

Kmen Mollusca – měkkýši

(kambrium - recent)

Měkkýši (Mollusca: název odvozen z latinského mollis = měkký) jsou významnou skupinou coelomátních bezobratlých od kambria do recentu. V průběhu své evoluční historie byly vždy důležitou součástí mořských, později i sladkovodních a suchozemských ekosystémů. Jeví obrovskou přizpůsobivost při zachování základního stavebního plánu těla. Velikost těla měkkýšů kolísá od několika desetin mm do několika metrů (maximum 20 m, hmotnost až několik tun), průměrná velikost je několik cm. V současnosti je známo asi 100 tis. druhů (uváděné počty v literatuře velmi kolísají), počet popsanych vymřelých druhů je srovnatelný a jistě byl vyšší nežli v současnosti (popsaných je asi 35 tis. druhů). Některé vyhynulé skupiny (např. amoniti) zahrnují tisíce druhů, u jiných skupin je počet fosilních zástupců výrazně nižší (např. suchozemští plži) nebo je vůbec neznáme.

CHARAKTERISTIKA

Měkké tělo měkkýšů je chráněno vnější schránkou z uhličitanu vápenatého, která může poskytovat ochranu celému tělu či vytváří vnitřní oporu, ale může být zčásti nebo i úplně redukována a tělo zůstává bez pevné schránky. Tělo je složeno ze tří částí: hlavy, nohy a útrobního vaku. Hlava nese smyslové orgány, především tykadla, je v ní koncentrována nervová tkáň a nese ústa s radulou. Noha je svalnatá, umožňuje lezení, případně plavání či hrabání, a může být nejrozličnějším způsobem modifikována (např. ramena u hlavonožců). V útrobním vaku na hřbetní straně těla jsou soustředěny tělní orgány. Po stranách těla splývá silně žláznatý plášť, který vylučuje schránku. Přehyb pláště (duplikatura) vytváří plášťovou dutinu, ve které leží dýchací orgány, řitní otvor, vyústění vylučovacích orgánů a gonád. U některých skupin měkkýšů v dutině leží i chemoreceptory. Povrch těla měkkýšů je silně žláznatý. Kožně svalový vak je silně modifikovaný, jsou z něj vyčleněny skupiny svalů. Jsou to především zatahovače (retraktory), které zatahují nohu do schránky, a svěrače (adduktory), které přitahují dvoumiskovou schránku k sobě. Svalovina může být velmi silná a umožňuje mimořádnou pohyblivost, např. u hlavonožců.

Coelomová dutina je redukována na dutinu v okolí srdce (perikard). Trávicí soustava je průchodná trubice. Na dně ústí dutiny leží chitinózní škrabací páska (radula), které poskytuje oporu chrupavčitý odontofor. K jícnu přiléhají silné slinné žlázy. Žaludek je vakovitý, někdy se slepými výběžky a může obsahovat krystalický kuželík, který umožňuje trávení celulózy (produkuje amylázy). Střevo prochází útrobním vakem a ústí v plášťové dutině. K vylučování slouží metanefridie (ledviny), které jsou otevřené do dutiny perikardu.

Cévní soustava je otevřená, srdce má jednu až čtyři síně v závislosti na počtu ktenidií. Dýchací orgány leží v plášťové dutině a jsou nejrozličnějším způsobem modifikovány. Primární jsou hřebínkovité žábry (ktenidie), v průběhu evoluce se vytvořily také vláknité nebo lamelovité žábry. Počet žaber může být vysoký nebo může zůstat jen jediné ktenidie. U suchozemských plžů ktenidie zanikají a k dýchání slouží silně prokrvená stěna plášťové dutiny. U některých měkkýšů dýchací orgány v plášťové dutině zanikají a jsou nahrazeny dýcháním celým povrchem těla nebo se vytváří druhotné žábry vychlípáním pokožky. Soustava nervová je různé úrovně, od velmi primitivní s nepravidelnou sítí nervových vláken (amfineurie) až ke koncentraci nervové tkáně do mozku v chrupavčitém obalu. U většiny měkkýšů nacházíme dva páry nervových pruhů vybíhajících do těla (pedální a pleuroviscerální pruhy) s několika ganglii, které jsou navzájem propojené konektivy a komisurami. Smyslové orgány jsou nejrozličnější funkce a úrovně. Významné jsou párovité oči, od jednoduchých miskovitých ke složitému komorovému oku, jednoduchých očí může být i vyšší počet. Chemoreceptory jsou koncentrovány na hlavě a v okolí žaber (osfradie).

Měkkýši jsou primárně gonochoristi, druhotně i hermafroditi, u některých zástupců s patrným pohlavním dimorfismem. Oplození je vnější nebo vnitřní s přímým vývojem nebo vývojem přes volně pohyblivou larvu trochoforového typu. Ta může různě vypadat u jednotlivých skupin měkkýšů. U mořských plžů a mlžů je význačnou larvou veliger, u sladkovodních mlžů glochidie. Až na výjimky jim chybí schopnost nepohlavního rozmnožování, rovněž schopnost regenerace měkkýšům chybí.

SCHRÁNKA

Schránka měkkýšů je nejrůznějším způsobem modifikovaná, vždy z uhličitanu vápenatého, v kalcitové nebo aragonitové formě. Tvoří ji tři vrstvy: vnější periostrakum, střední vrstva kalcitová prizmatická a vnitřní vrstva aragonitová (též porcelánová). Periostrakum (konchinová, konchiolinová vrstva) je tenká organická vrstva na povrchu schránky, tvořená proteinem konchinem. Kromě schránky může pokrývat i sifony a někdy přerůstá přes okraj schránky. Je lesklá, matná, může vybíhat do lamel a chloupků. Periostrakum má rohovou barvu, u sladkovodních mlžů bývá i zelené. Periostrakum je vylučováno okrajem pláště a v průběhu růstu se nezesiluje, naopak ve vrcholové části schránek se postupně stírá.

Prizmatická vrstva (ostrakum, hranolová vrstva) je tvořená z hranolů uhličitanu vápenatého, nejčastěji kalcitu, aragonit je znám u některých skupin mlžů (čeledi Unioidea, Trigonioidea). Hranoly jsou na sebe hustě natlačeny, spojeny tenkou vrstvou konchinu. Prizmatická vrstva je vylučována okrajem pláště a v průběhu růstu se nezesiluje.

K prizmatické vrstvě se na vnitřní straně schránek přikládá vrstva perleťová nebo porcelánová (hypostrakum). Je tvořena z aragonitu nebo méně často z kalcitu. Prostorově ji vytváří tabulkovité nebo vláknité krystalky navzájem spojené konchinem. Má perleťový lesk nebo je porcelánového vzhledu, u některých měkkýšů je průsvitná. Popsaná stavba schránek se může výrazně lišit mezi jednotlivými skupinami měkkýšů.

Schránka měkkýšů může být tvořena jedinou ulitou (přilipkovci, plži, kelnatky, hlavonožci), dvěma miskami (mlži) nebo ji tvoří několik vápnitých štítků. U primitivnějších měkkýšů je namísto schránky na povrchu těla vysoký počet vápnitých jehlic.

