

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

Katedra inženýrské ekologie a ochrany přírody



Mikrostruktura a krystalografická textura schránek

zástupců třídy Bivalvia

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Vedoucí diplomové práce: Doc. RNDr. Jiří Frýda, Dr.

Diplomant: Bc. Magdalena Klicnarová



Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra: environmentálního inženýrství a ochrany prostředí

Školní rok: 2009/2010

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE (PROJEKTU, UMĚLECKÉHO DÍLA; UMĚLECKÉHO VÝKONU)

pro: Magdalenu Klicnarovou

obor: Aplikovaná ekologie

Název tématu:

Mikrostruktura a krystalografická textura schránek zástupců třídy Bivalvia: test fylogenetického a paleoekologického významu

Název tématu v anglickém jazyce:

Shell microstructures and crystallographic textures of the Bivalvia: a test of their phylogenetic and paleoecological significance

Zásady pro vypracování:

- 1) Zhodnocení současných znalostí
- 2) Výběr schránek zástupců třídy Bivalvia (bude vybrán zástupce každé z hlavních vývojových linií žijících mlžů a několika fosilních (Antartida))
- 3) Makroskopický popis a charakteristika vybraných taxonů
- 4) Studium schránek elektronovou mikroskopií a metodou difrakce zpětně odražených elektronů
- 5) Vyhodnocení výsledků a analýza fylogenetického a paleoekologického signálu



Rozsah grafických prací:

Rozsah průvodní zprávy:

Seznam odborné literatury:

Bieler, R., ed. 2006. Bivalvia—a look at the branches. Zoological Journal of the Linnean Society 148: 221–552.

Giribet, G. 2008. Bivalvia. In: Ponder, W.F. & Lindberg, D.R. (Eds.). Towards a Phylogeny of Mollusca. Univ. Calif. Press Berkeley pp 105-141. ISBN 978-0-520-25092-5.

Chateigner, D., Hedegaard, C. & Wenk, H.-R. 2000. Mollusc shell microstructures and crystallographic textures. Journal of Structural Geology, 22: 1723-1735.

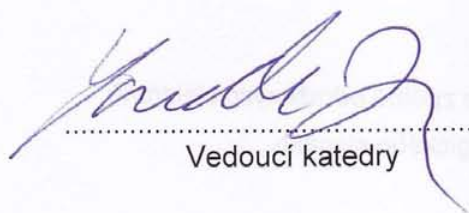
(plus asi 20 dalších vědeckých prací)

Vedoucí diplomové práce: Doc. RNDr. Jiří Frýda, Dr.

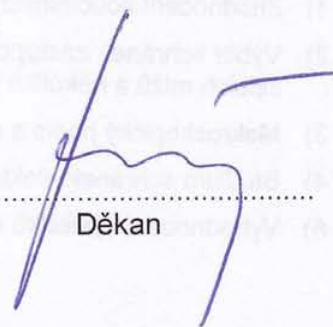
Konzultant diplomové práce: Prof. Dr. Klaus Bandel (Hamburg University)

Datum zadání diplomové práce: 2.4. 2009

Termín odevzdání diplomové práce: 30.4. 2010


Vedoucí katedry




Děkan

V Praze dne 2.4. 2009

Abstrakt

Tato práce se zabývá mikrostrukturou a krystalografickou texturou perleti u mlžů. Byly studovány schránky 11 druhů žijících mlžů (*Mytilus edulis*, *Mytilus galloprovincialis*, *Mytilus californianus*, *Modiolus barbatus*, *Pinctada radiata*, *Pinna squamosa*, *Nucula nucleus*, *Brachidontes rostratus*, *Amblema plicata*, *Leptodea fragilis*, *Quadrula apiculata*) patřících do tří různých fylogenetických linií - Opponobranchia, Pteriomorphia a Palaeoheterodonta. Mikrostruktura perleti byla studována elektronovým mikroskopem a krystalografická textura metodou elektronové difrakce zpětně odražených elektronů. Z nově získaných dat překvapivě vyplynulo, že dokonale uspořádaná perleť není zdaleka jediným typem perleti u mlžů, jak je uváděno v současné vědecké literatuře. Schopnost dokonale uspořádat destičky perleti vznikla patrně nezávisle u různých skupin mlžů v průběhu jejich dlouhé evoluce.

Klíčová slova: perleť, fylogeneze, mlži, mikrostruktura, krystalografická textura

Abstract

This work deals with microstructure and crystallographic texture of nacre (mother-of-pearl) in Bivalvia. The shells of 11 living species have been studied (*Mytilus edulis*, *Mytilus galloprovincialis*, *Mytilus californianus*, *Modiolus barbatus*, *Pinctada radiata*, *Pinna squamosa*, *Nucula nucleus*, *Brachidontes rostratus*, *Amblema plicata*, *Leptodea fragilis* and *Quadrula apiculata*) which belong to three different phylogenetic lineages - Opponobranchia, Pteriomorphia and Palaeoheterodonta. The shell microstructure of nacre has been studied by the electron microscopy and the crystallographic texture by the electron backscatter diffraction (EBSD) analysis. Newly acquired data surprisingly revealed that perfectly ordered nacre is not the only type of bivalvian nacre as mentioned in recent scientific publications. Ability to perfectly organize nacreous platelets probably originated independently in different bivalvian groups during their long evolution.

Key words: nacre, phylogeny, Bivalvia, microstructure, crystallographic texture

1. Úvod a cíle práce	8
2. Charakteristika třídy Bivalvia.....	10
2.1 Morfologie lastur	10
2.2 Anatomie těla	12
2.3 Ekologie	13
2.3.1 Zahrabávání	14
2.3.2 Připevnění	15
2.3.3 Volný způsob života	16
2.3.4 Zavrtávání	16
3. Přehled dosavadních názorů na fylogenezi třídy Bivalvia	17
3.1 Evoluční historie mlžů	18
3.2 Historický vývoj názorů na fylogenezi	19
3.2.1 Morfologické analýzy	21
3.2.2 Numerické analýzy	23
3.2.3 Molekulové analýzy	23
3.2.4 Kladistické analýzy	25
3.2.5 Kombinované analýzy.....	26
4. Metodika	29
4.1 Charakteristika a výběr vzorků	29
4.2 Studium mikrostruktury elektronovým mikroskopem	29
4.3 Studium krystalografické textury perleti	31
4.3.1 Příprava leštěných nábrusů	31
4.3.2 Metoda EBSD	31
5. Data	34
5.1 Makroskopický popis schránek a charakteristika studovaných druhů	34
5.1.1 <i>Mytilus edulis</i> Linnaeus, 1758	34
5.1.2 <i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819	35
5.1.3 <i>Mytilus californianus</i> Conrad, 1837.....	35
5.1.4 <i>Modiolus barbatus</i> Linnaeus, 1758.....	36
5.1.5 <i>Pinctada radiata</i> Leach, 1814.....	37
5.1.6 <i>Pinna squamosa</i> Gmelin, 1791	38
5.1.7 <i>Nucula nucleus</i> Linnaeus, 1758	39
5.1.8 <i>Brachidontes rostratus</i> Dunker, 1857	39

5.1.9 <i>Amblema plicata</i> Say, 1817	40
5.1.10 <i>Leptodea fragilis</i> Rafinesque, 1820	41
5.1.11 <i>Quadrula apiculata</i> Say, 1829	42
5.2 Popis mikrostruktur	43
5.3 Krystalografická textura perleti	50
6. Interpretace dat	76
7. Diskuze	81
8. Závěr	86
9. Přehled literatury a použitých zdrojů	87

1. Úvod a cíle práce

Desetitisíce zoologů a paleontologů se více než 250 let snažili a snaží popsat a klasifikovat fosilní a žijící živočichy. Tento proces není zdaleka u konce a každý den jsou objevovány nové, vědeckému světu dosud neznámé živočišné druhy. Souběžně s úsilím klasifikovat živočichy dochází ke snaze pochopit příbuzenské vztahy mezi nimi a to nejen na úrovni druhů, ale i vyšších taxonomických jednotek. Od času Charlese Darwina se vědci snaží vytvořit klasifikaci živočichů, která bude obrazem toho, jak jsou jednotlivé skupiny živočichů navzájem příbuzné (tj. aby taxonomická klasifikace byla obrazem fylogeneze). Pro jednotlivé klasifikační úrovně jsou již 250 let používány principy, které poprvé stanovil Carl Linné.

Pro pochopení fylogenetických vztahů živočichů jsou vyhodnocovány různé typy dat, jako jsou morfologické a anatomické znaky a v posledních letech i různá biochemická a molekulární data. Existuje rovněž mnoho různých metodických postupů, kterými se tato data vyhodnocují. Zvláště vyhodnocování rozsáhlých souborů molekulárních dat je často prováděno velmi složitými matematickými postupy. Přes velké a mnohaleté úsilí je naše pochopení fylogeneze mnoha skupin živočichů teprve na počátku. Jednou z těchto skupin je kmen Mollusca (měkkýši).

Měkkýši jsou jednou z nejvíce diverzifikovaných skupin žijících organismů a podobně tomu bylo i ve více než 500 000 000 let dlouhé historii tohoto kmene. Rychlý vznik jednotlivých tříd tohoto kmene koncem kambria a většiny řádů během prvohor vedl k tomu, že molekulární data získaná z žijících měkkýšů již nenesou téměř žádnou informaci o této dávné fylogenezi a jsou tedy velmi špatně použitelná pro studium vyšší fylogeneze kmene měkkýšů (Poder, Lindberg, 2008). K pochopení evoluce a fylogeneze měkkýšů je třeba rovněž do studia zahrnout fosilní druhy, kterých je popsáno výrazně více než žijících druhů. Fosilní druhy lze charakterizovat pouze morfologickými znaky jejich schránek nebo údaji o struktuře schránek. Právě údaje o vnitřní struktuře schránek jsou novým a dosud málo využívaným zdrojem fylogenetických informací.

Schránky měkkýšů jsou tvořeny malými krystalky kalcitu nebo aragonitu a lze je charakterizovat mikrostrukturou nebo krystalografickou texturou. Obě skupiny těchto znaků jsou na sobě nezávislé. Mikrostruktura popisuje tvar krystalků a tato vlastnost měkkýších schránek je poměrně často studována (viz přehled Carter,

1990). Krystalografická textura charakterizuje prostorovou distribuci krystalografických os jednotlivých krystalků schránek. Studium krystalografické textury schránek měkkýšů bylo možné až od objevu nových instrumentálních metodik, jako je metoda EBSD (viz kapitola č. 4. Metodika). Z tohoto důvodu data o krystalografické textuře schránek měkkýšů téměř neexistují - dosud byla studována tato vlastnost pouze u několika málo desítek druhů žijících měkkýšů a méně než dvaceti fosilních druhů. Celkový počet druhů žijících a fosilních druhů měkkýšů je však v řádu stovek tisíc druhů.

Hlavním cílem této diplomové práce je určení krystalografické textury perleti schránek u vybraných druhů třídy Bivalvia (mlži). Tato vlastnost perleti mlžů byla dosud studována pouze u několika druhů. Krystalografická textura perleti mlžů byla charakterizována jako dokonale uspořádaná (tj. všechny krystalografické osy aragonitových krystalků perleti jsou zhruba rovnoběžně). Tato vlastnost perleti byla interpretována jako společná vlastnost třídy mlžů (Chateigner et al., 2000). V této diplomové práci byly stanoveny následující cíle:

- U vybraných druhů mlžů z různých fylogenetických linií ověřit, zda dokonale uspořádaná krystalografická textura perleti je vlastností všech těchto linií.
- U jednoho nadřádu mlžů analyzovat možnou variabilitu krystalografické textury perleti na úrovni různých čeledí, uvnitř různých druhů jednoho rodu a u různých jedinců stejného druhu.
- Sumarizovat současné názory na fylogenezi třídy mlžů a získaná data o krystalografické textuře perleti mlžů porovnat se současným fylogenetickým modelem.

2. Charakteristika třídy Bivalvia

Mlži jsou druhou největší třídou kmene měkkýšů a jednou z nejznámějších čeledí všech bezobratlých. Jejich vynikající fosilní záznam nám dovoluje sledovat jejich evoluční historii až do ranného paleozoika, kdy byli důležitou součástí mořské fauny. Z dosti skromných začátků osídlili velkou řadu stanovišť, využitím širokého spektra způsobů života, a prodělali tak velký růst v geografickém rozšíření. V průběhu dlouhé evoluce přicházejí mlži se všemi možnými tvary a velikostmi, od malých s tenkou lasturou, kteří žijí v asociaci s mořskými sasankami, k obrovským lasturám vyhynulých rudistů a inoceramidů, které dosahovali velikosti přes 1 m (Harper, 2005).

2.1 Morfologie lastur

Všichni mlži mají pár lastur, které mohou zavřít a poskytnout tak ochranu před stresem z okolního prostředí (např. vysušení v odlivové lokalitě) a ohrožení predací (Harper, 2005). Obě lastury jsou většinou zrcadlově symetrické. Vyskytují se i druhy s nestejnými lasturami, kdy jedna z nich přesahuje svým okrajem druhou nebo mohou být nestejně klenuté. To často souvisí se způsobem života mlže (Bruyne, 2004).

Lastura je vylučována laloky pláště a přirůstá na okraji, o čemž svědčí růstové linky na povrchu lastury. Tyto růstové linky jsou zvláště zřetelné u mlžů odlivových a mělkých klidných lokalit, kde jsou ovlivněni výraznou sezónností a do značné míry se jim zastaví růst během zimních měsíců. Mlži, kteří žijí ve více vyrovnaných podmínkách, takové zřetelné nebo pravidelné vzory neprokazují (Harper, 2005).

Schránky se skládají z několika vrstev. Vrchní vrstva se nazývá periostrakum a je tvořena organickou látkou - konchinem, který je nositelem zbarvení lastury. To závisí na kombinaci čtyř různých pigmentů získávaných z potravy. Jedná se o žluté karotenoidy, černé melaniny, zelené porfyriny a modré či červené indigoidy. Základní barva a vzor jsou dány u každého druhu geneticky, i když u mnoha forem existuje značná barevná proměnlivost, která je závislá zejména na okolním prostředí (Beran, 1998). V mnoha případech se periostrakum ztratí obrušováním a rozkladem během života zvířete, zvláště u starších částí lastury se uchová jen ve výjimečných případech (Harper, 2005). Pod konchinem leží vrstva tvořená většinou dvěma

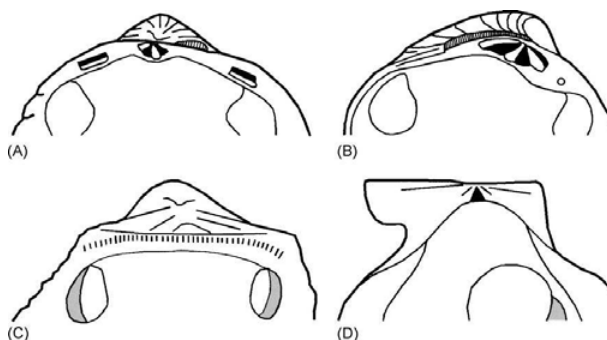
vrstvami uhličitanu vápenatého. Vrstva blíže periostraku se nazývá prizmatická neboli ostrakum a je tvořena hranoly uhličitanu vápenatého uspořádanými kolmo k povrchu lastury. Vrstva nejbliže k vnitřní straně lastury se nazývá perleťová neboli hypostrakum a je tvořena lupínky uhličitanu vápenatého, které jsou uspořádány rovnoběžně s povrchem lastury. Tato vrstva je vytvořena především u velkých mlžů a souvisí s tvorbou perel a podobných útvarů (Beran, 1998). Perleťová vrstva se však nevyskytuje u všech skupin mlžů a rovněž struktura jejich schránek může být variabilní.

Vnější strany lastur mohou být hladké nebo se mohou vyznačovat nápadnou skulpturou, od různě silného podélného rýhování k příčnému (radiárním) žebírkování, vybíhajícího paprscitě od vrcholů, až po koncentricky probíhající žebra s podélnými rýhami. Povrch lastury může být pokryt hrboly a výrůstky (Bruyne, 2004). Podélné rýhování je mnohem výraznější. Často se projevují u dlouhověkových mlžů přírůstkové vrstvy, podle kterých je možno určit věk mlže. Zejména schránky velkých sladkovodních mlžů podléhají korozi, která postupuje obvykle od vrcholů (Beran, 1998). Lastura je ohromně pevná, ve skutečnosti pevnější než kosti obratlovců (Harper, 2005).



Obr. č. 1 - zřetelně viditelné vtisky po upevnění uzavíracích svalů u druhu *Amblema plicata*.

Uzavření a otevření lastur umožňují svaly přitahovače (adduktory). Většina druhů má tyto svaly dva, přední a zadní. Přední přitahovač (uzavírací sval) je většinou menší a může i zcela chybět. Místa upevnění uzavíracích svalů jsou zřetelná na vnitřní straně lastur jako vtisky (obr. č. 1). Tyto svěrací svaly svým stažením působí proti síle pružného vazů, který spojuje obě lastury u vrcholů. Teprve když mlž odumře a svaly povolí, dojde díky vazů k rozevření lastur (Bruyne, 2004). Tento pasivní ovládací mechanismus lastur je důvodem, proč byla většina fosilních lastur nalezena v odděleném stavu (Harper, 2005).



Obr. č. 2 - různé druhy připojení vazů a uspořádání zubů. **(A)** *Cerastoderma edule*: heterodontní zámeček se dvěma středově umístěnými hlavními zuby a dvěma postranními zuby, **(B)** *Venus casina*: heterodontní, ale bez postranních zubů, **(C)** *Arca tetragona*: taxodontní zámeček s početnými zuby uspořádanými v řadě, **(D)** *Chlamys varia*: dva jednoduché zuby s vnitřním vazem (Harper, 2005).

Jedním z nejdůležitějších znaků pro taxonomické určení mlžů je zámeček jejich schránky, který zevnitř spojuje obě lastury (obr. č. 2). Některé rody mají zámeček zcela bezzubý (*Anodonta*, *Pseudanodonta*, *Sinanodonta*, *Sphaerium*, *Musculium*, *Dreisena*) a jiné ozubený (obr. č. 3). Zuby umístěné bezprostředně pod vrcholem se nazývají hlavní a po jejich stranách jsou uloženy zuby postranní, které jsou většinou lištovitěho tvaru (Beran, 1998). Vazy a zuby jsou u vyšších taxonů mlžů značně proměnlivé a jsou často užívané jako informativní znaky ve stanovení fylogeneze (Harper, 2005).



Obr. č. 3 - ozubený zámeček druhu *Nucula nucleus*.

Schránka mlžů roste víceméně po celý život. Studium schránek měkkýšů se zabývá zvláštní odvětví malakozoologie - konchologie (Beran, 1998).

2.2 Anatomie těla

Podobně jako lastury má i tělo mlžů souměrnou stavbu. Plášť je na hřbetní straně srostlý se zbytkem těla a vystylá vnitřní stranu obou lastur plášťovými laloky (Beran, 1998). V plášťových lalocích se nacházejí žábry, které slouží nejen

k dýchání, ale i k zadržování částic potravy. U pokročilejších druhů dochází ke srůstání žaberních laloků v útvary pevně spojené tkáně. U některých mlžů pak dokonce zůstanou z žáber jen svalnaté přepážky, přes které aktivně pumpují vodu.

Většina mlžů je vybavena svalnatou nohou. Pomocí ní se dokáží přemísťovat, zavrtávat do dna nebo se rychle pohybovat uvnitř své chodbičky v sedimentu (*Ensis*). U některých skupin je noha opatřena chodidlem k lezení (*Glycymeris*, *Nucula*, *Tellina*, *Venus*) (Bruyne, 2004). Noha je buď klínovitá, ze stran stlačená (Unionidae) nebo protáhle jazykovitá (Sphaeriidae) (Beran, 1998). Svalnatá noha je přítomna u všech nedospělých a většiny dospělých mlžů a zaujímá střed plášťové dutiny (Harper, 2005).

Začátkem trávicí soustavy jsou ústa, která se nacházejí na předním konci nohy. Tato ústa nemají čelist ani radulu. Potrava je nejdříve filtrována přes žábry do úst a dále do trávicí soustavy. Trávicí soustava pokračuje střevem, které posléze přechází do konečníku v hřbetní části trupu a řitním otvorem vyúsťuje do horní komory v zadní části žaberní dutiny (Beran, 1998). U některých mlžů je trubice přijímacího a vyvrhovacího otvoru prodloužená a obě vyčnívají ven v podobě sifonů, které někdy srůstají (Bruyne, 2004). Skrz sifony je voda nasměrována do (inhalace) a z (exhalace) plášťové dutiny.

Krev je cirkulována skrz tříkomorové srdce živočicha (Harper, 2005). Pod srdcem jsou párové ledviny zvané Bojanův orgán. Ze smyslových ústrojí jsou důležité orgány rovnováhy, statocysty (Beran, 1998).

Většina druhů mlžů je odděleného pohlaví, vyskytuje se však také oboupohlavnost. Existují i druhy proterandricky hermafroditické, které se během života chovají nejdříve jako samci a poté jako samice. K oplození dochází volně ve vodě nebo v plášťové dutině samičího jedince (Bruyne, 2004). Pohlavní žlázy jsou umístěny v noze (Beran, 1998).

2.3 Ekologie

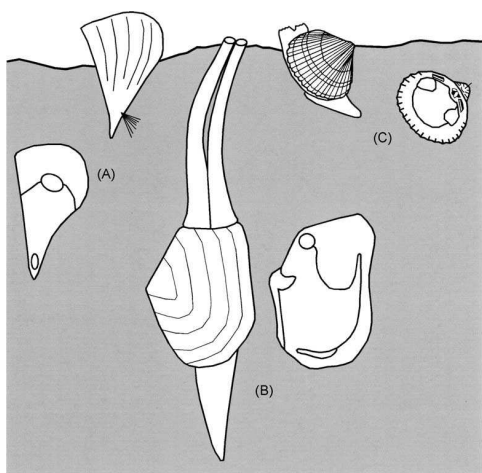
Současní mlži využívají široký okruh životních strategií. Mnozí se zahrabávají do různé hloubky v měkkých sedimentech, jiní se připevní nebo provrtají různými způsoby do tvrdých substrátů nebo se stali volně žijícími a jsou schopni plavat. Většina mlžů žije v moři a využívá místa od odlivových zón do hlubin, ale některé úspěšné skupiny (např. Ostreidae) obsadily také braktické vody

a dokonce existují i sladkovodní mlži. Je zřejmé, že nejprimitivnější mlži byli zavrtáni v sedimentech mělkých mořích a další životní strategie se vyvinuly později. Je také zjevné, že mnohé specializované způsoby života jsou u různých rodů vyvinuty odděleně - polyfyletismus (Harper, 2005).

2.3.1 Zahrabávání

Velká část všech žijících mlžů (kolem 50 % všech současných čeledí) se zahrabává do měkkých sedimentů použitím nohy. Většinou jsou souměrní a isomyární (zadní a přední adduktory mají stejnou velikost). Hloubka, ve které žijí, kolísá u různých taxonů, někteří leží jen pod povrchem sedimentu s okrajem lastury prakticky v úrovni sedimentu (*Cerastoderma*), jiní v hloubce několika centimetrů (*Mya*) a další mohou žít až 1 m pod dnem (*Panopea*).

Pro mlže je klíčem k úspěšnému zahrabání udržení kontaktu s vodou za účelem získávání potravy a dýchání. Toho je dosaženo sifony, které jsou prodloužením zadního pláště. Vzdálenost sifonů a tudíž hloubka zahrabání, může být odvozena z velikosti plášťových dutin lastur. Druhy, které se zavrtávají hlouběji, mají více členité plášťové dutiny, kdežto ti, kteří se zavrtávají mělce nemají dutiny vůbec (obr. č. 4). Druhy, co se zavrtávají velmi hluboko, mají sifony tak dlouhé, že nejsou schopny je zatáhnout úplně do lastury a mají tak stálé zadní sifonové otvory skrz které vyčnívají. Ti, kteří se zavrtávají mělce, mají zpravidla silné, robustní lastury, často s výrazným paprskovitým nebo soustředěným vzorem, kterým si mohou napomáhat při zahrabávání nebo jim umožňuje vytrvat v sedimentu. Druhy zavrtávající se hlouběji, mají tenčí a často hladké lastury.



Obr. č. 4 - morfologie a způsoby života mlžů žijících v nebo částečně uvnitř měkkých substrátů. (A) *Pinna nobilis*, (B) *Mya truncata*, (C) *Cerastoderma edula* (Harper, 2005).

Ačkoli noha není nikdy chráněná, její přítomnost může být odvozena z nožního svalu na vnitřní straně lastury. V případech, kdy je mlž dravý a zavrtává se hluboko, může být noha tak dobře vyvinuta, jak vyžaduje přední nožní otvor. Je to zřejmé ze studia sifonů současných mlžů, které se vytvořily několika různými cestami. Je to znak toho, že zvyk hlubokého zahrabávání se vyvinul nezávisle u několika skupin mlžů (Harper, 2005).

2.3.2 Připevnění

Téměř všichni larvální mlži jsou připevněni k substrátu, i když jen krátce, tmavými vlákny bílkovin (byssus) vylučovanými žlázou na bázi nohy. Velké množství taxonů si tento zvyk udrželo do dospělosti. Byssátní mlži se rozdělují do dvou kategorií: endobysátní mlži (*Pinna*, *Modiolus*), kteří jsou ortotetičtí a žijí napojeny na úlomky v sedimentech, ve kterých jsou částečně zahrabány a epibysátní mlži, kteří jsou spojeni s povrchem pevných substrátů, buď ortotetičtí (*Mytilus*) nebo pleurotetičtí (*Isognomon ehippium*). Ortotetičtí byssátní mlži mají souměrné lastury a jsou vpředu redukováni. Tato přední redukce souvisí s adduktorem svalů, který je heteromyární, s předním adduktorem mnohem menším než zadním. Pleurotetičtí byssátní mlži jsou často značně nesouměrní, s větší spodní lasturou. Ačkoli jsou na začátku ontogeneze dimyární, dospělci jsou monomyární, ztratili přední sval během ontogeneze, zbylý zadní sval je často velký a centrálně umístěný.

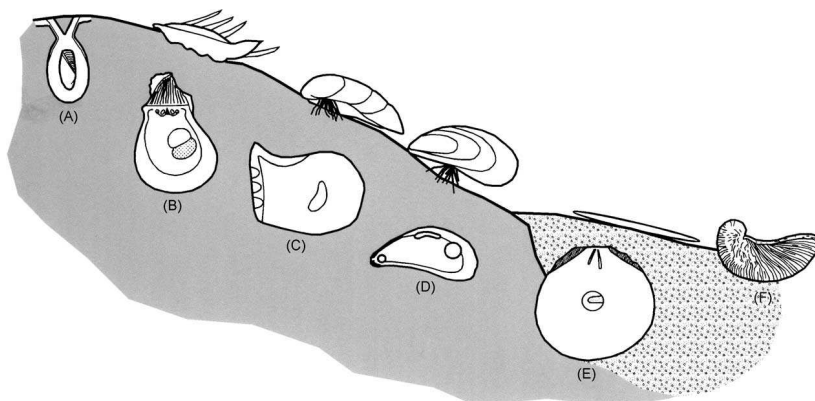
Přítomnost byssátních vláken může být odvozená z nepatrného otvoru mezi lasturami skrz který prochází (byssový otvor) nebo z více zřetelné byssové drážky v lastuře. Upevnění byssátními vlákny je pružné a také obnovitelné, ale někteří mlži jsou nastálo připevněni k pevnému substrátu vápenitým tmelem. Zvyk cementování následuje vždy po byssátní fázi a je zřejmé, že se vyvinul nezávisle u několika různých kladů (Ostreidae, rudisté, někteří pectinoidi včetně rodu *Spondylus*). Přisedlí mlži jsou často snadno rozpoznatelní díky nepravidelné morfologii svých lastur, vyvinuté kvůli potřebě přizpůsobit se nepravidelnosti substrátu. Většina je spojena se substrátem hlavně pravou lasturou, ale důležitá skupina Ostreidae je spojena levou. Většina přisedlých druhů má tlusté a velké lastury, které mohou být zdobené ostny nebo lemem (*Spondylus*) (Harper, 2005).

2.3.3 Volný způsob života

Řada různých taxonů nezávisle opustila připojení k substrátu či život v sedimentu, aby se stala volně žijícími. Vytvořili způsob jak neklesat do substrátu, a to dvěma strategiemi. První je zavedení typu morfologie "sněžnice" - spočívá v rozsáhlém povrchu a ztuhnutí slabounkého pole lastury (*Placuna*) nebo mohou být poloponořené v měkkém sedimentu jako ledovec. Tato strategie je známa u silné lastury *Gryphaea*, která je běžná v jílovitých faciích mezozoika. Někteří volně žijící mlži (několik skupin *Pectinidae*) mají také schopnost plavat na krátkou vzdálenost, jsou-li ohroženi. Mají hladké hydrodynamické lastury a vyvinutý zadní adduktor, jehož prudké stažení poskytne pohon (Harper, 2005).

2.3.4 Zavrtávání

Několik polyfyletických skupin se vyvinulo hloubením otvorů v pevných substrátech (obr. č. 5). Nejúspěšnější z nich, mytilidní lithofágové, to provádí hlavně kyselými sekrety, zatímco jiní se provrtávají přinejmenším zčásti fyzickým narušováním substrátu malým výběžkem na vnější straně lastury. Nejvíce bizarní jsou teredinidé, kteří vyhlubují dlouhé válečkovité díry ve dřevě a mají enzymatickou schopnost trávení celulózy.



Obr. č. 5 - morfologie a způsoby života mlžů zavrtávajících se do substrátu (A) *Spengleria rostrata*, (B) *Spondylus americanus*, (C) *Isognomon ehippium*, (D) *Mytilus edulis*, (E) *Placuna placenta*, (F) *Gryphaea arcuata* (Harper, 2005).

Členové zavrtávajících se skupin mají celkově velmi rozmanitou morfologii, ale jsou snadno rozpoznatelní, protože jsou téměř pravidelně zkamenělí uvnitř své charakteristicky vyvrtné díry (Harper, 2005).

3. Přehled dosavadních názorů na fylogenezi třídy Bivalvia

Početně jsou mlži druhá největší třída měkkýšů pocházející z ranného kambria a poskytující jeden z nejkomplexnějších fosilních záznamů v živočišné říši (Bieler, Mikkelsen, 2006). Navzdory vynikajícímu fosilnímu záznamu mlžů a jejich hojnosti v holocenu je porozumění vztahů mezi vyššími taxony velmi nejasné. Dokonce vztahy mezi mlži a dalšími třídami měkkýšů jsou diskutabilní (Haszprunar et al., 2008). Hlavní problémy pocházejí z vysokého stupně konvergentního a paralelního vývoje těla a schránek měkkýšů (Harper, 2005).

