

Několik poznámek k funkční morfologii remopleuridních a ellipsotaphridních trilobitů pražské pánve

Several notes to the functional morphology of remopleurid and ellipsotaphrid trilobites of the Prague Basin

PETR BUDIL¹ – OLDŘICH FÁTKA² – MICHAL MERGL³ –
PAVEL BOKR²

¹ Česká geologická služba, Klárov 3, 118 21 Praha;
petr.budil@geology.cz

² Geologický a paleontologický ústav Přírodovědecké fakulty,
Univerzita Karlova v Praze, Albertov 6, 128 43 Praha 2;
fatka@natur.cuni.cz

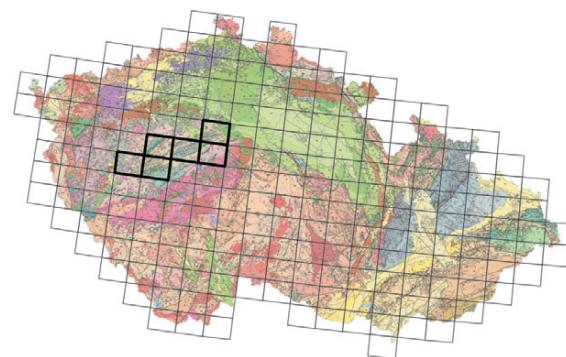
³ Katedra biologie, Fakulta pedagogická, Západočeská univerzita
v Plzni, Klatovská 51, 306 19 Plzeň; mmengl@kbi.zcu.cz

Key words: remopleurid and ellipsotaphrid trilobites,
Amphitryon, *Apatokephalus*, *Girvanopyge*, functional
morphology, Ordovician

Abstract: The general body morphology of remopleurid and ellipsotaphrid trilobites of the Prague Basin suggests that these trilobites belong to active nektobenthic to nektic swimmers. Several life strategies are supposed in different evolutionary lineages: *Amphitryon* Hawle & Corda and possibly also *Apatokephalus* Brögger were, very probably, rather nektobenthic animals. Flat ventral side of the exoskeleton as well as flat free cheeks (with long narrower genal spines in *Apatokephalus*) and the visual surface of eyes forming relatively narrow strip oriented especially frontally, laterally and posteriorly but not ventrally suggest this mode of life. Glabella together with palpebral lobes and eyes form steeply delimited platform which enable an excellent outlook for the animal, even in these benthic to nektobenthic forms. In contrast, *Girvanopyge* Kobayashi, (= *Cremastoglottos* Whittard *fide* Fortey and Owens = *Gamops*

Remopleuridní trilobiti pražské pánve (jmenovitě rod *Amphitryon* Hawle & Corda) již od počátku 19. století upoutávají badatele nápadně vyvinutou lobací glabely, mohutnýma holochroálníma očima, lícemi vybíhajícími v různě široký lem, zakončený plochými lícními trny s výraznými *terrace lines*, trupem s krátkými pleurami a mohutnou, klenutou axis (= rhachis) a drobným ploutvičkovitým pygidiem.

Exoskeletum remopleuridních trilobitů se jako celek výrazně liší od většiny trilobitů: je spíše proudnicového tvaru, s vystupující osní částí exoskeletu, glabelou, redukovanými pevnými lícemi a očima, které výrazně vyčnívají nad rovinu volných lící a nezřídka směřují vpřed, nebo dokonce i ventrálně (viz obr. 1). Trupové pleury jsou šavlovitě zahnuté dozadu, tento znak se zvýrazňuje směrem k pygidiu. Pygidium je obvykle ploché a vzhledem ke zbytku těla i relativně drobné. Obdobnou morfologii sdílejí i ellipsotaphridní trilobiti, kteří jsou považováni za specializovanou



(12-24 Praha, 12-32 Zdice, 12-33 Plzeň, 12-34 Hořovice, 12-41 Beroun, 12-42 Zbraslav)

