

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Geologie

Studijní obor: Praktická geobiologie



**PŘÍRODOVĚDECKÁ
FAKULTA**
Univerzita Karlova

Adéla Šoobová

Anomální vývoj schránek paleozoických gastropodů pražské pánve

Anomalous development of shells in the Paleozoic gastropods from the Prague Basin

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: prof. RNDr. Jiří Frýda, Dr.

Konzultant bakalářské práce: doc. RNDr. Petr Kraft, CSc.

Praha, 2019

Prohlášení:

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

V Praze dne:

Podpis:

Poděkování:

Chtěla bych zde poděkovat svému školiteli prof. RNDr. Jiřímu Frýdovi, Dr. za jeho přístup k vytvoření této práce, za jeho trpělivost, za jeho rady, a za poskytnutou literaturu. Dále bych chtěla poděkovat svému konzultantovi doc. RNDr. Petru Kraftovi, CSc. za to, že mi vůbec umožnil pracovat na práci se skupinou Gastropoda a předání mé osoby k prof. RNDr. Jiřímu Frýdovi, Dr. Chtěla bych zde poděkovat i doc. RNDr. Kataríně Holcové, CSc., která stála za vznikem oboru geobiologie a napomohla nám se vyznat ve struktuře bakalářské práce. Panu prof. RNDr. Oldřichu Fatkovi, CSc. bych také chtěla poděkovat za jeho rýpání ohledně skupiny Gastropoda, protože i toto napomohlo k tomu, abych se v této problematice dále věnovala. Poděkování patří i mé rodině, která mě psychicky podpořila, a od které jsem dostala dostatek pálenky na vánoční večírky. Děkuji svým blízkým přátelům za jejich rady a podporu. Děkuji.

Abstrakt

Práce je zaměřena na anomální vývoj schránky paleozoických gastropodů z pražské pánve. V úvodní části je uvedena stručná charakteristika pražské pánve. Dále jsou detailně diskutovány morfologické struktury schránky a různé typy anomálií, které se na schránkách objevují. Morfologie schránky gastropodů je dobrým paleoekologickým indikátorem, jelikož schránky rostou celý život a zaznamenávají tak celou jejich ontogenezi. Výsledkem práce jsou seznamy gastropodů, u kterých byly nalezeny různé typy anomálií.

Klíčová slova: gastropodi, gastropod, pražská pánev, anomálie, predace

Abstract

The thesis focused anomalous development of gastropod shells from the Prague Basin. Geology of the Prague Basin is briefly discussed in the first part of the thesis. and morphologic structure of shell. Discussion of shell morphology in gastropods and different types of shell anomalies forms a main part of the thesis. Morphology of the gastropod shell seem to be very useful paleoecological indicator because the shells record their lives during whole ontogeny. Result of the thesis is a complete list of gastropod species in which the anomalous development of shells was found.

Key words: gastropods, gastropod, Prague Basin, anomalies, predation

Obsah

1	Úvod	5
2	Geologie pražské pánve.....	6
3	Charakteristika schránky	7
3.1	Protokoncha a teleokoncha.....	7
3.2	Struktura schránky	8
3.3	Operkulum	9
3.4	Stáčení schránky	9
4	Typy anomálií schránek	10
4.1	Nepatrná změna ornamentace žeber	11
4.2	Deformace schránky	11
4.3	Poškození schránek predací.....	12
4.4	Stopy po epibiontech	13
5	Tvary anomálií způsobenými různými jevy	13
5.1	Ornamentace schránek.....	14
5.2	Protokoncha a teleokoncha.....	15
5.3	Porušení schránky a viditelné zranění	15
6	Paleoekologie	15
6.1	Prostředí.....	16
6.2	Fauna v ordoviku, siluru a devonu	16
6.2.1	Ordovik.....	17
6.2.2	Silur	18
6.2.3	Devon	18
6.3	Variabilita schránek gastropodů	19
7	Výskyty anomálií u gastropodů z pražské pánve	19
7.1	Práce o paleozoických gastropodech z pražské pánve (ordovik, silur, devon)	19
7.2	Kvantitativní soupis všech ordovických druhů s četností anomálií.....	20
8	Závěr.....	21
9	Příloha I.....	22
9.1	Práce o paleozoických gastropodech z pražské pánve (ordovik, silur, devon)	22
10	Příloha II.....	25
10.1	Kvantitativní soupis všech ordovických druhů s četností anomálií.....	25
11	Zdroje	27

1 Úvod

Bakalářská práce byla vybrána z důvodu, že třída Gastropoda je dnes jednou z druhově nejpočetnějších skupin živočichů a jejich schránka může poskytovat mnoho různých informací.

Gastropodi jako velice starobylá skupina, která je známá již od počátku ordoviku, mohou poskytovat cenné informace o ekologických vztazích v paleozoiku. V této práci se zaměřuji na anomální vývoj schránek u gastropodů z období ordoviku, siluru, devonu pražské pánve.

Schránka gastropodů roste celý jejich život, a díky tomu je možno na schránkách pozorovat různé typy anomálií, které vznikly v průběhu celé ontogeneze. V této práci popisují typy anomálií, které byly již publikovány, anebo které jsem sama pozorovala. Anomálie také mohou ukazovat stopy po predaci, mechanickém poškození anebo malou anomálií způsobenou například onemocněním živočicha.

Z tohoto důvodu je důležité znát detailně morfologii schránek gastropodů, jelikož schránky mají různé stáčení a různé typy ornamentace, které se mohou během ontogeneze měnit.

Studium anomálií predačního typu na schránkách gastropodů může podstatně doplnit paleoekologické rekonstrukce vývoje trofických společenstev. Gastropodi se vyskytovali ve všech prostředí, od hlubokovodních po mělkovodní. V době paleozoika se jednalo o velmi početnou skupinu, a proto mohla hrát podstatnou roli v potravním řetězci.

Práce především spočívala v nalezení gastropodů s anomáliemi (různého typu), které byly publikovány. V první části je zpracován seznam gastropodů (ordovik-devon) s popsanou anomálií. Druhá část uvádí seznam ordovických druhů gastropodů s kvantitativním počtem anomálií, který je rovněž zpracován v tabulce.

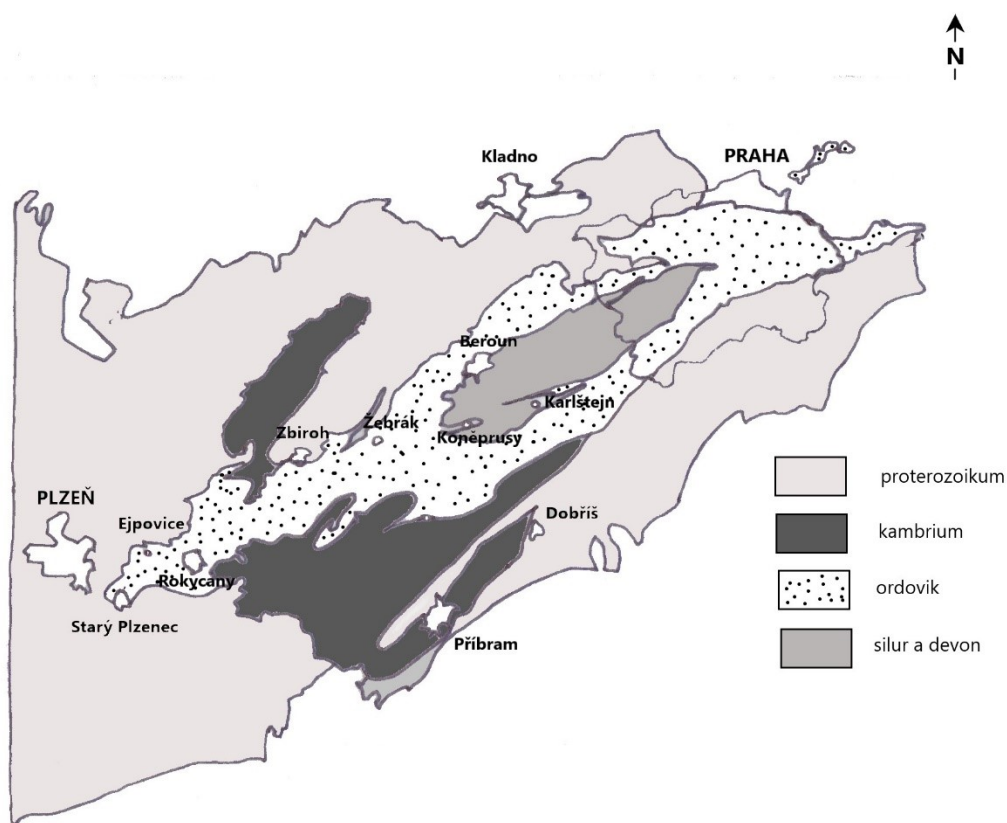
Na toto téma nebyla doposud publikována žádná studie, a proto bych se chtěla tímto tématem zabývat v diplomové práci.

2 Geologie pražské pánve

Pražská pánev je tvořena horninami ordoviku, siluru a devonu. Jedná se o lineární depresi, která se nachází mezi Plzní a Prahou (Chlupáč a kol. 2011). Ordovik zde transgresně nasedá na proterozoický podklad či kambrium a tvoří dnešní okraje pánve (Chlupáč a kol. 2011). Rozsah ordoviku je v pražské pánvi od tremadoku až po hranici se silurem a je členěn do dvanácti souvrství. Období ordoviku je v pražské pánvi charakteristické vývojem mírného až chladnějšího klimatu na okrajích Gondwany (Havlíček v Chlupáč a kol. 1992).

Nástupem černých graptolitových břidlic začíná období siluru. Tato facie je spojena se zvýšením hladiny oceánů, které způsobilo tání ledovců ordoviku (Chlupáč a kol. 2011). Silur je členěn do pěti souvrství. Podmořská vulkanická činnost je pro toto období typická a jsou zde známá vulkanická centra, která produkovala převážně alkalické bazaltové lávy a pyroklastika (Kříž v Chlupáč a kol. 1992). V kopaninském souvrství se usazovaly kromě tufů a tufitů bioklastické vápence s faunou, které zároveň dokumentují změnu siliciklastické sedimentace na karbonátovou.

