

UNIVERZITA KARLOVA
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Studijní program: Geologie



Mgr. Martina Nohejlová

Eocrinoidní ostnokožci ze středního kambria barrandienské oblasti
Eocrinoid echinoderms from mid-Cambrian of the Barrandian area

Disertační práce

Školitel: doc. RNDr. Oldřich Fatka, CSc.

Praha, 2017

Prohlášení:

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

V Praze dne 17. srpna 2017



Mgr. Martina Nohejlová

Abstrakt

Předkládaná disertační práce se zabývá problematikou eocrinoidních ostnokožců z oblasti Barrandienu (příbramsko-jinecká pánev, střední kambrium – drum). Práce se skládá z pěti samostatných publikací a úvodní části, která představuje přehled současných znalostí o eocrinoidních ostnokožcích. Úvodní část též obsahuje odkazy na nově získané informace v jednotlivých publikacích a představuje tak propojující linii mezi jednotlivými odbornými články.

Tématem disertační práce byla revize vybraných zástupců eocrinoidních ostnokožců a studium jejich ontogeneze, fylogeneze, paleoekologie a systematiky. Disertační práce přispěla také ke zlepšení komplexního pohledu na ranou evoluci bazálních ostnokožců.

Poprvé byl na materiálu z Čech studován ontogenetický vývoj kambrických ostnokožců. U rodu *Akadocrinus* byl popsán ontogenetický vývoj a stanovena dvě základní vývojová stádia. Z jineckého souvrství byl popsán nový rod *Felbabkacystis*, který představuje velmi důležitého zástupce pro celkovou evoluci tělních plánů raných ostnokožců patřících do podkmenu Blastozoa. U eocrinoidního ostnokožce rodu *Vyscystis* byla studována paleoekologie i fylogeneze. Fylogenetická analýza potvrdila postavení skupiny Lepidocystoidea jako bazální skupiny podkmenu Blastozoa. V rámci disertační práce byla také provedena revize morfologického popisu a vyjasnění systematického postavení rodu *Tige d'une Cystidée indéterminée* a *Lapillocystites*.

Abstract

This thesis deals with the topic of eocrinoid echinoderms from the Barrandian area (Příbram-Jince Basin, mid-Cambrian, Drumian). The thesis is presented as a compilation of five published papers and an introduction. The introduction is an overview of current knowledge about eocrinoid echinoderms. It also includes links to new information from the five included papers, and serves as a unifying element for these professional publications.

The topic of the thesis is focused on a revision of selected specimens of eocrinoid echinoderms, and the study of their ontogeny, phylogeny, palaeoecology and systematic position. This thesis has also improved our understanding of early evolution of basal blastozoans.

This is the first study of Cambrian ontogenetic development on eocrinoid material from the Czech Republic. Complete ontogeny was described on the genus *Akadocrinus*, and it was possible to establish two basic phases in the development of this genus: pre-epispire-bearing phase and epispire-bearing phase. The new primitive blastozoan *Felbabkacystis* is described from the Jince Formation - its unique body plan highlights evolution of the body wall among blastozoans. Palaeoecology and phylogeny of the genus *Vyscystis* was studied, and phylogenetic analysis suggests a basal position of lepidocystoids among blastozoans. Revisions of morphological descriptions as well as clarifications of systematic positions were completed for the genera *Tige d'une Cystidée indéterminée* and *Lapillocystites*.

Obsah

| | |
|---|-----------|
| Úvod | 6 |
| Seznam publikací..... | 6 |
| Cíle disertační práce..... | 7 |
| Geologie | 8 |
| Příbramsko-jinecká pánev..... | 8 |
| Studovaný materiál a použité metody | 11 |
| Studovaný materiál..... | 11 |
| Použité metody..... | 11 |
| Eocrinoidea | 13 |
| Morfologie eocrinoidních ostnokožců..... | 13 |
| Evoluční trendy u eocrinoidních ostnokožců..... | 19 |
| Systematika eocrinoidních ostnokožců..... | 21 |
| Kambričtí eocrinoidní ostnokožci z Barrandienu | 23 |
| Lepidocystidae..... | 23 |
| Felbabkacystidae..... | 25 |
| Eocrinidae..... | 26 |
| Závěry a budoucí směry výzkumu | 30 |
| Poděkování | 32 |
| Seznam použité literatury | 34 |
| Přílohy | 38 |

Úvod

Eocrinoidní ostnokožci tvoří v kambrických sedimentech Barrandienu významnou součást fosilních společenstev. Do současné doby se však nikdo nevěnoval detailnímu výzkumu této skupiny a znalosti o jednotlivých zástupcích byly značně omezené. Práce publikované v minulosti se zabývaly převážně morfologickým popisem. Zcela opomíjené bylo studium ontogeneze, fylogeneze, paleoekologie a vyšší systematiky. Předkládaná disertační práce se zabývá revizí vybraných zástupců eocrinoidních ostnokožců a přináší zcela nové informace z doposud nestudovaných výše jmenovaných oblastí výzkumu.

Disertační práce se skládá z pěti odborných publikací (přiloženy jako příloha) a komentáře, který jednotlivé publikace vzájemně propojuje. Úvodní komentář představuje shrnutí současných znalostí o problematice eocrinoidních ostnokožců, které je doplněno o odkazy na nově získaná data v přiložených publikacích.

Seznam publikací

Disertační práce se skládá z následujících publikací, které jsou označeny římskými číslicemi:

- I. **Nohejlová, M.** & Fatka, O. 2016. Ontogeny and morphology of Cambrian eocrinoid *Akadocrinus* (Barrandian area, Czech Republic). *Bulletin of Geosciences*, 91(1), 141–153.
- II. **Nohejlová M.** & Fatka O. 2017. Revision of Barrande's specimen "Tige d'une *Cystidée indéterminée*" (Cambrian, Echinodermata, Eocrinoidea). *Carnets de Géologie* [Notebooks on Geology] (v recenzním řízení).
- III. Nardin, E., Lefebvre, B., Fatka, O., **Nohejlová, M.**, Kašička, L., Šinágl, M. & Szabad, M. 2017. Evolutionary implications of a new transitional blastozoan echinoderm from the mid Cambrian of Czech Republic. *Journal of Paleontology*, 91(4), 672–684.
- IV. **Nohejlová, M.**, Nardin, E., Fatka, O., Kašička, L. & Szabad, M. 2017. Morphology, palaeoecology and phylogenetic interpretation of Cambrian echinoderm *Vyscystis* (Barrandian area, Czech Republic). *Journal of Systematic Palaeontology* (v recenzním řízení).

- V. Fatka, O., Nohejlová, M. & Lefebvre, B. 2017. *Lapillocystites* Barrande is the edrioasteroid *Stromatocystites* Pompeckj (Cambrian, Echinodermata). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* (v tisku).

Cíle disertační práce

Tato disertační práce se zabývá problematikou kambrických eocrinoidních ostnokožců z oblasti Barrandienu. Mezi hlavní cíle výzkumu patří:

- 1) Popis a vyhodnocení ontogenetického vývoje u kambrických eocrinoidních ostnokožců z oblasti Barrandienu. Sledování morfologických změn v průběhu života jedince. Definování jednotlivých ontogenetických stádií. Jako modelový rod byl vybrán *Akadocrinus* (publikace I).
- 2) Revize původního Barrandova materiálu. Ujasnění systematického postavení některých jedinců popsaných J. Barrandem (1887), jejich podrobná morfologická analýza a vyhodnocení zachovaných morfologických znaků pro jejich zařazení do systému (publikace II a V).
- 3) Zpracování nově získaného materiálu eocrinoidních ostnokožců a možná definice nových taxonů (publikace III).
- 4) Studium zaměřené na paleoekologii třídy Eocrinoidea. Sledování ekologickým strategií a diversity ostnokožců v rámci jineckého souvrství (publikace III a IV).
- 5) Studium fylogenetických vztahů v rámci eocrinoidních ostnokožců v kontextu celé skupiny Blastoza. Sledování evolučních trendů ve stavbě těla (publikace III a IV) v rámci raných skupin ostnokožců.

Geologie

Tepelsko-barrandienská oblast, nazývána též Barrandien, představuje nemetamorfované až slabě metamorfované proterozoické a spodně paleozoické (kambrické až devonské) sedimentární sledy s vložkami vulkanických hornin (Chlupáč a kol. 1998). Kambrické sedimenty se v oblasti Barrandienu vyskytují ve dvou pánvích, ve větší příbramsko-jinecké a menší skryjsko-týřovické (Havlíček 1971; Geyer a kol. 2008). Na základě nedávných studií je předpokládáno, že se Barrandien v období kambrické sedimentace nacházel ve velmi nízkých zeměpisných šířkách jižní polokoule, tedy na severozápadním okraji megakontinentu Gondwana. Tato oblast mohla náležet samostatnému mikrokontinentu Perunika (Fatka & Mergl 2009). Vzhledem k tomu, že veškerý materiál studovaný v rámci této disertační práce pochází z příbramsko-jinecké pánve, je v dalším textu diskutována pouze geologická situace této oblasti