Šnajdr *fide* Vaněk and Valíček), *Ellipsotaphrus* Whittard and *Sculptaspis* Nikolaisen are considered as distinctly better swimmers with possibly nektic mode of life. Their general morphology is supposed to represent a distinct convergence to the cyclopypgid trilobites (many authors consider *Girvanopyge* for cyclopypgid up to now). The free cheeks are reduced (especially anteriorly), the cephalon is more vaulted and the visual surface of the eyes covers, at least partially, even the ventral cephalic surface. Our opinion fits well with the concept of Shiino et al. (2012 and pers. com. 2012) supposing differences in the life habits within different groups of remopleuridids. Only *Apatokephalus* and *Amphitryon* occurred as common elements, meanwhile the other representatives belong to very rare taxa in the Prague Basin.

nou podčeled' cyclopypgidních či remopleuridních trilobitů, případně za nezávislou čeleď (diskuse viz níže) v rámci nebo mimo rámec nadčeledi Cyclopypgacea.

Výše zmíněná morfologie odráží zřejmě adaptaci k aktivnímu plavání. U jednotlivých rodů se však některé znaky výrazně liší a pravděpodobně i odrázejí značné rozdíly ve způsobu života jednotlivých druhů. U českých zástupců remopleuridních a ellipsotaphridních trilobitů lze odlišit dvě základní životní strategie:

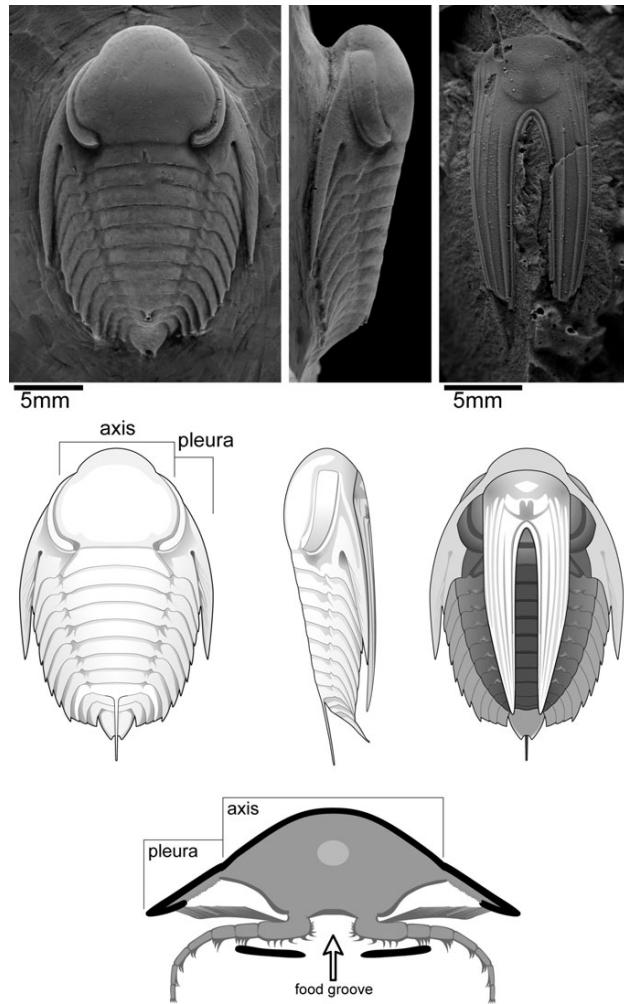
Skupina nektobentických predátorů

Patří sem remopleuridní rod *Amphitryon* Hawle & Corda s hojným druhem *A. radians* (Barrande) a s největší pravděpodobností i rod *Apatokephalus* Brögger, jehož zástupci však žili spíše jako vagrantní bentos než nektobentos.