Devon je nejmladším obdobím v pražské pánvi a konkordantně nasedá na silur a je zachován mezi Prahou a Berounem (Chlupáč a kol. 2011). V pražské pánvi se nachází spodní devon a střední devon a jsou rozděleny do šesti souvrství. V devonu je viditelné střídání hlubokovodnějších a mělkovodnějších facií (Chlupáč a kol. 2011). Pro hlubokovodnější facie jsou typické mikritické vápence a pro mělkovodnější facie jsou typické vápence bioklastické a to především vápence krinoidové (Chlupáč a kol. 2011). Do charakteru sedimentace se vztahuje i cyklicita změny mořské hladiny, která byla vyvolána klimatickými změnami (Chlupáč a kol. 2011). V pražské pánvi se nachází mezinárodní stratotyp (silur-devon) u Klonku u Suchomast, který byl definován podle prvního nálezu graptolita *Monograptus uniformis* (Chlupáč a kol. 2011).



Obr. 1- Obrázek znázorňující pražskou pánev (ordovik, silur, devon), která tvoří úzkou depresi mezi Plzní a Prahou. Obrázek je předělaný podle obrázku v knize *Geologická minulost České republiky* (Chlupáč a kol. 2011).

3 Charakteristika schránky

Důležitým znakem gastropodů je jejich schránka, která je důležitá pro taxonomii i pro paleoekologické rekonstrukce. Variabilita dnešních schránek gastropodů je značná, což je způsobeno tím, že jsou morfologicky jednou z nejrozmanitějších živočichů, kteří se vyskytují v marinním, sladkovodním a terestrickém prostředí (Frýda v Talent 2012). Důležitým znakem schránky je její ornamentace, která nám může indikovat prostředí, například tropické marinní formy jsou více ornamentované než sladkovodní či terestrické (Frýda v Talent 2012). Velikosti schránek jsou různé od několika milimetrů až po desítky centimetrů a marinní gastropodi bývají často větší než terestrickí (Horsák a kol. 2013) a jejich schránka je odolnější a silnější.

3.1 Protokoncha a teleokoncha

Schránka gastropodů se začíná vyvíjet už v embryonálním a u některých i v larválním stádiu. Tato schránka se nazývá **protokoncha**. V další fázi růstu schránky po metamorfóze se tvoří pravá schránka zvaná **teleokoncha**, která má často jinou strukturu a tvar, v některých případech i jiné upínání svalů než protokoncha (Frýda v Talent 2012).

Růst protokonchy má u různých skupin gastropodů různý průběh. Jednoduchý ontogenetický vývoj schránky mají nejstarší skupiny gastropodů, kterými jsou Patellogastropoda a Archeogastropoda (Frýda v Talent 2012). Protokoncha se vyvíjí pouze v embryonální fázi a označuje se jako **Protokoncha I**, která následně přechází v teleokonchu (Frýda v Talent 2012).

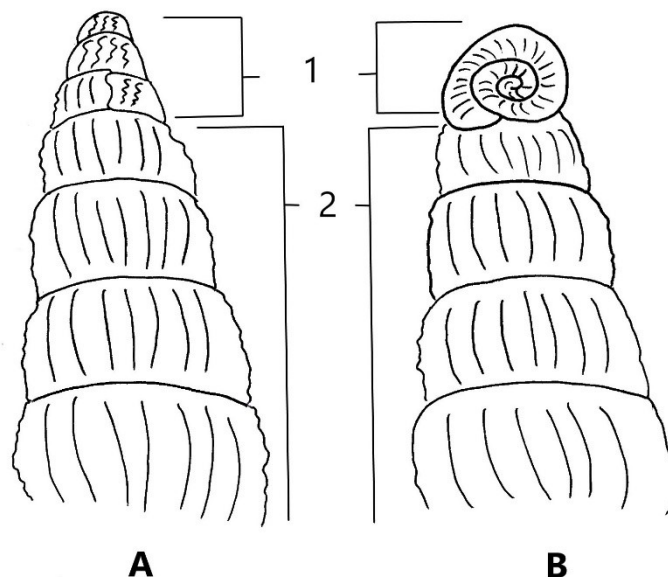
U ostatních skupin se vyskytuje také embryonální schránka protokoncha I, ale ta hned nepřechází v teleokonchu, ale následně vznikne larvální schránka označovaná jako **Protokoncha II** (Frýda v Talent 2012).

Přechod mezi protokonchou II a teleokonchou může být nepatrný, jelikož stočení protokonchy a teleokonchy bývá v některých případech podobné a tyto schránky se nazývají **homeostrofické** (u skupiny Caenogastropoda, Neritimorpha) (Frýda v Talent 2012). Protokoncha II je oddělena od teleokonchy hraniční linií nazývanou *sinusigera* (Seuss a kol. 2012).

U skupiny Heterobranchia je vždy stočení protokonchy II odlišné od stočení teleokonchy a tyto schránky se nazývají **heterostrofické schránky** (Frýda v Talent 2012).

Dospělí jedinci často ztrácejí protokonchu a ponechávají si po zbytek života pouze teleokonchu. Nejstarší nálezy protokonch jsou prozatím z devonu (Frýda v Talent 2012).

Vývoj schránky je velmi důležitý pro charakteristiku a systematiku gastropodů.



Obr. 2- Obrázek znázorňuje rozdíl mezi protokonchou(1) a teleokonchou(2), A) Homeostrofická schránka, B) Heterostrofická schránka

3.2 Struktura schránky

Tělo gastropodů se skládá z hlavy s radulou a s tykadly, svalnaté nohy s útrobním vakem a schránkou (Horsák a kol. 2013). Schránka je vylučovaná z kožního záhybu, který nazýváme plášť (Horsák a kol. 2013). Dalším důležitým znakem gastropodů je *torze* neboli stáčení

útrobního vaku do tvaru helikoidy (Smrž 2013). Díky tomu jsou orgány plášťové dutiny přetočeny. Torze druhotně chybí pouze u některých skupin gastropodů (Špinar a kol. 1966).

Schránka gastropoda je nejčastěji tvořena třemi vrstvami. Nejsvrchnější vrstva ulity se nazývá **periostrakum** neboli konchinová vrstva tvořená proteinem *konchiolinem* (Horsák a kol. 2013). Periostrakum slouží k ochraně schránky před vnějším mechanickým poškozením (Smrž 2013). Tato vrstva obsahuje pigmenty, které vykreslují barvy ulity (Knight a kol. 1960). Pigmenty gastropodů jsou u některých skupin známé z fosilního záznamu, příkladem je druh *Paffrathopsis subcostata* (?) ze středního devonu (Frýda v Talent 2012). Druhá vrstva se nazývá **ostrakum**, které je tvořeno uhličitánem vápenatým (Smrž 2013). Uhličitán vápenatý může být modifikovaný ve formě kalcitu, aragonitu anebo vateritu, který je energeticky nejvýhodnější. Ve fosilním záznamu může docházet k rekrystalizaci těchto komponent (aragonit se rekrystalizuje na kalcit). Nejspodnější vrstva se nazývá **hypostrakum**, které bývá také tvořeno uhličitánem vápenatým, ale ve formě destičkové formy (Smrž 2013). Tato vrstva může být často perleťová či porcelánová, díky příměsi organické komponenty.

Ve fosilním záznamu se nám dochovávají především schránky gastropodů. V některých případech můžeme nalézt svalové vtisky, které se využívaly pro systematiku gastropodů (Horný 1989) či skupinu Monoplacophora (Horný 1988).

3.3 Operkulum

Operkulum je pevné víčko, které je charakteristické především pro archaické skupiny gastropodů. Nachází se v larválních stádiích všech žijících gastropodů, ale v dospělosti ho některé skupiny ztrácejí jako je tomu např. u terestrických gastropodů a u mořských přílipek (Frýda v Talent 2012). Je tvořeno uhličitánem vápenitým a začíná se vytvářet od středu a poté se stáčí směrem ke kraji schránky. Nejstarší nalezené operkulum pochází z ordoviku (Frýda v Talent 2012). Dnešní gastropodi v některých případech využívají víčko na drcení potravy, díky tomu mohou rozdrtit schránky jiných živočichů (Knight a kol. 1960).

3.4 Stáčení schránky

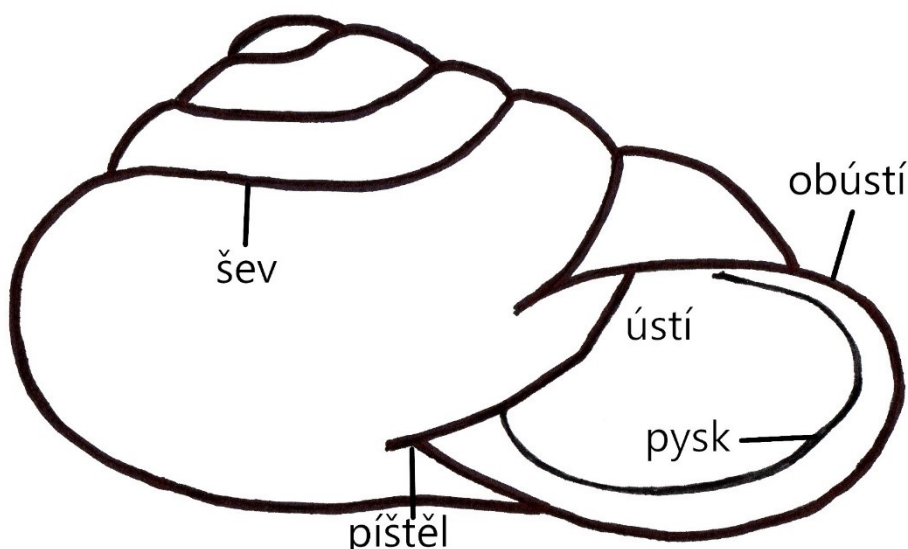
Ke stáčení schránky gastropodů dochází díky anatomické torzi, která se také projeví na tvaru schránky. Především díky torzi ztrácí většina gastropodů svou symetrii. Některé formy gastropodů mají sice bilaterální souměrnost schránky v dospělosti, ale jejich protokoncha je heterospirální (např. přílipky) (Knight a kol. 1960). Jediná skupina gastropodů, která měla bilaterálně souměrnou schránku byla skupina *Bellerophotidae*.

