

Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta,

Ústav geologie a paleontologie

**Belemniti spodní křída lokality Štramberk: taxonomie, stratigrafie, paleoekologie,
paleobiogeografie**

Lower Cretaceous belemnites from locality Štramberk: taxonomy, stratigraphy, paleoecology,
paleobiogeography

Diplomová práce

Lucie Vaňková



Vedoucí práce: Doc. RNDr. Martin Košťák, Ph.D.

Praha 2015

Prohlášení:

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

V Praze, 10.8.2015

Podpis

Poděkování

Touto cestou bych ráda poděkovala především svému školiteli doc. RNDr. Martinu Košťákovi, PhD. z Ústavu geologie a paleontologie PřF UK v Praze. Kromě vedení mé diplomové práce mu děkuji za obětavý přístup, nezměrné množství připomínek a podnětných postřehů v průběhu jejího vypracovávání. Dále děkuji Dr. Nico M. Janssenovi za vyjádření k systematickému zařazením některých problematických jedinců a ochotu komunikovat složité taxonomické otázky. Děkuji Prof. Ing. Zdeňku Vašíčkovi, DrSc. a doc. Ing. Petru Skupienovi, Csc. za seznámení s lokalitou Štramberk. V neposledním řadě děkuji své rodině za velkou podporu při studiu. Zvláštní poděkování patří Jakubovi Rantuchovi, který byl ochotný diskutovat všechny poznatky, které během studia vyvstávaly. Jeho velké podpoře při zpracovávání práce, stimulujícím diskuzím a morální podpoře

Abstrakt

Práce je založena na studiu více než 1200 exemplářů belemnitů ze spodnokřídových sedimentů lokality Štramberk (S Morava). Studovaná rostra pochází převážně z kolekce Dr. V. Houši, který ji pořídil během 70-80. let minulého století v době intenzivní těžby spodnokřídové kapsy Š-12 v lomu Kotouč. Rostra byla systematicky studována zařazena do 7 rodů a 18 druhů. Podstatná část společenstva je stáří spodního valanginu, zastoupené jsou však také druhy charakteristické pro období tithonu, berriasu a hauterivu, což jasně ukazuje na přítomnou redepozici. Problematická zůstává přítomnost belemnitů ze skupiny mesohibolitů, kteří se objevují až v období barremu. K pochopení redepozic slouží výplně jejich alveol obsahující několik generací sedimentu. Jejich studium nastiňuje vývoj sedimentační oblasti bašské elevace Vnějších Západních Karpat. Předběžné výsledky analýzy stabilních izotopů $\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$ získaných z rostr belemnitů ukazují možnost, že juvenilní jedinci žili blíže při dnu, zatímco dospělí se zdržovali v mělčích/teplejších vodách. Negativní hodnoty generačních výplní alveol korelují s hodnotami známými z období valanginského event, který zasáhl mořský ekosystém v průběhu spodní křídly. Jednotlivé taxony jsou diskutovány v kontextu SZ Tethydy a jsou stratigraficky korelovány s amonitovou zonací.

Klíčova slova: spodní křída, belemniti, Štramberk, bašská elevace, systematika, izotopová analýza, stratigrafie

Abstract

The study (MS, diploma thesis) is based on more than 1200 belemnite rostra set from the Lower Cretaceous sediments of locality Štramberk (N Moravia). Investigated rostra come from the collection of Dr. V. Houša, who collected them during the seventies to eighties of the last century, during intensive excavation of the Lower Cretaceous tectonic block named Š-12 „pocket“. Belemnite rostra were determined at species and generic levels including 7 species and 18 genera. The majority of belemnite assemblage comes from the Lower Valanginian strata, however, also the Tithonian, Berriasian and Hauterivian taxa are present, what clearly documents the redeposition. The presence of mesohibitids, known from the Barremian and younger deposits, still remains enigmatic. For better understanding of the redeposition proces, the alveolar infill formed by several generations of sediments, are investigated. Study of these sediments outlines the sedimentary development of the Baška elevation inside the Outer Carpathian system. Preliminary stable isotope data $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ received from belemnite rostra show different belemnite life-style during the ontogeny – i.e. juvenile bottom life style and adults inhabiting shallow/warmer waters. Negative values of $\delta^{18}\text{O}$ should be correlated with the „Valanginian extinction event“, which strongly influenced the Lower Cretaceous marine ecosystems. Each belemnite taxa are discussed within the NW Tethys context and they are stratigraphically calibrated and correlated with standard ammonite zonation .

Key words: Lower Cretaceous, belemnites, Štramberk, Baška elevation, systematics, isotope analysis, stratigraphy

Obsah:

1 ÚVOD	8
2 Geologické charakteristiky	9
2.1 Stručný úvod do paleoekologie spodní křídy	9
2.2 Přehled geologického vývoje Štramberku	9
2.2.1 Tektonická specifikace vápencového tělesa a jeho obalových hornin	14
2.2.2 Paleontologická a biostratigrafická charakteristika	17
2.2.3 Litologická charakteristika a stratigrafie	20
2.2.4 Lokalita Š-12	29
2.2.5 Obecní lom	29
3 MATERIÁL A METODIKA	31
3.1 Materiál	31
3.2 Metodika.....	32
4 SYSTEMATIKA A MORFOLOGIE	34
4.1 Morfologie.....	34
4.2 Systematika a taxonomie	37
4.2.1 Rod <i>DUVALIA</i> Bayle, 1878	39
4.2.2 Rod <i>BERRIASIBELUS</i> Delattre, 1952	47
4.2.3 Rod <i>CASTELLANIBELUS</i> Combémoré, 1972	51
4.2.4 Rod <i>CONOBELUS</i> Stolley, 1919	52
4.2.5 Rod <i>PSEUDOBEELUS</i> Blainville, 1827	53
4.2.6 Rod <i>HIBOLITHES</i> Denys de Montfort, 1808	56
4.2.7 Rod <i>MESOHIBOLITES</i> Stolley, 1919	56
5 PALEOEKOLOGIE	59
5.1 Všeobecný úvod do paleoekologie belemnitů.....	59
5.2 Izotopové analýzy $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ a $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$	59
5.2.1 Stabilní izotopy $\delta^{18}\text{O}$	60
5.2.2 Stabilní izotopy $\delta^{13}\text{C}$	63
5.2.3 Stabilní izotopy $\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$ horninového materiálu	65
5.2.4 Izotopová data získaná z vybraných belemnitů kapsy Š – 12	65
5.2.4.1 Izotopový záznam $\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$ belemnitů	66
5.2.4.2 Izotopový záznam $\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$ z výplní alveol	68
6 PALEOBIOGEOGRAFIE	69
7 STRATIGRAFIE	70

7.1 Stratigrafické rozmezí kapsy Š-12.....	71
7.1.1 Výsledné stratigrafické začlenění druhů a historie redepozice	72
7 DISKUZE	75
9 ZÁVĚR	79
10 LITERATURA	80
PŘÍLOHY	96

1 ÚVOD

Geologický vývoj vápencového tělesa na lokalitě Štramberk je i přes dlouhodobý výzkum (převážně v 70-80. letech minulého století) stále nejasný. Desetiletí přetrvávající spor mezi V. Houšou a M. Eliášem, zda je biodetritický materiál transportovaný z okolí bioherm, nebo jde o vlastní těleso korálového útesu, zůstává i vzhledem k doposud nejasnému stratigrafickému stáří jednotlivých celků nevyřešen. Studium fosilního obsahu a tafonomických poměrů spodnokřídových kapes ležících uvnitř těles tithonských vápenců, může pomoci rozluštit otázku celkové geneze sedimentárního komplexu. Základem pro předkládanou diplomovou práci se stala unikátní sbírka fosilního materiálu V. Houši, která byla sesbírána ještě v době existence samotné kapsy Š-12 (před odtěžením těžebnou společností provozující místní cementárnu). Materiál byl společně s dokumentací V. Houši uložen v depozitáři Ústavu geologie a paleontologie PřF UK v Praze a posléze Chlupáčově muzeu historie Země. Předložená práce si klade za cíl zhodnotit publikované i nepublikované poznatky vztahující se k vývoji štramberského tělesa, přičemž ve snaze o navázání na dosavadní výzkumy přichází s komplexní analýzou druhové diverzity a stratigrafického zařazení studovaného fosilního materiálu z kapsy Š-12. Při formulaci stratigrafických výstupů vychází tato studie ze závěrů aktuálních prací, hodnotících belemnitovou faunu severozápadní Tethydy. Práce se věnuje také studiu etologických a paleoekologických aspektů života vybraných zástupců řádu Belemnitida (Zittel), a snaží se propojit klasické postupy (biometrická analýza, studium diverzity, tafonomie atd.) s progresivními a inovativními metodami izotopové geochemie (studium $\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$), paleoekologie a etologie (analýza přírůstkových vrstev v jednotlivých ontogenetických stádiích).

Z důvodu plánované publikace výsledku předkládané práce je formát citací v synonymice uveden v anglickém jazyce. Užívání termínu “formace“ ve smyslu souvrství je pro regionální geologii Štramberku běžně využíváno. V této práci jsou termíny používány v obou formách (plañavská formace/souvrství).

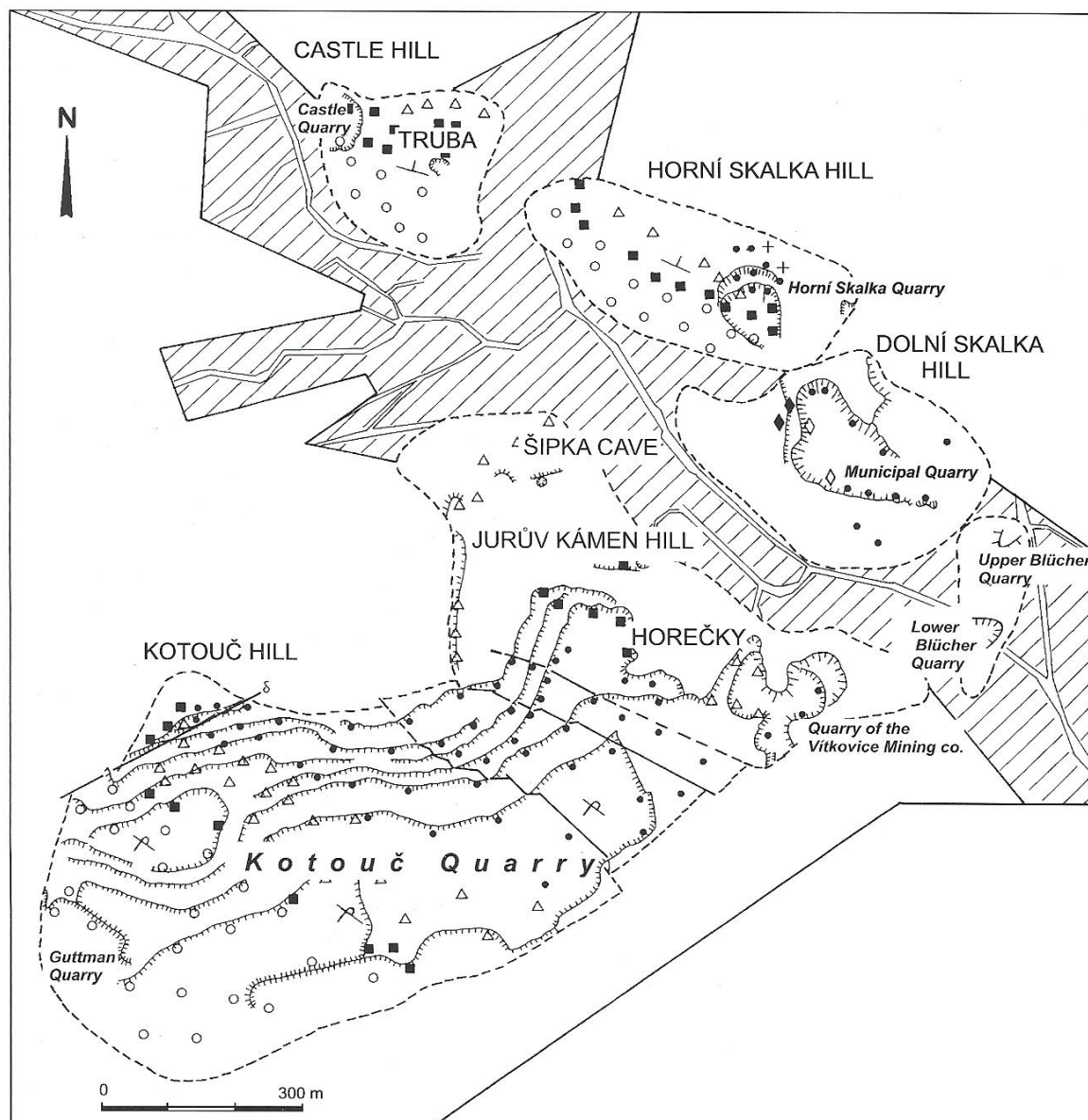
2 Geologické charakteristiky

2.1 Stručný úvod do paleoekologie spodní křídly

Křídový útvar je považován za všeobecně teplé období, ve kterém se na pólech netvořily ledovcové čepičky. Příмым důsledkem rozpínání oceánické kůry v průběhu křídového období, byla změna globálního proudění a propojení oceánských prostor. Tento jev byl v zápětí následován vznikem nových migračních cest, které byly klíčové pro šíření jednotlivých taxonů. Teplotní proměnlivost mezi vysokými a nízkými zeměpisnými šířkami nebyla v křídě tak výrazná, jako je tomu dnes. Na základě studie izotopového složení ($\delta^{18}\text{O}$) schránek mořských živočichů předpokládáme teplotu povrchových vod v rozmezí 31-33°C v nízkých a kolem 16°C ve vysokých zeměpisných šířkách (Wilson & Norris, 2001). Sezónní teplotní výkyvy, které jsou v poslední době po období křídly diskutovány, se pohybovaly v rozsahu 7-12°C (Steuber, 1996). Častou záležitostí byly v křídě eustatické změny hladiny moří, které způsobovaly anoxické události.

2.2 Přehled geologického vývoje Štramberku

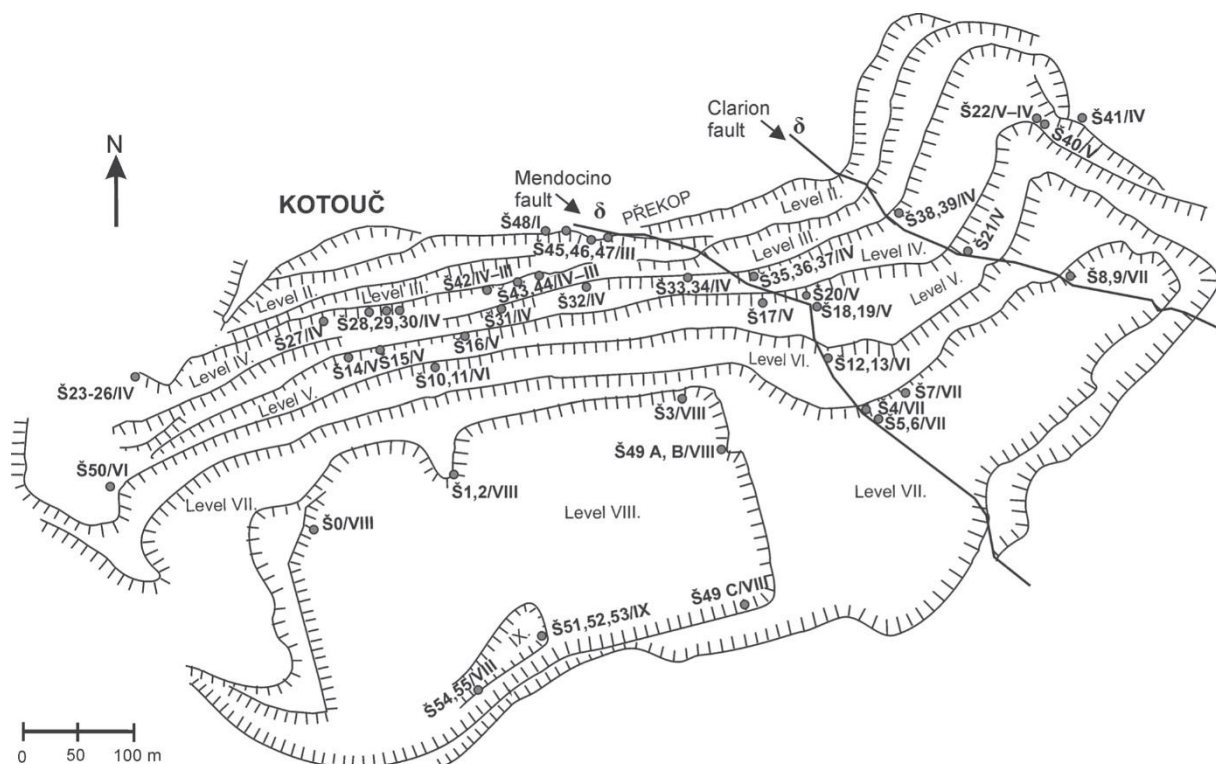
O pohledech na vývoj štramberského tělesa a jeho blízkého okolí panovaly již od prvopočátků výzkumů výrazné neshody. Rozdílné názory autorů na geologický vývoj, paleontologickou bohatost, faciální rozrůzněnost i tektonickou a stratigrafickou charakteristiku, způsobily značné problémy při pozdějších rekonstrukcích štramberského tělesa jako celku nebo jeho jednotlivých částí (Obr. 1).



Obr. 1 Schéma lomů těžených ve Štramberku (Houša & Vašíček, 2004 podle Houša, 1990)

Převažující a těženou složkou štramberského tělesa je štramberský vápenc, jehož stáří je se udává do spodního tithonu – spodního berriasu (Houša et al., 1978). Obalové horniny štramberského vápence tvoří spodnokřídové sedimenty, které se během vývoje štramberského vápence na bašské elevaci slezské jednotky Vnějších Západních Karpat uložily jako primární výplně rozsedlin a fosilních krasových dutin (Houša, 1965a, b, 1967 ad.). Během terciéru byly tyto horniny spolu se svým rigidním jádrem štramberského vápence při transportu sekundárně tektonicky postiženy (Houša et al., 1978b).

Nejstarší zmínky o vápenkách u Štramberku známe z roku 1613, první publikace vedené o štramberském vápenci ale až z roku 1822 (Oyenhausem). Následně byl štramberský vápenec označen za bílou juru - v tehdejších pojednání ještě malm (Boué, 1830), což bylo potvrzeno zahraničními autory (Beyrich, 1844; Glocker, 1845). Výraz štramberský vápenec však poprvé zavedl až Hohenegger (1849), který stanovil jako jeho stratotyp Zámecký lom – tehdy hlavní činný lom, který byl spolu s Obecním lomem (otevřen 1820) předmětem zkoumání. Štramberk byl po stratigrafickém upřesnění stupně tithonu (Oppel, 1865) stanoven jako jedna z nejvýznamějších lokalit tohoto stáří. To bylo dále podpořeno Zittel (1870), který po rozdělení stupně tithonu na spodní a svrchní, označil Štramberk jako klasický výskytem svrchního tithonu. Dokladem tithonského stáří štramberského vápence, tehdy ještě uváděného pod názvem „štramberské vrstvy“ (Stramberger Schichten), byl paleontologický výzkum (Hohenegger, 1852; Zittel, 1868, 1870 ad.). S postupující těžbou bylo tithonské stáří fosilií štramberských vrstev předmětem kontroverzních debat, zvláště potom při nálezích klasických spodnokřídových druhů (Hohenegger, 1852; Hébert, 1869; Jaekel, 1891 ad.). Po otevření lomu Kotouč (Obr. 2) v roce 1880, bylo možno vápencové těleso dále zkoumat a pokusit se rekonstruovat jeho vznik. Geologický vývoj území byl však přijímán jednotlivými autory různě, což vedlo k dlouholetým sporům a o správnosti (Vašíček & Skupien, 2004, 2005).



Obr. 2 Mapa lomu Kotouč s vyznačenými spodnokřídovými kapsami (Svobodová et al., 2011)

Hlavní spor o vývoji štramberského tělesa v geologické minulosti byl veden mezi Eliášem (1963b, 1979a, 1979b ad.) a Houšou (1965a, 1965b, 1967 ad.). Vznik štramberského vápence byl chápán Eliášem jako akumulace bloků –olistolitů, sklouzlých do slezského sedimentačního prostoru z jeho okraje během tithonu a spodní křídý (Eliáš & Stráník, 1963). Tyto bloky pak podle jejich přepokladu v sobě uzavírají mladší horniny (Eliáš 1963a, 1966, 1970). Přitom Eliáš předpokládal, že štramberský vápenec představuje fosilní korálový útes, ležící *in situ* v poloze původní vrstevnatosti (Eliáš, 1962; Eliášová-Frajová, 1962). V bašském vývoji by podle něj měla sedimentace, která je z převážné většiny tvořena bloky štramberského vápence, plynule přecházet do chlebovických konglomerátů. Sedimentace tohoto komplexu by pak spadala od tithonu až do svrchní křídý (turonu) (Eliáš, 1979a). Pro bašskou kordileru pak vyčlenil několik samostatných cyklů – spodní štramberská karbonátová platforma, štramberský rifový komplex a svrchní štramberská karbonátová platforma. Stratigraficky cykly oddělil na spodní tithon, většinově svrchní tithon a svrchní tithon až hauteriv (Eliáš & Eliášová, 1986). Akumulace štramberských vápenců, které byly do dnešní pozice uloženy pomocí gravitačních procesů, by z části měly charakterizovat výplně podmořského kaňonu. Složitá šupinovitá stavba, do jejíž podoby je těleso slezské jednotky seskupeno, tektonicky spočívá na podložní jednotce podslezské (Obr. 3). Jednotlivé šupiny příslušící slezské jednotce jsou navzájem tektonicky odděleny a šupina Kotouče navíc v překocené poloze (Eliáš, 1979b). Houšovu teorii o přemístění štramberského tělesa pomocí tektonických pohybů a následné rozlámání a vyplnění rozsedlin spodnokřídovými sedimenty mimo jiné vyvrací tvrzením, že se na bázi příkrovu štramberských vápenců nenachází žádná tektonická linie, a proto v tomto případě nelze hovořit o tektonickém bradle (Eliáš, 1983). Eliášová stanovuje ve štramberských vápencích 3 hlavní části (předrif, rifové jádro a zarif), odpovídající klasickému rifovému komplexu (1981b), kde jsou jednotlivé komponenty tmeleny hlavně řasami (1981c). Výzkum koralitů a měření jejich sklonu, který dříve prováděla (Eliášová-Frajová, 1973a, 1973b, 1974, 1975, 1976a ad.), byl silně kritizován (Houša, 1976). Velkým problémem bylo v Eliášově teorii vysvětlit přítomnost spodnokřídových hornin, které se ve vápencích hojně vyskytovaly a původně byly označovány za jurské. Po nálezech typických spodnokřídových fosilii bylo stáří štramberského vápence, ležícího nad spodnokřídovými horninami, považováno za mladší a byl uvažován postupný přechod do spodní křídý (Eliáš, 1963a). Přítomnost spodnokřídových hornin pak byla vysvětlována jako sedimentární vložka, která vznikala v místech, kde se neuplatňovalo proudění (Eliášová-Frajová, 1962). Původní názor, že jde o autochtonní výskyt, byl spolu s teorií, že štramberské vápence představují nekompaktní akumulace balvanů a

různě velkých bloků, vzniklé při podmořských skluzech vápencového materiálu z rifových oblastí do hlubšího moře v tithonu a zvláště pak ve spodní křídě, opuštěn. Doklad, proč se toto tvrzení nepokládalo za správné z hlediska litofaciálního vývoje, podal podrobně Houša (1964b, 1978b). Kritizována byla ovšem i Houšova teorie a neobjasněná stále zůstává řada nepřesností.



