

Kmeň **BRACHIOPODA** (gr. brachis – rameno, pous, podos – noha) - ramenonožce

### 1. Všeobecná charakteristika

Brachiopódy sú solitérne bentické morské coelomové triploblastické živočíchy. Telový coelomový priestor obsahuje tráviace, vylučovacie a rozmnožovacie orgány a svalovú sústavu. Telová stena je dopredu predĺžená ako pár plášťových lalokov, ktoré vylučujú viacvrstevnatú schránku tvorenú párom misiek a obklopujú plášťovú dutinu. Plášťová dutina je oddelená od tela prednou telovou stenou a obsahuje vyživovací a dýchací orgán (lofofór), ktorý je tvorený tentakulárnymi obrvenými rúrkovitými výbežkami coelomu. V zadnej časti tela sa nachádza zvyčajne variabilne vyvinutý mäsitý stopkovitý útvar - stvol, väčšinou vychádzaci z väčšej ventrálnej misky (obr. 1), ktorý prispôbuje polohu schránky vzhľadom k okolnému prostrediu. Opačná miska - dorzálna, je väčšinou menšia. Misky sú bilaterálne symetrické pozdĺž mediálnej roviny (prebiehajúca od vrcholu k prednému okraju), ale odlišujú sa vo veľkosti, tvare i ornamentácii.

Embryologický vývoj má znaky typické pre prvoústovce i druhoústovce, na základe analýz jadrovej a mitochondriálnej DNA sa ale potvrdila príslušnosť brachiopódov spolu s kmeňami Phoronida a Bryozoa k prvoústovcom.

### 2. Stavba mäkkého tela

Telová stena brachiopódov je tvorená vonkajšou vrstvou ektodermálneho epitelu vylučujúceho schránku (obr. 2). Táto vrstva leží na tenkej vrstvičke spojivového tkaniva, pod ktorou sa nachádza obrvený vnútorný coelomový epitel (peritoneum). Na okraji plášťa epitel tvorí dvojlaločnú štruktúru s plášťovou brázdou, kde je generatívna zóna epiteliálnych buniek a kde vznikajú zmyslové štetiny (setae) a tenký organický pokryv schránky (periostrakum) (obr. 3).

Coelomové kanály a žliabky vybiehajú do plášťa, lofofóru a do stvolu inartikulárnych (bezzámkových) brachiopódov. Sú lemované obrveným epitelom, ktorý spôsobuje cirkuláciu coelomovej tekutiny.

Otvorená obehová sústava je zložená zo série coelomových kanálov a komunikujúcej cievnej sústavy. Cievna sústava je tvorená hlavnou dorzálnou cievnou, ktorá obsahuje jeden alebo viac stiahnuteľných prívěskov, ktoré sú podporené dorzálnym mezenteriom v oblasti žalúdka.

Svalová sústava je tvorená dvomi typmi svalového tkaniva. Tieto existujú buď ako oddelené zväzky svalových vlákien, ktoré riadia pohyb misiek, alebo ako myoepiteliá, ktoré sa nachádzajú na vnútornej strane coelomového epitelu, v plášťových lalokoch a lofofóre. Svalové tkanivo obsahuje hladké alebo pruhované myofilamenty, ktoré poskytujú svalom odlišné fyziologické a kontrakčné vlastnosti. Základné svaly schránku uzatvárajú (adduktory), otvárajú (diduktory) a pohybujú celou schránkou vzhľadom k stvolu (adjustory - stvolové svaly).

Tráviaca sústava je tvorená zažívacou trubicou, otvárajúcou sa ústami a končiacou konečníkom u inartikulátov (brachiopódy bez zámku) alebo slepo u artikulátov (brachiopódy so zámkom). O oboch skupinách tráviaca sústava pozostáva z úst, hltanu, pažeráku, žalúdka, tráviacich divertikul a pylorusu (vrátnik). U inartikulátov pylorus pokračuje ďalej črevom a končí konečníkom.

