

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE  
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA  
ÚSTAV GEOLOGIE A PALEONTOLOGIE

studijní program: geologie  
studijní obor: geologické vědy



Jan Sklenář

Brachiopoda a Polychaeta  
v tafocenózách české křídové pánve



Brachiopoda and Polychaeta  
in Taphocenoses of the Bohemian Cretaceous Basin

disertační práce

školitel: doc. RNDr. Martin Košťák, Ph.D., ÚGP PřFUK Praha

konzultanti: RNDr. Olga Nekvasilová, CSc.  
a doc. RNDr. Michal Mergl, CSc., CBGE FPE ZČU Plzeň

Praha 2013

## **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto disertační práci vypracoval samostatně pod vedením školitele a použil jsem pouze prameny, které cituji a uvádím v seznamu použité literatury. Práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 25. května 2013

.....  
Mgr. Jan Sklenář



## Poznámka k citování této práce

Tato disertační práce nesplňuje podle pravidel ICZN kritéria pro uveřejněnou publikaci (Ride et al. 1999). Vedle publikovaných prací (viz obsah), které lze řádně citovat, obsahuje tato disertační práce nepublikovaný manuskript a další nepublikovaná data a zjištění. Prosím čtenáře této práce, aby nezveřejňovali tato nepublikovaná data bez mého vědomí a svolení. Zároveň si vyhrazuji právo na šíření této práce, která by neměla být (ani její část) jakýmkoliv způsobem reprodukována (xerox, foto, scan) bez mého vědomí a svolení.

Pokud svolím, na základě písemného nebo ústního prohlášení, citovat nová zjištění uvedená v této práci, měla by být tato práce citována v následující podobě:

Sklenář, J. (2013): *Brachiopoda a Polychaeta v tafocenózách české křídové pánve*. – Nepublikovaná disertační práce. Ústav Geologie a Paleontologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova v Praze, Praha, 1–50.

Ústní nebo písemné svolení k citování této práce rád poskytnu a žádám čtenáře, aby mě v případě potřeby kontaktovali jedním z těchto způsobů:

(a) emailem: [brachio@seznam.cz](mailto:brachio@seznam.cz), nebo [jan\\_sklenar@nm.cz](mailto:jan_sklenar@nm.cz)

(b) poštou na adresu zaměstnavatele: Národní muzeum, Václavské nám. 68, 115 79  
nebo

(c) telefonicky: +420 732 471 541

## Abstrakt

Sesilní filtrátoři suspenze ze skupin Brachiopoda (ramenonožci) a Polychaeta (mnohoštětinatci) jsou v tafocenózách české křídové pánve (ČKP) zastoupeni poměrně hojně a vyznačují se relativně vysokou diverzitou. V sedimentárním záznamu pánve jsou zastoupeny všechny tři podkmene kmene Brachiopoda (Linguliformea, Craniiformea a Rhynchonelliformea); z mnohoštětinatců byli dosud zaznamenáni jen zástupci podtřídy Canalipalpata, vyznačující se pevnými, obvykle karbonátovými rourkami. Nejbohatší asociace fosilních ramenonožců a mnohoštětinatců, jak ve smyslu diverzity, tak abundance, se v ČKP vyskytují v příbřežních faciích cenomanu až spodního turonu a v hemipelagické facii svrchního turonu. Badatelské úsilí, jak vyplývá z autorem prezentované rešerše, se dosud soustředilo především na zástupce těchto skupin z příbřežních facií pánve. Cílem této práce je zaplnit některé z dosud opomíjených mezer v poznání výše uvedených skupin v rámci ČKP. Tento cíl je naplněn formou série studií (Sklenář et Simon 2009, Vodrážka et al. 2009, Sklenář et al., *v tisku*), detailně zpracovávajících následující témata: (A) taxonomie, distribuce, morfologie, variabilita, evoluční vztahy a stratigrafický význam cancelothyridních ramenonožců rodu *Gyrosoria*, hojných ve středním a zvláště svrchním turonu pánve; (B) tafocenóza s ramenonožci a mnohoštětinatci na rozhraní hemipelagické a příbřežní facie s dominancí terigenních klastik zachovaná v kondenzovaném horizontu a její srovnání s vývojem tafocenóz v místech s nejvyšší mírou hemipelagické sedimentace oharecké oblasti; (C) diverzita, struktura a prostorová i stratigrafická distribuce společenstev mnohoštětinatců přizpůsobených podmínkám nezpevněného substrátu hemipelagické facie, jejich paleoekologie a životní strategie.

Práce také předkládá diskusi fylogenetických vztahů ramenonožců a mnohoštětinatců a jejich morfologických i ekologických vlastností, které mají vliv na jejich výskyt, neboť se odrážejí v podobnosti jejich nároků na prostředí. Prezentovány jsou dále metody, jež autor využíval a často modifikoval za účelem poznání vnitřní i vnější morfologie fosilií těchto bezobratlých, jako jsou preparační postupy, metoda sériových řezů a některé z postupů využívaných k dokumentaci.

## Abstract

The sessile suspension feeders of Brachiopoda and Polychaeta phyla are relatively well represented in the Bohemian Cretaceous Basin (BCB), and show significant diversity. All three subphyla of Brachiopoda (Linguliformea, Craniiformea and Rhynchonelliformea) are present in the fossil record of the sedimentary basin infill; from Polychaeta, there has hitherto been evidence of only the Canalipalpata subclass members that created solid, usually carbonatic tubes. In both abundance and diversity, the most richest associations of fossil brachiopods and polychaets occur in near-shore facies of the Cenomanian to the Lower Turonian, and hemipelagic facies of the Late Turonian age. Prior research, as shows the literature survey given by the author, has been focused mainly on representatives of both groups of near-shore facies origin. The aim of this thesis is to fill in the existing gaps in our understanding of these groups within the BCB. This objective is accomplished in the form of a series of studies (Sklenář & Simon 2009, Vodrážka & al. 2009, Sklenář & al., in press) elaborating the following topics in detail: (A) taxonomy, distribution, morphology, variability, evolutionary relationships and stratigraphic significance of cancellothyrid brachiopod *Gyrosoria* abundant in the Middle and particularly in the Late Turonian deposits of BCB; (B) the taphocenosis containing brachiopods and polychaets situated at the boundary of hemipelagic/near-shore, terrigenous clastics-dominated facies preserved in condensed deposits and its comparison with the development of the taphocenoses present in the Ohře hemipelagic depocentre; (C) diversity, composition and spatial/stratigraphic distribution of the polychaet communities adapted to the soft-ground conditions of the hemipelagic facies, their palaeoecology and life strategies.

The thesis also presents a discussion of phylogenetic relation of both groups and the morphological and ecological characteristics affecting their occurrence reflected in their similar environmental preferences. Methods, which were employed and modified in order to investigate external as well as internal morphology of these invertebrates – serial sectioning, cleaning and some documentation techniques are also illustrated here.

## Obsah

1	<b>Poděkování</b>	7
2	<b>Definice výzkumných otázek a struktura práce</b>	8
3	<b>Metodika</b>	9
3.1	Preparace a čištění zkamenělin	9
3.1.1	Mechanické a fyzikální metody preparace	9
3.1.2	Preparace za pomoci chemických prostředků	9
3.1.2.1	Preparace za pomoci kyseliny sírové	9
3.1.2.2	Preparace za pomoci hydroxidů alkalických kovů	10
3.1.2.3	Preparace pomocí tenzidu	13
3.2	Metodika studia vnitřní stavby a ultrastruktury schránek	15
3.2.1	Metody využívané pro zkoumání vnitřních struktur schránek	15
3.2.2	Použitá metodika a její inovace	17
3.3	Zobrazovací metody	20
4	<b>Stručná charakteristika skupin Brachiopoda a Polychaeta</b>	22
4.1	Taxonomická pozice obou skupin a jejich fylogeneze	22
4.1.1	Fylogenetická afinita	22
4.1.2	Brachiopoda	23
4.1.3	Polychaeta	25
4.2	Anatomie, funkční morfologie, ekologie a životní strategie	26
5	<b>Ramenonožci a mnohoštětinatci v tafocenózách ČKP</b>	31
5.1	Stav poznání	31
5.1.1	Ramenonožci	31
5.1.2	Mnohoštětinatci	33
5.2	Shrnutí hlavních výsledků disertační práce	34
6	<b>Literatura</b>	39

## 1 Poděkování

Rád bych zde vyjádřil svůj vděk všem, kteří mi pomohli s přípravou této disertační práce. Na prvním místě bych chtěl poděkovat svým rodičům Jindřišce Sklenářové a Václavu Sklenáři za trpělivost a obětavou podporu, kterou mi v době studia věnovali. Srdečné poděkování patří mé přítelkyni Olze Pešlové za morální podporu a jazykovou úpravu výsledného textu.

Zavázán jsem svému školiteli doc. RNDr. Martinu Košťákovi, Ph.D. (PřF UK) a svým konzultantům RNDr. Olze Nekvasilové, CSc. a doc. RNDr. Michalu Merglovi, CSc. (FPE ZČU) za všestrannou odbornou i ryze lidskou podporu. Olze Nekvasilové navíc vděčím za uvedení do problematiky a metodiky studia druhohorních rameno- nožců a obecně za nasměrování mé odborné dráhy. Velice vděčný jí jsem rovněž za hodnotné sběry a dokumentační materiál. Zvláštní dík za potěšení ze společné terénní práce, laskavé poskytnutí materiálu a podporu patří mému dávnému příteli Radku Vodrážkovi (ČGS), stejně jako mnoha dalším přátelům a kolegům, jmenovitě Borisi Ekrtovi (NM), Tomáši Kočímu, Radku Labuřovi, Stanislavu Čechovi (ČGS), Jiřímu Žíttovi (AV ČR) a Zdeňku Štaffenovi (Orlické muzeum, Choceň). Svému zaměstnavateli, Národnímu muzeu, a zvláště vedoucímu paleontologického oddělení Jiřímu Kvačkovi, vděčím za umožnění přípravy této práce a poskytnutí prostoru pro její dokončení. Za skvělou spolupráci při přípravě publikací, jež jsou součástí této práce, jsem zavázán, kromě některých výše jmenovaných, Ericu Simonovi (IRScNB, Brusel), Manfredu Jägrovi, Lence Hradecké (ČGS) a Jiřímu Laurinovi (AV ČR).

Konečně za pomoc s instrumentálními metodami děkuji kolegům Ivu Mackovi, Michalu Pechovi (NM) a Martinovi Mazuchovi (PřF UK). Za svázání této práce patří obzvláštní dík Vladimíře Šturmové (VŠUP) a za anglické korektury Petru Danešovi.

Publikace vznikly díky finanční podpoře projektů GA ČR 205/06/0842, MK ČR 2327201 a DKRVO 2013/05.

## **2 Definice výzkumných otázek a struktura práce**

Cílem této práce je zaplnit některé z dosud opomíjených mezer v poznání přisedlých filtrátorů suspenze spadajících do skupin Brachiopoda (ramenonožci) a Polychaeta (mnohoštětinatci) zastoupených v tafocenózách křídové pánve (ČKP). Za tím účelem byly vypracovány zde prezentované tematické studie (Sklenář et Simon 2009, Vodrážka et al. 2009, Sklenář et al. v tisku) publikované v recenzovaných mezinárodních časopisech zařazených v databázi Web of Science. Tyto publikace přinášejí odpovědi na následující hlavní výzkumné otázky:

- (A) Taxonomická pozice, distribuce a paleoekologie cancelothyridních ramenonožců hojně zastoupených v tafocenózách středního a zvláště svrchního turonu hemipelagické facie, zjištění jejich evolučních vztahů, vnitřní morfologie a ultrastruktury schránky; vyhodnocení jejich stratigrafického významu a paleobiogeografického areálu. (příloha I)
- (B) Složení tafocenózy s ramenonožci a mnohoštětinatci vyskytující se ve svrchnoturanském kondenzovaném horizontu na hranici hemipelagické a příbřežní facie s dominancí terigenních klastik, charakter původních biocenóz a vznik této asociace s hojným zastoupením fosfatizovaných elementů, její vztah k společenstvům v místech s nejvyšší mírou hemipelagické sedimentace oharecké oblasti; míra kondenzace a časový rozsah tohoto fenoménu. (příloha II)
- (C) Diverzita, struktura a prostorová i stratigrafická distribuce společenstev mnohoštětinatců přizpůsobených podmínkám nezpevněného substrátu hemipelagické facie, jejich paleoekologie a životní strategie. (příloha III)

Logickým základem pro řešení výše uvedených úkolů byl výběr, zdokonalení a rozvinutí adekvátních metod studia zástupců obou skupin zachovaných v tafocenózách: především preparačních postupů a dalších metod sloužících k poznání vnější i vnitřní morfologie studovaných druhů. Tyto metody, včetně řady inovací, jsou prezentovány v kapitole 3. Preparační metody prezentuje oddíl 3.1 této kapitoly, metody užívané k detailnímu studiu vnitřní stavby oddíl 3.2 a zobrazovací metody pak oddíl 3.3. V kapitole 4 jsou diskutovány fylogenetické vztahy (oddíl 4.1) a zpracovány základní charakteristiky obou skupin s důrazem na vlastnosti ovlivňující jejich ekologické nároky (oddíl 4.2), a tím i distribuci v tafocenózách pánve. Dosavadní poznání obou skupin v rámci ČKP, z něhož vyplývají výše uvedené výzkumné otázky, je shrnuto v kapitole číslo 5 (oddíl 5.1). Úvodní část je zakončena souhrnem výsledků předkládaných prací (oddíl 5.2) a seznamem literatury (kapitola 6).

### 3 Metodika

Tato část je věnována především preparačním postupům používaným při studiu ramenonožců, sabelidních a serpulidních mnohoštětinatců a zástupců dalších skupin bezobratlých ze zpracovávaných tafocenóz. Dále jsou zde stručně shrnuty dokumentační a zobrazovací postupy a použité přístrojové a softwarové vybavení. Řada postupů byla autorem modifikována za účelem dosažení lepších výsledků a zvýšení efektivity.

#### 3.1 Preparace a čištění zkamenělin

##### 3.1.1 Mechanické a fyzikální metody preparace

K odstraňování větších objemů horniny sloužily tradiční ruční nástroje (kladiva, palice, drobná kladívka, sekáče). K hrubší preparaci pak vibrační jehly a to jak elektromagnetické, tak pneumatické s plochými i zahrocenými nástavci. K čištění a jemné mechanické preparaci, především z jílovců a slínovců, byly používány běžné mechanické prostředky jako chirurgické a preparační nástroje (jehly, kopíčka, skalpely); kartáče a kartáčky se syntetickými štětinami. Pro jemnou preparaci, zvláště vnitřních struktur menších schránek (ramenní opory stejně jako jehlicemi tvořené kostry drobných cancelothyridních ramenonožců; viz přílohu I, fig. 6), se velmi osvědčily mezizubní kartáčky, které je možné podle potřeby snadno tvarově přizpůsobit.

Značná část materiálu (především cancelothyridní a craniidní ramenonožci, rourky serpulidních a sabelidních mnohoštětinatců, mechovky, ústřice a ostnokožci) byla čištěna či dočišťována pomocí ultrazvuku. Jako čisticí kapalina sloužila voda s přídavkem smáčedla. Při čištění v nízkofrekvenční ultrazvukové vaně (Transsonic 460/H, 35kHz) je zapotřebí používat jen velmi krátké expoziční časy v řádu sekund a preparovaný materiál umísťovat mimo střed vany, kde je působení nejsilnější, tak, aby byly minimalizovány negativní účinky postupu. Pro čištění narušeného materiálu a některých skupin ramenonožců (především rhynchoneliforních) není aplikace nízkofrekvenčního ultrazvuku vhodná, neboť hrozí narušení až rozpad preparovaných fosílií.

Výše uvedené mechanické a fyzikální prostředky jsou zásadní i při aplikaci postupů založených na chemických prostředcích. Zde slouží k přípravě vzorků a odstraňování chemickými prostředky již narušené horniny, bránící v přístupu k dosud neovlivněným partiím.

##### 3.1.2 Preparace za pomoci chemických prostředků

###### 3.1.2.1 Preparace za pomoci kyseliny sírové (H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>)

Pro účely studia opor lofoforu a jehlic prostupujících původní lofofor a vnitřní povrch pláště cancelothyridních ramenonožců rodu *Gyrosoria* byla s úspěchem využi-

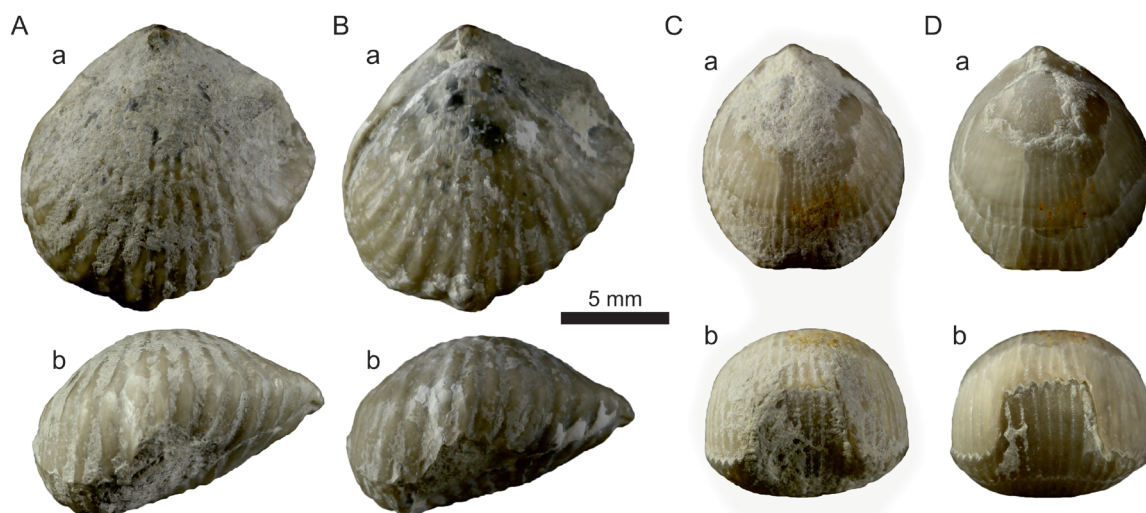


ta metoda preparace pomocí koncentrované kyseliny sírové (38%), vyvinutá a detailně popsaná Vodrážkou (2009). Metoda slouží k rozrušování jílové složky slínovců, ale i jílových vápenců s poměrně vysokým obsahem uhličitanu vápenatého (70 – 85%). V tomto případě, stejně jako u dalších skupin zmiňovaných autorem (rourky mnohoštětinatců, ostnokožci), přinesla velice dobré výsledky a dopomohla k zjištění nových údajů o vnitřní stavbě (včetně původních měkkých částí) u druhu *Gyrosoria lata* (Etheridge) (viz přílohu I; fig. 6). Oproti tomu u rhynchoneliiformních ramenonožců rodu *Orbirhynchia* a *Cretirhynchia* pocházejících ze stejné litologie identické lokality (Úpohlavy) se výše uvedený postup neosvědčil: schránky těchto ramenonožců podléhaly při aplikaci H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> rychlé destrukci. Důvodem nestejných účinků metody jsou rozdíly ve struktuře schránek, mj. především slabě vyvinutá primární (kompaktní a tím výrazně odolnější) stěna schránky u výše uvedených rodů. Vliv má také větší diagenetické a postdiagenetické narušení globóznějších, větších a relativně slabších schránek. Metoda byla rovněž využita při preparaci vzorků s rourkami sabelidních mnohoštětinatců (viz přílohu III, Sklenář et al., v tisku, fig. 3A,B), aniž by byly pozorovány významnější negativní účinky.