Obr. 3 Zjednodušený geologický profil znázorňující nasunutí karpatských příkrovů na neogenní předhlubeň a prvohorní podklad (Frühbauerová in Blahútová et al., 2010)

Houša vycházel při interpretacích pouze z dat, která byla potvrzena nebo doložena z jiných míst stejné nebo podobné geologické a litofaciální charakteristiky a z recentu. Dokázal, že jde o val detritického materiálu odstraňovaného z bioherm, nikoli o biohermy vlastní (1961a, 1961b), které ležely mimo dnešní zachovaná tělesa vápenců (1976). Usuzoval, že štramberské vápence vznikly jako součást rifového komplexu a představují tak odvaly detritu hromaděného v okolí bioherm. Podle jeho názoru se může jednat buď o vápence skeletolitové, nebo o velké korálové trsy odloučené z bioherm a následně transportované do oblasti sedimentace pod vlastní biohermou (1961b, 1964a). Spodnokřídové horniny, které se v nich nacházely, označil jako výplně hlubokých rozsedlin (1964a, 1965a) a fosilních krasových dutin (1965b), případně horniny na povrchu štramberského vápence v primární pozici, které byly v tomto tělese uzavřeny při tektonických pohybech (1975). Toto tvrzení potvrzuje výzkumem kalpionel, které se v jednotlivých tektonických blocích (krách) nacházejí v souvhlých pruzích (1979). Z Houšova poznání vycházela později většina autorů, kteří se zasadili o výzkum Štramberka po jeho působnosti. Podrobný souhrn výzkumů lokality Štramberk uvedli Vašíček a Skupien (2004, 2005). V poslední publikaci (Vašíček & Skupien, 2005), která popisuje vývoj štramberského tělesa, se autoři přiklánějí spíše k teorii blokových akumulací – olistolitům čímž podporují Eliášovu teorii (Chlupáč et al., 2002).

2.2.1 Tektonická specifikace vápencového tělesa a jeho obalových hornin

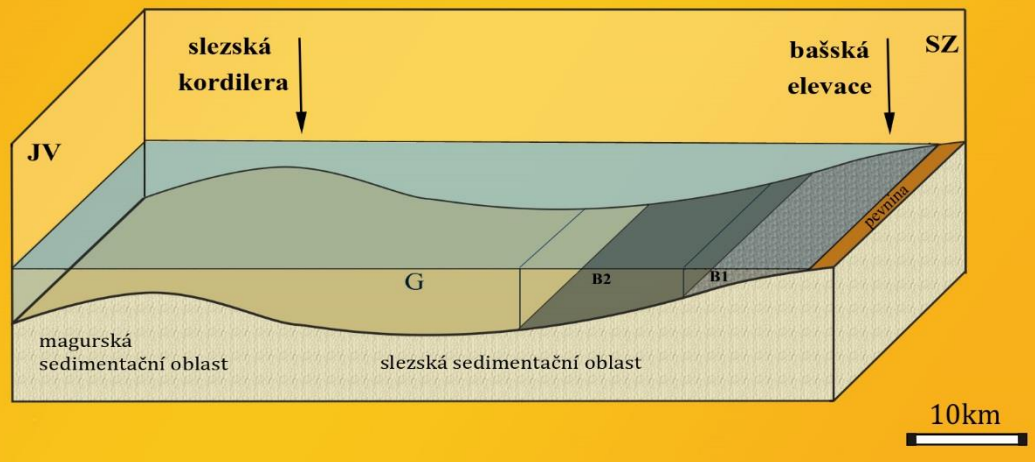
Výskyt hornin v okolí Štramberku dělíme na tři hlavní morfologické celky – Zámecký vrch, Skalky a lom Kotouč, z nichž poslední dva jsou tvořeny několika těsně k sobě přilehlými, tektonicky více nebo méně samostatnými tělesy štramberského vápence a s ním sdružených spodnokřídových vrstev (Houša, 1976; Houša et al., 1978b). V okolí Štramberka se nacházejí i další výskyty štramberských vápenců nebo spodnokřídových hornin (Roth et al., 1962).

Horniny, které vystupují u Štramberka tak, jak je známe dnes, vznikaly ve slezské sedimentační oblasti. Tato oblast se nacházela během svrchní jury a spodní křídý jihovýchodně od českého masivu a reprezentovala vývoj Vnějších Západních Karpat. Prostor, ve kterém docházelo v této oblasti k sedimentaci dělíme na dva celky s rozlišným sedimentačním vývojem: godulský vývoj, charakteristický hlubokovodní sedimentací a obsahující jemné, pánevní sedimenty a bašský vývoj, který měl mělkovodní ráz a zahrnuje horniny, které vznikaly v okolí bašské elevace a na ní.

Slezská sedimentační oblast byla během svého vývoje omezena dvěma elevacemi (Obr.4). Na jihovýchodě slezskou kordilerou, která dále k jihovýchodu pokračovala do magurské sedimentační oblasti a na severovýchodě bašskou elevací (Eliáš, 1970). Předpokládáme, že tyto elevace byly za dob své existence nejspíše zdrojovými oblastmi pro okolní sedimentační prostor. Tato úvaha zůstává předmětem diskuzí, stejně jako správnost geologického a tektonofaciálního pojetí, neboť doklady o celkovém vývoji slezské jednotky zůstaly zachovány pod příkrovy Vnějších Západních Karpat.

Palaeoreliéf v oblasti Štramberka, spodní křída

Obr. 1



Obr. 4 Paleoreliéf oblasti Štramberku během spodní křída. G = godulský vývoj, B1 = bašský vývoj „kotoučský“, B2 = bašský vývoj svahový (podle Houša et al., 1978)

Tělesa u Štramberka jsou vzácným příkladem zachování karbonátových akumulací na vrcholové části bašské elevace, jejím svahu a v jejím blízkém okolí. Tato sedimentační oblast byla v průběhu tithonu a spodní křída střídavě vyzdvihována, zaplavována a tektonicky porušována. Sedimenty, které pak v tomto prostoru vznikaly, odolávaly buď destrukci nebo byly naopak v během zaplavení akumulovány na zerodovaném povrchu (Houša, 1976). Hiáty ovšem nejsou v průběhu vývoje častým fenoménem. Litologicky přitom můžeme rozlišit sedimenty vznikající na vrcholové části a svahové sedimenty, které vznikaly v její těsné blízkosti v přechodu s pánevním, godulským vývojem. Tyto dva komplexy rozlišil podle charakteristické sedimentace Houša (1976) na podvývoj vrcholový „kotoučský“ a svahový.

Když byla později v neogénu tělesa Západních Karpat vrásněna v důsledku paleogeografických změn, došlo k odloučení tělesa štramberkého vápence z jeho vrcholové části bašské elevace (Houša, 1976). Na bázi slezského příkrovu, byla pak tělesa tohoto vápence spolu s jeho spodnokřídovým obalem přesunuta přes tektonofaciální podslezskou jednotku (Roth et al., 1962). Štramberký vápenec se vůči svému mladšímu a měkčímu obalu choval jako rigidní těleso a došlo tak k tektonickému oddělení jednotlivých částí. V kotoučském podvývoji došlo k odloučení od autochtonních hornin bašské elevace uvnitř

tělesa štramberského vápence (tithon), ve svahovém pak ve stratigraficky vyšším stupni (báze těšínsko-hradištského souvrství) (Houša et al., 1978b). Celý komplex štramberského tělesa byl posunut severozápadním směrem na vzdálenost nejméně 24km (Beck, 1911; Leicher, 1931; Andrusov, 1959; Roth et al., 1962; Roth et al., 1962; Houša et al., 1978).

Jak už bylo výše řečeno, masivy štramberského vápence v okolí Štramberka lze chápat jako soustavu několika tektonicky do sebe zakleslých samostatných ker, které spolu pravděpodobně jen blízce komunikovaly, nebo spolu vůbec nesouvisely (dokázáno dnes pouze na lomu Kotouč) (Houša, 1976). Jednotlivé kry štramberského vápence od sebe oddělují mladší horniny spodnokřídového stáří, které jsou do nich tektonicky zakleslé a tvoří tak linii původních tektonických ploch mezi nimi (Houša, 1976). Tyto spodnokřídové horniny, označované jako plaňavská formace, se nacházejí vždy jen na jedné straně tektonické linie a v jejím podloží je zachován původní povrch štramberského vápence (Houša, 1976). Původní povrch vápencových těles lze dnes dobře rekonstruovat i pomocí epifaun a zbytků sedimentů na jejich původním povrchu nebo stop činnosti vrtavých organismů (Houša, 1974a, 1976).

Štramberským tělesem probíhají dvě hlavní tektonické linie, které jsou pozorované díky přítomnosti plaňavských vrstev. První, ve střední části v oblasti Překopu, kde byly výskyty těchto vrstev odkryty na jihozápadní straně (naleziště Š-11cd, Š-12, Š-56, Š-61 a Š-68) podél zlomu Mendocino (H 8-9/54-55° SV). Druhá se nachází ve východní části lomu Kotouč, kde je jako významná diskontinuita ve štramberském vápenci pozorovaná na nalezištích Š-65, Š-46 a Š-55 a označovaná jako zlom Clarion (H 8-9/40-60° SV). Diskontinuity se nacházejí i mimo lom Kotouč, zjm. v lomu Vítkovického těžarstva, v téměř západovýchodním směru (zlom Clipperton; H 1-2/80° Z). Velikost skoku na zlomech se pohybuje v desítkách až stovkách metrů (Houša, 1976).

Předpokládáme, že jednotlivé zlomy od sebe oddělují samostatné tektonické celky, označované jako Kra Homole, Překopu a Jurova kamene (Houša, 1976). Kra Homole je největší a leží západně od zlomu Mendocino. Zaujímá celou západní a z velké části i střední část lomu Kotouč. Průběh rozsedin je v celé kře více méně stejný, je však pravděpodobné, že mezi východní a západní částí kry vede významná tektonická linie, která posunula tyto dvě části vůči sobě. Kra Překopu, která je menší než Homole, se nachází ve střední a východní části lomu Kotouč. Je protažena SZ-JV směrem a na jihozápadní straně je omezena zlomem Mendocino, na severozápadní pak zlomem Clarion. Rozsedin jsou zde diskontinuální ke

směru vrstev, které jsou více méně stejné jako ve kře Homole. Kra Jurova kamene tvoří nejvýchodnější část lomu Kotouč a je pozorována severozápadně od zlomu Clarion. Zlomem Clipperton je oddělena od jižněji ležící kry Horeček. Kra Jurova kamene se skládá z několika samostatných ker (Kra štramberského hřbitova, vlastní kra Jurova kamene, Kra Masarykova pomníku, Kra jeskyně Šipky a Kra Horeček), které spolu mohly původně souviset. Zajímavé je, že v této kře nebyly zjištěny téměř žádné kalpionely a předpokládáme tedy, že je tato kra tvořena štramberským vápencem, který je starší než tithon.

Celková rekonstrukce původní pozice vápencových těles není dokončena a její přesná charakteristika nebude zřejmě nikdy zcela objasněna. Kompenzace tektonického napětí byla během posunů soustředěna převážně do mladších, plastičtějších hornin spodnokřídových sedimentů, které byly v tomto důsledku výrazně deformovány a provrásněny. Odolnější štramberský vápenc byl potom v těchto horninách tektonicky postižen nejpíše jen formou stříhu (Houša, 1976). Jednotlivé tektonické celky (kry) mají individuální historii vzniku. Kry Homole a Překopu byly nejspíše součástí původní karbonátové akumulace na bašské elevaci, která pak v průběhu vzniku byla zakryta mladšími sedimenty plaňavské formace. Ty pravděpodobně uchránily kru Překopu i před následným zkrasovněním a sedimentací konglomerátů stratigraficky nejvyšší chlebovické formace. Velikost posunu mezi těmito krami není doposud známa. Předpokládáme, že vedle kry Homole ležel v karbonátové akumulaci bašské elevace komplex Jurova kamene a kra Horeček, která je jeho součástí, jeví v dnešní pozici posun rotace oproti ostatním jednotkám o 90°. Její vrstevnatost se tedy nachází v původní pozici a mohla tak tedy sousedit i s krou Překopu.

2.2.2 Paleontologická a biostratigrafická charakteristika

Horniny vyskytující se u Štramberku byly od prvopočátku zkoumány hlavně díky pestrému fosilnímu obsahu. Již od těžby prvních vápencových litologií v oblasti Skalek bylo zdejší území chápáno jako vzácná paleontologická lokalita, která byla druhově početně zastoupena. Už i tak velké množství zkameněli po otevření Obecního lomu ještě narostlo. Nejhojněji se však fosílie vyskytovaly v největším lomu Kotouč (otevřen roku 1880). Od počátku byly nalezené fosílie využívány především jako biostratigrafické indikátory, pomocí nichž bylo možno korelovat jednotlivé celky. Paleontologické doklady také velmi dobře charakterizují hloubku moře, teplotu vody a paleoekologii.

Publikace a monografie, které vznikaly v průběhu výzkumů jednotlivých partií, byly sestavovány postupně a mnohdy byl starší materiál studován až s odstupem času. Mezi hlavní české a zahraniční autory patří např. C. Oyenhausen, G.C. Pusch, E.E. Glocker, L. Hohenegger, A. Oppel, K.A. Zittel, E. Hébert, G. Boehm, G. Gotteau, W. Moericke, F. Blaschke, J. Leicher, F. Bachmayer, M. Eliáš, H. Eliášová-Frajová, O. Geyer, E. Hanzalíková, A. Hlušík, V. Houša, O. Nekvasilová, Z. Roth, J. Sekanina, J. Žitt, Z. Vašíček, P. Skupien a mnoho dalších.

O paleontologický výzkum Štramberka se významně zasadil M. Remeš (? Publikace v rozmezí 1895-1944), který popsal většinu fosilních druhů štramberského vápence z lomu Kotouč. Mimo jiné také uvedl seznam zkamenělin štramberského vápence (1904).

Zkameněliny nacházíme především v pravých organogenních vápencích jurského stáří a v zelených, hnědých a červených spodnokřídových vápencích a vápnitých jílovcích (Houša 1961a; Eliášová-Frajová, 1962). Téměř všechny nalezené exempláře pocházejí ze sublitorálu. Reprezentovány jsou především mlži, břichonožci, ježovkami, amonity, belemnity nebo korýši, přičemž je nejhojněji zastoupen sesilní bentos (zvláště koráli a přisedlí mlži), vargantní bentos a v menší míře pelagická fauna (hlavonožci, kalpionely atd.). V jurském štramberském vápenci jsou nejpočetnější mlži, břichonožci, hlavonožci a koráli, méně potom ramenonožci, členovci, houby a ostnokožci. Ojedinele se zde vyskytují ichnofosilie červů, zuby ryb a jiné.

Zvláštní důraz v pracech M. Remeše je kladen na hrubě zrnité organogenní korálové a dicerové vápence, které jsou tvořeny skelety nebo celými schránkami fosilních organismů. Ve štramberském vápenci se tyto polohy nacházejí jen jako několik decimetrů až desítky metrů velké bloky, obsahující trsy větévnatých korálů tahnoucí se na velké vzdálenosti (až stovky metrů), jako je tomu například u horizontu Překopu. Tyto vápence jsou hlavní příčinou kontroverzních názorů na vznik štramberského tělesa jako celku. Podle Eliáše (1962, 1963) a Eliáše a Eliášové (1986) jde o vlastní biolitické vápence (zbytky útesu), vytvořené kostrami organismů narůstajících jeden na druhý v přirozené růstové pozici a tvořící tak jakýsi skelet útesu ležící *in situ*. Tuto teorii sdílela také Eliášová-Frajová (1962, 1981a), která prováděla měření koralitů. Dospěla k názoru, pozice korálů je kolmá vůči podloží. Teze byla dále podpořena i řadou dalších autorů (Roth et al., 1962; Eliáš, 1962), avšak bez detailnější studie. Výsledky prováděné Houšou (1964a, 1967) poukazují na opačný směr uložení, tedy že jejich orientace je rovnoběžná a v každém bloku jiná, zcela odlišná od okolního

biofragmentovaného štramberského vápence. Převážná většina koralitů, které studoval, byla bez bazální části a jevila známky mechanického opracování transportem. Spolu s těmito korálovo-rudistovými útesy nalézal Houša v těsné blízkosti i jiné bentózní formy (dekapody, belemnity a amoniti), které, jak je známo z jiných evropských lokalit, se nikdy spolu nevyskytují (Arkell, 1933). Houša tedy usuzoval, že jde pouze o fosilní detritické akumulace, které se tvořily v blízkosti útesu (1976). Organogenní vápenec pak označil jako součást přírifového talu, který byl vytvořen pomocí exogenních a endogenních procesů. Při zvýšené aktivitě těchto vlivů byly výše položené části korálovo-rudistových útesů rozrušovány, erodovány a odstraňovány z bioherm a následně ukládány v níže položených partiích. Zejména v lomu Kotouč byly tyto horniny označeny jako hermatypické korály vzniklé rozrušováním vlastních útesů (Beauvais, 1973).

Nejdůležitějším biostratigrafickým markerem jsou pro lokalitu Štramberk jednobuněčné organismy. Výzkum kalpionel byl pro studium jednotlivých litologických úrovní klíčový. Pro hranici intervalu jura/křída je v mediteránní oblasti definováno několik kalpionelových biozón, které jsou na Štramberku přímo zastoupeny. Ve štramberském vápenci rozlišujeme zónu A (*Crassicollaria*) a spodní část zóny B (*Calpionella*) (Houša, 1976, 1990). Foraminifery se v jednotlivých litologiích vyskytují běžně, pro stratigrafickou korelaci jsou však téměř nevyužitelné. Nejnovější výsledky založené na studiu formanifer a mikroflóry však ukazují, že stáří některých spodnokřídových sedimentů vyplňujících kapsy sahá od albu až do cenomanu. V obecním lomu byly tmavé vložky hornin datované pomocí mikrofauny zařazeny od svrchního valanginu do svrchního barremu (Svobodová et al., 2002, 2011). Neokomskou faunu v prostoru Štramberka uvádí Zittel (1870). V současnosti probíhá výzkum zakleslé kry karbonátového tělesa s amonity a kalpionelami, ukazující na hraniční interval jury a křídý.

Další důležitou skupinou jsou hlavonožci (Opperl, 1865; Blaschke, 1911; Houša, 1961a; Horák, 1988; Vašíček et al., 2013), kteří jsou zde hojně zastoupeni. Stratigraficky nejvýznamnější jsou amoniti, podle nichž byl rozlišen ve Štramberku stupeň tithon (Zittel, 1868, 1870; Mazonot, 1939; Houša 1961b, 1965c ad.). Zvláštní zřetel je při výzkumu brát na tzv. „exotické balvany“, jež jsou pravděpodobně vytvořeny erozí štramberského vápence a mladších spodnokřídových hornin v jednotlivých stratigrafických úrovních při tektonických a eustatických pohybech. Fauna je v těchto polohách smíšená a nelze ji pokládat za vhodný biostratigrafický ukazatel. Hojně jsou zde zastoupeni také belemniti, méně často pak loděnky, amoniti a aptychy.

Nalézají se zde také houby, mechovky, koráli (hlavně šestičetní), polypovci, červi (téměř jen ichnofosílie), členovci (stejnonožci a desetinozí raci), ostnokožci (lilijice, ostny a schránky ježovek), ramenonožci, měkkýši (nejčastěji mlži a to hlavně rudisti a ichnofosílie po vrtavých formách; břichonožci) a jiní. Flóru charakterizují zejména stromatolity, jejichž výskyt doprovází eustatické změny hladiny a stélkaté řasy.

Akumulace fosílií spodnokřídového stáří byly nejčastěji nalézány jako výplně rozsedlin a dutin vzniklé tektonickou aktivitou. Jednotlivé „kapsy“ byly označeny čísly (např. Š-9, Š-12, Š-45) a jejich poloha zakreslena do map lomu. Aby byla lokalizace v terénu přesná, zavedl Houša tzv. umělou pomocnou souřadnicovou síť. Ta měla s maximální přesností určit polohu naleziště a její utajovaný početní způsob také zamezit přístup nezvaným návštěvníkům. V prostoru lomu ovšem docházelo příčinou těžby k častým změnám a využití toho způsobu se stalo postupem času zdlouhavé a nepřesné. Pro určení polohy kapes byl zaveden nový, rychlejší způsob, kterým bylo možno v terénu přesně a jednoduše definovat polohu. Jedná se o systém čtverců, z nichž každý je rozdělen na sever, jih, východ a západ nebo na poloviny severozápad, severovýchod, jihozápad a jihovýchod. V každém tomto poli je možno definovat naleziště pomocí středů nebo rozhraní čtverců podle potřeby (Houša et al., 1978). K orientaci v terénu je pak potřeba jen mapa lomu.

2.2.3 Litologická charakteristika a stratigrafie

Zařazení hornin podle litologických odlišností a jejich členění na vrstvy a souvrství je v některých místech téměř nemožné. Tam, kde jsou jednotlivé celky dobře rozpoznatelné, rozlišujeme několik litostratigrafických jednotek. Díky faunistickým odlišnostem (Suess, 1858), bylo celé těleso nejdříve rozděleno na štamberský a kopřivnický vápenec. Tyto vápence měly do sebe plynule přecházet a přechody mezi nimi pak měly být izochronní (Hohenegger, 1861; Roth et al., 1962; Eliáš, 1962). Podle výsledků biostratigrafických metod, jsou to však litologicky i časově rozdílné celky, mezi kterými žádné přechody neexistují (Houša, 1961b).

Podle posledních publikací (Chlupáč et al., 2002), příklánějících se k tezi, že se jedná o fosilní korálový útes a vtělené horniny chápeme jako olistolity, byla oblast Štramberka rozčleněna na několik litofaciálních celků navrženými Eliášem (1963a, b, 1970). Ty jsou podle místa svého vzniku děleny na svah a úpatí svahu bašské elevace, kde se vyvíjelo těšínsko-hradištské souvrství a sedimentaci na karbonátové plošině, reprezentující

kopřivnické vápence. Ty se soustřeďovaly, oproti těšínsko-hradištskému souvrství (báze spodní křídly – cenoman), v mělkovodním prostředí během spodní křídly. Během jejich vývoje byly jako obrovské valouny a bloky sesouvány do nižších partií a ukládány v těšínsko-hradištském souvrství (Eliáš, 1970). Kopřivnické vápence obsahují vysoký podíl úlomků štramberského vápence a mají pestrou barvu od šedé, zelené nebo červenohnědé. Těšínsko-hradištské souvrství tvoří několik litofaciálních asociací a je souhrnem sedimentace pánevní, flyšové (charakterizující tektonickou aktivitu) a mělkovodní. Vyčleňujeme z něj tzv. kotoučskou facii, tvořenou z převážně většiny tmavými vápnitými jílovci, reprezentující svah karbonátové platformy a chlebovickou facii, obsahující hrubější materiál, od tmavších jílovců, pískovců až po slepence (Eliáš, 1970).