Příbramsko-jinecká pánev

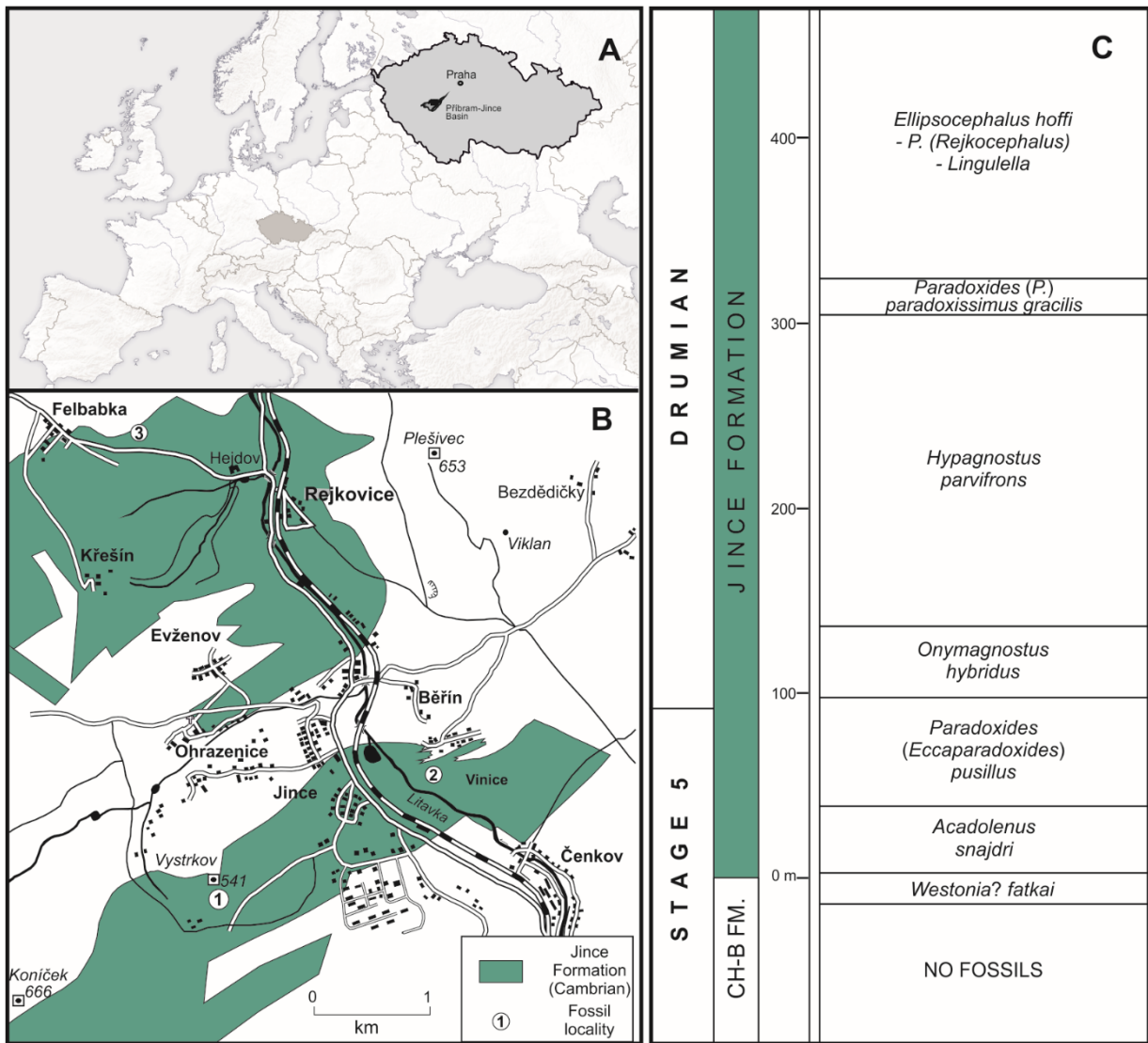
V příbramsko-jinecké pánvi jsou lehce metamorfované sedimenty neoproterozoika diskordantně překryty sedimenty kambria, které zde tvoří 2500 metrů mocnou sekvenci hrubozrnných klastických sedimentů přecházejících směrem do nadloží do drob a břidlic. Ty jsou následně kryty vulkanity (Havlíček 1971; Fatka & Mergl 2009). Stratigrafické členění pánve je založeno na zřetelném střídání jemnozrnějších a hrubozrnějších typů hornin. V současnosti se rozlišuje uvnitř pánve 13 litostratigrafických jednotek uspořádaných do sedmi souvrství. Fosiliferní jsou pouze dvě souvrství - holšinsko-hořické (v rámci něj pouze poloha světle zelených paseckých břidlic) a jinecké souvrství (Fatka a kol. 2004).

V rámci jineckého souvrství (100-400 metrů mocné) došlo k výrazné mořské transgresi, která je spojena s důležitými změnami geometrie pánve (Havlíček 1971). Uvnitř souvrství můžeme rozlišovat přinejmenším dvě faciální oblasti: mělká část v oblasti Brd a hlubokovodnější prostředí v dnešním údolí Litavky. Jinecké souvrství obsahuje nejlépe zachovanou a nejvíce diverzifikovanou faunu ve střední Evropě (Geyer a kol. 2008; Fatka & Szabad 2014).

Mezi zástupce kambrické fauny jineckého souvrství patří: (1) trilobiti (např.: *Ellipsocephalus*, *Paradoxides* (*Hydrocephalus*), *Luhops*, *Paradoxides* (*Eccaparadoxides*), *Conocoryphe*, *Rejkocephalus*, *Ctenocephalus*); (2) agnostidi (např.: *Hypagnostus*, *Doryagnostus*,

Peronopsis, *Phalagnostus*); (3) hyoliti (např.: *Orthotheca*, *Hyolites*, *Jincelites*, *Maxilites*); (4) brachiopodi (např.: *Bohemiella*, *Lingulella*, *Acrothele*, *Lindinella*, *Westonia*.); (5) ostnokožci (např.: *Akadocrinus*, *Vyscystis*, *Lichenoides*, *Stromatocystites*); (6) ichnofosilie (např.: *Teichichnus*, *Bergaueria*, *Didymaichnus*, *Thalassinoides*, *Palaeophycus*); (7) acritarcha (např.: *Polyedrixidum*, *Cymatisphaera*, *Micrhystridium*, *Archaeodiscina*, *Eliasum*); (8) měkkýši (např.: *Cambretina*, *Helcionella*), foraminifery (*Thuramminoides*); (9) bradoridi (*Konicekion*, *Liangshanella*); (10) sphenotalidi (*Sphenothallus*) a také izolované spikule hub (Fatka & Szabad 2004; Maletz a kol. 2005; Fatka a kol. 2012; Mikuláš a kol. 2012; Fatka a kol. 2014).

V příbramsko-jinecké pánvi se nejčastěji zachovávají ostnokožci jako disartikulované osikly. Vzácnější jsou nálezy úplněji zachovaných jedinců s různým stupněm disartikulace. Pro tuto disertační práci byli vybráni a zkoumáni výjimečně příznivě zachovaní jedinci, jejichž studium přineslo celou řadu nových informací nejen o morfologii jednotlivých částí těla, ale i o paleoekologii či problematice fylogeneze. Jedinci pocházejí převážně ze tří významných lokalit: Felbabka, Jince-Vinice a Jince-Vystrkov (obr. 1). Tyto lokality spadají do trilobitové biozóny *Paradoxides (P.) paradoxissimus gracilis*, která odpovídá středním a vyšším polohám baltické biozóny *Paradoxides (P.) paradoxissimus gracilis*. Tato biozóna odpovídá dle mezinárodní stratigrafické tabulky stáří drum (Fatka a kol. 2014).



Obr. 1. Geologie. A. – Poloha České republiky v rámci Evropy s detailem umístění příbramsko-jinecké pánve uvnitř České republiky. B. – Zjednodušená geologická mapa ukazující lokality odkud pochází studovaný materiál. Zeleně zobrazeno jinecké souvrství. 1. Jince-Vystrkov; 2. Jince-Vinice; 3. Felbabka. C. – Biostratigrafie jineckého souvrství (dle Fatky & Szabada 2004).

Studovaný materiál a použité metody

Studovaný materiál

Materiál použitý pro tuto disertační práci pochází z oblasti Barrandienu (Česká republika), jmenovitě z příbramsko-jinecké pánve; z jineckého souvrství – ze stratigrafických úrovní odpovídajících globálními stupni drum. Většina studovaného materiálu byla nasbírána na významných lokalitách (viz. Obr. 1): Vinice (49.7844°N, 13.9930°E), Vystrkov (49.7794°N, 13.9673°E) a Felbabka (49.8207°N, 13.9593°E). Studovaný fosilní materiál je zachován jako vnější či vnitřní otisk v prachovcích, drobových a jílových břidlicích. Studovány byly zejména výborně zachované kusy artikulovaných, téměř úplně zachovaných či lehce disartikulovaných jedinců.

Veškerý publikovaný materiál je uložen ve sbírkách Národního muzea v Praze a České geologické služby v Praze. Kusy jsou náležitě označeny čísly příslušnými pro dané instituce. Studován byl nejen původní muzejní materiál, ale i nově získané fosilie z nedávných terénních výzkumů. Díky spolupráci se soukromými sběrateli se podařilo získat další cenné kusy, které pomohly při zpracování publikace o rodu *Felbabkacystis* (publikace III) a *Vyscystis* (publikace IV).

Použité metody

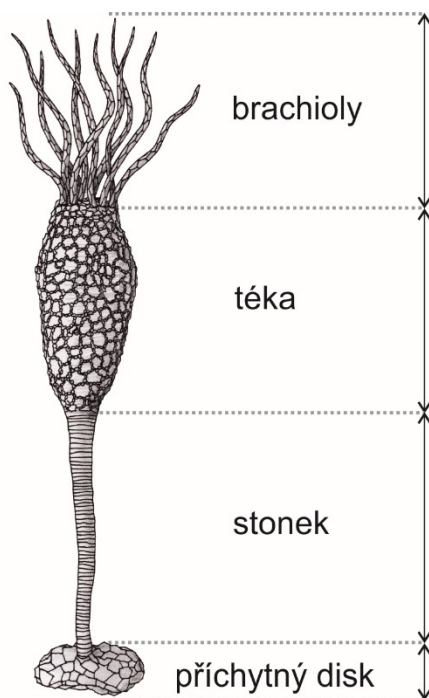
Ze všech studovaných vzorků byly zhotoveny latexové odlitky, které jsou vhodnější pro studium morfologických detailů vnějšího, v některých případech pak i vnitřního povrchu desek. Celá řada morfologických znaků bývá často na povrchu vnějšího jádra velmi těžko sledovatelná. Latexové odlitky obvykle odhalí i ty nejjemnější detaily. Odlitky byly následně poběleny chloridem amonným (NH₄Cl). Materiál byl posléze fotografován pomocí fotoaparátu Canon EOS 6D a Canon EOS 70 D. Menší jedinci a detaily byly dokumentovány pomocí optického mikroskopu Olympus SZX-12 a Keyence VHX-2000. Kresby byly produkovány v grafickém programu Corel Draw X6, Adobe Illustrator CS2, Adobe Photoshop CS5 a GIMP. Měření jednotlivých parametrů jedinců bylo provedeno pomocí programu QuickPHOTO MICRO 3.0. a ImageJ. Naměřená data byla zpracována v programu MS Excel a PAST. Fylogenetická analýza byla provedena pomocí programu PAUP 4.0a150

(Swofford 2016) za použití kritéria maximální parsimonie (více detailů o metodě v článku III a IV).

Eocrinoidea

Eocrinoidea představují parafyletickou třídu bazálních ostnokožců spadajících do podkmenu Blastozoa (Sprinkle 1973; Smith 1984; David a kol. 2000; Zamora a kol. 2009). Podkmen Blastozoa sdružuje ostnokožce s globulárním kalichem (tvořeným mnoha destičkami) a vzpřímenými biseriálními brachiolami (Sprinkle 1973; Parsley & Zhao 2006). Stratigrafický rozsah třídy Eocrinoidea je od spodního kambria do středního siluru. Během kambria patří eocrinoidi mezi dominující skupiny ostnokožců. Jejich největší rozvoj proběhl ve středním kambriu, kdy dosáhli maxima diversity (Sprinkle 1973; Sprinkle a kol. 2011). Od pozdního kambria jejich diverzita a počet druhů postupně klesá až do jejich vymření (Zhao a kol. 2008). K nejstarším eocrinoidním ostnokožcům jsou řazeni zástupci ze skupiny Lepidocystoidea (dříve nazýváni též Imbricata) a Gogiida (Sprinkle 1973; Paul & Smith 1984; Zamora a kol. 2013). Nejstarší nálezy zástupců této třídy spadají podle současné stratigrafické tabulky do oddělení dvě - stupně čtyři a jsou reprezentovány jedinci z Laurencie (Severní Amerika) a Gondwany (Španělsko, Maroko a Čína) (více viz Zamora a kol. 2013).