Představitelé této životní strategie jsou charakterističtí nižší klenutostí exoskeletonu, plochými a relativně širokými volnými lícemi vybíhajícími buď v ploché a krátké, nebo delší úzké lícni trny. U rodu *Apatokephalus* k tomu přistupuje ještě i klenutý přední lem kranidia (viz obr. 3). Mohutné zřecí plochy očí tvoří úzké dopředu, do stran a dozadu směřující pásy, které jsou ve svém průběhu téměř kolmé k rovině lící. Tito trilobiti s největší pravděpodobností neviděli příliš efektivně ventrálním směrem, respektive dopředu pod sebe, čemuž bránily líce a přední okraj cephalonu (různé varianty zachování, stlačení, ale i zjevné a poměrně značné variability šířky preglabérní oblasti kranidia a volných lící u druhu *Amphitryon radians* viz obr. 2A–F). Ventrální strana exoskeletonu je plochá, což zřejmě představuje adaptaci na kontakt se sedimentem. Tomu nasvědčují i mohutně vyvinuté *terrace-lines*. Specifický je také neobvykle stavěný hypostom s velkými oválnými tělesy (oval areas), lemovaný hrubými *terrace lines* (viz obr. 2C; viz Whittington et al. 1997).

Skupina nektonních predátorů

Jsou přítomné všechny druhy ellipsotaphridního rodu *Ellipsotaphrus* Whittard i rodu *Girvanopyge* Kobayashi (= *Cremastoglossa* Whittard *fide* Fortey & Owens a *Gamops* Šnajdr *fide* Vaněk & Valíček) a také problematické zbytky remopleuridního rodu *Sculptaspis* Nikolaisen (viz Vaněk – Vokáč 1997). Všechny tyto taxony se v pražské pánvi vyskytují jen velmi vzácně. Typický je cephalon s redukovanými a silně laterálně skloněnými volnými lícemi, takže minimální přestavba exoskeletonu umožňuje vidění dopředu dolů. Celková tělesná konstrukce silně připomíná cyclopygidní trilobity, za něž také tito živočichové bývali a většinou autorů stále jsou považováni. Zařazení rodu *Girvanopyge*, respektive *Cremastoglossa*, k čeledi Remopleuridae Hawle & Corda preferovali především Whittard (1961), Hörbinger a Vaněk (1983), Koch a Lemke (1998) a Vaněk a Valíček (2001). Odlišný názor na jejich klasifikaci ale publikovali např. Marek (1966, 1977), Ingham (2001), Jell a Adrain (2002), Zhou a Zhou (2009) a následně i Koch (2010). Domníváme se, že zařazení tohoto rodu mezi remopleuridy může být přesto lepším řešením. Náš názor se opírá především o velmi specifickou glabérní morfologii u rodu *Girvanopyge*, morfologickou stavbu trupu u tohoto rodu s výrazně šavlovitě dozadu zahnutými pleurami a také o pygidium s výraznou mediální lištou. Tyto znaky jsou výrazně odlišné od jinak tvarově velmi podobných cyclopygidních trilobitů i od samotného rodu *Ellipsotaphrus* Whittard (viz obr. 2). Nejsme si jisti, zda podčeleď Ellipsotaphrinae Kobayashi & Hamada (či spíše nezávislá čeleď – sesterská skupina cyclopygidů či remopleuridů, diskuse viz Marek 1966, 1977, Fortey 1981, Fortey – Owens 1987 a Ingham 2001) není ve skutečnosti polyfyletická a zda rod *Girvanopyge* opravdu nepatří spíše mezi specializované remopleuridy (zatímco *Ellipsotaphrus* mezi specializované cyclopygidy, jak naznačují i Vaněk a Valíček 2001). Posledně zmínění autoři považují druhy *Ellipsotaphrus triangulatus* Marek a *Gamops mrazekii* Šnajdr

