

# Coleoidea — živoucí fosilie?

## (I) Vznik a evoluce dvoužábřích hlavonožců

Martin Košťák

„Schránka měkkýšů je část, která determinuje celek“  
A. Naef, 1921

### Obecná charakteristika dvoužábřích

Do podtřídy dvoužábřích hlavonožců (*Coleoidea*) patří všichni v současnosti žijící hlavonožci (*Cephalopoda*) s výjimkou loděnek (rodů *Nautilus* a *Allonautilus*), řazených do podtřídy čtyřžábří (*Nautiloidea*). Někteří recentní zástupci dvoužábřích hlavonožců dosahují značných rozměrů — např. krakatice obrovská (*Architeuthis dux*) až 17,8 m s rameny (délka pláště 5–6 m), naopak nejmenší (např. *Rondeletiola minor*) měří i s rameny pouhých 45 mm (délka pláště 8–15 mm).

Dvoužábří hlavonožci mají vyvinuty dvě peříčkovité žabry (ktenidia). U této skupiny měkkýšů je velmi nápadná cefalizace — vymezení hlavové části se soustředěním smyslových orgánů. Hlavu obklopuje osm

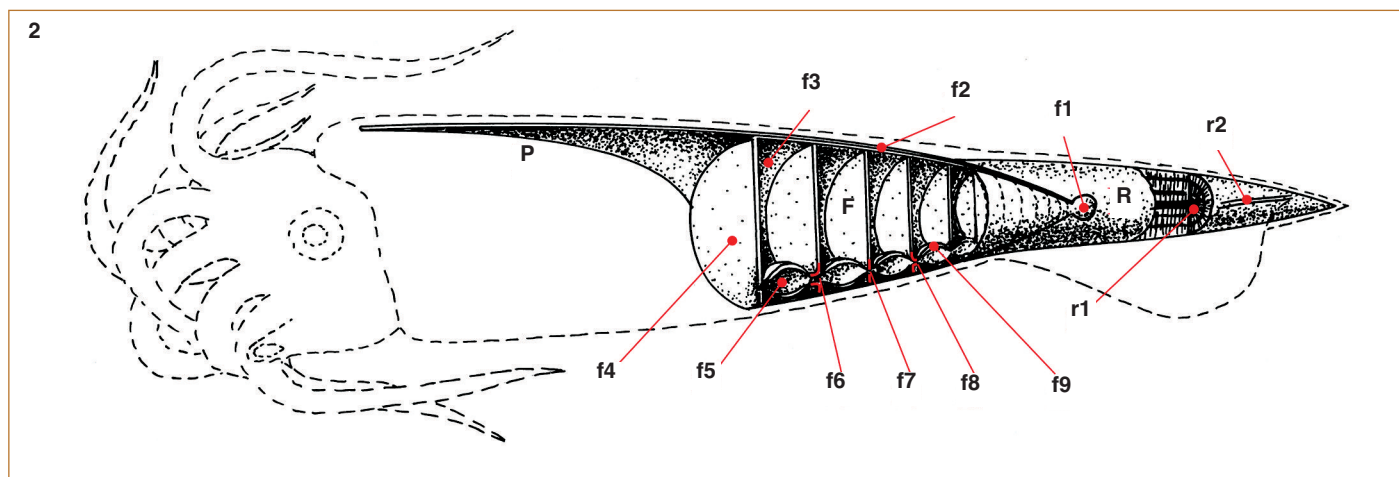
zástupců slouží přeměněné hektokotylové rameno ke kopulaci.

Pomocí shluků pigmentových buněk — chromatoforů — dokáží dvoužábří hlavonožci velmi rychle měnit barvu i vzor. K ochraně před nepřáteli slouží také vak obsahující tmavohnědou tekutinu. S tímto vakem (mineralizovaným) se vzácně setkáváme také u fosilních koleoidů, včetně druhohorních belemnitů (řád *Belemnitida*).

