

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Geologie



Mgr. Petra Tonarová

Skolekodonti barrandienského siluru

Silurian Scolecodonts of the Barrandian area

Disertační práce

Školitel: Doc. RNDr. Oldřich Fatka, CSc.

Praha, 2012

Čestné prohlášení

Tímto prohlašuji, že jsem tuto disertační práci vypracovala samostatně pod odborným vedením školitele a použila 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.

Mgr. Petra Tonarová

Abstract

Scolecodonts (= jaws of the polychaete worms) have always been a relatively neglected group of microfossils. However, polychaetes represent and also represented an important component of the marine fauna. Knowledge on their distribution and other aspects of their life can bring us important information about the character of ancient environment. In the Prague Basin (Czech Republic), only two major studies exclusively focused on scolecodonts have been published. The aim of the present research was to fill in this gap - by a restudy of the historical collections of Žebera and Šnajdr, and its comparison with the results gained from newly collected late Silurian samples and scolecodont faunas from other areas.

It has turned out that the jawed polychaete fauna in the Prague Basin was much more diversified than previously reported. The last report on late Silurian scolecodonts by Šnajdr (1951) concluded that there are four determined species and two species left in open nomenclature present. Restudy of the original collection has shown that there are at least 11 different species from families Mochtyellidae, Polychaetaspidae, Ramphoprionidae, Paulinitidae, Atraktoprionidae, Skalenoprionidae and Hadoprionidae. The new comparative collection coming from similar stratigraphical level as historical collections gained at least 25 species, including one newly described ("*Mochtyella*" *pragensis*). The taxonomic re-study also focused on the species *Kettnerites kosoviensis* that is a type species of the genus and was described in the Prague Basin. The new samples come from the limestone which is in contrast to previously studied shale lithology. This was an important factor enabling easier acid digestion and detaching the jaws.

Together with taxonomy, influence of environmental changes on diversity of scolecodont faunas was studied. A decrease in diversity associated with the Kozłowski event was observed. Palaeoecological strategies of genera *Pistoprion*, *Rakvereprion* and *Hadoprion* were confirmed also from the peri-Gondwanan area (Prague Basin). The last but not least contribution to scolecodont studies was a preliminary correlation of the Bohemian late Silurian faunas with other regions that revealed a close relation of the Prague Basin and Baltica polychaete faunas. Moreover, a lot of new options for consequent studies were found and, with no doubt, scolecodonts from the Prague Basin can bring a lot of new interesting information in the future.

Abstrakt

Skolekodonti (= kousací destičky mnohoštětinatých červů) jsou obecně poměrně opomíjenou skupinou mikrofosilií. Je známo, že v dnešní době, a zřejmě tomu tak bylo i v minulosti, mnohoštětinatci představují poměrně význačnou část mořské fauny. Znalost jejich rozšíření a dalších aspektů jejich života nám může přinést důležité informace o charakteru paleoprostředí. Ani pražská pánev (Česká republika) však není výjimkou a čistě této skupině byly doposud věnovány pouze dvě význačné publikace. Cílem tohoto výzkumu bylo vyplnit tuto mezeru a to nejprve studiem historických kolekcí Dr. Žebery a Šnajdra a následně jejich srovnáním s nově odebranými vzorky a také skolekodonty z jiných oblastí.

Jedním z hlavních výsledků tohoto výzkumu bylo značné rozšíření diversity skolekodontů svrchního siluru pražské pánve oproti dříve publikovaným výsledkům. V poslední studii na toto téma, kterou publikoval Šnajdr v roce 1951, je uvedeno, že rozpoznal 4 druhy a další dva ponechal v otevřené nomenklatuře. Revize této kolekce ukázala, že se zde nachází nejméně 11 druhů z čeledí: Mochtyellidae, Polychaetaspidae, Ramphoprionidae, Paulinitidae, Atraktoprionidae, Skalenoprionidae a Hadoprionidae. Tato data byla ještě porovnáována s nově nashromážděnou sbírkou čelistních destiček z přibližně stejné stratigrafické úrovně. V nové kolekci bylo určeno 25 druhů, včetně jednoho nového taxonu „*Mochtyella*“ *pragensis*. Taxonomické studium bylo mimoto zaměřeno i na druh *Kettnerites kosoviensis*, který je typovým druhem a byl stanoven právě v pražské pánvi. Na rozdíl od historických sbírek, které obsahují pouze vzorky břidlic, byly pro nové sběry zvoleny vápencové polohy, ze kterých je jednodušší získání izolovaných maxil.

Nebyly studovány pouze taxonomické problémy, ale navíc bylo sledováno chování fauny v souvislosti se změnami prostředí. Byl zaznamenán pokles diversity polychaetů související s „Kozlowskii“ eventem. Studium paleoekologických strategií potvrdilo vazbu rodů *Pistoprion*, *Rakvereprion* a *Hadoprion* na specifická prostředí také z oblasti peri-Gondwany (pražské pánve). V neposlední řadě bylo přínosem této studie předběžné porovnání nalezených společenstev s dalšími regiony a ukázalo se, že mají úzkou vazbu na fauny Baltiky. V průběhu řešení tohoto projektu také vyvstaly další vědecké otázky, které se budou řešit v dalším výzkumu a je zřejmé, že co se týče čelistnatých polychaetů má pražská pánev ještě mnohé co nabídnout.

Obsah

1. Úvod.....	1
1.1 Úvod a cíle práce.....	1
1.2 Struktura Práce	2
2. Geologie studované oblasti.....	3
2.1 Silurské sedimenty pražské pánve	4
3. Materiál a metodika práce.....	9
3.1 Materiál	9
3.2 Metodika práce.....	11
4. Skupina Polychaeta.....	13
4.1 Charakteristika skupiny polychaeta	13
4.2 Fosilní záznam polychaetů.....	17
4.3 Kousací aparát eunicidních polychaetů.....	18
4.4 Architektura čelistních aparátů	19
5. Skupina „Scolecodonta“	22
5.1 Charakteristika	22
5.2 Stručný přehled historie výzkumu spodnopaleozoických skolekodontů	23
5.3 Chemické složení skolekodontů.....	25
5.4 Výměna a růst čelistních aparátů	28
5.5 Faciální závislost a zachování skolekodontů v sedimentu.....	30
6. Skolekodonti pražské pánve	32
6.1 Stručná historie výzkumu čelistnatých mnohoštětinatců v pražské pánvi	32
6.2 Dr. Karel Žebera a jeho kolekce skolekodontů.....	33
6.3 Dr. Milan Šnajdr a jeho kolekce skolekodontů.....	47
6.4 Srovnávací kolekce	62
7. Interpretace dat a jejich využití.....	65
7.1 Studium „eventů“	65

7.2 Paleoekologie a paleobiogeografie	67
8. Závěr	70
9. Systematická paleontologie	71
10. Použitá literatura	81

Seznam příloh:

Příloha I. Tonarová, P. 2008. Revision of Kettnerites Žebera, 1935 (Scolecodonta, Silurian of the Barrandian area, Czech Republic): preliminary results. Acta Musei Nationalis Pragae, Ser. B. Historia Naturalis 64 (2-4), 185-192.

Příloha II. Eriksson, M.E., Hints, O., Paxton, H. & **Tonarová, P.** v tisku. Ordovician and Silurian polychaete diversity and biogeography. The Geological Society of London, Bulletin.

Příloha III. Tonarová, P., Eriksson, M.E. & Hints, O. 2012. A jawed polychaete fauna across the late Ludlow Kozlowskii event interval from the Prague Basin (Czech Republic). Bulletin of Geosciences 87.

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat především rodině za materiální i psychickou podporu během studia. Svému školiteli Doc. RNDr. Oldřichu Fatkovi, CSc. děkuji za vedení v přípravě práce a materiální zajištění. Poté děkuji především Mgr. Michalu Kubajkovi za trpělivost a četnou výpomoc. Velký dík náleží Mgr. Stanislavě Vodrážkové, PhD. (Česká geologická služba, ČGS), za četné rady, konzultace a stálou podporu. Mnoho cenných rad mi poskytli Dr. Olle Hints, PhD. (Tallinn University of Technology), Doc. Mats E. Eriksson, PhD. (Lund University), RNDr. Štěpán Manda, PhD. (ČGS), Prof. Hubert Szaniawski (Polish Academy of Science) a Doc. Claes. F. Bergman (Kristianstad University), za což jim patří velký dík. Za konzultace děkuji RNDr. Ladislavu Slavíkovi, CSc. a RNDr. Petru Štorchovi, DrSc., oběma z Geologického ústavu Akademie věd ČR. Za výpomoc při zpracovávání historických kolekcí děkuji Mgr. Martinu Valentovi, PhD., RNDr. Vojtěchu Turkovi, CSc. (oběma z Národního muzea v Praze), při studiu typové kolekce Dr. G. J. Hindeho mi značně pomohli Dr. Consuelo Sendino a Dr. Paul Taylor z Natural History Museum v Londýně. Stálou podporou mi byl také RNDr. Tomáš Prikryl PhD. (AV ČR). Za pomoc při práci na elektronovém mikroskopu děkuji RNDr. Martinu Mazuchovi (Univerzita Karlova v Praze), Ph.D. a RNDr. Borku Ekrtovi (z NM). Dále mi radili a podporovali moji nadřízení Prof. RNDr. Jiří Frýda, Dr. a RNDr. Jana Drábková, CSc. (oba z ČGS) a také Radek Labuťa, Doc. RNDr. Jaroslav Marek, CSc. (UK), RNDr. Jiří Kvaček, CSc. (NM), Ing. Vladislava Tonarová, PhD. (VŠCHT) a Patrik Tonar (ČVUT). Děkuji ale i všem, které jsem v tomto výčtu neuvedla.

Tato práce vznikla za finanční podpory projektů GAUK 46209, GAČR 205/09/1521, SVV 261 203, interních projektů ČGS 323000 a 333300. Výzkum byl podporován SYNTHESIS projektem GB-TAF-836 (<http://www.synthesis.info>). Práce je příspěvkem k IGCP 591.

1. Úvod

1.1 Úvod a cíle práce

Hlavním cílem práce bylo vyhodnocení diversity skolekodontů (kousacích destiček polychaetních červů) ze silurských sedimentů pražské pánve. Výzkum zahrnoval revizi historických kolekcí (Dr. Žebery a Dr. Šnajdra) a jejich srovnání s nově nasbíranými vzorky za použití moderních metodik práce (chemická extrakce, SEM). Dalším cílem bylo alespoň předběžné srovnání určených faun s nálezy popsanými z jiných oblastí (např. Švédsko, Estonsko, Polsko, Velká Británie, Kanada) - prostřednictvím studia publikované literatury a studiem kolekcí v Polsku (Varšava, Polska Akademia Nauk), Švédsku (Lund, Lund University), Estonsku (Tallinn, Tallinn University of Technology) a Velké Británii (Londýn, Natural History Museum). V neposlední řadě byla cílem práce předběžná interpretace reakcí společenstev čelistnatých polychaetů na změny podmínek prostředí (např. tzv. Kozlowskii event).

Skolekodonti jsou ve srovnání s jinými skupinami mikrofosilií často opomíjeni, avšak především díky postupnému vyřešení některých taxonomických otázek se ukazuje, že i tato skupina přináší zajímavé poznatky o fosilních společenstvech a charakteru paleoprostředí. Pražská pánev je jednou z nejlépe prozkoumaných spodnopaleozoických oblastí, avšak i zde jsou informace o čelistnatých mnohoštětináčích spíše kusé, což byl jeden z hlavních impulsů pro započetí této práce.

1.2 Struktura Práce

Disertační práce zahrnuje úvodní část, která stručně představuje geologii studované oblasti, následuje popis metodiky práce, kde jsou uvedeny metody zpracování vzorků a popis studovaného materiálu, další kapitola se stručně věnuje skupině Polychaeta (mnohoštětinatci) a to nejprve obecně a poté jejímu fosilnímu záznamu. Dále navazují informace o čelistních aparátech eunicidních červů a shrnutí známých dat týkajících se skolekodontů. V závěrečných kapitolách jsou diskutováni skolekodonti pražské pánve a to především sbírky Dr. Žebery a Dr. Šnajdra a možné způsoby využití skolekodontů (paleobiogeografické interpretace, dopad změn prostředí na bentické fauny, atp.).

Přílohy (I-III) jsou články v recenzovaných publikacích, kde je autorka disertační práce autorkou nebo spoluautorkou. Obsahují dílčí výsledky výzkumu. Příloha č. I (Tonarová 2008) je zaměřena na revizi historických kolekcí skolekodontů z pražské pánve a toto téma je rozvedeno i v příloze č. III (Tonarová et al. 2012). V příloze II (Eriksson et al. v tisku) a III je diskutována nově shromážděná sbírka silurských skolekodontů, s paleobiogeografickou interpretací vyhodnocených dat (v kontextu se světovými výskyty silurských skolekodontů). Mimoto jsou v příloze III komentovány změny diversity skolekodontů v důsledku „Kozlowskii“ eventu.

2. Geologie studované oblasti

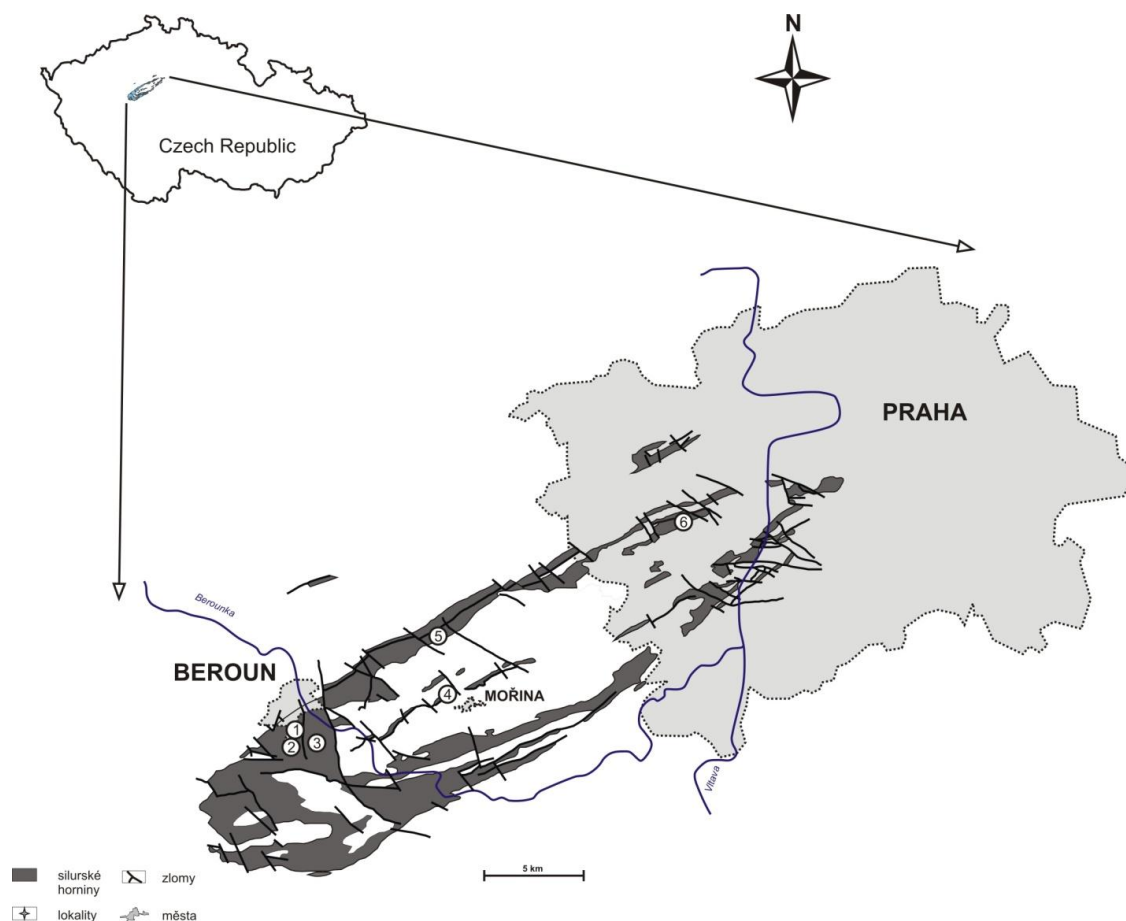
Nemetamorfovaná jednotka Českého masivu, Barrandien, pojmenovaná na počest význačného vědce a geologa Joachima Barranda (1799-1883), zahrnuje horninový proterozoický podklad a na něm ležící uloženiny staršího paleozoika (kambrium až devon). Kambrické uloženiny jsou zachovány v tzv. příbramsko-jinecké pánvi (např. Krejčí 1877; Kettner 1925; Havlíček 1949, 1950, 1971; Havlíček & Šnajdr 1951; Fatka 2006) a skryjsko-týřovické oblasti (např. Krejčí 1877; Kettner 1923, 1925; Fatka et al. 2011). Téměř kontinuální sled ordovických až devonských uloženin, ležících přibližně mezi Prahou a Plzní, označil Havlíček (1981, 1982) jako pražskou pánev, která je systematicky studována již po více než 150 let (Barrande 1852). Počítají-li se již první zprávy (např. Zeno 1770), je tomu již přes 200 let. Již Barrande (1852) rozčlenil sedimenty podle jejich charakteru a obsažených fosilií na několik „pásem“. Následně probíhalo zpřesňování litostratigrafického členění pražské pánve a to např. v pracích Lipold & Krejčí (1860), Kettner & Kodým (1919), Havlíček (1980, 1981). Biostratigrafický výzkum je shrnut např. v práci Havlíček & Vaněk (1966), sedimentologický výzkum v publikacích Kukala (1955, 1963). Celkový přehled výzkumu pražské pánve uvádí např. Chlupáč et al. (1992, 1998) nebo Kříž (1999a).

2.1 Silurské sedimenty pražské pánve

Detailní studium silurských uloženin (Obr. 1) započal Barrande (1852), jehož výzkumy později prohloubili například Lipold & Krejčí (1860), Perner & Kodým (1919), Bouček (1953, 1960, a další práce), Prantl & Příbyl (1948), Kukal (1955), Horný (1955, 1960, 1962), Fiala (1970), Kříž (1975, 1991, 1992, a další práce) a Havlíček & Štorch (1990). Kříž (1991) rozlišil několik tektonických bloků se specifickým vývojem, které detailně popisuje např. i Kříž (1992). V této práci je užíváno litostratigrafické členění podle Kříže (1975) a Kříže et al. (1986), biozonace dle Havlíčka & Štorcha (1990), Štorcha (1994, 2001) a Loydella (2012) - viz. Obr. 2.

Dnešní výskyt silurských hornin představuje pouze denudační zbytek dochovaný v centrální části pražské synformy. Zachovaná nemetamorfovaná sekvence zachycuje záznam od llandovery až do přídolí (Havlíček v Chlupáčovi et al. 1992). Sedimentace byla význačně ovlivňována vulkanickou činností (aeronian až gorstian), s kulminací při hranici wenlock/ludlow, a také synsedimentární deformací. V okolí center vulkanismu vznikaly z vulkanoklastik mělké, dobře větrané plošiny, které byly bohatě osidlovány faunou (Kříž 1992). Předmětem studia této práce byla především svrchní část kopaninského souvrství, protože z této stratigrafické úrovně byl popsán nejhojnější výskyt skolekodontů (Žebera 1935, Šnajdr 1951).

Horniny spodního siluru (llandovery, wenlock) označili Lipold & Krejčí (1860) jako liteňské vrstvy (Littener Schichten), dnes se užívá termín liteňská skupina (Kříž 1975), která zahrnuje želkovické, lithlavské a motolské souvrství. Charakteristické pro toto období jsou hlavně černé graptolitové břidlice, s postupně do nadloží přibývajícím karbonátovou sedimentací. V motolském souvrství popsal polychaetní faunu Bouček (1941, 1947) a Šnajdr (1951).



Obr. 1. Schematická mapka silurských sedimentů pražské pánve se zakreslenými lokalitami s dokumentovaným výskytem skolekodontů (překresleno podle Havlíčka & Štorcha 1990 z Tonarové 2008). Lokality popsané v práci Žebera (1935) č. 2, 3, 4; Bouček (1941, 1947) č. 5; Šnajdr (1951) č. 1, 3, 4, 5, 6. Lokality: 1. lom Kosov 2. Pod lanovkou 3. Lom pod Koledníkem (lom Jarov) 4. Liščí lom (lomy Amerika U Budňan) 5. zářez silnice z Loděnice do Bubovic 6. Arethusinová rokle.

GEOLOGIE STUDOVANÉ OBLASTI

Series		PŘÍDOLÍ		LUDLOW		WENLOCK		LLANDOVERY	
Stage		Ludfordian		Gorstian	Homerian		Sheinwoodian	Telychian	Aeronian
Lithostratigraphy		Kopanina Formation		Motol Formation		Litohlavy Fm.		Želkovice Fm.	
Graptolite biostratigraphy		Požáry Fm.							
		<i>transgrediens</i>							
		<i>perneri</i>							
		<i>bouceki</i>							
		<i>lochkovensis</i>							
		<i>ultimus - parultimus</i>							
		<i>fragmentalis</i>							
		<i>latilobus - balticus</i>							
		<i>kozłowskii</i>							
		<i>inexpectatus</i>							
		<i>tenuis</i>							
		<i>linearis</i>							
		<i>scanicus - chimaera</i>							
		<i>progenitor</i>							
		<i>nilssoni</i>							
		<i>ludensis</i>							
		<i>deubeli - praedeubeli</i>							
		<i>nassa</i>							
		<i>parvus</i>							
		<i>lundgreni</i>							
		<i>perneri- ramosus</i>							
		<i>rigidus - belophorus</i>							
		<i>dubius</i>							
		<i>riccartonensis</i>							
		<i>murchisoni</i>							
		<i>centrifugus</i>							
		<i>insectus</i>							
		<i>lapworthi</i>							
		<i>spiralis</i>							
		<i>tullbergi</i>							
		<i>griestoniensis</i>							
		<i>crispus</i>							
		<i>turriculatus</i>							
		<i>linnaei</i>							
		<i>sedgwickii</i>							
		<i>convolutus</i>							
		<i>leptotheca</i>							
		<i>simulans</i>							
		<i>pectinatus - triangulatus</i>							
		<i>cyphus</i>							
		<i>vesiculosus</i>							
		<i>acuminatus</i>							
		<i>ascensus</i>							

Žebera 1935
 Bouček 1941, 1947
 Šnajdr 1951
 Tonarová et al. (2012)

Obr. 2. Graptolitová zonace siluru s publikovaným výskytem skolekodontů. Stratigrafická tabulka podle Loydella (2012) a citací uvedených tamtéž.

Nadložní kopaninské souvrství (přibližně odpovídá celému stupni ludlow) bylo stanoveno Prantlem & Příbylem (1948). Oproti podložním vrstvám, ubývá graptolitových břidlic a začíná převládat karbonátová sedimentace. Mimo vulkanická centra sedimentují vápnité břidlice s tufitickým materiálem (Kříž 1992). Hlubokovodnější sedimenty jsou obecně vyvinuty v oblastech vzdálenějších od vulkanických elevací. Toto souvrství je podle doposud zjištěných dat nejbohatší na výskyt skolekodontů (viz. Šnajdr 1951, Tonarová 2008, Tonarová et al. 2012).

Se stupněm ludlow se v pražské pánvi objevuje nový typ fauny - nové rody a čeledi trilobitů, ramenonožců, atd. (Horný 1962). Horný (1955) původně vymezil 6 biohorizontů, ty později upravil na 3 (Horný 1962): *Encrinurus beaumonti* (= *Encrinuraspis beaumonti*), společenstvo *Phacops fecundus* (= *Ananaspis fecunda*) a biohorizont *Prionopeltis archiaci*. Detailním rozdělením kopaninského souvrství na základě fauny se zabývali například Chlupáč (1987) a Havlíček & Štorch (1990).

Ve spodní části kopaninského souvrství se ukládaly především vápnité břidlice s tufitickými vložkami. V obdobích mezi vulkanickými epizodami osidlovaly vzniklé tufitické vápence bentické organismy – a to například ramenonožci, lilijice, trilobiti a koráli (Havlíček & Štorch 1990). V nadloží se ukládaly organodetrické vápence horizontu *Encrinuraspis beaumonti*. Lokálně je vyvinut horizont tmavých vápnitých břidlic s mikritickými vápenci společenstva *Acantholomina minuta*, který je typický pro lokality Kosov a lomy Amerika. Nadložní mikritické a biodetrické vápence s tenkými vložkami vápnitých břidlic společenstva *Ananaspis fecunda* obsahuje hojnou faunu trilobitů a ramenonožců. Ve svrchní části kopaninského souvrství je znatelné postupné změlčování pánve doložené přítomností mělkovodních biodetrických vápenců, Horným (1962) přiřazeným k horizontu *Prionopeltis archiaci*. Hojný je sesilní i vagilní benthos – avšak trilobitová i ramenonožcová fauna je méně diversifikovaná, koráli jsou

vzácní. Místy je svrchní část horizontu *Prionopeltis archiaci* nahrazena hlavonožcovým vápencem (tzv. „cephalopodový“ horizont podle Horného 1955).

Nejmladší silurské přídolské souvrství stupně přídolí stanovili Prantl & Příbyl (1948). Historie výzkumu je přehledně uvedena v Kříž et al. (1986). Spodní část souvrství je charakterizována prohloubením pražské pánve, jehož následkem došlo k ukládání hlubokovodnějších mikritických vápenců a vápnitých břidlic. Horný (1962) rozlišil 2 litofacie, „slínitou“ reprezentovanou rytmickou sedimentací tmavých mikritických vápenců s tmavými vápnitými břidlicemi a „vápnitou“ reprezentovanou fosiliferními biosparitickými vápenci (Havlíček & Štorch 1990).

3. Materiál a metodika práce

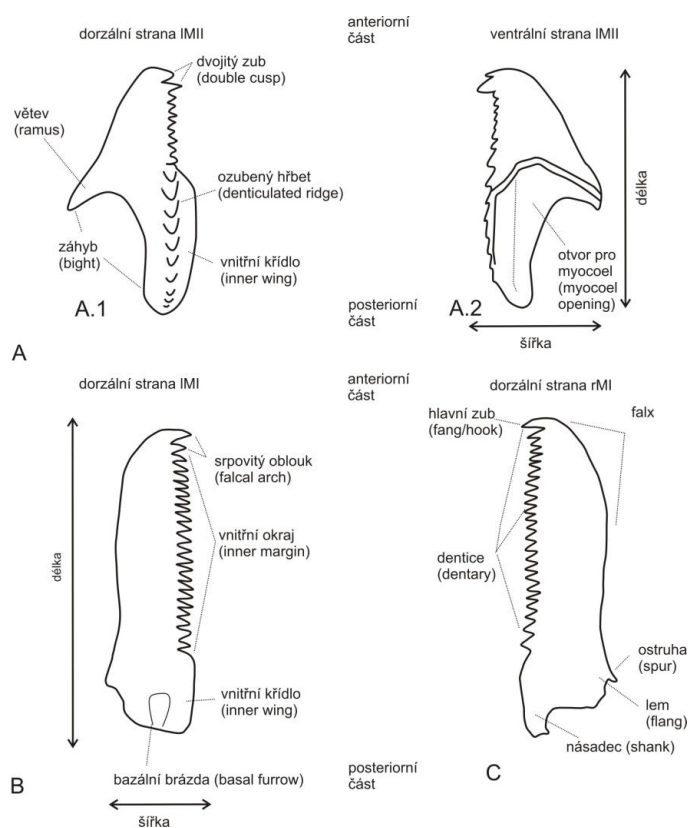
3.1 Materiál

Studované kolekce skolekodontů pochází z několika stratigrafických úrovní a z několika lokalit (viz. Obr. 1 a 2). První část studovaného materiálu pochází z historických kolekcí skolekodontů na vrstevních plochách, uložených v Národním muzeu (NM) v Praze, ve sbírkách Ústavu Geologie a Paleontologie (Přírodovědecké fakulty, Univerzity Karlovy v Praze - ÚGP PřF UK) a ve sbírkách České geologické služby. Druhá část materiálu pochází z nových sběrů a jedná se o izolované jedince získané chemickou extrakcí, a která je uložena ve sbírkách České Geologické služby (ČGS) v Praze.

První historická kolekce Dr. Karla Žebery (57 kusů pod inventárními čísly L42140-L42162 v NM, 130 ks po čísly UGP1-154 na PřF UK) je především z Lomu pod Koledníkem (přídolské souvrství, graptolitová biozóna *Neocolonograptus ultimus* - *N. parultimus*) a Mořiny (budňanské vápence - kopaninské souvrství dle dnešního pojetí), několik kusů je z lomu Kosov u Berouna, z lokality Kosov pod lanovkou a z pole za Koledníkem směrem ke Koněprusům také z kopaninského souvrství. Druhá historická kolekce Dr. Milana Šnajdra je především z lomů Mořina (Liščí lom, několik tisíc kusů uložených v NM pod akcesitním číslem 32921, cca 1000 ks pod inventárními čísly L33060-L33123, L41341-L42106, 4 kusy ve sbírkách ČGS), z několika úrovní břidličných poloh svrchní části kopaninského souvrství (graptolitové zóny *Pseudomonoclimacis latilobus* – *Slovinograptus balticus* až *P. fragmentalis*). Další sběry pochází z lomu nad Jarovem u Berouna (NM akc. číslo 32983, inventární čísla L42107-L42131) a lokality Kosov u Králova Dvora (NM akc. číslo 32984, inventární čísla L42132-L42139 také z kopaninského souvrství). Skolekodonti v obou sbírkách jsou z břidličných poloh, které se ukázaly jako nevhodné pro chemické rozpouštění.

Nově nasbíraná kolekce pochází z lokalit Kosov a Liščí lom a je uložena pod čísly PT1-PT28 ve sbírkách ČGS (cca 1100 prvních a druhých maxil, několik tisíc dalších maxil). Stratigraficky pochází z úrovně graptolitových biozón *Neocucullograptus kozłowskii* až *P. latilobus* - *S. balticus*. Tento materiál je na rozdíl od předchozích sbírek z vápencových poloh a čelisti byly izolovány pomocí kyselin (viz. metodika).

Terminologie užívaná v této práci vychází především z pojetí Kielan-Jaworowské (1966), částečně z publikací Jansonius & Craig (1971) a Bergman (1989).



Obr. 3. Terminologie se schematickým vyobrazením kousacích destiček. Termíny pocházejí z práce Bergmana (1989), české ekvivalenty z prací Žebery (1935) a Šnajdra (1951). **A.1**, 2 levá druhá maxila **B** levá první maxila **C** první pravá maxila.

3.2 Metodika práce

V průběhu práce bylo testováno několik metod pro zpracování vzorků. Historické sbírky byly především uspořádávány a fotografovány pomocí digitálních fotoaparátů a kamer připojených k optickému mikroskopu (viz. níže uvedená zařízení) a také prostřednictvím skenovacího elektronového mikroskopu (SEM). Rozpouštění těchto vzorků v kyselinách (HCl, HF) se ukázalo jako neefektivní (viz. Kapitola 6.3). Fotografie posloužily při katalogizaci exemplářů v Národním muzeu, čímž bylo umožněno zpřístupnění této sbírky pro vědeckou komunitu.

Srovnávací nově nasbírané vzorky byly navíc zpracovávány pomocí chemického rozpouštění v mikropaleontologické laboratoři Ústavu geologie a paleontologie (Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova). Pro chemickou extrakci se jako optimální ukázalo použití 5% kyseliny octové s výměnou roztoku a sítováním v přibližně týdenních intervalech. Tato metoda byla k fosiliím nejšetrnější, ale byla také časově nejnáročnější. Část vzorků byla rozpouštěna pomocí 20% kyseliny chlorovodíkové nebo 30% kyseliny fluorovodíkové. Obě posledně jmenované metody přinášely rychlé výsledky, skolekodonti nebyli poškozeni, ale nebyly nalezeny žádné spojené čelisti v původní pozici (jinými slovy částečně artikulované aparáty). Reziduum bylo sítováno na sítu o velikosti oka 50 μm . Vybírání probíhalo pomocí mikropipety nebo řasy takzvanou „mokrou metodou“ (podle Kielan-Jaworowské 1966). Vysoušení rezidua se ukázalo jako nevhodné, protože drobné čelisti bylo obtížnější rozeznat. Některá rezidua byla před vybíráním naložena do roztoku hydrogen uhličitanu sodného (metodika podle Jeppsona 2005), což „vyčistí“ roztok od jemných rozptýlených částic. Někteří jedinci museli být následně dočišťování pomocí koncentrované kyseliny fluorovodíkové nebo peroxidem vodíku. V případě dočištění vzorků pomocí HF probíhala macerace v kyselině asi 10 minut, za pomoci peroxidu vodíku byly exempláře dočišťovány po

dobu asi jedné hodiny. Izolovaní jedinci byli uloženi do malých plastových krabiček (o velikosti cca 2 x 1 cm) s glycerinem, případně s přídavkem formaldehydu, aby se zamezilo růstu plísní.

K dokumentaci vzorků byly použity optické mikroskopy Olympus SZX-ILL B200 s digitální kamerou (Národní muzeum v Praze; Ústav geologie a paleontologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova v Praze), Olympus SZX10 s digitální kamerou (Česká geologická služba), Olympus SZX12 s digitální kamerou Olympus DP72 a Nikon AZ100 s digitální kamerou (Institute of Geology, Tallinn University of Technology, Estonsko), skenovací elektronové mikroskopy JEOL JSM-6380 (ÚGP, Přf UK), Hitachi S-3700N (Národní muzeum v Praze), Hitachi S-3400N (Department of Earth and Ecosystem Sciences, Lund University, Švédsko) a Zeiss EVO MA15 (Tallinn University).

4. Skupina Polychaeta

4.1 Charakteristika skupiny polychaeta

Systematické členění skupiny Polychaeta (= Mnohoštětinatci) je stále předmětem diskuzí biologů i paleontologů. Ještě donedávna bylo užíváno účelové členění na errantní (pohyblivé) a sedentární (přisedlé) červy (dle Quatrefages 1866). V současnosti se užívá převážně systém založený na kladistické analýze (např. dle Rouse & Fauchald 1997), přičemž většina dřívějších errantních červů dnes spadá do skupiny Aciculata (Rouse & Pleijel 2001). Přehledně jsou změny pojetí systematiky diskutovány např. v publikacích Fauchald & Rouse (1997) nebo v Beesley et al. (2000).

Zjednodušené schema systematického členění skupiny polychaeta (podle Rouse & Fauchalda 1997):

Polychaeta

Scolecida

Arenicolidae, Capitellidae, Maldanidae, Cossuridae, Opheliidae,
Orbiniidae, Paraonidae, Questidae, Scalibregmatidae

Palpata

Aciculata

Eunicida

Amphinomidae, Diurodrilidae, Dorvilleidae, Eunicidae,
Euphrosinidae, Hartmaniellidae, Histriobdellidae, Lumbrineridae,
Oeonidae, Onuphidae

Phyllodocida

Acoetidae, Alciopidae, Aphroditidae, Chrysopetalidae,
Eulepethidae, Glyceridae, Goniadidae, Hesionidae,

Ichthyotomidae, Iospilidae, Lacydoniidae, Lopadorhynchidae,
Myzostomidae, Nautilienellidae, Nephtyidae, Nereididae,
Paralacydoniidae, Pholoidae, Phyllodocidae, Pilargidae,
Pisionidae, Polynoidae, Pontodoridae, Sigalionidae,
Sphaerodoridae, Syllidae, Typhloscolecidae, Tomopteridae

Aciculata incertae sedis

Aberrantidae, Nerillidae, Spintheridae

Canalipalpata

Sabellida

Oweniidae, Sabellariidae, Serpulidae, Siboglinidae

Spionida

Apistobranchidae, Chaetopteridae, Longosomatidae,
Magelonidae, Poecilochaetidae, Spionidae, Trochochaetidae,
Uncispionidae

Terebellida

Acrocirridae, Alvinellidae, Ampharetidae, Cirratulidae,
Ctenodrilidae, Fauveliopsidae, Flabelligeridae, Pectinariidae,
Poeobiidae, Sternaspidae, Terebellidae, Trichobranchidae

Canalipata incertae sedis

Polygordiidae, Protodrilidae, Protodriloididae, Saccocirridae

Polychaeta incertae sedis

Aeolosomatidae, Potamodrilidae, Parerogodrilidae, Psammodrilidae

Skupina polychaeta představuje hlavní část celkové diversity kroužkovců (Böggemann 2006), řadí se k nim přes 8000 druhů, které se liší svým vzhledem,

způsobem chování a i dalšími vlastnostmi. Jejich zástupci se vyskytují od proterozoika do recentu. Mnohoštětinatci obývají prostředí od sladkých vod, přes brakické až po mělké litorální mořské vody (včetně tidálních bazénů) a jsou poměrně tolerantní i ke změnám salinity. Jejich hloubkový vertikální rozsah výskytu je 650 metrů (Hartman 1957). Často se vyskytují u korálových útesů. Hlavním faktorem při speciaci je teplota, existují teplomilné a chladnomilné fauny polychaetů (Tasch 1973). Většina mnohoštětinatých červů má planktonní larvy, díky nimž se snadno mořskými proudy rozšiřují do dalších oblastí. Většina mnohoštětinatých červů je kratších než 10 cm a jejich šířka se pohybuje mezi 2 až 10 mm, přičemž velká část je menších než 1 mm. Oproti tomu existují i výjimky dosahující až 1 metru délky a šířky asi palce (největší známý mnohoštětinatcec *Eunice aphroditois* Pallas, 1788 dosahuje délky až 3 metrů).

Od ostatních kroužkovců se mnohoštětinatci liší svojí schopností vytváření a obývání rourek, které mohou být na obou nebo jednom konci otevřené a které jsou částečně zahrabané v sedimentu nebo přichycené k povrchu. Trubičky se skládají z vláknitého proteinu, který má vzhled a texturu celofánu, pergamenu nebo hedvábí. Často jsou k tomuto základnímu materiálu kvůli zpevnění a také ukrytí v sedimentu přitmelovány úlomky hornin či podobný materiál. Serpulidae a Spiroboridae si obytnou trubičku kalcifikují, čímž si vytvářejí „schránku“ (Ruppert et al. 2004).

Pro stavbu těla polychaetů jsou charakteristická parapodia („končetiny“), což jsou laterální masité výrůstky tělní stěny. Každý segment těla nese 1 pár parapodií, která jsou většinou dvouramenná, skládající se z dorzální části = notopodium, a ventrální části = neuropodium. Z dorzální strany notopodia a ventrální strany neuropodia vyčnívají smyslové výběžky podobající se tykadlům = cirri (Ruppert et al. 2004). V lalocích parapodií (= rami) jsou uloženy kapsovitě chaetální vaky (= chaetal sacs), které vylučují svazky chaetae („štětin“). Chaetae zvíře během života obnovuje (během procesu

„shazování“), jejich tvar je přizpůsoben různým funkcím, přičemž i v jednom svazku jich může být několik typů. Většina je využívána k usnadnění pohybu při hrabání v sedimentu nebo po povrchu. Jejich vrcholy bývají opatřené různými strukturami, jako jsou jehličky, háčky nebo zoubkované čepelky. Některé chaetae jsou ve tvaru lopatkovitých lžiček, určených ke kopání (= paleae), nebo pádel určených k plavání, nebo také nesou mikroskopické háčky podobné suchému zipu, které slouží k přichycení k vnitřní stěně rourek a vrteb (Ruppert et al. 2004).

Polychaeti hrají také důležitou roli v marinním bentickém potravním řetězci, slouží jako zdroj potravy pro ostatní živočichy (jako jsou ryby, měkkýši, korýši), recyklují organickou hmotu ze sedimentu a rozkládají rostlinnou hmotu. Jsou dobrým ukazatelem kvality ekosystému a reagují velmi citlivě na změny prostředí (chemické – antropogenní, apod.), protože žijí v přímém kontaktu se sedimentem i vodním sloupcem (Pardo 2003).

Již Gardiner (1903) a později další (např. Hutchings & Peyrot-Clausade 2002) zjistili, že polychaeti jsou významnými činiteli při rozrušování útesových hornin, vybudovaných koráli a vápnitými řasami (stejně tak těmito činiteli mohou být i mořské houby nebo ryby). Patří mezi ně polychaeti s čelistmi Eunicea, ale i červi bez kousacího aparátu, kteří k podobnému účelu používají např. chaetae přizpůsobené k drcení. Třetím způsobem rozrušování horniny je u některých sedentárních červů chemické rozpouštění (Yonge 1963). Mnozí mnohoštětinatí červi hrabou v sedimentu (např. kvůli získání potravy anebo kvůli ochraně před predátory), čímž značně přispívají k redistribuci organické hmoty a prokysličení sedimentu (Hutchings 1998), a umožňují tak přežití dalších organismů.

4.2 Fosilní záznam polychaetů

Vzhledem k tomu, že většina těla polychaetů je z měkkých tkání, nálezy celých červů jsou ve fosilním záznamu poměrně ojedinělé (např. Ehlers 1868, 1869; Briggs & Kear 1993; Pardo 2003), i když například chaetae mají vzhledem ke svému složení větší fosilizační potenciál (Merz & Woodin 2006). Častěji než vlastní těla červů se zachovávají jejich chodby a struktury po hrabání, zvláště pak od přisedlých typů, které používají při hrabání tmelící medium ve formě „slizu“ (Pardo 2003). Z těchto důvodů jsou naše znalosti o fosilních zástupcích této skupiny spíše útržkovité. Například Fauchald (1977) uvádí, že celkově je ve fosilním záznamu zastoupeno pouze 16% z žijících tříd polychaetů.

Zřejmě nejúplnější fosilní záznam mnohoštětinatců poskytují relativně hojně nálezy jejich čelistí (= skolekodonti). Polychaeti s čelistními aparáty (náležející do skupiny Aciculata) lze rozdělit na dvě velké skupiny Phyllococida (s axiálním vychlípitelným jícnem – tzv. proboscis) a Eunicida (s ventrálním vychlípitelným jícnem). Zástupci oddělení Phyllococida se objevují až v pozdním paleozoiku (Nakrem et al. 2001), proto nejsou předmětem této studie, která je zaměřena na silurské typy.

Většina paleozoických skolekodontů patří do skupiny Eunicida (Szaniawski 1996), která se objevila v pozdním kambriu (nejsvrchnější kambrium New Foundlandu – Williams et al. 1999, s. 26). Ze spodního ordoviku je dat stále poměrně málo, ale je zřejmé, že k diversifikaci skupiny došlo až ve spodním až středním ordoviku, kdy vznikla většina paleozoických čeledí a rodů. Velký nárůst v hojnosti a diversitě začíná právě v darrivilu a v raném svrchním ordoviku – diversita je přibližně stejná až do svrchního ordoviku. Většina druhů ze svrchního ordoviku přetrvává až do siluru a zatím nebyl pozorován pokles diversity na hranici ordovik/silur (Hints et al. 2004). K další diversifikaci došlo v období obměny paleozoických faun na mezozoické.

Skupina Eunicida dnes zahrnuje přes 900 druhů, zařazených ve 100 rodech. Jejich zástupci obývají intertidální až abysální oblasti (Rouse & Pleijel 2001). Jsou to červi volně žijící, lezoucí, hrabající nebo přebývající v rourkách (Pettibone 1957). Potravní strategie jsou také různorodé, zahrnující povrchové požívání sedimentu nebo filtrování suspenze. Tito červi jsou masožraví, býložraví a v několika vzácných případech i parazitičtí (Ockelmann & Vahl 1970, Fauchald & Jumars 1979, Pettibone 1957, Petch 1986, Hutchings 1998).

4.3 Kousací aparát eunicidních polychaetů

Kousací aparát eunicidů je umístěn ve vychlípitelném jícnu (proboscis - požerák). Skládá se z dorzální části, tvořené několika většinou párovými maxilami (obvykle 4-6), a páru ventrálně umístěných mandibul, poskytujících především oporu pro ústní dutinu a usnadňující práci maxil (podle např. Dalese 1962 nebo Kielan-Jaworowské 1966). Rozdílné chemické složení mandibul a maxil ovlivňuje jejich fosilizační potenciál, což vysvětluje to, proč se mandibuly většinou nezachovávají.

Maxily slouží k uchopení kořisti nebo seškrabávání potravy, která je pak zatažena do jícnu a následně do trávicího ústrojí (Hartman 1944, Jansonius & Craig 1971, Wolf 1980). Označují se podle umístění, číslují se směrem od posteriorních k anteriorním římskými číslicemi - MI-MVI (Fauvel 1923, Hartman 1944, Lange 1947, Kielan-Jaworowska 1966, Olive 1980, Wolf 1980). Párové čelisti se označují jako levá a pravá (nebo sinistrální a dextrální) v pohledu z dorzální strany. Dále bývají součástí aparátu elementy označované zvláštním jménem - jako jsou např. párové držáky (carriers), bazální destička (podle Lange 1947), „vložené“ (= intercalary) zuby anebo laterální zuby (např. Kielan-Jaworowska 1966, Eriksson & Bergman 1998). Funkční morfologii

kousacího aparátu současných červů se věnovalo několik autorů: např. Dales (1962), Hartmann-Schröder (1967), Michel & DeVillez (1978) anebo Wolf (1980).

4.4 Architektura čelistních aparátů

Podle architektury se čelistní aparáty dělí na několik typů. Ehlers (1864, 1868, 1869) zavedl členění na Labidognatha (podle řeckého labis = kleště a gnathos = čelist) a Prionognatha (podle prion = „pila“); oba typy jsou hojné v paleozoiku. Ehlers v architektuře čelistních aparátů spatřoval možnost taxonomického využití (alespoň ve vyšších systematických úrovních), což však nebylo často přijímáno. Až později Hartman (1944) použila pro členění polychaetů systém zahrnující i typ jejich čelistního aparátu.










Detailním studiem architektury aparátů recentních i fosilních eunicidních červů se zabývala Kielan-Jaworowska (1966), která definovala ještě další typy a to Placognatha (podle řeckého plakos = destička, v recentu se nevyskytuje, ale v paleozoiku je běžný) a Ctenognatha (podle řeckého ktenos = hřeben). Mierzejewski & Mierzejewska (1975) definovali pátý typ Xenognatha (podle řeckého xenos = zvláštní). Problematikou architektury se dále zabývalo množství autorů - např. Kozur (1970), Orensanz (1990), Lu & Fauchald (2000), Paxton (2000) nebo Rouse & Pleijel (2001).

Paxton (2009) detailně revidovala popsané typy aparátů a to na základě studia jejich morfologie a ontogeneze, ale i fosilních čelistí. Zrušila skupinu Xenognatha a rod *Archaeoprion* Mierzejewski & Mierzejewska, 1975 přeřadila k typu Ctenognatha. Na druhé straně definovala novou skupinu Eulabidognatha pro fosilní zástupce s extrémně malou pravou první maxilou (bazální destičkou) – a to skupinu Paulinitidae Lange, 1947, kteří jsou obecně považováni za předky dnešních eunicidů a onuphidů (Kielan-Jaworowska 1966, Orensanz 1990). Dále zavedla typ Symmetragnatha, jako přechodný

mezi Placognatha a Labidognatha, k němuž přiřadila fosilní čeledi Conjugaspidae Hints, 1999, Symmetronidae Kielan-Jaworowska, 1966 a dvě čeledi recentní Lumbrineridae Schmarda, 1861 a Hartmaniellidae Imajima, 1977. Tímto je v současnosti platných celkem šest typů architektury čelistních aparátů eunicidů (viz. Tab. 1).


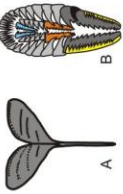


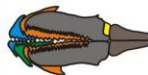

Současně se studiem čelistních aparátů se autoři pokoušeli o nalezení fylogenetických vztahů mezi jednotlivými skupinami. Za nejvíce ancestrální eunicidní čelistní aparáty jsou považovány placognátní a ctenognátní, které se objevují již v pozdním kambriu (Kielan-Jaworowska 1966, Hints & Nölvak 2006, Paxton 2009). Pokročilejší formy vznikají až v raném až středním ordoviku (Hints & Nölvak 2006). Zástupci Symmetronida se objevují ve spodním ordoviku (Hints 1999). Nejstarší zástupci labidognátního typu náleží mezi Polychaetaspidae a prionognátního typu mezi Atraktoprionidae, obě skupiny jsou známé od raného středního ordoviku (např. Hints & Eriksson 2007a, Paxton 2009). Eulabidognátní typ zastoupený rodem *Kettnerites* se objevuje až v pozdním ordoviku (Hints & Eriksson 2007a).

Tab. 1. Stručný popis architektury jednotlivých typů čelistních aparátů s výčtem fosilních a recentních zástupců dle práce Paxton (2009).

	laterální a anteriorní zuby (lateral and anterior teeth)
	vložený zub (intercalary tooth)
	MV (pátá maxila)
	MIV (čtvrtá maxila)
	MIII (třetí maxila)
	MII (druhá maxila)
	MI (první maxila)
	bazální, leobazální destička (basal, laeobasal plate)
	držáky (carriers)

Legenda ke schémátům v tabulce 1:

SKUPINA POLYCHAETA

Typ aparátu	Stručný popis aparátu	Stáří skupiny	Fosilní skupiny	Recentní skupiny	Schema	Vyobrazený aparát
Placognatha	symetrický až asymetrický; posterioerní elementy destičkovité; 2 anterioerní řady zubů; držáky chybí	pozdni kambrium? - recent	Mochtyellidae Rhytiprionidae Xanoprionidae	nejsou		<i>Pistopirion transitans</i> Kielan-Jaworowska, 1966 (Mochtyellidae)
Ctenognatha	symetrický až subsymetrický; posterioerní elementy destičkovité; 4 nebo více řad velmi malých počeyných zubů; držáky chybí	pozdni kambrium? - recent	?Archaeoprionidae Dorvilleidae ?Iphitimidae Tetraprionidae	Dorvilleidae ?Iphitimidae		A. <i>Archaeoprion quadricristatus</i> Mierzejewski & Mierzejewska, 1975 (Archaeoprionidae) B. <i>Tetraprion pozarynskae</i> Kielan-Jaworowska, 1966 (Tetraprionidae)
Symmetrognatha	symetrický; posterioerní elementy ve tvaru čelisti až "klešti" (=forceps); krátké až středně dlouhé držáky	raný ordovik - recent	Conjugaspididae Hartmaniellidae Symmetroprionidae	Hartmaniellidae Lumbrineridae		<i>Symmetroprion spatiosus</i> (Hinde, 1882) (Symmetroprionidae)
Labidognatha	asymetrický; posterioerní elementy ve tvaru čelisti až "klešti" (=forceps), obklopené v předni části dvěma pulkruihy anterioerních elementů; pravá bazální destička; 5-6 párů elementů; krátké držáky	sifedni ordovik - křída	Hadioprionidae Kalloprionidae Kielanoprionidae Polychaetaspididae Polychaeturidae Rhamphoprionidae	nejsou		<i>Oenonites wyszogrodensis</i> (Kozłowski, 1956) (Polychaetaspididae)
Eulabidognatha	asymetrický; posterioerní elementy ve tvaru čelisti až "klešti" (=forceps), obklopené v předni části dvěma pulkruihy anterioerních elementů; pravá bazální destička; 5-6 párů elementů; krátké držáky	pozdni ordovik - recent	Paulinitidae	Eunicidae Onuphidae		<i>Ketnerites polonensis</i> (Kielan-Jaworowska, 1966) (Paulinitidae)
Prionognatha	asymetrický; posterioerní elementy ve tvaru čelisti; pravá bazální destička; 5 párů elementů ve 2 řadách; dlouhé držáky	sifedni ordovik - recent	Atraktoprionidae	Oenonidae ?Histriobdellidae		<i>Atraktoprion cornutus</i> Kielan-Jaworowska, 1966 (Atraktoprionidae)

5. Skupina „Scolecodonta“

5.1 Charakteristika

Tato skupina byla ve srovnání s jinými mikrofosíliemi často poněkud opomíjena. Příčinou byla zřejmě především složitá a nejednotná taxonomie. Současně byl používán parataxonomický systém, kdy byly pojmenovávány jednotlivé morfotypy bez ohledu na biologickou příslušnost, a zároveň i systém založený na základě určení přirozených aparátů a přiřazení jejich jednotlivých elementů k jednomu druhu (diskuze v Kielan-Jaworowska 1968, Eriksson & Bergman 1998, Eriksson et al. 2000). Obzvláště díky sjednocení taxonomie a přechodu na systematiku založenou především na rekonstrukcích kousacích aparátů, se v posledních letech a desetiletích ukazuje, že i tato skupina může přinést důležité informace o paleoprostředí, posloužit alespoň jako lokální biostratigrafický nástroj a v neposlední řadě přinést důležité informace o fylogenezi mnohoštětinatců.