Vědečtí pracovníci zabývající se mlži se neúčastnili kladistické a molekulové revoluce, která se uskutečnila během let 1970 a 1980 (Schneider, 2001). V posledních dvou desetiletích se vědečtí pracovníci stále více zapojovali do fylogenetických rozborů, používáním morfologických, paleontologických a molekulových dat ke zkoumání evolučních vztahů a zdokonalení klasifikace pro různé části rodokmenu mlžů. Důvěra v různé systémy klasifikace, které byly založené na jednotlivých znacích (např. zámek zubů lastury, vaz, žaberní struktura, obrvení žáber, morfologie žaludku, spojení okraje pláště, morfologie nohy nebo uspořádání svalových vtisků) zaznamenané různými vědeckými pracovníky, měla za následek četné protichůdné hypotézy. Rovněž není žádná shoda ani v hrubém odhadu počtu žijících druhů. Nedostatek dobře prozkoumaných a shodných taxonomických přehledů mlžů způsobuje často základní problémy, například neshody, které je starší a platné jméno pro skupinu, brání efektivitě a rychlosti postupu výzkumu. Cenné zdroje v této oblasti byly poskytnuty ve formě jmeného seznamu druhů mlžů (Vokes, 1980) a také synonymiky klasifikace mlžů v *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Moore, 1969, 1971), ale obě práce jsou nyní v podstatě zastaralé a je potřeba nové formy výzkumu. Velká část systematické nestálosti výzkumu mlžů není výsledkem protichůdných hypotéz, ale nadbytkem použitých jmen (Boss, 1978). To je zvláště matoucí u vyšších taxonomických úrovní, kde přinejmenším 200 jmen bylo uvedeno pro řády a třídy stejné kategorie (Bieler, Mikkelsen, 2006).

Za posledních deset let začala být kladistická a molekulová systematika aplikovaná na řešení problémů evoluční biologie mlžů. Tyto studie byly většinou zpracované paleontology. Vynikající záznamy fosilií mlžů jsou užívány spolu s kladistickou a molekulovou systematikou k řešení problémů nejen evoluce mlžů,

ale obecně i v evoluční biologii. Druhá polovina 20. století zaznamenala příchod dvou revolucí v systematice: kladistickou a molekulovou fylogenezi. Použití těchto dvou metodik změnilo nejen systematickou klasifikaci, ale dokonce pohled na praktickou systematiku a význam fosilních záznamů (Schneider, 2001). V současných studiích jsou kombinována morfologická a anatomická data s novými molekulovými důkazy poskytující stálejší a věrohodnější modely fylogeneze mlžů (Giribet, Wheeler, 2002).

3.1 Evoluční historie mlžů

Jedním ze základních znaků mlžů je téměř exponenciální růst jejich diverzity od kambria do současnosti. Tento systematický růst byl doprovázen změnou z prvotních životních strategií (život v mělkých dírách, přichycování byssátními vlákny k podkladu) k více specializovaným strategiím v sérii adaptivních radiací. Mlži jsou zpravidla odvozováni za odnož vymřelých měkkýšů třídy Rostroconchia. První obecně známé fosílie mlžů jsou z raného kambria - *Fordilla* a *Pojetaia*. Byli malí jen několik málo milimetrů a pravděpodobně se zavrtávali do sedimentu. Navzdory tomuto ranému objevu existuje mezera v záznamech fosilií mlžů během středního a svrchního kambria. Tato mezera tvoří asi 4 % z evoluční historie třídy a zahrnuje období, kdy se mlži patrně stali většími a více různorodými v počtu taxonů a použití životních strategií (Harper, 2005).

První zvýšení diverzity mlžů a disparity těla se vyskytlo během raného paleozoika, a v ordoviku už byly přítomny všechny existující vyšší taxony a typy přijímání potravy (Morton, 1996). Je zde důkaz o mělkém zavrtávání a o endo- i epibyssátních formách a znacích různých strategií krmení. Růst diverzity mlžů pokračoval během paleozoika, ačkoli byly zaznamenány poklesy diverzity spojené s hromadným vyhynutím koncem ordoviku a svrchním devonu (Harper, 2005).

Další radiace mlžů se vyskytla během druhohor, ale došlo i k masovému vyhynutí na přelomu permu a triasu (Giribet, 2008). Začátek druhohor je spojený se zvýšením počtu taxonů a životních strategií. Mnoho mělko se zavrtávajících druhů se přesunulo do hloubky, velké množství byssátních taxonů si adaptovalo více specializovaných strategií, jako cementování, zavrtávání a volné žití. Cementace u mlžů je většinou poprvohorní strategie (Harper, 1991), která vyvrcholila koncem triasu a jury, jako možná odezva na druhohorní mořskou revoluci nebo objevení

mnoha predátorských skupin mořských živočichů během druhohor (Vermeij, 1977). První důkaz adaptace pro plavání je znám u jurských taxonů čeledi Pectinidae. Tato hlavní adaptivní radiace je široce spojená s mořskou revolucí v druhohorách, kdy došlo k naprostému přeorganizování mělkých mořských společenstev a k masivnímu zvýšení predáčního tlaku (Harper, 2005). Dalším důležitým krokem ve vývoji mlžů byla kolonizace sladkovodního prostředí některými předky unionoidů během triasu a tím získání přístupu mlžů k volnému ekosystému. Taková radiace mohla spustit vývoj nového módu způsobu života používající glochidium - typ larvy s rybou jako mezihostitelem (Giribet, 2008).

3.2 Historický vývoj názorů na fylogenezi

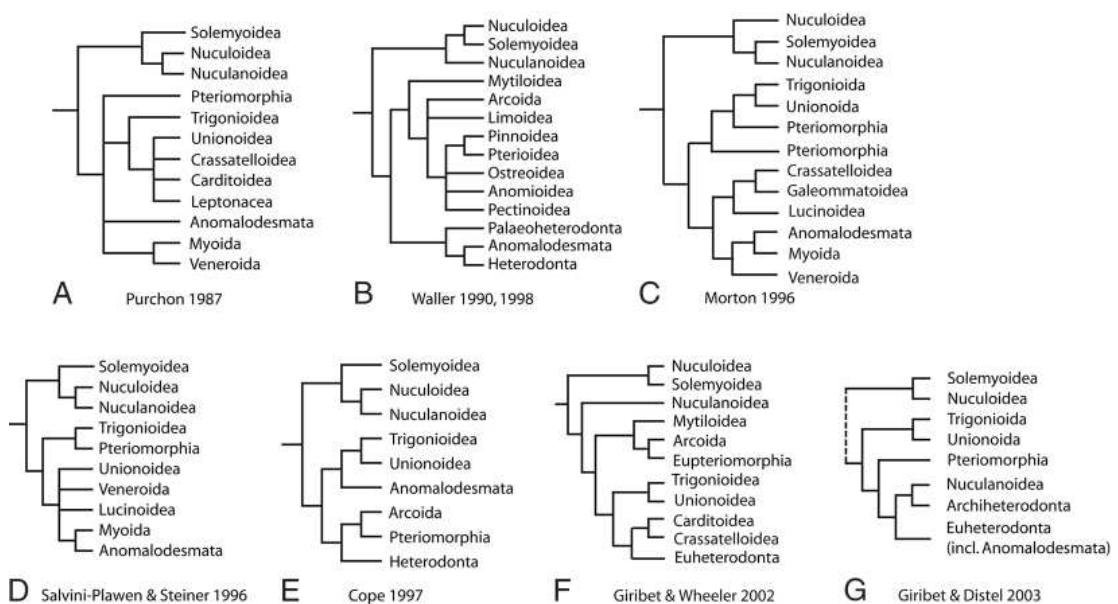
Problémy stanovení fylogenetických schémat vyplývají z obtížnosti nalézt homologické struktury užitečné pro taxonomii mlžů, které by byly přítomny u dalších tříd měkkýšů (Giribet, Wheeler, 2002).

Srovnávací anatomické studie žijících mlžů vedly k několika klasifikačním schématům. Ridewood (1903 ex. Giribet, Wheeler, 2002) zkoumal a popsal 3 skupiny mlžů (Protobranchia, Eleutherorhabda a Synaptorhabda) podle struktury jejich žáber. Pelseneer (1906, 1911 ex. Giribet, Wheeler, 2002) vyvinul další systém klasifikace založený na 5 stupních vývoje struktury žáber: Protobranchia, Filibranchia, Pseudolamellibranchia, Eulamellibranchia a Septibranchia. Pozdější vědečtí pracovníci navrhovali další struktury použité v klasifikaci mlžů (žaludek: Purchon, 1960, 1963, 1968 ex. Giribet, Wheeler, 2002; ktenidia: Stasek, 1963 ex. Giribet, Wheeler, 2002).

Jedna z prvních široce užívanou klasifikací mlžů byla od Thieleho (1929 - 1935 ex. Giribet, 2008), který mlže rozdělil do tří skupin: Taxodonta, Anisomyaria a Eulamellibranchiata. Skupina Taxodonta zahrnovala dvě fylogenetické linie odpovídající protobranchiatním mlžům a skupině Arcoida. Anisomyaria obsahovala pět fylogenetických linií - pteriomorfní mlže. Největší skupina Eulamellibranchiata, byla rozdělena na čtyři podskupiny - Schizodonta, Heterodonta, Adapedonta a Anomalodesmata, s celkem 25 fylogenetickými liniemi, které odpovídají zhruba současným uznaným nadčeledím (Giribet, 2008).

Newell (1965, 1969 ex. Giribet, Wheeler, 2002) shrnul dosažitelné důkazní materiály o struktuře schránky a anatomii a vytvořil klasifikaci mlžů, která je nyní

obecně užívána. V jeho schématu bylo rozeznáno 6 podtříd: Palaeotaxodonta (= Nuculoidea a Nuculanoidea), Cryptodonta (= Solemyoidea), Pteriomorphia, Palaeoheterodonta, Heterodonta a Anomalodesmata (Giribet, Wheeler, 2002). Podtřídy Palaeotaxodonta a Cryptodonta zahrnují tři nadčeledě protobranchiatních mlžů, které byly považovány několika dalšími autory za monofyletickou skupinu podtřídy Protobranchia. Cope (1996) dále navrhl podtřídu Lipodonta, která byla ekvivalentem Newellova Cryptodonta. Newellovy dvě podtřídy protobranchiatů odpovídají pozdějším samostatným skupinám Nuculoidea a Solemyoidea. Jeho další čtyři podtřídy (Pteriomorphia, Palaeoheterodonta, Heterodonta a Anomalodesmata) zůstaly většinou nezměněné dokonce v nejnovodobějších publikacích.



Obr. č. 6 - fylogenetické hypotézy vztahů vyšších taxonů mlžů navrhované různými autory. (A) Purchon (1987) vztahy založené na fenetických analýzách morfologických dat. (B) Waller (1990, 1998) vztahy založené na nenumerických kladistických rozborech morfologie. (C) evoluční strom navržený Mortonem (1996). (D) Salvini-Plawen, Steiner (1996) analýzy morfologických dat. (E) navrhovaný evoluční strom od Copeho (1997). (F) Giribet, Wheeler (2002) vztahy založené na simultánních analýzách morfologie a dvou molekulárních ukazatelů. (G) Giribet, Distel (2003) analýzy molekulových dat (Giribet, 2008).

Navrhované nadčeledi Newella (1965 ex. Giribet, 2008) se udržely až do nejposlednějších klasifikací, ačkoli byly později navrženy nové klasifikace. Především skupina Protobranchia byla rozdělena na Nuculoidea a Solemyoidea; Pteriomorphia na Mytiloidea, Arcoidea, Pterioidea, Limoidea a Ostreoidea; Palaeoheterodonta byla rozdělena na Trigonioidea a Unionioidea; Heterodonta na Veneroidea a Myoidea; Anomalodesmata zahrnovala jednotlivé skupiny

Pholadomyoida. Ačkoli monofyletická skupina Anomalodesmata nebyla vyvrácena, ze svého postavení jako podtřída byla vyloučena prakticky všemi molekulovými rozbory, které ji jednoznačně zahrnuly do skupiny Heterodonta (Giribet, 2008).

3.2.1 Morfologické analýzy

Některé klasifikační systémy se soustředily na jednotlivé orgány nebo znaky, jako jsou ktenidia (Pelseneer, 1889; Atkins, 1936, 1937, 1938 ex. Giribet, 2008), žaludek (Purchon, 1956, 1957, 1958, 1959, 1960, 1963 ex. Giribet, 2008), stupeň splnutí pláště (Yonge, 1957 ex. Giribet, 2008), labiální tykadla (Stasek, 1963 ex. Giribet, 2008) a mikrostruktura lastury (Taylor et al., 1969, 1973; Carter, 1990 ex. Giribet, 2008).

Struktura zámku schránek hraje také důležitou roli ve stanovení určitých kladů mlžů jako jsou Taxodonta, Schizodonta a Heterodonta (Waller, 1990). Zámky zubů nebyly užívané u vyšší úrovně taxonomie mlžů až do doby, než se Neumayr (1884 ex. Schneider, 2001) jako první vědecký pracovník pokusil o rekonstrukci fylogeneze mlžů. Toto soustředění na strukturu zámku ovlivnilo také práci Dalla (1889, 1895, 1913 ex. Schneider, 2001), který považoval bezzubé anomalodesmatní mlže za nejprimitivnější z mlžů. Prionodonti (většinou formy s taxodontními, schizodontními, izodontními nebo dysodontními zuby) byli umístěni uprostřed mezi anomalodesmaty a vyspělejší teleodesmaceantní mlže s heterodontními zuby (Cox, 1969 ex. Schneider, 2001).

Pelseneer (1889, 1891 ex. Schneider, 2001) přišel s klasifikací mlžů založenou na struktuře ktenidií, ale kladl poměrně méně důrazu na fosilní záznamy a morfologii lastur. Pelseneer (1911 ex. Schneider, 2001) si uvědomil, že struktura ktenidií byla jediným souborem znaků, který byl použit k rekonstrukci evoluční historie mlžů a k určení toho, jaký paralelní i konvergentní vývoj se mohl vyskytovat (Schneider, 2001).

Nicméně do roku 2000 byly publikované jen 2 fenetické analýzy (Purchon 1978, 1987b ex. Giribet, Wheeler, 2002) a 2 kladistické analýzy (Salvini-Plawen, Steiner, 1996; Carter et al., 2000 ex. Giribet, Wheeler, 2002) založené na morfologických datech, které hodnotí vyšší vztahy uvnitř mlžů. Tyto studie souhlasily s 2 hlavními klady mlžů, Protobranchia (= Palaeotaxodonta) a Autolamellibranchiata (= Lamellibranchia), ale lišily se v dalších závěrech (Giribet, Wheeler, 2002). Použití kladistických analýz s 42 znaky pro 14 konečných taxonů od

Salvini-Plawena, Steiner (1996 ex. Giribet, Wheeler, 2002) bylo uzavřeno tím, že mlži jsou monofyletičtí a dělí se na skupiny Protobranchia a Autolamellibranchiata. Protobranchiatní mlži (nadčeledi Nuculoidea, Solemyoidea a Nuculanoidea) jsou považováni za monofyletickou nebo parafyletickou skupinu. Skupina Autolamellibranchiata se rozčlenila na 3 fylogenetické skupiny: Unionidae, Trigoniidae a klad obsahující Pteriomorphia a Heterodonta, později zahrnující veneroidy, myoidy a anomalodesmaty (Giribet, Wheeler, 2002).

Tyto klasifikace nakonec vyústily v nesoulad několika hlavních pododdělení rozpoznávaných uvnitř mlžů. Franc (1960 ex. Schneider, 2001) a Cox (1960 ex. Schneider, 2001) následovali Thieleho (1935 ex. Schneider, 2001) a Dalla (1913 ex. Schneider, 2001) v uznání tří významnějších skupin uvnitř mlžů. Franc a Cox uznali skupinu Protobranchia za formy, které měly protobranchiatní ktenidia. Oba autoři také přijali jeden taxon pro formy s filibranchiatními ktenidii s tendencí k redukci nebo vyloučení jednoho ze souboru adduktoru svalů (Filibranchia podle France, Pteriomorphia podle Coxe). Zbývající taxony byly umístěny Coxem do skupiny Heteroconchia, taxon plně ekvivalentní Thieleově skupině Eulamellibranchia. Francovo a Coxovo trojdílné schéma stálo v protikladu ke klasifikaci Newella (1969 ex. Schneider, 2001) použité v *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Newell považoval Protobranchia za jeden z taxonů postavených jednoduše na základě jednotlivých znaků, a to morfologii ktenidií a předpokládal dva taxony protobranchiatních mlžů ve stejné pozici, taxodontní Palaeotaxodonta a bezzubé Cryptodonta. Newellova (1969 ex. Schneider, 2001) koncepce skupiny Pteriomorphia byla téměř stejná jako France (1960 ex. Schneider, 2001) a Coxe (1960 ex. Schneider, 2001). Newell spojil vymřelé modiomorphoidy s unionoidy se schizodontním zámkem a trigonioidy v Palaeoheterodonta. Jako Dall (1913 ex. Schneider, 2001) a Thiele (1935 ex. Schneider, 2001), umístil Newell (1969 ex. Schneider, 2001) pholadomyoidy a septibranchy (Poromyoidea podle Newella, 1965 ex. Schneider, 2001) společně do skupiny Anomalodesmata. Narozdíl od Thieleho považoval Newell tuto skupinu rovnou se skupinou Palaeoheterodonta a pro zbylé eulamellibranchní mlže použil jméno Heterodonta. Spory o skupinu Heterodonta pokračují do současnosti (Schneider, 2001).

3.2.2 Numerické analýzy

Numerická taxonomie je definovaná jako "číslicové vyhodnocování blízkých vztahů nebo podobnosti mezi taxonomickými jednotkami a uspořádání těchto jednotek do taxonů na základě jejich blízkých vztahů" (Sokal, Rohlf, 1981 ex. Schneider, 2001). Bretsky (1971 ex. Schneider, 2001) se pokusil o použití numerické taxonomické metody k studování vztahů holocéních a fosilních lucinidních mlžů. Tyto metody byly vyhodnoceny jako neschopné definovat vyšší taxony mlžů. Bylo to uzavřeno tím, že fylogenetické klasifikace jsou pravděpodobnější než fenetické. Bretsky, jako další vědečtí pracovníci, považoval numerickou taxonomii za metodu extrémně limitovanou a její používání k rekonstrukci fylogenetické historie za nevhodné. Jedna z hlavních nevýhod numerické taxonomie byla její neschopnost rozeznávat prvotní znaky ze znaků odvozených (Wiley, 1981 ex. Schneider, 2001). Purchon (1956, 1957, 1958, 1960 ex. Schneider, 2001) pracoval na anatomii žaludku mlžů. Ačkoli používal morfologii žaludku jako klíčový komplex znaků ve svém taxonomickém systému, je zřejmé, že rozuměl konceptům prvotních a odvozených znaků (Purchon, 1960 ex. Schneider, 2001). A ve svých pozdějších pracích (Purchon, 1978, 1987, 1990 ex. Schneider, 2001) užíval také numerické systematické metody k rekonstrukcím fylogeneze mlžů.

3.2.3 Molekulové analýzy

Rozšíření používání molekulových metod v systematice v 90. letech zahrnovalo také mlže. Tyto studie zahrnují všechny významnější skupiny uvnitř třídy jako jsou Pteriomorpha, Unionoida, Heterodonta včetně Anomalodesmata. Molekulové techniky jsou aktuálně na předním místě studií biodiverzity a evoluce (Giribet, 2008).

Nejvíce informací ze všech metod poskytují nové skupiny molekulových technik; zvláště studie 18S ribozomální RNA genů. Navršení morfologických dat na molekulovou fylogenezi poskytuje možný konečný způsob stanovení konvergentních znaků mlžů (Harper, 2005). První fylogenetické analýzy vyšší úrovně mlžů založené na sekvenčních datech 18S rRNA zahrnují 13 sekvencí (1 polyplacofora, 2 plže, 8 pteriomorfních a 2 veneroidní heterodonty) a byly uzavřeny tím, že ve většině analýz 18S molekulární rRNA se neobjevila monofylie mlžů (Steiner, Müller, 1996 ex. Giribet, Wheeler, 2002). S přidáním 20 sekvencí ke skupině dat užívanými v analýzách Steinera, Müllera (1996 ex. Giribet, Wheeler, 2002) vyplynul důkaz

monofylie mlžů a obnovení podtřídy Pteriomorphia a Heterodonta. Ale obě studie byly založeny na nevhodném výběru mlžů. Častým problémem v molekulových fylogenetických analýzách je limitovaný výběr taxonů. Adamkewicz et al. (1997 ex. Giribet, Wheeler, 2002) zmírnil předchozí chyby v odběrech taxonů analyzováním všech podtříd mlžů, včetně všech skupin kromě Limoida a Trigonioida. Tímto rozšířením na všechny taxony se však mlži stali opět polyfyletickou skupinou. Pouze odstraněním plžů z analyzovaných dat byla obnovena monofylie mlžů (Adamkewicz et al., 1997 ex. Giribet, Wheeler, 2002) s 2 anomalodesmaty a 2 protobranchiáty v sesterském kladu se zbývajícími mlži. Ostatní protobranchiáti (*Nucula*) tvořili sesterské klady, které obsahovali 3 pteriomorfní mlže. Pteriomorfní mlži byli však polyfyletičtí. Skupina Palaeoheterodonta tvořila sesterský klad s monofyletickou skupinou Heterodonta. Campbell et al. (1998 ex. Giribet, Wheeler, 2002) užívali kombinaci částečné a kompletní 18S rRNA sekvencí z taxonů Protobranchia (jejich Palaeotaxodonta), Pteriomorphia (jejich Pteriomorphia a Isofilibranchia) a Heterodonta (včetně Veneroida a Myoida). Skupina Myoida se umístila uvnitř skupiny Anomalodesmata. Fylogenetické analýzy vyústily v polyfylii mlžů (skupina Solemya se seskupila s plži), parafylii pteriomorfních mlžů a monofylii skupin Autolamellibranchiata a Heterodonta. Hoeh et al. (1998 ex. Giribet, Wheeler, 2002) studovali fylogenetické vztahy mezi 14 druhy mlžů založených na sekvencích z mitochondriálního cytochromu c oxidázy podjednotky I (COI). Tyto analýzy podpořily monofylii skupin Autolamellibranchiata, Mytiloida, Veneroida, Unionoida a Palaeoheterodonta, ačkoli nepodpořily monofylii všech mlžů, protobranchiáti spadali mezi jiné měkkýše. Dalším výsledkem bylo podpoření monofylie skupin Mytiloida + Veneroida a vyloučení monofylie skupiny Trigonioida. Nicméně, tyto výsledky byly založené na limitovaných sekvenčních datech jen 5 z 12 rozpoznávaných skupin mlžů. Jejich studium jako první zahrnovalo molekulová data pro skupinu Trigonioida a podporovalo fylogenezi odvozenou z morfologie - základní hypotézy, že tato mořská skupina je sesterský taxon sladkovodních unionidů, zahrnující Palaeoheterodonta. Postupně, Canapa et al. (1999 ex. Giribet, Wheeler, 2002) studovali vztahy mezi některými autobranchiátními mlži podle sekvenčních dat 18S ribozomální RNA (2 polyplacofori, 2 plži a 21 mlžů: 10 pteriomorfních a 11 heterodontních). Když použili polyplacofory a plže jako vedlejší skupinu, mlži nebyli monofyletičtí. Ale když byli použiti jen 2 plži jako vedlejší skupina, skupiny Bivalvia, Pteriomorphia a Heterodonta byly monofyletické.

Další molekulové studie se soustředily na úroveň nižších taxonů. Distel (2000 ex. Giribet, Wheeler, 2002) užil sekvenční data 18S rRNA k objasnění vztahů uvnitř čeledi Mytilidae, a její pozici uvnitř pteriomorfních mlžů. Steiner, Hammer (2000 ex. Giribet, Wheeler, 2002) se zabývali pteriomorfními mlži a vyššími vztahy mlžů použitím rozsáhlých kompletních údajů sekvencí 18S rRNA a dalších měkkýšů jako vedlejších skupin. Tato prvotřídní studie zahrnovala téměř kompletní soubor taxonu uvnitř pteriomorfů, spolu s většinou skupin mlžů.

Ačkoli se mlži zdají být difyletičtí kvůli heterogenitě v datech, byla podpořena pouze monofylie skupin Protobranchia, Heteroconchia a Pteriomorphia. Řešení uvnitř Pteriomorphia se ukázalo být v konfliktu s morfologickými hypotézami postavení nadčeledí Mytiloidea a Arcoidea (Steiner, Hammer, 2000 ex. Giribet, Wheeler, 2002). Další důkladné sekvenční analýzy dat 18S rRNA byly zveřejněné Campbellem (2000 ex. Giribet, Wheeler, 2002), znovu s většinou skupin mlžů. Výsledky byly podobné výsledkům Steiner, Hammera (2000 ex. Giribet, Wheeler, 2002), které podpořily polyfylii mlžů, monofylii skupin Pteriomorphia a Heteroconchia a polyfylii Myoidea a Veneroidea. Skupina Anomalodesmata se umístila uvnitř skupiny Heterodonta. Bylo konstatováno, že prudce divergentní druhy v molekulární evoluci mohou být odpovědné za selhání molekulových analýz v potvrzení monofylie mlžů. Žádné analýzy nespojily data z víc než jednoho molekulového zdroje nebo nepoužily kombinaci molekulových a morfologických dat (Giribet, Wheeler, 2002).

3.2.4 Kladistické analýzy

První kladistické analýzy mlžů (Boss, 1978; Waller, 1978 ex. Schneider, 2001) byly publikovány v roce 1977. Byly to patrně první kladistické analýzy jakékoliv ze skupin měkkýšů (Bieler, 1992 ex. Schneider, 2001). Boss (1978) používal kladistické techniky k testování hypotéz fylogenetických vztahů mezi šesti čeleděmi pandoroidních mlžů ze skupiny Anomalodesmata. Waller (1978 ex. Schneider, 2001) použil více jednoznačných souborů dat k odhadu fylogenetických vztahů skupiny Pteriomorphia. Waller upozoroval, že mytiloidi tvoří bazální skupinu pteriomorfních mlžů. Tento výsledek byl významný pro budoucí studie nejen vztahů pteriomorfních mlžů, ale i pro studium fylogeneze všech mlžů. Davis, Fuller (1981 ex. Schneider, 2001) publikovali kladogram holocénních mlžů skupiny Unionoidea. Tento kladogram nebyl vybudovaný na základě jednotlivých znaků, ale na základě

imunologických výsledků, morfologie, fosilních záznamů a zoogeografie. Davis (1983, 1984 ex. Schneider, 2001) použil jednotlivé znaky jako jediný soubor dat ke konstrukci kladogramu a k odhadu fylogenetických vztahů unionidů. Davis (1983 ex. Schneider, 2001) vyjádřil názor, že neexistují dostatečné detailní anatomické studie zpracované novodobými kladistickými analýzami pro většinu skupin mlžů u jakékoliv nadčeledi. Skelton et al. (1990 ex. Schneider, 2001) a Skeleton, Benton (1993 ex. Schneider, 2001) konstatovali, že mlži postrádají dostačující množství znaků na lasturách k vytvoření stabilního fylogenetického modelu. Důsledek tohoto tvrzení byl ten, že fosilní záznamy nejsou užitečné pro rekonstrukci fylogenetické historie mlžů.

Další kladistické analýzy mlžů v této době používaly znaky lastur zaniklých skupin pro vysvětlení novou kladistickou metodou nazývanou analýza rozpadových řad (Miyazaki, Mickevich, 1982 ex. Schneider, 2001). Schneider (1995 ex. Schneider, 2001) poukazoval na to, že kladistika neumožňuje rozeznat homoplasii, ale ve skutečnosti má schopnost rozeznat dříve neznámé nebo podhodnocené případy konvergence a podobnosti. Podle tohoto autora jsou kladistické analýzy schopné zjistit homoplasii ze synapomorfie (Schneider, 2001).

Cope (1997) přidal početné analýzy fosilních taxonů k datům o existujících skupinách mlžů. To vytvořilo kladistické klasifikace založené v první řadě na mikrostrukturních datech schránky. Toto neortodoxní fylogenetické schéma ukázalo Palaeoheterodonta + Anomalodesmata jako sesterskou skupinu skupin Pteriomorphia + Heterodonta. Morton (1996) navrhl fylogenetický systém nadčeledí mlžů včetně početných fosilních taxonů. V jeho fylogenezi byli Palaeoheterodonta vloženy do Pteriomorphia. Heterodonta byla monofyletická skupina s Anomalodesmata jako sesterskou skupinou Myoida. Ale Veneroida nebyla monofyletickou skupinou. Waller (1990) navrhl kladistickou klasifikaci s monofyletickými skupinami Protobranchia, Autolamellibranchiata, Pteriomorphia, Palaeoheterodonta, Eulamellibranchia, Anomalodesmata a Heterodonta (Giribet, Wheeler, 2002).

3.2.5 Kombinované analýzy

Nová klasifikace mlžů je založená většinou na kombinované analýze morfologie a molekulových dat od Giribet, Wheeler (2002), ale také bere v úvahu výsledky dalších studií. Klasifikace je doposud omezená jen pro vyšší taxony, pro které jsou jasné diagnózy. Protobranchia jsou složeny ze skupin Solemyoida,

Nuculoida a Nuculanoida. Ve většině dřívějších studií skupina Nuculoida zahrnovala Nuculoidea a Nuculanoidea, ale nedávné fylogenetické práce předpokládají bližší vztah Nuculoidea k Solemyoidea. Protobranchia má svou nejvyšší diverzitu v hlubokém moři, všichni tito mlži jsou infauní a většinu potravy přijímají prostřednictvím dlouhých labiálních tykadel. Všichni mají jednoduchá ktenidia užívaná výhradně k dýchání. Zatímco Solemyoidea a Nuculoidea postrádají sifony, nuculanoidi je vyvinuli později splynutím pláště a na rozdíl od jiných protobranchiátů postrádají perleť. Solemyoidi mají druhotné endosymbiontní bakterie a proto mají hodně redukované střevo. Některé studie navrhuji Nuculanoidea jako sesterskou skupinu zbývajících mlžů (Autolamellibranchiata; Giribet, Wheeler, 2002) nebo přinejmenším s nimi podobnou monofyletickou skupinu (Giribet, Distel, 2003 ex. Giribet, 2008).

