**Univerzita Karlova v Praze**
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Geologie

Studijní obor: Geologie

**Bc. Lukáš Laibl**

# Revize ontogeneze trilobita *Sao hirsuta* Barrande, 1846 z kambria ČR
# Ontogeny of *Sao hirsuta* (Barrande, 1846) in the Cambrian of Czech Republic: revision

Diplomová práce

Školitel: doc. RNDr. Oldřich Fatka, CSc.

Konzultant: RNDr. Mgr. Petr Budil, Ph.D.

Praha, 2012

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 26. 4. 2012

Podpis

# Poděkování

Rád bych zde poděkoval několika kolegům, bez jejichž pomoci by tato práce jen těžko vznikla. Především jsem velmi zavázán vedoucímu práce Oldřichu Fatkovi za ochotu, se kterou mi poskytoval potřebné informace a těžce dostupnou literaturu, za připomínky k práci a také za zprostředkování stáže na Université Lille 1. Neméně zavázán jsem Catherine Crônier, která mi objasnila metody geometrické morfometriky a pomohla s interpretací výsledků. Dále děkuji svému konzultantovi Petru Budilovi za bezproblémové zpřístupnění materiálu uloženého ve sbírkách České geologické služby, věcnou korekturu práce a mnoho užitečných připomínek a postřehů; Euanu N. K. Clarksonovi a Rudy Lerosey-Aubrilovi za cenné rady a literaturu, kterou mě ochotně zásobovali; Marice Steinové, Vojtěchu Turkovi a Martinu Valentovi za zpřístupnění sbírek na České geologické službě nebo v Národním Muzeu; Karlu Kleisnerovi za konzultace týkající se kapitol o geometrické morfometrice; Martinu Mazuchovi za pomoc s obsluhou řádkovacího elektronového mikroskopu; Ivetě Gustové za jazykovou korekci práce a také všem svým přátelům a kolegům za psychickou podporu během studia.

Výzkum byl finančně podpořen projekty: MŠMT (Ministerstvo školství, mládeže a tělovýchovy ČR) MOBILITY MEB 021122 – Disparita ontogeneze u trilobitů (arthropoda): charakteristika morfologických změn; GAUK (Grantová agentura Univerzity Karlovy) čísl. 656912 – Ontogeneze vybraných taxonů trilobitů a agnostidů ze středního kambria barrandienské oblasti.

# Abstrakt

Solenopleuridní trilobit *Sao hirsuta* Barrande, 1846 je známý ze sedimentů „středního“ kambria České Republiky, Německa a Španělska. Je jedním z prvních trilobitů, u kterého byl detailně popsán ontogenetický vývoj (Barrande, 1852). Předkládaná diplomová práce představuje první moderní revizi ontogeneze tohoto druhu po více než padesáti letech, která je založena především na kvantitativních metodách a detailním studiu morfologie exoskeletonu.

Pomocí kvantitativních metod (biometrického měření a geometrické morfometriky) byly podrobně popsány změny dorzálního exoskeletonu v průběhu ontogenetického vývoje *S. hirsuta*, včetně objevení intrainstarové morfologické a velikostní variability a přechodu z alometrického růstu na izometrický. V rámci protaspidního období byly rozlišeny jednotlivé instary druhu *S. hirsuta*.

Detailní studium morfologie prokázalo několik rozdílných protaspidních morfotypů, z nichž některé mohou představovat stádia odlišných taxonů. Byla popsána morfologie a usazení hypostomu včetně změn, kterými hypostom prochází v průběhu ontogeneze. Studiem segmentace byl u druhu *S. hirsuta* zjištěn hypoprotomerický typ vývoje s počáteční akumulační fází, střední rovnovážnou fází a terminální vyčerpávací fází.



**Klíčová slova:** *Sao hirsuta*, trilobiti, ontogeneze, hypostom, geometrická morfometrika, kambrium, skryjsko-týřovická pánev.

# Abstract

The Solenopleurid trilobite *Sao hirsuta* Barrande, 1846 is known from "Middle" Cambrian sedimentary rocks of the Czech Republic, Germany and Spain. It is one of the first trilobites on which ontogenetic development was described in detail (Barrande, 1852). This diploma thesis is the first modern revision of the ontogeny of this species for more than fifty years. The thesis is primarily based on quantitative methods and a detailed study of morphology of the exoskeleton.

Changes in the dorsal exoskeleton during ontogenetic development of *S. hirsuta*, including the discovery of intrainstar morphological and size variability and the transition from isometric growth to the alometric growth, were described in detail by using quantitative methods (biometric measurements and geometric morphometrics). Different instars of *S. hirsuta* were recognized in the protaspid period.

Detailed morphological studies revealed several different morphotypes of protaspid stages, some of which may represent different taxa. The morphology and the condition of the hypostome were described, including changes of hypostome during ontogeny. The study of segmentation in the species *S. hirsuta* shows hypoprotomeric development with the initial accumulation phase, middle equilibrium phase and terminal depletion phases.



**Key words:** *Sao hirsuta*, Trilobites, Ontogeny, Hypostome, Geometric Morphometrics, Cambrian, Skryje-Týřovice Basin.

# Obsah

1 Úvod....1
2 Kambrium v Českém masivu....1
2.1 Skryjsko-týřovická pánev....2
2.1.1 Litostratigrafie skryjsko-týřovické pánve....3
2.1.2 Biostratigrafie a fosilní obsah skryjsko-týřovické pánve....4
2.2 Ontogenetická stádia trilobitů ve skryjsko-týřovické pánvi....7
3 Metodika práce a materiál....9
3.1 Biometrická měření....10
3.2 Geometrická morfometrika....10
3.3 Růst a dyarův koeficient....13
3.4 Použitá terminologie....14
4 Systematická část....16
5 Ontogeneze....22
5.1 Protaspidní období....22
5.1.1 Anaprotaspis I....22
5.1.2 Anaprotaspis II....23
5.1.3 Anaprotaspis III....25
5.1.4 Metaprotaspis I – morfotyp A....26
5.1.5 Metaprotaspis II – morfotyp A....27
5.1.6 Metaprotaspis I – morfotyp B....29
5.1.7 Metaprotaspis II – morfotyp B....31
5.2 Meraspidní období....31
5.2.1 Meraspidní období fáze 1 vývoje kranidia....32
5.2.2 Meraspidní období fáze 2 vývoje kranidia....33
5.2.3 Meraspidní období fáze 3 vývoje kranidia....35
5.2.4 Meraspidní období fáze 4 vývoje kranidia....37
5.3 Holaspidní období....37
6 Diskuze....41
6.1 Protaspidní stádia....41
6.2 Kranidium....44
6.3 Hypostom....46
6.4 Segmentace....49
7 Závěr....51
Literatura....52

# 1 Úvod

Druh *Sao hirsuta* Barrande, 1846, známý především z hornin „středního“ kambria skryjsko-týřovické pánve, je jedním z prvních trilobitů, u něhož byl detailně popsán ontogenetický vývoj (Barrande, 1852). Později byly některé další poznatky publikovány Růžičkou (1943), Whittingtonem (1957) a Šnajdrem (1958). Šnajdr (1958) rovněž provedl první významnější revizi tohoto druhu. Od roku 1958 nebyly publikovány žádné nové informace týkající se ontogeneze *S. hirsuta*.

Většina současných znalostí o ontogenezi trilobitů, včetně stěžejních shrnujících prací (např. Chatterton a Speyer, 1997), byla publikována během posledních padesáti let. V průběhu této doby proběhla výrazná „biologizace“ paleontologie a současné studium ontogeneze je zaměřeno především na změny životních strategií v průběhu životního cyklu, heterochronické procesy, detailní morfologické studie, kvantitativní analýzy, využití v systematice, paleobiogeografii, apod. Je nutné poznamenat, že velký posun v tomto oboru byl způsoben také rozvojem elektronové mikroskopie.

V České republice není v dnešní době žádný specialista, který by systematicky zpracovával materiál týkající se ontogeneze trilobitů. Tento nedostatek je zarážející vzhledem ke kvalitě a množství tohoto materiálu z kambrických až devonských hornin tepelsko-barrandienské oblasti. Přitom zahraniční autoři publikovali jen od roku 2000 přes 60 prací věnujících se ontogenezi trilobitů, některé na materiálu z ČR (Hughes, 2005; Fusco a kol., 2004).

Předkládaná diplomová práce má za cíl komplexně zhodnotit ontogenetický vývoj druhu *Sao hirsuta* Barrande, 1846 v kontextu současných znalostí, přičemž hlavními použitými metodami jsou: 1) kvantitativní analýza ontogenetického vývoje (biometrická měření a geometrická morfometrika), která je první podobnou analýzou druhu *S. hirsuta* vůbec. 2) detailní studium morfologie exoskeletonu především u nejmenších ontogenetických stádií (včetně ventrálních částí exoskeletonu) na základě fotografií z řádkovacího elektronového mikroskopu.

# 2 Kambrium v Českém masivu

V Českém masivu se kambrické sedimenty vyskytují v několika oddělených regionálně-geologických oblastech – v sasko-durynské, tepelsko-barrandienské a moravsko-slezské (Chlupáč, 2002; Geyer a kol., 2008). Pro tuto diplomovou práci jsou stěžejní kambrické

sedimenty zachované v tepelsko-barrandienské oblasti, proto bude dále věnována pozornost pouze jim.

Tepelsko-barrandienská oblast (dále jen TBO, obr. 1/A), která byla pravděpodobně součástí mikrokontinentu Perunica, ležela v období sedimentace kambrických pánví ve velmi nízkých zeměpisných šířkách jižní polokoule (Fatka a Mergl, 2009). Z TBO jsou v současné době popisovány tři oddělené výskyty kambrických sedimentárních sekvencí, které jsou paleontologicky prokázané: příbramsko-jinecká pánev, skryjsko-týřovická pánev a železnohorská oblast (Geyer a kol., 2008).

Sedimentární sledy v příbramsko-jinecké pánvi diskordantně nasedají na podložní neoproterozoikum TBO a jejich mocnost dosahuje přibližně 2500 metrů (Geyer a kol., 2008). Tvoří je sedm souvrství převážně kontinentálních, v menší míře i mořských sedimentů (slepenců, pískovců, arkóz, drob, prachovců a jílovců). Od podloží do nadloží jsou to: žitecko-hlubošské, sádecké, holšínsko-hořické, kloučecko-čenkovské, chumavsko-baštínské, jinecké a ohrazenické souvrství (Havlíček, 1971). Korelace příbramsko-jinecké pánve s mezinárodním stratigrafickým členěním kambria je problematická, protože velká část sedimentárního sledu postrádá jakékoli fosílie (Havlíček, 1992). Jediné fosiliferní polohy jsou pasecké břidlice holšínsko-hořického souvrství (např. Chlupáč a Havlíček, 1965) a jinecké souvrství. Jinecké souvrství obsahuje velmi diverzifikovanou mořskou faunu a přibližně odpovídá kambrickému oddělení 3 (Fatka a Mergl, 2009). V nadloží příbramsko-jinecké pánve jsou zachovány vulkanity strašického vulkanického komplexu (Havlíček, 1971).

Horniny skryjsko-týřovické pánve diskordantně nasedají na podložní proterozoikum kralupsko-zbraslavské skupiny. Celý vrstevní sled představuje podle Fatky a kol. (2011), několik litofacií buchavského souvrství (viz kap. 2.1). Buchavské souvrství je překryto subaerickými vulkanity křivoklátsko-rokycanského vulkanického komplexu (Kettner, 1916).

V železnohorské oblasti bylo kambrium zjištěno Havlíčkem (1949) u Heřmanova Městce. Mořská fauna zahrnuje trilobitové rody známe rovněž z příbramsko-jinecké a skryjsko-týřovické pánve (Šnajdr, 1958).

## 2.1 Skryjsko-týřovická pánev

Skryjsko-týřovická pánev je v současnosti zachována jako úzká oblast, svou delší osou protažená SV-JZ směrem (obr. 1/A, B). Je tvořena sedimenty „středního“ kambria, jejichž

maximální mocnost se pohybuje okolo 250 metrů a směrem k severovýchodu se snižuje na několik desítek metrů (Kukal, 1971; Havlíček, 1971).

### 2.1.1 Litostratigrafie skryjsko-týřovické pánve

Litostratigraficky lze ve skryjsko-týřovické pánvi rozlišit několik horninových členů – milečský, slapnický a skryjský (viz níže, obr. 1/C), které představují navzájem se zastupující litofacie buchavského souvrství (Fatka a kol., 2011). V nadloží buchavského souvrství jsou zachovány vulkanické horniny křivoklátsko-rokycanského komplexu (Kettner, 1916; Waldhausrová, 1971).

Litostratigrafii skryjsko-týřovického kambria studovali především Barrande (1846), Krejčí (1860), Kušta (1884), Jahn (1893), Kettner (1923), Petránek (1952), Havlíček (1966, 1971) a Fatka a kol. (2011) a další (více viz Fatka a kol. 2011).

**Buchavské souvrství**

Milečský člen je vyvinut pouze v centrální a severovýchodní části pánve a jeho mocnost nepřesahuje 10 m. Je tvořen monomiktními hrubozrnnými až jemnozrnnými slepenci, brekciemi a pískovci složenými především z křemenných zrn (Kukal, 1971, Fatka a kol., 2011). Písčité polohy s hojnou faunou ortidních ramenonožců byly Kettnerem (1923) označeny jako tzv. orthisové pískovce. Na hranici s nadložními komplexy byla Petránkem (1952) zjištěna skrytá diskordance způsobená pravděpodobně krátkodobým přerušením sedimentace. Tato skutečnost však není všeobecně akceptovaná (např. Šnajdr, 1958). Slepence a pískovce milečského členu představují podle Kukala (1971) mořské plážové sedimenty s příbřežními bary.

Slapnický člen je vyvinut především v severovýchodní části pánve. Horniny slapnického členu jsou zastoupeny polymiktními slepenci tvořenými špatně zaoblenými zrny břidlic, pískovců, spilitů, silicitů a dalších hornin vesměs proterozoického nebo kambrického stáří (Kukal, 1971). Dále jsou přítomny pískovce a prachovce obsahující především křemen, živce, úlomky břidlic, prachovců a vzácně také slídu (Fatka a kol., 2011). V původním smyslu byly horniny slapnického členu členěny na týřovické droby a slepence vyskytující se především ve spodních polohách vrstevního sledu a na vosnické slepence ve svrchních polohách sledu (např. Havlíček, 1992; Chlupáč, 2002 a další). Fatka

a kol. (2011) uvádějí, že se jedná o sedimenty hlubšího šelfu se značným přínosem terestrického materiálu. Sedimentární struktury svědčí o přítomnosti gravitačních proudů, bahnotoků nebo úlomkotoků (Kukal, 1971).

Slapnický člen laterálně přechází do skryjského členu. V horninách skryjského členu dominují jílovce, jílovité prachovce, prachovce a příležitostně také pískovce (Kukal, 1971). V minerálním složení hornin převládají jílovité minerály, písčitá složka bývá tvořena křemenem, živci a úlomky hornin (Fatka a kol. 2011). Podle Kukala (1971) je v některých polohách skryjského členu hojná karbonátová příměs. Sedimenty skryjského členu jsou typicky pánevní (Kukal, 1971), pravděpodobně vznikaly v prostředí hlubšího šelfu (Fatka a kol. 2011).

**Křivoklátsko-rokycanský komplex**

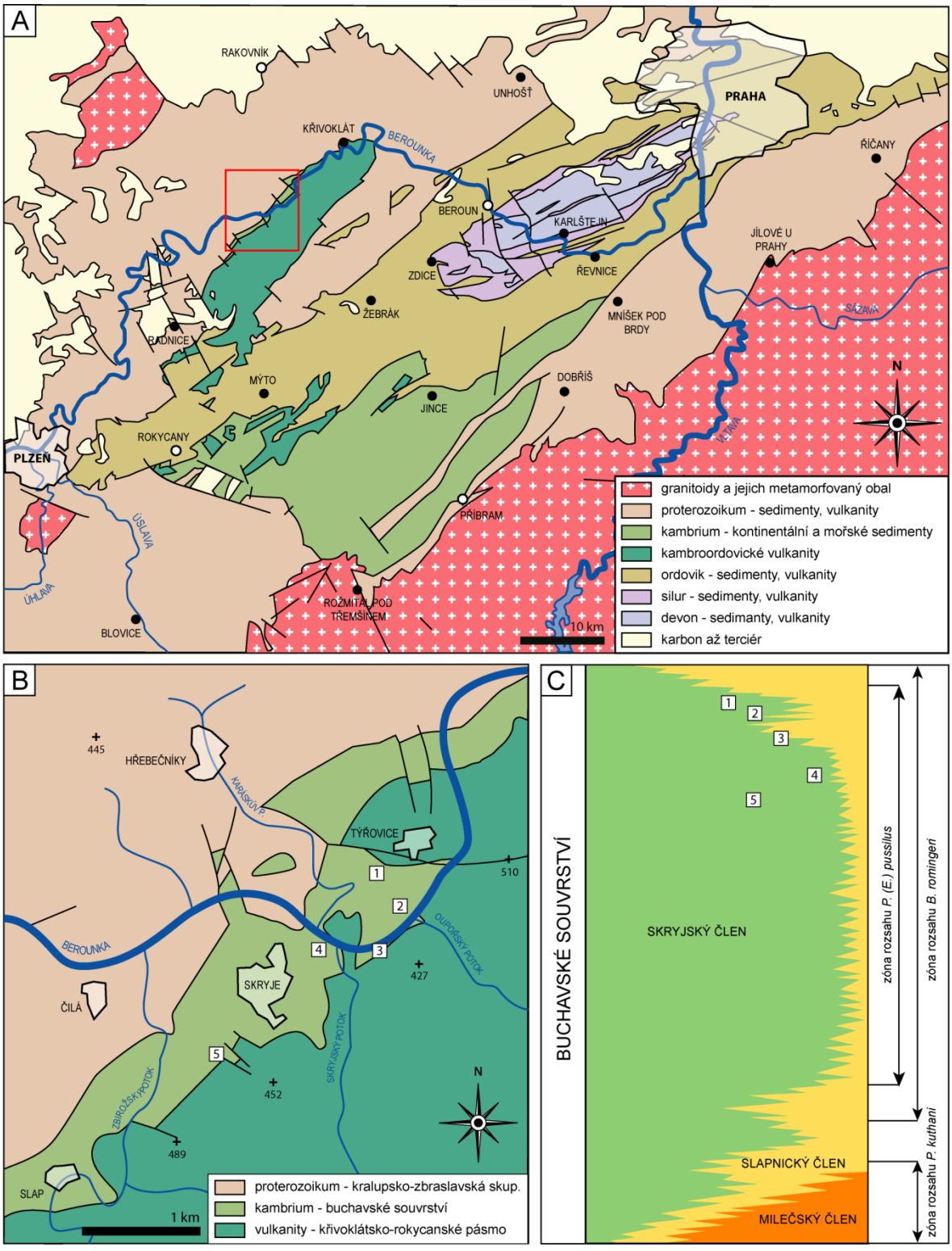
Křivoklátsko-rokycanský komplex je vulkanické pásmo, které vzniklo podél poruchových zón směru 40-45° (Havlíček, 1980). V komplexu převládají tholeitické a vápenato-alkalické andezity a ryolity, jejichž stáří bylo metodou U-Pb SHRIMP stanoveno na 499±4 milióny let (Drost a kol., 2004). Waldhausrová (1971) rozlišila uvnitř komplexu čtyři erupční fáze, které později Štorch (1992) přirovnal k bazaltickým andezitům, andezitům, dacitům, trachytům, ryodacitům alkalicko-vápenaté nebo tholeitické série (první tři erupční skupiny) a ryolitům alkalicko-vápenaté série (čtvrtá erupční skupina).

### 2.1.2 Biostratigrafie a fosilní obsah skryjsko-týřovické pánve

Biostratigrafii skryjsko-týřovické pánve zkoumali např. Kettner (1923), Jarka (1940), Prantl (1947), Šnajdr (1958), Havlíček (1971), Vokáč (2002), Kordule (2006).

Jarka (1940) vymezil ve svrchní části sledu polohu s druhy *Sao hirsuta* Barrande, 1846 a *Herse neubergi* Hawle a Corda, 1847. Tato poloha byla pozdějšími autory většinou uznávána jako biostratigrafický horizont (Kordule, 2006).

Šnajdr (1958) zahrnul veškerou fosiliferní část vrstevního sledu do zóny rozsahu trilobita *Paradoxides* (*Eccaparadoxides*) *pusillus*, která je rovněž přítomna ve spodní části sledu jineckého souvrství příbramsko-jinecké pánve. Nicméně v současné době většina autorů řadí k zóně *P.* (*E.*) *pusillus* pouze střední část buchavského souvrství (např. Kordule, 2006; Fatka a kol., 2011, viz obr. 1/C).




**Obr. 1** – Geologie: **A**, geologická mapa širšího okolí, červený rámeček ohraničuje oblast zvětšenou na obr. B (upraveno podle Kachlík, 2003). **B**, geologická mapa okolí Skryjí s vyznačenými lokalitami (zjednodušeno podle mapového serveru ČGS, lokality podle Fatka, 2011). **C**, stratigrafické schéma buchavského souvrství s přibližnou stratigrafickou úrovní lokalit (upraveno podle Fatka a kol., 2011; Vokáč, 2002 a Fatka, 2004). Lokality: 1, Týřovice „Lůmek“; 2, Týřovice „Pod hruškou“; 3, svah vrchu Vosník; 4, Skryje „Luh“; 5, Dlouhá Hora.

Havlíček (1971) definoval na základě výskytu ramenonožců dvě stratigrafické zóny rozsahu. Spodní s druhem *Pompeckium kuthani* a svrchní s druhem *Bohemiella roemingeri* (viz obr. 1/C). Tyto dvě zóny na sebe stratigraficky pravděpodobně nenavazují (Vokáč, 2002).

Kordule (2006) dále zpřesnil biostratigrafické členění rozdělením zóny *P.* (*E.*) *pusillus* na dvě zóny společenstva, spodní s druhem *Ptychoparia dubinka* a svrchní s druhem *Ptychoparia mutica*. Uvnitř zóny *Pompeckium kuthani* definoval ještě zónu společenstva *Ptychoparia striata*.

Fatka (2004) uvádí, že ve svrchní části vrstevního sledu jsou místy hojní agnostidi (seznam rodů viz níže).

Velmi diverzifikovaná fauna skryjsko-týřovického kambria zahrnuje především **ramenonožce** (rody *Acrothele* Linnarsson, 1876; *Almohadella* Streng, 1999; *Bohemiella* Schuchert & Cooper, 1932; *Glyptacrothele* Termier & Termier, 1974; *Hadrotreta* Rowell, 1966; *Jamesella* Walcot, 1905; *Lingulella* Salter, 1866; *Luhotreta* Mergl a Šlehoferová, 1990; *Pompeckium* Pompeckj, 1895; *Treptotreta*? Henderson & MacKinnon, 1981), **trilobity** (rody *Agraulos* Hawle & Corda, 1847; *Brunsvickia* (*Jincella*) Šnajdr, 1957; *Conocoryphe* Hawle a Corda, 1847; *Ctenocephalus* Hawle & Corda, 1847; *Ellipsocephalus* Zenker, 1833; *Germaropyge* Šnajdr, 1957; *Herse* Hawle & Corda, 1847; *Lobocephalina* Růžička, 1940; *Luhops* Šnajdr, 1958; *Parabailiella* Thoral, 1947; *Paradoxides* (*Acadoparadoxides*) Šnajdr, 1957; *Paradoxides* (*Eccaparadoxides*) Šnajdr, 1957; *Paradoxides* (*Hydrocephalus*) Barrande, 1846; *Perneraspis* Prantl, 1947; *Plutonides* Hicks, 1895; *Ptychoparia* Hawle & Corda, 1847; *Ptychopariodes* Růžička, 1940; *Ruzickaia* Přibyl, 1950; *Sao* Barrande, 1846; *Skreiaspis* Růžička, 1944), **agnostidy** (rody *Condylopyge* Hawle & Corda, 1847; *Diplorrhina* Hawle & Corda, 1847; *Peronopsis* Hawle a Corda, 1847; *Phalacroma* Hawle & Corda, 1947; *Phalagnostus* Howell, 1955; *Pleuroctenium* Hawle & Corda, 1847; *Skryjagnostus* Šnajdr, 1957), **ostnokožce** (rody *Acanthocystites* Barrande, 1887; *Ceratocystis* Jaekel, 1901; *Etoctenocystis* Fatka & Kordule, 1985; *Lichenoides* Barrande, 1846; *Luhocrinus* Prokop & Fatka, 1985; *Stromatocystites* Pompeckj, 1896; *Trochocystites* Barrande, 1859; *Trochocystoides* Jaekel, 1918) a **hyolity** (rody *Buchavalites* Marek, 1975; *Carinolithes* Sysoev, 1958; *Circotheca* Sysoev, 1958; *Maxilites* Marek, 1972; *Oboedalites* Marek, 1981; *Probactrotheca* Marek *in* Valent *et al*., 2011; *Skryjelites* Marek *in* Valent *et al*., 2011; *Slapylites* Marek, 1980; *Slehoferites* Marek *in* Valent *et al*., 2011; *Quasimolites* Valent *et al*., 2011). Vzácně se vyskytují **měkkýši** (rody *Cambretina* Horný, 1963; *Costipelagiella* Horný, 1963;

*Helcionella* Grabau & Shimer, 1909; *Pelagiella* Matthew, 1895), **dvojmiskoví členovci** (rod *Forfexicaris* Hou, 1999), nebo fosílie problematického zařazení (rody *Volborthella* Schmidt, 1888; *Wiwaxia* Walcott, 1911).

Běžné jsou rovněž stopy po činnosti organizmů (rody *Amanitichnus* Mikuláš & Chlupáč, 1995; *Cochlichnus* Hitchcock, 1895; *Daedalus* Roault, 1850; *Didymaulichnus* Young, 1972; *Dimorphichnus* Seilacher, 1955; *Diplichnites* Dawson, 1873; *Gyrolites* de Saporta, 1884; *Helminthopsis* Heer, 1887; *Megagrapton* Ksiazkiewicz, 1968; *Monocraterion* Torell, 1870; *Palaeohelminthopsis* Mikuláš, 2000; *Palaeophycus* Hall, 1847; *Planolites* Nicholson, 1873; *Scolicia* de Quatrefages, 1849; *Skolithos* Haldeman, 1840; *Taenidium* Heer, 1877; *Teichichnus* Seilacher, 1955; *Thalassinoides* Ehrenberg, 1944).

Z mikroflóry jsou v současné době známy pouze **akritarcha** (rody *Timofeevia* Vanguestaine 1978; *Cristallinium* Vanguestaine 1978; *Eliasum* Fombella 1977, *Micrhystridium* Deflandere 1937, emend. Lister 1970; *Leiosphaeridia* Eisenack 1958, emend. Turner 1984)

Fosilní taxony ze skryjsko-týřovické pánve byly shrnuty především Fatkou (1990, 2004).

## 2.2 Ontogenetická stádia trilobitů ve skryjsko-týřovické pánvi

Zachování ontogenetických stádií trilobitů ve skryjsko-týřovické pánvi je vázáno na velmi specifický typ sedimentů, který je charakteristický vložkami jílovců mezi polohami jemnozrnných vápnitých pískovců a drob (Fatka, 2004). Tyto sedimenty s hojným zastoupením juvenilních stádií trilobitů a agnostidů uvádí Fatka (2004) z lokalit: „Pod hruškou“, Skryje – „Luh“, Týřovice – „Lůmek“, Dlouhá Hora u Skryjí a ze spodních poloh na svahu vrchu Vosník (viz obr. 1/B, C). Geologická situace a přítomnost vosnických slepenců (vyšší polohy slapnického členu, viz kap 2.1.1) na uvedených lokalitách naznačují, že tato společenstva jsou vázána na svrchní polohy buchavského souvrství ve skryjsko-týřovické pánvi (Fatka, 2004).

Výzkumem lokality „Pod hruškou“, která je zachováním juvenilních ontogenetických stádií nejznámější, se zabýval již Barrande (1846, 1852) a Hawle a Corda (1847), avšak současný název lokality poprvé zmiňuje až Pompeckj (1896).

V následujících letech ji zkoumali např. Jahn (1896), Šuf (1926), Růžička (1943), Prantl (1947) a Šnajdr (1958). Historii výzkumů na lokalitě shrnuli Prantl (1947) a Fatka (2004).

Růžička (1943) rozdělil sedimentární sled na lokalitě do tří oddílů o celkové mocnosti asi 32 m. Od nadloží je to oddíl A (mocnost cca 6 m), který je tvořen červenavou až namodralou střípkovitě se rozpadající břidlicí ve spodních částech s deskovitou odlučností. Fatka (2004) uvádí z oddílu A tyto taxony: *Condylopyge rex* (Barrande, 1846); *Pleuroctenium granulatum* (Barrande, 1846); *Skryjagnostus pompeckji* Šnajdr, 1957; *Phalacroma bibullatum* (Barrande, 1846); *Phalagnostus nudus* (Beyrich, 1845); *Diplorrhina cuneifera* (Barrande, 1846); *Peronopsis umbonata* (Hawle & Corda, 1847); *Germaropyge germari* (Barrande, 1852); *Paradoxides* (*Eccaparadoxides*) *pusillus* (Barrande, 1846); *Paradoxides* (*Eccaparadoxides*) *rohanovicus* Šnajdr, 1986; *Paradoxides* (*Hydrocephalus*) *carens* Barrande, 1846; *Luhops expectans* (Barrande, 1852); *Conocoryphe sulzeri* (Schlotheim, 1823); *Parabailiea granulata* (Hawle a Corda, 1847); *Ctenocephalus coronatus* (Barrande, 1846); *Agraulos ceticephalus* (Barrande, 1846); *Skrejaspis spinosus* (Jahn, 1895); *Ptychoparia striata* (Emmrich, 1839); *Ptychoparia mutica* (Hawle & Corda, 1847); *Ruzickaia emmrichi* (Barrande, 1846); *Brunsvickia* (*Jincella*) *prantli* (Růžička, 1944); *Herse neubergi* Hawle & Corda, 1847; *Sao hirsuta* Barrande, 1846; Barrandova larva; Raymondova larva; *Trochocystites bohemicus* Barrande, 1887; *Etoctenocystis* sp. dle Fatky & Korduleho (1985); *Ceratocystis perneri* Jaekel, 1901; *Volborthella tenuis bohemica* Prantl, 1947; *Siphonotreta* sp.; *Lingulella* sp. dle Mergla & Šlehoferové (1990); *Acrotreta* sp.; *Hyolithes* cf. s*ignatulus* (Novák, 1891) a blíže neurčená mechovka.

Oddíl B (mocnost cca 10 m) ležící v podloží oddílu A je tvořen červenavými až namodralými břidlicemi obsahující fragmenty trilobitů *Agraulos ceticephalus* (Barrande, 1846); *Paradoxides* (*Hydrocephalus*) *carens* Barrande, 1846; *Sao hirsuta* Barrande, 1846; *Diplorrhina cuneifera* (Barrande, 1846); *Phalacroma bibullatum* (Barrande, 1846); *Phalagnostus nudus* (Beyrich, 1845) a ostnokožce *Trochocystites bohemicus* Barrande, 1887.

