

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Geologie

Obor: Geobiologie



Bc. Zuzana Kozlová

Čelistní aparáty hlavonožců české křídové pánve -
taxonomie a stratigrafické implikace

Cephalopod jaws from the Bohemian Cretaceous Basin -
taxonomy and stratigraphic implication

Diplomová práce

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

Praha 2020

PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem do této práce uvedla všechny použité zdroje a zpracovala práci zcela samostatně.

V Praze

Podpis:

PODĚKOVÁNÍ

Za vznik této práce bych chtěla ze srdce poděkovat především mému školiteli doc. RNDr. Martinovi Košťákovi, Ph.D., za jeho lidský přístup, důvěru a podporu při vzniku práce, za jeho vždy cenné a konstruktivní konzultace a za to, že za mnou stál vždy, když bylo potřeba. Za zapůjčení sbírky rhyncholitů děkuji celé rodině PhDr. Tomáše Kočí, Ph.D. a Mgr. Martině Kočové Veselské Ph.D. a jejím dětem Kryštofovi a Vojtěchovi Kočí a jejich příteli Ing. Jakubovi Harsovi. Za veselé amonitové výpravy děkuji soukromému sběrateli Martinovi Součkovi.

Za pomoc při zpracování geochemické analýzy děkuji Mgr. Adamovi Culkovi, Ph.D. z ústavu geochemie, mineralogie a nerostných zdrojů. Za všechny vstupy do depozitáře národního muzea v Horních Počernicích děkuji Mgr. Janu Sklenářovi Ph.D.

Děkuji také Bc. Aničce Uttendorfské za polopatický kurz ArcGisu. Také děkuji moji lásce za podporu

OBSAH

PROHLÁŠENÍ	1
PODĚKOVÁNÍ.....	2
ABSTRAKT	5
ABSTRACT	6
ÚVOD	8
ČESKÁ KŘÍDOVÁ PÁNEV	10
Paleogeografie.....	10
Paleoekologie	11
GEOLOGICKÁ CHARAKTERISTIKA LOKALIT	12
RHYNCHOLITY	15
CONCHORHYNCHY	17
APTYCHY	18
Rody mezozoických diptychů	20
TYPY ČELISTÍ U AMONITŮ.....	22
MATERIÁL RHYNCHOLITŮ A APTYCHŮ A METODY JEJICH ZPRACOVÁNÍ	24
GEOCHEMICKÁ ANALÝZA	28
Ramanovské analýzy	28
SYSTEMATICKÁ ČÁST	29
Rod: <i>Nautilorhynchus</i> Fritsch, 1872 (= <i>Rhyncolite</i> Biguet, 1819)	29
Rod: <i>Conchorhynchus</i> Fritsch, 1910	32
Rod: <i>Striptychus</i> Trauth, 1927	33
<i>Striptychus cretaceus</i> - možné taxony amonitů:	37
SCAPHITIDAE.....	37
BACULITIDAE	38
<i>Striptychus complanatus</i> - možné taxony amonitů:	42
DESMOCERATIDAE, PACHYDISCIDAE	42

Rod: <i>Praestriptychus</i> Trauth, 1927	43
BIOMETRIKA	47
DISKUZE	48
ZÁVĚR.....	51
POUŽITÁ LITRATURA	53

ABSTRAKT

Tato práce se zabývá systematickým výzkumem čelistních aparátů hlavonožců z období pozdní křídy. Bylo studováno 147 kusů nově nalezených nautiloidních rhyncholitů z české křídové pánve a jeden nový amonitový rhyncholit z Řepova. Nová kolekce spodních čelisti amonitů byla zastoupena 32 vzorky aptychů. Nautiloidní rhyncholity z lokalit Turkaňk, Úpohlavy a Drážďany byly přiřazeny k rodu *Nautilorhynchus simplex*. Nálezy z Vinar u Vysokého Mýta *conchorhynchů* jsou řazeny k druhu *Conchorhynchus cretaceus*, který je dáván do souvislosti s druhem *Eutrephoceras sublaevigatum*. Amonitový rhyncholit má nejisté systematické postavení a není zatím asociován s žádným konkrétním taxonem amonita. Nálezy aptychů z lokality Úpohlavy i Pecínov zahrnovaly především druhy heteromorfních amonitů – většinou se jednalo o baculitidy (rody *Baculites*, *Sciponoceras*). Celková diverzita druhů z obou lokalit je 20 amonitových druhů. Některé typy čelistí byly v České křídové pánvi nalezeny zcela poprvé (2 druhy aptychů). Na dobře zachovalém vzorku z lokality Úpohlavy byla metodou Ramanovské analýzy prokázána původní organická hmota, která může obsahovat zbytky původních pigmentů. Ze studovaného materiálu nelze prokázat, zda aptychy plnily i stále diskutovanou funkci operkula. Unikátní nález amonita *Prionocyclus germari* z Úpohlav obsahuje velmi dobře zachovaný aptych v obývací komoře *in situ*. Jde o první nálet tohoto amonita se zachovanou spodní čelistí.

KLÍČOVÁ SLOVA: hlavonožci, česká křídová pánve, cenoman - coniak, čelistní aparáty, taxonomie, stratigrafie

ABSTRACT

This work is focused on systematic research of cephalopod jaws from the Late Cretaceous. Samples of 147 newly recorded nautiloid rhyncholites from the Bohemian Cretaceous Basin and one new ammonite rhyncholite from Řepov village were systematically analyzed. The new collection of lower ammonite jaws (aptychi) consists of 32 specimens. Nautiloid rhyncholites from localities Turkaňk, Úpohlavy, and Dreisen were determined as *Nautilorhynchus simplex*. Conchorhynchids from locality Vinary u Vysokého Mýta belong to the species *Conchorhynchus cretaceous*, which is associated with the commonmost species *Eutrephoceras sublaevigatum*. Ammonite rhyncholite is left in the open nomenclature due to its uncertain systematic position and it is not assigned to any ammonite species. Records of aptychi from the locality of Úpohlavy and Pecínov represent mainly species of heteromorphic ammonites – baculitids (*Baculites*, *Sciponoceras*). The total diversity of species from both localities reaches 20 ammonite species. The two jaw morphotypes (2 species of aptychi) are reported from the Bohemian Cretaceous Basin for the first time herein. Of the high importance, it is a record of ammonite *Prionocyclus germari* from Úpohlavy with associated lower jaws *in situ* within the body chamber. Aptychus of this taxon has never been described before. A single well preserved aptychus from locality Úpohlavy was successfully analysed by Raman microspectroscopy, showing remains of original organic matter representing probably also an original pigmentation. If aptychi have functioned as operculum (as still discussed in the literature) remain unclear – based on our material studied.

KEY WORDS: cephalopods, Bohemian Cretaceous Basin, Cenomanian - Coniacian, jaw apparatus, taxonomy, stratigraphy

SEZNAM POUŽITÝCH ZKRATEK

ACD	aragonitová kompenzační hloubka
CAMP	centrální atlantická magnetická provincie
ČKP	Česká křídlová pánev
H	maximální výška rhyncholitu
CHMHZ	Chlupáčovo muzeum historie Země
D1	maximální šířka kápě
D2	maximální šířka násady
D'L	minimální šířka násady
L	délka rhyncholitů (length)
L1	délka kápě
L2	délka násady
N	délka boků kápě
NM	Národní muzeum
Micro-CT	mikrotomografie
MS	Martin Souček
OAE2	oceánská anoxická událost
ZK	Zuzana Kozlová

ÚVOD

V moderní taxonomii se čelistní aparáty amonitů a loděnek rozdělují především na základě jejich morfologie a pozice uvnitř aparátu. U loděnek nalézáme takzvané rhyncholity, silně kalcifikované vrcholy svrchních čelistí. Spodní část je naopak tvořena conchorhynchy, které se ve fosilním záznamu méně často zachovávají, z důvodu jejich slabší kalcifikace a menší chemické i mechanické odolnosti. U amonitů se rozeznává poměrně široká škála morfologií jejich čelistí. Svrchní čelisti amonitů se částečně podobají dnešním nautiloidním rhyncholitům, proto používáme stejnou terminologii. U amonitů jsou obecně spodní čelistní aparáty nazývány aptychy. Pro mezozoické zástupce jsou typické tzv. diptychy, tedy aptychy skládající se ze dvou částí.

Rhyncholity byly poprvé popsány roku 1819, kdy byly řazeny k belemnitům (Faure-Biguet 1819). Objevily se i názory, že by se mohlo jednat o úlomky schránek svijonožců nebo mořské korály (Geysant and Geyer 1972; Shimansky 1949), případně o neznámé hlavonožce bez schránky (Shimansky 1947). Postupem času se objevovaly jednoznačné důkazy o tom, že rhyncholity nemohou patřit přímo k těmto skupinám. Jedním z nich je skutečnost, že na některých lokalitách nesedí časový výskyt rhyncholitů a belemnoidů. Zároveň rhyncholity nikdy nebyly nalezeny přímo s těly belemnitů, resp. tyto nálezy pochází až ze současnosti (Klug et al. 2010), kde jsou označovány jako „beaks“ – volně přeloženo zobáky (to odpovídá i terminologii u recentních coleoidů, zejména dekabranchiálních, s jejichž čelistmi jsou prakticky totožné). Čelistní aparáty současných loděnek jsou téměř identické s fosilními rhyncholity (Kanie 1982). Zdá se tedy, podle této paralely, že rhyncholity pravděpodobně patří k této skupině živočichů, u kterých tvořily horní část jejich čelistí. Tato domněnka je rovněž potvrzena nálezy *in situ* (Klug 2001; Hillebrandt 1999). Ovšem i u amonitů byly *in situ* nalezeny kalcitové čelisti, které rovněž připomínají rhyncholity dnešních nautiloidů (Kanie 1982; Kruta et al. 2010; Tanabe et al. 1980; Tanabe and Landman 2002).

První výskyt moderních nautiloidů zaznamenáváme ve spodním triasu, kdy došlo k diverzifikaci do mnoha rodů. Vlivem klimatických změn spojených se vznikem a aktivitou centrální atlantické magmatické provincie (CAMP) většina rodů nepřežila pozdně triasové vymírání. V juře došlo k opětovné radiaci a objevily se i nové rody, z nichž některé přežily i do křídly. Jen ve svrchní křídě bylo popsáno 12 rodů, z nichž ale pouze 5 přežívá vymírání na konci tohoto období (Teichert et al. 1964).

V období kenozoika se objevilo několik dalších rodů. Do recentu přežívá pouze jediná čeleď *Nautilidae* (Teichert and Matsumoto 2010), zastoupená dvěma rody (*Nautilus*, *Allonautilus*).

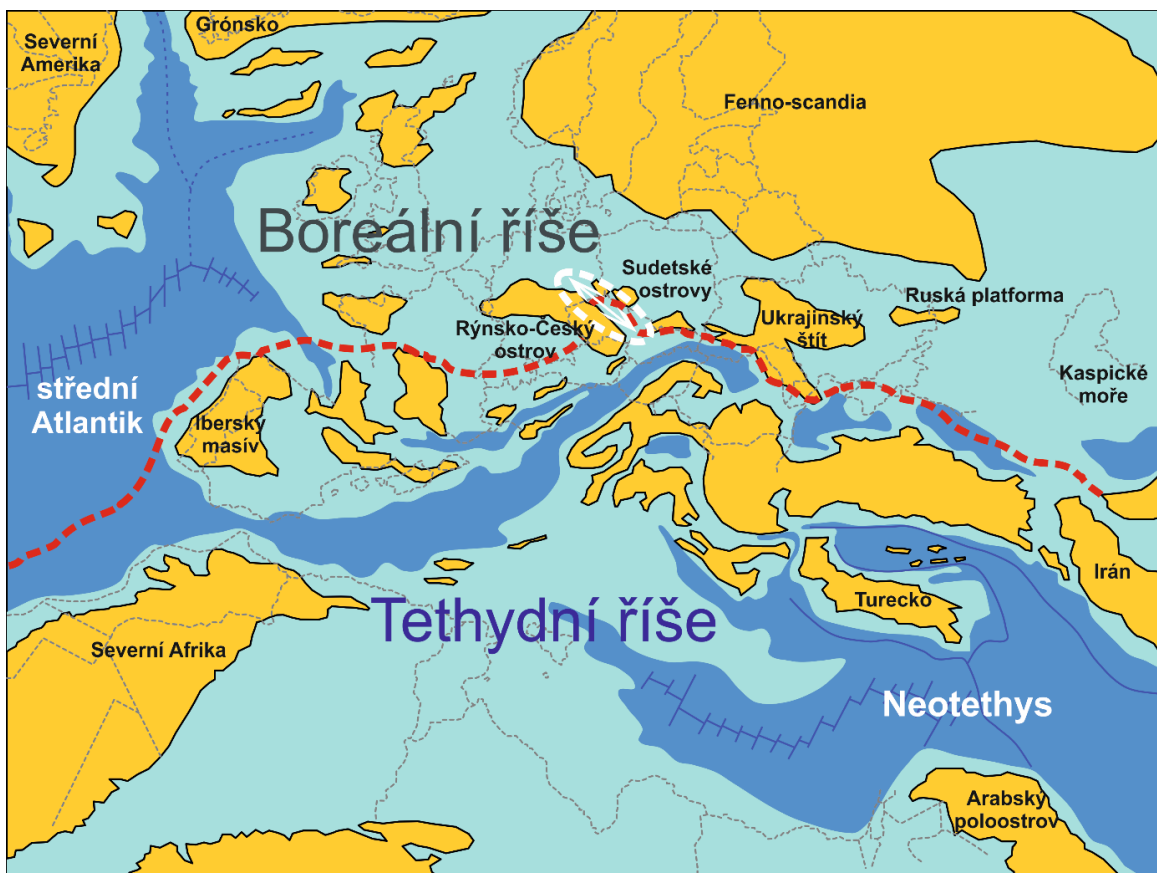
První zástupci amonitů se začínají objevovat ve spodním devonu a vymírají před 65 miliony lety těsně nad hranicí křída/paleogén (Machalski 2005; Landman et al. 2012; Arkhipkin et al. 2013).

Čelistní aparáty křídových amonitů byly na základě rozdílů v celkovém tvaru, lamelární struktuře a přítomnosti nebo nepřítomnosti vápnitých prvků ve spodních čelistech klasifikovány do pěti morfotypů (normální typ, anaptychus, aptychus, intermediální typ a rhynchaptychus), (Rogov and Mironenko 2015; Tanabe and Shigeta 2019). Aptychy (viz níže) jsou dnes již známé a vzácně přiřaditelné k určitým taxonům, neboť byly nalezeny asociované přímo se schránkami těchto živočichů. Tyto spodní čelisti byly poprvé pojmenovány v roce 1829 jako „aptychy“. Původně se tyto struktury přiřazovaly ke schránkám mlžů, teprve později k amonitům, kde se dávaly do souvislosti i s funkcí krycího víčka (opercula) schránek amonitů např. (Fischer and Fay 1953; Arkell 1957). Poměrně nedávno, díky unikátním nálezům a novým zobrazovacím metodám (např. mikro-CT), mohla být aptychům přiřazena funkce čelisti a pravděpodobně tedy sloužily ke zpracování potravy, obraně či páření. Někteří autoři dávají aptychům obě funkce, tedy operkula i čelisti (např. Keupp and Mitter 2013). Téměř všichni amoniti mají spodní čelistní aparát (aptych nebo aptychus), radulu a horní čelist, kterou nazýváme rovněž rhyncholit. U některých amonitů, např. skupina *Tetragonites* (*Lytoceratida*), jsou aptychy interpretovány jako struktury biomineralogicky a morfologicky velmi blízce srovnatelné s dnešním rodem *Nautilus* (Kanie 1982; Tanabe 1983; Kruta and Landman 2008). Vzhledem k odděleným nálezům aptychů a schránek amonitů, mají svou oddělenou systematiku. Tyto čelisti jsou tvořeny kalcitem, proto je lze na rozdíl od aragonitových schránek nalézt i pod – aragonitovou kompenzační hloubkou - ACD (Dauphin 2002). Jako první se systematiku aptychů pokusil sestavit Friedrich Trauth (1927). Ve svých pracích rozděluje aptychy do 16 rodů podle nomenklatorických pravidel živočišné říše. Pro mezozoikum vyčlenil Trauth (1927) 14 rodů, které byly později jinými autory sloučeny do základních 6 rodů.

ČESKÁ KŘÍDOVÁ PÁNEV

Paleogeografie

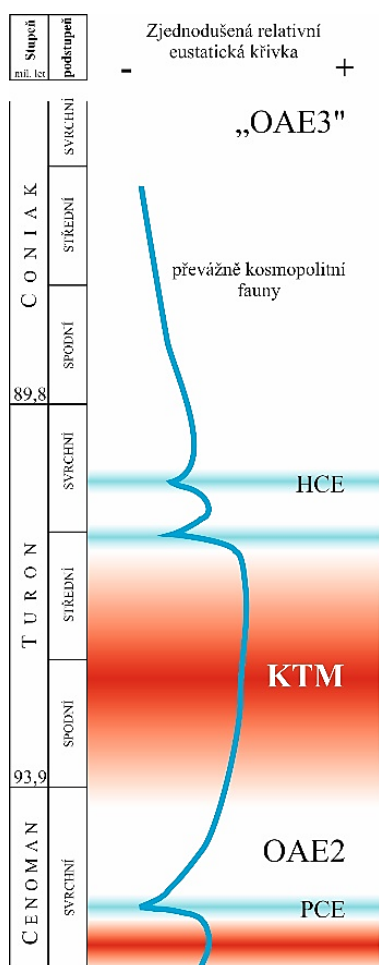
Dnešní Česká křídová pánev (ČKP) je tektonicky a erozně omezena na převážně severní oblasti českého masivu a její výběžek zasahuje do oblasti Drážďan a v severozápadním směru i na území Polska. K zaplavení České křídové a Rhýnské pánve došlo v průběhu svrchního cenomanu. Od tohoto období do spodního santonu se ČKP nacházela mezi boreální a Tethydní faunistickou říší, přičemž v tomto období převažují tethydní vlivy (Obrázek 1).



Obrázek 1. Hranice mezi Tethydní a boreální říší (čárkovaně) v období turonu na základě výskytu hlavonožců. Oblast ČKP označuje čárkovaný ovál, šipky naznačují posuny tethydního a boreálního vlivu v rámci ČKP (Křížová a kol. 2019).

Oblast bychom mohli charakterizovat jako peri-tethydní šelf (Čech 2011). Na našem území se poměrně unikátně prolínají faunistické vlivy obou říší, zejména v intervalech výraznějších klimatických výkyvů. Propojení ČKP s ostatními oblastmi procházelo přes Labský prolom směrem do německé křídly na SZ (saská část česko-saské křídové pánve) a spojovalo tuto oblast jihovýchodním směrem s mobilními prostory Tethydy. Z tohoto důvodu je také ČKP označována jako vstupní brána do Tethydy (Wiese et al. 2004). ČKP byla tvořena převážně mělkým epikontinentálním mořem s příbřežní i hemipelagickou sedimentací, zastoupenou zejména konglomeráty, organodetritickými vápenci, pískovci, prachovci, slínovci, vápenci. V ČKP pozorujeme, na základě amonitů a belemnitů, tethydní, boreální nebo kosmopolitní vlivy (Obrázek 2). Boreální vlivy zaznamenáváme v podobě krátkodobých epizod (Košťák et al. 2004; Křížová a kol. 2019). V oblasti české křídové pánve se nacházely pouze malé pevninské elevace, jak ukazuje nízký obsah jílových minerálů ve vápenci (Wiese et al. 2004; Ehrmann 1986). Ve středním santonu české křídové moře ustoupilo vlivem tektonické aktivity (Malkovský 1987).

Paleoekologie



Po celé české křídové pánvi je nalézán záznam glaukonitických či fosfatizovaných slínovců pískovců v průběhu svrchního turonu, které značí pomalou rychlost sedimentace. Obsah glaukonitu v horninách naznačuje mírně redukční podmínky při sedimentaci zdrojových hornin (Petránek 1993).

K zaplavení české křídové pánve docházelo ve třech fázích (cenoman, spodní a svrchní turon). Největší z nich proběhla na počátku turonu (turonska transgrese).

Nálezy echinodermátů naznačují, že se jednalo o prostředí s malými výkyvy salinity. Hojnost nálezů vrcholových predátorů (např. žraločích zubů a mořských plazů) ukazují na vyžrálý ekosystém s velkým množstvím nik.

Obrázek 2. Zjednodušená eustatická křivka s intervaly výskytů boreálních (modře) a tethydních hlavonožcových faun (červeně). OAE2 – oceánická anoxická událost, „OAE3“ uvedena v uvozovkách, je předmětem diskuze, charakter globální události splňuje částečně pouze v intervalu svrchního coniaku. KTM – křídové termální maximum, PCE – „plenus cold event“, HCE – „hyphantoceras cooling event.“ (Křížová a kol. 2019).