EKOLOGIE

V průběhu historie měkkýši osídlili všechna hlavní prostředí. Přežívají i aridních oblastech polopouští, největší rozvoj však mají v mělkovodním mořském prostředí. Jsou přítomni i ve velkých hloubkách oceánů, od paleozoika i v okolí termálních vývěrů na oceánském dně. V moři jsou součástí bentosu a to pohyblivého, pevně přisedlého i zahrabaného do dna. Někteří měkkýši vrtají do pevných podkladů (vrtaví mlži). Drobné formy s redukovanými schránkami jsou složkou zooplanktonu. Aktivními plavci (nektonem) se stali od počátku paleozoika hlavonožci. Měkkýši dokáží využít nejrůznější potravní zdroje. Primárně jsou spásáči, kteří pomocí raduly seškrabují nárůsty sinic a řas, v případě suchozemských plžů spásají vegetaci. Velká část měkkýšů, především mlži, jsou mikrofágové, filtrující drobný plankton a organický detrit z vody. Plži a někteří mlži vybírají organický detrit při lezení po dně. Jiní plži a hlavonožci jsou z velké části aktivní dravci, lovící jiné bezobratlé i ryby. K lovu využívají nejrůznější strategie. Dokonalá nervová soustava hlavonožců je nepochybně důsledkem predace na hbité kořisti. Hlavonožci ve starším paleozoiku a v menší míře i později byli na vrcholu potravní pyramidy v mořích.

Brakické prostředí a přílivo–odlivová zóna v mořích jsou hojně osídleny mlži a plži, kteří jeví schopnost tolerance ke směnám salinity a k občasnému vysychání. Projevuje se nižší druhovou pestrostí a naopak vysokým počtem jedinců.

Sladkovodní a suchozemské prostředí bylo osídleno plži a v malé míře i mlži. I když se někteří dokázali přizpůsobit i nepříznivým klimatickým podmínkám, zejména vysychání, největší rozmanitosti dosáhli

v humidním teplém klimatu s bujnou vegetací. Drobné ekologické niky a omezená pohyblivost podmiňuje velikost obývaného areálu. Taková prostředí, zejména ostrovního charakteru, k vysoké druhové pestrosti a endemismu suchozemských plžů. Příkladem jsou endemické fauny na Maltě a Baleárských ostrovech ve Středozemním moři.

Ze vzhledu zachovaných schránek a někdy i z dochovaných stop po činnosti (např. doupata vrtavých mlžů, stopy po predaci) můžeme velmi dobře odvodit způsob života fosilních forem. Časté jsou tvarové a funkční konvergence ve tvaru schránek a způsobu obživy mezi navzájem nepříbuznými skupinami plžů a mlžů.

GEOLOGICKÁ HISTORIE

Měkkýši se objevují na počátku kambria. V jeho průběhu zůstávají poměrně okrajovou skupinou živočichů, s malým počtem druhů a drobnou velikostí těla, převažují archaické formy (přilipkovci, bellerofontidi). Na počátku ordoviku dochází k rychlému rozvoji plžů a hlavonožců, z průběhu ordoviku následuje rozvoj mlžů. Od siluru jsou měkkýši důležitou skupinou v mořských ekosystémech, s mimořádným rozvojem hlavonožců, zejména loděnkovitých. V průběhu karbonu a permu jsou původní paleozoické čeledi mlžů a plžů postupně nahrazovány čeleděmi moderními a v mezozoiku tyto skupiny začínají vytvářet společenstva dnešního typu. V karbonu mlži a plži pronikají do sladkých vod, plži až na souš. V průběhu mezozoika dochází k rychlému rozvoji amonoidů, kteří na konci křídý vymírají. Od počátku terciéru se rozvíjí moderní plži, kteří společně s mlži tvoří převažující měkkýše v dnešních mořích. Četné linie plžů a mlžů (čeledi, rody) můžeme vysledovat hluboko do minulosti. Malé třídy (kelnatky, štitkonošci) nikdy nedosáhly většího rozšíření. Skupiny s velkým rozšířením ve starším paleozoiku (přilipkovci, bellerofontidi, rostroconchy) jsou dnes zcela okrajové nebo vyhynuly na konci paleozoika.

TAFONOMIE

Až na vzácné případy otisků celých těl známe s fosilními měkkýši pouze schránky. Zachovávají se velmi příznivě ve vápnitých sedimentech, naproti tomu v siliciklastických sedimentech bývají schránky částečně vylouženy až zcela rozpuštěny a zůstávají jen části s jiným chemickým složením. Příkladem jsou aptychy, které jsou příznivě zachovány díky kalcitovému složení, zatímco aragonitové ulity amonoidů jeví stopy koroze a někdy až stínový způsob zachování. Schránky měkkýšů často podléhají bioerozi. Pokud leží delší čas na dně, rozpadají se činností vrtavých hub, mechovek a jiných měkkýšů. V mělkovodním prostředí bývají schránky mořskou abrazí charakteristicky omlety a rozlámány. Významný je chemismus prostředí. Ve sladkých vodách o nižším pH jsou schránky korodovány a při nezakrytí sedimentem rychle mizí. Totéž platí o suchozemských plžích, kteří se dobře zachovávají ve vápnitých půdách (např. v krasových oblastech, ve spraších), naopak v kyselých lesních půdách se rychle rozkládají.

METODIKA VÝZKUMU

Tvar a stavba schránky měkkýšů má pro paleontologické studium měkkýšů prvořadý význam. Radiální a koncentrické linie, stavba ústí, svalové vtisky, vzhled protokonchy a neanické schránky mají velký taxonomický význam. Při studiu některých hlavonožců jsou nezbytné orientované řezů schránkou, které poskytují informace o stavbě sept a sifonální trubice. Schránky měkkýšů se z hornin nejlépe získávají plavením (z písků, z jílu, ze slínů, z rozvětralých vápenců). Při zachování v siliciklastických horninách se využívají pružné hmoty (např. latex, silikon) k odlévání tvaru a ozdoby schránky z negativního otisku. Silicifikace schránek měkkýšů ve vápnitých sedimentech, která je běžná v paleozoiku, umožňuje jejich uvolnění z pevné horniny pomocí roztoků kyselin (octové, mravenčí, chlorovodíkové).

SYSTÉM

Systematické členění kmene je víceméně ustálené, s devíti třídami (Chaetodermomorpha, Neomeniomorpha, Polyplacophora, Monoplacophora, Gastropoda, Scaphopoda, Bivalvia, Rostroconchia a Cephalopoda) a některými vymřelými skupinami kladenými do jejich příbuznosti (+ Hyolitha + Tentaculita). Členění v rámci velkých tříd je předmětem diskusí, zejména u plžů, kde některé fosilní nálezy nelze jednoznačně přiřadit ani k přílipkovcům ani k plžům bez změny původní koncepce těchto skupin.

Třída Chaetodermomorpha (= Caudofoveata)

(recent)

Tělo je protažené, červovité, několik cm dlouhé, s radulou, na povrchu s chitinózní kutikulou nesoucí šupinky. Hlava je nezřetelná. Malá plášťová dutina leží na konci těla a nese ktenidie. Jsou malou mořskou skupinou, u které neznáme nepochybné fosilní doklady. Problematická spodnokambrická fosilie *Halkieria* je některými autory považována za hypotetického předchůdce této skupiny. Podobně vypadá i kambrický rod *Wiwaxia*.

