

Kmeň **BRYOZOA** (gr. bryon – mach, zoón - živočích) – machovky, (ordovik - recent)

1. Všeobecná charakteristika

Machovky sú coelomové, prvoúste, výlučne kolóniové živočichy, ktoré sú značne rozšírené ako v morskom, tak aj v sladkovodnom prostredí. Telo machoviek má chápadlá, ktorými zachytávajú potravu a je chránené vápnitým alebo z organickej hmoty vytvoreným obalom. Nakoľko tvoria prevažne sesilny bentos, majú často vyvinutý spôsob pripevnenia sa k substrátu. Nové kolónie vznikajú pohlavne (väčšina machoviek sú hermafrodity), kolónia potom rastie pučaním. Dnes žije asi 4.000 druhov.

2. Stavba mäkkého tela (Obr.1)

Machovky vytvárajú kolónie (**zoáriá**), ktoré sa skladajú z jedincov nepatrných rozmerov (do 1mm) – **zooidov**. Zooid sa skladá z dvoch častí: hornej pohyblivej nazývanej **polypid** a dolnej nepohyblivej nazývanej **cystid**. Na hornej časti zooida sa nachádzajú obrvené chápadlá - tykadlá, vyrastajúce z kruhovitej alebo podkovovitej mäsitej pery – **lofofóru**, uprostred s ústnym otvorom. Dolnú časť tela zooida tvoria tráviace a pohlavné orgány. Tráviaca sústava má tvar veľkého písmena U. Potrava prechádza cez ústa do pažeráku, žalúdka, čreva a vychádza análnym otvorom, ktorý sa nachádza na hornom konci zooida. Machovky nemajú špeciálnu cievnu, dýchaciu ani vylučovaciu sústavu. Všetky zooidy v kolónii spája špeciálne tkanivo, ktoré odovzdáva energiu a nervové vzruchy susedným zooidom – tzv. **funikulus**.

Zooidy u sladkovodných machoviek sú monomorfné, v morských kolóniách sa však prejavuje vysoko organizovaný polymorfizmus. Najbežnejším zooidom je tzv. **autozooid**, ktorého úlohou je zabezpečovať potravu a niekedy aj rozmnožovanie. Zmenený zooid, prispôbený na rôzne špeciálne úkoly, ako napr.obrana kolónie, rozmnožovanie a pod. sa nazýva **heterozooid**.

Zooid se pre svoju ochranu tvorí vakovitú schránku – **zooécium**. V prípade nebezpečenstva sa môže celý zooid pomocou svalov (retraktorov) a u niektorých zástupcov aj pomocou zvláštnych hydrostatických orgánov vtiahnuť do zooécia.

3. Stavba schránky

Schránka zooida – **zooécium** môže byť zložená z organickej hmoty, ktorá až na vzácne výnimky sa vo fosílnom stave nezachováva alebo z uhličitanu vápenatého (zmes kalcitu a aragonitu). Zooéciá môžu mať tvar dlhých, cylindrických trubičiek, prizmatických krátkych komôrok alebo oválnych niekedy až hruškovitých vakov. Ústie môže byť **terminálne** (Obr. 2) - na vrchole zooécia, alebo **frontálne** (Obr. 12) - posunuté na prednú stenu. Jeho tvar má dôležitý taxoinomický význam a môže byť rôzny - okrúhly, oválny, polmesiačikovitý a pod. V zooéciách mnohých machoviek sa nachádzajú rôzne štruktúry, napríklad pravidelne sa opakujúce horizontálne priehradky – **diafragmy**, (Obr. 4, 6), alebo neúplné priehradky – **hemifragmy** (hemiseptá) (Obr. 7). Iné machovky majú perforované bočné steny zložitým súborom pórov, alebo majú prednú stenu zloženú s ostňov. Tvar, veľkosť a štruktúra na zooécium sú dôležité taxonomické znaky.

