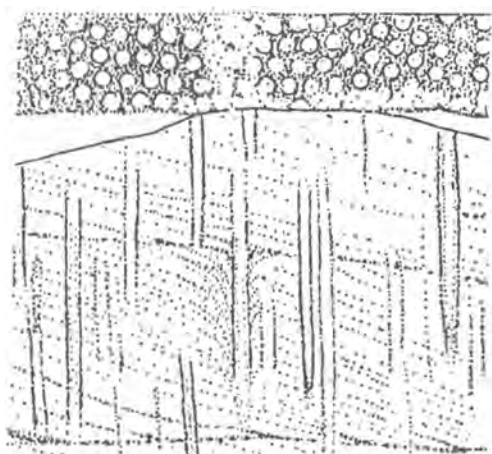
Obr. 352. *Ophiomorpha* LUNDGREN: 1 složitý systém vertikálních a horizontálních, výrazně se větvcích tunelů v 3–4 m vysokém profilu plážovými sedimenty (na obrázku je vyznačena úroveň mořské hladiny při přílivu a odlivu) (BROMLEY 1996), 2 detail povrchu stopy s charakteristickými hrboľky (BOUČEK 1965).

Skolithos HALDEMAN (proterozoikum – recent) – jednoduchá, tenká tubicovitá doupata, dlouhá několik cm až 1 m, orientovaná kolmo k vrstevnatosti. Za původce jsou považováni infaunni červi nebo phoronidi (obr. 353).

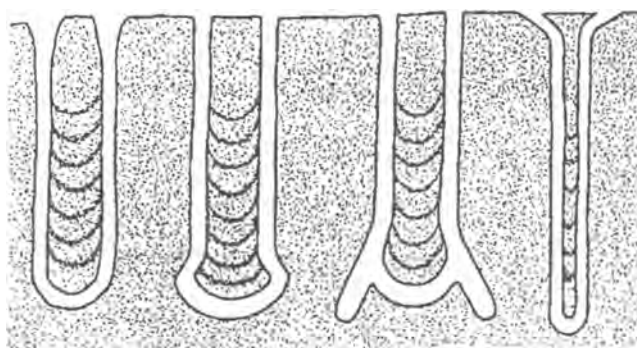
Equilibrichnia (kompenzační stopy)

Stopy kompenzují agradační či degradační procesy na mořském dně, přičemž agradace sedimentu (jeho hromadění) vyvolává pohyb směrem vzhůru a degradace (eroze, odnos sedimentu) vyvolává pohyb směrem dolů. Původci těchto stop patří většinou mezi endobentos, který je v bezprostředním kontaktu se dnem, od něhož stále udržují optimální vzdálenost.

Diplocraterion TORELL (kambrium – kvartér) – endichnia tvaru U s příčkami („spreity“) mezi rameny stopy. Protruzivní nebo retruzivní stopy, orientované většinou kolmo k vrstevnatosti. Původcem jsou patrně infaunni červi nebo členovci (obr. 354).



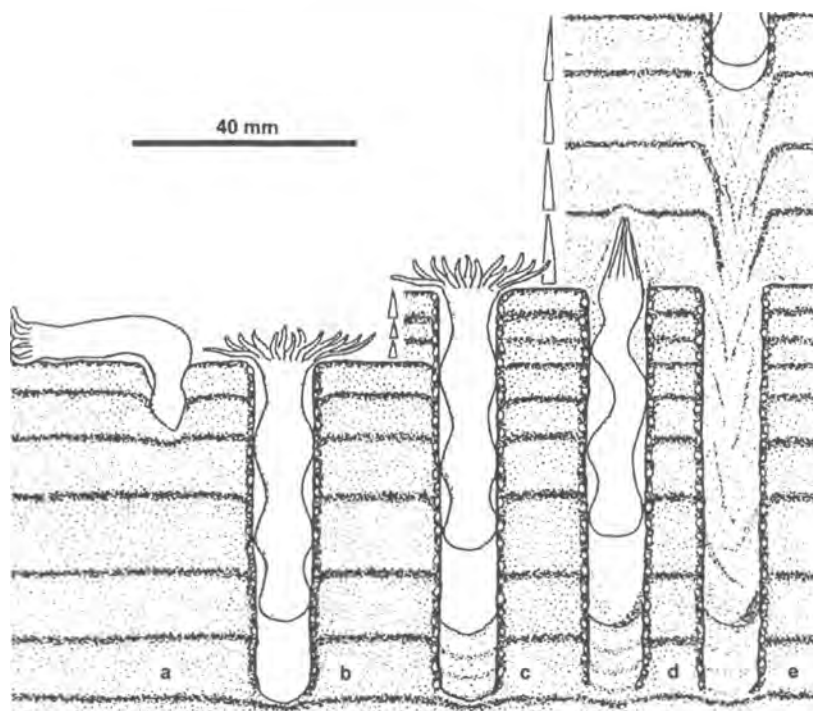
Obr. 353. *Skolithos* HALDEMANN, jednoduchá trubcovitá doupata: 1 horizontální řez, 2 vertikální řez (BARTHOLOMEUS 1989).



Obr. 354. *Diplocraterion* TORELL, schematické znázornění různých ichnodruhů: 1 *D. parallelum* TORELL, 2 *D. helmerseini* ŌPIK, 3 *D. biclavatum* (MILLER), 4 *D. habichi* LISSON (FÜRSICH 1974).

Fugichnia (únikové stopy)

Stopy jsou okamžitou reakcí („panickým útekem“) jejich producenta na epizodické, ale rychle probíhající intervaly agradace sedimentu (obr. 355). Únikové stopy mohou být, v případě, kdy producent uniká před predátory, orientovány i horizontálně. Vzhledem k tomu, že fugichnia představují modifikace již dříve existujících obytných, potravních a jiných struktur, nejsou jim dávána formální ichnotaxonomická jména.

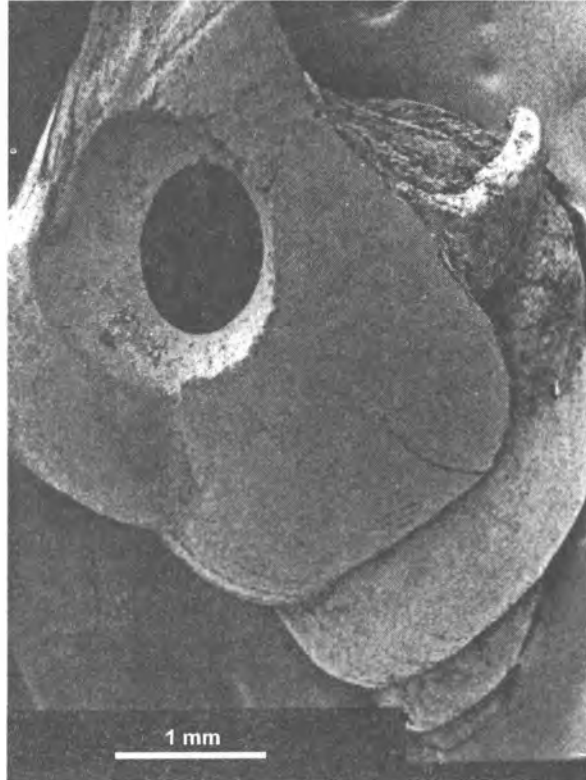


Obr. 355. Různé etologické interpretace stop sasanky *Cerianthus lloydi* v měnících se podmínkách sedimentace: a iniciační fáze zahrabávání do substrátu, b vznik doupěte (domichnion), c v bazální části stopy vznikají retruzivní konkávní struktury („spreity“), vzniká kompenzační typ stopy (ekvilibrichnion), d-e v podmínkách rychlé sedimentace vzniká úniková stopa (fugichnion) (SCHÄFER 1962).

Praedichnia (stopy predace)

Do této kategorie jsou řazeny kruhové nebo oválné vrtby durofágních predátorů do tvrdého substrátu schránek především břichonožců, mlžů nebo kelnatek.

Oichnus BROMLEY (jura – recent) – paraboloidní vrtby do schránek měkkýšů. Stopy predace dravých plžů (*Natica*, *Murex*), méně často chobotnic (obr. 356).



Obr. 356. *Oichnus* BROMLEY, okrouhlá stopa (*O. paraboloides* BROMLEY) vyvrtaná do schránky druhu *Nassa* (*Phrontis*) *schoenni* dravým naticidním plžem (PEK & MIKULÁŠ 1996).

Aedificichnia (hnízdni struktury)

Do této kategorie jsou řazeny struktury vytvářené pro hnízdění např. samotářských vos nebo termitů. Bývají konstruovány nad povrchem substrátu a jsou tvořené především z klastů sedimentů nebo zvětralin, stmelených původcem stopy.

Calichnia (hnízdni struktury)

Oválné nebo trubičkovité larvální komůrky, obvykle lineárně uspořádané. Jsou uloženy pod povrchem substrátu.

Celliforma BROWN (miocén – recent) – horizontálně nebo subhorizontálně v substrátu uložené larvální komůrky, seřazené do dvojitého řádku s mezerami mezi jednotlivými oválnými buňkami. Hnízdni struktury vytvářené hmyzem (často *Hymenoptera*) a určené k odchovu larev.

Paleontologický význam fosilních stop

Ichnofosilie tvoří důležitou součást fosilního záznamu. Podávají často jedině svědectví o životě mnoha organismů s měkkými těly. I živočichové se schránkami mohou být díky nepříznivému fosilizačnímu potenciálu při diagenetických procesech zcela zničeni a zbývají tedy pouze stopy jako jediný doklad o jejich existenci a způsobu života.

Paleontologové většinou usilují o to, aby bylo možno spojit určitou stopu s konkrétním původcem. Některé typy fosilních stop jsou natolik morfologicky charakteristické (např. stopy trilobitů, ostrorepů, hmyzu, hadic, hvězdic atd.), že je vskutku možno hovořit o systematické příslušnosti jejich producentů. Naproti tomu však zcela odlišné druhy živočichů často vytvářejí podobné stopy (tzv. morfologická konvergence ichnofosilií). Ideálním (ale velice vzácným) případem je, když se stopy nalézají spolu s jejich původcem (např. odpočinková stopa *Rusophycus pudicum* SEILACHER a trilobit druhu *Flexicalymene meeki* SHIRLEY).

Identifikaci původců fosilních stop napomáhají recentní pozorování analogických struktur, u kterých většinou o původci není pochyb.

U velkého množství stop se však nepodařilo určit jejich producenta, a to ani na úrovni kmene.

Stratigrafický význam fosilních stop

Přestože fosilní stopy nemohou obvykle poskytnout biostratigrafické zóny odpovídající zónám založeným na živočišných nebo rostlinných taxonech, je význam ichnostratigrafie, alespoň pro lokální účely, nesporný. Pomocí fosilních stop lze vymezit ichnohorizonty i v jinak sterilních nebo faunisticky chudých vrstvách.

Největší stratigrafický význam mají ichnofosilie pro nejsvrchnější proterozoikum a nejspodnější část kambria. Většina běžných ichnorodů (*Nereites*, *Bergaueria*, *Asteriacites*, *Helminthopsis*, *Diplocraterion*, *Chondrites*, *Paleodictyon*, *Rusophycus*, *Cruziana* aj.) se objevuje během nejsvrchnějšího vendu (proterozoikum) a stupně tommot (kambrium), a to ještě před objevením se prvních trilobitů.

Za zmínku stojí využití ichnofosilií ve stratigrafii metamorfovaných jednotek. Fosilní stopy jsou podstatně odolnější vůči metamorfóze než tělesně zachované fosilie. Při vyhovujícím chemismu se ichnofosilie mohou zachovat i v silně metamorfovaných horninách (např. *Arenicolites* ve staurolitové zóně v Hrubém Jeseníku).

Ichnofacie

Jedním z hlavních směrů moderního výzkumu fosilních stop je studium ichnofacií – celků sedimentárních hornin s charakteristickými společenstvy stop. Výskyt určité ichnofacie umožňuje usuzovat na různé podmínky prostředí jejího vzniku.

Skutečnost, že stopy z různých oblastí různého stáří tvoří opakující se či podobná společenstva, zjistil v 50. – 60. letech ADOLF SEILACHER a na tomto poznatku založil koncepci ichnofacií. Dnes se rozlišuje 12 ichnofacií, které jsou nazývány jménem pro ně charakteristické stopy. Většina ichnofacií je mořských; v mořském prostředí ichnofacie vytvářely a vytvářejí areály o často obrovských rozlohách. Společným znakem výskytu určité ichnofacie jsou specifické podmínky prostředí, ve kterém tento výskyt vznikl (charakter vlnění a proudění, obsah kyslíku ve vodě a v sedimentu, salinita, teplota, hloubkové poměry) a které ovlivňovaly původce stop.

