

Kambrická skupina Coeloscleritophora — nejstarší měkkýši?

Jiří Král, Jaroslav Marek, Oldřich Fatka

Kmen měkkýšů (*Mollusca*) je velmi starobyloou skupinou, jejíž fosilní zástupci se hojně vyskytují ve všech útvarech v průběhu fanerozoika. Měkkýši jsou jednou z prvních živočišných skupin, která se objevila v období explozivního vzniku organismů s pevnými schránkami na začátku kambria. Nejstarší zástupci se vyskytují již v nejspodnějším kambriu, tedy ještě před nástupem prvních trilobitů.

Během počáteční, kambrické vývojové fáze prodělali měkkýši bouřlivou radiaci, jejíž průběh je již částečně objasněn díky intenzivnímu studiu nejstarší prvohorní fauny v několika posledních desetiletích. Bohatství nalázaných morfologických typů schránek, často velmi neobvyklého vzhledu, bylo příčinou vymezení nových řádů a dokonce i tříd měkkýšů (např. *Helcionelloida*, *Stenothecoida*, *Paragastropoda*), jejichž příbuzenské vztahy nejsou zcela objasněny. Z různých skupin primitivních měkkýšů se ještě v průběhu kambria diferencovaly všechny dosud žijící třídy schránkatých měkkýšů (tj. podkmene *Conchifera*), s výjimkou kelnatek, které se objevily až v ordoviku.

Mlže (*Bivalvia*) a kelnatky (*Scaphopoda*) lze odvodit z různých větví dnes již vymřelé třídy *Rostroconchia* (obr. 1), jejíž nejmladší známé zástupce nalázáme ve vrstvách permského stáří. Tato mezi biologicky málo známá skupina hraje v evoluci

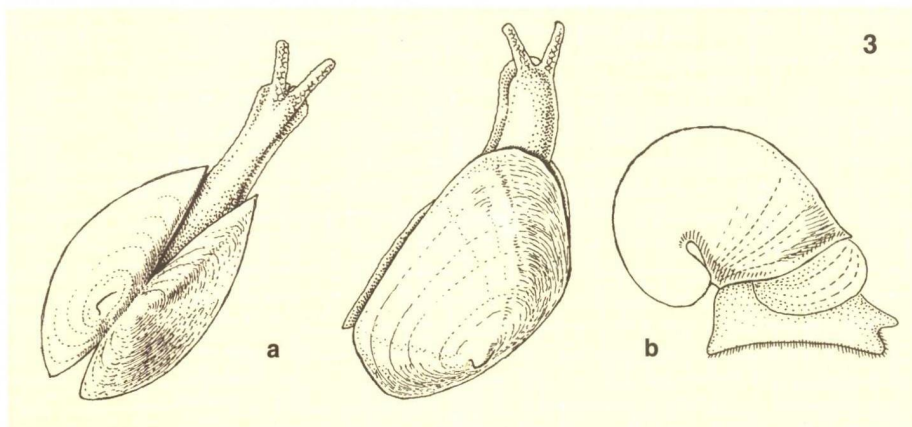
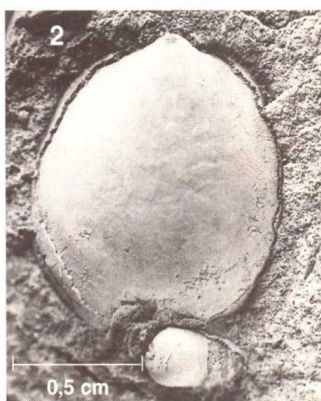
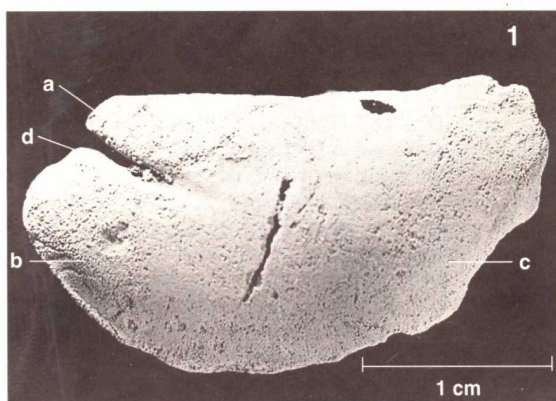
měkkýšů klíčovou roli. Vymezil ji teprve v r. 1972 J. Pojeta a kol. pro malé paleozoické měkkýše, vzhledem připomínající mlže. Na rozdíl od mlžů je ale schránka rostrakonchií tvořena jen jedinou, pouze zdnalivě dvouchlopňovou miskou, která není ve hřbetní linii rozdělena a nemá tudíž žádný zámeček (ani svěrací svaly) a obě poloviny nejsou vzájemně pohyblivé. Z ní mohla snadno vzniknout dvoumisková schránka mlžů, a to odvápněním úzkého pruhu v hřbetní linii. Tím vznikl pružný vaz (ligament) otevírající jejich misky (tj. lastury). Stavba ligamentu je nepřímým důkazem této hypotézy. Tenké konchiolinné blány oddělující vápnité vrstvičky lastur přecházejí totiž ligamentem plynule z jedné lastury do druhé. Zajímavou analogii procesu vzniku lastur nacházíme u nezvykle vyhlížejícího recentního plže *Bertelinia*. Zatímco pro ostatní plže je charakteristická ulita, *Bertelinia* má schránku ze dvou plochých misek (obr. 3).

