

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Geologie

Studijní obor: Geologie



Bc. Martina Aubrechtová

Taxonomické zařazení druhu *Bactroceras sandbergeri* (Barr., 1867) z českého ordoviku

Taxonomic position of the species *Bactroceras sandbergeri* (Barr., 1867) from the Czech Ordovician

Diplomová práce

Vedoucí závěrečné práce: doc. RNDr. Jaroslav Marek CSc.

Praha, 2012

Prohlášení:

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

V Praze 30. 7. 2012

Podpis:

OBSAH

Poděkování	4
Abstrakt	5
Abstract	6
Úvod.....	7
1.1. <i>Vývoj názorů na systematické postavení druhu <i>Bactroceras sandbergeri</i> (Barr., 1867).....</i>	8
2. Geologická a stratigrafická část	10
2.1. <i>Ordovický útvar</i>	10
2.2. <i>Pražská pánev</i>	13
2.2.1. <i>Ordovik pražské pánve</i>	15
2.2.2. <i>Ordovický vulkanismus</i>	21
3. Hlavonožci ordoviku pražské pánve	22
4. Materiál a metodika	27
4.1. <i>Základní morfologie schránek hlavonožců – použitá terminologie</i>	27
4.2. <i>Studovaný materiál</i>	32
4.3. <i>Metodické postupy</i>	35
5. Systematická část	36
ŘÁD: <i>ORTHO CERIDA Kuhn, 1940.....</i>	36
ČELEĎ: <i>BALTO CERATIDAE Kobayashi, 1935</i>	37
<i>Bactroceras sandbergeri</i> (Barrande, 1867)	39
<i>Bactroceras cf. sandbergeri</i> (Barrande, 1867)	46
<i>Bactroceras interpolatum</i> (Barrande, 1867)	47
6. DISKUZE.....	49
6.1. <i>Embryonální schránka</i>	49
6.2. <i>Svalové vtisky</i>	51
6.3. <i>Stavba sífonální trubice.....</i>	53
6.4. <i>Paleoekologie.....</i>	55
ZÁVĚR	58
SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	60
OBRAZOVÉ TABULE.....	68

PODĚKOVÁNÍ

Ráda bych poděkovala svému školiteli, doc. RNDr. J. Markovi, CSc., za všestrannou pomoc s psaním této práce, dále doc. RNDr. Kraftovi, CSc. za pomoc s formálními náležitostmi, za poskytnutí literatury a uvedení do problematiky ordovických uloženin a fauny. Velký dík patří rovněž i RNDr. Š. Mandovi, PhD., za korektury týkající morfologie, systematiky a evoluce hlavonožců, kontrolu grafické úpravy textu, formálních náležitostí a taktéž za poskytnutí obtížněji sehnatelné literatury.

Nemalou zásluhu na mojí diplomové práci rovněž mají a velký dík si zaslouží RNDr. V. Turek, CSc., který mi umožnil přístup do sbírek Národního muzea v Praze a RNDr. M. Valent, PhD., který mi velice pomohl při fotografování a úpravě fototabulí. Děkuji oběma rovněž za pomoc při studiu materiálu a určení fauny.

Vřele děkuji i doc. RNDr. O. Fatkovi, CSc. za četnou literaturu, rady s formálními náležitostmi a především za inspirující a přínosné diskuze. Děkuji RNDr. P. Budilovi, PhD. a Mgr. M. Polechové za zpřístupnění sbírek České geologické služby a za pomoc s fotografováním. Děkuji doc. RNDr. M. Merglovi, CSc. za pomoc s fotografováním v Muzeu dr. Bohuslava Horáka v Rokycanech.

V neposlední řadě děkuji celé svojí rodině, Mgr. J. Vodičkovi, svým přátelům a kolegům z Národního muzea v Praze za trpělivost, podporu a nezlomnou víru v mé schopnosti.

ABSTRAKT

Systematické postavení hlavonožce druhu *Bactroceras sandbergeri* (Barr., 1867) z ordoviku pražské pánve (Česká republika) bylo v minulosti často předmětem diskuzí a sporů. Druh byl nejprve řazen k rodu *Bactrites*, posléze pro něj byl definován samostatný, monotypický rod *Eobactrites*. V současnosti je druh kladen do rodu *Bactroceras* a společně s ním do čeledi Baltoceratidae, jejíž zástupci jsou pokládáni za nejstarší známé orthoceridy. Řád Orthocerida je jednou z nejúspěšnějších a nejdiversifikovanějších skupin paleozoických hlavonožců.

V rámci předkládané diplomové práce bylo detailně prostudováno zhruba sto exemplářů *Bactroceras sandbergeri* a byla provedena revize tohoto druhu. Pozornost byla věnována především znakům, které v původních popisech druhu chybí nebo které byly v minulosti opomíjeny. Především byly studovány svalové vtisky, stavba sifonální trubice a také protokoncha, která byla původně popsána jako druh *Tretoceras parvulum* Barrande, 1868. Se studovaným taxonem byl synonymizován druh *Orthoceras naufragum* Barrande, 1870. K rodu *Bactroceras* byl přiřazen druh *Orthoceras interpolatum* Barrande, 1870 z královodvorského souvrství.

Klíčová slova: Cephalopoda, ordovik, Česká republika, Barrandien

ABSTRACT

Taxonomic position of the cephalopod *Bactroceras sandbergeri* (Barr., 1867) from the Ordovician of the Prague Basin was subjected to wide discussions and disputes in the past. The species was first classified within the genus *Bactrites*. Later, a separate, monotypic genus *Eobactrites* was defined. At present, the species is assigned to the genus *Bactroceras*. It belongs to the family *Baltoceratidae*, the genera of which are supposed to represent the oldest orthoceridans. The order Orthocerida is one of the most successful and most diversified cephalopod groups of the Paleozoic Era.

In this thesis, a revision of *Bactroceras sandbergeri* has been made after a detailed study of about one hundred specimens. Attention was paid to those features, that are missing in the original species descriptions or that were neglected in the past. Special attention was paid mainly to muscle scars, structure of the siphuncle and morphology of the embryonic shell. The embryonic shell was originally described as *Tretoceras parvulum* Barrande, 1868. In addition, *Orthoceras naufragum* Barrande, 1870 was synonymized with the studied species and the species *Orthoceras interpolatum* Barrande, 1870 was assigned to the genus *Bactroceras*.

Key words: Cephalopoda, Ordovician, Czech Republic, Barrandian area

ÚVOD

Bactroceras sandbergeri (Barrande, 1867) se vyskytuje v klabavském a šáreckém souvrství ordoviku pražské pánve. Tento druh hlavonožce je v literatuře poměrně široce diskutován, ale na jeho systematické postavení dlouho neexistoval jednotný názor. Barrande (1867) a mnoho pozdějších autorů zařadilo druh k rodu *Bactrites*, zástupci skupiny, z níž se ve spodním devonu vyvinuli první amonoidi (Schindewolf 1932, Ruzhentsev 1962, Erben in Moore 1964, Holland 2003, Shevyrev 2006a, Kröger & Mapes 2007). Nejstarší nepochybní baktritidi však pocházejí ze spodního devonu. Středněordovický *Bactroceras sandbergeri* by tak byl nejstarším zástupcem této evolučně významné skupiny (Erben in Moore 1964, De Baets et al. 2012). Z důvodu velkého rozdílu mezi stratigrafickým výskytem *Bactroceras sandbergeri* a stratigrafickým výskytem prvních nepochybných zástupců baktritidů nemálo autorů vyslovilo nesouhlas s uvedeným systematickým zařazením studovaného taxonu. Druh byl začleněn do čeledi Baltoceratidae z řádu Ellesmerocerida (Flower & Kummel 1950, Sweet 1958, Ruzhentsev 1962, Flower 1964). Následně Dzik (1981, 1984), Evans (2005) a Kröger & Mapes (2007) zpochybnili samostatnost rodu *Eobactrites* Schindewolf, 1932 a synonymizovali jej s rodem *Bactroceras* Holm, 1898 (čeleď Baltoceratidae). V současnosti je rod *Bactroceras* s druhem *B. sandbergeri* a s celou čeledí Baltoceratidae označován za nejstarší známé zástupce řádu Orthocerida (Mutvei 2002a, 2002b; Evans 2005).

Kromě evolučního významu má druh *Bactroceras sandbergeri* i význam paleogeografický – kromě Českého masivu bylo několik jeho schránek nalezeno v Norsku a ve Velké Británii, což svědčí o propojení pražské pánve s Baltikou či Avalonií ve spodním a středním ordoviku (Havlíček et al. 1994, Marek 1999, Manda 2008, Fatka & Mergl 2009).

Cílem této diplomové práce je revize *Bactroceras sandbergeri* z českého ordoviku, shrnutí a diskuze názorů na systematické zařazení druhu a zhodnocení jeho paleogeografického a paleoekologického významu v průběhu první velké radiace hlavonožců v ordoviku.

1.1. Vývoj názorů na systematické postavení druhu *Bactroceras sandbergeri* (Barr., 1867)

Bactroceras sandbergeri byl poprvé popsán a vyobrazen Barrandem (1867) a klasifikován jako nejstarší známý zástupce rodu *Bactrites* Sandberger, 1843. Na základě okrajově položené síf. trubice, přítomnosti krátkých sífonálních oblin a úzkého, ventrálního laloku sutury řadil druh k čeledi Bactritidae taktéž Schindewolf (1932, 1933, 1934). Kvůli absenci bočních laloků sutury a odlišného tvaru přírůstkových vrásek ale autor pro druh stanovil nový, monotypický rod *Eobactrites*. Na rozdíl od Barranda (1867) Schindewolf (1933) popsal krátké sífonální oblínky s výrazněji vyvinutými spojovacími prstenci. Současně diskutoval morfologickou i evoluční spjitost mezi ordovickými orthoceridními hlavonožci s okrajovou sífonální trubicí (rod *Bactroceras*) s rodem *Eobactrites* a prvními, podle autora nepochybnými baktritoidy.

Mnozí pozdější autoři příslušnost studovaného taxonu ke skupině Bactritida zpochybnili. Flower & Kummel (1950) přiřadili rod *Eobactrites* k čeledi Baltoceratidae, která podle autorů náleží řádu Ellesmerocerida. Podobný názor zastává i Sweet (1958), který popsal 3 fragmenty jádra schránky druhu *Eobactrites sandbergeri* z lokalit Villa Victoria a Bygdøy Sjøbad poblíž Oslo v Norsku. Na fragmentech jsou podle něj kromě jiného patrné episeptální komorové uložení, krátké, orthochoanitické oblínky a cylindrické spojovací prstence. Sweet (1958) kladl rod *Eobactrites* do blízké příbuznosti s rody *Bactroceras* a *Baltoceras*.

K čeledi Baltoceratidae řadí *Eobactrites sandbergeri* i Ruzhencev (1962) a Flower (1964), kteří svá tvrzení podkládají především velkými rozdíly ve stratigrafickém rozsahu druhu a prvních jistých zástupců čeledi Bactritidae. Flower (1964) popisuje silné spojovací prstence, krátké sífonální oblínky a drobné episeptální uložení a vyzdvihuje význam těchto znaků pro odlišení od morfologicky podobného rodu *Bactroceras* (čeleď Baltoceratidae). Také zmiňuje další dva druhy podle něj k rodu *Eobactrites* náležející – *Clitendoceras? inopinatum* a *Orygoceras eburneolum*.

Erben (Erben in Moore 1964) přiřadil druh *Eobactrites sandbergeri* opět k baktritům. Nejpodobnější je podle autora rodu *Bactrites*, od kterého se odlišuje pouze kruhovitým průřezem, úzkým a hlubším ventrálním lalokem sutury a absencí dorzálního sedla přírůstkových linií. Furnish & Glenister (1964) zpochybnili Erbenovo zařazení a spíše se přiklonili k příbuznosti *Eobactrites sandbergeri* k čeledi Baltoceratidae.

Dzik (1981) jako první synonymizoval rod *Eobactrites* s rodem *Bactroceras* (čeleď Baltocerida, řád Ellesmerocerida). Později označil rody *Bactroceras* a *Bactrites* za příklad konvergence dvou blížeji nepříbuzných taxonů (1984). Autor také přiřadil studovanému druhu protokonchu popsanou jako *Tretoceras parvulum* Barrande, 1868.

Holland (2003) shrnul vývoj názorů na systematické zařazení a evoluční význam řádu Bactritida a nakonec přiřadil rod *Eobactrites* právě do této skupiny. Podobně se k tomuto taxonu staví ve své práci i Shevyrev (2006).

Ordovický původ řádu Bactritida diskutují i Kröger & Mapes (2007). Autoři zpochybnili především hlavní argument pro zařazení rodu *Eobactrites* k řádu Bactritida (cf. Schindewolf 1933) – přítomnost ventrálního laloku sutury. Tato struktura se podle nich zákonitě vytváří u všech hlavonožců s téměř okrajovou sifonální trubicí a nemá tudíž větší systematický význam. Rod *Eobactrites* podobně jako Dzik (1981, 1984) ztotožnili s rodem *Bactroceras* (čeleď Baltoceratidae). Tentýž názor zastával i Evans (2005), který stejně jako již dříve Mutvei (2002a, 2002b) přesunuje čeleď Baltoceratidae do řádu Orthocerida. Evans (2005) vyzdvihl výraznou morfologickou podobnost mezi druhem *Bactroceras sandbergeri* a ostatními druhy rodu *Bactroceras*. Popsal též 3 kusy náležející studovanému taxonu z lokalit Pontyfenni a Cefn-yr-Owen-Uchaf ve Walesu. Podle autora vznikají ventrální laloky sutury rozpoznatelné na studovaném taxonu tafonomicky a ne prohnutím septa nad téměř okrajově položenou sifonální trubicí. Zpochybnil také přítomnost komorových uloženin, které popsal Flower (1964) a s druhem *Bactroceras sandbergeri* stejně jako Dzik (1981) synonymizoval druh *Tretoceras parvulum*.

2. GEOLOGICKÁ A STRATIGRAFICKÁ ČÁST

2.1. Ordovický útvar

Ordovik je druhým útvarem paleozoika. Jeho název je odvozen od latinského označení Walesu (Ordovicia). Původně byly sledy ordovických hornin řazeny ke kambriu nebo k siluru. Poprvé byl ordovik jako samostatný útvar vymezen v roce 1879 Ch. Lapworthem, formálně byl však uznán až v roce 1960 na mezinárodním geologickém kongresu v Kodani (Bassett 1979). Spodní hranice ordoviku je definována prvním výskytem konodonta druhu *Iapetognathus fluctivagus* a fixována stratotypem na Green Point (Newfoundland, Kanada). Hranice se silurem je definována prvním výskytem graptolita *Parakidograptus acuminatus* na stratotypu Dob's Linn ve Skotsku (Chlupáč et al. 2002).

Ordovik je podle mezinárodního členění dělen na tři oddělení (spodní, střední, svrchní) a 7 stupňů (tremadoc, flo, daping, darriwil, sandby, katy, hiranant). Tradičně se však v Barrandienu používala regionálně platná oddělení (tremadok, arenig, oretan, dobrotiv, beroun, královodvor, kosov) (Havlíček & Marek 1973), protože tehdejší používané britské dělení (tremadoc, arenig, llarnvirn, llandeilo, caradoc, ashgill) bylo pro chladnovodní mediteránní oblast okraje Gondwany jen obtížně použitelné. Tradiční, české dělení ordoviku je však v této diplomové práci nadále používáno, protože většina citované literatury se o toto dělení opírá a korelace s globálně používanými stupni je dosud nepřesná a vedla by ke zkreslení.

GLOBÁLNÍ DĚLENÍ						REGIONÁLNÍ DĚLENÍ			
ÚTVAR	ODDĚL.	STUPNĚ	STAGE SLICES	TS	TU	STUPNĚ	SOUVRSTVÍ		
ORDOVÍK	SVRCHNÍ	HIRNANT	Hi2	6c	21	KOSOV	KOSOVSKÉ		
			Hi1						
		KATY	Ka4	6b	20	KRÁLODVOR	KRÁLODVORSKÉ		
				6a	19				
			Ka3	5d	18				
			Ka2					17	
			Ka1					5c	16
		SANDBY	Sa2	5b	15	BEROUN	BOHDALECKÉ ZAHOŘANSKÉ VINICKÉ LETENSKÉ LIBEŇSKÉ		
			Sa1	5a	14				
	STŘEDNÍ	DARRIWIL	Dw3	4c	13	DOBROTIV	DOBROTIVSKÉ		
			Dw2	4b	12	ORETAN	ŠÁRECKÉ		
			Dw1	4a	10				
		DAPING	Dp3	3b	9	ARENIG	KLABAVSKÉ		
			Dp2						
		FLO	Dp1	3a	8				
	Fi3		2c	7					
	Fi2		2b	6					
	Fi1		2a	5					
	TREMADOC	Tr3	1d	4	TREMADOC	MÍLINSKÉ TŘENICKÉ			
			1c						
Tr2		1b	3						
			2						
Tr1		1a	1						

Obr. 1: Mezinárodní a regionální dělení ordovíku (upraveno, podle Fatky 2011). Odděl. = oddělení. TS = time slices, TU = time units.

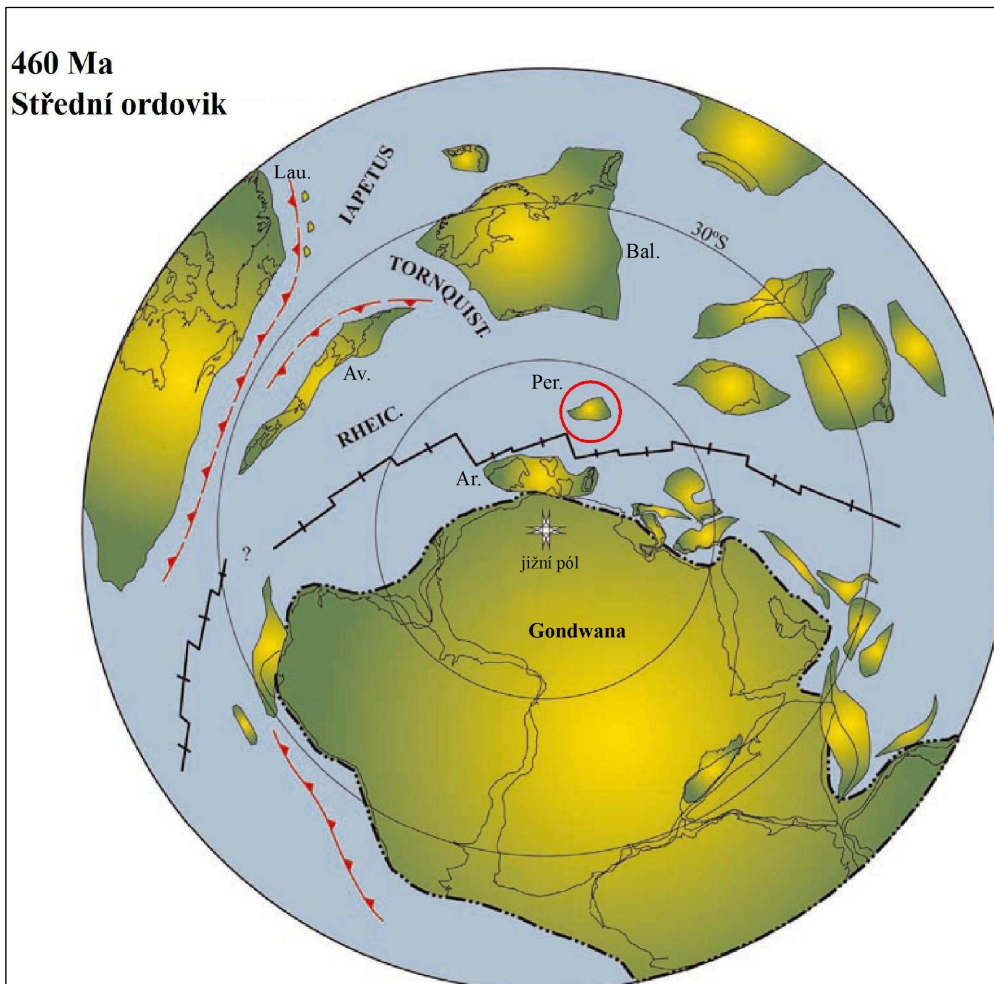
Jednou z nejvýznamnějších paleogeografických událostí ordovíku je otevírání nového oceánského prostoru, nazývaného Rheický oceán, mezi Avalonií a Gondwanou (Havlíček 1998). Avalonie se posouvala na sever směrem k Baltice. Svým pohybem uzavírala jižní větev

oceánu Iapetus, který se dále rozkládal směrem na východ a západně odděloval Baltiku od Laurentie ležící na rovníku (Chlupáč et al. 2002).

Gondwana se posouvala směrem na sever a zároveň se svou západní částí natáčela k rovníku. Společně s Gondwanou postupovaly z mírného klimatického pásu do nižších zeměpisných šířek podél jejího šelfu situované mikrobloky nazývané souhrnně peri-Gondwana. Součástí peri-Gondwany byla i Armorická skupina mikrobloků (ATA), jejíž součástí byly např. podle Taitové et al. (1994) a Stampfliho et al. (2002) i krustální segmenty později tvořící Český masiv.

Na základě studia druhového složení společenstev trilobitů a brachiopodů Havlíček et al. (1994) vyčlenili centrální část Českého masivu (tepelsko-barrandienská oblast) mimo ATA a definovali pro tyto oblasti samostatný mikrokontinent, který nazvali Perunika. Mikrokontinent Perunika se dle Cockse & Torsvika (2006) v nejspodnějším ordoviku oddělil od Gondwany a pohyboval se nezávisle na ostatních teránech napříč Rheickým oceánem směrem k Baltice. Na základě studia fosílií doplněného paleomagnetickými a litologickými daty shrnuli Fatka & Mergl (2009) vztahy Peruniky k ostatním částem peri-Gondwany v různých částech její historie.

460 Ma
Střední ordovik



Obr. 2: Paleogeografická situace ve středním ordoviku (upraveno, podle Cockse & Torsvika 2006). Ar. = Armorika, Av. = Avalonie, Bal. = Baltika, Lau. = Laurentie, Per. = Perunika, Rheic. = Rheický oceán, Tornquist. = Tornquistovo moře.

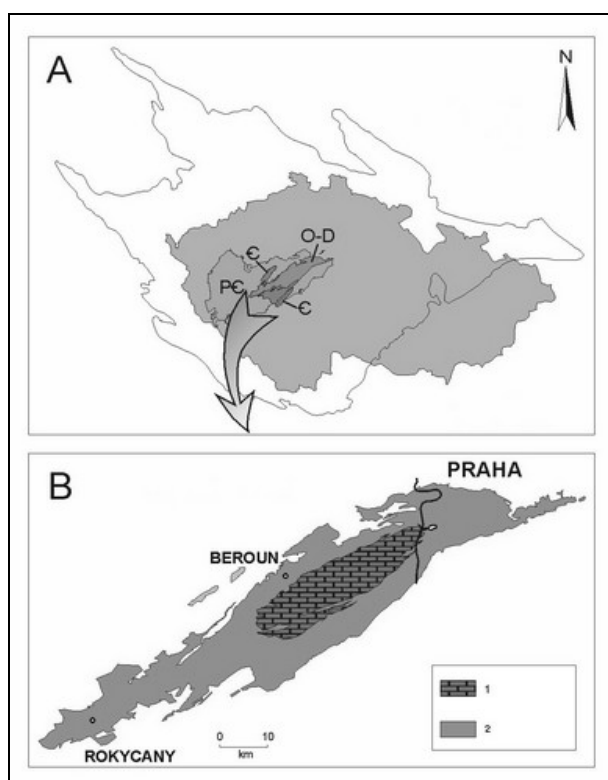
2.2. Pražská pánev

Hlavní výskyty ordovických hornin jsou v Českém masivu vázány na tepelsko-barrandienskou oblast, především na pražskou pánev.

Pražská pánev je úzká, linární, tektonicky založená struktura protažená ve směru severovýchod – jihozápad s nejhlubší částí a maximální mocností výplně ve své osní části (Havlíček 1981, 1982). Zachovaný relikt pánve se rozkládá mezi Starým Plzencem, Prahou a Brandýsem nad Labem a na severovýchodě její výplň pokračuje pod českou křídovou pánev. Šířka denudačního reliktu nepřekračuje 25 km, ačkoliv mořská záplava v některých časových obdobích zasáhla i oblasti od osy pánve vzdálenější (Havlíček 1981).