Třída Neomeniomorpha (= Solenogastres)

(recent)

Tělo je červovité, bez šupinek a ktenidií, na břišní straně s rýhou s lištami připomínajícími nohu. Fosilní zástupci nejsou známi.

Třída Monoplacophora – přílipkovci

(spodní kambrium – recent)

Tělo je drobné, bilaterálně symetrické, kryté kápovitou ulitou. Noha je kruhovitá, lemovaná štěrbinovitou plášťovou dutinou s několika páry žaber. Hlava nese jediný pár tykadel a není od těla zřetelně oddělena. V ústech leží radula, v žaludku je přítomen krystalický kuželík. V těle se opakují párovité orgány (gonády, vylučovací orgány, cévy), rovněž je přítomno několik párů retraktorů nohy. Schránka je kápovitá, drobná, s vrcholem posunutým dopředu, na vnitřní straně se vtisky několika párů retraktorů. Skupina je známa od spodního kambria a fosilní schránky jsou známy do devonu. Recentní zástupce byl objeven v roce 1953, v nedávné době byl nalezen i terciární zástupce. Přežívají ve velkých hloubkách oceánů jako pozůstatek kambrické evoluční fauny. Spodnopaleozoičtí přílipkovci jsou větší než recentní druhy a žili v mělkovodním mořském prostředí. Jejich schránky bývají někdy spirálně svinuté nad hlavu (exogastricky vinuté).

Rody: *Archinacella*, *Drahomira*.

Třída Polyplacophora – štítkonošci

(svrchní kambrium – recent)

Výlučně mořští měkkýši s bilaterálně symetrickým oválným tělem, krytým osmi vápnitými destičkami. Hlava je od těla oddělena rýhou, noha je velká, s přísavnou funkcí. Po stranách těla je štěrbinovitá plášťová dutina, ve které leží vysoký počet ktenidií. Hlava nese ústní otvor, tykadla a oči chybějí. Řiť je na konci těla. Nervová soustava je primitivního typu.

Schránka je tvořena osmi kloubnatě spojenými destičkami, umožňují stočení těla (volvaci). Po obvodu těla leží široký záhyb pláště (perinotum), které je pokryté vápnitými šupinkami nebo jehličkami. Desky schránky jsou složeny ze čtyř vrstev. Pod povrchových periostrakem leží porézní vápnité tegmentum, dále silné vápnité artikulamentum vytvářející kloubní plošky a vnitřní povrch vystýlá sklovité hypostrakum. Desky jsou perforované drobnými póry vyplněnými senzorickými orgány (estéty), které plní zrakovou funkci.

Skupina je známa od kambria, nikdy však nedosáhla většího rozšíření. Přednostně se vyskytuje v mělkovodním mořském prostředí, často v kryptických podmínkách (pod kameny, pod převisy). Pomocí raduly spásají povlaky řas, jimiž se živí.

Rody: *Helminthochiton*, *Rhombochiton*, *Chiton*, *Matthewia*.

Třída Scaphopoda – kelnatky

(ordovik – recent)

Málo početná, výlučně mořská skupina měkkýšů s malou, trubicovitou, k jednomu konci se zužující schránkou. Plášťová dutina je štěrbinovitá, bez žaber. Noha je krátká, trojlaločnatá, hlava je bez očí a tykadel, zato nese vyšší počet nitkovitých tykadélek (kaptákula) k vybírání potravy (organického detritu) ze sedimentu. Žijí zahrabaně v bahně, s užším koncem vysunutým nad dno.

Kelnatky jsou známy od ordoviku, hojnější jsou v relativně hlubokovodních sedimentech od křídý. Stejný způsob života jaký je znám u recentních kelnatek se předpokládá již u nejstarších ordovických forem (*Plagioglypta*).

Rod: *Dentalium*.

Třída Bivalvia – mlži

(kambrium – recent)

Měkkýši bez zřetelné hlavy, s tělem chráněným dvoumiskovou schránkou vytvářenou pláštěm, který splývá po stranách těla. Misky (lastury) jsou spojeny v hřbetní linii pružným vazem ze zesíleného periostraka (ligament), který misky rozevírá, nebo dochází k jeho poklesu mezi lastury a vzniká pružný špalíkovitý útvar (resilium) nesený na výběžku zámku (chondrofor). Proti rozevírání působí dva skupiny svalů (svěrače, adduktory), které přirůstají ke stěně lastur v přední a zadní části misek. Lastury jsou kloubně spojeny v zámkové linii zámkem. Noha je primárně velká, druhotně bývá redukována u přisedlých forem. Noha je vysunována mezerou mezi předními laloky pláště a slouží k pohybu a čechrání sedimentu. V noze bývá byssová žláza, produkující pevná vlákna k přichycení k podkladu (byssová vlákna). Vysouvání nohy se děje tlakem hemolymfy, zatažení pomocí svalů (zatahovače, retraktory) upnutých ke stěně misek ve vrcholové části lastur. Žábry jsou silně modifikované. Původní lupínkovité žábry (ktenidie) jsou většinou nahrazeny nitkovitými (filibranchie) nebo lamelovitými (lamellibranchie) žábry; žábry mohou i zaniknout a namísto nich se objevuje příčná horizontální přihrádka (septibranchie). Žábry kromě dýchání slouží i k filtraci potravy (detritu, planktonu) z vody, malá část mlžů potravu vybírá ze sedimentu nebo loví větší kořist. Voda se dostává do plášťové dutiny přijímacím otvorem při zadním okraji (inhalantní otvor), v jeho blízkosti se nachází i otvor vyvrhovací (exhalační otvor), kterým voda opouští plášťovou dutinu. Otvory bývají protaženy do sifonů, které někdy mají i společný obal, potažený periostrakem nebo inkrustovaný uhličitánem vápenatým.

SCHRÁNKA

Podle pozice na těle rozlišujeme lasturu levou a lasturu pravou. Rovina symetrie tak leží mezi lasturami. Mezi vrcholy leží u některých misek zámkové políčko (area) nebo jsou před a za vrcholem

plošky odlišené od zbývajícího povrchu misek jinou ozdobou a rýhou (štítek, lunula). Lastury jsou kloubně spojené v zámkové linii, v které leží vyšší počet zubů stejného tvaru a velikosti (taxodontní zámek) nebo jsou zde dva či tři zámkové zuby pod vrcholem misek (heterodontní zámek). V průběhu evoluce vznikla i další uspořádání. Dysodontní zámek je tvořen malým počtem drobných zoubků při okraji misky. Isodontní zámek tvoří velké zuby po obou stranách jamky ligamentu. Schizodontní zámek je z velkých zubů nesoucích na povrchu rýhy kolmé k protažení zubu. Desmodontní zámek tvoří nově tvořené lišty při okraji misek, zatímco původní zuby jsou malé nebo zcela chybí. Na vnitřním povrchu misek jsou patrné vtisky předního a zadního adduktoru, spojené více či méně patrnou plášťovou linií. Jsou-li stejnoměrně vyvinuty oba dva svaly, hovoříme o izomyárním uspořádání, je jeden vtisk výrazně zmenšen, jde o anizomyární uspořádání. V závislosti na způsobu života může jeden svalový vtisk být i zcela redukován, tzv. monomyární uspořádání. Plášťová linie, jako důsledek přechodu na infauní způsob života a tvorbu a prodloužení sifonů, bývá v zadní části prohnuta a vzniká plášťový záhyb. Povrch misek nese koncentrickou (přírůstkové linie, valy) nebo radiální (žebra, žebírka, linie) ozdobu. Křížením obou směrů vznikají ostny a bradavky na povrchu misek. Divarikátní ozdoba probíhá kose k oběma směrům a vzniká jako funkčně morfologické přizpůsobení k zahrabání do sypkého sedimentu. Stavba stěna misek odpovídá obecné stavbě schránek měkkýšů, u některých skupin bývá mohutně vyvinuta aragonitová perleťová vrstva.