Morfologie eocrinoidních ostnokožců



Tělo eocrinoidních ostnokožců se zpravidla skládá ze tří částí: (1) téka tvořená polygonálními deskami; (2) vzpřímené výběžky téky sloužící k filtraci potravy (= brachioly); (3) aborální stonek mající funkci při ukotvení jedince a nadzvednutí téky od mořského dna (Sprinkle 1973; Zamora a kol. 2013; Zamora a kol. 2017). Vnitřní morfologie těla je téměř neznámá, což je dáno i tím, že z této skupiny nemáme žádné žijící zástupce.

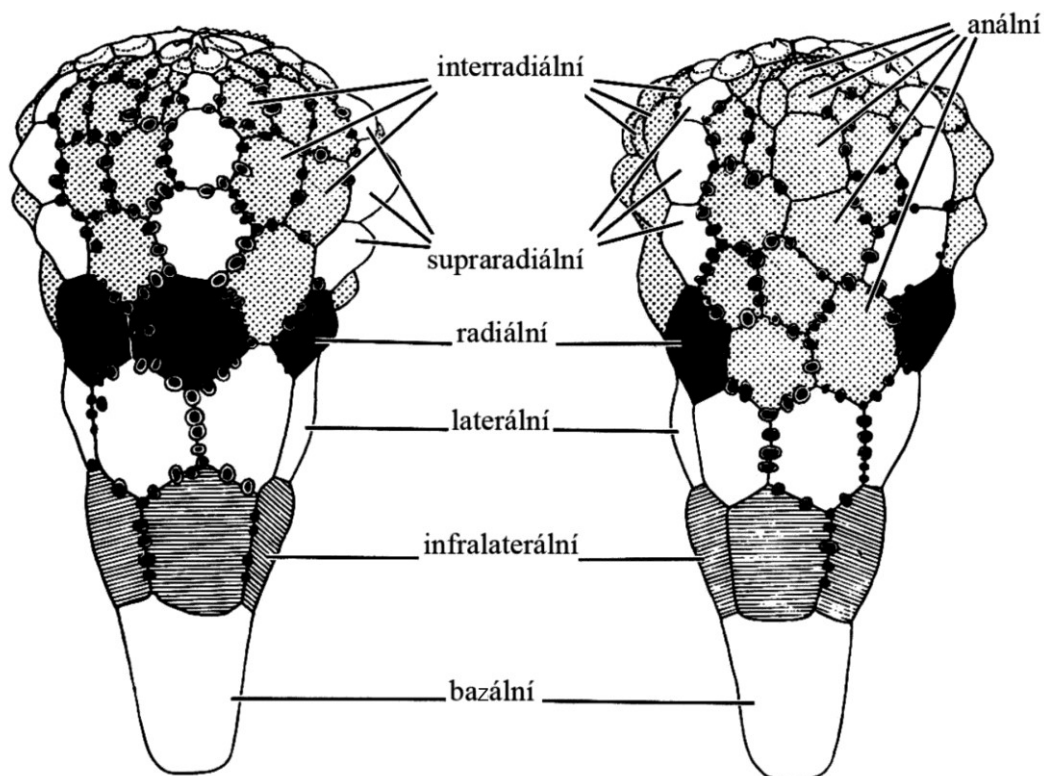
Obr. 2. Stavba těla eocrinoidního ostnokožce (upraveno dle Nohejlová & Fatka 2016).

Téka

Tvar téky, která uzavírá viscerální hmotu, je u eocrinoidních ostnokožců značně proměnlivý. Téka může nabývat různých tvarů, od globulárního až po zcela zploštělý tvar. Mezi další možné tvary patří: oválný, hruškovitý, kuželovitý, téměř válcovitý, srdčitý či kombinace výše jmenovaných tvarů.

- **Tékální desky**

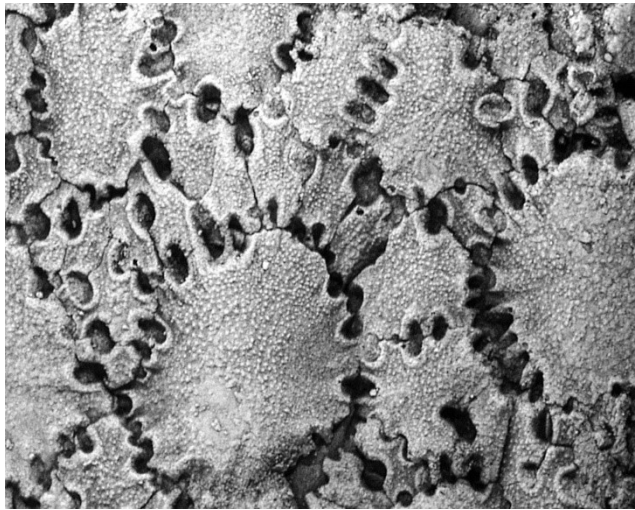
Téka je tvořena polygonálními deskami, jejichž počet je variabilní. Někteří zástupci mají téku složenou z nízkého počtu desek (*Cryptocrinites*). Opačným příkladem je rod *Lingulocystis*, který má téku tvořenou z několika stovek desek. Desky mohou být na téce: (1) zcela neuspořádané (*Gogia*); (2) uspořádané v pravidelných prstencích, podle pozice v rámci téky rozlišujeme desky: bazální, infralaterální, laterální, radiální a orální (*Cryptocrinites*); (3) uspořádané v zónách-sloupcích (*Rhopalocystis*).



Obr. 3. Terminologie tékálních desek u eocrinoidních ostnokožců dle Ubaghse (1963). Ukázáno na příkladu rodu *Rhopalocystis*.

Na deskách může být vyvinuta ornamentace. Vnitřní povrch desek bývá často hladký. Poprvé byl popsán vnitřní povrch desek u rodu *Akadocrinus* v článku I. Vnější povrch nese granulaci, od jemné až po velmi výraznou. Předpokládá se, že se ornamentace vyvíjí v průběhu růstu desek.

V průběhu života jedince dochází k růstu téky. Ta může růst dvěma způsoby. První možností je zvětšování původních desek (= primární desky). U desek dochází k postupnému přidávání kalcitu na okrajích. Na deskách je možno pozorovat přírůstkové linie. Tento typ růstu je nazýván holoperiferiální (= holoperipheral growth) a je typický pro celou skupinu Blastozoa. Druhou možností růstu téky je postupné vkládání nových desek mezi desky primární. U některých zástupců je pak možno rozlišovat jednotlivé generace desek. Většina zástupců kombinuje oba dva způsoby růstu téky.



Obr. 4. Tékální desky rodu *Akadocrinus* – externí povrch s jemnou granulací. Mezi deskami epispiry oválného tvaru s dobře viditelným okrajem. Na obrázku lze rozlišit minimálně dvě generace tékálních desek.

- **Primární otvory**

Na téce se vyskytují zpravidla čtyři primární otvory: (1) ústa (vyživovací funkce); (2) anus (exkreční funkce); (3) gonopor (reprodukční funkce) a (4) hydropor (funkce spojena s ambulakrální soustavou).

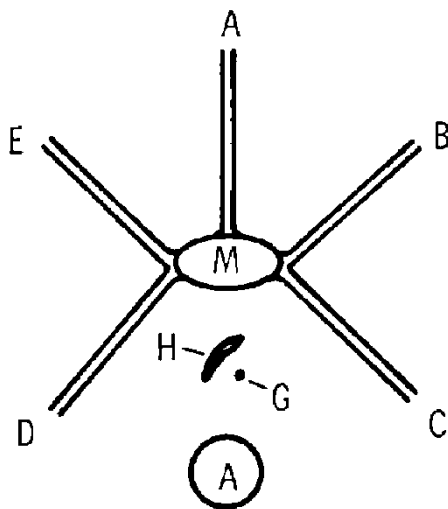
Ústa jsou obvykle situována uprostřed orálního pole. Jsou obklopena částí, která se nazývá peristom, jež je tvořen speciálními deskami. Celý peristom může být kryt peristomálními krycími deskami různého počtu, tvaru i velikosti.

Anus se nejčastěji nachází v laterální části orálního povrchu a může být kryt speciálními destičkami, které mohou v některých případech vytvářet anální pyramidu. Gonopor a hydropor je lokalizován v inetrambulakru CD.

- **Epispiry**

Epispiry, neboli suturální póry, představují nejprimitivnější respirační systém u skupiny Blastozoa. Epispiry se objevují na téce mezi jednotlivými tékálními deskami, vzácněji pak mohou být přítomny i uvnitř desek. Z vnější strany jsou suturální póry obklopeny více či méně vystouplým okrajem. Epispiry představují pleziomorfní znak, který se u pokročilejších forem eocrinoidů a blastozoi ztrácí.

Ambulakrální soustava



Ambulakrální soustava se nachází na adorálním konci téky. Většinou je součástí orálního povrchu. Spojuje ústa s brachiolami. Nejčastěji je tvořena dvěma až pěti ambulakrálními rýhami (= food grooves), které jsou podporovány na obou stranách biseriálními mineralizovanými deskami (= flooring plates). Ambulakrální rýhy byly kryty neuspořádanými krycími deskami. Většina zástupců má pseudopětčetnou souměrnost ambulakrální soustavy podle vzoru 2-1-2.

Obr. 5. Symetrie ambulakrální soustavy podle vzoru 2-1-2.

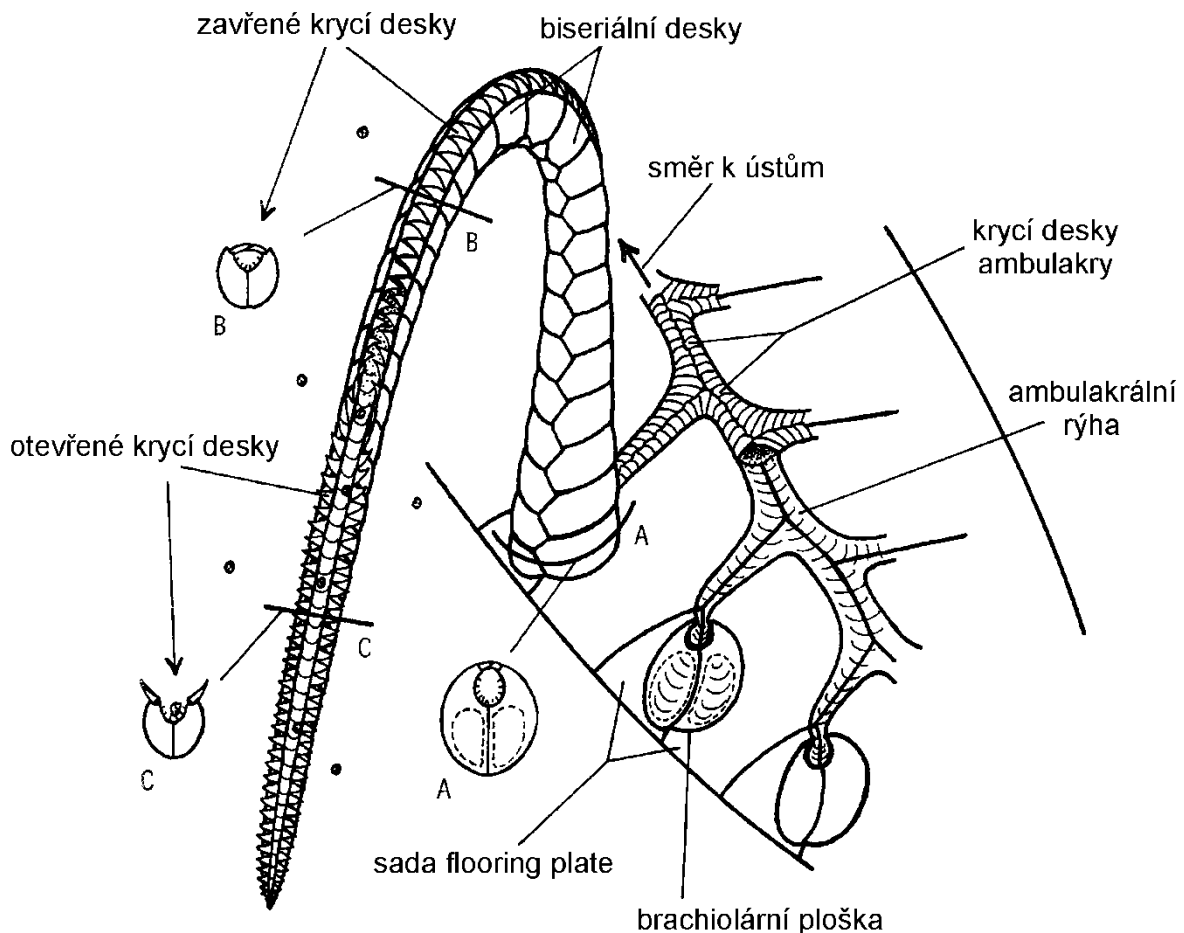
Ambulakrální rýhy A – E. M – ústa; A v kroužku – anus;

H – hydropor; G – gonopor. Upraveno dle Sprinkla (1973).