Starobylší kambričti a ordovičtí zástupci rostrakonchií (např. r. *Ribeiria*; obr. 1) mají schránku dlouze protaženou dozadu. Z ní je možno odvodit trubicovitou schránku kelnatek, vzniklou srůstem břišních okrajů obou polovin schránky. Pokročilejší formy rostrakonchií (např. spodnordovonský r. *Conocardium*, dosti hojný v koněpruských útesových vápencích) svou morfologií více připomínají běžné mlže, např. srdcovky.

Plži (*Gastropoda*) a hlavonožci (*Cephalopoda*) se vyvinuli naopak ze skupin příbuzných dnešním přilipkovicům (*Monoplacophora*) (obr. 2), u kterých se v průběhu evoluce postupně zvětšovala schránka a zároveň se spirálně stáčela nad hlavový oddíl těla. Zvětšující se schránka nadměrně zatěžovala tělo a do určité míry omezovala pohyb hlavové části nesoucí smyslové orgány. Tyto komplikace byly řešeny dvěma způsoby. U předků plžů došlo k přetočení vnitřních orgánů (torzi), čímž se uvolnila hlava a hmotnost schránky se přesunula na záď. Hlavonožci vrcholovou část schránky za tělem rozdělili přepážkami (septy) na menší komory, které odlehčili plynem (vydýchaným vzduchem).

