

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

ÚSTAV GEOLOGIE A PALEONTOLOGIE

studijní program: geologie

studijní obor: geologické vědy



Mgr. Jiří Frank

**Nautiloidea svrchnokřídových epikontinentálních moří
Evropy**

**Nautiloidea of Upper Cretaceous epicontinental seas in
Europe**

disertační práce

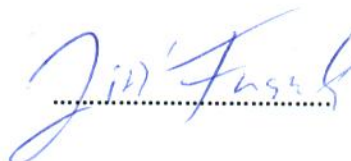
školitel: doc. RNDr. Martin Košťák, Ph.D., ÚGP PŘF UK Praha

Praha 2014

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto disertační práci vypracoval samostatně pod vedením školitele a použil jsem pouze prameny, které cituji a uvádím v seznamu použité literatury. Práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 27. května 2014

A handwritten signature in blue ink, reading "Jiří Frank". The signature is written in a cursive style and is positioned above a horizontal dotted line.

Mgr. Jiří Frank

Poznámka k citování této práce

Tato disertační práce nesplňuje podle pravidel ICZN kritéria pro uveřejněnou publikaci (Ride *et al.* 1999). Vedle publikovaných prací (viz kap. 8.1 a přílohy), které lze řádně citovat, obsahuje tato disertační práce nepublikovaný manuskript a další nepublikovaná data a zjištění včetně přiložené databáze. Prosím čtenáře této práce, aby nezveřejňovali tato nepublikovaná data bez mého vědomí a svolení. Zároveň si vyhrazuji právo na šíření této práce, která by neměla být (ani její část) jakýmkoliv způsobem reprodukována (xerox, foto, scan) bez mého vědomí a svolení.

Pokud, ať již písemně či ústně, svolím citovat nová zjištění uvedená v této práci, měla by být tato práce citována v následující podobě:

Frank, J. (2014): Nautiloidea svrchnokřídových epikontinentálních moří Evropy. – Nepublikovaná disertační práce. Ústav Geologie a Paleontologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova v Praze, Praha, 1–99.

Ústní nebo písemné svolení k citování této práce rád poskytnu a žádám čtenáře, aby mě v případě potřeby kontaktovali jedním z těchto způsobů:

(a) emailem: jiri_frank@nm.cz

(b) poštou na adresu zaměstnavatele: Národní muzeum, Václavské nám. 68, 115 79

nebo

(c) telefonicky: +420 607 108 649

Abstrakt

Post-triasové loděny nejsou až tak vyhledávaným předmětem výzkumu v oblasti hlavonožců, jako například amoniti. Až na některé výjimečné lokality nejsou ve fosilním záznamu výrazně hojně zastoupeny, mají poměrně konzervativní morfologii a díky častému špatnému zachování je jejich zařazení do druhové či rodové úrovně poměrně komplikované. Výjimky tvoří taxony s velmi krátkým a endemickým výskytem a výrazně odlišnými morfologickými znaky, které jsou vhodné i pro biostratigrafické interpretace. Problematický je také typový materiál, který není v některých případech morfologicky reprezentativní pro daný taxon a proto je nutné čtené taxony revidovat. Není ovšem pravdou, že by loděny nebyly jistým podílem zastoupeny v paleontologických kolekcích přírodovědných institucí díky dlouholetým sběrům. Stejně tak paleontologické publikace, které sahají již do počátků 19. století, věnují této skupině přeci jen jistý, i když ne úplně významný prostor. Cílem této doktorské studie je zmapovat situaci post-triasových loděnek zejména s ohledem na svrchnokřídové zástupce vyskytující se na území Evropy a napomoci k jejich dalšímu výzkumu. Proto se studie podrobněji zabývá morfologickými znaky těchto zástupců a posléze jejich interpretací s ohledem k zachování exemplářů. Pozornost je také věnována ontogenezi této skupiny, morfologickým změnám během ní, zejména ve fázi dospívání a jejich interpretaci a analogii s recentními zástupci. Studie dále vytváří přehled o rodech a druzích s ohledem na aktuální stav výzkumu. Systematická část se zaměřuje převážně na detailní a emendované diagnózy jednotlivých rodů a existující typový materiál. Zobrazuje typové exempláře či morfotypy, pokud je typový materiál nedostačující pro reprezentaci daných taxonů. Studii doplňují většinou publikované výsledky formou článků v mezinárodních časopisech, zaměřené na taxonomickou revizi vybraných zástupců na rodové i druhé úrovni, ontogenezi, tafonomii, paleogeografii, paleoekologii a další problematiku spjatou s touto skupinou. Kromě publikací studie zahrnuje v současné době nejrozsáhlejší databázi exemplářů svrchnokřídových loděnek z kolekcí Evropských i mimo Evropských významných institucí. Databáze obsahuje exempláře převážně z území Evropy s významným podílem typového materiálu. Dalším užitečným a velmi praktickým výstupem je webová stránka vytvářející dynamické propojení systematického přehledu svrchnokřídových Evropských loděnek s publikovanou literaturou zabývající se jejich problematikou. Celkově tato studie přináší kromě výsledků z výzkumu samotného také velmi efektivní a inovativní nástroj pro studium dané skupiny a novou metodiku, která se dá aplikovat na řadu dalších skupin.

Abstract

The post-Triassic Nautiloidea are not as popular theme within fossils cephalopods research as for example ammonites. They are not very abundant in the fossil records except some rare localities and areas, their morphology is quite conservative and due to the usually poor preservation, their determination and assigning to the species even to genera level is often complicated. Exceptional are taxa with very specific morphology and short stratigraphic and endemic occurrence, which are even suitable for biostratigraphic interpretations. Problematic is also the often poor taxonomical representation of the type material and revision of many taxa is needed. Still nautilids are often represented by reasonable amount in the paleontological collections of natural history museums due to the long history of fossils collecting. Also the scientific literature has been dedicating at least some space to this group since 19 century. The aim of this study is to create an overview about the post-Triassic, especially Upper Cretaceous nautiloidea in the European region of epicontinental seas and prepare a good basement for extensive study of this group. Due to this aim the study is primarily focused on determination of morphological features and also problematic with their interpretation according to the variable preservation of the specimens. The study is also focusing on the early and late ontogeny and the morphological changes in embryonic and especially the final stage of ontogeny with comparison within living nautilus. Part of the systematic chapter is an overview of actual status of the taxonomy of Upper Cretaceous nautilids in the European region, with detailed and emended diagnoses of all genera, an up-to-date list of species and an existing type material. Type specimens and morphological representative material is displayed on numerous photographical plates. The study is supplemented with mostly published results in a form of scientific papers, focused on taxonomical revisions of selected genera and species, ontogeny, taphonomy, paleogeography, paleoecology and other problematic related to this group. Other results of this study are introduced by the currently largest database of Upper Cretaceous nautilids specimens from European on other collections. The database includes mostly material from European region with significant amount of type and figured specimens. Another result is a web page with taxonomic and bibliographic modules which creates dynamical overview within the published literature and Upper Cretaceous Nautilids taxa and the related problematic. Both of those results are designed to be very effective, innovative and useful tools (also applicable to other groups) and together with the scientific results from this study, they support and streamline the future study of this group of cephalopods.

Obsah

1	Poděkování	8
2	Cíle a struktura práce	9
3	Morfologie a významné taxonomické znaky.....	11
3.1	Tvar schránky a závitů	12
3.2	Píštěl schránky.....	15
3.3	Sutury	17
3.4	Velikost fragmokonových komor	19
3.5	Poloha sifonální trubice.....	19
3.6	Morfologie povrchu schránky	20
3.7	Čelistní aparát	25
4	Problematika morfologických znaků a determinace v závislosti na zachování/tafonomii	26
4.1	Deformace schránky.....	26
4.2	Zachování sutur a izolovaných fragmokonových komor.....	29
4.3	Změna polohy sifonální trubice vlivem zachování	31
4.4	Zachování povrchové morfologie schránky	32
4.5	Fenomén <i>Eutrephoceras sublaevigatum</i>	34
5	Ontogeneze	36
5.1	Raná/juvenilní stadia.....	36
5.2	Znaky dospívání a plné dospělosti.....	39
5.3	Shapwick Grange Quarry.....	43
6	Systematická část	45
6.1	<i>Eutrephoceras</i> Hyatt, 1894	48
6.2	<i>Cymatoceras</i> Hyatt, 1884	52
6.3	<i>Epicymatoceras</i> Kummel, 1956.....	58
6.4	<i>Anglonutilus</i> Spath, 1927	61
6.5	<i>Deltocymatoceras</i> Kummel, 1956	64
6.6	<i>Pseudocenoceras</i> Spath, 1927	66
6.7	<i>Cimomia</i> Conrad, 1866.....	69
6.8	<i>Angulithes</i> Montfort, 1808.....	72
7	Paleogeografie a výskyt loděnek.....	75
7.1	Epikontinentální moře Evropy.....	75
7.2	Diskuze k výskytu loděnek.....	76

8	Závěrečné shrnutí hlavních výsledků disertační práce.....	78
8.1	Publikace	79
8.2	Databáze exemplářů svrchnokřídových nautilidů.....	83
8.3	Webová stránka www.nautiloidea.cz	87
8.4	Konference a prezentované výsledky	88
9	Seznam literatury	89
10	Přílohy	99

1 Poděkování

Předně bych chtěl poděkovat doc. RNDr. Martinu Košťákovi, Ph.D. (PřF, UK) za vedení a konzultace, Mgr. Honzovi Sklenářovi, Ph.D. (NM) za podnětné diskuse a zpřístupnění studovaného materiálu svrchnokřídových loděnek v kolekcích Národního Muzea a doc. RNDr. Petru Kraftovi, CSc. a doc. RNDr. Jaroslavu Markovi, CSc. (PřF, UK) za inspirativní diskuse zejména s ohledem na funkční morfologii a fylogenezi. Dále bych chtěl poděkovat všem kurátorům v evropských i mimo evropských kolekcích, kteří mi umožnili přístup ke studovanému materiálu a umožnili jeho dokumentaci a zanesení do přiložené databáze. Jmenovitě bych chtěl poděkovat Dietru Kornovi (MfN), Nielu Landmanovi (AMNH), Jimu Kennedymu a Paulu Jefferymu (OUMNH), Stijnu Goolaertsovi (RBINS), Christianu Klugovi (UZ), Markusi Wilmsenovi (SNSD), Udo Sheerovi (RME), Johnu Jagtovi (NHMM) a dalším specialistům v oblasti studia nautiloidů za jejich podmětné diskuse a inspiraci.

Velké díky také patří Grantové Agentuře University Karlovi, díky jejímž dvěma grantům (GAUK 22207, GAUK 13810) jsem mohl zdokumentovat četné kolekce svrchnokřídových nautiloidů a vytvořit tak významný datový základ pro další studie.

Za pomoc se zdokonalením databáze a konzultace ohledně její technické stránky bych chtěl poděkovat Petru Frankenbergovi a Lucii Vaňkové.

Hlavní díky patří mým rodičům Aleně Frankové a Jiřímu Frankovi a mojí sestře Kateřině Frankové za jejich obětavou a morální podporu. Bez těchto lidí bych tuto práci nikdy nedokončil.

Vysvětlení zkratk: PřF UK – Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy; NM – Národní Muzeum; MfN – Museum für Naturkunde, Berlin; AMNH – American Museum of Natural History, New York; OUMNH – Oxford University Museum of Natural History, UK; RBINS – Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brusel; UZ – University of Zurich; SNSD – Senckenberg Naturhistorische Sammlungen Dresden; RME – Ruhr Museum Essen; NHMM - Natuurhistorisch Museum Maastricht.

2 Cíle a struktura práce

Cílem této práce je do jisté míry osvětlit problematiku studie loděnek ze svrchní křídly evropských epikontinentálních moří. Nicméně výsledky a poznatky obsažené v této studii lze aplikovat i na globální pohled této skupiny hlavonožců a napomoci tak v dalším studiu fosilních loděnek. Vzhledem k rozsáhlosti studované skupiny není možné v krátkém časovém horizontu vytvořit komplexní řešení a přehled dané skupiny. Proto je práce primárně zaměřená na evropský region. Komplexních studií k dané skupině je velmi málo, a proto jsou velmi hodnotné pro podporu dalšího výzkumu. Stejný cíl si dala i tato práce, je přehledně strukturována do kapitol zaměřených na několik zásadních témat, které napomáhají k efektivnímu studiu loděnek.

Kapitola 3. (a její oddíly 1-7) se zaměřuje na základní taxonomické znaky pro určování loděnek s ohledem na konkrétní diverzitu a příklady svrchnokřídových loděnek.

Vzhledem k tomu, že většina exemplářů je postižená různou mírou poškození díky zachování, zaměřuje se kapitola 4 (a její oddíly 1-5) na konkrétní příklady a poukazuje, jak toto poškození může ovlivnit interpretaci taxonomických znaků.

Kapitola 5 (a její oddíly 1-3) se zabývá morfologickými charakteristikami a změnami spojenými s ontogenezí svrchnokřídových loděnek v embryonálním a raném juvenilním stádiu a ve stadiu dosažení dospělosti. Jako příklady jsou uvedena srovnání s recentními zástupci loděnek. Oddíl 3 navíc uvádí konkrétní příklad lokality s vysokou akumulací juvenilních i dospělých stádií pravděpodobně uložených *in situ*.

V logické návaznosti je kapitola 6 (s oddíly 1-8) zaměřená na taxonomii svrchnokřídových loděnek z oblasti evropských epikontinentálních moří. Hlavní důraz je kladený na charakteristiku jednotlivých rodů s emendovanými diagnózami a diskusemi. Ke každému rodu pak náleží aktuální seznam platných taxonů s jejich stratigrafickým výskytem. Všechny kapitoly jsou provázené fotografickými tabulemi s názornou ukázkou taxonomických znaků, tafonomie, ontogenetických stádií a typového materiálu (některé typy jsou ve formě fotografií publikovány vůbec poprvé) k jednotlivým rodům.

Kapitola 7 stručně charakterizuje a definuje paleogeografii epikontinentálních moří a situaci ve svrchní křídě a dále diskutuje problematiku paleogeografie svrchnokřídových loděnek.

Následná kapitola 8 a její podkapitoly shrnují výsledky spjaté s touto prací jako publikované práce, nepublikovaný manuskript, databázi exemplářů, webové rozhraní, a dílčí výsledky prezentované na konferencích. Kapitoly zaměřené na databázi a webové rozhraní poukazují na možné inovativní metody pro zefektivnění studie dané skupiny, které ale lze aplikovat i na ostatní skupiny jak z oblasti paleozoologie či botaniky, a zřejmě i recentní přírodovědné obory.

Závěrečnou kapitolou 9 je seznam literatury použité v tomto dokumentu, který koresponduje se zmíněným webovým rozhraním. Další literatura zabývající se problematikou svrchnokřídových loděnek nebo nějak související je v seznamech literatury přiložených publikací v příloze.

Přílohu pak tvoří publikované články a nepublikovaný manuskript a dva abstrakty na nejbližší konferenci, které budou rozšířené v publikace.

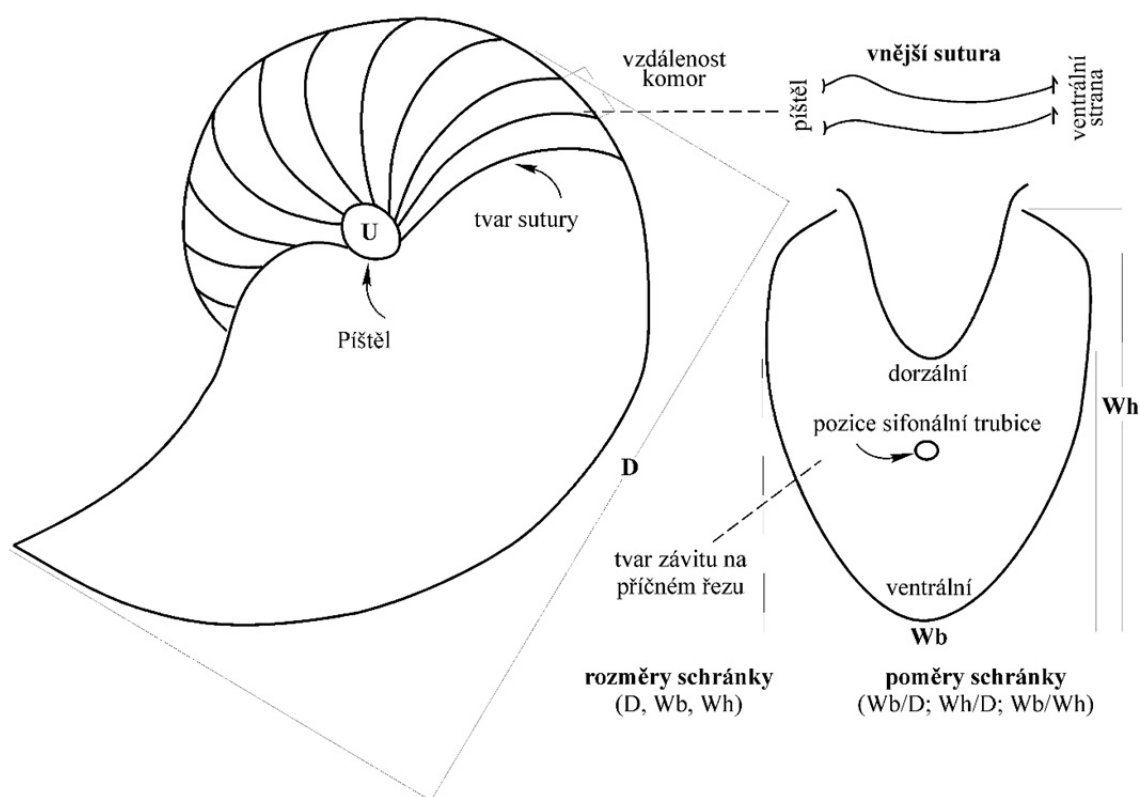
Publikace (Frank 2010, Košťák *et al.* 2010, Frank *et al.* 2012, Frank *et al.* 2013 a Frank *et al.*, v tisku) a nepublikovaný manuskript (po kladném recenzním řízení) jsou zaměřené na veškeré aspekty spojené s problematikou svrchnokřídových nautiloidů a jdou napříč kapitolami této disertační práce. Detailnější popis je v kapitole 8.

3 Morfologie a významné taxonomické znaky

Pro určování loděnek je nejvýznamnější kombinace pokud možno co nejvíce morfologických taxonomických znaků na schránce či jádru schránky (Teichert 1964). Společně se známým stratigrafickým a paleogeografickým výskytem pak lze i problematické nebo špatně zachované exempláře alespoň částečně systematicky zařadit. Zásadní prací v oblasti morfologie a taxonomických znaků celé skupiny loděnek jsou „Treatise of invertebrate paleontology, Part K Mollusca 3“ (Moore *et al.* 1964). Zejména část zaměřená na morfologii schránky (Teichert 1964). Přesto že se recentní loděnky rodů *Nautilus* Linnaeus, 1758 a *Allonautilus* Ward et Saunders, 1997 vyvinuly až v pozdějším terciéru (Teichert a Matsumoto 1987) je důležité pro orientaci a částečné srovnání znát i jejich morfologii (Stenzel 1964, Saunders et Landman 1987).

Na rozdíl od amonitů jsou všechny post-triasové loděnky planispirální (Kummel 1956, Ward 1980). Morfologická variabilita taxonomických znaků (obr. 1) spočívá zejména ve tvaru schránky, závitů, píštěle, průběhu linie sutury, tvaru a velikosti komor, poloze sifonální trubice a morfologie povrchu schránky, případně jádra (Teichert 1964). Zachování barevných stop na schránce je u svrchnokřídových loděnek extrémně vzácné (Mapes et Evans 1995) a měkké části se nezachovávají vůbec, proto jsme odkázáni pouze na zachování schránky, jádra případně ústního aparátu (kap. 3.7). I přes zjevnou variabilitu taxonomických znaků v rámci rodů, je determinace na bázi druhů často problematická, díky jisté míře konzervativnosti ve znacích po poměrně dlouhá časová období a v závislosti na ontogenetickém stadiu (Blandford 1861, Blandford et Stoliczka 1866, Wani et Ayyasami 2009, Frank 2010). Nicméně, jedním z hlavních faktorů ovlivňujících objektivní determinaci je míra a způsob zachování jedinců (kap. 4.). Důležitým nástrojem pro identifikaci rozdílů v rámci druhů, ale i během ontogeneze jednoho druhu je morfometrie. U loděnek zaznamenáváme několik základních údajů (obr. 1): délka, šířka a výška schránky a závitů a jejich poměry, šířka píštěle, vzdálenost jednotlivých sept (velikost fragmokonových komor), vzdálenost sifonální trubice (místa perforace septa) od ventrální či dorzální strany, šířka žebry a prostoru mezi žebry (Teichert 1964, Ward 1980, Wilmsen 2000, Frank 2010, Wani et Ayyasami 2009). Zvláště u svrchnokřídových loděnek je důležité při interpretaci morfometrie brát zřetel na zachování a časté deformace.

Statistiky či analýza je možná pouze u perfektně zachovalých exemplářů a s jejich alespoň minimálním počtem, kterého je často obtížné dosáhnout. Proto se morfometrie objektivně využívá hlavně pro definici základních rozměrů schránky či závitů a jejich poměrů a je často spíše orientační. Pro objektivnost je také důležité, kde byl přesně rozměr měřen a také případně o jaké ontogenetické stadium se jedná, protože rozměry mohou být rozdílné v průběhu ontogeneze (kap. 5). Tato kapitola popisuje a interpretuje základní morfologické a diagnostické znaky ve vztahu ke svrchnokřídovým nautiloidům.



Obrázek 1. Morfologické znaky a morfometrie na schránce loděnek.

3.1 Tvar schránky a závitů

Schránka je u všech post-trasových loděnek planispirální, vinutá v jedné ose závitů (Ward 1980). Celkový tvar schránky u svrchnokřídových loděnek není až na některé výjimky výrazně variabilní a pohybuje se mezi oválným až ovoidálním tvarem, taktéž v závislosti na stupni ontogeneze (Ward 1980) (kap. 5.). Rozdíly ve schránkách jsou zejména ve tvaru závitů na jeho příčném řezu a stupni „vnoření“ předchozích závitů. U

svrchnokřídových loděnek se vyskytují jak závití výrazně kompresní, kdy výška závitů přesahuje šířku závitů, jako je tomu například u většiny zástupců rodu *Pseudocenoceras* Spath, 1927 či *Angulithes* Montfort, 1808, tak závití výrazně depresní, jako je tomu u některých zástupců rodu *Eutrephoceras* Hyatt, 1894 či *Cymatoceras* Hyatt, 1884. Tvary závitů na příčném řezu jsou pak ovlivněné podle tvaru laterálních stran na vnější i vnitřní straně, píštělového valu, ventrální a dorzální strany. Tvary rozeznáváme od ledvinovitých, široce depresních (obr. 2A-H) např. *Eutrephoceras sublaevigatum* (d'Orbigny, 1840) až kompresních s pravidelně zaoblenými stranami (obr. 2L,M) např. *Pseudocenoceras schröderi* (Wiedmann, 1960), přes lichoběžníkovité kde je ventrální strana více či méně zarovnaná/zploštělá (obr. 2J,K,N,O) např. *Pseudocenoceras largilliertianum* (d'Orbigny, 1840) či *Cymatoceras tourtiaie* (Schlüter, 1876), či dokonce mírně konkávní (obr. 2X-Y) *Epicymatoceras vaelsense* (Binckhorst, 1861) až po trigonální (obr. 2P-U) např. *Angulithes triangularis* (Montfort, 1808). Tvar závitů se může u některých druhů poměrně výrazně měnit během ontogeneze, jako je tomu např. u zástupců rodů *Angulithes* a *Deltocymatoceras* Kummel, 1956, a ventrální strana je ve finální fázi ontogeneze zpravidla zaoblená (kap. 5.2, příloha 2, Frank 2010).

Obrázek 2. Různé typy příčných řezů závitů u svrchnokřídových nautiloidů: **A-K** – depresní tvary s různě zaoblenou ventrální stranou; **L-S** – mírně kompresní tvary zahrnující i lichoběžníkovité až trigonální tvary vzhledem k tvaru ventrální strany a laterálních stran; **T-Y** – výrazně kompresní tvary; **A-C, F, H, I-K, N-T, V, W, Y** – různé polohy sifonální trubice. **C, D, J, N, O** – zachovalý annulární lobe; **X, Y** – ukázka konkávního tvaru ventrální strany. (Tabule slouží pouze pro demonstraci různých tvarů závitů, proto nejsou uvedena měřítka - odkazy na jednotlivé taxony jsou přímo v textu.)

3.2 Píštěl schránky

U svrchnokřídových loděnek je nejčastější involutní typ vinutí schránky (obr. 3A-B). Druhým o něco méně častým typem je konvolutní typ (obr. 3C-G), kdy je píštěl částečně otevřen, a jsou vidět části předchozích až iniciálních závitů. Třetím typem, který je velmi ojedinělý je typ evolutní (obr. 3H-I), kdy je píštěl téměř kompletně otevřený a jsou vidět i iniciální závity. U druhého a třetího typu můžeme měřit šířku otevření píštěle. Velice důležité je, že v druhém a zejména třetím případě můžeme pozorovat ontogenezi jedince a případné ontogenetické změny. Evolutní typ je charakteristický pro rod *Epicymatoceras* Kummel, 1956, který tvoří výjimku v mnoha ohledech mezi svrchnokřídovými loděnkami (kap. 6.3). Mírně pootevřený píštěl konvolutního typu je typický například pro rod *Pseudocnoceras*. Míra otevření píštěle také závisí na zachování jádra či schránky. Píštěl se může sekundárně rozšířit ohlazením píštělových stran/valu či naopak vyplnit sedimentem. Důležité je také při zachování jádra počítat se schránkou, která se nezachovala a která svým objemem může píštěl zúžit či dokonce vyplnit.

Píštěl má kromě zmíněných typů ještě další důležitou funkci, a to, že může figurovat jako indikátor jestli se u daného jedince jedná o poslední závit, či následné závity nejsou zachovány. K tomu napomáhá zachovalá píštělová výplň formou sloupku, žebrovaného připojením sept (obr. 3J-O) z následného závitu, který není zachován. Oblast píštěle je také místem, kde se na jádre mohou zachovat fragmenty původní schránky. Ta je tak v píštělové prohlubni částečně chráněna před ohlazením jak abrazí okolním sedimentem či transportem samotného jádra (Frank 2008). Okraj píštěle v přechodu na vnitřní laterální stranu vytváří takzvaný píštělový val, který může být různě výrazný. Píštělový val s výrazným (až zaostřeným) okrajem (obr. 3D,E) je například typický pro druh *Cymatoceras deslongchampsianum* (d'Orbigny, 1840) či *Eutrephoceras expansum* (J. de C. Sowerby, 1824).

Obrázek 3. Ukázky různých typů píštěle: **A-B** – uzavřený píštěl u involutního vinutí; **C-G** – různě pootevřený píštěl u konvolutního vinutí; **H-I** – výrazně pootevřený píštěl až evolutního typu vinutí; **D, E** – zvýrazněný okraj píštělového valu; **J, K** – exemplář se zachovalou píštělovou výplní; **L-O** – píštělová výplň u evolutního typu vinutí s negativem morfologie schránky; **O** – izolované píštělové výplně involutního až mírně konvolutního typu vinutí. (Tabule slouží pouze pro demonstraci různých typů píštěle, proto nejsou uvedena měřítka - odkazy na jednotlivé taxony jsou přímo v textu.)

Obr. 3.



3.3 Sutury

Průběh linie sutury je významným taxonomickým znakem i pro vyšší taxonomii (Tintant a Kabamba 1985). U svrchnokřídových loděnek je možné pozorovat mezi rody poměrně výraznou variabilitu v průběhu linie sutury a její složitosti. Velmi jednoduché sutury (obr. 4N-Q) jsou typické pro rod *Eutrephoceras* a některé zástupce rodu *Cymatoceras*, výrazněji vinuté sutury (obr. 4A-D) se vyskytují u zástupců rodů *Angulithes*, a zejména díky hlubokému laterálnímu laloku jsou výrazně vinuté sutury (obr. 4E-H) u zástupců rodu *Pseudocenoceras* a specifický složitější průběh (obr. 4J-K) má rod *Cimomia* Conrad, 1866. Jedny z nejsložitějších sutur (obr. 4U-V) pak vytváří rody *Hercoglossa* Conrad, 1866 a *Aturoidea* Vredenburg, 1925, ale oba tyto rody se ve svrchní křídě vyskytují mimo území Evropy a jejich hlavní rozšíření je v terciéru. Průběh vnější sutury, tedy sutury viditelné na jádře schránky se udává od píštěle po střed ventrální strany s orientací k vrcholu schránky. Sutura se člení podle vinutí na sedla a laloky v rámci orientace k apexu schránky. Laloky jsou vyduté a sedla vypuklá vůči apexu. K popisu sedel a laloků se udává také jejich průběh ve vztahu k poloze na schránce: píštěl, píštělový val, vnitřní laterální strana, vnější laterální strana a ventrální strana a přechody mezi těmito oblastmi. Takže například uvádíme píštělové sedlo či laterální lalok a podobně (obr. 4). Sutura má také specifický průběh na vnitřní dorsální straně schránky (obr. 4R-U), kdy může vytvářet výrazný lalok či sedlo. Tato část sutury je viditelná pouze při oddělení fragmokonových komor. Na dorzální straně septa lze u některých druhů pozorovat výstupek, takzvaný anulárním lalok, který často souvisí s dorzální polohou sifonální trubice v průběhu celé ontogeneze nebo alespoň v embryonální fázi. Díky tomu se také vytváří na dorzální sutuře výrazný lalok (obr. 2C,J,N,O, 4S).