### 3.1.2.2 Preparace za pomoci hydroxidů alkalických kovů (KOH, NaOH)

K odstraňování povlaků a slabších vrstviček jílovitých vápenců (v řádu milimetrů) z kalcitových schránek a rourek červů byla v některých případech s úspěchem použita metoda založená na účincích vysoce koncentrovaných hydroxidů alkalických kovů: hydroxidu draselného (KOH) a sodného (NaOH). Tato metoda chemické preparace přináší obdobné výsledky jako metoda založená na kyselině sírové (viz 3.1.2.1). Působením hydroxidu je přednostně narušován mikritický vápenec obsahující jílovou složku, zatímco povrch – zvláště kompaktních kalcitových či kalcifikovaných schránek (rourky serpulidních a sabelidních červů, kosterní elementy ježovek, schránky ústřic, ale i kolonie povlékavých mechovek) – zůstává obvykle neporušen. Oproti aplikaci kyseliny sírové má tento postup tu přednost, že je možno jej aplikovat selektivně na vybrané části povrchu vzorků. Při preparaci tak můžeme do značné míry zabránit dalšímu působení na již odkrytých částech fosílií a je možné zachovat prostorové uspořádání zkamenělin na povrchu horninového vzorku. Proto je tato metoda vhodná v případech, kdy jsou předmětem bádání tafonomické a ekologické vztahy, je zapotřebí zachovat prostorové vztahy mezi elementy větších rozvolněných schránek a koster či je zapotřebí preparovat jen malé části povrchu velkých vzorků. Stejně jako metoda založená na kyselině sírové se i tato metoda neosvědčila v případě, že jsou vzorky rozpraskané nebo u schránek, jejichž stavba již primárně zahrnuje více či méně otevřené strukturní nehomogenity. To je bohu-





**Obrázek 1.** Výsledky aplikace dvou chemických metod na schránky rhynchonelidních ramenonožců z hemipelagických jílovitých vápenců, Úpohlavy u Lovosic, svrchní turon, jednotka Xb $\beta$ . A-B – Aplikace hydroxidu draselného na exemplář druhu *Orbirhynchia reedensis* (Etheridge) – exemplář před aplikací (A) a po 50 minut trvajícím působení KOH (B). Patrný je jak výrazný efekt na sediment, tak negativní vliv na zachování schránky. C-D – Aplikace tenzidu Rewoquat na exemplář druhu *Cretirhynchia minor* Pettitt – exemplář před aplikací (C) a po 24 hodin trvajícím působení tenzidu (D). Na exempláři nejsou patrné žádné nežádoucí účinky metody. a – dorzální (brachiální) pohled, b – frontální pohled

žel i případ především sekundární vrstvy schránky rhynchoneliforních ramenonožců. Metoda byla ovšem již dříve s úspěchem používána k preparaci spiriferidních ramenonožců z mladopaleozoických břidlic (Spencer 1967). Zde zřejmě sehrála pozitivní roli rekrystalizace, která zvýšila odolnost schránek. Další nevýhodou metody je povlak (dosud neanalyzovaných) reziduí, který se tvoří na povrchu preparovaných zkamenělin. Je-li dodržen postup, nejsou-li povrchy vystavovány příliš dlouhému působení hydroxidu, je vrstvička jen velice tenká. Pokusy o odstranění silnějšího povlaku nejsou zatím úspěšné; v řadě případů jsou vysloveně kontraproduktivní (např. ultrazvuk vylamuje jen části povlaku, což vede ještě k dalšímu zhoršení stavu povrchu fosílie).

*Postup aplikace:* Hydroxidy alkalických kovů jsou silné zásady a mají žíravé účinky; proto je třeba dbát opatrnosti a používat ochranné pomůcky. Vzorek před aplikací necháme vyschnout, optimálně jej vysušíme v desikátoru. Větší objemy horniny odstraníme běžnými mechanickými prostředky (viz výše), přičemž dbáme, aby nedošlo k narušení povrchu zkameněliny (optimálně na něm necháme rovnoměrnou vrstvu horniny). Hydroxid, dodávaný v šupinách (KOH) či granulích (NaOH) je nutno rozetřít v třecí misce na prášek. Vzhledem k tomu, že hydroxid je silně hygroskopický, vznikne při vyšší relativní vlhkosti (nad 70%) již během tření v běžných pokojových podmínkách zvodnělá, kašovitá hmota, kterou aplikujeme přímo na vybrané oblasti vzorku. V případě, že není vlhkost vzduchu dostatečná, pokryjeme vzorek vzniklým





**Obrázek 2.** Postup preparace vzorku se zachovaným systémem rourek sabelidního červa *Glomerula plexus* (J. de C. Sowerby), ústřicemi druhu *Gryphaeostrea canaliculata* (J. de C. Sowerby), ostnem phymosomatidní ježovky a kolonií mechovek. Vzorek poskytuje zcela výjimečnou příležitost studia větší části systému sestávajícího z klubek a přímých rourek (Sklenář et al., v tisku). Jednotlivé snímky jsou pořízeny vždy po padesáti minutách aplikace KOH. A – vzorek po první aplikaci s patrnými stopami vibrační jehly. B-C – postupné odkrývání vzorku. V místech prasklin dochází k uvolnění částí rourek. D – vzorek po přilepení uvolněných částí, běleno chloridem amonným



práškem a vodu dodáme pomocí rozprašovače, popř. stříčky. Dbáme přitom na to, aby množství vody bylo co nejmenší – je zapotřebí, aby hydroxid zůstal co nejkonzentrovanejší. Zvláště při aplikaci většího množství hydroxidu je lépe zamezit přístupu vzduchu (např. uzavřením do plastového boxu), abychom zamezili nadměrnému zvlhčení vlivem vzdušné vlhkosti. Hydroxid necháme působit vyšší desítky minut, maximálně hodinu, čímž zamezíme tvorbě silnější vrstvy povlaku. Poté vzorek pečlivě propláchneme v tekoucí vodě, narušenou horninu odstraníme kartáčkem, popř. vodní tlakovou pistolí a vysušíme. Následně aplikaci opakujeme na dosud neodhalené partie vzorku.

*Výsledky aplikace:* Pro preparaci rhynchoneliforních ramenonožců není tato metoda, vhodná, protože způsobuje narušení schránek. Metoda byla testována na schránkách rodů *Cretirhynchia* a *Orbirhynchia* z mikritických jílovitých vápenců a ze slínovců (teplické souvrství, Xb), které před aplikací nejevily nápadnější známky porušení. Na schránkách již po krátké době působení hydroxidu bylo patné narušení (Obr. 1) a při delším působení se zcela rozpadaly v kašovitou hmotu. Zde má zjevně vliv, stejně jako u preparace kyselinou sírovou, především struktura sekundární stěny schránky, tvořená sloupcovitými kalcitovými krystaly orientovanými šikmo k povrchu schránky. Rozpad schránek je ještě zesilován vlivem diagenetického a postdiagenetického porušení schránky a punktace. Naopak se tento postup relativně osvědčil u preparace rourek sabelidních červů rodu *Glomerula*, kde přispěl ke studiu systémů složených z volných rourek a klubek, které tyto živočichové vytvářeli v prostředí měkkého dna (softground; viz přílohu III, fig. 3E). Poměrně dobré výsledky přináší tato metoda také při preparaci pozůstatků serpulidů (resp. spirorbidů – viz přílohu III, fig. 6E), ostnočců, povlékavých kolonií mechovek (*ibid.*) a ústřic (Obr. 2). Nasazení této metody je třeba vždy pečlivě zvážit vzhledem k jejím negativním účinkům, alespoň do té doby, než se podaří najít způsob, jak efektivně odstraňovat reakční produkty z povrchu vzorků.

### 3.1.2.3 Preparace pomocí tenzidu

Tenzidy jsou k preparaci z hornin obsahujících jílovou složku v paleontologické praxi užívány již několik desetiletí. Mají oproti kyselinám a silným alkáliím řadu předností. Hlavní jejich výhodou je, že chemicky nereagují s fosilním materiálem, neovlivňují povrchovou strukturu schránek či koster, zato velmi efektivně rozrušují jílovitou matrix okolní horniny tím, že se váží na povrch jílových částic. Další výhodou je pak to, že tenzid je netoxický a nežíravý; při práci je třeba jen zabránit kontaktu se sliznicemi a pokožkou kvůli jeho dráždivým účinkům.

Dříve byl poměrně často používán tenzid distribuovaný pod obchodním názvem „Quaternary O“, který se však nadále nevyrábí. Tento detergent se uplatňoval především v mikropaleontologii k rozrušování i větších objemů hornin (zvláště pro účely studia

foraminifer, které nebylo možné izolovat pomocí kyselin). Doplnkově byl využíván i k preparaci větších fosilií (např. Zágoršek et Vávra 2000). V paleontologické laboratorní praxi Quaternary O v současnosti nahrazuje kationaktivní tenzid „Rewoquat“ (1-methyl-2-oleyl-3-oleyl-amidoethyl-imidazol methyl sulfát ve směsi s propylenglykolem), využívaný dosud především k preparaci makrofosilií. Během přípravy disertační práce jsem se rovněž podílel na vývoji metodiky využití rewoquatu k velkoobjemovému rozrušování hornin za účelem studia tafocenóz (Jaročowska et al., *v tisku*).

V rámci řešení úkolů spojených s přípravou disertační práce jsem rewoquat využíval k čištění schránek ramenonožců, rourek mnohoštětinatců a dalších zkamenělin z hemipelagické facie svrchního turonu ČKP.

*Postup aplikace:* Nejprve mechanickými prostředky (viz oddíl 3.1.1) v největší možné míře snížíme objem horniny pokrývající vzorek. Pokud je to možné, povrch vzorku důkladně prohlédneme pod binokulární lupou, abychom včas zjistili případné narušení (praskliny), které by během aplikace mohly zapříčinit ztrátu vzorku. Materiál je třeba vysušit, protože voda má negativní vliv na účinnost metody, znehodnocuje rewoquat pro opakované použití (látka se při kontaktu s vodou sráží v rosol) a zvyšuje riziko poškození vzorku kyselými účinky sloučeniny (pH rewoquatu je 4–5). Menší vzorky do rewoquatu ponoříme, u větších vzorků je lépe vzorek rewoquatem jen pokrýt (smočit jej v roztoku či potřít štětcem), čímž zásadně snížíme spotřebu chemikálie. V obou případech je nutno zamezit přístupu vzduchu, resp. zamezit výparu přípravku – u větších vzorků se osvědčují např. sáčky se zipovým uzávěrem, popř. plastové uzavíratelné krabice. Rewoquat obvykle necháme působit 24 hodin. Zvláště u vzorků vykazujících větší porušení je ale lépe dobu aplikace výrazně zkrátit (až na první hodiny), abychom předešli nekontrolovanému rozpadu zkameněliny. Po uplynutí stanovené doby vzorek vyjmeme a důkladně propereme ve vodě. V případě, že se jedná o větší množství malých vzorků, je vhodné přidat ethanol, který snižuje pěnivost a usnadňuje tak vyprání. Vzorky poté necháme stát ve vodě po dobu ca. 24 hodin. Aplikaci je možné několikrát opakovat v kombinaci s čištěním mechanickými prostředky. Účinnost při opakované aplikaci ovšem strmě klesá.

*Výsledky aplikace:* Metoda je ve srovnání s dalšími postupy chemické preparace relativně šetrná a její aplikace jak na rourky mnohoštětinatců, tak schránky ramenonožců přináší dobré výsledky, je-li podíl jílové složky v okolní hornině dostatečně vysoký (optimálně 40% a více). Metoda se ovšem osvědčila i u slínovců až jílovitých vápenců ohářské oblasti s podílem CaCO<sub>3</sub> vyšším než 70%. Zde záleží především na míře rekrystalizace a na charakteru karbonátové složky obecně. Na homogenní karbonátové krusty metoda z principu nepůsobí. Při aplikaci na rourky sabelidních mnohoštětinatců

se negativně projevoval vliv mikrotrhlin, díky kterým se preparované exempláře rozpadaly. Naopak výsledky u serpulidnů a méně narušených schránek brachiopodů, zvláště jsou-li vyplněny makrokrytalickým kalcitem, byly velice dobré (Obr. 1).

## 3.2 Metodika studia vnitřní stavby a ultrastruktury schránek

### 3.2.1 Metody využívané pro zkoumání vnitřních struktur schránek

Pro systematiku ramenonožců, od skupiny rodu až po úroveň tříd, je v současnosti rozhodující především vnitřní stavba jejich schránek. Základy metodiky studia vnitřní stavby schránek se utvářely ve 20. a 30. letech 20. století. Čím dál tím zásadnější roli pak hrálo studium vnitřních struktur schránek za pomoci sériových řezů. Klíčovou, zvláště pro mesozoické ramenonožce, je v tomto ohledu práce Muir-Wood (1934), ze které vychází moderní praxe studia vnitřní morfologie schránky, její dokumentace, respektive způsob prezentace, stejně jako základní terminologie. Jednotlivé řezy byly v této době pořizovány ručně, sbrušováním v sádře zalitých schránek na skle pokrytém karborundovým abrazivem, popř. na karborundových deskách. Sledování kroku (tj. vzdálenosti mezi jednotlivými plochami řezu) se provádělo pomocí posuvného měřidla během broušení. Jednotlivé řezy byly fotografovány či překreslovány pomocí kreslicích zařízení. Podstatné vylepšení postupu přinesla metoda pořizování otisků do nitrocelulózy nanášené v roztoku (Fenton 1935), později dále zdokonalená použitím acetylcelulózových fólií (tzv. „dry-peel technique“; Sternberg et Belding 1942). Tato technika umožnila vysoce přesnou a, jak se později ukázalo, i relativně trvanlivou dokumentaci celých sérií řezů. Navíc do značné míry dovoluje i studium ultrastruktury schránky, podobně jako je tomu u výbrusů, ovšem v celé sérii řezů a s mnohem menšími náklady. Dalším podstatným pokrokem pak bylo zavedení přístrojů umožňujících přesné sledování kroku. V tomto ohledu je rozhodující Croftem vyvinutý přístroj pro rotační zbrušování (Croft 1950), nahrazovaný později v některých laboratořích strojově poháněnými brusnými zařízeními, obvykle modifikovanými přesnými soustruhy. Zásadní při zhotovování sériových řezů je orientace schránek, při níž je vhodné dodržovat jednotný postup (Sandy 1986).

Hlavní nevýhody výše shrnuté metody – její časová náročnost a destruktivita – vedly v posledních dvou desetiletích k některým inovacím za použití moderních technologií. Řada badatelů při použití tradiční metodiky nahrazuje relativně náročné snímání acetátových otisků digitálními snímky nábrusů. Detaily ultrastruktury bývají pak snímány zvláště, pomocí SEM. Tento postup se však z více důvodů příliš neosvědčuje: zpravidla nebývají dostatečně podchyceny změny ve struktuře schránky

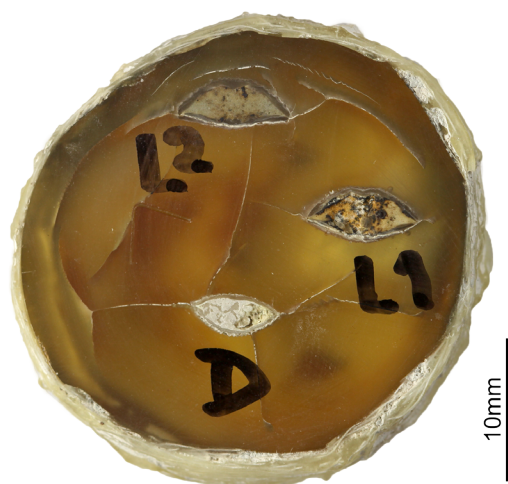
a na fotografiích obvykle nejsou jednoznačně zachycena rozhraní mezi jejími strukturálními vrstvami (primární/sekundární). Především ale na makrofotografiích často nejsou dobře rozlišitelná z hlediska taxonomie zásadní rozhraní mezi jednotlivými částmi schránky (např. zubové lišty/druhotná výplň umbonálních komor, zámkové zuby/zámkové jamky). Kromě posledně uvedeného nedostatku k nepřesnostem při rekonstrukci vnitřní morfologie schránky dochází díky častému prosvítání jak stěny schránky, tak výplně. Na skresleném řezu je pak vyobrazena struktura, kterou dokumentovaná rovina řezu ve skutečnosti dosud neprotíná. Bez použití acetátových otisků je v řadě případů velmi obtížné i samotné rozlišení výplně od schránky, je-li barevný kontrast malý. S tímto problémem se badatelé potýkali ještě před érou digitální fotografie. Bylo vyvinuto několik metod k zvýšení kontrastu, jako je žihání schránek v plynovém kahanu (Muir-Wood 1934) nebo žihání po napuštění roztokem sacharózy (Owen 1954). Hlavním problémem těchto postupů je znehodnocení schránky pro studium její ultrastruktury.

