

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Zoologie bezobratlých



Mgr. Štěpán Rak

REVIZE VYBRANÝCH SPODNOKARBONSKÝCH ČLENOVCŮ Z MORAVSKÉHO KRASU

**THE REVISION OF SELECTED LOWER CARBONIFEROUS ARTHROPODS FROM THE
MORAVIAN KARST**

DISERTAČNÍ PRÁCE

Vedoucí práce: RNDr. Zuzana Burdíková, PhD.

Odborný garant: Doc. RNDr. Lucie Juříčková, PhD.

Praha, 2020

PROHLÁŠENÍ

1. Prohlašuji, že jsem tuto disertační práci vypracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité prameny a literaturu.

2. Souhlasím s tím, aby tato práce byla zpřístupněna veřejnosti ke studijním účelům.

3. Prohlašuji, že jsem tuto disertační práci ani její podstatnou část nepředložil k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 2020

Štěpán Rak

ABSTRAKT

V disertační práci se věnuji revizi vybraných skupin spodnokarbonských členovců z Moravského krasu: trilobitům a thylacocephalům, jejich systematice, autekologii a taxonomii.

V první části práce analyzuji výskyt atheloptického trilobitového společenstva v okolí obce Březina v Moravském krasu, společenstvo srovnávám s podobnými výskyty ze světa. Je stanovena nová trilobitová asociace.

V druhé části je popsán první výskyt karbonského thylacocephala mimo území USA. Detailně je studována jeho specifická struktura karapaxu a na jejím základě stanoven nový druh *Paraconcavicularis viktoryni* (Broda et al., 2020).

ABSTRACT

In my dissertation thesis I made a revision of two selected groups of Lower Carboniferous arthropods from the Moravian Karst: trilobites and thylacocephalans. I studied their systematics, autecology as well as taxonomy. In the first part I mapped an occurrence of an atheloptic trilobite association in the Březina village vicinity. Based on a study the new trilobite association is erected.

The second part is focused on the very first discovery of Lower Carboniferous thylacocephalan outside of US. Its specific carapace structure is studied. New species *Paraconcavicularis viktoryni* (Broda et al. 2020) is determined and compared to known species.

OBSAH

Prohlášení.....	2
Abstrakt.....	3
Abstract.....	4
Geologický vývoj spodního karbonu Moravskoslezské oblasti.....	6 - 9

Část 1. REVIZE SPODNOKARBONSKÝCH TRILOBITŮ BŘEZINSKÉHO SOUVRSTVÍ Z MORAVSKÉHO KRASU

1.1. Úvod a cíle práce.....	10
1.2. Historie výzkumu spodnokarbonských trilobitů Moravského krasu.....	11 - 22

Část 2. REVIZE SPODNOKARBONSKÝCH THYLACOCEPHALŮ Z MORAVSKÉHO KRASU

2.1. Úvod a cíle práce.....	23
2.2. Thylacocephala a historie jejich výzkumu.....	24 - 29
2.3. Fylogenetické vztahy thylacocephalů.....	30 - 31
2.4. Popis nového druhu.....	32 - 33
2.5. Metodika práce.....	34
2.6. Autekologie thylacocephalů.....	35 - 37
2.7. Mikrostruktura karapaxu jako ekologický znak.....	38 - 42
Poděkování.....	43
Použitá literatura.....	44 - 56
Seznam příloh.....	57

GEOLOGICKÝ VÝVOJ SPODNÍHO KARBONU MORAVSKOSLEZSKÉ OBLASTI

Hlavními oblastmi rozšíření spodního karbonu v Moravskoslezské oblasti jsou Nízký Jeseník, Drahanská a Zábřežská vrchovina a výskyty v podloží horninových souborů patřících k vnějším Západním Karpatům, což je ověřeno hlubinnými vrty (Chlupáč & Zupalová 1982). Spodnokarbonské uloženiny jsou ve své spodní části většinou vyvinuty ve vápencových nebo břidličných polohách, jejichž sedimentace pokračuje ze svrchního devonu. Následně dochází k pronikavé změně a nastupuje kulmský vývoj, který odráží výrazné projevy variské orogeneze. Střídání drob a břidlic v cyklech různých řádů (od centimetrových hodnot do několika set metrů) svědčí o rychlém snosu klastického materiálu ze zvedaných pásem variského horstva. Nástup kulmské facie není v celé moravskoslezské oblasti současný. Obecně se soudí, že v západních, mobilnějších částech nastupuje kulmská facie dříve než v oblastech východnějších, kde na stabilnějším bloku s devonem typu Moravského krasu přetrvávala vápencová sedimentace déle a následný kulmský sled je vyvinut jen v menších mocnostech (Dvořák et al. 1987). Ze srovnání biostratigraficky doložených profilů nicméně vyplývá, že hlavní nástup kulmského vývoje spadá do blízkosti hranice stupňů *tournai-visé*, a to v různých oblastech, např. v Moravském krasu, u Čelechovic na Hané a Hranic a v Nízkém Jeseníku jižně od Krnova (Dvořák et al. 1987, Krajsová 2010 a Tóthová 2011, Kalvoda et al. 1995, Kumpan et al. 2020).

V nadloží macošského souvrství se nachází sedimenty líšeňského souvrství, které sedimentovalo na hranici devonu a karbonu (svrch. *frasn* — *visé*) vzájemně se zastupujícími faciemí hádsko-říčských a křtinských vápenců (Kalvoda et al. 1995, Kumpan et al. 2020).

Líšeňské souvrství

Chlupáčem et al. (2002) je definováno jako souvrství charakteristické převahou nečistých karbonátů s kolísavým podílem pelitické substance, náležející vyššímu svrchnímu devonu až karbonskému stupni tournai (Chlupáč & Zupalová 1982). Pestrý faciální vývoj líšeňského souvrství odráží změny v blízkosti hranice frasnů a famenů (Chlupáč & Zupalová 1982, Hanžl & Melichar 1997, Krajsová 2010 a Tóthová 2011, Kumpan et al. 2020). První stratigrafické studie líšeňského souvrství byly zaměřeny na studium devonských (stupeň famen) hlavonožců, ostrakodů a makrofauny (Rzehak 1910, Oppenheimer 1916, 1930, Jaroš 1926, 1929, Prantl 1948). Toto souvrství se člení na několik členů náležících devonu:

Křtinské vápence

Křtinské vápence reprezentují sedimentaci klidného hlubšího prostředí vzdáleného od pobřeží a obsahují hojnou konodontovou faunu (Chlupáč et al. 2002, Krajsová 2010 a Tóthová 2011).

Hádsko-říčské vápence

Jedná se o šedavé či tmavé dobře vrstevnaté vápence, převážně organodetritické s podílem pelitické příměsi (Chlupáč & Zupalová 1982). Usazovaly se v neklidném prostředí gravitačních proudů, které snášely do pánve organickou drť (Chlupáč et al. 2002, Krajsová 2010 a Tóthová 2011).

Březinské souvrství

Březinské souvrství tvoří přechodovou facii mezi karbonátovým vývojem Moravského krasu a siliciklastickým vývojem drahanského kulmu (Rak & Lerosey-Aubril 2009, Rak et al. 2012, 2014). Zaznamenává důležité období vývoje paleozoického sedimentačního bazénu, kdy se začátkem karbonu mění stavba sedimentační pánve, což je spojeno především se sedimentací přerušovanou hiátý a přechodem kalciturbiditové sedimentace na svahu pánve do siliciklastické sedimentace z turbiditních proudů (Buriánek et al. 2013). Břidlice březinského souvrství jsou charakteristické svou barevnou variabilitou od převážně olivově zelených, přes červenavé až fialové polohy s různým obsahem siltu (Buriánek et al. 2013).

Drahanská vrchovina a Moravský kras

Karbonátová sedimentace líšeňského souvrství ze svrchního devonu pokračuje v Moravském krasu do spodního karbonu, hranice však není patrná ani změnou sedimentu. Platí to jak o facii mikritových hlíznatých vápenců křtinských, tak o bioklastických vápencích hádsko-říčských, jejichž nejvyšší polohy poskytly konodontovou, foraminiferovou i trilobitovou faunu, která dokazuje, že k významné faciální změně předznamenávající nástup kulmské facie došlo až v širším hraničním intervalu tournai-visé (konodontová zóna *Scaliognathus anchoralis*) (Chlupáč et al. 2002). Z nejvyšších poloh hádsko-říčských vápenců pocházejí (např. od Mokré) jak trilobiti typičtí pro pelagické prostředí (např. *Liobole testans*, Chlupáč 1966), tak i druhy typické pro facii mělkovodního uhelného vápence (např. *Piltonia krasensis*, Chlupáč, 1961). Tam, kde jsou v nejvyšším devonu vyvinuty břidlice ponikevského souvrství (např. v jižnějších částech konicko-mladečského pruhu, u Čelechovic aj.), pokračuje sedimentace z devonu do spodního karbonu rovněž beze změn přibližně až k hranici tournai-visé (Rak & Lerosey-Aubril 2009, Rak et al. 2012, 2014). Počátek sedimentace kulmského rázu předznamenává nástup břidličné facie – zejména zelenavých a pestře zbarvených březinských břidlic s polohami prachovců. Nižší část sledu typické kulmské facie na

Drahanské vrchovině označil Dvořák (1966) jako protivanovské souvrství, které dále dělil na velenovské břidlice („jemný flyš“ s převahou břidlic a jen tenkými vložkami prachovců a drob), brodecké droby („hrubý flyš“ s převahou drob a s kořeneckým slepencem, hlavně pak v severozápadní části území) a rozstáňské břidlice (podobné velenovským, ale v nadloží drob, později považovány za samostatné souvrství). Vzájemná superpozice těchto jednotek není jistá a paleontologické doklady většinou chybějí, takže stratigrafická situace je sporná (Chlupáč et al. 2002). Nové nálezy mikrofauny stupně visé nevyklučují ani zastupování s nadložním myslejovickým souvrstvím (Kalvoda & Bábek 1995). Svrchní část sledu spodního karbonu v kulmském vývoji reprezentuje myslejovické souvrství mocné snad až přes 2000 m (Dvořák 1966).

Pro myslejovické souvrství je charakteristický proměnlivý faciální vývoj sahající od hrubých račicko-lulečských slepenců v jižních částech přes prstovité přechody do jemnozrnějších facií drob a břidlic (studnické břidlice) v severnějších částech (přechody jsou nejlépe patrné v okolí Vyškova). Račicko-lulečské slepence jsou charakteristické nedokonalým vytříděním a různorodostí valounového materiálu. Jedná se o uložení deltových plošin, svahů a gravitačních proudů, které mohly zasahovat do značných hloubek. Významné je, že ve valounovém materiálu jsou hojné krystalinické horniny moldanubika: granuly, ruly, kvarcity aj. (Dvořák et al. 1987).

1.1. ÚVOD A CÍLE PRÁCE

Jedním z hlavních cílů dizertační práce je revize spodnokarbonských trilobitů březinského souvrství. V průběhu doktorského studia byl zdokumentován jejich výskyt v rozsáhlém území mezi obcí Mokrá – Horákov a Březinou. Práce navázala také na předešlé výzkumy (Rak 2004, Rak & Viktorýn 2010, 2012). Zcela výjimečná naleziště objevil Jiří Otava a Tomáš Viktorýn při mapování okolí obce Březina (Otava et al., 2013).

Výzkum trilobitových společenstev a jejich porovnání s dosud uváděným výskytem od obce Březina (Chlupáč 1956) je publikován (**Příloha I**) a materiál uložen v České geologické službě v Praze. Spodnokarbonské trilobitové společenstvo březinského souvrství z oblasti obce Březina prozkoumal a vědecky zpracovali např. Chlupáč (1956, 1966), Chlupáč et al. (2002), Rak (2004), Rak & Lerosey-Aubril (2009), Rak & Viktorýn (2012), Weiner et al. (2012).

Za hlavní cíl studia trilobitových asociací považuji vzájemné porovnání kvantitativního zastoupení jednotlivých druhů, litologickou studii břidlic březinského souvrství a studium tafonomie samotných exoskeletonů, dále porovnání s dosud známým fosilním materiálem z Březiny či lomu Mokrá a vytvoření komplexní práce o výskytu a zachování trilobitů spodního karbonu z břidlic březinského souvrství.

1.2. HISTORIE VÝZKUMU SPODNOKARBONSKÝCH TRILOBITŮ MORAVSKÉHO KRASU

Nálezy spodnokarbonských trilobitů v Moravském krasu byly vždy sporadické. Jejich celková vzácnost, fragmentárnost a drobné rozměry zapříčinily, že byli dlouhodobě buď zcela přehlíženi nebo se jim nikdo systematicky nevěnoval. Ze starých sběrů (Münster 1832, Rzehak 1910) neznáme žádné. První systematickou studii tak zůstává revize trilobitů z okolí Březiny (Chlupáč 1956). Právě Chlupáč během mapovacích prací zdokumentoval výskyt trilobitových asociací a položil základy systematickému sběru a výzkumu trilobitových společenstev (Chlupáč 1956, 1960, 1966 aj.). Břidlice březinského souvrství reprezentují pozvolný přechod ze kalciturbiditní sedimentace spodního karbonu v Moravském krasu do sedimentace svrchního visé, jehož sedimenty jsou usazeninami siliciklastických turbiditů flyšových facií (Chlupáč et al. 2002, Buriánek et al. 2013).

Chlupáč (1956) řešil otázku stratigrafické úrovně břidlic březinského souvrství. U Hranic na Moravě na základě trilobitových společenstev jasně prokázal jejich spodnokarbonské stáří (Chlupáč 1956, 1958). Průkazným se tento fakt stal také díky terénním pracím na východním okraji obce Březina, kde byly zdokumentovány a paleontologicky zhodnoceny nálezy trilobitů ze tří sond v polním skeletu (Chlupáč 1956, 1960, 1966).

Na základě kvantity zastoupení jednotlivých taxonů a jasně převahy dvou podrodů je stanovena nová trilobitová asociace *Archegonus (Phillibole) - Chlupacula (Chiides)* (Rak et al. 2014). Na lokalitě Březina 3 byly nalezeny a určeny tyto druhy: *Spinibole (Spinibole) olgae* Chlupáč, 1966, *Spinibole (Spinibole) cf. ruethenensis* Hahn & Hahn, 1969, *Archegonus (Phillibole) aff. nehdenensis* Hahn & Hahn 1969, *Archegonus (Phillibole) aff. habena* Owens & Tilsley, 1995, *Liobole (Liobole) glabra proxima* Chlupáč, 1966, *Chlupacula (Chiides)*

moravica (Chlupáč,1956), *Carbonocoryphe* (*Carbonocoryphe*) aff. *bindemanni* Richter & Richter, 1950.