Obrázek 4. Příklady průběhu linie sutury a velikosti komor: **A-D** – sutury s výrazným laterálním lalokem a ventrálním sedlem; **E-H** – velmi výrazné sutury s píštělovým lalokem, laterálním sedlem, ale téměř přímé na ventrální straně; **CH-K** – členěné sutury s výrazným ventrálním lalokem; **L,M** – jednoduchá sutura se sedlem na vnitřní laterální straně/píštělovém valu; **N-Q** – velmi jednoduché až přímé sutury; **R-U** – ukázky dorzálních sutur; **V** – velmi složitá sutura; **E, G** – malé, velmi početné komory u kompresní schránky a složitější sutury; **L, O** – velké, málo početné komory u depresní schránky a jednoduché sutury; **S, U** – dorzální lalok související s anulárním lobem (Tabule slouží pouze pro demonstraci různých typů sutur a komor, proto nejsou uvedena měřítka - odkazy na jednotlivé taxony jsou přímo v textu.)



3.4 Velikost fragmokonových komor

Vzdálenost mezi septy udává velikost jednotlivých fragmokonových komor. Počet komor na jeden závit je u svrchnokřídových loděnek poměrně konstantní po celou dobu ontogeneze, proto je velikost komor poměrně důležitým znakem, zejména v případě, pokud není zachovalý celý závit. Výjimkou je velikost komor v embryonálním stadiu, kdy jsou komory u některých zástupců až dvakrát větší (kap. 5.1) a aproximace posledních dvou sept v závěrečné fázi před dosažením dospělosti (kap. 5.2). K aproximaci sept může také dojít při stresu či strádání jedince, což má za následek zpomalení růstu (Ward 1985). Při měření fragmokonových komor, čili vzdálenosti mezi septy, je důležité udávat přesnou polohu měření, protože se komora směrem od pístěle rozšiřuje, jak se septa vzdalují a maximální šířky většinou dosahuje na ventrální straně. Velikost komor může být ovlivněná složitostí sutury, kdy druhy s jednoduchou suturou vytvářejí často větší počet menších komor na závit a naopak (Ward, 1980). Toto pravidlo má ovšem mnoho výjimek, jako například u druhu *Pseudocenceras fittoni* (Sharpe, 1853) (obr. 4E-F) nebo *Cymatoceras columbinum* (Fritsch et Schlönbach, 1872) (obr. 4L-M). Další z pravidel již platí v mnohem více případech, a to závislost tvaru schránky na složitosti sutur, kdy kompresní schránky mají často složitější sutury a naopak (Ward 1980).

3.5 Poloha sifonální trubice

Poloha sifonální trubice je u svrchnokřídových loděnek proměnlivá v rámci rodů a v některých případech se může i měnit v rámci ontogeneze na druhové úrovni (Wani et Ayyasami, 2009) jako například u *Eutrephoceras clementinum* (d'Orbigny, 1840) či *Cymatoceras patens* (Kner, 1850). Pozice sifonální trubice, respektive perforace septální stěny, se udává vzhledem k orientaci k ventrální, středové či dorzální straně závit. Díky tomu rozeznáváme sedm základních poloh: ventrální, centro-ventrální, ventro-centrální, centrální, dorzo-centrální, centro-dorzální a dorzální (obr. 1, 2J,N,O – dorzální poloha s anulárním lalokem; 2B,C – centrální poloha; 2I,R – ventrální poloha). Poloha sifonální trubice je významným taxonomickým znakem a pro jeho identifikaci je nutné zachování exempláře s oddělenou alespoň jednou fragmokonovou komorou. Perforaci stěny septa pak můžeme určit na konkávní či konvexní straně septa (obr. 4T,U, obr. 9, kap. 4.2).

Nejčastěji se poloha určuje na konkávní vypuklé straně septa. Konvexní, zadní vydutá strana septa může polohu perforace díky svému tvaru zkreslovat. Dalším způsobem indikace polohy je dorzo-ventrální podélný řez schránkou v průběhu vinutí schránky. Při této částečně destruktivní metodě není zajištěno, že poloha bude viditelná například díky diagenезi vnitřního prostoru jádra, vedení řezu či síle řezného kotouče. Šířka, tvar či velikost sifonální trubice jak v místě perforace či na sifonálním prstenci nemá u svrchnokřídových loděnek díky svému zachování výrazně důležitý diagnostický význam.

3.6 *Morfologie povrchu schránky*

Povrch schránky u svrchnokřídových loděnek není nikdy zcela hladký, stejně jako tomu je u recentních zástupců. Základní morfologii povrchu tvoří přírůstkové linie, které mohou být různě výrazné (obr. 6E-CH). Jedny z nejvýraznějších přírůstkových linií vytváří *E. expansum* (obr. 6H-CH). Linie mohou být viditelné na různě diageneticky postižené schránce a mohou být dokonce vtištěné i na povrchu jádra. Dalším morfologickým znakem vyskytujícím se na povrchu schránky a typickým zejména pro zástupce rodu *Cymatoceras* je radiální žebrování (obr. 5A-C,E,F,H,CH) (Chirat et Bucher 2006). Žebra vybíhají radiálně z píštěle a přechází přes schránku podobně jako linie sutury laloky a sedly (obr. 5H-CH). Na laterální straně v různých polohách se žebra dichotomicky až trichotomicky nepravidelně větví (obr. 5A-C,E,F,H). V píštělové oblasti jsou žebra nejtenčí a postupně se rozšiřují až na ventrální stranu, kde dosahují standardně největší šířky. Rozeznáváme několik typů žeber podle jejich zaoblení, zploštění či zaostření a také podle velikosti prostoru mezi jednotlivými žebry. Na žebrech je často stále možné pozorovat přírůstkové linie. Nejrobustnější žebra jsou vyvinutá u rodu *Deltocymatoceras* (obr. 5M-P) kde navíc přechází s různou intenzitou výrazný ventrální kýl. Žebra se na schránce vyskytují většinou po převážnou dobu ontogeneze od ranně juvenilních stadií až po dospělost, ale mohou se také objevovat až v pozdější fázi ontogeneze. Žebrům podobné valy, také nazývané takzvaná pseudožebra (Frank 2010) se vyskytují v aperturální oblasti v závěrečné fázi ontogeneze a jsou spojená pravděpodobně se zpomalením až zastavením růstu schránky (kap. 5.2). Tento jev má extrémní projev u dospělých exemplářů druhu *Angulithes galea* (Fritsch et Schlönbach, 1872) (obr. 6L,M, Frank 2010, příloha 2). Undulace schránky na ventrální a vnější laterální straně (obr. 22) jsou typická pro rod

Anglonutilus Spath, 1927, i když jejich vznik a ovlivnění tafonomií je diskutabilní (kap. 6.4). Žebra se mohou zachovat také na jádrech schránky, ale mají většinou pozměněný tvar než na povrchu (Chirat et Bucher 2006). Navíc absence žeber na jádru schránky nemusí znamenat, že nebyly na povrchu schránky, díky tafonomii jádra (kap. 4.4). Tento fakt způsobuje často mylnou determinaci takovýchto jedinců, ale zároveň zpochybňuje význam žebrování jako primárního taxonomického znaku na rodové či vyšší úrovni, jako je tomu například u rodu *Cymatoceras* či čeledi Cymatoceratidae (kap. 6, 6.2, Chirat et Bucher, 2006). Radiální mřížovitá struktura (obr. 6I-K, kap. 5.1) na povrchu schránky je typickým znakem embryí (kap. 5, 5.1) všech svrchnokřídových loděnek (Chirat 2001). U druhu *Cymatoceras deslongchampsianum* se podobná struktura objevuje i během pozdější fáze ontogeneze kdy radiální žebrování s poměrně výraznými okraji žeber, přechází podélné tenké linie a vytváří tak podobnou mřížovitou strukturu (obr. 6A,B). Další výrazně odlišný typ žebrování lze pozorovat u druhu *Cymatoceras loricatum* (Schlüter, 1876) (obr. 5I) a *Cymatoceras sinuatoplicatum* (Geinitz, 1843), kdy žebra tvoří široké radiální nevětvené pásky s výraznou hranou (obr. 5K,L). Ojedinelé páskovité žebrování bez výrazného větvení (obr. 6C,D) lze pozorovat u druhu *Epicymatoceras vaelsense*. Další typ žebrování, plochá žebra s výraznými vystouplými okraji (obr. 5J), je specifický pro svrchnokřídový mimoevropský druh *Cymatoceras libanoticum* (Foord and Crick, 1890) ze Sírie.

Na povrchu jádra lze v častých případech pozorovat uprostřed ventrální strany podélnou rýhu (obr. 6N,O). Tato rýha se zakládá již v apexu protokonchy v cymatrixu v embryonální fázi a má stejný směr jako jizva dokládající iniciální vznik schránky. Tato rýha pak postupuje napříč celým fragmokonem a obývací komorou až k apertuře (Chirat et Boletzky 2003). Kabamba (1983) uvádí, že tato rýha je viditelná zejména u depresních široce zaoblených druhů například rodu *Eutrephoceras*, nicméně lze jí pozorovat i u kompresních druhů jako je *Pseudocnoceras*. V některých případech lze pozorovat dvě linie s rozdílnou vzdáleností, nicméně tento znak obecně, nemá výrazný taxonomický či diagnostický význam, díky svému výskytu napříč druhy a rody, jak poměrně extenzivně diskutuje Chirat a Boletzky (2003).

Ve vzácných případech se zachovává narušení povrchové morfologie schránky zraněním a následným hojením. Stopy po hojení lze pozorovat jak na hladkých schránkách

na přírůstkových liniích, tak také na žebrovaných schránkách kde je více výrazné (obr. 5D,G). Žebra se v místě poškození nestýkají, a k jejich opětné návaznosti dochází až po několika centimetrech růstu schránky (Keupp 2012).

Obrázek 5. Morfologie povrchu schránky s různými typy radiálního žebrování: **A-G** – jemné radiální žebrování s jednoduchým průběhem a paprscitým rozšiřováním v oblasti píštle; **H, CH** – silnější žebrování s výraznějším průběhem hlavně na ventrální straně, kde jsou žebra výrazně rozšířená; **I-L** – speciální typy žebrování; **M-P** – robustní žebrování s ventrálním kýlem; **C-G** – poškození a hojení schránky s radiálním žebrováním. (Odkazy na jednotlivé taxony jsou přímo v textu.)

Obrázek 6. Morfologie povrchu schránky svrchnokřídových loděnek: **A, B** – radiální žebrování s výrazným okrajem a podélnými liniemi v průběhu ontogeneze připomínající retikulární strukturu u embryonálních jedinců; **C, D** – specifické páskovité žebrování bez větvících se žeber u evolutní schránky; **E-CH** – velmi výrazné přírůstkové linie a jejich průběh; **I-K** – retikulární struktura v embryonální fázi; **J, K** – negativ morfologie retikulární struktury na vnitřním otisku dorzální strany a výplni evolutního píštle; **L, M** – robustní pseudožebra jako projev finálního stupně ontogeneze/dospívání; **N, O** – ventrální rýha na kompresních i depresních schránkách. (Odkazy na jednotlivé taxony jsou přímo v textu.)

Obr. 5.

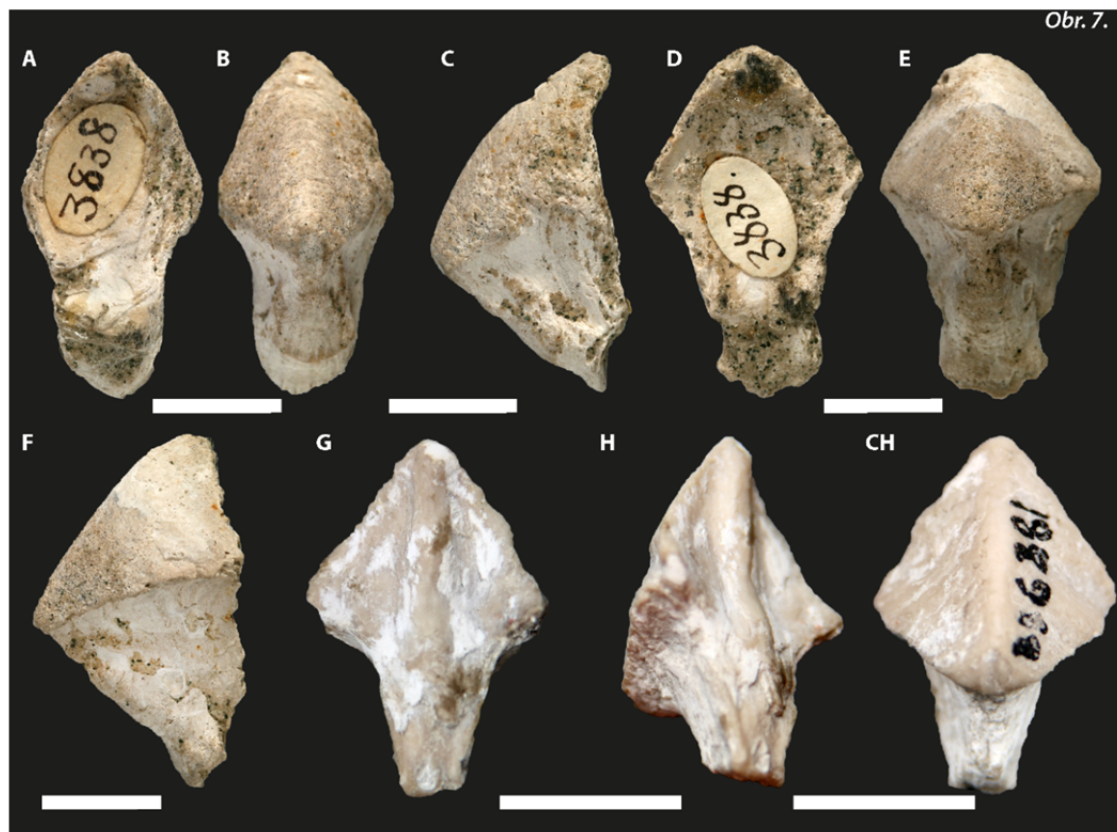


Obr. 6.



3.7 Čelistní aparát

Kromě schránky či jejího jádra se z loděnek zachovává také část jejich kalcifikovaného zobákovitého čelistního aparátu. Zobák se u loděnek skládá z horní a dolní čelisti. Relativně robustní kalcifikovaná zobákovitá část horní čelisti se nazývá ryncholit a zachovává se ve fosilním záznamu poměrně běžně, zatímco méně robustní přilehlé rohovitě struktury a křídla se zachovávají velmi vzácně. Morfologie ryncholitů je detailně popsána Teichertem *et al.* (1964), Saundersem *et al.* 1978, Gaşiorowskim (1973a, b) a Klugem (2001). Tvar násady (zadní části) ryncholitu může být poměrně variabilní, což je ale zejména důsledkem různého stupně zachování. Spodní část čelisti se nazývá conchorhynch a skládá se zejména z rohovitěho materiálu, který je běžně jen částečně kalcifikovaný. Stěny této spodní čelisti jsou navíc poměrně tenké. Conchorhynch se skládá z přední části se zoubkovitě zbrzděným povrchem a zadní části vypuklé proti zobáku horní čelisti. Conchorhynch má obvykle téměř čtyřúhelníkový (kosočtverečný) tvar. Násadová část není přítomna. Zachování a taxonomie čelistního aparátu svrchnokřídových nautiloidů z České křídové pánve je jedním z dílčích výsledků této studie (Košťák *et al.* 2010) (příloha 1).



Obrázek 7. Čelistní aparát loděnek – různé typy ryncholitů. (měřítko představuje 1cm).

4 Problematika morfologických znaků a determinace v závislosti na zachování/tafonomii

Pro objektivní zařazení exemplářů do patřičných rodů a druhů je nutné zachování alespoň minimální kombinace taxonomických znaků. U některých druhů stačí zachování jen dvou pro ně specifických znaků jako například ventrální kýl a žebrování u zástupců rodu *Deltocymatoceras* či sutura a tvar schránky u zástupců rodu *Pseudocenoceras*, ale často je třeba minimálně tří znaků a to pokud možno nijak postižených dalšími vlivy jako deformace apod. Často tyto znaky mohou být zkreslené zachováním nebo se může jednat o artefakty (sekundárně vzniklé znaky na jádru schránky). Tato kapitola poukazuje na problematiku determinace svrchnokřídových nautiloidů vlivem zachování taxonomických znaků.

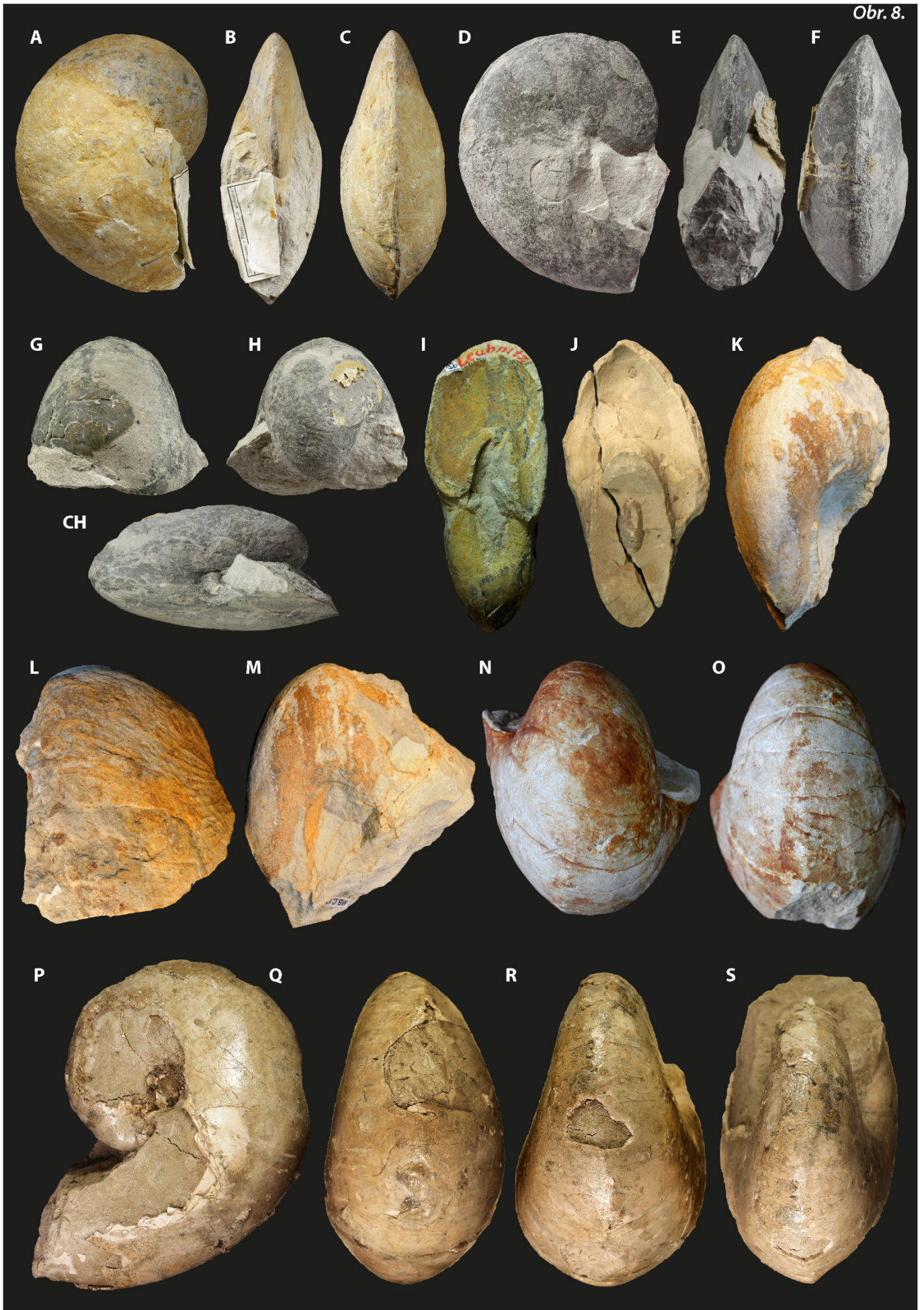
4.1 Deformace schránky

Když pomíneme samotné zachování jedince, ať už celého či ve fragmentech, je nejčastější komplikací determinace u svrchnokřídových nautiloidů deformace tvaru schránky, respektive jádra a závitů. Deformací rozeznáváme několik typů (obr. 8): dorzo-ventrální (obr. 8G-CH, 11F-CH,P-W), laterální (obr. 8A-F, 11X-Z), šikmá v různých úhlech (obr. 8K-M, 11A-E,I-O) či točivá/rotační (obr. 8I,J,N,O) nebo jejich časté kombinace (obr. 8, 11). Deformace může být různě intenzivní. Čím silnější, tím jí lze lépe rozeznat, ovšem tím více se komplikuje možnost určení jedince. Dorzo-ventrální, šikmá či točivá deformace je často rozeznatelná i ve slabší míře. Laterální deformace může být komplikovaná, zvláště pokud se nachází přímo kolmo na osu vinutí schránky. V tomto případě díky špatnému rozeznání deformace může být například jedinec zařazen do skupiny druhů s kompresním závitěm. Tento typ deformace také umožňuje vytvoření artefaktů jako například pseudo-ventrální kýl (obr. 8B,C,E,F,Q-S). Schránka v oblasti obývací komory v tomto případě může rovnoměrně puknout a dát tak prostor k vytvoření umělého ventrálního kýlu, který se pak projeví na jádru schránky. Při odstranění schránky během zachování zůstane jádro s poměrně věrohodným ventrálním kýlem (obr. 8P-S) a exemplář tak může být mylně zařazen například k rodu *Angulithes*. Dalším znakem, který může vzniknout po odumření jedince na jádře je vytvoření falešného žebrování, díky kompresi povrchu jádra (obr.

11E,CH,U). Deformace může jádro jedince postihnout i několikrát během fosilizace a následném transportu a negativně ovlivňuje všechny taxonomické znaky. Dobrým indikátorem deformace na příčném řezu závitů či stěně septa je poloha sifonální trubice, která může být díky deformaci vychýlena z osy vinutí schránky (obr. 8I-K). Nejvíce deformací postiženým znakem zůstává stále tvar schránky a závitů. Vzhledem k tomu, že deformace je trojrozměrný efekt s různou intenzitou a průběhem je zatím v současné době a se standardně dostupnými prostředky velmi komplikované či nemožné, tuto deformaci na exempláři odstranit počítačovou modelací, jako tomu lze u více či méně dvourozměrných objektů (fosilní listy či trilobiti).

Obrázek 8. Různé typy deformací svrchnokřídových loděnek: **A-C** – laterální deformace s rovnoměrnou intenzitou dávající prostor k vytvoření falešného kýlu, poloha sifonální trubice i tvar sutur může být zdánlivě nezměněná; **D-F** – laterální deformace s nerovnoměrnou intenzitou, silnější v zadní části s viditelným vychýlením **F**, které umožňuje snazší identifikaci; **G-CH** – středně intenzivní dorzo-ventrální deformace snadno viditelná na **CH**, ale již méně viditelná na **G** a **H**, což může být problematické u některých ilustrací; **I-K** – vychýlení pozice sifonální trubice díky rotační a šikmé deformaci, deformaci lze také snadno odhalit nerovnoměrným rozložením laterální stran v píštělové oblasti; **K-M** – šikmá a částečně rotační deformace izolovaných komor, průběh sutury je často zcela pozměněn; **N,O** – točivá deformace, která není viditelná na dorzálním pohledu **O**, ale až na zadním pohledu **N**, opět důležitý fakt při interpretaci morfologie z ilustrací či různě orientovaných fotografií na foto-tabulích; **P-S** – ukázkový exemplář demonstrující proces tafonomie a tvorbu jádra, na většině povrchu je ještě zachovalá schránka, ale uvnitř je již vyplněná sedimentem, laterální pohled **P** ukazuje vytváření sutur na jádru, kdy je ještě zachována stěna septa, výsledek pak neukazuje přesné připojení septa na schránku, ale průběh stěny septa, ventrální pohledy **Q, R** a zadní pohled **S** ukazují puknutí schránky a vyplněný pukliny sedimentem zakládající tak vzniku pseudokýlu.

Obr. 8.



4.2 Zachování sutur a izolovaných fragmokonových komor

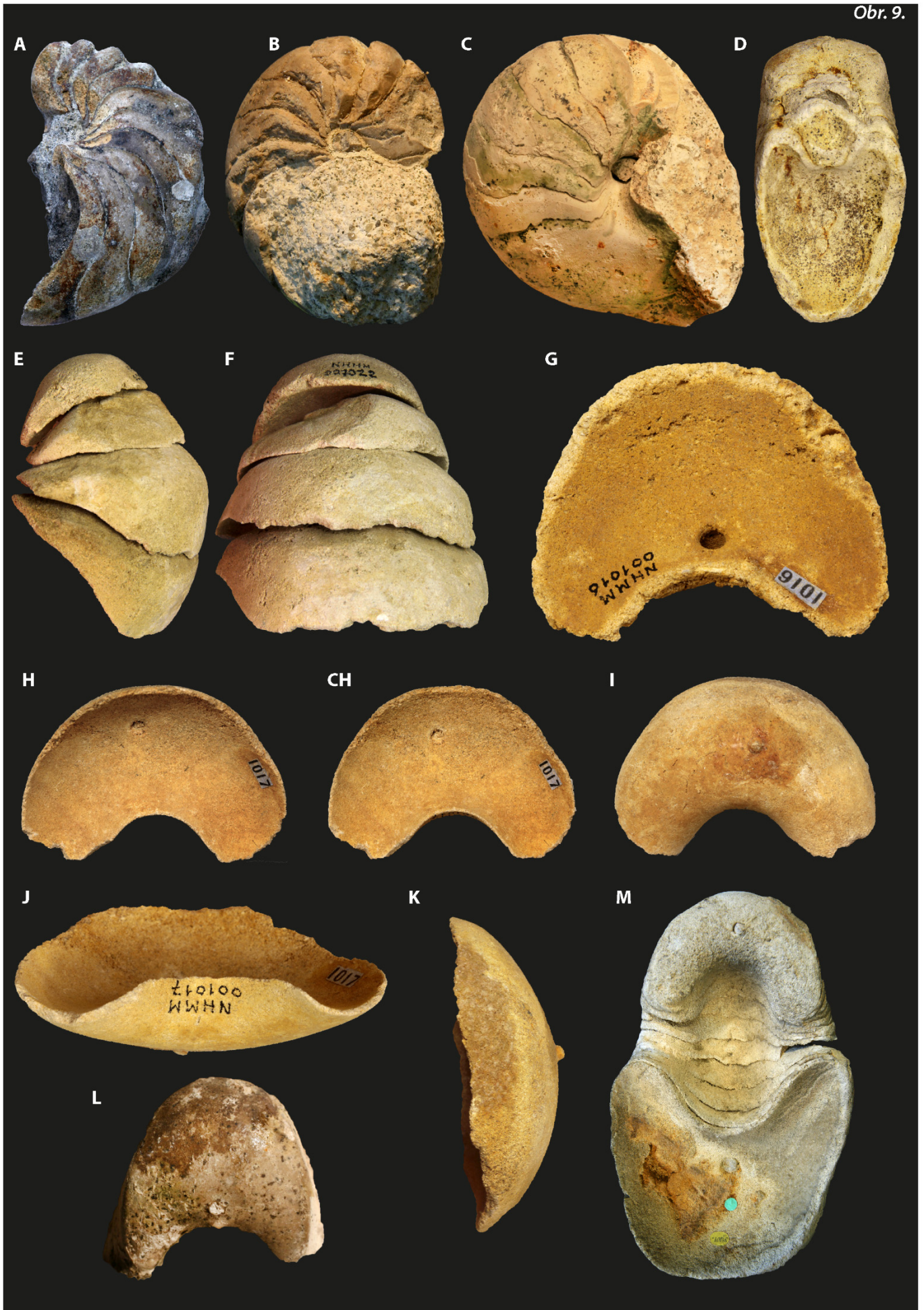
Interpretace linie sutury může být díky deformaci komplikovaná, ale ne nemožná, samozřejmě v závislosti na intenzitě deformace. Při intenzivní deformaci může dojít k narovnání či vychýlení sutur a výraznému zkreslení jejich průběhu. V některých případech může dojít i k vytvoření takzvaných pseudo-sutur díky deformacím či pukáním jádra, což může být také podmíněno zachováním povrchu schránky. Rozeznání sutur na exempláři je důležité nejen ke zjištění linie sutury, ale také identifikaci fragmokonových komor a obývací komory, případně vzdáleností sutur mezi sebou a určení tak velikosti fragmokonových komor. Dalším negativním faktorem ovlivňujícím zařazení exempláře a zachování sutur je již zmíněné zachování povrchu schránky, které může sutury zakrývat například limonitizovanou vrstvou či zachováním samotné či diageneticky nahrazené schránky. Suture, respektive septa mohou být v rámci jádra výrazně diageneticky postižené nebo zcela chybět. Pokud jsou sutury na jádru zachovalé, je nutné brát zřetel na to, jestli není průběh sutury zkreslený dvěma způsoby. Okraj sutury, kde se připojuje septum na původní stěnu schránky je ztenčený a může být tak vylámaný či jinak poškozen a posléze vyhlazený, což zkresluje původní linii septa a má tendenci zjednodušovat její průběh (obr. 9B,C). Navíc toto poškození díky ohlazení nemusí být patrné. Druhý způsob souvisí se zachováním jádra samotného. Jádro může být sekundárně různě intenzivně ohlazen, což může změnit nejen tvar jádra, ale také průběh sutury.

