

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

ONTOGENEZE TRILOBITŮ

ONTOGENY OF TRILOBITES

Bakalářská práce



Autor: Lukáš Laibl

Školitel: Doc. RNDr. Oldřich Fatka, CSc.

Studijní obor: Geologie

Ročník: 3.

Abstrakt

Práce shrnuje současný stav znalostí o ontogenezi trilobitů. V úvodních kapitolách popisují základní morfologii a anatomii trilobitů a rovněž zmiňují jejich ekologii, výskyt a potravní strategie.

Ve vlastní části mé práce jsem nejprve shrnul dosavadní výzkumy v této oblasti, a dále se detailně zabýval způsoby zachování larev trilobitů, jejich rozmnožováním, růstem, embryologií, postembryonálním vývojem, segmentací a ekologií. Rovněž jsem zmínil možné využití těchto znalostí v ostatních oborech (stratigrafie, biogeografie, apod.).

Poslední část práce tvoří současný pohled na systematiku trilobitů a jejich pozici v rámci kmene členovců.

Klíčová slova: trilobiti, ontogeneze, vývoj, segmentace, protaspis, meraspis, holaspis, ekologie.

Abstract

The thesis summarizes the current state of knowledge about the ontogeny of trilobites. The introductory chapters describe the basic morphology and anatomy of trilobites, and also mention their ecology, occurrence and feeding habits.

In the main part of my thesis, I first summarized the existing research in this area, and also dealt in detail with methods of preservation of trilobite larvae, their reproduction, growth, embryology, postembryonal development, segmentation and ecology. I also mentioned the possible usage of this knowledge in other fields (stratigraphy, biogeography, etc.).

The last section is a contemporary view on the systematics of trilobites and their position within the Arthropoda.

Key words: trilobites, ontogeny, development, segmentation, protaspis, meraspis, holaspis, ecology.

Obsah

1. Úvod.....	4
2. Morfologie a anatomie	4
2.1. Pevné části těla	6
2.1.1. Hlavový štít	6
2.1.2. Trup.....	8
2.1.3. Ocasní štít.....	8
2.2. Měkké části těla	9
2.2.1. Tělní přívěšky.....	9
2.2.2. Vnitřní anatomie	10
3. Způsob života a ekologie.....	10
3.1. Výskyt a potravní strategie.....	10
3.2. Ekologie	12
3.2.1. Trace fossils.....	12
3.2.2. Volvace	13
4. Ontogeneze.....	14
4.1. Historie výzkumů.....	14
4.2. Způsoby zachování	15
4.3. Reprodukce a ontogenetický vývoj	16
4.3.1. Reprodukce.....	16
4.3.2. Embryologie	16
4.3.3. Růst.....	16
4.3.4. Postembrionální vývoj	17
4.3.5. Segmentace v průběhu ontogeneze	26
4.3.6. Strategie v průběhu životního cyklu (Life-history strategies).....	27
5. Systematika a fylogeneze	29
5.1. Pozice třídy trilobita mezi ostatními členovci.....	29
5.2. Systematika uvnitř třídy trilobita	29
6. Diskuze.....	32
7. Závěr	33

1. Úvod

Před více než 150 lety byla vydána první část rozsáhlého díla Joachyma Barranda „Systême Silurien du centre de la Bohême“, ve kterém byly jako první popsány vývojové řady trilobitů, od larev po dospělé. Od té doby byly larvy trilobitů, jejich vývoj a změny v jeho průběhu, popisovány z celého světa a jejich studiem se zabýval nespočet paleontologů.

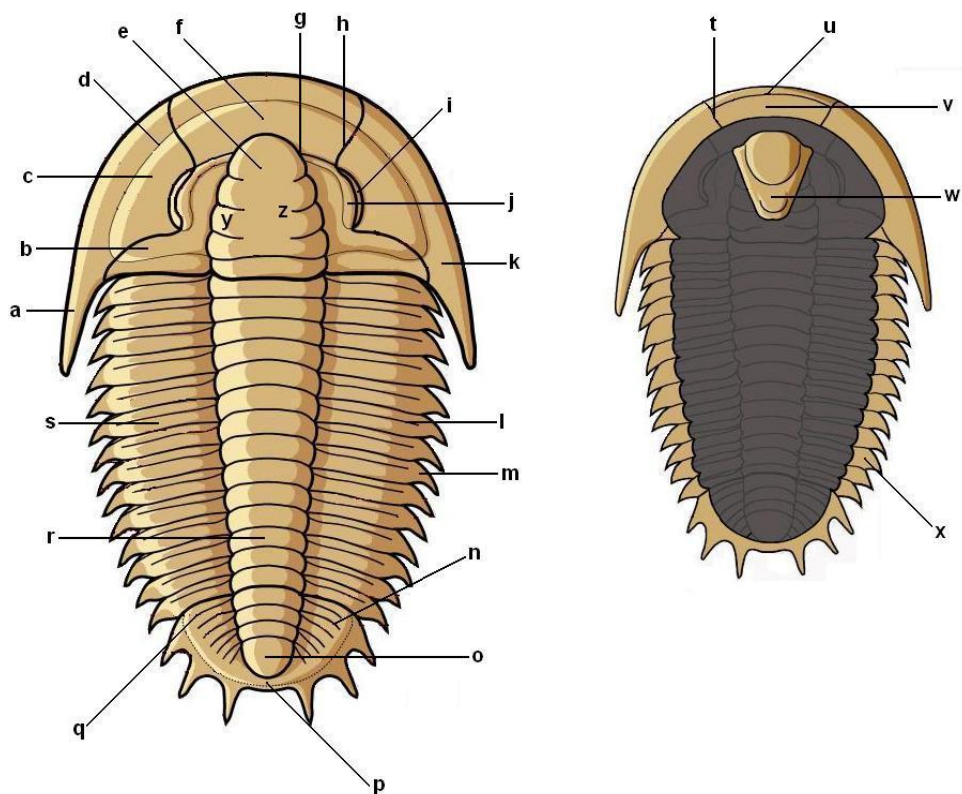
V současnosti je výzkum ontogeneze trilobitů a jeho výsledky velmi důležitý pro stratigrafii, paleobiogeografii, paleoekologii, ale také pro objasňování systematiky a fylogeneze trilobitů, potažmo fylogeneze ostatních členovců.

Má bakalářská práce se snaží být rešerší dosavadních znalostí o ontogenezi trilobitů. Opírá se jednak o klasická díla Barrandova (1852), Beecherova (1895) a Rawova (1925), ale také o jejich pozdější shrnutí např. Whittingtonem (1959) nebo Chattertonem a Speyerem (1997). Neopomíná ani moderní pohled na ontogenezi publikovaný např. Hughesem a kol. (2006). V práci se nezmiňuji o ontogenezi agnostidů, jelikož jejich příslušnost k trilobitům je v dnešní době sporná (viz kap. 5.2.).

Tato bakalářská práce by nevznikla bez pomoci několika lidí. Poděkování si zaslouží především můj školitel Doc. RNDr. Oldřich Fatka, CSc. za množství literatury, kterou mi poskytl, a rovněž za jeho cenné připomínky a korektury mé práce. Dále bych rád poděkoval Ivetě Gustové, jednak za pomoc s překladem složitých anglických textů a jazykovou revizí práce a jednak za psychickou podporu během psaní. Užitečné rady mi také poskytl RNDr. Petr Budil, PhD. z České Geologické Služby. Za bezproblémový přístup k literatuře bych rád poděkoval Radku Labuťovi a Mgr. Martinu Valentovi z Národního Muzea v Praze.

2. Morfologie a anatomie

Tělo trilobitů bylo bilaterálně souměrné, v obrysu většinou vejčité až subeliptické, dorzoventrálně zploštělé, na příčném průřezu víceméně konvexní. Průměrná velikost dospělých jedinců se pohybovala v rozmezí dvou až deseti centimetrů. Mezi největší trilobity patřili někteří střednokambričtí paradoxidi, ordovičtí asafidi, lichidi a homalonotidi a devonští lichidi, homalonotidi a dalmanitidi. Někteří dosahovali velikosti kolem 70 cm. Největší popsání trilobiti jsou v současnosti *Isotelus rex* Johnson a kol., 1988 – 72 cm, ordovik; *Uralichas hispanicus* Rabano, 1989 – 66 cm, ordovik; *Terataspis grandis* Reimann, 1943 – 50 cm, devon; *Paradoxides davidis* Bergstrom a Levi-Setti, 1978 – 37 cm, kambrium. Z českých jsou to *Hydrocephalus carens* Barrande, 1846 – 35 cm, kambrium; *Birmanites*



Obr. 1. Popis základních morfologických struktur na dorzálním exoskeletonu trilobita. Z dorzálního (vlevo) a ventrálního (vpravo) pohledu. Vysvětlivky: a – lícní trn, b – pevná líce, c – volná líce, d – lemová rýha, e – glabela, f – preglabelární pole, g – cirkumglabelární rýha, h – faciální sutura, i – oko, j – palpebrální lalok, k – lemová lišta, l – pleurální rýha, m – pleurální trn, n – interpleurální rýha, o – terminální segment, p – postrachidální oblast, q – pleurální rýha, r – axiální prstenec, s – pleurit, t – konektivní sutura, u – rostrální sutura, v – rostrální deska, w – hypostom, x – duplikatura, y – glabelární lalok, z – glabelární rýha (upraveno podle Gon, 2009).

ingens Barrande, 1846 – více než 30 cm, ordovik; *Zlichovaspis (Z.) spinifera* Barrande, 1846 – více než 30 cm, devon.

V sagitálním směru lze tělo rozdělit na anterální hlavový štít (cephalon), trup (thorax) a posterální ocasní štít (pygidium). Trup s ocasním štítem bývá v anglicky psané literatuře označován jako „trunk“. Tento termín zavedli již Hawle a Corda (1847). V transverzálním směru lze exoskeleton rozdělit na tři části. Mediálně probíhá axiální lalok a laterálně dva pleurální laloky. Pleurální část na hlavovém štítu se nazývá líce (gena) a na trupu a ocasním štítu tvoří tzv. pleurální region (Whittington, 1997). Od tohoto rozdělení nesou trilobiti svůj název (*tres lobus*).

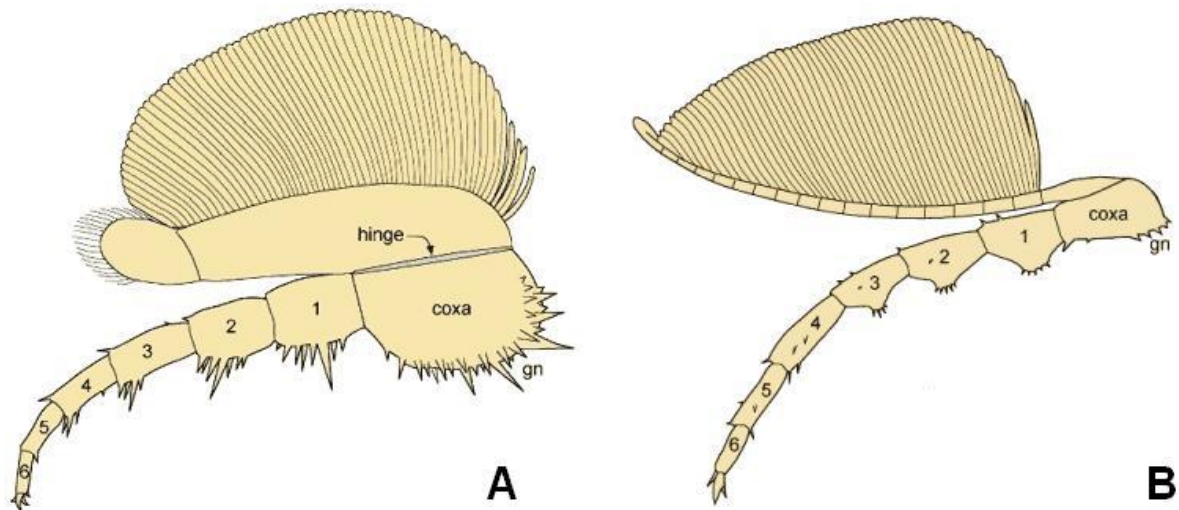
2.1. Pevné části těla

Exoskeleton byl tvořen dorzálním štítem, který byl biomineralizovaný dvěma tenkými vrstvami hořečnatého kalcitu (Whittington, 1997) a nekalcifikovanou ventrální membránou, nesoucí tělní přívěsky (Ruppert, 2004). Dorzální štít byl na okrajích těla přehnutý a částečně přecházel na ventrální stranu, čímž docházelo k jeho zdvojení (duplikatuře). Whittington a Wilmot (1997) uvádějí, že dorzální štít byl tenký. Jeho tloušťka se pohybovala od 8 μm až do 1 mm. Ve fosilním záznamu se nám nejčastěji zachovává dorzální štít a ventrální duplikatura, zatímco ventrální membrána s přívěsky nebo pigmentace exoskeletonu se ve fosilním stavu objevuje zřídka, např. na tzv. lagerstätten (= místa s neobyčejně příznivými podmínkami pro zachování fosilií, např. burgesské břidlice v Britské Kolumbii, chengjiang v Číně nebo hunsrück v Německu). Na povrchu může exoskeleton nést různé typy trnů (spines), granulací (tubercles), rýh (ridges), terasovitých linií (terrace lines, viz níže) nebo pórů (pits).

2.1.1. Hlavový štít (cefalon)

Na hlavovém štítu lze rozlišit mediální část – glabelu – oddělenou od lící a ostatních částí hlavového štítu tzv. cirkumglabelární rýhou. Tu lze rozdělit na pár laterálních a posterolaterálních axiálních rýh a anterální preglabelární rýhu. Glabela může být členěna glabelárními rýhami do glabelárních laloků. Na anterální straně glabely leží frontální lalok, na posterální straně týlní (okcipitální) prstenec. Ventrálně vytvářejí glabelární rýhy vyvýšeniny, které patrně sloužily jako svalové úpony. Prostor anterálně od glabely bývá označován jako preglabelární pole.