Vylučovacia sústava je tvorená jedným, alebo výnimočne dvoma párami metanefridií, ktoré počas plodenia fungujú ako gonodukty (pohlavné vývody) a umožňujú vypustenie

gamét z coelomu do plášťovej dutiny. Hlavný exkrementálny produkt - amoniak, sa pravdepodobne vylučuje difúziou cez tkanivá plášťa a lofofóru. Lofofór je obrvený orgán, ktorý vytvára inhalantný a exhalantný prúd vody cez plášťovú dutinu, zachytáva potravu, a pomáha pri dýchaní a odstraňovaní odpadných produktov (obr. 4). Je tvorený dvomi ramenami (brachiá), ktoré sú symetricky umiestnené okolo úst a upevnené k prednej telovej stene a vybiehajú do plášťovej dutiny. Ramená sú lemované jednou alebo dvomi radmi obrvených tentakúl. Potravný žliabok nachádzajúci sa pri báze tentakúl je obrvený a prebieha pozdĺž celej dĺžky ramien a končí pri štrbinovitých ústach. Ramená sú trubicovité a obsahujú výbežky coelomu prenikajúce cez hlavnú os lofofóru a vetviace sa do každého tykadla. U väčšiny artikulátov je tento hydrostatický aparát podporený vápnitým výrastkom sekundárnej vrstvy zo zadnej časti schránky (brachidium).

Brachiopódy majú centrálnu nervovú sústavu. Väčšina brachiopódov je oddeleného pohlavia, aj keď niektoré sú hermafroditické. Majú jeden alebo častejšie dva páry gonád. Oploďenie prebieha v plášťovej dutine alebo v špeciálnych vačkách. V embryologickom vývine, z coeloblastuly vzniká invagináciou (embóliou) gastrula. Endoderm gastruly vytvára archenteron, z ktorého vzniká tretia bunková stena - mezoderm, vo vnútri ktorého vzniká coelomová dutina. Archenteron sa otvára navonok blastopórom, ktorý sa nakoniec uzatvára. Vznik coelomu (enterocélny alebo schizoelický) nie je úplne objasnený. Planktonická larválna fáza trvá niekoľko hodín až týždňov. Väčšina recentných brachiopódov sa upevňuje k substrátu stvolom. Stvol u artikulárnych a inartikulárnych brachiopódov sú ale len analogickým orgánom odlišného pôvodu a morfológie. U inartikulátov vzniká stvol z ventrálneho plášťového laloku, u artikulátov vzniká zo zadnej časti larválneho článku. Schránky niektorých skupín brachiopódov sú preniknuté perforáciami, ktoré obsahujú výlučky vonkajšieho epitelu (kanáliky v chitínofosfatických schránkach) alebo bradavčkovité výbežky (céka) z plášťa (endopóry v kalcitových schránkach) (obr. 3, 6). Jemné chitínózne štetiny (setae) sa nachádzajú v zhlukoch na povrchu epitelu u všetkých lariev brachiopódov a v husto umiestnených radoch vychádzajúcich z plášťových brázd u niektorých skupín adultných brachiopódov. Primárnou funkciou štetín je vytvorenie senzorickej mriežky pred vstupom do plášťovej dutiny. U rodu *Lingula* pomáhajú štetiny i pri zahrabávaní sa do substrátu.

### 3. Stavba schránky

Schránka je zvyčajne bilaterálne symetrická okolo pozdĺžnej mediálnej roviny (rovina symetrie) a je tvorená dvomi nerovnakými miskami (obr. 5). Oblasť schránky, odkiaľ vychádza stvol a ktorá väčšinou predstavuje najskôr utvorenú časť každej misky je zadná časť, takže opačný koniec schránkového okraja tvorí prednú časť. Miska, ktorá obsahuje stvol sa nazýva **ventrálna** (alebo stvolová) **miska**, je zvyčajne väčšia ako opačná **dorzálna** (alebo ramenná) **miska**.