Průběh sutury lze také identifikovat na okraji izolovaných fragmokonových komor, ale okraje komor jsou často poškozené či nekompletní a věrohodnost získané linie septa v tomto případě je poměrně nízká (obr. 9E,F,K).

Zjištění velikosti izolovaných fragmokonových komor může být komplikované díky častému poškození jejich okraje, který představuje připojení septa na schránku. Izolované komory jak u iniciální tak i pozdějších závitů tak nemusí odpovídat jejich původní velikosti. Izolované komory mohou být také postižené deformací před (společně s jádrem) či po jejich izolaci.

Obrázek 9. Zachování sutur, izolovaných fragmokonových komor, s polohami sifonální trubice na vnitřní či vnější straně: **A** – poškození fragmokonových komor na ventrální straně; **B** – výrazné poškození sutur na laterální straně; **C** – poškození sutur na laterální straně se stále viditelnou původní linií připojení septa na schránku; **D-G** - fragmokonové komory s výrazně poškozeným okrajem bez viditelné linie sutury; **H-K** – izolovaná komora s odlišnou interpretací polohy sifonální pozice v závislosti na úhlu pohledu a vnitřní či vnější straně septa; **L** – izolovaná komora s dorzální pozicí sifonální trubice a annulárním výčnělkem; **M** – část fragmokonu s odlišnou interpretací polohy sifonální trubice na vnitřní a vnější straně septa (poloha sifonální trubice s u tohoto druhu během ontogeneze nijak výrazně nemění).

Obr. 9.



4.3 Změna polohy sifonální trubice vlivem zachování

Věrohodnost polohy sifonální trubice a její mylná interpretace může být ovlivněna dvěma zásadními faktory. Prvním z nich je již výše zmíněný různý projev deformace, který polohu perforace septa může vychýlit mimo osu vinutí schránky (obr. 8I-K). Tento jev je snadno patrný a v tomto případě může fungovat jako indikátor deformace schránky. Poloha sifonální trubice může být také změněna v ose vinutí schránky (vertikálně) díky dorzo-ventrální deformaci. V obou případech lze stále polohu sifonální trubice interpretovat, ale pouze jako orientační s ohledem na směr či průběh deformace. Druhým faktorem, který je více častý u izolovaných fragmokonových komor, je zachování okraje stěny septa. Pokud okraj stěny septa, který je poměrně ztenčený, není zachován, je poloha sifonální trubice zkreslená s ohledem k její pozici k ventrální, centrální či dorzální straně a opět musí být uvedena pouze jako orientační (obr. 8I-K, 9D,G-I). Míra objektivního zachování okraje stěny septa na izolovaných fragmokonových komorách může být obtížně identifikovatelná. Tento taxonomický znak i vzhledem k postižení zmíněnými faktory (v závislosti na jejich intenzitě) může být pro zařazení exempláře velmi významný ve smyslu vyloučení polohy v opačné orientaci s inklinací k dorzální či ventrální straně. Například můžeme vyloučit, že poloha sifonální trubice u daného jedince je v dorzální či ventrální oblasti, pokud se nachází v oblasti opačné. Nicméně nelze s určitostí zjistit, jestli se jedná o centrální polohu, či v jakém konkrétním vztahu je k bližší části okraje závitů.

V případě, že okraj stěny septa je zachován a závit není postižený deformací, je velmi důležité, jak exemplář pro určení polohy orientujeme. I při lehkém natočení komory v ose vinutí může být poloha pro interpretaci skreslená (obr. 9H,CH). Tento fakt je důležitý brát na zřetel například při určování polohy z fotografií či ilustrací.

Ještě více problematické může být určení polohy na zadní straně septa, která je vypuklá směrem k apexu schránky (obr. 4T,U, 9I,L,M). Zde velmi záleží na zachování povrchu jádra, kde je možné identifikovat hranici připojení septa ke schránce a získat tak okraj stěny septa s větší přesností pro odečet polohy sifonální trubice. V poměrně častých případech, je možné určit polohu sifonální trubice pouze ze zadní stěny septa, například

když je exemplář částečně zanořen v sedimentu a při vylomení komor, kdy vnitřní část stěny septa není viditelná či je poškozená.

4.4 Zachování povrchové morfologie schránky

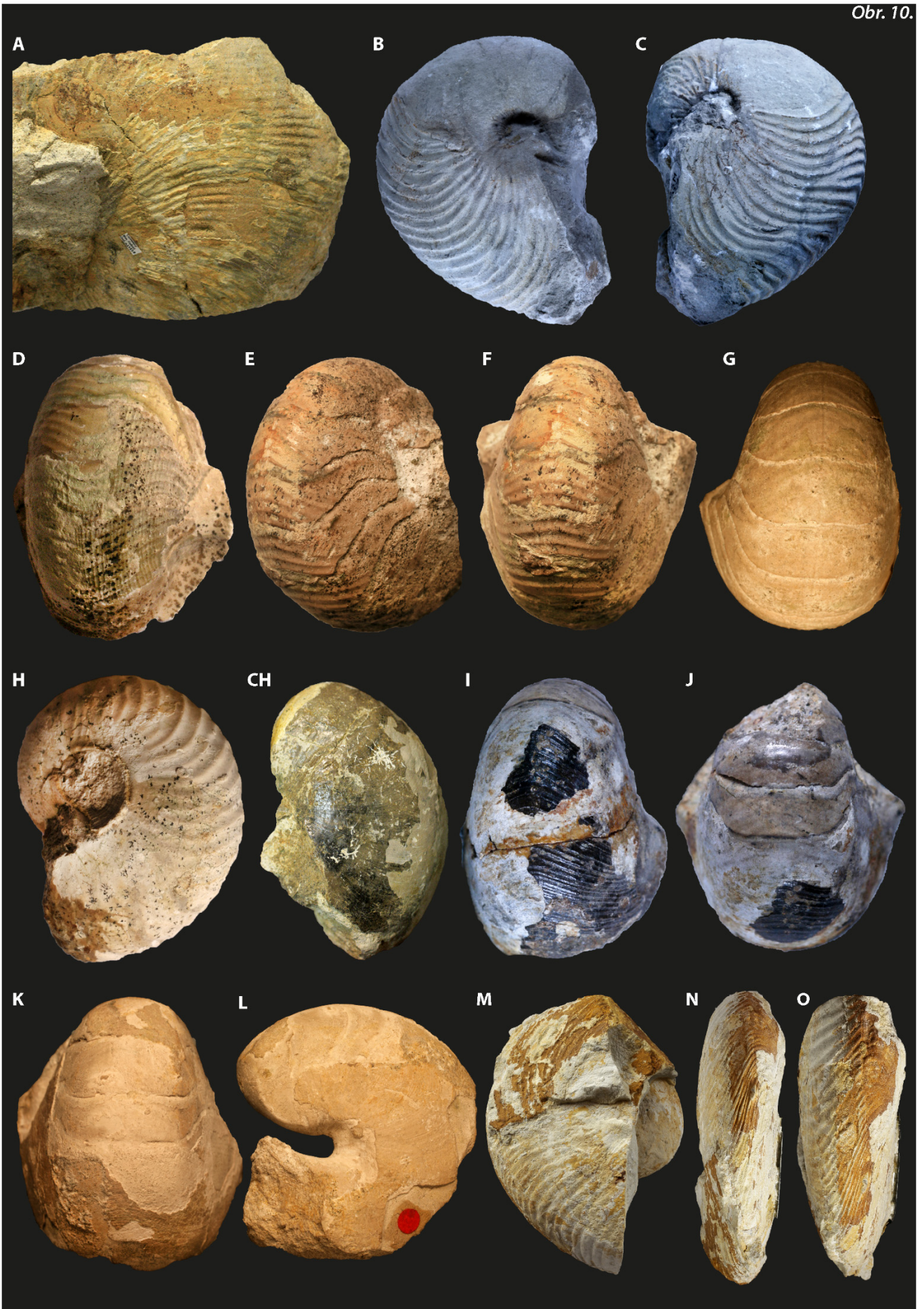
Možnost identifikace povrchové morfologie a její využití jako taxonomického znaku nejvíce ovlivňuje zachování povrchu schránky či jádra. Nejvýraznější morfologické znaky na schránce svrchnokřídových nautiloidů jsou různé formy radiálního žebrování (kap 3.6). Zachování žebrování může být taktéž ovlivněno deformací, ale více závisí na míře diagenese schránky, abrazi schránky či jádra ve vodním či suchozemském prostředí při expozici fosilie nebo jejím transportem (Frank 2008). Deformace v různé formě často způsobuje zploštění žeber, zkreslení jejich průběhu, či kompresi a zkreslení mezižebního prostoru (obr. 10M-O). Jak již bylo zmíněno, díky deformaci mohou kompresí vznikat artefakty, pseudo-žebra.

Žebra se zachovávají také na povrchu jádra, ale jejich tvar a velikost již nemusí odpovídat morfologii na povrchu schránky (Chirat et Bucher 2006, Frank 2008) (obr. 10A-H). Jádro schránky je také mnohem náchylnější k abrazi a setření/ohlazení morfologie žeber, takže v některých případech máme zcela hladké jádro, ale zároveň zřetelná žebra v místech, kde jsou zachovány fragmenty schránky (obr. 10A-C). Tento způsob zachování způsobuje často chybné zařazení jedince v kolekcích. Dále podporuje míru heterogenity rodu *Cymatoceras* (kap. 6.2), protože v některých případech příslušnost k tomuto rodu určuje pouze přítomnost žebrování a při jeho absenci lze jedince zařadit do jiného rodu. Tento fakt zpochybňuje využití žebrování jako primárního taxonomického znaku pro determinaci na rodové úrovni (Frank 2008, Tintant a Kabamba 1985, Wilmsen et Yazykova 2003, Cichowolski 2003, Chirat et Bucher 2006).

Stejným způsobem, jakým je deformací postižené žebrování, mohou být postižené přírůstkové linie. Tento taxonomický znak se využívá hlavně k potvrzení způsobu/stavu zachování povrchu schránky. Přírůstkové linie mohou být využité například jako důkaz, že na schránce není vyvinuto radiální žebrování nebo že se nejedná o žebra nýbrž valy se zesílenými přírůstkovými liniemi jako lze pozorovat například na recentních schránkách loděnek. Tyto valy pak mohou na jádru připomínat struktury podobné žebřům a díky tomu může dojít k mylné determinaci.

Obrázek 10. Zachování povrchové morfologie: **A-C** – ohlazení žebrování na povrchu jádra; **D-H** – zachování a změna tvaru žeber na jádře; **CH-L** – zachování výrazných přírůstkových linií na povrchu schránky; **M-O** – zachování žebrování při laterální šikmé deformaci.

Obr. 10.



4.5 Fenomén *Eutrephoceras sublaevigatum*

V kolekcích s obsahem svrchnokřídových nautiloidů lze pozorovat v rámci lokalit či širšího rozšíření zajímavý jev, který se váže k zachování jedinců a jejich taxonomických znaků. Jedná se o skupiny exemplářů, které jsou silně postižené deformací, mají hladká jádra a díky deformaci zkreslené sutury vytvářející většinou jednoduchý průběh. Díky takto zkresleným znakům je jejich determinace velice obtížná, proto jsou přirovnány k druhům, s „poměrně“ hojným výskytem a nevýraznými taxonomickými znaky. Vzniká morfologicky podobná skupina jedinců, co se týče podobných znaků a zachování (obr. 11), ale s vysokou pravděpodobností heterogenní skupina z pohledu taxonomického zařazení. Výhodou tohoto zařazení a vytvoření do jisté míry umělé skupiny je, že díky zmínění onoho druhu je pak snadné si představit, jak takový exemplář zhruba vypadá a čemu je podobný a také jak je pravděpodobně zachován. Ideálním příkladem takové skupiny je (v kolekcích pravděpodobně sběrný) druh *Eutrephoceras sublaevigatum* (obr. 11, 17H-P). Tento jinak validní druh díky častému spojení s výše zmíněnými deformovanými jedinci získal poměrně široký rozsah svého výskytu jak stratigraficky tak i paleogeograficky. Zcela určitě se jedná o heterogenní skupinu zahrnující několik druhů, které dokonce mohou patřit do více rodů, nicméně, jejich přesná determinace je velice komplikovaná či nemožná.

Obrázek 11. Ukázka exemplářů postižených různou deformací a zachování a souborně zařazených jako *Eutrephoceras sublaevigatum*. (měřítko představuje velikost 2cm)

Obr. 11.



5 Ontogeneze

Sestavit kompletní ontogenetickou řadu u jednotlivých druhů svrchnokřídových nautiloidů je, až na některé výjimky, poměrně problematické. Hlavním faktorem je zachování exemplářů a nedostatek materiálu. Schránka během ontogeneze u recentních a stejně tak i u fosilních jedinců narůstá poměrně konstantně (Ward 1980). Nicméně je možné pozorovat určité změny v morfologii schránky v embryonální fázi, během ontogeneze a ve fázi dospívání až dosažení dospělosti. Dobrým příkladem jsou zástupci rodu *Angulithes* a *Deltocymatoceras* u kterých během ontogeneze dochází k výraznější změně tvaru závitů na ventrální straně z důvodu zúžení a opětovnému zaoblení ventrální strany s projevy ventrálního kýlu v některých případech (Frank 2010, Frank *et al.* 2013). U některých druhů dochází během ontogeneze ke změně polohy sifonální trubice (Wani *et al.* 2009) jako například u druhu *Eutrephoceras clementinum* kdy se posouvá z dorzální do centrální části či *Cymatoceras patens*, kdy naopak dochází k výraznému posunu z centrální do ventrální polohy. Častým jevem zejména u rodu *Pseudocenoceras* je postupné zaoblování ventrální strany a rozšiřování závitů během ontogeneze. Výraznou změnu tvaru ventrální strany lze pozorovat u rodu *Epicymatoceras* kdy dochází ke změně z konkávního do konvexního tvaru. U tohoto rodu lze pozorovat průběh ontogeneze díky evolutivnímu typu píštěle (kap. 3.2, 6.3). Problematická je značná podobnost jedinců v raných juvenilních stádiích, zejména u rodu *Eutrephoceras*, kde lze některé jedince objektivně rozeznat až v pozdějších fázích ontogeneze (Wani *et al.* 2009). Ve vzácných případech lze najít lokality s akumulacemi juvenilních i dospělých jedinců s předpokladem, že jde o místa reprodukce a uložení *in situ* (Chirat *et al.* 1998, Wani *et al.* 2005, Wani 2007), což nám výrazně napomáhá při interpretaci reprodukce a ontogeneze (kap. 5.3). Následné podkapitoly se zabývají znaky u raných ontogenetických stadií, projevy dospívání a dospělosti na schránkách a stručnou diskuzí k lokalitě Shapwick Grange Quarry v UK.

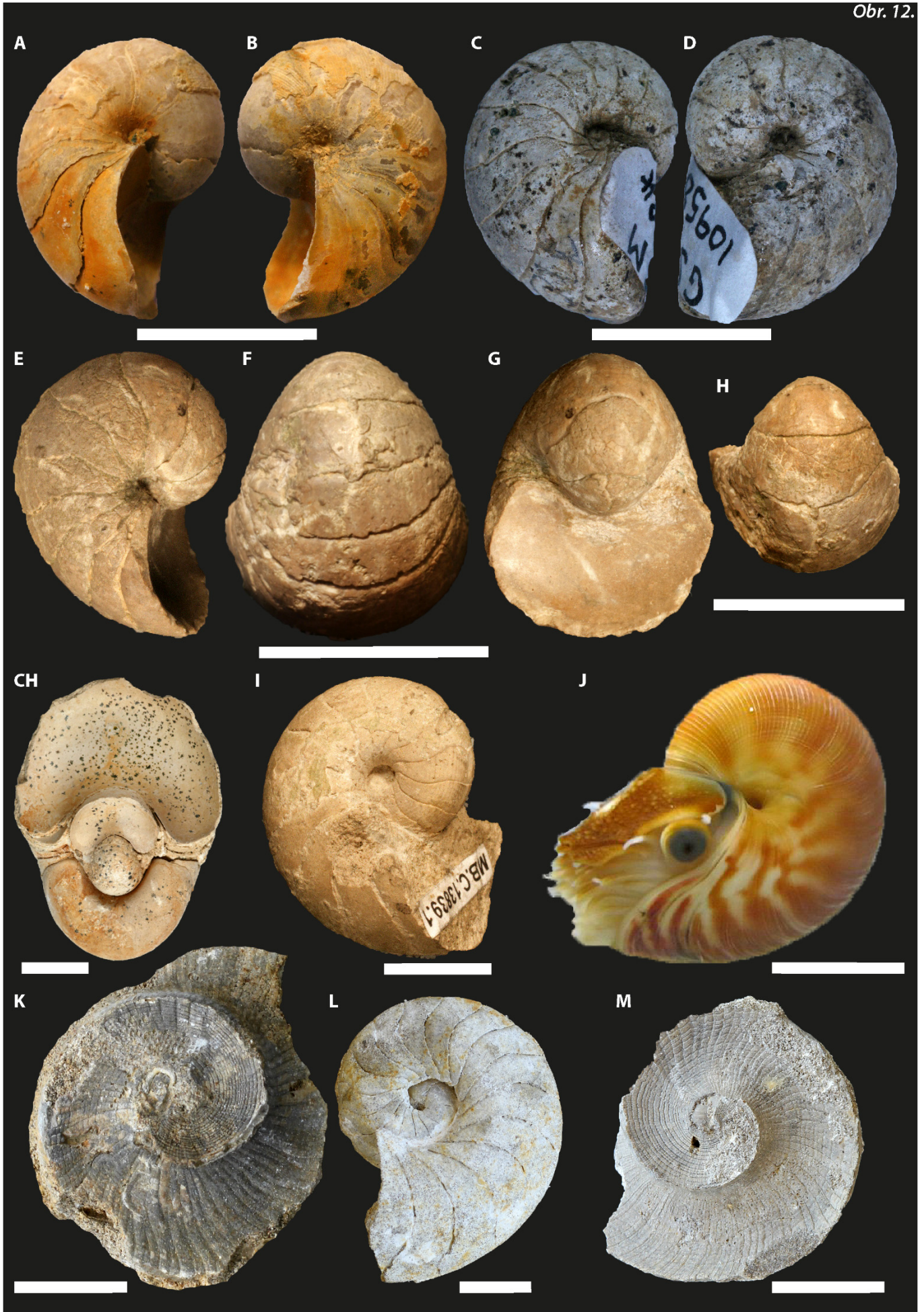
5.1 Raná/juvenilní stadia

Všechna embryonální stadia svrchnokřídových nautiloidů mají retikulární/síťovitou povrchovou strukturu (obr. 6I-K, 12B,CH,K,M) stejně jako recentní zástupci loděnek (obr.

12J) (Chirat 2001, Arnold *et al.* 1987). Tato typická povrchová morfologie mizí ještě před vylíhnutím jedince (Hyatt 1894, Arnold *et al.* 1987). Důkazem vylíhnutí u svrchnokřídových nautiloidů, stejně jako u recentních zástupců je morfologický znak patrný na schránce - tzv. „nepionic constriction“, viditelná jako příčná linie (obr. 12J,K,M). Tato linie je patrná zejména v píšťelové oblasti kde dochází k lehké změně vinutí díky mírné expanzi schránky po vylíhnutí (Chirat 2001, Arnold *et al.* 1987). Po vylíhnutí dochází ke změně morfologie povrchu schránky, kdy retikulární strukturu nahrazují přírůstkové linie. U recentních loděnek také dochází ke změně zbarvení schránky. Zachování „nepionic constriction“ je důležitým ukazatelem pro zjištění velikosti embryí u svrchnokřídových nautiloidů a jejich porovnání například s recentními loděnkami (Chirat 2001, Wani *et al.* 2011, Laptikhovskiy *et al.* 2013). Zachování „nepionic constriction“ u svrchnokřídových nautiloidů je ovšem poměrně problematické, protože není dobře patrné na jádru schránky. V některých případech jej lze pozorovat pouze v píšťelové oblasti, kde může být i zachovalá schránka a vzácně na laterální či ventrální straně. Wani *et al.* (2011) a Laptikhovskiy *et al.* (2013) potvrzují poměrně velký rozptyl ve velikostech embryí u svrchnokřídových loděnek, oproti recentním zástupcům, což odpovídá i variabilitě jednotlivých druhů. Laptikhovskiy *et al.* (2013, s. 87) poukazuje na závislost teploty a velikosti embryí, kdy druhy v chladnějších oblastech mají v průměru větší embrya (10-25mm) než druhy v teplých oblastech (8-23mm). Embrya u recentních loděnek jsou průměrně větší (23-29mm). Kromě změny povrchové morfologie schránky lze po vylíhnutí pozorovat také změnu velikosti fragmokonových komor, které jsou v některých případech před vylíhnutím až dvojnásobně větší (obr. 12A,D-H,L). Tento jev souvisí se změnou vinutí a expanzí schránky v prvním závitě vzhledem k úhlu svírajícímu s píšťelem (Arnold *et al.* 1987). Změnu velikosti komor lze také použít pro orientační indikaci stádia před či po vylíhnutí, ale nelze podle něj odhadnout přesnou velikost embryí.

Obrázek 12. Embryonální stadia a jejich morfologie u svrchnokřídových a recentních loděnek: **A, B** – mimořádné zachování raně juvenilního jedince se zachovalými fragmenty schránky (iniciální závity většího exempláře); **C-H, M** – ukázka změny velikosti komor v rámci rané ontogeneze; **CH** – příklad zachování embryonální schránky v iniciálním závitě většího jedince po odlomení části navazujícího závitu, lze pozorovat mírnou změnu šířky závitu mezi embryonální a pozdější fází ontogeneze; **I** – zachování vtištění retikulární struktury na jádru schránky raně juvenilního exempláře rodu *Pseudocenceras* s pootevřeným píšťelem; **J** – čerstvě narozený juvenil rodu *Nautilus* s viditelnou retikulární strukturou na schránce a začínající výraznou pigmentací schránky, nepionic constriction je stále v blízkosti apertury; **K, M** – změna morfologie povrchu schránky v embryonální a post embryonální fázi na otiscích schránky v píšťelové oblasti u evolutní schránky, změna morfologie je také indikovaná nepionic constriction. (měřítko představuje 1cm)

Obr. 12.



5.2 Znaky dospívání a plné dospělosti

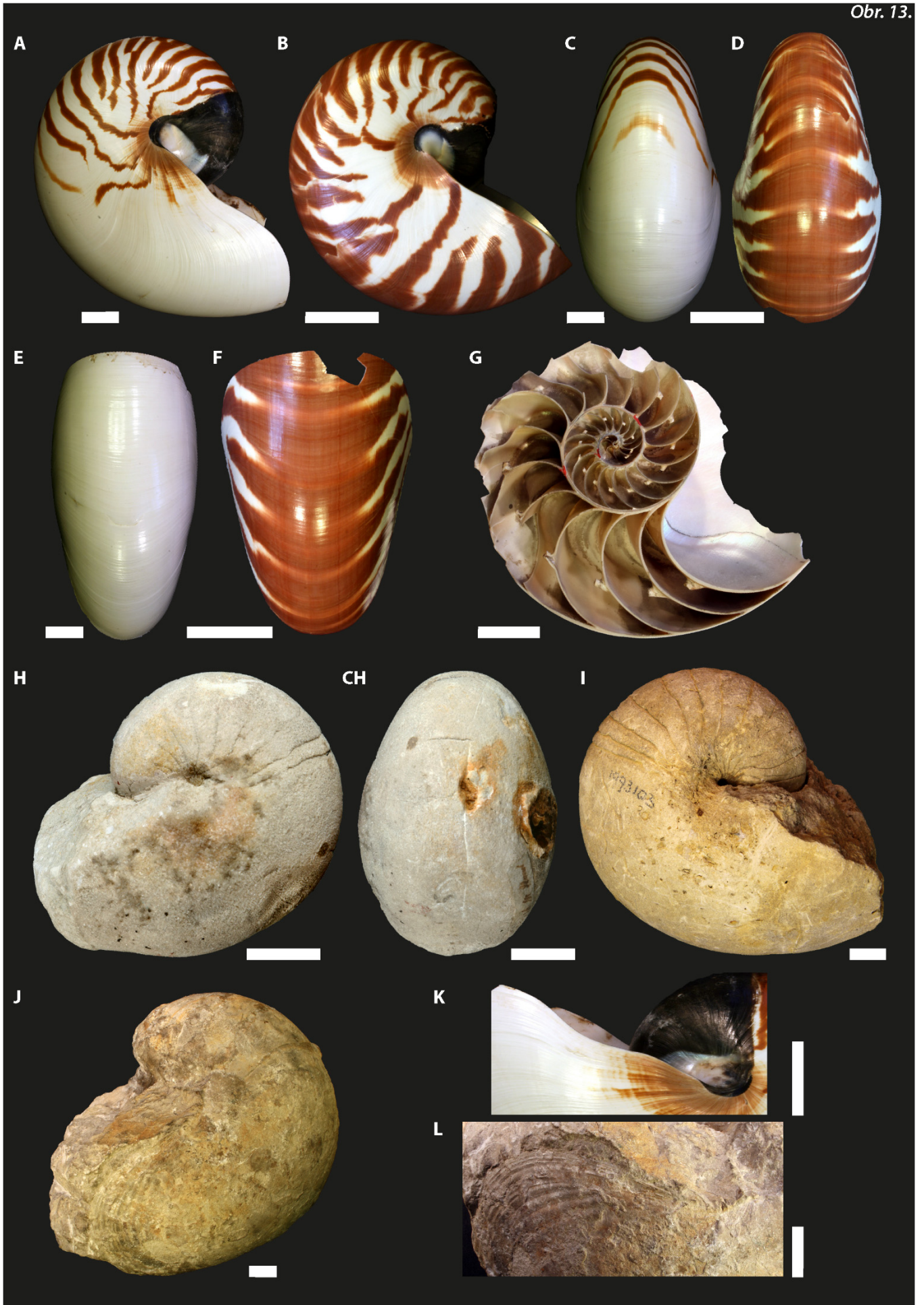
Pokročilou fází dospívání a následné dosažení dospělosti lze u recentních zástupců loděnek pozorovat, kromě rozvinutí pohlavních orgánů, také jako soubor morfologických změn na schránce (Stenzel 1964). Těmito znaky jsou: ztráta červeného zbarvení na ventrální straně schránky, kdy obývací komora je postupně zcela bílá; přiblížení posledních dvou sept a zesílení stěny posledního septa; změna vinutí schránky a prodloužení obývací komory; zakulacení a rozšíření obývací komory jak na laterálních tak i na ventrální straně; aperturální kontrakce způsobující částečné stažení obývací komory; zesílení tloušťky schránky v apertuře a zvýraznění očních sinů na apertuře (Collins et Ward 1987). U svrchnokřídových loděnek je možné některé z těchto morfologických změn pozorovat také.

Zachování zbarvení schránky je u svrchnokřídových nautiloidů a u mezozoických loděnek obecně velice vzácné. Nicméně Mapes a Evans (1995) popsali zachování barevných vzorů na schránce exempláře *Eutrephoceras dekayi* (Morton 1834) z Jižní Dakoty. Zbarvení se na ventrální straně tohoto exempláře postupně vytrácí a autoři jej diskutují jako možný důkaz projevu dospívání ekvivalentní se ztrátou sekrece červeného pigmentu na schránce u dospívajících recentních loděnek (obr. 13A-D). Tento znak se u evropských svrchnokřídových loděnek díky způsobu zachování zatím nepodařilo prokázat.

