

# Interakce mezi ichnofosiliemi, schránkami tělesně zachovalých fosilií a litologií v šárckém souvrství ordoviku Barrandienu studované výpočetní tomografií

Interactions between ichnofossils, body fossils and lithology studied by computer tomography (Šárka Formation, Ordovician of the Barrandian area, Czech Republic)

RADEK MIKULÁŠ<sup>1</sup> – EVA KADLECOVÁ<sup>2</sup> – JANA BRUTHANSOVÁ<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Geologický ústav AV ČR, v. v. i., Rozvojová 269, 165 02 Praha 6; mikulas@gli.cas.cz

<sup>2</sup> Česká geologická služba, Klárov 3, 118 21 Praha 1; eva.kadlecova@geology.cz

<sup>3</sup> Národní muzeum, Přírodovědecké muzeum – oddělení paleontologie, Cirkusová 1740, 193 00 Praha 9; jana.bruthansova@nm.cz

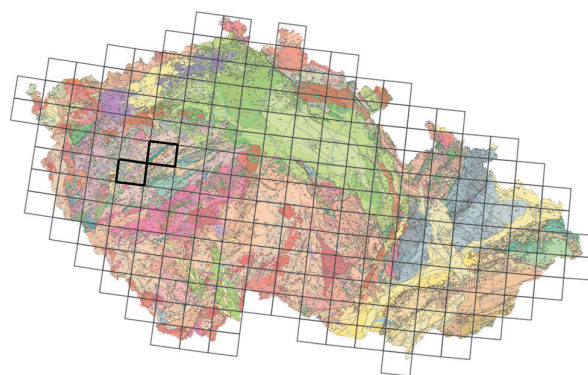
Please cite this article as: Mikuláš, R. – Kadlecová, E. – Bruthansová, J. (2018): Interactions between ichnofossils, body fossils and lithology studied by computer tomography (Šárka Formation, Ordovician of the Barrandian area, Czech Republic). – Geoscience Research Reports, 51, 1, 189–193. (in Czech)

**Key words:** Ordovician, marine sediments, organism interactions, trace fossils, Barrandian area

**Summary:** Fossil-rich nodules of the Šárka Formation, colloquially called “Šárka Balls” or “Rokycany Balls”, often resulted from the ichnological inhomogeneity of the substrate, probably softground to soapground containing silica gels (and thereby prone to rapid lithification). As such, they represent a possibly rich field for the study of interaction of body-fossils and trace fossils, in other words, between shelly and non-shelly fauna. One of the studied specimens was considered to represent the evidence of scavenging on dead gastropods.

The ichnogenus *Gastrochaenolites* Leymerie, 1842 belongs to trace fossils that relatively often provide a tracemaker preserved directly in its trace (cf. Mikuláš and Žítt, 2006). The superficial conclusions made for the specimen No CW68a-b was the following: an in-faunal gastropod communicated (possibly as a specialized predator) with the space above the bottom by a narrow straight vertical shaft. However, any search in the literature did not bring facts supporting the indicated hypothesis. Opposed to the “infaunal gastropod hypothesis”, the gastropod shell is somewhat broken and even not fully complete. Thereby, we preferred the hypothesis that portrayed the gastropod as a source of food from unknown, probably hardly preservable organisms. Here, two scenarios have been possible:

1, the dead gastropod sunk into muddy bottom, and its presence remained indicated by escaping gases. Thereby, it is discovered by a “worm” (cylindrical shape of the trace), who achieved the prey so precisely that the secondarily originated nodule (formed



(12-32 Zdice; 12-33 Plzeň)

during years or dozens of years) is virtually geometrically precise, since the geochemical barrier induced the form of the chamber with dead gastropod (its body has been nearly disintegrated, but the shaft served as a breather pipe).

2, the second possibility differs from the previous one as it does not require the so precise “hit” to the place of a dead gastropod using chemotaxis, which can hardly be entirely exact under the bottom water currents and other heterogeneities. The possibility consists of the idea that the discovered gastropod carrion could serve to its explorer to placing eggs (similarly as parasites of solitary bees; Mikuláš and Genise 2003). The grown-up offspring could use gravitaxe to achieve the bottom floor.

Notably, we have not taken into consideration the possibility that appeared, after the CT imaging, true. In reality, the shaft changed its direction closely to the gastropod remain to continue to the non-broken (and “non-polluted”) part of the nodule.