Výplň pražské pánve tvoří převážně klastické sedimenty doprovázené biogenními sedimenty a silicity, místy významné jsou produkty vulkanismu ukládané od spodního ordoviku (od

tremadoku) do středního devonu (do givetu, Havlíček 1998). Podloží sedimentů tvoří kadomsky zvrásněné a slabě metamorfované proterozoikum anebo většinou nemetamorfované kambrium. Sledy mladších hornin spočívají na tomto podloží po výrazném hiátu a s patrnou úhlovou diskordancí (Havlíček 1998, Chlupáč et al. 2002, Kachlík 2003). Sedimentace probíhala v prostředí riftové pánve za extenzního režimu. Extenzní režim doprovázel rifting mikrobloků peri-Gondwany směrem ke kontinentům, které ve svrchním siluru (přídolí) vytvořily Laurussii. Tektonický neklid měl za následek jak vznik nových, tak i oživení starších, kadomských a prevariských zlomů, vulkanickou aktivitu a rozpad pánve na mnoho podélných i příčných segmentů s různou rychlostí subsidence a vlastním faciálním vývojem (Havlíček 1981). Současnou stavbu složitého brachysynklinoria získaly sedimenty pražské pánve v průběhu variského vrásnění v centrální části Českého masivu počínající již ve středním devonu (Kachlík 2003).



Obr. 3: Pozice pražské pánve v českém masivu (upraveno, podle Fatky 1999). 1 – silur až devon, 2 – ordovik.

2.2.1. Ordovik pražské pánve

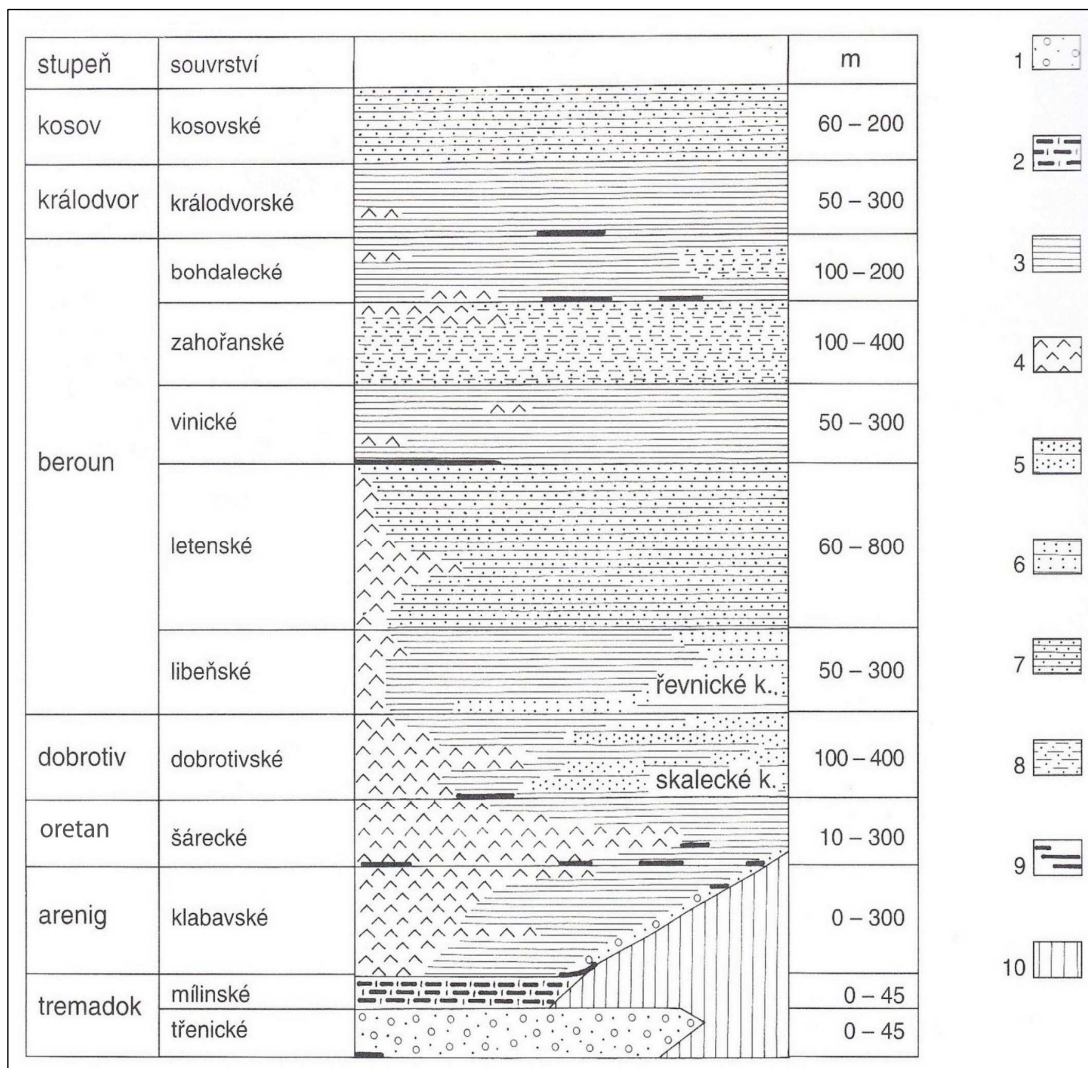
Ordovické uloženiny pražské pánve představují nemetamorfovaný a nepřerušovaný sled břidlic, prachovců a pískovců s hojně se vyskytujícími fosíliemi, který je doprovázen výraznými polohami vulkanických produktů, ferrolity, vzácněji silicity a čočkovitými tělesy karbonátů (viz. obr. 4).

V následujícím textu je největší důraz kladen na souvrství, ve kterých se vyskytuje studovaný druh hlavonožce.

Sedimentace v pražské pánvi začíná po hiátu na počátku tremadoku (třenické souvrství), kdy od severovýchodu proniklo do oblasti dnešních středních Čech mělké moře a dosáhlo až úrovně Holoubkova (Havlíček 1998). Centrální deprese pánve ještě nebyla založena, prostor měl podobu okrajového moře nebo zálivu (Havlíček 1998). Sedimentace probíhala v mělkovodním prostředí (Kukal 1963c), relativně hlubokovodnější facie se nacházejí pouze východně od Prahy (Havlíček 1982).

Ve svrchní části tremadoku moře krátkodobě ustupuje, pánev se stává užší a mělkí (mílinské souvrství). Prostředí má lagunární charakter a převládá v něm sedimentace silicitů (Havlíček 1982). Součástí sledů tremadoku mohou být i kyselé vulkanické horniny křivoklátsko-rokycanského a strašického komplexu, jejichž vulkanická aktivita přetrvává ještě ze svrchní části kambria (Havlíček 1981, Hroch et al. 2012).

Stupeň arenig začíná opětovnou transgresí a také prvními známkami tektonického neklidu, počínající segmentací pánve doprovázenou vulkanickou aktivitou (Havlíček 1998). Zakládá se také prudce se svažující, centrální deprese pánve (Havlíček 1981, 1982), přičemž oblasti maximální subsidence se přemísťují podél delší osy pánve směrem od západu na východ (Havlíček, 1981). Sedimentace v pražské pánvi se mění z mělkovodní na hlubokovodní, klastickou. Mělkovodní charakter bývá zachován u pobřežních facií (Havlíček 1998).



Obr. 4: Stratigrafické schéma ordoviku Barrandienu (upraveno, podle Havlíčka 1967 – 1992). 1 – slepenec, hrubozrné droby a pískovce, 2 – silicity, 3 – jílové břidlice a prachovce, 4 – vulkanity, 5 – 6 – světlé křemence a pískovce, 7 – střídání pískovců (ev. křemenců), drob a prachovců, 8 – převážně prachové břidlice a prachovce, 9 – sedimentární železné rudy, 10 – stratigrafický hiát, k – křemence. Korelace regionálního a mezinárodního dělení ordoviku viz. obr. 1.

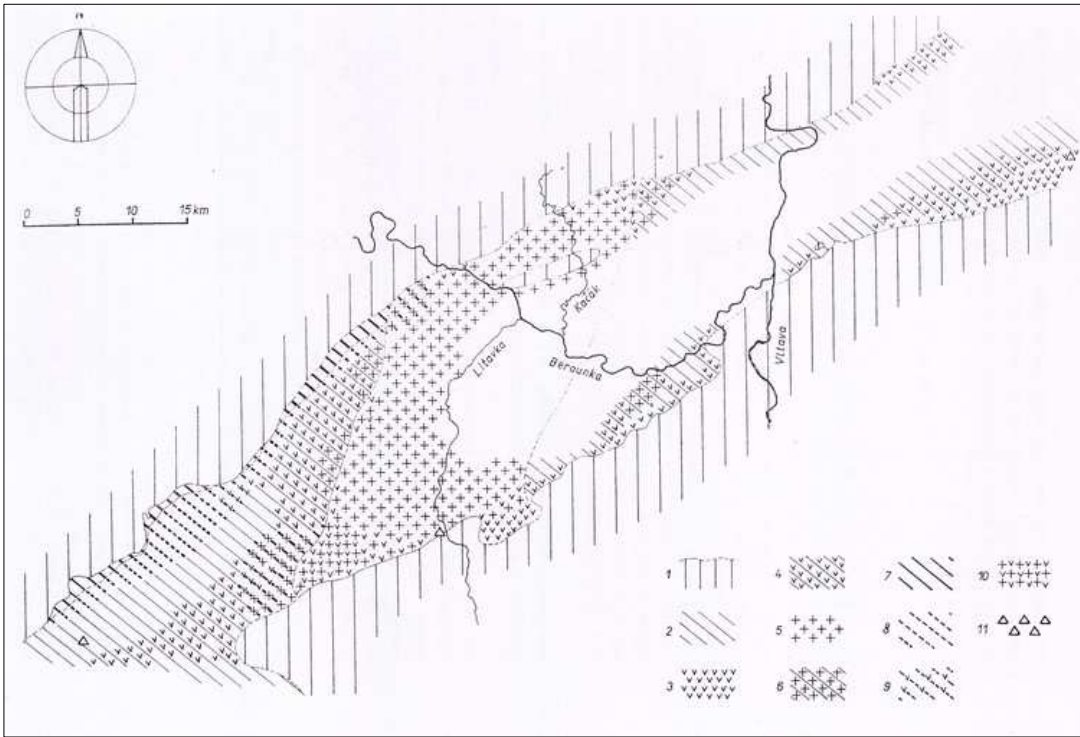
Nejrozšířenější litofacií klabavského souvrství jsou zelenošedé, jílovité eulomové břidlice vázané především na klesající osní depresi pánve. Druhově chudé bentické společenstvo pro tuto facii typické má hlubokovodní charakter. Havlíček (1982) jej označil jako společenstvo rafanoglossové, a to díky typické přítomnosti brachiopoda rodu *Rafanoglossa* a případně druhu *Paldiskites sulcatus*. Trilobiti jsou zastoupeni rody *Euloma* a *Symphysurus*. Nejčetnějšími skupinami této litofacie jsou ale graptoliti a linguliformní brachiopodi (Kraft & Kraft 2002), z mikrofosílií pak chitinozoa a akritarcha (např. *Arbusculidium filamentosum*, *Baltisphaeridium klabavense*).

Na počátku oretanu zasahuje celou Mediteránní oblast rozsáhlá transgrese, která je v pražské pánvi zvláště výrazněna vzrůstající rychlostí extenze a subsidence, a tedy i pokračujícím

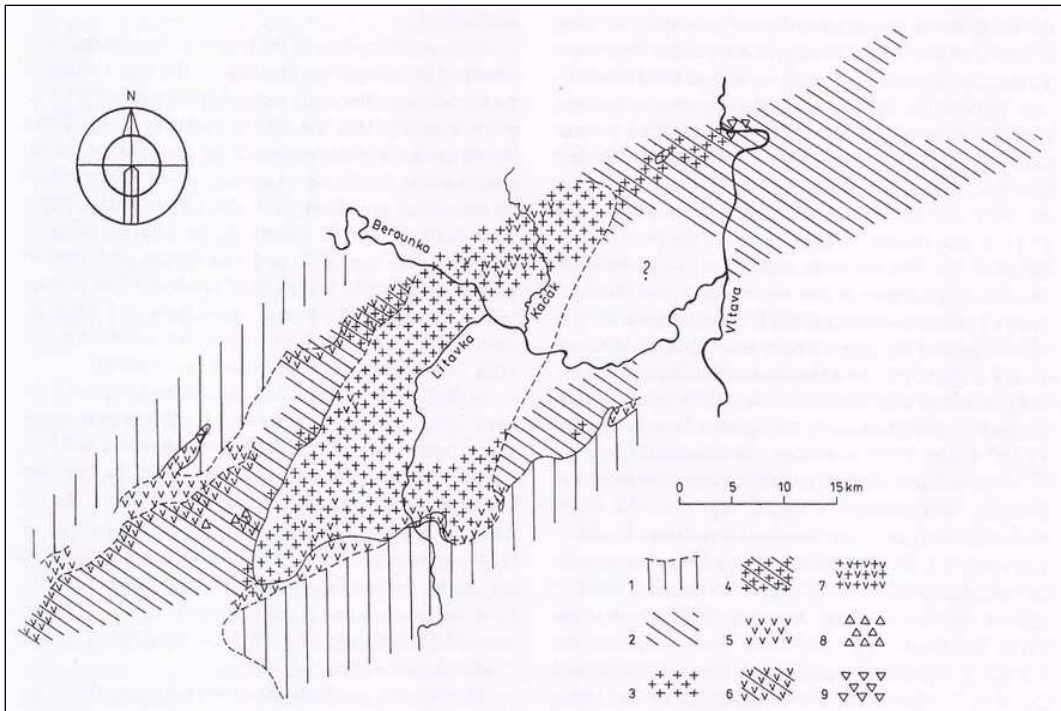
prohlubováním v osní části směrem od západu na východ (Havlíček 1982). Svého maxima dosahuje i s tektonickým neklidem související aktivita komárovského vulkanického centra (Chlupáč et al., 2002).

Hlavní litofacií šáreckého souvrství jsou šedé až černé jílovité břidlice vázané na hlubší části pánve. Typicky jsou s břidličnou facií spojeny křemité nodule („šárecké“ či „rokycanské kuličky“) často uzavírající bohatou faunu. Silicifikace nodulí však proběhla až sekundárně – původně měly nodule karbonátové složení. (Kukal 1962).

Společenstvo jílovitých břidlic (resp. křemitých nodulí) je Havlíčkem & Vaňkem (1990) charakterizováno především přítomností brachiopoda rodu *Euorthisina* a trilobita rodu *Placoparia*. Mezi další hojné brachiopody patří rod *Eodalmanella*. Vyskytuje se společně s mnohými trilobity (např. *Ectillaenus katzeri*, *Placoparia cambriensis*, *Colpocoryphe bohémica*, *Ormathops atavus*, *Pricyclopyge binodosa*, *Trinucleoides reussi*), konulářiemi, cystoidy (*Balanocystites*), karpoidy (*Mitrocystites*, *Mitrocystella*), infauními mlži (*Redonia*), ostrakody (*Conchoprimites*), plži (*Gamadiscus*, *Lesuerella*), hyolity (*Elegantilites*, *Pauxillites*) a hlavonožci (*Bathmoceras*, „*Endoceras*“, *Bactroceras*). Mezi zástupce pelagické fauny patří fylokaridi (*Caryocaris*), graptoliti (*Didymograptus*), chitinozoa a acritarcha (např. *Diacrodium normale*) (Havlíček, 1982). Relativně hojné jsou v nodulích šáreckého souvrství také ichnofosílie. Jedná se například o rody *Chondrites*, *Planolites*, *Rhizocorallium*, *Zoophycos* či *Paleophycus*, které jsou tradičně považovány za prvky hlubokovodní, cruzianové až zoophycové ichnofacie (Mikuláš 1991).



Obr. 5



Obr. 6

Obr. 5: Rozšíření litofacií klabavského souvrství (podle Havlíčka 1981). 1 – pevnina, 2 – šedé a zelenavé jílovité a prachové břidlice, 3 – červené prachovce a droby, 4 – střídání červených a zelenavých břidlic, 5 – komárovský vulkanický komplex, 6 – střídání bazaltových tufů a břidlic, 7 – přeplavené bazaltové tufy a tufity, 8 – jílové a prachové břidlice s přeplavenými tufity v nadloží, 9 – střídání přeplavených tufitů a červených a zelenavých břidlic, 10 – bazaltové tufy s přeplavenými tufity v nadloží, 11 – výskyt ryolitu u Sedlece a andezitu u Ohrazenic.

Obr. 6: Rozšíření litofacií šáreckého souvrství (Havlíček, 1981). 1 – pevnina, 2 – šedé až černé jílovité břidlice a prachovce, 3 – Komárovský vulkanický komplex, 4 – střídání bazaltových tufů a mandlovců s břidlicemi, 5 – ferrolity, 6 – střídání břidlic s ferrolity, 7 – ferrolity součástí vulkanického komplexu, 8 – izolované výskyty bazaltů, 9 – výskyty ryolitových těles.

Dobrotivské souvrství je vyvinuto ve dvou základních litofaciích. První facií jsou skalecké křemence, které vznikaly po regresi a typické jsou přítomností ichnorodu *Skolithos* (Mikuláš 1998, 1997). Druhou facií souvrství jsou dobrotivské břidlice, ve kterých se vyskytují nodule s faunou (Chlupáč et al. 2002), včetně ichnofosílií (Mikuláš 1991). Pelagická složka společenstev je od podložního šáreckého souvrství výrazně odlišná (Chlupáč et al. 1998).

Ve dvou základních litofaciích, břidličné a křemencové, je vyvinuto i nadložní libeňské souvrství. Libeňské břidlice jsou černé, vznikající v relativně hlubokovodních, anoxických podmínkách (Havlíček 1998). Obsahují velmi málo fosílií, což podle Havlíčka (1982) naznačuje, že v období ukládání libeňského souvrství dosáhla pražská pánev své maximální hloubky. Na fosílie bohatší jsou mělkovodní řevnické křemence (Chlupáč & Kukul 1988), jejichž fauna je reprezentována především trilobity, ramenonožci, konulářiemi a ichnofosíliemi skolithové ichnofacie (Havlíček 1998).

Nejmocnějším souvrstvím ordoviku je letenské souvrství, pro které je charakteristické rychlé střídání několik centimetrů až desítek centimetrů mocných vrstev hrubozrnějších a jemnozrnějších klastických sedimentů (Chlupáč & Kukul 1988). Fauna je v souvrství vázána především na pískovce a droby a je fragmentární. V centrální části pánve je méně častá (Havlíček 1982), sedimenty v této části pánve jsou však výrazně bioturbované (cruzianová ichnofacie, Chlupáč & Kukul 1988).

Počátek ukládání vinického souvrství je charakterizován eustatickým zdvihem mořské hladiny a následnou unifikací facií (Chlupáč & Kukul 1988, Chlupáč et al. 2002). V souvrství převažují černé jílovité břidlice (Kukul 1961, Havlíček 1982). Bentická fauna je tvořena mlži, plži a hyolity, popř. trilobity a brachiopody, z pelagické fauny jsou četnější trilobiti a graptoliti (Havlíček 1998).

V monotónních šedých a šedozelených, často intenzivně bioturbovaných (Mikuláš 1990) prachovcích zahořanského souvrství se typicky vyskytují vápnité, druhotně

limonitizované, konkrce (Chlupáč et al. 2002) s hojnou bentickou a vzácnější pelagickou faunou (Havlíček 1998, Havlíček 1982).

Bohdalecké souvrství bývá na bázi tvořeno oolitickými karbonáty s pyritem. Směrem do nadloží je možné rozlišit dvě litofacie (Havlíček 1982). „Polyteichová“ facie získala název podle treptostomátní mechovky rodu *Polyteichus* a je tvořena střídáním břidlic, prachovců, jemnozrnných pískovců a písčitých vápenců. Litologicky podobná souvrství vinickému je facie tmavých jílovitých břidlic a jílovců s rozptýleným pyritem (Havlíček 1998).

Horniny královského souvrství mají charakter zelošedých až šedých, často výrazně bioturovaných jílovitých až prachovitých břidlic (Štorch & Mergl 1989), především ve spodní a střední části souvrství s místy hojnými, druhotně limonitizovanými karbonátovými konkrce (Chlupáč et al. 2002). V nejvyšších částech královského souvrství je vyvinut horizont vápnitých břidlic, karbonátových jílovců až jílovitých vápenců, který je pro svůj charakteristický rozpad označován jako „perník“ (Marek 1952, Štorch & Mergl 1989, Mergl 2011a). Fauna nalézáná v této poloze je úlomkovitá, ale velmi hojná, představovaná hlavně trilobity, brachiopody, ostnokožci, ostrakody, hlavonožci a dalšími skupinami, například mechovkami (Mergl 2011a).

Nejmladším litostratigrafickou jednotkou ordoviku je kosovské souvrství, které odráží významnou událost globálního ochlazení, rozsáhlého zalednění Gondwany a následného poklesu hladiny světového oceánu. Na pelitické sedimenty královského souvrství ostře nasedají dvě vrstvy glacimarinních sedimentů, diamiktitů (Havlíček 1982, Štorch & Mergl 1989, Brenchley & Štorch 1989), s dropstony (Hladil 1991) oddělených od sebe vrstvou prachovitých a písčitých břidlic (Havlíček 1998). V nadloží diamiktitů se nachází sekvence zelenavých břidlic, výše nahrazená střídáním zelenošedých břidlic, drob a křemenných pískovců (Havlíček 1998). Tyto sedimenty jsou bohaté na ichnofosílie Mikulášem (1992) přiřazené ke cruzianové až nereitové ichnofacii. V nadloží této sekvence se nachází výrazné polohy pískovců a slepenců (Marek 1951). Nejvyšší část kosovského souvrství je reprezentována šedými až zelenými, bioturovanými jílovcí, místy obsahujícími karbonátové konkrce (Havlíček 1998).

Klimatické změny na hranici stupňů králov a kosov měly za následek nejen změny sedimentace, ale také změny ve společenstvech. Tzv. hiraniová fauna doprovázející sedimenty kosovského souvrství je zcela odlišná od fauny podložních jednotek (Havlíček 1998). Její prvky se poprvé objevují těsně nad vrstvou „perníku“, což značí počínající

ochlazování a eustatický pokles hladiny již na konci stupně králodvoru (Štorch & Mergl 1989, Mergl 2011a, 2011b). Hirnantiová fauna je charakteristicky vyvinuta ve svrchní části souvrství (Havlíček 1998, Kříž & Steinová 2009). Výrazně se tato fauna rozšiřuje především blízko hranice ordoviku se silurem, kdy se již začíná projevovat opětovná transgrese spojená s táním gondwanských ledovců (Štorch & Mergl 1989).

2.2.2. Ordovický vulkanismus

Sedimentaci v pražské pánvi doprovázel intenzivní submarinní bazický vulkanismus (Havlíček 1998). První známky nového, variského tektonomagmatického cyklu (Fiala 1971) byly zjištěny již v tremadoku (třenické souvrství), kdy se bazické vulkanity vyskytují společně s kyselými horninami náležejícími ještě křivoklátsko-rokycanskému a strašickému komplexu (Hroch et al. 2012, Fiala 1971).

Výrazněji se vulkanismus projevuje od počátku arenigu. Svého maxima dosahuje hlavně v oretanu (šárecké souvrství), ve svrchním ordoviku je pak vulkanismus nejintenzivnější ve stupni beroun (letenské souvrství). Aktivita byla soustředěna do komárovského komplexu a trvala až do králodvoru, kdy doznívá. Vulkanismus se znovu obnovuje až v siluru (llandovery, lithlavské souvrství), ale v jiných vulkanických centrech (Fiala 1971).

V souvrstvích ordoviku převládají pyroklastika nad výlevy. Horniny mají charakter bazaltů, trachybazaltů až trachyandezitů (Štorch 1998). Produkty vulkanismu jsou typicky doprovázené železnými rudami často s bohatou bentickou či pelagickou faunou (Havlíček 1998).

3. HLAVONOŽCI ORDOVIKU PRAŽSKÉ PÁNVE

Ordovické hlavonožce pražské pánve popsal poprvé Barrande (1865 – 1877). Později byly některé rody a druhy revidovány např. Schindewolfem (1932) či Prantlem (1952). Stratigrafické a faciální rozšíření jednotlivých taxonů ordovických hlavonožců uvádějí zejména Bouček (1924), Marek (1952), Röhlich (1957), Havlíček & Vaněk (1966), Kraft & Kraft (1990, 1993, 1994), Havlíček (1998) a Marek (1999).

Ze sledů ordoviku pražské pánve je známo zhruba 45 druhů hlavonožců (Marek 1999). Druhově nejpočetnější je řád Orthocerida (34 druhů), následovaný zástupci řádu Pseudorthocerida (3 druhy) a čeledí Endoceridae¹ (Evans 2005, 2012, 3 druhy). Méně druhově početné nebo pouze jedním druhem zastoupené jsou v ordoviku řády Ellesmeroceratida (1 druh), Actinocerida (Marek 1999, Evans 2012, Evans et al. v tisku, *Bulletin of Geosciences*, 1 druh), Oncocerida (1 druh), Tarphycerida (1 druh) a Lituitida (1 druh). U mnoha nerevidovaných taxonů je stále nutné používat kumulativní rodová jména, jako například „*Orthoceras*“ či „*Endoceras*“ (Marek 1999).