Jurský štramberský vápenec je velmi čistý a chybí v něm terigenní příměsy. Má bílou až šedou barvu a je jemně až středně zrnitý. Bývá interpretován jako biofragmentovaný nebo mikrobiofragmentovaný vápenec, který se na lokalitách vyskytuje v různých polohách a je tvořen detritickým materiálem různé zrnitosti (0,5 - 1mm). Nehojně bývá zastoupen také jako šedý biofragmentovaný mikritický vápenec, obsahující složky hrubého detritu, které jsou tvořeny fosíliemi korálů a měkkýšů či jejich úlomky. Méně se zde vyskytují útržky skeletového a biofragmentovaného štramberského vápence s různým obsahem mikritové složky (Houša, 1976; Roth et al., 1962). Na některých místech, bývá mikritová matrix silně rekrystalizována, jinde postihuje rekrystalizace celé části štramberského vápence.

Houša (1976) rozdělil spodnokřídové horniny na několik litofaciálních prvků, které seskupil podle jejich charakteru do několika formací. Ty reprezentují vždy jednotlivé etapy vývoje štramberského tělesa a vysvětlují podle litologického obsahu jeho vývoj. Jednotlivé formace pak protínají rozsedliny a pukliny, které byly vytvořeny tektonickou nestálostí celé oblasti a jsou tak vyplňovány různorodým materiálem. Jejich tvar byl v době vzniku pravděpodobně svislý a dolů se zužující.

Olivetskou formaci tvoří olivetské vápence, které vyplňují v oblasti Štramberka rozsedliny v několika generacích, zřídka je nalzáme jako povlaky na straším štramberském vápenci. V lomu Kotouč, tvoří tyto vápence skupinu rozsedlin olivetské formace (Houša, 1965a). Litologický charakter výplně se mění s časem a je pozorováno postupné hrubnutí materiálu směrem do mladších hornin tak, jak docházelo k tektonickým deformacím vápence. Nejstarší rozsedliny jsou vyplněny velmi jemným, mikritickým materiálem zelenošedé až modrošedé barvy bez makrofosílií. Málokdy lze nalézt v této litofacii úlomky štramberského

vápence, a pokud se zde vyskytují, jsou vždy ostrohranné. V mladších etapách docházelo k postupnému přibývání organodetritického materiálu, úlomků fosílií až celých skeletů organismů. Celkově můžeme olivetské vápence charakterizovat jako šedozelené, zelenošedé, modrošedé, červenohnědé až černošedé velmi jemné vápence s vysokým podílem mikritu, jílové vápence z jemnozrnného kalcitu a organodetritické vápence (Houša, 1976). Z fosilního záznamu jsou známy z olivetských vápenců kalpionely, z makrofauny pak brachiopodi, gastropodi, svijonožci, mlži, belemniti, amoniti, lilijice, ježovky a jiní ostnokožci. Stratigraficky se vápence pohybují od nejsvrchnějšího tithonu po svrchní valangin. Až do berriasi korelujeme stáří pouze podle mikrofauny z mikritického materiálu, od konce berriasi také podle přítomných makrofosílií. Houša (1990) rozdělil olivetské vápence na dva členy, z nichž ve stratigraficky nižší pozici je ropický člen, vyskytující se pouze na bázi a čupecký člen. Stáří souvrství je datováno podle kalpionel (Simplex) do svrchního berriasi (Houša, 1990).

Formace Gloriet, která byla stanovena až později (Houša, 1990), je reprezentována světlým jílovitým vápencem, jenž se ukládal po stratigrafickém hiátu v nejvyšším berriasi. Přesto, že z této formace známe velké množství fosílií, není vzhledem ke značnému zastoupení redeponovaného fosilního materiálu (tithon - berrias) bohužel možné stanovit stáří pouze na základě biostratigrafických dat. Kromě výskytu amonitů prokazatelně berriaského stáří (Houša & Vašíček, 2004), jsou v tomto souvrství zastoupeni také belemniti. Stratigraficky odpovídá převážně spodnímu valanginu (Houša, 1990).

Kopřivnická formace vznikala v oblasti bašské kordilery během svrchního valanginu. Z velké části je tvořena valouny olivetských a glorietských vápenců, které byly během jejího vzniku rozrušovány zřejmě při vynoření bašské elevace. Hojně se v ní nachází také opracované valouny štramberského vápence, které se usazovaly na akumulčních místech během jejich vyvětrávání z olivetských vápenců. Základní hmotou kopřivnických vápenců je jemně zrnitý kalcit, přičemž jsou vždy přítomny různě velké útržky olivetského a štramberského vápence. Barevně jej můžeme označit za červené, rudohnědé až žlutohnědé vápence s nepravidelnými bělavými a zelenavě šedými skvrnami. Litologicky hovoříme o detritických, organodetritických až místy konglomerátových vápencích, s vysokým podílem fosilních zbytků a skeletů organismů (Leicher, 1931; Eliáš, 1962). Mladší generace je zastoupena jemnějším, až slínovitým vápnitým jílovcem šedozelené až rudohnědé barvy, které vyvětrávají do charakteristické světle rezavé litofacie šipeckých jílovců (Houša, 1965a). Ty tvoří samostatnou skupinu rozsedliny šipecké skupiny, která je vyplněna těmito šipeckými

jílovci. Stratotypem kopřivnických vápenců je Horní Blücherův lom (Houša, 1968), kde pokrývají rozsáhlé území. V Obecním lomu se nacházejí litologicky velmi podobné vápence s bloky a balvany olivetských a štramberských vápenců se srovnatelnou faunou. Rozsedliny nacházející se v lomu Kotouč tvoří kopřivnickou skupinu rozsedlin. Jsou vyplněny nejjemnějším materiálem a matrix zde převažuje nad úlomky a různě velkými fragmenty mladších hornin. Paleontologicky je asociace kopřivnických vápenců velmi bohatá, avšak značná část fosílií pochází z přeplavených mladších hornin. Na lokalitách se tyto fosílie vyskytují nejčastěji jako součást mladších olivetských nebo glorietských vápenců (Houša, 1976). Tento jev je zvláště dobře viditelný na rostrech belemnitů, která jsou postupně vyvětrávána z valounů rozrušovaných vápenců a často jsou jimi vypněny i jejich alveoly. Z tohoto důvodu je téměř nemožné u redeponovaného materiálu stanovit jeho přesné stáří. Mimo typicky tithonské druhy např. *Conobelus conophorus* (Opper) (Remeš, 1902) jsou zde zastoupeny také rody *Duvalia* (Bayle), *Pseudobelus* (Blainville), *Mesohibolites* (Stolley) a jiní. Vedle belemnitů jsou zde přítomní i další hlavnožci, např. amoniti, loděnkovití a jejich rhyncholity a aptychy, dále lilijice, ostny a schránky ježovek, hvězdice, brachiopodi, gastropodi a jiní mlži, koráli, mechovky, červi, foraminifery, fragmenty svijonožců a zuby ryb. O paleontologický výzkum kopřivnických vápenců se nejvíce zasloužili Remeš (1902, 1905, 1912), Chapman (1903), Blaschke (1911), Šírková (1938), Frajová (1960), Eliáš (1962) a další. Kopřivnická formace je rozdělena na bazální člen Blücher a šipecký člen (Houša, 1990; Houša & Vašíček, 2004), které se usadily ještě během nejvyššího valanginu.

Plaňavská formace je oproti ostatním vápencovým tělesům, značně odlišná. Liší se hlavně v litologii, kde mají tmavošedé, černošedé, zelenošedé až šedo zelené jemné jílovce odlišný způsob i hloubku sedimentace. Tyto jílovce tvořící základní hmotu, mají destičkovitý až roubíkovitý rozpad a nacházejí se vždy s příměsí valounů a bloků mladších sedimentárních jednotek. Jsou nepravidelně zvrstvené a intenzivně promačkány, prohněteny a natlačeny do všech nerovností vlastních valounů i okolní horniny (Houša, 1976). Různě velké valouny a bloky přítomné v plaňavské formaci pocházejí ze štramberského, olivetského, glorietského i kopřivnického vápence. Plaňavské vrstvy mají značně skluzový tilloidní charakter a vznikaly jako produkty podmořských skluzů (Eliáš & Stráník, 1963). Všechny zastoupené litologie do sebe šmouhovitě přecházejí nebo tvoří nepravidelné struktury. Faciálně jsou velmi blízké těšínsko-hradištskému souvrství, neobsahují však pískovcová tělesa. Velmi zajímavý je však výskyt šedočerných jílovců, šedých písčitých jílovců až pískovců tzv. břidličného pásma v Obecním lomu (Kalabis, 1951; Nekvasilová, 1966 ad.). Ve tmavé základní hmotě se zde

vyskytují bloky křemenných pískovců s úlomky ústřic a belemnitů, které nápadně připomínají hradištské pískovce. Přítomny jsou i různě veliké balvany štramberského vápence. Horniny plaňavské formace se nacházejí jak na povrchu štramberského vápence, tak jako výplně kapes, puklin a tektonických poruch. V lomu Kotouč je výskyt těchto vrstev lokalizován na několika místech, a to hlavně ve střední části (Š-12, Š-45, Š-24, Š-56 atd.), kde jsou zachovány v depresích a oddělují od sebe jednotlivé tektonické kry. Fauna plaňavské formace je rozčleněna do více variant měnících se spolu s místem a charakteristikou uložení. Ve střední části lomu Kotouč dělíme faunu na dvě skupiny. V prvním případě se jedná o organismy, které jsou v sedimentech plaňavské formace (hlavně v černošedých jílovcích) ukládány z rozrušovaných mladších hornin. Na povrchu těchto fosilií bývá často přítomna původní hornina, ve které byly primárně uloženy. Není však vyloučeno, že pokud ulpývá na skeletu např. kopřivnický vápenec, musí být v něm přítomný organismus autochtonní. Naopak je velmi pravděpodobné, že jsou fosílie opakovaně redeponovány a ukládány v rozlišných litostratigrafických jednotkách. Tento jev můžeme velmi dobře pozorovat např. na belemnitech, jejichž výplně alveol a rýh obsahují několik generací odlišného vápence a jsou tak signifikantní pro určení původní sedimentační oblasti. Přítomni jsou převážně druhy *Duvalia lata* (Blainville), *Pseudobelus bipartitus* (Blainville) a jinými. Dále jsou hojní lilijci, brachiopodi, aptychy a rhyncholity, ostny ježovky, zuby žraloků atd. Spolu s fosiliemi se nacházejí v této litofaciální asociaci i valouny štramberského, olivetského, glorietského a kopřivnického vápence. V druhém případě máme zachované zkameněliny často pyritizované a jejich jádra obsahují tmavě šedé, rozpadavé jílovce. Jsou nerovnoměrně rozptýleny v tělesech plaňavské formace, ale vždy hojnější v polohách s černošedými jílovci. Fosílie nejsou v tomto případě tak časté, jako v prvním a domníváme se, že se mohlo jednat o původní tafocenózy organismů (Houša et al., 1978). Vyskytují se zde brachiopodi, gastropodi, amoniti, mlži, houby a pyritizované zbytky dřev. Zastoupená fauna je, stejně jako v prvním případě, redeponovaná. Mimo lom Kotouč máme plaňavské vrstvy přítomny i na jiných místech. Výrazně se od sebe odlišují způsobem uložení i paleontologickou náplní. S největší pravděpodobností jde o velké podmořské skluzy, kde jsou černošedé jílovce primárně uloženy na štramberských vápencích (Houša, 1976), jako je např. výplň kapsy v lomu Vítkovického těžářstva (Uhlig, 1890; Roth et al., 1962 ad.). Opět jsou zde přítomny dva různé litofaciální celky. Buď se jedná o skluzové formace a opracované valouny štramberského a olivetského vápence ukládány na dně kapes, obklopeny jílovitou matrix, nebo jde o šedé vápnité jílovce až prachovce, které nejsou součástí skluzů. Jsou vodorovně uloženy a tvoří lavice, které mohou odpovídat transportu se skluzem nebo sedimentaci mezi skluzy ležící *in situ*. Tyto

horniny můžeme nalézt v břidličném pásmu Obecního lomu, kde spolu s nimi leží na jílovcích i pískovce nebo ve východní části lomu Kotouč. Na této východní straně a v lomu Vítkovického těžarstva byla nalezena např. rostra belemnita *Duvalia emeric* (Raspail), která odpovídají původní tafocenóze tmavých jílovců podmořských skluzů (Houša et al., 1978). Podle mikroflóry bylo datováno stáří kapes do hauterivu (Roth et al., 1962). Mikrofaunu zastupují v plaňavské formaci například foraminifery, makrofaunu mlži, brachiopodi, amoniti, aptychy a rhyncholity, ostny ježovek, lilijici, ústřice, mechovky, zuby žraloků atd. Zajímavostí zůstává druhové i rodové zastoupení mikro i makro fauny, které se mění v odlišných faciích plaňavských vrstev (Houša, 1976; Houša et al., 1978). Plaňavská formace byla rozdělena Houšou (1990) na členy Překopu a Hořečky. Stratigrafická pozice výplní kapes tvořených plaňavským souvrstvím byla nedávno revidována a upřesněna jako svrchní hauteriv (Svobodová et al., 2011).

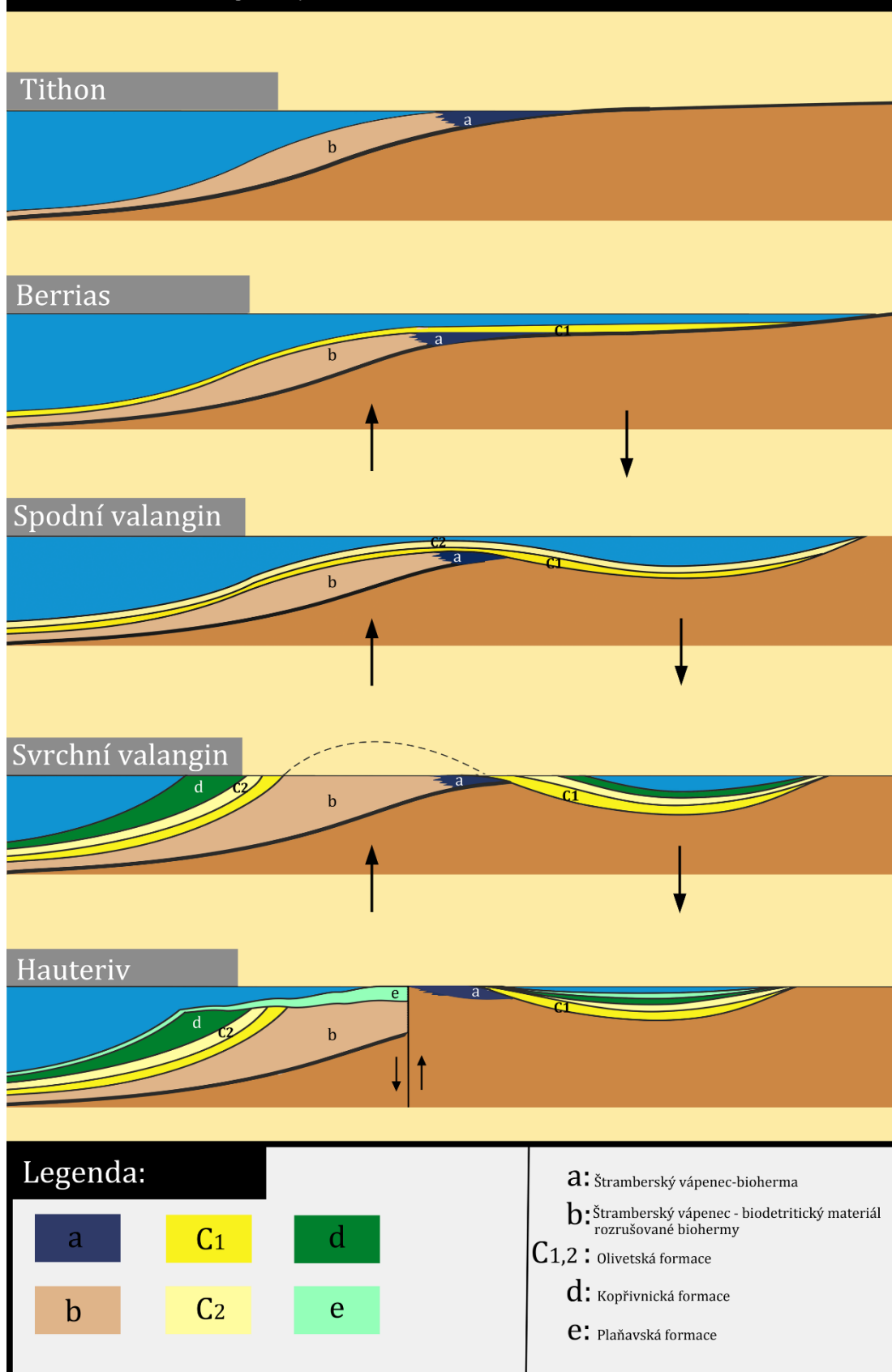
Chlebovická formace obsahuje horniny všech výše uvedených litologických celků, které obklopují křemenné pískovce s příměsí štramberského a oliveského vápence, tvořící základní hmotu. Litologicky se jedná o slepence, které obsahují různě velké valouny a balvany mladších hornin (desítky cm – m) s variabilním stupněm opracování (Houša, 1976). Přitom platí, že menší klastické úlomky jsou spíše ostrohranné. Stupeň opracování se liší i v závislosti na určitých polohách, kde jsou přítomné valouny až zaoblené. Toto pozorujeme hlavně u úlomků štramberských vápenců, málokdy u olivetských či kopřivnických vrstev. Hojně se zde vyskytují fragmenty černošedých jílovců srovnatelné s plaňavskou formací. Zcela novou asociací jsou zde valouny červených až rudohnědých rohovců. V chlebovické formaci se často vyskytují makroskopická zrna glaukonitu a muskovitu. Chlebovické vrstvy vyplňují tektonické deformace a fosilní krasové dutiny, které byly vytvořeny exogenními procesy před jejich sedimentací. Rozmístění jednotlivých celků je tak velmi nepravidelné a tvarově nestálé. Paleontologicky odpovídá chlebovická formace mladším vrstvám, protože fauna, kterou obsahuje, pochází z rozrušovaných litologií. Nalézáme zde ostny ježovek redeponované ze štramberského vápence, ale i rostra spodnokřídových belemnitů, lilijice, aptychy a jiné. Stratigraficky jsou chlebovické vrstvy zařazovány do vyššího albu (Houša, 1990).

Nejmłodším členem je kotoučská formace, která odpovídá svrchnímu albu až spodnímu turonu (Houša, 1990).

Podle charakteristiky uloženého materiálu, sedimentačních struktur a polohy litofaciálních asociací sestavil Houša (1978) vývoj vápencových těles vystupujících na Štramberku (Obr., 5). Svůj výzkum opřel o řadu faktorů, které jsou pro sedimentaci jednotlivých vrstev signifikantní. Jak už bylo řečeno výše, Houša chápal vznik těchto hornin jako neustále se vynořující a poklesávající jednotku. Důvod ukončení sedimentace štramberského vápence byl podle něj pokles bašské elevace ve svrchním tithonu. Tuto změnu provázela tektonická aktivita, která zapříčinila rozpraskání vápence. Trhliny, označované jako štramberská skupina rozsedlin, byly vyplněny horninami štramberského vápence. Při poklesu celé elevace nastala i změna v sedimentaci a začaly se usazovat jemné mikritické olivetské vápence. Hiát nebyl mezi těmito litofaciálními celky zjištěn a usuzuje se tedy pozvolný sedimentační přechod v nejsvrchnějším tithonu. Jemné karbonátové horniny byly ukládány na povrchu štramberského vápence až do konce berriasu, kdy na přelomu berriasu a valanginu došlo k pozvolnému vyklenování bašské elevace. Tento jev je pozorován díky postupnému hrubnutí materiálu, kde v jemnozrnných jílovitých vápencích přibývá podíl organodetritických až skeletových vápenců během valanginu. Mělkovodní prostředí značí i bentózní autochtonní makrofauna, jejíž zbytky jsou v olivetské formaci hojně zastoupeny. Olivetská skupina rozsedlin, charakterizující tektonické pohyby doprovázející vyklenování bašské elevace, protíná horniny štramberského vápence. Rozsedliny obsahují několik generací výplně, která vždy reprezentuje právě ukládaný materiál této asociace. Po uložení olivetské formace dochází k dalšímu vyklenování bašské elevace během svrchního valanginu. Když dojde k vynoření olivetských vápenců, začnou se horniny rozrušovat a jako valouny se ukládat v litostratigraficky mladší, kopřivnické formaci. Nejdříve dojde k dezintegraci nejpozději uložených, organodetritických vápenců a přítomná makrofauna je v důsledku nízké litifikace vyplavována a smíchána do kopřivnických vápenců. Poté došlo i k obnažení nejstarších mikritických a jílovitých poloh až na štramberský vápenec, který byl již litifikován a v kopřivnických vrstvách zastoupen jen jako ostrohranné úlomky. Jemnější facie kopřivnických vápenců je známá z poloh, které se nacházely ve větší vzdálenosti od obnažených částí. Dokladem tektonicky nestálé, stále se vynořující oblasti je skupina rozsedlin kopřivnické formace, která je zaplňována materiálem, jenž byl nesen mořskými proudy v blízkosti dna. Ve většině případů šlo o jemný materiál, který pocházel z erodovaného povrchu, jindy jsou rozsedliny vyplněny slepencem olivetského vápence s částmi štramberského vápence, poukazující na rychlé zaplnění oblasti. Na stěnách rozsedlin bývají přítomny v tenkých vrstvách stromatolity, které poukazují na to, že byl povrch dočasně vynořen. Nejmladší polohy kopřivnické formace tvoří šipecké jílovce s výrazně odlišnou

litologickou charakteristikou, které vznikaly ve větších hloubkách a neobsahují již bentózní makrofaunu. Bašská elevace během jejich ukládání poklesávala a současně tak dala vzniku rozsedlinám šípečké skupiny. Předpokládá se, že k ukončení sedimentace kopřivnické formace došlo ještě ve valanginu, jelikož nebyla v těchto horninách nalezená žádná fosílie, odpovídající hauterivu. Vysvětlit sedimentaci následující, plaňavské formace je složitější a uvedená teze je otevřená diskuzi. Houša (1978) usuzoval, že už během spodního valanginu došlo mezi bašskou elevací a Českým masivem ke vzniku deprese a vytvoření extrapánevního zálivu bez komunikace s okolními částmi. Docházelo zde k jemné, pelitické sedimentaci černošedých jílovců. V olivetské formaci nalézáme podobné horniny, tvořící nejspíše přechodnou část mezi plaňavskými vrstvami a olivetským vápencem, které mohou reprezentovat přechodnou zónu. Když ve svrchním valanginu došlo k rozrušování kopřivnické formace, zaplnily tyto horniny zátoku s plaňavskými vrstvami. Vynoření a eroze bašské elevace během valanginu trvala jen krátce a na přelomu valanginu a hauterivu začala oblast opět klesat. Současně započalo vyklenování zátoky a obnažení přítomných litofaciálních asociací. Uložené sedimenty byly nyní jako velké, podmořské skluzy transportovány po svahu a ukládány v tektonických depresích na rozhraní ker a v oblasti s primární sedimentací. Skluzy při svém pohybu po svahu erodovaly starší sedimenty, které byly smíchány s ukládajícími se plaňavskými vrstvami. Tato formace vyplňuje do svrchního hauterivu všechny deformační nerovnosti. V následující fázi byla bašská elevace opět vynořena a spodnokřídové horniny, usazené na štramberském vápenci, byly erodovány. Takto obnažený vápenec podlehl zkrasovění. Rozrušovány byly nejspíše i starší horniny obsahující muskovit a křemen přítomné v chlebovické formaci. Sedimenty plaňavské a kopřivnické formace, které pokrývaly štramberský vápenec, byly při vyklenování rozrušeny a jako valouny uloženy ve slepencích chlebovických vrstev. Dutiny štramberského krasu byly při poklesu a ponoření elevace vyplněny jemným jílovitým až písčitém materiálem. Sedimentace na Štramberku končí ve spodním albu, kdy celé těleso přikrývají sedimenty chlebovických vrstev (Houša et al., 1978).