Dosud známé nálezy trilobitů a jejich společenstev z břidlic březinského souvrství pocházejí celkem z osmi lokalit:

1, **Vrt Ochoz - Říčky 2, V 97** Chlupáč (1966) uvádí výskyty druhů *Spinibole* (*Spinibole*) *olgae* Chlupáč, 1966, *Drevermannia* (*Drevermannia*) *moravica* Chlupáč, 1956, *Liobole glabra proxima* Chlupáč, 1966, *Cyrtosymbole* (*Macrobole*) aff. *blax* Richter & Richter, 1951, *Phillibole* sp., *Carbonocoryphe* sp. Na základě indexových goniátů řadí lokalitu ke spodnímu visé (Cu IIγ).

2, **Zbrašov u Hranic na Moravě** (Chlupáč 1956, 1958).

3, **Březina 1:** Typová lokalita popsána Chlupáčem (1966) se nachází v polním skeletu a byla otevřena několika sondami v polích cca 250 m jihozápadně od koty 451,5. Je zde zastoupena typická trilobitová asociace *Spinibole* (*Spinibole*) - *Arhegonus* (*Phillibole*). Chlupáč (1956, 1966) potvrzuje zonu Pericyclus II. Nejběžnějším taxonem je *Spinibole* (*Spinibole*) *olgae*. Chlupáč (1966) uvádí více než 100 kranidií, asi 50 volných lící a 80 pygidíí.

4, **Březina 2:** Při geologickém mapování zalesněné oblasti v okolí obce Březina byla Tomášem Viktorýnem objevena nová lokalita (viz obr. 4). Nachází se přibližně 200 m západně od obce, na jižní hranici obce Březina v zalesněné oblasti. Výjimečná byla přítomnost mnoha artikulovaných exemplářů, což je interpretováno jako důkaz klidných podmínek na mořském dně (Weiner et al. 2012, Rak et al. 2014). Do té doby nebyl znám

jediný nález artikulovaného exoskeletonu z lokalit u Březiny. Celkem je odsud uváděno 329 fosilií trilobitů (Rak et al. 2014).

5, **Březina 3:** Tato velmi fosiliferní lokalita byla objevena Jiřím Otavou při mapování rozsáhlé zalesněné oblasti severozápadně od obce Březina (Otava et al. 2013). Z naleziště pochází cca 350 zbytků trilobitů.

6, **Čelechovice na Hané** (Chlupáč 1969).

Všechny uvedené lokality jsou charakterizovány výskytem druhu *Spinibole* (*Spinibole*) *olgae* Chlupáč, 1966, který je doprovázen dalšími taxony („horizont se *Spinibole* (*S.*) *olgae*“ podle Chlupáče 1969). Weiner et al. (2012) uvádí, že horizont se *Spinibole* (*S.*) *olgae* se vyskytuje výhradně v intervalu zón (cu II γ -cu II δ). Rak et al. (2014) porovnává společenstvo s vůdčím druhem *Spinibole* (*S.*) *olgae* s výskyty uváděnými z jihozápadní Anglie (severní Devon, Owens & Tilsley 1995, Prentice 1967), které náleží atheloptické asociaci. Vyskytují se zde druhy s atrofovanými očima (*Archegonus* (*Phillibole*) cf. *polleni*, *Archegonus* (*Phillibole*) cf. *cauliquercus*) spolu se slepými druhy (*Liobole* (*Liobole*) *glabra proxima*,? *Spinibole* sp.)

7, **Lom Mokrý** (Chlupáč 1966, Rak 2004, Rak & Lerosey-Aubril 2009, Kalvoda et al. 2010, Rak et al. 2012). Kalvoda et al. (2009, 2015) studovali biostratigrafii hraničního intervalu tournai/visé (Mississippian) v lomu Mokrý – Horákov.

8, Údolí Říčky – povrchová lokalita s profilem vrstevního sledu

Weiner et al. (2012) předběžně stanovili z této lokality čtyři taxony trilobitů: *Archegonus (Phillibole) aff. polleni* (Woodward 1894), *Archegonus (Phillibole) aff. cauliquercus* Brauckmann 1981, *Liobole (Liobole) glabra proxima* Chlupáč, 1966 a *Spinibole* sp. Popsaná lokalita stratigraficky náleží spodnímu až svrchnímu visé, přibližně s cu II γ -cu II δ (Weiner et al. 2012). Z více než 80 nalezených kusů trilobitů (velmi často se jednalo o exuvie či artikulované exoskelety) nenáleží ani jeden *Spinibole (S.) olgae*, což naznačuje odlišné lokální ekologické vlastnosti či endemický výskyt daného druhu (Weiner et al. 2012, Rak et al. 2014). Přesný stratigrafický rozsah výskytu *Spinibole (S.) olgae* není dosud znám (Weiner et al. 2012). Chlupáč (1966, 1969) výskyt tohoto druhu omezil na spodní visé (cu II γ). Owens & Tilsley (1995) korelovali „horizont se *Spinibole (S.) olgae*“ se svrchním stupněm Chadian (spodní visé, cu IIc) v severním Devonu (Fortey & Owens 1987). Müller & Brauckmann (2010) řadí toto společenstvo s doprovodným druhem *Archegonus (Phillibole) nehdenensis* (= „*nehdenensis*-Untergruppe“) až přibližně na úroveň cu II δ (= spodní část stupně *Beyrichoceras-Entogonites* sensu Korn v Amler & Gereke 2003, Kalvoda et al. 2008).

Studie Weinaera et al. (2012) z nové lokality v údolí Říčky naznačuje dlouhý sedimentační časový rozsah horizontu, a to od spodního do svrchního visé (přibližně s II γ to cu III α), tedy od svrchní části s *Fascipericyclus-Ammonellipsites*, do spodní části zony *Eoglyphioceras* (viz Korn-Kaufmann 2008).

Rak et al. (2014) publikoval revizi Chlupáčova materiálu z lokality Březina 1 s novými nálezy z okolí obce Březina (Březina 1, Březina 2). Tafonomické poměry, především pak silná dorzoventrální deformace typového Chlupáčova materiálu, nedovolují přesnější druhové určení.

Zastoupení jednotlivých trilobitových druhů bylo ze tří uvedených lokalit vzájemně porovnáno (viz obr. 5). Stratigrafické korelace byly možné pouze na lokalitě v údolí Říčky, zpracované Weinerem et. al. (2012), a lomu Mokrá (Rez 2003, Rak & Lerosey-Aubril 2009, Rak et al. 2012), kde byly indexové stratigraficky významné skupiny živočichů (konodonti a foraminifery) nalezeny buď ve vápencových vložkách či vápencových závalcích.

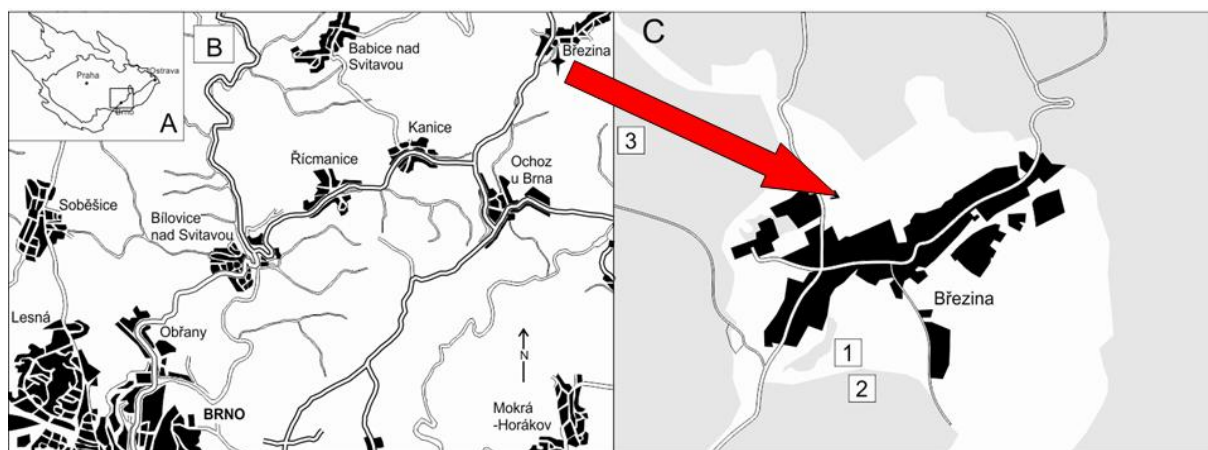
Z nově objevené lokality Březina 3 je poprvé pro Moravský kras popsán výskyt druhu *Spinibole* (*Spinibole*) aff. *ruethenensis* (Hahn & Hahn 1969), jehož nejbližším příbuzným druhem je *Spinibole* (*S.*) *ruethenensis*, které je známo z Laurentie [např. dnešní oblast Německa - Rýnský masiv (cu IIδ, d)]. Z lokality Březina 3 bylo pak získáno celkem 21 částí exoskeletonu (13 kranidií a 9 pygidií), které přiřazujeme k výše zmíněnému druhu. Kvantitativní zastoupení jednotlivých taxonů trilobitů je na všech třech lokalitách zcela odlišné. Zatímco na typové lokalitě je majoritním druhem *Spinibole* (*Spinibole*) *olgae* (Chlupáč, 1966) a představuje cca ¾ celkového počtu zde nalezených trilobitů, na lokalitě Březina 2 již dominantní není, ačkoliv je stále relativně hojný. Jeho zastoupení je nejnižší na lokalitě Březina 3, kde je zároveň nepoměrně vzácnější i v porovnání s nově zaznamenaným taxonem *Spinibole* (*Spinibole*) aff. *ruethenensis*.

Významné rozdíly v četnosti výskytu jednotlivých druhů lze také konstatovat u dvou zástupců podrodu *Arhegonus* (*Phillibole*), kteří na typové lokalitě patří k minoritním druhům (Rak et al. 2014).

Významný rozdíl oproti typové lokalitě Březina 1 lze též sledovat v litologickém vývoji samotných břidlic. V Březině 3 převažují šedo-zelenavé vápnité břidlice nad rozpadavými aleuropelity, známými z lokalit Březina 1 a 2 (Weiner et al. 2012, Rak et al. 2014). Výrazná karbonátová příměs v jinak charakteristicky dobře vrstevnaté břidlicové facii pravděpodobně souvisí s rozdílným původním prostředím, které indikují také

výrazné rozdíly v zastoupení jednotlivých druhů trilobitů (Rak et al. 2014). Nově objevené fosiliferní břidlice březinského souvrství na lokalitě Březina 3 poskytly velmi četné, a v případě této lokality dokonce majoritní zastoupení druhu *Chlupacula* (*Chiides*) *moravica* (Chlupáč 1956).

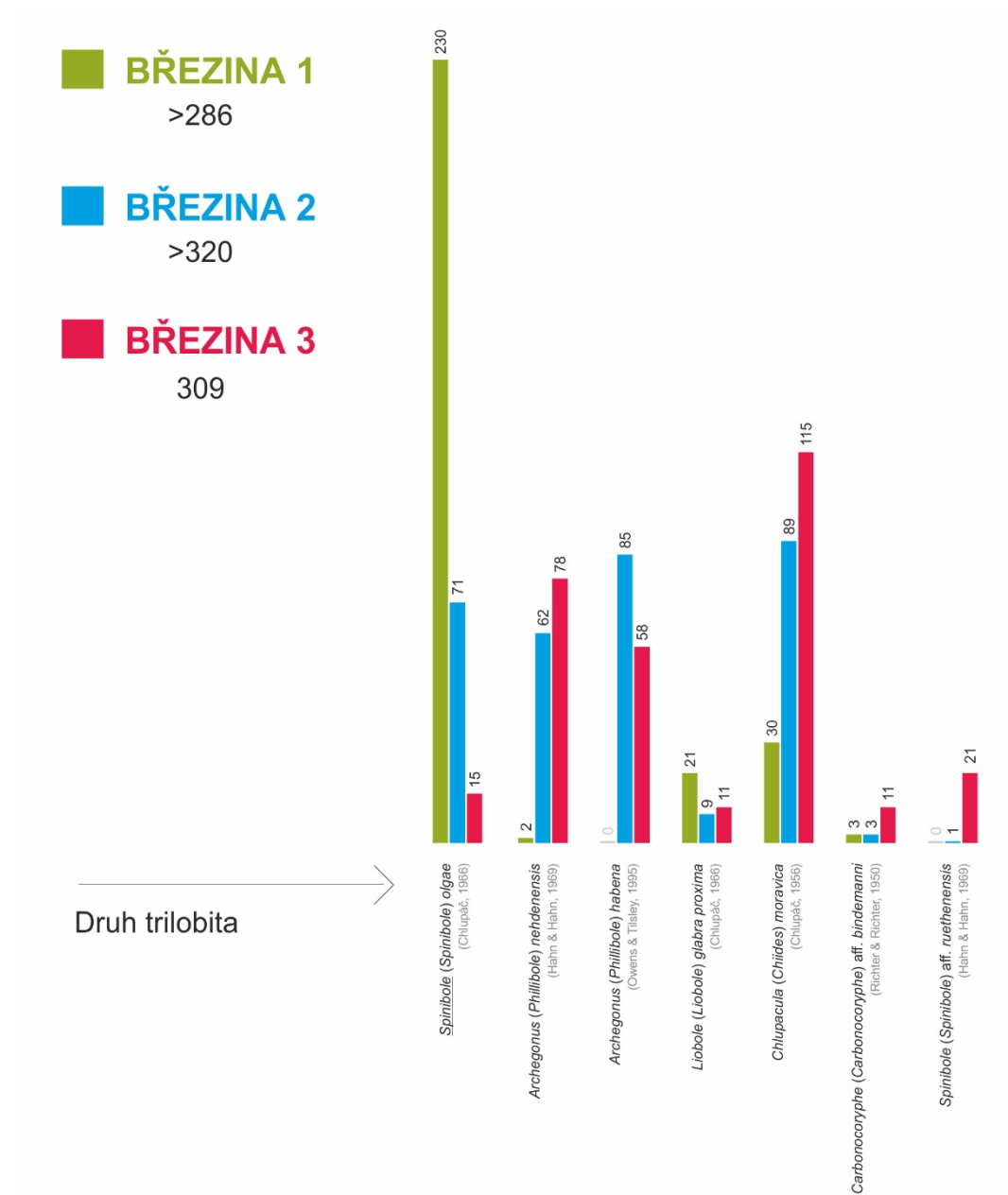
Významné kvantitativní zastoupení jinak velmi vzácného trilobita *Carbonocoryphe* (*Carbonocoryphe*) aff. *bindemanni* (Richter & Richter 1950) stejně jako objev pro oblast Moravského krasu dosud neznámého druhu *Spinibole* (*Spinibole*) aff. *ruethenensis* právem řadí lokalitu Březina 3 k výjimečným nalezištím v rámci celého Moravského krasu.



Obr. 1. A – Schematická mapa České republiky a Českého masivu. B. Detailní mapa okolí Brna, obec Březina zvýrazněna hvězdičkou. C. Chlupáčova původní lokalita Březina (1) a obě nová naleziště (Březina 2, 3). (Rak et al. 2014).