Aproximace posledních dvou fragmokonových komor (obr. 13G,H,I,J, 14A-F) se vyskytuje v podstatě u všech zástupců svrchnokřídových loděnek. Tento znak se uvádí jako projev blížící se dospělosti v důsledku zpomalení růstu schránky, což má za následek také zesílení stěny posledního septa (Collins et Ward 1987). Znak sám o sobě ještě není důkazem dospělosti jedince, protože schránka může ještě dále růst, což má za následek prodloužení obývací komory. Přiblížení posledních fragmokonových komor může být následkem stresu a strádání živočicha (Ward 1980), což má za následek zpomalení růstu schránky a případně následnou smrt. Na rozdíl od přiblížení posledních sept, které je často velmi dobře rozpoznatelné, je prokázání zesílení stěny posledního septa více komplikované díky zachování a diagenezi jádra schránky.

Obrázek 13. Ontogenetické změny a projevy dospělosti: **A-F** – srovnání dospělé a juvenilní schránky recentní loděnký; **A, H, I, J** – prodlužování obývací komory a změna vinutí schránky v pozdní fázi ontogeneze; **C** – ztráta pigmentace na ventrální straně v pozdní fázi ontogeneze; **E, F** – srovnání aperturální kontrakce u dospělce oproti rozšířené schránce v apertuře u juvenila; **G, H, I** – přiblížení dvou posledních sept ve fázi dospívání; **CH** – rozšíření laterálních stran a zaoblení ventrální strany; **K, L** – zachování očních sinů u dospělců recentních a fosilních zástupců loděnek. (měřítko představuje 2cm)

Obr. 13.

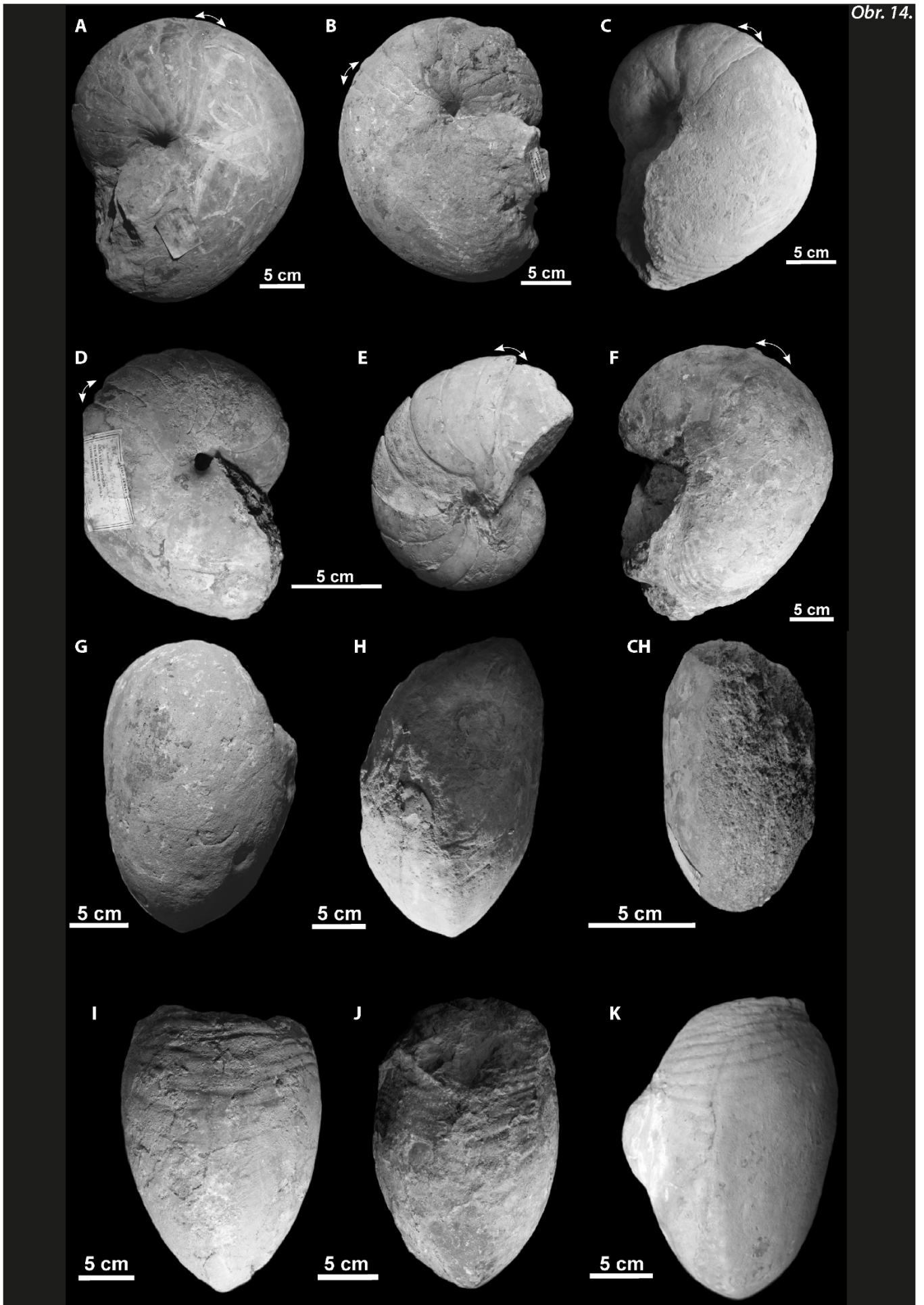


Změna vinutí schránky krátce před dosažením dospělosti způsobuje prodloužení obývací komory (obr. 13A,H,I,J, 14A,C). Tento projev je zejména patrný u větších druhů například rodů *Angulithes* či *Cimomia* (Frank 2010, Frank *et al.* 2012, přílohy 2, 3). Stejně tak je u těchto rodů velmi patrné zaoblení ventrální strany obývací komory a rozšíření laterálních stran (obr. 13CH, 14G-K). Taktéž je pravděpodobně příčinou redukce ventrálního kýlu u zástupců rodů *Angulithes* a *Deltocymatoceras* a změny tvaru závitů na příčném řezu (Frank 2010, příloha 2). To může souviset se zvětšováním prostoru obývací komory pravděpodobně v důsledku rozvinutí pohlavních orgánů a narůstání biomasy jako projev dosažení dospělosti (Collins *et Ward* 1987).

Finálními znaky dospívání pozorovatelnými na morfologii schránky jsou aperturální kontrakce, prohloubení očních sinů a zesílení schránky v aperturální oblasti. Zúžení/kontrakce obývací komory v oblasti apertury (obr. 13E,F) je důsledkem vytvoření částečné ochrany vyvinutých pohlavních orgánů a dospělého (Teichert 1964, Collins *et Ward* 1987). Tento znak lze opět lépe pozorovat u větších druhů nautiloidů, kde je více prominentní (obr. 14G-K). Pokud je u exemplářů zachována apertura, lze ve vzácných případech pozorovat prohloubení očních sinů (obr. 13K), jako například u velkých exemplářů rodu *Angulithes* (obr. 13L). Zachování apertury včetně schránky, jejíž strukturu by bylo možné zkoumat pod elektronickým mikroskopem, je ojedinělé. Z tohoto důvodu je velice komplikované zjistit zesílení perleťové vrstvy na schránce v apertuře v důsledku zpomalení a zastavení růstu schránky. Zpomalení až zastavení růstu schránky dospělých exemplářů u některých svrchnokřídových nautiloidů provází v apertuře kondenzace přírůstkových linií či žeber (obr. 5P, 6L,M, 13J,L, 14C,F,I-K). U některých druhů jako je *Angulithes galea* se v oblasti apertury vytváří silné valy/pseudožebrá, které tak aperturu zesilují (Frank, 2010). Zesílení schránky v apertuře je důsledkem pokračující sekrece perleťové vrstvy. Apertura u velkých obývacích komor velkých jedinců představuje poměrně velkou plochu a byla by jinak náchylná k mechanickému poškození. Schránka v oblasti apertury u juvenilních jedinců je mnohem tenčí díky slabé perleťové vrstvě a je možné často pozorovat její poškození a hojení na schránce starších jedinců. Perleťová vrstva zesiluje postupně uvnitř obývací komory za aperturou během růstu schránky. Předpokládá se, že právě kondenzace přírůstkových linií, žeber či vytváření pseudo-žeber napomáhá ke zpevnění apertury u dospělých jedinců (Frank 2010).

Obrázek 14. Projevy dospělosti a dospívání na schránkách fosilních loděnek: A-F – změna vinutí schránky, prodloužení obývací komory a aproximace posledních sept; G-K – zaoblení ventrální strany, rozšíření laterálních stran, aperturální kontrakce, zesílení apertury. (měřítko představuje 5cm, materiál je použitý z prezentace a přípravy publikace Frank 2010)

Obr. 14.

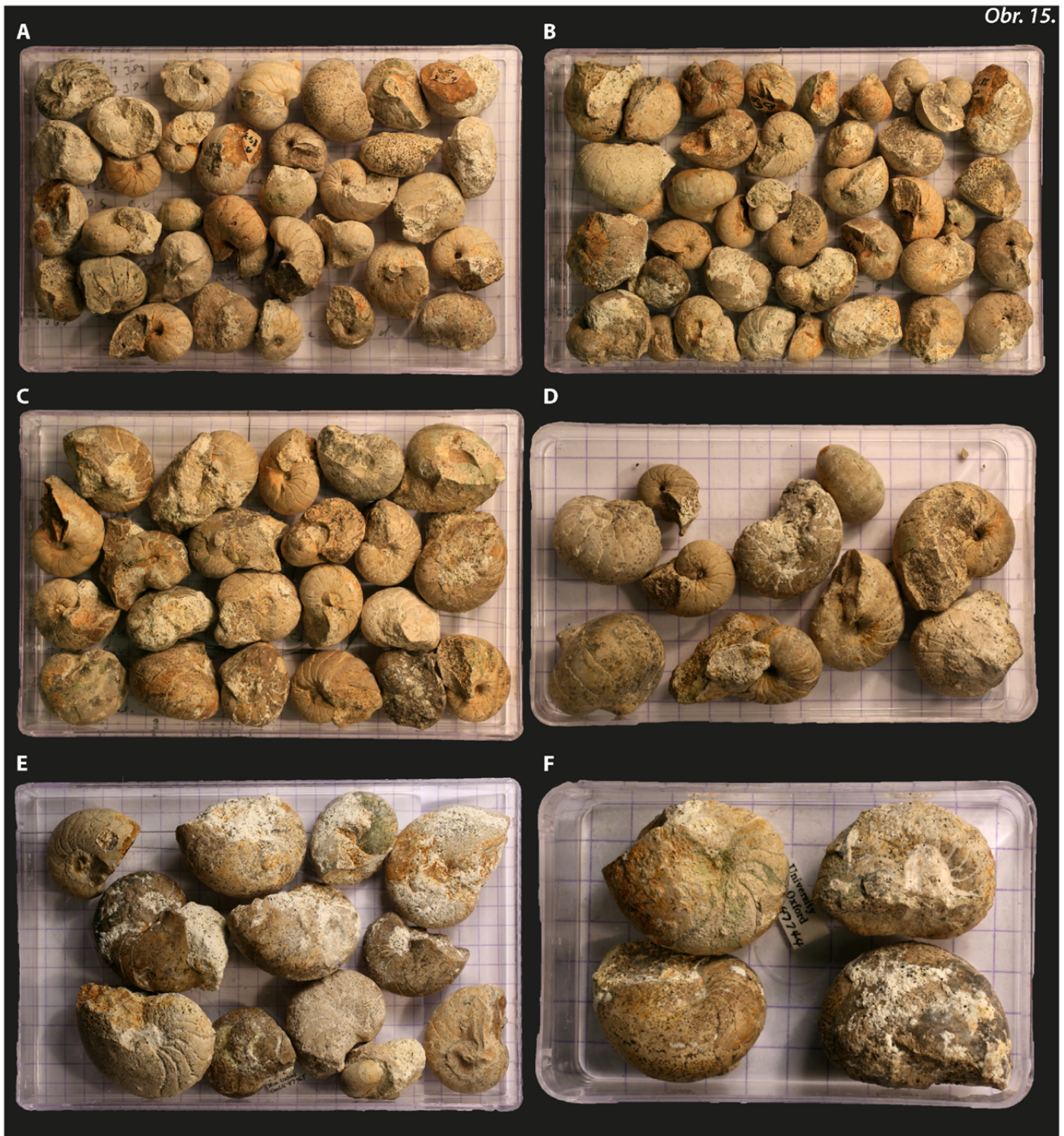


5.3 Shapwick Grange Quarry

Shapwick Grange Quarry je jednou z mála lokalit kde můžeme předpokládat reprodukční prostředí svrchnokřídových loděnek s uložením exemplářů *in situ*. Je tomu zejména díky vysoké akumulaci embryonálních a zejména ranně juvenilních jedinců společně s dospělými jedinci. Vyskytující se druhy dosahují zpravidla malých velikostí nepřesahujících 20cm, což je dalším předpokladem, že jsou schránky uložené v blízkosti úmrtí jedince (Wani *et al.* 2005, Wani et Ikeda 2006, Wani 2007). Lokalita Shapwick Grange Quarry leží v hrabství Devon v Anglii a nese dnes označení SSSI Scientific Site of Special Interest právě díky své výjimečnosti. Je to jediná lokalita v oblasti Devon kde byla nalezená fauna amonitů *in situ* reprezentující formaci Upper Greensand (alb). Ve svrchní části dnes již neaktivního lomu je odkrytá část středního cenomanu (Lower Chalk) s akumulacemi juvenilních a dospělých jedinců loděnek, například druhů *Eutrephoceras expansum*, *Pseudocenoceras largilliertianum* či *P. fittoni*. Fauna hlavonožců z této lokality, zejména s ohledem na ontogenezi a paleoekologii, je velmi vhodným materiálem pro další výzkum.

Obrázek 15. Ukázka fosilního materiálu svrchnokřídových loděnek z lokality Shapwick Grange Quarry představující zástupce rodů *Eutrephoceras*, *Cymatoceras* a *Pseudocenoceras*: A-C – embryonální a raná juvenilní stádia; D-F pozdější juvenilní stádia a dospělí jedinci. (jeden čtvereček představuje 0,5 cm, souborný materiál z kolekcí OUMNH)

Obr. 15.



6 Systematická část

Post-triasovým loděnkám nebyla v historii věnována taková pozornost jako například jiným skupinám hlavonožců (Kummel 1956, Wilmsen 2000, Frank 2010). Jejich systematice se začaly více věnovat studie až v průběhu 20. století, a to zejména od vydání studie „A classification of the Nautiloidea“ (Flower et Kummel 1950). Stěžejní práce do té doby s popisy několika nových rodů byly Conrad (1866), Hyatt (1884, 1894). Později, vytvořením mnoha nových rodů a několika nových čeledí, významně přispěl Spath (1927), což byla ale jen minoritní část jeho detailní studie jurské fauny z Kachh (Cutch) v Indii. Systematika právě na úrovni čeledí je až do současné doby nevyřešená a nejednotná. Je to způsobeno rozdílnou interpretací důležitosti diagnostických znaků specifikujících jednotlivé čeledi. Čeledi jsou vždy definované souborem morfologických znaků, kde jeden z nich má dominantní diagnostický význam. Klasifikace před Hayttem (1894) byla hlavně postavená na tvaru schránky (Flower et Kummel 1950), později se přikládá význam i povrchu schránky, jako je tomu u čeledi Cymatoceratidae Spath, 1927, která vytváří skupinu zástupců s radiálním žebrováním na povrchu. Významu také dostává linie sutury, jako je tomu u čeledi Hercoglossidae Spath, 1927 a poloha sifonální trubice. Tvar sifonální trubice a prstenců má diagnostický význam hlavně u paleozoických loděnek. Jednou z nejvýznamnějších revizí post-triasových loděnek vytvořil Kummel (1956) jako přípravu pro „Treatise of Invertebrate Palaeontology part K“ (Kummel 1964 v Moore *et al.* 1964). Kummel (1956) se ve své rozsáhlé revizi zabývá jak čeleděmi tak také reviduje všechny post triasové rody včetně výčtu všech do té doby známých a publikovaných druhů. Do té doby bylo popsáno 5 čeledí revidovaných Spathem (1927). Čeleď Nautilidae d'Orbigny, 1840 vytváří soubor zástupců morfologicky přímo či nepřímo v linii vývoje recentních loděnek. Čeleď Hercoglossidae Spath, 1924 zahrnuje zástupce s velmi složitou až „goniatitovou“ suturou. Čeleď Cymatoceratidae Spath, 1924 zahrnuje všechny zástupce s výraznou ornamentací schránky zejména v podobě radiálního žebrování. Čeleď Paracenoceratidae Spath, 1924 je charakteristická zástupci s velmi diferencovanou ventrální stranou a čeleď Aturidae Hyatt, 1894 s specificky orientovanou dorsální sifonální trubicí. Kummel (1956) vytváří nové členění s podčeleděmi všemi spadajícími pod čeleď Nautilidae na základě původní homogenity všech post-triasových loděnek. Kummel

poukazuje na zajímavý fakt, že systematika, o kterou se můžeme u post-triasových loděnek vzhledem k materiálu a limitujícímu množství znaků opřít, je pouze na úrovni rodů. Četné druhy se od sebe jen lehce liší morfologií a tvarem schránky, sutur, komor, což může mít vysoký podíl na jejich synonymizaci, nicméně reálná vnitrodruhová variability pravděpodobně zůstává skrytá. Pro bližší studii a podložení systematiky je potřeba studovat velké množství populací konkrétních druhů nejlépe ze stejných facií, což je vzhledem k dostupnému materiálu poměrně obtížné. Tento názor bohužel potvrzuje i současný stav systematiky post-triasových loděnek v četných případech. Nový pohled na systematiku převážně křídových nautiloidů přinesl Wiedmann (1960) při studiu loděnek z Pyrenejského poloostrova. Wiedmann zredukoval několik křídových rodů a označil je jako podrody k rodu *Angulithes* a všechny zařadil do podčeledi Nautilinae d'Orbigny, 1840. Jednotlivé druhy v rodech a podrodech následně rozdělil primárně na základě linie sutury, dále poloze sifonální trubice a pro třetí úroveň členění použil povrchové struktury. Na rozdíl od Kummela (1956), Wiedmann reviduje kromě vybraných rodů detailně i druhy. Wiedmann také jako jeden z prvních významně napadá validitu čeledi Cymatoceratidae, kterou poměrně extenzivně později diskutuje Chirat a Bucher (2006). Velmi rozsáhlou revizi křídových rodů a druhů loděnek vypracoval Shimansky (1975), který navrhuje rozdělení křídových loděnek do tří čeledí bez podčeledí: Nautilidae Blainville, 1825; Pseudonautilidae Shimansky et. Erlanger, 1955 a Hercoglossidae. Toto rozdělení je posléze používáno dalšími autory, kteří podporují synonymizaci čeledi Cymatoceratidae s čeledí Nautilidae (např. Wilmsen 2000; Wilmsen et Yazykova 2003; Chirat et Bucher 2006) a stejný názor zastává i tato studie. Miller (1951) vytváří novou čeleď Eutrephoceratidae, která ale není tolik přijímána jako čeledi navržené v revizi Kummela (1956). Matsumoto *et al.* (1984) diskutuje v diskusi k novému rodu *Kummeloceras* ze svrchní křídý Japonska příslušnost ostatních čeledí a rodů a navrhuje redukovat tuto čeleď na podčeleď. Nicméně Matsumoto *et al.* (1984) dále používá čeleď Cymatoceratidae. Kromě systematické studie se velice zasloužil o detailní interpretaci loděnek včetně post-triasových Dzik (1984), který pod pořádem Nautilina Agassiz, 1847 uvádí 4 čeledi. Čeleď Paracenoceratidae pod kterou synonymizuje čeleď Pseudonautilidae, čeleď Cymatoceratidae pod kterou synonymizuje čeleď Eutrephoceratidae, čeleď Nautilidae pod kterou synonymizuje čeleď Hercoglossidae a čeleď Aturidae Chapman, 1857. Rozdělení

čeledí a k nim příslušných rodů by mělo odpovídat fylogenetické interpretaci, jak poukazuje Dzik (1984), nicméně zatím neexistuje konsenzus, který by tuto problematiku komplexně řešil. Toto je také jedním z důvodů, proč i po více jak padesáti letech není hotové nové vydání „Treatise of invertebrate palaeontology part K“.

V této studii se nejvíce přikláním k upravené interpretaci od Šimanského (1975), kde pozměňuji rodovou skladbu v jednotlivých čeledích. Čeleď *Cymatoceratidae* a *Eutrephoceratidae* jsou zde synonymizovány a spojeny s čeledí *Nautilidae*. Toto rozdělení je primárně založeno na složitosti a průběhu sutur.

➤ řád Nautilida

○ podřád Nautilina

▪ nadčeď Nautiliaceae

- čeleď Nautilidae Blainville, 1825
 - ✓ rod *Eutrephoceras* Hyatt, 1894
 - ✓ rod *Cymatoceras* Hyatt, 1884
 - ✓ rod *Epicymatoceras* Kummel, 1956
 - ✓ rod *Anglonautilus* Spath, 1927
 - ✓ rod *Deltocymatoceras* Kummel, 1956
- čeleď Hercoglossidae Spath, 1927
 - ✓ rod *Pseudocenoceras* Spath, 1927
 - ✓ rod *Cimomia* Conrad, 1866
 - ✓ rod *Angulithes* Montforth 1808

Po vzoru Kummela (1956) představují následující podkapitoly detailní emendované diagnózy k jednotlivým rodům zastoupeným ve svrchní křídě Evropy, s původními diagnózami, typovými druhy a seznamem druhů. Typový materiál k jednotlivým rodům a druhům zobrazený na foto tabulích je v častých případech fotograficky zobrazen poprvé. Do té doby u těchto exemplářů existovaly pouze perokresby či litografie. Některé typové exempláře byly dokonce považované za ztracené nebo se uváděla jen jejich přibližná lokalizace v rámci institucí či kolekcí bez bližší revize.

6.1 *Eutrephoceras* Hyatt, 1894

Originální diagnóza:

„This genus includes these forms like the type *Eutrephoceras Dekayi*, which have globose ananepionic substages, increasing subsequently with great rapidity in all their diameters. The ana- and metanepionic substages are highly tachygenic and these shells have very small, and often hardly perceptible and much flattened, umbilical perforations. The siphuncles are sub-dorsal from the apex through the nepionic stage in some species, in others this position is not maintained, but the siphuncle is generally in later stages near the dorsum and in the ephebic stages it is dorsal of the centre. The nepionic stage has longitudinal ridges and transverse bands, the former disappearing in adults which are smooth. The form of the whorl in section is nephritic from an early age and changes but little throughout life. The sutures are almost straight, having but slight ventral lobes, broad ventro-lateral saddles, lobes on the umbilical zones and deep lobes in the zone of impression. There are no annular lobes at any stage of development. “

(Hyatt, 1894, s. 555)

Diagnóza:

Nautilikonní, oválná/sub-globulární, involutní schránka, s uzavřeným píštělem, závit na příčném řezu převážně depresní (ledvinovitý) až mírně kompresní, s široce zaoblenou ventrální stranou, zaoblenými až vypuklými laterální stranami, jednoduchá až přímá sutura, přímá či mělký lalok na ventrální straně, mělké sedlo na vnější laterální straně, mělký široký lalok na laterální straně, mírná sedla a laloky na vnitřní laterální straně a v píštělové oblasti, pozice sifonální trubice variabilní, nejčastěji v centrální oblasti, velmi výrazná retikulární struktura na embryích, po vylíhnutí hladká schránka viditelnými až velmi výraznými přírůstkovými liniemi.

Diskuze:

Rod *Eutrephoceras* stejně jako rod *Cymatoceras* je poměrně hojně druhově zastoupen. Jeho výskyt se datuje od svrchní jury až do miocénu a rozšíření je v podstatě kosmopolitní. Tento rod lze zařadit mezi ty nejkonzervativnější vzhledem k morfologii a taxonomickým znakům. V některých případech mohou být přírůstkové linie na jinak

hladké schránce velmi výrazné, jako je tomu u druhu *Eutrephoceras expansum* stejně, jako je tomu u recentních rodů *Nautilus* či *Allonautilus*. Díky konzervativním a nevýrazným taxonomickým znakům, kosmopolitnímu rozšíření a dlouhému stratigrafickému rozsahu lze předpokládat, že vnitrodruhová variabilita tohoto rodu bude mnohem vyšší, než je současný stav poznání. Nicméně vzhledem k fosilnímu záznamu je velice obtížné tyto potenciální druhy odhalit.

V Evropě je tento rod ve svrchní křídě zastoupen 11 druhy. Typové exempláře či typické morfotypy vybraných druhů jsou zobrazené na obrázcích 16 a 17.

Typový druh:

Eutrephoceras dekayi (Morton, 1834, s. 291, tab. 8, obr. 4) – maastricht, Severní Amerika.

Druhy zastoupené ve svrchní křídě Evropy:

Eutrephoceras charpentieri (Leymerie, 1851) - turon

Eutrephoceras darupense (Schlüter, 1876) – turon – kampán

Eutrephoceras depressus (Binckhorst, 1861) - maastricht

Eutrephoceras expansum (J. de C. Sowerby, 1824) - cenoman

Eutrephoceras quadrilineatum (Favre, 1869) – kampán – maastricht

?*Eutrephoceras resupinatum* (Redtenbacher, 1873) - maastricht

Eutrephoceras sublaevigatum (d'Orbigny, 1840) – alb – coniak

Eutrephoceras vastum (Kner, 1850) – kampán – maastricht

Eutrephoceras sphaericum (Forbes, 1846) – cenoman – kampán

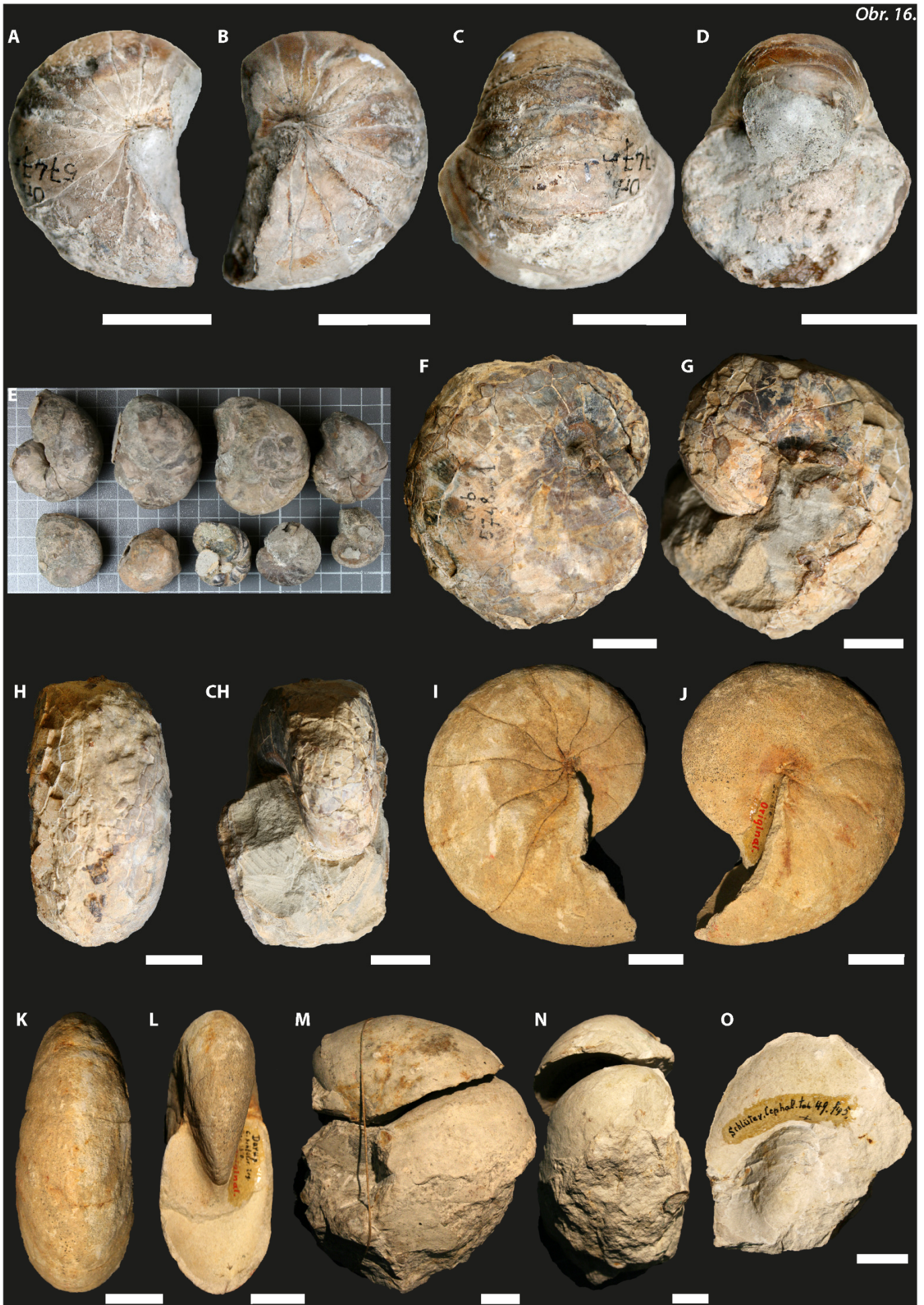
Eutrephoceras bouchardianum (d'Orbigny, 1840) – alb – coniak

Eutrephoceras clementinum (d'Orbigny, 1840) – alb – kampán

Obrázek 16. Vybraní zástupci rodu *Eutrephoceras*: **A-D** – lektotyp *E. bouchardianum* MNHN R0425; **E** - paralectotypy *E. bouchardianum* MNHN A25542; **F-CH** - lektotyp *E. clementinum* MNHN R04253; **I-L** – holotyp *E. darupense* GM 98a (GM-46); **M-O** – syntyp *E. darupense* GM 98b (GM-47). (měřítko představuje 2cm)

Obrázek 17. Vybraní zástupci rodu *Eutrephoceras*: **A-D** – holotyp *E. dekayi* AMNH 19484; **E-G** – holotyp *E. expansum* NHM 43849; **H-J** – lektotyp *E. sublaevigatum* MNHN R04257; **K-N** – paralectotyp *E. sublaevigatum* MNHN R04258; **O, P** – paralectotyp *E. sublaevigatum* MNHN R04259. (měřítko představuje 2cm)

Obr. 16.