Líce obvykle nesou párové složené oči a bývají buď tupě ukončeny lícním úhlem, nebo vybíhají do lícních trnů. Těsně ke glabele přiléhají pevné líce (fixigena) a společně s ní vytvářejí tzv. kranidium. Pevné líce mohou na svých laterálních okrajích nést vyvýšenou část, tzv. palpebrální lalok, tvořící podložku zřecí plochy očí (Špínar, 1960). Volné líce (librigena) jsou připojeny k pevným podél tzv. faciální sutury. Na základě jejího průběhu bývají rozlišovány tři typy faciální sutury: propární (posterální část sutury protíná okraj cefalonu před lícním úhlem), gonatopární (protíná okraj v lícním úhlu) a opistopární (protíná okraj za lícním úhlem). U některých trilobitů (např. čeled' Harpetidae, Trinucleidae) faciální sutura chybí a je nahrazena suturou marginální, která probíhá po laterálním až postero-laterálním okraji hlavového štítu. Vnější okraj hlavového štítu bývá lemován lištou oddělenou na svém proximálním okraji (ve směru ke glabele) lemovou rýhou.



Obr. 2. Dvouvětevné tělní přívěsky trilobitů. A – *Olenoides stratus* (podle Ramskolda a Edgecomba, 1996), B – *Triarthrus eatoni* (podle Harringtona, 1959). Čísla 1-6 označují jednotlivé podomery, gn – gnatobáze (upraveno podle Gon, 2009).

Ventrální strana hlavového štítu je tvořena marginálně probíhající duplikaturou, v anterální části někdy oddělenou rameny pokračující faciální sutury (konektivní suturou), a antero-marginální rostrální suturou. Oblast ohraničená těmito suturami se nazývá rostrální deska. Ústní otvor trilobitů byl krytý biomineralizovaným hypostomem, který byl volně pohyblivý (Fortey a Owens, 1999). Různě tvarovaný hypostom mohl přiléhat k rostrální desce pomocí hypostomální sutury (konterminantní – jeho anterální okraj je umístěn pod anterálním okrajem glabely, impendentní – jeho anterální okraj není umístěn pod anterálním okrajem glabely), anebo mohl být volný, bez styku s duplikaturou (natantní).

Oči trilobitů byly párové, složené, ležící na volných lících a přiléhaly faciální suturou k palpebrálnímu laloku. Jednotlivé čočky očí byly tvořeny krystaly uhličitanu vápenatého zasazenými v kutikule (Ruppert, 2004) a neměly schopnost akomodace (Gon, 2007). Podle stavby bývají rozlišovány dva základní typy očí trilobitů. Holochroální oči tvořil velký počet malých hexagonálních čoček, navzájem těsně sesazených a krytých jednou společnou rohovkou. Naproti tomu schizochroální oči byly tvořeny víceméně sférickými čočkami, bez vzájemného kontaktu byly uloženy v tzv. skleře a každá čočka měla svou vlastní rohovku (Gon, 2007). Většina trilobitů byla vybavena holochroálním typem očí, schizochroální oči byly zjištěny pouze u podřádu Phacopina. U některých taxonů došlo k sekundární ztrátě očí.

2.1.2. Trup (torax)

Trup byl tvořen navzájem pohyblivě spojenými (artikulovanými) trupovými segmenty. Počet trupových segmentů se pohyboval od tří do více než sto (někteří emuellidi), ale většina trilobitů měla šest až patnáct trupových segmentů. Všechny segmenty trupu jsou si ve většině případů výrazně podobné (výjimku tvoří např. makrospinální segmenty některých redlichiidních druhů) a mohou se lišit pouze nepatrně velikostí. Každý segment byl tvořen vyklenutým axiální prstencem (mezotegrit), od něhož souměrně na obě strany vybíhaly pleurity (pleurotegrity), obvykle opatřené pleurálními rýhami, u některých druhů distálně zakončeny pleurálními trny.

Mezotegrit nesl na své anterální straně artikulační poloprsteneček, který byl v klidové poloze trilobita překryt posterální částí předchozího mezotegritu a byl patrný pouze při volvaci (viz kap. 3.2.) nebo na disartikulovaných částech trupu. Na posterální straně byl mezotegrit přehnut ventrálně a tvořil duplikaturu. Na duplikaturu byla připojena artikulační membrána spojující mezotegrit s následujícím artikulačním poloprstencem (Špínar, 1960). Ventrální strana mezotegritů vybíhala v párové výběžky zvané apodemy, zjevně sloužící jako svalové úpony.

Pleurity bývaly na distálním okraji ohnuty ventro-laterálně až ventrálně a vytvářely tzv. koleno (fulcrum) nesoucí na anterálním okraji artikulační strukturu kondylus zapadající do příslušné jamky na posterální straně předcházejícího pleuritu.

2.1.3. Ocasní štít (pygidium)

Počet segmentů ocasního štítu se pohyboval od jednoho až do třiceti. Stejně jako na trupu lze na ocasním štítu pozorovat axiální část a laterální pleurální části. Axiální část bývá často členěna na jednotlivé prstence, přičemž za posledním prstencem bývá ještě segment terminální (Špínar, 1960). Prostor kaudálně od terminálního segmentu bývá označován jako postrachidální oblast.

Pleurální části mohou být rozděleny pleurálními a interpleurálními rýhami. Interpleurální rýhy často nejsou příliš zřetelné a odpovídají hranicím mezi původními segmenty. Pleurální rýhy bývají většinou výraznější a jsou homologické s pleurálními rýhami trupu.

Anterální okraj pygidia je opatřen, podobně jako jednotlivé segmenty trupu, artikulačními strukturami, které kloubily pygidium a trup. Na posterálním okraji pygidia může být mediálně vyvinut terminální trn.

Na základě vzájemné velikosti hlavového a ocasního štítu bývá rozlišován exoskeleton mikropygální (ocasní štít výrazně menší než hlavový), subizopygální (hlavový štít nepatrně větší než ocasní), izopygální (hlavový i ocasní štít přibližně stejné velikosti) a makropygální (ocasní štít větší než hlavový).

2.2. Měkké části těla

Běžné fosilizační podmínky neumožňovaly zachování měkkých částí těl trilobitů, veškeré znalosti o těchto částech byly získány na základě analogie s dnešními členovci, případně pocházejí z míst s tak unikátními fosilizačními procesy (lagerstätten), že se uvedené měkké části zachovaly.

2.2.1. Tělní přívěsky

Tělní přívěsky trilobitů byly párové, umístěné na ventrální straně těla. Byly poměrně málo diferencované, rozlišené pouze na anterální pár antén a sérii velmi podobných párových končetin, od hlavového štítu po štít ocasní (Ruppert, 2004). Pouze u druhu *Olenoides serratus* jsou známy posterální přívěsky, tzv. cerci, morfologicky podobné anténám (Hughes, 2003).

Nevětvené antény byly perorálně umístěny při anterolaterálních okrajích hypostomu. V příčném průřezu měly prstencový tvar a byly složeny z mnoha navzájem velmi podobných segmentů. Délkou se antény rovnaly nebo přesahovaly délku hlavového štítu (Hughes, 2003). Patrně byly využívány jako senzorické orgány.

Další přívěsky byly relativně homonomní a dvouvětvené. K ventrální membráně byly připojeny koxopoditem, který byl opatřen zoubkovitými strukturami (viz obr. 2.). Z koxopoditu distálním směrem vyrůstala vnitřní větev, nejspíše s lokomoční funkcí (endopodit), a větev vnější (exopodit) s funkcí převážně dýchací. Endopodit byl tvořen nejčastěji šesti nebo sedmi segmenty (podomery), často opatřenými trny (Hughes, 2003). Distální podomera byla zakončena drápkovitou strukturou. Exopodit nesl rozvětvené struktury, obvykle interpretované jako žábry (Gon, 2009). Hlavový štít nesl kromě antén nejspíše 3 – 4 páry dvouvětvených končetin.

Ozubené koxopodity bývají označovány jako gnatobáze a vytvářely na ventrální straně těla sagitálně protáhlou brázdou označovanou jako potravní rýha. Ta zřejmě sloužila jako prostor k zachycování potravy a jejímu transportu do ústního otvoru.

Doposud je známo kolem dvaceti taxonů trilobitů, u kterých byly objeveny tělní přívěsky. Jejich seznam publikoval Hughes (2003).

2.2.2. Vnitřní anatomie

Znalosti o zažívacím traktu trilobitů pocházejí jednak z rentgenových snímků fosfatizovaných a pyritizovaných jedinců, ale také ze zachovalých výplní trávicí trubice u několika dalších taxonů.

Ústní otvor trilobitů se nacházel na ventrální straně cefalonu pod hypostomem. Na něj navazoval krátký jícen směřující šikmo vzhůru a vpřed, kde byl připojen k žaludku umístěným pod glabelou (Chatterton et al, 1994). Žaludek se poté zužoval do střeva probíhajícího pod axiální částí trupu. To končilo patrně na ventrální straně ocasního štítu, kde mohl být anální otvor. Střevo bylo u některých jedinců v každém článku poněkud transversálně rozšířeno (Gon, 2009). Toto rozšíření by mohlo odpovídat slepým výběžkům střev dnešních členovců, sloužící ke zvětšení trávicího povrchu.

Oběhová soustava byla pravděpodobně, podobně jako u všech recentních členovců, otevřená a dorzálně uložená. Je možné, že se podobně jako u korýšů, oběhová tekutina (hemolymfa?) soustřeďovala nejdříve do žaber a odtud směřovala k srdci (Roček, 2003).

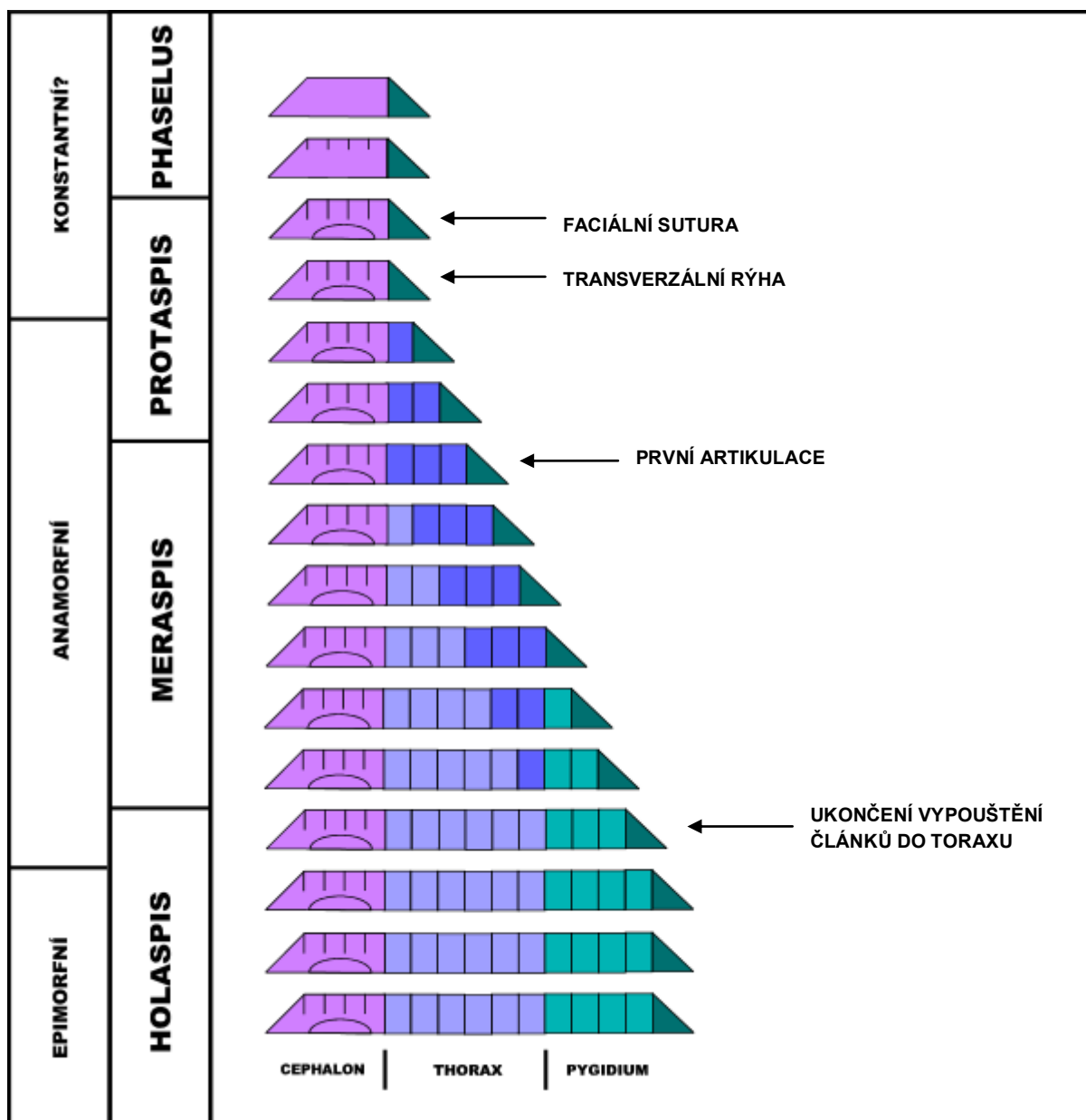
Nervová soustava byla nejspíše, podle dnešních analogií, uložena na ventrální straně a měla žebříčkovitou strukturu s ganglii, které mohly splývat do větších celků (Roček, 2003).

