

Kmeň HEMICHORDATA (gr. hēmi–polovičný, chordé–struna) – polochordáty, kambrium - recent

1. Všeobecná charakteristika

Kmeň zahrňuje trojvrstvé, druhoúste, solitárne aj koloniálne morské živočíchy, tvarom tela navzájom značne odlišné, avšak s určitými významnými spoločnými znakmi. Ich telo je bilaterálne súmerné, zložené z troch častí, oddelených brázdou: predná časť môže mať tvar žalud'a, chobôtika, alebo disku, stredná je v tvare golierika, niekedy s lofoforom s tykadlami a posledná časť – trup je vakovitého alebo červovitého tvaru. V prednej časti hltana vybieha do žalud'a výbežok, nazývaný **stomochord** (hemichorda), ktorý pripomína chrbtovú strunu chordátov (kmeň Chordata – strunovce). V prednej časti hltana sa nachádzajú dva rady žiabrových štrbín, ktoré slúžia k dýchaniu. Polochordáty sú blízke svojim ontogenetickým vývojom alebo polohou žiabrových štrbín (trieda Enteropneusta) chordátom, ale majú aj znaky niektorých evertibrát, najmä ostnatokožcov. Od všetkých evertibrát sa odlišujú jestvovaním stomochordu, ako aj pokročilejším typom nervovej sústavy.

2. Systematika

Ku kmeňu polochordátov patria tri triedy:

Enteropneusta (žalud'ovce) – recent

Pterobranchia (krídložiabrovce) – ordovik – recent

Graptolithina (graptolity) – stredné kambrium - spodný karbón

2.1. Trieda **Enteropneusta** (gr. enteron–črevo, pneo–dýchanie) - žalud'ovce sú solitárne polochordáty s červovitým tvarom tela, známe len z recentu (rod *Balanoglossus*, *Saccoglossus*). Žiabrové štrbiny prenikajú cez hltan, čo je význačné pre nižšie chordáty.

2.2. Trieda **Pterobranchia** (gr. pteron–krídlo, branchia–žiabre) – krídložiabrovce nie sú paleontologicky významnou skupinou. Poznáme ich vo forme fosílnych zvyškov z ordoviku, kriedy, paleogénu a ich zástupcovia sa nachádzajú aj v recente. Stavbu krídložiabrovcov možno demonštrovať na recentnom rode *Rhabdopleura* (obr.1). Sú to koloniálne organizmy, ktorých kolónie pripomínajú machovky, ku ktorým sa pôvodne pričleňovali. Kolónia (coenoécium) sa skladá z veľmi malých, tenkých (s priemerom 0,1mm) cylindrických, chitínových, priesvitných rúrok - **zooécií**, v ktorých žijú živočíchy, vakovitého tvaru – **zooidy**. Na ich vrchnom konci je umiestnený lofofor s ramenami, ktoré majú riasinky. Ich funkciou je privádzať vodu s potravou k ústnemu otvoru na báze lofoforu. Trup živočicha sa pripája k zooéciumu pomocou prísavky alebo prirastá natrvalo pomocou stopky k tzv. **čiernemu stolónu** s chitínovým obalom, ktorý je spoločný pre všetky individua kolónie. Z neho pučia aj mladé jedince. Rúrky sú zložené z úzkych, stuhovitých poloprstencov, oddelených kľukatým švom.

Kolónie môžu byť masívne, ak chitínové rúrky priliehajú tesne k sebe alebo kričkovité, zložené z mnohých vetiev.

Pterobranchia sa rozmnožujú pohlavne, vtedy vzniká voľne plávajúca larva alebo nepohlavne – pučaním.

2.3. Trieda Graptolithina (gr. graptos-popísaný, lithos-kameň) – graptolity (stredné kambrium - spodný karbón) majú najväčší paleontologický význam.

2.3.1. Všeobecná charakteristika

Patria sem vyhynuté, výlučne morské, koloniálne organizmy, ktorých vonkajšia pružná kostra – tzv. **rabdozóm** je tvorená organickou hmotou - **peridermom**, ktorého zloženie je bielkovinového charakteru (protein kolagén). Periderm je viacvrstvový. Povrchová vrstva je hladká, vnútorná je zložená z polkruhovitých prstencov, spojených kľukatým švom. Rabdozómy tvorili jednu alebo častejšie viac vetiev a v nich vo zvláštnych komôrkach – **tékach** žili jednotlivci - **zooidy**, navzájom pospájaní tkanivovým povrazcom - **stolónom**. Ak bol tento pokrytý rúrkou z peridermu nachádzame ho aj vo fosílnom stave. Týmito znakmi graptolity pripomínajú niektoré recentné Pterobranchia.