EKOLOGIE

Mlži žijí v moři, jen malá část osídlila i sladké vody. Žijí převážně hrabavě, V takovém případě jsou více či méně zabořené do sedimentu, se sifony vysunutými nad dno. Přejít s přisedlým epibentickému způsobu života vedl k tvorbě přichycovacích orgánů (byssová vlákna) nebo k přímé cementaci schránky. Přisedlý způsob života někdy vede ke ztrátě symetrie. Někteří mlži vrtají do pevných pokladů, které mechanicky, chemicky či oběma způsoby narušují. Tento kryptický způsob života vedl ke zmenšení, ztenčení a až k téměř úplné redukci schránky. Menší část mlžů leží volně na dně nebo je schopna i krátkodobého plavání klapáním misek a vytlačováním vody z plášťové dutiny. Morfologie schránek dokonale odráží způsob života, což umožňuje velmi přesné paleoekologické rekonstrukce založené na fosilním materiálu.

EVOLUČNÍ HISTORIE

Mlži se objevují ve spodním kambriu, většího rozšíření dosahují od svrchního ordovíku. Již v ordovíku se objevují heterodontní typy, i když dominantní zůstávají mlži s taxodontním zámekem, zejména mlži paleotaxodontní. Na počátku mesozoika začínají vytlačovat konkurenční ramenonožce a od jury jsou převažující skupinou bentických filtrátorů. Ve sladkovodním prostředí se mlži objevili na počátku karbonu. Četné dnes žijící čeledi a rody můžeme vysledovat hluboko do minulosti (křída, jura), ale jsou četné tvarové a funkční konvergence mezi nepříbuznými skupinami. Některé typické skupiny mlžů se vyhranily ekologicky a funkčně-morfologicky již na konci paleozoika a v mezozoiku (např. hřebenatky v karbonu, ústřice v juře) a přežívají v nezměněné formě do recentu. V současnosti mlži dosahují maximálního rozvoje v celé geologické historii skupiny s asi 8 tis. popsány druhy.

Podtřída Protobranchia

(ordovik – recent)

Drobní mlži s aragonitovými lasturami, taxodontním zámekem, protobranchiemi, žijící semiinfauně. Potravu vybírají příústními papilami ze sedimentu. Je to skupina významná pro spodní paleozoikum

Rody: *Ctenodonta*, *Nucula*.

Potřída Cryptodontia

(ordovik – recent)

Mlži drobné až střední velikosti s aragonitovými lasturami a dysodontním typem zámku. Žijí infauně i epifauně. Skupina byla velmi rozšířená v paleozoiku.

Rody: *Cardiola*, *Cardiolinka*, *Eopteria*, *Panenka*, *Slava*, *Solemya*.

Podtřída Pteriomorphia

(ordovik – recent)

Heterogenní skupina byssálních mlžů s různým utvářením svalů a zubů. Lastury jsou kalcitické, aragonitové nebo obojí.

Řád Arcoida

Mlži s oběma adduktory shodné velikosti (izomyární), zřetelným zámkovým polem a taxodontním zámkem. Žábry jsou filibranchie.

Rody: *Anadara*, *Arca*, *Glycymeris*, *Limopsis*.

Řád Mytiloida

Mlži z redukovaným předním svěračem (anizomyární) a dysodontním zámkem. Žábry jsou filibranchie nebo lamellibranchie. Někteří vrtají do tvrdého podkladu.

Rody: *Lithophaga*, *Modiolus*, *Mytilus*, *Pinna*.

Řád Pterioda

Anizomyární nebo monomyární mlži s filibranchiemi nebo lamellibranchiemi, velmi významní jsou od mezozoika. Zámek je často isodontní. Někteří jsou byssální, jiní využívají cementace k podkladu, někteří leží volně na dně. Častá je ztráta tělní symetrie a redukce nohy.

Rody: *Actinopteria*, *Babinka*, *Exogyra*, *Flabellipecten*, *Gervillia*, *Gryphaea*, *Chlamys*, *Inoceramus*, *Lima*, *Lopha*, *Ostrea*, *Oxytoma*, *Pecten*, *Posidonia*, *Pteria*, *Pterinopecten*.

Podtřída Palaeoheterodonta

(ordovik – recent)

Mlži s aragonitovými miskami, často velmi silnostěnnými, s mohutně vyvinutým zámkem. Je významná pro paleozoikum a mezozoikum a zahrnuje většinu velkých sladkovodních mlžů.

Řád Modiomorphoida

Paleozoická skupina, ze které vznikla většina pozdějších mlžů z heterodontním typem zámku. Jsou významní pro ordovik a silur.

Rody: *Modiolopsis*, *Redonia*.

Řád Unioida

Morfologicky konzervativní skupina sladkovodních mlžů s dlouhou geologickou historií. Mají heterodontní typ zámku.

Rod: *Unio*.

Řád Trigonoida

Velcí mlži s trojúhelníkovitými silnostěnnými lasturami a schizodontními zuby. Byli významní v průběhu mesozoika, v současnosti jsou skupinou mizející, jen s malým počtem převážně tropických druhů.

Rod: *Trigonia*.

Podtřída Heterodonta

(ordovik – recent)

Heterodontní mlži s lamelibranchiemi, většinou s aragonitickými lasturami. Žijí převážně zahrabáni hlouběji do dna a s jeho povrchem jsou spojeni dlouhými sifony.

Řád Veneroida

Velmi početná skupina s pravým heterodontním typem zámku, silnými až tenkostěnnými lasturami. Většinou žijí mělce až hluboce zahrabáni do sypkého sedimentu.

Rody: *Cardita*, *Cerastoderma*, *Chama*, *Divaricella*, *Donax*, *Crassatella*, *Linga*, *Lucina*, *Megaxinus*, *Pelecypora*, *Tellina*, *Venerupis*, *Venus*.

Řád Myoida

Mají tenkostěnné a někdy až redukované lastury, často vrtají do pevného podkladu. Sifony jsou dobře vyvinuté.

Rody: *Corbula*, *Pholas*, *Teredo*.

Řád Hippuritoida – rudisti

Vymřelá skupina se silnostěnnými, koraloidními, inekvivalvními lasturami, přizpůsobenými k cementaci na pevném podkladu. Měli útesotvorný význam v teplých mořích křídového období.

Rody: *Diceras*, *Hippurites*, *Radiolites*.

Podtřída Anomalodesmata

(ordovik – recent)

Hrabavé nebo vrtavé formy často silně modifikovaného vzhledu. Zámek mají desmodontního typu. Skupina je poměrně rozšířená v mesozoiku.