Obr. 17.



6.2 *Cymatoceras* Hyatt, 1884

Originální diagnosa:

„*Cymatoceras*, nobis, includes Cretaceous species of the Radiati, remarkable for their transverse costae. The abdomens are rounded and the sides gibbous, though the whorls become compressed in adults of some species. The sutures have large ventral saddles, shallow lateral and dorsal lobes. The siphons are usually sub-central. Annual lobes and cones are present in the larval and adolescent stages, but disappear in adults. The young, as noted first by D'Orbigny, are devoid of costae, these appearing on the second, or even third whorl in some species. The ventral sutures are distinctly lobed in the later larval stages, the saddles developed later in the adolescent and adult stage. Doubtless at still earlier stages than those observed by us, the suture presented the usual larval ventral saddles. Type, *Cym. (Naut.) pseudo-elegans*, sp. D'Orb. Terr. Creatac. Ceph. pl. 8.”

(Hyatt, 1884, s. 301)

Diagnóza:

Nautilikonní, oválná, involutní až konvolutní schránka, depresní až kompresní i lichoběžníkovitá na příčném řezu závitů, s široce zaoblenou až plochou či zúženou ventrální stranou, laterální strany široce zaoblené, vypuklé až zkosené, převážně uzavřené až pootevřené píštěl, jednoduchá sutura s různě výrazným píštělovým sedlem, mělkým až hlubokým laterálním lalokem, přímá až s mělkým lalokem či sedlem na ventrální straně, variabilní počet fragmokonových komor, různá poloha sifonální trubice, annulárním lalok při dorzální poloze sifonální trubice, retikulární struktura na povrchu v embryonální fázi, různé typy radiální žebrování na celém povrchu schránky v průběhu ontogeneze.

Diskuze:

Tento rod se řadí k nejpočetněji druhově zastoupeným křídovým rodům loděnek. Zásadní detailní revizi provedl Kummel (1956) kde uvádí 64 známých druhů. Rod se vyskytuje téměř kosmopolitně, od svrchní jury až po oligocén s majoritním zastoupením v křídě. Charakteristické pro tento rod je radiální žebrování na povrchu schránky, které může mít různé adaptace (kap. 3.6). Radiální žebrování se u druhů liší šířkou žeber a

mezižebních prostor, mírou zploštění (často ovlivněno zachováním) a způsobem větvení. Průběh žebor je většinou stejný, ale liší se místem a způsobem větvení, které může být dichotomické až trichotomické a probíhat na vnitřní či vnější laterální straně či na přechodu na ventrální stranu. Problematikou tohoto rodu je zjevná morfologická různorodost některých druhů, které spojuje pouze jeden společný znak a to povrchová morfologie schránky ve formě radiálního žebrování. Tato problematika společně s čeledí Cymatoceratidae je diskutovaným tématem (např. Yabe a Shimizu 1924, Matsumoto et Muramoto 1983, Wilmsen 2000, Wilmsen et Yazykova 2003, Cichowolski 2003, Chirat et Bucher 2006, Frank 2008, příloha x). Některé druhy vytvářejí výrazně odlišné žebrování jako například *C. sinuatoplicatum*, *C. loricatum* a *C. patens* (poslední dva byli v nedávné době revidováni Wilmsenem a Esserem 2004) a zasloužili by zařazení pod zcela nový rod což je předmětem připravující studie.

V Evropě je tento rod ve svrchní křídě zastoupen 20 druhy. Typové exempláře či typické morfotypy vybraných druhů jsou zobrazené na obrázcích 18 - 20. Detailní revizí vybraných druhů rodu *Cymatoceras* z cenomanu s vyobrazeními dalšího typového materiálu tohoto rodu se zabývá nepublikovaný manuskript (kap. 8.1, příloha 6).

Typový druh:

Cymatoceras pseudoelegans (d'Orbigny, 1840, s. 70, tab. 8) – hauteriv – barem, Francie.
(obr. 20A-D)

Druhy zastoupené ve svrchní křídě Evropy:

Cymatoceras anguliferum (Schlüter, 1876) - cenoman

Cymatoceras columbinum (Fritsch et Schlönbach, 1872) = *Cymatoceras atlas* (Whiteaves, 1876) – cenoman - coniak

Cymatoceras bayfieldi (Foord and Crick, 1890) – kampán

Cymatoceras broitzemense (Müller and Wollemann, 1906) – coniak – maastricht?

Cymatoceras deslongchampsianum (d'Orbigny, 1840) – alb - cenoman

Cymatoceras elegans (J. Sowerby, 1816) – cenoman - turon

?*Cymatoceras elegantoides* (d'Orbigny, 1840) - cenoman

Cymatoceras hunstantonense (Foord and Crick, 1890) - cenoman

Cymatoceras interstriatum (Strombeck, 1863) – santon – kampán?

Cymatoceras loricatum (Schlüter, 1876) – kampán - maastricht

Cymatoceras patens (Kner, 1850) – kampán - maastricht

Cymatoceras subradiatum (d'Orbigny, 1850) = *Cymatoceras cenomanense* (Schlüter, 1876) - cenoman

Cymatoceras semiundatum (Foord, 1891) - cenoman

Cymatoceras sharpei (Schlüter, 1876) - cenoman

Cymatoceras sinuatoplicatum (Geinitz, 1843) – coniak - kampán

Cymatoceras tenuicostatum (Schlüter, 1876) - cenoman

Cymatoceras tourtiaie (Schlüter, 1876) - cenoman

Cymatoceras ventroplicatum (Foord, 1891) - cenoman

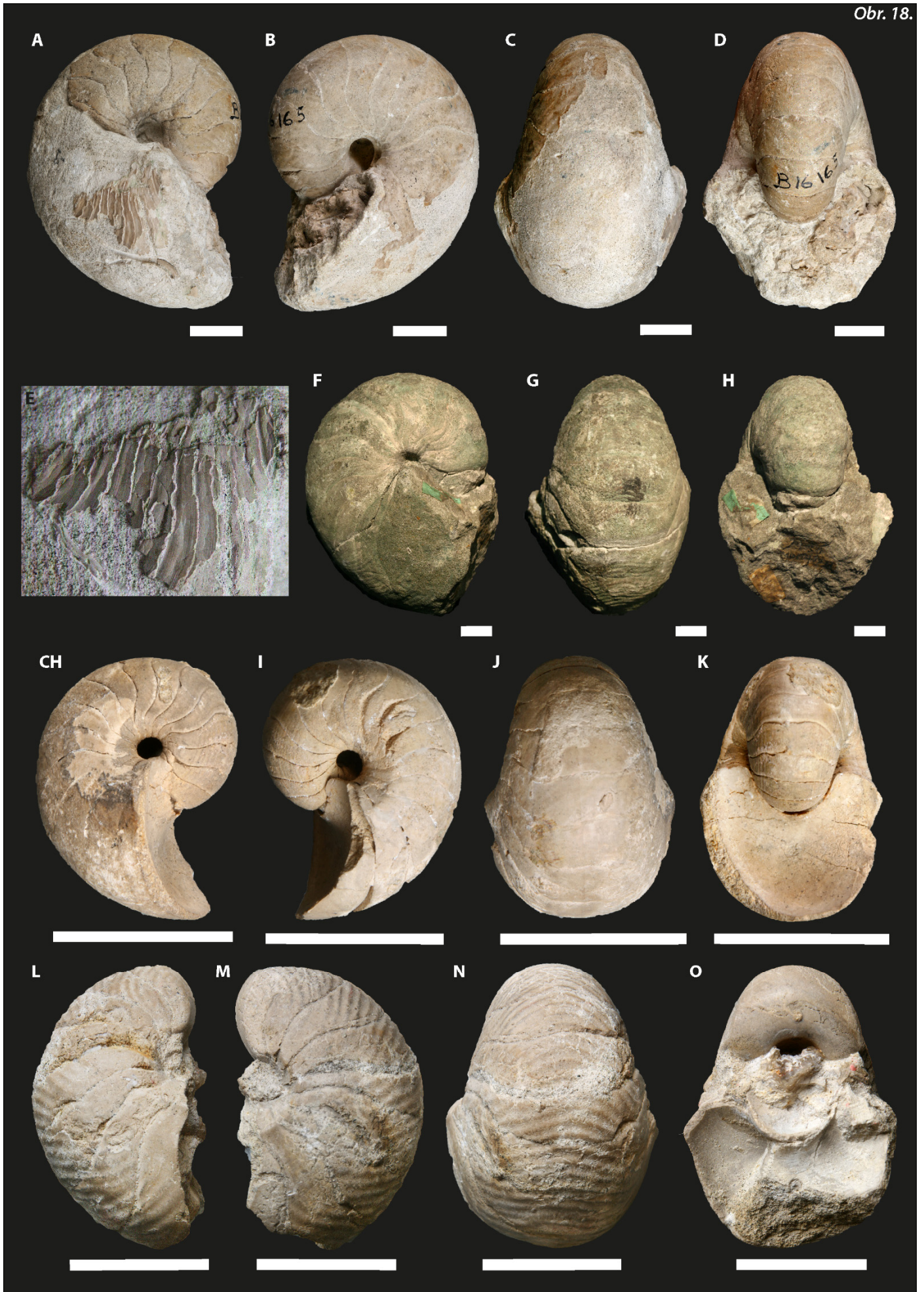
Cymatoceras reussi (Fritsch et Schlönbach, 1872) – coniak

Cymatoceras ludevigi (Potonie, 1925) - maastricht

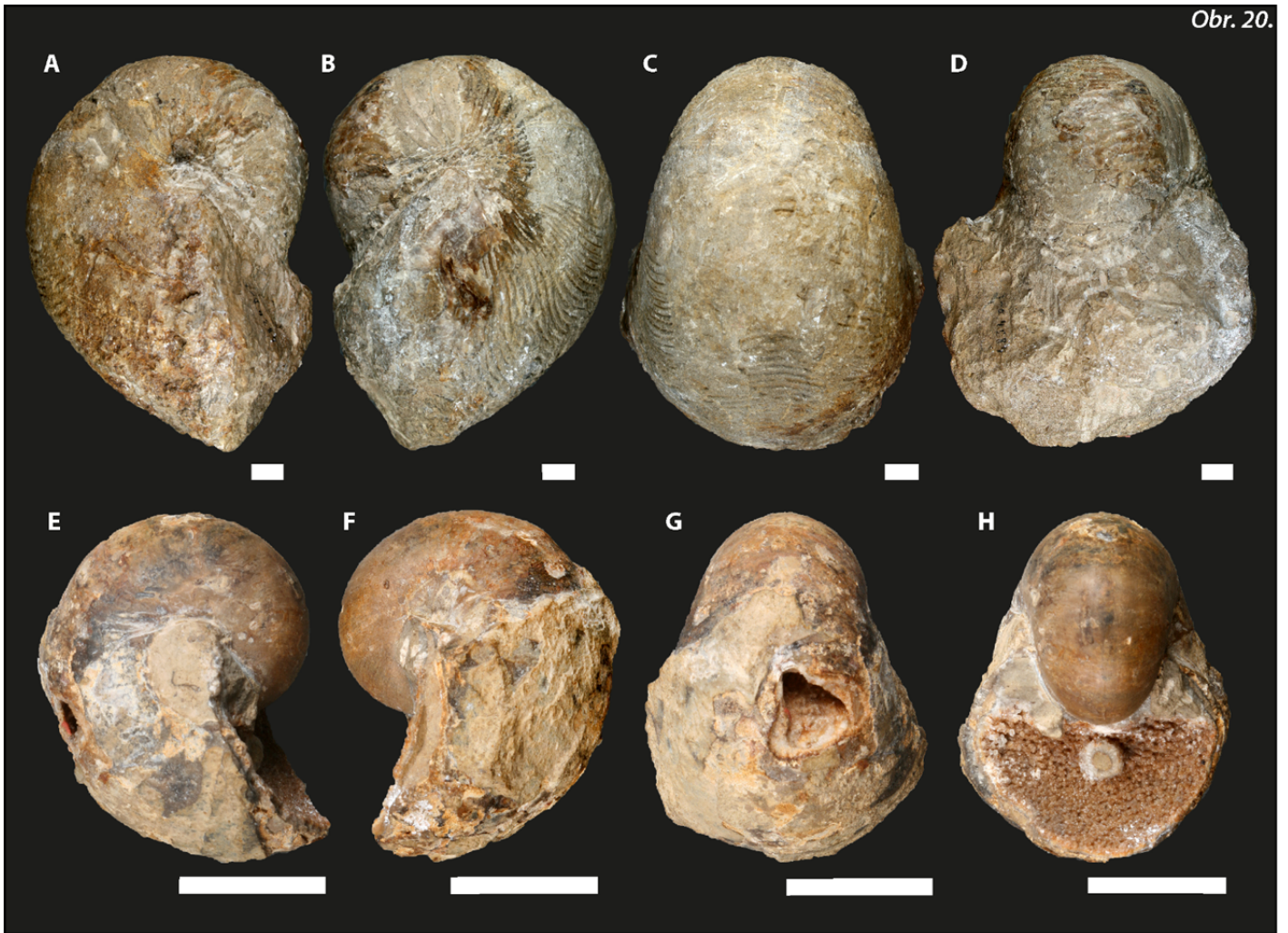
Obrázek 18. Vybraní zástupci rodu *Cymatoceras*: **A-E** – *C. subradiatum* MNHN B16165 vyobrazený d'Orbignym (1840, tab 14, obr. 1, 2); **F-H** – holotyp *C. cenomanense* GM 92 (GM-43); **CH-K** – paralektotyp *C. deslongchampsianum* MNHN B46143; **L-O** – lektotyp *C. deslongchampsianum* MNHN B46142 (měřítko představuje 2cm)

Obrázek 19. Vybraní zástupci rodu *Cymatoceras*: **A-F** – holotyp *C. loricatum* GM 99 (GM-45); **G-J** – holotyp *C. patens* NHMW 2004 z 0117/0001; **K-O** – holotyp *C. tourtiaie* GM 94 (GM-49). (měřítko představuje 2cm)

Obrázek 20. Vybraní zástupci rodu *Cymatoceras*: **A-D** - lektotyp *C. pseudoelegans* MNHN R04247; **E-H** – paralektotyp *C. pseudoelegans* MNHN R04248. (měřítko představuje 2cm)







6.3 *Epicymatoceras* Kummel, 1956

Originální diagnóza:

“*Nautilus vaelsensis* has an evolute and greatly compressed conch. The umbilical diameter is approximately 25 per cent of the diameter of the conch. The whorl section is subquadrate, being nearly twice as high as wide. The ventral shoulders are angular, the venter narrow and flattened. The lateral flanks are only slightly inflated. The umbilical shoulders are broadly arched. The suture inscribes a very shallow ventral lobe and a shallow lateral lobe. The position of the siphuncle is not known. The conch bears fine sinuous ribs that curve backwards toward the ventral shoulder and form a slight sinus on the venter.”

(Kummel, 1956, s. 439)

Emendovaná diagnóza:

Nautilikonní, téměř evolutní schránka se silně kompresním lichoběžníkovitým závitem na příčném řezu, ventrální strana během ontogeneze konkávní až konvexní, mírně vypuklé laterální strany, lehce tupý úhel s výraznou hranou mezi laterální a ventrální stranou, široký otevřený píštěl s výrazným valem, sutura s mírným lalokem na ventrální straně, mělkým širokým lalokem na laterální straně, jemná mělká radiální páskovitá žebra na povrchu na celé schránky po celou dobu ontogeneze s výrazným širokým „sedlem“ na laterální straně a „lalokem“ na ventrální straně, poloha sifonální trubice dorzální v raném stadiu ontogeneze, a centrální v pozdějším stadiu ontogeneze, anulárním lalok.

Diskuze:

Epicymatoceras je velmi specifický rod reprezentovaný pouze dvěma prozatím popsanými druhy, *Epicymatoceras vaelsense* a *E. monstrum* (Shimansky, 1975). Osobně jsem měl možnost studovat pouze druh *E. vaelsense*, který je morfologicky tak výrazně odlišný od ostatních post-triasových loděnek, že je právoplatně zařazen do samostatného rodu i když s afiliací k takzvané skupině cymatocerů, čili loděnek s výrazným povrchových žebrováním. Žebra nejsou výrazně koncentrická, i když jsou mírně zúžená v píštělové oblasti, ale dále si udržují konstantní šířku a nevytvářejí paprscitý jev jako je tomu u

klasického žebrování u rodu *Cymatoceras*. Na laterální straně se mírně rozšiřují, stejně tak i na ventrální straně. Každé žebro má uprostřed výraznou linku a poměrně ostré hrany. Na žebrech jsou pozorovatelné přírůstkové linie. Žebra se na studovaných exemplářích nevětví a přechází jednoduše přes celou schránku. Díky evolutnímu vinutí schránky se širokým píštělem jsou žebra dobře pozorovatelná i na vnitřním píštělovém valu, kde, jak již bylo zmíněno, se nijak výrazně nezužují, ba naopak. Poloha sifonální trubice je v raných fázích ontogeneze dorzální s výrazným annulárním lalokem na dorzální straně a během ontogeneze přechází až do téměř centrální polohy. Kombinace všech těchto znaků dělají z tohoto rodu poměrně exotického zástupce post-triasových loděnek. Nově objevená kolekce maastrichtských nautiloidů v Royal Belgian Institute of Natural Sciences, která obsahuje více jak 80 exemplářů s velmi dobrým zachováním, umožňuje provést podrobnou revizi tohoto rodu. Díky zachování jedinců a evolutnímu vinutí je také možné pozorovat ranou ontogenezi této skupiny včetně morfologických změn. Již první pozorování přináší velmi zajímavé výsledky. Fragmokonové komory v embryonální fázi před vylíhnutím jsou až dvakrát větší než v průběhu ontogeneze po vylíhnutí, stejně jako u recentních loděnek nebo některých fosilních zástupců (kap. 5.1, Arnold *et al.* 1987). Díky dobrému zachování lze pozorovat „nepionic constriction“ a měřit tak velikost embryí při vylíhnutí, která se podle předběžných výsledků pohybuje od 24-27mm. Po vylíhnutí lze také pozorovat změnu povrchové morfologie schránky, která postupně přechází z retikulární struktury v páskovanou žebrování. Předběžné výsledky revize budou prezentované na mezinárodní konferenci Cephalopods present and past v Curychu 9/2014 a posléze publikovány (příloha 8).

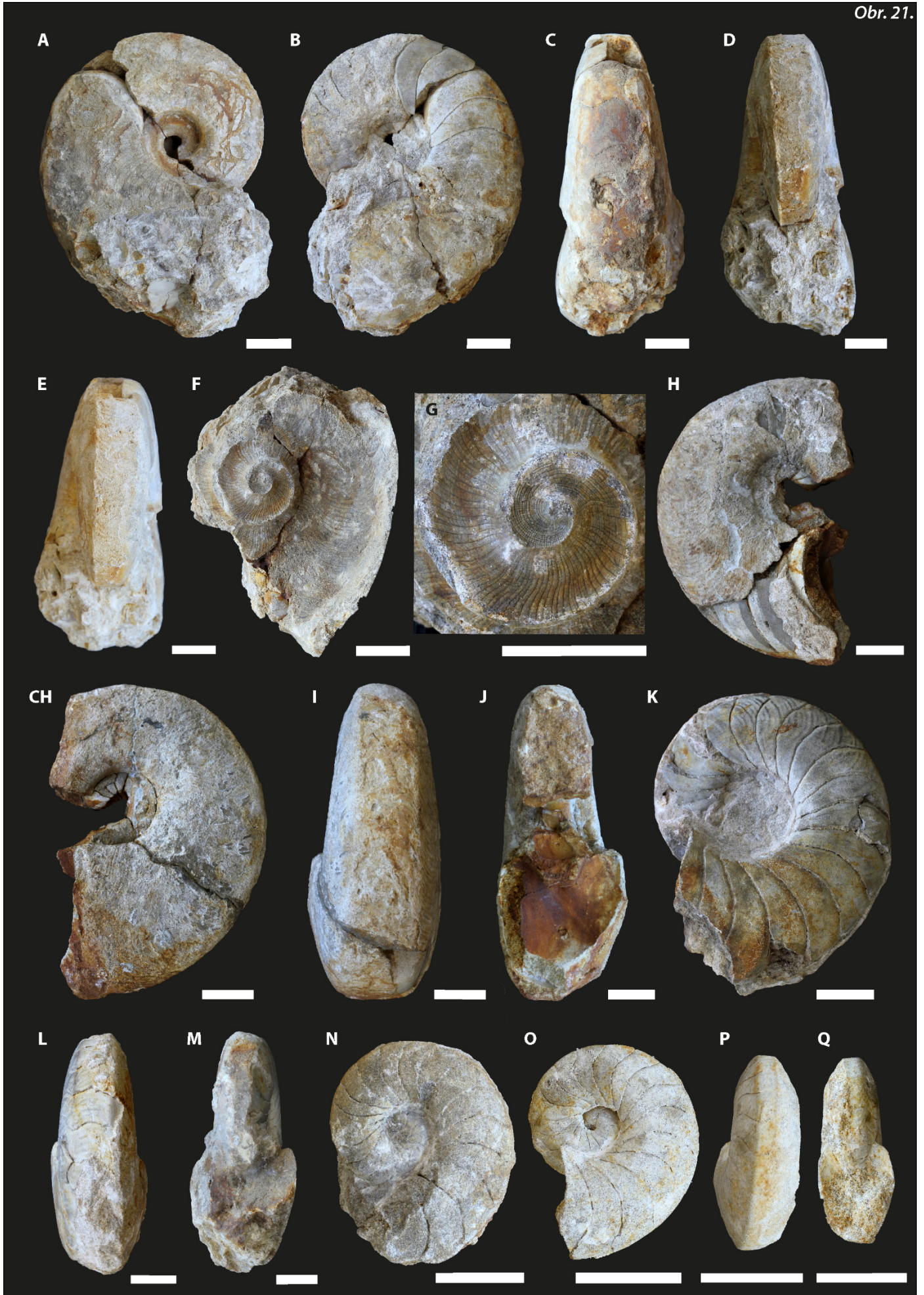
Typový druh:

Epicymatoceras vaelsense (Binckhorst, 1861, s. 15, tab. 5, obr. 2a, b, c) - maastricht, Nizozemí, Belgie a Německo.

Další známé druhy:

E. monstrum (Shimansky, 1975) – Kazachstán - maastricht

Obrázek 21. Exempláře druhu *Epicymatoceras vaelsense* z kolekce RBINS.(měřítko představuje 1cm)



6.4 *Anglonutilus* Spath, 1927

Originální diagnóza:

Spath jím nově stanovený rod nijak blíže nepopisuje, pouze v obecné diskusi k nautiloidům uvádí: „...The ribbing in the genera *Syrionutilus* reminiscent of *Clydonautilidae*, in *Anglonutilus* and in *Eucymatoceras* is sufficiently distinct for generic separation of their respective groups (touto skupinou je myšlen rod *Cymatoceras*).“

(Spath, 1927, s. 25)

Emendovaná diagnóza:

Nautilikonní, involutní až lehce konvolutní schránka, s uzavřeným a mírně pootevřeným píštělem, závit na příčném řezu depresní až mírně kompresní, s lehce zaoblenou až plochou ventrální stranou a lehce zaoblenými laterálními stranami, undulace na ventrální straně v pozdějším stádiu ontogeneze na obývací komoře nebo na fragmokonových komorách, sutura přímá až se lehkým lalokem na ventrální straně, hlubokým lalokem na laterální straně a úzkým sedlem v píštělové oblasti, poloha sifonální trubice dorzo-centrální až centro-dorzální.

Diskuze:

Wiedmann (1960) tento rod synonymizuje s rodem *Pseudocenoceras*, který uvádí jako podrod rodu *Angulithes* (kap. 6.6). Kennedy a kol. (1979) opět podporuje validitu tohoto rodu s odkazem na Teichert (1964) a stejně tak Sunberga (1984). Wilmsen (2000) opět používá zařazení pod rod *Pseudocenoceras* na základě morfologie druhu *Anglonutilus undulatus* (Sowerby, 1812), který je typovým druhem rodu *Anglonutilus*.

Rod *Anglonutilus* doposud reprezentuje 6 známých druhů. Ovšem potvrzení validity tohoto rodu je poměrně diskutabilní, protože jednotlivé druhy se vzájemně liší co do tvaru závitů či sutury. Výskyt druhů má poměrně značný rozptyl – Evropa, Jižní Asie, Japonsko, USA - a stejně tak i stratigrafický výskyt – hauteriv, apt-cenoman, kampán-maastricht. Ani společný znak, výrazná undulace na ventrální straně není stejný a poměrně se liší svojí intenzitou, velikostí a četností. Pomineme-li undulaci, můžeme příslušné druhy zařadit k rodům *Pseudocenoceras*, *Eutrephoceras*, *Angulithes* či *Cimomia*, jako je tomu u druhu *Angulithes vascoigitus* (Wiedmann, 1960), který přes viditelnou undulaci na vnějších laterálních stranách v pozdější fázi ontogeneze, je zařazen pod rod *Angulithes* (pro většinu taxonomických znaků spojených s tímto rodem). V tomto případě

byla undulace zvolena jako taxonomický znak druhotného významu (Wilmsen 2000). Stejný postup bychom ale mohli aplikovat například u rodu *Cymatoceras*, kdy při absenci žebrování (zejména díky zachování) jsou exempláře často zařazované například k rodu *Eutrephoceras* a naopak (Frank 2008, nepublikovaný manuskript příloha 6), pokud jsou přírůstkové linie výrazně vyvinuté a jejich „valy“ zanechávají na jádře patrné stopy, jsou například tyto jedinci rodu *Eutrephoceras* přiřazování k rodu *Cymatoceras*. Další otázkou je původ samotné undulace, který může být důsledkem tafonomie.

Revize celého rodu ve vztahu k této problematice povrchové morfologie, jakožto primárního diagnostického znaku, je předmětem dalšího studia a vyžaduje širší diskusi i ve vztahu k ostatním rodům. Jde o velice komplikovanou problematiku ovlivněnou zejména různou interpretací znaků a hlavně zachováním daných jedinců a je třeba určit primární diagnostický znak.

Ze zmíněných šesti známých druhů (sedmý je v přípravě pro publikaci Stephen, D. A. et Bylund, K. G, University of Utah) se pouze *Anglonutilus undulatus* vyskytuje ve svrchní křídě na území Evropy. Exempláře označené v Evropských kolekcích pod tímto druhem se často liší hlavně ve tvaru závitů od mírně kompresního s lehce zaoblenou ventrální stranou až po kompresní se zarovnanou ventrální stranou. Poslední zmíněný tvar odpovídá druhu *Pseudocenoceras largilliertianum* a byl důvodem pro synonymizaci rodu *Anglonutilus* s *Pseudocenoceras* (Wiedmann 1960, Wilmsen 2000). Oba druhy se vyskytují na stejných lokalitách a ve stejných faciích. Všechny tyto poznatky ohledně rodu *Anglonutilus* jsou předmětem připravované studie.

