

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Geologie

Studijní obor: Geobiologie



**Bc. Nikola Bartušková**

Asociace turonských ježovek lokality Nebužely (Česká křídová pánev)  
Association of Turonian echinoids at the Nebužely locality (Bohemian Cretaceous Basin)

Diplomová práce

Vedoucí práce: prof. RNDr. Oldřich Fatka, CSc.

Konzultant: doc. RNDr. Martin Košťák, Ph.D.

Praha, 2020

## **Prohlášení**

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

V Praze dne 14. 8. 2020

.....  
Bc. Nikola Bartušková

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucímu mé diplomové práce prof. RNDr. Oldřichovi Fatkovi, CSc. především za cenné rady, poskytnutou literaturu, konzultace a trpělivost. Dále děkuji konzultantovi doc. RNDr. Martinovi Košťákovi, Ph.D. za vstřícnost a věcné připomínky.

Velký dík patří Martinovi Součkovi za poskytnutý materiál, informace a doprovod v terénu. Za umožnění focení na České geologické službě děkuji RNDr. Evě Kadlecové, Mgr. Martině Nohejlové Ph.D. a Mgr. Milanovi Chroustovi.

Za pomoc s obsluhou skenovacího elektronového mikroskopu na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy děkuji RNDr. Martinovi Mazuchovi, Ph.D.

Děkuji Mgr. Jakobovi Vodičkovi za pomoc při práci s Corelem Draw X7 a Photo–Paintem X7.

Za podporu a pozitivní energii bych ráda poděkovala rodině, přátelům a spolužákům.

## **Abstrakt**

Náplní předložené diplomové práce je morfologická studie a taxonomická analýza drobných, pravidelných i nepravidelných ježovek nalezených na lokalitě Nebužely; na této lokalitě jsou odkryty klastické sedimenty teplického souvrství, které náleží do české křídové pánve. Vzhledem k nálezům rostra belemnita *Praeactinocamax bohemicus* se jedná o vrstvy svrchního turonu. Detailní morfologická analýza více než stovky jedinců umožnila studované ježovky zařadit do čtyř rodů (*Echinogalerus*, *Glyphocyphus*, *Nucleolites*, *Phymosoma*), další méně příznivě zachovaný nebo velmi omezený materiál prokázal přítomnost dalších dvou řádů (Cidaroida, Holoctypoida) a jedné čeledi (Phymosomatidae).

V další části práce je předložena pravděpodobná paleoekologická rekonstrukce prostředí na studované lokalitě. Díky nálezům batymetricky důležitých mlžů je na této lokalitě předpokládáno mělkovodní prostředí.

*Klíčová slova: ježovka, česká křídová pánev, turon*

## **Abstract**

This diploma thesis is focused on morphological studies and taxonomic analyses of small regular and irregular echinoids found at the Nebužely locality; at this locality clastic sediments of Teplice Formation of Bohemian Cretaceous Basin are exposed. Presence of the belemnite *Praeactinocamax bohemicus* makes possible to assign the outcrop to late Turonian. Detailed morphological study of more than one hundred specimens enabled to distinguish four echinoids species (*Echinogalerus*, *Glyphocyphus*, *Nucleolites*, *Phymosoma*), less favourably preserved and/or very limited material is classified as belonging to two orders (Cidaroida, Hololectypoida) and one family (Phymosomatidae), respectively.

The next part of the thesis contains a possible palaeoecological reconstruction of the environment at the studied locality. Based on bathymetrically indicative molluscs, a shallow–water palaeoenvironment is suspected for this locality.

*Key words: echinoid, Bohemian Cretaceous Basin, Turonian*

# Obsah

---

1	Úvod.....	7
2	Křída.....	8
2.1	Chronostratigrafické členění.....	9
3	Křída v českém masívu.....	9
3.1	Geologie české křídové pánve.....	10
3.2	Litostratigrafické členění.....	14
3.3	Lokalita nebužely.....	16
4	Systematická část: ostnokožci (echinodermata).....	20
4.1	Ježovky (echinoidea).....	22
4.1.1	Pravidelné ježovky.....	27
4.1.2	Nepravidelné ježovky.....	31
5	Historie výzkumu.....	33
6	Asociace ježovek lokality nebužely.....	35
6.1	Metodika a materiál.....	35
6.2	Tafonomie.....	36
6.3	Taxonomické zařazení a popis jednotlivých druhů.....	36
6.4	Paleoekologie.....	48
7	Závěr.....	52
8	Seznam použité literatury.....	54

# 1 ÚVOD

---

Práce je zaměřena na studium asociace bezobratlých organismů, v převážné míře výjimečně příznivě zachovaných drobných ježovek nalezených na lokalitě Nebužely u Mělníka. U jednoho nalezeného jedince je zachována část čelistního aparátu: “Aristotelovy lucerny“, která se vzhledem k časté posmrtní disartikulaci zachovává jen velmi vzácně.

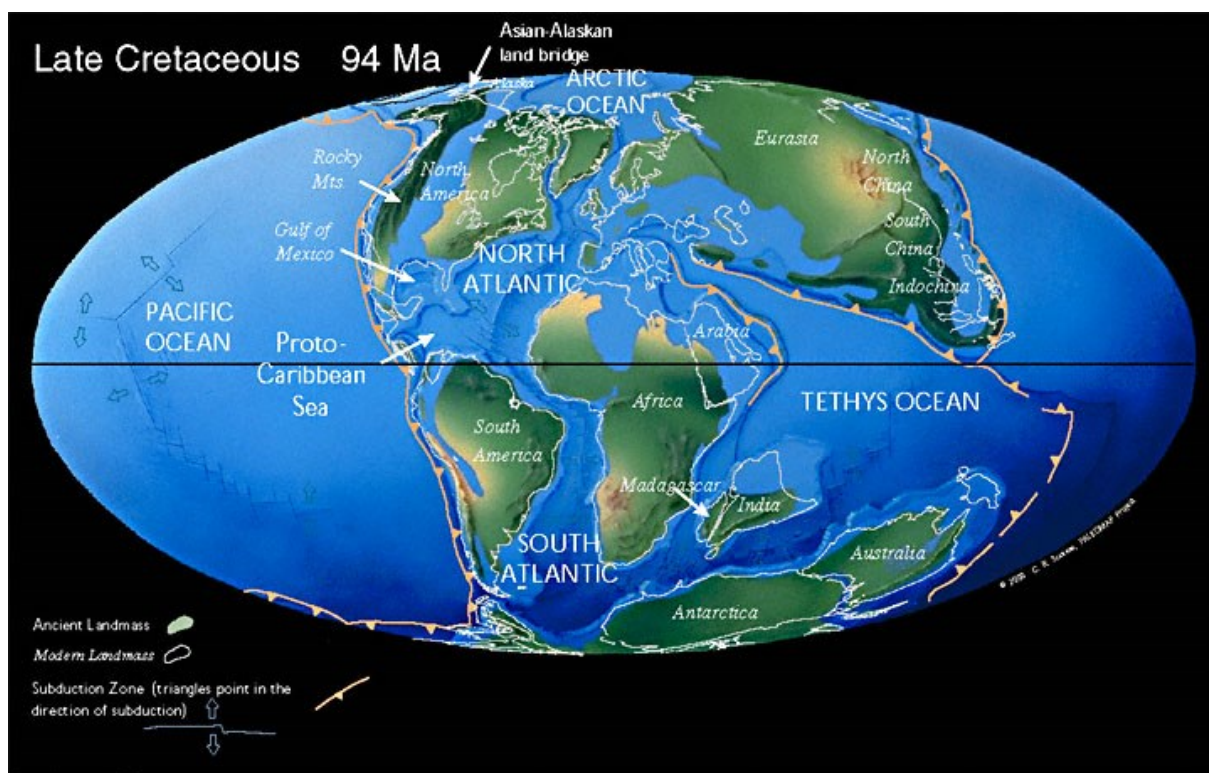
Jedná se o jedinečný materiál pocházející ze svrchnoturonských sedimentů, který byl v rámci české křídové pánve zjištěn výhradně na této lokalitě. Materiál pochází ze sbírek Chlupáčova muzea Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy, kam jej předal nálezce Martin Souček v roce 2015, tento materiál byl doplněn novějšími sběry na lokalitě.

Cílem diplomové práce je morfologický popis a systematická klasifikace nalezených jedinců. S ohledem na zachování ježovek a doprovodné fauny je dalším cílem práce rekonstrukce paleoekologických a tafonomických poměrů vedoucích k zachování této asociace ostnokožců.

## 2 KŘÍDA

Křída je nejmladším útvarem druhohor a je datována před 145–66 mil. lety. Paleogeografická situace v křídě se již začala podobat té dnešní (viz obr. 1).

Křída patří mezi nejteplejší období v historii Země. Důkazem je např. zalesnění ve vysokých zeměpisných šířkách (75°–85°), které ukazuje, že v polárních oblastech nebylo žádné, případně nijak výrazné zalednění. Také data z měření izotopu kyslíku ukazují, že v oblasti dnešního ostrova Jamese Rosse na Antarktidě převládalo chladnější mírné podnebí (Spicer & Corfield, 1992).



Obrázek 1. Mapa rozložení kontinentů ve svrchní křídě dle Scotese (www.scotese.com).



## 2.1 CHRONOSTRATIGRAFICKÉ ČLENĚNÍ

Dle tabulky schválené Mezinárodní stratigrafickou komisí se křída dělí na 2 oddělení: spodní a svrchní ([www.stratigraphy.org](http://www.stratigraphy.org)), která jsou dále členěna na 12 stupňů. Stupně spodní křída jsou: berrias, valangin, hauteriv, barrem, apt, alb; stupně svrchní křída jsou: cenoman, turon, coniak, santon a maastricht (viz tab. 1).

ÚTVAR	ODDĚLENÍ	STUPEŇ	STÁŘÍ (mil. let)
KŘÍDA	SVRCHNÍ	MAASTRICHT	72,1 ± 0,2
		CAMPAN	83,6 ± 0,2
		SANTON	86,3 ± 0,5
		CONIAK	89,8 ± 0,3
		TURON	93,9
		CENOMAN	100,5
	SPODNÍ	ALB	113
		APT	125
		BARREM	129,4
		HAUTERIV	132,9
		VALANGIN	139,8
		BERRIAS	145

**Tabulka 1.** Mezinárodně schválené chronostratigrafické členění křída (dle Mezinárodní stratigrafické komise; zdroj [www.stratigraphy.org](http://www.stratigraphy.org)).

## 3 KŘÍDA V ČESKÉM MASÍVU

---

Během spodní křída bylo území Českého masívu souší, spodnokřídové marinní sedimenty na Moravě a ve Slezsku náleží soustavě Vnějších východních Karpat. Na přelomu spodní/svrchní křída došlo v důsledku alpínské orogeneze k postupnému poklesu Českého masívu a k sedimentaci sladkovodních sedimentů v místech depresí v reliéfu. Další pokles pak vedl ve svrchním cenomanu a spodním turonu k rozsáhlé mořské transgresi (Valečka, 1974). Během cenomanu a turonu došlo k největší globální transgresi mořské

hladiny–“cenomanské transgresi“, která byla pravděpodobně způsobena vyklenutím Středoatlantského hřbetu (Orth a kol., 1993) a oceánských hřbetů obecně–v místech rozpadu Gondwanské části Pangey.

Mořská sedimentace na území Českého masívu pokračovala až do santonu, během něhož došlo k regresi a moře z našeho území ustoupilo (Malkovský a kol., 1974).

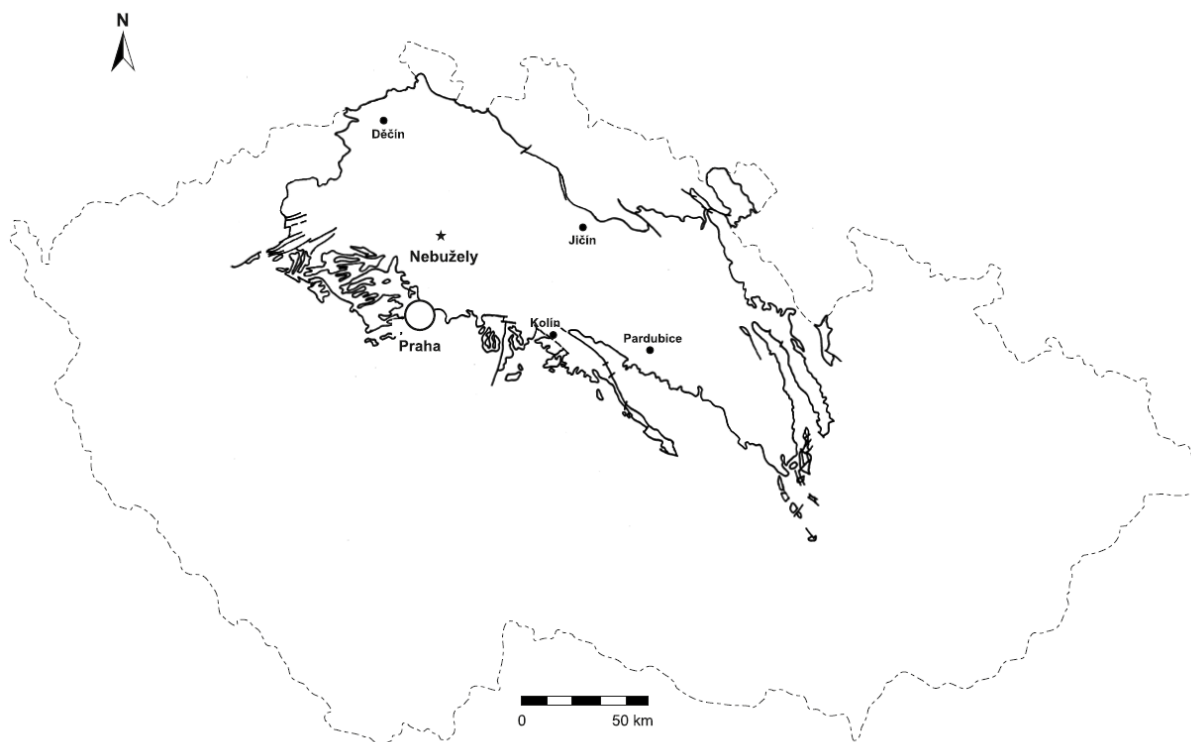
Paleobotanická data svrchnokřídové vegetace ukazují, že na území tehdejšího Českého masívu převažovaly subtropické/tropické podmínky (Knobloch & Mai 1991). Zaznamenány jsou ale i výskyty belemnitů z boreální oblasti (Košťák a kol., 2004).

Křídové sedimenty jsou poměrně značně rozšířené na území České republiky. Největší plochu zaujímá česká křídová pánev (dále jen ČKP) s převážně mořskými sedimenty, na bázi s kontinentálními. Další křídové sedimenty se vyskytují v rámci jihočeských pánví (českobudějovická, třeboňská pánev) a v opolské pánvi. Na jižní Moravě jsou křídové sedimenty uloženy pod pokryvem mladších hornin (Chlupáč & Vrána, 1994).

### 3.1 GEOLOGIE ČESKÉ KŘÍDOVÉ PÁNVE

Studovaná lokalita Nebužely leží v centrální části ČKP, která má rozlohu 14 600 km<sup>2</sup>. ČKP tvořila v období křídý šelfový prostor mezi „boreálními evropskými pánvemi“ a severozápadním okrajem oceánu Tethys, představuje tak významnou oblast pro interregionální stratigrafické korelace. Unikátní poloha ČKP na hranici dvou oblastí (boreálních chladnějších vod a teplejšího oceánu Tethys) umožňuje paleooceanografické, paleoekologické a paleoklimatické studie a interpretace např. Wiese a kol., 2004).

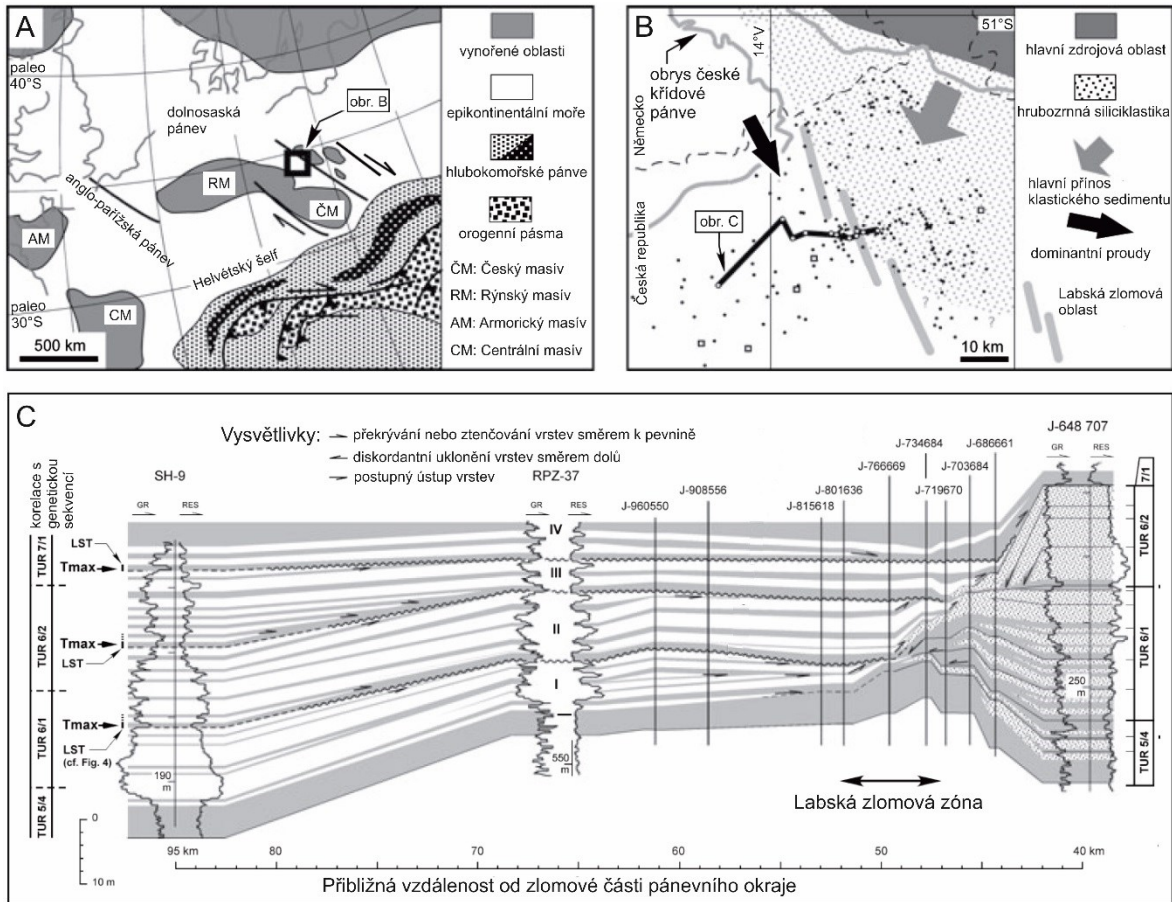
Sedimenty ČKP (stáří cenomanu, turonu, coniak, santonu) pokrývají oblasti náležející dnešnímu Sasku, Čechám, Moravě a Slezsku (Čech, 2011) – viz obr. 2.



**Obrázek 2.** Výskyt sedimentů české křídové pánve v rámci České republiky s označenou lokalitou Nebužely (upraveno dle Košťák a kol., 2010).

ČKP představuje pánev typu „strike–slip“ a byla formována reaktivací hlavních zlomových oblastí variského podloží Českého masívu na přelomu spodní/svrchní křídý. Jednotlivé „pull–apartové“ pánve a přilehlé oblasti byly odděleny SZ zlomovou oblastí (labská a lužická zlomová oblast) a dalšími SSZ zlomy (Uličný 1997, 2001).

Dle dosavadních studií byla ČKP v době jejího vzniku lemována několika ostrovy, ze kterých pochází příbřežní siliciklastické sedimenty–viz obr. 3A (‘‘Centální Evropský=Středoevropský ostrov, Západní a Východní sudentské ostrovy’’). V ČKP jsou dominantní litofacie kvádrových pískovců narozdíl od vápnatých sedimentů (často ve facii psací křídý) ve většině sedimentů boreálních evropských pánví v centrální a západní Evropě (Čech, 2011) a Tethydě.



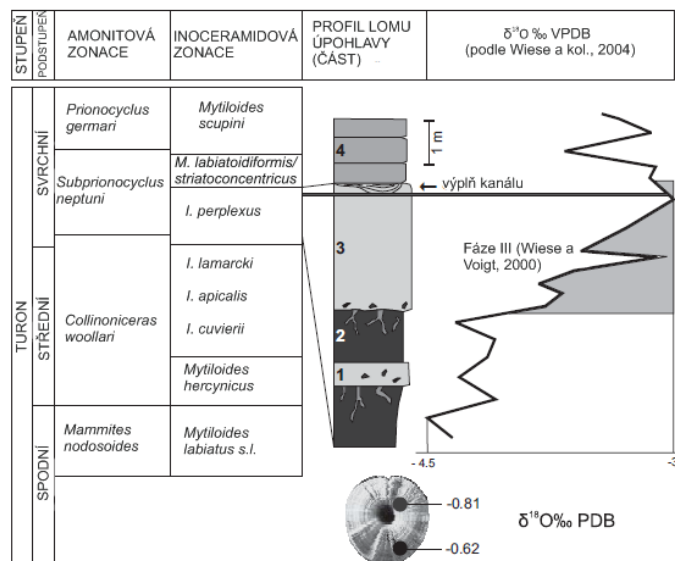
**Obrázek 3.** A: Paleogeografická situace ČKP. Paleogeografie (podle Ziegler, 1990) B: Severozápadní část ČKP s označenými vrtky (tečky) a klíčovými výchozy (čtverce). C: Zjednodušený profil hemipelagických a siliciklastických sedimentů svrchního turonu ČKP (bílá–karbonátové sedimenty; šedá–siliciklastické sedimenty) (upraveno dle Laurin & Vodrážka, 2010).