3. Způsob života a ekologie

Podle hornin a biocenóz, ve kterých se trilobiti nacházejí, je zřejmé, že se jedná o výhradně mořské živočichy. Většina trilobitů nejspíše upřednostňovala mělká šelfová moře. Různé tvary a velikosti exoskeletonu ukazují, že trilobiti byli vysoce diverzifikovaní a obsadili široké spektrum ekologických nik.

3.1. Výskyt a potravní strategie

Z hlediska výskytu patřila podstatná část trilobitů mezi vagrantní epibentos. Někteří bentičtí zástupci mohli být i infauní (lze to předpokládat u druhů sekundárně slepých nebo u druhů s výrazně protaženými očima, např. někteří asafidi a dalmanitidi). Infauní trilobiti měli často na povrchu exoskeletonu vyvinuty tzv. terasovité linie, které jim ulehčovaly hrabání ve svrchní vrstvě sedimentu (Fatka, 2007). Jsou ovšem známy i formy pravděpodobně pelagické. Jako nekton žili patrně někteří zástupci čeledí Proetidae, Odontopleuridae, Asaphidae a Paradoxidae. U nektoních forem bývá charakteristická silná osní část, na které byly upnuty svaly, nebo přítomnost laterálních trnů sloužících jako balanční orgány (Špínar, 1960).



Obr. 3. Ontogenetický vývoj trilobitů. Fialová – cefalon, světle modrá – torax, tmavě modrá – přechodné pygidium, ze kterého se stanou segmenty toraxu, světle zelená – pygidium a přechodné pygidium, ze kterého se stanou segmenty pygidia, tmavě zelená – terminální segment. Šipky znázorňují důležité mezníky v průběhu ontogeneze (vytvořeno podle Hughes, 2006).

K pohybu ve vodním sloupci využívaly nektonní druhy nejspíš exopodit nesoucí žábry. Planktoně žily některé trilobití larvy (viz kap. 4.3.6.).

Potravní strategie trilobitů byla rozmanitá. Mnoho druhů zřejmě představovalo skavengery („zametače dna“) živící se mikrobiálním matem, řasami, různými organickými zbytky nebo prožirající substrát. Např. Fatka a kol. (2008) popisuje několik jedinců druhu *Ellipsocephalus hofi* (Scholtheim, 1823) nalezených in situ na vrstevní ploše se zbytky

mikrobiálního matu. Titíž autoři popisují i pravděpodobný gardening druhu *Litavkaspis rejkovicensis* Fatka et al., 1987.

Mezi trilobity se pravděpodobně vyskytovali i dravci, jak můžeme soudit dle morfologie a usazení hypostomu nebo gnatobází u některých zachovaných končetin. Draví mohli být např. velcí redlichidi, asafidi a phacopidi nebo obecně trilobiti s velkou glabelou (Fortey a Owens, 1999). Stejně tak druhy s hypertrofovanými očima (Cyclopygidae) mohly být potencionální dravci.

Trilobiti s výrazným hlavovým lemem (čeledi Harpetidae a Trinucleidae), který byl ve většině případů perforovaný, se mohli živit jako filtrátoři drobných částeczek z vody, přičemž používali perforovaný lem jako síto (Fortey a Owens, 1999).

Fortey (2000) předpokládá symbiotické sirné bakterie v žábách některých olenidních trilobitů a upozorňuje přitom na analogie s recentními korýši. Tito trilobiti obsazovali poměrně hluboká, téměř anoxická prostředí s vysokým obsahem sirných sloučenin a především měli dobře vyvinuty žaberní struktury.

3.2. Ekologie

3.2.1. Trace fossils

V současné době bývá rozlišováno několik stop, za jejichž původce bývají označováni trilobiti. Tyto stopy mají velkou vypovídací hodnotu z hlediska ekologie, potravních návyků trilobitů a jsou také používány k batymetrickým analýzám (na základě tzv. ichnofacií). Stopy zanechané trilobity jsou klasifikovány podle etologické charakteristiky na odpočinkové stopy (Cubichnia), na stopy po lezení (Repichnia) a na stopy pastvy (Agrichnia).

Odpočinkové stopy přisuzované mj. trilobitům bývají označovány jako *Rusophycus* Hall, 1852. Jedná se o oválné dvojlaločnaté útvary s příčným nebo šikmým rýhováním (Pek, 2007).

Cruziana D'Orbigny, 1842 a *Diplichnites* Dawson, 1873 jsou interpretovány jako stopy po pohybu členovců (tedy i trilobitů). *Cruziana* jsou horizontálně probíhající stopy s centrálním kýlem a šikmo rýhovanými postranními částmi (Pek, 2007). Pravděpodobně je zanechali jedinci mající spodní část těla mělce zanořenou do substrátu. Naproti tomu *Diplichnites* představuje nejspíš pohyb jedince krácejícího po povrchu nebo nízce nad ním.

Fatka a kol. (2008) popisují druh *Litavkaspis rejkovicensis* Fatka a kol., 1987 jako původce stopy *Rejkovicichnus necrofilus* Mikuláš a kol., 1996, ta je tvořena částmi

ostnokožců a trilobitů. Stopy jsou interpretovány jako brázdy pro kultivaci mikroorganismů a lze je zařadit do stop pastvy (kultivace).

3.2.2. Volvace

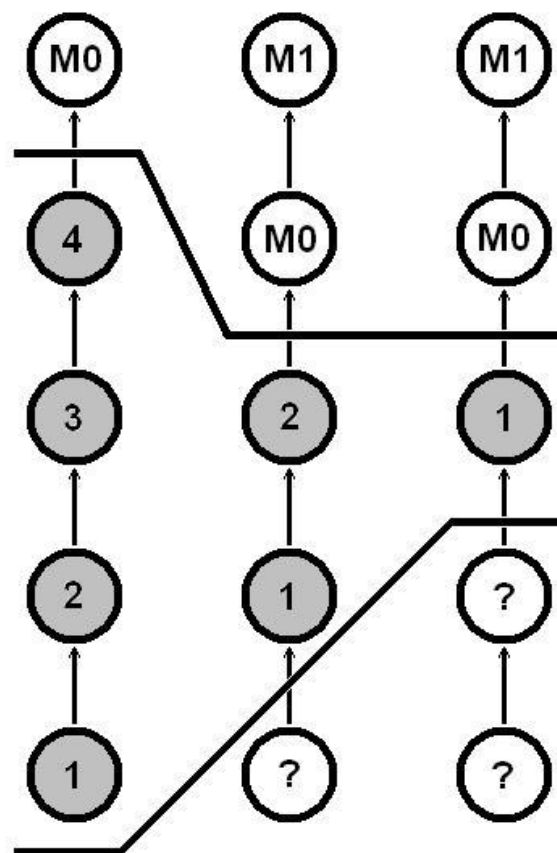
Většina trilobitů měla schopnost, podobně jako někteří dnešní členovci, zaujmout víceméně kulovitý tvar a chránit si tak měkkou ventrální membránu a tělní přívěsky. Barrande (1852) rozeznává tři hlavní způsoby stáčení trilobitů: sféroidní, dvojité a terčové (diskoidní).

Sféroidní stáčení bývá nejrozšířenějším typem. Posterální okraj pygidia se přitom dotýká anterálního okraje cefalonu. Distální konce pleur jsou těsně přitisknuty k sobě. Nejčastěji ho lze pozorovat u trilobitů s izopygálním nebo makropygálním exoskeletem. Hughes (2003) uvádí obecný trend většiny trilobitů, kdy docházelo k postupnému zvyšování pygidiálních článků na úkor článků toraxu (tzv. kaudalizace), a tak mohlo být dosaženo izo- nebo až makropygálního exoskeletu.

Dvojitě stáčení je popisováno u trilobitů s mikropygálním exoskeletem (např. *Ellipsocephalus*). Pygidium se v tomto případě nedotýká okraje cefalonu, ale je spirálně stočeno pod něj.

Při terčovém stáčení dochází k jednoduchému ohnutí toraxu a jeho přitisknutí k ventrální straně cefalonu. Pravděpodobně se jedná pouze o zvláštní případ sféroidního stáčení (Špinar, 1960).

Ke zpevnění svinutí sloužila tzv. uzavírací brázda a uzavírací zářezy na antero-ventrálním až ventro-laterálním okraji cefalonu, do které zapadal posterální okraj pygidia (Henry, 1985).



Obr. 4. Hypotetický diagram znázorňující rozdílnou délku protaspidního období v závislosti na čase nástupu kalcifikace exoskeletu (spodní černá linie) a na čase artikulace exoskeletu (respektive oddělení protocefalonu od protopygidia artikulační strukturou, svrchní černá linie). Vysvětlivky: ? – hypotetické nekalcifikované stádium, 1-4 – protaspidní instary, M0-M1 – meraspidní stupně (upraveno podle Chatterton a Speyer, 1997).

Whittington (1997) uvádí, že na vnitřní části pleurální duplikatury se nachází panderovy orgány, které zabraňovaly překřížení okrajů pleur při stáčení trupu.

4. Ontogeneze

4.1. Historie výzkumů

První ontogenezi trilobitů popsal Barrande (1852) u českých zástupců rodů *Agnostus*, *Blainia*, *Paradoxides*, *Sao* a *Trinucleus*. Barrande rovněž vymezil způsob číslování meraspidních instarů na základě přírůstání článků. Na rozdíl ode dneška však počítal články toraxu a pygidia dohromady.

Termín „protaspis“ a jeho podstupně (anaprotaspis, metaprotaspis a paraprotaspis) byly navrženy Beecherem roku 1895 a později lépe definovány Størmerem (1942). Beecher byl první, kdo popsal silicifikované larvy trilobitů ve vápencích (1893).

Raw (1925) zavedl termín „meraspis“ a „holaspis“ a tím rozdělil životní cyklus trilobitů do tří období. V roce 1926 Stubblefield zjistil, že nové segmenty trupu vznikají poblíž posterálního konce pygidia a během ontogeneze jsou přesouvány anterálním směrem a vypouštěny do trupu.

Ontogenezi trilobitů později shrnul Raw (1927), Størmer (1942), Hupé (1954), Whittington (1957 a 1959), Hu (1971), Chatterton (1980), McNamara (1986) a Speyer a Chatterton (1989 a 1990).

V roce 1978 popsali Fortey a Morris drobné fosfatizované útvary, které přiřadili trilobitům a zavedli pro ně název „fazelus“. Podle autorů se jedná o preprotaspidní kalcifikovaná stádia.

Růstem a populační dynamikou trilobitů se zabývali především Shaw (1956 a 1957), Bright (1959), Hunt (1967), Palmer (1957), Cisne (1973), Romano (1976), Kopaska-Merkel (1981), Busch a Swartz (1985), Brezinski (1986), Sheldon (1988), Chatterton et al (1990) a Chatterton a Speyer (1990).

Po vydání Gouldovy práce o ontogenezi a fylogenezi (1977) paleontologové začali u trilobitů hledat vztahy mezi ontogenezí, fylogenezí a ekologií v kontextu heterochronie. Ty studovali např. McNamara (1978, 1981, 1983 a 1986), Ludvigsen (1979), Fortey a Rushton (1980), Whittington (1981), Edgecombe a Chatterton (1987), Ramsköld (1988) a Chatterton a Speyer (1990).

Několik studií je zaměřeno na autekologii, funkční morfologii a životní strategie larev (Clarkson, 1969; Whittington, 1956 a 1975; Cisne, 1973; Stitt, 1976; Chatterton, 1980; Hammann, 1985; Fortey, 1985; Fortey a Chatterton, 1988 a Speyer a Chatterton, 1989 a 1990).

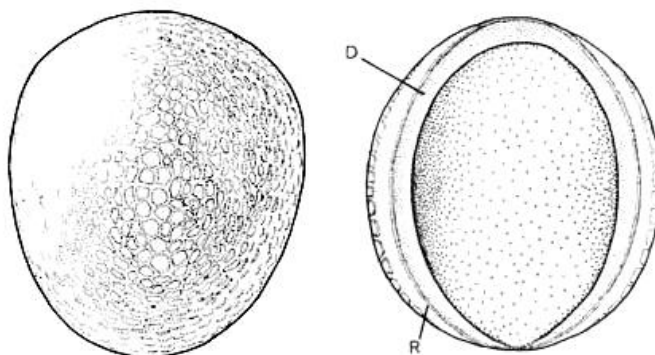
V současné době se paleontologové snaží nahlížet na ontogenezi trilobitů z více úhlů. Například Hughes (2006) upozornil na to, že životní cyklus trilobitů lze rozčlenit nejen na základě artikulace (= vytváření volně pohyblivých článků, spojených kloubem), ale rovněž na základě segmentace (= přidávání nových segmentů).

4.2. Způsoby zachování

Raná růstová stádia trilobitů mohou být zachována několika způsoby. Jednak se může zachovat původní kalcifikace exoskeletonu, nebo může být tato nahrazena oxidem křemičitým (= silicifikace) či fosforečnanem vápenatým (= fosfatizace), popřípadě je původní exoskeleton rozpuštěn a pak je zachován jeho otisk vnitřního a vnějšího povrchu na vrstevních plochách (Chatterton a Speyer, 1997).

Jednotlivé sklerity mohou být nahrazeny rovněž pyritem nebo podobnými minerály.