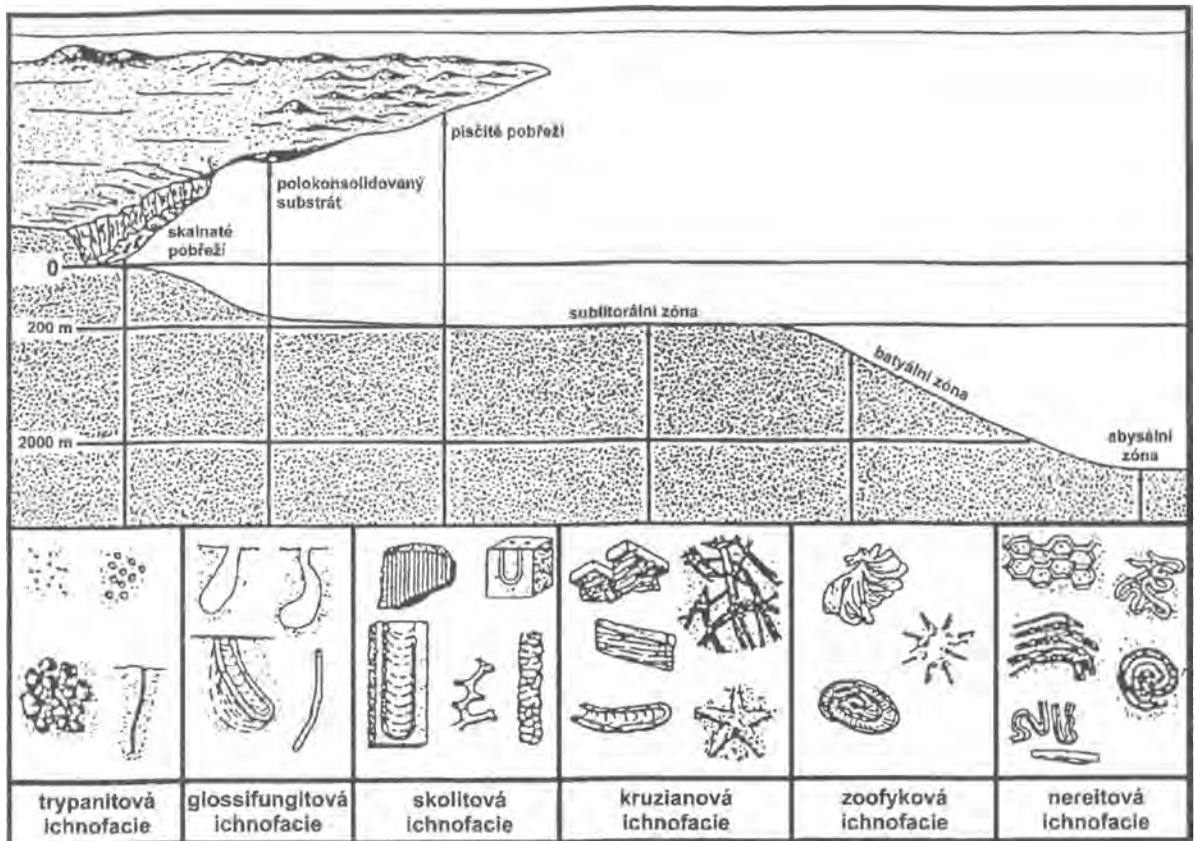
Je třeba chápat, proč není výhodnější studovat přímo původní společenstva živočichů. Odumřelí živočichové byli jednak často přeplaveni mořskými proudy nebo vlněním na značné vzdálenosti a fosilizovali v jiném prostředí než ve kterém původně žili. Druhý důvod je, že složení společenstev organismů se mění v geologickém čase daleko rychleji než společenstva stop. Většina stop mořských bezobratlých tak přežila beze změn nebo jen s malými morfologickými změnami od staršího paleozoika do současnosti, což umožňuje vzájemné srovnání časově velmi vzdálených společenstev stop.

Na obr. 357 je znázorněna posloupnost šesti nejrozšířenějších mořských ichnofacií a příklady charakteristických tvarů jejich stop. Pro úplnost jsou v textu uvedeny všechny definované ichnofacie, jejich stručná charakteristika a nejfrekventovanější typy stop.

- **Skoyeniiová ichnofacie.** Spadá do sladkovodního prostředí. Je vyvinuta na jílovitých a písčítých substrátech, vzniklých v mělkých jezerních nebo říčních podmínkách (nebo v podmínkách „red-beds“), někdy je patrné i dočasné vynoření.

Charakteristické stopy: *Scoyenia*, *Skolithos*, *Spongiomorpha*, *Rhizocorallium*.

- **Trypanitová ichnofacie.** Zahrnuje skalnatá pobřeží, hrubozrné plážové sedimenty, avšak i hlubokvodní výchozy zpevněných hornin. Tvrdý substrát (rockground) vytváří specifické životní podmínky.



Obr. 357. Posloupnost nejdůležitějších ichnofacií a tvary fosilních stop tvořících jejich typická ichnospolečenstva (PEK & MIKULÁŠ 1996).

Organismy se do těchto skal zavrtávají a vytvářejí různé chodbičky a komůrky. S uvedenou vrtavou činností se setkáváme u fosilních i recentních mlžů, živočišných hub, některých červů, korýšů a ježovek.

Charakteristické stopy: *Trypanites*, *Gastrochaenolites*, *Entobia*, *Circolites*.

- **Teredolitová ichnofacie.** Je vázána pouze na tzv. dřevěné substráty, tj. ligninové hmoty vystupující z mořského dna nebo na tzv. dřevěnou dlažbu (angl. woodground) z naplavených kmenů.

Charakteristická stopa: *Teredolites*.

- **Glossifungitová ichnofacie.** Vzniká na polokonsolidovaných (nedostatečně diageneticky zpevněných) pobřežních i hlubokovodních bahnitých a jílovitých substrátech. Je poněkud podobná trypanitové ichnofacii, ale výrazně měkčí charakter substrátu umožňuje organismům i jiné formy činnosti, než je energeticky velmi náročné vrtání do tvrdého substrátu (rockgroundu). Glossifungitové ichnofacie byly a jsou nejčastěji obývány měkkýši, členovci, červy.

Charakteristické stopy: *Glossifungites*, *Spongeliomorpha*, *Thalassinoides*.

- **Psilonichnová ichnofacie.** Zahrnuje jen občas zaplavované písčné akumulace kolem pobřeží a je obývána specializovanými druhy bezobratlých (např. krabů). Objevují se zde často ale i stopy suchozemských obratlovců, např. kurzichnia (stopy po chůzi) savců a ptáků.

Charakteristická stopa: *Pylonichnus*.

- **Skolitová ichnofacie.** Je typická pro mělčiny v okolí písčitých pláží a pro tělesa neustále se přesypajícího písku v mořském prostředí. Jedná se tedy o prostředí s vysokou hladinou fyzikální energie. Živočiškové přežívající ve stále se měnícím prostředí reagují na tuto situaci vyhrabáváním hlubokých doupat, která neustále vertikálně přemisťují podle aktuální úrovně povrchu pohybujícího se písku. Obyvateli skolitových ichnofacií byly a jsou převážně početné populace červů a členovců.

Charakteristické stopy: *Skolithos*, *Diplocraterion*, *Ophiomorpha*.

- **Arenikolitová ichnofacie.** Je vázána na písčité dna v prostředí se slabým vlněním a prouděním, kde díky nízké hladině fyzikální energie (na rozdíl od facie skolitové) nedochází k přemisťování substrátu. Stopová společenstva této ichnofacie mají nízkou diverzitu a jsou často tvořena oportunistickými ichnotaxony.

Charakteristické stopy: *Arenicolites*, *Skolithos* (malé formy), *Polykladichnus*, *Diopatrighnus*.

• **Kruzianová ichnofacie.** Vyskytuje se pod bázi vlnění a v prostředí neovlivňovaném kolísáním hladiny moře v přílivo-odlivovém cyklu. Dno je ovlivňováno běžnými mořskými proudy a čas od času bouřkovým vlněním. Při poměrně pravidelném opakování bouří vznikají usazeniny rytmického charakteru (tempestity), kde se střídají jílovité vrstvičky (uložené v období relativního klidu) s hrubozrnnějším písčitém materiálem, přineseným bouřemi. Jedná se o rozšířený typ prostředí, obývaný nejrůznějšími typy organismů. Někteří představitelé žijí zahrabaní ve dně (podobně jako ve skolitové ichnofacii), jiní žijí jako vagrantní bentos. Kruzianová ichnofacie obsahuje ze všech ichnofacií nejpestřejší (nejdiverzifikovanější) společenstvo stop. Uvedená ichnofacie se vyskytuje jak ve fosilním záznamu, tak i v současnosti.

Charakteristické stopy: *Cruziana*, *Phycodes*, *Rhizocorallium*, *Rusophycus*, *Diplichnites*.

• **Zoofyková ichnofacie.** Vzniká v batyálních podmínkách a je vázána na monotónní sekvence jílovců a prachovců, které se v tomto velmi klidném prostředí ukládaly. Prostředí zoofykové ichnofacie z ekologických příčin (nízká teplota, afotické a anoxické podmínky) vyhovovalo jen některým adaptabilním organismům. Proto se zde vyskytují jednotvárná, jen z několika typů složená společenstva stop. Zoofyková ichnofacie je známa především ve fosilním záznamu.

Charakteristické stopy: *Zoophycos*, *Chondrites*.

• **Nereitová ichnofacie.** Nejhlubší části oceánského dna jsou prostředím nereitové ichnofacie. Klidná a nesmírně pomalá sedimentace abysálních velmi jemných usazenin je čas od času (jednou za století či tisíciletí) přerušena usazením kalného proudu bahna a písku, který sklouzl z pevninského svahu. Vznikají tím rytmické usazeniny podobné kruzianové ichnofacii. Obě ichnofacie lze však podle stop snadno odlišit. V abysálních podmínkách nereitové ichnofacie vznikaly (a vznikají) převážně potravní stopy, vytvořené konzumováním tenké vrstvičky sedimentu ze dna. Aby živočichové maximálně využili vzácné potravy co nejlépe, často svými stopami pokrývají celé plochy mořského dna a vytvářejí pravidelné geometrické obrazce (grafoglyfy).

Charakteristické stopy: *Nereites*, *Paleodictyon*, *Helminthoidea*, *Cosmorhapha*, *Spirorhapha*.

• **Fuersichnová ichnofacie.** Vymezená pro lakustrinní společenstva stop pod bázi vlnění, kde dominují požirači substrátu. Ichnofacie představuje sladkovodní ekvivalent anoxické zoofykové ichnofacie.

Charakteristická stopa: *Fuersichnus*.

• **Mermiová ichnofacie.** Utvořená pro ichnospolečenstva lakustrinních turbiditů, kde se vyskytují především malá a nespécializovaná pascichnia při absenci stop se spreity. Patrně jezerní ekvivalent nereitové ichnofacie.

Charakteristická stopa: *Mermia*.

Stopy fosilních obratlovců

Stopy po pohybu a činnosti obratlovců se vyskytují v limnických, deltových a plážových uloženinách. Jedná se převážně o fosilní šlépěje, zachované jako odlitky (konvexní hyporeliéf) na spodních vrstevních plochách.

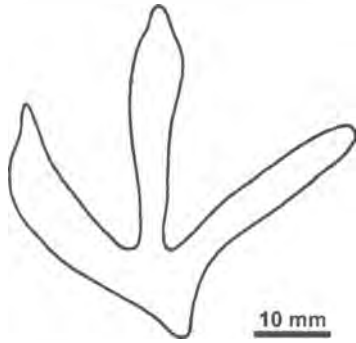
Nejstarší stopy suchozemských obratlovců pocházejí z devonu Spojených států a Austrálie. V obou případech se jedná o stopy (tzv. *Amphibipedia*) primitivních obojživelníků. Z mladšího paleozoika Severní Ameriky, Eurasie, Afriky a Austrálie byly nalezeny početné asociace stop obojživelníků, plazů a stopy po plování ryb těsně nade dnem (natichnia, obr. 358). Z mezozoika jsou popisovány především atraktivní stopy dinosaurů (*Reptilipedia*) nalézané v Severní Americe, Asii i Evropě (obr. 359). Ichnologický výzkum přinesl mnoho poznatků o ekologii, etologii a biomotorice těchto zvířat. Z dalších skupin plazů byly nalezeny stopy želv, krokodýlů, ještěrek a varanů. V křídových sedimentech se poprvé objevují stopy ptáků (tzv. *Avipedia*, obr. 360). Nejstarší stopy savců (tzv. *Mammalipedia*) pocházejí z paleogénu. Nejvýznamnější nálezy však byly učiněny v limnických uloženinách neogénu. Klasickým výskytem miocenních stop je lokalita Ipolytamóc v Maďarsku, odkud jsou popsány stopy chobotnatců, nosorožců, kopytnatců a šelem (obr. 361). Nálezy stop obratlovců jsou uváděny rovněž z kvartéru, většinou z jeskynních sedimentů. Jedná se hlavně o šlépěje medvědů, hyen a jeskynních lvů. Z východní Afriky od jezera Turkana pocházejí unikátní stopy několika jedinců australopitéků. Dokonale zachované otisky chodidla neandertálce jsou uváděny ze sedimentů v severoitalské jeskyni Grotta di Basura. Z paleolitických nalezišť Francie z jeskyně Combraret a Pech-Merle byly popsány překrásné otisky lidských rukou zachované i s papilárními liniemi.