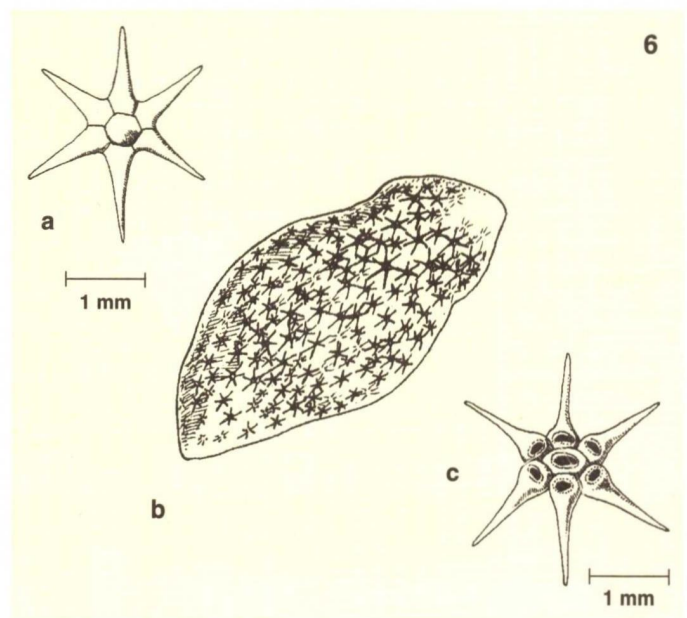
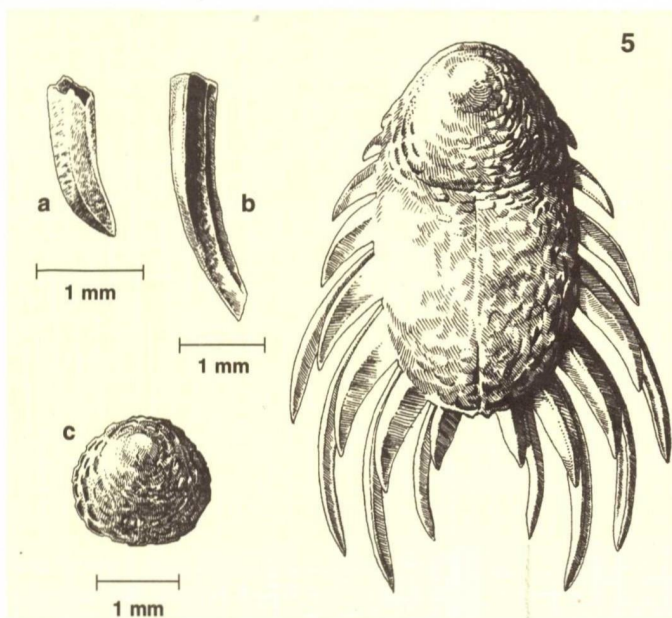
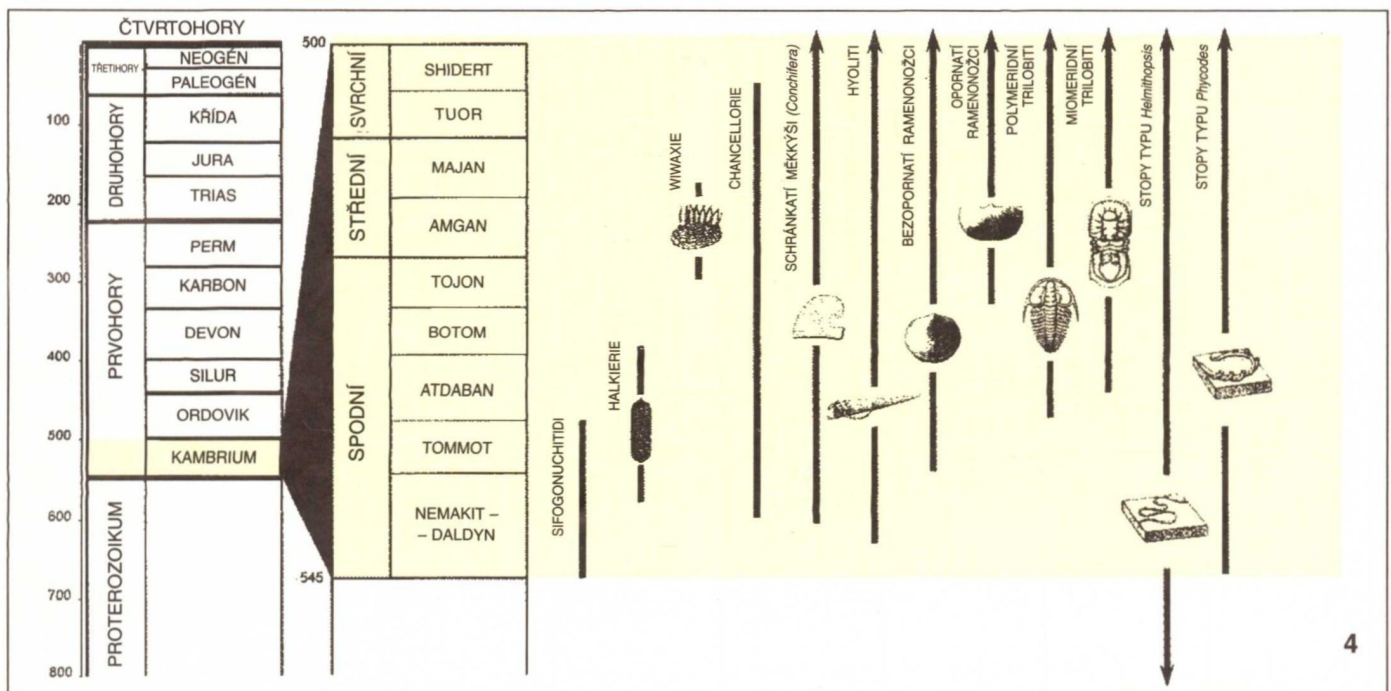
Zkameněliny zástupců podkmene paplžů (*Amphineura*) se nacházejí vzácněji. Nejstarší nálezy chroustnatek (*Polyplacophora*) jsou také kambrického stáří. Spolehlivé fosilní nálezy červoců (*Aplacophora*) však chybějí jak z kambria, tak i z mladších útvarů (viz Živa 1997, 3: 124).