The nodules containing superficial well-pronounced trace fossils of *Stelloglyphus* show, from the methodologic point of view, the very opposite situation. Provided we have only the data from the CT, we have had to consider the structure on the nodule surface inorganic, because it is not visible any indication of bioturbation in the centre of the presumed biogenic structure.

In conclusion, when the specimen CW68a-b was studied by computer tomography, it was shown that the tracemaker intended not to gain, but to avoid the gastropod carcass. The method brought a simple but virtually unfeasible solution of the configuration of the sample. In another case (nodules with *Stelloglyphus*), the tomography gave much less information than a mere eye-observation. Both the methods are to be combined to bring reliable data.

Při studiu a následné interpretaci fosilních stop (která může podle okolností ovlivnit plány geologického průzkumu celých ekonomicky významných oblastí; cf. Gingras et al. 2012) velmi často vyvstává otázka, který organismus je tvůrcem určité stopy. Typů fosilních stop, v nichž se zpravidla zachová původce, je však jen několik (patří mezi ně například vrtby mlžů ve vápencových skalnatých pobřežích; Wilson 2007). Problém s přiřazením adekvátních původců k fosilním stopám je ve skutečnosti ještě větší, než se na první pohled jeví. Ichnologie ve 20.–30. letech 20. století se velmi spoléhala na přímé pozorování živočichů při vytváření stop (Baucon et al. 2012). Tehdy však nebylo zcela zřejmé, že většina stop vzniká těsně pod povrchem dna, vesměs na hranici kyprého a částečně konsolidovaného substrátu a přímé optické pozorování je nemožné. Mnohdy pomohou experimenty v akváriích. V případě drobné infauny hlubších moří je však i tato možnost jen teoretická, proto mj. dodnes neznáme původce tak rozšířených a interpretativně důležitých stop jako je *Zoophycos*, *Paleodictyon* a do značné míry také *Chondrites*. A aby výčet potíží s určováním původců stop byl úplný, je nutno uvést, že fosilie nalezená uvnitř tunelu či komůrky zkamenělé stopy nemusí být totožná s jejím původcem.

Právě posledně uvedený příklad je jedinečně doložen materiálem, který dále popisujeme. Je velmi zajímavý též metodicky: ukazuje, že bez použití zatím řidce využívané techniky výpočetní tomografie by sebepečlivěji pracující badatel dospěl ke zcela mylnému závěru.

## Nálezové okolnosti

Materiál popisovaný v této práci je uložen ve sbírkách České geologické služby v Praze na Klárově. Je součástí velké kolekce označené CW (Václav Kozák, podle sběratele, který je jejím původcem) a čítá více než 2 000 inventurních čísel (tj. přes 4 000 jednotlivých kusů). Kolekce sestává, vedle dalšího materiálu, z velké části z nálezů konkrecí – tzv. „šáreckých kuliček“, středně ordovického stáří (viz dále), z lokalit v oblasti centrálního Barrandienu (jihozápadní části pražské pánve). Nálezové okolnosti nejsou ve sbírce V. Kozáka vždy přesně zaznamenány; z osobní komunikace se sběratelem však vyplývá, že exploatoval prostor mezi obcemi Těškov, Sirá, Mýto a Osek v okolí Rokycan (cf. Budil et al. 2007; Lajblová – Kraft 2014; Lajblová et al. 2014). Takto vymezená oblast je klasickým územím, kde jsou „šárecké kuličky“ dlouhodobě sbírány na obdělávaných polích, kde se dostávají ze zvětralých břidlic na povrch vlivem orby.

Šárecké souvrství ordoviku pražské pánve (spodní až střední darriwilian = oretanian mediteránní škály, ekvivalent stupně llanvirnu, případně i nejvyššího arenigu) je v největší části dochovaného eroziho zbytku horninové výplně pánve vyvinuto ve facii tmavě šedých jílovitých a jemně slídnatých prachovitých břidlic. Menší rozsah mají vulkanické facie a facie ferolitů, které nicméně v některých částech pánve tvoří celou mocnost souvrství. V břidličné facii se různě hojně vyskytují prokřemenělé tmavé konkrece o běžné velikosti několika centimetrů až 20 cm, ob-