Rody: *Edmondia*, *Pholadomya*, *Pleuromya*.

Třída Rostroconchia – rostrokonchie

(spodní kambrium – svrchní perm)

Vymřelá skupina měkkýšů s bilaterálně symetrickou jednolitou schránkou (dissokoncha) připomínající schránku mlžů. Pevná stěna podél dorzálního okraje však neumožňuje pootevření "misek". Na

schránce jsou dva otvory. V přední části je větší otvor k vysouvání nohy, v zadní části při hřbetní straně je trubicovitý otvor (rostrum), kterým byla přiváděna voda do plášťové dutiny. V přední části bývá uvnitř schránky příčná přepážka (pegma). Povrch schránky je hladký nebo je pokryt silnými, často i dutými radiálními žebry. Na vnitřním povrchu je patrná plášťová linie.

Rostroconchy byli výlučně mořští měkkýši, semiinfauně nebo infauně žijící v sypkém sedimentu. Potravu získávali filtrací či vybíráním detritu.

Jsou zřejmě výchozí skupinou, ze které v průběhu paleozoika vznikly dvě skupiny měkkýšů: mlži a kelnatky. Mlži vznikli ztrátou mineralizace podél hřbetní linie v kambriu. Kelnatky vznikly protažením schránky v ordoviku. Skupina se dělí na dva řády.

Řád Ribeirioida – ribeirie

(spodní kambrium – silur)

Schránky jednodušší, protažené, s jedním nebo dvěma pegmaty, na povrchu s nevýraznou ozdobou.

Rod: *Ribeiria*.

Řád Conocardioida – konokardie

(svrchní kambrium – svrchní perm)

Schránky silně klenuté, s dlouhým rostrem, pegma většinou chybí. Povrch schránky s nápadnými žebry. Přes hřbetní linii přerůstá jen jediná vrstva schránky.

Rody: *Conocardium*, *Eopteria*.

Třída Gastropoda – plži

(spodní kambrium – recent)

Měkkýši s tělem zřetelně rozčleněným na hlavu, nohu a útrobní vak, které pláštěm který vylučuje spirálně vinutou ulitu z jediného celku, u některých skupin i trvalé víčko. Hlava je rypákovitá nebo chobotovitá, s ústním tvorem s radulou a odontoforem. Na hlavě je jeden či dva páry tykadel a oči. Od nohy a útrobního vaku hlava není zřetelně oddělena. Noha je plochá, svalnatá, silně žláznatá a slouží k lezení po podkladu. Útrobní vak je spirálně stočený, čehož důsledkem je ztráta bilaterální symetrie a překřížení nervových drah. Plášťová dutina je stočena nad hlavu nebo leží na pravé straně těla u recentních forem, u vyhynulých forem mohla pravděpodobně ležet i nad zadní části nohy. V dutině leží jeden nebo dvě ktenidie, ústí do ní vývody gonád, ledvin a řitní otvor. K dýchání u suchozemských plžů slouží plice tvořené prokrvenou stěnou plášťové dutiny. V těle jsou zachovány pouze zatahovače (retraktory) nohy, přichycené ve vrcholové části schránky. Trávicí soustava začíná ústy, do kterých ústí mohutné slinné žlázy, schopné produkovat toxiny nebo chemicky agresivní látky (kyseliny) sloužící k lovu kořisti. Střevo je stočeno kličkou v útrobním vaku a přiléhá k němu velký hepatopankreas.

U plžů dochází v průběhu ontogeneze k přetočení (torzi) útrobního vaku o 180°. Dochází tím k překřížení nervových provazců (streptoneurie, chiasmoneurie). Zpětným stočením dochází k narovnání provazců (euthyneurie), kterou nacházíme u plžů plicnatých a zadožábých. Důsledkem chiasmoneurie je přemístění plášťové dutiny se žábami před srdce nebo naopak opětovné posunutí posunutí žaber za srdce (euthyneurie). Voda je do plášťové dutiny nasávána inhalantním otvorem, který je často dlouze vytažen do trubicovitého inhalantního sifonu. Z dutiny je voda odváděna exhalantním otvorem (sifonem), jímž proudící voda vynáší odpadní látky s plášťové dutiny. Průběh sifonů je dobře patrný na ulitách jako zářezy a sifonální kanály. U vyhynulé skupiny bellerofontidů nacházíme

zachovanou bilaterální symetrii. Pravděpodobně představují skupinu, která neprodělávala v ontogenezi torzi. Plášťová dutina byla nad koncem těla s párovitě uspořádanými žábry.

SCHRÁNKA

Ulity plžů jsou podle způsobu vinutí rozlišovány pravotočivé a levotočivé. Hyperstrofické ulity jsou jen zdánlivě levotočivé, neboť tělní organizace je shodná pravotočivými plži. Podle způsobu vinutí se rozlišují planispirální, pseudospirální a helikoidní ulity, některé ulity jsou kuželovité nebo kápovité. Na ulitě se rozeznává počáteční komůrka (protoconcha), ze které vybíhají závity oddělené švy (suturami). V ose vinutí leží sloupek (kolumela) nebo, pokud zůstává zachována v ose vinutí šterbina, vzniká píštěl (umbilicus). Ústí ulity nese na vnější straně vnější pysk, na straně vnitřní se vytváří pysk vnitřní. Pysky bývají obvykle zesíleny nánosem hmoty schránky (kalus), bývají zde zuby a lišty. Na spodním konci ústí bývá hluboký zářez vytažený často do dlouhého kanálu. Je to zářez pro inhalantní sifon. Exhalantní sifon nebývá tak nápadný a přiléhá ke švu při horním okraji ústí nebo vytváří zářez na vnější straně ústí. Při zarůstání tento anální zářez mívá odlišnou ozdobu a vytváří tzv. selenizónu. Povrch ulit může být hladký a lesklý, častěji je povrch se strukturami ve spirálním směru (podélné linie) nebo ve směru přírůstkovém (příčné linie). Kombinací obou směrů vznikají hrbolky, trny, ostny a lamely. Ostny vznikají i z dlouhých trubcovitě stočených výběžků pláště (tzv. varix), které vznikají periodicky při zpomalení růstu schránky.

Ústí bývá uzavíráno trvalým víčkem (operkulum), které má koncentrickou nebo spirální strukturu, může být mineralizované nebo jen rohovité. U suchozemských plžů slouží k ochraně proti vyschnutí víčko dočasné (epifragma), které je odvrhováno.

EKOLOGIE

Plži jsou nejúspěšnější skupinou měkkýšů, kteří postupně osídlili sladké vody i suchozemské prostředí. Dokázali se přizpůsobit i mimořádně suchým podmínkám v aridních oblastech, nevyhovuje jim však chladné klima. V moři osídlili mělkovodní i hlubokovodní prostředí, jsou dobře přizpůsobeni přílivu–odlivové zóně a jako zooplankton jsou rozšířeni i na otevřeném oceánu. V průběhu evoluce došlo opakovaně k redukci až ztrátě ulity. U takových zástupců ochranu před predátory zajišťují dráždivé a toxické látky v těle. Plži jsou aktivně pohybliví, jen malá část (nedovitky, čeleď Vermetidae) přešla k sesilnímu způsobu života doprovázenému ztrátou spirálního stočení ulity. Spásají řasy nebo vegetaci, řada plžů je dravých a potravně specializovaných na určitý druh kořisti, někteří lapají potravu na slizové plochy. Z morfologie schránek není tak dobře patrný způsob života jako u mlžů. Tvarové konvergence nejsou běžné u mořských forem, naproti tomu jsou velmi časté u plžů suchozemských. Jsou nejpočetnější skupinou měkkýšů, s asi 50 – 100 tis. druhy, počet fosilních se odhaduje přibližně stejný.