Brachioly

Brachioly jsou vzpřímené exotékální výběžky téky mající biseriální strukturu (David a kol. 2000). Jejich funkce spočívá v shromáždění a transportování potravy k ústům. Brachioly jsou

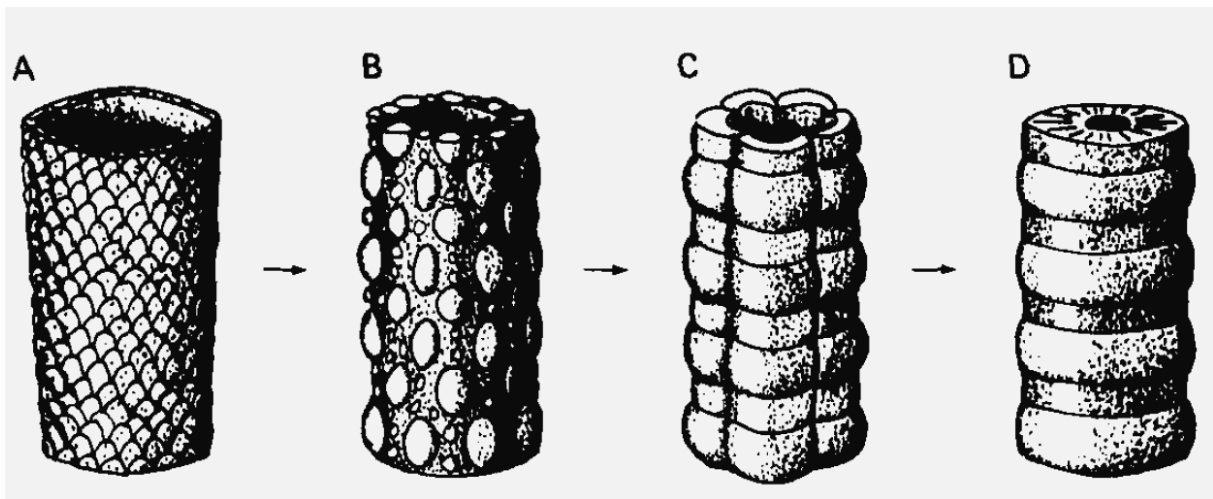
tvořeny biseriálními brachiolárními deskami (Obr. 6). Na adorální straně mají ambulakrální rýhu (= food groove) chráněnou krycími deskami. Každá brachiola je na bázi spojena minimálně s jednou flooring plate (deskou, která tvoří ambulakrální soustavu). Oblast, kde brachiola nasedá na těku je nazývána brachiolar facet (= brachiolární ploška). Brachioly a ambulakrální desky jsou homologické, což je odvozeno na základě jejich struktury a organizace. Ve většině případů jsou brachioly rovné. Výjimku tvoří např. *Gogia* či *Vyscystis*, kteří mají spirálně stočené brachioly. Brachioly se nikdy nevětví na rozdíl od ramen u crinoidů. Délka brachiol často koreluje s velikostí ambulakry. Počet brachiol je variabilní, mění se v průběhu ontogenetického vývoje.



Obr. 6. Stavba brachioly. Upraveno dle Sprinkla (1973).

Stonek

České označení stonek v sobě obsahuje několik typů adorálních přívěšků – stonků. U eocrinoidních ostnokožců lze rozlišit dva základní typy stonků. Prvním je stalk, který představuje nejprimitivnější strukturu. Je vytvořen evaginací téky. Může být tvořen z imbrikátních desek (= desky, které se šupinovitě překrývají) nebo z desek teselátních (= tessellate plate – desky mozaikovitě uspořádané). Druhým typem je stem, který se skládá z kolumnálií (= článků). Kolumnálie mohou být stejně velké (holomerický stem) nebo různě velké (heteromorfní stem). Dalším typem stonku je tzv. multimerický stem, který je tvořen z nepravidelně uspořádaných desek a polymerický stem, tvořený sériemi (různě velké) identických desek. Stonek se většinou distálním směrem zužuje. Může být zakončen příchytným diskem. U rodu *Lichenoides* došlo k úplné ztrátě stonku.



Obr. 7. Příklad rozdílných typů stonků. A. – imbrikátní stalk; B. – teselátní stalk; C. – multimerický stem; D. – holomerický stem. Převzato z Paul & Smith (1984).

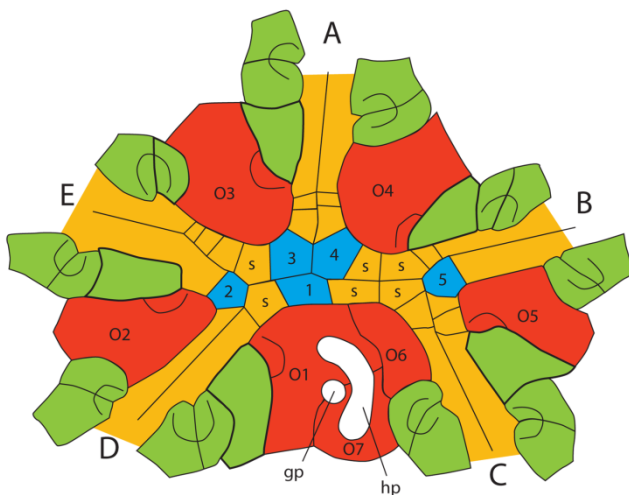
Evoluční trendy u eocrinoidních ostnokožců

Kambrium představuje klíčové období pro evoluci raných forem ostnokožců patřících do skupiny Blastozoa. Ostnokožci se stonkem vznikli a prodělali diverzifikaci v průběhu kambrického oddělení 2 a 3. Postupně se tito zástupci rozšířili do mnoha úspěšných paleozoických tříd. Tato časná evoluce skupiny Blastozoa je spjata s vývojem v rámci skupiny Eocrinoidea, která představuje první skupinu ostnokožců majících jak stonek, tak brachioly. Eocrinoidi jsou morfologicky velmi variabilní a představují parafyletickou linii. Pochopení evolučního vývoje eocrinoidů představuje zcela zásadní bod pro pochopení morfologie paleozoických blastozoidních ostnokožců. V současné době stále probíhají výzkumy zaměřující se na morfologickou diverzitu eocrinoidů. Dále se sledují evoluční trendy vedoucí ke stabilizaci jednotlivých znaků v evoluci blastozoidních ostnokožců.

Jedním z často řešených témat je jednotné pojmenování částí těla nejen u eocrinoidních ostnokožců. Díky nejnovějším studiím je možné porovnávat jednotlivé části těla napříč skupinami a to díky studiím zaměřených na tzv. „body wall homologies“. Jmenuji zde dvě velmi významné studie: EAT (The Extraxial-Axial Theory) a UEH (Universal Elemental Homology).

EAT rozlišuje dvě části těla (body wall) u ostnokožců (David & Mooi 1996; David a kol. 2000). Axiální část souvisí s ambulakrální soustavou a ústy. Extraxiální část tvoří zbytek těla (perforovaná a neperforovaná část). EAT je důležitá z hlediska identifikování jednotlivých „body wall homologies“, základních ontogenetických vzorů a hraje důležitou roli při popisování změn během evoluce tělních plánů ostnokožců. Studie týkající se této problematiky přinášejí celou řadu nových informací o evoluci stavby těla ostnokožců (např. Nardin a kol. 2009; Kammer a kol. 2013; Lefebvre a kol. 2015; Nardin a kol. 2017).

UEH je model stanovující hypotézu homologie desek tvořících orální část u značného počtu fosilních zástupců. Tato teorie je užitečná napříč mnoha taxony. V rámci této disertační práce byla teorie UEH použita v článku IV o eocrinoidním ostnokožci rodu *Vyscystis*, kde byl podle vzoru popsán orální povrch.



Obr. 8. Universal elemental homology. Kresba orálního povrchu rodu *Lepadocystis* (Rhombifera) s barevně označenými deskami dle UEH. Červené desky jsou orální desky; zelené jsou floor plates; modré jsou primární krycí desky peristomu; žluté jsou desky kryjící ambulakrální rýhy a zbytek peristomu.; gp - gonopor; hp - hydropor. Upraveno dle Kammer a kol. (2013).

V rámci skupiny Blastozoa lze pozorovat určité evoluční trendy. Za jeden z hlavních evolučních trendů u raných zástupců Blastozoa je považováno nahrazení imbrikátního stonku (stalk-like) stonkem teselátním. Publikace III věnovaná problematice rodu *Felbabkacystites* tuto teorii potvrzuje a také ilustruje přechod od lepidocystoidních ostnokožců k ostnokožcům eocrinoidním. V článku III je řešena problematika vývoje stavby těla a přechodu mezi jednotlivými formami. Primitivní ostnokožci (lepidocystoidi) mají tzv. kalich. Felbabkacystoidi představují přechodnou formu, jejichž tělo je nazýváno prototéka (podle Lefebvra a kol. 2015). Odvozenější a pokročilejší formy ostnokožců v rámci skupiny Blastozoa mají klasickou téku.

Během evolučního vývoje uvnitř skupiny Blastozoa dochází ke změnám stavby těla. Zjednodušeně můžeme popsat hlavní změny v následující posloupnosti. 1) nejprimitivnější zástupci (*Kinzercystis*, *Lepidocystis*, *Vyscystis*) mají brachioly, kalich a stalk (vznikl prodloužením aborální části body-cup); 2) dochází k částečné evaginaci tegmentu a redukci aborální části těla (body cup) – vzniká prototéka (*Felbabkacystis*); 3) vznik téky celkovou evaginací tegmentu (*Gogia*, *Lichenoides*) a 4) nahrazení neorganizovaného stonku (stalk) pravým holomerickým stonkem (stem) (*Eustypocystis*, *Ubaghscicystis*).