Charakteristickou pro skolekodonty je jejich barva, většinou hnědá, černohnědá až černá. Dorzální povrch maxil bývá hladký a lesklý (až na oblast vtisku po posteriorním vazu, která bývá skulpturovaná). Ventrální povrch je naopak drsný až mikrogranulovaný (Eriksson 1999). Vliv na povahu povrchu skolekodontů má ale také způsob zachování. Čelistní destičky jsou až na mandibuly a držáky duté (Bergman 1991). Jsou odolné vůči kyselinám, oxidaci, termální alteraci a rekrystalizaci karbonátové matrix (Jansonius & Craig 1974). Z těchto vlastností vyplývá i vysvětlení pro jejich zachování i v horninách, kde jiné fosílie již byly zničeny (např. spory, akritarcha, ostrakodi). Velikost skolekodontů se běžně pohybuje od 0,2 do 5 mm, ale byly nalezeny i větší čelisti – až 9 mm na lokalitě Vattenfallsprofilen 1 na Gotlandu, Švédsko (Bergman 1998). Jansonius & Craig (1974) podle průměrné velikosti skolekodontů vypočetli délku těchto červů na cca 30,4 cm (12 palců).

5.2 Stručný přehled historie výzkumu spodnopaleozoických skolekodontů

Eichwald (1854, tab. II, obr. 9-10) popsal ze siluru Estonska (Isle of Oesel neboli Saaremaa) první nález skolekodonta. Označil jej ale jako druh *Sphagodus obliquus* a interpretoval jej jako zbytek ryb. Pander (1856) tento nález přiřadil k rodu *Aulacodus*, avšak neurčil jej jako mnohoštětinatce, pouze zmínil jeho odlišnost od konodontů. Až později Hinde (1879) určil pravou povahu těchto zubů a přiřadil čelist k rodu *Eunicites* Ehlers, 1868. Hinde (1882) ale uvádí, že první, kdo objevil pravou příslušnost skolekodontů byl zřejmě profesor Angelin, když v dopise z r. 1864 psal o nálezech z Gotlandu a interpretoval je jako zbytky kroužkovců. Bohužel své poznatky nestihl publikovat. Hinde (1879, 1880, 1882, 1896) zřejmě jako vůbec první komplexně vyhodnotil a publikoval výsledky svých výzkumů týkajících se skolekodontů. Zpracovával paleozoické kousací aparáty Kanady, Velké Británie a Gotlandu (Švédsko). Sběrka je nyní uložena v Natural History Museum v Londýně (pod čísly A2060-2421, A2842, A2844-2864, A2882-2904, A2948-3082, A3093-3149, A3154-3179, A3187-3468, A3471-3940) a slouží jako důležitá srovnávací kolekce obsahující několik typových jedinců. Kolekce byla částečně využita pro srovnání i v této práci.

K pojmenování skupiny jako „Scolecodonta“ došlo až v práci Croneis & Scott (1933) a to podle řeckých slov „scolex“ = červ a „odon“ = zub. Pod tímto označením je pak zpracovával např. Stauffer (1933, 1939) v USA, Eisenack (1939, 1968) v Pobaltí a Žebera (1935, 1936) v České republice. Od čtyřicátých let byl význačným autorem zabývajícím se touto skupinou Eller (např. 1940, 1944, 1945 a dalších asi 20 prací), který zpracovával skolekodonty Severní Ameriky. Eller však bohužel využíval

především parataxonomický systém, kdy pro každý morfotyp stanovil nový druh, což vedlo ke vzniku několika set druhů, které je nutné zrevidovat dle dnešních poznatků.

Několik důležitých dílčích studií je i z dalších oblastí. V Jižní Americe to byl Lange (1947), který popsal skolekodonty z devonských hornin Brazílie. Mimo jiné také jako jeden z prvních používal „přirozenou“ taxonomii, založenou na rekonstrukcích úplných aparátů. Revize a nové vyobrazení sbírky je uvedeno v práci Eriksson et al. (2011). V Německu zásadní výzkumy prováděl Kozur (1967, 1970, 1971), který se zaměřil také na fylogenezi eunicidů, a také Wolf (1976, 1980). Ve Francii se skolekodonty zabýval především Taugourdeau (např. 1967, 1971, 1978 a asi 20 dalších prací), který je známý také svými četnými studii skupiny Chitinozoa. Tento autor také publikoval studie týkající se skolekodontů z oblasti Sahary (Taugourdeau 1968). V Rusku se skolekodonty zabývali Männil & Zaslavskaya (1985a, b), jejichž práci částečně revidoval Hints (1998b).

Unikátní výzkumná skupina vznikla v Polsku. Založil ji Kozłowski (1956) a pod jeho vedením pokračovala Kielan-Jaworowska (1961, 1962, 1966), která svým studiem založeným převážně na celých kousacích aparátech a také srovnáním s recentními zástupci položila základy pro všechny další výzkumy této skupiny. Navazuje na ni Szaniawski (1968, 1970, 1996), který se věnoval nejen paleozoickým ale i mezozoickým skolekodontům (Szaniawski 1974) a interpretací jejich fylogenetických vztahů. Především v 70. letech se skolekodonty v Polsku zabývali ještě Mierzejewski a Mierzejewska (Mierzejewski 1978a, b; Mierzejewska & Mierzejewski 1978; Mierzejewski & Mierzejewska 1975; viz. také níže v kapitole 5.3).

Význačný pokrok ve výzkumu této skupiny přinesly studie z oblasti Baltiky, a to z dnešního Švédska (především ostrov Gotland - např. Bergman 1987, 1989; Eriksson 1997, 2000, 2001, 2006a, b a další) a Estonska (např. Hints 1998a, 2000). Výsledky

těchto studií přinesly především vyřešení množství taxonomických otázek a to jak dílčích, tak vedoucích ke zpřesnění fylogeneze čelistnatých polychaetů, ale také možnost dalšího využití této skupiny například pro paleoekologické nebo paleogeografické interpretace.

Historii výzkumu skolekodontů přehledně shrnuli např. Jansonius & Craig (1971), Kielan-Jaworowska (1966, 1968), Bergman (1989), Szaniawski (1996), Eriksson et al. (2004) a další.

5.3 Chemické složení skolekodontů

Téměř od počátků výzkumu skolekodontů se autoři zamýšleli nad jejich složením. Převažovala představa, že se skládají především z chitinu (Ehlers 1864, Arwidsson 1899, Eisenack 1939, Schäfer 1962, a mnozí další) a i některé dnešní učebnice tuto informaci stále uvádějí. Již Lange (1947) pozorováním zjistil, že se liší složení maxil a mandibul, což vyvozoval mimo jiné ze skutečnosti, že se mandibuly ve srovnání s maxilami zachovávají mnohem vzácněji. Přibližně od šedesátých let 20. století probíhá výzkum chemického složení a ultrastruktury fosilních i recentních zástupců (Schwab 1966, Voss-Foucart et al. 1973, Olive 1980, Michel & DeVillez 1978, Valderhaug 1985, Colbath 1986a, Goodarzi & Higgins 1987, Eriksson & Elfman 2000, a další). Tyto výzkumy ukázaly, že se skolekodonti skládají z mineralizovaných sklerotizovaných proteinů a aminokyselin – glycinu a histidinu (zastoupení dalších kyselin se liší podle jednotlivých taxonů). Obsahují: křemík, síru, chlór, draslík, vápník, měď, železo, zinek, nikl, titan, chrom a někdy i fosfor, mangan, brom a jód (Olive 1980, Elfman et al. 1999). Většina prvků je rozmístěna homogenně, ale některé čelisti jsou v oblastech vystavených větším nárokům na odolnost vůči abrazi (převážně v anteriorní

části) nabohaceny dalšími složkami (Bryan & Gibbs 1979, Gibbs & Bryan 1980, Elfman et al. 1999, Eriksson & Elfman 2000).

Složení čelistí je ovlivněno chemických složením vody, potravními návyky a složením sedimentu. Fosilní materiál je mimoto zřejmě ovlivněn diagenézí, zvětráváním a vyloužením (Elfman et al. 1999). Nabohacení prvků v určitých částech fosilních skolekodontů detailně zkoumali Eriksson & Elfman (2000). U taxonu *Atraktoprion* sp. zjistili zvýšený obsah mědi a železa u vnitřní části prvního zubu (= hook), ale také v posteriorní ozubené části. U dalšího druhu *Kettnerites* (*K.*) *martinssonii* pozorovali směrem k anteriorní části nárůst obsahu zinku, ostatní prvky byly víceméně homogenně rozloženy. První čelist taxonu *Protarabellites* sp. byla téměř bez výjimky výrazně poškozená v anteriorní části. Morfologie naznačuje, že sloužily spíše k uchopování potravy, při kterém by k porušení nedošlo. Autoři za nejpravděpodobnější vysvětlení tohoto zachování uvádí zvětrávání železitých minerálů a jejich objemový nárůst vedoucí ke zničení příslušné části. Tyto minerály jsou nabohaceny právě v anteriorní části (Eriksson 1999). Čelist *Ramphoprion* sp. byla nabohacena železem (zvláště u ozubení), a také niklem a arsenem. U čelisti *Glycera* sp. bylo železo koncentrováno anteriorně a tímto směrem rostl i obsah zinku a mědi, ostatní prvky byly víceméně rovnoměrně rozmístěné. Složením připomínají i dnešní zástupce rodu *Glycera*. Autoři prokázali, že složení čelistí dnešních nereidů je podobné např. *K. martinssonii*, což naznačuje, že by mohlo být chemických metod využíváno i při studiu fylogenetických vztahů.

Souvislost mezi fylogenetickými vztahy polychaetů a chemickým složením čelistí zkoumali a našli již Voss-Foucart et al. (1973). Zjistili, že čelisti polychaetů s axiálním vychlípitelným jícnem se značně liší od složení maxil a mandibul eunicidních polychaetů (s ventrálním ústním orgánem). Výsledky zjištěné výzkumem

Voss-Foucart et al. (1973) souhlasí s taxonomickým systémem a fylogenetickými vztahy navrženými např. v práci Dales (1962). Rozdíly mezi těmito skupinami (Eunicida x Phyllodocida) potvrdili i Mierzejewska & Mierzejewski (1978) při studiu ultrastruktury, praktický význam však vzhledem k náročnosti metodiky studia nespátřují. O využití chemického složení elementů v taxonomii se pokoušel také Colbath (1986a), avšak uvádí, že složení čelistí moderních eunicidů je možné využít pouze na úrovni tříd.

Ultrastrukturou skolekodontů se také zabýval Schwab (1966) a později Corradini et al. (1974), kteří zjistili, že se čelisti skládají ze 4 vrstev, v nichž se objevují různé typy kanálků. Funkce kanálků nebyla doposud zcela dořešena, ale velké vertikální kanálky byly interpretovány jako cesty pro nervové dráhy – čelisti totiž neslouží pouze k uchopení potravy a kousání, ale i jako smyslové orgány. Některé z kanálků zřejmě také přispívají ke zvýšení elasticity zubů. Dále popisují, že povrch skolekodontů není tak hladký, jak se uvádělo dříve, ale objevují se na něm paralelní striace (např. u *Polychaetaspis tuberculatus*) – převážně na dorzální straně, ventrální strana a uvnitř dutiny se objevuje granulátní struktura s hojnými póry. Někdy se objevují i složitější struktury – polygonální síť – která mohla sloužit jako oblast pro přichycení svalů.

Dalšími autory zabývajícími se ultrastrukturou byli Mierzejewska & Mierzejewski (1978). Studovali mimo jiné strukturu xenognátních a placognátních čelistí prostřednictvím TEM (transmisní elektronové mikroskopie), pozorovali systémy kanálků v matrix, a interpretovali je jako struktury související s metabolickou aktivitou kolagenu a biochemickými změnami během zpevňování čelistních destiček. Celkové biochemické složení je však dle Dutty et al. (2010) v různých vrstvách čelistí stejné.

Několik autorů testovalo možnost využití skolekodontů pro určení indexu maturace hornin (Goodarzi & Higgins 1987, Bertrand 1990, Goodarzi et al. 1992).

Goodarzi & Higgins (1987) určili, že odraznost skolekodontů v oleji je od 0,35 do 1,63% ve srovnání s konodontovým barevným alteračním indexem (CAI) v rozsahu 1,5-3,5. Jejich odraznost tedy může být používána ke zjištění maximální hloubky pohřbení horniny. Odraznost roste s rostoucí zralostí horniny, která byla zjištěna vzrůstem CAI a její změny mají stejné trendy maturace jako u graptolitů. Například hodnoty odraznosti skolekodontů od 0,35 do 0,84% odpovídají ropnému oknu, zatímco 1,63% odpovídá přezrálému sedimentu, suché plynné zóny. Z tohoto je zřejmá další možnost využití skolekodontů, pokud nejsou v hornině přítomni konodonti nebo vitrinit. Výsledky Nowaczewskiho (2011), který zkoumal skolekodonty za pomoci FTIR (Fourier transform infrared) mikrospektroskopie, ukazují, že by je bylo možné využít také pro účely paleoenvironmentální geochemie (studia poměrů izotopů uhlíku), protože vykazují poměrně dobrou schopnost zachování primárního stavebního materiálu. Toto poslední využití je ale nutné potvrdit dalším výzkumem.

5.4 Výměna a růst čelistních aparátů

Vzhledem k množství skolekodontů v hornině (např. 100 až 1500 elementů na kilogram horniny, Hints et al. 2006) je málo pravděpodobné, že by se jednalo pouze o zbytky mrtvých jedinců. Část maxil zřejmě představuje zuby „odložené“ při jejich výměně již za života zvířete (např. Colbath 1987, Kielan-Jaworowska 1966). Ani nálezy artikulovaných aparátů nemusí představovat uhynulého jedince, ale dochází i ke svlékání celého aparátu (Paxton 2005, 2006). Colbath (1986b) zdokumentoval nálezy artikulovaných aparátů nacházejících se v obsahu trávicího traktu ryb.

Celkově se ale lišily názory na to, zda dochází k postupnému růstu čelistí nebo jejich totální výměně (např. Ehlers 1868, 1869). Autoři se přikláněli k výměně čelistí v průběhu života z několika důvodů. První z nich byl, že juvenilní čelisti se mohou

velmi lišit od kousacích aparátů dospělců (Monro 1924, Fauchald 1982, Carrasco 1983, Colbath 1987, Bergman 1989, Fauchald & Rouse 1997). Dále byly pozorovány neúplně vyvinuté maxily u jedince s velkými, plně vyvinutými mandibulami, nesoucími na svém povrchu přírůstkové linie (Kielan-Jaworowska 1966, Colbath 1987), zatímco maxily přírůstkové linie neměly. V některých čelistech placognátního typu byly nalezeny identické čelisti narovnané jedna pod druhou - tzv. „jaw in jaw arrangement“ (Kielan-Jaworowska 1966, Schwab 1966, Mierzejewski 1978a). V průběhu let se podařilo alespoň u některých skupin prokázat, jakým způsobem se během ontogeneze čelisti obměňují. Pozorování jsou ale poměrně komplikovaná, vzhledem k tomu, že proces výměny aparátu je zřejmě velmi rychlý. Nálezy jedinců s částečně vyměněnými maxilami jsou velmi vzácné (Colbath 1987, Paxton 2005).

Kielan-Jaworowska (1966) a Schwab (1966) nezávisle na sobě popsali výměnu čelistí u polychaetů s placognátním typem aparátů. Tvrzení podložili nálezem sekundárních zoubků v myocoelu u druhů *Mochtyella cristata* Kielan-Jaworowska, 1961 a *Vistulella* sp. Schwab (1966) je popisoval i u jedinců druhu *Staurocephalites* Hinde, 1879, kteří zřejmě také náležejí k Mochtyellidae. Szaniawski (1970) popsal jedince se sekundárními zuby jako zvláštní druh *Mochtyella multilamellata* Szaniawski, 1970, přičemž stejné jedince bez sekundárních zoubků označil jako *Mochtyella fragilis* Szaniawski, 1970. Paxton (1980, 2004) popisuje periodickou výměnu (svlékání) čelistí pro ctenognátní typ. Dochází k němu zvláštním a zřejmě unikátním způsobem, kdy se nové čelisti vyvíjí ve „váčku“ umístěným vzhledem ke starým čelistem ventrolaterálně (Paxton 2006). Pro labidognátní a prionognátní typ Paxton (1980) uvádí, že bazální otevření jsou příliš malá pro tvorbu nových čelistí stejným principem - růstem pod starými čelistmi - přiklání se k průběžnému růstu během života. O výměně čelistí u Prionognatha je obecně známo velmi málo, ale zřejmě k němu také docházelo.

U skupiny Onuphidae (Eulabidognatha) růst maxil v průběhu života prokázala Paxton (1980, 2006) - dojde ke svlečení epidermálních buněk z vnitřního povrchu staré kutikuly a následuje vytvoření nové kutikuly. Tento proces je příčinou vzniků tzv. čelisti v čelisti (= pharate jaw). Stejný způsob výměny čelistí se předpokládá u vyhynulých i dnešních zástupců Labidognatha.

Mandibuly eunicidních červů na rozdíl od maxil během života dorůstají a k jejich výměně nedochází (Paxton 1979, 1980, 2000, 2004). Jsou na nich patrné přírůstkové linie a nejsou duté ale plné.

5.5 Faciální závislost a zachování skolekodontů v sedimentu

Již Eller (1944) uvádí, že množství a diversita nalezených skolekodontů klesá od oblastí s detritickým sedimentem a čeřinami (velmi mělké zóny) k oblastem s vyšší karbonátovou složkou a dolomity. Pozdější studie se většinou shodují v tom, že největší množství a taxonomická diversita čelistnatých polychaetů je v mělkém prostředí a jejich výskyt je úzce spojen s faciemi (Bergman 1979, 1989, 1995; Szaniawski 1996; Eriksson 1997, 1998, 2000, 2001; Hints 1999, 2000; Bergman et al. 2003; Hints et al. 2006; Hints & Eriksson 2007a, b). Zároveň je však taxonomická diversita i množství skolekodontů obecně velmi nízké ve velmi mělkých oblastech – v supratidálu a intertidálu, tzn. v oblastech s vysokou energií. Pravděpodobnost zachování organismů v posledně jmenovaných oblastech je ale celkově velmi nízká. Baudu (1994) a Baudu & Paris (1995) mají jiný názor na faciální závislost skolekodontů. Autoři ve spodno-devonských uloženinách nevidí žádnou souvislost mezi výskytem skolekodontů a distální nebo proximální oblastí, ani vztah ke změně litologie. Je však nutné uvést, že závěry všech zmíněných autorů mohou být částečně zkresleny množstvím dostupných dat právě

z mělkovodních vápenců, které značně převyšuje studie z hlubokovodnějších oblastí - pod dosahem bouřkových vln (Eriksson & Bergman 2003).

Bergman (1983) se zabýval konkrétními druhy skolekodontů z pohledu jejich faciální závislosti. Rod *Paulinites* (= *Kettnerites*) má podle něj široké rozšíření. Později se Bergman (1987, 1989, 1991) zabýval paulinitidními polychaety ještě detailněji a určil typické prostředí pro jednotlivé druhy. Dalším široce rozšířeným rodem je dle Bergmana (1983) *Polychaetaspis* (*Oeonites* dle dnešní taxonomie), ale ten již jeví preferenci mělkého prostředí a nevyskytuje se v sedimentech vzniklých v hlubokém prostředí. Zvýšený výskyt zástupců tohoto rodu podle Bergmana značí prostředí mělkovodní. Rod *Langeites* Kielan-Jaworowska, 1966 autor popisuje jako vysoce specializovaný, vyskytující se pouze ve slinitých sedimentech relativně hlubších vod. Další význačná studie hloubkové závislosti vybraných ordovických skolekodontů je diskutována v práci Hintse (2000). Některé výsledky byly potvrzeny i pro silur (Rubel et al. 2007, Tonarová et al. 2012, viz. také níže v kapitole 7.2).

Nejlépe se skolekodonti zachovávají v jemnozrnných horninách s vysokým karbonátovým obsahem (Bergman 1989). Mělké a teplé prostředí zřejmě představovalo ideální podmínky pro jejich život (Bergman 1989, Eriksson 1997). V hlubokovodnějším prostředí fauna není moc diversifikovaná a hojná, většina jedinců je také menších rozměrů (Bergman 1989). Studie na dnešních polychaetech ukázaly, že by mohli být vhodným ukazatelem celkové mořské biodiverzity (např. Olsgard et al. 2003), ověření této skutečnosti v paleozoiku ale ještě musí být potvrzeno. Také není jisté, zda jsou niky fosilních polychaetů analogické s těmi recentními (George & Hartmann-Schröder 1985).

6. Skolekodonti pražské pánve

6.1 Stručná historie výzkumu čelistnatých mnohoštětinatců v pražské pánvi

Podobně jako v jiných oblastech ani v pražské pánvi nebylo studium skolekodontů zdaleka klíčovým tématem paleontologických výzkumů. Jedna z prvních tištěných zmínek je z lomu pod Koledníkem v průvodci Kodyma et al. (1931). Perner spolu s Boučkem a Šulcem ve výzkumu pokračovali a sběry z Koledníku a Kosova (v letech 1928-1932) potvrdili přítomnost skolekodontů v silurských horninách. Tyto nálezy měl k dispozici Žebera, který ve sběrech pokračoval spolu s Augustou (v letech 1933-1934), a podařilo se jim nashromáždit přes 150 exemplářů (z pásma e β , kopaninské souvrství, jílovité břidlice s vápnitými konkrécemi a lavicemi). Výsledky výzkumu publikoval Žebera (1935), což je zároveň také první komplexní studie zabývající se čelistnatými mnohoštětinatci pražské pánve (diskuze ke kolekci viz. níže a v pracích Tonarová 2008, Tonarová et al. 2012).

Další lokalitu „lomy Pražské železářské společnosti na Mořině“ navštěvoval Bouček, a také zde objevil ve vrstvách e β (kopaninské souvrství) četné skolekodonty, které pak zpracovával Žebera. Bouček (1941) popsal skolekodonty z profilu novostavby silnice z Loděnic do Bubovic, a to z polohy slínitých břidlic (motolských) s vložkami vápenců a hojnou faunou. Stratigrafickou pozici uvádí mezi zónami *Cyrtograptus rigidus* a *Monograptus testis* (wenlock). V roce 1947 ze stejné polohy popsal Bouček i nález celého těla červa, kterého pojmenoval *Palaeochaeta kettneri*. Čelisti však k tomuto jedinci nepatřily. Ze stejného profilu - ze slínitých břidlic biozóny *Monograptus testis* - popsal Šnajdr (1951) izolované čelisti polychaetů. Označil je prozatím jako *Kettnerites* sp. Podobné čelisti těmto nalezl Šnajdr i na další lokalitě, v Arethusinové rokli u Řeporyj, z biozóny *M. testis*.

Od studie Šnajdra (1951, diskuze níže) žádný detailní výzkum skolekodontů v pražské pánvi neprobíhal, navazuje na něj až výzkum autorky (Tonarová 2008, 2009, Tonarová et al. 2012).

6.2 Dr. Karel Žebera a jeho kolekce skolekodontů

Karel Žebera (1911-1986) byl žákem Jaroslava Perner a Radima Kettnera, pod jejichž vedením dokončil v roce 1935 doktorát přírodních věd s disertační prací s názvem „Conodonti a Scolecodonti z českého Siluru“. Souběžně s paleontologií se aktivně věnoval archeologii. Později se zabýval i tématy inženýrsko-geologickými a urbanisticko-geologickými a od konce třicátých se věnoval především kvartérní geologii, přičemž je uznáván jako jeden ze zakladatelů moderní československé kvartérní geologie. Zároveň se věnoval například výzkumu vltavínů, geologie Měsíce a také v neposlední řadě popularizaci. Aktivním byl do svých posledních dní, za svůj život publikoval téměř 300 článků, desítky posudků, zprávy a geologické mapy.

Diskuze kolekce

Žeberova kolekce, jejichž zpracování bylo publikováno v pracích Žebery (1935, 1936), představuje první ucelenou sbírku skolekodontů z pražské pánve. Sběry pocházejí z lokalit: Lom pod Koledníkem, Kosov, pole za Koledníkem směrem ke Koněprusům, Mořina (Liščí lom) a Kosov pod lanovkou. Sběry z lokality Lom pod Koledníkem pocházejí z graptolitové zóny *N. ultimus*- *N. parultimus* (Štorch, ústní sdělení, Praha 2012). Stratigrafická pozice sběrů z ostatních lokalit je méně přesná, zřejmě náleží do kopaninského souvrství (ludlow, silur). V Národním muzeu v Praze je uloženo celkem 57 očíslovaných kusů maxil nebo skupinek maxil (pod akcesitními čísly 28368, 30796, 30717, 30718; inventárními čísly L42140-L42162). Na Ústavu geologie

a paleontologie, Přírodovědecké fakulty (Univerzita Karlova v Praze) je celkem uloženo asi 130 kusů čelistí (pod čísly UGP 1-154, ne všechna čísla přítomna).

Celkem studovaná sbírka zahrnuje asi 200 prvních a druhých maxil. Žebera (1935) většinu nálezů přiřadil ke druhu *Arabellites perneri* Žebera, 1935 (zastoupení druhů v kolekci viz. Tab. 2); dále popsal nové druhy: *A. innaequidens* Žebera, 1935; *A. kettneri* Žebera, 1935; *A. angustidens* Žebera, 1935; *Pronereites naviculiformis* Žebera, 1935; *Pernerites giganteus* Žebera, 1935; *Kettnerites kosoviensis* Žebera, 1935; *K. depressus* Žebera, 1935 a *Ebetallites ancoraeformis* Žebera, 1935. V několika případech se objevuje rozpor v označení jedinců v kolekci a v publikaci (detailně diskutován níže u jednotlivých druhů). Práce Žebery (1935) ani etikety v kolekci konkrétně neoznačují vyobrazené jedince (viz. také ukázka etiket na obr. 6.). Jejich identifikace byla odvozena z ilustrací, které poměrně věrně odpovídají i dnešnímu stavu těchto kusů (jak je zřejmé i z obr. 7). Doplňující informace zřejmě mohly být obsaženy v disertační práci Dr. Žebery, tu se však bohužel nepodařilo dohledat.

Šnajdr (1951) revidoval Žeberovu (1935) práci, avšak bez možnosti studia originální kolekce (shrnutí jeho pojetí v Tab. 2), což ho v několika případech vedlo k zavádějícím závěrům. Pro podložení svých interpretací nashromáždil několik tisíc skolekodontů ze stejných lokalit a jako výsledek své revize Šnajdr uvádí přítomnost dvou druhů - *K. kosoviensis* a *P. giganteus* (viz. níže Kapitola 6.3). Současná revize však prokázala, že se ve sbírce nachází dva druhy z čeledi Paulinitidae Lange, 1947, a to *K. kosoviensis* a *K. cf. sisyphi*, a další maxily, které prozatím nebylo možné blíže určit (viz. níže). Diversita ve sbírce je velmi nízká, což může být způsobeno relativně malou velikostí kolekce anebo mohla být ovlivněna také již metodikou sběru na lokalitách.

Druhy vyskytující se v kolekci a publikaci Dr. Žebery:

Rod *Arabellites* Hinde, 1879

Typový druh: *Arabellites hamatus* Hinde, 1879

***Arabellites perneri* Žebera, 1935**

(Obr. 7.D-H, 8.A-Q)

1935 *Arabellites perneri* n. sp., Žebera, s. 90-92, tab. 1, obr. 1, 2

1951 *Kettnerites kosoviensis* Žebera, 1935, Šnajdr, s. 263

Diskuze: *Arabellites perneri* je nejhojněji zastoupeným druhem v kolekci (viz. Tab. 2). Žeberou byly k tomuto druhu přiřazeny první i druhé maxily, ve sbírce se však pod tímto označením vyskytují pouze první maxily a druhé jsou označeny jako „*Pernerites. amplus*“ (detaily níže u „*P. amplus*“). Určení prvních a druhých maxil jako jeden druh je, i na základě studia nově nashromážděného materiálu, považováno za správné. Šnajdr (1951) tento druh přeřadil ke druhu *Kettnerites kosoviensis*, který je od jeho emendace používán.

***Arabellites innaequidens* Žebera, 1935**

(Obr. 7.P, Q)

1935 *Arabellites innaequidens* n. sp., Žebera, s. 92-93, tab. 1, obr. 3

1951 *Kettnerites kosoviensis* Žebera, 1935, Šnajdr, s. 263

Diskuze: Rozpor mezi kolekcí a publikovanými výsledky je i u druhu *Arabellites innaequidens*, přičemž v kolekci se objevuje pouze označení „*Pernerites innaequidens*“. Podle vyobrazení Žebery (1935, tab. 1, obr. 3) je zřejmé, že se jedná

o tentýž typ maxil. Šnajdr (1951) tento druh přeřadil ke druhu *Kettnerites kosoviensis*, což však nebylo opodstatněné. Jedná o jiný typ pravé druhé maxily, jak zmiňuje již Žebera (1935, p. 92), která je pro paulinitidní polychaety diagnostická (Bergman 1989). Tato záměna byla zřejmě také způsobena nedostupností Žeberovy sbírky v čase Šnajdrovy revize.

Charakteristickým pro tuto čelist je jeden relativně malý pre-cuspidální zub (cusp = nejvýraznější zub na čelisti, v anteriorní části) následovaný „cuspem“. Celkově je nejpodobnější druhu *Kettnerites sisyphi* Bergman, 1987, „větev“ (= ramus) jedinců z pražské pánve je však užší, což ale může být ovlivěno i deformací. V této práci jsou zástupci *A. innaequidens* určeni jako *Kettnerites* cf. *sisyphi*.

***Arabellites kettneri* Žebera, 1935**

(Obr. 7.I, J, 8.Y-AB)

1935 *Arabellites kettneri* n. sp., Žebera, s. 93, tab. 1, obr. 4

1951 *Kettnerites kosoviensis* Žebera, 1935, Šnajdr, s. 263

Diskuze: Žebera (1935) určil jako zástupce druhu *Arabellites kettneri* první paulinitidní maxily, které později Šnajdr (1951) přeřadil ke druhu *Kettnerites kosoviensis*. Toto přiřazení by mohlo být správné, ale zachování je u všech čelistí velice špatné a ovlivněné deformací. Vyobrazený kus v práci Žebera (1935; UGP-27; Obr. 7.I, J) je v posteriorní části částečně zakryt horninou. První maxily nejsou u paulinitidních polychaetů diagnostické a mohou být u různých druhů velice podobné. Vzhledem k neurčitosti je v této práci tento druh označen jako *Kettnerites* sp.

***Arbellites angustidens* Žebera, 1935**

(Obr. 7.R, S, 8.U)

1935 *Arbellites angustidens* n. sp., Žebera, s. 96, tab. 1, obr. 51951 *Kettnerites kosoviensis* Žebera, 1935, Šnajdr, s. 263

Diskuze: Žeberou (1935, tab. 1, obr. 5) vyobrazený jedinec druhu *A. angustidens* (č. UGP-2, Obr. 7.R, S) je velmi špatně zachovaný. Čelist je neúplná a posteriorní část je z části zakrytá horninou. Je zřejmé, že se jedná o první levou maxilu rodu *Kettnerites*, avšak druhové určení jisté není. Nejblíže má ke druhu *K. kosoviensis* a zde je určen jako *Kettnerites cf. kosoviensis*.

Rod: *Pronereites* Stauffer, 1933**Typový druh: *Pronereites primus* Stauffer, 1933*****Pronereites naviculiformis* Žebera, 1935**

(Obr. 7.K, L)

1935 *Pronereites naviculiformis* n. sp., Žebera, s. 94, tab. 2, obr. 61951 *Kettnerites kosoviensis* Žebera, 1935, Šnajdr, s. 263

Diskuze: Druh *Pronereites naviculiformis* je ve sbírce zastoupený pouze jedním kusem (č. UGP-32). Šnajdr (1951) tento druh přiřadil ke druhu *K. kosoviensis*, a to na základě Žeberovy ilustrace (Žebera 1935, tab. 2, obr. 6). Rod *Pronereites* se v dnešní literatuře již prakticky nevyskytuje, a to především proto, že vyobrazený jedinec typového druhu (Stauffer 1933, Tab. 61, Obr. 2) je podle ilustrace neúplný a celkově je rodový popis nedostatečný. Ze současných autorů jej použila např. Klenina (1989) pro ordovické

skolekodonty z Kazachstánu a nebo Nowaczewski (2011) pro devonské skolekodonty z Oklahomy, nálezy obou autorů jsou ale podobně nejednoznačné. Szaniawski (1974, s. 183) označil podle Žeberovy ilustrace druh *P. naviculiformis* jako první pravou maxilu skupiny Paulinitidae, což je asi z dostupného materiálu nejpřesnější možné určení.

Rod: *Pernerites* Žebera, 1935

Typový druh: *Pernerites giganteus* Žebera, 1935

***Pernerites giganteus* Žebera, 1935**

(Obr. 7.M-O)

1935 *Pernerites giganteus* n. sp., Žebera, s. 94, 95, tab. 2, obr. 9

1951 *Pernerites giganteus* Žebera, 1935, Šnajdr, s. 283, tab. 7, obr. 1

1951 *Pernerites* cf. *giganteus* Žebera, 1935, Šnajdr, s. 43-44, tab. 7, obr 7, 8

Diskuze: Tento druh byl popsán pouze z pražské pánve. Popsal jej Žebera (1935) a později některé nálezy označil Šnajdr (1951) jako *Pernerites* cf. *giganteus*. Ve sbírce Žebery se nachází pouze jeden kus s tímto označením (NM, L42162) a jeho zachování je spíše špatné. Bližší určení těchto maxil je vzhledem k nepříznivému zachování velmi komplikované a bez lépe zachovaného materiálu není vyřešení této otázky zatím možné.

„*Pernerites diversidens*“

(Obr. 8.V-X)

Diskuze: Druh „*P. diversidens*“ se opět objevuje pouze na etiketách v Žeberově kolekci, ale ne v práci Žebery (1935), nebyl nikdy publikován, tudíž není dle pravidel

nomenklatury oficiálně platný. Označuje druhé levé maxily, které by náležely k *A. perneri* dle Žebery (1935), tedy ke *Kettnerites kosoviensis* dle dnešního pojetí.

„*Pernerites amplus*“

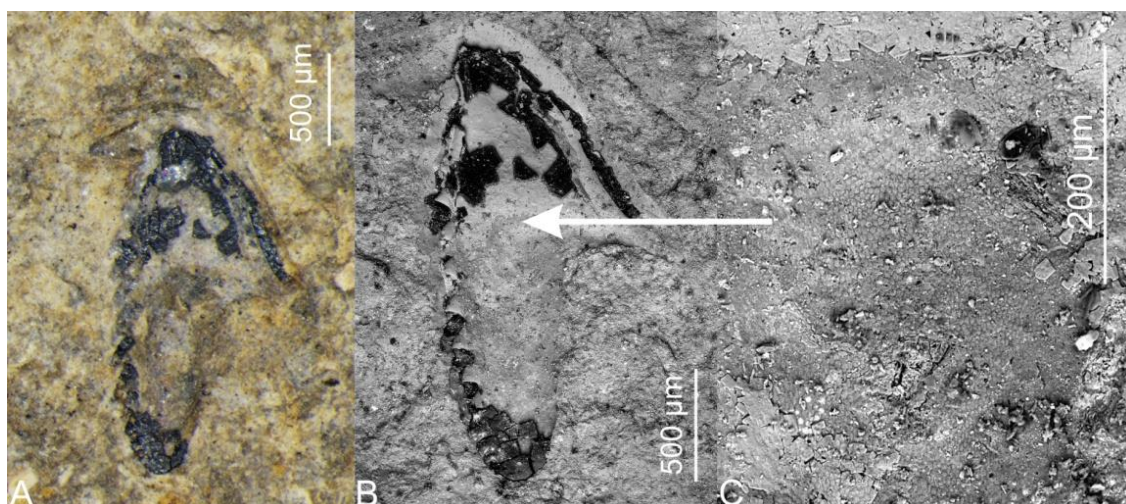
(Obr. 4, 5.A-C, 8.R-T)

Diskuze: Žebera (1935) druh „*P. amplus*“ neuvádí, označení se objevuje pouze na etiketách v kolekci, kde představuje druhý nejhojnější druh (viz. Tab. 2). Tento druh nebyl nikdy publikován, tudíž není dle pravidel nomenklatury oficiálně platný. Žebera (1935, p. 90-92, Text obr. 2, Tab. 1 Obr. 1, 2) však připisuje ke druhu *Arabellites perneri* první i druhé maxily, ale ve sbírce jsou pod tímto označením pouze první maxily a druhé maxily jsou označené jako „*P. amplus*“. Stejný systém je používán u všech vzorků a to včetně skupinek kousacích destiček, kde se oba typy čelisti nacházejí v bezprostřední blízkosti (např. vzorek NM L42159, Obr. 4), z čehož je zřejmé, že se nejspíše jedná o elementy náležející k jednomu druhu. „*P. amplus*“ je tedy označení pro druhé maxily druhu *A. perneri* dle Žebery (1935), tedy pro *Kettnerites kosoviensis* dle dnešního pojetí.

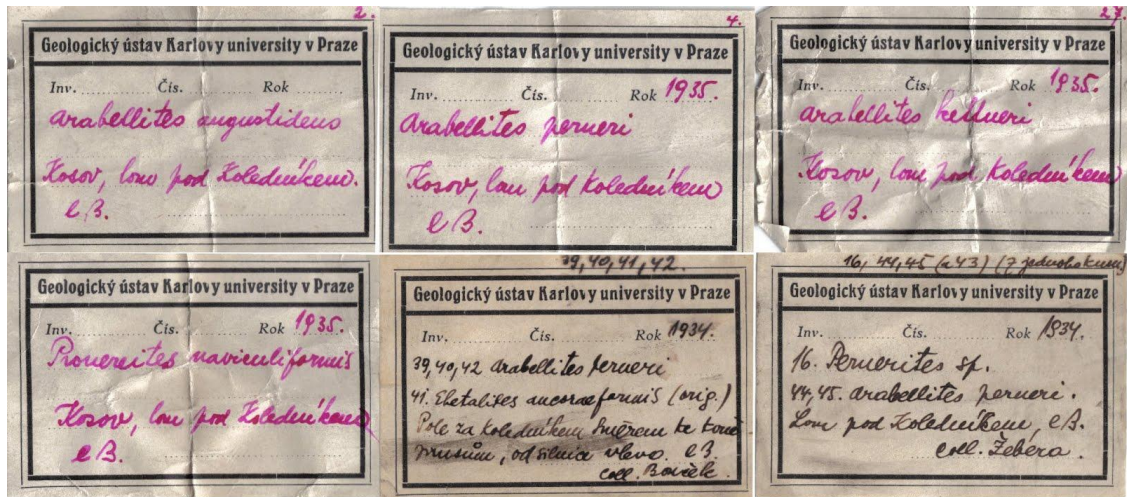
Na kusu číslo UGP-33 (Obr. 5) je zřetelná polygonální struktura, která se zachovala na části, kde došlo k obnažení hlubších vrstev stěny čelisti. Podobnou strukturu popisují např. Corradini et al. (1974, s. 127) na ventrální straně maxil rodů *Mochtyella* Kielan-Jaworowska, 1961, *Paulinites* Lange, 1947 a *Langeites* Kielan-Jaworowska, 1966 a také držáků druhu *Kielanoprion pomeranensis* Szaniawski, 1968 (viz. také kapitola 5.3). Podle těchto autorů struktura zřejmě souvisí s upínáním svalů v dutině zubu. Z tohoto vyplývá, že u čelisti č. UGP-33 zřejmě došlo k odloupení až na vnitřní stěnu maxily, což nebylo doposud u skolekodontů zachovaných na povrchu horniny pozorováno.



Obr. 4. Dvě maxily označené Žeberou v kolekci jako „*Pernerites amplus*“ (označené šipkou), druhé dvě maxily jsou označené jako *Arabellites perneri*. Lokalita Mořina, číslo vzorku L42159.



Obr. 5. A-C „*Pernerites amplus*“ - *Arabellites perneri* dle Žebery, 1935, *Kettnerites kosoviensis* dle dnešního pojetí, druhá pravá maxila, dorzální pohled, lokalita lom pod Koledníkem, č. vzorku UGP-33. **A** Fotografie z optického mikroskopu. **B** Fotografie z elektronového skenovacího mikroskopu (SEM). **C** Detail polygonální struktury (SEM).



Obr. 6. Ukázka etiket z kolekce Dr. Žebery, uložených ve sbírkách Ústavu Geologie a paleontologie, Přírodovědecké fakulty, Univerzity Karlovy v Praze.

Rod: *Kettnerites* Žebera, 1935

Typový druh: *Kettnerites kosoviensis* Žebera, 1935

***Kettnerites kosoviensis* Žebera, 1935**

(Obr. 7.A-C)

1935 *Kettnerites kosoviensis* n. sp., Žebera s. 95, tab. 2, obr. 7

1951 *Kettnerites kosoviensis* Šnajdr, s. 263-275, tab. 1, obr 1-20; tab. 2 obr. 1-14; tab. 3, obr 1-22; tab. 4, obr. 1-34; tab. 7, obr. 16; tab. 9, obr. 1-11; tab. 10, obr. 1-8.

Diskuze: Zástupci označení Žeberou ve sbírce jako *K. kosoviensis* se vyskytují pouze ve dvou kusech, z nichž jeden je jím vyobrazený kus (L42160, Obr. 7.A-C). Revize Šnajdra (1951) poněkud změnila pojetí tohoto druhu, především užitím „přirozené“ taxonomie, díky čemuž identifikoval celý čelistní aparát tohoto druhu. Detailní diskuze k tomuto druhu je uvedena v kapitole 9. Systematická paleontologie.

***Kettnerites depressus* Žebera, 1935**

1935 *Kettnerites depressus* n. sp., Žebera s. 95, 96, tab. 2, obr. 8

1951 *Kettnerites kosoviensis* Šnajdr, s. 263.

Diskuze: Zástupce druhu *Kettnerites depressus* je ve sbírce pouze jeden (č. UGP-30), ale bohužel je téměř zcela zničen a detailní studium není možné. Šnajdr (1951) taxon přiřadil ke druhu *K. kosoviensis*, vzhledem k nedostatečnému materiálu není jasné, zda bylo toto přeřazení správné. Dle vyobrazení Žebery (1935, Tab. 2 Obr. 8) se čelist nejeví jako náležející ke druhu *K. kosoviensis*. Každopádně není možné taxon *K. depressus* považovat za platný.

***Ebetallites* Žebera, 1935**

Typový druh: *Ebetallites ancoraeformis* Žebera, 1935

***Ebetallites ancoraeformis* Žebera, 1935**

(Obr. 7.T-V)

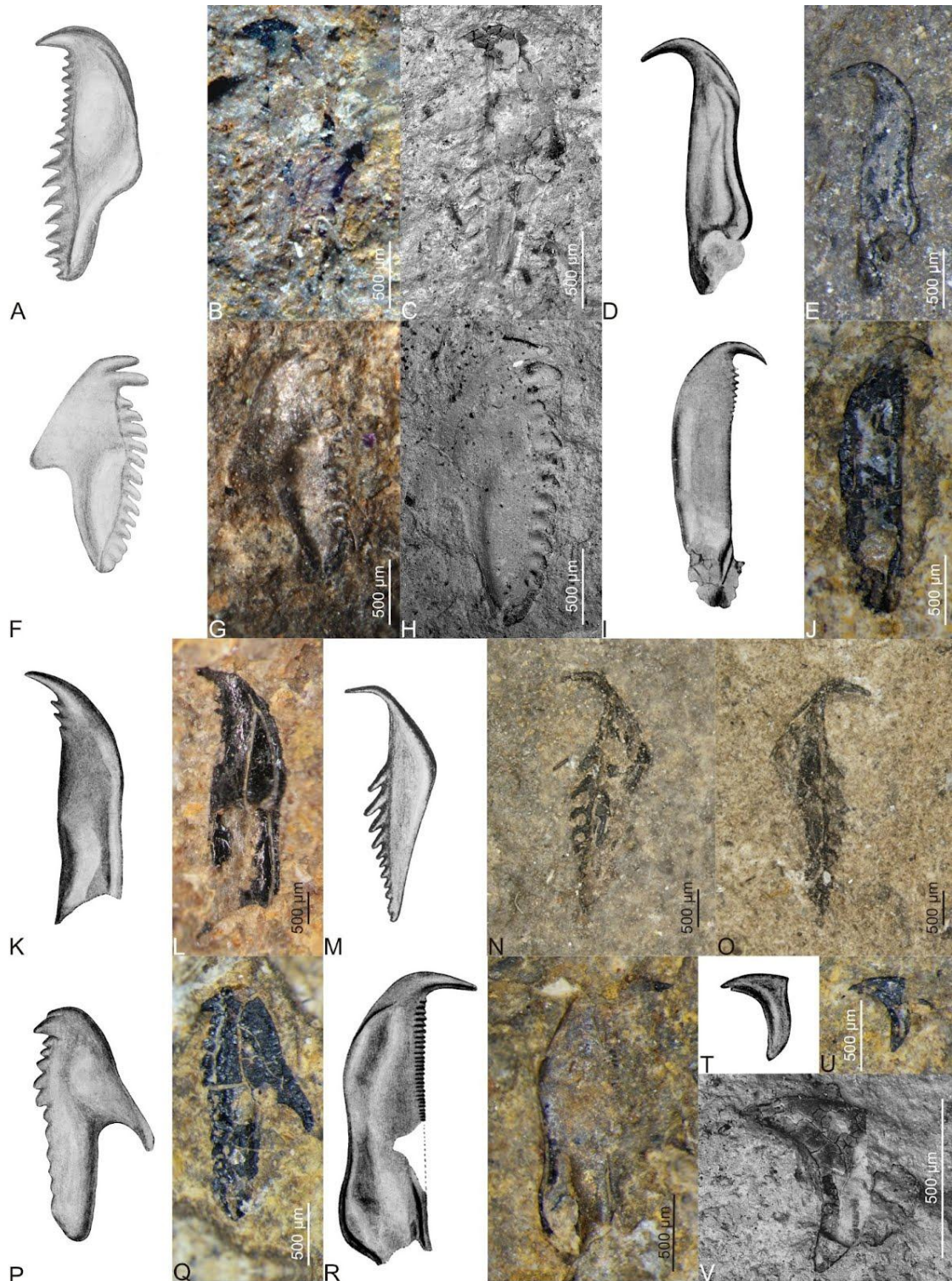
1935 *Ebetallites ancoraeformis* n. sp., Žebera, s. 96, tab. 2, obr. 10

1935 ? *Kettnerites kosoviensis* Žebera, 1935, Šnajdr, s.263

Diskuze: V kolekci se nachází jeden bezpečně určený jedinec tohoto druhu (č. UGP-41, Obr. 7.T-V). Šnajdr (1951) *E. ancoraeformis* předběžně přeřadil ke druhu *Kettnerites kosoviensis*, ale opět pouze na základě ilustrace. Zřejmě se jedná pouze o fragment maxily, jehož bližší určení prozatím není možné. K rodu *Kettnerites* však nenáleží.

Druh dle Žebery (1935)	Druh dle Šnajdra (1951)	Druh	ÚGP	NM
<i>Arabellites perneri</i>	<i>K. kosoviensis</i>	<i>K. kosoviensis</i> , MI	59	19
<i>Arabellites angustidens</i>	<i>K. kosoviensis</i>	<i>Kettnerites</i> cf. <i>kosoviensis</i> , MI	4	x
<i>Arabellites kettneri</i>	<i>K. kosoviensis</i>	<i>Kettnerites</i> sp.	8	x
<i>Arabellites</i> sp.	x	<i>Kettnerites</i> sp.	5	x
„ <i>Pernerites amplus</i> “	x	<i>K. kosoviensis</i> , pravá MII	14	6
„ <i>Pernerites diversidens</i> “	x	<i>K. kosoviensis</i> , levá MII	7	1
<i>Pernerites innaequidens</i> = <i>A. innaequidens</i>	<i>K. kosoviensis</i>	<i>K. cf. sisyphi</i> , MII	2	6
<i>Pernerites giganteus</i>	<i>P. giganteus</i>	neurčitelné	0	1
<i>Pernerites</i> sp.	x	paulinitidní MII	7	6
<i>Pronereites naviculiformis</i>	<i>K. kosoviensis</i>	paulinitidní MI	1	x
<i>Kettnerites depressus</i>	<i>K. kosoviensis</i>	neurčitelné	1	x
<i>Kettnerites kosoviensis</i>	<i>K. kosoviensis</i>	<i>K. kosoviensis</i> , levá MII	1	1
<i>Ebetallites ancoraeformis</i>	? <i>K. kosoviensis</i>	neurčitelné	1	0
Neurčené kusy	x	x	3	25

Tab. 2. Zastoupení druhů skolekodontů z kolekce Žebery uložené ve sbírkách Ústavu Geologie a Paleontologie (ÚGP, Přf UK) a v Národním muzeu v Praze (NM). V prvním sloupci je druh určený Žeberou, ve druhém sloupci je určení podle Šnajdra (1951) a ve třetím sloupci dle této práce.



Obr. 7. Vyobrazení jedinci z práce Žebera (1935). Určení a ilustrace dle Žebery (1935), odkaz na tabule také z této práce. Fotografie byly pořízeny pomocí optického a skenovacího elektronového mikroskopu. Lokalita je lom pod Koledníkem, kromě obrázku T-V, kde je lokalita pole za Koledníkem směrem ke Koněprusům. **A-C**

Kettnerites kosoviensis, holotyp, levá druhá maxila (MII), ventrální strana, Tab. 2, obr. 7, L42160 **D-H** *Arabellites perneri* **D, E** pravá první maxila (MI), dorzální strana, Tab. 1, Obr. 1, UGP-4 **F-H** pravá MII, ventrální strana, Tab. 1 Obr. 2, L42461 **I, J** *Arabellites kettneri*, levá MI, dorzální strana, Tab. 1, obr. 4, UGP-27 **K, L** *Pronereites naviculiformis*, pravá? MI, Tab. 2, Obr. 6, UGP-32 **M-O** *Pernerites giganteus* (*Kettnerites giganteus* označení v kolekci), Tab. 2, Obr. 9, L42162 **P, Q** *Arabellites innaequidens* (označení v kolekci *Pernerites inniquidens*), pravá MII, dorzální strana, Tab. 1, Obr. 3, UGP-43 **R, S** *Arabellites angustidens* levá MI, dorzální strana, Tab. 1, Obr. 5, UGP-2 **T-V** *Ebetallites ancoraeformis*, Tab. 2, Obr. 10, UGP-41.



Obr. 8. Vybraní jedinci z kolekce Dr. Žebery. Lokalita je lom pod Koledníkem. Druhové určení je uvedeno dle pojetí Žebery (1935). Vzorky jsou uloženy ve sbírkách Ústavu geologie a paleontologie, Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze. Měřítka odpovídají 500 µm. **A-Q** *Arabellites perneri* A pravá první maxila (MI), UGP-1 **B** levá MI, UGP-95 **C, D** pravá MI, otisk a protiotisk, UGP-74 **E** pravá MI, UGP-42 **F** pravá MI, UGP-133 **G** pravá MI, UGP-10 **H** levá MI, UGP-124 **I** levá MI, UGP-48 **J** levá MI, UGP-5 **K** levá MI, UGP-56 **L** levá MI, UGP-11 **M** levá MI, UGP-97 **N** levá MI, UGP-39 **O** levá MI, UGP-71 **P** levá MI, UGP-108 **Q** levá MI, UGP-110 **R-T**

„*Pernerites amplus*“ **R** pravá druhá maxila (MII), UGP-6 **S** pravá MII, UGP-66 **T** pravá MII, UGP-28 **U** *Arabellites angustidens*, levá MI UGP-22 **V-X** „*Pernerites diversidens*“ **V** levá MII, UGP-26 **W** levá MII, UGP-105 **X** levá MII, UGP-128 **Y-AB** *Arabellites kettneri* **Y** MI, UGP-3 **Z** MI, UGP-75 **AA** pravá MI, UGP-23 **AB** pravá MI, UGP-12.

6.3 Dr. Milan Šnajdr a jeho kolekce skolekodontů

Milan Šnajdr (1930-1989) byl jedním z předních českých geologů a paleontologů. Zabýval se především studiem spodnopaleozoických trilobitů, stratografií kambria a ordoviku Barrandienu a Železných hor, přičemž publikoval přes 100 paleontologických prací včetně několika obsáhlých monografií. V oblasti pražské pánve byl ale také prvním, kdo publikoval rozsáhlou monografii týkající se skolekodontů (Šnajdr 1951). Mimoto, Šnajdr byl jedním z prvních autorů vůbec, který použil při zpracování skolekodontů tzv. přirozenou taxonomii. To znamená, že se především snažil rekonstruovat původní přirozené čelistní aparáty prostřednictvím zachovaných skupinek skolekodontů na místo pojmenovávání jednotlivých morfotypů.