Vnitřní schránka dvoužábřích hlavonožců je obvykle konchiolinová (org. sloučeniny z bílkovin a chinonu) nebo vápenná, u některých zástupců (např. chobotnic) je téměř zcela redukovaná. Vnější schránku vytvářejí pouze samice r. *Argonauta*, ta ovšem není stejná jako schránka loděnek (*Nautilus*). Slouží patrně k ochraně vajíček, ačkoli evoluční historie vzniku schránky argonautů



Obr. 1 Rhyncholit — část čelistního aparátu druboborního belemnita (délka 35 mm). Spodní křída. Krym, Ukrajina ♦ Obr. 2 Uložení a stavba vnitřní schránky belemnita. P — proostrakum, F — fragmokón (f1 — protokoncha, f2 — konotéka, f3 — komora, f4 — septum, f5 — sífonální trubice, f6–f8 — septální kerky, f9 — sífonální oblina), R — rostrum (r1 — soustředná a paprscitá stavba rostra, r2 — podélné ryby, místa uchytní ploutviček). Orig. M. Košťák ♦ Obr. 3 Srovnání vnitřní schránky vyhynulého belemnita, současné sépie a kalmaru. Podle K. Bonika a kol. (1977)



nebo deset ramen opatřených háčky nebo přísavkami (popř. obojími). Potravu přijímají zobákovitými čelistmi (u fosilních zástupců je označujeme jako rhyncholity, viz obr. 1) a rozmělnují ji radulou. Mají párové ledviny. Srdce má dvě předsině a jednu komoru. Nervová soustava je vysoce organizovaná a centralizovaná, v hlavové části u některých skupin (např. některých chobotnic) krytá ochrannou chrupavčitou schránkou. Velké oči jsou u mnoha koleoidů dokonalé, nezávislým vývojem (konvergentně) velmi podobné obratlovcímu typu komorového oka.

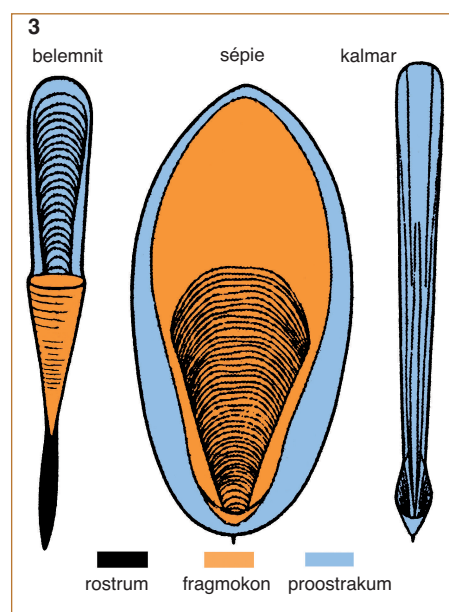
Typický je tzv. reaktivní pohyb, při němž koleoidi nasávají vodu do plášťové dutiny a vystřikují srostlou nálevkou (hyponomem). K plavání a manévrování slouží také ploutvičky v zadní části těla, dále ploutvičky lemující tělo nebo rozšířené lemy na ramenech. U desetiramenných dvoužábřích jsou dvě ramena prodloužena a uzpůsobena k lovu. Všichni koleoidi jsou odděleného pohlaví — gonochoristé. U některých

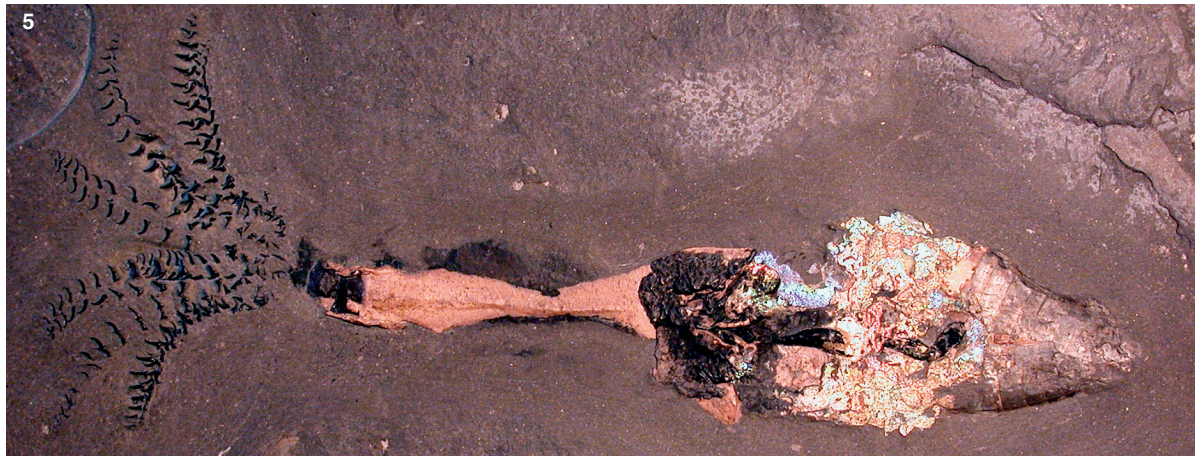
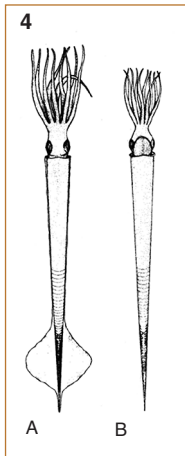
může být i poněkud bizarnější (viz příští díl). Fosilní dvoužábří měli vnitřní schránku aragonitovou, kalcitovou, zřejmě i konchiolinovou, vzácně tvořenou frankolitem (forma fosforečnanu vápenatého).