V kolónii je najviac autozoidov, ktorí vytvárajú **autozooéciá**. Machovky, ktoré majú polymorfné zooidy majú aj polymorfné zooéciá. Zooéciá, ktoré majú zakrpatené zooidy, ale ich schránka je prispôbená na špeciálne úlohy sa nazývajú **heterozooéciá**. Patria sem najmä **avikulária** (Obr. 1,12) – tvarom pripomínajúce hlavu vtáka so zobákom, ktorým sa pripisuje obranná funkcia, **gonozooéciá** (Obr. 2) a **ovicely** (Obr.1,12)– na prechovávanie a ochranu oplodnených vajíčok a i.

Zooéciá s prevažne komunikačnou funkciou sa nazývajú **kenozooéciá**. Sú to často trubice rôzneho tvaru, priemeru a dĺžky, ktoré sa zväčša prejavujú na povrchu zoária ako drobné otvory – póry. Z nich sú časté **mezozooéciá** (Obr. 4) – tenké, mnohouholníkové komôrky s početnými diafragmami, uložené medzi autozooéciami a **akantopóry** (Obr. 4, 8)– tenké rúrky v stenách zooécií, úplne vyplnené kalcitom, vyčnievajúce ako osteň nad povrch zoária.

Tento dokonale vyvinutý polymorfizmus umožňoval machovkám úspešne konkurovať ostatnému bentosu a ovládnuť rozsiahle územie morského dna.

Rozmnožovanie:

Machovky sú hermafrodity. Spermie sú voľne vypúšťané do prostredia, pričom vajíčka zostávajú prevažne spojené so zooidom. Po oplodnení je vajíčko často uschované spolu s materským zooidom až pokým vznikne voľne plávajúca larva. Larva sa po krátkom čase uchyťí, metamorfuje a vzniká **protozoid**. Z neho pučaním vzniká prvý zooid so schránkou – **ancestrulou**. Jej morfológia má často vplyv na systematické postavenie jednotlivých rodov. Z ancestruly pučaním vzniká celé zoárium.

4. Systematika

Prítomnosť lofofóru, ktorý je podobný a pravdepodobne aj homologický s lofofórom ramenonožcov ovplyvnila v minulosti zaraďovanie machoviek do spoločného kmeňa s týmito organizmami. Nejednotné bolo v minulosti aj rozdelenie machoviek na triedy.

V súčasnej dobe sa delia na tri triedy: **Phylactolaemata**, **Stenolaemata** a **Gymnolaemata**.

4.1. Trieda Phylactolaemata (gr.phylactos – chránený, laimos – ústa) – (?vrchná krieda, neogén - recent:

Patria sem len sladkovodné machovky s lofofórom podkovovitého tvaru a s ústami, zakrytými mäsitým výrastkom. Stavba kolónii je primitívna, všetky známe druhy majú len autozooéciá. Nemajú pevnú kosť, zooéciá sú z organického materiálu, preto zástupcovia tejto triedy sa vo fosílnom stave, okrem vzácnnej výnimky, nenachádzajú. Ich vajíčka majú však pevný obal, ktorý môže vzácne fosilizovať. Jediný problematický fosílny nález kolónie pochádza z českej kriedovej tabule (povlaky na schránke lastúrnika rodu *Unio*), vajíčka boli identifikované z neogénnych sedimentov Japonska.

4.2. Trieda Stenolaemata (gr. stenos – úzky, laimos –ústa) – vrchné kambrium – recent:

Do tejto triedy patria hlavne fosílné machovky, v recentných moriach majú nevýznamné zastúpenie. Jednotným znakom sú dlhé, rúrkovité autozooéciá s terminálnym ústom.

Zahrnuje 5 radov: **Cyclostomata**, **Trepostomata**, **Cystoporata**, **Cryptostomata** a **Fenestrata**.

Rad **Cyclostomata** (gr. *kyklos* – kruh, *stoma* – ústa) (Obr. 2, 3) – ordovik – recent :

Zástupcovia len tohto jediného radu žijú od ordoviku dodnes. Majú rúrkovité, zriedkavejšie prizmatické zooécia bez vnútorných štruktúr, s ústiami, smerujúcimi na jednu alebo na rôzne strany kolónie, podľa typu zoária. Zoária môžu byť kríčkovité, vetvovité alebo aj jednovrstvové alebo plošné. Ich taxonómia je založená hlavne na typoch kenozooécií a spôsoboch zhlukovania apertúr na povrchu zoária.