Schránky gastropodů mohou být pravotočivé anebo levotočivé, výrazně hojnější jsou schránky pravotočivé. Můžeme se setkat se skupinou gastropodů, kteří mají pravotočivé schránky, kde se vyskytuje jeden druh, který má levotočivou schránku. Poměr levotočivých a pravotočivých je uváděn 1:1000 v některých případech 1:1000000 jedinců (Horsák a kol. 2013). Zda je schránka pravotočivá či levotočivá poznáme tak, že orientujeme schránku vrcholem na horu a ústím k sobě, když ústí směřuje na pravou stranu je pravotočivá, když ústí směřuje na levou stranu je levotočivá (Horsák a kol. 2013).

Ústí schránky se nachází na rozšířeném konci schránky a jeho okrajem je obústí. Schránka se stáčí o 360° a jedna část tohoto stočení se nazývá závit. Ústí se závitem tvoří dohromady

poslední závit. Ostatní závity se celkově nazývají kotouč. Nejčastěji se setkáváme se závity, které se vzájemně dotýkají.

Evolutní ulita je charakteristická tím, že mladší závity překrývají starší, ale můžeme se setkat s **involutní ulitou**, která je typická tím, že mladší závit zcela překrývá starší (Knight a kol. 1960). Pokud se závity dotýkají, tak tvoří dotykovou linii zvanou **sutura**. Pokud je mezi závity užší či širší kuželovitý prostor, tak se nazývá **píštěl**. Může ho vyplňovat kalus anebo ho můžeme poznat za pomoci malé jamky. Při rozbití schránky bychom mohli vidět **sloupek** (kolumelu).



Obr. 3 Schéma schránky, na kterém jsou popsány jednotlivé morfologické prvky

4 Typy anomálií schránek

Termínem anomálie schránek se myslí poškození schránek, které se může projevat ve změně ornamentace, odlomení schránky nebo její deformace. Anomálii lze snadno identifikovat, ale určit příčinu vzniku je problematické. Nemůžeme s určitostí říci, jestli byla anomálie způsobena onemocněním nebo potlučením schránky či predací. Jen u některých typů anomálií je více pravděpodobné, že se jednalo o predaci. Příkladem je druh *Bucanopsina calypso* (Perner, 1903), na kterém můžeme vidět poškození schránky ve tvaru kousanců a zpětné zredukování a opravení schránky (Horný 1997a).

U ornamentace žeber, které se liší či k sobě sbíhají v malém množství je to problematické. Může se jednat o patologii či mechanické poškození. Známe jsou i stopy po epibiontech, kterými mohou být například porifery (Perner 1907) nebo jiné organismy. Studium anomálií schránek může přispět paleoekologickým rekonstrukcím a poznání potravních vazeb. Gastropodi se vyskytují již od spodního kambria a je nejasné jakou úlohu v potravním řetězci představovali v minulosti.

Anomálie schránek můžeme rovněž pozorovat u recentních gastropodů, ale i u nich je často problematické určit, zda šlo o predaci či vnější poškození (Ebbestad a Peel 1997). Při jakéhokoliv poškození gastropod vynaloží většinu energie na opravu schránky, a proto se i ornamentace žeber může pozměnit nejen tvarem, ale i vzdáleností žeber (Ebbestad a Peel 1997).

4.1 Nepatrná změna ornamentace žeber

Nepatrná změna ornamentace žeber na schránce gastropodů nemusí hned indikovat anomálii po predaci. Pokud jsou žebra dále či blíže k sobě může to vypovídat o tom, že gastropod měl větší či menší příjem potravy, nebo měl lepší či horší podmínky pro tvorbu schránky. Pokud se na schránce vyskytují anomálie, tak posun přírůstkových linií blíže k sobě může vypovídat o energii, kterou vkládal do předešlé opravy schránky (Ebbestad a Pell 1997). Průběh žeber může být přerušen, což by mohlo indikovat poškození vlivem vnějších podmínek či onemocněním živočicha.

Poškození schránky může být zapříčiněno i vnějším prostředím (poškození v turbiditu či poškození při bouři). Je možné, že i tato anomálie může představovat menší útok jiného živočicha.

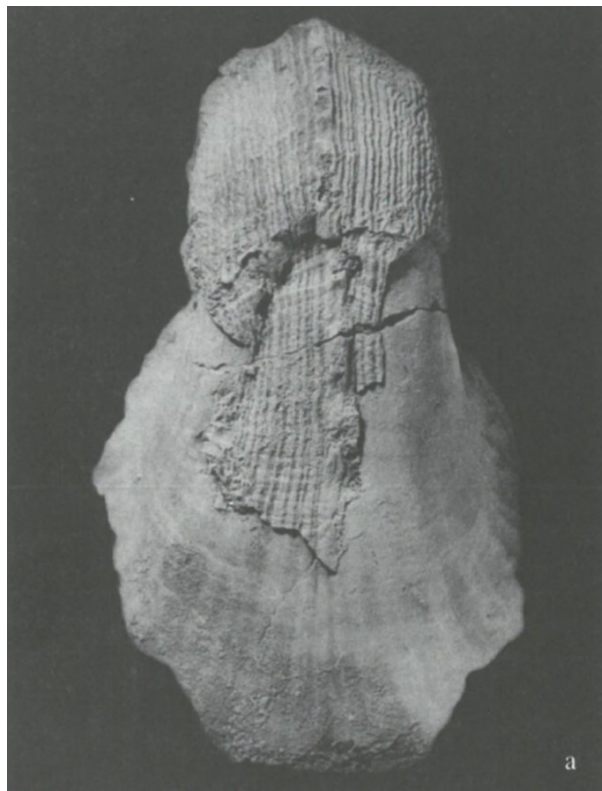
4.2 Deformace schránky

Deformace schránky může nastat z různých příčin. Touto deformací nemyslím deformace po horninotvorném procesu, ale deformace schránky během růstu gastropoda a po následném opravení schránky.

Jednou možností deformace schránky je predace, kdy byl jedinec napaden a opravil si svoji schránku po útoku. Druhou možností vzniku by mohla být deformace vlivem vnějšího prostředí (např. vulkanismus).

Deformace u druhu *Grandostoma bohemicum* (Perner, 1903) (vzorek číslo NM L 31173) se projevuje velkými puklinami na schránce, které byly znovu opraveny, ale nejspíš gastropod po sléze zahynul (Horný 1997a). Nemůžeme s jistotou tvrdit, že se jednalo o predaci či deformaci vlivem vnějších podmínek prostředí.

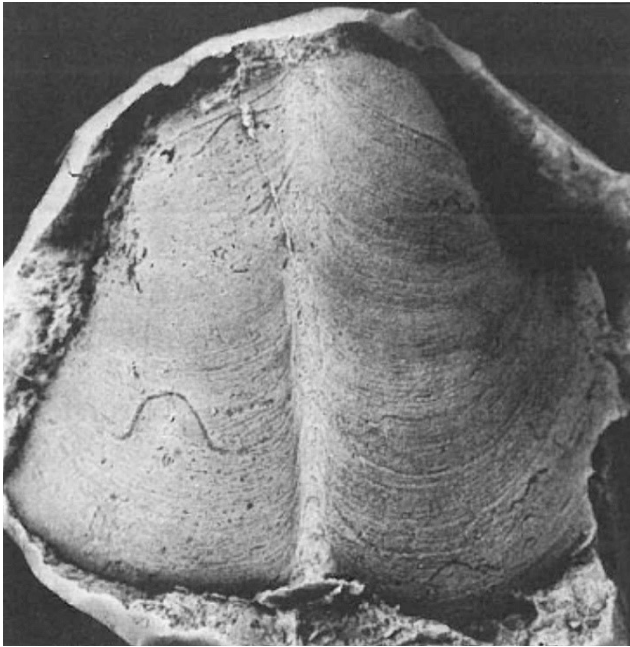
Deformace u druhu *Boiotremus incipiens* (Perner, 1903) (vzorek číslo NM L 30 697) je také zřejmá. Autor publikace Horný (1998) o tomto jedinci píše, že možné poškození mohlo vzniknout díky kontaktu se sopečnou pumou (Horný 1998a), ale sám autor Horný (1998) ve své publikaci zmiňuje možnost, že by mohl být jedinec napaden hlavonožcem.



Obr. 4 Deformace schránky u druhu *Boiotremus incipiens* (Perner, 1903) (ex. Horný 1998a).

4.3 Poškození schránek predací

Poškození schránek je nejčastěji způsobeno predací. Někdy se schránka živočicha může zdát až zdeformovaná. Na schránkách gastropodů můžeme pozorovat opravené fragmenty, které jsou různě strukturovány. Opravení se může projevit změnou ornamentace u poraněné oblasti. Na schránkách gastropodů se vyskytují anomálie většinou ve tvaru U, které mohli způsobit hlavonožci, jako je tomu u druhu *Bucanopsina calypso* (Perner, 1903) (Horný 1997a). Různé poškození vlivem predace známe i u jiných fosilních živočichů jakými jsou například tentakuliti (Berkyová a kol. 2007), nebo skupina *Tergomya* (Horný 1992).



Obr. 6 Z Na schránce druhu *Bucanopsina calypso* (Perner, 1903), jsou zřetelně viděny anomálie, včetně té ve tvaru U (ex. Horný 1997a).



Obr. 5 Zvětšení anomálie ve tvaru U druhu *Bucanopsina calypso* (Perner, 1903) (ex. Horný 1997a).

4.4 Stopy po epibiontech

Na schránkách se mohou objevovat stopy po epibiontech, které mohly být způsobeny například skupinou Porifera (Perner 1907). Tyto stopy byly zjištěny u rodu *Loxonema* Phillips, 1841 (Perner 1907), a to v podobě výrazných jamek na schránce. Jamky jsou pravděpodobně způsobeny kořenovými vlákny živočišných hub. Stopy po kořenových vláknech od porifer známe i z dnešní doby.