Poslední oddíl C (mocnost cca 16 m) je tvořen modrými až zelenomodrými deskovitě odlučnými břidlicemi s fragmenty trilobitů *Agraulos ceticephalus* (Barrande, 1846); *Paradoxides* (*Hydrocephalus*) *carens* Barrande, 1846; *Sao hirsuta* Barrande, 1846; *Skrejaspis spinosus* (Jahn, 1895); a ostnokožce *Trochocystites bohemicus* Barrande, 1887.

Do současné doby jsou z výše uvedených lokalit popsána protaspidní stádia druhů *Sao hirsuta* Barrande, 1846; *Paradoxides* (*Hydrocephalus*) *carens* Barrande, 1846;

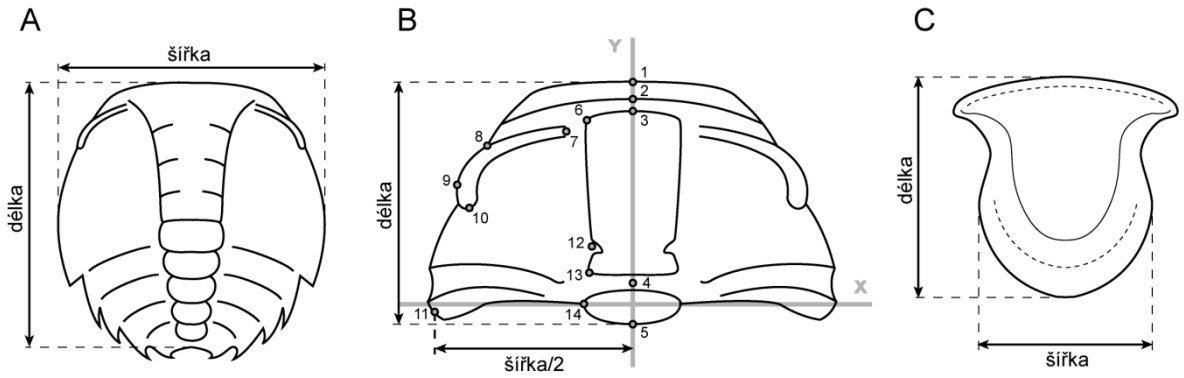
*Paradoxides* (*Eccaparadoxides*) *pusillus* (Barrande, 1846) a pravděpodobně také *Skreiaspis spinosus* (Jahn, 1895). Dále blíže neurčená protaspidní stádia označená jako Raymondova larva a Barrandova larva. Meraspidní stádia jsou z této lokality známa u trilobitů *Sao hirsuta* Barrande, 1846; *Skreiaspis spinosus* (Jahn, 1895); *Paradoxides* (*Hydrocephalus*) *carens* Barrande, 1846; *Paradoxides* (*Eccaparadoxides*) *pusillus* (Barrande, 1846); Raymondovy larvy; a agnostidů *Condylopyge rex* (Barrande, 1846); *Pleuroctenium granulatum* (Barrande, 1846); *Phalacroma bibullatum* (Barrande, 1846); *Phalagnostus nudus* (Beyrich, 1845); *Diplorrhina cuneifera* (Barrande, 1846). Pozdně meraspidní stádia pravděpodobně také u druhů *Agraulos ceticephalus* (Barrande, 1846) a *Herse neubergi* Hawle & Corda, 1847.

# 3 Metodika práce a materiál

Studovaný materiál pochází ze sbírek Národního Muzea, Praha (dále jen NM) a ze sbírek České geologické služby, Praha (dále jen ČGS). Veškerý materiál je zachován jako otisk vnitřní nebo vnější strany dorzálního exoskeletonu trilobita.

Vzorky pro výzkum byly pobělený sublimujícím chloridem amonným ($NH_4Cl$) a poté fotografovány pod optickým mikroskopem (Nikon SMZ 1500, Olympus SZX 12). Vybrané vzorky protaspidních, časně meraspidních jedinců, některé detaily na povrchu exoskeletonu nebo hypostomy byly snímány řádkovacím elektronovým mikroskopem (JEOL-6380 LV) při tzv. *low vakuum mode*.

Vzhledem k charakteru zachování nebyly všechny vzorky vhodné pro biometrická měření nebo pro geometrickou morfometriku. Základní požadavek byl, aby všechny měřené vzorky byly zachovány pokud možno prostorově. Dále byly vyřazeny vzorky, které jevily zřetelnou extenzi nebo kompresi podél sagitální nebo transverzální linie. Nebyly použity rovněž kusy deformované smykem. Ačkoliv tato deformace se dá úspěšně odstranit (např. Cronier a kol., 2005), nebyla provedena vzhledem k časové náročnosti této metody. Měření bylo provedeno na otiscích vnitřního povrchu exosleketonu, což bylo podmíněno nedostatkem materiálu, na němž by bylo možné studovat povrch vnější. Vzhledem k tloušťce exoskeletonu (obzvláště u nejmenších jedinců) je však morfologický i velikostní rozdíl mezi jeho vnitřním a vnějším povrchem zanedbatelný.




**Obr. 2** – Měřené parametry jednotlivých ontogenetických stádií nebo částí jejich exoskeletonu. **A**, protaspidní stádia. **B**, postprotaspidní kranidia. **C**, hypostomy. 1, anteriorní hranice okrajového lemu (bod typu II, viz kap. 3.2); 2, posteriorní hranice okrajového lemu (typ II); 3, anteriorní okraj glabely (typ II); 4, osní část S0 (typ II); 5, posteriorní okraj L0 (typ II); 6, bod ohybu antero-laterálního okraje glabely (typ II); 7, proximální část oční lišty (typ III); 8, anteriorní bod palpebrálního laloku (typ I); 9, maximální zakřivení palpebrálního laloku v transverzální linii (typ II); 10, posteriorní bod palpebrálního laloku (typ II); 11, průsečík posteriorního lemu s laterálním okrajem kranidia (typ I); 12, průsečík S1 s laterální glabelární rýhou (typ I); 13, bod ohybu postero-laterálního okraje glabely (typ II); 14, laterální okraj okcipitálního prstence (typ II).

## 3.1 Biometrická měření

Pro biometrická měření bylo vybráno 62 protaspidních stádií, 74 postprotaspidních kranidií a 14 hypostomů (asociovaných s druhem *S. hirsuta*), u nichž byla za použití optického analyzátoru obrazu tpsDig2 (Rohlf, 2006a) měřena maximální délka a šířka, nebo maximální délka a polovina šířky (viz obr. 2). Pro minimalizaci chyb byl přes každého jedince umístěn v grafickém programu Adobe Illustrator pravoúhlý osní kříž, jehož vertikální osa kopírovala sagitální linii jedince.

Měřená data byla vynesena do bodových grafů a pro některé datasety byla spočítána rovnice regresní přímky (v programu MS Excel) a koeficient lineární korelace *r* (v programu PAST; autoři: Hammer, Harper a Ryan, volně dostupné na: http://nhm2.uio.no/norlex/past/download.html).

## 3.2 Geometrická morfometrika

Pro pochopení změn v průběhu ontogeneze byla použita geometrická morfometrika – metoda popisující morfologii organizmů jako sérii landmarků (*landmark*, Bookstein, 1991). Jednou z výhod této metody je jednoduchost, s jakou mohou být získaná data zobrazena a interpretována (Hammer a Harper, 2006). Každý landmark může být

definován jako bod, který označuje na každém objektu v datasetu tutéž strukturu (Hammer a Harper, 2006). Podle klasifikace Booksteina (1991) lze rozlišit tyto základní typy landmarků: I, průsečíky – místa, kde se setkávají tři a více struktur; II, maxima zakřivení; III, extrémy – zakončení struktur. Pro výzkum bylo vybráno 14 landmarků na 74 meraspidních nebo holaspidních kranidiích (3 body typu I, 10 bodů typu II a 1 bod typu III). Protože exoskeleton trilobitů je bilaterálně symetrický, bylo těchto 14 landmarků umístěno pouze na jedné polovině kranidia (levé). Byly použity následující landmarky (viz obr. 2/B): 1, anteriorní hranice okrajového lemu (typ II); 2, posteriorní hranice okrajového lemu (typ II); 3, anteriorní okraj glabely (typ II); 4, osní část SO (typ II); 5, posteriorní okraj LO (typ II); 6, bod ohybu antero-laterálního okraje glabely (typ II); 7, proximální část oční lišty (typ III); 8, anteriorní bod palpebrálního laloku (typ I); 9, maximální zakřivení palpebrálního laloku v transverzální linii (typ II); 10, posteriorní bod palpebrálního laloku (typ II); 11, průsečík posteriorního lemu s laterálním okrajem kranidia (typ I); 12, průsečík S1 a laterální glabelární rýhy (typ I); 13, bod ohybu postero-laterálního okraje glabely (typ II); 14, laterální okraj okcipitálního prstence (typ II).

Souřadnice výše uvedených landmarků byly zadávány pomocí optického analyzátoru obrazu tpsDig2 (Rohlf, 2006a). Vzhledem k tomu, že byly zpracovávány pouze 2D projekce kranidií v dorzálním pohledu v horizontální rovině, byly pro zadávání landmarků použity pobělené fotografie z optického mikroskopu. Landmarky byly digitalizovány ve stejném pořadí a zároveň musel být každý landmark homologický a rozpoznatelný na všech studovaných jedincích (Webster a Sheets, 2010). Z tohoto důvodu nebyla do datasetu zahrnuta protaspidní stádia, protože některé znaky viditelné na meraspidních stádiích nelze na protaspidech identifikovat.

Vzhledem k množství digitalizovaných kusů je prakticky nemožné zajistit, aby každý kus byl stejně orientován a ve stejné pozici v souřadnicovém systému. Proto bylo nutné provést tzv. částečnou Prokrustovskou transformaci (*partial procrustes superimposition*) v programu tpsRelw (Rohlf, 2006b). Pro každou konfiguraci landmarků byly vypočítány souřadnice těžiště (*centroid*). Dále byly všechny konfigurace posunuty tak, aby se jejich těžiště překrývala, a rotovány (okolo těžiště) kvůli minimalizaci rozptylu jednotlivých bodů (Webster a Sheets, 2010). Kromě měření standardní délky a šířky byl ze souřadnic vypočítán tzv. těžištní rozměr (*centroid size*). Dryden a Mardia (1998) definují těžištní rozměr jako druhou odmocninu ze sumy čtverců vzdálenosti každého landmarku od těžiště. Ve dvojrozměrném prostoru platí:

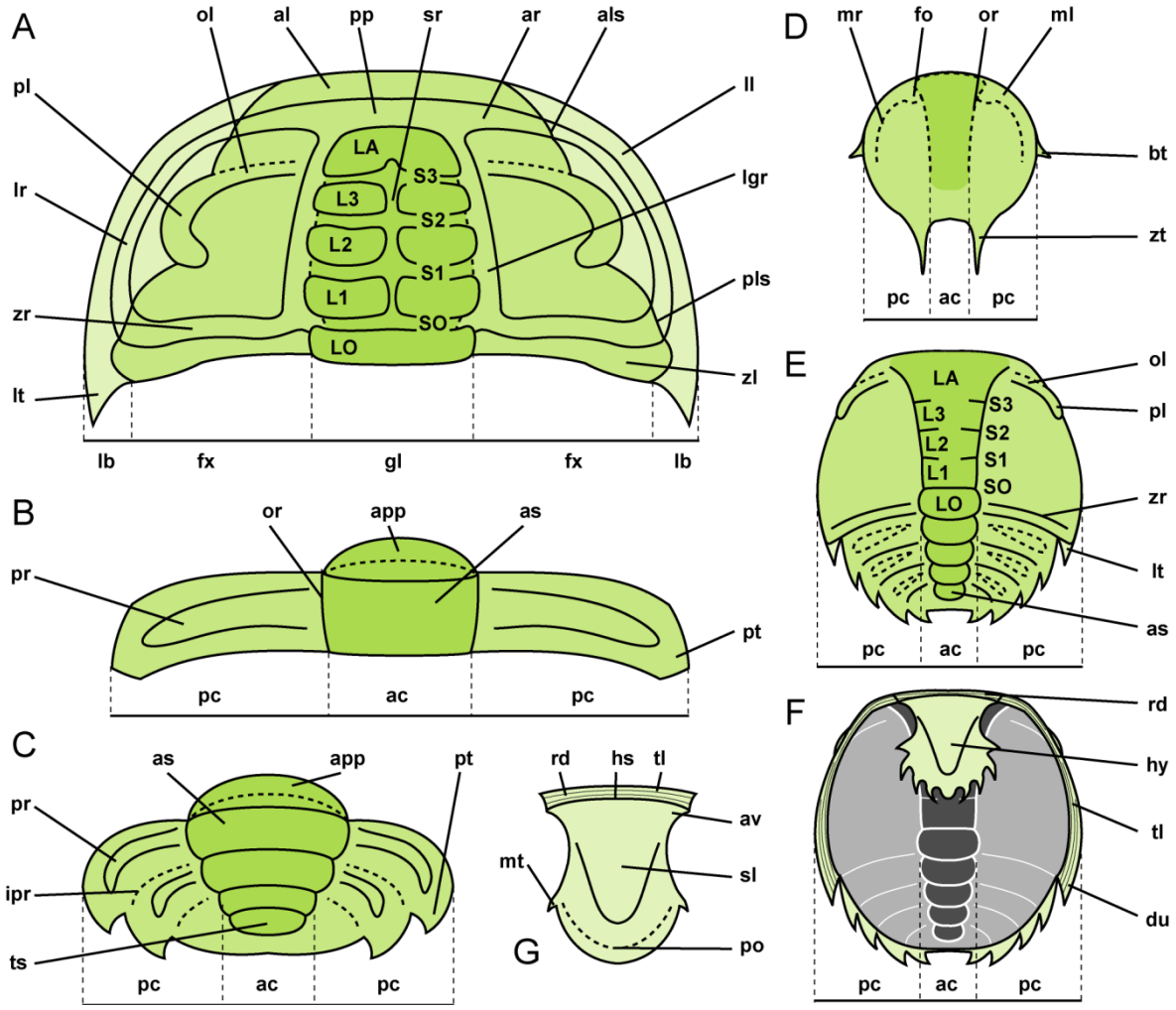
$$S = \sqrt{\sum [(x_i - x)^2 + (y_i - y)^2]}$$

Kde $S$ je těžištní rozměr, $x_i$ a $y_i$ jsou $i$-té souřadnice, $x$ a $y$ jsou souřadnice těžiště. Každé kranidium tedy bylo charakterizováno jako série landmarků, které obsahují informace jak o tvaru, tak o velikosti.

Pro vizualizaci morfologické variability v průběhu ontogeneze byla databáze landmarkových konfigurací zobrazena jako analýza hlavních komponent relativní deformace (*relativ warp score*) vůči průměrnému tvaru (Bookstein, 1991) vypočítaném ze všech 74 studovaných jedinců (obr. 10). Hodnoty jednotlivých komponent (relativních deformací) byly vypočítány programem tpsRelw (Rohlf, 2006b). Zobrazeny byly pouze výsledky relativní deformace 1 (66,49 % variance) a relativní deformace 2 (9,95 % variance). Je pravděpodobné, že relativní deformace 2 je částečně ovlivněna diagenetickou nebo postdiagenetickou deformací.

Pro výpočet hlavních morfologických změn v průběhu ontogeneze bylo nutné rozdělit studovaná kranidia do několika na sebe navazujících skupin. Protože je v zásadě nemožné rozdělit všechna kranidia do konkrétních instarů (stupňů, stádií), byly použiti artikulovaní (artikulace, viz kap 3.4) jedinci, kteří vykazovali podobnou morfologii na základě analýzy hlavních komponent (především podle relativní deformace 1), a ti byli rozděleni do čtyř fází. Z jedinců v každé fázi byla stanovena průměrná konfigurace (*consensus*), která byla použita pro výpočet morfologických změn mezi fázemi. Vektory morfologických změn byly vypočítány programem tprSplin (Rohlf, 2006b) pro přechody z fáze 1 do fáze 2, z fáze 2 do fáze 3 a z fáze 3 do fáze 4 (obr. 10).

Pro analýzu tvaru a velikosti v průběhu ontogeneze byly použity dva nezávislé postupy. Jednak byly porovnány hodnoty relativní deformace 1 s těžištním rozměrem (obr. 11/A), a dále byla vypočítána tzv. částečná Prokrustovská vzdálenost a ta porovnána s logaritmem těžištního rozměru (obr. 11/B). Částečná Prokrustovská vzdálenost je rozdíl konfigurace každého jedince od referenční konfigurace (Bookstein, 1991). Jako referenční konfigurace zde byla použita průměrná konfigurace (*consensus*) tří jedinců meraspidního stupně M1. Částečná Prokrustovská vzdálenost byla vypočítána programem z balíku *Integrated Morphometrics Programs* (IMP *package*, autor: Sheets; volně dostupné na: http://www.canisius.edu/sheets/morphsoft.html).




**Obr. 3** – Použitá terminologie při popisu dorzální strany exoskeletonu (**A**, cephalon; **B**, thorax; **C**, pygidium; **D**, anaprotaspis; **E**, metaprotaspis), ventrální strany exoskeletonu (**F**) a ventrálního povrchu hypostomu a rostrální desky (**G**). Ac, axiální část; al, anteriorní lem; als, anteriorní rameno lícního švu; app, artikulační poloprstenec; ar, anteriorní rýha; as, axiální prstenec; av, anteriorní křidélka; bt, laterální trn; du, duplikatura; fo, fossula; fx, pevná líce; gl, glabela; hs, hypostomální šev; hy, hypostom; ipr, interpleurální rýha; L1-L3, glabelární laloky; LA, anteriorní glabelární lalok; lb, volná líce; lgr, laterální glabelární rýha; ll, laterální lem; LO, okcipitální prstenec; lr, laterální rýha; lt, lícní trn; ml, marginální lem; mr, marginální rýha; mt, marginální trn; ol, oční lišta; or, axiální rýha; pc, pleurální část; pl, palpebrální lalok; pls, posteriorní rameno lícního švu; po, posteriorní lalok; pp, preglabelární pole; pr, pleurální rýha; pt, pleurální trn; rd, rostrální deska; S1-S3, glabelární rýhy; sl, centrální lalok; SO, okcipitální rýha; sr, mediální rýha; tl, terasovité linie; ts, terminální segment; zl, posteriorní lem; zr, posteriorní rýha; zt; posteriorní trn.

## 3.3 Růst a dyarův koeficient

Trilobiti podobně jako dnešní členovci svlékali exoskelet v pravidelných intervalech, přičemž růst probíhal v období po svléknutí staršího exoskeletu a před sekrecí a zpevněním nového (Chatterton a Speyer, 1997). Tato období mezi svlékáním bývají nazývána instary (Brusca a Brusca, 2003). Poměr mezi lineární velikostí (délkou nebo šířkou) následujících

instarů se označuje jako dyarův koeficient. Matematicky je dyarův koeficient vyjádřen vztahem:

$$Dk = \frac{n_i}{n_{i-1}}$$

Kde *Dk* je dyarův koeficient, $n_i$ je lineární rozměr *i*-tého instaru a $n_{i-1}$ je lineární rozměr předchozího instaru (Dyar, 1890).

V této práci byl dyarův koeficient vypočítán pro některá po sobě jdoucí protaspidní stádia. U každého shluku, který byl na základě morfologie interpretovaný jako instar, byla vypočítána průměrná délka a šířka. Tyto hodnoty byly použity pro výpočet dyarova koeficientu. Proto jsou uváděny vždy dva koeficienty pro následující stádia (jeden pro délku, druhý pro šířku, viz tabulka 1).

## 3.4 Použitá terminologie

V práci je použita terminologie uvedená Whittingtonem (1997), většina českých pojmů je převzata z práce Šnajdra (1958) nebo upravena tak, aby odpovídala terminologii z Whittingtona (1997).

Tělo trilobitů lze podélně (sagitálně) i příčně (transverzálně) rozdělit na tři části. Podélně je to v antero-posteriorním směru cephalon (hlavový štít), thorax (trup) a pygidium (ocasní štít), příčně jsou to laterální pleurální části (pleury) a axiální část (rhachis). V tomto případě je použita odborná terminologie (cephalon, thorax a pygidium), protože používání české terminologie není vždy ideální (např. přechodný ocasní štít vs. přechodné pygidium).

Na cephalonu lze rozlišit axiální část – glabelu, a pleurální části – líce. Líce jsou rozděleny lícním švem na líce pevné (které spolu s glabelou tvoří kranidium) a na líce volné. Líce bývají zakončeny lícním trnem. Pokud se tento trn nachází na pevné líci, je lícní šev označován jako propární. Jestliže se lícní trn nachází na volné líci, označujeme lícní šev jako opistopární. Na ventrální straně cephalonu se nachází duplikatura marginálního průběhu a hypostom, který je umístěn přibližně pod glabelou. Názvy dalších morfologických prvků na cephalonu jsou znázorněny na obr. 3/A.

| Stádium | Anaprotaspis I | Anaprotaspis II | Metaprotaspis I-A | Metaprotaspis II-A |
|---|---|---|---|---|
| segment. | 0 | 0 | 2 | 4 |
| délka ø | 0,47 mm | 0,59 mm | 0,78 mm | 0,97 mm |
| šířka ø | 0,55 mm | 0,65 mm | 0,80 mm | 0,96 mm |
| Dk (délka) | 1,25 | 1,32 | 1,25 | |
| Dk (šířka) | 1,38 | 1,23 | 1,2 | |

**Tabulka 1** – Dyarův koeficient pro protaspidní stádia *S. hirsuta*. U každého stádia jsou uvedeny průměrné délko-šířkové rozměry, počet postcephalických segmentů (segment.) a vypočítaná hodnota dyarova koeficientu (Dk) pro šířku a délku.

Thorax je rozdělen na jednotlivé segmenty, které jsou vzájemně artikulované (= volně pohyblivé, spojené pomocí kloubu). Na každém segmentu je možné odlišit axiální prstenec (axiální část) a pleury (více viz obr. 3/B).

Pygidium bývá tvořeno několika splynulými segmenty. Podobně jako na thoraxu lze i na pygidiu rozlišit axiální prstence a pleurální části. Posteriorní segment pygidia bývá obvykle označován jako segment terminální (více viz obr. 3/C).

Ontogenetický vývoj trilobitů je tradičně rozdělován na tři po sobě následující období (Beecher, 1895; Raw, 1925) odlišitelné na základě artikulace exoskeletonu: protaspidní období (bez artikulace), meraspidní období (mezi první a poslední artikulací) a holaspidní období (po poslední artikulaci). Ačkoliv tato období pravděpodobně nepředstavují u všech trilobitů homologické úseky jejich životního cyklu (např. Chatterton a Speyer, 1997; Park a Choi, 2011), bývají všeobecně používána prakticky ve všech studiích týkajících se ontogeneze trilobitů.

Pro základní morfologický popis protaspidního období jsou často užívány termíny protokranidium a protopygidium. Protokranidium představuje anteriorní část exoskeletonu u protaspidního jedince homologickou s kranidiem u pozdějších stádií. Jako protopygidium označujeme splynulé segmenty posteriorně od protokranidia, které nejsou homologické s holaspidním pygidiem, ale představují budoucí anteriorní segmenty thoraxu (viz Stubblefield, 1926). Existuje několik rozdílných přístupů, jak lze detailněji dělit protaspidní období (např. Chatterton a kol., 1990; Chatterton a Speyer, 1997; Lee a Chatterton, 2005a). V této práci je použito dělení na anaprotaspidní a metaprotaspidní stádia, navržené Beecherem (1895), s několika drobnými úpravami (viz níže). Jako anaprotaspis jsou označována stádia, kdy nelze na protaspidním jedinci odlišit osní část protopygidia od protokranidia, jako metaprotaspis jsou označována stádia, kdy osní části již odlišit lze (viz obr. 3/D, E). Anaprotaspidní a metaprotaspidní stádia jsou dále označována římskými číslicemi (metaprotaspis I, metaprotaspis II, atd.), záměrně není

použito arabských číslic, aby nedocházelo k zaměňování stádií a počtu segmentů na protopygidiu. Termín paraprotaspis není jednoznačně definován a je obecně velmi málo používán (Chatterton a Speyer, 1997), z těchto důvodů není použit ani zde.

Meraspidní stádia bývají obecně označována jako meraspidní stupně. Termín stupeň je použit záměrně, protože meraspidní stupně nemusejí nutně odpovídat jednotlivým instarům (Chatterton a Speyer, 1997; viz také kap. 6.4). Každý meraspidní stupeň představuje stádium s určitým počtem segmentů thoraxu. Např. meraspidní stádium s jedním segmentem thoraxu je označováno jako meraspidní stupeň jedna (zkráceně M1). Splynulé segmenty v posteriorní části exoskeletonu nejsou, podobně jako během protaspidního období, analogické holaspidnímu pygidiu, ale segmentům thoraxu (viz kap. 6.4; Stubblefield, 1926). Tyto segmenty bývají během meraspidního období označovány jako přechodné pygidium (Barrande, 1852). Aby bylo možné vyjádřit počet segmentů na přechodném pygidiu, uvádí se toto číslo za pomlčku (např. M1-5, pro stádium s jedním segmentem thoraxu a pěti segmenty na přechodném pygidiu).

Použité zkratky: tr., transverzálně; sag., sagitálně; exsag., exsagitálně.

# 4 Systematická část

Podtřída Libristomata Fortey, 1990

Řád Ptychopariida Swinnerton, 1915

Nadčeleď Solenopleuracea Angelin, 1854

Čeleď Solenopleuridae Angelin, 1854

Podčeleď Solenopleuropsinae Thoral, 1947

**Diagnóza (upraveno podle Álvaro a Vizcaïno, 1997, str. 545):** Cephalon v obrysu polokruhovitý (délka cca 1/2 šířky). Kranidium subtetragonální, glabela se zužuje anteriorně. SO výrazná, LO subeliptický. Lícní švy opistopární. Thorax složen z 16 nebo 17 segmentů se zaoblenými konci. Pygidium malé. Exoskeleton může být pokryt ostny nebo granulován. Nejdůležitějším diagnostickým znakem je morfologie anteriorního ramene lícního švu.

**Rody:** *Sao* Barrande, 1846; *Pardailhania* Thoral, 1947; *Badulesia* Sdzuy, 1968; *Solenopleuropsis* Thoral, 1947; *Velieuxia* Courtessole, 1973 a *Rimouskia* Resser, 1938 (blíže Álvaro a Vizcaïno, 1997).

| Tato studie | Barrande (1852) | Růžička (1943) | Whittington (1957) | Šnajdr (1958) |
|---|---|---|---|---|
| Anaprotaspis I | - | - | - | Anaprotaspis |
| Anaprotaspis II | - | Anaprotaspis | Barrandova larva | Anaprotaspis |
| Metaprotaspis I - A | 1er Degré | Metaprotaspis | - | Metaprotaspis 2/3 |
| Metaprotaspis II - A | 3e Degré | Metaprotaspis 4. st. | Obr. 116/16, 17, 19 | Metapr. 4/Meraspis 0 |
| Metaprotaspis I - B | - | Metaprotaspis 2. st. | Obr. 116/14 | Metaprotaspis 2 |
| Metaprotaspis II - B | 2e Degré | Metaprotaspis 3. st. | Obr. 116/15, 18 | Metaprotaspis 3 |
| Fáze 1 | 4e-5e Degré | Meraspis | Obr. 116/20, 21 | Meraspis 0-3 |
| Fáze 2 | 6e-8e Degré | - | - | Meraspis 4-6 |
| Fáze 3 | 9e-11e Degré | - | - | Meraspis 7-9 |
| Fáze 4 | 12e-20e Degré | - | Obr. 115/21, 22 | Meraspis 10-Holaspis |

**Tabulka 2** – Srovnání stádií uváděných v této studii se stádii ve studiích předchozích.

**Poznámky:** Podčeleď Solenopleuropsinae Thoral, 1947 je starší synonymum podčeledi Saoidae Hupé, 1953.

## Rod *Sao* Barrande, 1846

**Typový druh:** *Sao hirsuta* Barrande, 1846; buchavské souvrství, „střední“ kambrium (drum), skryjsko-týřovická pánev, „Pod hruškou“, Česká Republika.

**Druhy:** *Sao hirsuta* Barrande, 1846; *Sao* aff. *hirsuta* Barrande, 1846.

**Diagnóza:** Dle Barranda (1852, str. 383): „*Corps ovalaire, tête moyennement développée. Trilobation très-marquée sur tout le corps. Tête à peu près demi-circulaire. Glabelle saillante, déterminée par des sillons dorsaux trèsprofonds. Trois sillons latéraux entre lesquels s'élèvent des lobes en relief, séparés sur le sommet de la glabelle par un sillon longitudinal. La suture faciale coupe le bord frontal au droit de la projection antérieure de l'oeil, et décrit une courbe concave vers l'axe pour atteindre cet organe. La branche postérieure diverge en courbe semblablement concave, pour aboutir un peu à l'interieur de l'angle génal. L'oeil arqué est prolongé par un filet en relief, vers le front de la glabelle. 17 segmens au thorax dans les adultes. Les plèvres coudées et légèrment imbriquées sur le talus, suivent le type à sillon. Leur bande postérieure est prédominante par son relief, à partir du coude. Pygidium très réduit, portant deux articulations. Faculté d'enroulment constatée.*“

Dle Harringtona a kol. (1959, str. 276): „*Lateral glabellar furrows wide, impressed, transverse, united with longitudinal furrow on crest of glabella; cephalic border moderately wide, strongly convex; axial and anterior border furrows confluent so as to*

*form considerable concave space without surface markings between glabella and anterior border. Thorax of 17 segments with truncated extremities. Pygidium very short, wide, with 2 segments. All convex parts of outer surface covered with small tubercles forming regular transverse rows on glabella, thorax, and pygidium, also a median spine and smaller lateral spines on occipital and thoracic axial rings.*“

Dle Šnajdra (1958, str. 204): „Hlavový krunýř je polokruhovitý. Glabela má protáhlý (sag.) lichoběžníkovitý obrys, směrem dopředu se zužuje. Na glabele jsou vyvinuty tři páry hlubokých glabelárních rýh, které probíhají napříč celou glabelou (tr.) a spolu s mediální hlubokou rýhou (sag.) vytvářejí na glabele výrazné postranní glabelární laloky. Na týlním prstenci je umístěn výrazný trn. Preglabelární pole je vyvinuto jako hluboká deprese. Pevné líce jsou klenuté s výraznými silně vyklenutými palpebrálními laloky a očními lištami. Podél frontálního okraje kranidia probíhá klenutý lem, který přechází do stran na volné líce. Lícní švy jsou solenopleuridního typu. Volné líce jsou úzké, s krátkým lícním trnem. Rostrum je obdelníkovité. Na hypostomu vyniká klenutý vejčitý střední lalok, zaoblená přední křidélka a dosti široký zadní lalok a postraní okraje hypostomu, které jsou dosti klenuté. Trup je složen ze sedmnácti článků. Na každém osním prstenci je vyvinut dosti dlouhý, šikmo nazad ukloněný mediální trn. Pygidium je malé se širokou osou, která dosahuje až k zadnímu okraji pygidia. Je na ní vyvinut jeden prstenec, zadní část osy je nečleněná. Na postranních pygidiálních lalocích je vyvinuto po jednom žebru. Všechny morfologické elevace na svrchní straně krunýře jsou zdobeny velkými dutými ostny, jejichž osa je kolmá na krunýř. Tyto ostny jsou vyvinuty zejména na hlavovém štítu.“

**Diagnóza (shrnutí):** Exoskeleton v obrysu oválný s párem výrazných subparalelních axiálních rýh (sag.). Cephalon polokruhovitý, širší než delší. Glabela se zužuje anteriorně, je ohraničena hlubokými laterálními rýhami a anteriorním preglabelárním polem. SO, S1, S2 a S3 výrazné, transverzálního průběhu. L1-L3 rozděleny mediální rýhou na dvě poloviny. Oční lišty výrazné, proximálním koncem zasahují k LA, distálně zakončené klenutými palpebrálními laloky. Lícní švy opistopární. Přední větve lícních švů prohnuté, sbíhají se anteriorně. Zadní větve lícních švů prohnuté, rozbíhají se posteriorně. Volné líce zakončeny krátkým lícním trnem. Lem cephalonu v profilu konvexní. Hypostom natantní, v obrysu oválný s transverzálně vybíhajícími předními křidélky. Thorax složen ze 17 segmentů. Pleurální části přibližně v polovině ohnuté distálními konci mírně ventrálně a posteriorně. Pleurální rýhy výrazné. Pygidium velmi malé, širší než delší, tvořené pouze dvěma segmenty. Všechny konvexní části exoskeletu pokryty drobnými trny. LO a axiální prstence thoraxu s delšími mediálními trny.