Během spodního až středního cenomanu došlo k uložení kontinentálních, říčních, bažinných a deltových sedimentů. Během středního cenomanu začala v ČKP mořská sedimentace v důsledku globálního zdvihu hladiny světového oceánu a následné cenomanské transgrese. Typické je střídání mořských sedimentů korycanských vrstev a „sladkovodních“ sedimentů vrstev peruckých. Dokládá to oscilační trend transgresního pulzu.

Během turonu a coniacu dochází lokálně k vytváření delt s hrubozrnnými sedimenty a pobřežními s písčítými sedimenty. Zdrojové oblasti tvořily Západo–a Východosudetské ostrovy, stejně jako Středoevropský ostrov. V klastické sedimentaci se výrazně projevují submarinní deltová tělesa, která často progradují (až desítky km) směrem k centrální části pánve. Tyto siliciklastické sedimenty přecházejí jižněji a západněji do hemipelagických jemnějších sedimentů během svrchního turonu a spodního coniacu (Laurin & Uličný, 2004;

Wiese a kol., 2004). Hemipelagické a siliciklastické sedimenty byly odděleny labskou zlomovou oblastí (viz obr. 3B). Reaktivací této zlomové oblasti během svrchního turonu v důsledku alpinského vrásnění došlo k jejímu výzdvihu (viz obr. 3C). Výzdvih labské zóny ovlivnil přínos terigenního materiálu do pánve oddělením siliciklastických sedimentů a došlo ke změně cirkulace (Laurin & Uličný, 2004).

Během svrchního turonu a začátkem coniacu došlo k několika ochlazením, které byly zjištěny měřením izotopu kyslíku  $\delta^{18}\text{O}$ . K prvnímu ochlazení došlo během středního turonu, případně na hranici středního/svrchního turonu (fáze I., Voigt a Wiese, 2000). K druhému ochlazení došlo ve střední části amonitové zóny *Subprionocyclus neptuni* (fáze III., Voigt a Wiese, 2000)—viz obr. 4. Obě fáze ochlazení jsou pravděpodobně spojeny se snížením hladiny moře. Během ochlazení se mohlo v křídovém teplém podnebí vyskytnout lokální a krátkodobé zalednění. Během ochlazení došlo k migraci boreálních faun směrem na jih. Během fáze III měření hodnoty  $\delta^{18}\text{O}$  ukazuje zvýšení o 1,5‰ a pokles teploty o 2°. Fáze III. je dobře zachována v ČKP ve svrchní části amonitové zóny *Subprionocyclus neptuni* v lomu Úpohlavy (Wiese a kol., 2004). Ke konci tohoto ochlazení se objevuje belemnit *Praeactinocamax bohemicus* (Stolley, 1916) a jeho výskyt je spojený se zvýšenými hodnotami  $\delta^{18}\text{O}$ , které indikují trend ochlazení. *P. bohemicus* se vyskytuje v krátkém stratigrafickém intervalu v blízkosti maximálního ochlazení ve svrchním turonu, spojené s nižší hladinou moře, která umožnila migrace tohoto belemnita do centrální Evropy. V rámci lomu Úpohlavy pochází nálezy ze svrchní části hudcovských vápenců (Košťák & Wiese, 2011). I přesto, že nálezy belemnitů jsou relativně vzácné, jejich výskyt ve svrchním turonu ukazuje migrace stratigraficky limitovaného trvání (Wiese a kol., 2004).



**Obrázek 4.** Stratigrafické rozšíření belemnitů v rámci ČKP. 1. spodní kopolitová vrstva (báze teplického souvrství); 2. tmavý slín; 3. Hudcovské vápence se svrchní kopolitovou vrstvou na bázi a pozice nálezů belemnitů (tmavě šedá čára); 4. rhynchonellové vrstvy. Amonitová a inoceramidová zonace podle Košťák a kol., 2004. Část profilu a křivka izotopu kyslíku (VPDB) podle Wiese a kol., 2004 (upraveno dle Košťák & Wiese, 2011).

Sedimentace v ČKP skončila během santonu. I přesto, že byl Český masív ve svrchní křídě zaplaven poměrně krátkou dobu (11 mil. let) a mocnost usazených sedimentů je většinou menší než 1 km, výchozy a data z vrtů umožňují detailní studium tektonických událostí a dalších procesů zaznamenaných v sedimentech (Uličný a kol., 2003).

### 3.2 LITOSTRATIGRAFICKÉ ČLENĚNÍ

Litostratigrafický výzkum ČKP byl zahájen již v první polovině 19. století. První návrh litostratigrafického členění předložil Reuss (1844). Tento návrh následně rozpracoval v letech 1845-1846 a 1854. Dalšímu výzkumu litostratigrafie se věnovali: Krejčí (1867, 1869), Frič (1889), Zahálka (1900), Soukup (1956), Vachtl (1949, 1950, 1952), Vachtl a Příkop (1955), Váně (po roce 1945), Malecha, Klein, Malkovský, Macák, Müller, Krutský,

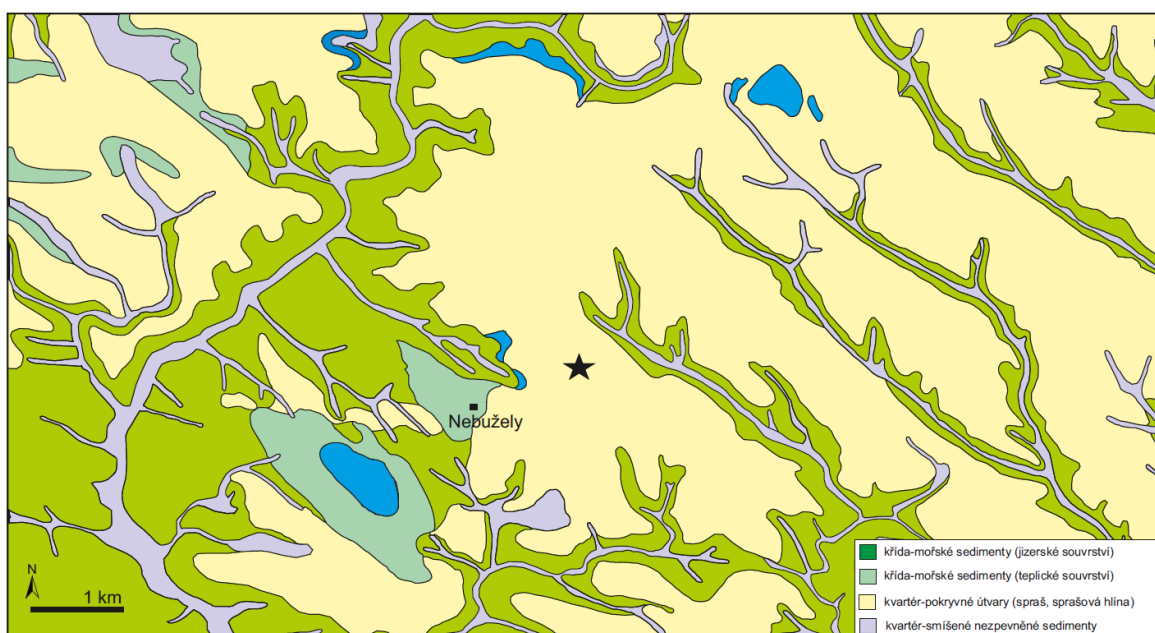
Valečka, Skoček a někteří další. V roce 1980 revidoval Čech a kol. na základě stratigrafické koncepce vytvořené Krejčím (1867,1869) dnes přijímané litostratigrafické členění svrchnokřídových sedimentů na území ČKP–viz obr. 3. Sedimenty dělí na 9 jednotek: perucko–korycanské souvrství (které dále dělí na perucké a korycanské vrstvy), bělohorské souvrství, jizerské souvrství, teplické souvrství (rohatecké vrstvy), březenské souvrství a merboltické souvrství. Uličný a kol. (1997) vymezili v rámci perucko–korycanského souvrství další samostatnou jednotku–pecínovský člen (Čech, 2011).

ÚTVAR	STUPĚŇ		LITOSTRATIGRAFICKÉ ČLENĚNÍ	
	STUPĚŇ	POD-STUPĚŇ		
<b>KŘÍDA</b>	SANTON	SPODNÍ	merboltické souvrství	
		SVRCHNÍ	březenské souvrství	
		STŘEDNÍ		
	CONIAK	SPODNÍ	rohatecké vrstvy	
		SVRCHNÍ	teplické souvrství	
		STŘEDNÍ		
	TURON	SPODNÍ	jizerské souvrství	
		SVRCHNÍ		
		SPODNÍ	bělohorské souvrství	
		SVRCHNÍ		
	CENOMAN	STŘEDNÍ	perucko-korycanské souvrství	pecínovský člen
		SVRCHNÍ		korycanské vrstvy
STŘEDNÍ		perucké vrstvy		
SVRCHNÍ				

**Tabulka 2.** Chronostratigrafické a litostratigrafické členění české křídové pánve podle (Čech a kol, 1980; Čech, 2011).

### 3.3 LOKALITA NEBUŽELY

Lokalita Nebužely se nachází přibližně 12 km severovýchodně od Mělníka s GPS souřadnicemi: 50°23'55.4"N 14°36'30.4"E. Na tomto místě se nachází odkryvy písčitých sedimentů (obr. 6; 7). Oblast leží v pískovcové facii křídového útvaru v povodí Pšovky (viz obr. 5).



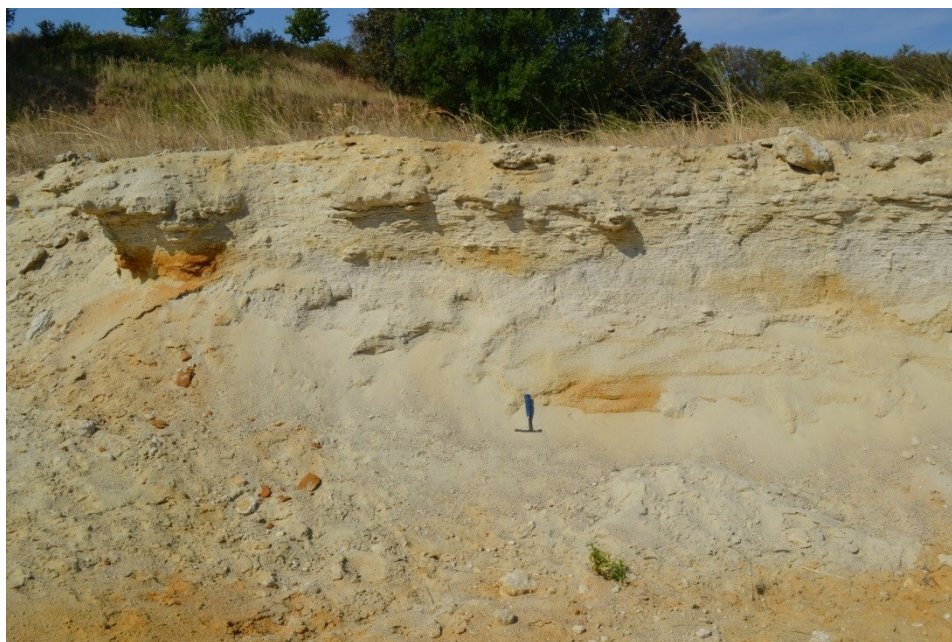
**Obrázek 5.** Geologická mapa s vyznačenou lokalitou Nebužely (zpracováno a zjednodušeno podle map ČGS ([www.mapy.geology.cz](http://www.mapy.geology.cz))).

Lokalita Nebužely představuje poměrně překvapivě plážový vývoj v centru pánve. Litostratigraficky je možné určit jako spodní část teplického souvrství (stáří svrchní turon, zóna *Subprionocyclus neptuni*) díky nálezům části schránky boreálního belemnita *Praeactinocamax bohemicus*, který má úzký stratigrafický rozsah. Turonští belemniti jsou v centrální Evropě poměrně vzácní, a proto nemohou být použiti pro biostratigrafické zóny. Nicméně výskyt belemnitů v Čechách a v Sasku představuje velmi krátký časový interval během nejvyšší části zóny *Subprionocyclus neptuni* a nejnižší části zóny *Mytiloides scupini* (viz obr. 4). Sedimenty korelujeme s vrchní částí hudcovských vápenců teplického souvrství, kde byl belemnit *Praeactinocamax bohemicus* nalezen v nejsvrchnější části vrstvy 4 (Košťák & Wiese, 2011).





**Obrázek 6.** Lokalita Nebužely.



**Obrázek 7.** Lokalita Nebužely, sypké písčité sedimenty s planárním zvrstvením.

V roce 1959 byl na lokalitě Nebužely proveden vrt č. GF V038286–GF P018650 do hloubky 110 m. Profil vrtu vede sedimenty kvartéru, svrchního a středního turonu. Jednotlivé sekvence převážně písčitych sedimentů jsou znázorněny v obr. 8. Ve vrstevním sledu se

nachází převážně různobarevné jemnozrnné až hrubozrnné pískovce, písčité jílovce a slínovce. Jednotlivé vrstvy a písčité tělesa mají mocnosti od 0,3–12,5 m.

Nejstarší známou jednotkou v podloží křídových sedimentů (v hloubce cca 650–1100 m) je svrchnoproterozoické krystalinikum. Na těchto horninách leží vrstvy permu a karbonu, které tvoří podloží křídových sedimentů. Nadloží pískovcových turonských sedimentů tvoří kvartérní spraše (Vacek, 1959).

Na lokalitě Nebužely se nachází zvětralé písčité sedimenty, které nicméně obsahují důležité sedimentární textury—planární zvrstvení. V sedimentu dominují dobře vytríděná zrna křemene (Tab. X, obr. A, B) jejichž velikost se pohybuje okolo 1 mm. Mají polozaoblený až poloostrohranný tvar (Tab. X, obr. C–F). Mezi těmito zrny se nachází příměs relativně větších recyklovaných zrn křemene, které jsou staršího stáří, mají dobře zaoblený, subsférický tvar (Tab. X, obr. D, E). Jejich velikost se pohybuje v rozmezí 2–5 mm.

Většina zrn má světle šedivou až tmavě šedivou barvu, některá jsou zbarvena železitým pigmentem do rezava a některá mají žlutou a narůžovělou barvu. V sedimentu se vyskytuje příměs úlomků hornin z krystalinika, které mají angulární (ostrohranný) tvar a velikost se pohybuje v rozmezí několika mm (Tab. X, obr. E). Součástí sedimentu jsou také úlomky schránek živočichů (Tab. X, obr. B, C, F).

Vzhledem k fosilnímu obsahu se jedná o extrémně mělkovodní mořský sediment. Charakter vytrídění, zvláště jeho dobré vytrídění a zaoblení, poukazuje na dlouhý transport. Materiál byl v dosahu oscilačních a/nebo trakčních proudů.

HLOUBKA (m)	STÁŘÍ	HLOUBKA VRSTVY (m)	MOCNOST (m)	PETROGRAFICKÝ POPIS				
5	KVARTÉR	9	9	křemité písky svrchní jílovité				
10				SVRCHNÍ TURON	16,5	7,5	jemnozrnné kvádrové pískovce písčité šedý jílovec ←	
15	16,8	0,3						
20	28	11,2	0,3		jemnozrnný kvádrový pískovec písčité jílovec			
25						28,3		
30	33,5	5,2	šedý kvádrový pískovec vápnitý písčité jílovec					
35	34,1	0,6						
40	41	6,9	drobnozrnný pískovec					
45	46,5	5,5	hrubozrnný šedý pískovec		železitý pískovec			
48,4	1,9							
49,5	1,1							
50	STŘEDNÍ TURON				světlešedý hrubozrnný pískovec	šedožlutý jemnozrnný pískovec		
55								
60				62			12,5	
65				68			6	dtto, šedožlutý
70				78			10	jemnozrnný silně vápnitý pískovec až slínovec
75								
80				83			7,6	šedý jemno až drobnozrnný pískovec vápnitý
85				95,5			12,5	šedý hrubozrnný pískovec
90								
95								
100	105	9,5	šedožlutý až šedý pískovec, drobnozrnný až hrubozrnný					
105								
110	110	0,5	žlutý hrubozrnný pískovec					

**Obrázek 8.** Profil vrtu na lokalitě Nebužely. Šipka ukazuje na svrchnoturonské vrstvy sedimentů, které jsou odkryty na lokalitě Nebužely a ze kterých pochází materiál, který je předmětem této diplomové práce (upraveno dle Vacek, 1959).

## 4 SYSTEMATICKÁ ČÁST: OSTNOKOŽCI (ECHINODERMATA)

---

Ostnokožci jsou bezobratlí výhradně mořští živočichové, jejichž fosilní záznam sahá až do spodního kambria. Do tohoto kmene je řazeno přibližně 7 000 žijících a 13 000 fosilních druhů (Brusca & Brusca, 2003). Termín Echinodermata (z řeckého *echinos*=trny a *derma*=pokožka) zavedl Klein (1794) při popisu mořské ježovky.

Žijící druhy ostnokožců jsou řazeny do 5 tříd: hvězdice (Asteroidea), hadice (Ophiuroidea), ježovky (Echinoidea), sumýši (Holothuroidea) a lilijice (Crinoidea).

Ostnokožci patří mezi druhoústé živočichy a jsou charakterističtí těmito hlavními znaky: s výjimkou pár vysoce odvozených druhů mají **pětičetnou souměrnost**; jejich **schránka je tvořená uhličitanem vápenatým**; mají **ambulakrální soustavu** zajišťující příjem potravy, lokomoci a další funkce (Brusca & Brusca, 2003).

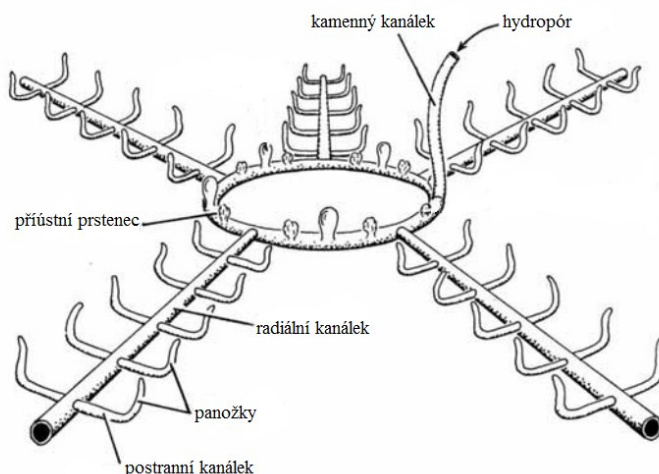
Pětičetná souměrnost je druhotná, ve svém vývoji mají planktonické bilaterální larvální stádium (Smith, 1997).

Ostnokožci mohou mít velikost několik mm až několik metrů (lilijice se stonky delšími než 20 m). Jejich schránky mají velkou morfologickou pestrost. Tělo ostnokožce může být např.: kulovité; diskovité; vejcovité; srdčité; zploštělé; pětiúhelníkovité; hvězdicovité s centrálním diskem, ze kterého vyrůstají ramena; podlouhlé (okurkovité); či může být tvořeno stonkem a rameny (Ubaghs, 1967).

Ostnokožci mají pevnou vnitřní kostru (endoskelet). Tělní stěna ostnokožců je tvořena 3 vrstvami: vnější epidermis, střední vrstva a vnitřní epitel lemující coelomovou dutinu (endotel). Pokožka pokrývá pevnou vnitřní kostru, která je tvořena destičkami z kalcitu navzájem pevně nebo kloubně spojenými. Destičky mohou mít různou velikost i tvar. Endoskelet může být redukován nebo může chybět úplně u některých druhů sumýšů.

**Ambulakrální soustava** je typická pro ostnokožce a zajišťuje řadu funkcí: příjem potravy, dýchání, zahrabávání, lokomoci, vylučování a rozmnožování. Je tvořena systémem vodních kanálků (viz obr. 9). Skládá se z příústního prstence s přidavnými váčky; z kamenného kanálku, který vede z příústního prstence směrem k aborální straně schránky, kde končí

hydropórem a madreporovou deskou; radiálními kanálky, ze kterých se větví panožky a další přídavné váčky (ampuly) (Nichols, 1972).



**Obrázek 9:** Ambulakrální soustava ostnokožců se znázorněným příústním prstencem, radiálním kanálkem, kamenným kanálkem, postranním kanálkem, hydropórem a panožkami (upraveno dle Nichols, 1972).

Ostnokožci mají dutinu coelomového původu (dutina obklopená mezodermálními buňkami). **Nervová soustava** zůstala na nízkém vývojovém stupni. **Dýchání** je zajišťováno panožkami a výměnou plynů přes tenkostěnné schránky. **Trávicí soustava** se skládá z ústního otvoru, žaludku, střeva a řiti. Ostnokožci nemají žádné specializované orgány sloužící k **vylučování** odpadních látek a většina druhů vylučuje odpadní látky přes povrch těla. Ostnokožci jsou převážně **gonochoristé**, ale vyskytují se i hermafroditické druhy u některých žijících sumýšů. Většina ostnokožců je schopna dorůstání ztracených částí těla.

Ostnokožci mohou žít přisedle i volně. Některé druhy mají důležitou roli v mořských ekosystémech, např. jako predátoři. V některých hlubokovodních oblastech ostnokožci tvoří 95 % organismů. Ostnokožci jsou široce rozšíření, obývají všechna moře a vyskytují se ve všech hloubkách. Kromě pár výjimek jsou všechny druhy bentické (Brusca & Brusca, 2003). Také jsou striktně stenohalinní organismy, výjimku tvoří některé druhy hadic (Talbot & Lawrence, 2002).