Vývoj oblasti bašské elevace



Obr. 5 Vývoj bašské elevace během spodní křídy (podle Houša et al., 1978).

2.2.4 Lokalita Š-12

Kapsa Š-12, nazývaná též jako „Kulisa“, se nacházela v době těžby (kolem roku 1977-1978) na 3. etáži severní stěny, ve střední části lomu Kotouč. Tato kapsa byla vyplněna sedimenty plaňavské formace tvořenými černošedými jíly, které byly ukládány pomocí skluzů při erozi stratigraficky starších hornin. Předpokládáme, že erodovaný materiál vznikl v předpolním extrapánevním zálivu, čemuž nasvědčuje různá charakteristika sedimentace (Houša et al., 1978). V tomto prostoru docházelo k rozrušování jednotlivých částí starších souvrství, které byly postupně ukládány do nižších partií. Tomu odpovídá také nalezená fauna, která se v jednotlivých částech kapsy mění tak, jak docházelo k postupnému odvětrávání horniny. V kapse je tak smíchána typická valanginská a spodno-hauterivská fauna.

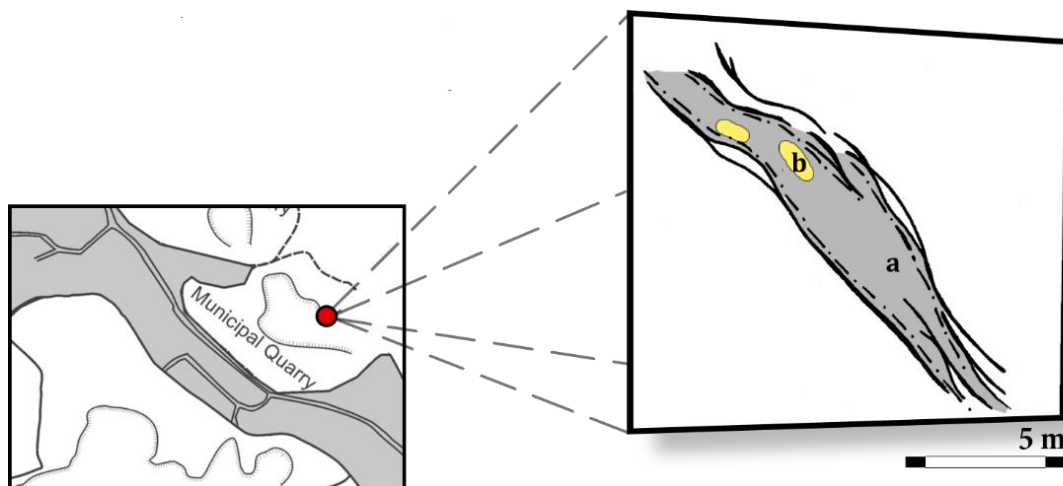
Byly zde hojné nálezy amonitů, ramenonožců, lilijic a belemnitů, přičemž se exempláže vyskytovaly nejčastěji ve formě akumulací (Houša, 1976; Vašíček, pers. comm)). Dnes je již kapsa téměř odtěžena a lze nalézt pouze reliktů její výpně tvořené sedimenty plaňavské formace.

2.2.5 Obecní lom

Obecní lom zaujímá v rámci štramberského vývoje jednu z nejzajímavějších lokalit. Studovanou oblast představuje odkryv plaňavských vrstev s břidličným pásmem (viz výše). Mladší spodnokřídové horniny zde leží mezi dvěma tektonickými krami štramberského vápence. Na jeho povrchu je zachována kopřivnická brekcie, která v sobě uzavírá horniny olivetské formace. Toto těleso vzniklo nejspíše, stejně jako plaňavská formace v lomu Kotouč, podmořským skluzem (Houša et al., 1978). Druhově zastoupená makrofauna je od centrální části lomu Kotouč však odlišná. Hojně jsou zde zastoupeni lilijice, mechovky, ústřice, koráli, ostny ježovek, úlomky amonitů, belemniti, mlži a zoubky žraloků. Zachovaná fauna však není pyritizovaná a většina fosílií je kalcitových a většinou také autochtonních. Pískovce s ústřicemi a belemnity tvořící v břidličném pásmu samostatné balvany jsou spolu s písčitymi jílovci soustředěny v okolí balvanů a valounů, které jsou značně opracované (Nekvasilová, 1966). Stáří spodnokřídových kapes bylo zkoumáno pomocí mikrofosílií a stratigrafický rozsah byl stanoven na pozdní valangin až svrchní barrem (Svobodová et al., 2011).

Houša (1978) se v Obecním lomu pokusil zrekonstruovat vývoj plaňavských vrstev, jenž pravděpodobně počíná zdvihem bašské elevace sedimentací olivetských vápenců na hranici berrias a valangin, které vznikaly v blízkosti hlavní sedimentační oblasti zachycené v lomu Kotouč. Tuto zónu bychom si mohli představit jako extrapánevní záliv s jemnými šedočernými jílovci, která vznikala zřejmě za bašskou elevací v části budoucí podslezské jednotky. Vývoj zátoky mohl také reagovat na pokles okrajové části Českého masivu, který byl zapříčiněn počínajícím zdvihem bašské elevace (Hanzalíková & Roth, 1965).

Nalezená fauna spodnokřídových belemnitů z kapsy Obecního lomu (Obr. 6) tvořená plaňavskými vrstvami by se v budoucnu dala použít pro korelaci s belemnity pocházejících z kapsy Š-12. Porovnání jednotlivých druhů a výpni alveol, stejně tak jako izotopové analýzy určených taxonů by mohly pomoci rekonstruovat vznik jednotlivých těles.



Obr. 6 Výskyt plaňavských vrstev v tektonicky porušeném štramberském vápenci; a = plaňavská formace, b = tělesa hrubozrnných pískovců.

3 MATERIÁL A METODIKA

3.1 Materiál

Studovaný materiál pochází ze sběrů RNDr. V. Houši, CSc., který mapoval průběh těžby kapsy Š-12 v lomu Kotouč. Materiál roster belemnitů je uložen ve sbírkách ÚGP Univerzity Karlovy v Praze (Chlupáčovo Muzeum historie Země). Některá rostra belemnitů pocházející z kapsy Š-12 byla popsána Horákem (1988). Materiál, studovaný Horákem (1988) je uložen v geologickém depozitáři v Ostravě a není předmětem této studie, byl použit pro účely diplomové práce jako srovnávací. Další rostra belemnitů pocházejících z lomu Kotouč a pravděpodobně i ze spodnokřídových sedimentů kapsy Š-12 jsou deponována v Muzeu Novojičínska v Novém Jičíně, Slezském zemském muzeu v Opavě, Národním muzeu v Praze a ve sbírkách Masarykově univerzity v Brně. V souvislosti s diplomovou prací a srovnávacích studií byla detailněji studována rostra belemnitů uložená v Muzeu Novojičínska.

Rostra studovaných belemnitů byla v kapse uložena buď jako akumulace nebo z nezpevněných sedimentů při těžbě jednotlivě vypadávala (Houša et al., 1978). Studovaná sbírka obsahuje 1224 kusů roster, která jsou většinou silně poškozená redepozicí, tektonikou, vrtavými organismy (Tab. 12, Obr. 5) a na některých lze pozorovat i stopy predace. Studium ichnofosílií není předmětem této práce a bude mu věnována pozornost při dalším výzkumu. Rostra jsou ve většině případů také zlomena v polovině alveoly a oblast alveolárního ústí, které je důležité pro identifikaci taxonu. Kompletních exemplářů se všemi diagnostickými znaky je poměrně málo. Stejně tak jsou rostra poškozena i v apikální oblasti a studium apexu nebo snad mukra je tak téměř nemožné. Alveolární rýha, která je u většiny roster zachovaná je tak spolu s tvarem a průřezem rostra nejdůležitějším morfologickým parametrem pro určování jednotlivých taxonů. V průřezu byla u většiny exemplářů zhruba v polovině přírůstkových vrstev viditelná silnější světlá přírůstková linie, podle které docházelo k odlamování vrstviček rostra (Tab. 12, Obr. 7).

Ve studovaném materiálu tvoří naprostou většinu juvenilní a nedospělí jedinci. Pokud jsou přítomna rostra dospělých jedinců, jsou obecně dobře zachována a použita pro přesné taxonomické zařazení. Kompletní rostra jsou zachována jen u některých jedinců poddruhu *Duvalia lata constricta* (Uhlig), která zahrnují apex i oblast alveolárního otevření. U několika

exemplářů zkoumaných belemnitů byl částečně zachován také fragmokon, v některých případech pyritizovaný.

Výplně alveol studovaných roster obsahují až tři generace sedimentárních asociací (Tab. 12, Obr. 6, 8), které lze od sebe snadno rozeznat už jen kvůli jejich rozdílné barevnosti. Většina alveol je vyplněná světlě šedým jemnozrnným karbonátovým materiálem, který překrývá tmavě šedý až černý jílovitý sediment. U několika exemplářů je světlý materiál přítomný pouze na stěnách alveol a tmavý sediment tak vyplňuje celou oblast.

3.2 Metodika

Rostra belemnitů byla zkoumána v několika krocích. Základem bylo zařazení do konkrétních rodů a druhů na základě morfologických podobností. Pro tyto účely byly v první fázi vybrány typické exempláře. Rozpoznáno bylo 334 exemplářů, kterým bylo přiděleno číslo IGP 2015/1-334. Z důvodu malé velikosti roster mají jednotlivé kusy pouze číslo /x a označení IGP 2015 nese celá sbírka.

U určených taxonů byly měřeny digitálním posuvným měřadlem (HF Digital Caliper) všechny měřitelné parametry, které bylo možno vzhledem k poškození roster stanovit. Údaje R^* , La^* a Ha^* slouží spíše jako orientační data, jelikož materiál nebyl zachován natolik, aby byly generovány směrodatné výsledky. Hodnota R^* tedy ve většině případů charakterizuje jen velikost zachovaného fragmentu. Rozměry La^*/Ha^* (výška a šířka alveolárního otevření) byly měřeny v místě zachované alveoly a nemusí 100% odpovídat obecně stanoveným veličinám La/Ha u jednotlivých taxonů. Nicméně, lze tyto orientační údaje použít pro srovnání jednotlivých taxonů v zachované tafocenóze Š-12. Tento postup jsem byla nucena zvolit z důvodu neúplného a často špatně zachovaného materiálu, přičemž tento parametr zastává jedinou měřitelnou hodnotu na rostru a slouží tak pouze pro představu o jeho velikosti. Navíc, například u druhu *Duvalia lata* (Blainville) odpovídá tato hodnota také indexu Lm/Hm (maximální průměr v průřezu) a velikost R^* rozměru ap (délka apikální části), které nemohly být u těchto jedinců stanoveny. U vybraných roster byl zhotoven dorzoventrální řez (pila SRUERS Discoplan s tloušťkou řezného kotouče 0,7 mm, LGU Přf UK v Praze), který umožnil studovat jednotlivé přírůstkové linie. To umožnilo u vybraných taxonů sledovat změny tvaru rostra během ontogeneze, hloubku a úhel alveoly (α) a délku post-alveolární části. Výsledné hodnoty byly porovnány s kompletními rostry v rámci jednotlivých taxonů. Tento přístup nemohl být z důvodu neúplného zachování roster, zejména

v alveolární části, uplatněn u druhu *Pseudobelus bipartitus* (Blainville). Vybrané kusy před focením byly poběleny chloridem amonným, podélné řezy byly před focením vlhčeny vodou.

Další etapa studia zahrnovala analýzu stabilních izotopů $\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$ (‰ PDB) z jednotlivých částí roster a výplní alveol. Vzorky vybrané pro tento výzkum byly analyzovány v certifikované Laboratoři stabilních izotopů ČGS v Praze, Geologická 6. Pro rozbor byly pod binokulární lupou (Bresser Biolux ICD CS) pomocí vrtačky (Proxxon, Micromot 230/E) separovány přírůstkové vrstvičky v juvenilním a dospělém stádiu, včetně určených generačních výplní alveol. Odseparovaný materiál byl v achátové misce rozdrčen na analytickou jemnost a v minimálním množství 10 mg na jeden vzorek analyzován v hmotnostním spektrometru. Výsledné hodnoty byly vypočítány vůči standartu PDB a SMOW (‰). Pomocí statistického softwaru MS Excel byla data přepočítána pomocí dvou empirických rovnic (1,2) na teplotu.

$$(1) T [^{\circ}\text{C}] = 17.0 - 4.52 (\delta^{18}\text{OCc} - \delta^{18}\text{OW}) + 0.03 (\delta^{18}\text{OCc} - \delta^{18}\text{OW})^2 \text{ (Erez \& Luz, 1983)}$$

$$(2) T [^{\circ}\text{C}] = 16.0 - 4.14 (\delta\text{C} - \delta\text{W}) + 0.13 (\delta\text{C} - \delta\text{W})^2 \text{ (Anderson \& Arthur, 1983)}$$

Stratigrafický výzkum jednotlivých taxonů je založen na studiu velkého množství publikací, které se zabývají problematikou spodnokřídových belemnitů v rámci SZ Tethydy (zejména Janssen, 1997, 2003, 2009; Janssen & Clément, 2002; Janssen & Főzy, 2004; Mutterlose & Wiedenroth, 2008; Combémoré, 1973; Vašíček, 1978; Horák, 1988). Stratigrafické rozsahy jsou pro druhy, nalezené v kapse Š-12 rozdílné, což předpokládá redepozici z různých stratigrafických úrovní. V diplomové práci je upřednostněna korelace s amonitovými zonacemi vycházející z novějších prací Janssena (1997, 2003) a měla by tedy odpovídat současným znalostem. K vytvoření grafu byl použit grafický editor CorelDRAW X7.

Paleobiogeografické interpretace jsou, stejně jako stratigrafie, v rámci Š-12 založeny na srovnání s publikovanými výzkumy v severozápadní tethydní oblasti z jiných lokalit. V důsledku zřejmě i opakovaných redepozicí roster je přesné vymezení paleobiogeografického rozšíření jednotlivých taxonů v rámci bašské elevace v podstatě nemožné.

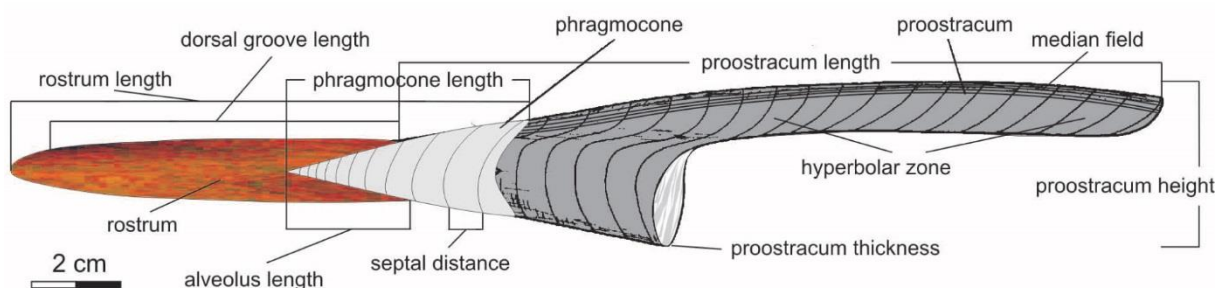
4 SYSTEMATIKA A MORFOLOGIE

4.1 Morfologie

Belemniti patří do skupiny dvoužábřích hlavonožců a jsou stratigraficky významnými fosíliemi. Kromě stratigrafického, paleobiogeografického a evolučního významu této skupiny, mají belemniti obrovský význam i pro paleoekologické a geochemické interpretace. Na jejich rostru je stanoven standart PDB (‰), který se používá pro analýzy stabilních izotopů kyslíku a uhlíku. Belemniti se poprvé objevuje ve svrchním triasu (Iba et al., 2012) a vymírají na hranici křída/terciér. Rostra belemnitů jsou zachována téměř po celém světě nezávisle na faciích, a tvoří tak významnou složku mesozoické diverzifikované fauny. Měkké tkáně těchto hlavonožců, resp. některé orgány, jsou známy pouze z tafonomických oken na několika málo lokalitách (např. Solnhofen, Německo). Nejčastěji se zachovává kalcitové rostrum, méně pak aragonitový fragmokon a velmi vzácně proostrakum (Obr. 7).

Rostrum tvoří vnitřní schránku belemnita a má vyvažovací a hydrodynamickou funkci. Během ontogeze jedinec vyrůstá z na hlavonožce poměrně velké protokonchy, kterou zpočátku chrání jen malé aragonitové (embryonální) rostrum. To je v průběhu života překryto kalcitovým ortorostrum. Uvnitř rostra je viditelná radiálně paprscitá stavba, která je tvořena cyklickým střídáním kalcitu a organických vrstviček s nodulemi aragonitu. Označení jednotlivých částí rostra není ustáleno, a tak se můžeme setkat např. s termíny jako holorostrum, které zahrnuje ortorostrum včetně alveoly a případným epirostrum (Seibertz & Spaeth, 2005). Na konci ortorostra může být vyvinut také hrot – mukro, které však není homologické epirostru. Epirostrum tvořilo prodlouženou část rostra a vytvářelo ho během spodní křída jen několik málo druhů. Nejspíše sloužilo jako adaptace na pelagický způsob života. Od rostra (tento název se obecně pro schránku belemnita používá) má odlišnou mineralogickou strukturu a jeho povrch může být houbovitý. Zda bylo rostrum původně kalcitové nebo došlo k substituci aragonitu kalcitem až po odumření, není stále objasněno. Není potvrzeno, že by případná diagenese mohla pozměnit hodnoty izotopů, které odráží podmínky prostředí během ontogeneze. Cyklické střídání vrstev jednotlivých přírůstkových linií a rozdílný obsah minerálů a organické hmoty v těchto vrstvičkách mohlo být zapříčiněno sezónními změnami klimatu, kdy byl do mořské vody v době dešťů přinášěn terigenní materiál. Přírůstání vrstev by také mohlo být kontrolováno měsícem (Dunca, 2007).

Na řezu rostra lze pozorovat morfologické změny během růstu jedince. Tvar rostra, který je u dospělých belemnitů hlavním rozeznávací znakem jednotlivých druhů, je podle studia přírůstkových vrstviček dosahován až na sklonku dospělosti. Juvenilní jedinci jsou si velmi podobní a hlavním rozlišovacím parametrem může být například hloubka alveoly. Tato jamka, nacházející se v přední části rostra, chránila fragma. Často je zachována také alveolární rýha, která má zásadní význam pro taxonomii. Tato rýha se nachází na břišní nebo hřbetní straně a její hloubka i délka je mezi taxony variabilní. S velkou pravděpodobností zde vedly cévy (Stevens, 1965). Po stranách rostra mohou být přítomny laterální rýhy (linie, někdy zdvojené), které se táhnou po celé délce nebo se nacházejí jen v apikální části. Nejspíše k nim byly uchyceny ploutvičky, které sloužily belemnitům k pohybu. Tvar a velikost ploutviček mohla být v závislosti na prostředí různá (Wiedmann & Kullmann, 1988). Výrazné postranní rýhy u některých rodů (např. *Pseudobelus*) mohly být také vyplněny organickou hmotou a signalizovat snahu o redukci rostra (Janssen, 2003).



Obr. 7 Vnitřní schránka belemnita (Lukeneder, 2005) s vyznačením tří základních komponent: rostra (oranžová), fragma (světle šedá) a proostraka (tmavší šedá).

Tvar a velikost rostra (Obr. 8) jsou variabilní a odrážejí způsob života jednotlivých taxonů. Méně pohyblivé druhy mají nejčastěji zavalité rostrum lanceolátního tvaru a aktivnější plavci podlouhlá kónická až cylindrická rostra.

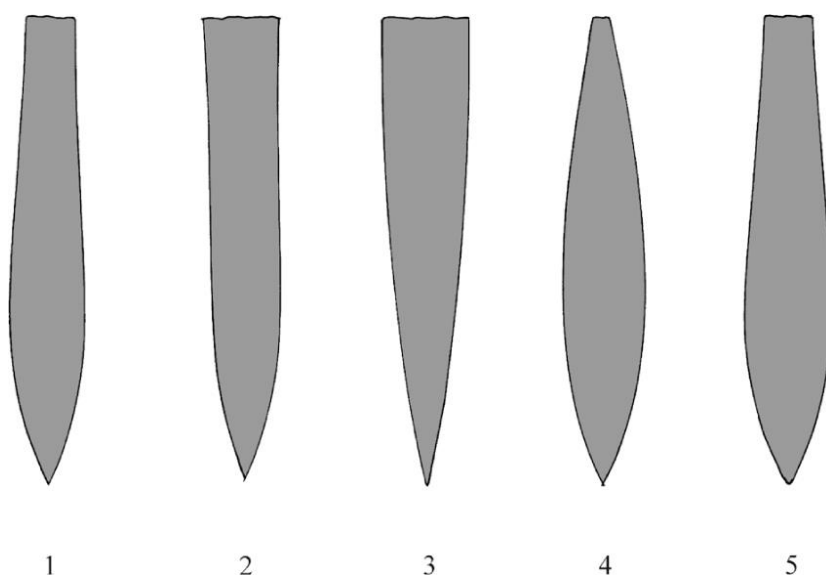
Taxonomické zařazení je založeno na morfometrických parametrech, které se u jednotlivých druhů výrazně liší. Nejčastěji měříme délku rostra, jeho šířku ve stanovených místech, délku alveolární rýhy a její vzdálenost od apexu, hloubku alveoly atd. (viz taxonomie a systematika).