Převážná část Šnajdrovy sbírky skolekodontů pochází ze silurských hornin a na tuto část byla zaměřena i tato studie. Sběry jsou uloženy především v Národním muzeu v Praze (NM) a malá část ve sbírkách České Geologické Služby (ČGS). Většina vzorků pochází z lokality lomy Amerika, Mořina - tzv. Liščí lom (graptolitové biozóny *Pseudomonoclimacis latilobus* – *Slovinograptus balticus* až *P. fragmentalis*). Několik kusů je i z lokalit lom pod Koledníkem, Jarov a Kosov. Přibližně 1000 maxil bylo nově vybráno, uspořádáno a vyfotografováno pro katalogizaci (pod inventárním čísly v NM L41341-L42139), několik tisíc dalších jedinců s horším stupněm zachování je souhrnně stále uloženo pod akcesitním číslem NM 32921. Vyobrazení jedinci z práce Šnajdr (1951), kteří byli v kolekci nalezeni, jsou znovu zdokumentováni na Obr. 9 a 10. Dále

jsou komentováni především jedinci druhů a rodů, které Šnajdr ve své práci nezmiňuje (Obr. 13).

Pokusy o získání izolovaných jedinců (pomocí HF) z břidlic Šnajdrových sběrů bohužel nepřineslo uspokojivé výsledky. Většina maxil byla značně fragmentární. Úplnější kusy byly velmi vzácné, méně rozpraskané čelisti se většinou zachovaly pouze v případech, kdy byly ještě částečně zanořené do základní hmoty horniny. Zřejmě se tedy jednalo o jedince, které bylo před rozpouštěním možné pozorovat na povrchu vrstevních ploch. I v těchto fragmentech výrazně převažují zástupci rodu *Kettnerites* (Obr. 12), což je ale také ovlivněno snazším rozpoznáním i úlomků tohoto typu čelistí oproti jiným skupinám. Také podle povrchových výskytů dosahují paulinitidní čelisti větších rozměrů než ostatní, což jistě ovlivňuje i jejich zachování v sedimentu.

Druhy zastoupené v kolekci a komentované v práci Šnajdr (1951):

Vzhledem ke značnému rozsahu kolekce (tisíce kusů), nebyli všichni jedinci Šnajdrem určeni. Kromě publikovaných jedinců byla u většiny čelistí určena pouze lokalita a přibližná stratigrafická úroveň. Přehled všech druhů, které byly při této revizi v kolekci rozpoznány, je uveden v Tabulce 3.

Rod *Kettnerites* Žebera, 1935

Typový druh: *Kettnerites kosoviensis* Žebera, 1935

Diskuze: Zástupci rodu *Kettnerites* v kolekci výrazně převažují (98% čelistí), jak uváděl již Šnajdr (1951). Především díky srovnání s novou kolekcí silurských skolekodontů se ukázalo, že revize rodu *Kettnerites* podle Šnajdra (1951) nebyla zcela správná. Rozdíly ve tvaru čelistí nelze interpretovat pouze jako variabilitu jednoho

druhu, a to *K. kosoviensis* (diskuze také viz. níže Kapitola 9). Již Žebera (1935) ve své práci rozpoznal více paulinitidních druhů (viz. výše). Na základě pravých druhých maxil, které jsou dle Bergmana (1989) nejdůležitější z hlediska určení paulinitidů, je zřejmé, že jsou ve sbírce zastoupeny minimálně dva různé druhy rodu *Kettnerites*:

***Kettnerites kosoviensis* Žebera, 1935**

(Obr. 9.A-D, M-R, T-AB)

Diskuze: Detailní diskuze tohoto druhu je uvedena níže v kapitole 9. Systematická paleontologie.

***Kettnerites cf. sisyphi* Bergman, 1987**

(Obr. 11.A-E)

Diskuze: Přibližně 20 jedinců z diskutované kolekce bylo přeřazeno ke druhu *Kettnerites cf. sisyphi*. Nejvíce se jedinci z pražské pánve podobají varietě *K. (Aeolus) sisyphi klasaardensis* Bergman, 1987. První maxily často nelze odlišit od druhu *K. kosoviensis*, pouze u zachovaných skupinek je určení jisté. Vnitřní „křídlo“ (= inner wing) je u levé první maxily často výraznější než u jedinců z Gotlandu. Druhé maxily jsou velmi podobné, pouze „větev“ (= ramus) se u jedinců z pražské pánve více zužuje. Stejně jako u ostatních čelistí z historických kolekcí, bezpečné určení jedinců je často znemožněno nepříznivým zachováním, rozpraskáním a deformací. Čelisti se nacházejí v různých pozicích (nejčastěji dorzální nebo ventrální pozici, ale i laterální, dorzolaterální apod.), což je další faktor znesnadňující bezpečné taxonomické určení.

Rod *Pernerites* Žebera, 1935

Typový druh: *Pernerites giganteus* Žebera, 1935

***Pernerites cf. giganteus* Žebera, 1935**

(Obr. 10. G, H)

1951 *Pernerites cf. giganteus* Žebera, 1935, Šnajdr, s. 43-44, tab. 7, obr. 7, 8

Diskuze: Tyto čelisti s největší pravděpodobností nejsou příbuzné s Žeberovým druhem *Pernerites giganteus*. Nedostatečný materiál (pouze 2 kusy, sbírky ČGS MŠ747 a NM L33119) a jeho neuspokojivé zachování avšak neumožňují bližší určení.

Rod *Ildraites* Eller, 1936**Typový druh: *Ildraites bipennis* (Eller, 1934)*****Ildraites* (?) *budňanensis* Šnajdr, 1951**

(Obr. 9.S, 10.I-N)

1951 *Ildraites* (?) *budňanensis* n. sp., Šnajdr, s. 284-185, tab. 7, obr 9-14, 17, tab. 9, obr.

8

Diskuze: Rod *Ildraites* byl užíván především pro klasifikaci izolovaných čelistí a většina takto stanovených druhů již byla přeřazena k jiným rodům. Kielan-Jaworowska (1966, s. 133) např. určila jejich afinitu k atraktoprionidům. Někteří zástupci rodu *Ildraites* - *I. horridus* Eller, 1940; *I. laeohorridus* (Eller, 1940); *I. cervicornis* (Hinde, 1879) - byli přeřazeni do rodu *Hadoprion* Eriksson & Bergman, 1998 (viz. Eriksson & Bergman 1998). Druh *Ildraites* (?) *budňanensis* také jeví podobnost k tomuto rodu a je provizorně, dokud nebude nalezen uspokojivěji zachovaný materiál, označen jako *Hadoprion* sp. Mimo Šnajdrem popsaných zástupců označených jako *I. (?) budňanensis*, se v kolekci nachází ještě několik dalších čelistí

(Obr. 13.Z-AD, AC a AD ale některé z nich mohou náležet i k jinému rodu), které k tomuto druhu náleží. Rod *Hadoprion* byl doposud dokumentován na Gotlandu a v USA (Eriksson et al. 2004) a to vždy výhradně ve facii slínů nebo břidlic, tomu odpovídají i nálezy z pražské pánve, které pocházejí také pouze z břidlic, a v jiných typech hornin zatím nebyl zjištěn. Z tohoto vyplývá potvrzení faciální závislosti tohoto rodu.

***Polychaeta* indet. sp. A**

(Obr. 9.E-L)

1951 *Polychaeta* indet. sp. A, Šnajdr, s. 286, 287, tab. 6, obr. 1-7, tab. 9, obr. 4

Diskuze: Pod označením *Polychaeta* indet. sp. A jsou ve sbírce různé morfotypy, zřejmě nenáležející k jednomu druhu, jak také ve své práci Šnajdr (1951) uvádí. Jedná se o nedagnostické anteriorní destičky, které mohou náležet k různým rodům. Bez lépe zachovaných jedinců a kompletních aparátů není bližší určení možné.

***Polychaeta* indet. sp. B**

(Obr. 10.A-F)

1951 *Polychaeta* indet. sp. B, Šnajdr, s. 287-288, tab. 7, obr. 2-5

Diskuze: Stejně jako u předchozího označení i do druhu *Polychaeta* indet. sp. B bylo zahrnuto více druhů. Na Obr. 10.A-D jsou čelisti nejvíce se blížící první pravé maxile rodu *Ramphoprion* Kielan-Jaworowska, 1966, určitelné jako *Ramphoprion* sp., jeví se jako blízké např. druhu *Ramphoprion gotlandensis* Eriksson, 2001, známému ze siluru Gotlandu (Eriksson 2001). Maxila z obrázku 13.E vypadá jako náležející

k polychaetaspidům, ale zachování je velmi špatné. Kousací destička na obrázku 13.F je některými znaky podobná třetí maxile rodu *Hadoprion*, diskutovanému výše u druhu *I. (?) budňanensis*, předběžně je tedy přiřazena ke druhu *Hadoprion* sp.

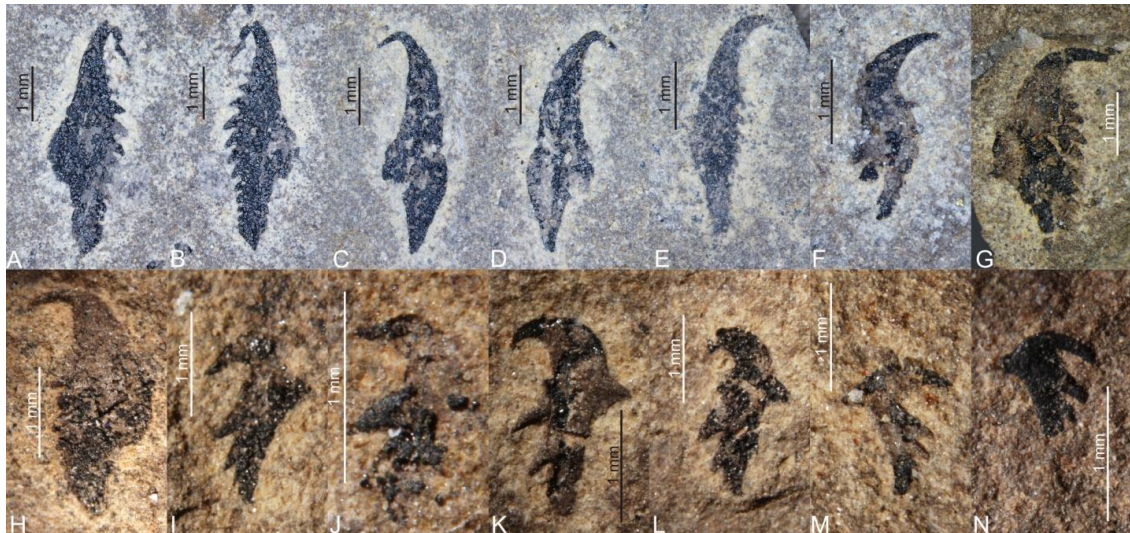
původní určení Šnajdr (1951)	nové určení
<i>Kettnerites kosoviensis</i>	<i>K. kosoviensis</i> <i>K. sp.</i> <i>K. cf. sisyphi</i>
<i>Pernerites cf. giganteus</i>	neurčitelné
<i>Ildrantes (?) budňanensis</i>	<i>Hadoprion</i> sp.
<i>Polychaeta</i> indet. sp. A	neurčitelné
<i>Polychaeta</i> indet. sp. B	<i>Ramphoprion</i> sp <i>Hadoprion</i> sp. polychaetaspidní maxila
-	<i>Pistoprion</i> sp.
-	<i>Oenonites</i> spp.
-	<i>Protarabellites</i> spp.
-	<i>Atraktoprion</i> sp.
-	<i>Atraktoprion</i> aff. <i>contractus</i>
-	<i>Skalenoprion</i> sp.

Tab. 3. Přehled původních a nově určených druhů v kolekci Dr. Šnajdra.



Obr. 9. Vyobrazení silurští skolekodonti z práce Šnajdr (1951), určení a odkazy na tabule jsou také z této práce. Lokalita Amerika u Budňan (Liščí lom). Jedinci jsou uloženi ve sbírkách Národního Muzea v Praze. Měřítka odpovídají 500 µm. **A-D** *Kettnerites kosoviensis* Žebera, 1935 A pravá první maxila (MI), dorzální strana,

L33109, Šnajdr (1951) Tab. 1 Obr. 1 **B** pravá MI, ventrální strana, L33111, Šnajdr (1951) Tab. 1 Obr. 9 **C** pravá druhá maxila (MII), dorzální strana, L33123, Šnajdr (1951) Tab. 2 Obr. 1 **D** levá druhá maxila (MII), dorzální strana, L33120, Šnajdr (1951) Tab. 3 Obr. 1 **E-L** *Polychaeta* indet. sp. *A sensu* Šnajdr, 1951 **E, F** otisk a protiotisk, L33070, Šnajdr (1951) Tab. 6 Obr. 2 **G** L33078, Šnajdr (1951) Tab. 6 Obr. 3 **H, I** otisk a protiotisk, L33077, Šnajdr (1951) Tab. 6 Obr. 4 **J** L33098, Šnajdr (1951) Tab. 6 Obr. 5 **K** L33072, Šnajdr (1951) Tab. 6 Obr. 6 **L** L33060, Šnajdr (1951) Tab. 6 Obr. 7 **M-R** *K. kosoviensis* Žebera, 1935 **M** levá MI, dorzální strana, L33106, Šnajdr (1951) Tab. 9 Obr. 1 **N** pravá MI, ventrální strana, L33117, Šnajdr (1951) Tab. 9 Obr. 2 **O** pravá MII, ventrální strana, L33116, Šnajdr (1951) Tab. 9 Obr. 3 **P** deformovaná čelist, L33097, Šnajdr (1951) Tab. 9 Obr. 4 **Q** levá MII, ventrální strana, pravá MII, dorzální strana, L33114, Šnajdr (1951) Tab. 9 Obr. 5 **R** pravá MII, dorzální strana, L33110, Šnajdr (1951) Tab. 9 Obr. 6 **S** *Ildrantes* (?) *budňanensis* Šnajdr, 1951, pravá MII, L33103, Šnajdr (1951) Tab. 9 Obr. 8 **T-AB** *K. kosoviensis* Žebera, 1935 **T** držáky, L33102, Tab. 9 Obr. 9 **U** pravá čtvrtá maxila, L33101, Šnajdr (1951) Tab. 9 Obr. 10 **V** skupina čelistí, L33079, Šnajdr (1951) Tab. 9 Obr. 11 **W** skupina čelistí, L33105, Šnajdr (1951) Tab. 10 Obr. 1 **X** skupina čelistí, L33104, Šnajdr (1951) Tab. 10 Obr. 2 **Y** skupina čelistí, L33107, Šnajdr (1951) Tab. 10 Obr. 3 **Z** první maxily s držáky, L33122, Šnajdr (1951) Tab. 10 Obr. 5 **AA, AB** mandibuly, otisk a protiotisk, L33099 Šnajdr (1951) Tab. 10 Obr. 7.

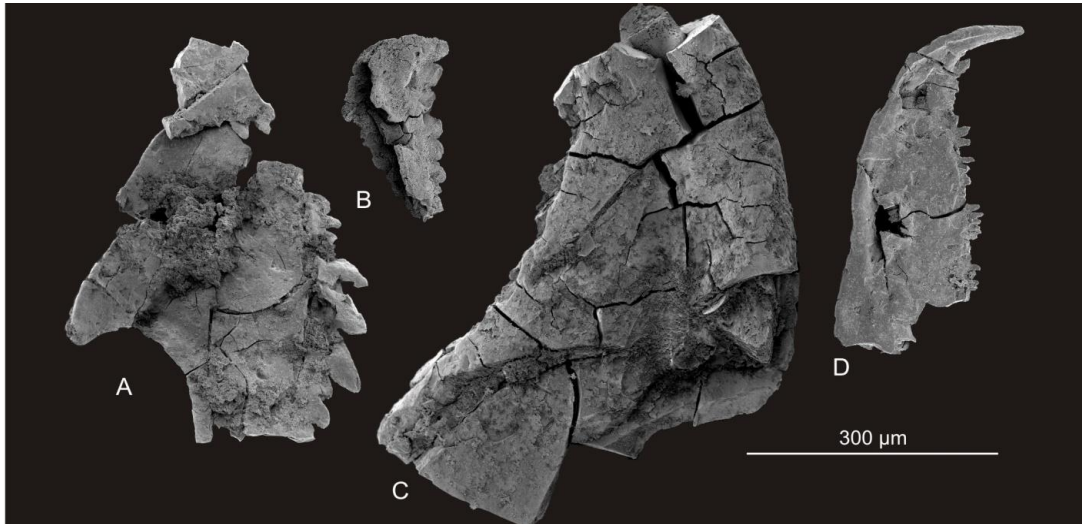


Obr. 10. Vyobrazení silurští skolekodonti z tabule č. 7, práce Šnajdr (1951). Lokalita je Liščí lom (kopaninské souvrství). Kusy jsou uloženy ve sbírkách Národního Muzea, mimo jedince G, který je uložen ve sbírkách ČGS. Měřítka odpovídají 500 μm . **A-F** *Polychaeta* indet. sp. B *sensu* Šnajdr (1951) **A, B** otisk a protiotisk, pravá první maxila (MI), L41385 Tab. 7 Obr. 2 **C, D** otisk a protiotisk, pravá MI, L41382, Tab. 7 Obr. 3 **E** pravá MI, L41383, Tab. 7, Obr. 4 **F** levá MI, L41384, Tab. 7 Obr. 5 **G, H** *Pernerites* cf. *giganteus* Žebera, 1935, **G** MŠ747, Tab. 7 Obr. 7 **H** L33091, Tab. 7 Obr. 8 **I-N** *Ildraites* (?) *budňanensis* **I** čtvrtá maxila (MIV), L33089, Tab. 7 Obr. 9 **J** MIV, L33093, Tab. 7 Obr. 10 **K** třetí maxila (MIII), L33092, Tab. 7 Obr. 11 **L** MIII, L33095, Tab. 7 Obr. 12 **M** MIV, L33089, Tab. 7 Obr. 13 **N** MIV, L33094, Tab. 7 Obr. 14.



Obr. 11. *Kettnerites* cf. *sisyphi*, lokalita lom Amerika u Budňan (Liščí lom), kopaninské souvrství, sběr M. Šnajdr. Sběry jsou uloženy ve sbírkách Národního Muzea v Praze.

Měřítka odpovídají 500 μm . **A** skupinka maxil dvě první (MI) a dvě druhé maxily (MII), L41441 **B** pravá MII, dorzální strana, L41615 **C** pravá MII, ventrální strana, L41686 **D** pravá MII, dorzální strana, L41810 **E** pravá MII, ventrální strana, L41828.



Obr. 12. Několik izolovaných fragmentárních skolekodontů z břidlic nasbíraných Dr. Šnajdrem, uložených v Národním muzeu v Praze. Lokalita Mořina - Liščí lom, kopaninské souvrství. Měřítko odpovídá 300 μm . **A.** Rozlomená druhá maxila rodu *Kettnerites*. **B.** Třetí? maxila rodu *Kettnerites*. **C.** Anteriorní část první maxily rodu *Kettnerites*. **D.** Anteriorní část první maxily rodu *Kettnerites*.

Další nepublikované skupiny zastoupené v kolekci Šnajdra (1951):

Pouze přibližně 2% čelistí (celkově asi sto kusů) ve sbírce náleží k jiné skupině než Paulinitidae, resp. rodu *Kettnerites*. Vyskytují se zde zástupci skupin Mochtyellidae, Polychaetaspidae, Ramphoprionidae, Atraktoprionidae, Skalenoprionidae a Hadoprionidae (viz. Obr. 13 a tabulka 3), kteří jsou však drobnější než zástupci paulinitidních polychaetů. Jejich zachování je často velmi špatné, což může vysvětlovat, proč se Šnajdr většině těchto čelistí blíže nevěnoval. Některé rody v siluru jinak běžné v kolekci nalezeny nebyly, a to například *Symmetropion* Kielan-

Jaworowska, 1966; *Kozlowskiprion* Kielan-Jaworowska, 1966; *Langeites* Kielan-Jaworowska, 1966 a nebo *Lanceolatites* Bergman, 1987 (Eriksson et al. 2004). Omezená diversita může být ovlivněna specifickými podmínkami, za kterých břídllice vznikaly, ale také sníženou možností zachování často drobných a křehkých čelistí.

Čeľad' Mochtyellidae

(Obr. 13.I, J)

Diskuze: Asi 15 kusů ze sbírky zřejmě náleží do skupiny Mochtyellidae. Jejich rodové zařazení je však poměrně komplikované a to i u jedinců příznivěji zachovaných, z tohoto důvodu byly některé elementy klasifikovány pouze jako Placognatha indet. Mochtyellidae jsou většinou význačnou složkou silurských polychaetních faun, obzvláště rod *Pistoprion* Kielan-Jaworowska, 1966 často představuje jednu z dominantních skupin (souhrn v práci Eriksson et al. 2004).

Rod *Pistoprion* Kielan-Jaworowska, 1966

Typový druh *Pistoprion transitans* Kielan-Jaworowska, 1966

***Pistoprion?* sp.**

(Obr. 13.K, L)

Diskuze: Tři jedince ze sbírky bylo možné klasifikovat jako *Pistoprion?* sp (č. v NM L41370, L42008, L42023). Bohužel jsou čelisti částečně zanořeny do sedimentu, což bližší určení znemožňuje. Zřejmě je zastoupen i rod *Mochtyella* Kielan-Jaworowska, 1961, avšak jeho bezpečné určení nebylo vzhledem k nedostatečnému stupni zachování možné.

Čeleď Polychaetaspidae**Rod *Oenonites* Hinde, 1879****Typový druh *Oenonites curvidens* Hinde, 1879*****Oenonites* spp.**

(Obr. 13A-E)

Diskuze: V kolekci se vyskytuje asi 40 kusů, které je možné přiřadit k polychaetaspidům, jmenovitě k rodu *Oenonites* Hinde, 1879. Bližší určení by bylo sporné, ale je zřejmé, že je zastoupeno několik druhů včetně typu, který je přechodný mezi rody *Oenonites* a *Protarabellites* Stauffer, 1933 (Obr. 13.E), a který byl popsán např. také ze Švédska v práci Erikssona & Friska (2011, p. 279). Rod *Oenonites* představuje většinou nejhojnější složku silurské skolekodontové fauny (Eriksson et al. 2004), ve Šnajdrově kolekci je ale jeho zastoupení jistě značně ovlivněno způsobem zachování. Vzácný výskyt může být i primární a tento rod je v břidličné facii vzácnější, což bude nutné potvrdit studiem podobného prostředí v dalších regionech.

Čeleď Ramphoprionidae**Rod *Protarabellites* Stauffer, 1933****Typový druh *Protarabellites humilis* Stauffer, 1933*****Protarabellites* spp.**

(Obr. 13.G, H)

Diskuze: Zástupci rodu *Protarabellites* jsou ve sbírce velmi vzácní, byli nalezeni pouze dva jedinci (v NM č. L42021, L42072). Druhové učení by bylo vzhledem k neuspokojivému zachování sporné, avšak je zřejmé, že jsou zastoupeny alespoň dva

druhy. Ve srovnání s ostatními maxilami ve sbírce jsou relativně malé velikosti. Je pravděpodobné, že řídký výskyt mohl být způsoben právě menší velikostí, případně celkovou nižší schopností zachování v sedimentu.

Čeleď Atraktoprionidae

Diskuze: Přibližně 15 kusů z kolekce náleží do čeledi Atraktoprionidae a některé z těchto kusů navíc ukazují afinitu, případně se může jednat o přechodnou formu, k čeledi Kalloprionidae a to rodu *Leptoprion* Kielan-Jaworowska, 1966 – Obr. 13.M, N. Tento fakt popisuje i Eriksson (2006b, p. 100). Zachování jedinců z pražské pánve další závěry neumožňuje, ale je zřejmé, že je nutná detailní revize čeledi Atraktoprionidae.

Rod *Atraktoprion* Kielan-Jaworowska, 1962

Typový druh *Atraktoprion cornutus* Kielan-Jaworowska, 1962

***Atraktoprion* spp.**

(Obr. 13.M-Y)

Diskuze: Ve sbírce se nachází pouze první pravé maxily rodu *Atraktoprion*, až na jeden kus první levé maxily (L42093), který je však velmi špatně zachovaný. Několik jedinců (Obr. 13.P-T) bylo určeno jako *Atraktoprion* aff. *contractus* (Hinde, 1879). Druh *A. contractus* je známý např. ze silurských hornin Gotlandu (Eriksson 2006b). Bližší určení bude opět možné, až bude k dispozici lépe zachovaný materiál.

Čeleď Skalenoprionidae

Rod *Skalenoprion* Kielan-Jaworowska, 1962

Typový druh *Skalenoprion alatus* Kielan-Jaworowska, 1962.

***Skalenoprion* sp.**

(Obr. 13.F)

Diskuze: Skalenoprionidae jsou v siluru poměrně rozšířené, ale většinou netvoří příliš význačnou složku fauny (Eriksson et al. 2004), což může vysvětlovat i poměrně ojedinělé zastoupení v této kolekci. Pouze 4 kusy byly určeny jako *Skalenoprion* sp. (v NM č. L41985, L42047, L42048, L42052), ale i v tomto případě mohli být někteří jedinci nerozpoznáni z důvodu nepříznivého zachování.

Obr. 13. Další zástupci z kolekce Dr. Šnajdra, nenáležející k paulinitidním polychaetům a nepublikované v práci Šnajdr (1951). Lokalita Amerika u Budňan (Liščí lom). Měřítko odpovídá 1 mm. **A-E** Polychaetaspidae, různé formy rodu *Oeononites* **A** levá první maxila (MI), ventrální strana, L42075 **B** levá MI, laterální pohled, L42001 **C** pravá MI, ventrální strana, L42074 **D** pravá MI, dorzální strana, L42065 **E** pravá MI, dorzální s., L42070 **F** *Skalenoprion* sp., pravá MI, dorzální s., L41985 **G, H** *Protarabellites* sp., pravá MI, dorzální s. **G** L42021 **H** L42072 **I, J** Mochtyellidae **I** pravá MI, laterální s., L42087 **J** levá MI, laterální s., L42068 **K-L** Pistoprion? sp. **K** levá MI, laterální s., L41370 **L** levá MI, dorzolaterální s., L42008 **M-Y** Atraktoprionidae, zařazení některých jedinců je sporné **M, N** *Atraktoprion/Leptoprion* **M** pravá MI, dorzální s., L42098 **N** pravá MI, dorzální s., L41431 **O, U-Y** *Atraktoprion* spp. **O** pravá MI, dorzální s., L42056 **U** pravá MI, dorzální s., L42067 **V** pravá MI, ventrální s., L41382b **W** pravá MI, dorzální s., L42084 **X** pravá MI, ventrální s., L42042 **Y** pravá MI, ventrální s., L42053 **P-T** *Atraktoprion* aff. *contractus* **P** pravá MI, dorzální s., L42102 **Q** pravá MI, dorzální s., L42000 **R** pravá MI, dorzální s., L42020 **S** pravá MI, ventrální s., L41950 **T** pravá MI, dorzální s., L42029 **Z-AB** *Hadoprion* sp. **Z**

MI, L42101 **AA** pravá MII, L42095 **AB** třetí maxila, L42039 **AC**, **AD** deformované čelisti *Hadoprion?* sp. **AC** MI, L42077 **AD**, MI, L42032.



6.4 Srovnávací kolekce

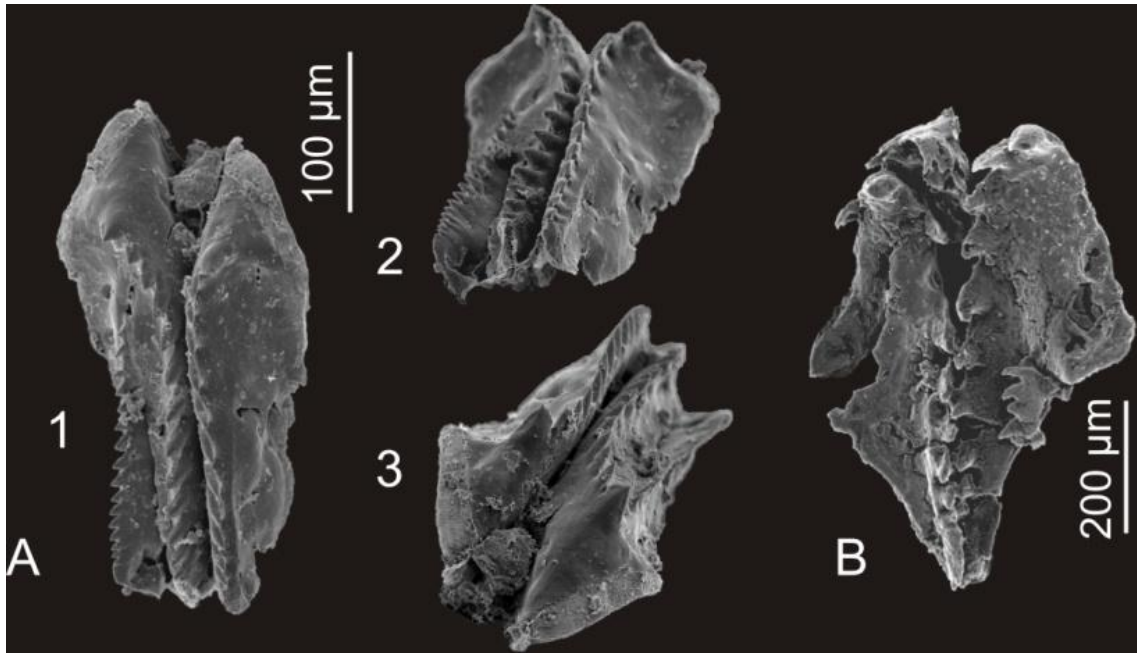
Pro srovnání se vzorky z obsáhlých historických kolekcí byla nashromážděna sbírka skolekodontů z jiných litologií, konkrétně vápencových poloh. Tyto horniny jsou vhodnější pro chemickou extrakci, díky níž je možné zkoumat izolované čelisti, které jsou zásadní pro správné určení. Byly vybrány lokalit Kosov a Liščí lom, kde již byli dřívějšími autory skolekodonti nalezeni (viz. výše). Stratigraficky pocházejí vzorky z lomu Kosov z úrovně graptolitových zón *Neocucullograptus kozłowskii* a *Pseudomonoclimacis latilobus*–*Slovinograptus balticus*, z Liščího lomu vzorky pochází ze svrchní části konodontové zóny *Polygnathoides siluricus* (detailní popis v Tonarová et al. 2012). Na obou lokalitách bylo testováno i rozpouštění břidličných poloh, avšak výsledkem byly pouze fragmentární a stlačené skolekodonti, nejasného určení, stejně jako při rozpouštění břidlic z historických kolekcí.

Celkem sbírka zahrnuje asi tisíc prvních a druhých maxil, náležejících k 16 bezpečně určitelným rodům, včetně několika spojených čelistí (částečně zachovaných čelistních aparátů), které také doposud nebyly z České republiky uváděny (viz. Obr. 14). Dále je ve sbírce množství dalších kousacích destiček, které nebylo v této fázi výzkumu možné blíže určit. Zachování čelistí je poměrně nepříznivé, ale vyskytují se i velice dobře zachovaní jedinci. Určení bylo možné často pouze na rodové úrovni, také kvůli limitované velikosti nasbírané kolekce. Velikost maxil je ve srovnání se sběry z břidličných poloh většinou několikanásobně menší, avšak zaznamenaná diversita je naopak mnohem větší (Tonarová et al. 2012). Rodové zastoupení je velice podobné jako z jiných částí světa přibližně odpovídající stratigrafické úrovni. Převažují zástupci skupiny Paulinitidae, následování jedinci z Polychaetaspidae a Mochtyellidae. Dále se objevují představitelé Xanioprionidae, Tetraprionidae, Symmetropionidae, Polychaeturidae, Ramphoprionidae, Kalloprionidae a Tretoprionidae. Fauny Baltiky

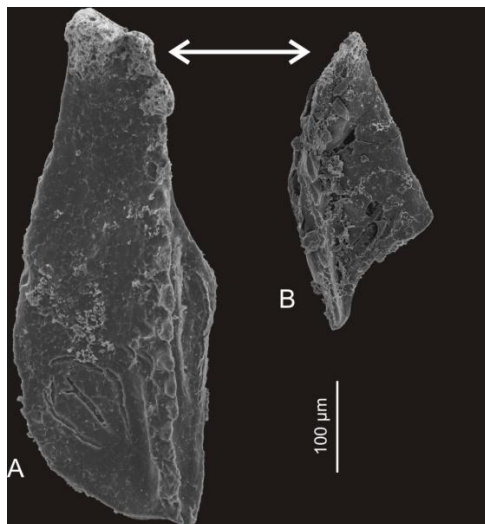
a pražské pánve se částečně shodují i na druhové úrovni. Druhy *Pistoprion* sp. A, *Vistulella kozlowskii* Kielan-Jaworowska, 1961, *Symmetrion spatiosus* (Hinde, 1882), *Ramphoprion* cf. *gotlandensis* Eriksson, 2001, *Protarabellites* cf. *rectangularis* Eriksson, 2001 a *Kettnerites* cf. *sisyphi* Bergman, 1987 jsou společné pro obě oblasti, což také potvrzuje kosmopolitní rozšíření silurských polychaetních červů (Eriksson et al. 2004).

Dále byl popsán nový druh, „*Mochtyella*“ *pragensis* Tonarová, Eriksson & Hints, 2012, prozatím spolehlivě zjištěný pouze v pražské pánvi, ale zřejmě s mnohem větším paleobiogeografickým rozšířením (Tonarová et al. 2012), které bude třeba ještě ověřit. Zajímavým jevem ve sbírce je přítomnost „korodovaných“ anteriorních částí prvních maxil u zástupců rodu *Protarabellites* (Obr. 15), stejný jev byl popsán i u jedinců z Gotlandu - Švédska (Eriksson 1999, Eriksson & Elfman 2000). Eriksson & Elfman (2000, p. 78) tento úkaz vysvětlují jako vliv rozkladu železitých minerálů nabohacených právě v anteriorní části maxil. Zachování čelistí z pražské pánve je ale mnohem méně příznivé, což tento efekt částečně stírá.

Celkově lze říci, že byla význačně rozšířena představa o diversitě skolekodontů ve svrchním siluru pražské pánve (Tonarová et al. 2012). V následujících kapitolách (7 a 8) jsou rozvedeny dílčí možnosti využití skolekodontů pro další interpretace a zjištěná data jsou komentována především na základě této kolekce.



Obr. 14. Ukázky spojených maxil - částečných čelistních aparátů. Měřítka u obrázků A odpovídá 100 µm a u obrázku B 200 µm. **A.** *Mochtyella* sp., lokalita Liščí lom, jedinec PT26H.3 A.1, vzorek PT26. dorzální pohled 2. pohled na posteriorní část 3. pohled na anteriorní část **B** *Oeononites* sp., lokalita Kosov, jedinec PT9B.3, vzorek PT9.



Obr. 15. Zástupci rodu *Protarabellites* cf. *rectangularis* s „korodovanou“ anteriorní částí (označené šipkou). Kusy jsou uloženy ve sbírkách ČGS. Měřítka odpovídá 100 µm. **A** levá první maxila, lokalita Kosov, PT11A.3, vzorek PT11 **B** pravá první maxila, lokalita Liščí lom, PT25A.2, vzorek PT25.7.

7. Interpretace dat a jejich využití

7.1 Studium „eventů“

V posledních několika letech je klíčovým tématem studium globálních změn ve vývoji organismů tzv. eventů (např. Elewa 2008). Pochopení příčin a důsledků těchto událostí poskytuje informace důležité i pro modelování případných změn klimatu a predikci jejich možného vlivu na život. Obraz těchto událostí v dávné minulosti získáváme prostřednictvím studia geochemie prostředí (např. poměrů stabilních izotopů), detailního studia geochemických cyklů a faciální analýzy v kombinaci s paleontologickými studii změn složení fosilních společenstev. Tímto postupem získáváme vhled do charakteru paleoprostředí a reakcí organismů na případné změny životních podmínek (Jeppsson 1990).

Paleoklimatologie pracuje s předpokládaným obsahem oxidu uhličitého v atmosféře jako jedním z faktorů ovlivňujících klima (např. Kump 2000, Veizer et al. 2000). Množství oxidu uhličitého se odvozuje z hodnoty $\delta^{13}\text{C}$ a tato data se kombinují s údajem $\delta^{18}\text{O}$. Výzkumy ukázaly, že hlavní vymírání organismů bývají často spojena s význačnými exkurzemi poměrů těchto stabilních izotopů (Jeppsson 1990, 1998; Munnecke et al. 2003). Pohled na příčinu frakcionace izotopů uhlíku a kyslíku však není uniformní (Bickert et al. 1997). Význačný pokles hodnoty $\delta^{13}\text{C}$ může indikovat například pokles biogenní aktivity (Talent et al. 1993, Bickert et al. 1997). Bickert et al. (1997) vychází z faciální analýzy a sledování hodnot stabilních izotopů ve schránkách ramenonožců. Výkyvy poměru izotopů uhlíku interpretovali jako vázanou na změny oceánské cirkulace a na globální změny v pohřbívání uhlíku v obdobích ukládání černých břidlic, kdy je v prostředí snížený obsah kyslíku. Změny $\delta^{18}\text{O}$ také mohou mít několik příčin, jeho výkyvy souvisí například s frakcionací během hydrologického cyklu (odpařování, kondenzace vodních par, atp.). Dle Urey (1948) je frakcionace

tohoto izotopu teplotně závislá, z čehož vyplývá, že z jeho hodnoty, např. ze schránek organismů, lze odvodit teplotu, za které tato schránka vznikala. Pokles $\delta^{18}\text{O}$ může znamenat nárůst teploty vody a zvýšený obsah izotopu ^{18}O může být spojený s „upwellingem“ studených oceánických vod. Dalším význačným přínosem studia poměrů stabilních izotopů je jejich využití pro globální korelace, jak již bylo několikrát ověřeno (např. Brenchley et al. 2003, Melchin & Holmden 2006, Korte et al. 2009, Cramer et al. 2011).

Silur byl dříve považován za období stabilního, příznivého klimatu bez dramatických změn, což se v posledních letech právě i díky studiu poměrů stabilních izotopů ukazuje jako nepřesné. Jedním z prvních, kdo tento pohled radikálně změnil, byl Jeppsson (např. 1990, 1993, 1996), který porovnával izotopové změny se změnami ve společenstvech konodontů na Gotlandu (Švédsko). Navrhl také model příčin těchto eventů v souvislosti se změnami mořské hladiny a klimatických podmínek (Jeppsson 1996). Například Aldridge et al. (1993) rozlišili pouze od Ilandovery do Wenlocku celkem šest extinčních eventů. Pro graptolitové fauny odlišili Štorch (1995a, b) a Melchin et al. (1998) celkem 8 extinčních událostí. Shrnutí silurských událostí uvádí např. Johnson (2006).

Zřejmě nejlépe prozkoumaný je „Ireviken event“ (Ilandovery/Wenlock) spojený s pozitivní exkurzí $\delta^{13}\text{C}$, vymíráním konodontů a palynomorf a také se změnami v zastoupení korálů, ramenonožců, graptolitů, chitinozoí a ostrakodů (Aldridge et al. 1993, Talent et al. 1993, Samtleben et al. 1996, Munnecke et al. 2003, Eriksson 2006a, b, Cramer & Saltzman 2007, a další). Eriksson (2006b) analyzoval i biotické změny související s tímto eventem v polychaetních faunách. Závěrem uvádí, že i tyto fauny reagují na změny prostředí podobně jako jiné skupiny a lze je využít jako proxy pro

vagrantní bentos, čehož by šlo využít především v oblastech, kde se jiné vůdčí fosilie nevyskytují.

V pražské pánvi je v současnosti předmětem zájmu především „Kozlowskii (Lau) event“ (shrnutí v Slavík et al. 2010, Manda et al. 2012), který je spojen s nejvýznačnější exkurzí $\delta^{13}\text{C}$ v celém fanerozoiku (Lehnert et al. 2003, Munnecke et al. 2003) a také s krizí organismů (Jeppsson & Aldridge 2000, Calner 2008). Tato událost byla popsána pro konodontové fauny jako „Lau“ event (Jeppsson 1993) a pro graptolitové fauny jako „Kozlowskii“ event (Urbanek 1993). Tento event byl dokumentován v různých oblastech po celém světě (např. Austrálie - Andrew et al. 1994; Švédsko - Wigforss-Lange 1999, Munnecke et al. 2003, Eriksson et al. 2009; Česká republika - Manda & Kříž 2006, Lehnert et al. 2003, 2007; Pobaltí - Kaljo et al. 1995, 1997, 1998, Martma et al. 2005; Severní Amerika - Saltzman 2001 a další). První, kdo tento event nepřímo spojil se změnami ve faunách polychaetů byl Bergman (1989), který zaznamenal kontinuální změny mezi souvrstvími Hemse a Eke na Gotlandu. Shrnutí efektu eventu na mnohoštětinatce Gotlandu uvádí Eriksson et al. (2004) jako vymizení jedné třetiny taxonů. Celkově ale event polychaety ve srovnání s jinými organismy nepostihl tak zásadně jako např. ryby, graptolity nebo konodonty (Eriksson & Frisk 2011). Z práce Tonarová et al. (2012) vyplývá, že i v pražské pánvi je v souvislosti s touto událostí patrný značný pokles diversity skolekodontů (z 15 taxonů zaznamenaných před eventem na 4 po eventu), avšak velikost kolekce je poměrně omezená. V budoucnu bude vhodné zaměřit se na tento typ výzkumu detailněji.

7.2 Paleoekologie a paleobiogeografie

Již několikrát bylo prokázáno, že skolekodonti mohou posloužit také jako paleoekologická vodítka (Tyson 1995, Courtinat 1998, Eriksson et al. 2004). Ze

silurských zástupců, u kterých byla pozorována úzká vazba na specifické prostředí, byli v kolekci z pražské pánve zjištěni jedinci náležející k rodu *Pistoprion* a *Rakverepriion* Mierzejewski, 1978b (Tonarová et al. 2012). Pro první ze jmenovaných taxonů je typická vazba na relativně mělké prostředí (Hints 2000, Rubel et al. 2007) a pro druhý naopak spíše na hlubokovodnější podmínky (Mierzejewski 1978b; Hints 2000, 2001; Eriksson & Frisk 2011). Tyto údaje byly prověřeny především pro oblast Baltiky a informace z pražské pánve toto zjištění potvrzují.

Paleogeografické rozšíření skolekodontů bylo studováno především pro ordovické fauny a bylo zjištěno, že společenstva Baltiky a Laurentie mají podobné rodové složení (Hints et al. 2000, Eriksson & Bergman 2003, Hints et al. 2004, Hints & Eriksson 2007a). Celkově je známo asi 50 ordovických rodů, řazených do 15-20 čeledí. Na Baltice se vyskytuje asi 150 druhů a v Severní Americe asi 100 druhů. Ve spodním ordoviku byla diversita velmi nízká, od středního ordoviku se vyskytují i zástupci rodů *Oeononites* a *Mochtyella*, kteří jsou pak běžní v mladším ordoviku a siluru. Jednotlivé druhy, až na některé výjimky, byly ale v ordoviku vázány pouze na jeden kontinent (Hints & Eriksson 2004, 2007a).

Složení silurských faun je velmi podobné pozdně ordovickým (Eriksson et al. 2004; Hints & Eriksson 2007a, b). Převažují zástupci skupin Polychaetaspidae, Paulinitidae a Mochtyellidae (rody *Oeononites*; *Kettnerites*; *Mochtyella*; *Pistoprion*; *Vistulella*). Pro silur jsou mimoto typické například rody *Symmetropriion*, *Skalenopriion*, *Langeites* a *Lanceolatites*. Obecně je v siluru znatelný pokles provincialismu faun čelistnatých polychaetů (Hints & Eriksson 2007a, b; Eriksson et al. v tisku), stejně jako je tomu i u jiných skupin organismů (např. Armstrong & Owen 2002).

Složení studovaných skolekodontových faun v pražské pánvi je velice podobné Baltice i Laurentii, které byly ve svrchním siluru situované v blízkosti rovníku (Torsvik

et al. 1992, Cocks & Torsvik 2002). Pražská pánev je řazena k peri-Gondwaně - paleomikrokontinetu Perunika (Havlíček et al. 1994), jehož pozice je pro toto období odhadována do úrovně 30. rovnoběžky jižní šířky (Tait et al. 1997, Cocks & Torsvik 2002, Fatka & Mergl 2009). Prozatím zde nebyl zjištěn rod, který by bylo možné označit jako endemický (Tonarová et al. 2012), naopak některé jinde zastoupené rody zde chybí (např. *Kozłowskiaprion* Kielan-Jaworowska, 1966). Přínosem kolekce z pražské pánve bylo potvrzení rozšíření některých skupin, jako například Ramphoprionidů, i z peri-Gondwany, kde nebyly dříve popsány (viz. např. Eriksson 2002).

Úzký vztah mezi faunami Baltiky a Peruniky byl nalezen i u jiných bentických organismů (viz. Stridsberg & Turek 1997; Havlíček 1999; Kříž 1999b, 2008; Manda 2007, 2008; Turek & Manda 2011) a tato studie prokázala, že zřejmě ani pro mnohoštětinaté červy neexistovala mezi těmito kontinenty bariéra, omezující jejich šíření. Výsledky paleogeografických interpretací je však nutné ověřit detailním výzkumem nejen skolekodontů v pražské pánvi ale i v dalších oblastech, protože jak je již zmíněno výše, pro silurské období nejsou studie ve srovnání například s ordovikem tak detailní a ani četné.

8. Závěr

- Výsledkem práce byla revize a fotodokumentace kolekcí skolekodontů Dr. Žebery a Dr. Šnajdra ze svrchnosilurských uloženin pražské pánve (několika tisíc čelistí na vrstevních plochách) – uložených ve sbírkách Národního muzea v Praze a Ústavu geologie a paleontologie, Přírodovědecké fakulty, Univerzity Karlovy v Praze.

- V historických kolekcích byla zjištěna vyšší diversita než je popsána v pracích Žebery (1935) a Šnajdra (1951) - oproti původně určeným 4 taxonům, bylo zaznamenáno celkem nejméně 11 druhů z čeledí Mochtyellidae, Polychaetaspidae, Ramphoprionidae, Paulinitidae, Atraktoprionidae, Skalenoprionidae a Hadoprionidae.

- K revizi historických kolekcí byla využita také nově nashromážděná kolekce z vápencových poloh, ze kterých bylo možné získat izolované jedince. V této sbírce bylo rozpoznáno nejméně 25 druhů v 16 rodech, a byl popsán jeden nový druh „*Mochtyella*“ *pragensis*.

- Výzkum v pražské pánvi potvrzuje faciální závislost rodů *Pistoprion* (preferující mělkovodní prostředí), *Rakvereprion* (preferující relativně hlubokovodní prostředí) a *Hadoprion* (vyskytující se v břidličných faciích)

- Získaná data byla využita k předběžným paleobiogeografickým interpretacím, ukazujícím blízký vztah čelistnatých polychaetů z Peruniky (pražské pánve) a Baltiky.

- Dále bylo zaznamenáno snížení diversity mnohoštětinatců, zřejmě jako reakce na „Kozlowskii“ event.

- Výsledky výzkumu čelistnatých polychaetů z pražské pánve se ukázaly jako perspektivní a vhodné pro další studium také z dalších stratigrafických úrovní a lokalit, pomocí metodik vyvinutých v rámci této studie.

9. Systematická paleontologie

Kmen Annelida Lamarck, 1809

Třída Polychaeta Grube, 1850

Čeleď Paulinitidae Lange, 1947

Rod *Kettnerites* Žebera, 1935 emend. Šnajdr, 1951

Typový druh: *Kettnerites kosoviensis* Žebera, 1935

Diagnóza: Čelistní aparát rodu *Kettnerites* se skládá z ventrálně umístěného páru mandibul a sedmi dorzálně umístěných asymetrických maxil, které jsou až na třetí maxilu vždy párové. Na první maxily nasedají držáky.

Mandibuly mají rozšířenou anteriorní část, od které se směrem k posteriorní části zužují do „násadce“ (= shaft). Na ventrální straně je v přední části mandibuly vyvinuta šikmá vystouplá ploška, od které až k nejzazšímu konci probíhá val.

První pár maxil nebo také „kleště“ (= forceps) je asymetrický, člunkovitěho tvaru s výrazným prvním hákovitým zubem (= hook) a s vnitřním téměř po celé délce ozubeným okrajem, jehož zoubky se zmenšují směrem od anteriorní k posteriorní části.

Pravá první maxila má v posteriorní části bazální destičku, která vyplňuje výřez v bazální části při jejím vnějším posteriorním okraji.

Držáky jsou protažené, kónické s rozšířeným anteriorním okrajem a zřetelně prohnutými postranními okraji.

Druhé maxily jsou asymetrické, charakteristické svým trojúhelníkovitým tvarem. Přibližně v polovině vnějšího okraje čelisti je umístěno rameno (= ostruha, ramus). Vnitřní okraj druhých maxil je ozubený, zoubky směřují do posteriorní části.

Třetí nepárová maxila je také trojúhelníkovitého tvaru, s několika nestejně velkými zoubky na vnitřním okraji.

Čtvrté maxily jsou rovněž nesouměrné, přibližně čtvercového tvaru, s ozubeným vnitřním okrajem.

Stratigrafický rozsah: ordovik (Baltoskandinávie, Eriksson & Hints 2009) až karbon? (Velká Británie, Hinde 1879, Eriksson 2008)

Diskuze: Zástupci rodu *Kettnerites* byli často, obzvláště v dobách, kdy byl hojně používán parataxonomický systém, přiřazováni k jiným rodům, a to například: *Nereidavus* Grinnel, 1877; *Ildarites* Eller, 1936; *Arabellites* Hinde, 1879 a nebo *Leodicites* Eller, 1940. Poměrně obsáhlý výčet uvádí Bergman (1989, p. 49). Problematický je i vztah k příbuznému rodu *Paulinites* Lange, 1947, ke kterému byl několikrát přiřazen (např. Kielan-Jaworowska 1966) a naopak zástupci rodu *Paulinites* jsou přezazováni do rodu *Kettnerites* (Kozur 1970, Bergman 1989). S určitostí byli doposud zástupci rodu *Paulinites* popsáni pouze z jižní Ameriky a to z devonských hornin (Lange 1947, 1949; Eriksson et al. 2011), ze silurských hornin zatím, dle současné taxonomie (především podle Bergman 1989), popsáni nebyli. Je zjevné, že se o jeden rod nejedná, avšak tato otázka vyžaduje další detailní výzkum, mimo jiné právě devonských hornin z dalších oblastí pro možnost detailního srovnání.

Platné druhy v současné době náležející k rodu *Kettnerites*:

K. abraham Bergman, 1987

K. burgensis (Martinsson, 1960)

K. angulosus (Eller, 1945)

K. fjalensis Bergman, 1987

K. bankvaetensis Bergman, 1987

K. hebes Šnajdr, 1951

<i>K. huberti</i> Bergman, 1987	<i>K. plenidens</i> (Eller, 1940)
<i>K. invisibilis</i> (Eller, 1940)	<i>K. polonensis</i> (Kielan-Jaworowska, 1966)
<i>K. jacobi</i> Bergman, 1987	<i>K. siaelsoeensis</i> Bergman, 1987
<i>K. kosoviensis</i> Žebera, 1935	<i>K. sylvanensis</i> Eriksson et al., 2005
<i>K. langei</i> Šnajdr, 1951	<i>K. sisyphi</i> Bergman, 1987
<i>K. martinssonii</i> Bergman, 1987	<i>K. versabilis</i> Bergman, 1987
<i>K. microdentatus</i> Bergman, 1987	

Popsané výskyty rodu *Kettnerites*:

Potvrzení některých výskytů ještě bude nutné ověřit detailní revizi originálních kolekcí: V několika případech není bezpečně známo, jaké druhy jsou zastoupeny, ale je pouze zřejmé, že se jedná o zástupce rodu *Kettnerites*. V případech, kdy byly druhy rozpoznány, jsou uvedeny ve výčtu u konkrétní oblasti.

Evropa:

Belgie: spodní llandovery, silur (Martin 1973).

Česká republika: *K. kosoviensis* - svrchní silur, pražská pánev (Žebera 1935, Šnajdr 1951, Tonarová et al. 2012); *K. (?) hebes* - ordovik, pražská pánev (královodvorské souvrství, Šnajdr 1951); *K. langei* – devon, pražská pánev (zlíchovské vápence, Šnajdr 1951).

Polsko: *Kettnerites* (= *Paulinites*) *polonensis* - ?silur, eratické balvany (Kielan-Jaworowska 1966), ludlow, silur, vrt Mielnik (Szaniawski 1970).

Velká Británie: Někteří britští zástupci rodu *Kettnerites* byli popsáni pod jiným určením - např. jako *Oeonites aspersus* Hinde, 1880 nebo *Arabellites anglicus* Hinde, 1880 a to z wenlocku a ludlow (Hinde 1880, shrnutí v Eriksson et al. 2004); a dále jako *Arabellites scoticus* Hinde, 1879 z karbonu Skotska (Hinde 1879, Eriksson 2008)

Švédsko: *Paulinites* (= *Kettnerites*) *burgensis* - ludlow, Gotland (Martinsson 1960, Bergman 1989); *K. martinssonii*, *K. polonensis* - llandovery-ludlow, Gotland (Bergman 1989, Bergman 1998); *K. abraham*, *K. bankvaetensis*, *K. fjaelensis*, *K. huberti*, *K. jacobi*, *K. microdentatus*, *K. siaelsoeensis*, *K. sisyphi* a *K. versabilis* - llandovery-ludlow, Gotland (Bergman 1989); *K. siaelsoeensis*, *K. versabilis* Gotland (Eriksson 2006a); zástupci rodu *Kettnerites* - svrchní ordovik, Gotland (Hints & Eriksson 2007a).