Ostnokožci mají velmi bohatý fosilní záznam, vzhledem k vápnité schránce. V některých obdobích geologické historie Země měli i horninotvorný význam. Některé druhy hrají důležitou roli ve stratigrafii.

#### 4.1 JEŽOVKY (ECHINOIDEA)

Ježovky jsou volně žijícími organismy. Nejstarší nálezy ježovek pochází z ordoviku (přibližně před 450 miliony lety) a pokračují až do recentu.

Ježovky se spolu se sumýši řadí do podmenu Echinozoa. Neformálně dělíme ježovky podle tvaru schránky na pravidelné a nepravidelné (Durham a kol., 1966)–viz obr. 10.

Ježovky představují úspěšnou skupinu živočichů v mořském prostředí. V současné době známe přibližně 800 druhů žijících ježovek. Ježovky mají ale i bohatý fosilní záznam: je známo přibližně 1200 rodů (Durham a kol., 1966).

Během paleozoika byla diverzita ježovek nízká a fosilní nálezy nejsou příliš časté. Na přelomu perm/trias došlo k vymírání a diverzita ježovek se značně snížila. V triasu následně došlo k diverzifikaci ježovek. Na počátku jury došlo k velké ekologické expanzi ježovek. Nejstarší nález nepravidelné ježovky pochází také z počátku jury. Od té doby došlo k rychlé diverzifikaci nepravidelných ježovek a ježovky se staly důležitou součástí mělkovodního bentosu (Smith & Anzalone, 2000). Na hranici křída/terciér (K/T) nastalo vymírání, při kterém se diverzita opět snížila (Smith & Jeffery, 1998). Během terciéru diverzita stoupla a v současné době je diverzita pravděpodobně největší v porovnání s geologickou minulostí (Durham a kol., 1966).

Ježovky mají nepřímý vývoj přes bilaterální planktonické larvální stádium. Po několika týdnech dojde k metamorfóze, která vede ke vzniku charakteristické schránky jedince a dojde k usazení na mořské dno. Planktonická larva je morfologicky komplexní a různé taxonomické skupiny mají svoje charakteristická larvální stádia (Durham a kol., 1967).

Ježovky jsou charakteristické kulovitou až zploštělou schránkou tvořenou kloubně spojenými vápnitými destičkami. Schránka nese pohyblivé výrůstky. Velikost schránek ježovek se může lišit, nejmenší ježovky mají schránku menší než 3 mm v průměru a některé

dosahují až 200 mm v průměru. Části schránky dělíme do několika skupin: apikální systém, ambulakrální a interambulakrální sloupce a oblasti peristómu a periproktu. Destičky se liší rozměry i tvary.

Destičky ambulakrálních a interambulakrálních sloupců mají vnější výrůstky: tuberkuly a granule. Větší tuberkuly nesou pohyblivé trny či radioly, menší nesou pedicelárie.

Ústní otvor je situovaný na orální straně směrem k substrátu a během života je pokrytý membránou, která je obvykle pokrytá destičkami. Destičky mohou vznikat různými způsoby a u jednotlivých skupin mají různé uspořádání. Některé druhy mají pouze 10 destiček s radiálně orientovanými póry. Ústní otvor s membránou a destičkami dohromady tvoří **peristom**.

Řitní otvor se nachází buď v rámci apikálního systému, či v zadní části interambulakrálního sloupce na aborální straně schránky ježovky. Řitní otvor se otevírá skrze anální membránu. U některých druhů membrána není pokryta destičkami. U většiny druhů je ale pokryta destičkami, které mohou být oddělené nebo se mohou překrývat. Řitní otvor dohromady s membránou a destičkami tvoří **periprokt**.

Na aborální straně schránky se nachází **apikální systém**, který je tvořený okulárními a genitálními destičkami. Destičky apikálního systému vznikají jako jedny z prvních při metamorfóze a je to místo vzniku všech destiček. Jsou menší než genitální a jsou perforované malým pórem. Genitální destičky jsou po dosažení sexuální zralosti perforované jedním či více genitálními póry. Jedna z genitálních destiček je perforovaná jedním či více hydropóry, které zajišťují propojení ambulakrální soustavy s vnějším prostředím. Destička se nazývá madreporit a je větší než ostatní genitální destičky. Uspořádání destiček v apikálním systému se u jednotlivých druhů může lišit a je to důležitý taxonomický znak (Durham a kol., 1966).

Schránka ježovek je tvořená 10 dvojitými sloupci destiček, které vedou od apikálního systému (okulárních destiček) k peristomu. 5 sloupců tvoří ambulakrální destičky a 5 sloupců tvoří interambulakrální destičky. Ambulakrální a interambulakrální destičky odděluje „adradiální sutura“.

**Ambulakrální destičky** tvoří většinou dvojité sloupce. Dva ambulakrální sloupce vedle sebe odděluje „perradiální sutura“. Svrchní strana ambulakrální destičky se nazývá

„adapikální sutura“ a spodní „adorální sutura“. Každá destička je perforovaná dvěma póry nacházející se na okraji destičky. Z každého póru vystupuje panožka, která je vnitřně propojena s ambulakrální soustavou. Póry mohou mít stejný tvar (např. oválný), ale mohou se i lišit (jeden pór může mít protáhlý tvar). Póry jsou obvykle zřetelně odděleny a mohou být obklopeny stěnou či rýhou. Každá destička se dělí na dvě části–vnější periferní (zde se nachází póry) a vnitřní interporiferní (bez pórů). V interporiferní zóně se vyskytuje okrajový tuberkul, který je většinou poblíž vnitřního póru. Tuberkuly dohromady tvoří 2 vertikální sloupce a bývají zpravidla dobře viditelné. V interporiferní zóně se mohou vyskytovat i další menší tuberkuly. Ambulakrální destičky mohou mít i další typ póru, neuropór, který se nachází v blízkosti panožky. Ambulakrální destičky ohraničující peristóm jsou v seskupení podle plánu, který se nazývá Lovénův zákon. Destička, která není v kontaktu s jednou ze sutur se nazývá redukovaná destička a existují 3 typy: „demidestičky“–jsou v kontaktu pouze s adradiální suturou; destičky, které jsou v kontaktu pouze s perradiální suturou; destičky, které nejsou v kontaktu se suturami (u paleozoických ježovek).

Ambulakrální destičky mohou mít jednoduché uspořádání: každý pár pórů se nachází na prodloužené destičce, která vede až k perradiální sutuře. Tato destička má jednu nebo více tuberkulů, ale tuberkuly nepřekrývají vedlejší destičky. Tyto ambulakrální destičky jsou unigeminátní.

U většiny druhů mají ambulakrální destičky komplexní uspořádání a jsou složené z několika druhů destiček. Jednotlivé části tvoří jeden celek, který má u perradiální sutury tvar písmene V. V případě rozpadu schránky, ambulakrální destičky se nerozpadají na jednotlivé části. Jednotlivé části mohou být dohromady spojeny tuberkulem.

Ambulakrální destičky mohou poskytovat důležité znaky při taxonomické klasifikaci jednotlivých ježovek.

**Interambulakrální destičky** nejsou propojené s vnitřními orgány. U většiny ježovek interambulakrální destičky nesou pouze výběžky určené k ochraně organismu (trny, pedicelárie), které vyrůstají na tuberkulech. Vyskytují se také menší výrůstky (granule), které nenesou žádné výběžky. U cidaroidních ježovek a ježovek, které se vyvinuly po paleozoiku a mají primitivní ambulakrální uspořádání, jsou interambulakrální destičky širší



než ambulakrální. U pravidelných ježovek se složenými ambulakrálními destičkami je velikost interambulakrálních i ambulakrálních destiček stejná (Durham a kol., 1966).

Všechny ježovky mají pohyblivé výrůstky, které slouží k ochraně organismu. Největší z těchto výrůstků představují primární a sekundární trny, které ježovky používají k obraně a k pohybu.

Místo, kde se trn přichycuje se nazývá **tuberkul**. Zkamenělé ježovky se vzácně zachovávají s trny připevněnými ke schránce. Studium morfologie tuberkulů se mohou získat informace o postavení a pohybu trnů a určit tvar i funkci a dále i životní strategii jednotlivých druhů ježovek.

Tuberkule se skládá z centrálního „mamelonu“ (hlavice) kulovitěho tvaru, který může i nemusí být perforovaný. Mamelon je situován uprostřed kuželovité části–krčku (angl. „boss“). Okolo mamelonu se může vyskytovat „platforma“, která může být hladká, či s vlnitou texturou. Vnější část tuberkule se nazývá „aureola“ („dvůrek“) a je to místo, kde se upínají svaly, které zajišťují pohyb trnu. Tuberkuly je možné dělit na primární (největší, nesoucí trny) a sekundární (menší, např. obklopující aureoly–“skrobikulární tuberkuly“; nesoucí pedicelárie) (Smith, 1980).

**Trny** ježovek se u jednotlivých druhů mohou velmi lišit ve velikostech a tvaru, ale základní struktury jsou stejné. Trn se dělí na 3 části: dlouhou „hřidel“ (angl. „shaft“) (může být rovná, zahnutá, zploštělá, silná, štíhlá, hladká nebo ornamentovaná); hladký krk (může se lišit v délce) a bázi. Místo, kde je trn upevněn k tuberkulu se nazývá acetabulum. Svaly, pomocí kterých ježovka hýbe trny, jsou upnuté na tuberkul a bázi trnu (Durham a kol., 1966).

Velikost, tvar, ornamentace a mikroskopická struktura trnů jsou důležité taxonomické znaky. Trny u fosilních ježovek se výjimečně zachovávají připojené ke schránce, často se ve fosilním záznamu vyskytují fragmentované a mikroskopická struktura může být rekrystalovaná.

Mezi primárními a sekundárními trny se nachází menší výrůstky–**pedicelárie**. Mají tvar kleštiček a ježovky je využívají k ochraně a čištění schránky. Zachování pedicelárií ve fosilním záznamu je však velice vzácné, protože mají malou velikost, jsou křehké a po smrti jedince odpadávají (Coppard a kol., 2010). Dalšími výrůstky jsou **panožky**. Jsou to vnější výběžky, které vyrůstají z radiálních kanálků ambulakrální soustavy a mají řadu funkcí.

Mohou fungovat jako chemoreceptory, sloužit k přísání k substrátu, k výměně plynů s vnějším okolím, k přijímání potravy a k zahrabávání (Smith, 1979).

Ježovky mají také struktury velmi malých rozměrů, které se nazývají sferidie. Nacházejí se na ambulakrálních destičkách a slouží jako smyslový orgán, který informuje o poloze těla. Vyskytují se u všech ježovek kromě cidaroidních (Lewis, 1968).

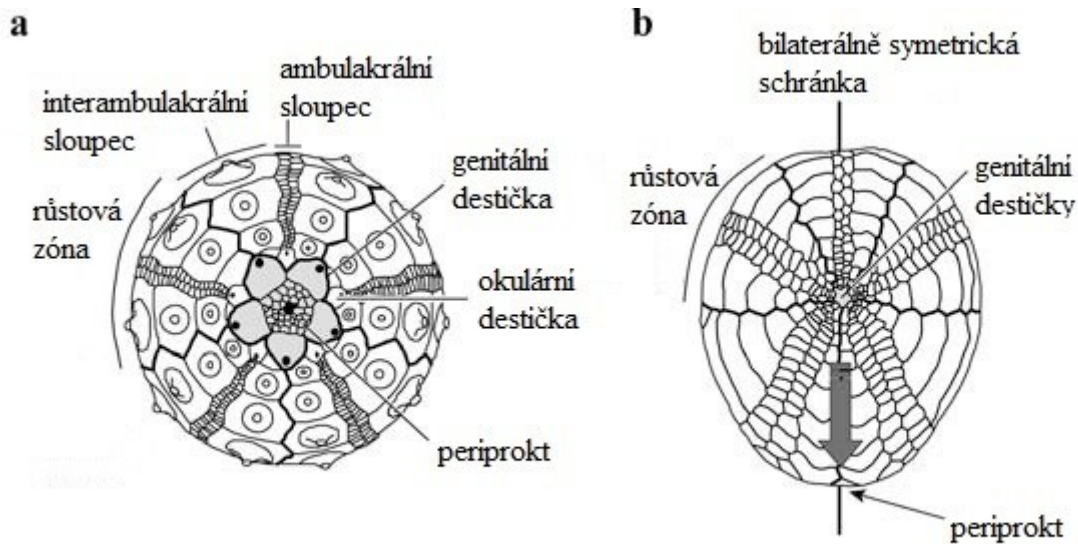
V paleontologii se využívá Lovenův zákon k určení orientace schránky. Pokud je nepravidelná ježovka v normální životní pozici (s aborální stranou nahoru), tak osa bilaterální symetrie prochází ústním otvorem, řitním otvorem a apikálním systémem. Studie ukazuje, že se žijící nepravidelné ježovky pohybují s ústním otvorem v přední části a s řitním otvorem v zadní části schránky. Uvnitř apikálního systému tato osa prochází okulární destičkou nalevo vedle madreporitové destičky a genitální destičkou naproti. Podle této osy jsou destičky apikálního systému očíslovány genitální destičky arabskými číslicemi a okulární destičky římskými číslicemi. Osa prochází okulární destičkou III a genitální 5. Toto číslování lze použít i u pravidelných ježovek s madreporitovou destičkou s číslem 2. Podobně jsou číslovány i ambulakrální a interambulakrální sloupce (Durham a kol., 1966).

Nové destičky jsou formovány na kraji apikálního systému, kde jsou vmezeřené mezi okulární destičky a již nově vytvořené destičky. V dospělosti jsou nejstarší destičky situovány u okraje peristomu a nejmladší jsou na svrchní straně na konci ambulakrálních a interambulakrálních sloupců. Pokud se velikost schránky zvětšuje, jednotlivé destičky stále rostou. U některých druhů ježovek se formují nové destičky během života, nebo se mohou již existující destičky po dosažení charakteristického počtu během života zvětšovat. U spousty druhů ježovek dochází časem k modifikaci tvaru starších destiček (rozdíl mezi počátečním tvarem v pozici u apikálního systému a konečným stavem u peristomu). Růstové zóny na destičkách se mohou pozorovat opatrným odstraněním tenké povrchové vrstvičky na ježovkách. Studium růstových zón se mohou zjistit změny ve tvaru destiček. U některých druhů nepravidelných ježovek jsou destičky, obzvláště u ambulakrálních sloupců, různě tvarované v různých částech stejné oblasti (Durham a kol., 1966).

Ježovky jsou obvykle gonochoristé a reprodukce je vždy pohlavní.

Většina ježovek žije v subtropických a tropických oblastech v mělkovodním mořském prostředí, ale některé druhy žijí i v polárních oblastech, či v hlubokovodním prostředí (v

hloubce i 7200 metrů). Diverzita ježovek se snižuje s narůstající zeměpisnou šířkou. Ježovky se často vyskytují ve velkých počtech na jednom místě, kde jsou příznivé podmínky a mohou tvořit dominantní část bentických komunit (Durham a kol., 1966).



**Obrázek 10.** a–pravidelná ježovka s pětičetnou symetrií, periprokt se nachází uvnitř apikálního systému; b–nepravidelná ježovka s bilaterální symetrií, periprokt posunutý směrem ke spodní straně schránky, apikální systém zůstává na svrchní straně (upraveno dle: Saucède a kol., 2007).

#### 4.1.1 PRAVIDELNÉ JEŽOVKY

Pravidelné ježovky jsou jedni z hlavních požíračů mořských řas v mělkovodních mořských oblastech. Ježovky hrají důležitou roli v ekologii a některé druhy mohou ovlivnit strukturu a stabilitu bentických komunit (Scheibling, 1984).

Pravidelné ježovky se od nepravidelných odlišují tím, že mají **Aristotelovu lucernu**, která slouží k přijímání potravy; řitní otvor se nachází v rámci apikálního systému; převažuje pentamerická radiální symetrie; obrys je víceméně kruhovitý, mírně eliptický, či pravidelně pětiúhelníkovitý (příklad pravidelné ježovky viz obr. 10) (Durham a kol., 1966).

#### 4.1.1.1 MORFOLOGIE

Schránka má u pravidelných ježovek kulovitý až polokulovitý tvar více či méně zploštělý. Je tvořena 10 dvojitými sloupci destiček–5 ambulakrálními a 5 interambulakrálními (Durham a kol.,1966).

U pravidelných ježovek se peristóm vyskytuje vždy na orální straně a má kruhovitý tvar. Všechny ambulakrální a interambulakrální sloupce se sbíhají kolem ústního otvoru.

U pravidelných ježovek se **apikální systém** nachází vždy na svrchní straně schránky. Apikální systém je tvořen 5 genitálními a 5 okulárními destičkami, které tvoří jeden či dvojitý kruh okolo periproktu. U některých druhů se vyskytuje zvětšená periproktální destička, která se nazývá „suranální“ destička. Může být vmezeřená do kruhu genitálních destiček nebo může být přítomna pouze u juvenilních jedinců.

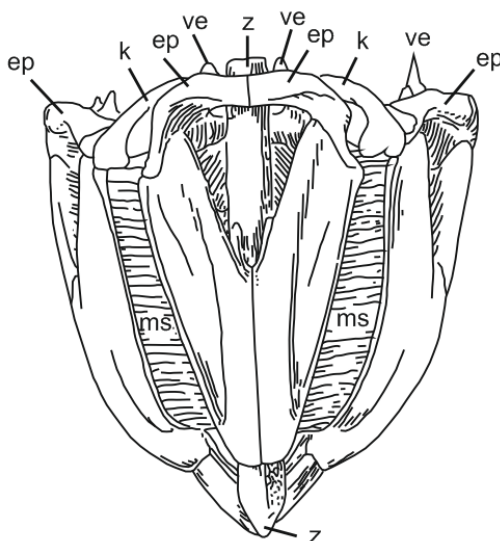
Příklady typů apikálního systému u pravidelných ježovek:

- monocyklický–všechny okulární destičky jsou v kontaktu s periproktem a oddělují genitální destičky
- dicyklický–genitální destičky jsou spojeny a oddělují okulární destičky, které se nedotýkají periproktu
- hemicyklický–v kontaktu s periproktem jsou pouze některé okulární destičky

Pravidelné ježovky jsou charakteristické tím, že mají čelistní aparát nazývaný se **Aristotelova lucerna** (viz obr. 11). Řecký filozof Aristoteles tento čelistní aparát přirovnal k lucerně ve svém díle „*Historia animalium*“. Čelistní aparát byl jako Aristotelova lucerna pravděpodobně poprvé konkrétně označen v díle Kleina: „*Naturalis dispositio Echinodermatum*“ z roku 1734 (Lawrence, 2001).

Aristotelova lucerna se skládá z vápnitých kůstek a rozrůzněného svalstva. Součástí je 5 zubů, které ježovky používají k získávání potravy. Každý zoubek je uchycen v „polopyramidě“, které dohromady tvoří 5 pyramid. Sousedící pyramidy jsou uchyceny mezipyramidálními svaly. Každá polopyramida je ukončena epifýzou. Mezi polopyramidami se na svrchním konci nachází zářez nazývaný se „foramen magnum“. Každá polopyramida má výběžek–epifýzu. Epifýzy mohou být u některých druhů nad

zářezem (foramen magnum) spojené. Mezi epifýzami se nachází „rotula“, která má jazykovitý tvar a spojuje epifýzy sousedících pyramid. Další součástí lucerny jsou „kompasy“—zahnuté tyčovité útvary vyskytující se nad rotulemi. Důležitou součástí jsou svaly, které jsou přichyceny k vnitřní části schránky nazývané se „perignatický pás“, případně mohou být přichyceny k vnitřnímu povrchu schránky, pokud chybí perignatický pás. Svaly dělíme na protraktory (vysunovače), které vysunují zuby směrem ven; retraktory (zatahovače), jejichž funkcí je zatahovat zuby zpět do čelistního aparátu; svaly zajišťující vertikální pozici pyramid; silné mezipyramidální svaly, zajišťující spojení polopyramid a svaly připojené k rotulím. Morfologie Aristotelovy lucerny je důležitým taxonomickým znakem (Durham a kol.,1966).

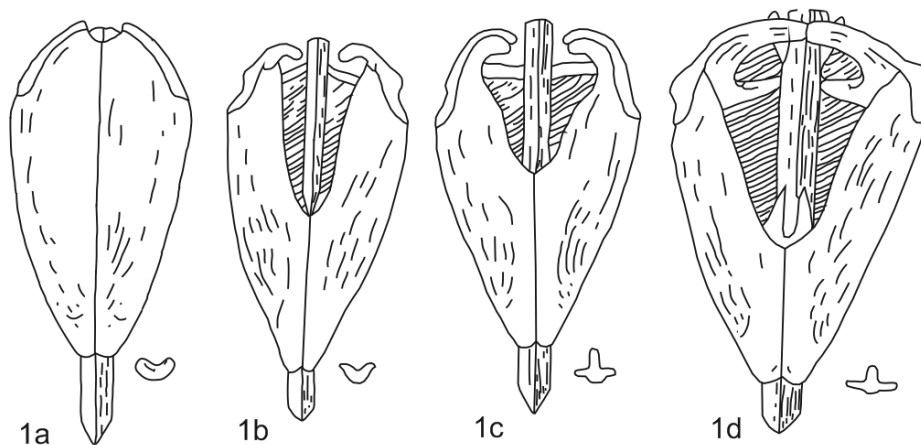


**Obrázek 11.** Aristotelova lucerna rodu *Strongylocentrotus*, vysvětlivky: ep–epifýza; k–kompas; z–zub; ve–výběžek epifýzy; ms–mezipyramidální svaly; upraveno dle (Durham a kol., 1966).