Typový druh:

Anglonutilus undulatus (Sowerby, 1812, s. 87, tab. 40) - apt – cenoman, Anglie, Francie, Írán a Kavkaz. (obr. 22)

Všechny ostatní známé druhy:

Anglonutilus japonicus (Matsumoto a Takahashi, 1982) - Japonsko - cenoman

Anglonutilus catarine (Sunberg, 1984) - US - kampán - maastricht

Anglonutilus subalbensis (Sinzow, 1913) – Krym, Kavkaz, Turkmenistán, Kazachstán – apt-alb

Anglonutilus begudensis (Kilian and Reboul, 1915) - Francie – hauteriv

Anglonutilus undulatiformis (Spath, 1927) – Afrika – berias - hauteriv

Anglonutilus sp. - v přípravě Stephen, D. A. et Bylund, K. G. – Utah, USA - coniak

Obrázek 22. Vybrané exempláře druhu *Anglonutilus undulatus* z kolekcí OUMNH (měřítko představuje 2cm).



6.5 *Deltocymatoceras* Kummel, 1956

Originální diagnóza:

“The type species has a large, inflated, involute conch with broadly arched and strongly convergent whorl sides. The venter is marked by a slight rounded, smooth, keel-like ridge. There are no distinct ventral shoulders, the ventral region grading evenly onto the flanks. The flanks have prominent cymatoceratid ribs that bifurcate near the middle of the whorl sides. The ribs do not cross the keel-like ridge on the venter. The suture forms a narrow, somewhat pointed, ventral saddle, a broad, rather shallow lateral lobe, and a prominent saddle on the umbilical shoulder. The position of the siphuncle is not known.”

(Kummel 1956, p. 438-439)

Diagnóza:

Nautilikonní, involutní schránka, depresní na příčném řezu závitů s široce zaoblenými laterálními stranami, široce zaoblenou ventrální stranou v raném stadiu ontogeneze a v dospělosti a s ventrálním kýlem v průběhu ontogeneze, uzavřený píštěl, výrazné silné radiální žebrování na celém povrchu schránky v průběhu celé ontogeneze, sutura mírně zvlněná s úzkým sedlem v píštělové oblasti, širokým mělkým laterálním lalokem a ventrálním sedlem, poloha sifonální trubice centrální až ventro-centrální.

Diskuze:

Tento rod je velmi specifický jak unikátní morfologií schránky, velice krátkým a endemickým výskytem, zejména u druhu *Deltocymatoceras rugatum* (Fritsch et Schlönbach, 1872) a nízkým druhovým zastoupením, pouze dvěma známými druhy. Tento rod byl aktuálně revidován a publikován a další detailnější informace a problematika jsou v příloze (Frank *et al.* 2013, kap. 8.1, příloha 4).

Typový druh:

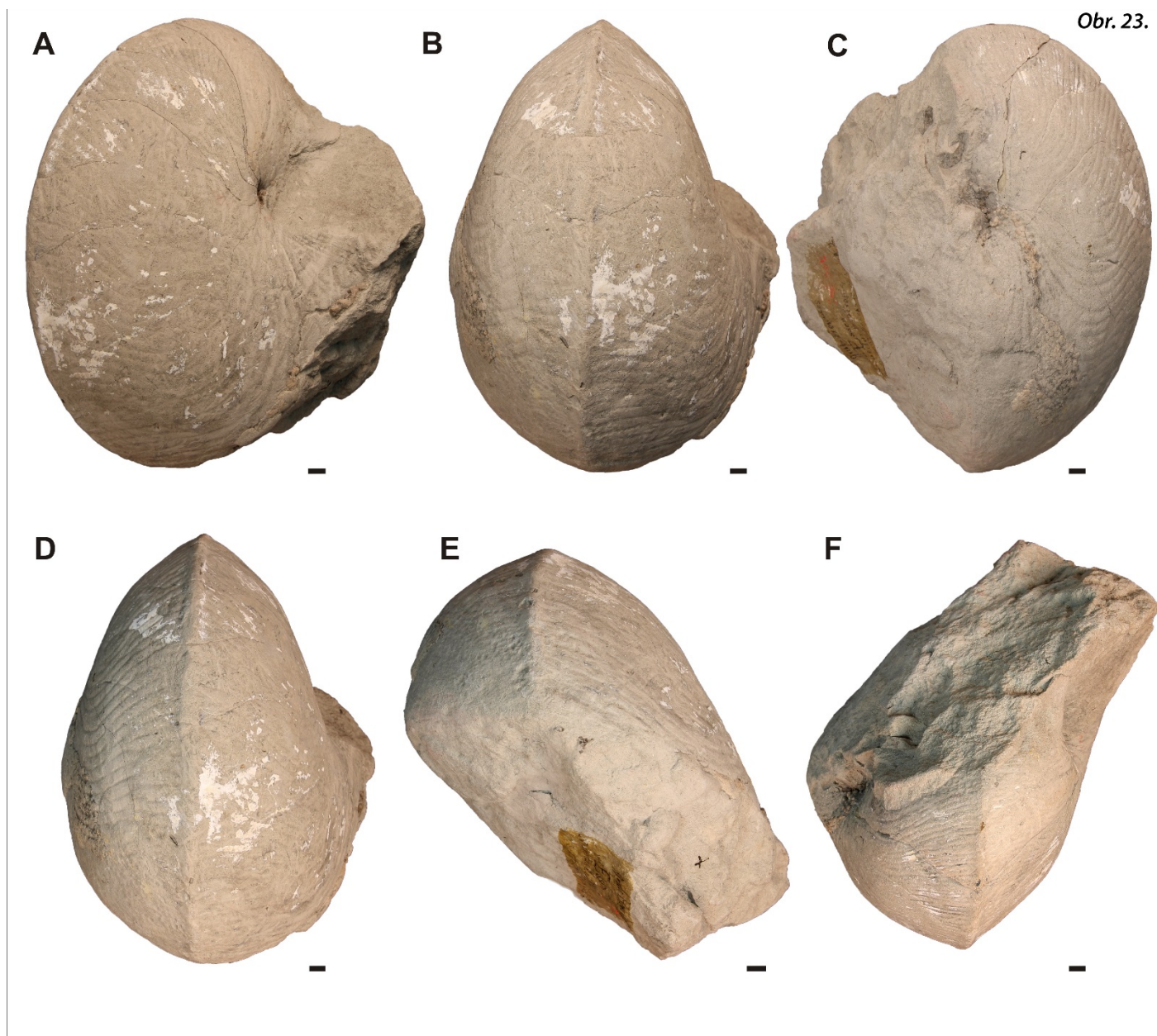
Deltocymatoceras leiotropis (Schlüter, 1876, s. 175, tab. 47, obr. 1, 2) svrchního turon - střední coniak, Německo, Anglie, Polsko a Česká republika.

(obr. 24)

Všechny ostatní známé druhy:

D. rugatum (Fritsch et Schlönbach, 1872) - svrchním turon, Česká republika, Německo a Polsko.

Obrázek 23. Holotyp *Deltocymatoceras leiotropis* GM 96 (GM-42). (měřítko představuje 1cm, obrázek z Frank et al. 2013)



6.6 *Pseudocenoceras* Spath, 1927

Originální diagnosa:

“... *Pseudocenoceras* is easily distinguished from its Cretaceous contemporaries by its steep umbilical edge, truncated whorl-shape, entomarginal siphuncle and reclined septal edges. “

(Spath 1927, s. 24)

Emendovaná diagnóza:

Nautilikonní schránka, konvolutní mírně pootevřený píštěl, závit na příčném řezu kompresní, v některých případech lichoběžníkovitý, se zaoblenou, plochou až mírně konkávní, či výrazně zúženou ventrální stranou, laterální strany mírně vypuklé až skosené, zaoblený až zkosený výrazný píštělový val, sutura s na ventrální straně přímá či s mělkým sedlem, široký až velmi výrazný laterální lalok, výrazné úzké sedlo na píštělovém valu, početné fragmokonové komory (~20 na závit), poloha sifonální trubice dorzo-centrální až centro-dorzální, hladká schránka, anulárním lalok.

Diskuze:

Rod *Pseudocenoceras* zahrnuje v současné době 11 druhů, vyskytujících se v křídě převážně Evropy a severní Afriky. Některé druhy byly zařazovány mezi rody *Eutrephoceras*, *Cimomia* či *Angulithes* (Wiedmann 1960). Samotný rod byl zpochybňován Wiedmannem (1960) jako podrod rodu *Angulithes*, nicméně jeho validita byla později opět potvrzena (Wiedmann et Schneider 1979). Ve svrchní křídě Evropy se vyskytuje 8 druhů tohoto rodu, nejhojněji v období cenomanu na území Anglie a Francie (anglo-pařížská pánev).

U tohoto rodu je zajímavá variabilita tvaru ventrální strany na příčném řezu závitů kdy může být široce zaoblená *P. schröderi*, zarovnaná *P. largilliertianum* až mírně konkávní *P. lehardyi* (Binckhorst, 1861), v některých případech i výrazně zúžená *P. fittoni*. Ale téměř u všech druhů je v dospělosti široce zaoblená. Další zajímavostí je závislost výraznosti sutury s počtem fragmokonových komor a tvaru schránky. Čím výraznější má sutura laterální lalok, tím početnější jsou fragmokonové komory a schránka má více kompresním tvar závitů (Ward 1980).

Výsledkem studie čteného materiálu v kolekcích je připravovaná revize tohoto rodu, která potvrzuje validitu několika synonymizovaných druhů pod jinými rody. Typové exempláře či typické morfotypy vybraných druhů jsou zobrazené na obrázku 19 (a ilustračních obrázcích v kap. 3).

Typový druh:

Pseudocenoceras largilliertianum (d'Orbigny, 1840, s. 86, tab. 18, obr. 1-4) – cenoman, Anglie a Francie.

(obr. 24A-D)

Druhy zastoupené ve svrchní křídě Evropy:

Pseudocenoceras fittoni (Sharpe, 1853) - cenoman

Pseudocenoceras largilliertianum (d'Orbigny, 1840) - cenoman

Pseudocenoceras schröderi (Wiedmann, 1960) - cenoman

Pseudocenoceras archiacianum (d'Orbigny, 1840) - cenoman

Pseudocenoceras dorsoplicatum (Wiedmann, 1960) – alb - cenoman

?*Pseudocenoceras galicianus* (Alth, 1850) – kampán - maastricht

Pseudocenoceras lehardyi (Binckhorst, 1861) - maastricht

?*Pseudocenoceras ahltenense* (Schlüter, 1876) - kampán

Obrázek 24. Vybraní zástupci rodu *Pseudocenoceras*: **A-D** – syntyp *P. largilliertianum* MNHN R04260; **E-H** – syntyp *P. fittoni* BGSK 1619; **CH-J** – syntypy *P. archiacianum* MNHN A25868 (měřítko pro A-H představuje 2cm, čtvereček u CH je 1cm, měřítko pro I, J představuje 1cm)



6.7 *Cimomia* Conrad, 1866

Originální diagnóza:

„Nautiloid; septa sinuous, double-waved, or sigmoid, numerous; siphon small, central. I do not think any of the cretaceous forms are certainly of this genus. “

(Conrad, 1866, s. 102)

Emendovaná diagnóza:

Nautilikonní, oválná až diskoidální, involutním schránka s uzavřeným píštělem, závit depresní až mírně kompresní na příčném řezu s pravidelně široce zaoblenými laterálními stranami, široce zaobleným píštělovým valem a zaoblenou ventrální stranou, pravidelně zaoblený až mírně trigonální, nikoliv ale s přechody v ostřejším úhlu, schránka na povrchu hladká, pouze s jemnými přírůstkovými liniemi, charakteristický průběh linie sutury s širokým mělkým až mírně prohloubeným sedlem na ventrální straně, širokým mělkým laterálním lalokem, úzkým výrazným sedlem na vnitřní laterální straně, širokým zaobleným lalokem na píštělovém valu a malým sedlem v píštělové oblasti, široce zaobleným lalokem na vnitřní dorzální straně, poloha sifonální trubice variabilní od ventrocentrální až po dorzo-centrální, nikdy ne výrazně u ventrálního či dorzálního okraje.

Diskuze:

Tento rod je převážně zastoupen v terciéru a označuje se jako přechodný rod mezi rody *Eutrephoceras* a *Hercoglossa* (Kummel 1956). Fylogenetická vazba na základě sutury a tvaru závitů je zřejmá také k rodu *Angulithes* (Frank *et al.* 2012, příloha 3). Sutura má téměř pokaždé podobný průběh, ale může variovat v intenzitě a výraznosti laloků a sedel v rámci jednotlivých druhů. Tyto druhy pak vykazují afinitu blíže k rodu *Eutrephoceras* s velmi jednoduchou suturou, či naopak k rodu *Hercoglossa*, kde již sutura vytváří velmi výrazná sedla a laloky. Dalším charakterem pro tento rod jsou poměrně početné komory na závit stejně tak jako například u rodu *Pseudocenoceras*.

Jak je zřejmé podle velmi stručné originální diagnózy rodu, jejím rozšířením a revizí (Kummel 1956) se pod tento rod později zařadilo i několik křídových druhů, viz níže, zejména s ohledem na diskutovaný přechod mezi *Eutrephoceras* a *Hercoglossa* (Kummel 1956). Nicméně oba níže zmíněné druhy s diagnózou rodu ne zcela korespondují, hlavně

co se týče počtu komor na závit a polohou sifonální trubice mezi dorzální a centrální oblastí. Pokud by se u druhu *Cimomia cantabrigiense* (Foord, 1891) ze svrchního Albu podařila prokázat povrchová morfologie schránky s radiálními žebry, pak by se tento druh mohl zařadit pod rod *Cymatoceras*. Tento druh je stále specifický díky zvlněné sutuře, a je možné hledat fylogenetickou vazbu k druhu *Cymatoceras columbinum* (Fritsch et Schlönbach, 1872) ze svrchního cenomanu s podobnou suturou, ale více depresní schránkou a pozicí sifonální trubice blíže k dorzální straně (kap. 8.1, příloha 6). Z cenomanu Francie či britského chalku jsou nalezeny loděnky, které morfologií zcela odpovídají druhu *Cimomia cantabrigiense*, ale na povrchu mají výrazná radiální žebra. Revize křídových zástupců tohoto rodu je předmětem další studie. Díky těmto indiciím je druh *C. cantabrigiense* s otazníkem zařazen i do svrchní křídly.

Stratigrafický rozsah tohoto rodu se uvádí od svrchní jury až po oligocén. Ve svrchní křídě se na území Evropy vyskytují 4 druhy, včetně zmíněného *C. cantabrigiense*.

Typový druh:

Cimomia burtini (Galeotti, 1837, s. 140) – eocén, Belgie.

Druhy zastoupené ve svrchní křídě Evropy:

?*Cimomia cantabrigiense* (Foord, 1891) – alb - cenoman

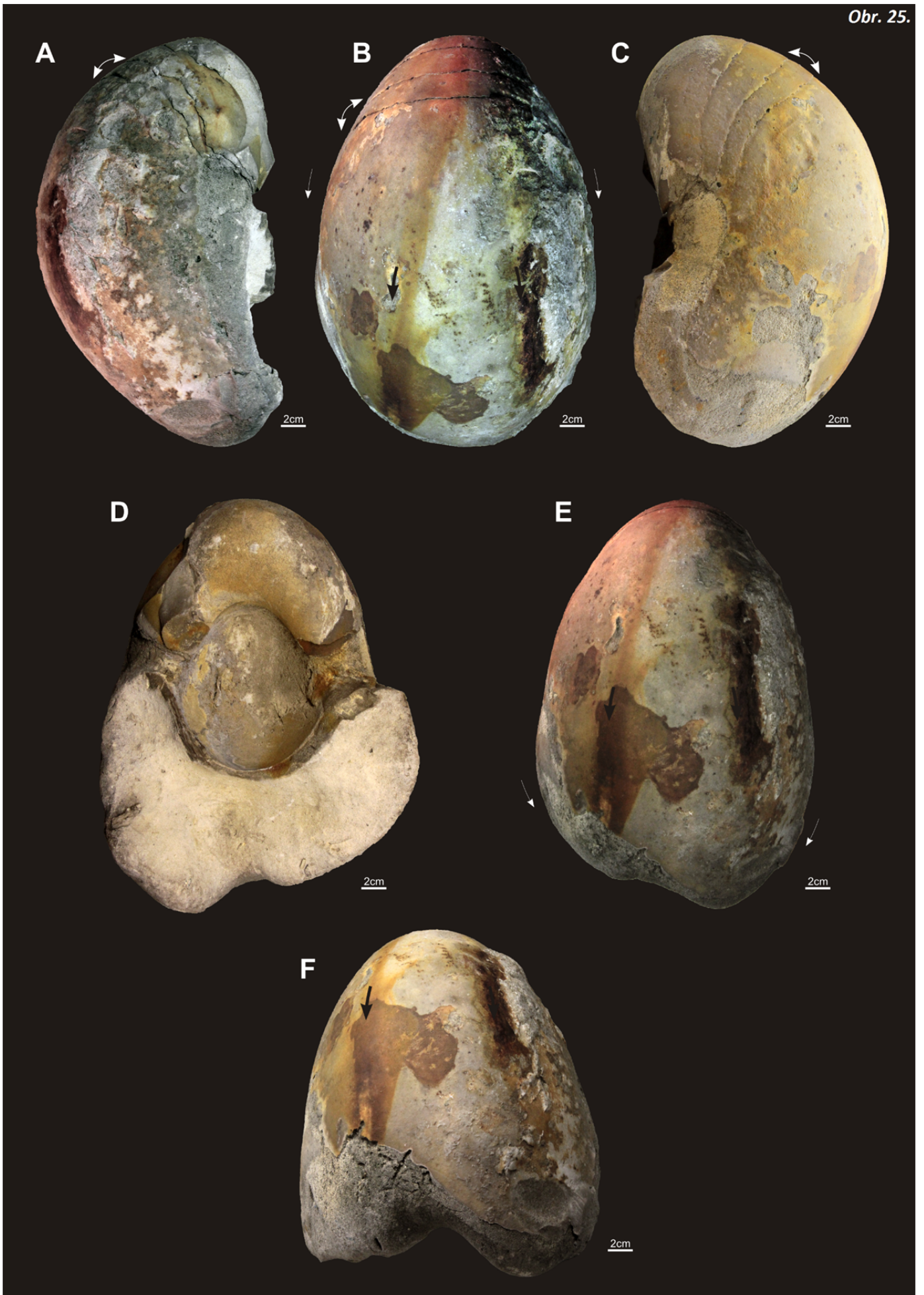
Cimomia heberti (Binckhorst, 1861) - maastricht

Cimomia gosavica (Redtenbacher, 1873) – santon

Cimomia desertorum (Zittel in Quaas, 1902) – santon - dan

Obrázek 25. Exemplář *Cimomia heberti* NHMM 2009 083. (měřítko představuje 2cm, šipky upozorňují na znaky dospělosti, aproximace posledních komor, rozšíření laterálních stran a zaoblení ventrální strany, aperturální kontrakci, tabule je použita z přípravy publikace Frank a kol. 2012, příloha 3)

Obr. 25.



6.8 *Angulithes* Montfort, 1808

Originální diagnóza:

„Coquille libre, univalve, cloisonne'e, en disque, et contourne'e en spirale aplatie, sans ombilic; le dernier tour de spire renfermant tous les autres; bouche triangulaire, recevant dans son milieu le dos de la coquille j cloisons unies , et toutes perce'es dans leur centre par un seul trou. „

(Montfort, 1808, s. 7)

Emendovaná diagnóza:

Nautilikonní, involutní, kompresní schránka, příčný řez závitů s méně či více výrazným triangulárním tvarem, pravidelně rozšířenými laterálními stranami směrem k vnitřní laterální straně, přechodem v široce zaoblený výrazný píštělový val, variabilním tvarem ventrální strany během ontogeneze od mírně až úzce zaoblenou pro výrazně zaostřenou díky ventrálnímu kýlu, dorzální strana poměrně výrazně vnořená do následujícího závitů, sutura mírně zvlňená s úzce zaobleným až výrazně zaostřeným ventrálním sedlem, širokým mělkým až středně hlubokým laterálním lalokem, zaobleným sedlem na vnitřní laterální straně a píštělovém valu a úzkým lalokem v píštělové oblasti, povrch schránky hladký, s výraznými přírůstkovými liniemi, výrazné valy v oblasti apertury u dospělých jedinců (kap. 5.2, Frank 2010, příloha 2) nejméně výraznější u druhu *Angulithes galea*, pozice sifonální trubice většinou dorzo-centrální až centro-dorzální.

Diskuze:

Rod *Angulithes* byl stanoveným Montfortem již v roce 1808, ale revidovaným až Spathem víc jak sto let později v roce 1927. Spathova revize problematiku tohoto rodu nevyřešila a proto byl různě interpretován (Kummel 1956, 1964, Wiedmann 1960, Shimansky 1975) až po potvrzení a upevnění jeho platnosti v nedávné době (Wilmsen 2000, Frank 2010). Jak již bylo zmíněno v předchozí kapitole, rod *Angulithes* má pravděpodobnou afinitu k rodu *Cimomia* a je označován jako přechodný druh mezi rody *Cimomia* a *Hercoglossa* (Kummel 1956, s. 455).

Stratigrafický rozsah výskytu tohoto rodu je od albu až po oligocén. Křídové druhy tohoto rodu jsou známy z Evropy, Indie i Severní Ameriky, ale většího rozšíření dosahuje, až v terciéru kde se objevují na území Severní a Jižní Ameriky, Jižní Asie, Afriky a Austrálie. Ve svrchní křídě se na území Evropy vyskytuje společně s typovým druhem šest dalších druhů (další typové exempláře tohoto rodu jsou vyobrazeny v příloze 2).

Typový druh:

Angulithes triangularis Montfort, 1808 (s. 6-8, tab. 2) – cenoman, Francie.

Druhy zastoupené ve svrchní křídě Evropy:

Angulithes fleuriausianus (d'Orbigny, 1840) – cenoman - coniak

Angulithes galea (Fritsch et Schlönbach, 1872) – turon - coniak

Angulithes sowerbyanus (d'Orbigny, 1840) - turon

Angulithes triangularis (Montfort, 1808) - cenoman

Angulithes westphalicus (Schlüter, 1876) – santon - kampán

Angulithes neubergicus (Redtenbacher, 1873) – maastricht

Angulithes vascogitus (Wiedmann, 1960) - cenoman

Obrázek 26. Vybraní zástupci rodu *Angulithes*: **A-D** – sytype *A. fleuriausianus* MNHN B16164; **E-H** – neotyp *A. sowerbyanus* MNHN R04256; **CH-L** – *A. triangularis* NHM 37097 exemplář vyobrazený Kumelem (1956, tab. 26); **M-P** - *A. triangularis* MNHN R04265 exemplář vyobrazený d'Orbignym (1840, tab. 12, obr. 2). (měřítko představuje 2cm)

Vysvětlení zkratk kolekcí v systematické části: MNHN – Muséum national d'histoire naturelle, Paříž; GM – Goldfuss Museum, Bonn; NHM – Natural History Museum, London; NHMW - Naturhistorisches Museum Wien; RBINS – Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brusel; OUMNH – Oxford University Museum of Natural History, UK; BGSK – British Geological Survey Keyword, UK; NHMM - Natuurhistorisch Museum Maastricht.



7 Paleogeografie a výskyt loděnek

7.1 Epikontinentální moře Evropy

Epikontinentální moře jsou typická ve svrchní křídě nejen pro území Evropy, ale také Severní a Jižní Ameriky, Ruska, Afriky a Austrálie. Evropská kontinentální deska byla v křídě ohraničená ze severo-východu a severu rozevírajícím se Severním Atlantickým oceánem a Arktickým mořem, z jihozápadu Biskajským zálivem a z jihu severní, resp. severovýchodní částí oceánu Tethys. Na východě sousedí s východo-evropskou platformou. Vývoj sedimentárních pánví byl ovlivněný souhrou dvou hlavních globálních procesů: deskovou tektonikou a eustatickými změnami hladiny moře. Výsledkem procesů deskové tektoniky bylo rozšiřování Centrálního Atlantiku a otevírání Biskajského zálivu. Otevírání Jižního Atlantiku mělo za následek rotaci Afriky proti směru hodinových ručiček, která probíhala současně s uzavíráním oceánu Tethys. Oba pohyby ukončily permsko-spodnokřídové rozpínání Severního moře a posunuly Evropu na transtenzní stresové pole. Dlouhodobý eustatický vzestup mořské hladiny dosáhl počátkem svrchní křídě svého maxima v celém fanerozoiku (Hardenbol *et al.* 1998). Rozlehlejší epikontinentální oblasti byly zatopeny jako následek zdvihu středo-oceánských hřbetů a vnitro-oceánského deskového vulkanismu. Následkem toho došlo k vytvoření rozsáhlých prostor epikontinentálních šelfových moří a mělkovodních mořských pánví (Larson 1991, Voight *et al.* 2008). Detailní vývoj křídě zejména na území střední Evropy zpracoval Voight a kolektiv (2008).

Evropská deska se systémem šelfových epikontinentálních moří měla navíc ve svrchní křídě unikátní paleogeografickou polohu mezi dvěma klimatickými oblastmi, představující biogeografické regiony. Ze severu sem zasahovalo střední Boreální pásmo s chladnovodnějšími faunami a z jihu teplé, subtropické Tethydní pásmo s teplovodními faunami. Díky periodickým transgresím a regresím (v důsledku Milankovičových cyklů a klimatických výkyvů, vč. možných lokálních zalednění v polárních oblastech) docházelo jednak k migraci teplovodních a chladnovodních faun, jednak k posunům celých biogeografických oblastí v oblastech epikontinentálních moří Evropy (Wiese *et al.* 2004). Oscilace hladiny světového oceánu měla zásadní vliv na sedimentaci v rámci pánví. Díky

výraznému zdvihu hladiny světového oceánu došlo k rozsáhlé cenomanské transgresi a propojení většiny epikontinentálních pánví, které byly během spodní křídy střídavě izolované (Voight *et al.* 2008). To umožnilo migraci bentických i nektonních společenstev včetně loděnek.

Svrchnokřídová epikontinentální moře se rozprostírala na značném území Evropy. Dnes jsou reprezentována sedimentačními pánvemi a jejich relikty na území Anglie, Francie, Španělska, Německa, Belgie, Holandska, Rakouska, Čech, Polska a Ukrajiny. Mezi největší lze řadit anglo-pařížskou pánev, severo-německou pánev a polskou pánev, které představují systémy četných menších pánví. Důležitou oblastí byla také česko-saská křídová pánev (opět tvořící skupinu pánví s vlastním tektonickým režimem), bavorská oblast Německa, pánve na jihu Francie a severu Španělska.

7.2 Diskuze k výskytu loděnek

Rozšíření svrchnokřídových loděnek v Evropském či globálním měřítku ovlivňovalo několik různorodých faktorů. Na rozdíl od amonitů, kteří mají planktonické larvy (Landman 1988), jsou pro loděnky důležitým faktorem geografické bariéry v podobě hloubky a vzdálenosti biotopů. Výskyt recentních loděnek je pravděpodobně ovlivněný maximální hloubkou výskytu, která je limitovaná odolností schránky vůči tlaku (Westermann 1973, Wray *et al.* 1995). Hranice imploze schránky se udává okolo 800m (Westermann 1973). Tento fakt také vychází z pravděpodobně převážně nektobentického způsobu života recentních loděnek (Saunders *et Ward* 1987). Diskutovaným způsobem migrace loděnek přes oblasti s větší hloubkou je potenciální využití silných proudů. Nicméně dalším prokázaným způsobem transportu schránek loděnek je post-mortem, takzvaný „post-mortem dispersal“ (Reyment 2008, Wani *et Ikeda* 2006). Pro takový transport musí schránka dosahovat určité minimální velikosti. Naopak menší schránky zůstávají poblíž místa odumření jedince, pokud nejsou vystaveny silným proudům (Wani *et al.* 2005). Jaké byly hloubkové limity u svrchnokřídových loděnek, přesně nevíme, ale pravděpodobně byly variabilní vzhledem k různorodé morfologii schránky převážně ve vztahu k tvaru závitů a složitosti členění stěny septa či množství fragmokonových komor a morfologii povrchu schránky (Tintant *et Kabamba* 1985). Svrchnokřídová epikontinentální moře nedosahovala výrazných hloubek (kap. 7.1) a díky transgresím byla pravděpodobně několikrát propojena (Voight *et al.* 2008). Batymetrie některých pánví – např. české křídové pánve předpokládá nejvyšší hĺobky okolo 150-200m v centrální části. Migrace

v rámci Evropy byla ovlivněna převážně transgresními a regresními eventy, uzavíráním či izolací pánví tvořící přirozené geografické bariéry, klimatickými změnami spojenými s výskytem boreálních či tethydních faun a zejména nutričními a trofickými vztahy. Otevřenou otázkou zůstává migrace loděnek ve vztahu k okolním regionům, jako byla Severní Amerika, Afrika či Asie (nepublikovaný manuskript příloha 6). Pravděpodobně k nim docházelo podél mělčích šelfových okrajů evropské desky.