Schránka je tvorená väčšinou uhličitanom vápenatým, niektoré inartikulárne skupiny majú schránky chitínofosfatické. Periostrakum tvorí tenkú organickú vonkajšiu vrstvu schránky (obr. 3). Vrstvu schránky nachádzajúcu sa bezprostredne pod periostrakom vylučuje extracelulárne vonkajší epitel vonkajšieho plášťového laloku a nazýva sa **primárna vrstva**. **Sekundárna vrstva** schránky je vylučovaná intracelulárne ako kalcitové vlákna obalené cytoplazmatickým puzdrom (každé vlákno je dobre definované a je vylúčené len jednou bunkou), alebo menej často, extracelulárne ako prizmatický kalcit. Schránky niektorých brachiopódov (napr. terebratulidy) sú typické prítomnosťou perforácii, ktoré ale nesiahajú až po vonkajší povrch misiek - početných cekálnych invaginácií z vonkajšieho plášťového epitelu (**endopunktátne** schránky) (obr. 6). Ak tieto perforácie chýbajú, schránky sú **impunktátne**. V niektorých schránkach je sekundárna fibrózna vrstva ohnutá do kuželovitých

ohybov, ktoré smerujú dovnútra a dopredu a objavujú sa na vnútornom povrchu ako hrbolčeky (**pseudopunktátne** schránky).

Rast schránky následne po vylúčení protegula môže prebiehať tromi odlišnými spôsobmi (obr. 7). U niektorých inartikulátov vylučovanie schránky prebieha okolo celého okraja protegula, ktoré tak migruje dopredu od zadného okraja smerom do stredu u adultných misiek (**holoperiferálny rast**). U lingulidov je síce zadný okraj rastu zosilňovaný, ale takmer všetok nový materiál je dodávaný k prednému a bočným okrajom misiek, a protegulum tak zostáva v posteromediálnej polohe (**hemiperiferálny rast**). Tretí typ (**mixoperiferálny rast**) je modifikáciou holoperiferálneho rastu, u ktorého zadný povrch misky je naklonený anteriórne smerom k druhej miske. Tento typ rastu je hlavne typický pre artikulátne brachiopódy. Oblasť misky nachádzajúca sa medzi apexom a zadným okrajom je kardinálna area (obr. 8). Ak je zadný okraj priamy, vytvára zámkovú líniu a je paralelný so zámkovou osou (t.j. línia, okolo ktorej misky rotujú počas otvárania a zatvárania schránky). Takéto schránky sú **strofické**.

Ak je zadný okraj ohnutý a krátky, čiže nie je paralelný so zámkovou osou, schránky sú **astrofické**. Oblasť bezprostredne sa nachádzajúca okolo najskôr vytvorenej časti schránky (**apex**) sú označované ako **vrchol (umbo)**.

Kardinálne arey u artikulátnych brachiopódov, bezprostredne pod apexami, sú zvyčajne zarezané párom trojuholníkovitých otvorov, primárne slúžiacich pre prechod diduktorov - **deltýrium** vo ventrálnej miske (obr. 8), často obsahujúce stvolový otvor a **nototýrium** v dorzálnej miske, zvyčajne vyplnené bázou pre upevnenie diduktorov. Oba tieto otvory môžu byť čiastočne alebo úplne pokryté schránkovými výrastkami. Deltýrium môže byť pokryté dvomi doštičkami rastúcimi mediálne od okrajov deltýria (deltidiálne doštičky), pri ich spojení vzniká **deltídium**. Ak sa stvolový otvor v deltýriu nenachádza (supraapikálny foramen) vzniká pseudodeltídium. Nototýrium môže byť zakryté trojuholníkovitou doštičkou (**chilídium**). U artikulátnych brachiopódov existujú tri základné typy stvolových otvorov. Pravdepodobne pôvodný je **subapikálny foramen**, ktorý perforuje ventrálnu misku medzi apexom a zámkom. Predpokladá sa, že druhom s týmto typom chýba schopnosť resorbovať kalcit vo vrcholovej oblasti, a veľkosť foramenu je determinovaná veľkosťou deltýria. U **transapikálneho typu**, stvol je spočiatku v subapikálnej pozícii, ale počas ontogenézy migruje cez apex vrcholovej misky a postupne zväčšuje svoju veľkosť. Stvolový epitel u tohto typu má schopnosť resorbovať okolný schránkový materiál. **Supraapikálny foramen** perforuje u všetkých rastových štádií ventrálnu misku na prednej strane apexu, a nie na zadnej strane ako u iných typov.