Místy hojná fauna obsahuje význačné trilobity biozóny *Spinibole olgae* s *Liobole glabra* a *Drevermannia moravica*, ramenonožce a nautiloidy. Goniatity náležící spodnímu visé uvádí Chlupáč (1966). Okolnost, že stejné společenstvo se vyskytuje na různých, i vzájemně vzdálených nalezištích (Moravský kras, Čelechovice, Zbrašov u Hranic), dokumentuje, že k nástupu kulmské facie došlo přibližně současně v širokých oblastech (platí to i o tzv.

kosířských drobách, které v severovýchodní části Dražanské vrchoviny spočívají nad břidlicemi biozóny *Spinibole olgae*).



Obr. 2. Grafy výskytu jednotlivých druhů trilobitů na lokalitách Březina 1 – Březina 3. (Vypracováno pro disertační práci).

BŘEZINA 1

>286

Druh trilobita



>230

2

0

21

30

3

0

Spinibole (Spinibole) olgae
(Chlupáč, 1966)

Archegonus (Phillibole) nehdenensis
(Hahn & Hahn, 1969)

Archegonus (Phillibole) habena
(Owens & Tilsley, 1995)

Liobole (Liobole) glabra proxima
(Chlupáč, 1966)

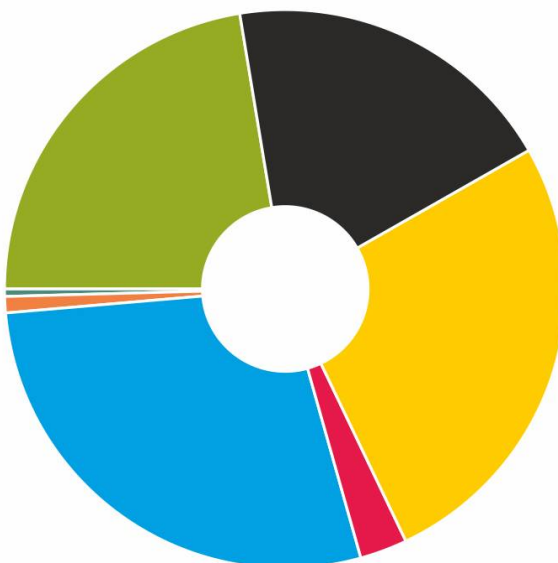
Chlupacula (Chiides) moravica
(Chlupáč, 1956)

Carbonocoryphe (Carbonocoryphe) aff. bindemanni
(Richter & Richter, 1950)

Spinibole (Spinibole) aff. ruethenensis
(Hahn & Hahn, 1969)

BŘEZINA 2

>320

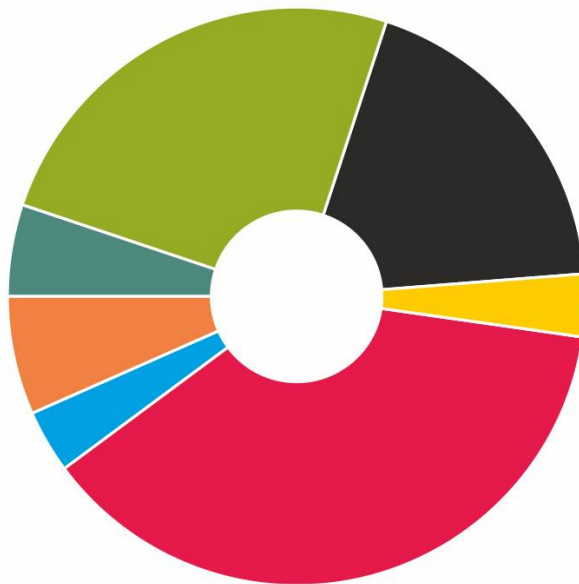


Druh trilobita

- 71** *Spinibole (Spinibole) olgae*
(Chlupáč, 1966)
- 62** *Archegonus (Phillibole) nehdenensis*
(Hahn & Hahn, 1969)
- 85** *Archegonus (Phillibole) habena*
(Owens & Tilsley, 1995)
- 9** *Liobole (Liobole) glabra proxima*
(Chlupáč, 1966)
- 89** *Chlupacula (Chiides) moravica*
(Chlupáč, 1956)
- 3** *Carbonocoryphe (Carbonocoryphe) aff. bindemanni*
(Richter & Richter, 1950)
- 1** *Spinibole (Spinibole) aff. ruethenensis*
(Hahn & Hahn, 1969)

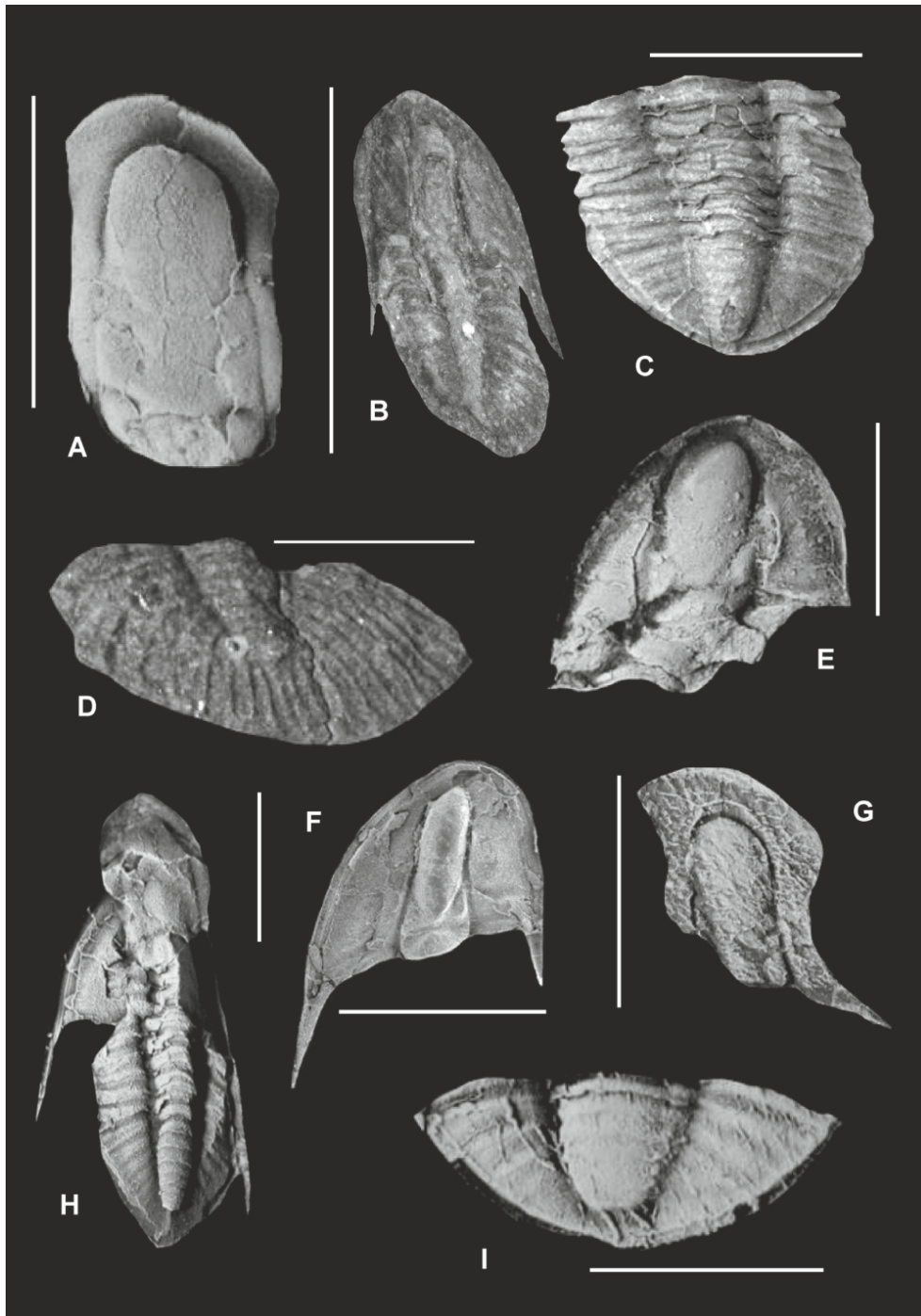
BŘEZINA 3

309

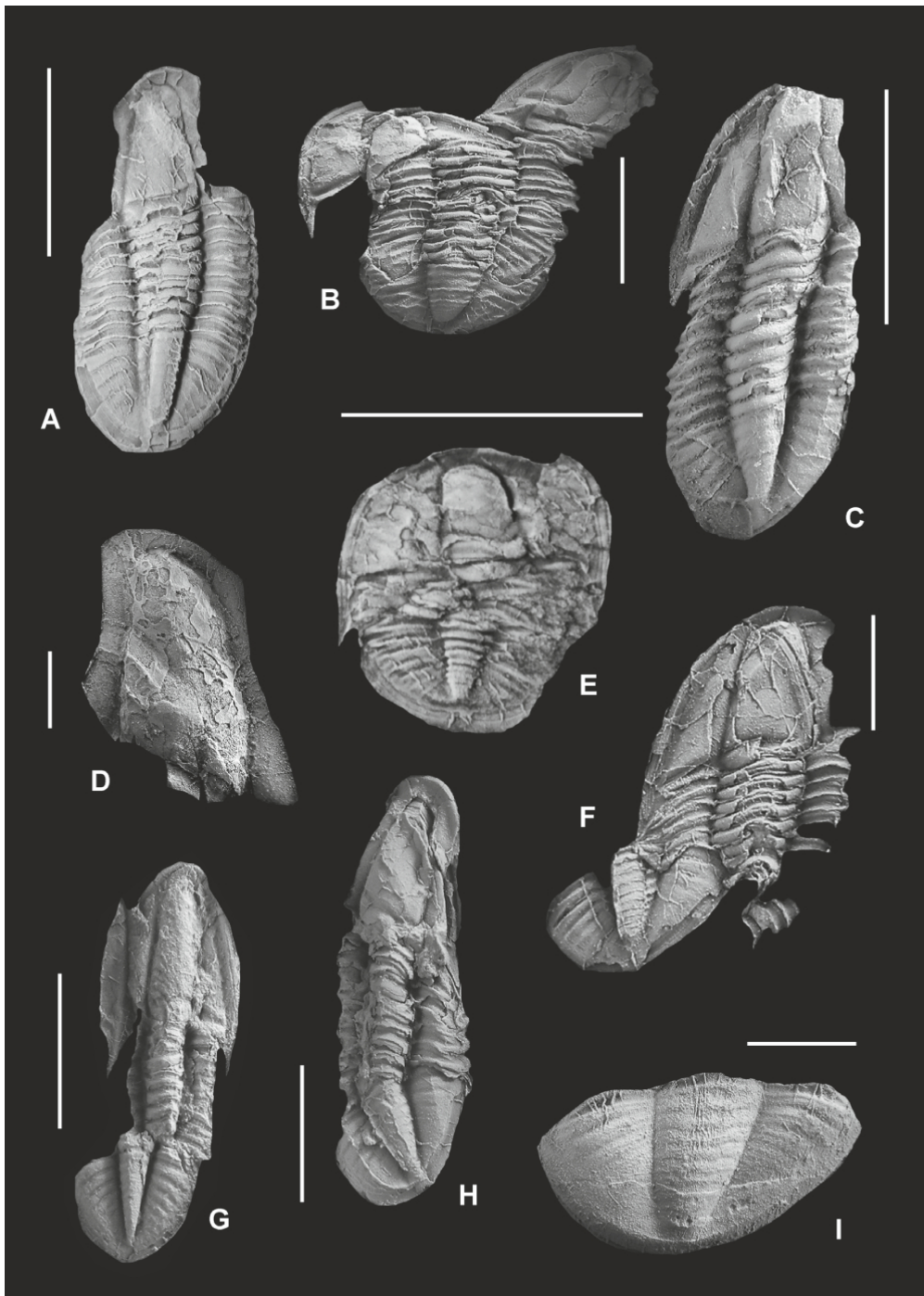


Druh trilobita

- 15** *Spinibole (Spinibole) olgae*
(Chlupáč, 1966)
- 78** *Archegonus (Phillibole) nehdenensis*
(Hahn & Hahn, 1969)
- 58** *Archegonus (Phillibole) habena*
(Owens & Tilsley, 1995)
- 11** *Liobole (Liobole) glabra proxima*
(Chlupáč, 1966)
- 115** *Chlupacula (Chiides) moravica*
(Chlupáč, 1956)
- 11** *Carbonocoryphe (Carbonocoryphe) aff. bindemanni*
(Richter & Richter, 1950)
- 21** *Spinibole (Spinibole) aff. ruethenensis*
(Hahn & Hahn, 1969)



Obr. 3. A, C, E, I – *Spinibole (Spinibole) cf. ruethenensis* Hahn & Hahn, 1969: A – kranidium, Březina 2 (SR20); C – neúplná exuvie, Březina 2 (SR17); E – neúplný cephalon, Březina 2 (SR18); I – pygidium, Březina 2 (SR19). B, F – *Chlupacula (Chiides) moravica* (Chlupáč, 1956): B – úplný exoskeleton s hypostomem *in situ*, Březina 3 (SR22); F – úplný cephalon, Březina 3 (SR21). D, G – *Carbonocoryphe (Carbonocoryphe) aff. bindemanni* Richter & Richter, 1950: D – pygidium, Březina 3 (SR24); G – neúplné kranidium, Březina 2 (SR23). H – *Spinibole (Spinibole) olgae* Chlupáč, 1966: H – úplný exoskeleton, Březina 2 (SR1). Měřítko 5 mm. (Rak et al. 2014).



Obr. 4. A, C, F, G, H – *Archegonus (Phillibole) aff. nehdenensis* Hahn & Hahn, 1969: A – téměř úplný exoskeleton, Březina 3 (SR26); C – téměř úplný exoskeleton, Březina 2 (SR28); F – téměř úplný exoskeleton, Březina 2 (SR33); G – téměř úplný exoskeleton, Březina 2 (SR30); H – téměř úplný exoskeleton, Březina 2 (SR29). B – *Archegonus (Phillibole) aff. habena* Owens & Tilsley, 1995. Dva téměř úplné exoskeletony, Březina 2 (SR27). D, I – *Liobole (Liobole) glabra proxima* Chlupáč, 1966: D – neúplné kranidium, Březina 2 (SR31); I – pygidium, Březina 3 (SR32). E – *Archegonus (Phillibole) sp.* – téměř úplný juvenilní jedinec, Březina 3 (SR34). Měřítko 5 mm. (Rak et al. 2014).

2.1. ÚVOD A CÍLE PRÁCE

Hlavním cílem druhé části práce je systematické zpracování fosilního materiálu pocházejícího z nově objevené lokality u Anaklet nedaleko horákovského hradu v Brně – Líšni. Během mapování v zalesněné oblasti byly Tomášem Viktorýnem objeveny unikátní fosilie historicky prvního evropského thylacocephala ze spodního karbonu, v příložené práci (**Příloha II**) je podán jeho popis a porovnání s příbuznými formami ze světa.

V druhé části práce je podána historie výzkumu thylacocephalů, geologické poměry daného území, metodika práce, studium mikroskopických analýz karapaxu i fylogeneze celé třídy na základě nových studií (Zaton et al. 2014, Schram 2014).