**Poznámky:** Výše uvedená diagnóza Barranda (1852) rodu *Sao* není původní diagnózou tohoto rodu, tou je diagnóza publikovaná Barrandem již roku 1846. Nicméně vzhledem k určitým nepřesnostem v původní diagnóze (např. chybně uvedený počet segmentů thoraxu, apod., viz Barrande, 1846, str. 13) byla použita druhá přesnější diagnóza autora tohoto rodu.

Rod *Sao* Barrande, 1846 je synonymem staršího rodu *Sao* Bilberg, 1820. Richter (1941) navrhl, aby byl rod *Sao* Barrande, 1846 zachován v platnosti jako *nomen conservandum*, vzhledem k jeho běžnému používání. Tento návrh byl později přijat Mezinárodní komisí pro zoologickou nomenklaturu (ICZN 512).

Rod *Sao* je popisován i z kambrických hornin Německa a Španělska. Na území Německa byl zaznamenán druh *Sao hirsuta* Barrande, 1846 v lippertsgrünském souvrství v oblasti Franckého lesa (Sdzuy, 2000; Álvaro a kol., 2003). Ze Španělska je popisován druh *Sao* aff. *hirsuta* Barrande, 1846 ze spodní části *Playón Beds* zóny Ossa Morena (Gozalo, 1994; Álvaro a kol., 2003).

Morfologicky podobné rodu *Sao* jsou rody *Pardailhania* Thoral, 1947, *Badulesia* Sdzuy, 1968 a *Solenopleuropsis* Thoral, 1947. Znaky odlišující tyto rody od rodu *Sao* blíže diskutuje Gozalo a kol. (1994).

*Sao hirsuta* Barrande, 1846

1846 *Sao hirsuta* Barrande; Barrande, str. 13
1846 *Ellipsocephalus nanus* Barrande; Barrande, str. 12
1846 *Monadina distincta* Barrande; Barrande, str. 19
1846 *Monadina omikron* Barrande; Barrande, str. 20
1846 *Sao nana* Barrande, Barrande, str. 2
1847 *Goniacanthus abbreviatus* Hawle & Corda, Hawle a Corda, str. 18, tab. II, obr. 5.
1847 *Goniacanthus Partschii* Hawle & Corda, Hawle a Corda, str. 18.
1847 *Enneacnemis Herschelii* Hawle & Corda, Hawle a Corda, str. 19.
1847 *Enneacnemis Lyelli* Hawle & Corda, Hawle a Corda, str. 19, tab. II, obr. 6.
1847 *Acanthocnemis verrucosa* Hawle & Corda, Hawle a Corda, str. 20, tab. II, obr. 7.
1847 *Acanthocnemis glabra* Hawle & Corda, Hawle a Corda, str. 20.
1847 *Acanthogramma speciosa* Hawle & Corda, Hawle a Corda, str. 20, tab. II, obr. 8.
1847 *Acanthogramma verruculosa* Hawle & Corda, Hawle a Corda, str. 21.
1847 *Endogramma Salmii* Hawle & Corda, Hawle a Corda, str. 21, tab. I, obr. 11, 12.

1847 *Micropyge Backhofenii* Hawle & Corda, Hawle a Corda, str. 22, tab. I, obr. 8, 9.

1847 *Selenosema Thunii* Hawle & Corda, Hawle a Corda, str. 23, tab. I, obr. 13, 14.

1847 *Crithias minima* Hawle & Corda, Hawle a Corda, str. 17, tab. II, obr. 3.

1847 *Tetracnemis elegantula* Hawle & Corda, Hawle a Corda, str. 17, tab. II, obr. 4.

1847 *Tetracnemis spuria* Hawle & Corda, Hawle a Corda, str. 17.

1847 *Tetracnemis selenophora* Hawle & Corda, Hawle a Corda, str. 18.

1847 *Staurogomus muricatus* Hawle & Corda, Hawle a Corda, str. 28, tab. III, obr. 14.

1847 *Staurogomus acuminatus* Hawle & Corda, Hawle a Corda, str. 28.

1847 *Staurogomus latus* Hawle & Corda, Hawle a Corda, str. 29.

1852 *Sao hirsuta* Barrande, Barrande, str. 384, tab. 3, obr. 6; tab. 4, obr. 12; tab. 7, obr. 1-32.

1867 *Sao hirsuta* Barrande, Bigsby, str. 67.

1872 *Sao hirsuta* Barrande, Woodward, str. 50, obr. 9-15.

1894 *Sao hirsuta* Barrande, Bernard, str. 417.

1896 *Sao hirsuta* Barrande, Pompeckj, str. 553, tab. XVI, obr. 10.

1909 *Sao hirsuta* Barrande, Gürich, str. 21, tab. 5, obr. 5.

1925 *Sao hirsuta* Barrande, Warburg, str. 19, obr. 7.

1928 *Sao hirsuta* Barrande, Wurm, str. 38, tab. V, obr. 11.

1941 *Sao hirsuta* Barrande, Richter, str. 291.

1943 *Sao hirsuta* Barrande, Růžička, str. 11, tab. IV, obr. 7-17; tab. V, obr. 5.

1947 *Sao hirsuta* Barrande, Prantl, str. 54, obr. 1-3.

1952 *Sao hirsuta* Barrande, Prantl, str. 264.

1954 *Sao hirsuta* Barrande, Přibyl, str. 65.

1953a *Sao hirsuta*, Hupé, obr. 14/8, 69/B, 121/5.

1953b *Sao hirsuta* Barrande, Hupé, str. 29, obr. 17/B; str. 121, obr. 104/5; str. 130, obr. 112/1, 4.

1957 *Sao hirsuta* Barrande, Whittington, str. 937-940, tab. 115, obr. 21, 22; tab. 116, obr. 14-21.

1958 *Sao hirsuta* Barrande, Šnajdr, str. 21, 23, 204-214; tab. XLIII, XLIV.

1959 *Sao hirsuta* Barrande, Whittnigton v Moore, str. 130, obr. 88, str. 142.

1959 *Sao hirsuta* Barrande, Harrington a kol. v Moore, str. 155, 156, 276, obr. 204/13a,b, str. 277.

1970 *Sao hirsuta* Barrande, Horný a Bastl, str. 157-164, tab. 4, obr. 4.

1971 *Sao hirsuta* Barrande, Havlíček, str. 35.

1972 *Sao hirsuta* Barrande, Dvořák a Růžička, obr. 45, 605.

1988 *Sao hirsuta* Barrande, Whittington, str. 591, 592, obr. 13, str. 592; tab. 53, obr. 5-7.

1990 *Sao hirsuta* Barrande, Šnajdr, str. 10, 26, 32, 36, 44, 102, 104, 258.

1990 *Sao hirsuta* Barrande, Fatka, str. 16.

1992 *Sao hirsuta* Barrande, Havlíček, str. 47.

1994 *Sao hirsuta* Barrande, Gozalo a kol., str. 44, 45, 48, 50.

1997 *Sao hirsuta* Barrande, Chatterton v Whittington, str. 174

2000 *Sao hirsuta* Barrande, Sdzuy, str. 301, 305, 310, tab. 5, obr. 7-12.

2002a *Sao hirsuta* Barrande, Chlupáč, str. 49, 50, obr. 26.

2002b *Sao hirsuta* Barrande, Chlupáč, str. 62, 65, obr. 34.

2004 *Sao hirsuta* Barrande, Mergl, str. 26, 31.

2004 *Sao hirsuta* Barrande, Álvaro a kol., str. 145.

2004 *Sao hirsuta* Barrande, Fatka, tab. 1.

2006 *Sao hirsuta* Barrande, Kordule, str. 290, 296-302.

2009 *Sao hirsuta* Barrande, Fatka a Mergl, str. 77, 79.

2010 *Sao hirsuta* Barrande, Štorch, Fatka a Kraft v Fatka a Budil, str. 54, 55.

2010 *Sao hirsuta* Barrande, Geyer v Fatka a Budil, str. 83; str. 84, obr. 11, 12.

2011 *Sao hirsuta* Barrande, Fatka, obr. 17.

**Lektotyp:** L 12525 (NM), meraspidní jedinec (stupeň M14) bez volných lící s odlomenou glabelou a mírně posunutým hypostomem (vybrán Šnajdrem, 1958). Vyobrazen: Barrande (1852), Tab. 7, obr. 15; Šnajdr (1958), Tab. XLIV, obr. 10; zde Tab. V, obr. E, F. Chirotyp druhu *Sao nana* (Barrande).

**Materiál:** Řádově tisíce kusů úplných otisků exoskeletonů nebo jejich částí v různých ontogenetických stádiích. Materiál uložen především ve sbírkách NM, Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze, ČGS, Museum of Comparative Zoology, Harvard University v Massachussets, Muzea Dr. Bohuslava Horáka v Rokycanech, Západočeského muzea v Plzni, Muzea Českého krasu v Berouně, Přírodovědecké fakulty Masarykovy Univerzity v Brně, Museum für Naturkunde v Berlíně, Naturhistorisches Museum ve Vídni a ve sbírkách soukromých sběratelů.

**Typová lokalita a horizont:** „Pod hruškou“, buchavské souvrství, „střední“ kambrium (drum), skryjsko-týřovická pánev, Česká Republika.

**Diagnóza (holaspidní období):** Diagnóza druhu *S. hirsuta* Barrande, 1846 je totožná s diagnózou rodu *Sao* Barrande, 1846.

**Diskuze:** Protože diagnóza druhu *S. hirsuta* Barrande, 1846 nebyla nikde publikována, je zde akceptována diagnóza rodu *Sao* Barrande, 1846 (ve smyslu Barranda, 1852, str. 383). Jediný další potenciální druh rodu *Sao* je *Sao* aff. *hirsuta* Barrande, 1846 (viz Gozalo a kol., 1994). Vzhledem k momentální nedostupnosti materiálu, na jehož základě byl druh *Sao* aff. *hirsuta* Barrande, 1846 popsán, a vzhledem k tomu, že není ani smyslem této studie tyto druhy odlišit a stanovit jejich diagnózy, není tomuto problému dále věnována pozornost.

**Poznámky:** Velký počet synonym pro druh *S. hirsuta* je způsobený především prací Hawle a Cordy (1847), kteří označovali jeho jednotlivá vývojová stádia jako samostatné rody/druhy. Kritické zhodnocení tohoto omylu publikoval již Barrande (1852). Šnajdr (1958) přiřadil jednotlivé, Hawle a Cordou (1847) stanovené rody/druhy ke konkrétním ontogenetickým stádiím.

# 5 Ontogeneze

## 5.1 Protaspidní období

Délko-šířková závislost studovaných jedinců, které mohou být přiřazeny k protaspidnímu období, je znázorněna na obr. 8. Graf na obr. 8/A zobrazuje pět velikostních shluků. Z morfologického hlediska jsou tyto shluky tvořeny níže uvedenými stádii anaprotaspis I, anaprotaspis II, metaprotaspis I – morfotyp A a metaprotaspis II – morfotyp A. Graf na obr. 8/B je doplněn o několik morfologicky odlišných stádií níže uvedených jako anaprotaspis III, metaprotaspis I – morfotyp B a metaprotaspis II – morfotyp B.

### 5.1.1 Anaprotaspis I

Obr. 4/A; Tab. I – A.

**Studovaný materiál:** MŠ 559 (ČGS), MŠ 11486 (ČGS).

**Popis:** Exoskeleton v obrysu kruhovitý, 0,43-0,51 mm dlouhý a 0,5-0,6 mm široký, v podélném i příčném profilu mírně konvexní. Marginálně je vyvinutý jeden pár krátkých laterálních a jeden pár dlouhých posteriorních trnů. Okraj exoskeletonu mezi posteriorními trny je mírně konkávně prohnutý. Axiální část probíhá od anteriorního okraje a dosahuje přibližně do poloviny (sag.) délky exoskeletonu. Axiální část nečleněna, v anteriorní části

mírně transverzálně rozšířena. Anteriorně pár fossulí, laterálně od axiální části. Antero-laterálně probíhá konvexní marginální lem vyvinutý pouze v anteriorní polovině exoskeletonu. Duplikatura a hypostom neznámé.

**Diskuze:** Toto stádium nelze, vzhledem k naprosto odlišné morfologii, jednoznačně přiřadit k druhu *S. hirsuta*. Jisté vodítko může poskytnout lineární závislost délky a šířky (obr. 8/A) a podobná hodnota dyarova koeficientu (tabulka 1).

**Poznámky:** Šnajdr (1958) uvádí ještě menší anaprotaspidní stádium, které je dlouhé pouze 0,375 mm. Bohužel tohoto jedince nikde nevyobrazuje ani neuvádí jeho evidenční číslo.

Dlouhé posteriorní trny v kombinaci s kratšími laterálními trny, stejně jako výše popsaná morfologie, jsou přítomny u některých protaspidních zástupců řádu Ptychopariida nebo čeledi Protolenidae. V práci Zhanga a Pratta (1999) je na Tab. 5, obr. 1-4 vyobrazeno protaspidní stádium 0 druhu *Ichangia ichangensis* (Protolenidae) o rozměrech cca 0,3 mm délky a 0,4 mm šířky, s jedním párem krátkých laterálních trnů a jedním párem dlouhých posteriorních trnů, které je morfologicky podobné zde popisovanému stádiu. Velikostí i morfologií je rovněž podobné protaspidní stádium blíže neurčeného trilobita označeného jako *Ptychopariide sp. B, protaspid stage 1* vyobrazené na Tab. 12, obr. q, r (Lee a Chatterton, 2005a). Na rozdíl od zde popisovaného stádia má *Ptychopariide sp. B, protaspid stage 1* dva páry laterálních trnů.

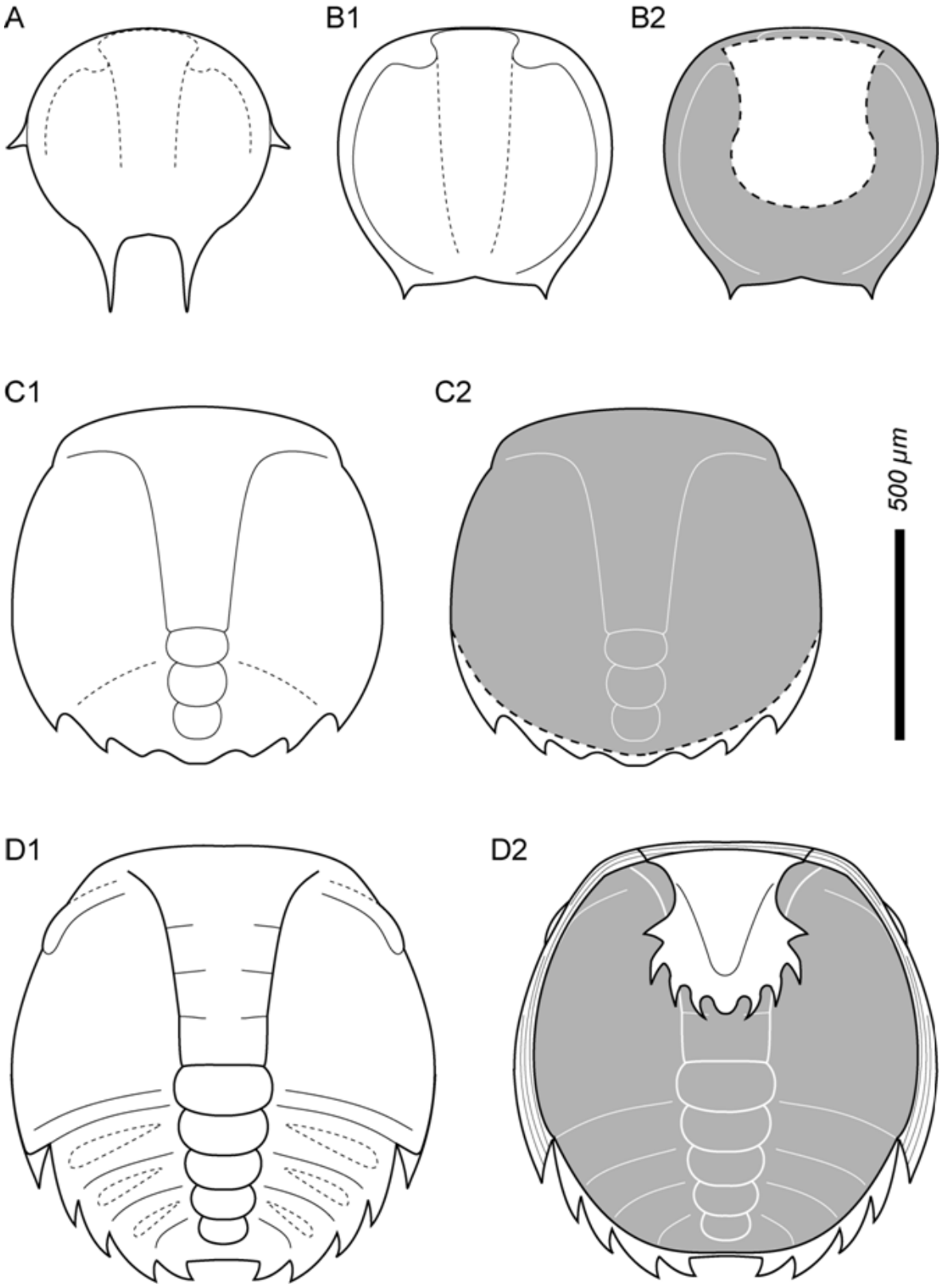
### 5.1.2 Anaprotaspis II

Obr. 4/B1, B2; Tab. I – B, C, D, E.

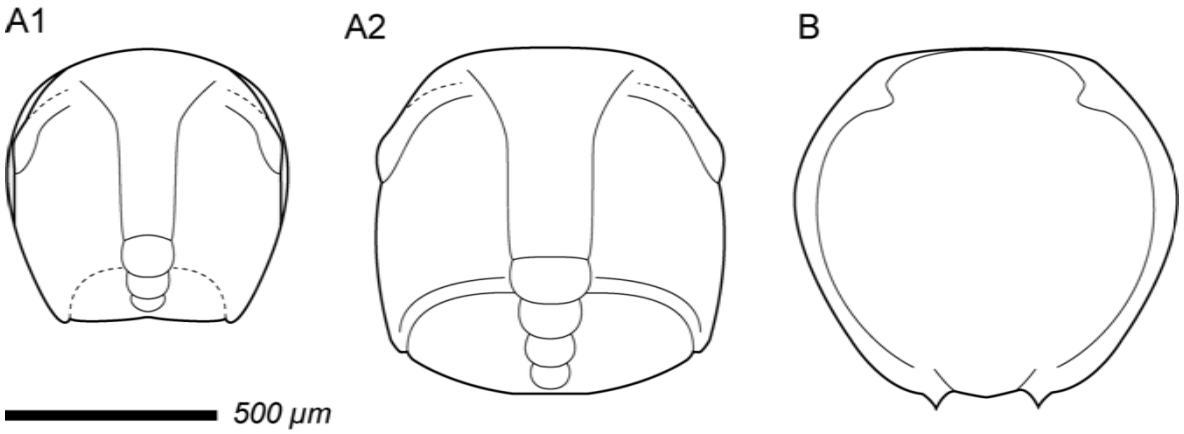
**Studovaný materiál:** 3173 (ČGS), 3229 (ČGS), 3248 (ČGS), 3493 (ČGS), 3522 (ČGS), MŠ 560 (ČGS), MŠ 571 (ČGS) MŠ 9645 (ČGS), MŠ 11480 (ČGS).

**Popis:** Exoskeleton v obrysu kruhovitý, 0,52-0,63 mm dlouhý a 0,56-0,72 mm široký, v podélném i příčném profilu mírně konvexní. Posteriorní pár trnů krátký. Posteriorní okraj exoskeletu mezi trny konkávně prohnutý. Nečleněná axiální část (viditelná pouze u dobře zachovaných jedinců) dosahuje (sag.) téměř k posteriornímu okraji exoskeletonu. Axiální část anteriorně mírně rozšířena (tr.), s laterálně vyvinutým párem fossulí. Marginálně probíhá konvexní (v profilu) lem zasahující téměř k posteriorním trnům.

Hypostom relativně velký, dosahující přibližně do poloviny až do dvou třetin délky exoskeletonu (Tab. I – C), pravděpodobně konterminantní. Duplikatura neznámá.




**Obr. 4** – *Sao hirsuta* Barrande, 1846, rekonstrukce exoskeletonu: **A**, anaprotaspis I, dorzální pohled. **B1**, anaprotaspis II, dorzální pohled. **B2**, anaprotaspis II, ventrální pohled s předpokládanou pozicí hypostomu. **C1**, metaprotaspis I – morfotyp A, dorzální pohled. **C2**, metaprotaspis I – morfotyp A, ventrální pohled se zakresleným předpokládaným rozsahem duplikatury (bez volných lící). **D1**, metaprotaspis II – morfotyp A, dorzální pohled. **D2**, metaprotaspis II – morfotyp A, ventrální pohled s předpokládanou pozicí hypostomu a duplikaturou s terasovitými liniemi.




**Obr. 5** – *Sao hirsuta* ? Barrande, 1846, rekonstrukce exoskeletonu: **A1**, metaprotaspis I – morfotyp B, dorzální pohled. **A2**, metaprotaspis II – morfotyp B, dorzální pohled bez volných lící. **B**, anaprotaspis III, dorzální pohled.

**Diskuze:** Přechod mezi stádii anaprotaspis I a anaprotaspis II je význačný především zkracováním posteriorních trnů a mizením trnů laterálních. Podobnou změnu u protasidních stádií popisuje rovněž Palmer (1962).

Podobně jako předchozí stádium anaprotaspis I nelze ani anaprotaspis II s jistotou přiřadit k druhu *Sao hirsuta*. Nicméně vzhledem k lineární závislosti mezi délkou a šířkou (obr. 8/A), podobné četnosti výskytu a podobné hodnotě dyarova koeficientu (tabulka 1), lze předpokládat, že na toto stádium může navazovat stádium metaprotaspis I – morfotyp A.

**Poznámky:** Whittington (1957) přiřazuje toto stádium (popisované prvně Růžičkou, 1943, Tab. IV, obr. 7, 8) k Barrandově larvě spíše než k druhu *S. hirsuta*. Vzhledem k velikosti Barrandovy larvy, jejíž délka se pohybuje okolo 1 mm (Růžička, 1943), je tento názor nepravděpodobný. Rovněž četnost výskytu Barrandovy larvy neodpovídá četnosti výskytu stádia anaprotaspis II.

### 5.1.3 Anaprotaspis III

Obr. 5/B; Tab. I – F.

**Studovaný materiál:** 3475 (ČGS)

**Popis:** Exoskeleton v obrysu kruhovitý až subhexagonální, 0,78 mm dlouhý a 0,88 mm široký, v podélném i příčném profilu mírně konvexní. V anteriorní části pár výrazných fossulí. Axiální část neodlišena. Anteriorní část přibližně do tří čtvrtin délky exoskeletonu

ohraničena úzkým marginálním lemem. Posteriorní pár trnů velmi krátký. Posteriorní okraj exoskeletonu mezi trny je konvexně vyklenut. Duplikatura neznámá, hypostom neznámý.

**Diskuze:** Je obtížné na základě jednoho jedince předpokládat nějaké bližší vztahy s ostatními protaspidními stádii ve skryjsko-týřovickém kambriu. Co do četnosti jedinců a vzhledem k rozměrům by toto stádium mohlo předcházet Barrandově larvě.

**Poznámky:** Tento jedinec je uváděn (etiketa) jako *Sao hirsuta*, *Hydrocephalus carens*. Bližší srovnání s nejmenším jedincem *H. carens*, kterého vyobrazuje a popisuje Šnajdr (1958, obr. 23/1), však tuto možnost vylučuje. Posteriorní část exoskeletu u jedince 3475 je mezi trny vyklenutá, na rozdíl od *H. carens*, kde je konkávně prohnutá. Navíc i nejmenší stádia druhu *H. carens* mají pár dlouhých posteriorních trnů a zřetelný okcipitální segment. Nic takového na výše popisovaném stádiu není patrné.

### 5.1.4 Metaprotaspis I – morfotyp A

Obr. 4/C1, C2; Tab. I – L, II – A.

**Studovaný materiál:** 3164 (ČGS), 3166 (ČGS), 3195? (ČGS), 3478 (ČGS), 3490 (ČGS), 3508? (ČGS), 3519? (ČGS), 3521 (ČGS), L 12501 (NM), MŠ 563 (ČGS), MŠ 564 (ČGS), MŠ 571 (ČGS).

**Popis:** Exoskeleton v obrysu kruhovitý, 0,72-0,83 mm dlouhý a 0,72-0,88 mm široký, v podélném i příčném profilu mírně konvexní. Glabela, ohraničená výraznými laterálními rýhami, se v anteriorní části mírně transverzálně rozšiřuje. Nevýrazné glabelární rýhy (viditelné pouze na nejlépe zachovaných jedincích) rozdělují glabelu do čtyř laloků. LO přibližně v jedné třetině (sag.) od posteriorního konce. Posteriorní část exoskeletonu se třemi páry marginálních trnů: první pár představuje posteriorní trn pevné líce, druhé dva páry jsou trny protopygidia. Linie naznačující hranici mezi protokranidiem a protopygidiem se nacházejí na spojnici mezi posteriorním okrajem LO a posteriorními trny pevných lící. Protopygidium má dva axiální prstence, které nedosahují k posteriornímu okraji. Pleurální části protopygidia nejsou členěny. Duplikatura a hypostom neznámé. Lícní šev propární, pravděpodobně marginálního průběhu. Volné líce neznámé.

**Diskuze:** Přítomnost posteriorního trnu pevné líce, který je pravděpodobně homologický s posteriorním trnem volné líce u pozdějších stádií ukazuje, že lícní šev byl propárního typu. To na první pohled kontrastuje s názorem Whittingtona (1957), který uvádí u stádia dlouhého 0,7 mm opistopární lícní šev. Nicméně Whittingtonovo stádium (vyobrazené

1957, Tab. 116, obr. 15) patří s největší pravděpodobností ke stádiu v této práci označené jako metaprotaspis II – morfotyp B (viz tabulka 2).

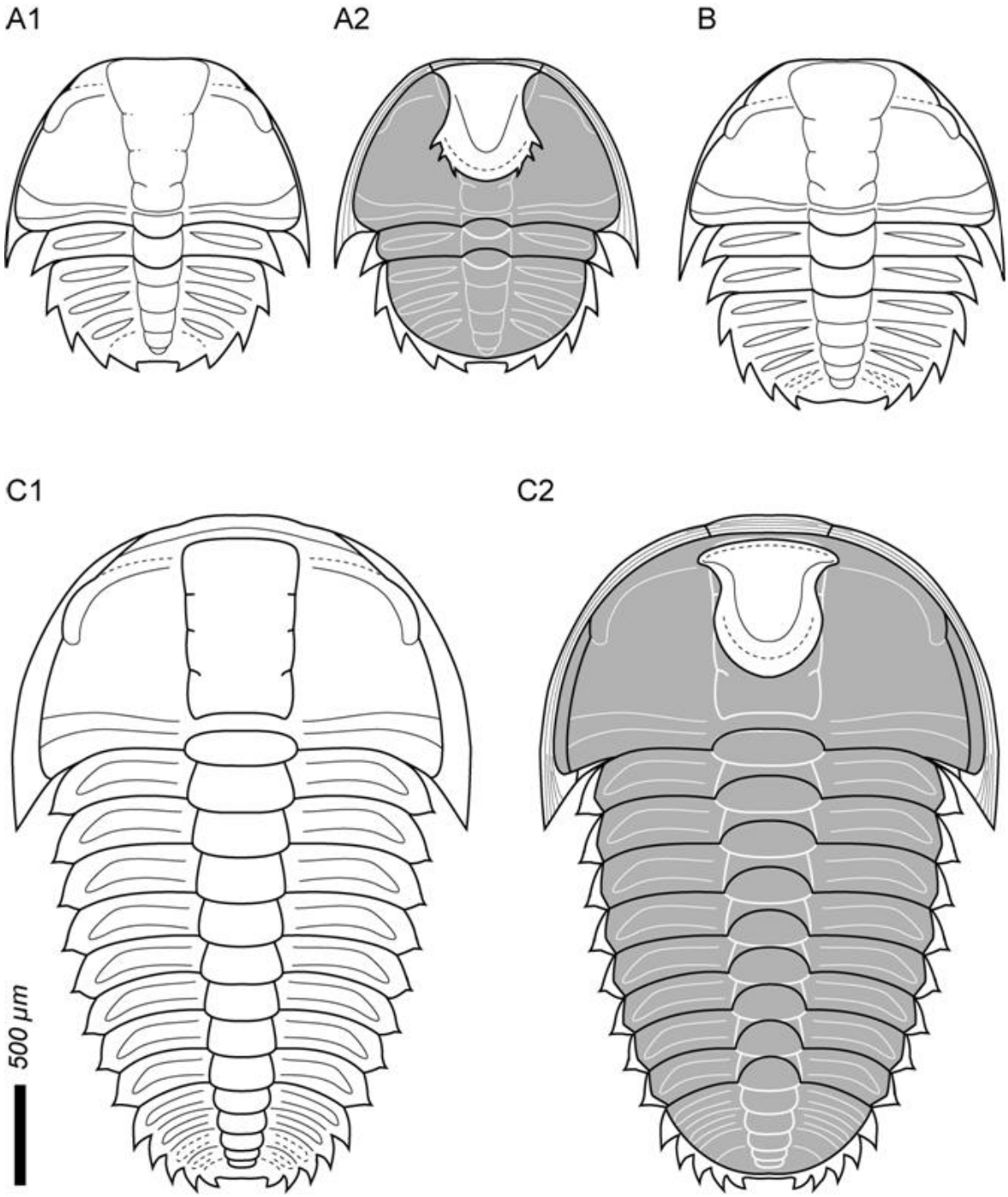
**Poznámky:** Šnajdr (1958) uvádí (Tab. XLIII, obr. 9) jedince číslo MŠ 564 (ČGS) jako metaprotaspidní stádium 3 (tzn. se třemi segmenty na protopygidiu ve smyslu Šnajdra). Přítomnost třetího segmentu na protopygidiu tohoto jedince nelze definitivně potvrdit (srovnej Tab. I – L).