EVOLUČNÍ HISTORIE

Plži se objevují ve spodním kambriu, ale taxonomie většiny malých kápovitých i spirálně stočených schránek je velmi problematická. K plžům jsou kladeny problematické rody *Helcionella*, a *Coreospira*. V průběhu kambria a na počátku ordoviku dochází k prvnímu rozvoji plžů. Významnou skupinou té doby byli bellerofontidní plži. Jejich taxonomické postavení je předmětem diskuzí, protože mají zachovanou bilaterální symetrii a na okraji ústí mají hluboký zářez. První asymetričtí plži jsou známi ze svrchního kambria. V průběhu ordoviku až karbonu se gastropodové fauny staly velmi bohaté, ekologicky rozrůzněné a zaujímaly shodné niky jako moderní formy. První suchozemští plži, odvození z předožábrých se objevili v karbonu, plicnatí plži se vznikají v triasu (?) a dosáhli prvního většího rozvoje v jure a křídě. Stejně jako ostatní skupiny, i paleozoičtí plži byli ovlivněni vymíráním na konci permu. V průběhu mezozoika došlo k rozvoji nových skupin a tento proces probíhá do současnosti.

Vrchol rozvoje dosáhl v kenozoiku. Planktonní plži (pteropodi) se objevují v eocénu a jsou významnou horninotvornou skupinou vytvářející pteropodový hlen na dně hlubšího šelfu.

Klasifikace plžů je založena na anatomické stavbě a charakteru protokonchy.

Řád Patellogastropoda

(trias – recent)

Plži s nízce kuželovitou schránkou, odolnou radulou a bez ktenidií. Jsou herbivorní.

Rod: *Patella*.

Řád Vetigastropoda

(kambrium – recent)

Vývojově archaická skupina plžů, s hlubokým sifonálním zářezem, částečně zachovalou párovitostí v tělních orgánech, speciální strukturou stěny, trvalým víčkem a silnou perleťovou vrstvou u mnoha skupin. Do této skupiny je možno zahrnout i některé paleozoické skupiny nejistého postavení (bellerofontidi, macluritidi). Skupina mořská, sladkovodní, s malým počtem i suchozemských zástupců.

Rody: *Bellerophon*, *Calliostoma*, *Euomphalopterus*, *Fissurella*, *Gibbula*, *Haliotis*, *Kodymites*, *Lesuerilla*, *Oriostoma*, *Pleurotomaria*, *Sinuities*, *Tropidodiscus*.

Řád Neritimorpha

(silur?, trias – recent)

Skupina charakteristická unikátním typem protokonchy, obvykle s rychle se rozšiřujícími závity na ulitě. Osídlují moře a v menší míře i brakické i sladké vody. Jsou herbivorní.

Rody: *Platyceras*, *Nerita*, *Theodoxus*.

Řád Caenogastropoda

(ordovik – recent)

Skupina zahrnující 60 % recentních plžů, s tvarově rozmanitými schránkami, charakteristicky vinutou protokonchou a častou potravní specializací včetně predace.

Rody: *Aporrhais*, *Athleta*, *Calyptrea*, *Cancellaria*, *Cerithium*, *Conus*, *Cypraea*, *Fasciolaria*, *Fusinus*, *Paleozygopleura*, *Murex*, *Nassa*, *Natica*, *Strombus*, *Trivia*, *Turritella*.

Řád Heterobranchia

(karbon – recent)

Mořští plži, kteří částečně nebo zcela ztrácejí ulitu. Dochází u nich ke zpětnému otočení útrobního vaku a postavení žábry za srdcem. Skupina zahrnuje spíše menší plže, často s druhotnými žábry na hřbetní straně těla. Do skupiny patří i planktonní pteropodi a nahožábří plži. Fosilní jsou známi od karbonu, jsou však poměrně vzácní. Do skupiny i sladkovodní a terestrickí plži, klasicky tvořící skupinu Pulmonata (jsou uvedeni samostatně).

Rody: *Bulla*, *Cylichna*, *Retusa*.

Skupina Pulmonata – plicnatí

(jura – recent)

Suchozemští, druhotně sladkovodní plži bez žaber, dýchající pomocí prokrvené stěny plášťové dutiny nebo celým povrchem těla. Ulita je zachována, většinou jednoduchého helikoidního typu nebo byla částečně až zcela redukována. Fosilní jsou známi od jury, s rychlým rozvojem od terciéru.

Rody: *Achaeozonites*, *Buliminus*, *Cepaea*, *Columella*, *Gyraulus*, *Helicopsis*, *Lymnaea*, *Pupilla*, *Planorbis*, *Succinea*.

Třída Cephalopoda – hlavonožci

(kambrium – recent)

Měkkýši s bilaterálně symetrickým tělem a silně modifikovanou nohou. Noha je přeměněná na ramena a chapadla s přísavkami, přísavnými rýhami a háčky k lovu, a na svalnatou nálevku (hyponom) u ústí plášťové dutiny. Počet ramen může být různý. U loděnek dosahuje až devadesáti, zatímco u moderních hlavonožců (sépie, chobotnice) je ustálen na počtu deseti nebo osmi. Hlava je od útrobního vaku nezřetelně oddělena. Plášť vylučuje schránku z uhličitanu vápenatého, většinou z aragonitu. Vnější schránka může být přítomna nebo je redukována na vnitřní opornou strukturu. Schránka je vyplněná komůrkami s plynem a slouží kromě ochrany i jako hydrostatické zařízení. Kromě gonád, trávicího a vylučovacího ústrojí ústí do plášťové dutiny i inkoustová žláza. Plášť zakrývající plášťovou dutinu je svalnatý a jeho stahem dojde skrze hyponom k vystříknutí vody a reaktivnímu pohybu těla vzad. K plavání slouží ploutvičkový lem nebo pár ploutviček po stranách těla.

Trávicí soustava hlavonožců začíná na hlavě ústy, která jsou obklopena věncem ramen. V ústech je zobákovitá čelist a radula, sloužící k ukousnutí a rozmělnění kořisti, časté je napojení na jedovou žlázu. Ze žaludku vybíhají slepé výběžky. Vylučovacími orgány jsou ledviny. Dýchacími orgány jsou ktenidie, buď v jediném nebo ve dvou párech. Jejich počtu odpovídá i počet srdečních síní. Nervová soustava je velmi dokonalá, s komorovým okem a koncentrací ganglií do mozku, který je bývá uložen v chrupavčité schránce. Mají dokonalé hmatové orgány, jsou mimořádně pohybliví a mají velkou schopnost přizpůsobení se struktuře a barvě podkladu. Barvoměnu těla umožňují pigmentové buňky v pokožce (chromatofory). Hlubinní hlavonožci mají světélkující orgány (luminifory). Hlavonožci jsou gonochoristi, s vnějším oplozením, často s péčí o vajíčka. Po páření a vykladení vajíček hlavonožci odumírají.

