

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Geologie

Studijní obor: Geologie



Bc. Kateřina Bartošová

Taxonomie, ekologie a paleogeografický význam rodu *Euorthisina*
(Brachiopoda) v pražské pánvi
Taxonomy, ecology and palaeogeographical significance of the genus
Euorthisina (Brachiopoda) in the Prague Basin

Diplomová práce

Vedoucí diplomové práce: doc. RNDr. Michal Mergl, CSc.

Praha, 2016

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 18. 1. 2016

Podpis:

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli Michalu Merglovi za všestrannou pomoc s psaním této práce a dále Petru Kraftovi a Oldřichu Fatkovi za vstřícnost, pomoc s dopravou materiálu a cenné rady.

Velký dík patří Evě Kadlecové, Marice Polechové a Petru Budilovi z České geologické služby, kteří mi nejen zpřístupnili materiál ke studiu, ale byli pro mě po celou dobu oporou a nabízeli pomocnou ruku kdykoliv bylo potřeba. Dále děkuji Vojtěchu Turkovi a Martině Korandové za zpřístupnění sbírek v Národním muzeu v Praze a v Muzeu Dr. Bohuslava Horáka v Rokycanech.

V neposlední řadě děkuji Martině Aubrechtové za její nezištnou pomoc, neochvějnou podporu a víru v mé schopnosti práci dokončit a své rodině a přátelům za psychickou podporu.

Abstrakt

Systematické postavení ramenonožce rodu *Euorthisina* HAVLÍČEK 1950 z ordoviku pražské pánve (Česká republika) bylo v minulosti často předmětem diskuzí a sporů. Rod byl nejprve řazen do nadčeledi Syntrophiiacea (řád Pentamerida). Posléze pro něj byla Havlíčkem (1977) definována samostatná čeleď Euorthisinidae.

V současnosti je tato čeleď řazena do řádu Orthida a zahrnuje rody *Euorthisina* HAVLÍČEK, 1950, *Lesserorthis* BENEDETTO, 2007, *Notorthisina* HAVLÍČEK & BRANISA, 1980 a *Protorthisina* BENEDETTO, 2007.

V rámci předkládané diplomové práce byla provedena revize rodu *Euorthisina* HAVLÍČEK 1950 s důrazem na taxonomické zařazení, paleoekologii a paleogeografický výskyt druhů *E. moesta* a *E. minor* popsáných z ordoviku pražské pánve.

Klíčová slova: *Euorthisina*, ramenonožci, ordovik, pražská pánev, Česká republika.

Abstract

Taxonomic position of the brachiopod genus *Euorthisina* HAVLÍČEK 1950 from the Ordovician of the Prague Basin (Czech republic) was subjected to wide discussions and disputes in the past. The genus was first classified within the superfamily Syntrophiacea (order Pentamerida). Later, a separate family Euorthisinidae by Havlíček (1977) was defined.

At present, the family is assigned to the order Orthida and includes genera *Euorthisina* HAVLÍČEK, 1950, *Lesserorthis* BENEDETTO, 2007, *Notorthisina* HAVLÍČEK & BRANISA, 1980 and *Protorthisina* BENEDETTO, 2007.

In this thesis, a revision of genus *Euorthisina* HAVLÍČEK 1950 with emphasis on taxonomic classification, palaeoecology and palaeogeographic occurrence of species *E. moesta* and *E. minor* described from the Ordovician of the Prague Basin has been made.

Klíčová slova: *Euorthisina*, brachiopoda, Ordovician, Prague Basin, Czech republic.

OBSAH

1. ÚVOD: VÝVOJ NÁZORŮ NA SYSTEMATICKÉ POSTAVENÍ DRUHU	7
2. METODIKA PRÁCE A MATERIÁL	10
2.1 STUDOVANÝ MATERIÁL	10
2.1.1 Geografický výskyt	10
2.1.2 Stratigrafická charakteristika materiálu.....	12
2.1.3 Původ materiálu.....	15
2.1.4 Zachování.....	15
2.1.5 Metodika studia.....	16
2.2 POUŽITÁ TERMINOLOGIE.....	17
3. TAXONOMICKÁ ČÁST	24
ČELEĎ: <i>EUORTHISINIDAE</i> Havlíček, 1977	24
ROD: <i>EUORTHISINA</i> Havlíček, 1950	25
<i>Euorthisina moesta</i> (BARRANDE, 1879)	27
<i>Euorthisina minor</i> (HAVLÍČEK, 1950)	30
4. DISKUZE.....	33
4.1 PALEOEKOLOGIE.....	33
4.1.1 Synekologie rodu <i>Euorthisina</i>	33
4.1.2 Autekologie a tafonomie	37
4.2 PALEOGEOGRAFIE.....	38
5. ZÁVĚR.....	42
6. LITERATURA.....	43

1. Úvod: Vývoj názorů na systematické postavení druhu

První druh, který je dnes řazen k rodu *Euorthisina*, byl popsán Barrandem (1879). Autor vyobrazuje druh *Orthisina moesta* ze stratigrafické jednotky d1 (v dnešní terminologii šárecké souvrství) z lokality Wosek (= Osek u Rokycan). Druh vyobrazuje na tabuli v celé typové řadě a v různých pohledech, na kterých je patrná vysoká morfologická variabilita tohoto druhu. Zmíněna je i přítomnost jemných rýh na vrcholech žeber u některých jedinců. Formální popis Barrande (1879) však neuvádí. Za zmínku stojí přiřazení do rodu, ke kterému klade i mladší ordovický druh *Orthisina cava*. Druh *Orthisina cava* (= *Bicuspinga cava*) je v současné době řazen k triplesiidním ramenonožcům. Ukazuje to na skutečnost, že Barrande si byl vědom nezvyklé morfologie misek, odlišující druh *O. moesta* od ostatních, „klasicky“ vypadajících orthidních ramenonožců.

Vyobrazení a popis druhu, stále kladeného k rodu *Orthisina* je v populární publikaci Prantla (1942). Druh je uváděn jako typický pro tzv. vrstvy osecko-kváňské. Zmínky o výskytu tohoto druhu nalezneme i v mnoha druhových soupisech z období před druhou světovou válkou. Příkladem jsou vyobrazení tohoto druhu i v geologickém průvodci Boučka (1941).

První a prozatím i poslední moderní revize Barrandova druhu *Orthisina moesta* je v monografii Havlíčka (1950). Havlíček rozlišuje tři poddruhy, pro které stanoví i nový rod *Euorthisina*. Výskyt poddruhu *Euorthisina moesta moesta* (Barrande 1879) uvádí u Oseka, Pětidomků a v Ejpovicích. Poddruh *E. moesta minor* Havlíček, 1951 je uváděn z Prahy – Šárky, Prahy – Libuše, Dubče, Oseka a Pětidomků. U poddruhu *Euorthisina moesta šárkaensis* (= *E. moesta sarkaensis*) uvádí výskyt pouze v Praze – Šárce a u Úval. Havlíček řadí tyto tři poddruhy do nadčeledi Syntrophiiacea (řád Pentamerida). Stejně přiřazení používá i v roce 1971 (Havlíček 1971) i když s tímto přiřazením, však již o šest let dříve, nesouhlasí Biernat (1965) v prvním vydání *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Moore 1965). Pro přítomnost vysokého zámkového pole (interarey) a z důvodu nepřítomnosti hřbetního sedla je rod *Euorthisina* přiřazen k řádu Orthida. Špinar et al. (1965) rod *Euorthisina* řadí do podřádu Syntrophioidea Ulrich a Cooper, 1938. V kapitole tohoto kompendia, jejímž autorem je opět V. Havlíček, je druh *Euorthisina moesta* vyobrazen na kresbě a na obr. VII-2 je vyobrazen i typový jedinec ze sbírek Národního muzea v Praze.

K diskusi o systematickém postavení rodu se vrátil Havlíček (1977) v revizi orthidních ramenonožců českého staršího paleozoika. Druh v hlavním textu původně mezi orthidní ramenonožce nezařazuje, až v dodatku v závěru monografie stanoví novou čeleď Euorthisinidae. Je tedy patrné, že taxonomické zařazení rodu nebylo pro Havlíčka (1977) jednoznačné. Rod *Euorthisina*, který se dle Havlíčka (1977) vyskytuje ve stupních arenig a llanvirn (= daping a darriwil v současném pojetí) v Čechách, Velké Británii, Maroku a Bolívii je jediným rodem čeledi, kterou s určitou rezervou přiřazuje do nadčeledi Plectorthacea.

K českému druhu *Euorthisina minor* Havlíček (1971) přiřazuje misky nalezené v Anti-Atlasu v Maroku. Materiál je poměrně nepříznivě zachovalý a nepočetný, přesto je velmi podobný českému druhu. K poddruhu *E. moesta minor* jsou přiřazeny Williamsem (1974), byť s pochybností, i misky nalezené v Mytton Flags v Shropshire v Anglii, které jsou arenigského stáří.

Další dva druhy řazené k rodu *Euorthisina* jsou známy z Bolívie a jižní Číny. Havlíček a Branisa (1980) popisují dva bolívijské druhy, *E. kobayashi* a *E. orthiformis*. První druh je charakteristický přítomností jemných žebber v mezižebním prostoru, která nejsou, dle těchto autorů, u českých druhů přítomna. Autoři druh přirovnávají k druhu *E. minor*. Druh *E. orthiformis* se liší angulárními žebry od obou českých druhů. Zajímavý je komentář k výskytu obou druhů. Nikdy se nevyskytují společně, i když jsou oba svým výskytem omezeny na jednotku Obispo Shale řazenou ke stupni arenigu. Oba druhy jsou běžné v jednodruhových shlucích, i s desítkami jedinců na vrstevní ploše. Z přítomnosti hlavonožců soudí autoři, že schránky hlavonožců byly využívány jako pevný podklad na jinak měkkém bahnitěm dně.

Čínské druhy *E. kobayashi* a *E. orthiformis* popisuje Xiaofeng et al. (2009) v souvrství Dawan, západní části provincie Hubei. Jejich stratigrafický výskyt je kladen do období svrchního flo až spodního dapingu (= arenig). *E. orthiformis* arenigského stáří je také známa z břidličnatého souvrství San José (Andská východní Cordillera) v Peru (Gutiérrez-Marco & Villas 2007).

E. multcostata popsaná Xu et al. (1974) je známá z hned několika lokalit jižní Číny. Výskyty tohoto druhu spadají svým stářím do arenigu. Z rozsáhlé studie předložené Zhanem a Jinem (2014) zahrnující šest čínských lokalit s bohatou fosilní faunou vyplývá, že se *Euorthisina* přesouvala z mělčích příbřežních zón do prostředí s větší hloubkou.

Dalším čínským druhem je *E. paucicostata* popsaná Xu & Liu (1984) ze souvrství Tonggao, Xiayangao, Sandu, provincie Guizhou, která je opět arenigského stáří.

V novém vydání *Treatise on Invertebrate paleontology, revised* (Williams et al. 2000) Williams & Harper (2000) poněkud zpochybňují přiřazení k orthidním ramenonožcům, i když do stejné čeledi řadí i rod *Notorthisina*, stanovený Havlíčkem a Branisou (1980) na druhu *Notorthisina notaconcha* z tremadoku Bolívie. Williams & Harper (2000) se zmiňují, že *Euorthisina* má znaky společné nejen s plektorthidními, ale i se syntrophiidními ramenonožci. Gutiérrez-Marco & Villas (2007) zmiňují výskyt druhu *E. orthiformis* z tremadoku Peru a Poukazují na variabilitu v ornamentaci u tohoto druhu. O dva roky později Villas et al. (2009) komentují vztah rodu *Euorthisina* a *Notorthisina* a doplňují diagnózu čeledi Euorthisinidae, kterou kladou do nadčeledi Plectorthoidea. Za důležitý znak rodu *Euorthisina* považují tvar a umístění zubových lišt. Ostatní znaky, zejména tvar a průřez žeber považují za natolik variabilní, že je nelze použít pro odlišení těchto dvou rodů.

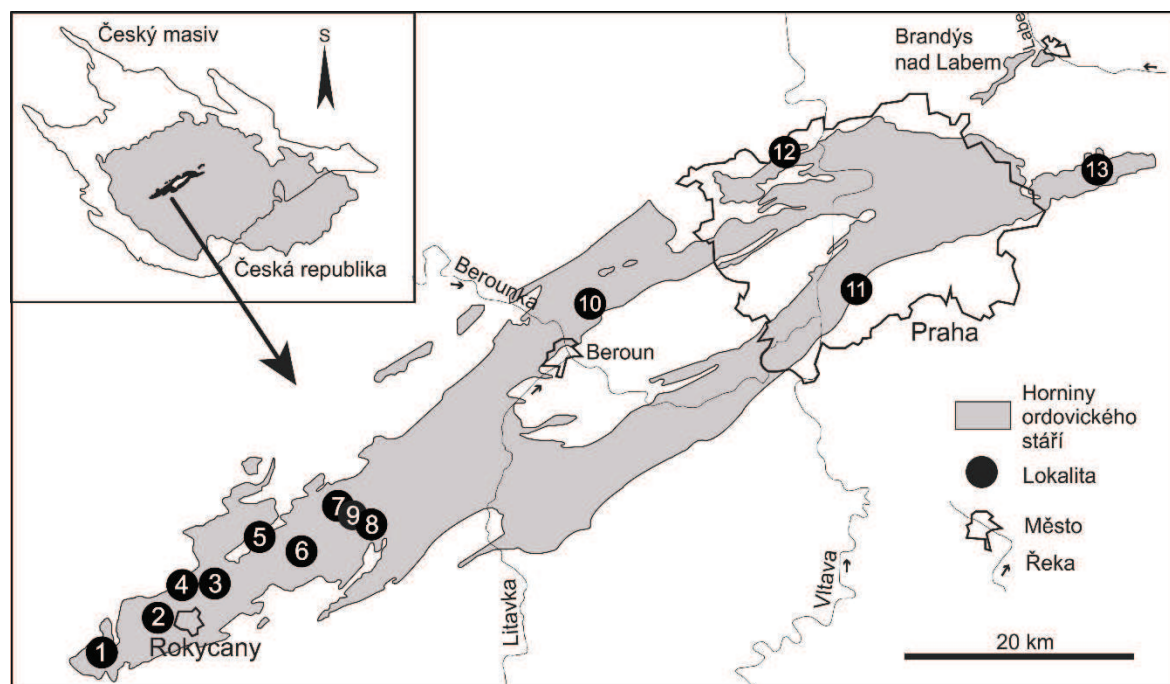
Benedetto (2007) rod *Euorthisina* definitivně klade k plektorthidním ramenonožcům spolu s rody *Protorthisina* a *Lesserorthis*. Popisuje i nový druh *Euorthisina* (?) *nazarenensis*. Tento druh se však zřetelně odlišuje od českých druhů nízkým dorzálním septem a zejména dutými žebry. S velkou pravděpodobností do rodu *Euorthisina* nepatří, což zmiňují i Villas et al. (2009), kteří jej přiřazují k rodu *Notorthisina*. Navzdory celkové revizi plektorthidů provedené Benedetto (2007) se zdá systematické postavení českých druhů, tedy i typového druhu rodu *Euorthisina*, poněkud nejisté. Podrobná moderní revize všech tří poddruhů, resp. druhů od původního popisu Havlíčka však nebyla provedena.

2. Metodika práce a materiál

2.1 Studovaný materiál

2.1.1 Geografický výskyt

Výskyt rodu *Euorthisina* je v rámci Českého masivu dle dostupné literatury a sbírkového materiálu znám pouze ze středního ordoviku (šárecké souvrství, darriwil) pražské pánve (tepelsko-barrandienská oblast). Jednotlivé lokality výskytu rodu *Euorthisina* jsou vyznačeny na obr. 1.