GEOLOGICKÁ CHARAKTERISTIKA LOKALIT

Nálezy čelistních aparátů hlavonožců pocházejí z několika různých lokalit a stratigrafických úrovní v rámci české křídové pánve. Většina nautiloidních rhyncholitů pocházela z lokality Turkaňk. Pouze exempláře jediné kusy byly nalezeny v Kněžnici a Úpohlavech. Aptychy byly nově nalezeny v lomech Úpohlavy, Pecínov a v Řepově. Conchorhynchy jsou známé vzácně ze spodnoturonských lokalit Velim (Košťák et al. 2010) a ze svrchního turonu lokalit Vinary u Vysokého Mýta a Úpohlavy (Obrázek 3).



Obrázek 3 Lokality čelistních aparátů hlavonožců. Česká křídová pánev – označena zeleně.

Rhyncholity nalézané na lokalitě **Turkaňk** pocházejí z bělohorského souvrství spodního turonu. Podloží této oblasti tvoří horniny kutnohorského krystalinika, na které nasedá galukontická vrstva pískovců a prachovců. Nadloží je tvořeno organodetritickým vápencem s příměsí jílu (Žit and Nekvasilová 1989). Nejznámější je z této oblasti turkaňská žíla, kde byla dobývána železná ruda. Z nedalekých lokalit Kaňk a Karlov, jsou známi především fosilní zástupci bentosu (porifera, koráli, brachiopodi, mlži, gastropodi, arthropodi, echinodermáti) a vzácně byli na litoklastech a bioklastech zaznamenáni i epibionti. Nejčastěji se jednalo o mlže, méně často spongie a červy. Z lokality Turkaňk byly nedávno objeveny nautiloidní rhyncholity (viz Košťák et al. 2010) a nově byly na jejich povrchu zaznamenány i přisedlé mechovky (TAB. II.) a jiné vrtavé organizmy.

Mořské sedimenty lokality **Pecínov** jsou zastoupeny perucko-korycanským (pískovce a prachovce) a bělohorským souvrstvím (vápnité slínovce až vápence – opuky). Pecínov je také typovou lokalitou tzv. pecínovského členu v rámci perucko-korycanského souvrství (Obrázek 4).

V průběhu spodního cenomanu bylo původní údolí Pecínova vyplňováno říčními sedimenty, na které od středního do svrchního cenomanu nasedá 6 m vrstva jílovitých prachovců a pískovců (Uličný et al. 2009). Od spodní části svrchního cenomanu se v této oblasti objevuje 15 m vrstva rytmicky se střídajících hemipelagickými slínovci s turonskými slínovci až vápenci tvořící bělohorské souvrství. V turonu se oblast nacházela na okraji ploché kladensko-rakovnické pánve, ve které se během anoxické oceánské události (OAE2) ukládala až 7 m vrstva na organiku bohatých černých prachovců. Tato vrstva se neformálně označuje jako pecínovský člen a nasedá na perucké vrstvy, které mohou obsahovat uhelné sloje a přechází do fluvialních sedimentů. Naopak, pod ní ležící korycanské vrstvy obsahují mělkovodní jemnozrné mořské pískovce a prachovce (Skácelová et al. 2008).



Obrázek 4 Profil lomu Pecínov (Košťák et al. 2018).

Na lokalitě **Úpohlavy** jsou zastoupeny sedimenty jizerského a teplického souvrství. Pro jizerské souvrství je typické střídání tmavých vápnitých slínovců s biomikritickým vápencem. Teplické souvrství nasedá na podložní jizerské souvrství, od kterého je odděleno výraznou plochou s kondenzovanou sedimentací – koprolitovou vrstvičkou. Na bázi každé ze dvou koprolitových vrstev je diskordance v sedimentárním sledu. Horniny jsou tvořeny biomikritickým vápencem, vápnitými jílovci a slínovci. Jeho počátek je tvořen nápadnou koprolitovou vrstvou, která je tvořena vápenci a fosfatizovanými bioklastiky, především koprolity. Kromě koprolitů se zde vyskytují i fosfatizované zbytky kostí, schránky amonitů, gastropodů. Aptychy byly zjištěny 18 m nad spodní koprolitovou vrstvou ve vrstvě č. 15 (*sensu* Wiese et al., 2004). Na základě druhových nálezů ostrakodů a mikroplanktonu je odhadováno prostředí v době

zaplavení jako oligotrofické s nízkým obsahem kyslíku (Pipík and Chroustová 2019; Svobodová, Laurin, and Uličný 2002; Wiese et al. 2004). V teplickém souvrství je znamenán nárůst izotopů ^{18}O o 3,5 ‰, které je interpretován jako „Hyphantoceras cooling event.“ vlivem transgrese studených proudů. Při tomto ochlazení docházelo k migrování chladnomilnější fauny např. amonita *Subprionocyclus neptuni*, belemnitů, echinodermátů. Amonitová fauna z lokality Úpohlavy je někdy označována jako „reussianum fauna“ podle amonita *Hyphantoceras reussianum*. Tato fauna stratigraficky spadá do horní části zóny *Subprionocyclus neptuni* a je charakterizována určitým sledem výskytů amonitů, kteří značí postup mořské transgrese. Vzestupně se jedná o výskyt amonitů z čeledi *Collignoceratidae*, *Nostoceratidae*, *Desmoceratidae*. V české křídové pánvi jsou allocrioceratidi poměrně vzácnou skupinou (Wiese et al. 2004). Nejhojněji jsou nalézáni scaphiti a rovněž i aptychy scaphitového typu, u těchto amonitů se předpokládá život v menších hloubkách (do 60-100 m).

Stejného stáří je i lokalita **Kněžnice** (Košťák 2020, osobní komunikace), ze které pochází jediný známý exemplář *R. simplex* Frič a Schlönbach, 1872 (Obrázek 3, CHMHZ, bez inv. čísla) z typicky jizerského vývoje sedimentů v severní části ČKP. Nautiloidní hlavonožce zde zastupují rody *Deltocymatoceras* a výrazně početnější *Eutrephoceras*. Amonitové společenstvo odpovídá „reussianum fauně“ (Wiese et al. 2004)

Lokalita **Vinary u Vysokého Mýta** litologicky odpovídá jizerskému souvrství, nicméně zvýšené obsahy karbonátů ukazují, že se jedná o ekvivalent teplického souvrství a stejnou stratigrafickou úroveň jako karbonáty v Úpohlavech a Hudcově. Slíny ve Vinarech přecházející do šedých opuk až vápenců, které obsahují scaphitové a bakulitové schránky (Frič 1885). Stratigrafický rozsah sedimentace je svrchní turon (*S. neptuni* zóna). Mimořádné zachování čelistních aparátů doplňují vzácné nálezy coleoidních vampyromorfních hlavonožců (Košťák 2002).

Lokalita **Řepov** (u Mladé Boleslavi) představuje přechod turonu a coniacu v argilitovém vývoji teplického souvrství. Nově objevená amonitová fauna rhyncholitů (TAB. V., fig. 6a,b – coll M. Souček, CHMHZ, bez inv. č.) je spodnoconiacického stáří (Veselská Kočová, Kočí, and Souček 2019).

RHYNCHOLITY

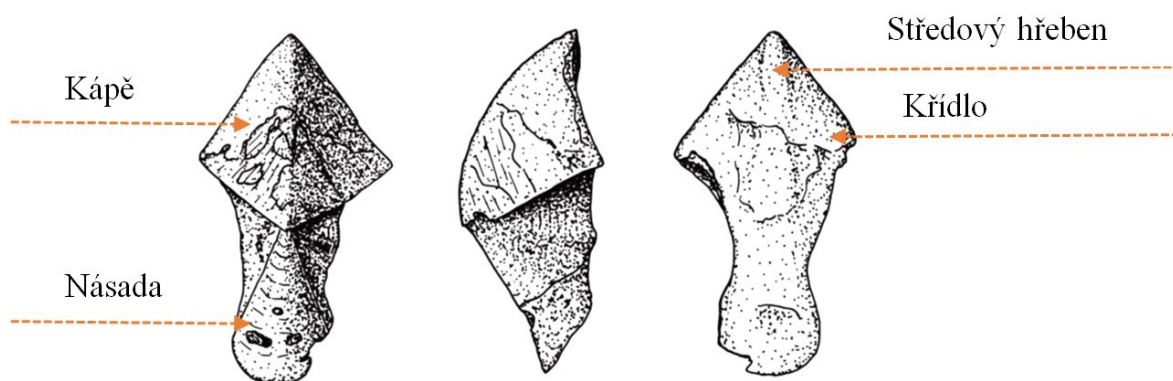
Čelistní aparát dnešních hlavonožců je uzavřen v tzv. bukální tkáni, kterou obklopuje jemný sval splývající postupně v jícen. V tomto orgánu jsou umístěny samostatné svaly, které přidrží radulu (Saunders et al. 1978). Jako rhyncholity jsou označovány horní části čelistí některých hlavonožců (Obrázek 5). Rhyncholity jsou za života hlavonožců ukryty v bukální tkáni, ze které vyčnívá pouze jejich přední okraj tvořící trojúhelníkovitou kápi, která slouží jako horní protěšek vnitřní řezné hrany spodní čelisti. Špička rhyncholitu na svém vrcholu bývá lehce opotřebována, díky kontaktu se spodní čelistí. Při dobrém zachování povrchu rhyncholitu mohou být na jeho povrchu pozorovatelné přírůstkové linie.

Ve fosilním záznamu lze vysledovat určitou paralelu mezi výskytem skupin rhyncholitů s rozšířením mezozoických, kenozoických a ojediněle i paleozoických druhů nautiloidů (Shimansky 1947). Výskyt rhyncholitů *in situ* není ovšem běžnou záležitostí. Stejně jako u recentních loděnek často nenacházíme po úmrtí původního jedince jeho čelisti, v důsledku rozvolnění měkkých částí těla a vypadnutí čelistí ze schránek během transportu (často dochází k uvolnění během prvních desítek minut po smrti). Po uhynutí živočicha, může rhyncholit (ve vzácných případech) sloužit drobným druhům organismů jako podklad, např. mechovkám, foraminiferám či vrtavým organismům.

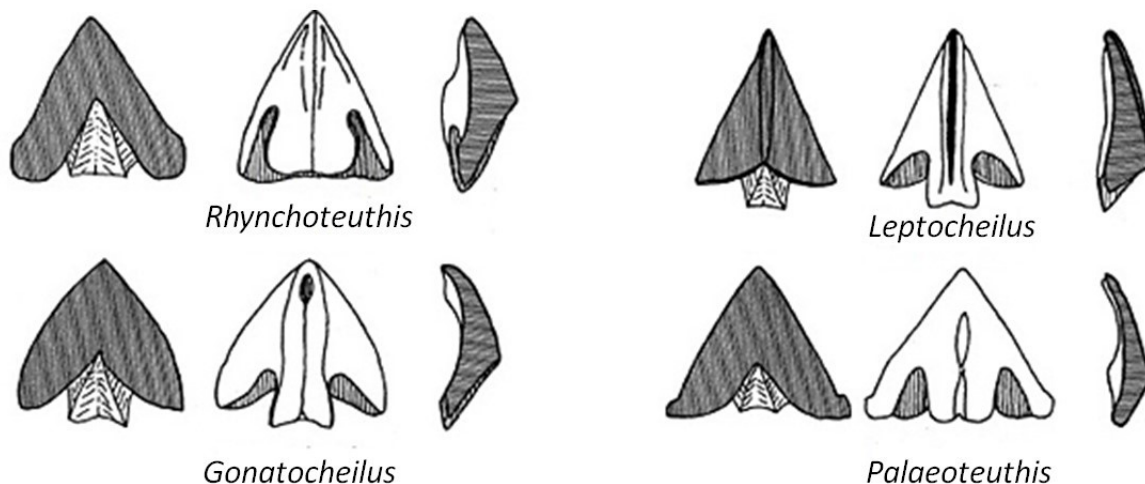
Systematika rhyncholitů není pro svou složitost dodnes plně vyřešena, kvůli vzácnému zachování rhyncholitů společně se schránkami a organickými částmi čelistí (v tomto případě nesou nálezy asociované s konkrétním taxonem amonita název daného taxonu). Byla pro ně vytvořena speciální parataxonická klasifikace. Jako jeden z prvních se systematické věnoval d'Orbigny (1845 - 1847), který vytvořil pro rhyncholity amonitů a nautiloidů společné rozdělení na rody *Rhynchoteuthis* a *Paleotheuthis*. O systematiku se poté zasloužil Till (1906, 1907, 1909), který popsal řadu druhů a vytvořil zcela novou klasifikaci, ze které vychází např. Shimansky (1949). Zmiňované práce Alfreda Tilla se staly celosvětově významnými, neboť v nich nalézáme první názvosloví a metodiku práce s rhyncholity. Metodika z prací tohoto autora byla následně použita ve všech vznikajících následujících pracích a využívá se dodnes. Till (1906, 1907, 1909) rozdělil rhyncholity do osmi rodů. Některé názvy popsaných rhyncholitů d'Orbignym a Tillem jsou dodnes platné. Rhyncholity fosilních nautiloidů se dnes řadí do následujících pěti rodů – *Acutobeccus* Teichert and Spinosa, 1971, *Rhyncholites* Faure-Biguet, 1819, *Rhyncholithes* Blainville, 1827, *Scaptorhynchus* Bellardi, 1871 a *Nautilorhynchus* Fritsch, 1910 (Mironenko and Komarov 2019).

Dříve byly rhyncholity řazeny pouze do příbuznosti loděnek, ale na základě nálezů *in situ* bylo prokázáno, že rhyncholity náleží rovněž i amonitům (Saunders et al. 1978). Rhyncholity tedy můžeme najít i u recentních druhů loděnek, které se příliš neliší od fosilních druhů, na rozdíl od conchorhynchů, které je možné rozlišovat na druhových úrovních. Společný stratigrafický výskyt rhyncholitů a conchorhynchů je zaznamenán od středního triasu do recentu (Tanabe, Kruta, and Landman 2015).

Naopak kalcitové amonitové horní čelisti jsou některými autory (např. Komarov, Mironenko) zahrnovány do následujících rodů rhyncholitů: *Rhynchoteuthis* d'Orbigny, 1847, *Palaeoteuthis* d'Orbigny, 1849, *Gonatocheilus* Till, 1907 a *Leptocheilus* Till, 1907. (Riegraf and Schmidt-Riegraf 1995, Obrázek 8).



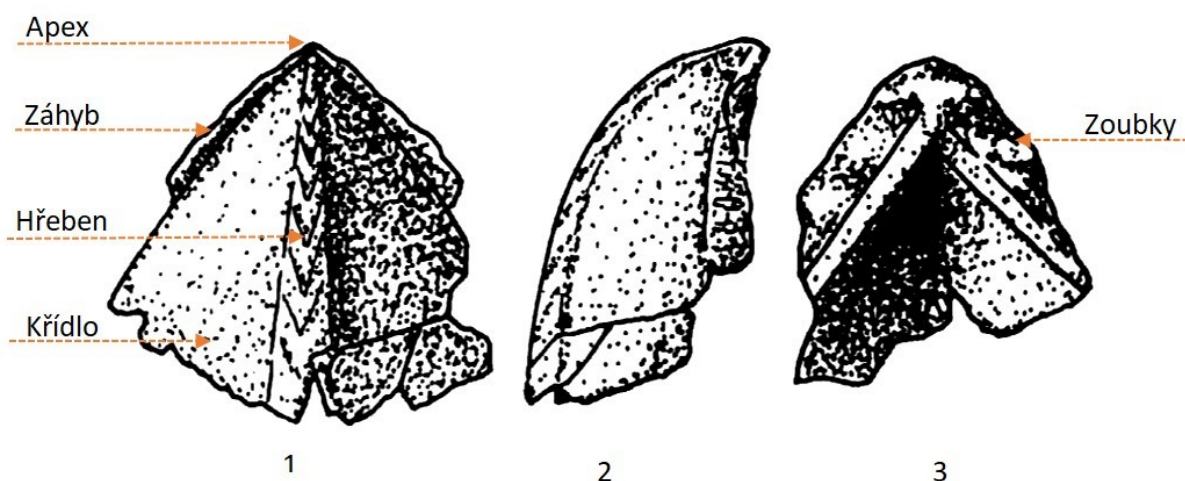
Obrázek 5 Zadní, boční a přední pohled na Nautilorhynchus, převzato z Košťák et al. 2010. Pozice apikálním vrcholem vzhůru odpovídá tradičnímu zobrazení rhyncholitů, zatímco apex směřující dolů odpovídá životní pozici.



Obrázek 6 Amonitové rhyncholity, upraveno podle Riegraf and Riegraf (1995).

CONCHORHYNCHY

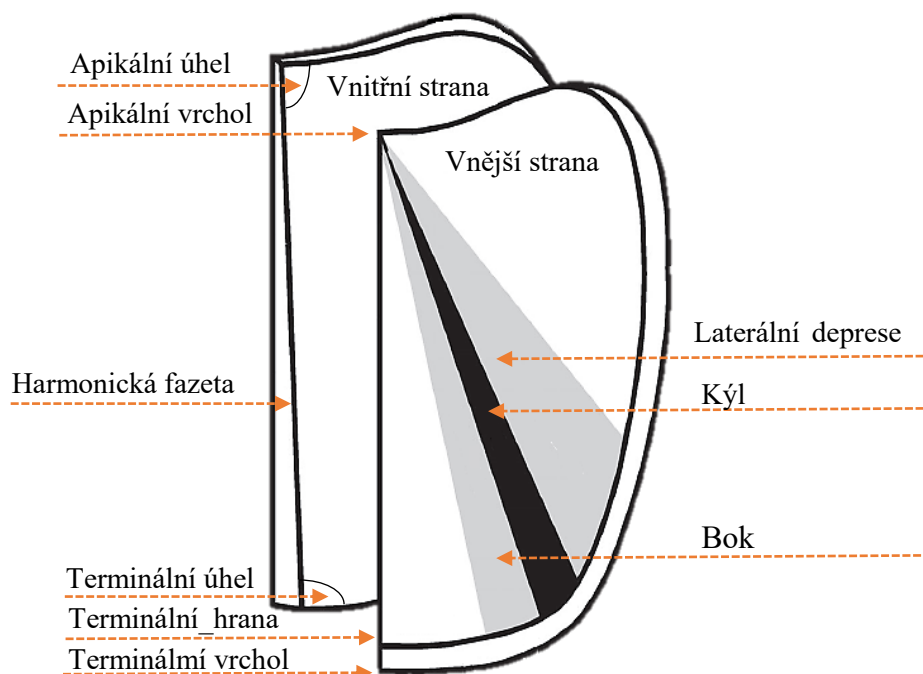
Fosilní conchorhynchy (spodní čelisti) známe pouze u nautiloidních hlavonožců. Stejně jako tomu je u ostatních typů čelisti, i conchorhynchy jsou tvořeny kalcitem, ale obsahují i chitinózní části (Klug 2001). Naopak, u recentních loděnek jsou rhyncholity tvořeny převážně chitinem, ale v přední části mohou obsahovat také kalcit. Zachování conchorhynchů je oproti ostatním typům čelistí poměrně vzácné. Conchorhynchy jsou protáhlé čelisti do tvaru jednoduchého „V“ (Obrázek 7). Vnější povrch conchorhynchu je pokryt výrazným úzce rozloženým soustředným ornamentem interpretovaným jako růstové linie. Středem přední strany se směrem od apexu táhne hřeben, u některých zástupců s biseriálním uspořádáním drobných žebírek nebo granulí. Conchorhynchus společně s rhyncholitem funguje jako kleště pro stříh potravy. Conchorhynchy lze oproti rhyncholitům poměrně snadno rozlišovat do jednotlivých taxonů. Vzhledem k podobnosti fosilních a recentních conchorhynchů, lze pro jejich systematiku použít rodový název *Conchorhynchus* Blainville, 1827.



Obrázek 7 Conchorhynchus: 1 ventrální strana, 2 laterální str., 3 dorzální str.; převzato z Košťák et al. (2010).