SCHRÁNKA

Schránka hlavonožců je z jediného celku a má tvar protáhlého kužele. Je primárně přímá nebo slabě zahnutá, časté je spirálnímu stočení. V průběhu vývoje se schránka různým způsobem modifikovala na vnitřní oporné zařízení. U některých evolučně pokročilých skupin hlavonožců schránka zanikla úplně.

Schránka je uvnitř dělená přepážkami (septy) do jednotlivých plynových komor, které vytváří fragmokon. Septa jsou vylučována povrchem pláště v zadní části těla, které vyplňuje největší obytnou komůrku při ústí schránky. Ve schránce je tělo přidržováno tkáňovým provazcem (sifonální provazec), který je uchycený v počáteční komůrce (protoconcha) na vrcholu schránky. Provazec prochází trubicovitým útvarem (sifonální trubice) propojujícím jednotlivé plynové komůrky. Septa mohou být jednoduše klenutá nebo až velmi složitě zprohýbaná. Jejich kontaktní linie s vnější stěnou schránky je označována jako šev (sutura). Průběh švu má velký taxonomický význam. U loděnkovitých a některých spodnopaleozoických hlavonožců je sutura přímá nebo slabě prohnutá. U amonoidů je sutura zvlněná až silně rozvětvená, se složitě utvářenými sedly a laloky. V okolí perforace septa

sifonální trubicí je povrch septa vyhnutý (sifonální oblina), směr vyhnutí a místo perforace septa má taxonomický význam. U loděnkovitých hlavonožců oblina směřují k vrcholu schránky, u amonoidů je tomu naopak. Stěna sifonální trubice (spojovací prstence se sousedními oblina) je porézní a průchodná pro plyny. Umožněna je tím regulace tlaku plynu ve schránce a tím i kontrola hydrostatického vztahu. V okolí sifonální trubice bývají ve schránce různé druhotné (kamerální) uložení. Jejich rozmístění a tvar má systematický význam. Tvar a schránek může být různý. Rozeznáváme schránky přímé (ortokonní), prohnuté (cyrtokonní), spirálně vinuté s nezakrytými staršími závití (evolutní) nebo se závití zakrytými posledním závitěm (involutní), případně i schránky zcela nepravidelné. Povrch ulity může být hladký či nést různou podélnou či příčnou skulpturu. Kýl, příčná jednoduchá i dělená žebra, hrbolky a krátké trny jsou vyvinuty zejména na povrchu schránek amonoidů.

U hlavonožců dvoužábřích schránka prošla redukcí a posléze se zůstala jen vnitřní opornou a hydrostatickou strukturou. U belemnitů došlo k zesílení stěny schránky a zmenšení fragmokonů s plynovými komůrkami. Vzniklo masivní rostrum z radiálně a koncentricky rozmístěných kalcitických krystalů. Na vnitřním konci rostra (v jamce zvané alveola) je vsazen fragmokon, který je hřbetní straně protažen do aragonitového proostraka. U sépií je rostrum redukováno na drobný trnovitý výběžek a sépiová kost (sepion) je tvořena pevným proostrakem, ke kterému na břišní přiléhá křehká porézní vrstva odpovídající fragmokonu. U teuthidních hlavonožců zaniká i fragmokon a jejich tělní opora (gladius) je pozůstatkem proostraka. U některých hlavonožců je přítomno víčko (aptycha) kalcitického složení.

EKOLOGIE

Hlavonožci jsou nektonní nebo nektobentické živočichové. Jsou výhradně mořští aktivní dravci. Pravděpodobné pokusy o filtraci spojenou se sesilným způsobem života nebyly evolučně úspěšné. Dokáží rychle plavat, často vytváří hejna. Jsou citliví na pokles salinity. V paleozoiku žili především v mělkých mořích, v průběhu mezozoika osídlili i hlubší prostory na otevřeném moři. V současnosti jsou především hlubinným nektonem otevřeného oceánu, s řadou přizpůsobení velkým hloubkám (mají luminifory, vyvinuly se u nich různé orgány a složité strategie k lapání kořisti apod.). Mělkovodní druhy se predací vyhýbají pomocí dokonalého maskování. Dnes je známo asi 6 tis. druhů, počet fosilních hlavonožců činil několik desítek tisíc.

GEOLOGICKÁ HISTORIE

Hlavonožci se vyvinuli ve spodním kambriu z přílipkovců. Došlo k vytažení vrcholové části schránky, jejímu předělení septy a ke vzniku plynových komůrek jako orgánu umožňujícího volný pohyb ve vodě. U nejstarších hlavonožců (*Plectronoceras*) ze svrchního kambria se ještě předpokládá existence nohy, tělo však již bylo nadlehčováno plynovými komůrkami ve vrcholové části schránky. Mohutnou radiaci prodělávají hlavonožci ve spodním ordoviku. Vzniká více skupin (endoceráti, ellesmeroceráti, tarfyoceráti aj.) jako důsledek přizpůsobení se dravému způsobu života, rychlému pohybu a velké manévrovací schopnosti. V průběhu ordoviku, siluru a devonu byli hlavonožci významnými dravci, od devonu počali být zatlačováni rychle se rozvíjejícími obratlovci. Ke konci devonu řada linií mizí a přežívají jen některé skupiny, zejména amonoidi. Tato skupina s exogastricky vinutými schránkami a složitě členěnými suturami byla dokonale přizpůsobena vznosu a tlaku vody i ve větších hloubkách. Od triasu se začala silně diverzifikovat a prodělala rychlý rozvoj v juře a křídě, se střídajícími se etapami diverzifikace a vymírání. Na konci křídě amonoidi zcela vymírají. Ve svrchním paleozoiku vznikají další linie, u kterých došlo ke zmenšení schránky a jejímu ponoření do těla jako vnitřní opory. Zejména linie belemnitů je v mezozoiku srovnatelně úspěšná jako amonoidi. Postupnou redukcí schránky u belemnitů dochází k vzniku současných skupin hlavonožců. Dvoužábří hlavonožci (kalmaři, olihně) a předchůdci sépií a chobotnic se objevují v juře a křídě.

Potřída Nautiloidea – nautiloidi

(svrchní kambrium – recent)

Mají vnější schránku, přímou, zakřivenou nebo spirálně stočenou, s jednoduchými švy a povrchem nesoucím nevýraznou ozdobu. Sifonální trubice leží většinou v ose schránky nebo je posunuta k okraji. U některých skupin jsou přítomny složité struktury na spojovacích prstencích a sifonálních oblinách. Mají dva páry žaber.

Řád Endoceratida – endoceráti

(svrchní kambrium – silur)

Primitivní nautiloidi se širokou, ventrálně ležící válcovitou sifonální trubicí, u některých uvnitř se složitými strukturami (endokony) a přímou až endogastricky spirálně vinutou schránkou. Skupina prodělává maximální rozvoj ve spodním a středním ordoviku, v siluru vymírá.

Rody: *Bathmoceras*, *Cameroeras*, *Endoceras*.