Rozdílné způsoby zachování mohou poskytovat rozdílné informace. Je obecným pravidlem, že nejlépe prostorově zachování jsou fosfatizovaní nebo silicifikovaní jedinci. Jedinci zachovaní jako



Obr. 5. Rekonstrukce fazelidní larvy. Z dorzálního (vlevo) a ventrálního (vpravo) pohledu. Vysvětlivky: D – duplikatura, R – marginální lem (podle Fortey a Morris, 1978).

otisky na vrstevní ploše jsou často dorzoventrálně stlačeni. Většina larev se zachovává pouze jako disartikulované sklerity (= jednotlivé části pohyblivě spojené s okolními). Obzvláště meraspidní stádia, vzhledem ke své malé velikosti a k možnosti snadného rozplavení jejich svlečených exoskeletonů, bývají takto zachována. Někteří silicifikovaní jedinci však byli objeveni s volnými lícemi nebo dokonce s hypostomem a rostrální deskou v přirozené poloze. V takových případech lze tvrdit, že se jedná o infantilní mortalitu (Speyer a Chatterton, 1989).

4.3. Reprodukce a ontogenetický vývoj

Trilobiti, stejně jako ostatní členovci, svlékali během ontogeneze svůj exoskeleton v pravidelných intervalech. Růst a změny ve tvaru těla se odehrávaly během období mezi svlékáním a sekrecí následujícího exoskeletonu. Chování trilobitů během tohoto období není známé, protože měkký exoskeleton má menší potenciál k fosilizaci, můžeme ale předpokládat kryptické chování (Fatka, ústní informace).

4.3.1. Reprodukce

Stejně jako většina dnešních členovců i trilobiti se patrně rozmnožovali pohlavně (Chatterton a Speyer, 1997). Předpokládá se, že trilobiti byli odděleného pohlaví (gonochoristé). Pohlavní dimorfismus byl u trilobitů popisován již Barrandem, který rozlišoval úzké (♂) a široké (♀) formy. Tyto rozdíly však byly později vysvětleny různou polohou fosilií vůči orientovanému tlaku v průběhu variské orogeneze (Šnajdr, 1990). Existuje ovšem několik dalších morfologických znaků, které různí autoři považují za pohlavní dimorfismus (Chatterton a Speyer, 1997).

4.3.2. Embryologie

Barrande popsal v roce 1852 malé objekty jako vajíčka trilobitů. Později (1872) popsal rovněž vajíčkům podobné struktury pod cefalonem trilobita *Parabarrandia crassa* (blíže viz Chatterton a Speyer, 1997). Podobné struktury byly později nalezeny i u jiných druhů trilobitů. Většina pozdějších autorů se shoduje na tom, že tyto struktury nejsou vajíčka trilobitů.

V roce 1998 Fortey a Hughes interpretovali struktury na prelabelárním poli některých trilobitů jako „chovné váčky“ na vajíčka. Autoři uvádějí, že se objevují pouze u holaspidních jedinců a uvádějí, že podobnými váčky disponují i někteří dnešní členovci.

4.3.3. Růst

Pro růst mezi jednotlivými instary během ontogeneze platí několik pravidel obecně platných pro všechny členovce a ověřovaných i u trilobitů (např. Fusco a kol., 2004).

Dyarovo pravidlo (Dyar, 1890):

$$x/y = a$$

kde:

x je lineární rozměr instaru

y je stejný lineární rozměr předchozího instaru

a je konstantní

Brooksovo pravidlo (Fowler, 1909):

$$x - x/y = a$$

kde:

x je lineární rozměr instaru

y je stejný lineární rozměr předchozího instaru

a je konstantní

4.3.4. Postembrionální vývoj

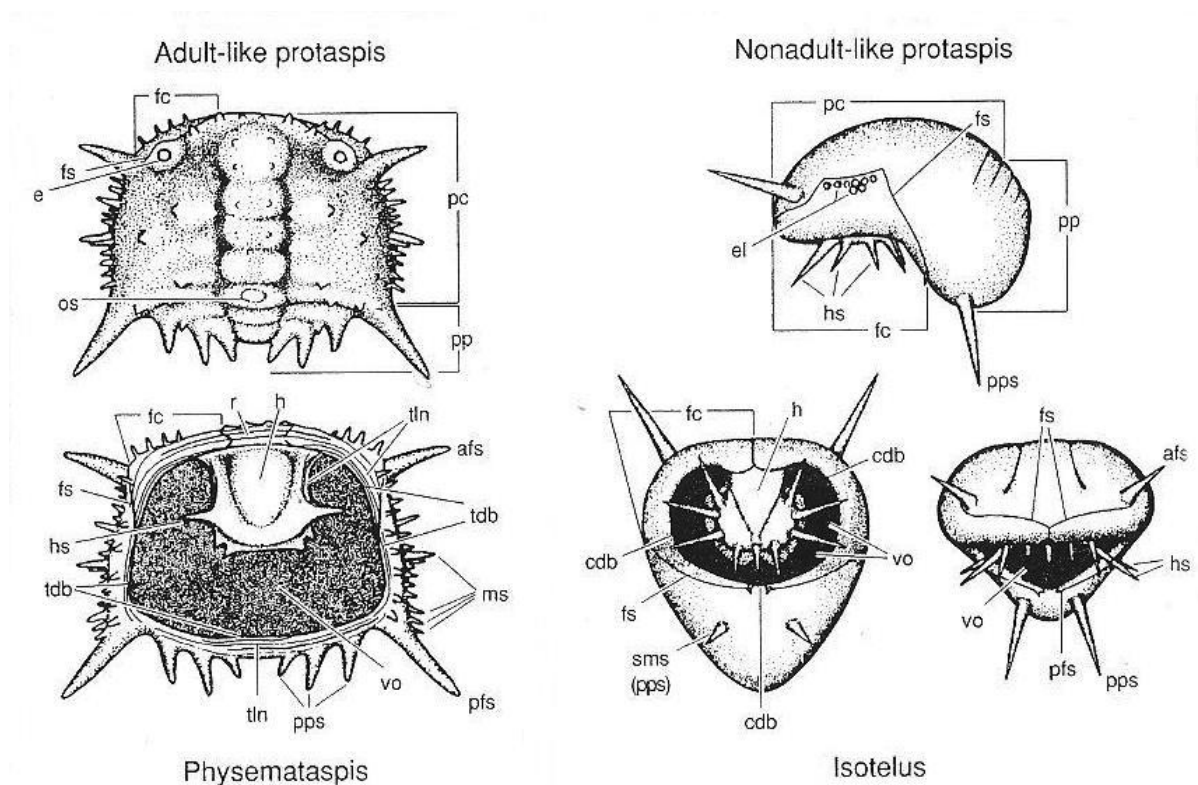
Postembrionální vývoj bývá tradičně rozdělován z hlediska artikulace na tři období (viz obr. 3.): protaspidní období (protaspis), meraspidní období (meraspis) a holaspidní období (holaspis), přičemž v současné době se ještě předpokládá existence kalcifikovaného preprotaspidního období (fazelus, viz níže). Existence nekalcifikovaného preprotaspidního (prephaselidního?) období je čistě spekulativní, kalcifikace proběhla patrně velmi brzy po vylíhnutí (Chatterton a Speyer, 1997).

Výše uvedená období jsou dále rozdělena na stádia (protaspis, holaspis) nebo stupně (meraspis), oddělena vždy následujícím svlékáním. Jednotlivá larvální stádia bývají označována, podobně jako v biologii, instary.

4.3.4.1. Phaselus

Tvrzení, že protaspidnímu období předcházelo kalcifikované období nazývané fazelus, je poněkud kontroverzní (Chatterton a Speyer, 1997). Termín fazelus prvně použil Fortey a Morris (1978) pro drobné fosfatizované jedince rodu *Cybelurus* ze spodního ordoviku Špicberg.

Fazelus byl v obrysu oválný, na příčném průřezu konvexní, jeho velikost se pohybovala od 200 μm do 250 μm . Na exoskeletonu nebyly přítomny žádné sutury, duplikatura byla úzká. Hypostom není znám.



Obr. 5. Morfologické termíny používané pro popis PD (adult-like) a NPD (nonadult-like) protaspisních larev, na příkladu cheirurina *Physemataspis* a asafida *Isotelus*. Vysvětlivky: afs – anterální trn pevné líce, cdb – prohnutá duplikatura, e – oko, el – oční čočky, fc – volné líce, fs – faciální sutura, h – hypostom, hs – hypostomální trn, ms – marginální trn, os – okcipitální trn (lalok), pc – protocefalon (= protokranidium a volné líce), pfs – posterální trn pevné líce, pp – protopygidium, pps – protopygální trny, r – rostrální deska, sms – submarginální trn, tdb – přehnutá duplikatura, tln – terasovité linie, vo – ventrální otvor (upraveno podle Speyer a Chatterton, 1989 z Chatterton a Speyer, 1997).

Bohužel není dosud jasné, zda tyto objekty opravdu patří trilobitům (Schram, 1982). Chatterton a Speyer ve své práci z roku 1989 uvádějí dosud nepublikovaný objev silicifikovaných fazelidů ze středního ordoviku New Yorku a Virginie. Obě dvojice autorů předpokládají, že se jednalo o velmi krátké planktotrofní období. Fazelus tak může být ekvivalentem naupliové larvy korýšů.

4.3.4.2. Protaspisní období

Pokud přijmeme existenci preprotaspisního kalcifikovaného období (fazelus), lze tvrdit, že nástup protaspisního období je signalizován prvním objevením faciální sutury (Hughes, 2006), ta ovšem nemusí být patrná na dorzální straně (např. Zhang, 1999). Velikost protaspisních larev je velmi variabilní a kolísá v rozmezí 0,2 – 1,5 mm délky (Whittington, 1959).

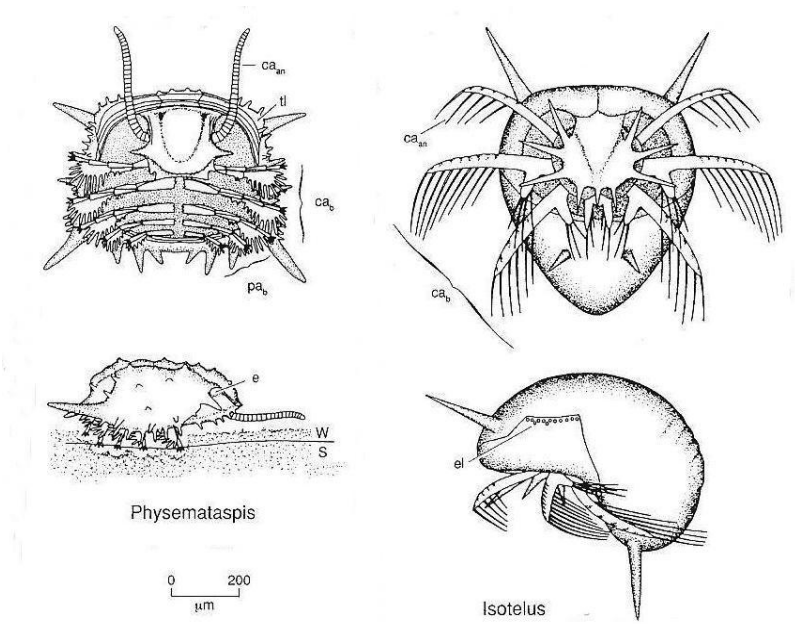
Protaspidní období je tradičně děleno podle Beechera (1895) na anaprotaspis, metaprotaspis a paraprotaspis. Termíny anaprotaspis a metaprotaspis byly definovány Størmerem (1942). Jako anaprotaspis Størmer označil stádium, u něhož je osní část tvořena jen pěti segmenty. Metaprotaspis se podle něj vyznačuje vymezením protopygidia. Whittington (1959) uvádí, že tato definice není dostačující. Termín paraprotaspis je špatně definován a v současnosti není téměř používán (Speyer a Chatterton, 1997), proto je níže uvedena pouze charakteristika dvou prvních stádií.

Anaprotaspis bývá v obrysu většinou oválný, subeliptický, zaobleně trapezoidální nebo hexagonální. Je vyvinuta faciální sutura, mohou být přítomny ostny a často bývají patrné glabelární laloky. Protokranidium (část těla homologická s kranidiem) a protopygidium (část analogická s pygidiem) nejsou odlišeny. Hypostom, pokud je zachován, obvykle nese marginální trny.

Metaprotaspidní instary nastupují po odlišení protokranidia od protopygidia transversální rýhou. Protokranidium a protopygidium však zůstávají splynuty v jeden celek. Chatterton a Speyer (1997) neobhajují používání termínů anaprotaspis, metaprotaspis a

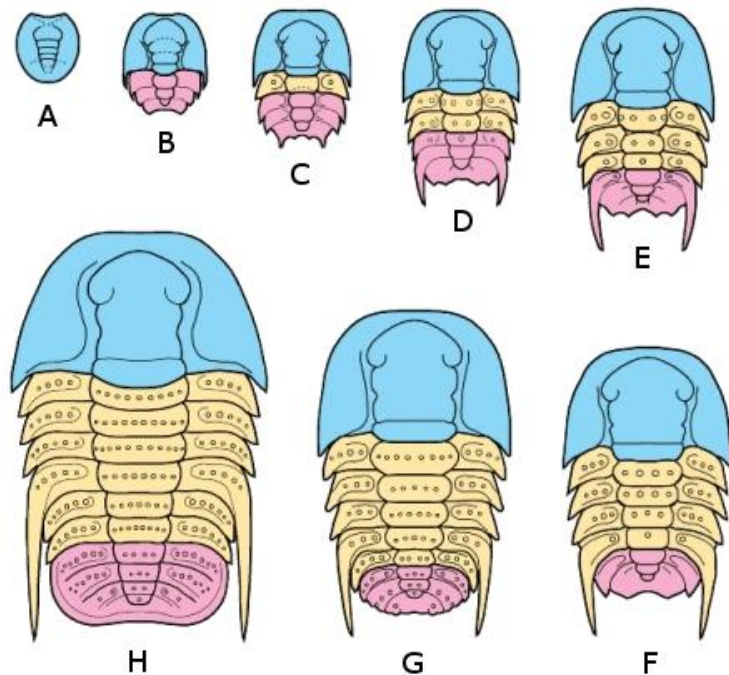
paraprotaspis, jako pododdělení protaspidního období, pro všechny trilobity.