Estonsko: *Kettnerites* sp. - svrchní ordovik (Hints 2000, 2001); *K. cf. sisyphi* - silur (Hints et al. 2006).

Francie: *K. kosoviensis* - devon?, Cotentin (Taugourdeau 1967); *K. langei* – devon, Boulonnais (Taugourdeau 1970)

Rumunsko: *K. cf. kosoviensis* - sporný výskyt bez ilustrace (Taugourdeau & Iliescu 1982)

Severní Amerika:

Izolované čelisti rodu *Kettnerites* ze Severní Ameriky byly popsány v pracích Ellera (1940, 1944) - např. jako *Nereidavus invisibilis* Eller, 1940 (revize v práci Bergman 1991), a v práci Hindeho (1879) např. jako *Arabellites politus* Hinde, 1879; *A. similis* Hinde, 1879; *A. similis* var. *arcuatus* Hinde, 1879 (revize v Eriksson et al. 2004, Eriksson 2008). Obzvláště kolekce E. R. Ellera však ještě na dokončení revize čeká.

Kanada: *K. invisibilis*, ?*K. plenidens* - silur, New York (Bergman 1991); *K. cf. sisyphi*, *Kettnerites cf. polonensis* - silur, arktická Kanada (Hints et al. 2000)

USA: *K. (A.) sylvanensis* - svrchní ordovik, Oklahoma (Eriksson et al. 2005); *Kettnerites* sp., *K. aff. angulosus* – svrchní ordovik, Cincinnati (Eriksson & Bergman 2003).

Afrika: *K. cf. kosoviensis* - silur?, Sahara (Taugourdeau 1968)

Rusko: *K. aspersus* - Ilandoverý, silur, Severnaya Zemlya (Zaslavskaya 1987).

Druh *Kettnerites kosoviensis* Žebera, 1935

(Obr. 4; 5.A-C; 7.A-H, R, S; 8.A-T, V-X; 9.A-D, M-R, T-AB; 16; 17; 18.A-L)

1935 *Arabellites perneri* n. sp. Žebera, s. 90-92, tab. 1, obr. 1, 2

1935 *Arabellites angustidens* n. sp. Žebera, s. 93, 94, tab 1, obr. 5

1935 *Kettnerites kosoviensis* n sp. Žebera, s. 95, tab. 2, obr. 7

1966 *Paulinites kosoviensis* Kielan-Jaworowska, s. 124, 125

1967 *Kettnerites kosoviensis* Taugourdeau, s. 471, tab. 15, obr. 11-13, tab. 16, obr.. 4,
12 (partim)

1972 *Kettnerites* cf. *kosoviensis* Taugourdeau, s. 240, tab. 1

Diagnóza (emendována):

Pravá MI: Vnitřní a vnější okraj jsou téměř paralelní. Vnitřní okraj je celý ozubený, za výrazným předním zubem (= hook) následují zmenšující se, tupě zakončené, výrazné zoubky kuželovitého tvaru. Bazální destička může být připojená i izolovaná.

Levá MI: Vnitřní a vnější okraj je téměř paralelní, vnitřní okraj může být lehce vypouklý. Vnitřní strana je celá ozubená, s největšími zoubky v anteriorní části. Zoubky jsou tupé, často poměrně výrazné. „Vnitřní křídlo“ (= inner wing) je poměrně výrazné, charakteristicky směřující do posteriorní části.

Pravá MII: Výrazný „pre-cuspidální“ zub, následovaný výrazným zubem (= cusp), dále je vnitřní okraj ozubený poměrně masivními, tupě zakončenými zoubky, zmenšujícími se směrem do posteriorní části.

Levá MII: Výrazný zub je následován relativně malými zoubky, které narůstají na velikosti směrem k posteriorní části, přičemž největší jsou asi v polovině maxily, poté se opět zmenšují.

MIII: Maxila přibližně trojúhelníkového tvaru, s ozubeným vnitřním okrajem, masivními tupými zoubky. Nemá výrazný zub, ale ozubení se postupně směrem do posteriorní části zmenšuje.

Levá MIV: Přibližně čtvercová maxila s vnitřním ozubeným okrajem, nemá výrazný zub (= cusp).

Pravá MIV: Přibližně čtvercová maxila s vnitřním ozubeným okrajem, bez výrazného zubu (= cusp). Oproti levé maxile je v posteriorní části protažená.

Popis: Šnajdr (1951) uvedl velice detailní popis jednotlivých maxil, není třeba jej znovu opakovat. Oproti Šnajdrovým postřehům, byly ve srovnávací kolekci z lokalit lom Kosov a Liščí lom nalezeny i čelisti příznivějšího stupně zachování a také rozdílné velikosti (Obr. 18), a to převážně menší než uvádí Šnajdr (1951). Se zahrnutím Šnajdrových měření se velikost čelistí může pohybovat následovně: u levé MI od 295 do 4150 μm , pravé MI od 380 do 4150 μm , levé MII od 610 do 3000 μm a pravé MII od 190 do 3300 μm . Některé z čelistí zřejmě náleží juvenilním jedincům. Jiné než druhé pravé maxily je při tomto stavu zachování těžké odlišit, takže rozsahy velikostí by mohly být zřejmě ještě větší.

Typová lokalita: Lom pod Koledníkem

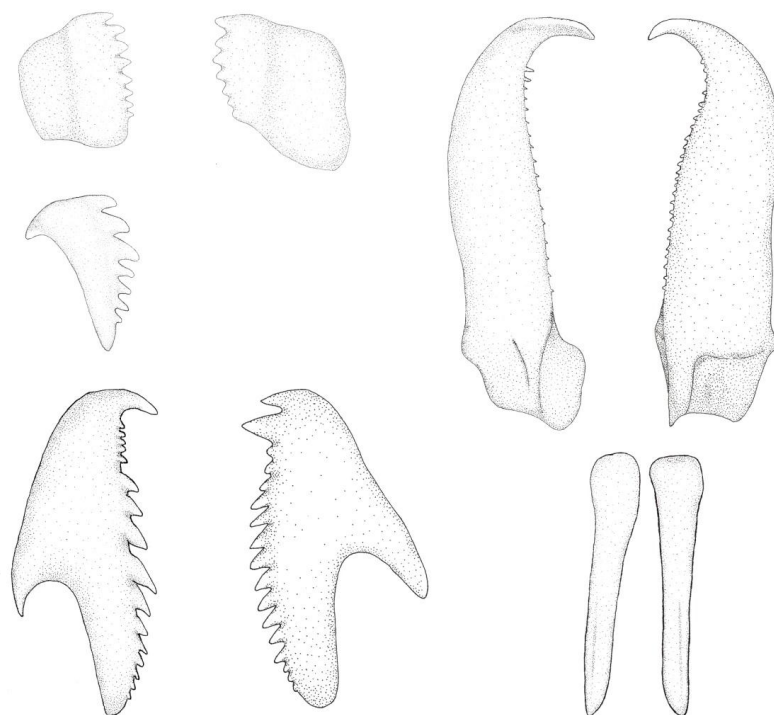
Stratigrafický rozsah: ludlow-přídolí, silur; je pravděpodobné, že stratigrafický rozsah i areál rozšíření jsou širší, ale vzhledem k špatnému zachování typového materiálu

nebyl tento druh popsán z jiných oblastí než z pražské pánve (až na několik sporných výskytů - viz. výše)

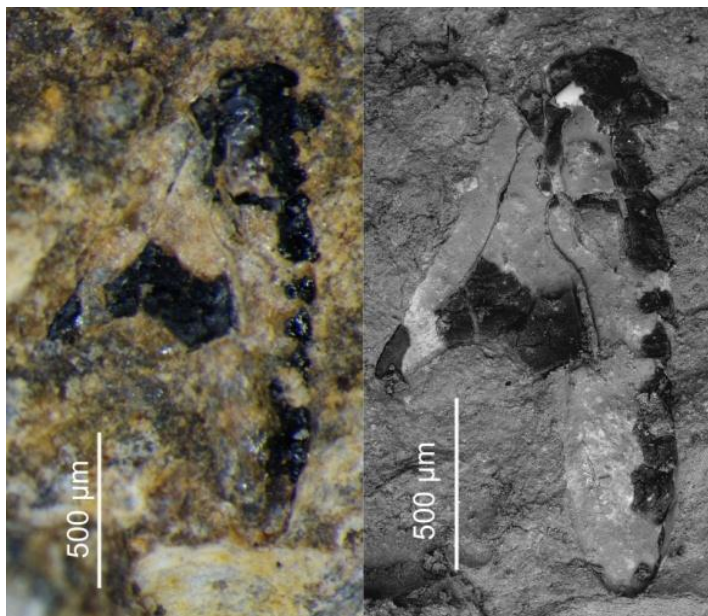
Poznámky a diskuze: Šnajdr (1951) určil holotyp pro druh *K. kosoviensis*, kterým je Žeberou vyobrazený jedinec č. L42160 (Obr. 7.A-C, sbírky NM). Šnajdr také zrekonstruoval podobu celého aparátu, která je mírně upravena na Obr. 16. Po dlouhý čas byl typový jedinec nedostupný (viz. Tonarová 2008), resp. nebylo přesně známo, kde se nachází. Vliv na tento stav mělo zřejmě i místo uložení, které není stejné jako převážný zbytek Žeberovy kolekce, nacházející se na Ústavu geologie a paleontologie, Přírodovědecké fakulty, Univerzity Karlovy v Praze. Jedná se o levou druhou maxilu, zachovanou v poloze ukazující její ventrální stranu. Zachování čelisti je velice špatné, ale mezinárodní pravidla zoologické nomenklatury neumožňují stanovení lektotypu, pokud holotyp není ztracen. Stav se zdá být velice podobný tomu, jak jej vyobrazil již Žebera (1935, tab. 2, obr. 7). Nicméně, v původní sbírce Žebery se vyskytují i jedinci stejného druhu s lepším zachováním a více diagnostickými znaky, které nese hlavně pravá druhá maxila - viz. např. Obr. 17, kde je druhá pravá maxila zachovaná z ventrální strany. Toto je zřejmé i z obrázků 4, 5.A-C, 7.A-H, 8.A-T, V-X, kde jsou jedinci, kteří také podle dnešního pojetí náleží ke *K. kosoviensis*.

Již je zmíněno výše, že druh *K. kosoviensis* prakticky nebyl popsán z jiných oblastí než z pražské pánve. Určil a zároveň vyobrazil jej pouze Taugourdeau (1967) z devonu Francie. Jedinci z Taugourdeau (1967, tab. 15, obr. 11, tab. 16, obr. 4) vypadají velice podobně jako levá druhá maxila *K. kosoviensis*, která však není diagnostická. Jedinci Taugourdeau (1967, tab. 15, obr. 12, 13; tab. 16, obr. 12) zřejmě ke *K. kosoviensis* nenáleží, lze je dle ilustrací určit pouze jako paulinitidní maxily. Pro potvrzení ale bude nutné prostudovat a nově zdokumentovat originální kolekci.

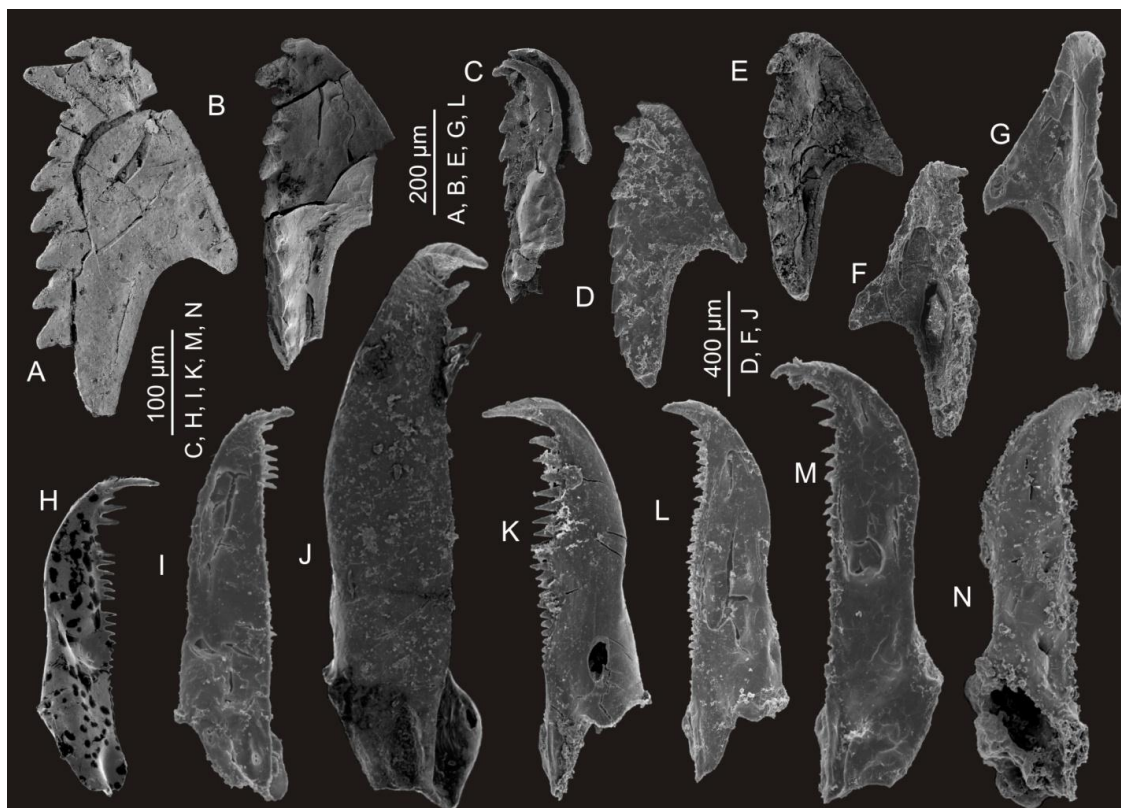
Bergman (1989, p. 76), diskutuje podobnost druhu *K. kosoviensis* s druhem *K. martinssonii* Bergman, 1987, zvažuje i možnost, že se jedná o jeden druh. Studium lépe zachovaných jedinců konspecifitu nepotvrdilo. Odlišují se například ve vzhledu první pravé maxily, *K. kosoviensis* má první zub (= hook) poněkud subtilnější, rovnější vnitřní stranu a také se relativně často zachovává s připojenou bazální destičkou. Levá první maxila je u obou druhů téměř totožná, opět je „hook“ u *K. kosoviensis* užší. Levé druhé maxily jsou si také velmi podobné. U pravé druhé maxily má *K. kosoviensis* výraznější „cusp“, značně se odlišující svou velikostí od ostatních zoubků. *K. kosoviensis* je zřejmě velmi blízký i dalším druhům, např. některým zástupcům určených Hindem (1882) jako *Arabellites anglicus* Hinde, 1880, a to právě druhé maxile ze siluru Gotlandu, uložené v Natural History Museum v Londýně pod číslem A2219, avšak nevyobrazené. Po prostudování dalších kolekcí je pravděpodobné, že se stratigrafický a paleogeografický výskyt druhu *K. kosoviensis* ještě rozšíří.



Obr. 16. Rekonstrukce čelistního aparátu *Kettnerites kosoviensis*, v pravé části jsou první maxily s držáky a v levé druhé až čtvrté maxily.



Obr. 17. Fotografie z optického a elektronového mikroskopu, „*Pernerites amplus*“ dle Žebery, *Kettnerites kosoviensis* dle dnešního pojetí, ze sbírky K. Žebery, druhá pravá maxila, lokalita lom pod Koledníkem, číslo UGP-28. Měřítka mají 500 μm .



Obr. 18. SEM fotografie druhu *Kettnerites kosoviensis*. Lokalita lom Kosov, kromě obrázků C, E, I, J, L, kde je lokalita Liščí lom. Měřítka jsou uvedena v obrázku,

odpovídají 100, 200 a 400 μm . Všechny čelisti ukazují dorzální stranu, mimo obr. N, kde je vyobrazena ventrální strana. **A, B** pravé druhé maxily (MII) **A** PT28.1, vzorek PT5 **B** PT28.4, vz. PT7 **C** spojená pravá první a druhá maxila, PT28.6, vz. PT23 **D, E** pravé MII **B** PT9A.1, vz. PT9 **E** PT22H.2, vz. PT22 **F, G** levé MII **F** PT9A.6, vz. PT9 **G** PT7A.8, vz. PT7 **H-J** levé první maxily (MI) **H** PT11B.1, vz. PT11 **I** PT11A.2, vz. PT11 **J** PT15A.1, vz. PT15 **K-N** pravé MI **K** PT20A.1, vz. PT20 **L** PT22G.7, vz. PT22 **M** PT22G.10, vz. PT22 **N** PT10A.1, vz. PT10.

10. Použitá literatura

- Aldridge, R. J., Jeppsson, L. & Dorning, K. J. 1993. Early Silurian oceanic episodes and events. *Journal of Geological Society of London* 150, 501-513.
- Andrew, A. S., Hamilton, P. J., Mawson, R., Talent, J. A. & Whitford, D. J. 1994. Isotopic correlation tools in the Middle Palaeozoic and their relation to extinction event. *APEA Journal* 34, 268-277.
- Armstrong, H. A. & Owen, A. W. 2002. Euconodont paleobiogeography and the closure of the Iapetus Ocean. *Geology* 30 (12), 1091-1094.
- Arwidsson, I. 1899. Studien über die Familien Glyceridæ und Goniadidæ. *Bergens Museums Aarbog* 11, 1-69.
- Barrande, J. 1852. Système silurien du centre de la Bohême I. *Recherches géologique*. Praha, Paris.
- Baudu, V. 1994. Les palynomorphs marqueurs de paleoenvironment et indicateurs de variations eustatiques dans le Dévonien Inférieur Armoricaïn (France), Phd thesis, Université de Rennes 1, Rennes, 197 pp.
- Baudu, V. & Paris, F. 1995. Relations microfossiles organiques-paléoenvironnements: exemples de deux formations dévoniennes du Massif Armoricaïn et d'Aquitaine. *Review of Palaeobotany and Palynology* 87, 1-14.
- Beesley, P. L., Ross, G. J. B. & Glasby, C. J. 2000. Polychates & Allies: The Southern Synthesis, Vol. 4A: Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, Melbourne, 465 pp.
- Bergman, C. 1979. Polychaete jaws. p. 92-102. *In* Jaanusson, V., Laufeld, S. & Skoglund, R. (eds.) Lower Wenlock Faunal and Floral Dynamics – Vattenfallet section, Gotland. *Sveriges Geologiska Undersökning C 762*, 294 pp.

- Bergman, C. F. 1983. Jawed polychaetes in the Silurian of Gotland, Sweden. IGCP Project Ecostratigraphy autecology meeting, Glasgow 13-16 September 1983.
- Bergman, C. F. 1987. Silurian paulinitid jawed polychaetes from Gotland. Thesis, Lund University, Lund, Sweden. 145 pp.
- Bergman, C. F. 1989. Silurian paulinitid polychaetes from Gotland. *Fossils Strata* 25, 1-128.
- Bergman, C. F. 1991. Revision of some silurian paulinitid scolecodonts from western New York. *Journal of Paleontology* 65 (2), 248-254.
- Bergman, C. F. 1995. *Symmetoprion spatiosus* (Hinde), a jawed polychaete showing preference for reef environments in the Silurian of Gotland. *GFF* 117, 632-638.
- Bergman, C. F. 1998. Reversal in some fossil polychaete jaws. *Journal of Paleontology* 72 (4), 632-638.
- Bergman, C. F., Eriksson, M. E. & Calner, M. 2003. The jawed annelid *Rhytiprion magnus* Kielan-Jaworowska, 1966 – a muddy bottom dweller. *GFF* 125, 191-199.
- Bertrand, R. 1990. Correlations among the reflectances of vitrinite, chitinozoans, graptolites and scolecodonts. *Organic Geochemistry* 15, 565–574.
- Bickert, T., Pätzold, J., Samtleben, C., Munnecke, A. 1997. Paleoenvironmental changes in the Silurian indicated by stable isotopes in brachiopod shells from Gotland, Sweden. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 61 (13), 2717-2730.
- Böggemann, M. 2006. Worms that might be 300 million years old. *Marine Biology Research* 2, 130-135.
- Bouček, B. 1941. O novém odkryvu siluru u Loděnic. *Zprávy Geologického ústavu pro Čechy a Moravu* 17(4), 165-172.
- Bouček, B. 1947. O zbytcích annelidů z českého siluru. *Časopis národního musea, Oddíl přírodovědný* 116, 82-84.

- Bouček, B. 1953. Biostratigrafie, vývoj a korrelace želkovických a motolských vrstev českého siluru. Sborník Ústředního Ústavu geologického, Odd. paleont. 20, 421-460.
- Bouček, B. 1960. Einige Bemerkungen zur Entwicklung der Graptolithenfaunen in Mitteldeutschland und Böhmen. *Geologie* 9(5), 556-564.
- Brenchley, P. J., Carden, G. A., Hints, J., Kaljo, D., Marshall, J. D., Martma, T., Meidla, T. & Nölvak, J. 2003. High-resolution stable isotope stratigraphy of Upper Ordovician sequences: Constraints on the timing of bioevents and environmental changes associated with mass extinction and glaciation. *GSA Bulletin* 115 (1), 89–104.
- Briggs, D. E. G. & Kear, A. J. 1993. Decay and preservation of polychaetes: taphonomic thresholds in soft-bodied organism. *Paleobiology* 19(1), 107-135.
- Bryan, G. & Gibbs, P. R. 1979. Zinc – a major inorganic component of nereid polychaete jaws. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 59, 969-973.
- Calner, M. 2008. Silurian global events at the tipping point of climate change. p. 21–57. *In* Elewa, A.M.T. (ed.) *Mass Extinction*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Carrasco, F. D. 1983. Description of adults and larvae of a new deep water species of *Hyalinoecia* (Polychaeta, Onuphidae) from the southeastern Pacific Ocean. *Journal of Natural History* 17, 87-94.
- Cocks, L. R. M. & Torsvik, T. H. 2002. Earth geography from 500 to 400 million years ago: a faunal and palaeomagnetic review. *Journal of the Geological Society, London* 159, 631-644.
- Colbath, G. K. 1986a. Jaw mineralogy in eunicean polychaetes. *Micropaleontology* 32, 186–189.

- Colbath, G. K. 1986b. Taphonomic implications of polychaete jaws recovered from gut contents of the queen triggerfish. *Lethaia* 19, 339-342.
- Colbath, G. K. 1987. Evidence for shedding of maxillary jaws in eunicoid polychaetes. *Journal of Natural History* 21, 443-447.
- Corradini, D., Russo, F. & Serpagli, E. 1974. Ultrastructure of some fossil and recent polychaete jaws (scolecodonts). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana* 13, 1-2
- Courtinat, B. 1998. New genera and new species of scolecodonts (fossil annelids) with paleoenvironmental and evolutionary considerations. *Micropaleontology* 44, 435–440.
- Cramer, B. D. & Saltzman, M. R. 2007. Fluctuation in epeiric sea carbonate production during Silurian positive carbon isotope excursions: A review of proposed paleoceanographic models. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 245, 37-45.
- Cramer, B. D., Brett, C. E., Melchin, M. J., Männik, P., Kleffner, M. A., McLaughlin, P. I., Loydell, D. K., Munnecke, A., Jeppsson, L., Corradini, C., Brunton, F. R. & Saltzman, M. R. 2011. Revised correlation of Silurian Provincial Series of North America with global and regional chronostratigraphic units and $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ chemostratigraphy. *Lethaia* 44, 185–202.
- Croneis, C. & Scott, H. W. 1933. Scolecodonts (Abstract). *Bulletin of the Geological Society of America* 44, 207.
- Dales, R. P. 1962. The polychaete stomodeum and the inter-relationships of the families of Polychaeta. *Proceedings of the Zoological Society of London* 139, 389-428.

- Dutta, S., Hartkopf-Fröder, C., Mann, U., Wilkes, H., Brocke, R. & Bertram, N. 2010. Macromolecular composition of Palaeozoic scolecodonts: insight into the molecular taphonomy of zoomorphs. *Lethaia* 43 (3), 334-343.
- Ehlers, E. 1864. Die Borstenwürmer (Annelida, Chaetopoda), nach systematischen und anatomischen Untersuchungen dargestellt ½, Leipzig, 1-748.
- Ehlers, E. 1868. Ueber eine fossile Eunicee aus Solenhofen (*Eunicites avitus*), nebst Bemerkungen über fossile Würmer überhaupt. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 18, 421-443.
- Ehlers, E. 1869. Über fossile Würmer aus dem lithographischen Schiefer in Bayern. *Palaeontographica* 17, 145-175.
- Eichwald, E. 1854. Die Grauwackenschichten von Liew und Esthland. *Bulletin of Société Imperiale des Naturalistes de Moscou* 27, 1-111.
- Eisenack, A. 1939. Einige neue Annelidenreste aus dem Silur und dem Jura des Baltikums. *Zeitschrift für Geschiebeforschung und Flachlandsgeologie* 15, 153–176.
- Eisenack, A. 1968. Mikrofossilien eines Geschiebes der Borkholmer Stufe, baltisches Ordovizium, F2. *Mitteilungen aus dem Geologischen Staatsinstitut in Hamburg* 37, 81-94.
- Elewa, A. M. T. 2008. *Mass Extinction*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 252 pp.
- Elfman, M., Eriksson, M., Kristiansson, P., Malmqvist, K. & Pallon, J. 1999. Application of microPIXE and STIM in analyses of fossil and Recent polychaete jaws (scolecodonts). *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B* 158, 287-291.
- Eller, E. R. 1940. New Silurian scolecodonts from the Albion beds of the Niagara Gorge, New York. *Annals of Carnegie Museum* 28, 9-46.

- Eller, E. R. 1944. Scolecodonts of the Silurian Manitoulin dolomite of New York and Ontario. *American Midland Naturalist* 32, 732-755.
- Eller, E.R. 1945. Scolecodonts from the Trenton Series (Ordovician) of Ontario, Quebec, and New York. *Annals of the Carnegie Museum* 30, 119-212.
- Eriksson, M. 1997. Lower Silurian polychaetaspid polychaetes from Gotland, Sweden. *GFF* 119, 213-230.
- Eriksson, M. 1998. *Dubichaetaspis bergmani* gen. et sp. n., a facies controlled polychaete from the Silurian of Gotland, Sweden. *GFF* 120, 21-25.
- Eriksson, M. 1999. Taxonomic discussion of the scolecodont genera *Nereidavus* Grinnell, 1877, and *Protarabellites* Stauffer, 1933 (Annelida: Polychaeta). *Journal of Paleontology* 73 (3), 403-406.
- Eriksson, M. 2000. Enigmatic polychaete jaws from the Silurian of Gotland, Sweden. *Lethaia* 33, 175-189.
- Eriksson, M. 2001. Silurian Ramphoprionid polychaetes from Gotland, Sweden . *Journal of Paleontology* 75 (5), 993-1015.
- Eriksson, M. 2002. The palaeobiogeography of Silurian ramphoprionid polychaete annelids. *Palaeontology* 45, 985-996.
- Eriksson, M. 2006a. The Silurian Ireviken Event and vagile benthic faunal turnovers (Polychaeta; Eunicida) on Gotland, Sweden. *GFF* 128 (2), 91-95.
- Eriksson, M. 2006b. Polychaete jaw apparatuses and scolecodonts from the Silurian Ireviken Event interval of Gotland, Sweden. *GFF* 128 (2), 97-101.
- Eriksson, M. 2008. Review of scolecodonts assigned to *Arabellites*, based on Hinde`s (1879) type material. *Journal of Palaeontology* 82 (3), 628-633.

- Eriksson, M. & Bergman, C. F. 1998. Scolecodont systematics exemplified by the polychaete *Hadoprion cervicornis* (Hinde, 1879). *Journal of Paleontology* 72 (3), 477-485.
- Eriksson, M. & Bergman, C. F. 2003. Late Ordovician jawed polychaete faunas of the type Cincinnati region, U. S. A. *Journal of Paleontology* 77 (3), 509-523.
- Eriksson, M. & Elfman, M. 2000. Enrichment of metals in the jaws of fossil and extant polychaetes – distribution and function. *Lethaia* 33, 75–81.
- Eriksson, M. E., Frisk, Å. M. 2011. Polychaete palaeoecology in an early Late Ordovician marine astrobleme of Sweden. *Geological magazine* 148 (2), 269-287.
- Eriksson, M. E. & Hints, O. 2009. Vagrant benthos (Annelida, Polychaeta) associated with Upper Ordovician carbonate mud-mounds of subsurface Gotland, Sweden. *Geological Magazine* 146 (3), 451-462.
- Eriksson, M. E., Bergman, C. F. & Jeppsson, L. 2004. Silurian scolecodonts. *Review of Palaeobotany and Palynology* 131, 269–300.
- Eriksson, M. E., Grahn, Y., Bosetti, E. P. & Vega, C. S. 2011. Malvinokaffric realm polychaetes from the Devonian Ponta Grossa Formation, Paraná Basin (southern Brazil), with a discussion and re-evaluation of the species described by Lange. p. 117-150. *In* Bosetti, E. P., Grahn, Y. & Melo, J. H. G. (eds) *Essays in honour of Frederico Waldemar Lange*. Editora Interciência Ltda., Rio de Janeiro.
- Eriksson, M. E., Hints, O., Paxton, H. & Tonarová, P. v tisku. Ordovician and Silurian polychaete diversity and biogeography. *Geological Society of London, Bulletin*.
- Eriksson, M. E., Jeppsson, L., Bergman, C. F. & Hints, O. 2000. Paranomenclature and the rules of Zoological Nomenclature - with examples from fossil polychaete jaws (scolecodonts). *Micropaleontology* 46 (2), 186-188.

- Eriksson, M., Leslie, S. A. & Bergman, C. F. 2005. Jawed polychaetes from the Upper
Sylvan shale (Upper Ordovician), Oklahoma, USA. *Journal of Paleontology* 79
(3), 486-496.
- Eriksson, M. E., Nilsson, E. K. & Jeppsson, L. 2009. Vertebrate extinctions and
reorganizations during the Late Silurian Lau Event. *Geology* 37 (8), 739–742.
- Fatka, O. 2006. Biostratigraphy of the Jince Formation (Middle Cambrian) in the
Příbram-Jince basin: historical review. *Acta Universitatis Carolinae, Geologica*
47, 1-4.
- Fatka, O. & Mergl, M. 2009. The "microcontinent" Perunica: status and story 15 years
after conception. *Geological Society of London, Special Publications* 325, 65-101.
- Fatka, O., Micka, V., Szabad, M., Vokáč, V. & Vorel, T. 2011. Nomenclature of
Cambrian lithostratigraphy of the Skryje-Týřovice Basin. *Bulletin of Geosciences*
86 (4), 841-858.
- Fauchald, K. 1977. The polychaete worms - Definitions and Keys to the Orders,
Families and Genera. Natural History Museum of Los Angeles County, Science
Series Los Angeles 28, 1-190.
- Fauchald, K. 1982. Description of *Mooreonuphis jonesi*, a new species of onuphid
polychaete from shallow water in Bermuda, with comments on variability and
population ecology. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 95 (4),
807-825.
- 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. W. 1997. Polychaete systematics: past and present. *Zoologica*
scripta 26, 71-138.
- Fauvel, P. 1923. Polychètes errantes, 5, Faune de France, Paris, 488 pp.

- Fiala, F. 1970. Silurské a devonské diabasy Barrandienu. Sborník geologických věd, Geologie 17, 7-89.
- Gardiner, J. S. 1903. The fauna and geography of the Maldivic and Laccadive Archipelagoes. Cambridge University Press, Vol. 1, 1-400.
- George, J. D. & Hartmann-Schröder, G. 1985. Polychaetes: British Amphinomida, Spintherida and Eunicida. Synopses of the British fauna No. 32 (The Linnean Society of London and the Estuarine and Brackish Water Association), 1-121.
- Gibbs, P. E. & Bryan, G. W. 1980. Copper – the major metal component of glycerid polychaete jaws. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 60, 205-214.
- Goodarzi, F. & Higgins, A.C. 1987. Optical properties of scolecodonts and their use as indicators of thermal maturity. Marine and Petroleum Geology 4, 353–359.
- Goodarzi, F., Fowler, M. G., Bustin, M. & McKirdy, D. M. 1992. Thermal maturity of Early Paleozoic sediments as determined by the optical properties of marine-derived organic matter – a review. p. 279-295. In Schidlowski, M., Golubic, S., Kimberley, M. M., McKirdy, D. M. & Trudinger, P. A. (eds) Early Organic Evolution: Implications for Mineral and Energy Resources. Springer, Berlin.
- Hartman, O. 1944. Polychaetous Annelids. Part V: Eunicea, Los Angeles, 200 pp.
- Hartman, O. 1957. Marine worms. p. 1117-1128. In Hedgpeth, J. W. (ed.) Ecology, V. 1 of Treatise on marine ecology and paleoecology. Memoir - Geological Society of America 67.
- Hartmann-Schröder, G. 1967. Feinbau und funktion des kiefer apparatuses der Euniciden am beispiel von *Eunice (Palola) siciliensis* Grube (Polychaeta). Mitteilungen aus dem Hamburgischen zoologischen Museum und Institut 64, 5-27.

- Havlíček, V. 1949. Zpráva o geologickém mapování na Jinecku. Věstník Státního geologického ústavu 25 (2), 98-104
- Havlíček, V. 1950. Zpráva o geologickém mapování na Jinecku. Věstník Státního geologického ústavu ČSR 25, 98-103.
- Havlíček, V. 1971. Stratigraphy of the Cambrian of Central Bohemia. Sborník geologických věd, Geologie 20, 7-52.
- Havlíček, V. 1980. Vývoj paleozoických pánví v Českém masívu (kambrium-spodní karbon). Sborník geologických věd, Geologie 34, 31-65.
- Havlíček, V. 1981. Development of a linear sedimentary depression exemplified by the Prague Basin (Ordovician-Middle Devonian; Barrandian area - central Bohemia). Sborník geologických věd. Geologie 35, 7-48.
- Havlíček, V. 1982. Ordovician in Bohemia: development of the Prague Basin and its benthic communities. Sborník geologických věd, Geologie 37, 103-136.
- Havlíček, V. 1992. Pražská pánev. p. 56-59. In Chlupáč, I., Havlíček, V., Kříž, J., Kukul, Z. & Štorch, P. 1992. Paleozoikum Barrandienu. Vydavatelství Českého geologického ústavu, Praha.
- Havlíček, V. 1999. Perunica microplate: relation to Ukrainian Shield, mid-Bohemian rift, and hypothetical large-scale overthrust in Central Bohemia. Věstník Českého geologického ústavu 74(1), 75-81.
- Havlíček, V. & Šnajdr, M. 1951. Cambrian and Ordovician in the Brdské Hřebeny and in the Jince area. Sborník geologických věd, Geologie 18, 145-276
- Havlíček, V. & Štorch, P. 1990. Silurian brachiopods and benthic communities in the Prague Basin (Czechoslovakia). Rozpravy Ústředního ústavu geologického 48, 1-275.

- Havlíček, V. & Vaněk, J. 1966. The biostratigraphy of the Ordovician of Bohemia. Sborník geologických Věd, Paleontologie 8, 7-69.
- Havlíček, V., Vaněk, J. & Fatka, O. 1994. Perunica microcontinent in the Ordovician (its position within the Mediterranean Province, series division, benthic and pelagic associations. Sborník geologických věd, Geologie 46, 23-56.
- Hinde, G. J. 1879. On annelid jaws from the Cambro-Silurian, Silurian and Devonian formations in Canada and from the Lower Carboniferous in Scotland. Quarterly Journal of the Geological Society of London 35 (139), 370-389.
- Hinde, G. J. 1880. On annelid jaws from the Wenlock and Ludlow formations of the West of England. Quarterly Journal of the Geological Society of London 36 (143), 368-378.
- Hinde, G. J. 1882. On annelid remains from the Silurian strata of the Isle of Gotland. Bihang till Kunliga Vetenskapsakademiens Handlingar 7 (5), 1-28.
- Hinde, G. J. 1896. On the jaw apparatus of an annelid from the Lower Carboniferous of Halkin Mountain, Flintshire. Quarterly Journal of the Geological Society of London 52 (207), 448-450.
- Hints, O. 1998a. Late Viruan (Caradoc) polychaete jaws from North Estonia and the St. Petersburg region. Acta Palaeontologica Polonica 43, 471-516.
- Hints, O. 1998b. Revision of the Ordovician and Silurian ramphoprioid polychaetes from Severnaya Zemlya. Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Geology 47 (2), 77-85.
- Hints, O. 1999. Two new polychaete families from the Upper Ordovician of Estonia. Palaeontology 42 (5), 897-906.

- Hints, O. 2000. Ordovician eunicid polychaetes of Estonia and surrounding areas: review of their distribution and diversification. *Review of Palaeobotany and Palynology* 113, 41-55.
- Hints, O. 2001. Distribution of scolecodonts. p. 12-14. *In* Põldvere, A. (ed.) *Estonian Geological Sections. Bulletin 3. Valga (10) drill core*. Geological Survey of Estonia, Tallinn.
- Hints, O. & Eriksson, M. E. 2004. Early diversification of jaw-bearing polychaetes. *Erlanger geologische Abhandlungen - Sonderband 5*, 41.
- Hints, O. & Eriksson, M. E. 2007a. Diversification and biogeography of scolecodont-bearing polychaetes in the Ordovician. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 245, 95-114.
- Hints, O. & Eriksson, M. E. 2007b. Biogeography of Ordovician and Silurian jaw-bearing polychaetes. *Acta Palaeontologica Sinica* 46 Supplement, 181-187.
- Hints, O. & Nõlvak, J. 2006. Early Ordovician scolecodonts and chitinozoans from Tallinn, North Estonia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 139 (1-4), 189-209.
- Hints, O., Bergman, C. F. & Märss, T. 2000. Silurian jawed polychaetes from Cornwallis and Baillie-Hamilton Islands, Canadian Arctic. p. 35-38. *In* Antoshkina, A., Malzsheva, E. & Wilson, M. V. H. (eds) *Pan-Arctic Palaeozoic tectonics, evolution of basins and faunas* 6.
- Hints, O., Nõlvak, J., Viira, V. & Mens, K. 2004. New palaeontological finds from the Tremadocian of Kadriog, Tallin, northern Estonia. p. 43-44. *In* Hints, O. & Ainsaar, L. (eds) *WOGOGO-2004, Conference materials*. Tartu University Press, Tartu.

- Hints, O., Killing, M., Männik, P. & Nestor, V. 2006. Frequency patterns of chitinozoans, scolecodonts, and conodonts in the upper Llandovery and lower Wenlock of the Paatsalu core, western Estonia. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences* 55 (2), 128-155.
- Horný, R. 1955. Studie o vrstvách budňanských v západní části Barrandienu. *Věstník Ústředního ústavu geologického, odd. Geol.* 21(20), 315-447.
- Horný, R. 1960. Stratigrafie a tektonika západních uzávěrů silurodevonského synklinoria v Barrandienu. *Sborník Ústředního ústavu geologického, oddíl geologický*, 26, 495-530.
- Horný, R. 1962. Das mittelböhmisches Silur. *Geologie* 11 (8), 873-916.
- Hutchings, P. 1998. Biodiversity and functioning of polychaetes in benthic sediments. *Biodiversity and Conservation* 7, 1133-1145.
- Hutchings, P. A. & Peyrot-Clausade, M. 2002. The distribution and abundance of boring species of polychaetes and sipunculans in coral substrates in French Polynesia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 269, 101-121.
- Chlupáč, I. 1987. Ecostratigraphy of Silurian trilobite assemblages of the Barrandian area, Czechoslovakia. *Newsletter on Stratigraphy* 17 (3), 169-186.
- Chlupáč, I., Havlíček, V., Kříž, J., Kukul, Z. & Štorch, P. 1992. *Paleozoikum Barrandienu*. Vydavatelství Českého geologického ústavu. Praha. 292 pp.
- Chlupáč, I., Havlíček, V., Kříž, J., Kukul, Z. & Štorch, P. 1998. *Paleozoic of the Barrandian (Cambrian to Devonian)*. Český geologický ústav. Praha. 183 pp.
- Jansonius, J. & Craig, J. H. 1971. Scolecodonts: I. Descriptive terminology and revision of systematic nomenclature; II lectotypes, new names for homonyms, index of species. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology* 19, 251-302.

- Jansonius, J. & Craig, J. H. 1974. Some scolecodonts in organic association from Devonian strata of Western Canada. Proceedings of the Annual Meeting. American Association of stratigraphic Palynologists, vol. 5, Geoscience of Man, vol. 9, Proceedings of the Fifth Annual Meeting, October 1972, 15-26.
- Jeppsson, L. 1990. An oceanic model for lithological and faunal changes tested on the Silurian record. Journal of the Geological Society of London 157 (6), 1137-1148.
- Jeppsson, L. 1993. Silurian events: the theory and the conodonts. Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Geology 42, 23–27.
- Jeppsson, L. 1996. Recognition of a probable secundo–primo event in the Early Silurian. Lethaia 29 (4), 311-315.
- Jeppsson, L. 1998. Silurian oceanic events: summary of general characteristic. p. 183-198. In Landing, E. & Johnson, M. E. (eds) Silurian cycles: Linkages of dynamic stratigraphy with atmospheric, oceanic, and tectonic changes. Bulletin of New York State Museum 491.
- Jeppsson, L. 2005. Biases in the recovery and interpretation of micropalaeontological data. p. 57-71. In Purnell, M. A. & Donoghue, P. C. J. (Eds.) Conodont Biology and Phylogeny - Interpreting the Fossil Record. Special Papers in Palaeontology 73.
- Jeppsson, L. & Aldridge, R.J. 2000. Ludlow (late Silurian) oceanic episodes and events. Journal of the Geological Society, London 157, 1137–1148.
- Johnson, M. E. 2006. Relationship of Silurian sea-level fluctuations to oceanic episodes and events. GFF 128 (2), 115-121.
- Kaljo, D., Boucot, A. J., Corfield, R. M., Le Hérisse, A., Koren, T. N., Kříž, J., Männik, P., Märss, T., Nestor, V., Shaver, R.H., Siveter, D.J. & Viira, V. 1995. Silurian

- Bio-Events. p. 173-123. *In* Walliser, O. H. (Ed.) *Global Events and Event Stratigraphy in the Phanerozoic*. Springer, Berlin.
- Kaljo, D., Kiipli, T., Martma, T. 1997. Carbon isotope event markers through the Wenlock-Pridoli sequence at Ohesaare (Estonia) and Priekule (Latvia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 132, 211-223.
- Kaljo, D., Kiipli, T., Martma, T. 1998. Correlation of carbon isotope events and environmental cyclicity in the East Baltic Silurian. p. 297-312. *In* Landing L. & Johnson, M.E. (Eds.) *Silurian Cycles - Linkages of Dynamic Stratigraphy with Atmospheric, Oceanic, and Tectonic Changes*. New York State Museum Bulletin.
- Kettner, R. 1923. Kambrium skrejsko-tejřovické a jeho okolí. *Sborník Státního geologického ústavu Československé republiky* 3, 5-63.
- Kettner, R. 1925. Geologie Příbramska ve světle nových výzkumů. *Sborník Státního geologického Ústavu Československé Republiky* 5, 1-52.
- Kettner, R. & Kodym, O. 1919. Nová stratigrafie Barrandienu. *Časopis Musea Království českého* 93, 48-57.
- Kielan-Jaworowska, Z. 1961. On two Ordovician polychaete jaw apparatuses. *Acta Palaeontologica Polonica* 6 (3), 237-259.
- Kielan-Jaworowska, Z. 1962. New Ordovician genera of polychaete jaw apparatuses. *Acta Palaeontologica Polonica* 7 (3-4), 291-332.
- Kielan-Jaworowska, Z. 1966. Polychaete jaw apparatuses from the Ordovician and Silurian of Poland and a comparison with modern forms. *Palaeontologia Polonica* 16, 1-152.
- Kielan-Jaworowska, Z. 1968. Scolecodonts versus jaw apparatuses. *Lethaia* 1, 39-49.

- Klenina, L. N. 1989. Late Ordovician chitinozoans and scolecodonts from East Kazakhstan. *Ezhegodnik Vsesoyuznogo Paleontologitsheskogo Obshestva* 32, 232-249.
- Kodym, O., Bouček, B. & Šulc, J. 1931. Průvodce ku geologické exkursi do okolí Berouna, Koněprus a Budňan. *Knihovna státního geologického ústavu československé republiky* 15, 24-25.
- Korte, C., Hesselbo, S. P., Jenkyns, H. C., Rickaby, R. E. M. & Spotl, C. 2009. Palaeoenvironmental significance of carbon- and oxygen-isotope stratigraphy of marine Triassic-Jurassic boundary sections in SW Britain. *Journal of the Geological Society* 166 (3), 431-445.
- Kozłowski, R. 1956. Sur quelques appareils masticateurs des annélides polychètes ordoviciens. *Acta Palaeontologica Polonica* 1 (3), 165-210.
- Kozur, H. 1967. Scolecodonten aus dem Muschelkalk des germanischen Binnenbeckens. *Monatsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften, Berlin* 11, 842-865.
- Kozur, H. 1970. Zur Klassifikation und phylogenetischen Entwicklung der fossilen Phyllococida und Eunicida (Polychaeta). *Freiberger forschungshefte, Paläontologie* C260, 35-81.
- Kozur, H. 1971. Die Eunicida und Phyllococida des Mesozoikums. *Freiberger forschungshefte, Paläontologie* C267, 73-89.
- Krejčí, J. 1877. *Geologie čili nauka o útvech zemských se zvláštním ohledem na krajiny československé. Nákladem vlastním, Praha.* 1035 pp.
- Kříž, J. 1975. Revision of the Lower Silurian stratigraphy in Central Bohemia. *Věstník Ústředního ústavu geologického* 50, 275-283.

- Kříž, J. 1991. The Silurian of the Prague Basin (Bohemia) - tectonic, eustatic and volcanic controls on facies and faunal development. p. 179-203. *In* Bassett, M.G., Lane, P.D. & Edwards, D. (eds.) *The Murchison Symposium: Proceedings of an International Conference on The Silurian System. Special Papers in Palaeontology* 44.
- Kříž 1992. Silurian field excursions: Prague Basin (Barrandian) Bohemia. National Museum of Wales, Geological Series No. 13, Cardiff, 1-111.
- Kříž, J. 1999a. Geologické památky Prahy. Český geologický ústav, Praha. 278 pp.
- Kříž, J. 1999b. Silurian Bivalvia evolution, palaeocology, palaeogeography, importance for biostratigraphy and correlation. *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt* 54, 377-384.
- Kříž J. 2008. A new bivalve community from the lower Ludlow of the Prague Basin (Perunica, Bohemia). *Bulletin of Geosciences* 83(3), 237–280.
- Kříž, J., Jaeger, H., Paris, F., & Schönlaub, H.P. 1986. Přídolí - the Fourth Subdivision of the Silurian. *Jahrbuch der Geologische Bundesanstalt A.* 129 (2), 291-360.
- Kukal, Z. 1955. Petrografický výzkum vrstev kopaninských v západních částech barrandienského siluru. *Acta Universitatis Carolinae* 1 (1), 71-110.
- Kukal, Z. 1963. Výsledky sedimentologických výzkumů barrandienského ordoviku. *Sborník geologických věd, Geologie* 1, 103-137.
- Kump, L. R. 2000. What drives climate? *Nature* 408, 651-652.
- Lange, F. W. 1947. Anelideos poliquetas dos folhelhos devoniasos do Parana. *Arquivos do Museu Paranaense* 6, 161-230. (English translation 1949) Polychaete annelids from the Devonian of Parana, Brazil. *Bulletins of American Paleontology* 33, 5-103.

- Lehnert, O., Frýda, J., Buggisch, W. & Manda, Š. 2003. A first report of the Ludlow Lau event from the Prague Basin (Barrandian, Czech Republic). Proceedings of the Field Meeting of the Subcommission on Silurian Stratigraphy, Serie Correlacion Geologica 18, 139-144.
- Lehnert, O., Frýda, J., Buggisch, W., Munnecke, A., Nützel, A., Kříž, J. & Manda, Š. 2007. $\delta^{13}\text{C}$ records across the late Silurian Lau event: New data from middle palaeo-latitudes of northern peri-Gondwana (Prague Basin, Czech Republic). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 245, 227-244.
- Lipold, M. V. & Krejčí, J. 1860. Verhandlungen der kaiserlichköniglichen geologischen Reichsanstalt 11, 88-91.
- Loydell, D. K. 2012. Graptolite biozone correlation charts. Geological Magazine 149, 124-132.
- Lu, H. & Fauchald, K. 2000. *Ophryotrocha lipscombae*, a new species and a possible connection between ctenognath and labidognath-prionognath eunicean worms (Polychaeta). Proceedings of the Biological society of Washington 113 (2), 486-492.
- Manda, Š. 2007. New Silurian nautiloids *Phragmoceras* Broderip, 1839, and *Tubiferoceas* Hedstrom, 1917, from the Prague Basin (Bohemia). Bulletin of Geosciences 82(2), 119–131.
- Manda, Š. 2008. Palaeoecology and palaeogeographic relations of the Silurian phragmoceratids (Nautiloidea, Cephalopoda) of the Prague Basin (Bohemia). Bulletin of Geosciences 83(1), 39–62.
- Manda, Š. & Kříž, J. 2006. Environmental and biotic changes in subtropical isolated carbonate platforms during the Late Silurian Kozlowskii Event, Prague Basin. GFF 128 (2), 161-168.

- Manda, Š., Štorch, P., Slavík, L., Frýda, J., Kříž, J. & Tasáryová, Z. 2012. The graptolite, conodont and sedimentary record through the late Ludlow Kozłowskii Event (Silurian) in the shale-dominated succession of Bohemia. *Geological Magazine* 149 (3), 507-531.
- Männil, R. M. & Zaslavskaya, N. M. 1985a. Silurian Polychaetes from the northern Siberia. p. 98-119, 127-130. *In* Gudina, V. I. & Kanigin, A. V.(eds.) Phanerozoic microfauna from Sibiria with surroundings. *Trudy Instituta Geologii i Geofiziki* 615.
- Männil, R. M. & Zaslavskaya, N. M. 1985b. Finds of Middle Palaeozoic polychaetes in the southeastern part of the West Sibirian Platform. p. 69-72, 199-200, 213. *In* Dubatolov, V. N. & Kanigin, A. V. (eds.) Palaeozoic biostratigraphy of western Sibiria. *Trudy instituta Geologii i Geofiziki SO AN SSSR* 619.
- Martin, F. 1973. Ordovicien supérieur et Silurien inférieur à Deerlijk (Belgique) – palynofacies et microfacies. *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de la Belgique* 174, 1-71.
- Martinsson, A. 1960. Two assemblages of polychaete jaws from the Silurian of Gotland. *Bulletin of the Geological Institutions of the University of Uppsala* 39, 1-8.
- Martma, T., Brazauskas, A., Kaljo, D., Kaminskas, D. & Musteikis, P. 2005. The Wenlock-Ludlow carbon isotope trend in the Vikudle core, Lithuania, and its relations with oceanic events. *Geological Quarterly* 49 (2), 223-234.
- Melchin, M. J. & Holmden, C. 2006. Carbon isotope chemostratigraphy of the Llandovery in Arctic Canada: Implications for global correlation and sea-level change. *GFF* 128 (2), 173-180.

- Melchin, M., Koren, T. N., & Štorch, P. 1998. Global diversity and survivorship patterns of Silurian graptoloids. *New York State Museum Bulletin* 491, 165-81.
- Merz, R. A. & Woodin, S. A. 2006. Polychaete chaetae: Function, fossils, and phylogeny. *Integrative and Comparative Biology* 46 (4), 481-496.
- Michel, C. & DeVillez, E. J. 1978. Digestion. p. 509-554. *In* Mill, P.J. (ed.) *Physiology of Annelids*. Academic Press, London.
- Mierzejewska, G. & Mierzejewski, P. 1978. Ultrastructure of the jaws of the fossil and recent Eunicida (Polychaeta). *Acta Palaeontologica Polonica* 23 (3), 317-339.
- Mierzejewski, P. 1978a. Molting of jaws of the Early Paleozoic Eunicida (Annelida, Polychaeta). *Acta Palaeontologica Polonica* 23, 73-88.
- Mierzejewski, P. 1978b. New placognath Eunicida (Polychaeta) from the Ordovician and Silurian of Poland. *Acta geologica polonica* 28 (2), 273-281.
- Mierzejewski, P., Mierzejewska, G. 1975. Xenognath type of polychaete jaw apparatuses. *Acta Palaeontologica Polonica* 20 (3), 437-444.
- Monro, C. C. A. 1924. On the post-larval stage in *Diopatra cuprea* Bosc, a polychaetous annelid of the Family Eunicidae. *Annals and Magazine of Natural History, Series 9*. 14, 193-199.
- Munnecke, A., Samtleben, C. & Bickert, T. 2003. The Ireviken Event in the lower Silurian of Gotland, Sweden - relation to similar Palaeozoic and Proterozoic events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195, 99-124.
- Nakrem, H. A., Szaniawski, H. & Mork, A. 2001. Permian-Triassic scolecodonts and conodonts from the Svalis Dome, central Barents sea, Norway. *Acta Palaeontologica Polonica* 46, 69-86.