### Současná klasifikace dvoužábřích

Podle nejnovějších klasifikací se prokazuje, že vnitřní schránku dělí na dvě skupiny: *Belemnoidea* (vyhynulí) a *Neocoleoidea*.

- *Belemnoidea* — řády: *Hematitida* (spodní karbon); *Aulacocerida* (spodní devon–jura); *Phragmoteuthida* (svrchní perm–jura); *Belemnitida* (svrchní trias–křída); *Belemnoteuthida* (křída).
- *Neocoleoidea*: nadřád osmiramenní (*Octopodiformes*): řád vampýrovky (*Vampyromorpha*) — jura?–recentní výskyt; řád chobotnice (*Octopoda*) — jura?, svrchní





Obr. 4 Dvě možné rekonstrukce lamellortoceridů. A — schránka vnitřní, obalená pláštěm; B — schránka vnější. Podle K. Bandela a G. D. Stanleyho (1989) ♦ Obr. 5 *Phragmoteuthis conocauda* — fragmoteutid ze spodní jury Německa (délka 250 mm). Foto D. Fuchs, s laskavým svolením autora

ní křída-recent (dělí se na podřády *Cirrata* a *Incirrata*); nadřád desetiramenní (*Decapodiformes*): řád sépie (*Sepioidea*) — paleogén-recent; řád krakatice (*Myopsida*, syn. *Teuthida*) — paleogén-recent; řád krakatice (*Oegopsida*, syn. *Teuthida*) — křída-recent.

#### Stavba vnitřní schránky

Protože morfologie koleoidů (fossilních i současných) poskytuje poměrně málo pevných částí schopných fosilizace, pracuje paleontologie převážně s dobře mineralizovanými vnitřními schránkami. Ty ovšem nejsou vyvinuté u všech zástupců. Díky mimořádným podmínkám fosilizace na několika světových lokalitách přesto známe nejen morfologii vnitřních schránek, ale v některých případech také měkkých částí. Obecně však nálezy fossilních koleoidů patří (s výjimkou belemnitů) ke skutečným paleontologickým raritám.

Pro pochopení morfologie vnitřní schránky a její modifikace u různých skupin hlavonožců se nabízí srovnání fossilního belemnita, současné sépie a kalmara (obr. 3). Terminologie vnitřní schránky pracuje se třemi základními pojmy: rostrum (a jeho analogie), fragmokon a proostrakum. U fossilních belemnitů, kteří mají dokonale vyvinuté všechny tři komponenty vnitřní schránky, lze dobře charakterizovat jednotlivé z nich (obr. 2).

Doutníkovité kalcitové rostrum belemnitů bývá nejčastěji nalézanou částí schránky. V jeho vnitřním uspořádání se kombinuje střídání paprscitých přírůstků kalcitových krystalů a soustředných tmavších vrstviček obsahujících organickou hmotu a částičky aragonitu. Toto střídání ovlivňuje sezonnost klimatu a změny v přínosu materiálu z druhohorních pevnin. Povrch rostra bývá hladký, s podélnými drobnými rýhami, granulovaný nebo s vtisky cév. Některé podélné rýhy a plošky jsou považovány za místa úchytů výztuh ploutviček. Funkce rostra je ochranná, vyvažovací a hydrodynamická. Jako velmi odolná část schránky chrání aragonitový fragmokon. Prvotní komůrka (protokoncha) koleoidů je poměrně velká. Sifonální trubice probíhá vždy na břišní

straně fragmokonu. Důležitým evolučním znakem jsou septální krky. Fragmokon zakrývá konotéka, která pouze v hřbetní části vybíhá v aragonitové proostrakum. Samotné proostrakum vyztužuje hřbetní část hlavonožce; během evoluce došlo u několika vývojových linií k jeho demineralizaci, nahrazení aragonitu konchiolínem, popř. částečné nebo úplné ztrátě.