Kombinované analýzy podporují monofylii mlžů, parafylii protobranchiatních mlžů a monofylii skupin Autolamellibranchiata, Pteriomorphia, Heteroconchia, Palaeoheterodonta a Heterodonta, které zahrnují monofyletický taxon Anomalodesmata. Tyto rozборы silně podporují závěr, že heterodontní skupiny Myoidea a Veneroidea nejsou monofyletické. Mezi nejstálějšími výsledky analýz patří potvrzení monofylie skupiny Palaeoheterodonta (Giribet, Wheeler, 2002). Nejnovější pokus o model fylogeneze mlžů, který vznikl analýzou většiny dostupných znaků byl publikován Giribetem (2008) a vyústil v následující schéma:

Bivalvia Linnaeus, 1758

 Opponobranchia Giribet, 2008

 Nuculoida Dall, 1889

 Solemyoidea Dall, 1889

 Nuculanoida Carter, Campbell, 2000

 Autolamellibranchiata Grobben, 1894

 Pteriomorphia Beurlen, 1944

 Heteroconchia Cox, 1960

 Palaeoheterodonta Newell, 1965

 Trigonioidea Dall, 1889

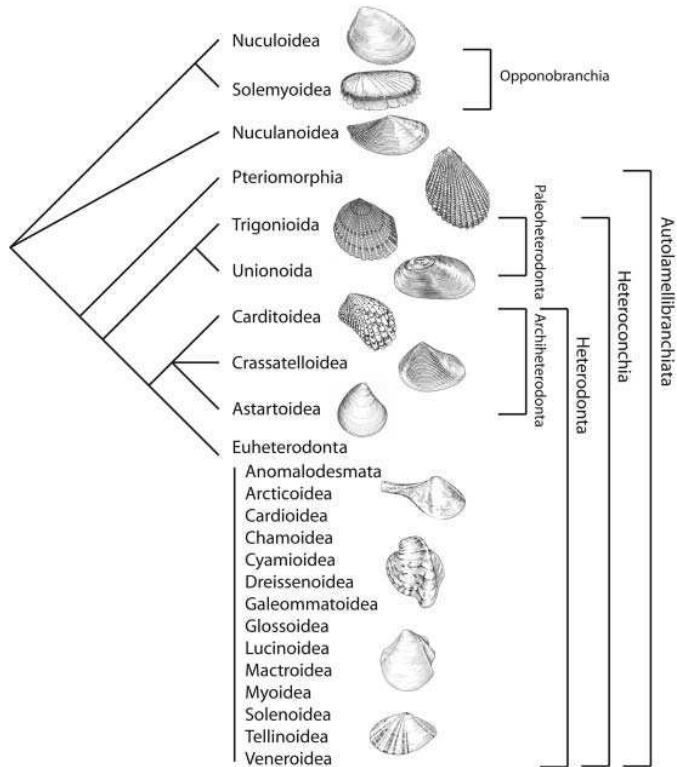
 Unionoidea Stoliczka, 1871

 Heterodonta Neumayr, 1883

 Archiheterodonta Giribet, 2008

 Euheterodonta Giribet, Distel, 2003

Z předchozího přehledu je tedy zřejmé, že model fylogeneze mlžů je dosud nestabilní a analýza nových dat ho může značně změnit. V dalším textu bude používán tento poslední fylogenetický model (Giribet, 2008) v diskuzi o datech krystalografické textury perleti.



Obr. č. 7 - hypotetické vztahy mezi vyššími taxony mlžů (Giribet, 2008).

4. Metodika

4.1 Charakteristika a výběr vzorků

V této diplomové práci byly stanoveny následující cíle:

- U vybraných druhů mlžů z různých fylogenetických linií ověřit, zda dokonale uspořádaná krystalografická textura perleti je vlastností všech těchto linií.
- U jednoho nadřádu mlžů analyzovat možnou variabilitu krystalografické textury perleti na úrovni různých čeledí, uvnitř různých druhů jednoho rodu a u různých jedinců stejného druhu.
- Sumarizovat současné názory na fylogenezi třídy mlžů a získaná data o krystalografické textuře perleti mlžů porovnat se současným fylogenetickým modelem.

Splnění prvních dvou cílů vyžaduje finančně i časově velmi náročné studium založené na analýze elektronové difrakce zpětně odražených elektronů (viz kapitola č. 4.3.2 Metoda EBSD). Z tohoto důvodu bylo možno studovat jen několik schránek mlžů. Pro splnění prvního cíle byli vybráni zástupci následujících fylogenetických linií mlžů: Opponobranchia (Nuculoida), Pteriomorphia a Palaeoheterodonta (Unionoida). Pro splnění druhého cíle byly z řádu Pteriomorphia vybrány zástupci čeledí Pteriidae Gray, 1847; Mytilidae Rafinesque, 1815 a Pinnidae Leach, 1819. Dále byly studovány tři druhy rodu *Mytilus* Linnaeus, 1758 a různí jedinci druhů *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 a *Pinna squamosa* Gmelin, 1791. Detailní charakteristika a popis studovaných vzorků je uveden v kapitole č. 5.1 Makroskopický popis schránek a charakteristika studovaných druhů.

4.2 Studium mikrostruktury elektronovým mikroskopem

Skenovací elektronový mikroskop je přístroj určený k pozorování povrchů nejrůznějších objektů. Výsledný obraz je tvořen pomocí odražených nebo sekundárních elektronů. Proto je zobrazení v SEM považováno za nepřímou metodu.

Velkou předností SEM je velká hloubka ostrosti, v důsledku které lze u dvojrozměrných fotografií ze SEM nalézt jistý trojrozměrný aspekt. Další předností těchto mikroskopů je to, že v komoře preparátů vzniká při interakci urychlených elektronů s hmotou vzorku kromě výše zmíněných signálů ještě řada jiných, např. rentgenové záření, Augerovy elektrony, katodoluminiscence, které nesou mnoho dalších informací o vzorku. Při jejich detekci je možné určit např. prvkové složení preparátu v dané oblasti a při porovnání s vhodným standardem určit i kvantitativní zastoupení jednotlivých prvků (Nebesářová, 2002).

Jednotlivé vzorky lastur byly rozlámány na úlomky o velikosti přibližně 2 - 5 mm tak, aby byla vidět vrstva perletě. Jednotlivé vzorky se poté nalepily uhlíkovou pastou na hliníkový terčík, na kterém byla nalepena uhlíková podložka. U každého vzorku byla zaznamenána biologická orientace. Na každý terčík bylo zespod vepsáno číslo vzorku, aby nedošlo při manipulaci k záměně. Lepení se provádí pod binokulární lupou použitím pinzety tak, aby byly vzorky v neoptimálnější poloze při prohlížení v SEM. Na jeden terčík lze nalepit dva až tři vzorky, podle jejich velikosti.

Před vlastním pozorováním ve skenovacím elektronovém mikroskopu je nutné potáhnout vzorek tenkou vrstvičkou kovu s dobrou elektrickou a tepelnou vodivostí, aby se eliminovaly nabíjecí jevy. Vrstvička kovu má za úkol odvést negativní elektrický náboj, zvýšit produkci sekundárních elektronů a minimalizovat poškození preparátu teplem uvolněným brzdícími se primárními elektrony. Tloušťka naprášené vrstvy by měla být přibližně 10 - 20 nm tak, aby byla dostatečná, ale nezakrývala povrchové detaily (Nebesářová, 2002). Pokovování vzorků mlžů bylo provedeno zlatem v naprašovací aparatuře firmy JEOL JFC-1200.

Jednotlivé vzorky byly pozorovány ve skenovacím elektronovém mikroskopu japonské firmy JEOL, jedná se o model JEOL-6380LV. Při prohlížení preparátů bylo použito urychlovací napětí 15 kV. Preparát lze zvětšit až 10 000x. Pro jednotlivé vzorky byl pořízen fotografický záznam a popis snímků je uveden v kapitole č. 5.2 Popis mikrostruktur.

4.3 Studium krystalografické textury perleti

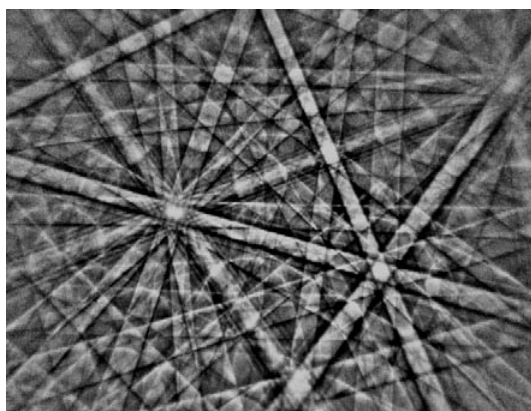
4.3.1 Příprava leštěných nábrusů

Vzorky lastur byly připraveny v brusírně České geologické služby, což je laboratoř pro přípravu mikroskopických preparátů, která upravuje pevné materiály přírodní i umělé, soudržné i rozpadavé, nasákavé i nenasákavé do podoby preparátů, které lze zkoumat pod optickým či elektronovým mikroskopem.

Nejprve se zalije vzorek do pryskyřice Epofix do válcové formy o průměru 2,5 cm. Vzorek tuhne při pokojové teplotě. Po ztuhnutí pryskyřice se vzorek brousí karborundem, zrnitost 600, až do odhalení perletě. Poté se brousí karborundem o zrnitosti 1200 a leští se na podložce PAN diamantovým sprejem o zrnitosti 6 μm zhruba 15 minut. Dalším krokem je leštění na podložce mikrotex diamantovým sprejem o zrnitosti 3 μm . Na závěr se leští na podložce PAN sprejem o zrnitosti 1 μm . Mezi jednotlivými kroky probíhá omývání a čištění vzorků v ultrazvukové vaně. Doba broušení a leštění je individuální u každého vzorku, zhruba 10 – 20 minut, až do odhalení perletě.

4.3.2 Metoda EBSD

Elektronová difrakce zpětně odražených elektronů (EBSD), také známá jako Kikuchiho difrakce zpětně odražených elektronů (BKD), je mikrostrukturální krystalografická technika užívaná ke zkoumání krystalografické orientace mnoha materiálů, která může být užívána pro objasnění struktury nebo preferované orientace jakéhokoliv krystalického nebo polykrystalického materiálu. EBSD je jedinečná v tom, že poskytuje spojení mezi mikrostrukturou a krystalografií.

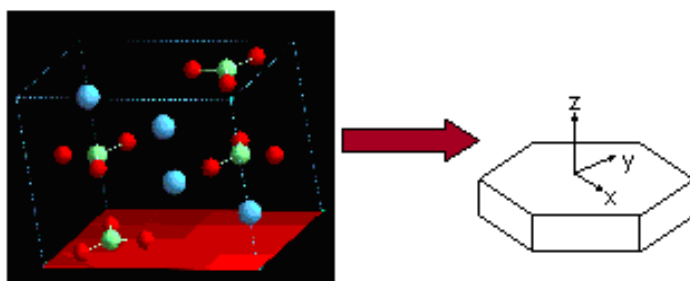


Obr. č. 8 - difrakční vzor vygenerovaný metodou elektronové difrakce zpětně odražených elektronů (Frýda, nepublikovaná data).

EBSD se používá na skenovacím elektronovém mikroskopu (SEM) vybaveném kamerou, která zaznamenává zpětnou difrakci elektronů. Podstata EBSD spočívá v tom, že nepohyblivý elektronový paprsek narazí na nakloněný a vyleštěný krystalový vzorek a odchýlí elektrony, které vytvoří difrakční vzor na fluorescenční obrazovce. Tento difrakční vzor je charakteristický pro každou krystalovou strukturu a orientaci z oblasti vzorku, z které byl vygenerovaný. Tento difrakční vzor může být použit pro měření orientace krystalů a rozpoznání materiálů.

V krystalických materiálech jsou atomy, které tvoří materiál, uspořádány pravidelně v prostoru. Imaginární trojrozměrná souřadnicová síť bodů, na které atomy jsou, je nazývána krystalická síť. Krystaly se často shlukují do určité orientace - tzv. krystalografické textury (Oxford Instruments, 2005). Měřením různých míst vzorku lze tedy určit orientaci jednotlivých krystalů vzorku a analyzovat tak krystalografickou texturu studovaného vzorku.

V předložené práci byla metoda EBSD využita pro stanovení krystalografické textury perleti mlžů, která je tvořena krystaly aragonitu. Každý krystal aragonitu je polygonální destička o tloušťce zhruba 0,5 μm a šířce několika μm . Jednotlivé destičky aragonitu jsou organizované do vrstevnaté struktury (Wojtal, 2000).



Obr. č. 9 - stovky elementárních buněk uspořádaných do jedné destičky aragonitu (Wojtal, 2000).

Analýzy zpětného odrazu elektronů (EBSD) byly uskutečněné v laboratořích České geologické služby použitím detektoru Nordlys připojeného ke skenovacímu elektronovému mikroskopu CamScan. Výsledky sérií EBSD Kikuchiho skupin byly sebrány detektorem Nordlys a krystalografická orientace každého změřeného biokrystalu byla zhodnocená softwarem EBSD (HKL CHANNEL 5). Měření musela být provedena školitelem DP (Jiří Frýda) z důvodu přísných pravidel bezpečnosti práce (přístroj generuje ionizující záření). Bylo uskutečněno 1000 až 5000 měření na každém vzorku perleti na pravidelné souřadnicové síti s rozstupem 15 μm . Maximální velikost perleťových destiček je asi 15 μm a tak počet měření hrubě

odpovídá počtu změřených perleťových destiček v každém vzorku lastury. Měření byla provedena v režimu „Safe mode“, který v každém měřeném bodě provede tři záznamy difrakčních vzorů a pouze při naprosté shodě vyhodnocených orientací provede záznam měření. Pro další analýzu krystalografické textury perleti byla vybrána pouze měření s nízkou hodnotou MAD (Mean Angular Deviation). Tato hodnota charakterizuje míru shody měření s teoretickým difrakčním vzorem (hodnoty pod 1 jsou pokládány za výbornou shodu). Souborem programů HKL CHANNEL 5 byla vypočítána orientace každé změřené perleťové destičky a ta byla vyjádřena třemi Eulerovy úhly (viz soubory v příloze). Výsledky texturních analýz byly vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.

Pro aragonit je možno vybrat více typů indexování krystalografické buňky. Zpracování měření EBSD aragonitu programem HKL Channel 5 používá následující indexování [001] = krystalografická osa **a**, [010] = krystalografická osa **b**, [100] = krystalografická osa **c**.

5. Data

5.1 Makroskopický popis schránek a charakteristika studovaných druhů

5.1.1 *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758

Mytilus edulis patří do nadřádu Pteriomorphia, řádu Mytiloida Rafinesque, 1815., nadčeledi Mytiloidea Rafinesque, 1815 a čeledi Mytilidae Rafinesque, 1815.



Foto č. 1 - *Mytilus edulis*.

Průměrná délka schránek u druhu *Mytilus edulis* je přibližně 95 mm. Schránky jsou značně tenkostěnné a lastury podlouhle trojúhelníkovité. Zadní okraj je zaoblený a dolní okraj téměř rovný. Vrchol je zcela vpředu, zámek s malými, kardinálními zuby. Vaz je dlouhý, vnější, uvnitř je velký a malý svalový vtisk. Lastury tohoto druhu jsou hladké, s hrubými růstovými liniemi. Barva schránky může být fialověhnědá, žlutohnědá až zelená, od vrcholu má často paprscité, tmavě fialové pásy. Vrchní vrstva je černá.

Mytilus edulis obývá litorální až sublitorální pásmo do hloubky 25 m. Je připoutána byssátními vlákny ke kamenům a lasturám. Na kluzkých místech tvoří jakési lavice. Je to celosvětově rozšířený druh v mořích mírných pásem (Bruyne, 2004).

Studované lastury tohoto druhu pocházejí ze Severního moře (Slemmestad, Oslo) (vzorek č. 103) a z pobřeží u města Brighton (kanál La Manche, Anglie) (vzorek č. 106).

5.1.2 *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819

Mytilus galloprovincialis patří do nadřádu Pteriomorphia, řádu Mytiloidea Rafinesque, 1815., nadčeledi Mytiloidea Rafinesque, 1815 a čeledi Mytilidae Rafinesque, 1815.



Foto č. 2 - *Mytilus galloprovincialis*.

Průměrná délka *Mytilus galloprovincialis* je 100 mm. Tvarem schránky se podobá *Mytilus edulis*, ale lastury jsou více stlačené až trojúhelníkovité s vyšší zadní stranou a s pravidelným rýhováním. Barva schránky je fialověmodrá, vrchní vrstva zelenohnědá až černá.

Tento druh obývá litorální až sublitorální pásmo do hloubky 25 m, vyskytuje se na kamenech a lasturách (Bruyne, 2004).

Studované lastury tohoto druhu pocházejí z pobřeží Jaderského moře (Istrie u města Rabac, Chorvatsko).

5.1.3 *Mytilus californianus* Conrad, 1837

Mytilus californianus patří do nadřádu Pteriomorphia, řádu Mytiloidea Rafinesque, 1815., nadčeledi Mytiloidea Rafinesque, 1815 a čeledi Mytilidae Rafinesque, 1815.

Mytilus californianus je černomodrá se silnými paprskovitými žebry a nepravidelnými růstovými liniemi, často s erodovaným povrchem. Velikost je od 130 mm do 150 mm (Morris et al., 1980). Lastura má tlustý profil a na předním vrcholu (štítu) je ostrý hrot. Vnitřek lastury je modrošedý a může lehce měnit barvu (Cowles, 2002). Jak mlži stárnou, začnou vylučovat žlázou na spodu nohy byssátní

vlákno. Byssátní vlákno drží lastury připevněny pevně ke skálám a dalším lasturám (Morris et al., 1980).

Živý se jemnými organickými zbytky (planktonem) filtrováním vody (Cowles, 2002). Tito mlži průměrné velikosti přefiltrují dva až tři litry vody za hodinu (Morris et al., 1980). Je to oblíbená kořist mořské hvězdy *Pisaster ochraceous* a malé lastury jsou požírány mořskými ptáky a plži *Nucella emarginata*, *Ceratostoma nuttali* a *Roperia poulsoni* (Cowles, 2002).

Období reprodukce trvá po celý rok, ačkoli vrcholí v Kalifornii v červenci a prosinci. *Mytilus californianus* šíří sperma nebo vejce, v závislosti na pohlaví, do moře, kde se oplodnění uskutečňuje. Pohlaví jsou oddělená (Morris et al., 1980).

Je to velmi běžný druh nižší až střední pobřežní zóny, kde se lepí ke skálám na exponovaných místech, zvláště na otevřených pobřežích (Cowles, 2002). Tvoří masivní vrstvy, někdy přes několik metrů, na nechráněných skalách a na pilířích mol až do hloubky 24 m. Vrstvy lastur jsou často dost velké, aby mohly být domovem pro mnoho dalších živočichů, jako jsou plži a červi (Morris et al., 1980).

Studované lastury tohoto druhu pocházejí z pobřeží Tichého oceánu u města Bookings (JZ Oregon, USA).

5.1.4 *Modiolus barbatus* Linnaeus, 1758

Modiolus barbatus patří do nadřádu Pteriomorphia, řádu Mytiloidea Rafinesque, 1815., nadčeledi Mytiloidea Rafinesque, 1815 a čeledi Mytilidae Rafinesque, 1815.



Foto č. 3 - *Modiolus barbatus*.

Lastury u tohoto druhu jsou protáhle trojúhelníkovité a zadní okraj přechází ve spodní výraznou hranu. Vrcholová strana je klenutější než zadní strana lastury.

Z hnědošedé vrchní vrstvy vyrůstají i u dospělých jedinců dlouhé, vláknité vousy. Na lastuře jsou hrubé růstové linie, jinak je hladká. Barva schránky je hnědočervená, vnitřní strana lesklá, nachově lila. *Modiolus barbatus* obývá sublitorál a hlouběji a žije přisedlá na kamenech (Bruyne, 2004).

Studované lastury tohoto druhu pocházejí z pobřeží Jaderského moře u vesnice Izola (Slovinsko).

5.1.5 *Pinctada radiata* Leach, 1814

Pinctada radiata patří do nadřádu Pteriomorphia, nadčeledi Pterioidea Gray, 1847 a čeledi Pteriidae Gray, 1847.

Pinctada radiata dosahuje velikosti obvykle 50 - 65 mm, ale může dosahovat velikosti až 106 mm (Galil, 2006). Barva vnější lastury je proměnlivá, s tmavým zabarvením nebo s radiálními paprsky, které jsou většinou červené nebo hnědé, někdy až do zelena až bronzova. Vnitřní perleťová vrstva je duhově zbarvená. Neperleťový okraj je lesklý, světle hnědý s tmavě hnědými nebo načervenalými skvrnami odpovídajícími hlavním vnějším paprskům. Lastura je spíše tenká, relativně vypouklá, čtvercového tvaru s krátkým neurčitým zadním závěsem, který není protáhlý do křídlovitého výrůstku. Kloub lemují v každé lastuře dva malé zuby: jeden kulatý před puklicí štítu a druhý je umístěný za vazovou oblastí téměř paralelně k hřbetnímu kraji. Malý druhotný hřeben je někdy přítomný nad zadním vrcholem pravé lastury (Carpenter, Niem, 1998). Má skulpturu z koncentrických lupínek a trnité okraje.



Foto č. 4 - *Pinctada radiata*.

Jsou to protandriční hermafrodité s obráceným pohlavím. Zralost pohlavních žláz je řízená teplotou. Ve Středomoří je aktivita pohlavních žláz téměř celoroční,

ale přirozená reprodukce nastává hlavně v létě a časně na podzim. Jsou tolerantní k širokému rozsahu teplot 13 - 30 °C (Galil, 2006).

Pinctada radiata žije napojená byssátními vlákny na skály, odumřelé korály a různé ponořené objekty a často tvoří velké přirozené bariéry. Obývá litorál, sublitorál a zónu mělčin, od zón odlivu do hloubky asi 150 m. Nejběžněji se vyskytuje v sublitorálu, v hloubce od 5 do 25 m.

Tento druh je rozšířený v západním Pacifiku, ve východní Africe, včetně Madagaskaru, v Rudém moři a Perském zálivu, Melanésii a Havaji a v severním Japonsku (Carpenter, Niem, 1998).

Studované lastury tohoto druhu pocházejí z pobřeží Egejského moře u vesnice Amooopi (ostrov Karpathos, Řecko).

5.1.6 *Pinna squamosa* Gmelin, 1791

Pinna squamosa patří do nadřádu Pteriomorpha, nadčeledi Pinnoidea Leach, 1819 a čeledi Pinnidae Leach, 1819.

Obě lastury jsou stejně velké, charakteristického protáhle vějířovitého tvaru. Průměrně dosahuje velikosti 40 cm (max. velikost 100 cm). Povrch lastur je u mladých jedinců pokryt výrazně plastickými žlábkovitými šupinami. Zbarvení povrchu je šedohnědé až červenohnědé. Předním špičatým koncem je pomocí byssátních vláken ukotvena a téměř do jedné třetiny své délky zanořena do substrátu. Zadní konec směřující vzhůru je obloukovitě zakončený. Povrch lastur je u mladých jedinců pokryt výrazně plastickými žlábkovitými šupinami. Zbarvení povrchu je šedohnědé až červenohnědé.



Foto č. 5 - *Pinna squamosa*.

Žije na písčitém nebo bahnitém dně mělkých pobřežních vod nebo v porostech *Posidonia oceanica* v hloubce od 3 do 30 m. Mezi miskami jejich lastur, zejména u starších exemplářů, žijí často drobní krabi nebo garnáti, kteří zde hledají úkryt. Tento druh je největším mlžem Středomoří (Sládek, Šrainer, 2003).

Studované lastury tohoto druhu pocházejí z pobřeží Středozemního moře u města Denia (pod Valencií, Španělsko) (vzorek č. 108) a z pobřeží Jaderského moře u vesnice Izola (Slovinsko) (vzorek č. 109).

5.1.7 *Nucula nucleus* Linnaeus, 1758

Tento druh patří do nadřádu Opponobranchia, řádu Nuculoida Dall, 1889, nadčeledi Nuculoidea a čeledi Nuculidae.

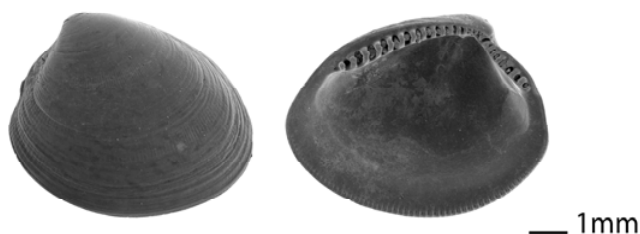


Foto č. 6 - *Nucula nucleus*.

Průměrná délka *Nucula nucleus* je asi 14 mm. Lastury jsou pevné, oválně okrouhlé, nerozchlípené a vrchol je ohnutý. Zámek má taxodontní s vnitřním ligamentem. Schránky tohoto druhu mají nevýrazné radiální rýhy a dolní okraj je vroubkovaný. Barva je smetanová až šedobílá, periostrakum hnědé až rudohnědé a matné. Je bez radiálních barevných pásů a vnitřek má leskle perleťový.

Nucula nucleus obývá sublitorál a hlouběji, až do 150 m. Jedná se o méně běžný druh (Bruyne, 2004).

Studované lastury tohoto druhu pocházejí z pobřeží Středozemního moře u města Denia (pod Valencií, Španělsko).

5.1.8 *Brachidontes rostratus* Dunker, 1857

Brachidontes rostratus patří do nadřádu Pteriomorphia, nadčeledi Mytiloidea Rafinesque, 1815 a čeledi Mytilidae Rafinesque, 1815.

Lastura je velká kolem 4 cm, souměrná, se zřetelným zašpičatělým štítem. Přední i zadní část je kulatá. Skulptura je jemně paprskovitě rýhovaná. Má 2 - 3 zuby na levé lastuře, 1 - 2 zuby na pravé a také několik malých zoubků podél okraje

lastury. V oblasti štítu je často erodovaná. Lastura je světle hnědé barvy s perleťovým vnitřkem.

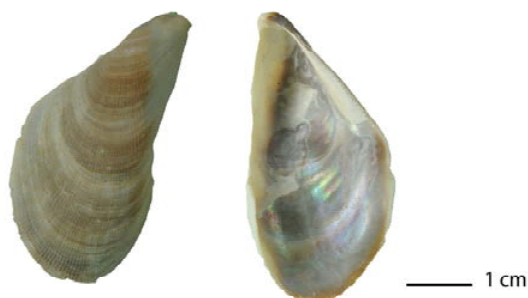


Foto č. 7 - *Brachidontes rostratus*.

Vytváří rozlehlé shluky na exponovaných skalnatých březích a ve skulinách pod přílivovou hranou. K připojení k exponovaným skalám používá nitkovitých jemných byssátních vláken (Davey, 2006).

Studované lastury tohoto druhu pocházejí z Brouler Beach (Sydney, Austrálie).

5.1.9 *Amblema plicata* Say, 1817

Tento druh patří do nadřádu Palaeoheterodonta, nadčeledi Unionoida Fleming, 1828 a čeledi Unionidae Fleming, 1828.



Foto č. 8 - *Amblema plicata*.

Amblema plicata má podlouhlou nebo kulatou lasturu s rýhami na zadní části. Přední část je kulatá, zadní část může být kulatá nebo zašpičatělá. Hřbetní okraj je rovný, spodní okraj rovný až zaoblený. Štít má nízký, rovný nebo mírně zvýšený nad linií kloubu. Lastura je hladká na přední třetině, s třemi nebo více přibližně paralelními hřebeny nebo žlábků na zadních dvou třetinách. Velikost tohoto druhu je kolem 15 cm. Periostrakum je žlutozelené, světle hnědé nebo zelené v juvenilním stádiu, u starších lastur je tmavozelené, hnědé nebo černé. Perleť je perleťově bílá,

často skvrnitá a zezadu duhová. Někteří jedinci jsou s purpurovým odstínem na zadním konci.

Obývá malé až velké toky a vodní nádrže s bahnem, pískem nebo štěrkem. Lastury z velkých řek jsou obecně více vypouklé s méně rýhami nebo vráskami než ty z menších toků. Jedná se o rozšířený a běžný druh (INHS, 2009).

Studované lastury tohoto druhu pocházejí ze SZ Texasu.

5.1.10 *Leptodea fragilis* Rafinesque, 1820

Leptodea fragilis patří do nadřádu Palaeoheterodonta, nadčeledi Unionoida Fleming, 1828 a čeledi Unionidae Fleming, 1828.

Lastury jsou oválného až protáhlého tvaru kolem 15 cm velké. Jsou obvykle tenké a stlačené. Přední konec je rovnoměrně zakulacený a zadní konec široce kulatý. Štít je nízký, mírně vyvýšený nad linií kloubu a je umístěný blíže k přednímu konci. Periostrakum je hladké, mladší jedinci jsou lehce žlutavé, někdy se zelenými pásy. Starší jedinci jsou tmavě žlutohnědé. Uvnitř levé lastury jsou dva hlavní zuby, které jsou tenké a druhý zub může někdy zcela chybět. Dva postranní zuby jsou tenké, krátké a lehce zakřivené. Pravá lastura má jeden tenký a malý hlavní zub. Postranní zub je tenký a lehce zakřivený. Vtisk je mělký nebo nepřítomný. Perleť je modravě-bílá nebo nažloutlá, růžová nebo purpurová pod štítem nebo postranním zubem. Stáří lastur může být determinováno letokruhy na lastuře.



Foto č. 9 - *Leptodea fragilis*.

Leptodea fragilis žije v různě velkých vodních plochách, od potoků k řekám a jezerům. Obývá bahnité a štěrkovité substráty, ale občas se vyskytuje i v písku. Lastury jsou obvykle přisedlé, ačkoli se mohou pohybovat s měnící se hladinou vody a podmínkami. Často jsou nalezeny zasypány substrátem (Mulcrone, 2006).

Studované lastury tohoto druhu pocházejí ze SZ Texasu.

5.1.11 *Quadrula apiculata* Say, 1829

Quadrula apiculata patří do nadřádu Palaeoheterodonta, nadčeledi Unionoida Fleming, 1828 a čeledi Unionidae Fleming, 1828.

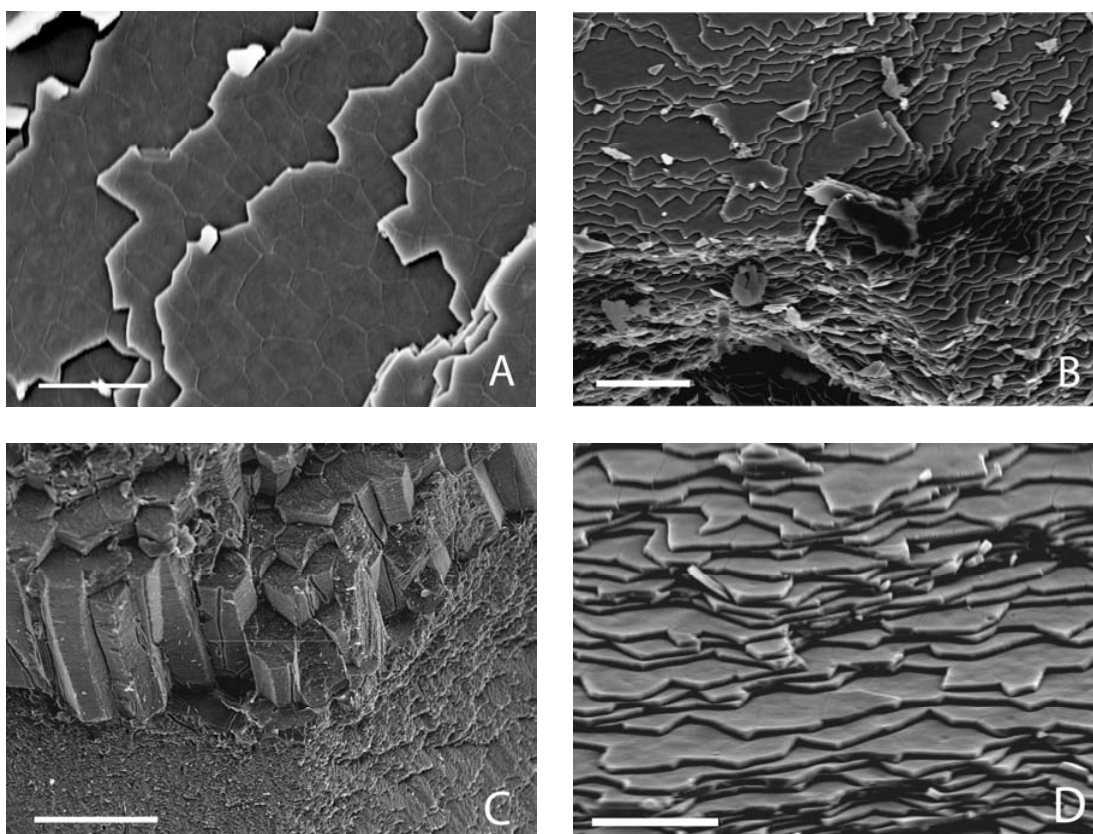


Foto č. 10 - *Quadrula apiculata*.