- Nowaczewski, V. 2011. Biomarker and Paleontological Investigations of the Late Devonian Extinctions, Woodford Shale, Southern Oklahoma. Unpublished Master of Science Thesis. 96 pp.
- Ockelmann, K. W. & Vahl, O. 1970. On the biology of the polychaete *Glycera alba*, especially its burrowing and feeding. *Ophelia* 8, 275-294.
- Olive, P. J. W. 1980. Growth lines in polychaete jaws (teeth). 516-626. *In* Rhoads, D. C. & Lutz, R. A. (eds.) *Skeletal Growth of Aquatic Organisms, Biological Records of Environmental Change*. Plenum Press; London.
- Olsgard, F., Brattergard, T. & Holthe, T. 2003. Polychaetes as surrogates for marine biodiversity: lower taxonomic resolution and indicator groups. *Biodiversity and Conservation* 12, 1033-1049.
- Orensanz, J. M. 1990. The Eunicemorph polychaete annelids from Antarctic and Subantarctic seas. *Biology of the Antarctic Seas XXI. Antarctic Research Series* 52, 1-183.
- Pander, C. H. 1856. *Monographie der fossilen Fische des Silurischen Systems der Rossisch-Baltischen Gouvernements*. St. Petersburg. 1-X, 1-91.
- Pardo, E.V. 2003. Polychaeta. p. 45-57. *In* Hutchins, M., Craig, S. F., Thoney, D.A. & Schlager, N. (eds) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd edition. Volume 2, Protostomes, edited by Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Paxton, H. 1979. Taxonomy and aspects of the life history of Australian Beachworms (Polychaeta: Onuphidae). *Australian Journal of Marine & Freshwater Research* 30, 1-45.
- Paxton, H. 1980. Jaw growth and replacement in Polychaeta. *Journal of Natural History* 14, 543-546.

- Paxton, H. 2000. Eunicida. p. 89-106. *In* Beesley, P. L., Ross, G.J.B. & Glasby, C.J. (Eds.) Polychaetes and Allies: The Southern Synthesis. Vol. 4A: Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, Melbourne.
- Paxton, H. 2004. Jaw growth and replacement in *Ophryotrocha labronica* (Polychaeta, Dorvilleidae). *Zoomorphology* 123, 147-154.
- Paxton, H. 2005. Molting polychaete jaws - ecdysozoans are not the only molting animals. *Evolution and development* 7 (4), 337-340.
- Paxton, H. 2006. Replacement of adult maxillary jaws in Eunicida. *Scientia Marina* 70S3, 331-336.
- Paxton, H. 2009. Phylogeny of Eunicida (Annelida) based on morphology of jaws. *Zoosymposia* 2, 241-264.
- Perner, J. & Kodym, O. 1919. O rozčlenění svrchního siluru v Čechách. *Časopis Musea Království českého* 93, 6-24.
- Petch, D. A. 1986. Selective deposit-feeding by *Lumbrineris* cf. *latreilli* (Polychaeta: Lumbrineridae), with a new method for assessing selectivity by deposit-feeding organisms. *Marine Biology* 93, 443-448.
- Pettibone, M. H. 1957. Endoparasitic polychaetous annelids of the family Arabellidae with descriptions of new species. *Biological Bulletin* 113, 170-187
- Prantl, F. & Příbyl, A. 1948. Revise různorepých (Eurypterida) z českého siluru (Revision of the Bohemian Silurian Eurypterida). *Rozpravy Státního geologického Ústavu Československé republiky* 10.
- Quatrefages, A. de. 1866. *Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce*. Librairie Encyclopédique de Roret. Paris. 472 pp.
- Rouse, G. W. & Fauchald, K. 1997. Cladistics and polychaetes. *Zoologica Scripta* 26, 139-204.

- Rouse, G. W. & Pleijel, F. 2001. Polychaetes. Oxford University Press: Oxford, UK. 384 pp.
- Rubel, M., Hints, O., Männik, P., Meidla, T., Nestor, V., Sarv, L. & Sibul, I. 2007. Lower Silurian biostratigraphy of the Viirelaid core, western Estonia. *Estonian Journal of Earth Sciences* 56 (4), 193-204.
- Ruppert, E. E., Fox, F. S. & Barnes, F. D. 2004. *Invertebrate Zoology: A Functional Evolutionary Approach*, 7th Edition, Casebound. 1008 pp.
- Saltzman, M. R., 2001. Silurian $\delta^{13}\text{C}$ stratigraphy. A view from North America. *Geology* 29, 671-674.
- Samtleben, C., Munnecke, A. Bickert, T. & Pätzold, J. 1996. The Silurian of Gotland (Sweden): facies interpretation based on stable isotopes in brachiopod shells. *Geologische Rundschau* 85, 278-292.
- Schäfer, W. 1962. *Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee*. Waldemar Kramer, Frankfurt am Main. 667 pp.
- Schwab, K. W. 1966. Microstructure of some fossil and recent scolecodonts. *Journal of Paleontology* 2, 416-423.
- Slavík, L., Kříž, J. & Carls, P. 2010. Reflection of the mid-Ludfordian Lau Event in conodont faunas of Bohemia. *Bulletin of Geosciences* 85 (3), 395-414.
- Stauffer, C. 1933. Middle Ordovician Polychaeta from Minnesota. *Bulletin of the Geological Society of America* 44. Proceedings of the palaeontological Society, 1173-1218.
- Stauffer, C. R. 1939. Middle Devonian Polychaeta from the Lake Erie District. *Journal of Paleontology* 13 (5), 500-511.
- Stridsberg, S. & Turek, V. 1997. A revision of the Silurian nautiloid genus *Ophioceras* Barrande. *GFF* 119, 21–36.

- Szaniawski, H. 1968. Three new polychaete jaw apparatuses from the upper Permian of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* 13 (2), 255-281.
- Szaniawski, H. 1970. Jaw apparatuses of the Ordovician and Silurian polychaetes from the Mielnik borehole. *Acta Palaeontologica Polonica* 15 (4), 445-472.
- Szaniawski, H. 1974. Some Mesozoic scolecodonts congeneric with recent forms. *Acta Palaeontologica Polonica* 19 (2), 179-199.
- Szaniawski, H. 1996. Scolecodonts. p. 337-354, *In* Jansonius, J. & McGregor, D.C. (eds.) *Palynology: Principles and Applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation 1.
- Šnajdr, M. 1951. O errantních Polychaetech z českého spodního paleozoika. *Sborník Ústředního ústavu geologického* 18, 241–292.
- Štorch, P. 1994. Graptolite biostratigraphy of the lower Silurian (Llandovery and Wenlock) of Bohemia. *Geological Journal* 29, 137–165.
- Štorch, P. 1995a. Upper Silurian (upper Ludlow) graptolites of the *N. inexpectatus* and *N. kozłowskii* biozones from Kosov Quarry near Beroun (Barrandian area, Bohemia). *Bulletin of the Czech Geological Survey* 70, 65–89.
- Štorch, P. 1995b. Biotic crises and post-crisis recoveries recorded by Silurian graptolite faunas of the Barrandian area (Czech Republic). *Geolines* 3, 59-70.
- Štorch, P. 2001. Graptolite faunas of the uppermost Ordovician and Silurian of the peri-Gondwanan Europe with particular reference to Barrandian: high-resolution biostratigraphy, faunal dynamics and palaeobiogeographical links. *Autoreferát disertační práce*, Institute of Geology, Academy of Science, Prague. 55 pp.
- Tait, J. A., Bachtadse, V., Franke, W. & Soffel, H. C. 1997. Geodynamic evolution of the European Variscan fold belt: palaeomagnetic and geological constraints. *Geologische Rundschau* 86, 585-598.

- Talent, J. A., Mawson, R., Andrew, A. S., Hamilton, P. J. & Whitford, D. J. 1993. Middle Palaeozoic extinction events: Faunal and isotopic data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 104, 139-152.
- Tasch, P. 1973. *Paleobiology of the Invertebrates. Data retrieval from the fossil record.* John Wiley & sons, INC. New York - London - Sydney - Toronto. 975 pp.
- Taugourdeau, P. 1967. Scolécodontes du Siluro-Devonien du Cotentin (Translated Title: *Scolecodonts from the Siluro-Devonian of Cotentin.*). *Bulletin de la Société géologique de France* 9 (3), 467-474.
- Taugourdeau, P. 1968. Les scolecodontes du Siluro-dévonien et du Carbonifère de sondages sahariens; Stratigraphie-systematique (Translated Title: *Scolecodonts from the Siluro-Devonian and Carboniferous of Saharan borings; systematics and stratigraphy.*) *Revue de l'Institut Français du Pétrole et Annales des Combustibles liquides* 23 (10), 1219-1271.
- Taugourdeau, P. 1970. Scolécodontes du Givétien du Boulonnais (Translated Title: *Givetian scoledonts from Boulonnais.*). *Revue de Micropaleontologie* 12 (4), 218-223.
- Taugourdeau, P. 1971. Scolecodontes du frasnien du Boulonnais (Translated Title: *Scolecodonts from the Frasnian of the Boulonnais.*). *Revista Española de Micropaleontología*. 3 (1), 71-108.
- Taugourdeau, P. 1972. Debris cuticulaires d'Annelides associés aux Scolecodontes. (Translated Title: *Cuticular remains associated with scolecodont annelids.*) *Review of Palaeobotany and Palynology* 13 (3-4), 233-252.
- Taugourdeau, P. 1978. Les scolecodontes disperses (Translated Title: *Dispersed scolecodonts.*) *Cahiers de Micropaleontologie Nouvelle-Serie* 2 (2), 5-104.

- Taugourdeau, P. & Iliescu, V. 1982. Quelques Scolecodontes disperses du Silurien de Roumanie (Translated Title: Dispersed scolecodonts in the Silurian of Romania.). Comptes Rendus du Congres National des Societes Savantes. Sciences de la Terre 107 (3), 9-21.
- Tonarová, P. 2008. Revision of *Kettnerites* Žebera, 1935 (Scolecodonta, Silurian of the Barrandian area, Czech Republic): preliminary results. Acta Musei Nationalis Pragae, Series B – historia naturalis 64 (2–4), 185–192.
- Tonarová, P. 2009. Skolekodonti skupiny Mochtyellidae(?) Kielan-Jaworowska, 1966 v pražské pánvi. Zprávy o geologických výzkumech v roce 2008, 130-131.
- Tonarová, P., Eriksson, M. E. & Hints, O. 2012. A jawed polychaete fauna from the late Ludlow Kozlowskii event interval in the Prague Basin (Czech Republic). Bulletin of Geosciences 87.
- Torsvik, T. H., Smethurst, M. A., Van der Voo, R., Trench, A., Abrahamsen, N. & Halvorsen, E. 1992. Baltica. A synopsis of Vendian-Permian palaeomagnetic data and their paleotectonic implications. Earth-Science Reviews 33, 133-152.
- Turek, V. & Manda, Š. 2011. Colour pattern polymorphism in Silurian nautiloid *Phragmoceras* Broderip, 1839. Bulletin of Geosciences 86(1), 91–105.
- Tyson, R. V. 1995. Sedimentary Organic Matter: Organic Facies and Palynofacies. Chapman & Hall, London. 615 pp
- Urbanek, A. 1993. Biotic crises in the history of upper Silurian graptoloids: a palaeobiological model. Historical Biology 7, 29–50.
- Urey, H. C. 1948. Oxygen isotopes in nature and in the laboratory. Science 108 (2810), 489-496.

- Valderhaug, V. A. 1985. Population structure and production of *Lumbrineris fragilis* (Polychaeta: Lumbrineridae) in the Oslofjord (Norway) with a note on metal content of jaws. *Marine Biology* 86, 203–211.
- Veizer, J., Godderis, Y. & François, L. M. 2000. Evidence for decoupling of atmospheric CO₂ and global climate during the Phanerozoic eon. *Nature* 408, 698-701.
- Voss-Foucart, M. F., Fonce-Vignaux, M. T. & Jeuniaux, C. 1973. Systematic characters of some polychaetes (Annelida) at the level of the chemical composition of the jaws. *Biochemical Systematics* 1, 119-122.
- Wigforss-Lange, J. 1999. Carbon isotope ¹³C enrichment in Upper Silurian (Whitecliffian) marine calcareous rocks in Scania, Sweden *GFF* 121, 273-279.
- Williams, H. S., Nowlan, G. S., Barnes, C. R. & Batten, R. S. R. 1999. The Ledge section at Cow Head, western Newfoundland as a GSSP candidate for the lower boundary of the second stage of the Ordovician System: new data and discussion of the graptolite, conodont and chitinozoan assemblages. p. 1-30. A Report to the IUGS/ICS Subcommision on Ordovician Stratigraphy, June 1999.
- Wolf, G., 1976. Bau und Funktion der Kieferorgane von Polychaeten. Private printing, Hamburg. 1-70.
- Wolf, G. 1980. Morphologische untersuchungen an den Kieferapparateneiniger rezenter und fossiler Eunicoidea (Polychaeta). *Senckenbergiana maritima* 12, 1-182
- Yonge, C. M. 1963. Rock-boring organisms. p. 1-24. *In* Sognaes, R. F. (ed.) *Mechanisms of hard tissue destruction*. A. A. A. S. Publ. 75.
- Zaslavskaya, N. M. 1987. Types of polychaete apparatuses as indicators of landscape zones in old basins (an example from the Silurian basin of the Siberian platform). p. 38-41. *In* Betekhtina, O.A. & Zhuravleva, I.T. (eds) *Environment and life in the*

geological past. Palaeolandscapes of seas and continents. Trudy Instituta Geologii i Geofiziki 686.

Zeno, F. 1770. Beschreibung des bei Prag von dem Wissehrader Tore gelegenen Kalksteinbruches, mit seinen Seeversteinerungen und anderen Fossilien. Neue physicalische Belustigungen 2, 362-420.

Žebera, K. 1935. Les Conodontes et les Scolécodontes du Barrandien. Bulletin international de l'Académie des Sciences de Bohême 36, 88-99.

Žebera, K. 1936. O systematické příslušnosti conodontů a scolecodontů. Příroda. 29, 189-194.

Příloha I.

REVISION OF *KETTNERITES* ŽEBERA, 1935 (SCOLECODONTA, SILURIAN OF THE BARRANDIAN AREA, CZECH REPUBLIC): PRELIMINARY RESULTS

PETRA TONAROVÁ

Institute of Geology and Palaeontology, Faculty of Science, Charles University, Albertov 6, 128 43 Prague 2, Czech Republic
Czech Geological Survey, Geologická 6, 152 00 Prague 5, Czech Republic, e-mail: petra.tonarova@geology.cz



Tonarová, P. (2008): Revision of *Kettnerites* ŽEBERA, 1935 (Scolecodonta, Silurian of the Barrandian area, Czech Republic): preliminary results. – Acta Mus. Nat. Pragae, Ser. B, Hist. Nat., 64(2–4): 185–192. Praha. ISSN 0036-5343.

Abstract. A revision of the large scolecodont collections of Žebera (1935) and Šnajdr (1951) has been accomplished using among other techniques, electron microscopy. The preliminary results showed a high level of morphological variability in the first and second maxillae of *Kettnerites kosoviensis* ŽEBERA, 1935 which represents the type species of the genus *Kettnerites* ŽEBERA, 1935.

■ Silurian, Prague Basin, Barrandian area, scolecodonts, *Kettnerites*.

Received November 23, 2008

Accepted December 2008

Introduction

Although the research on scolecodonts (= jaws of polychaete annelids) started in the 19th century (e. g., Pander 1856) there still remain numerous questions to be answered. Scolecodonts are quite abundant in Ordovician to Devonian sedimentary rocks all over the world (Colbath 1988; Szaniawski 1974), including the Prague Basin (Barrandian area). Silurian rocks have been selected as a starting point for the revision of scolecodonts in the Czech Republic. The type species of the genus *Kettnerites* ŽEBERA, 1935 – *Kettnerites kosoviensis* ŽEBERA, 1935 has been revised. The basis for this study is the collection of K. Žebera housed in the Institute of Geology and Palaeontology, Faculty of Science, Charles University and the collection of M. Šnajdr stored in the National Museum in Prague. These two authors also published two major papers on Bohemian scolecodonts (Žebera 1935; Šnajdr 1951) that are discussed in detail.

Silurian in the Prague Basin

The Prague Basin is a classical geological area with lower Palaeozoic rocks that has been studied for nearly two hundred years (for summaries see: Horný 1955; Havlíček and Štorch 1990; Havlíček 1995, etc.). The research focused mainly on the lithology, faunal benthic communities and the origin and conditions of sedimentation of this palaeobasin. Recently, more complex studies of the fossil environment combined with palaeontological data and with other information such as facial analysis or stable isotopic data has begun (e.g. Kříž 1991; Lehnert et al. 2007).

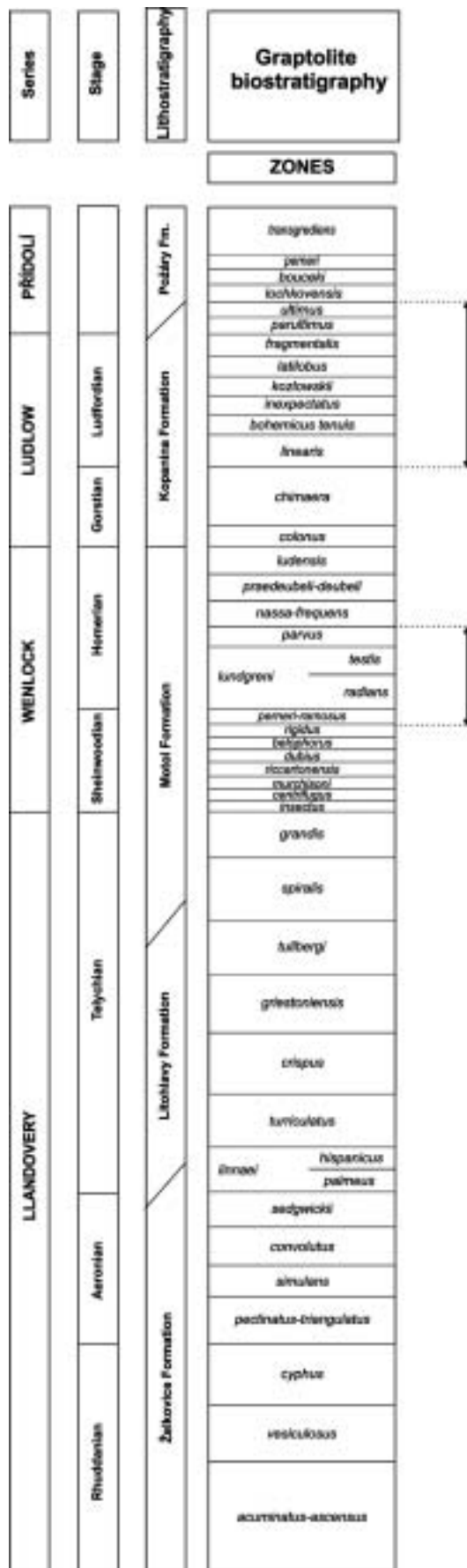
The complete non-metamorphosed Silurian succession (lowermost Llandovery to uppermost Přídolí) is exposed in

the Prague Basin. Silurian rocks represent only a central part of the former sedimentary basin. The marginal parts are not preserved because of the Variscan deformation and erosion. Synsedimentary deformation of the area was accompanied by a strong submarine volcanism that significantly influenced the character of the environment. The volcanoclastic accumulations gave rise to elevations that provided a shallow-water, favourable environment for rich benthic communities (e. g. Havlíček and Štorch 1990; Kříž 1992).

In the Early Silurian the sedimentation of black graptolitic shale prevailed. Towards the Late Silurian, limestones with a dominating biodetrital component, substituted these sediments. In general, Silurian deposits originated in a quite shallow warm-water environment within the temperate to subtropical climatic zone (Havlíček and Štorch 1990). The four Silurian series, Llandovery, Wenlock, Ludlow and Přídolí, are represented in the Prague Basin by five formations: Želkovice Formation, Litohlavy Formation, Motol Formation, Kopanina Formation and Přídolí Formation. Scolecodonts are documented from the Wenlock, Ludlow and part of the Přídolí series (see Text-fig. 1).

Material and methods

The specimens collected and studied by Šnajdr (1951) are housed in the National Museum in Prague under the following numbers: 32921 (locality Amerika), 32984 (locality Kosov) and 32983 (locality Koledník). From several thousands of mostly discrete scolecodont elements, about 700 specimens were selected for study. The materials studied by Žebera (1935) are housed in collections of the Institute of Geology and Palaeontology, Faculty of Science, Charles



Text-fig. 1. Graptolite biostratigraphy of the Silurian showing the up to present documented occurrences of scolecodonts in the Prague Basin. The graptolite zones are shown proportionally to the supposed relative time length (chart after Kříž 1992; Štorch 2001).

University under the numbers 1-133. The majority of specimens come from the locality “pod Koledníkem” = Koledník and a few elements originate from the Mořina area (Liščí Quarry). An optical microscope Olympus SZX-ILL B200 and Electron Microscope JEOL JSM-6380 in the Institute of Geology and Palaeontology (Charles University) were used during this study.

Polychaete annelids and their classification

Polychaete annelids represent a diverse group encompassing more than 8 000 extant species (Ruppert et al. 2004). Their role in the recent benthic food chain is quite important and it is supposed to have been similar in the past. The importance for palaeontology is connected with their ability to live and prosper even in unfavourable environments (such as the depletion of oxygen, etc.). This attribute has resulted in scolecodonts becoming one of the indicative fossil groups, especially in facies where other fossils are rare or absent.

The taxonomy of polychaetes is quite complicated. They had been divided according to their mode of life into: “Errantia” (motile forms) and “Sedentaria” (sessile forms). The recent cladistic analysis of annelids resulted in a new classification with two main clades: Scolecida and Palpata (see Rouse and Fauchald 1997). The Palpata comprises the majority of polychaete annelids and are divided into Aciculata and Canalpalpata. The Aciculata encompasses practically all the former group Errantia and includes major groups such as Phyllococida and Eunicida (Rouse et al. 2002). The latter group is the most important in the fossil record primarily because of its resistant jaws (= scolecodonts). The majority of them are mobile animals provided with parapodia which serve for rapid locomotion and with well-developed eyes. Their life style is usually connected with predation.

The first appearance of polychaetes is dated from the “Middle” Cambrian (Conway-Morris 1979; Fauchald and Rouse 1997), while representatives of the order Eunicida occurred in the latest Cambrian. However, the major diversification of this group proceeded during Early and Middle Ordovician (Hints and Eriksson 2004); by the Silurian this group was already diversified (Bergman 1989).

Scolecodonts in the Prague Basin

There are only a few reports on the presence of scolecodonts in the Prague Basin. Because of the insufficient laboratory equipment, this group of microfossils has been omitted from research for quite a long time. One of the first authors dealing with different groups of microfossils was Perner (1894), who found a “conodont” *Prioniodus barrandeii* in the Ordovician. Perner mentioned the resemblance of this form with the jaws of the extant annelid *Staurocephalus* GRUBBE, 1855, it suggests that this microfossil should be classified as “scolecodont” according to the present point of view. Its grey translucent appearance shifts this microfossil nearer to conodonts as it was considered by Žebera (1935). Unfortunately, the original material was not found and thus the assignment could not be confirmed. Later, Kodým et al. (1931) reported a similarly controversial finding from the

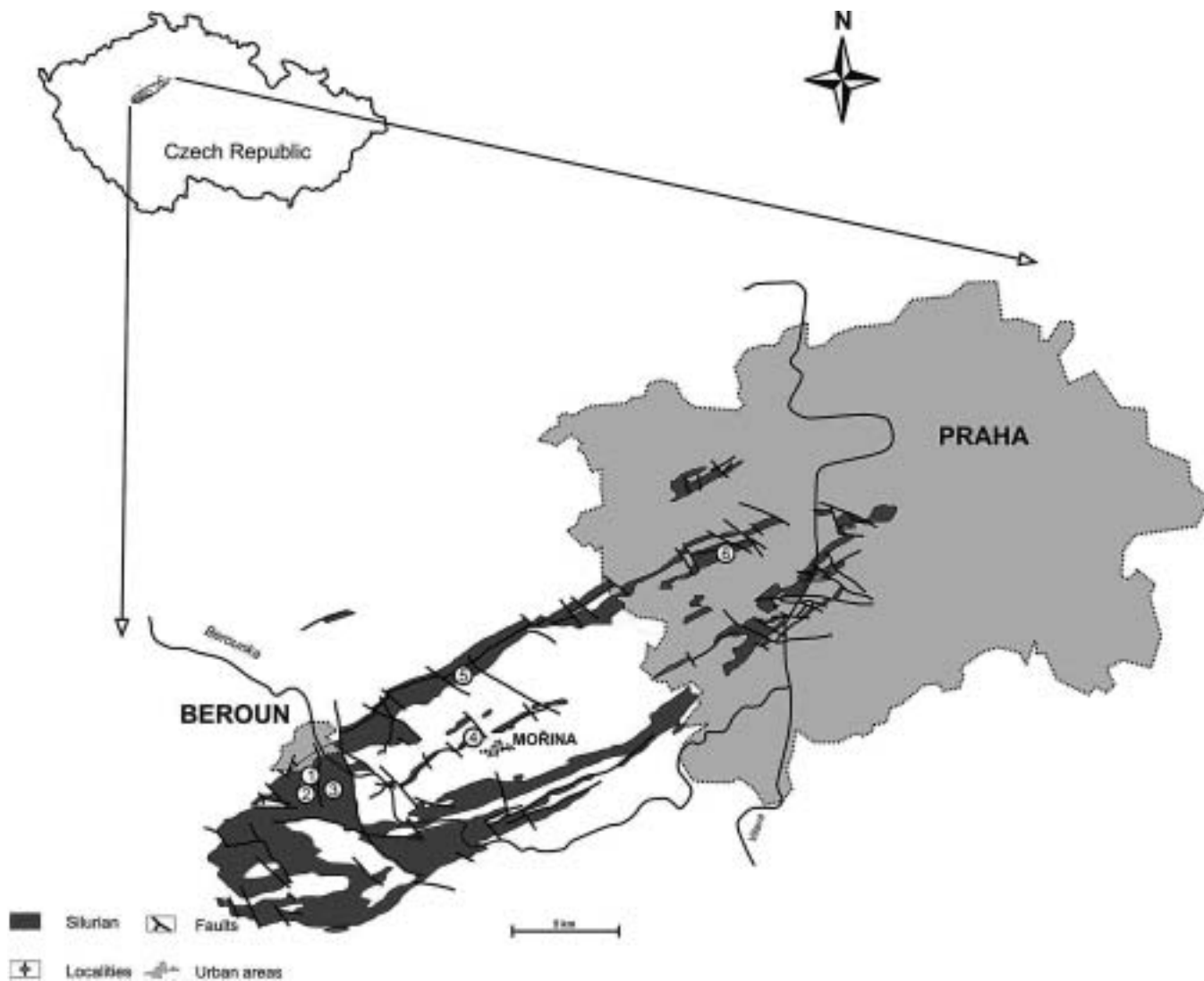
quarry “pod Koledníkem”, that was later classified by Žebera (1935) as scolecodont. Further sampling was also carried out by Bouček and Šulc whose findings together with the continued initiative of Perner, provided an impulse for consequent research, especially that of Žebera.

In the 1930's Žebera and Augusta sampled the localities “Pod Koledníkem”, “Pod lanovkou” and Mořina (= Liščí quarry) and found more than 150 specimens of scolecodonts and one conodont specimen. Žebera (1935) summarized the results of the fieldwork and classified the majority of jaws as *Arabellites perneri* ŽEBERA, 1935 (all established taxa are summarized in Tab. 1). This species was relocated by Šnajdr (1951) to the genus *Kettnerites* ŽEBERA, 1935 in the family Paulinitidae Lange, 1947.

Bouček (1941) was the next author who mentioned Silurian scolecodonts, while describing new Wenlockian and Ludlowian sections exposed in the road cut from Loděnice to Bubovice. Later, Bouček (1947) reported a few specimens of the complete polychaetous worm *Palaeochaeta kettneri* from the same exposure. Unfortunately, these samples are also lost.

The paper published by Šnajdr (1951) comprised the most significant revision of scolecodonts in the Prague Basin. He elaborated on material coming from the following localities: Kosov Quarry, Jarov near Beroun (= Koledník), Arethusina Gorge and the Liščí Quarry (quarries Amerika near Mořina) (see Text-fig. 2). The latter quarry is the richest in scolecodonts; Šnajdr collected several thousands discrete jaw elements and even several composite jaw apparatuses. The most common species is *Kettnerites kosoviensis* ŽEBERA, 1935, assigned by Šnajdr (1951) to a family of “errant” predatory polychaetes called Paulinitidae Lange, 1947. Furthermore, Šnajdr (1951) described specimens of *Pernerites* cf. *giganteus* ŽEBERA, 1935 and *Ildraites* (?) *budňanensis* ŠNAJDR, 1951 (the established taxa are summarized in the Tab. 1). The same species was also found by Horný (1955) in the Srbsko-Mořina area (Liščí quarry) in the *Phacops fecundus communis* Horizon and in the Kosov quarry in the *Scutellum haidingeri* Horizon.

The goal of the present research is to put together all the published data on Silurian scolecodonts from the Barrandian area and to revise in detail the type species of the genus *Kettnerites*.



Text-fig. 2. The Prague Basin and localities of the documented scolecodont occurrences (map after Havlíček and Štorch 1990) 1. Kosov Quarry, 2. Pod lanovkou, 3. Koledník, 4. Liščí Quarry, 5. cut of the road from Loděnice to Bubovice, 6. Arethusina Gorge.

Systematic part

Terminology is based on Bergman (1989) and Kielan-Jaworowska (1966).

Phylum **Annelida** LAMARCK, 1809

Class **Polychaeta** GRUBE, 1850

Order **Eunicida** DALES, 1963

Superfamily **Eunicea** GRUBE, 1852

Family **Paulinitidae** LANGE, 1947

Genus ***Kettnerites*** ŽEBERA, 1935 emend. Šnajdr 1951

- 1964 *Kettnerites* ŽEBERA; Tasch and Stude, p. 649, 651
1971 *Kettnerites* ŽEBERA; Jansonius and Craig, p. 280, pl. 1
1973 *Kettnerites* ŽEBERA; Tasch, p. 459
1985 *Kettnerites* ŽEBERA; Männil and Zaslavskaya, p. 117-118
1991 *Kettnerites* ŽEBERA; Bergman, p. 249, 253
1999 *Kettnerites* ŽEBERA; Eriksson, p. 403
2004 *Kettnerites* ŽEBERA; Eriksson et al., p. 269, 278, 281, 283, 284, tab. 1
2008 *Kettnerites* ŽEBERA; Eriksson, p. 629, 631, 632

Type species: *Kettnerites kosoviensis* ŽEBERA, 1935.

Locus typicus: Prague Basin, Teplá-Barrandian Region, Czech Republic.

Stratum typicum: "Budňany Limestone" after the original designation of Žebera (1935), Požáry Formation, Přídolí, Silurian.

Diagnosis (Žebera 1935, p. 95, translation of the Czech and French versions):

Specimens with a sharply terminated posterior base that is largely elongated (= shank). Middle part of the lower margin is thickened or with a mound that compose a spur. The anterior part of the base merges into one prominent full tooth (= fang) that is followed by smaller denticles. The fang (first and largest denticle) of the genus *Kettnerites* resembles that of the genus *Arabellites* (maxillae I) but they differ in the sharply terminated posterior part of the base.

Emended diagnosis (Šnajdr 1951, p. 260-261):

Jaw apparatus composed of one pair of mandibles and of seven asymmetrical maxillary plates with a pair of carriers.

Anteriorly the mandibles have a broad anterior part (frontal plate), which posteriorly terminates as elongated, gradually narrowing basal shafts. On the ventral side, in the anterior part is an oblique, raised plate, from which a carinate rim continues in the direction towards the farthest ends of the shafts.

The carriers are elongated, of conical shape, with an irregularly convex anterior margin, with distinctly bent lateral margins. In the original position they overlap somewhat anteriorly.

The forceps are asymmetrical, carinate, and attached to the carriers; anteriorly they have a characteristic hook, and their inner margin has for almost the whole of its length, minute conical denticles. On the upper side of the jaws, a strong rim runs along the anterior and outer lateral margins. In the posterior part of the right forceps is a curved basal plate of irregular shape, which fills the gap in the basal part of the forceps at the outer lateral margin.

The asymmetrical dental plates are characterised by their characteristic triangular shape and by a shank on the outer lateral margin, approximately at half the length of the jaw. The shape and number of denticles on the inner margin differs greatly.

The unpaired piece is also triangular, with some unequally long denticles on the inner lateral margin.

The paragnaths are also asymmetrical, with an approximately square shape, with a row of minute denticles on the inner margin of the jaw and with a distinctly thinning outer lateral margin.

Remarks

Bergman (1989) published a major revision of the paulinitid polychaetes, including specimens of the genus *Kettnerites* from Gotland (Sweden). In this monograph a detailed synonymy of the genus and documentation of several new species are included. Bergman (1989) distinguished two subgenera: *Kettnerites* (*Kettnerites*) ŽEBERA, 1935 and *Kettnerites* (*Aeolus*) BERGMANN, 1987 based on different first and second maxillae – "*K. (Aeolus)* has fairly slender MI's often with a fairly wide basal portion and on the slender MII's the pre-cuspidal denticles, if any, are small".

Species ***Kettnerites kosoviensis*** ŽEBERA, 1935

Pl. 1, figs 1-11

- 1935 ? *Ebetailites ancoraeformis* ŽEBERA, p. 9, pl. II, fig. 10
1935 *Arabellites perneri* ŽEBERA, p. 3, pl. 1, figs. 1, 2
1935 *Arabellites innaequidens* ŽEBERA, p. 5, pl. I, fig. 3
1935 *Arabellites kettneri* ŽEBERA, p. 6, pl. I, fig. 4
1935 *Arabellites angustidens* ŽEBERA, p. 6, pl. I, fig. 5
1935 *Pronereites naviculiformis* ŽEBERA, p. 7, pl. II, fig. 6
1935 *Kettnerites kosoviensis* ŽEBERA, p. 8, pl. II, fig. 7
1935 *Kettnerites depressus* ŽEBERA, p. 8, pl. II, fig. 8
1966 *Paulinites kosoviensis* (ŽEBERA); Kielan-Jaworowska, p. 124, 125
1967 *Kettnerites kosoviensis* ŽEBERA; Taugourdeau, p. 471, pl. XV, figs. 11-13, pl. XVI, figs. 4, 12
1970 *Paulinites kosoviensis* (ŽEBERA); Szaniawski, p. 466
1972 *Kettnerites kosoviensis* ŽEBERA; Taugourdeau, p. 240, tab. 1
1989 *Kettnerites kosoviensis* ŽEBERA; Bergman, p. 49

Holotype: pl. 2, fig. 7 in Žebera (1935) – the specimen was not found

Locus typicus: Kosov, quarry "pod Koledníkem"

Stratum typicum: "Budňany Limestone" after original designation of Žebera (1935) = in actual terminology: Požáry Formation, Přídolí, Silurian

Holotype: (Žebera 1935, p. 95, translation of Czech and French version)

From a carinate basis (with an elliptical cross profile) extends a massive solid hook-like denticle followed by smaller ones. The denticles' length is about ¼ of the hook and they are conical, unpointed and usually sloping posteriorly. The inner margin – denticulated – is separated by a shallow depression from the posterior part of the base. At one third of the posterior part of the outer margin is a mould representing a transition to a spur. A more distinct spur is a typical character of MII of the genus *Arabellites*. Length 1.8 mm.

Remarks

There have been several different classification schemes for the *Kettnerites*. Kielan-Jaworowska (1966) transferred its type species *Kettnerites kosoviensis* ŽEBERA, 1935 to the genus *Paulinites* LANGE, 1947, while Szaniawski (1970) saw a resemblance of *Paulinites polonensis* KIELAN-JAWOROWSKA, 1966 to *Kettnerites kosoviensis* and *P. burgenensis* MARTINSSON, 1960. However, he was not certain because of insufficient preservation of the species. A quite different view was published by Bergman (1989) who considered the species *kosoviensis* as a representative of the genus *Kettnerites* and emphasized its resemblance to the species *Kettnerites (K.) martinssonii* BERGMAN, 1987 (originally described by Martinsson (1960) as *Paulinites* sp.). Similarly, Bergman (1989) assigned the species *Paulinites polonensis* (KIELAN-JAWOROWSKA, 1966) to the genus *Kettnerites*.

Recently, Bergman's classification has been widely accepted, for example, Jansonius and Craig (1971) classified *Kettnerites* as a valid and relatively common genus occurring in different regions. Although the Šnajdr's (1951) relocation of the species established by Žebera (see Tab. 1) to *Kettnerites* seems to be correct, a more detailed study is inevitable. Szaniawski (1974, p. 183) partially supported the transfer of the species *Pronereites naviculiformis* ŽEBERA, 1935 by mentioning its assignment to the family Paulinitidae Lange 1947. In the same way, Eriksson (2008) examined the specimens of the genus *Arabellites* HINDE, 1879 and proposed the transfer of some species to the genus *Kettnerites*. However, a future separation of several taxa within the *Kettnerites kosoviensis* from the Prague Basin is highly possible.

Conclusions

A revision of the collections of K. Žebera and M. Šnajdr has been carried out. Recent study of the earlier established scolecodont taxa shows, that their taxonomy is much more complicated than previously supposed. With regard to the present state of preservation of specimens of the type species *Kettnerites kosoviensis* ŽEBERA 1935, a new type specimen should be established. The differences in the first and second maxillae are possibly greater than could fall within the variability of one species (*K. kosoviensis*). That means a more detailed morphological analysis is needed. Moreover, a comparison with newly sampled and isolated specimens is necessary for determination of this species.

Acknowledgements

The author would like to acknowledge the constructive reviews by Oldřich Fatka and Ladislav Slavík and valuable suggestions by Štěpán Manda which greatly improved this publication. This research is supported by the Czech Science Foundation through the Project N° 205/06/0395 and by the Czech Geological Survey through the research project N° 332500.

References

- Bergman, C. F. (1989): Silurian paulinitid polychaetes from Gotland. – *Fossils and Strata*, 25: 1-128.
- Bergman, C. F. (1991): Revision of some silurian paulinitid scolecodonts from western New York. – *Journal of Paleontology*, 65 (2): 248-254.
- Bouček, B. (1941): O novém odkryvu siluru u Loděnic. – *Zprávy Geologického ústavu pro Čechy a Moravu*, 17 (4): 165-172.
- Bouček, B. (1947): O zbytcích Annelidů z českého siluru. – *Časopis Národního musea*, 116 (1): 82-84.
- Colbath, G. K. (1988): Taphonomy of Recent polychaete jaws from Florida and Belize. – *Micropaleontology*, 34: 83-89.
- Conway-Morris, S. (1979): Middle Cambrian Polychaetes from the Burgess Shale of British Columbia. – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B285: 227-274.
- Eriksson, M. (1999): Taxonomic discussion of the scolecodont genera *Nereidavus* Grinnell, 1877, and *Protarabellites* Stauffer 1933 (Annelida: Polychaeta). – *Journal of Paleontology*, 73 (3): 403-406.
- Eriksson, M. (2008): Review of scolecodonts assigned to *Arabellites*, based on Hinde's (1879) type material. – *Journal of Palaeontology*, 82 (3): 628-633.
- Eriksson, M. E., Bergman, C. F., Jeppson, L. (2004): Silurian scolecodonts. – Review of Palaeobotany and Palynology, 131: 269-300.
- Fauchald, K., Rouse, G. W. (1997): Polychaete systematics: Past and present. – *Zoologica scripta*, 26: 71-138.
- Havlíček, V. (1995): New data on the distribution of brachiopods in the Motol and lowest Kopanina Formations (Wenlock, lower Ludlow, Prague basin, Bohemia). – *Věstník Českého geologického ústavu*, 70 (4): 47-63.
- Havlíček, V., Štorch, P. (1990): Silurian brachiopods and benthic communities in the Prague Basin (Czechoslovakia). – *Rozpravy Ústředního ústavu geologického*, 48: 1-275.
- Hints, O., Eriksson, M. E. (2004): Early diversification of jaw-bearing polychaetes. – *Erlanger geologische Abhandlungen – Sonderband*, 5: 41.
- Horný, R. (1955): Studie o vrstvách budňanských v západní části Barrandienu. – *Sborník Ústředního ústavu geologického*, G 21 (2): 315-447.
- Jansonius, J., Craig, J. H. (1971): Scolecodonts: I. Descriptive terminology and revision of systematic nomenclature; II lectotypes, new names for homonyms, index of species. – *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*. 19: 251-302.
- Kielan-Jaworowska, Z. (1966): Polychaete jaw apparatuses from the Ordovician and Silurian of Poland and a comparison with modern forms. – *Palaeontologia Polonica*, 16: 1-152.
- Kodym, O., Bouček, B., Šulc, J. (1931): Průvodce ku geologické exkursi do okolí Berouna, Koněprus a Budňan. – *Knihovna státního geologického ústavu československé republiky*, 15: 24-25.
- Kříž, J. (1991): The Silurian of the Prague Basin (Bohemia) – tectonic, eustatic and volcanic controls on facies and faunal development. – In Bassett, M.G., Lane, P.D., Edwards, D. (eds.): *The Murchison Symposium: proceedings of an international conference on The Silurian System*. – *Special Papers in Palaeontology*, 44: 179 – 203.

- Kříž, J. (1992): Silurian field excursions: Prague Basin (Barrandian) Bohemia. – National Museum of Wales, Geological Series No. 13, Cardiff, 111 pp.
- Lehnert, O., Frýda, J., Buggisch, W., Munnecke, A., Nützel, A., Kříž, J., Manda, Š. (2007): $\delta^{13}\text{C}$ records across the late Silurian Lau event: New data from middle palaeolatitudes of northern peri-Gondwana (Prague Basin, Czech Republic). – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 245: 227-244.
- Männil, R. M. Zaslavskaya, N. M. (1985): Silurian Polychaetes from the northern Sibiria. – In: Gudina, V. I., Kanigin, A. V. (eds.): *Phanerozoic microfauna from Sibiria with surroundings*. – *Trudy Instituta Geologii i Geofiziki*, 615: 98-119, 127-130.
- Martinsson, A. (1960): Two assemblages of polychaete jaws from the Silurian of Gotland. – *Bulletin of the Geological Institutions of the University of Uppsala*, 39: 1-8.
- Pander, C. H. (1856): *Monographie der fossilen Fische des Silurischen Systems der Rossisch-Baltischen Gouvernements*, 1-X: 1-91.
- Perner, J. (1894): O conodontu z českého siluru. – *Rozpravy České akademie císaře Františka Josefa pro vědy, slovesnost a umění, třída II (matematicko-přírodnická)*, 3 (2): 1-4.
- Rouse, G. W., Fauchald, K. (1997): Cladistics and polychaetes. – *Zoologica Scripta*, 26: 139-204.
- Rouse, G. W., Pleijel, F., McHugh, D. (2002): Annelida. Segmented worms: bristleworms, ragworms, earthworms, leeches and their allies. Version 07 August 2002. <http://tolweb.org/Annelida/2486/2002.08.07> in The Tree of Life Web Project, 9. 6. 2008
- Ruppert, E. E., Fox, F. S., Barnes, F. D. (2004): *Invertebrate Zoology: A Functional Evolutionary Approach*, 7th Edition – Casebound, 928 pp.
- Szaniawski, H. (1970): Jaw apparatuses of the Ordovician and Silurian polychaetes from the Mielnik borehole. – *Acta Palaeontologica Polonica*, 15 (4): 445-472.
- Szaniawski, H. (1974): Some Mesozoic scolecodonts congeneric with recent forms. – *Acta Palaeontologica Polonica* 19 (2): 179-199.
- Šnajdr, M. (1951): O errantních Polychaetech z českého spodního paleozoika. – *Sborník Ústředního ústavu geologického*, 18: 241-292.
- Štorch, P. (2001): Graptolitové fauny nejvyššího ordoviku a siluru perigondwanské Evropy se zvláštním zřetelem k Barrandienu: detailní biostratigrafie, dynamika vývoje a paleobiogeografické vztahy. – MS, Autoreferát doktorské disertační práce, Praha 2001, Geologický ústav Akademie věd České republiky, Praha.
- Tasch, P. (1973): *Paleobiology of the Invertebrates*. – John Wiley & Sons, Inc. New York – London – Sydney – Toronto, 946 pp.
- Tasch, P., Stude, J. R. (1964): A Scolecodont Natural Assemblage from the Kansas Permian. – *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 67 (4): 646-658.
- Taugourdeau, P. (1967): Scolécodontes du Siluro-Devonien du Cotentin. – *Bulletin de la Société géologique de France*, 9 (3): 467-474.
- Taugourdeau, P. (1972): Debris cuticulaires d'Annelides associés aux Scolecodontes (Translated Title: Cuticular remains associated with scolecodont annelids.). – *Review of Palaeobotany and Palynology*, 13 (3-4): 233-252.
- Žebera, K. (1935): Les Conodontes et les Scolécodontes du Barrandien. – *Bulletin international de l'Académie des Sciences de Bohême*, 36: 88-96.

Tab. 1. Scolecodont species described or transferred by different authors from the Silurian of the Prague Basin.

Žebera (1935)	Šnajdr (1951)	Kielan-Jaworowska (1966)	Bergman (1989)	this paper
<i>Ebellites ancoraeformis</i>	<i>Kettnerites kosoviensis</i>	<i>Paulinites kosoviensis</i>	<i>Kettnerites kosoviensis</i>	<i>Kettnerites kosoviensis</i>
<i>Arabellites perneri</i>				
<i>Arabellites innaequidens</i>				
<i>Arabellites kettneri</i>				
<i>Arabellites angustidens</i>				
<i>Pronerites naviculiformis</i>				
<i>Kettnerites kosoviensis</i>				
<i>Kettnerites depressus</i>				
<i>Pernerites giganteus</i>				
	<i>lidraites (?) budnanensis</i>			under revision

PLATE 1

1–6. *Kettnerites kosoviensis* ŽEBERA, Photographs of Šnajdr's (1951) original specimens.

1'–6': Schematic illustrations for easier recognition. The specimens are housed in the collection of the National Museum in Prague. The scale bar is 500 μm.

1. M_{1r}, L33117 (32921-138).

2. M_{3r}, L33110 (32921-134).

3. M_{3r}, L33106 (32921-135).

4. M₁'s with carriers, L33116 (32921-133).

5. M₂, L33102 (32921-136).

6. carriers, L33122 (32921-130).

7–11. *Kettnerites kosoviensis* ŽEBERA, Photographs of Žebera's (1935) original specimens. 7'–11' Žebera's (1935) Original illustrations. Specimens are housed in the collection of the Institute of Geology and Palaeontology, Charles University in Prague. The scale bar is 1 mm.

7. *Ebetailites ancoraeformis* ŽEBERA, 1935; Uk-41.

8. *Arabellites kettneri* ŽEBERA, 1935; Uk-27.

9. *Arabellites innaequidens* ŽEBERA, 1935; Uk-43.

10. *Arabellites perneri* ŽEBERA, 1935; Uk-4.

11. *Pronereites naviculiformis* ŽEBERA, 1935; Uk-32.

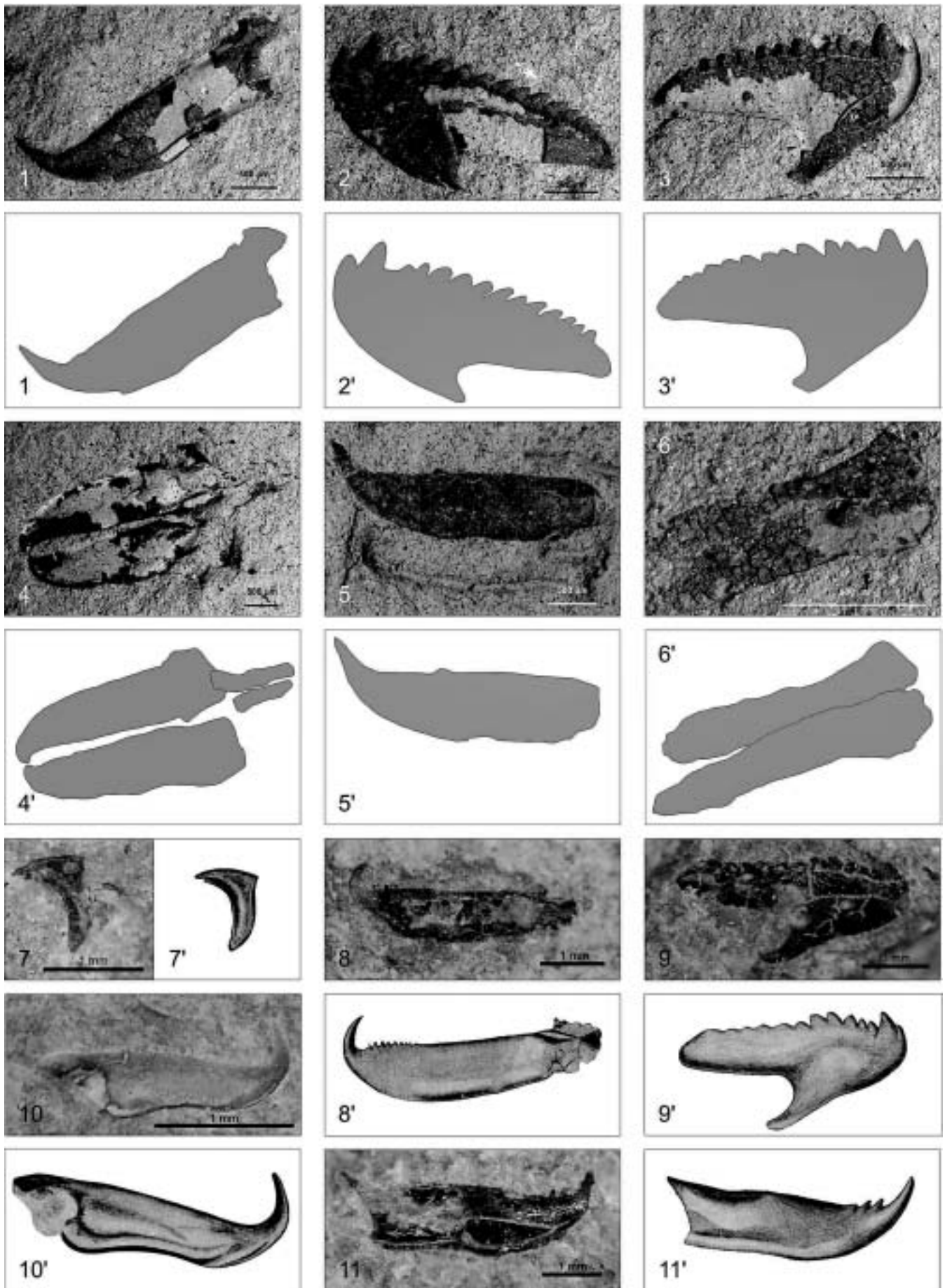
Explanatory notes:

M_{1r} = right first maxilla (forceps)

M_{1l} = left first maxilla

M₂ = second maxillae and so on – M₃, M₄

PLATE 1



Příloha II.

Ordovician and Silurian polychaete diversity and biogeography

MATS E. ERIKSSON, OLLE HINTS, HANNELORE PAXTON & PETRA TONAROVÁ

Abstract: Eunicidan polychaetes formed a significant part of the Early Palaeozoic marine invertebrate communities as shown by the abundance and diversity of scolecodonts (polychaete jaws) in the fossil record. In this study we summarize the early radiation and biodiversity trends and discuss the palaeobiogeography of these fossils. The oldest (latest Cambrian–Early Ordovician) representatives had primitive, usually symmetrical, placognath/ctenognath type jaw apparatuses. The first more advanced taxa, possessing labidognath type jaw apparatuses or placognath apparatuses with compound maxillae, are first recorded in the Middle Ordovician. The most significant increase in generic diversity occurred in the Darriwilian, when many common taxa appeared and diversified. The Ordovician and Silurian scolecodont occurrences allow some palaeobiogeographical units and distribution patterns to be explored and outlined. The most robust data presently at hand derive from successions in Baltica and Laurentia. That information, together with new records from other palaeocontinents, reveals a wide distribution for the most frequent and species-rich genera and families, thus, similar to the biogeographical patterns of extant polychaetes. Like many other benthic and pelagic fossil groups, scolecodont-bearing polychaetes show an increased cosmopolitan character in the Silurian as compared to the Ordovician. Species level endemism appears to be relatively common, inferring a potential for scolecodonts as biogeographical tools in the future.