Mezi stopy po činnosti obratlovců v širším slova smyslu patří též hnízdní struktury, fosilní doupata a nory hlodavců nebo hmyzožravců, často nacházené ve fosilních půdních horizontech pliocénu a pleistocénu (obr. 362).

50 mm

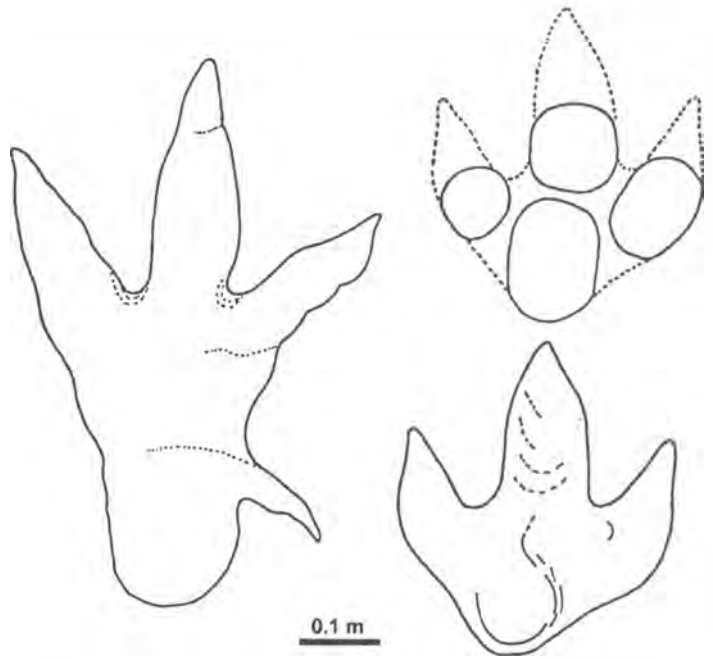


Obr. 358. Natichtnia – stopy vzniklé pohybem ryb těsně nade dnem, permokarbon, Čechy (TUREK 1996)



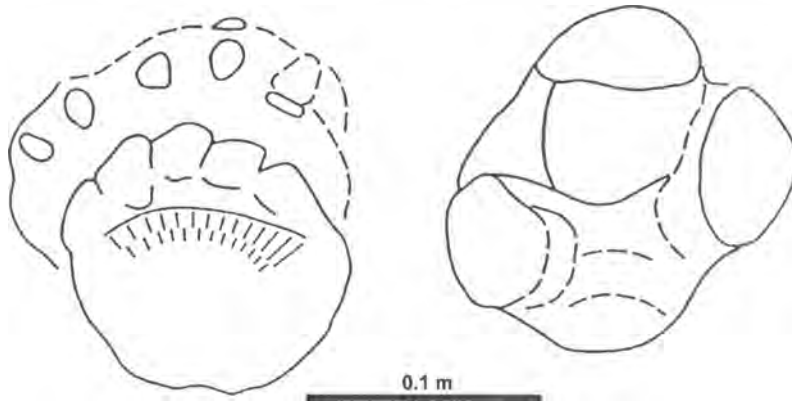
10 mm

Obr. 360. Stopa ptáka, limnický spodního miocén, Ipolytarnóc (KORDOS 1983).



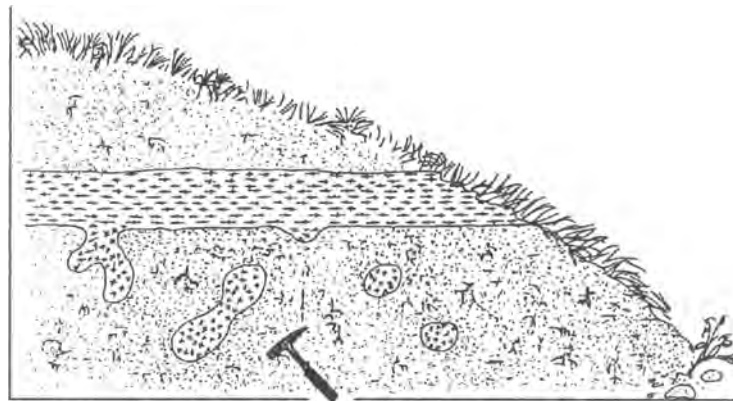
0.1 m

Obr. 359. Stopy dinosaurů z evropské spodní křídý: *Bueckburgichnus* KUHN (vlevo), *Iguanodon* MANTELL (vpravo) (HAUBOLD 1974).



0.1 m

Obr. 361. Stopy savců: vlevo stopa kunovité šelmy, vpravo šlépěj mladého nosorožce, spodní miocén, Ipolytarnóc (KORDOS 1983).



Obr. 362. Fossilní doupatá, spodní pliocén, Nebraska (VOORHIES 1975).

4. EVOLUCE FLÓRY A FAUNY V GEOLOGICKÉ MINULOSTI

Úvodní etapa vývoje života na Zemi je v paleontologické dokumentaci jen neúplně zachycena. Nejstarší buněčné organismy zjištěné jako fosilie jsou datovány do středního proterozoika zhruba před 3,5 miliardami let. Odpovídají dnešním prokaryotickým mikroorganismům, **bakteriím** a **sinicím**.

Thalassiofytikum (neboli **eofytikum**) – v pozdním prekambriu se objevují zbytky srovnatelné s jednobuněčnými a vláknitými **řasami**. Z hlediska vývoje flóry začíná tehdy první období, věk řas. Trvalo až do konce ordoviku. Veškerý život byl vázán na vodní prostředí, neboť na souši panovaly podmínky nepříznivé pro živé organismy. Tehdy ještě nebyla dostatečně vytvořena ozónová vrstva v atmosféře, aby odstínila zhoubné účinky kosmických ultrafialových paprsků. Řasy společně se sinicemi však během této poměrně dlouhé doby, nejdelší etapy ve vývoji rostlin, produkovaly stále více a více volného kyslíku, kterým se postupně obohacovala atmosféra. Předpokládáme, že během thalassiofytika vznikla většina základních skupin řas, jejichž organizace se postupně zdokonalovala od bičíkatých a dalších jednobuněčných forem až po složité pletivé stélky, jaké známe u parožnatek, nebo sifonální stélky dasykladních řas. Chybějí však některé velmi diverzifikované skupiny, jako např. rozsivky nebo kokolítky, jejichž začátek rozvoje spadá až do druhohor.

Následující období vývoje rostlin se dělí podle vývoje suchozemské flóry. Jednotlivá období se liší ve složení flóry, především v zastoupení základních skupiny vyšších rostlin, a v aspektech vegetace. Hranice mezi nimi nebývají ostré ani shodné se vznikem nových skupin. Obvykle jsou ve spojení s globálními změnami klimatu a s rozvojem těch skupin, které se novým podmínkám lépe přizpůsobily. Období vývoje flóry zpravidla nesouhlasí s hranicemi geologických útvarů, založených na změnách ve vývoji mořských ekosystémů.

Paleofytikum – tak nazýváme období od počátku siluru do konce permu, které zahajuje vývoj suchozemských rostlin. Hlavní složky flóry na souši tvoří rostliny psilofytí, pteridofytí a z nahosemenných kapradosemenné. Rozlišujeme dvě podetapy:

Starší paleofytikum – trvá od počátku siluru téměř do konce devonu. Je to období suššího klimatu. Globální paleogeografické rozlišení flóry bylo malé. Zpočátku všude převládaly psilofytí rostliny, zastoupené všemi svými skupinami, které byly od středního devonu postupně zatlačovány kapradorosty, a to jejich primitivními zástupci (*Protolpidodendron*, *Pseudosporochnus*, *Protopteridium*). Také mechorosty jsou v tomto období doloženy. Ve vegetaci převládaly nízké porosty na mokřadech a slaných marších do velikosti nízkých keřů, některé z těchto primitivních vyšších rostlin žily zčásti ponořené (*Taenioocrada*). Ve svrchním devonu je zachycen přechod od aridního k humidnímu klimatu. Vznikají první lesní porosty, a to jednak na uhlotvorných močálech (stromovité plavuně, podrostové přesličky – *Sphenophyllum* a kapradiny – *Coenopteridales*, jednak na sušších substrátech (stromovité prvosemenné – *Archaeopteris*). Na začátku staršího paleofytika se odehrála nejdůležitější vývojová událost u rostlin – **přizpůsobení suchozemským podmínkám**. Byla spojena s postupným **rozvojem sporofytu** a jeho adaptacemi, jako je vytvoření **pokožky s kutikulou** a s **průduchy, vodivé soustavy** a **spor s rezistentní stěnou**. Během devonu dochází k rozlišení mikrofylního a makrofylního typu listu u kapradorostů a s tím spojený rozvoj stéle od protostéle po eustéle (u prvosemenných) a polystéle (u kapradin). Objevuje se **druhotné tloušťnutí** stonku. Vzhled sporofytu je zpočátku archaický, bylínový, keřovitý až stromkovitý, časté je dichotomické větvení, později dosahuje sporofyt monopodiálního větvení a stromovitého vzrůstu. Ve vývoji spor převažuje homosporie, teprve ve svrchním devonu se objevuje heterosporie jako předzvěst vzniku semenných rostlin.

Mladší paleofytikum – zahrnuje nejsvrchnější devon, karbon a perm (v Evropě pouze spodní perm). Nastupuje **perhumidní teplé klima**, tropické a subtropické pásmo se rozšiřuje na úkor mírného. Začíná výrazná paleogeografická diferenciacie flóry. V tropickém pásmu se vydělují dvě oblasti – **euramerická**

a **katasijská**, které vroubí v mírnějších klimatických pásmech na severu **angarská** oblast a na jihu **gondwanská** oblast. Na počátku mladšího paleofytika dochází k další významné inovaci u rostlin, **vznik semene** jako nové propagační jednotky. Ke konci svrchního devonu se objevují první kaprad'osemenné rostliny. Karbonské uhlotvorné močály patří k hlavním rysům krajiny. Stromovité plavuně (*Lepidodendron*, *Sigillaria* aj.) a přesličky (*Calamites*) se hlavní měrou podílely na tvorbě uhlí, vedle nich však močál osidlovaly i stromovité kapradiny (*Psaronius*) a kaprad'osemenné rostliny (*Lyginopteris*, *Medullosa*), ve svrchním karbonu i předci jehličnanů, kordaity. Hustý podrost tvořily přesličky (*Sphenophyllum*), lianovité kapradiny (*Coenopteridales*), některé plavuňovité a kaprad'osemenné rostliny. V permu dochází v tropické zóně k aridizaci klimatu (sedimenty hnědočervených barev), které je spojeno se vznikem nového typu suchomilné vegetace s jehličnanem (*Walchia*) a peltaspermickými kaprad'osemennými (*Callipteris*). Poprvé se objevuje předzvěst cykasovitých (*Taeniopteris*). Ve svrchním permu Evropy aridizace vrcholí. Tento lokální vývoj, někdy zvaný postpaleofytikum, má mnoho rysů společných s mezofytikem. Přebírají konifery (*Pseudovoltzia* aj.), objevují se první jinanovité (*Sphaenobaiera*), vymírají stromovité plavuně, přesličky silně redukují svůj vzrůst. V permu mírného pásma (angarská a gondwanská oblast) však stále zůstává dostatek relativní humidoty, aby mohla pokračovat tvorba uhlí. V angarské oblasti se stávají uhlotvornými prvky vedle plavuní hlavně kordaitové rostliny, v gondwanské oblasti přebírají tuto roli kaprad'osemenné *Glossopteridales*.