Fragmokon měl hydrostatickou funkci. Vychází z protokonchy, od které je oddělen dvěma tenkými konchiolinovými membránami. Jako u jiných hlavonožců je rozdělen septy na krátké komory obsahující střídavě plyn nebo kapalinu. Úzká sifonální trubice, která se nachází na ventrální straně, je na styku septy ještě zúžena a v průchodu tak vznikají sifonální oblíny. Pomocí lymfatické tekutiny v sifonální trubici mohl živočich měnit tlak v jednotlivých komorách. Tento způsob usnadňoval vertikální pohyb ve vodním sloupci. Fragmokon byl krytý dvouvrstevnou konotékou, která na dorzální straně vybíhala v proostrakum (Špinar, 1960).

Proostrakum, které vyztužovalo vnitřní část belemnita, je jemně rýhované (přirůstkové linie a asymptoty) a obvykle se nezachovává, jeho chybějící části však lze zrekonstruovat pomocí konotekálních rýh. Pro systematiku je však nepoužitelné, nachází se extrémně vzácně a je u všech taxonů prakticky totožné. Můžeme si ho představit přibližně jako gladius recentních kalmarů.

Díky jedinečně zachovaným jedincům jsme schopni zrekonstruovat jak vypadali jejich měkké tkáně. Zobákovité čelisti jsou studovány zejména v posledních letech, kdy byly nalezeny spolu s fosilizovaným jedincem (Klug et al., 2010). Chitinózní háčky neboli onychyty, které měli belemniti (cca 400) na osmi poměrně krátkých chapadlech sloužily k zachycování kořisti. Dvě delší chapadla, která měla na svém konci velké tupé háky (megaonychyty) sloužila pravděpodobně při páření k uchopení samice nebo k lovu. U belemnitů předpokládáme tedy sexuální dimorfismus, který se ale pravděpodobně projevuje i rámci morfologie roste.

Belemniti měli stejně jako recentní dvoužábří inkoustový vak, který používali při útěku a obraně ke zmatení predátora. Jako recentní olihně byli belemniti zřejmě velmi dobří plavci. Plavání zabezpečovaly ploutvičky umístěné v zadní části těla, které sloužily zřejmě i jako kormidlo a reaktivní pohyb byl zajišťován vystřikováním vody z plášťového hyponomu. Ten byl umístěn pod hlavou.



Obr. 8 Tvary rostra: 1. mírně lanceolátní, 2. cylindrický, 3. kónický, 4. doutníkovitý, 5 lanceolátní (Košťák, 2004).

4.2 Systematika a taxonomie

Studium belemnitů je založeno na morfologických parametrech fosilizovaných částí. K určování jednotlivých taxonů je používáno rostrum, které se také nejhojněji zachovává. Ostatní části, jako jsou fragmokon a proostrakum mizí během diagenese a jsou tak nalézány jen zřídka, často izolovaně, a tak je jejich bližší identifikace téměř nemožná.

Ke studiu rostr se používá jak kvantitativní taxonomie, tak kvalitativní. Kvantitativní přístup podléhá kritériím, které jsou stanoveny např. Pugaczewskou (1961). Zahrnují studium například komprese, dilatace, růstový index, délku alveoly a jiných charakteristických částí, které jsou typické pro každý taxon. Kvalitativní metoda je založena na základě všech morfologických parametrů a to jak měřitelných, tak neměřitelných. Současná taxonomie je založena na integraci kvantitativní (zejména statistické) a kvalitativní taxonomie (popisu), (např. Janssen 1997, 2003; Mutterlose & Wiedenroth, 2008).

Morfologické parametry jednotlivých taxonů (Obr. 9) se mohou od sebe výrazně lišit. Mezi důležité faktory pro určování jednotlivých druhů zahrnujeme zejména tvar a velikost rostra a alveoly, umístění apexu, polohu a délku alveolární rýhy, přítomnost laterálních a ventrálních linií, tvar rostra v průřezu atd.

Kvantitativní data mohou být variabilní v závislosti na morfologických parametrech, které se mohou lišit v závislosti na systematických skupinách (např. pro spodní a svrchní křídlo). Terminologie, která je zde využívána je převzata z Janssen (1997):

Ic index komprese: ($= H_x/L_x$), kde H je výška rostra a L šířka rostra v určitém dobu x. Maximální průměr rostra $x = m$, hodnota v místě alveolárního otevření $x = a$.

Id index dilatace: ($= R/H_m$), kde R je délka celého zachovaného rostra

Igr růstový inex: ($= S_a/L_a$), kde je S_a vzdálenost od apexu k alveolární rýze

a délka alveoly

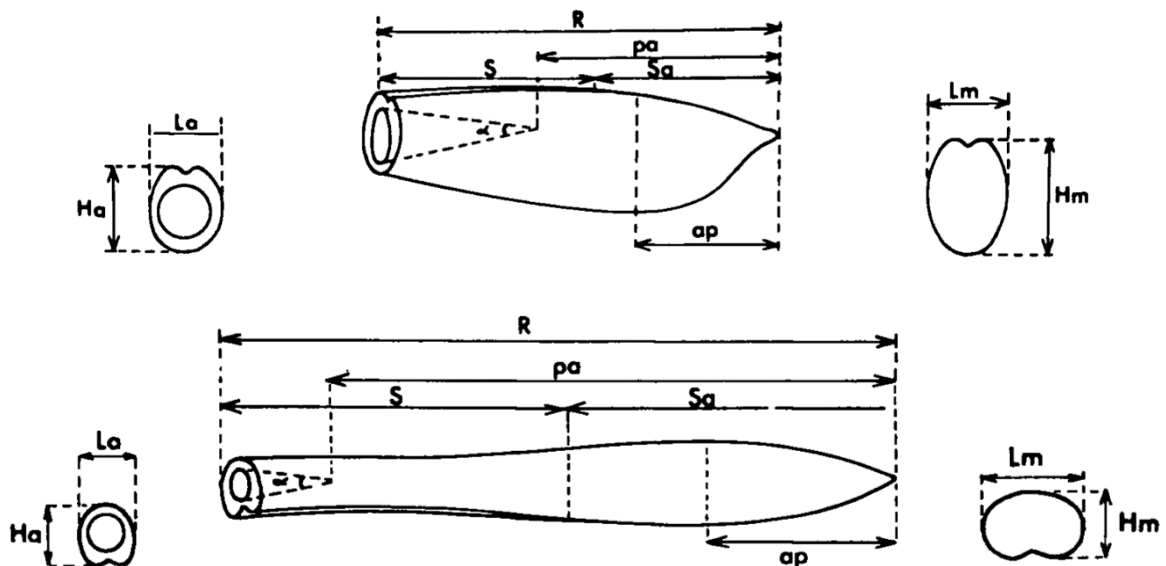
s délka alveolární rýhy

ap délka apikální části

pa délka post-alveolární části

α alveolární úhel v posteriorní části

*Na studovaném materiálu není možné stanovit poměr L_a/H_a , kde $x = a$, protože zachovaná rostra nejsou kompletní.



Obr. 9 Morfometrické parametry měřené na rostrech (Janssen, 1997).

Třída CEPHALOPODA Cuvier, 1797

Podtřída COLEOIDEA Bather, 1888

Řád BELEMNITIDA Zittel, 1895

Podřád BELEMNOPSEINA Jeletzky, 1965

Čeď DUVALIIDAE Pavlow, 1914

Podčeď DUVALIINAE Naef, 1922

1922 *Duvaliinae* (Pavlow) em. Naef, pp. 257, 297, partim [= 1977 *Duvaliinae* Gustomesov, p. 116, partim]

4.2.1 Rod DUVALIA Bayle, 1878

Diagnóza: Rostra jsou méně nebo více silně laterálně stlačena. Dorzální rýha má variabilní tvar i délku (Mutterlose & Wiedenroth, 2008).

Typový druh: *Belemnites dilatatus* (Blainville, 1827). Pravděpodobně spodní křída, Francie.

***Duvalia lata* (de Blainville, 1825)**

Tab. 1, Obr. 1-3

1825 *Belemnites latus* de Blainville, p. 121, pl. V, fig. 10

1847b *Belemnites latus* Blainville – d'Orbigny, pl. IV, fig. 1-5, non figs. 6-9 [= var. *subcompressus* Duval-Jouve]

1878 *Duvalia lata* (Blainville) – Bayle, pl. 31, fig. 3-8

1902 *Belemnites (Duvalia) lata* Blainville var. *constricta* Uhlig, p. 19, pl. I, fig. 4

1972 *Duvalia lata* (Blainville) – Ali-Zade, pp. 130-131, pl. II, figs. 3-4, pl. III, figs. 1-4

1973 *Duvalia lata* (Blainville) – Combémorrel, pp. 137-139, pl. I, figs. 1-8

1978 *Duvalia lata* (Blainville) - Vašíček, pp. 7-8, pl. I, fig. 5 [juv.]

1988 *Duvalia lata lata* (de Blainville) – Horák, pp. 61-62, pl. I, fig. 1

1988 *Duvalia lata constricta* (Uhlig) – Horák, pp. 62-63, pl. II, fig. 1

1991 *Duvalia lata* (de Blainville) – Doyle & Mariotti, pp. 362-363, pl. IV, fig. 8

1994 *Duvalia lata constricta* (Uhlig) – Vašíček et al., p. 84, pl. 28, figs. 1-2

1997 *Duvalia lata* (Blainville) – Janssen, pp. 21-23, pl. I, figs. 3-4

2003 *Duvalia lata constricta* (Uhlig) – Janssen, pp. 150-152, pl. VI, fig. 12-17

2008 *Duvalia lata* (Blainville) – Mutterlose & Wiedenroth, p. 826, fig. 10, F, G

Holotyp: Exemplář stanoven roku 1825 jako *Belemnites latus* de Blainville a vyobrazen na tabuli V, fig. 10. Pochází ze spodní křídly Francie (Castellane).

Materiál: Dvacet jedna částečně zachovaných roster s číslem IGP 2015/2-13, 17-22, 34-36.

Popis: Rostrum střední velikosti. Laterální profil výrazně asymetrický, s paralelní až lehce konvexní dorzální stranou a konvexní ventrální částí. Směrem k apexu (mukru) se stává ventrální strana více konkávní tak, jak exponenciálně roste mocnost přírůstkových linií. Apex je mírně ukloněn k dorzální straně. Hřbetní rýha je poměrně dlouhá a hluboká. Na bázi je zaoblená a v průřezu podobná tvaru širokého U. Rýha probíhá téměř celou dorzální částí rostra a postupně mizí v místě s maximálním průměrem v průřezu. Přibližně v tomto místě mohou být vyvinuty také postranní rýhy, a to zejména u juvenilů. Laterální strany jsou ploché nebo mírně zaoblené (konvexní). U starších jedinců může být vyvinuto výrazné zaoblení. Pokud je přítomno, nachází se v blízkosti místa s největším průměrem laterálních stran ve ventrální části rostra. Alveola zasahuje do cca jedné třetiny rostra.

Stratigrafický rozsah: Tithon – svrchní apt; JV Španělsko: svrchní část subzóny Jacobi až střední část zóny Pertransiens (Janssen, 1997); střední část zóny Campylotoxus (Janssen & Clément, 2002); Maroko: zóna Campylotoxus (Mutterlose & Wiedenroth, 2008); JV Francie: berrias až valangin (Combémorél, 1973).

Geografická rozšíření: Mediteránní i boreální provincie (Janssen, 1997; Mutterlose, 1979).

Vztahy a poznámky: Druh *Duvalia lata* byl jako první popsán Blainvillem jako *Belemnites latus* (1825). O dva roky později (1827) Blainville opětovně vydal totéž dílo, a tak došlo v synonymice ke zdvojení původního uvedeného exempláře. V některých publikacích (Vašíček, 1978) je dokonce uveden rok 1824. *Duvalia lata* je podle morfologických odlišností členěna na poddruhy (*Duvalia lata lata* Blainville, *Duvalia lata zeugitana* Pervinquière a *Duvalia lata constricta* Uhlig), které byly v systematice zpočátku vypouštěny. Kvůli obdobným morfologickým podobnostem byly nejdříve jednotlivé poddruhy popisovány pouze jako druh *Duvalia lata* s analogickými znaky. Combémorél (1973) navrhl na základě jejich výzkumu a stratigrafické totožnosti tyto poddruhy dále vyčleňovat pouze jako variety *D. lata*, kde konečné členy charakterizují pouze morfologické přechody na rostru v alveolární části (dorzo-ventrální strany mohou být v anteriorní části vůči sobě paralelní, přechodné s pravidelným ventrálním zakřivením až zúžením). Od roku 1960, byl ovšem přijat návrh na zrušení klasifikačního dělení na variety (podléhá ICZN, kde pojmenování “varieta“ nesplňuje

podmínky platné taxonomické jednotky (Ride et al., 1999)) a platné tak zůstává členění na poddruhy.

Poddruh *Duvalia lata lata* (Blainville, 1827)

Tab. 1, Obr. 4

non1827 *Belemnites latus* Blainville – p. 121, pl. V, fig. 10

1970 *Duvalia lata lata* (Blainville) – Stoyanova-Vergilova, p. 51, pl. 26, figs. 1a, b-3a, b, pl. 32, figs. 1-3 (sin. cum.)

1988 *Duvalia lata lata* (de Blainville) – Horák, pp. 61-62, pl. I, fig. 1

Materiál: Jeden kus s číslem IGP 2015/1.

Popis: Rostrum je středně velké a poměrně štíhlé. V příčném řezu je po celé délce eliptické a u některých jedinců může být v přední části i dorzo-laterálně zploštělé. Hřbetní i břišní strana jsou paralelní a v alveolární oblasti nedochází ke zúžení u juvenilních, ani u dospělých jedinců. Apex je ukloněný k hřbetní straně. Laterální strany se u juvenilů směrem k apexu zužují, u dospělých jedinců jsou po stranách paralelní. Dorzální rýha je relativně dlouhá a táhne se až do dvou třetin rostra. U větších jedinců může být břišní část znatelně vyboulená. Alveola je středně hluboko a nedosahuje poloviny rostra.

Stratigrafický rozsah: Tithon – svrchní barrem; Stratigrafická úroveň nálezů na lokalitě Štramberk – Š-12 odpovídá stáří valangin – spodní hauteriv.

Geografická rozšíření: Mediteránní provincie (viz. Janssen, 2003).

Vztahy a poznámky: *Duvalia lata lata* je ze stratigrafického a paleogeografického hlediska řazena pod *Duvalia lata*. Není tedy možno tento poddruh vyčleňovat na základě provincionálních nebo snad stratigrafických odlišností. *D. lata lata* (= *D. lata*, Blainville) je považována za tvarově dimorfni (Janssen, 2003). Největší podobnost vykazuje s *Duvalia tornaensis* (Janssen), která je však více laterálně zploštělá (Janssen, 2003).

Poddruh *Duvalia lata constricta* (Uhlig, 1902)

Tab. 2, Obr. 1-6

1825 *Belemnites lata* de Blainville, p. 175 [*nomen nudum*]

1827 *Belemnites latus* de Blainville, p. 121, pl. V, fig. 10 [= *Duvalia lata lata*]

- 1878 *Duvalia lata* (Blainville) – Bayle, pl. 31, fig. 3-8
 1902 *Belemnites (Duvalia) lata* Blainville var. *constricta* Uhlig, p. 19, pl. I, fig. 4
 1970 *Duvalia lata constricta* (Uhlig) – Stoyanova-Vergilova, p. 52, pl. 26, figs. 4a, b-5a, b
 1988 *Duvalia lata constricta* (Uhlig) – Horák, pp. 62-63, pl. II, fig. 1
 1997 *Duvalia lata* (Blainville) – Janssen, pp. 21-23, pl. I, fig. 1, 4
 2003 *Duvalia lata constricta* (Uhlig) – Janssen, pp. 150-152, pl. VI, fig. 12-17
 2008 *Duvalia lata* (Blainville) – Mutterlose & Wiedenroth, p. 826, fig. 10, F, G

Materiál: Devět roster dospělých jedinců s číslem IGP 2015/23, 25-29, 32-33, 38.

Popis: Středně velké, robustnější rostrum. V alveolární oblasti je rostrum dorzo-ventrálně zúženo (dochází ke konstrikcii). Apikální část je po stranách výrazně rozšířena. Břišní část je vůči hřbetní konvexní a velikost úhlu v apexu je dán rozmezím 60°- 80°. Dlouhá hřbetní rýha dosahuje poloviny, až dvou třetin délky rostra. Alveola je poměrně krátká a zaujímá 1/4, vzácně až 1/2 rostra.

Stratigrafický rozsah: Tithon – svrchní barrem; JV Španělsko: spodní část zóny Paramimouna až svrchní část zóny Pertransiens (Janssen, 2003).

Geografická rozšíření: Mediteránní provincie (viz. Janssen, 2003).

Vztahy a poznámky: *Duvalia lata constricta* byla na základě výrazných morfologických odlišností navržena Vašíčkem (Vašíček et al., 1994) jako poddruh, nikoli pouze variace. V práci Lemoineho (1907) byla *D. lata constricta*, která byla stanovena Uhligem (1902), vyznačena pouze jako topotyp.

***Duvalia dilatata* (Blainville, 1827)**

Tab. 3, Obr. 3-4

pt 1827 *Belemnites dilatatus* Blainville, pp. 99-100, pl. V, fig. 18[LT] (non pl. 3, fig. 13; = spodno/středně jurští jedinci)

+ 1829 *Belemnites triquetor* Raspail, pl. VII, fig. 46 [teratological specimen: *nom. dub.*]

+ 1829 *Belemnites amorphus* Raspail, pl. VII, fig. 49 [*nom. nud.*]

1829 *Belemnites emarginatus* Raspail, pl. VII, figs. 50-51

1829 *Belemnites mitraeformis* Raspail, pl. VII, fig. 52

+ 1829 *Belemnites mitra* Raspail, pl. VII, fig. 53 [teratological specimen: *nom. dub.*]

+ 1829 *Belemnites difformis* Raspail, pl. VII, fig. 54 [teratological specimen: *nom. dub.*]

1829 *Belemnites apiculatus* Raspail, pl. VII, fig. 56

1829 *Belemnites sinuatus* Raspail, pl. VII, fig. 59-60

- 1829 *Belemnites spanhulatus* Raspail, pl. VII, fig. 61
1829 *Belemnites complanatus* Raspail, pl. VII, fig. 63-64
1829 *Belemnites angustus* Raspail, pl. VII, fig. 66 [juvenile]
pt 1841 *Belemnites dilatatus* Blainville; Duval-Jouve, pp. 54-58, pl. IV, figs. 2, 4-6?
1861 *Belemnites dilatatus* Blainville; Loriol, pp. 18-19, pl. I, fig. 3
2004 *Duvalia dilatata* (de Blainville) morph. div. – Janssen & Főzy, p. 36, pl. III, figs. 1, 2, 7,8, 23, 31, 32
2009 *Duvalia dilatata* (Blainville); Janssen, p. 31

Lektotyp: Stanoven roku 1827 jako *Belemnites dilatatus* Blainville a vyobrazen na tabuli IV, obrázek č.18.

Materiál: Dva kusy špatně zachovaných roster s číslem IGP 2015/14-15.

Popis: Středně dlouhé rostrum lanceolátního tvaru. Po stranách je rostrum silně zploštělé a částečně konvexní, v místě alveoly pak může být ještě více zúženo. V průřezu má rostrum tvar protáhlého oválu. Břišní část je v apikální oblasti konkávní a apex směřuje nahoru. Poměrně krátká a mělká alveolární rýha je na dorzální straně. Alveola sahá do 1/3 rostra.

Stratigrafický rozsah: Spodní-svrchní hauteriv; JV Francie: nejvyšší část zóny Radiatus?/ Loryi přes zónu Ohmi (spodní až nejsvrchnější hauteriv), (Janssen, 2009); SSZ Maďarsko: zóny Radiatus (?)/ Loryi až báze zóny Ohmi (Janssen & Főzy, 2004).

Georafické rozšíření: Mediteránní provincie (Douval-Jouve, 1841; Janssen, 2009; Janssen & Főzy, 2004).

Vztahy a poznámky: Druh *Duvalia dilatata* byl jako *Belemnites dilatatus* (Blainville, 1827) stanoven typovým druhem rodu *Duvalia* (Bayle, 1878). Raspail (1829) vyčlenil řadu variet, jejichž morfologické rozdíly ovšem nebyly doloženy vzorky, které by měl možnost studovat v průřezu. Zavedl tak řadu chyb, které byly způsobeny zejména nedostatečným zkoumáním *D. dilatata* v juvenilních stádiích. *Duvalia dilatata* se zdá být dobře použitelná pro hranici spodní-svrchní hauteriv (Janssen, 2009). *D. dilatata* může být zaměňována s *Duvalia binervia* (Raspail), která však není tak zploštělá a její tvary jsou hranatější.

***Duvalia emericii* (Raspail, 1829)**

Tab. 3, Obr. 1-2

- 1829 *Belemnites emericii* Raspail – pp. 303-304, pl. VI, fig. 1, 4

- 1841 *Belemnites emerici* Raspail; Duval-Jouve, p. 58-59, pl. V, figs. 1-7
1970 *Duvalia emerici* (Raspail) – Stoyanova-Vergilova, pp. 52-53, pl. 28, figs. 1a, b, c-2a, b, pl. 33, fig. 1
1973 *Duvalia emerici* (Raspail) – Combémorrel, pp. 139-140, pl. II, figs. 1-7
1988 *Duvalia emerici* Raspail; Horák, pp. 63-64, pl. I, fig. 3a, b
2008 *Duvalia emerici* Raspail; Mutterlose & Wiedenroth, pp. 826, fig. 10, H, I

Lektotyp: *Belemnites emerici* Raspail, 1829 (pp. 303-304, pl. VI, fig. 1).

Materiál: Dva kusy dospělých jedinců evidovaných pod číslem IGP 2015/16-17.

Popis: Relativně velké rostrum s výrazným laterálním zploštěním. Břišní i hřbetní strany jsou výrazně konvexní a tvoří tak silně asymetrický profil. Ventrální část je v místě kde prochází alveola zúžená. Apex leží v horizontální rovině, nebo je mírně dorzálně přikloněn a vždy míří nahoru. Hřbetní část je zhruba v polovině rostra výrazně vyboulená a dává tak rostru charakteristický tvar. V příčném řezu má oblast apexu trojúhelníkový tvar, v okolí alveoly je pak oválná. V této oblasti je také rostrum výrazně rozšířeno. Dorzální rýha sahá do jedné třetiny rostra a vyznívá v místě dorzálního vyboulení. Alveola je poměrně mělká a dosahuje jedné čtvrtiny rostra.