Keywords: Polychaetes, scolecodonts, Ordovician, Silurian, biodiversity, palaeobiogeography

Mats E. Eriksson (corresponding author), Department of Geology, GeoBiosphere Science Centre, Lund University, Sölvegatan 12, SE-223 62 Lund, Sweden; Mats.Eriksson@geol.lu.se # Olle Hints, Institute of Geology at Tallinn University of Technology, Ehitajate tee 5, 19086 Tallinn, Estonia. # Hannelore Paxton, Department of Biological Sciences, Macquarie University, Sydney, NSW 2109,

Polychaete annelid worms are globally distributed metazoans that inhabit a wide range of environments, from littoral to abyssal, in present-day oceans. They often form a dominant component of the macrobenthos both in terms of species richness and abundance (Hutchings 1998; Glasby *et al.* 2000a). Many polychaete species have traditionally been considered to have wide or even cosmopolitan distributions, whereas more recent studies have shown that the degree of species level endemism has been greatly underestimated (Glasby *et al.* 2000a). By comparison, the jaws (scolecodonts) of eunicidan polychaetes generally constitute one of the most common groups of acid-resistant microfossils in the Ordovician through Silurian marine sedimentary rock record, reflecting the already prominent role of jawed polychaetes in Early Palaeozoic marine communities. The spatial (and temporal) distribution patterns of these ancient representatives are, however, relatively poorly known and merit closer attention. Moreover, despite their frequent occurrence and diversity in the fossil record, scolecodonts have been largely neglected by palaeontologists, partly due to a problematical taxonomy.

Because scolecodonts derive from complex multi-element jaw apparatuses, their classification has been hindered by parataxonomic treatment, resulting in systematic problems reminiscent of those of conodonts and other multi-sclerite-bearing organisms. Recent studies have shown, however, that most scolecodonts can be confidently identified to species level and that the taxonomic and nomenclatural obstacles can be overcome (e.g., Bergman 1989; Eriksson & Bergman 1998; Hints & Eriksson 2010, and references therein).

The record of scolecodont studies encompasses more than 200 papers (excluding unpublished theses, abstracts, and mere notes on occurrences), the first of which date back to the 1850s (Hints & Eriksson 2007a,b). Research intensified, particularly in the 1960s, when apparatus-

based taxonomy was widely adopted, but it was not until the 1980s through 1990s that interest in Ordovician and Silurian forms greatly increased. Data on Ordovician and Silurian scolecodonts are better than those for other geological periods, but compared to several other fossil groups, our knowledge on scolecodonts is still relatively meagre (Hints & Eriksson 2007a). Furthermore, the information that is available is strongly skewed towards Baltica and Laurentia, with faunas from other palaeocontinents only rudimentarily known, albeit data are steadily growing.

In this paper we summarize the early radiation and examine the biogeographical distribution of jawed polychaetes in the Ordovician and Silurian, particularly at the genus level, and also relate this to present-day polychaete biogeography. Centres of origination and migration patterns for some of the better known taxa are discussed, as well as some tentative palaeobiogeographical units.

Materials and methods

The present analysis is based on data compiled from a wide range of Ordovician and Silurian scolecodont collections from all over the world (see, e.g., Hints 2000; Eriksson & Bergman 2003; Eriksson *et al.* 2004; Hints & Eriksson 2007a), combined with new collections and data from the published literature on these fossils. As far as possible, we have attempted to use an integrated, multi-element-based taxonomy and to take nomenclatural and taxonomical issues into consideration. Still, some names had to be left in open nomenclature. Several of the historical scolecodont papers require substantial revision, and data from them are not as reliable as those from modern studies. They must, therefore, be used with great caution. Our primary aim is centred at working at the genus level, although some of the better known species are also discussed. Thus, the results presented in this paper should be regarded as preliminary.

The palaeogeographical maps were created using the software BugPlates (courtesy of StatoilHydro), developed by Trond H. Torsvik (www.geodynamics.no). Many of the Early Palaeozoic reconstructions of that program follow those of Cocks & Torsvik (2002) but with

substantial revisions in some areas. For this study we applied the software to construct maps using an orthographic projection that primarily shows Laurentia, Baltica and most of Gondwana. This means that some areas are hidden from the field of view, but rare polychaete occurrences in, for example, south China, India, and Australia are shown and labelled at the globe edge.

Because the data on Ordovician and Silurian scolecodonts are patchy, we chose not to subdivide the records into shorter time intervals, but rather to provide one general map for each time period. Thus, the first reconstruction displays the Late Ordovician for 450 Ma (Fig. 1). It was selected because the most robust and abundant data derive from the Upper Ordovician (Hints & Eriksson 2007a). A 425 Ma reconstruction was selected for the Silurian world (Fig. 2). This obviously means that the polychaete occurrence data shown on these maps also include younger and older records from the same periods. Moreover, the palaeogeographical location of a particular genus shows its occurrence within a particular palaeocontinent or region and can thus be based on one or more record/s from one or several section/s.

It should also be noted that the maps only show a selection of the known fossil polychaete genera from each period. These were chosen either because they are particularly common and/or characteristic to a certain region, or because they add significant details to our present understanding of centres of origination or migration patterns.

Early Palaeozoic polychaetes and their diversification

In modern oceanic environments polychaetes belong primarily to the benthic invertebrate communities, although their mode of life also includes pelagic and nekto-benthic strategies. They exhibit a wide range of feeding modes, from deposit and suspension feeding to carnivorous, herbivorous, and even parasitic habits (Glasby *et al.* 2000a). Many species possessing jaws are in fact, omnivorous grazers or feed on drift algae, rather than being carnivorous as would likely have been inferred based exclusively on the morphology of the jaw apparatus (Fauchald & Jumars 1979). We have little reason to think that the Palaeozoic representatives differed substantially in mode of

life and feeding strategies from those living today. Many extant forms have a very conservative morphology showing little evolutionary change even from a deep time perspective and can be considered as living fossils (e.g., Szaniawski & Imajima 1996; Paxton 2009; Eriksson & Frisk 2010). For example, the maxillary apparatuses and individual scolecodonts of some extant prionognath taxa, e.g. *Halla* and *Oenone*, are closely similar even to their Early Palaeozoic allies, such as *Atraktoprion*, *Skalenoprion*, and *Kalloprion*.

Like modern-day eunicidan polychaetes, several reports indicate that many of the Ordovician and Silurian jaw-bearing forms were facies controlled (Bergman 1989, 1995; Bergman *et al.* 2003, Eriksson 1998, 2000, 2001; Hints 2000; Hints *et al.* 2006), and thus that their distribution was controlled by water depth, substrate, and/or other limiting factors.

The most species and specimen-rich faunas have hitherto been recovered from shallow-water environments as opposed to those recorded from distal shelf and basin areas (Bergman 1989; Eriksson 1997; Hints 2000). It should, however, be noted that there is a bias towards studies based on relatively shallow marine carbonate facies (most probably caused by the commonly applied acetic acid technique to digest carbonates for the recovery of scolecodonts) and thus our knowledge on faunas from deeper water graptoliferous shales is less robust. Moreover, different species, even of one and the same genus, may display particular habitat preferences or wide environmental tolerance (e.g., Bergman 1989). Thus, using the occurrence of scolecodonts in general (and without robust taxonomy) to indicate a specific facies would be an oversimplification, and likely to result in flawed interpretations. Nonetheless, several stenotopic species can potentially be useful as environmental indicators (see examples provided by Bergman 1989, 1995; Eriksson 1998, 2001; Hints 2000; Hints & Eriksson 2010). Studies on extant polychaetes have revealed their potential as a proxy in estimating and monitoring overall marine biodiversity (Olsgard *et al.* 2003). However, it remains to be tested whether scolecodonts can also be useful for similar purposes in the Palaeozoic rock record.

The abundance of scolecodonts varies greatly between different facies and position on the

platform; ranging from zero up to thousands of specimens per kg of rock. Fused jaw apparatuses greatly facilitate taxonomy, particularly above the genus level, and aid in apparatus reconstructions. They are, however, considerably less common than the isolated jaws, most likely as a consequence of continuous moulting during ontogeny among most (or all) fossil eunicidans (cf. Paxton 2006; Paxton & Safarik 2008), but also taphonomy and laboratory treatment. Using proper and careful processing and picking methods, it is nonetheless possible to recover a handful of more or less complete jaw apparatuses from a one kg carbonate rock sample (e.g., Kielan-Jaworowska 1966; Hints *et al.* 2006). The number of species in an average sample also varies considerably but commonly ranges from 10 to 20, and occasionally reaches as many as 30. Generally, several species of the same genus co-occur (Kielan-Jaworowska 1966; Bergman 1989; Eriksson 1997, 2001; Hints 1998; Hints *et al.* 2006), at least among the frequent and species-rich genera.

The oldest scolecodonts are from the uppermost Furongian (uppermost Cambrian). During the latest Cambrian through Early Ordovician, the frequency and diversity of jawed polychaetes appear to have been very low (but note that the scolecodont record from this interval in time is rudimentary). The scanty material available suggests that at least three different, yet still not formally described, genera with primitive jaw apparatuses occur, but more advanced taxa are thus far unknown in strata of this age (Underhay & Williams 1995; Hints & Eriksson 2007a). It was during the Great Ordovician Biodiversification Event (GOBE) that the errant jaw-bearing polychaete annelids greatly diversified (Fig. 3; Hints *et al.* 2004; Hints & Eriksson 2007a). Members of *Oeonites* and *Mochtyella* are first recorded at the beginning of the Middle Ordovician and these genera commonly dominate the assemblages in younger Ordovician, as well as Silurian strata. Although diversity remained relatively low until the early Darriwilian, it seems evident that by the earliest Middle Ordovician the main polychaete groups had become differentiated. A major increase in species diversity and abundance, as well as a rapid increase in the number of genera, is recorded in the Darriwilian and the early Late Ordovician. Moreover, this interval marks the first appearance of most of the genera that become common in younger strata and ranging into the

Silurian. Therefore, genus-level diversity remained rather stable through the mid to late Late Ordovician, with only a slight drop in the latest Ordovician and at the Ordovician-Silurian transition, which, in many fossil groups, is marked by significant diversity drop and extinction (e.g., Sheehan 2001). General differences between the Ordovician and Silurian polychaete faunas have been observed by e.g., Kielan-Jaworowska (1966), Szaniawski (1970), Hints (2000), and Eriksson *et al.* (2004) in Baltica. However, the global picture is more complex and some taxa that were largely confined to Baltica during the Silurian, such as paulinitids and hadoprionids, may be common in Ordovician strata of other palaeocontinents (see also below).

Palaeobiogeography

Hints & Eriksson (2007b) briefly outlined the worldwide distribution of Ordovician through Silurian jawed polychaetes (based on the scolecodont record). This paper represents a continuation of that study and introduces additional data and collections previously not reported. Figures 1 and 2 show the distribution of common and/or characteristic polychaete genera for the Ordovician and Silurian, respectively.

Ordovician faunas

The Ordovician faunas of scolecodont-bearing polychaetes have been reviewed by Hints & Eriksson (2007a). The bulk of the collections and data currently available come from Baltica and Laurentia, with only scattered occurrences from Gondwanan and peri-Gondwanan areas. Although there are a number of papers published on Ordovician through Carboniferous scolecodonts from, for example, the Sahara Desert and France (e.g., Taugourdeau 1968, 1976, 1978, and references therein), that potentially are important for our understanding of the Gondwanan assemblages, we find these difficult to use because of the single-element-based taxonomic approach applied coupled with rudimentary illustrations and descriptions. Obviously, those collections need revision that will require careful studies of type material. Occurrence data for some of the more easily distinguished

taxa are, however, included in the present study.

In recent years some new data have emerged, shedding more light onto the global biogeographical distribution of Ordovician jawed polychaetes. These, largely unpublished collections are further discussed below.

Altogether approximately 200 jawed polychaete (multi-element) species, belonging to some 50 genera, have been reported from the Ordovician (Hints & Eriksson 2007a). Comparisons between the best known Ordovician assemblages of Baltica and Laurentia have revealed that at least half of all genera recorded are common to both palaeocontinents. Moreover, when some of the most common and species-rich genera, such as *Oeononites*, *Ramphoprion*, and *Protarabellites*, for example, are present, the faunal similarity is even greater, with these genera often dominating the assemblages in both palaeocontinents (see Kielan-Jaworowska 1966; Szaniawski 1970; Hints 2000; Eriksson & Bergman 2003).

There are, nonetheless, notable differences between Baltica and Laurentia. For instance, the paulinitids, which are fairly common and sometimes dominate the Ordovician assemblages of Laurentia and other palaeocontinents, appear later in Baltica, and generally remain rare in that region until the Silurian (Bergman 1989; Hints 2000; Eriksson *et al.* 2005; Eriksson & Hints 2009). The hadoprionids, which represent relatively rare but characteristic Ordovician faunal components in Laurentia (Eriksson & Bergman 1998, 2003), have not been recorded on Baltica before the Silurian. By contrast, polychaeturids and several taxa with placognath and ctenognath type jaw apparatuses were very common in Baltica throughout the Middle and Late Ordovician but rare in Laurentia (Hints 1998, 2000; Eriksson & Bergman 2003; Eriksson & Hints 2009; Hints & Eriksson, 2010). Although some common placognath/ctenognath forms occur (e.g., *Mochtyella sensu lato* and *Tetraprionidae?* gen. nov. B), many of the Baltic genera have not yet been recorded (*Pistoprion*, *Tetraprion*, *Tretoprion*, *Estonioprion*, *Incisiprion*, and several undescribed genera), or only questionably so (xanioprionids), in Upper Ordovician strata of Laurentia.

In terms of recent data from other palaeocontinents than Baltica and Laurentia, Whittle *et al.*

(2008), based on bedding plane scolecodont clusters, described polychaetes from the Upper Ordovician (Hirnantian) Soom Shale Lagerstätte of South Africa. They recorded an unusual, low-diversity fauna composed of representatives assigned to the Mochtyellidae and Xanioprionidae.

A recent discovery of Katian scolecodonts from the Qusaiba-1 core, central Saudi Arabia (Hints *et al.* 2008a), is also noteworthy. This assemblage is relatively diverse, containing several species of *Oeononites* and "*Atraktoprion*", alongside *Kettmerites* sp., *Kalloprion* sp., a rare unidentified placognath, and a genus that was referred to as *Incertae familiae* by Eriksson & Bergman (2003), based on material from the Upper Ordovician of North America. The latter taxon, which has maxillae that are morphologically intermediate between those of polychaetaspids, ramphoprionids and kalloprionids, accounts for the majority of the specimens in the Qusaiba collection. Moreover, a few unpublished collections from the Ordovician of Libya (material courtesy of Florentin Paris, Rennes) also revealed a predominance of paulinitids, polychaetaspids and the above mentioned *Incertae familiae*.

New discoveries of scolecodonts from Tarim and South China were briefly discussed by Hints *et al.* (2008b). Although the collection of samples is very small (scolecodonts were mostly studied in acritarch slides; courtesy of Jun Li, Nanjing), species of *Oeononites*, *Tetraprion*, *Lunoprionella*, and *Mochtyella* were positively identified from the Caradoc of Tarim, alongside possible members of *Ramphoprion*, *Xanioprion*, *Pteropelta*, *Kalloprion* and *Pistoprion*. Another, even smaller, collection from South China records representatives of *Oeononites* and *Mochtyella*-like placognaths from Dapingian strata.

A recent addition to the global distribution of Ordovician scolecodonts comes from Siberia (localities close to the mouth of the Podkammenaya Tunguska River; unpublished collection of OH, samples courtesy of Peep Männik, Tallinn). A rather well-preserved and diverse Katian(?) assemblage contains species of *Oeononites*, *Kozlowskiprion*, *Vistulella*, *Ramphoprion*, *Pteropelta*, *Xanioprion*, *Mochtyella*, and *Leptoprion*. At the species level the Siberian fauna seems to be endemic with the exception of *Pteropelta gladiata*, which is a very common species in Baltica (see

Hints & Eriksson 2010).

A single scolecodont-yielding sample (unpublished collection of OH) from the uppermost Katian of eastern Uzbekistan (close to Dushanbe) records poorly preserved species of *Oeononites*, *Kalloprion*, *Mochtyella*, *Xanioprion*, and *Ramphoprion*. Whilst the palaeogeography of this region remains problematic, these findings further emphasize a wide distribution of many polychaete genera in the Ordovician.

The previous knowledge, as summarised by Hints & Eriksson (2007a), complemented with these more recent discoveries allow us to conclude that many Ordovician polychaete genera were globally distributed. However, a number of taxa, including for example *Kettnerites*, *Hadoprion*, *Pteropelta*, and *Pistoprion*, were characteristic to one or two continents and very rare or missing altogether elsewhere. At the species level, the faunas of different regions seem to have been largely endemic, with only a few examples of intercontinental distribution recorded so far (see additional details in Eriksson & Bergman 2003; Hints & Eriksson 2007a).

Silurian faunas

The Silurian polychaete faunas have been reviewed by Eriksson *et al.* (2004). Since then, a few new collections have been studied, including a rich and interesting assemblage from the Prague Basin, which is discussed below.

The data on Silurian scolecodonts have relatively good overall geographical coverage, possibly even better than that of the Ordovician. Most detailed studies on scolecodonts of this age have thus far dealt with the latest Llandovery through Ludlow succession of Gotland, Sweden, beginning with the pioneering work by Hinde (1882). The estimated number of species from Gotland alone exceeds 100, representing no less than 28 genera (Eriksson *et al.* 2004). Moderate to relatively large collections of Silurian scolecodonts are known also from Estonia, USA, Canada (including the Canadian Arctic), the British Isles, and Severnaya Zemlya of Arctic Russia, whereas very limited data are available from China, Australia and North Africa, i.e., the Gondwana areas

(Eriksson *et al.* 2004, and references therein).

The Silurian polychaete assemblages are largely dominated by the same genera as the Ordovician ones, i.e., *Kettnerites*, *Oeononites*, *Mochtyella*, *Pistoprion*, *Vistulella*, *Protarabellites*, *Kallopriion*, and *Leptoprion*. Some taxa, such as, *Symmetropriion*, *Skalenopriion*, *Langeites*, and *Lanceolatites* are, however, principally restricted to the Silurian. The genus-level data summarized by Eriksson *et al.* (2004) indicates that the degree of endemism among polychaetes was less during the Silurian than in the Ordovician. Gotland and Estonia, representing different parts of the Baltoscandian palaeobasin, seem to have shared the most genera and species (Eriksson *et al.* 2004; Hints & Eriksson 2004; Hints *et al.* 2006). The subtle differences in taxa composition between these areas can best be explained by differences in facies, stratigraphical gaps, and the limited number of detailed comparative studies.

Many of the Baltic species also occur elsewhere. For example, *Rhytipriion magnus* was one of the first species for which an intercontinental distribution was unambiguously documented (Bergman *et al.* 2003). *Pistoprion "serrula"* (*sensu* Bergman 1979) occurs abundantly in the Baltic region, but also in Severnaya Zemlya (Männil & Zaslavskaya 1985), Arctic Canada (Hints *et al.* 2000), and the Welsh Borderland (unpublished data). *Protarabellites rectangularis*, *Symmetropriion spatiosus*, and *Langeites glaber* have been recorded from both Baltica and the Canadian Arctic (Hints *et al.* 2000). Baltica and Severnaya Zemlya (which may have been part of the Siberian platform or a separate Kara terrane), also had other polychaete species in common. For example, *Mochtyella* sp. A of Hints *et al.* (2006) and *Kettnerites sisyphe* are found in both regions and often form a significant part of the assemblages. The latter species has also been recorded in Canada. Other species occurring in more than one of the above-mentioned areas include several polychaetaspids, kallopriionids, and mochtyellids that remain to be formally described. Thus, the assemblages of the different regions forming Laurussia during the late Silurian-Devonian times seem to have been grossly similar in taxonomic composition.

As for the Ordovician, data from Gondwana and peri-Gondwana regions are considerably

scarcer than that from Laurussia. A new and important collection from the Silurian of the classical Barrandian area (Prague Basin) has revealed important ties, particularly between Perunica and Baltica (Tonarová 2010). During the Silurian, Perunica was situated at middle-southern latitudes, with supposedly cooler water conditions, compared to, for example, Baltica (Lehnert *et al.* 2007). The Lower Silurian sedimentary succession of the Prague Basin is characterized by black graptolitic shales that grade into Upper Silurian biodetrital limestones (Havlíček & Štorch, 1990). Scolecodonts primarily of paulinitid affinity, preserved on bedding planes, have been previously recorded and described from a number of road cuts and quarries in the area (Žebera 1935; Bouček 1941; Šnajdr 1951; Tonarová 2008). A section from one of these productive localities, the Kosov Quarry in the western part of the Prague Basin, was recently sampled in closer detail to retrieve scolecodonts through acid digestion techniques. Eighteen samples were collected from the upper part of the Ludfordian (Ludlow) Kopanina Formation (for a detailed description, see Lehnert *et al.* 2007, and references therein). This section exposes micritic limestone with shale intercalations representing a deeper, slope-to-basin transition, marine setting. All but one sample yielded scolecodonts associated with various other acid resistant fossils. The diverse polychaete assemblages include representatives of *Kettnerites*, *Oeononites*, *Vistulella*, *Protarabellites*, *Kallopriion*, *Lunopriionella*, *Mochtyella*, *Pistopriion*, *Rakverepriion*, *Symmetropriion*, and *Tretopriion*, the first four of which represent the most common genera. This new material reveals a high degree of generic and specific correspondence between Baltica and Perunica. Moreover, it shows considerably more diverse peri-Gondwanan faunas than previously known and expands the palaeo-latitudinal distribution of some genera, such as for example *Protarabellites*, *Symmetropriion*, *Kallopriion*, and *Tretopriion*.

Palaeobiogeographical units and distribution patterns

The present scolecodont data suggest that different regions were characterized by certain faunal components, allowing some tentative palaeobiogeographical units to be distinguished. However,

because of the limited knowledge on the degree of overall endemism of the different biotas, we are being careful in delimiting a rank for these polychaete units. During the Middle and Upper Ordovician, a Baltic biochorema characterized by *Pteropelta* and *Pistoprion* can be distinguished, whereas that of Gondwana and peri-Gondwana was characterized by *Kettnerites* (Fig. 1). The latter genus, and paulinitids in general, came to represent common and widespread representatives in the Silurian, together with, for example the polychaetaspid genus *Oenonites*. As noted above, *Pteropelta* was very rare in the Ordovician of Laurentia, which instead was generally characterized by *Kettnerites*, *Hadoprion*, and *Incertae sedis*. The latter taxon was referred to as *Incertae familiae* (*Incertae sedis* in Fig. 2), by Eriksson & Bergman (2003) and found to be a common element in the Upper Ordovician of the type Cincinnati region, USA. Like *Hadoprion* it is, however, not recorded from Ordovician strata of Baltica. It is therefore interesting that Hints *et al.* (2008b) recently recorded what appears to be a congeneric form from Saudi Arabia and Libya, suggesting a link between Laurentia and Gondwana.

The genus- and species-level data indicate decreased endemism from the Ordovician to the Silurian (Figs. 1–2). This agrees well with the global plate tectonic configuration, particularly in the closing of the Iapetus Ocean (Figs. 1–2). Likewise, other benthic and pelagic fossil groups, for example, conodonts, chitinozoans, and shelly benthos, show an increased cosmopolitan character in the Silurian as compared to the Ordovician (e.g., Laufeld 1979; Bergström 1990; Cocks & Fortey 1990).

The occurrence records and distribution patterns also allow us to begin evaluating possible centres of origination and migration patterns, at least for some of the better known taxa. For example, it appears likely that *Rhytiprion magnus* originated in the Baltic area in the Middle Ordovician and subsequently spread to Laurentia during the Silurian. By contrast, the relatively rare, yet widespread species *Hadoprion cervicornis* seems to have originated in Laurentia during the Ordovician and migrated to Baltica and Avalonia during the Silurian (Eriksson *et al.* 2004; Hints & Eriksson 2007a). *Symmetrion*, a typical Silurian genus of Baltoscandia (see Kielan-

Jaworowska, 1966; Bergman, 1995) was recently also discovered from latest Mohawkian or earliest Cincinnatian age strata (TS 5c of Webby *et al.* 2004) in Laurentia (Hints & Eriksson 2007a). Being the oldest record prior to its first appearance in the Porkuni Stage (TS 6c) of Baltica, this could suggest that this taxon also originated in Laurentia and spread to Baltica during the Silurian.

Based on the data presently at hand it appears almost as if Baltica was a hotspot for taxonomic origination and biodiversification of jaw bearing polychaetes during the Ordovician. It remains, however, to be tested whether this could be an artificially inflated, “monographic burst” effect (e.g., Hammer 2003, and references therein) or if environmental and ecological factors actually may have been more suitable compared to other palaeocontinents and regions.

Discussion

With increasing knowledge of the palaeobiogeography of polychaetes, we should be able to discriminate more refined Palaeozoic biogeographical units, such as realms and provinces, which might possibly lead to comparisons with, and better understanding of modern-day polychaete biogeography. Conversely, as polychaete biogeography and ecology is increasingly studied, that information can be used for a better understanding of ancient faunas and their distribution.

The life cycles of most extant polychaetes were traditionally thought to involve broadcast spawning and a planktonic larval stage, permitting a wide geographical distribution. All families, except for a few species-poor ones, were also thought to occur in all present-day oceans and at all depths, with most genera being equally widespread, and many species being cosmopolitan as well (Fauchald 1984). Polychaetes have therefore been considered as relatively poor biogeographical indicators (Ekman 1953) and have thus been somewhat neglected in corresponding studies. However, a review of the sexual reproduction in polychaetes has shown that of 306 nominal species, only 79 exhibited external fertilization and planktotrophic larvae. Forty-four species were lecithotrophic or directly developed larvae, and the remaining species were brooders (Wilson 1991). Although the reproductive modes for the majority of polychaetes are unknown, it has been

suggested that external fertilization and the planktonic larval stage may not represent the primitive, but rather the derived mode of reproduction (Rouse & Fitzhugh 1994). Recent taxonomic revisions also indicate lower levels of cosmopolitanism of polychaetes than previously purported (Glasby *et al.* 2000b).

Modern biogeographical analyses have shown that species with revised taxonomy and an appropriately known phylogenetic position allow the discrimination of three global biogeographical polychaete realms, remarkably similar to those of many other organisms, as well as numerous areas with a high degree of endemism (e.g., Glasby & Alvarez 1999; Glasby 2005). For example, data from the Austral realm show that approximately 60% of all species included in the analysis are endemic to a particular area (Glasby & Alvarez 1999). Glasby (2005) also showed that the polychaete distribution patterns are consistent with plate movements from the Jurassic Period and onward.

Most of the approximately 100 extant polychaete families are entirely soft-bodied and have no, or an extremely limited, fossil record. The exception is the order Eunicida with seven extant families (Paxton 2000, 2009). The jaw architecture of these families can be clearly aligned with those of extinct eunicidans. From the few fortuitously preserved eunicidan fossils (e.g., Thompson & Johnson 1977; Bracchi & Alessandrello 2005) we know that they had similar gross body morphology, and can assume that their habitats and modes of reproduction were also similar. Many extant eunicidans are tubicolous or burrowers, many are brooders or have moderately large eggs that are suggestive of nonplanktotrophic development (Fauchald 1983) and thus have a low potential for dispersal both as larvae and adults.

Fauchald (1984) argued that the wide geographical distribution of extant polychaetes is the result of the very old age of the group. It is therefore interesting to examine the early evolutionary history and the faunas of the Early Palaeozoic, a time during which this group diversified significantly. In spite of the limited amount of data it seems that the distribution of Ordovician and Silurian polychaetes was similar to that of extant polychaetes in that most families and genera were

widespread and occurred in more than one palaeocontinent. However, a few endemic families and genera are also known. At the species-level, the data indicate a high degree of provincialism, especially in the Ordovician (Eriksson & Bergman 2003; Hints & Eriksson 2007a). Detailed comparisons of the palaeobiogeography of scolecodont-bearing polychaetes with that of other Early Palaeozoic groups of organisms are, at this stage, premature. Nevertheless, similar large-scale patterns, like the decrease in endemism from the Ordovician to the Silurian, can already be recognized.

Our knowledge, unfortunately, still suffers from a dearth of systematic studies, based on modern multi-element taxonomy, from different regions of the world. However, the continuous emergence of new data (including also revisions of historical collections), allow us to progressively evaluate and understand the potential of this fossil group in palaeoecology and palaeobiogeography. It is evident from the fossil record that scolecodont-bearing polychaetes were already an ecologically important and abundant part of the marine invertebrate communities during the Early Palaeozoic. Scolecodonts are widespread in the rock record and occur in deeper water graptoliferous shale facies as well as in shallower water carbonate facies. They can therefore aid as palaeontological tools when more traditionally used and better known fossil groups, such as trilobites, graptolites, and condonts, are rare or lacking. Moreover, because scolecodonts by definition are palynomorphs, they can be extracted without damage also from siliciclastic rocks using hydrofluoric acid, which obviously presents a significant advantage to several shelly fossil groups. Stenotopic polychaete taxa can be used to infer depositional settings and changes in endemic/cosmopolitan polychaete communities seem to reflect the plate tectonic configurations in deep time, especially as shown here during the closing of the Iapetus Ocean.

Acknowledgements

This study is a contribution to the IGCP Project 503 and was supported by the Swedish Research Council, the Estonian

Science Foundation, grants 7674 and 7640, and the Grant Agency of the Charles University grant 46209. We are indebted to Thomas Servais (Lille) and David A. T. Harper (Copenhagen) for invitation to contribute to this volume and for their help during editorial process. Per Ahlberg (Lund) kindly read an earlier version of the manuscript and offered suggestions for its improvement. Reed Wicander (Mount Pleasant, Michigan) and Florentin Paris (Rennes) are greatly acknowledged for making constructive reviews that significantly improved this paper. We are also grateful to many colleagues of the Ordovician and Silurian research communities for enlightening discussions and to colleagues who have allowed us to study unpublished collections of scolecodonts.

References

- BERGMAN, C. 1979. Polychaete jaws. *In*: JAANUSSON, V., LAUFELD, S. & SKOGLUND, R. (eds). Lower Wenlock Faunal and Floral Dynamics – Vattenfallet Section, Gotland. *Sveriges Geologiska Undersökning*, **C762**, 92–102.
- BERGMAN, C. F. 1989. Silurian paulinitid polychaetes from Gotland. *Fossils and Strata*, **25**, 1–128.
- BERGMAN, C. F. 1995. *Symmetrion spatiosus* (Hinde), a jawed polychaete showing preference for reef environments in the Silurian of Gotland. *GFF*, **117**, 143–150.
- BERGMAN, C. F., ERIKSSON, M. E. & CALNER, M. 2003. The jawed annelid *Rhytiprion magnus* Kielan-Jaworowska, 1966 — a muddy bottom dweller. *GFF*, **125**, 191–199.
- BERGSTROM, S. M. 1990. Relations between conodont provincialism and the changing palaeogeography during the Early Palaeozoic. *In*: MCKERROW, W. S. & SCOTESE, C. R. (eds). Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography. *Geological Society Memoir, London*, **12**, 105–121.
- BOUČEK, B. 1941. On a new exposure of the Silurian near Loděnice. *Zprávy Geologického ústavu pro Čechy a Moravu*, **17**(4), 165–172 (in Czech).
- BRACCHI, G. & ALESSANDRELLO, A. 2005. Paleodiversity of the free-living polychaetes (Annelida, Polychaeta) and description of new taxa from the Upper Cretaceous Lagerstätten of Haqel, Hadjula and Al-Namoura (Lebanon). *Memoir della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, **32**, 1–64.
- COCKS, L. R. M. & FORTEY, R. A. 1990. Biogeography of Ordovician and Silurian faunas. *In*: MCKERROW, W. S. & SCOTESE, C. R. (eds). Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography. *Geological Society Memoirs, London*, **12**, 97–104.
- COCKS, L. R. M. & TORSVIK, T. H. 2002. Earth geography from 500 to 400 million years ago. A faunal and palaeomagnetic review. *Journal of the Geological Society of London*, **159**, 631–644.

- EKMAN, S. 1953. Zoogeography of the Sea. London: Sidgwick and Jackson.
- ERIKSSON, M. 1997. Lower Silurian polychaetaspid polychaetes from Gotland, Sweden. *GFF*, **119**, 213–230.
- ERIKSSON, M. 1998. *Dubichaetaspis bergmani* gen. et sp. n., a facies controlled polychaete from the Silurian of Gotland, Sweden. *GFF*, **120**, 21–25.
- ERIKSSON, M. 2000. Enigmatic polychaete jaws from the Silurian of Gotland, Sweden. *Lethaia*, **33**, 175–189.
- ERIKSSON, M. 2001. Silurian ramphoprionid polychaetes from Gotland, Sweden. *Journal of Paleontology*, **75**, 993–1015.
- ERIKSSON, M. & BERGMAN, C. F. 1998. Scolecodont systematics exemplified by the polychaete *Hadoprion cervicornis* (Hinde, 1879). *Journal of Paleontology*, **72**, 477–485.
- ERIKSSON, M. & BERGMAN, C. F. 2003. Late Ordovician jawed polychaete faunas of the type Cincinnati region, U.S.A. *Journal of Paleontology*, **77**, 509–523.
- ERIKSSON, M. E. & HINTS, O. 2009. Vagrant benthos (Annelida; Polychaeta) associated with Upper Ordovician carbonate mud-mounds of subsurface Gotland, Sweden. *Geological Magazine*, **146**, 451–462.
- ERIKSSON, M. E. & FRISK, Å. 2010. Polychaete palaeoecology in an early Late Ordovician marine astrobleme of Sweden. *Geological Magazine*. doi:10.1017/S0016756810000579
- ERIKSSON, M. E., BERGMAN, C. F. & JEPSSON, L. 2004. Silurian scolecodonts. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **131**, 269–300.
- ERIKSSON, M. E., LESLIE, S. A. & BERGMAN, C. F. 2005. Jawed polychaetes from the upper Sylvan shale (Upper Ordovician), Oklahoma, USA. *Journal of Paleontology*, **79**, 486–496.
- FAUCHALD, K. 1983. Life diagram patterns in benthic polychaetes. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **96**, 160–177.
- FAUCHALD, K. 1984. Polychaete distribution patterns, or: can animals with Palaeozoic cousins show large-scale geographical patterns. In: HUTCHINGS, P. A. (ed.). Proceedings of the First International Polychaete Conference. Sydney: The Linnean Society of New South Wales. (1–6).
- 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.
- GLASBY, C. J. 2005. Polychaete distribution patterns revisited: an historical explanation. *Marine Ecology*, **26**, 235–245.
- GLASBY, C. J. & ALVAREZ, B. 1999. Distribution patterns and biogeographic analysis of Austral Polychaeta (Annelida). *Journal of Biogeography*, **26**, 507–533.
- GLASBY, C. J., HUTCHINGS, P. A., FAUCHALD, K., PAXTON, H., ROUSE, G. W., WATSON RUSSELL, C., WILSON, R. S. 2000a. Class Polychaeta. In: BEESLEY, P. L., ROSS, G. J. B., GLASBY, C. J. (eds). *Polychaetes & allies: The*

- southern synthesis. *Fauna of Australia. Vol. 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula*. CSIRO Publishing: Melbourne xii, pp. 1–296.
- GLASBY, C.J., HUTCHINGS, P.A. & WILSON, R.S. 2000b. Biogeography. In: BEESLEY, P. L., ROSS, G. J. B. & GLASBY, C. J. (eds). *Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula*. Melbourne: CSIRO Publishing.
- HAMMER, Ø. 2003. Biodiversity curves for the Ordovician of Baltoscandia. *Lethaia*, **36**, 305–314.
- HAVLÍČEK, V. & ŠTORCH, P. 1990. Silurian brachiopods and benthic communities in the Prague Basin (Czechoslovakia). *Rozpravy Ústředního ústavu geologického*, **48**, 1–275.
- HINDE, G. J. 1882. On annelid remains from the Silurian strata of the Isle of Gotland. *Bihang till Kungliga Vetenskapsakademiens Handlingar*, **7**, 3–28.
- HINTS, O. 1998. Late Viruan (Ordovician) polychaete jaws from North Estonia and the St. Petersburg Region. *Acta Palaeontologica Polonica*, **43**, 471–516.
- HINTS, O. 2000. Ordovician eunicid polychaetes of Estonia and surrounding areas: a review of their distribution and diversification. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **113**, 41–55.
- HINTS, O., BERGMAN, C. F. & MÄRSS, T. 2000. Silurian jawed polychaetes from Cornwallis and Baillie-Hamilton islands, Canadian Arctic. In: ANTOSHKINA, A., MALYSHEVA, E. & WILSON, M. V. H. (eds). Pan-Arctic Palaeozoic Tectonics, Evolution of Basins and Faunas. *Syktvykar. Ichtyolith Issues*, **6**, 35–38.
- HINTS, O. & ERIKSSON, M. E. 2004. Preliminary report on Silurian scolecodonts from Saaremaa Island, Estonia. XI International Palynological Congress Granada. *Polen (antes An. Asoc. Palinol. Leng. Esp.)*, **14**, 421–422.
- HINTS, O. & ERIKSSON, M. E. 2007a. Diversification and biogeography of scolecodont-bearing polychaetes in the Ordovician. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **245**, 95–114.
- HINTS, O. & ERIKSSON, M. E. 2007b. Biogeography of Ordovician and Silurian jaw-bearing polychaetes. *Acta Palaeontologica Sinica*, **46** (Suppl.), 181–187.
- HINTS, O. & ERIKSSON, M. E. 2010. Ordovician polychaeturid polychaetes: Taxonomy, distribution and palaeoecology. *Acta Palaeontologica Polonica*, **55**, 309–320.
- HINTS, O., ERIKSSON, M., HÖGSTRÖM, A. E. S., KRAFT, P. & LEHNERT, O. 2004. Chapter 23. Worms, Worm-like and Sclerite-bearing Taxa, 223–230. In: WEBBY, B. D., PARIS, F., DROSER, M. L. & PERCIVAL, I. G. (eds). *The Great Ordovician Biodiversification Event*. New York: Columbia University Press.
- HINTS, O., KILLING, M., MÄNNIK, P. & NESTOR, V. 2006. Frequency patterns of chitinozoans, scolecodonts, and conodonts in the upper Llandovery and lower Wenlock of the Paatsalu core, western Estonia. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Geology*, **55**, 128–155.

- HINTS, O., PARIS, F. & AL HAJRI, S. 2008a. Discovery of Late Ordovician scolecodonts from the Qusaiba-1 core hole, Arabian Peninsula, and its palaeobiogeographical implications. *In: 12th International Palynological Congress and 8th International Organisation of Palaeobotany Conference. Aug. 30 - Sept. 5, 2008. Abstract Volume. Bonn. Terra Nostra*, **2008(2)**, 117–118.
- HINTS, O., LI, J., TANG, P., YAN, K. 2008b. Biogeography of early Paleozoic scolecodont-bearing polychaetes: new data from South China and Tarim. *In: Hints, O., Ainsaar, L., Männik, P., Meidla, T. (eds). The Seventh Baltic Stratigraphical Conference. Abstracts and Field Guide*, p. 24. Geological Society of Estonia, Tallinn.
- HUTCHINGS, P. 1998. Biodiversity and functioning of polychaetes in benthic sediments. *Biodiversity and Conservation*, **7**, 1133–1145.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z. 1966. Polychaete jaw apparatuses from the Ordovician and Silurian of Poland and a comparison with modern forms. *Palaeontologia Polonica*, **16**, 1–152.
- LAUFELD, S. 1979. Biogeography of Ordovician, Silurian, and Devonian chitinozoans, 75–90. *In: GRAY, J. & BOUCOT, A.J. (eds). Historical biogeography, plate tectonics, & the changing environment. Oregon State University Press.*
- LEHNERT, O., FRÝDA, J., BUGGISCH, W., MUNNECKE, A., NÜTZEL, A., KRÍŽ, J. & MANDA, Š. 2007. $\delta^{13}\text{C}$ records across the late Silurian Lau event: New data from middle palaeo-latitudes of northern peri-Gondwana (Prague Basin, Czech Republic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **245**, 227–244.
- MÄNNIL, R. M. & ZASLAVSKAYA, N. M. 1985. Silurian polychaetes from the northern Siberia. *Trudy Instituta Geologii i Geofiziki SO AN SSSR*, **615**, 98–119 (in Russian).
- OLSGARD, F., BRETTERGARD, T. & HOLTHE, T. 2003. Polychaetes as surrogates for marine biodiversity: lower taxonomic resolution and indicator groups. *Biodiversity and Conservation*, **12**, 1033–1049.
- PAXTON, H. 2000. Eunicida. *In: BEESLEY, P. L., ROSS, G. J. B., GLASBY, C. J. (eds). Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora Echiura, Sipuncula. Melbourne: CSIRO Publishing.*
- PAXTON, H. 2006. Replacement of adult maxillary jaws in Eunicida (Polychaeta). *Scientia Marina*, **70S3**, 331–336.
- PAXTON, H. 2009. Phylogeny of Eunicida (Annelida) based on morphology of jaws. *Zoosymposia*, **2**, 241–264.
- PAXTON, H. & SAFARIK, M. 2008. Jaw growth and replacement in *Diopatra aciculata* (Annelida: Onuphidae). *The Beagle, Records of the Museum and Art Galleries of the Northern Territory*, **24**, 15–21.
- ROUSE, G. & FITZHUGH, K. 1994. Broadcasting fables: Is external fertilization really primitive? Sex, size, and larvae in sabellid polychaetes. *Zoologica Scripta*, **23**, 271–312.
- SHEEHAN, P. M. 2001. The Late Ordovician mass extinction. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **29**, 331–

- ŠNAJDR, M. 1951. On Errant Polychaeta from the Lower Paleozoic of Bohemia. *Sborník Ústředního ústavu geologického*, **18**, 241–292 (in Czech).
- SZANIAWSKI, H. 1970. Jaw apparatuses of the Ordovician and Silurian polychaetes from the Mielnik borehole. *Acta Palaeontologica Polonica*, **15**, 445–472.
- SZANIAWSKI, H. & IMAJIMA, M. 1996. Hartmaniellidae — living fossils among polychaetes. *Acta Palaeontologica Polonica*, **41**, 111–125.
- TAUGOURDEAU, P. 1968. Les scolécodontes du Siluro-Dévonien et du Carbonifère de sondages sahariens; stratigraphie-systématique. *Revue de l'Institut Français du Pétroleum*. **23**, 1219–1271.
- TAUGOURDEAU, P. 1976. The scolecodonts. *Biological Memoirs. Palaeopalynology Series*, **1**, 1–40.
- TAUGOURDEAU, P. 1978. Les scolécodontes dispersés. *Cahiers de Micropaléontologie*, **2**, 3–106.
- TONAROVÁ, P. 2008. Revision of *Kettnerites* Zebera, 1935 (Scolecodonta, Silurian of the Barrandian area, Czech Republic): preliminary results. *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B, Historia Naturalis*, **64**, 185–192.
- TONAROVÁ, P. 2010. Polychaete jaws in Silurian of the Prague Basin (Czech Republic). In: *The Third International Palaeontological Congress. Programme and Abstracts*, p. 379. London.
- THOMPSON, I. & JOHNSON, R. G. 1977. New fossil polychaete from Essex, Illinois. *Fieldiana, Geology*, **33**, 471–487.
- UNDERHAY, N. K. & WILLIAMS, H. S. 1995. Lower Ordovician scolecodonts from the Cow Head Group, western Newfoundland. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **32**, 895–901.
- WEBBY, B. D., COOPER, R. A., BERGSTRÖM, S. M. & PARIS, F. 2004. Stratigraphic Framework and Time Slices. In: WEBBY, B. D., PARIS, F., DROSER, M. L. & PERCIVAL, I. G. (eds). *The Great Ordovician Biodiversification Event*, pp. 41–47. Columbia University Press, New York.
- WHITTLE, R., GABBOTT, S., ALDRIDGE, R. & THERON, J. 2008. Late Ordovician (Hirnantian) scolecodont clusters from the Soom Shale Lagerstätte, South Africa. *Journal of Micropalaeontology*, **27**, 147–159.
- WILSON, W. H. 1991. Sexual reproductive modes in polychaetes: classification and diversity. *Bulletin of Marine Science*, **48**, 500–516.
- ŽEBERA, K. 1935. Les Conodontes et les Scolécodontes du Barrandien. *Bulletin international de l'Académie des Sciences de Bohême*, **36**, 88–96.

Figure captions

Fig. 1.

Occurrences of selected scolecodont-bearing polychaete genera in the Ordovician. The BugPlates software (www.geodynamics.no) was used for this 450 Ma palaeogeographic reconstruction. The left globe shows more cosmopolitan genera whereas the right one shows taxa that are characteristic to certain regions. Grey symbols represent uncertain identifications or an insignificant role of a particular taxon in well known assemblages (*Kettnerites* and *Incertae sedis* in Baltica and *Pteropelta* in Laurentia).

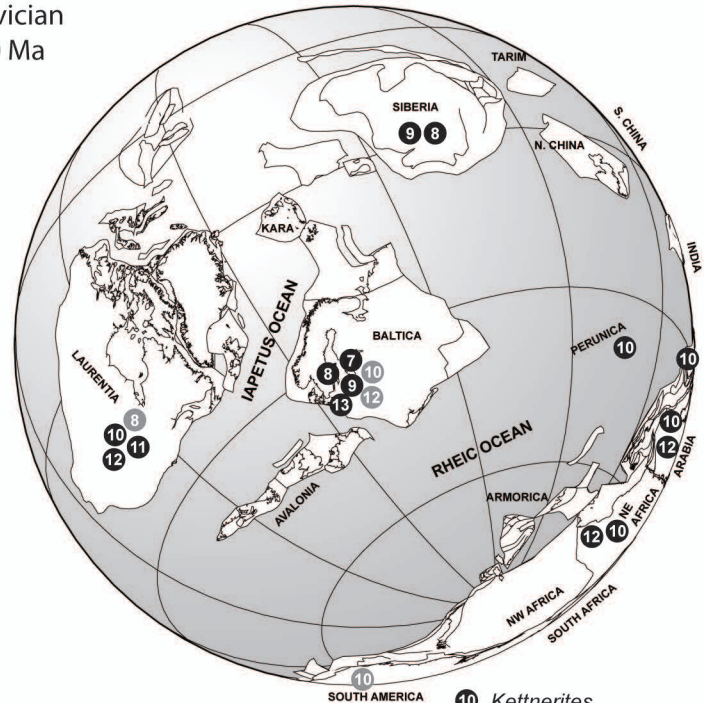
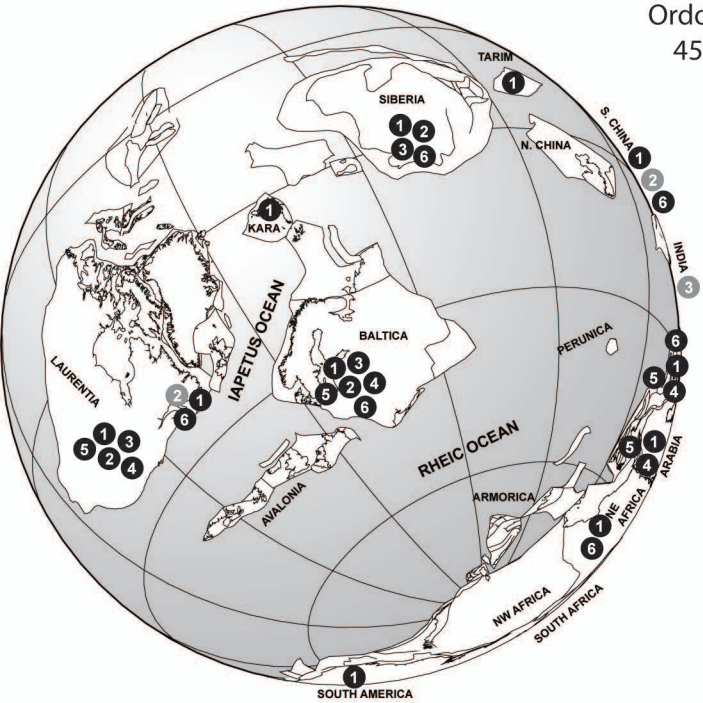
Fig. 2.

Occurrences of selected scolecodont-bearing polychaete genera in the Silurian. The BugPlates software (www.geodynamics.no) was used for this 425 Ma palaeogeographic reconstruction. Grey symbols represent uncertain identifications. Note that the key is partly different from that of Fig. 1.

Fig. 3.

Global genus-level diversity of Ordovician polychaetes, as based on the scolecodont record (modified from Hints & Eriksson 2007a).

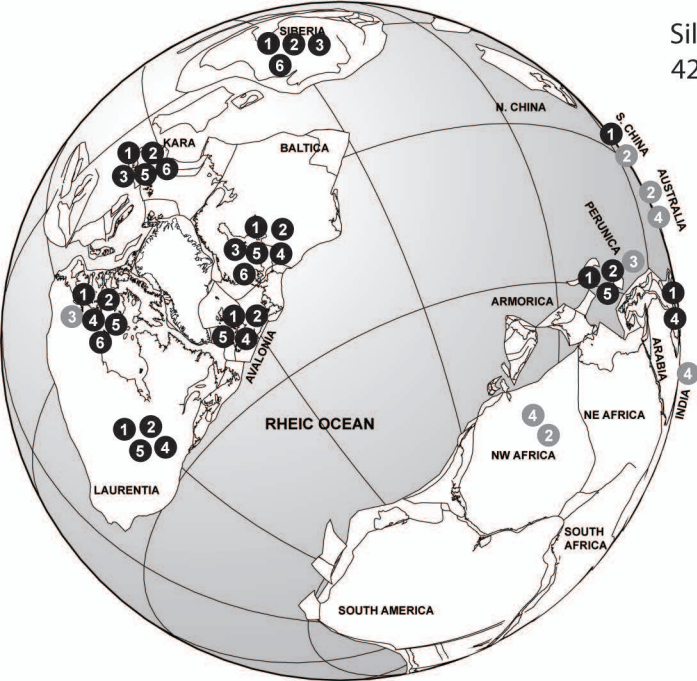
Ordovician
450 Ma



- 1 *Oeononites*
- 2 *Mochtyella*
- 3 *Ramphoprion*
- 4 *Atraktoprion*
- 5 *Kallopriion*
- 6 *Lunoprionella*

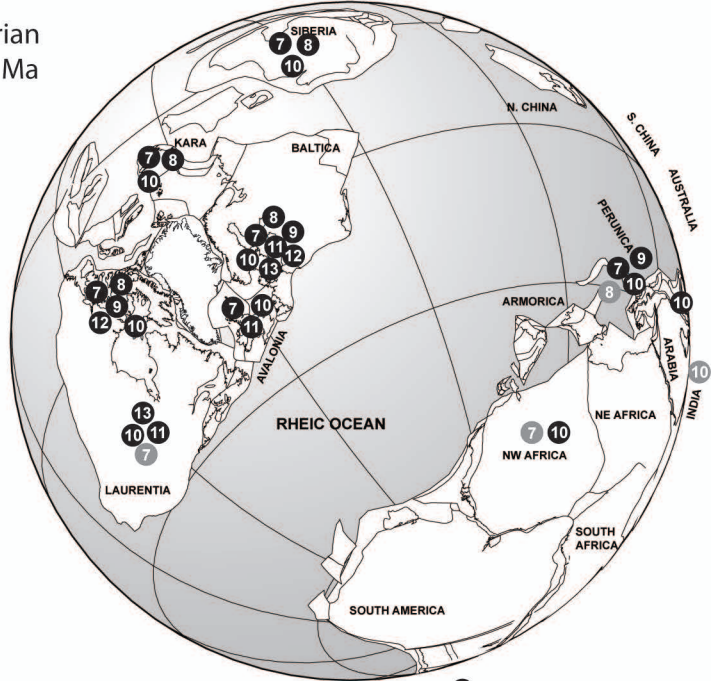
- 7 *Pistoprion*
- 8 *Pteropelta*
- 9 *Kozlowskiprion*
- 10 *Kettnerites*
- 11 *Hadoprion*
- 12 *Incertae sedis*
- 13 *Rhytiprion*

Silurian
425 Ma



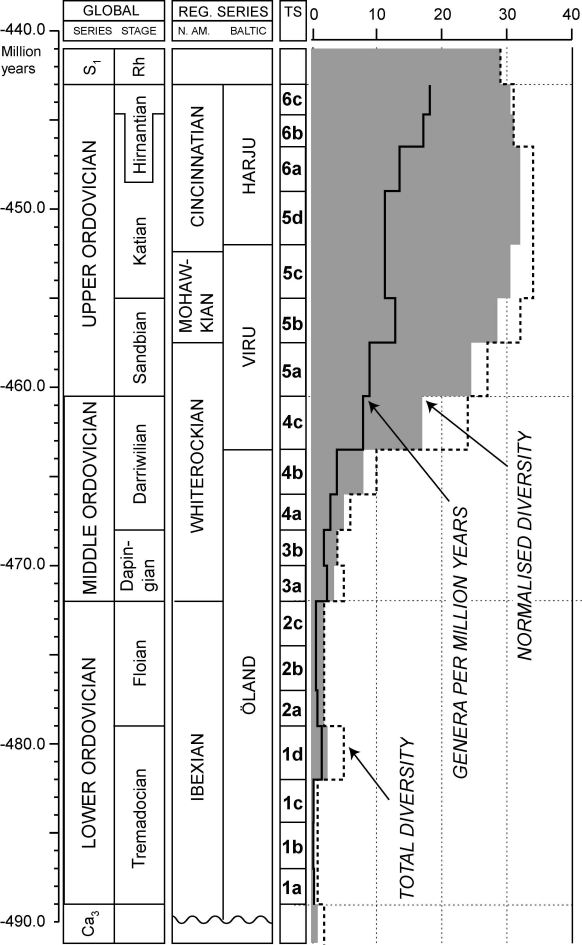
- 1 *Oeonites*
- 2 *Mochtyella*
- 3 *Xaniopriion*

- 4 *Atraktopriion*
- 5 *Kallopriion*
- 6 *Leptopriion*



- 7 *Pistopriion*
- 8 *Vistulella*
- 9 *Symmetropriion*

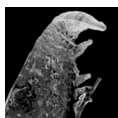
- 10 *Kettnerites*
- 11 *Hadopriion*
- 12 *Langeites*
- 13 *Rhytipriion*



Příloha III.