Od nejsvrchnějšího devonu se projevuje modernizace rostlin. Psilofytní rostliny (až na *Barrinophytales*) vymírají. Progymnospermní přetrvávají v karbonu jen jako relikt. Ostatní kaprad'orosty dosahují maximálního rozvoje. Ve vývoji výtrusů se stále více rozšiřuje heterosporie, která u plavuní a přesliček dosahuje předsemenného stadia. Kapradiny mají převážně eusporangiátní výtrusnice. Vzniká moderní architektura kapradinového vějíře, vedle otevřené žilnatiny má již mnoho typů žilnatinu síťovitou. Kaprad'osemenné rostliny rychle diverzifikují a vytvářejí jak semena volně rozmístěná na listech, tak obalená v číškách, později soustředěná i na terčících (*Autunia*) a v češulovitých až hlávkovitých souborech (*Glossopteridales*). U části nahosemenných se listy postupně redukují (druhotná mikrofylie). Zejména v permu se objevují nové způsoby ukrývání vajíček v šištících jako reakce rostlin na globální aridizaci klimatu. Rozmnožování semeny začíná převažovat nad rozmnožováním výtrusy. Stromovité zůstávají především nahosemenné, u kterých převažuje pyknoxylické druhotné dřevo. Z kaprad'orostů se stromovité typy zachovaly jen mezi kapradinami.

Mezofytikum – trvá od triasu do spodní křídly. Hlavní složky flóry tvoří **nahosemenné rostliny** – cykasy, nově vzniklé benetity, jehličnany a zčásti pokročilé kaprad'osemenné rostliny.

Podle rázu klimatu je rozdělujeme na dvě podetapy:

Starší mezofytikum – je stále pod vlivem velmi aridního klimatu. Trvá od spodního do středního triasu. V té době se flóry **severní polokoule sjednocují**. Typickou složkou vegetace jsou stromovité jehličnany řádu *Voltziales*. V gondwanské oblasti přebírají kaprad'osemenné rostliny ze skupiny *Dicroidium* (dikroidiové flóry). Vzhled krajiny připomínal spíše pustiny a suché lesy. Uhlotvorné močály byly potlačeny. U rostlin se projevují adaptace na aridní podmínky. Přebírají nahosemenné rostliny, u nichž se ukrývání vajíček před vysušením vyvíjí dvojím způsobem – u jehličnanů a cykasovitých rostlin ve stále kompaktnější šištice, u kaprad'osemenných v terčících a češulích. Jedině jinanovité a některé jehličiny (*Podocarpales*, *Taxales*) vybavují zralá semena dužnatými obaly. Z výtrusných rostlin jsou hojnější jen kapradiny, u nichž se zjednodušuje stavba výtrusnic (rozvoj protopleptosporangiátních a leptosporangiátních typů).

Mladší mezofytikum – je ve znamení **stagnace** ve vývoji rostlin a jen malé paleogeografické diferenciace. Podnebí se stává humidnějším, vznikají rozsáhlá ložiska uhlí, uvnitř velkých kontinentů (jura Severní Ameriky, jura a spodní křída Mongolska) přetrvávají pustiny s významnými faunami dinosaurů. Ve flóře přebírají nahosemenné rostliny. Podle klimatických pásem se flóra diferencuje na oblast **kanadsko-sibiřskou** v mírné severní zóně, **evropsko-čínskou** v severní subtropické zóně a na **rovníkovou tropickou** a **notální** v jižní subtropické zóně. Za teplomilné prvky počítáme benetity, pteridospermické rostliny (*Pachypteris*, *Sagenopteris*) a některé jehličnany (*Cheirolepidiales*). Také mnohé kapradiny doprovázejí teplomilnou vegetaci. V mírné severní zóně převažují opadavé nahosemenné rostliny, jako *Ginkgophyta* a některé kapradiny (*Coniopteris*, *Cladophlebis*). Během mladšího mezofytika nastupuje rozvoj nahosemenných známých již v starších fázích triasu. Kaprad'orosty prožívají krizi. Přesličky a plavuně silně redukují svůj vzrůst a ustupují do pozadí. Pouze kapradiny procházejí výrazným rozvojem, a to jak v architektuře listového vějíře, tak utváření leptosporangiátních výtrusnic (různé typy a polohy prstenců). Listové vějíře cykasovitých a olistění jehličnanů ztužují a redukují listovou čepel, u jinanovitých dochází k zcelování původně úzce rozdělených listů. Ve svrchním triasu ve státě Colorado, USA se

objevuje podivná rostlina (*Sanmiquelia*) s jednopohlavnými palicemi, považovaná někdy za předka krytosemenných. U benetitů se dokonce objevují oboupohlavné šištice. Z kapradosemenných přetrvávají hlavně typy s češulemi. Ke konci mladšího mezofytika (svrchní jura) se objevují první pravé krytosemenné rostliny (*Archaeofructus*, sv. Čína). Vzniká nejdokonalejší ukrývání vajíček v semeníku. První krytosemenné se tehdy ještě nijak výrazně neprojevovaly v celkové flóře. Teprve na konci mezofytika (alb, apt) se zvětšuje jejich podíl.

Kenofytikum – počíná na rozhraní spodní a svrchní křídly a trvá do dnešní doby. Hlavní složku suchozemské flóry tvoří především krytosemenné rostliny vedle jehličnanů a části kapradin. Všechny ostatní skupiny s výjimkou mechorostů jsou reliktní. Paleogeografická diferenciacie a klimatická pásma se stále více zvyrazňují. Dochází ke kolísání tepelného režimu s tendencí k celkovému ochlazení a místním rozdílům v humiditě klimatu. Podle charakteru krytosemenné flóry se kenofytikum dělí na dvě podetapy:

Starší kenofytikum – zachycuje krytosemenné rostliny v bouřlivém rozvoji během svrchní křídly až po svrchní paleogén. Ve flóře převažují vymřelé typy krytosemenných, stromovité jehličnany zčásti modernějších skupin a kapradiny řádu *Polypodiales*. Přežívají zbytky mezofytických prvků (do konce křídly *Bennettitopsida*, *Pteridospermophyta*). Paleogeograficky se odlišují tzv. arktické flóry mírného pásma s opadavými jehličnany (*Pseudolarix*, *Metasequoia*) a opadavými krytosemennými dřevinami (*Hamamelididae*), zvané podle charakteristického typu pylu jako **oblast *Aquilapollenites***, subtropická oblast severoamericko-evropsko-čínská, zvaná jako **oblast *Normapolles***, typická vřdzyzelenými dřevinami (*Laurales*, *Palmae*, jehličnany, teplomilné kapradiny), oblast **tropů** a jižní **notální subtropická oblast** (opadavé *Hamamelididae*, specifické jehličnany). V mírných a subtropických zónách vznikají příhodné podmínky ke vzniku uhlotvorných močálů nového typu, ve kterých dominují jehličnany (*Taxodiaceae*).

U nahosemenných i kapradin lze pozorovat velkou modernizaci a rozvoj dnešních skupin. Řada reliktnů z mezofytika vymírá na hranici křídly-třetihory. Tato významná hranice však neznamená u krytosemenných žádný výrazný předěl v evoluci. Zpočátku nastupují primitivnější podtřídy (*Magnoliidae*, *Hamamelididae*), ještě ve svrchní křídly však přistupují *Rosidae*, *Dilleniidae* a *Liliopsida*. Vegetace je převážně lesní s výjimkou mokřadů a sladkých vod s bylinnými typy porostů. Rozvoj krytosemenných má paralelu u vyššího hmyzu a vyšších obratlovců. Obě tyto živočišné skupiny podstatnou měrou ovlivnily proces opylování (hmyzosprašnost) a rozšiřování pomocí plodů.

Mladší kenofytikum – trvalo od konce eocénu po dnešní dobu. Klima zpočátku velmi teplé s několika fázemi ochlazení přispívalo k rozvoji rozsáhlých hnědouhelných močálových lesů. Hlavní složky suchozemské flóry tvoří moderní krytosemenné rostliny a moderní jehličnany. Od oligocénu můžeme pozorovat začátek rozvoje bylinné vegetace mimo mokřadní a vodní prostředí, který vrcholí v pozdním pliocénu a kvartéru. Paleogeografické rozdíly se vyostřují. Vznikají říše a oblasti – **holarktická říše** na severní polokouli s oblastmi **arktoterčíerní** v mírném pásmu a **starostředozemní** v subtropickém pásmu, **tropická říše**, později rozdělená na **paleotropickou** a **neotropickou říši** a na jižní polokouli **notální říše**. Rozdíly mezi říšemi jsou na úrovni odlišných čeledí zejména krytosemenných rostlin. Také jehličnany se v podstatě rozdělují na skupiny severní polokoule a jižní polokoule. V oblasti tropů převládají stálezelené krytosemenné dřeviny. Poslední etapa vývoje rostlin v kvartéru někdy bývá oddělována jako **antropofytikum**. Vyznačuje se silným a rychlým kolísáním klimatu a vznikem ledových dob. Rozvíjí se především bylinná flóra (odvozené podtřídy *Caryophyllidae*, *Asteridae*, *Commelinidae*). Vznikají nové vegetační typy charakteristické pro stepi, savany, tajgu a tundru. Rozšiřují se pustiny typu pouští a alpinsko-arktického typu. Ledové doby způsobily hromadné vymírání méně odolných dřevin zejména na severní polokouli a rozpad do té doby souvislých lesních porostů. Do dnešní doby přežívá množství dřívě běžně rozšířených rostlin jako relikty, žijící fosilie, a to zejména v příhodných podmínkách např. ve východní Asii, Severní Americe na omezených areálech. Poslední vývoj flóry podstatnou měrou ovlivnil rozvoj lidské společnosti a civilizace.

Nejstarší známé fosilie **živočichů** pocházejí až ze svrchního proterozoika. Jejich stáří je odhadováno na 650 – 630 milionů let. Vytvářejí diverzifikovaná společenstva mnohobuněčných (*Metazoa*), která jsou známa z několika lokalit na téměř všech kontinentech. Podle naleziště, odkud byli tito živočichové poprvé rozsáhleji popsáni, se nazývá **ediakarská fauna** (podle Ediacara Hills v jižní Austrálii). Je však zřejmé, že vývoj živočichů začal mnohem dříve.

Vznik živočichů, tedy eukaryotní heterotrofní živočišné buňky, je nutno hledat v dlouhém časovém intervalu 1450 – 650 mil. let. Spodní hranice udává období, odkud jsou datovány první buňky považované

za eukaryotní. Je vysoce pravděpodobně, že to byly buňky autotrofní, rostlinné. První živočišné buňky lze očekávat až později. Svrchní hranice uvedeného intervalu udává největší odvozené stáří prvních mnohobuněčných.

Během časového intervalu v délce asi 800 mil. let, odkud dosud neexistují paleontologické doklady živočichů, tedy muselo dojít k jejich vzniku, diverzifikaci jednobuněčných (*Protozoa*) a rozvoji zooplanktonu (předpokládá se význačné období před asi 700 – 650 mil. lety), vzniku mnohobuněčných (*Metazoa*) a k jejich rané diverzifikaci.

Explozivní radiace, která je dokumentována bohatým fosilním záznamem, proběhla počátkem kambria (paleozoika, fanerozoika). Tehdy se objevila význačná evoluční novinka – organismy získaly schopnost vylučovat **pevné schránky**, které umožnily jejich mnohem snazší fosilizaci. Tento fakt byl příčinou jevu, který byl starými badateli mylně popisován jako „náhlé objevení“ již velmi rozrůzněného (diverzifikovaného) života.

Nejlépe a neúplněji je vývoj živočichů dokumentován v mořských sedimentech. V mořích a oceánech se hromadí největší akumulace usazenin. Vlivem geotektonických procesů vystupují hojně na povrch kontinentů v sekvencích, které časově pokrývají celou historii živočichů od svrchního prekambria po recent. Navíc mořské sedimenty nabízejí široké možnosti pro fosilizační proces. Kontinentální uloženiny naopak poskytují mnohem útržkovitější paleontologický záznam, i když v mladších útvech se rozdíl v úplnosti záznamu postupně zmenšuje.

Pestrost fosilních živočichů, a především těch makroskopických, poskytla v minulém století základ univerzálního **stratigrafického členění**. Dnes najdeme řadu tradičních, tehdy stanovených jednotek v chronostratigrafické stupnici. Mezi hierarchicky nejvyšší jednotky patří např. fanerozoikum (kategorie eon, eonotem; „období zjevného života“; kambrium – recent), které se dělí na paleozoikum, mezozoikum a kenozoikum (kategorie éra, eratem; „období pravěkého, přechodného a současného života“; kambrium – perm, trias – křída, terciér – kvartér). K tomuto schématu se vztahuje veškeré určování geologického času a událostí geologické minulosti.