První hlavonožci se v pražské pánvi objevují ve středním ordoviku v klabavském souvrství (Kraft & Kraft 1994), jejich nálezy jsou ale zřídka a exempláře bývají většinou špatně zachované a úlomkovité (Marek 1999). To platí především ve střední části souvrství, kde obecně měkkýši chybí nebo jsou velmi vzácní (Kraft & Kraft 2002).

V klabavském souvrství se hlavonožci nalézají nejčastěji ve facii eulomových břidlic (Kraft & Kraft 2002). Typický baltický rod *Rhynorthoceras* (řád Lituitida) společně s rody *Bathmoceras* (řád Ellesmerocerida) a *Bactroceras* (řád Orthocerida) naznačují vztah faun pražské pánve a Baltiky v tomto období (Marek 1999). Nepříznivé zachování vedlo k tomu,

1 V tradičním pojetí (Ruzhentsev 1962, Teichert & Moore 1964) tvořili všichni endoceridní hlavonožci samostatnou podtřídu Endoceratoidea. Podtřída zahrnovala dva řády, Endocerida a Intejocerida. Flower (1976) upozornil na zásadní rozdíly ve stavbě sifonální trubice mezi oběma řády a řád Intejocerida zařadil k orthoceridním hlavonožcům. Evans (2012) pak řád Endocerida označil za polyfyletický a rozdělil jej na dvě skupiny. Zástupci řádu z českého ordoviku pražské pánve jsou kladeni do čeledi Endoceridae.

že řada fragmentů byla ponechána v otevřené nomenklatuře (Mergl 1978, Kraft & Kraft 1990, 1993, 1994; Marek 1999).

V šáreckém souvrství jsou společenstva hlavonožců nejdiversifikovanější v celém ordovickém útvaru (Marek 1999). Fosilní záznam dokládá přítomnost tří druhů čeledi Endoceratidae (*Vaginoceras novator*, *Cameroceras peregrinum*, „*Endoceras*“ *conquassatum*) a jednoho zástupce aktinoceridních hlavonožců. („*Orthoceras*“ *bonum*). Druh dle Marka (1999) náleží podtřídě Actinoceratoidea, Evans et al. (v tisku, *Bulletin of Geosciences*) ale druh společně s celou skupinou aktinoceridů řadí do řádu Pseudorthocerida. Dále se v šáreckém souvrství vyskytuje 1 druh řádu Ellesmeroceratida (*Bathmoceras complexum* = *Bathmoceras praeposterum*). Nejdiversifikovanější jsou zástupci řádů Pseudorthocerida a Orthocerida (včetně *Bactroceras sandbergeri* = *Tretoceras parvulum*) (Mergl 1978, Manda 2008). Druhové složení hlavonožců opět ukazuje na možnost výměny faun s Baltikou (Marek 1999), ačkoliv charakter bentické fauny (trilobiti, brachiopodi) vyšší míru podobnosti s touto oblastí nevykazuje (Havlíček et al. 1994).

Dobrotivské souvrství se od podložního šáreckého souvrství liší především složením fauny, a to platí i v případě fauny hlavonožcové (Manda 2008). Ta je druhově méně bohatá i méně početná a ztrácí svoji předešlou afinitu k Baltice (Marek 1999).

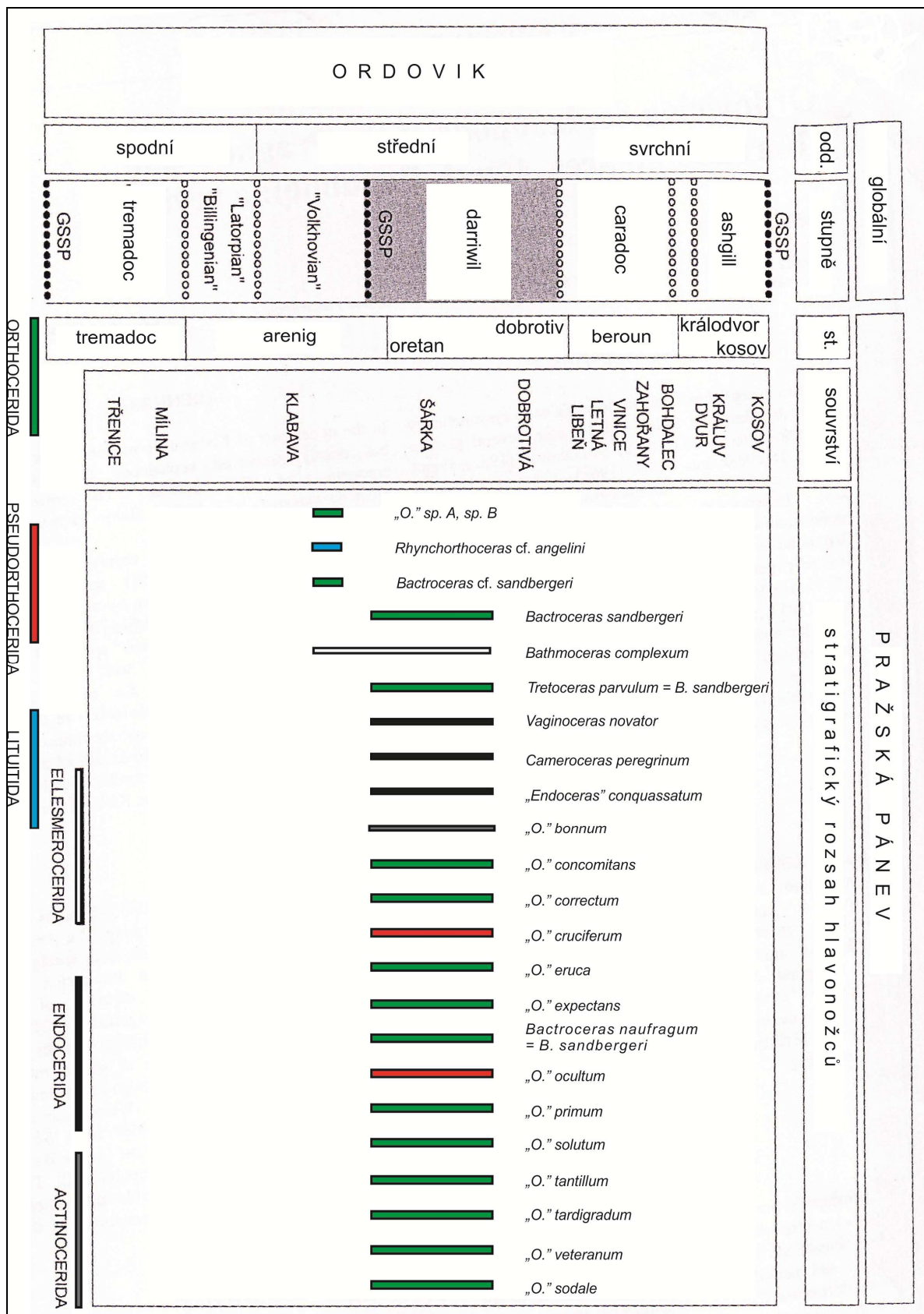
Hlavonožci se zde stejně jako v šáreckém souvrství nalézají v silicifikovaných nodulích a méně často v břidlicích (Manda 2008). Významný je první výskyt zástupce řádu Tarphycerida, druhu *Trocholites fugax*, nalezeného v pražské pánvi (Barrande 1865, Marek 1999, Vaněk 1999, Manda 2008). Tento druh je jediným baltickým prvkem hlavonožcových společenstev ve stupni dobrotiv v pražské pánvi (Manda 2008).

V souvrstvích stupně beroun se hlavonožci vyskytují jak v relativně hlubokovodních (Marek 1999), tak v mělkovodních klastických sedimentech a v železných rudách (Havlíček 1966). Celkem se jedná o deset druhů řádu Orthocerida (Barrande 1865 – 1874, Mergl 1978, Marek 1999). Charakter hlavonožcových společenstev je podobný v libeňském a letenském souvrství, na hranici letenského a vinického souvrství se, společně s ostatními složkami fauny mění a je podobná spíše fauně nadložních souvrství zahořanského a bohdaleckého (Havlíček & Vaněk 1966).

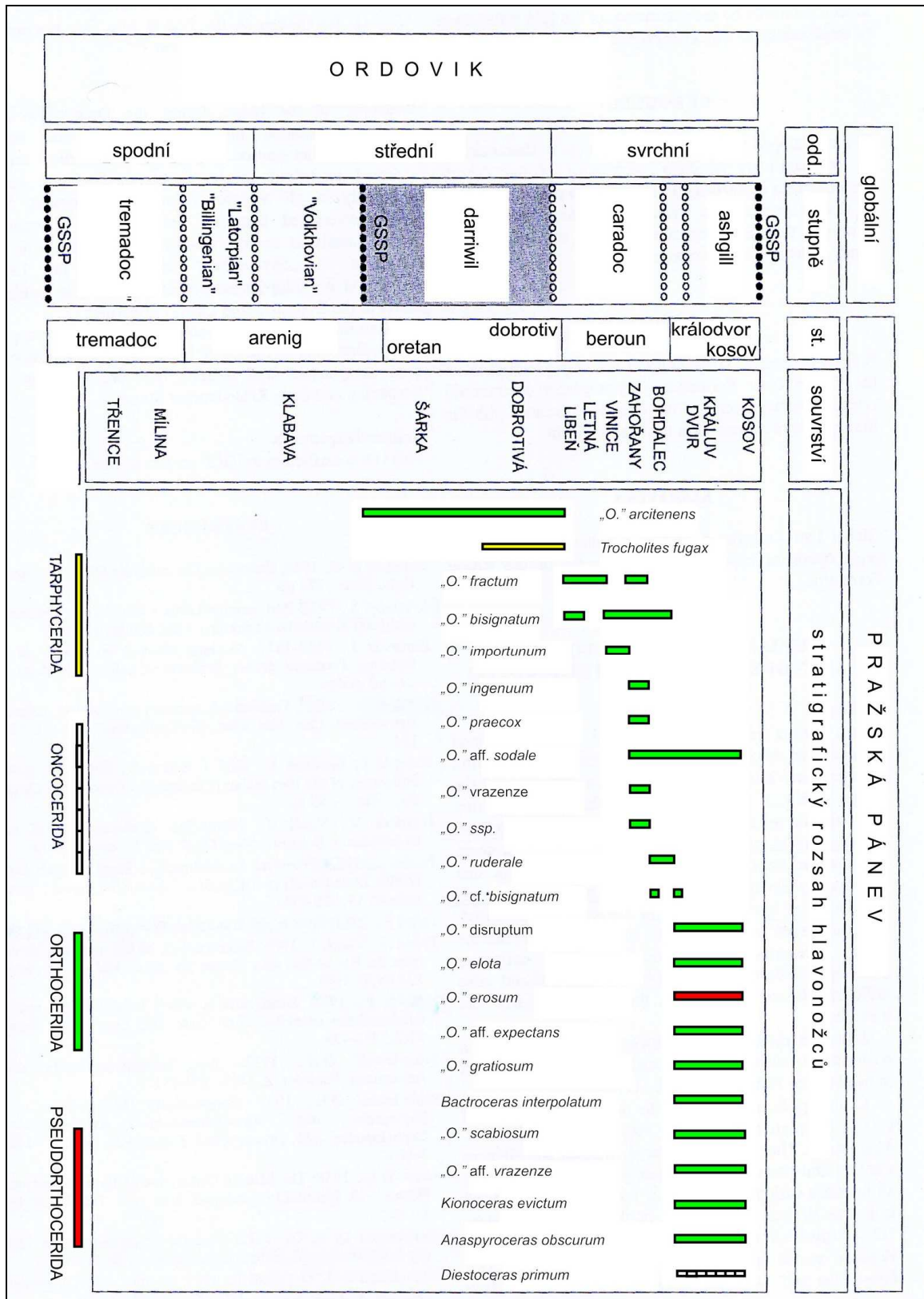
Společenstva hlavonožců v královském souvrství jsou vysoce diversifikovaná a bohatá, především ve vrstvě zvané „perník“ (Marek 1952). Nejpočetnější (11 druhů) je opět

řád Orthocerida (rod *Bactroceras*) a jedním druhem je zastoupený i řád Pseudorthocerida. Objevuje se též první zástupce řádu Oncocerida (nadtřída Nautiloidea) v pražské pánvi druhem *Diestoceras primum* (Barrande, 1865 – 1874, Marek 1999)

V kosovském souvrství se hlavonožci vlivem globálního ochlazení a zalednění (Marek 1999) téměř nevyskytují (Barrande 1865 – 1874), ale fragmenty jejich schránek byly nalezeny společně s hirmantiovou faunou (Marek 1951, Kříž & Steinová 2009).



Obr. 7a: Stratigrafický rozsah hlavonožců ordovíku pražské pánve (upraveno, podle Marka 1999).



Obr. 7b: Stratigrafický rozsah hlavonožců ordoviku pražské pánve – pokračování (upraveno, podle Marka 1999).

4. MATERIÁL A METODIKA

4.1. Základní morfologie schránek hlavonožců – použitá terminologie

Při popisu morfologie schránek hlavonožců je v diplomové práci používána česká terminologie podle Špinara (1960) a anglická terminologie podle Teicherta (1964), která je s následujícím textu uváděna kurzívou v závorce.

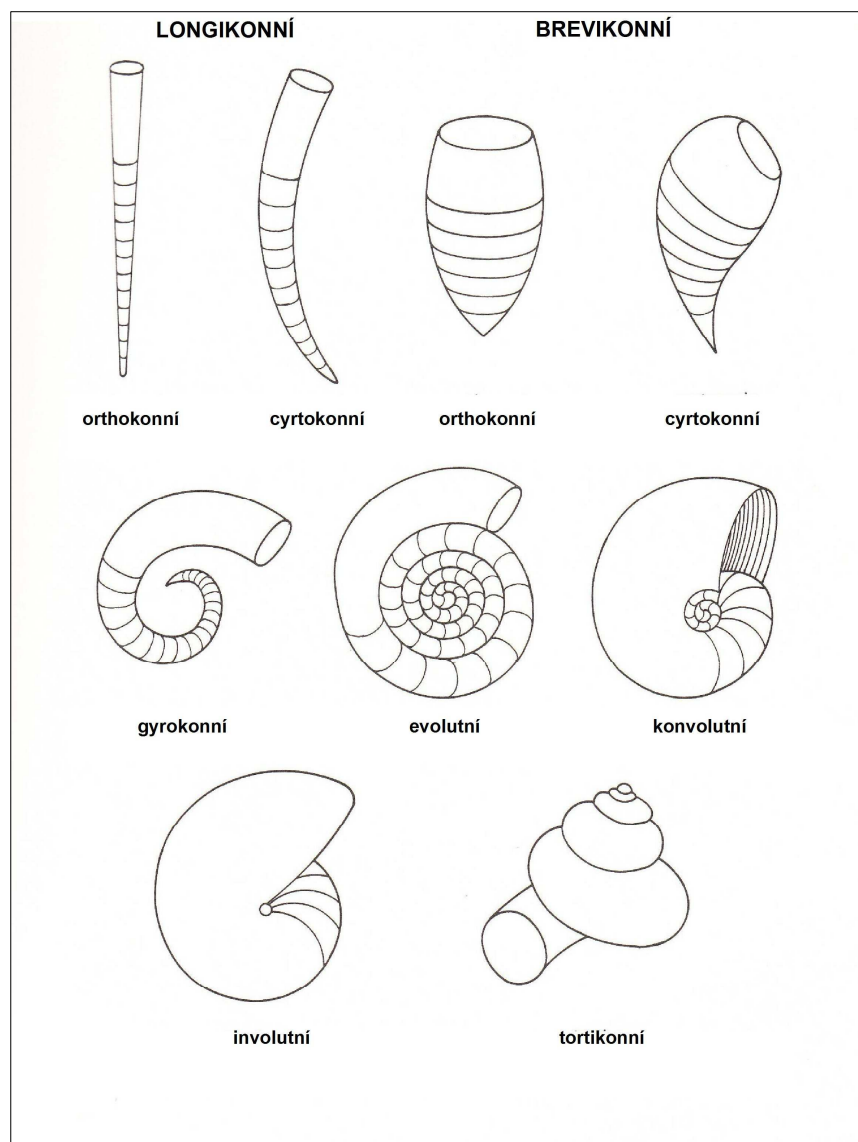
Všechny pevné, vápnité části vylučované pláštěm se nazývají **schránka** či **koncha** (*shell, conch*) (viz. obr. 11). Schránky mohou nabývat různých tvarů (viz. obr. 8).

Na rozdíl od Teicherta (1964), rozlišuje Špinar (1960) mezi částmi schránek (používá výraz „orthokonní“, „cyrtokonní“, atd.) a celými schránkami (používá termíny „orthocerakonní“, „cyrtocerakonní“, atd.). V diplomové práci je používána terminologie Teicherta (1964).

Úhel expanze schránky se nazývá **apikální úhel**.

Schránku lze rozdělit na **embryonální schránku** (*embryonic shell*) s **protokonchou** neboli **embryonální komorou** (*protoconch, initial camera*), **fragmokon** (*phragmocone*) a **obývací**, neboli **tělesnou komoru** (*living chamber, body chamber*). Protokoncha je nejapikálnější a nejstarší část schránky vznikající ve vajíčku. Fragmokon je část konchy rozdělená septy na jednotlivé **komory fragmokonu** (*gas chambers, camerae*). Obývací neboli tělesná komora je septy nerozdělená část schránky.

Přepážky rozdělující fragmokon na komory se nazývají **septa** (*septa*). Septa jsou perforována **septálním otvorem** (*septal foramina*), kterým prochází **sifonální trubice** se **sifonálním provazcem** čili **sifonem** (*sipho, siphuncular cord*). Sifonální trubice a sifon se dohromady nazývají **sifo** (*siphuncle*).

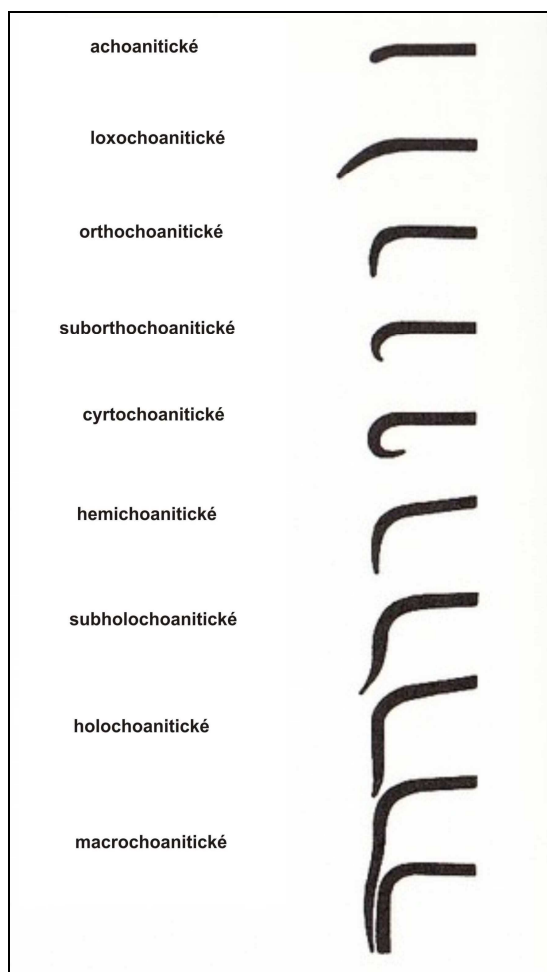


Obr. 8: Tvary schránek hlavonožců (upraveno, podle Teichert 1964).

Sifonální trubice se skládá ze **sifonálních oblin** (*septal necks*), které vznikají jako apikálně směřující výběžky septa a **spojovacích prstenců** (*connecting rings*), což jsou jemné struktury, které spojují vrchol oblín s nejbližším septálním otvorem. Dohromady se oblín a prstence nazývají **ektosifunkl** (*ectosiphuncle*). Vnitřní část sifunklu skládající se ze sifonu a všech vnitřních struktur se nazývá **endosifunkl** (*endosiphuncle*).

Septa jsou vylučována zadní částí těla živočicha a lze na nich rozlišit **volnou** (*free part*) a **stěnovou část** (*mural part*). Volná část tvoří dno a strop komory fragmokonu, stěnová část je uchycena zevnitř ke **stěně schránky** (*shell wall*). Linie, podél které se septum uchycuje ke stěně schránky se na **jádrech** (*internal molds*) jeví jako **šev** neboli **sutura** (*suture*). Sutury mohou být přímé nebo zvlněné. Zvlněné sutury vytvářejí apikálně **laloky**

(lobes) a adorálně **sedla** (*saddles*).



Obr. 9: Typy sifonálních oblín (upraveno, podle Teicherta 1964).

Uvnitř komor mohou být primárně či sekundárně přítomny **komorové uložení** (*cameral deposits*). Primární nebo sekundární uložení uvnitř sifonální trubice se nazývají **intrasifonální uložení** (*endosiphuncular deposits*).

Povrch schránek může být **hladký** (*smooth*) či s patrnými **přírůstkovými liniemi** neboli **vráskami** (*growth lines*). Přírůstkové linie kopírují tvar ústí a jeho zářezu pro hyponom, čímž vzniká **hyponomický sinus** (*hyponomic synus*). Dále mohou být na povrchu schránek přítomny další struktury, jako jsou **trny**, **hrbolky**, **žlábký** (*striae*), **hřebeny** (*lirae*), **podélné hřebeny** (*costae*), **prstence** (*annulation*) či **obústní lemy** (*apertural flanges*).

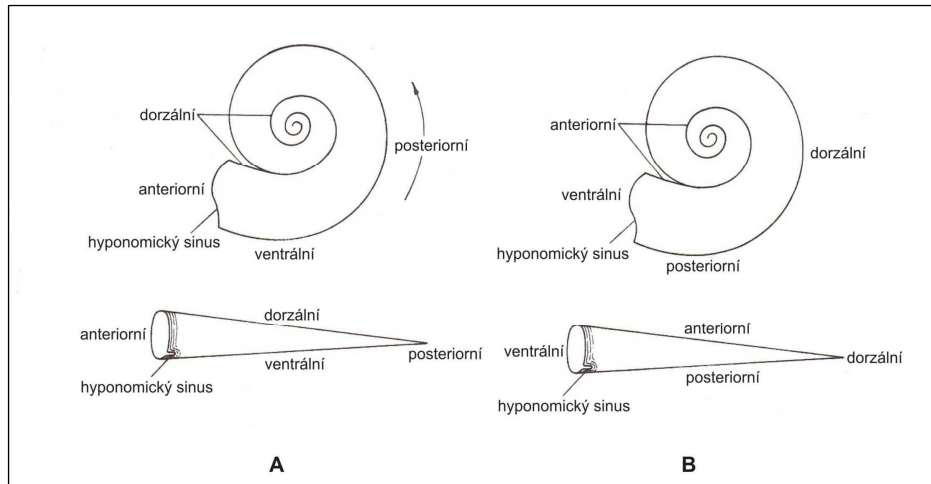
Vnitřní povrch schránky je většinou hladký. U některých skupin se vyskytují **schránkové brázdy** (*conchal furrow*) vznikající jako podélné žlábký na vnitřní straně stěny schránky a **dorzální brázdy** (*dorsal furrow*), které vznikají prohnutím dorzální strany stěnové

části septa.