Samotný vznik měkkýšů zůstává přes všechno úsilí badatelů stále zahalen tajemstvím. Paradoxní fakt, že nejstarší známí zástupci jsou morfologicky již značně rozrůzněni a vykazují i pokročilou stavbu schránek, přímo vybízí k hledání prvních měkkýšů v ještě starších vrstvách. Šanci bychom mohli mít v podloží tommotu, tj. v nejnižší části kambria nebo i v nejmladším prekambriu, tedy v období, kdy se již řídce objevují první organismy s pevnými schránkami či skelety (obr. 4). Bohužel se vesměs jedná o problematické fosilie, jejichž systematická příslušnost je nejasná. Z vrstev nejspodnějšího kam-



Obr. 1 Jádvo (výplň vnitřní dutiny schránky) druhu *Ribeiria apusoides* (*Rostroconchia*). Střední ordovik, zabořanské souvrství, Loděnice u Berouna; a) vrchol, b, c) přední a zadní okraj schránky, d) pegma (dutina po liště spojující pravou a levou část schránky)

♦ Obr. 2 Přilipkovec druhu *Drahomira barandei* (*Monoplacophora*). Svrchní silur, požárské souvrství, Lochkov ♦ Obr. 3 Plž rodu *Bertelinia* (*Gastropoda*; *Saccoglossa*). Larva má ulitu plně vyvinutou (b), u dospělců se ulita zachovává jen jako drobný rudimentární výčnělek na vrcholu levé „lastury“ (a). Upraveno podle Vlastova a Matějkina 1988. *Bertelinia* žije v porostech velkých mořských řas, dosud byla nalezena v Indii, Japonsku, Austrálii, na Havajských ostrovech a Jamajce. Byla objevena teprve v r. 1958 japonskými zoology Kawagutim a Babou a popsána pod jménem *Tamanovalva*. Teprve později se zjistilo, že je totožná s třetíhorním „mlžem“ r. *Bertelinia*. Foto J. Marek, kresby P. Hulvy



Obr. 4 Otázka úrovně, ve které vést spodní hranici kambria, jež je zároveň i spodní hranicí fanerozoika, zaměstnávala geology již od poloviny minulého století. Až do poloviny našeho století byl obvykle za spodní hranici kambria považován první výskyt trilobitů, chápaný zároveň i jako první výskyt živočichů se skeletem. Výzkumy prováděné v průběhu 50. let na různých místech Země však ukázaly, že ještě před nástupem trilobitů existuje časový úsek, v němž se již vyskytují organismy s pevným skeletem (hyoliti, ramenonožci, schránkatí měkkýši, archeocyty atd.). Podle typové oblasti na Sibiři se pro tento časový úsek vžil název tommot. Další studium ukázalo, že v období těsně před vznikem prvních živočichů se skeletem, tedy v době asi před 550 miliony let, proběhla velmi významná změna ve strategii získávání potravy, která je dobře dokumentovatelná na charakteru stop po činnosti organismů, tzv. ichnofosilií (nástup ichnorodu Phycodes). Po několika desetiletích intenzivních diskusí, jakým způsobem přesně stanovit spodní hranici kambria, byla právě tato změna v charakteru stop vybrána za rozhodující kritérium. Po detailní dokumentaci hraničních profilů prekambrium–kambrium na různých místech světa byl jeden z nich — lokalita Fortune Head (Jižní Newfoundland) schválen v r. 1992 Mezinárodní stratigrafickou komisí jako typový profil spodní hranice kambriického útvaru (tzv. GSSP — Global Stratotype Section and Point) a nazván nemakit–daldon. Tabulku sestavil O. Fatka. (Šipky naznačují výskyt skupiny i mimo kambriický útvar) ♦ Obr. 5 Hypotetická rekonstrukce sifonochitida s jednotlivými elementy sifonochitidní asociace; a) Lopochites, b) Siphonochites, c) Maikhanella. Originální rekonstrukce P. Hulva ♦ Obr. 6 Chancelloria eros; střední kambrium, burgesské břídlice, Britská Kolumbie, Kanada; jednotlivý hvězdičkovitý sklerit z horní (a) a spodní strany (c), b) rekonstrukce celého živočicha, přirozená velikost. Kreslil P. Hulva

bria a z jejich bezprostředního nadloží nebyly dosud popsány žádné zbytky organismů, které bychom mohli spolehlivě zařadit k měkkýšům.