Existují 4 základní typy Aristotelovy lucerny (viz obr. 12):

- cidaroidní–lucerna je úzká s malinkým foramen magnum; epifýza je malá a nevyčnívá; zuby jsou v průřezu ve tvaru písmene U; tento typ je charakteristický pro všechny cidaroidní ježovky
- aulodontní–lucerna má hluboký zářez foramen magnum ve tvaru V; epifýza má volné prstovité výčnělky; zuby mají v průřezu tvar písmene U; tento typ je charakteristický u echinothurioidních, diadematoidních a pedinoidních ježovek

- stirodontní–podobný typ aulodontnímu, ale zuby mají v průřezu tvar písmene T; tento typ je charakteristický pro arbacioidní, salenioidní a stomopneustidní ježovky
- camarodontní–lucerna má hluboký zářez foramen magnum ve tvaru písmene V; epifýza je zvětšená a nahoře se setkává s foramen magnum a tvoří souvislý oblouk; zuby mají v průřezu tvar písmene T; tento typ je charakteristický pro řády Temnopleurida a Echinoida



**Obrázek 12.** Vnější pohled na 4 základní typy Aristotelovy lucerny u pravidelných ježovek a příčný řez zubem; 1a–cidaroidní typ; 1b–aulodontní typ; 1c–stirodontní typ; 1d–camarodontní typ; upraveno dle (Durham a kol., 1966).

#### 4.1.1.2 ŽIVOTNÍ STRATEGIE

Většina ježovek pravidelného typu žijí na povrchu substrátu, kde se pohybují pomocí trnů a panožek. Na skalnatém povrchu mohou některé druhy ježovek využívat dutiny k ochraně a některé jsou schopné dutinu samy vytvořit pomocí trnů a zoubků. Kvůli ochraně proti vlnobití došlo u dalších druhů k vývoji krátkých, plochých trnů na svrchní straně schránky a silných panožek na spodní části, které ježovku pevně drží přichycenou k podkladu. Další modifikací mohou být dlouhé trny směřující k substrátu s kulovitým zakončením, které pravděpodobně brání klesání ve velmi jemném substrátu.

Spousta pravidelných ježovek reagují negativně na ostré světlo, a tak se během dne schovávají do stinných míst. Některé ježovky pokrývají svrchní stranu schránky částmi rostlin a schránek nebo oblázky, které drží pomocí panožek.

Pravidelné ježovky nemají většinou žádný preferovaný směr pohybu, vzhledem k tomu, že mají pravidelný tvar schránky.

Pravidelné ježovky se živí téměř veškerým organickým materiálem. Některé druhy jsou spíše herbivorní a některé naopak karnivorní. (Durham a kol., 1966).

## 4.1.2 NEPRAVIDELNÉ JEŽOVKY

### 4.1.2.1 MORFOLOGIE

Schránka se u nepravidelných ježovek vyznačuje bilaterálním zploštělým polokulovitým; vysokým kuželovitým tvarem; tenkým a zploštělým; srdcovitým; prodlouženým oválným či lahovitým tvarem. (Durham a kol., 1966).

**Peristom** s ústním otvorem se nachází na orální straně schránky. U některých druhů nepravidelných ježovek není membrána pokryta destičkami, případně je pokryta pouze malým počtem nepravidelných destiček. Nepravidelné ježovky nemají Aristotelovu lucernu (Durham a kol., 1966).

Všechny ambulakrální sloupce se sbíhají v peristomu. **Periprokt** s řitním otvorem je vždy situován směrem k zadní části schránky. Periprokt je vždy obklopen interambulakrálními destičkami.

U nepravidelných ježovek se **apikální systém** nachází samostatně bez periproktu na aborální straně schránky. Pouze u primitivních typů nepravidelných ježovek je apikální systém v kontaktu s periproktem. U pokročilejších typů poté došlo k přesunutí periproktu do zadní části a došlo k oddělení od apikálního systému. Apikální systém je tvořený 5 okulárními destičkami a maximálně 4 genitálními destičkami. Počet destiček se může lišit. Madreporitová destička se také vyskytuje v rámci apikálního systému.

Příklady typů apikálního systému u nepravidelných destiček:

- etmolytický–madreporitová destička je prodloužená přes celý apikální systém a odděluje genitální destičky G1 a G4 a okulární I a V

- etmofraktní–madreporitová destička je oddělená od okulárních destiček I a V spojením genitálních destiček 1 a 4
- prodloužený–prodloužený apikální systém, destičky mohou být uspořádány ve 2 sloupcích
- oddělený–apikální systém může být oddělený na dvě části vzdálené od sebe

Na svrchní části schránky jsou části ambulakrálních destiček vyvinuty v **petaloidy**. Jsou to specializované oblasti zvětšených pórů sloužící pro panožky, které zajišťují dýchání. Petaloidy jsou taxonomicky důležitým znakem nepravidelných ježovek. U některých ježovek je všech 5 sloupců ambulakrálních destiček identických. U jiných se mohou sloupce lišit. Panožky v této oblasti formují dýchací tunel u zahrabávajících se druhů.

U většiny nepravidelných ježovek jsou početné a téměř vždy perforované.

Rozšířený sloupec interambulakrálních destiček na spodní části schránky se nazývá „**plastron**“. Uspořádání destiček v plastronu je taxonomicky důležité. První interambulakrální destička, která se nachází na hranici s peristomem, se nazývá „labrum“. U některých druhů ježovek může labrum překrývat peristóm. Dvě vedlejší destičky mohou být zvětšeny a nazývají se „sternaly“.

Ježovky mohou mít několik typů plastronů: protosterní–je tvořený pentagonálními destičkami tvořící dva sloupce; meridosterní–pentagonální destičky se začínají překrývat až tvoří jeden sloupec; amfisterní–dvě velké destičky, které tvoří téměř celý plastron, jsou oddělené interradiální suturou

U spousty druhů nepravidelných ježovek jsou **tuberkuly** „zanořené“ pod povrchem schránky. U většiny druhů nepravidelných ježovek je mamelon perforovaný. Nepravidelné ježovky s trny pohybují více než nepravidelné (např. při zahrabávání). Spojení vazem prostřednictvím póru pomáhá zabránit ztrátě trnu.

Nepravidelné ježovky mají většinou krátké **trny**, tenké s podélným rýhováním. Spoustu druhů nepravidelných ježovek se zahrabává do substrátu, a tedy trny na spodní části schránky mají lopatkovitý tvar a slouží k hrabání a lokomoci. Trny mohou mít i další funkce: příjem potravy, zpevnění stěn vyhrabané díry a ochrana. Trny také mohou mít špičatý tvar a mohou připomínat chloupky (Durham a kol.,1966).



Dalšími významnou součástí schránky nepravidelných ježovek jsou „**fascioly**“. Jsou to husté specializované trny nacházející se u nepravidelných ježovek, které mají důležitou funkci při zahrabávání organismu do substrátu. Vytvářejí proudy, které pomáhají při dýchání, vylučování a příjmu potravy. Vylučují sliznaté látky, které jsou důležité pro infaunní živočichy (brání pronikání částic mezi trny). Fascioly se vyskytují na třech místech: na aborální části, pod řitním otvorem a kolem řitního otvoru (Nichols, 1959). Přítomnost fasciol u fosilních druhů naznačuje alespoň částečný infaunní život. Tvar a pozice fasciol je taxonomicky důležitý znak.

#### 4.1.2.2 ŽIVOTNÍ STRATEGIE

Většina žijících nepravidelných ježovek se zahrabává do písčitého, či bahnitého substrátu. Ve velmi klidném vodním prostředí mohou ježovky zahrabávat pouze část schránky a zbytek vyčnívá nad povrch substrátu. Typy fasciol mohou být spjaty se způsobem zahrabávání určitých druhů ježovek a se substrátem, do kterého se ježovka zahrabává.

U některých zahrabávajících se druhů se tvoří dýchací nálevka a sanitární trubice. Vznikají pomocí trnů a panožek. Nálevka a trubice je vytvořena točivým pohybem trnů a slizem vylučovaným panožkami je stěna upevněna. Studium žijících nepravidelných ježovek ukazuje, že se pohybují v pozici s ústním otvorem v přední části a s řitním otvorem v zadní části. Pokud je ježovka zahrabaná hlouběji a trny již nedosáhnou povrchu, svrchní část dýchací trubice je vytvořena a udržována panožkami.

Nepravidelné ježovky se živí převážně organickými částicemi, či organismy zachycenými v ježovkami vylučovaném slizu (Durham a kol., 1966).

## 5 HISTORIE VÝZKUMU

---

Vrstvy na lokalitě Nebužely byly dříve popisovány jako „bryozoické“ (Frič, 1885); pásmo IXd (Zahálka, 1895); 3. cyklus (Klein, 1966) a nejnověji byly zařazeny k jizerskému souvrství–k svrchní části svrchní pískovcové sekvence (Adamovič, 1994)–viz tab. 3.

Frič (1885)	Zahálka (1895)	Klein (1966)	Adamovič (1994)	
bryozoické vrstvy u Kaniny	IXd	3. cyklus	jizerské souvrství	svrchní část svrchní pískovcové sekvence
choroušecké vrstvy trigoniové	IXc			střední část svrchní pískovcové sekvence
druhý kokořínský kvádr	IXb			spodní část svrchní pískovcové sekvence
hledsebské opukové vložky	IXa			spodní pískovcová sekvence
první kokořínský kvádr	VIII	2. cyklus (část)		

**Tabulka 3.** Vrstvy jizerského souvrství popsané Fričem (1885), Zahálkou (1895), Kleinem (1966) a Adamovičem (1994). Lokalita Nebužely náleží bryozoickým vrstvám (Frič, 1885), pásmu IXd (Zahálka, 1895), 3. cyklu (Klein, 1966) a svrchní části svrchní pískovcové sekvence; upraveno dle (Adamovič, 1994).

První zmínka o ježovkách z ČKP pochází již z první poloviny 19. století (Goldfuss, 1826). Přehled současného stavu znalostí ježovek české křídové pánve je sepsán v bakalářské práci Bartušková (2017).

Zahálka (1896) uvádí v Nebuželích nalezené druhy: *Phymosoma radiatum* (SORIGNET, 1850) a *Caratomus Laubei* (NOVÁK, 1882). Zahálka (1904) uvádí druhy z lokality Nebužely: *Phymosoma radiatum* (Sorignet, 1850), *Catopygus albensis* (GEINITZ, 1871), *Nucleolites bohemicus* (NOVÁK, 1882) a *Caratomus Laubei* (NOVÁK, 1882).

Frič (1885) uvádí několik druhů ježovek z nedaleké lokality Živonín a okolí: *Cidaris subvesiculosa* (D'ORBIGNY, 1850), *Caratomus laubei* (NOVÁK, 1882), *Catopygus Albensis* (GEINITZ, 1871), *Catopygus fastigatus* (NOVÁK, 1882), *Nucleolites bohemicus* (NOVÁK, 1882), *Cyphosoma radiatum* (SORIGNET 1850), *Cyphosoma* sp., *Glyphocyphus* sp., *Holectypus turonensis* (DESOR, in AGASSIZ & DESOR, 1847), *Micraster Michelini* (AGASSIZ, 1847) a *Hemiaster plebeius* (NOVÁK, 1882?).

Z této lokality dále Novák (1887) uvádí nálezy: *Catopygus fastigatus* (NOVÁK, 1882), *Nucleolites bohemicus* (NOVÁK, 1882), *Cyphosoma radiatum* (SORIGNET, 1850), *Glyphocyphus* sp. a *Holectypus turonensis* (DESOR, in AGASSIZ & DESOR, 1847).

Vzhledem k nepříznivému zachování převážné části materiálu ježovek, je výše uvedena rodová a druhová klasifikace tak, jak ji publikovali jednotliví autoři. Materiál neumožňuje detailní revizi, neboť na něm nejsou zachovány morfologické znaky užívané pro současnou klasifikaci jednotlivých taxonů.

## 6 ASOCIACE JEŽOVEK LOKALITY NEBUŽELY

---

### 6.1 METODIKA A MATERIÁL

Stěžejní materiál použitý pro studium v této diplomové práci pochází ze sbírek Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy a je uložen pod čísly: 3337, 3412, 3414, 3454, 3455, 3864, 3934, 3936, 3938, 4265, 4266, 4267, 4400, 4700, 4704, 4927, 4928, 4958, 5078, 5079, 5210, 5216. Materiál pochází z lokality Nebužely u Mělníka nacházející se v rámci české křídové pánve a byl doplněn dalšími sběry.

Další kusy ježovek a doprovodné fauny nalezeny novějšími sběry jsou označeny: NB 0001, NB 0002, NB 0003, NB 0004, NB 0005, NB 0006, NB 0007, NB 0008, NB 0009, NB 0011, NB 0012, NB 0013, NB 0014, NB 0015, NB 0016, NB 0017, NB 0018, NB 0019.

Několik kusů ježovek a doprovodné fauny ze sběru v roce 2013 bylo zapůjčeno od doc. RNDr. Jakuba Sakaly, Ph.D. z Přírodovědecké fakulty UK. Jednotlivé kusy zobrazené v této diplomové práci jsou označeny: S 0001, S 0002.

Byly nalezeny celé schránky bezobratlých živočichů, části schránek, trny a dále i zuby ryb.

Materiál byl vypreparovaný jehlou. Před focením bylo několik vzorků poběleno sublimujícím chloridem amonným ( $\text{NH}_4\text{Cl}$ ). Dále byl materiál nafocen na České geologické službě stereomikroskopem Nikon SMZ 1500 a fotoaparátem Nikon D750. Na Přírodovědecké fakultě UK byl materiál nafocen skenovacím elektronovým mikroskopem. Některé ježovky byly před focením pozlaceny. Výchozy na lokalitě Nebužely byly zdokumentovány Nikonem D3100.

Mapa, stratigrafická tabulka, profil vrtu Nebužely, paleoekologická rekonstrukce, obrázky schránek a trnů ježovek a fototabule byly upraveny v programu Corel Draw X7 a Corel Photo–Paint X7.

## 6.2 TAFONOMIE

Na lokalitě Nebužely byly nalezeny jak úplné schránky, tak i fragmentované části schránek ježovek vyznačující se specifickým způsobem zachování (ústní informace M. Košťák). Malé rozměry schránek v kombinaci s poměrně značnou hrubozrnností okolního sedimentu mají za následek nepříliš příznivý způsob zachování. Během fosilizačních procesů docházelo ke vtlačování zrn do schránek ježovek. U všech kusů ježovek pak proběhla částečná či úplná rekrystalizace schránek a u více než 50 schránek došlo k částečné fragmentaci. V důsledku těchto procesů, je většina morfologických znaků, které jsou potřebné k určení na rodovou případně na druhovou úroveň, je více či méně zastřena, či není vůbec zachována. U některých morfologických znaků na povrchu schránek ježovek (např. tuberkuly vystupující ze schránky) došlo k obroušení díky transportu či výše popsaným diagenetickým změnám.

Většina schránek je vyplněna jemnozrnným písčítým sedimentem. Pouze schránka ježovky č. 4927 je vyplněna zrny písčitého sedimentu s fragmentem schránky pravděpodobně mlže.

## 6.3 TAXONOMICKÉ ZAŘAZENÍ A POPIS JEDNOTLIVÝCH DRUHŮ

Kmen: Echinodermata KLEIN, 1734

Podkmen: Echinozoa HAECKEL IN ZITTEL, 1895

Třída: Echinoidea LESKE, 1778

Podtřída: Cidaroidea SMITH, 1984

Řád: Cidaroida CLAUS, 1880

Typový rod: *Cidaris* LESKE, 1778

## **Cidaroida indet.**

(Tab. VI, obr. I, J)

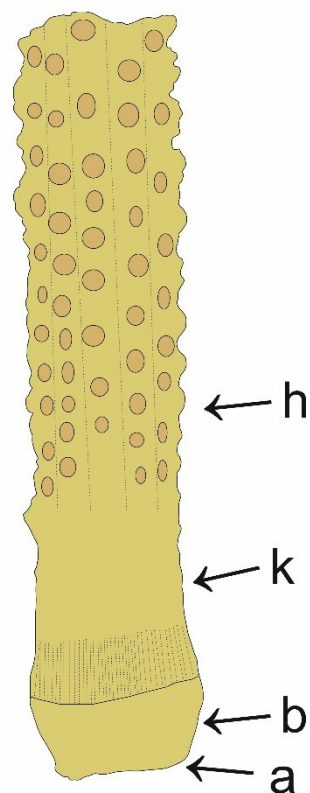
Materiál: ze sbírek Chlupáčova muzea Přírodovědecké fakulty UK pochází fragment trnu číslo 4266. Novějšími sběry byl nalezen fragment trnu označený S 0001.

Popis: Ze zástupců řádu Cidaroida byly nalezeny dva trojrozměrné fragmenty trnů. U trnu číslo č. 4266 je zachována střední část–“hřídél“ (angl. shaft), která se distálně rozšiřuje. Na trnu zřetelně vystupují granule tvořící ornamentaci uspořádanou v podélných řadách. U fragmentu S 0001 je zachováno acetabulum, báze, hladký krk s jemnou striací a hřídél (viz obr. 13). Hřídél je zřetelně ornamentovaná podélně uspořádanými granulemi.

Poznámka: Zachované morfologické znaky na trnech umožňují zařazení do řádu Cidaroida. Vzhledem k zachování pouze fragmentů trnů a absenci částí schránek a jednotlivých destiček není možné jedince spolehlivě klasifikovat na rodové úrovni.

Rozměry:

materiál	délka	šířka horní části	šířka spodní části
4266	10 mm	4,9 mm	2,4 mm
S 0001	11 mm	2 mm	2,4 mm



**Obrázek 13.** Trn cidaroidní ježovky č. S 0001; a–acetabulum; b– báze; k–krk; h–hřídél („shaft“).

Podtřída: Euechinoidea BRONN, 1860

Řád: Camarodonta JACKSON, 1912

Infrařád: Temnopleuroidea KROH & SMITH, 2010

Čeleď: Glyphocyphidae DUNCAN, 1889

Rod: Glyphocyphus D'ARCHIAC & HAIME, 1853

***Glyphocyphus* sp.**

(Tab. I, obr. E, F; Tab. II, obr. A, B, C, D, E, F; Tab. III, obr. A, B, C, D; Tab. VI, obr. A, B, C, D, E, F)

Materiál: Ze sbírek Chlupáčova muzea Přírodovědecké fakulty UK pochází ježovky č.: 3337, 4400, 3864, 3934, 3936, 5078 a 5327. Novějšími sběry byly nalezeny schránky ježovek označené: NB 0011, NB 0012.

Celkem bylo nalezeno 8 kusů ježovek. Všechny schránky jsou téměř zcela rekrystalované a částečně fragmentované.

Popis: Schránky jsou trojrozměrně zachované. U schránek ježovek č. 3337, 4400, 3864, 3934, 3936, 5078, 5327 je zřetelně ohraničený peristom a periprokt a proběhla jen částečná fragmentace. Ježovky NB 0012, NB 0013 mají téměř zcela fragmentovaný peristom i periprokt. U schránky ježovky č. 3864 vystupují tuberkuly, které jsou značně obroušené. U ježovky č. NB 0012 vystupují ze schránky tuberkuly s poměrně malou perforací. Peristom je lehce zanořený. Ambulakrální a interambulakrální sloupce s jednotlivými morfologickými znaky nejsou zachovány. Destičky apikálního systému nejsou zachovány. Trny nejsou zachovány.

Poznámka: Vzhledem k rekrystalizaci důležitých morfologických znaků nelze určit do druhu.

Rozměry:

materiál	průměr schránky	průměr peristomu	průměr periproktu
3337	6,5 mm	2,8 mm	2,1 mm
3864	5 mm	2 mm	1,9 mm
3934	5,3 mm	2,5 mm	1,8 mm
3936	4,9 mm	2 mm	1,7 mm
4400	3,5 mm	1,5 mm	1,3 mm
5078	5 mm	2,1 mm	1,9 mm
5327	4,1 mm	2 mm	1,9 mm
5328	3,2 mm	1,3 mm	1,1 mm
NB 0012	5,5 mm	2,4 mm	2,2 mm

Infraclass: Carinacea KROH & SMITH, 2010

Nadřád: Calycina GREGORY, 1900

Řád: Phymosomatoida MORTENSEN, 1904

Čeleď: Phymosomatidae POMEL, 1883

### **Phymosomatidae indet.**

(Tab. IV, obr. G, H; Tab. VI, obr. G, H)

Materiál: Ze sbírek Chlupáčova muzea Přírodovědecké fakulty UK pochází ježovka č. 5325. Novějšími sběry byla nalezena ježovka označená NB 0013.

Popis: Obě ježovky jsou zachovány trojrozměrně, jsou shora i zespodu zploštělé. Ze schránek vystupují tuberkuly, které mají zachovanou pouze svrchní část – mamelon, u kterého se nevyskytuje perforace. Ježovka č. 5325 má částečně fragmentovaný peristom i periprokt. U ježovky č. NB 0013 je zachovaný částečně fragmentovaný peristom a kompletně fragmentovaný periprokt. Peristom je lehce zanořený. Ambulakrální a interambulakrální sloupce s jednotlivými morfologickými znaky nejsou zachovány. Destičky apikálního systému nejsou zachovány. Trny nejsou zachovány.

Poznámka: Vzhledem ke značné rekrystalizaci není možné spolehlivé určení na rodovou a druhovou úroveň.