#### Baktriti a vznik koleoidů

Baktriti (*Bactritoidea*) jsou vyhynulou, evolučně významnou skupinou prvohorních hlavonožců. Vytvářeli menší přímé, vzácněji slabě prohnuté schránky, na počátku s velkou kulovitou prvotní komůrkou (protokonchou). Velmi úzká sifonální trubice leží na břišní straně. Právě tato skutečnost přímo svádí k tomu považovat baktrity za předky dvou velmi důležitých podtříd hlavonožců: prvohorních amonoidů (*Amonioidea*) a pravděpodobně i dvoužábřích (*Coleoidea*). U velmi dobře zachovaných jedinců bylo speciálním použitím rentgenu zjištěno, že počet jejich ramen nepřesahoval 10, což by také odpovídalo morfologii některých pozdějších koleoidů. Ne zcela průkazné nálezy baktritů pocházejí snad již z ordoviku, bezpečně je známe od siluru do svrchního triasu. Jsou ale baktriti skutečně jedinými možnými předky amonoidů a koleoidů?

Spodnodevonské břidlice německé lokality Hunsrück poskytly v minulosti tisíce výjimečně zachovaných fosilií. Mezi nimi se vyskytly nejen nálezy baktritů, ale také další skupiny prvohorních hlavonožců — lamellortoceratidů (*Lamellortoceratida*). Přestože jsou lamellortoceratidi obecně považováni za typické hlavonožce s vnější schránkou, alternativní rekonstrukce je ukazuje v poněkud jiném světle (obr. 4). Nutno přiznat, že přímé morfologické důkazy pro tuto variantu chybějí. Přesto je zde několik ale. Lamellortoceratidi mají podobnou stavbu sifonální trubice jako amonoidi (a někteří koleoidi), navíc struktura předních komor fragmokonu anatomicky nápadně připomíná stavbu komor modifikovaného fragmokonu sépiidů. Vnitřní schránka by také lépe vysvětlovala kontrolu rovnováhy s ohledem na abnormálně dlouhou obývací komoru.

Kromě baktritů a lamellortoceratidů vydaly hunsrúcké břidlice ještě něco velmi nečekaného. Zvláštní hlavonožci s výrazně protaženou hřbetní částí obývací komory, pravděpodobně prvními proostrakem v evoluční historii, dostali název *Palaeoteuthomorpha* a zahrnují dva až tři vyhy-

nulé řády. Je velmi pravděpodobné, že tito devonští hlavonožci představují určitou etapu v evoluci, kdy schránka byla pouze částečně obalena pláštěm.

Co však bylo impulsem k tomu, aby hlavonožci začali počátkem devonu vytvářet nové a později evolučně nesmírně úspěšné vývojové linie? Ústup čtyřžábřích nautiloidů s vnější schránkou je v přímém vztahu s nástupem čelistnatých obratlovců. Paleontologické nálezy dokládají taxonomický rozvoj (radiaci) skupin ryb (*Osteichthyes*) a paryb (*Chondrichthyes*) od počátku devonu. Obě skupiny obratlovců pravděpodobně vznikly již ve svrchním siluru a prudký pád rodové diverzity čtyřžábřích hlavonožců ve stejném období dává tušit určitou souvislost.

Kromě hunsrúckých „koleoidů“ vznikla současně ve spodním devonu i další, nová podtřída hlavonožců — *Ammonoidea* (nejstarší nálezy amonoidů pocházejí z ČR, oblasti barrandienu). Téměř shodná stavba fragmokonu (sifonální trubice je uložena na břišní straně, výjimku představují klyménie) naznačuje společného předka, pravděpodobně blízkého baktritům. Obě podtřídy mají také charakteristický synapomorfni znak — úzkou radulu.

#### První skuteční koleoidi

Historie prvních nezpochybnitelných koleoidů začíná před 326 miliony let. Poměrně dlouhou dobu však zůstávali paleontologům dobře utajeni. Až v letech 1944–45 publikoval R. H. Flower zprávy o nálezech spodnokarbonských (stupeň mississipp) „belemnitů“ ze Severní Ameriky. Poprvé se vědecký svět dozvěděl o existenci koleoidů v předdruhohorních obdobích. Flower a Gordon pak v r. 1959 oznámili nálezy dalších karbonských „belemnitů“. Bylo jasné, že se v karbonu objevilo něco zcela nového, hlavonožci se začínají měnit a objevuje se stále více skupin, které „vsadily“ na vnitřní schránky. Tato strategie se později ukáže jako neobyčejně pragmatičtější krok.