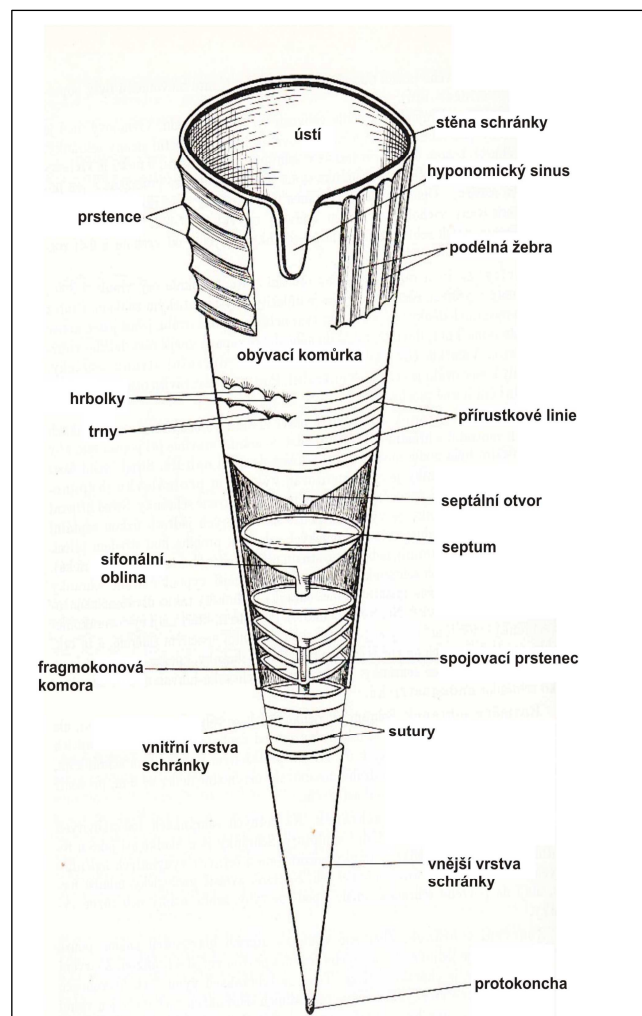
Okraj obývací komory tvoří **ústí** (*aperture*) a **obústí** (*peristome*). Ústí může být rovné, jednoduché nebo modifikované, zúžené. Tělo živočicha je v obývací komoře drženo svaly, retraktory, které se upínají na vnitřní stranu stěny schránky těsně před posledním septem a zanechávají na ní **svalové vtisky** (*muscle scars*). Vtisky jsou umístěny na **annulární elevaci**, která má tvar prstence. Retraktory jsou upnuty na rozšířenou část elevace, která může být vyvinuta po stranách schránky (*pleuromyarian*), na dorzální straně schránky (*dorzomyarian*), nebo na ventrální straně schránky (*ventromyarian*). Kromě retraktorů se na anulární elevaci upínají ještě další dva systémy svalů – svaly pláště a hyponomu (adorální okraj elevace) a svaly subepitheliální (apikální okraj elevace).

První komůrka, **protokoncha**, se také nazývá **inciální** nebo **embryonální** (*protoconch*, *embryonic shell*, *initial camera*). Součástí protokonchy je počáteční část sifunklu, tzv. **caecum** (*caecum*). Nejstarší část protokonchy patrná u některých skupin na jejím vrcholu se nazývá **cicatrix** (*cicatrix*). Protokoncha, případně několik prvních komor fragmokonu a obývací komora se vyvíjí již ve vajíčku. Dohromady se tato schránka nazývá **embryonální schránka**.

Orientace schránek hlavonožců je dvojitá – konvenční (obr. 10A) a biologická (obr. 10B). Biologická orientace je založena na předpokládané přirozené životní poloze původních forem hlavonožců (Flower 1939). Konvenčně používaná orientace této představě sice odporuje, ale je většinou používána, aby se předešlo nejasnostem, které by zavedení biologické orientace způsobilo. Srovnání obou přístupů je znázorněno na obr. 10.



Obr. 10: Orientace schránek hlavonožců (upraveno, podle Teicherta 1964). A – konvenční, B – biologická orientace.



Obr. 11: Schéma orthokonní schránky hlavonožce (upraveno, podle Špinara 1960).

4.2. Studovaný materiál

Studované exempláře jsou uloženy ve sbírkách Národního muzea v Praze (inv. č. začínající L), Muzea Dr. Bohuslava Horáka v Rokycanech (inv. č. začínající MBHR nebo bez specifického označení), České geologické služby v Praze (inv.č. začínající PP) a Přírodovědecké fakulty UK v Praze (inv. č. začínající CHMHZ).

Studování jedinci jsou většinou zachováni v silicifikovaných nodulích šáreckého souvrství, ve kterých nejsou stejně jako doprovodná fauna výrazněji deformováni. Jedinec L40994 z šáreckého souvrství je zachován v břidlici a taktéž není postižen stlačením či fragmentací. Na rozdíl od tohoto exempláře jsou kusy pocházející z břidlic klabavského souvrství deformovány velmi výrazně. Sekundárně jsou četné exempláře pokryty oxidy a hydroxidy železa. Doprovodná fauna je v nodulích se studovaným taxonem orientována náhodně a není vytříděna podle tvaru či velikosti.

Doprovodnou faunu tvoří jen omezený počet taxonů (viz. tab. 1). Nejčastěji se spolu se studovaným druhem vyskytují hyoliti a plži, četní jsou i rhynchonelliformní ramenonožci. Vzácněji se vyskytují trilobiti. V jednom případě byl rozpoznán rod *Plumulites* a taktéž v jednom případě stopy po přisedání neurčitelných organismů (obr. tab. 1F). Na většině exemplářů jsou zřetelné stopy po činnosti neznámých organismů popsané jako ichnorod *Arachnostega*. Zhruba v polovině nodulí se kromě studovaného hlavonožce druhu doprovodná fauna nevyskytuje.

K diplomové práci jsem využívala výhradně muzejní materiál. Z hlediska hodnocení asociací je nutné mít na zřeteli, že sběry jsou selektivní. V tab. 2 a obr. 12 jsou uvedeny lokality, ze kterých exempláře pocházejí.

	Doprovodná fauna
Brachiopoda	<i>Eodalmanella socialis</i>
	<i>Euorthisina moesta</i>
	<i>Orthis</i> sp.
Gastropoda	<i>Archinacella</i> sp.
	<i>Gamadiscus</i> sp.
	<i>Mourlonia</i> sp.
	<i>Sinuites</i> sp.
Hyolitha	<i>Bactrotheca</i> sp.

	<i>Elegantilites</i> sp.
	<i>Gompholites</i> sp.
	<i>Joachimlites</i> sp.
Trilobita	<i>Ectillaenus katzeri</i>
	<i>Asaphellus</i> sp.
	<i>Ormathops atavus</i>
Ostatní taxony	<i>Arachnostega</i> sp.

Tab. 1.: Fauna doprovázející druh *Bactroceras sandbergeri* v šáreckých „kuličkách“.

Schránky *Bactroceras sandbergeri* se nacházejí nejčastěji jako jádra, v podobě větších zbytků fragmokonů s několika komorami. Často jsou zachovány přírůstkové linie (na vnějších otiscích i v podobě skulpturních jader). Zhruba čtvrtinu celkového počtu studovaných kusů představují obývací komory. Protokoncha byla rozpoznána v jednom případě (L10331, obr. tab. 4E).

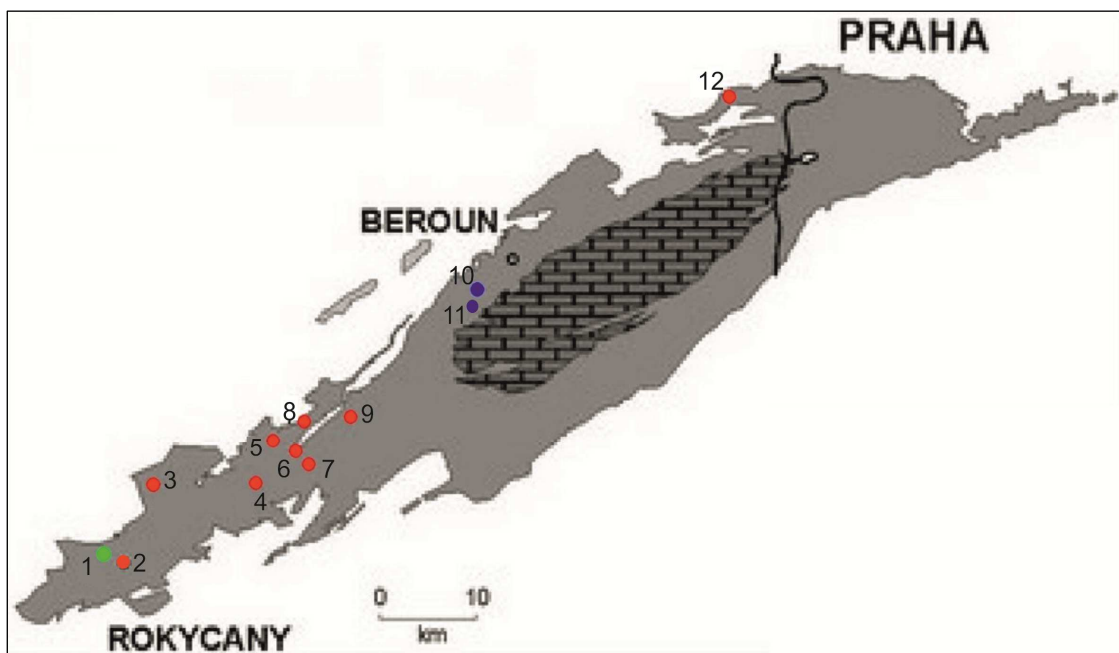
Velikost nodulí se pohybuje nejčastěji mezi dvěma až deseti centimetry, což jsou rozměry dostatečné pro zachování buď celých schránek, nebo podstatných částí schránek studovaného druhu.

Délka exemplářů z klabavských břidlic a královského souvrství nepřesahuje čtyři centimetry.

Lokalita	Počet kusů	Souvrství
Cekov	1	šárecké
Díly	5	šárecké
Kařízek	1	šárecké
Klabava (Starý hrad)	4	klabavské
Králův Dvůr	1	královské
Lejškov u Králova Dvora	1	královské
Mýto u Rokycan	5	šárecké
Osek u Rokycan	50	šárecké
Praha – Šárka	18	šárecké
Praha – Šárka (cihelna)	14	šárecké
Praha – Šárka (pole)	12	šárecké
Přílepy	1	šárecké

Rokycany	4	šárecké
Rokycany – Drahouš	1	šárecké
Úvaly	1	šárecké
Zbiroh (Pětidomky)	4	šárecké

Tab. 2.: Lokality s výskytem rodu *Bactroceras* v pražské pánvi.



Obr. 12: Lokality s výskytem rodu *Bactroceras* v pražské pánvi. 1 – Klabava (Starý hrad), 2 – Rokycany a Rokycany (Drahouš), 3 – Osek, 4 – Mýto u Rokycan, 5 – Cekov, 6 – Kařez, 7 – Kařízek, 8 – Zbiroh (Pětidomky), 9 – Újezd, 10 – Králův Dvůr, 11 – Lejškov u Málkova, 12 – Praha – Šárka. Kostkovaná šrafa – silur až devon, zelený bod – klabavské s., červené body – šárecké s., modré body – královské s. (upraveno, podle Fatky 1999).

4.3. Metodické postupy

Každý exemplář byl prostudován, změřen posuvným měřítkem a detailně popsán s použitím světelného mikroskopu Olympus SZX-12.

Při vypracovávání této diplomové práce byla největší pozornost věnována těm znakům, jejichž detailnější charakteristika v původních popisech studovaného hlavonožce druhu chybí a jejichž systematický význam byl dříve nedoceňován či opomíjen. Jedná se především o svalové vtisky, o stavbu sifonální trubice (její tvar, průměr, vzdálenost od stěny schránky, délka a tvar sifonálních oblín a spojovacích prstenců, vzájemné propojení obou struktur) a dále o tvar apikální části schránky, přítomnost cicatrix a tvar caeca. Kromě zmíněných znaků byly studovány také povrchové struktury a přírůstkové linie. U každého kusu byla změřena výška schránky a její průměr a, pokud to bylo možné, také vrcholový úhel. Dále byla změřena klenutost sept a výška komor, bylo studováno rozmístění sutur, jejich tvar a orientace. Zjišťována byla přítomnost intrasifonálních a kamerálních uloženin. Všechny zmíněné znaky byly porovnány pomocí popisů, fotografií a nákresů v dostupné literatuře s řádem Bactritida a jinými druhy rodu *Bactroceras*.

Pro pořízení fotodokumentace byla vhodná zhruba třetina všech studovaných exemplářů. Tyto exempláře byly proto poběleny chloridem amonným. Z několika kusů byly též vytvořeny latexové odlitky, které byly po pobělení taktéž vyfotografovány (fotoaparát Olympus DP72). Ze dvou exemplářů byly zhotoveny leštěné nábrusy.

Pro úpravu pořízených fotografií a tvorbu obrazových tabulí byly použity grafické programy Adobe Illustrator CS 11.0.0., CorelDRAW X4 a X6 a Adobe Photoshop CS6.

5. SYSTEMATICKÁ ČÁST

KMEN: MOLLUSCA Linné, 1758

TŘÍDA: CEPHALOPODA Cuvier, 1798

PODTRÍDA: ORTHOCERATOIDEA McCoy, 1844

ŘÁD: ORTHOCERIDA Kuhn, 1940

Diskuze: v pojetí Sweeta (1964) zahrnoval řád Orthocerida mnoho různých forem hlavonožců s orthokonní schránkou a centrální nebo subcentrální sifonální trubicí, kteří jsou v současnosti již řazeni do jiných řádů nadtřídy Orthocerozoidea. Barskov (1963) vyčlenil z řádu Orthocerida ty skupiny, které jsou typické cyrochoanitickými sifonálními oblinami a intrasifonálními uloženinami a vytvořil pro ně nový řád Pseudorthocerida. Systematické postavení a fylogenetické vztahy uvnitř řádu Orthocerida diskutoval také Zakharov (1996), který řád rozdělil na dvě skupiny podle stavby protokonchy. Engeser (1996) polyfylii řádu Orthocerida podpořil na základě studia embryonálního vývoje a stavby raduly. Kröger & Isakar (2006) omezili řád Orthocerida výhradně na orthokonní hlavonožce s malou, kulovitou protokonchou bez cicatrix a s malou, úzkou sifonální trubicí skládající se z achoanitických, suborthochoanitických nebo orthochoanitických sifonálních oblin a homogenních nebo mírně zesílených spojovacích prstenců. Kröger (2006) navíc zdůrazňuje slabě vyvinuté nebo chybějící intrasifonální uloženiny.

Za nejstarší zástupce řádu Orthocerida jsou považováni zástupci čeledi Baltoceratidae (např. Flower 1962, Hook & Flower 1976), kteří se poprvé objevují ve spodním ordoviku. Jedná se o rody *Annbactroceras* a *Bactroceras* ze svrchního tremadoku Montagne Noire ve Francii (Kröger & Evans 2011). Tito malí, orthokonní hlavonožci stáli na počátku první radiace orthoceridů, při které se hlavonožci začali šířit ze svých původních prostředí a obsazovat dosud neobydlené oblasti (Kröger & Landing 2007, 2008; Kröger & Yun-Bai

2009). Přizpůsobení novým prostředím bylo umožněno změnami morfologie schránek těchto hlavonožců. Většina hlavonožců nalézáná v hlubokovodních, pelagických sedimentech ordoviku mají spíše menší, orthokonní, longikonní schránky s relativně dlouhými komorami, velmi malým až středně velkým apikálním úhlem a úzkou, centrální nebo subcentrální sifonální trubicí. Kamerální a intrasifonální uložení nejsou přítomny nebo jsou omezeny pouze na apikální části fragmokonů (Kröger et al. 2009, Dzik 1984, Sweet in Moore 1964). Kalcifikovaná vnitřní vrstva spojovacích prstenců a tvar jejich sifonální trubice jim umožňovaly dobře měnit vztlak (Hewitt & Stait 1985, Mutvei 2002a, 2002b;). Podle Mutveie (2002a, 2002b) byly schránky díky stavbě spojovacích prstenců schopny vzdorovat i zvýšenému tlaku ve větších hloubkách, podle Krögera & Yun-Baie (2009) hrál roli také tvar sifonální trubice a hluboce konkávní tvar sept. Orthoceridní hlavonožci tak pravděpodobně žili jako vertikálně migrující živočichové, kteří byli pasivně unášeni mořskými proudy (Manda & Frýda 2010, Kröger et al. 2009, Mutvei 2002a, 2002b; Dzik 1984). Popsaný způsob života podporuje i poloha a velikost svalových vtisků (Kröger et al. 2005), popůrnými důkazy jsou velké paleogeografické rozšíření a velký stratigrafický rozsah skupiny (Kröger et al. 2009). Planktonní byla nejspíše také juvenilní stadia těchto hlavonožců, jak dokazují jejich malé, subsférické nebo kulovité protokonchy (např. Manda & Frýda 2010).

ČELEDĚ: BALTOCERATIDAE Kobayashi, 1935

Typový rod: *Cochlioceras* Eichwald, 1860, Ropsha, St. Petersburg, Rusko, spodní ordovik.

Diagnóza: longikonní, orthokonní schránky s úzkou až středně širokou, subventrálně položenou sifonální trubicí, téměř přímými suturami, dlouhými komorami, suborthochoanitickými nebo orthochoanitickými sifonálními oblinami a tenkými či zesílenými, homogenními spojovacími prstenci. Komorové a intrasifonální uložení mohou být přítomny. Protokoncha kulovitá bez zaškrvení, (Kröger et al. 2007).

Diskuze: původně byla čeleď řazena do řádu Ellesmeroceratida (Ruzhentsev 1962, Flower 1964, Furnish & Glenister 1964) a za její předky byla považována čeleď Ellesmeroceratidae (Flower 1964). Furnish & Glenister (1964) uvádějí, že čeleď Baltoceratidae je skupinou, ze

kteře se ve spodním ordoviku vyvinula první čeleď řádu Orthocerida nazývající se Troedssonellidae a také jedna ze skupin endoceridních hlavonožců.

Nový pohled na systematické zařazení čeledi Baltoceratidae přinesl Mutvei (2002a, 2002b), který prokázal, že struktura spojovacích prstenců a taktéž i související dorzální poloha svalových vtisků jednoznačně přiřazují čeleď k řádu Orthocerida. Kröger et al. (2007) zastávali stejný názor. Stavba spojovacích prstenců a kulovitá protokoncha bez cicatrix podle autorů jednoznačně přiřazuje čeleď k řádu Orthocerida.

Podle Evanse (2005) je zařazení čeledi Baltoceratidae na úrovni řádu problematické, protože v rámci čeledi lze zřetelně rozlišit alespoň dvě skupiny podle přítomnosti intrasifonálních a kamerálních uloženin (Flower 1964) a jednu z těchto skupin na další dvě podle typu spojovacích prstenců (Zhuravleva 1994). Kröger & Evans (2011) ale čeleď opět zařadili k řádu Orthocerida.

Nejstaršími známými zástupci čeledi Baltoceratidae jsou druhy *Annbactroceras martyi* Thoral, 1935, *Annbactroceras felinense* Kröger & Evans, 2011 a druh *Bactroceras mourguessi* Thoral, 1935 ze souvrství St. Chinian v Montagne Noire ve Francii (Kröger & Evans 2011). Stáří exemplářů je svrchní tremadok, což v pražské pánvi zhruba odpovídá bázi klabavského souvrství. Rody *Annbactroceras* a *Bactroceras* jsou současně nejstaršími zástupci podtřídy Orthoceroidea (Kröger & Evans 2011).

ROD: BACTROCERAS Holm, 1898

Typový druh: *Bactroceras avus* Holm, 1898, Öland, Västergötland, Švédsko.

Diagnóza: úzká, orthokonní schránka s přibližně kruhovitým průřezem, povrch schránky s přírustkovými liniemi, komory hluboké, sutury přímé a kolmé k ose schránky, sifonální trubice okrajová nebo téměř okrajová, tvoří 1/10 odpovídajícího průměru schránky, sifonální oblina orthochoanitické, spojovací prstence tenké, intrasifonální, ani kamerální uloženiny nezjištěny (podle Holma 1898 a Evanse 2005).

Emendovaná diagnóza: schránka ornamentovaná pouze přírustkovými liniemi, apikální úhel malý, 6 až 10°. Sifonální trubice ventrální, úzká, tvořící 1/10 až 1/20 odpovídajícího průměru

schránky, spojovací prstence tenké. Bez intrasifonálních a kamerálních uloženin.

Druhy: *Bactroceras angustisiphonatum* (Rüdiger, 1891), *Bactroceras avus* (Holm, 1898), *Bactroceras gossei* (Etheridge 1893), *Bactroceras huanghuaense* (Xu & Lai, 1987), *Bactroceras interpolatum* (Barrande, 1870), *Bactroceras mourguesi* (Thoral, 1935), *Bactroceras sandbergeri* (Barrande, 1867), *Bactroceras subventrum* (Lai, 1987), *Bactroceras xianlingbuense* (Zou, 1987), *Bactroceras zhejiangense* (Zou, 1987).

Diskuze: Evans (2005) diskutoval velkou morfologickou podobnost a obtížnou rozlišitelnost jednotlivých druhů rodu *Bactroceras* danou především tím, že druhy bývají popsány pouze podle několika nedokonale zachovaných exemplářů. Autor synonymizoval dříve samostatně popsané druhy *Bactroceras latisiphonatum* Glenister, 1952, *Bactroceras wilsoni* Flower, 1968, *Irianoceras antiquum* Kobayashi 1971, *Bactroceras jingshanlingense* Zhou, 1987 a *Bactroceras guichiense* Ying, 1989 s druhem *Bactroceras angustisiphonatum*. Evans (2005) také synonymizoval rody *Bactroceras* Holm, 1898 a *Eobactrites* Schindewolf, 1932 a diskutoval značnou podobnost druhů *Bactroceras sandbergeri* a *Bactroceras angustisiphonatum*.

***Bactroceras sandbergeri* (Barrande, 1867)**

- 1867 *Bactr. Sandbergeri* Barr. – Barrande, str. 49–50.
1868 *Bactr. Sandbergeri* (Barr.) – Barrande, pl. 245, obr. 9–21.
1868 *Tretoceras parvulum* Barr. – Barrande, pl. 247, obr. 26–28.
1870 *Bactrites Sandbergeri* (Barr.) – Barrande, pl. 413, obr. 10–14.
1870 *Orthoceras naufragum* Barr. – Barrande, pl. 415, obr. 6–8, 9–10.
1874 *Tretoceras parvulum* (Barr.) – Barrande, p. 801.
1898 *Bactrites sandbergeri* (Barr.) – Holm, p. 355–358.
1932 *Eobactrites sandbergeri* (Barr.) – Schindewolf, str. 173–174.
1933 *Eobactrites sandbergeri* (Barr.) – Schindewolf, str. 67–73, pl. 4, obr. 9a, 9b.
1934 *Eobactrites sandbergeri* (Barr.) – Schindewolf, str. 270–280, pl.
1950 *Eobactrites sandbergeri* – Flower & Kummel, str. 608.
1958 *Eobactrites sandbergeri* (Barrande) – Sweet, str. 28–30, pl. 2, obr. 1, 3, 5.
1960 *Eobactrites sandbergeri* (Barrande) – Špinar, str. 456.
1962 *Eobactrites sandbergeri* (Barrande) – Ruzhencev, p.75, obr. 38.

1964 *Eobacrites* – Furnish & Glenister in Moore R.C., K132.
1964 *Eobacrites* Schindewolf (= *Bacrites sandbergeri* Barrande, 1867) – Erben in Moore, K495, K501, obr. 358 (2a–b).
1964 *Eobacrites sandbergeri* (Barrande) – Flower, str. 107–108, obr. 37.
1965 *Eobacrites sandbergeri* (Barrande) – Špinar, str. 457, obr. VIII–158.
1981 *Bactroceras sandbergeri* (Barrande) – Dzik, str. 162.
1981 *Tretoceras parvulum* (Barrande) – Dzik, str. 162, obr. 1.
1984 *Bactroceras* (Holm) (= *Eobacrites* Schindewolf, 1932) – Dzik, str. 18.
1984 *Tretoceras parvulum* (Barrande) (= *Bacrites sandbergeri* Barrande, 1867) – Dzik, str. 18.
1985 *Eobacrites sandbergeri* – Hewitt & Stait, str. 230–231.
1999 *Eobacrites sandbergeri* (Barrande) – Marek, str. 413.
2003 *Eobacrites sandbergeri* (Barrande) – Holland, str. 370–371.
2005 *Tretoceras parvulum* (Barrande) – Evans, str. 30–32.
(partim) 2005 *Bactroceras sandbergeri* (Barrande) – Evans, str. 31–32, pl. 4, obr. 6, non pl. 3, obr. 19, pl. 4, obr. 1.
2006 *Eobacrites sandbergeri* (Barrande) – Shevyrev, str. 155
2007 *Bactroceras* Holm (= *Eobacrites* Schindewolf, 1932) – Kröger & Mapes, str. 320–321, obr. 4c.

Lektotyp (stanoven zde): exemplář vyobrazený Barrandem (1867: pl. 245, fig. 18), uložený v Národním muzeu v Praze pod označením L6584, zde vyobrazen na obr. tab. 3D.

Typová lokalita: Osek u Rokycan (původně v kolekci J. Barranda uváděn jako Wosek), střední Čechy.

Typový horizont: ordovik, oretan, darriwil, šárecké souvrství.