sahující bohatou a druhově pestrou faunu (Chlupáč et al. 1998). V konkrecích jsou hojně jak fosilizované schránky živočichů, tak ichnofosilie (Mikuláš 1992, 2003; Mikuláš – Slavíčková 2001). Stratigrafická úroveň, odkud námi studované konkrece pocházejí, není s jistotou známa, ale vzhledem k fauně, kterou obsahují, ji lze dobře určit na základě graptolitů vyskytujících se v některých konkrecích; ty vyznačují graptolitovou zónu *Corymbograptus retroflexus*, tj. spodní až střední část šáreckého souvrství. Hojně zastoupení zejména trilobitové a brachiopodové fauny řadí konkrece ke společenstvu *Euorthisina – Placoparia* (Havlíček – Vaněk 1990; Budil et al. 2007).

## Systematická část

*Skolithos* Haldeman, 1840

*Skolithos* isp.

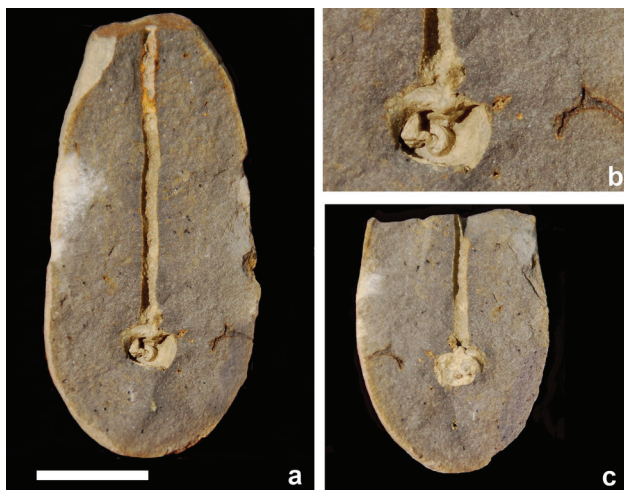
Fig. 1a–c; 2a–d

**Materiál:** Jediný nález (CW680a, b) rozdělený na dva horninové vzorky mechanickým rozbitím konkrece.

**Popis:** Válcovitá šachta, lokalizovaná v ose drobnější konkrece – „šárecké kuličky“. Rozměry konkrece: délka, resp. hloubka (neboť konkrece byla orientována delší osou kolmo k vrstvám; viz Mikuláš 1992 a 2003) = 60 mm, přičemž malá úseč konkrece (reprezentující další 2–3 mm) schází; průměr konkrece v nejširším místě = 24 mm. Válcovitá šachta je téměř dokonale přímá/vertikální, její povrch je hladký, bez výztuže stěny; průměr je kolem 1,8 mm. Pouhým okem nebo optickými pomůckami je zjištělná délka/hloubka šachty 43 mm.

Při běžném pozorování se nabízí interpretace, že vertikální válcovitá šachta je propojená a zakončená kulovitou až mírně elipsoidně zploštělou komůrkou. Povrch komůrky se jeví hladký, je však překryt jílovými a prachovými rezidui hnědožluté barvy, která také z velké části komůrku vyplňují. Nachází se v nich úlomek body-fosilie – břicho-nožce *Tropidodiscus* sp. (cf. Perner 1903). Celý úlomek schránky je zachován jako otisk, resp. protiotisk, původní hmota schránky z uhličitanu vápenatého se nedochovala. Na torzu body-fosilie je možno rozpoznat tři závitů a maximální naměřená velikost od jednoho okraje fragmentu k druhému činí 5,3 mm. Je tedy zřejmé, že plž nemohl být původcem stopy, jelikož jeho velikost by neumožnila průlez šachtou o průměru necelé 2 mm.

Vzhledem k neobvyklosti textury a díky zkušebnímu provozu výpočetního tomografu SkyScan 1172 v Paleontologickém oddělení Národního muzea v Praze jsme získali a také využili možnost prostudovat konkreci také tomografií, tj. nedestruktivní metodou zachycující rozdíly v hustotě originálního objektu. V praxi jsou takto zachyceny i trhliny, plochy odlučnosti a samozřejmě i dutiny. Popis jedince podle tomografií (obr. 2a–d) je následující: „Popisovaná šachta je ve svých svrchních cca 40 mm vertikální, válcovitá, téměř přímá a s téměř konstantním průměrem (blížíci se geometrické přesnosti charakteristické pro vrtavé stopy – borings) 1,8 mm. V místě dotyku šachty s fosilií břicho-



Obr. 1. Vertikální šachta *Skolithos* isp. a gastropod *Tropidodiscus* sp. Zdánlivá interakce gastropoda a ichnofosilie při použití běžného binokulárního mikroskopu a makrofotografie. Lokalita: Sirá. Úsečka = 1 cm. Inv. č.: a – CW680a; b – CW680b; c – CW680a. Foto R. Mikuláš.