Brachiopódy, u ktorých spojenie misiek je zabezpečené zámkom sa označujú ako **artikulátne**, u **inartikulátnych** skupín sú misky spojené len prostredníctvom svalov. Záмок je tvorený párom **zubov** vo ventrálnej miske, ktoré zapadajú do páru **zubových jamiek** v dorzálnej miske. **Deltidodontné zuby** sú jednoduchšie, tvoria sa len distálnou akreciou zo sekundárnej vrstvy schránky. **Cyrtomatodontné zuby** sa vyvíjajú diferenčnou sekréciou a resorpciou sekundárnej vrstvy.

Zuby vo ventrálnej miske bývajú niekedy podopreté a spojené s dnom misky zubovými doštičkami. Zubové doštičky môžu splynúť navzájom a s mediálnym septom a vytvoriť korytovitú alebo lyžicovitú štruktúru (**spondýlium**), na ktorú sa upínali svaly (obr. 9).

V zadnej časti dorzálnej misky sa nachádzajú štruktúry rôznej zložitosti, ktoré sú spojené s artikuláciou, svalovým upevnením a podporou lofofóru (**kardinália**) (obr. 10). Dôležitým elementom je mediálne umiestnený výrastok - **kardinálny výbežok**, ktorý tvorí upevňovaciu plochu pre dorzálne konce diduktorov. Zubové jamky sú na vonkajšej a vnútornej strane lemované **jamkovými hrebeňmi**, ktoré laterálne dovnútra prechádzajú do subhorizontálnych **zámkových doštičiek**. Z vnútorných okrajoch zámkových doštičiek môžu

vybiehať smerom nadol **krurálne** (alebo septaliálne) **doštičky**, ktorých spojením vzniká korytovitá štruktúra (**septárium**), spojená s dnom dorzálnej misky alebo podporená mediálnym septom. Mediálne septum je tvorené pomerne dlhou a úzkou lištovitou eleváciou na dne v strednej časti misky. Z kardinálií môže smerom dopredu vybiehať pár výbežkov (**krury**), ktoré podporujú distálny koniec lofofóru, alebo sa ďalej predlžujú do **špirálie** (obr. 11) alebo **slučky** (obr. 12).

## 4. Systematika

### Opis vyšších taxónov:

#### 4.1. Podkmeň *Linguliformea*

Brachiopódy s organofosfatickou vrstevnatou schránkou, bez zámku. Stvol s coelomickou dutinou vybieha medzi miskami, vyvíja sa ako výrastok zadnej časti ventrálneho plášťového laloku. Tráviaca sústava má konečník. Planktotrofická larva sa vyvíja bez reverzie plášťových lalokov. Sp. kambrium - holocén.

##### 4.1.1. Trieda *Lingulata*

Ventrálny a dorzálny plášťový lalok sú u adultov úplne oddelené, zadná telová stena je zvyčajne dobre vyvinutá. Tráviaca sústava je otvorená, ohnutá, U-tvaru, s konečníkom vpredu. Charakteristické rody – *Lingula* (obr. 13), *Glottidia*. Sp. kambrium - holocén.