Charakteristické rody: *Mecynoecia* (Obr. 3/A) – (jura-recent), u nás eocén-miocén, *Hornera* (Obr. 3/B) – (eocén-recent), u nás eocén-miocén.

Rad **Trepostomata** (gr. *trepo* – otáčať) (Obr. 4, 5) - ordovik – trias:

Zahrňuje machovky, ktoré mali v autozooéciách priečne prepážky – **diafragmy**. Autozooéciá sú v bazálnej a osovej časti kolónie orientované smerom hore, neskôr sa ohýbajú smerom do strán (táto skutočnosť aj ovplyvnila názov radu). Masívne zoária, rôznych tvarov a často veľkých rozmerov (až 2m priemeru) sa delia na dve veľmi výrazné časti: **zrelú, vonkajšiu zónu** (*regio mature*) s hrubými stenami zooécií, množstvom diafragmiem a kenozooécií a **nezrelú, vnútornú zónu** (*regio immature*) s tenkými stenami zooécií a malým počtom diafragmiem a kenozooécií. Dôležitým diagnostickým znakom je pomer týchto dvoch častí, ako aj veľkosť a počet diafragmiem.

Charakteristické rody: *Vysokella* (Obr. 5/1,2), *Dyscritella* (Obr. 5/3,5) – (perm-trias), trias Karpát.

Rad **Cystoporata** (gr. *kystis* – mechúr, *poros* – otvor) (Obr. 6) – ordovik-perm:

Zástupcovia tohto radu sa podobajú machovkám trepostomátnym, ale na rozdiel od nich majú v zooeciálnej rúrke okrem diafragmiem aj prepážky, ktoré začínajú a končia na tej istej stene - tzv. **cystifragmy** (Fig.5B). Cystifragmy môžu byť vyvinuté aj medzi zooeciami. Charakteristická je aj prítomnosť **lunária** – kalcitovej striešky nad zooeciálnou apertúrou (Fig.5A).

Charakteristický rod: *Fistulipora* (Obr.6/A) – (ordovik-perm), Ruská tabuľa.

Rad **Cryptostomata** (gr. *cryptos* – skrytý) (Obr. 7)– ordovik-perm:

Zahrňuje machovky, ktoré mali v autozooéciách polovičné prepážky – **hemifragmy** (*hemiseptá*) (Fig.7), spravidla vždy dve v každom zooécii (vrchné a spodné). Zooeciá sú prevažne veľmi krátke, zoária sú takmer výlučne vzpriamené. Medzi najdôležitejšie taxonomické znaky patrí tvar a rozmiestnenie apertúr a štruktúry, ktoré ich obklopujú (kenozooeciá a i.), ako aj veľkosť a rozmiestnenie hemifragmiem.

Charakteristický rod: *Rhabdomeson* – (karbón-perm), Maďarsko

Rad **Fenestrata** (gr. *fenestra* - otvor) (Obr. 8,9,10) - ordovik - perm

Machovky tohto radu sú charakteristické zvláštnym tvarom zoárií, ktoré sú sieťovité, s apertúrami vždy len na jednej strane. Siete sú tvorené vetvami s radmi apertúr. Vetvy sú spojené preponkami - **disepimentami** (Obr. 8). Voľné priestory medzi vetvami a disepimentami vytvárajú oválne otvory – **fenestruľy** (Obr. 8). Na povrchu vetiev býva často kýl (*carina*) (Obr.8). Dôležitým diagnostickým znakom je počet radov zooécií vo vetvách (dva alebo viac), prítomnosť a typ kenozooécií, tvar zooécií v pozdĺžnom reze a i.

Charakteristické rody: *Fenestella* (Obr. 9, 10) – (ordovik-perm), u nás – *Alternifenestella* - došinský karbón, *Archimedes* (Obr. 8/C) – (karbón-perm), Ruská tabula.