Cestu ze slepé uličky při pátrání po nejstarších měkkýších nečekaně ukázaly záhadné útvary kambriického stáří, řazené na základě morfologie do umělého „kmene“ *Coeloscleritophora*. Jde o drobné, duté, u báze obvykle zúžené fosilie šupinkovitého tvaru, jejichž povrch je

většinou zdoben výraznými podélnými žebry (obr. 5). Do tohoto „kmene“ je řazeno několik problematických skupin, které se poněkud odlišují svou morfologií. Nejvíce poznatků máme o „řádu“ *Halkieritida* ze spodního a středního kambria. První zástupce r. *Halkieria* popsal až v 60. letech tohoto století dánský paleontolog C. Poulsen ze spodnokambriických sedimentů baltského ostrova Bornholm. Poulsen tyto nálezy

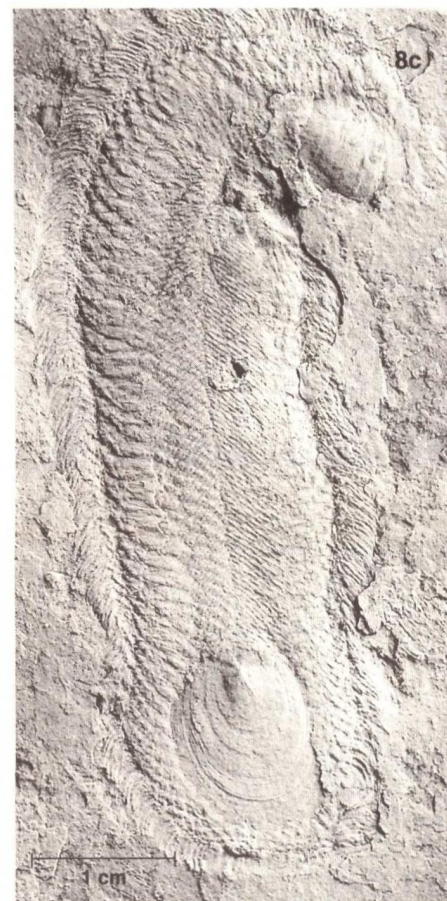
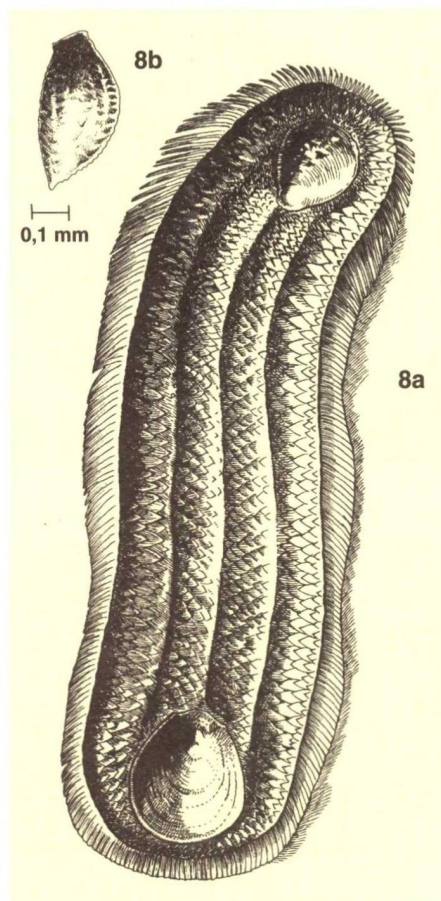
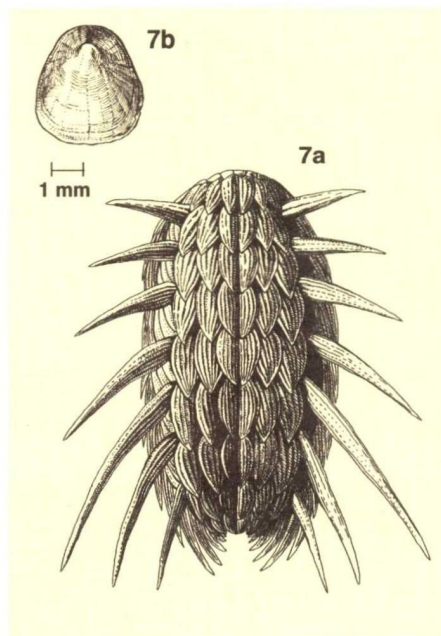
pokládal za části těla drobného členovce nebo za schránky neznámých živočichů. Spekulovalo se také o jejich možné příbuznosti s hyolity (*Hyolita*; obr. 9). Později byly podobné útvary objeveny ve spodním kambriu dalších oblastí, např. na Sibiři, v Číně, Íránu, Austrálii či Severní Americe. Ojedinelé nálezy několika „šupin“ spojených navzájem bází vedly některé paleontology k domněnce, že halkierie jsou vlastně vápnité šupiny,