##### 4.1.2. Trieda *Paterinata*

Larválna schránka bradavicovitá, strofickým kardinálnym okrajom chýbajú štetiny. Plášťové laloky sú splynuté. Počiatkové deltérium a nototérium sú zakryté variabilne vyvinutým homeodeltídiom (doštička pokrývajúca deltídiom). Charakteristické rody - *Paterina*. Sp. kambrium - vrch. ordovik.

#### 4.2. Podkmeň *Craniiformea*

Brachiopódy s kalcitickými alebo prípadne aragonitickými schránkami, bez zámku, s laminárnou tabulárnou sekundárnou vrstvou. Zadná telová stena je úplná. Vnútorne plášťové laloky nie sú na okrajoch misiek vyvinuté. Stvol chýba. Schránka voľne leží alebo sa cementuje ku dnu ventrálnej misky. Tráviaca sústava je viac alebo menej osová s anusom na zadnej telovej stene. Lecitotrofická larva bez schránky. Sp. kambrium - holocén.

##### 4.2.1. Trieda *Craniata*

Diagnóza ako pre podkmeň *Craniiformea*. Charakteristické rody – *Crania* (obr. 14).

#### 4.3. Podkmeň *Rhynchonelliformea*

Brachiopódy so zámkom a s kalcitickou schránkou, sekundárna vrstva je fibrózna (vláknitá). Záмок je tvorený párom ventrálnych zubov a dorzálnych jamiiek na každej strane zárezu interareí. Stvol sa vyvíja z larválneho rudimentu. Tráviaca sústava neobsahuje anus. U niektorých skupín je lofofór podporený kalcitickými výbežkami (brachídium). Larva je lecitotrofická, bez schránky, embryonický plášť u mladších skupín podlieha reverzii. Sp. kambrium - holocén. Podkmeň obsahuje 5 tried, z nich *Chileata* (sp. kambrium – perm), *Obolellata* (sp. - str. kambrium) a *Kutorginata* (sp. - str. kambrium) sú málo významné.

#### 4.3.1. Trieda Strophomenata

Impunktátne schránky u raných líní, typicky pseudopunktátne. Obrys schránky a profil je variabilný, ale hlavne plano-konvexný až slabo konkávno-konvexný. Zámková línia je strofická, zvyčajne s vysokou ventrálnou interareou a redukovanou dorzálnou interareou, deltýrium a nototýrium sú variabilne pokryté pseudodeltidiom a chilídiom. Supraapikálny foramen je zvyčajne prítomný u larválnych schránok ale stráca sa u adultov, niektoré druhy sa cementovali umbom. Zuby deltidiontného typu. Bázy diduktorov sú vsunuté na nototyriálnu plošinu alebo ná výrazný kardinálny výbežok. Podpora lofofóru je zriedkavá, vzadu tvorená brachiofórmami (lišťovitými výbežkami na okrajoch nototýria) alebo vyvýšenými dorzálnymi hrebeňmi. Patria sem rady Strophomenida, Productida, Orthothetida a Billingsellida. Charakteristické rody – *Productus* (obr. 16).

#### 4.3.2. Trieda Rhynchonellata

Fibrózne, endopunktátne alebo impunktátne bikonvexné schránky, strofické alebo astrofické, s deltidiodontnými alebo cyrtomatodontnými zubami a zubovými jamkami podoprenými brachiofórmami alebo zámkovými doštičkami a jamkovými hrebeňmi, vytvárajúcimi septálie alebo krurálie. Stvolový otvor ako trojuholníkovité deltýrium alebo okrúhly foramen. Interarey a nototýrium sú zvyčajne rudimentárne alebo chýbajú. U mladších skupín sú prítomné krury, často vybiehajúce dopredu vo forme špirálií alebo slučky. Sp. kambrium - holocén.