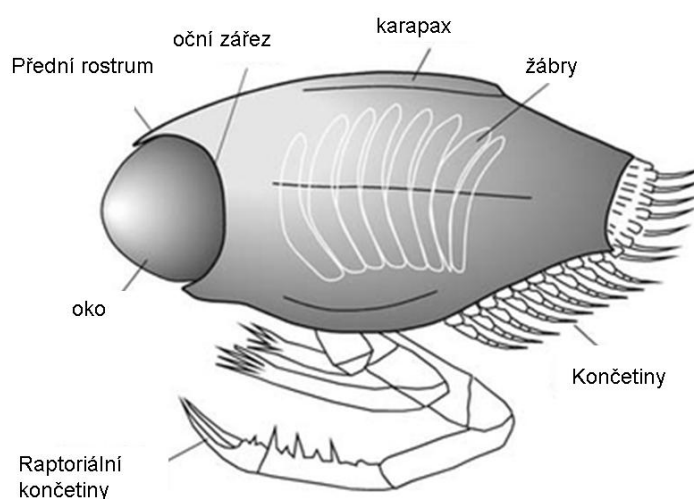
Ve spolupráci s Krzysztofem Brodou z Univerzity v Sosnowci v Polsku a Tomášem Kumpanem z Masarykovy Univerzity v Brně jsme prostudovali fosilní materiál a na základě porovnání se zahraničními druhy následně popsali nový druh *Paraconcavicaris viktoryni* (Broda et al. 2020). Zaměřili jsme se především na podrobnou analýzu karapaxu, jeho morfometrii a studium skulptury na povrchu karapaxu. V nové studii (Broda et al. 2020) analyzujeme mikroskopickou strukturu karapaxu, jeho mikroornamentaci a na jejím základě pak autekologii a význam struktury vzhledem k velikosti karapaxu a danému prostředí.

Hlavním cílem práce je revize nově objeveného druhu spodnokarbonského thylacocephala z lokality u Anaklet, jeho systematika, tafonomie, porovnání se zahraničními příbuznými formami a především studium jeho karapaxu.

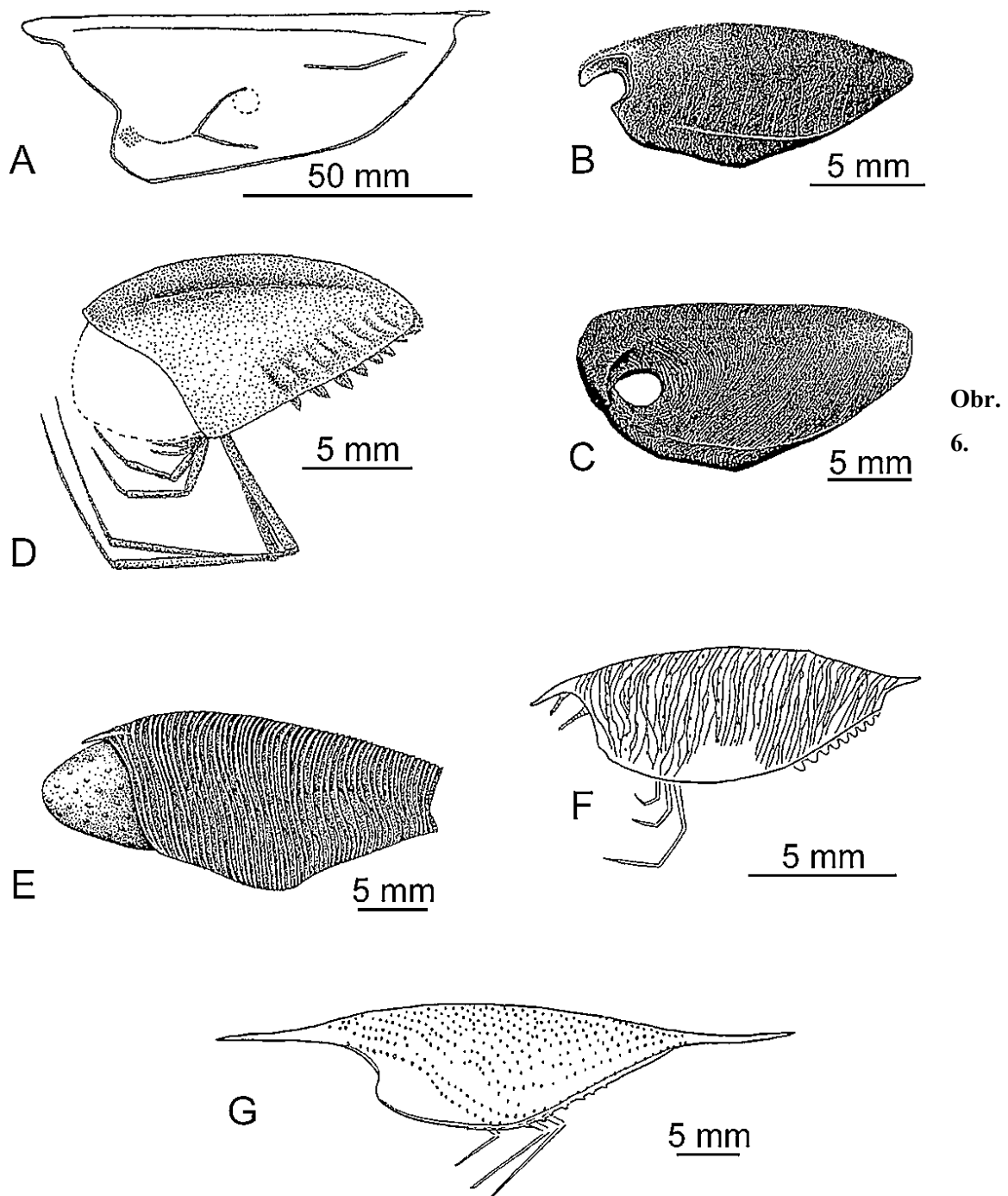
2.2. THYLACOCEPHALA A HISTORIE JEJICH VÝZKUMŮ

Třída Thylacocephala Pinna, Arduini, Pesarini & Teruzzi 1982 patří pravděpodobně k dosud nejbizarnějším třídám vyhynulých mořských dravých členovců s fosfatickým dvojhlopňovým karapaxem. Obývali moře od siluru (Mikulič et al. 1985, Van den Bruggen et al. 1997; Haug et al. 2014) do svrchní jury, i když Vannier et al. (2006) považuje za jejich zástupce také kambrický rod *Zhengecaris* z Číny. Fosilie izolovaných karapaxů thylacocephalů byly v průběhu doby považovány za pozůstatky různých skupin členovců: Phyllocarida, Cirripedia, Branchiopoda nebo dokonce Remipedia (viz Schram et al. 1999; Schram 2014).

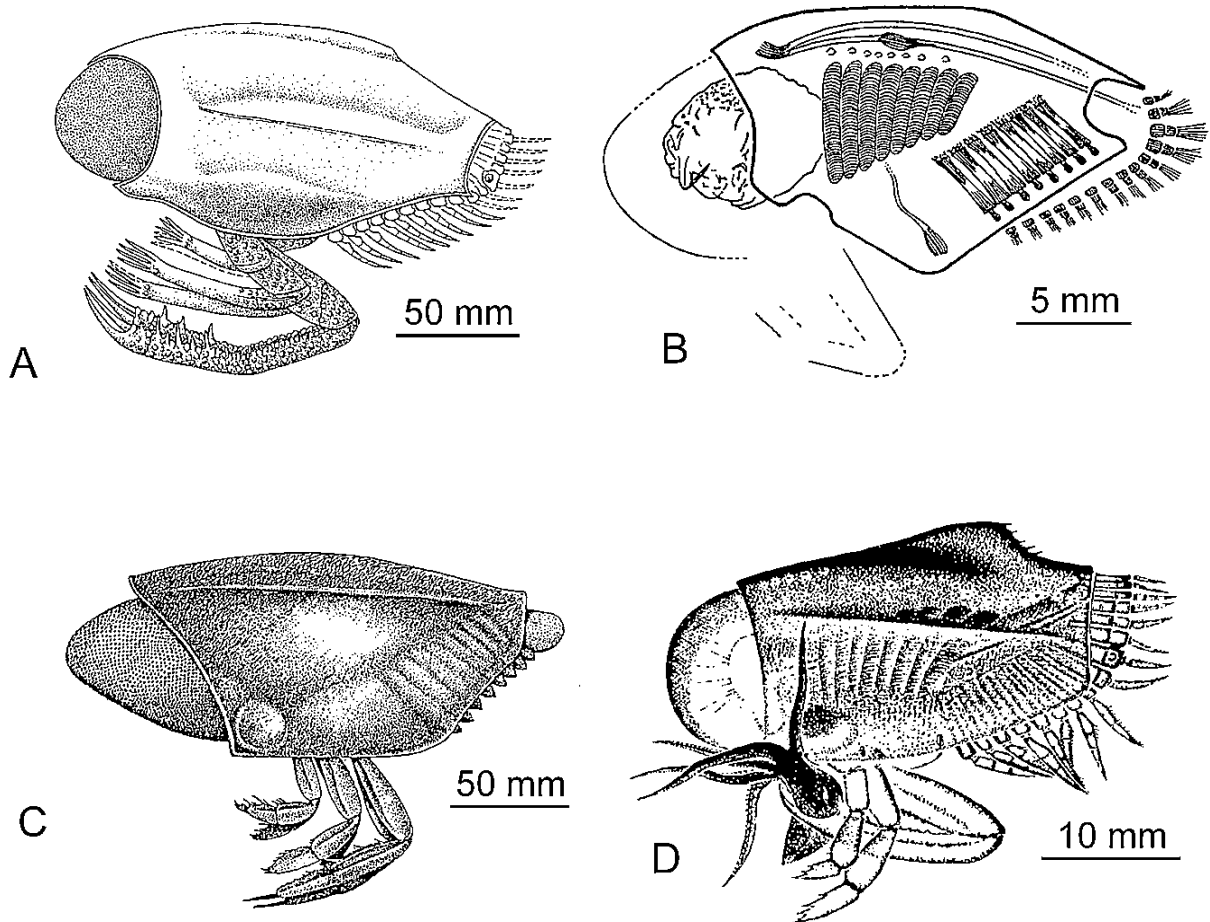
Tělo thylacocephalů se vyznačuje hypertrofovanými složenými očima, třemi páry velkých raptoriálních končetin, osmi dobře vyvinutými páry žaber a 8 až 16 somity, které nesou pádlovité končetiny (Schram 2014). Chemismem karapaxu se zabývala řada vědců (Forchielli & Pervesler 2013, Broda et al. 2015, Broda & Zaton 2017).



Obr. 5. Rekonstrukce thylacocephala s popisem částí těla (Upraveno podle Vanniera et al. 2006).



Obr. 6. Zástupci řádu Concavicularida. A, *Austriocaris carinata* (upraveno Rolfem 1969); B, *Concavicularis milesi* (upraveno Briggsem & Rolfem 1983); C, *Harrycaris whittingtoni* (upraveno Briggsem & Rolfem 1983); D, *Clausocaris pinnai* (upraveno Arduinim 1992); E, *Atropicaris rostrata* (podle Arduiniho & Brasca, 1984a); F, *Thylacocephalus cymolopos* (upraveno Schramem 2014); G, *Protozoea hilgendorfi* (upraveno Schramem et al. 1999). (Podle Schrama 2014).



Obr. 7. Zástupci řádu Conchyliocarida. A, *Dollocaris ingens* (Secretanová 1985); B, *Mayrocaris bucculata*, levá miska karapaxu s vyobrazenými zachovalými měkkými částmi (Polz 1994); C, *Ostenocaris cypriformis* (upraveno Arduinem et al. 1984b); D, *Paraostenia vouttensis* (upraveno Rolfe 1985). (Podle Schrama 2014).

Rolfe (1969) uvádí, že mnohé rody, u nichž byla příslušnost k thylacocephalům potvrzena, byly přeřazeny ze skupiny fylokaridních korýšů: např. *Austriocaris* Glaessner, 1931 a *Concavicaris* Rolfe, 1961. Navíc je možné, že rody fylokaridních korýšů nebo jim morfologicky podobné karapaxy jako jsou rody *Coreocaris* Kobayashi, 1937, *Dioxycais* Gürich, 1929, *Galenocaris* Wells, 1944, *Nothozoe* Barrande, 1868 a *Saccocaris* Salter, 1868

také mohou náležet thylacocephalům, nicméně majoritní znaky jako jsou typ končetin, tvar a pozice očí či žaber nejsou bohužel ve fosilním záznamu dochovány (Schram 1990, 2014) a nedovolují tak přesnější korelaci. V 80. letech tři výzkumné týmy nezávisle na sobě rozpoznaly odlišnou systematickou povahu thylacocephalů. Pinna et al. (1982) jako první stanovili třídu Thylacocephala na základě jurského druhu *Ostenocaris cypriformis* (Arduini et al. 1982) ze severní Itálie. Secretanová & Rien (1983) studovali druh *Dolocaris ingens* van Straelen, 1923 a vytvořili třídu Conchyliocarida (Secretanová & Rien 1983, Arduini & Pinna 1984b, Secretanová 1985). Briggs & Rolfe (1983) zkoumali různé zástupce rodu *Concavicularis* Rolfe, 1961 a jedinečný druh *Harrycaris whittingtoni* Briggs & Rolfe, 1983. Briggs & Rolfe (1983) si uvědomili, že fosilie členovců nenáleží k fylokaridním korýšům, ale ke zcela novému řádu a nazvali jej *Concavicularida*.

Schram (2014) uvádí, že různí autoři přistupovali k taxonomické příslušnosti thylacocephalů různě, přičemž bylo nutné rozpoznat váhu jednotlivých znaků (Briggs & Rolfe 1983; Secretanová 1985; Arduini & Pinna 1984a), a rozhodnout, které druhy by mohly nebo nemohly být zahrnuty do dané třídy podle metody vážených znaků. Schram (1990) stanovil dva řády: Concavicularida, jehož zástupci mají specifické kratší očné, protažené přední rostrum, které je spojené s karapaxem, a 8 až 16 segmentů. Druhým řádem je Conchyliocarida vykazující široce otevřené očné s hypetrofovanými očima a absencí rostra. Arduini (1992) vytvořil třetí řád - Clausocarida, do něhož zahrnul rody *Clausocaris* Polz, 1989 a *Convexicularis* Schram, 1990, ale definice jeho taxonu je prakticky shodná s definicí původního Schramova (1990) řádu Conchyliocarida.

Schram (2014) zmiňoval druh *Austriocaris carinata* Glaessner, 1931 a porovnával jej s thylacocephaly. Původně byl řazen k fylokaridním korýšům podobným dnešním nebalíím,

Rolfe (1985) jej definitivně přiřadil k thylacocephalům. Půlkruhovitá očnice v eliptickém karapaxu byla totiž původně považována za kloubové ukončení telsonu a článků.

Ve skutečnosti jde ale o očnici a následné taxonomické přeřazení bylo tedy na místě. Stejný případ je u druhu *Concavicaris incola*, jak uvádí Rak et al. (2018).