Po roce 2000 je k studiu vnitřních struktur schránky ramenonožců stále častěji využívána počítačová rentgenová mikrotomografie (např. Hagadorn et al. 2001, Pakhnevich et al. 2010, Motchurova-Dekova et Harper 2010, Blazejowski et al. 2012). K snímání vnitřních struktur ramenonožců slouží jak kompaktní rentgenová zařízení typu SkyScan (XMT), tak i zařízení využívající záření urychlovače částic (synchrotron, SRXMT). Ve srovnání s klasickou metodou sériových řezů má mikrotomografie řadu zjevných výhod. První a hlavní výhodou je její nedestruktivní charakter. Může tedy být využita pro zkoumání dříve popsanych originálů a typového materiálu, stejně jako k dokumentaci vnitřní stavby samotných nových typových exemplářů (u klasické metody bylo vždy nutné použít jiný exemplář, což představuje problém při stanovování holotypu). Další nespornou výhodou je možnost získání série řezů v různých orientacích z jediného exempláře, stejně jako jinak značně obtížné pořízení virtuálních 3D modelů. V neposlední řadě představuje využití těchto technologií dnes velkou časovou úsporu. I přes dynamický vývoj techniky a její stále širší využití v paleontologii však výsledky mikrotomografie v řadě ohledů za klasickou metodou sériových řezů pokulhávají. Předně, zvláště XMT, vyžaduje značný strukturální kontrast či kontrast v prvkovém složení. Tak např. mikrotomografie exemplářů jejichž schránka je kalcitová a v jejichž výplni převládá kalciumkarbonát, obvykle neposkytují výsledky dostatečné pro taxonomické závěry. Stejně tak jsou problematické exempláře v jejichž výplni jsou zastoupeny sloučeniny kovů (u paleontologického materiálu nejčastěji sulfidy a oxidy železa), jež cloní používané záření (Pakhnevich 2010). Tyto limity metodu pro drtivou většinu materiálu z české křídové pánve dis-

kvalifikují. Dalším problémem je nemožnost odlišit hmotu kalcitových krystalů, jež obvykle pokrývají či částečně zastupují vnitřní struktury. Mikrotomografie rovněž dosud neumožňuje studium ultrastruktury schránky a jen vzácně bylo u fosilních exemplářů možné touto metodou dokumentovat mikrostruktury jako jsou kanály, endopunky a pseudopunky ve stěnách schránek (Pérez-Huerta et al. 2009, Pakhnevich 2010). V neposlední řadě nejsou mikrotomografické přístroje dosud v České republice na paleontologických pracovištích k dispozici a jejich využití je tak v praxi poměrně obtížné a nákladné.

### 3.2.2 Použitá metodika a její inovace

Při naplňování cílů dizertační práce byla použita klasická metodika sériových řezů v podobě popisované Agerem (1965), která byla v některých ohledech modifikována. Za pomoci procházejícího světla byly vybrány schránky, jejichž výplň neobsahovala větší podíl makrokrytalického kalcitu či sulfidů železa. Vybrané schránky byly detailně dokumentovány prostředky digitální makrofotografie a pomocí rychletvrdnoucího kyanoakrylátového lepidla orientovaně přilepeny vrcholovou částí k pružné plastové podložce (*sensu* Sandy 1986). Následně byly zalaty do válcového žetonu z epoxidové pryskyřice (Obr. 3). Epoxid, dnes používaný většinou badatelů, vykazuje oproti dříve užívané sádře větší mechanickou odolnost a zároveň zamezuje



**Obrázek 3.** Epoxidový žeton se třemi zalitými schránkami ramenonožce *Gyrosoria lata* (Etheridge) – terminální příčné řezy, vedené anteriorně od prstence opor lofoforu. Trhliny v epoxidu vznikají při dlouhodobém působení acetonu během snímání žetonu z nosiče.

průsaku kyseliny (viz níže) leptající vnější povrch sbrušované schránky. Navíc, vzhledem k jeho průhlednosti, je možné i zpětně kontrolovat orientaci exemplářů vůči rovině broušení a její pozici vůči schránce. Exempláře byly ve většině případů zalaty po několika kusech (3–4), což umožnilo výrazné urychlení postupu. Vytvrzený žeton byl syntetickým lepidlem (chemoprenem; ten umožňuje po ukončení řezání sejmou-

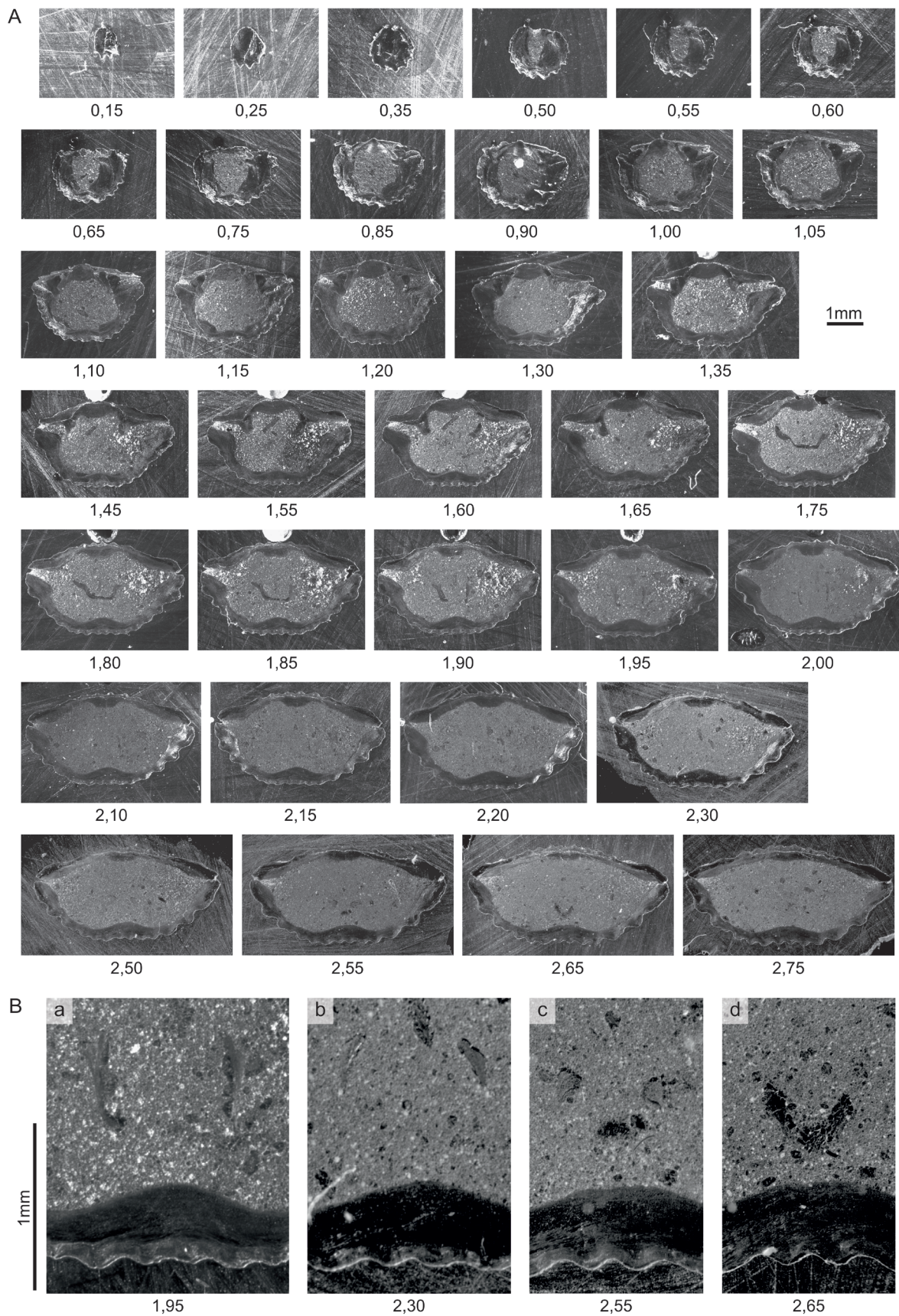


tí žetonu za pomoci acetonu) přilepen k nosiči Croftova broušicího přístroje. Jako brusivo byl oproti běžně používanému práškovému karborundu použit voděodolný brusný papír, přilepený na skle. Tato modifikace postupu usnadňuje práci a zároveň zvyšuje přesnost. Pro běžnou práci byla používána frakce brusiva 600, v některých případech 200 či 800 a 2000 v případech, kde bylo zapotřebí přesnější podání ultrastruktury a pro předleštění pro studium pomocí SEM. Brusný materiál byl pravidelně vyměňován. Vzdálenost řezů, kontrolovaná pomocí mikrometrického šroubu Croftova přístroje, byla 50  $\mu\text{m}$ . Dokumentovány byly obvykle řezy s krokem 100  $\mu\text{m}$ , v některých případech 50  $\mu\text{m}$ , s ohledem na řezem zastižené části vnitřních struktur. Po sbroušení byla řezná plocha po dobu dvou minut vystavena působení 2% kyseliny chlorovodíkové a otisknuta do acetátové fólie (acetylcelulóza), která byla okamžitě fixována mezi podložní a krycí sklo, aby bylo zabráněno nežádoucí deformaci. Vybrané řezy byly naleštěny (karborundum frakce 2000, mikropolit), leptány HCl, pokoveny a snímány pomocí SEM (JEOL-6380LV, HITACHI S-3700N) za účelem detailního studia ultrastruktury. Takto připravené série (Obr. 4A) acetátových otisků byly nasnímány pomocí stereomikroskopu (Olympus SZX-12), osazeného digitální kamerou (Olympus DP-72). Obvyklé snímání v procházejícím šikmém světle jsem nahradil snímáním v odraženém světle na černém pozadí. Dopadá-li světlo pod velmi šikmým úhlem (do 10°) má při tomto způsobu snímání výsledný obraz výrazně vyšší kontrast. Hlavní předností tohoto postupu, je skutečnost, že je možné velmi dobře odlišit krystaly kalcitu pokrývající povrch studovaných struktur či zastupující některé části schránky (Obr. 4B). Vybrané řezy byly následně skresleny do vektorové perokresby pomocí programu CorelDraw (viz Sklenář et Simon 2009, figs. 4, 5 a 10).

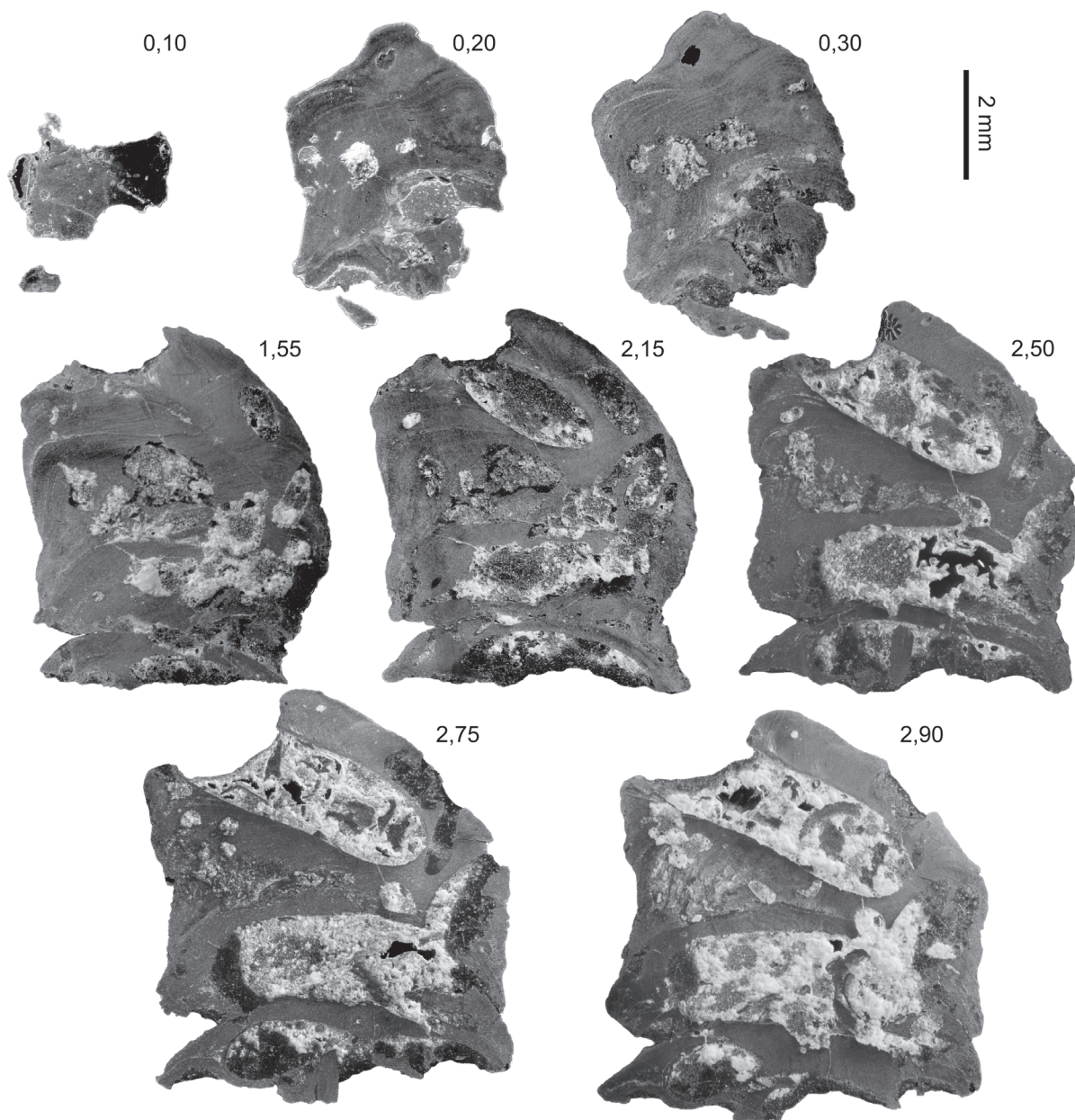
Kromě obvyklé aplikace výše popsané metody na ramenonožce byl tento postup s úspěchem využíván rovněž pro studium vnitřní stavby rourek serpulidních rournatců rodu *Laqueoserpula* (Obr. 5; Sklenář 2010b, Jäger et al., v přípravě), kde přispěly k poznání způsobu stavby rourky serpulidem a její mikrostruktury.

**Obrázek 4** (následující strana). Série příčných řezů schránkou ramenonožce *Gyrosoria lata* (Etheridge), Úpohlavy u Lovosic, svrchní turon, dokumentovaná pomocí acetátových otisků („dry-peel“). A – kompletní série acetátových otisků. B – výřezy z vybraných otisků série ukazující detaily utváření opor lofoforu: a – svislé lamely distálního prstence, b–c – roubíkovité lamely prstence klesající ke dnu pedikulární misky, d – anteriorní konec prstence se středovým, pedikulárně orientovaným prohnutím. Výrazně tmavší jsou rekrystalizované partie a narůstající kalcitové krystaly. Čísla udávají vzdálenost od posteriorního konce schránky [mm].







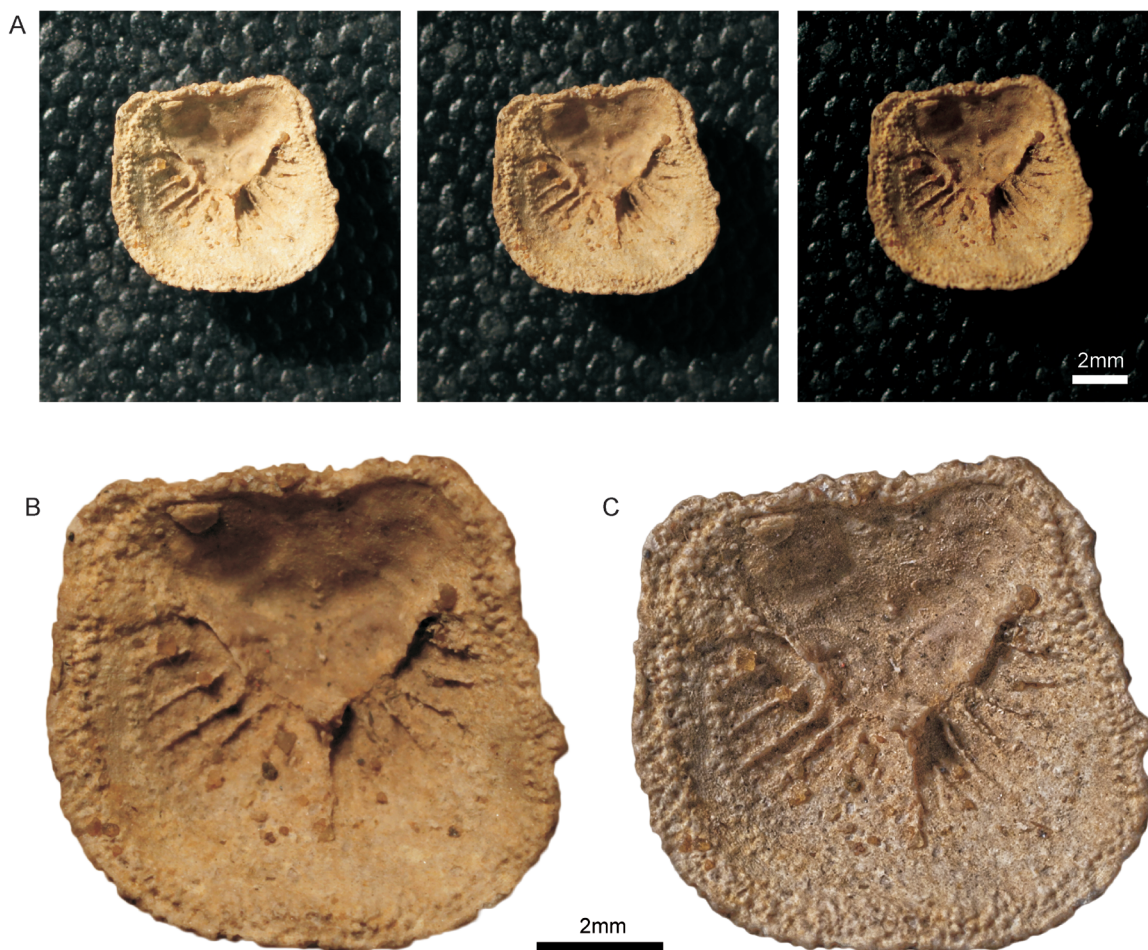


**Obrázek 5.** Série řezů rourkou serpulidního rournatce rodu *Laqueoserpula*, Skalka u Velimi, spodní turon. Rovina řezů je paralelní se svislou středovou rovinou orálního konce rourky. Série řezů odhaluje stavbu rourky a současně umožňuje studium její struktury. Za povšimnutí stojí zjevná redistribuce materiálu rourky ve starších partiích, kde zřejmě za života organismu dochází k postupnému odbourávání vnitřních stěn rourky. Čísla udávají vzdálenost od vnějšího povrchu rourky [mm].