Hranice mezi některými chronostratigrafickými jednotkami jsou vedeny intervaly krizí globálního ekosystému, které jsou provázeny hromadnými vymíráními a s nimi současnými nebo následnými změnami (rejuvenacemi, tj. zmlazeními) ve složení nových společenstev.

Hromadných vymírání proběhlo v geologické minulosti více. Mezi největší jsou počítána vymírání v následujících obdobích:

1. **Svrchní proterozoikum**. Toto nejstarší, dostatečně dokumentované hromadné vymírání proběhlo v období vendu, tj. asi před 650 mil. let. Globálně postihlo především fytoplankton, lokálně mnohobuněčné živočichy. Za příčinu tohoto vymírání bývá považováno ochlazení klimatu vyvolané velkým zaledněním.

2. **Konec ordoviku**. Při této události vymizelo 22 % všech z té doby známých čeledí. Vymírání proběhlo ve dvou fázích s odstupem 1 – 2 mil. let. První etapa se časově kryje s výraznou regresí, druhá naopak s transgresí. Mezi nejvíce postižené skupiny patří např. trilobiti, u nichž do siluru přežilo pouze 36 % čeledí. Ještě lépe lze intenzitu vymírání dokumentovat na rodové úrovni, kdy v první etapě celé krize, která nejvíce ovlivnila složení společenstev trilobitů, vyhynulo 45 – 75 % jejich rodů. U ramenonožců došlo rovněž ke značnému poklesu diverzity. Ve srovnání s trilobity je však mnohem výrazněji ovlivnila druhá etapa vymírání, kdy vymizelo 48 % jejich čeledí. U korálů je zaznamenána redukce 71 % rodů tabulátů a heliolitidů. Redukcí prošli také graptoliti, někteří ostnokožci, konodonti, ostrakodi, akritarcha a chitinozoa. Z graptolitů přežilo do siluru pouze několik rodů. Vymírání bývá spojováno se zaledněním, které je prokázáno z konce ordoviku na jižní polokouli v oblasti Gondwany. Ochlazení klimatu a výrazné zúžení teplých pásem, kolísání hladiny světového oceánu, vazba vody v ledovcích a vnoření části šelfů při regresí, opětovné zalití šelfů při tání ledovců, změny v cirkulaci a rozvrstvení (stratifikaci) oceánských vod doprovázené vynesemím toxických vodních mas ode dna k hladině jsou pravděpodobně, více či méně spolu související příčiny vymírání na konci ordoviku.

3. **Svrchní devon**. Ani u této krize globálního ekosystému nešlo o jedinou a okamžitou událost. Během období asi 3–4 milionů let docházelo k postupným vymíráním v rámci jednotlivých skupin mořských organismů. Tempo vymírání se však výrazně urychlilo na hranici svrchnodevonských stupňů **frasn** a **famen**, kde byla tato událost završena.

Diverzifikovaná a druhově bohatá společenstva frasn byla ve famenu nahrazena společenstvy, kterým v redukovaných počtech druhů dominují ramenonožci, mlži a křemité houby. Z ekologického hlediska masivnímu vymírání podlehlá útesová společenstva (především stromatopory a tabulátní koráli), a dále fytoplankton (postiženo asi 90 % taxonů). Vymírání však postihlo mnoho jiných skupin, zejména brachiopody

(86 % rodů frasnú nepřežilo do famenu), trilobiti, foraminifery, ale i vodní obratlovce (vyhynulo 76 % čeledí). Naopak se ukazuje, že suchozemská flóra a fauna přestála toto kritické období bez vážnějších změn.

Provedené analýzy ukazují, že svrchnodevonské hromadné vymírání proběhlo nejintenzivněji v tropickém klimatickém pásmu, a daleko mírněji se projevilo v chladnějších oblastech. Na tuto skutečnost ukazuje již zmíněné postižení útesových společenstev. Diferenční přežívání dokumentují rovněž ramenonožci. U nich na hranici frasn-famen vymizelo 91 % čeledí z nízkých zeměpisných šířek a pouze 27 % čeledí z chladnovodních oblastí vysokých zeměpisných šířek. Hlavní příčinou popisované události tedy bylo výrazné snížení teploty.

Další faktor související s teplotou a ovlivňující intenzitu vymírání byla hloubka. Mělkovodní ekosystémy byly postiženy podstatně více než hlubokovodní. Uvedenou skutečnost ilustrují rugózní koráli, u nichž vyhynulo 96 % mělkovodních a pouze 60 % hlubokovodnějších druhů.

Rozdílnou šanci na přežití také měli obyvatelé různých biotopů. U obratlovců je dokumentováno, že vyhynulo 65 % mořských a pouze 23 % sladkovodních druhů plakoderm. Podobný poměr (88 % vs. 30 %) je u trnoploutvých. I zde je ovšem uvažován primární vliv teploty, jejíž pokles lépe překonaly sladkovodní taxony přizpůsobené sezónním výkyvům než mořské, které obývají teplotně daleko stabilnější prostředí.

4. Konec permu. Na konci paleozoika proběhlo nejdrastičtější vymírání v geologické historii (eliminováno bylo dvakrát více čeledí než při svrchnoordovickém, které lze počítat za druhé největší). Do mezozoika nepřežilo 54 % čeledí, 83 % rodů mořských organismů. Někteří autoři také odhadují, že vyhynulo 90–96 % druhů mořských bezobratlých s pevnými schránkami. Nejvíce postižena byla mělkovodní společenstva epifaunního, sesilního bentosu reprezentovaná brachiopody, mechovkami a pelmatozoji. Zcela vyhynuli tabulární a rugózní koráli, konulárie, trilobiti, eurypteridi, leperditidní ostrakodi, několik skupin plžů, goniatiti, některé skupiny ramenonožců, poupěnců a některé typy lilijic. Mnohé skupiny, jako např. kryptostomátní a trepostomátní mechovky, foraminifery, někteří amonoidi a ryby, prošly výrazným snížením diverzity. Počátkem triasu do uvolněných ekologických prostorů pronikla společenstva s převahou infaunních, mobilních měkkýšů. V suchozemském prostředí se vymírání projevilo již během permu a ovlivnilo složení rostlinstva a faun obratlovců.

Stejně jako u předchozí události, i zde lze sledovat určitou klimatickou závislost. U brachiopodů mizí 75 % tropických a pouze 56 % chladnovodnějších čeledí.

Na silné ovlivnění suchozemských obratlovců ukazuje fakt, že vyhynulo 73 % čeledí tetrapodů. Vymírání postihlo neselektivně formy všech velikostí i potravních typů. Zajímavé je, že vyhynuli téměř všichni synapsidní plazi (15 čeledí). Šlo o úspěšné, postupně adaptované býložravé i masožravé formy blízké svojí biologii savcům. Důvod tak výrazné a nečekané události není dosud uspokojivě vysvětlen. Z jediné skupiny těchto plazů (*Cynodonta*), která vymírání přežila, se v triasu vyvinuli savci.

O důvodech tohoto hromadného vymírání bylo publikováno několik hypotéz. V současnosti je za nejpravděpodobnější příčinu považováno narušení potravních vztahů v důsledku klimatické nestability a snížení hladiny světového oceánu. Tyto jevy byly zřejmě přímým následkem zvýšené tektonické aktivity a s ní souvisejícími paleogeografickými změnami.

5. Svrchní trias. Přestože je tato událost řazena mezi největší vymírání, ucelený obraz o jejím průběhu a dopadech byl sestaven teprve nedávno. Odhaduje se, že tehdy vymřelo 20% ze 300 čeledí mořských bezobratlých i obratlovců. K výrazné redukci došlo i u suchozemských tetrapodních obratlovců. V mořích postihlo vymírání především konodonty a konulárie z bezobratlých, notosaury a plakodonty z obratlovců. Z uvedených taxonů ani jeden nepřežil do jury. Mezi výrazně redukované skupiny patří hlavonožci (vyhynulo 58 čeledí), plži (13), mořští plazi (13), ramenonožci (12), mlži (8) a živočišné houby (8). Téměř vymizeli ammonoidní hlavonožci, neboť zcela vyhynuli v triasu významní a diverzifikovaní ceratiti a do jury přežilo pouze několik zástupců fyloceratidů. Na kontinentech se dotkla krize hmyzu (vyhynulo 35 čeledí), sladkovodních kostnatých ryb (8) a thekodontů (8). U suchozemských tetrapodů došlo k obratu. Dosud převládající labyrintodonti, thekodonti, savcovití plazi aj. zcela nebo téměř vymizeli a byli nahrazeni dinosaury, krokodýly, pterosaury, želvami, žábami, mloky a savci. Rozvoj především létavých forem souvisel s mohutnou radiací hmyzu, který poskytoval širokou potravní nabídku. Vývoj vázaný na stejný zdroj potravy však lze pozorovat i u prvních savců pohybujících se po zemi. Převážná většina z nich totiž byla hmyzožravá.

Výrazné změny ve složení ekosystémů probíhaly během téměř celého svrchního triasu (18–25 mil. let). Minimálně ve dvou etapách však došlo k výrazným poklesům diverzity. Zdá se rovněž, že vymírání v mořích a na kontinentech neprobíhala současně.

Na příčiny těchto změn není jednotný názor. Jedním z možných vysvětlení vymizení mnoha tetrapodů je zvyšování aridity, které zároveň přineslo náhlé změny ve složení flóry, což mohlo vést k vymření mno-

ha skupin tetrapodů. Alternativní hypotézou jsou mořské regrese a snížená orogenetická aktivita. Obě příčiny mohly mít za následek úbytek mnoha suchozemských biotopů. Regrese následovaná rozšířením anoxických podmínek, popřípadě změny teploty, navíc zřejmě zásadně ovlivnily snížení diverzity společenstev mořských organismů.

6. Hranice křída – terciér (K-T). Je obecně známo, že při této, patrně nejproslulejší geologické události vyhynuli dinosauři. Intenzivní výzkum však prokázal, že výrazně postihla celý globální ekosystém a její dopady se zřetelně projevily ve vodním prostředí i na souši. Ačkoliv se nejedná o vymírání největší, je mu věnována pozornost nejen laickou, ale i odbornou veřejností. Podnětem k intenzivním diskusím byl článek uveřejněný v roce 1980 v časopise *Science*, kde Alvarez a kol. vyslovili teorii dopadu (impaktu) asteroidu na Zemi na hranici křída a terciéru. Svoji myšlenku opřeli o výrazně zvýšenou koncentraci iridia ve tenké vrstvě (tzv. „iridiová vrstvička“) v hraničním intervalu. Dopadem kosmického tělesa bylo možno také vysvětlit hromadné vymírání. Toto apokalyptické vysvětlení má řadu odpůrců, kteří se domnívají, že zvýšenou koncentraci iridia nemusí nutně způsobit dopad asteroidu, ale lze ji vysvětlit jako produkt vulkanické aktivity. Proti teorii impaktu svědčí také množství údajů, které ukazují, že vymírání nebylo náhlé, ale postupné a dlouhodobé.

Je nepochybné, že v době ukládání „iridiové vrstvičky“, asi před 65 milióny let proběhlo významné vymírání. Na druhé straně, některé skupiny organismů vymíraly postupně již v průběhu posledního křídového věku (maastricht), který trval osm miliónů let. Počátky tohoto procesu však lze sledovat dokonce v předposledním věku (campan), jehož časový rozsah se odhaduje na deset miliónů let. Toto vymírání lze tedy charakterizovat dlouhodobým úbytkem počtu druhů v jednotlivých skupinách organismů, z nichž některé ztrácejí své poslední zástupce na hranici křída a terciéru při posledním silném pulsu celé události.

Detailně byl průběh vymírání studován u mořského mikroplanktonu. U mořských bezobratlých a obratlovců je omezen počet profilů vhodných k detailnímu vzorkování. V suchozemském prostředí lze hranici dokumentovat v souvislých profilech pouze v západních oblastech Severní Ameriky.

Z mikroplanktonu vymírání výrazně postihlo, avšak zcela neeliminovalo planktonické foraminifery a vápnitý nanoplankton. U obou skupin je postupné, s výrazným vrcholem na hranici K-T.

Mnoho druhů („křídových“) planktonických foraminifer mizí těsně pod kritickou hranicí. Přežívá pouze několik druhů uzpůsobených (adaptovaných) na změněné podmínky. Většina z nich je vlivem tlaku prostředí velmi malých rozměrů. V prvních centimetrech nad hranicí se objevují nové duhy („paleocenních“) planktonických foraminifer. Je to počátek nového, mohutného rozvoje této skupiny v nových podmínkách, jehož evoluční základ je nutno hledat v druzích, které přežily krizi globálního ekosystému.