Kolónia graptolitov vyrastala zo zárodkovej komôrky – **sikuly** (obr. 2, 5/B-a,b), ktorá vznikla pohlavným rozmnožovaním. Na jej vrchole sa u mnohých graptolitov nachádzalo vlákno – **nema** (obr. 5/B-a,b) a na opačnom, otvorenom konci trňovité výrastky. Nema umožňovala zavesenie kolónie na plávajúce predmety alebo organizmy, napr. riasy a viesť pseudoplanktonický spôsob života. Predĺžená, zosilnená nema, vytvárajúca pružnú osovú oporu celého rabdozómu sa nazýva **virgula**.

Od sikuly sa pučaním, teda nepohlavne, oddelil zooid, ktorý vytvoril prvú téku. Postupným pučaním dochádzalo k vzniku ďalších komôrok - **ték**, formujúcich vetvu rabdozómu. Téky môžu mať cylindrický, kónický, príp. zobákovito ohnutý tvar a v kolónii môžu byť monomorfné alebo polymorfné. Ich ústie môže byť obrátené v smere ústia sikuly (obr. 5/B-a; 6/1-3) alebo na náprotivnú stranu (obr. 5/B-b; 6/6-7).

Kolónie graptolitov boli jednoduché - nerozvetvené alebo málo rozvetvené, zložené z rovných, ohnutých alebo špirálovito stočených vetví, alebo aj bohato rozvetvené, kričkovitého, stromčekovitého alebo sieťovitého vzhľadu.

Mohli prirastať k substrátu alebo žiť planktonickým alebo pseudoplanktonickým spôsobom života (obr. 9). Kolónie, žijúce planktonicky mali nadľahčovací plavák – **pneumatofór** (obr. 9/a,b), ktorý bol za života naplnený plynom a umožňoval vznášanie, ako aj udržanie kolónie v určitej polohe.

Zvyšky graptolitov sa najčastejšie nachádzajú v tmavých, bituminóznych, ílovitých, tzv. **graptolitových bridliciach**, ktoré sú produktom anoxického prostredia.

Na plochách bridličnatosti odtlačky rabdozómov vytvárajú typické tvary, majúce vzhľad kresby ceruzkou na kameni (obr.8), podľa čoho dostali aj svoj názov (gr. graptos – popisovaný, lithos – kameň).

2.3.2. Systematika

V minulosti boli zaraďované do kmeňa Cnidaria, kde tvorili samostatnú triedu alebo boli začleňované medzi hydroidné polypy. Jestvovali taktiež názory o príbuznosti graptolitov a machoviek. V r. 1936 však poľský paleontológ Kozłowski našiel spoločné znaky medzi graptolitmi (perforované pučanie, prstencová stavba a zloženie téky) a recentnými

krídložiabrovcami (trieda Pterobranchia) a zaradil ich do spoločného kmeňa **Hemichordata**.

V súčasnosti sa trieda **Graptolithina** rozdeľuje na dva rady: **Dendroidea** a **Graptoloidea**.

Rad **Dendroidea** (gr. dendron - strom) – dendroidy (obr.2, 3, 4, 5/A-1,2) - stredné kambrium – spodný karbón

Zástupcovia tohto radu vytvárali bohato rozvetvené sieťovité, stromčekovité alebo kríčkovité kolónie s polymorfnými tékami. Prvá téka, vyrastajúca perforačným pučaním z valcovitej sikuly sa nazýva **sikulárna stolotéka**. Z nej vyrastajú tri ďalšie téky (obr. 2, 5/A-1, 2): stredná – **autotéka**, ktorá je najväčšia, s najdlhším stolónom a dve bočné, menšie - **bitéka** a **stolotéka**. Bitéka veľmi skoro zastavuje svoj rast a základom pre ďalšiu triádu ték sa stáva **stolotéka**. Jej stredom prechádza základný stolón, z ktorého opäť vychádzajú tri nové stolóny pre ďalšiu triádu. Stolóny sú chránené rúrkou z peridermu, preto sa zachovávajú vo fosílnom stave. Autotéky sú považované za samičie a bitéky za samčie komôrky.