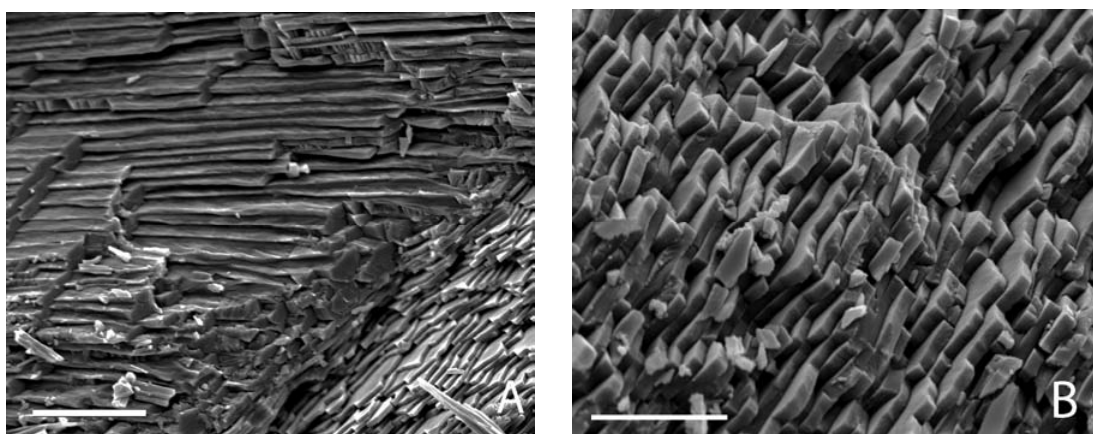
Lastura je těžká, čtvercová a často s hustými řadami výběžků. Velikost lastury je kolem 7 cm. Jedinci z větších vodních ploch mají více nápadnou skulpturu, zatímco jedinci z malých toků mohou postrádat výrazný vertikální hřeben (Gangloff, 2004).

Studované lastury tohoto druhu pocházejí ze SZ Texasu.

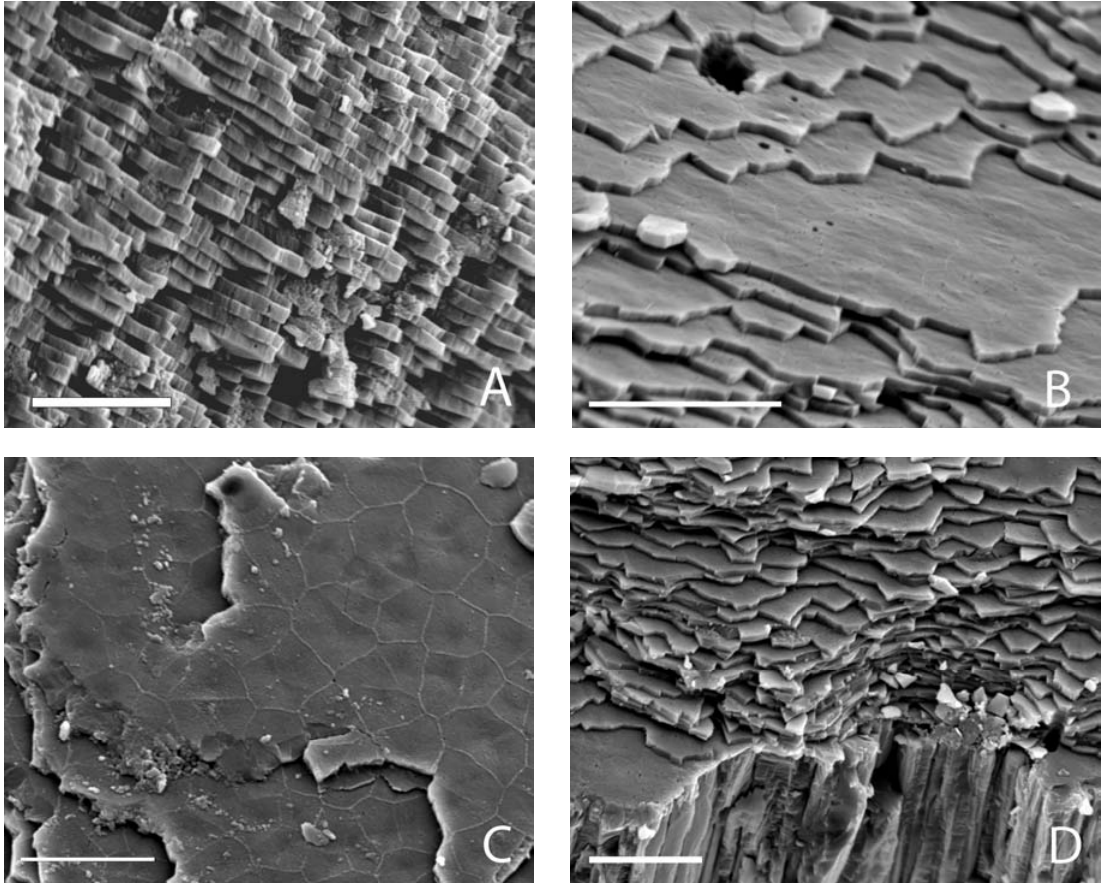
5.2 Popis mikrostruktur



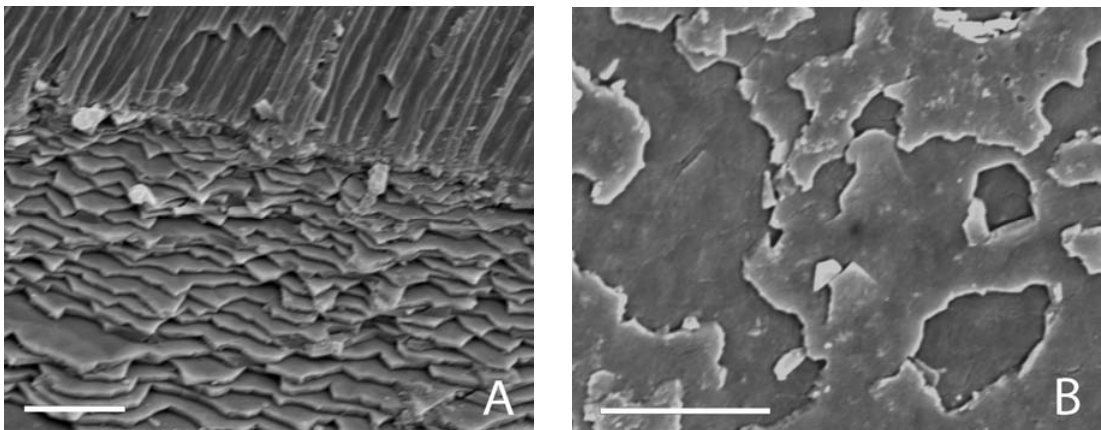
Obr. č. 10 - *Pinctada radiata* - vzorek č. 101. A - detailní pohled shora na nepravidelný tvar destiček perleti, měřítko: 10 µm, B - pohled na uspořádání destiček perletě u vnějšího okraje perleťové vrstvy, měřítko: 20 µm, C - rozhraní mezi prizmatickou vrstvou tvořenou hranoly CaCO₃, která je kolmo k povrchu lastury a perleťovou vrstvou rovnoběžnou s povrchem, měřítko: 100 µm, D - boční pohled na vrstvy perleťových destiček, měřítko: 10 µm.



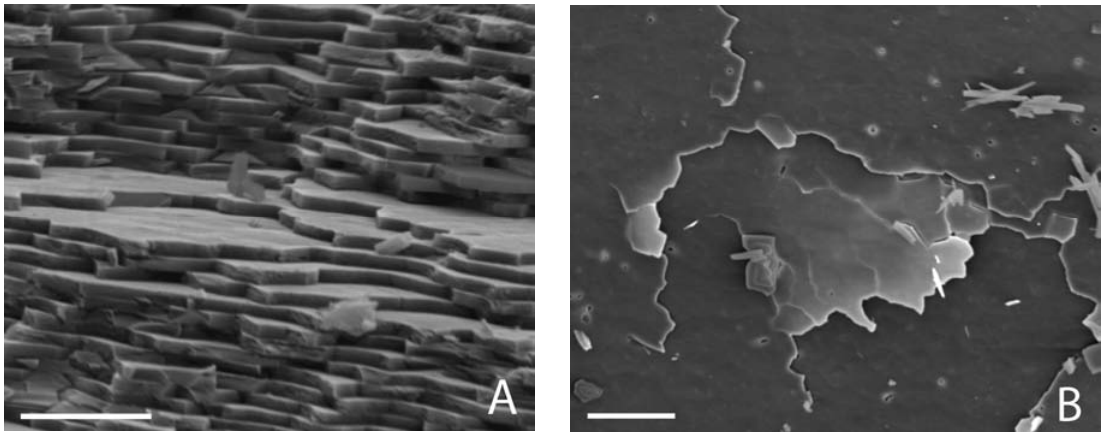
Obr. č. 11 - *Mytilus edulis* - vzorek č. 103. A - aragonitové hranoly prizmatické vrstvy navazující na perleťovou vrstvu, měřítko: 20 µm, B - boční pohled na vrstvy destiček perleti, měřítko: 10 µm.



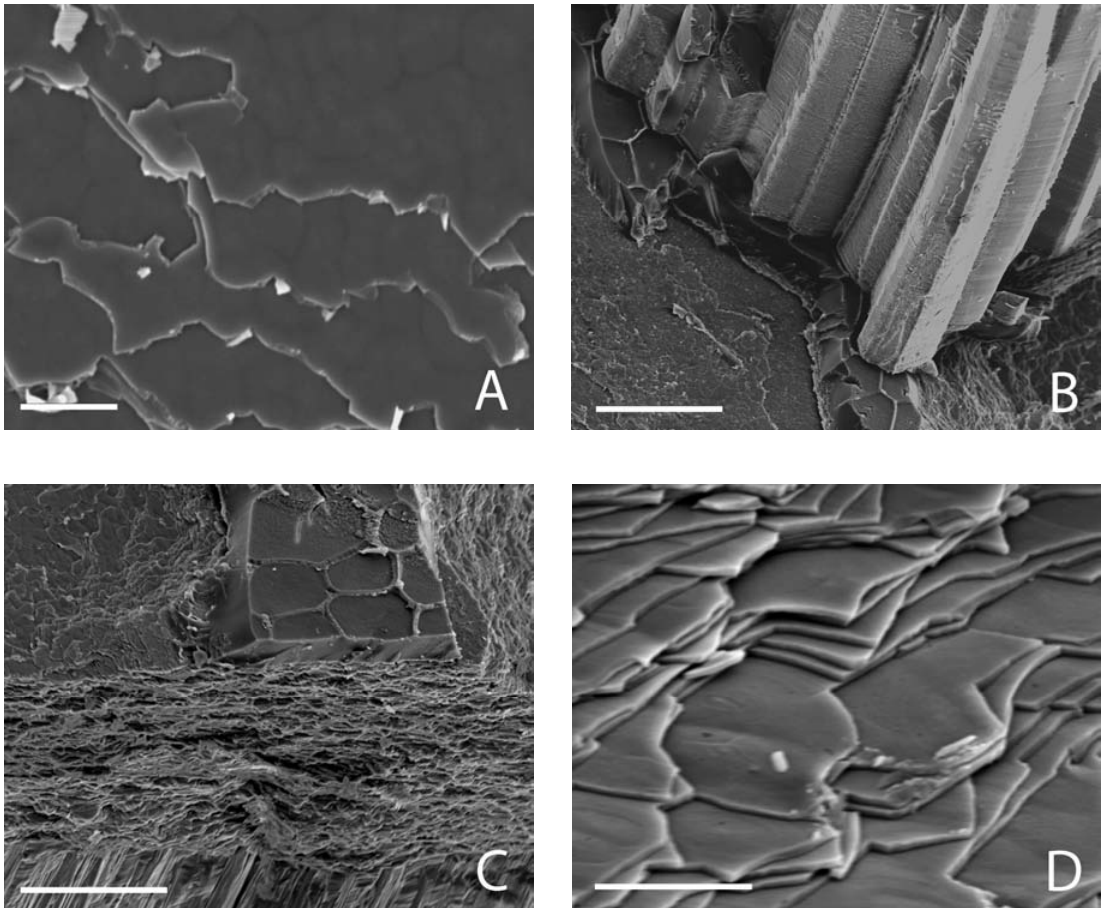
Obr. č. 12 - *Modiolus barbatus* - vzorek č. 104. A - boční pohled na uspořádání vrstev destiček perleťe uprostřed perleťové vrstvy, měřítko: 10 μm , B - boční pohled na destičky perleťe uprostřed perleťové vrstvy, měřítko: 10 μm , C - vrchní pohled na nepravidelný tvar destiček perleťe, měřítko: 10 μm , D - rozhraní mezi prizmatickou a perleťovou vrstvou, měřítko: 10 μm .



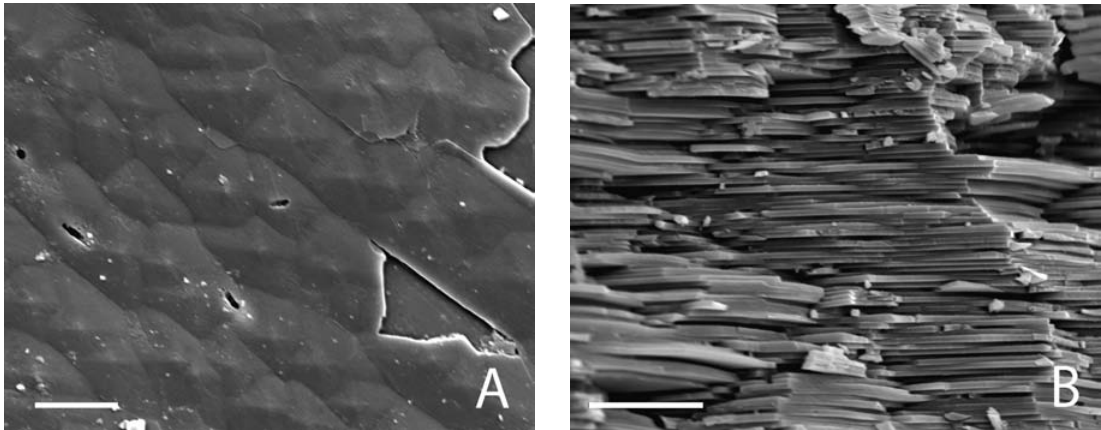
Obr. č. 13 - *Mytilus galloprovincialis* - vzorek č. 105. A - rozhraní mezi prizmatickou a perleťovou vrstvou, měřítko: 10 μm , B - vrchní pohled na destičky perleťe uprostřed perleťové vrstvy hned pod prizmatickou vrstvou, měřítko: 10 μm .



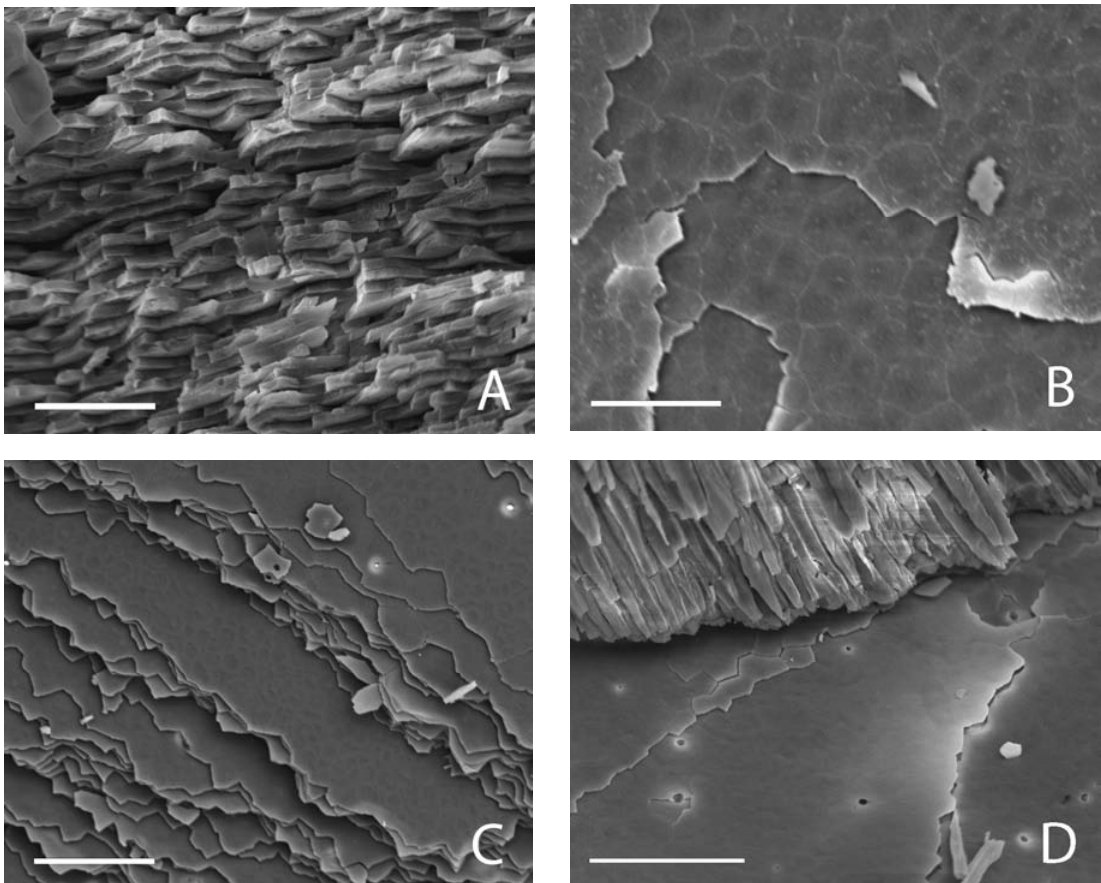
Obr. č. 14 - *Mytilus edulis* - vzorek č. 106. A - boční pohled na strukturu destiček uvnitř perleťové vrstvy, měřítko: 10 μm , B - vrchní pohled na destičky perleťe, měřítko: 20 μm .



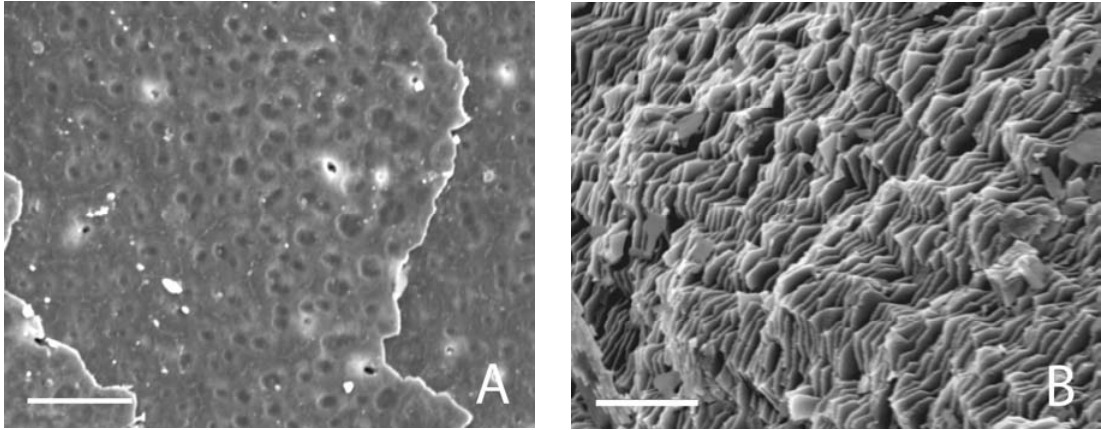
Obr. č. 15 - *Pinna squamosa* - vzorek č. 108. A - detailní pohled na destičky perleťe shora uprostřed perleťové vrstvy, měřítko: 10 μm , B - uspořádání všech vrstev, měřítko: 100 μm , C - rozhraní mezi prizmatickou a perleťovou vrstvou, měřítko: 100 μm , D - vrchní pohled na destičky perleťe hned pod prizmatickou vrstvou, měřítko: 10 μm .



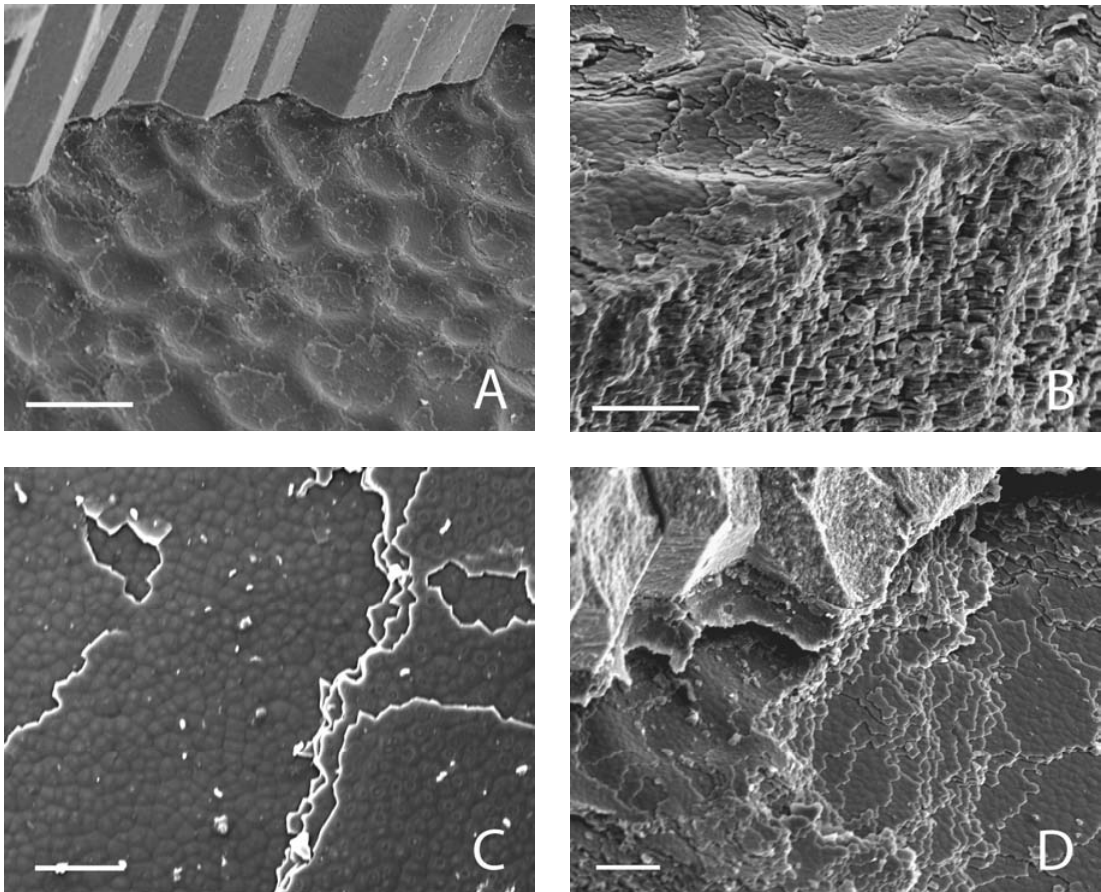
Obr. č. 16 - *Pinna squamosa* - vzorek č. 109. A - nepravidelné destičky perleti blíže k prizmatické vrstvě, měřítko: 10 μm , B - boční pohled na strukturu vnitřku perleťové vrstvy, měřítko: 10 μm .



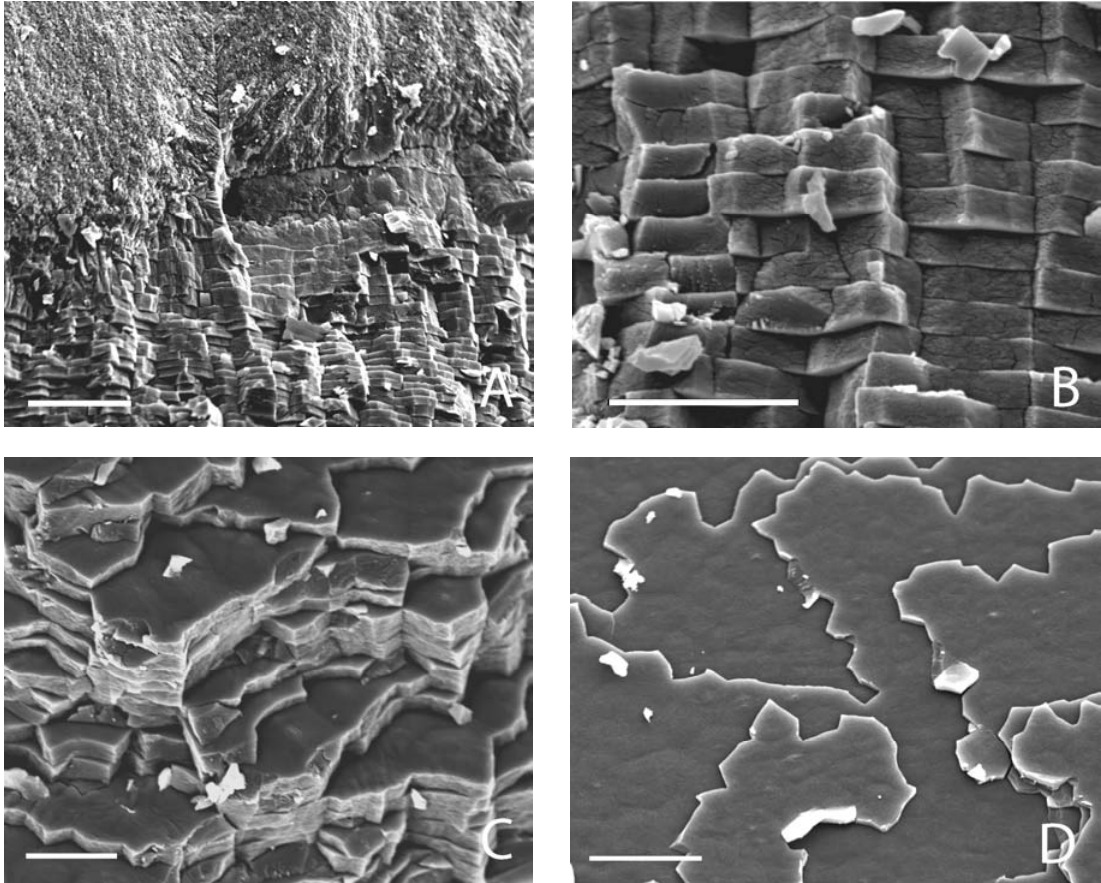
Obr. č. 17 - *Mytilus californianus* - vzorek č. 116. A - boční pohled na destičky perleťe uprostřed perleťové vrstvy, měřítko: 10 μm , B - detailní vrchní pohled na destičky perleťe uprostřed perleťové vrstvy, měřítko: 10 μm , C - uspořádání perleťových vrstev, měřítko: 20 μm , D - rozhraní mezi prizmatickou a perleťovou vrstvou, měřítko: 20 μm .



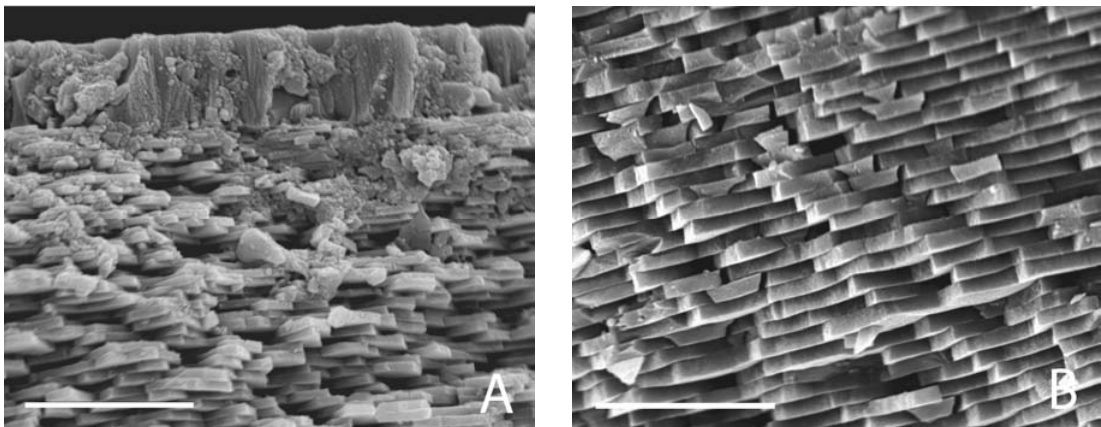
Obr. č. 18 - *Brachidontes rostratus* - vzorek č. 115. A - detailní pohled na destičky perleti shora uprostřed perleťové vrstvy, měřítko: 10 μm, B - uspořádání destiček perleti, měřítko: 10 μm.



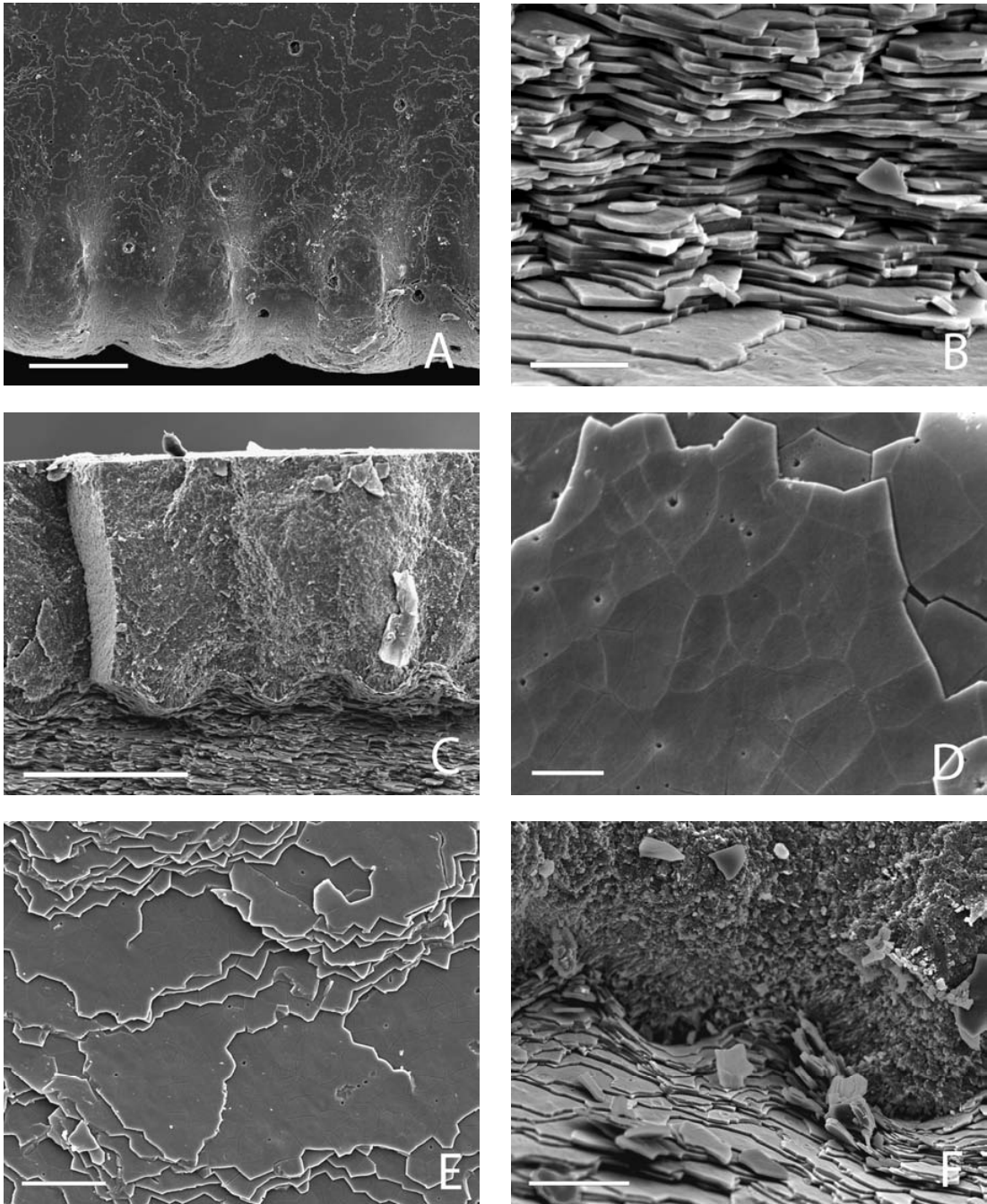
Obr. č. 19 - *Amblema plicata* - vzorek č. 121. A - detail hranolů prizmatické vrstvy na perleťové vrstvě, měřítko: 50 μm, B - struktura perleťové vrstvy hned pod prizmatickou vrstvou, měřítko: 20 μm, C - vrchní pohled na destičky perleti blíže prizmatické vrstvě, měřítko: 20 μm, D - pohled na prizmatickou a perleťovou vrstvu, měřítko: 20 μm.