APTYPYCHY

Aptych je kalcifikovaná spodní čelisti amonitů. Na jeho konvexní straně jsou výrazné soustředné růstové linie, které se radiálně od apexu zvětšují. Někdy mohou mít podobu jemných granulací. Konkávní strana má hladký povrch a je naopak pokryta jemnými soustředěnými liniemi. U paleozoických forem nalézáme jednodílnou čelist tzv. anaptychus. Pro mesozoické zástupce je typická skladba aptychu ze dvou částí, tedy z pravé a levé misky, které jsou na fazetách spojeny a společně tvoří jeden celek, tzv. diaptychus. Tato spojovací linie je označována jako symfýza či harmonická fazeta (Obrázek 8). Obvykle je tato fazeta u apikálního vrcholu užší a postupně se rozšiřuje směrem dolů, kde je zakončena terminálním bodem. U některých rodů diaptychů se vyskytuje kýl, jenž směřuje šikmo od vrcholu k vnějšímu okraji. Kromě kýlu diaptychy někdy mají i laterální depresi, která probíhá stejným směrem jako kýl a postupuje směrem k okraji diaptychu. Na povrchu žebrovaných diaptychů mohou být jednotlivé lamely ohýbány do určitých tvarů a mohou tak sloužit k snadnějšímu určení (Měchová et al. 2010). Pro určení některých druhů může být zásadní rovněž i apikální a terminální úhel. Vzhledem k převažujícím nálezům diaptychů mimo tělo amonita, mají stejně jako rhyncholity vytvořenou samostatnou systematiku.



Obrázek 8 Schematizovaný obrázek diaptychu s použitou terminologií, upraveno podle Měchová et al. (2010).

Diptychy jsou děleny do rodů na základě morfologie a stratigrafického rozsahu. Při výskytu asociovaných diptychů s konkrétními druhy amonitů je věnována pozornost i morfologii raduly (pokud je zachována), (Landman et al. 2012).

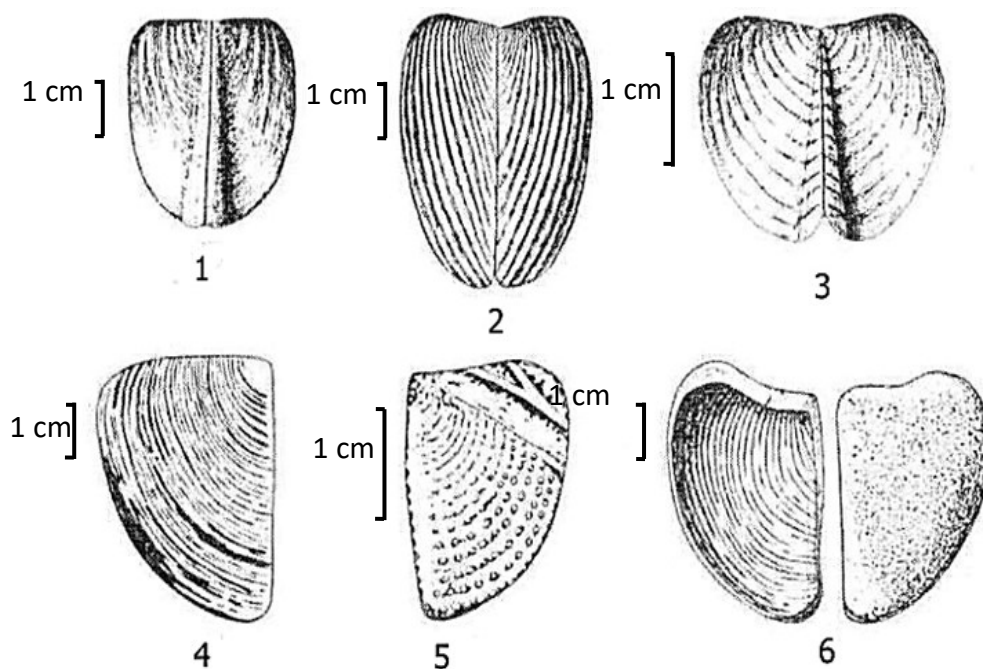
Pro rody amonitů, které mají ve své dolní čelisti diptychy, byla vyčleněna společná monofyletická neformální skupinu *Aptychophora* (Engeser and Keupp 2002b). Systém diptychů dnes zahrnuje 6 základních rodů, které se dále mohou dělit do svých rodů a typických amonitových čeledí (Obrázek 9). U některých rodů diptychů se lze setkat s fylogenetickým vývojem původního rodu diptychu do takové podoby, až je z rodu vyčleňován jako samostatný.

Například v průběhu svrchní jury začínají vznikat uvnitř parataxonického rodu *Granulaptychus* Trauth, 1927 nové morfotypy diptychů, např. u rodu amonitů *Subplanites* Spath, 1925, které se na základě nového typu diptychu vyčleňují do svrchnojurského rodu *Strigogranulaptychus* (Schweigert 2000). U tohoto taxonu je povrch pokryt pravidelnými řadami výběžků. Druhým příkladem fylogeneze uvnitř rodu *Granulaptychus* Trauth, 1927 je vznik rodu *Kosmogranulaptychus* Rogov, 2004. Některé rody amonitů například - *Perisphinctes* Waagen, 1869 mohly zahrnovat více rodů diptychů. Druhy z této bazální skupiny jsou charakterizovány praestriptychy, jenž jsou poměrně široké se slabými soustřednými liniemi (Engeser and Keupp 2002), které později nahradily granulaptychy (Rogov 2004).

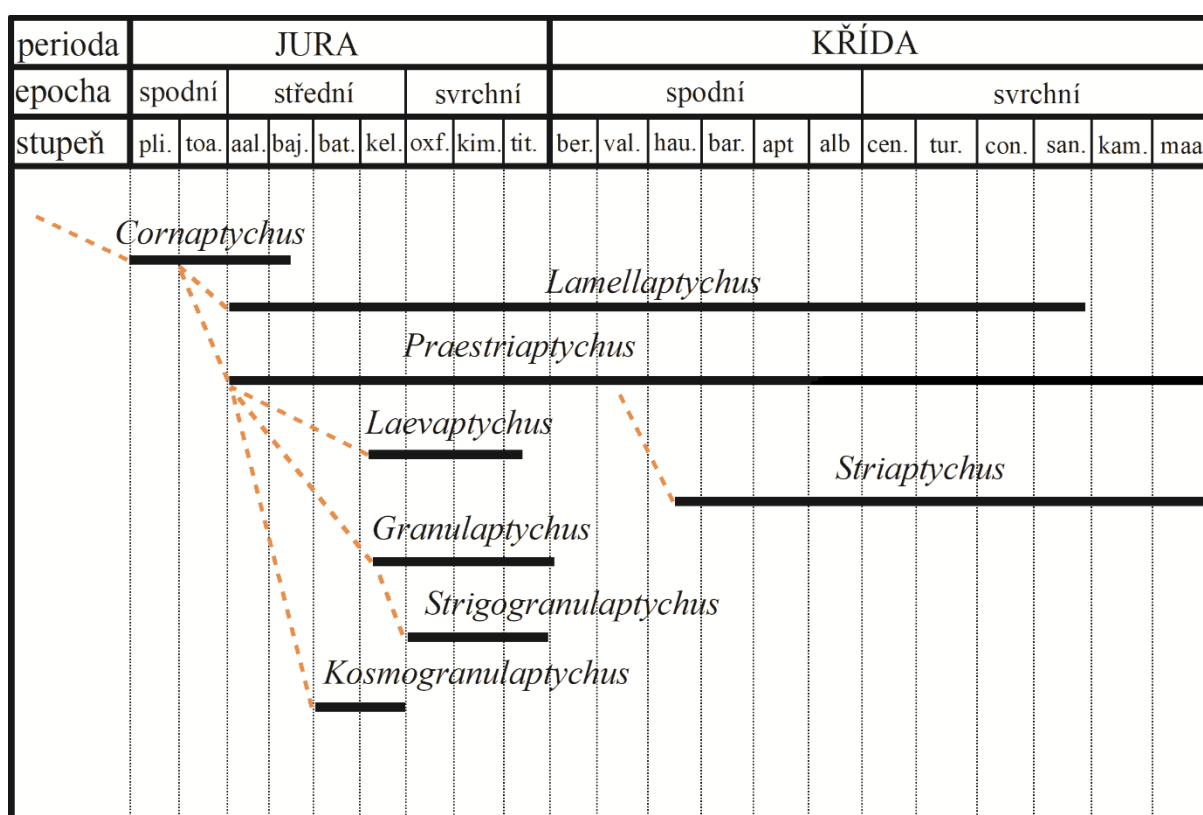
Biostratigraphií aptychů se jako první zabýval Trauth (1938), který utvořil hrubou představu jejich rozšíření. Stratigrafie jednotlivých druhů byla od této doby značně pozměněna. Na základě prací (Engeser and Keupp 2002; Rogov and Mironenko 2014; Parent et al. 2014; Rogov 2004; Tanabe, et al. 2015) byl v této práci utvořen jejich modernější přehled (Obrázek 10).

Rody mezozoických diptychů

1. rod *Cornaptychus* Trauth, 1927
typický rod amonitů: *Hildoceratoidea* Hyatt, 1867
2. rod *Lamellaptychus* Trauth, 1927
typická čeleď amonitů: *Haploceratoidea* Zittel, 1884
3. rod *Striaptychus* Trauth, 1927
typické rody amonitů: *Scaphitidae* Gill, 1871, *Baculitidae* Gill, 1871,
Nostoceratidae Hyatt, 1894
Stephanoceratidae Neumayr, 1875 (typická čeleď *Cardioceratidae* Siemiradzki, 1891)
4. rod *Praestriaptychus* Trauth, 1927
typické čeledi amonitů: *Acanthoceratoidea* de Grossouvre, 1894, *Stephanoceratoidea*,
Hoplitoidea Douville, 1890, *Olcostephanoidea* Pavlow, 1892,
Perisphinctoidea Steinmann, 1890
typický rod amonitů: *Stephanoceratidae* – pouze čeleď *Kosmoceratidae* Haug,
1887
→ odvozený rod diptychů *Kosmogranulaptychus* Rogov, 2004
5. rod *Granulaptychus* Trauth, 1927
typický rod amonitů: *Perisphinctoidea* – čeleď *Spiroceratidae* Steinmann, 1890
→ odvozený rod diptychů *Strigogranulaptychus* Schweigert 2000
typický rod amonitů: *Perisphinctoidea* – čeleď *Subplanites* Spath, 1925
6. rod *Laevaptychus* Trauth, 1927
rod amonitů: *Aspidoceratidae* Zittel, 1895



Obrázek 9 Základní typy diptychů 1 *Cornaptychus*, 2 *Lamellaptychus*, 3 *Striaptychus*, 4 *Praestriaptychus*, 5 *Granulaptychus*, 6 *Laevaptychus* (převzato z Engeser and Keupp 2002).



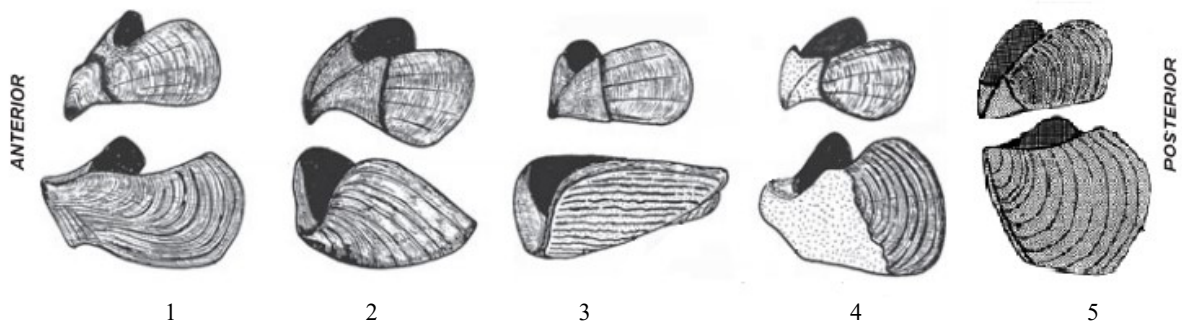
Obrázek 10 Fylogenetický přehled amonitů na základě biostratigrafie a evolučních znaků diptychů.

TYPY ČELISTÍ U AMONITŮ

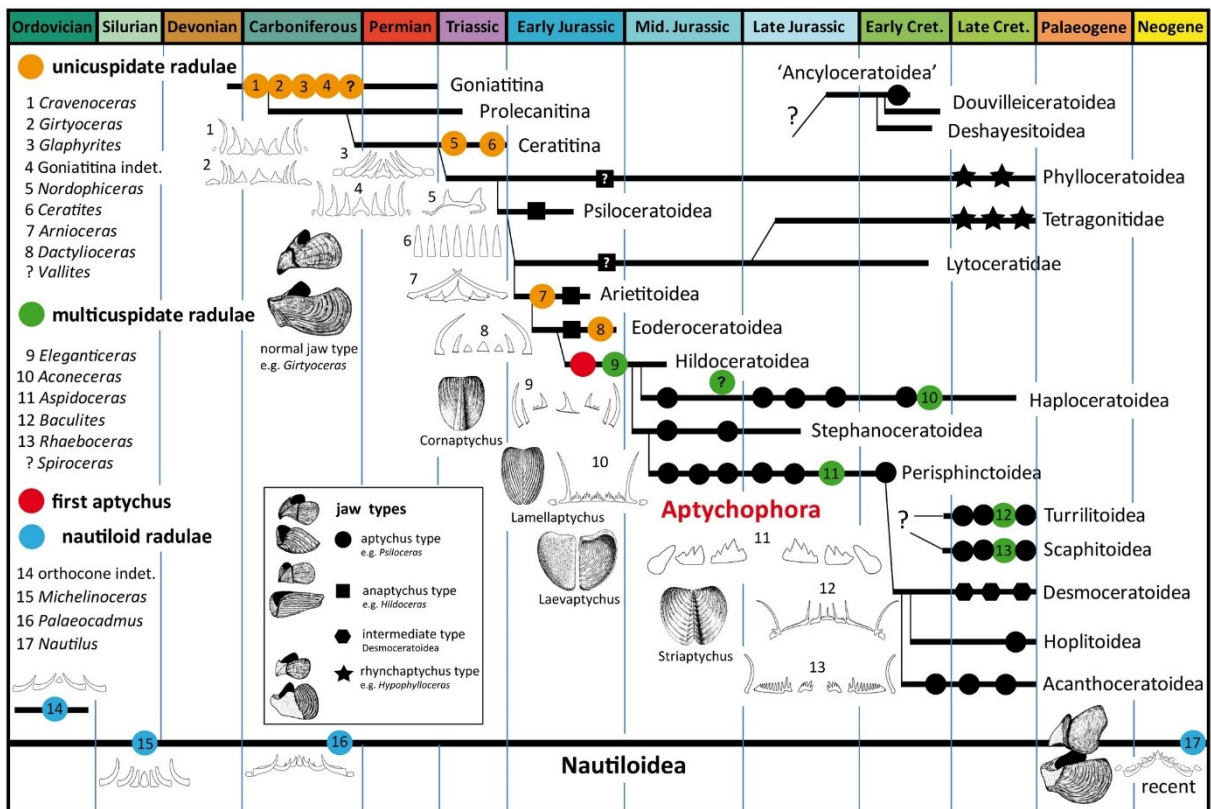
Kromě různorodosti typů diptychů uvnitř jednotlivých čeledí amonitů, můžeme rozlišovat různé typy čelisti (Obrázek 11). U amonitů najdeme pět základních typů čelistí (viz úvodní část). První typ označovaný jako „normální typ čelisti“ má horní čelist stejné délky či o pár milimetrů větší, nežli spodní čelist (Tanabe 1983). Samotná kápě rhyncholitu je poměrně krátká, zatímco křídla bývají prodloužena. Horní a spodní čelist je v přední části křídel pevně spojena v jednu kompletní čelist. Spojení čelistí je známé pouze u tohoto typu. Spodní čelist má velmi protáhlý tvar křídel a ostře špičaté rostrum připomínající čelisti moderních nautilidů. Tento typ čelisti je typický pro karbonské druhy amonitů (Tanabe et al. 2015).

Druhým typem je čelist typu anaptychus. Kápě rhyncholitu je poměrně velká na apikálním vrcholu ostře špičatá. Křídla jsou zmenšená a široce oddělena na vnější straně otevřeným prostorem mezi křídly. Tato čelist je typická od spodní jury do spodní křídy. Zcela nejzásadnějším morfotypem křídy je čelistí s přítomností aptychu. Tento typ čelisti je velmi rozšířen. Oproti ostatním typům má kápě rhyncholitu menší apikální úhel a dosahuje skoro do poloviny délky rhyncholitu. Stejně jako u ostatních typů jsou křídla vzájemně oddělena a jsou tvořeny diptychy.

U desmoceratitů je utvořena tzv. intermediální čelist (Tanabe et al. 2015; Tanabe and Shigeta 2019), která vykazuje přechodné znaky mezi anaptychy a diptychy (Obrázek 12). Aptych je mírně konvexní a ostrý. U některých zástupců je oddělení křídel úplné např. čeleď *Placenticeratidae* Hyatt, 1900. U jiných skupin jsou aptychy rozděleny rýhou jen za polovinou své délky např. *Pachydiscidae* (Tanabe and Shigeta 2019). Čelist typu rhynchaptychus má kápi rhyncholitů kratší se zaobleným apikálním vrcholem. Křídla jsou úzká a silně protažena laterálním směrem. Chybí rozdělení aptychu na dvě samostatné části (Tsujita et al. 2006; Tanabe et al. 2013, Tanabe et al. 1983). Typické jsou např. pro čeleď *Phylloceratidae* Zittel, 1884 (Tanabe et al. 2015). Aptychy mají rozmanitou morfologii. Svými tvary často připomínají spíše conchorhynchus dnešních nautiloidů. Ale aptych nemá na svém středu žádný hřeben s biseriálními žebry, který je typický u nautiloidů. U obou částí amonitové čelisti jsou zaznamenány kalcitové výztuhy stejně tak jako u recentních nautiloidů. Ostatní recentní coleoidi tyto prvky nemají. Rhynchoaptychus není příliš dlouho znám, ale někteří autoři např. Mironenko a Rogov (2018), podle jeho opotřebenosti usuzují, že se jedná o spodní čelist durofágních druhů amonitů. Tento typ čelisti je znám od střední jury do svrchní křídy.



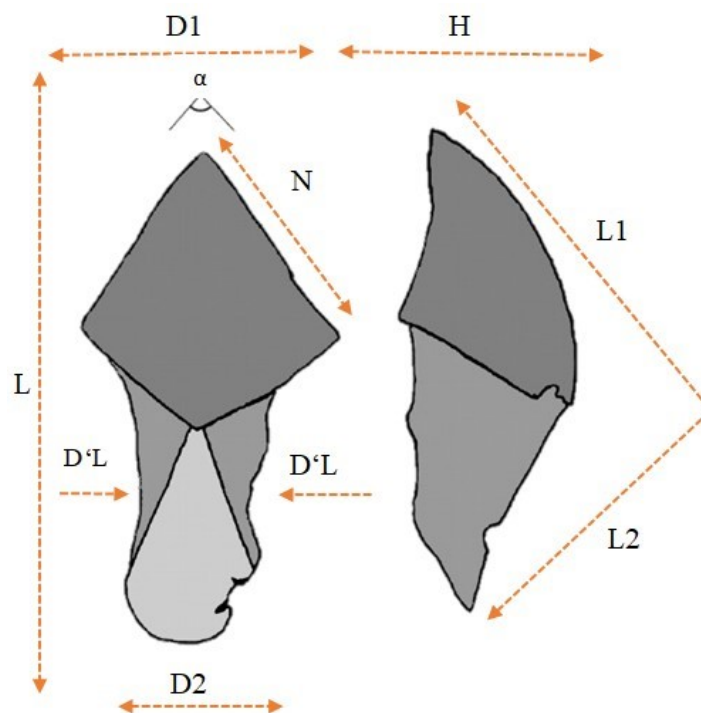
Obrázek 11 1 normální typ, 2 anptychus, 3 aptychus, 4 rynchoaptychus 5 intermediátní čelist. Převzato z Tanabe, Kruta and Landman (2015).



Obrázek 12 Kompletní přehled nautiloidních a amonitových čelistních aparátů (převzato z Keupp et al. 2016).