Vetvenie rabdozómu vzniká modifikáciou triád. Po rozdelení stolónu na tri časti, dva jeho segmenty smerujú do stoloték a jeden do autotéky, bitéka sa pri vetvení nevytvára. Zo segmentov v stolotékach potom znovu pučaním vznikajú nové triády až do nasledovného vetvenia rabdozómu.

Vetve rabdozómov sú často navzájom spojené preponkami – **disepimentami** (obr.2) alebo dočasným splynutím susedných vetví – anastomózami.

Charakteristickým rodom je *Dictyonema* – vrchné kambrium – spodný karbón (obr. 2, 4) alebo *Palaeodictyota* – silúr – stredný devón (obr. 3).

Ekológia a geologický význam:

Spôsobom života patrili zástupcovia tohto radu v prevažnej miere k sesílnemu bentosu. K substrátu prirastali koncom sikuly alebo koreňovitými výrastkami, resp. diskom. Známe sú aj formy s planktonickým alebo pseudoplanktonickým spôsobom života.

Vzhľadom na prevládajúci bentický spôsob života, ktorý spôsoboval ich obmedzené rozšírenie majú menší stratigrafický význam ako planktonické graptolity.

Rad **Graptoloidea** - graptoloidy (obr. 5/A-3,4; 5/B-a,b; 6; 7; 8), ordovik - spodný devón

Zahrňuje planktonické alebo pseudoplanktonické graptolity, ktoré vytvárali obyčajne málo vetvené rabdozómy. Vetve nemajú disepimenty. a sú tvorené len jedným typom téky. Téka sa skladá z dvoch častí: z proximálnej - **protéky** a distálnej - **metatéky** (obr. 5/A-3,4). Všetky vetve sú uniseriálne, tvorené jedným radom ték. Majú tvar jednoduchej rúrky alebo sú sigmoidálne ohnuté, niekedy majú tvar háčika (obr.7/10). Vetve rabdozómu môžu byť vzhľadom k sikule rôzne orientované (obr. 5/B-a,b). Možno odlišiť rôzne spôsoby orientácie (Fig.6): 1- 3 **pendentný typ** - vetve sú orientované v smere ústia sikuly, 4- **horizontálny** - vetve smerujú do strán, 5- **uklonený** - vetve smerujú šikmo nahor, 6 – **reklinátny** - vetve smerujú hore, proti smeru ústia sikuly. U niektorých graptoloidov vetve reklinátnych foriem prirástli k sebe dorzálnymi stranami a vytvorili zdanlivo jednu vetvu s dvomi radmi alebo analogicky s tromi alebo štyrmi radmi ték - tzv. **skandentný typ** (obr. 6/7 – s dvomi radmi ték).

Stolóny nie sú obalené peridermom. Niektoré graptoloidy mali **pneumatofór**. Na pripevnenie rabdozómu k plávajúcemu predmetu slúžilo závesné vlákno – **nema** (obr. 5/B-a,b). Niektoré z nich mali **virgulu**.

Vetvenie rabdozómu vznikalo z niektorých ték (tzv. dikalikálnych), ktoré dávali dvojitým pučaním vznik dvom novým tékam a nimi následne dvom novým vetvám rabdozómu.

Predpokladá sa, že graptoloidy boli hermafrodity.

Systematika:

Systém graptoloidov je založený na celkovom tvare rabdozómu, charakteru ték a spôsobe vývoja prvých ték rabdozómu.

V súčasnej dobe je tendencia zaraďovať do tohto radu všetky graptolity s planktonickým a pseudoplanktonickým spôsobom života, teda aj formy z radu Dendroidea (typickým príkladom je rod *Rhabdinopora*).

Medzi známe rody patrí: *Diplograptus* (obr. 7/7) – stredný - vrchný ordovik, *Monograptus* (obr. 5/B-b, 7/8, 8) – silúr - spodný devón, *Rastrites* (obr. 7/10) - spodný silúr, *Spirograptus* (obr. 7/9) – spodný silúr, *Cyrtograptus* – stredný silúr (obr. 7/11, 8), *Didymograptus* (obr. 7/3) – spodný – stredný ordovik.

Ekológia, evolúcia a geologický význam.