Podle celkového vzhledu těla rozlišují Speyer a Chatterton (1989) buď larvy podobné dospělci (dále jen PD), nebo larvy nepodobné dospělci (NPD). Jejich základní morfologické znaky a hypotetické tělní přívěsky jsou patrné na obr. 5. a 6.



Obr. 6. Hypotetické tělní přívěsky a životní pozice PD protaspidní larvy cheirurina *Physemataspis* a NPD protaspidní larvy asafida *Isotelus*. Vysvětlivky: ca – hlavové přívěsky (an – anténa, b – dvouvětévné), e – oko, el – oční čočky, pa – protopygální přívěsky (b – dvouvětévné), tl – terasovité linie, W/S – rozhraní voda sediment (upraveno podle Speyer a Chatterton, 1989 z Chatterton a Speyer, 1997).

PD larvy byly dorzoventrálně zploštělé, přizpůsobené pravděpodobně bentickému způsobu života. Duplikatura byla výrazná a mohla nést terasovité linie. Tyto linie, patrné i u některých dospělců, jsou interpretovány jako struktury usnadňující pohyb po substrátu nebo v něm. Hypostomy PD larev nebyly opatřeny tak výraznými marginálními trny jako hypostomy NPD larev.



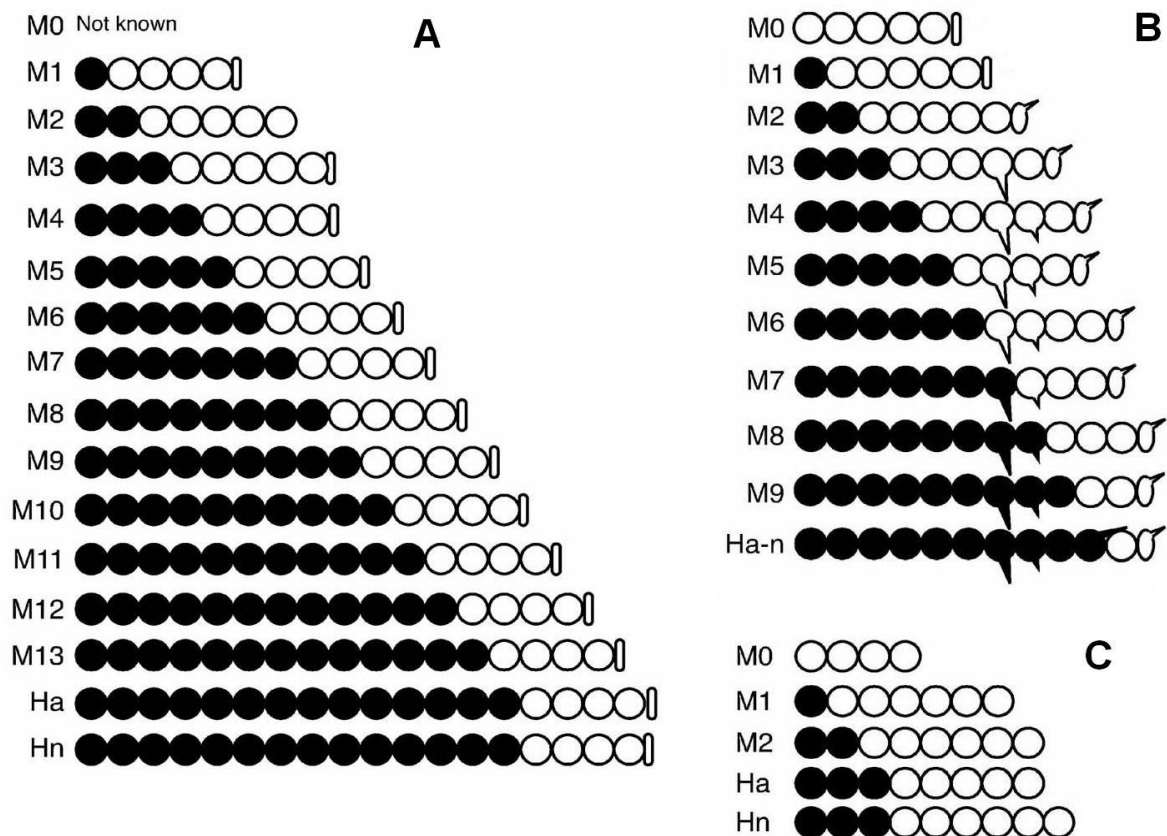
Obr. 7. Ontogenetická stádia trilobita *Shumardia pusilla* (Sars). A – protaspis, B-G – meraspis, H – holaspis. B – M0 (M0-3), C – M1 (M1-3), D – M2 (M2-3), E – M3 (M3-3), F – M4 (M4-3), G – M5 (M5-3), (podle Gon, z Whittington, 1959).

NPD larvy byly více sférické než předchozí typ a nejspíše byly uzpůsobeny pro planktoní způsob života.

Dorzální štít zvolna přechází na ventrální stranu v duplikaturu (viz obr.) Jejich hypostomy často nesly výrazné marginální trny směřující šikmo přes duplikaturu. Patrně všechny NPD larvy prošly během životního cyklu významnou morfologickou změnou označovanou jako hlavní metamorfóza (změna z NPD na PD), která byla často spojena se změnou životní strategie (Chatterton a Speyer, 1989). Proto bývají v některých případech NPD larvy označovány jako premetamorfnní, zatímco PD larvy jako postmetamorfnní (např. Aubril a Feist, 2005).

Rozdělení na PD a NPD larvy není taxonomicky specifické. U některých taxonů může PD larva odpovídat anaprotaspidnímu a NPD larva metaprotaspidnímu stádiu.

Změny během ontogeneze protaspidního období mohou být významné pro pochopení heterochronních vztahů mezi počtem růstových stádií, morfologickými změnami a objevením se či zmizením specifických znaků, např. objevením se rýhy mezi protokranidíem a protopygidíem, objevením se hlavních sutur, pohyb genálních trnů, atd. (Chatterton a Speyer, 1997). Pokud mají dospělci vyvinuty složené oči, bývají u protaspidů daného taxonu umístěny obvykle na dorzální straně poblíž anterolaterálního okraje (Whittington, 1959).



Obr. 8. Typy ontogeneze segmentace tří vybraných taxonů trilobitů. A – *Triarthrus eatoni* na základě popisu Whittingtonem (1957) a Cisnem (1973), synartrometrický vývoj. B – *Ctenopyge (Eoctenopyge) augusta* na základě Clarksona a kol. (2003), hypoprotomerický vývoj. C – *Ctenopyge Cecilce* na základě Clarksona a Ahlberga (2002), protarthrický vývoj. Vysvětlivky: M0-M13 – meraspidní stupně, Ha a Hn – holaspidní stádium, černě – segmenty toraxu, bíle – segmenty pygidia. U všech diagramů hlava (nezakreslena) nalevo (upraveno podle Hughes a kol., 2006).

Mezi protaspidy lze nalézt obecné znaky společné všem trilobitům, i znaky velmi variabilní. Například je obecným pravidlem, že časnější růstová stádia častěji nesou marginální hypostomální trny než stádia pozdější. Přítomnost těchto trnů patří pravděpodobně mezi synapomorfní znaky všech trilobitů (Fortey a Whittington, 1989).

Na protaspidních instarech je možné sledovat utváření jednotlivých glabelárních laloků, včetně okcipitálního prstence. Tato skutečnost je důležitá pro objasnění homologie mezi glabelárními laloky v jednotlivých ontogenetických stádiích. U instarů, které již mají výrazně odlišené protopygidium, je homologie prokazatelně rozpoznatelná, avšak u instarů předcházejících je situace složitější a nelze jednoznačně určit charakter posledního posterálního segmentu. Lee a Chatterton (1996) pro tento segment zavedli označení „Lp“. U většiny trilobitů byly zřejmě jednotlivé glabelární laloky (potažmo další segmenty) vytvářeny

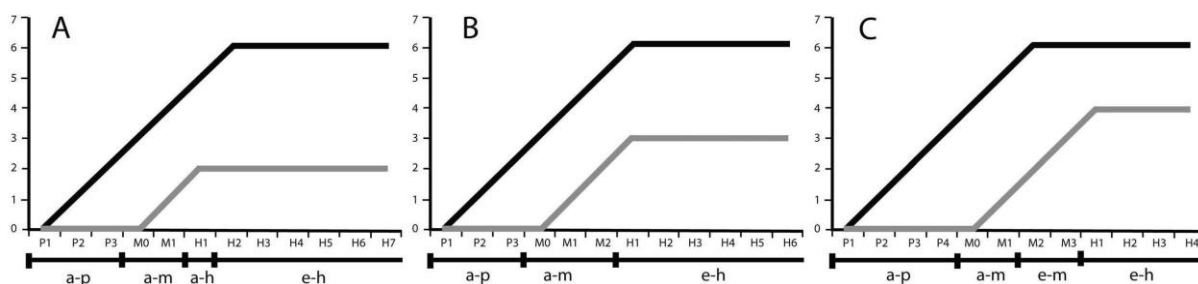
na posterálním konci jedince („Lp“) a postupně migrovaly anterálním směrem (Lee a Chatterton, 1996).

4.3.4.3. Meraspidní období

Za počátek meraspidního období lze považovat vznik transverzálně protáhlé artikulační (volně pohyblivé) struktury mezi cefalonem a zbytkem těla (souhrně bývají tyto dvě části označovány jako sklerity). Sagitální délka jedince se obvykle v průběhu meraspidního období zvětšila 6 až 12 krát oproti délce největších protaspidů (Whittington, 1959).

Zatímco cefalon meraspidního jedince je homologický s cefalonem jedince holaspidního, je pozice posterálního skleritu z tohoto pohledu složitější. Tento sklerit bývá označován jako přechodné pygidium („pygidium transitoire“ Barrande, 1852), nicméně se jedná (alespoň v raných fázích meraspidního období) pouze o analogii s holaspidním pygidiem (podobně jako u protaspidů), protože zdánlivé pygidiální segmenty jsou ve skutečnosti segmenty trupu (viz obr. 3.). Teprve ke konci meraspidního období se začíná, jak je patrné z obrázku 3., tvořit část pygidia homologická s holaspidním pygidiem. Hughes (2006) prosazuje název „meraspidní pygidium“, čímž by se vyřešila nepřesnost terminologie. Rovněž Hawle a Cordův (1847) termín „trunk“ pro celou postcefalickou část trilobitího těla by byl terminologicky lepší (Hughes, 2006).

V průběhu meraspidního období vznikaly nové segmenty na posterálním konci přechodného pygidia (např. Hughes, 2003) a během ontogeneze docházelo k jejich migraci anterálním směrem. Nové články toraxu vznikaly vytvářením kloubního spojení (artikulací)



Obr. 9. Grafické znázornění tří typů ontogeneze segmentace u trilobitů. Vertikální osa uvádí počet segmentů, horizontální osa jednotlivá ontogenetická stádia. Černá linie znázorňuje celkový počet segmentů v toraxu i pygidiu, šedá linie znázorňuje počet segmentů v toraxu. A – protartrický vývoj, B – synartrometrický vývoj, C – hypoprotomerický vývoj. Vysvětlivky: P1-P4 – protaspidní instary, M0-M3 – meraspidní stupně, H1-H7 – holaspidní stádium, a-p – anamorfní protaspid, a-m – anamorfní meraspid, e-m – epimorfní meraspid, a-h – anamorfní holaspid, e-h – epimorfní holaspid (upraveno podle Hughes a kol., 2006).

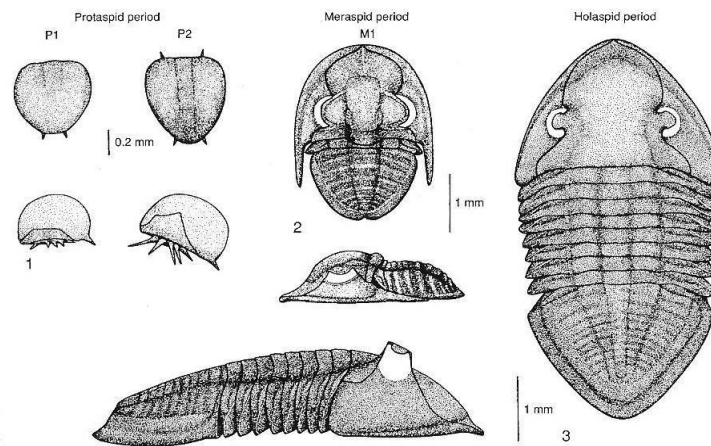
mezi anterálním segmentem na přechodném pygidiu a zbývající částí pygidia (Whittington, 1959).

Barrande (1852) rozlišoval jednotlivé ontogenetické stupně na základě celkového počtu segmentů v toraxu a pygidiu. Dnes bývají meraspidní stupně označovány čísly od nuly (kdy má jedinec pouze cefalon a přechodné pygidium, ale žádný volný segment toraxu), přes jedničku (jeden volný toraxový

segment) až do čísla posledního meraspidního stupně (po kterém následuje holaspidní období, viz obr. 7.). Někdy bývají tyto stupně označovány také dvojčísly, kdy první číslo udává počet volných segmentů toraxu a druhé udává počet segmentů přechodného pygidia (Šnajdr, 1958).