### 3.3 Zobrazovací metody

Pro dokumentaci studovaných a publikovaných exemplářů jsem využíval digitální optickou makro- a mikrofotografii a skenovací elektronový mikroskop (SEM).

Makrofotografie byly pořizovány pomocí zrcadlovek Canon EOS 5D a 600D a makroobjektivů o ohniskové vzdálenosti 50 a 100 mm, mikrofotografie pomocí



**Obrázek 6.** Fotografická dokumentace typového exempláře *Ancistrocrania gracilis* (Münster in Goldfuss) ze sbírek Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Mineralogie v Mnichově za pomoci metody HDR. A – série snímků v přeexpozici, normální expozici a podexpozici. B – snímek pořízený obvyklým makrofotografickým postupem. Nápadný je relativně nízký reliéf a nižší celková ostrost způsobená vysokou clonou. C – HDR obrazový výstup složený ze série snímků. Vysoké hloubky ostrosti bylo dosaženo kombinací se skládáním snímků v ose Z.

stereomikroskopu (Olympus SZX-12) osazeného digitální kamerou (Olympus DP-72). Většina snímaných vzorků byla před snímáním pobělena chloridem amonným.

Kromě běžné fotografie jsem v řadě případů s úspěchem využíval postup, obvyklý spíše ve výtvarné digitální fotografii, známý pod zkratkou HDR (High Dynamic Range; Obr. 6). Jedná se o současné snímání série snímků (většinou tří) a to při normální expozici a dále v pod- a přeexpozici. Snímky jsou následně pomocí grafického softwaru složeny v jeden. Díky tomuto postupu je možné pořídit snímky se správnou expozicí jak v temných, tak nasvícených oblastech snímku. Správně provedenými úpravami je možné dosáhnout zvýraznění povrchového reliéfu, jehož by jinak, bez



pobělení chloridem amonným, nebylo možné dosáhnout. Tato metoda je velice užitečná především při pořizování studijních snímků a to zvláště u materiálu uloženého ve veřejných sbírkách, který z různých důvodů není možné pobělit (nebezpečí kyselého působení kyseliny chlorovodíkové, vznikající při nanášení chloridu amonného, restrikce a nedostatečné zázemí v řadě institucí). Navíc, na rozdíl od pobělování, je tento postup využitelný i v případě, kdy je zapotřebí kromě morfologie dokumentovat i barvu exempláře.

Zvláště mikrofotografické snímky, u kterých je obvykle obtížné dosáhnout dostatečné hloubky ostroty, byly často pořizovány pomocí postupu skládání v ose Z. V tomto případě je za otevřené clony pořizena sekvence snímků s postupným posunem ve svislém směru. Ty jsou následně složeny pomocí speciálního softwaru v jeden obraz. Pro skládání sérií snímků jsem používal bezplatně dostupný program „Combine ZP“ vytvořený A. Hadleyem (<http://www.hadleyweb.pwp.blueyonder.co.uk/>).

Pro elektronovou mikroskopii byly postupně využívány tři typy skenovacích elektronových mikroskopů (JEOL-6380LV, HITACHI S-3700N a ESEM XL30).

## **4 Stručná charakteristika skupin Brachiopoda a Polychaeta**

Skupiny, které představují hlavní předmět této studie – ramenonožci a mnohoštětinatci – jsou si v celé řadě ohledů velmi blízké, což reflektuje i současná zoologická systematika, která Polychaeta (v rámci skupiny Annelida) stejně jako Brachiopoda řadí do skupiny Lophotrochozoa (spolu s měkkýši a dalšími skupinami prvoústých; Telford 2013). V tomto oddíle je podána stručná charakteristika obou skupin se zvláštním zřetelem k vlastnostem, které je spojují, ať již se jedná o jejich pozici v současných fylogenetických modelech, některé funkčně morfologické rysy či ekologii a životní strategie.

### **4.1 Taxonomická pozice obou skupin a jejich fylogeneze**

#### **4.1.1 Fylogenetická afinita**

Některé morfologické podobnosti obou skupin, jako je především tvorba chitinných štětů, svou stavbou navzájem velice blízkých, vzbudily pozornost již u dřívějších badatelů (Morse 1902). Morse (1870) dokonce řadil Brachiopoda do skupiny Annelida na základě podobnosti nejen štětů (zřejmě ve skutečnosti homoplasie), ale i řady dalších znaků v anatomii měkkých částí těla.

Brachiopoda byla později zařazena spolu se skupinami Ectoprocta, Entoprocta a Phoronida mezi Lophophorata (Emig 1977; umělá skupina vymezená na základě vějíře

chapadel umístěných okolo ústního otvoru – lofoforu), která se v pozdějších fylogenetických představách stala bazální skupinou druhoústých. Některé morfologické a embryologické znaky vyvolávaly jistou pochybnost o jejich deuterostomátním charakteru a téměř všechny pozdější molekulárně založené studie ramenonožce zařadily jednoznačně k prvoústým (viz např. Lüter et Bartolomaeus 1997, Cohen 2006, Sperling et al. 2011).

Dřívější zařazení annelidů do blízkosti členovců (tvořících dohromady „Articulata“; nezaměňovat se starším označením pro Rhynchonelliformea) bylo v posledních letech vyvráceno a pro členovce spolu s dalšími skupinami vyznačujícími se ekdysí (svlékáním během růstu) byla vytvořena skupina Ecdysozoa (Schmidt-Rhaesa et al. 1998) silně podporovaná výsledky molekulárních analýz (např. Zrzavý et al. 1998, Larget et al. 2005). Ve fylogenetických modelech se tak kroužkovci (alespoň někteří, včetně mnohoštětináčů) a ramenonožci postupně navzájem přibližují. Někteří autoři dokonce docházejí k závěru, že kroužkovci tvoří spolu s ramenonožci skupinu sesterskou měkkýšům (Larget et al. 2005). Možnost existence takové skupiny (respektive vývojové větve) již dříve implikovala představa halkieridních předků obou skupin, jakkoliv byla později korigována (viz 4.1.2).

#### **4.1.2 Brachiopoda**

Oproti mnohoštětináčům (viz 4.1.3) je systematika a fylogeneze kmene Brachiopoda výrazně stabilnější a o mnoho lépe paleontologicky doložená. Morfologické znaky známé z fosilního záznamu (především u rhynchoneliformních ramenonožců) jsou z velké části shodné se znaky používanými v neontologické systematice (struktura a chemismus schránky, morfologie ramenních opor, perforace schránky), nebo umožňují aproximativní srovnání (rekonstrukce morfologie lofoforu na základě utváření jeho opor, u některých skupin výztuhy lofoforu a pláště tvořené jehlicemi z uhličitanu vápenatého, svalové vtisky, plášťové kanály).

Fosilní záznam je velice bohatý a sahá hluboko do spodního kambria (oddělení terreneuv). První linguliformní i rhynchoneliformní schránky se objevují téměř současně již v „atdabanu“ a velice pravděpodobní předchůdci se vyskytují již v „tommotu“ („small shelly fauna“; obě jednotky byly zrušeny a stratigrafie spodního kambria není dořešena), což z ramenonožců činí kmen s nejhluběji paleontologicky zřetelně doloženou fylogenezí vůbec (více viz Williams et Carlson 2007). Zajímavé je, že molekulárně-biologicky absolutně datované rozštěpení linguliformních a rhynchoneliformních ramenonožců (ca. 547mil. let; Sperling et al. 2011) jen mírně předchází první známé fosilie zástupců obou skupin. Vznik hlavní apomorfie ramenonožců – symetrie schránky podle podélné středové roviny orientované kolmo na komisurální rovinu – je vysvětlován sblížením zadní a přední části břišní strany u společného předka (Nielsen 1991). Tomu nasvědčuje celá řada znaků, včet-

ně prohnutí trávicí trubice u linguliformních a rhynchoneliformních zástupců. Za tohoto společného předka považovali Morris et Peel (1995) živočicha z okruhu raně kambrických halkierií a tato teorie po deset let dominovala fylogenetickým modelům. Halkieridy výše uvedení autoři navíc považovali za kořenovou skupinu kroužkovců (Annelida). Podle aktuálního stavu poznání je *Halkieria* sama silně odvozený měkkýš ze skupiny zřejmě sesterské k třídě Polyplacophora (Diplacophora; Vinther et Nielsen 2005). Navíc je téměř současná některým tommotiidům dnes kladeným jako kořenová skupina (stem group) na bázi kmene Brachiopoda (Skovsted et al. 2009).

Ohledně monofylie kmene Brachiopoda panuje poměrně pevný konsensus. Silně ji podporují jak morfologické studie, tak i výsledky komplexních molekulárních analýz, které se opírají o velké objemy dat, stále častěji kombinovaných s morfologickou analýzou (Sperling et al. 2011). Hlavní problém představuje zařazení skupiny Phoronida (chapa-dlovky), kterou celá řada molekulárních studií klade dovnitř kmene, do blízkosti spíše linguliformních než rhynchoneliformních ramenonožců (často spolu s craniiformními ramenonožci, čímž by znovu de facto vznikly sesterské skupiny „Inartikulata“ a „Articulata“; např. Cohen et Weydman 2005, Santagata et Cohen 2009). Větší část badatelů (zvláště kombinují-li výsledky morfologických a molekulárních analýz) klade Phoronida mimo Brachiopoda jako jejich sesterskou skupinu: obě dohromady tvoří podle této koncepce samostatnou skupinu někdy označovanou jako tzv. „Brachiozoa“ (Hausdorf et al. 2010).

Podle v současnosti platné taxonomie (Kaesler 2000) se rozlišují tři podkmeney Linguliformea, Craniiformea a Rhynchonelliformea, jejichž vnitřní monofylie je zřetelná jak z morfologicky, tak i molekulárně podložených studií (Williams et Carlson 2007). Podle řady badatelů tvoří Linguliformea a Craniiformea dohromady sesterskou skupinu rhynchoneliformeí (Williams et Carlson 2007, Sperling et al. 2011). Craniiformea byla však také naopak dávána do blízkosti rhynchoneliformeí (mj. na základě podobnosti lecitotrofních larev a složení schránky). Pozice skupiny Craniiformea, která se objevila relativně pozdě – až na začátku ordoviku – je nadále značně problematická, tím spíše, že zástupci skupiny postrádají jednu ze základních plesiomorfii ramenonožců, tj. stvol, během celé ontogeneze. Výrazně se navíc odlišuje ranou ontogenezí od obou dalších podkmenů, absencí zámku od rhynchoneliformních a chemismem schránky od linguliformních zástupců kmene. Molekulární data v řešení problému pozice tohoto podkmene zatím příliš nepomohla (Sperling et al. 2011).

V české křídové pánvi byli zaznamenáni zástupci všech tří podkmenů se zdaleka největší druhovou pestrostí a hojností u zástupců podkmene Rhynchonelliformea (viz následující oddíl), zatímco nálezy linguliformních ramenonožců jsou velice vzácné a obvykle značně diskutabilní.

### 4.1.3 Polychaeta

V současnosti platná taxonomie skupiny (třídy) Polychaeta (mnohoštětinatci) je založena především na měkkých tělních částech (zvláště na morfologii hlavové části, na členění posteriorní části těla a parapodií). Z pevných částí mají význam štěty a víčka (u serpulidů), které se ovšem zachovávají, ve srovnání s rourkami, v paleontologickém záznamu relativně zřídka a v asociaci s rourkami zcela výjimečně (štěty rournatců v přímé asociaci s rourkou nebyly dosud objeveny vůbec). Tento přístup spolu s postupy molekulární biologie je v paleontologii neaplikovatelný a používaný zoologický systém je tak v řadě případů s paleontologickým materiálem značně nekompatibilní. To znesnadňuje taxonomii vymřelých zástupců stejně, jako srovnání reálných evolučních drah s výsledky čistě neontologicky podložené fylogenetiky (kladistiky).

Formálně tato skupina patří do kmene Annelida (kroužkovci), který byl v podobě blízké pozdější koncepci prvně formulován Lamarckem (1818; termín sám je ovšem starší, Lamarck jej prvně užil v roce 1802). Fylogenetické modely a s nimi úzce spojená taxonomie skupin řazených mezi kroužkovce, stejně jako vztahy kroužkovců vůči jiným skupinám (Arthropoda, Mollusca, „Lophophorata“) prodělávají především v posledních dvou desetiletích bouřlivý vývoj. Výsledkem tohoto vývoje je zatím rozpad skupiny do mnoha kládů nejasné systematické pozice – annelida a podstatná část jejich podskupin jsou z původních velkých kmenů v poslední době jedinou skupinou se zcela nejasnou základní fylogenetikou. Podle výsledků četných morfologických i molekulárních analýz je tato skupina polyfyletická a jako taková zřejmě zcela umělá (Rousset et al. 2007, Zrzavý et al. 2009).

Sama třída Polychaeta na tom není o mnoho lépe a jako pravděpodobně polyfyletická (např. Rousset et al. 2007) nemá zřejmě fylogenetické opodstatnění. Podle přijímaného členění existuje více jak 80 čeledí (Fauchald et Rouse 1997), které jsou v současnosti řazeny do tří základních (provizorních) skupin, formálně podtříd. První skupinou jsou Acikulata (acikulovci; spadající jako vagrantní červi mezi dřívější „Errantia“), Scolecida (pískovníci) a Canalipalpata (rournatci; česká terminologie viz Zrzavý 2006). V české křídové pánvi dosud zaznamenané rody spadají do podtřídy Canalipalpata. Canalipalpata zřejmě rovněž nepředstavují monofyletickou skupinu z hlediska morfologicky založené fylogenetiky (Rouse et Fauchald 1997), tím méně z hlediska fylogenetiky molekulární (Rousset et al. 2007). Z jejich tří řádů (Spionida, Sabellida a Terebellida) se pak v české křídové pánvi vyskytují jen dva a to Sabellida (zastoupený čeledmi Sabellidae a Serpulidae) a Terebellida (čeleď Terebellidae).

## 4.2 Anatomie, funkční morfologie, ekologie a životní strategie

V tomto oddílu je podán stručný souhrn základních charakteristik obou skupin s tím, že důraz je kladen na vlastnosti, které jsou společné oběma skupinám, mají podstatný vliv na jejich ekologii a mohou být zásadní z hlediska paleontologického zhodnocení jejich výskytu v tafocenózách. Vzhledem k tomu, že z české křídové pánve (ČKP) jsou ze třídy Polychaeta dosud známi jen zástupci výše uvedených skupin podtřídy Canalipalpata (Serpulidae, Sabellidae, Terebellidae), omezuje se charakteristika mnohoštětinatců na ně.

Zástupci skupin Brachiopoda i Polychaeta mají coelom a jsou bilaterálně symetričtí. Všichni ramenonožci, sabelidi a serpulidi jsou bentickými filtrátory suspense a jsou sesilní. Výjimku představují mezi ramenonožci lingulidi, kteří jsou schopni aktivního pohybu a hrabání v nezpevněném substrátu; mezi mnohoštětinatci pak terebelidi, kteří žijí sice přisedle, ale jsou schopni opouštět rourky, volně se pohybovat a jejich potravní strategie jsou rovněž pestřejší (Fauchald et Jumars 1979). U obou skupin se vyskytují jak gonochoristi, tak i hermafroditi. U mnohých rournatců byl zjištěn proterandrický hermafroditismus, některé skupiny (Spirorbinae) jsou hermafroditické simultánně (Kupryianova 2001).

Ramenonožci i rournatci vytvářejí pevný vnější kryt měkkého těla. U ramenonožců je tímto krytem schránka sekretovaná při komisuráním okraji dvouchlopněvého pláště. Ta se u jednotlivých podkmenů zásadně liší stavbou i chemickým složením. Linguliformea vylučují organofosfatickou schránku složenou z apatitu a mukopolysacharidu, případně kolagenu, kombinovaného s vrstvami chitinu. Craniiformea vytvářejí laminární schránky tvořené kombinací kalcitu granulárního a rhomboedrického v kombinaci s bílkovinnou složkou (Cusack et Williams 2001). Rhynchonelliformea tvoří dvou až třívrstvé, kalcit-proteinové schránky pokryté periostrakem. Vnější (primární) vrstva je granulární, sekundární vrstva je tvořena sloupcovými, šikmo ukloněnými krystaly kalcitu, oddělenými vrstvami proteinu; třetí vrstva tvořená prizmatickým kalcitem se vyskytuje jen u terebratulidních a některých terebratelidních a megathyridních ramenonožců (Williams 1997). Ultrastruktura, především morfologie krystalů tvořících sekundární vrstvu schránky, je v kombinaci s dalšími morfologickými znaky u některých skupin v současnosti považována za významný taxonomický znak (zvláště u řádu Rhynchonellida). Schránka je vylučována zároveň oběma chlopněmi, obě misky se tvoří současně s výjimkou kraniiformních ramenonožců, kteří těsně po metamorfóze zprvu vylučují jen horní misku schránky, dolní bývá často nestejnocenná, nezřídka tvořena jen periostrakem (Nielsen 1991, Cusack et Williams 2001).



Rournatci vytvářejí rourku, která není pevně spojena s tělem a někteří ji mohou dokonce několikrát za život opustit (*Terebellida*). Mineralizované rourky vylučují jen *Serpulidae*, jediný rod třídy *Sabellidae* (tj. *Glomerula*) a některé druhy čeledi *Cirratulidae* (Vinn et al. 2008a). Rourka, tvořená v tomto případě mukopolysacharidem a uhličitánem vápenatým je vylučována specializovanými žlázami, umístěnými v přední části těla. Její struktura, která byla v posledních letech předmětem intenzivního studia, může být i velice komplexní a stěna rourky se může skládat až ze čtyř strukturně odlišných vrstev (Vinn et al. 2008b). Uhličitán vápenatý se vyskytuje jak v podobě kalcitu, tak i aragonitu a je spíše pravidlem, že v rource – obvykle v jediné vrstvě rourky druhu – jsou zastoupeny obě modifikace.