Zástupcovia tohto radu žili planktonicky (prítomnosť pneumatofóru) alebo pseudoplanktonicky (nemou sa pripevňovali na plávajúce predmety alebo organizmy).

Graptoloidy sa oddelili od dendroidov stratou biték v spodnom ordoviku a prežili do spodného devónu. Evolučný trend graptoloidov viedol k redukcii vetví, následkom čoho v silúre a spodnom devóne prevládajú rabdozómy len s jednou vetvou (*Monograptus*).

Po celý čas svojho jestvovania sú ako planktonická skupina stratigraficky významnými fosíliami. Dôležité sú hlavne pre biostratigrafiu ordoviku a silúru. V paleozoiku Čiech sa nachádza až 300 druhov.

Obrázky:

Obr.1 Trieda **Pterobranchia**: *Rhabdopleura*, časť kolónie (schéma), veľmi zväčš. : 1 zooid, 2 ústie do zooécia, 3 lofofor s ramenami, 4 stopka, 5 čierny stolón, 6 chitínová kostra, 7 priehradka (septum) (podľa Schepotieva v Špinarovi zo Švagrovského 1976)

Obr.2 Trieda **Graptolithina**, rad **Dendroidea**: *Dictyonema*: **A** – vonkajší vzhľad dichotomicky sa vetviacej kolónie; **B** – schéma stavby počiatkovej časti kolónie (**a** – autotéka, **b**- bitéka, **s**- stolotéka, **sk** – sikula, **t** - triáda ték, **u** - ústie sikuly) (podľa Michajlovej et al. 1989)

Obr.3 Trieda **Graptolithina**, rad **Dendroidea**: **A** *Palaeodictyota robustum* Bouček, **B** *Coremagraptus kalfusi* Bouček, spodný devón Čiech (podľa Boučka zo Švagrovského 1976)

Obr.4 Trieda **Graptolithina**, rad **Dendroidea**: *Dictyonema elongatum* Bouček, spodný devón Čiech. Časť rabdozómu - dĺžka – 75 mm (podľa publ.: Turek-Marek-Beneš 1990)

Obr.5 **A**: rast vetví a pučanie zooidov: **1,2** - u dendroidných graptolitov; **3,4** – u graptoloidov (**s** – stolotéka, **a** – autotéka, **b** – bitéka, **st** – stolón) (podľa Bulmana v Teichertovi 1970 z Kvačeka et al. 2000); **B**: Trieda **Graptolithina**, rad **Graptoloidea**: Rast prvých ték na proximálnej časti rabdozómu pri rode: **a** - *Dichograptus*, **b** - *Monograptus* (**1** - sikula, **2** - nema) (podľa Švagrovského 1976, upravené)

Obr.6 Trieda **Graptolithina**, rad **Graptoloidea**: Základné typy stavby vetví rabdozómov vo vzťahu k sikule: **1-3** - pendentný, **4** - horizontálny, **5** - uklonený, **6** – reklinátny, **7** - skandentný

Obr.7 Třída **Graptolithina**, rad **Graptoloidea**: **1** *Dichograptus* - spodný ordovik, **2** *Tetragraptus* - spodný – stredný ordovik, **3** *Didymograptus* – spodný – stredný ordovik, **4-5** *Dicellograptus* - vrchný ordovik, **6** *Phyllograptus* – spodný ordovik, **7** *Diplograptus* – stredný – vrchný ordovik, **8** *Monograptus* – silúr - spodný devón, **9** *Spirograptus* – silúr, **10** *Rastrites* – spodný silúr, **11** *Cyrtograptus* – stredný silúr, **12** *Retiolites* – spodný silúr (podľa Druščica 1974, upravené)

Obr.8 Třída **Graptolithina**, rad **Graptoloidea**: *Cyrtograptus purchisoni bohemicus* Bouček (špirálovito stočené rabdozómy); *Monograptus priodon* (Bronn), vľavo; *Barrandeograptus pulchellus* (Tulberg), vpravo; silúr Čiech (podľa Boučka zo Švagrovského 1976)

Obr.9 Spôsob života graptolitov: **a, b** planktonické formy: a/ jednoduchý, b/ zložitý pneumatofór; **c, d** - bentické formy; **e** – odumreté planktonické a bentické kolónie (podľa Michajlovej et al. 1989)