A jawed polychaete fauna from the late Ludlow Kozlowskii event interval in the Prague Basin (Czech Republic)

PETRA TONAROVÁ, MATS E. ERIKSSON & OLLE HINTS



This paper deals with a diverse fauna of polychaetes possessing jaws (= scolecodonts) from the late Silurian Kopanina Formation of the Prague Basin (Czech Republic). The most common genera are *Kettnerites*, *Oeonites* and *Pistoprion*; the entire collection contains at least 16 genera. This is in stark contrast to the four genera recorded from this region by previous authors. The fauna described shows great similarities with coeval ones reported from the Baltic area (Gotland and Estonia), Siberia, Arctic Canada and the British Isles. These new data thus extend the palaeobiogeographical and palaeolatitudinal distribution of several taxa, particularly at the genus but also the species level. The sampled interval embraces the Kozlowskii event and its effects on the polychaetes are briefly discussed. Although the collections are relatively small, particularly from post-event strata, a faunal reorganisation is apparent. The studied collection enabled the stratigraphical ranges of some taxa, including trespriionids and possibly polychaeturids, to be extended into the late Ludlow. One new species, “*Mochtyella*” *pragensis*, is described. • Key words: scolecodonts, palaeobiogeography, Kozlowskii/Lau event, Silurian, Ludlow, Kopanina Formation, Prague Basin.

TONAROVÁ, P., ERIKSSON, M.E. & HINTS, O. 2012. A jawed polychaete fauna from the late Ludlow Kozlowskii event interval in the Prague Basin (Czech Republic). *Bulletin of Geosciences* 87(3), xxx–xxx (6 figures). Czech Geological Survey, Prague. ISSN 1214-1119. Manuscript received September 19, 2011; accepted in revised form March 27, 2012; published online May 3, 2012; issued xxxxx xx, 2012.

Petra Tonarová, Institute of Geology and Palaeontology, Faculty of Science, Charles University, Albertov 6, 128 43 Prague 2, Czech Republic; Czech Geological Survey, Geologická 6, 152 00 Prague 5, petra.tonarova@geology.cz • Mats E. Eriksson, Department of Earth and Ecosystem Sciences, Lund University, Sölvegatan 12, SE-223 62 Lund, Sweden; Mats.Eriksson@geol.lu.se • Olle Hints, Institute of Geology at Tallinn University of Technology, Ehitajate 5, 19086 Tallinn, Estonia; Olle.Hints@gi.ee

Polychaete worms represent one of the most common components of benthic invertebrate faunas in the recent oceans and they have a world-wide distribution (e.g. Hutchings & Fauchald 2000). Except for their jaws (= scolecodonts), chaetae and their associated tubes and burrows, polychaetes do not fossilize well as they are composed of soft tissue that generally decomposes rapidly. The fossil record of polychaetes dates back to the middle Cambrian (Conway Morris 1979, 1985), but the oldest undoubted scolecodonts are recorded from the latest Cambrian strata (Williams *et al.* 1999). Similarly as in modern-day oceans most Palaeozoic jaw-bearing polychaetes belong to the order Eunicida, representatives of which today live as infaunal burrowers, epifaunal crawlers, tube builders or inhabit reefs and reef-like structures (e.g. Paxton 2000). Just as their mode of life is variable, eunicidan feeding strategies are also diverse: carnivorous, herbivorous, omnivorous scavengers; some taxa use their jaws to excavate into coral frameworks and are thus efficient bioeroders (Paxton 2000). Similar

modes of life and feeding strategies are expected also in deep time and their inferred behaviour may aid in reconstructing and understanding palaeoenvironments.

The complex eunicidan jaw apparatuses consist of a pair of ventral mandibles and a multi-element dorsal maxillary apparatus (e.g. Kielan-Jaworowska 1966, Szaniawski 1996). The maxillae are by convention numbered from posterior to anterior with an “M” and successive Roman numerals: MI–MVI. The paired maxillae are referred to left and right when viewed from the dorsal side. Their composition of resistant organic matter (scleroproteins) and hardening by various metals or other minerals (Michel & DeVillez 1978) add to their fossilization potential.

Only a few reports have been published on Silurian scolecodonts from the Prague Basin (Žebera 1935, Bouček 1941, Šnajdr 1951, Tonarová 2008). One aim of the present paper is to compare results from historical collections, based on specimens preserved on bedding plane surfaces, with new samples from which scolecodonts were recovered

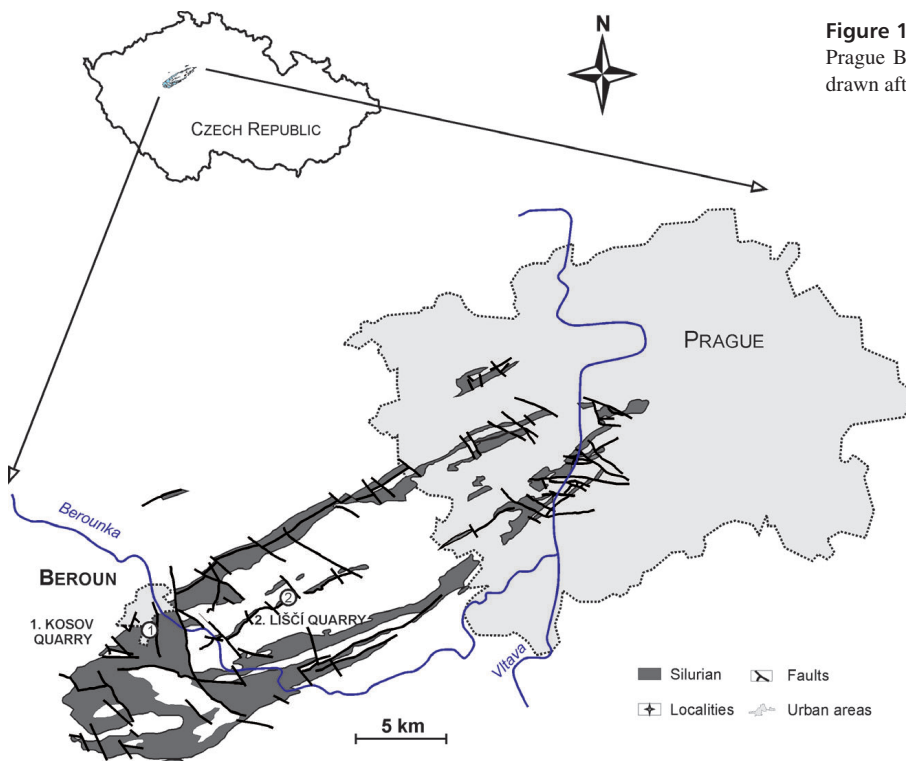


Figure 1. Simplified map of the Silurian rocks of the Prague Basin with localities of interest indicated (re-drawn after Havlíček & Štorch 1990).

through acid digestion. As in the previous studies, the Ludfordian Kopanina Formation of the Liščí and Kosov quarries, Prague Basin, Czech Republic, was sampled. The stratigraphical interval spans the *Neocucullograptus kozlowskii* and *Pseudomonoclimacis latilobus*–*Slovino-graptus balticus* graptolite biozones, thus also embracing the Kozlowskii event. Being the first account of a diverse scolecodont assemblage from Perunica, this work provides important information on the distribution, taxonomic composition and biogeography of Silurian polychaetes.

Geological background

The Prague Basin was defined by Havlíček (1981, 1982) for the Ordovician to Middle Devonian deposits situated between Prague and Pilsen. The study of these commonly richly fossiliferous rocks commenced more than 150 years ago (for summary see Chlupáč *et al.* 1998), which makes it one of the best studied early Palaeozoic basins. The entire Silurian succession is non-metamorphosed, with rich and diverse benthic and pelagic fossil faunas. It is confined, together with Devonian deposits, to the central part of the present synclinorium of the Prague Basin (Fig. 1). The gradual synsedimentary deformation accompanied by the strong submarine volcanism that culminated during the late Wenlock and early Ludlow, formed the character of the basin (Kříž 1991). The volcanoclastic accumulations gave rise to submarine elevations and also to an emergent island

surrounded by shallow-water bioclastic limestone (Horný 1955, 1962; Kříž 1991). In general, the Silurian deposits originated in a relatively shallow, warm-water environment within the subtropical climatic zone (Kříž 1991, Štorch *et al.* 2006).

The present study is focused on a succession of the Kopanina Formation (late Ludlow) that is composed of cephalopod and brachiopod-rich limestones, dark platy micritic and biomicritic limestone, calcareous shale, tuffaceous limestones, and calcareous tuffs (Horný 1955; Kůkal 1955a, b; Kříž 1991, 1992; Ferretti & Kříž 1995; Čáp 2002; Čáp *et al.* 2003). This succession has recently been investigated for graptolite biostratigraphy (Štorch 1995) and the Kozlowskii event (Manda & Kříž 2006, Lehnert *et al.* 2007, Manda *et al.* 2012).

The Kosov and Liščí quarries were chosen for this study on the basis of previous reports on scolecodonts by Žebera (1935) and Šnajdr (1951). The latter author described the Liščí Quarry as the richest locality for scolecodonts in the Prague Basin, even though he dealt only with shales from the upper part of the Kopanina Formation. The localities and regional history of scolecodont research are briefly described below.

The Kosov Quarry

The Kosov Quarry is situated in the western segment of the Prague Basin (*sensu* Kříž 1991) approximately 1.5 km

southwest of the city of Beroun (see Fig. 1), on the north-western slope of the Kosov Hill (= “Dlouhá hora”). The sequence of Silurian rocks exposed in this quarry starts with the Motol Formation (Wenlock Series, middle Sheinwoodian) and reaches the middle part of the Přídolí Formation (Přídolí Series) (Horný 1955, Kříž 1992).

The studied section (49° 56′ 22.0″ N, 14° 03′ 16.2″ E, Fig. 2A) is situated on the second level of the southern part of the Kosov Quarry area. Detailed information on this exposure is provided by Kříž (1992), Štorch (1995) and Lehnert *et al.* (2007, p. 233, figs 4–6), who documented fossil groups such as graptolites and conodonts, facies architecture and the stable isotope ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$) record. The studied scolecodont samples derive from beds 2 to 19 *sensu* Lehnert *et al.* (2007). The upper part of the Kopanina Formation (Ludfordian Stage) exposed in this section corresponds to the *N. kozłowskii* and *P. latilobus*–*S. balticus* graptolite biozones. By comparison, Šnajdr’s (1951) scolecodont samples were collected from several shale beds within the *P. latilobus*–*S. balticus* and *Pristiograptus fragmentalis* biozones.

Unfortunately, conodonts are represented mainly by long-ranging coniform taxa, with the exception of bed 10, in which the index species *Polygnathoides siluricus* is present (Lehnert *et al.* 2007; L. Slavík, Prague, personal communication 2010). The lower part of the section represents relatively deeper-water settings of the transition from the lower slope of the Kosov volcanic complex to the basin. It is composed of deep-water shales, tuffitic shales and black spiculitic mud- to wackestone. Upwards through the section the shale content decreases and the environment becomes relatively shallower with strata represented by bioclastic wackestone and packestone (Lehnert *et al.* 2007). The trends in changes of the environment are supported also by previous macrofaunal studies (*e.g.* Kříž 1992).

The Liščí Quarry

The Liščí Quarry (Fig. 1) is situated in the central segment of the Silurian sedimentary area of the Barrandian (*sensu* Kříž 1991) and it is a component of the “Amerika anticline” (Svoboda & Prantl 1954). The quarry is situated approximately 2 km northwest of Karlštejn Castle and about 2 km west of the Mořina village. The quarry and its surroundings have been studied since the first half of 20th century (for details see Horný 1955; Kříž 1986, 2008, and references therein). This locality is one of the richest in terms of Silurian fossils from the Prague Basin with more than 200 species hitherto reported (Kříž 2008). The Kopanina Formation exposed in the quarry comprises several lithotypes varying in the amount of tuffite material, colour and proportion of bioclasts (Kukal 1955b, Mikuláš *et al.* 2003).

The studied section (49° 57′ 18″ N, 14° 10′ 23″ E) is located in the north-western part of the quarry. The scolecodont samples derive from eight levels representing the upper part of the *P. siluricus* conodont Zone (L. Slavík, Prague, personal communication 2010), corresponding to the *Acanthalomina minuta* Community (Horný 1955). The rocks are predominantly bioclastic light to dark grey wackestone and packestone with intercalations of grey tuffitic shale (see simplified profile in Fig. 2B).

Material and methods

Twenty-six samples were processed in the palynological laboratory of the Faculty of Science, Charles University in Prague. All samples yielded scolecodonts, sometimes accompanied also by chitinozoans, sponge spicules, brachiopods, graptolites and unidentifiable organic fragments. The weight of the initial bulk samples varied from 200 to 1000 g. Generally only up to 200 g was dissolved using a methodology similar to that described in detail by Kielan-Jaworowska (1966), but with an acetic acid concentration of 5%. Sample processing took approximately one month, including changing of acid and sieving the samples every week. Particularly resistant samples were subsequently treated with 20% hydrochloric and 30% hydrofluoric acid. After digestion the residue was gently rinsed through a 50 μm sieve. Finally, the wet samples were hand-picked from Petri dishes under a stereomicroscope, using a micropipette or an eyelash. Some specimens still had to be cleaned in hydrogen peroxide or hydrofluoric acid depending on the character of adherent particles. The specimens are stored in small plastic containers filled with glycerine and a drop of formaldehyde to prevent mould growth.

The specimens were photographed using a Scanning Electron Microscope (SEM): a JEOL JSM-6380 at the Institute of Geology and Palaeontology (Charles University in Prague), Hitachi S-3400N at the Department of Earth and Ecosystem Sciences (Lund University) and Zeiss EVO MA15 at the Institute of Geology (Tallinn University of Technology). Additional photographs were taken with a digital camera attached to a Nikon AZ100 light microscope in Tallinn. All samples are stored in the collections of the Czech Geological Survey under numbers PT1 to PT27. Scolecodont descriptive terminology follows that of Kielan-Jaworowska (1966).

Scolecodonts from the Prague Basin

Previous records

The first, but also the most disputable, remark on the occurrence of scolecodonts in the Prague Basin is that by Perner

(1894). He found a “conodont”, *Prioniodus barrandei* Perner, 1894, in the Silurian rocks of the “Lapworth Colony”, subsequently correlated with the Telychian *Streptograptus crispus* graptolite Biozone by Štorch (1994). Perner supposed that his specimen was of polychaete affinity and noted its resemblance to the extant genus *Staurocephalus* Grube, 1855. He used the designation “conodont” merely because the term scolecodont was not coined until considerably later, by Croneis & Scott (1933). Žebera (1935) who probably had this material at his disposal, later interpreted the specimen as a conodont and compared it to his species *Prioniodus perneri* Žebera, 1935. Although this interpretation most probably was correct the type material of *P. barrandei* cannot be located at present, thus further re-evaluation is not possible.

The first detailed study of scolecodonts was by Žebera (1935), who sampled three Silurian localities exposing strata of the *P. latilobus*–*S. balticus* and *N. ultimus* graptolite biozones. Žebera recovered more than 150 specimens and established nine new species: *Arabellites perneri*, *A. angustidens*, *A. innaequidens*, *A. kettneri*, *Ebetallites ancoraeformis*, *Kettnerites kosoviensis*, *K. depressus*, *Pernerites giganteus* and *Pronereites naviculiformis*. The most common species in the collection is the one he assigned to *A. perneri*, followed by *Pernerites amplus* (the latter was, however, not mentioned in his published paper). The labels in the collection seem to have been prepared for further work that was never completed. Some of the specimens from the Amerika quarries (Liščí Quarry, Mořina area) are closely similar to *A. perneri* but were designated *K. kosoviensis*, indicating that Žebera intended such a reassignment. The collection of Žebera (1935) is housed in the Institute of Geology and Palaeontology, Charles University in Prague under the numbers IGP coll. Žebera 1–154 (not all specimens are present) and at the National Museum in Prague under the number 28368.

Šnajdr (1951) reassigned most of Žebera’s taxa to *Kettnerites kosoviensis* Žebera, 1935. The main reason for this was that Šnajdr considered their differences to reflect intraspecific variability. Using the approach of Bergman (1989), the Šnajdr collection would consist of two or three species of *Kettnerites* but the preservation of the specimens does not allow more detailed assessment. The two remaining species of Žebera, *Ebetallites ancoraeformis* and *Pernerites giganteus*, together with *Ildraines? budňanensis* Šnajdr, 1951, are of non-paulinitid affinity and need taxonomic revision. Šnajdr obviously was aware that additional species occurred in the samples but left them in open nomenclature or undescribed until it would be possible to match them to apparatus-based species. He worked mainly with specimens that were preserved in associated clusters on the bedding plane surfaces, in order to determine what different types of elements were included in one species.

Šnajdr (1951) also emended the diagnosis of *Kettnerites* Žebera, 1935. Unfortunately his study did not include examination of Žebera’s original collection but instead he supported the results on his own extensive collections, which consist of several thousand bedding plane specimens from the same stratigraphical interval. Less than one hundred of these specimens belong to genera other than *Kettnerites*, but their proper determination is complicated due to their poor preservation.

The collection of Šnajdr (1951) is presently housed at the National Museum in Prague under collection numbers 32921, 32984 and 32983. For additional information on the historical collections, see Tonarová (2008).

Žebera (1935) and Šnajdr (1951) did not dissolve rocks from the Prague Basin for the recovery of isolated jaws, which generally are essential for accurate taxonomic determination. Despite the remarkable amount of material gathered, the bedding plane specimens are commonly compacted and/or cracked which obviously hampers identification. An attempt by the present authors at dissolving slabs with visible scolecodonts yielded residues with only poorly preserved, usually fragmentary, specimens of little taxonomic value. Therefore, different lithologies and stratigraphical intervals were chosen for this study.

The lower diversity recorded from shale levels in the Prague Basin compared to most of the limestone digested in this study (see below) most likely result from differences in environmental, depositional and/or taphonomical factors, however, the precise interrelationship of which remains to be addressed more closely in the future.

The polychaete fauna of the Kopanina Formation

The new collection comes mainly from the *N. kozłowski* and *P. latilobus*–*S. balticus* graptolite biozones. Unlike the previous shale samples of Žebera and Šnajdr, we have focused on limestones in order to recover more three-dimensionally preserved specimens. Altogether the studied collection contains several thousand scolecodonts, including approximately 1100 first and second maxillae. In addition, eight fused jaws and/or semi-articulated tiny maxillary apparatuses (some possibly juveniles) were recovered. Twenty-five different species were identified, not including several unknown jaws that at the present time cannot be reconstructed into apparatuses due to their insufficient number and/or poor preservation. This particularly concerns forms with placognath type apparatuses. The apparatus reconstructions of placognaths are often complicated since different taxa may have certain elements in the apparatus that are virtually indistinguishable. Thus, the actual number of species is estimated to exceed 25.

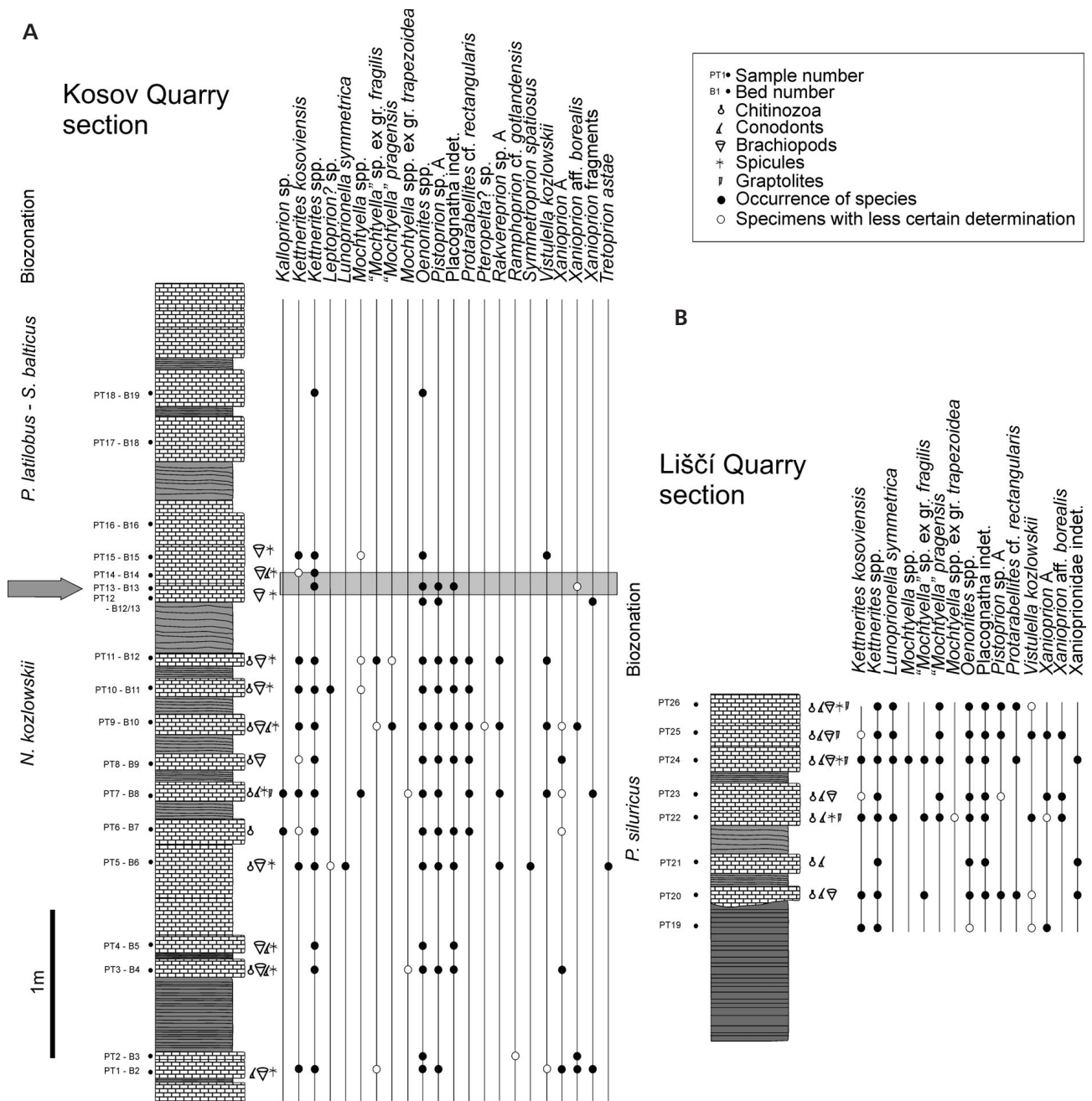


Figure 2. Distribution of scolecodonts in the Kosov and Liščí quarries. • A – the Kosov Quarry section; the lithological column, including bed numbers (B2, etc.), follows Lehnert *et al.* (2007). Arrow pointing to the Kozlowskii event and beginning of the $\delta^{13}\text{C}$ excursion. • B – the Liščí Quarry section.

The yield reaches approximately 800 posterior maxillae per kg of rock in the richest sample (PT7), and ranges from 10 to 400 per kg in other productive samples. These are similar or slightly lower numbers than generally reported from the Silurian of Baltica (*e.g.*, Eriksson *et al.* 2004, Hints *et al.* 2006).

The fauna is dominated by polychaetaspids and paulinitids, followed by mochttyellids and xanioprionids. Ramphoprionids are less common, and only rare specimens

of tetraprionids, kalloprionids, symmetropriionids and tretoprionids have been found. The polychaete fauna of both quarries is, with few exceptions, closely similar. In the Kosov Quarry the diversity is slightly higher and includes representatives of *Kalloprion* Kielan-Jaworowska, 1962, *Leptoprion* Kielan-Jaworowska, 1966, *Rakverprion* Mierzejewski, 1978 and *Symmetropriion* Kielan-Jaworowska, 1966 that were not recorded in the Liščí Quarry. This could, however, be attributed also to the

greater stratigraphical extent of sampled strata (and more samples) in the former section. The uppermost part of the Kosov Quarry section is composed of gravity flow sediments that yielded only fragmentary scolecodonts, of which only *Kettnerites* Žebera, 1935 and *Oeononites* Hinde, 1879 could be identified. The preservation in general is better in Liščí Quarry due to lithologies and/or post-depositional conditions that apparently did not cause flattening and deformation of the specimens. Similarly, conodonts including both platform and coniform forms are better preserved and more abundant in Liščí Quarry. The distribution of taxa is shown in Fig. 2 and selected characteristic forms are illustrated in Figs 3–6. Individual taxa are discussed further below.

The Kozlowskii/Lau event and its influence on the polychaete faunas

The Ludfordian (late Silurian) environmental and biological crisis known as Lau and/or Kozlowskii event (for Lau and Kozlowskii event correlation problems, see Manda *et al.* 2012 and references therein) has received increasing attention since the introduction of the Lau event by Jeppsson (1993) and Kozlowskii event by Urbanek (1993). This is not surprising considering that the event is associated with the largest positive carbon isotope excursion of the Phanerozoic (Lehnert *et al.* 2003, Munnecke *et al.* 2003), dramatic faunal turnovers (see summary in Jeppsson & Aldridge 2000, Calner 2008) and a collapse of the marine ecosystem (Calner 2005). Profound biotic changes have been recorded, *e.g.*, among conodonts (Jeppsson & Aldridge 2000), acritarchs (Stricanne *et al.* 2006), graptolites (Urbanek 1993, Štorch 1995, Melchin *et al.* 1998, Manda *et al.* 2012), cephalopods (Manda 2008) and fish (Eriksson *et al.* 2009). Barrick *et al.* (2010, p. 32), on the other hand, recorded “normal ecological adjustments to environmental changes” rather than major extinctions and ecosystem collapse, although, as noted by those authors, based on limited faunal data. Similarly Slavík *et al.* (2010) recorded moderate changes in the conodont fauna of the Prague Basin, incomparable to those changes recorded in Gotland, Sweden, or Australia. According to Manda & Kříž (2006) also pelagic orthocerids and the nektonic *Ceratiocaris* passed unaffected through the critical interval.

Jeppsson & Aldridge (2000, p. 1144), referring to Bergman (1989), were the first ones to interpret changes in polychaete faunas as a response to Lau event. Bergman (1989) recorded gradual faunal changes in the Hemse-Eke interval on Gotland. Later, Eriksson *et al.* (2004) concluded that approximately one-third of the polychaete taxa on Gotland went extinct during the event and also reported some lineages with Lazarus gaps. Eriksson & Frisk (2011) noted that the environmental changes linked to the Lau

event did not seem to have affected polychaetes as profoundly as planktic and nektic organisms such as graptolites, fish and conodonts.

In this study only the Kosov Quarry section records the event interval (Fig. 2, Manda *et al.* 2012). With the beginning of the carbon isotope excursion (based on $\delta^{13}\text{C}$ data of Lehnert *et al.* 2007) the number of polychaete genera decreases from 15 to 4, and only *Kettnerites* spp., *Oeononites* spp. and *Vistulella kozlowskii* Kielan-Jaworowska, 1961 were recorded in the beds above the LAD of *N. kozlowskii* in bed No. 15. In overlying strata only *Kettnerites* spp. and *Oeononites* spp. occur (Fig. 2A), which indicates a dramatic decrease in polychaete diversity across the event. However, it should be kept in mind that the studied succession is stratigraphically restricted and only a limited number of samples represent post-event strata (including the graptolite recovery interval of the Kozlowskii event *sensu* Manda *et al.* 2012). Moreover, those latter few samples come from gravity flow deposits (turbidites or tempestites according to Lehnert *et al.* 2007), where only fragmentary scolecodonts (*Kettnerites* spp. and *Oeononites* spp.) were found. Thus, it cannot be excluded that the lack or rarity of scolecodonts in these beds represents a taphonomical bias.

Nonetheless, *K. kosoviensis* re-appears at least in the shale above this interval, indicating an uninterrupted range through the entire succession, or a reintroduction once environmental conditions stabilized. In addition, some species (*e.g.*, *Protarabellites rectangularis* Eriksson, 2001, *Kettnerites sisyphe* Bergman, 1989, various species of *Oeononites*) have been reported from stratigraphically younger beds elsewhere (Hints 1998, Eriksson 2001), showing that they did not become extinct. On the other hand, *Pistoprion* Kielan-Jaworowska, 1966, which is very common in pre-event strata, has not been reported from the latest Silurian or Devonian (except for a questionable identification by Jansonius & Craig 1972). Although our data suggest a faunal reorganisation, it is obvious that detailed, high resolution studies, preferably also from different regions, are needed in order to resolve precisely how the Kozlowskii/Lau event affected polychaetes.

Palaeobiogeographical significance

Several new reports on Silurian scolecodonts have been published over the last few decades: for an overview, see Eriksson *et al.* (2004). More recently, Hints & Eriksson (2007a, b) and Eriksson *et al.* (in press) discussed the biogeographical patterns of Silurian (and Ordovician) polychaete genera, stressing a strong sampling bias: the majority of the material comes from Baltica, especially Sweden and Estonia, as well as from erratic boulders found in Poland. Some data derive also from Avalonia and Laurentia,

whereas the Gondwanan realm is scarcely studied. Therefore the collection from the Prague Basin described herein, representing a part of the peri-Gondwanan microcontinent Perunica (Havlíček *et al.* 1994), is important for understanding the global biogeographical patterns of polychaetes during the Silurian.

The previously known Silurian polychaete assemblages (Eriksson *et al.* 2004; Hints & Eriksson 2007a, b; Eriksson *et al.* in press) are generally similar to those of the Late Ordovician. They are commonly dominated by polychaetaspids, paulinitids and mochtlyellids (*e.g.*, *Oeonites*; *Kettnerites*; *Mochtyella* Kielan-Jaworowska, 1961; *Pistoprion*; *Vistulella* Kielan-Jaworowska, 1961), whereas ramphoprionids, atraktoprionids, kalloprionids, symmetropionids and others may also be present, albeit generally considerably less abundantly. Some genera, for instance *Symmetroprion*, *Skalenoprion* Kielan-Jaworowska, 1966, *Langeites* Kielan-Jaworowska, 1966 and *Lanceolatites* Bergman, 1987 occur primarily in the Silurian, and only a few taxa typical of the Ordovician, such as polychaeturids in the Baltic faunas, are rare or missing in the Silurian. Previous reports on the palaeobiogeography of polychaetes have shown that they, like most other groups of fossils (*e.g.* Armstrong & Owen 2002), display a decrease in endemism from the Ordovician to the Silurian (Hints & Eriksson 2007a, b; Eriksson *et al.* in press).

The late Silurian Prague Basin fauna is characterized by an overall dominance of paulinitids, polychaetaspids and mochtlyellids, which is consistent with the most abundant and diverse families in Baltica (Eriksson *et al.* 2004, Eriksson 2006). It is noteworthy that none of the genera identified appears to be endemic to the Prague Basin. However, several taxa that are common elsewhere, particularly in Baltica, were not recorded in the studied collection. For instance, paulinitids are represented only by *Kettnerites*, whereas additional genera are reported from approximately coeval strata from other regions (Bergman 1989, Eriksson *et al.* 2004). Similarly, *Kozłowskioprion* Kielan-Jaworowska, 1966 and other polychaetaspid genera (except for *Oeonites*) known from Gotland (Eriksson 1997, 1998) have not been recorded in the Prague Basin thus far. A particular feature of the present collections is also the scarcity of atraktoprionids and skalenoprionids, both of which are sometimes abundant in the Baltic region (*e.g.*, Eriksson 2006; note, however, that a few atraktoprionid jaws were recorded in Šnajdr's bedding plane collections). The relatively lower diversity, compared to Baltic faunas, can probably be attributed to the limited size and restricted stratigraphical and environmental range of the Bohemian collections. Additional genera, also in common with other regions, will most likely be recorded when more material becomes available.

Notwithstanding this, the present collection represents the most diverse Silurian polychaete fauna from Gondwana/peri-Gondwana and several families (and genera) are

identified from this area for the first time. These include symmetropionids, tetraprionids, tetroprionids and ramphoprionids. Eriksson (2002) noted that ramphoprionids were not recorded from Gondwana and peripheral areas and that their known occurrences indicated that they were confined to near equatorial latitudes during the Silurian. The new Prague Basin findings of *Protarabellites* Stauffer, 1933 and *Ramphoprion* Kielan-Jaworowska, 1962 extend the distribution of ramphoprionids and reveal additional faunal similarities with Baltica.

Similarities of the Bohemian faunas with those known from Baltica, Laurentia and Siberia are noted also at the species level. Findings of *Pistoprion* sp. A, *Vistulella kozłowskii*, *Symmetroprion spatiosus* (Hinde, 1882), *Ramphoprion* cf. *gotlandensis* Eriksson, 2001, *Protarabellites* cf. *rectangularis* Eriksson, 2001 and *Kettnerites* cf. *sisyphi* suggest a wide, possibly cosmopolitan, distribution of these species in the late Silurian. Other species recorded previously from the Baltic region only (*e.g.*, *Tretoprion astae* Hints, 1999) appear now to have had a wider distribution.

In most palaeogeographical reconstructions there is an agreement that Baltica and Laurentia (Laurussia) were located close to the palaeoequator during the late Silurian and represented by tropical to subtropical environments (*e.g.* Torsvik *et al.* 1992, Cocks & Torsvik 2002). The position of Perunica is less well constrained, but according to Tait *et al.* (1997), Cocks & Torsvik (2002) and Fatka & Mergl (2009) it was situated in more temperate climates in the peri-Gondwanan area at ca 30° S. Havlíček (1999) argued, based on benthic faunas (brachiopods, trilobites and other fossils), that Perunica was much closer to Baltica than any other region of Gondwana, specifying its position to the northeastern corner of peri-Gondwana. A similar palaeogeographic scenario is suggested from the faunal distribution of nautiloid cephalopods (Stridsberg 1985; Stridsberg & Turek 1997; Manda 2007, 2008; Turek & Manda 2011) and particularly shallow water bivalves (Kříž 1999, 2008). This study also supports close faunal links between Perunica and Baltica and, at least for jawed polychaetes, there seem to have been few climatic or other palaeobiogeographical barriers between these palaeocontinents. Moreover, the new Bohemian collection corroborates the idea of most polychaete genera and many species being geographically wide spread during the Silurian (Hints & Eriksson 2007a, b; Eriksson *et al.* in press).

Systematic palaeontology

Phylum Annelida Lamarck, 1809

Class Polychaeta Grube, 1850

Order Eunicida Dales, 1963

Superfamily Eunicea Grube, 1852

Family Mochtlyellidae Kielan-Jaworowska, 1966

Genus *Mochtyella* Kielan-Jaworowska, 1961

Type species. – *Mochtyella cristata* Kielan-Jaworowska, 1961.

“*Mochtyella*” *pragensis* sp. nov.

Figure 3A–S

Holotype. – Right MI (Fig. 3C, D), from sample PT23, specimen number PT27.1, Liščí Quarry.

Type horizon and locality. – Liščí Quarry, Prague Basin, Kopanina Formation, Ludfordian (upper Silurian).

Material. – 12 right MI, 13 left MI.

Etymology. – The specific name refers to the Prague Basin, the location of the species.

Diagnosis. – “*Mochtyella*” *pragensis* is tentatively assigned to *Mochtyella* but differs from the typical species of the genus by its characteristically fragile maxillae, which are similar to those of *M. fragilis* and *M. grazynae*. It differs from *M. fragilis* in having longer, more prominent and more anteriorly placed second ridge in right MI, and posteriorly protruding laeobasal ridge in left MI. “*M.*” *pragensis* differs from *M. grazynae* also in having anteriorly curved main ridges instead of straight ones.

Description. – Both first maxillae are compound jaws of approximately the same length. Except for the black or dark brown denticulated ridges the jaws are almost translucent, composed of yellowish-brown thin membrane.

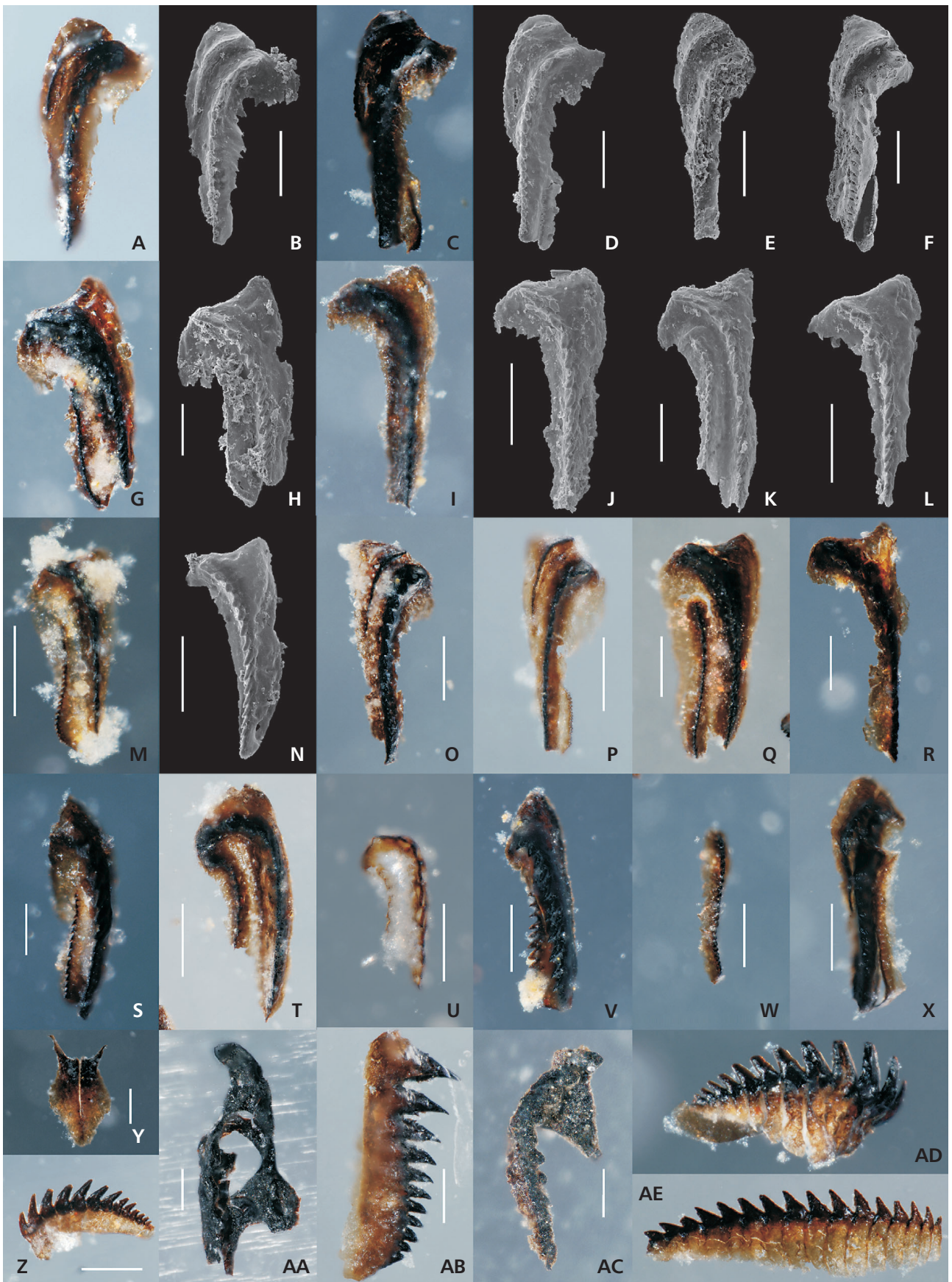
Right MI is longitudinally elongated and provided with three denticulated ridges, with a typically cordate anterior part. The length is 280–410 μm , the width 110–150 μm (0.3–0.5 of jaw length). In dorsal view the

anterior part of the main ridge is almost right-angled. It is composed of 15 to 18 denticles, gradually decreasing in size posteriorly. The second ridge encompasses the left anterior part of the main ridge, forming a semi-arch, ending almost in the middle of the jaw. Its length is 80–220 μm (0.4–0.6 of jaw length). The denticulated basal ridge is situated on the right side of the main ridge but is quite commonly broken off. It is straight, parallel with the posterior part of the main ridge. Its length is 80–115 μm (0.3 of jaw length). In ventral view there is a gaping pulp cavity with three ridges that are distinctly separated.

Left MI is longitudinally elongated with two denticulated ridges, sometimes accompanied by a secondary ridge. The overall shape is suboval, in the anterior part almost rectangular. The length is 285–450 μm , the width 110–225 μm (0.3–0.5 of jaw length). The main ridge is composed of 14 to 17 denticles, decreasing in size posteriorly. In dorsal view the main ridge is in the anterior part almost right-angled. The laeobasal ridge is attached to the left side of the main ridge. It is straight, parallel to the posterior part of the main ridge, filling the space delimited by the flexure, and ending a little beyond the main ridge. The length of the laeobasal ridge is 154–290 μm (0.4–0.6 of jaw length). The length of the second ridge, if present, is 123–154 μm (0.35–0.4 of jaw length). In ventral view there is a gaping pulp cavity, noticeably subdivided into two parts (main and laeobasal ridge).

Remarks. – This species belongs to the same group of taxa as *M. fragilis* Szaniawski, 1970 and *M. grazynae* Mierzejewski, 1978. The outline of their jaws, characteristic laeobasal ridges, and the “fragile” form of the jaws differ from those of typical *Mochtyella* (including the type species *M. cristata* and also *M. polonica*), suggesting that they may represent a separate mochtyellid genus. Since the latter still awaits formal description, we assign the new species to “*Mochtyella*”.

Figure 3. Light microscopy images of selected scolecodonts showing the colours and thin membranes, to be compared with SEM micrographs. All specimens are in dorsal view, except possibly Z, AB, AD and AE, that may be in lateral view. Scale bars correspond to 100 μm . • A–S – “*Mochtyella*” *pragensis* n. sp. A, B – right MI No. PT27.2 from sample PT23, Liščí Quarry. C, D – right MI No. PT27.1 (holotype) from sample PT23, Liščí Q. E – right MI No. PT23E.1 from sample PT23, Liščí Q. F – right MI No. PT22H.1 from sample PT22, Liščí Q. G, H – same specimen, left MI No. PT27.3 from sample PT22, Liščí Q. I, J – left MI with broken laeobasal ridge (=lb ridge) No. PT27.4 from sample PT22, Liščí Q. K – left MI No. PT27.5 from sample PT22, Liščí Q. L – left MI with broken lb ridge No. PT27.6 from sample PT22, Liščí Q. M – left MI No. PT26D.1 from sample PT26, Liščí Q. N – left MI with broken lb ridge No. PT27.7 from sample PT22, Liščí Q. O – right MI No. PT24D.1 from sample PT24, Liščí Q. P – right MI No. PT25G.1 from sample PT25, Liščí Q. Q – left MI No. PT25G.2 from sample PT25, Liščí Q. R – left MI with broken lb ridge No. PT24D.2 from sample PT24, Liščí Q. S – left MI No. PT22F.1 from sample PT22, Liščí Q. • T, U – *Mochtyella* sp. ex gr. *fragilis* Szaniawski, 1970. T – left MI No. PT25G.5 from sample PT25, Liščí Q. U – left MI No. PT24D.3 from sample PT24, Liščí Q. • V – *Mochtyella* sp. ex gr. *trapezoidea* Kielan-Jaworowska, 1966, left MI No. PT22F.2 from sample PT22, Liščí Q. • W, X – *Vistulella kozłowskii* Kielan-Jaworowska, 1961. W – broken piece No. PT22F.3 from sample PT22, Liščí Q. X – part of an apparatus No. PT25G.3 from sample PT25, Liščí Q. • Y – carriers of a polychaetaspid No. PT26A.1 from sample PT26, Liščí Q. • Z – *Lunoprionella symmetrica* Eisenack, 1975, No. PT24D.4 from sample PT24, Liščí Q. • AA – *Leptoprion?* sp., right MI No. PT10B.1 from sample PT10, Kosov Q. • AB – *Rakverepriion* sp. A?, basal plate No. PT25G.4 from sample PT25, Liščí Q. • AC – *Tretoprion astae* Hints, 1999, right MI No. PT5D.1 from sample PT5, Kosov Q. • AD, AE – *Lunoprionella symmetrica* Eisenack, 1975. AD – No. PT26D.2 from sample PT26, Liščí Q. AE – No. PT25G.6 from sample PT25, Liščí Q.



“*Mochtyella*” *pragensis* is most similar to “*Mochtyella*” sp. D of Hints *et al.* (2006, pl. 2:3) from the uppermost Llandovery of Estonia. It differs from the latter in having a longer second ridge and laeobasal ridge. Eller (1963, p. 175, pl. 1, figs 15–17) described a similar form from the Devonian Dundee limestone of the Sibley and Dundee quarries (Michigan) under the name *Starocephalites ejectus*. It possesses a similar second ridge but the laeobasal ridge seems to be broken. There are some additional species of Eller assigned to *Starocephalites* Hinde, 1879, that are quite similar to “*M.*” *pragensis* but type collection studies are necessary for more detailed assessments.

Occurrence. – Liščí and Kosov quarries, late Ludfordian, Silurian.

Annotated list of taxa

In the following list, selected characteristic taxa are briefly discussed. Some specimens could be determined only to genus level or higher, because of their poor preservation.

Family Mochtyellidae Kielan-Jaworowska, 1966

Discussion. – Mochtyellids generally are abundant in Silurian strata (Eriksson *et al.* 2004). In the Prague Basin *Pistoprion* Kielan-Jaworowska, 1966 dominates, but *Vistulella* Kielan-Jaworowska, 1961 is also relatively common. The genus *Mochtyella sensu lato* is represented mainly by specimens of the *M. fragilis* group; only a few specimens of *M. polonica* group and questionable specimens of *M. trapezoidea* group are present. The identification of mochtyellids has, to some extent, been hampered by preservation. Thus many fragmented specimens were classified merely as Placognatha indet. (Figs 2, 4V, Y).

Genus *Mochtyella* Kielan-Jaworowska, 1961

Mochtyella sp. ex gr. *fragilis* Szaniawski, 1970 (Figs 3T, U, 4E) occurs in several samples from both sections studied, and sometimes together with “*M.*” *pragensis* (see above). It has a thin and translucent jaw wall, darker large denticles on the main ridges of both MI, and a long laeobasal ridge. It is most similar to *M. fragilis*, but differs in lacking the second ridge on the right MI. Both this species and *M. fragilis* differ considerably from the type species of *Mochtyella* and therefore the present generic assignment is tentative. Mierzejewski (1978, p. 275) argued that mochtyellids possessing no second ridge cannot be assigned to *Mochtyella*. Here, however, we consider that the presence/absence of secondary ridge may be a species rather than genus level character within some groups of taxa.

Mochtyella sp. ex gr. *polonica* Kielan-Jaworowska, 1966 (Fig. 4C). This species or group of species is quite rare but some specimens might have been missed because of their poor preservation.

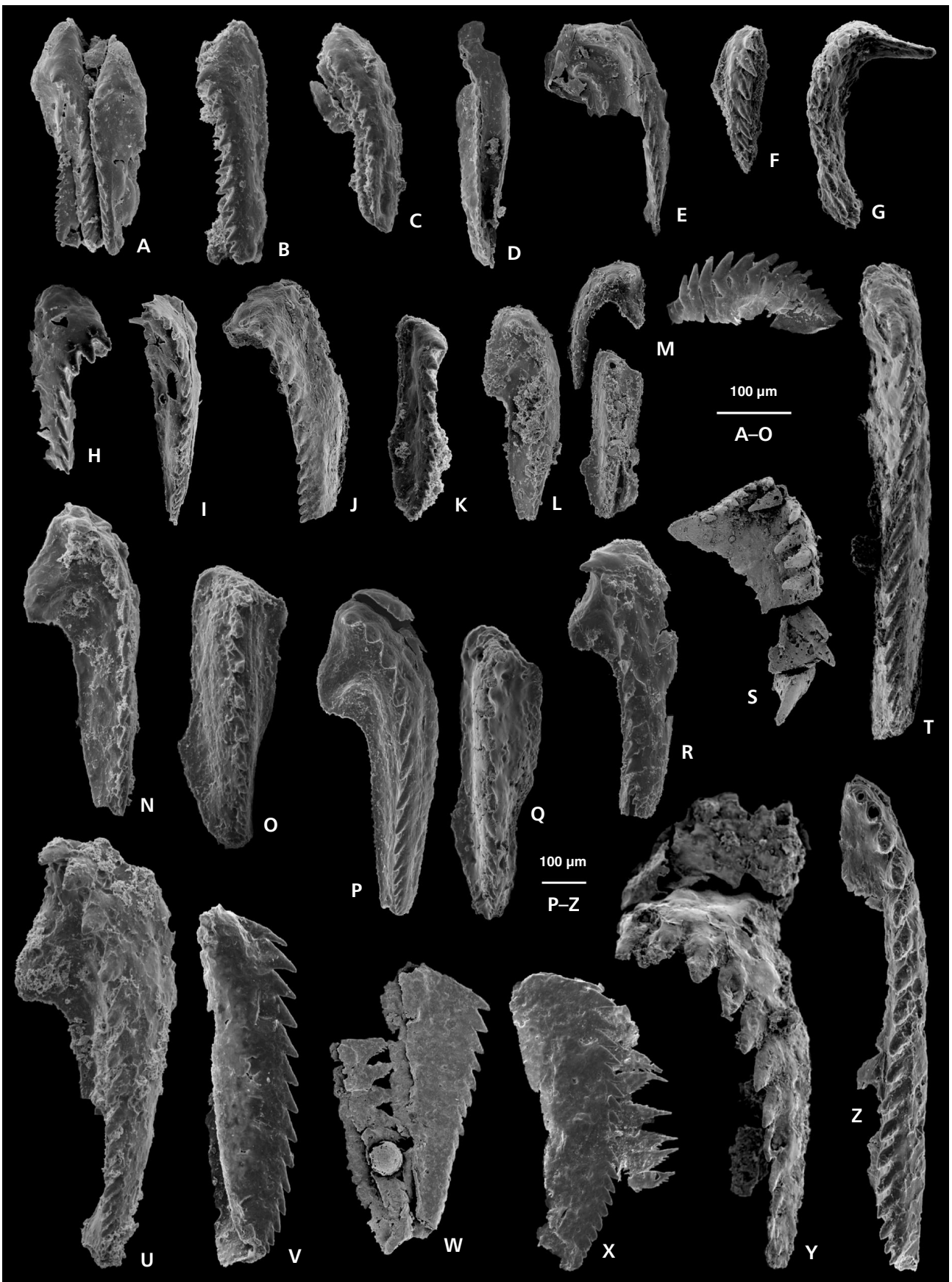
“*Mochtyella*” *pragensis* sp. nov. (Fig. 3A–S) occurs in both the Liščí and Kosov quarries. See the systematic description and further discussion above.

Mochtyella sp. ex gr. *trapezoidea* Kielan-Jaworowska, 1966 (Figs 3V, 4B). Only a few questionable specimens are present in samples PT3, PT7 and PT22. Even though specimens are recorded from both the Kosov and Liščí quarries, more precise determination is not possible due to their preservation.