Filtrační ústrojí obou skupin je odlišného původu, jedná se tedy o pouhou funkční analogii; nicméně morfologická konvergence, zvláště mezi ramenonožci a serpulidy je velice nápadná. U ramenonožců se setkáváme s velice pestrou škálou filtračních ústrojí (lofoforů) od prostého trochlofu (prstence), který vytvářejí všichni zástupci skupiny při metamorfóze, až po vysoce odvozená složitá filtrační ústrojí jako je spirolof (*linguliformea*, *craniiformea*) či plektolof, typický pro dospělé terebratulidů. Základem je vždy bilaterálně symetricky uspořádaný pár otevřených kanálků, v celé délce z obou stran obklopený chapadélky. Celé ústrojí je pokryto brvami, které zajišťují pohyb částic potravy směrem ke kanálku a kamálkem dále směrem k ústům. Pohyb brv v celém ústrojí zároveň vyvolává proudění vody nasávané z vnějšku do plášťové dutiny a přefiltrované zase ven. Schránka tak živočichu umožňuje oddělovat proudy vody s živinami a vody již přefiltrované a spolu s morfologií lofoforu poměrně efektivně bránit vstupu příliš velkých částic či nežádoucích organismů do plášťové dutiny.

U serpulidů, sabelidů i terebelidů tvoří filtrační ústrojí (branchiální korunu) přeměněné párové příústní přívěsky, tzv. prostomiální palpy. Jedná se znovu o bilaterálně symetrický orgán, tvořený párovými laloky s otevřeným středovým kanálkem sbíhajícím k ústům. Kanálek je obklopen raménky (*radioly*), nesoucími řady pinulí. Pinule fungují podobně jako chapadélka ramenonožců – zachycují mikroskopickou potravu a odvádějí ji do středového kanálu raménka, odkud se hlavním kanálem dostává k ústům. U některých serpulidů (*Spirobranchus*) se vytvořil komplexnější filtrační aparát ve tvaru párové trochospirály, vzdáleně podobný spirolofu. Efektivita těchto filtračních ústrojí je u rournatců často zvyšována dalšími prvky – u zástupců *Sabellidae* a *Terebellida* je filtrační ústrojí často doplněno blanou, zvětšující plochu filtračního vějíře. Na rozdíl od lofoforu ramenonožců není branchiální koruna během filtrování nijak chráněna a stává se častou kořistí predátorů, jako jsou ryby a korýši; většinou však ztráta není letální a koruna do několika dní regeneruje (Kupriyanova et al. 2001). Filtrační ústrojí některých serpulidů je po zatažení koruny do rourky chráněno víčkem, umístěným na specializovaném rameni.

Dalším morfologickým znakem, který obě skupiny značně sblížuje, je přítomnost štětů (setae nebo chaetae), jakkoliv se pravděpodobně rovněž jedná o homoplasii. U obou skupin jsou štěty vytvářeny obdobným způsobem. Středová část, tvořená snopcem dlouhých vláken, je vylučována mikrokly jediné buňky – chaetoblastu, umístěného na dně váčku, vzniklého vchlípením ektodermu. Vnější, povrchová vrstva je pak doplňována specializovanými buňkami umístěnými na stěnách váčku (Lüter 2007, Hausen et Bartolomaeus 1998). Štěty u obou skupin jsou bílkovinné povahy, ovšem u ramenonožců jsou tvořeny keratinem, zatímco u mnohoštětinatců chitinem (Lüter 2007, Hausen 2005). Ve srovnání s velmi rozdílnými štěty mnohoštětinatců jsou štěty ramenonožců relativně uniformní. U obou skupin se štěty objevují již v larválním stadiu (chybí u lingulidů a *de facto* u všech linguliformeí; Lüter 2007). Rovněž se vyskytují u naprosté většiny všech postmetamorfních stádií kmene *Brachiopoda* (s výjimkou *Thecideida* a dvou recentních zástupců skupiny *Terebratelloidea*) a všech dospělců výše uvedených rournatců. Fosilní nálezy asociovaných štětů jsou u ramenonožců velice vzácné a u rournatců nejsou známy vůbec (Merz et Woodin 2006). U larev obou skupin mají štěty ochrannou a obvykle sensorickou funkci. Slouží často také k stabilizaci a orientaci larvy při přisedání k podkladu před zahájením metamorfózy. U dospělců ramenonožců je jejich funkce zřejmě především sensorická, u lingulidů dlouhé štěty slouží jako pažení vstupních a výstupních šachtic při filtrování pod povrchem nezpevněného sedimentu. Rournatcům v dospělosti slouží především k uchycení v rource a k pohybu v ní.

Z hlediska paleoekologie a distribuce zástupců obou skupin v paleospolečenstvech je podstatný charakter a etologie jejich larev, jako dispersního stádia. Larvy prokazatelně náležící fosilním zástupcům obou skupin neznáme. Nicméně pro období svrchní křídy je pravděpodobně oprávněný aktuologický přístup. Na typ larev fosilních skupin ramenonožců je také možno usuzovat z velikosti protegula, mineralizovaného již během embryonálního, respektive larválního vývoje. Zdá se, že celá řada skupin měla původně planktotrofní larvy a larvy lecitotrofní se v minulosti vyvinuly několikrát jako nová adaptace (Carlson 2007). Termín „planktotrofní larva“ je zde u ramenonožců použit pro jednoduchost, i když je poněkud zavádějící: u lingulidních ramenonožců k metamorfóze dochází ještě před líhnutím a u discinidních k metamorfóze dochází před přisednutím k substrátu (Lüter 2007). Planktotrofní larvy mají větší disperzi a řada taxonů s těmito larvami má velký areál rozšíření. Některé druhy jsou dokonce kosmopolitní. Lecitotrofní larvy naproti tomu obvykle přisedají v řádu minut či prvních hodin; jen u druhů obývajících chladné vody v polárních oblastech může být období larválního stádia podstatně delší (Peck et al. 2001). Z dnešních ramenonožců mají lecitotrofní larvy všichni zástupci podkmenů *Craniiformea* a *Rhynchonelliformea*. U serpulidů se obvykle vyskytují typické planktotrofní larvy, trochofory. Dnešní sabelidi, řada serpulidů, a všichni zástupci jejich podčeledi *Spirorbinae* (v ČKP hojně rozšíření) mají

larvy lecitotrofní (Kupryianova et al. 2001). S lecitotrofií je u obou skupin zpravidla spojena určitá forma péče o potomstvo. U ramenonožců se larvy obvykle vyvíjejí v plášťové dutině, na lofoforu, avšak thecideidní a někteří terebratulidní ramenonožci vytvářejí zvláštní, více či méně uzavřené vaky (tzv. „brood pouches“; Hoffmann et Lüter 2009, Kaulfuss et al. 2013), které se projevují i v morfologii schránky a jsou tak doložitelné u fosilních zástupců (Lee et Robinson 2003), včetně křídových. Larvy velké části rournatců se líhnou a vyvíjejí v rource bez zvláštních struktur sloužících k tomuto účelu. Sabelidi vytvářejí za tímto účelem v prostomiální oblasti hlenové váčky a někteří serpulidi přizpůsobují ochraně potomstva i stavbu ústí svých rourek (Kupryianova et al. 2001). Některé lecitotrofní larvy ramenonožců (Lüter 2007, Santaga et al. 2012) jsou vybaveny fotoreceptory. Vesměs se zřejmě jedná o prosté oční skvrny, ale v poslední době byly popsány i oči vybavené čočkou (Passamaneck et al. 2011). Larvy rournatců obecně mají zrakové orgány (Kupryianova et al. 2001). Larvy řady zástupců obou skupin pak, alespoň v období před přisednutím, vykazují negativní fototaxi. V české křídové pánvi je evidentní např. u kryptického chování thecideidních ramenonožců, kdy někteří aktivně vyhledávali zastíněná prostředí (Nekvasilová et Pajaud 1969). V některých případech je zjevný sklon k vyhledávání kryptických mikroprostředí, např. spodních stran talířovitých koster spongií (Starkoč, Chrtníky); u mnohoštětinatců bylo kryptické chování rozpoznáno u serpulidního druhu *Neovermilia ampullacea* (J. de C. Sowerby) (viz přílohu III). Larvy některých druhů mají sklon k druhově specifické volbě substrátu – ať již se jedná o druhové preference vůči jiným skupinám živočichů či řas dokumentované u celé řady především spirorbinních rournatců (Kupryianova et al. 2001) či jedince vlastního druhu (*ibid.*, Peck et al. 2001). V paleontologii je v praxi druhý případ obvykle těžko odlišitelný od pouhého rychlého přisedání larev v blízkosti mateřského jedince či na něm. U ramenonožců z české křídové pánve by takovou preferenci mohly naznačovat stopy po přisedání ramenonožců (tj. *Podichnus* sp.) na schránkách druhu *Phaseolina phaseolina* (Valenciennes in Lamarck). Procento schránek nesoucích tyto stopy je však relativně velmi nízké (Nekvasilová 1975). Dokumentované případy těchto preferencí v recentu ukazují, že vliv mají zřejmě látky vypouštěné preferovaným druhem, neboť v řadě případů je zřetelné upřednostnění schránek živých jedinců (např. Peck et al. 2001).

Někteří rournatci jsou schopni rovněž nepohlavního rozmnožování pučením. Dceřiný jedinec se zpravidla utváří na zadní straně těla (Kupryianova et al. 2001). Tento způsob je typický pro sabelidy a některé serpulidy, zvláště pro ty, kteří vytvářejí velké kolonie a útesy (např. *Filograna* žijící v současnosti a zřejmě i její druh zaznamenaný v ČKP – *Filograna socialis* (Goldfuss)).

Ramenonožci a rournatci, jako představitelé sesilního benthosu s pevnou schránkou, respektive rourkou, upřednostňují pevné substráty, jakým je skalní podklad, mineralizo-

vané části těl živočichů, ale i dočasné substráty, jako jsou například stélky řas. Některé skupiny ramenonožců a rournatců jsou ovšem přizpůsobeny i volnému životu či spočívání na nezpevněném substrátu či v něm. Kromě aktivně hrabajících lingulidů, kteří zatím v ČKP nebyli zaznamenáni, to platí i pro řadu zástupců podkmenů Rhynchonelliformea a Craniiformea. U rhynchoneliformních ramenonožců byla celá škála životních strategií spojených s životem na nezpevněném substrátu popsána Surlykem (1972) či Richardsonovou (1987, 1997). Nejrozšířenějším způsobem života na nezpevněném substrátu je volné spočívání („free-lying“), k němuž jsou ramenonožci adaptováni obvykle vysokou čelní komisurou, zvětšenou výškou jedné z misek, obvykle ve frontální polovině schránky, anebo zesilováním stěny schránky v oblasti vrcholu. U řady druhů dochází k druhotnému uzavírání či k zakrňování stvolového otvoru, které patří k hlavním znakům tohoto způsobu života u fosilních zástupců. Někteří ramenonožci se kotví v nezpevněném substrátu pomocí dlouhého rozvětveného stvolu (např. zástupci recentního rodu *Chlidonophora*). K volnému životu v nezpevněných sedimentech, jako jsou např. bryozoové písčiny, jsou někteří ramenonožci vybaveni svalnatým mobilním stvolem, který – často za pomoci původního substrátu jako páky – používají k rotačnímu pohybu a jsou díky němu schopni dosáhnout původní pozice na povrchu substrátu i po zasypání (Richardson 1987). U kraniiformních ramenonožců jsou zaznamenány jen případy volného spočívání (Surlyk 1973). Ve všech výše uvedených případech je však larva a juvenilní jedinec původně fixován k drobnému substrátu, který v pozdějších ontogenetických fázích živočicha sám o sobě nestačí jako opora. Řada ramenonožců řeší nedostatek vhodných substrátů přisedáním na mateřské jedince či jedince stejného druhu (viz výše). Strategie rournatců na nezpevněném substrátu v nedávné době vyhodnotil Seilacher et al. (2008). Jsou v zásadě trojí. První je na úrovni jedince a spočívá ve zvětšení plochy ve smyslu sněžnicového efektu („snow-shoe“), kdy jedinec buduje rourku s rozšířenou bází nebo tvoří meandy zvětšující přisedací plochu. V prvním případě je platforma zpravidla odlehčena množstvím zřetězených komůrek. Jedinec také může vytvářet v první fázi růstu smotek, ze kterého později vyčnívá přímá, vertikální část rourky na způsob komínu. Tyto uzlíky se také mohou řetězit a vytvářet síť. Některé druhy vytvářejí široké nízké trochospirály, rozkládající váhu do kruhové plochy. Druhá strategie spočívá ve vytváření shluků většího množství (i stovek) jedinců, kteří si jsou substrátem navzájem. Tvoří se tak tzv. útesík („reeflet“) či přímo „červový útes“, zvláště v mělkovodních podmínkách (Schwindt et Iribarne 1998). Druhy s touto životní strategií jsou často schopné rozmnožovat se nepohlavní cestou. I pro rournatce platí, že základem všech výše popsaných útvarů je drobný substrát (obvykle pevná částice detritu, schránka foraminifery a pod.), ke kterému přisedla iniciální larva. Poslední strategií je pak přisedání na pelagické organismy, např. na schránky hlavonožců (Seilacher et al. 2008).

## 5 Ramenonožci a mnohoštětinatci v tafocenózách ČKP

Tafocenóza v užším slova smyslu představuje soubor pevných částí organismů uložených v sedimentu na daném místě. Vzniká z původní biocenózy nahromaděním zbytků odumřelých organismů, exuvií a pod. ochuzených o organickou hmotu konzumovanou predátory (nekrocenóza), dále postiženou transportem a činností nekrofágů (tanatocenóza) a pohřbenou sedimentací. Tafocenóza může být dále ovlivněna diagenetickými pochody, čímž vzniká tzv. oryktocenóza (Marek et Krhovský 1992). Na místo posledně uvedeného, méně frekventovaného termínu, se obvykle používá termín tafocenóza v širším slova smyslu jako „fosilní společenstvo“ – soubor fosilií zachovaných v sedimentárních horninách v učitým prostoru (např. Martin 1999).

### 5.1 Stav poznání

Bohaté tafocenózy české křídové pánve (ČKP) obsahující ramenonožce i mnohoštětinatce jsou předmětem bádání již déle jak 170 let. První souborné práce věnované paleontologii mořských usazenin ČKP publikovali Geinitz (1839–1843) a Reuss (1840, 1845–1846). Hlavní a na mnoho desetiletí určující dílo ovšem představuje výpravná monografie Geinitze (1871–1875), v níž souhrnně zpracoval v té době známou faunu i flóru zachovanou v sedimentech pánve, totiž v její severo-západní (tj. především saské) části. Na tyto autory pak navázal řadou monografií věnovaných paleontologii české části ČKP Frič (1870, 1883, 1889, 1893, 1911). Výše uvedené práce byly doplněny souhrnnými díly Wanderera (1909) a především Anderta (1934) zacílenými na severo-západní část pánve.

#### 5.1.1 Ramenonožci

Detailnější zpracování ramenonožců je možné z výše uvedených prací nalézt především v díle Reusse (1845–1846), Geinitze (1872, 1873) a ve všech uvedených monografiích Friče. Podstatným příspěvkem k poznání ramenonožců ČKP pak byla vynikající práce Schloenbacha (1868). K zásadnímu zlomu v poznání této skupiny však došlo až v 60. letech 20. století, kdy Olga Nekvasilová zahájila výzkum ramenonožců, založený na poznání vnitřní stavby jejich schránek, a to za pomoci metody sériových řezů. Kromě moderního taxonomického zpracování je v jejích pracích navíc obsažena celá řada údajů k paleoekologii zpracovaných taxonů.

Linguliformní ramenonožci jsou v tafocenózách ČKP zaznamenáni jen ojediněle a jejich nálezy se omezují na čeleď Discinidae. Vzhledem k jejich vzácnosti a zachování bylo dosud možné prozatímně rozlišit jen tři morfotypy rodu *Discinisca* z turonu (středního a svrchního) a coniak (Nekvasilová et Soukup 1977).



Zástupci podkmene Craniiformea zatím nebyli moderně revidováni. Poměrně detailní údaje k morfologii zástupců této skupiny podává Schloenbach (1868), další údaje je možno nalézt v monografii Geinitze (1871–1875) a okrajově též v dílech Friče (1889, 1911). Zvláště Craniiformea z lokalit příbřežní facie (kolínská a pražská litofaciální oblast) vykazují díky svému přisedlému způsobu života – přitmelovala se k pevným podkladům spodní miskou schránky – velkou vnitrodruhovou variabilitu působící značné taxonomické obtíže (Schloenbach 1868, Sklenář 2010). Přisedlí kraniiformní ramenonožci vyskytující se ve spodnoturonských vápnitých prachovcích a jílovcích některých lokalit (např. Chrtníky u Heřmanova Městce, Kamajka u Chotusic) jsou předběžně zařazováni k druhu *Ancistrocrania gracilis* (Münster in Goldfuss) (např. Schloenbach 1868, Žítt et al. 2006). O svrchnoturonských craniiformních ramenonožcích přizpůsobených životu na nezpevněném substrátu pojednává Sklenář (2005).

Rhynchonelliformea byla novodobě systematicky zpracovávána Nekvasilovou (1964, 1967, 1968, 1973, 1974, 1975, 1983, 1986, 1988, 1989, 1993), Nekvasilovou a Pajaudem (1971) a Nekvasilovou a Žíttem (2001, 2002). Řadu údajů k výskytu těchto ramenonožců na lokalitách příbřežní facie podávají také Žítt et Nekvasilová (1989, 1994) a Žítt et al. (1997, 1998, 2006). Právě pro moderní taxonomické vyhodnocení této skupiny je detailní znalost vnitřní stavby zásadní. Bohužel, subtilnější elementy vnitřní stavby schránek (především distální části opor lofoforu) snadno podléhají destrukci ať již v původním prostředí, či vlivem diagenese. Řadu taxonů z ČKP je tak stále obtížné s jistotou zařadit do stávajícího zoologického systému. Dosud byla taxonomicky zpracována část ramenonožců náležících do řádů Rhynchonellida, Terebratulida a Thecideida.

Rhynchonelidní ramenonožci svrchního cenomanu a spodního turonu z lokalit příbřežní facie náležejí do rodů *Cyclothyris* a *Bohemirhynchia* (Nekvasilová 1973). Další údaje k výskytu těchto rhynchoneliformních ramenonožců je možné nalézt ve většině výše uvedených prací. Ze středního a svrchního turonu popsala autorka zástupce rodů *Cretirhynchia*, respektive *Woodwardirhynchia* (Nekvasilová 1974, Sklenář 2005) a ze svrchního turonu rovněž jeden druh rodu *Orbirhynchia* (Nekvasilová 1974).