Minulá desetiletí přinesla řadu nálezů prvohorních (karbonských a permských) koleoidů také z Grónska, Německa, Ruska, Číny, Thajska, problematický nálezy pocházejí i z karbonu ČR. Podrobnější studia prokázala, že tito hlavonožci nejsou prvými belemnity, jak se domníval Flower, nicméně ukazují nejen model vzniku druhohorních belemnitů, ale koleoidů vůbec. Je zřejmé, že tak velkou evoluční událost, jakou je úplná změna vnější schránky na vnitřní, musely doprovázet i další morfologické

změny. Obalení zadní části fragmokonu vápniťm nebo organickým rostrem dokládá změnu rovnováhy a zároveň také obklopení schránky pláštěm. Rostrum totiž muselo vzniknout jako produkt sekrece pláště. Navíc na některých rostrech pozdějších koleoidů nalézáme vtisky cév, tedy jednoznačný důkaz o jeho vnitřním uložení.

Dnes dělíme karbonské a permské koleoidy na dva řády: málo známý *Hematitida* (s jediným rodem), který je svým výskytem vázán pouze na spodní karbon Severní Ameriky, a *Aulacocerida* (devon?, karbon–jura). Obě skupiny se vyznačují zvláštním rostrem (často rýhovaným) tvořeným organikou a aragonitem (označujeme jej jako telum) s hluboce zasazeným, vysoce kuželovitým fragmokonem. Jednotlivé komory jsou poměrně dlouhé. U obou skupin neznáme proostrakum, což znamená, že plášťová dutina byla na břišní straně chráněna stěnou obývací komory (u belemnitů to bylo pláštěm). Na rozdíl od pravých belemnitů nebyla jejich ramena opatřena chitinózními háčky, ale přísavkami. Aulakocerai (obr. 8) patří mezi dominantní koleoidy až do spodní jury, kdy jejich místo zaujmou praví belemniti. Přesto, v některých

*Obr. 7 Rostrum a epirostrum belemnita ze spodní jury Německa (délka 200 mm) ♦ Obr. 8 Telum („rostrum“) aulakocera r. Dictyoconites, 80 mm. Svrchní trias Alp. Snímky M. Košťáka, není-li uvedeno jinak*

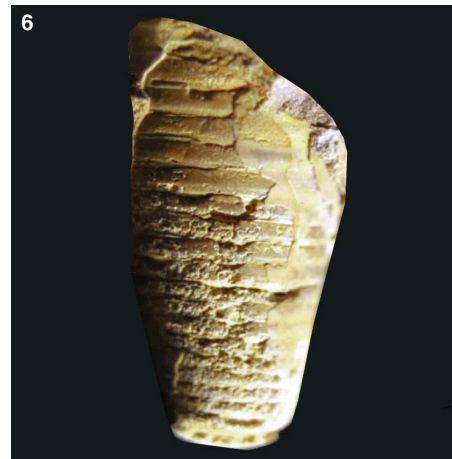


teplejších oblastech (Jižní Amerika, severní okraje pravěkého moře Tethys), přežívají aulakocerai až do konce jury.

### Gladius nebo proostrakum?

Mezi nálezy nejstarších koleoidů ze Severní Ameriky se objevil i exemplář, jehož tajemství se podařilo odhalit teprve nedávno. Zkamenělina zvláštního koleoida dostala název *Eobelemnites* (tedy první belemniti) a morfologií skutečně belemnity připomínala. Až detailní analýzy mikrostruktur schránky ukázaly na příbuznost s evolučně nesmírně důležitou skupinou fragmoteutidů (řád *Phragmoteuthida*). Do rozluštění záhady taxonomické příslušnosti eobelemnita byli fragmoteutidi známi od pozdního permu do spodní jury (ačkoli v r. 2002 byl ze svrchno-karbonských uloženin jižního Uralu popsán nový rod a nová čeleď neznámého koleoida, která byla zařazena mezi fragmoteutidy).