MATERIÁL RHYNCHOLITŮ A APTYCHŮ A METODY JEJICH ZPRACOVÁNÍ

Materiál rhyncholitů pochází v převážné většině z lokality Turkaňk (coll. Dr. Tomáš Kočí), kde bylo nasbíráno 144 vzorků. Jeden vzorek stejného rhyncholitu byl nalezen v Drážďanech a je uložen v místním Drážďanském muzeu. Jeden vzorek pochází z lokality Úpohlavy (coll. R. Vodrážka, sbírka CHMHZ, bez inv. čísla) a jeden z lokality Kněžnice (CHMHZ, bez inv. čísla). Z těchto 147 vzorků bylo pro statistiku využito 100 nepoškozených kusů. Všechny ostatní vzorky jsou uloženy v depozitáři Národního muzea v Horních Počernicích inv. č. O 8479 – O 8593 a O 8642 - O 8669. Jeden vzorek byl nalezen v Drážďanském muzeu - Museum für mineralogie und geologie Dresden SaK 9900, který nebyl v této práci zahrnut do statistické části z důvodu poškození. Tradičně se rhyncholity vyobrazují apikálním vrcholem vzhůru, což neodpovídá jejich původní životní pozici, kdy jsou apikálním vrcholem směřovány dolů naproti conchorhynchu. Po smrti nautiloida se uvolněné nautiloidní horní a dolní čelisti nachází odděleně, proto je lze jen zřídka určit, kterému konkrétnímu živočišnému druhu patřili. Při zapadnutí čelistí do schránky nautiloida můžeme druh popsat na základě nálezu *in situ*. Je-li výskyt nautiloidů v určité oblasti druhově omezený, lze říci, jakému druhu čelist pravděpodobně patří. Stejný typ rhyncholitu jako tento popsali Košťák et al. (2010) z Kamajky, Velimi a Turkaňku. *Nautilorhynchus* byl těmito autory společně s *Conchorhynchus cretaceus* dáván do souvislosti s hojným výskytem loděnky *Eutrephoceras sublaevigatum* d'Orbigny, 1850.



Obrázek 13 Měřené rozměry rhyncholitu (převzato z Košťák et al. 2010).

Rhyncholity byly určeny jako nautiloidní na základě obecné morfologie a měřených parametrů, které se ovšem v literatuře mohou u různých autorů lišit (Obrázek 13). Všechny používané zkratky v této práci jsou převzaty z anglického jazyka (L, H, D - length, height, depth). Hlavním údajem je délka celého rhyncholitu, která se měří od jeho apikálního vrcholu po konec rukojeti (L). Maximální délku kápě (měřeno v rovině) představuje L1, zatímco L2 je délka násady od vrcholu po její konec. Měřena je rovněž boční délka kápě (N) i její maximální šířka (D1). U rhyncholitů byla měřena i jejich maximální výška (H). U dobře zachovalých násad rhyncholitů se můžeme setkat s parametrem udávající největší šířku rukojeti (D2) a naopak její nejmenší šířku (D'L).

Diaptychy byly nasbírány v lomu Pecínov, Úpohlavy. Ke každému druhu amonita byl dohledán jeho typ diaptychu (Trauth 1927, 1928, 1930; Tanabe 1983; Tanabe a Shigeta 2019). Ze stratigraficky nejstarších sedimentů (svrchní cenoman) - lomu Pecínov pochází 4 vzorky (TAB. VI., č. 1a – 1d; 2 vzorky bez inv. č. a dva s číslem NM-O7723, NM-O7729), jeden aptych je vyobrazen v práci Košťák et al. (2018, Obr. 7N). Výčet druhů amonitů je uveden v Obrázek 14 - Tabulka 1 Druhy amonitů, jejichž schránky se nalézají na lokalitě Pecínov v možném vztahu k vyskytujícím se taxonům/typům aptychů. Žlutě – pravděpodobný vztah amonit – aptych.

Z lomu Úpohlavy (svrchní turon, coll. Martin Souček – MS a Zuzana Kozlová ZK) pocházelo 32 kusů aptychů. V publikaci Wiese et al. (2004) jsou uvedeny druhy amonitů prokázané podle přítomnosti jejich schránek na této lokalitě (Obrázek 14 - Tabulka 2, Obrázek 14 - Tabulka 2). Vzorky jsou uloženy v CHMZ pod inv. č. MS 5332 – 5347, ZK-0001 – 0010, 0013 - 0018. Jeden nový exemplář amonitového ryncholitu (viz níže) pochází z bazálního coniacu lokality Řepov.

<i>Striaptychus</i>	<i>Praestriaptychus</i>	<i>Intermediální čelist</i>
<i>Sciponoceras gracile</i> Shumard, 1860	<i>Allocrioceras annulatum</i> Shumard, 1860	<i>Puzosia sp.</i> Bayle, 1878
	<i>Metoicoceras geslinianum</i> d'Orbigny, 1841	
	<i>Calycoceras naviculare</i> Mantell, 1822	
	<i>Pseudocalyoceras angolaense</i> Spath, 1931	
	<i>Lotzeites aberrans</i> Kossmat, 1895	
	<i>Euomphaloceras septemseriatum</i> Cragin, 1892	

Obrázek 14 - Tabulka 1 Druhy amonitů, jejichž schránky se nalézají na lokalitě Pecínov v možném vztahu k vyskytujícím se taxonům/typům aptychů. Žlutě – pravděpodobný vztah amonit – aptych.

<i>Striptychus</i>	<i>Praestriptychus</i>	<i>Intermediální čelist</i>
<i>Scaphites geinitzii</i> d'Orbigny, 1850	<i>Allocrioceras strangulatum</i> Wright, 1979	<i>Lewesiceras mantelli</i> Wright a Wright 1951
<i>Sciponoceras bohemicum</i> Fritsch a Schlönbach, 1872	<i>Subprionocyclus neptuni</i> Reuss, 1845	<i>Jimboiceras planulatiforme</i> Matsumoto ,1954
<i>Hyphantoceras reussianum</i> d'Orbigny, 1850	<i>Prionocyclus germari</i> Reuss, 1845	
<i>Baculites sp.</i>	<i>Subprionocyclus branneri</i> Anderson, 1902	
<i>Eubostriochoceras saxonicum</i> Schlüter, 1875		
<i>Yezoites bladenensis</i> Schlüter, 1871		

Obrázek 14 - Tabulka 2 Druhy amonitů, jejichž schránky se nalézají na lokalitě Úpohlavy v možném vztahu k vyskytujícím se taxonům/typům aptychů. Zvýrazněné žlutě - s možnou afiliací, zeleně - prokázané *in situ*.

Stratigraficky se na lokalitách mohou vyskytovat tři rody diptychů: *Praestriptychus* a *Striptychus*, které si jsou mezi sebou morfologicky velmi podobné a třetí rod *Lamellaptychus*, který má naprosto odlišnou morfologii.

Praestriptychus má svůj povrch pokryt jemnými soustředěnými liniemi. Naopak rod *Striptychus* má na svém povrchu hlubší růstové linie a může být pokryt různými ornamenty v horizontálním i vertikálním směru. *Lamellaptychus* má růstové linie orientovány více vertikálně na rozdíl od obou zmíněných rodů, které jsou spíše kruhovitě. Na základě nalézáných amonitových druhů lze vysledovat, že se na žádné z lokalit nevyskytují zástupci rodu *Lamellaptychus*.

Vzhledem k nedostatečnému zachování povrchových struktur byly diptychy určovány především na základě morfologie a měření apikálního i terminálního úhlu. Výjimku tvořily diptychy patřící scaphitům, u kterých jsou povrchové struktury lépe zachovány, díky větší tloušťce. U zástupců patřícím ke scaphitům má apikální vrchol úhel 90° a rovnou vnitřní stranu,

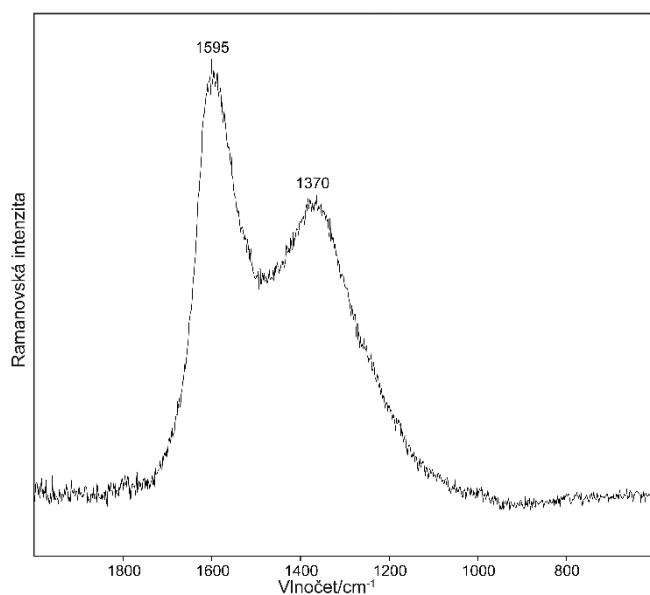
kde pravděpodobně chybí vnitřní fazeta. Pro přiřazení některých vzorků aptychů bylo přihlédnuto k jejich morfologickému tvaru, vůči tvaru komorové schránky amonitů. Nejvíce je tento jev patrný u vzorků CHMHZ 016 – 018, které tvarově odpovídají čeledi *Desmoceratidae*. Kromě morfologického tvaru má tato skupina značně velmi vzdálené žebrování jednotlivých linií. Důležitým znakem při určování všech vzorků, byla hloubka jednotlivých žeber či povrchových radiálních ornamentů vycházející z žebrování. Conchorhynchy nasbírané v minulosti ve Vinarech u Vysokého Mýta, jsou všechny uloženy v depozitáři NM v Horních Počernicích (O 3230 - 3232, 3255, 3256, 8636 - 8641). Celkem se jedná o 11 ks. Conchorhynchy jsou podle biseriálního žebrování, tvaru a přítomnosti zoubků nautiloidního typu. Na této lokalitě byly conchorhynchy již popsány a jsou s novými nálezy zcela totožné.

GEOCHEMICKÁ ANALÝZA

Analýzy metodou Ramanovské mikrospektroskopie byly prováděny na několika náhodně vybraných místech v tmavě a světle pigmentované oblasti aptychu, pomocí přístroje InVia Reflex Raman spectrometer od firmy Renishaw propojeného s mikroskopem Leica a použitím padesátinásobného (0,5 NA, pracovní vzdálenost 8,2 mm) objektivu. Jako excitační záření byl použit argonový laser ($\lambda = 514,5$ nm). Energie laseru byla omezena na 5 % (přibližně 1 mW) z důvodu vyloučení termálních změn ve vzorcích. Spektra byla pořízena v rozsahu $600\text{--}2000\text{ cm}^{-1}$ s následujícím nastavením: 10 s čas jedné akumulace a 20 těchto akumulací bylo nahráno pro výsledné spektrum s optimalizovaným poměrem signál/šum. Přístroj byl kalibrován pomocí benzonitrilového standardu. Manipulace se spektry (korekce baseline) byla prováděna v programu GRAMS/AI 9.1.

Ramanovské analýzy

Na části vzorku s výrazně černou pigmentací bylo provedeno několik bodových měření pomocí Ramanovské mikrospektrometrie. Představuje získané a reprezentativní Ramanovské spektrum černého pigmentu, uhlíkaté hmoty o nízkém stupni přeměny. Pásky na *ca.* 1595 a 1370 cm^{-1} odpovídají G a D pásům uhlíkatých látek v sedimentárních horninách. Celkový charakter a pološířky pásů (98 a 230 cm^{-1}) nasvědčují nízkému stupni přeměny uhlíkaté hmoty, která se dá interpretovat jako přeměněný pozůstatek původní organické hmoty či primárních pigmentů. Na světlé části vzorku byl detekován pouze Ramanovský signál karbonátu (kalcit), který je hlavní součástí aptychu.



Obrázek 15 Ramanovské spektrum černého pigmentu odpovídá standardnímu záznamu organické/uhlíkaté hmoty s nízkým stupněm přeměny v sedimentárních horninách.

SYSTEMATICKÁ ČÁST

Kmen: *Mollusca* Linné, 1758

Třída: *Cephalopoda* Cuvier, 1797

Podtřída: *Nautiloidea* Agassiz, 1847

Řád: *Nautiloidea* Agassiz, 1847

Čeleď: *Nautilidae* d'Orbigny, 1840

Rod: *Nautilorhynchus* Fritsch, 1872 (= *Rhyncolite* Biguet, 1819)

(TAB. II., obr. 1 - 10)

Diagnóza: Tento rod má rombický tvar, poměrně širokou kápi. Kápě a násada jsou stejné délky. V zadní části je zřetelný středový hřeben, začíná na vrcholu a rozšiřuje se ve střední části kapuce. Špička kápě je ostrá.

Stratigrafický rozsah: svrchní trias (nor) – recent (MacFarlan a Campbell 1991).

Synonymika:

Nautilorhynchus simplex Fritsch, 1872

1872. *Rhyncholithus simplex* Fritsch; p. 25, pl. 11, obr. 4, 5.
1874. *Rhyncholithus simplex* Fritsch et Schlönbach; Geinitz; p. 181, pl. 35, obr. 9 a – c.
1891. *Rhyncholithus simplex* Fritsch; Foord; p. 377.
1897. *Rhyncholithus simplex* Fritsch und Schlönbach; Leonhard; p. 57, pl. 6, obr. 1 a – c.
1906. *Rhyncholithes bohemicus* nov. sp.; Till, str. 143–144, pl. 5, obr. 59 - 61.
1907. *Nautilus (Rhyncholites curvatus)* nov. sp.; Till, str. 551 - 553, pl. 13, obr. 3 a – c.
1907. *Nautilus (Rhyncholites rectus)* nov. sp.; Till str. 554 - 557, pl. 13, obr. 4 a – c.
1907. *Nautilus (Rhyncholites curtus)* nov. sp.; Till str. 559, pl. 13, obr. 5 a – c.
- 1911a. *Rhyncholithus simplex* Fritsch; Frič; str. 9, obr. 30.
1973. *Rhyncholites curvatus* Till; Gasiorowski; str. 54.
- 1995a. *Rhyncholites curvatus* (Till); Riegraf a Schmitt-Riegraf; str. 50.
- 1995b. *Rhyncholites simplex* (Fritsch a Schloenbach; Riegraf a Schmitt-Riegraf; str. 53.
- 1995c. *Rhyncholites rectus* (Till); Riegraf a Schmitt-Riegraf; str. 52.
2010. *Nautilorhynchus cf. simplex* (Fritsch); Košťák et al.; p. 423, Pl. 1, Fig. 14; obr. 6.

Materiál: 144 kusů z lokality Turkaňk uložených v Národním Muzeu v Horních Počernicích č. O 8479 – O 8593 a O 8642 - O 8669, 1 ks Úpohlavy (coll. R. Vodrážka, sbírka CHMHZ, bez inv. čísla), 1 ks Kněžnice (CHMHZ, bez inv. čísla), 1 ks muzeum Drážďany SaK 9900.

Popis: Délka rhyncholitu se pohybuje od 5,5 mm do 19,9 mm. Šíře čepičky 3 - 12,7 mm, výška 2 - 8,7 mm. Úhel čepičky se mění od 70 – 90°. V přední části má kápě tvar kosočverce. V průřezu má spíše trojúhelníkový tvar. Boční strany jsou rovné a jejich konce mohou být po obou stranách mírně vyvýšené. Okraje kápě ze spodní strany jsou ohnuty směrem k apikálnímu vrcholu. Uprostřed zadní části se od špičatého apikálního vrcholu táhne konkávní středový hřeben, který mizí na počátku násady. Tento středový hřeben od sebe odděluje křídla

rhyncholitu. Násada se směrem od vrchu postupně zužuje, až utvoří zúžený bod, od kterého se poté lehce znovu tvar rozšiřuje. Násada nepřesahuje šířku čepičky. Boky násady jsou hladké, mírně konvexní k hřbetní straně. V přední dolní části je několik rýh. Po bocích rhyncholitu jsou viditelné růstové linie.

Vztahy a poznámky: *Nautilorhynchus simplex* je morfologicky podobný maastrichtským druhům *Rhyncholites cretaceus* Hagenow, 1842, *Rhyncholites compressus* Giebel, 1851 a *Rhyncholites tilli* Rüger, 1926. Tento druh byl prvně popsán Fritschem and Schlönbachem (1872) jako *Rhyncholithus simplex*. V letech 1906 a 1907 byl *Nautilorhynchus simplex* A. Tillem rozdělen na několik dalších nových druhů (*Rhyncholithes simplex*, *bohemicus*, *curvatus*, *rectus*, *curtus*). Riegraf and Schmitt-Riegraf (1995) navrhli používat *R. rectus* a *R. curvatus* jako synonyma. *R. curvatus* byl popsán pouze na základě jednoho nálezu rhyncholitu; Košťák et al. (2010) rovněž navrhuji synonymizovat *Rhyncholites curtus* a *Rhyncholithes simplex*. V publikaci Košťák et al. (2010) autoři usuzují, že tento rhyncholit patří k nautilidnímu druhu *Eutrephoceras sublaevigatum* d'Orbigny, 1850 syn. *Nautilus laevigatus* d'Orbigny, 1840, který je nejběžnějším taxonem loděnky v ČKP ve smyslu početnosti zejména v období turonu. Tomu by odpovídala i relativní četnost nálezů rhyncholitů ve spodnoturonských sedimentech.

Tento druh je v ČKP typický zejména pro spodní a svrchní turon, ale Frank et al. (2014) našel *Eutrephoceras* aff. *sublaevigatum* také na lokalitě Březno (střední coniak). Leschukh et al. (2012) uvádí stratigrafický rozsah druhu *Eutrephoceras sublaevigatum* d'Orbigny, 1850 od albu do cenomanu v západní Evropě, Švýcarsku, Ukrajině, Moldávii, Polsku, Bulharsku.

Stratigrafický rozsah: *Nautilorhynchus simplex* byl zaznamenán od spodního turonu (Kamajka, Turkaňk a Velim) do svrchního turonu v ČKP - lom Úpohlavy (vyšší část zóny *Subprionocyclus neptuni*) nebo v oblasti Českého Ráje (lokality Kněžnice, ekvivalentního stáří spodního turonu jako Úpohlavy), Sasku, Polsku a ve Velké Británii; možný stratigrafický rozsah až do koniaku na základě nálezu loděnky *Eutrephoceras* aff. *sublaevigatum* v článku Frank et al. (2014).

Rod: *Conchorhynchus* Fritsch, 1910

(TAB. II., obr. 3 – 7a,b,c); (TAB. III., obr. 1 – 6)

Diagnóza: Trojúhelníkovitý až čtvercový tvar. Křídla jsou široká a špička ostrá. Z pohledu posteriorním směrem je zřetelný konkávní tvar.

Stratigrafický rozsah: Svrchní perm – recent (Cornwall 1979).

Conchorhynchus cretaceus Frič, 1910

Synonymika:

?1870. *Rhynchotheutis* n. sp.; Frič, str. 184.

1897. *Conchorhynchus cretaceus* Fr.; Frič, str. 223, obr. 61.

1910. *Conchorhynchus cretaceus* Fritsch; Fritsch, pl. 5, obr. 11.

1910. *Conchorhynchus cretaceus* Fritsch; Fritsch, pl. 5, obr. 10, 12.

non 1910. *Conchorhynchus cretaceus* Fr.; Fritsch, pl. 10, obr. 10.

1910. *Rhynchoteuthis cretacea* Fr.; Fritsch. 15.

1910. *Rhynchoteuthis cretacea* Fr.; Fritsch, pl. 10, obr. 8.

1964. *Nautilorhynchus* Frič; Teichert et al., str. 478.

2010. *Conchorhynchus cretaceus* (Fritsch); Košťák et al.; pl. I. str. 423.

Materiál: 11 dobře zachovaných kompletních kusů, které jsou uloženy v depozitáři NM v Horních Počernicích inv č. (O 3230-3232, O 3255, O 3256, O 8636 - 8641).

Popis: Povrch je do značné míry hladký, se zoubkováním, vyvinutý pouze v přední části. Na povrchu conchorhynchu jsou přítomna biseriální žebra s velmi mělkými prohlubněmi, které se připojí ve střední části a tvoří opakující se V-tvar. Na bočních stranách conchorhynchu jsou nepravidelně rozmístěná žebra. Začínají u vrcholu a pokračují směrem k zadní části. Kde tvoří ostrý úhel s okrajem conchorhynchu. Tloušťka okluzivní plochy nepřesahuje 2 mm. Vnitřní strana conchorhynchu kopíruje tvar rhyncholitu.

Vztahy a poznámky: Pravděpodobně se jedná o nautilidní spodní čelist známou jako *Conchorhynchus cretaceus*, která je dávana do souvislosti s *Eutrephoceras sublaevigatum* d'Orbigny, 1850.

Stratigrafický rozsah: spodní a svrchní turon ČKP (Košťák et al. 2010, Fritsch et Schloenchach, 1872; Fritsch 1910)

Podtřída: *Ammonoidea* Zittel, 1884

Nadřád: *Neoammonoidea* Wedekind, 1918

Infrařád: *Aptychophora* Engeser and Keupp, 2002

Rod: *Striptychus* Trauth, 1927

(TAB. IV., obr. 7 - 9); (TAB. V., obr. 1 - 5 a, b); (TAB. VI., obr. 1a - d)

Materiál: 31 kusů z lokality Úpohlavy, inv. č. MS 5094, 5332, 5333, 5336 - 5347, ZK 0001 - 0018, vzorky jsou uloženy v CHMHZ. 4 vzorky z lokality Pecínov jsou uloženy v depozitáři Národního muzea v H. Počernicích (TAB. IV., obr. 1a - bez inv. č.), 1b - O 772, 1c - bez inv. č., d - O 7729.