Fig. 1. Vertical shaft *Skolithos* isp. and gastropod *Tropidodiscus* sp. False interaction of the gastropod and the ichnofossil using a common binocular microscope and macrophotography. Sirá locality. Scale bar = 1 cm. Inv. Nos.: a – CW680a; b – CW680b; c – CW680a. Photos by R. Mikuláš.

nožce *Tropidodiscus* sp. šachta náhle mění svůj směr – odchyluje se od vertikálního směru cca o 20°. Takto sleduje povrch schránky plže asi 5 mm; po opuštění schránky se šachta začíná opět sklánět k vertikálnímu směru, ale dříve, než ho dosáhne, je (10 mm od místa změny směru) ukončena.“

Tomografie vzorku dále ukazují tři další jedince břicho-  
nožců, z toho ve dvou případech jde s velkou pravděpodob-

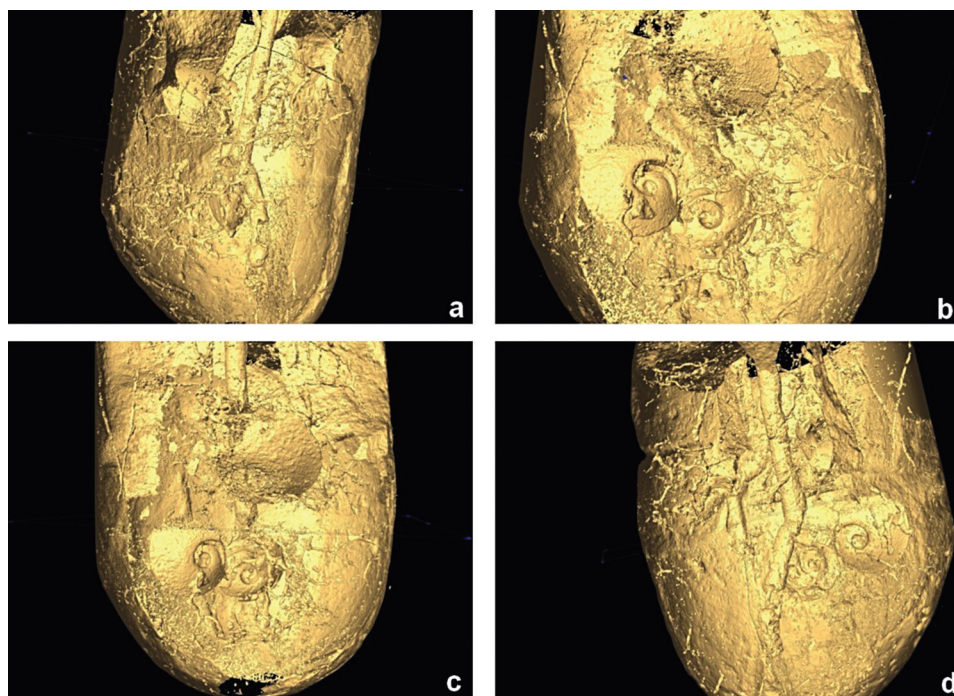
ností o rod *Tropidodiscus*. Tři dodatečně nalezení jedinci břicho-  
nožců leží mimo osu souměrnosti konkrece. Další  
strukturou objevenou tomografem je nepravidelně větvená  
trojrozměrná konstrukce dutých chodbiček ichnorodu *Pi-  
lichnus* Uchman, 1999 o obvyklém průměru 0,2–0,4 mm.  
Tyto chodbičky se vyskytují v konkreci nerovnoměrně, lze  
rozeznat dva jejich shluky s velmi přibližně odhadnutým  
průměrem 1 cm.