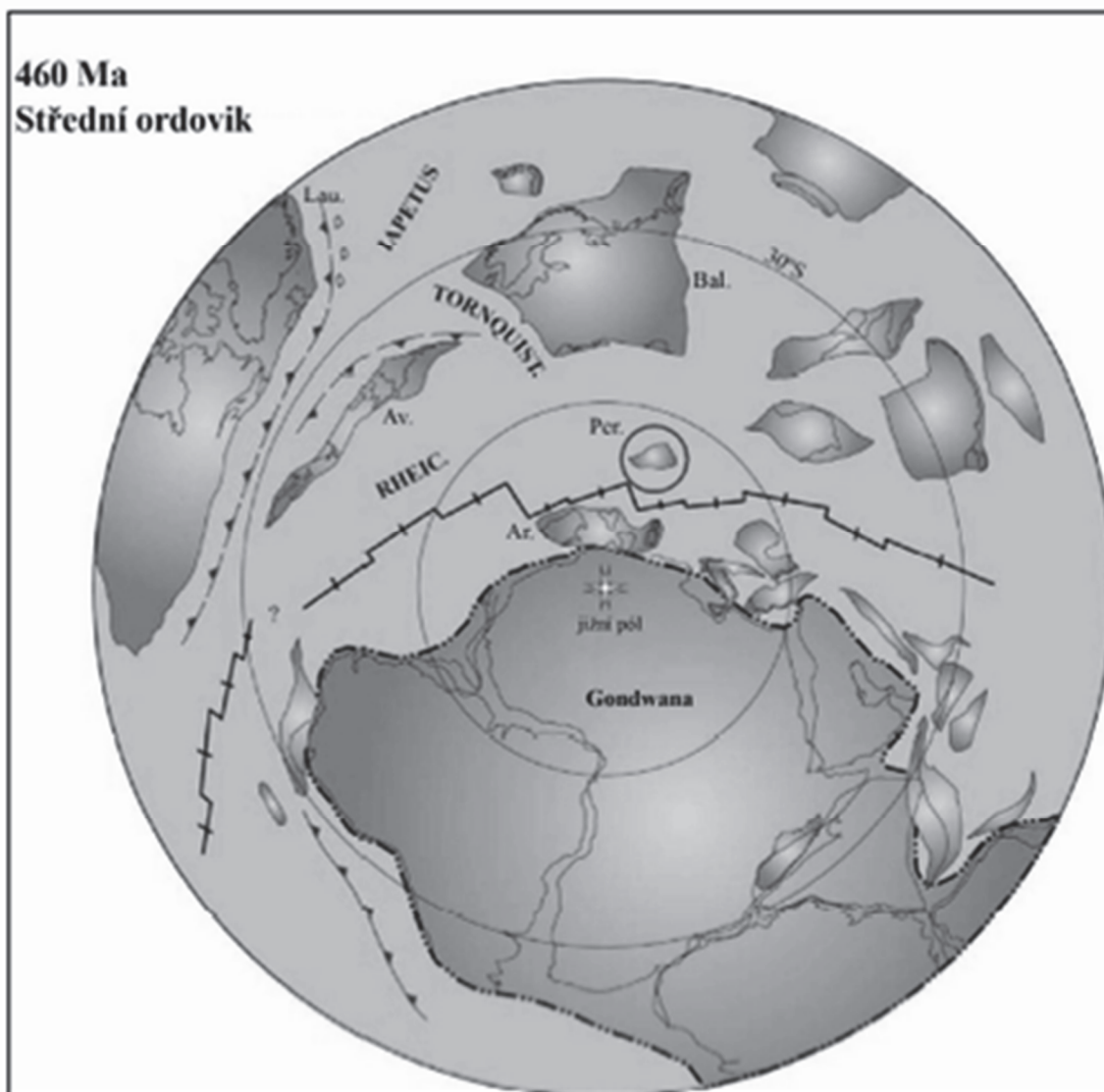


Obr. 1: Lokality s výskytem rodu *Euorthisina* v pražské pánvi: 1. Starý Plzenec, 2. Rokycany – Drahouš, 3. Díly u Rokycan, 4. Osek u Rokycan, 5. Těškov, 6. Mýto u Rokycan, 7. Cekov, 8. Kařízek, 9. Zbiroh – Pětidomky, 10. Přebíslav, 11. Praha – Libuš, 12. Praha – Šárka, 13. Úvaly (upraveno podle Mandy 2008 a Aubrechtové 2015)

Pražská pánve je úzká, lineární, tektonicky založená struktura protažená ve směru severovýchod – jihozápad s maximální mocností výplně v osní části (Havlíček 1981, 1982). Zachovaný relikt pánve se rozkládá mezi Starým Plzencem, Prahou a Brandýsem nad

Labem. I přes to, že mořská záplava v některých časových obdobích byla velmi rozsáhlá, šířka denudačního reliktu nepřekračuje 25 km (Havlíček 1981).

Extenzní režim, v průběhu kterého probíhala sedimentace v prostředí riftové pánve, byl doprovázen posunem peri-Gondwanských mikrobloků směrem ke kontinentům, které ve svrchním siluru vytvořily Laurussii. V prostoru mezi Avalonií a Gondwanou se otevíral nový oceán nazývaný Rheický (Havlíček 1998). Avalonie se posouvala na sever směrem k Baltice a 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 pohybovala severním směrem a natáčela se svou západní částí k rovníku. Společně s Gondwanou postupovaly z mírného klimatického pásu do nižších zeměpisných šířek peri-Gondwanské mikrobloky. Součástí peri-Gondwany byla i Armorická skupina mikrobloků (ATA), do níž patřily i jednotlivé segmenty později tvořící Český masiv. Na základě studia druhového složení společenstev trilobitů a brachiopodů vyčlenili Havlíček et al. (1994) centrální část Českého masivu (tepelsko-barrandienská oblast) mimo ATA a definovali pro tyto oblasti samostatný mikrokontinent, který nazvali Perunika. Mikrokontinent Perunika se začátkem ordoviku oddělil od Gondwany a pohyboval se směrem k Baltice (Cocks & Torsvika 2006). Vztahy Peruniky k ostatním částem peri-Gondwany shrnuli na základě studia fosílií doplněného paleomagnetickými a litologickými daty Fatka & Mergl (2009). Rozložení kontinentů ve středním ordoviku je znázorněno na obr. 2.



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

2.1.2 Stratigrafická charakteristika materiálu

Výplň pražské pánve je ve stratigraficky starších sledech tvořena převážně klastickými sedimenty, které jsou doprovázeny silicity, v siluru a devonu pak převažují karbonátové horniny. Významné jsou též produkty vulkanismu ukládané od spodního ordoviku do středního devonu (Havlíček 1998).

Ordovické uloženiny pražské pánve představují nemetamorfovaný a nepřerušovaný sled břidlic, prachovců a pískovců s hojně se vyskytujícími fosiliemi. Tento sled je

doprovázen polohami vulkanických uloženin, ferrolitů a silicitů. V některých polohách jsou hojná čočkovitá tělesa karbonátů.

V současnosti je ordovik podle mezinárodního členění dělen na tři oddělení (spodní, střední, svrchní) a 7 stupňů (tremadoc, flo, daping, darriwil, sandby, katy, hiranant). Vzhledem k tomu, že dříve používané britské členění (tremadoc, arenig, llarnvirn, llandeilo, caradoc, ashgill) bylo pro chladnovodní mediteránní oblast okraje Gondwany jen obtížně použitelné, setkáváme se ve starší literatuře v oblasti Barrandienu s regionálně platným členěním na stupně tremadok, arenig, oretan, dobrotiv, beroun, královodvor a kosov (Havlíček a Marek 1973). Srovnání mezinárodního a regionálního členění ordoviku je uvedeno na obr. 3.

GLOBÁLNÍ DĚLENÍ						REGIONÁLNÍ DĚLENÍ	
ÚTVAR	ODDĚL.	STUPNĚ	STAGE SLICES	TS	TU	STUPNĚ	SOUVRSTVÍ
ORDOVIK	SVRCHNÍ	HIRNANT	Hi2	6c	21	KOSOV	KOSOVSKÉ
			Hi1				
		KATY	Ka4	6b	20	KRÁLODVOR	KRÁLODVORSKÉ
				6a	19		
			Ka3	5d	18	BEROUN	BOHDALECKÉ ZAHOŘANSKÉ VINICKÉ LETENSKÉ LIBEŇSKÉ
			Ka2				
			Ka1				
	Sa2	5b	15				
	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			
	SPODNÍ	TREMADOC	Tr3	1d	4		
				1c			
			Tr2	1b	3		
			1a	2			
Tr1			1a	1			

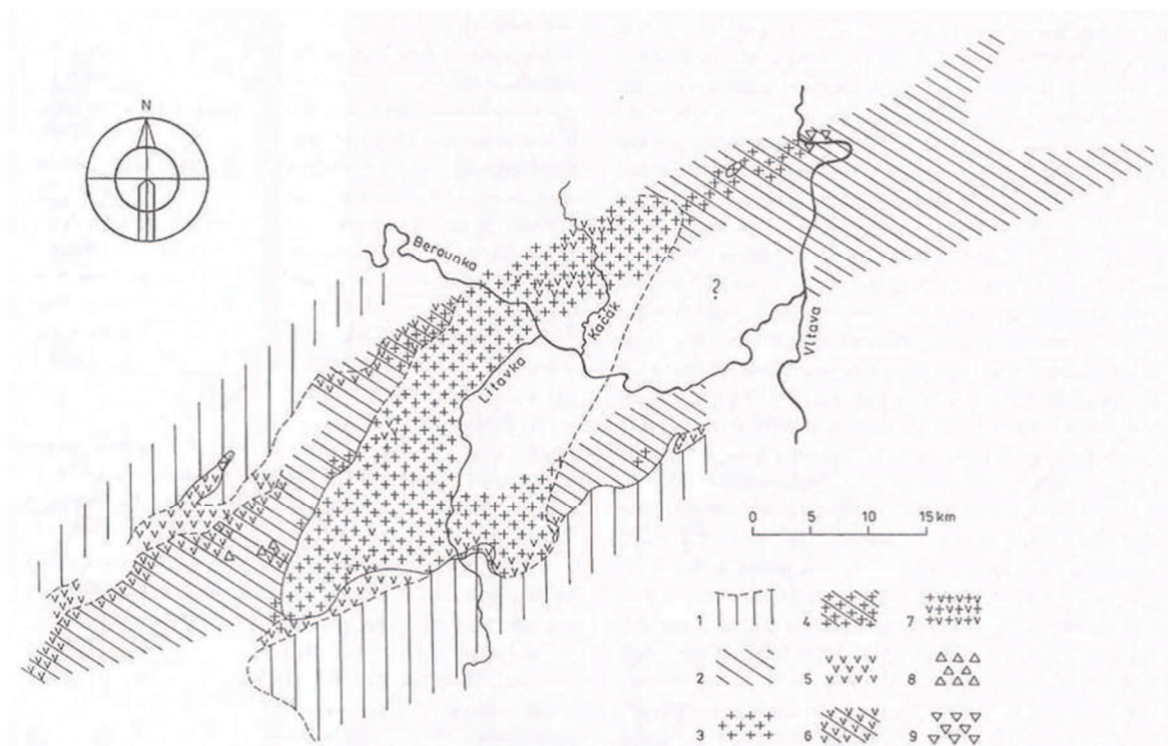
Obr. 3: Mezinárodní a regionální dělení ordoviku. Odděl. = oddělení, TS = time slices, TU = time units (upraveno podle Fatky 2011).

Šárecké souvrství odpovídá mezinárodnímu stupni darriwil (Ilanvirn; oretan). V rámci biostratigrafie jsou zde vymezeny graptolitové biozóny *Corymbograptus retroflexus* a *Didymograptus clavulus* (Kraft & Kraft 1999). Na počátku oretanu (Ilanvirn; darriwil) zasahuje celou Mediteránní oblast rozsáhlá transgrese, což se v pražské pánvi projevuje prohlubováním v osní části směrem od západu na východ (Havlíček 1982). Aktivita komárovského vulkanického centra v tomto období dosahuje maxima (Chlupáč et al. 2002).

Typickou facií šáreckého souvrství jsou šedé až černé jílovité břidlice s křemitými nodulemi vázané na hlubší části pánve. Křemité nodule, někdy též nazývané „šárecké“ či „rokycanské kuličky,“ často uzavírají bohatou faunu (viz. kapitola Synekologie). Dle Kukala (1962) měly nodule původně karbonátové složení a jejich silicifikace proběhla až sekundárně. Odlišně jsou šárecké břidlice vyvinuty v okolí Úval a Brandýsa nad Labem, kde se vyskytují především v podobě siltových šedých břidlic. Na území Prahy se místy vyskytují vložky drob a písčitých břidlic.

Železné rudy šáreckého souvrství tvoří především oolitické hematity. Jejich výskyt převažuje v příbřežních oblastech severozápadní části pražské pánve. Hematity tvoří různě mocné čočky místy zastupující i téměř celý vrstevní sled (Chlupáč et al. 2002). Tyto čočky s největší pravděpodobností vznikaly v příbřežních lagunách. Hlavním zdrojem Fe byly vulkanity křivoklátského pásma. Rudní ložiska se nacházejí např. v lomu u Ejpovic či na hudlické Krušné hoře u Berouna. Zdrojem hojně rozšířených vulkanitů je komárovské vulkanické centrum (Chlupáč et al. 2002, Havlíček 1981) (viz. obr. 4).

Mocnosti šáreckého souvrství se obvykle pohybují kolem 100 m. Na území Prahy a v okolí Úval však dosahují mocnosti až 300 m, což odpovídá přemísťující se oblasti maximální subsidence podél delší osy pánve směrem od západu na východ (Havlíček 1981).



Obr. 4: Rozšíření litofacií šáreckého souvrství. 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 (upraveno podle Havlíčka 1981).

2.1.3 Původ materiálu

Studovaný materiál je uložen ve sbírkách České geologické služby v Praze (ČGS; inv. č. začínající JH nebo PP nebo VL nebo XA nebo YA), ve sbírkách Národního Muzea v Praze (NM; inv. č. začínající L), ve sbírkách Muzea Dr. Bohuslava Horáka v Rokycanech (inv. č. bez specifického označení) a v soukromé sbírce doc. Michala Mergla (inv. č. začínající M nebo O).

2.1.4 Zachování

Studované exempláře jsou prostorově zachovány v silicifikovaných nodulích šáreckého souvrství jako vnitřní jádra nebo otisky bez výraznějších známek deformace. Velikost nodulí se pohybuje nejčastěji mezi dvěma a deseti centimetry, což je dostačující nejen pro zachování jednotlivých jedinců, ale i jejich shluků. Několik exemplářů pochází

také z jílových břidlic, jedinci jsou však deformovaní a nebylo možné je použít ke studiu. Schránky jsou většinou zachovány celé, disartikulované bývají vzácněji. Jedinci se vyskytují samostatně nebo ve shlucích, které jsou dvojího typu: 1) shluky jednodruhové bez doprovodné fauny, 2) shluky vícedruhové s doprovodnou faunou. Doprovodná fauna je v nodulích orientována náhodně a není vytříděna podle tvaru či velikosti. Nejčastěji ji tvoří trilobiti, ramenonožci, ostrakodi, orthokonní hlavonožci, konulárie, mlži a plži. U části vzorků jsou patrné stopy po činnosti organismů náležející ichnorodu *Arachnostega*.