Diagnóza: *Striptychus* s. s.: Aptychy dosahují středních velikostí. Jejich tvar je převážně oválný, výjimečně kulovitý (např. *Striptychus* (?) *planus* Fritsch, 1910) či subtriangulární (*Striptychus* (?) *obtusus* Hébert, 1855). Od terminálního vrcholu se směrem k apikálnímu vrcholu táhne zužující se fazeta. Povrch aptychu je z vnější strany pokryt žebrováním, které se od apikálního vrcholu rozšiřuje. Spodní strana aptychu je pouze slabě žebrovaná. Některé striptychy mohou mít harmonickou fazetu, která je u některých forem lineárně úzká nebo dokonce zcela chybí. Na základě tohoto znaku se některé typy, např. typ *Striptychus cretaceus*, rozdělují do více variant. Konkávní strana striptychů může být na svém povrchu někdy protkána jemnými horizontálními či rozvětvojícími se pruhy.

Vztahy a poznámky: Striptychy se rozdělují do několika druhů - *Rugaptychus* Trauth, 1927, *Spinaptychus* Trauth, 1927, *Lissaptychus* Trauth, 1927 a *Pteraptychus* Trauth, 1927, *Pseudostriptychus* Trauth, 1927.

Formy scaphitových a bakulitových striptychů:

- 1) Formy bez radiálního žebrování a granulací se známou afiliací (afinitou?) k taxonům amonitů:

Striptychus cheyennensis Trauth, 1928, parataxon *Jeletzkytes nebrascensis* Owen, 1852

Striptychus schlüteri Trauth n. n., *Yezoites bladenensis* Schlüter, 1871

Striptychus (?) *simplex* Fritsch, 1910, *Scaphites s.l.**

Striptychus cretaceus Münster, 1942 f. typ Geinitz, 1842, *Scaphites geinitzii* d'Orbigny, 1850

Striptychus cretaceus Münster, 1942 var. n. *excentrica* (Trauth 1927, 1928), *Baculites s.l.***

Striptychus cretaceus Münster, 1942 var. n. *leopolitana* (Trauth, 1927), *Baculites s.l.*

Striptychus cretaceus Münster, 1942 var. n. *Sharpei* (Trauth, 1927), *Baculites s.l.*

Striptychus shilovkensis Baraboshkin and Shumilkin, 2018, sp. nov. *Ancyloceras matheronianum* (d'Orbigny, 1842)

* dříve kumulativní rod *Scaphites*

** dříve kumulativní rod *Baculites*

2) Formy s radiálním žebrováním, bez granulací

Striptychus cretaceus Münster, 1942 var. n. *radiosa* (Trauth, 1927) – nepřetržité horizontální pruhy

Striptychus cretaceus Münster, 1942 var. *convexa* (Roemer, 1841)

Striptychus complanatus Fritsch et Schlönbach 1872 – pruhy svislé nebo šikmo orientované

Striptychus radiatus Frič, 1889 – nacházen v bakulitech – pruhy svislé nebo šikmo orientované

Striptychus (Substriptychus) yabei Nagao, 1931 – *Polyptychoceras yabei* (Yabe, 1927)

3) Formy se soustředěným žebrováním bez radiálních pruhů na povrchu, s jemnou granulací povrchu.

Striptychus Roemeri Schlüter, 1876 Trauth (1927) n. n. - *Acanthoscaphites* Nowak, 1911

Striptychus spinigeri Schlüter, 1871 Trauth (1927) n. n. - *Acanthoscaphites*

Striptychus (?) *obtusus* Hébert, 1855 *Discoscaphites* Meek, 1870

Striptychus (?) *planus* Fritsch, 1910

Striptychus (?) *verruosus* Fritsch, 1910

Striptychus vinarensis Fritsch, 1910

Striptychus (?) Ravnii Ravn, 1902 (Trauth, 1928)

4) Formy atypických striptychů

Pseudostriptychus pseudo-stobaei Trauth, 1927 n. n. – *Parapachyduscus*

Pseudostriptychus (?) gollevillensis Sharpe, 1857 (Trauth, 1927)

Pseudostriptychus (?) icenicus Sharpe, 1857 (Trauth, 1927)

Pseudostriptychus (?) portlocki Sharpe, 1857 (Trauth, 1927)

Stratigrafický rozsah: křída (hauteriv - maastricht); kosmopolitní rozšíření

Striptychus cretaceus Münster, 1842 f. typ, Geinitz, 1842, *Scaphites geinitzii*.

(TAB. IV., č. 7)

Synonymika:

1842 *Aptychus cretaceus* Münster, „*breitere Varietät*“, Geinitz; 1839 - 42, p. 69 u. V (*Index petrefactorum*), Taf. XVII., obr. 25a (non „*schmälere Varietät*“ str. 69 u. V., TAB. XVII., obr. 25b = *Striptychus cretaceus* (Münster) var. *excentrica* Trauth; vgl. str. 145; non TAB. XVII.

1842 *Aptychus cretaceus* Mayer.- Geinitz; str. 69; TAB. XVII., č. 25 a, b

1849 - 50 *Aptychus cretaceus* Geinitz; str. 110, TAB. VI., obr. 8

1872 *Aptychus cretaceus* Fritsch and Schlönbach; 1872, p. 51, TAB. 13, obr. 3 a 4

1872 – 75 *Aptychus cretaceus* Geinitz; str. 193, TAB. 35, obr. 5 a 6, obr. 7 u. 8 = *Striptychus cretaceus* (Münster) var. *excentrica* Trauth; vgl. str. 145)

1893 *Aptychus* von *Scaphites* Geinitzi Fritsch; str. 77

1928 *Striptychus cretaceus* (Münster). - Trauth; 140 - 151, TAB. III., obr. 1 - 8

1927 *Aptychus cretaceus* Trauth, str. 200, 229, 230, 243, 244

Materiál: 1 ks, Úpohlavy, CHMHZ, ZK 0003

Popis: Diptych je stejně dlouhý jako široký, kruhovitý tvar. Fritschův (Fritsch and Schlönbach 1872) vzorek měřil 13 mm. Žebrování aptychu je hlubší, střídající se s jemnějšími liniemi. Harmonická fazeta není znatelná. Pravděpodobně úplně chybí. Vnitřní okraj je rovný. Vrcholový úhel svírá 90° s rovným vnitřním okrajem.

Vztahy a poznámky: Geinitz (1872 - 1875) vztahoval tento druh striptychu ke scaphitům, konkrétně ke *Scaphites auritus* (Fritsch and Schlönbach 1872), ale pouze na základě domněnek. Trauth (1927) přiřazoval tento aptych rovněž k druhu *Scaphites auritus* Schlüter, 1872.

Stratigrafický rozsah: svrchní turon, teplického souvrství (*S. neptuni* zóna)

Striptychus cretaceus - možné taxony amonitů:

SCAPHITIDAE

(*Scaphites geinitzii*, *Yezoites bladenensis*)

Tato apomorfní skupina má diptych typu *Striptychus*. Diptych je na ventrální straně konvexní a skládá se ze dvou trojúhelníkových křídel připomínajících zrcadlový obraz oddělený komisurou. Komisura je ohraničená na každé straně přírubou, která se zvětšuje na výšku od spodního směru (Landman et al. 2012). *Striptychus* má tloušťku 100 až 200 μm (Kruta et al. 2009) a je pokryt tenkou vápnitou vrstvou (Landman et al. 2012). Tento typ striptychu mají tyto rody amonitů: *Discoscaphites* Meek, 1870, *Jeletzkytes* Riccardi, 1983, *Hoploscaphites* Nowak, 1911, *Scaphites* Parkinson, 1811, *Worthoceras* Adkins, 1928 a *Yezoites* Yabe, 1910.

Rhyncholit scaphitů dosahuje přibližně dvou třetin délky spodní čelisti a zaujímá tvar písmene „U“. Skládá se ze dvou úzkých křídel, která se sbíhají k vrcholu čelisti. Přední šípovitá část rhyncholitu vyčnívala mimo ústní otvor a umožňovala tak účinnou obranu před dravci nebo k držení a manipulaci s větší kořistí (Keupp 2007).

Heteromorfní druhy scaphitů jsou jedny z nejběžnějších ve svrchní křídě. Podle asociací faun s nimi nalézáných jsou interpretovány jako druhy obývající na kyslík bohaté stanoviště. Rovněž studie zabývající se mechanickou pevností sept, sifonální trubici a procesem rozvíjení schránky v průběhu života naznačují, že nemohli obývat stanoviště hlubší více než 100 m hloubky. Rovněž i podle analýzy izotopového složení schránek žili tyto hlavonožci v blízkosti mořského dna. Ačkoliv není známa kompletní radula scaphitových amonitů zachovaná se zbytky potravy, předpokládá se, že ve vodním sloupci konzumovali malou kořist, jako jsou například různé druhy drobných korýšů (Engeser and Keupp 2002b). Za nepříznivých podmínek mohlo docházet i ke kanibalismu (Hoffmann et al. 2020; Landman et al. 2012).

Vztahy a poznámky: V lomu Úpohlavy se jedná o nejhojnější rod amonita (*Scaphites*), *Yezoites* byl zjištěn pouze v 1 exempláři (Wiese et al. 2004).

Stratigrafický rozsah: Alb svrchní křídly - kampán; celosvětově rozšířená skupina (Landman and Waage 1993). V ČKP nejhojnější výskyt na lokalitě Úpohlavy, svrchní turon – teplické souvrství (zóny *S. neptuni* a *P. germari*).

BACULITIDAE

(*Baculites* sp., *Sciponoceras bohemicum*, *Hyphantoceras reussianum*)

Zástupci tohoto rodu mají aptych typu *Striptychus* a jsou zahrnováni do rodu *Rugaptychus*.

Radula se skládá z malých štíhlých multikuspidátních zubů (Kruta et al. 2011). Okrajové zuby jsou vysoké a šavlovité. Radiální zuby jsou větší a robustnější než u goniaticitů, nautilů a modernějších coleoidů (Nixon 1996). Radula zástupců bakulitů se nejvíce podobá evropským mořským měkkýšům (*Pterotracheoidea*, Rafinesque, 1814) lovící zooplankton. Tato srovnání naznačují, že čelistní aparát zástupců bakulitů má adaptaci pro filtrování malých organismů ve vodním sloupci, což je v souladu se vzácnými nálezy obsahu žaludků, z nichž většina obsahovala plankton v podobě malých korýšů.

Aptych je u této čeledi složen ze dvou křídel plně oddělených fazetou podél celého vnitřního okraje. Dolní čelist je ve fosilním záznamu běžnější než horní, pravděpodobně kvůli její větší velikosti a objemnějšímu tvaru. Rhyncholit je více než o polovinu kratší, nežli spodní čelist a je velmi tenký (cca 14 mm v na předním okraji). Apikální vrchol je velmi ostrý.

Ekologie: Bakulité byli pravděpodobně schopni obývat celý pelagický prostor až k rozhraní dysoxické zóny. Je známo pouze pár druhových vyjimek ze skupiny sciponocerů, kteří jsou schopni žít pelagicky. Podle izotopových analýz provedených na schránkách a spodní i horní čelisti za využití izotopů $\delta^{18}\text{O}$ skupina bakulitů obývala stanoviště s průměrnou teplotou 28°C, tato teplota je odhadována na záznam hloubky až 300 m (Kruta et al. 2014).

Vztahy a poznámky: *Baculites* sp. z Úpohlav je znám pouze z několika exemplářů zachovaných pouze jako jádro. Schránky dalších aberantních amonitů druhu *Hyphantoceras reussianum* jsou v Úpohlavech relativně častěji zastoupeny, ale také nepatří mezi hojné zástupce aberantních forem. Aptychy z Úpohlav jsou stáří svrchního turonu (zóna *P. germari* – vrstva č. 15 *sensu* Wiese et al. 2004). K rodu *Sciponoceras* se vztahují nálezy ze svrchního cenomanu lokality Pecínov (zóna *M. geslinianum* - Košťák et al. 2018; TAB. VI., 1a - d v této práci).

Stratigrafický rozsah: svrchní turon – paleogén (Kruta et al. 2011)

Striptychus cretaceus radiatus Trauth, 1927

(TAB. IV., obr. 8)

Synonymika:

1845. *Aptychus cretaceus* Reuss, str. 24 u. 54, Taf. VII, obr. 13.

1927. *Striptychus radiosus* Trauth, 1927, str. 200, 230, 243.

Materiál: 1 ks, č. 5332, CHMHZ

Popis: Pravá část diptychu oválného tvaru s ulomenou harmonickou fazetou. Konvexní strana má pravidelná soustředěná žebra. Ve svrchní části jsou žebra hlubší. Povrch diptychu je pokryt jemnými radiální žebírky, které jsou přiřazené k jednotlivým soustředným žebřům na rozdíl od *Striptychus cretaceus* var. *radiosa* Trauth, 1927, u kterého přechází linie přes žebra.

Vztahy a poznámky: Trauth (1928, 1930) přiřazuje tento typ diptychu do příbuznosti bakulitů. Stejnou zmínku uvádí rovněž Baraboshkin and Shumilkin (2018). Diptychy bakulitů se dříve popisovali mimo paleontologický systém až roku 1928, kdy je Trauth zařadil do samostatného řádu tzv. *Rugaptychus* Trauth 1928. Dnes se od tohoto názvosloví upustilo a rodu *Rugaptychus* byl včleněn mezi striptychy. Pro *Rugaptychus* jsou typické hluboké růstové linie, které se směrem k harmonické fazetě změkčují. *Rugaptychus* bakulitů dosahuje poměrně velké tloušťky (přibližně 550 μm) umožňující jeho snadnější zachování (Larson and Landman 2017). Frič (1889) tento jediný vzorek striptychu poprvé popsal z lokality Úpohlavy (dříve známé jako Čížkovice). Rozměry Fričova vzorku aptychu: délka 13 mm, 9 mm šířka. Jinými autory nebyl tento striptychus doposud nikde znovu popsán, uvádíme ho nově v této práci.

Na této lokalitě jsou kromě bakulitů známi i další zástupci heteromorfních amonitů - *Sciponoceras bohemicum* Fritsch and Schlönbach, 1872 a *Hyphantoceras reussianum* d'Orbigny, 1850. *Striptychus sciponocerů* je dnes znám z nálezů *in situ* (Breitkreutz et al. 1991; Klug a Lehmann 2015). *Striptychus radiatus*, ale sciponocerům nalezených *in situ* morfologicky ani velikostně neodpovídá. Dalším nalézaným druhem je *Hyphantoceras reussianum* od tohoto druhu, ale není znám typ diptychu. U tohoto taxonu rod *striptychus* pouze předpokládá.

Stratigrafický rozsah: spodní – svrchní křída. V ČKP svrchní turon, zoňy *S. neptuni*, *P. germari*).

Striptychus cretaceus var. n. *excentrica* Trauth

(TAB. V., obr. 1a - c, rekonstrukce - 1d) – *Baculites* sp.

(TAB. VI., obr. 1a - c, rekonstrukce - 1d) - *Sciponoceras* (?*bohemicus*).

Synonymika:

1842. *Aptychus cretaceus* Münster, „schmälere Varietät“, Geinitz, 1839 - 42, p. 69, TAB., XXIII.

1872 – 75. *Aptychus cretaceus* Geinitz, str. 193 u. 197, Taf. 35, Obr. 7 - 8, 6 = *Striptychus cretaceus* (Münster) f. typ, vgl. str. 141.

1882. *Aptychus cretaceus* Münster, Fischer, str. 376, Obr. 163.

1927. *Striptychus cretaceus* (Münster) var. *excentrica* Trauth, str. 230 - 231, 237, 243, 244.

Materiál: 3 ks, Úpohlavy, inv. č. ZK 0001, MS 5343, MS 5344, uloženo CHMHZ

Popis: Diptychy jsou polooválného tvaru, maximální známá velikost čelistí je 7 mm (Trauth 1928). Nejčastější nálezy se ovšem pohybují do velikosti 4 mm, kam spadají i tyto vzorky. Růstové linie a harmonická fazeta nejsou u vzorků zachovány. Původní Trauthovy vzorky mají na konvexní straně natěsno nahuštěné růstové soustředěné linie.

Vztahy a poznámky: Tento typ diptychu je dnes již znám *in situ* ze schránek sciponocerů (TAB. IV., obr. 4). Taxon zjištěn v ČKP poprvé.

Stratigrafický rozsah: cenoman – turon (Cobban 1990). V ČKP svrchní turon, *P. germari* zóna.

Striptychus complanatus Trauth, 1928

(TAB. V., obr. 2a,b)

Synonymika:

non 1845 – 46. *Aptychus complanatus* Reuss; str. 25, Taf. VII., Obr. 14.

non 1839 – 42. *Aptychus complanatus* Geinitz; str. 69, Taf. XVII., Obr. 27, 28, 29.

1872. *Aptychus complanatus* Fritsch and Schlönbach; str. 51, Taf. 14, Obr. 9a,b.

1889. *Aptychus complanatus* Fritch; str. 73.

1927. *Striptychus complanatus* Trauth; str. 229, 243, 246.

Materiál: 1 ks, Úpohlavy, inv. č. ZK 0015, uloženo v CHMHZ

Popis: Aptych má půlkruhovitý tvar je plochý a tenký s rovným vnitřním okrajem, který je ve spodní části rozšířen v symfýzu. Ta svírá pravý úhel. Povrch je pokryt hrubými žebry vzdálenými dále od sebe. Mezi těmito žebry prochází radiální pruhy, které jsou poměrně hrubší, než u ostatních druhů aptychů. Na povrchu jsou znatelné rýhy jdoucí skoro radiálním směrem přes žebra. Rýhy se často odklánějí levým směrem a pouze občas vpravo a působí tak dojmem poměrně hustého rýhování. Velikost aptychu je 6 mm.

Vztahy a poznámky: Není známa příslušnost ke konkrétnímu druhu amonita. Tyto aptychy jsou doposud známy pouze z teplického souvrství. Při špatném zachování může dojít k záměně se *Striptychus cretaceus* (Münster) var. *radiosa* Trauth, u kterého rovněž radiální rýhy přechází přes povrch žeber.

Stratigrafický rozsah: svrchní turon, v ČKP zóny *S. neptuni* a *P. germari*

Striptychus complanatus - možné taxony amonitů:

DESMOCERATIDAE, PACHYDISCIDAE

(*Jimboiceras planulatiforme* – čeleď *Desmoceratidae* , *Lewesiceras mantelli* - čeleď *Pachydiscidae*)

Vztahy a poznámky: Jako první se o čelistech této skupiny zmiňuje Sharpe (1857), který je popsal jako diptychy patřící k *Pachydiscidae* Spath, 1922 a to na základě nálezu *in situ*. Trauth (1927) celou skupinu definoval jako apotypický rod *Striptychus* nalézáný pouze v severním Německu a Anglii. K rodu *Striptychus* je zařadil podle sdílených znaků, jako je tloušťka diptychu, žebrování i částečná přítomnost harmonické fazety. O rok později skupině připsal název *Pseudostriptychus* Trauth, 1928. V této skupině rozlišoval 4 různé formy tohoto aptychu (viz. str. 33).

U rodů *Desmoceratidae* Zittel, 1884 a *Tragodesmoceroides* Matsumoto, 1942 jsou ve svrchní křídě Japonska zmiňovány i nálezy anaptychů (Tanabe 1983, Tanabe 2019). U těchto vzorků není kompletní rozdělení na dvě samostatné části aptychu, ale jsou přibližně do poloviny rozděleny mediální rýhou. Ve zbylé polovině jsou spojeny v jednu čelist. Nejedná se tedy přímo o anaptychy, které jsou typické pro období paleozoika, ale o přechodné typy mezi anaptychy a diptychy.

Z desmoceratitů jsou obvykle tři rody přiřazovány k diptychu typu *Praestriptychus* nebo k jeho odvozené intermediální čelisti. Jedná se o rod *Lewesiceras* Spath, 1939, *Pachydiscus* Zittel, 1884 a *Parapuzosia* Nowak, 1913 (Tanabe a Shigeta 2019). Vzhledem k nespočtu chyb v interpretaci diptychových rodů a nejasnostem definující přesné zařazení druhů do systematiky aptychů je v této práci přednostně použit termín intermediální čelist, který přesněji reflektuje dané typy čelistí.

Vztahy a poznámky: Rod *Pseudostriptychus* Trauth, 1928 = intermediální čelist, Tanabe, Kruta, a Landman 2015.

Nese společné znaky se striptychy, např. radiální žebrování, ale jeho morfologie je zcela odlišná. Trauth (1928) tento rod vyčlenil pro diptychy nalézáné ve vrstvách společně se schránkami rodu *Pachydiscus*. Dnes je intermediální čelist prokázána u čeledi *Desmoceratidae* a *Pachydiscidae*.