Genus *Pistoprion* Kielan-Jaworowska, 1966

Pistoprion sp. A (Fig. 4K, L, N–R, U) is the most common taxon after *Kettnerites* and *Oeononites* in both sections

Figure 4. SEM micrographs of selected mochtyellids and xanioprionids. All specimens are in dorsal view, except M, V to X in lateral(?) view. Scale bars correspond to 100 µm, the first one for figures A to O and the second for P to Z. Two scale bars are used because of the big difference in size of the specimens. • A – *Mochtyella* sp., part of an apparatus No. PT26H.3 from sample PT26, Liščí Quarry. • B – *Mochtyella* sp. ex gr. *trapezoidea* Kielan-Jaworowska, 1966, left MI No. PT27.10 from sample PT22, Liščí Q. • C – *Mochtyella* sp. ex gr. *polonica* Kielan-Jaworowska, 1966, left MI No. PT27.11 from sample PT22, Liščí Q. • D – *Vistulella kozlowskii* Kielan-Jaworowska, 1961, incomplete left MI No. PT26H.2 from sample PT26, Liščí Q. • E – *Mochtyella* sp. ex gr. *fragilis* Szaniawski, 1970, incomplete left MI No. PT20A.2 from sample PT20, Liščí Q. • F – *Tetraprion* sp. *sensu* Szaniawski, 1970?, MII? No. PT27.13 from sample PT23, Liščí Q. • G – *Xanioprion* aff. *borealis*, right MII No. PT27.14 from sample PT23, Liščí Q. • H, I – mochtyellids. H – right jaw No. PT9A.5 from sample PT9, Kosov Q. I – left MI No. PT1A.4 from sample PT1, Kosov Q. • J – *Vistulella kozlowskii* Kielan-Jaworowska, 1961, left MI No. PT22H.3 from sample PT22, Liščí Q. • K, L – *Pistoprion* sp. A. K – right MI No. PT27.15 from sample PT23, Liščí Q. L – left and right MI, right MII from the same apparatus Nos. PT11C.2–4 from sample PT11, Kosov Q. • M – *Lunoprionella symmetrica* Eisenack, 1975, No. PT5A.5 from sample PT5, Kosov Q. • N–R – *Pistoprion* sp. A. N – left MI No. PT27.12 from sample PT26, Liščí Q. O – right MI No. PT11A.6 from sample PT11, Kosov Q. P – left MI No. PT11A.7 from sample PT11, Kosov Q. Q – right MI No. PT11B.2 from sample PT11, Kosov Q. R – left MI No. PT11A.8 from sample PT11, Kosov Q. • S – *Xanioprion* sp. A, left MII No. PT5C.7 from sample PT5, Kosov Q. • T – *Xanioprion?* sp. A, left MI No. PT26G.2 from sample PT26, Liščí Q. • U – *Pistoprion* sp. A, left MI No. PT9A.4 from sample PT9, Kosov Q. • V – Placognatha indet., No. PT22G.9 from sample PT22, Liščí Q. • W, X – *Rakvereprius* sp. A. W – flattened MI, No. PT5C.8 from sample PT5, Kosov Q. X – flattened MI No. PT5A.4 from sample PT5, Kosov Q. • Y – Placognatha indet., left jaw No. PT9B.4 from sample PT9, Kosov Q. • Z – *Xanioprion* sp., left MI No. PT7A.7 from sample PT7, Kosov Q.



studied. Despite having an informal name here, this species is well known from several other Silurian regions around the world, including Gotland (Bergman 1979), Estonia (Hints *et al.* 2006, Rubel *et al.* 2007), Siberia (Männil & Zaslavskaya 1985), and Arctic Canada (Hints *et al.* 2000). The latter authors have used the historical name *Eunicites serrula* Hinde, 1880 or *Pistoprion serrula*. However, inspection of Hinde's type material (by MEE and PT) suggests that this may be a misidentification (*cf.* Eriksson *et al.* 2004). Therefore open nomenclature is used here with the aim to describe the species formally based on better preserved material than what is currently available from the Prague Basin. The stratigraphical range of *Pistoprion* sp. A seems to be rather extensive, spanning from at least the upper Llandovery to the Ludlow.

Pistoprion is regarded as being indicative of relatively shallow water facies, typical for nearshore environments and not occurring in the central part of palaeobasins (Hints 2000, Rubel *et al.* 2007). Its presence thus seems to support the interpretation of a relative sea-level fall in the studied stratigraphical interval (Lehnert *et al.* 2003, 2007).

Genus *Rakvereprion* Mierzejewski, 1978

***Rakvereprion* sp. A** (Figs 3AB, 4W, X) has been recorded from the middle part of the sampled interval at Kosov Quarry. *Rakvereprion* Mierzejewski, 1978 possesses simple, symmetrical posterior maxillae and long basal and laeobasal plates that have secondarily denticulated ridges. Compared to the Upper Ordovician *Rakvereprion balticus* (Eisenack, 1975), the MI of the Kosov Quarry specimens are larger and their outline in lateral view is subrectangular rather than subtriangular. These differences may reflect evolutionary changes within the genus from the Late Ordovician to the Ludfordian. Previous Silurian occurrences of *Rakvereprion* are rare and limited to a few specimens recovered from the Llandovery/Wenlock boundary beds of Estonia (OH, unpublished data).

Several authors (Mierzejewski 1978; Hints 2000, 2001; Eriksson & Frisk 2011) have noted that the Late Ordovician *Rakvereprion* is a stenotopic genus preferring deeper shelf settings. Thus the findings of *Rakvereprion* from the lower part of the Kosov Quarry section may reflect slightly different environmental settings than those in the upper part and of the Liščí Quarry section. This agrees with previous interpretations of an upwards shallowing environment (Horný 1955).

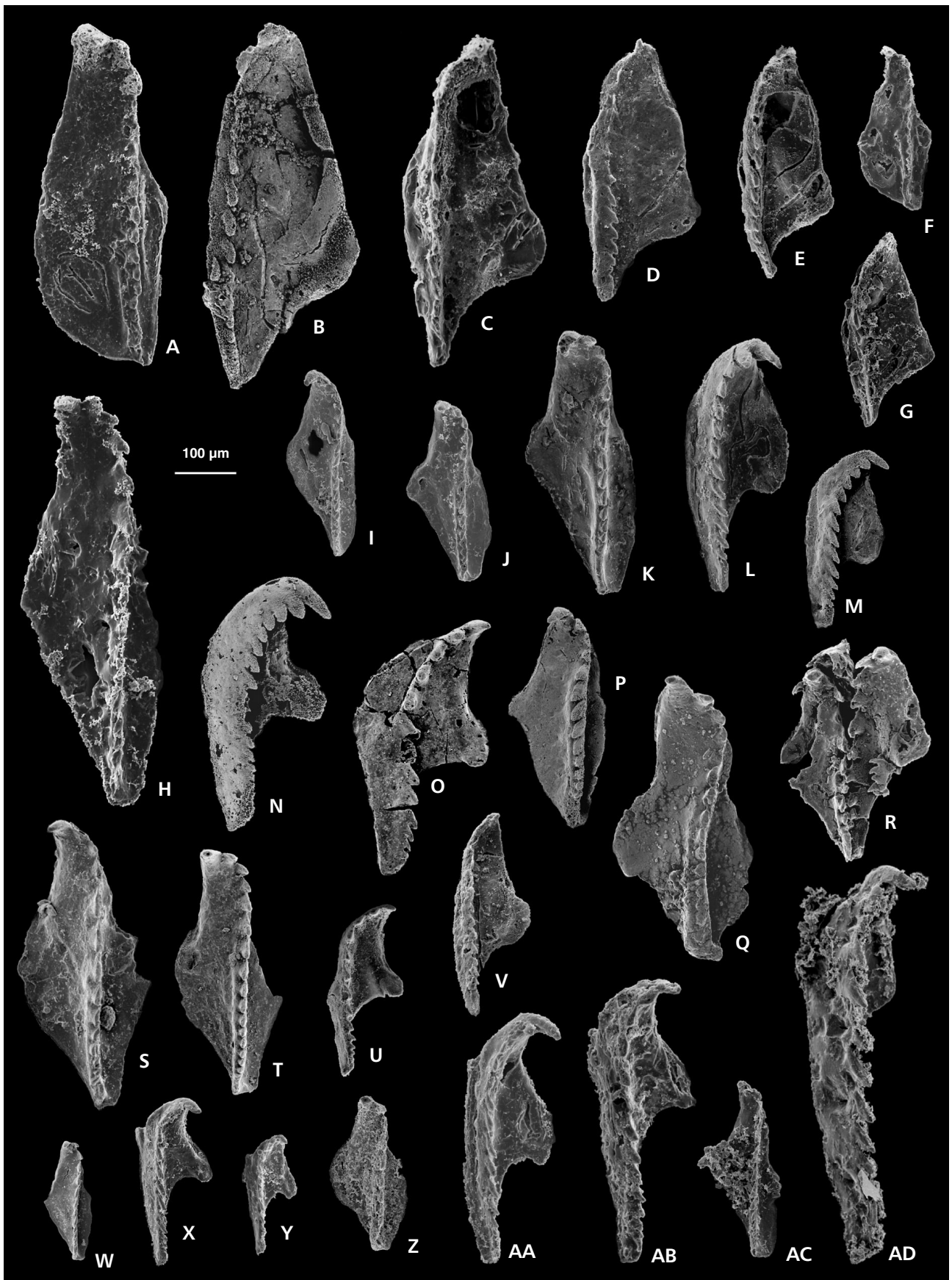
Genus *Vistulella* Kielan-Jaworowska, 1961

***Vistulella kozłowskii* Kielan-Jaworowska, 1961** (Figs 3W, X, 4D, J) is a rather common taxon in the collections studied. The left MI of *Vistulella* may be difficult to identify since similar elements are found also in other placognath taxa. Moreover, the right MI, especially if poorly preserved, are similar to those of *Pistoprion*. Therefore, some occurrences of *Vistulella* may have been overlooked (and placed within the Placognatha indet. category). Based on published records, the stratigraphical range of *V. kozłowskii* is one of the longest among Early Palaeozoic jawed polychaetes, extending from the Darriwilian (Hints & Eriksson 2007a) to the Ludlow (the present collection). It cannot be excluded that this species name actually holds more than one species. However, at present a finer subdivision of individual species seems impossible. Geographically, Silurian *Vistulella* has been reported from Estonia (Hints *et al.* 2006), Gotland (MEE, unpublished data), Arctic Canada (Hints *et al.* 2000) and Severnaya Zemlya (Männil & Zaslavskaya 1985). Adding the herein reported occurrence from Perunica, it can be seen that *Vistulella* was widely distributed in the Silurian.

Family Xanioprionidae Kielan-Jaworowska, 1966

Discussion. – Xanioprionids are common throughout both sections studied, below the Kozłowskii event. Unfortunately the specimens are quite often fragmented which

Figure 5. SEM micrographs of selected polychaetaspid, ramphoprionids and ?polychaeturids, all specimens are in dorsal view. Scale bar corresponds to 100 µm except for Fig. R and AC where it corresponds to 200 µm. • A–G – *Protarabellites cf. rectangularis* Eriksson, 2001. A – left MI No. PT11A.3 from sample PT11, Kosov Quarry. B – right MI No. PT5C.2 from sample PT5, Kosov Q. C – right MI No. PT27.9 from sample PT9, Kosov Q. D – right MI No. PT5A.2 from sample PT5, Kosov Q. E – right MI No. PT7A.5 from sample PT7, Kosov Q. F – left MI No. PT9A.3 from sample PT9, Kosov Q. G – right MI No. PT25A.2 from sample PT25, Liščí Q. • H – *Oenonites* sp., left MI No. PT11A.5 from sample PT11, Kosov Q. • I–M – *Oenonites cf. olavi* Eriksson, 1997. I – left MI No. PT25A.3 from sample PT25, Liščí Q. J – left MI No. PT25A.4 from sample PT25, Liščí Q. K – left MI No. PT1A.3 from sample PT1, Kosov Q. L – right MI No. PT1A.2 from sample PT1, Kosov Q. M – right MI No. PT5C.6 from sample PT5, Kosov Q. • N–P – *Oenonites cf. jennyensis* Eriksson, 1997. N – right MI No. PT5C.5 from sample PT5, Kosov Q. O – right MI No. PT5C.4 from sample PT5, Kosov Q. P – left MI No. PT5C.3 from sample PT5, Kosov Q. • Q–V – *Oenonites* sp. Q – left MI No. PT13A.2 from sample PT13, Kosov Q. R – part of the apparatus No. PT9B.3 from sample PT9, Kosov Q. S – left MI No. PT9B.2 from sample PT9, Kosov Q. T – left MI No. PT26G.1 from sample PT26, Liščí Q. U – right MI No. PT7A.6 from sample PT7, Kosov Q. V – right MI No. PT5A.3 from sample PT5, Kosov Q. • W, X – *Oenonites cf. gadomskae* Kielan-Jaworowska, 1966. W – left MI No. PT26H.1 from sample PT26, Liščí Q. X – right MI No. PT23E.2 from sample PT23, Liščí Q. • Y–AB – *Oenonites* sp. Y – right MI No. PT22G.8 from sample PT22, Liščí Q. Z – left MI No. PT11C.1 from sample PT11, Kosov Q. AA – right MI No. PT11A.4 from sample PT11, Kosov Q. AB – right MI No. PT9A.2 from sample PT9, Kosov Q. • AC – *Oenonites* sp., left MI, No. PT23E.3 from sample PT23, Liščí Q. • AD – *Pteropelta?* sp., right MI No. PT9B.1 from sample PT9, Kosov Q.



complicates proper determination and may distort their actual representation in the sections.

Genus *Xanioprion* Kielan-Jaworowska, 1962

Xanioprion aff. *borealis* Kielan-Jaworowska, 1962 (Fig. 4G). The second maxillae were found in both sections and are closely similar to those of *X. borealis* but additional elements are needed for unambiguous identification. *Xanioprion borealis* was originally described from Ordovician boulders from Poland (Kielan-Jaworowska 1962) and later the stratigraphical range was extended into the Wenlock (Eriksson *et al.* 2004). This taxon may be conspecific with *Lumbriconereites falciformis* Hinde, 1882, described from Gotland, Sweden.

Xanioprion sp. A. (Fig. 4S, T) is recorded throughout both sections. This species differs from *X. aff. borealis* in having wider outer face and concave posterior margins in MII and longer MI, developed as clearly discrete jaws. It resembles *Xanioprion* sp. B *sensu* Hints (2000) reported from the Darriwilian to Wenlock (Eriksson & Hints 2009).

Family Tetraprionidae Kielan-Jaworowska, 1966

Genus *Tetraprion* Kielan-Jaworowska, 1966

?*Tetraprion* sp. *sensu* Szaniawski, 1970 (Fig. 4F). A single maxilla was found in sample PT23. Its identification is based on close similarity to forms discussed by Szaniawski (1970), Hints (2000), Hints & Eriksson (2007a, figs 3G, H, P) and Rubel *et al.* (2007, fig. 6) from the Upper Ordovician to Wenlock of the Baltic region and North America. From the latter regions abundant isolated jaws and several fused apparatuses of the same genus have been recovered. The assignment to *Tetraprion* is, however, tentative; more likely it represents a new tetraprionid genus.

Family Symmetropriionidae Kielan-Jaworowska, 1966

Genus *Symmetropriion* Kielan-Jaworowska, 1966

Symmetropriion spatiosus (Hinde, 1882) (Fig. 6M). A single characteristic right MI was found in sample PT5 from Kosov Quarry. *Symmetropriion* is common in the Wenlock to late Ludlow reef-related environments on Gotland (Bergman 1995) and is known also to occur in shallow-water environments of Estonia (Rubel *et al.* 2007) and Arctic Canada (Hints 2000). Recently, Hints & Eriksson (2007a) found the oldest members of the genus from the middle Upper Ordovician of the USA.

Family Polychaetaspidae Kielan-Jaworowska, 1966

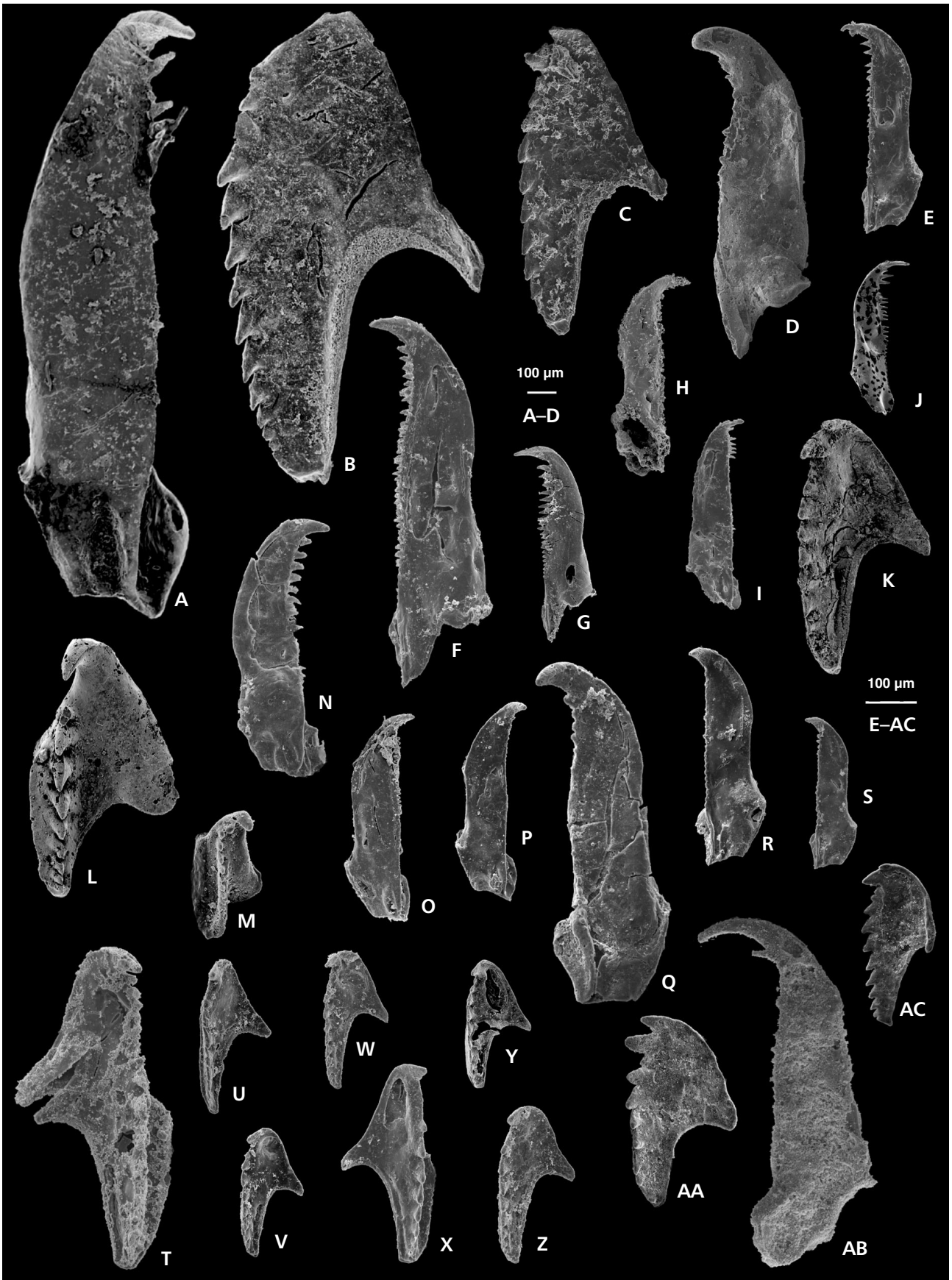
Genus *Oeononites* Hinde, 1879

Discussion. – *Oeononites* is represented by at least five different species and accounts for more than one third of the scolecodonts in the collection. However, distinguishing individual species has in several samples been difficult (due to inadequate preservation) and thus they are grouped as *Oeononites* spp. in the distribution charts (Fig. 2). Three, more distinctive, species are listed below.

Oeononites aff. *olavi* Eriksson, 1997 (Fig. 5I–M) belongs to the *latus* group *sensu* Kielan-Jaworowska. The Prague specimens have more elongated posterior maxillae compared to those of *O. olavi* from Gotland, and resemble also those of Eriksson & Hints (2009, fig. 4M) and Hints (1998, fig. 10R).

Oeononites aff. *jennyensis* Eriksson, 1997 (Fig. 5N–P) has been found in both quarries. This species has a distinct posterior extension of the ridge in the left MI. Unlike in *O. jennyensis* from Gotland, Sweden, the extension is proximally directed and not “forked” in the Prague specimens.

Figure 6. SEM micrographs of selected paulinitids, kalloprionids and symmetropriionids. All specimens are in dorsal view except H, in ventral view. Scale bar refers to all figures, except for A to D that have separate scale bar. • A, C, E–K – *Kettnerites kosoviensis* Žebera, 1935. A – left MI No. PT15A.1 from sample PT15, Kosov Quarry. C – right MII No. PT9A.1 from sample PT9, Kosov Q. E – right MI No. PT22G.10 from sample PT22, Liščí Q. F – right MI No. PT22G.7 from sample PT22, Liščí Q. G – right MI No. PT20A.1 from sample PT20, Liščí Q. H – right MI No. PT10A.1 from sample PT10, Kosov Q. I – left MI No. PT11A.2 from sample PT11, Kosov Q. J – left MI No. PT11B.1 from sample PT11, Kosov Q. K – right MII No. PT22H.2 from sample PT22, Liščí Q. • B, D, Y–AC – Different morphotypes of *Kettnerites*; deformation or poor preservation hampered species determination. B – right MII No. PT13A.1 from sample PT13, Kosov Q. D – right MI No. PT7A.4 from sample PT7, Kosov Q. Y – right MII No. PT1A.1 from sample PT1, Kosov Q. Z – right MII No. PT22G.1 from sample PT22, Liščí Q. AA – right MII No. PT5A.1 from sample PT5, Kosov Q. AB – right MI No. PT7A.2 from sample PT7, Kosov Q. AC – right MII No. PT7A.1 from sample PT7, Kosov Q. • L – *Leptoprion?* sp., right MI No. PT5C.1 from sample PT5, Kosov Q. • M – *Symmetropriion spatiosus* (Hinde, 1882), right MI No. PT5B.1 from sample PT5, Kosov Q. • N–X – *Kettnerites* cf. *sisyphi* Bergman, 1987. N – left MI No. PT7A.3 from sample PT7, Kosov Q. O – left MI No. PT25A.1 from sample PT25, Liščí Q. P – left MI No. PT22G.6 from sample PT22, Liščí Q. Q – right MI No. PT5A.6 from sample PT5, Kosov Q. R – right MI No. PT27.8 from sample PT24, Liščí Q. S – right MI No. PT22G.11 from sample PT22, Liščí Q. T – left MII No. PT11A.1 from sample PT11, Kosov Q. U – right MII No. PT22G.5 from sample PT22, Liščí Q. V – right MII No. PT22G.4 from sample PT22, Liščí Q. W – right MII No. PT22G.3 from sample PT22, Liščí Q. X – left MII No. PT22G.2 from sample PT22, Liščí Q.



***Oeonites cf. gadomskae* Kielan-Jaworowska, 1966** (Fig. 5W, X) is virtually indistinguishable from the Ordovician material illustrated by Kielan-Jaworowska (1966), Hints (2000) and Hints & Eriksson (2007a).

Family Polychaeturidae Kielan-Jaworowska, 1966

Genus *Pteropelta* Eisenack, 1939

***Pteropelta?* sp.** (Fig. 5AD). The polychaetrid genus *Pteropelta* is identified in the present collection on the basis of one right MI found in sample PT9 from the Kosov Quarry. The elongated jaw has a very long shank, narrow ramus and missing bight. The dentary has 11 fairly large denticles, of which the three following the fang are smaller than the subsequent ones. In overall shape the specimen resembles the Late Ordovician morphotype of *Pteropelta gladiata* (Eisenack, 1939), illustrated by Hints & Eriksson (2010, figs 1P, Q), but it is considerably narrower and has a differentiated dentary. It may be argued that the morphological trend observed in the long-ranging *P. gladiata* through the Ordovician by Hints & Eriksson (2010) continued into the Silurian. Previously, polychaeturids have only been recorded from the Ordovician and lowermost Silurian and hence the present finding would extend their range to the upper Silurian. However, since the left MI are most diagnostic for polychaeturids, the present identification must be considered as only tentative and additional material is needed for an unambiguous assessment.

Family Ramphoprionidae Kielan-Jaworowska, 1966

Genus *Protarabellites* Stauffer, 1933

***Protarabellites cf. rectangularis* Eriksson, 2001** (Fig. 5A–G) is present in both quarries and approximately 20 first maxillae were recovered. The Prague specimens are, similar to those reported from Skåne, southernmost Sweden (Eriksson 2002), intermediate between *P. rectangularis* Eriksson, 2001 and *P. triangularis* Eriksson, 2001. As noted also by Eriksson (2001), these species can be difficult to distinguish from each other, particularly if the specimens are deformed or otherwise poorly preserved.

Genus *Ramphoprion* Kielan-Jaworowska, 1962

***Ramphoprion cf. gotlandensis* Eriksson, 2001.** One poorly preserved MI of this species was found in sample PT2 (specimen PT2A.1), the Kosov Quarry.

Family Kalloprionidae Kielan-Jaworowska, 1966

Genus *Kalloprion* Kielan-Jaworowska, 1962

***Kalloprion* sp.** is very rare in the collection studied; poorly preserved first maxillae were recorded in two samples (PT6, PT7) only.

Genus *Leptoprion* Kielan-Jaworowska, 1966

***Leptoprion?* sp.** (Figs 3AA, 6L). Only one maxilla has been found, in sample PT5; another fragmentary specimen was found in sample PT10, both from the Kosov Quarry. Morphologically this species is intermediate between *Leptoprion* and *Atraktoprion* Kielan-Jaworowska, 1962, having a longer fang and larger denticles than those in typical *Leptoprion*. Closely similar, probably conspecific, specimens have been described from Arctic Canada (Hints *et al.* 2000) and are known from Gotland and Estonia (MEE and OH, unpublished data). *Arabellites spicatus* described by Hinde (1882, p. 18, pl. 2, fig. 47, sample No A2216) from Gotland also seems to be closely related.

Family Paulinitidae Lange, 1947

Discussion. – Paulinitids occur abundantly but are represented only by *Kettnerites* Žebera, 1935. Specimens of *Kettnerites* are recorded in all but one of the scolecodont-yielding samples. Based on the morphology of the second maxillae, which according to Bergman (1989) are the most diagnostic elements in paulinitids, at least two different species (listed below) can be distinguished in the studied material. Representatives of this genus also dominate on the bedding plane surfaces of the Kopanina Formation shale intercalations as confirmed by previous studies and the new sampling. Their dominance could be artificially inflated because of their quite easy identification even on fragments and the relatively resistant nature of, particularly, the first and second maxillae. In the Baltic region and the Welsh Borderland of the British Isles contemporaneous strata commonly yield also *Lanceolatites* Bergman, 1987 which is missing in the Prague Basin. The distribution of Silurian paulinitids is discussed in detail by Bergman (1987, 1989) who described more than 20 species from Gotland.

Genus *Kettnerites* Žebera, 1935

***Kettnerites kosoviensis* Žebera, 1935 *sensu* Šnajdr 1951** (Fig. 6A, C, E–K) is distinguished especially by its double-cusped right MII. This species has been recorded with certainty only from the Prague Basin. Taugourdeau

(1967) described *K. kosoviensis* from France and Taugourdeau (1972) and Taugourdeau & Iliescu (1983) recorded *K. cf. kosoviensis* from the Sahara and Romania, respectively. However, that material needs restudy.

***Kettnerites cf. sisyphi* Bergman, 1987** (Fig. 6N–X). The right MII of this species has one small precuspidal denticle and particularly resembles *K. sisyphi* Bergman, 1987 from Gotland. Similar specimens are known also for example from the Wenlock of the Canadian Arctic (Hints *et al.* 2000) and Estonia (Hints *et al.* 2006).

***Kettnerites* spp.** (Fig. 6B, D, Y–AC). In addition to the above mentioned *Kettnerites* species, other species are present within the collection. However, due to imperfect preservation and insufficient material for apparatus reconstructions, these cannot presently be identified to species level.

Family Tretoprionidae Hints, 1999

Genus *Tretoprion* Hints, 1999

***Tretoprion astae* Hints, 1999** (Fig. 3AC). A single right MI of this enigmatic species was recorded in sample PT5 from the Kosov Quarry. It has a slender shank and ramus and transversally extended denticles in the anterior part of the dentary. This species was first described from the Upper Ordovician of Estonia (Hints 1999), but rare specimens have subsequently also been found from the upper Llandovery and lower Wenlock of the same area (Hints *et al.* 2006) and from the Upper Ordovician of subsurface Gotland, Sweden (Eriksson & Hints 2009). The Kosov Quarry specimen extends the stratigraphical range of the genus into the Ludlow, and shows also its wide geographical distribution.

Family uncertain

Genus *Lunoprionella* Eisenack, 1975

***Lunoprionella symmetrica* Eisenack, 1975** (Figs 3Z, AD, AE, 4M) is represented by approximately 20 specimens from both quarries. The family affinity and apparatus arrangement of this species are unknown. The stratigraphical range of the genus is from the Middle Ordovician to the upper Silurian. For further discussion of *Lunoprionella*, see Hints (1998).

Conclusions

1. The collection of scolecodonts from the Prague Basin represents the most diverse Silurian jawed polychaete

fauna hitherto recorded from the peri-Gondwanan region.

2. The Ludfordian polychaete faunas described from the Kosov and Liščí quarries include at least 16 genera, of which *Kettnerites*, *Oeononites* and *Pistoprion* are most common.
3. The faunal composition corresponds well with that of coeval faunas, particularly from Baltica and, to some extent, Avalonia, Laurentia and Siberia. The Prague Basin material extends the palaeolatitudinal and palaeobiogeographical distribution of some genera (*Protarabellites*, *Symmetrion*, *Kallopriion* and *Tretoprion*). Collectively, this suggests a geographically widespread nature of the Silurian polychaete faunas.
4. The abundance and relatively good preservation of the scolecodonts recovered through acid digestion of rocks, clearly show the limitations of the historical bedding plane collections and suggest good potential for future studies.
5. The Kozłowski event reorganised the polychaete fauna in the Prague Basin, although additional high-resolution sampling is needed in order to accurately evaluate the precise impact of the event.

Acknowledgements

David Loydell, Hubert Szaniawski and Štěpán Manda critically reviewed the manuscript and made valuable suggestions for its improvement. Oldřich Fatka is thanked for his invaluable advice to PT. The research was supported by the Grant Agency of the Charles University through project No. 46209, Czech Science Foundation through project No. 205/09/1521, by the Czech Ministry of Education through project SVV 261 203 and by the Czech Geological Survey through research project No. 32300. This research received support also from the SYNTHESIS Project <http://www.synthesis.info> that is financed by European Community Research Infrastructure Action under the FP7. MEE is funded by the Swedish Research Council. The paper is a contribution to IGCP 591.

References

- ARMSTRONG, H.A. & OWEN, A.W. 2002. Euconodont paleobiogeography and the closure of the Iapetus Ocean. *Geology* 30, 1091–1094.
DOI 10.1130/0091-7613(2002)030<1091:EPATCO>2.0.CO;2
- BARRICK, J.E., KLEFFNER, M.A., GIBSON, M.A., PEAVEY, F.N. & KARLSSON, H.R. 2010. The mid-Ludfordian Lau Event and Carbon Isotope Excursion (Ludlow, Silurian) in southern Laurentia – preliminary results. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 49(1), 13–33.
- BERGMAN, C. 1979. Polychaete jaws, 92–102. In JAANUSSON, V., LAUFELD, S. & SKOGLUND, R. (eds) *Lower Wenlock faunal and floral dynamics – Vattenfallet section, Gotland. Sveriges Geologiska Undersökning C 762*.

- BERGMAN, C.F. 1987. *Silurian paulinitid jawed polychaetes from Gotland*. 145 pp. Ph.D. dissertation, Lund University, Lund, Sweden.
- BERGMAN, C.F. 1989. Silurian paulinitid polychaetes from Gotland. *Fossils and Strata* 25, 1–128.
- BERGMAN, C.F. 1995. *Symmetropirion spatiosus* (Hinde), a jawed polychaete showing preference for reef environments in the Silurian of Gotland. *GFF* 117, 143–150. DOI 10.1080/11035899509546210
- BOUČEK, B. 1941. O novém odkryvu siluru u Loděnic. *Zprávy Geologického ústavu pro Čechy a Moravu* 17(4), 165–172.
- CALNER, M. 2005. A Late Silurian extinction event and anachronistic period. *Geology* 33, 305–308. DOI 10.1130/G21185.1
- CALNER, M. 2008. Silurian global events at the tipping point of climate change, 21–57. In ELEWA, A.M.T. (ed.) *Mass Extinction*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- ČAP, P. 2002. The microfacies of limestone of the Ludlow-Přídolí boundary at selected localities in the Barrandian area. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 2001*, 15–17.
- ČAP, P., VACEK, F. & VOREL, T. 2003. Microfacies analysis of Silurian and Devonian type sections (Barrandian, Czech Republic). *Special Papers, Czech Geological Survey* 15, 1–40.
- CHLUPÁČ, I., HAVLÍČEK, V., KRÍŽ, J., KUKAL, Z. & ŠTORCH, P. 1998. *Palaeozoic of the Barrandian (Cambrian to Devonian)*. 183 pp. Czech Geological Survey, Prague.
- COCKS, L.R.M. & TORSVIK, T.H. 2002. Earth geography from 500 to 400 million years ago: a faunal and palaeomagnetic review. *Journal of the Geological Society, London* 159, 631–644. DOI 10.1144/0016-764901-118
- CONWAY MORRIS, S. 1979. Middle Cambrian polychaetes from the Burgess Shale of British Columbia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 285(1007), 227–274. DOI 10.1098/rstb.1979.0006
- CONWAY MORRIS, S. 1985. Cambrian Lagerstätten: their distribution and significance. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 311(1148), 49–65. DOI 10.1098/rstb.1985.0138
- CRONEIS, C. & SCOTT, H.W. 1933. Scolecodonts. *Bulletin of the Geological Society of America* 44, 207.
- EISENACK, A. 1939. Einige neue Annelidenreste aus dem Silur und dem Jura des Baltikums. *Zeitschrift für Geschiebeforschung und Flachlandsgeologie* 15(3), 153–176.
- EISENACK, A. 1975. Beiträge zur Anneliden – Forschung, I. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 150(2), 227–252.
- ELLER, E.R. 1963. Scolecodonts from the Dundee, Devonian of Michigan. *Annals of Carnegie Museum* 36, 173–180.
- ERIKSSON, M. 1997. Lower Silurian polychaetaspid polychaetes from Gotland, Sweden. *GFF* 119, 213–230. DOI 10.1080/11035899709546480
- ERIKSSON, M. 1998. *Dubichaetaspis bergmani* gen. et sp. n., a facies controlled polychaete from the Silurian of Gotland, Sweden. *GFF* 120, 21–25. DOI 10.1080/11035899801201021
- ERIKSSON, M. 2001. Silurian ramphoprionid polychaetes from Gotland, Sweden. *Journal of Paleontology* 75, 993–1015. DOI 10.1666/0022-3360(2001)075<0993:SRPFGS>2.0.CO;2
- ERIKSSON, M. 2002. The palaeobiogeography of Silurian ramphoprionid polychaete annelids. *Palaeontology* 45, 985–996. DOI 10.1111/1475-4983.00272
- ERIKSSON, M. 2006. The Silurian Ireviken Event and vagile benthic faunal turnovers (Polychaeta; Eunicida) on Gotland, Sweden. *GFF* 128(2), 91–95. DOI 10.1080/11035890601282091
- ERIKSSON, M.E., BERGMAN, C.F. & JEPSSON, L. 2004. Silurian scolecodonts. *Review of Palaeobotany and Palynology* 131, 269–300. DOI 10.1016/j.revpalbo.2004.04.001
- ERIKSSON, M. & FRISK, Å.M. 2011. Polychaete palaeoecology in an early Late Ordovician marine astrobleme of Sweden. *Geological Magazine* 148(2), 269–287. DOI 10.1017/S0016756810000579
- ERIKSSON, M.E. & HINTS, O. 2009. Vagrant benthos (Annelida, Polychaeta) associated with Upper Ordovician carbonate mud-mounds of subsurface Gotland, Sweden. *Geological Magazine* 146(3), 451–462. DOI 10.1017/S00167568090005962
- ERIKSSON, M.E., HINTS, O., PAXTON, H. & TONAROVÁ, P. in press. Ordovician and Silurian polychaete diversity and biogeography. *Geological Society of London, Bulletin*.
- ERIKSSON, M.E., NILSSON, E.K. & JEPSSON, L. 2009. Vertebrate extinctions and reorganizations during the Late Silurian Lau Event. *Geology* 37, 739–742. DOI 10.1130/G25709A.1
- FATKA, O. & MERGL, M. 2009. The “microcontinent” Perunica: status and story 15 years after conception. *Geological Society of London, Special Publications* 325, 65–101. DOI 10.1144/SP325.4
- FERRETTI, A. & KRÍŽ, J. 1995. Cephalopod limestone biofacies in the Silurian of the Prague Basin, Bohemia. *Palaios* 10(3), 240–253. DOI 10.2307/3515255
- GRUBE, A.E. 1855. Beschreibungen neuer oder wenig bekannter Anneliden. *Archiv für Naturgeschichte, Berlin* 21(1), 81–128.
- HAVLÍČEK, V. 1981. Development of a linear sedimentary depression exemplified by the Prague Basin (Ordovician-Middle Devonian; Barrandian area-central Bohemia). *Sborník geologických věd, Geologie* 35, 7–48.
- HAVLÍČEK, V. 1982. Ordovician in Bohemia; development of the Prague Basin and its benthic communities. *Sborník geologických věd, Geologie* 37, 103–136.
- HAVLÍČEK, V. 1999. Perunica microplate: relation to Ukrainian Shield, mid-Bohemian rift, and hypothetical large-scale overthrust in Central Bohemia. *Věstník Českého geologického ústavu* 74(1), 75–81.
- HAVLÍČEK, V. & ŠTORCH, P. 1990. Silurian brachiopods and benthic communities in the Prague Basin (Czechoslovakia). *Rozpravy Ústředního ústavu geologického* 48, 1–275.
- HAVLÍČEK, V., VANĚK, J. & FATKA, O. 1994. Perunica microcontinent in the Ordovician (its position within the Mediterranean Province, series division, benthic and pelagic associations). *Sborník geologických věd, Geologie* 46, 23–56.
- HINDE, G.J. 1879. On annelid jaws from the Cambro-Silurian, Silurian and Devonian formations in Canada and from the Lower Carboniferous in Scotland. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 35(139), 370–389. DOI 10.1144/GSL.JGS.1879.035.01-04.24
- HINDE, G.J. 1880. On annelid jaws from the Wenlock and Ludlow formations of the West of England. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 36(143), 368–378. DOI 10.1144/GSL.JGS.1880.036.01-04.30
- HINDE, G.J. 1882. On annelid remains from the Silurian strata of

- the Isle of Gotland. *Bihang till Kunliga Vetenskapsakademien Handlingar* 7(5), 1–28.
- HINTS, O. 1998. Late Viruan (Caradoc) polychaete jaws from North Estonia and the St. Petersburg region. *Acta Palaeontologica Polonica* 43, 471–516.
- HINTS, O. 1999. Two new polychaete families from the Upper Ordovician of Estonia. *Palaeontology* 42(5), 897–906. DOI 10.1111/1475-4983.00101
- HINTS, O. 2000. Ordovician eunicid polychaetes of Estonia and surrounding areas: a review of their distribution and diversification. *Review of Palaeobotany and Palynology* 113, 41–55. DOI 10.1016/S0034-6667(00)00051-8
- HINTS, O. 2001. Distribution of scolecodonts, 12–14. In PÖLDVERE, A. (ed.) *Estonian Geological Sections. Bulletin 3. Valga (10) drill core*. Geological Survey of Estonia, Tallinn.
- HINTS, O., BERGMAN, C.F. & MÄRSS, T. 2000. Silurian jawed polychaetes from Cornwallis and Baillie-Hamilton islands, Canadian Arctic, 35–38. In ANTOSHKINA, A., MALYSHEVA, E. & WILSON, M.V.H. (eds) *Pan-Arctic Palaeozoic tectonics, evolution of basins and faunas*.
- HINTS, O. & ERIKSSON, M.E. 2007a. Diversification and biogeography of scolecodont-bearing polychaetes in the Ordovician. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 245(1–2), 95–114. DOI 10.1016/j.palaeo.2006.02.029
- HINTS, O. & ERIKSSON, M.E. 2007b. Biogeography of Ordovician and Silurian jaw-bearing polychaetes. *Acta Palaeontologica Sinica, Supplement* 46, 181–187.
- HINTS, O. & ERIKSSON, M.E. 2010. Ordovician polychaeturiid polychaetes: Taxonomy, distribution and palaeoecology. *Acta Palaeontologica Polonica* 55(2), 309–320. DOI 10.4202/app.2009.0086
- HINTS, O., KILLING, M., MÄNNIK, P. & NESTOR, V. 2006. Frequency patterns of chitinozoans, scolecodonts, and conodonts in the upper Llandovery and lower Wenlock of the Paatsalu core, western Estonia. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences* 55(2), 128–155.
- HORNÝ, R. 1955. Studie o vrstvách budňanských v západní části Barrandienu. *Věstník Ústředního ústavu geologického, Geologie* 21(2), 315–447.
- HORNÝ, R. 1962. Das mittelböhmisches Silur. *Geologie* 11(8), 873–916.
- HUTCHINGS, P.A. & FAUCHALD, K. 2000. Definition and general description, 1–3. In BEESLEY, P.L., ROSS, G.J.B. & GLASBY, C.J. (eds) *Polychaetes & allies: the southern synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4A – Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula*. CSIRO Publishing, Melbourne.
- JANSONIUS, J. & CRAIG, J.H. 1972. Some scolecodonts in organic association from Devonian strata of Western Canada. *American Association of Stratigraphic Palynologists* 5, 15–26. DOI 10.2307/3687288
- JEPPSSON, L. 1993. Silurian events: the theory and the conodonts. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Geology* 42, 23–27.
- JEPPSSON, L. & ALDRIDGE, R.J. 2000. Ludlow (late Silurian) oceanic episodes and events. *Journal of the Geological Society, London* 157, 1137–1148. DOI 10.1144/jgs.157.6.1137
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z. 1961. On two Ordovician polychaete jaw apparatuses. *Acta Palaeontologica Polonica* 6(3), 237–259.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z. 1962. New Ordovician genera of polychaete jaw apparatuses. *Acta Palaeontologica Polonica* 7(3–4), 291–332.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z. 1966. Polychaete jaw apparatuses from the Ordovician and Silurian of Poland and a comparison with modern forms. *Palaeontologia Polonica* 16, 1–152.
- KŘÍŽ, J. 1986. Silurian, 26–33. In HAVLÍČEK, V. (ed.) *Explanation of the geological map ČSSR 1 : 25 000, 12-414 Černošice*. Ústřední ústav geologický, Prague.
- KŘÍŽ, J. 1991. The Silurian of the Prague Basin (Bohemia) – tectonic, eustatic and volcanic controls on facies and faunal development, 179–203. In BASSETT, M.G., LANE, P.D. & EDWARDS, D. (eds) *The Murchison Symposium: Proceedings of an International Conference on The Silurian System. Special Papers in Palaeontology* 44.
- KŘÍŽ, J. 1992. *Silurian field excursions: Prague Basin (Barandian) Bohemia*. 111 pp. National Museum of Wales, Geological Series No. 13, Cardiff.
- KŘÍŽ, J. 1999. Silurian Bivalvia evolution, palaeoecology, palaeogeography, importance for biostratigraphy and correlation. *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt* 54, 377–384.
- KŘÍŽ, J. 2008. A new bivalve community from the lower Ludlow of the Prague Basin (Perunica, Bohemia). *Bulletin of Geosciences* 83(3), 237–280.
- KUKAL, Z. 1955a. Petrografický výzkum vrstev kopaninských v západních částech barrandienského siluru. *Acta Universitatis Carolinae* 1(1), 71–110.
- KUKAL, Z. 1955b. Výzkum silurských dolomitických vápenců u Mořiny. *Sborník Ústředního ústavu geologického* 21(2), 225–250.
- LANGE, F.W. 1947. Annelidos poliquetos dos folhelhos devonianos do Paraná. *Arquivos do Museu Paranaense* 6(5), 161–230.
- LEHNERT, O., FRÝDA, J., BUGGISCH, W. & MANDA, Š. 2003. A first report of the Ludlow Lau event from the Prague Basin (Barandian, Czech Republic). *Proceedings of the Field Meeting of the Subcommission on Silurian Stratigraphy, Serie Correlacion Geologica* 18, 139–144.
- LEHNERT, O., FRÝDA, J., BUGGISCH, W., MUNNECKE, A., NÜTZEL, A., KŘÍŽ, J. & MANDA, Š. 2007. $\delta^{13}\text{C}$ records across the late Silurian Lau event: New data from middle palaeo-latitudes of northern peri-Gondwana (Prague Basin, Czech Republic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 245, 227–244. DOI 10.1016/j.palaeo.2006.02.022
- MANDA, Š. 2007. New Silurian nautiloids *Phragmoceras Broderip*, 1839, and *Tubiferoceras Hedström*, 1917, from the Prague Basin (Bohemia). *Bulletin of Geosciences* 82(2), 119–131. DOI 10.3140/bull.geosci.2007.02.119
- MANDA, Š. 2008. Palaeoecology and palaeogeographic relations of the Silurian phragmoceratids (Nautiloidea, Cephalopoda) of the Prague Basin (Bohemia). *Bulletin of Geosciences* 83(1), 39–62. DOI 10.3140/bull.geosci.2008.01.039
- MANDA, Š. & KŘÍŽ, J. 2006. Environmental and biotic changes in subtropical isolated carbonate platforms during the Late Silurian Kozłowski Event, Prague Basin. *GFF* 128(2), 161–168. DOI 10.1080/11035890601282161
- MANDA, Š., ŠTORCH, P., SLAVÍK, L., FRÝDA, J., KŘÍŽ, J. & TÁSAŘOVÁ, Z. 2012. The graptolite, conodont and sedimentary record through the late Ludlow Kozłowski Event (Silurian) in

- the shale-dominated succession of Bohemia. *Geological Magazine* 149(3), 507–531. DOI 10.1017/S0016756811000847
- MÄNNIL, R.M. & ZASLAVSKAYA, N.M. 1985. Silurian polychaetes from the northern Siberia. 98–119, 127–130. In GUDINA, V.I. & KANIGIN, A.V. (eds) *Phanerozoic microfauna from Siberia with surroundings. Trudy Instituta Geologii i Geofiziki* 615.
- MELCHIN, J.M., KOREN', T.N. & ŠTORCH, P. 1998. Global diversity and survivorship patterns of Silurian graptoloids. *New York State Museum Bulletin* 491, 165–81.
- MICHEL, C. & DEVILLEZ, E.J. 1978. Digestion, 509–554. In MILL, P.J. (ed.) *Physiology of annelids*. Academic Press, London.
- MIERZEJEWSKI, P. 1978. New placognath Eunicida (Polychaeta) from the Ordovician and Silurian of Poland. *Acta Geologica Polonica* 28(2), 273–281.
- MIKULÁŠ, R., ČÁP, P. & HORNÝ, R.J. 2003. Cherts of the Přidolí Formation and accompanying trace fossils (Přidolí, Silurian), Barrandian area, Czech Republic. *Bulletin of Geosciences* 78(4), 447–457.
- MUNNECKE, A., SAMTLEBEN, C. & BICKERT, T. 2003. The Ireviken Event in the lower Silurian of Gotland, Sweden – relation to similar Palaeozoic and Proterozoic events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195, 99–124. DOI 10.1016/S0031-0182(03)00304-3
- PAXTON, H. 2000. Eunicida, 89–104. In BEESLEY, P.L., ROSS, G.J.B. & GLASBY, C.J. (eds) *Polychaetes & allies: the southern synthesis. Fauna of Australia. Vol 4A – Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula*. CSIRO Publishing, Melbourne.
- PERNER, J. 1894. O conodontu z českého siluru. *Rozpravy České akademie císaře Františka Josefa pro vědy, slovesnost a umění, třída II (matematicko-přírodnická)* 3(2), 1–4.
- RUBEL, M., HINTS, O., MÄNNIK, P., MEIDLA, T., NESTOR, V., SARV, L. & SIBUL, I. 2007. Lower Silurian biostratigraphy of the Viirelaid core, western Estonia. *Estonian Journal of Earth Sciences* 56(4), 193–204. DOI 10.3176/earth.2007.01
- SLAVÍK, L., KRÍŽ, J. & CARLS, P. 2010. Reflection of the mid-Ludfordian Lau Event in conodont faunas of Bohemia. *Bulletin of Geosciences* 85(3), 395–414.
- ŠNAJDR, M. 1951. O errantních Polychaetech z českého spodního paleozoika. *Sborník Ústředního ústavu geologického* 18, 241–292.
- STAUFFER, C.R. 1933. Middle Ordovician Polychaeta from Minnesota. *Bulletin of the Geological Society of America* 44, 1173–1218.
- ŠTORCH, P. 1994. Graptolite biostratigraphy of the lower Silurian (Llandovery and Wenlock) of Bohemia. *Geological Journal* 29, 137–165. DOI 10.1002/gj.3350290204
- ŠTORCH, P. 1995. Upper Silurian (upper Ludlow) graptolites of the *N. inexpectatus* and *N. kozłowskii* biozones from Kosov Quarry near Beroun (Barrandian area, Bohemia). *Bulletin of the Czech Geological Survey* 70, 65–89.
- ŠTORCH, P., FATKA, O. & KRAFT, P. 2006. Lower Palaeozoic of the Barrandian area, 9–10. In FATKA, O. & KVÁČEK, J. (eds) *Excursions guide book, 7th European palaeobotany-palynology conference*. Prague.
- STRICKANNE, L., MUNNECKE, A. & PROSS, J. 2006. Assessing mechanisms of environmental change: palynological signals across the late Ludlow (Silurian) positive isotope excursion ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) on Gotland, Sweden. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 230, 1–31.
- STRIDSBERG, S. 1985. Silurian oncocerid cephalopods from Gotland. *Fossils and Strata* 18, 1–65.
- STRIDSBERG, S. & TUREK, V. 1997. A revision of the Silurian nautiloid genus *Ophioceras* Barrande. *GFF* 119, 21–36. DOI 10.1080/11035899709546450
- SVOBODA, J. & PRANTL, F. 1954. O stratigrafii a tektonice staršího paleozoika v širším okolí Karlštejna. *Sborník Ústředního ústavu geologického, Oddíl geologický* 21(1), 519–596.
- SZANIAWSKI, H. 1970. Jaw apparatuses of the Ordovician and Silurian polychaetes from the Mielnik borehole. *Acta Palaeontologica Polonica* 15(4), 445–472.
- SZANIAWSKI, H. 1996. Scolecodonts, 337–354. In JANSONIUS, J. & MCGREGOR, D.C. (eds) *Palynology: principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation 1.
- TAIT, J.A., BACHTADSE, V., FRANKE, W. & SOFFEL, H.C. 1997. Geodynamic evolution of the European Variscan fold belt: palaeomagnetic and geological constraints. *Geologische Rundschau* 86, 585–598. DOI 10.1007/s005310050165
- TAUGOURDEAU, P. 1967. Scolécodontes du Siluro-Devonien du Cotentin. *Bulletin de la Société géologique de France* 9(3), 467–474.
- TAUGOURDEAU, P. 1972. Debris cuticulaires d'Annelides associés aux Scolecodontes. *Review of Palaeobotany and Palynology* 13(3–4), 233–252. DOI 10.1016/0034-6667(72)90033-4
- TAUGOURDEAU, P. & ILIESCU, V. 1983. Quelques Scolecodontes dispersés du Silurien de Roumanie. *Comptes Rendus du Congres National des Sociétés Savantes, Sciences de la Terre* 107(3), 9–21.
- TONAROVÁ, P. 2008. Revision of *Kettnerites* Žebera, 1935 (Scolecodonta, Silurian of the Barrandian area, Czech Republic): preliminary results. *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B – historia naturalis* 64(2–4), 185–192.
- TORSVIK, T.H., SMETHURST, M.A., VAN DE VOO, R., TRENCH, A., BRAHAMSEN, N. & HALVORSEN, E. 1992. Baltica. A synopsis of Vendian–Permian palaeomagnetic data and their palaeotectonic implications. *Earth-Science Reviews* 33, 133–152. DOI 10.1016/0012-8252(92)90023-M
- TUREK, V. & MANDA, Š. 2011. Colour pattern polymorphism in Silurian nautiloid *Phragmoceras* Broderip, 1839. *Bulletin of Geosciences* 86(1), 91–105. DOI 10.3140/bull.geosci.1240
- URBANEK, A. 1993. Biotic crises in the history of upper Silurian graptoloids: a palaeobiological model. *Historical Biology* 7, 29–50. DOI 10.1080/10292389309380442
- WILLIAMS, H.S., NOWLAN, G.S., BARNES, C.R. & BATTEN, R.S.R. 1999. The Ledge section at Cow Head, western Newfoundland as a GSSP candidate for the lower boundary of the second stage of the Ordovician System: new data and discussion of the graptolite, conodont and chitinozoan assemblages. *A Report to the IUGS/ICS Subcommission on Ordovician Stratigraphy, June 1999*, 1–30.
- ŽEBERA, K. 1935. Les Conodontes et les Scolécodontes du Barrandien. *Bulletin international de l'Académie des Sciences de Bohême* 45(22), 1–20.