kteřé pokrývaly tělo většího organismu. Nabízelo se srovnání se záhadným střednokambričským organismem *Wiwaxia* z proslulých burgesských břidlic (Kanada, Britská Kolumbie). Svrchní strana tohoto neobvyklého živočicha byla hustě kryta několika morfologicky odlišnými typy plochých šupin a trnů, tj. skleritů (obr. 7). Izolovaný trn této fosilie popsal v r. 1899 G. F. Matthew a považoval jej za kuželovitou schránku měkkýše. Úplné exempláře r. *Wiwaxia* nalezl v r. 1910 C. D. Walcott. Na začátku 80. let zjistilo hned několik badatelů, že stavba skleritů *wiwaxie* a *halkierie* je podobná. Počáteční etapa studia *halkierii* kulminovala v r. 1984 dnes již klasickou prací Bengtsona a Morrise, ve které byla *halkierie* rekonstruována jako organismus podobný *wiwaxii*. V té době šlo o smělou hypotézu, kterou mohl potvrdit jen nález celé *halkierie*.

Senzací se proto stal objev výborně zachovaných, úplných exemplářů *halkierii* v létě r. 1989. K nález došlo náhodně během geologického mapování v nejsevernějším cípu Grónska, na lokalitě Sirius Passet v Pearyho zemi. Kromě *halkierii* byly nalezeny také zkameněliny řady dalších organismů (živočišných hub, mnohoštětinatců a různých členovců), často i se zachovanými otisky měkkých částí těl. Přicházející polární zima znemožnila mapujícím geologům získat větší množství materiálu, a tak se v následujících letech vypravily do Pearyho země specializované paleontologické expedice, které podstatně rozšířily původní sběry.

Bohatá zeň nálezů umožnila poměrně přesně rekonstruovat morfologii *halkierii* (obr. 8). Jejich bilaterálně souměrné, červovité a dosti ploché tělo nemělo odlišenou hlavovou část. Délka největších nalezených exemplářů přesahuje 7 cm. Hustý povrch s několika typy vápnitých šupin na svrchní straně těla potvrdil původní předpoklad o podobnosti *halkierie* a *wiwaxie*. Stejně jako u *wiwaxie* lze i u *halkierie* vymezit v povrchu podélné zóny, jejichž šupiny se navzájem liší svou morfologií. Nečekaná a překvapující je však přítomnost dvou nestejných tenkostěnných čepičkovitých schránek, připomínajících schránku přílipkoviců (*Monoplacophora*; obr. 2). Tyto „lastury“ byly orientovány svými vrcholy k sobě, přičemž jedna kryla před, druhá zád těla. Spodní strana těla byla zřejmě holá, bez šupin a sloužila nejspíše k plazení po dně. Je zajímavé, že později byla podobná schránka (byť drobná a očividně rudimentární) objevena také u jednoho částečně rozpadlého exempláře *wiwaxie* (obr. 7b). Předpokládá se, že tato zakrnělá schránka mohla být za života ukryta mezi šupinami na zádi těla. Nemůžeme zatím zcela vyloučit, že nejde o schránku jiného živočicha (např. mladého ramenonožce), náhodně zapadlou mezi rozvolněné šupiny *wiwaxie*. Je proto nutné ověřit přítomnost „lastury“ u dalších jedinců *wiwaxii*.