Materiál: protokoncha L10331, otisk vnějšího povrchu L40996, obývací komory L21005, L21006, L6580, L40993, L40998, L41007, L41008, L41010, L41012, L41014 – L41016, L41024, L41027, 1901, části fragmokonu L6576 – L6579, L6581 – L6585, L20993, L20994, L40988 – L40992, L40994, L40995, L40997, L40999, L41000 – L41006, L41009, L41011, L41013, L41017 – L41023, L41025, L41026, L41309, 1939, 1951, 1963, 1964, 1972, 1975, 1979, 1981, 1983, 1988, 1993, 5515, 5825, 9535, 13239, 15521, 17825, 20333, CHMHZ–OR–0001, části fragmokonu a obývacích komor PP545–PP547, PP595.

V Národním muzeu v Praze bylo k dispozici přibližně 80 exemplářů. Z tohoto počtu

představovalo 40 větší či menší úlomky fragmokonu, 14 exempláři byly zastoupeny obývací komory a po jednom exempláři byl přítomen otisk povrchu a protokoncha. Ostatní exempláře nebyly z důvodu špatného zachování ke studiu použity. V Muzeu Bohuslava Horáka v Rokycanech bylo pod studovaných druhem hlavonožce evidováno celkem 19 exemplářů, z toho se v 1 případě jednalo o obývací komoru, v ostatních případech o části fragmokonu. Na České geologické službě bylo uloženo 9 částí fragmokonů a obývacích komor. Ve sbírkách Chlupáčova muzea historie Země (PřF UK) byla studována jedna, dobře zachovaná část fragmokonu s několika komorami.

Diagnóza: schránka úzká, s apikálním úhlem menším než 8° . Průřez je kruhovitý. Komory vysoké, svojí výškou odpovídají polovině průměru schránky. Septa hluboká, konkávnost více než jedna polovina výšky komory. Sutury přímé a kolmé k ose schránky, kromě ventrální strany schránky, kde vytvářejí hluboký, zcela rovný lalok tvaru písmene V. Sifonální trubice okrajová, válcovitá až mírně v jednotlivých komorách rozšířená, svým průměrem odpovídající jedné osmině až jedné desetíně průměru schránky. Sifonální oblity orthochoanitické a spojovací prstence cylindrické (podle Barranda 1865 – 1874 a Sweeta 1958).

Emendovaná diagnóza: kulovitá protokoncha bez zaškrcení a bez cicatrix, přímá, septa přímá, kolmá k ose schránky, velmi úzká, ventrálně položená sifonální trubice průměrem tvořící $1/10$ až $1/20$ průměru schránky, mírně se rozšiřující uvnitř komor fragmokonu, intrasifonální a kamerální uložení nepřítomny.

Popis: schránka je úzká, orthokonní, longikonní, maximální změřený průměr je 24 mm, tvar průřezu je kruhový. Největší zachovaná délka schránky dosahuje 71 mm. Apikální úhel se pohybuje mezi $5-6^\circ$. Celková délka schránky odhadnutá na základě exempláře s největším průměrem je 440 mm.

Na povrchu schránky jsou patrné pouze jemné přírůstkové linie. Počet linií na 1 mm délky je 7. Linie jsou přímé, orientované kolmo k ose schránky, na ventrální straně vytvářejí nezřetelný, až velmi mělký lalok.

Obývací komora tvoří $1/7$ výšky celé schránky a dvojnásobek jejího průměru. Ústí je jednoduché, rovné, nemodifikované, hyponomický sinus je velmi mělký. Svalové vtisky jsou patrné na bázi obývací komory a nacházejí se na její dorzální straně. Anulární elevace je

tvořena adorálním a apikálním hřbetem, které jsou relativně výrazně prohnuty směrem k ústí. Na ventrální straně schránky oba hřbety sledují okraj sutury a prohnuty nejsou.

Protokoncha je malá, kulovitá, bez zaškrcení a cicatrix, nenese stopy ornamentace, caecum je cylindrické. Výška prvních komor se rovná jedné polovině odpovídajícího průměru schránky.

Vzdálenost sutur u dospělců odpovídá jedné třetině průměru schránky, u gerontických jedinců je rovná jedné čtvrtině průměrů schránky těchto exemplářů. Sutura jsou přímé, kolmé k ose schránky, na ventrální straně vytvářejí ventrální lalok zasahující až do dvou třetin výšky komory. Nad suturami jsou na většině kusů patrné nízké hřbety zasahující až do jedné třetiny výšky komory.

Na jádrech lze rozlišit schránkovou brázdu a na některých jedincích jsou patrné jemné, přímé vrásky na komorách fragmokonu orientované kolmo na sutury.

Kamerální uloženiiny nepřítomny. Volné části sept mají tvar povrchu koule a jsou hluboce konkávní (zasahují až do jedné poloviny následující komory). Výšku stěnové části sept nebylo možné s jistotou určit.

Sifonální trubice je ventrální, přímá, velmi úzká a mírně se uvnitř komor fragmokonu rozšiřuje. Svým průměrem tvoří jednu desetinu odpovídajícího průměru schránky u juvenilních jedinců a až jednu dvacetinu odpovídajícího průměru schránky u dospělců a gerontických stadií. Tvar průřezu sifonální trubice je kruhovitý nebo laterálně zploštělý. Intrasifonální uloženiiny nezjištěny.

Sifonální oblíny jsou orthochoanitické až hemichoanitické a v jednotlivých komorách jsou stěně schránky blíže, než zbylá část trubice tvořená spojovacím prstencem. Vzdálenost oblín od stěny schránky se v průběhu ontogeneze nemění.

Spojovací prstence jsou jednoduché, tenkostěnné, cylindrické. Vzájemně na sebe navazují v místě, kde končí sifonální oblíny. Ultrastrukturu spojovacích prstenců nelze studovat. Síla stěn spojovacího prstence u protokonchy tvoří jednu třetinu průměru trubice, u dospělců tvoří jednu šestinu.

Inv. č.	Zachovaná délka fragmokonu (mm)	Max. průměr (mm)	Počet komor / průměr	Průměr síf. trubice / průměr schránky	Výška obýv. komory / průměr schránky
L10331	4	2	2	1/5	bez OK
L20993	63	16	3		bez OK
L20994	10	4,5	1,5	1/11	bez OK
L40988	39	12	2		bez OK
L40989	24	11	4		bez OK
L40990	18	14	3	1/8	bez OK
L40991	15	22		1/14	bez OK
L40992	19	26		1/12	bez OK
L40993	23	14	OK	1/11	1/2
L40994	52	17			bez OK
L40995	13	12	2		bez OK
L40997	6	5	2	1/7	bez OK
L40998	19	25			bez OK
L40999	40	24	3	1/10	bez OK
L41000	24	13	2	1/17	bez OK
L41001	71	23	4		bez OK
L41002	59	20	2,5	1/14	bez OK
L41003	50	18	3	1/14	bez OK
L41004	33	20	3		bez OK
L41005	29	19	3	1/12	bez OK
L41006	36	18	3	1/14	bez OK
L41007	21	12	OK		3/2
L41008	33	25	3		bez OK
L41009	8	8			bez OK
L41010	23	10	OK		1/2
L41011	30	21	3	1/11	bez OK
L41012	19	4	OK		1/5
L41013	30	10	2		bez OK
L41015	22	14	OK	1/15	1/2
L41016	11	15			bez OK
L41017	54	16	2		bez OK
L41018	25	22	4		bez OK
L41019	24	11	2		bez OK
L41020	16	8	2		bez OK

L41021	18	20			bez OK
L41022	25	9	2		bez OK
L41023	20	12	2		bez OK
L41024	21	15			bez OK
L41026	62	15	4		bez OK
L41027	31	14	OK		1/2
L6576	29	16	3		bez OK
L6577	47	12	2	1/11	bez OK
L6578	56	14	3		bez OK
L6579	30	27	3	1/13	bez OK
L6580	38	23	OK		1/2
L6581	22	8	2	1/11	bez OK
L6582	34	16	2	1/15	bez OK
L6583	65	17	4	1/19	bez OK
L6584	21	10	2	1/16	bez OK
L6585	40	20	5		bez OK
1951	38	22		1/20	1/2
1975	34	20	3	1/13	bez OK
1981	20	4	1,5	1/7	bez OK
9535	14	9	2	1/15	bez OK
17825	35	25	3	1/20	bez OK
451: PP546a	20	15	1,5	1/9	bez OK
451: PP 546b	30	15			1/2
451: PP 546c	25	18	2	1/14	bez OK
CHMHZ- OR-0001	33	13	2	1/18	bez OK

Tab. 3: Rozměry exemplářů *Bactrocera sandbergeri*. OK – obývací komora.

Diskuze: druhu *Bactrocera sandbergeri* náleží část fragmokonu s protokonchou (Evans, 2005, Dzik, 1984, 1981) vyobrazená a popsána jako druh *Tretocera parvulum* Barrande, 1868. Holotyp byl stanoven na základě jedinečnosti a je uložen v Národním muzeu v Praze pod číslem L10331. Zde je vyobrazen na obr. tab. 4E. Zmíněný exemplář je jedinou známou protokonchou studovaného druhu a má zásadní význam pro určení jeho systematického postavení a zařazení k řádu Orthocera.

Druh *Bactroceras sandbergeri* (= *Eobactrites* Schindewolf, 1932) byl kromě pražské pánve zaznamenán ještě na lokalitách v Norsku a ve Walesu. Norské exempláře popsal a vyobrazil Sweet (1958). Jedná se o tři fragmenty fragmokonu, které podle autora náleží téměř jedinci. Při srovnání popisu a fotografií s českými nálezy je patrná nápadná podobnost. Tři exempláře *Bactroceras sandbergeri* z Walesu zmínil a vyobrazil Evans (2005), avšak na základě vyobrazení a popisů ke studovanému druhu pravděpodobně patří jen jeden z nich (pl. 4. obr. 6).

Orthoceras naufragum Barrande, 1870 je mezi studovanými exempláři zastoupen dvěma obývacími komorami (obr. tab. 3G, 3H). Vzhledem k ventrálně položenému sifonálnímu otvoru, rozpoznatelnému prohnutí přírůstkových linií na ventrální straně schránky a k celkovým proporcím schránky a sifonální trubice je druh *O. naufragum* synonymizován s druhem *Bactroceras sandbergeri*.

Na jádrech *Bactroceras sandbergeri* jsou patrné podélné, nepřerušované, někdy zdvojené, ventrolaterálně umístěné hřbety (obr. tab. 2H, 4C, 4J), které Teichert in Moore (1964) popisuje jako schránkovou brázdou (= *conchal furrow*). Podle autora tato struktura vzniká jako otisk rýhy na vnitřním povrchu schránky. Chirat & Boletzky (2003) studovali ranný vývin u jurských nautiloidních hlavonožců a došli k závěru, že schránková brázda se zakládá již v ranném embryonálním vývoji. Struktura se vyskytuje u orthoceridních, baktridních i ammonoidních druhů hlavonožců od paleozoika až do recentu a pravděpodobně nemá větší systematický význam (Teichert in Moore 1964, Chirat & Boletzky 2003, Klug et al. 2008).

Nad suturami některých jedinců (obr. tab. 1B, 4I, 4J) jsou patrné příčné hřbety, které by mohly představovat komorové uložení (Sweet, 1958, Flower, 1964) nebo stěnovou část septa. Obě tyto struktury by se ovšem na jádrech neprojevily jako vypuklé, ale jako vyduté, ani jedno vysvětlení vzniku těchto hřbetů se tedy nejeví jako pravděpodobné a jejich původ zůstává nejasný.

Na exempláři CHMHZ-OR-0001 (obr. tab. 4J) je rozpoznatelná síť nenápadných, jemných, nepravidelně rozmístěných, přímých vrásek na komorách, které jsou orientované kolmo na septa. Tyto vrásky podle Kluga et al. (2008) vznikají posunováním nově utvářených sept po vnitřním povrchu schránky.

Na obývací komoře exempláře původně popsaného jako *Orthoceras naufragum* Barrande, 1870 (obr. tab. 3H) je dobře patrná struktura interpretovaná jako vrásčitá vrstva (=

wrinkled layer) (cf. např. Kulicki et al. 2001 a Kröger et al. 2005). Dobře je prostudována především u řádu Bactritida a u ammonoidů (Mapes 1979, Kulicki et al. 2001), vzácněji u dalších skupin hlavonožců (např. Mapes 1979).

Rozšíření: pražská pánev, ČR, (ordovik, oretan, darriwil, šárecké souvrství, biozóna *Corymbograptus retroflexus*, lokality – Cekov, Kařízek, Mýto u Rokycan, Osek, Praha-Šárka, Přílepy, Úvaly, Zbiroh-Pětidomky), Wales, Velká Británie (ordovik, oretan, stupeň Abereiddian, biozóna *murchisoni*, lokalita – Cefn-yr-Owen-Uchaf), Norsko (ordovik, arenig, svrchní část didymograptivých břidlic, lokality – Bygdøy Sjøbad, Villa Victoria).

***Bactroceras cf. sandbergeri* (Barrande, 1867)**

1994 *Eobactrites sandbergeri* (Barrande) – Kraft & Kraft, str. 1–36.

1999 *Bactroceras cf. sandbergeri* – Marek, str. 413–416.

Materiál: části fragmokonu 3228, 3229, 5359, 20279, Muzeum dr. Bohuslava Horáka v Rokycanech.

Popis: schránka je úzká, orthokonní, longikonní. Na povrchu schránky jsou patrné pouze jemné přírůstkové linie. Linie jsou přímé, orientované kolmo k ose schránky.

Vzdálenost sutur u exempláře s největším průměrem odpovídá jedné třetině průměru schránky tohoto exempláře. Sutory jsou přímé, kolmé k ose schránky.

Sifonální trubice je ventrální, velmi úzká.

Diskuze: na exemplářích lze rozpoznat relativně málo znaků na to, aby je bylo možné s jistotou přiřadit k druhu *B. sandbergeri*. Velikost apikálního úhlu, vzdálenost a tvar sutur a tvar přírůstkových linií však odpovídají stejným strukturám u studovaného taxonu. Výskyt *Bactroceras sandbergeri* na lokalitách v Norsku (Sweet 1958), v horninách časově ekvivalentních klabavským břidlicím pražské pánve, zařazení exemplářů k druhu podporuje.

Rozšíření: pražská pánev, ČR (ordovik, arenig, klabavské souvrství, biozóna *Azygograptus-Tetragraptus*, lokalita – Klabava (Starý hrad).

***Bactroceras interpolatum* (Barrande, 1867)**

1870 *Bactrites Sandbergeri* Barr. – Barrande, pl. 413, obr. 13–14.

1870 *Orthoceras Interpolatum* Barr. – Barrande, pl. 417, obr. 3–5.

1999 „*O.*“ *interpolatum* Barrande – Marek, str. 413–416.

Lektotyp (stanoven zde): exemplář vyobrazený Barrandem, 1870, pl. 413, fig. 13–14, uložen v Národním muzeu v Praze pod označením L20994. Zde vyobrazen na obr. tab. 1D.

Typová lokalita: Králův Dvůr, střední Čechy.

Typový horizont: ordovik, královodvor, katy, královodvorské souvrství

Materiál: obývací komora L13764, část fragmokonu L20994, uloženo v Národním muzeu v Praze.

Inv. č.	Zachovaná délka (mm)	Max. průměr (mm)	Počet komor / průměr	Průměr síf. trubice / průměr schránky	Výška obýv. komory / průměr schránky
L13764	38	16	OK		1/2
L20994	11	4	2	1/12	bez OK

Tab. 4: Rozměry exemplářů *Bactroceras interpolatum*. OK – obývací komora.

Popis: schránka je úzká, orthokonní a longikonní, maximální změřený průměr je 16 mm, tvar průřezu je kruhový. Největší zachovaná délka schránky dosahuje 38 mm.

Obývací komora tvoří dvojnásobek odpovídajícího průměru schránky. Na jejím povrchu jsou patrné podélné skulptury v podobě tenkých rýh.

Vzdálenost sutur odpovídá jedné polovině průměru schránky. Sutury jsou přímé, kolmé k ose schránky, na ventrální straně vytvářejí ventrální lalok.

Volné části sept mají tvar povrchu koule a jsou hluboce konkávní (zasahují až do jedné třetiny následující komory)

Sifonální trubice je ventrální, přímá a velmi úzká. Svým průměrem tvoří jednu

dvanáctinu odpovídajícího průměru schránky, tvar její průřezu je kruhovitý. Sifonální oblity jsou orthochoanitické až hemichoanitické. Spojovací prstence jsou jednoduché, tenkostěnné, cylindrické.

Diskuze: morfologie exempláře L13764 (obr. tab. 3K) popsaného jako *Orthoceras interpolatum* Barrande, 1870, souhlasí s diagnózou rodu *Bactroceras*. Z tohoto důvodu je *O. interpolatum* kladen do rodu *Bactroceras*. K druhu *Bactroceras interpolatum* je přiřazen i exemplář L20994 (obr. tab. 1D) popsaný jako *Bactrites sandbergeri* Barrande, 1870.

Rozšíření: pražská pánev, ČR (ordovik, královodvorské souvrství, královodvor, lokality – Lejškov u Málkova a Králův Dvůr).

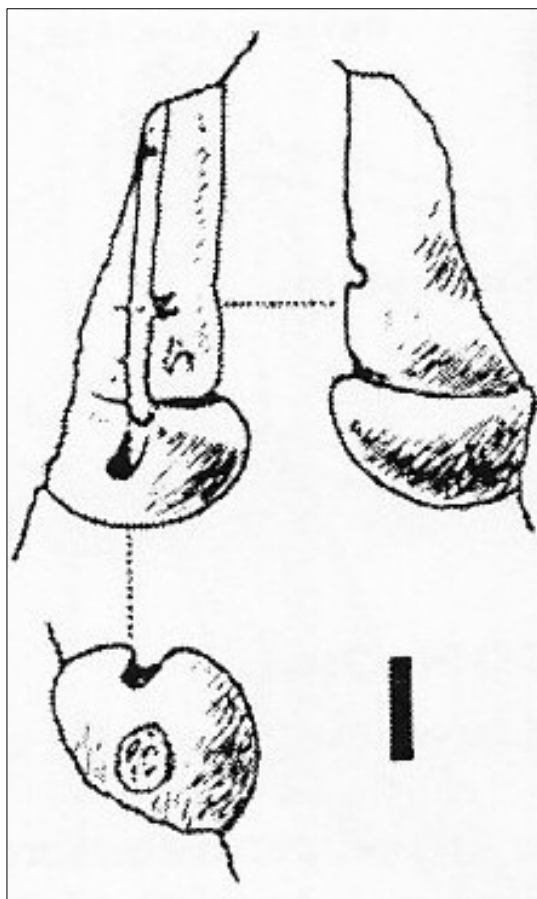
6. DISKUZE

6.1. Embryonální schránka

Fylogenetické, systematické a paleoekologické studie paleozoických hlavonožců jsou založeny převážně na morfologii schránek dospělců. U orthoceridních hlavonožců tento přístup ale vedl díky uniformitě a častým konvergencím k celé řadě nejasností. Studium ranných fází ontogeneze, tedy detailní znalost morfologie protokoncha celé embryonální schránky, může mnohé z těchto nejasností vyřešit (např. Kröger & Mapes 2004b). Význam studia protokonch spočívá především v objasnění vzájemných fylogenetických vztahů jednotlivých skupin a také způsobu jejich života (např. Kröger 2006, 2008, Manda & Frýda 2010, De Baets et al. 2012).

U druhu *Bactroceras sandbergeri* je Dzikem (1981, 1984) a Evansem (2005) za apikální část pokládán drobný fragmokon se 2 komorami fragmokonu a protokonchou popsáný původně jako druh *Tretoceras parvulum* Barrande, 1868 (L10331, obr. tab. 4E). Pro toto zařazení mluví celkové proporce fragmokonu – poměr výšky komor oproti průměru fragmokonu odpovídají témuž poměru u ranných ontogenetických stadií druhu *Bactroceras sandbergeri*, se studovaným druhem je dále shodný celkový tvar schránky, tvar jejího průřezu a tvar a orientace sutur. Oba taxony taktéž spojuje úzká, téměř okrajová sifonální trubice s kruhovitým průřezem. Poměr velikosti průřezu sifonální trubice a velikosti průřezu fragmokonu je druhu *Tretoceras parvulum* a u ranných stadií *Bactroceras sandbergeri* 1/10.

Vzhledem ke zmíněným podobnostem a ve shodě s Dzikem (1981, 1984) a Evansem (2005) je v této práci *Tretoceras parvulum* synonymizován s druhem *Bactroceras sandbergeri*.



Obr. 13: Holotyp druhu *Tretoceras parvulum*, který představuje embryonální schránku druhu *Bactroceras sandbergeri*. Ventrální, apikální a laterální pohled na exemplář (upraveno, podle Dzika 1984). Měřítko odpovídá délce 1 mm.

Popsaná apikální část schránky *Bactroceras sandbergeri* svojí morfologií odpovídá apikální částem popsáným u jiných zástupců čeledi Baltoceratidae (Dzik 1981, Evans 2005, Kröger 2006) a také se v základních rysech shoduje s embryonálními komorami charakteristickými pro řád Orthocerida (Balashov 1957, Kolebaba 1973, Dzik 1981, Kröger 2006). Malá, kulovitá nebo subsférická protokoncha s caecem bez cicatrix a bez zaškrčení je autapomorfií řádu Orthocerida (Kröger 2006, Kröger & Isakar 2006).

Stavba protokonchy je také rozhodující pro odlišení studovaného druhu od zástupců řádu Bactritida, kam byl *Bactroceras sandbergeri* původně řazen. Protokonchy u řádu Bactritida jsou vejčité až kulovité s výrazným zaškrčením, bez cicatrix (Erben in Moore 1964, Rhuzencev 1962, Kröger 2007b), což řád Bactritida spojuje s podtřídami Ammonoidea (De Baets et al. 2012) a Coleoidea (Doguzhaeva 1999) a také s některými skupinami orthokonních hlavonožců, kteří byli dříve řazeni do řádu Orthocerida (Engeser 1996).

6.2. Svalové vtisky

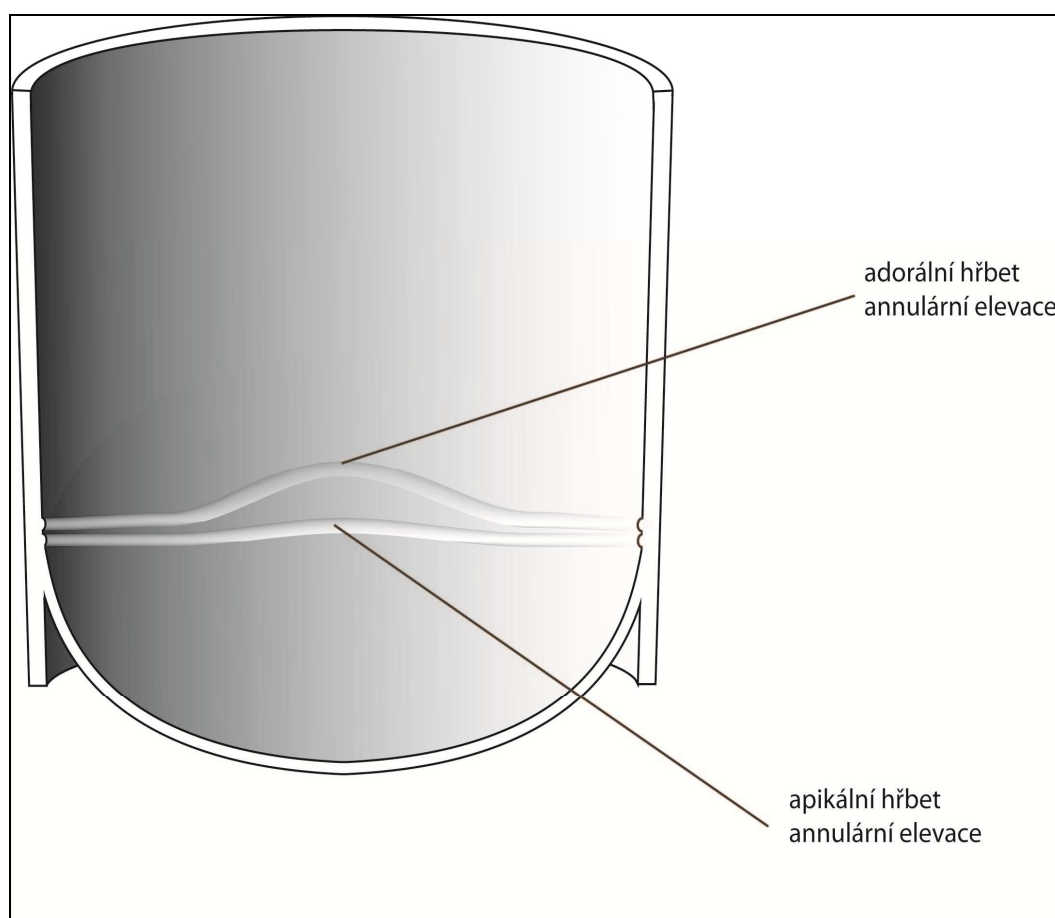
Tvar svalových vtisků, jejich počet, pozice a šířka odpovídají funkci a uspořádání svalů, které řídí dýchání a pohyb živočicha a změnu vztlaku. Vtisky jsou proto jedním z indikátorů způsobu života (pohyblivosti, životní pozice) různých skupin hlavonožců. Někteří autoři považují svalové vtisky za systematicky významný znak (Mutvei 1957, 2002a–b, Kröger et al. 2005, Kröger & Mutvei 2005), Sweet (1959) tento názor ale odmítá.