**Poznámky:** Před zpracováním popisované konkrece na to-  
mografu byla šachta s navazující komůrkou předběžně  
řazena do ichnorodu *Gastrochaenolites* Leymerie 1842.  
Vycházeli jsme z principu, že určení nalezené struktury  
do ichnorodu, resp. případně ichnodruhu musí respekto-  
vat morfologii stopy a naopak výslovně nesmí vycházet  
z předpokládané funkce, systematické příslušnosti původce  
a až na výjimky ani z velikosti (Bertling et al. 2006). Ichno-  
rod *Gastrochaenolites* je diagnostikován (Kelly – Bromley  
1984, str. 797) jako: „Clavate borings in lithic substrates;  
the apertural region of the boring is narrower than the main  
chamber and may be circular, oval, or dumbbell shaped“,  
tj. „klavátní (na konci rozšířené) vrty v litických substrá-  
tech; část stopy při vyústění na povrch je užší než hlavní  
komora a ústí může být na průřezu kruhové, elipsovité nebo  
činkovité“. Je zřejmé, že námi viděná stopa popisu odpo-  
ovídala s výjimkou litického substrátu. *Gastrochaenolites*  
je však poměrně vzácným příkladem fosilní stopy, která  
byla v nedávných publikacích (Mikuláš – Žižt 2003, Car-  
mona et al. 2008) označena jako „substrate-crossing“, tedy  
přecházející bez zásadní změny morfologie z typických  
rockgroundů přes firmgroundy, což jsou nejčastěji částečně  
litifikované prachovce a jílovce, k pevnějším softgroundům  
(konsolidované jílovité dno apod.).

Až na tomografiích (obr. 2a–d) však bylo vidět, že šachta  
neústí do komůrky tvořené z velké části uhynulým plžem

Obr. 2. Vertikální šachta *Skolithos* isp. a gastropod *Tropido-  
discus* sp. Reálnější zobrazení interakce původce ichnofo-  
silie se schránkou gastropoda na tomografiích. Lokalita: Sirá.  
Velikost vyplývá z obr. 1. Inv. č.: a–d = CW680. Foto J. Bruthansová.

Fig. 2. Vertical shaft *Skolithos* isp. and gastropod *Tropido-  
discus* sp. Realistic record of the interaction of the tracemaker  
and the gastropod shell on CT-images. Sirá locality. For the  
size scale use the Fig. 1. Inv. No: a–d = CW680. Photos by  
J. Bruthansová.



rodu *Tropidodiscus*, ale naopak se pozůstatkům (pravděpodobně dosud nerozpuštěné šchránce) plže aktivně vyhýbá. V takovém případě nemůžeme komůrku zahrnout do popisu ichnofosilie a určení fosilní stopy musí být odlišné od ichnorodu *Gastrochaenolites*. Nabízí se možnost posuzovat celou strukturu jako stenomorfní (ovlivněnou limitujícími faktory substrátu; cf. Wisshak – Tapanila 2008); izomorfní obdobou by pak byla hladká válcovitá vertikální šachta, tedy struktura přesně vyhovující diagnóze ichnorodu *Skolithos* (cf. např. Desjardins et al. 2010).

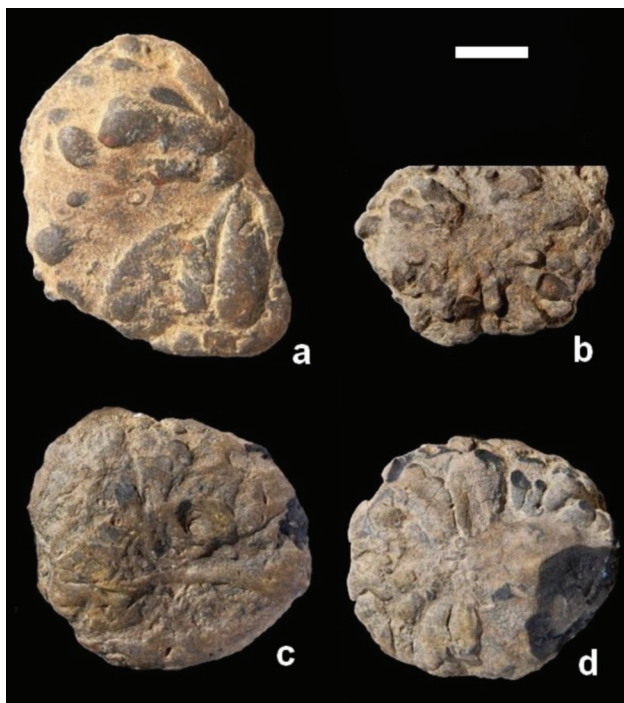
*Stelloglyphus* Vialov, 1964

*Stelloglyphus* isp.