Striptychus cretaceus (Münster) var. n. *sharpei* Trauth, 1927

(TAB IV., obr. 9)

Synonymika

1857 *Aptychus Portlockii* Sharpe; str. 56, Taf. XXIV, Obr. 6 (non Obr. 2 - 4 = *Pseudostriptychus* (?) *Portlockii* (Sharpe), vgl. str. 171).

1927 *Striptychus sharpei* Trauth; str. 231, 244.

Materiál: 1 ks, inv. č. Zk 0008, uložen v CHMHZ

Popis: Diptych je konvexní, oválného tvaru. Růstová žebra jsou úzká a silně nahuštěná k sobě. Fazeta se rozšiřuje směrem k terminální hraně.

Vztahy a poznámky: Morfologicky je tento aptych velice podobný *Striptychus cretaceus* var. *radiosa*.

Stratigrafický rozsah: turon – maastricht Anglie. V ČKP svrchní turon, zóna *P. germari*. V ČKP taxon popsán poprvé.

Rod: *Praestriptychus* Trauth, 1927

Materiál: 1 ks, inv. č. 4358, CHMHZ

Popis rodu: Diptychus je tenký jeho plocha je konkávní stranou, na které nejsou žádné granulace. Růsové linie jsou koncentrické a nevýrazné. Někdy na diptychu zcela chybí př. *Praestriptychus fraasi* var. *longa*. U některých variant se můžeme setkat s jemným radiálním rýhováním př. *Praestriptychus fraasi* var. *radiata*.

Popis rodu *Praestriptychus sensu stricto*:

Vztahy a poznámky: Formy praestriptychů:

Praestriptychus gerzensis - *Stephanoceras*

Praestriptychus anglicus Trauth, 1930

Praestriptychus fraasi n. n. f typ

Praestriptychus fraasi n. n. var. *radiata* - *Stephanoceratidae*

Praestriptychus fraasi n. n. var. *longa*

Praestriptychus (?) *inverselobati* Weerth, 1884

Praestriptychus (?) columbi Felix, 1891

Praestriptychus subtriangularis n. n.

Praestriptychus kostromensis n. n.

Praestriptychus (?) f.1.

Praestriptychus (?) f.2.

Praestriptychus (?) f.3.

Praestriptychus volgensis sp. nov. Rogov, 2004

Praestriptychus ryasanensis sp. nov. Rogov, 2004

Praestriptychus? koenigi Rogov a Gulyaev, 2003

Praestriptychus fulgens, sp. nov. Mironenko, 2014

Prionocyclus germari Reuss, 1845)

TAB. VI., obr. 2a - c.

Spodní čelisti: *Praestriptychus* sp.

Synonymika (viz výše)

Materiál: 1 exemplář inv. č. 4358 (CHMZ, coll. Souček) – otisk a protiotisk.

Popis: Aptych má skoro půlkruhový tvar, jemná a soustředěná žebra typická pro rod *Praestriptychus*. Nese známky harmonické fazety ani rýhování, Apikální část je posazena více vpřed a nese černé organické zbytky. Aptych dále přechází do světle hnědé barvy. Délka aptychu je 7 mm. Dobře zachovalé levé křídlo má šířku 5 mm, pravé křídlo je ve své polovině šířky ulomeno, celková šířka aptychu je 10 mm.

Vztahy a poznámky: Tento taxon je v této práci asociován s druhem *P. germari* úplně poprvé. Podle morfologie žebrování na povrchu aptychu lze vyloučit afinitu ke spodní čelisti typu *lamellaptychus*. Nepřítomnost fazety značí, že se nejedná o *striaptychus*. Podle příslušnosti druhu *Prionocyclus germari* do nadčeledi *Acanthoceratoidea* de Grossouvre, 1894, je zřejmé, typ *praestriptychus* ukazuje morfologickou stabilitu v rámci této skupiny.

Stratigrafický rozsah: Nález pochází z vrstvy č. 15 (*sensu* Wiese et al. 2004), zóna *P. germari*. Vzhledem k příslušnosti k *P. germari*, je stratigrafický rozsah totožný jako rozsah tohoto indexového amonita - vyšší až nejvyšší svrchní turon.

Striptychus sp. indet.

TAB. V., obr. 5a, b – rekonstrukce čelisti

Materiál – 1 exemplář, inv. č. MS 5094, CHMHZ

Popis: Aptych má široce rozevřená křídla s ostrým apikálním vrcholem. Povrch aptychu má pravidelné výrazné žebrování. Fazeta není zachována nebo úplně chybí. Barva povrchu je šedohnědá. Čelist je 12 mm dlouhá. Zachované křídlo je 9 mm na široké.

Vztahy poznámky: U aptychu je zachována pouze jeho levá polovina. Jeho tvar je morfologicky atypický. Je znám pouze jeden podobně široký zástupce z rodu *Striptychus* – *S. verrucosus*, (Fritsch 1910), který pochází ze spodního turonu, bělohorského souvrství (lokalita Bílá Hora). Od tohoto aptychu se ale výrazně liší nižším poměrem výška/šířka, který předpokládá u našeho exempláře spíše kompresní typ schránky. Žádný amonit, který by se vyznačoval tímto typem schránky nebyl zatím na lokalitě zaznamenán.

Stratigrafický rozsah: svrchní turon ČKP, nález pochází z vrstvy č. 15 (*sensu* Wiese et al. 2004), zóna *P. germari*

RHYNCHOLITY AMONITU

Amonitový rhyncholit indet

TAB. VI., obr. 6a-b

Materiál: bez inv. č., CHMZ – coll Souček

Synonymika:

?2020 *Leioceras opalinum* Reinecke, 1818; Klug et al., Obr. 6A.

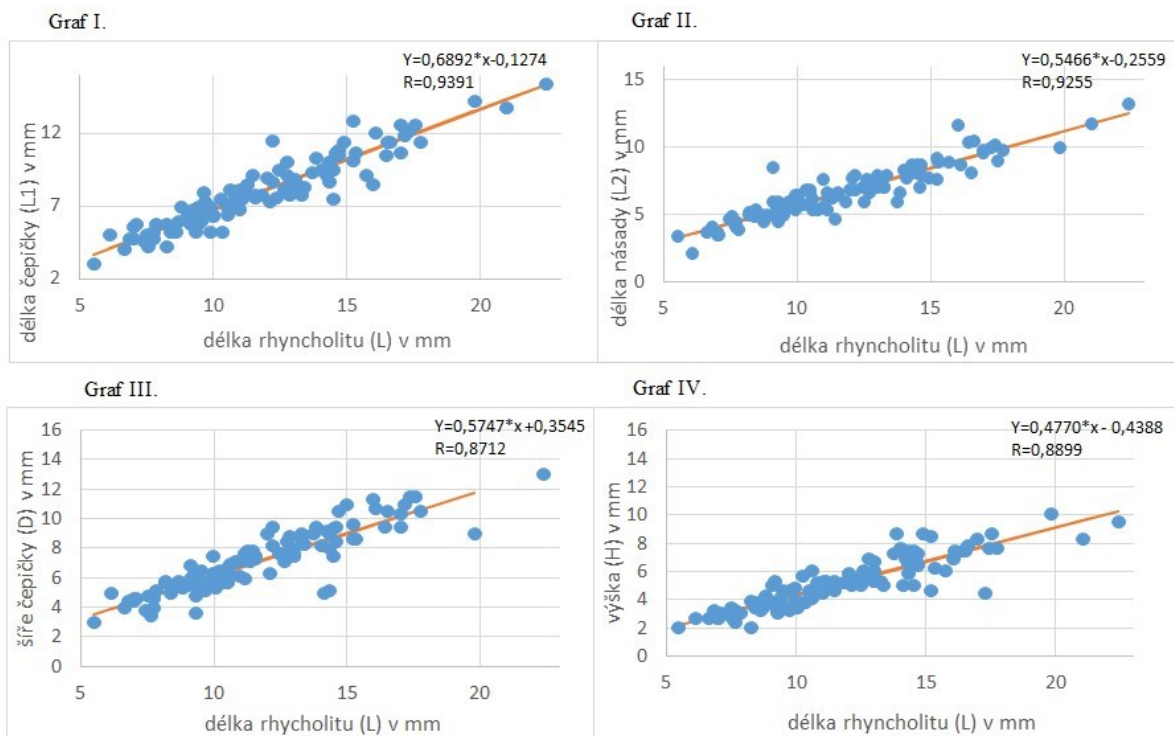
Popis: Rhyncholit je 5 mm dlouhý. Skládá se ze dvou úzkých protáhlých křídel, která se propojují u apikálního vrcholu. Vrchol není výrazně zahnutý ani ostrý.

Vztahy a poznámky: Rhyncholit vykazuje morfologickou podobnost s jurským amonitem *Leioceras opalinum*. S ohledem na extrémní stratigrafický rozptyl obou nálezů je taxonomická příbuznost v zásadě nemožná. Nicméně, tento rhyncholit ukazuje konvergentní znaky, které pravděpodobně mohou vycházet z podobné etologie.

Stratigrafický výskyt: Bazální coniak ČKP (lokalita Řepov), zóna *Foresteria* (*Harleites*) *petrocoriensis*.

BIOMETRIKA

Všechny parametry byly měřeny v mm, s přesností na jedno desetinné místo. Průměrná délka rhyncholitů je 11,8 cm, délka kápě (L1) 8 cm, délka násady (L2) 6,7 cm, šířka kápě (D1) 7 cm a výška rhyncholitu 5,2 cm. Statistika byla vypočtena na základě vzorce $Y=b_1+b_2 * X$. Z těchto grafů vyplývá přímá statistická závislost mezi hodnotami (Obrázek 16, Graf I–IV), vyjádřená korelačním koeficientem (R^2), kdy hodnoty dosahují 0,75 až 0,88.



Obrázek 16 Grafy I-IV. Výpočet rozptylu parametrů u rhyncholitů (*N. simplex*): délka rhyncholitu (L), čepičky (L1), násady (L2), výška rhyncholitu (H).

DISKUZE

Dnes se nautiloidní rhyncholity řadí do následujících pěti rodů - *Acutobeccus* Teichert & Spinosa, 1971, *Rhyncolites* Faure-Biguet, 1819, *Rhyncholithes* Blainville, 1827, *Scaptorhynchus* Bellardi, 1871 a *Nautilorhynchus* Fritsch, 1910 (Mironenko a Komarov 2019). Ale existují určité nesrovnalosti v pravopisu taxonomických názvů nautiloidních zobáků. *Rhyncolite* Biguet, 1819 patří pravděpodobně mezi nejvíce diskutovaná generická jména v paleontologické literatuře (Riegraf a Schmitt-Riegraf 1995, 1998).

Původní rod *Rhyncolite* (pl. *Rhyncolites*) byl Biguetem popisován ve francouzském jazyce a poté byl Blainvillem (1827) přepsán do latiny jako *Rhyncholites*. Autoři knihy Teichert, C. Moore, R. C., Zeller, N. D. E. v díle *Treatise- Part K, Mollusca 3: Cephalopoda, General Features, Endoceratoidea, Actinoceratoidea, Nautiloidea, Bactritoidea* oprávněně zmiňují, že by upravený název rodu rhyncholites měl náležet Biguetovi, který taxon popsal dříve, nežli Blainville (Teichert et al. 1964). Riegraf a Schmitt-Riegraf (1998) upřednostňovali k použití mladší název *Scaptorhynchus* Bellardi, 1871 a označili ho jako mladší synonymum pro *Rhyncholithes* (Klug 2001).

Max Urlichs označil rod *Rhyncolites*, 1819 (v osobní komunikaci v roce 2000 s Klugem) jako neplatný (*nomen nulum*) a navrhuje tak použití mladšího synonyma *Rhyncholithes* Blainville, 1827, neboť byl definován dříve nežli *Scaptorhynchus* (1871). Podle nomenklatorických pravidel ICZN 56. 2. jsou tedy oba rody *Rhyncholites* a *Scaptorhynchus* platné. Z České křídové pánve jsou nautiloidní rhyncholity známé a nalézají se na řadě lokalit. Nautiloidní hlavonožci jsou v České křídové pánvi zastoupeni třemi rody – *Eustrephoceras* Hyatt, 1894, *Deltocymatoceras* Kummel, 1856, *Cymatoceras* (Hyatt, 1883). Nejhonějším nautiloidním rhyncholitem se zdá být *Nautilorhynchus simplex*, u kterého je prokázáno, že patří k *Eustrephoceras laevigatum* (Košťák et al. 2010).

Vzácně se mohou na povrchu rhyncholitů objevit epibionti jako jsou např. mechovky a aglutinované foarminifery. Mnohem častěji se setkáváme s mikrovrtbami, které mohou značit nedostatek pevného substrátu či nepřítomnost útesů k jejich vývoji. Nejhojnějším nalézaným rhyncholitem je *Nautilorhynchus simplex* (Fritsch 1910).

Dnešní *Nautilus* je jediným hlavonožcem, u kterého jsou známy kalcitové uloženiny ve spodní čelisti. U chobotnic, sepiidů a teuthidů jsou čelisti složeny z chitinu a charakterizují se ostřejším, zobákovitým tvarem (Saunders et al. 1978). Fosilní rhyncholity jsou kalcifikované, zatímco dolní čelisti (conchorhynchy) obsahují více chitinózního materiálu. Oproti horním čelistem

se velmi zřídka zachovají (Saunders et al. 1978), důvodem méně častého zachování je pravděpodobně jejich stavba (jsou převážně tenkostěnné) a nepřítomnost vápnitých prvků, resp. slabá až nulová kalcifikace (Tanabe et al. 2015).

Vzhledem k tomu, že morfologické tvary aptychů se částečně shodují s tvarem průřezu obývací komory, nelze vyloučit jejich funkci kromě čelistí i jakožto operkula nebo i obě vzájemné funkce. Kromě této shody mohou na povrchu aptychů být nalezeny organické zbytky a velmi vzácně i zbytky pigmentů.

Striptychus cretaceus Münster, 1842 f. typ Geinitz, 1842, tato forma byla definována na základě dvou vzorků uložených na Technické univerzitě v Drážďanech. Oba nálezy měly rozdílnou délku, tvar a povrchové struktury. Pozornost všech autorů byla bohužel věnována pouze jednomu z nich. Trauthem (1927) byl tento jediný aptych přiřazován ke scaphitům, konkrétně ke druhu *Scaphites auritus*. Fritsch a Schlönbach (1872) popsali ve své práci nálezy aptychů ze Sobotky a okolí Poděbrad. Jeden jimi popsáný vzorek byl nalezen v *in situ* v obývací komoře amonita *Scaphites geinitzi*. Bohužel není uveden dostatečný popis znaků na nalezeném aptychu *in situ*. Podrobnější popis *Striptychus cretaceus* je uveden Reusem (1845). Reuss ve své práci sice vyobrazuje rod *Striptychus cretaceus*, ale podle jeho popisu morfologie a především přítomnosti radiálních pruhů na povrchu aptychu se jedná o *Striptychus cretaceus* var. *radiosa*, jenž nověji není řazen ke scaphitům. Reuss sám měl jisté pochybnosti o tom, zda popsané vzorky jsou stejného druhu jako originální nálezy Geinitze (1842). Na lokalitě Úpohlavy se vyskytuje pouze *Scaphites geinitzi*, při porovnání vzorku z Úpohlav se vzorkem vyobrazeného od Fritsch a Schlönbach (1872) je jeho morfologie téměř totožná.

Striptychus cretaceus Münster 1842 var. *excentrica* Trauth, 1928. Ačkoliv je již znám nález *in situ* bakulita s aptychem, nově nalezené aptychy na lokalitě Úpohlavy nelze jednoznačně s tímto typem aptychu porovnávat, z důvodu nezachování povrchových struktur. Ovšem rekonstrukce morfologie spodní čelisti odpovídá druhu *Pseudostriptychus gollevillensis* Sharpe, 1857 (Trauth 1927), jenž Sharpe (1857) podle tvaru obývací komory dává do souvislosti s výskytem scaphitů. Nález pseudostriptychů je popsán z Anglie, Irska a severní Francie a Norska. Sharpe ve své práci (1857) vyobrazil originální vzorek ze soukromé sbírky (Mr. Bayfield). Trauth 1927 uvádí, že druhy *Striptychus cretaceus* var. *excentrica* a *Pseudostriptychus gollevillensis* jsou velikostně srovnatelné. O rok později se podrobněji zaměřil na vzájemné porovnání obou druhů a uvádí ve svých poznámkách naopak *Striptychus cretaceus* var. *excentrica* jako delší než-li *Pseudostriptychus gollevillensis*. Tvar samotných čelistí odpovídá protáhlým čelistem sciponocerů, u kterých je znám nález *in situ* (Breitkreutz,

Diedrich, a Metzdorf 1991). Velikost tohoto aptychu v *in situ* nalezeného v Německu byla 4 mm. Celá schránka neznámého druhu bakulita má délku 102 mm. Nálezy aptychů z lomu Úpohlavy mají velikost 10 mm. Originální nález z Norska *Pseudostriptychus gollevillensis* má přibližnou délku 16 mm. Sharpe (1857) ve své práci sám připouští, že *Pseudostriptychus gollevillensis* a *Striptychus cretaceus* var. *excentrica*, může být stejným druhem, ale pro nedostatek vzorků tuto myšlenku nelze potvrdit. Ke stejnému závěru dochází rovněž Trauth roku 1928. Pokud bude *Pseudostriptychus gollevillensis* opravdu řazen do souvislosti se scaphity, měl by tento aptych být sloučen nejlépe pod názvem *Striptychus simplex*, jenž je kumulativním taxonem scaphitů. V lomu Úpohlavy byl doposud nalezen pouze jeden druh scaphitového amonita, *Scaphites geinitzi*, ke kterému je Trauthem (1928) přiřazován aptych *Striptychus cretaceus* f typ. Z důvodu zatím neprokázaných jiných druhů scaphitů v lomu Úpohlavy, podle velikosti nalézáných vzorků a pomocí přesnějších průřezů obývacími komorami je tato čelist pravděpodobně původem z čeledi *Baculitidae* a měla by být označena jako *Striptychus cretaceus* var. *excentrica*.

Na větší hojnost nálezů čelistí bakulitů oproti jinak velmi hojných scaphitům, může být jisté vysvětlení anoxická událost mořského dna, která ostatní živočichy nemusela ovlivňovat takovouto rychlostí jako u dna žijící bakulity. Podle kosmopolitních nálezů bakulitů je přijímáno, že baulité byli schopni přežít i na hranici anoxické zóny. Morfologie jejich čelisti tyto nálezy potvrzuje, neboť nejsou známy případy, kdy došlo k opotřebení čelistí kousáním (Kruta et al. 2011). Dalším možným vysvětlením hojnosti čelistí je transgrese studených proudů, které mohly zapříčinit poklesnutí teploty pod 28°C, která je podle izotopu ¹⁸O odebraného ze schránek a spodních i horních čelistí pro bakulity optimální. Naopak schránky bakulitů nejsou na rozdíl od čelistí příliš hojné. Tento fenomén může být podpořen i nálezy aptychů v rámci OAE2 stratigraficky nad posledními fyzickými nálezy schránek amonitů (Košťák et al. 2018). *Striptychus complanatus* Trauth, 1928 je velmi problematickým druhem, u kterého se informace velice liší. První byl popsán Reussem, 1845-1846 z osady Kučlín (obec Radovesice) na Teplicku. Trauth (1927) uvádí, že se jedná pouze o záměnu mlže (*Perna* sp.) s aptychy. Úpohlavský nález je téměř totožný se vzorkem Trautha, který popsal jediný exemplář uložený ve Vídeňském muzeu. Od ostatních známých vzorků se svou morfologií výrazně liší. Možným vysvětlením může být lepší zachování vzorku z lomu Úpohlavy. Na povrchu jsou zachovány poměrně hluboké radiální linie, kterých si všiml i Trauth (1927).

Zajímavý nález aptychů (TAB. V., č. 3, 4a,b) poskytla lokalita Úpohlavy, ve které byly nalezeny 3 vzorky, které na základě jejich morfologie a značné velikosti, pravděpodobně patří

Lewesiceras mantelli, jehož schránky jsou na této lokalitě běžnou záležitostí. Jedná se o největší známé amonity z této oblasti a pravděpodobně také o zcela první známý nález z České republiky.