Řád Terebratulida je v sedimentech ČKP zastoupen velice hojně. Taxonomického a paleoekologického vyhodnocení se dostalo terebratulidům z příbřežní facie ČKP a to druhům řazeným do rodů *Phaseolina*, „*Terebratula*“ (např. Nekvasilová 1988, 1993, Žítt et al. 1997, 2001) a *Argyrotheca* (Nekvasilová 1983). Hojná a široce rozšířená jsou zástupci rodu *Terebratulina*, uvádění z řady lokalit příbřežní facie (tj. „*Terebratulina chrysalis*“; např. Hradecká et al. 1994, Žítt et al. 1997, 2006) i hemipelagiálu svrchního turonu (tj. *Terebratulina striatula* Mantell; např. Váně 1992, Vodrážka et al. 2009) a coniaků („*Terebratulina chrysalis*“; Frič 1893). Další cancelothyridní ramenonožci

označování v literatuře jako „*Terebratulina gracilis*“ (např. Macák 1963) či „*Terebratulina lata*“ (např. Wiese et al. 2004) byli nově revidováni a zařazeni do rodu *Gyrosoria* (Sklenář 2009, viz Přílohu II). Uváděni jsou i ramenonožci z nadčeledi Terebratellidina, předběžně řazení do blízkosti rodu *Magas* (např. Nekvasilová 1983, Žítt et al. 2001). Ve výplni příbojové deprese ve Zbyslavi byli rovněž zjištěni ramenonožci z čeledi Platiidiidae (?*Aemula*; Žítt et al. 2002). Z hemipelagické facie svrchního turonu pak Nekvasilová (1988, 1993) a další autoři (např. Wiese et al. 2004) uvádějí rod *Gibbithyris*, který se vyskytuje i ve spodním coniacu (lokality Radovesice - výsypka). Z české křídové pánve jsou dokumentovány i stopy po přichycení stvolu ramenonožců na schránkách druhu *Phaseolina phaseolina* (Valenciennes in Lamarck) řazené do ichnorodu *Podichnus* sp. (pravděpodobnými původci těchto stop byli jedinci stejného druhu; Nekvasilová 1975, 1993).

Zástupcům řádu Thecideida, zaznamenaným pouze v sublitorálních tafocenózách svrchního cenomanu a spodního turonu, jejich taxonomii, struktuře jejich schránek, paleoekologii a stratigrafické pozici se Nekvasilová věnovala v sérii článků (Nekvasilová 1964, 1967, 1968, 1989, Nekvasilová et Pajaud 1971). Z paleoekologického hlediska je pozoruhodná jejich inklinace ke kryptickému způsobu života, známá i u recentních thecidií (Lee et Robinson 2003, Logan 2008).

### 5.1.2 Mnohoštětinatci

Mnohoštětinatcům se ze souhrnných monografií 19. století detailněji věnují především Geinitz (1839–1843, 1871–1875), Reuss (1845–1846) a Frič (1870, 1883, 1889, 1893, 1911). Mnohoštětinatci v tafocenózách ČKP se v druhé polovině 20. století zabýval v celé řadě tematických článků Ziegler (1967, 1969, 1973, 1974, 1978) a skupinu v rámci celé pánve následně zpracoval monograficky (Ziegler 1984). Jeho práce doplnil a částečně revidoval Kočí (2005, 2007, 2009, 2010, 2012) a Jäger et Kočí (2007). Taxonomie fosilních mnohoštětinatců je značně problematická díky nedostatku klíčových znaků (asociovaná víčka, štěty; viz oddíl 4.1.3) a velké vnitrodruhové variability; mnoho taxonů je tak značně nestabilních a zařazení zástupců z ČKP často komplikované.

Čeleď Serpulidae je zastoupena nejhojněji a z rournatců ČKP vykazuje největší druhovou pestrost. Zvláště hojní a druhově pestří jsou serpulidi z lokalit příbřežní facie. Od druhé poloviny 20. století bylo v literatuře zaznamenáno několik desítek druhů, spadajících do rodů *Cementula*, *Cycnoserpula* (ve skutečnosti zřejmě *Neomicroorbis*; T. Kočí 2013, osobní sdělení), *Ditrupa*, *Dorsoserpula*, *Filograna*, *Filogranula*, *Laqueoserpula*, *Martina*, *Mucroserpula*, *Neovermilia*, *Placostegus*, *Pomatoceros*, *Proliserpula*, *Propomatoceros?*, *Protula*, *Pyrgopolon* (s podrody *Septenaria* a *Heptervis*), *Serpula*,

*Spiraserpula*, *Spirorbis* a *Neomicrobis*. Z hlediska způsobu života, respektive vztahu k substrátu, se jedná o epibionty (sklerobionty *sensu* Taylor et Wilson 2002) přitmelující své rourky k podkladu. Zágorský et al. (2009) popsali z lokality Chrtníky u Heřmanova Městce mezidruhový vztah, snad symbiózu, mezi rournatci rodu *Neovermilia* a poly-povcem rodu *Protulophila*, který se ukazuje být značně rozšířeným jevem i v hemipelagické facii (viz přílohu III). Pro vnitropánevní pískovce středního a svrchního turonu jsou charakterističtí koloniální serpulidi rodu *Filograna*, kteří se zřejmě, stejně jako recentní zástupci druhu, rozmnožovali i nepohlavně, pučením (viz oddíl 4.2). Kromě tohoto rodu udává z těchto sedimentů Ziegler (1973, 1984) rody *Neovermilia* („*Serpula ampullacea*“, „*Proliserpula ampullacea*“), „*Pomatoceros*“, *Serpula*, *Spiraserpula*, *Rotularia* a *Spirorbis*. Společenstva serpulidů z hemipelagiálu svrchního turonu, tvořená rournatci rodů *Pyrgopolon* (podrod *Septenaria*), *Neovermilia*, *Dorsoserpula*, *Serpula?* (podrod *Cementula?*), *Josephella* a *Neomicrobis* byla detailně zpracována a revidována v rámci publikace, jež je součástí této disertační práce (viz následující oddíl a přílohu III). Ze sedimentů coniackého stáří udává Ziegler (1984) zástupce rodů *Spiraserpula* a *Neomicrobis* (druhý bez bližší lokalizace).

Čeď Sabellidae v ČKP reprezentuje jediný rod *Glomerula* (mezi sabelidy jediný známý rod vytvářející mineralizované rourky – viz oddíl 4.2). Tento rod není úzce závislý na druhu substrátu. To je příčinou, proč je velmi široce zastoupený jak v příbřežní facii tzv. příbojového vývoje, příbřežních i distálních pískovcích, tak i hemipelagických slínovcích a vápencích od cenomanu až po coniak (Ziegler 1973, 1984, Kočí 2012a, 2012b a příloha III).

Aglutinované rourky budované z fosfatických částic (především fekálních pelet) zástupci čeledi Terebellidae nově v ČKP objevili a detailně zpracovali Žítt et Vodrážka (2013). Terebellidní mnohoštětinatci, autory zařazení do druhu *Terebella phosphatica* Leriche, obývali skalnaté dno a povrch balvanů v příbojovém prostředí a jejich přítomnost ve spodním turonu ČKP (lokality Plaňany) z nich činí celosvětově nejstarší výskyt druhu (*ibidem*). Za poznámku stojí, že tyto rourky jsou, vzhledem k svému původu, *de facto* ichnofosiliemi; tím spíše, že jejich původci byli pravděpodobně schopni budovat během života rourek několik (viz oddíl 4.1.2).

## 5.2 Shrnutí hlavních výsledků disertační práce

Jak vyplývá z výše podaného souhrnu dosavadních výsledků výzkumu v oblasti mnohoštětinatců a ramenonožců v české křídové pánvi, orientovali se pozdější badatelé doposud hlavně na zpracování těchto skupin v paleospolečenstvech příbřežní facie cenomanu a spodního turonu. Tafocenózám ostatních facií a stratigrafických úrovní



se věnovali spíše okrajově – s výjimkou zpracování vybraných rhynchonelidních zástupců (Nekvasilová 1974) či údajů o rournatcích publikovaných Zieglerem (1984) – se jedná spíše o zmínky či předběžné zprávy (např. Macák 1963, Ziegler 1978, Čech et al. 1987, 1996, Nekvasilová 1988, 1993, Wiese et al. 2004).

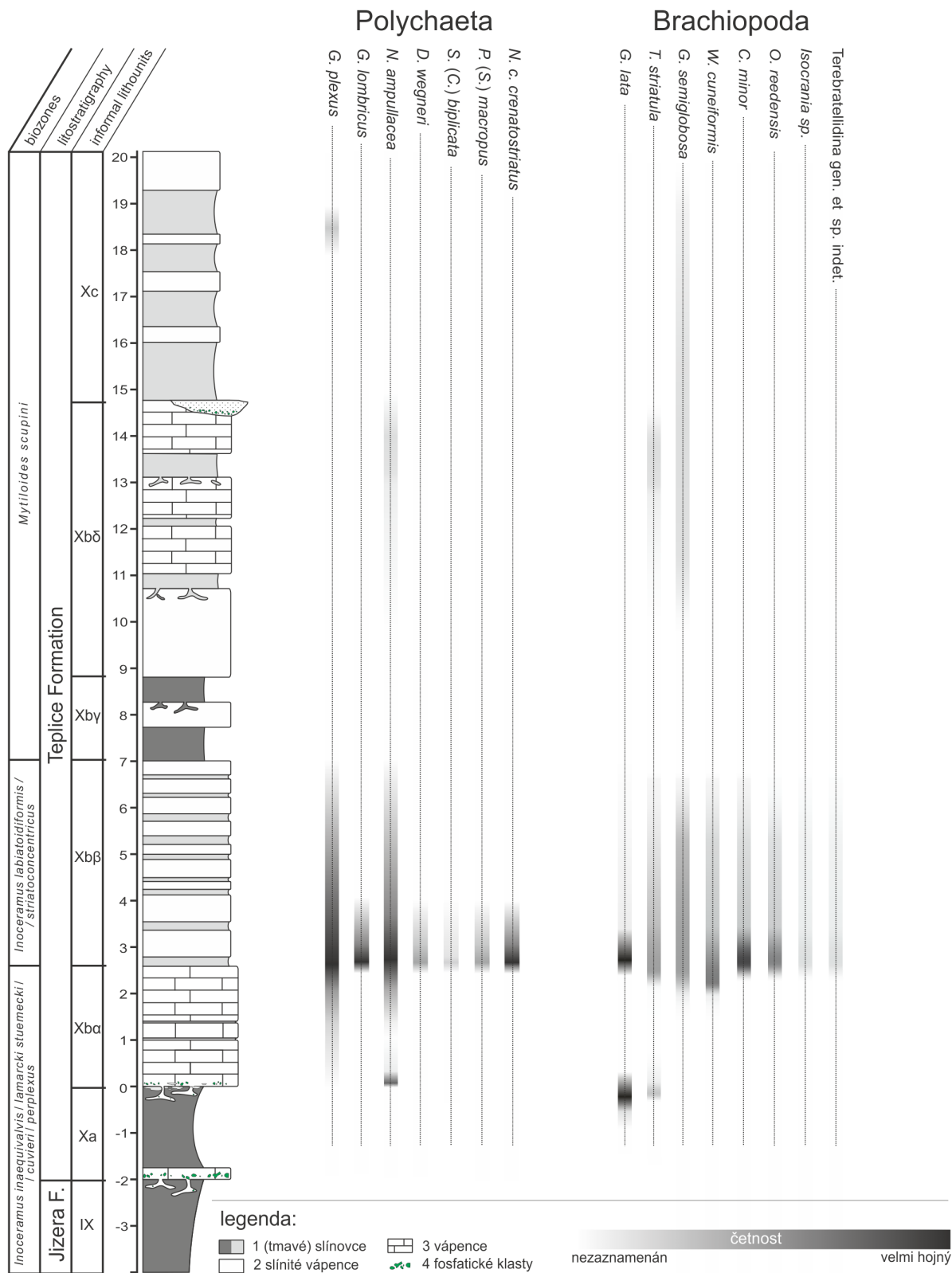
Tato mezera je obzvláště patrná u bohatých tafocenóz zachovaných ve svrchním turonu ČKP, dobře podchycených, zvláště v oharecké oblasti, dosavadními sběry a dokumentačním materiálem z vrtů. Rovněž jsou velmi příhodné podmínky pro terénní výzkum na řadě výchozů, z nichž nejvýznamnějším je činný velkolom v Úpohlavech u Lovosic. Tento plošný odkryv poskytuje zcela ojedinělou příležitost ke studiu vývoje bohatých tafocenóz na profilech značného výškového (resp. stratigrafického) i plošného rozsahu. Nezanedbatelné je také vhodné zachování zkamenělin ze slínovců a vápenců, které umožňuje detailní studium zvolených skupin a taxonomické revize. Navíc je možné opřít se o řadu nových publikací, zásadně prohlubujících poznání vývoje svrchního turonu ČKP z hlediska sedimentologie i paleontologie; podstatně upřesněna byla také biostratigrafie svrchního turonu pánve (např. Laurin et Uličný 2004, Uličný et al. 2009, Laurin et Vodrážka 2010, Čech et al. 1996, Wiese et al. 2004). Rovněž scházela moderní revize cancelothyridních ramenonožců vyskytujících se hojně nejen ve svrchním, ale i středním turonu pánve a často zmiňovaných v literatuře.

Cílem disertační práce je výše uvedené mezery v paleontologickém výzkumu ČKP pokud možno zacelit. V prezentované sérii tematických studií jsem, ve spolupráci s dalšími specialisty, zpracoval výše uvedenou tematiku formou taxonomických revizí a paleoekologických a tafonomických interpretací. Upřesněna je stratigrafická pozice řady taxonů, jmenovitě druhu *Gyrosoria lata* (Etheridge), sloužícího, zvláště v anglo-pařížské pánvi, za vůdčí fosilii zóny „*Terebratulina lata*“. Detailní morfologické analýzy a systematická revize umožnily odhalení evolučního trendu v rámci rodu *Gyrosoria* a reinterpretaci jeho paleogeografického rozšíření, stejně jako revizi výskytů druhu *G. lata* v tafocenózách ČKP (viz přílohu I). Nové jsou rovněž údaje o utváření měkkých částí těla druhu *G. lata*, jež vyplývají ze zcela výjimečně zachovaných výztuh loforu a částí pláště a diskutovány jsou výskyty velkých forem tohoto druhu v některých tafocenózách středního a svrchního turonu ČKP (*ibidem*).

abstrakt práce v příloze I

**Sklenář, J. & Simon, E. 2009. Brachiopod *Gyrosoria* Cooper, 1973 – a comparative palaeoecological, stratigraphical and taxonomical study. *Bulletin of Geosciences* 84(3), 437–464.**

Cooper (1973) vytvořil rod *Gyrosoria* jako monospecifický, zahrnující druh *Terebratulites gracilis* von Schlotheim, 1813. Detailní studii druhu *Gyrosoria gracilis* z facie psací křídy zpracoval Steinich (1965) a jeho morfologické přizpůsobení tomuto prostředí diskutoval Surlyk (1972). Nicméně populace tohoto druhu adaptované



**Obrázek 7.** Mnohoštětinatci a ramenonožci tafocenóz svrchního turonu zaznamenaní na profilu činného lomu v Úpohlavech u Lovosic. Syntéza údajů uvedených ve Sklenář et al. (v tisku) a korigovaných výsledků Sklenáře (2005).

na vysokou energii vodního prostředí zůstaly nepovšimnuty a je jim proto v tomto článku věnována zvláštní pozornost. „*Terebratulina*“ *lata* Etheridge, 1881, zde zařazená do rodu *Gyrosoria*, byla často zmiňována v literatuře a byla déle jak století používána jako vůdčí fosilie. Avšak od doby vytvoření tohoto druhu nebyla detailně vyhodnocena ani jeho morfologie, ani jeho vztah k ostatním druhům cancelothyrů. Tento článek představuje emendovanou diagnózu rodu, oficiálně do něj zařazuje druh *lata* a prezentuje jeho detailní morfologickou studii. Z vyhodnocené variability druhu *Gyrosoria lata*, porovnané s formami druhu *G. gracilis* jak z níže, tak z vysoce turbulentního prostředí, vyplývá v rámci rodu zřetelný evoluční trend vedoucí k vysoce specializovaným formám typickým pro facii psací křídly. Předmětem zkoumání byly spikulární kostry některých svrchnoturonských schránek druhu *G. lata* a zvláštní pozornost je věnována ultrastruktuře schránky. Z revize druhu dále vyplývá rozšíření areálu druhu *G. lata*, ovšem vzhledem k zvětšení jeho stratigrafického rozsahu je jeho využití pro stratigrafické účely problematické.