Stratigrafický rozsah: Valangin; JV Španělsko: střední část zóny *Campylotoxus* až báze zóny *Verrucosum* (Janssen & Clément, 2002); Maroko: zóna *Campylotoxus* (Mutterlose & Wiedenroth, 2008); JV Francie: valangian (Combémorrel, 1973).

Geografická rozšíření: Mediteránní provincie (Mutterlose & Wiedenroth, 2008)

Vztahy a poznámky: D'Orbigny (1840) zařadil *D. emericii* jako jednu z variet *Belemnites dilatatus* (Blainville). V roce 1841 vydal Duval-Jouve publikaci, ve které stanovuje *Duvalii emerici* na základě morfologických charakteristik jako samostatný druh. *Duvalia dilatata* (Blainville) je po stranách více zploštěna a chybí ji výrazné dorzální vyboulení a rozšíření v alveolární oblasti.

***Duvalia ex gr. binervia* (Raspail, 1829)**

Tab. 4, Obr. 1-3

- 1829 *Belemnites binervus* Raspail – pp. 304-305, pl. VI, fig. 6
1970 *Duvalia binervia* (Raspail) – Stoyanova-Vergilova, p. 53, pl. 27, figs. 1-3, pl. 33, figs. 10-11
1972 *Duvalia binervia* (Raspail) – Ali-Zade, pp. II, figs. 6- 9, 13

1973 *Duvalia binervia* (Raspail) – Combémorel, pp. 147-148, pl. IV, fig. 1

2009 *Duvalia binervia* (Raspail) – Janssen, p. 31, pl. VII, figs. 1-6, 7-8 (gr.), 9-10 (gr.), pl. 9, figs 7-8 [NT]

Holotyp: *Belemnites binervus* Raspail 1829 (pp. 304-305, pl. VI, fig. 6).

Materiál: Tři kusy částečně zachovaných roster s číslem IGP 2015/24, 30-31.

Popis: Rostrum malé až střední velikosti, široce lanceolátního tvaru. Hřbetní část je konvexní až paralelní a břišní je v postalveolární části zkosená k apexu. Rostrum je po celé délce výrazně zploštěno a v průřezu má tak eliptický tvar. Alveolární rýha vyznívá zhruba v polovině rostra. Po stranách rostra jsou vyvinuty laterální rýhy, které vyznívají v místě s největším průměrem. Apex je orientován dorzálně a u dospělých jedinců ukloněn směrem dolů. Alveola je umístěna dorzálně.

Stratigrafický rozsah: Svrchní spodní valangin až nejspodnější hauteriv; JV Francie: zóna Verrucosum až spodní část zóny Radiatus (Janssen, 2009); spodní valangin až svrchní hauteriv (Combémorel, 1973); Maroko: zóna Sayini (Mutterlose & Wiedenroth, 2008).

Geografické rozšíření: Mediteránní provincie (Mutterlose & Wiedenroth, 2008).

Vztahy a poznámky: *Duvalia binervia* je prakticky k nerozeznání od *D.silesiaca* (Raspail, 1829) a bývají také spolu často zaměňovány. Důležitým faktorem pro jejich rozlišení je stratigrafický rozsah, kde se *D. binervia* (Raspail) objevuje od svrchního valanginu do spodního hauterivu, zatímco výskyt druhu *D. silesiaca* není konečně stanoven a odpovídá stratigraficky vyššímu intervalu (barrem–apt),(Janssen et al., 2012). *D. binervia* jsou také podobní juvenilní a nedospělí jedinci druhu *Duvalia oehlerti* (Hermite), kteří jsou však větší a podlouhlejší (Janssen, 2009).

Podčeleď RHOPALOTEUTHIDINAE Gustomesov, 1977

1977 *Rhopaloteuthinae* Gustomesov, p. 115, emend. [=1922 *Duvaliinae* (Pavlow) em. Naef, pp. 257, 297, *partim*] [=1983a; 1983b *Conobelidae* Nerodenko, p. 47; p. 43; = 1983a; 1983b *Combemorelibelida* Nerodenko, p. 47; p. 43, *nom. nud.*; *nom. dub.*; = 1983a; 1983b *Berriasibelidae* Nerodenko, p. 47; p. 43].

Poznámky: Podčeleď Rhopaloteuthinidae zahrnuje rody *Berriasibelus* (Delattre), *Castellanibelus* (Combémorel), *Conobelus* (Stolley) a *Rhopaloteuthis* (Lissajous), které jsou si tvarově i stratigraficky velmi blízké. Lissajous (1915) při zkoumání jurských belemnitů

zavedl v rodu *Rhopaloteuthis* (Lissajous) dvě variety, kde *Belemnites gillieronii* (Mayer) odpovídá stáří bathonianu a *Belemnites conicus* (Blainville), reprezentuje stáří “neokomu“. Pro jedince vyšších stratigrafických úrovní, jejichž rostra byla po stranách více stlačena a neodpovídali tak popisu rodu *Rhopaloteuthis* (Lissajous), zavedl Stolley (1919) nový rod *Conobelus* s typovým druhem *Conobelus conophorus* (Oppel). Později shrnul Lissajous (1927) do rodu *Rhopaloteuthis* několik druhů včetně *beckei* (Neumayr), který byl považován za varietu *Belemnites conophorus* (Oppel) a *conicus* (Toucas). Neupřesnil však zařazení *Belemnites conicus* (Blainville) a několika dalších druhů, čímž došlo v taxonomii ke zmatku. Zda je společný předek těchto jedinců *Rhopaloteuthis* (Lissajous) je zatím neznámé a variety *C. conophorus* (Oppel) by tak měly být sjednoceny do rodu *Conobelus* (Janssen, 2003). V současné době jsou tyto druhy stanoveny Weissem (1991, 1992a) a shromážděny v několika rodech (Riegraf, 1995, Riegraf et al., 1998). Stále však není vyřešeno, zda budou rody *Rhopaloteuthis* (Lissajous) a *Conobelus* (Stolley) označovány jako synonyma, nebo budou samostatné. Nyní jsou v taxonomii přijímány jako alochronní rody nesoucí příklady homeomorfismu.

V práci Weisseho (1991, 1992a) došlo také k několika nepřesnostem. Druh *Conobelus* (*Conobelus*) *propinquus* (Weiss), který zde popsal, je srovnatelný s druhem *Belemnites conicus* de Blainville, který ve své práci vůbec neuvedl. Při revizi rodu *Conobelus* Weiss stanovil podrody *Conobelus* (Stolley) a *Coctebelus* (Weiss) p.p. *Koktebelibelus* (Nerodenko, 1983a, *nomen nudum*), kde je popis podrodu *Coctebelus* (Weiss) spolu s jeho ontogenetickým vývojem ve valanginu shodný s rodem *Berriasibelus* (Delattre), a tak je tento podrod považován pouze za synonymum rodu *Berriasibelus* (Delattre).

Druhy, které jsou v současnosti zahrnovány do rodu *Rhopaloteuthis* (Lissajous) (typový druh *Belemnites sauvanaus* d'Orbigny, 1842), řadíme do dvou skupin. První skupina se objevuje v intervalu od svrchního batonu do svrchního oxfordu, druhá skupina je častá od tithonu do berriasu. Tithon zde přitom reprezentuje nová skupina rhopaloteuthidních belemnitů, kteří se vyskytují od danubu a možná pocházejí už z dříve zmíněného druhu *Belemnites beckei* (Neumayr). Poslední jedinci rodu *Conobelus* (Stolley) mizí v zóně Alpillensis (berrias).

Weiss (1991, 1992a), který zkoumal druhy rodu *Rhopaloteuthis* (Lissajous) na Krymu uvedl, že se vyskytují v intervalu od středního berriasu do hauterivu. Janssen a Clément (2002) naopak řadí tyto “neokomské“ druhy maximálně do úrovně zóny Verrucosum (spodní střední valangin). Přesné datování těchto belemnitů v průběhu spodní křídly je však díky častému

žádné straně. Pokud je apikální oblast rovná, jeví se jako prodloužená. Široká hřbetní rýha sahá až do 4/5 délky rostra a na bázi je zaoblená. Alveola zasahuje více než polovinu rostra.

Stratigrafický rozsah: Spodní tithon (?) – spodní svrchní valangin; JV Španělsko: střední část zóny Alpillensis (Be 8\Va 0), až nejspodnější část zóny Biassalensis (zóna Campylotoxus) (Janssen & Clément, 2002; Janssen, 2003); Maroko: spodní část zóny Pertransiens až spodní část zóny Campylotoxus (Mutterlose & Wiedenroth, 2008); JV Francie: valangin (Combémoré, 1973).

Geografické rozšíření: Mediteránní provincie (Mutterlose & Wiedenroth, 2008).

Vztahy a poznámky: *B. extinatorius* popsán a vyobrazen Vašíčkem (1978) a Horákem (1988) zřejmě neodpovídá morfologickým charakteristikám daného druhu. Janssen (2003) uvedl podobnost spíše s *Berriasibelus kabanovi* (Weiss). Oproti *B. extinatorius* má dorzální stranu téměř vždy rovnou a ventrální zúženou do apikální oblasti. V příčném řezu má také v místě apexu trojúhelníkový až kosodélníkový tvar a nedochází zde ke kompresi. Dorzo-laterální zesílení je vždy dobře vyvinuto, a to jak u juvenilních, tak i dospělých jedinců. Alveola je poměrně mělká a nedosahuje poloviny rostra. V porovnání s *Berriasibelus propinquus* (Weiss) je báze alveoly více zkosená, než u *B. extinatorius*. Podrod *Coctebelus* (= *Berriasibelus*) stanovil Weiss (1991, 1992a) spolu s *Conobelus* (Oppel) jako podrody rodu *Conobelus*. Výskyt v tithonu (Delattre, 1951) je nejspíše špatně určený.

***Berriasibelus kabanovi* (Weiss, 1919)**

Tab. 6, Obr. 1-2

1972 *Conobelus extinatorius* (Raspail) – Ali-Zade, pp. 125-126, pl. I, figs. 8a-e

1978 *Berriasibelus extinatorius* (*sic*) (Raspail) – Vašíček, pp. 6-7, pl. I, fig. 4

1988 *Berriasibelus extinatorius* (Raspail) – Horák, pp. 65-66, pl. I, fig. 4

2003 *Berriasibelus kabanovi* (Weiss) – Janssen, pp. 149-150, pl. 3, figs. 3-9; pl. IV, figs. 11-12

Holotyp: Jedinec byl stanoven roku 1972 jako *Conobelus extinatorius* (Raspail) autorem Ali-Zade a upřesněn na Tab. I, Obr. 8a-e.

Materiál: Sedm exemplářů evidovaných pod číslem IGP 2015/67-68, 85, 150-153.

Popis: Poměrně velké rostrum kónického tvaru, které je v apikální oblasti po stranách zúženo. V příčném řezu je patrné výrazné dorzo-laterální zesílení, které má tvar srdce a je vyvinuto

jak u dospělých, tak nedospělých jedinců. Hřbetní strana je téměř rovná, břišní se směrem k apexu zužuje. Nejvýraznější zúžení je přitom v apikální části. Apex je orientován dorzálně a na svém konci připomíná mukro. Rostra nedospělých jedinců jsou po stranách výrazně více stlačena, než u některých dospělých jedinců. Široká dorzální rýha je na bázi zaoblená a táhne se největší částí rostra. Mělká alveola nedosahuje poloviny rostra.

Stratigrafický rozsah: JV Španělsko: střední část zóny Alpillensis (Be 8\Va 0) až vyšší část zóny Pertransiens (spodní část uloženin sekvence V 3), (Janssen, 2003).

Geografické rozšíření: Azerbajdžán (Ali-Zade, 1972), Krym (Weiss, 1991), Česká Republika (Vašíček, 1978; Horák, 1988), Francie (Combémorrel, 1972, 1973), Španělsko (Janssen, 2003)

Vztahy a poznámky: *Berriasibelus kabanovi* bývá často zaměňován s *B. exstinctorius* (Raspail), (např. Vašíček, 1978; Horák, 1988), viz. *Berriasibelus exstinctorius* (Raspail). Hlavní morfologickou odlišností je výrazější zkosení ventrální strany v apikální oblasti oproti dorzální. *Berriasibelus propinquus* (Weiss) má oproti *B. kabanovi* v příčném průřezu tvar ztlačeného elipsoidu a jeho dospělí jedinci jsou také menšího věku. Chybí také dorzo-laterální zesílení (Janssen, 2003).

***Berriasibelus conicus* (Blainville, 1827)**

Tab. 7, Obr. 1-3

1827 *Belemnites conicus* Blainville – p. 118, pl. V, figs. 4a, b

1902 *Belemnites (Duvalia) conicus* (Blainville) – Uhlig, p. 18

1972 *Conobelus conicus* (Blainville) – Ali-Zade, pp. 126-127, pl. I, figs. 1-4

1973 *Duvalia conica* (Blainville) – Combémorrel, pp. 141-142, pl. II, figs. 8-9

1978 *Conobelus ex. gr. conicus* (Blainville) – Vašíček, p. 4, pl. I, figs. 1-3

1988 *Duvalia conica* (Blainville) – Horák, pp. 64-65, pl. II, figs. 4a, b

2008 *Berriasibelus conicus* (Blainville) – Mutterlose & Wiedenroth, p. 824

Holotyp: Vzorek pod jménem *Belemnites conicus* Blainville (1827) – Tab. V, Obr. 4a, b, který pochází z valanginu vysokých Alp Francie.

Materiál: Třicet převážně nedospělých a dospělých jedinců s číslem IGP 2015/39-66, 79, 148.

Popis: Středně velké rostrum asymetrického tvaru. V průřezu je alveolární oblast téměř zaoblená a v apikální části pak přechází do oválného až trojúhelníkového tvaru. Břišní strana

je v místě apexu orientovaná dorzálně a dochází zde také ke zploštění laterálních stran a vzniku mírných depresí. Hřbetní rýha je velmi dlouhá a dosahuje až 4/5 celkové délky rostra. V místě alveoly je alveolární rýha poměrně široká a směrem k apexu se změluje. Alveola sahá do poloviny délky rostra.

Stratigrafický rozsah: Svrchní tithon – svrchní valangin; Maroko: spodní interval zóny Pertransiens až báze zóny Furcillata (Mutterlose & Wiedenroth, 2008); JV Francie: tithon, nejpočetnější zastoupení ve valanginu, vymírají před hauterivem (Combémoré, 1973).

Geografické rozšíření: Mediteránní provincie (Mutterlose & Wiedenroth, 2008).

Vztahy a poznámky: Vašíček (1978) řadí *B. conicus* do rodu *Conobelus* (Stolley, 1919) pod názvem *Conobelus ex gr. conicus*. Horák (1988) uvádí *B. conicus* jako zástupce rodu *Duvalia* (Bayle, 1878), jako *Duvalia conica* (Blainville). Toto systematické zařazení bylo také v taxonomii nejdéle využíváno. Mutterlose & Wiedenroth (2008) zařazují *B. conicus* spolu s *Berriasibelus exstinctorius* (Raspail) do rodu *Berriasibelus* (Delattre), jako druh *Berriasibelus conicus* (Blainville). Zároveň stanovují rod *Berriasibelus* (Delattre) jako typický pro tethydní oblast. *B. conicus* je si s *B. exstinctorius* (Raspail) velmi podobný, nápadná odlišnost je však v apikální oblasti, kde je *B. exstinctorius* (Raspail) laterálně více zploštěn (Mutterlose & Wiedenroth, 2008) a v celé délce rostra dorzo-ventrálně stlačen (Horák, 1988).

***Berriasibelus* sp.**

Tab. 6, Obr. 3-4

Materiál: Devět roster s číslem IGP 2015/159-168.

Popis: Podlouhlé rostrum asymetrického tvaru s charakteristickým trojúhelníkovým průřezem. Dlouhá dorzální rýha sahá do 3/4 rostra. Mělká alveola je na ventrální straně.

Stratigrafie: Kapsa Š-12; ?spodní/?svrchní hauteriv.

Vztahy a poznámky: *Berriasibelus* sp. je morfologicky velmi podobný druhu *Berriasibelus kabanovi* (Weiss), který má však centrální alveolu. Oproti druhu *Berriasibelus exstinctorius* (Raspail) je rostrum podlouhlejší a má znatelně mělčí alveolu.

4.2.3 Rod *CASTELLANIBELUS* Combémorél, 1972

Diagnóza: Rostrum střední velikosti kyjovitého až podlouhlého tvaru s výrazným mukrem. Hluboká alveola sahá až do poloviny rostra a hřbetem se táhne dorzální rýha.

Typový druh: *Belemnites orbignyana* (Duval-Jouve, 1841).

Castellanibelus orbignyana (Duval-Jouve, 1841)

Tab. 8, Obr. 4-5

1841 *Belemnites orbignyana* Duval-Jouve – p. 65, pl. VIII, figs. 4-9

1973 *Castellanibelus orbignyana* (Duval-Jouve) – Combémorél, pp. 158-159, pl. 5, fig. 7

1988 *Castellanibelus* ex. gr. *orbignyana* (Duval-Jouve) – Horák, p. 68, pl. II, fig. 2

1997 *Castellanibelus orbignyana* (Duval-Jouve) – Janssen, pp.4, 6

2003 *Castellanibelus orbignyana* (Duval-Jouve) - Janssen, pp. 142-143, pl. II, figs. 5-7, 11-14

Holotyp: Stanoven roku 1841 jako *Belemnites orbignyana* Duval-Jouve. Popsán na straně 65 a uveden na Tab.VIII, Obr. 4-9.

Materiál: Dva kusy juvenilních jedinců pod číslem IGP 2015/146-147.

Popis: Symetrické, středně velké rostrum s výrazným mukrem. Tvar nejčatěji kyjovitý až podlouhlý. Z bočního pohledu se zdá být hřbetní část téměř rovná, ventrální má největší průměr v zadní části, což dává rostru charakteristický asymetrický tvar. Apex je orientován dorzálně, ale v ojedinělých případech může směřovat i ventrálním směrem. Růst během ontogeneze je izometrický a typické mukro je slabě vyvinuto u nedospělých a juvenilních jedinců. V příčném řezu je rostrum kulaté a někdy stlačené až do oválných hran. Laterální strany jsou lehce zúžené. Alveola dosahuje jedné čtvrtiny až třetiny rostra a v některých případech sahá až do poloviny délky. Dlouhá dorzální rýha má zaoblenou bázi a štěrbinovitý tvar.*dorzo-ventrální stlačení (Janssen, 2003)

Stratigrafický rozsah: Tethydni oblast: tithon až nejspodnější pozdní valangin (Janssen, 1997). JV Španělsko: zóna Alpillensis (Be 8\Va 0) - nejstarší jedinci, spodní svrchní část zóny Verrucosum - nejmladší jedinci (Janssen & Clément, 2002); JV Francie: valangin (Combémorél, 1973). Jižní centrální Evropa a severní Afrika: nejspodnější svrchní valangin-berrias (Janssen, nepubl.).

Geografické rozšíření: Česká Republika (Horák, 1988), JV Španělsko (Janssen, 1997,2003), Francie (Combémorél v Busnardo et al., 1979).

Vztahy a poznámky: Rod *Castellanibelus* (Combémorél) je více autory (Stoyanova-Vergilova, 1963; Ali Zade, 1988) považován za mladší synonymum rodu *Curtohibolites* (Stoyanova-Vergilova). Oba rody se ovšem nacházejí v rozlišných stratigrafických úrovních, kde se *Castellanibelus* vyskytuje od tithonu do spodního valanginu a *Curtohibolites* až od spodního barremu. Není ovšem vyloučeno, že se oba rody mohou paralelně evolučně vyvíjet z rodu *Hibolites* (Denys de Montfort, 1808). Na základě společných morfologických znaků bychom mohli do rodu *Castellanibelus* přiřadit také rod *Conobelus* (*Coctebelus*) *triquetrus* (Weiss). Řazení *C. orbignyana* k rodu *Conobelus* (Stolley), (př. Kabanov, 1960) je také chybné, jelikož *Conobelus* je synonymicky mladším označením jedinců *Rhopaloteuthis* (Lissajous), (Janssen, 1997). U *Castellanibelus orbignyana* mohou být na rostru občas pozorovány neobvyklé morfologické změny, které mohou být přisuzovány sexuálnímu dimorfismu nebo intraspecifickým variacím (Janssen, 2003). Jedná se o ventro-laterální vydutí, které je přítomno u nedospělých i dospělých jedinců. Pozorován je i netypický vývoj, kde jsou rostra po celé délce zploštěna, ale alveola si zachovává kruhový tvar. Pro tyto morfologické neshody s *C. orbignyana* (Duval-Jouve) *sensu stricto*, řadí Janssen (2003) jedince do samostatných skupin (*Castellanibelus* sp. A a *Castellanibelus* (?) sp. v rámci otevřené nomenklatury.

4.2.4 Rod *CONOBELUS* Stolley, 1919

Diagnóza: Kónické rostrum s dorzální rýhou na ploché hřbetní části. Alveola sahá téměř do poloviny rostra, které není nebo je jen mírně stlačeno. Apex je zaoblený nebo špičatý (Lukeneder, 2005).

Typový druh: *Belemnites conophorus* (Oppel, 1865). Tithon, Česká Republika.

***Conobelus conophorus* (Oppel, 1865)**

Tab. 8, Obr. 1-3

1865 *Belemnites conophorus* Oppel, p. 546

1988 *Conobelus conophorus* (Oppel) – Horák, pp. 66-67

1997 *Rhopaloteuthis conophora* (Oppel) – Janssen, pp. 29-30, pl. II, figs. 1-2

Holotyp: Druh stanoven Oppelem roku 1865 (p. 546). Pozn.: Exemplář pochází z České Republiky a byl nalezen na lokalitě Štramberk. Stratigraficky odpovídá svrchní juře - tithonu.

Materiál: Dvacet osm zachovaných roster s číslem IGP 2015/94, 124-145, 154-158.

Popis: Středně velké, dobře zaoblené až lehce stlačené rostrum cylindrického tvaru. Od alveoly se táhle poměrně mělká a široká dorzální rýha, která sahá téměř až k zaoblenému apexu. V průřezu má rostrum kulatý tvar. Alveola je uložena hluboko a zasahuje až 2/3 rostra.

Stratigrafický rozsah: Jižní a Severní centrální Evropa: svrchní kimeridž/spodní tithon – nejvyšší berrias (Janssen, nepub.); JV Španělsko: báze subzóny Jacobi, vrstva Z10 (Janssen, 1997). V případě kapsy Š-12 jsou rostra redeponována do stratigraficky vyšších celků spodního a svrchního valanginiu (viz. kapitola stratigrafie).

Geografické rozšíření: Evropa (Janssen, 1997).

Vztahy a poznámky: Rozdíl od jedinců rodu *Rhopaloteuthis* je v téměř dokonalém zaoblení a robustnějším vzhledu. *Rhopaloteuthis conica* (Blainville) je obecně větší se špičatým apexem a má dobře vyvinutou alveolární rýhu. Rostrum se také po celé své délce směrem k apexu zužuje.