Meraskpidní stupně bývaly obecně akceptovány jako jednotlivé instary, čili při

každém instaru došlo k uvolnění jednoho segmentu (Barrande, 1852). U některých druhů trilobitů nicméně tato jednoduchá závislost mezi instary a počtem volných článků toraxu neplatí. Například někteří kambričtí trilobiti s více než sto články by museli buď projít velmi velkým počtem instarů, anebo by museli uvolnit více článků v průběhu jednotlivých instarů (Palmer, 1957). Raw (1925) uvádí, že u těchto taxonů mohlo docházet k přidávání segmentů do toraxu celý život. Chatterton (1971) popsal na příkladu trilobita *Dentaloscutelum campbelli*, uvolňování dvou segmentů v průběhu jednoho instaru. Holaspidní jedinec s deseti segmenty tedy prošel během vývoje pouze pěti meraspidními instary (namísto deseti). Podobně popisuje uvolňování více než jednoho segmentu během instarů Hughes (2006) na družích *Ceraurina typa*, *C. chondra* nebo na *Neocobboldia chinlinica*. Naopak mohli někteří trilobiti projít více instary během jednoho meraspidního stupně bez uvolnění dalšího segmentu (Whittington a Evitt, 1954).



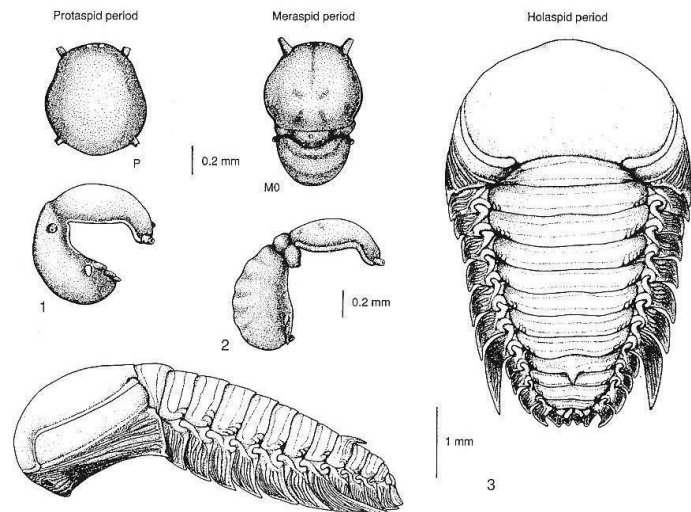
Obr. 10. Životní cyklus asafidů *Isotelus parvirugosus* Chatterton a Ludvigsen, 1976 a *Isotelus gigas* DeKay, 1824 (= holaspidní stádium). Příklad životní strategie I – všechna protaspidní stádia planktonní, ostatní stádia bentická. P1 a P2 – protaspidní instary, M1 – meraspidní stupeň 1, holaspidní stádium. Všechna stádia jsou zobrazena z dorzálního a laterálního pohledu (podle Chatterton a Speyer, 1997).

Meraspidní období bývá v současné době rozdělováno dle Kopaska-Merkela (1987) na dvě hlavní fáze, a to na základě vzájemného vztahu mezi segmenty toraxu vznikajícími na posterálním konci přechodného pygidia a segmenty do toraxu vypouštěnými. Během akumulární fáze (accumulation phase) vznikají nové segmenty v přechodném pygidiu rychleji, než jsou uvolňovány do toraxu. Tato fáze bývá charakteristická pro počátek meraspidního období. Postupně dochází k vyrovnávání rychlosti vzniku nových segmentů a jejich vypouštění. Ke konci meraspidního období nastupuje tzv. vypouštěcí fáze (shedding phase), kdy nové segmenty už nevznikají a dochází pouze k jejich vypouštění (počet segmentů na přechodném pygidiu je tedy postupně redukován).

Simpson (2005) vymezil ještě tzv. rovnovážnou fázi (equilibrium phase), kdy segmenty vznikají stejnou rychlostí, jakou jsou vypouštěny do toraxu. U některých taxonů se akumulární fáze objevuje již během protaspidního období (Chatterton a Speyer, 1997). Hughes (2006) uvádí, že vypouštěcí fáze nemusela být přítomná u všech taxonů.

Cefalon během meraspidního období procházel výraznými změnami. Glabela byla širší a více konvexní na počátku tohoto období a anterální lalok většinou rostl rychleji než ostatní laloky. Často dochází v průběhu vývoje k migraci posterální části faciální sutury (Whittington, 1959). Složené oči, pokud jsou přítomny, migrují směrem ke glabele a nazad. Počet jednotlivých čoček v oku se během vývoje zvyšuje. (Whittington, 1959).

U některých trilobitů je torax tvořen dvěma rozdílnými sadami segmentů. Anterální segmenty bývají označovány jako prototrunk a posterální jako opistotrunk. Tyto dvě rozdílné sady segmentů bývají často oddělovány tzv. makropleurálním segmentem. Během meraspidního období přitom muselo dojít k radikální změně v morfologii segmentů toraxu



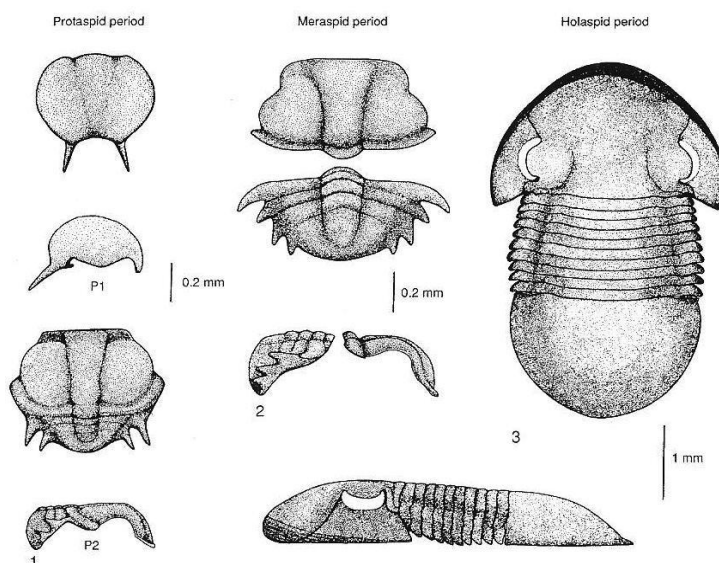
Obr. 11. Životní cyklus asafida *Remopleurides eximius* Whittington. Příklad životní strategie I – všechna protaspidní stádia a nultý meraspidní stupeň planktonní, ostatní stádia bentická. P – protaspidní instar, M0 – meraspidní stupeň 0, holaspidní stádium. Všechna stádia jsou zobrazena z dorzálního a laterálního pohledu (podle Whittington, 1959 z Chatterton a Speyer, 1997).

(Hughes, 2006). K tomuto rozdělení toraxu došlo nezávisle na sobě u několika skupin trilobitů (Hughes, 2003).

4.3.4.4. Holaspidní období

Holaspidní období bývá charakterizováno úplným počtem segmentů v toraxu (i když existují výjimky, viz Fusco a kol., 2004). Na počátku tohoto období může ještě docházet ke vzniku nových článků na pygidiu, ty už ale nebývají vypouštěny do toraxu. Stubblefield (1926) navrhl, že holaspidní období by mělo být, podle svého literárního významu, použito pouze pro jedince s úplným počtem postcefalických segmentů, což je v rozporu s výše uvedeným faktem.

Holaspidní jedinec rostl především epimorfně. Během svlékání se zvětšovala velikost jedince, ale ve vzhledu těla nedocházelo k žádným významným tvarovým změnám. Většina trilobitů prodělávala největší růst právě v tomto období (Chatterton a Speyer, 1997). Největší holaspidní jedinci mohli dosahovat délky přes 70 cm (viz kap. 2).



Obr. 12. Životní cyklus illaenida *Failleana calva* Chatterton a Ludvigsen, 1976. Příklad životní strategie II – první protaspidní instar (instary) přizpůsobeny planktonímu způsobu života, ostatní stádia bentická. P1 – NPD protaspidní larva, P2 – PD protaspidní larva, kranidium a přechodné pygidium meraspidního stupně (stupňů), holaspidní stádium. Všechna stádia zobrazena z dorzálního a laterálního pohledu. Protaspidní stádia a meraspidní stupně postrádají volné líce, rostrální desku a hypostom (podle Chatterton a Speyer, 1997).

Určit počet instarů během holaspidního období bývá často velmi složité, protože jejich množství bylo mezidruhově zřejmě velmi individuální. Při určování instarů bývá využíváno např. Dyarova pravidla.

Počet jednotlivých instarů a tudíž možnost jejich rozlišení, může být ovlivňována dle Chattertona a Speyera (1997) několika faktory: genetickou kontrolou, věkem trilobita,

složitostí ekologie nebo celkové morfologie, prostředím fosilizace, nebo typem či dostupností potravy (jak je dokumentováno i u některých dnešních koryšů a dnešního hmyzu).

4.3.5. Segmentace v průběhu ontogeneze

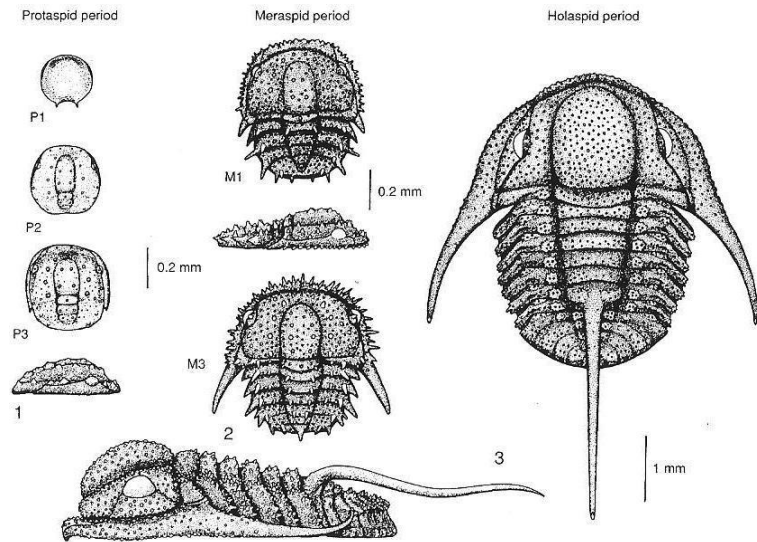
Hughes (2006) upozornil na nedostatečné zohlednění počtu a tvaru segmentů v průběhu ontogeneze a navrhl, aby i to bylo ve vymezení jednotlivých období bráno v úvahu.

Vývoj segmentace může být důležitý pro objasnění vztahů mezi trilobity a recentními členovci.

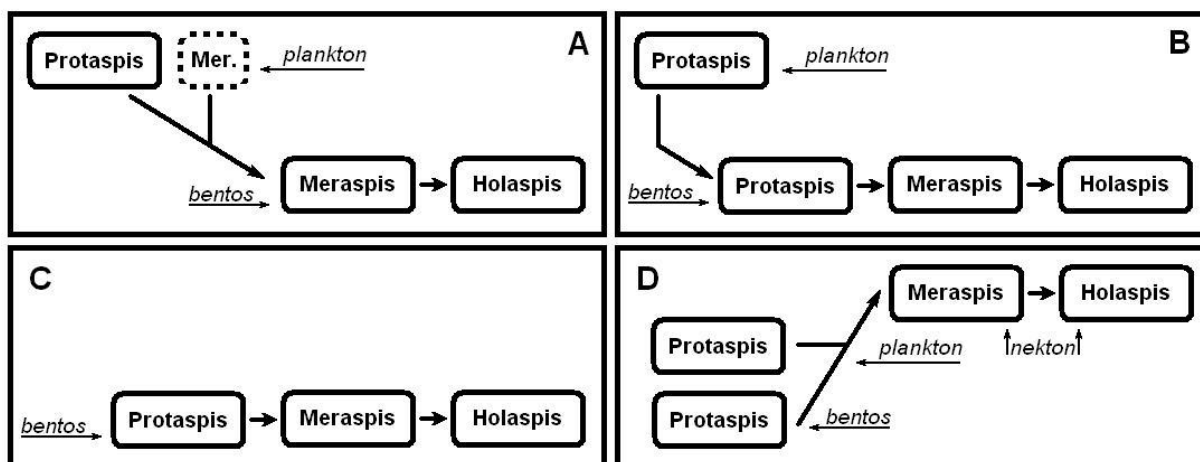
Paleontologické údaje nám poskytují většinou pouze znalosti o segmentaci dorzálního exoskeletonu. Existují ovšem důkazy, že ventrální přívěsky korespondují s jeho segmentací, alespoň v oblasti toraxu (Hughes, 2003).

Postembryonální vývoj členovců bývá běžně rozdělován na epimorfní, anamorfní a hemianamorfní. Během epimorfního vývoje nedochází k přidávání segmentů, pouze se zvětšuje velikost těla. To je rozdíl oproti vývoji anamorfnímu (euanamorfnímu), kdy k přidávání segmentů dochází. Hemianamorfní vývoj je kombinací anamorfního i epimorfního vývoje. Vývoj trilobitů byl hemianamorfní (Fusco a kol., 2004), i když existovali možná výjimky s euanamorfním vývojem (emuellidi, viz výše). Změny v postembryonální segmentaci jsou u trilobitů omezeny na torax a pygidium (trunk).

Vzhledem k tomu že u trilobitů se střídá z hlediska segmentace anamorfní vývoj s epimorfním a jejich postembryonální vývoj je rozdělen z hlediska artikulace do tří období (zde z praktických důvodů vynechán fazelus), lze tato dvě hlediska zkombinovat a dostáváme poté šest typů vývoje, které publikoval Hughes (2006): anamorfní protaspis, epimorfní protaspis, anamorfní meraspis, epimorfní meraspis, anamorfní holaspis a epimorfní holaspis.