4.3. Trieda **Gymnolaemata** (gr.gymnos – holý, laimos – ústa) – ordovik - recent:

Trieda zahŕňa väčšinu recentných machoviek. Charakteristický je veľmi rozvinutý polymorfizmus. Zooidy majú kruhovitý lofofór s vencom chápadiel, ale nemajú mäsitý výrastok, prikrývajúci ústny otvor u sladkovodných machoviek (odtiaľ názov triedy – holoústie). Zooeciá majú zväčša krabicový tvar a ich apertúru uzatvára kalcitové viečko.

Zástupcovia tejto triedy tvoria dva rady: **Ctenostomata** a **Cheilostomata**.

Rad **Ctenostomata** (gr. kteis – hrebeň) (Obr. 11) - ordovik – recent

Izolované zooidy vyrastajú pučaním z tenkého, rúrkovitého **stolónu**, ktorý má komunikačnú funkciu. Zooeciá nie sú vápnité, preto fosílny zvyšky tohto radu sú zriedkavé (Niektoré sa zavŕtavajú do schránok iných organizmov a ich stopy môžu fosilizovať alebo môžu byť zarastené do kalcitovej schránky iného organizmu, ktorý sa zachová vo fosílnom stave).

Terminálne ústia zooecií sa nachádzajú na vrchole zooecií a zakryté sú viečkom s mnohými štetinkami v tvare hrebeňa. (odtiaľ názov radu).

Rad **Cheilostomata** (gr. cheilos - pera, okraj) (Obr. 12,13) – jura – recent:

Je to vývojovo najmladší, najvyššie organizovaný a zároveň najpočetnejší rad machoviek. Jeho zástupcovia sú výrazne zastúpení v recentných moriach.

Ich morfológia je veľmi komplikovaná, v kolónii je silne vyvinutý polymorfizmus. Zvláštnosťou tohto radu je jestvovanie zvláštneho **hydrostaticko – kompenzačného systému**, ktorý sa nachádza vo vnútri zooecia (Obr. 12/4,10). Vŕahovanie a vysúvanie polypida zo zooecia sa uskutočňuje nielen za pomoci retraktora (svalu), ale aj pomocou zvláštneho kompenzačného vačku.

Zooeciá, súdkovitého alebo krabicovitého tvaru sú vždy aspoň čiastočne vápnité, ich ústie je lemované perou (odtiaľ názov radu). Uložené je na frontálnej stene (na rozdiel od triedy Stenolaemata, kde je uložené terminálne). Frontálna stena môže byť v jednotlivých skupinách tohto radu nekalcifikovaná (podrad Anasca – Obr. 14/A), nekalcifikovaná, ale s ostňami (Cribrimorpha – Obr. 14/B), čiastočne kalcifikovaná alebo úplne kalcifikovaná (podrad Ascopora – Obr. 14/C). Pri čiastočne kalcifikovaných alebo nekalcifikovaných frontálnych stenách dochádza pri fosilizácii k vzniku veľkých otvorov po rozpadnutej membráne. Apertúra má často dve časti, ktoré sú zatvárané jedným viečkom (Obr.12/9).. Základom taxonómie, okrem vonkajších štruktúr frontálnej steny a okolia apertúry sú aj heterozooeciá. Z nich najčastejším je **ovicela a gonozooécium**. Iným typom heterozooecií sú tu **avikulária**.

Charakteristické rody: *Steginoporella* (Obr.13/A) (eocén-recent), u nás – eocén, Hybica(Liptovská kotlina), *Porina* (Obr.13/D)(krieda-recent), u nás – eocén-miocén, *Kionidella* (Obr.13/E)(eocén-oligocén), u nás eocén, Partizánska Ľupča (Liptovská kotlina).

5. Ekológia

Podstatná časť machoviek žije v moriach, v brakických a sladkých vodách sú menej početné. Obývajú rôznu hĺbku, počínajúc litorálom a ako zriedkavé organizmy sa našli aj v hĺbke 5.000m.