### 5.1.5 Metaprotaspis II – morfotyp A

Obr. 4/D1, D2; Tab. II – B-H, J, K.

**Studovaný materiál:** 3124 (ČGS), 3132 (ČGS), 3140 (ČGS), 3156 (ČGS), 3157 (ČGS), 3162 (ČGS), 3167 (ČGS), 3172 (ČGS), 3264 (ČGS), 3475 (ČGS), 3487 (ČGS), 3488 (ČGS), 3504 (ČGS), 3505 (ČGS), 3518 (ČGS), 4431 (ČGS), L 12502 (NM), MŠ 11470 (ČGS), MŠ 11475 (ČGS), MŠ 11478 (ČGS), MŠ 11926 (ČGS), MŠ 1582b (ČGS), MŠ 567 (ČGS), MŠ 568 (ČGS), MŠ 569 (ČGS), MŠ 570 (ČGS), MŠ 572 (ČGS), MŠ 9536 (ČGS), MŠ 9537 (ČGS), MŠ 9544 (ČGS).

**Popis:** Exoskeleton v obrysu kruhovitý až subhexagonální, 0,86-1,09 mm dlouhý a 0,84-1,06 mm široký, v podélném i příčném profilu mírně konvexní. Axiální část ohraničena výraznými laterálními rýhami. Glabela, zasahující až k anteriornímu okraji exoskeletonu, je členěna glabelárními rýhami do čtyř laloků. LA v anteriorní části transverzálně rozšířen. Transverzálně od LA probíhají oční lišty, distálně zakončeny drobnými palpebrálními laloky. Palpebrální laloky zasahují přibližně do jedné pětiny (sag.) protokranidia. Lícní šev opistopární, marginálního průběhu. Volné líce úzké (tr.), v posteriorní části zakončeny krátkým lícním trnem. LO přibližně v polovině (sag.) exoskeletonu. Axiální část na protopygidiu se zužuje posteriorně, je tvořena čtyřmi segmenty. Pleurální části protopygidia členěny nevýraznými interpleurálními rýhami na čtyři segmenty. Distální konce jednotlivých segmentů zakončeny posteriorně směřujícími trny. Pleurální rýhy slabě naznačeny. Linie naznačující hranici mezi protokranidiem a protopygidiem probíhá subtransverzálně od posteriorního konce LO. Posteriorní rýha protokranidia rovnoběžná s hranicí protopygidia/protokranidia. Duplikatura úzká (tr.), se strukturami připomínajícími terasovité linie (MŠ 567, ČGS; Tab. II – K).




**Obr. 6** – *Sao hirsuta* Barrande, 1846, rekonstrukce exoskeletonu: **A1**, meraspidní stupeň M1, dorzální pohled. **A2**, meraspidní stupeň M1, ventrální pohled s předpokládanou pozicí hypostomu a duplikaturou s terasovitými liniemi. **B**, meraspidní stupeň M2, dorzální pohled. **C1**, meraspidní stupeň M8, dorzální pohled. **C2**, A2, meraspidní stupeň M8, ventrální pohled s předpokládanou pozicí hypostomu a duplikaturou s terasovitými liniemi.

Hypostom konterminantní, 0,36-0,41 mm dlouhý a 0,31-0,36 mm široký (obr. 12). Anteriorní křidélka vybíhají transverzálně. Centrální lalok parabolický, zužující se posteriorně. Posteriorní lalok kruhovitý s devíti krátkými marginálními trny (čtyři párové, jeden mediální nepárový).

**Diskuze:** Toto stádium má, na rozdíl od předchozího, posteriorní lícní trn na volné líci. Během přechodu z metaprotaspis I – A na metaprotaspis II – A dochází ke změně konfigurace lícního švu z propárního na opistopární. Podobná změna je dokumentována rovněž u některých dalších druhů kambrických ptychopariidních trilobitů, např. u rodu *Aphelaspis* (blíže Lee a Chatterton, 2005b) nebo *Bolaspidella* (blíže Lee a Chatterton, 2005a).

**Poznámky:** Šnajdr (1958) přiřazuje některé z těchto jedinců (MŠ 569, ČGS; MŠ 570, ČGS; MŠ 572, ČGS) k meraspidnímu stupni M1. Snímky z řádkovacího elektronového mikroskopu však toto zařazení nepotvrdily, většina jedinců má stále protokranidium splynulé s protopygidiem a lze je tedy jednoznačně přiřadit k metaprotaspidnímu stádiu.

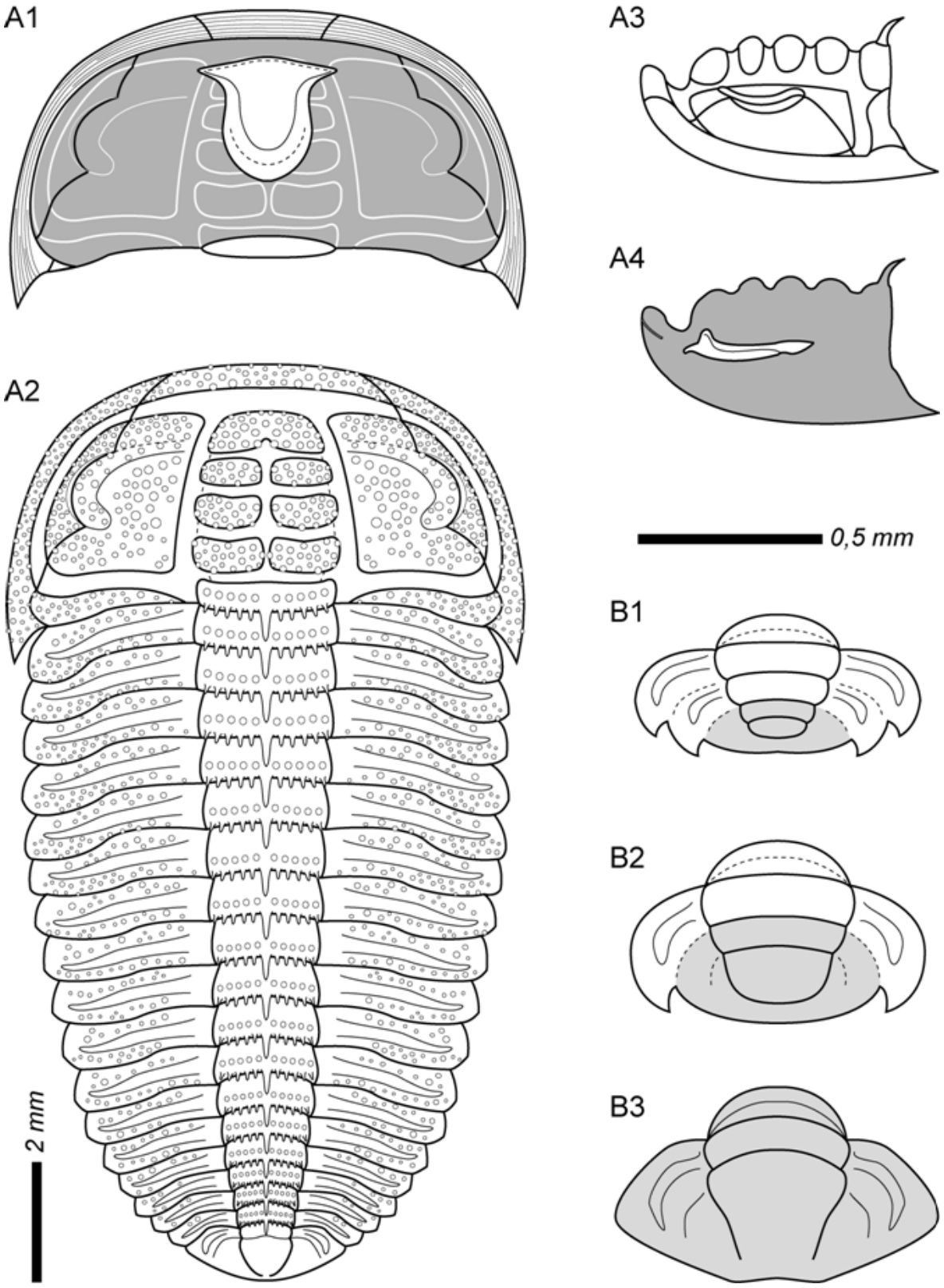
Šnajdr (1958) uvádí, že duplikatura na protopygidiu je vyvinuta pouze pod marginálními trny, nicméně duplikatura je vytvořena kontinuálně pod celým okrajem protopygidia (Tab. II – D).

### 5.1.6 Metaprotaspis I – morfotyp B

Obr. 5/A1; Tab. I – G, H.

**Studovaný materiál:** 3507 (ČGS), MŠ 561 (ČGS), MŠ 562 (ČGS).

**Popis:** Exoskeleton v obrysu kruhovitý, 0,63-0,64 mm dlouhý a 0,66-0,68 mm široký, v podélném i příčném profilu mírně konvexní. Glabela ohraničena výraznými laterálními rýhami. V anteriorní části je glabela transverzálně rozšířena s párem fossulí po stranách. LO přibližně v jedné čtvrtině (sag.) od posteriorního okraje. Oční lišty, distálně zakončené výraznými palpebrálními laloky, umístěny antero-laterálně. Posteriorní trny pevné líce drobné, na postero-laterální části exoskeletonu. Hranice mezi protokranidiem a protopygidiem prohnuta antero-laterálně, probíhající od LO k posteriornímu okraji trnu pevné líce. Na protopygidiu jsou vyvinuty dva axiální prstence. Okraj protopygidia bez trnů. Pleurální části protopygidia nečleněné. Volné líce úzké, lícní šev pravděpodobně propární. Duplikatura a hypostom neznámé.




**Obr. 7** – *Sao hirsuta* Barrande, 1846, rekonstrukce exoskeletonu: **A1**, cephalon holaspidního stádia, ventrální pohled s předpokládanou pozicí hypostomu a duplikaturou s terasovitými liniemi. **A2**, holaspidní stádium, dorzální pohled. **A3**, cephalon holaspidního stádia, laterální pohled, bez granulace. **A4**, cephalon holaspidního stádia, laterální pohled s předpokládanou pozicí rostrální desky a hypostomu (pozice hypostomu a rostrální desky upravena podle Whittingtona, 1988). **B1**, přechodné pygidium meraspidního stupně M15, dorzální pohled. **B2**, přechodné pygidium meraspidního stupně M16, dorzální pohled. **B3**, holaspidní pygidium, dorzální pohled. B1-B3, šedá barva označuje homologické části. Měřítko A1-A4: 2mm; B1-B3: 0,5 mm.

**Poznámky:** Ve srovnání se stádiem metaprotaspis I – A se toto stádium odlišuje především menšími rozměry, přítomností výrazných palpebrálních laloků, odlišným tvarem protopygidia a nepřítomností marginálních trnů na protopygidiu.

### 5.1.7 Metaprotaspis II – morfotyp B

Obr. 5/A2; Tab. I – I-K.

**Studovaný materiál:** 3280 (ČGS), MŠ 11476a (ČGS), MŠ 565 (ČGS), MŠ 572 (ČGS), L 12503 (NM), L12504 (NM).

**Popis:** Exoskeleton v obrysu kruhovitý až subtetragonální, 0,75-0,93 mm dlouhý a 0,72-0,92 mm široký, v podélném i příčném profilu mírně konvexní. Glabela ohraničena výraznými laterálními rýhami. Anteriorní část glabely transverzálně rozšířena. LO přibližně v jedné třetině (sag.) od posteriorního okraje. Antero-laterálně probíhají oční lišty, distálně zakončené výraznými palpebrálními laloky. Linie oddělující protokranidium od protopygidia probíhá transverzálně od LO a přibližně v jedné polovině od laterálního okraje je mírně zahnuta postero-laterálním směrem. Protopygidium nese tři axiální prstence, pleurální a interpleurální rýhy nevýrazné. Okraj protopygidia bez marginálních trnů. Volné líce neznámé. Duplikatura a hypostom neznámé.

**Diskuze:** Whittington (1957) popisuje jedince v asociaci s volnou lící (Tab. 116, obr. 15); tento jedinec pravděpodobně náleží k tomuto stádiu. Na základě tohoto jedince lze předpokládat, že lícní šev byl opistopární.

**Poznámky:** Ve srovnání s metaprotaspis II – A se toto stádium odlišuje především menšími rozměry, odlišným obrysem, výraznějšími palpebrálními laloky, odlišným tvarem protopygidia a nepřítomností marginálních trnů na protopygidiu.

## 5.2 Meraspidní období

Déko-šířková závislost pro meraspidní kranidia je znázorněna na obr 9/A. Vzhledem k velkému množství meraspidních stupňů a vzhledem k relativně nevýrazným morfologickým změnám mezi těmito stupni jsou na základě morfologie rozlišeny 4 vývojové fáze, jejichž popis je uveden níže. Každá z těchto fází zahrnuje několik meraspidních stupňů. Morfologická variabilita v průběhu postprotaspidního vývoje

kranidia, včetně rozsahu jednotlivých fází, je znázorněna na obr 10. Změnu morfologie vzhledem k velikosti lze sledovat na obr 11.

### 5.2.1 Meraspidní období fáze 1 vývoje kranidia

Obr. 6/A1, A2, B; Tab. II – I, L, III – A, B, C, E, F, G, J.

**Studovaný materiál:** 3125 (ČGS), 3128 (ČGS), 3136 (ČGS), 3502 (ČGS), 3525 (ČGS), 3528 (ČGS), 4411 (ČGS), 4430 (ČGS), L 12508 (NM), L 12509 (NM), L 12513 (NM), L 12531 (NM), MŠ 569 (ČGS), MŠ 573 (ČGS), MŠ 574 (ČGS), MŠ 578 (ČGS), MŠ 579 (ČGS), MŠ 9587 (ČGS).

**Popis:** Kranidium v obrysu subrektangulární, 0,6-0,9 mm dlouhé a 1-1,3 mm široké. Laterální glabelární rýhy výrazné. Glabela rozdělena do čtyř laloků. LA v anteriorní části mírně transverzálně rozšířen. LO mírně širší než L1, na obou stranách se mírně zužuje (tr.). Anteriorní okraj LA zasahuje k anteriornímu okraji kranidia. Oční lišty probíhají transverzálně přibližně od poloviny LA (sag.). Distálně oční lišty zakončeny nevýraznými palpebrálními laloky postero-laterálního průběhu. Palpebrální laloky přibližně v úrovni S3 (exsag.). Posteriorní rýhy probíhají transverzálně od SO, distálním směrem se mírně rozšiřují. Volné líce úzké, obloukovitě zahnuté, posteriorně zakončené lícním trnem. Duplikatura volných lící úzká (tr.), v proximální části lícního trnu s krátkým transverzálním výběžkem pod kranidium. Lícní švy opistopární, anteriorní ramena se sbíhají k sobě a jsou přibližně o polovinu kratší než posteriorní ramena. Rostrální deska krátká (sag.), šířkou (tr.) odpovídající přibližně šířce LA.

Hypostom M0-M1 konterminantní (obr. 12), dlouhý cca 0,43 mm. Anteriorní křidélka mírně transverzálně rozšířená. Centrální lalok parabolický, zužující se posteriorně. Posteriorní lalok polokruhovitý se třemi páry krátkých marginálních trnů. Hypostom M2-M3 konterminantní (obr. 12), dlouhý cca 0,45 mm. Anterirorní křidélka mírně transverzálně rozšířená. Centrální lalok parabolický, zužující se posteriorně. Posteriorní lalok polokruhovitý s jedním párem marginálních trnů na laterálních okrajích.

Thorax složen z 0-3 segmentů. Axiální část v transverzálním profilu klenutá, přibližně stejné šířky jako LO, oddělena výraznými laterálními rýhami. Z anteriorní části každého axiálního prstence vybíhá krátký artikulační poloprstenec. Pleurální části v transverzálním profilu téměř rovné, distálně zakončené pleurálními trny. Pleurální rýhy

výrazné. Duplikatura vyvinuta pod distálními konci pleur, pod pleurálními trny a pod posteriorní částí každého axiálního prstence.

Přechodné pygidium polokruhovité, složené ze 4-5 segmentů. Axiální část se posteriorně zužuje. Z anteriorní části prvního axiálního prstence vybíhá krátký artikulační poloprstenec. Pleurální části rozdělené interpleurálními rýhami na 4-5 segmentů. První tři páry pleurálních rýh výrazné. Každý pleurální segment zakončen distálně pleurálními trny. Duplikatura úzká, vyvinutá pod celým okrajem přechodného pygidia, včetně pleurálních trnů.

Celkový počet postcephalických segmentů v rámci jednotlivých meraspidních stupňů je následující: M0-5 (5)?, M1-5 (6), M2-5 (7), M3-4 (7), M3-5 (8).

**Diskuze:** Kranidia jednotlivých meraspidních stupňů (M0-M3) sdílejí výše uvedené znaky, takže je velmi obtížné je vzájemně odlišit pouze na základě morfologie. Zároveň mezi jednotlivými stupni existuje určitý stupeň morfologické variability, což lze vidět např. na obr 10.

**Poznámky:** Šnajdr (1958) popisuje u juvenilních meraspidních stupňů tento typ segmentace: M0-4, M0-5, M1-4, M1-5, M2-4 a M2-5. V této studii nebylo nic takového potvrzeno.

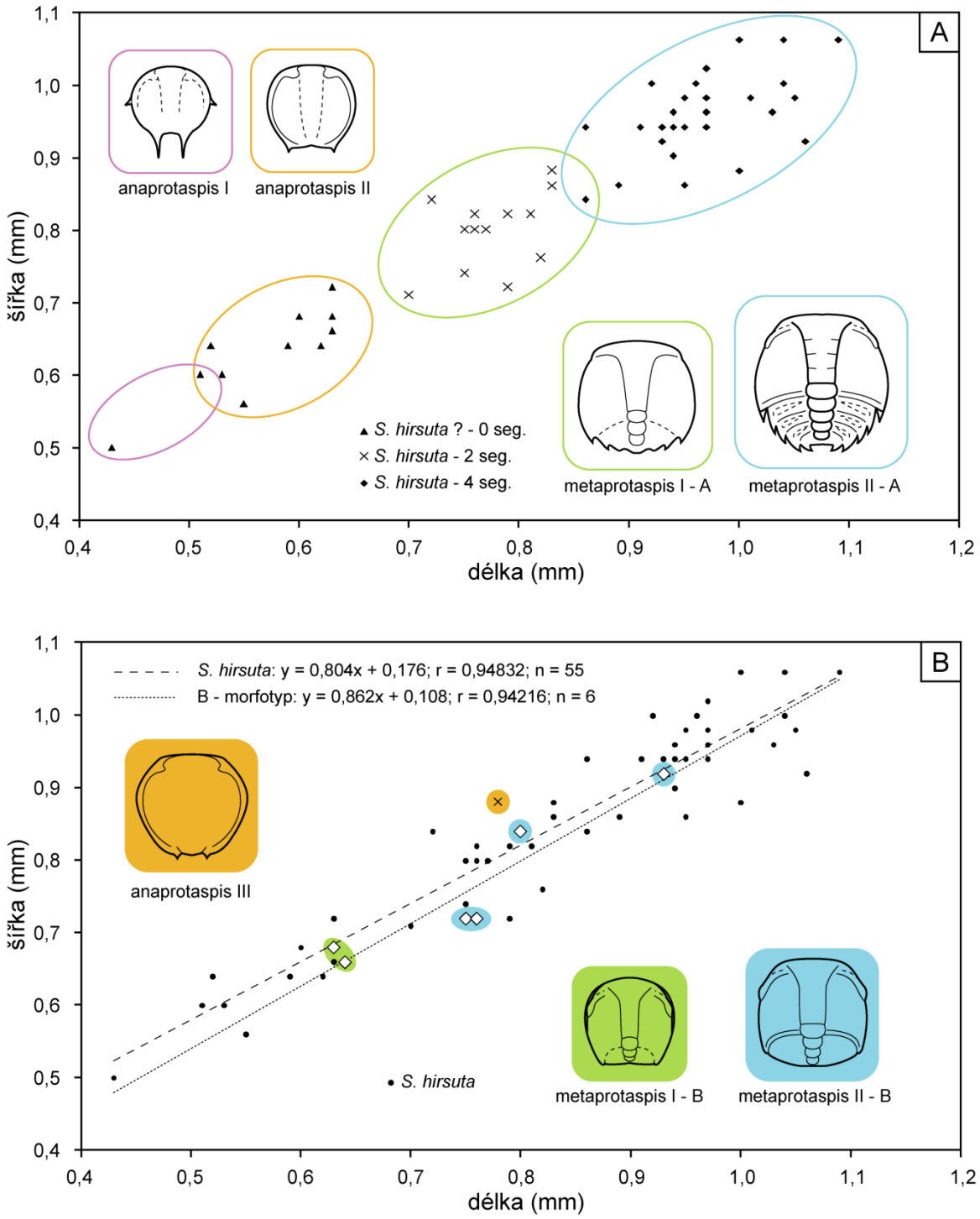
### 5.2.2 Meraspidní období fáze 2 vývoje kranidia

Tab. III – D, H, I, K, L, IV – A, B.

**Studovaný materiál:** 3236 (ČGS), 3241 (ČGS), MŠ 11487b (ČGS), MŠ 576 (ČGS), MŠ 577 (ČGS), MŠ 580 (ČGS), MŠ 581 (ČGS), MŠ 584 (ČGS).

**Popis:** Kranidium v obrysu subrektangulární, 0,8-1,0 mm dlouhé a 1,2-1,6 mm široké. Morfologie exoskeletonu se od fáze 1 liší v následujících znacích. SO hlubší než S1, S2 a S3. Anteriorně od LA vyvinut úzký (sag.) lem, takže LA nedosahuje až k anteriornímu okraji kranidia. Preglabelární rýha nevýrazná. Oční lišty probíhají transverzálně přibližně od poloviny LA (sag.) a jsou distálně zakončeny mírně obloukovitě prohnutými (tr.) palpebrálními laloky laterálního průběhu. Palpebrální laloky zasahují (sag.) přibližně do poloviny délky kranidia. Lícní švy opistopární, dorzo-laterálního průběhu.

Hypostom pravděpodobně stále ještě konterminantní (obr. 12), dlouhý cca 0,5 mm. Anterirorní křidélka mírně transverzálně rozšířená. Přední okraj hypostomu v obrysu konvexně prohnutý. Centrální lalok parabolický. Posteriorní lalok polokruhovitý s jedním krátkým párem marginálních trnů na laterálních okrajích.




**Obr. 8** – Grafy závislosti délky a šířky. **A**, protaspidní stádia *Sao hirsuta* Barrande, 1846. **B**, protaspidní stádia *Sao hirsuta* ? Barrande, 1846, společně protaspidními stádii *Sao hirsuta* Barrande, 1846 z grafu A; y, rovnice regresní přímky; r, korleační koeficient; n, počet měřených jedinců.

Thorax složen ze 4-6 segmentů. Axiální část se posteriorně mírně zužuje. Pleurální části v profilu (tr.) mírně konvexně prohnuté, distálně zakončené pleurálními trny.

Přechodné pygidium polokruhovité, složené z 5 segmentů. Pleurální části rozdělené interpleurálními rýhami na 4 segmenty. Každý pleurální segment zakončen distálně pleurálními trny.

Celkový počet postcephalických segmentů je v rámci jednotlivých meraspidních stupňů následující: M4-5 (9), M5-5 (10), M6-5 (11).

**Diskuze:** V rámci této vývojové fáze existuje mezi kranidii určitý stupeň morfologické variability podobně jako u fáze 1.

**Poznámky:** V rámci této morfologie kranidia byli rovněž zaznamenáni tři artikulovaní jedinci meraspidních stupňů M0, M1 a M2 (MŠ 576, ČGS; MŠ 577, ČGS; Tab. II – I; Tab. III – D, H). Kromě morfologie kranidia, která by v případě těchto stupňů (M0, M1 a M2) měla odpovídat fázi 1, a větších rozměrů (oproti ostatním jedincům stejných meraspidních stupňů, obr. 9/A), se tito jedinci odlišují rovněž velmi krákými marginálními trny na přechodném pygidiu. Jejich příslušnost k druhu *S. hirsuta* je v tuto chvíli, vzhledem k malému počtu jedinců, velmi diskutabilní. Na obr. 9-11 jsou tito jedinci uvedeni jako *S. hirsuta* ?.

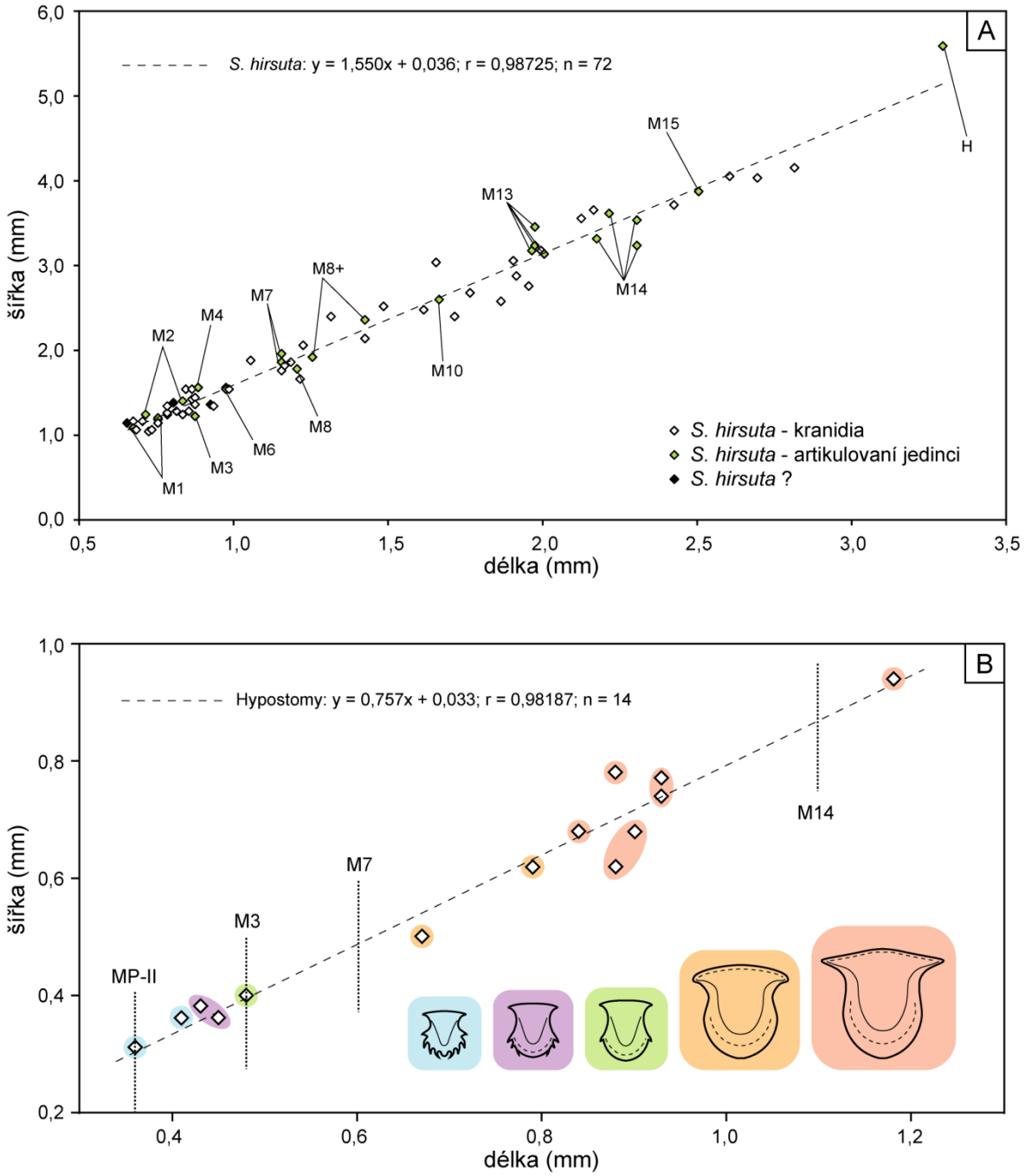
### 5.2.3 Meraspidní období fáze 3 vývoje kranidia

Obr. 6/C1, C2; Tab. IV – C-H.

**Studovaný materiál:** 3523 (ČGS), MŠ 11461a (ČGS), MŠ 11467 (ČGS), MŠ 583 (ČGS), MŠ 588 (ČGS), MŠ 9580 (ČGS), MŠ 9596 (ČGS), L 12514 (NM), L 12516 (NM), L 12517 (NM).

**Popis:** Kranidium v obrysu subrektangulární, 1,16-1,43 mm dlouhé a 1,8-2,4 mm široké. Morfologie exoskeletonu se od fáze 1 liší v následujících znacích. Glabela ohraničena výraznou cirkumglabelární rýhou, rozdělena do čtyř laloků. Všechny glabelární laloky přibližně stejné šířky. SO hlubší a delší (sag.) než S1, S2 a S3. Anteriorní lem úzký (sag.) oddělen anteriorní rýhou. Posteriorní rýhy lehce prohnuty anteriorně, probíhají transverzálně od SO, distálním směrem se mírně rozšiřují. Rostrální deska svou délkou (sag.) přibližně odpovídá délce anteriorního lemu. Šířka (tr.) rostrální desky je přibližně shodná s šířkou LA.

Hypostom natantní (obr. 12), dlouhý 0,6-0,8 mm. Anterirorní okraj v obrysu konvexně prohnutý, transverzálně vybíhající do krátkých křidélek. V profilu je anteriorní okraj konkávně prohnutý. Centrální lalok parabolického obrysu, v profilu konvexně prohnutý. Posteriorní lalok kruhovitý konvexního profilu, bez marginálních trnů.




**Obr. 9** – Grafy závislosti délky a šířky. **A**, postprotaspidní kranidia *Sao hirsuta* Barrande, 1846, M1-M15 označují meraspidní stupně, H označuje holaspidní stádium; y, rovnice regresní přímky; r, korleační koeficient; n, počet měřených jedinců. **B**, hypostomy *Sao hirsuta* Barrande, 1846, vertikální linie označují délku hypostomů u konkrétních stádií/stupňů; MPII, metaprotaspis II – A, M3-M14, meraspidní stupně; y, rovnice regresní přímky; r, korleační koeficient; n, počet měřených jedinců.

Thorax složen ze 7-9 segmentů. Axiální část oddělena výraznými laterálními rýhami, anteriorně přibližně stejné šířky jako LO, posteriorně se mírně zužuje. Pleurální části v profilu (tr.) konvexně prohnuté, distálně zakončené pleurálními trny.

Přechodné pygidium polokruhovité, složené z 5 segmentů. Axiální část se posteriorně zužuje. Pleurální části rozdělené interpleurálními rýhami na 5 segmentů.

Celkový počet postcephalických segmentů v rámci jednotlivých meraspidních stupňů je následující: M7-5 (12), M8-5 (13), M9-5? (14).

### 5.2.4 Meraspidní období fáze 4 vývoje kranidia

Obr. 7/B1, B2; Tab. V – A-J, VI – B-E.