Fig. 3a–d

**Materiál:** Tři nálezy (CW685a, b), z nichž jeden je rozdělen na dva horninové vzorky mechanickým rozbitím konkrce.

**Popis:** Diskovité konkrce typu „šáreckých kuliček“ (dvě plně vyvinuté, obr. 3b–d; jedna představující polovinu disku, resp. půlměsíc, obr. 3a). Jejich původní orientace v hornině není známa. Jedna (pravděpodobně spodní) strana je hladká, nepravidelně hrbolatá nebo nesoucí konvexní linie odpovídající výplním subhorizontálních tunelů (obr. 3c). Na opačných, pravděpodobně svrchních stranách disků jsou rozmístěny hrbolky kapkovitého tvaru, odpovídající průřezům šikmo orientovaných tunelů, radiálně se rozvíjejících z jednoho směru.



Obr. 3. „Šárecké kuličky“, jejichž vznik byl podmíněn existencí bioturbační textury odpovídající ichnorodu *Stelloglyphus* isp. Lokalita: Těškov. Úsečka = 1 cm. Inv. č. a – CW685b; b – CW685c; c – CW685a–; d – CW685a+. Foto R. Mikuláš.

Fig. 3. The „Šárka balls“ originated around the bioturbate structure corresponding to the ichnogenus *Stelloglyphus* isp. Těškov locality. Scale bar = 1 cm. Inv. Nos.: a – CW685b; b – CW685c; c – CW685a–; d – CW685a+. Photos by R. Mikuláš.

**Poznámky:** Nálezy jsou způsobem zachování identické s materiálem zpracovaným v díle Le Rouxe et al. (2008), pro který byl stanoven nový ichnodruh *Stelloglyphus llicensis* Le Roux et al. 2008. Materiál ze šáreckého souvrství však má podstatně menší vertikální rozměr, tj. v podstatě jedinou, nanejvýš dvojí úroveň radiálních paprsků.

Významný je způsob zachování. Kapkovité či oválné průřezy někdejších paprsků jsou makroskopicky dobře patrné, vnitřní struktura se však ani při rozbití kupičky klasickým destruktivním způsobem (kladivem), ani při výzkumu výpočetní tomografií neobjevuje. Je evidentní, že během velmi rané diagenézy musely paprsky představovat nepatrně propustnější směr pro roztoky bohaté na oxid křemičitý (či roztoky způsobující srážení již přítomných křemenných gelů); jinak by se vůbec nedochovaly. Tyto rozdíly však byly zřejmě takřka nepatrné a během dalších fází diagenézy se zcela setřely.

## Diskuse

Jak již bylo zmíněno, ichnorod *Gastrochaenolites* Leymerie, 1842 patří k těm fosilním stopám, které často poskytují přímo v komůrce stopy fosilie původce (podrobněji Mikuláš – Žitt 2003). Letmý závěr učiněný při pohledu na náš materiál č. CW680a, b byl tentýž – došli jsme k závěru, že jsme objevili fosilii infaunního břichonožce, který komunikoval (patrně jako specializovaný predátor) s prostorem na dně úzkou šachtou. Další pátrání v literatuře nepřineslo žádná fakta, která by naznačenou interpretaci podpořila. Poněkud v protikladu s výše vyslovenou myšlenkou je i fakt, že fosilie plže není dobře zachovalá, je nekompletní, poněkud rozlámaná.

Zůstávaly tedy k dispozici scénáře, které plže stavěly do role posmrtného zdroje živin pro neznámé, dosud nenalezené a patrně nedochované organismy. Zde se nabízely dva scénáře dosti pravděpodobné.