##### Rad Protorthida

Impunktátne malé strofické schránky so širokým a otvoreným deltýriom a nototýriom, s rudimentárnymi alebo jednoduchými deltidiodontnými zubami, so zubovými hrebeňmi spojenými s voľným spondyliom.

##### Rad Orthida

Väčšinou impunktátne, nerovnako vypuklé a strofické schránky s dobre vyvinutou kardinálnou areou a dlhou zámkovou líniou, s otvoreným deltýriom a nototýriom a deltidiodontnými zubami. Ornamentácia schránky býva koncentrická, radiálna, alebo sieťkovitá. Tvar misiek je od okrúhlych do štvoruholníkových. Majú spondylium, niekedy majú kardinálny výbežok. Veľmi slabo vyvinuté brachídiom je viditeľné ako malé valy. Charakteristické rody – *Orthis* (obr. 15), *Bohemiella*, *Eodalmanella*. Kambrium-perm.

##### Rad Pentamerida

Schránky s bikonvexnou impunktátnou schránkou. Schránka je hladká, málokedy bývajú prítomné rebrá. Stvolový otvor je viditeľný iba v raných štádiách ontogenézy, neskôr zarastá deltidiom. Ventrálna schránka má spondylium. V dorzálnnej miske je prítomné krurálie (lyžicovitá štruktúra v dorzálnnej miske tvorená kardináliami a nesúca bázu adduktorov). Brachidiálny aparát pozostáva z dvoch paralelných podporných doštičiek vybiehajúcich do výbežkov porovnateľných s krurami. Charakteristické rody – *Conchidium*, *Pentamerus*. Stredné kambrium - devón.

##### Rad Rhynchonellida

Nestrofické a väčšinou impunktátne schránky, často je na schránke vyvinutá výrazná mediálna brázda a val. Majú bohatú rebrovanú ornamentáciu alebo sú hladké. Komisúra býva rovná alebo cikcakovitá. Na brušnej miske sa nachádza foramen, dva zuby a krátke zubové doštičky. Dorzálna miska má zubové jamky. Lofofór má tvar dvoch zvinutých špirál. Jeho podporu tvoria dva priame výbežky (krury). Charakteristické rody - *Rhynchonella*, *Cirpa* (obr. 17). Stredný ordovik – recent.

##### Rad Atrypida

Impunktátne bikonvexné formy s krátkou zámkovou líniou a nízkou alebo chýbajúcou kardinálnou areou. Dorzálna miska je často viac vypuklá ako ventrálna. Vrchol ventrálnnej misky je zrezaný foramenom alebo sa foramen nachádza v deltýriu. Špiráliá sú nasmerované

mediálne, dorzomediálne alebo laterálne. Charakteristické rody – *Atrypa* (obr. 18). Stredný ordovik – devón.

### **Rad Spiriferida**

Patria sem väčšinou impunktátne, zriedkavo punktátne brachiopódy s brachidiálnym aparátom v tvare dvoch špirálií smerujúcich laterálne, posterolaterálne alebo ventrálne. Zámková línia je väčšinou dlhá. Schránky sú bikonvexné s predĺženým trojuholníkovým tvarom. Ornamentácia je zastúpená rebrami, majú mediálnu brázdnu a val. Ventrálna miska obsahuje dobre vyvinutú kardinálnu areu, deltýrium a dva zuby. Charakteristické rody - *Spirifer*, *Cyrtia*, *Spiriferina*, *Dispiriferina* (obr. 19), *Athyris*. Stredný ordovik - jura.

### **Rad Terebratulida**

Zahrňuje nestrofické a endopunktátne, väčšinou bikonvexné oválne až kruhové formy s krátkym, ohnutým zámkovým okrajom. Deltýrium je uzavreté. Niekedy je schránka rozdelená na dva laloky, pri styku ich predných častí vzniká otvor (rod *Pygope*). Ventrálna schránka obsahuje foramen, dva zuby, niekedy dve zubové doštičky. Na dorzálne miske je brachídium vo forme slučky. Charakteristické rody – *Terebratula*, *Stringocephalus*, *Pygope*, *Rhaetina* (obr. 20). Devón - recent.