Svalový vtisk u druhu *Bactroceras sandbergeri* je patrný na dorzální straně exempláře L40993 (obr. tab. 2A–C). Anulární elevace je tvořena dvěma nevýraznými, nízkými hřbety. Na dorzální straně schránky tvoří oba hřbety anulární elevace jednoduché prohnutí směrem k ústí schránky. V místech tohoto prohnutí byly za života živočicha upnuty retraktory (Mutvei 1957, 2002a, 2002b; Sweet 1959). Více než polovina dorzální strany exempláře je porušená a není tedy možné posoudit, jestli byl svalový vtisk párový či ne. Žádné skulptury na povrchu anulární elevace nebyly zjištěny.

Na ventrální straně schránky oba hřbety anulární elevace kopírují suturu a ventrální lalok sutury a žádná výrazná prohnutí či rozšíření nejsou patrná.

Bactroceras sandbergeri je prvním zástupcem rodu a nejstarším orthoceridním hlavonožcem, u kterého byly svalové vtisky popsány. Stavba anulární elevace a pozice vtisku po retraktorech odpovídá ostatním zástupcům řádu Orthocerida. Velmi podobné svalové vtisky lze nalézt především u rodu *Cochlioceras* (čeleď Baltoceratidae), podobný tvar vtisků mají obecně i jiní hlavonožci s přímou schránkou (např. silurský rod *Sphooceras*, V. Turek, ústní sdělení, 2012). Vtisky u řádu Orthocerida jsou párové, v porovnání s jinými skupinami včetně recentního rodu *Nautilus* menší, jsou umístěné na dorzální straně schránky a nevytvářejí žádná složitá prohnutí. Podle Mutveie (2002a, 2002b) nemohly takto upnuté retraktory sloužit k rychlému plavání, byly dle autora určeny pouze pro zatahování těla živočicha do schránky v případě ohrožení.

Jiná situace je podle Mutveie (2002a, 2002b) patrná u rodu *Nautilus*, kde jsou vtisky po retraktorech párové, laterálně umístěné a relativně větší a výraznější, než u orthoceridních zástupců (Sweet 1959, Mutvei 1957, 1964; Mutvei & Doguzhaeva 1997, Kröger & Mutvei 2005). Stahy retraktorů upínajících se na vnitřní povrch schránky tímto způsobem umožňují ve spolupráci se svaly hyponomu rychlý pohyb živočicha ve vodním prostředí (Mutvei 2002a, 2002b).



Obr. 14: Obývací komora druhu *Bactroceras sandbergeri* se svalovým vtiskem na dorzální straně schránky..

Kröger et al. (2005) studovali a porovnávali svalové vtisky na obývacích komorách spodno- a střednědevonských orthoceridních a bactritoidních hlavonožců. Vtisky u orthoceridních hlavonožců byly zjištěny na dorzální straně schránky. Anulární elevace byla úzká a nízká s výraznou dorzální brázdou, která podle autorů byla hlavním místem uchycení těla živočicha ve schránce. Svalové vtisky u řádu Bactritida jsou v porovnání s řádem Orthocerida složitější. Leží taktéž dorzálně, ale okraje anulární elevace vytvářejí řadu laloků a sedel (Erben in Moore 1964). Klug & Korn (2004) podle stavby vtisků u řádu Bactritida proto předpokládají aktivnější způsob života v porovnání s řádem Orthocerida a také poněkud odlišnou životní pozici zástupců obou skupin. U amonoidních hlavonožců pokračuje prohlubování laloků a sedel na anulární elevaci a vtisky se navíc ventro-laterálně posunují a zvětšují (Mutvei & Doguzhaeva 1997). Změny ve stavbě vtisků bactritoidních hlavonožců souvisí s přechodem od pasivního, planktonního způsobu života orthoceridů včetně rodu *Bactroceras* (Kröger et al. 2009, Mutvei 2002a, 2002b; Westermann & Tsujita 1999) k

aktivnímu, nektonnímu způsobu života, který vedli amonoidi (Doguzhaeva & Mutvei 1993, Kröger et al. 2005, Klug et al. 2008).

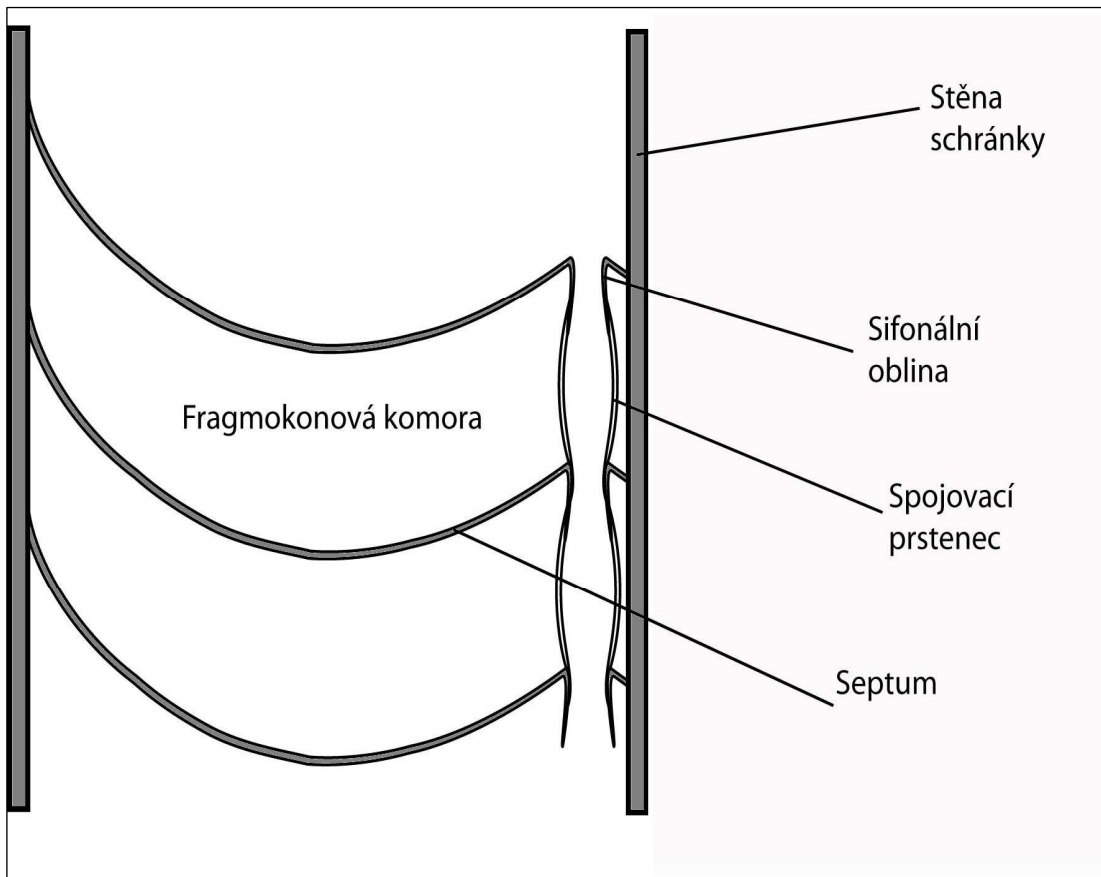
6.3. Stavba sifonální trubice

Stavba sifonální trubice je jednou ze systematicky nejvýznamnějších charakteristik mnoha taxonů, včetně druhu *Bactroceras sandbergeri*. Vzhledem k relativně špatnému zachování materiálu ale bylo obtížné sifonální trubici studovat.

U studovaného taxonu je síla stěn sifonálních oblin a spojovacích prstenců shodná. Sifonální oblina směřují přímo k apexu a jsou buď ortho- nebo hemichoanitické. Spojovací prstenec začíná na vrcholu sifonální oblina v místě, které je na jádrech patrné jako náhlé zúžení sifonální trubice (obr. tab. 3E, 4H, 5D). Toto zúžení se nejčastěji nachází v 1/3, vzácněji v 1/2 výšky komory. To se shoduje s délkou sifonálních oblin, která je v dostupné literatuře uváděna jako typická pro studovaný taxon (Schindewolf 1933, Sweet 1958, Ruzhentsev 1962, Flower 1964, Erben in Moore 1964, Dzik 1984, Evans 2005) a také pro ostatní druhy rodu *Bactroceras* (Holm 1898, Evans 2005, Kröger & Evans 2011) a pro jiné zástupce řádu Orthocerida (Teichert & Moore in Moore 1964, Evans 2005, Kröger & Isakar 2006, Kröger et al. 2009).

Sifonální oblina je blíže stěny schránky, než spojovací prstenec, který se stěně přibližuje pouze v místě, kde prochází sifonálním otvorem. Jak již bylo popsáno výše, spojovací prstenec začíná na vrcholu sifonální oblina. Poté se odklání od stěny schránky směrem do komory a poblíž dalšího septálního otvoru se opět ohýbá zpět ke stěně schránky a zde „límečkovitě“ končí (např. obr. tab. 1C, 1D, 2I, 2J. 3A–D, 4A–D). Následně přechází v následující spojovací prstenec.

Vzdálenost sifonální trubice od stěny schránky se přímo odráží v hloubce a tvaru ventrálního laloku sutury, což je znak v literatuře uváděný jako diagnostický pro druh *B. sandbergeri* (Barrande 1867, Schindewolf 1933, Erben in Moore 1964). Ventrální lalok sutury např. podle Krögera & Mapese (2007b) přirozeně vzniká ohnutím septa kolem okrajově položené sifonální trubice. Podle Evanse (2005) je však ventrální lalok čistě tafonomickou záležitostí, zde studovaný materiál je plně v souladu s tímto vysvětlením.



Obr. 15: Vnitřní struktura frumokonu druhu *Bactrocera sandbergeri*.

6.4. Paleoekologie

Fauna zachovaná v šáreckých nodulích společně s druhem hlavonožce *Bactroceras sandbergeri* náleží podle Havlíčka & Vaňka (1990) společenstvu *Euorthisina – Placoparia*, které je typické pro hlubokovodní prostředí s relativně větší vzdáleností od pobřeží. Tomu nasvědčuje i rozšíření hlavonožce v pražské pánvi, které je znázorněno na obr. 12.

O paleoprostředí pražské pánve v období středního ordoviku vypovídá také přítomnost ichnorodu *Arachnostega*, který se v šáreckých nodulích typicky a velmi hojně vyskytuje. *Arachnostega* vytváří nepravidelnou, velmi málo až bohatě rozvětvenou síť chodbiček a tunelů (Bertling 1992), které jsou dobře patrné na vnitřních jádrech trilobitů, měkkýšů, hyolitů (Fatka et al. 2011) či ostnokožců Lefebvre 2007). Velikost struktur se pohybuje od jednoho milimetru až do několika centimetrů (Bertling 1992). Nejstarší výskyty rodu v Barrandienu byly popsány Fatkou et al. (2011) z kambria Přímbraňsko-jinecké a Skryjsko-týřovické pánve. Lefebvre (2007) rod dále zaznamenal na ostnokožcích z šáreckého souvrství ordoviku pražské pánve. Dle autorů je rod typický pro sedimenty vznikající v době prokysličeném, málo dynamickém prostředí na šelfu pod hranicí nebo na hranici bouřkového vlnění a dále také pro relativně hlubokovodnější prostředí s nízkou energií vlnění situované v distálních částech šelfu nebo na kontinentálním svahu. Podle Bertlinga (1992) vznikaly stopy jako fodichnia (stopy po prožírání substrátu) v částečně zpevněném substrátu (soft-ground až firm-ground). Fatka et al. (2011) uvažují o možnosti, že se v případě zmíněného ichnorodu může jednat také o obývací stopy (domichnia).

Způsob života a životní polohu studovaného druhu naznačuje morfologie jeho schránky. *Bactroceras sandbergeri* má malý, kulovitý apex, bez cicatrix, který je charakteristický pro pelagicky žijící juvenilní stadia i dospělé (např. Manda & Frýda 2010). Hlavonožec nejspíše nebyl obratným plavcem, což lze vyčíst z orthokonního tvaru schránky, velmi mělkého hyponomického sinu a z relativně malých, dorzálně umístěných vtisků po retraktorech. Živočich se pravděpodobně jen pasivně vznášel ve vodním sloupci unášen mořskými proudy (obr. 16) (Manda & Frýda 2010). Podobný způsob života je mnoha autory předpokládán u celého rodu *Bactroceras* a řádu Orthocerida (Mutvei 1957, Westermann & Tsujita 1999, Mutvei 2002a, 2002b; Kröger & Mapes 2004a, Kröger et al. 2005, Kröger et al. 2009) a Hollandem (2003) také u řádu Baktritida. Velká podobnost schránek baktritů se schránkami *Bactroceras sandbergeri*, pro kterou byly oba taxony zprvu spojovány, je

výsledkem podobného způsobu života obou skupin, lze ji tedy považovat za pouhou konvergenci. Při bližším pohledu na schránky baktritů jsou patrné evoluční novinky týkající se stavby sifonální trubice, charakteru svalových vtisků a protokonchy, které následně umožnily rozvoj diversifikované skupiny ammoniodů a jejich dokonalé přizpůsobení aktivnímu způsobu života (Mutvei 1957, Doguzhaeva & Mutvei 1993, Mutvei & Doguzhaeva 1997, Kröger & Mapes 2004a, Klug & Korn 2004, Kröger et al. 2005, Kröger et al. 2005, Klug et al. 2008).

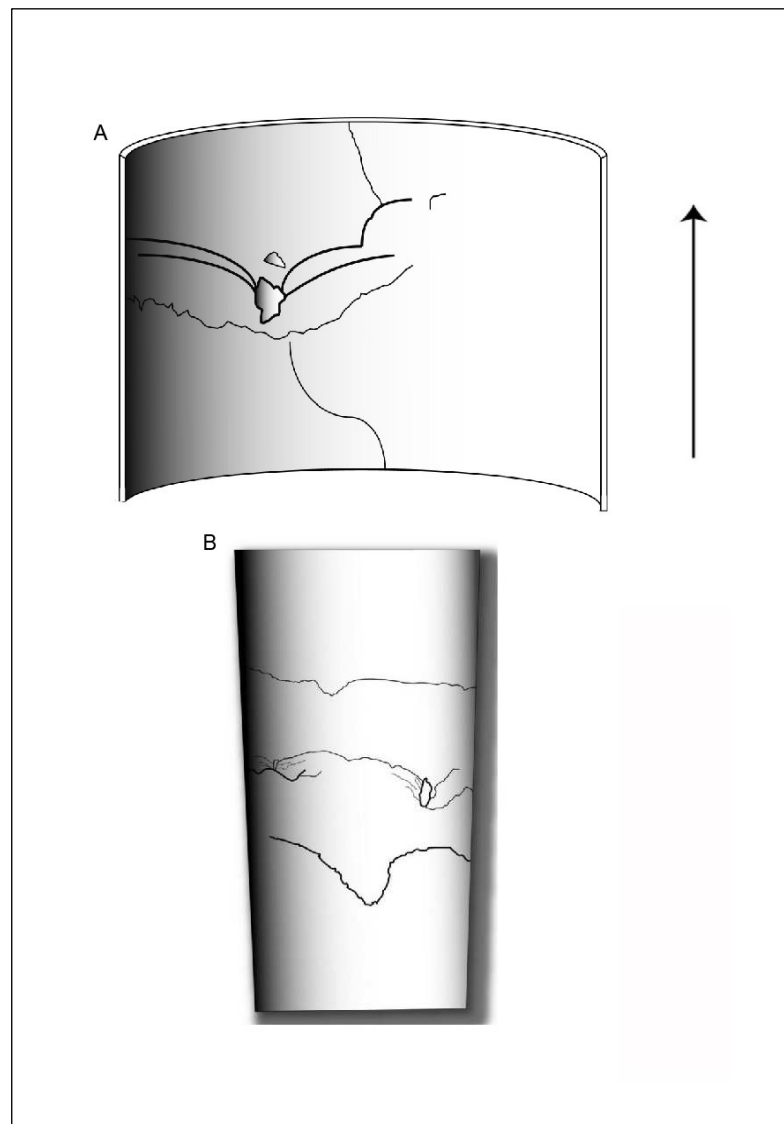


Obr. 16: Rekonstrukce hlavonožce druhu *Bactroceras sandbergeri*. (Bc. Karel Cettl, 2012)

Dva ze studovaných exemplářů druhu *Bactroceras sandbergeri* druhu nesou zřetelné stopy po zraněních, která byla způsobena útokem predátora (cf. Šnajdr 1979, Alexander 1986, Ebbestad & Peel 1997, Kröger 2004). Zranění jedince L40996 (obr. tab. 3L, obr. 17A) je tvořeno pravidelnou strukturou tvaru písmene V s výrazným bodem ve střední části. Přírustkové linie na povrchu schránky kopírují tvar zranění, v průběhu hojení jsou linie nejdříve nepravidelné, poté rostou v pravidelných rozestupech, ale vzdálenost mezi nimi je větší, než u linií před vznikem zranění. Tento typ zranění vzniká typicky po útoku hlavonožce (Alexander 1986, Ebbestad & Peel 1997).

Nepravidelná poranění tvaru písmene V jsou patrná také na obývací komoře exempláře 451 (PP546) (obr. tab. 5A, obr. 17B). Tato zranění jsou stejně, jako v předchozím

případě, zahojena a byla pravděpodobně taktéž způsobena útokem hlavonožce. Podobně vypadající poškození schránky popisuje Horný (1997) u plže druhu *Sinuitopsis neglecta*. Podle zazubení okrajů zranění by podle jiných autorů mohl být původcem zranění některý z členovců, nejspíše zástupce skupiny Eurypterida (cf. Alexander 1986, Ebbestad & Peel 1997).



Obr. 17: Zranění na schránkách *Bactroceras sandbergeri*, která byla způsobena útokem predátora, nejspíše hlavonožce nebo členovce. 17A – otisk povrchu, 17B – jádro, obývací komora. Šipka směřuje k ústí schráněk.

ZÁVĚR

Hlavonožec druhu *Bactroceras sandbergeri* (Barr. 1867) byl zaznamenán v horninách spodního a středního ordoviku Norska a Walesu, nejrozsáhlejší materiál ale pochází z pražské pánve v České republice. Na základě podrobného studia dostupného materiálu byla provedena revize zmíněného druhu se zaměřením na stavbu protokonchy, svalových vtisků a sifonální trubice. Revize přinesla tyto výsledky:

- 1) Exemplář s protokonchou původně popsáný jako samostatný druh *Tretoceras parvulum* Barrande, 1868 náleží na základě shodné stavby fragmokonu druhu *Bactroceras sandbergeri*. Protokoncha je malá, kulovitá, bez zaškrčení a zcela odpovídá protokonchám typickým pro řád Orthocerida.
- 2) Srovnáním různých ontogenetických stadií hlavonožce bylo zjištěno, že v průběhu ontogeneze postupně dochází ke zkracování komor, ke zmenšování průměru sifonální trubice oproti průměru schránky a ke zmenšování síly stěny sifonální trubice oproti průměru sifonální trubice.
- 3) Svalové vtisky, které byly u studovaného taxonu popsány poprvé, byly objeveny na dorzální straně obývací komory zachované v křemité noduli. Jsou tvořeny jednoduchou, nízkou anulární elevací s adorálně prohnutým adorálním a apikálním hřbetem. Takto stavěné svalové vtisky jsou typické pro řád Orthocerida.
- 4) Sifonální trubice je úzká, ventrálně položená a v jednotlivých komorách se mírně rozšiřuje. Je tvořena ortho- až hemichoanitickými sifonálními oblinami a nezesílenými spojovacími prstenci. Svým průměrem tvoří jednu desetinu až jednu dvacetinu odpovídajícího průměru schránky. Intrasifonální uložení nejsou přítomny, stejně jako kamerální uložení. Stavba sifonální trubice odpovídá charakteristice řádu Orthocerida a její poloha a průměr charakteristice čeledi Baltoceratidae.
- 5) Ventrální lalok sutury popisovaný jako jeden z diagnostických znaků studovaného druhu je pravděpodobně pouze tafonomickou záležitostí. Stěnová část septa se na jeho vzniku podílí pouze omezeně.

- 6) Tradičně byl druh *Bactroceras sandbergeri* kladen do rodu *Bactrites* (popř. do řádu Bactritida). Stavba protokonchy a svalových vtisků toto zařazení ve shodě s dnes přijímaným názorem vylučuje. Podpurným argumentem je také výrazný rozdíl ve stratigrafickém rozsahu baktritů a studovaného taxonu. Podobnost se schránkami baktritů je možno hodnotit jako konvergenci, která je dána podobným předpokládaným způsobem života obou skupin hlavonožců.
- 7) Nepříznivě zachované exempláře z klabavského souvrství na základě stavby fragmokonu náleží nejspíše druhu *Bactroceras sandbergeri*. Druh *Orthoceras naufragum* Barrande, 1870 ze šareckého souvrství je synonymizován s druhem *Bactroceras sandbergeri*. Druh *Orthoceras interpolatum* Barrande, 1870 z královského souvrství je přeřazen do rodu *Bactroceras*.
- 8) Druh *Bactroceras sandbergeri* patří k nejstarším zástupcům řádu Orthocerida. Stavba schránky studovaného druhu, především její orthokonní tvar, přítomnost mělkého hyponomického sinu a malých, dorzálně umístěných svalových vtisků a absence či výrazné potlačení komorových a intrasifonálních uloženin odpovídá zástupcům jiných skupin hlavonožců, u kterých se předpokládá pasivní migrace s mořskými proudy a pelagický způsob života s možností přechodu do relativně hlubokovodnějších prostředí.
- 9) Na dvou exemplářích *Bactroceras sandbergeri* byly popsány jizvy tvaru písmene V, které jsou interpretovány jako zranění způsobená útokem predátora, nejspíše jiného hlavonožce nebo členovce ze skupiny Eurypterida.
- 10) Na většině exemplářů jsou dobře patrné stopy po činnosti ichnorodu *Arachnostega*, které vznikaly posmrtně buď jako fodichnia nebo domichnia.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- ALEXANDER, R. R. 1986. Resistance to and repair of shell breakage induced by durophages in Late Ordovician brachiopods. *Journal of Paleontology* 60(2), 273–285.
- BALASHOV, Z. G. 1957. The protoconch of a specimen of the genus *Orthoceras* of the Early Paleozoic. *Doklady Akademii Nauk SSSR* 116, 855–857.
- BARRANDE, J. 1865–1874. *Système silurien du centre de la Bohême, 1^{ère} Partie, Recherches Paléontologiques, vol.II, Classe de Mollusques, Ordre des Céphalopodes*. Praha.
- BASSETT, M. G. 1979. 100 years of Ordovician geology. *Episodes* 1979, 18–21.
- BERTLING, M. 1992. *Arachnostega* n. ichnog. – burrowing traces in internal moulds of boring bivalves (Late Jurassic, Northern Germany). *Paläontologische Zeitschrift* 66(1–2), 177–185.
- BARSKOV, I. S. 1963. Systema i filogenia Pseudorthoceratid. *Bulletyn Moskoskogo Obshestva Ispytately Prirody, Geologia* 38(4), 149–150.
- BOUČEK, B. 1924. Faunistické seznamy z různých nalezišť Barrandienu. *Časopis Národního muzea, oddíl přírodovědný* 98(1), 150–154.
- BOUČEK, B. 1926. Příspěvek ku stratigrafii vrstev šáreckých českého ordoviku. *Rozpravy České Akademie Věd a Umění, Tř. II* 35, 43, 1–11.
- BOUČEK, B. 1944. O nových nálezech graptolitů v českém ordoviku. *Věda a příroda* 22, 226–233.
- BOUČEK, B. 1973. *Lower Ordovician graptolites of Bohemia*. 1–185. Academia, Praha.
- BRENCHLEY, P. J. & ŠTORCH, P. 1989. Environmental changes in the Himantian (Upper Ordovician) of the Prague Basin, Czechoslovakia. *Geological Journal* 24(3), 165–181.
- COCKS, L. R. M. & TORSVIK, T. H. 2006. European geography in a global context from the Vendian to the end of the Paleozoic. *European Lithosphere Dynamics. Geological Society London, Memoirs* 32, 83–95.
- DE BAETS, K., KLUG, CH., KORN, D., LANDMAN, N.H. 2012. Early Evolutionary Trends in Ammonoid Embryonic Development. *Evolution* 66(6), 1788–1806.
- DOGUZHAeva, L. A. & MUTVEI, H. 1993. Shell ultrastructure, muscle-scars, and buccal apparatus in ammonoids. *Geobios, m.s.n.* 15, 111–119.
- EBBESTAD, J. O. R. & PEEL, J. S. 1997. Attempted predation and shell repair in Middle and Upper Ordovician gastropods from Sweden. *Journal of Paleontology* 71, 1047–1060.
- ENGESER, T. 1996. The position of the Ammonoidea within the Cephalopoda, 3–23. In LANDMAN, N. H., TANABE, K., DAVIS R. A. *Ammonoid Paleobiology*. Plenum Press, New York.
- ERBEN, H. K. 1964. Bactritoidea, K491–K505. In MOORE, R.C. *Treatise on invertebrate paleontology. Part*

K. *Mollusca 3. Endoceratoidea, actinoceratoidea, nautiloidea, bactritoidea*. ii–xxviii, 1–519. GSA et University of Kansas Press, Lawrence, Kansas, USA.