Obr. č. 20 - *Leptodea fragilis* - vzorek č. 122. A - pohled na rozhraní mezi prizmatickou a perleťovou vrstvou, měřítko: 20 μm , B - detailní pohled na destičky perleť, měřítko: 10 μm , C - uspořádání destiček perleťové vrstvy, měřítko: 10 μm , D - vrchní pohled na nepravidelný tvar destiček perleťi uprostřed perleťové vrstvy, měřítko: 10 μm .

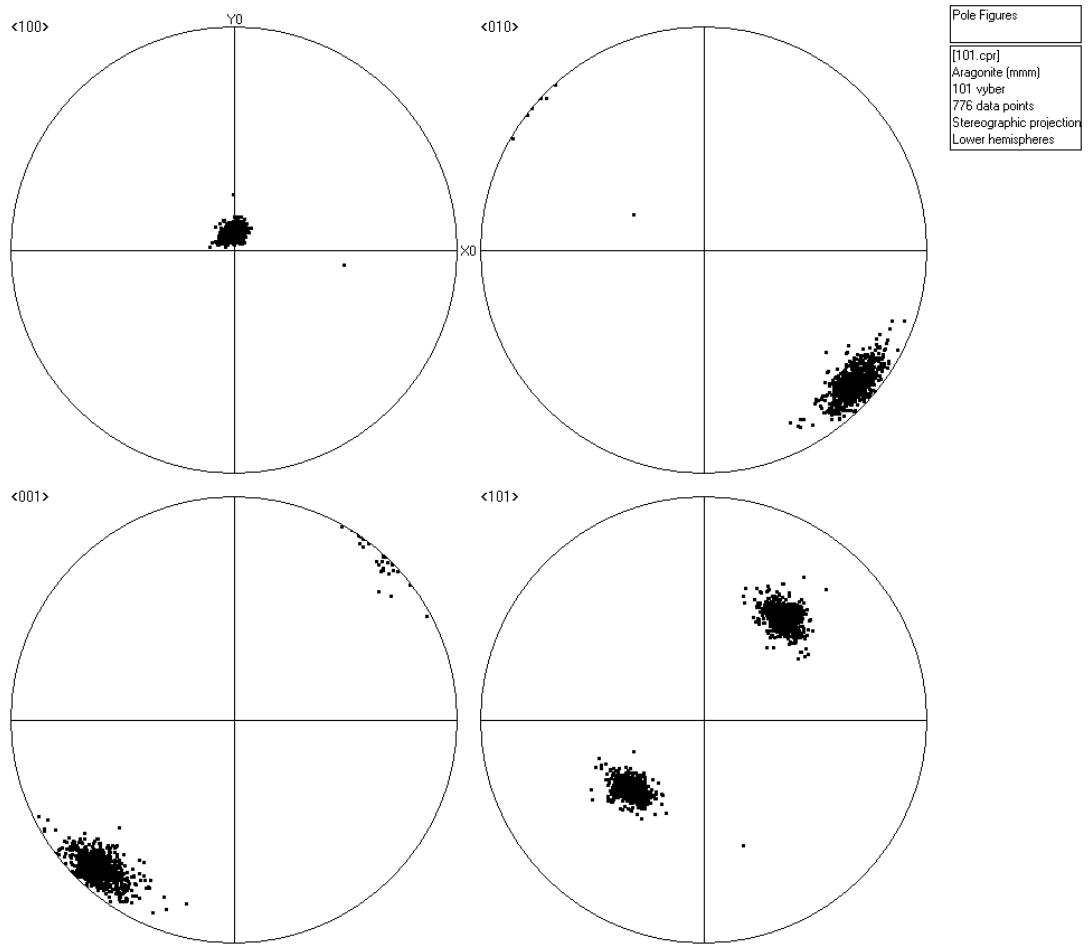


Obr. č. 21 - *Quadrula apiculata* - vzorek č. 123. A - uspořádání destiček perleťe u vnějšího okraje perleťové vrstvy, měřítko: 10 μm , B - destičky perleťe uprostřed perleťové vrstvy, měřítko: 10 μm .

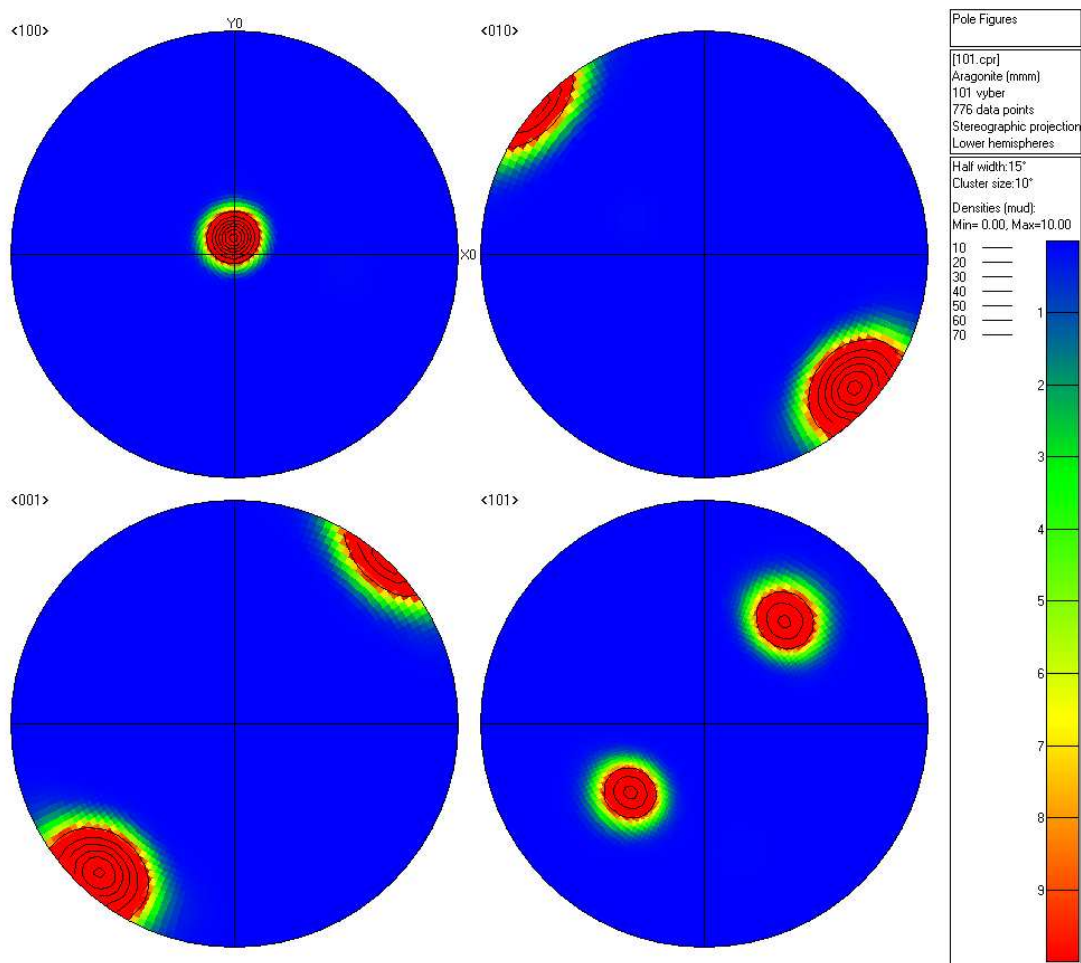


Obr. č. 22 - *Nucula nucleus* - vzorek č. 110. A - okraj lastury z vnitřní strany s perleťovou vrstvou, měřítko: 100 μm , B - uspořádání destiček perleti, měřítko: 10 μm , C - prizmatická a perleťová vrstva u vnějšího okraje, měřítko: 100 μm , D - detailní pohled shora na nepravidelné destičky perletě, měřítko: 5 μm , E - vrchní pohled na vrstvu destiček perleti, měřítko: 20 μm , F - rozhraní mezi prizmatickou a perleťovou vrstvou, měřítko: 20 μm .

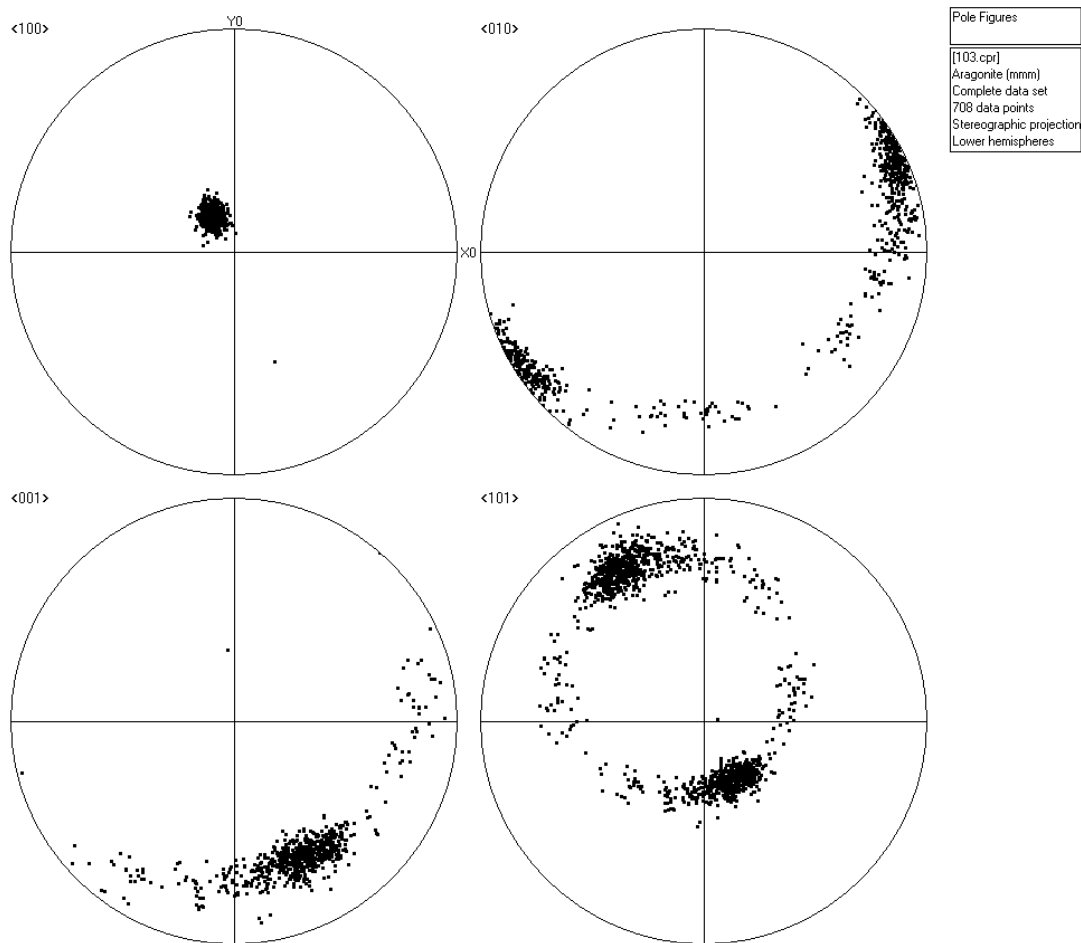
5.3 Krystalografická textura perleti



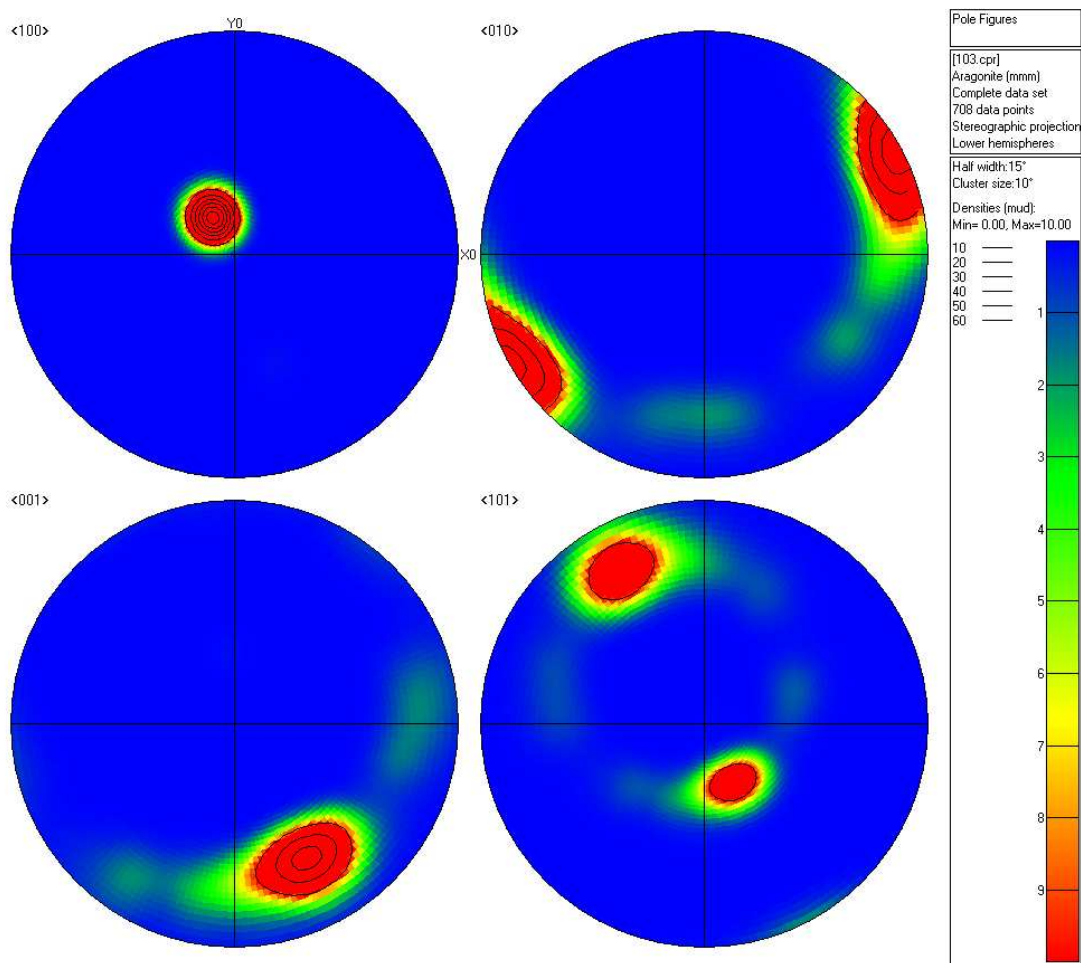
Obr. č. 23 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Pinctada radiata* Leach, 1814 z pobřeží Egejského moře u vesnice Amoopi (ostrov Karpathos, Řecko) - vzorek č. 101. Výsledky texturní analýzy jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



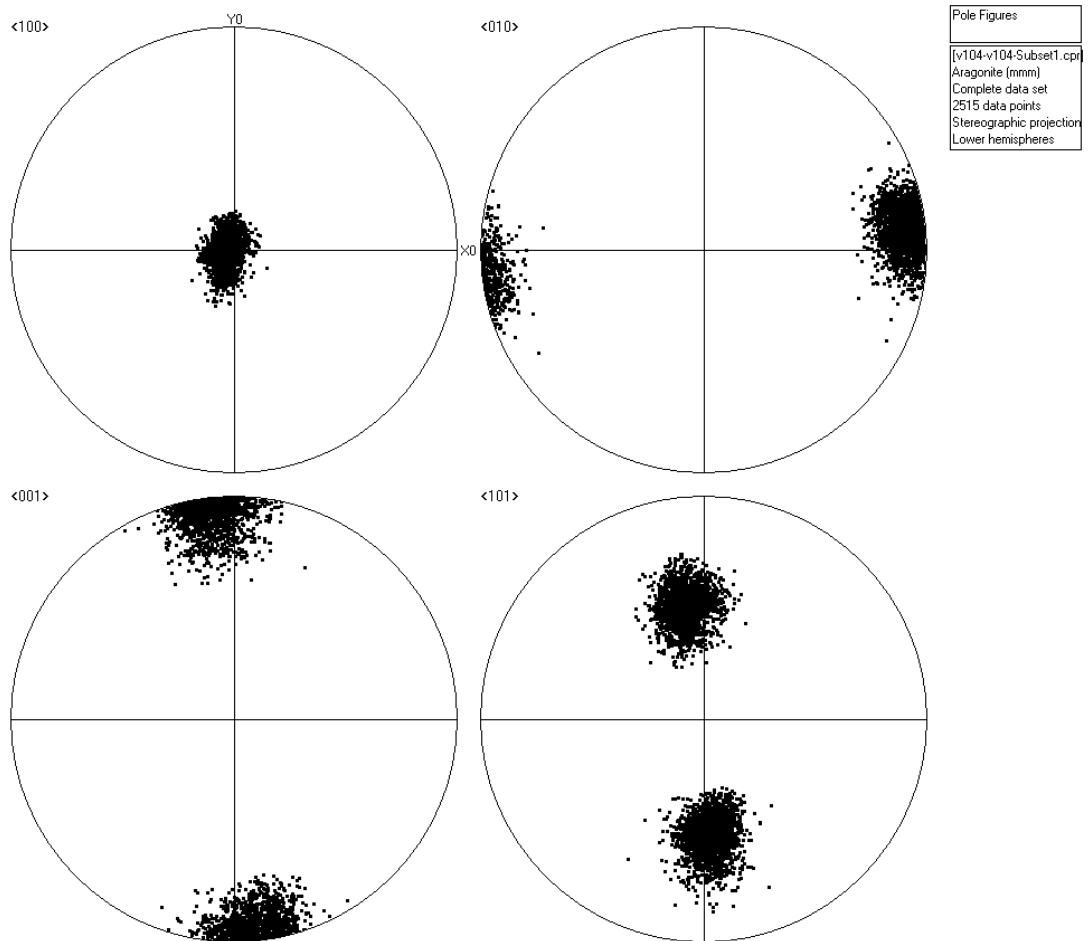
Obr. č. 24 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Pinctada radiata* Leach, 1814 - vzorek č. 101 - vyneseny ve stereografické projekci jako hustoty měření pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



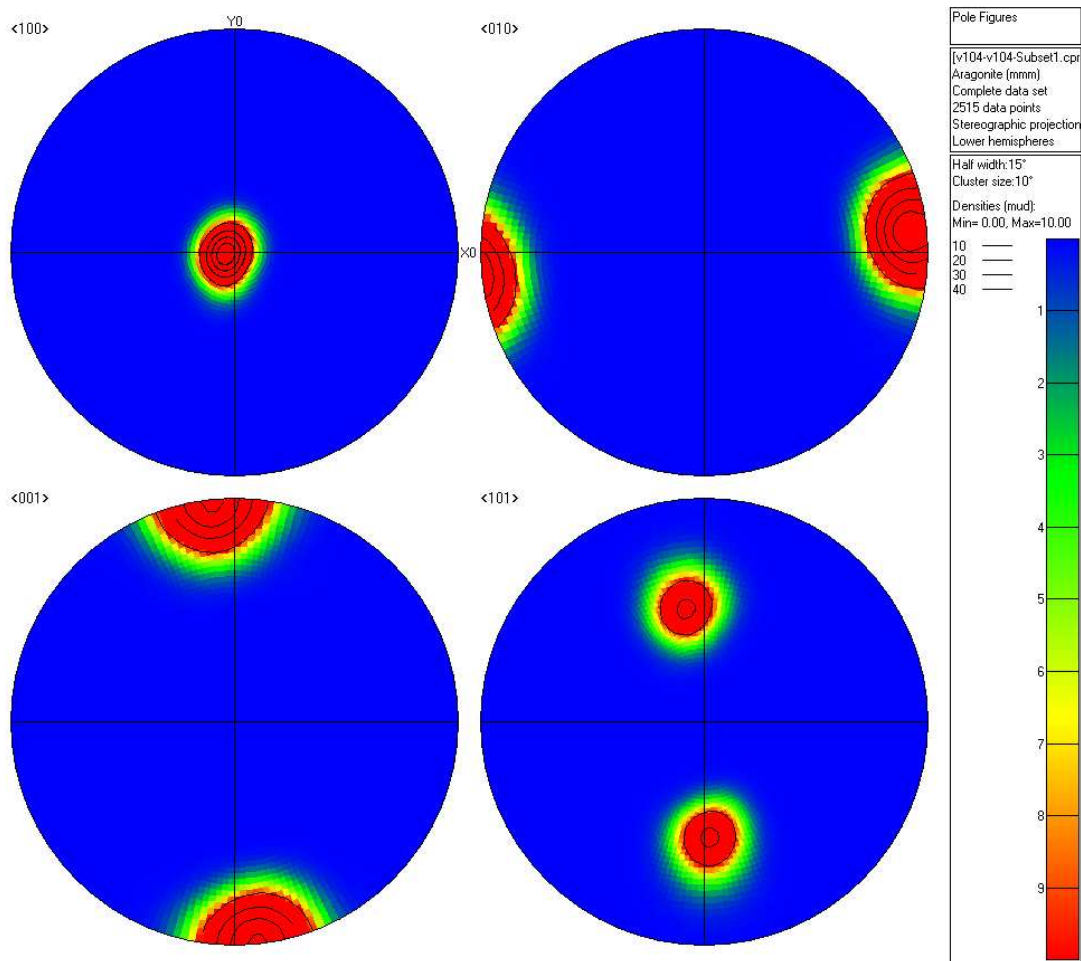
Obr. č. 25 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 ze Severního moře (Slemmestad, Oslo) - vzorek č. 103. Výsledky texturní analýzy jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



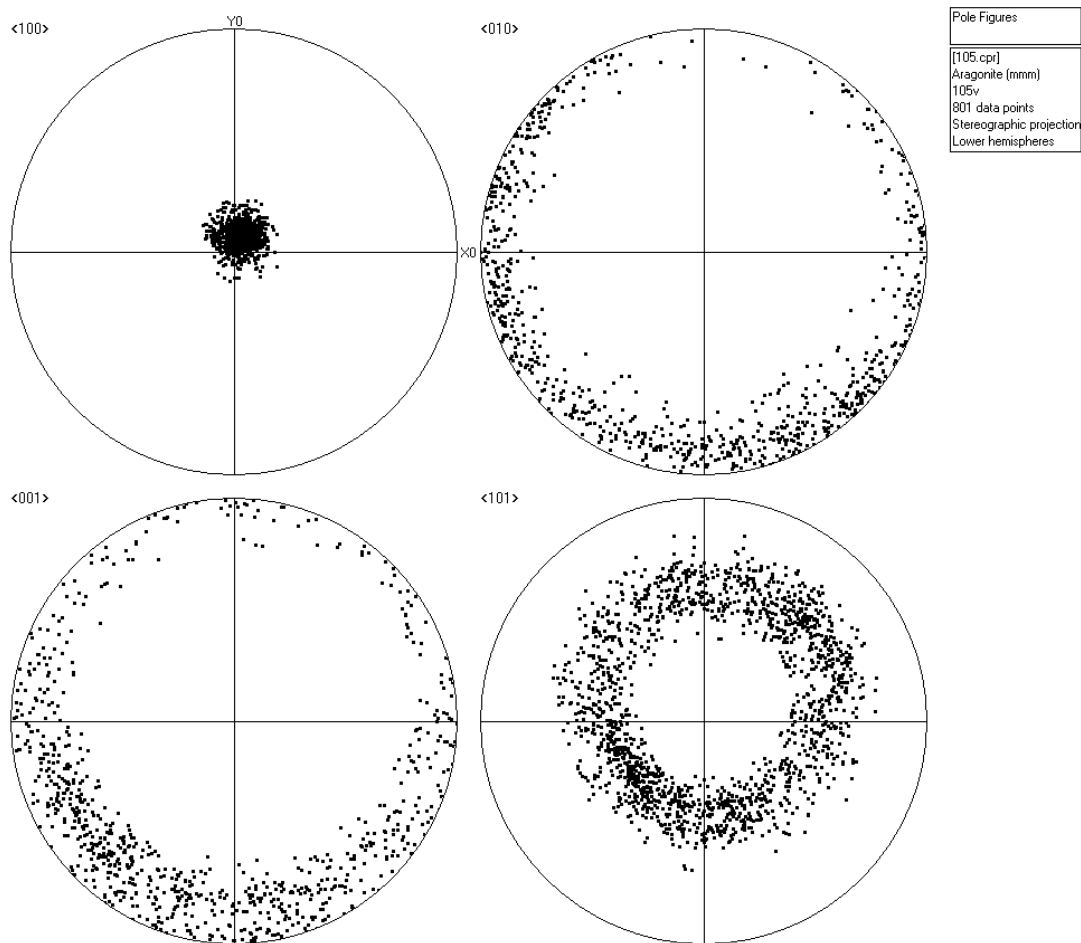
Obr. č. 26 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 - vzorek č. 103 - vyneseny ve stereografické projekci jako hustoty měření pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



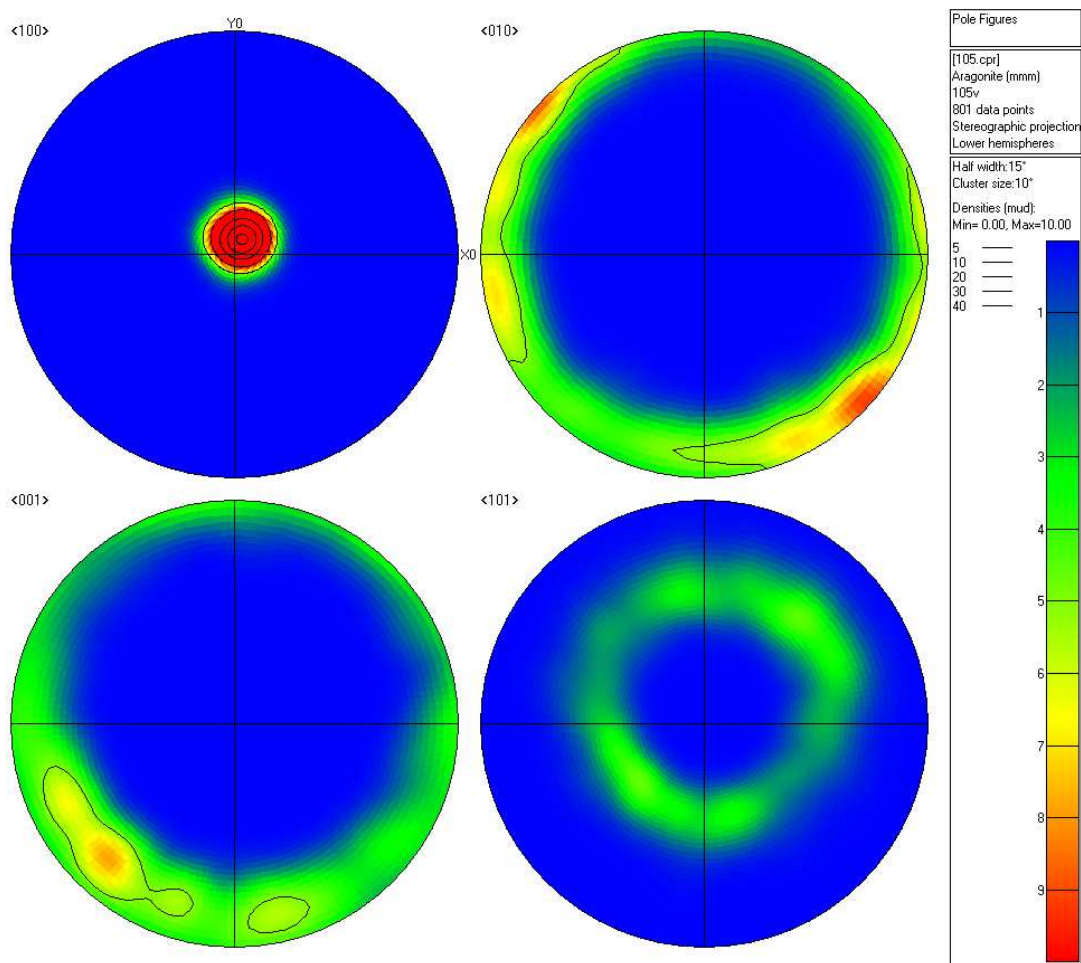
Obr. č. 27 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Modiolus barbatus* Linnaeus, 1758 z pobřeží Jaderského moře u vesnice Izola (Slovinsko) - vzorek č. 104. Výsledky texturní analýzy jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