## **5. Ekológia**

Takmer všetky žijúce brachiopódy sú morskí, stenohalíni, bentickí, epifaunálni a sesilní požírači supenzie. Obývajú vody kontinentálnych šelfov a batyálnych svahov, niektoré zasahujú do alebo sa nachádzajú výlučne v abysále, niektoré sa nachádzajú v intertidálnej zóne, ale nie sú na ňu viazané. Vyskytujú sa v tropických, miernych i polárnych oblastiach. Nachádzajú sa vo všetkých oceánoch, v niektorých oblastiach (Severná Amerika, Antraktída, Nový Zéland) tvoria dominantnú zložku niektorých morských spoločenstiev. Ekologický význam má ich vzťah k substrátu, ktorý sa odráža v mnohých aspektoch morfológie. Brachiopódy sú trvalo upevnené k substrátu, prostredníctvom stvolu alebo cementáciou ventrálnej misky, alebo môžu voľne ležať bez ukotvenia. Svoju pozíciu nemôžu zmeniť po ukončení larválneho štádia.

Stvol je mäsitou stopkou, ktorá sa zužuje, rozširuje alebo distálne vetví do jemných korienkov a upevňuje sa na rôzne typy substrátov. Stvol slúži ako ukotvovací orgán a prispôsobuje polohu schránky vzhľadom k okolnému prostrediu a môže meniť jej naklonenie. Morfológické štruktúry na vonkajšom tvare schránky pomáhajú pri upevnení a stabilizácii schránky na rôznych typoch substrátov a pri rôznych úrovniach vodnej energie, uľahčujú oddelenie inhalantného potravu prinášajúceho prúdu od exhalantného prefiltrovaného prúdu, alebo fungujú ako ochranné alebo varovacie zariadenia.

Potravu tvorí v rôznych pomeroch fytoplanktón, baktérie, organický detrit alebo organické molekuly adsorbované do anorganických častíc. Brachiopódy majú nízke energetické požiadavky v porovnaní s inými morskými bezstavovcami (“energy-minimalists” - nízke hodnoty svalovej aktivity, laminárny tok vody cez plášťovú dutinu a jeho pomalé rýchlosti, nízke metabolické rýchlosti, nízke rastové rýchlosti a nízka produktivita, nízka biomasa). Tieto vlastnosti spôsobujú zvýšenú schopnosť prežiť v oblastiach s nízkymi alebo silno sezónnymi úrovňami potravných zásob, pretože nízke metabolické rýchlosti vyžadujú menšie rezervy na údržbu počas období s obmedzenou potravou.

## **6. Evolúcia**

Najprimitívnejšie artikulátne brachiopódy – ortidy sa objavili v spodnom kambriu, boli pravdepodobne skupinou, z ktorej sa v strednom kambriu začali vyvíjať ostatné skupiny artikulátov. V strednom kambriu vznikli pentameridy. Väčšina radov sa objavila v ordoviku –

Strophomenida, Spriferida, Atrypida, Rhynchonellida a iné. Z pohľadu na morfológiu v ordoviku sa objavili brachiopódy so špirálovitým brachídiom. Okrem toho sa v ordoviku objavili rady, ktoré nemali brachidiálny aparát, ale mali iba stopy po prirastaní lofofóru. V devóne vznikli rady Productida a Terebratulida. V dnešných moriach sa z celého paleozoického spektra zachovali iba terebratulidy a rynchonelidy spolu s inartikulárnymi brachiopódmi.