2.1.5 Metodika studia

Vzhledem k charakteru zachování materiálu nebyly všechny exempláře vhodné pro měření. Základním požadavkem bylo zachování celých misek a dostatečně zachovaná nedeformovaná žebra. Studované exempláře byly prohlédnuty a popsány za použití optického mikroskopu Olympus SZX-12 a následně poběleny chloridem amonným (NH_4Cl) a fotografovány fotoaparátem NIKON D300S. Z několika kusů byly též vytvořeny latexové odlitky, které byly po pobělení taktéž vyfotografovány. Obrazové tabule byly zpracovány v programu Adobe Photoshop 7.0 CE.

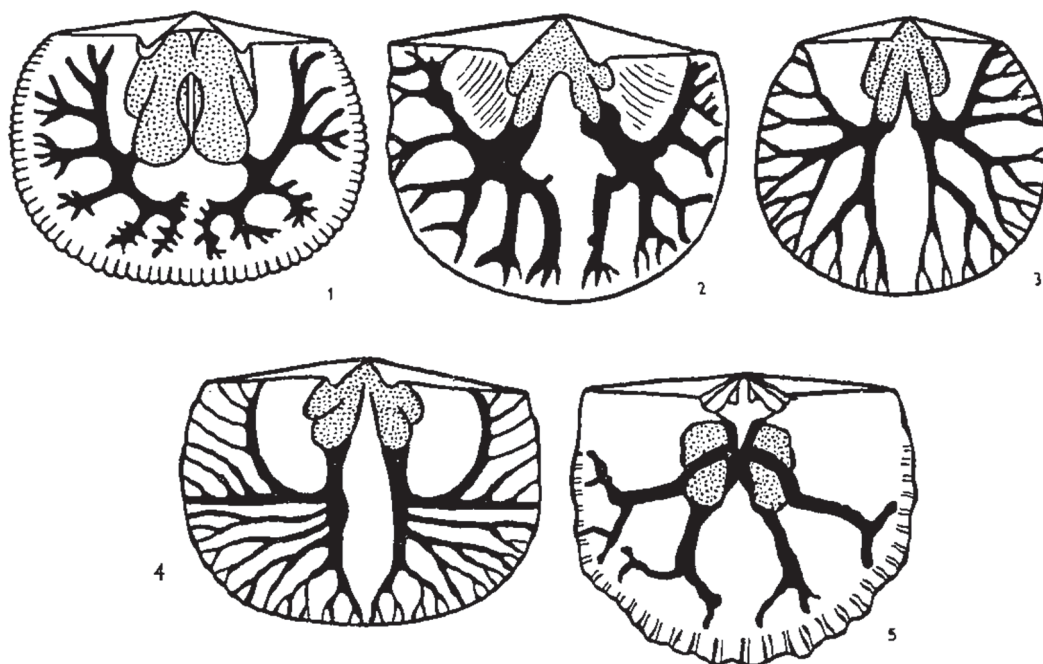
Při studiu materiálu byla pozornost směřována k následujícím znakům popisovaného druhu. V první řadě bylo ověřeno, zda jsou na exemplářích patrné svalové vtisky a paliální siny a dále zda jsou zachovány vnitřní struktury jako septum, krurální lišty a zubové lišty. Zhodnocen byl také celkový tvar schránky a její klenutost. Dále byla studována vnější ornamentace schránky a přírůstkové linie. U každého kusu byla změřena délka a šířka schránky, vrcholový a zámkový úhel. U hřbetních misek také délka septa a u misek břišních délka zubových lišt a úhel, který zubové lišty svírají na dně misky. Zmíněné znaky byly porovnány s popisy, fotografiemi a nákresey v dostupné literatuře vztahující se k rodu *Euorthisina*. Naměřené hodnoty jsou uvedeny v příloze I a II.

Z měřených dat byly vypracovány bodové grafy v programu MS Excel.

2.2 Použitá terminologie

V diplomové práci je k popisu morfologie schránek ramenonožců používána terminologie podle Williamse et al. (1997), která je v následujícím textu uváděna kurzívou v závorce. Většina českých pojmů je převzata z práce Špinara (1960), případně upravena tak, aby odpovídala terminologii podle Williamse et al. (1997).

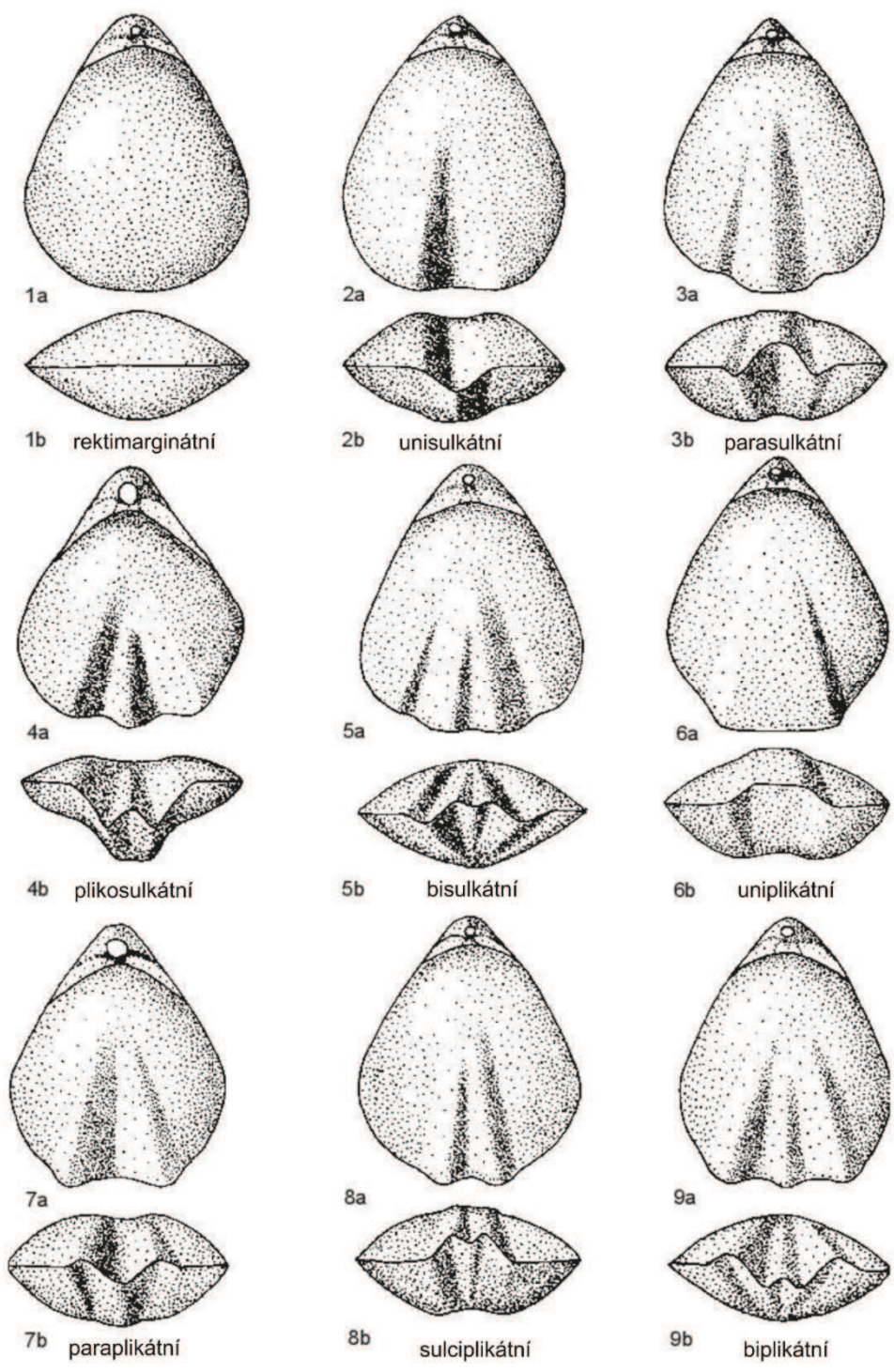
Měkké části těla ramenonožců jsou uzavřeny uvnitř pevné schránky (*shell*). Její vnitřek je vystlán záhyby tělesné stěny, které vytvářejí plášť (*pallium, mantle*). Ten vylučuje hmotu schránky. Coelomová dutina se někdy rozšiřuje až do pláště, v němž vytváří nápadné záhyby a větevnatě se rozdělující chodbičky. Otisky těchto záhybů a chodbiček vytváření na vnitřních stranách mělké brázdy (*grooves*) nebo nízké hrůbky (*ridges*). Souhrnně tuto strukturu nazýváme jako paliální siny neboli vaskulární systém (*mantle canal system*). Povrch, tvar, uspořádání a struktura pláště mají přímý vliv na tvar a stavbu schránky. Vzhled vaskulárního systému tedy můžeme považovat za dobrý diagnostický znak při určování ramenonožců. Různé typy vaskulárního systému jsou vyobrazeny na obr. 5.



Obr. 5: Různé typy vaskulárního systému na miskách ramenonožců (vyznačeno černě). Tečkovaně jsou vyznačeny svalové vtisky. 1 – 4 břišní misky; 5 hřbetní miska orthidního ramenonožce (upraveno podle Špinara 1960 a R. C. Moorea 1952)

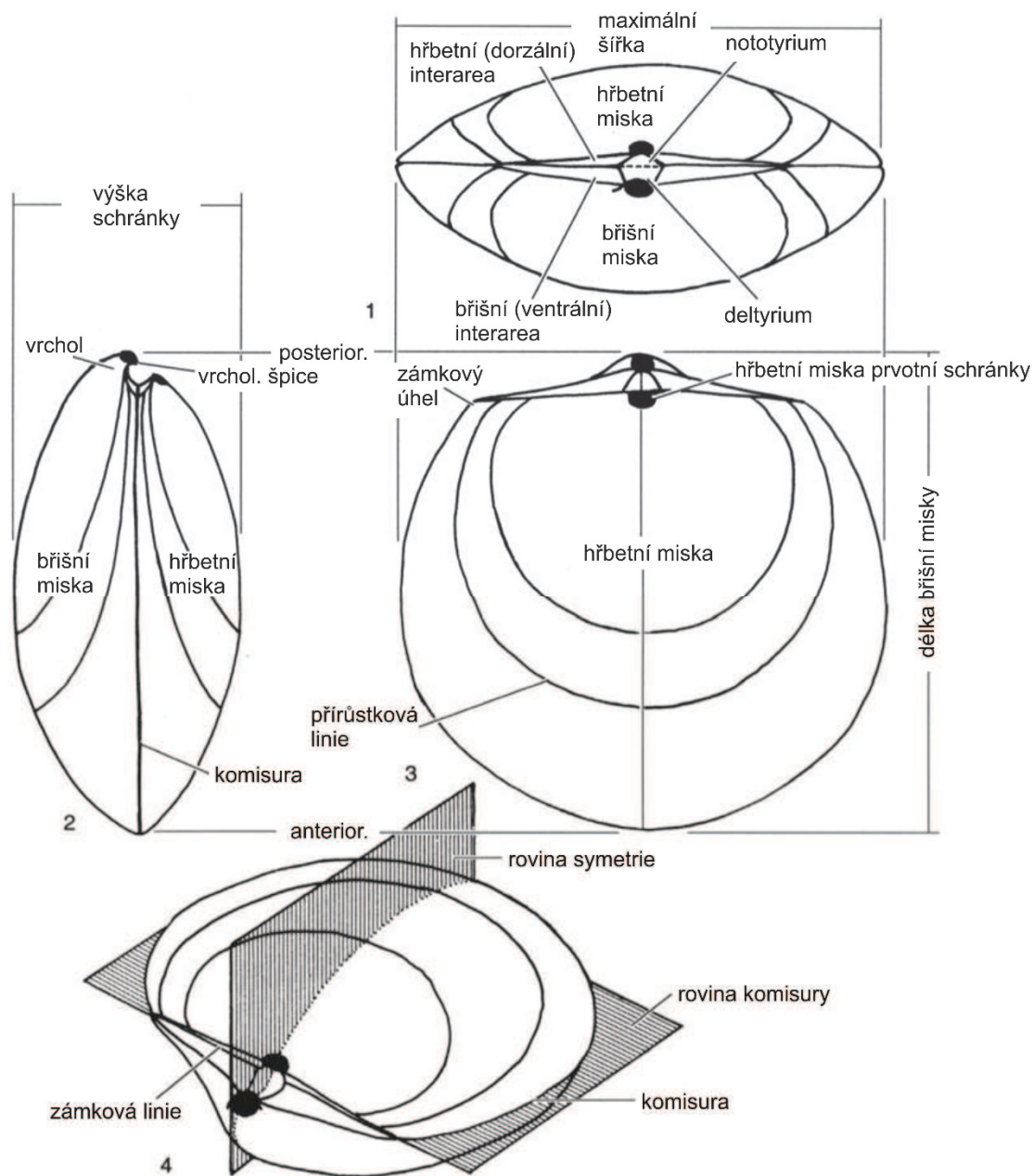
Kalcitová schránka vylučovaná pláštěm rhynchonelliformních ramenonožců je bilaterálně souměrná a je tvořena dvěma miskami (*valve*), které kryjí tělo ramenonožce z břišní (ventrální; *ventral*) a hřbetní (dorzální; *dorsal*) strany. Podle toho rozeznáváme misku břišní (ventrální; *ventral valve*) a misku hřbetní (dorzální; *dorsal valve*). Počáteční část každé schránky je tvořena dvěma vypouklými miskami prvotní schránky (*protegulum*).

Dotyková linie obou misek se nazývá vazba misek neboli komisura (*commisure*). Část komisury rozkládající se na zadním (posteriorním) okraji (*posterior margin*) se označuje jako zámkový okraj (*cardinal margin*). Ten je v případě rodu *Euorthisina* shodný se zámkovou linií (*hinge line*), podle které misky rotují při otevírání nebo zavírání schránky. V nejjednodušším případě, kdy je schránka bikonvexní a misky hladké, je přední vazba rovná neboli rektimarginátní (*rectimarginate*). Někteří ramenonožci mohou mít na jedné misce nápadně široký val (*plica*), při pohledu na anteriorní okraj schránky nazývaný též sedlo (*fold*). Na druhé misce odpovídá valu deprese nazývaná jako brázda (*sulcus*), při pohledu na anteriorní okraj schránky nazývaná též sinus (*sinus*). Val (*plica*) i brázda (*sulcus*) mohou během růstu schránky obrátit svou polohu a mohou se vyskytovat na obou miskách. Jakým způsobem přítomnost valů a brázd ovlivňuje tvar komisury je zobrazeno na obr. 6.



Obr 6: Typy komisur ramenonožců. 1 rektimarginální typ komisury; 2 – 5 primárně sulkátní typ komisury; 6 – 9 primárně plikátní typ komisury (upraveno podle Williams a Rowell 1965).

Svislá rovina souměrnosti prochází podélně přes misky od vrcholu (*umbo*) až k jejich přednímu (anteriornímu) okraji (*anterior margin*). Rozměry popisující tvar a velikost misek jsou znázorněny na obr. 7.