1. Uhynulý plž zapadne do bahnitého dna, jeho přítomnost prozrazují unikající plyny. Tam je nalezen původcem ze skupiny acikulátních mnohoštětinatých červů (čemuž odpovídá kruhový průřez šachty a tedy také těla původce); ten se k potravě dopravuje s takovou přesností, že později vzniklá (možná v horizontu let či desetiletí) konkrce je téměř geometricky souměrná. Ke vzniku konkrce totiž přispěje geochemická bariéra vyvolaná jak komůrkou s mrtvým – a pravděpodobně již téměř kompletně exploatovaným – plžem, tak „odvětrávací“ vertikální šachtou. Z jiných případů (Mikuláš 2003) víme, že i pouhá šachta klasifikovatelná jako *Skolithos* isp. může způsobit vznik rozměrné, geometricky přesné konkrce, kterou by bylo možno šachtou ichnofosilie navléknout na nit a roztočit podle osy.
2. Druhá možnost se liší od předchozí tím, že nevyžaduje tak „přesný zásah“ na místo mrtvého plže s použitím chemotaxe, která se z principu (proudění při dně apod.) jeví jako ne úplně přesná. Vypátraná zdechlina – akumulace organiky – mohla posloužit některému obyvateli ordovického mořského dna k naklazení vajec, resp. jednoho vejce (podobně jako kladou solitérní včely

jednotlivá vajíčka do komůrek; Mikuláš – Genise 2003). Odrostlý mladý jedinec by pak použil snadno dostupné gravitace k dosažení povrchu dna.

V podstatě nás při studiu materiálu ani nenapadla třetí možnost, a sice že šachtička mění směr a pokračuje do nerozbité části konkrece.

Druhý námi prezentovaný nález ukazuje z metodologického hlediska pravý opak: kdybychom se spolehli na data z výpočetní tomografie, patrně bychom pokládali strukturu na povrchu konkrecí za anorganickou, protože v samém centru předpokládané biogenní textury není ani stopa po míšení substrátu.

*Poděkování. Práce je příspěvkem k projektu IGCP-UNESCO IGCP 653: The onset of the Great Ordovician Biodiversification Event. Za sponzorování tohoto projektu v Česku děkujeme firmám a společností Severočeské doly, a. s., SMP CZ, a. s., Kotouč Štramberk, s.r.o., Eurovia, a. s., Vršanská uhelná a.s. a GIS – Geoindustry, s.r.o. Předložené výsledky byly získány v rámci výzkumného záměru Geologického ústavu AV ČR, v. v. i., č. RVO 67985831, a interního úkolu České geologické služby č. 344500. Předložená práce vznikla za finanční podpory Ministerstva kultury v rámci institucionálního financování dlouhodobého koncepčního rozvoje výzkumné organizace Národní muzeum (DKRVO 2018/06, 00023272). Děkujeme rovněž editorovi V. Zieglerovi a recenzentům T. Kočímu a Š. Rakovi za podnětné připomínky.*