Rozměry (X–ohraničení periproktu není zachované, a proto není možné zjistit rozměr):

materiál	průměr schráanky	průměr peristomu	průměr periproktu
5325	4,2 mm	2,1 mm	2 mm
NB 0013	6,3 mm	3 mm	X



Rod: *Phymosoma* HAIME, in D'ARCHIAC & HAIME, 1853 (= *Cyphosoma* AGASSIZ, 1838)

Typový druh: *Cidaris koenigi* MANTELL, 1822

***Phymosoma* sp.**

(Tab. I, obr. G, H)

Materiál: jedna ježovka s č. 4927 pochází se sbírek Chlupáčova muzea Přírodovědecké fakulty UK

Popis: K dispozici byl pouze jeden vzorek schránky ježovky č. 4927. Schránka je zachována trojrozměrně. Orální i aborální strana schránky jsou značně zploštělé. Peristom má kruhovitý tvar a je lehce zanořený. Kolem peristomu se vyskytují malé, ale zřetelně ohraničené bukální zářezy. Na povrchu schránky jsou zachované části ambulakrálních i interambulakrálních sloupců. Ze schránky vystupují jednotlivé tuberkuly, které nemají perforované mamelony a jsou drobně vráskované v bezprostředním okolí mamelonu. Velikost tuberkul se směrem k peristomu a periproktu zmenšuje. Tuberkuly v rámci interambulakrálních i ambulakrálních sloupců mají přibližně stejnou velikost (velikosti tuberkulů včetně jednotlivých částí–mamelon, krček („boss“), aureola („dvůrek“) –viz. obr. 14; tab. 4). Na schránce jsou zachované granule uspořádané v cik–cak linii. Na schránce jsou zachované dva fragmenty trnů, které jsou rovné a duté s hladkým povrchem. Na trnech je patrná jemná striace. U jednoho z trnů je zachované acetabulum, kterým se trn přichycuje k tuberkulu; prstenec (angl. „milled ring“) je tvořený malými granulemi (je to místo mezi bází a krkem, kde se přichycují svaly); krk a hřidel (viz obr. 15). Ze schránky vystupují částečně zachované zuby Aristotelovy lucerny (viz Tab. I, obr. G). Destičky apikálního systému nejsou zachovány.

Poznámka: Vzhledem k chybějícím morfologickým znakům není možné určení do druhu.

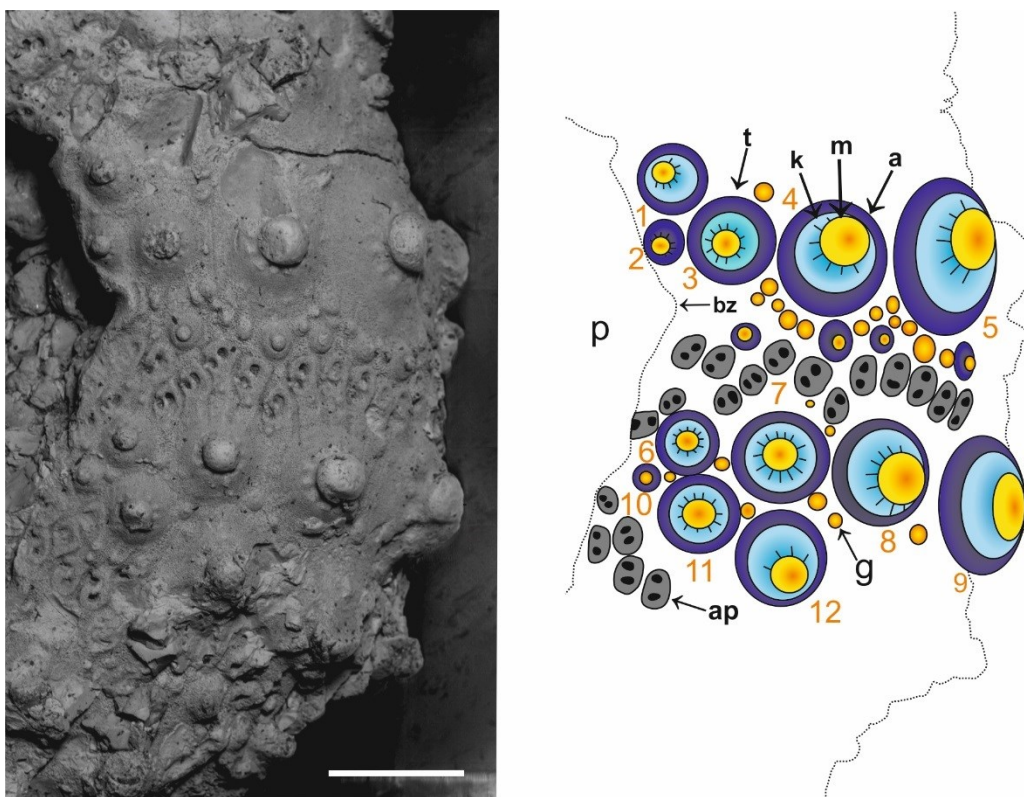
Rozměry:

materiál	průměr schránky	průměr peristomu	průměr periproktu
4927	11 mm	6 mm	5,2 mm

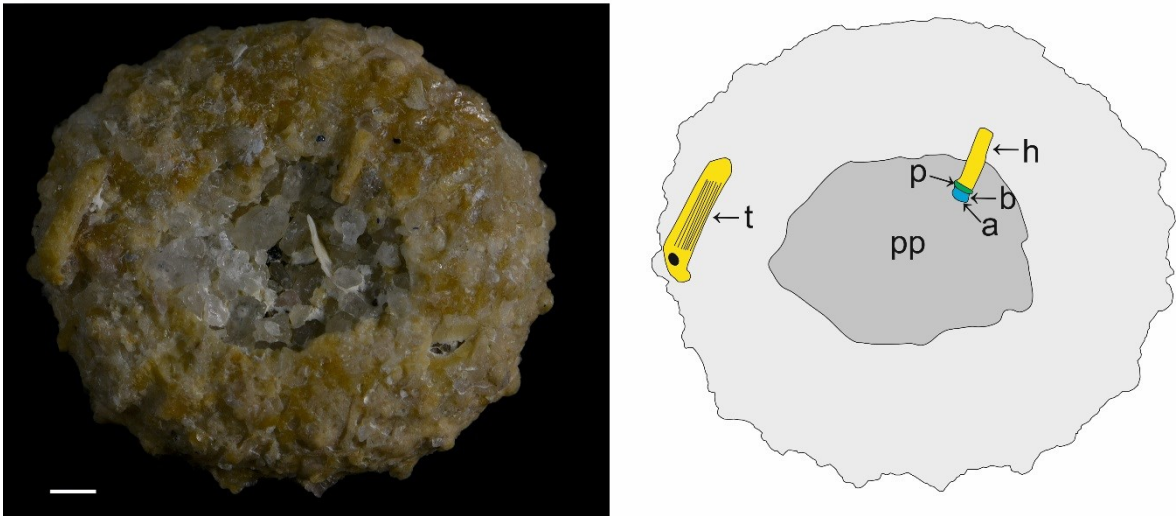
	mamelon	boss	aureola
1.	0,182	0,41	0,545
2.	0,155	X	0,282
3.	0,21	0,418	0,655
4.	0,364	0,591	0,818
5.	0,55	0,618	0,773
↑	0,455	0,891	1,173
6.	0,182	0,327	0,473
7.	0,273	0,545	0,727
8.	0,363	0,573	0,73
↑	0,4	0,636	0,8
9.	0,454	X	X
10.	0,118	X	0,21
11.	0,245	0,436	0,61
12.	0,273	0,527	0,664

**Tabulka 4.** Rozměry jednotlivých částí tuberkul (viz obr. 14);

X–rozměr nelze zjistit vzhledem k chybějícímu ohraničení; šipka nahoru–rozměry měřené vertikálně.



**Obrázek 14.** Detailní pohled na morfologické znaky ježovky *Phymosoma* sp. č. 4927. Rozměry jednotlivých částí tuberkul 1–12 viz tab. 4; a–aureola; ap–ambulakralní póry; bz–bukální zářezy; m–mamelon; k–krček; g–granule; t–tuberkul; měřítko 1 mm.



**Obrázek 15.** Aborální pohled na schránku ježovky *Phymosoma* sp., vyznačeny jsou dva zachované fragmenty trnů; a–acetabulum, b–báze, h–hřídel, p–prsteneček, pp–periprokt, t–trn.

Infraclass: Irregularia

Řád: Holoctypoida DUNCAN, 1889

### **Holoctypoida indet.**

(Tab. I, obr. A, B, C, D)

Materiál: ze sbírek Chlupáčova muzea Přírodovědecké fakulty UK pocházejí ježovky č. 4928 a 5079. S největší pravděpodobností k řádu Holoctypoida patří i ježovka č. 3455.

Popis: Schránka je zachována trojrozměrně, s dobře odlišitelnou oblastí peristomu i periproktu. Oba vzorky jsou téměř zcela rekrystalované (viz obr. 16). Na schránce ježovky č. 4928 jsou špatně zachované části ambulakrálních sloupců. Na povrchu schránky ježovky č. 5079 je vyvinuto několik perforovaných tuberkul. U obou schránek nejsou zachované

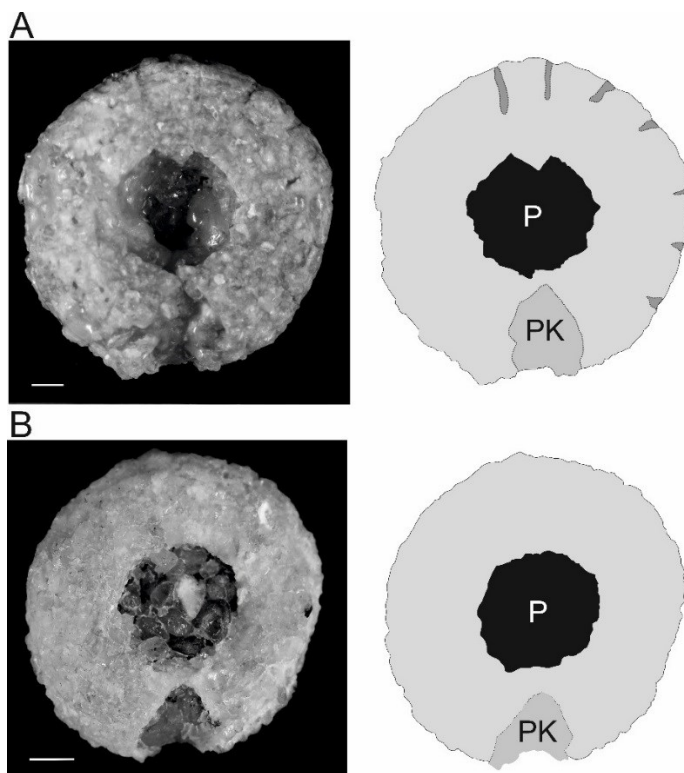
jednotlivé póry. Destičky apikálního systému nejsou zachovány. Bukální zářezy nejsou zachovány. Trny nejsou zachovány.

Schránka ježovky č. 3455 je kompletně rekrystalovaná a značně fragmentovaná. Není zachovaný peristom ani periprokt. Velikost a tvar schránky ale naznačují, že by se mohlo jednat o zástupce řádu Holoctypoida.

Poznámka: Frič (1885; 1894) a Novák (1882; 1887) popisují v těchto vrstvách morfologicky srovnatelný druh ježovky *Holoctypus turonensis* (DESOR in AGASSIZ & DESOR, 1847). Zde studované ježovky nalezené na lokalitě Nebužely nemají zachované znaky používané pro klasifikaci na rodové a druhové úrovni.

Rozměry (periprokt je částečně fragmentovaný a původní ohraničení není zachováno, proto není uveden jeho rozměr):

materiál	průměr schránky	průměr peristomu
4928	10 mm	3,9 mm
5079	6,5 mm	2,8 mm



**Obrázek 16.** Zástupci řádu Holoctypoida: A–ježovka č. 4928 B– ježovka č. 5079; měřítko 1 mm; p–peristom, pk–periprokt.

Nadřád: Neognathostomata SMITH, 1981

Čeleď: Nucleolitidae AGASSIZ & DESOR, 1847

Rod: *Nucleolites* LAMARCK, 1801

Typový druh: *Nucleolites scutatus* LAMARCK, 1816

### ***Nucleolites* sp.**

(Tab. II, obr. G, H; Tab. V, obr. A, B, C, D, E, F; Tab. VII, obr. A, B, C, D)

Materiál: ze sbírek Chlupáčova muzea Přírodovědecké fakulty UK pochází ježovka s číslem 4265. Novějšími sběry byly nalezeny ježovky označeny: NB 0001, NB 0002, NB 0003, NB 0005, NB 0006, NB 0007. Celkem bylo nasbíráno 71 kusů. 62 schránek prodělaly kompletní rekrystalizaci, 9 schránek je částečně rekrystalovaných, 24 schránek je fragmentovaných.

Popis: Ježovky jsou trojrozměrně zachované.

Schránka ježovky č. 4265 je částečně rekrystalována. Na schránce jsou zřetelně ohraničeny peristom i periprokt. Na schránce vystupuje několik tuberkul, které mají zachované jednotlivé části—mamelon s perforací, krček, aureolu i drobné vráskování. Okolo tuberkul se často vyskytují granule.

Ježovka NB 0001 má částečně rekrystalovanou schránku. Peristom i periprokt jsou dobře odlišitelné, ale jejich původní ohraničení není zřetelné. Schránka má několik velmi dobře zachovaných tuberkulů, u kterých je viditelná perforace, ohraničení mamelonu, krčku i aureoly. U několika tuberkulů je zachované i drobné vráskování.

Schránka ježovky NB 0002 je částečně fragmentovaná a částečně rekrystalovaná. Na schránce vystupuje několik tuberkulů a granulí, u kterých pravděpodobně došlo k obroušení. Perforace tuberkul není zachována.

U ježovky NB 0003 došlo k rekrystalizaci celé orální strany schránky. Ohraničení peristomu a periproktu není zachováno. Ze schránky vystupuje několik perforovaných tuberkul s jasně ohraničeným mamelonem, krčkem, aureolou a drobným vráskováním.

Schránky ježovek NB 0005, NB 0006, NB 0007 jsou zcela rekrystalované a kromě tvaru, velikosti schránky, umístění peristomu a periproktu nemají zachované žádné další morfologické znaky.

Poznámka: Antonín Frič (1885) popisuje z nedaleké lokality Živonín morfologicky podobné jedince klasifikované jako druh *Nucleolites bohemicus* (NOVÁK, 1882). Nově nalezené schránky ježovek jsou silně rekrystalované, a tudíž je nelze spolehlivě určit do druhu.

Rozměry (pohled z orální strany; šířka–v nejširší části; rozměry periproktu vzhledem k fragmentaci nejsou uvedeny; X– ohraničení peristomu není zachováno)

materiál	délka	šířka	průměr peristomu
4265	14 mm	13 mm	1,8 mm
NB 0001	13,7 mm	12,5 mm	1,7 mm
NB 0002	7,9 mm	7 mm	1,1 mm
NB 0003	8,9 mm	7,8 mm	X
NB 0005	10,7 mm	9,8 mm	X
NB 0006	10,3 mm	9,8 mm	X
NB 0007	10,1 mm	9,2 mm	X

Čeleď: Cassiduloidea AGASSIZ & DESOR, 1847 (s. 143)

Třída: Pygaulidae LAMBERT, 1905

Rod: *Echinogalerus* KÖNIG, 1825 (= *Caratomus* AGASSIZ, 1840)

Typový druh: *Echinites peltiformis* (WAHLENBERG, 1818)

***Echinogalerus* sp.**

(Tab. IV, obr. A, B, C, D, E, F; Tab. V, obr. G, H; Tab. VII, obr. E, F, G, H)

Materiál: Ze sbírek Chlupáčova muzea Přírodovědecké fakulty UK pochází ježovky s čísly: 3414, 4700, 5216. Z novějších sběrů pochází ježovky, které byly onačeny: NB 0004, NB 0008 a NB 0009. Novějšími sběry bylo celkem nasbíráno 10 kusů ježovek: 7 schránek je rekrystalovaných kompletně; u 3 schránek došlo k částečné rekrystalizaci; 3 schránky jsou fragmentované.

Popis: Ježovky mají trojrozměrně zachované schránky.

Ježovka č. 3414 má viditelně ohraničený peristom a periprokt. Na schránce vystupuje několik značně obroušených tuberkulů a granulí. Další morfologické znaky nejsou zachovány.

Ježovka č. 4700 má dobře ohraničený peristom a periprokt. Na schránce jsou zachovány 4 genitální póry, jednotlivé destičky apikálního systému však nejsou zachovány. Na svrchní části schránky jsou částečně zachované póry ambulakrálního systému: petaloidy. Na schránce se vyskytuje několik obroušených tuberkulů a granulí.

Ježovka č. 5216 má zřetelně ohraničenou oblast peristomu a periproktu. Na aborální části jsou zachované 4 genitální póry. Na schránce vystupuje několik velmi dobře zachovaných tuberkulů, u kterých lze odlišit jednotlivé části: perforovaný mamelon, krček i aureolu. Okolo tuberkulů se vyskytují granule.

Ježovky NB 0004 a NB 0009 mají částečně zachovaný peristom a periprokt. Na schránkách vystupuje několik tuberkulů. Schránka je částečně fragmentovaná.

Schránka ježovky NB 0008 je zcela rekrystalovaná. Částečně je zachovaný periprokt.

Poznámka: Frič (1885) a Novák (1882, 1887) uvádí morfologicky velmi podobné jedince jako druh *Caratomus laubei* (Novák, 1882) z nedaleké lokality Živonín. Rodové označení *Caratomus* má prioritu v entomologii, neboť tento rod byl použit Dalmanem již v roce 1822. Následně je používán rod *Echinogalerus* KÖNIG, 1825. Studovaný materiál s vysokou pravděpodobností bude shodný s jedinci studovanými Fričem a Novákem, avšak s ohledem na značně rekrystalované schránky není zde studovaný materiál určen do druhové úrovně.

Rozměry (pohled z orální strany; šířka–v nejširší části; X–ohraničení peristomu a periproktu není zachováno, není možné zjistit rozměr):

materiál	délka	šířka	průměr peristomu	šířka periproktu
3414	9,9 mm	8,3 mm	1,9 mm	2 mm
4700	9,5 mm	8 mm	1,5 mm	1,8 mm
5216	10,5 mm	9 mm	1,9 mm	2,2 mm
NB 0004	7,5 mm	6,8 mm	1,3 mm	1,4 mm
NB 0008	7 mm	5,9 mm	X	X
NB 0009	10 mm	8,3 mm	1,5 mm	2,1 mm

Ježovku č. 4958 (Tab. III, obr. E, F) vzhledem k nepříznivému zachování a malému rozměru nebylo možné taxonomicky zařadit.

## 6.4 PALEOEKOLOGIE

Díky určení nalezených ježovek a seznamu druhů, který poskytl Martin Souček na základě vlastních sběrů na lokalitě Nebužely v průběhu několika let, je možné sestavit pravděpodobnou paleoekologickou interpretaci daného prostředí ve svrchním turonu (viz obr. 17).

Vzhledem k morfologické stavbě schránek ježovek (tvar schránky, velikost peristomu, umístění periproktu, rozmístění jednotlivých tuberkul, přítomnost „Aristotelovy lucerny“, atd) je možné přibližně určit způsob jejich života.

Vzhledem k fosilnímu záznamu druhů dalších živočišných skupin, lokalita Nebužely představuje mělkovodní prostředí (výskyt *Pinna* sp., *Crassatela* sp., *Micrabacia* sp.).

Ježovky řádu Cidaroida jsou výhradně epifaunní mořští živočichové, kteří se díky robustní konstrukci zubního aparátu „Aristotelovy lucerny“ živí na přisedlých organismech (houby, lilijice, atd.) a řasách. Vzhledem k absenci specializovaných panožek v okolí peristomu jsou svým výskytem vázány na klidnější prostředí (blíže Smith, 1984).



Zástupci řádu Holecypoida patří mezi nepravidelné ježovky a nemají žádného recentního zástupce. U tohoto řádu byla velmi pravděpodobně přítomna robustní velká „Aristotelova lucerna“, která bývá typická pro epifaunní pravidelné ježovky. Jejich periprokt je však oddělený od apikálního disku a nachází se na orální straně schránky. Na základě uspořádání tuberkul lze předpokládat, že tyto formy byly schopné aktivně se zahrabávat do substrátu. Proto byly pravděpodobně vázané na mělkovodní prostředí v kombinaci s relativně hrubozrnějším substrátem a uvnitř sedimentu byly zahrabány pouze část dne, nikoli trvale. Některé pravděpodobně žily pouze na povrchu a je možné, že schránky pokrývaly sedimentárními zrny a zbytků schránek jiných živočichů, jako možnou ochranu před predátory (blíže Smith, 1984).

Nepravidelné ježovky rodu *Nucleolites* žijí mělce zahrabané v substrátu. Menší hustota a menší rozměry tuberkul na adapikální straně indikují středně zrnitý písčité sediment. Požirají organický materiál (části organického detritu, živé a mrtvé bentické živočichy a rostliny) vyskytující se v substrátu (blíže Smith, 1984).

Ježovky rodu *Echinogalerus* patří mezi nepravidelné ježovky zahrabávající se do písčitého sedimentu, kde se živí organickým detritem (Smith a kol, 1988).

Recentní zástupci mlžů čeledi Pinnidae (resp. rod *Pinna*—viz Tab. VIII, obr. J) se vyskytují v mělkovodních oblastech maximálně do hloubek několik desítek metrů (s nejčastějším výskytem ca do 20 m). Mohou se vyskytovat i v intertidální (přílivo—odlivové) zóně (Yonge, 1953).

Mlži rodu *Crassatela* jsou známi z mělkovodních pobřežních siliciklastických sedimentů a během života se zahrabávali do substrátu (Vodrážka a kol., 2009).

Koráli rodu *Micrabacia* žijí solitérním způsobem (Tab. VIII, obr. E, F). V průběhu křídy byl tento rod vázaný na mělkovodní prostředí (Owens, 1894).