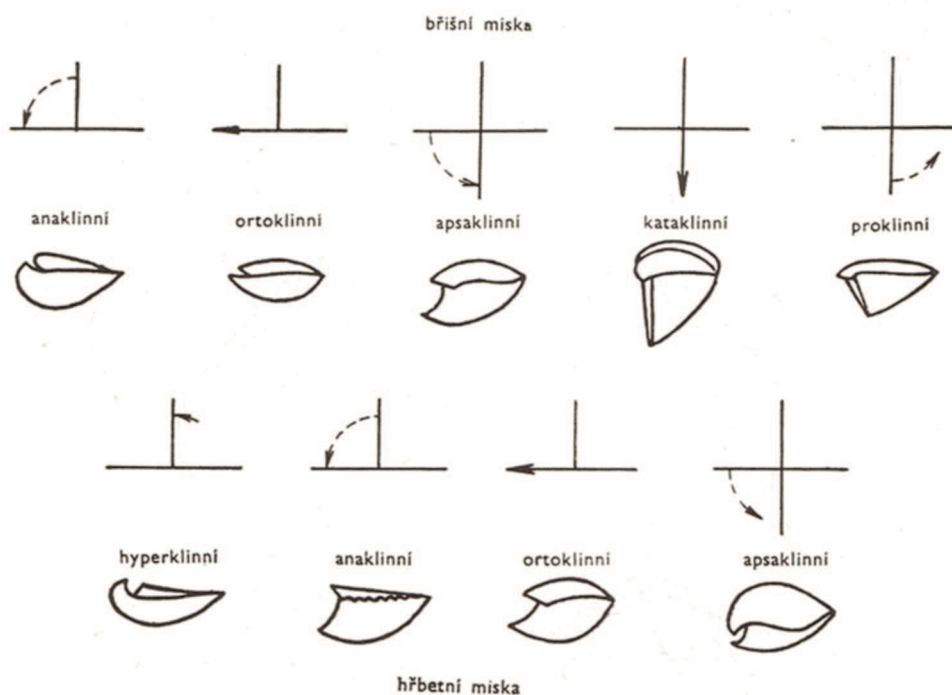


Obr. 7: Základní morfologie schránky ramenonožců. 1 posteriorní pohled; 2 laterální pohled; 3 dorzální pohled; 4 dorzolaterální pohled. (Upraveno podle Williams a Rowell 1965)

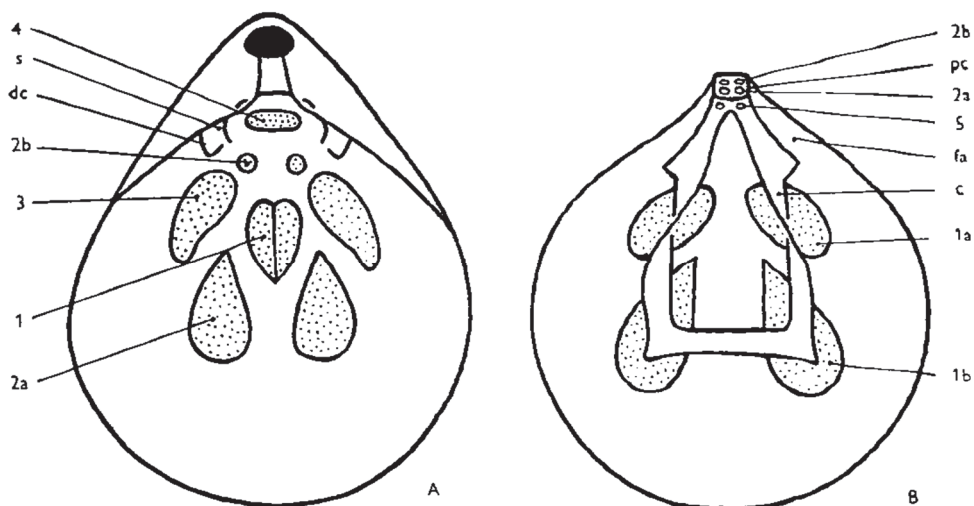
Každá miska vybíhá v zadní zaokrouhlenou část zvanou vrchol (*umbo*), který končí vrcholovou špicí (*apex, beak*). Mezi vrcholem (*umbo*) a zámkovou linií (*hinge line*) se nachází rovná nebo mírně zakřivená ploška trojúhelníkového tvaru, kterou označujeme jako zámkové políčko či interarea (*interarea*). V misce břišní je interarea obvykle vyšší než v misce hřbetní. Podle velikosti a zakřivení interarey je možné určit postavení vrcholové

špice vůči rovině komisury (viz. obr. 8). Sklon interarey má vliv na utváření svalových vtisků (*muscle scars*; schematické znázornění postavení jednotlivých svalových vtisků na dně misek viz. obr. 9), zubových lišt (*dental plates*) a zubů (*teeth*). Interarea je uprostřed rozdělena deltyriem (*delthyrium*) ventrální misky (a nototyriem (*notothyrium*) dorzální misky) na dvě části. Jedná se o prostor, jímž prochází stvol (*pedicle*). V rozích deltyria jsou na zámkovém okraji ventrální misky umístěny dva vyčnívající zuby (*teeth*), které zapadají do zubních jamek (*dental sockets*) ležících na předních rozích nototyria misky dorzální. Systém zubů a jamek má za úkol zabránit nežádoucím bočním pohybům misek. Zuby jsou u některých druhů ramenonožců podpírány tenkými destičkami stojícími na dně misky, které jsou označovány jako zubové lišty (*dental plates*).

V misce hřbetní (dorzální) se systematika zaměřuje na struktury nacházející se okolo dorzální vrcholové špice (*apex, beak*). Souhrnně se nazývají kardinalia (*cardinalia*) a představují především podpory pro vířivé ústrojí, tzv. lofofor (*lophophor*) a prostor pro upínání svalů. Jejich stavba je velmi různorodá a většinou složitá. Jedná se o brachiální aparát (*lophophore-support structures*), dorzální interareu a zámkový výběžek (*cardinal process*). Brachiální aparát rhynchonelliformních ramenonožců je složen z krur (*crus*) podepřených krurálními lištami (*crural plates*) a středního septa (*medial septum*). Při spojení krurálních lišt se středním septem vzniká septárium (*septalium*).



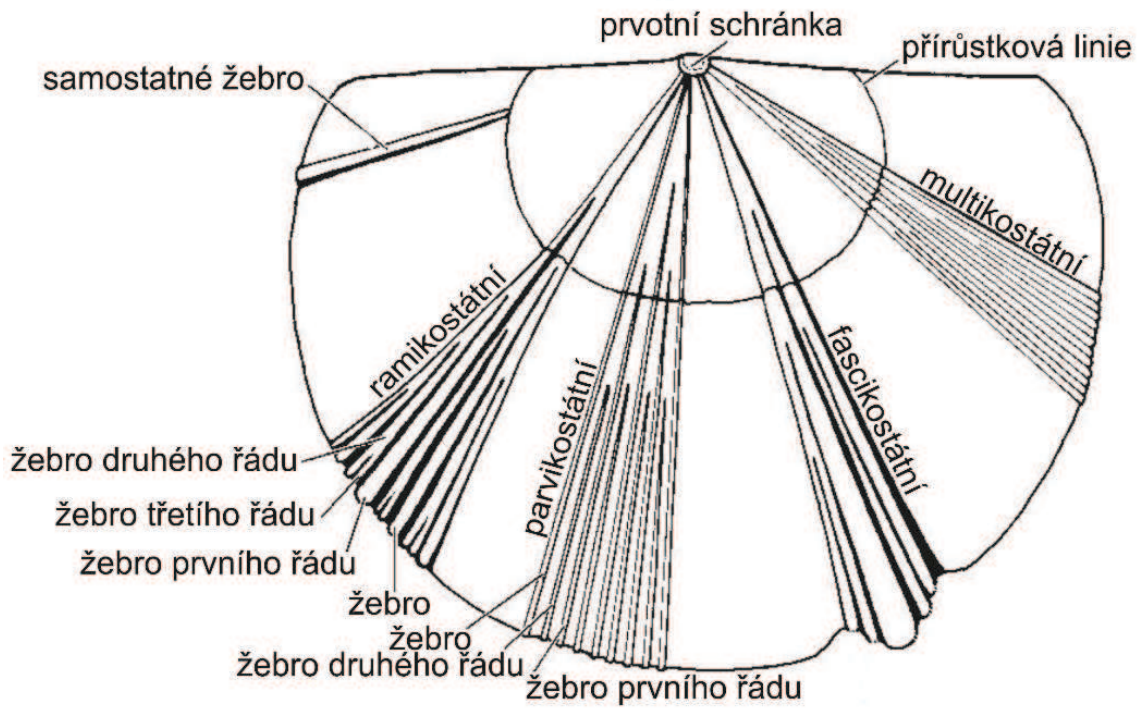
Obr. 8: Různé polohy interarey vzhledem k rovině komisury (upraveno podle Špinara 1960).



Obr. 9: Schematické znázornění svalových vtisků na vnitřním povrchu misky břišní (A) a misky hřbetní (B). 1, 1a, 1b – vtisky svalů zavíracích (adductor scar); 2a – vtisky hlavních svalů otvíracích (anterior diductor scar); 2b – vtisky vedlejších svalů otvíracích (posterior diductor scar); 3- 5 - vtisky svalů stvolových (adjustor scar); c – krura (crus); dc – zub (tooth); fa – zubová jamka (dental socket); pc – zámkový výběžek (cardinal process) (upraveno podle Špinara 1960).

Dalším důležitým rozlišovacím znakem ramenonožců je ornamentace schránky. Povrch schránek může být hladký (*smooth*) či s patrnými přírůstkovými liniemi neboli vráskami (*growth lines*). Paprsčité (*radial*) skulptury probíhající od vrcholu k anteriornímu okraji jsou označovány jako žebra (*costa*). Žebra, která nevycházejí od vrcholu, ale vznikají vkládáním nebo větvením žeber starších označujeme jako jemná žebra nebo žebra druhého či třetího řádu (*costella*). Žebra mohou být angulární (*angular*), subangulární (*subangular*) nebo zaokrouhlená (*rounded*). Mezi dvěma sousedními žebry je mezižeberní prostor (*interspace*). Podle hrubosti, četnosti a zakládání nových žeber rozlišujeme následující typy ornamentace:

1) parvikostátní (*parvicostellate*), žebra na schránkách jsou obzvláště jemná, nová žebra vznikají vkládáním, 2) ramikostátní (*ramicostellate*), nová žebra vznikají dělením či větvením žeber starších, 3) fascikostátní (*fascicostellate*), žebra jsou spojena do svazků, nová žebra vznikají pravidelným dělením původního žebra na obě strany, 4) multikostátní (*multicostellate*), žebra jsou velmi hojná a větví se. Jednotlivé typy ornamentace jsou znázorněny na obr. 10.



Obr. 10: Schematické znázornění jednotlivých typů ornamentace schránky ramenonožců (upraveno podle Williamse & Rowella 1965).

3. Taxonomická část

KMEN: BRACHIOPODA Duméril, 1806

PODKMEN: RHYNCHONELLIFORMEA Williams & others, 1996

TŘÍDA: RHYNHONELLATA Williams & others, 1996

ŘÁD: ORTHIDA Schuchert & Cooper, 1932

PODŘÁD: ORTHIDINA Schuchert & Cooper, 1932

NADČELEĎ: PLECTORTHOIDEA Schuchert & LeVene, 1929

ČELEĎ: EUORTHISINIDAE Havlíček, 1977

1977 EUORTHISINIDAE Havlíček; Havlíček

2009 EUORTHISINIDAE Havlíček; Villas et al., str. 605

Rody:

Euorthisina HAVLÍČEK, 1950; střední ordovik, darriwil, šárecké souvrství; pražská pánev, Česká republika

Lesserorthis BENEDETTO, 2007; spodní ordovik, tremadok, Quebrada San Alejo, Cordón de Lesser, 35 km severozápadně od Salta City, Salta Province, Argentina

Notorthisina HAVLÍČEK & BRANISA, 1980; spodní ordovik, tremadok (zóna *Kainella meridionalis*), Cieneguillas, Bolívie

Protorthisina BENEDETTO, 2007; svrchní kambrium, Lampazar Formation (RA-1 level), Ronqui Angosto, Argentina

Diagnóza (dle Villase et al. 2009): Plektorthidní ramenonožci malých až středních rozměrů, příčně eliptičtí, zámkové rohy svírají tupý úhel, rektimarginátní až lehce sulkátní, hrubě žebrovaní, žebrování variabilní často filátní. Delytrium a nototyrium otevřené. Ventrální interarea silně apsaklinní až ortoklinní; dorzální interarea anaklinní. Jednoduché zuby podepřeny subparalelními až divergentně se rozbíhajícími zubovými lištami. Deskovité krurální lišty se sbíhají do malého posteromediálního septálie, zámkový výběžek vyvinut jen zřídka. Dorzální svalové pole čtyřčetné, vtisky aduktorů uspořádány radiálně.

Poznámky: Taxonomické zařazení čeledi Euorthisinidae bylo v minulosti často diskutováno. Na základě morfologie septalia, postavení dentálních lišt a ornamentace schránky byla čeleď přesunuta z řádu Pentamerida do řádu Orthida. Williams & Harper (2000) přiřadili čeleď do nadčeledi Plectorthoidea. Benedetto (2007) uvádí blízkou příbuznost s kosmopolitní čeledí Nanorthidae, která se objevuje na počátku ordoviku. Tento názor zastává i Villas et al. (2009), který popisuje nový druh *Notorthisina musculosa* a na základě nově objevených znaků (svalové vtisky v miskách větších jedinců) emenduje diagnózu čeledi Euorthisinidae. Čeleď zároveň klade na základě podobnosti znaků s rodem *Kvania* do blízké příbuznosti s čeledí Nanorthidae.

Před revizí nadčeledi Plectorthoidea Benedettem (2007) byly do čeledi Euorthisinidae řazeny pouze dva rody: typový rod *Euorthisina* HAVLÍČEK, 1950 a *Notorthisina* HAVLÍČEK & BRANISA, 1980. Benedetto (2007) přiřazuje do čeledi Euorthisinidae ještě rod *Protorthisina* a *Lesserorthis*.

ROD: EUORTHISINA Havlíček, 1950

1879. *Orthisina* BARR.; Barrande, pl. 57, I, figs. 1-11a.

non 1879. *Orthisina* d'Orbigny

1950. *Euorthisina* n. gen.; Havlíček, str. 16-17.

Typový druh: *Orthisina moesta* BARRANDE, 1879; střední ordovik, darriwil, šarecké souvrství; pražská pánev, Česká republika

Druhy:

Euorthisina moesta BARRANDE, 1879;

Euorthisina minor HAVLÍČEK, 1950;

Euorthisina kobayashii HAVLÍČEK AND BRANISA, 1980;

Euorthisina orthiformis HAVLÍČEK AND BRANISA, 1980;

Euorthisina multicostata XU, RONG AND LIU, 1974;

Euorthisina paucicostata XU AND LIU, 1984;

non *Euorthisina? nazarenensis* BENEDETTO 2007;

Diagnóza (dle Havlíčka 1950): Rod vyznačující se nepřítomností sinu v břišní misce, slabým sinusovitým prohnutím dorsální misky, multikostátní ozdobou, vzájemně oddělenými zubovými lištami, krátkým septáliem spočívajícím na nízkém středním septu a nepřítomností svalových vtisků v obou miskách.

Vnější stavba

Obě misky tohoto rodu jsou přibližně stejně vyklenuté, příčně oválné; zámkový okraj je rovný, kratší než největší šířka misek. Zámkové rohy svírají tupý úhel nebo jsou zaobleny. Břišní area je vysoká, apsaklinní až kataklinní, vždy mírně prohnutá. Dorzální area je nižší než ventrální, anaklinní; deltyrium i nototyrium je otevřené. U předního okraje hřbetní misky bývá u některých jedinců zřetelný velmi mělký a široký sinus, který mírně obloukovitě prohýbá přední vazbu misek.

Ozdobu schránky tvoří hrubá zaoblená žebra, zřídka se dělí. Většina misek má též dobře patrné přírůstkové linie, které se na žebrech vlnovitě prohýbají.