## Literatura

- BAUCON, A. – BORDY, E. – BRUSTUR, T. – BUATOIS, L. A. – CUNNINGHAM, T. – DE, C. – DUFFIN, C. – FELLETI, F. – GAILLARD, C. – HU, B. – HU, L. – JENSEN, S. – KNAUST, D. – LOCKLEY, M. – LOWE, P. – MAYOR, A. – MAYORAL, A. M. – MIKULÁŠ, R. – MUTTONI, G. – NETO DE CARVALHO, C. – PEMBERTON, S. G. – POLLARD, J. – RINDSBERG, A. K. – SANTOS, A. – SEIKE, K. – SONG, H.-B. – TURNER, S. – UCHMAN, A. – WANG, Y.-Y. – YI-MING, G. – ZHANG, L. – ZHANG, W. T. (2012): A history of ideas in ichnology. In: KNAUST, D. – BROMLEY, R. G., ed.: Trace fossils as indicators of sedimentary environments, 3–43. – Elsevier, Amsterdam.
- BERTLING, M. – BRADY, S. J. – BROMLEY, R. G. – DEMATHIEU, G. R. – GENISE, J. – MIKULÁŠ, R. – NIELSEN, J. K. – NIELSEN, K. S. S. – RINDSBERG, A. K. – SCHLIRF, M. – UCHMAN, A. (2006): Names for trace fossils: a uniform approach. – *Lethaia* 39, 265–286.
- BUDIL, P. – KRAFT, P. – KRAFT, J. – FATKA, O. (2007): Faunal associations of the Šárka Formation (Middle Ordovician, Darriwilian, Prague Basin, Czech Republic). – *Acta palaeont. sin.* 46 (Suppl.), 64–70.
- CARMONA, N. B. – BUATOIS, L. A. – MANGANO, G. M. – BROMLEY, R. G. (2008): Ichnology of the Lower Miocene Chenque Formation, Patagonia, Argentina: animal-substrate interactions and the Modern Evolutionary Fauna. – *Ameghiniana* 45 (1), 93–122.
- DESIARDINS, P. R. – MANGANO, M. G. – BUATOIS, L. A. – PRATT, B. R. (2010): Skolithos pipe rock and associated ichnofabrics from the southern Rocky Mountains, Canada: colonization trends and environmental controls in an early Cambrian sand-sheet complex. – *Lethaia* 43 (4), 507–528.
- GINGRAS, M. K. – BANIAK, G. M. – HOVIKOSKI, J. – KONHAUSER, K. O. – LA CROIX, A. D. – LEMISKI, R. T. – MENDOZA, C. A. – PEMBERTON, S. G. – POLO, C. – ZONNEVELD, J. P. (2011): Porosity and permeability in bioturbated sediments. In: KNAUST, D. – BROMLEY, R. G. (2012): Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments. *Developments in Sedimentology* 64, 837–868. – Elsevier, Amsterdam.
- HAVLÍČEK, V. – VANĚK, J. (1990): Ordovician invertebrate communities in black-shale lithofacies (Prague Basin, Czechoslovakia). – *Věst. Ústř. Úst. geol.* 65, 223–236.
- CHLUPÁČ, I. – HAVLÍČEK, V. – KRÍŽ, J. – KUKAL, Z. – ŠTORCH, P. (1998): Palaeozoic of the Barrandian (Cambrian to Devonian). – Czech Geol. Survey, Prague.
- KELLY, S. R. A. – BROMLEY, R. G. (1984): Ichnological nomenclature of clavate borings. – *Palaeontology* 27, 4, 793–807.
- LAJBLOVÁ, K. – KRAFT, P. (2014): The earliest ostracods from the Ordovician of the Prague Basin, Czech Republic. – *Acta geol. pol.* 64 (4), 367–392.
- LAJBLOVÁ, K. – KRAFT, P. – MEIDLA, T. (2014): Ontogeny of the ostracod *Conchoprimitia osekensis* (Příbyl, 1979) from the Darriwilian of the Prague Basin (Czech Republic). – *Est. J. Earth Sci.* 63 (3), 144–155.
- LE ROUX, J. P. – NIELSEN, S. N. – HENRÍQUEZ, A. (2008): Depositional environment of *Stelloglyphus llicoensis* isp. nov.: a new radial trace fossil from the Neogene Ranquil Formation, south-central Chile. – *Rev. Geol. Chile* 35 (2), 307–319.
- MERGL, M. (2002): Linguliformean and craniiformean brachiopods of the Ordovician Trenice to Dobrotiva formations of Barrandian, Bohemia. – *Acta Mus. Nat. Pragae, Ser. B, Nat. Hist.* 58, 1–82.
- MIKULÁŠ, R. (1992): Trace fossils from siliceous concretions in the Šárka and Dobrotiva Formations (Ordovician, central Bohemia). – *Čas. Mineral. Geol.* 36, 29–38.
- MIKULÁŠ, R. (2003): Ichnological aspect of fossiliferous nodules of the Šárka Formation (Ordovician, Llanvirnian, Czech Republic). – *Bull. Czech Geol. Surv.* 78, 83–88.
- MIKULÁŠ, R. – GENISE, J. F. (2003): Traces within traces: Holes, pits and galleries in walls and fillings of insect trace fossils in paleosols. – *Geol. Acta* 1 (4), 339–348.
- MIKULÁŠ, R. – SLAVÍČKOVÁ, J. (2001): Trilobites and minute ovoid pellets in a burrow (Ordovician, Llanvirnian, Czech Republic). – *Ichnos* 8, 243–249.
- MIKULÁŠ, R. – ŽIT, J. (2003): The ichnogenus *Gastrochaenolites* and its tracemakers from firmgrounds of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic). – *Ichnos* 10 (1), 5–23.
- PERNER, J. (1903): Gastéropodes. In: BARRANDE, J. et al.: *Système Silurien du centre de la Bohême*, 4, 1, I–XI, 1–164. – Prague.
- WILSON, M. A. (2007): Macroborings and the Evolution of Marine Bioerosion. In: MILLER, W., ed.: *Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*, 356–367. – Elsevier, Amsterdam.
- WISSHAK M. – TAPANILA, L., ed. (2008): *Current Developments in Bioerosion*. Erlangen Earth Conference Series. – 499 str. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.