Karapax thylacocephalů pravděpodobně nebyl příliš silně sklerotizován a tak struktury, které byly původně skryty pod ním, bývají dochovány jen výjimečně (Pinna et al. 1982, Briggs & Rolfe 1983; Schram 2014).

Z Evropy jsou uváděny nálezy thylacocephalů již z 19. století, nebyla ale rozpoznána jejich systematická příslušnost, neboť nebyly známy fosilie jejich měkkých částí a končetin. Na základě nálezů izolovaných karapaxů byli přiřazováni k fylokaridním korýšům či ostrakodům (Barrande 1872, Van Straelen 1923, Glaessner 1931, Scourfield 1937). Stratigraficky nejstarším evropským zástupcem je *Ainiktozoon loganense* Scourfield, 1937, který byl popsán ze siluru (ludlow) z Logan Water (Lanarkshire, Skotsko) a původně přiřazen k Urochordata (Scourfield 1937). Jeho příslušnost k thylacocephalům byla rozpoznána až o 60 let později Van der Bruggenem et al. (1997).

Fosilie izolovaných karapaxů ze středních Čech poprvé uvádí např. Barrande (1872), Bouček (1938) a Chlupáč (1963). Popsali spodno a střednodevonské thylacocephaly z oblasti Barrandienu a z oblasti Moravy (Lom Hády). Barrande (1872) publikoval izolované karapaxy thylacocephala z Vávrova mlýna (Choteč, dalejsko-třebotovské souvrství) pod druhovým označením *Leperditia desiderata* a popsal jej jako velkého ostrakoda. Bouček (1938) fosilii určil jako fylokaridního korýše.

Výskyt thylacocephalů zatím nebyl v Moravském krasu nikdy systematicky studován, první nálezy pocházející ze sbírky Rzehaka. Nalezl jsem je náhodně ve sbírkovém fondu Národního Muzea v Praze v kolekci Chlupáčových fosilií druhu *Concavicularis incola* (Chlupáč, 1963). Další taxony pocházejí z oblasti Svatokřížských hor z Polska (Rakocinski et al. 2002; Bond & Zaton 2003; Dzik 2006; Zaton et al. 2014). Výjimečné zachování karbonických thylacocephalů z konkrétní legendární lokality Mazon Creek (USA) a především pak nálezy jedinců z Libanonu s dochovanými končetinami daly nezvratné vědecké důkazy o jedinečnosti celé třídy.

Schram (2014) se domnívá, že rané kambrické formy mohou být zařazeny mezi předky samotných thylacocephalů a nazývá je tzv. „proto-thylacocephaly“. Secretanová (1983, 1985), Secretanová & Rien (1983) srovnávali thylacocephaly na základě morfologických znaků s řadou recentních zástupců členovců: Branchiopoda, Phyllocarida, Malacostraca a především Eumalacostraca (Van Straelen 1923). Schram (1990) a Rolfe (1992) zhodnotili interpretace různých autorů a porovnali různé anatomické rysy, které by mohly objasnit příbuznost s recentními členovci, ale závěrem zůstává více otázek než odpovědí.

2.3. FYLOGENETICKÉ VZTAHY V RÁMCI THYLACOCEPHALŮ

Fylogenetické vztahy mezi thylacocephaly byly předmětem zkoumání v mnoha vědeckých pracích. Schram et al. (1999) vytvořili klasickou analýzu taxonů a sadu znaků použitelných při analýze fylogenetických vztahů (viz obr. 12). Jde o koncept - pracovní hypotézu - s použitím Hennigovy metody. Práce je založena na pozorování apomorfii ve fosilním záznamu, v potaz byly brány především charakteristické znaky. Thylacocephaly rozdělil do jedenácti skupin:

1, **Conchyliocarida**. Dobře vyvinuté robustní končetiny, někdy s přídavnými drápkami, hypertrofované oko, které splynulo v jeden orgán, široce otevřená očnice, celkově zúžený karapax a nejméně 16 somitů, které nesou dobře vyvinuté pádlovité končetiny.

2, **Dollocarididae**. Vroubkovaný nebo rozštěpený karapax s jasnou dělicí linií. Široké přední rostrum vymezující očnici.

3, **Ostenocarididae**. Úplná absence či výrazně atrofované antero-ventrální vyklenutí karapaxu. Pravděpodobně u nich došlo ke spojení somitů v jeden komplex.

4, **Concavicaridae**. Typické rostrum, očnice střední velikosti, často v antero-ventrální pozici. Nesou pouze osm postranních somitů se slabě vyvinutými lopatkami a raptoriální chelae.

5, **Concavicarididae** a **Austriocarididae**. Protažené rostrum, které bývá spojeno s karapaxem.

6, **Austriocaridi**. Spojené postero-dorzální, zaoblené, kýlovité rostrum. Přesné tvary očí nejsou ve fosilním záznamu dochovány.

7, **Concavicarididae**. Malá až střední, dobře vymezená očnice. U některých druhů je zřejmé, že oči musely být na stopkách. Zadní konec rostra bývá zaoblený a zkrácený.

8, **Microcarididae**. Oči byly zřejmě lalokovité (*Atropicaris* a *Microcaris*). U všech zastoupených rodů jsou karapaxy vertikálně žebrované.

9, **Clausocarididae** a **Protozeidae**. Mají slabě vyvinutou nebo zcela chybějící antero-ventrální část karapaxu a charakteristická je přítomnost drobných raptorálních končetin.

10, **Clausocarididae**. Raptorální končetiny jsou extrémně dlouhé (zejména třetí pár). Zadní část rostra podle nalezených fosilií nese kaudální cercu (nebo rami) zkrácenou u druhu *Clausocaris lithographica* a protaženou u druhu *Convexicaris mazonensis*.

11, **Protozoidae**. Zahrnují drobné formy s hypertrofovaným rostrem a dorso-posteriorními trny. Z jejich velikostí lze usuzovat na pravděpodobný nektonní nebo planktonní způsob života. Spolu s **Clausocarididae** se jistě jednalo o pelagické živočichy (Schram, 2014).

2.4. POPIS NOVÉHO DRUHU *PARACONCAVICARIS VIKTORYNI* BRODA ET AL. 2020

Třída Thylacocephala Pinna, Arduini, Pesarini & Teruzzi, 1982

Řád Concavicarida Briggs & Rolfe, 1983

Čeleď Concavicarididae Schram, 2014

Rod *Paraconcavicaris* Broda et al. 2020

Typový druh: *Paraconcavicaris viktoryni* Broda et al. 2020 ze spodního tournai z lokality Anaklety v Brně, svrchní křtinské vápence, biozóna *Siphonodella quadruplicata*.

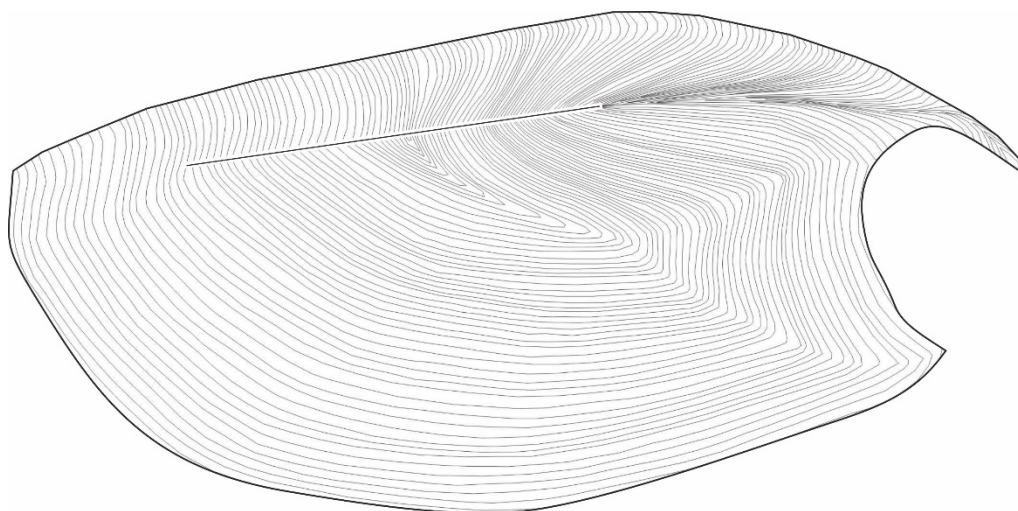
Popis: Concavicaridid s trapezoidálním karapaxem, dobře vyvinutou očnicí a dorzálně vymezeným úzkým rostrem. Povrch karapaxu je pokryt typickou ornamentací – liramí se specifickým vzorem (viz obr. 8, 13 - 15).

Hlavní rozdíly mezi rody *Paraconcavicaris* a *Concavicaris* jsou v samotném charakteru mikroornamentace karapaxu. Tyto rozdíly autoři (Rak et al., 2018, Broda et al., 2020) považují za znaky na rodové úrovni. Rod *Paraconcavicaris* je charakteristický lineárním typem mikroornamentace (Broda et al., 2020), zatímco zástupci rodu *Concavicaris* jsou charakterizováni polygony či šupinovitou kresbou (viz obr. 14 - 16).

V práci Broda et al. (2020) je porovnávána mikroornamentace karapaxu *Paraconcavicaris viktoryni* s příbuznými druhy. Autoři dospěli k jasnému závěru, že

mikroornamentace je stejně důležitým znakem jako obecná morfologie karapaxu (Broda et al. 2020).

U většiny druhů bývají linky téměř rovné (podobně jako u *Concavicularis milesi* Briggs & Rolfe, 1983 či u *Atropicaris rostrata* Arduini & Brasca, 1984a) nebo jemně ohnuté, ale bez jakékoliv další struktury, např. *Harrycaris whittingtoni*. Dalším důležitým, ale podceňovaným znakem je vzor karapaxu patrný pod mikroskopem (Broda et al. 2020).



Obr. 8. Rekonstrukce karapaxu nově objeveného a popsaného druhu *Paraconcavicularis viktoryni* (Broda et al. 2020).

2.5. METODIKA PRÁCE

Z nově objevené lokality byly odebrány cca 2 kg vápence z bloků fosiliferních poloh. Hornina byla následně rozpuštěna v 10% roztoku kyseliny octové. Hlavním cílem byla přesná konodontová analýza (Sandberg et al. 1978; Kaiser et al. 2009). Konodonti sice nebyli hojní, nicméně se podařilo určit stratigraficky důležité taxony patřící zoně *quadruplicata* spodního tournai, čímž bylo potvrzeno karbonské stáří, tudíž světový význam daného nálezu thylacocephala.

Zóna byla potvrzena na základě výskytu eponymního druhu *Siphonodella quadruplicata*. Doprovodné taxony patří k *S. lobata*, *S. cf. isosticha*, *S. cf. bransoni*, *Pseudopolygnathus triangulus inaequalis* a *Polygnathus inornatus*. Mezi nejhojnější mikrofosilie v nerozpustném reziduu patří ostnitě schránky brachiopodů (Productellidae) a ostrakodů s převažujícími zástupci Amphissitidae považované za biotu otevřeného mořského prostředí (Dvořák et al. 1984). Kalcifikované zbytky řas byly také relativně běžné. Velmi sporadické byly nálezy mechovek a ichtyolitů. Vedle zbytků thylacocephalů jsme na lokalitě našli také izolovaný karapax patřící dosud neznámému fylokaridnímu korýši, z trilobitů uvádíme vzácné nálezy druhu *Piltonia krasensis* Chlupáč, 1961 a *Linguaphillipsia* sp., strofomenidní brachiopody a četné, leč neurčitelné zbytky flory.

2.6. AUTEKOLOGIE THYLACOCEPHALŮ

Autekologie thylacocephalů není dosud uspokojivě vysvětlena, resp. existuje řada názorů vycházejících z morfologie karapaxů, typů očí a mikrostruktur na povrchu karapaxu. Tafonomické poměry však ve většině případů nedovolují přesnější analýzy, usuzujeme tedy pouze z výjimečně zachovaných exemplářů, především z lokalit Mazon Creek a libanonských nalezišť (Schram 1990, 2014).

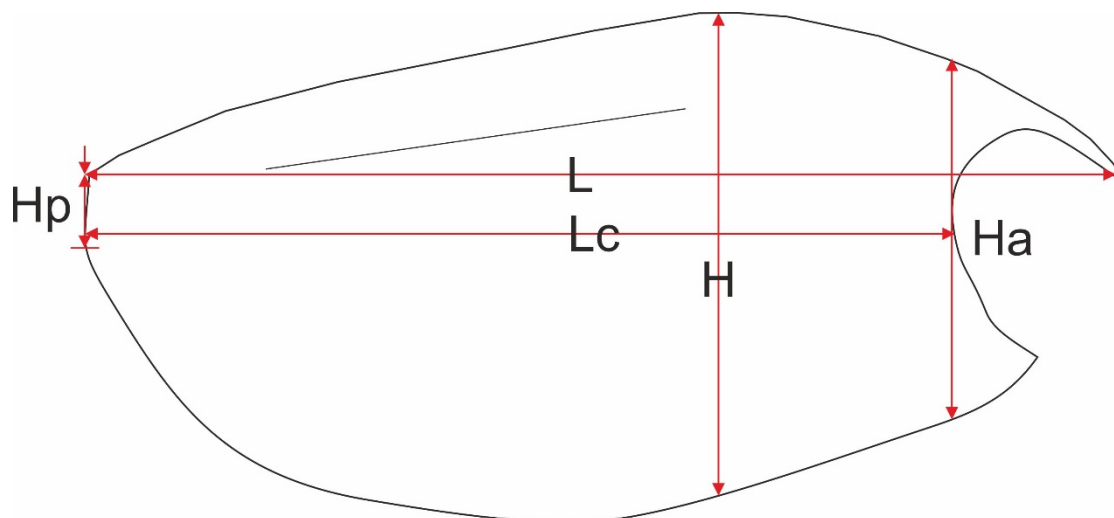
Sécretanová & Rien (1983) popisují u druhu *Dollocaris ingens* neschopnost aktivního plavání vzhledem k velkým rozměrům karapaxu. Dospěli k názoru, že velcí thylacocephalové dokázali skrytě číhat na dně na svou kořist a útočili ze zálohy. Alessandrello et al. (1991) zvažuje alternativu nekrofágního způsobu života.

Rolfe (1985) se přiklání k pelagickému způsobu života, podobnému zástupcům řádu Amphipoda. Alessandrello et al. (1991) publikoval teorii o polosilném způsobu života na dně moře. Briggs & Rolfe (1983) uvádí, že všechny druhy ze souvrství Gogo z Austrálie pocházejí z útesových mělkovodních facií a vzhledem k terrace-lines na povrchu nalezených karapaxů je považují za infaunni.

Schram (1990) dementuje názory Secretanové (1983) a naznačuje možnou morfologickou dichotomii velikostí karapaxů jednotlivých thylacocephalů vzhledem k jejich způsobu lovu a příjmu potravy. Větší formy mohly žít s největší pravděpodobností ve vodním sloupci a dokázaly korigovat vztlak pohybem končetin a menší formy pak buď žily u dna či byly dokonce zcela zahrabány v kalu na dně.