Kolónie machoviek vytvárajú na dne bazénov machovité pokryvy alebo kôry, ktoré obrastajú kamene, schránky mäkkýšov, ramenonožcov a iných živočíchov. Existujú aj kolónie guľovitého, kuželovitého, alebo plochého tvaru, ktoré žijú voľne. Ich rozmery dosahujú až 1-2 m, prevažne sú však menších rozmerov. V rôznych životných podmienkach sa vyskytujú druhy s rôznymi tvarmi a rozmermi kolónií. Rozšírenie a typ kolónií závisí od litologického zloženia substrátu, teploty, slanosti a hĺbky morskej vody, ako aj od charakteru morských prúdov. Preto na základe výskytu rôznych typov kolónií môžeme usudzovať na pôvodné životné podmienky. Napríklad výrazná prevaha povliekavých kolónií svedčí o veľmi plytkom prostredí (do 50 m hĺbky). Podobne machovky, tvoriace povliekavé a voľné zoária preferujú plytké prostredie s vysokou energiou vody a zrnitým substrátom. V hlbších častiach sublitorálu sa nachádzajú vejárovité a sieťovité zoária a vo vodách neritika, kde nie sú prúdy, ani vlnenie žijú machovky, tvoriace bochníkovité alebo kríčkované zoária.

6. Evolúcia

Prvé nálezy machoviek – hlavne stenolemátnych pochádzajú zo spodného ordoviku. Na konci ordoviku dosahujú svoj vrchol trepostomátne a kryptostomátne machovky. Veľké vymieranie na konci ordoviku postihlo aj machovky, z ktorých len Cystoporata majú svoj vrchol rozvoja v devóne. Fenestrátne machovky sa rozvíjali hlavne v karbóne. Kríza na konci prvohôr trvala vo vývoji machoviek až do triasu, kedy sa začínajú výraznejšie uplatňovať cyklostomátne machovky. Tieto ovládli bentické prostredie až do polovice kriedy. Koncom jury im však začína konkurovať najprogresívnejšia skupina – rad Cheilostomata. Už koncom kriedy majú tieto machovky takmer ten istý počet rodov. Vymieranie koncom druhohôr postihlo najmä cyklostomátne machovky. Cheilostomata ďalej napredovali vo vývoji až do dnešných čias, kedy počet rodov dosahuje takmer 1000.

7. Geologický význam

Známe sú nahromadeniny vápnitých zoárií machoviek v sedimentoch rôznych geologických dôb, najčastejšie vo vápnitých a ílovitých sedimentoch. U nás tvoria významnú súčasť sedimentov eocénu. Najlepším príkladom je lokalita Štrba v Tatrách, kde machovky tvoria niekoľko sto metrov dlhú vrstvu.

Biostratigrafický význam machoviek je malý. Nakoľko však majú veľké geografické rozšírenie ich hlavný význam spočíva pri paleogeografických a paleoekologických rekonštrukciách. Ich štúdium prináša dôležité údaje o životných podmienkach fosílného prostredia.

Vysvetlivky k obrázkom:

- Obr.1 Morfológia a anatómia dvoch zooidov druhu *Bugula aviculata* Linnaeus (rad **Cheilostomata**), recent (schéma), zväčšené: **1**-ústny otvor, **2**-hltan, **3**-anus, **4**-avikuláriá, **5**-žalúdok, **6**-ovárium, **7**-testes, **8**-funikulus, **9**-embryo, **10**-ovicela, **11**-tykadlá, **12**-retraktor (podľa Parkera a Haswella v R.Basslerovi 1963 z J.Švagrovského 1976)
- Obr.2 Rad **Cyclostomata**: **A** – *Stomatopora* (jura-recent), **B** – *Crisia* (perm-recent): **g** – gonozooécium, **u** – ústie (podľa I.A.Michajlovej a kol. 1989, upravené)
- Obr.3 Rad **Cyclostomata**: **A** - *Mecynoecia pulchella* (Reuss) – eocén, Štrba (Štrbská kotlina), **B** - *Hornera frondiculata* Forbes – eocén, Hybica (Liptovská kotlina), **C** – *Disporella coronula* (Reuss) – eocén, Hybica (Liptovská kotlina) (materiál K. Zágoršeka)
- Obr.4 Rad **Trepostomata**: vonkajší tvar kolónii: **A** – cylindrický, **B** – polookrúhly, **C** – vetvovitý, **D** – priečny prierez, **E** – pozdĺžny prierez: **a** – autozooécium, **ak** – akantopór, **d** – diafragma, **m** – mezozooécium, **nz** – nezrelá zóna, **s** – stena autozooécia, **zz** – zrelá zóna (podľa O.B. Bondarenko – I.A.Michajlovej 1984)
- Obr.5 Rad **Trepostomata**: 1-3: *Vysokella*, 5: *Dyscritella* – trias (Malé Karpaty) (materiál K. Zágoršeka)
- Obr.6 Rad **Cystoporata**: **A** - *Fistulipora* -ordovik-perm, priečny rez (podľa V.V.Druščiča 1974); **B** – pozdĺžny rez zooéciom rodu *Perenopora* s vyvinutými cystifragmami (**c** – cystifragma, **d** – diafragma, **l** – lunárium, **z** – zooécium) (podľa Cumingsa a Callowaya v G.Astrovej 1960 z J.Švagrovského 1976)
- Obr.7 Rad **Cryptostomata**: Pozdĺžny rez zooéciom: **1** – vestibulum, **2** – horná hemifragma, **3** – spodná hemifragma, **4** – báza zooécia (podľa Ulricha v G.Astrovej 1960 z J.Švagrovského 1976)
- Obr.8 Rad **Fenestrata**: **A** – schéma stavby sieťovitej kolónie, **B** – *Polypora* - ordovik-perm, vonkajší vzhl'ad kolónie, **C** – *Archimedes* - silúr-perm, vonkajší vzhl'ad kolónie (**d** – disepimentum, **k** – kým, **kz** – kenozooécium – akantopór, **o** – oválne otvory medzi vetvami a disepimentami – fenestruky, **pr** – priečny rez autozooéciom, **pzr** – pozdĺžny rez autozooéciom, **u** – ústie, **v** – vetva) (podľa I.A.Michajlovej a kol. 1989, upravené)
- Obr.9 Rad **Fenestrata**: *Fenestella*, časť zoária so zooidami, zrekonštruovanými v podobe výbežkov do fenestrúl (podľa Cowena a Ridera 1972 z E.N.K.Clarksona 1993)
- Obr.10 Rad **Fenestrata**: rod *Fenestella*. (Podľa M.E.White 1990).
- Obr.11 Rad **Ctenostomata**: **A** – vzhl'ad kolónie recentného rodu *Bowerbankia*, **B** – zoárium s vysunutými a stiahnutými zooidami (podľa Basslera a Rylanda z E.N.K.Clarksona 1993)
- Obr. 12 Rad **Cheilostomata**: Zooidy v zooéciách recentných zástupcov, veľmi zväčšené (schéma): **1** – avikuláriá, **2** – otvor do kompenzačného vaku, **3** – zooécium, **4** – kompenzačný vačok, **6** – ústa, **7** – tykadlá, **8** – ovicela, **9** – viečko, **10** – kompenzačný

vačok, **11** – polypid, **12** – svaly (podľa Basslera v publ.: W.Twenhofel - R. Shrock 1935 z J.Švagrovského 1976, upravené)

Obr.13 Rad **Cheilostomata**: **A** - *Steginoporella* – eocén, Hybica (Liptovská kotlina): viditeľné sú dva typy zooécia a jedno heterozooécium - avikulárium (velké a široké zooécium); **B** - *Puellina* – eocén, Štrba, (Štrbská kotlina): viditeľné sú guľovité heterozooécia – ovicelly (guľovité útvary s hladkou stenou nad apertúrami zooécii); **C** - *Adeonellopsis* – eocén, Hybica (Liptovská kotlina), **D** - *Porina* – eocén, Hybica (Liptovská kotlina); **E** - *Kionidella* – eocén, Partizánska Ľupča (Liptovská kotlina), voľné zooécium (materiál K.Zágoršeka)

Obr.14 Rad **Cheilostomata**: podrad: **A** – **Anasca**, **B** – **Cribrimorpha**, **C** – **Ascopora** (materiál K.Zágoršeka)

Obr.15 Stratigrafické rozpätie a relatívna hojnosť hlavných skupín machoviek. (Podľa McKinneya a Jacksona z E.N.K.Clarksona 1993).