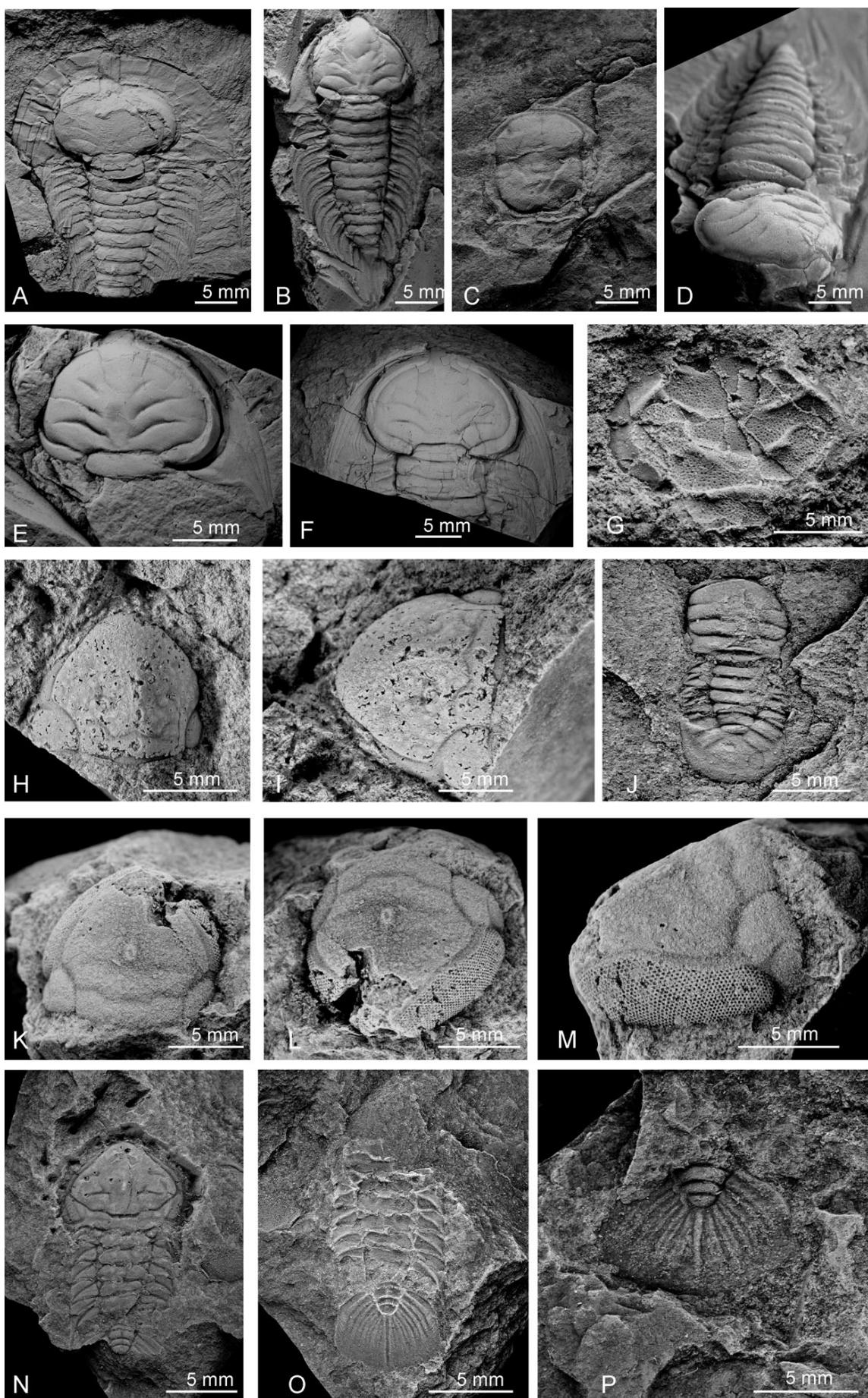


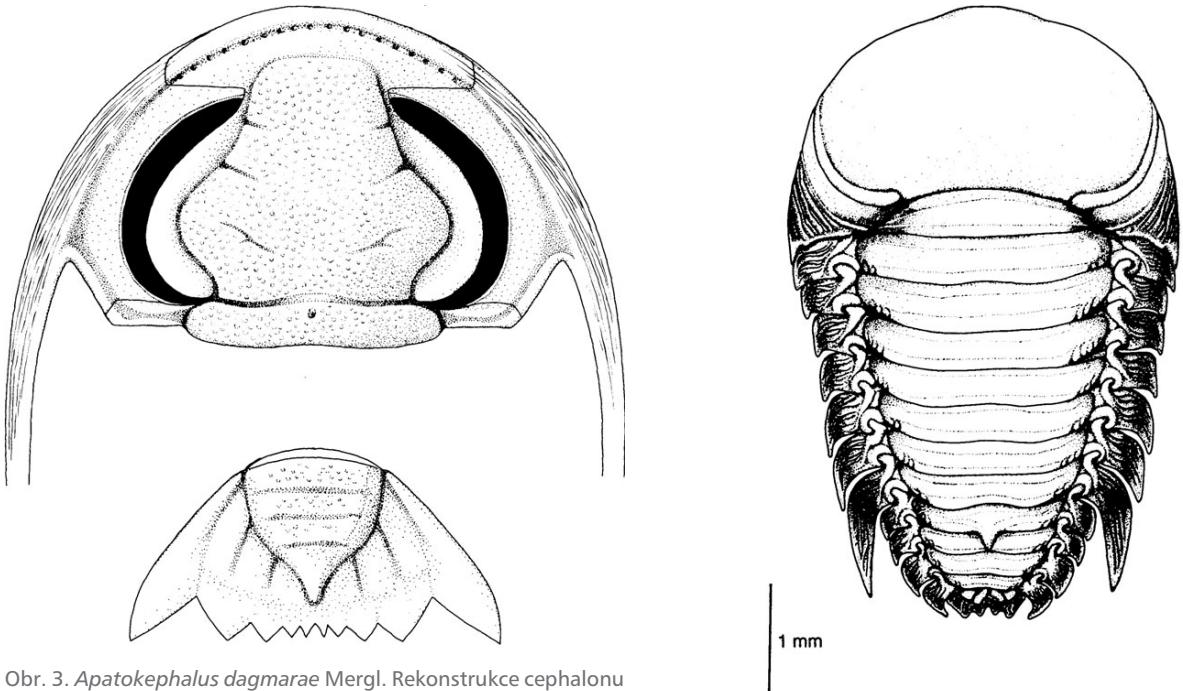
Obr. 1. Rekonstrukce trilobita *Hypodicranotus striatus*, který je považován za jednoho z nejlepších plavců mezi remopleuridy. Podle Shiino et al. (2012).

za taxony náležející k rodu *Girvanopyge* a tento názor s rezervou sdílejí i autoři této zprávy. Diskutovanou tělesnou morfologii rodů *Ellipsotaphrus*, *Girvanopyge* a *Sculptaspis* je v každém případě možné považovat za adaptaci k aktivnímu plavání a nektonnímu až pelagickému způsobu života.

Diskuse

Tento krátký nástin shrnuje náš pohled na různé adaptace a způsoby života v rámci remopleuridních a ellipsotaphridních trilobitů. Samozřejmě, není to výčet úplný, protože nejsou zahrnuty rody, které se u nás nevyskytují. Nicméně, srovnávací studium materiálů uložených ve Smithsonian Institution ve Washingtonu umožňuje alespoň některé předběžné závěry. Tak např. v pražské pánvi se