Vnitřní stavba břišní misky

Zubové lišty stojí na vnitřním povrchu misky kolmo nebo se k němu mírně sbíhají, aniž se však dotýkají. Jejich přední konce se poněkud rozbíhají směrem kupředu. Svalové vtisky a paliální siny nejsou v břišní misce patrné.

Vnitřní stavba hřbetní misky

Krurální lišty se sbíhají k vnitřnímu povrchu misky a splývají v krátké septálie. Toto septálie přímo spočívá na vnitřním povrchu misky v těsné blízkosti dorzálního vrcholu. Přední část septálie je podepřena nízkým středním septem, které dosahuje dále kupředu než vlastní septálie. Zámkový výběžek a svalové vtisky ve hřbetní misce chybí.

Emendovaná diagnóza: Ornamentace schránek ramikostátní či filátní, dosti variabilní, vnější povrch schránky se zvlněnými přírůstkovými liniemi, deltyrium i nototyrium široké a otevřené, v hřbetní misce velmi malé septálie podpořené septem, v břišní misce subparalelní až divergentně se rozbíhající zubové lišty, zámkový výběžek nevyvinut.

Poznámky: Rod *Euorthisina* tvoří dobře definovanou skupinu charakterizovanou velmi malým septálie podpořeným septem a vnějším povrchem se zvlněnými přírůstkovými liniemi (Benedetto 2007). U druhu *E. orthiformis* bylo popsáno nediferenciované ventrální svalové pole trojúhelníkového tvaru (Gutiérrez-Marco & Villas 2007).

Euorthisina moesta (BARRANDE, 1879)

Tabule II - obr. 1-13; Tabule III – obr. 1-11; Tabule IV – obr. 1-5, 10; Tabule V – obr. 1-14;
Tabule VII – obr. 1-6

1879 *Orthisina moesta* BARRANDE; Barrande, tab. 57, I, obr. 1-11a.

1942 *Orthisina moesta* PRANTL F.; Prantl, str. 116, obr. na str. 118.

1950 *Euorthisina moesta moesta* (BARRANDE, 1879); Havlíček, str. 17, tab. I., obr. 3, 4, 6, 9, 13.

1950 *Euorthisina moesta sarkaensis* n. subsp.; Havlíček, str. 17, tab. I., obr. 1, 2, 8, 14.

Lektotyp: Stanovený Havlíčkem 1950, exemplář NM L7412, úplný jedinec, vyobrazený Barrandem na tab. 57 jako obr. I-1, zde vyobrazen na obr. tab. III jako obr. 8-11.

Typová lokalita a horizont: Osek u Rokycan, střední Čechy, Česká republika; střední ordovik, darriwil, šárecké souvrství, biozóna *Corymbograptus retroflexus*.

Materiál: Stovky jedinců, úplných otisků misek nebo jejich částí. Materiál uložen především ve sbírkách České geologické služby, Muzea Dr. Bohuslava Horáka v Rokycanech, Národního muzea v Praze a ve sbírkách soukromých sběratelů.

Studovaný materiál: 994, 1037, 1050, 1054, 1057, 14756, 18590, 18907, 18916, 19319, JH1204b, JH1209, JH1211, JH1212, JH1240, JH1242a, JH1242b, JH1245, JH1251, JH1253, JH1254a, JH1257, JH1260, JH1262, JH1263, JH1264, JH1283, L7406, L7409, L7410, L7411, L7412, L24192, L24193, L24194, L24196, L24197, L24198, L24201, L24202, M3a, MM481, O186, O189, O191, O192a, PP556b, PP556c, PP556f, PP556i, PP556j, PP558g, PP559Rlta, PP559RLtb, PP626a, PP626c, PP629, PP640, PP641a, PP645c, VK112a, VL1258b, XA85, XA85b, XA85C, XAa, XAb, YA997a, YA997b, YA997c, YA997d.

Výskyt: Pražská pánev, střední Čechy, Česká republika (střední ordovik, darriwil, šárecké souvrství, biozóna *Corymbograptus retroflexus*. Lokality: Cekov, Drahouš u Rokycan, Kařízek, Mýto u Rokycany, Osek, Praha-Libuš, Praha-Šárka, Přílepy, Rokycany-Díly, Starý Plzenec, Těškov u Rokycan, Úvaly, Zbiroh-Pětidomky)

Diagnóza (dle Havlíčka 1950): Druh rodu *Euorthisina* vyznačující se poměrně velkými příčně protaženými schránkami a silnými, pravidelně uspořádanými žebry, která jsou však ve vrcholu jemná.

Vnější stavba: Schránky jsou velké, širší než delší, s oběma miskami silně vyklenutými. Zámkový okraj je dlouhý a rovný. Zámkové rohy svírají tupý úhel nebo jsou zaobleny. Obě arey jsou dosti vysoké, jemně vodorovně nebo svisle rýhované. V břišní misce zcela chybí sinus nebo sedlo. V misce hřbetní je jen výjimečně zřetelné velmi mělké sinusové prohnutí. Přední okraj je velmi slabě zakřivený. Ozdoba je tvořena paprscitými, nahoře zaoblenými žebry, oddělenými dosti širokými mezižebními prostory. Žebra jsou ve vrcholu velmi jemná, směrem k přednímu okraji se značně rozšiřují a jen výjimečně se dělí. Přírůstkové linie jsou velejemné a hustě k sobě nahloučené, někdy i zcela nezřetelné.

Popis: Schránky druhu *Euorthisina moesta* jsou střední velikosti, bikonvexní a mají téměř oválný tvar. Jsou vždy širší než delší. Průměrná délka misky činí 14 mm a průměrná šířka 19 mm (průměrný poměr délka ku šířce: 0,76; počet měřených misek = 68 ks). Největší misky pak dosahují rozměrů přes 24 mm délky a 35 mm šířky. Zámkový okraj je dlouhý a rovný. Je shodný s osou, podle které se misky otevírají, a délkou odpovídá 85 % celkové šířky jedince. Zámkové rohy jsou často zaobleny nebo svírají tupý úhel, který se pohybuje v rozmezí 100° - 140°. Obě misky jsou silně vyklenuté, přičemž břišní miska je vyklenutější než miska hřbetní. Celá schránka je velmi tenkostěnná bez znatelného zesílení směrem k anteriornímu okraji. Anteriorní okraj schránky je rektimarginátní až lehce unisulkátní.

Vnější stavba

Břišní (ventrální) miska je delší než miska hřbetní. Nejvyšší bod misky se nachází přibližně ve vzdálenosti jedné čtvrtiny délky misky od posteriorního okraje. Sinus či sedlo zde zcela chybí. Břišní interarea je apsaklinní s lehkým prohnutím a je vyšší než interarea hřbetní. Obvykle je horizontálně rýhovaná. Ve směru vertikálním jsou přítomny drobné pravidelně se opakující žlábký. Vrcholová špice je velmi krátká a lehce zahnutá. Deltarium je vysoké, otevřené a zaujímá trojúhelníkový tvar. Zubové lišty na dně misky v průměru svírají úhel 26°.

Hřbetní (dorzální) miska je nižší a plošší. Hřbetní interarea je anaklinní a je poněkud nižší než ventrální. Vykazuje stejnou ornamentaci jako interarea břišní. U anteriorního okraje hřbetní misky bývá u některých jedinců zřetelný velmi mělký a široký sinus, který mírně obloukovitě prohýbá přední vazbu misek. Nototyrium je nižší než deltyrium, otevřené a také zaujímá trojúhelníkový tvar.

Ornamentace

Ozdoba je tvořena mělkými zaoblenými žebry. Ta jsou nasazena v blízkosti vrcholové špice v počtu 8 až 14. Počet se následně zvyšuje vkládáním žeber ve vzdálenosti cca 1,5 – 2,5 mm od vrcholu na dvou až třináásobek počtu žeber nasedajících u vrcholu. Ve vzdálenosti 3 mm od vrcholu zpravidla bývá 22 - 26 žeber (můžeme se však setkat i s krajními hodnotami 18 či 32 žeber). Jednotlivá žebra jsou oddělena oblými mělkými mezižeberními prostory. Jejich šířka je velmi variabilní. Zpravidla však bývají mezižeberní prostory stejně široké jako jednotlivá žebra. Žebra jsou ve vrcholu velmi jemná a směrem k přednímu okraji se značně rozšiřují. Nová žebra vznikají vkládáním nového žebra mezi dvě stávající (převažující způsob) nebo laterálním dělením stávajícího žebra. Přírůstkové linie jsou velmi jemné a hustě k sobě nahloučené, někdy i zcela nezřetelné. Na jednotlivých žebrech se vlnovitě prohýbají. Rozestupy mezi nimi jsou nepravidelné.

Vnitřní stavba

V břišní misce stojí silné zubové lišty na vnitřním povrchu misky kolmo nebo se k němu mírně sbíhají, aniž se však dotýkají. Jejich přední konce se anteriorním směrem poněkud rozbíhají. Svalové vtisky a paliální siny nejsou v břišní misce vůbec patrné.

V hřbetní misce se krurální lišty sbíhají k vnitřnímu povrchu misky a splývají v krátké septálie. Toto septálie přímo spočívá na vnitřním povrchu misky v těsné blízkosti dorzálního vrcholu. Přední část septálie je podepřena nízkým středním septem, které dosahuje dále kupředu než vlastní septálie. Septum je velmi tenké a jeho tloušťka se v průběhu růstu nemění. Zámkový výběžek a svalové vtisky ve hřbetní misce chybí.

Diskuze: Morfologie exemplářů L7403, L7404, L7405, L7406 (viz. tabule IV) popsaných Havlíčkem (1950) jako *Euorthisina moesta sarkaensis* odpovídá diagnóze popisu druhu *Euorthisina moesta*. Velikost i klenutost misek odpovídá krajním hodnotám druhu *Euorthisina moesta*, stejně tak počet a tvar žeber. Z tohoto důvodu je poddruh *Euorthisina moesta sarkaensis* řazen k druhu *Euorthisina moesta*.

***Euorthisina minor* (HAVLÍČEK, 1950)**

Tabule I – obr. 1-8; Tabule IV – obr. 6-9; Tabule VI – obr. 1-10; Tabule VIII – obr. 1-6

1950 *Euorthisina moesta minor* n. subsp.; Havlíček, str. 18, tab. I, obr. 7, 11, tab. XIII, obr. 2.

1971 *Euorthisina minor* HAVLÍČEK; Havlíček, str. 75, tab. 23, obr. 7, tab. 24, obr. 5, tab. 25, obr. 3.

Holotyp: Stanovený Havlíčkem 1950, exemplář NM L7413, miska břišní, vyobrazená Havlíčkem na tab. I. jako obr. 7, zde vyobrazen na obr. tab. I jako obr. 1-2.

Typová lokalita a horizont: Praha-Šárka, střední Čechy, Česká republika; střední ordovik, darriwil, šárecké souvrství, biozóna *Corymbograptus retroflexus*.

Materiál: Desítky kusů úplných otisků misek nebo jejich částí. Materiál uložen především ve sbírkách České geologické služby, Muzea Dr. Bohuslava Horáka v Rokycanech, Národního muzea v Praze a ve sbírkách soukromých sběratelů.

Studovaný materiál: 955, 1032, 1038, 14754, 15287, 18352, 21093, 50279, JH1205, JH1210, JH1218, JH1219, JH1238, JH1248, JH1249, JH1254c, JH1255, JH1256, JH1258, JH1265, L7407, L7413, L7414, L24195, L24199, L24200, L24203, M12, M4a, M4b, M6a, O115, O192b, O194, O197, P6028, PP556m, PP556n, PP557d, PP559Cv, PP559Ka, PP559Ma, PP559Šb, PP559Tc, PP624, PP626d, PP631a, PP632b, YA997aa.

Výskyt: Pražská pánev, střední Čechy, Česká republika (střední ordovik, darriwil, šárecké souvrství, biozóna *Corymbograptus retroflexus*). Lokality: Cekov, Drahouš u Rokycan, Kařízek, Mýto u Rokycan, Osek, Praha-Libuš, Praha-Šárka, Přílepy, Rokycany-Díly, Starý Plzenec, Těškov u Rokycan, Úvaly, Zbiroh-Pětidomky).

Anti-Atlas, Maroko (střední ordovik, darriwil, Tachilla Formation), synklinála Valle a Cerro del Hornillo, jz část Iberského poloostrova (zóna Osa morena), Španělsko (střední ordovik, darriwil souvrství s černými břidlicemi a nodulemi).

Diagnóza (dle Havlíčka 1950): Druh rodu *Euorthisina* vyznačující se malými schránkami, vysokými areami, úzkými a vysokými žebry, směrem k přednímu okraji se jen nepatrně rozšiřujícími.

Vnější stavba: Schránky jsou drobné, poněkud širší než delší. Obě misky jsou buď stejně vysoké, nebo je miska hřbetní nižší než miska břišní. V dorzální misce je u některých jedinců zřetelný mělký sinus, který mírně prohýbá přední vazbu misek. Břišní area je značně vysoká, slabě prohnutá, apsaklinní. Dorzální area je vždy nižší než ventrální. Zámkový okraj je poněkud kratší než největší šířka misek. Ozdoba je tvořena silnými, úzkými a dosti vysokými žebry, které se směrem kupředu rozšiřují. Žebra v těsné blízkosti vrcholové špice jsou v počtu 8 až 12 a jsou dosti výrazná. Počet žeber se nejčastěji zvětšuje vsunováním nových. Jejich počet u předního okraje kolísá mezi 22 až 26. Přírůstkové vrásky nejsou téměř vůbec zřetelné.

Popis: Schránky druhu *Euorthisina minor* jsou malé, bikonvexní a mají téměř oválný tvar. Jsou vždy širší než delší. Průměrná délka misky činí 9 mm a průměrná šířka 12 mm (průměrný poměr délka ku šířce: 0,76; počet měřených misek = 51 ks). Největší misky pak dosahují rozměrů přes 19 mm délky a 27 mm šířky. Zámkový okraj je dlouhý a rovný. Je shodný s osou, podle které se misky otevírají, a délkou odpovídá 88 % celkové šířky misky. Zámkové rohy jsou zaobleny nebo svírají tupý úhel, který se pohybuje v rozmezí 100° - 140°. Obě misky jsou silně vyklenuté, přičemž břišní miska je zpravidla klenutější než miska hřbetní. Celá schránka je velmi tenkostěnná bez znatelného zesílení směrem k posteriornímu okraji. Anteriorní okraj schránky je rektimarginátní až lehce unisulkátní.

Vnější stavba

Břišní miska je delší a klenutější než miska hřbetní. Nejvyšší bod misky se nachází přibližně ve vzdálenosti jedné čtvrtiny délky misky od posteriorního konce. Sinus či sedlo zde zcela chybí. Břišní interarea se jeví apsaklinní s lehkým prohnutím a je vyšší než interarea hřbetní. Obvykle je horizontálně rýhovaná. Ve směru vertikálním můžeme pozorovat drobné pravidelně se opakující žlábků. Vrchol je velmi krátký a lehce zahnutý. Deltarium je vysoké, otevřené a zaujímá trojúhelníkový tvar. Zubové lišty na dně misky v průměru svírají úhel 22°.

Hřbetní (dorzální) miska je méně klenutá. Hřbetní interarea je anaklinní a je poněkud nižší než ventrální. Vykazuje stejnou ornamentaci jako interarea břišní. U anteriorního okraje hřbetní misky bývá u některých jedinců zřetelný velmi mělký a široký sinus, který

mírně obloukovitě prohýbá přední vazbu misek. Nototyrrium je nižší než deltyrium, otevřené a také zaujímá trojúhelníkový tvar.