Poněkud odlišný průběh má vymírání vápnitého nanoplanktonu. Postupné snižování hojnosti těchto organismů lze sledovat na celkovém úbytku vápnitých sedimentů, jichž jsou hlavní horninotvornou součástí. Nanoplankton však výrazně nepostihla událost na hranici křída a terciéru. Téměř všechny druhy, které se vyskytují v hraničním intervalu přežily do paleocénu. Jediným odrazem změny podmínek je snížená četnost jedinců. Tyto „křídové“ druhy se vyskytují ještě v prvních desítkách centimetrů až v prvních metrech paleocenních sedimentů. Většina přežívajících druhů prochází krátkými obdobími rozkvětu v nejstarším paleocénu a poté postupně mizí. „Paleocenní“ druhy, které postupně zvyšují diverzitu málo rozrůzněných společenstev, se začínají vyskytovat až v prvních desítkách centimetrů usazenin nad hranicí K-T, tedy mnohem později než „paleocenní“ planktonické foraminifery.

Postupné vymírání lze dokumentovat na mnohých skupinách bezobratlých. Příkladem mohou být např. inoceramové a rudisti ze skupiny mlžů či amoniti ze skupiny hlavonožců. Inoceramové postupně mizeli během posledních dvou křídových věků a zcela vymřeli ještě před hranicí K-T. Rudisti, tvořící útesy ve svrchní křídě sice zcela vymizeli na samé hranici křída a terciéru, jednalo se ovšem již o velmi omezený počet druhů, neboť hlavní etapou vymírání prošli již na počátku posledního křídového věku maastrichtu. Amoniti prošli několika pulsy, z nichž předposlední ve spodním maastrichtu výrazně snížil počet druhů a poslední, v hraničním intervalu celou skupinu zcela eliminoval.

Určitým kontrastem s postupným charakterem vymírání popsáním výše je např. náhlé vymření mnohých druhů mlžů a ramenonožců na hranici K-T doložené z řady lokalit. Vysvětlení tohoto jevu bývá spojováno s krizí mikroplanktonu, kterou byl narušeny potravní vazby v ekosystémech.

V suchozemském prostředí proběhly významné změny ve složení společenstev rostlin i živočichů. U rostlinstva byl na hranici K-T zaznamenán ostrý a výrazný vrchol rozšíření spór kapradin. Tento fakt bývá připisován rekolonizaci rozsáhlých oblastí postižených požáry, kde tvorba nového vegetačního pokryvu začíná právě kapradinovými porosty. Příčinu požárů lze hledat jak v možném impaktu kosmického tělesa, tak v rozsáhlé vulkanické činnosti. Samotné požáry, které by byly náhlou a výraznou událostí, však nevysvětlují změny, ke kterým došlo na hranici K-T. Nejde zde o vymírání, ale spíše o změny v rozšíření vegetačních zón, které lze přičíst pravděpodobně klimatickým změnám s prohloubením sezónních cyklů.

Obečně je přijímán fakt, že dinosauri nepřekročili hranici K-T, (i když existují nálezy, které by mohly dokládat přežití sedmi rodů do nejstaršího paleocénu). Možné přežití dinosaurů do terciéru je však pouze okrajovým problémem v celkovém pohledu na událost vymírání plazů na konci druhohor. Je prokázáno, že dinosauri postupně ubývají v průběhu dvou nejmladších křídových věků. Tempo vymírání se výrazně urychlilo během posledních tří set tisíc let kříd, kdy se výrazně snížil jak počet druhů tak četnost jedinců. Hranice K-T dosáhlo pouhých 12 druhů dinosaurů! Tím ztrácí představa náhlé katastrofy spojené s masovým vymřením suchozemských organismů jeden z hlavních argumentů. Alternativní obraz celkové události počítá s postupnými změnami výrazně urychlenými směrem k hranici K-T, kde vyvrcholily vymřením nejcitlivěji reagujících skupin. Doklady pro tento výklad je možno najít u ostatních skupin plazů (přešli hranici K-T) i u savců (postupné a dlouhodobé nahrazování „křídových“ forem „tercierními“, urychlené v blízkosti hranice K-T). Je rovněž nepochybné, že vymření dinosaurů otevřelo prostor pro rozvoj savců v terciéru.

Příčiny vymírání na hranici K-T nejsou přes četné výzkumy uspokojivě vysvětleny. Jako pravděpodobná se zdá kombinace a zřetězení více příčin. Důležitou roli hrály nepochybně klimatické změny. Jejich příčinu lze hledat např. v poklesu hladiny světového oceánu či ve vulkanické činnosti. Scénář uvažující pád kosmického tělesa nebo extrémní nárůst vulkanické činnosti se tak stává pouze možnou součástí komplexu příčin krize globálního ekosystému. Navíc jej lze vztáhnout pouze na jeden krátkodobý, byť výrazný puls na samé hranici K-T.

7. Hranice eocén – oligocén. Toto výrazné tercierní vymírání proběhlo v pěti pulsech v průběhu několika miliónů let při hranici středního a mladšího oddělení podúvaru paleogénu. Je charakterizováno výrazným snížením diverzity foraminifer, kokolitek, obrněnek a mlžů. Na souši se projevilo změnami v relativním zastoupení některých druhů krytosemenných rostlin a v druhovém složení společenstev savců. Za hlavní příčinu této krize bioty je považováno globální ochlazení podmíněné paleogeografickými změnami v konfiguraci kontinentů. Oddělením australského kontinentu od Antarktidy se otevřela cesta pro cirkumantarktický proud, který teplotně izoloval Antarktidu, kde v důsledku této změny začal narůstat ledovec. Ten vázal stále více vody v podobě ledu, čímž došlo k poklesu hladiny světového oceánu. Zvýšení albeda (odraznosti tepelné energie) vlivem bílého povrchu sněhu a ledu celý proces prohloubilo. Průměrná roční teplota klesla o 4–5°, což znamená velký pokles a rozdíly v sezónních teplotách. Na událost ochlazení ukazuje i změna režimu proudění oceánských vod. Její model uvažuje ochlazování povrchových vod, které vlivem rozdílu hustot klesají až ke dnu, kde se laterálně šíří. Tím se v této době utvořila tzv. psychrosféra, tj. vrstva chladné vody při dně vzniklá ponořením mas vody ochlazených při pólu. Vznikem a šířením psychrosféry lze vysvětlit např. drobné hiáty v hlubokomořských sedimentech.

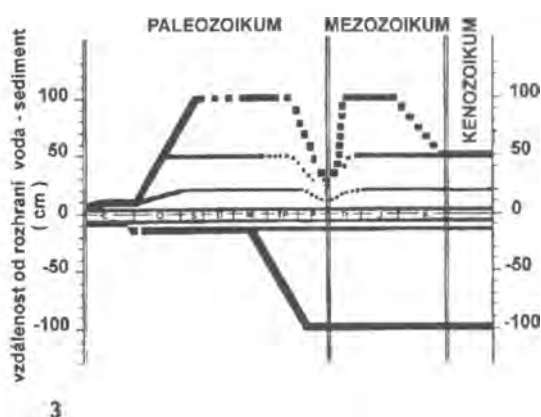
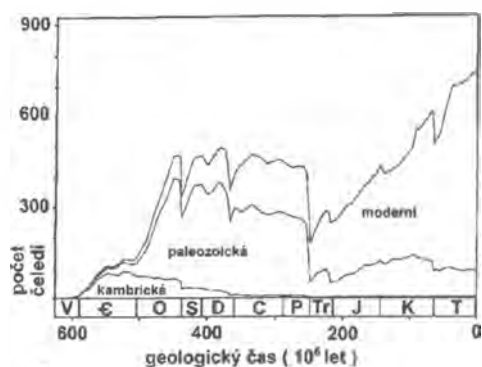
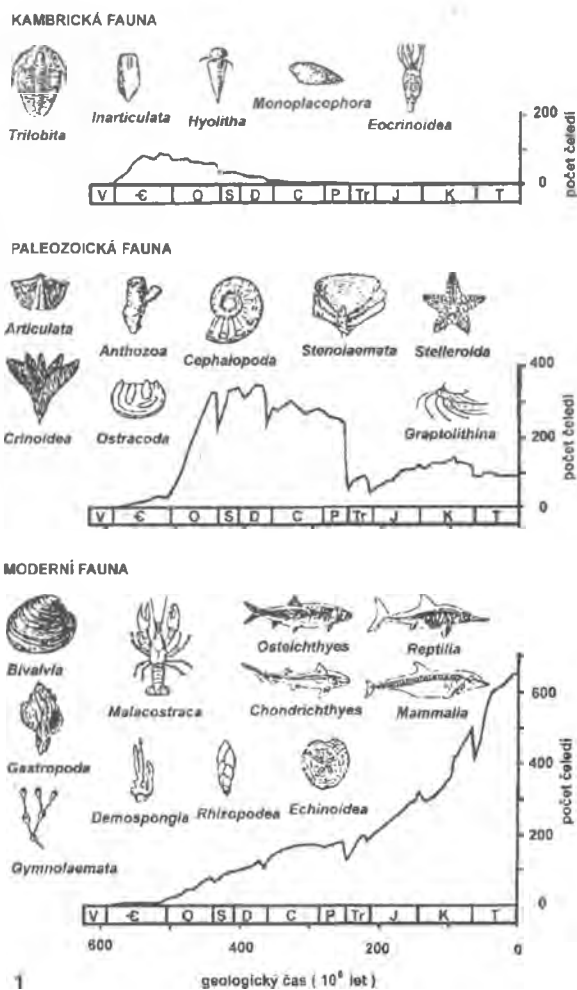
Hromadná vymírání postihovala daleko výrazněji mořské ekosystémy, kdežto terestrické často nebyly zasaženy tak drasticky a reagovaly s určitým zpožděním. Protože se tyto události navíc projevily méně významně ve složení suchozemské flóry, byla pro jednotlivá období vývoje flóry přijata jiná kritéria a jednotlivá období (koncovka -fytikum) zpravidla předcházejí hranice ér. Jak je uvedeno výše, rozhodné pro určení etapy vývoje flóry je dosažení určitého vývojového stupně, kdy začal převažovat modernější typ rostlin představovaný určitým vyšším taxonem.

Etapy mezi jednotlivými událostmi hromadných vymírání dostatečně neodrážejí charakter vývoje fauny. Proto byla vytvořena koncepce (model) **evolučních faun**, která sleduje dosažený stupeň vývoje společenstev živočichů. Její základ je podobný zmíněné koncepci floristické. Evoluční fauny jsou soubory vyšších taxonů (především tříd), které mají podobnou historii diverzifikace a společně dominují biotě po určitý interval geologického času. Celkově se rozlišují tři typy mořských evolučních faun a tři typy evolučních společenstev terestrických tetrapodních obratlovců.

Typy mořských evolučních faun (obr. 363–1,2) se označují:

1. **Kambrická fauna.** Tomuto typu dominují trilobiti společně s inartikulárními brachiopody, přílipkovci, hyolity a eokrinoidy. Rovněž je zahrnuta různorodá fauna s pevnými schránkami malých rozměrů, většinou problematického systematického postavení (tzv. small shelly fauna), která se vyskytuje hojně v nejspodnějším kambriu (stupeň tommot).

Kambrická fauna se velmi rychle diverzifikovala na počátku kambria a byla hlavním objektem „evoluční exploze“ na počátku fanerozoika. Maximálního rozvoje dosáhla na přelomu středního a svrchního kambria. Od konce kambria je postupně zatlačována a její ústup je urychlen hromadnými vymíráními koncem ordoviku a ve svrchním devonu. Do recentu přežili v omezeném počtu druhů pouze inartikulární brachiopodi a přílipkovci.



Obr. 363. Zastoupení evolučních faun v geologické historii. 1 hlavní zástupci mořských evolučních typů a četnost jejich čeledí v jednotlivých útvarech, 2 vzájemné porovnání četnosti mořských evolučních faun v jednotlivých obdobích geologické minulosti, 3 porovnání četnosti evolučních faun tetrapodních obratlovců v jednotlivých obdobích geologické minulosti (SEPKOSKI jr. in BRIGGS & CROWTHER 1992).

2. Paleozoická fauna. Této fauně dominují artikulátní brachiopodi. Významný podíl v ní mají krinoidi, koráli, ostrakodi, hlavonožci a stenolemátní mechovky. Důležitou součástí jsou i hvězdice, hadice a graptoliti.