nevyskytuje, přesto však typický *Remopleurides* Portlock byl pravděpodobně nektobentickým predátorem podobně jako příbuzné rody *Apatokephalus* a *Amphitryon*. Ovšem stupeň redukce volných lící pokročil u rodu *Remopleurides* již tak daleko, že umožnily podstatně lepší vidění dopředu





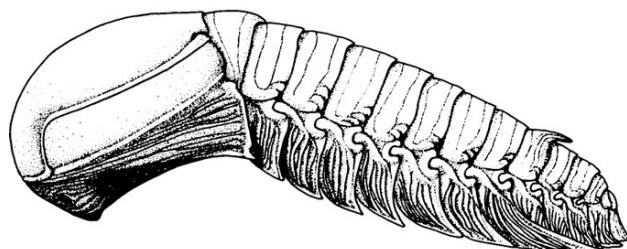
Obr. 3. *Apatokephalus dagmarae* Mergl. Rekonstrukce céphalonu a pygidia, podle Mergla (2006), obr. 34.

dolů. Rovněž masivní céphalon s vyčnívající glabelou a pevnými lícemi, tvořícími homogenní celek, naznačuje, že *Remopleurides* byl lepším plavcem (viz obr. 4). Volné lice a duplikatura u tohoto rodu ovšem tvoří i jakousi analogii rostra, a proto nelze vyloučit, že zástupci rodu *Remopleurides* aktivně plavali nevysoko nad dnem, na jehož povrchu či mělce pod jeho povrchem hledali kořist. Domníváme se, že obdobné adaptace u remopleuridů se mohly diachronně objevovat v nezávislých evolučních liniích.