EVANS, D. H., POUR, M. G., POPOV, L. E. Review of Early to Mid Ordovician orthoconic cephalopods from Iran. *Bulletin of Geosciences*, v tisku.

FATKA, O. 1999. Organic walled microfossils of the Barrandian area: A review. *Journal of Geosciences* 44 (1–2), 31–42.

FATKA, O., KRAFT, J., KRAFT, P., MERGL, M., MIKULÁŠ, R. & ŠTORCH, P. 1995. Ordovician of the Prague Basin – Stratigraphy and development, 241–244. In COOPER, J.D., DROSER, M.L. & FINNEY, S.C. (eds) *Ordovician Odyssey: Short Papers for the 7th International Symposium on the Ordovician System*.

FATKA, O. & MERGL, M. 2009. The „microcontinent“ Perunica – status and story 15 years after its conception. *Special Publications* 325, 65–101. Geological Society, London.

FIALA, F. 1971. Ordovician diabase volcanism and biotite lamprophyres. *Sborník geologických věd, Geologie* 19. Ústřední ústav geologický.

FLOWER, R. H. 1939. Study of the Pseudorthoceratidae. *Paleontographica Americana* 2(10), 1–214.

FLOWER, R. H. 1962. Notes on the Michelinoceratida. *Memoirs of the New Mexico Institute of Mining and Technology* 10(2), 19–42.

FLOWER, R. H. 1964. *Memoir 12, The Nautiloid Order Ellesmeroceratida (Cephalopoda)*. 234 p.p. State Bureau of Mines and Mineral Resources, New Mexico Institute of Mining and Technology, Socorro, New Mexico.

FLOWER, R. H. 1976. Some Whiterockian and Chazy endocerids. *New Mexico Bureau of Mines and Mineral Resources, Memoir* 28, 13–39.

FLOWER, R. H., KUMMEL, B. 1950. A classification of the nautiloidea. *Journal of Paleontology* 24(5), 604–616.

FURNISH, W. M. & GLENISTER, B. F. 1964. Nautiloidea – Ellesmerocerida, K129–K159. In MOORE, R.C. *Treatise on invertebrate paleontology. Part K. Mollusca 3. Endoceratoidea, actinoceratoidea, nautiloidea, bactritoidea*. ii–xxviii, 1–519. GSA et University of Kansas Press, Lawrence, Kansas, USA.

DOGUZHAeva, L. A. 1999. Early shell ontogeny in bactritoids and allied taxa: comparative morphology, shell wall ultrastructure, and phylogenetic implication. *Berichte der Geologischen Bundesanstalt* 46, 32.

DZIK, J. 1981. Origin of the cephalopoda. *Acta Palaentologica Polonica* 26, 161–191.

DZIK, J. 1984. Phylogeny of the Nautiloidea. *Palaeontologia Polonica* 45, 1–203.

EVANS, D. H. 2005. The Lower and Middle Ordovician Cephalopod Faunas of England and Wales. *Monograph of the Palaeontographical Society* 628, 1–81.

EVANS, D. H. 2012. Resolving polyphyly within the Endocerida: The Bisonocerida nov., a new order of early paleozoic nautiloids. *Geobios* 45, 19–28.

HAVLÍČEK, V. 1978. Development of a linear sedimentary depression exemplified by the Prague Basin (Ordovician – Middle Devonian, Barrandian area – central Bohemia). *Sborník geologických věd, Geologie* 35, 7–43. Ústřední ústav geologický.

- HAVLÍČEK, V. 1981. Climatic changes and development of benthic communities through the Mediterranean Ordovician. *Sborník geologických věd, Geologie* 44, 79 – 116. Ústřední ústav geologický.
- HAVLÍČEK, V. 1982. Ordovician in Bohemia – development of the Prague Basin and its benthic communities. *Sborník geologických věd, Geologie* 37, 103–136. Ústřední ústav geologický.
- HAVLÍČEK, V. 1998. Prague Basin. Ordovician, 41–79. In CHLUPÁČ, I., HAVLÍČEK, V., KRÍŽ, J., KUKAL, Z. & ŠTORCH, P. 1998. *Palaeozoic of the Barrandian*, 1–183, pl. LVII–LXVIII. Česká geologická služba, Praha.
- HAVLÍČEK, V. & ŠNAJDR, M. 1957. Faciální vývoj skidavu, oretanu a llandeila v Barrandienu. *Sborník geologických věd, Geologie* 23, 549–600. Ústřední ústav geologický.
- HAVLÍČEK, V. & VANĚK, J. 1966. The biostratigraphy of the Ordovician of Bohemia. *Sborník geologických věd, Paleontologie* 8, 7–70. Ústřední ústav geologický.
- HAVLÍČEK, V. & MAREK, L. 1973. Bohemian Ordovician and its international correlation. *Časopis pro Mineralogii a geologii* 18(3), 225–232. Praha.
- HAVLÍČEK, V. & VANĚK, J. 1990. Ordovician Invertebrate Communities in Black Shales Lithofacies (Prague Basin, Czechoslovakia). *Věstník Ústředního ústavu geologického* 65, 223–236.
- HAVLÍČEK, V., VANĚK, J. & FATKA, O. 1994. Perunica microcontinent in the Ordovician (its position within the Mediterranean Province, series division, benthic and pelagic associations). *Sborník geologických věd, Geologie* 46, 23–56. Ústřední ústav geologický.
- HEWITT, R. A., STAIT, B. 1985. Phosphatic connecting rings and ecology of an Ordovician ellesmerocerid nautiloid. *Alcheringa* 26, 229–243.
- HLADIL, J. 1991. The Upper Ordovician dropstones of Central Bohemia and their paleogravity significance. *Věstník ústředního ústavu geologického* 66(2), 65–76
- HOLLAND, CH. H. 2003. Some observations on bactritid cephalopods. *Bulletin of Geosciences* 78 (4), 369–372.
- HOLM, G. 1898. Om ett par *Bactrites*-liknande Undersiluriska Orthocer-former, 354–366. In HOLM, G. *Palaeontologiska notiser 179, ser. C. Sveriges geologiska undersökning*.
- HOOK, S. C. & FLOWER, R. H. 1976. *Tajaroceras* and the origin of the Troedssonellidae. *Journal of Paleontology* 50(2), 293–300.
- HORNÝ, R. 1997. Shell breakage and repair in *Sinuitopsis neglecta* (Mollusca, Tergomya) from the Middle Ordovician of Bohemia. *Časopis Národního muzea, Řada přírodovědná* 166(1–4), 137–142.
- HROCH, T., RAJCHL, M., KRAFT, P., RAPPRICH, V. 2012. Sedimentary record of subaerial volcanic activity in the basal Ordovician shoal-marine deposits: the Třenice Formation of the Prague Basin, Bohemian Massif, Czech Republic. *Bulletin of Geosciences* 87 (2), 359–372.
- CHIRAT, R., VON BOLETZKY, S. 2003. Morphometric significance of the conchal furrow in nautiloids: evidence from early embryonic shell development of Jurassic Nautilida. *Lethaia* 36(3), 161–170.
- CHLUPÁČ, I. & KUKAL, Z. 1988. Possible global events and the stratigraphy of the Paleozoic of the Barrandian (Cambrian – Middle Devonian, Czechoslovakia). *Sborník geologických věd, Geologie* 43, 83 – 146.
- CHLUPÁČ, I., BRZOBOHATÝ, R., KOVANDA, J. & STRÁNÍK, Z. 2002. *Geologická minulost České*

republiky. 1–436. Academia, Praha.

CHLUPÁČ, I. & ŠTORCH, P. 1992. Regionálně geologické dělení Českého masívu na území České republiky. *Časopis pro Mineralogii a Geologii* 37(4), 258–275.

KACHLÍK, V. 2003. Geologický vývoj území České Republiky. *Správa úložišť radioaktivního odpadu*. Praha.

KLUG, CH. & KORN, D. 2004. The origin of ammonoid locomotion. *Acta Palaeontologica Polonica* 49(2), 235–242.

KLUG, CH., MEYER, E. P., RICHTER, U., KORN, D. 2008. Soft-tissue imprints in fossil and Recent cephalopod septa and septum formation. *Lethaia* 41, 477–492.

KOLEBABA, I. 1973. Embryonal stages of Wenlockian cephalopods from Central Bohemia. *Časopis Národního muzea* 142, 28–40.

KRAFT, J. & MERGL, M. 1979. New Graptolite Fauna from the Klabava Formation (Arenig) of the Ordovician of Bohemia. *Věstník ústředního ústavu geologického* 54, 291–295.

KRAFT, J., KRAFT, P. 1990. Some new and lesser known Ordovician localities in the western part of the Prague Basin. *Folia Musei Rerum Naturalium Bohemia Occidentalis, Geologica* 31, 3–24.

KRAFT, J., KRAFT, P. 1993. The *Holograptus tardibrachiatus* Biozone (Klabava Formation, Ordovician of the Prague Basin). *Folia Musei Rerum Naturalium Bohemia Occidentalis, Geologica* 37, 1–35.

KRAFT, J., KRAFT, P. 1994. The *Azygograptus-Tetragraptus (reclinatus)* group Biozone (Klabava Formation, Ordovician of the Prague Basin). *Folia Musei Rerum Naturalium Bohemia Occidentalis, Geologica* 40, 1–36.

KRAFT, J., KRAFT, P. 1995. Biostratigraphy of the Klabava and Šárka Formations (Bohemia, Lower Ordovician) – A Brief Overview of New Investigations. *Acta Universitatis Carolinae, Geologica* 1–2, 1992, 23–29.

KRAFT, J., KRAFT, P. 1999. Graptolite biostratigraphy of the Lower and Middle Ordovician of Bohemia. *Acta Universitatis Carolinae, Geologica* 43(1–2), 1999, 33–36.

KRAFT, P., KRAFT, J. 2002. Litostratigrafie klabavského souvrství (ordovik pražské pánve) a její vztahy k paleontologickému obsahu a tafonomii. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 2002*.

KRÖGER, B. 2004. Large shell injuries in Middle Ordovician Orthocerida (Nautiloidea, Cephalopoda). *GFF* 126, 311–316.

KRÖGER, B. 2006. Early growth-stage and classification of orthoceridan Cephalopods of the Darriwillian (Middle Ordovician) of Baltoscandia. *Lethaia* 39, 129–139.

KRÖGER, B. 2007. Some lesser known features of the ancient cephalopod order Ellesmerocerida (Nautiloidea, Cephalopoda). *Palaentology* 50(3), 565–572.

KRÖGER, B. 2008. A new genus of middle Tremadocian orthoceratoids and the Early Ordovician origin of orthoceratoid cephalopods. *Acta Palaentologica Polonica* 53(4), 745–749.

KRÖGER, B., MUTVEI, H. 2005. Nautiloids with multiple paired muscle scars from lower-middle ordovician of Baltoscandia. *Palaentology* 48(4), 781–791.

- KRÖGER, B., KLUG, CH., MAPES, R. 2005. Soft-tissue attachments in orthocerid and bactritid cephalopods from Early and Middle Devonian of Germany and Morocco. *Acta Palaeontologica Polonica* 50(2), 329–342.
- KRÖGER, B., ISAKAR, M. 2006. Revision of annulated orthoceridan cephalopods of the Baltoscandic Ordovician. *Fossil Record* 9(1), 137–163.
- KRÖGER, B., MAPES, R. H. 2004a. Soft body attachment structures at *Bactrites arkonensis*. *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg* 88, 115–124.
- KRÖGER, B., MAPES, R. H. 2004b. Lower Carboniferous (Chesterian) embryonic orthoceratid cephalopods. *Journal of Paleontology* 78(3), 560–573.
- KRÖGER, B., MAPES, R. H. 2007b. On the origin of bactritoids (Cephalopoda). *Paläontologische Zeitschrift* 81(3), 316–327.
- KRÖGER, B., BERESI, M., LANDING, E. 2007. Early orthoceratoid cephalopods from the Argentine Precordillera (lower-middle Ordovician). *Journal of Paleontology* 81(6), 1266–1283.
- KRÖGER, B., LANDING, E. 2007. The earliest ordovician cephalopods of eastern Laurentia – ellesmerocerids of the Tribes Hill Formation, eastern New York. *Journal of Paleontology* 81(5), 841–857.
- KRÖGER, B., LANDING, E. 2008. Onset of the Ordovician cephalopod radiation – evidence from the Rochdale Formation (middle Early Ordovician, Stairsian) in eastern New York. *Geological Magazine* 145(4), 490–520.
- KRÖGER, B., SERVAIS, T., ZHANG, Y. 2009. The Origin and Initial Rise of Pelagic Cephalopods in the Ordovician. *PLoS ONE* 4(9), 1–13.
- KRÖGER, B., ZHANG, Y. 2009. Pulsed cephalopod diversification during the Ordovician. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 273, 174–183.
- KRÖGER, B., EVANS, D.H. 2011. Review and palaeoecological analysis of the late Tremadocian – early Floian (Early Ordovician) cephalopod fauna of the Montagne Noire, France. *Fossil Record* 14(1), 5–34.
- KŘÍŽ, J., STEINOVÁ, M. 2009. Uppermost Ordovician bivalves from the Prague Basin (Hirnantian, Perunice, Bohemia). *Bulletin of Geosciences* 84(3), 409–436.
- KUKAL, Z. 1961. Petrografický výzkum vrstev černínských barrandienského ordoviku. *Věstník Ústředního ústavu geologického* 36, 35–47.
- KUKAL, Z. 1962. Petrografický výzkum vrstev šáreckých barrandienského ordoviku. *Sborník geologických věd, Geologie* 27, 175–209. Ústřední ústav geologický.
- KUKAL, Z. 1963a. Chemical Composition and Evolution of the Pelitic Sediments of Central Bohemian Ordovician. *Časopis pro Mineralogii a geologii* 8(3), 245–249.
- KUKAL, Z. 1963b. The Results of the Sedimentological Investigation of the Ordovician in the Barrandian Area. *Sborník geologických věd, Geologie* 1, 103–137. Ústřední ústav geologický.
- KUKAL, Z. 1963c. Composition and origin of the Ordovician sediments of the Třenice and Mílina Beds. *Sborník ústředního ústavu geologického, Geologie* 28, 265–307. Ústřední ústav geologický.
- KULICKI, C., TANABE, K., LANDMAN, N. H., MAPES, R. H. 2001. Dorsal shell wall in ammonoids. *Acta Palaeontologica Polonica* 46(1), 23–42.
- LEFEBVRE, B. 2007. Early Paleozoic palaeobiogeography and palaeoecology of stylophoran echinoderms.

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 245(1–2), 156–199.

MANDA, Š. 2008. *Trocholites* Conrad, 1838 (Nautiloidea, Tarphycerida) in the Middle Ordovician of the Prague Basin and its paleobiogeographical significance. *Bulletin of Geosciences* 83(3), 2008.

MANDA, Š. & FRÝDA, J. 2010. Silurian-Devonian boundary events and their influence on cephalopod evolution: evolutionary significance of cephalopod egg size during mass extinctions. *Bulletin of Geosciences* 85(3), 513–540.

MAPES, R. H. 1979. Carboniferous and lower Permian Bactritoidea (Cephalopoda) in North America. *University Kansas Paleontological Contributions* 64, 1–75.

MAREK, J., WEBER, B., SCHÖNIAN, F., EGENHOFF, S. O., ERDTMANN B. D. 2000. Arenig cephalopods from southern Bolivia. 56–57. In COCKLE, P. et al (eds) *Palaeontology Down-Under 2000, Geol. Soc. Australia, Abstracts 61*, 56–57. Sydney, Australia.

MAREK, J. 1999. Ordovician cephalopods of the Prague Basin (Barrandian area, Czech Republic: a review. *Acta Universitatis Carolinae – geologica* 43(1/2), 413–416.

MAREK, L. 1951. Nové nálezy ve vrstvách kosovských (dč₂). *Sborník Ústředního ústavu geologického* 18, 233–244.

MAREK, L. 1952. Příspěvek ke stratigrafii a fauně nejvyšší části břidlic královských (dč₁). *Sborník ústředního ústavu geologického, paleontologie* 19, 449–455.

MAREK, L. & HAVLÍČEK, V. 1967. The articulate brachiopods of the Kosov Formation (Upper Ashgillian). *Věstník ústředního ústavu geologického* 42(4), 275–284.

MERGL, M. 1978. Výsledky paleontologického výzkumu ordoviku v širším okolí Starého Plzně. *Sborník, Západočeské muzeum v Plzni, Příroda* 28, 1–70.

MERGL, M. 2011a. Diverzita mechovek (Bryozoa) v nejvyšší části královského souvrství (ordovik, svrchní katian) pražské pánve České republiky. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 2010*. Česká geologická služba, Praha.

MERGL, M. 2011b. Earliest occurrence of the *Hirnantia* Fauna in the Prague Basin (Czech Republic). *Bulletin of Geosciences* 86(1), 63–70.

MIKULÁŠ, R. 1990. Trace fossils from the Zahořany Formation (Upper Ordovician, Bohemia). *Acta Universitatis Carolinae, Geologica*, 1990.

MIKULÁŠ, R. 1991. Trace fossils from siliceous concretions in the Šárka and Dobrotivá Formations (Ordovician, central Bohemia). *Časopis pro mineralogii a geologii* 36(1), 29–38.

MIKULÁŠ, R. 1992. Trace fossils from the Kosov Formation of the Bohemian Upper Ordovician. *Sborník geologických věd, Paleontologie* 32, 9–54.

MIKULÁŠ, R. 1997. Ethological interpretation of the ichnogenus *Pragichnus* Chlupáč, 1987 (Ordovician, Czech Republic). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paleontologie* 2, 93–108.

MIKULÁŠ, R. 1998. Ordovician of the Barrandian area: Reconstruction of the sedimentary basin, its benthic communities and ichnoassemblages. *Journal of the Czech Geological Society* 43(3), 143–159.

MOORE, R.C. 1964. *Treatise on invertebrate paleontology. Part K. Mollusca 3. Endoceratoidea, actinoceratoidea, nautiloidea, bactritoidea*. ii–xxviii, 1–519. GSA et University of Kansas Press, Lawrence,

Kansas, USA.

MUTVEI, H. 1957. On the relations of the principal muscles to the shell in *Nautilus* and some fossil nautiloids. *Arkiv för mineralogi och geologi* 2(10), 219–254.

MUTVEI, H. 1964. H. Remarks on the anatomy of recent and fossil cephalopods. *Stockholm Contributions in geology* 11, 79–102.

MUTVEI, H. 2002a. Connecting ring structure and its significance for classification of the orthoceratid cephalopods. *Palaeontologica Polonica* 47(1), 157–168.

MUTVEI, H. 2002b. Nautiloid Systematics Based on Siphuncular Structure and Position of Muscle Scars. *Abhandlungen der geologischen Bundesanstalt* 57, 379–392.

MUTVEI, H. & DOGUZHAEVA, L.A. 1997. Shell ultrastructure and ontogenetic growth in *Nautilus pompilius* L. (Mollusca: Cephalopoda). *Palaeontographica A* 246, 33–52.

MUTVEI, H., DUNCA, E. 2011. Siphuncular structure in the orders Tarphycerida and Barrandeocerida (Cephalopoda: Nautiloidea). *Palaeontology*, 1–6.

RÖHLICH, P. 1957. Stratigrafie a vývoj bohdaleckých vrstev středočeského ordoviku. *Sborník ústředního ústavu geologického, geologie* 23(2), 373–420.

PRANTL, F. 1952. *Život českých pramoří*. 390 pp. Přírodovědecké vydavatelství, Praha.

RHUZENCEV, V.E. 1962. *Osnovy paleontologii, 5. Molljuskij - golovonogije*. pp. 444. Izd. ANSSSR, Moskva.

SCHINDEWOLF, O.H. 1932. Zur Stammesgeschichte der Ammoneen. *Palaentologische Zeitschrift* 14, 173–174.

SCHINDEWOLF, O.H. 1933. Vergleichende Morphologie und Phylogenie der Anfangskammern tetrabranchiater Cephalopoden. Eine Studie über Herkunft, Stammesentwicklung und System der niederen Ammoneen. *Preußischen Geologischen Landesanstalt* 148, 67–73.

SCHINDEWOLF, O.H. 1934. Zur Stammesgeschichte der Cephalopoden. *Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt* 55, 270–280.

SHEVYREV, A. A. 2006a. The Cephalopod Macrosystem: A Historical Review, the Present State of Knowledge and Unsolved Problems: 2. Classification of Nautiloid Cephalopods. *Paleontologicheskii Zhurnal* 1, 43–52.

SHEVYREV, A. A. 2006b. The Cephalopod Macrosystem: A Historical Review, the Present State of Knowledge and Unsolved Problems: 2. Classification of Bactritoidea and Ammonoidea. *Paleontologicheskii Zhurnal* 2, 34–46.

ŠNAJDR, M. 1979. Two trinucleid trilobites with repair of traumatic injury. *Věstník Ústředního ústavu geologického* 54(1), 49–50.

STAMPFLI, G. M., VON RAUMER, J. F., BOREL, G. D. 2002. Paleozoic evolution of pre-Variscan terranes: From Gondwana to the Variscan collision. *Geological Society of America, Special Papers* 364, 263–280.

STAUFFER C.R., 1937. A Diminutive Fauna from the Shakopee Dolomite (Ordovician) at Cannon Falls, Minnesota. *Journal of Paleontology* 11(1), 55–60.

SWEET, W. C. 1958. *The middle Ordovician of the Oslo region, Norway. 10. Nautiloid Cephalopods*. 28–30. Norsk geologisk tidsskrift, Bergen, Norway.

- SWEET, W. C. 1959. Muscle-attachment impressions in some Paleozoic nautiloid cephalopods. *Journal of Paleontology* 33, 293–304.
- SWEET, W. C. 1964. Orthocerida, K216–K261. In MOORE, R.C. *Treatise on invertebrate paleontology. Part K. Mollusca 3. Endoceratoidea, actinoceratoidea, nautiloidea, bactritoidea.* ii–xxviii, 1–519. GSA et University of Kansas Press, Lawrence, Kansas, USA.
- ŠTORCH, P. 1998. Volcanism, 149–164. In CHLUPÁČ, I., HAVLÍČEK, V., KRÍŽ, J., KUKAL, Z. & ŠTORCH, P. 1998. *Palaeozoic of the Barrandian*, 1–183, pl. LVII–LXVIII. Česká geologická služba, Praha.
- ŠTORCH, P. & MERGL, M. 1989. Králodvor/Kosov Boundary and the late Ordovician environmental changes in the Prague Basin (Barrandian area, Bohemia). *Sborník geologických věd, Geologie* 44. 117–153.
- ŠPINAR, Z. 1960. *Základy paleontologie bezobratlých*. 836 pp. NČSAV, Praha.
- ŠPINAR, Z. 1965. *Systematická paleontologie bezobratlých*. 1052 pp. NČSAV, Praha.
- TAIT, J. A., BACHTADSE, V., SOFFEL, H. C. 1994. New paleomagnetic constraints on the position of central Bohemia during Early Ordovician times. *Geophysical Journal International* 116, 131–140.
- TEICHERT, C. 1964. Morphology of hard parts, K13 – K59. In MOORE, R.C. *Treatise on invertebrate paleontology. Part K. Mollusca 3. Endoceratoidea, actinoceratoidea, nautiloidea, bactritoidea.* ii–xxviii, 1–519. GSA et University of Kansas Press, Lawrence, Kansas, USA.
- WESTERMANN, G.E.G. & TSUJITA, C.J. 1999. Life habits of ammonoids. In SAVAZZI, E. *Functional Morphology of the Invertebrate Skeleton*, 299–325. John Wiley & Sons, New York.
- VANĚK, J. 1999. Ordovician in the easternmost part of the Prague Basin (Úvaly and Brandýs areas) and its comparison with the Rokycany area (westernmost part of the basin). *Palaentologia Bohemiae* 5(2), 5–20.
- VON ZITTEL, K. A. 1900. *Text-book of Palaeontology*. 706 pp. Macmillan & Co., Ltd., London.
- ZAKHAROV, Y. D. 1996. Orthocerid and Mmonoid Shell Structure: Its Bearing on Cephalopod Classification. *Bulletin of National Science Museum, Tokyo, Series C* 22(1–2), 11–35.
- ZHURAVLEVA, F. A. 1994. The order Dissidocerida (Cephalopoda). *Paleontological Journal* 28, 115–133.