Zástupce řádu Conchyliocarida, kteří dosahovali velkých rozměrů a měli robustní raptoriální končetiny Schram (1990) řadí k predátorům velké kořisti. Pinna et al. (1982) publikovali výsledky analýzy fosilního žaludku těchto velkých thylacocephalů a našli u rodu *Ostenocaris* obratle kostnatých ryb, části hlavonožců a fragmenty karapaxů členovců (včetně malých thylacocephalů), a považuje je tedy za jasné predátory.

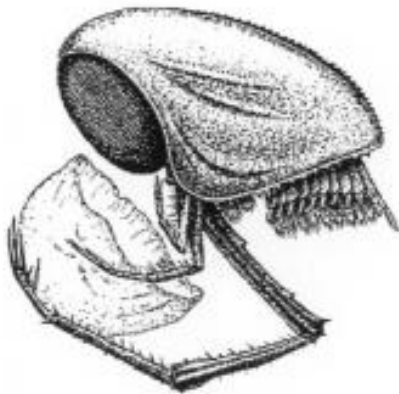
Briggs a Rolfe (1983) předpokládali, že thylacocephalové z frasnú ze souvrství Gogo (Austrálie) byli schopni hrabat na dně, v moderní literatuře ale stále převažuje názor podporující pelagický způsob života (Rolfe 1992; Vannier et al. 2006, 2016; Charbonnier et al. 2010; Broda & Zaton 2017).



Obr. 9. Měření rozměrů karapaxu *Paraconconvicaris viktoryni* (Broda et al. 2020).

Zkratka	Popis	Min – max (mm)
<i>L</i>	Maximální délka karapaxu	17,2 – 35,2
<i>H</i>	Maximální šířka karapaxu	8,6 – 17,7
<i>Lc</i>	Délka karapaxu včetně rostra	14,5 – 29,6
<i>Ha</i>	Šířka předního okraje	7,2 – 14,8
<i>Hp</i>	Šířka zadního okraje	1,9 - 4

Obr. 10. Rekonstrukce rodu *Dollocaris* (střední jura, La Voulte Lagerstätte) (a) Číhající na dně moře. (b) Plavající nade dnem pomocí pleopodů. (c–e) Sledující kořist (červená šipka) a připravený k lovu. (c) Roztažené končetiny (pa1-3). (d) Uchvácení kořisty raptoriály pa1-3. (e) Přiložení končetin k ústnímu otvoru pomocí pa1-3. Idealizovaná rekonstrukce živočicha z laterálního pohledu (oči červeně, karapax oranžově, končetiny šedě). Ca - karapax; le – levé oko, pa1-3 – 1. – 3. pár končetin, pl - pleopody; se - sediment (Podle Vanniera et al. 2016).



Obr. 11. Druh *Clausocaris lithographica*, nalezený s ulovenou medúzou ve svých raptoriálech (Podle Polze 1990).

2.7. MIKROSTRUKTURA KARAPAXU JAKO EKOLOGICKÝ ZNAK

V současné době není taxonomie thylacocephalů založena pouze na obecném tvaru karapaxu, ale také na řadě doplňujících morfologických znaků, jakými jsou například přídavné trny či tvar rostra (Schram 2014). Samotný tvar karapaxu, na jehož základě byly dříve stanovovány druhy je dnes považován za problematický znak, jak uvádí Schram (2014). Broda et al. (2020) popisují liry, které jsou dochovány u nově stanoveného druhu *P. viktoryni*. S největší pravděpodobností mohly živočichovi usnadnit částečné zahrabání se do substrátu, kde mohl číhat na svou kořist, což známe např. u recentních strašků (Caldwell 1979). Výrazné liry karapaxu nejsou charakteristické jen pro zástupce rodu *Paraconcavicaris*. Byly

pozorovány u mnoha druhů, např. *Austriocaris carinata* (Rolfe, 1969), *Harrycaris whittingtoni* (Briggs & Rolfe, 1983), *Atropicaris rostrata* (Arduini & Brasca, 1984a) a *Thylacocephalus cymolopos* (Lange et al., 2003).

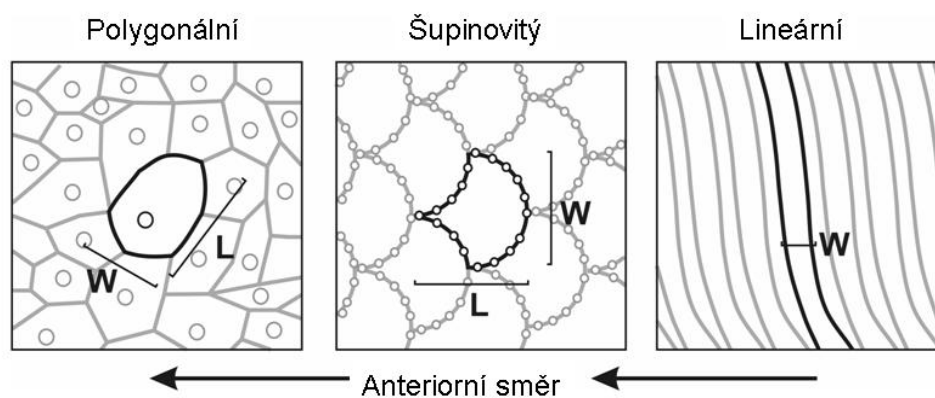
Tvar karapaxu *P. viktoryni* je podobný *C. incola* ze svrchního devonu (fammen, viz Chlupáč 1963). Oba druhy jsou charakterizované karapaxem asi dvakrát delším než širokým, kulatou a dobře vyvinutou očnicí. Hlavní rozdíl spočívá ve struktuře a typu zdobení. Povrch kutikuly *C. incola* postrádá makroornamentaci, zatímco u druhu *P. viktoryni* je pokryt výraznými lirami. *Paraconcavicularis viktoryni* se vyskytuje ve stratigraficky mladších vrstvách (tournai) než *C. incola*, můžeme tedy spekulovat též o vzájemném fylogenetickém vztahu obou druhů (Broda et al. 2020).

Mikroornamentace na karapaxu concavicularidů je dosud zanedbávaným strukturním znakem druhové úrovně. Různé vlnkování, terrace lines či perforace souvisí se způsobem života daného druhu (Schram 1990, 2014). Funkce těchto struktur je však stále otázkou studia (Broda et al. 2020). Na základě výzkumu recentních dekapodů s terrace-lines a žebrovaným karapaxem Seilacher (1973) a Schmalzfuss (1978) dospěli k závěru, že tyto struktury svědčí o přizpůsobení se prostředí, kdy pohyb ve vodním sloupci snižuje odpor vody.

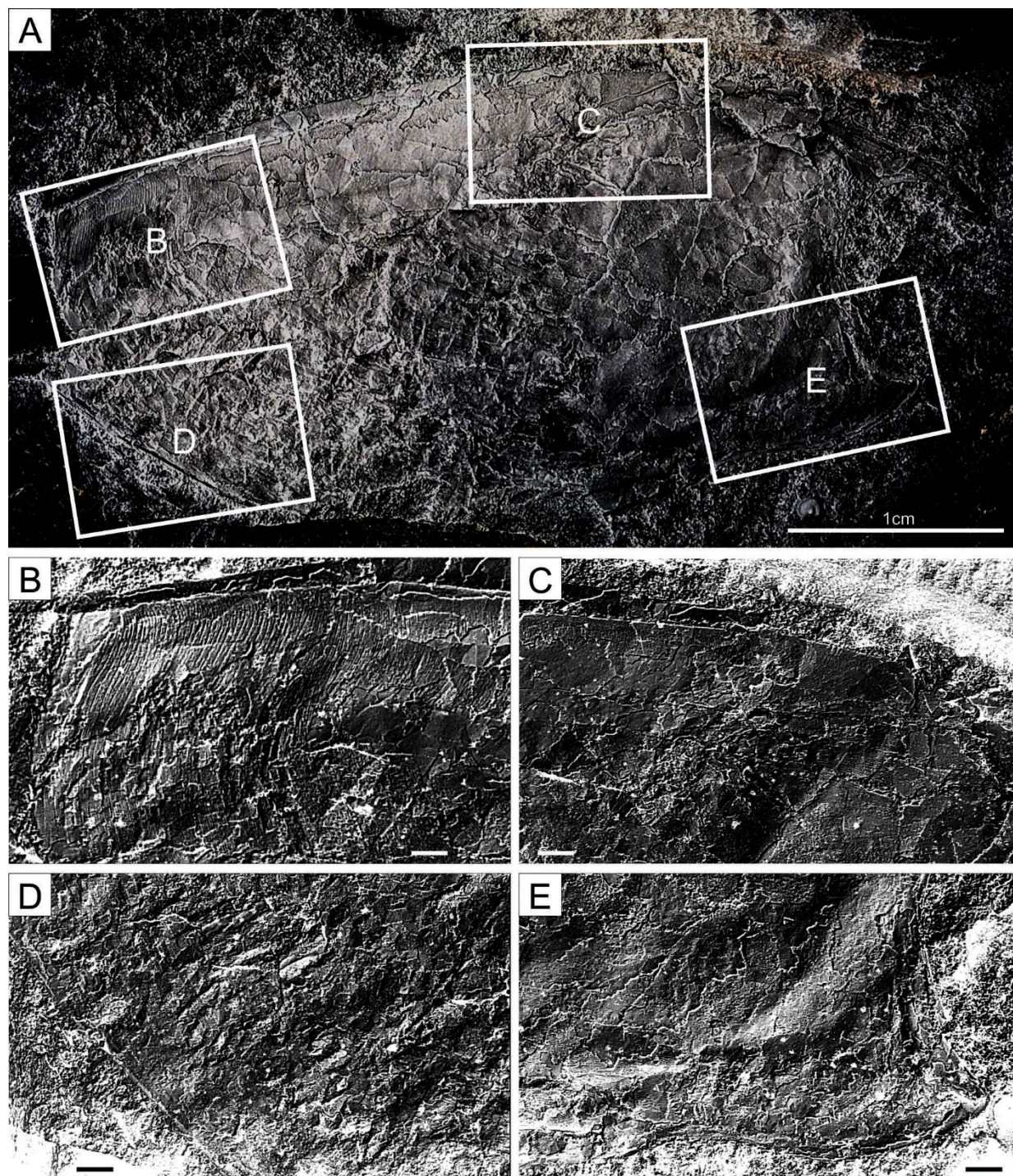
Analýzy mikroornamentace bylo poprvé použito k druhové identifikaci rozdrcených devonských thylacocephalů v rybích koprolitech (Zaton et al. 2014). Broda et al. (2015) použil tuto metodu k identifikaci zbytků karapaxů a dokázal tak důležitost mikroornamentace jako znaku druhové úrovně.

S Krzysztofem Brodou a Thomasem Hegnou jsme studovali a srovnávali mikroornamentace karapaxů jedenácti různých druhů concavicularidů a dalších dvou druhů protozooidů a poukazujeme na význam specifických struktur. Pro srovnání jsme využili také

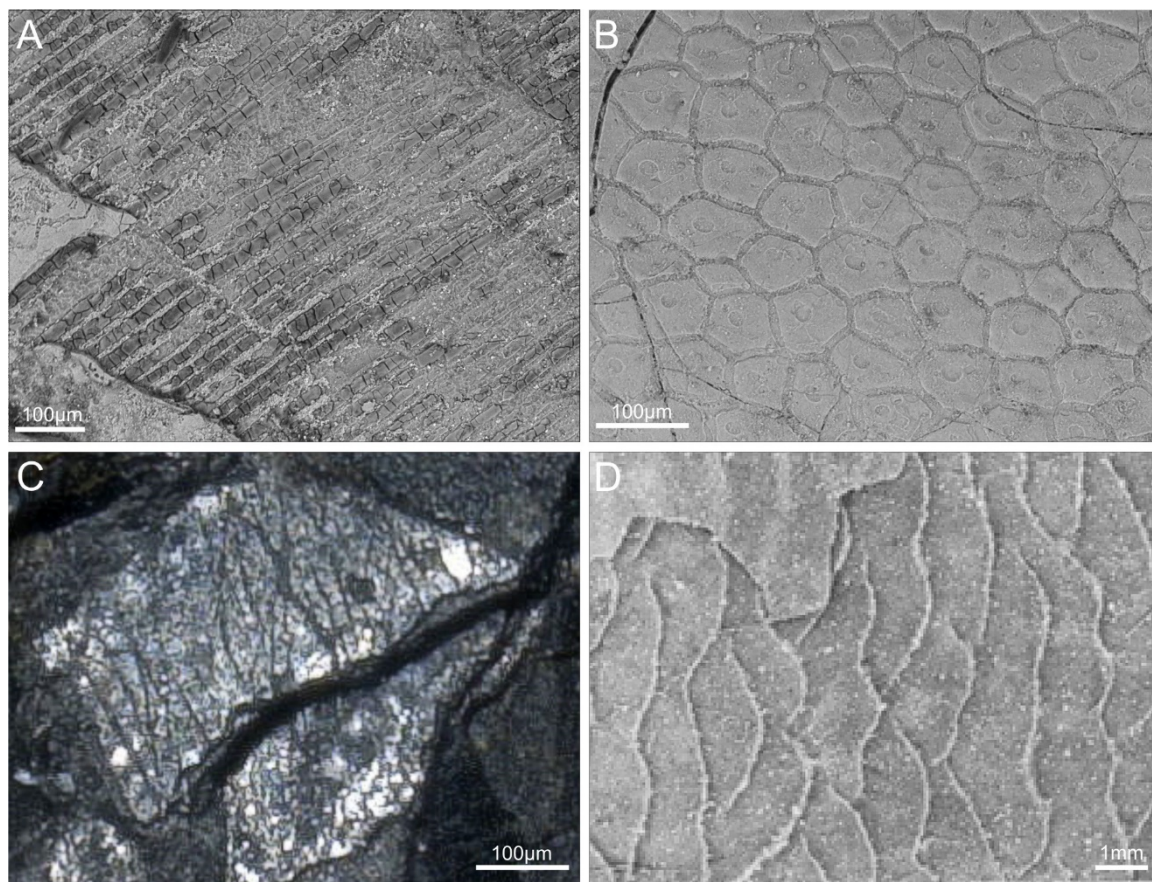
data dalších tří druhů, u nichž již byla v literatuře mikroornamentace popsána. Studovali jsme pomocí elektronického mikroskopu exempláře z Přírodovědného muzea v Londýně, Slezské univerzity v Sosnowci (Polsko) a Národního muzea v Praze. Na základě mikroskopických fotografií byla zjišťována morfologie povrchu karapaxu. U popsaného druhu *Paraconcavicularis viktoryni* jsme zaznamenali u thylacocephalů dosud zcela jedinečnou, velmi hustou lineární kresbu v 5 - 6 řadách v rozmezí 100 μm a paralelních řadách o šířce 20 μm (Broda et al. 2020).