Poděkování. Výzkum byl podpořen prostředky grantu GAAV IAA301110908 a interním úkolem České geologické služby č. 334600. Rádi bychom poděkovali pracovníkům paleontologického oddělení Národního muzea v Praze Dr. V. Turkovi a Dr. M. Valentovi, stejně jako Dr. J. Cundiff z Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Boston, za jejich laskavou pomoc s vyhledáváním a fotografováním materiálu.

Literatura

BARRANDE, J. (1852): Système silurien du centre de la Bohême I. Ière partie. Recherches paléontologiques. Trilobites. – 935 str. Prague, Paris.



Obr. 4. Rekonstrukce rodu *Remopleurides*. Podle Whittingtona et al. (1997), dorzální a laterální pohled na pozdně holaspidní jedince.

- FORTÉY, R. A. (1981): *Prospectatrix genatenta* (Stubblefield) and the trilobite superfamily Cyclopycacea. – Geol. Mag. 118, 603–614.
 FORTÉY, R. A. – OWENS, R. (1987): The Arenig Series in South Wales. – Bull. Brit. Mus. Natur. Hist., Geol. 41, 69–305.
 HÖRBINGER, F. – VANĚK, J. (1983): New Ordovician Elipsotaphridae and Remopleuridae (Trilobita). – Čas. Mineral. Geol. 28, 303–306.
 INGHAM, J. K. (2001): *Ellipsotaphrus* and its allies. In: SIVETER, D. (2001): Abstracts of oral presentations and posters for the Third International Conference on Trilobites and their relatives. – 17 str. Univ. Oxford, Oxford.
 JELL, P. A. – ADRAIN, J. M. (2002): Available generic names for trilobites. – Mem. Queensland Mus. 48, 2, 331–553.

←

Obr. 2. Přehled význačných remopleuridních a ellipsotaphridních trilobitů pražské pánve. Všechny kusy byly před fotografováním poběleny chloridem amonným. MCZ – sbírky Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Boston, USA; NM L – sbírky paleontologického oddělení Národního muzea v Praze; ČGS – sbírky České geologické služby. A–F – *Amphitryon radians* (Barrande), královské souvrství, Králov Dvůr: A – úplný, deformovaný jedinec se širokými lícemi a preglabelární oblastí, MCZ 110795; B – úplný jedinec, MCZ 116245; C – hypostom NML16344, vyobrazený Barrandem (1852) na tab. 43, obr. 37–38; D – čelní pohled na jedince NML16345, AD Barrande (1852), tab. 43; E – Cephalon s artikulovanými volnými lícemi, MCZ 182485; F – céphalon s částí trupu, MCZ 179875; G – *Apatokephalus dagmarae* Mergl, mlínské souvrství, Olešná, neúplné kranidium, negativ holotypu, orig. Mergl (1984), příl. 3/obr. 7, a Mergl (2006), obr. 33G, NML 18601; H–I – *Girvanopyge mrazekii* (Šnajdr), holotyp ČGS MŠ 6252, vyobrazený Šnajdrem (1976) na tab./obr. 2 a 3, dobrotivské souvrství, Malé Přílepy; J – *Ellipsotaphrus monophtalmus*, téměř úplný jedinec (bez volných lící), vyobrazený Hörbingarem a Vaňkem (1983) v příl. 1/obr. 5, Praha-Libeň, dobrotivské souvrství, NM L 20619; K–M – *Girvanopyge triangulata* (Marek), holotyp NM L 17097, šárecké souvrství, Osek u Rokycan; N–O – *Girvanopyge aff. occipitalis* Whittard, dobrotivské souvrství, Sedlec, výkop studně, NML13985, orig. Marek 1977, obr. 2 a 3; N – pozitiv, O – negativ jedince; P – *Girvanopyge barrandi* (Hörbinger & Vaněk, 1983), holotyp, pygidium vyobrazené Hörbingarem a Vaňkem (1983) v příl. 1/obr. 8, dobrotivské souvrství, Praha-Libeň, NML 20696.