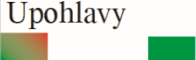


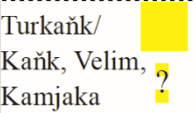


ZÁVĚR

Čelistní aparáty hlavonožců mají v Tethydní oblasti velký stratigrafický potenciál např. v západních Karpatech, neboť jsou tvořeny kalcitem, který se rozpouští i pod aragonitovou kompenzační hloubkou. Čelisti mohou díky tomu posloužit ke studiu diverzity amonitů i v místech, kde byly schránky rozpuštěny. Čelistní aparáty nesou cenné informace a mohou ukazovat na dynamiku prostředí, vzácně i typ facie díky přítomnosti epibiontů. Celková morfologie čelisti a především charakter raduly může u amonitů prokázat druh potravy. Nejhojnějšími amonity podle nálezů čelistí jsou bakulité, kteří podle izotopového složení obývali přibližné hloubky kolem 300 m. Dalšími zástupci jsou scaphiti, kteří obývali hloubku kolem 150 m. Nálezy těchto čelistí tedy korelují s hloubkou české křídové pánve, která byla mělkým epikontinentálním mořem.

Z nautiloidních rhyncholitů nalézáných na lokalitě Turkaňk mělo 15,65 % na svém povrchu záznam přisedlých živočichů. Jednalo se především o mikrovrty. Pravděpodobně se tedy jednalo o relativně mělkovodní prostředí, nicméně bez dostatečného přínosu terigenního materiálu.

První zmínku o čelistních aparátech hlavonožců lze nalézt z lokalit Kamajka (2 ks) a Zbislav (dnes Zbyslav) - 10 ks od Antonína Friče, který je popsal roku 1910. Umělý systém byl utvořen 1927 Trauthem, který v ČKP našel dva vzorky aptychů na lokalitě Čížkovice dnes známou jako Úpohlavy. Jeden vzorek aptychu je znám i od učitele Kopeckého, který našel jeden vzorek v okolí Čáslavi (Trauth 1928). V dnešní době se aptychy opět dostávají do popředí vědy. Sbírká 31 ks aptychů je uložena v CHMHZ. Aptychy odhalují přibližnou diverzitu na lokalitě Úpohlavy minimálně 9 druhů aptychů. Amoniti jsou zastoupeni 12 taxony, s hlavním zastoupením heteromorfních typů amonitů. Vzorek aptychu z lokality Úpohlavy svrchní turon, *P. germari* zóna - CHMHZ; ZK 008) byl podroben analýze v rámci Ramanovské mikrospektrometrie, která prokázala organické pigmentové zbytky na přední části čelisti. Aptychy byly rovněž nasbírány v Pecinově. Jedná se o první a nové sběry, které rovněž patří heteromorfním typům amonitům. Na základě materiálu popsaného v této práci nelze s jistotou říci, zda aptychy plnily i funkci operkula. Přehled všech nalezených aparátů v ČKP je uveden v následující tabulce (str. 49, Obrázek 17 – Tabulka 3).

Spodní čelisti nautiloidního typu jsou známy zejména z Vinar u Vysokého Mýta, ze kterých bylo od roku 1911 nalezeno 11 conchorhynchů, které jsou dnes uloženy v depozitáři Národního muzea v Horních Počernicích. Stejně jako cenomanské conchorhynchy (Košťák et al. 2010) jsou zde dávány do souvislosti s nejhojnější loděnkou *Eutrephoceras sublaevigatum*. Kromě spodních čelistí, byly v ČKP nalezeny i horní čelisti. Nejznámější je svrchní čelist nautiloidů, tzv. rhyncholity, které vyobrazil již Frič roku 1911. Jednalo se o vzorky z lokality Kamajka. Později byly objeveny i na jiných lokalitách např. Kaňk a nově na lokalitě Turkaňk. Sbírká z Turkaňku čítá 144 kusů rhyncholitů. Rovněž jsou spojovány s loděnkou *Eutrephoceras sublaevigatum*. Jeden vzorek se nachází ve sbírkách Drážďanského muzea. Kromě nautiloidních rhyncholitů byl na lokalitě Řepov nalezen i jeden amonitový.

Stupeň Čelist	<i>Nautiloidea</i>		<i>Ammonoidea</i>	
	rhyncholity	conchorhynchy	aptychy	standardní amonitové zóny
CN. střední			Březno 	<i>Peroniceras tridorsatum</i>
			Řepov 	<i>Foresteria (Harleites) petrocoriensis</i>
TURON	svrchní Úpohlavy 	Vinary 	Úpohlavy 	<i>Prionocyclus germari</i> <i>Subprionocyclus neptuni</i>
	střední Kněžnice			<i>Collignonicerias wollgari</i>
	spodní Turkaňk/ Kaňk, Velim, Kamjaka 	Velim 		<i>Mammites nodosoides</i> <i>Fagesia catinus</i> <i>Watinoceras devonense</i>
CM. svrchní			Pecínov 	<i>Neocardioceras judii</i> <i>Metoicoceras geslinianum</i>

Obrázek 17 – Tabulka 3 Kompletní přehled čelistních aparátů hlavonožců zjištěných v ČKP s uvedením lokalit a stratigrafické příslušnosti (na úrovni amonitových zón). Modře je označeno březenské souvrství, červeně jizerské, zeleně březenské, žlutě bělohorské souvrství.

Celkově byl popsán 1 druh rhyncholitu (*Natilorhynchus simplex*), nově byl zjištěn i rhyncholit amonitového typu ze spodního coniacu lokality Řepov. V práci je popsán 1 druh conchorhynchu (*Conchorhynchus cretaceus*) a 7 druhů aptychů, z toho 2 nově pro ČKP. Unikátní je nález aptychu *in situ* v obývací komoře amonita *P. germari*, který umožnil asociovat tento typ aptychu

s tímto indexovým druhem. Stratigraficky se čelistní aparáty v ČKP vyskytují nerovnoměrně od svrchního cenomanu (*M. geslinianum* zóny) po střední coniak (*P. tridorsatum* zóna). Doposud nebyly zjištěny ve středním turonu.

POUŽITÁ LITRATURA

Adkins, W. S. 1928. *Handbook of Texas Cretaceous Fossils*.

Agassiz, L. 1847. *An Introduction to the Study of Natural History, in a Series of Lectures Delivered in the Hall of the College of Physicians and Surgeons*. 58 Pp. Greeley & McElrath, New York.

Anderson, F. M. 1902. "Cretaceous Deposits of the Pacific Coast." *Proceedings of the California Academy of Sciences* 2: 1–154.

Arkell, W. J. 1957. "Aptychi." *Geological Society of America and University of Kansas Press*, 1957.

Arkhipkin, I. A., V. V. Laptikhovskiy, A. M. Rogov, and V. S. Nikolaeva. 2013. "Environmental Impact on Ectocochleate Cephalopod Reproductive Strategies and the Evolutionary Significance of Cephalopod Egg Size." *Bulletin of Geosciences* 88 (1): 83–94.

Baraboshkin, E. Y., and I. A. Shumilkin. 2018. "Modern Study the Jaw Apparatus of Mollusca. Morphology, Systematic, Evolution, Ecology and Biostratigraphy (in Russian)." *Yearbook Russian Academy of Sciences* 5: 84–86.

Baudouin, C., G. Delanoy, C. Ifrim, and J. A. Moreno-Bedmar. 2018. "The Ammonoid Fauna of the Prionocyclus Germari Zone (Upper Turonian, Upper Cretaceous) from Rochefort-En-Valdaine (Drôme, France)." *Carnets de Géologie* 18 (14), 313–51.

Bayle, E. 1878. *Explication de La Carte Géologique de La France. Atlas. Paris Imprimerie Nationale*.

Bellardi, L. 1872. *I Molluschi Dei Terreni Terziari Del Piemonte e Della Liguria. I. Cephalopoda, Pteropoda, Heteropoda, Gastropoda (Municidae et Tritonidae)*.

Biguet, F. M. M. 1819. *Caractère Du Rhyncolyte. In: Considérations Sur Les Bélemnites, Suivie d'un Essai de Bélemnitologie Synoptique*.

Blainville, H. M. D. 1827. *Mémoire Sur Les Bélemnites*.

Braunberger, W. F., and R. L. Hall. 2001. "Ammonoid Faunas from the Cardium Formation (Turonian – Coniacian; Upper Cretaceous) and Contiguous Units, Alberta, Canada : II . Collignoniceratidae and Placenticeratidae." *Canadian Journal of Earth Sciences* 38, no. 7. <https://doi.org/10.1139/cjes-38-7-1117>.

- Breitkreutz, H., R. Diedrich, and R. Metzendorf. 1991. "Fossilfunde Aus Der Schwarz-Bunten Wechselfolge (Ob. Cenoman Bis Unter Turon) Des Ostwestfalendamms Bei Bielefeld." *Berichte Des Naturwissenschaftlichen Verein Für Bielefeld Und Umgegend* 32: 1–48.
- Čech, S. 2011. "Paleogeography and Stratigraphy of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic) – An Overview." *Geologický Výzkum Moravy a Slezka* 1.
- Cobban, W. A. 1990. "Sciponoceras Gracile (Shumard) Common Upper Cretaceous Guide Fossil in New Mexi." *New Mexico Geology*, 90–91.
- Cobban, W. A., and W. J. Kennedy. 1995. "Maastrichtian Ammonites Chiefly from the Prairie Bluff Chalk in Alabama and Mississippi. Source : Memoir (The Paleontological Society) , Sep ., 1995 , Vol . 44 , Supplement to Vol . 69 , No . 5 of the Journal of Paleontology (Sep ., 1995), Pp . 1-40 P." *The Paleontological Society* 44 (5): 1–40.
- Cornwall, D. E. 1979. "Paleoecology of Upper Triassic Bioherms in the Pilot Mountains, Mineral County, West-Central Nevada." University of Nevada, Reno.
- Cragin, F. W. 1892. "A Contribution to the Invertebrate Paleontology of the Texas Cretaceous." *Texas Geological Survey, 4th Annual Report*, 139–246.
- Cuvier, G. L. C. F. D. 1797. *Tableau Élémentaire de l'histoire Naturelle Des Animaux*. Paris: François-Jean Baudouin.
- d'Orbigny, A. M. 1841. "Terrains Crétacés. 1. Céphalopodes." In *Paléontologie Française*, 121–430.
- . 1847. *Paléontologie Française: Description Zoologique et Géologique de Tous Les Animaux Mollusques et Rayonnés Fossiles de France. Terrains Crétacés, (Str 18). Terrains Crétacés*.
- . 1849. *Prodrome de Paléontologie Stratigraphique Universelle Des Animaux Mollusques & Rayonnés, Faisant Suite Au Cours Élémentaire de Paléontologie et de Géologie Stratigraphiques*. Vol. 1.
- . 1850. *Prodrome de Paléontologie Stratigraphique Universelle Des Animaux Mollusques & Rayonnés, Faisant Suite Au Cours Élémentaire de Paléontologie et de Géologie Stratigraphiques. II*. Paris.
- d'Orbigny, A. M. n.d. "Terrains Crétacés. 1. Céphalopodes." In *Paléontologie Française*, (1 – 120: 1840, 121 – 430: 1841, 431 – 662: 1842). Paris: Paléontologie française.
- Dauphin, Y. 2002. "Fossil Organic Matrices of the Callovian Aragonitic Ammonites from Lukow (Poland): Location and Composition." *International Journal of Earth Sciences* 91: 1071–1080.
- Douville, H. 1890. "Surla Classification Des Ceratites de La Craie." *Bulletin de La Société Géologique de France* 18 (3): 275–92.
- Ehrmann, W.U. 1986. "Die Maastricht-Stufe in NW-Deutschland, Teil 7. Zum Sedimenteintrag in Das Zentrale Nordwestdeutsche Oberkreidemeer." *Geologisches Jahrbuch A* 97: 3–139.
- Engeser, T., and H. Keupp. 2002a. "Phylogeny of the Aptychi-Possessing Neoammonoidea (Aptychophora Nov., Cephalopoda) History of Research." *Lethaia* 34: 79–96.
- Engeser, T, and Helmut Keupp. 2002b. "Phylogeny of the Aptychi-Possessing Neoammonoidea (Aptychophora Nov ., Cephalopoda)." *Lethaia* 35 (1): 79–96.

- Felix, J. 1891. "Versteinerungen Aus Der Mexieanisehen Juraund Kreide-Formation." *Journal of Paleontology* 37.
- Fischer, A. G. 1882. *Manuel de Conchyliologie et de Paleontologie Conchyliologique: Ou, Histoire Naturelle Des Mollusques Vivants et Fossiles*. Museum of Comparative Zoology.
- Fischer, A. G., and R.O. Fay. 1953. "A Spiny Aptychus from the Cretaceous of Kansas." *State Geol. Survey Kansas Bull*, 1953.
- Foord, A. H. 1891. "Containing the Remainder of the Suborder Nautiloidea, Consisting of the Families Lituitidae, Trochoceratidae, and Nautilidae, with a Supplement." In *Catalogue of the Fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History)*, 1–343.
- Frank, J., J. Sklenář, and B. Ekrt. 2014. "Late Cretaceous Nautilid Juveniles of Cymatoceras Reussi and Eutrephoceras Aff. Sublaevigatum - Scarce Fossils under Risk of Pyrite Degradation." *Sborník Národního Muzea v Praze* 70: 143–52. <https://doi.org/10.14446/AMNP.2014.143>.
- Frank, J. 2010. "Taxonomy and Palaeoecology of Cretaceous Nautilids Angulithes Galea (Fritsch in Fritsch & Schlönbach, 1872)." *Bulletin of Geosciences* 85 3. <https://doi.org/10.3140/bull.geosci.1194>.
- Frič, A. 1870. "Studie v Oboru Křídového Útvaru v Čechách. II. Paleontologické Bádání v Jednotlivých Vrstevních Pásmech Českého Útvaru Křídového. Perucké Vrstvy, Korycanské Vrstvy." *Archiv pro Přírodovědný Prozkum Čech* 1: 163–217.
- . 1885. "III., Jizerské Vrstvy." In *Studie v Oboru Křídového Útvaru v Čechách: Palaeontologické Proskoumání Jednotlivých Vrstev.*, 129.
- . 1889. *Studien Im Gebiete Der Böhmischen Kreideformation. Paläontologische Untersuchungen Der Einzelnen Schichten. IV. Die Teplitzer Schichten*. Prague: Das Archiv für die naturwissenschaftliche Landesdurchforschung von Böhmen (Commissions-Verlag Fr. Řivnáč).
- . 1897. "O Chrupu Křídových Hlavonožců." *Vesmír* 26: 23–224.
- . 1911. "Studien Im Gebiete Der Böhmischen Kreideformation. Ergänzung Zu Band i. Illustriertes Verzeichniss Der Petrefacten Der Cenomanen Korycaner Schichten." *Archiv Für Die Naturwissenschaftliche Landedurchforschung von Böhmen* 15: 1–101.
- Frič, A., and U. Schlönbach. 1872. *Cephalopoden Der Böhmischen Kreideformation*.
- Fritsch, A. 1910. "Miscellanea Palaeontologica. II. Mesozoica." *Miscellanea Palaeontologica II. Mesozoica*, 1–25.
- Fritsch, A., and U. Schlönbach. 1872. *Cephalopoden Der Böhmischen Kreideformation*.
- Gasiorowski, S. M. 1973. "Les Rhyncholites." *Geobios* 6: 127–96.
- Geinitz, H. B. 1842. *Charakteristik Der Schichten Und Peterefacten Des Sächsisch - Böhmischen Kreidegebirges*. Leipzig a Dresden: Louis Agassiz.
- . 1874. "Das Elbtal Gebirge in Sachsen. 1. Teil: Das Untere Quader. - Palaeontogr." *Beiträge Zur Naturgeschichte Der Vorwelt* 20: 1–245.
- Geyssant, J. R., and O. F. Geyer. 1972. "Rhyncholites Du Jurassique Supérieur Subbétique

- d'Espagne." *Paläontologische Zeitschrift* 46: 151–79.
- Giebel, C. G. A. 1851. "Ein Turrilit Und Rhyncholit Aus Der Kreide von Quedlinburg." In *Paläontologische Mitteilungen.*, 4th ed., 1–258. Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Halle.
- Gill, T. 1871. *Arrangement of the Families of Molluscs Prepared for the Smithsonian Institution.*
- Grossouvre, A. de. 1894a. "Recherches Sur La Craie Supérieure, 2, Paléontologie. Les Ammonites de La Craie Supérieure." *Mémoires Du Service de La Carte Géologique Détaillée de La France*, 264.
- Grossouvre, A de. 1894b. *Recherches Sur La Craie Supérieure. II. Paléontologie. Les Ammonites de La Craie Supérieure.* Mém. Carte Géol. Dét. France.
- Hagenow, F. von. 1842. "Cephalopoda Foraminifera d'Orb., Rhizopoda Dujard., Bryozoa Polythalamia Ehrenb.; in: Monografie Der Rügen'schen Kreide-Versteinerungen. 3. Abtheilung: Mollusken. Teil E." *Neues Jahrbuch Für Mineralogie, Geognosie, Geologie Und Petrefakten-Kunde*, 528–575.
- Haug, E. 1887. "Ueber Die Polymorphidae, Eine Neue Ammonitenfamilie Aus Dem Lias." *Neues Jahrbuch Für Mineralogie, Geologie Und Paläontologie*, 2: 89–163.
- Hébert, E. 1855. *Tableau Des Fossiles de La Craie de Meudon et Description de Quelques Espèces Nouvelles.*
- Hillebrandt, A. V. 1999. "Ein Nautilus Mit In-Situ Liegendem, Vollständigem Kieferapparat Aus Dem Nusplinger Plattenkalk." *Neues Jahrbuch Für Geologie Und Palaontologie* 211: 75–87.
- Hoffmann, R., K. Stevens, H. Keupp, S. Simonsen, and G. Schweigert. 2020. "Regurgitalites – a Window into the Trophic Ecology of Fossil Cephalopods." *Journal of the Geological Society* 177 (1): 82–102.
- Hyatt, A. 1867. "The Fossil Cephalopods of the Museum of Comparative Zoology."
- . 1883. "Genera of Fossil Cephalopods." *Proceedings of the Boston Society of Natural History* 22: 253–338.
- . 1894. *Phylogeny of an Acquired Characteristic.* Proceedings of the American Philosophical Society 32.
- . 1900. "Cephaloda. In: Zittel, K. A. von, Translated Eastman, C. R." In *Text - Book of Palaeontology*, 502–604.
- Jagt-Yazykova, E., D. Peryt, T. D. Zonoval, and L. I. Kasintzova. 2004. "The Cenomanian/Turonian Boundary in Sakhalin, Far East Russia: Ammonites, Inoceramids, Foraminifera, and Radiolarians." *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* 47(2), 291–320.
- Kanie, Y. 1982. "Cretaceous Tetragonitid Ammonite Jaws: A Comparison with Modern Nautilus Jaws*." *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N.S.*, no. 125: 239–58.
- Keupp, H. 2007. "Complete Ammonoid Jaw Apparatuses from the Solnhofen Plattenkalks: Implications for Aptychi Function and Microphagous Feeding of Ammonoids Complete

- Ammonoid Jaw Apparatuses from the Solnhofen Plattenkalks : Implications for Aptychi Function and Microphag.” *Neues Jahrbuch Für Geologie Und Paläontologie* 245 (1): 93–101.
- Keupp, H., R. Hoffmann, K. Stevens, and R. Albersdörfer. 2016. “Key Innovations in Mesozoic Ammonoids: The Multicuspidate Radula and the Calcified Aptychus.” *Palaeontology* 59 (6).
- Keupp, H., and V. V. Mitta. 2013. “Cephalopod Jaws from the Middle Jurassic of Central Russia.” *Neues Jahrbuch Für Geologie Und Palaontologie*, 23–54. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2013/0356>.
- Klug, C. 2001. “Functional Morphology and Taphonomy of Nautiloid Beaks from the Middle Triassic of Southern Germany.” *Acta Palaeontologica Polonica* 46: 43–68.
- Klug, C., G. Schweigert, D. Fuchs, and G. Dietel. 2010. “First Record of a Belemnite Preserved with Beaks, Arms and Ink Sac from the Nusplingen Lithographic Limestone (Kimmeridgian, SW Germany).” *Lethaia* 43 (4): 445–56.
- Klug, Ch., and J. Lehmann. 2015. “Chapter 12, Soft Part Anatomy of Ammonoids : Reconstructing the Animal Based on Exceptionally Preserved Specimens and Actualistic Comparisons.” In *Soft Part Anatomy of Ammonoids : Reconstructing the Animal Based on Exceptionally Preserved Specimens and Actualistic Comparisons*, 507–29. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-9630-9>.
- Kossmat, F. 1895. “Untersuchungen Über Die Südindische Kreideformation.” *Beiträge Zur Paläontologie Österreich – Ungarns Und Des Orients* 9: 97–203.
- Košťák, M. 2002. “Teuthoidea from the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic) – A Critical Review.” *Abhandlungen Der Geologischen Bundesanstalt* 57: 359–69.
- . 2020. “An Unusual Occurrence of Vascoceratid Ammonites in the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic) Marks the Lower Turonian Boundary between the Boreal and Tethyan Realms in Central Europe.” *Elsevier* 108 (1): 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104338>.
- Košťák, M., S. Čech, B. Ekrt, M. Mazuch, F. Wiese, S. Voigts, and Ch. J. Wood. 2004. “Belemnites of the Bohemian Cretaceous Basin in a Global Context.” *Acta Geologica Polonica* 54 (4): 511–33.
- Košťák, M., S. Čech, D. Uhlíčný, J. Sklenář, B. Ekrt, and M. Mazuch. 2018. “Ammonites, Inoceramids and Stable Carbon Isotopes of the Cenomanian-Turonian OAE2 Interval in Central Europe: Pecínov Quarry, Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic).” *Cretaceous Research* 87: 150–173. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.04.013>.
- Košťák, M., R. Vondrážka, J. Frank, and M. Mazuch. 2010. “Late Cretaceous Nautilid Beaks from Near-Shore /Shallow Water Deposits of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic).” *Acta Geologica Polonica* 60 (3): 417–28.
- Křížová, B., O. Kohout, M. Košťák, and M. Mazuch. 2019. “Život Na Hranici Říší.” *Živa*, no. 6: 284–86.
- Kruta, I., and N. H. Landman. 2008. “Injuries on Nautilus Jaws : Implications for the Function of Ammonite Aptychi Injuries on Nautilus Jaws : Implications for the Function of Ammonite Aptychi.” *The Veliger* 50 (24): 241–47.