Fragmoteutidi (obr. 5) připomínají morfologií jak belemnity, tak moderní koleoidy. Stejně jako obě tyto skupiny mají pozdější fragmoteutidi též vak a výrazné proostrakum. S belemnity vytvářejí téměř totožný fragmokon s krátkými komorami a shodnou sifonální trubící, jejich ramena jsou opatřena háčky a proostrakum je výrazně vyvinuté. Na rozdíl od belemnitů u nich ale zcela chybí rostrum (nebo je jen slabě naznačeno), proostrakum je vějířovité, členěné na tři části a značně připomíná gládria



*Obr. 6 Fragmokon belemnita (40 mm). Střední jura Anglie*

některých fosilních zástupců teuthidů skupiny desetiramenných (*Decapodiformes*). Čelistní aparáty fragmoteutidů jsou téměř totožné se „zobáky“ současných teutidů.

U fragmoteutidů se před 185 miliony let (r. *Phragmoteuthis* ze spodní jury), poprvé v evoluční historii koleoidů, objevuje plášť s muskulaturou moderního typu (paralelní podélné svazky vnitřních a vnějších svalů společně s okružní a příčnou svalovinou).

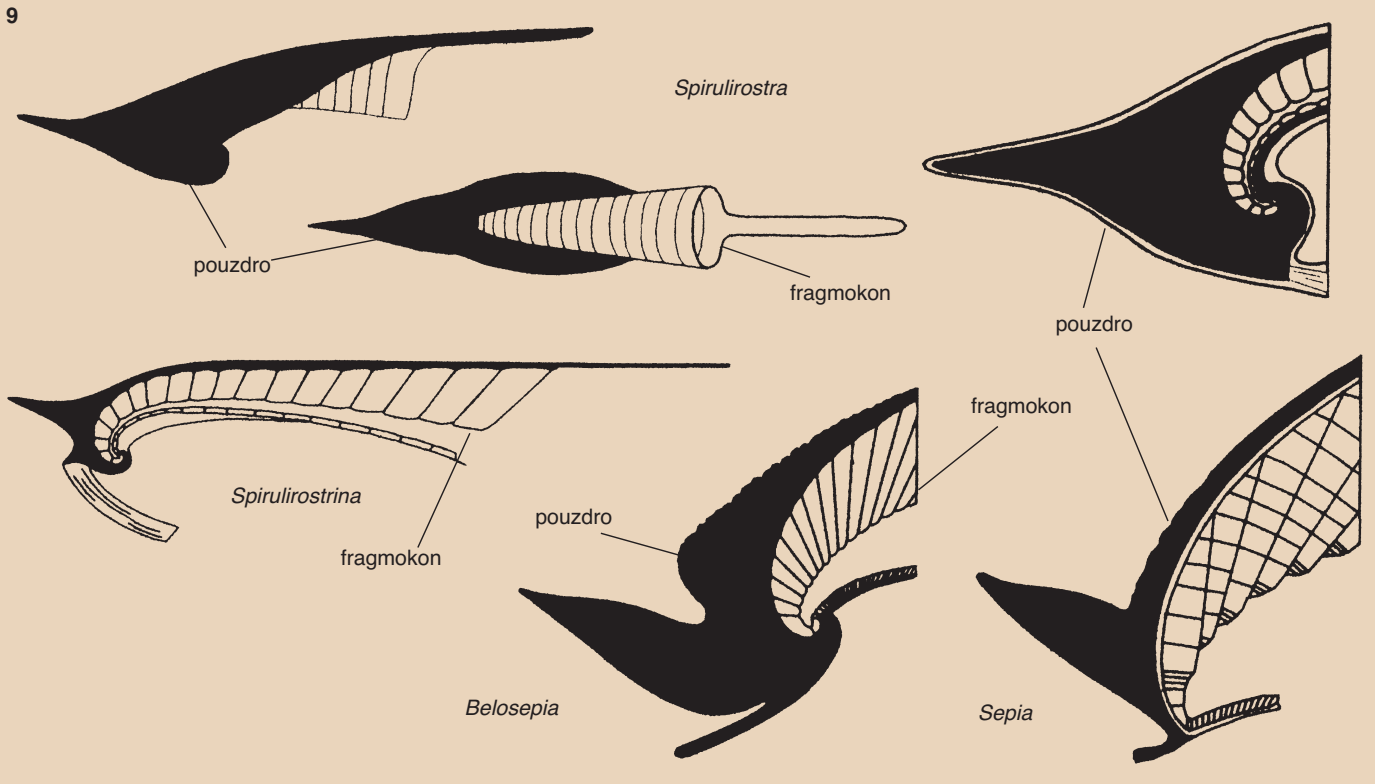
Právě nápadná shoda stavby proostraka a některé moderní znaky činí z fragmoteutidů horké kandidáty na přímé předky teutidů. Během následující evoluce stačilo jen „odložit“ fragmokon.