OBRAZOVÉ TABULE

Poznámka: Měřítka je u všech fotografií znázorněno bílou linkou a, pokud není zdůrazněno jinak, odpovídá délce 5 mm. Všechny vyobrazené exempláře i latexové odlitky byly před fotografováním poběleny chloridem amonným. Všechny vyobrazené exempláře jsou na fotografiích orientovány apikální částí vzhůru.

Použité zkratky:

Coll. – kolekce

Orig. - originál

ČGS – Česká geologická služba

PřF UK – Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

MBHR – Muzeum Dr. Bohuslava Horáka v Rokycanech

NM – Národní muzeum, Praha

TABULE 1

A *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, dorzoventrálně deformovaný. Praha – Šárka. NM, L40988. Coll. Barrande.

B *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, hřbety paralelní se suturami, výrazná stopa po činnosti ichnorodu *Arachnostega*. Osek u Rokycan. NM, L6584 (kus vybrán jako lektotyp). Orig. Barrande.

C *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon s výplní sifonální trubice. Osek u Rokycan. NM, L6582. Orig. Barrande.

D *Bactroceras interpolatum*

Fragmokon s nezřetelnou sifonální trubicí a patrným „límečkovitým“ zakončením spojovacího prstence. Králův Dvůr. NM, L20994. Coll. Barrande. Měřítka odpovídá 1 mm.

E *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, sifonální oblina, hluboký ventrální lalok sutury. Linie nad suturou pravděpodobně představuje okraj stěnové části septa. Praha – Šárka. NM, L6581. Coll. Klouček.

F *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon se špatně patrnou sifonální trubicí. Zachovaný povrch schránky, který nese stopy po přisedání neurčitelných organismů. Osek u Rokycan. NM, L20993. Orig. Barrande.

G *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, sifonální trubice s měřitelnou silou stěny sifonálních oblín a spojovacích prstenců. Linie za suturou představuje svalový vtisk nebo okraj stěnové části septa. Patrný také otisk přírůstkových linií na povrchu schránky a hyponomický sinus. Osek u Rokycan. NM, L6579. Coll. Barrande.

H *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, patrný přechod mezi sifonální oblínou a spojovacím prstencem. Šárka – cihelna. NM, L40994. Coll. Hanuš. Měřítka odpovídá 5 mm. Poběleno chloridem amonným.

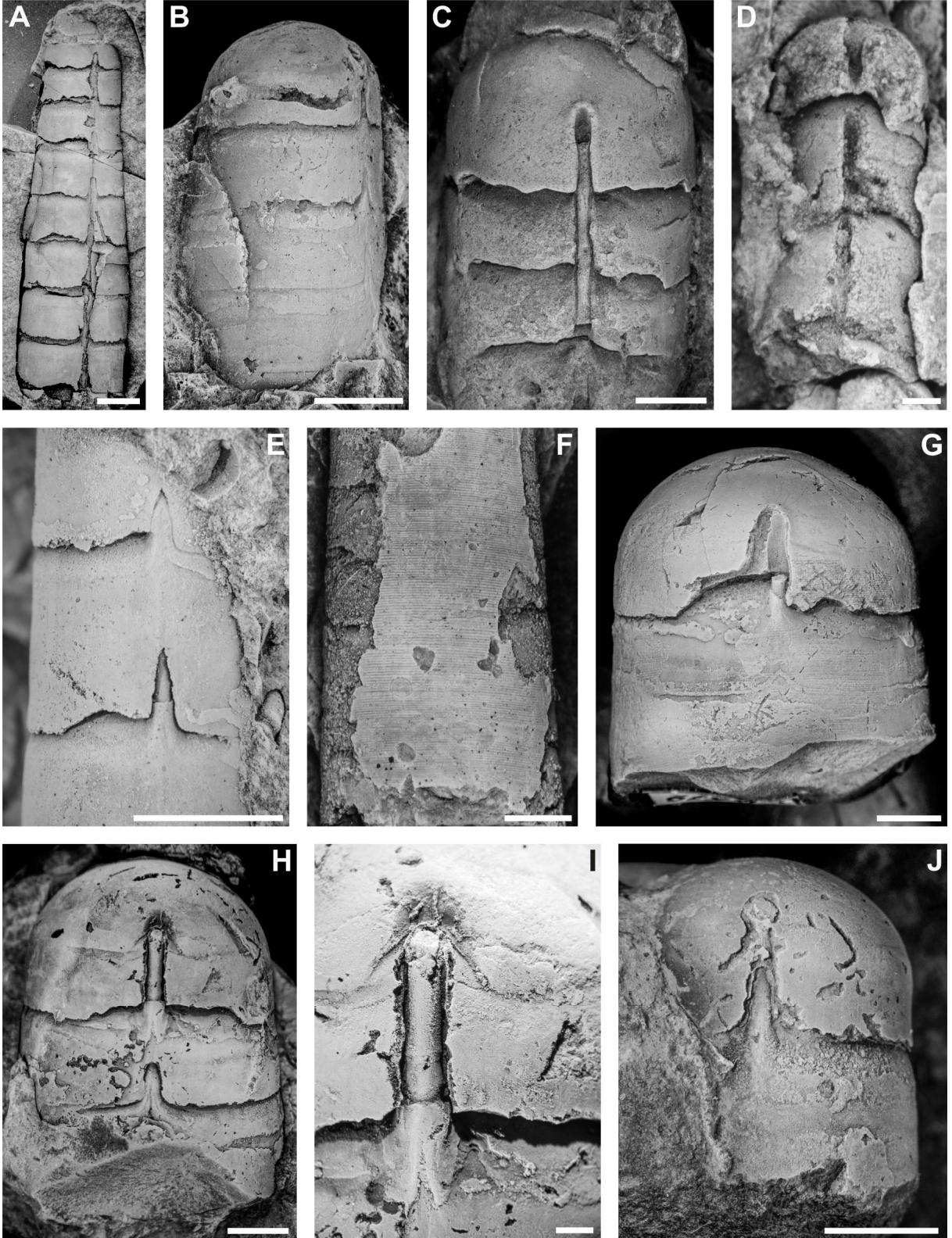
I *Bactroceras sandbergeri*

Detail sifonální trubice exempláře L40994. Měřitelná síla stěn sifonálních oblín a spojovacích prstenců. Měřítka odpovídá 1 mm.

J *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, dobře zachovaný ventrální lalok sutury a sifonální oblina. Šárka – pole. NM, L40990. Coll. Hanuš.

Tabule 1



TABULE 2

A–C *Bactroceras sandbergeri*

Ventrální, laterální a dorzální pohled na obývací komoru se svalovým vtiskem. Šárka – pole. NM, L40993. Coll. Hanuš.

D–E *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, linie paralelní se suturou. Šárka – pole. NM, L40991. Coll. Hanuš.

F *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon se zřetelným zúžením na sifonální trubici, které odpovídá přechodu mezi sifonální oblinou a spojovacím prstencem. Šárka – pole. NM, L40995. Coll. Hanuš.

G *Bactroceras sandbergeri*

Obývací komora s výrazně poškozenou stěnou a stopami po činnosti ichnorodu *Arachnostega*. Šárka – cihelna. NM, L41015. Coll. Hanuš.

H *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, tmavé linie nad suturami, laterálně patrná schránková brázda. Praha – Šárka. NM, L40999. Coll. Klouček.

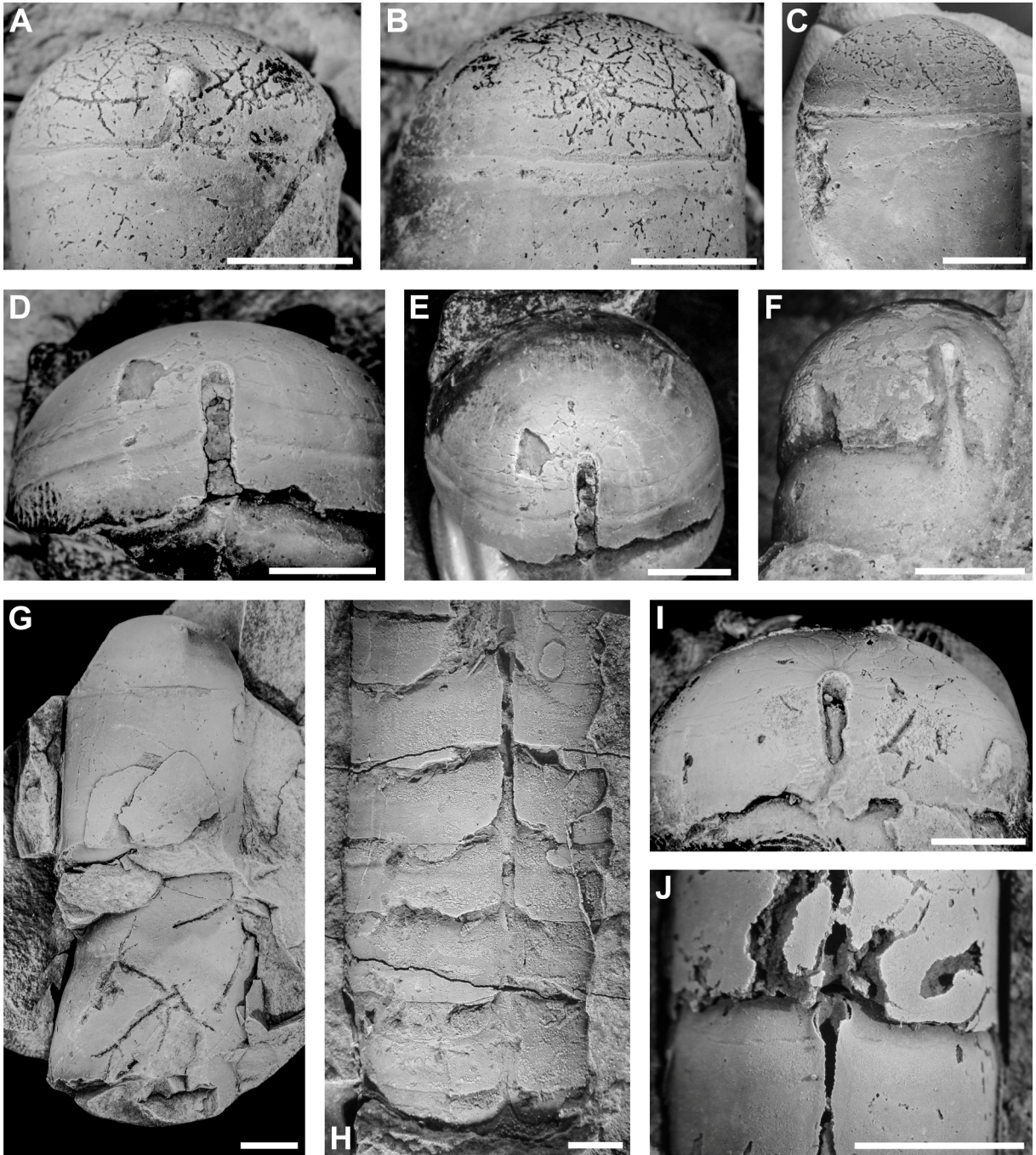
I *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, „límečkovité“ zakončení spojovacího prstence, povrchové přírůstkové vrásky tvořící mělký hyponomický sinus. Radiálně se větvící rýhy viditelné na volné části septa jsou stopy po činnosti ichnorodu *Arachnostega*. Šárka – pole. NM, L40992. Coll. Hanuš.

J *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, „límečkovité“ zakončení spojovacího prstence, měřitelná síla stěn sifonální trubice. Osek u Rokycan. NM, L6577. Orig. Barrande.

Tabule 2



TABULE 3

A *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, v sifonální trubici zachovaná výplň a „límečkovitá“ zakončení spojovacího prstence. Kařízek. NM, L41001. Coll. Plasová.

B *Bactroceras sandbergeri*

Latexový odlitek exempláře L41001. Patrná struktura sifonální trubice a výrazné snížení délky komor fragmokonu v jeho adorální části.

C *Bactroceras sandbergeri*

Detailní pohled na adorální část fragmokonu L41001.

D *Bactroceras sandbergeri*

Detailní pohled na apikální část fragmokonu L41001. „Límečkovitá“ zakončení spojovacího prstence a zachované povrchové struktury schránky.

E *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, zúžení na sifonální trubici odpovídá místu přechodu mezi sifonální oblinou a spojovacím prstencem. Praha – Šárka. NM, L41000. Coll. Musei.

F *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, sifonální trubice, ventrální lalok sutury. Osek u Rokycan. NM, L41004. Coll. Plasovi.

G *Bactroceras sandbergeri*

Obývací komora se zachovanými přírůstkovými liniemi a hyponomickým sinem. Osek u Rokycan. NM, L21006. Orig. Barrande.

H *Bactroceras sandbergeri*

Detail obývací komory, vrásčitá vrstva. Osek u Rokycan. NM, L21005. Orig. Barrande. Měřítka odpovídá délce 1 mm.

I *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, hluboký ventrální lalok sutury, sifonální oblina. Praha – Šárka. NM, L40997. Coll. Klouček. Měřítka odpovídá délce 1 mm.

J *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, výplň sifonální trubice. Osek u Rokycan. NM, L41022. Coll. Musei.

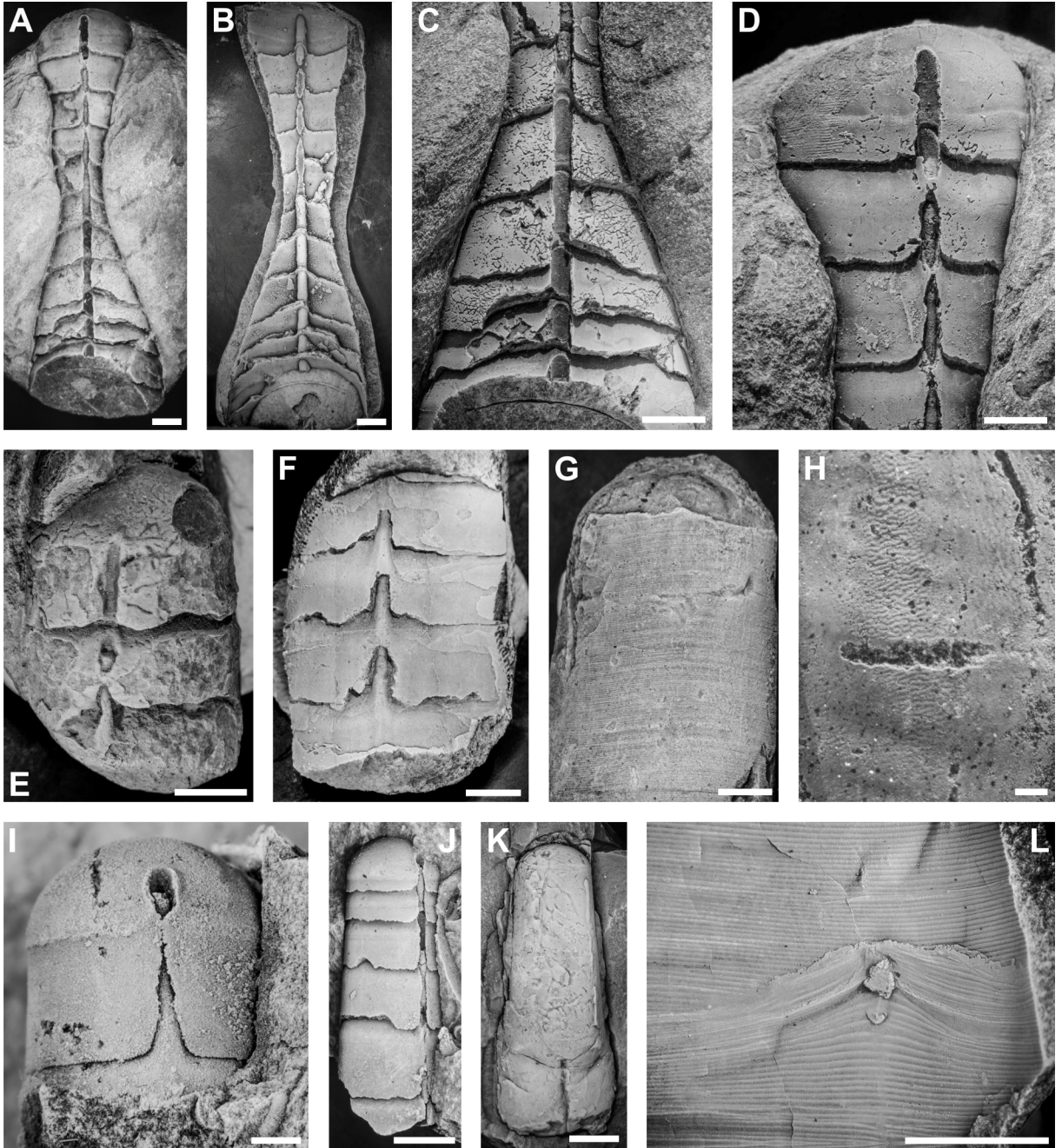
K *Bactroceras interpolatum*

Obývací komora s patrným poškozením stěny. Lejškov u Málkova. NM, L13764. Orig. Barrande.

J *Bactroceras sandbergeri*

Otisk vnějšího povrchu schránky. Přírůstkové linie, zranění způsobené útokem predátora. Praha – Šárka. NM, L40996. Coll. Klouček.

Tabule 3



TABULE 4

A *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon s patrnou strukturou sifonální trubice. Cekov. NM, L41002. Coll. Plasová.

B *Bactroceras sandbergeri*

Latexový odlitek exempláře L41002.

C *Bactroceras sandbergeri*

Detail exempláře L41002. Laterálně patrná schránková brázda.

D *Bactroceras sandbergeri*

Detail stavby sifonální trubice exempláře L41002.

E *Bactroceras sandbergeri*

Embryonální schránka s protokonchou. Osek u Rokycan. NM, L10331. Orig. Barrande. Měřítka odpovídá 1 mm.

F *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon se sifonální trubicí. Osek u Rokycan. NM, L41003. Coll. Plasovi.

G *Bactroceras sandbergeri*

Detail exempláře L41003 s jemnými rýhami lemujícími suturu a ventrální lalok sutury.

H *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, sifonální oblina a jejich přechod ke spojovacím prstencům. Mýto u Rokycan. NM, L41006. Coll. Plasová.

I *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, nepravidelná délka komor apikálně i adorálně. Hřbety rovnoběžné se suturami. Praha – Šárka. PřF UK, CHMHZ-OR-0001. Coll. Schindewolf.

J *Bactroceras sandbergeri*

Detail adorální části exempláře CHMHZ-OR-0001. Nepravidelná délka komor adorálně. Hřbety rovnoběžné se suturami. Síť jemných, rovnoběžných vrásek na komorách orientovaná kolmo na sutury, schránková brázda. Praha – Šárka. PřF UK, CHMHZ-OR-0001. Coll. Schindewolf.

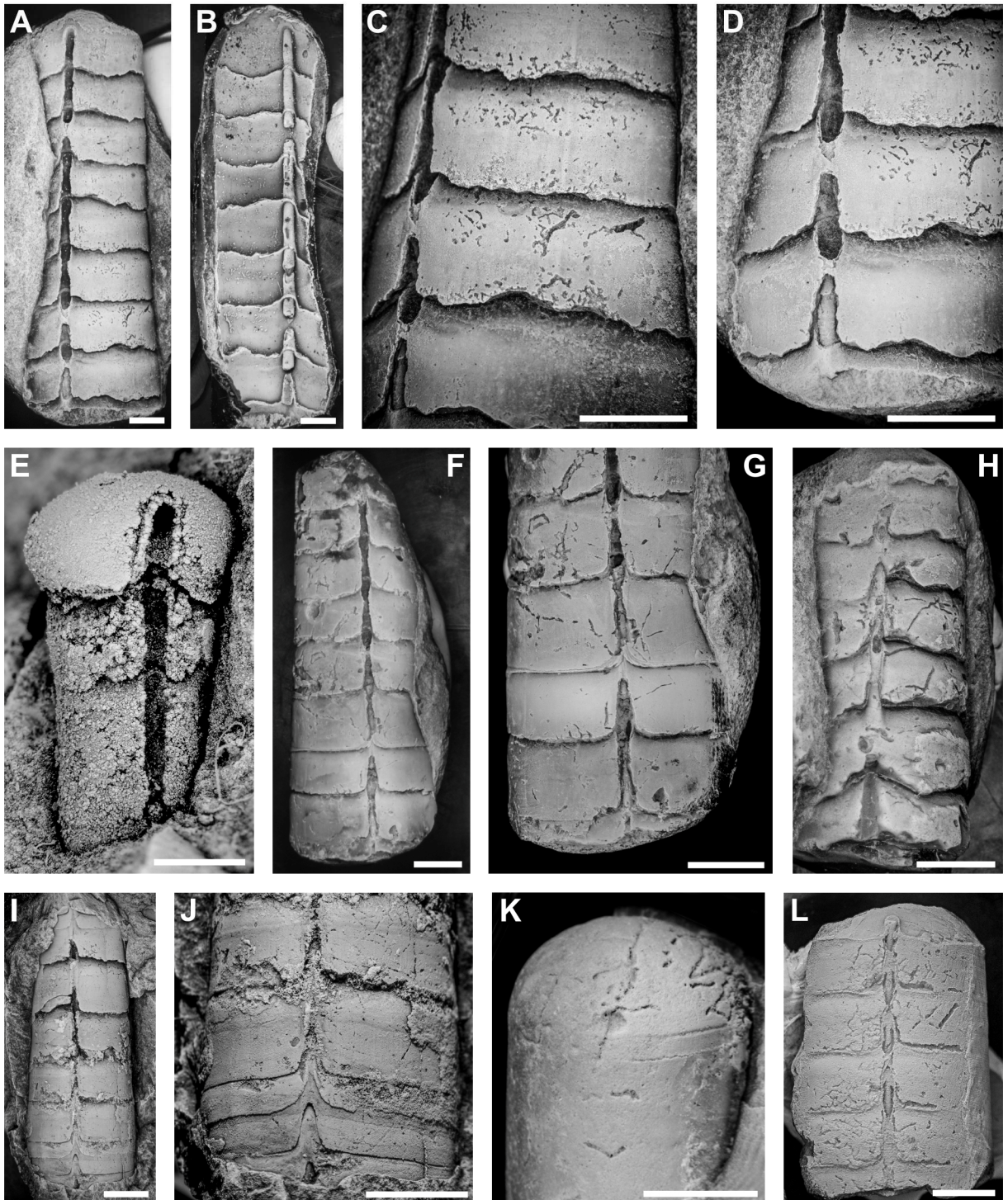
K *Bactroceras sandbergeri*

Obývací komora, laterálně patrné dvě rovnoběžné linie. Mýto u Rokycan. NM, L41007. Coll. Kratina.

L *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, skulpturní jádro, patrné přírůstkové linie a hyponomický sinus. Zbiroh(Pětídomky). NM, L41007. Coll. Plasová.

Tabule 4



TABULE 5

A *Bactrites sandbergeri*

Obývací komora se zahojenými zraněními, která byla způsobena útokem predátora. Osek u Rokycan. ČGS, 451(PP 546).

B *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon s výplní sifonální trubice a „límečkovitým“ zakončením spojovacích prstenců. Osek u Rokycan. MBHR, 1975.

C *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon s výplní sifonální trubice a měřitelnou silou stěn sifonálních oblin a spojovacích prstenců. Osek u Rokycan. MBHR, 1981.

D *Bactroceras sandbergeri*

Detail sifonální trubice exempláře 1981.

E *Bactroceras sandbergeri*

Obývací komora, skulpturní jádro, hyponomický sinus. Rokycany. MBHR, 1951.

F *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon s ventrálním lalokem sutury a sifonální oblinou. Rokycany – Drahouš. MBHR, 9535.

G *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon, skulpturní jádro s hyponomickým sinem. Osek u Rokycan. MBHR, 17825.

H *Bactroceras sandbergeri*

Fragmokon se zřetelným hyponomickým sinem. Zbiroh(Pětidomky). NM, L41309. Coll. Plasová.

Tabule 5