Rozvoj tohoto typu je spojen s ústupem kambrické fauny. Urychlení diverzifikace paleozoické fauny podmínilo rozsáhlou ordovickou radiaci na počátku arenigu. Maxima dosahuje tato evoluční fauna v intervalu svrchní ordovik – devon. Hromadné vymírání ve svrchním devonu poněkud snížilo její diverzitu a otevřelo prostor dalšímu, byť pozvolnému rozvoji následujícího faunistického typu. Hlavní příčinou ztráty dominantní role paleozoické fauny je vymírání na konci permu, kdy vymřelo 79 % čeledí paleozoické fauny, zatímco moderní fauna (viz dále) ztratila pouze 27 % čeledí. Již v podřízeném postavení prodělala několik dílčích změn, které ovšem nijak výrazně neovlivnily sníženou taxonomickou pestrost. Dnes se zástupci paleozoické fauny podílejí asi patnácti procenty na celkovém složení mořských živočišných společenstev.

3. Moderní fauna. Hlavními představiteli jsou mlži, břichonožci, ryby, paryby, gymnolemátní mechovky, rakovci a ježovky. Významnými zástupci jsou rovněž kořenonožci, rohovité houby, mořští plazi a savci.

Většina těchto skupin se objevuje v kambriu a ordoviku. Během paleozoika se postupně zvyšuje jejich diverzita. Moderní faunu nepostihlo hromadné vymírání na konci permu tak drasticky jako faunu paleozoickou, a tak na počátku triasu dosáhla dominantního postavení. Přes některá dílčí snížení se diverzita moderní fauny dodnes zvětšuje.

Podobně jsou rozlišena evoluční společenstva terestrických tetrapodních obratlovců (rozvedeno ve druhém díle učebního textu).

Na výzkumy mořských evolučních faun navázali badatelé, kteří studovali epifaunu (bentos žijící nad rozhraním voda-sediment; obvykle požírači suspense, tj. filtrátoři) a infaunu (bentos žijící pod rozhraním voda-sediment; obvykle jde o požírače substrátu, popřípadě o filtrátory). Ukázalo se, že převaha určitých taxonů je zapříčiněna různými biologickými, především ekologickými faktory, které významně doplňují stávající charakteristiky jednotlivých typů evolučních faun. Zajímavé trendy byly objeveny v prostorovém uspořádání bentických organismů, především v jejich vertikální struktuře. Tato vlastnost byla nazvána tiering (tier = vrstva, pořadí) a představuje jednak maximální vzdálenost od rozhraní voda-sediment dosaženou zástupci jednotlivých společenstev, a dále složitost rozvrstvení a vztahy uvnitř společenstev (obr. 363–3). Pro názornost lze tiering přirovnat k patřím lesní vegetace (byliny, keře, stromy apod.). Podle tieringu lze mořské fauny rozdělit dokonce podrobněji, než jak je uvedeno výše:

Vendská fauna je vlastně synonymem pro ediakarskou faunu. Zahrnuje pravděpodobně zástupce skupiny kmenů láčkovci, mnohoštětinatce a patrně předchůdce měkkýšů a členovců. I když tato fauna vykazuje určitou strukturu, až na výjimky žili zástupci epifauny při dně a infauna zasahovala pouze několik centimetrů pod rozhraní voda-sediment.

Tommotská fauna se taxonomicky překrývá s typem následujícím (u typů faun vymezených podle historie diverzifikace je přímo součástí kambrické fauny). Její zvláštnost spočívá spíše v dosaženém stupni vývoje fauny s pevnými schránkami. Uvedený typ představuje tzv. small shelly fauna (viz výše). Epifaunní zástupci byli omezeni na prostředí při dně a žili především v patře 0 až +5 cm. Podobně infauna se vyskytovala pouze v patře 0 až -6 cm.

Kambrická fauna odpovídá výše uvedené charakteristice s výjimkou organismů označovaných jako small shelly fauna, které náleží typu předchozímu. Naopak jsou zahrnuti archeocyāti, kteří se neobjevují v charakteristice kambrické evoluční fauny stanovené na základě historie diverzifikace. Z hlediska tieringu má kambrická fauna stále jednoduchou strukturu a malý výškový a hloubkový dosah. U epifauny je však možno definovat dvě patra, kterých dosahují jednotliví zástupci často stejných živočišných skupin. V patře 0 až +5 cm lze najít různé ostnokožce, živočišné houby, archeocyáty a inartikulární brachiopody. Úrovně +5 až +10 cm dosáhli eokrinoidei, edrioasteroidei, krinoidei, archeocyāti a živočišné houby. Infauna stále zaujímal výhradně nejmělkčí patro 0 až -6 cm.

Paleozoická fauna je charakterizována výše uvedenými taxony. Složitost epifauny se zvětšovala během ordoviku a staršího siluru, kdy dosáhla maxima a udržela dosaženou úroveň po zbytek paleozoika. V období vrcholné složitosti lze odlišit čtyři patra dosažená následujícími skupinami: patro 0 až +5 cm – brachiopodi, mechovky, živočišné houby, koráli, dendroidní graptoliti, někteří mlži a mnozí ostnokožci; +5 až +20 cm – mechovky, živočišné houby, koráli, dendroidní graptoliti, řada ostnokožců se stonkem; +20 až +50 cm – někteří ostnokožci (např. krinoidei a blastoidi); +50 až +100 cm – pouze krinoidei. Struktura pater infauny se rozvíjela mnohem pomaleji než u epifauny. Během kambria byla maximální dosažená hloubka zástupci paleozoické fauny -6 cm. Počátkem ordoviku se zvětšila na -12 cm. Až do spodního karbonu existovala pouze dvě patra: patro 0 až -6 cm typicky obývané mlži a brachiopody a patro -6 až -12 cm, kterého např. mlži dosáhli až ve spodním devonu, kdy se objevili i významní dravci (predátoři). Ekologický tlak predátorů byl zřejmě příčinou průniku organismů (např. mlžů) do patra -12 až -100 cm, ke kterému došlo ve spodním karbonu.

Hromadné vymírání koncem permu výrazně ovlivnilo složení epifauny, jejíž složitost a maximální dosažená výška nade dnem rapidně klesla (pod +50 cm). Struktura infauny nebyla téměř narušena.

Moderní fauna nastupuje po značných redukcích způsobených svrchnopermským hromadným vymíráním. Již během spodního triasu se však obnovila vývojová úroveň, kterou epifauna dosáhla v intervalu silur – perm. I když moderní fauně dominují zcela jiné skupiny než fauně paleozoické (viz výše), struktura jednotlivých pater nápadně připomíná předchozí stav. Pro ilustraci lze uvést typické jurské společenstvo filtrátorů: patro 0 až +5 cm obývali ramenonožci, mechovky, mlži, živočišné houby, koráli a lilijice; patro +5 až +20 cm dominovali živočišné houby, mechovky a lilijice; patro +20 až +50 cm zahrnuje především lilijice a živočišné houby; do patra +50 až +100 cm dosáhly pouze lilijice. Jak lze odvodit z uvedeného příkladu, v epifauně mnohde dominovaly skupiny typické pro paleozoickou faunu. Naproti tomu v infauně již od mladšího paleozoika převládaly skupiny moderní fauny (především mlži, gastropodi a korýši), které po svrchnopermském vymírání zachovaly dosažený stav ve struktuře tieringu a díky své velké diverzifikaci jej upevnily. Podobný obraz tieringu lze pozorovat až po recentní společenstva.

Na vývoj flóry a fauny lze pohlížet z různých hledisek. Každý z těchto pohledů je pouhou součástí složitě mozaiky studia evoluce života na naší planetě. Paleontologie takovými poznatky přispívá k pochopení komplexních procesů přesahujících rámec neontologických věd. Na základě údajů z geologické historie pomáhá rovněž formovat názory na současnost i budoucnost. Vzhledem k dopadům zájmů civilizace na životní prostředí jsou paleontologické informace nezastupitelné, protože ukazují průběh nejrůznějších ekologických změn v čase a ukazují na možné příčiny a důsledky.

Základem syntetických studií jsou kvalitní analytické výzkumy. Předpokladem hodnotné analýzy je pak zvládnutí základních objektů studia. V případě paleontologie jde o zvládnutí paleontologie systematické. V moderním pojetí není systematická paleontologie cílem, ale prostředkem a cestou k dalším informacím. Tento učební text by tedy měl poskytnout základní informace o konkrétních, hmatatelných výsledcích evoluce života. Zájemcům o paleontologii by měl sloužit jako první krok k dalšímu studiu. Studentům geologických a biologických věd by měl přispět k pochopení procesů, kterými se zabývají ostatní specializace a v neposlední řadě jako základ hodnocení paleontologických interpretací. Vzájemné pozitivní ovlivňování jednotlivých je oborů je totiž nutné korektivum a základ rozvoje moderní vědy.

LITERATURA

- DRUŠČIC, V. V. 1974: Paleontologia bezpozvonočných. Izd. MGU, Moskva.
- HAQ, B. U. & BOERSMA, A. (eds) 1978: Introduction to marine micropaleontology. Elsevier, New York – Oxford.
- HENDRYCH, R. 1980: Systém a evoluce vyšších rostlin. SPN, Praha.
- HOUŠA, V. & ŠTYS, P. (eds) 1989: Mezinárodní pravidla zoologické nomenklatury. Český překlad, 3. vydání. Academia, Praha.
- KALINA T. 1994: Systém a vývoj sinic a fas. Učební text, Univerzita Karlova, Praha.
- KENRICK, P. & CRANE, P. R. 1997: The origin and early diversification of land plants. a cladistic study. Smithsonian Institution Press, Washington.
- LANG J. a kol. 1971: Zoologie I. PNS, Praha.
- MARGULIS, L., CORLISS, J. O., MELKONIAN, M. & CHAPMAN, D. J. 1989: Handbook of Protoctista. Boston.
- MAYR, E. 1969: Principles of systematic zoology. McGraw Hill, New York.
- MEDIOLI, F. S., SCOTT, D. B., COLLINS, E. S. & MCCARTHY, M. G., 1990: Fossil Thacamoebians: present status and prospects for the future. In: HEMLEBEN, C. (ed.): Paleoecology, biostratigraphy, paleoceanography and taxonomy of agglutinated Foraminifera. Kluwer Academic Publishers, str. 813–839.
- MEJEN, S. V. 1987: Osnovy paleobotaniki. Moskva.
- MOORE, R. C. & TEICHERT, C. (eds.) 1953–1987: Treatise on Invertebrate Paleontology. Univ. Kansas Press, Lawrence.
- NĚMEJC, F. 1959: Paleobotanika I. Nakl. ČSAV, Praha.
- NĚMEJC, F. 1963: Paleobotanika II. Academia, Praha.
- NĚMEJC, F. 1968: Paleobotanika III. Academia, Praha.
- NĚMEJC, F. 1975: Paleobotanika IV. Academia, Praha.
- NOVÁK, F. A. 1961: Vyšší rostliny. Nakl. ČSAV, Praha.
- NOVÁK, V. a kol. 1969: Historický vývoj organismů. Academia, Praha.
- ORHEL, J. 1975: Paleobotanika. Učební text, SPN, Praha.
- ORLOV, J. A. (ed.) 1958–1964: Osnovy paleontologii. Izd. AN SSSR, Moskva.
- PACLTOVÁ, B. 1963: Metody paleobotanického výzkumu. Učební text, SPN, Praha.
- PACLTOVÁ, B. 1990: Základy mikropaleobotaniky. Učební text, SPN, Praha.
- PEK, J. & MIKULÁŠ, R. 1996: Úvod do studia fosilních stop. Práce ČGÚ 6, Praha.
- PEK, J., VAŠÍČEK, Z., ROČEK, Z., HAJN, V. & MIKULÁŠ, R. 1996: Základy zoopaleontologie. Učební text, Univerzita Palackého, Olomouc.
- PETRÁČKOVÁ, V., KRAUS, J. a kol. 1998: Akademický slovník cizích slov. Academia, Praha.
- POKORNÝ, V. 1954: Základy zoologické mikropaleontologie. Nakl. ČSAV, Praha.
- POKORNÝ, V. a kol. 1975: Úvod do paleontologie. Učební text, SPN, Praha.
- POKORNÝ, V. a kol. 1992: Všeobecná paleontologie. Univerzita Karlova, Praha.
- ROSYPAL, S. a kol. 1992: Fylogeneze, systém a biologie organismů. SPN, Praha.
- ROSYPAL, S. a kol. 1998: Přehled biologie. 3. vydání. Scientia, Praha.
- STEWART, W. N. & ROTHWELL, G. W. 1993: Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge University Press, Cambridge.
- ŠPINAR, Z. a kol. 1960: Základy paleontologie bezobratlých. Nakl. ČSAV, Praha.
- ŠPINAR, Z. a kol. 1964: Systematická paleontologie bezobratlých. Nakl. ČSAV, Praha.
- TAPPAN, H. 1980: The paleobiology of plant protists. San Francisco.
- TAYLOR, T. N. & TAYLOR, E. L. 1993: The biology and evolution of fossil plants.
- VÁNA, J. 1996: Systém a vývoj hub a houbových organismů. Učební text, Univerzita Karlova, Praha.