### Úspěch a pád belemnitů

Na vyvinuté proostrakum vsadili i belemniti (*Belemnitida*). Na rozdíl od fragmoteutidů si však ponechali i výrazné rostrum chránící a vyvažující fragmokon. První belemniti se objevili koncem triasu na území dnešní Číny. Jejich triasové rozšíření a diverzita však vůbec nenaznačují, jak úspěšnou skupinou se stanou v jurě a křídě. Díky několika historickým klimatickým, paleoceanografickým a paleogeografickým změnám (otevírání nových migračních cest, kolísání mořské hladiny z geologických příčin aj.), pronikli belemniti ve spodní jurě do nových, relativně mělkovodních prostor severní polokoule. Jejich radiální centra se rozkládala na území dnešní Evropy a Sibíře (povodí Leny). Rozevírání Atlantiku umožnilo jejich migrace na sklonku jury i na jižní polokouli včetně Antarktidy. V křídě jejich zeměpisné rozšíření dosahuje maxima. Z fosilních zástupců koleoidů patří belemniti mezi nejhojnější a stratigraficky nejvýznamnější.

Tvary a velikost roster vypovídají o způsobu života belemnitů. Příbřežní typy vytvářely kratší a masivnější rostra, dlouhá štíhlá rostra a epirostra svědčí o pelagickém způsobu života v otevřeném moři. U některých belemnitů může být hrot rostra protažen v tzv. epirostrum (obr. 7), které se patrně vytvářelo v určitém ontogenetickém stadiu — při přechodu k pelagickému způsobu života. Fragmokon (obr. 6) je krytý konotékou, která pouze v hřbetní části vybíhá v proostrakum. U belemnitů známe druhotné komorové uložení.

Podle vzácných nálezů otisků měkkých částí těl víme, že belemniti připomínali současné olihně. Jejich deset ramen bylo opatřeno háčky (onychty) — v tomto



Obr. 9 Schematizované řezy schráněk spirulirostridů a sépiidů. Rody *Spirulirostra* a *Spirulirostrina* představují linii vedoucí k současným spirálovcům (*Spirula*), současně sépie odvozuje od r. *Belosepia*. Podle A. Naefa (1922) a Younga a spol. (1998)

ohledu jsou belemniti výjimeční. Zajímavostí jsou velké, zdánlivě nefunkční háky zjištěné u několika dobře zachovaných exemplářů. Považujeme je za druhotný pohlavní znak vyvinutý u samců, kterým sloužily při kopulaci — pomocí nich si přidržovali samice při páření. Doklady o tom, že belemniti žili ve velkých hejnech a k obrovskému úhynu docházelo podobně jako u současných olihní během páření, nalzáme téměř po celém světě. Místa hromadného úhynu se označují poněkud zavádějícím termínem battle fields (bitevní pole). Další doklad poskytly mimořádné nálezy celých fosilii žraloků (např. hybridních žraloků z břidlic spodní jury nebo slavných litografických vápenců Solnhofenu v Bavorsku), u kterých byly zjištěny abnormální akumulace roster belemnitů v oblasti žaludku (až 250 roster v jednom žaludku). Znamená to, že žralok v relativně krátké době pozřel velké množství belemnitů (toto nestrávené množství bylo také příčinou jeho smrti).

V celé evoluční historii koleoidů jsou belemniti patrně těmi neúspěšnějšími. Naprosto neobvyklé podmínky během jury a křídly, vyvážený globální ekosystém, zaplavení rozsáhlých ploch kontinentů mělkými epikontinentálními moři a poměrně stále klima umožnilo této skupině přežít téměř 150 milionů let bez velkých morfologických změn. Na druhou stranu, výrazné změny klimatu a redukce mělkovodních pánví způsobily ještě během svrchní křídly několik vážných krizí belemnitů (např. v době hranice stupňů cenoman/turon, kdy došlo k výraznému zdvihnutí světového oceánu a v anoxickém prostředí bez kyslíku přežil pouze jeden známý druh). Všechno ale nelze svádět pouze na abiotické fak-