Čeleď PSEUDOBELEIDAE Nerodenko, 1983

1983b *Pseudobelidae* Nerodenko, p. 42 [= 1983a Nerodenko, p. 46; *nom. nud.*] [= 1922 *Duvaliinae* Pavlow emend. Naef, p. 257, 297, *partim*; = 1983a *Akifibelidae* Nerodenko, p. 46 - *nom. nud.*; = 1983a *Frameabelidae* Nerodenko, p. 46 - *nom. nud.*]

4.2.5 Rod PSEUDOBELEUS Blainville, 1827

Diagnóza: Malé až středně velké rostrum s charakteristickým osmi-tvarým průřezem a dorzální rýhou. Typické jsou laterální rýhy (linie), které jsou vyvinuty v apikání a/nebo

alveolární části. U dospělých a starších jedinců může být také vyvinuta ventrální drážka (Mutterlose & Wiedenroth, 2008).

Typový druh: *Pseudobelus bipartitus* Blainville, str. 113, Tab. V, Obr. 19 byl popsán roku 1827. Exemplář byl nalezen v horách Chadres v jihovýchodní Francii a odpovídá spodno-neokomskému stáří.

Poznámky: Díky dorzálně uložené hřbetní rýze byl rod *Pseudobelus* donedávna zahrnován do čeledi Duvaliidae (Kabanov, 1967). Nerodenko (1983a, b, 1986) navrhl, aby byl rod *Pseudobelus* (Blainville) *sensu lato* řazen jako samostatná čeleď Pseudobelidae a všechny jeho příbuzné druhy klasifikovány do podřádu Pseudobelina. Tato teze však nebyla akceptována, a tak se členění podřádu Pseudobelina nedodrhuje (Janssen, 2003). Pro čeleď Pseudobelidae je typické, že laterální rýhy, stejně tak jako dorzální rýha, nedosahují alveolárního otevření (Nerodenko, 1986). Nejúplnější materiál této skupiny byl soustředěn Combémourem (1973). Morfologické znaky, které na rostrech studoval, se ovšem liší od popisu Nerodenka (1986). Podle jeho pozorování se dorzální rýha táhne již od alveolárního otevření. Přesto že je rod *Pseudobelus* obecně dobře znám, typový exemplář (*Pseudobelus bipartitus* de Blainville, 1827) není dostatečně dobře znázorněn. Obsahuje pouze část rostra nedospělého jedince (vyobrazeno v Blainville, 1827, pl. V, fig. 19).

Rod *Pseudobelus* zahrnuje všechny taxony pseudobeloidního tvaru, které mají laterální rýhy. S největší pravěpodobností měly tyto rýhy stejnou funkci jako alveolární rýha a mohly tak například zvyšovat množství měkké tkáně, která měla přímý kontakt s tělními tekutinami. Navíc, k rozvoji svalové tkáně nejspíše docházelo zrovna tímto způsobem (Janssen, 2003).

***Pseudobelus bipartitus* (Blainville, 1827)**

Tab. 9, Obr. 1-4

1827 *Pseudobelus bipartitus* de Blainville, p.113, pl. V, fig. 19

1970 *Pseudobelus bipartitus* Blainville – Stoyanova-Vergilova, pp. 61-62, pl. 28, fig. 9

1972 *Pseudobelus bipartitus* Blainville – Ali-Zade, pp. 128-129, pl. I, figs. 5-6, pl. II, fig. 12

1973 *Pseudobelus bipartitus* de Blainville – Combémourel, pp. 160-161, pl. V, figs. 8-9 (*cum syn.*)

1978 *Pseudobelus* ex. gr. *bipartitus* Blainville – Vašíček, pp. 9-10, pl. I, figs. 6-7

1988 *Pseudobelus bipartitus* de Blainville – Horák, p. 67, pl. I, fig. 2

1995 *Pseudobelus bipartitus* de Blainville – Riegraf, p. 113

1997 *Pseudobelus bipartitus* de Blainville – Janssen, pp. 27-28, pl.: VI, figs. 1-2 (*cum syn.*)

2003 *Pseudobelus bipartitus* de Blainville – Janssen, pp. 158-159

Holotyp: *Pseudobelus bipartitus* de Blainville (1827), vyobrazený na tabuli 5, Obr. 19, který pochází z jihovýchodní Francie a nález stratigraficky nejspíše odpovídá valanginu.

Materiál: Třicet dva částečně zachovaných exemplářů s číslem IGP 2015/91-93, 95-123.

Popis: Středně velké až velké, podlouhlé rostrum symetrického tvaru. Profil symetrický, až mírně lanceolátní. Charakteristickým znakem je dorzální rýha a laterální linie, které jsou přítomny ve střední části rostra, kde jsou také nejhlubší. Hloubka bočních zářezů na rostrech se liší pravděpodobně v závislosti na věku, kde jsou u juvenilních jedinců hlubší, než u dospělých. Apex je umístěn centrálně a někdy mírně inklinuje k dorzální straně. Tvar rostra v příčném průřezu je různý, od kruhového v alveolární části, přes typicky čtvercový (pseudobeloidní), nacházející se ve střední části a ovlivněný hloubkou postranních rýh, až po zploštělý v apikální části. Alveola je mělká.

Stratigrafický rozsah: Jižní centrální Evropa: ?svrchní jura – spodní křída (střední berrias – svrchní hauteriv); JV Španělsko: báze zóny Picteti až zóna Pertransiens (Janssen, 1997, 2003); ?spodní část zóny Campylotoxus (Janssen & Clément, 2002); Maroko: zóna Camptylotoxus (Mutterlose & Wiedenroth, 2008); JV Francie: valangin (Combémoré, 1973).

Geografické rozšíření: Atlantik (Blake - Bahamská pánev, jižní pobřeží Grónska), Východní Afrika a Evropa (Janssen, 1997).

Vztahy a poznámky: Výskyt druhu *P. bipartitus* byl popsán z lokality Štramberk Vašíčkem (1978) jako *Pseudobelus ex. gr. bipartitus*. Uvedený exemplář však pravděpodobně nejspíše patří druhu *Pseudobelus combemoreli* (Nerodenko), (Janssen, 2003). Rozlišovacím znakem těchto dvou velmi podobných druhů je velikost, kde mají jedinci *P. combemoreli* menší velikost a zakřivené boční části.

Ve studovaném materiálu jsou přítomny hlavně fragmentované kusy. Jedinec s inv. číslem 91 (Tab. 9, Obr. 3) by mohl odpovídat jinému taxonu než *P. bipartitus*. Morfologicky odpovídá spíše exempláři vyobrazeném Fözým et al. (2010, Fig. 8F-G – *Pseudobelus* sp. 3). S ohledem na nedostatek srovnávacího materiálu, ale není možné tento taxon přesněji vymezit.

Čeleď MESOHIBOLITIDAE Nerodenko, 1983b

1983b *Mesohibolitidae* Nerodenko, pp. 42-43

4.2.6 Rod *HIBOLITHES* Denys de Montfort, 1808

Diagnóza: Podlouhlé rostrum variabilní délky. Tvar štíhlý, kyjovitý nebo hastátní. Průřez je kulatý, ale může být dorzoventrálně nebo laterálně zploštěn. Maximální průměr rostra je v blízkosti apexu. Alveolární rýha může být různě dlouhá a široká (Mutterlose & Wiedenroth, 2008).

Typový druh: *Belemnites hastatus* Blainville, 1827

Hibolithes sp.

Tab. 12, Obr. 1-2

Materiál: Dva úlomky roster s číslem IGP 2015/333-334.

Popis: Fragmenty o velikosti 40,50 mm (IGP 2015/333) a 22,09 mm (IGP 2015/334). Na exemplářích je viditelná široká ventrální alveolární rýha, průřez rostra v alveolární oblasti je oválný. Větší fragment rostra ukazuje výrazné zúžení při přechodu alveolární a apikální rostrální části (hastátní tvar).

Stratigrafie: Kapsa Š-12; redeponováno v sedimentech stáří ?spodního/?svrchního hauterivu, původní stratigrafická pozice: svrchní tithon-spodní berrias.

Vztahy a poznámky: Špatně zachovaná rostra, jejichž alveoly jsou vyplněny světlým vápencem odpovídající tithonu nebo spodnímu berriasu. Tento exemplář je velikostně, průřezem i charakterem alveolární rýhy podobný *Hibolithes* cf. *jaculoides* (Swinnerton) a může mít k němu bližší vztah.

4.2.7 Rod *MESOHIBOLITES* Stolley, 1919

Diagnóza: Rostrum variabilní délky. V apikální části je obvykle laterálně stlačeno, alveolární rýha je výrazná a může být různě velká a alveolární oblast je většinou kulatá až zploštělá (Janssen, 1997).

Typový druh: *Belemnites minaret* Raspail, 1829

Vztahy a poznámky: Jelikož byly zastoupeny pouze úlomky, byl materiál na základě morfologické podobnosti zařazen do rodu *Mesohibolites* a určené, výrazněji odlišné druhy klasifikovány jako *Mesohibolites* sp. A-E. Rozporuplná zůstává delší alveolární rýha, která je u rodu *Mesohibolites* méně častá.

***Mesohibolites* sp. A**

Tab. 10, Obr. 1-2

Materiál: Třicet sedm roster nedospělých jedinců pod číslem IGP 2015/169-205, 331.

Popis: Podlouhlé středně velké rostrum cylindrického tvaru. Apex je mírně ukloněn k dorzální straně. V průřezu má rostrum kulatý tvar a dlouhá ventrální rýha sahá do 3/4 rostra. Vyvinutá je mělká alveola.

Stratigrafie: Kapsa Š-12; ?spodní/?svrchní hauteriv.

***Mesohibolites* sp. B**

Tab. 10, Obr. 3-4

Materiál: Třicet exemplářů evidovaných pod číslem IGP 2015/206-236.

Popis: Podlouhlé symetrické rostrum cylindrického tvaru. Průřez rostrem je kulatý až mírně eliptický a viditelná je hluboká alveola. Ventrální rýha sahá téměř až k symetrickému apexu.

Stratigrafie: Kapsa Š-12; ?spodní/?svrchní hauteriv.

***Mesohibolites* sp. C**

Tab. 11, Obr. 1-2

Materiál: Dvacet tři zachovaných roster s číslem IGP 2015/237-259, 332.

Popis: Symetrické rostrum s mělkou alveolou. Apex je centrální a v průřezu má rostrum tvar stlačeného oválu. Krátká ventrální rýha sahá do 2/3 rostra.

Stratigrafie: Kapsa Š-12; ?spodní/?svrchní hauteriv.

***Mesohibolites* sp. D**

Tab. 11, Obr. 3-4

Materiál: Dvacet osm rostrer evidovaných pod číslem IGP 2015/260-288.

Popis: Cylindrické rostrum s mělkou alveolou a kulatým průřezem. Široká ventrální rýha je na bázi zaoblená a sahá do 3/4 rostra.

Stratigrafie: Kapsa Š-12; ?spodní/?svrchní hauteriv.

***Mesohibolites* sp. E**

Tab. 11, Obr. 5-9

Materiál: Čtyřicet jedna kusů s číslem IGP 2015/289-330.

Popis: Kónické rostrum s kulatým až mírně stlačeným průřezem. V apikální části je rostrum po bocích stlačeno a prodloužený špičatý apex inklinuje ke straně s alveolární rýhou, která vyznívá v místě, kde se apex zvedá. Alveola je poměrně mělká.

Stratigrafie: Kapsa Š-12; ?spodní/?svrchní hauteriv.

Vztahy a poznámky: Rod *Mesohibolites* je znám z barremu mediteránní oblasti (Mutterlose, 1988). Morfologická podobnost přítomných exemplářů *Mesohibolites* sp. A-E s tímto rodem je především v délce alveolární rýhy a v symetrickému tvaru rostra (druh *Mesohibolites* sp. E se mírně liší). Ve většině případů jde o juvenilní a nedospělé jedince, u kterých není přesné zařazení vlivem absence dospělých jedinců možná. Rostra jsou také značně poškozena redepozicí.

5 PALEOEKOLOGIE

5.1 Všeobecný úvod do paleoekologie belemnitů

Belemniti představují nektonní dvoužábřé hlavonožce, ekologicky vázané spíše na mělké moře. Během své evoluce se adaptovali také na pelagický způsob života, který se odrazil i v jejich morfologii. Předpokládáme, že se batymetricky nejčastěji pohybovali v rozmezí 50-150m, přičemž se pravděpodobně v době páření shlukovali v mělčích vodách ve velkých hejnech. Toto chování odvozujeme od návyků recentních zástupců dvoužábřích a zároveň to předpokládá také nález vysokého počtu nestrávených roster v žaludku jurského hybodontního žraloka, které nejspíše pozřel při jejich akumulaci. Juvenilní jedinci žili ve větších hloubkách, kde mohli snáze odolávat predáčnímu tlaku. Vyvozujeme to z analýzy stabilních izotopů kyslíku a uhlíku získaných z roster belemnitů v juvenilním a dospělém stádiu (Dutton et al., 2007 ad.).

Při otvírání migračních cest vlivem tektonického režimu a během regresních cyklů docházelo u belemnitů k výrazné radiaci a osidlování nových prostor pomocí migrace podél šelfů. Belemniti se tak postupně rozšířili z teplé mediteránní provincie na sever do chladnější boreální říše a na jih do indo-pacifické provincie.

5.2 Izotopové analýzy $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ a $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$

Studium belemnitů je zejména v posledních letech významnou součástí paleoekologických rekonstrukcí a nástrojem pro pochopení a porozumění vývoje klimatu na Zemi. Pomocí stabilních izotopů, jejichž záznam je do roster belemnitů zapisován během jejich života jsme schopni zrekonstruovat vývoj paleoteploty oceánů, průběh transgresně-regresních cyklů, určovat stratigrafické úrovně a lépe porozumět paleobioproduktivitě. Nejčastěji jsou přitom využívány izotopy (resp. jejich poměry) kyslíku $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ a uhlíku $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, izotopy stroncia $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ a během posledních deseti let také clump analýza (^{13}C , ^{17}O a ^{18}O). Studovaný materiál nesmí být postižený diagenézí, která izotopový poměr jednotlivých prvků zastírá.

5.2.1 Stabilní izotopy $\delta^{18}\text{O}$

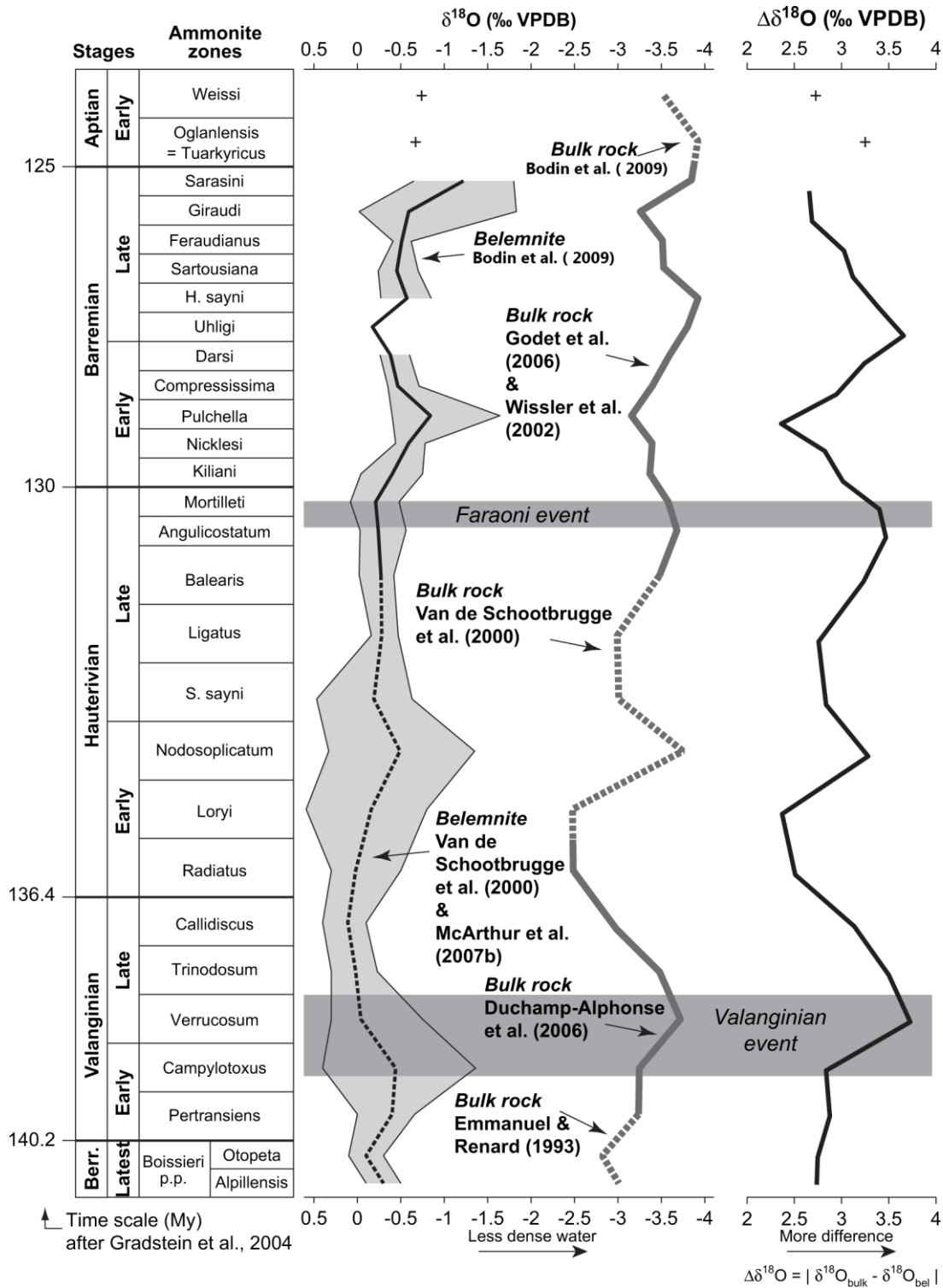
Studium izotopů kyslíku pomocí roster belemnitů je nedílnou součástí paleoekologických interpretací. Poměr izotopů $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ je během růstu belemnita zapisován do karbonátů – kalcitu a aragonitu (Price & Mutterlose, 2004). Teplota prostředí, ve kterém jedinec roste, řídí změny izotopových reakcí, které se následně odráží v jednotlivých přírůstkových vrstvách. Pomocí jejich studia tak máme možnost sestavit historii teplotních změn v průběhu života hlavonožce.

Lehčí izotop ^{16}O , který tvoří až 99, 75% všech atomů kyslíku, je z mořské vody vypařován do atmosféry a během chladnějších období koncentrován v ledovcových čepičkách nebo jako “sladká“ voda soustředěn v jezerech a řekách. Při ochuzování mořské vody o tento izotop se zvyšuje poměr těžšího izotopu ^{18}O a zároveň dochází ke zvýšení salinity. Rozdíl v poměru je vyjádřen pomocí $\delta^{18}\text{O}$ (‰) a vyjádřen rovnicí (1), kde je δC izotopové složení karbonátu obsaženého v rostru belemnita a δW odpovídá složení vody, ze které byl minerál srážen.

$$(1) T [^{\circ}\text{C}] = 16.0 - 4.14 (\delta\text{C} - \delta\text{W}) + 0.13 (\delta\text{C} - \delta\text{W})^2 \text{ (Anderson \& Arthur, 1983)}$$

Tento přístup je použitelný pouze pro mělká epikontinentální moře nebo oblasti bez výraznějšího vlivu oceánů (Žák et al., 2011). K výsledným hodnotám je však třeba přistupovat s rezervou, jelikož možný vliv oceánů může pozměnit hodnoty až o ± 2 ‰ (Rohling, 2007).

Tato metoda, která se pro stanovení teploty v geologii běžně používá, se nazývá kyslíková izotopová termometrie (OIT). Výkyvy výsledných hodnot odrážejí také sezónní nebo jednotlivé změny teploty vody. Během posledních let byla zrekonstruována křivka (Obr. 11), která tyto teplotní změny odráží (např. Bodin et al., 2009). Je všeobecně přijímáno, že 1‰ $\delta^{18}\text{O}$ odpovídá změně o 4°C . Pro δW se používá hodnota -1 (‰ SMOW), což by nejspíše měla být průměrná hodnota oceánské vody v teplém období po chladných výkyvech v juře (Lécuyer & Allemand, 1999). Tato hodnota byla stanovena na základě synchronizace paleoekologických faktorů, které mají vliv na složení mořské vody a vypočítána pomocí kalkulace hladiny moře, která je variabilní. Její použití je ovšem stále sporné.



Obr. 11 Izotopový záznam $\delta^{18}\text{O}$ během spodní křídý s vyznačenou anoxickou událostí (Valanginian event) na rozmezí spodní/svrchní valangin (podle Bodin et al., 2009).