Systematika eocrinoidních ostnokožců

Jak již bylo řečeno výše, eocrinoidní ostnokožci patří mezi podkmene Blastozoa a představují jeho bazální skupinu, ze které se vyvinuly ostatní skupiny ostnokožců spadající do toho podkmene, jmenovitě Rhombifera, Parablastoidea a Blastoidea. Třída Eocrinoidea byla poprvé stanovena Jaeklem v roce 1918 a tenkrát byla řazena mezi lilijice. Systematické postavení eocrinoidních ostnokožců v rámci kmene Echinodermata prošlo velmi dlouhým vývojem a celou řadou postupných změn. S rostoucí znalostí fosilních zástupců se mění pohled na systematiku a evoluci této skupiny.

Systematika navržená Sprinklem (1973) je stále stěžejní prací, která se této problematice týká. V práci samozřejmě chybí celá řada později popsaných rodů, které se dají většinou do původní systematiky doplnit. Někteří zástupci byli naopak z této třídy vyjmuti a zařazeni jinam (např. *Macrocystella* byla nově zařazena mezi Rhombifera). Třída Eocrinoidea je dle mnoha autorů značně problematická a často nebývá uznávána jako platná systematická jednotka.

Pro tuto práci je stěžejní pouze tato část systematiky:

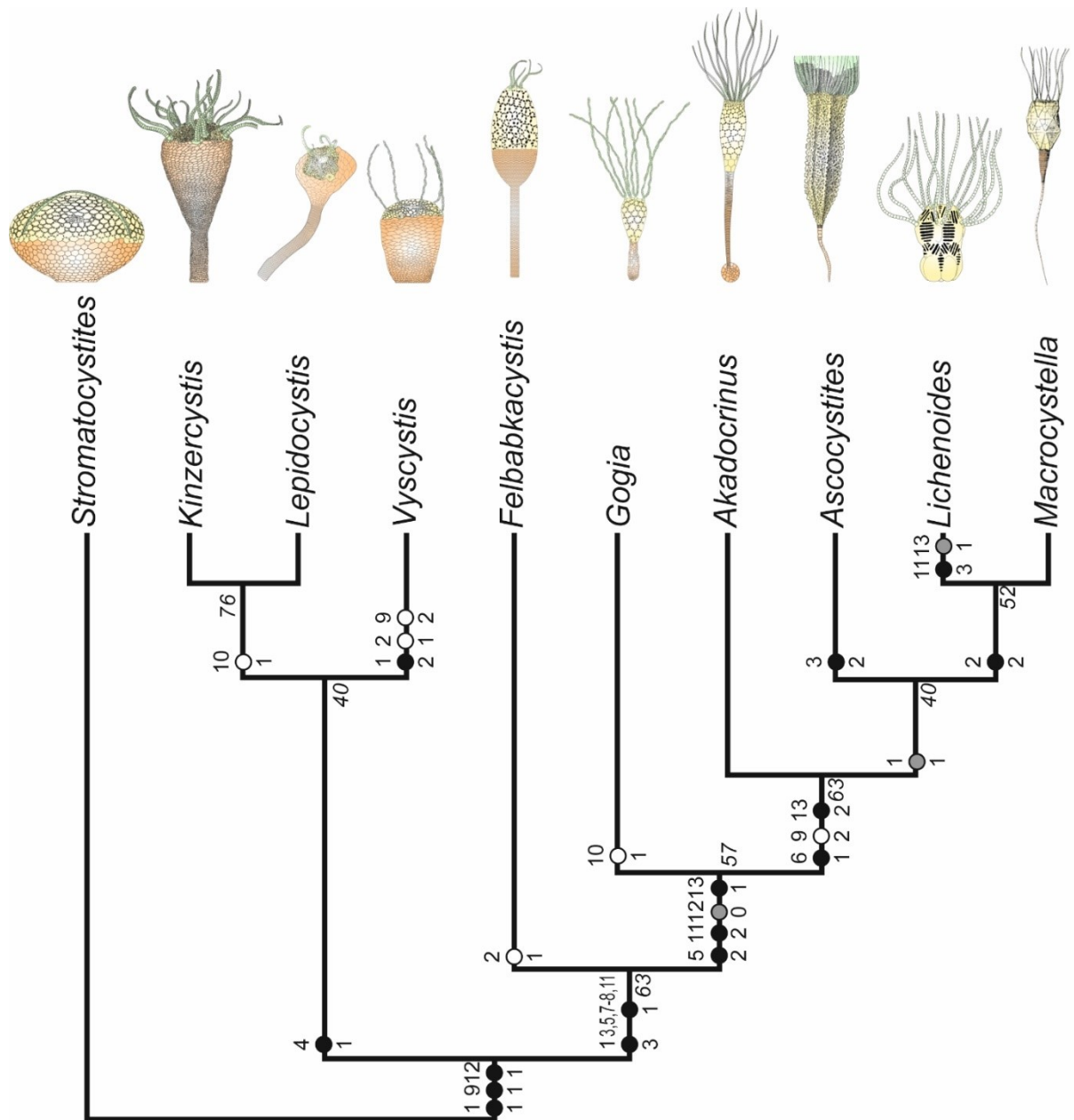
Podkmene Blastozoa Sprinkle, 1973

Třída Eocrinoidea Jaekel, 1918

Čeď Lepidocystidae Durham, 1967

Čeď Felbabkacystidae Nardin a kol., 2017

Čeď Eocrinidae Jaekel, 1918



Obr. 9. Fylogenetický strom vybraných zástupců skupiny Blastozoa. Více o jeho vzniku publikace IV. Použita metoda maximální parsimonie. Znaky označené černým puntíkem jsou synapomorfní, šedivé jsou reverzní a bílé konvergentní. Analýza je doplněna o ideální rekonstrukce jedinců, kde jsou barevně rozlišeny tělní části. Oranžová barva – neperforovaná extraxiální oblast; žlutá barva – perforovaná extraxiální oblast; zelená barva – axiální oblast. Upraveno dle Nohejlová a kol. (2017).

Kambriční eocrinoidní ostnokožci z Barrandienu

Diversita kambričních ostnokožců ve středním kambriu Barrandienu je poměrně vysoká. Z jineckého souvrství známe nejen eocrinoidní ostnokožce (o nich více níže), ale také ctenocystoidy (*Etoctenocystis bohémica* Fatka & Kordule, 1985; *Ctenocystoidea* gen. indet. sp. indet.), zástupce skupiny cincta (*Asturicystis havliceki* Fatka & Kordule, 2001), rhombifera (*Dibrachiacystidae* gen. indet. sp. indet., *Vizcainoia* sp.), edrioasteroidea (*Stromatocystites pentangularis* Pompeckj, 1896; *S. flexibilis* Parsley & Prokop, 2004), stylophora (*Ceratocystis perneri* Jaekel, 1901) a problematický rod *Cigara dusli* Barrande, 1887. Systematické postavení tohoto problematického rodu je nyní studováno ve spolupráci s Dr. Elise Nardin. Jedinci žijící společně v jednom souvrství ukazují celou řadu morfologických adaptací na rozdílné ekologické podmínky. Takto bohaté souvrství na diverzitu ostnokožců je známo i ze Spojených států amerických (Kinzer Formation), Francie (Coulouma Formation), Španělska (Muero Formation) a také Číny (Kaili a Balang Formation) (Sprinkle 1973; Ubaghs 1987; Zhao a kol. 1994 i 2007; Zamora 2010). Tato ekologická a morfologická diverzita jineckého souvrství může poukazovat na relativně klidné prostředí, vhodné pro rozvoj poslední etapy kambriční radiace ostnokožců.

Z hlediska současných znalostí o eocrinoidních ostnokožcích (systematika, morfologie, evoluční trendy) lze v rámci Barrandienu rozlišit tři skupiny spadající do třídy Eocrinoidea. Jedná se o skupinu lepidocystoidních, felbabcystoidních a eocrinoidních ostnokožců. Úroveň těchto skupin lze charakterizovat jako čeledi spadající do třídy Eocrinoidea.

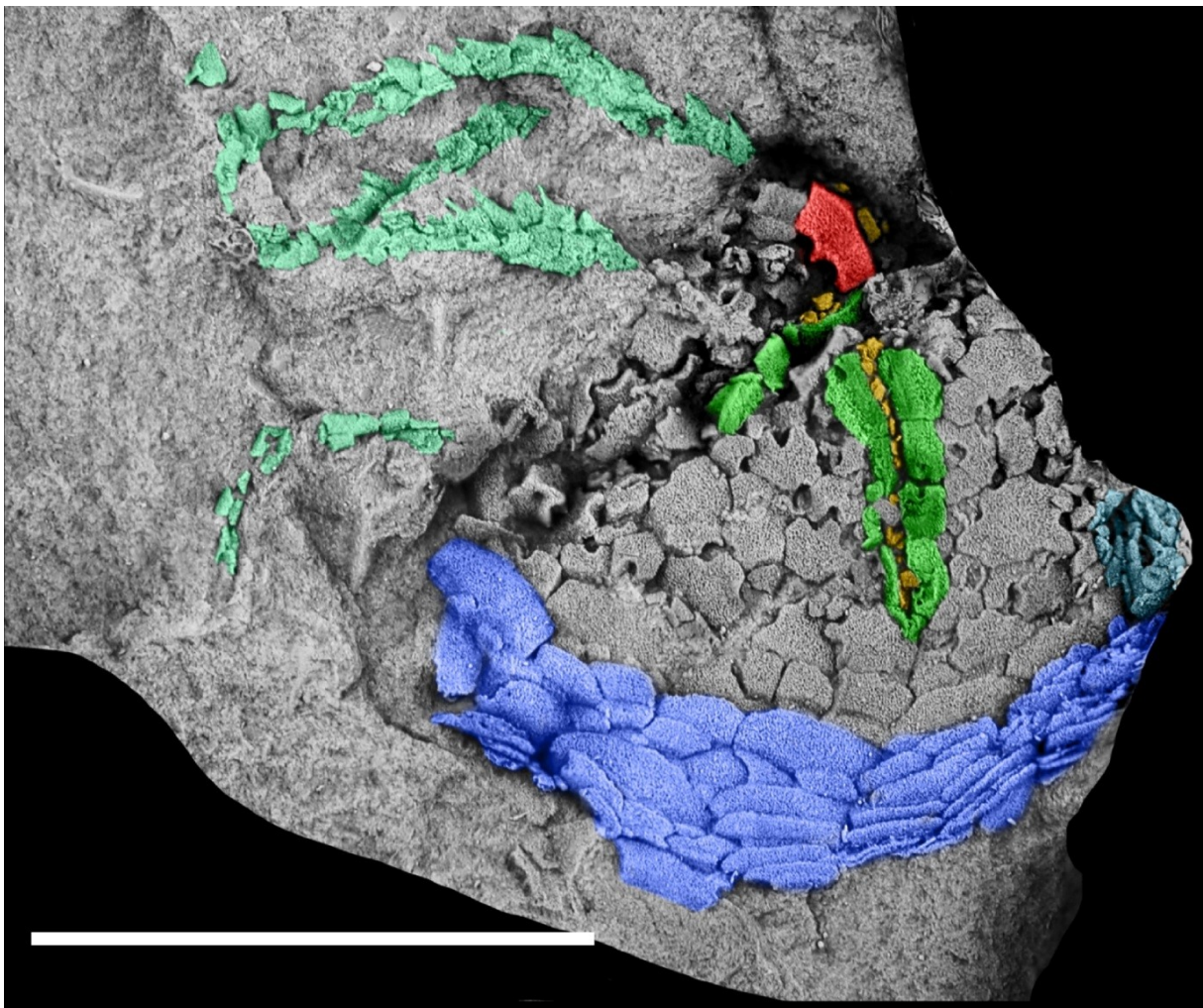
Lepidocystoidae

Vyscystis ubaghsi Fatka & Kordule, 1990

Nejnovější revize tohoto rodu byla zpracována v publikaci IV. Do této doby byly popsány jen tři kusy a znalost morfologie byla značně omezená. Nově se podařilo podrobně rekonstruovat stavbu orálního povrchu jedince. Tělo se skládá z dvou částí: z aborálního kalichu a orálního povrchu. Aborální kalich má kuželovitý tvar tvořený imbrikátními deskami, které se adorálně překrývají. Mezi deskami nejsou epispiry. Orální povrch je zploštělý. Tvoří ho polygonální desky s epispirami (= teselátní desky). Na orálním povrchu je lokalizována ambulakrální