## **7. Geologický význam**

Vo fosílnom zázname bolo opísaných niekoľko tisíc druhov brachiopódov. V niektorých prostrediach sa vyskytovali v masovom množstve a dnes tak tvoria významnú horninotvornú zložku v niektorých súvrstviach. Brachiopódy tvorili dominantnú zložku morských spoločenstiev hlavne počas paleozoika. Značný úpadok prekonali hlavne počas permo-triasového vymieracieho eventu. Významne boli postihnuté aj vymieraním na hranici triasu a jury. Vymierací event na rozhraní kriedy a terciéru nemal taký významný účinok na diverzitu brachiopódov a ich počet sa v skutočnosti zvýšil od tohto obdobia. Do súčasnosti bolo opísaných 119 žijúcich rodov brachiopódov. Biostratigrafický význam týchto organizmov je obmedzený vzhľadom k bentickému spôsobu života, krátkej larválnej disperzii a pomalšiemu evolučnému tempu.





## Vysvetlivky k obrázkom

- Obr. 1 - Zobrazenie základných orgánov brachiopóda na základe rodu *Terebratulina* (podľa: Williams & Rowell 1965)
- Obr. 2 - Schematické zobrazenie rozmiestnenia epitelu u A) lingulidných a B) terebratulidných brachiopódov (podľa: Williams 1956)
- Obr. 3 - Prierez cez predný plášťový okraj a schránku s endopórmami u terebratulidného brachiopóda (podľa: Williams 1956)
- Obr. 4 - Lofofór druhu *Terebratulina retusa*, 1 - celkový pohľad, 2 - detail (podľa: Williams et al. 1997)
- Obr. 5 - Vonkajšie znaky na schránke brachiopóda v pohľade zozadu (A), zľava z boku (B), v dorzálnom (C) a dorzolaterálnom (D) pohľade (podľa: Williams & Rowell 1965)
- Obr. 6 – Štruktúry vápnitých schránok brachiopódov: a – impunktátna, b - pseudopunktátna, c – endopunktátna schránka (prevzaté z publ.: Špinar 1960)
- Obr. 7 - Typy rastu schránky. 1 (*Orbiculoidea*), 4 (*Plaesiomys*) - holoperiferálny, 2 (*Apsotreta*), 5 (*Dinorthis*) - hemiperiferálny a 3 (*Lingula*), 6 (*Productus*) - mixoperiferálny rast (podľa: Williams & Rowell 1965)
- Obr. 8 - Zadná časť (A) astrofickej a (B) strofickej schránky (podľa: Williams & Rowell 1965)
- Obr. 9 - Spondylium rodu *Skenidioides* (vyššie) a *Gypidula* (nižšie) (prevzaté z publ.: Williams & Rowell 1965)
- Obr. 10 – Kardinália (prevzaté z publ.: Williams & Rowell 1965)
- Obr. 11 - Zobrazenie rôznych pozícií primárnych lamiel špirálií vzhľadom k rovinám paralelným s rovinou symetrie (A,B,C) a paralelným s komisurálnou rovinou (D,E) (prevzaté z publ.: Williams & Rowell 1965)
- Obr. 12 - Typy slučiek u terebratulidov, 1- *Centronella*, 2 - *Rensselaeria*, 3 - *Gefonia*, 4 - *Gacina*, 5 - *Gryphus*, 6 - *Argyrotheca*, 7 - *Terebratulina*, 8 - *Magellania* (prevzaté z publ.: Williams & Rowell 1965)
- Obr. 13 – *Lingula* (podľa: Rowell 1965)
- Obr. 14 – *Crania* (prevzaté z publ.: Rowell 1965)
- Obr. 15 – *Orthis* (prevzaté z publ.: Williams & Wright 1965)
- Obr. 16 – *Productus* (prevzaté z publ.: Muir-Wood & Williams 1965)

Obr. 17 - *Cirpa* (podľa Siblík 1965)

Obr. 18 – *Atrypa* (prevzaté z Boucot et al. 1965)

Obr. 19 - *Dispiriferina* (podľa Siblík 1965)

Obr. 20 - *Rhaetina* (podľa Michalík 1975)