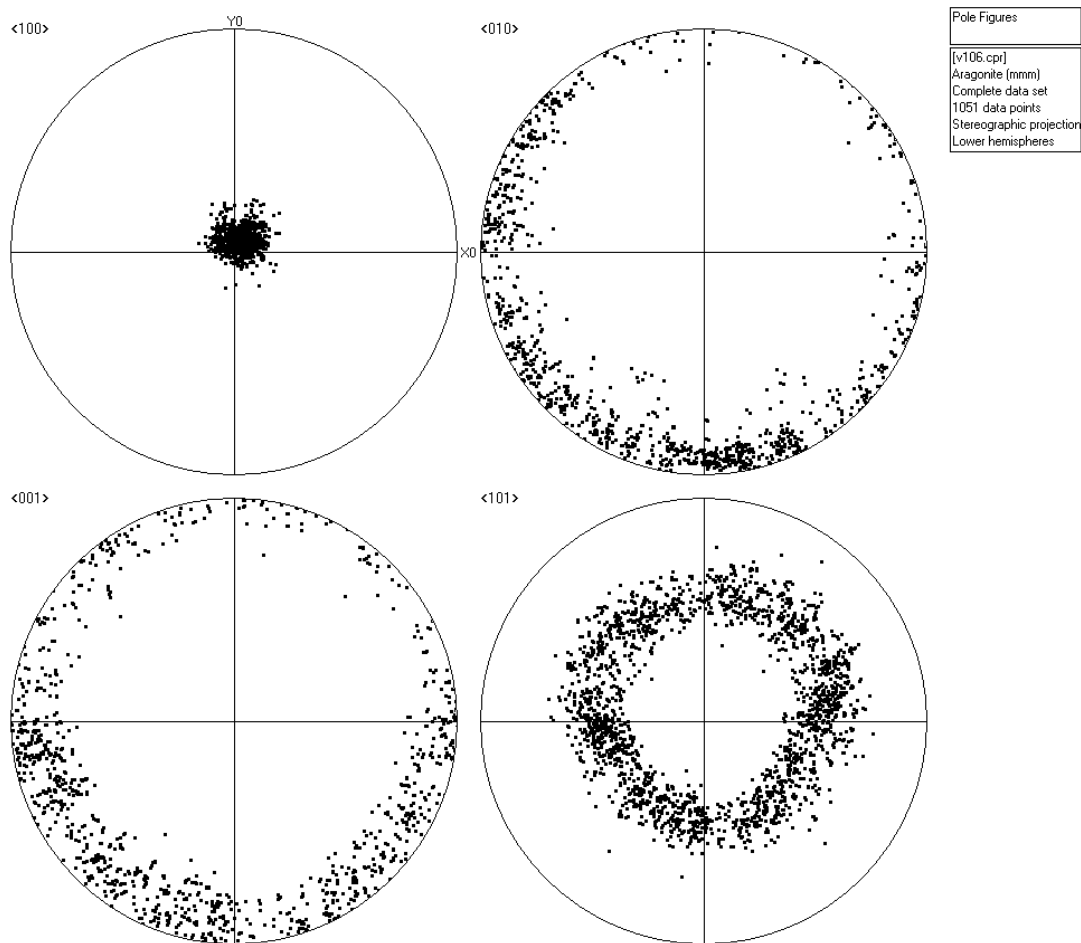
Obr. č. 28 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Modiolus barbatus* Linnaeus, 1758 - vzorek č. 104 - vyneseny ve stereografické projekci jako hustoty měření pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



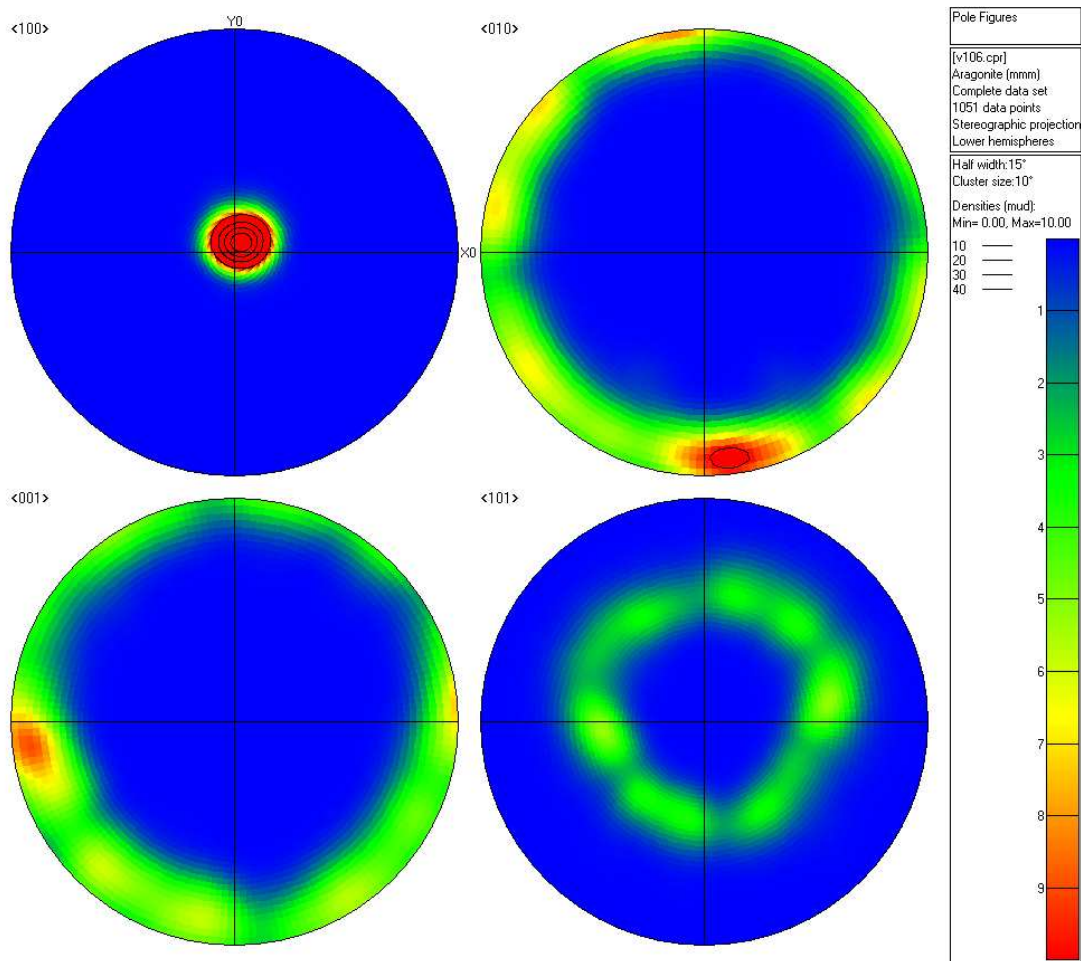
Obr. č. 29 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 z pobřeží Jaderského moře (Istrie u města Rabac, Chorvatsko) - vzorek č. 105. Výsledky texturní analýzy jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



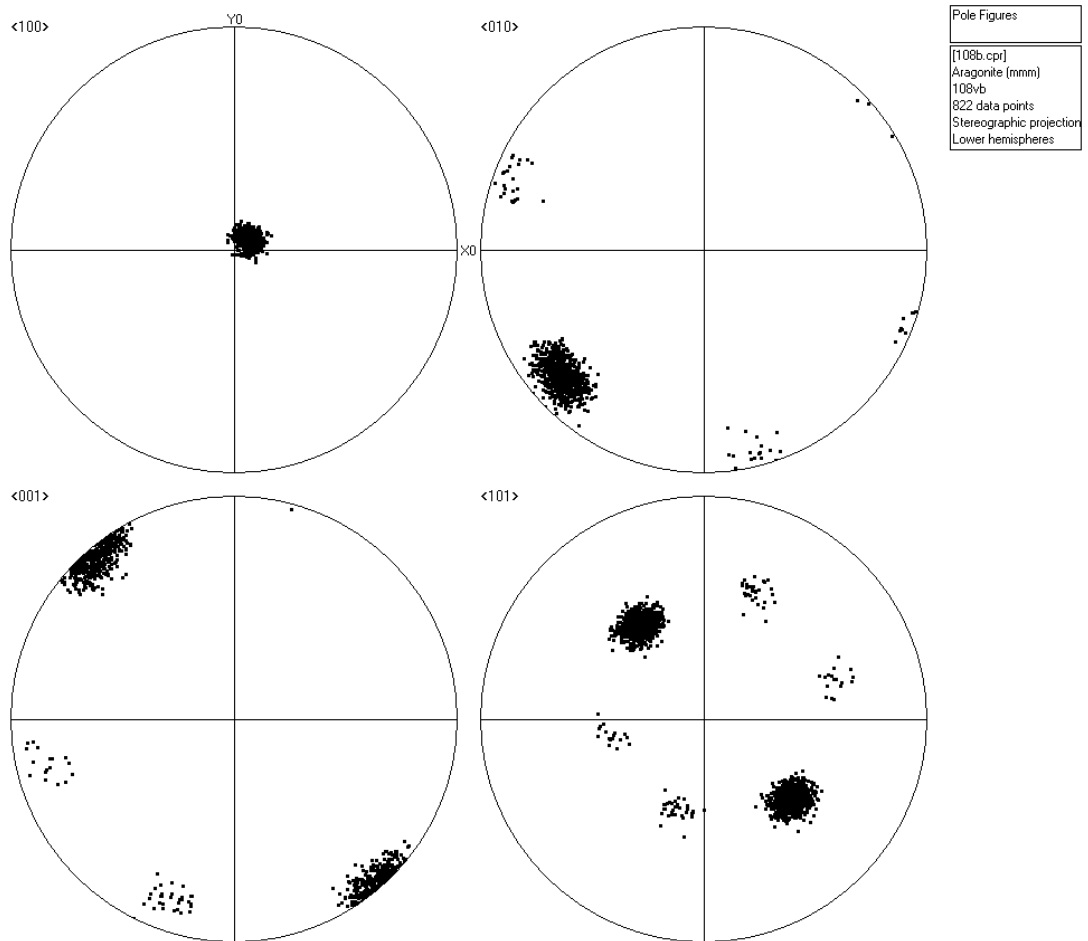
Obr. č. 30 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 - vzorek č. 105 - vyneseny ve stereografické projekci jako hustoty měření pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



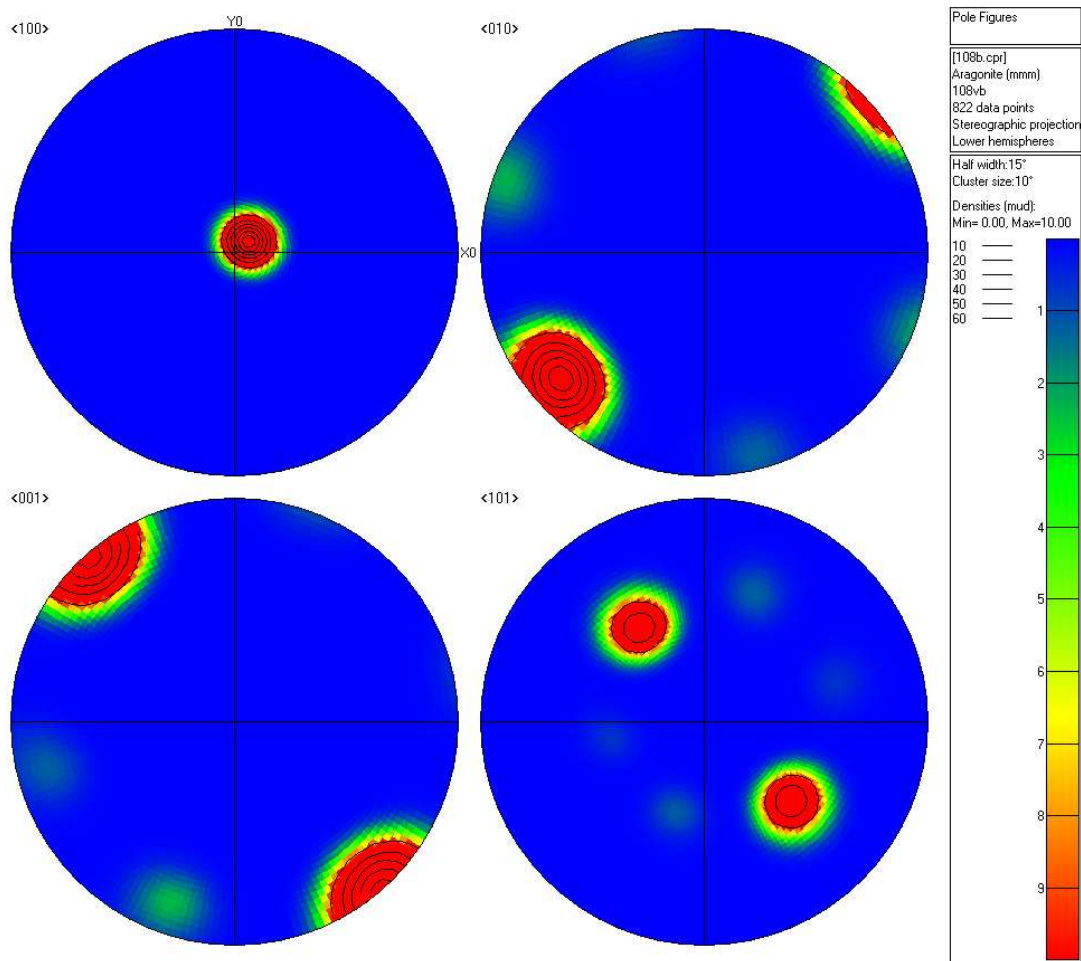
Obr. č. 31 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 z pobřeží u města Brighton (kanál La Manche, Anglie) - vzorek č. 106. Výsledky texturní analýzy jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



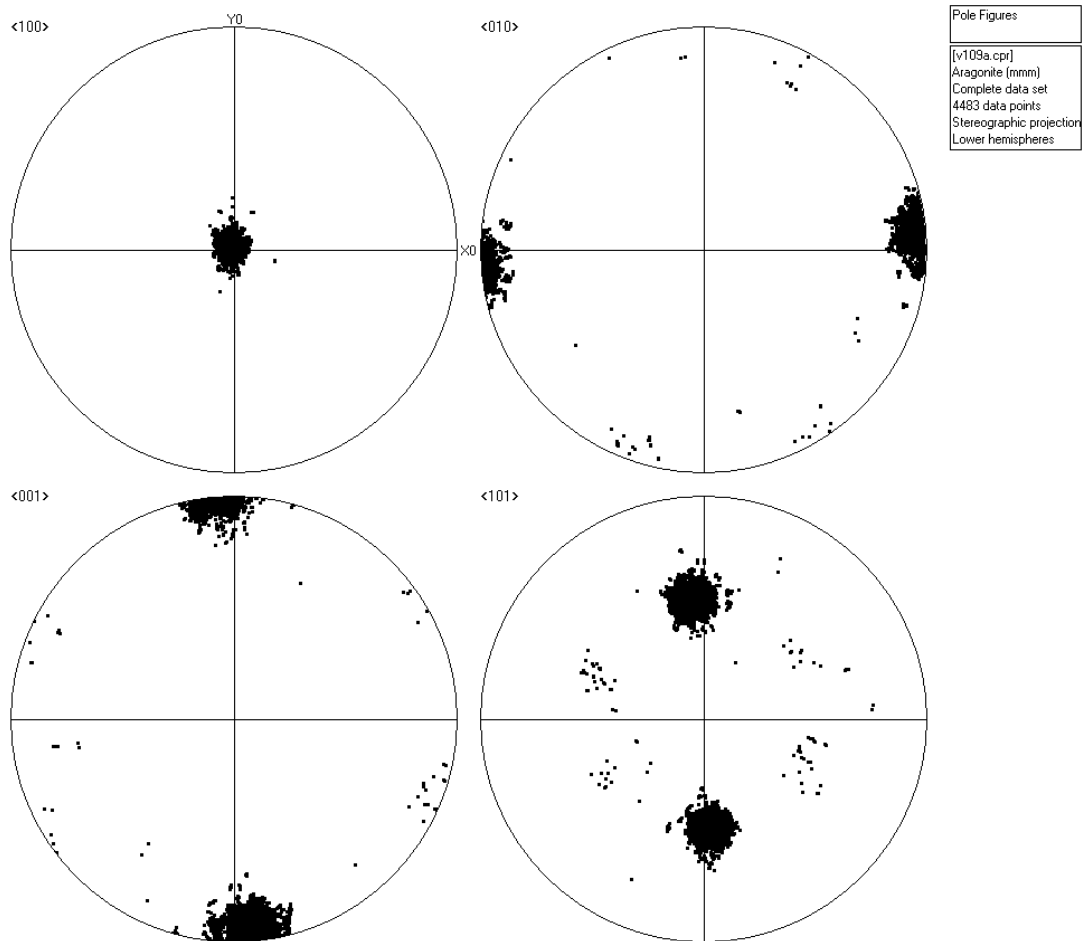
Obr. č. 32 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 - vzorek č. 106 - vyneseny ve stereografické projekci jako hustoty měření pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



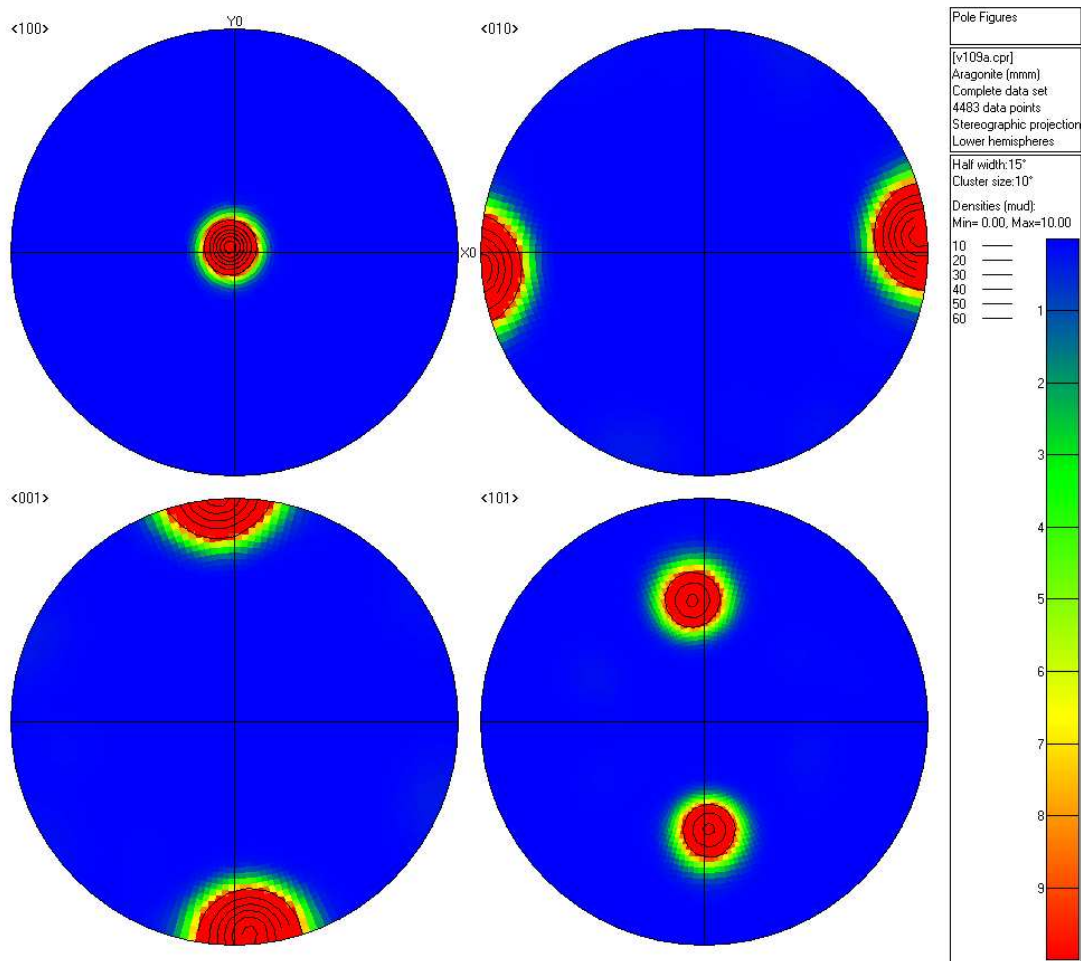
Obr. č. 33 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Pinna squamosa* Gmelin, 1791 z pobřeží Středozemního moře u města Denia (pod Valencií, Španělsko) - vzorek č. 108. Výsledky texturní analýzy jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



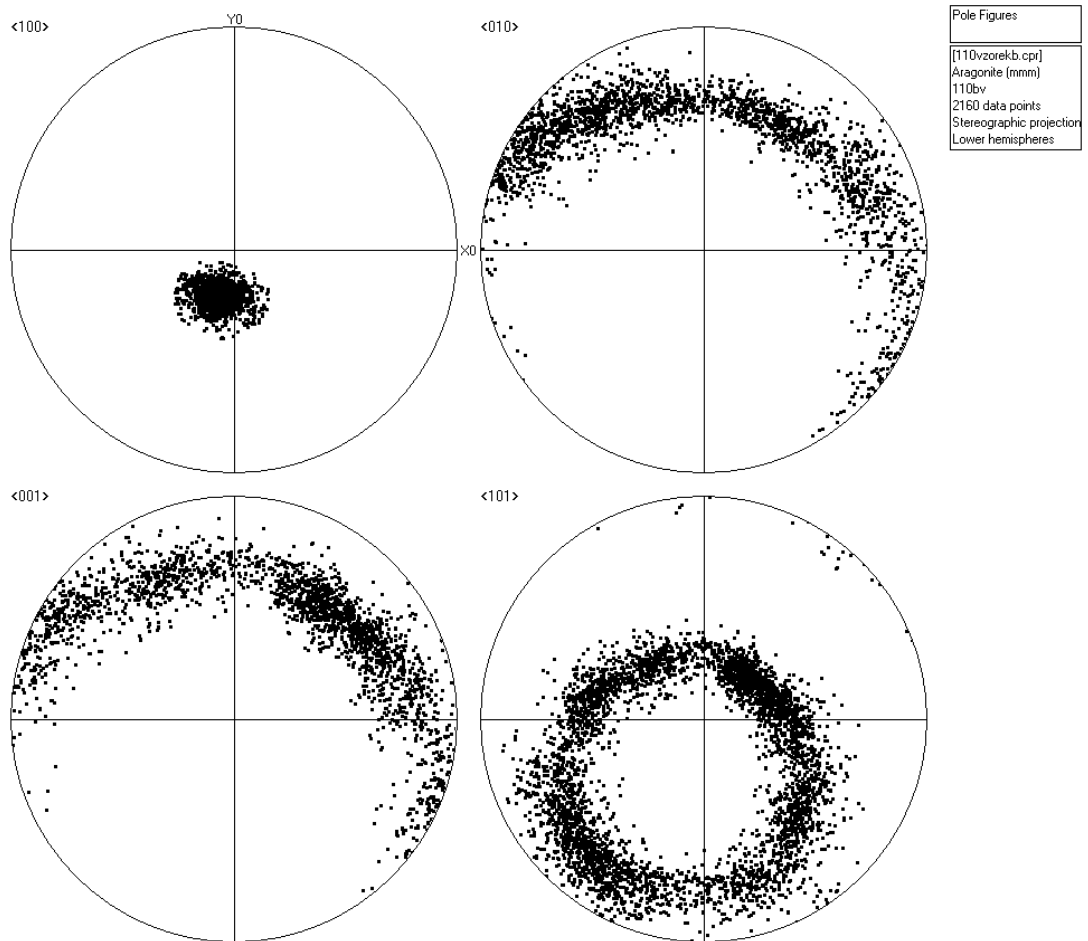
Obr. č. 34 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Pinna squamosa* Gmelin, 1791 - vzorek č. 108 - vyneseny ve stereografické projekci jako hustoty měření pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



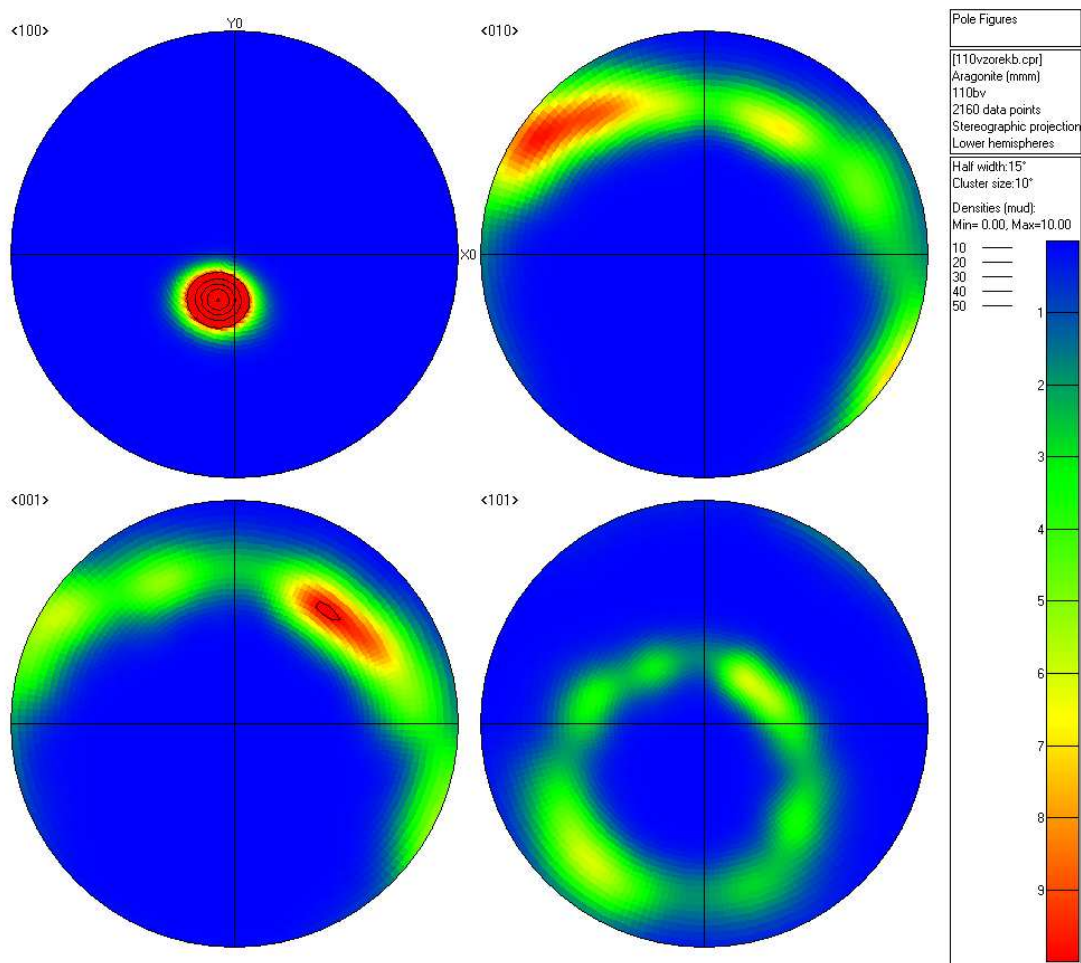
Obr. č. 35 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Pinna squamosa* Gmelin, 1791 z pobřeží Jaderského moře u vesnice Izola (Slovinsko) - vzorek č. 109. Výsledky texturní analýzy jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



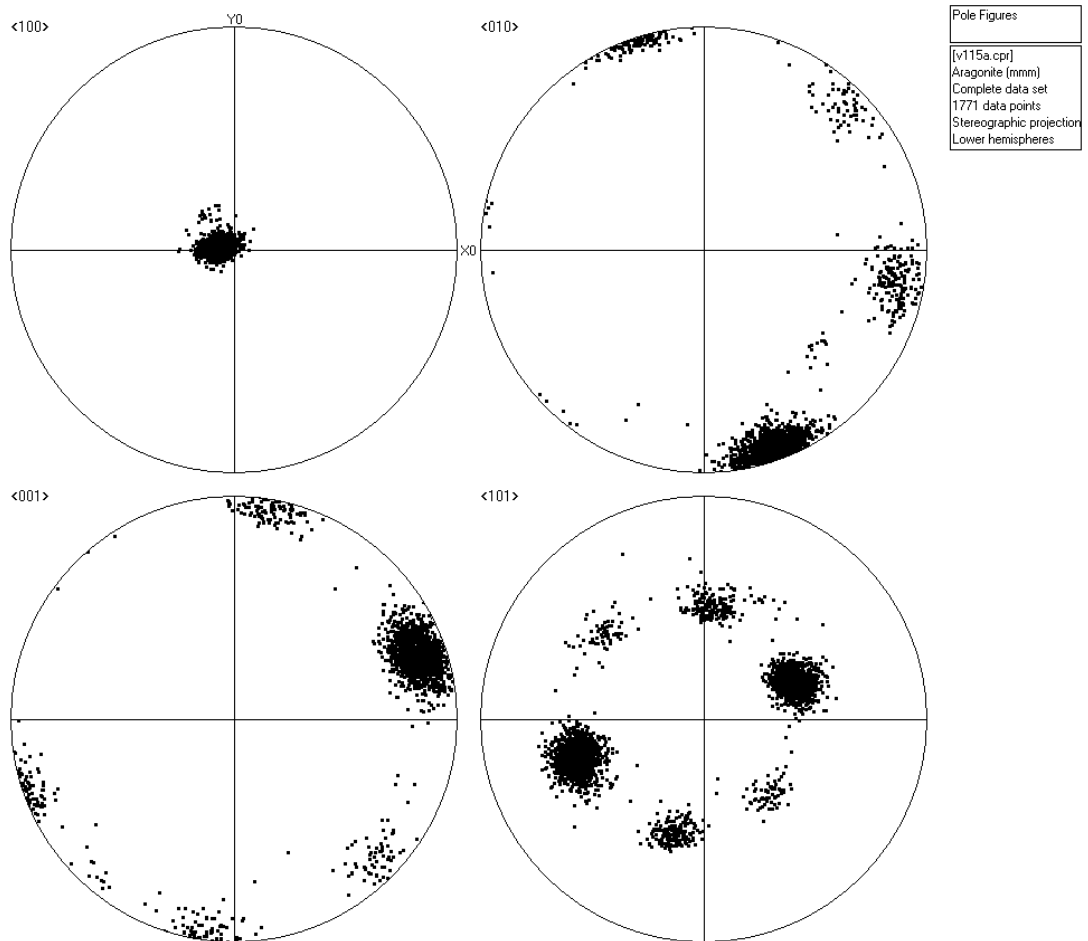
Obr. č. 36 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Pinna squamosa* Gmelin, 1791 - vzorek č. 109 - vyneseny ve stereografické projekci jako hustoty měření pro krystalografické směry $[100]$, $[010]$, $[001]$ a $[101]$. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



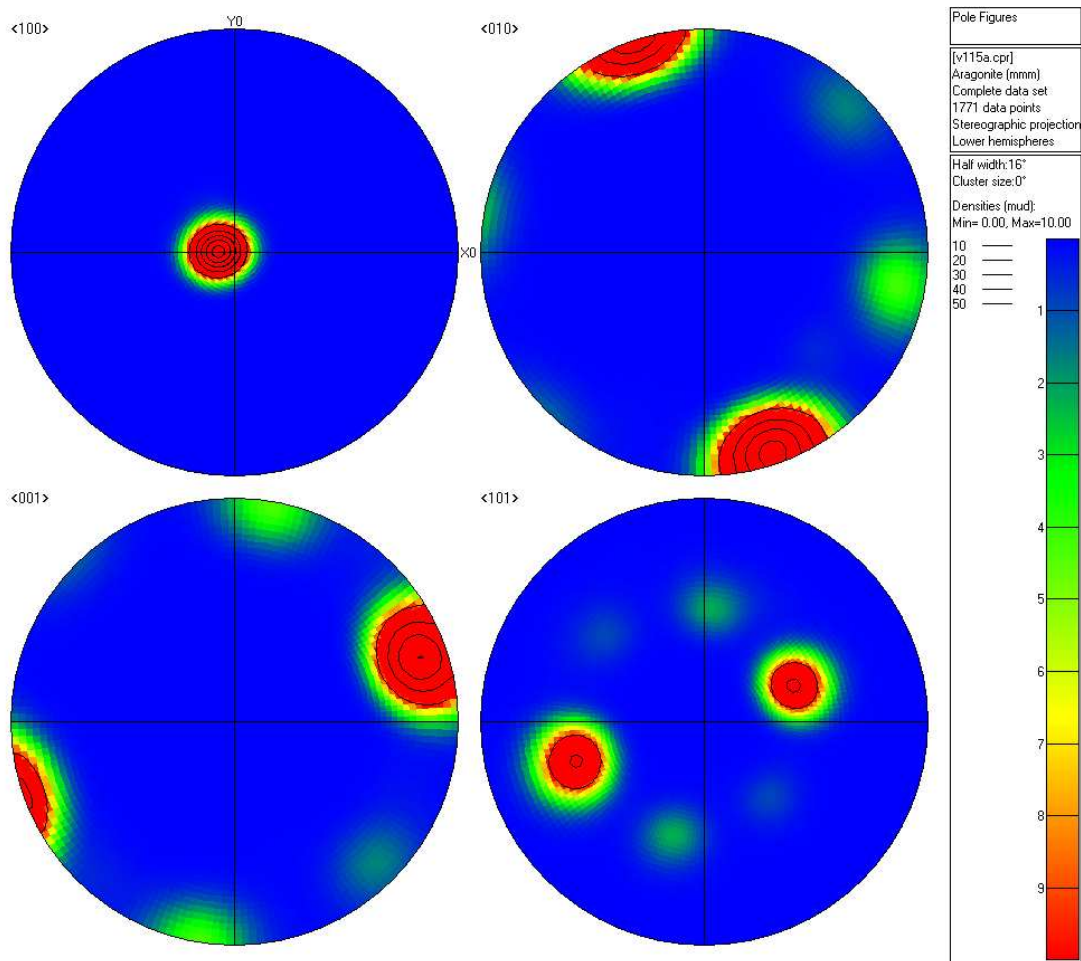
Obr. č. 37 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Nucula nucleus* Linnaeus, 1758 z pobřeží Středozemního moře u města Denia (pod Valencií, Španělsko) - vzorek č. 110. Výsledky texturní analýzy jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