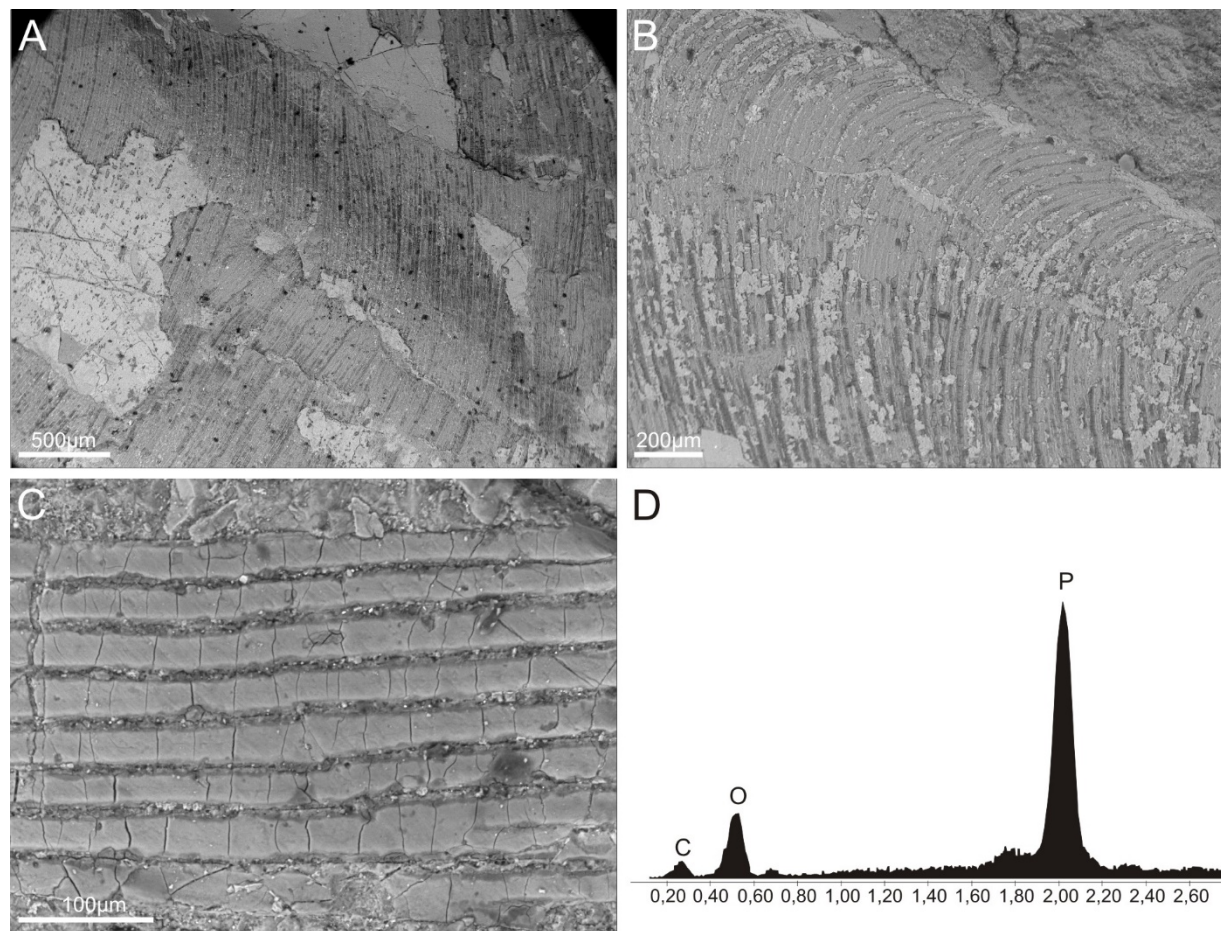
Obr. 12. Tři základní typy ornamentace karapaxu concavicularidů: polygonální, šupinovitá a lineární. W: šířka buňky; L: délka buňky (Broda et al. 2020).



Obr. 13. Detaily kresby karapaxu *Paraconcavicularis viktoryni* (Broda et al. 2020).



Obr. 14. Vzory mikroornamentace na karapaxech concavicaridů. A, Řady paralelních lir druhu *Paraconcavicularis viktoryni* (Broda et al. 2020), spodní karbon, Brno - Líšeň; B, polygonální struktura druhu *Concavicularis* aff. *bradleyi* (Meek, 1872) ze svrchního devonu (spodní famen), lom Kowala, Polsko (Broda et al. 2015); C, šupinovitá struktura druhu *Concavicularis incola* (Chlupáč, 1963), svrchní devon (famen), lom Hády v Brně (Chlupáč 1963); D, šupinovitá struktura druhu *Concavicularis sinuata* (Meek & Worthen 1868) ze spodního karbonu, lom Mecca, USA (Broda et al. 2020).



Obr. 15. Vzory mikroornamentace na karapaxu *Paraconcavicularis viktoryni* A, liry v blízkosti anteroventrální části karapaxu. B, sinusoidy u dorzálního okraje karapaxu; (mikroornamentace je totožná s makroornamentací). C, pravidelné liry. D, EDX spektrometrie: uhlík C, kyslík O, fosfor P. (Broda et al. 2020).

V první řadě bych chtěl poděkovat své ženě Martině, která při mne stála po celou dobu mého doktorského studia a empaticky vše snášela a odnášela zároveň...

Taktéž jsem zavázán zesnulému profesoru Jaroslavu Smržovi, který mne vždy podporoval a motivoval kritickým zoologickým nadhledem, tak nutným k širšímu pochopení komplexnosti paleontologie, otevíral mi oči a nabízel různá spektra pohledu na danou fosilii, děkuji také recenzentům této práce za kritické komentáře a úpravy.

Rád bych vyjádřil srdečný dík příteli doktoru Petru Budilovi, který byl vždy připraven poskytnout mi radu a stal se také konstruktivním kritikem první verze této práce.

Dále děkuji grafiku Petru Karasovi za pomoc při grafickém zpracování fototabulí, grafů, tabulek a posterů během mého doktorského studia, Šárce Sukeníkové za jazykové korektury textu a Monice Juřicové za kontrolu angličtiny v autoreferátu.

Velký dík patří též mým spoluautorům, přátelům Krzysztofu Brodovi, Tomáši Kumpanovi, Tomáši a Weinerovi a Thomasi Hegnovi.

Speciální a co nejsrdečnější dík ale poprávu náleží vzácnému příteli a snad největšímu objeviteli zkamenělých pokladů Moravského krasu – Tomáši Viktorýnovi – bez jehož objevů by nebyly výzkumy zkamenělin na Moravě tam, kde jsou nyní...je mi ctí s ním spolupracovat, děkuji.

ALESSANDRELLO, A., ARDUINI, P., PINNA, P., TERUZZI, G. 1991. New observations on the Thylacocephala (Arthropoda, Crustacea). In: A.M. Simonett & S. Conway Morris (eds.), *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa*, 245–251.

AMLER, M., GEREKE, M. 2003. Karbon-Korrelationstabelle (KKT) Carboniferous Correlation Table (CCT). *Senckenbergiana lethaea*, 83, 1/2, 235–247.

ARDUINI, P. 1992. *Clausocaris pinnai* n. sp. (Order Clausocarida nov.), thylacocephalan crustacean from the Norian of the Preone Valley (Udine, N. Italy) and morphological considerations on Thylacocephala. *Atti della Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 132, 265–272.

ARDUINI, P., PINNA, G., TERUZZI, G. 1982. A new and unusual Lower Jurassic cirriped from Osteno in Lombardy: *Ostenia cypriformis* n.g. n. sp. *Atti della Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 121:360–370.

ARDUINI, P., BRASCA, A. 1984a. *Atropicaris* un nuovo genere della classe Thylacocephala. *Atti della Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 125: 87-93.

ARDUINI, P., PINNA, G., TERUZZI, G. 1984b. *Ostenocaris* nom. nov. *Ostenia arduini*, Pinna and Teruzzi, 1980. *Atti della Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 125, 48.

BARRANDE, J. 1868. *Nothozoe*. In: J. BIGSBY (ed.), *Thesaurus Siluricus*. The flora and fauna of the Silurian period. 200.

BARRANDE, J. 1872. *Système silurien du centre de la Bohême: I. Partie, Supplement au Vol. I. Trilobites, Crustacés divers et Poissons*. Prague & Paris. 1-73.

BOND, D., ZATON, M. 2003. Gamma-ray spectrometry across the Upper Devonian basin succession at Kowala in the Holy Cross Mountains (Poland). *Acta Geologica Polonica* 53, 93–99.

BOUČEK, B. 1938. O poloze s *Ceratiocaris* n. sp. v dalejských břidlicích u Roblína. *Časopis Národního Muzea* 112(2), 168.

BRAUCKMANN, C. 1981. Eine neue Trilobiten-Art aus dem Kulm (Unter-Karbon cu III α) von Aprath (Wuppertal, W-Deutschland). *Jahresberichte des naturwissenschaftlichen Vereins in Wuppertal*, 34, 92–95.

BRIGGS, D.E.G., ROLFE, W.D.I. 1983. New Concavicularida (new order: ?Crustacea) from the Upper Devonian of Gogo, Western Australia, and the palaeoecology and affinities of the group. *Special Papers in Palaeontology* 30, 249–276.

BRODA, K., WOLNY, M., ZATON, M. 2015. Palaeobiological significance of damaged and fragmented thylacocephalan carapaces from the Upper Devonian of Poland. *Proceedings of the Geologists' Association* 126, 589–598.

BRODA, K., ZATON, M. 2017. A set of possible sensory system preserved in cuticle of Late Devonian thylacocephalan arthropods from Poland. *Historical Biology* 15, 115–134.

BRODA, K., RAK, Š., HEGNA, T. 2020. Do the clothes make the thylacocephalan? A detailed study of Concavicularididae and Protozoeidae (?Crustacea, Thylacocephala) carapace micro-ornamentation. *Journal of Systematic Palaeontology* 0, 1–20.

BURIÁNEK, D., GILÍKOVÁ, H. & OTAVA, J. 2013. Chemistry of rocks Březina and Podolí Formations. Dinantian–Culmian transition facies of Drahany Upland Visèan. *Acta Musei Moraviae*, XCVIII: 1, 79–90.

CALDWELL, R. L. 1979. A unique form of locomotion in a stomatopod – backward somersaulting. *Nature* 282 (5734), 71–73.

DVOŘÁK, J. 1966 Zpráva o řešení stratigrafie spodního karbonu v kulmském vývoji na Drahanské vrchovine. *Zprávy o geologických výzkumech v r. 1964*, 182-185.

DVOŘÁK, J., FRIÁKOVÁ, O., GALLE, A., HLADIL, J., SKOČEK, V. 1984. Korelace riftové a pánevní facie frasnú ve vrtu Křtiny HV – 105 v Moravském krasu. *Sborník geologických věd, Geologie*, 39, 73–103.

DVOŘÁK, J., FRIÁKOVÁ, O., HLADIL, J., KALVODA, J., KUKAL, Z. 1987. Czech version, too. Geology of the Palaeozoic rocks in the vicinity of the Mokra Cement Factory quarries (Moravian Karst). *Sborník Geologických Věd, Geologie* 42, 41–88.

DZIK, J. 2006. The Famennian ‘Golden Age’ of conodonts and ammonoids in the Polish part of the Variscan sea. *Palaeontologica Polonica* 63, 1–359.

FORCHIELLI, A., PERVESLER, P. 2013. Phosphatic cuticle in Thylacocephalans: a taphonomic case study of *Austriocaris* (Arthropoda, Thylacocephala) from the Fossil-Lagerstätte Polzberg (Reingraben Shales, Carnian, Upper Triassic, Lower Austria). *Austrian Journal of Earth Sciences* 106, 46–61.

FORTEY, R. A., OWENS, R. M. 1987. The Arenig Series in South Wales. *Bulletin of British Museum (Natural History) Geology* 41, 69-307.

GLAESSNER, M.F. 1931. Eine Crustaceenfauna aus den Lunzer Schichten Niederösterreichs. *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt* 81, 467– 486.

GÜRICH, G. 1929. *Silesicaris nasuta* von Liepe und die Phyllokariden überhaupt. Mineralogische-Geologische Staatsinstitut Hamburg, 11: 21-90.

HAHN, G. & HAHN, R. 1969. Kulm–Trilobiten von Nehden und Rüthen (Sauerland), *Senckenbergiana lethaea*, 50(4): 273-289.

HANŽL, P. & MELICHAR, R. 1997. The Brno massif: A section through the active continental margin or a composed terrane? *Krystalinikum*, 23, 33–58.

HAUG, C., BRIGGS, D.E.G., MIKULIČ, D.G., KLUSSENDORF, J., HAUG, J. T. 2014. The implications of a Silurian and other thylacocephalan crustaceans for the functional morphology and systematic affinities of the group. *BMC Evolutionary Biology* 14, 1–15.

CHARBONNIER, S., VANNIER, J., HANTZPERGUE, P., GAILLARD, CH. 2010. Ecological significance of the arthropod fauna from the Jurassic (Callovian) La Voulte Lagerstätte. *Acta Palaeontologica Polonica* 55, 111–132.

CHLUPÁČ, I. 1956. Nález spodnokarbonské fauny u Hranic na Moravě. *Věstník Ústředního Ústavu geologického*, 31, 268–273.

CHLUPÁČ, I. 1958. Nová spodnokarbonská fauna od Zbrašova u Hranic na Moravě. *Sborník Ústředního Ústavu geologického*, 24, 279–312.

CHLUPÁČ, I. 1960. Biostratigrafické poznámky k hranici mezi devonem a karbonem v jižní části Moravského krasu (Notes to the biostratigraphy of the Devonian/Carboniferous boundary in the Moravian Karst). *Věstník Ústředního Ústavu geologického*, 35, 5, 407–409.

CHLUPÁČ, I. 1961. New Lower Carboniferous trilobites from the Moravian karst. *Věstník Ústředního Ústavu geologického* 36, 3, 229–234.

CHLUPÁČ, I. 1963. Phyllocarid crustaceans from the Silurian and Devonian of Czechoslovakia. *Palaeontology* 6, 97–118.

CHLUPÁČ, I. 1966. The Upper Devonian and Lower Carboniferous trilobites of the Moravian Karst. *Sborník geologických věd, Paleontologie*, 7, 1–143.

CHLUPÁČ, I. 1969. Lower Carboniferous fauna from Čelechovice (Moravia) and its significance. *Časopis pro mineralogii a geologii*, 2, 211–218.

CHLUPÁČ, I., ZUKALOVÁ, V. 1982. Stratigrafická klasifikace nemetamorfovaného devonu moravskoslezské oblasti. *Časopis pro mineralogii a geologii*, 27, 3, 225–241.

CHLUPÁČ, I., BRZOBOHATÝ, R., KOVANDA, J., STRÁNÍK, Z. 2002. Geologická minulost České republiky. Academia. Praha. 11-419.

JAROŠ, Z. 1926. Nejvyšší horizont v brněnském devonu (Niveausupérieur du Dévonien de Brno). *Věstník státního geologického ústavu*, 2,31–33.