Nálezy ústního ústrojí typu raduly u *wiwaxie* a stavba těla *halkierii* ukazují, že skupina *Halkierii* představuje

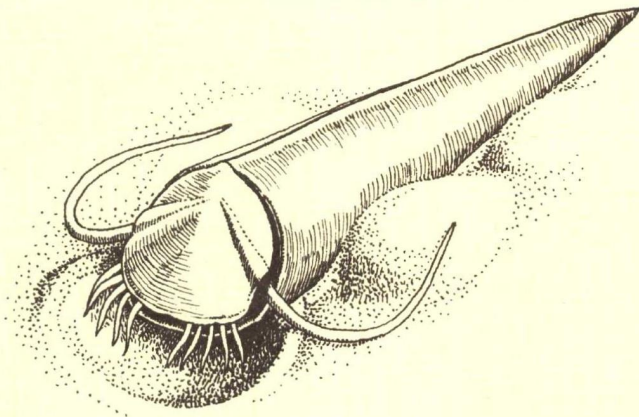


Obr. 7 *Wiwaxia corrugata* (Matthew 1899). Střední kambrium, burgesské břidlice, Britská Kolumbie, Kanada; a) rekonstrukce (upraveno podle J. Dzika 1986), b) rudimentární schránka, c) snímek fosilie. Foto J. Marek, kreslil P. Hulva ♦ Obr. 8 *Halkieria evangelista*, spodní kambrium, Grónsko; a) rekonstrukce, b) jeden z několika typů šupin, c) fotografie otisku živočicha. Foto J. S. Peel (Univerzita v Uppsale, Švédsko), originální rekonstrukce P. Hulva

nejspíše velmi primitivní měkkýše. Vyniká jejich podobnost s paplži, tj. chroustnatkami a červovci. Stejně jako u chroustnatek nacházíme i v pokryvech *halkierii* jedinečnou kombinaci vápnitých schránek a skleritů. Podrobnější studium však odhalilo, že se stavba schránek a do jisté míry i morfologie skleritů obou skupin liší. *Halkierie* tedy nelze považovat za přímé předchůdce chroustnatek a červovců. Morfologie

halkierii však ukazuje, že červovitý tvar těla, který existuje ve zdokonalené podobě u červovců, nemusí být u měkkýšů nutně jen tvarem odvozeným. Může naopak reprezentovat stadium, které se vyskytovalo u fylogeneticky nejstarších zástupců kmene. Tato představa není konečně v rozporu ani se závěry srovnávací zoologie, podle nichž se předkové měkkýšů mohli vyznačovat červovitým tvarem těla.

9a



9b



9c



Významné zastoupení skleritů v tělním pokryvu halkierie i wiwaxie naznačuje, že tkáň produkující vápnité elementy byla u nejstarších měkkýšů organizována jednoduše a nebyla schopna vytvořit celistvou schránku. Tento předpoklad se stává velmi důležitým kritériem pro hledání nejstarších fosilních měkkýšů. Znamená to, že bychom se měli kromě schránkatých forem zaměřit i na typy, jejichž tělo bylo kryto pouze sklerity. Pro pokryví organismů tvořené volnými sklerity nebo kombinací skleritů a drobných schránek se prosazuje označení skleritom (termín navrhl švédský paleontolog Bengtson v r. 1985). Rekonstrukci úplných skleritomů značně ztěžuje skutečnost, že se po smrti organismů brzy rozpadly na jednotlivé části. Musíme také počítat s tím, že mnozí živočišové produkovali několik typů skleritů, často velmi odlišných tvarů. Skleritomy navíc vytvářela celá řada živočišných skupin, mnohdy patrně zcela nepříbuzných. Tato skutečnost vystupuje do popředí právě v kritickém období spodního kambria, tedy v době, kdy předpokládáme vznik měkkýšů. Můžeme dokonce hovořit o tom, že tu mezi organismy produkujícími pevné elementy (tj. schránky, skelety, sklerity a jiné snadno fosilizující útvary) převládaly takové typy, jejichž tělo bylo kryto složi-

tým skleritomem. V této situaci nezbyvá nic jiného, než se orientovat na fosilie, které se svou morfologií nejvíce podobají skleritům halkierii, u nichž je vztah k měkkýšům nejlépe dokumentován. To znamená, že nadějně jsou zejména další skupiny, začleňované do „kmene“ *Coeloscleritophora*. Jde především o útvary patřící do „řádu“ *Siphogonuchitida* (obr. 5), u kterých je morfologická podobnost se sklerity halkierii největší.