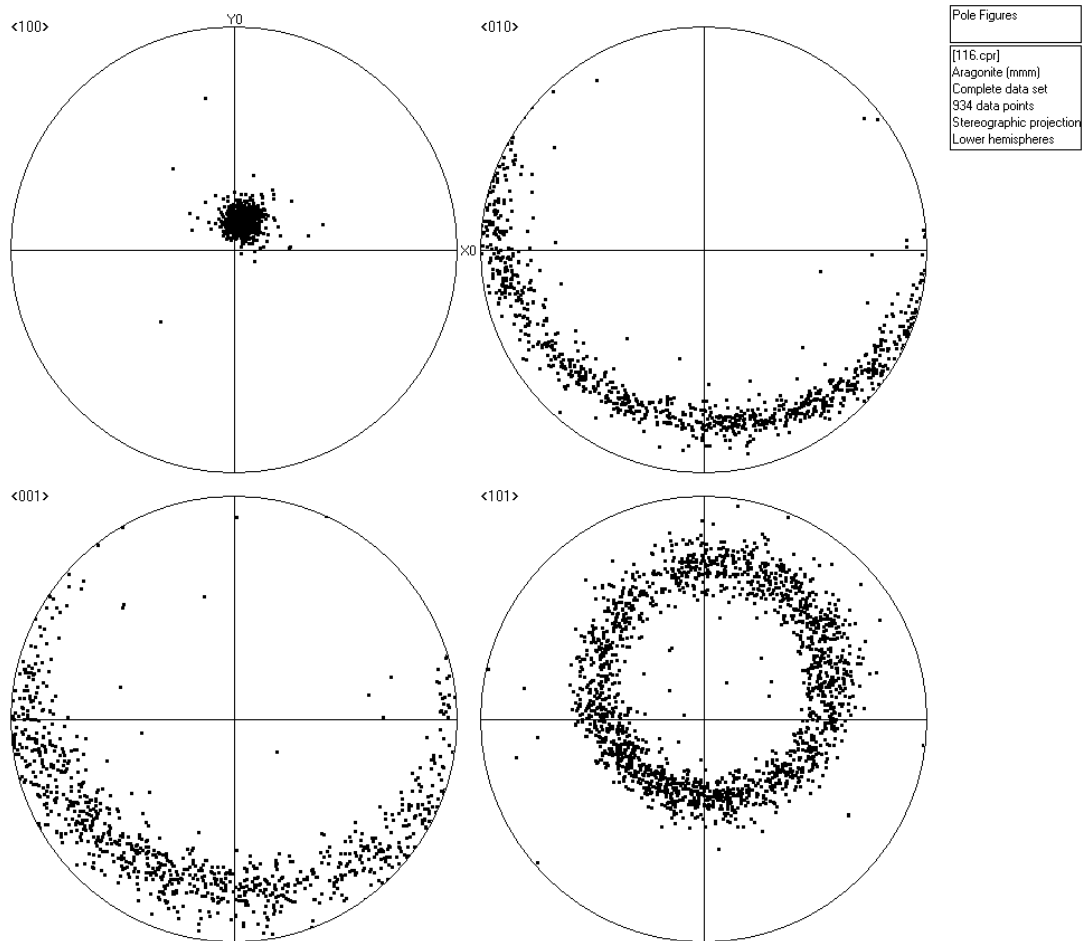
Obr. č. 38 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Nucula nucleus* Linnaeus, 1758 - vzorek č. 110 - vyneseny ve stereografické projekci jako hustoty měření pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



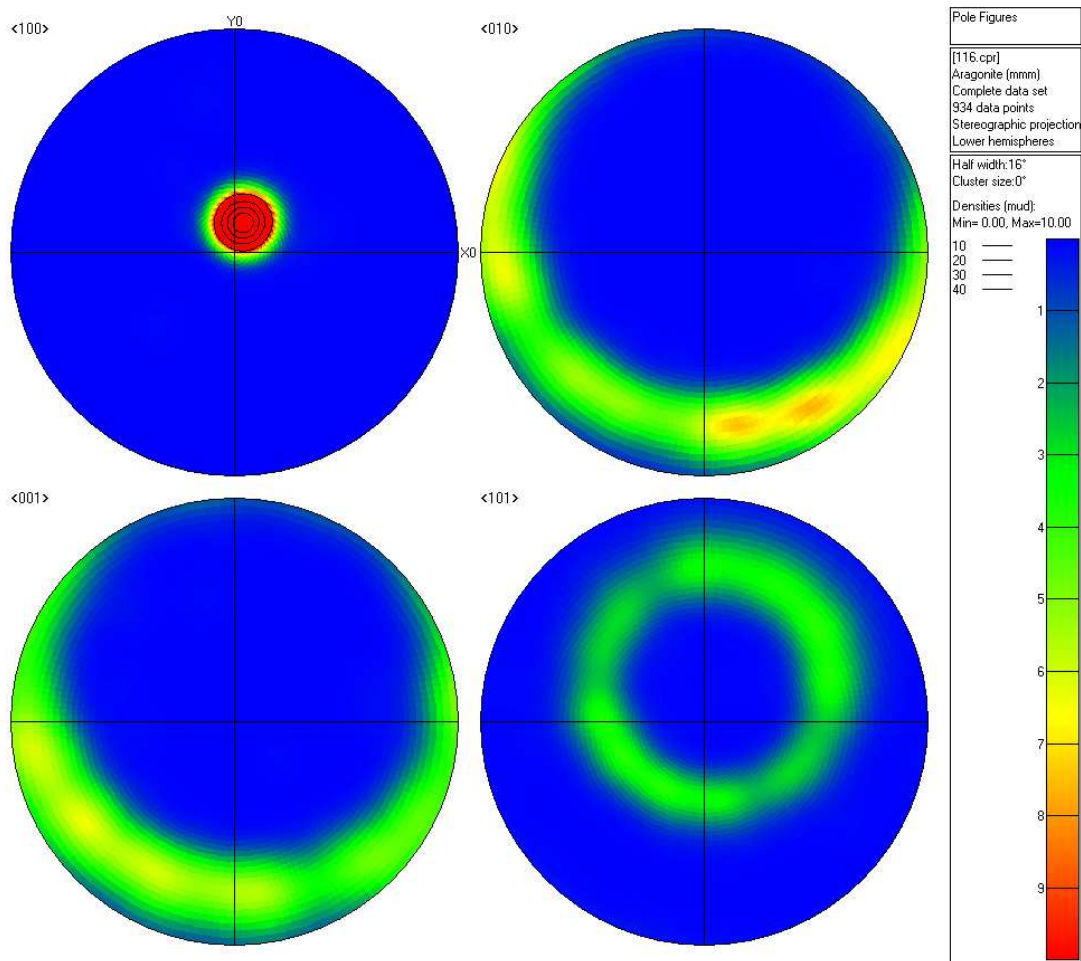
Obr. č. 39 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Brachidontes rostratus* Dunker, 1857 z Brouler Beach (Sydney, Austrálie) - vzorek č. 115. Výsledky texturní analýzy jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



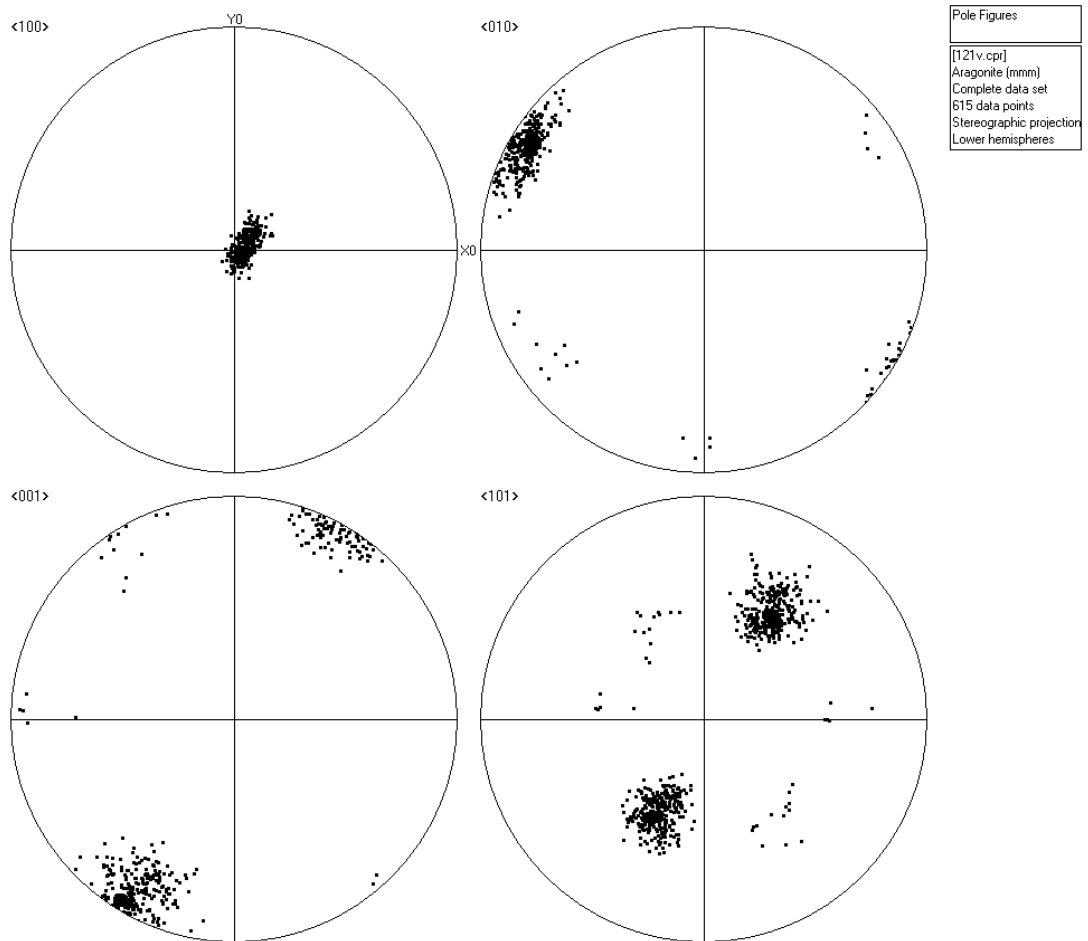
Obr. č. 40 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Brachidontes rostratus* Dunker, 1857 - vzorek č. 115 - vyneseny ve stereografické projekci jako hustoty měření pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



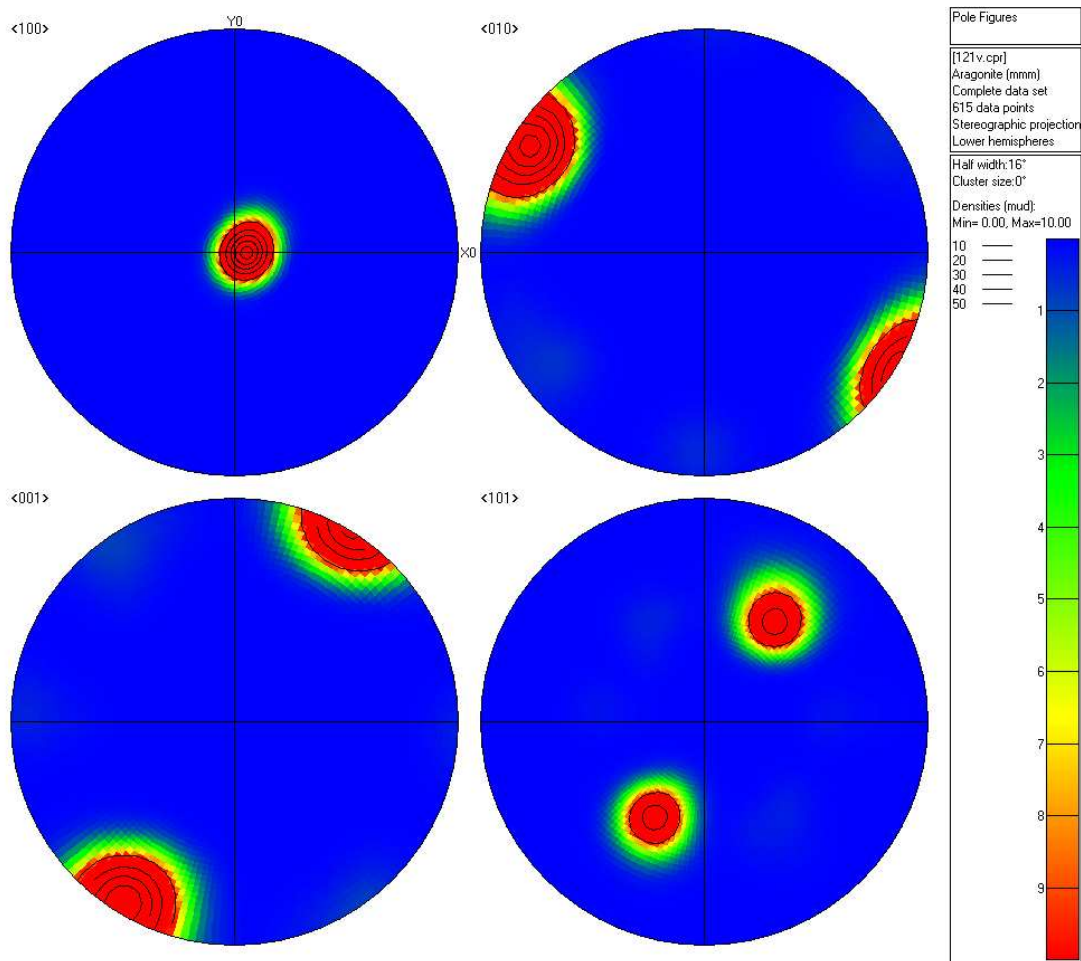
Obr. č. 41 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Mytilus californianus* Conrad, 1837 z pobřeží Tichého oceánu u města Bookings (JZ Oregon, USA) - vzorek č. 116. Výsledky texturní analýzy jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



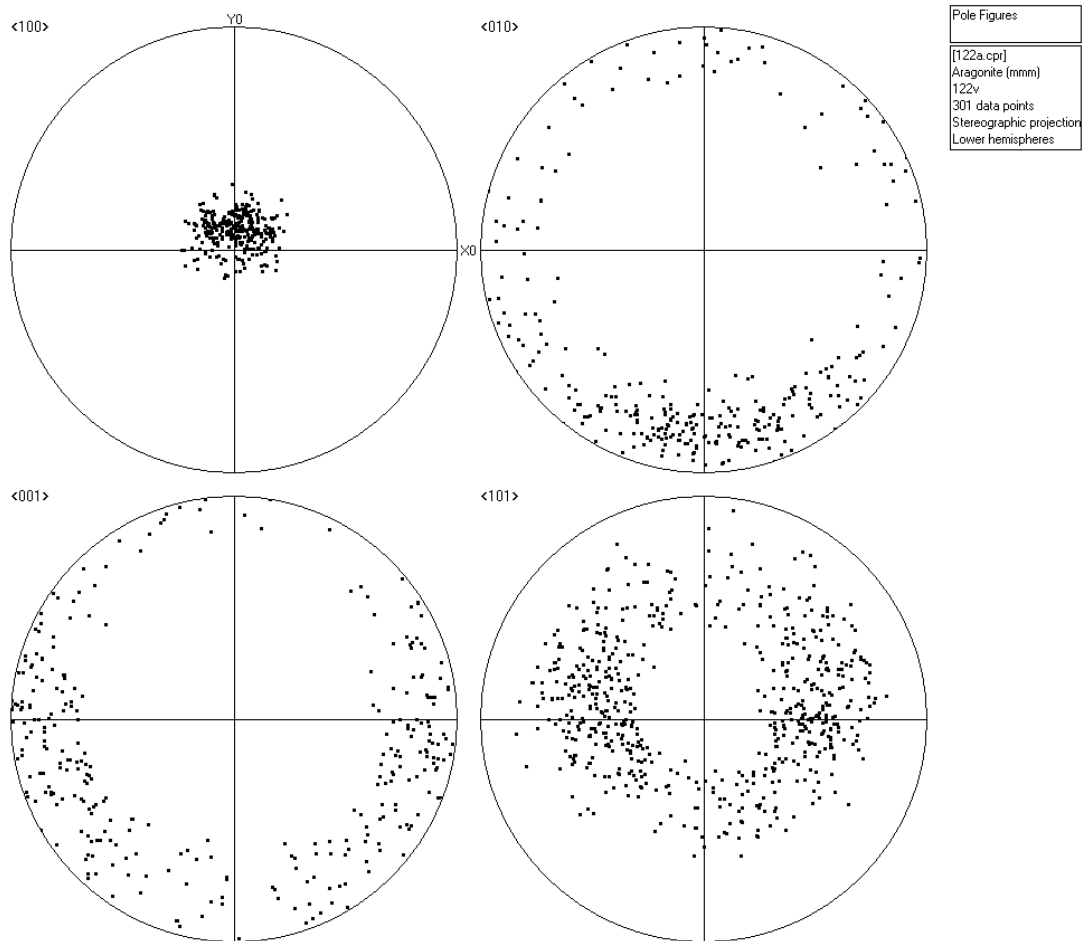
Obr. č. 42 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Mytilus californianus* Conrad, 1837 - vzorek č. 116 - vyneseny ve stereografické projekci jako hustoty měření pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



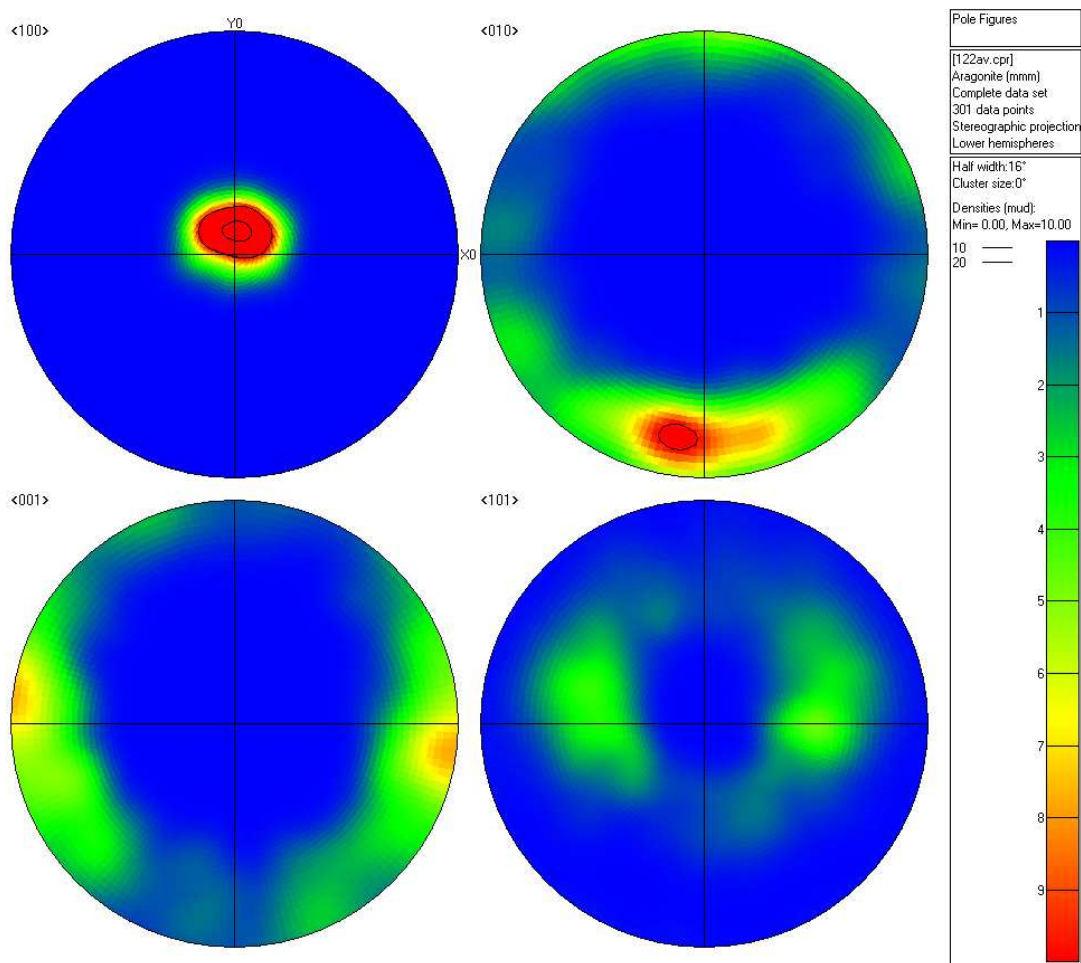
Obr. č. 43 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Amblyma plicata* Say, 1817 ze SZ Texasu - vzorek č. 121. Výsledky texturní analýzy jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



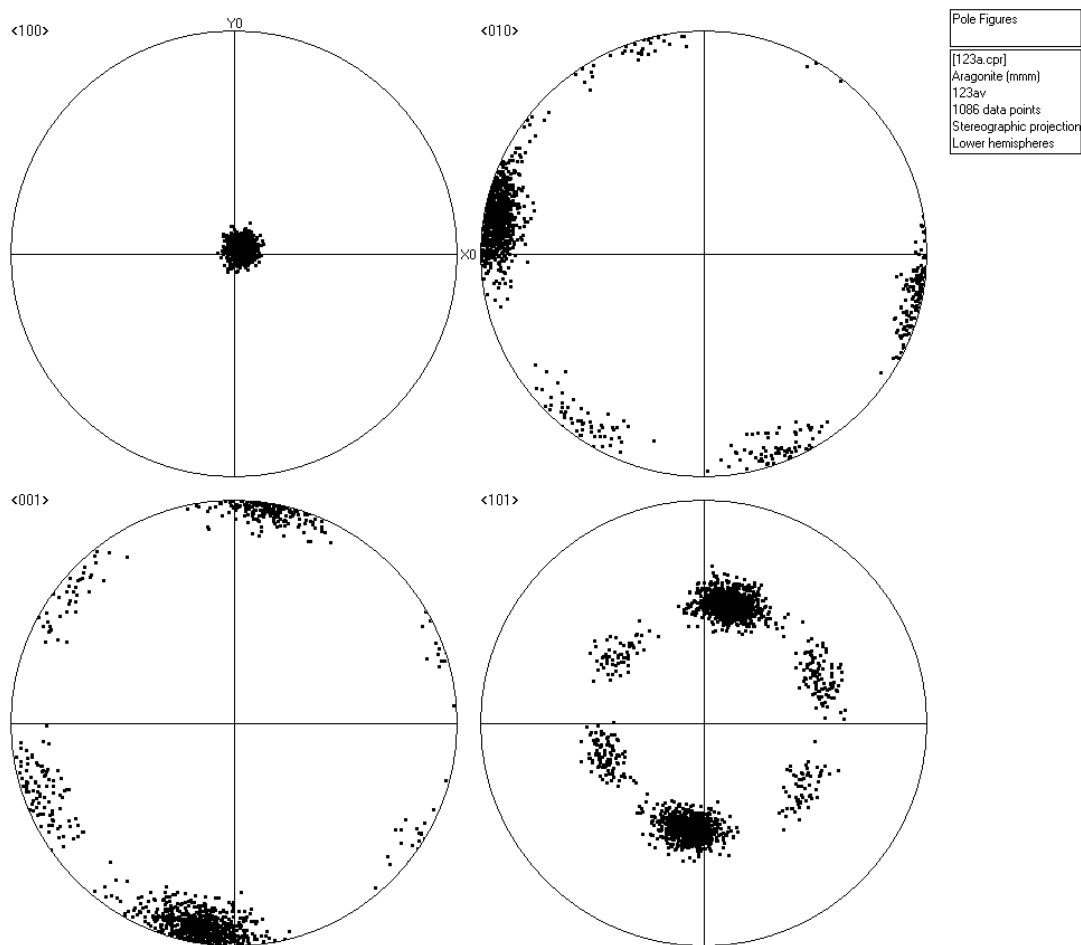
Obr. č. 44 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Amblyma plicata* Say, 1817 - vzorek č. 121 - vyneseny ve stereografické projekci jako hustoty měření pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



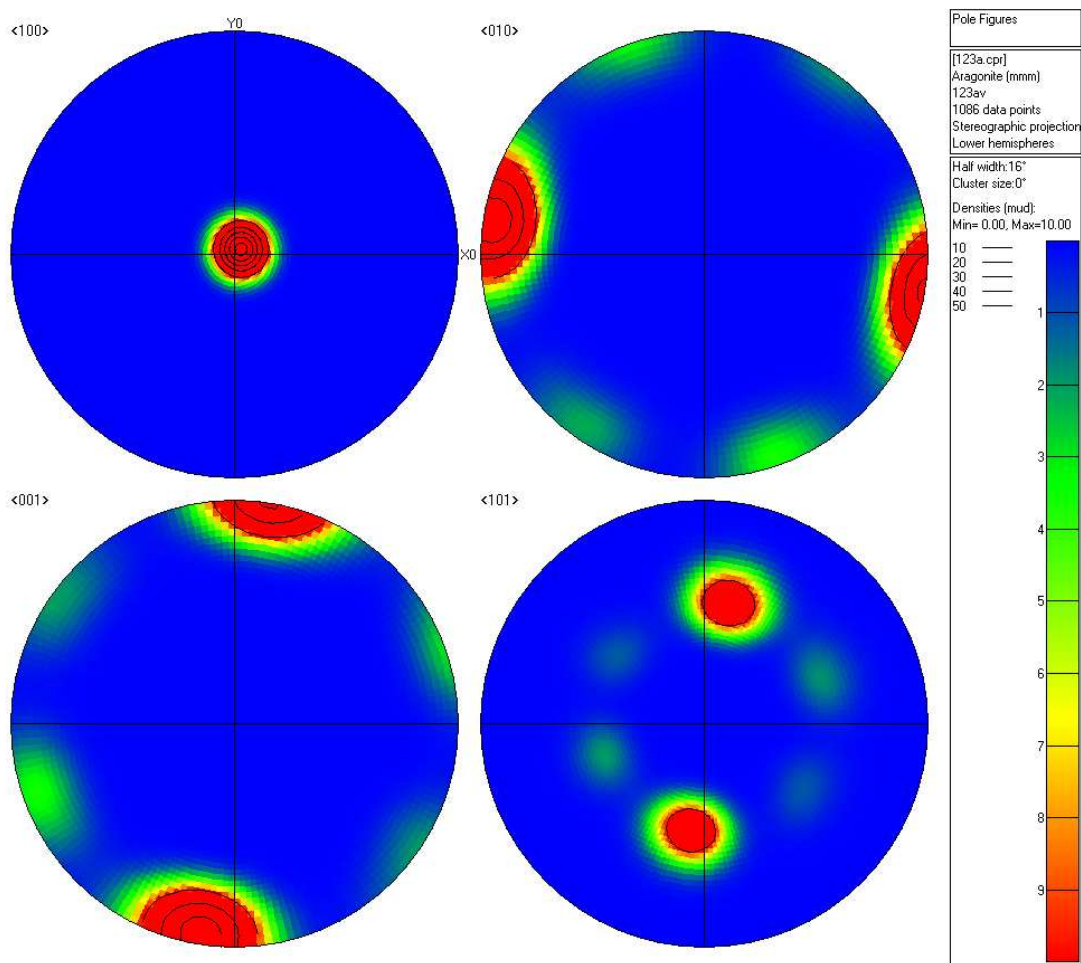
Obr. č. 45 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Leptodea fragilis* Rafinesque, 1820 ze SZ Texasu - vzorek č. 122. Výsledky texturní analýzy jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



Obr. č. 46 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Leptodea fragilis* Rafinesque, 1820 - vzorek č. 122 - vyneseny ve stereografické projekci jako hustoty měření pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



Obr. č. 47 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Quadrula apiculata* Say, 1829 ze SZ Texasu - vzorek č. 123. Výsledky texturní analýzy jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.



Obr. č. 48 - výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Quadrula apiculata* Say, 1829 - vzorek č. 123 - vyneseny ve stereografické projekci jako hustoty měření pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu.

6. Interpretace dat

Výsledky texturních analýz perleti všech studovaných druhů mlžů byly vyneseny ve stereografické projekci (obr. č. 23 - 48) pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101]. Pro všechny projekce je rovina papíru rovnoběžná s rovinou leštěného nábrusu. Pro všechny druhy mlžů jsou data prezentována třemi způsoby:

- a) stereografickou projekcí všech měření (každý bod reprezentuje orientaci jedné destičky (krystalku) perleti (např. obr. č. 23).
- b) stereografickou projekcí hustoty všech měření - barevná škála určuje množství naměřených bodů v daném směru (např. obr. č. 24).
- c) tabulky všech měření (hodnot 3 Eulerových úhlů a odpovídajících hodnot MAD) jsou pouze elektronickou součástí diplomové práce z důvodu velkého rozsahu (bylo provedeno více než 16 000 měření).

V této kapitole je odkazováno pouze na první dva způsoby prezentace změřených dat z důvodu dobré názornosti dvou základních texturních typů. Pokud jsou krystalografické osy všech destiček perleti shodně orientovány, pak tvoří změřená data ve stereografické projekci shluk bodů pro krystalografické směry [100], [010] a [001] a dva shluky pro krystalografický směr [101]. Pokud má perleť jednoosou texturu, pak pro jeden krystalografický směr měřené body tvoří jeden shluk a pro dva další tvoří pás. Pro krystalografický směr [101] měřené body v tomto případě vytvoří kruh.

Výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Pinctada radiata* Leach, 1814 z pobřeží Egejského moře u vesnice Amooopi (ostrov Karpathos, Řecko) - vzorek č. 101 - jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101] v obrázcích č. 23 a 24. Bylo změřeno 776 bodů (tj. orientací aragonitových destiček). Výsledky analýzy jasně ukázaly, že krystalografické osy všech destiček perleti jsou shodně orientovány. Krystalografická osa **b** je rovnoběžná se směrem růstu schránky a krystalografická osa **c** je kolmá na povrch schránky. Krystalografickou texturu perleti u druhu *Pinctada radiata* lze označit jako dokonale uspořádanou.

Výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 ze Severního moře (Oslo, Slemmestad) - vzorek č. 103 - jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101] v obrázcích č. 25 a 26. Bylo změřeno 708 bodů (tj. orientací aragonitových destiček). Výsledky analýzy ukázaly, že krystalografické osy **a** a **b** destiček perleti jsou převážně shodně orientovány, ale pro některé aragonitové destičky jsou tyto osy náhodně orientovány. Krystalografická osa **c** je kolmá k povrchu schránky. Krystalografickou texturu perleti u druhu *Mytilus edulis* lze označit jako přechod mezi dokonale uspořádanou a jednoosou.

Výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 z pobřeží u města Brighton (kanál La Manche, Anglie) - vzorek č. 106 - jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101] v obrázcích č. 31 a 32. Bylo změřeno 1051 bodů (tj. orientací aragonitových destiček). Výsledky analýzy ukázaly, že krystalografické osy **a** a **b** destiček perleti jsou převážně náhodně orientovány, ale existuje částečná preference pro některé aragonitové destičky. Krystalografická osa **c** je kolmá k povrchu schránky. Krystalografickou texturu perleti u druhu *Mytilus edulis* lze označit jako přechod mezi jednoosou a částečně uspořádanou.

Výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 z pobřeží Jaderského moře (Istrie u města Rabac, Chorvatsko) - vzorek č. 105 - jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101] v obrázcích č. 29 a 30. Bylo změřeno 801 bodů (tj. orientací aragonitových destiček). Výsledky analýzy ukázaly, že krystalografické osy **a** a **b** destiček perleti jsou převážně náhodně orientovány, ale existuje částečná preference pro některé aragonitové destičky. Krystalografická osa **c** je kolmá k povrchu schránky. Krystalografickou texturu perleti u druhu *Mytilus galloprovincialis* lze označit jako přechod mezi jednoosou a částečně uspořádanou.

Výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Mytilus californianus* Conrad, 1837 z pobřeží Tichého oceánu u města Bookings (JZ Oregon, USA) - vzorek č. 116 - jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101] v obrázcích č. 41 a 42. Bylo změřeno 934 bodů (tj. orientací aragonitových destiček). Výsledky analýzy jasně ukázaly, že krystalografické osy **a** a **b** destiček perleti jsou náhodně orientovány

a krystalografická osa **c** je kolmá k povrchu schránky. Krystalografickou texturu perleti u druhu *Mytilus californianus* lze označit jako jednoosou.

Výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Modiolus barbatus* Linnaeus, 1758 z pobřeží Jaderského moře u vesnice Izola (Slovinsko) - vzorek č. 104 - jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101] v obrázcích č. 27 a 28. Bylo změřeno 2515 bodů (tj. orientací aragonitových destiček). Výsledky analýzy jasně ukázaly, že krystalografické osy všech destiček perleti jsou shodně orientovány. Krystalografická osa **b** je rovnoběžná se směrem růstu schránky a krystalografická osa **c** je kolmá na povrch schránky. Krystalografickou texturu perleti u druhu *Modiolus barbatus* lze označit jako dokonale uspořádanou.

Výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Brachidontes rostratus* Dunker, 1857 z Brouler Beach (Sydney, Austrálie) - vzorek č. 115 - jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101] v obrázcích č. 39 a 40. Bylo změřeno 1771 bodů (tj. orientací aragonitových destiček). Výsledky analýzy jasně ukázaly, že krystalografické osy všech destiček perleti jsou shodně orientovány. Část krystalků aragonitu má dvojčatení podle (110). Krystalografická osa **b** je rovnoběžná se směrem růstu schránky a krystalografická osa **c** je kolmá na povrch schránky. Krystalografickou texturu perleti u druhu *Brachidontes rostratus* lze označit jako dokonale uspořádanou.

Výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Pinna squamosa* Gmelin, 1791 z pobřeží Středozemního moře u města Denia (pod Valencíí, Španělsko) - vzorek č. 108 - jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101] v obrázcích č. 33 a 34. Bylo změřeno 822 bodů (tj. orientací aragonitových destiček). Výsledky analýzy jasně ukázaly, že krystalografické osy všech destiček perleti jsou shodně orientovány. Malé množství krystalků aragonitu má dvojčatení podle (110). Krystalografická osa **b** je rovnoběžná se směrem růstu schránky a krystalografická osa **c** je kolmá na povrch schránky. Krystalografickou texturu perleti u druhu *Pinna squamosa* lze označit jako dokonale uspořádanou.

Výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Pinna squamosa* Gmelin, 1791 z pobřeží Jaderského moře u vesnice Izola (Slovinsko) - vzorek č. 109 - jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101] v obrázcích č. 35 a 36. Bylo změřeno 4483 bodů (tj. orientací

aragonitových destiček). Výsledky analýzy jasně ukázaly, že jsou krystalografické osy všech destiček perleti shodně orientovány. Malé množství krystalků aragonitu má dvojčatení podle (110). Krystalografická osa **b** je rovnoběžná se směrem růstu schránky a krystalografická osa **c** je kolmá na povrch schránky. Krystalografickou texturu perleti u druhu *Pinna squamosa* lze označit jako dokonale uspořádanou.

Výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Nucula nucleus* Linnaeus, 1758 z pobřeží Středozemního moře u města Denia (pod Valencií, Španělsko) - vzorek č. 110 - jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101] v obrázcích č. 37 a 38. Bylo změřeno 2160 bodů (tj. orientací aragonitových destiček). Výsledky analýzy ukázaly, že jsou krystalografické osy **a** a **b** destiček perleti převážně náhodně orientovány, ale existuje částečná preference pro některé aragonitové destičky. Krystalografická osa **c** je kolmá k povrchu schránky. Krystalografickou texturu perleti u druhu *Nucula nucleus* lze označit jako přechod mezi jednoosou a částečně uspořádanou.

Výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Amblema plicata* Say, 1817 ze SZ Texasu - vzorek č. 121 - jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101] v obrázcích č. 43 a 44. Bylo změřeno 615 bodů (tj. orientací aragonitových destiček). Výsledky analýzy jasně ukázaly, že jsou krystalografické osy všech destiček perleti shodně orientovány. Malé množství krystalků aragonitu má dvojčatení podle (110). Krystalografická osa **b** je rovnoběžná se směrem růstu schránky a krystalografická osa **c** je kolmá na povrch schránky. Krystalografickou texturu perleti u druhu *Amblema plicata* lze označit jako dokonale uspořádanou.

Výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Leptodea fragilis* Rafinesque, 1820 ze SZ Texasu - vzorek č. 122 - jsou vyneseny ve stereografické projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101] v obrázcích č. 45 a 46. Bylo změřeno 301 bodů (tj. orientací aragonitových destiček). Výsledky analýzy ukázaly, že jsou krystalografické osy **a** a **b** destiček perleti převážně náhodně orientovány, ale existuje částečná preference pro některé aragonitové destičky. Krystalografická osa **c** je kolmá k povrchu schránky. Krystalografickou texturu perleti u druhu *Leptodea fragilis* lze označit jako přechod mezi jednoosou a částečně uspořádanou.

Výsledky analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Quadrula apiculata* Say, 1829 ze SZ Texasu - vzorek č. 123 - jsou vyneseny ve stereografické

projekci pro krystalografické směry [100], [010], [001] a [101] v obrázcích č. 47 a 48. Bylo změřeno 1086 bodů (tj. orientací aragonitových destiček). Výsledky analýzy jasně ukázaly, že krystalografické osy všech destiček perleti jsou shodně orientovány. Část krystalků aragonitu má dvojčatení podle (110). Krystalografická osa **b** je rovnoběžná se směrem růstu schránky a krystalografická osa **c** je kolmá na povrch schránky. Krystalografickou texturu perleti u druhu *Quadrula apiculata* lze označit jako dokonale uspořádanou.

7. Diskuse

Perleť je pokládána za charakteristický znak kmene měkkýšů. Tato jedinečná aragonitová struktura se vyskytuje pouze u měkkýšů a to u čtyř z osmi žijících tříd tohoto živočišného kmene. Perleť se vyskytuje ve schránkách plžů (Gastropoda), mlžů (Bivalvia), hlavonožců (Cephalopoda) a monoplakoforů (Monoplacophora). Detailní studie perleti elektronovým mikroskopem potvrdily, že existují dva mikrostrukturní typy perleti (Carter, 1990; Chateigner et al., 2000), které již byly částečně popsány Bøggildem (1930). První typ se vyskytuje u plžů a hlavonožců a bývá označen jako sloupcovitá perleť (columnar nacre) podle toho, že jednotlivé destičky perleti jsou uspořádány do sloupců. Tento typ perleti se vyskytuje téměř u všech žijících a fosilních hlavonožců, kteří mají schránku. Na druhé straně u plžů je perleť známa u fylogenetické linie Vetigastropoda, která představuje asi nejstarší linii plžů známou již od svrchního kambria (Frýda et al., 2008, 2009). U naprosté většiny žijících plžů perleť chybí, ale byla prokázána u řady vymřelých druhů (Batten, 1972; Bandel et al., 2002; Kiel, Frýda, 2004). Druhý mikrostrukturní typ perleti je označován jako vrstevnatá perleť (sheet nacre) podle toho, že jednotlivé aragonitové krystalky perleti jsou uspořádány nikoliv do sloupců, ale do vrstev (např. obr. č. 14 A). Tento typ perleti se vyskytuje u mlžů a monoplakoforů. Monoplacofori jsou velmi malou třídou žijících měkkýšů, která byla objevena teprve v roce 1957, přestože paleontologové definovaly tuto živočišnou třídu na základě fosilií již téměř před 80 lety (Frýda et al., 2008). Znalosti o morfologii, anatomii a struktuře schránek této třídy jsou velmi omezené, protože byly odvozeny ze studia několika žijících druhů. Naopak perleť mlžů je dobře známa a je již dávno průmyslově využívána (perly, v minulosti knoflíky...). Perleť se však vyskytuje jen u méně než poloviny žijících druhů mlžů.

Existence dvou mikrostrukturních typů perleti otevřela možnost, že perleť vznikla nezávisle ve dvou skupinách měkkýšů. Navíc nové studie ukázaly, že perleť monoplakoforů není stejného typu jako u mlžů (Checa et al., 2008). Je tedy možné, že perleť vznikla nezávisle u třech skupin měkkýšů a jde tedy o tři rozdílné struktury.

Studium krystalografické textury perleti charakterizující prostorovou distribuci krystalografických os jednotlivých krystalků aragonitu přineslo další komplikaci tohoto modelu (Hedegaard, Wenk 1998; Chateigner et al., 2000). Bylo

zjištěno, že perleť může mít dvě základní krystalografické textury - dokonale uspořádanou a jednoosou. Krystalografické osy **a**, **b**, a **c** jednotlivých krystalků perleti (destiček) míří stejným směrem u dokonale uspořádané perleti. Na druhé straně u perleti s jednoosou texturou je krystalografická osa **c** stejně orientována u všech aragonitových krystalků (destiček) a dvě zbývající krystalografické osy **a** a **b** jsou orientovány náhodně. U obou texturních typů perleti je krystalografická osa **c** kolmá k povrchu schránky i jednotlivých aragonitových destiček. Studium krystalografické textury perleti ukázalo, že tyto typy krystalografických textur perleti jsou charakteristické pro jednotlivé třídy měkkýšů (Chateigner et al., 2000):

Třída	Mikrostrutura perleti	Krystalografická textura perleti
Gastropoda	sloupcová	jednoosá
Cephalopoda	sloupcová	dokonale uspořádaná
Bivalvia	vrstevnatá	dokonale uspořádaná
Monoplacophora	vrstevnatá	jednoosá

Tato fakta vedla k závěru, že každá třída měkkýšů má jedinečný typ perleti (Chateigner et al., 2000). Studium fosilního materiálu však odhalilo, že tento model je příliš zjednodušený. U mnoha skupin fosilních hlavonožců byla nalezena jednoosá textura perleti a tento nález byl interpretován jako nový doklad o tom, že třídy Gastropoda a Cephalopoda jsou sesterské skupiny (Frýda et al., 2007, 2008, 2009).

Paralelně se studiem anorganické části schránky probíhalo i studium organických látek obsažených v měkkýších schránkách a hlavně mechanismu vedoucího ke vzniku této složité kompozitní struktury. Každá měkkýší schránka je dokonale uspořádaným nanokompozitem složeným z mikrokrytallků uhličitanu vápenatého (často aragonitu a kalcitu současně) a menšího množství mnoha rozličných organických látek (Wada, 1972; Addadi et al, 2006; Marin, Luquet, 2004; Marin et al., 2008). Tyto organické látky se podílí na vzniku velmi složité mikrostruktury a krystalografické textury měkkýších schránek. Bylo prokázáno, že organické látky obsažené v měkkýších schránkách určují, zda je vylučován uhličitan vápenatý ve formě aragonitu nebo kalcitu nebo obou současně (Addadi et al., 2006; Marin, Luquet, 2004, Marin et al., 2008). Minulý rok byly objeveny dva proteiny nazvané Pif80 a Pif97, které ovlivňují tvar a orientaci aragonitových destiček u perleti mlžů (Suzuki et al., 2009). Naproti tomu starší model (Checa,

Rodrigues-Navarro 2001, 2005; Checa et al., 2006) předpokládal, že orientace aragonitových krystalků perleti u mlžů je výsledkem mechanismu jejich růstu, kdy dochází k přednostní orientaci krystalografických os aragonitu bez vlivu organických látek schránky. Tento model předpokládal, že mlži mají pouze několik málo prvních vrstviček perleti (na styku s vnější prizmatickou vrstvou) s jednoosou krystalografickou texturou. Tato textura by se měla vyskytovat jen v tenké hraniční vrstvičce perleti o síle několika málo mikrometrů (Checa, Rodrigues-Navarro, 2001, 2005; Checa et al., 2006). Naprostá většina objemu perleti by však měla být s dokonale uspořádanou texturou, která je typická pro třídu mlžů (Chateigner et al., 2000). Nejnovější studie (Jackson et al., 2010) však naznačují, že se perleť vyvinula nezávisle v různých třídách měkkýšů a její vlastnosti jsou kontrolovány různými organickými látkami řídicími vznik a růst perleti.

V předložené diplomové práci byly stanoveny následující cíle:

- U vybraných druhů mlžů z různých fylogenetických linií ověřit, zda dokonale uspořádaná krystalografická textura perleti je vlastností všech těchto linií.
- U jednoho nadřádu mlžů analyzovat možnou variabilitu krystalografické textury perleti na úrovni různých čeledí, uvnitř různých druhů jednoho rodu a u různých jedinců stejného druhu.
- Sumarizovat současné názory na fylogenezi třídy mlžů a získaná data o krystalografické textuře perleti mlžů porovnat se současným fylogenetickým modelem.

Ke splnění prvního dílčího cíle byly k studiu vybráni zástupci následujících fylogenetických linií mlžů: Opponobranchia (Nuculoida), Pteriomorphia a Palaeoheterodonta (Unionoida). Jedinou další linií mlžů, kteří mají perleť, je skupina Anomalodesmata z linie Heterodonta (obr. č. 7). Perleť této skupiny je některými autory (např. Giribet, 2008) považována za odlišnou od perleti ostatních mlžů. Lze tedy říci, že byly studovány všechny hlavní linie mlžů s perleťovou schránkou. Analýza krystalografické textury perleti těchto mlžů přinesla velmi zajímavá výsledky (viz obr. č. 23 - 48). Ukázalo se, že řada ze studovaných mlžů má perleť s jednoosou texturou či texturou na přechodu mezi jednoosou a dokonale uspořádanou. Tento fakt nelze vysvětlit tím, že v některých případech byla

analyzována hraniční vrstva perleti, která by měla mít podle modelu několika autorů (Checa, Rodrigues-Navarro, 2001, 2005; Checa et al., 2006) jednoosou texturu. Tato vrstvička by měla být jen několik málo mikrometrů tlustá. Vzorky studované zde metodou EBSD byly připraveny tak, že studovaný povrch perleti (naleštěná plocha) byl vybrán zhruba v polovině tloušťky celé perleťové vrstvy (tedy i několik tisíc mikrometrů od hraniční vrstvy perleti).

Druhým cílem bylo analyzovat možnou variabilitu krystalografické textury perleti na úrovni různých čeledí, uvnitř různých druhů jednoho rodu a u různých jedinců stejného druhu. Pro splnění tohoto cíle byly z nadřádu Pteriomorphia vybrány zástupci čeledí Pteriidae Gray, 1847, Mytilidae Rafinesque, 1815 a Pinnidae Leach, 1819. Dále byli studováni tři druhy rodu *Mytilus* Linnaeus, 1758 a různí jedinci druhů *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 a *Pinna squamosa* Gmelin, 1791 (obr. č. 25, 26, 29 - 36). U jedinců druhu *Pinna squamosa* z odlišných lokalit (první lokalita: Španělsko, pobřeží Středozemního moře u města Denia (pod Valencií), druhá lokalita: Slovinsko, pobřeží Jaderského moře u vesnice Izola) byla nalezena stejná krystalografická textura perleti - dokonale uspořádaná textura (obr. č. 33, 35). Na druhé straně u jedinců druhu *Mytilus edulis* z odlišných lokalit byla nalezena odlišná krystalografická textura perleti. Ve schránce druhu *Mytilus edulis* ze Severního moře (Oslo, Slemmestad) byla nalezena krystalografická textura perleti, kterou lze označit jako přechod mezi dokonale uspořádanou a jednoosou (obr. č. 25). Naproti tomu ve schránce druhu *Mytilus edulis* z pobřeží Anglie u města Brighton (kanál La Manche) byla nalezena krystalografická textura perleti, kterou lze označit jako přechod mezi jednoosou a částečně uspořádanou, ale s převahou té jednoosé (obr. č. 31). Tento nález je velice překvapivý, neboť jde o první doklad existence odlišné krystalografické textury perleti u stejného druhu mlže. Vzhledem k faktu, že jde jen o omezený vzorek (dvě různé schránky z odlišných lokalit) nemá smysl zabývat se možnými důvody vzniku odlišné krystalografické textury perleti u jednoho druhu (např. rozdílná zeměpisná šířka obou populací druhu *Mytilus edulis*, projev patologického vývoje schránky díky možnému znečištění lokality, etc.). V budoucnu by tedy bylo velmi vhodné uskutečnit analýzy krystalografické textury perleti u druhu *Mytilus edulis* z různých lokalit.

V rámci nadřádu Pteriomorphia byli studováni jedinci tří čeledí - Pteriidae Gray, 1847, Mytilidae Rafinesque, 1815 a Pinnidae Leach, 1819. Analýza těchto mlžů odhalila přítomnost rozdílné krystalografické textury perleti (viz výše - kapitola

6. Interpretace dat). U čeledí Pteriidae a Pinnidae byla nalezena dokonale uspořádaná textura. V čeledi Mytilidae byli však nalezeni druhy s rozdílnou krystalografickou texturou perleti (obr. č. 25, 27, 29, 31, 39, 41). Provedená analýza tedy ukázala, že se v rámci jednoho nadřádu mlžů (Pteriomorpha) ale i jedné čeledi (Mytilidae) může vyskytovat perleť s odlišnou texturou.

Výše uvedený přehled o současných názorech na fylogenezi třídy Bivalvia ukázal, že existují stále nevyřešené problémy. Vezmeme-li v úvahu nejnovější fylogenetický model (obr. č. 7), lze porovnat získaná data o krystalografické textuře perleti mlžů s tímto modelem. Dokonale uspořádaná perleť byla nalezena u „vývojově pokročilejších“ skupin mlžů (Pteriidae, Pinnidae a Unionidae). Naopak jednoose uspořádaná perleť byla nalezena u skupiny Opponobanchia (orientačně bylo analyzováno několik míst na dvou schránkách druhu *Nucula nucleus*). Skupina Opponobanchia je považována za první odnož třídy Bivalvia (Giribet, 2008). Získaná data naznačují možnost, že schopnost dokonale uspořádat perleť vznikla nezávisle u různých skupin mlžů (Pteriomorpha a Paleoheterodonta) až v průběhu jejich dlouhé evoluce. Například sladkovodní mlži skupiny Unionoida (Paleoheterodonta) vznikly až na začátku druhohor (obr. č. 7). Ověření či vyvrácení této pracovní hypotézy by vyžadovalo analýzu podstatně většího souboru mlžů a to je nad rámec této diplomové práce.

8. Závěr

Získaná data o krystalografické textuře perleti mlžů přinesla několik významných poznatků. V první řadě významně vzrostl počet druhů mlžů, u kterých byla studována krystalografická textura jejich perleti. Jednoznačně nejvýznamnější novým poznatkem je fakt, že dokonale uspořádaná perleť není zdaleka jediným typem perleti u mlžů. Nové údaje tedy zpochybňují model publikovaný Chateignerem et al. (2000). U řady druhů byla nalezena perleť s jednoose uspořádanou texturou. Porovnání získaných data o krystalografické textuře perleti mlžů s nejnovějším modelem fylogeneze třídy Bivalvia (Giribet, 2008) naznačuje možnost, že schopnost dokonale uspořádat perleť vznikla nezávisle u různých skupin mlžů až v průběhu jejich dlouhé evoluce.

9. Přehled literatury a použitých zdrojů

ADDADI L., JOESTER D., NUDELMAN F., WEINER S., 2006: Mollusk Shell Formation: A Source of New Concepts for Understanding Biomineralization Processes. *Chemistry - A European Journal* 12: 980 - 987 s.

BANDEL K., NÜTZEL A., YANCEY T. E., 2002: Larval Shells and Shell Microstructures of exceptionally well - preserved Late Carboniferous Gastropods from the Buckhorn Asphalt Deposit (Oklahoma, USA). *Senckenbergiana lethaea* 82 (2): 639 - 689 s.

BATTEN R. L., 1972: The ultrastructure of five common Pennsylvanian pleurotomarian gastropod species of Eastern United States. *American Museum Novitates* 2501: 1 - 34 s.

BERAN L., 1998: Vodní měkkýši ČR. ZO ČSOP Vlašim, 113 s.

BIELER R., MIKKELSEN P. M., 2006: Bivalvia - a look at the branches. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 148: 223 - 235 s.

BØGGILD O. B., 1930: The shell structure of the mollusks. *Det Kongelige Danske Videnskaberne Selskabs Skrifter, Naturvidenskabelige og Mathematiske Afdeling* 9 (II.2): 231 - 325 s.

BOSS K. J., 1978: Taxonomic concepts and superfluity in bivalve nomenclature. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* 284: 417 - 424 s.

BRUYNE R. H., 2004: Encyklopedie ulit a lastur. REBO productions, Česlice, 336 s.

CARPENTER K. E., NIEM V. H. [eds], 1998: FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific, vol. 1: Seaweeds, corals, bivalves and gastropods. FAO, Řím, 686 s.

CARTER J. G. [ed.], 1990: Skeletal Biomineralisation: Patterns, Processes and evolutionary trends. Vol. II: Atlas and Index. New York: Van Nostrand Reinhold, 832 s.

CHATEIGNER D., HEDEGAARD C., WENK H. R., 2000: Mollusc shell microstructures and crystallographic textures. *Journal of Structural Geology* 22: 1723 - 1735 s.

CHECA A. G., RODRIGUES-NAVARRO A. B., 2001: Geometrical and crystallographic constraints determine the self - organization of shell microstructures in Unionidae (Bivalvia: Mollusca). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 268: 771 - 778 s.

CHECA A. G., RODRIGUES-NAVARRO A. B., 2005: Self - organisation of nacre in the shells of Pterioidea (Bivalvia: Mollusca). *Biomaterials* 26: 1071 - 1079 s.

CHECA A. G., OKAMOTO T., RAMÍREZ J., 2006: Organization pattern of nacre in Pteriidae (Bivalvia: Mollusca) explained by crystal competition. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 1329 - 1337 s.

CHECA A. G., RAMÍREZ J., GONZÁLEZ-SEGURA A., SÁNCHEZ-NAVAS A., 2008: Nacre and false nacre (foliated aragonite) in extant monoplacophorans (=Tryblidiida: Mollusca). *Naturwissenschaften*, 111 - 122 s.

COPE J. C. W., 1996: The early evolution of the Bivalvia. In *Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca*. Edited by Taylor J. D. Oxford: Oxford University Press, 361 - 370 s.

COPE J. C. W., 1997: The early phylogeny of the class Bivalvia. *Palaeontology* 40: 713 - 746 s.

COWLES D., 2002: *Mytilus californianus*. Online: http://www.wallawalla.edu/academics/departments/biology/rosario/inverts/Mollusca/Bivalvia/Mytiloidea/Mytilidae/Mytilus_californianus.html, cit. 18.7.2010.

DAVEY K., 2006: *Brachidontes rostratus*. Department of the Environment, Water, Heritage and the Arts, Australian Government, online: <http://www.environment.gov.au/cgi-bin/species-bank/sbank-treatment.pl?id=77925>, cit. 22.7.2010.

FRÝDA J., WEITSCHAT W., TÝCOVÁ P., HALODA J., MAPES R. H., 2007: Crystallographic textures of cephalopod nacre: its evolution, time stability, and phylogenetic significance. Seventh International Symposium Cephalopods - Present and Past, 2007, Sapporo, Japan, Abstracts volume, Hokkaido University, 56 - 57 s.

FRÝDA J., NÜTZEL A., WAGNER P. J., 2008a: Paleozoic gastropods, 237 - 268. In: Ponder W., Lindberg D. L. [eds]: Phylogeny and Evolution of the Mollusca. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, California. 466 s.

FRÝDA J., BANDEL K., FRÝDOVÁ B., 2009: Crystallographic texture of Late Triassic gastropod nacre: evidence of long - term stability of the mechanism controlling its formation. Bulletin of Geosciences 84 (4): 747 - 756 s.

GALIL B. S., 2006: *Pinctada radiata*. Delivering Alien Invasive Species In Europe, online: <http://www.europe-aliens.org/speciesFactsheet.do?speciesId=53432>, cit. 18.7.2010.

GANGLOFF M., 2004: *Quadrula apiculata*. College of science and mathematics, Auburn university, Alabama, online: http://www.auburn.edu/academic/science_math/cosam/collections/invertebrates/collections/species/unionoida/quadrula_apiculata/index.htm, cit. 19.7.2010.

GIRIBET G., 2008: Bivalvia. In: Lindberg D. R. [eds]: Phylogeny and Evolution of the Mollusca. University of California Press, Berkeley, 105 - 141 s.

GIRIBET G., WHEELER W., 2002: On bivalve phylogeny: a high - level analysis of the Bivalvia (Mollusca) based on combined morphology and DNA sequence data. *Invertebrate Biology* 121 (4): 271 - 324 s.

HARPER E. M., 1991: The role of predation in the evolution of cementation in bivalves. *Palaeontology* 34: 455 - 460 s.

HARPER E. M., 2005: Fossil invertebrates/Bivalvia. University of Cambridge, Cambridge, UK, 369 - 378 s.

HASZPRUNAR G., SCHANDER C., HALANYCH K. M., 2008: Relationships of the higher molluscan taxa, 19 - 32. In: Ponder W., Lindberg D. L. [eds]: Phylogeny and Evolution of the Mollusca. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, California.

HEDEGAARD C., WENK H. R., 1998: Microstructure and texture patterns of mollusc shells. *Journal of Molluscan Studies* 64: 133 - 136 s.

INHS, 2009: *Amblema plicata*. University of Illinois Board of Trustees, Champaign, online: http://www.inhs.illinois.edu/animals_plants/mollusk/mussel_manual/page40_1.html, cit. 16.7.2010.

JACKSON D. J., McDOUGALL C., WOODCROFT B., MOASE P., ROSE R. A., KUBE M., REINHARDT R., ROKHSAR D. S., MONTAGNANI C., JOUBERT C., PIQUEMAL D., DEGNAN B. M., 2010: Parallel Evolution of Nacre Building Gene Sets in Molluscs. *Mol. Biol. Evol.* 27 (3): 591 - 608 s.

KIEL S., FRÝDA J., 2004: Shell structure of Late Cretaceous *Sensuistrochus ferreri* (Cirridae, Gastropoda). *Journal of Paleontology* 78 (4): 795 - 797 s.

MARIN F., LUQUET G., 2004: Molluscan shell proteins. *Comptes Rendus, Pale*, vol 3: 469 - 492 s.

MARIN F., LUQUET G., MARIE B., MEDAKOVIC D., 2008: Molluscan Shell Proteins: Primary Structure, Origin, and Evolution. *Current Topics in Developmental Biology* 80: 210 - 277 s.

MOORE R. C. [eds], 1969, 1971: Treatise on invertebrate paleontology, Part N. Mollusca 6: vol. 1, 2 (1969), 3 (1971). Bivalvia. Boulder, CO: Geological Society of America and Lawrence, KS: University of Kansas Press.

MORRIS R., ABBOT P., HADERLIE E., 1980: Intertidal Invertebrates of California. Stanford University Press, Stanford, California, online: <http://www.racerocks.com/racerock/eco/taxalab/ensy02/simonm.htm>, cit. 18.7.2010.

MORTON B., 1996: The evolutionary history of the Bivalvia. In *Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca*. Edited by J. D. Taylor, Oxford University Press, Oxford, 337 - 359 s.

MULCRONE R., 2006: *Leptodea fragilis*, Animal Diversity Web, online: http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Leptodea_fragilis.html, cit. 12.7.2010.

NEBESÁŘOVÁ J., 2002: Elektronová mikroskopie pro biology. Přírodovědecká fakulta JU, České Budějovice, online: <http://www.paru.cas.cz/lem/book/index.html>, cit. 21.5.2010.

OXFORD INSTRUMENTS, 2005: Electron Backscatter Diffraction. Online: <http://www.ebsd.com/ebsd-explained/>, cit. 12.6.2010.

PONDER W., LINDBERG D. L., 2008: Phylogeny and Evolution of the Mollusca. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, California, 466 s.

SCHNEIDER J. A., 2001: Bivalve systematics during the 20th century. *Journal of Paleontology* 75 (6): 1119 - 1127 s.

SLÁDEK T., ŠRAINER Z., 2003: *Pinna squamosa*. Strany potápěčské, online: <http://www.stranypotapecske.cz/biologie/bioldet.asp?ptvr=200305160807075>, cit. 23.7.2010.

SUZUKI M., SARUWATARI K., KOGURE T., YAMAMOTO Y., NISHIMURA T., KATO T., NAGASAWA H., 2009: An Acidic Matrix Protein, Pif, Is a Key Macromolecule for Nacre Formation. *Science* 325 (5946): 1388 - 1390 s.

VERMEIJ G. J., 1977: The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. *Paleobiology* 3: 245 - 258 s.

VOKES H. E., 1980. Genera of the Bivalvia: a systematic and bibliographic catalogue (revised and updated). Paleontological Research Institution, Ithaca.

WADA K., 1972: Nucleation and growth of aragonite crystals in the nacre of some bivalve molluscs. *Biom mineralization* 1972 (4): 141 - 159 s.

WALLER T. R., 1990: The evolution of ligament systems in the Bivalvia. In *The Bivalvia - Proceedings of a Memorial Symposium in Honour of Sir Charles Maurice Yonge*, Edinburgh, 1986. Edited by B. Morton. Hong Kong: Hong Kong University Press, 49 - 71 s.

WOJTAL E., 2000: Characterization of the Orientation of Abalone Shell Structure. Princeton University, online: <http://www.princeton.edu/~pccm/outreach/reuarchive/REU/presentations/wojcek/sld001.htm>, cit. 15.6.2010.