JAROŠ, Z. 1929. Fauna nejvyššího horizontu ve svrchním devonu na Hádech u Brna (La faune du sommet du Dévonien de la colline Hády près Brno). *Věstník státního geologického ústavu*, 5,257–265

KAISER, S. I., BECKER, R.T., SPALLETTA, C., STEUBER, T. 2009. High-resolution conodont stratigraphy, biofacies and extinctions around the Hangenberg Event in pelagic successions from Austria, Italy and France. *Palaeontographica Americana* 63, 97–139.

KALVODA, J., BÁBEK, O. 1995. Příspěvek k poznání spodní části rozstáňského souvrství (Drahanská vrchovina, Morava). *Geologické výzkumy na Moravě a ve Slezsku*, 1994, 50–51.

KALVODA, J., BÁBEK, O., FATKA, O., LEICHMANN, J., MELICHAR, R., ŠPAČEK, P. 2008. Brunovistulian terrane (Bohemian Massif, Central Europe) from late Proterozoic to late Paleozoic: a review. *International Journal of Earth Sciences* 97, 497–517.

KALVODA J., BÁBEK O., FATKA O., LEICHMANN J., MELICHAR R., ŠPAČEK P. 2009. Brunovistulian terrane (Bohemian Massif, Central Europe) from late Proterozoic to late Paleozoic: a review. *International Journal of the Earth Sciences* 97, 497—518.

KALVODA, J., DEVYUST, F. X., BÁBEK, O., DVOŘÁK, L., RAK, Š., REZ, J. 2010. High-resolution biostratigraphy of the Tournaisian-Visean (Carboniferous) boundary interval, Mokrý quarry, Czech Republic. *Geobios: Paleontology, Stratigraphy, Paleoecology*, 43, 317–331.

KALVODA J., KUMPAN T., BÁBEK O. 2015. Upper Famennian and Lower Tournaisian sections of the Moravian Karst (Moravo-Silesian Zone, Czech Republic): a proposed key area for correlation of the conodont and foraminiferal zonations. *Geological Journal*, 50, 17-38.

KOBAYASHI, I. 1937. An occurrence of a new Permian phyllocarid in south Chosen. *Journal of Geological Society, Japan*, 44: 337-340.

KORN, D., KAUFMANN, B. 2008. A high-resolution relative time scale for the Viséan Stage (Carboniferous) of the Kulm Basin (Rhenish Mountains, Germany). *Geological Journal*, 44, 306–321.

KRAJSOVÁ, L. 2010. Složení fluviálních sedimentů Moravského krasu, 1-71. Diplomová práce, Univerzita Palackého v Olomouci.

KUMPAN, T., KALVODA, J., BÁBEK, O., MATYS GRYGAR, T., FRÝDA, J. 2020. The Devonian-Carboniferous boundary in the Moravian Karst (Czech Republic). *Palaeobiodevirsity and Palaeoenvironments*, 10, 1-13.

LANGE, S., HOF, C. H. J., SCHRAM, F. R., STEEMAN, F. A., 2003. New genus and species from the Cretaceous of Lebanon links the Thylacocephala to the Crustacea. *Palaeontology*, 44: 905-912.

MEEK, F.B. 1872. Description of new western Paleozoic fossils, mainly from the Cincinnati Group of Lower Silurian series of Ohio. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 24, 332–333.

MEEK, F.B., WORTHEN, A.H. 1868. Preliminary notice of a scorpion, an *Eurypterus*? and other fossils from the Coal Measures of Illinois. *American Journal of Science Series (2)*:46, 19–28.

MIKULIČ, D.G., BRIGGS, D.E.G., KLUESSENDORF, J. 1985. A new exception ally preserved biota from the Lower Silurian of Wisconsin, U.S.A. *Philosophical Transactions Of The Royal Society Of London Series B* 311, 75–85.

MÜLLER, P., BRAUCKMANN, C. 2010. Trilobiten-Funde aus dem Unter-Karbon im Huttal (Ober-Harz, Deutschland). *Geologica et Palaeontologica*, 43, 83–91.

MÜNSTER, G.G. 1832. Über die Planuliten und Goniatiten im Uebergangs. *Kalk des Fichtelgebirges*, 1–38, 1–16.

OPPENHEIMER, J. 1916. Das Oberdevon von Brünn. Verhandlungen Naturforschender Verein (Brünn), 54,1–44.

OPPENHEIMER, J. 1930. Neue Beiträge zur Geologie des Oberdevons von Brünn. *Sborník Státního geologického ústavu*, 9,219–234.

OTAVA J., BALÁK I., BALDÍK V., BUBÍK M., BURIÁNEK D., ČÁP P., ČERNÝ J., FRANCŮ J., FÜRYCHOVÁ P., GILÍKOVÁ H., HAVLÍN A., HLADIL J., JANDERKOVÁ J., KOCIÁNOVÁ L., KOLEJKA V., KONEČNÝ F., KRYŠTOFOVÁ E., KUMPAN T., MELICHAR R., MÜLLER P., PALEČEK M., PECINA V., PECKA T., SEDLÁČEK J., SEDLÁČKOVÁ I., ŠRÁMEK J., TOMANOVÁ PETROVÁ P., VEČEŘA J., VÍT J. 2013: Explanatory text to Basic geological map of the Czech Republic 1:25,000, sheet 24—411 Jedovnice. [Vysvětlivky k Základní geologické mapě České republiky 1:25,000, list 24—411 Jedovnice.] MS Archív České Geologické Služby, Brno, 1—298 (in Czech).

OWENS, R. M., TILSLEY, J. W. 1995. An atheloptic trilobite assemblage from the Carboniferous of North Devon. *Geological Magazine*, 132 (6): 713-728.

PINNA, G., ARDUINI, P., PESARINI, C., TERUZZI, G. 1982. Thylacocephala: una nuova Classe di Crostacei fossili. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 123, 469–482.

POLZ, H. 1989. *Clausocaris* nom. nov. pro *Clausia* Oppenheim 1888. *Archaeopteryx* 7, 73.

POLZ, H. 1990. *Clausocaris lithographica* (?Crustacea, Thylacocephala). *Archaeopteryx* 8, 93–109.

POLZ, H. 1994. *Mayrocaris bucculata* gen. nov. sp. nov. Thylacocephala, Conchyliocarida) aus den Solnhofener Plattenkalk. *Archaeopteryx* 12, 35–44.

PRANTL, F. 1948. Stratigrafickopaleontologický výzkum devonu na Hádech u Brna. *Věstník Státního geologického ústavu, Československé republiky*, 23, 173–178.

PRENTICE, J. E. 1967. Lower Carboniferous trilobites of North Devon and related species from Northern England. *Bulletin of the British museum (Natural History), Geology*, 14, 6, 207–241.

RAK, Š. 2004. Trilobitová fauna hraničních vrstev tournai–visé z Mokré u Brna. MS, Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity, 1–67.

RAK, Š., LEROSEY–AUBRIL, R. 2009. First record of the Carboniferous trilobite *Bollandia* from the Moravian Karst (Czech Republic) and its significance. *Bulletin of Geosciences* 84, 4, 739–744.

RAK, Š., VIKTORÝN, T. 2010. Nový nález artikulovaného exoskeletonu trilobita *Spinibole* (*Spinibole*) *olgae* Chlupáč, 1966 z Moravského krasu. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 2009*, 31, 268–273.

RAK, Š., VIKTORÝN, T. 2012. Předběžné paleontologické zhodnocení lokality Březina 3 a její srovnání s ostatními výskyty trilobitové fauny v břidlicích březinského souvrství v okolí obce Březina v Moravském krasu. MS, *Moravskoslezské paleozoikum* 2012, 40–42.

RAK, Š., KALVODA, J., DEVUYST, F.-X. 2012. New Mississippian trilobite association from the Brno vicinity and its significance (Moravian Karst, Czech Republic). *Geologica Carpathica*, 63, 3, 181–190.

RAK, Š., VIKTORÝN, T., OTAVA, J. 2014. Revision of an atheloptic Viséan Trilobite association in the Moravian Karst (Czech Republic). *Geologica Carpathica*, 65 (6): 411 — 417.

RAK, Š., BRODA, K., KUMPAN, T. 2018. First Carboniferous thylacocephalan from the Europe and its significance for the understanding of functional morphology of Concavacarididae Schram, 2014. *Crustaceana* 91(3): 265 – 285.

RAKOCINSKI, G., RACKA, M., MATYJA, H., DEVLEESCHOUWER, X. 2002. The Frasnian/Famennian boundary interval in the South Polish–Moravian shelf basins: integrated event-stratigraphical approach. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 181, 251–297.

REZ, J. 2003. Strukturní analýza jižní části Moravského krasu v lomech Mokrá a okolí. MS, diplomová práce. Přírodovědecká fakulta Masarykovy University. 4-86.

RICHTER, R., RICHTER, E. 1950. Der 571 Beginn des Karbons im Wechsel der Trilobiten. *Senckenbergiana lethaea*, 32 (1/2):219-266.

RICHTER, R., RICHTER, E. 1951. Der Beginn des Karbons im Wechsel der Trilobiten. *Senckenbergiana*, 32 (1/2):219-266.

ROLFE, W.D.I. 1961. *Concavicularis* and *Quasicaris*, substitute names for *Colpocaris* Meek, 1872, and *Pterocaris* Barrande, 1872. *Journal of Paleontology* 35, 12–43.

ROLFE, W.D.I. 1969. Phyllocarida. In: R. C. MOORE (ed.), *Treatise on invertebrate paleontology, Part R, Arthropoda* 4(1), 296–331. (Geological Society of America & University of Kansas Press, Lawrence, KS). 186-215.

ROLFE, W.D.I. 1985. Form and function in Thylacocephala, Conchyliocarida and Concavicularida (?Crustacea): a problem of interpretation. *Transactions of the Royal Society Of Edinburgh: Earth Science* 76, 391–399.

ROLFE, W.D.I. 1992. Not yet proven Crustacea: the Thylacocephala. *Acta Zoologica* (Stockholm) 73, 301–304.

RZEHAČ, A. 1910. Der Brüner Clymenienkalk. *Zeitschrift des mährischen Landesmuseums*, 10, 11–215.

SALTER, J. W. 1868. On *Saccocaris*, a new genus of Phyllopoda from the Lingula flags. *Report of Geolical Polytechnic Society of Yorkshire*, 4: 588-589.

SANDBERG, C.A., ZIEGLER, W., LEUTERITZ, K., BRILL, S. 1978. Phylogeny, speciation, and zonation of Siphonodella (Conodonta, Upper Devonian and Lower Carboniferous): *Newsletters on Stratigraphy* 7, 102–120.

SCOURFIELD, D.J. 1937. An anomalous fossil organism, possibly a new type of chordate from the Upper Silurian of Lesmahagow, Lanarkshire—*Aniktozoon loganense* gen. et sp. nov. *Proceedings of the Royal Society London* 121, 533–547.

SECRÉTAN, S. 1983. Une nouvelle classe fossile dans la super-classe des crustacés: Conchyliocarida. *Compte Rendu de Se'ances de l'Academie des Sciences*, 296, 437–439.

SECRÉTAN, S. 1985. Conchyliocarida, a class of fossil crustaceans: relationships to Malacostraca and postulated behaviour. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Science* 76, 381–389.

SECRÉTAN, S., RIEN 1983. Un groupe énigmatique de crustacés: ses représentants du Callovien de la Voulte-sur-Rhône. *Annales de Paleontologie*, 69, 59–97.

SEILACHER, A. 1973. Fabricational noise in adaptative morphology. *Systematic Zoology* 22, 451–465.

SCHMALFUSS, H. 1978. Structure, patterns and function of cuticular terraces in Recent and fossil arthropods, 1. Decapod crustaceans. *Zoomorphologie* 90, 19–40.

SCHRAM, F.R. 1990. On Mazon Creek Thylacocephala. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 3, 1–16.

SCHRAM, F.R. 2014. Family level classification within Thylacocephala, with comments on their evolution and possible relationships. *Crustaceana* 87, 340–363.

SCHRAM, F.R., HOF, C.H.J., STEEMAN, F.A. 1999. Thylacocephala (Arthropoda: Crustacea?) from the Cretaceous of Lebanon and implications for Thylacocephalan systematics. *Palaentology* 42, 769–797.

TÓTHOVÁ, G. 2011. Problematika tektonické stavby Moravského krasu, rešerše k diplomové práci, Přírodovědecká fakulta Masarykovy University v Brně, 1-16.

VAN DER BRUGGHEN, W., SCHRAM, F.R., MARTILL, D. 1997. The fossil *Ainiktozoon* is an arthropod. *Nature* 385, 589–590.

VAN STRAELEN, V. 1923. Les Mysidacés du Callovien de la Voulte-sur-Rhône (Ardenne). *Bulletin de la Société Géologique de France*, Notes et Mémoires 23, 431–439.

VANNIER, J., CHEN, J.-Y., HUANG, D.-Y., CHARBONNIER, S., WANG, X.-Q. 2006. The Early Cambrian origin of thylacocephalan arthropods. *Acta Palaeontologica Polonica* 51, 201–214.

VANNIER, J., SCHOENEMANN, B., GILLOT, T., CHARBONNIER, S., CLARKSON, E. 2016. Exceptional preservation of eye structure in arthropod visual predators from the Middle Jurassic. *Nature Communications*. 76-112.

WELLS, J. W. 1944. Two new planktonic crustaceans from the Maquoketa Shale (Ordovician of Illinois). *American Journal of Science*, 242: 436-441.

WEINER T., BRAUCKMANN C., POUKAROVÁ H., RAK Š., KALVODA J. 2012. Preliminary report on the new findings of Mississippian Trilobites in the Březina Formation (Moravian Karst, Czech Republic). *Geologické Výzkumy Moravy a Slezska*, 125—129.

WOODWARD, H. 1894. Note on a collection of Carboniferous trilobites from the banks of the Hodder, near Stonyhurst, Lancashire. *Geological Magazine* 1, 481–489.

ZATON, M., FILIPIAK, P., RAKOCÍNSKI, M., KRAWCYNZSKI, W. 2014. Kowala Lagerstätte: Late Devonian arthropods and non-biomineralized algae from Poland. *Lethaia* 47, 352–364.

SEZNAM PŘÍLOH:

Příloha I

RAK, Š., VIKTORÝN, T., OTAVA, T. 2014. Revision of an atheloptic Visean Trilobite association in the Moravian Karst (Czech Republic). *Geologica Carpathica*, 65 (6): 411 — 417.

Příloha II

RAK, Š., BRODA, T., KUMPAN, T. 2018. First Carboniferous thylacocephalan from the Europe and its significance for the understanding of functional morphology of Concavicarididae Schram, 2014. *Crustaceana* 91(3): 265 – 285

BRODA, K., RAK, Š., HEGNA, T. 2020. Do the clothes make the thylacocephalan? A detailed study of Concavicarididae and Protozoeidae (?Crustacea, Thylacocephala) carapace micro-ornamentation. *Journal of Systematic Palaeontology* 0, 1-20.