Zvláště z tafonomického a stratigrafického hlediska je významná pozdněturonská asociace zkamenělin bezobratlých z kondenzovaného horizontu zachyceného na lokalitě Býčkovice u Lovosic. Ta představuje další hlavní téma této disertační práce (viz přílohu II). Tato tafocenóza, jak vyplývá z makro- i mikropaleontologických a sedimentologických ukazatelů, představuje sedimentární záznam odpovídající litologickým jednotkám Xa, Xb $\alpha$ , Xb $\beta$  a částečně i Xb $\gamma$  (*sensu* Váně 1975), který v oharecké oblasti, v místech s nejvyšší mírou hemipelagické sedimentace, dosahuje mocnosti až 16 m. Mezi hlavní makropaleontologické ukazatele napomáhající korelaci patřili vedle mlžů, hlavonožců a spongií i ramenonožci. Asociace ramenonožců rozšířená ve velké části oharecké litofaciální oblasti (*sensu* Dvořák 1958), typická pro spodní část jednotky Xb $\beta$ , byla rozpoznána již Fričem (1889) který tuto polohu nazval „rhynchonelové vrstvy“. Tato asociace, již dominují rhynchonelidi druhů *Cretirhynchia minor* Pettitt a *Orbirhynchia reedensis* (Etheridge) má dosud lokální stratigrafický význam. Ve fosfatizované tafocenóze býčkovického kondenzovaného horizontu byli dále zaznamenáni ramenonožci rodů *Woodwardirhynchia* a *Gibbithyris* a zástupci podřádu Terebratellidina (tj. „*Magas*“ sp.). Tato asociace byla, spolu s rody *Gyrosoria*, *Terebratulina* a *Isocrania* (viz Obr. 7), rovněž zjištěna v tafocenózách lokality Úpohlavy u Lovosic (Sklenář 2005, *partim* Wiese et al. 2004, Sklenář et Simon 2009). Kromě výše uvedených ramenonožců byli v býčkovické tafocenóze zaznamenáni i sabelidní rournatci (tj. „*Cycloserpula*“). Vesměs se ovšem jedná o otisky rourek na přisedacích plochách spongií.

abstrakt práce v příloze II

**Vodrážka, R., Sklenář, J., Čech, S., Laurin, J. & Hradecká, L. 2009. Phosphatic intraclasts in shallow-water hemipelagic strata: a source of palaeoecological, taphonomic and biostratigraphic data (Upper Turonian, Bohemian Cretaceous Basin). *Cretaceous Research* 30, 204–222.**

Význačný fosfatický horizont odkrytý ve svrchnoturonských hemipelagických sedimentech u Býčkovic (česká křídlová pánev) obsahuje enormní akumulaci diversifikované, fosfatizované a nefosfatizované fauny. Tafonomická, paleoekologická a sedimentologická data dokládají, že fosfatický horizont zaznamenává složitou historii pohřbení, mineralizace a znovuodkrytí sedimentu a fosilií. Mohou být vyčleněny 3 hlavní

fáze vedoucí ke vzniku tohoto horizontu: (1) ukládání hemipelagických slínovců nebo vápenců, osídlených diversifikovanou faunou přizpůsobenou životu na softgroundu, poté (2) intenzivní fosfatizace, rozmývání nepevných sedimentů a odkrytí fosfatizovaných fosilií (sedimentu) v důsledku kombinace zvýšeného rozrušování dna a bioturbace a (3) znovuoobnovení hemipelagické sedimentace a rozvoj nového společenstva, kde převažují spongie osidlující odkryté fosfatické intraklasty. Výskyt spongií osidlujících fosfatické intraklasty je unikátní jak ve fosilních, tak v recentních ekosystémech. Jedna z těchto spongií, dosud málo známá hexaktinellidní spongie *Laocoetis cretacea* (Rauff), je tudíž detailně popsána. Biostratigrafická data dokládají, že horizont představuje nejsvrchnější část zóny *Subprionocyclus neptuni* a nejspodnější část zóny *Mytiloides scupini*. Karotážní korelace profilu v Býčkovcích se soudobými sledy bližšími centru pánve, které byly předchozími autory korelovány s orbitálními cykly, umožnila odhadnout, že proces vytváření tohoto horizontu trval 350 000 let.

Poslední oddíl této práce představuje studie založená na údajích z výchozů v Úpohlavech u Lovosic, věnovaná sabelidním a serpulidním mnohoštětinatcům pozdně turonských tafocenóz ČKP (viz přílohu III). V této publikaci je podána dosud scházející detailní taxonomická revize mnohoštětinatců svrchního turonu pánve, stejně jako interpretace jejich životních strategií a paleoekologie jednotlivých zástupců rournatců. Nejbohatší, jak ve smyslu druhové pestrosti, tak i hojnosti výskytu, je paleospolečenstvo vyskytující se na rozhraní jednotek Xb $\alpha$ /Xb $\beta$ , a zvláště pak na bázi Xb $\beta$ , což velmi dobře koresponduje s obdobně bohatým společenstvem ramenonožců (Sklenář 2005; Obr. 7) a dalších přisedlých filtrátorů suspenze (Čech et al. 1996, Wiese et al. 2004, Žitt et Vodrážka 2008). Wiese et al. (2004) vysvětluje hojné zastoupení filtrátorů v sedimentech této stratigrafické úrovně nástupem oligotrofických podmínek během pozdně turonského ochlazení. Mimo výše uvedenou úroveň se v několika úrovních teplického souvrství vyskytují asociace rournatců a ramenonožců vykazujících zřejmě širší ekologickou valenci vůči některému z ekologických faktorů (pravděpodobně obsahu potravy ve vlnosku při dně). Tyto asociace obvykle obsahují ramenonožce *Gibbithyris semiglobosa* (J. Sowerby) a rournatce druhu *Neovermilia ampullacea* (J. de C. Sowerby), vzácněji i ramenonožce *Terebratulina striatula* Mantell a rournatce *Glomerula plexus* (J. de C. Sowerby) (viz Obr. 7).

abstrakt práce v příloze III

**Sklenář, J., Kočí, T. & Jäger, M., in press. Late Turonian polychaete communities recorded in the hemipelagic sediments of the Bohemian Cretaceous Basin (Teplice Formation, Ohře and Dresden districts). *Bulletin of Geosciences* 88.**

Článek je v době odevzdání disertační práce přijat do tisku a v elektronické podobě uveřejněn na [stránkách časopisu](#).

V této studii jsou revidovány značně bohaté oryktocenózy sabelidních a serpulidních mnohoštětinatců hemipelagiálu svrchního turonu české křídové pánve. Zjištěno a popsáno bylo sedm druhů šesti rodů na v současnosti klíčové lokalitě Úpohlavy u Lovosic. Souběžná revize dosavadní literatury, stejně jako sbírkového materiálu mladoturonského stáří pocházejícího z pánve, vyústila v rozlišení následujících osmi druhů spadajících do sedmi rodů: sabelidi *Glomerula plexus* (J. de C. Sowerby) a *G. lombricus* a serpulidi *Pyrgopolon* (*Septenaria*)

*macropus* (J. de C. Sowerby), *Neovermilia ampullacea* (J. de C. Sowerby), *Dorsoserpula wegneri* (Jäger), *Serpula?* (*Cementula?*) *biplicata* (Reuss), *Josephella subanulata* Regenhardt a *Neomicrorbis crenatosstriatus* (Münster in Goldfuss) s poddruhy *N. c. crenatosstriatus* a *subrugosus*. Data získaná v úpohlavském lomu nejenže umožnila zde předkládanou revizi, ale vedla také k prohloubení znalosti životních strategií a paleoekologie rournatců obývajících nezapevněný substrát v mělkém, epikontinentálním moři. U druhu *Neovermilia ampullacea* byl zjištěn výrazný sklon ke kryptickému způsobu života a dokumentována neobyčejně dobře zachovaná část sítě „útesíků“ druhu *Glomerula plexus*. V rámci úpohlavských společenstev mnohoštětinatců byly rozlišeny dvě skupiny lišící se svými ekologickými nároky.

Kromě výše shrnutých studií byly během postgraduálního studia publikovány další práce obsahující nové údaje o tafocenózách obsahujících ramenonožce a mnohoštětinatce (Sklenář 2010a, Sklenář et Zágoršek 2012). Tyto práce nejsou do disertační práce zahrnuty – v prvním případě se jedná jen o krátkou zprávu v nerecenzovaném sborníku, ve druhém o publikaci svým zaměřením vzdálenou tématu disertační práce.

## 6 Literatura

- Ager, D.V. 1965. Serial grinding techniques. In: Kummel, B. & Raup D. (eds.). *Handbook of palaeontological techniques*, 212–224. H. Freeman and Company, San Fransisco.
- Andert, H. 1934. Die Kreideablagerungen zwischen Elbe und Jeschken, Teil 3: Die Fauna der obersten Kreide in Sachsen, Böhmen und Schlesien. *Abhandlungen der Preußischen Geologischen Landesanstalt, Neue Folge Berlin* 159, 1–477.
- Bitner, M.A. & Cohen, B.L. 2013. *Brachiopoda*. In: eLS. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester.
- Blazejowski, B., Binkowski, M., Bitner, M.A. & Gieszczyk, P. 2011. X-ray microtomography (XMT) of fossil brachiopod shell interiors for taxonomy. *Acta Palaeontologica Polonica* 56(2), 439–440.
- Carlson, S.J. 2007. Recent research on brachiopod evolution. In: Selden, P.A. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda, revised, Volume 6 (Supplement)*, I–XL, 2322–3226. The Geological Society of America & The University of Kansas. Boulder, Colorado & Lawrence.
- Cohen B.L. 2007. The brachiopod genome. In: Selden, P.A. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda, revised, Volume 6 (Supplement)*, I–XL, 2322–3226. The Geological Society of America & The University of Kansas. Boulder, Colorado & Lawrence.



- Croft, W.N. 1950. A parallel grinding instrument for the investigation of fossils by serial sections. *Journal of paleontology* 24(6), 693–698. Tulsa.
- Cusack, M. & Williams, A. 2001. Evolutionary and Diagenetic Changes in the Chemo-structure of the Shell of Cranioid Brachiopods. *Palaeontology* 44(5), 875–903.
- Čech, S., Hradecká, L., Laurin, J., Štaffen, Z., Švábenická, L. & Uličný, D. 1996. Úpohlavy quarry: record of the late Turonian sea-level oscillations and synsedimentary tectonic activity. *Stratigraphy and Facies of the Bohemian-Saxonian Cretaceous Basin. Field Trip Guide, 5th International Cretaceous Symposium*, 32–42. Freiberg.
- Čech, S., Nekvasilová, O. & Žitt, J. 1987. Lokalita Radovesice. In: *Exkursní průvodce XXVI. konference ČSMG, Most*, 150–151. Geoindustria. Praha.
- Dvořák, J. 1958. *Vývoj stratigrafie křídového útvaru v oblasti Českého masivu*, 163pp. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha.
- Emig, C.C. 1977. Un nouvel embranchement: les Lophophorates. *Bulletin de la Société zoologique de France* 102, 341–344.
- Fauchald, K. & Jumars, P.A. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 17, 193–284.
- Fauchald, K. & Rouse, G. 1997. Polychaete systematics: Past and present. *Zoologica Scripta* 26(2), 71–138.
- Fenton, M.A. 1935. Nitrocellulose Sections of Fossils and Rocks. *American Midland Naturalist* 16(3), 410–412.
- Frič, A. 1870. Palaeontologické bádání v jednotlivých vrstevních pásmech českého křídového útvaru, *Práce zemězpytného odboru v letech 1864–1868, Sekce II, Výskum Čech. Archiv pro přírodovědecké proskoumání Čech* 1, 163–217.
- Frič, A. 1883. Studien im Gebiete der böhmischen Kreideformation. III. Die Iserschichten. *Archiv für die naturwissenschaftliche Landesdurchforschung von Böhmen* 5(2), 1–137.
- Frič, A. 1889. Studien im Gebiete der böhmischen Kreideformation. IV. Die Teplitzer Schichten. *Archiv für die naturwissenschaftliche Landesdurchforschung von Böhmen* 7(2), 1–119.
- Frič, A. 1893. Studien im Gebiete der böhmischen Kreideformation. V. Priesener Schichten. *Archiv für die naturwissenschaftliche Landesdurchforschung von Böhmen* 9(1), 1–134.



- Frič, A. 1911. Studie v oboru křídového útvaru v Čechách. Ilustrovaný seznam zkamenělin cenomanních vrstev Korycanských. *Archiv pro přírodovědecký výzkum Čech* 15(1), 1–101.
- Geinitz, H.B. 1839–1843. *Charakteristik der Schichten und Petrefacten des sächsisch-böhmischen Kreidegebirges [and] Die Versteinerungen von Kieslingswalda und Nachtrag zur Charakteristik des sächsisch-böhmischen Kreidegebirges*, XXII + IV + 116 + XXII + IV + 19 pp. Arnold. Dresden a Leipzig.
- Geinitz, H.B. 1871–1875. Das Elbthalgebirge in Sachsen. Erster Theil, Der untere Quader. Zweiter Theil, Der mittlere und obere Quader. *Palaeontographica* 20(1–2), 319 + 245 pp.
- Hagadorn, J.W., Whiteley, T. & Neelson, K.H. 2001. 3D Imaging of Pyritized Soft Tissues in Paleozoic Konservat-lagerstätten. *The Geological Society of America, GSA Annual Meeting, Abstracts with Programs* 33, 430–431.
- Hausdorf, B., Helmkamp, M., Nesnidal, M.P. & Bruchhaus, I. 2010. Phylogenetic relationships within the lophophorate lineages (Ectoprocta, Brachiopoda and Phoronida). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55(3), 1121–1127.
- Hausen, H. 2005. Chaetae and chaetogenesis in polychaetes (Annelida). *Hydrobiologia* 535(1), 37–52.
- Hausen, H. & Bartolomaeus, T. 1998. Setal structure and chaetogenesis in *Scolelepis squamata* and *Malacoceros fuliginosus* (Spionidae, Annelida). *Acta Zoologica* 79(3), 149–161.
- Hoffmann, J. & Lüter, C. 2009. Shell development, growth and sexual dimorphism in the Recent thecideide brachiopod *Thecidellina meyeri* sp. nov. from the Lesser Antilles, Caribbean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89(3), 469–479.
- Hradecká, L., Nekvasilová, O. & Žítt, J. 1994. Geologie a paleontologie lokality Odolena Voda (transgrese svrchnokřídových sedimentů na skalnaté pobřeží, fosfority, přitmelení epibionti). *Bohemia centralis* 23, 15–22.
- Jarochovska, E., Tonarová, P., Munnecke, E., Ferrová, E., Sklenář, J. & Vodrážková, S. (v tisku). An acid-free method of microfossil extraction from clay-rich lithologies using the surfactant Rewoquat. *Paleontologia Electronica*.
- Jäger, M. & Kočí, T. 2007. A new serpulid, *Placostegus velimensis* sp. nov., from the Lower Turonian of the Bohemian Cretaceous Basin. *Acta Geologica Polonica* 57(1), 89–96.

- Jäger, M., Kočí, T., Sklenář, J. & Zágöršek, K. (v přípravě). A misunderstood serpulid tube worm, *Laqueoserpula reussi* (Weinzettl, 1910), from the Lower Turonian of the Bohemian Cretaceous Basin.
- Kaesler, R.L. (ed.) 2000. *Treatise on invertebrate palaeontology, Part H, Brachiopoda, revised, Volume 2*, XXX + 423 pp. The Geological Society of America & The University of Kansas. Boulder, Colorado & Lawrence.
- Kaulfuss, A., Seidel, R. & Lüter, C. 2013. Linking micromorphism, brooding and hermaphroditism in articulate brachiopods: insights from Caribbean *Argyrotheca* (Brachiopoda). *Journal of Morphology* 274, 361–374.
- Kočí, T. 2005. Výskyt serpulidního červa druhu *Filogranula cincta* (Goldfuss) na lokalitě příbojové facie České křídové pánve Velim – Skalka. *Vlastivědný zpravodaj Polabí* 37, 266–268.
- Kočí, T. 2007a. Nové nálezy serpulidních červů z lokality Velim – Skalka. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 2006*, 109–111.
- Kočí, T. 2007b. První výskyt serpulidního červa druhu *Filogranula cincta* (Goldfuss) v příbojové facii České křídové pánve. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 2006*, 112–113.
- Kočí, T. 2009a. Revize a nové nálezy serpulidních červů (Polychaeta, Sedentaria) z Velimi a Kaňku (příbojová facie české křídové pánve). *Vlastivědný sborník Polabí* 39, 207–238.
- Kočí, T. 2009b. Nové nálezy serpulidních červů (Serpulidae) z lokality Kaňk – Na Vrších u Kutné Hory. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 2008*, 97–100.
- Kočí, T. 2010. The subgenus *Septenaria* Regenhardt, (Polycheta: Serpulidae) in the Lower Turonian (Upper Cretaceous) nearshore facies of the Bohemian Cretaceous Basin, (Czech Republic). *Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series* 179, 119–126.
- Kočí, T. 2012a. Revision and new finds of Sabellidae and Serpulidae (Polychaeta, Canalipalata) from nearshore locality Kaňk - Na Vrších near Kutná Hora (Upper Cenomanian -Lower Turonian, Kolín area, Bohemian Cretaceous Basin – the Czech Republic). *Sborník Národního muzea v Praze – Acta Musei Nationalis Pragae, Řada B – Přírodní vědy* 68(1-2), 7–14.
- Kočí, T. 2012b. Serpulidní červi z lokality příbojové facie mořského cenomanu Předboj u Prahy ze sbírky Dr. Olgy Nekvasilové – část I. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 2011*, 120–123.

- Kočí, T. 2012c. Serpulidní červi z lokality příbojové facie mořského cenomanu Předboj u Prahy ze sbírky Dr. Olgy Nekvasilové – část II. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 2011*, 124–127.
- Kupriyanova, E.K., Nishi, E., ten Hove, H.A. & Rzhavsky, A.V. 2001. Life-history patterns in serpulimorph polychaetes: ecological and evolutionary perspectives. *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review* 39, 1–101.
- Lamarck, J.-B. de 1818. *Histoire naturelle des Animaux sans Vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s’y rapportent; précédés d’une Introduction offrant la détermination des caractères essentiels de l’Animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l’Exposition des Principes fondamentaux de la Zoologie*, 612 pp. Deterville, Paris.
- Larget, B., Kadane, J.B. & Simon, D.L. 2005. A Bayesian approach to the estimation of ancestral genome arrangements. *Molecular phylogenetics and evolution* 36(2), 214–223.
- Laurin, J. & Uličný, D. 2004. Controls on a shallow-water hemipelagic carbonate system adjacent to a siliciclastic margin: example from Late Turonian of Central Europe. *Journal of Sedimentary Research* 74(5), 697–717.
- Laurin, J. & Vodrážka, R. 2010. Record of sea-level fall in shallow-water hemipelagic strata: case study and numerical modelling. *Terra Nova* 22(2), 103–109.
- Lee, D.E. & Robinson, J.H. 2003. Kakanuiella (gen. nov.) and Thecidellina: Cenozoic and Recent thecideide brachiopods from New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 33(1), 341–361.
- Logan, A. 2008. Holocene thecideide brachiopods from the north-western Pacific Ocean: Systematics, life habits and ontogeny. *Systematics and Biodiversity* 6(3), 405–413.
- Lüter, C. 2007. Anatomy. In: Selden, P.A. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda, revised, Volume 6 (Supplement)*, pp. I–XL, 2322–3226. The Geological Society of America & The University of Kansas. Boulder, Colorado & Lawrence.
- Lüter, C. & Bartolomaeus, T. 1997. The phylogenetic position of Brachiopoda – a comparison of morphological and molecular data. *Zoologica Scripta* 26(3), 245–253.
- Macák, F. 1963. Koprolitová vrstvička a koštické plošky v křídě ohárecké oblasti. *Časopis pro mineralogii a geologii* 8(4), 380–382.