Zajímavým poznatkem je podobnost morfologie zástupců evropských druhů loděnek s druhy z Madagaskaru a Indie (Blandford 1861, Blandford et Stoliczka 1866, Wani a Ayyasami 2009, příloha 6). Jedná se zejména o druhy rodů *Eutrephoceras* a *Cymatoceras*, které se objevují od albu po turon v Evropě a jsou známé také z turonu až kampánu Indie. Obecně lze pozorovat, že zejména zástupci rodu *Eutrephoceras* a *Cymatoceras* mají kosmopolitní zastoupení. Nabízí se několik poměrně odlišných vysvětlení.

a) Zástupci obou rodů mají až na některé výjimky poměrně jednoduchou morfologii, zejména u rodu *Eutrephoceras*. Ta může způsobovat vyšší toleranci na životní podmínky a jejich případnou změnu. Oproti jiným rodům, kteří mají specifickou morfologii a zároveň poměrně limitovaný až endemický paleogeografický výskyt.

b) Široký výskyt morfologicky podobných druhů může být také odrazem konvergentního vývoje, kde se podobná morfologie vyvinula jako reakce na podobné podmínky.

c) Třetím vysvětlením, které se nabízí, je fakt, že druhy s variabilními a specifickými znaky lze snáze rozeznat, nicméně u skupiny zástupců s podobnou morfologií je obtížné rozeznat druhovou variabilitu, která se může zakládat na drobných morfologických změnách špatně rozeznatelných ve fosilním záznamu díky zachování, či na měkkých tkáních či analýze DNA (které nemůžeme doložit). Jak prokázaly i studie recentních loděnek (Wray *et al.* 1995).

V neposlední řadě je důležité vzít zřetel na kulturně historický vliv na stav poznání rozšíření svrchnokřídových loděnek, který je dán hlavně díky oblastem, kterým byla věnována větší pozornost v historické době výzkumu, jako například Evropa a její kolonie. Z těchto oblastí je zaznamenáno více druhů a výskytů oproti méně probádaným a zkoumaným geografickým oblastem. Nicméně tento faktor se za posledních desetiletích začíná dařit stírat díky mezinárodním spolupracím a podpoře výzkumu zejména v méně probádaných oblastech.

8 Závěrečné shrnutí hlavních výsledků disertační práce

Hlavním cílem disertační práce bylo vytvoření aktuálního přehledu svrchnokřídových nautiloidů na území Evropy a zahájení taxonomické revize některých skupin s akcentem na stratigrafii, paleogeografii, evoluci a paleoekologii a navázat tak diplomovou prací autora (Frank 2006). V tomto ohledu byla zmapována značná část typového materiálu v evropských i mimoevropských kolekcích a byly diagnostikovány všechny platné rody. Některé rody byly kompletně či částečně zrevidovány a publikovány (Frank 2010, Frank *et al.* 2013, Frank *et al.*, v tisku) – *Deltocymatoceras*, *Angulithes*, *Cymatoceras*, další rody a četné druhy byly diskutovány a nepublikované výsledky jsou obsaženy v této disertační práci a budou publikovány později. V nejbližší době se jedná o revizi rodu *Epicymatoceras* a následně revize rodů *Anglonutilus*, *Pseudocenoceras* a *Cymatoceras*.

Práce dále řeší problematiku revize a určení ústního aparátu loděnek (Košťák *et al.* 2010). Důležité jsou poznatky k zachování juvenilních jedinců (Frank *et al.*, v tisku), ale zejména poznatky k projevům dospělosti na schránkách, které jsou ekvivalentní s projevy dospělosti u recentních loděnek (Frank 2010, Frank *et al.* 2012).

Zejména pro podporu revize svrchnokřídových loděnek se práce zaměřuje na vysvětlení a konkrétní demonstraci důležitých taxonomických znaků a posléze problematiku jejich interpretace v důsledku zachování. Tafonomie studovaného materiálu má zásadní vliv na objektivní zařazení jednotlivých exemplářů do druhové či rodové úrovně.

Studie dále potvrzuje příklady endemického a velmi krátkého výskytu u některých skupin loděnek, které jsou poměrně ojedinělé. Tyto skupiny mají výrazné morfologické odlišnosti vůči ostatním skupinám loděnek a poukazují na některé funkčně morfologické či adaptační trendy. Jejich krátkodobé výskyty jsou navíc použitelné jako vhodné biostratigrafické markery v křídových pánvích Evropy.

Studie dále využívá k metodice inovativních prostředků ve formě modifikované databáze MS Access pro zefektivnění studie fosilních exemplářů, vizualizaci a řazení do různých skupin a podskupin za účelem specifických analýz. Metodiku doplňuje webové

rozhraní s taxonomickým a bibliografickým modulem vytvořené pro efektivní orientaci v literatuře a studovaných taxonech. Obě metodiky je možné aplikovat na studium jakýchkoliv skupin jak fosilních tak i recentních.

8.1 Publikace

Košťák, M., Vodrážka, R., Frank, J., Mazuch, M., Marek, J. 2010. Late Cretaceous nautilid beaks from nearshore/shallow water deposits of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic). *Acta Geologica Polonica*, 60 (3), 417–428.

Příloha 1.

Práce reviduje více jak 30 exemplářů čelistních aparátů z turonských mělkovodních sedimentů jižní části české křídové pánve. Materiál obsahuje jak horní části čelistního aparátu ryncholity tak také vzácnější spodní části conchorhynchy pocházející ze stejné facie. Svrchní části ryncholity byly zařezeny jako *Nautilorhynchus simplex* (Fritsch, 1872) a spodní části conchorhynchy jako *Conchorhynchus cretaceus* (Fritsch, 1910). Důležitá je revize taxonu *N. simplex*, který je synonymizován se čtyřmi dalšími taxony ryncholitů. Tento taxon také vykazuje vysokou míru morfologické variability, která je podpořena biometrickými daty. Materiál nebyl nalezen v *in situ* v obývací komoře loděnky, nicméně vzhledem k poměrně nízké druhové variabilitě loděnek ve spodním turonu české křídové pánve a poměrně hojnému rozšíření druhu *Eutrephoceras sublaevigatum*, byl tento čelistní aparát díky velké pravděpodobnosti přisouzen právě tomuto druhu. Práce dále diskutuje tafonomii materiálu, známky natrávení z žaludku predátorů nebo stopy po usedlých organizmech, což nasvědčuje, že mohl sloužit i jako vhodný substrát pro tyto organismy.

Frank, J. 2010. Taxonomy and palaeoecology of Cretaceous nautilids *Angulithes galea* (Fritsch in Fritsch & Schlönbach, 1872) and *Angulithes westphalicus* (Schlüter, 1872). *Bulletin of Geosciences* 85(3), 487–496.

Příloha 2.

Jedná se o revizi druhů *Angulithes galea* a *A. westphalicus* ze svrchního turonu až svrchního kampánu území Evropy. Kromě revize druhů je diskutována také revize rodu *Angulithes*. Oba druhy vykazují výraznou změnu v morfologii zejména v pozdějším stádiu

ontogeneze, která se ukazuje jako výrazné projevy dospívání a dosažení dospělosti. Kromě revize práce srovnává tyto morfologické změny s projevy dospívání u recentních loděnek a diskutuje jejich funkční morfologii. Tyto projevy jsou pak diskutovány i u dalších skupin svrchnokřídových loděnek a poukazují tak na jasnou analogii v některých znacích s recentními loděnkami.

Frank, J., Jagt, J.W.M., Hendriks, M. 2012. Een ‘vervuursteende’ inktvis uit een Maastrichtse tuin/A flinty squid from a Maastricht garden. *Natuurhistorisch Maandblad* 101(5), 101–102.

Příloha 3.

Studie se zabývá velkým exemplářem druhu *Cimomia heberti* z kolekce přírodovědného muzea v Maastrichtu. Přesto že je z exempláře zachovalá pouze obývací komora a několik fragmokonových komor, jsou na něm pozorovatelné výrazné projevy dospívání, které jsou ve studii diskutovány. Kromě aproximace posledních komor jsou na obývací komoře velmi zřetelné morfologické změny jako rozšíření laterálních stran a zaoblení ventrální stra a aperturální kontrakce v oblasti apertury. Exemplář by srovnán s četným materiálem ve sbírkách NHMM, který obsahuje velkou kolekci svrchnokřídových nautiloidů z období maastrichtu. Výsledkem srovnání je také diskuse o možném fylogenetickém příbuznosti rodů *Angulithes* a *Cimomia* a jejich pravděpodobné diferenciaci v pozdějším období svrchní křídy.

Frank, J., Wilmsen, M., Košťák, M. 2013. The endemic and morphologically remarkable nautilid genus *Deltocymatoceras* Kummel, 1956 from the Late Cretaceous of Central Europe. *Bulletin of Geosciences* 88(4), 793–812.

Příloha 4.

Jedná se revizi rodu *Deltocymatoceras* a jeho druhů *D. leiotropis* a *D. rugatum*, kteří se vyznačují pozoruhodnou morfologií v podobě silného radiálního žebrování a ventrálního kýlu. Oba druhy mají navíc velmi krátký a endemický výskyt, zejména u druhu *D. rugatum*, který se vyskytuje pouze v úzkém intervalu svrchního turonu. V rámci studie je diskutována fylogenetická afinita tohoto rodu s příkloněním k rodu *Cymatoceras*. Kromě zmíněné výrazných morfologických znaků, lze na exemplářích obou druhů pozorovat

v pozdější ontogenezi morfologické změny související se projevy dospívání a dosažení dospělosti. Ve studii je diskutována také funkční morfologie výrazných morfologických znaků a jejich role v paleoekologii této skupiny. Zajímavou diskusí je srovnání podobných projevů morfologie se svrchno-paleozoickými loděnkami a také amonitovou fanou svrchního turonu. Diskuze poukazuje na vytvoření takto odlišné morfologie v důsledku adaptace na volnou niku, která nebyla obsazena amonitovou fanou, nicméně vzhledem k poměrně krátkému (~3,5 Ma) a omezenému výskytu a nízké druhové variabilitě tohoto rodu se ukazuje tato strategie jako ne zcela účinná.

Frank, J., Sklenář, J., Ekrt, B. (in press). Late Cretaceous nautilid juveniles of *Cymatoceras reussi* and *Eutrephoceras* aff. *sublaevigatum* – scarce fossils under risk of pyrite degradation. *Acta Musei Nationalis Pragae, series B – Historia Naturalis*.

Příloha 5.

Práce v sobě slučuje dvě problematiky. Jednou z problematik je revize fosilního materiálu embryonálních a ranně juvenilních exemplářů druhů *Cymatoceras reussi* a *Eutrephoceras* aff. *sublaevigatum*. Druhou problematikou je zachování pyritizovaného materiálu a jeho případná konzervace. Revize potvrzuje validitu taxonu *C. reussi* popsáného Fričem v roce 1872 na základě jeho výrazně odlišné morfologie, která nemá jasné srovnání s ostatními zástupci loděnek ze stejného či přibližného období a přiřazuje druh pod rod *Cymatoceras* díky undulaci sutury na ventrální straně. Exemplář představuje embryonální až velmi ranou fázi ontogeneze s typickými projevy jako je retikulární struktura na povrchu, nicméně s velmi výraznou suturou zejména na ventrální části a malými početnými komorami. Tyto znaky ho výrazně odlišují od loděnek ve stejném horizontu. Jedinec představuje iniciální závity většího exempláře, který se bohužel nedochoval. Ostatní juvenilní exempláře, původně označené Fričem také jako „*Nautilus Reussi*“ byly identifikované jako *Eutrephoceras* aff. *sublaevigatum* vzhledem k velmi podobné morfologii s tímto taxonem. Vzhledem k tomu, že ze stejného horizontu nejsou zachovalé exempláře v pozdějším ontogenetickém stádiu, které by potvrdili přímou příslušnost k tomuto taxonu, je prozatím tato skupina raných juvenilů ponechána pod tímto zařazením. Práce dále detailně diskutuje geologii a hlavně stratigrafii typové lokality a ostatních lokalit odkud studovaný materiál pochází a potvrzuje příslušnost svrchního

coniaku. Vzhledem k pyritizaci materiálu a probíhající degradaci pyritu je materiál ve vysokém ohrožení. Některé exempláře již bohužel nepůjde zachránit, nicméně na většinu materiálu je možné aplikovat vhodné dostupné metody konzervace, které studie navrhuje.

A revision of *Cymatoceras* nautilid from the Cenomanian of the Bohemian Cretaceous Basin

Nepublikovaný manuskript po kladných recenzích

Příloha 6.

Tato studie se zabývá detailní revizí druhu *Cymatoceras columbinum*, kterou udává jako příklad problematiky rodu *Cymatoceras*, taxonomického významu povrchové morfologie schránky a zejména její tafonomie. Studie dále srovnává a řeší problematiku typového materiálu četných taxonů rodů *Cymatoceras* a *Eutrephoceras* a poukazuje na druhovou variabilitu a historii výzkumu v této oblasti. Diskutuje paleografii a potenciální migraci studovaného taxonu a srovnávaných druhů nejen ze svrchní křídly Evropy, ale také Indie, Madagaskaru, Severní Ameriky, Jižní Ameriky a Antarktidy.

Tato práce prošla dvěma kladnými recenzními řízeními, ale nakonec její přijetí do tisku bylo odloženo handling editorem časopisu *Acta Paleontologica Polonica*. Vzhledem k časovému odstupu bude článek upraven a aktualizován, případně rozšířen a znovu podán k publikaci.

8.2 Databáze exemplářů svrchnokřídových nautilidů

Tato databáze je výsledkem několika letého sbírání dat v evropských i mimo evropských kolekcích přírodovědných institucí. Původně byla tato data ve formě poznámek a fotografií v adresářích a složkách. Postupně jsem tyto data přepisoval do tabulek v MS Excel, ale vzhledem k množství dat, poznámek a fotografií, se stala práce nepřehledná, zejména pokud bylo potřeba určité informace efektivně a rychle vyhledávat. Proto bylo nutné vytvořit elektronickou databázi. Po analýze možností se nejvhodnějším softwarem ukázal MS Access. Vytvořil jsem strukturu s množstvím polí, které nejlépe odpovídali struktuře poznámek a dat k jednotlivým exemplářům. Díky materiálu v tabulkách pak byla data postupně do databáze importována. Kromě datových setů (obr. 26) jsem vytvořil vizualizační formulář (obr. 27) pro jednotlivé exempláře. Vzhledem k tomu, že MS Access má datový limit pro vkládání dat 2GB, bylo nutné najít jiné řešení, jak zobrazovat fotografie exemplářů přímo v databázi na k tomu určené kartě. Objem dat přesahuje v současné době **110 GB** a pro takový objem MS Access navrhuje vytvoření poměrně finančně a technicky náročné SQL databáze. Nicméně se podařilo najít lepší efektivní řešení pomocí naprogramovaného skriptu, který v databázi vytváří pro jednotlivé exempláře náhledy fotek, které jsou propojené s originálním zdrojem. Databáze sbírá informace o fotografiích v adresářích podle identifikačního čísla fotografie, které je shodné s identifikačním číslem v databázové tabulce. Díky tomuto řešení/vylepšení, je možné do databáze ukládat libovolné množství dat a stále mít i vizuální zobrazení uvnitř databáze. Toto řešení ovšem není online a je třeba mít databázi společně s adresáři jednotlivých fotografií vždy pohromadě například na externím přenosném disku, což je v současné době poměrně malá investice (cca 1 000 Kč).

V současné době databáze obsahuje materiál z **22 institucí** obsahující svrchnokřídové loděnky převážně z území Evropy. Tento set není stále zcela kompletní a je třeba ještě další data importovat, nicméně databáze už teď obsahuje přes **3 200 evidovaných položek**. Jednotlivé položky ale mohou mít pod jedním číslem soubor exemplářů, podle toho jak jsou vedené v dané kolekci, takže jejich počet se podle hrubého odhadu pohybuje okolo 4 tisíc. Z tohoto množství je **99 typových exemplářů**, další četné exempláře jsou vyobrazené v publikacích. K jednotlivým exemplářům je

připojeno přes **37 200 fotografií**. Tento set zatím ještě neobsahuje další získaná data o materiálu například z Madagaskaru, Indie, Afriky či Severní Ameriky, které budou postupně do databáze importovány.

Hlavní významem databáze je možnost vizualizace, srovnání, filtrování a seskupování jednotlivých informací. Vzhledem k tomu, že každý exemplář je nafocen z více úhlů s různými detaily, je v podstatě možné dělat taxonomické revize či předběžné závěry už na základě této databáze. Fotografie exemplářů je možné navzájem srovnávat a také aktualizovat jednotlivě či hromadně informace nejen k taxonům, ale také k lokalitám apd. Datové sety je pak možné exportovat a sdílet. Při výzkumu lze tak ušetřit nákladné cestovní výdeje a naopak zefektivnit každou návštěvu kolekcí její dokumentací. Četné přírodovědné instituce mají nebo si budují své vlastní databáze, které ale většinu fungují pro interní účely a jsou až na výjimky či limitovaný set k nahlédnutí pro veřejnost uzavřené. Proto vytvoření své vlastní databáze, kterou chci v budoucnu sdílet s komunitou podílející se na výzkumu této skupiny, shledávám, jako nejlepším a nejefektivnějším řešením, které několikanásobně zúročí veškeré úsilí a hlavně čas vynaložený na její vytvoření.

Tento nástroj, který je finančně dostupný v podstatě pro každého, stačí si pouze pořídit sadu MS Office s MS Access, může být velice efektivní nejen pro práci s daty svrchnokřídových loďenek, ale v podstatě s jakýmkoliv materiálem.

Databáze je poskytnuta oponentům této práce na malých externích discích a bude uložena pro studijní účely na Ústavu geologie a paleontologie, Přírodovědné fakulty UK. Databázi budu průběžně aktualizovat s pokračujícím výzkumem.

Následné dva obrázky 26 a 27 jsou ukázky datového listu z databáze a formulářového zobrazení pro konkrétní exemplář s náhledovými fotografiemi a detailními informacemi.

ID	Collection	Number	no Not-?	Label name	Revised name	References	Locality	Country	Lithology/Lo
10	Museum für Naturkunde	MB.C.2778	Figured	Nautilus mermeti	Pseudococeras mermeti or Pseudococeras fittoni (Sharp figured 1914	figured 1914	Westl. Gebel om el Tannassib	Egypt	
11	Museum für Naturkunde	MB.C.2577	Figured	Nautilus mermeti var. munieri (Choffat)	Pseudococeras mermeti or Pseudococeras fittoni (Sharp figured 1914	figured 1914	Westl. Gebel om el Tannassib	Egypt	
25	Museum für Naturkunde	MB.C.13854	Figured	Nautilus expansus	Eutrephoceras expansum (Sowerby, 1824)		St. Catherine b. Rouen	France	
35	Museum für Naturkunde	MB.C.13838	Figured -	Nautilus deslongchampsianus	Cymatoceras ?deslongchampsianum (d'Orbigny, 1840)	Figured 1895	St. Catherine b. Rouen	France	
37	Museum für Naturkunde	MB.C.13840	Figured -	Nautilus deslongchampsianus	Cymatoceras ?deslongchampsianum (d'Orbigny, 1840)	Figured 1895	St. Catherine b. Rouen	France	
52	Museum für Naturkunde	MB.C.13879	Figured	Nautilus cf. sublaevigatus	Eutrephoceras sp.		Recklinghausen, Zeche Blumentha	Germany	
69	Museum für Naturkunde	MB.C.13919	Schlüter!!	Nautilus westfalicus	Eutrephoceras sp.		Steinholz b. Quedlinburg	Germany	
79	Museum für Naturkunde	MB.C.13831	Figured	Nautilus deslongchampsianus	Cymatoceras ?deslongchampsianum (d'Orbigny, 1840)		Langenberg b. Westerhausen	Germany	
80	Museum für Naturkunde	MB.C.13832	Figured	Nautilus deslongchampsianus	Eutrephoceras expansum (Sowerby, 1824)		Langenberg Harz	Germany	
541	Goldfußmuseum bonn	K 449a	new occu	Nautilus sublaevigatus - Eutrephoceras	Cymatoceras elegans		Pläner, Weissen Bergen, Prague	Czech Republic	
557	Goldfußmuseum bonn	GM-42_96	Holotype	Deltocymatoceras leiotropis	Deltocymatoceras leiotropis	Original holotype	Essen	Germany	
558	Goldfußmuseum bonn	GM-43_92	Syntype	Nautilus cenomanensis	Cymatoceras cenomanense	Original holotype	Bochum	Germany	Essen Grünst
559	Goldfußmuseum bonn	GM-44	Syntype	Nautilus cenomanensis	Cymatoceras cenomanense	Original Schlütt		Germany	Essen Grünst
560	Goldfußmuseum bonn	GM-45_99	Holotype	Nautilus loricatus	Cymatoceras loricatus	Original holotype	Mucronaten-Kreide, Haldem near	Germany	Senonian
561	Goldfußmuseum bonn	GM-46_98a	Holotype	Nautilus darupensis	Eutrephoceras darupense	Original holotype	Darup	Germany	Mucronaten-
562	Goldfußmuseum bonn	GM-47_98b	Syntype	Nautilus darupensis	Eutrephoceras darupense	Original holotype	Osnabrück	Germany	Mucronaten-
563	Goldfußmuseum bonn	GM-48_97	Holotype	Nautilus westphalicus	Angulithes westphalicus	Original holotype	Dülmen	Germany	Scaphites bir
564	Goldfußmuseum bonn	GM-49_94	Holotype	Nautilus tourtia	Cymatoceras tourtia	Original holotype	Essen	Germany	Tourtia
566	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	A25537	Syntype	Nautilus albensis (d'Orbigny, 1850)	Cymatoceras albense (d'Orbigny, 1850)	d'Orbigny, 1850	Novion-Porcien, Ardennes	France	
567	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	A25538	Syntype	Nautilus albensis (d'Orbigny, 1850)	Cymatoceras albense (d'Orbigny, 1850)	d'Orbigny, 1850	Escragnolles (Clar), Alpes-Maritim	France	
568	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	B46114	Figuré	Pseudococeras archiacianum (d'Orbigny, 1840)	Pseudococeras	Fisher and Gau	Rouen, Siene-Maritime	France	
569	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	R04292	Figuré	Pseudococeras archiacianum (d'Orbigny, 1840)	Pseudococeras	Fisher and Gau	Rouen, Siene-Maritime	France	
570	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	A25868	Syntype	Pseudococeras archiacianum (d'Orbigny, 1840)	Pseudococeras	d'Orbigny, 1840	Rouen, Siene-Maritime	France	
571	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	A25536	Syntype	Nautilus astierianus (d'Orbigny, 1850)	?Eutrephoceras	d'Orbigny, 1850	Escragnolles (Clar), Alpes-Maritim	France	
572	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	R04262	Figuré, Pa	Cymatoceras atlas (Whiteaves, 1876)	Cymatoceras columbinum (Fritsch, 1872)	Fisher and Gau	Rouen, Siene-Maritime	France	
573	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	R04251	Lectotype	Nautilus bouchardianus (d'Orbigny, 1840)	Eutrephoceras bouchardianum (d'Orbigny, 1840)	d'Orbigny, 1840	Wissant, Pas-de-Calais	France	
574	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	R04252	Figuré	Eutrephoceras bouchardianum (d'Orbigny, 1840)	Eutrephoceras bouchardianum (d'Orbigny, 1840)	Fisher and Gau	Dienville, Aube	France	
575	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	A25542	Paralecto!	Nautilus bouchardianus (d'Orbigny, 1840)	Eutrephoceras bouchardianum (d'Orbigny, 1840)	d'Orbigny, 1840	Wissant, Pas-de-Calais	France	
576	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	R6295	Figuré	Cimomia?	Cimomia?	Miller, 1950?	Popenguine	Senegal	
577	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	R04253	Lectotype	Nautilus clementinus (d'Orbigny, 1840)	Eutrephoceras clementinum (d'Orbigny, 1840)	d'Orbigny, 1840	Géraudot (Gasty), Aube	France	
578	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	A25535	Paralecto!	Nautilus clementinus (d'Orbigny, 1840)	Eutrephoceras clementinum (d'Orbigny, 1840)	d'Orbigny, 1840	Géraudot (Gasty), Aube	France	
579	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	R04254	Figuré	Eutrephoceras clementinum (d'Orbigny, 1840)	Eutrephoceras clementinum (d'Orbigny, 1840)	Fisher and Gau	Boulogne-sur-mer, Pas-de-Calaise	France	
580	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	A27466	Figuré	Nautilus (Hercoglossa) danicus (Schlotheim, 1820)	Hercoglossa danica (Schlotheim, 1820)	Basse, 1931	Andrafiavelo	Madagascar	
581	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	B46142	Lectotype	Nautilus deslongchampsianus (d'Orbigny, 1840)	Cymatoceras deslongchampsianum (d'Orbigny, 1840)	d'Orbigny, 1840	Rouen (Ste-Catherine), Siene-Mar	France	
582	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	B46143	Paralecto!	Nautilus deslongchampsianus (d'Orbigny, 1840)	Cymatoceras deslongchampsianum (d'Orbigny, 1840)	d'Orbigny, 1840	Rouen (Ste-Catherine), Siene-Mar	France	
583	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	J09247	Figuré	Nautilus elegans (Sowerby, 1816)	Cymatoceras sp.	Boule, Lemoine	Ambodimanara	Madagascar	
584	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	B16164	Syntype	Nautilus fleuriausianus (d'Orbigny, 1840)	Angulithes fleuriausianum (d'Orbigny, 1840)	d'Orbigny, 1840	Rouen (Ste-Catherine), Siene-Mar	France	
585	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	A27116	Figuré	Nautilus cf. fleuriausianus (d'Orbigny, 1840)	Angulithes sp.?	Boule, Lemoine	Mont Raynaud	Madagascar	
586	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	R04260	Syntype	Nautilus largilliertianus (d'Orbigny, 1840)	Pseudococeras largilliertianum (d'Orbigny, 1840)	d'Orbigny, 1840	Rouen (Ste-Catherine), Siene-Mar	France	
587	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	R04249	Lectotype	Nautilus neocomiensis (d'Orbigny, 1840)	Cymatoceras neocomiense (d'Orbigny, 1840)	d'Orbigny, 1840	Escragnolles (St-Martin), Alpes-Mi	France	
588	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	A25541	Paralecto!	Nautilus neocomiensis (d'Orbigny, 1840)	Cymatoceras neocomiense (d'Orbigny, 1840)	d'Orbigny, 1850	Escragnolles (St-Martin), Alpes-Mi	France	
589	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	A25540	Paralecto!	Nautilus neocomiensis (d'Orbigny, 1840)	Cymatoceras neocomiense (d'Orbigny, 1840)	d'Orbigny, 1840	Escragnolles (St-Martin), Alpes-Mi	France	
590	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	R04250	Paralecto!	Nautilus neocomiensis (d'Orbigny, 1840)	Cymatoceras neocomiense (d'Orbigny, 1840)	d'Orbigny, 1840	Escragnolles (St-Martin), Alpes-Mi	France	
591	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	R04248	Paralecto!	Nautilus pseudoelegans (d'Orbigny, 1840)	?Cymatoceras pseudoelegans (d'Orbigny, 1840)	d'Orbigny, 1840	Fouventoy, Yonne	France	
592	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	B16165	Syntype o	Nautilus radiatus (Sowerby, 1823)	Cymatoceras subradiatus (d'Orbigny, 1850)	d'Orbigny, 1840	Rouen, Siene-Maritime	France	
593	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	R04264	Syntype	Nautilus requienianus (d'Orbigny, 1840)	Cymatoceras requienianum (d'Orbigny, 1840)	d'Orbigny, 1840	Escragnolles (St-Martin), Alpes-Mi	France	
594	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	R04257	Lectotype	Nautilus sublaevigatus (d'Orbigny, 1850)	Eutrephoceras sublaevigatum (d'Orbigny, 1850)	d'Orbigny, 1850	Martrou, Charente-Maritime	France	
595	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	R04258	Paralecto!	Nautilus sublaevigatus (d'Orbigny, 1850)	Eutrephoceras sublaevigatum (d'Orbigny, 1850)	d'Orbigny, 1850	Martrou, Charente-Maritime	France	
596	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	R04259	Paralecto!	Nautilus sublaevigatus (d'Orbigny, 1850)	Eutrephoceras sublaevigatum (d'Orbigny, 1850)	d'Orbigny, 1850	Montrichard, Loir-et-Cher	France	
597	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	R04265	Figuré	Nautilus triangularis (Montfort, 1802)	Angulithes triangularis (Montfort, 1802)	d'Orbigny, 1840	Fouras, Charente-Maritime	France	

CNL - Access

SOUBOR DOMŮ VYTVOŘENÍ EXTERNÍ DATA DATABÁZOVÉ NÁSTROJE

Zobrazení Vložit Vymout Kopírovat Kopírovat formát

Filtr Vrstupně Sestupně Odebrat řazení Přepnout filtr

Aktualizovat vše Nové Uložit Odstranit Další

Nahradit Přejít na Vybrat

Zobrazit celý formulář Přepnout okna

Formátování textu

Cretaceous Nautilids Database

Aktualizovat seznam příloh

ID: 561 Number: GM-46_98a Special: Holotype

Label name: Nautilus darupensis Collection: Goldfußmuseum bonn

Revised name: Eutrephoceras darupense Updated: [redacted]

References: Original holotype Schlüter 1876. S. 176. Taf. 49. Fig. 4


Locality: Darup Country: Germany

Lithology/Local stratigraphy: Mucronaten-Kreide, Darup Stage: Lower Upper Campanian Series: U. Cretaceous

Description/notes: Slight lateral deformation with prominent suture lines and position of siphuncle.