**Studovaný materiál:** 3216 (ČGS), MŠ 11465 (ČGS), MŠ 471 (ČGS), MŠ 587 (ČGS), MŠ 9593 (ČGS), L 12520 (NM), L 12521 (NM), L 12522 (NM), L 12523 (NM), L 12524 (NM), L 12525 (NM), L 12526 (NM), L 12527 (NM), L 12528 (NM), L 12529 (NM).

**Popis:** Cephalon o délce cca 1,5-2,0 mm a šířce cca 2,5-3,0 mm. Morfologicky se shoduje (včetně hypostomu) s morfologií cephalonu holaspidního období (i když zde existuje určitá morfologická variabilita).

Thorax složen z 10-16 segmentů. Morfologicky velmi podobný fázi 3, liší se především počtem segmentů. Pleurální části přibližně v polovině (tr.) ohnuty mírně postero-ventrálně, distálně zakončeny krátkými pleurálními trny.

Přechodné pygidium polokruhovité, složené z 3-5 segmentů. Morfologicky se v meraspidních stupních M10-M14 podobá pygidiu ve fázi 3. V meraspidních stupních M15 a M16 je posteriorní část přechodného pygidia (poslední dva segmenty) bez marginálních trnů.

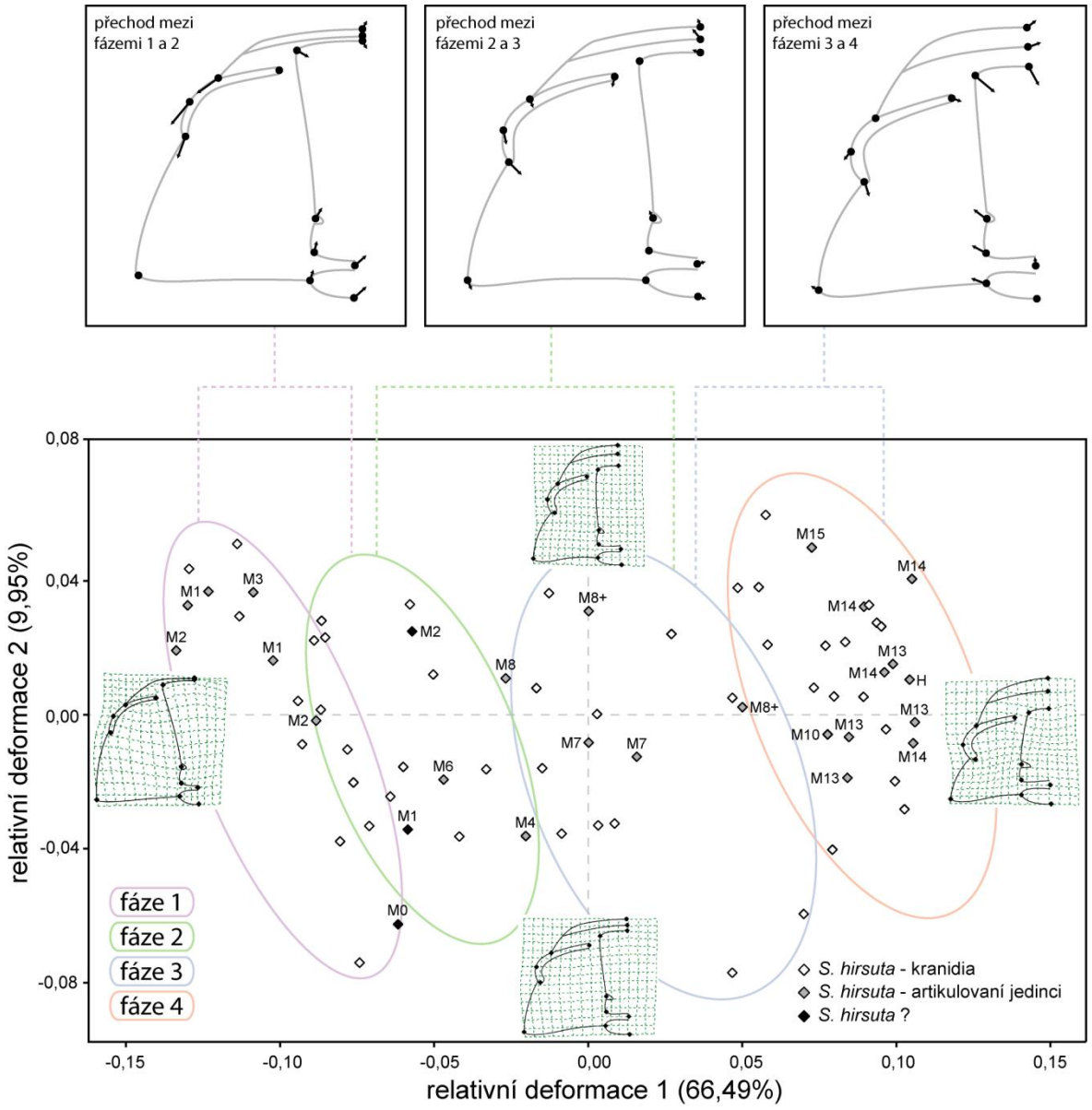
Celkový počet postcephalických segmentů v rámci jednotlivých meraspidních stupňů je následující: M10-4 (14), M10-5 (15), M11-4? (15), M12-4? (16), M13-4 (17), M14-4 (18), M15-4 (19), M16-3 (19).

**Diskuze:** Nepřítomnost marginálních trnů na posteriorní části protopygidia u M15 a M16 je způsobena vznikem segmentů pygidia *sensu stricto* (viz kap. 6.4; obr. 7/B1, B2).

## 5.3 Holaspidní období

Obr. 7/A1-A4, B3; Tab. VI – A, F-H.

**Studovaný materiál:** MŠ 9613 (ČGS), L 12530 (NM), L 12532 (NM), L 12533 (NM), L 12534 (NM), L 12535 (NM), L 12536 (NM), L 12537 (NM), L 12538 (NM), L 12559 (NM).




**Obr. 10** – Změna morfologie v průběhu ontogeneze vyjádřená analýzou hlavních komponent relativní deformace 1 (66,49% variability) a relativní deformace 2 (9,95% variability), se znázorněnou pozicí jednotlivých měřených kranidií. Deformační mřížky ukazují maximální variabilitu konfigurace landmarků na základě relativní deformace 1 a relativní deformace 2; M1-M15 označují meraspidní stupně, H označuje holaspidní stádium. Označení jednotlivých fází vývoje kranidia je orientační. Nahoře označeny vektory relativního pohybu jednotlivých landmarků mezi fázemi vývoje kranidia.

**Popis:** Cephalon v obrysu polokruhovitý, širší než delší, cca 2-9 mm dlouhý, cca 3-15 mm široký. Glabela se zužuje anteriorně, je ohraničena hlubokými laterálními rýhami a preglabelárním polem. Preglabelární pole v profilu konkávně prohnuté. SO, S1, S2 a S3 hluboké, probíhající transverzálně. L1, L2 a L3 rozděleny mediální rýhou na dvě poloviny. LA v posteriorní části výrazně prohnutý anteriorně. LO nese jeden dlouhý mediální trn a několik kratších trnů laterálních. Marginální lem v profilu konvexní, oddělen hlubokou

rýhou od zbytku cephalonu. Anteriorní část marginálního lemu je v transverzálním profilu konvexně klenutá. Posteriorní část marginálního lemu se směrem k LO zužuje a nedosahuje k jeho laterálnímu okraji. Oční lišty probíhají transverzálně od LA a jsou distálně zakončeny klenutými palpebrálními laloky. Palpebrální laloky zasahují (exsag.) svým posteriorním okrajem přibližně do úrovně L2-S1. Lícní švy opistopární. Anteriorní ramena lícních švů se sbíhají k sobě; probíhají od anteriorního okraje palpebrálního laloku k anteriornímu okraji cephalonu. Posteriorní ramena lícních švů se rozbíhají od sebe; vybíhají od postero-laterálního okraje palpebrálního laloku a posteriorní okraj cephalonu protínají v distální části posteriorního lemu. Vnější okraje volných lící jsou obloukovitě prohnuté, posteriorně zakončené krátkými lícními trny. Všechny v profilu konvexní části cephalonu jsou pokryty drobnými trny.

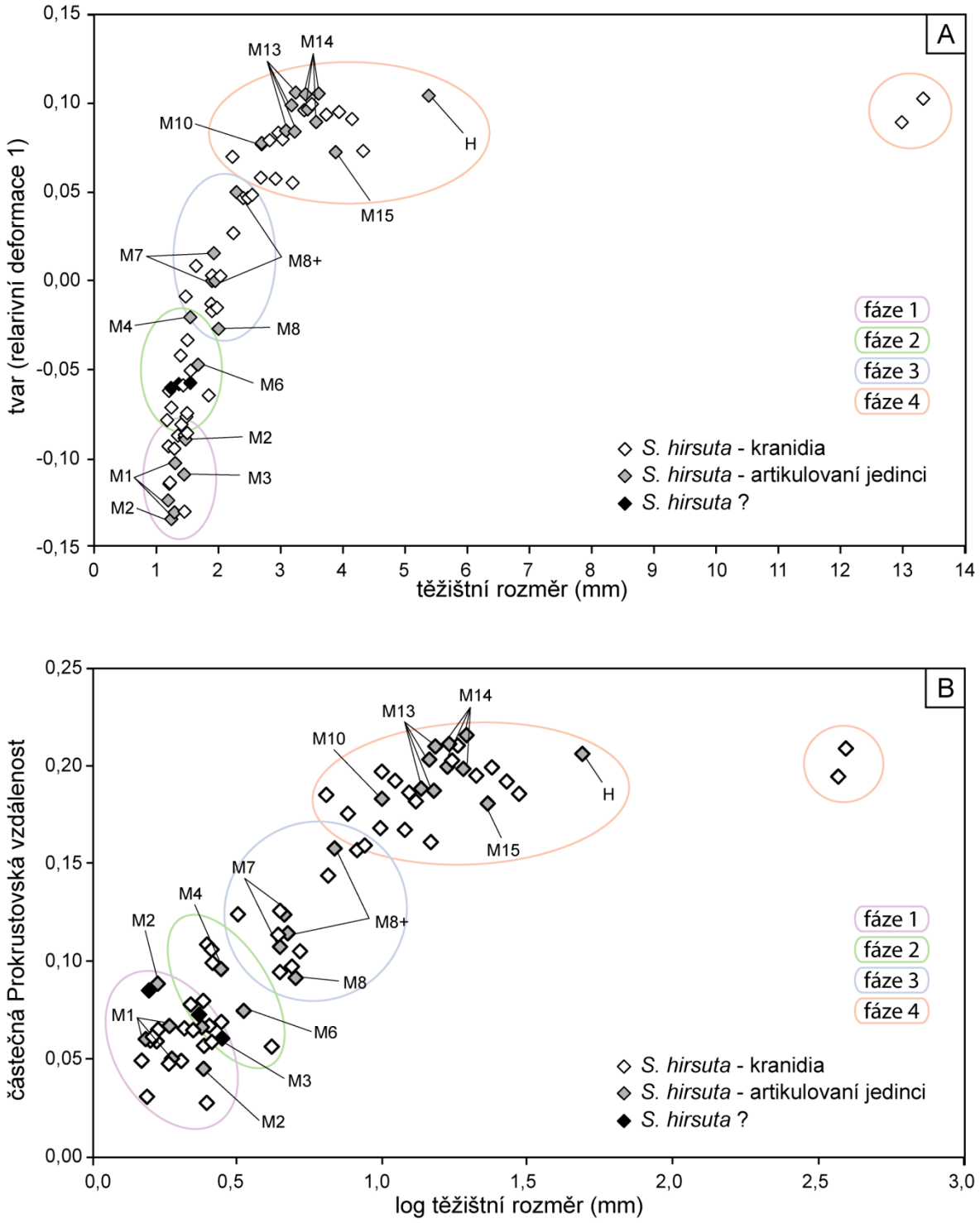
Duplikatura cephalonu šířkou odpovídá přibližně šířce marginálního lemu. Na duplikatuře jsou vyvinuty terasovité linie. Rostrální deska přibližně lichoběžníkovitého tvaru, šířkou (tr.) odpovídá přibližně šířce LA. Duplikatura posteriorní části LO velmi úzká (sag.).

Hypostom natantní (obr. 12); centrální lalok parabolický v profilu konvexní, posteriorní lalok polokruhovitý v profilu konvexní. Anteriorní okraj hypostomu v obrysu konvexní, v profilu konkávní; anteriorní křidélka transverzálně rozšířená.

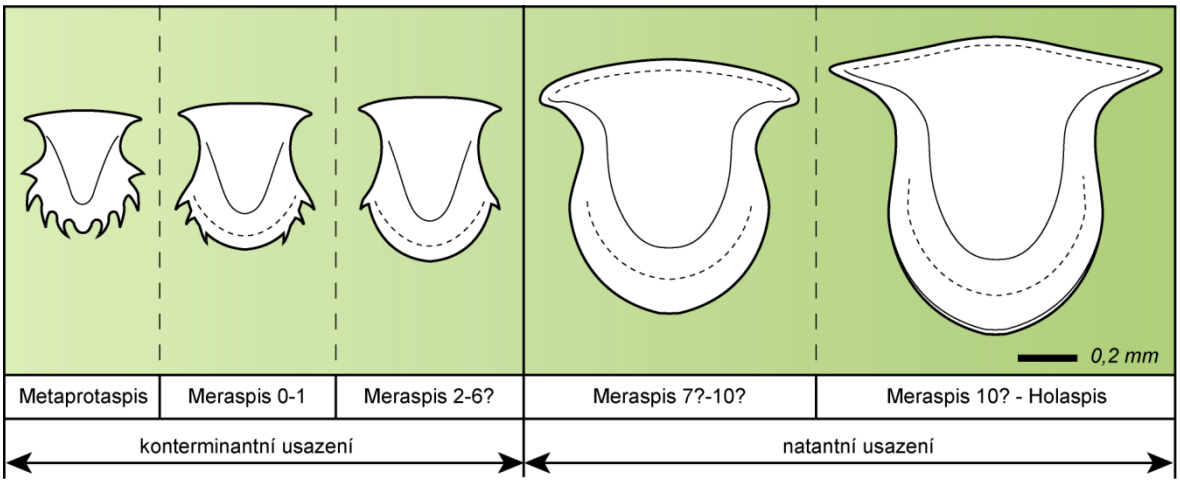
Thorax je tvořen sedmnácti segmenty. Axiální část oddělena párem subparalelních axiálních rýh. Jednotlivé segmenty thoraxu se posteriorně zužují. Pleurální části přibližně v polovině ohnuty distálními konci mírně ventrálně a posteriorně. Pleurální rýhy výrazné, distálním směrem se zužují. Distální konce pleur jsou v posteriorní části zakončeny tupými trny. Pleurální části jsou, s výjimkou axiálních rýh a pelurálních rýh, pokryty drobnými trny. Axiální prstence jsou opatřeny jedním dlouhým mediálním trnem a kratšími trny laterálními. Na anteriorním okraji každého axiálního prstence je vyvinut artikulační poloprstenec.

Pygidium v obrysu přibližně šestiúhelníkového tvaru, širší než delší, nese dva axiální prstence. Pleurální části pygidia s jedním párem pelurálních rýh a jedním párem interpleurálních rýh. Z anteriorního okraje axiální části pygidia vybíhá artikulační poloprstenec.

**Poznámky:** Žádné výrazné změny během stárnutí v průběhu holaspidního období nebyly pozorovány.




**Obr. 11** – Změna morfologie v průběhu ontogeneze. **A**, graf závislosti těžištního rozměru a relativní deformace 1 u postprotaspidních stádií/stupňů *Sao hirsuta* Barrande, 1846, M1-M15 označují meraspidní stupně, H označuje holaspidní stádium. **B**, graf závislosti logaritmu těžištního rozměru a částečné Prokrustovské vzdálenosti u postprotaspidních stádií/stupňů *Sao hirsuta* Barrande, 1846, M1-M15 označují meraspidní stupně, H označuje holaspidní stádium. Označení jednotlivých fází vývoje kranidia je orientační.




**Obr. 12** – *Sao hirsuta* Barrande, 1846, rekonstrukce hypostomů v průběhu ontogeneze. Přiřazení ke konkrétním stádiím/stupňům je orientační (vyjma nejmenšího metaprotaspidního hypostomu).

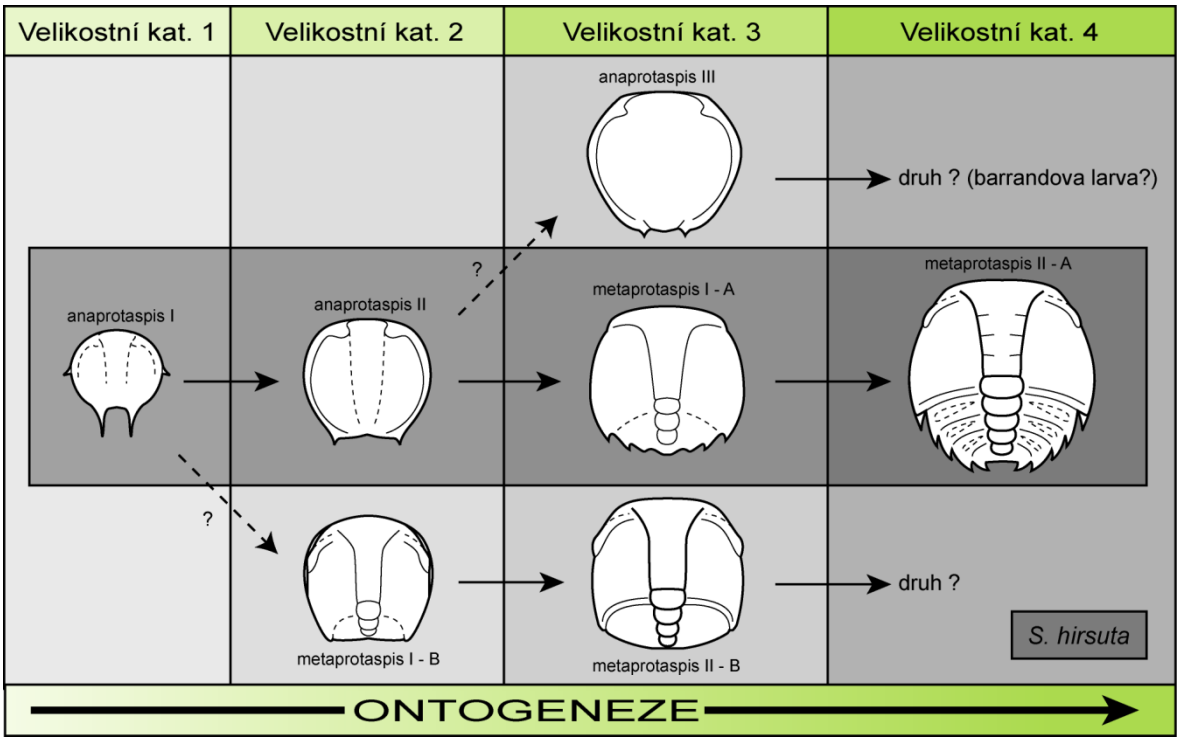
# 6 Diskuze

## 6.1 Protaspidní stádia

Protaspidní stádia uváděná v kap. 5.1 byla v předchozích publikacích až na výjimky (např. Whittington, 1957) přiřazována k druhu *S. hirsuta*. Biometrická měření a detailní morfologické studie provedené v rámci této práce ukazují, že vztahy mezi těmito stádii jsou ve skutečnosti mnohem složitější.

U trilobitů pravděpodobně existovala malá velikostní variabilita u protaspidních instarů, takže lze poměrně dobře odlišit shluky představující tyto instary (např. Aubril, 2005, obr. 6; Aubril, 2006, obr. 5; Crônier, 2007, obr. 7; Edgecombe a kol., 1988, obr. 4; Chatterton a kol., 1990, obr. 3; Lee a Chatterton, 2005a, obr. 4; Lee a Chatterton, 2005b, obr. 3; Park a Choi, 2009, obr. 2 a další). Graf závislosti délky a šířky (obr. 8/A) pro protaspidní stádia, která jsou v této práci řazena k druhu *S. hirsuta* (kap. 5.1), ukazuje několik takto odlišitelných shluků. Minimálně poslední dva z nich (dle velikosti) by na základě morfologie mohly představovat přirozené instary. Tyto shluky odpovídají stádiím označeným v této práci jako metaprotaspis I – morfotyp A a metaprotaspis II – morfotyp A.

První tři shluky jsou vzhledem k malému počtu jedinců poněkud problematické. Nicméně lze rozlišit dvě morfologicky odlišná stádia, která mohou představovat přirozené instary, v této práci označená jako anaprotaspis I a anaprotaspis II. Instary zde tedy pravděpodobně neodpovídají jednotlivým shlukům (obr. 8/A).




**Obr. 13** – Vztahy mezi protaspidními stádii. Plné šipky naznačují předpokládané vztahy, přerušované šipky alternativní možné vztahy. Rámeček označuje předpokládaná protaspidní stádia druhu *Sao hirsuta* Barrande, 1846. Rozměry velikostních kategorií viz obr. 8.

Vodítkem pro přirozený charakter takto stanovených shluků (podle morfologie i na základě délko-šířkové závislosti), na základě nichž je můžeme označovat jako instary, může být hodnota dyarova koeficientu. U recentních členovců se dyarův koeficient pohybuje v rozmezí hodnot od méně než 1 do 2,37 (Minelli, 2003). U trilobitů dyarův koeficient sledovali např. Palmer (1957), Chatterton a kol. (1990), Fusco a kol. (2004), Cederström a kol. (2010), Hughes a Fusco (2008). Dyarův koeficient trilobitů obvykle dosahuje hodnot v rozmezí 1,1 až 1,5 (Hughes a Fusco, 2008). Hodnoty vypočtené pro protaspidní stádia druhu *S. hirsuta* (viz tabulka 1) přibližně odpovídají hodnotám, které uvádí Chatterton a kol. (1990) pro protaspidní stádia kalymenidních trilobitů.

Graf závislosti délky a šířky (obr. 8/B) ukazuje rovněž jedince v této studii řazené k druhu *S. hirsuta*. Je však doplněn o jedince, kteří jsou morfologicky odlišní (anaprotaspis III, metaprotaspis I – morfotyp B a metaprotaspis II – morfotyp B). Metaprotaspis I – B zde velikostně odpovídá stádiu anaprotaspis II. Metaprotaspis II – B a anaprotaspis III odpovídají velikostí stádiu metaprotaspis I – A (s výjimkou největšího jedince metaprotaspis II – B, který odpovídá stádiu metaprotaspis II – A). Tato skutečnost dokazuje přítomnost minimálně tří samostatných ontogenetických trajektorií v průběhu protaspidního období (obr. 13). To může být způsobeno přítomností více taxonů ve

studovaném datasetu. Předpoklad, že uvedené morfotypy představují protaspidní stádia odlišných taxonů, nelze v současné době definitivně potvrdit. Vzhledem k vyšímu počtu taxonů trilobitů vyskytující se na lokalitách, z nichž pochází studovaný materiál (viz kap. 2.1.2), je to však velmi pravděpodobné.

Na základě morfologie a délko-šířkové závislosti na sebe pravděpodobně navazují následující stádia: metaprotaspis I – A a metaprotaspis II – A (marginální trny na protopygidiu, podobný tvar protokranidia); metaprotaspis I – B a metaprotaspis II – B (výrazné palpebrální laloky, protopygidium bez marginálních trnů); anaprotaspis I a anaprotaspis II (podobné umístění fossulí, zřetelná axiální část a pár posteriorních trnů). Poměrně úzké oční lišty a výrazné marginální trny na protopygidiu u metaprotaspidních stádií II – A naznačují, že tato stádia lze přiřadit k druhu *S. hirsuta*. Podobné znaky jsou přítomny rovněž u raných meraspidních stádií tohoto druhu.

Anaprotaspidní stádia I a II jsou Růžičkou (1943) i Šnajdrem (1958) rovněž řazena k druhu *S. hirsuta*. Naproti tomu Whittington (1957) neobhajuje přiřazení anaprotaspidních stádií k tomuto druhu, ale řadí je spíše k tzv. Barrandově larvě. Šnajdr (1958) však uvádí, že četnost anaprotaspidních stádií odpovídá četnosti metaprotaspidních stádií *S. hirsuta* spíše než Barrandově larvě. Tento názor se shoduje s výsledky této studie, přinejmenším pro anaprotaspidní stádium II. Podobná morfologická změna (metamorfóza?) mezi stádii anaprotaspis II a metaprotaspis I – A je dokumentována rovněž mezi protaspidními stádii jiných trilobitů (např. mezi stádii P1 a P2 u trilobita *Dimeropyge* sp., Chatterton a Speyer, 1997, obr. 160/1; mezi stádii *early* a *late protaspis stage* trilobita *Tsinania cannes*, Park a Choi, 2009, obr. 3). Barrandově larvě by mohlo předcházet, na základě četnosti výskytu, stádium anaprotaspis III spíše než anaprotaspis II.

Dva metaprotaspidní instary jsou charakteristické pro různé druhy trilobitů, např. *Flexicalymene senaria* (blíže Chatterton a kol., 1990). Chatterton a Speyer (1997) ovšem uvádějí, že metaprotaspidní stádia nemusejí u různých druhů trilobitů odpovídat homologickým úsekům ontogenetického vývoje. Nicméně počet protaspidních instarů bývá používán jako jeden z důkazů fylogenetické příbuznosti, nebo pro konstrukci kladogramů (např. Edgecombe a kol, 1988; Chatterton a kol., 1990).

Struktury připomínající terasovité linie na ventrálním povrchu duplikatury (Tab. II – K), dorzo-ventrálně zploštělý exoskeleton a relativně malý hypostom s krátkými trny, které jsou patrné na metaprotaspidním stádiu II – A, ukazují morfologii charakteristickou pro *adult-like* protaspidy ve smyslu Speyera a Chattertona (1989), u kterých se předpokládá bentický způsob života. Proto lze tvrdit, že bentický způsob života byl

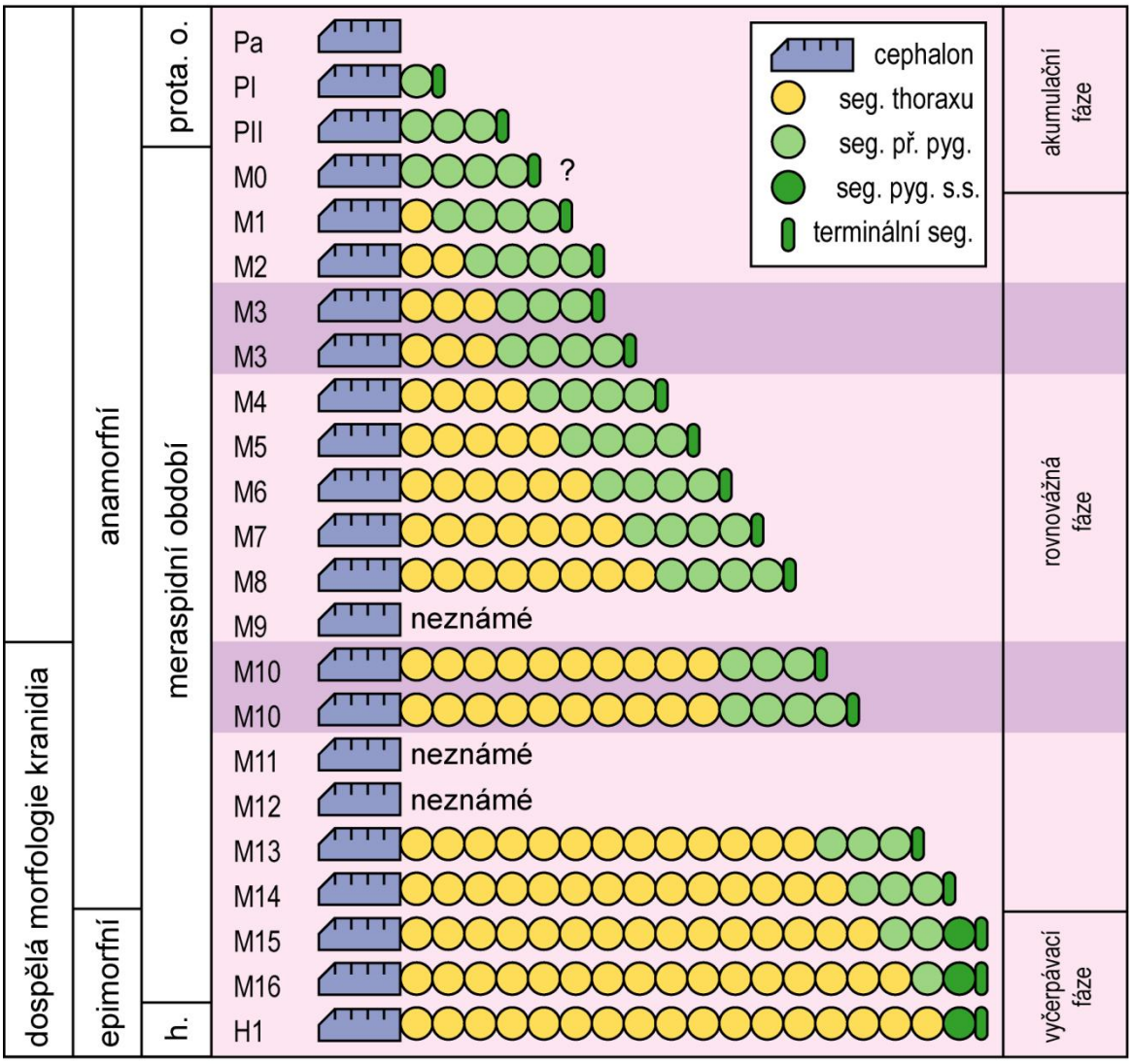
pravděpodobně charakteristický i pro tato stádia druhu *S. hirsuta*. Tento předpoklad může vysvětlovat malou paleogeografickou distribuci druhu *S. hirsuta* v rámci peri-Gondwany (např. Álvaro a kol., 2001).

Poněkud složitější je však situace u anaprotaspidních stádií. Chatterton a Speyer (1997) zmiňují, že dříve byl některými autory anaprotaspidním stádiím přisuzován planktonní způsob života. Vzhledem k jejich většinou dorzo-ventrálně zploštělému tvaru a hypostomu bez výrazných marginálních trnů lze u anaprotaspidních stádií předpokládat spíše bentický způsob života (Chatterton a Speyer, 1997). Nicméně dlouhé posteriorní trny v kombinaci s krátkými laterálními trny, které lze pozorovat na stádiu anaprotaspis I, by mohly sloužit jako balanční orgány (Clarkson, osobní komunikace, 2011). Podobné trny jsou vyvinuty i na některých *nonadult-like* protaspidech, u nichž se předpokládá planktonní způsob života (Speyer a Chatterton, 1989). Bohužel na žádném z anaprotaspidních stádií uváděných v této práci nebyl prokázán jakýkoliv jiný znak, na základě kterého by se tato stádia dala přiřadit k *nonadult-like* morfologii (např. *incurved* duplikatura, nebo dlouhé ventrolaterálně směřující trny na hypostomu, viz Chatterton a Speyer, 1997).