- Marek, J. & Krhovský, J. 1992. Paleoekologie. In: Pokorný, V., Houša, V., Krhovský, J., Marek, J., Pacltová, B., Pokorný, V., Špinar Z.V. 1992. *Všeobecná paleontologie*, 296 pp. Karolinum, Praha.
- Martin, R.E. 1999. *Taphonomy: a process approach*, 4, 508 pp. Cambridge University Press.
- Merz, R.A. & Woodin, S.A. 2006. Polychaete chaetae: Function, fossils, and phylogeny. *Integrative and comparative biology* 46(4), 481–496.
- Meyer, K. & Bartolomaeus, T. 1996. Ultrastructure and formation of the hooked setae in *Owenia fusiformis* delle Chiaje, 1842: implications for annelid phylogeny. *Canadian Journal of Zoology* 74, 2143–2153.
- Morris, S.C. & Peel, J.S. 1995. Articulated Halkieriids from the Lower Cambrian of North Greenland and their Role in Early Protostome Evolution. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 347(1321), 305–358.
- Morse, E.S. 1870. The Brachiopoda, a division of the Annelida. *The American Journal of Science and Arts* 50(148), 100–104.
- Morse, E.S. 1902. Observations on living Brachiopoda. *Memoirs of the Boston Society of Natural History* 5(8), 313–386.
- Motchurova-Dekova, N. & Harper, D.A. 2010. Synchrotron radiation X-ray tomographic microscopy (SRXTM) of brachiopod shell interiors for taxonomy: preliminary report. *Geološki anali Balkanskoga poluostrva* 71, 109–117.
- Muir-Wood, H.M. 1934. On the Internal Structure of Some Mesozoic Brachiopoda. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 223, 511–567.
- Nekvasilová, O. 1964. Thecideidae (Brachiopoda) der böhmischen Kreide. *Sborník geologických věd, Paleontologie* 3, 119–162.
- Nekvasilová, O. 1967. Thecidiopsis (*Thecidiopsis*) *bohemica imperfecta* n. subsp. (Brachiopoda) from the Upper Cretaceous of Bohemia. *Sborník geologických věd, Paleontologie* 9, 115–136.
- Nekvasilová, O. 1968. Struktura schránek ramenonožců z čeledi Thecideidae Gray, 1840 z české svrchní křídy. *Časopis pro mineralogii a geologii* 13(2), 195–198.
- Nekvasilová, O. 1973. The brachiopod genus *Bohemirhynchia* gen. n. and *Cyclothyris* Mc Coy (Rhynchonellidae) from the Upper Cretaceous of Bohemia. *Sborník geologických věd, Paleontologie* 15, 75–117.

- Nekvasilová, O. 1974. Genus *Cretirhynchia* and *Orbirhynchia* (Brachiopoda) from the Upper Cretaceous of North-West Bohemia. *Sborník geologických věd* 16, 35–67.
- Nekvasilová, O. 1975. The etching traces produced by pedicles of Upper Cretaceous brachiopods from Bohemia (Czechoslovakia). *Časopis pro mineralogii a geologii* 20(1), 69–74.
- Nekvasilová, O. 1983. The genus *Argyrotheca* (Brachiopoda) from the Bohemian Cretaceous Basin (Czechoslovakia). *Časopis pro mineralogii a geologii* 28(1), 23–30.
- Nekvasilová, O. 1988. *Terebratulida z vybraných lokalit České křídové pánve*. Výzkumná zpráva, MS, Akademie Věd ČR, Praha, 1–42.
- Nekvasilová, O. 1986. Rozšíření svrchnokřídových ramenonožců (Brachiopoda) na chráněných paleontologických lokalitách Středočeského kraje. *Bohemia centralis* 15, 7–14.
- Nekvasilová, O. 1989. Nové poznatky o teciích (Brachiopoda) z české křídové pánve. *Zprávy o geologických výzkumech za rok 1987*, 96–98.
- Nekvasilová, O. 1993. Nové poznatky o terebratulidních brachiopodech z české křídové pánve. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 1991*, 98–100.
- Nekvasilová, O. & Pajaud, D. 1971. Le mode de fixation chez *Bifolium lacazelliforme* Elliott (Thecideidae, Gray, Brachiopoda). *Časopis pro mineralogii a geologii* 14(3–4), 323–330.
- Nekvasilová, O. & Soukup, J. 1977. The genus *Discinisca* (Brachiopoda, Inarticulata) from the Upper Cretaceous of Bohemia (Czechoslovakia). *Věstník Ústředního ústavu geologického* 52, 169–170.
- Nielsen, C. 1991. The development of the brachiopod *Crania* (Neocrania) *anomala* (OF Müller) and its phylogenetic significance. *Acta Zoologica* 72(1), 7–28.
- Owen, E. 1954. The Use of Sugar Solution in the Differentiation of the Internal Structures of Upper Chalk Brachiopods. *Proceedings of the Geologists' Association* 66(4), 369–370.
- Pakhnevich, A.V. 2010. Study of fossil and recent brachiopods, using a skyscan 1172 X-ray microtomograph. *Paleontological Journal* 44(9), 1217–1230.
- Passamaneck, Y.J., Furchheim, N., Hejnol, A., Martindale, M. Q. & Lüter, C. 2011. Ciliary photoreceptors in the cerebral eyes of a protostome larva. *EvoDevo* 2(1), 1–18.



- Peck, L.S., Meidlinger, K., Tyler, P.A. 2001. Development and settlement characteristics of the Antarctic brachiopod *Liothyrella uva* (Broderip 1833). In: Brunton, C.H.C., Cocks, L.R.M., Long, S.L. *Brachiopods past and present, The Systematics Association special volume series 63*, XIII + 441pp. Taylor & Francis. London, New York.
- Pérez-Huerta, A., Cusack, M., McDonald, S., Marone, F., Stampanoni, M. & MacKay, S. 2009. Brachiopod punctae: A complexity in shell biomineralisation. *Journal of structural biology* 167(1), 62–67.
- Reuss, A.E. 1840. *Die Umgebung von Teplitz und Bilin in Beziehung auf ihre geognostischen Verhältnisse. Geognostische Skizzen aus Böhmen, I. Theil*, 298pp. C.W. Medau, Prag.
- Reuss, A.E. 1845–1846. *Die Versteinerungen der Böhmisches Kreide-Formation*, IV + 58, IV + 148 pp. E. Schweizerbart, Stuttgart.
- Richardson, J.R. 1987. Brachiopods from carbonate sands of the Australian shelf. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 99(1), 37–50.
- Richardson, J. 1997. Ecology of articulated brachiopods. In Kaesler, R.L. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda, revised, Volume 1*, XX + 539pp. The Geological Society of America & The University of Kansas. Boulder, Colorado & Lawrence,
- Rouse, G. & Fauchald, K. 1997. Cladistics and polychetes. *Zoologica Scripta* 26(2), 139–204.
- Rousset, V., Pleijel, F., Rouse, G.W., Erséus, C.A & Siddall, M.E. 2007. A molecular phylogeny of annelids. *Cladistics* 23(1), 41–63.
- Sandy, M.R. 1986. Brachiopod systematics and the transverse serial sectioning method: some recommendations for this technique and clarification of a taxonomic problem assisted by this method. In: Racheboeuf, P. R. & Emig, C. (eds). *Les Brachiopodes fossiles et actuels. Biostratigraphie du Paléozoïque 4*, 209–218. Brest.
- Santagata, S. & Cohen, B.L. 2009. Phoronid phylogenetics (Brachiopoda; Phoronata): evidence from morphological cladistics, small and large subunit rDNA sequences, and mitochondrial cox1. *Zoological Journal of the Linnean Society* 157(1), 34–50.
- Santagata, S., Resh, C., Hejnol, A., Martindale, M.Q. & Passamanek, Y.J. 2012. Development of the larval anterior neurogenic domains of *Terebratalia transversa* (Brachiopoda) provides insights into the diversification of larval apical organs and the spiralian nervous system. *EvoDevo* 3(1), 1–21.



- Seilacher, A., Olivero, E.B., Butts, S.H. & Jäger, M. 2008. Soft-bottom tube worms: from irregular to programmed shell growth. *Lethaia* 41(4), 349–365.
- Schloenbach, U. 1868. Kleine paläontologische Mittheilungen, 2. Folge, III. Die Brachiopoden der böhmischen Kreide. *Jahrbuch der kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt* 18(1), 139–166.
- Sklenář, J. 2005. *Brachiopoda lokality Úpohlavy u Lovosic*. Diplomová práce, MS, Univerzita Karlova, Praha, 54 + XIIIpp.
- Sklenář, J. 2010a. The immense variability – encrusting craniids of the rockycoast facies (Upper Cretaceous, Bohemian Cretaceous Basin). *6th International Brachiopod Congress – Geological Society of Australia, Abstracts*, p. 95. Melbourne.
- Sklenář, J. 2010b. Rourka serpulidního červa rodu *Laqueoserpula* ve světle sériových řezů. *11. slovensko-polsko-česká paleontologická konference, Sborník abstraktů*, 39–40. Praha.
- Sklenář, J. & Zágoršek, K. 2012. Mechovky typu *Berenicea* (Cyclostomata) z lomu Úpohlavy. *Zprávy o geologickém výzkumu v roce 2011*, 146–148.
- Schmidt-Rhaesa, A., Bartolomaeus, T., Lemburg, C., Ehlers, U. & Garey, J.R. 1998. The position of the Arthropoda in the phylogenetic system. *Journal of Morphology* 238(3), 263–285.
- Schwindt, E., & Iribarne, O. 1998. Reef of *Ficopomatus enigmaticus* (Polychaeta; Serpulidae) in the Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Bolletín de la Societat d'Història Natural de les Balears* 41, 35–40.
- Spencer, R.S. 1967. Pennsylvanian Spiriferacea and Spiriferinacea of Kansas. *The University of Kansas Paleontological Contributions* 14, 1–35.
- Sperling, E.A., Pisani, D. & Peterson, K.J. 2011. Molecular paleobiological insights into the origin of the Brachiopoda. *Evolution & development* 13(3), 290–303.
- Skovsted, C.B., Holmer, L.E., Larsson, C.M., Högström, A.E., Brock, G.A., Topper, T.P., Balthasar, U., Stolk, S.P. & Paterson, J.R. 2009. The scleritome of *Paterimitra*: an Early Cambrian stem group brachiopod from South Australia. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276(1662), 1651–1656.
- Sternberg, R.M. & Belding, H.F. 1942. Dry-peel technique. *Journal of Paleontology* 16, 135–136.
- Surlyk, F. 1972. Morphological adaptations and population structures of the Danish Chalk brachiopods (Maastrichtian, Upper Cretaceous). *Det Kongelige Videnskabskabernes Selskab, Biologiske Skrifter* 19(2), 1–57.

- Surlyk, F. 1973. Autecology and taxonomy of two Upper Cretaceous craniacean brachiopods. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 22(3), 219–242.
- Taylor, P.D. & Wilson, M.A. 2002. A new terminology for marine organisms inhabiting hard surfaces. *Palaios* 17(5), 522–525.
- Telford, M.J. 2013. The animal tree of life. *Science* 339, 764–766.
- ten Hove, H. & Kupryianova, E.K. 2009. Taxonomy of Serpulidae (Annelida, Polychaeta): The state of affairs. *Zootaxa* 2036, 1–126.
- Uličný, D., Laurin, J. & Čech, S. 2009. Controls on clastic sequence geometries in a shallow-marine, transtensional basin: the Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic. *Sedimentology* 56(4), 1077–1114.
- Váně, M. 1975. In: Krutský, N., Váně, M., Holá, A. & Hercogová, J. 1975. Turon a coniak v dolním Poohří. *Sborník Geologických Věd, Geologie* 27, 99–142.
- Váně, M. 1992. Poznámky k výskytu a stratigrafii komplexu slínovců v křídě na Žatecku. *Časopis pro mineralogii a geologii* 37(1), 45–53.
- Vinn, O., Ten Hove, H.A. & Mutvei, H. 2008a. On the tube ultrastructure and origin of calcification in sabellids (Annelida, Polychaeta). *Palaeontology* 51(2), 295–301.
- Vinn, O., Ten Hove, H.A., Mutvei, H. & Kirsimäe, K. 2008b. Ultrastructure and mineral composition of serpulid tubes (Polychaeta, Annelida). *Zoological Journal of the Linnean Society* 154(4), 633–650.
- Vinther, J. & Nielsen, C. 2005. The early Cambrian Halkieria is a mollusc. *Zoologica Scripta* 34(1), 81–89.
- Vodrážka, R. 2009. A new method for the extraction of microfossils from calcareous rocks using sulphuric acid. *Palaeontology* 52(1), 187–192.
- Vodrážka, R., Sklenář, J., Čech, S., Laurin, J. & Hradecká, L. 2009. Phosphatic intraclasts in shallow-water hemipelagic strata: a source of palaeoecological, taphonomic and biostratigraphic data (Upper Turonian, Bohemian Cretaceous Basin). *Cretaceous Research* 30(1), 204–222.
- Wanderer, K. 1909. *Die wichtigsten Tierversteinerungen aus der Kreide des Königreiches Sachsen*, 80pp. Gustav Fischer, Jena.
- Wiese, F., Čech, S., Ekrt, B., Košťák, M., Mazuch, M. & Voigt, S. 2004. The Upper Turonian of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic) exemplified by

- the Úpohlavy working quarry: integrated stratigraphy and palaeoceanography of a gateway to the Tethys. *Cretaceous Research* 25, 329–352.
- Williams, A. 1997. Shell structure. In Kaesler, R.L. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda, revised, Volume 1*, XX + 539pp. The Geological Society of America & The University of Kansas. Boulder, Colorado & Lawrence.
- Williams, A. & Carlson, S. 2007. Affinities of brachiopods and trends in their evolution. In: Selden, P.A. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H, Brachiopoda, revised, Volume 6 (Supplement)*, pp. I–XL, 2322–3226. The Geological Society of America & The University of Kansas. Boulder, Colorado & Lawrence.
- Zágoršek, K., Taylor, P.D. & Vodrážka, R. 2009. Coexistence of symbiotic hydroids (Protulophila) on serpulids and bryozoans in a cryptic habitat at Chrtníky (lower Turonian, Czech Republic). *Bulletin of Geosciences* 84(4), 631–636.
- Zágoršek, K. & Vávra, N. 2000. A new method for the extraction of Bryozoans from hard rocks from the eocene of Austria. *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt* 142(2), 249–258.
- Ziegler, V. 1967. Hromadný výskyt druhu *Ditrupa tricostata* (Goldfuss, 1841) v novoveském lomu u Kolína. *Vlastivědný zpravodaj Polabí* 1967(1–2), 14–18.
- Ziegler, V. 1969. Druh *Serpula conjuncta* Geinitz, 1846 v kolínské oblasti české křídly. *Vlastivěd. Zpravod. Vlastivědný zpravodaj Polabí* 1969(3–4), 38–40.
- Ziegler, V. 1973. Fauna středního turonu Českého ráje. II Serpulidae. *Práce a studie, Ochrana přírody a krajiny, Pardubice* 1973(5), 31–43.
- Ziegler, V. 1974. *Serpula ampulacea* Sowerby, 1829 (Serpulidae, Polychaeta, Sedentaria) v České křídě. *Acta Musei Reginaehradecensis, Series A, Scientiae Naturales* 15, 61–64.
- Ziegler, V. 1978. The significance of the family Serpulidea (Polychaeta, Sedentaria) for stratigraphic correlation of the Bohemian cretaceous Basin. In: Pokorný, V. (ed.). *Paleontologická Konference Katedry Paleontologie na Přírodovědecké Fakultě Univerzity Karlovy, Praha: 10. – 11. 1. 1977*, 303pp. Univerzita Karlova, Praha.
- Ziegler, V. 1984. Family Serpulidae (Polychaeta, Sedentaria) from the Bohemian Cretaceous Basin. *Sborník Národního muzea v Praze – Acta Musei Nationalis Pragae, Řada B – Přírodní vědy* 39(4), 213–254.
- Zrzavý, J. 2006. *Fylogeneze živočišné říše*, 255pp. Scientia, Praha.
- Zrzavý, J., Mihulka, S., Kepka, P., Bezděk, A. & Tietz, D. 1998. Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence. *Cladistics* 14(3), 249–285.

- Zrzavý, J., Říha, P., Piálek, L. & Janouškovec, J. 2009. Phylogeny of Annelida (Lophotrochozoa): total-evidence analysis of morphology and six genes. *BMC Evolutionary Biology* 9(1), 189. [nestránkováno]
- Žítt, J. & Nekvasilová, O. 1989. Paleontologicko-geologická charakteristika navrhovaného CHPV Karlov (Kutná Hora). *Bohemia centralis* 18, 15–40.
- Žítt, J. & Nekvasilová, O. 1994. Běstvína u Ronova nad Doubravou – pozoruhodný výskyt spodnoturonských fosilií v příbřežních sedimentech české křídové pánve (kolínská litofaciální oblast). *Bohemia centralis* 23, 23–30.
- Žítt, J., Nekvasilová, O., Bosák, P., Svobodová, M., Štemproková-Jírová, D. & Šťastný, M. 1997. Rocky coast facies of the Cenomanian-Turonian Boundary interval at Velim (Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic). First part. *Bulletin of the Czech Geological Survey* 72(1), 83–102; Second part. *Dtto* 72 (2), 141–155.
- Žítt, J., Nekvasilová, O. & Nekovařík, Č. 2001. Geologický výzkum výkopů plynovodu, část II. - Brachiopodi od Netřeby (Česká křídová pánev). *Zprávy o geologických výzkumech v roce 2000*, 51–55.
- Žítt, J., Nekvasilová, O. & Hradecká, L. 2002. Platidiid brachiopods from the Middle Turonian of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic). *Paleontologische Zeitschrift* 76(2), 251–255.
- Žítt, J., Nekvasilová, O., Hradecká, L., Svobodová, M. & Záruba, B. 1998. Rocky coast facies of the Unhošť-Tursko High (late Cenomanian – early Turonian, Bohemian Cretaceous Basin). *Sborník Národního muzea v Praze, Řada B – přírodní vědy* 54(3–4), 79–116.
- Žítt, J. & Vodrážka, R. 2008. New data on Late Turonian crinoids from the Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic. *Bulletin of Geosciences* 83(3), 311–326.
- Žítt, J. & Vodrážka, R. 2013. *Terebella phosphatica* Leriche (Polychaeta) associated with phosphatic crusts and particles (Lower Turonian, Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic). *Cretaceous Research* 41, 111–126.
- Žítt, J., Vodrážka, R., Hradecká, L., Svobodová, M. & Zágöršek, K. 2006. Late Cretaceous environments and communities as recorded at Chrtníky (Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic). *Bulletin of Geosciences* 81(1), 43–79.