5 Tvary anomálií způsobenými různými jevy

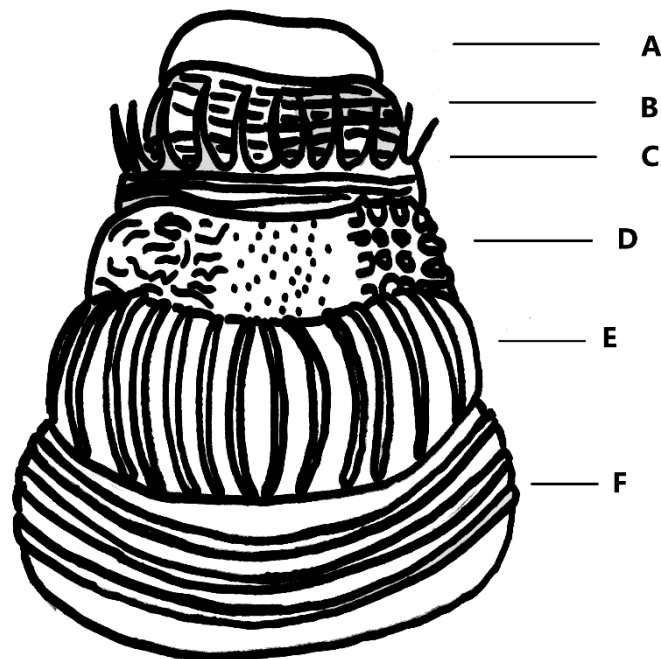
Anomálie se můžou projevit různými znaky. U paleozoických gastropodů jsou známé schránky s anomáliemi, ale v některých případech se nemusí dochovat ornamentace žeber. U ordovických gastropodů se často dochovávají pouze svalové vtisky na jádrech, na kterých není vidět dobře ornamentace a výlitek se nemusel dochovat celý. Jako příklad můžeme uvést nálezy z Oseku u Rokycan, kde se nachází například druh *Tropidodiscus pusillus* (Barrande in Perner, 1903) (Horný a Peel 1999) nebo druh *Sinuities sowerbyi* Perner, 1903 (Horný 1989). Jak bylo popsáno v předchozí kapitole jevy, které způsobují anomálie se těžko identifikují. Pro rozeznání anomálií jsou důležité morfologické struktury schránky. Některé struktury by mohly připomínat anomálie. Schránky gastropodů mají různé ornamentace a ozdoby. Pokud jsou na schránce zjevné jamky, které nejsou základem ornamentace, můžeme tedy usuzovat, že se jedná o stopy po epibiontech či znak parazitismu. Problémem jsou nepatrné změny v ornamentaci žeber gastropoda, jelikož tyto anomálie mohly vzniknout z více důvodů. Při větším poškození schránky můžeme usuzovat, že se jednalo o predaci. Ontogenetický vývoj

schránky gastropodů je podstatný pro studii anomálií, jelikož protokoncha a teleokoncha má často jiný tvar, který by se mohl jevit jako anomálie.

5.1 Ornamentace schránek

Gastropodi mají čtyři základní znaky ornamentace: axiální žebrování, spirální žebrování, složité ornamenty, hladký povrch schránek (Seuss a kol. 2012). V některých případech je povrch schránky ornamentován komplikovaným žebrováním, či jiným typem ornamentace jako například tečkování. Tato ornamentace se v některých případech jeví na první pohled jako anomálie. Pokud je složitá ornamentace vyvinuta po celé schránce gastropoda, v tom případě se o anomálii nejedná.

Anomálie se projeví na schránce ve změně ornamentace v průběhu žebor či výraznou frakturou schránky. Mohou se u jednoho místa pokrývat žebra k sobě ve větším počtu, což by mohlo určovat predaci nebo onemocnění gastropoda. Při nepatrné změně ornamentace (směřují k sobě dvě žebra a spojují se nebo je žebro nepravidelně ornamentováno oproti ostatním žebřům) by se mohlo jednat také o nemoc živočicha nebo byla anomálie zúsobena vnější mechanické poškození. U některých gastropodů je možno vidět postupné opravování celé teleokonchy po predaci. Jako příklad zde mohu uvést druh *Anarconcha pulchra* (Barrande in Perner, 1903), u které toto opravení po predacním útoku ilustroval Horný (2002).



Obr. 7 Na schématu jsou vyznačeny morfologické typy ornamentace schránek. (A) čistý povrch, (B) spirální rýžky, (C) trny, (D) složitá ornamentace, (E) axiální žebra, (F) spirální žebra

5.2 Protokoncha a teleokoncha

Další poznatky, které by se měly brát v úvahu při studiích schránek a jejich anomálií je vývoj protokonchy a teleokonchy. Jak již bylo v úvodu popsáno protokoncha je původní schránka larválního stadia gastropoda. Teleokoncha je schránka dospělého gastropoda. Protokoncha a teleokoncha se od sebe dají rozlišit. Protokoncha bývá často jinak stáčená nežli teleokoncha. Toto stočení by se mohlo v některých případech jevit jako deformace schránky. Protokoncha má často odlišné ornamentace a ozdoby nežli teleokoncha a díky tomu můžeme interpretovat, že se nejedná o deformaci.

Protokoncha se odděluje od teleokonchy (u skupiny Caenogastropoda) hraniční linií tzv. *sinusigerou* (Seuss a kol. 2012). Sinusigera by se nám mohla jevit jako anomálie po predaci, ale jedná se pouze o hranici mezi protokonchou a teleokonchou.

U plně dospělého jedince však, protokoncha často chybí a celá schránka je reprezentována teleokonchou.

5.3 Porušení schránky a viditelné zranění

U některých druhů je možné pozorovat porušení na schránce, které se může projevit jako menší znetvoření či deformace schránky. Toto porušení je často doprovázeno změnou ornamentace, pokud živočich přežil a snažil se svou ulitu opravit. Jak již bylo vysvětleno, tato oprava byla doprovázena značnou energií, kterou gastropod vynaložil do opravy schránky (Ebbestat a Peel 1997). Některé fragmenty mohly být způsobeny až po smrti gastropoda (Horný 1973).

V dalších případech je deformace velmi výrazná, jelikož změnila tvar schránky. Příkladem je druh *Tremanotus polygonus* (Perner 1907), kde je možné vidět na dorsální straně zřetelnou deformaci, která byla následně opravena.

Holotyp (NM L 32380) druhu *Tropidodiscus bouceki* Horný, 1997 (Horný 1997b) má v laterálním pohledu viditelnou frakturu schránky, která je doprovázená jejím opravením. Na tomto holotypu můžeme také vidět deformaci, která byla způsobena až po smrti gastropoda (Horný 1997b).

Deformaci můžeme vidět i na příklad u druhu *Paleozygopleura chlupaci* Frýda, 1993, kde tato menší deformace na šestém závitě (od ústí) je doprovázena i odchylkou v ornamentaci (Frýda 1993). Žebra u anomálie se v dalším růstu, co se týče vzdálenosti nezměnila. Je zde viditelná změna vzdálenosti žebrování na dalších závitech. To by mohlo nasvědčovat, že z nějakého důvodu gastropod využíval energii jiným směrem nežli na tvorbu schránky.

6 Paleoekologie

Skupina Gastropoda je jednou z nejhojnějších skupin živočišné říše. V současné době obývají jak marinní, sladkovodní, tak terestrický ekosystém a jejich životní strategie je velmi rozmanitá (Frýda v Talent 2012). Existují býložravé, dravé a parazitické formy gastropodů.

V paleontologickém záznamu jsou gastropodi také velmi hojnou skupinou, která se nám dochovává, ale doposud nebyla prostudovaná tak, jako je tomu u jiných skupin (např. trilobiti).

Jak bylo vysvětleno v úvodu marinní formy gastropodů mají více ornamentovanou schránku nežli sladkovodní či suchozemské formy, tropičtí gastropodi mají nejvíce ozdobenou schránku. U skupiny Gastropoda, stejně jako u dalších ze skupiny Mollusca, roste schránka celý jejich život, a zaznamenává tak i měnící se podmínky. Z toho důvodu jsou měkkýši vhodnou modelovou skupinou pro paleontologické rekonstrukce.

6.1 Prostředí

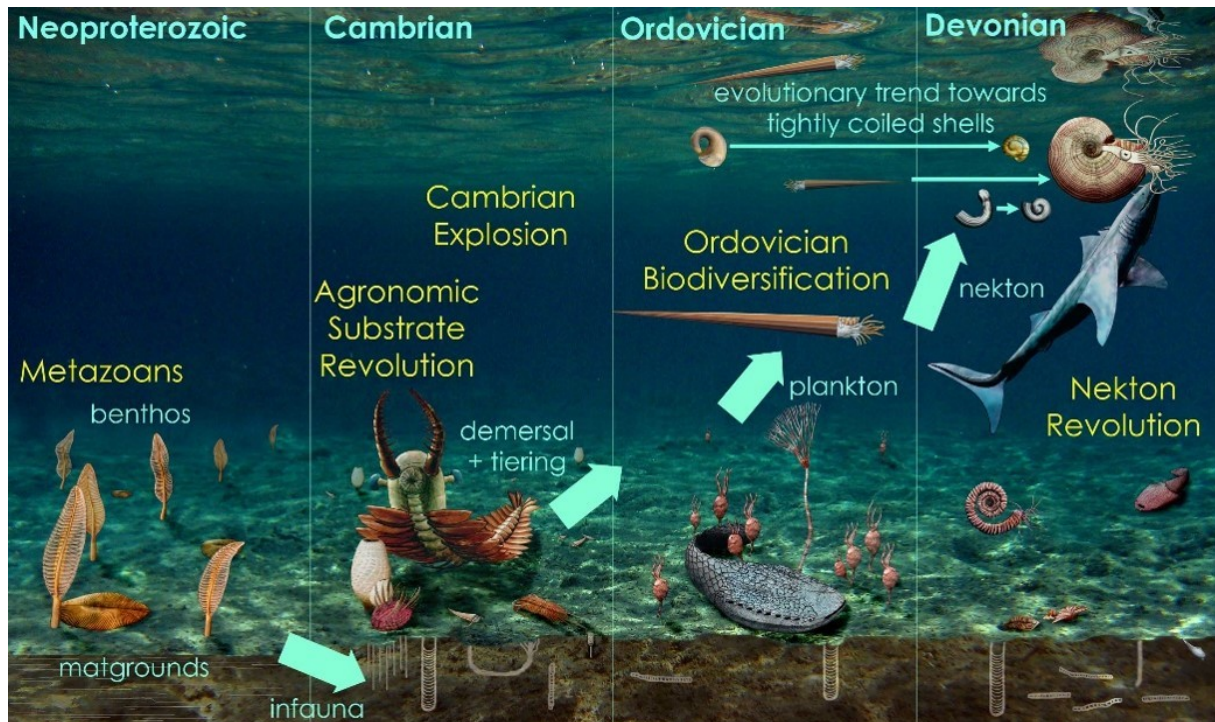
Marinní gastropodi se vyskytují jak v mělkém, tak i v hlubokomořském prostředí. Důležitý je podklad, po kterém se gastropod pohybuje. Již od paleozoika některé skupiny preferovaly siliciklastický podklad před karbonátovým a naopak, ale existují skupiny gastropodů, kterým vyhovují oba typy podkladů (Ebbestat a kol. 2013).