Ornamentace

Ozdoba je tvořena hrubými paprscitými subangulárními žebry. Ta jsou nasazena v blízkosti vrcholu v počtu 8 až 12. Počet se následně zvyšuje vkládáním žeber ve vzdálenosti cca 1,5 – 2,5 mm od vrcholu. Ve vzdálenosti 3 mm od vrcholu zpravidla bývá 18 - 22 žeber (minimum 12 a maximum 28 žeber). Žebra jsou oddělena pravidelnými mezižebními prostory, které jsou stejně široké nebo širší než jednotlivá žebra. Žebra jsou již ve vrcholu hrubá a směrem k přednímu okraji se rozšiřují. Každé primární žebro má na svém hřebeni více či méně patrný žlábek. Nová žebra vznikají vkládáním mezi dvě stávající. Přírůstkové linie nejsou na většině misek patrné.

Vnitřní stavba

V břišní misce stojí téměř kolmo k povrchu misky velmi tenké, nezesílené zubové lišty. Svalové vtisky a paliální siny nejsou na dně misky patrné.

V hřbetní misce se krurální lišty sbíhají k vnitřnímu povrchu misky a splývají v krátké septárium. Septárium přímo spočívá na vnitřním povrchu misky v těsné blízkosti dorzálního vrcholu. Přední část septálie je vyvýšena a podepřena nízkým středním septem, které dosahuje dále kupředu než vlastní septárium. Zámkový výběžek chybí a svalové vtisky ve hřbetní misce nejsou patrné.

Diskuze: Druh *Euorthisina minor* se od druhu *Euorthisina moesta* odlišuje menšími schránkami a ornamentací. Zatímco *Euorthisina moesta* má žebra jemná a nízká, žebra rodu *Euorthisina minor* jsou hrubá, subangulární a vysoká. V poměru počtu žeber k celkové velikosti schránky má *E. minor* nižší počet žeber a nová žebra se zakládají pouze vkládáním mezi dvě stávající. Stejně tak tvar jednotlivých žeber je odlišný. *E. minor* má také oproti druhu *E. moesta* delší zubové lišty a septárium (viz. příloha III, obr. A - D).

4. Diskuze

4.1 Paleoekologie

4.1.1 Synekologie rodu *Euorthisina*

Oba dva druhy rodu *Euorthisina*, *E. moesta* a *E. minor*, jsou významnými taxony mezi fosiliemi nacházenými v šáreckém souvrství. Vyskytují se jak v jílovitých břidlicích (lokality Drahouš u Rokycan, Starý Plzenec), tak v křemitých konkréčních vyvětrávajících z těchto břidlic, které jsou pak nalézány v širším okolí Rokycan a Zbiroha (Osek, Díly, Mýto, Pětidomky) a Prahy (Praha-Libuš, Praha -Vokovice). Na všech místech svého výskytu jsou druhy rodu *Euorthisina* jednou z nejběžnějších fosilií. Patří tak k charakteristickým fosiliím souvrství. Celkový počet druhů v šáreckém souvrství je mimořádně vysoký, uváděno je kolem 140 popsaných druhů.

Oba dva druhy jsou součástí fosilní asociace mimořádně bohaté na bentické, nekto-bentické a v menší míře i nektonní a planktonní organismy. Všechny tyto ekologické typy vytvářely na dně tafocenózy, ze kterých je možno odvodit některé fyzikálně-chemické parametry prostředí obývaného druhu rodu *Euorthisina*.

Z přítomnosti cyklopygidních trilobitů a fylokaridních korýšů lze usuzovat na hlubší mořské prostředí s hloubkou dna okolo 100 metrů i více. Dokladem je vysoká diverzita cyklopygidních trilobitů (*Pricyclopyge prisca*, *Cyclopyge koessleri*, *Novakella bergeroni*, druhy rodů *Symphysops* a *Microparia*), vzácně i remopleuridních trilobitů (*Girvanopyge*, *Ellipsotaphrus*) a dalších, i když již velmi vzácných nektonních trilobitů (*Bohemilla praecedens*). Tyto druhy tvořily tzv. cyklopygidní biofacii. Předpokládá se u nich způsob života spojený s aktivním plaváním v hloubkách při spodní hranici fotické zóny, tj. okolo 70-100 m. Dokládají to i předpokládané světélkující orgány na těle (*Pricyclopyge*, *Symphysops*). Rovněž přítomnost fylokaridního korýše *Caryocaris wrighti* dokládá vyšší hloubku (Fatka & Mergl 2009, Mergl et al. 2008).

Z nepochybně planktonních organismů jsou v šáreckém souvrství graptoliti, zastoupení rody *Corymbograptus*, *Undulograptus* a *Didymograptus* (Kraft & Kraft 1999).

Nektobentická fauna je zastoupena hlavonožci. I když nejsou příliš hojní, jsou zde reprezentovány několika druhy patřícími rodům *Bathmoceras*, „*Orthoceras*“ a *Bactroceras* (Aubrechtová 2015).

Přítomnost hlubšího prostředí u dna dokládají trilobiti tzv. atheloptické asociace. Tu tvoří trilobiti s redukovanými očima nebo trilobiti slepí. Tito trilobiti jsou vysoce

diverzifikovaní. Tvořili převážnou část nektobentických a bentických a aktivně pohyblivých živočichů při dně. Tato bentická asociace je označována jako asociace s *Placoparia* nebo jako tzv. společenstvo *Euorthisina - Placoparia* (Havlíček & Vaněk 1990), ale jsou, v závislosti na studované skupině živočichů, rozlišovány i další biofacie nebo společenstva (Mergl 2002, Lefebvre 2007). Počet druhů trilobitů, včetně nektonních a agnostidních, dosahuje téměř 60 (Havlíček & Vaněk 1966, Mergl et al. 2008). Z velkých druhů trilobitů jsou zde zastoupeni asafidi *Asaphellus desideratus*, *Bohemopyge discreta* a *Megistaspis aliena*, vzácně až velmi vzácně i velcí lichidi *Uralichas avus* a *U. giganteus*. Velmi častými jsou illaenidi; zcela dominuje *Ectillaenus katzeri* a vzácněji i *Caudillaenus advena*, ve východní části pánve v okolí Prahy i druhy *E. sarkaensis* a *E. parabolinus* (Šnajdr 1957). Za nektobentický až nektonní je považován druh je *Selenopeltis macrophthalma* (Hammann 1987), který rovněž dosahuje velikosti okolo 10 cm. Ke středně velkým a běžnějším trilobitům patří *Colpocoryphe bohémica* a *Bohemolichas incola* a některé vzácné až velmi vzácné druhy (*Colpocoryphe inopinata*, *Svobodapeltis avus*, *Kodymaspis puer*, *Protostygina bohémica*, *Bathycheilus perplexus* aj.). Menší trilobiti jsou zastoupeni fakopidy, z nichž *Ormathops atavus* patří k nejběžnějším druhům, a cheiruridi, ze kterých jsou kromě velmi běžného *Placoparia cambriensis* známy i druhy další, často i velmi vzácné, reprezentované *Areia barrandei*, *Osekaspis comes*, *Pliomerops senilis*, *Plasiaspis bohémica*, *Pateraspis pater*. Velmi běžným a místy dominantním trilobitem je menší dionidní trilobit *Trinucleoides reussi*, vzácnými jsou *Dionide jubata* a *Eoharpes primus*. Vysoká tvarová a velikostní rozrůzněnost (disparita) dokládá různé potravní strategie, u velkých druhů lze předpokládat i predaci na spíše měkkotělých organismech.

K aktivně se pohybujícímu bentosu, a to částečně i semiinfauně žijícímu (Horný 1996) je možno počítat i polychaety zastupené rodem *Plumulites*, ostrakody *Braphocharieis* a *Conchoprimitia* (Lajblová & Kraft 2014) a několik druhů plžů včetně bellerofontidů (*Sinuities sowerbyi*, *Selesinuities perneri*, *Cyrtodiscus nitidus*, *Peruniscus pusillus*, *Mourlonia desiderata*). Nejspíše jako epibionti žili přilipkovci (*Barrandicella ovata*, *Barrandicellopsis elevata*, *Patelliconus primulus* *Pygmaeoconus porrectus*) (Horný 2002, 2006, 2009). K aktivně lezoucím po dně lze řadit i některé rody nuculidních plžů (*Praenucula*, *Concavodonta*, *Tatula*) (Polechová 2013), zatímco druh *Pseudocyrtodonta ala* a tři větší druhy mlžů, *Redonia deshayesi*, *Babinka prima* a *Coxiconchia brittanica* žili infauně (Polechová 2013) a lze je považovat za spíše pomalu sedimentem se prohrabávající živočichy. Aktivními predátory byly hvězdice, hadice (*Eophiura bohémica*, *Palaeura neglecta*) (Prokop & Petr 1999) a snad i běžný somasteroid *Archeogonaster pentagonus*. O

způsobu života mitrátů *Mitrocystella mitra*, *Mitrocystitella barrandei*, *Lagynocystites pyramidalis*, *Balanocystites lagenula* aj.) se můžeme spíše jen dohadovat podobně jako o ekologii i jiných bizarních ostnokožců (Prokop & Petr 2004).

Bentické živočichy, bez schopnosti aktivního pohybu nebo jen omezeně pohyblivé, tvořili hyoliti, jablovci a velmi vzácně i další skupiny ostnokožců (Prokop & Petr 1999) a zejména ramenonožci.

Hyoliti jsou zastoupeni více druhy (*Gompholites cinctus*, *Elegantilites euglyphus*, *Pauxilites pauxilus*, *Bacrotheca teres*) (Marek 1966) a můžeme u nich předpokládat vyžírání organického detritu z povrchu bahnitého dna. Jablovci jsou obecně vzácní (*Pyrocystites pirum*, *Acheogocystis desiderata*). Skutečnými filtrátory cedícími organický detrit a mikroplakton z vody nade dnem byli ramenonožci a snad i konulárie (Bouček 1928).

Ramenonožci tvoří dvě skupiny. Velikostně drobní jsou lingulátní ramenonožci s tenkými organofosfatickými schránkami. Bentické semiinfauní typy byli zastoupeny drobnými tenkostěnnými obolidy *Mytoella krafti*, *Wosekella debilis* a *Paldiskites peracutus*, paterulidem *Paterula incognita* a jen velmi vzácně i dalšími typy (*Rowellella*, *Cyrtotreta*, *Numericoma*, *Schizotreta*, *Schizombon*), které snad žily přichycené na vyvýšeném podkladu, zejména na křemitých houbách (Mergl 2002). U prvních dvou obolidů můžeme předpokládat mělce infauní způsob života s delším funkčním stvolem zabořeným do dna a tělem ve schránce vytaženým těsně nade dnem, podobně zřejmě žil i *Paldiskites*. U *Paterula incognita* lze předpokládat epibentický způsob, kdy drobná velikost umožnila přichycení k pevnému podkladu těsně při povrchu dna,

Z ramenonožců s kalcitovými miskami (tzv. rhynchoneliforní) jsou v bentosu běžné tři druhy: *Eodalmanella socialis*, *Euorthisina moesta* a *Euorthisina minor*. Známé jsou i další druhy: *Prantlina* sp. je však mimořádně vzácný druh (Havlíček 1977) a podobně i druh *Porambonites havliceki* byl druh na dně zcela ojedinělý (Mergl 2013).

Při srovnání rodů *Euorthisina* a *Eodalmanella* je možné pozorovat výrazné rozdíly jak v morfologii, tak ve způsobu výskytu. To napovídá, že i ekologie těchto dvou taxonů byla výrazně rozdílná.

Eodalmanella socialis má menší téměř planikonvexní misky o velikosti asi 1 cm. Misky jsou silnostěnné, mají výrazné svalové vtisky a dobře vtištěné plášťové siny na vnitřním povrchu misek. Vnější povrch misek nese sice jemná, ale hustá angulární žebra, která se na vnitřním povrchu misek prakticky neprojevují. Morfologie svědčí o snaze zachovat stabilitu misek na dně pomocí plochých misek se subkarinátní do sedimentu mělce zabořenou břišní miskou, která navíc byla ukotvena pomocí stvolu, neboť stvolový otvor je

velký. Interarey jsou nízké a jako takové neplnily významnou opornou funkci. Pohyb misek byl ovládaný silnými svaly, které umožňovaly rychlé zavření a ochranu měkkého těla mezi silnostěnnými miskami.

Schránky *Eodalmanella socialis* jsou nalézány spíše izolovaně, nikdy netvoří početnější skupiny velikostně srovnatelných jedinců. Velmi často jsou nalézány misky izolované od sebe spolu s dalšími schránkami velikostně srovnatelných živočichů, jako jsou hyoliti, mlži a plži. To dokládá, že po odumření byly misky odděleny a rozplaveny. Misky jsou jen vzácněji rozlámané nebo prolomené bez oddálení úlomků, což svědčí jednak pro jejich mechanickou odolnost vůči počáteční kompakci sedimentu i pro odolnost vůči predaci. Z výskytu na výchozech lze soudit, že druh *Eodalmanella socialis* preferoval poněkud příznivější prostředí u dna, neboť je na lokalitě Drahouš u Rokycan doprovázen bohatší atheoptickou asociací v poněkud vyšší stratigrafické pozici nežli se vyskytuje chudší bentická asociace, asi hlubší, s větším deficitem kyslíku při dně a doprovázená vyšším podílem graptolitů (Kraft 1974). V této nižší úrovni je však druh *Euorthisina moesta* již přítomen.

Euorthisina moesta a do značné míry i *E. minor* mají výrazně odlišnou morfologii. Misky jsou silně klenuté a velmi tenké i u velkých jedinců, bez zřetelného zesílení ve starších růstových zónách. Zámková pole (interarea) jsou vysoká, prohnutá, s velkým stvolovým otvorem dokládajícím funkční stvol. Svaly ovládající misky jsou slabé, plášťové siny nejsou vůbec patrné. Tenká stěna misek je zesílena četnými oblými (u *E. moesta*) nebo subangulárními (u *E. minor*) žebry. Přesto musela být v porovnání s *Eodalmanella socialis* stěna misek podstatně náchylnější k prolomení. O tom svědčí i skutečnost, že velká část misek *E. moesta* je v sedimentu rozlomena nebo prolomena, v případě dvoumiskových jedinců bývají přední části misek vlomeny do vnitřního prostoru mezi miskami. Podobnou morfologii schránky jako *Euorthisina moesta* má *Porambonites havliceki*. Tento v šáreckém souvrství mimořádně vzácný druh (Mergl 2013) má tenkostěnné, velké, silně klenuté misky s vysokým počtem tenkých plochých žebírek. Svalové vtisky a plášťové siny jsou jen slabě naznačeny.

Při uniformitě prostředí bahnitého dna by bylo logické, aby organismy s podobnými nároky, tj. aktivně filtrující organický detrit z vrstvy vody při dně, a s víceméně i srovnatelnou velikostí a tělním uspořádáním, v tomto případě rhynchonelliformní ramenonožci, měli i podobnou morfologii (síla stěny misky, klenutost aj.). Protože tomu tak není, tj. *Eodalmanella socialis* má velmi výrazně odlišnou morfologii proti *Euorthisina moesta* a *E. minor*, a protože je zřejmé, že oba dva druhy jsou běžnými prvky fosilní

asociace, tedy že ani jeden z nich není do prostředí opakovaně zanášen z vnějšku z prostředí jiné biofacie, pak se jako hlavní vysvětlení jeví výrazně odlišná ekologie těchto dvou rodů.