Obr. 13. Životní cyklus proetida *Dimeropyge* sp. Příklad životní strategie III – všechna životní stádia byla přizpůsobena benthickému způsobu života. P1-P3 – protaspidní instary, M1 a M3 – meraspidní stupně, holaspidní stádium. P3, M1 a holaspidní stádium jsou zobrazeny z dorzálního a laterálního pohledu, ostatní pouze dorzální pohled (podle Chatterton a Speyer, 1997).



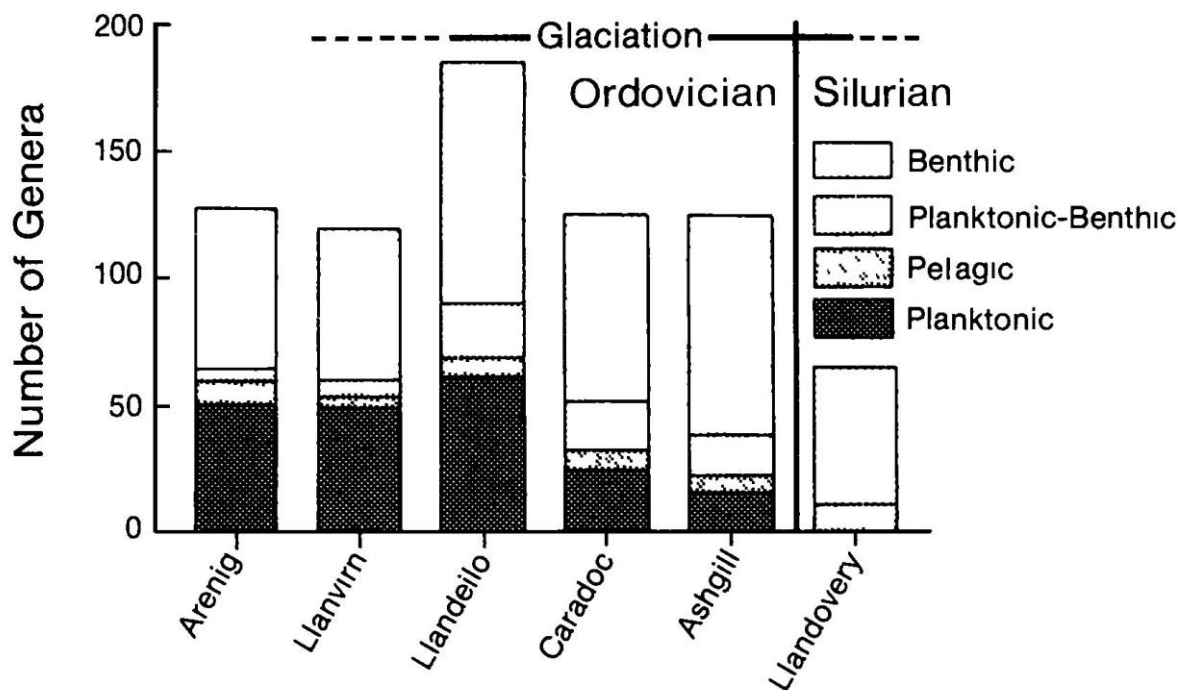
Obr. 14. Strategie v průběhu životního cyklu. A – životní strategie I, B – životní strategie II, C – životní strategie III, D – životní strategie IV. Čárkovaný obrazec na obrázku A představuje výjimku, kdy k přechodu z NPD na PD larvu docházelo až během meraspidního období (*Remopleurides*, viz obr. 11), (vytvořeno podle Chatterton a Speyer, 1997 a Chatterton a Speyer, 1989).

Hughes (2006) rozlišuje několik základních typů vývoje segmentace trilobitů (viz obr. 8. a 9.). Pokud dojde k nástupu epimorfni fáze před nástupem holaspidního období, jedná se o vývoj hypoprotomerický. Dojde-li k nástupu holaspidního období před počátkem epimorfni fáze, jde o vývoj protarthrický. Vývoj synarthomerický nastává, pokud nástup holaspidního období koreluje s počátkem epimorfni fáze. Tentýž autor dodává, že u synarthomerického a protarthrického vývoje není přítomna vypouštěcí fáze.

4.3.6. Strategie v průběhu životního cyklu (Life-history strategies)

Na základě toho, zda byly larvy trilobitů bentické (PD) nebo planktonní (NPD), nebo zda byly heterotrofní, planktotrofní či lecítotrofní, definovali Chatterton a Speyer (1989) několik nejobvyklejších strategií během životního cyklu trilobitů (viz obr. 14.). Některé z těchto strategií byly doprovázeny radikální metamorfózou (změna z NPD na PD) a tím pádem změnou z planktonního na bentický způsob života. Podobnou metamorfózu lze pozorovat i u některých dnešních mořských členovců (*Balanus*, apod.).

Výsledky výzkumů životních strategií mohou být přínosné pro biogeografii, stratigrafii a problematiku změn globálního ekosystému (např. hromadná vymírání). Trilobiti, u nichž je předpokládán dlouhé planktonní larvální období, mohou být využiti pro stratigrafii, protože bývají celosvětově rozšířeni. Naopak vysoká endemičnost u bentických forem vede k zpřesňování paleogeografických rekonstrukcí. Úbytek nebo úplné vymizení některých strategií v průběhu pozdního ordoviku (viz obr. 15.) je důležitým indikátorem změn na konci tohoto období (ochlazení, úbytek fytoplanktonu a s tím spojený úbytek planktotrofních larev).



Obr. 15. Histogram zobrazující počet rodů trilobitů během ordoviku a počátku siluru. Vysvětlivky: benthic – životní strategie III, planktonic-benthic – životní strategie II, pelagic – životní strategie IV, planktonic – životní strategie I (podle Chatterton a Speyer, 1989).

Následující definice jednotlivých strategií se drží rozdělení dle Chattertona a Speyera (1989), tak jak byly shrnuty v Chatterton a Speyer (1997).

4.3.6.1. Životní strategie I

U této strategie byla všechna protaspidní stádia planktoní (= premetamorfní). K hlavní metamorfóze (změna NPD na PD) docházelo ve většině případů mezi protaspidním a meraspidním obdobím (obr. 10.), nebo na začátku meraspidního období (např. *Remopleurides*, obr. 11.). Stádia po metamorfóze jsou benthická (= postmetamorfní). Strategie byla charakteristická především pro asafidní trilobity. Její zastoupení mezi taxony se rapidně snižuje na hranici stupňů llandeilo a caradoc a mizí na hranici ordovik-silur, s výjimkou rodu *Raphiophorus* (blíže Chatterton a Speyer, 1989).

4.3.6.2. Životní strategie II

Charakterizuje ji přítomnost jednoho, zřídka dvou (*Flexicalymene*), planktoních (= premetamorfní, NPD) forem na začátku protaspidního období (obr. 12.). Následující stádia jsou benthická (= postmetamorfní, PD). K hlavní metamorfóze docházelo v průběhu protaspidního období. Touto strategií se vyznačují především ilaenidi, skutelidi, kalymenidi, lichidi a někteří ptychoparidi. V průběhu pozdního ordoviku nedocházelo k výraznějším

změnám v jejím zastoupení mezi taxony, pouze na hranici ordovik-silur kleslo zhruba na polovinu (obr. 15.).

4.3.6.3. Životní strategie III

Všechna kalcifikovaná stádia této strategie byla bentická (obr. 13.). Možná nekalcifikovaná planktonní stádia lze pouze předpokládat. Hlavní metamorfóza neprobíhala, nebo probíhala ještě před biomineralizací exoskeletonu. V některých dřívějších pracích bývají nejmenší protaspidní stádia označována jako anaprotaspis (viz také výše) a předpokládá se u nich planktonní způsob života. Chatterton a Speyer (1997) uvádějí na základě morfologie, že ve většině případů šlo o larvy bentické. Tato strategie byla nejméně postížena vymíráním v pozdním ordoviku (obr. 15.).

4.3.6.4. Životní strategie IV

Larvy byly bentické vzácněji planktonní, dospělci jsou pelagičtí. Typičtí zástupci této strategie jsou například cyklopygidi, nebo telefinidi. Zastoupení čtvrté strategie nikdy nebylo příliš vysoké a žádný z jejich taxonů nepřežil do siluru (obr. 15.).

5. Systematika a fylogeneze

5.1. Pozice třídy trilobita mezi ostatními členovci

Třída trilobiti (Trilobita) bývá obvykle řazena do kmene členovců (Arthropoda). Tato skutečnost je akceptována přibližně 200 let, sporné je však umístění trilobitů v rámci tohoto kmene, jejich vztahy k ostatním členovcům a rovněž to, zda jsou trilobiti (jakožto třída) přirozená skupina (Fortey, 2001). Edgecombe a Ramskold (1999), Fortey & Whittington (1989), a další se shodují na tom, že trilobiti jsou monofyletická skupina. Pouze agnostidi zůstávají předmětem diskuzí (viz níže).

Hughes (2007) uvádí, že v současnosti většina autorů přiřazuje trilobity buď k chelicerátům (Chelicerata), nebo k mandibulátům (Mandibulata), nebo je umísťují na úroveň těchto velkých skupin, popřípadě někam mezi tyto skupiny. Podle základní organizace těla a ontogenetického vývoje, mají trilobiti shodné znaky jak s cheliceráty, tak s mandibuláty (Hughes, 2007).

5.2. Systematika uvnitř třídy trilobita

V systematice trilobitů, stejně jako v systematice jiných fosilních organismů, dochází na základě nových objevů a výzkumů k podstatným změnám. V následujícím rozdělení

jednotlivých řádů jsem se držel současného rozdělení, jak bylo uvedeno ve Whittington a kol. (1997), Fortey (2001) a v jejich shrnutí Gonem (2009). Podle těchto prací jsou dnes trilobiti rozdělováni do devíti řádů (pokud nebereme v úvahu agnostidy, viz níže): Redlichiida, Corynexochida, Ptychopariida, Asaphida, Harpetida, Proetida, Phacopida, Lichida a Odontopleurida.

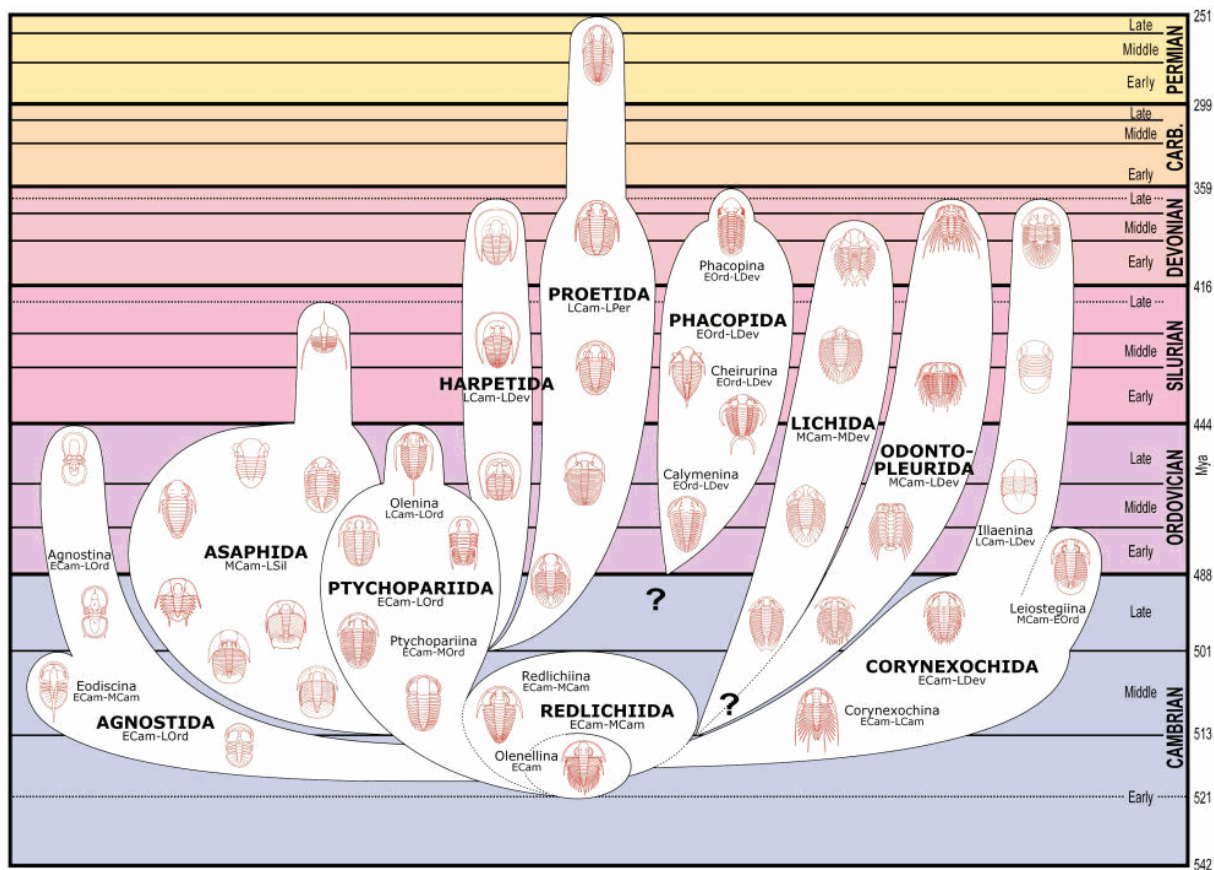
Redlichiida bývají považováni za bazální řád trilobitů. Objevují se ve druhém oddělení kambria a na konci třetího oddělení mizí z fosilního záznamu. Je pro ně typický velký počet segmentů a protáhlá, většinou dobře segmentovaná glabela. Hypostom je natantní nebo konterminantní. Exoskeleton mikropygální. Tento řád bývá rozdělován na dva podřády Redlichiina a Olenellina (Whittington a kol., 1997).