Rod *Sinuities*, který je hojný v pražské pánvi, obýval spíše hlubší prostředí než ostatní bellerophonitní gastropodi, kteří byli vázáni na vnitřní mělké subtidální prostředí (Ebbestat a kol. 2013).

Strategie, v jakých faciích se živočich vyskytuje, může odrážet i předpoklad výskytu různých typů anomálií, jestli je více pravděpodobné poškození vlivem mechanické činnosti či predančního ataku. Pokud se gastropod vyskytoval v prostředí s velkou dynamikou, můžou být anomálie způsobené především mechanickým poškozením. S tím může být spojen i tvar schránky gastropoda. Pokud se gastropod vyskytoval v prostředí s menší dynamikou mohly být anomálie způsobeny predací. V jiných případech by tento poznatek mohl pomoci určit vazbu predátorů na určitá prostředí. U druhu *Bucanopsina calypso* (Perner, 1903) je schránka přizpůsobena na dynamické prostředí, oproti tomu schránka druhu *Grandostoma bohemicus* (Perner, 1903) je spíše přizpůsobená na klidnější prostředí. U těchto druhů byly nalezeny podobné anomálie (tvaru U) (Horný 1997a). Predátor se tedy mohl vyskytovat jak v klidném, tak dynamičtějším prostředí.

6.2 Fauna v ordoviku, siluru a devonu

V marinním prostředí staršího paleozoika byla společenstva živočichů odlišná od současných společenstev. V době ordoviku byla trofická společenstva jinak strukturovaná nežli v siluru či devonu. Od ordoviku se objevují první formy planktotrofních organismů a v devonu dochází postupně k tzv. nektonní revoluci (Klug a kol. 2010). S tím jsou spojeny odlišné nároky na prostředí u gastropodů a vznik nových predátorů. Toto může být jedna z příčin celkové diverzity této skupiny. Tento aspekt je velmi důležitý pro pochopení struktury celého společenstva. V následujících podkapitolách jdou diskutováni možní predátoři, kteří mohli způsobit některé typy anomálií. Tyto předpoklady ve většině případu vycházím z aktualismu (vztah kořist-predátor).



Obr. 8- Na tomto obrázku je znázorněna změna spodnopaleozoických společenstev. V ordoviku vzniká již větší formy planktotrofních živočichů. Důležitým bodem je nektonní revoluce v období devonu. (Klug a kol. 2010)

6.2.1 Ordovik

Stratigraficky významnými fosiliemi jsou v tomto období *graptoliti*, *konodonti* a *chitinozoa*. Společenstva jsou rozmanitá, kromě stratigraficky významných zkmenečlin se zde nacházejí například *trilobiti*, *brachiopodi*, *echinodermati*, *hyoliti*, *orthoceridní hlavonožci*, *fylokaridní koryši* a další. V tomto období se vyskytovali první obratlovci, kterými byly především bezčelistnaté ryby.

Důležitou událostí v tomto období je vznik velkých planktotrofních forem, kterými jsou například již zmínění orthoceridní hlavonožci (Klug a kol. 2010). Tato skupina způsobila změnu v ekosystému a stala se dominantními predátory tohoto období. Žili jak v mělkém, tak hlubokomořském prostředí. Pro gastropody i jiné skupiny tento vznik planktotrofních predátorů byl důležitým momentem ke změně budoucí strategie. Některé zmíněné anomálie tvaru U (viz předešlá kapitola) jsou důležitým faktorem, poukazující na jejich pozici v potravním řetězci.

Z ordoviku jsou doklady o výskytu skupiny *Eurypterida* (Chlupáč 1999). Malé formy *Eurypteridů* mohly poškozovat schránky gastropodů, podobně jako je tomu dnes u durofágních koryšů.

Jsou známy také pozůstatky *anomalokarů* z ordoviku, kteří se vlivem konkurence mohli podílet na predacích gastropodů.

Již zmínění obratlovci byli menších rozměrů a přijímali potravu pomocí filtrování vody. V tomto období nejspíš nenapadali schránky gastropodů jako je tomu například u dnešních kostnatých ryb.

Na konci ordovíku dochází k výrazné změně podmínek, a to především k ochlazení, a díky tomu pak v nejsvrchnějším ordovíku dochází k prvnímu velkému vymírání.

6.2.2 Silur

Toto období je oproti ordovíku a devonu poměrně krátké, ale přesto zde docházelo k velkému rozvoji a k prvním fázím nektonní revoluce. Změna klimatických podmínek byla způsobena posunem pražské pánve směrem k tropickému pásmu, s tím souvisela i vulkanická aktivita. Ekosystém se obnovuje po velkém vymírání na konci ordovíku a nové niky jsou obsazeny jinými živočichy.

Stratigraficky významnými fosíliemi jsou stále *graptoliti*, *konodonti* a *chitinozoa*. V tomto období jsou stále hojní trilobiti a útesy začínají pokrývat především echinodermáti (lilijice). Gastropodi rodu *Orthonychia* (Frýda a kol. 2008) či *Platyceras* (Gahn a Baumiller 2003) byli nalezeni v kalichu lilijic, což může svědčit o nové strategii (Frýda a kol. 2008).

Dominantními dravci jsou stále orthoceridní hlavonožci, ale dostali se do střetu s jinými predátory, a to se skupinou *Eurypterida*, která ve svrchním siluru dosáhla svého maximálního rozvoje.

V siluru se vyvinuly různé formy jak ryb bezčelistnatých, tak především čelistnatých a s jejich příchodem nastala změna v potravních vztazích. Skupiny *Acanthodii* a *Placodermi* nebyly velkého vzrůstu, a proto se mohly podílet na vzniku některých typů anomálií u gastropodů.

Období siluru je tedy velmi rozmanité díky rychlé diverzifikaci nových skupin. Různé postavení gastropodů v potravním řetězci se

může projevit novými adaptacemi na jejich schránkách (např. větší počet hrbolků).

6.2.3 Devon

Pro toto období je typická nektonní revoluce. Tato událost zapříčinila velmi podstatnou změnou v marinním ekosystému a dala vzniku nových strategií u mnoha živočichů (Klug a kol.).

Důležitým faktorem, je velký přísun organiky do moří a oceánů, a to především vlivem rozsáhlého osidlování souše rostlinami. Tento faktor mohl zapříčinit vznik anoxických podmínek a byl jedním z příčin vymírání ve svrchním devonu.

Vůdčími fosíliemi jsou *tentakuliti*, *konodonti* a *amonoidní hlavonožci*, kteří jsou další trofickou novinkou ve společenstvu. Trilobiti se vyskytují již v menším množství, ale jejich formy jsou specifické. Na počátku devonu se naposledy objevují pravý graptoliti.

Devon je obdobím, ve kterém se objevují nové skupiny predátorů jako jsou například žraloci, a především další skupiny rybovitých obratlovců. Jsou zde pořád akanthodi a placodermi, ale objevují se i skupiny dvojdyšných, lalokoploutvých a paprskoploutvých ryb.

Ve spodním devonu se objevuje skupina *Decapoda* (Gueriau a kol. 2014), která mohla také poškozovat schránky gastropodů. Tato skupina v současné době napadá gastropody a odlamuje jejich ulity u vrcholu (Cotton a kol. 2004). Toto by mohlo vysvětlovat, proč se ve fosilních záznamech vyskytují neúplné podlouhlé schránky u gastropodů jako je tomu například u rodu *Loxenema* Phillips, 1841 (Perner 1907), *Murchisonia* d'Archiac a de Verneuil, 1841 (Perner 1907).

S příchodem dalších predátorů roste větší pravděpodobnost výskytu anomálií, způsobených predací. S nárustem predáčního tlaku a větší diversity a rozmanitosti společenstev, roste i diversifikace gastropodů.

6.3 Variabilita schránek gastropodů

Jak již bylo řečeno schránka gastropodů může být dobrým indikátorem prostředí. Jejich morfologická rozmanitost roste v čase.

Podlouhlá schránka u gastropodů může být nevýhodná vůči predaci, již zmínění decapodi mohou schránku odlamovat u vrcholu (Cotton a kol. 2004). Díky její délce ji mohou predátoři snadněji zachytit. Podlouhlé schránky měla na příklad skupina Paleozygopleuridea (Frýda 1993). Tento tvar se ve většině případů nachází subtidální zóně a není přizpůsobený podmínkám v sublitorální zóně jako je tomu v současné době například u přílipek (zploštělá kónická schránka).

Ulity, které nejsou podlouhlé vykazují lepší zdatnost vůči predaci decapodů (Cotton a kol. 2004). Predátorům se nepodaří odlomit ulitu u vrcholu a napadají tedy ulitu u ústí, tento útok se nemusí vydařit a gastropod má větší šanci na přežití a opravení schránky.

Většina schránek gastropodů je stočena heterostroficky. Výjimkou jsou belerofontidi, kteří svou ulitu stáčí isostroficky. U druhů *Bucanopsina calypso* (Horný 1997a) a *Grandstoma bohemicus* (Horný 1997a) byly nalezeny stopy po predacích ve tvaru U. Tento typ anomálie se nacházel u řady nalezených jedinců. Dosavadní nálezy vypovídají o tom, že tato skupina byla často napadena.

Ozdoba na ulitě je velmi variabilní a může být funkční pro obranu gastropoda. V paleontologickém záznamu se můžeme setkat s ulitami, které nesou trny. Příkladem je druh *Tubina armata* Owen, 1859 (Perner 1907) nebo rodu *Spiniplytyceras* Blodgett a Frýda, 1999 (Blodgett a Frýda 1999), u kterých byly objeveny na ulitě zbytky po trnech. Objevení nové skupiny predátorů, a to především čelistnatých ryb, byla tato ochrana účinná, a v současné době tuto strategii využívá například rod *Murex*.