## 6.2 Kranidium

Ontogenetický vývoj kranidia druhu *S. hirsuta* se dá rozdělit do čtyř fází (viz kap. 5.2), v rámci nichž je jeho morfologie více či méně jednotná. Metodika vývojových fází (vývojových stádií) kranidia je často používána při popisu ontogeneze trilobitů s velkým počtem trupových článků (např. Palmer, 1957, 1958; Webster, 2007, 2009), kdy změny morfologie kranidia mezi jednotlivými meraspidními stupni jsou tak nepatrné, že nelze s jistotou přiřadit jednotlivé kranidium ke konkrétnímu stupni/stádiu. U druhu *S. hirsuta* lze vyčlenit následující čtyři fáze: fáze 1 (přibližně M0-M3), fáze 2 (přibližně M4-M6), fáze 3 (přibližně M7-M9) a fáze 4 (přibližně M10-H), které jsou víceméně odlišitelné i pomocí kvantitativních metod (viz obr. 10, 11).

Morfologická změna kranidia z fáze 1 do fáze 2 (obr. 10) je doprovázena především migrací palpebrálních laloků posteriorním směrem a jejich laterálním vyklenutím. Dále se vytváří preglabelární lem a rozšiřuje se (tr.) posteriorní část glabely a okcipitální prstenec. Změna tvaru palpebrálních laloků při přechodu z fáze 1 do fáze 2 dokládá změnu zorného pole.




**Obr. 14** – Vývoj segmentace v průběhu ontogeneze. Pa, anaprotaspis II ; PI, metaprotaspis I – A; PII – metaprotaspis II – A; M0-M16, meraspidní stupně 0-16; H1, holaspidní stádia; na levé straně je znázorněn rozsah anamorfního a epimorfního růstu a rozsah protaspidního období (prota. o.), meraspidního období a holaspidního období (h.); seg., segment; př. pyg., přechodné pygidium; pyg. s.s., pygidium *sensu stricto*.

Morfologická změna kranidia z fáze 2 do fáze 3 (obr. 10) je charakteristická vytvářením preglabelárního pole a mírným sagitálním protažením palpebrálních laloků. Je velmi pravděpodobné, že během této změny dochází k oddělení hypostomu od rostrální desky, tedy k přechodu z konterminantního usazení na natantní (viz kap. 6.3).

Přechod kranidia z fáze 3 do fáze 4 (obr. 10) se vyznačuje zvětšováním (sag.) preglabelárního pole (anteriorní okraj glabely migruje posteriorně), mírným prodloužením (sag.) palpebrálních laloků a výrazným zúžením (tr.) anteriorní části glabely. Tato změna mohla být spojena s přestavbou vnitřních orgánů jako reakce na změnu výživy (Fatka, osobní komunikace, 2012). Šnajdr (1958) popisuje, že mediální rýha na glabele se objevuje

u pozdně meraspidních stupňů. Přesný okamžik jejího vzniku se nepodařilo určit, je ale možné, že je spojen s nástupem fáze 4.

Během počátečních fází ontogeneze *S. hirsuta* (fáze 1, 2 a 3, viz obr. 11) je tedy pro kranidium charakteristický především alometrický růst. K nástupu dospělé morfologie dochází přibližně v meraspidním stupni M10 (počátek fáze 4). Od M10 převažuje izometrický růst a alometrické změny jsou u následujících stádií pouze minimální. Tento přechod mezi alometrickým a izometrickým růstem lze pozorovat na obr. 11/A, který znázorňuje vztah mezi velikostí (těžištní rozměr) a tvarem kranidia (podle relativní deformace 1).

Pokud změny v morfologii kranidia odrážejí určité změny ve způsobu života, lze na základě zjištěných skutečností předpokládat následující sled: změna zorného pole → oddělení hypostomu od rostrální desky → změna výživy → uspořádání trávícího systému na odlišný druh potravy (= změna tvaru glabely).

Postprotaspidní kranidia vykazují intrainstarovou velikostní variabilitou (obr. 9/A) a rovněž morfologickou variabilitou v rámci jednotlivých fází (obr. 10, 11). To ztěžuje přiřazení kranidia ke konkrétnímu stupni/stádiu pouze na základě jeho velikosti nebo morfologie. Podobnou velikostní variabilitu v rámci instarů uvádí také Palmer (1962). Přesto lze na základě délko-šířkových rozměrů určit stupeň/stádium s přesností ± 1.

## 6.3 Hypostom

Během ontogeneze docházelo ke změnám v morfologii a pozici hypostomu. Obecným pravidlem u protaspidních stádií je častá přítomnost marginálních trnů na hypostomech a konterminantní pozice hypostomu. Fortey a Whittington (1989) uvádějí, že přítomnost hypostomálních trnů u protaspidů je pravděpodobně synapomorfním znakem trilobitů. Všechna protaspidní stádia, u kterých je znám hypostom *in situ*, mají tento hypostom v kontaktu s duplikaturou nebo rostrální deskou (Fortey, 1990). Fortey (1990) rovněž předpokládá, na základě přítomnosti fossulí a nepřítomnosti preglabelárního pole, že hypostom byl v kontaktu s duplikaturou/rostrální deskou i u protaspidů, jejichž hypostomy nejsou známy. Nicméně Aubril a Feist (2006) oponují, že podle morfologie dorzálního exoskeletu nelze rozpoznat usazení hypostomu ve všech případech.

**Obr. 15** – Graf znázorňující vývoj segmentace v průběhu ontogeneze. Pa, anaprotaspis II ; PI, metaprotaspis I – A; PII – metaprotaspis II – A; M0-M16, meraspidní stupně 0-16; H1-Hn, holaspidní stádia; a-p, anamorfní protaspis; a-m, anamorfní meraspis; e-m, epimorfní meraspis; e-h, epimorfní holaspis; vertikální linie označují hranice významných segmentačně-artikulačních eventů.

Protaspidní stádia druhu *S. hirsuta* musela mít rovněž konterminantní pozici hypostomu, a to již od nejranějších stádií. Tuto hypotézu podporuje především konterminantní usazení hypostomu u raně meraspidních stádií (Tab. II – L; Tab. III – F). Je nepravděpodobné, že by během ontogeneze nejdříve došlo k připojení a opětovnému oddělení hypostomu. Důležitými znaky jsou rovněž výrazné fossule u anaprotaspidních stádií a nepřítomnost preglabelárního pole u metaprotaspidních stádií. Také tvar anteriorního okraje hypostomu, který je asociován s metaprotaspidním stádiem II – A, koresponduje s tvarem anteriorního okraje exoskeletu (Tab. II – E).

U druhů, které mají v dospělosti natantní usazení hypostomu, dochází v průběhu ontogeneze k jeho oddělení od duplikatury/rostrální desky a postupné migraci posteriorním směrem (Fortey, 1990). Přesné načasování oddělení hypostomu od rostrální desky nebylo dosud u druhu *S. hirsuta* známo. Fortey (1990) předpokládá, na základě Whittingtona (1959), že k tomuto oddělení dochází někdy v období mezi meraspidními stupni M1 a M6, přičemž M6 má už natantní usazení hypostomu. K tomuto závěru Fortey (1990) dospěl

nejspíše aproximací na základě objevení se preglabelárního pole (Whittington, 1959, obr. 88, jiné informace pravděpodobně neměl k dispozici). Na základě morfometrických dat uvedených v této studii lze předpokládat, že ke vzniku preglabelárního pole dochází při přechodu z fáze 2 do fáze 3 vývoje kranidia. To přibližně odpovídá přechodu z M6 do M7. Je tedy pravděpodobné, že v této fázi dochází rovněž k oddělení hypostomu od rostrální desky.

Přiřazení jednotlivých hypostomů, které nejsou asociovány s kranidiem nebo s artikulovaným jedincem, ke konkrétním stádiím je poněkud problematické. Nicméně, u všech jedinců různých ontogenetických stádií s hypostomem *in situ* dosahuje posteriorní okraj hypostomu přibližně k S1. Této skutečnosti se dá využít pro přibližnou korelaci hypostomu s velikostí kranidia. Stádia s hypostomem *in situ*, u kterých bylo možné změřit jeho délku, jsou zaznamenána na grafu (měření šířky se v tomto případě ukázalo jako velmi nepřesné z důvodu častého zakrytí laterálních částí hypostomu).

Hypostom druhu *S. hirsuta* prochází během ontogeneze radikálními morfologickými změnami (viz obr. 9/B, 12). Zatímco hypostom metaprotaspidního stádia II – A nese čtyři párové marginální trny a jeden trn nepárový, u následujících stádií všechny tyto trny postupně zanikají. Rané meraspidní stupně (M0 a M1) mají pouze tři páry marginálních trnů a následující stupně (M2-M6?) pouze jeden pár. Zároveň se zmenšuje relativní délka těchto trnů v poměru k velikosti hypostomu. Pozdější meraspidní stupně (M7? a dále) a holaspidní stádia již žádné trny nemají. Je zajímavé, že časový event oddělení hypostomu od rostrální desky přibližně odpovídá definitivnímu zmizení marginálních trnů. U pozdně meraspidních stupňů až holaspidních stádií dochází pouze k transverzálnímu rozšiřování anteriorních křidélek.

Hypostom protaspidních stádií *S. hirsuta* se svou morfologií podobá hypostomům některých kalymenidních protaspidů (např. Chatterton a kol., 1990). Protaspidní stádia kalymenidních trilobitů ovšem mají relativně delší marginální trny vůči velikosti hypostomu. Hypostomy raně meraspidních stádií připomínají například drobné hypostomy pterygometopoidů (Chatterton a Speyer, 1997, obr. 152/4).

Fortey a Owens (1999) předpokládají, že morfologie a usazení hypostomu může naznačovat určitou potravní strategii. Protože v průběhu ontogeneze druhu *S. hirsuta* se mění jak morfologie tak usazení hypostomu, lze se domnívat, že se mohla měnit i potravní strategie. Pozdně meraspidní a holaspidní jedinci (fáze 3 a 4) by mohli patřit, na základě natantní pozice hypostomu a jeho relativně konzervativní morfologii (obr. 12), mezi požírače částeček (*particle feeders*, ve smyslu Forteyho a Owense, 1999).

## 6.4 Segmentace

V průběhu ontogeneze dochází u trilobitů ke zvyšování počtu postcephalických segmentů (např. Barrande, 1852). Segmenty cephalonu jsou pravděpodobně vyvinuty v plném počtu (5?) již v protaspidním období (Hughes a kol., 2006). Metaprotaspidní stádia *S. hirsuta* mají zřetelně oddělený okcipitální segment a čtyři glabelární laloky, stejně jako stádia pozdější. U anaprotaspidích stádií studovaných v této práci se nepodařilo tyto laloky, stejně jako okcipitální segment, rozeznat.

Postcephalické segmenty byly pravděpodobně generovány ze subterminální růstové zóny (růstová zóna se nacházela na anteriorním okraji terminálního segmentu, např. Stubblefield, 1926; Hughes, 2003; Hughes a kol., 2006; Park a Choi, 2009) nebo z terminální růstové zóny (růstová zóna se nacházela posteriorně od terminálního segmentu, např. Cederström a kol. 2009). U druhu *S. hirsuta* se postcephalické segmenty poprvé objevují u metaprotaspidního stádia I – A. Toto stádium nese na protopygidiu dva segmenty. Přítomnost třetího segmentu, jak uvádí Šnajdr (1958) u některých jedinců, je diskutabilní, i když tuto možnost nelze zcela vyloučit. Metaprotaspidní stádium II má čtyři segmenty. Nepřítomnost stádia se třemi segmenty není problematická, protože ne vždy dochází mezi následujícími stádii ke vzniku pouze jednoho segmentu (např. Crônier, 2010, Hughes a kol., 2006). Cederström a kol. (2010) uvádí u druhu *Strenuaeva inflata* v počátečních fázích ontogeneze (do M6) uvolňování více segmentů při jednotlivých instarech než v pozdějších fázích. Vývoj postcephalické segmentace druhu *S. hirsuta* během protaspidního období až do meraspidního stupně M0 lze přirovnat k akumulační fázi (*accumulation phase* ve smyslu Kopaska-Merkela, 1987).

V průběhu meraspidního období je počet postcephalických segmentů rozdělován na segmenty thoraxu a segmenty přechodného pygidia. Pygidium v pravém slova smyslu vzniká u druhu *S. hirsuta* až ke konci meraspidního období (u M15, viz obr. 7/B1, 14; terminální segment je pravděpodobně homologický od nejranějších stádií, záleží na tom, zda segmenty byly generovány subterminálně nebo terminálně). Od meraspidního stupně M1 dochází k nástupu rovnovážné fáze (*equilibrium phase* ve smyslu Simpsona a kol., 2005), tedy rychlost vzniku nových segmentů v přechodném pygidiu se rovná rychlosti vypouštění segmentů do thoraxu. V průběhu této fáze však dochází ke dvěma přerušením ve stupních M3 a M10 (obr. 14, 15). Bohužel v tuto chvíli nejsou známy meraspidní stupně M9, M11 a M12, což může být způsobeno buď jejich absencí v průběhu ontogeneze, nebo nebyly během studia zaznamenány. Zajímavé je zjištění, že v první části meraspidního

období (zhruba do stupně M8 nebo M10) je až na výjimky na přechodném pygidiu vyvinuto pět segmentů, zatímco ve druhé části (M13 až M15) jsou tyto segmenty pouze čtyři.

Šnajdr (1958) uvádí, že počet segmentů v přechodném pygidiu se ke konci meraspidního období snižuje. Barrande (1852) pozoroval, že úplného počtu postcephalických segmentů (tj. 19) je dosaženo při meraspidním stupni M16 (16 segmentů thoraxu a 3 segmenty přechodného pygidia, včetně segmentu terminálního). Nicméně v této práci byl potvrzen úplný počet postcephalických segmentů již v meraspidním stupni M15 (15 segmentů thoraxu a 4 segmenty přechodného pygidia, včetně segmentu terminálního). V následujících stádiích se počet segmentů přechodného pygidia postupně snižuje až na počet dvou, který je dosažen při nástupu holaspidního stádia (změny segmentace a morfologie v koncové fázi vývoje přechodného pygidia/pygidia jsou znázorněny na obr. 7/B1-B3), což odpovídá vyčerpávací fázi (*depletion phase* ve smyslu Simpsona a kol., 2005).

Ontogenetický vývoj trilobitů byl hemianamorfní (např. Fusco a kol., 2004; Hughes a kol., 2006). Anamorfní růst (vznik nových segmentů) převažující u juvenilních stádií byl u pozdějších stádií nahrazen epimorfním růstem (stabilní počet segmentů). Hughes a kol. (2006) upozornili na nesoulad mezi přechodem z anamorfního na epimorfní růst, vzhledem k nástupu poslední artikulace (= nástup holaspidního období). V současné době jsou u trilobitů, na základě výše uvedeného, známy tři druhy ontogenetického vývoje (viz Hughes a kol., 2006):

**Hypoprotomerický** – k nástupu epimorfního růstu dochází před nástupem holaspidního obodobí.

**Synarthromerický** – k nástupu epimorfního růstu dochází souběžně s nástupem holaspidního obodobí.

**Protarthrický** – k nástupu epimorfního růstu dochází po nástupu holaspidního obodobí.

V průběhu ontogenetického vývoje druhu *S. hirsuta* je nejprve dosaženo úplného počtu segmentů (= přechod k epimorfnímu růstu, u M15) a až poté nastupuje holaspidní období. Vývoj druhu *S. hirsuta* je tedy hypoprotomerický. Podobný typ vývoje s počáteční akumulační fází, následující rovnovážnou fází a ukončeného vyčerpávací fází Hughes a kol. (2006) popisují rovněž na druzích *Ctenopyge* (*Eoctenopyge*) *angusta* (Ptychopariida, kambrium) a *Stenoblepharum astinii* (Proetida, ordovik). Crônier (2010) popisuje podobný vývoj také na druhu *Nephranops incisus incisus* (Phacopida, devon).

Skutečnost, že většina trilobitů má hypoprotomerický vývoj (Hughes a kol., 2006) a že tento typ vývoje mají i kambričtí trilobiti jako *S. hirsuta*, může být důležitá pro pochopení jejich fylogenetických vztahů. Lze předpokládat, že hypoprotomerický vývoj může představovat původní typ vývoje u trilobitů. Důkazem může být mimo jiné i to, že ostatní typy vývojů (synarthromerický a protarthrický) se často objevují u více odvozených skupin (např. Crônier, 2010; Hughes a kol., 2006).

# 7 Závěr

1) Morfometrickými analýzami provedenými v této studii byl u druhu *S. hirsuta* zjištěn přechod mezi alometrickým a izometrickým růstem a postupné změny morfologie kranidia v průběhu ontogenetického vývoje.
2) Byla prokázána intrainstarová velikostní variabilita kranidií, která ztěžuje jejich detailnější členění do postprotaspidních stádií/stupňů.
3) Biometrickými analýzami, studiem segmentace, morfologie, růstových faktorů a srovnáním s protaspidními stádii jiných druhů byly prokázány čtyři protaspidní instary (dva anaprotaspidní a dva metaprotaspidní) druhu *S. hirsuta*.
4) V rámci protaspidních stádií a meraspidních stupňů bylo zjištěno několik odlišných morfotypů, které by mohly náležet jiným taxonům než druhu *S. hirsuta*.
5) Na základě prokázání *adult-like* morfologie u metaprotaspidních stádií lze předpokládat, že tato stádia byla nejspíše bentická, což může vysvětlovat malou paleogeografickou distribuci v rámci peri-Gondwany.
6) Poprvé byly detailně studovány změny morfologie a usazení hypostomu *S. hirsuta* v průběhu jeho ontogenetického vývoje.
7) Studium segmentace ukázalo, že *S. hirsuta* měl hypoprotomerický typ vývoje, s terminální vyčerpávací fází, což může být přínosné pro pochopení fylogenetických vztahů v rámci třídy trilobita.

# Literatura


ÁLVARO, J.J. & VIZCAÏNO, D. 1997. Revision des Trilobites Solenopleuropsinae du Cambrien moyen de la Montagne Noire (France). *Geobios 30 (4)*, 541–561.

ÁLVARO, J.J., ELICKI, O., GEYER, G., RUSHTON, A.V.A. & SHERGOLD, J.H. 2001. Palaeogeographical controls on the Cambrian trilobite immigration and evolutionary patterns reported in the western Gondwana margin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 195*, 5–35.

ÁLVARO, J.J., VIZCAÏNO, D., KORDULE, V., FATKA, O. & PILLOLA, J.L. 2004. Some solenopleurine trilobites from the Languedocian (Late Mid Cambrian) of Western Europe. *Geobios 37*, 135–147.

ANGELIN, N.P. 1854. Palaeontologica Scandinavica. Pars I: Crustacea formationis transitionis, 21-92. *In* SAMPSON & WALLIN (eds.) *Academiae Regiae Scientarum Suecanae (Holmiae)*. Stockholm.

BARRANDE, J. 1846. *Notice préliminaire sur le Systême silurien et les Trilobites de Bohême*. 97 pp. Hirschfeld, Leipzig.

BARRANDE, J. 1852. *Systême silurien du centre de la Bohême: Ière partie, Crustacès: Trilobites*. 935 pp. Published by the author, Praha & Paris.

BEECHER, C.E. 1895. The larval stages of trilobites. *The American Geologist 16*, 166–197.

BERNARD, H.M. 1894. The systematic Position of the Trilobites. *Quartenary Journal of the Geological Society of London L*, 411–417.

BIGSBY, J.J. 1868. *Thesaurus Siluricus. The Fauna and Flora of the Silurian Period and Addenda*. 214 pp. John Van Voorst, London.

BOOKSTEIN, F.L. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data/Geometry and Biology*. 435 pp. Cambridge University Press, Cambridge.

BRUSCA, R.C. & BRUSCA, G.J. 2003. *Invertebrates*. 936 pp. Sinauer Associates, Massachusetts.

CEDERSTRÖM, P., AHLBERG, P., CLARKSON, E.N.K., NILSSON, C.H. & AXHEIMER, N. 2009. The lower Cambrian eodiscoid trilobite *Calodiscus lobatus* from Sweden: Morphology, Ontogeny and Distribution. *Palaeontology 52(3)*, 491–539.

CEDERSTRÖM, P., AHLBERG, P., NILSSON, C.H., AHLGREN, J. & ERIKSSON, M.E. 2010. Moulting, Ontogeny and sexual Dimorphism in the Cambrian Ptychopariid trilobite Strenuaeva inflata from the Northen Swedish Caledonides. *Palaeontology 53(1)*, 1–19.

CRÔNIER, C., AUFFRAY, J.C. & COURVILLE, P. 2005. A quantitative comparison of the ontogeny of two closely related phacopid species of the Upper Devonian. *Lethaia 38(1)*, 1–14.

CRÔNIER, C. 2007. Larval morphology and ontogeny of an Upper Devonian phacopid: *Nephranops* from Thuringia Germany. *Journal of Paleontology 81(4)*, 684–700.

CRÔNIER, C. 2010. Varied development of trunk segmentation in three related Upper Devonian phacopine trilobites. *Historical Biology 22(4)*, 341–347.

DROST, K., LINNEMANN, U., MCNAUGHTON, N., FATKA, O., KRAFT, P., GEMLICH, M., TONK, C. & MAREK, J. 2004. New data on the Neoproterozoic-Cambrian geotectonic setting of the Teplá-Barrandian volcano-sedimentary successions: geochemistry, U-Pb zircon ages, and provenance (Bohemian Massif, Czech Republic). *International Journal of Earth Science (Geologische Rundschau) 93*, 742–757.

DRYDEN, I.L. & MARDIA, K.V. 1998. *Statistical Shape Analysis*. 172 pp. John Wiley, New York.

DYAR, G.H. 1890. The number of moults of lepidopterous larvae. *Psyche 5*, 420–422.

DVOŘÁK, J. & RŮŽIČKA, B. 1972. *Geologická minulost Země*. 763 pp. Státní nakladatelství technické literatury, Praha.

EDGECOMBE, G.D., SPEYER, S.E. & CHATTERTON, B.D.E. 1988. Protaspid larvae and phylogenetics of Encrinurid trilobites. *Journal of Paleontology 62(5)*, 779–799.

FATKA, O. 1990. Das Kambrium von Skryje und Týřovice, 12–17. *In* WEIDERT, K.H. (ed.) *Klassische Fundstellen der Paläontologie, Band 2*. Goldschneck.

FATKA, O. 2004. Association of fossils and history of research at the Týřovice – „Pod hruškou“ locality (Middle Cambrian, Skryje-Týřovice Basin, Barrandian area). *Journal of the Czech Geological Society 49(3–4)*, 107–117.

FATKA, O. & MERGL, M. 2009. The ‘microcontinent’ Perunica: status and story 15 years after conception, 65–101. *In* BASSETT, M.G. (ed.) *Early Palaeozoic peri-Gondwana terranes: New insights from tectonics and biogeography. Geological Society of London, Special Publications 325*.

FATKA, O., MICKA, V., SZABAD, M., VOKÁČ, V. & VOREL, T. 2011. Nomenclature of Cambrian lithostratigraphy of the Skryje-Týřovice Basin. *Bulletin of Geosciences 86(4)*, 841–858.

FATKA, O. 2011. Kambrium na Křivoklátsku. *Bohemia centralis 31*, 33-47.

FORTEY, R.A. & WHITTINGTON, H.B. 1989. The Trilobita as a natural group. *Historical Biology 2*, 125–138.

FORTEY, R.A. 1990. Ontogeny, hypostome attachment and trilobite classification. *Palaeontology 33(3)*, 529–576.

FORTEY, R.A. & OWENS, R.M. 1999. Feeding habits in trilobites. *Palaeontology 42(3)*, 429–465.

FUSCO, G., HUGHES, N.C., WEBSTER, M. & MINELLI, A. 2004. Exploring developmental modes in a fossil arthropod: growth and trunk segmentation of the trilobite *Aulacopleura konincki*. *American Naturalist 163(2)*, 167–183.

GEYER, G., ELICKI, O., FATKA, O. & ZYLIŃSKA, A. 2008. Cambrian, 155–202. *In* MCCANN, T. (ed.) *Geology of Central Europe*. Geological Society of London, London.

GEYER, G. 2010. Cambrian and lowermost Ordovician of the Franconian Forest, 78–92. *In* FATKA, O. & BUDIL, P. *The 15th Field Conference of the Cambrian Stage Subdivision Working Group (Abstracts and Excursion Guide)*. Czech Geological Survey, Praha.

GOZALO, R., LIÑÁN, E. & ÁLVARO, J. 1994. Trilobites de la Subfamilia Solenopleuropsinae Thoral, 1947 del Cámbrico Medio de la Unidad de Alconera (Zona de

Ossa-Morena, SO de Españia). *Boletin de la Real Sociedad Españiola de Historia Natural 89(1-4)*, 43–54.

GÜRICH, G. 1909. *Leitfossilien. Erste Lieferung: Kambrium-Silur*. 96 pp. Berlin.

HAMMER, Ø. & HARPER, D.A.T. 2006. *Paleontological Data Analysis*. 351 pp. Blackwell Publishing, Oxford.

HARRINGTON, H.J., HENNINGSMOEN, G., HOWELL, B.F., JAANUSSON, V., LOCHMAN-BALK, C., MOORE, R.C., POULSEN, C., RASETTI, F., RICHTER, E., RICHTER, R., SCHMIDT, H., SDZUI, K., STRUVE, W., TRIPP, R., WELLER, J.M. & WHITTINGTON, H.B. 1959. Systematic descriptions, 170–526. *In* MOORE, R.C. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. O, Arthropoda 1*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.

HAVLÍČEK, V. 1949. Paleontologický důkaz kambria v Železných horách. *Věstník Státního geologického Ústavu Československé Republiky 24(5-6)*, 331–333.

HAVLÍČEK, V. 1966. Střední kambrium v širším okolí Skryjí (Middle Cambrian in the area of Skryje). *Zprávy o geologických výzkumech v roce 1965*, 103–105.

HAVLÍČEK, V. 1971. Stratigraphy of the Cambrian of Central Bohemia. *Sborník geologických věd, Geologie 20*, 7–52.

HAVLÍČEK, V. 1980. Vývoj paleozoických pánví v Českém masivu (kambrium-spodní karbon). *Sborník geologických věd, Geologie 34*, 31–65.

HAVLÍČEK, V. 1992. Kambrium, 31–55. *In* CHLUPÁČ, I., HAVLÍČEK, V., KŘÍŽ, J., KUKAL, Z. & ŠTORCH, P. *Paleozoikum Barrandienu (kambrium-devon)*. Vydavatelství Českého geologického ústavu, Praha.

HAWLE, I. & CORDA, A.J.C. 1847. Prodrom einer Monographie der böhmischen Trilobiten. *Abhandlungen der königlichen böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften 5(5)*, 119–292.

HORNÝ, R. & BASTL, F. 1970. *Type specimens of fossils in the National Museum Prague. Trilobita. Vol. 1*. 354 pp. Národní muzeum, Praha.

HUGHES, N.C. 2003. Trilobite body patterning and the evolution of arthropod tagmosis. *BioEssays 25(4)*, 386–395.

HUGHES, N.C. 2005. Trilobite construction: building a bridge across the micro and macroevolutionary divide, 138–158. *In* BRIGGS, D.E.G. (ed.) *Evolving Form and Function: Fossils and Development.* New Haven: Peabody Museum of Natural History, Yale University.

HUGHES, N.C., MINELLI, A. & FUSCO, G. 2006. The ontogeny of trilobite segmentation: a comparative approach. *Paleobiology 32(4)*, 602–627.

HUGHES, N.C. & FUSCO, G. 2008. Growth progression in trilobites: a preliminary study, 195–198. *In* RÁBANO, I., GOZALO, R. & GARCÍA-BELLIDO, D. (eds.) *Advances in trilobite research.* Cuadernos del Museo Geominero, nº 9. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.

HUPÉ, P. 1953a. Classification des Trilobites. *Annales de Paléontologie 39*, 1–110.

HUPÉ, P. 1953b. Quelques remarques sur la croissance et la segmentation des Trilobites. *Bulletin de la Société Geologique de France 3*, 3–11.

CHATTERTON, B.D.E., SIVETER, D.J., EDGECOMBE, G.D. & HUNT, A.S. 1990. Larvae and relationships of the Calymenina (Trilobita). *Journal of Paleontology 64(2)*, 255–277.

CHATTERTON, B.D.E. & SPEYER, S.E. 1997. Ontogeny, 173–247. *In* KAESLER, R.L. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. O, Arthropoda 1, Trilobita 1 (Revised).* Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.

CHLUPÁČ, I. 2002a. *Vycházky za geologickou minulostí Prahy a okolí*. 279 pp. Academia, Praha.

CHLUPÁČ, I. 2002b. *Geologická minulost České Republiky*. 436 pp. Academia, Praha.

CHLUPÁČ, I. & HAVLÍČEK, V. 1965. *Kodymirus* n. g., a new aglaspid merostome of the Cambrian of Bohemia. *Sborník geologických věd, Paleontologie 6*, 7–20.

JAHN, J.J. 1893. Ueber das Tejřovicer Cambrium. *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt 1893(12)*, 267–273.

JAHN, J.J. 1896. Ueber die geologischen Verhältnisse des Cambrium von Tejřovic und Skrej in Böhmen. *Jahrbuch der kaiserlich-königlichen geologischen Reichanstalt 45(4)*, 641–790.

JARKA, J. 1940. Příspěvek k poznání stratigrafie skryjských břidlic cβ‘2. *Věstník Královské české společnosti nauk*, 1–17.

KACHLÍK, V. 2003. *Geologický vývoj území České republiky*. 64 pp. Správa úložišť radioaktivních odpadů, Praha.

KETTNER, R. 1916. O kambrických vyvřelinách v Barrandienu a jejich poměru k vrstvám krušnohorským. *Rozpravy II. třídy Českosloveské akademie věd a umění 25(38)*, 1–49.

KETTNER, R. 1923. Kambrium skrejsko-tejřovické a jeho okolí. *Sborník Státního geologického ústavu Československé republiky 3*, 5–63.

KORDULE, V. 2006. Ptychopariid trilobites in the Middle Cambrian of Central Bohemia (taxonomy, biostratigraphy, synecology). *Bulletin of Geosciences 81(4)*, 277–304.

KOPASKA-MERKEL, D.C. 1987. Ontogeny and evolution of an Ordovician trilobite. *SEPM Midyear Meeting Abstracts 4*, 43–44.

KREJČÍ, J. 1860. *Geologie čili nauka o útvarech zemských se zvláštním ohledem na krajiny československé. Vols 1–4 (incomplete)*. 510 pp. A. Augusta, Litomyšl.

KUKAL, Z. 1971. Sedimentology of Cambrian deposits of the Barrandian area. *Sborník geologických věd, Geologie 20*, 53–100.

KUŠTA, J. 1884. Ueber das Vorkommen von silurischen Thierresten in den Třemošnaer Conglomeraten bei Skrej. *Věstník Královské České společnosti nauk 1884*, 241–243.

MERGL, M. 2004. *Skryjsko-týřovické kambrium (exkurzní průvodce)*. 36 pp. Pedagogické centrum, Plzeň.

MINELLI, A. 2003. *The development of animal form: ontogeny, morphology, and evolution*. 323 pp. Cambridge University Press, Cambridge.

LEE, D.-CH. & CHATTERTON, B.D.E. 2005a. Protaspid ontogeny of *Bolaspidella housensis* (Order Ptychopariida, Class Trilobita), and other similar Cambrian protaspides. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences 96*, 21–41.