- Kruta, I., N. H. Landman, and J. K. Cochran. 2014. "A New Approach for the Determination of Ammonite and Nautilid Habitats." *Plos One* 9.
- Kruta, I., N. H. Landman, I. Rouget, F. Cecca, and N. L. Larson. 2010. "The Jaw Apparatus of the Late Cretaceous Ammonite *Didymoceras*." *Journal of Paleontology* 84.
- Kruta, I., N. Landman, I. Rouget, F. Cecca, and P. Tafforeau. 2011. "The Role of Ammonites in the Mesozoic Marine Food Web Revealed by Jaw Preservation." *Science* 331 (January): 70–73.
- Kruta, I., I. Rouget, N. H. Landman, K. Tanabe, and F. Cecca. 2009. "Aptychi Microstructure in Late Cretaceous Ancyloceratina (Ammonoidea)." *Lethaia* 42: 312–21. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2009.00154.x>.
- Kummel, B. 1856. "Post-Triassic Nautiloid Genera." *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College in Cambridge* 114: 319–494.
- Landman, N. H., W. A. Cobban, and N. L. Larson. 2012. "Mode of Life and Habitat of Scaphitid Ammonites." *Geobios* 45 (1): 87–98. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2011.11.006>.
- Landman, N. H., and K. M. Waage. 1993. "Morphology and Environment of Upper Cretaceous (Maastrichtian) Scaphites." *Geobios* 26: 257–65.
- Larson, N. L., and N. H. Landman. 2017. "Description of the Lower Jaws of Baculites from the Upper Cretaceous U.S. Western Interior." *Acta Geologica Polonica* 67 (1): 109–20. <https://doi.org/10.1515/agp-2017-0006>.
- Leonhard, R. 1897. "Die Fauna Der Kreideformation in Oberschlesien." *Palaeontographica* 44: 11–70.
- Leschukh, R., I. Maryash, and Y. Kurepa. 2012. "New Nautiloids Finds from Cenomanian of Northeastern Part of Volyn-Podylla." *Paleontological Review* 44: 20–25.
- Linné, C. von. 1758. *Tableau Élémentaire de l'histoire Naturelle Des Animaux*.
- MacFarlan, D. A. B., and J. D. Campbell. 1991. "Rhyncholites (Cephalopod Mandibles) from the Late Triassic (Norian) of New Zealand and New Caledonia." *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 21 (2): 161–68. <https://doi.org/10.1080/03036758.1991.10431404>.
- Machalski, M. 2005. "Late Maastrichtian and Earliest Danian Scaphitid Ammonites from Central Europe: Taxonomy, Evolution, and Extinction Definition and Subdivisions of the Maastrichtian." *Acta Palaeontologica Polonica* 50 (4): 653–96.
- Malkovský, M. 1987. "The Mesozoic and Tertiary Basins of the Bohemian and Their Evolution Massif." *Tectonophysics* 137: 31–42.
- Mantell, G. A. 1822. *The Fossils of the South Downs, or Illustrations of the Geology of Sussex*.
- Matsumoto, T. 1942. "A Note on the Japanese Cretaceous Ammonites Belonging to the Subfamily Desmocerotinae." *Proceedings of the Imperial Academy of Japan* 18 (1): 24–29.
- . 1954. "Selected Cretaceous Leading Ammonites in Hokkaido and Saghalien." In *The Cretaceous System in the Japanese Islands*, 244–313.
- Měchová, L., Z. Vašíček, and V. Houša. 2010. "Early Cretaceous Ribbed Aptychi - a Proposal for a New Systematic Classification." *Bulletin Od Geosciences* 85 (2): 219–74. <https://doi.org/10.3140/bull.geosci.1162>.

- Meek, F. B. 1870. *A Preliminary List of Fossils, Collected by Dr. Hayden in Colorado, New Mexico and California, with Brief Descriptions of a Few of the New Species*. Vol. 11. American Philosophical Society.
- Mironenko, A. A. 2014. “Discovery of the Jaw Apparatus of the Upper Volgian Ammonite *Kachpurites Fulgens* (Craspeditidae).” *Paleontological Journal* 45: 580–86.
- Mironenko, A. A., and B. H. Komarov. 2019. “New Findings of Rhyncholites in the Middle and Upper Jurassic of Crimea (in Russian),” no. March. <https://doi.org/10.32454/0016-7762-2019-1-5-15>.
- Mironenko, A. A., and M. A. Rogov. 2018. “Ammonoid Lower Jaws of Rhynchaptichus Type from the Cretaceous of Crimea.” *Elsevier* 91: 350–61.
- Mortimore, R. N., C. J. Wood, and R. W. Gallois. 2001. *British Upper Cretaceous Stratigraphy. Joint Nature Conservation Committee Peterborough*.
- Münster, G. zu. 1842. “Beiträge Zu Petrifacten - Kunde.” *Ueber Einige Neue Fossile Schalenlose Cephalopoden Und Eine Neue Gattung Ringelwürmer*. 5: 95–99.
- Nagao, T. 1931. “Anaptychus and Aptychus Lately Acquired from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan.” *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido Imperial University. Ser. 4* 2: 215–22.
- Neumayr, M. 1875. “Die Ammoniten Der Kreide Und Die Systematik Der Ammonitiden.” *Zeitschrift Der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 27 (3): 854–892.
- Nixon, M. 1996. “Morphology of the Jaws and Radula in Ammonoids.” In *Ammonoid Paleobiology*, 13:23–42.
- Nowak, J. 1911. “Untersuchungen Über Die Cephalopoden Der Oberen Kreide in Polen. II.” In *Die Skaphiten*, 547–89. *Bulletin International de l' Académie des Sciences et des Lettres de Cracovie, B-Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles*.
- . 1913. “Untersuchungen Über Die Cephalopoden Der Oberen Kreide in Polen. III Teil.” *Bulletin International de l'Académie Des Sciences de Cracovie. Classe Des Sciences Mathéma-Tiques et Naturelles. Série B Sciences Naturelles*, 335–415.
- Owen, D. D. 1852. *Report of a Geological Survey of Wisconsin, Iowa, and Minnesota; and Incidentally of a Portion of Nebraska Territory. Made under Instructions from the United States Treasury Department*. Philadelphia: Lippincott, Grambo & Co.
- Parent, H., G. E. G. Westermann, and J. A. Chamberlain. 2014. “Ammonite Aptychi: Functions and Role in Propulsion.” *Geobios* 47 (1–2): 45–55. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2013.12.001>.
- Parkinson, J. 1811. *Organic Remains of a Former World. An Examination of the Mineralized Remains of the Vegetables and Animals of the Antediluvian World; Generally Termed Extraneous Fossils. Vol. 3*. London, Sherwood, Neely and Jones, etc.
- Pavlov, A.P. 1892. “Ammonites de Speeton et Leurs Rapports Avec Les Ammonites Des Autres Pays. In A. P. Pavlov & G. W. Lamplugh, *Argiles de Speeton et Leurs Équivalents*.” *Bulletin de La Société Imperiale Des Naturalistes de Moscou* 5 (3): 455–70.
- Petránek, J. 1993. *Malá Encyklopedie Geologie*.

- Pipík, R., and M. Chroustová. 2019. "Late Turonian Ostracod Assemblages Record a Shift from Mesotrophic to Oligotrophic He Mipelagic Deposits in the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic)." *Cretaceous Research* 104: 1–19. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.06.006>.
- Rafinesque, C.S. 1814. *Précis de Découvertes et Travaux Somiologiques de Mr. C.S. Rafinesque-Schmalz Entre 1800 et 1814*.
- Ravn, J. P. J. 1902. *Molluskerne i Danmarks Kridtaflejringer. Kongelige Danske Videnskabernes Selkskabs Skrifter*.
- Reuss, A. E. 1845. "Die Versteinerungen Der Böhmischen Kreideformation. Mit Abbildungen Der Neuen Oder Weniger Bekannten Arten." *E. Schweizerbart'sche Verlags-Buchhandlung Und Druckerei*, 58.
- Riccardi, A. C. 1983. *Scaphitids from the Upper Campanian-Lower Maastrichtian Bearpaw Formation of the Western Interior of Canada*. Canada. Geological Survey of Canada Buletin.
- Riegraf, W., and C. Schmitt-Riegraf. 1995. "Fossilum Catalogus 134. Mandibula Fossilum Ammonitorum et Nautilorum."
- . 1998. "Supplementum Ad Mandibula Fossiles Ammonitorum et Nautilorum (Rhyncholithi et Rhynchoteuthes, Excl. Aptychi et Anaptychi)." In *F. Westphal (Ed.), Fossilium Catalogus, I: Animalia 135*, 519.
- Roemer, F. A. 1841. *Die Versteinerungen Des Norddeutschen Kreidegebirges*.
- Rogov, A. M. 2004a. "Aptychi from the Volgian Stage of the Russian Platform." *Paleontological Journal* 38: 141–47.
- . 2004b. "Aptychy Středního a Svrchního Keloveje (Amonitů). (in Russian)." *Paleontological Journal* 1: 1–9.
- Rogov, A. M., and D. Gulyaev. 2003. "On the First Find of Aptychi in Representatives of the Subfamily Proplanulitinae Buckman (Perisphinctidae , Ammonitida)." *Paleontological Journal* 37: 45–48.
- Rogov, A. M., and M. A. Mironenko. 2014. "Aptychi of the Boreal and Subboreal Middle Jurassic - Early Cretaceous Ammonites: New Records and Review of Published Data 5 Th International Symposium Coleoid Cephalopods." *Paleontological Journal*, no. October. <https://doi.org/10.13140/2.1.3625.7284>.
- . 2015. "Patterns of the Evolution of Aptychi of Middle Jurassic to Early Cretaceous Boreal Ammonites." *Swiss Journal of Palaeontology* 135: 139–51. <https://doi.org/10.1007/s13358-015-0110-1>.
- Rüger, L. 1926. *Nautilus (Rhyncholithes) Tilli n. Sp., Ein Neuer Rhyncholith Aus Dem Pläner von Quedlinburg*. Centralblatt für Geologie und Paläontologie (B).
- Saunders, B. W., C. Spinosa, C. Teichert, and Richard. C. Banks. 1978. "The Jaw Apparatus of Recent Nautilus Its Paleontological Implications." *Palaeontology* 21 (1): 129–41.
- Schlüter, C. A. 1872. "Cephalopoden Der Oberen Deutschen Kreide." *Palaeontographica* 21: 1–24.
- . 1875. "Über Die Gattung Turrilites Und Die Verbreitung Ihrer Arten in Der Mittleren

- Kreide Deutschland. – Sitz-Ber. Niederrhein.” *Ges. Natur. Heilkd*, 27–31.
- . 1876. *Cephalopoden Der Oberen Deutschen Kreide*. Palaeontographica.
- Schweigert, G. 2000. “Über Den Aptychus Der Mitteljurassischen Ammonitengattung Kosmoceras.” *Neues Jahrbuch Für Geologie Und Palaontologie* 11: 698 – 704.
- Sharpe, D. 1857. “Description of the Fossil Remains of Mollusca Found in the Chalk of England. I, Cephalopoda.” *Palaeontographical Society Monographs*, 37 – 68.
- Shimansky, V. N. 1947. “To the Question of the Taxonomy of Rhyncholiths (in Russia).”
- . 1949. “The Systematic Position of Rhyncholiths (in Russia).”
- Shumard, B. F. 1860. “Description of New Cretaceous Fossils from Texas.” *Transactions of the Academy of Sciences of St. Louis* 1: 590–610.
- Siemiradzki J. 1891. *Fauna Kopalna Warstw Oksfordzkich i Kimerydzkich w Okręgu Krakowskim i Przyległych Częściach Królestwa Polskiego*. Pamiętnik Akademii Umiejętności w Krakowie.
- Skácelová, Z., M. Rejchrt, and B. Mlčoch. 2008. “Model Reliéfu Krystalinika v Podloží Sedimentů České Křídové Oblasti (Dlouhé Meze).” *Geoscience Research Reports for 2007*, 49–53.
- Spath, L. F. 1922. “On the Senonian Ammonite Fauna of Pondoland.” *Transactions of the Royal Society of South Africa* 10: 113–48.
- . 1925. “Ammonites and Aptychi. The Collection of Fossils and Rocks from Somaliland.” In *Monographs of the Geological Department of the Hunterian Museum Glasgow University*, 111–64.
- . 1931. “A Monograph of the Ammonoidea of the Gault.” *Monographs of the Paleontographical Society London* 8: 313–78.
- Steinmann, G. 1890. “Cephalopoda.” In *In: Steinmann G. & Döderlein L. in: Elemente Der Paläontologie.*, 344—475. Engelmann, Leipzig.
- Svobodová, A., J. Laurin, and D. Uličný. 2002. “Palynomorph Assemblages in a Hemipelagic Succession as Indicators of Transgressive-Regressive Cycles: Example from the Upper Turonian of the Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic.” In *Aspects of Cretaceous Stratigraphy and Palaeobiogeography.*, edited by M. Wagreich, 249–68.
- Tanabe, K. 1983. “The Jaw Apparatuses of Cretaceous Desmoceratid Ammonites.” *Palaeontology* 26 (3): 677–86.
- Tanabe, K., Y. Fukuda, and U. Lehmann. 1980. “Rhyncholites and Conchorynchs as Calcified Jaw Elements in Some Late Cretaceous Ammonites.” *Lethaia* 13: 157–68.
- Tanabe, K., I. Kruta, and N. H. Landman. 2015. “Ammonoid Buccal Mass and Jaw Apparatus.” *Topics in Geobiology* 43: 429–84. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-9630-9>.
- Tanabe, K., and N. H. Landman. 2002. “Morphological Diversity of the Jaws of Cretaceous Ammonoidea.” *Abhandlungen Der Geologischen Bundesanstalt* 57: 157–65.
- Tanabe, K., A. Misaki, N. H. Landman, and T. Kato. 2013. “The Jaw Apparatuses of Cretaceous Phylloceratina (Ammonoidea).” *Lethaia* 46: 399–408. <https://doi.org/10.1111/let.12017>.

- Tanabe, K., and Y. Shigeta. 2019. “Lower Jaws of Two Species of Menuites (Pachydiscidae , Ammonoidea) from the Middle Campanian (Upper Cretaceous) in the Soya Area, Northern Hokkaido , Japan.” *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series C (Geology and Paleontology)*., no. December.
- Teichert, C., B. Kummel, W. C. Sweet, H.B. Stenzel, W. M. Furnish, B. F. Glenister, H. K. Erben, R. C. Moore, and D. E. N. Zeller. 1964. *Treatise on Vertebrate Paleontology. Part K, Mollusca 3: Cephalopoda - General Features, Endoceratoidea - Actinoceratoidea, Nautiloidea, Bacritoidea*. The geological Society of America.
- Teichert, C., and T. Matsumoto. 2010. “The Ancestry of the Genus Nautilus.” In *Nautilus The Biology and Paleobiology of a Living Fossil, Reprint with Additions*, 25–32.
- Teichert, C., R.C. Moore, and D. E. Nodine-zeller. 1964. “Treatise on Invertebrate Paleontology. Part K.” *Geological Society of America and University of Kansas Press*, 467–484.
- Teichert, C., and C. Spinosa. 1971. “Cretaceous and Tertiary Rhyncholites from the Western Atlantic Ocean and from Mississippi.” *Paleontological Contributions - Paper 58*, 1–10.
- Till, A. 1906. “Die Cephalopodengebisse Aus Dem Schlesischen Neocom.” *Jahrbuch d. k. k. Geol. Reichsanstalt* 56 (1): 89–161.
- . 1907. *Die Fossilen Cephalopodengebisse*.
- . 1909. *Die Fossilen Cephalopodengebisse*.
- Trauth, W. F. 1927. “Aptychenstudien I. Über Die Aptychen Im Allgemeinen.” *Annalen Des Naturhistorischen Museums in Wien* 41: 171–259.
- . 1928. “Aptychenstudien. II. Die Aptychen Der Oberkreide.” *Annalen Des Naturhistorischen Museums in Wien* 42: 121–93.
- . 1930. “Aptychenstudien. III — V.” *Annalen Des Naturhistorischen Museums in Wien*, 329–411.
- Trauth, W. F. 1938. “Lamellaptychi Des Oberjura Und Der Unterkreide.” *Palaeontographica Abteilung A Band*, 115–229.
- Tsujita, C., N. L. Larson, K. Tanabe, and R. Flemming. 2006. “Jaws of Late Cretaceous Placenticeratid Ammonites: How Preservation Affects Jaws of Late Cretaceous Placenticeratid Ammonites: How Preservation Affects the Interpretation of Morphology.” *American Museum Novitates* 0082: 1–48. [https://doi.org/10.1206/0003-0082\(2006\)500](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2006)500).
- Uhličný, D., L. Špičáková, R. Grygar, M. Svobodová, S. Čech, and J. Laurin. 2009. “Palaeodrainage Systems at the Basal Unconformity of the Bohemian Cretaceous Basin: Roles of Inherited Fault Systems and Basement Lithology during the Onset of Basin Filling.” *Bulletin of Geosciences* 84: 577–610.
- Veselská Kočová, M., T. Kočí, and M. Souček. 2019. “New Occurrences of Palaeocorystid Crabs from the Upper Cretaceous Strata in the Czech Republic.”
- Waagen, W. 1869. *Die Formenreihe Des Ammonites Subradiatus*. München Oldenbourg.
- Wedekind, R. 1918. “Die Genera Der Palaeoammonoidea (Goniatiten). Mit Ausschluß Der Mimoceratidae, Glyphioceratidae Und Prolecanitidae.” *Palaeontographica* 62: 85–184.
- Weerth, O. 1884. “Die Fauna Des Neocomsandsteins Im Teutoburger Walde.”

Palaeontologische Abhandlungen, no. 2: 1–77.

- Wiese, F., M. Košťák, B. Ekrt, and M. Mazuch. 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 Thetys.” *Cretaceous Research* 25: 329–52. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2004.01.003>.
- Wilmsen, M., and E. Nagm. 2013. “Upper Cenomanian–Lower Turonian Ammonoids from the Saxonian Cretaceous (Lower Elbtal Group, Saxony, Germany).” *Bulletin of Geosciences* 88 (3), 647–74.
- Wright, C. W. 1979. “The Ammonites of the English Chalk Rock.” *Bulletin of the British Museum* 31: 281 – 332.
- Wright, C. W., and E. V. Wright. 1951. “A Survey of the Fossil Cephalopoda of the Chalk of Great Britain.” *Palaeontographical Society Monographs*, 40.
- Yabe, H. 1910. “Die Scaphiten Aus Der Oberkreide von Hokkaido:” *Paläontologie Österreich-Ungarns Und Des Orients* 23: 159–74.
- . 1927. “Cretaceous Stratigraphy of the Japanese Islands.” *Science Reports of the Tohoku Imperial University, Second Series (Geology)* 11: 27–100.
- Žitt, J., and O. Nekvasilová. 1989. “Paleontologicko-Geologická Charakteristika Navrhovaného CHPV Karlov (Kutná Hora).” *Bohemia Centralis* 18: 15–40.
- Zittel, von K., A. 1895. *Grundzüge Der Paläontologie*. R. Oldenbourg, Munich & Leipzig. München, Leipzig, Druck und Verlag von R. Oldenbourg.
- Zittel, von K., A. 1884. “Handbuch Der Palaontologie 1.” In *Cephaloda*, 329–522.