7 Výskyty anomálií u gastropodů z pražské pánve

Práce je založena na rozsáhlém seznamu literatury, ve kterém byli popsáni gastropodi z pražské pánve. Cílem práce bylo najít všechny gastropody, na kterých byly viditelné anomálie. V některých publikacích autoři popisovali anomálie, ale ve většině publikací se autoři o toto téma nezajímali. Velkou prací o gastropodech jsou tři samotné monografie od Jaroslava Perneru, který obohatil dílo Joachima Barranda: *Système silurien du centre de la Bohême*.

V prvním seznamu uvádím všechny gastropody s anomáliemi (od ordoviku po devon). V seznamu není uveden kvantitativní počet, ale pouze to, že u daného druhu (či pouze rodu) byla zjištěna anomálie. Druhá část práce uvádí souhrn objevených anomálií u gastropodů ordovického stáří s kvantitativním počtem pozorovaných anomálií.

7.1 Práce o paleozoických gastropodech z pražské pánve (ordovik, silur, devon)

Příloha I zahrnuje všechny publikované gastropody (ordovik-devon) z pražské pánve s nalezenou anomálií bez jejich kvantitativního počtu. V seznamu se nevyskytují gastropodi

bez anomálie. U některých gastropodů nelze s určitostí říci, zda se jedná o anomálii. V tabulce se proto vyskytují i gastropodi s nejasnou anomálií označené „možná“. Gastropodi s jasnou anomálií mají označení „ano“. Někteří autoři sami popisovali anomálie (např. Horný 1997a, Frýda 1993). Ve starších publikacích (např. Perner 1903, 1907, 1911) ve většině případů anomálie nepopisovali a jsou identifikovány dodatečně (vlastním pozorováním. Ilustrace ve starších publikacích mohou být nepřesné, a proto na toto téma by byl vhodný další výzkum.

7.2 Kvantitativní soupis všech ordovických druhů s četností anomálií

Příloha II obsahuje kvantitativní výčet anomálií u taxonu gastropodů z ordoviku pražské pánve, které byly publikovány. Publikacích o anomáliích na schránkách gastropodů není v dnešní době mnoho. O ordovických anomáliích se především zmiňuje Horný (např. 1997a), který některé typy anomálií i popisuje.

Nejvíce nalezených anomálií, které byly i publikovány má druh *Bucanopsina calypso* (Perner, 1903) a *Grandostoma bohemicum* (Perner, 1903). Druh *Bucanopsina calypso* (Perner, 1903) se vyskytuje ve třech souvrstvích (letenské, vinické, zahořanské) a schránka je přizpůsobena na dynamické podmínky, oproti u druhu *Grandostoma bohemicus* (Perner, 1903). Ta je spíše přizpůsobená na klidnější prostředí. Oba dva druhy nesou anomálie, které byly s největší pravděpodobností způsobeny predací. Tyto anomálie jsou ve tvaru U, které lze na schránce zřetelně vidět (Horný 1997a).

Sinuites sowerbyi Perner, 1903 (NM-L29013) nese malou anomálii, kterou autor (Horný 1989) ve svém díle nepoznamenal. Na tomto vzorku můžeme vidět nepatrnou změnu ornamentace (Horný 1989).

Podle výsledků z rešeršní práce můžeme posuzovat, že již v době ordoviku mohla skupina Gastropoda představovat významnou roli v potravním řetězci.

Většina anomálií, které jsou v tabulce byla popsána autory publikací. Větší analýza na toto téma nebyla nikdy vytvořena, a proto bych se touto problematikou chtěla zabývat v diplomové práci.

8 Závěr

V úvodní části práce je uvedena stručná charakteristika pražské pánve a morfologické struktury schránky.

Skupině Gastropoda roste schránka celý jejich život, a proto je vhodnou skupinou pro paleoekologické rekonstrukce. Během paleozoika dochází ke změně trofických společenstev, které mohou odrážet vývoj anomálií v čase. S nástupem nových predáčnických forem se nám ve fosilním záznamu mohou objevovat nové typy anomálií. Již v ordoviku se můžeme setkat s predáčnickým typem anomálií. U některých anomálií nelze s určitostí identifikovat jejich původ, zda byla anomálie vytvořena mechanickým poškozením nebo predací či jiným způsobem.

V závěru práce je zpracován souhrn všech publikovaných výskytů anomálií u gastropodů z pražské pánve. Závěrečná část je rozdělena na dvě části. V první části je uveden seznam, ve kterém jsou uvedeni gastropodi (ordovik až devon) z pražské pánve s nalezenými anomáliemi bez kvantitativních údajů. V druhé části je uveden seznam všech ordovických gastropodů s kvantitativním počtem nalezených anomálií.

Podle výsledků nalezených anomálií u gastropodů se dá předpokládat, že gastropodi byli již od ordoviku důležitou složkou potravního řetězce.

Jelikož na toto téma nebyla doposud zpracována podrobnější studie, chtěla bych se tímto tématem zabývat ve své diplomové práci.

9 Příloha I

9.1 Práce o paleozoických gastropodech z pražské pánve (ordovik, silur, devon)

druh	anomálie	stáří	lokalita	tabule	citace
<i>Cyrtospira inexpectata</i>	možná	svrchní silur	Bubovice	53	Perner (1903)
<i>Bensbergia elongata</i> Phillips, 1841	možná	svrchní silur	Bubovice	53	Perner (1903)
<i>Cyclonema</i> spp. Perner, 1903	ano	svrchní ordovik	Vráž	54	Perner (1903)
<i>Platyceras concornus</i> Conrad 1840	ano	spodní silur	Vyskočilka	54	Perner (1903)
<i>Pleuretomaria</i> sp.?	možná	svrchní silur	Dvorce	55	Perner (1903)
<i>Praenatica gregaria</i> (Barrande in Perner, 1903)	ano	spodní devon	Koněprusy	55	Perner (1903)
<i>Trochus</i> cf. <i>stuxbergi</i>	ano	svrchní silur	Lochkov	56	Perner (1903)
<i>Ptychosphaera constricta</i>	ano	sv. silur sp. devon	Kosoř	56	Perner (1903)
<i>Scolistoma bohemica</i>	možná	spodní devon	Koněprusy	56	Perner (1903)
<i>Murchisoma fugitiva</i>	možná	svrchní silur	Lochkov	56	Perner (1903)
<i>Loxonema domina</i>	možná	svrchní silur	Kosoř	56	Perner (1903)
<i>Strophostylus gregarius</i>	ano	spodní devon	Měňany	56	Perner (1903)
<i>Holopea modesta</i>	ano	svrchní silur	Kosoř	57	Perner (1903)
<i>Collonema anabile</i>	možná	svrchní silur	Lochkov	58	Perner (1903)
<i>Holopella altera</i>	možná	svrchní silur	Lochkov	58	Perner (1903)
<i>Colonema karsteinsis</i>	možná	svrchní silur	Nový mlýn	58	Perner (1903)
<i>Platyceras reflexum</i>	ano	spodní devon	Koněprusy	59	Perner (1903)
<i>Holopea</i> sp.?	možná	svrchní silur	Kosoř	60	Perner (1903)
<i>Fusispira longior</i>	možná	spodní devon	Koněprusy	61	Perner (1903)
<i>Pagodea concomitans</i>	možná	spodní devon	Koněprusy	64	Perner (1903)
<i>Umbotrochus asperus</i>	ano	svrchní silur	Kosoř	66	Perner (1903)
<i>Holopea mima</i>	ano	spodní devon	Koněprusy	67	Perner (1903)
<i>Cyclonema cancellatum</i>	ano	svrchní silur	Karlštejn	68	Perner (1903)
<i>Worthenia abberans</i>	možná	svrchní silur	Lochkov	70	Perner (1903)

<i>Polytropis ?servus</i>	možná	svrchní silur	Kozel	70	Perner (1903)
<i>Holopea hospitalis</i>	ano	svrchní silur	Lochkov	71	Perner (1903)
<i>Naticopsis plicatula</i>	ano	svrchní silur	Zadní Kopanina	71	Perner (1903)
<i>Lytospira subuloidea</i>	ano	svrchní silur	Lochkov	73	Perner (1903)
<i>Ophileta prima</i>	ano	spodní silur	Osek	73	Perner (1903)
<i>Morphotropis capillosa</i>	ano	spodní devon	Koněprusy	75	Perner (1903)
<i>Morphotropis aliena</i>	možná	svrchní silur	Kosoř	76	Perner (1903)
<i>Oriostoma tubigerum</i>	ano	spodní devon	Koněprusy	80	Perner (1903)
<i>Tremanotus fortis</i>	ano	spodní devon	Koněprusy	81	Perner (1903)
<i>Phragmostoma tuboides</i>	ano	svrchní silur	Bubovice	82	Perner (1903)
<i>Tremanotus polygonus</i>	ano	spodní devon	Koněprusy	83	Perner (1903)
<i>Carinariopsis catenularia</i>	možná	spodní silur	Štěrboholy	88	Perner (1903)
<i>Pleurotomaria bohemica</i>	ano	svrchní silur	Bubovice	90	Perner (1903)
<i>Pleurotomaria tuboides</i>	možná	svrchní silur	Bubovice	93	Perner (1907)
<i>Pleurotomaria pisun</i>	ano	svrchní silur	Kozel	93	Perner (1907)
<i>Pleurotomaria (Lophospira)</i>	ano	spodní silur	Zahořany	95	Perner (1907)
<i>Ectomaria confinsis</i>	možná	spodní devon	Koněprusy	95	Perner (1907)
<i>Pleurotomaria (Coronila)</i>	možná	svrchní silur	Butovice	95	Perner (1907)
<i>Polytropis ? pectina</i>	ano	spodní silur	Zahořany	96	Perner (1907)
<i>Sinuitopsis sp.</i>	ano	spodní silur	Libeň	97	Perner (1907)
<i>Murchisonia sp.</i>	možná	svrchní silur	Kosoř	100	Perner (1907)
<i>Loxonema sp.?</i>	ano	svrchní silur	Dlouhá Hora	101	Perner (1907)
<i>Naticonema similaris</i>	ano	svrchní silur	Koledník	104	Perner (1907)
<i>Prosigaretus perornatus</i>	možná	svrchní silur	Lochkov	105	Perner (1907)
<i>Streptotrochus rugulusus</i>	ano	svrchní silur	Lochkov	106	Perner (1907)
<i>Craspedostoma protendens</i>	ano	spodní devon	Koněprusy	106	Perner (1907)