4.1.2 Autekologie a tafonomie

O způsobu života ramenonožce rodu *Euorthisina* vypovídá především morfologie schránky. Tento v šáreckém souvrství hojný rod má extrémně tenkostěnné, silně klenuté misky vyztužené poměrně vysokým počtem žeber. I přes toto vyztužení jsou však misky velmi křehké a v sedimentu je často nacházíme prolomené, rozdrčené nebo jinak zdeformované. Misky bývají ve velké většině prolomeny ve vzdálenosti dvou třetin od posteriorního okraje podél přírůstkové linie. Nejčastěji jsou rozlámané misky větších rozměrů. K rozlámání a deformačním miskám pravděpodobně docházelo až posmrtně, jelikož schránky nebývají disartikulované. Svalové vtisky a plášťové siny nejsou v miskách patrné. Svaly patrně nebyly příliš silné. Z těchto indicií lze usuzovat, že se rod *Euorthisina* vyskytoval v klidném relativně hlubokovodnějším prostředí s nízkou energií vlnění situovaném v distálních částech šelfu nebo na kontinentálním svahu. Tuto teorii podporuje i přítomnost ichnorodu *Arachnostega*, který na vnitřních jádrech mnoha jedinců vytváří nepravidelnou, velmi málo až bohatě rozvětvenou síť chodbiček a tunelů (Bertling 1992). Ichnorod *Arachnostega* je dobře patrný také na vnitřních jádrech trilobitů, měkkýšů, hyolitů (Fatka et al. 2011) či ostnokožců Lefebvre 2007).

Na exempláři JH1253, vyobrazeném na tabuli V, obr. 11, bylo pozorováno poškození schránky pravděpodobně způsobené útokem predátora. Poranění je tvořeno strukturou ve tvaru písmene V s výrazným prohloubením ve středové části. Dle Alexandera (1986) tato struktura vzniká typicky při napadení hlavonožcem. Přírůstkové linie v oblasti poranění jsou nepravidelné a kopírují tvar poranění.

Schránky rodu *Euorthisina* jsou v silicifikovaných konkrecích šáreckého souvrství často zachovány ve shlucích dvojího typu. Ve shlucích vícedruhových je fauna orientována náhodně a není velikostně vytříděna. Misky rodu *Euorthisina* se zde vyskytují v menším počtu a bývají disartikulovány. Není zde výjimkou, že je v dané konkreci rod *Euorthisina* zastoupen oběma českými druhy (*E. minor* a *E. moesta*). Ve shlucích jednodruhových (viz. tabule VII a VIII) nejsou schránky rodu *Euorthisina* disartikulovány a druhy *E. minor* a *E. moesta* jsou zde zastoupeny samostatně. Jejich velikostní distribuce v rámci jednoho shluku vytváří dojem přirozeného výskytu. Vzhledem k orientaci jednotlivých schránek je také

pravděpodobné, že se jedná o shluky, které byly přichyceny ke společnému podkladu. Tímto podkladem mohly být například schránky hlavonožců. Vzhledem k jednodruhovosti shluků a také k předpokladu pohyblivé planktotrofní larvy (Freeman & Lundelius 2005) se nabízí zajímavá otázka, zda podklad, ke kterému byli jedinci přichyceni, nemohl být vyvýšen lehce nad mořské dno. Nálezy larválních stádií rodu *Euorthisina* nejsou známy.

4.2 Paleogeografie

Čeď Euorthisinidae je jednou z nejstarších čeledí orthidních ramenonožců. Její první výskyt byl zaznamenán během svrchní části kambria na proto-Andském okraji Gondwany (Benedetto 2007). Čeď diverzifikuje během spodního až středního ordoviku. Z počátku je vázána na střední zeměpisné šířky západního okraje Gondwany (okolo 30°). Postupně se šíří podél gondwanského okraje na peri-Gondwanskou Avalonii a do vyšších zeměpisných šířek.

Většina popsáných euorthisinidů pochází ze severozápadní Argentiny (Benedetto 1998, 2007), Bolívie (Havlíček & Branisa 1980) a Peru (Gutiérrez-Marco & Villas 2007, Villas et al. 2009). Z těchto oblastí jsou popsány z čeledi Euorthisinidae rody *Euorthisina* Havlíček 1950, *Notorthisina* Havlíček & Branisa 1980, *Protorthisina* Benedetto 2007 a *Lesserorthis* Benedetto 2007. Mimo jižní Ameriku je skupina zastoupena pouze rodem *Euorthisina*. Jedná se o druhy popsané z České republiky (Havlíček 1950), Walesu (Williams 1974), Maroka (Havlíček 1971), Španělska (Robardet & Gutiérrez-Marco 2004) a jižní Číny (Xu & Liu 198, Zhan et al. 2006, Zhan & Jin 2008, 2014).

Bolívijské druhy *Euorthisina orthiformis* a *E. kobayashii*, popsané Havlíčkem a Branisou 1980, byly objeveny na lokalitách Molle Punku a Huerta Mayu v tzv. Obispo shale – břidlicích s konkracemi. Stáří těchto břidlic spadá do arenigu a kromě ramenonožce rodu *Euorthisina* se zde vyskytují trilobiti, orthokonní hlavonožci a mlži.

E. orthiformis je také známa z břidličnatého souvrství San José (Andská východní Cordillera) v Peru (Gutiérrez-Marco & Villas 2007). Nachází se v biozóně konodonta *Oepikodus evae*, která odpovídá svrchnímu flo (= arenig). Doprovodnou faunu zde tvoří ramenonožci *Valcouera* cf. *strophomenoides*, *Paralenorthis* cf. *riojanus*, *Phragmorthis* cf.

buttsi, *Orthambonites* sp., *Cyrtonotella* sp., *Dinorthis* sp. s trilobity, ostnokožci, gastropody a ostrakody.

Výskyt *E. kobayashi* a *E. orthiformis* dále uvádí Xiaofeng et al. (2009) v souvrství Dawan v západní části provincie Hubei v jižní Číně. Toto souvrství je kladeno do období svrchního flo až spodního dapingu (= arenig). Jedná se o šedozelené břidlice s čočkovitými tělesy karbonátů. Doprovodnou faunu zde tvoří konodonti *Drepanoistodus forceps*, *Scolopodus princeps*, *Baltoniodus triangularis*, *Microzarkodina flabellum*, trilobiti *Rhombampyx yii*, *Phorocephala genalata*, *Liomegalaspides similes*, *Agerina elongata*, brachiopodi *Pseudoparambonites yichangensis*, *Leptella grandis*, *Sinorthis typical*, *Nereidella sinuate*, *Yangzella yichangensis*, chitinozoa *Belonechitina micracantha*, *Conochitina kryos*, *Loganochitina esthonica* a graptoliti (Xiaofeng et al. 2009).

E. multicostata byla popsána Xu et al. (1974) ze souvrství Meitan, Honghuayuan v provincii Severní Guizhou, Tongzi, jižní Čína (graptolitové biozóny *Acrograptus filiformis* až *Didymograptellus eobifidus*) a ze souvrství Yingpan, Houping, Chengkou v Chongqing, jižní Čína (graptolitová biozóna *Didymograptellus eobifidus*). Obě souvrství stratigraficky odpovídají stupni flo (= arenig). Sestávají z prachovců a jílovců s častými vložkami karbonátů (Zhan & Harper 2006). Mezi hojnou faunu patří graptoliti, mechovky, trilobiti a hlavonožci. Z fosilního záznamu můžeme usuzovat, že se pravděpodobně jedná o hlubokovodní prostředí. (Zhan et al. 2006, Zhan et al. 2007, Zhan & Jin 2014).

Kromě výše zmiňovaných výskytů byla *E. multicostata* popsána Zahnem et al. (2007) ze souvrství Dawan, Chenjiahe, Yichang v západní části provincie Hubei jižní Číny. Podle graptolitových biozón *Corymbograptus deflexus* až *Undulograptus austrodentatus* je řazena do arenigu. Z litologického hlediska souvrství sestává z jílových břidlic a nodulárních vápenců. Mezi hojnou faunu patří graptoliti. Ostatní fosilní skupiny jako jsou mechovky, trilobiti a hlavonožci nejsou tak hojné. Z litologického a fosilního záznamu je patrné, že se jedná o hlubokovodní prostředí (40 – 70m) (Zhan et al. 2006, Zhan et al. 2007).

Dalším čínským druhem je *E. paucicostata* popsána Xu & Liu (1984) ze souvrství Tonggao, Xiayangao, Sandu, provincie Guizhou, která je opět arenigského stáří. Spadá do graptolitové biozóny *Tetragraptus approximatus*. Souvrství Tonggao je tvořeno převážně jemnozrnnými siliciklastickými uloženinami s mnoha fosiliferními polohami bohatými na graptolity a fosílie s pevnou schránkou. I přes to, že neobsahuje karbonátové uloženiny, je dobře korelovatelné se souvrstvím Meitan (Zhan & Jin 2008).

V marockém pohoří Anti-Atlas (Gutiérrez-Marco et al. 2003) se ve středním ordoviku, darriwilu (v regionální škále odpovídá stupňům oretan až dobrotiv) v souvrství Tachilla objevuje *Euorthisina minor* (Havlíček 1971). Doprovodnou faunu zde tvoří trilobiti *Placoparia*, *Ormathops*, *Colpocoryphe*, *Plaesiacamia*, graptoliti *Corymbograptus*, *Expansograptus*, *Didymograptus*, ostnokožci *Calix*, *Sphaeronites*, mlži, plži a hlavonožci. Souvrství Tachilla je dobře korelovatelné se šáreckým souvrstvím pražské pánve (Gutiérrez-Marco et al. 2003).

Z arenigu Walesu jsou Williamsem (1974) popsány misky s nejistým přiřazením k poddruhu *E. moesta minor*, nalezené v Mytton Flags v Shropshire v Anglii.

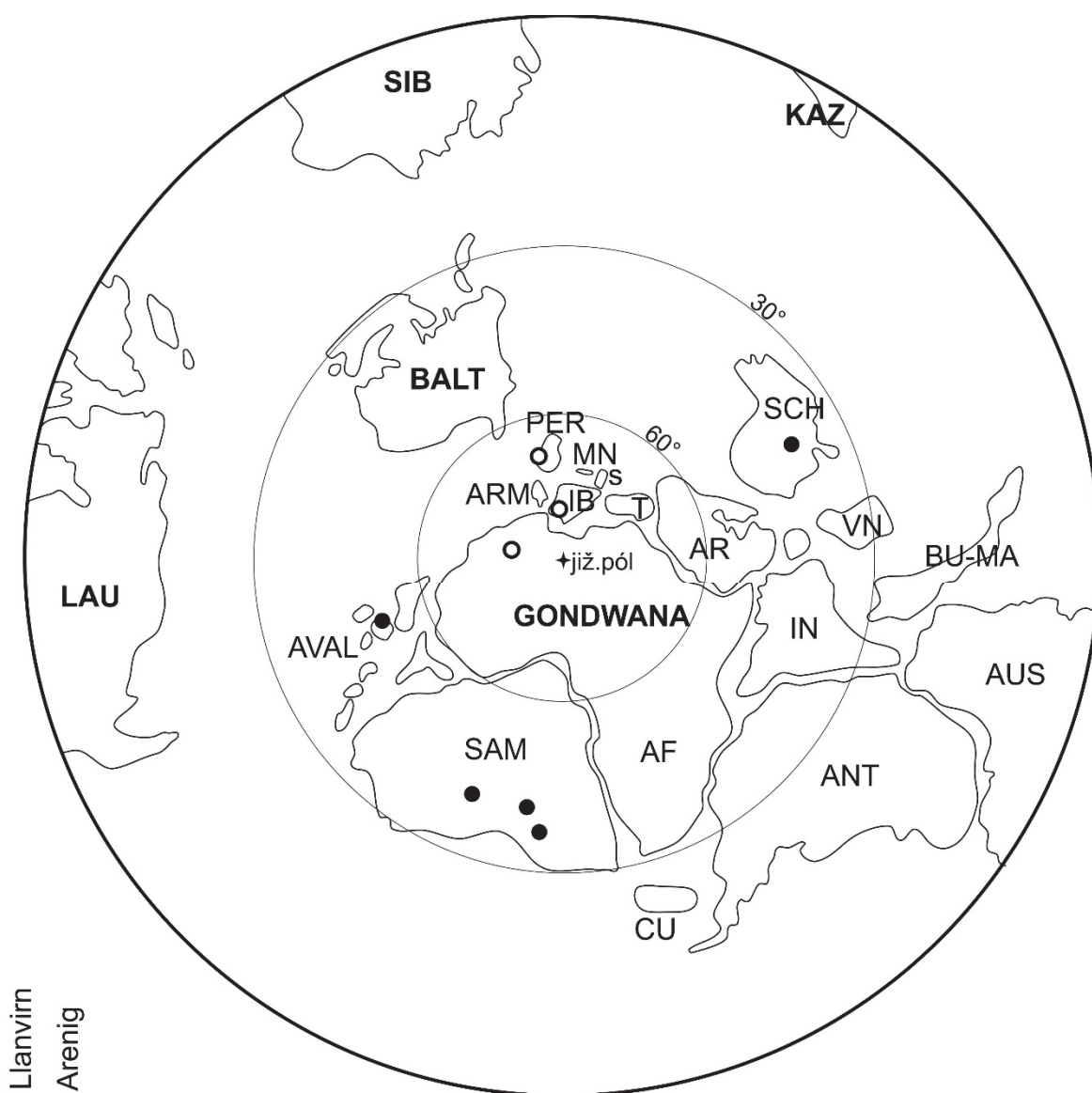
Ve Španělsku se *E. minor* se vyskytuje v souvrství stratigraficky odpovídajícím darriwilu. Nález pochází ze souvrství s černými břidlicemi a nodulemi v jihozápadní části Iberského poloostrova (zóna Osa Morena), synklinály Valle a Cerro del Hornillo. Litologicky i faunou se tyto břidlice velmi podobají šáreckému souvrství pražské pánve a dále sledům Armorického masivu ve Francii (Robardet & Gutiérrez-Marco, 2004). *E. minor* je doprovázena trilobity *Selenopeltis* aff. *Buchi*, *Kodymaspis puer*, *Nerudaspis* cf. *alinea*, ostnokožci *Laginocystis pyramidalis*, mlži, hyolity a ostrakody.

Na Perunice je rod *Euorthisina* zastoupen druhy *E. moesta* a *E. minor* popsanými Havlíčkem (1950) a revidovanými v této práci. Oba druhy se vyskytují v silicifikovaných nodulích a vápnitých břidlicích šáreckého souvrství pražské pánve stratigraficky spadajícího do darriwilu.

Svým výskytem (obr. 11) je rod *Euorthisina* vázán na oblasti v odborné literatuře řazené k "mediteránní oblasti" (střední až vysoké zeměpisné šířky jižní polokoule) (Fatka & Mergl 2009, Havlíček et al. 1994). Z arenigu je znám z jižní Číny, jižní Ameriky (Peru, Bolívie, Argentina) a Avalonie, z llanvirnu (= darriwil) z Peruniky, Španělska a z Maroka.

Rod *Euorthisina* se v průběhu ordoviku šířil z nižších zeměpisných šířek do subpolárních oblastí pravděpodobně ze dvou směrů. Jihoamerické druhy migrovaly podél západního okraje Gondwany na Avaloni (Benedetto 2007, Zhan et al. 2011), zatímco na Peruniku se rod *Euorthisina* mohl rozšířit z jižní Číny (Havlíček 1989, Zhan et al. 2008). Stratigraficky tyto migrační události korespondují s llanvirnskou (= darriwil) transgresí na severní části Gondwany (Gutiérrez-Marco & Villas 2007). Komunikaci mezi Perunikou a severní Gondwanou dokládá výskyt druhu *Euorthisina minor* v marockém Anti-atlasu (Benedetto & Carrasco 2002).