LEE, D.-CH. & CHATTERTON, B.D.E. 2005b. Protaspides of upper Cambrian *Aphelaspis* (Ptychopariida, Trilobita) and related Species with their taxonomic implications. *Palaeontology 48(6)*, 1351–1375.

LEROSEY-AUBRIL, R. & FEIST, R. 2005. Ontogeny of a new cyrtosymboline trilobite from the Famennian of Morocco. *Acta Palaeontologica Polonica 50(3)*, 449–464.

LEROSEY-AUBRIL, R. 2006. Ontogeny of *Drevermannia* and the origin of blindness in Late Devonian proetoid trilobites. *Geological Magazine 143(1)*, 89–104.

LEROSEY-AUBRIL, R. & FEIST, R. 2006. Late ontogeny and hypostomal condition of a new cyrtosymboline trilobite from the Famennian of Morocco. *Palaeontology 49(5)*, 1053–1068.

PALMER, A.R. 1957. Ontogenetic Development of Two Olenellid Trilobites. *Journal of Paleontology 31(1)*, 105–128.

PALMER, A.R. 1958. Morphology and Ontogeny of a Lower Cambrian Ptychoparioid Trilobite from Nevada. *Journal of Paleontology 32(1)*, 154-170.

PALMER, A.R. 1962. Comparative ontogeny of some opisthoparian, gonatoparian and proparian Upper Cambrian trilobites. *Journal of Paleontology 36(1)*, 87–96.

PARK, T.-Y. & CHOI, D.K. 2009. Post-embryonic development of the Furongian (late Cambrian) trilobite *Tsinania canens*: implications for life mode and phylogeny. *Evolution & Development 11(4)*, 441–455.

PARK, T.-Y. a CHOI, D.K. 2011. Constraints on using ontogenetic data for trilobite phylogeny. *Lethaia 44*, 250–254.

PETRÁNEK, J. 1952. Skrytá diskordance ve skryjském kambriu. *Rozpravy České akademie věd a umění, Třída II (matematicko-přírodovědecká) 62(4)*, 1–12.

POMPECKJ, F. 1896. Die Fauna des Kambriums von Tejřovic und Skrej in Böhmen. *Jahrbuch der kaiserlich-königlichen geologischen Reichanstalt 45*, 495–615.

PRANTL, F. 1947. O nalezišti zkamenělin Pod hruškou v skryjsko-týřovickém kambriu. *Věstník Musejního spolku královského města Rakovníka a politického okresu rakovnického 32*, 53–58.

PRANTL, F. 1952. *Život českých pramoří*. 390 pp. Přírodovědné vydavatelství, Praha.

PŘIBYL, A. 1954. Seznam českých trilobitových rodů. *Knihovna Ústředního ústavu geologického 25*, 1–80.

RAW, F. 1925. The development of *Leptoplastus salteri* (Calloway) and of other trilobites (Olenidae, Ptychoparidae, Conocoryphidae, Paradoxidae, Phacopidae, and Mesonacidae). *Journal of the Geological Society, London 81*, 223–324.

RICHTER, R. 1941. Nomina conservanda: Antrag auf Aufhebung der „Regeln" zu Gunsten von *Sao* Barrande, 1846. *Senckenbergiana 23*, 291–293.

ROHLF, F.J. 2006a. *TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.10*. Department of Ecology and Evolution, state University of New York at Stony Brook.

ROHLF, F.J. 2006b. *TpsRelw, relative warp analysis, version 1.45*. Department of Ecology and Evolution, state University of New York at Stony Brook.

RŮŽIČKA, R. 1943. Příspěvek k ontogenii českých Paradoxidů a rodu *Sao*. *Věstník Královské České společnosti nauk*, 1–43.

SDZUY, K. 2000. Das Kambrium des Frankenwaldes: 3. Die Lippertsgrüner Schichten und ihre Fauna. *Senckenbergiana lethaea 79(2)*, 301–327.

SIMPSON, A.G., HUGHES, N.C., KOPASKA-MERKEL, D.C. & LUDVIGSEN, R. 2005. Development of the caudal exoskeleton of the pliomerid trilobite *Hintzeia plicamarginis* new species. *Evolution & Development 7(6)*, 528–541.

SPEYER, S.E. & CHATTERTON, B.D.E. 1989. Trilobite larvae and larval ecology. *Historical Biology 3(1)*, 27–60.

STUBBLEFIELD, C. J. 1926. Notes on the development of a trilobite *Shumardia pusilla* (Sars). *Zoological Journal of the Linnean Society of London 35,* 345–372.

SWINNERTON, H.H. 1915. Suggestions for a revised classification of the trilobites. *Geological Magazine 6,* 487–496, 538–545.

ŠNAJDR, M. 1958. Trilobiti českého středního kambria. *Rozpravy Ústředního ústavu geologického 20,* 1–280.

ŠNAJDR, M. 1990. *Bohemian trilobites*. 265 pp. Published by the Geological Survey, Prague.

ŠTORCH, P. 1992. Vývoj vulkanismu, 224–249. *In* CHLUPÁČ, I., HAVLÍČEK, V., KŘÍŽ, J., KUKAL, Z. & ŠTORCH, P. *Paleozoikum Barrandienu (kambrium-devon)*. Vydavatelství Českého geologického ústavu, Praha.

ŠTORCH, P., FATKA, O. & KRAFT, P. 2010. Lower Palaeozoic of the Barrandian area, 35–77. *In* FATKA, O. & BUDIL, P. *The 15th Field Conference of the Cambrian Stage Subdivision Working Group (Abstracts and Excursion Guide)*. Czech Geological Survey, Praha.

ŠUF, J. 1926. O českých Paradoxidech se zvláštním zřetelem k jejich vývoji. *Sborník státního geologického ústavu Československé republiky 6*, 31–67.

THORAL, M. 1947. Trois nouveaux genres de trilobites acadiens du Languedoc et de Espagne. *Comptes Rendus des Sgances de l'Acadgmie de Sciences 244*, 59–60.

VOKÁČ, V. 2002. Poznámky k biostratigrafii jineckého souvrství (střední kambrium) v skryjsko-týřovickém regionu (Barrandien, Čechy). *Palaeontologia Bohemiae 8(6)*, 117–118.

WEBSTER, M. 2007. Ontogeny and evolution of the Early Cambrian trilobite genus *Nephrolenellus* (Olenelloidea). *Journal of Paleontology 81(6)*, 1168–1193.

WEBSTER, M. 2009. Ontogeny, Systematics, and Evolution of the Effaced Early Cambrian trilobites *Peachella* Walcott, 1910 and *Eopeachella* New Genus (Olenelloidea). *Journal of Paleontology 83(2)*, 197–218.

WEBSTER, M. & SHEETS, H.D. 2010. A practical introduction to landmarkbased geometric morphometrics, 163–188. *In* ALROY, J. & HUNT, G. (eds.) *Quantitative Methods in Paleobiology. Paleontological Society Papers 16*. Published by the Paleontological Society and printed by Yale University Printing and Publishing Services, New Haven.

WALDHAUSROVÁ, J. 1971. The chemistry of the Cambrian volcanics in the Barrandian area. *Krystalinikum 8*, 45–75.

WARBURG, E. 1925. The Trilobites of the Leptaena Limestone in Dalarne. *Bulletin of the geological Institute of the University of Uppsala 17*, 1–446.

WHITTINGTON, H.B. 1957. Ontogeny of *Elliptocephala, Paradoxides, Sao, Blainia* and *Triarthrus* (Trilobita). *Journal of Paleontology 31(5)*, 934–946.

WHITTINGTON, H.B. 1959. Ontogeny of trilobita, 127–145. *In* MOORE, R.C. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. O, Arthropoda 1*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.

WHITTINGTON, H.B. 1988. Hypostomes and ventral Cephalic sutures in Cambrian trilobites. *Palaeontology 31(3)*, 577–609.

WHITTINGTON, H.B. 1997. Morphology of the Exoskeleton, 1–86. *In* KAESLER, R.L. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. O, Arthropoda 1, Trilobita 1 (Revised)*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.

WOODWARD, H. 1872. Further Remarks on the Relationship of the Xiphosura to the Eurypterida and to the Trilobita and Arachnida. *Quartenary Journal of the Geological Society of London 28*, 181–263.

WURM, A. 1928. Ueber eine neue mittelcambrische Fauna aus dem bayerischen Frankenwald und ihre Bedeutung für die Stratigraphie des älteren Paläozoicums (*Conocoryphe* – Schichten von Lippertsgrün). *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie 59*, 31–47.

ZHANG, X.-G. & PRATT, B.R. 1999. Early Cambrian Trilobite Larvae and Ontogeny of *Ichangia ichangensis* Chang, 1957 (Protolenidae) from Henan, China. *Journal of Paleontology 73(1)*, 117-128.

## Tabule I

*Sao hirsuta* Barrande, 1846: A-E, L; *Sao hirsuta* ? Barrande, 1846: F-K. Měřítko: A, 100 μm; B-L, 200 μm.

**A**, MŠ 559 (ČGS), anaprotaspidní stádium I (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 1).

**B**, MŠ 560 (ČGS), anaprotaspidní stádium II (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 2).

**C**, MŠ 571 (ČGS), anaprotaspidní stádium II s částečně odkrytým hypostomem.

**D**, 3229 (ČGS), anaprotaspidní stádium II.

**E**, MŠ 9645 (ČGS), anaprotaspidní stádium II.

**F**, 3475 (ČGS), anaprotaspidní stádium III.

**G**, MŠ 561 (ČGS), metaprotaspidní stádium I – morfotyp B (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 4).

**H**, MŠ 562 (ČGS), metaprotaspidní stádium I – morfotyp B (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 5).

**I**, MŠ 11476a (ČGS), metaprotaspidní stádium II – morfotyp B.

**J**, MŠ 565 (ČGS), metaprotaspidní stádium II – morfotyp B (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 10).

**K**, MŠ 572 (ČGS), metaprotaspidní stádium II – morfotyp B.

**L**, MŠ 564 (ČGS), metaprotaspidní stádium I – morfotyp A (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 9).

## Tabule II

*Sao hirsuta* Barrande, 1846: A-H, J-L; *Sao hirsuta* ? Barrande, 1846: I. Měřítko: D, 50 μm; F, K, 100 μm; A-C, E, G, H, J, L, 200 μm; I, 500 μm.

**A**, MŠ 563 (ČGS), metaprotaspidní stádium I – morfotyp A (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 8).

**B**, MŠ 568 (ČGS), metaprotaspidní stádium II – morfotyp A (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 14).

**C**, MŠ 572 (ČGS), metaprotaspidní stádium II – morfotyp A (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 18).

**D**, duplikatura protopygidia metaprotaspidního stádia II – morfotypu A, detail snímku E.

**E**, MŠ 569 (ČGS), metaprotaspidní stádium II – morfotyp A; lb, volná líce (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 15).

**F**, hypostom metaprotaspidního stádia II – morfotypu A, detail snímku E, šipky označují pozici párových marginálních trnů.

**G**, 3140 (ČGS), metaprotaspidní stádium II – morfotyp A.

**H**, MŠ 572 (ČGS), metaprotaspidní stádium II – morfotyp A (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 18).

**I**, MŠ 577 (ČGS), meraspidní stupeň M0; lb, volná líce (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 34).

**J**, MŠ 567 (ČGS), metaprotaspidní stádium II – morfotyp A (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 13).

**K**, duplikatura volné líce metaprotaspidního stádia II – morfotypu A; tl, terasovité linie.

**L**, MŠ 9587 (ČGS), kranidium meraspidní fáze 1 s odkrytým hypostomem; rd, rostrální deska.

## Tabule III

*Sao hirsuta* Barrande, 1846: A-C, E-G, I-L; *Sao hirsuta* ? Barrande, 1846: D, H. Měřítko: E, F, K, 100 μm; A, B, J, L, 200 μm; C, D, G-I, 500 μm.

**A**, MŠ 573 (ČGS), meraspidní stupeň M1 (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 20).

**B**, MŠ 574 (ČGS), meraspidní stupeň M1 (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 21).

**C**, MŠ 579 (ČGS), meraspidní stupeň M1 s odkrytým hypostomem; lt, laterální trn (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 26).

**D**, MŠ 576 (ČGS), meraspidní stupeň M1 (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 24).

**E**, MŠ 599 (ČGS), hypostom meraspidní fáze 1, šipka označuje pozici laterálních trnů.

**F**, 3501 (ČGS), hypostom meraspidní fáze 1, šipky označují pozici marginálních trnů; rd, rostrální deska.

**G**, MŠ 578 (ČGS), meraspidní stupeň M2 (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 27).

**H**, MŠ 577 (ČGS), meraspidní stupeň M2 (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 34).

**I**, MŠ 581 (ČGS), meraspidní stupeň M4 (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 32).

**J**, MŠ 569 (ČGS), kranidium meraspidní fáze 1 (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 15).

**K**, granulace vnějšího povrchu exoskeletonu, detail snímku L.

**L**, MŠ 1582b (ČGS), kranidium meraspidní fáze 2.

## Tabule IV

*Sao hirsuta* Barrande, 1846. Měřítko: E, 100 μm; D, F, 200 μm; A-C, G, H, 500 μm.

**A**, MŠ 584 (ČGS), meraspidní stupeň M5 (Šnajdr, 1958, Tab. XLIV; obr. 2).

**B**, MŠ 580 (ČGS), meraspidní stupeň M6 (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 31).

**C**, MŠ 583 (ČGS), meraspidní stupeň M6+; rd, rostrální deska (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 35).

**D**, MŠ 600 (ČGS), hypostom meraspidní fáze 3.

**E**, MŠ 588 (ČGS), detail duplikatury pod distálními konci pleur meraspidní fáze 3 (Šnajdr, 1958, Tab. XLIV; obr. 21).

**F**, MŠ 583 (ČGS), pygidium meraspidní fáze 3; app, artikulační poloprstenec (Šnajdr, 1958, Tab. XLIII; obr. 35)

**G**, L 12514 (NM), meraspidní stupeň M7 (Barrande, 1852, Tab. 7, obr. 9/c-d; Fatka, 2011, Obr. 17/3).

**H**, L 12517 (NM), meraspidní stupeň M8 (Barrande, 1852, Tab. 7, obr. 11).

## Tabule V

*Sao hirsuta* Barrande, 1846. Měřítko: I, 200 μm; E, G, 500 μm; A-D, F, H, J, 1 mm.

**A**, L 12520 (NM), meraspidní stupeň M10 (Barrande, 1852, Tab. 7, obr. 13/a, b).

**B**, L 12521 (NM), meraspidní stupeň M13 (Barrande, 1852, Tab. 7, obr. 14/a).

**C**, L 12524 (NM), meraspidní stupeň M13 (Barrande, 1852, Tab. 7, obr. 14/b).

**D**, MŠ 587 (ČGS), meraspidní stupeň M14 (Šnajdr, 1958, Tab. XLIV, obr. 12).

**E**, hypostom meraspidního stupně M14, detail snímku F.

**F**, L 12525 (NM), meraspidní stupeň M14 s odkrytým hypostomem, lektotyp druhu *S. hirsuta* Barrande, 1846 (Barrande, 1852, Tab. 7, obr. 15/a, b; Šnajdr, 1958, Tab. XLIV, obr. 10).

**G**, pygidium meraspidního stupně M14, detail snímku D, horní šipka označuje hranici thoraxu a přechodného pygidia, dolní šipka označuje terminální segment.

**H**, L 12527 (NM), meraspidní stupeň M14 (Barrande, 1852, Tab. 7, obr. 17/a, b).

**I**, L 12518 (NM), duplikatura volné líce meraspidního stupně M10; tl, terasovité linie.

**J**, MŠ 9592 (ČGS), cephalon a část thoraxu meraspidní fáze 4.

## Tabule VI

*Sao hirsuta* Barrande, 1846. Měřítko: C, D, 500 μm; B, E, G, 1 mm; A, F, H, 2 mm.

**A**, L 12530 (NM), holaspidní stádium (Barrande, 1852, Tab. 7, obr. 20/a, b).

**B**, L 12528 (NM), meraspidní stupeň M15 (Barrande, 1852, Tab. 7, obr. 18/a, b).

**C**, MŠ 601 (ČGS), hypostom meraspidní fáze 4.

**D**, pygidium meraspidního stupně M15, detail snímku B, horní šipka označuje hranici thoraxu a přechodného pygidia, dolní šipka označuje terminální segment.

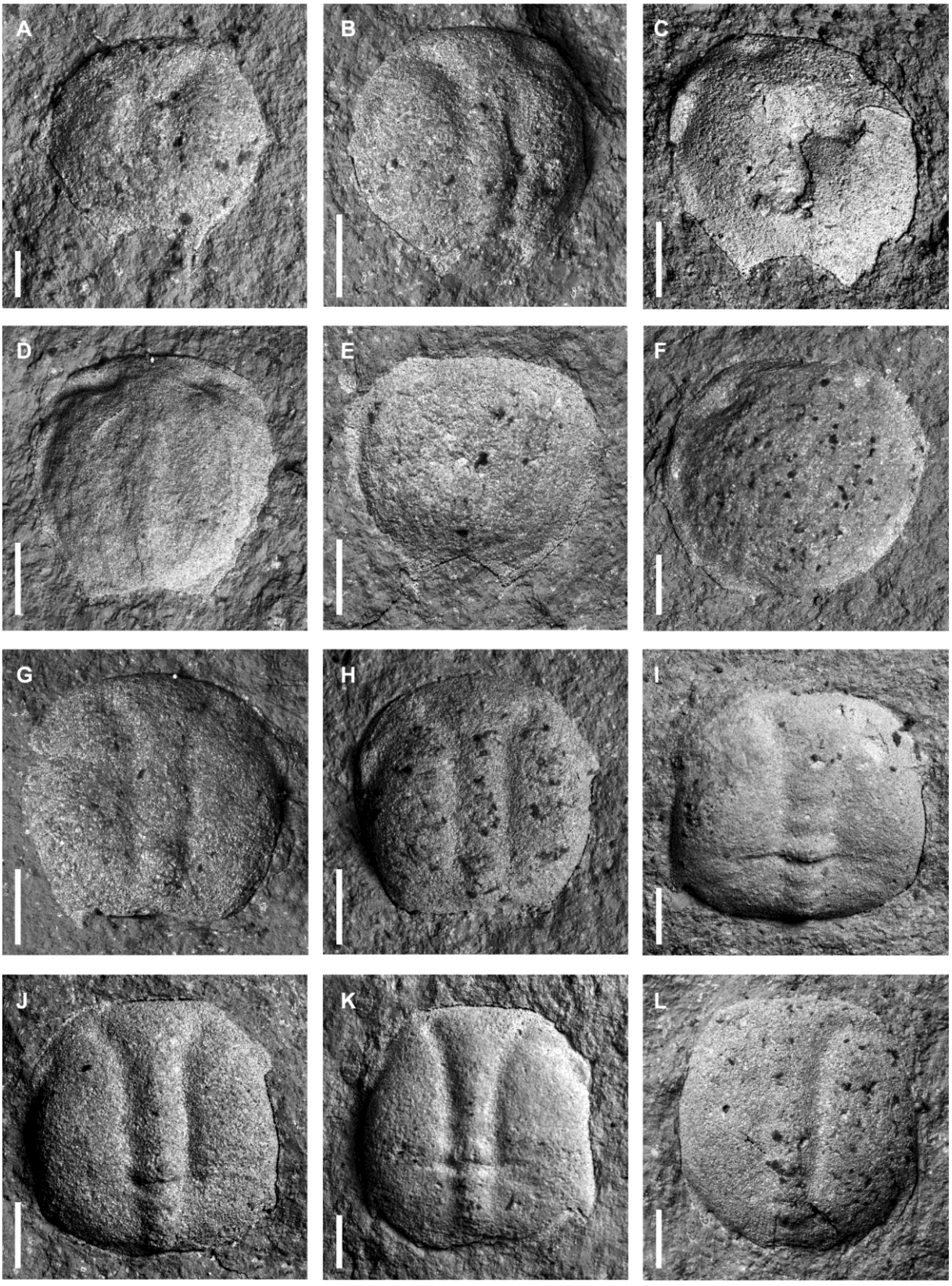
**E**, L 12529 (NM), meraspidní stupeň M16 s odkrytým hypostomem (Barrande, 1852, Tab. 7, obr. 19/c, d).

**F**, L 12537 (NM), holaspidní stádium (Barrande, 1852, Tab. 7, obr. 31; Horný a Bastl, 1970, Tab. 4, obr. 4).

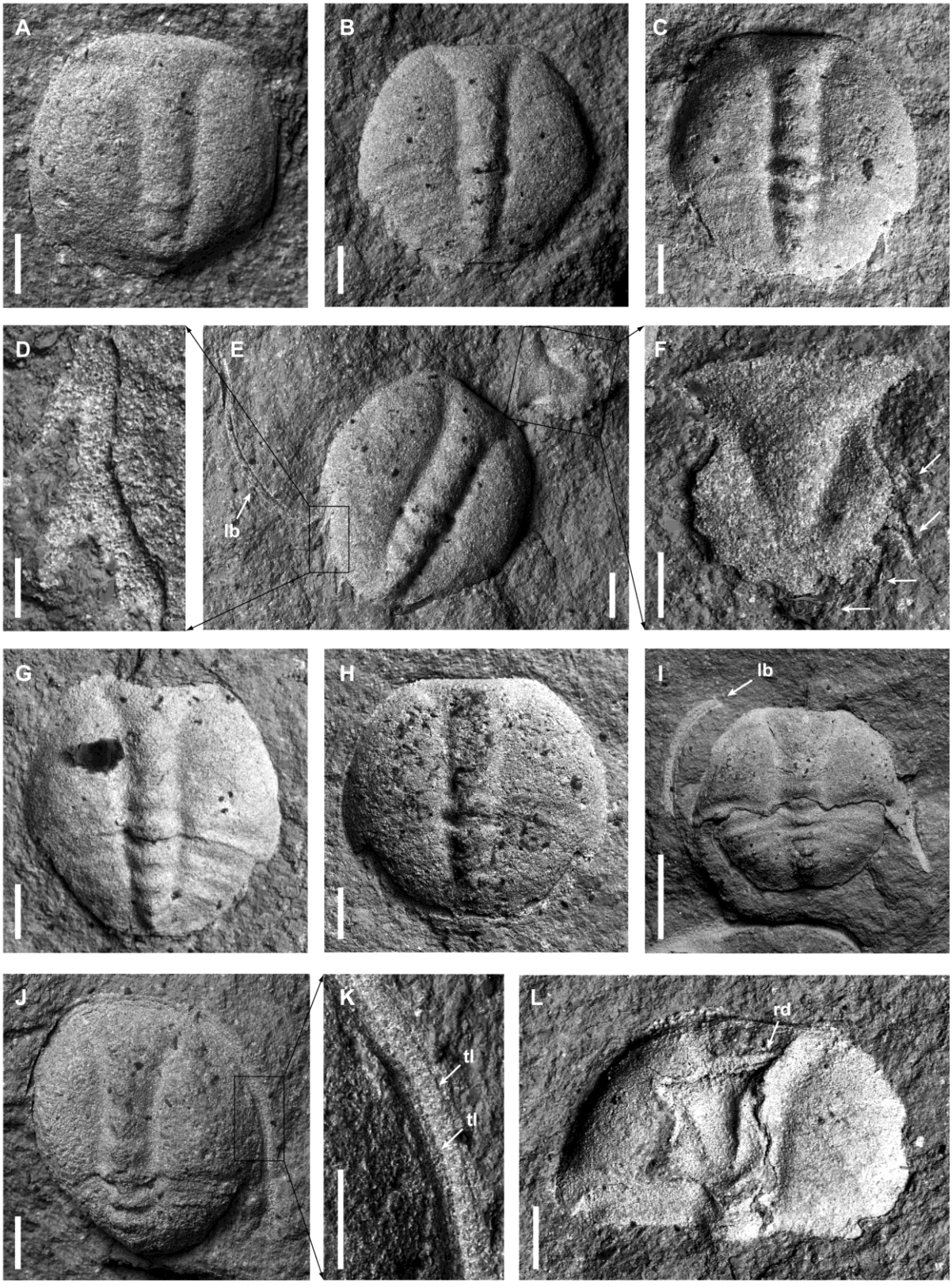
**G**, L 12533 (NM), pygidium holaspidního stádia (Barrande, 1852, Tab. 7, obr. 27).