Řád Corynexochiida se objevuje rovněž v druhém oddělení kambria a vymírá v devonu na hranici stupňů frasn a famen. Je charakteristický opistopární faciální suturou, protáhlou glabelou s širokými rýhami, hypostom je konterminantní nebo impendentní, celkový tvar exoskeletonu většinou izo- nebo subizopygální. Je možné, že se jedná o sesterskou skupinu řádu Redlichiida (Fortey, 2001). V současnosti jsou vymezovány tři podřády Corynexochina, Illaenina a Leiostegiina.

Ptychopariida je velmi problematický řád, možná polyfyletický (Fortey, 2001). Stratigrafický rozsah řádu Ptychopariida je od druhého období kambria do konce ordoviku. Typickými znaky jsou opistopární faciální sutura a natantní hypostom. Celkový tvar exoskeletonu je velmi variabilní. Je rozdělován na dva podřády Ptychopariina a Olenina, přičemž donedávna k němu byl řazen jako podřád také Harpina (dnes řád Harpetida).

Velký a morfologicky různorodý řád Asaphida má stratigrafický rozsah od třetího oddělení kambria do hranice silurských oddělení ludlow a přídolí (Gon, 2006). Glabelární rýhy jsou nevýrazné, opistopární faciální sutura na ventrální straně splývala v jednu suturu. Hypostom je většinou konterminantní, zřídka také natantní. Většinou je pro řád Asaphida charakteristická široká ventrální duplikatura, velmi často s terasovitými liniemi a v protaspidním období typická asafidní NPD larva (viz výše).

Harpetida je řád vyřazený z Ptychopariida (Ebach a Mcnamara, 2002). Stratigrafický rozsah tohoto řádu je od čtvrtého období kambria do hranice devonských stupňů frasn a famen. Je pro ně charakteristická nepřítomnost rostrální desky a marginální faciální sutura (na základě čehož byl vyřazen z Ptychopariida).



Obr. 16. Jednotlivé řády a podřády trilobitů, jejich stratigrafický rozsah a předpokládané fylogenetické vztahy mezi těmito taxony. Pro přehlednost jsou jednotlivá období rozdělena na oddělení časné (Early), střední (Middle) a pozdní (Late), ačkoliv se nejedná o přesné stratigrafické rozdělení. Čísla na pravé straně udávají stáří v miliónech let (podle Gon, 2009).

Řád Proetida se objevuje na počátku ordoviku a jako jediný řád trilobitů přežívá až téměř do konce permu. Pro Proetida jsou typické opistopární stehy, dlouhý, většinou natantní, ale také konterminantní hypostom. Důležitá je přítomnost PD larvy v průběhu celého protaspisního období (viz Životní strategie III).

Řád Phacopida se objevuje ve spodním ordoviku a přežívá až do konce devonu. Zástupci tohoto řádu mají typicky propární nebo gonatopární faciální suturu, někteří mají schizochroální oči (Phacopina). Hypostom je konterminantní, někdy však také impendentní. Řád Phacopida bývá v současnosti rozdělován na tři podřády Calymenina, Phacopina, Cheirurina.

Lichida je řád objevující se ve třetím oddělení kambria a jeho poslední zástupci jsou známi z givetu v devonu. Charakteristickými znaky tohoto řádu jsou trnitý nebo granulovaný exoskeleton, opistopární faciální sutura, konterminantní hypostom a výrazné laloky na glabele.

Řád Odontopleurida se se svým stratigrafickým rozsahem téměř shoduje s předchozím řádem Lichida, poslední jeho zástupci však mizí ve frasně (devon). Zástupci mají většinou hustě trnitý exoskeleton, opistopární faciální suturu a konterminantní hypostom. Podobně jako u řádu Lichida jsou pro ně charakteristické výrazné glabelární laloky.

Na řád Odontopleurida existují v současnosti dva rozdílné pohledy. Někteří (např. Fortey, 1997) tento řád vymezují jako nadčeleď Odontopleuroidea řádu Lichida, především díky značné podobnosti jejich protaspidních larev nebo podobnostem v utváření glabelárních laloků. Nicméně např. Whittington (1956) uvádí velký rozdíl ve velikosti mezi protaspidy těchto dvou skupin. Tripp a Ewitt (1981) poukazují na to, že glabelární laloky řádů Odontopleurida a Lichida nejsou homologické. Konečné zařazení těchto dvou skupin tedy zůstává předmětem sporů.

V poslední době bývá diskutována příslušnost řádu Agnostida mezi trilobity. V roce 1987 popsali Müller a Walossek tělní přívěsky larválních jedinců druhu *Agnostus pisiformis* ze svrchního kambria Švédska. Ukázalo se, že tyto přívěsky byly výrazně odlišné od ostatních známých přívěsků trilobitů. Není ovšem jisté, zda rozdíly nejsou způsobeny tím, že se jedná o nedospělé jedince (přívěsky dospělých agnostidů jsou dosud neznámé). Existují však i další rozdíly mezi agnostidy (podřád Agnostina) a trilobity. Především se týkají nepřítomnosti faciální sutury a odlišné artikulace segmentů toraxu (tyto rozdíly se však netýkají podřádu Eodiscina, např. Fortey, 2001). Hughes (2007) uvádí, že agnostidi mají některé znaky podobné bazálním korýšům. Otázka systematického zařazení agnostidů (respektive podřádu Agnostina) tak zůstává stále otevřená.

6. Diskuze

Z hlediska rozlišování planktoních (NPD) a bentických (PD) larev jsem toho názoru, že diagnostické znaky pro toto rozlišení jsou především přítomnost nebo nepřítomnost terasovitých linií, dále míra spinozity hypostomu a až v poslední řadě celkový tvar exoskeletonu, nebo nejlépe kombinace všech těchto znaků.

Současné čtyři životní strategie navržené Chattertonem a Speyerem (1989), by mohly být rozšířeny o další, pátou. Za podmínky že hlavním rozlišovacím znakem je čas nástupu hlavní metamorfózy, v první strategii hlavní metamorfóza probíhá mezi protaspidním a meraspidním obdobím, a ve strategii druhé probíhá v průběhu protaspidního období, lze vyčlenit ještě strategii další, kdy dochází k hlavní metamorfóze během meraspidního období (*Remopleurides*).

Histogram na obr. 15. dle Chattertona a Speyera (1989) je vyobrazen též v Chatterton a Speyer (1997) s odkazem na jeho první vyobrazení v roce 1989 (i s odkazem na číslo obrázku). Tyto dva histogramy ovšem ukazují rozdíl v zastoupení LHS 4 na začátku siluru. V původním histogramu (1989) přežívají do siluru pouze LHS 3 a LHS 2, nicméně v pozdějším histogramu (1997) i LHS 4, ačkoliv je to v textu (Chatterton a Speyer, 1997) uvedeno jinak. Bohužel se mi nepodařilo najít vysvětlení tohoto rozdílu.

Stále nevyřešená je také otázka terminologie posterálního segmentu v průběhu meraspidního období. Teprve ke konci meraspidního období se začíná, jak je patrné z obr. 3., tvořit část pygidia homologická s holaspidním pygidiem, ta by už ovšem neměla být označována jako přechodné pygidium. Touto problematikou se zabýval např. Hughes, 2006.

Protaspidní období trvalo u různých taxonů nestejně dlouho a mělo různý počet instarů, což je patrné na obr. 4. Tato rozdílná délka protaspidního období by mohla vysvětlovat přítomnost NPD larev nebo fazelidních stádií u některých taxonů.

7. Závěr

Ve své bakalářské práci jsem se snažil poukázat na to, že ontogeneze trilobitů je velmi rozsáhlé téma a s přibývajícimi znalostmi v tomto oboru přibývá otázek. Obecně je ontogeneze v biologii velmi důležitá. Mimo jiné lze na jejím základě posuzovat vzájemné fylogenetické vztahy mezi organizmy, vznik různých morfologických struktur atd.

První popis ontogeneze trilobitů byl publikován Barrandem (1852) na českých zástupcích několika druhů. V následujících letech byla Beecherem (1895) a Rawem (1925) pojmenována jednotlivá ontogenetická období: protaspis, meraspis a holaspis. Spekulativní období „fazelus“ popsal Fortey a Morris (1978). Ontogenezi segmentace publikoval Hughes a kol. (2006).

Ontogeneze trilobitů, respektive ekologie larev, tak, jak ji publikovali Chatterton a Speyer (1989), se v poslední době ukázala jako důležitý indikátor změn globálního ekosystému v geologické minulosti. Rozlišení protaspidních larev (Speyer a Chatterton, 1989) na larvy podobné dospělci a nepodobné dospělci má velké uplatnění ve výběru taxonů pro biostratigrafické a paleobiogeografické studie.

Seznam použité literatury

- BARRANDE, J. 1852. *Système Silurien du centre de la Bohême lère partie. Recherches paléontologiques, volume 1. Crustacés: Trilobies*. 197 pp. Prague and Paris.
- BEECHER, C. E. 1895. The larval stages of trilobites. *The American Geologist* 16, 166–97.
- EVITT, W. R. 1961. Early Ontogeny in the Trilobite Family Asaphidae. *Journal of Paleontology* 35 (5), 986-995.
- FATKA, O. 2007. Trilobitomorpha – trilobiti, 148-151. v KVAČEK, Z. a kol. *Základy systematické paleontologie I*. Univerzita Karlova, Praha.
- FATKA, O., SZABAD, M., BUDIL, P. a MICKA, V. 2008. Position of trilobites in cambrian ecosystem: Preliminary remarks from the barrandian region (Czechia). *Advances in trilobite research: Fourth International Trilobite Conference, Toledo*, 117-122.
- FORTEY, R. A. 2001. Trilobite systematics – the last 75 years. *Journal of Paleontology* 75 (6), 1141-1151.
- FORTEY, R. A. a MORRIS, S. F. 1978. Discovery of nauplius-like trilobite larvae. *Paleontology* 21 (4), 823-833.
- FORTEY, R. A. a OWENS, R. M. 1999. Feeding habits in trilobites. *Palaeontology*, 42 (3), 429-465.
- FUSCO, G., HUGHES, N. C., WEBSTER, M. a MINELLI, A. 2004. Exploring Developmental Modes in a Fossil Arthropod: Growth and Trunk Segmentation of the Trilobite *Aulacopleura konincki*. *The American Naturalist* 163 (2), 167-183.
- GON, S. M. A Guide to the Orders of Trilobites (online). 2010. Dostupné na WWW: <http://trilobites.info>.
- HAWLE, I. a CORDA, A. J. C. 1847. *Prodrom einer Monographie der böhmischen Trilobiten*. 176 pp. Abh. Kön. Böhm. Gesell. Wiss., Prague.
- HENRY, J.-L. 1985. New information on the coaptative devices in the Ordovician trilobites *Placoparaia* and *Crozonaspis*, and its significance for their classification and phylogeny. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76, 319-324.
- HUGHES, N. C. 2003. Trilobite body patterning and the evolution of arthropod tagmosis. *BioEssays* 25 (4), 386-395.
- HUGHES, N. C. 2003. Trilobite Tagmosis and Body Patterning from Morphological and Developmental Perspectives. *Integrative and Comparative Biology* 43, 185-206.

HUGHES, N. C. 2007. The Evolution of Trilobite Body Patterning. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 35, 401-434.

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

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

CHATTERTON, B. D. E. a SPEYER, S. E. 1989. Larval Ecology, Life History Strategies, and Patterns of Extinction and Survivorship Among Ordovician Trilobites. *Paleobiology* 15 (2), 118-132.

CHATTERTON, B. D. E. a SPEYER, S. E. 1997. Ontogeny, 173–247 v H. B. WHITTINGTON a kol. *Arthropoda 1, Trilobita. Part O (revised) of R. A. Kaesler, ed. Treatise on invertebrate paleontology*. Geological Society of America, Boulder, Colo., and University of Kansas, Lawrence.

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

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

LEROSEY-AUBRIL, R. 2007. Early Devonian calymenid larvae (Trilobita) from the Bissounel Formation (Montagne Noire, France). *Bull. Soc. géol. Fr.* 178 (3), 197-200.

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

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

RUPPERT, E. E. a kol. 2004. *Invertebrate zoology (a functional evolutionary approach)*. Thomson, USA.

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

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

ŠNAJDR, M. 1958. *Trilobiti českého středního kambria*. 280 pp. Nakladatelství československé akademie věd, Praha.

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

ŠPINAR, Z. V. a kol. 1966. *Systematická paleontologie bezobratlých*. 1052 pp. Akademia, Praha.

ROČEK, Z. 2003. Živočišné tkáně, orgány a orgánové soustavy, 333-416 v ROZSYPAL, S. a kol. *Nový přehled biologie*. Scientia, Praha.

WEBSTER, M. 2007. Ontogeny and evolution of the early cambrian trilobite genus *Nephrolenellus* (Olenelloidea). *Journal of Paleontology* 81(6), 1168-1193.

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

WHITTINGTON, H. B. 1959. Ontogeny of Trilobita, 127–144 v H. J. HARRINGTON a kol. *Arthropoda 1. Part O of R. C. Moore, ed. Treatise on invertebrate paleontology*. Geological Society, New York, and University of Kansas, Lawrence.

WHITTINGTON, H. B. 1997. Morfology of the exoskeleton, 1–86 v H. B. WHITTINGTON a kol. *Arthropoda 1, Trilobita. Part O (revised) of R. A. Kaesler, ed. Treatise on invertebrate paleontology*. Geological Society of America, Boulder, Colo., and University of Kansas, Lawrence.

ZHANG, X. a PRATT, B. R. 1999. Early cambrian trilobite larvae and ontogeny of *Ichangia ichangensis* Chang, 1957 (Protolonidae) from Henan, China. *Journal of Paleontology* 73 (1), 117-128.