Skupina *Siphogonuchitida* je známa z nejnižšího kambria (nemakit–daldynu a tomotu; obr. 4) Číny, Mongolska a Kazachstánu. Dosud nebyla uspokojivě vyřešena otázka původního minerálního složení elementů, nalézáných ve fosilním záznamu ve formě fosforečnanu vápenatého. Nelze vyloučit možnost, že skutečnou původní hmotou byl uhlíčan vápenatý, který byl po smrti organismu druhotně nahrazen fosforečnanem. Na některých lokalitách Ujgurska (= Xinjiang, autonomní oblast v západní Číně) se vyskytuje stabilní asociace sifogonuchitidů, kteří jsou označováni samostatnými rodovými názvy. Tvoří ji dva typy šupinek (*Siphogonuchites* = *Paleosulcachites* a *Lopochites*), šupinky spojené bázi (*Dabashanites*) a neobvyklá čepičkovitá schránka označovaná jako *Maikhanella* (obr. 5). Stabilita spo-

Obr. 9 *Hyolith* druhu *Hyolithes euglyphus* (*Hyolita*). Spodní ordovik, šarecké souvrství, Osek u Rokycan; a) rekonstrukce živočicha (upraveno podle L. Marka a kol. 1997), dole snímek otisku schránky (b) a víčka (c). *Hyoliti* představují vymřelou skupinu s nejasnými příbuzenskými vztahy, která je dnes většinou chápána jako kmen blízký měkkýšům. Jejich tělo chránila kuželovitá schránka, jejíž ústí bylo zakryto víčkem s komplikovanou morfologií. Z mezer mezi víčkem a schránkou vyčníval pár zahnutých přívěsků, tzv. helenů. Šlo pravděpodobně o nepohyblivé nebo málo pohyblivé bentózní živočichy. Snímky J. Marka, kreslil P. Hulva

lečného výskytu různých typů sifogonuchitidních elementů naznačuje, že tyto útvary mohou pocházet z jednoho organismu. Tuto lákavou hypotézu však mohou potvrdit zase jen nálezy úplných skleritomů. Přitom by byl objev úplných sifogonuchitidů velmi žádoucí. Na jejich předpokládané schránce (*Maikhanella*) je totiž přímo učebnicově zachycen proces vzniku schránky, ke kterému mohlo dojít podobně i u nejstarších měkkýšů. *Maikhanella* se vyznačuje velmi jednoduchou stavbou. Je tvořena dosud samostatnými, nesrostlými šupinkami. Ty jsou spojeny pouze minerálním tmelem ukládaným do ztlustělé kutikuly mezi nimi. K růstu předpokládané schránky docházelo při jejím okraji, a to začleňováním dalších šupinek. Šupinky ve středu schránky jsou prodávány četnými póry, kterými mohla k povrchu pronikat smyslová vlákna.

Vztahy dalších skupin „kmene“ *Coeloscleritophora* k halkierii nejsou již tak zřejmé a nelze ani vyloučit, že jde o zcela nepříbuzné organismy. Stavbou svých skleritů se totiž dosti liší od předchozích skupin. Jako příklad bychom mohli uvést „řád“ *Chancelloriida* — zvláštní hvězdičkovité útvary, které jsou dosti hojně nalézány v kambrických vrstvách. Vznikaly srůstem bázi 5–10 dutých trnovitých elementů (obr. 6). Na základě několika výjimečných nálezů z burgesských břidlic (Walcott 1920) lze usuzovat, že tyto hvězdičky představují pouze jednotlivé sklerity, které kryly (spolu s tlustou kutikulou) povrch málo pohyblivého nebo i nepohyblivého organismu kulovitého až vejčitého tvaru. Rod *Chancelloria* byl pro svůj vzhled dlouhou dobu považován za živočišné houby, ale v současnosti převládá názor, že jde spíše o tvarovou konvergenci. Mechanismus tvorby skleritů chancellorií a živočišných hub se totiž evidentně velmi liší.

Rozmanitá morfologie halkierii a jim možná příbuzných skupin naznačuje, že evoluce nejstarších měkkýšů v raném kambriu byla patrně složitějším procesem, než se původně předpokládalo, podobně jako pozdější vývoj tohoto kmene v průběhu kambria. Je velmi pravděpodobné, že k evoluci prvních měkkýšů mohou mít vztah také některé z mnoha skupin, které se stavbou svých skleritů od „kmene“ *Coeloscleritophora* liší. Jejich výzkum povede jistě k dalším pozoruhodným objevům.