- KOCH, L. (2010): The trilobite fauna from the Ordovician of the Ebbe Anticline (Rhenish Massiv). In: Geotop 2010. Geosites for the Public. Palaeontology and Conservation of Geosites. – Schr. Dtsch. Geol. Gesell. 66, 64–65.
- KOCH, L. – LEMKE, U. (1998): Die Gattungen *Girvanopyge* Kobayashi 1960 und *Waldminia* Koch & Lemke 1994 (Remopleuridiidae, Trilobita) im Unteren Llanvirn (Ordovizium) des Ebbe-Sattels und des Remscheider Sattels (Rheinisches Schiefergebirge, Deutschland). – Neues Jb. Geol. Paläont., Mh. 8, 494–512.
- MAREK, L. (1961): The trilobite family Cyclopygidae Raymond in the Ordovician of the Bohemia. – Rozpr. Ústř. geol. 28, 1–83.
- MAREK, L. (1966): Rod *Cremastoglossos* Whittard, 1961 (Trilobita v českém caradoku. – Čas. Nár. Muz., Odd. přírodověd. 135, 4, 193–194.
- MAREK, L. (1977): Čeled' ellipsotaphridae Kobayashi et Hamada, 1970 (Trilobita). – Čas. Nár. Muz., Odd. přírodověd. 143, 3–4, 69–71.
- MERGL, M. (1984): Fauna of the upper Tremadocian of central Bohemia. – Sbor. geol. Věd, Paleont. 26, 9–46.
- MERGL, M. (2006): Tremadocian trilobites of the Prague Basin, Czech Republic. – Acta Mus. Nat. Prag., Ser. B – Hist. Natur. 62, 1–2, 1–70.
- SHIINO, Y. – KUWAZURU, O. – SUZUKI, Y. – ONO, S. (2012): Swimming capability of the remopleurid trilobite *Hypodicranotus striatus*: Hydrodynamic functions of the exoskeleton and the long, forked hypostome. – J. theor. Biol. 300, 29–38.
- ŠNAJDR, M. (1976): New finds of trilobites from the Dobrotivá Formation (Llandeilian) in the Barrandian. – Věst. Ústř. geol. 51, 4, 231–237.
- VANĚK, J. – VALÍČEK, J. (2001): New index of the genera, subgenera, and species of Barrandian trilobites. Part A-B (Cambrian and Ordovician). – Palaeontogr. Bohem. 7, 1, 1–49.
- VANĚK, J. – VOKÁČ, V. (1997): Trilobites of the Bohdalec Formation (Upper Berounian, Ordovician, Prague Basin). Czech Republic. – Palaeontogr. Bohem. 3, 20–50.
- WHITTARD, W. F. (1961): The Ordovician Trilobites of the Shelve Inlier, West Shropshire. – Monogr. Palaeontogr. Soc. 114, 5, 163–196.
- WHITTINGTON, H. B. – CHANG, W. T. – DEAN, W. T. – FORTEY, R. A. – JELL, P. A. – LAURIE, J. R. – PALMER, A. R. – REPINA, L. N. – RUSHTON, A. W. A. – SHERGOLD, J. H. (1997): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part O Arthropoda 1 Trilobita, Revised, O331–O383. – Lawrence/Kansas.
- ZHOU, Z. Y. – ZHOU, Z. Q. (2009): Ordovician Cyclopygid Trilobites from the Pagoda Formation of Southwestern Shaanxi, China. – Mem. Ass. Austral. Palaeont. 37, 87–101.