soustava mající 2-1-2 vzor symetrie. Ambulakra je rozšířena přes celý orální povrch. Spirálně stočené brachioly nasedají unilaterálně na desky ambulakry (= flooring plates). Ústa situována uprostřed orálního povrchu.

Pravděpodobný způsob života: „low-level suspension feeder“, který žil přisedle na fragmentech skeletů trilobitů na bahnitěm dně. Pravděpodobně mohl k přitmělení ke zbytkům skeletu trilobitů využívat mechanismu „biogluing“.



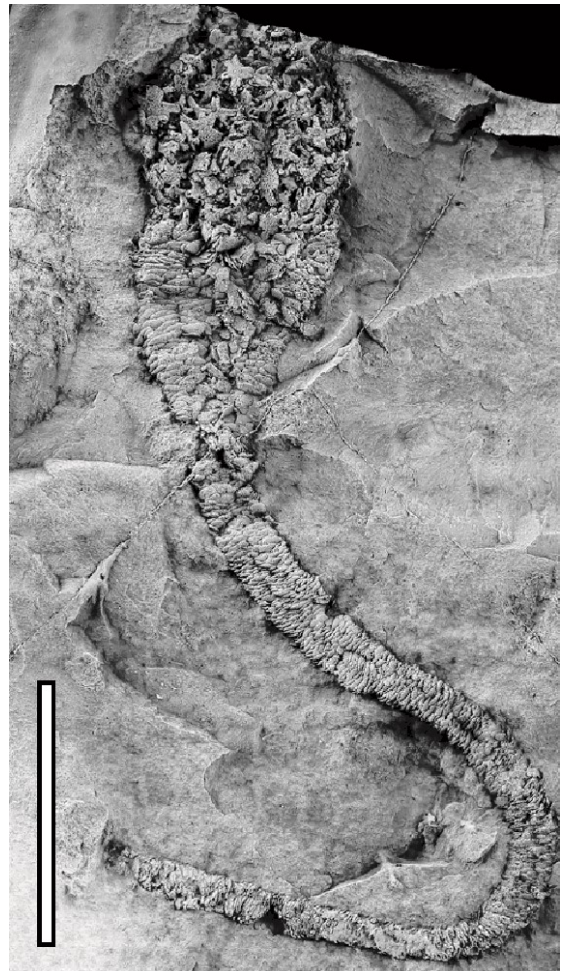
Obr. 10. *Vyscystis ubaghsi* (paratyp, kus L28665) ukazující morfologii těla. Světle zelená – spirálně stočené brachioly; červená – orální deska; žlutá – krycí desky ambulakry; světle zelená – flooring plates; světle modrá – anální pyramida; tmavě modrá – imbrikátní desky. Měřítko 5 mm. Upraveno dle Nohejlová a kol. (2017).

Felbabkacystidae

Felbabkacystis luckae Nardin a kol., 2017

Tento rod byl stanoven v publikaci III, kde je uveden podrobný morfologický popis jedince a zjištěná morfologie je využita pro vysvětlení evoluce skupiny Blastozoa. Ostnokožec s cylindrickým až vřetenovitým tělem. *Felbabkacystis* má unikátní stavbu těla, která je tvořena: stonkovitá struktura (= stalk-like) tvořená imbrikátními deskami, které jsou přímo spojeny s imbrikátními deskami tvořícími aborální část prototéky (blíže Lefebvre a kol. 2015). Imbrikátní desky se překrývají adorálně. Adorální část protéky je tvořena teselátními deskami, které mezi sebou mají epliptické epispiry. Na této části se nachází orální povrch nesoucí ambulakrální soustavu a brachioly. Ambulakrální systém je omezen pouze na vrchol prototéky. Ústa lokalizována uprostřed orálního povrchu. Brachioly rovné, vzpřímené, biseriální struktura. Každá brachiola nasedá na dvě flooring plates.

Felbabkacystis byl pravděpodobně „low-level suspension feeder“ žijící v relativně hlubokých podmínkách. Způsob přichycení k mořskému dnu neznámý.



Obr. 11. *Felbabkacystis luckae* (paratyp, kus MI2).
Měřítko 5 mm.

Eocrinidae

Akadocrinus jani Prokop, 1962

Ostnokožec s protáhlou soudečkovitou tékou, která se skládá z polygonálních desek (často pětiúhelníkové a šestiúhelníkové). Téka se zužuje jak aborálním, tak adorálním směrem. Tékální desky mají variabilní velikost. Na externím povrchu desek jemná granulace. Vnitřní povrch desek hladký. Menší desky situovány v orální části, většinou nepravidelně uspořádány. Mezi tékálními deskami oválné epispiry s velmi dobře rozlišitelnými okraji. Brachioly početné, dlouhé, tenké, nikdy se nevětví. Téka přechází do stonku (stem), který je tvořen kolumnáliemi, jejichž velikost je poměrně konstantní. Stonek dlouhý, distálním směrem se zužující. Na konci stonku přichytný disk složený z polygonálních desek. Ambulakrální soustava 2-1-2 vzor.

U rodu *Akadocrinus* byl popsán kompletní ontogentický vývoj od mladého po gerontického jedince. V rámci ontogeneze byla stanovena dvě základní vývojová stádia: „pre-epispire bearing phase“ a „epispire bearing phase“. Jedná se o první studii tohoto druhu na českém materiálu. Více v publikaci I.

Akadocrinus je interpretován jako „low-medium level suspension feeder“. Mohl žít přisedle na pevném dně, ale je to zatím pouze domněnka.

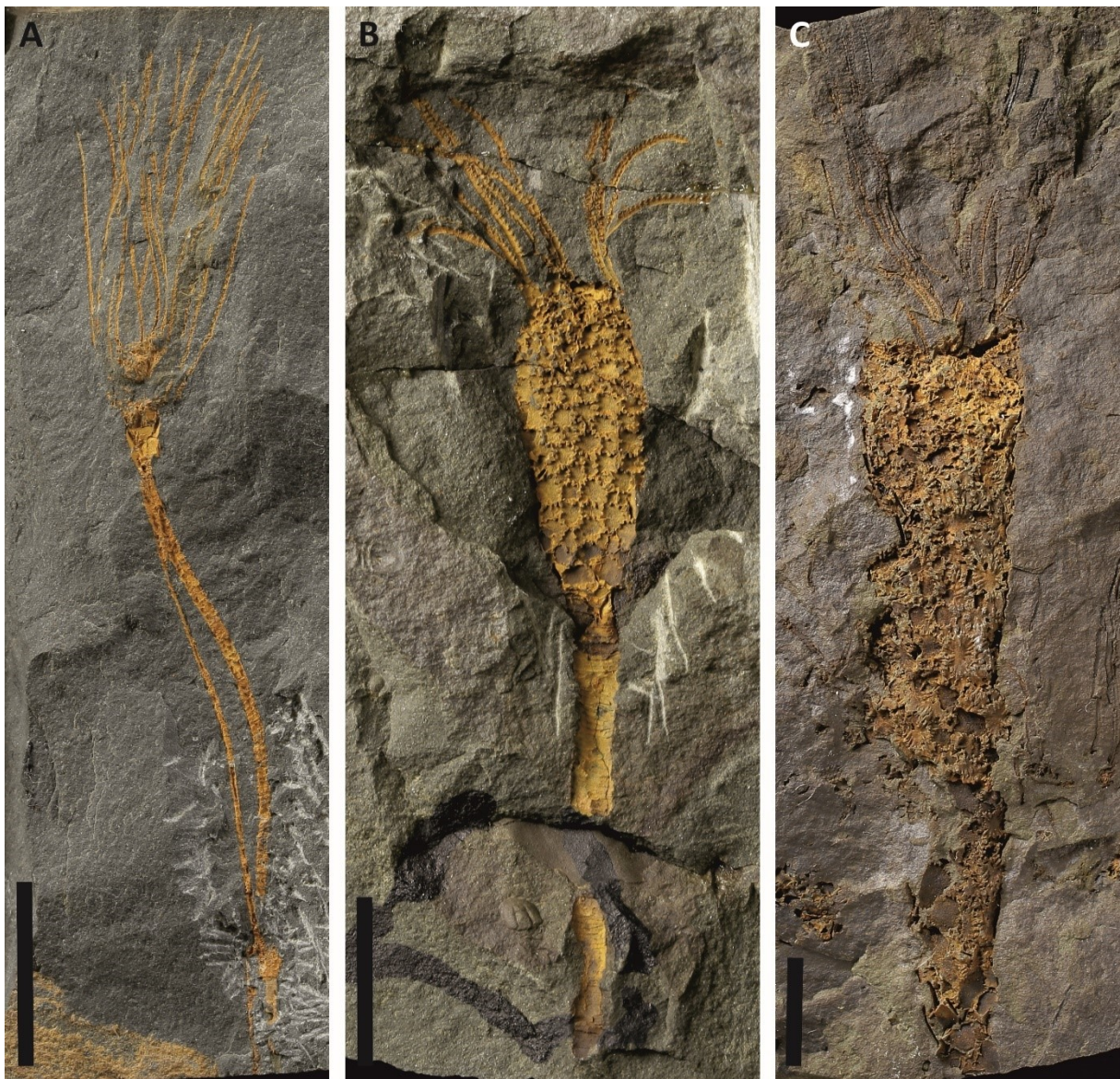
Z Barrandienu je dále popsán *Akadocrinus knizeki* Fatka & Kordule, 1991 a také *A. nuntius* Prokop, 1962. *A. nuntius* je považován za synonymum *A. jani*.