tory. Právě příčiny jejich úpadku a konce jsou patrně biologické. Úbytek belemnitů ve svrchnokřídlových ekosystémech přímo souvisí s nástupem moderních skupin obratlovců. Velmi silně je poznamenal rozvoj skupiny moderních žraloků (*Neoselachii*), vyhynutí belemnitů na konci křídly pak přímo souvisí s radiací kostnatých ryb během období mastricht před 67–66 miliony let. Slavné hranice křídly a třetihor se dožívá pouze jediný druh — *Neobelelemnella kazimirovensis*. S vymřením tohoto druhu na konci druhohor belemniti definitivně zmizeli. Jejich vázanost na mělkovodní prostředí, které bylo na konci křídly „přeplněné“ konkurenceschopnými obratlovci a zároveň predátory, byla dána jejich morfologií — plynem naplněný přímý fragmokón se pro ně stal zároveň pastí.

#### Ztráta rostra

Belemniti nebyli jedinými křídlovými koleoidy, u kterých známe rostrum, fragmokón a proostrakum. Velmi malá rostra, výrazný fragmokón a proostrakum se objevují i u řádu *Belemnoteuthida* (např. čel. *Groenlandibelidae* známá z období křídly mezi 120 až 90 miliony let). Původně přímý fragmokón se patrně následkem změny způsobu života — adaptací na hlubokovodní podmínky — začal u některých belemnoteutidů spirálně stáčet. První náznaky tohoto stáčení lze pozorovat během svrchní křídly (např. *Belemnoteuthis* ze svrchní křídly Sýrie a Libanonu). Tato skupina se v konkurenci s pravými belemniti a zejména obratlovci příliš neprosadila a zanikla, pravděpodobně nikoli bez potomků. Krátce po vyhynutí belemnitů se již v paleogénu před 60 miliony lety objevuje nová skupina *Beleopteridae* a od eocénu před 46 miliony let se k ní připojuje čel. *Belemnoseidae*. Obě skupiny jsou charakteristické bizarně utvářenými rostrami a stočenými fragmokony. Termín rostrum je trochu zavádějící, protože kalcitový obal chránící stočený fragmokón je obdobný rostru belemnitů a vznikl druhotně, když

malé skutečné rostrum (homologické s rostem belemnitů) nemohlo zcela chránit fragmokón. V české odborné terminologii chybí pro tento orgán termín, anglická literatura pracuje s termínem sheath (pochva nebo pouzdro). Není bez zajímavosti, že toto pouzdro je často vyvinuto nesouměrně. Jeho funkce byla vyvažovací, pomáhalo udržet hlavonožce v horizontální poloze, což je výhoda pro organismy žijící při dně nebo benticky. U některých druhů bývají pouzdra do stran protažena v křídlovité výběžky, které slouží jako úchyty pláštové svaloviny.

Beleopteridi a belemnoseidi vymřeli ve spodním oligocénu (ca před 32 miliony let), kdy nastoupila nová vývojová větev hlavonožců, s jejímiž potomky se setkáváme i v recentu. Jde o čel. *Spirulirostridae*, která přežila do miocénu (poslední zástupce známe z období před 14 miliony let). Na rodech *Spirulirostra* a *Spirulirostrina* lze dobře demonstrovat evoluční trendy a model vzniku současných spirálovců (obr. 9). U spirálovců došlo k úplné redukci rostra — u současného r. *Spirula* je zachován pouze stočený fragmokón. Schránka spirálovců má přesto ještě zachovány rudimenty pouzdra, které však nepokrývají celý fragmokón. Na rozdíl od svých fylogenetických předků spiruliroster a spirulirostrin došlo u spirálovců k výraznějšímu stočení fragmokónu. Zatímco se jejich předci adaptovali na neritický (hrabavý), bentický způsob života (méně výrazné stočení fragmokónu a zejména výrazné a nesouměrné pouzdro fragmokónu), u spirálovců došlo k adaptaci na mezopelagický způsob života (zvětšený, výrazně stočený fragmokón, redukce pouzdra). Současné geografické rozšíření spirálovců je vázáno na blízkost pevnin, ačkoli juvenilní stadia byla zjištěna ve velkých hloubkách. Je tedy zřejmé, že spirálovci kladou svá vajíčka na oceánickém dně. Tato skutečnost ukazuje na bentickou evoluční historii jinak pelagické skupiny.

V příštím pokračování si přiblížíme další evoluci dvoužábřích hlavonožců vedoucí k dnešním skupinám.