Společně se schránkami výše uvedených bezobratlých živočichů byly nalezeny i zuby žraloků (Tab. IX, obr. A–F) a pyknodontních ryb, rostrum belemnita (*P. bohemicus*), střípkovité úlomky schránek amonitů a loděnek. U všech těchto zástupců je doložen nektonní, případně nekto–bentický způsob života ve vodním sloupci.

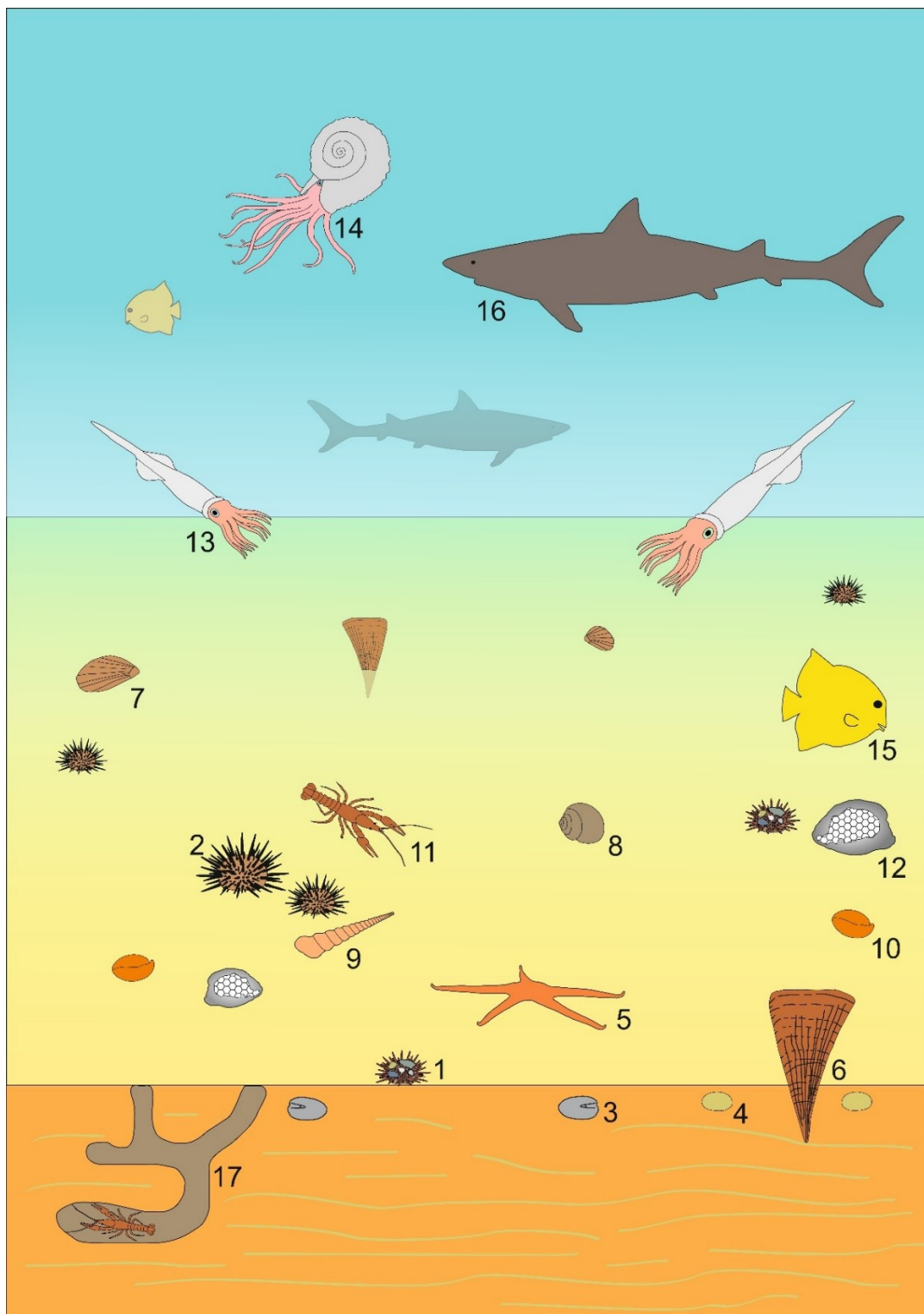
Pyknodontní ryby jsou charakteristické přítomností drtících zubů (Tab. IX, obr. G, H, CH, I, J), uspořádaných do podélných řad. Pravděpodobně se živily měkkýši, ježovkami,

a dalšími bezobratlými živočichy se schránkami (např. ramenonožci viz Tab. VIII, obr. A, B), které mohly pomocí zubů rozdrtit (Lazo a kol., 2005).

Výskyt ostnokožců, korálů a amonitů indikuje normální mořskou salinitu bez výkyvů. Hojný výskyt bentických epifaunních živočichů (např. lilijice viz Tab. VIII, obr. C, D), kteří filtrují potravu z vodního sloupce ukazují, že voda byla bohatá na živiny a dobře prokysličená i bezprostředně na mořském dně (to potvrzují i bioturbace v sedimentu).

Planární (horizontální) zvrstvení (viz obr. 7) pravděpodobně vzniklo prouděním vody přes písčný val či plošinu. Voda pravděpodobně proudila stálou rychlostí.

Celkově lze paleoprostředí charakterizovat jako velmi mělké, litorální.



**Obrázek 17.** Paleoekologická rekonstrukce lokality Nebužely. Zástupci doprovodné fauny nalezené na lokalitě jsou uvedeny v appendixu. Někteří zástupci doprovodné fauny jsou zobrazeni viz Tab. VIII, obr. A–J. 1–pravidelná ježovka řádu Holoctypoida; 2–pravidelná ježovka *Phymosoma*; 3–nepravidelná ježovka *Nucleolites*; 4–nepravidelná ježovka *Echinogalerus*; 5–hvězdice; 6–mlž rodu *Pinna*; 7–mlž; 8–gastropod rodu *Turbo*; 9–gastropod rodu *Turitella*; 10–ramenonožec; 11–rak; 12–mechovka; 13–belemnit *Praeactinocamax bohemicus*; 14–amonit; 15–pyknodontní ryba; 16 žralok; 17–ichnofosílie Ophiomorpha.

## 7 ZÁVĚR

---

Celkem bylo studováno přibližně 110 kusů schránek ježovek. Schránky ježovek jsou, vzhledem k uložení v písčitém sedimentu, poměrně nepříznivě zachované. Taxonomické zařazení díky značné rekrystalizaci schránek bylo provedeno na základě následujících morfologických znaků (pokud byly zjistitelné):

- velikost a tvar schránky,
- umístění, velikost a tvar peristomu a periproktu,
- tvar a prostorové uspořádání ambulakrálních pórů,
- počet genitálních pórů,
- prostorové uspořádání, velikost a tvar tuberkulů, včetně jejich případné perforace a vráskování,
- prostorové uspořádání granulí,
- velikost a ohraničení bukálních zářezů,
- velikost a tvar trnů a jejich případná ornamentace.

Ježovky byly zařazeny do 2 řádů, 1 čeledi a 4 rodů:

- Řád
  - Cidaroida
  - Holoctypodia
- Čeď
  - Phymosomatidae
- Rod:
  - *Glyphocyphus*
  - *Echinogalerus*
  - *Nucleolites*
  - *Phymosoma*

Na základě nálezů rostra belemnita *Praeactinocamax bohemicus* lze určit stáří sedimentů jako svrchní turon a litostratigraficky náležejí teplickému souvrství. Vzhledem k nálezům zbytků mělkovodních a stenohalinních živočichů se jedná o mělkovodní mořské prostředí s normální salinitou. Na základě fosilního obsahu byla vytvořena pravděpodobná paleoekologická rekonstrukce daného prostředí ve svrchním turonu, kdy území České republiky bylo zaplaveno mořem.

## 8 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

---

- ADAMOVIČ, J. 1994. Paleogeography of the Jizera Formation (Late Cretaceous sandstones), Kokořín area, central Bohemia. *Sborník Geologických Věd* 46, 103–123.
- AGASSIZ, L. & DESOR, E. 1846-1847. Catalogue raisonné des familles, des genres et des espèces de la classe des échinodermes. *Annales des Sciences Naturelles, 3e série, Zoologie* 6, 305–374. (non vidi)
- BARTUŠKOVÁ, N. 2017. Současný stav poznání ježovek české křídové pánve. Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy ústav geologie a paleontologie, 1–43. (nepublikováno)
- BRETT, C. E. & BAIRD, G. 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios* 1, 207–227.
- BRETT, C. E., MOFFAT, H. A. & TAYLOR, W. L. 1997. Echinoderm taphonomy, taphofacies, and Lagerstätten. *Paleontological Society Papers* 3, 147–190.
- BRONN, H. G. 1860. Die Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. Zweiter Band. Actinozoen. C. F. Winter'sche Verlagshandlung, Leipzig & Heidelberg, 1–434.
- BRUSCA, R. C. & BRUSCA, G. J. 2003. Invertebrates. *Sinauer Associates, Massachusetts*, 1–936.
- CLAUS, C. F. W. 1880. *Grundzüge der Zoologie*. 4th edition. N. G. Elwertsche Universitätsbuchhandlung, Marburg & Leipzig, 1–821.
- COPPARD, S. E., KROH, A. & SMITH, A. B. 2010. The evolution of pedicellariae in echinoids: an arms race against pests and parasites. *Acta Zoologica* 20, 1–24.
- ČECH, S. 2011. Palaeogeography and stratigraphy of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic) - an overview. *Geologické výzkumy na Moravě a ve Slezsku* 18, 18–21.
- ČECH, S., KLEIN, V., KRÍŽ, V. & VALEČKA, J. 1980. Revision of the Upper Cretaceous stratigraphy of the Bohemian Cretaceous Basin. *Věstník Ústředního ústavu geologického* 55, 277–296.

- D'ARCHIAC, E. & HAIME, J. 1853. *Description des animaux fossiles du groupe nummulitique de l'Inde, précédée d'un résumé géologique et d'une monographie des nummulites*. Gide & J. Baudry, Paris, 1–373.
- D'ORBIGNY, A. 1850. Prodrôme de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés, *Masson 2*, 1–42.
- DUNCAN, P.M. 1889. A revision of the genera and great groups of the Echinoidea. *Journal of the Linnean Society, Zoology 23*, 1–311.
- DURHAM, J. W., FELL, H. B., FISCHER, A. G., KIER, P. M., MELVILLE, R. V., PAWSON, D. L. & WAGNER, C. D. 1966. Echinoids, in MOORE, R. C. ed., *Treatise on invertebrate paleontology, Part U, Echinodermata 3*, 211–640.
- FRIČ, A. 1885. Studie v oboru křídového útvaru v Čechách. III. Jizerské vrstvy. *Archiv pro přírodovědné prozkoumání Čech 5, (Geologické oddělení)*, 1–132.
- CHLUPÁČ, I. & VRÁNA, S. 1994. Regional geological subdivision of the Bohemian Massif on the territory of the Czech Republic (Report of the Working Group for Regional Geological Classification of the Bohemian Massif at the former Czechoslovak Stratigraphic Commission). *Journal of the Czech Geological Society 39*, 127–144.
- GEINITZ, H. B. 1871–1875. Das Elbthalgebirge in Sachsen. *Teil I (Der untere Quader)*. *Palaeontographica (Beiträge zur Naturgeschichte der Vorwelt) 20*, 1–319.
- GREGORY, J. W. 1900. The Echinoidea. in E. R. Lankester (ed.) *A Treatise on Zoology. Part III. The Echinodermata*. A. & C. Black, London, 282–332.
- GOLDFUSS, A. 1826–1833. Petrefacta Germaniae oder Abbildungen und Beschreibungen der Petrefacten Deutschlands und der angrenzenden Länder. Band 1, Heft 1–4. Unter Mitwirkung des Grafen George zu Münster. 1–252.
- JACKSON, R. T. 1912. Phylogeny of the Echini with a revision of Palaeozoic species. *Memoirs of the Boston Society of Natural History 7*, 1–491.
- KENNEDY, W. J., WALASZCYK, I. & COBBAN, W. A., 2005. The Global Boundary Stratotype Section and Point for the base of the Turonian Stage of the Cretaceous: Pueblo, Colorado, U.S.A. *Episodes 28/2*, 93–104.
- KLEIN, V. 1966. Mělnicko a kokořínské údolí–Exkurzní průvodce XVII. sjezdu ČSMG. Československá Akademie Věd, Praha, 185–189.

- KNOBLOCH, E., & MAI, D. H. 1991. Evolution of Middle and Upper Cretaceous floras in Central and Western Europe. *Geologisches Jahrbuch Reihe A* 134, 257–270
- KÖNIG, C. 1825. *Icones fossilium sectiles*. 2nd edition 1, G. B. Sowerby, London, 1–4.
- KOŠŤÁK, M., ČECH, S., EKRT, B., MAZUCH, M., WIESE, F., VOIGT, S., & WOOD, C. J. 2004. Belemnites of the Bohemian Cretaceous basin in a global context. *Acta Geologica Polonica* 54, 511–533.
- KOŠŤÁK, M., VODRÁŽKA, R., FRANK, J., MAZUCH, M. & MAREK, J. 2010. Late Cretaceous nautilid beaks from the near shore/shallow water deposits of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic). *Acta Geologica Polonica* 60, 417–428.
- KOŠŤÁK, M. & WIESE, F., 2011. Extremely rare Turonian belemnites from the Bohemian Cretaceous Basin and their palaeogeographical importance. *Acta Palaeontologica Polonica* 56, 433–437.
- KROH, A. & SMITH, A. B. 2010. The phylogeny and classification of post–Palaeozoic echinoids. *Journal of Systematic Palaeontology* 8, 147–212.
- LAMARCK, J. B. P. M. D. 1801. *Système des animaux sans vertèbres, ou tableau général des classes, des ordres et des genres de ces animaux* Deterville, Paris, 1–432.
- LAMBERT, J. 1905. *Notes sur quelques 'Echinides 'eoc'éniques de l'Aude et de l'Hérault in L. Doncieux (ed.) Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault. Annales de l'Université de Lyon, Nouvelle Série, I. Sciences, Médecine, 17, 129–164.*
- LAURIN, J. & ULIČNÝ, D., 2004. Controls on a shallow–water hemipelagic carbonate system adjacent to a siliciclastic margin: example from Late Turonian of Central Europe. *Journal of Sedimentary Research* 74, 697–717.
- LAURIN, J. & VODRÁŽKA, R. 2010. Record of sea–level fall in shallow–water hemipelagic strata: case study and numerical modelling. *Terra Nova* 22, 103–109.
- LAWRENCE, J. M. 2001. Function of eponymous structures in echinoderms: a review. *Canadian Journal of Zoology* 79, 1251–1264.



- LAZO, D. G., CICHOWOLSKI, M., RODRÍGUEZ, D. L. & AGUIRRE URRETA, M. B. 2005. Lithofacies, palaeoecology and palaeoenvironments of the Agrio Formation, Lower Cretaceous of the Neuquén Basin, Argentina. En: VEIGA, G.D., SPALLETTI, L. A., HOWELL, J. A. & SCHWARZ, E. (Eds.): *The Neuquén Basin: a Case Study in Sequence Stratigraphy and Basin Dynamics. Geological Society Special Publication 252*, 295–315.
- LESKE, N. G. 1778. *Jacobi Theodori Klein naturalis dispositio echinodermatum, edita et descriptionibus novisque inventis et synonymis auctorem aucta. Addimenta ad I. T. Klein naturalem dispositionem Echinodermatum*. G. E. Beer, Leipzig, 1–278.
- LEWIS, J. B. 1968. The function of the sphaeridia or sea urchins. *Canadian Journal of Zoology* 46, 1135–1138.
- MALKOVSKÝ, M., BENEŠOVÁ, Z., ČADEK, J., HOLUB, V., CHALOUPSKÝ, J., JETE, J., MÜLLER, V., MAŠÍN, J. & TÁSLER, R. 1974. Geologie české křídové pánve a jejího podloží. Ústřední ústav geologický & Academia, Praha. 1–262.
- MANTELL, G. 1822. *The Fossils of South Down; or illustrations of the Geology of Sussex*. Lupton Relfe, London, 1–327.
- MORTENSEN, T. 1904. *The Danish Expedition to Siam 1899–1900. III. Echinoidea (1). Kongelige Danske Videnskabelige Selskabs, Skrifter 1*, 1–124.
- NEBELSICK, J. H., 1995. Actuopaleontological investigations on echinoids: the potential for taphonomic interpretation. In: Emson, R. H., Smith, A. B., Campbell, A. C. (Eds.), *Echinoderm Research*. Balkema, Rotterdam, 209–214.
- NICHOLS, D. 1959. The histology of the tube–feet and clavulae of *Echinocardium cordatum*. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 100, 73–87.
- NICHOLS, D. 1972. The water–vascular system in living and fossil echinoderms. *Palaeontology* 15, 519–538.
- NOVÁK, O. 1882. Vorläufiger Bericht über Echinodermen der Iser–Schichten in Böhmen. *Sitzungsberichte der königlichen böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften in Prag im Jahrgang 1882*, 370–378. (non vidi)

- NOVÁK, O. 1887. Studien an Echinodermen der Böhmischen Kreideformation. Die irregulären Echiniden der Cenomansstufe. *Abhandlungen Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften* 7, 1–43.
- ORTH, C. J., ATTREP, M. J. R., QUINTANA, L. R., ELDER, W. P., KAUFFMAN, E. G., DINER, R. & VILLAMIL, T. 1993. Elemental abundance anomalies in the late Cenomanian extinction interval: A search for the source(s). *Earth and Planetary Science Letters* 117, 189–204.
- OWENS, J. M. 1984. Microstructural changes in the Micrabaciidae and their ecologic and taxonomic implications. *Palaeontographica Americana* 54. 519–522.
- POMEL, A. 1883. *Classification méthodique et Genera des Échinides vivantes et fossiles. Thèses présentées à la Faculté des Sciences de Paris pour obtenir le Grade de Docteur ès Sciences Naturelles* 503, Adolphe Jourdan, Alger, 1–131. (non vidi)
- SAUCÈDE, T., MOOI, R. & DAVID, B. 2007. Phylogeny and origin of Jurassic irregular echinoids (Echinodermata: Echinoidea). *Geological Magazine* 144, 333–359.
- SCHEIBLING, R. E. 1984. Echinoids, epizootics and ecological stability in the rocky subtidal off Nova Scotia, Canada. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 37, 232–242.
- SPICER, R. A. & CORFIELD, R. M. 1992. A review of terrestrial and marine climates in the Cretaceous with implications for modelling the ‘Greenhouse Earth’. *Geological Magazine* 129, 169–180.
- SMITH, A. B. 1979. Peristomial tube feet and plates of regular echinoids. *Zoomorphology* 94, 67–80.
- SMITH, A. B. 1980. The structure and arrangement of echinoid tubercles. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B: Biological Sciences* 289, 1–54.
- SMITH, A. B. 1981. Implications of lantern morphology for the phylogeny of post-Palaeozoic echinoids. *Palaeontology* 24, 779–801.
- SMITH, A. B. 1984. Echinoid Palaeobiology. Allen & Unwin, London, 1–190. (non vidi)
- SMITH, A. B., PAUL, C. R. C., GALE, A. S. & DONOVAN, S. K. 1988. Cenomanian and Lower Turonian Echinoderms from Wilmington. south-east Devon. England. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology Series* 42. 1–245.

- SMITH, A. B. 1997. Echinoderm larvae and phylogeny. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 28, 219–241.
- SMITH, A. B. & JEFFERY, C. H. 1998. Selectivity of extinction among sea urchins at the end of the Cretaceous period. *Nature* 392, 69–71.
- SMITH, A. B. & ANZALONE, L. 2000. *Loriolella*, a key taxon for understanding the early evolution of irregular echinoids. *Palaeontology* 43, 303–324.
- STOLLEY, E. 1916. Neue Beiträge zur Kenntnis der norddeutschen oberen Kreide. III. Die Bedeutung der Actinocamax–Arten als Leitfossilien der oberen Kreide. *Jahresbericht des Niedersächsischen geologischen Vereins zu Hannover* 9, 95–104.
- TALBOT, T. D. & LAWRENCE, J. M. 2002. The effect of salinity on respiration, excretion, regeneration and production in *Ophiophragmus filigraneus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 275, 1–14.
- UBAGHS, G. 1967. General characters of Echinodermata, In R. C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Pt. S, Echinodermata 1. The Geological Society of America and The University of Kansas, 3–60.
- ULIČNÝ, D. 1997. Sedimentation in a reactivated, intra–continental strike–slip faultzone: the Bohemian Cretaceous Basin, Central Europe. *Gaea heidelbergensis* 3, Abstracts, 18th IAS Regional European Meeting, Heidelberg, 1–347. (non vidi)
- ULIČNÝ, D., 2001. Depositional systems and sequence stratigraphy of coarse–grained deltas in a shallow–marine, strike–slip setting: the Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic. *Sedimentology* 48, 599–628.
- ULIČNÝ, D., KVAČEK, J., SVOBODOVÁ & ŠPIČÁKOVÁ, M. 1997. High–frequency sea–level fluctuations and plant habitats in Cenomanian fluvial to estuarine succession: Pecínov Quarry, Bohemia *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 136, 165–197.
- ULIČNÝ, D., ČECH, S. & GRYGAR, R. 2003. Tectonics and depositional systems of a shallow–marine, intra–continental strike–slip basin: exposures of the Český Ráj region, Bohemian Cretaceous Basin. In: *Excursion Guide, First Meeting of the Central European Tectonics Group and Eighth meeting of the Czech Tectonic Studies Group. Geolines* 16, 133–148.