Řád Tarphyceratida – tarfyceráti

(střední ordovik – svrchní devon)

Schránka je exogastricky spirálně vinutá, s velkou protokonchou a válcovitou sifonální trubicí. Největší rozvoj prodělávají ve svrchním ordoviku a siluru.

Rody: *Discoceras*, *Peismoceras*, *Ophioceras*, *Tarphyceras*, *Trocholites*.

Řád Discosorida – discosoridi

(střední ordovik – svrchní devon)

Schránka je endogastricky zakřivená, mírně stlačená, se sifonální trubicí na břišní straně a plochými spojovacími prstenci. Největší rozvoj prodělávají v siluru a devonu.

Rod: *Phragmoceras*.

Řád Oncoceratida – onkoceři

(střední ordovik – střední karbon)

Schránka je exogastricky zakřivená, se sifonální trubicí na břišní straně a stlačenými spojovacími prstenci. Obývací komůrka je krátká. Maximální význam mají v devonu, do karbonu přežívají v malém počtu.

Rod: *Oncoceras*.

Řád Orthoceratida – orthoceři

(spodní ordovik – trias)

Schránka je přímá až slabě zakřivená, se sifonální trubicí v její ose. U některých forem může docházet až k extrémnímu zkrácení schránky nebo k jejímu spirálnímu stočení a k posunutí trubice k břišní nebo hřbetní straně. Řád je velmi heterogenní s některými skupinami s významnými kamerátními

uloženinami (podřád Actinoceratina). Největšího rozmachu dosahují v siluru, devonu a ve spodním karbonu, pak jejich význam plynule klesá a vymírají na konci triasu.

Rody: *Actinoceras*, *Ascoceras*, *Kionoceras*, *Lituites*, *Michelinoceras*, *Orthoceras*, *Spiroceras*.

Řád Nautilida – loděnký

(devon – recent)

Schránka je exogastricky svinutá, s úzkou sifonální trubicí v ose schránky. Objevují se ve spodním devonu, největšího rozšíření dosahují v karbonu a permu, v recentu pět až sedm druhů.

Rody: *Aturia*, *Hercoglossa*, *Nautilus*.

Podtřída Ammonoidea – amonoidi

(spodní devon – svrchní křída)

Mají vnější schránku, nejčastěji spirálně stočenou, často se složitou ozdobou na povrchu. Šev je složitý, se sedly a laloky, sifonální trubice leží při břišní straně. Počet žaber není známý.

Řád Anarcestida – anarcestidi

(spodní devon – perm)

Schránka je přímá až spirálně stočená, s velkou protokonchou a jednoduchým agoniatickým typem švu. Schránka má píštěl. Zahrnuje čtyři podřady s výchozí skupinou baktritů (podřád Bactritina), kteří měli ortokonní až cyrtokonní schránky. Největší rozmach prodělávají ve středním a svrchním devonu.

Rody: *Anarcestes*, *Anetoceras*, *Bactrites*, *Manticoceras*, *Mimogoniatites*, *Pinacites*.

Řád Clymeniida – klymenie

(svrchní devon)

Amonoidi s okrajovou sifonální trubicí při hřbetní straně těla. Schránka je někdy trojúhelníkovitě vinutá. Sutura je goniatického typu.

Rody: *Clymenia*, *Wocklumeria*.

Řád Goniatitida – goniatiti

(střední devon – svrchní perm)

Amonoidi se sifonální trubicí na břišní straně, s goniatickým švem z osmi laloků.

Rody: *Tornoceras*, *Goniatites*.

Řád Prolecanitida – prolekaniti

(spodní karbon – svrchní perm)

Schránka je hladká, s velkým píštělem a sifonální trubicí na břišní straně. Šev je goniatický až ceratický.

Řád Ceratitida – ceratiti

(svrchní perm – svrchní trias)

Schránka je silně zdobená, s břišní sifonální trubicí a ceratitovým švem. Skupina prodělala mohutný rozvoj v triasu, pak vymírá.

Rody: *Ceratites*, *Pinacoceras*.

Řád Phylloceratida – fyloceráti

(trias – křída)

Schránky hladké nebo slabě zdobené, s typickým fyloidním švem. Vinutí je většinou involutní. Velmi vyhraněná skupina s největším rozvojem ve spodní juře.

Rod: *Phylloceras*.

Řád Lytoceratida – lytoceráti

(jura – křída)

Schránky lehce stočené nebo s rozvinutou schránkou, se složitou suturou.

Rody: *Lytoceras*, *Spiroceras*.

Řád Ammonitida – amoniti

(svrchní trias – svrchní křída)

Schránky stočené, často dimorfní, s nápadnou ozdobou a amonitovou suturou.

Rody: *Cardioceras*, *Collignoniceras*, *Dactylioceras*, *Hoplites*, *Lewesiceras*, *Macrocephalites*, *Mantelliceras*, *Oppelia*, *Parkinsonia*, *Perisphinctes*, *Schloenbachia*.

Řád Ancyloceratina – ancyloceráti

(křída)

Schránka spirálně stočená nebo různě rozvinutá, někdy až nepravidelně vinutá. Největšího rozvoje dosahují ve spodní křídě.

Rody: *Ancyloceras*, *Baculites*, *Hamites*, *Hamulina*, *Scaphites*, *Spiroceras*, *Turrilites*.

Podtřída Coleoidea – dvoužábří

(karbon – recent)

Schránka je vnitřní, přímá nebo spirálně stočená, často silně redukováná. Sifonální trubice může chybět. Mají jeden pár žaber. Skupina zahrnuje více řádů, z nichž významnější jsou následující.

Řád Belemnitida – belemniti

(karbon – křída)

Mají vnitřní schránku s kalcitovým rostrem, které plnilo hydrodynamickou funkci. Měli osm až deset ramen s háčky (onychocyty). Jsou hojné v juře a křídě, často se vyskytují hromadně.

Rody: *Actinocamax*, *Duvalia*, *Hibolites*, *Megateuthis*.

Řád Spirulida

(paleocén – oligocén)

Schránka je vnitřní, s krátkým a zploštělým rostrem, ze kterého vybíhá spirálovitě stočený fragmokon se sifonální trubicí na břišní straně.

Řád Sepiida – sépie

(jura – recent)

Schránka je vnitřní, s opornou a hydrodynamickou funkcí. Mají osm ramen a dvě vymrštitelná chapadla, na konci rozšířená. Přísavky jsou stopkaté, vyztužené chitinózním prstencem. Fosilní jsou známy od jury.

Rody: *Sepia*, *Spirula*.

Řád Teuthida – kalmaři

(devon?, jura – recent)

Schránka je redukována na vnitřní opornou strukturu (gladius). Tělo je vřetenovité, dokonale hydrodynamické. Kromě osmi ramen mají dvě dlouhá, vymrštitelná, na konci rozšířená chapadla s háčky. Fosilní nálezy jsou vzácné.

Rody: *Loligo*.

Řád Octopoda – chobotnice

(křída – recent)

Schránka je zcela redukována. Mají osm ramen s přísavkami bez háčků a chitinózního prstence. Někteří vytváří vnější spirálovitou schránku, která není homologická schránce loděnek (rod *Argonauta*). Fosilní nálezy jsou vzácné, rod *Argonauta* je znám od miocénu.

Rody: *Argonauta*, *Octopus*.