<i>Porcellia eximia</i>	ano	spodní devon	Koněprusy	109	Perner (1907)
<i>Craspedostoma bohemicum</i>	ano	spodní devon	Koněprusy	109	Perner (1907)
<i>Stenoleron pollens</i>	ano	spodní devon	Koněprusy	111	Perner (1907)
<i>Platyceras aesopus</i>	ano	svrchní silur	Lochkov	114	Perner (1907)
<i>Spirina squammata</i>	ano	svrchní silur	Loděnice	117	Perner (1907)
<i>Strophostylus gregarius</i>	ano	spodní devon	Koněprusy	117	Perner (1907)
<i>Platyceras oedematosum</i>	ano	svrchní silur	Lochkov	117	Perner (1907)
<i>Craspedostoma fugitivum</i>	ano	svrchní silur	Velká Chuchle	118	Perner (1907)
<i>Orthonychia bohémica</i>	ano	spodní devon	Koněprusy	120	Perner (1907)
<i>Holopea apollinis</i>	ano	svrchní silur	Vohrada	120	Perner (1907)
<i>Orthonichia ellegans</i>	ano	svrchní silur	Karlštejn	128	Perner (1907)
<i>Orthonichia togata</i>	ano	svrchní silur	Dvorce	151	Perner (1907)
<i>Strophostylus undulatus</i>	ano	spodní devon	Koněprusy	192	Perner (1911)
<i>Platyceras excavatum</i>	možná	spodní silur	Vyskočilka	202	Perner (1911)
<i>Polytropis</i> sp.	ano	Svrchní silur	Bubovice	235	Perner (1911)
<i>Palaeozygopleura vaneki</i> Frýda, 2008	ano	spodní devon	Čeřinka	////	Frýda (2008)
<i>Isospira lepida</i> (Perner, 1903)	ano	svrchní silur	Kosoř	////	Horný (1986)
<i>Petrochus praecedens</i> Horný, 1990	ano	spodní devon	Hlubočepy	////	Horný (1990)
<i>Pernerircirrus sinistorsus</i>	ano	svrchní silur	Kopanina	////	Frýda (1999)
<i>Agnesia invertens</i>	ano	spodní devon	Koněprusy	////	Frýda (2011)
<i>Anarconcha pulchra</i>	ano	spodní devon	Koněprusy	////	Horný (2002)
<i>Zygopleura Alinae</i>	ano	svrchní silur	Dvorce	////	Horný (1955)
<i>Paleozygopleura alinea</i>	ano	svrchní silur	Dvorce	////	Horný (1955)
<i>Lytospira</i> sp.	ano	svrchní silur	Konvářka	////	Horný (1991)
<i>Branzovya naturoglabra</i> Horný, 1994	ano	spodní devon	Loděnice	////	Horný (1993)
<i>Bellerophacmaea candata</i> (Perner, 1903)	ano	svrchní silur	Tobolka	////	Horný (1985)

<i>Biotremus incipiens</i>	ano	svrchní silur	Rešná	////	Horný (1998a)
<i>Australonema cf. guillier</i> (Oehlert, 1881)	ano	spodní devon	Koněprusy	////	Horný (1998b)
<i>Bellorophon scaber</i> (Perner, 1903)	ano	?	?	////	Horný (1994)
<i>Novakopteron pravoslavi</i> Horný, 2001	ano	svrchní silur	Kosov	////	Horný (2001a)
<i>Autigyra indentata</i> (Barrande in Perner, 1903)	ano	spodní devon	Koněprusy	////	Horný (2004a)
<i>Paleozygopleura chlupeci</i> Frýda, 1993	ano	spodní devon	Koukalova hora	////	Frýda (1993)
<i>Prenetica gregaria</i> Perner, 1903	ano	Spodní devon	Koněprusy	////	Jankovský (2003)
<i>Sinuites sp. I</i>	ano	střední ordovik	Praha Šárka	////	Horný (2001b)
<i>Sinuites sowerbyi</i> Perner, 1903	ano	střední ordovik	Praha Radotín	////	Horný (1989)
<i>Tropidodiscus bouceki</i> Horný, 1997	ano	střední ordovik	Praha Šárka	////	Horný (1997b)
<i>Bucanopsina calypso</i> (Perner, 1903)	ano	svrchní ordovik	Prha Libeň	////	Horný (1997a)
<i>Grandostoma bohemicum</i> (Perner, 1903)	ano	svrchní ordovik	Praha Hloubětín	////	Horný (1997a)
<i>Invertospira lamellofira</i>	ano	střední ordovik	?	////	Horný (1964)
<i>Clathospira egens</i>	ano	svrchní ordovik	Praha Jinonice	////	Horný (1997c)
<i>Lophospira ? Infausta</i>	ano	svrchní ordovik	Klárův Dvůr	////	Horný (1997c)
<i>Barrandicellopsis elevata</i> (Barrande in Perner, 1903)	ano	střední ordovik	Osek	////	Horný (2000a)
<i>Barandicella holubi</i> Horný, 2000	ano	střední ordovik	Osek	////	Horný (2000b)
<i>Barrandicella ? tarda</i>	ano	svrchní ordovik	Praha Dubeč	////	Horný (2004b)
<i>Barrandicella sp.</i>	ano	střední ordovik	Praha Šárka	////	Horný (2009)

10 Příloha II

10.1 Kvantitativní soupis všech ordovických druhů s četností anomálií

druh	anomálie	souvrství
<i>Cyrtonellopsis? extenuata</i> (Barrande in Perner, 1903)	0	Le
<i>Archinacella ovata</i> Barrande in Perner, 1903	0	Š, D, V
<i>Archinacella cf. Tarda</i> Perner, 1903	0	D
<i>Archnacella tarda</i> Perner, 1903	0	V, Z, B
<i>Archinacella modesta</i> (Barrande in Perner, 1903)	0	Kr
<i>Hypseloconus? bohemicus</i> Horný, 1963	0	Š

Patelliconus primulus (Barrande in Perner, 1903)	0	Š, D
Palaeacmaea latiuscula Barrande in Perner, 1903	0	Š
Pygmaeoconus? kettneri (Říha, 1938)	0	Š
Pygmaeoconus porrectus (Barrande in Perner, 1903)	0	Š, D
Sinuites sp.	1	B
Sinuites sowerbyi Perner, 1903	1	Š, D
Sinuites reticulatus Perner, 1903	0	Š, D
Sinuites aff. bilobatus (Sowerby, 1839)	0	Kr
Stragnulites strangulatus (Barrande in Perner, 1903)	0	Kr
Tropidodiscus pusillus (Barrande in Perner, 1903)	0	Š, D
Tropidodiscus bouceki sp. n.	1	Š
Bucanella sp.	0	Le
Bucanopsina roemeri (Barrande in Perner, 1903)	0	Le
Bucanopsina calypso (Perner, 1903)	4	Le, V, Z, B
Bucanopsina? sp.	0	Kr
Grandostoma bohemicum (Perner, 1903)	4	V, Z, B
Grandostoma grande (Barrande in Perner, 1903)	0	Kr
Grandostoma toconicum Marel, 1963	0	Ko
Pterotheca consobrina Barrande, 1872	0	Kr
Tritonophon? bohemicum (Perner, 1903)	0	Kr, Ko
Trochonema excavatum Barrande in Perner, 1903	0	Z, B
Lesueurilla prima (Barrande in Perner, 1903)	0	Š, ?
Palaeoscurria ordovicina Horný, 1963	0	D
Anastrophina vermiculosa (Barrande in Perner, 1903)	0	Z, B
Holopea infida (Barrande in Perner, 1903)	0	Kr
Turbonitella pater Barrande in Perner, 1903	0	Le, V, Z
Murchisonia (Hormotoma?) tecta (Barrande in Perner, 1903)	0	Z
Modestospira mergli Frýda, 1988	0	Kl
Tubogyra primula Barrande in Perner, 1903	0	Kr
Invertospira lamellofira	1	Š
Clathospira egens	1	Z
Lophospira ? Infausta	1	Kr
Barrandicellopsis elevata (Barrande in Perner, 1903)	1	Š
Barandicella holubi sp. n.	1	Š
Barrandicella ? tarda	1	Z, B, V
Barrandicella sp.	1	?

11 Zdroje

- Berkyová, S., Frýda, J., and Lukeš, P. (2007): Unsuccessful predation on Middle Paleozoic plankton: Shell injury and anomalies in Devonian dacryoconarid tentaculites. *Acta Palaeontologica Polonica* 52 (2), 407–412.
- Blodgett, R. B., Frýda, J. (1999): New Devonian gastropod genera important for paleogeographic reconstructions. *Journal of the Czech Geological Society*, 44 (3-4), 293-308.
- Cotton, P. A., Rundle, S. D., Smith, K. E. (2004): Trait compensation in marine gastropods: Shell shape, avoidance behavior, and susceptibility to predation. *Ecology*, 85 (6), 1581-1584.
- Ebbestad, J. O. R., Frýda, J., Wagner, P. J., Horný, R. J., Isakar, M., Stewart, S., Percival, I., G., Bertero, V., Rohr, D. M., Peel, J. S., Blodgett, R. B., Höglström, A. E. S. (2013): Biogeography of Ordovician and Silurian gastropods, monoplacophorans and mimospirids. *Geological Society London Memoirs* 38 (1), 199-220.
- Ebbestad, J. O. R., Peel, J. S. (1997): Attempted predation and shell repair in middle and upper Ordovician Gastropods from Sweden. *Journal of Paleontology* 71 (6), 1007-1019.
- Frýda, J. (1993): Oldest Representative of the family Palaeozygopleuridae (Gastropoda) with notes on its higher taxonomy. *Journal of Paleontology* 67 (5), 822-827
- Frýda, J. (1999): Higher classification of Paleozoic gastropods inferred from their early shell ontogeny. *Journal of the Czech Geological Survey*. 44 (1-2), 137-154.
- Frýda, J. (2012): Phylogeny of Palaeozoic Gastropods Inferred from Their Ontogeny, 395-435. V Talent, J., A (ed). *Earth and life: global biodiversity, extinction intervals and biogeographic perturbations through time*. Springer, London.
- Frýda, J., Ferrerová, L. (2011): The oldest evidence of non-coaxial shell heterostrophy in the Class Gastropoda. *Bulletin of Geosciences*. 86 (4), 765-776.
- Frýda, J., Ferrerová, L., Berkyová, S., Frýdová, B. (2008): A new Early Devonian palaeozygopleurid gastropod from the Prague Basin (Bohemia) with notes on the phylogeny of the Loxonematoidea. *Bulletin of geosciences*. 83 (1), 93-100.
- Frýda, J., Racheboeuf, P. R., Frýdová, B. (2008): Mode of life Early Devonian Orthonychia protei (Neritimorpha, Gastropoda) inferred from its post-larval ontogeny and muscles scars. *Bulletin of Geosciences*, 83 (4), 491-502.
- Gahn, F. J., Baumiller, T. K. (2003): Infestation of Middle Devonian (Givetian) camerate crinoids by platyceratid gastropods and its implications for the nature of their biotic interaction. *Lethaia*. 36, 71-82.
- Gueriau, P., Charbonnier, S., Clément, G. (2014): First Decapod crustaceans in a late Devonian continental ecosystem. *Paleontology* 57 (6), 1203-1213.