- ULIČNÝ, D., LAURIN, J. & ČECH, S. 2009. Controls on clastic sequence geometries in a shallow-marine, transtensional basin: the Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic. *Sedimentology* 56, 1077–1114.
- VACEK, J. 1959. Vyhodnocení hydrogeologického vrtu v Nebuželích, okr. Mělník. Praha–Kostelní. GF V038286–GF P018650, 1–13. (nepublikováno)
- VALEČKA, J. 1974. Litofaciální a paleogeografický vývoj svrchní křídly v severních Čechách. Ústřední ústav geologický v Praze, 1–189.
- VODRÁŽKA, R., SKLENÁŘ, J., ČECH, S., LAURIN, J. & HRADECKÁ L. 2009. Phosphatic intraclasts in the shallow-water hemipelagic strata: a source of palaeoecological, taphonomic and biostratigraphic data (Upper Turonian, Bohemian Cretaceous Basin). *Cretaceous Research* 30, 204–222.
- VOIGT, S. & WIESE, F. 2000. Evidence for late Cretaceous (Late Turonian) climate cooling from oxygen–isotope variations and palaeobiogeographic changes in Western and Central Europe. *Journal of the Geological Society, London* 157, 737–743.
- WIESE, F., ČECH, S., EKRT, B., KOŠŤÁK, M., MAZUCH, M. & VOIGT, S. 2004. The Upper Turonian of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic) exemplified by the Úpohlavy working quarry: integrated stratigraphy and palaeoceanography of a gateway to the Tethys. *Cretaceous Research* 25, 329–352.
- YONGE, C. M. 1953. Form and habit in *Pinna carnea* Gmelin. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* B237, 335–374.
- ZAHÁLKA, Č. 1895. Pásmo IX. Křídového útvaru v okolí Řípu s poznámkou o geologických nárysech. Kokořínské podolí mezi Lhotkou a Kokořínem. *Věstník Královské české společnosti nauk, Třída mathematicko–přírodovědecká* 43, 1–28.
- ZAHÁLKA, Č. 1896. Pásmo IX. útvaru křídového v okolí Řípu. Nebuželské podolí. *Věstník Královské české společnosti nauk, Třída mathematicko–přírodovědecká* 8, 1–25.
- ZAHÁLKA, Č. 1904. Pásmo IX. křídového útvaru v Pojizeří. *Věstník Královské české společnosti nauk, Třída mathematicko–přírodovědecká* 32, 1–157.
- ZIEGLER, P.A. 1990. Geological Atlas of Western and Central Europe. Shell Internationale Petroleum Maatschappij, The Hague, 1–239.

ZITTEL, K. A. 1895. Grundzuge der Paleontologie (Paleozoologie): R. Oldenburg, Munich,  
1<sup>st</sup> edition, 1–971. (non vidi)

Internetové zdroje:

[www.mapy.geology.cz](http://www.mapy.geology.cz)

[www.scotese.com](http://www.scotese.com)

[www.stratigraphy.org](http://www.stratigraphy.org)

## Appendix

Mlži	<i>Anomia pseudoradiata</i>
	<i>Avellana</i> sp.
	<i>Camptonectes virgatus</i>
	<i>Crassatela</i> sp.
	<i>Cuculaea subglabra</i>
	<i>Cytherea polymorpha</i>
	<i>Gervillia</i> sp.
	<i>Hytissa semiplana</i>
	<i>Lima canalifera</i>
	<i>Limatula semisulcata</i>
	<i>Neithea quinquecostata</i>
	<i>Pecten</i> sp.
	<i>Pholadomya nodulifera</i>
	<i>Pinna cretacea</i>
	<i>Plagiostoma hoperi</i>
	<i>Pseudolimea granulata</i>
	<i>Pseudoptera anomala</i>
	<i>Pycnodonte</i> sp.
	<i>Rastellum</i> sp.
	Plži
<i>Turbo</i> sp.	
<i>Turitella iserica</i>	
Hlavonožci	<i>Turitella</i> sp.
	<i>Praeactinocamax bohemicum</i> drobné a vzácné střepy ze schránek loděnek a belemnitů
Ramenonožci	<i>Orbirhynchia cuvieri</i>
	" <i>Rhynchonella</i> " <i>mantelliana</i>
	" <i>Rhynchonella</i> " sp.
	<i>Magas geinitzii</i>

Mechovky	<i>Biflustra prazaki</i> <i>Diastopora acupunctata</i> <i>Entalophora geinitzii</i> <i>Entalophora raripora</i> <i>Osculipora plebeia</i> <i>Petalophora seriata</i> <i>Proboscina bohemika</i> <i>Proboscina suessi</i> <i>Spiropora verticillata</i> <i>Truncatula tenuis</i>
Ostnokožci	<i>Glenotremites</i> sp. <i>Nymphaster</i> sp.? destičky několika druhů hvězdic
Koráli	<i>Micrabacia</i> cf. <i>Coronula</i>
Červy	<i>Glomerula gordialis</i> <i>Neovermilia ampullacea</i> <i>Pyrgopolon macropus</i> <i>Sarcinella socialis</i>
Korýši	<i>Protocallianassa</i> sp.
Obratlovci	<i>Cretolamna</i> sp. <i>Paranomototon</i> sp <i>Pycnodus</i> sp. <i>Squalicorax</i> sp. Drobné rybí zoubky
Ichnofosílie	<i>Thalassinoides</i> sp. <i>Ophiomorpha</i> sp. <i>Planolites</i> sp.

### **Fototabule I**

A, B – Holoctypoida, jedinec číslo 5079

C, D – Holoctypoida, jedinec číslo 4928

E, F – *Glyphocyphus* sp., jedinec číslo 4400

G, H – *Phymosoma* sp., jedinec číslo 4927

Měřítko 1 mm

### **Fototabule II**

A, B – *Glyphocyphus* sp., jedinec číslo 3337

C, D – *Glyphocyphus* sp., jedinec číslo 3864

E, F – *Glyphocyphus* sp., jedinec číslo 3934

G, H – *Nucleolites* sp., jedinec číslo 4265

Měřítko 1 mm

### **Fototabule III**

A, B – *Glyphocyphus* sp, jedinec číslo 3936

C, D – *Glyphocyphus* sp, jedinec číslo 5078

E, F – ježovka, jedinec číslo 4958

G, H – Holoctypoida?, jedinec číslo 3455

A, B, C, D, G, H – měřítko 1 mm; E, F – měřítko 0,5 mm



#### **Fototabule IV**

A, B – *Echinogalerus* sp., jedinec číslo 3414

C, D – *Echinogalerus* sp., jedinec číslo 4700

E, F – *Echinogalerus* sp., jedinec číslo 5216

G, H – Phymosomatidae, jedinec číslo 5325

Měřítko 1 mm

#### **Fototabule V**

A, B – *Nucleolites* sp., jedinec číslo NB 0001

C, D – *Nucleolites* sp., jedinec číslo NB 0002

E, F – *Nucleolites* sp., jedinec číslo NB 0003

G, H – *Echinogalerus* sp., jedinec číslo NB 0004

Měřítko 1 mm

#### **Fototabule VI**

A, B – *Glyphocyphus* sp., jedinec číslo 5327

C, D – *Glyphocyphus* sp., jedinec číslo NB 0011

E, F – *Glyphocyphus* sp., jedinec číslo NB 0012

G, H – Phymosomatidae, jedinec číslo NB 0013

CH – Cidaroida, číslo 4266

I – Cidaroida, číslo S 0001

Měřítko 1 mm

## Fototabule VII

Schránky ježovek ve stavu, v jakém byly nalezeny, bez preparace.

A, B – *Nucleolites* sp., jedinec číslo NB 0005

C, D – *Nucleolites* sp., jedinec číslo NB 0006

E, F – *Echinogalerus* sp., jedinec číslo NB 0008

G, H – *Echinogalerus* sp. jedinec číslo NB 0009

Měřítko 1 mm

## Fototabule VIII

A – *Orbirhynchia cuvieri*, jedinec číslo 3454

B – *Orbirhynchia cuvieri*, jedinec číslo 3412

C, D – *Glenotremites*, jedinec číslo 3938

E, F – *Micrabacia* sp., jedinec číslo NB 0017

G, H – ústřice, jedinec číslo NB 0018

CH – mechovka, jedinec číslo NB 0019

I – plž, jedinec číslo S 0002

J – *Pinna*, jedinec číslo NB 0014

A, B, C, D, E, G, H, CH, I – měřítko 1 mm; J – měřítko 1 cm

## **Fototabule IX**

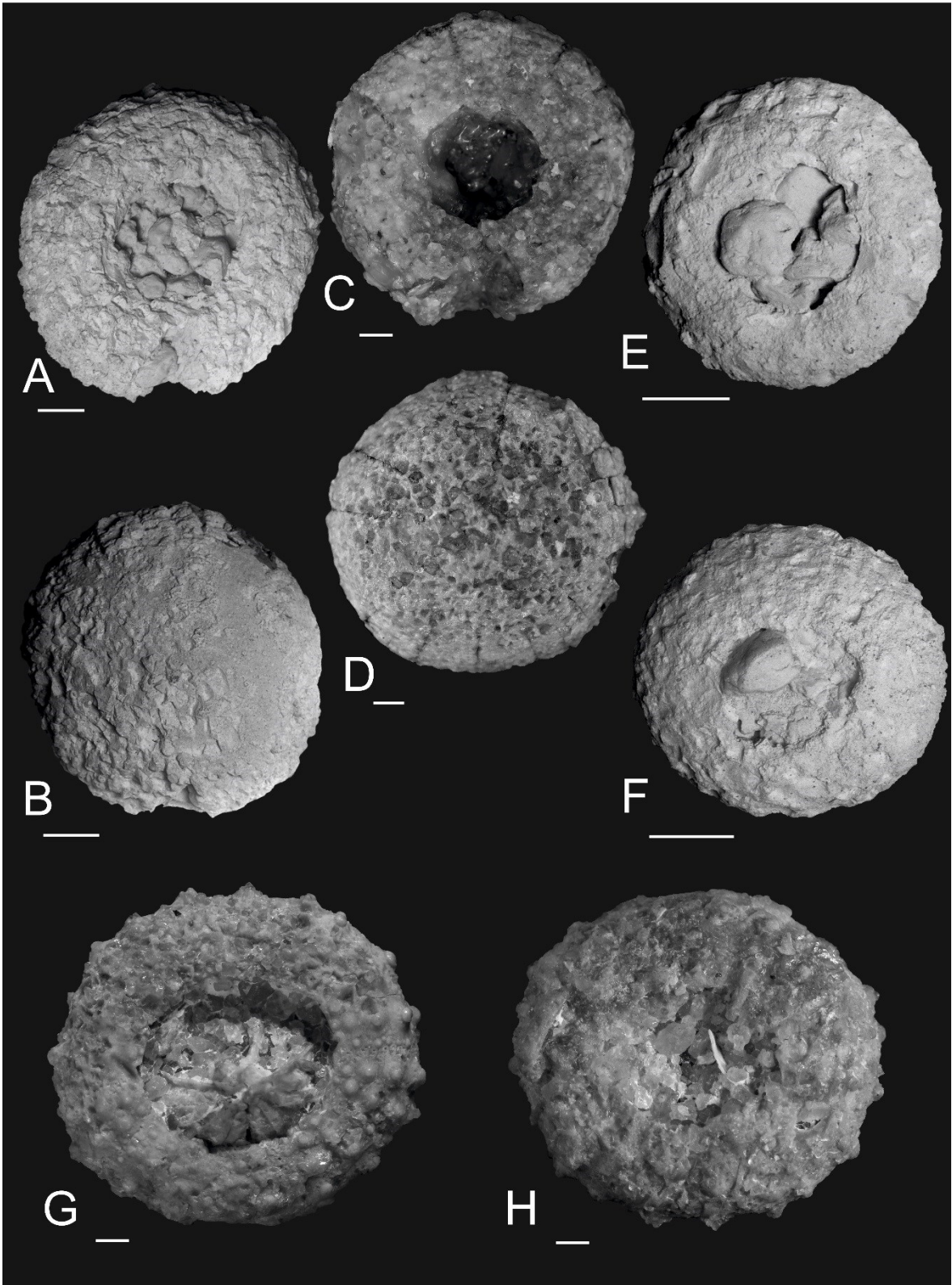
- A – *Cretolamna* sp., číslo 4954
  - B – *Cretolamna* sp., číslo 4955
  - C, D – *Squalicorax* sp., číslo 5081
  - E – *Cretolamna* sp., číslo 3862
  - F – *Cretolamna* sp., číslo NB 0015
  - G – zub pyknodontní ryby, NB 0016
  - H, CH – zub pyknodontní ryby, 4704
  - I, J – zub pyknodontní ryby, 4267
- Měřítko 1 mm

## **Fototabule X**

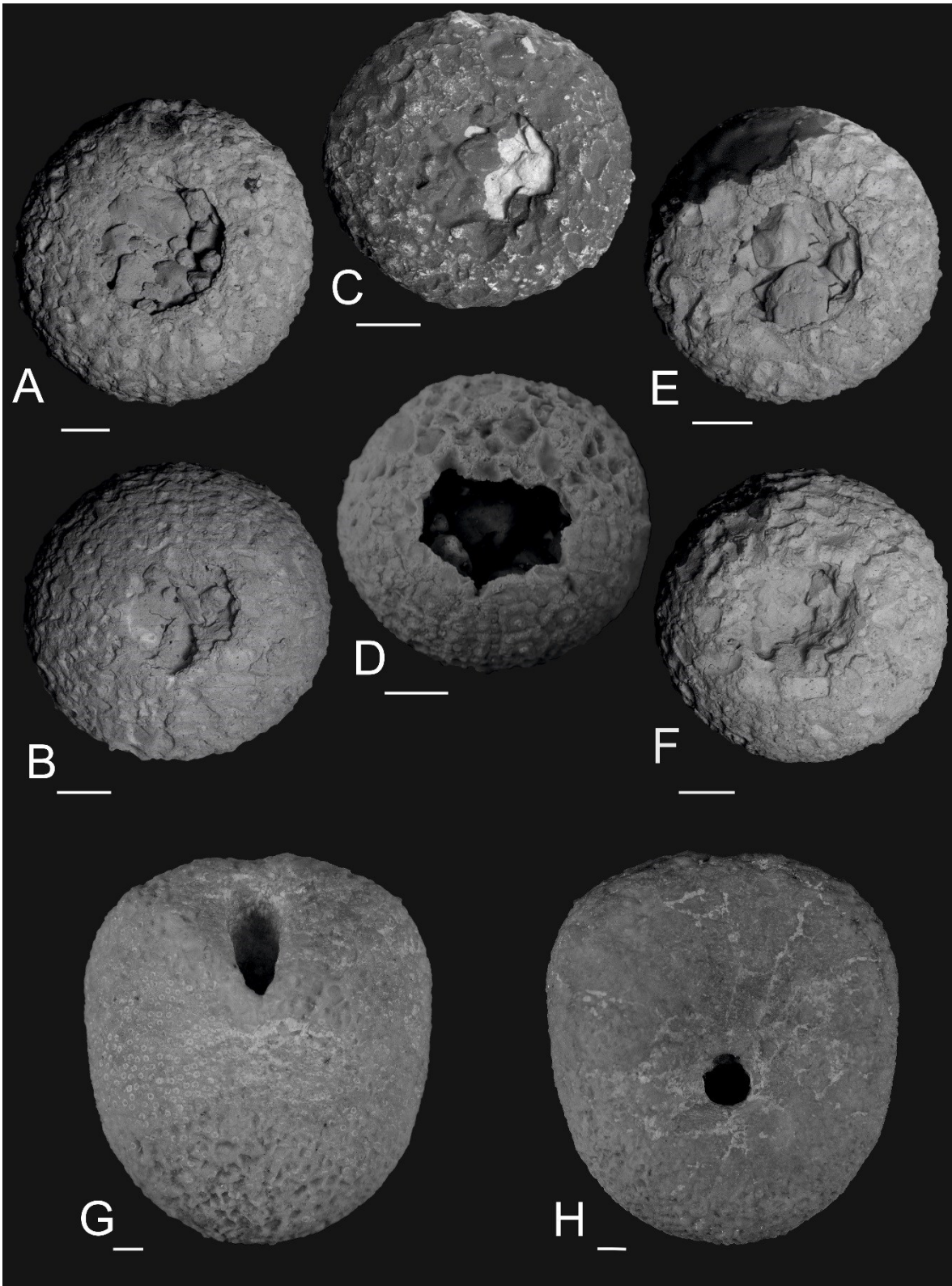
písčítý sediment z lokality Nebužely

- A – dobře vytříděná zrna křemene
  - B – dobře vytříděná zrna křemene; úlomky schránek živočichů
  - C – úlomky schránek živočichů
  - D – recyklovaná zrna křemene
  - E – recyklovaná zrna křemene; úlomky hornin z krystalinika
  - F – úlomky schránek živočichů
- Měřítko 5 mm