DOPLŇKOVÝ TERMINOLOGICKÝ SLOVNÍK

- abietoidní tečkování** – stěny tracheid jsou pokryty volněji rozmístěnými dvůrkami
adapikální – směr k vrcholu schránky
adorální – směr k ústí schránky
adultní – dospělý
aflébie – palistový útvar na stonku některých kapradinovitých a kaprad'osemenných rostlin
analogie, analogický – útvar či orgán podobného tvaru či funkce, ale nestejného původu
anální – řitní
anomocytní – průduch s párem svěřacích buněk obklopeným nespécializovanými sousedními buňkami (haplocheilní)
aptych – víčko uzavírající ústí schránky nautiloidních hlavonožců a amonitů, tvořené kalcitem nebo konchiolinem
araukaroidní tečkování – stěny tracheid jsou pokryty těsně stěsnanými dvůrkami
archenteron – viz prvostřevo
autotrofní organismy – jako zdroj uhlíku přijímají z okolí CO₂ a energii získávají oxidací anorganických látek (fermentace) nebo ve formě světelné energie (fotosyntéza)
bisakátní – pyl opatřený dvěma vzdušnými váčky
blastocel – prvotní tělní dutina v blastule, která se vytváří rozstupem buněk rozrýhovaného zárodku (moruly)
blastoporus – viz prvoústa
blastula – konečné stadium rýhování vajíčka mnohobuněčných živočichů. Je kulovitého tvaru s dutinou (blastocelem) uvnitř
brachyblast – silně zkrácená větévka (např. u modřínu)
CCD – kompenzační karbonátová hloubka, tj. hloubka oceánu, pod kterou se karbonáty rozpouštějí a nevyskytují se v pevné fázi
coelom – druhotná (pravá) tělní dutina mnohobuněčných živočichů, která se zakládá v mezodermu a ve které jsou uloženy vnitřní orgány
cenobium – specializovaná kolonie jednobuněčných řas, tvořená jedinou generací pravidelně uspořádaných jedinců
cysta – jednobuněčné klidové stadium řas, obvykle s rezistentní stěnou, vytvořené k přežití nepříznivých podmínek
dekortikát – kmeny stromovitých plavuňovitých s různě silně oloupanou kůrou
dichotomické větvení – stélka, telom nebo stonek se dělí vidličnatě, větve jsou stejnocenné
diploidní – buňky obsahující sádku párových chromozómů
distální – směr, část těla, směřující nebo vzdálená od středu těla či počátku kolonie
dorzální – hřbetní
druhotné tloustnutí – ve stonku rostliny se vytváří druhotné dělivé pletivo (kambium) produkující druhotné dřevo (deuterokxylém) a druhotné lýko (deuterofloém)
dvůrek – kruhovitá ztenčenina ve stěně tracheidy/tracheje ulehčující pronikání roztoků v těle rostliny
ektoderm – zevní zárodečný list, který se zakládá při vývoji embrya mnohobuněčných živočichů ve stadiu gastruly
entoderm – vnitřní zárodečný list, který se zakládá při vývoji embrya mnohobuněčných živočichů ve stadiu gastruly
eury – předpona označující schopnost organismu snášet široký rozsah podmínek prostředí, např. salinity (euryhalinní), teploty (eurytermní), hloubky vody (eurybatní), prostředí obecně (eurytopní)
filopodie – panožka
fyloid – listovitě rozšířená stélka řas a mechorostů
fylofor – zvláštní typ stonku coenopteridních kapradin v průřezu symetrický ve dvou rovinách spojující hlavní radiálně symetrický stonek s listovými vějíři
fylogeneze – vývoj organismů na úrovni taxonomické skupiny (např. druhu, čeledi, kmene)
gameta – pohlavní haploidní buňka sloužící k rozmnožování
gametangium – pohlavní orgán, kde se tvoří pohlavní buňky u hub a rostlin
gametofyt – pohlavní haploidní generace rostlin
gastrula – stadium vývoje embrya mnohobuněčných živočichů, u kterého došlo k přesunutím buněčných komplexů, čímž vzniká vchlípenina prvoúst a prvostřevo a diferencují se dva či tři zárodečné listy (viz ektoderm, entoderm a mezoderm)
gyrogonit – nepohlavní propagační jednotka u parožnatků typu sporokarpu
haplobiontický cyklus – úplná převaha jedné generace; druhou představuje pouze zygota respektive gamety (např. u řas)
haploidní – buňky obsahující jednoduchou sádku chromozómů
heterotrofní organismy – jako zdroj uhlíku přijímají z okolí organické látky. Část organických látek oxidují přijímaným kyslíkem na CO₂ a H₂O (tj. látky s nízkým energetickým obsahem) a uvolněnou energii zajišťují životní děje včetně syntézy nových organických látek na stavbu těla
hranice K/T – hranice mezi druhohorami a třetihorami (křída/terciér), charakterizovaná velkým vymíráním
herbivorie – býložravost, rostlinná potrava
heteroxylie – dřevo obsahuje vedle tracheid i tracheje
homologie – útvar či orgán odchylného tvaru či funkce, ale stejného původu; struktura společného vývojového původu
homoxylie – dřevo obsahuje pouze tracheidy
inaperturátní – pyl bez ztenčenin (brázd, pórů)

indexová fosilie – zkamenělina významná pro vymezení biostratigrafické zóny nebo biostratigrafické hranice

juvenilní – mladistvý, nedospělý

karapax – dorzální krunýř

karnivorie – masožravost

kaudální – směr k ocasu

kauloid – stélka ve formě osy u řas a mechorostů

kladodium – stonek přebírající funkci listu

konceptakule – dutinky uvnitř stélky řas obsahující rozmnožovací orgány

konidie – nepohlavně vzniklý specializovaný výtrus hub

koprolit – fosilní výkal

kraniální (rostrální) – směrem k hlavě

kupka výtrusná – sorus, mnohočetná skupina výtrusnic

kupula – rozšíření koncových částí sporangioforů, v extrémních případech obklopující jedno či více semen

laterální – směr od středu do strany nebo boční část těla

lingula – pajazýček, výrůstek v paždí listů některých plavuňovitých rostlin

lokomoce – pohyb

manoxylický – typ druhotného dřeva prostoupeného hojně dřevní

mediální – směr “ve středu” těla organismu

mezoderm – střední zárodečný list uložený mezi ektodermem a entodermem, který se zakládá při vývoji embrya u části mnohobuněčných živočichů ve stadiu gastruly

mezoglea – nebuněčná vrstva mezi ekto- a entodermem u láčkovců

mezom – praprýt spojující rhizomoid s telomy u psilofytních rostlin

monoletní – spora s jednoduchou jizvičkou na břišní straně

monopodiální větvení – z hlavního stonku se odvětvují postranní

monosakátní – pyl s jedním ekvatoriálním vzdušným váčkem

monosulkátní – pyl s jednou hřbetní brázdou

morula – embryonální stadium rýhujícího se vajíčka mnohobuněčných živočichů

mrštníky – (elater) hygroskopické vláknité buňky uvnitř výtrusnic některých mechorostů, sloužící k rozšiřování výtrusů

nanofosilie – drobné fosilie velikostí nepřekračující 20 mm

neotenie – stav, kdy v těle dospělé přetrvávají znaky embrya či larvy

omnivorie – všežravost

ontogeneze – vývoj jedince

orální – ústní

osemení – testa, vzniká po vyzrání vajíčka rostlin z integumentu (ů) jako vnější část (slupka) semene

ostěra – indusium, blanitá šupinka různého tvaru, kryjící výtrusnou kupku u části kapradin

paracytní – průdch s párem svěřacích buněk doprovázeným po obou stranách specializovanými vedlejšími buňkami (syndetocheylní)

parychnos – jizvy na listovém polštářku stromovitých plavuňovitých, kde ústí pásy větracího pletiva

pedogeneze – stav, kdy larva pohlavně dospívá a je schopna reprodukce

pedomorfoza – dospívání jedince při současném přetrvávání juvenilních znaků

pelety – drobné koprolity bezobratlých

planula – obrvená pohyblivá larva

prepelen – triletí či monoletní miospory kaprad'osemenných rostlin s funkcí pylových zrn, ale nerozeznatelné od kaprad'orostů

proximální – směr k centru, část těla blízká středu či počátku kolonie

prsteneček – anulus, řada nebo skupina tlustostěnných buněk ve stěně výtrusnic kapradin, která svým prnutím způsobuje prasknutí výtrusnic

pseudomonopodiální větvení – vzniká z dichotomického tím, že jedna větev přerůstá (převrhuje) druhou a zaujímá centrální pozici

prvostřevo – dutina vzniklá vchlípením buněk do blastocelu při gastrulaci; je obklopená entodermem; u nižších mnohobuněčných zůstává i u dospělých stádií a má tvar různé složitě dutiny (u živočišných hub), vakovité láčky (láčkovci), u vyšších mnohobuněčných se vyskytuje u raných ontogenetických stádií a je základem složitější trávicí soustavy

prvoústa – ústí prvostřeva (otvor do gastruly)

pyknoxylický – typ druhotného kompaktního dřeva s malým podílem dřevě

receptakulum – pohárkovitá číška listové povahy

rhizoid – vlákno kotvící stélku, rhizomoid v substrátu

rhizomoid – podzemní poléhavá část sporofytu u psilofytních rostlin

ryncholit – fosilizovaná čelist nautiloidů, amonitů nebo belemnitů

sarkotesta – vnější dužnatá část osemení

seriální endosymbióza – hypotéza původu buněčných organel (mitochondrií v první fázi, chloroplastů v druhé fázi) z prokaryotických buněk, které vnikly do původně heterotrofní eukaryotické buňky a ztratily svou samostatnost

sklerocium – sterilní tvrdé tělíčko, klidové stadium hub

sklerotesta – vnitřní tvrdá část osemení

spora – výtrus, nepohlavní haploidní buňka sloužící k rozmnožování

sporangiofor – sporofyl ve tvaru stopky

sporangium – výtrusnice, orgán obsahující spory

sporofyl – list nesoucí výtrusnice bez asimilační funkce

sporofyt – nepohlavní diploidní generace rostlin

sporokarp – výtrusnice obklopená ostěrou (u heterosporických kapradin) nebo pancířkem spirálních buněk (u parožnatek) do kompaktního útvaru
statocysta – rovnovážný orgán
stélé – soubor cévních svazků v základním pletivu stonku rostlin (střední válec)
stenofágie – úzká potravní specializace
steno – předpona označující schopnost organismu snášet jen úzké rozmezí podmínek prostředí (např. stenohalinní, stenotermní, stenotopní apod.)
stigmárie – podzemní dichotomicky větvené stonky stromovitých plavuňovitých rostlin nesoucí kořeny
sympodiální větvení – vzniká z monopodiálního tím, že v místě větvení hlavní stonek vždy zastavuje růst a v růstu pokračuje postranní větev
synangium – skupina srostlých výtrusnic
telom – koncový praprýt psilofytních rostlin
trikolpátní – pyl s třemi brázdami kolmými k ekvatoriální rovině
trikolporátní – pyl s třemi brázdami spojenými s póry v ekvatoriální rovině
triletní – spora s ypsilonovou jízvou na břišní straně
triporátní – pyl s třemi póry v ekvatoriální rovině
trofosporofyl – list zároveň asimilující a nesoucí výtrusnice
ventrální – břišní, břišním směrem (opak dorzálního)
zooxantely – jednobuněčné řasy žijící v symbióze uvnitř buněk jiných organismů
zygota – diploidní buňka vzniklá splynutím pohlavních buněk (gamet)
žilnatina síťovitá – retikulátní, žilky se v listech vzájemně propojují
žilnatina volná – žilky v listech se vzájemně nespojují

**ZÁKLADY SYSTEMATICKÉ PALEONTOLOGIE I.
paleobotanika, paleozoologie bezobratlých**

Prof. RNDr. Zlatko Kvaček, DrSc.
a kolektiv

Lektorovali: doc. RNDr. Bohdan Křísa, CSc.
RNDr. Radvan Horný, CSc.

Vydala Univerzita Karlova v Praze
Nakladatelství Karolinum Praha 1, Ovocný trh 3
jako učební text pro posluchače Přírodovědecké fakulty UK
Praha 2000

Dáno do tisku: prosinec 2000

Vytiskla tiskárna nakladatelství Karolinum

AA 27,96 - VA 28,48 - 1. vydání - Náklad 500 výtisků

382-116-00 17/99

Cena Kč 250,-

Publikace neprošla jazykovou ani redakční úpravou nakladatelství