- Havlíček, V. (1992): Ordovik, 59-116. V Chlupáč, I., Havlíček, V., Kříž, J., Kukul, Z., Štorch, P. (eds) *Paleozoikum Barrandienu (kambrium-devon)*. Český geologický ústav, Praha.
- Horný, R. J. (1955): Palaeozygopleuridae nov. fam. (Gastropoda) from the Devonian of Central Bohemia. *Sborník Ústředního ústavu geologického, oddíl paleontologický*. 21, 17–159.
- Horný, R. J. (1964): New Lower Paleozoic gastropod genera of Bohemia (Mollusca). *Časopis Národního muzea, oddíl přírodovědný*, 133 (4), 211–216.
- Horný, R. J. (1985): Bellerophacmaea gen. n. (Mollusca) and Palaelophacmaea Donaldson, 1962, an example of homeomorphy in invertebrate palaeozoology. *Časopis Národního muzea v Praze, řada přírodovědná*. 154 (3-4), 119–124
- Horný, R. J. (1986): Isospira lepida Perner, 1903, a Silurian representative of Platyceras Conrad, 1840 (Mollusca). *Časopis Národního muzea v Praze, řada přírodovědná*, 155 (1, 2), 17–20.
- Horný, R. J. (1988): Problems of classification of the cyclomyan molluscs (Mollusca, Monoplacophora). *Časopis Národního muzea, řada přírodovědná*, 157 (1–4), 13–32.
- Horný, R. J. (1989): Muscle scars in Sinuites (Mollusca, Gastropoda) from the Lower Ordovician of Bohemia. *Časopis Národního muzea, řada přírodovědná*, 158 (1–4): 79–100.
- Horný, R. J. (1989): Muscle scars in Sinuites (Mollusca, Gastropoda) from the Lower Ordovician of Bohemia. *Časopis Národního muzea, řada přírodovědná*, 158 (1–4), 79–100.
- Horný, R. J. (1989): Muscle scars in Sinuites (Mollusca, Gastropoda) from the Lower Ordovician of Bohemia. *Časopis Národního muzea, řada přírodovědná*. 158 (1–4), 79–100.
- Horný, R. J. (1990): New Lower Devonian Gastropoda and Tergomya (Mollusca) of Bohemia. *Časopis Národního muzea, řada přírodovědná*. 159 (1–4), 99–110.
- Horný, R. J. (1991): Lytospira Koken and Murchisonia (Hormotomina) Grabau et Shimer in the Lower Devonian of Bohemia. *Časopis Národního muzea, řada přírodovědná*. 160 (1–4), 55–56.
- Horný, R. J. (1992): Shell morphology and mode of life of the Lower Devonian cyclomyan Neocyrtolites (Mollusca, Tergomya). *Časopis Národního muzea, řada přírodovědná*, 161 (1–4): 57–66.
- Horný, R. J. (1993): Shell morphology and mode of life of the Lower Devonian cyclomyan Neocyrtolites (Mollusca, Tergomya). *Časopis Národního muzea, řada přírodovědná*. 161 (1–4), 57–66.
- Horný, R. J. (1994): Muscle attachment areas in the Silurian bellerophontacean gastropods Bellerophon scaber (Perner) and Bubovicus tardus (Barrande in Perner). *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B (Historia naturalis)*. 50 (1–4), 13–24.

- Horný, R. J. (1997a): Shell breakage and repair in explanate bellerophontoidean gastropods from the Middle Ordovician of Bohemia. *Bulletin of the Czech Geological Survey*, 73 (2), 157–168.
- Horný, R. J. (1997b): New, rare, and better recognized Ordovician Tergomya and Gastropoda (Mollusca) of Bohemia. *Bulletin of the Czech Geological Survey*, 73 (3), 223–237.
- Horný, R. J. (1997c): Ordovician Tergomya and Gastropoda (Mollusca) of the Anti-Atlas (Morocco). *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B (Historia naturalis)*. 53 (3–4), 37–78.
- Horný, R. J. (1998a): A large injury and shell repair in Boiotremus incipiens (Mollusca, Gastropoda) from the Silurian of Bohemia. *Bulletin of the Czech Geological Survey*, 73 (4), 343–345.
- Horný, R. J. (1998b): Two additional, isolated, paucispiral gastropod opercula from the Lower Devonian Koněprusy Limestone (Bohemia, Barrandian Area). *Časopis Národního muzea, Řada přírodovědná*. 167(1–4), 91–94.
- Horný, R. J. (2000a): Barrandicellopsis, a new Ordovician archinacelloid genus (Mollusca, Gastropoda). *Bulletin of the Czech Geological Survey*. 75(2), 145–152.
- Horný, R. J. (2000b): Barrandicella holubi sp. n. (Gastropoda) from the Šárka Formation (Ordovician, Oretanian) of Bohemia. *Časopis Národního muzea, řada přírodovědná*. 169 (1–4), 69–73.
- Horný, R. J. (2001a): Novakopteron, a new Beraunialike frilled genus from the Silurian of Bohemia (Mollusca, Gastropoda). *Časopis Národního muzea, řada přírodovědná*. 170 (1–4), 37–41.
- Horný, R. J. (2002): Anomalous development of apertural margin and failed predation in the Lower Devonian gastropod Anarconcha pulchra from the Barrandian (Czech Republic). *Časopis Národního muzea, Řada přírodovědná*. 171 (1–4), 1–6.
- Horný, R. J. (2002): Anomalous development of apertural margin and failed predation in the Lower Devonian gastropod Anarconcha pulchra from the Barrandian (Czech Republic). *Časopis Národního muzea, Řada přírodovědná*, 171 (1–4), 1–6.
- Horný, R. J. (2004a): Shell morphology, presumed mode of life, and shell repair of the Lower Devonian paragastropod Antigyra from Bohemia (Czech Republic). *Časopis Národního muzea, Řada přírodovědná*. 173 (1–4), 65–76.
- Horný, R. J., Vonka, V. (2001b): Sinuites community in the Upper Ordovician Bohdalec Formation at Praha-Radotín (Barrandian Area, Czech Republic). *Časopis Národního muzea, řada přírodovědná*. 170 (1–4), 42–46.
- Horný, R. J., Vonka, V. (2004): Shell breakage and repair in the Ordovician gastropod Barrandicella? tarda from the Upper Ordovician of Bohemia (Czech Republic). *Časopis Národního muzea, Řada přírodovědná*. 173 (1–4), 11–12.

- Horsák, M., Juříčková, L., Pícka, J. (2013): *Měkkýši České a Slovenské republiky*. 264 pp. V. Kabourek, Zlín.
- Chlupáč, I. (1999): Some problematid arthropods from the Upper Ordovician Letnh Formation of Bohemia. *Journal of the Czech geological Society*, 44(1-2), 79-92.
- Chlupáč, I., Brzobohatý, R., Kovanda, J., Stráník, Z. (2011): *Geologická minulost České republiky*. 436 pp. Academia, Praha.
- Jankovský, M. (2003): Shell morphology and palaeoecology of *Praenatica gregaria* Perner, 1903 from the Koněprusy Limestone (Lower Devonian) of Bohemia (Czech Republic). *Bulletin of Geosciences*. 78 (4), 423-429.
- Klug, Ch., Kröger, B., Kiessling, W., Mullis, G. L., Servais, T., Frýda, J., Korn, D., Turner, S. (2010): The Devonian nekton revolution. *Lathia* 43, 465-477.
- Knight, J. B., Cox, L. R., Keen, A. M., Smith, A. G., Batten, R. L., Yochelson, E. L., Ludbrook, N. H., Robertson, R., Yonge, C. M., Moore, R. C. (1960): *Treatise Invertebrate Paleontology-Mollusca 1*. 1351pp. University of Kansas Press nad The Geological Society of America, New York.
- Kříž, J. (1992): Silur, 59-116. V Chlupáč, I., Havlíček, V., Kříž, J., Kukul, Z., Štorch, P. (eds) *Paleozoikum Barrandienu (kambrium-devon)*. Český geologický ústav, Praha.
- Peel, J. S., Horný, R. J. (1999): Muscle scars and systematic position of the Lower Palaeozoic limpets *Archinacella* and *Barrandicella* gen. n. (Mollusca). *Journal of the Czech Geological Society*, 44 (1-2), 97-115.
- Perner, J. (1903): Gastéropodes. -V Barrande, J., Systême silurien du centre de la Bohême, 4 (1), 164 pp.
- Perner, J. (1907): Gastéropodes. -V Barrande, J., Systême silurien du centre de la Bohême, 4 (2), 380 pp.
- Perner, J. (1911): Gastéropodes. -V Barrande, J., Systême silurien du centre de la Bohême, 4 (3), 390 pp.
- Seuss, B., Nützel, A., Scholz, H., Frýda, J. (2012): The Paleozoic evolution of the gastropod larval shell: larval armor and tight coiling as a result of predation-driven heterochronic character displacement. *Volution and development*, 14 (2), 212-228
- Smrž, J. (2013): *Základy biologie, ekologie a systému bezobratlých živočichů*. 192 pp. Karolinum, Praha.
- Špinar, Z., Čepeck, P., Bouček, B., Eliášová-Frajová, H., Havlíček, V., Horný, R., Houška, V., Kalabis, V., Kukulová, J., Marek, L., Nekvasilová, O., Pokorný, R., Prokop, R., Příbyl, A., Růžička, B., Šnajdr, M., Štemprková, D., Zikmundová, J. (1966): *Systematická paleontologie bezobratlých*. 1045 pp. Academia, Praha.