**H**, L 12532 (NM), volná líce holaspidního stádia (Barrande, 1852, Tab. 7, obr. 25).

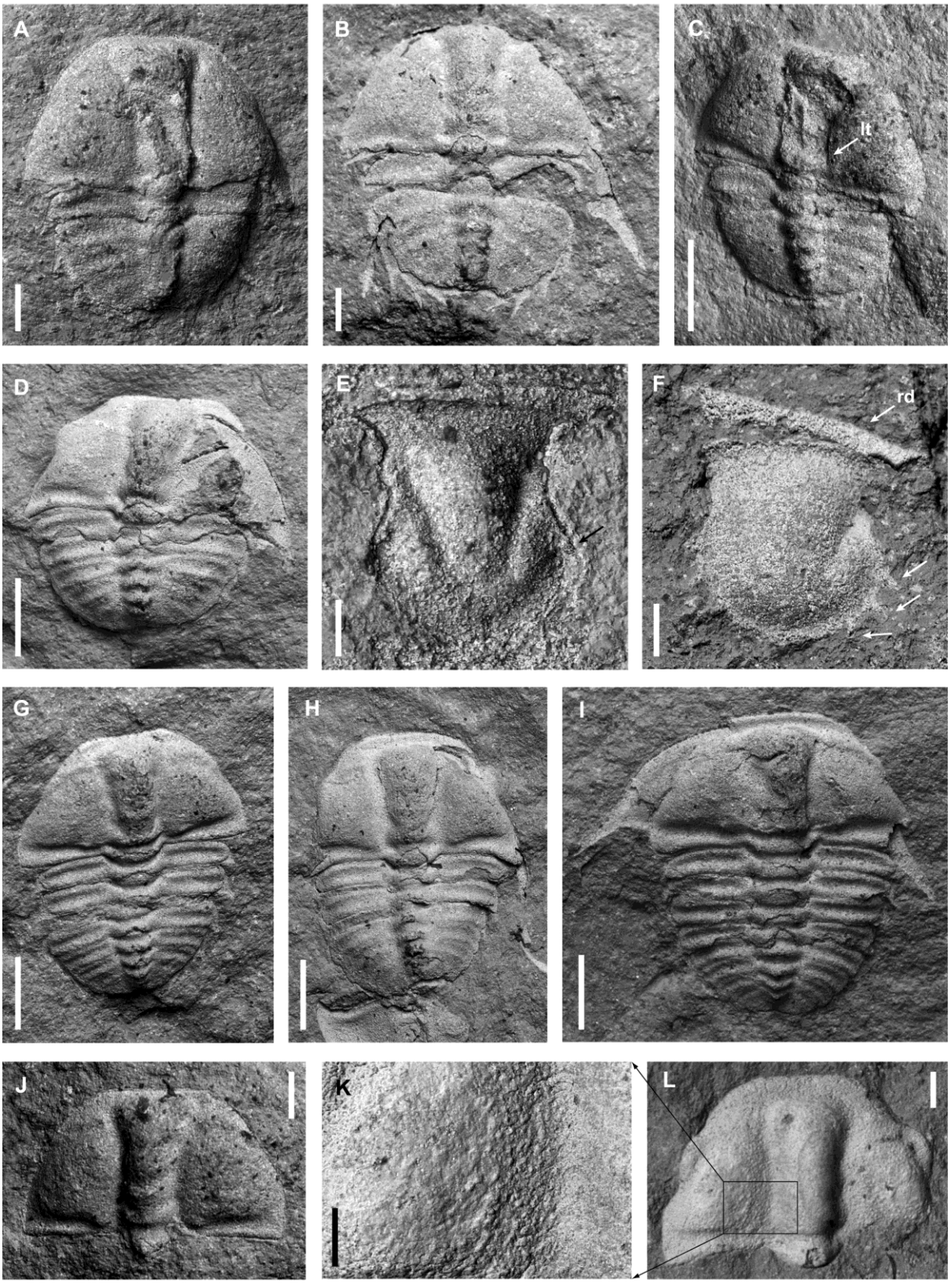
# Tabule I



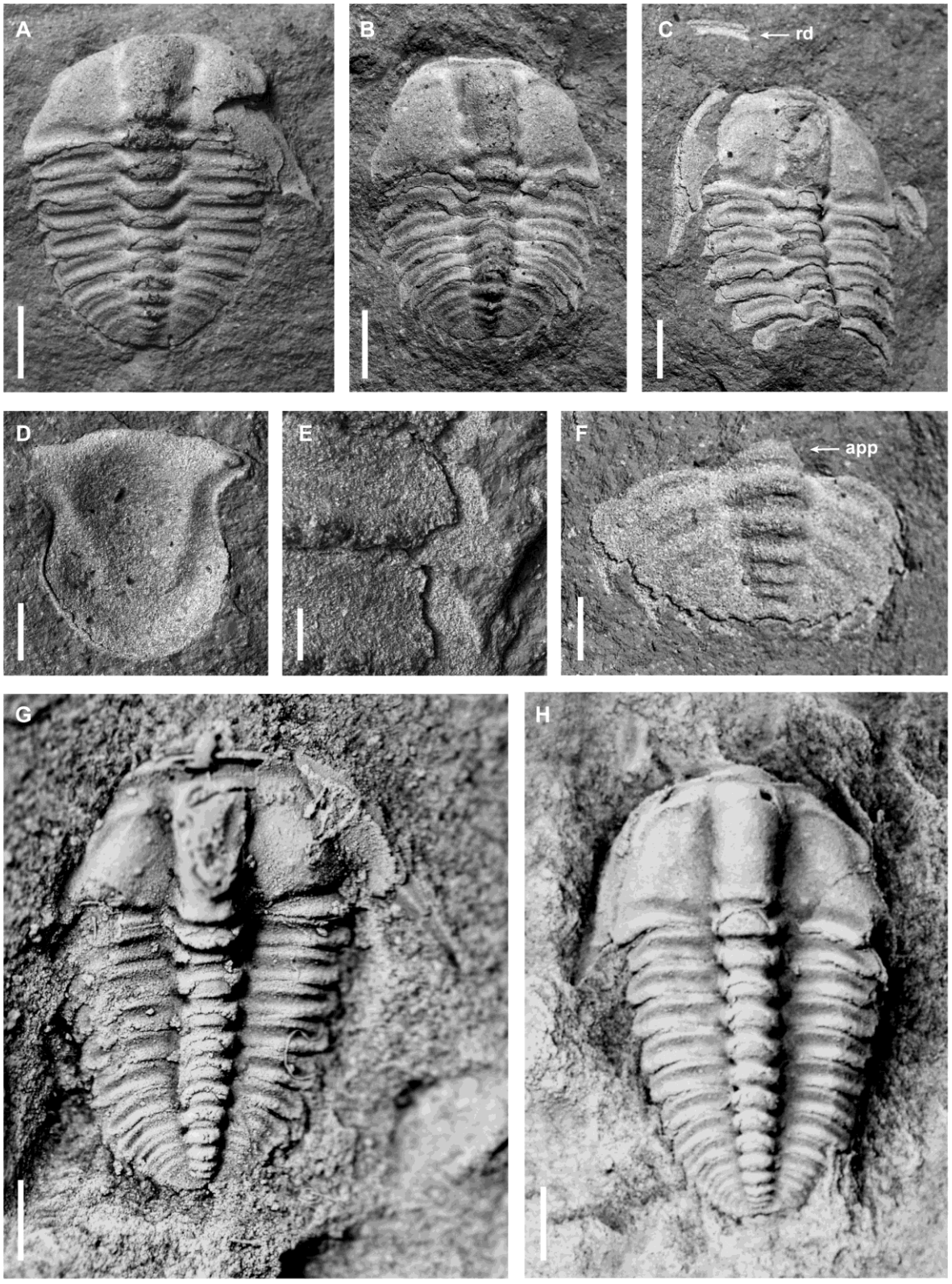
# Tabule II



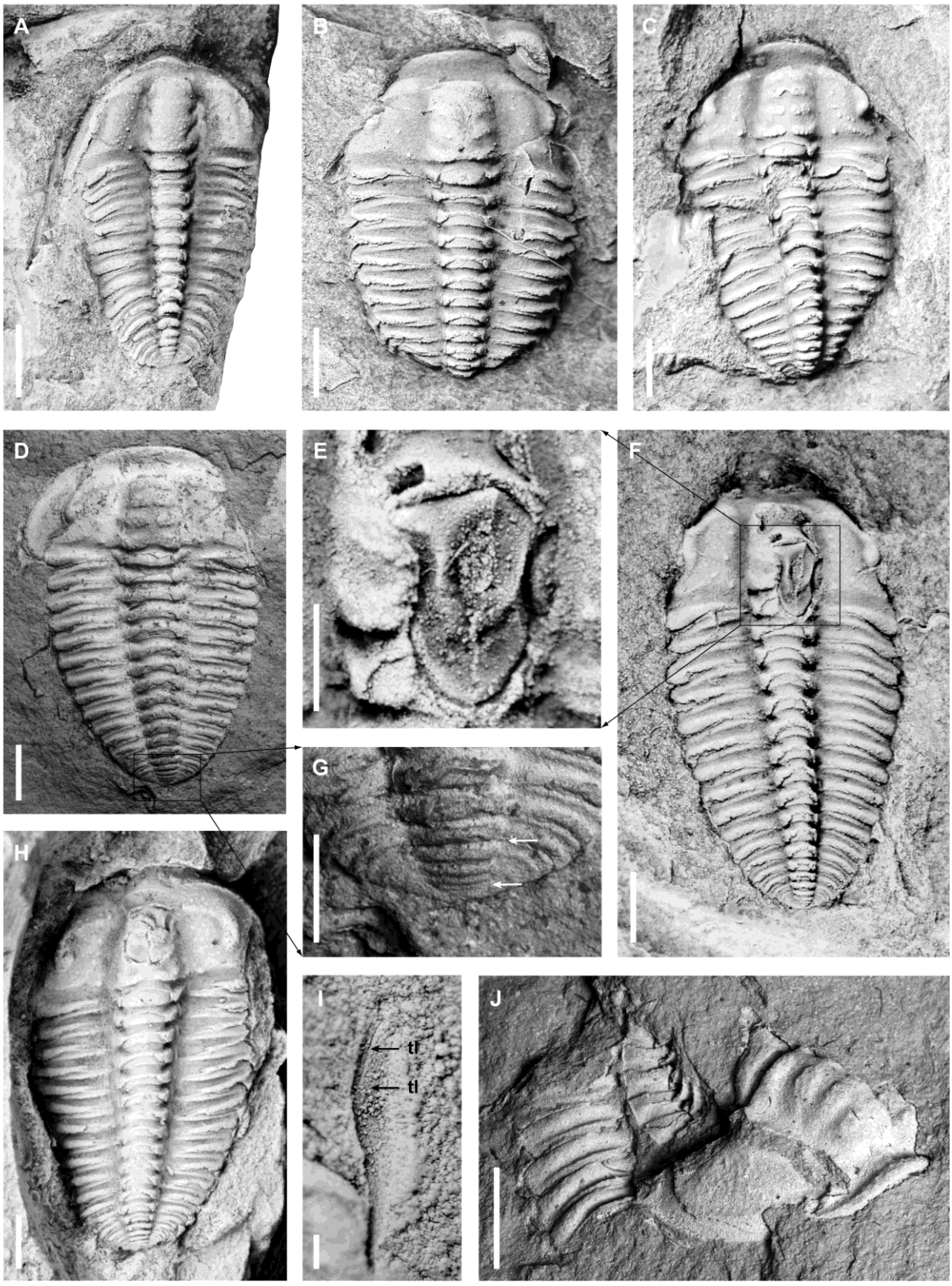
# Tabule III



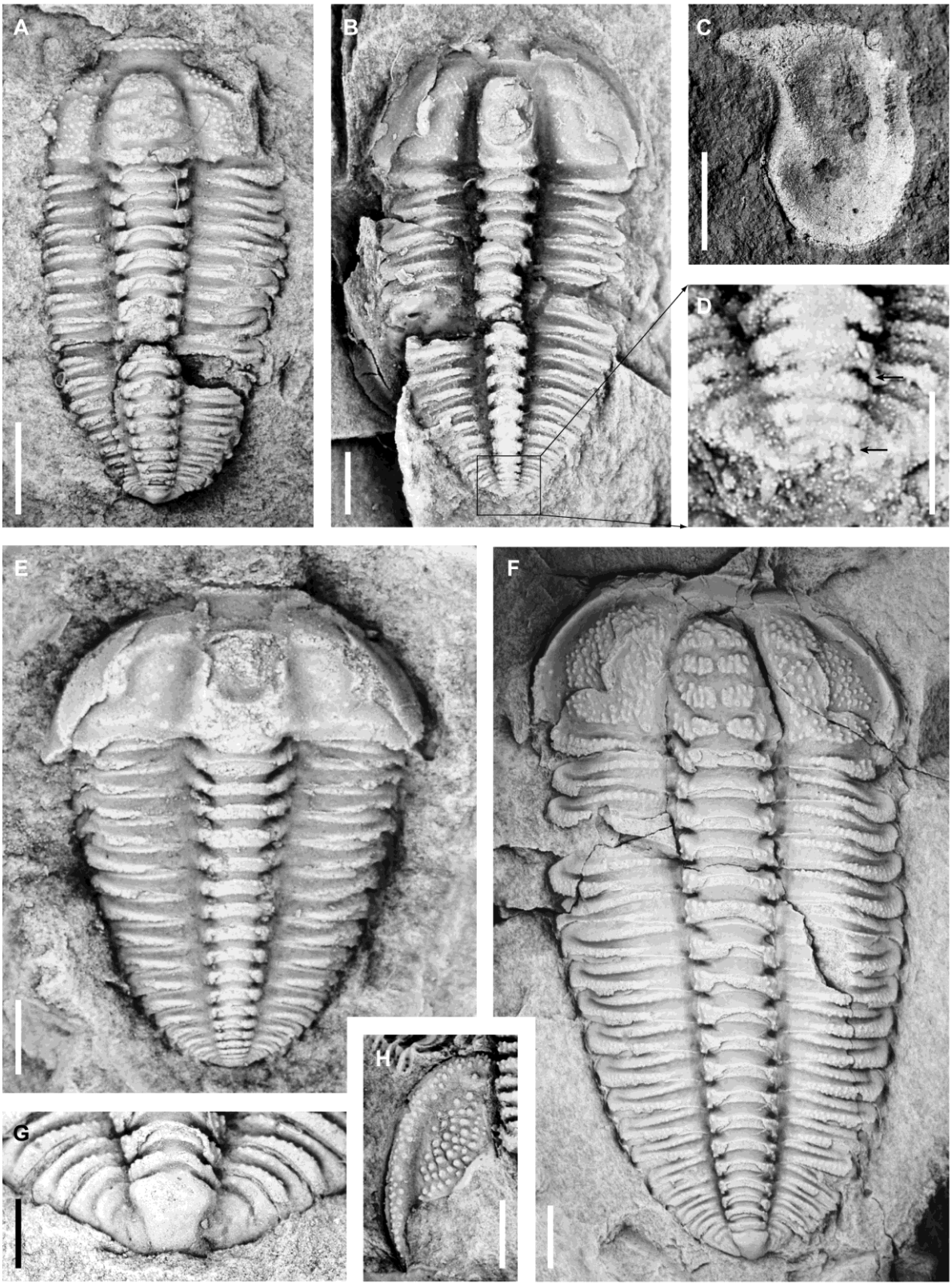
# Tabule IV



# Tabule V



# Tabule VI



# Appendix 1

Měřené rozměry protaspidních jedinců (první rozměr – délka, druhý rozměr – šířka/2).

3124
Length = M1=1.00 mm
Length = M1=0.53 mm
3132
Length = M1=0.86 mm
Length = M1=0.47 mm
3140
Length = M1=0.97 mm
Length = M1=0.49 mm
3156
Length = M1=1.06 mm
Length = M1=0.46 mm
3157
Length = M1=1.04 mm
Length = M1=0.50 mm
3157
Length = M1=0.72 mm
Length = M1=0.38 mm
3157
Length = M1=1.04 mm
Length = M1=0.49 mm
3162
Length = M1=1.01 mm
Length = M1=0.49 mm
3164
Length = M1=0.81 mm
Length = M1=0.41 mm
3166
Length = M1=0.72 mm
Length = M1=0.42 mm
3167
Length = M1=1.03 mm
Length = M1=0.52 mm
3172
Length = M1=1.01 mm
Length = M1=0.49 mm
3173
Length = M1=0.63 mm
Length = M1=0.34 mm
3195
Length = M1=0.76 mm
Length = M1=0.41 mm
3229
Length = M1=0.63 mm
Length = M1=0.33 mm
3248
Length = M1=0.52 mm
Length = M1=0.32 mm
3264
Length = M1=0.93 mm
Length = M1=0.47 mm
3280
Length = M1=0.75 mm
Length = M1=0.36 mm
3475
Length = M1=0.92 mm
Length = M1=0.50 mm
3475
Length = M1=0.81 mm
Length = M1=0.45 mm
3478
Length = M1=0.79 mm
Length = M1=0.36 mm
3487
Length = M1=0.93 mm
Length = M1=0.46 mm
3488
Length = M1=0.91 mm
Length = M1=0.47 mm
3490
Length = M1=0.76 mm
Length = M1=0.40 mm
3493
Length = M1=0.63 mm
Length = M1=0.36 mm
3504
Length = M1=0.95 mm
Length = M1=0.47 mm
3505
Length = M1=0.95 mm
Length = M1=0.49 mm
3507
Length = M1=0.63 mm
Length = M1=0.34 mm
3508
Length = M1=0.77 mm
Length = M1=0.40 mm
3518
Length = M1=0.94 mm
Length = M1=0.45 mm
3519
Length = M1=0.79 mm
Length = M1=0.41 mm
3521
Length = M1=0.77 mm
Length = M1=0.36 mm
3522
Length = M1=0.62 mm
Length = M1=0.32 mm
4431
Length = M1=1.05 mm
Length = M1=0.49 mm
L12501
Length = M1=0.75 mm
Length = M1=0.40 mm
L12502
Length = M1=0.95 mm
Length = M1=0.47 mm
ms559
Length = M1=0.43 mm
Length = M1=0.25 mm
ms560
Length = M1=0.55 mm
Length = M1=0.28 mm
ms562
Length = M1=0.64 mm
Length = M1=0.33 mm
ms563
Length = M1=0.83 mm
Length = M1=0.44 mm
ms564
Length = M1=0.82 mm
Length = M1=0.38 mm
ms565
Length = M1=0.74 mm
Length = M1=0.34 mm
ms567
Length = M1=0.94 mm
Length = M1=0.48 mm
ms568
Length = M1=0.97 mm
Length = M1=0.51 mm
ms569
Length = M1=1.00 mm
Length = M1=0.44 mm
ms570
Length = M1=0.97 mm
Length = M1=0.47 mm
ms571
Length = M1=0.59 mm
Length = M1=0.32 mm
ms571
Length = M1=0.83 mm
Length = M1=0.43 mm
ms572
Length = M1=0.97 mm
Length = M1=0.48 mm
ms572
Length = M1=0.96 mm
Length = M1=0.50 mm
ms572
Length = M1=0.93 mm
Length = M1=0.46 mm
ms1582b
Length = M1=0.86 mm
Length = M1=0.42 mm
ms9536
Length = M1=1.09 mm
Length = M1=0.53 mm
ms9537
Length = M1=1.00 mm
Length = M1=0.53 mm
ms9544
Length = M1=0.94 mm
Length = M1=0.45 mm
ms9645
Length = M1=0.53 mm
Length = M1=0.30 mm
ms11470
Length = M1=0.95 mm
Length = M1=0.43 mm
ms11475
Length = M1=1.03 mm
Length = M1=0.48 mm
ms11476a
Length = M1=0.80 mm
Length = M1=0.42 mm
ms11478
Length = M1=1.04 mm
Length = M1=0.53 mm
ms11480
Length = M1=0.60 mm
Length = M1=0.34 mm
ms11486
Length = M1=0.51 mm
Length = M1=0.30 mm
ms11926
Length = M1=0.89 mm
Length = M1=0.43 mm

# Appendix 2

Měřené rozměry postprotaspidních kranidií (první rozměr – délka, druhý rozměr – šířka/2).

2802
Length = M1=1.62 mm
Length = M1=1.24 mm
3125
Length = M1=0.86 mm
Length = M1=0.64 mm
3128
Length = M1=0.79 mm
Length = M1=0.62 mm
3136
Length = M1=0.72 mm
Length = M1=0.62 mm
3143
Length = M1=1.06 mm
Length = M1=0.94 mm
3153
Length = M1=2.13 mm
Length = M1=1.78 mm
3175
Length = M1=0.87 mm
Length = M1=0.77 mm
3216
Length = M1=1.87 mm
Length = M1=1.29 mm
3230
Length = M1=0.84 mm
Length = M1=0.62 mm
3236
Length = M1=0.94 mm
Length = M1=0.67 mm
3237
Length = M1=0.88 mm
Length = M1=0.72 mm
3240
Length = M1=0.98 mm
Length = M1=0.78 mm
3241
Length = M1=0.99 mm
Length = M1=0.77 mm
3245
Length = M1=0.71 mm
Length = M1=0.58 mm
3374
Length = M1=2.31 mm
Length = M1=1.77 mm
3501
Length = M1=0.82 mm
Length = M1=0.64 mm
3502
Length = M1=1.32 mm
Length = M1=1.20 mm
3502
Length = M1=0.68 mm
Length = M1=0.58 mm
3510
Length = M1=0.69 mm
Length = M1=0.53 mm
3513
Length = M1=1.49 mm
Length = M1=1.26 mm
3525
Length = M1=0.87 mm
Length = M1=0.71 mm
3528
Length = M1=0.74 mm
Length = M1=0.53 mm
4411
Length = M1=0.85 mm
Length = M1=0.77 mm
4411
Length = M1=0.72 mm
Length = M1=0.62 mm
4430
Length = M1=0.79 mm
Length = M1=0.63 mm
12559
Length = M1=8.39 mm
Length = M1=7.32 mm
L12509
Length = M1=0.88 mm
Length = M1=0.61 mm
L12517
Length = M1=1.21 mm
Length = M1=0.89 mm
L12520
Length = M1=1.67 mm
Length = M1=1.30 mm
L12521
Length = M1=2.01 mm
Length = M1=1.57 mm
L12524
Length = M1=1.98 mm
Length = M1=1.73 mm
L12525
Length = M1=2.31 mm
Length = M1=1.62 mm
L12528
Length = M1=2.51 mm
Length = M1=1.94 mm
L12530
Length = M1=3.30 mm
Length = M1=2.80 mm
L12531
Length = M1=0.79 mm
Length = M1=0.67 mm
ms471
Length = M1=1.97 mm
Length = M1=1.59 mm
ms573
Length = M1=0.68 mm
Length = M1=0.54 mm
ms574
Length = M1=0.76 mm
Length = M1=0.59 mm
ms576
Length = M1=0.81 mm
Length = M1=0.69 mm
ms577
Length = M1=0.66 mm
Length = M1=0.57 mm
ms577
Length = M1=0.93 mm
Length = M1=0.68 mm
ms578
Length = M1=0.84 mm
Length = M1=0.70 mm
ms579
Length = M1=0.76 mm
Length = M1=0.60 mm
ms580
Length = M1=0.98 mm
Length = M1=0.77 mm
ms581
Length = M1=0.89 mm
Length = M1=0.78 mm
ms583
Length = M1=1.16 mm
Length = M1=0.98 mm
ms587
Length = M1=2.18 mm
Length = M1=1.66 mm
ms588
Length = M1=1.43 mm
Length = M1=1.18 mm
ms591
Length = M1=1.92 mm
Length = M1=1.44 mm
ms592
Length = M1=2.00 mm
Length = M1=1.59 mm
ms594
Length = M1=2.43 mm
Length = M1=1.86 mm
ms596
Length = M1=2.61 mm
Length = M1=2.03 mm
ms1193
Length = M1=1.91 mm
Length = M1=1.53 mm
ms9561
Length = M1=2.22 mm
Length = M1=1.81 mm
ms9580
Length = M1=1.19 mm
Length = M1=0.93 mm
ms9582
Length = M1=0.88 mm
Length = M1=0.68 mm
ms9587
Length = M1=0.76 mm
Length = M1=0.57 mm
ms9593
Length = M1=1.98 mm
Length = M1=1.62 mm
ms9596
Length = M1=1.23 mm
Length = M1=1.03 mm
ms9601
Length = M1=1.77 mm
Length = M1=1.34 mm
ms9603
Length = M1=1.96 mm
Length = M1=1.38 mm
ms9606
Length = M1=1.72 mm
Length = M1=1.20 mm
ms9607
Length = M1=2.82 mm
Length = M1=2.08 mm
ms9612
Length = M1=0.73 mm
Length = M1=0.52 mm
ms9613
Length = M1=8.17 mm
Length = M1=6.67 mm
ms11461
Length = M1=1.43 mm
Length = M1=1.07 mm
ms11462
Length = M1=1.16 mm
Length = M1=0.88 mm
ms11465
Length = M1=1.66 mm
Length = M1=1.52 mm
ms11467
Length = M1=1.26 mm
Length = M1=0.96 mm
ms11473
Length = M1=1.16 mm
Length = M1=0.93 mm
ms11481
Length = M1=2.17 mm
Length = M1=1.83 mm
ms11487a
Length = M1=1.22 mm
Length = M1=0.83 mm
ms11487b
Length = M1=1.17 mm
Length = M1=0.91 mm
ms11928
Length = M1=2.70 mm
Length = M1=2.02 mm

# Appendix 3

Měřené rozměry hypostomů (první rozměr – délka, druhý rozměr – šířka).

3484
Length = M1=0.90 mm
Length = M1=0.68 mm
3498
Length = M1=0.88 mm
Length = M1=0.78 mm
3501
Length = M1=0.43 mm
Length = M1=0.38 mm
L12513
Length = M1=0.48 mm
Length = M1=0.33 mm
L12525
Length = M1=1.07 mm
Length = M1=0.62 mm
L12531
Length = M1=0.67 mm
Length = M1=0.50 mm
ms569
Length = M1=0.36 mm
Length = M1=0.31 mm
ms582
Length = M1=0.88 mm
Length = M1=0.62 mm
ms599
Length = M1=0.45 mm
Length = M1=0.36 mm
ms600
Length = M1=0.84 mm
Length = M1=0.68 mm
ms601
Length = M1=1.18 mm
Length = M1=0.94 mm
ms9587
Length = M1=0.38 mm
Length = M1=0.31 mm
ms9621
Length = M1=0.79 mm
Length = M1=0.62 mm
ms9631
Length = M1=0.93 mm
Length = M1=0.74 mm
ms9632
Length = M1=0.93 mm
Length = M1=0.77 mm
ms9634
Length = M1=0.48 mm
Length = M1=0.40 mm
ms9635
Length = M1=0.41 mm
Length = M1=0.36 mm

## Appendix 4

Hodnoty vypočítané ze souřadnic jednotlivých bodů (cs, těžištní rozměr; rw1, relativní deformace 1; rw2, relativní deformace 2; rw3, relativní deformace 3; u1, úhlová deformace; u2, délko-šířková deformace).

| cs | rw1 | rw2 | rw3 | u1 | u2 | jedinec |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 2,48E+00 | 4,70E-02 | 2,94E-03 | -6,57E-03 | -3,34E-02 | 9,11E-03 | 2802 |
| 1,47E+00 | -8,64E-02 | 2,60E-02 | 7,70E-04 | 5,21E-02 | 2,58E-02 | 3125 |
| 1,46E+00 | -1,29E-01 | 4,15E-02 | -4,78E-03 | 1,11E-01 | -7,98E-03 | 3128 |
| 1,25E+00 | -5,99E-02 | -1,77E-02 | -2,94E-03 | 2,82E-02 | -2,05E-02 | 3136 |
| 1,85E+00 | -6,40E-02 | -2,66E-02 | 5,51E-03 | 1,72E-02 | -2,60E-02 | 3143 |
| 3,51E+00 | 9,98E-02 | -2,20E-02 | 4,31E-02 | -7,66E-02 | -1,21E-03 | 3153 |
| 1,49E+00 | -7,60E-02 | -2,24E-02 | -1,09E-02 | 3,92E-02 | -4,47E-02 | 3175 |
| 2,70E+00 | 7,72E-02 | 1,85E-02 | -2,57E-02 | -7,49E-03 | -8,91E-04 | 3216 |
| 1,37E+00 | -5,77E-02 | 3,09E-02 | -2,04E-02 | 4,77E-02 | 3,08E-02 | 3230 |
| 1,51E+00 | -3,29E-02 | -1,84E-02 | -5,26E-02 | 2,12E-02 | -1,79E-02 | 3236 |
| 1,48E+00 | -8,43E-03 | -3,76E-02 | 3,20E-03 | -3,15E-03 | -3,26E-02 | 3237 |
| 1,65E+00 | 8,76E-03 | -3,46E-02 | 6,89E-03 | -2,82E-02 | -8,46E-03 | 3240 |
| 1,56E+00 | -5,01E-02 | 9,90E-03 | 1,36E-03 | 3,45E-02 | 1,80E-03 | 3241 |
| 1,25E+00 | -7,09E-02 | -3,54E-02 | 8,42E-03 | 2,38E-02 | -2,61E-02 | 3245 |
| 3,62E+00 | 1,06E-01 | -1,06E-02 | -5,83E-02 | -6,37E-02 | 2,08E-03 | 3374 |
| 1,40E+00 | -4,16E-02 | -3,85E-02 | -1,49E-02 | 7,48E-04 | -1,78E-02 | 3501 |
| 1,21E+00 | -9,27E-02 | -1,10E-02 | 1,06E-02 | 4,31E-02 | -1,54E-02 | 3502 |
| 1,18E+00 | -7,80E-02 | -1,25E-02 | 1,92E-02 | 2,68E-02 | 1,16E-02 | 3510 |
| 2,41E+00 | 4,69E-02 | -7,92E-02 | -2,06E-02 | -5,81E-02 | -5,53E-02 | 3513 |
| 1,51E+00 | -8,52E-02 | 2,10E-02 | 3,81E-02 | 5,33E-02 | 1,64E-02 | 3525 |
| 1,22E+00 | -1,14E-01 | 4,89E-02 | 1,55E-02 | 7,82E-02 | 4,33E-02 | 3528 |
| 1,25E+00 | -1,34E-01 | 1,71E-02 | 5,07E-02 | 8,79E-02 | -1,42E-02 | 4411 |
| 1,36E+00 | -8,66E-02 | -6,05E-04 | 1,07E-02 | 4,17E-02 | 4,91E-04 | 4430 |
| 2,23E+00 | 7,01E-02 | -6,16E-02 | -5,24E-03 | -7,06E-02 | -5,35E-02 | 3502 |
| 1,51E+00 | -7,40E-02 | -7,62E-02 | 1,58E-02 | 8,72E-03 | -7,89E-02 | 4411 |
| 1,46E+00 | -1,09E-01 | 3,45E-02 | -9,37E-03 | 1,00E-01 | 6,25E-03 | L12509 |
| 2,01E+00 | -2,66E-02 | 8,76E-03 | 2,69E-02 | 5,79E-03 | 3,71E-02 | L12517 |
| 2,70E+00 | 7,79E-02 | -7,99E-03 | 5,96E-03 | -5,40E-02 | 1,45E-02 | L12520 |
| 3,18E+00 | 9,91E-02 | 1,30E-02 | 3,30E-02 | -5,67E-02 | 2,84E-02 | L12521 |
| 3,25E+00 | 1,06E-01 | -4,35E-03 | 3,47E-02 | -7,60E-02 | 1,87E-02 | L12524 |
| 3,58E+00 | 8,97E-02 | 3,02E-02 | 1,37E-02 | -4,52E-02 | 5,25E-02 | L12525 |
| 3,89E+00 | 7,28E-02 | 4,78E-02 | -7,11E-03 | -2,30E-02 | 4,04E-02 | L12528 |
| 5,39E+00 | 1,05E-01 | 8,38E-03 | 1,61E-02 | -6,60E-02 | 2,25E-02 | L12530 |
| 1,41E+00 | -8,04E-02 | -4,00E-02 | 2,62E-03 | 3,36E-02 | -4,33E-02 | L12531 |
| 1,33E+01 | 1,03E-01 | -3,04E-02 | 1,69E-02 | -8,51E-02 | 5,30E-04 | L12559 |
| 2,25E+00 | 2,72E-02 | 2,20E-02 | 2,87E-02 | -3,19E-04 | 1,96E-02 | ms11461a |
| 1,91E+00 | 3,43E-03 | -3,52E-02 | -3,49E-02 | -1,43E-02 | -2,42E-02 | ms11462 |
| 2,83E+00 | 7,95E-02 | -4,24E-02 | 3,52E-02 | -7,09E-02 | -3,22E-02 | ms11465 |
| 1,96E+00 | 3,51E-04 | 2,88E-02 | -3,57E-02 | 2,27E-02 | 5,40E-03 | ms11467 |

| | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1,90E+00 | 3,35E-04 | -1,05E-02 | -2,54E-02 | -4,89E-04 | -2,02E-02 | ms11473 |
| 3,44E+00 | 9,68E-02 | -6,48E-03 | 2,79E-02 | -5,92E-02 | -8,03E-03 | ms11481 |
| 1,89E+00 | -1,25E-02 | 3,42E-02 | -1,04E-02 | 4,26E-02 | 1,19E-02 | ms11487a |
| 1,90E+00 | -1,66E-02 | 5,83E-03 | 8,56E-03 | 2,25E-02 | -4,84E-03 | ms11487b |
| 4,15E+00 | 9,13E-02 | 3,07E-02 | -6,11E-03 | -4,18E-02 | 3,38E-02 | ms11928 |
| 3,04E+00 | 8,00E-02 | 3,35E-03 | -1,21E-03 | -5,00E-02 | 4,39E-03 | ms1193 |
| 3,09E+00 | 8,48E-02 | -8,76E-03 | -6,54E-03 | -5,18E-02 | -4,70E-03 | ms471 |
| 1,20E+00 | -1,23E-01 | 3,47E-02 | -2,40E-02 | 8,28E-02 | 1,54E-02 | ms573 |
| 1,30E+00 | -1,30E-01 | 3,06E-02 | 3,80E-02 | 9,04E-02 | 1,15E-02 | ms574 |
| 1,44E+00 | -5,84E-02 | -3,64E-02 | 1,71E-02 | -3,34E-03 | -8,14E-04 | ms576 |
| 1,56E+00 | -5,70E-02 | 2,28E-02 | 5,21E-03 | 3,44E-02 | 4,20E-02 | ms577 |
| 1,21E+00 | -6,15E-02 | -6,47E-02 | -1,09E-02 | -1,38E-02 | -3,18E-02 | ms577 |
| 1,46E+00 | -8,81E-02 | -3,89E-03 | -7,30E-03 | 4,83E-02 | -1,37E-02 | ms578 |
| 1,31E+00 | -1,02E-01 | 1,41E-02 | 6,44E-03 | 6,66E-02 | -2,95E-03 | ms579 |
| 1,68E+00 | -4,67E-02 | -2,15E-02 | -9,25E-03 | 2,39E-02 | -2,25E-02 | ms580 |
| 1,56E+00 | -2,01E-02 | -3,84E-02 | -1,16E-02 | -1,59E-02 | -3,12E-02 | ms581 |
| 1,93E+00 | 1,59E-02 | -1,47E-02 | 1,73E-04 | -2,22E-02 | -1,54E-02 | ms583 |
| 3,39E+00 | 9,63E-02 | 1,06E-02 | -2,40E-02 | -4,35E-02 | 2,57E-03 | ms587 |
| 2,30E+00 | 5,02E-02 | 1,48E-04 | -1,02E-02 | -2,48E-02 | -1,72E-02 | ms588 |
| 2,97E+00 | 8,36E-02 | 1,96E-02 | -1,48E-02 | -3,82E-02 | 2,26E-02 | ms591 |
| 3,20E+00 | 5,55E-02 | 3,60E-02 | -3,46E-03 | -1,75E-02 | 2,52E-02 | ms592 |
| 3,74E+00 | 9,38E-02 | 2,54E-02 | 1,94E-02 | -4,84E-02 | 3,56E-02 | ms594 |
| 3,95E+00 | 9,53E-02 | 2,43E-02 | 3,19E-02 | -4,27E-02 | 2,57E-02 | ms596 |
| 3,41E+00 | 1,05E-01 | 3,85E-02 | -4,60E-03 | -3,79E-02 | 1,75E-02 | ms9561 |
| 1,98E+00 | -1,47E-02 | -1,81E-02 | 3,92E-03 | -7,69E-03 | 2,25E-03 | ms9580 |
| 1,48E+00 | -8,88E-02 | 2,01E-02 | -2,31E-03 | 5,25E-02 | 1,63E-02 | ms9582 |
| 1,30E+00 | -9,40E-02 | 1,99E-03 | -3,25E-02 | 5,82E-02 | -3,80E-03 | ms9587 |
| 3,23E+00 | 8,43E-02 | -2,10E-02 | -7,84E-04 | -7,27E-02 | 1,61E-05 | ms9593 |
| 2,04E+00 | 3,04E-03 | -1,93E-03 | 3,34E-03 | -7,22E-03 | -6,27E-04 | ms9596 |
| 2,69E+00 | 5,84E-02 | 1,88E-02 | -1,37E-02 | -1,17E-02 | -1,28E-03 | ms9601 |
| 2,93E+00 | 5,78E-02 | 5,76E-02 | -5,91E-03 | 1,76E-03 | 4,13E-02 | ms9603 |
| 2,55E+00 | 4,87E-02 | 3,58E-02 | -2,73E-02 | 8,44E-03 | 1,42E-02 | ms9606 |
| 4,33E+00 | 7,34E-02 | 5,95E-03 | -3,23E-02 | -8,75E-03 | -2,11E-02 | ms9607 |
| 1,23E+00 | -1,13E-01 | 2,73E-02 | -2,81E-02 | 9,24E-02 | 1,75E-03 | ms9612 |
| 1,30E+01 | 8,95E-02 | 3,24E-03 | 1,71E-02 | -5,04E-02 | 1,02E-02 | ms9613 |