Acanthocystites briareus Barrande, 1887

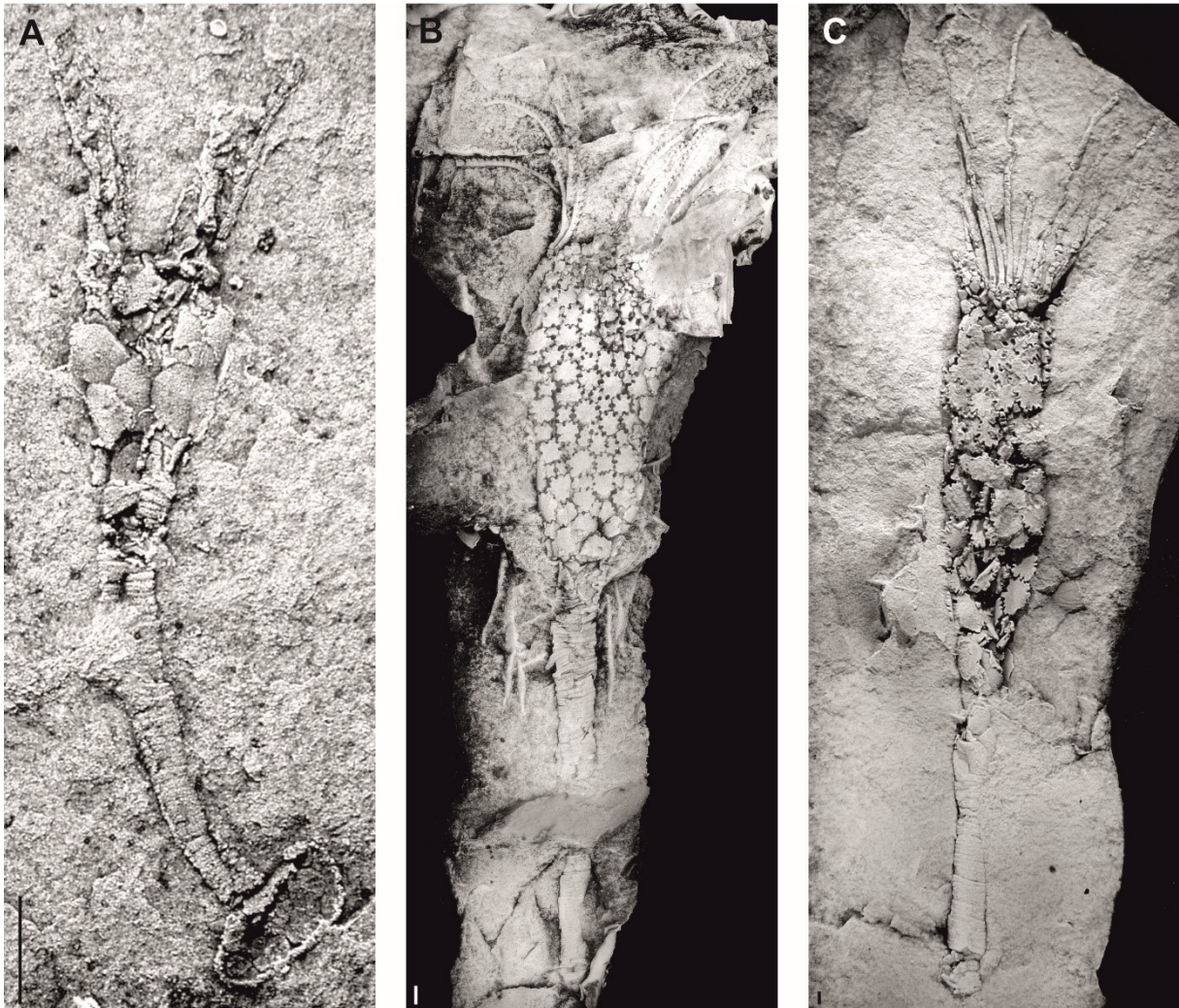
Eocrinoid s velkou protáhlou tékou. Desky tvořící téku polygonální, uspořádány nepravidelně. Mezi tékálními deskami jsou přítomny epispiry. Početné (alespoň 16 na jedince), dlouhé brachioly. V orální části téky malé polygonální desky. Uspořádání ambulakrální soustavy neznámé. Stonek tvořen z kolumnálií. Distální část stonku není známa a přichytný disk také ne.

***Luhocrinus monicae* Prokop & Fatka, 1985**

Eocrinoid s drobnou pohárkovitou tékou tvořenou polygonálními deskami, jež jsou uspořádány v pěti prstencích. Brachioly velmi dlouhé, tenké, nevětvené s biseriální strukturou. Stonek dlouhý složený z kolumnálií, distálním směrem se zužující. Příchytný disk není znám. Tento taxon je jediný ze zde jmenovaných, který se nachází ve skryjsko-týřovické pánvi.



Obr. 12. A - *Luhocrinus monicae*. B – *Akadocrinus jani*. C - *Acanthocystites briareus*. Měřítko 1 cm.



Obr. 13. *Akadocrinus jani*. Ontogenetický vývoj od juvenilního po gerontického jedince. A – vývojové stádium bez epispir; B, C – vývojové stádium s epispirami. Měřítko 1 mm.

***Lichenoides priscus* Barrande, 1846**

Téka složena ze tří prstenců desek. Rozděleny na bazální, laterální a radiální. Téka má výraznou symetrii podle čísla pět. Mezi deskami se vyskytují výrazné epispiry. Dlouhé, rovné, biseriální brachioly. Ambulakra přes celý orální povrch, symetrie podle 2-1-2 vzoru. Ústa uprostřed orálního pole. *Lichenoides* nemá stonek. K mořskému dnu byl přichycen pomocí desek a pravděpodobně používal startegii „biogluing“. Je interpretován jako „low-medium suspension feeder“.

Z Barrandienu, ze skryjsko-týřovické pánve je popsán *Lichenoides vadosus* Parsley & Prokop, 2004. Zda se opravdu jedná o dva rozdílné druhy je potřeba ověřit revizí materiálu.



Obr. 14. A – C *Lichenoides priscus* – ukázka morfologie těla. Měřítko 1 cm.

Závěry a budoucí směry výzkumu

Tato disertační práce značně rozšířila znalosti o kambrických eocrinoidních ostnokožcích z oblasti Barrandienu a přispěla také ke zlepšení komplexního pohledu na ranou evoluci bazálních ostnokožců. Hlavní výsledky této disertační práce jsou:

- 1) Poprvé byl na materiálu z Čech studován ontogenetický vývoj kambrických ostnokožců. U rodu *Akadocrinus* byl popsán kontinuální ontogenetický vývoj. Byla stanovena dvě vývojová stádia. Hlavním rozlišovacím znakem pro jednotlivá stádia byly absence či přítomnost epispir. V průběhu ontogeneze byly pozorovány změny v morfologii brachiol, téky i stonku.
- 2) Byla provedena revize morfologického popisu a upravena diagnóza rodu *Akadocrinus* a *Vyscystis*. U rodu *Akadocrinus* byl poprvé popsán vnitřní a vnější povrch desek, krycí desky u brachiol či šířka ambulakrálního tunelu. U rodu *Vyscystis* byl popsán doposud neznámý orální povrch.
- 3) Došlo k vyjasnění systematického postavení vybraného materiálu popsaného původně J. Barrandem. Exemplář popsaný původně jako *Tige d'une Cystidée indéterminée* byl nově interpretován jako rod *Akadocrinus*. Materiál interpretovaný jako problematický eocrinoid *Lapillocystites* byl zařazen mezi rod *Stromatocystites* a je nově přiřazen mezi edrioasteroidy.
- 4) Z jineckého souvrství byl popsán nový rod *Felbabkacystis*, který představuje velmi důležitého zástupce pro celkovou evoluci tělních plánů raných ostnokožců patřících do podkmene Blastozoa. *Felbabkacystis* má zcela unikátní stavbu těla (prototéka), která ukazuje evoluci tzv. body wall.
- 5) Sledování fylogenetických vztahů mezi jednotlivými zástupci v rámci skupiny Blastozoa. Upevnění pozice skupiny Lepidocystoidea jako bazální skupiny ostnokožců.
- 6) Paleoekologie – ujasnění způsobu života některých jedinců (*Vyscystis*).

Budoucí směry výzkumu:

V současné době bylo zahájeno studium doposud nestudovaného, velmi příznivě zachovaného a poměrně bohatého materiálu problematického rodu *Cigara*, které by mělo objasnit systematické postavení tohoto rodu a rozhodnout zda spadá mezi eocrinoidní ostnokožce.

Dalším rozpracovaným tématem je problematika rodu *Lichenoides*, kde se zaměřujeme převážně na tafonomii. V přípravě je také studie o dosud neznámém výskytu rodu *Felbakkacystis* ze skryjsko-týřovické pánve. Čeští eocrinoidní ostnokožci stále představují perspektivní téma pro budoucí výzkum. Mnohé otázky o ekologii i morfologii eocrinoidních ostnokožců z Barrandienu stále nejsou vyřešeny.

Poděkování

Nastal čas poděkovat všem, kteří mi pomohli na mé cestě studiem na Přírodovědecké fakultě a byli mi oporou, jež mě dovedla až k pomyslnému vrcholu mého studia. Cesta na jakýkoli vrchol je vždy náročná a já jsem velmi ráda, že i přes různá klopýtání můžu odevzdat tuto disertační práci s úsměvem na tváři.

První poděkování patří mému školiteli doc. RNDr. Oldovi Fatkovi, CSc., který mi před lety svěřil ke studiu tak krásné téma. Kambričtí ostnokožci, ač to tak možná na začátku nevypadalo, se stali nedílnou součástí mého života. Děkuji svému školiteli za cenné odborné rady, za mnoho hodin trpělivých konzultací, za uvedení do světa vědy a za mnohé další. Bez jeho pomoci by tato disertační práce nikdy nemohla vzniknout.

Dále bych chtěla poděkovat své konzultantce Dr. Elise Nardin, která se stala nejen mojí odbornou poradkyní, ale i milou kamarádkou. S její pomocí se mi značně rozšířily znalosti o nepřeberném množství fosilních ostnokožců, fylogenetických a statistických analýzách i znalosti francouzské kultury.

Další poděkování je věnováno RNDr. Rudolfovi J. Prokopovi, CSc., který se stal mým učitelem ve světě devonských lilijic a který mi předává cenné informace ze světa těchto zvláštních živočichů.

Dr. Bertrand Lefebvre, spoluautor některých mých publikací, si taktéž zaslouží poděkování nejen za milé vědecké debaty během mezinárodních konferencí. Patří mu velké díky i za to, že si mě v čase brzkém vezme pod svoje ochranná křídla a umožní mi tak nadále zůstat ve vědeckém světě.

Velký dík patří i mému současnému šefovi RNDr. Petru Budilovi, PhD. (ČGS), který je osobou, jež mi v posledních měsících vytvořila perfektní prostředí k dopsání mé disertační práce. Za dobu, kdy spolu sdílíme kancelář, jsem se od něj mnohé naučila. Děkuji mu za jeho odborné konzultace a pozitivní náladu. Nesmím opomenout poděkovat i mé spolupracovnici RNDr. Evě Kadlecové, která se mnou již téměř dva roky sdílí každodenní nejen pracovní starosti.