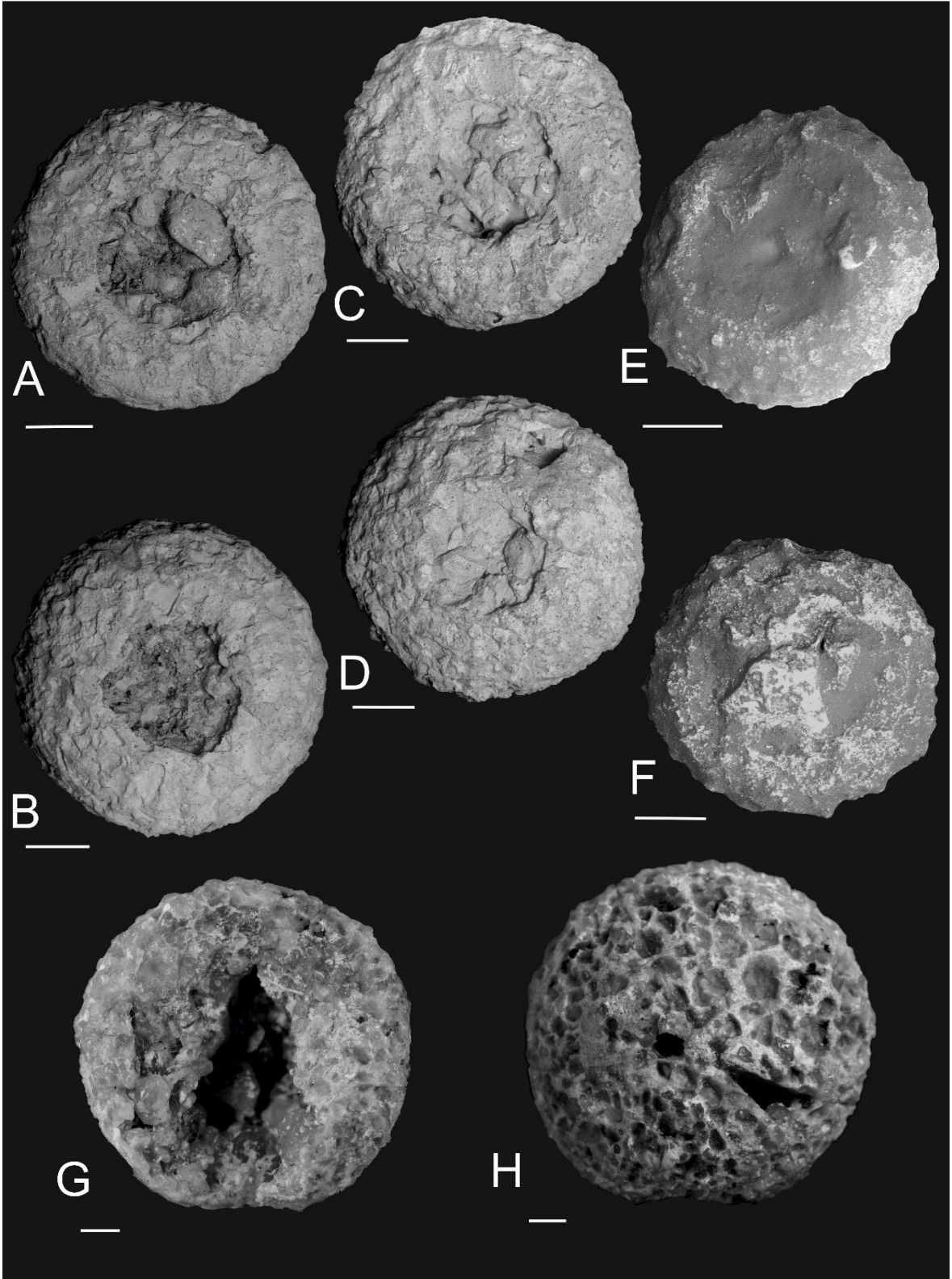
# Fototabule I



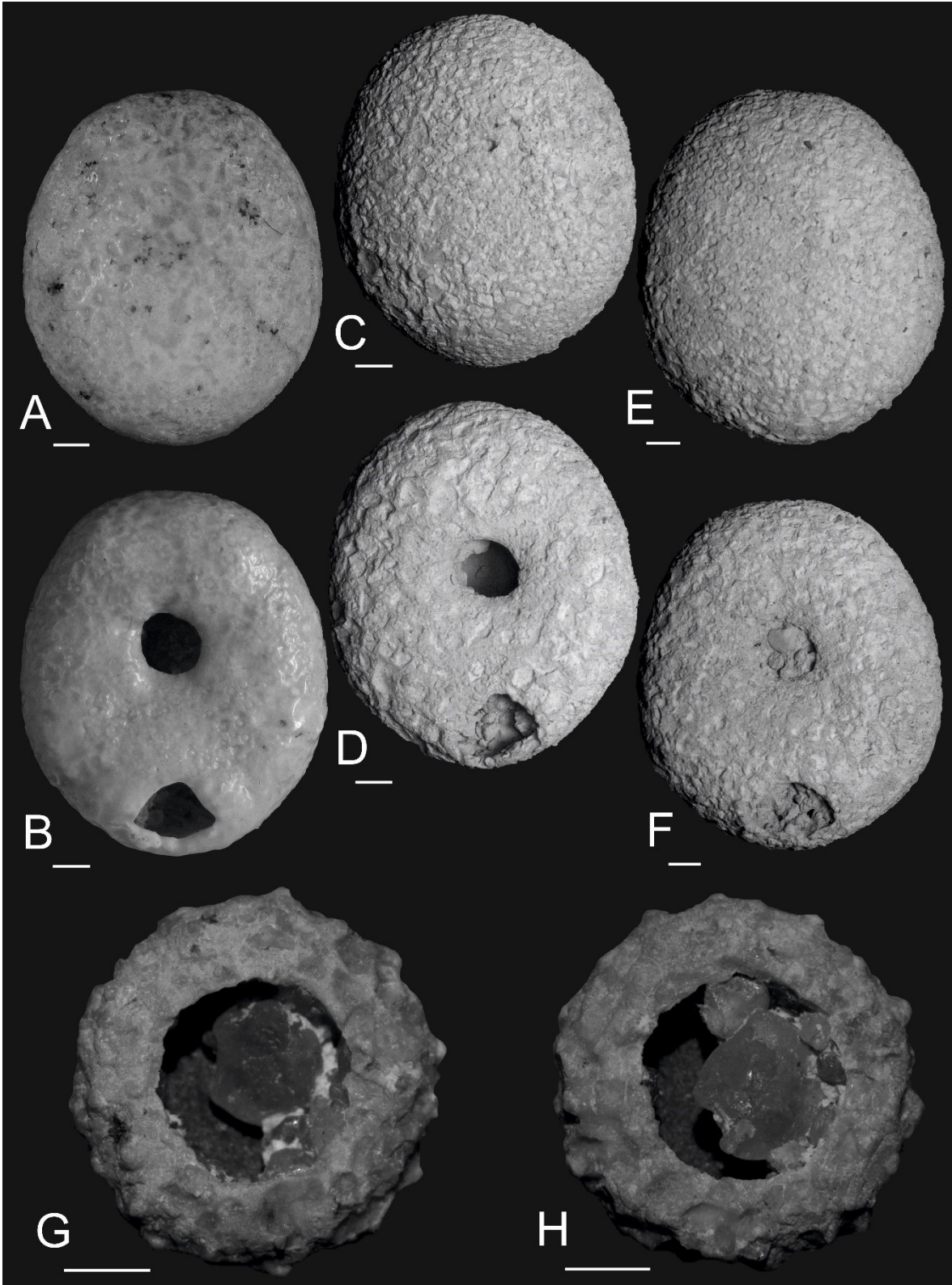
# Fototabule II



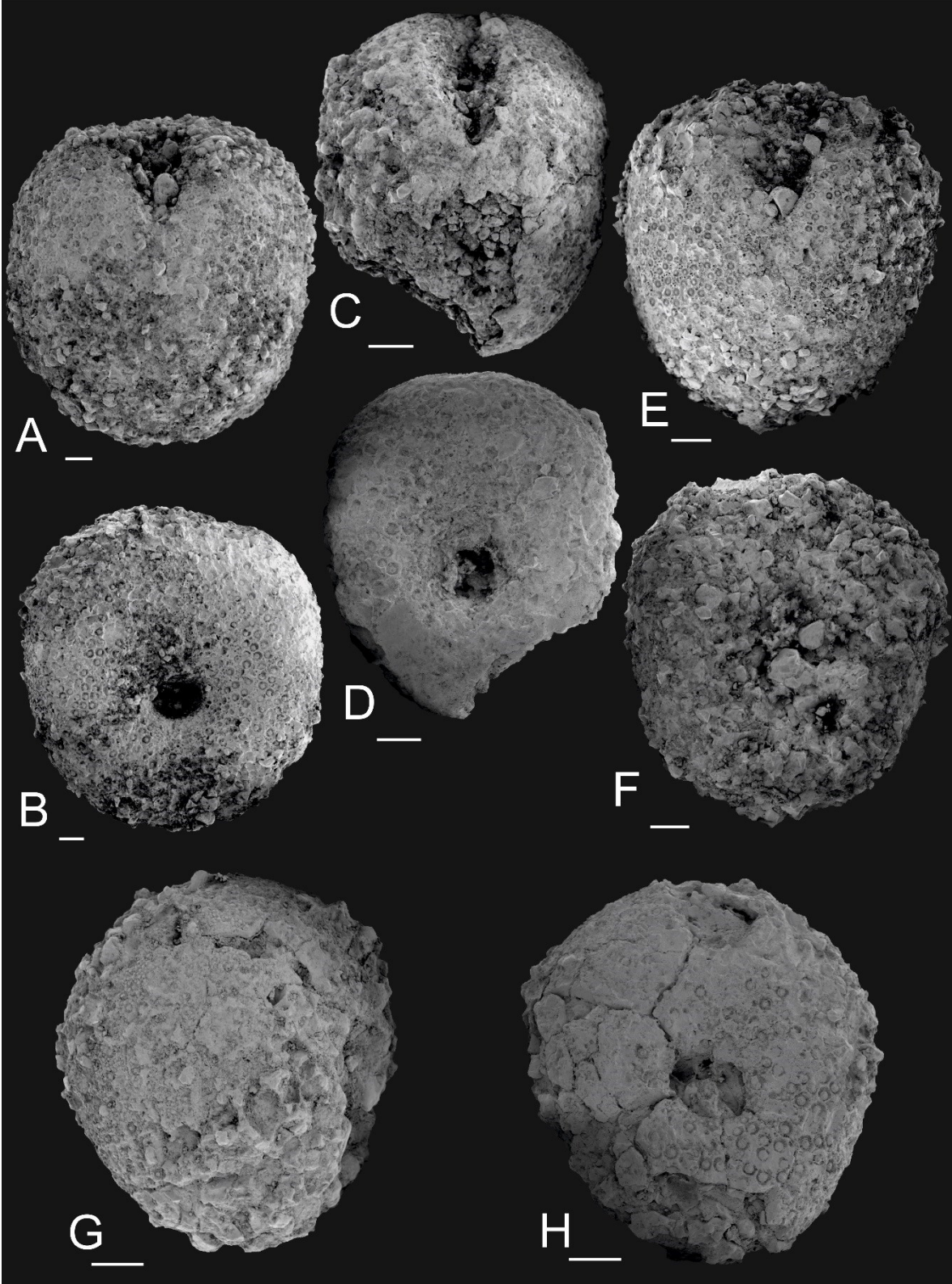
# Fototabule III



Fototabule IV

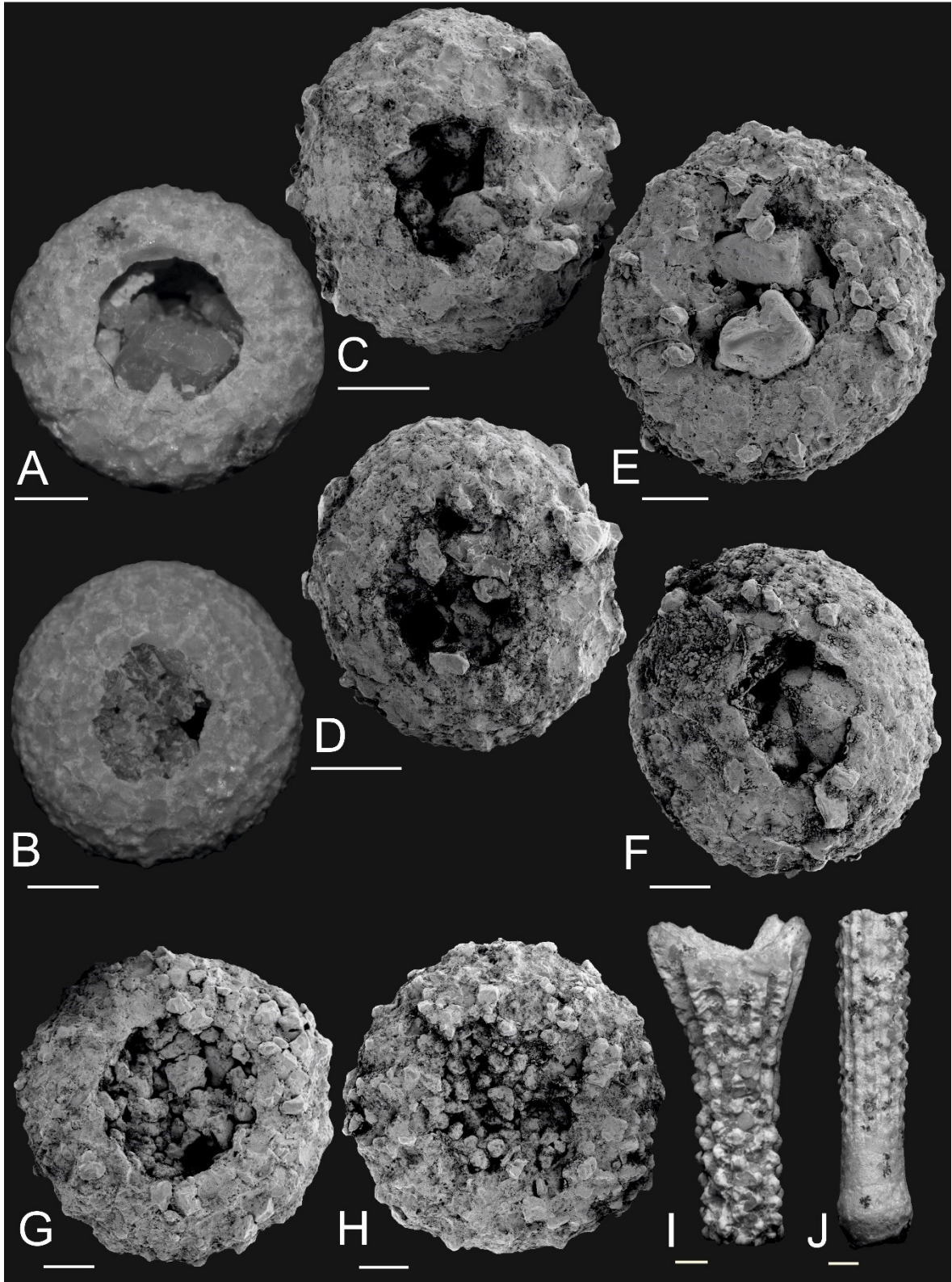


Fototabule V

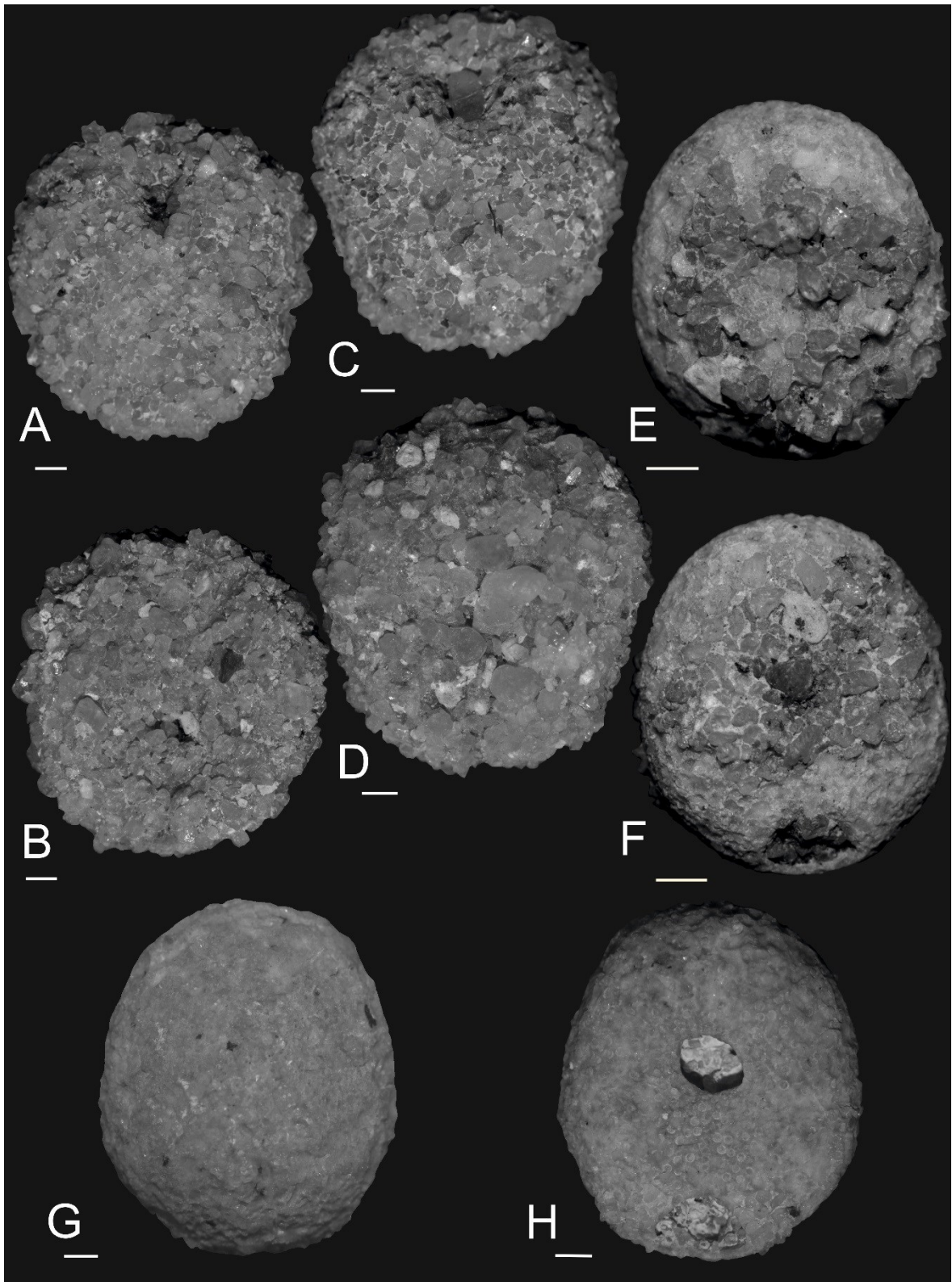




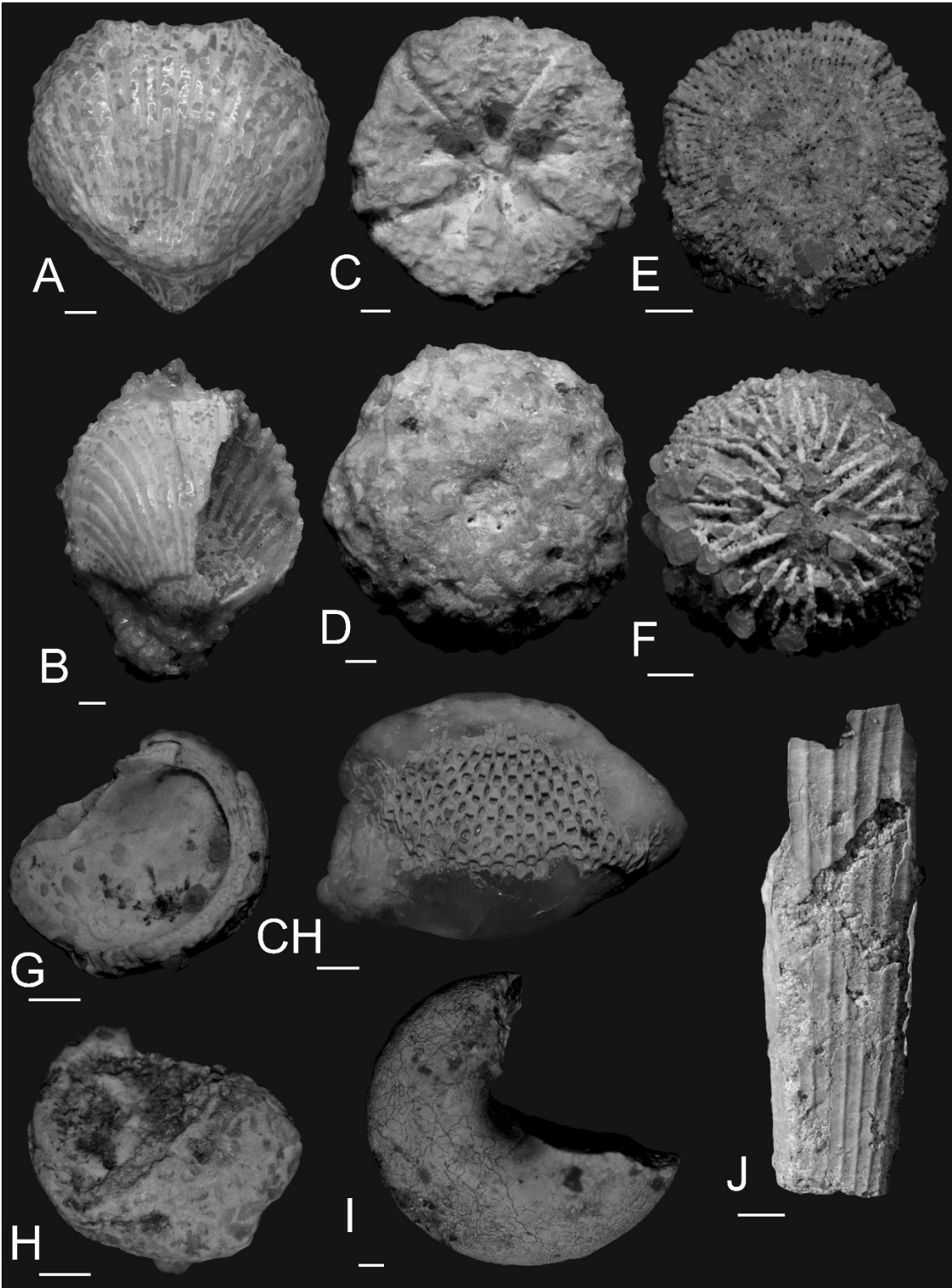
# Fototabule VI



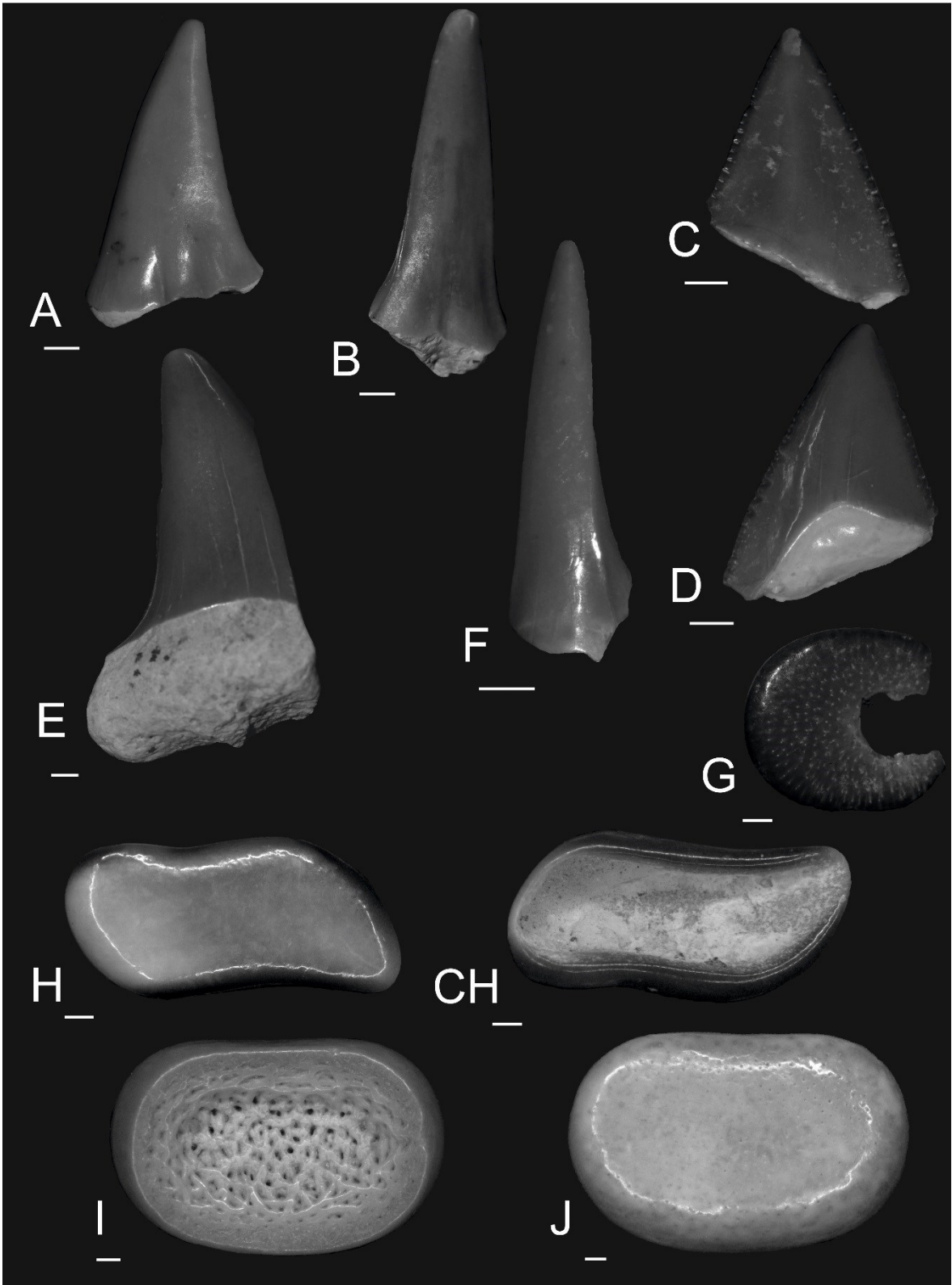
# Fototabule VII



Fototabule VIII



# Fototabule IX




# Fototabule X



A 



B 




C 



D 



E 



F 