10

- GM-46_98a (1).JPG
- GM-46_98a (10).JPG
- GM-46_98a (2).JPG
- GM-46_98a (3).JPG
- GM-46_98a (4).JPG
- GM-46_98a (5).JPG
- GM-46_98a (6).JPG
- GM-46_98a (7).JPG
- GM-46_98a (8).JPG
- GM-46_98a (9).JPG



ID	Collection	Number	no Not	Label name	Revised name
541	Goldfußmuseum bonn	K 449a	new occu	Nautilus sublaevigatus - Eutrephoceras	Cymatoceras elegans
557	Goldfußmuseum bonn	GM-42_96	Holotype	Deltocymatoceras leiotropis	Deltocymatoceras leiotropis
558	Goldfußmuseum bonn	GM-43_92	Syntype	Nautilus cenomanensis	Cymatoceras cenomanense
559	Goldfußmuseum bonn	GM-44	Syntype	Nautilus cenomanensis	Cymatoceras cenomanense
560	Goldfußmuseum bonn	GM-45_99	Holotype	Nautilus loricatus	Cymatoceras loricatus
561	Goldfußmuseum bonn	GM-46_98a	Holotype	Nautilus darupensis	Eutrephoceras darupense
562	Goldfußmuseum bonn	GM-47_98b	Syntype	Nautilus darupensis	Eutrephoceras darupense
563	Goldfußmuseum bonn	GM-48_97	Holotype	Nautilus westphalicus	Angulithes westphalicus
564	Goldfußmuseum bonn	GM-49_94	Holotype	Nautilus tourtiaie	Cymatoceras tourtiaie
566	Museum National d'Histoire Naturelle Paris	A25537	Syntype	Nautilus albensis (d'Orbigny, 1850)	Cymatoceras albense (d'Orbigny, 1850)

Záznam: 14 15 z 99 Filtrováno Vy

8.3 *Webová stránka www.nautiloidea.cz*

Za účelem zefektivnění práce zejména s literaturou a informacemi o studovaných taxonech při jejich výzkumu jsem vytvořil webovou stránku www.nautiloidea.cz na platformě Scratchpads www.scratchpads.eu. Platforma je zpravovaná Natural History Museum v Londýně a vznikla za přispění EU projektu Vibrat a po jeho skončení je zcela soběstačná. Její účel je právě vytvořit prostor pro jednotlivce či skupiny vědců, kde mohou sdílet, zpravovat a publikovat svoje data. Prostředí může fungovat čistě privátně či otevřeně pro veřejnost. Nastavení záleží na uživateli a k vytvoření webu není potřeba speciálních IT dovedností. Důležitou vlastností webu je že obsahuje dva stěžejní nástroje a to nástroj pro taxonomii a bibliografii. Veškeré informace které na web zadáte, se dají propojit a různě kombinovat. Například když si vytvořím seznam taxonů a zároveň seznam literatury, můžu je nativně propojovat a filtrovat. Například když zadám publikaci, můžu k základním informacím také přidělit taxony, o kterých pojednává nebo klíčová slova k tématům a problematice, kterými se práce zabývá. Při vytvoření takové virtuální knihovny s například víc jak sto tituly, což není nikterak složité, můžu pak díky kombinaci inteligentních filtrů vždy dostat v několika sekundách tu nevhodnější literaturu a pokud jí mám v digitální podobě, tak si jí rovnou stáhnout z webu, kdekoliv jsem online. Nahrané přílohy mohou být samozřejmě neveřejné, aby nedošlo k porušení autorských práv, či sdílené v uzavřené komunitě. Data samozřejmě mohou být průběžně přidávána a tato digitální knihovna tak efektivně rozšiřována. Dalších z modulů je například komunitní fórum. Já jako majitel webové stránky můžu vytvořit účet komukoliv a nadefinovat mu jeho práva na webu, tak aby nemohl nic smazat či měnit, ale přispívat svými příspěvky k taxonům či literaturou. Vzniká tak velmi efektivní prostředí pro spolupráci a výměnu informací i pro přípravu například publikací či diskusi problematiky například spojenou s taxonomií. Toto je jedním ze záměrů vytvořené webové stránky, kterou chci společně s obsaženými informacemi sdílet mezi komunitou zabývající se problematikou křídových loděnek, ale zároveň touto stránkou poukázat na efektivní nástroj, který si zdarma může vytvořit každý sám.

8.4 Konference a prezentované výsledky

Výběr konferencí, na kterých byly prezentovány dílčí výsledky této studie:

- Frank, J. & Košťák, M. 2004. *Eutrephoceras columbinus* (Fritsch) – A poorly known nautilid from Upper Cretaceous of the Bohemian Cretaceous Basin. VI. *International Cephalopod Symposium – Present and Past (Fayetteville, USA)*. Abstracts Volume: 41-42.
- Frank, J. 2007. Upper Cretaceous Nautiloids of Epicontinental Seas in Central Europe – Bohemian Cretaceous Basin. *Seventh International Symposium Cephalopods – Present and Past, Sapporo, Japan*. Abstracts Volume: 112-113.
- Frank, J. 2008. Problematic determination of ribbed cretaceous nautiloids, for example *Eutrephoceras columbinum* (Fritsch, 1872) vs. *Cymatoceras atlas* (Whiteaves, 1876), 9th Paleontological Conference Warszawa, 10-11 October 2008. Abstracts Volume: 25-26.
- Frank, J. 2009. The palaeogeographic distribution of the European Upper Cretaceous Nautiloidea (Cephalopoda) – preliminary report. 8th International Symposium on the Cretaceous System, Plymouth, UK. Abstracts Volume: 91-92.
- Frank, J. 2010. The evidence of the maturity of genus *Angulithes* Montfort, 1812 (Nautiloidea, Cephalopoda). *8th International Symposium of Cephalopods – Present and Past, Dijon, France*. Abstracts Volume: 40.
- Frank, J., Košťák, M., Čech, S. 2011. Nové nálezy cenomanských hlavonožců a inoceramů z lokality Pecínov (Česká křídová pánev). *12. Česko-Polsko-Slovenská paleontologická konference, Bratislava*. Sborník abstraktů: 39.

Odeslané (abstrakty jsou v příloze):

- Frank, J. (přijátá přednáška). An advanced workflow for taxonomic research: case study on Cretaceous Nautilids. *Cephalopods – Present and Past 9 & International Coleoid Symposium, Zürich 2014*.
- Goolaerts, S., Frank, J. (přijátá přednáška). *Epicymatoceras*: an exotic evolute nautilid from the European latest Cretaceous that does it all different. *Cephalopods – Present and Past 9 & International Coleoid Symposium, Zürich 2014*.

9 Seznam literatury

- Alth, A. 1850 (1848). Geognostisch-palaeontologische Beschreibung der nächsten Umgebung von Lamberg. *Naturwissenschaftliche Abhandlungen. Haidinger* 3(2), 172-248.
- Arnold, J.M., Landman, N.H., Mutvei, H. 1987. Development of the embryonic shell of *Nautilus*. In: Saunders, W.B., Landman, N.H. (eds.) *Nautilus: The Biology and Paleobiology of a Living Fossil*. Plenum Publishing Corporation, New York. 373–400.
- Binkhorst, J.T. 1861. Monographie des gastropodes et des cephalopodes de la Craie Superieure du Limbourg. Vi + 83 pp. (gastropodes) + 44 pp. (cephalopodes), 17 pls (1-5, 5a, 5a1, 5a2, 5a3, 6, 5b, 5c, 5d, 7, 8, 8a, 9). *Muquardt*, Brussels; *Muller Pres*, Maastricht.
- Blainville, H.M.D. de 1825. *Manuel de malacologie et de conchyliologie*. 664 pp. Levrault, Paris.
- Blandford, H. F. 1861. The fossil Cephalopoda of the Cretaceous rocks of southern India (Belemnitidae-Nautilidae). *Memoirs of the Geological Survey of India (Palaeontologia Indica)*, 1 (1), 1–40.
- Blandford, H.F., Stoliczka, F. 1866. The fossil Cephalopoda of the Cretaceous rocks of southern India: Belemnitidae-Nautilidae by H. F. Blandford, Ammonitidae, with revision of the Nautilidae by F. Stoliczka. *Memoirs of the Geological Survey of India (Palaeontologia Indica)*, 1(1), 41–126.
- Cichowolski, M. 2003. The nautiloid genus *Cymatoceras* from the Cretaceous of the Neuquén and Austral basins, Argentina. *Cretaceous Research* 24, 375–390.
- Collins, D., Ward, P.D. 1987. Adolescent growth and maturity in *Nautilus*. In: Saunders, W.B., Landman, N.H. (eds.) *Nautilus: The biology and Paleobiology of a Living Fossil*. Plenum Publishing Corporation, New York, 421–432.
- Conrad, T. A. 1866. Check list of the invertebrate fossils of North America: Eocene and Oligocene. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 7, 1-41.

- Dzik, J. 1984. Phylogeny of the Nautiloidea. *Palaeontologia Polonica* 45, 3-203.
- Favre, E. 1869. *Description des mollusques fossiles de la Craie des Environs de Lemberg en Galicie*, 187 pp. Genève et Bale.
- Flower, R. H., Kummel, B. 1950. A Classification of the Nautiloidea. *Journal of Paleontology* 24(5), 604-616.
- Foord, A.H. 1891. *Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History), part 2, containing the remainder of the suborder Nautiloidea, consisting of the families Lituitidae, Trochoceratidae, and Nautilidae with a supplement*. 407 pp. London.
- Foord, A.H., Crick, G.C. 1890. A revision of the group of *Nautilus elegans*, J. Sowerby. *Geological Magazine, n. s.* 7(3), 542–552.
- Forbes, E. 1846. Descriptions of Secondary Fossil Shells from South America. Appendix. In: Darwin, C. R., *Geological Observations on South America*, 265-268.
- Frank, J. 2008. Problematic determination of ribbed cretaceous nautiloids, for example *Eutrephoceras columbinum* (Fritsch, 1872) vs. *Cymatoceras atlas* (Whiteaves, 1876), *9th Paleontological Conference Warszawa, 10-11 October 2008*. Abstracts Volume: 25-26.
- Frank, J. 2006. *Nautiloidea české křídové pánve*. Diplomová práce, MS, Univerzita Karlova, Praha, 95pp.
- Frank, J. 2010. Taxonomy and palaeoecology of Cretaceous nautilids *Angulithes galea* (Fritsch in Fritsch & Schlönbach, 1872) and *Angulithes westphalicus* (Schlüter, 1872). *Bulletin of Geosciences* 85(3), 487–496
- Frank, J., Jagt, J.W.M., Hendriks, M. 2012. Een ‘vervuursteende’ inktvis uit een Maastrichtse tuin/A flinty squid from a Maastricht garden. *Natuurhistorisch Maandblad* 101(5), 101–102.
- Frank, J., Wilmsen, M., Košťák, M. 2013. The endemic and morphologically remarkable nautilid genus *Deltocymatoceras* Kummel, 1956 from the Late Cretaceous of Central Europe. *Bulletin of Geosciences* 88(4), 793–812.

- Frank, J., Sklenář, J., Ekrt, B. (in press). Late Cretaceous nautilid juveniles of *Cymatoceras reussi* and *Eutrephoceras* aff. *sublaevigatum* – scarce fossils under risk of pyrite degradation. *Acta Musei Nationalis Pragae, series B – Historia Naturalis*.
- Fritsch, A., Schlönbach, U. 1872. *Cephalopoden der böhmischen Kreideformation*. 52 pp. Publikováno autorem, Praha.
- Galeotti, M.H. 1837. Mémoire sur la constitution géognostique de la province de Brabant, en réponse à la question suivante: décrire la constitution géologique de la province de Brabant, déterminer avec soin les espèces minérales et les fossiles que les divers terrains renferment et indiquer la synonymie des auteurs qui en déjà rtaité. *Mémoires couronnés par l'Académie Royale des Sciences et Belles Lettres de Bruxelles*, 12, 1-192.
- Gąsiorowski, s.M. 1973a. Les rhyncholites. *Géobios*, 6, 127–162.
- Gąsiorowski, s.M. 1973b. Les rhyncholites. *Géobios*, 6, 163–197.
- Geinitz, H.B. 1843. *Die Versteinerungen von Kieslingswalde und Nachtrag zur Charakteristik des Sächsisch-böhmischen Kreidegebirges*. Dresden und Leipzig, 1–23.
- Hardenbol, J., Thierry, J. Farley, M.B., Jaquin, T., De Graciansky, P.C., Vail, P.R. 1998. Mesozoic and Cenozoic sequence chronostratigraphic framework of European basins. V: De Graciansky, P.C., Hardenbol, J., Jacquin, T., Vail, P.R. (eds.). *Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins*. SEPM, Special Publications, 60.
- Hyatt, A. 1883–1884. Genera of fossil cephalopods. *Proceedings of the Boston Society of Natural History* 22, 253–338.
- Hyatt, A. 1894. Phylogeny of an acquired characteristic. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 32, 349–647.
- Chirat, R. 2001. Anomalies of embryonic shell growth in post-Triassic Nautilida. *Paleobiology*, 27, 485–499.

- Chirat, R., Rioult, M. 1998. Occurrence of early post-hatching Jurassic Nautilida in Normandy, France: palaeobiologic, palaeoecologic and palaeobiogeographic implications. *Lethaia* 31, 137–148.
- Chirat, R., Boletzky, S.v. 2003. Morphogenetic significance of the conchal furrow in nautiloids: evidence from early embryonic shell development of Jurassic Nautilida. *Lethaia*, 36, 161-170.
- Chirat, R., Bucher, H. 2006. Shell microstructure and morphogenesis of the ornamentation in *Cymatoceras* Hyatt, 1883, Cretaceous Nautilida. Systematic implications. *Lethaia* 39, 57–64.
- Kabamba, M. 1983. *Les nautilus du Crétacé supérieur de Madagascar; contribution à l'étude de l'évolution des Nautiloïdes du Crétacé; systématique, phylogénie, biostratigraphie, paléocologie, évolution*. 148 pp. PhD thesis, University of Dijon, Dijon.
- Kennedy, W.J., Chahida, M.R., Djafarian, M.A. 1979. Cenomanian Cephalopods from the Glauconitic Limestone southeast of Esfahan, Iran. *Acta Palaeontologica Polonica*, 24, 3-50.
- Keupp, H. 2012. Atlas zur Paläopathologie der Cephalopoden. *Berliner Paläobiologische Abhandlungen Band 12*, 390pp. Berlin.
- Kilian, W., Reboul, P. 1915. Contribution à l'étude des faunes paléocretacées du sud-est de la France. *Mémoires pour servir à l'explication de la carte géologique détaillée de la France*, 1—296.
- Klug, C. 2001. Functional morphology and taphonomy of nautiloid beaks from the Middle triassic of southern Germany. *Acta Palaeontologica Polonica* 46, 43–68.
- Kner, R. 1850. Versteinerungen des Kreidemergels von Lemberg und seiner Umgebung. *Naturwissenschaftliche Abhandlungen. Haidinger* 3(2), 1—42.
- Košťák, M., Vodrážka, R., Frank, J., Mazuch, M., Marek, J. 2010. Late Cretaceous nautilid beaks from nearshore/shallow water deposits of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic). *Acta Geologica Polonica*, 60 (3), 417–428.

- Kummel, B. 1956. Post-Triassic Nautiloid genera. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College in Cambridge* 114, 319–494.
- Kummel, B. 1964. Nautiloidea–Nautilida. In: Moore, R.C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K, Mollusca 3*, K383–K457. *Geological Society and University of Kansas Press*; Kansas.
- Landman, N.H. 1988. Early Ontogeny of Mesozoic Ammonites and Nautilids. In: Wiedmann, J., Kullmann, J. (eds.) *Cephalopods, Present and Past, O. H. Schindewolf-Symposium, Tübingen, 1985 (2nd International Cephalopod Symposium)*, 215–228.
- Laptikhovsky, V.L., Rogov, M.A., Nikolaeva, S.E., Arkhipkin, A.I. 2013. Environmental impact on ectococheate cephalopod reproductive strategies and the evolutionary significance of cephalopod egg size. *Bulletin of Geosciences* 88(1), 83–93
- Larson, R.L. 1991. Geological consequences of superplumes. *Geology*, 19, 963–966.
- Leymerie, M. 1851. Mémoire sur un nouveau type Pyrénéen parallèle à la Craie proprement dite. *Mémoires de la Société géologique de France* 2(4), 177–202.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Vol. 1, 1–824. Laurentii Salvii, Holmiae.
- Mapes, R.H., Evans, T.S. 1995. The color pattern on a Cretaceous Nautiloid from South Dakota. *Journal of Paleontology* 69, 785–786.
- Matsumoto, T., Takahashi, T. 1982. A New Nautiloid Species from the Cretaceous of Hokkaido. *Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, Series B*, 58, 295–298.
- Matsumoto, T., Muramoto, K. 1983. Cretaceous nautiloids from Hokkaido–II, Part 2. Three nautiloid species from the Santonian and Campanian of Hokkaido. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, n.s.* 130, 85–95.

- Matsumoto, T., Miyauchi, T., Kanie, Y., Miyata, Y., Ueda, Y. 1984. Cretaceous nautiloids from Hokkaido V, Part 5-7. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series 134*, 335-346.
- Miller A.K. 1951. Tertiary nautiloids of west-coastal Africa. *Annales du Musée du Congo Belge 8 (8)*, 1-88.
- Montfort, D. 1808. *Conchyliologie systématique et classification méthodique des coquilles; offrant leurs figures, leur arrangement générique, leurs descriptions caractéristiques, leur noms; ainsi que leur synonymie en plusieurs langues. Conchyliologie systématique. Tome première*. 409 pp. F. Schoell, Paris.
- Moore, R.C. (ed.) 1964. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K, Mollusca 3*, 519pp. Geological Society and University of Kansas Press; Kansas.
- Morton, S.G. 1834. *Synopsis of the organic remains of the Cretaceous group of the United States*. 88pp. Philadelphia.
- Müller, G., Wolleman, A. 1906. Molluskenfauna des Untersenon von Braunschweig und Ilse. 2. Cephalopoden. *Anhandlungen der Königlich preussischen geologischen landesanstalt*, 25(47), 1–30.
- d'Orbigny, A. 1840–1842. *Paléontologie Française. Terrain Crétacé I, Céphalopodes*. 662 pp. Masson, Paris.
- d'Orbigny, A. 1850. *Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés. II*. 427 pp. Masson, Paris.
- Potonie, R., 1925: Über die Fauna norddeutscher Obersenongeschiebe insbesondere des Cerithiumkalks. *Jahrbuch der Geologischen Landesanstalt Berlin*, 45, 610-624.
- Redtenbacher, A. 1873. Die Cephalopodenfauna der Gosauschichten in der nordöstlichen Alpen. *Abhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt 5(5)*, 91-140.
- Reyment, R.A. 2008. A Review of the Post-mortem Dispersal of Cephalopod Shells. *Palaeontologia Electronica 11 (3)*, 12A, 1-13. (http://palaeo-electronica.org/2008_3/148/index.html)

- Ride, W.D.L., Cogger, H.G., Dupuis, C., Kraus, O., Minelli, A., Thompson F.C., Tubbs, P.K. 1999. *International Code of Zoological Nomenclature, Fourth Edition*.
- Saunders, W.B., Landman, N.H. (eds.) 1987. *Nautilus: The Biology and Paleobiology of a Living Fossil*. Plenum Publishing Corporation, New York.
- Saunders, W.B., Spinosa, C., Teichert, C., Banks, R.C. 1978. The jaw apparatus of recent *Nautilus* and its palaeontological implications. *Palaeontology* 21, 129–141.
- Sharpe, D. 1853-1909. Description of the fossil remains of Mollusca found in the Chalk of England. Cephalopoda. *Palaeontographical Society (London) Monographs*, 68pp. (1853, p. 1-26; 1854, p. 27-36; 1855, p. 37-68; 1909: titulní strana a index). London.
- Shimansky, V.N. 1975. Cretaceous nautiloids. *Trudy Paleontologicheskogo instituta Akademii nauk SSSR* 150, 1–208. (in Russian)
- Schlüter, C. 1871–1876. Cephalopoden der Oberen Deutschen Kreide. *Palaeontographica*. 263 pp. Theodor Fischer, Bonn.
- Sinzow, L.T., 1913. Beiträge zur Kenntnis der unteren Kreideablagerungen des Nord-Kaukasus. *Trav. Mus. géol. Pierre le Grand*, 7, 93-117.
- Sowerby, J. 1812-1816. *The Mineral Conchology of Great Britain; or Coloured Figures and Descriptions of those Remains of Testaceous Animals or Shells which have been Preserved at Various Times and Depths in the Earth* 2. 234 pp. London.
- Sowerby, J. De C. 1824. No. LXXXII of the mineral conchology of Great Britain; or colored figures and descriptions of those remains of testaceous animals or shells, which have been preserved at various times and depths in the Earth. *The Mineral Conchology of Great Britain* 5, 115–130.
- Spath, L.F. 1927. Revision of the Jurassic cephalopod fauna of Kachh (Cutch). *Memoir of the Geological Survey of India, Paleontologica Indica, New Series* 9(1), 1–71.
- Stenzel, H.B. 1964. Living *Nautilus*. In: Moore, R.C. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K, Mollusca* 3, K59-K93. *Geological Society and University of Kansas Press*; Kansas.

- Strombeck, A. 1863. Über die Kreide am Zeltberg bei Lüneburg. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 15, 97-187.
- Sunberg, F. A. 1984. Two Cretaceous nautiloids from Baja California, Mexico and Southern California. *Southern California Academy of Sciences, Bulletin* 83, 43-52.
- Teichert, K. 1964. Morphology of hard parts. In: Moore, R.C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K, Mollusca 3*, K13-K53. *Geological Society and University of Kansas Press*; Kansas.
- Teichert, C., Matsumoto, T. 1987. The Ancestry of the genus *Nautilus*. In: Saunders, W.B., Landman, N.H. (eds.) *Nautilus: The biology and Paleobiology of a Living Fossil*. Plenum Publishing Corporation, New York, 25-32.
- Teichert, C., Moore, R.C., Nodine-zeller, D.E. 1964. Rhyncholites. In: Moore, R.C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K, Mollusca 3*, K467-K484. *Geological Society and University of Kansas Press*; Kansas.
- Tintant, H., Kabamba, M. 1985. The role of the environment in the Nautilaceae. In: Bayer, U., Seilacher, A. (eds) *Sedimentary and evolutionary cycles. Lecture Notes in Earth Sciences* 1. 58–66.
- Voight, S., Wagreich, M. (co-ordinators) 2008. Cretaceous. In: McCann, T. (ed.) *The geology of Central Europe. Volume 2: Mesozoic and Cenozoic*. Geological Society, London, 923-998.
- Wani, R. 2007. How to recognize *in situ* fossil cephalopods: Evidence from experiments with modern *Nautilus*. *Lethaia* 40, 305–311.
- Wani, R., Ayyasami, K. 2009. Ontogenetic change and intra-specific variation of shell morphology in the Cretaceous Nautiloid (Cephalopoda, Mollusca) *Eutrephoceras clementinum* (D'Orbigny, 1840) from the Ariyalur area, southern India. *Journal of Paleontology* 83(3), 365–378.
- Wani, R., Ikeda, H. 2006. Planispiral cephalopod shells as a sensitive indicator of modern and ancient bottom currents: new data from flow experiments with modern *Nautilus pompilius*. *Palaios* 21, 289-297.

- Wani, R., Kase, T., Shigeta, Y., Ocampo, R. DE. 2005. New look at ammonoid taphonomy, based on field experiments with modern chambered nautilus. *Geology* 33, 849–852.
- Wani, R., Kurihara, K., Ayyasami, K. 2011. The large hatchling size in Cretaceous nautiloids persists across the end-Cretaceous mass extinction: new data on Hercoglossidae hatchlings. *Cretaceous Research* 32, 618–622.
- Ward, P.D. 1980. Comparative shell shape distributions in Jurassic-Cretaceous ammonites and Jurassic-Tertiary nautiloids. *Paleobiology* 6, 32–43.
- Ward, P.D. 1985. Periodicity of chamber formation in chambered cephalopods: Evidence from *Nautilus macromphalus* and *Nautilus pompilius*, *Paleobiology* 11, 438–450.
- Ward, P.D., Saunders, W.B. 1997. *Allonautilus*: A new genus of living nautiloid cephalopod and its bearing on phylogeny of the Nautilida. *Journal of Paleontology* 71, 1054–1064.
- Westermann, G.E.G. 1973. Strength of concave septa and depth limits of fossil cephalopods. *Lethaia* 6, 383–403.
- Whiteaves, J. F. 1876. On some invertebrates from the coal-bearing rocks of the Queen Charlotte Islands collected by Mr. James Richardson in 1872: *Geological Survey of Canada. Mesozoic fossils* 1(1), 1–92.
- Wiedmann, J. 1960. Zur Systematik jungmesozoischer Nautiliden. *Palaeontographica, Abteilung A* 115, 144–206.
- Wiedmann, J, Schneider, H.L. 1979. Cephalopoden und Alter der Cenoman-Transgression von Mühlheim-Broich, SW-Westfalen. In: Wiedmann, J. (ed.) Aspekte der Kreide Europas. *International Union of Geological Sciences, Series A*, 6, 645–680. Stuttgart.
- Wiese, F., Čech, S., Ekrt, B., Košťák, M., Mazuch, M., Voight, S. 2004. The Upper Turonian of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic) exemplified by the Úpohlavy working quarry: integrated stratigraphy and palaeoceanography of a gateway to the Tethys. *Cretaceous Research* 25, 329–352.

- Wilmsen, M. 2000. Late Cretaceous nautilids from northern Cantabria, Spain. *Acta Geologica Polonica* 50, 29–43.
- Wilmsen, M., Esser, K.J.K. 2004. Latest Campanian to Early Maastrichtian (Cretaceous) nautiloids from Krons Moor, northern Germany. *Acta Geologica Polonica*, 54(4), 489-498.
- Wilmsen, M., Yazykova, E.A. 2003. Campanian (Late Cretaceous) nautiloids from Sakhalin, Far East Russia. *Acta Palaeontologica Polonica* 48(3), 481-490.
- Wray, Ch.G., Landman, N.H., Saunders, W.B., Bonacum, J. 1995. Genetic Divergence and Geographic Diversification in *Nautilus*. *Paleobiology* 21 (2), 220-228.
- Yabe, H., Shimizu, S. 1924. A new species of *Nautilus*, *N. (Cymatoceras) pseudo-atlas* Yabe and Shimizu, from the Upper Cretaceous of Amakusa. Japan. *Journal of Geology and Geography, Transactions* 3(2), 41–43.
- Zittel, K.A. 1902. In: Quaas A. 1902. Beitrag zur Kenntnis der Fauna der Obersten Kreidebildungen in der Lybschen Wüste (Overwegischichten und Blätterthone). *Paleontographica*, 30(2), 153-336.

10 Přílohy

Příloha 1. . Late Cretaceous nautilid beaks from nearshore/shallow water deposits of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic).

Příloha 2. Taxonomy and palaeoecology of Cretaceous nautilids *Angulithes galea* (Fritsch in Fritsch & Schlönbach, 1872) and *Angulithes westphalicus* (Schlüter, 1872).

Příloha 3. Een ‘vervuursteende’ inktvis uit een Maastrichtse tuin/A flinty squid from a Maastricht garden.

Příloha 4. The endemic and morphologically remarkable nautilid genus *Deltocymatoceras* Kummel, 1956 from the Late Cretaceous of Central Europe.

Příloha 5. Late Cretaceous nautilid juveniles of *Cymatoceras reussi* and *Eutrephoceras* aff. *sublaevigatum* – scarce fossils under risk of pyrite degradation.

Příloha 6. A revision of *Cymatoceras* nautilid from the Cenomanian of the Bohemian Cretaceous

Příloha 7. – Abstract - An advanced workflow for taxonomic research: case study on Cretaceous Nautilids.

Příloha 8. – Abstract - *Epicymatoceras*: an exotic evolute nautilid from the European latest Cretaceous that does it all different.

Příloha 9. Databáze s daty na externím přenosném disku.