Ráda bych také poděkovala kolegům z Paleontologického oddělení Národního muzea, kde jsem společně s nimi strávila nemálo času, který byl v mnoha ohledech inspirující. Můj dík

patří nejen Honzovi, Vojtovi, Borkovi a Milanovi ale také Martinovi a Lence. Poslední dva jmenovaní mě naučili mnohé ze světa fotografování. Lence také děkuji za mnoho času stráveného dohromady mimo pracovní svět a za její milá slova, kterými mě podpořila i ve chvílích, kdy mi nebylo moc do smíchu. Dále bych chtěla poděkovat Petrovi za jeho úžasné korektury anglického jazyka ve všech mých publikacích. A také kolegovi a kamarádovi Lukášovi, se kterým jsme společně prošli studiem a zažili mnoho nejen odborných debat.

Můj obrovský dík patří rodičům, kteří mi vždy byli velkou oporou, jež mě držela nad vodou i ve chvílích, kdy se mi cesta k cíli zdála vzdálená. Děkuji také mému dědečkovi, který mě již od začátku podporoval v mém studiu. Nesmím zapomenout na své přátele, kteří mi fandili a stali se věrnými posluchači příhod ze světa paleontologie.

Ráda bych také poděkovala soukromým sběratelům, kteří mi věnovali cenný materiál pro vědecké studium.

Publikace předložené v této disertační práci vznikly s finanční podporou Grantové agentury University Karlovy (projekt č. 776213: Ontogeneze zástupců třídy Eocrinoidea; projekt č. 898416: Revize eocrinoidních ostnokožců z kambria Barrandienu).

Seznam použité literatury

- Barrande, J. 1887. *Système silurien du centre de la Bohême. Volume VII. Classe des Echinodermes, Ordre des Cystidéés*. Praha & Leipzig, 233 p.
- Chlupáč, I., Havlíček, V., Kříž, J., Kukul, Z. & Štorch, P. 1998. Palaeozoic of the Barrandian (Cambrian to Devonian). Prague, 180 p.
- David, B. & Mooi, R. 1996. Embryology supports a new theory of skeletal homologies for the phylum Echinodermata. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 3, Sciences de la vie*, 319, 577–584.
- David, B., Lefebvre, B., Mooi, R. & Parsley, R. 2000. Are homalozoans echinoderms? An answer from the extraxial–axial theory. *Paleobiology*, 26, 529–555.
- Fatka, O. & Kordule, V. 1990. *Vyscystis ubaghsi* gen. et sp. nov., imbricate eocrinoid from Czechoslovakia (Echinodermata, Middle Cambrian). *Věstník Ústředního ústavu geologického*, 65, 315–323.
- Fatka, O. & Kordule, V. 1991. *Akadocrinus knizeki* sp. nov., gogiid eocrinoid from Czechoslovakia (Echinodermata, Mid-Cambrian). *Věstník Českého geologického ústavu*, 66, 239–244.
- Fatka, O. & Mergl, M. 2009. The ‘microcontinent’ Perunica: status and story 15 years after conception. Pp. 65–101 in: Bassett, M. G. (ed.) *Early Palaeozoic peri-Gondwana terranes: New insights from tectonics and biogeography*. Geological Society of London, *Special Publications*.
- Fatka, O. & Szabad, M. 2014. Cambrian biostratigraphy in the Příbram-Jince Basin (Barrandian area, Czech Republic). *Bulletin of Geosciences*, 89, 413–429.
- Fatka, O., Kordule, V. & Szabad, M. 2004. Stratigraphic distribution of Cambrian fossils in the Příbram-Jince Basin (Barrandian area, Czech Republic). *Senckenbergiana lethaea*, 84, 369–384.
- Fatka, O., Kraft, P., & Szabad, M. 2012. A first report of *Sphenothallus* Hall, 1847 in the Cambrian of Variscan Europe. *Comptes Rendus Palevol*, 11, 539–547.

- Geyer, G., Elicki, O., Fatka, O. & Zylínska, A. 2008. Cambrian. Pp. 155–202 in: McCann, T. (ed.) *Geology of Central Europe. Geological Society of London*, London.
- Havlíček, V. 1971. Stratigraphy of the Cambrian of Central Bohemia. *Sborník geologických věd, Geologie*, 20, 7–52.
- Jaekel, O. 1918. Phylogenie und System der Pelmatozoen. *Paläontologische Zeitschrift*, 3, 1–128.
- Kammer, T. W., Sumrall, C. D., Zamora, S., Ausich, W. I. & Deline, B. 2013. Oral Region Homologies in Paleozoic Crinoids and Other Plesiomorphic Pentaradial Echinoderms. *PLoS ONE*, 8, e77989.
- Lefebvre, B., Nardin, E. & Fatka, O. 2015. Body wall homologies in basal blastozoans. Pp. 87–93 in: Zamora, S. & Rabáno, I. (eds) *Progress in Echinoderm Palaeobiology*. Instituto Geologico y Minero de Espana, Cuadernos del Museo Geominero, Madrid.
- Maletz, J., Steiner, M. & Fatka, O. 2005. Middle Cambrian pterobranchs and the Question: What is a graptolite. *Lethaia*, 38, 73–85.
- Mikuláš, R., Fatka, O. & Szabad, M. 2012. Paleoecologic implications of ichnofossils associated with slightly skeletonized body fossils, mid-Cambrian of the Barrandian area, Czech Republic. *Ichnos*, 19, 199–210.
- Nardin, E., Lefebvre, B., David, B. & Mooi, R. 2009. La diversification des échinodermes primitifs au Paléozoïque inférieur : l'exemple des blastozoaires. *Comptes Rendus Palevol*, 8, 179–188.
- Nardin, E., Lefebvre, B., Fatka, O., Nohejlová, M., Kašička, L., Šinágl, M. & Szabad, M. 2017. Evolutionary implications of a new transitional blastozoan echinoderm from the mid Cambrian of Czech Republic. *Journal of Paleontology*, 91, 672–684.
- Paul, C. R. C. 1984. British Ordovician Cystoids, *Monograph of the Paleontographical society*, 2, 65–152, London.
- Paul, C. R. C., & Smith, A. B. 1984. The early radiation and phylogeny of echinoderms. *Biological Reviews*, 59, 443–481.

- Parsley, R. L. & Prokop, R. J. 2004. Functional morphology and paleoecology of some sessile Middle Cambrian echinoderms from the Barrandian region of Bohemia. *Bulletin of Geosciences*, 79, 147–156.
- Parsley, R. L. & Zhao, Y. 2006. Long stalked Eocrinoids in the basal Middle Cambrian Kaili Biota, Taijiang county, Guizhou province China. *Journal of Paleontology*, 80, 1058–1071.
- Prokop, R. J. 1962. *Akadocrinus* nov. gen., a new Crinoid from the Cambrian of the Jince Area (Eocrinoidea). *Sborník Ústředního Ústavu geologického, Paleontologie*, 27, 37–42.
- Prokop, R. J. & Fatka, O. 1985. *Luhocrinus monicae* gen. et sp. nov. (Eocrinoidea) from the Middle Cambrian of Bohemia. *Věstník Ústředního ústavu geologického*, 60, 231–234.
- Smith, A. B., 1984. Classification of the Echinodermata. *Palaeontology*, 27, 431–459.
- Sprinkle, J. 1973. Morphology and evolution of blastozoan echinoderms. *Museum Comparative Zoology Special Publication*, 284 p.
- Sprinkle, J., Parsley, R.L., Zhao, Y. & Peng, J. 2011. Revision of lyracystid eocrinoids from the Mid-Cambrian of South China and Western Laurentia. *Journal of Paleontology*, 85(2), 250–255.
- Swofford, D. L. 2016. *PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*. Version 4.0a150. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Ubaghs, G. 1987. Echinodermes nouveaux du Cambrien moyen de la Montagne Noire (France). *Annales de Paléontologie*, 73, 1–27.
- Ubaghs, G. 1963. *Rhopalocystis destombesi* ng, n. sp. Eocrinoide de l'Ordovicien inférieur (Trémadocien supérieur) du Sud marocain. *Notes du Service géologique du Maroc*, 23, 25–44.
- Zamora, S., Gozalo, R. & Liñán, E. 2009. Middle Cambrian gogiids (Eocrinoidea, Echinodermata) from Northeast Spain: taxonomy, palaeoecology and palaeogeographic implications. *Acta Palaeontologica Polonica*, 54, 253–265.
- Zamora, S., Lefebvre, B., Álvaro, J. J., Clausen, S., Elicki, O., Fatka, O., Jell, P., Kouchinsky, A., Lin, J., Nardin, E., Parsley, R. L., Rozhnov, S., Sprinkle, J., Sumrall, C. D., Viscaino, D. &

- Smith, A. B. 2013. Cambrian echinoderm diversity and palaeobiogeography. *Geological Society, London, Memoirs*, 38, 157-171.
- Zamora, S. 2010. Middle Cambrian echinoderms from north Spain show echinoderms diversified earlier in Gondwana. *Geology*, 38, 507–510.
- Zamora, S., Deline, B., Álvaro, J. J., & Rahman, I. A. 2017. The Cambrian Substrate Revolution and the early evolution of attachment in suspension-feeding echinoderms. *Earth-Science Reviews*, 171, 478–491.
- Zhao, Y. L., Huang, Y. Z. & Gong, X. Y. 1994. Echinoderm fossils of Kaili Fauna from Taijiang, Guizhou. *Acta Palaeontologica Sinica*, 33, 305–331.
- Zhao, Y. L., Parsley, R. L. & Peng, J. 2007. Early Cambrian eocrinoids from Guizhou Province, South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 257, 317–327.
- Zhao, Y., Parsley, R. L. & Peng, J. 2008. Basal Middle Cambrian short-stalked Eocrinoids from the Kaili Biota: Guizhou Province, China. *Journal of Paleontology*, 82, 415–422.

Přílohy

Publikace I:

Nohejlová, M. & Fatka, O. 2016. Ontogeny and morphology of Cambrian eocrinoid *Akadocrinus* (Barrandian area, Czech Republic). *Bulletin of Geosciences*, 91(1), 141–153.

Publikace II:

Nohejlová M. & Fatka O. 2017. Revision of Barrande's specimen "*Tige d'une Cystidée indéterminée*" (Cambrian, Echinodermata, Eocrinoidea). *Carnets de Géologie* [Notebooks on Geology] (v recenzním řízení).

Publikace III:

Nardin, E., Lefebvre, B., Fatka, O., Nohejlová, M., Kašička, L., Šinágl, M. & Szabad, M. 2017. Evolutionary implications of a new transitional blastozoan echinoderm from the mid Cambrian of Czech Republic. *Journal of Paleontology*, 91(4), 672–684.

Publikace IV:

Nohejlová, M., Nardin, E., Fatka, O., Kašička, L. & Szabad, M. 2017. Morphology, palaeoecology and phylogenetic interpretation of Cambrian echinoderm *Vyscystis* (Barrandian area, Czech Republic). *Journal of Systematic Palaeontology* (v recenzním řízení).

Publikace V:

Fatka, O., Nohejlová, M. & Lefebvre, B. 2017. *Lapillocystites* Barrande is the edrioasteroid *Stromatocystites* Pompeckj (Cambrian, Echinodermata). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* (v tisku).