Paleogeografické rozšíření rodu *Euorthisina* svědčí o propojení pražské pánve s Avalonií i jižní Čínou ve spodním a středním ordoviku. Toto propojení je patrné i z rekonstrukcí spodnopaleozoického oceánického proudění (Servais et al. 2014, Wilde 1991, Christiansen & Stouge 1999).



Lianvirn
Arenig

○ ● *Euorthisina*

Obr. 11: Paleogeografická rekonstrukce severní polokoule s vyznačeným výskytem rodu *Euorthisina*, spodní až střední Ordovik (upraveno podle Scotese & Densham 1988 a Gutiérrez-Marco & Villas 2007).

5. Závěr

- 1) Čeleď Euorthisinidae je v současné době řazena do nadčeledi Plectorthoidea (řád Orthida) a zahrnuje rody *Euorthisina* HAVLÍČEK, 1950, *Lesserorthis* BENEDETTO, 2007, *Notorthisina* HAVLÍČEK & BRANISA, 1980 a *Protorthisina* BENEDETTO, 2007.
- 2) Rod *Euorthisina* zahrnuje druhy *Euorthisina moesta* BARRANDE, 1879, *Euorthisina minor* HAVLÍČEK, 1950, *Euorthisina kobayashii* HAVLÍČEK AND BRANISA, 1980, *Euorthisina orthiformis* HAVLÍČEK AND BRANISA, 1980, *Euorthisina multcostata* XU, RONG AND LIU, 1974 a *Euorthisina paucicostata* XU AND LIU, 1984. Ornamentace schránek je ramikostátní či filátní, dosti variabilní. Vnější povrch se zvlněnými přírůstkovými liniemi, deltyrium i nototyrium široké a otevřené, v hřbetní misce velmi malé septárium podepřené septem, v břišní misce subparalelní až divergentně se rozbíhající zubové lišty, zámkový výběžek není vyvinut.
- 3) Havlíček (1950) popsal tři poddruhy rodu *Euorthisina*: *E. moesta moesta*, *E. moesta minor* a *E. moesta sarkaensis*. Na základě provedené revize sbírkového materiálu v této práci byly poddruhy *E. moesta moesta* a *E. moesta sarkaensis* sloučeny do druhu *E. moesta* BARRANDE, 1879. Poddruh *E. moesta minor* byl vyčleněn jako samostatný druh *E. minor* HAVLÍČEK, 1950.
- 4) Druhy *E. moesta* a *E. minor* jsou součástí fosilní asociace mimořádně bohaté na bentické, nektobentické a v menší míře i planktonní organismy, tzv. společenstvo *Euorthisina - Placoparia*. Toto společenstvo je vázané na hlubší mořské prostředí s hloubkou dna okolo 100 metrů.
- 5) Misky obou druhů jsou velmi křehké a tenkostěnné, svaly byly patrně slabé. Dle jednodruhových shluků můžeme předpokládat, že druhy žily ve skupinách přichycených na stejném podkladu (např. schránka hlavonožce).
- 6) Na většině exemplářů jsou dobře patrné stopy po činnosti ichnorodu *Arachnostega*. Na misce exempláře JH1253 jsou patrné známky poškození, které jsou interpretovány jako zranění způsobená útokem predátora.
- 7) Svým výskytem je rod *Euorthisina* vázán na oblasti v odborné literatuře řazené k "mediteránní oblasti" (střední až vysoké zeměpisné šířky jižní polokoule). Z arenigu je znám z jižní Číny, jižní Ameriky (Peru, Bolívie, Argentina) a Avalonie, z llanvirnu (= darriwil) z Peruniky, Španělska a z Maroka.

6. Literatura

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.

AUBRECHTOVÁ, M. 2015. A revision of the Ordovician cephalopod *Bactrites sandbergeri* Barrande: Systematic position and palaeobiogeography of *Bactroceras*. *Geobios* 48, 193–211.

BARRANDE, J. 1879. *Système Silurien du centre de la Bohême*. 5. 225 pp. Musée Bohême, Prague.

BENEDETTO, J.L. 1998. Early Ordovician (Arenig) brachiopods from the Acoite and Sepulturas Formations, Cordillera Oriental, northwestern Argentina. *Geologica et Palaeontologica* 32, 7-27.

BENEDETTO, J.L. 2007. New upper Cambrian-Tremadoc Rhynchonelliformean brachiopods from northwestern Argentina: Evolutionary trends and early diversification of Plectorthoideans in the Andean Gondwana. THE ANDEAN GONDWANA. *Journal of Paleontology* 81(2), 261–285.

BENEDETTO, J.L. & CARRASCO, P.A. 2002. Tremadoc (earliest Ordovician) brachiopods from Purmamarca and the Sierra de Mojotoro, Cordillera Oriental of northwestern Argentina. *Geobios* 35, 647-661.

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.

BIERNAT, G. 1965. Suborder Syntrophiidina. 523–536. In Moore, R. C. (ed.). *Treatise on invertebrate paleontology. Pt. H. Brachiopoda, 2. Geological Society of America and University of Kansas Press. Lawrence.*

BOUČEK, B. 1928. Revise českých paleozoických konulárií. *Palaeontographica Bohemiae* 11, 1–108.

BOUČEK, B. 1941. *Geologické výlety do okolí pražského*. 201 pp. Praha.

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.

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

FATKA, O., MIKULÁŠ, R., SZABAD, M., MICKA, V. & VALENT, M. 2011. *Arachnostega* Bertling, 1992 in Cambrian of the Barrandian area (Czech Republic). *Acta Geologica Polonica* 61(4), 367-38.

FREEMAN, G. & LUNDELIUS, J.W. 2005. The transition from planktotrophy to lecithotrophy in larvae of Lower Palaeozoic Rhynchonelliform brachiopods. *Lethaia* 38, 219-254.

GUTIÉRREZ-MARCO, J.C., DESTOMBES, J., RÁBANO, I., ACENOLAZA, G.F., SARMIENTO, G.N. & SAN JOSÉ, M.A. 2003. The Middle Ordovician of the Moroccan Anti-Atlas: Paleobiodiversity, biostratigraphic review and correlation. *Geobios* 36, 151-177.

GUTIÉRREZ-MARCO, J. C. & VILLAS, E. 2007. Brachiopods from the uppermost Lower Ordovician of Peru and their palaeo-geographical significance. *Acta Palaeontologica Polonica* 52(3), 547-562.

HAMMANN, W. & RABANO, I. 1987. Morphologie und Lebensweise der Gattung *Selenopeltis* (Hawle & Corda, 1847) und ihre Vorkommen im Ordoviziums von Spanien. *Senckenbergiana lethaea* 68, 91-137.

HAVLÍČEK, V. 1950. Ramenonožci Českého Ordoviku. *Rozpravy Ústředního ústavu geologického* 13, 1-72.

HAVLÍČEK, V. 1971. Brachiopodes de l'Ordovicien du Maroc. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc* 230, 1-135.

HAVLÍČEK, V. 1977. Brachiopods of the order Orthida in Czechoslovakia. *Rozpravy Ústředního Ústavu geologického* 44, 1-327.

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. & BRANISA, L. 1980. Ordovician brachiopods of Bolivia (Succession of assemblages, climate control, affinity to Anglo-French and Bohemian provinces). *Rozpravy Československé Akademie Ved* 90, 1-54.

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. 1966. The Biostratigraphy of the Ordovician of Bohemia. *Sborník geologických věd, Paleontologie* 8, 7-69.

HAVLÍČEK, V. & VANĚK, J. 1990. Ordovician invertebrate communities in black shale 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.
- HORNÝ, R. J. 1996. Secondary shell deposits and presumed mode of life in *Sinuities* Mollusca, (Gastropoda). *Acta Musei Nationalis Pragae, series B – Historia Naturalis* 51 (1995)(1–4), 89–103.
- HORNÝ, R. J. 2002. Ordovician Tergomya and isostrophic Gastropoda (Mollusca) of Bohemia: Types and referred specimens in the collections of the National Museum, Prague, Czech Republic. *Acta Musei Nationalis Pragae, series B – Historia Naturalis* 57 (2001)(3–4), 69–102.
- HORNÝ, R. J. 2006. The Middle Ordovician tergomyan mollusc *Pygmaeoconus*: an obligatory epibiont on hyolithids. *Acta Musei Nationalis Pragae, series B – Historia Naturalis* 62(1–2), 81–95.
- HORNÝ, R. J. 2009. *Patelliconus* HORNÝ, 1961 and *Mytoconula* gen. n. (Mollusca, Tergomya) from the Ordovician of Perunica. *Acta Musei Nationalis Pragae, series B – Historia Naturalis* 65(1–2), 25–36.
- CHLUPÁČ, I., BRZOBOHATÝ, R., KOVANDA, J. & STRÁNÍK, Z. 2002. *Geologická minulost České republiky*. 1–436. Academia, Praha.
- CHRISTIANSEN, J.L. & STOUGE, S. 1999. Oceanic circulation as an element in palaeogeographical reconstructions: the Arenig (early Ordovician) as an example. *Terra Nova* 11, 73–78.
- KRAFT, J. 1974. Graptolites from the “Drahouš” locality near Rokycany (Šárka Formation – Llanvirnian of the Ordovician of the Barrandian). *Folia Musei rerum naturalium Bohemiae occidentalis, Geologica* 3, 1–15.
- 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.
- KUKAL, Z. 1962. Petrografický výzkum vrstev šáreckých barrandienského ordoviku. *Sborník geologických věd, Geologie* 27, 175–209. Ústřední ústav geologický.
- LAJBLOVA, K. & KRAFT, P. 2014. The earliest ostracods from the Ordovician of the Prague Basin, Czech Republic. *Acta Geologica Polonica* 64(4), 367–392.
- LEFEBVRE, V. 2007. Early Palaeozoic palaeobiogeography and palaeoecology of stylophoran echinoderms. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 245, 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.

- MAREK, L. 1966. New hyolithid genera from the Ordovician of Bohemia. *Časopis Národního muzea, oddíl přírodovědný*, 135(2), 89–92.
- MERGL, M. 2002. Linguliformean and craniiformean brachiopods of the Ordovician (Třenice to Dobrotivá Formations) of the Barrandian, Bohemia. *Acta Musei Nationalis Pragae, series B – Historia Naturalis* 58(1–2), 1–82.
- MERGL, M. 2013. *Porambonites havliceki* sp. nov., a new brachiopod from the Šárka Formation (Darriwilian) from Bohemia and its contribution to early history of the Porambonitidae. *Sborník Národního muzea v Praze, řada B, Přírodní vědy* 69(1–2), 87–92.
- MERGL, M., FATKA, O. & BUDIL, P. 2008. Lower and Middle Ordovician trilobite associations of Perunica: from shoreface endemicity to offshore uniformity (Prague Basin, Czech Republic). In Rábano, I., Gozalo, R. a Garcia-Bellido D. (eds), *Advances in trilobite research. Cuadernos del Museo Geominero*, 9. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid. 275–282.
- POLECHOVÁ, M. 2013. Bivalves from the Middle Ordovician Šárka Formation (Prague Basin, Czech Republic). *Bulletin of Geosciences* 88(2), 427–461.
- PRANTL, F. 1942. *Zkameněliny českých pramoří*. Praha.
- PROKOP, R. J. & PETR, V. 1999. Echinoderms in the Bohemian Ordovician. *Journal of the Czech Geological Society* 44 (1–2), 63–68.
- PROKOP, R. J. & PETR, V. 2004. *Plasiacystis mobilis*, gen. et sp. n., a strange “carpoid” (Echinodermata, ?Homoiostelea: Soluta) in the Bohemian Ordovician (Czech Republic). *Acta Musei Nationalis Pragae, series B – Historia Naturalis* 60(3–4). 151–162.
- ROBARDET, M. & GUTIÉRREZ-MARCO, J.C. 2004. The Ordovician, Silurian and Devonian sedimentary rocks of the Ossa-Morena Zone (SW Iberian Peninsula, Spain). *Journal of Iberian Geology* 30, 73–92.
- SERVAIS, T., DANELIAN, T. & HARPER, D.A.T. 2014. Possible oceanic circulation patterns, surface water currents and upwelling zones in the Early Palaeozoic. *GFF* 136, 229–233.
- ŠNAJDR, M. 1957. Klasifikace čeledě Illaenidae (Hawle a Corda) v českém starším paleozoiku. *Sborník Ústředního ústavu geologického, oddíl paleontologický* 23, 125–284.
- ŠPINAR, Z. 1960. *Základy paleontologie bezobratlých*. 836 pp. NČSAV, Praha.
- ŠPINAR, Z. 1965. *Systematická paleontologie bezobratlých*. 1052 pp. NČSAV, Praha.
- XIAOFENG, W., STOUGE, S., XIAOHONG, CH., ZHIHONG, L., CHUANSHANG, W., FINNEY, S. C., QINGLUAN, Z., ZHIQIANG, Z., HUIMING, CH. & ERDTMANN, B. D. 2009. The Global Stratotype Section and Point for the base of the Middle Ordovician Series and the Third Stage (Dapingian). *Episodes* 32(2), 96–113.

- VILLAS, E., HERRERA, Z.A. & ORTEGA, G.C. 2009. Early Orthid Brachiopods from the Tremadocian (Lower Ordovician) of Northwestern Argentina. *Journal of Paleontology* 83(4), 604-613.
- WILDE, P. 1991. Oceanography in the Ordovician, 283–298. In C.R. Barnes & S.H. Williams (eds.). *Advances in Ordovician Geology. Special Papers Geological Survey Canada, 90, Geological Survey of Canada, Calgary, Canada.*
- WILLIAMS, A., BRUNTON, C.H.C. & MACKINNON, D.I. 1997. Morphology. 321-410. In KAESLER, R. L. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H, Revised, Geological Society of America, Boulder and The University of Kansas, Lawrence.*
- WILLIAMS, A. 1974. Ordovician Brachiopoda from the Shelve District, Shropshire. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology, Supplement 11*, 1–163.
- WILLIAMS, A. & HARPER, D. A. T. 2000. Orthida. 714-846. In KAESLER, R. L. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H, Revised, Geological Society of America, Boulder and The University of Kansas, Lawrence.*
- XU, H. K. & LIU, D. Y. 1984. Late Lower Ordovician brachiopods of southwest China. *Bulletin of Nanjing Institute of Geology and Palaeontology* 8, 147-235.
- XU, H. K., RONG, J. Y. & LIU, D. Y. 1974. Ordovician brachiopods. 144-154. In *Handbook of stratigraphy and palaeontology in southwest China. Edited by Institute of Geology and Palaeontology. Science Press, Beijing.*
- ZHAN, R. & HARPER, D.A.T. 2006. Biotic diachroneity during the Ordovician Radiation: evidence from South China. *Lethaia* 39, 211-226.
- ZHAN, R., JIN, J. & RONG, J.Y. 2006. β -diversity fluctuations in Early-Mid Ordovician brachiopod communities of South China. *Journal of geology* 41, 271-288.
- ZHAN, R., JIN, J. & CHEN, P. 2007. Brachiopod diversification during the Early–Mid Ordovician: an example from the Dawan Formation, Yichang area, central China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 44, 9-24.
- ZHAN, R. & JIN, J. 2008. Onshore migration of a deep-water brachiopod fauna from the Lower Ordovician Tonggao Formation, Jiangnan Slope, southeastern Guizhou Province, South China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 45, 141-157.
- ZHAN, R., LI, P., PERCIVAL, I.G. & LIANG, Y. 2011. Brachiopod biogeographic change during the Early to Middle Ordovician in South China. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologist* 41, 271-87.
- ZHAN, R. & JIN, J. 2014. Early-Middle Ordovician brachiopod dispersal patterns in South China. *Integrative Zoology* 9, 121-140.