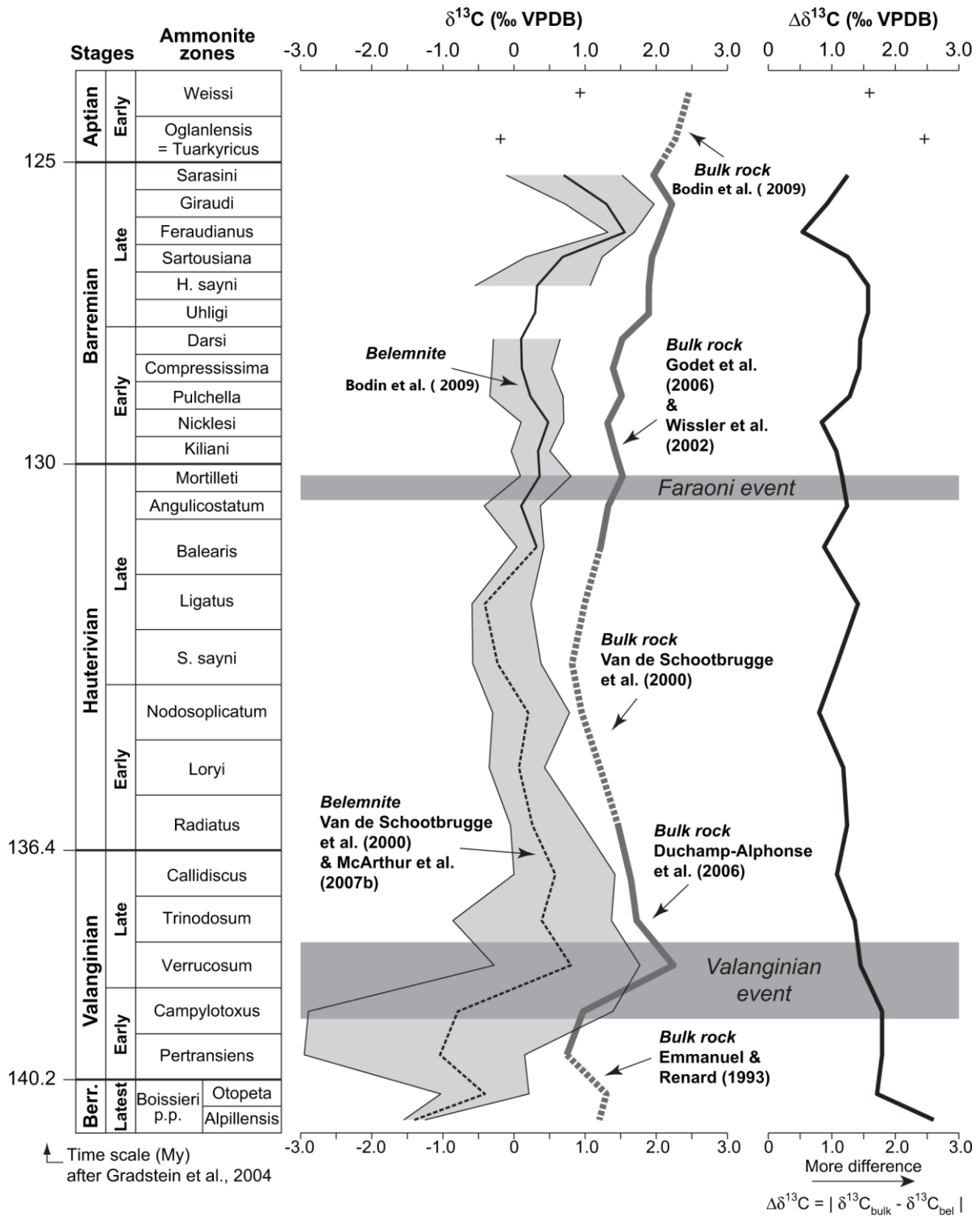
Použití roster belemnitů pro izotopový výzkum přináší také řadu otázek, na které je třeba brát při výzkumu zřetel. Jedním z hlavních faktorů je složení rostra, které mohlo být původně aragonitové a na kalcit bylo přeměněno až během diagenese (Košťák & Wiese, 2008). Stejně tak ale mohlo primární rostrum při růstu belemnita obsahovat aragonit a organické části a na kalcit mohlo být přeměněno ještě za jeho života. Odlišnou mineralogickou strukturu má pak epirostrum, které je vyvinuto jen u určitých druhů a bylo nejspíše původně složeno částečně z kalcitu i aragonitu. Vliv diagenese představuje pro studium belemnitů nemalý problém. Její vliv na výsledné hodnoty může být fatální a její přítomnost zjišťujeme pomocí katodoluminiscence nebo analýzy stopových prvků (Podlaha et al., 1998). Saelen (1996) ovšem poznamenal, že biogenní kalcit si mohl i přes vliv diagenese udržet svoje původní izotopové složení. Jak významnou roli hraje pro výzkum roster diagenese je předmětem sporů a výsledné hodnoty $\delta^{18}\text{O}$ jsou porovnávány vůči standartu PDB, který je stanoven na rostru belemnita (*Bellemitella americana*), pocházejícím ze souvrství Pee Dee v Jižní Karolíně (Craig, 1957). Další otázkou je vliv vitálního efektu, který mohl mít dopad na biogenní vznik minerálů a u belemnitů byl zjištěn u aragonitu. Tento frakcionační rozdíl je patrný zvláště při porovnání biogenně vznikajícího aragonitu vůči anorganicky vzniklým minerálům. U vyhynulých organismů není možné stanovit stabilní empirickou kalibraci, ani to, jak velkou roli mohl hrát na rychlost izotopového srážení sexuální dimorfismus nebo věk. U belemnitů také není zcela znám jejich životní styl a cyklus, který se navíc pro jednotlivé druhy a rody může lišit. Ontogeneze a vývoj belemnitů jsou zatím jen málo prozkoumány, avšak data z izotopového signálu $\delta^{18}\text{O}$ nám mohou přiblížit jejich paleobiologii. Podle cyklicky se opakujících teplotních změn, zjištěných z jednotlivých přírůstkových vrstev (Urey et al., 1951), jsme schopni odvodit vertikální i horizontální migrace belemnitů do teplejších a chladnějších vod. Délka života belemnita je předpokládána na 4 až 5 (Bowen, 1961), nebo 5 až 8 let (Spaeth et al., 1971).

Předmětem diskuzí je také fakt, že izotopové hodnoty získané z roster belemnitů ukazují nižší teploty, než u organismů žijících v povrchové vodě (např. planktonní foraminifery). Zda je vhodné použít izotopové složení roster belemnitů pro výzkum povrchových vod je zatím sporné (Price et al., 2011). Hodnoty $\delta^{18}\text{O}$ získané z roster jsou často velmi podobné s hodnotami bentické fauny, což může odrážet podobný způsob života v chladných hlubokých vodách (Wierzbowski & Joachimski, 2007). Podle současných paleoteplotních dat žili belemniti ve vodě o 4 – 8° C chladnější, než organismy při hladině (Mutterlose et al., 2010). Tento výzkum je také podpořen faktem, že aragonitové schránky

amonitů odrážejí vyšší teplotu, než kalcitová rostra belemnitů (Wierzbowski & Joachimski, 2007). Nízké hodnoty tak ukazují, že mohli žít v nižší části vodního sloupce nebo mohli být nektobentonní jako recentní sepiidi (Dutton et al., 2007). U recentních sepiidů a tetuthidů jsou pozorovány v ontogenetickém stádiu vertikální i horizontální migrace, které jsou pravděpodobné i u belemnitů. Tento proces může postihnout izotopový signál $\delta^{18}\text{O}$ a pozměnit tak hodnoty, které v závislosti na ekologických faktorech odráží teplotu prostředí (Žák et al., 2011). Na druhou stranu jsou ale např. svrchnokřídoví belemniti chápáni jako typicky mělkovodní indikátory, kteří citlivě reagují na batymetrické změny (Wiese et al., 2009).

5.2.2 Stabilní izotopy $\delta^{13}\text{C}$

Izotopy uhlíku (^{13}C a ^{12}C) jsou do schránek belemnitů zabudovávány současně s izotopy kyslíku. Výsledné hodnoty $\delta^{13}\text{C}$, které jsou stanoveny pomocí poměru $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ odráží paleobioproduktivitu a její dlouhodobý trend můžeme použít také pro stratigrafické interpretace. Jelikož je zdroj karbonátu, který produkují hlavonožci stále neznámý, jsou interpretace výsledků složité (přímé začlenění uhlíku z potravy do schránky organismu by mělo za následek více negativní hodnoty, než jsou zjištěny). Pokles hodnot $\delta^{13}\text{C}$ během ontogenze může být zapříčiněno růstem schránky a zvětšením velikosti. Stejně jako pro hodnoty $\delta^{18}\text{O}$ je i pro izotopový záznam $\delta^{13}\text{C}$ zrekonstruována křivka (Obr. 12). Negativní hodnoty $\delta^{13}\text{C}$, které jsou charakteristické pro valangian, mohou být zapříčiněny extenzivním submarinním vulkanismem nebo v tomto případě zvyšujícím se zvětráváním (McArthur et al., 2007 ad.).



Obr. 12 Izotopový záznam $\delta^{13}\text{C}$ během spodní křídly s vyznačenou anoxickou událostí (Valanginian event) na rozmezí spodní/svrchní valangin (podle Bodin et al., 2009).

5.2.3 Stabilní izotopy $\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$ horninového materiálu

Pro porovnání izotopového záznamu z roster belemnitů se používá horninový materiál. Záznam $\delta^{13}\text{C}$ z horninového materiálu se užívá pro zjištění produktivity fytoplanktonu, který po odumření tvoří hlubokovodní karbonátové horniny. Pokud je produktivita vysoká, budou povrchové vody obohacené o izotop ^{13}C . Vysoká produktivita fytoplanktonu tak bude vést k většímu rozdílu v záznamu $\delta^{13}\text{C}$ mezi povrchovými vodami a hlubokovodním prostředím, do kterého je transportován lehčí izotop ^{12}C (Fisher & Arthur, 2002). Porovnání izotopového záznamu získaného z roster belemnitů a hornin (Obr. 11, 12) ukazuje dobrou korelaci zejména od valanginu až do spodního barremu (Bodin et al., 2009).

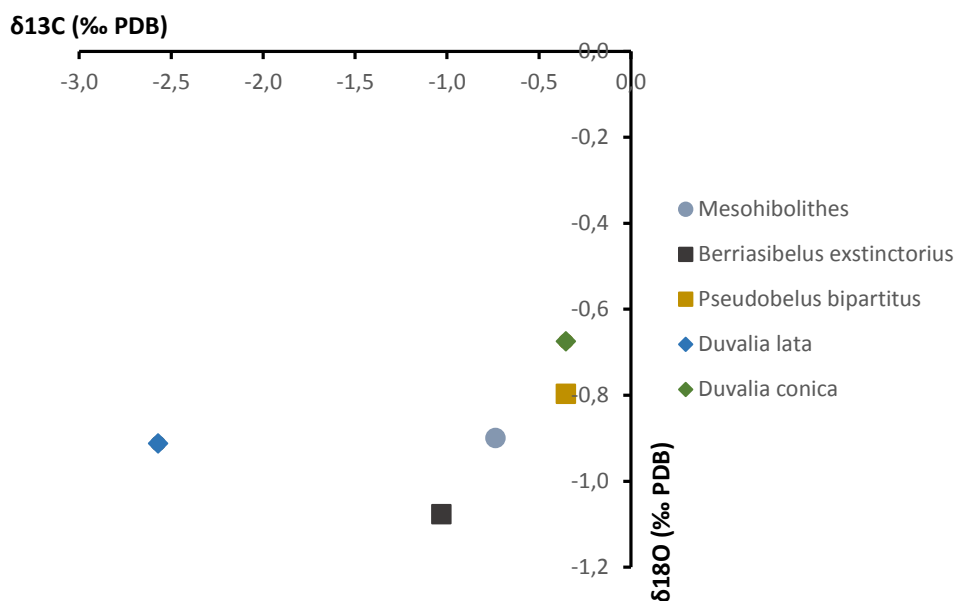
Použití horniny k porovnání záznamu $\delta^{18}\text{O}$ je složitější, jelikož výsledná hodnota může být ovlivněna nejen diagenézí, ale zejména salinitou. Pokud došlo k ovlivnění meteorickou vodou nebo ke zvýšení teploty při diagenézi, budou hodnoty $\delta^{18}\text{O}$ nižší (Žák et al., 2011). Křivka pro izotopový záznam (Obr. 11) se u horniny a belemnitů v ideálním případě téměř shoduje. Výrazná změna v záznamu během valanginu je spojována s fyzikálně-chemickými vlastnostmi povrchových vod, které měly pravděpodobně nižší hustotu. Podobně je tomu i ve středním hauterivu (Van de Schootbrugge et al., 2003). Více přímá křivka izotopického záznamu z belemnitů může znamenat, že hlubší vody, které belemniti obývali, nebyly vystaveny hustotním rozdílům v takovém měřítku, jako povrchové (Bodin et al., 2009).

5.2.4 Izotopová data získaná z vybraných belemnitů kapsy Š – 12

Pro pochopení paleoekologické situace, která v průběhu spodní křídly panovala na území bašské evelace, byl předběžně, (na několika vzorcích) analyzován izotopových záznam z roster belemnitů i výplní jejich alveol, kteří se nacházeli v kapse Š – 12 (Tab. P 1). Výsledné hodnoty by tak měly odrážet soubor faktorů – hloubku, kde se belemniti vyskytovali, teplota vody, případně salinitu. Změny v poměrech izotopů byly v průběhu života belemnita zaznamenány v jednotlivých přírůstkových vrstvách. K porovnání těchto hodnot, byl také zkoumán izotopový záznam z výplní alveol. Jednotlivé generace těchto výplní u přítomných taxonů tak odpovídají počtu redepozic a přepracování ze starších litostratigrafických úrovní (viz kapitola stratigrafie). Tato skutečnost nám může pomoci zrekonstruovat geologickou minulost sedimentárního prostředí, do kterého byly rostra ze starších jednotek transportována.

5.2.4.1 Izotopový záznam $\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$ belemnitů

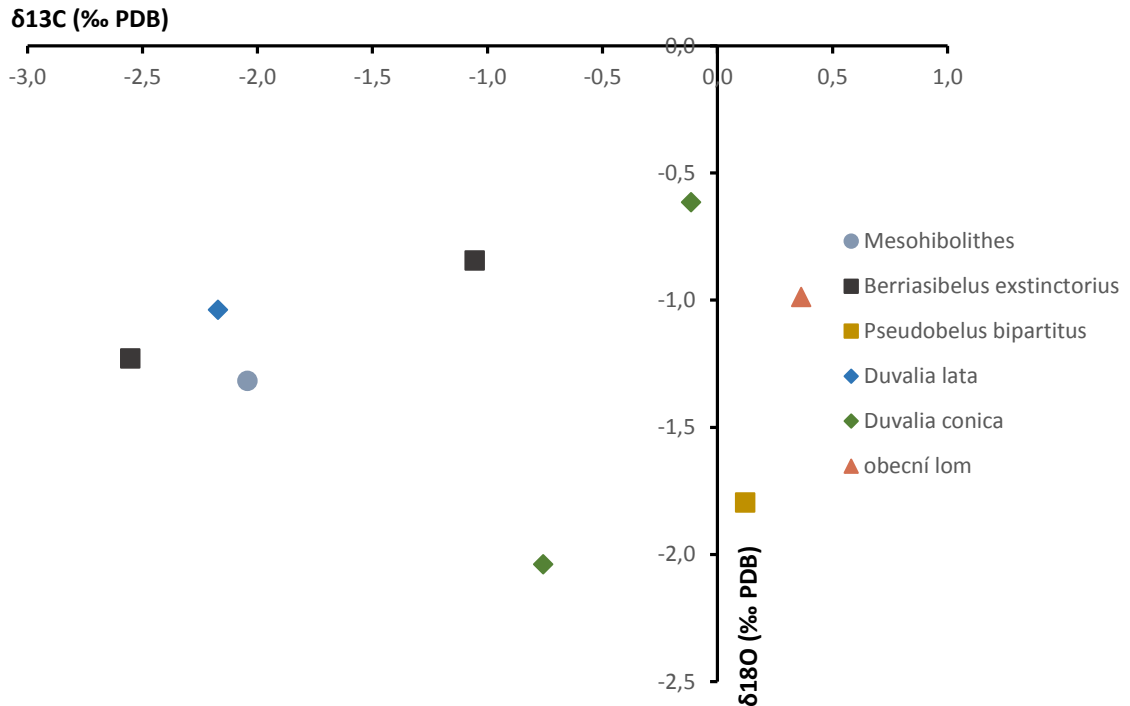
Porovnávaná data byla získaná jak z různých, tak stejných taxonů. V rámci jedince pak byly odebrány vzorky z juvenilních a dospělých fází. Výsledné hodnoty se od sebe i v rámci stejných druhů výrazně liší. To potvrzuje předpoklad, že juvenilní stádia belemnitů obývala hlubší prostředí, než dospělí jedinci. Graf (Obr. 13, 14), který byl zrekonstruován na základě zjištěných dat $\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$ je porovnáván vůči standartu PDB a hodnoty jsou udávány v ‰.



Obr. 13 Hodnoty $\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$ (‰ PDB) pro juvenilní stádia.

Izotopový záznam pro juvenilní stádia se pohybuje v rozmezí od -0,67 po -1,08 $\delta^{18}\text{O}$ (‰ PDB), což reflektuje teplotu mezi 14,5 a 16,5 °C. Interval zjištěných teplot je poměrně úzký a může například záviset na mírně odlišných ekologických preferencích jednotlivých taxonů. Zároveň může tento malý rozptyl hodnot poukazovat na podobné paleoekologické podmínky v biotopech obývaných juvenilními stádii. Výsledné hodnoty ovšem zatím nelze brát z důvodu malého počtu dat za signifikantní, a tak tento záznam slouží pouze jako informativní.

Při analýze vypočtených teplot u dospělých/nedospělých jedinců byl zjištěn větší rozptyl hodnot (Obr. 14).



Obr. 14 Hodnoty $\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$ (‰ PDB) pro dospělé/nedospělé jedince.

U starších jedinců je také morfologická podobnost mezi jednotlivými taxony výraznější a tvar rostra nejspíše signalizuje rozdílné batymetrické hloubky a způsob života jednotlivých druhů. Kratší a zaoblenější rostra některých taxonů zřejmě patřily belemnitům žijícím spíše ve spodní části vodního sloupce nebo naopak blíže břehu, zatímco dlouhá tenká rostra signalizují aktivnější pohyb v pelagiálu (Žák et al., 2011). Předpokládá se, že například rody *Pseudobelus* (Blainville) a *Duvalia* (Bayle) obývaly podobné niky v mělkém prostředí s teplejší vodou (Price et al., 2011). V jiných studiích se naopak podle litologických charakteristik rod *Pseudobelus* (Blainville) vyskytoval v hlubší vodě a mohl tedy přecházet z hemipelagického způsobu života na pelagický (např. Mutterlose a Wiedenroth, 2008). Distribuce jednotlivých druhů ve vodním sloupci může však odrážet pouze migrace do chladnějších a teplejších vod (viz výše). Naměřené hodnoty z belemnitů pocházejících z kapsy Š-12 tak mohou potvrzovat hypotézu, že se starší jedinci pohybovali ve vodním sloupci výše, než juvenilové. Výsledné teploty ukazují rozmezí od 15 do 22°C, což je v souladu i s jinými paleoteplotními daty ze spodní křídly oblasti SZ Tethydy (např. Price et al., 2011). Z tohoto důvodu můžeme výsledky porovnávat s izotopovou křivkou získanou z

roster belemnitů spodní křídly (Obr. 11, 12). Jak již bylo zmíněno, získaný záznam je však nutno brát jen orientačně z důvodů malého počtu měřených dat.

5.2.4.2 Izotopový záznam $\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$ z výplní alveol

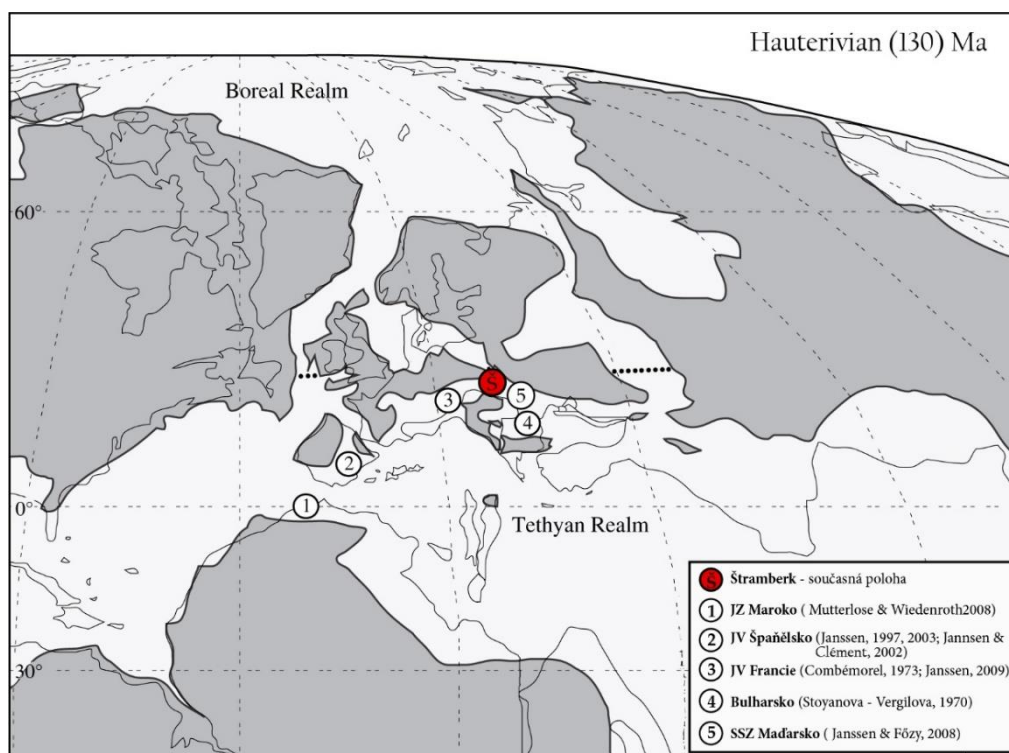
Data, která byla získána z generačních výplní alveol belemnitů, však ukazují zcela odlišné údaje. Jednou z možností, proč jsou výsledné hodnoty vypočtených teplot pro sedimentární výplň tak vysoké je časová shoda vyplňování alveol s tzv. valanginským eventem. Ten na rozmezí spodního/svrchního valanginu vykazuje výraznou odchylku izotopových dat (Obr. 11). Tuto hypotézu ale můžeme testovat pouze za předpokladu, že vápnitá hornina, která alveolu vyplňuje, sedimentovala pouze v průběhu toho eventu. To je velmi pravděpodobné, jelikož první zkoumaná generace nejspíše odpovídá glorietské formaci, která se ukládala právě v tomto období. Nevysvětluje to ovšem fakt, že tmavě-šedá hornina, která je ve výplních alveol zachovaná jako poslední, tedy nejmladší, odpovídá plaňavské formaci hauterivského stáří, vykazuje stejně vysoké hodnoty. Možným vysvětlením je diagenetické postižení, které může izotopový záznam zcela pozměnit. Otázkou je, proč nejsou výraznou diagenézí postižena i rostra belemnitů. Pro pochopení historie sedimentárního záznamu ve vztahu k výplním roster belemnitů je potřeba většího množství dat a izotopových analýz, které v tuto chvíli přesahují možnosti diplomové práce.

6 PALEOBIOGEOGRAFIE

Během spodní křídy byli belemniti rozšířeni ve třech hlavních provinciích (mediteránní, boreální a indo-pacifické). Taxony vyskytující se v kapse Š-12 jsou známy zejména z mediteránní provincie (např. Mutterlose & Wiedenroth, 2008), pouze rody *Pseudobelus* (Blainville) a *Duvalia* (Bayle) jsou popsáni také z indo-pacifické provincie, přičemž rod *Duvalia* (Bayle) byl ve svrchním aptu rozšířen až do boreální říše (Tab. P 3) (Mutterlose, 1988).

Paleobiogeografický rozsah studovaných belemnitů byl zejména v jihovýchodním Španělsku, jihovýchodní Francii, Německu, České Republice, severních Karpatech, Maďarsku, Maroku, Abcházii, Švýcarsku, Kavkazu, Azerbajdžánu, Gruzii a na Krymu (Stoyanova – Vergilova, 1970; Ali-Zade, 1972; Combémoré, 1973; Vašíček, 1978; Horák, 1988; Janssen, 1997, 2003, 2009; Janssen & Clément, 2002; Janssen & Főzy, 2004; Mutterlose & Wiedenroth, 2008).

Jelikož nemůžeme s přesností určit, kde se spodnokřídoví belemniti nalezli v kapse Š-12 za jejich života vyskytovali, vycházíme z poznatků ostatních autorů (Obr. 15).



Obr. 15 Paleogeografická mapa oblasti SZ Tethydy během valanginu až hauterivu s polohou studované oblasti Š-12 (podle Mutterlose & Wiedenroth, 2008).

7 STRATIGRAFIE

Pro stratigrafické interpretace bylo nutné taxonomicky zpracovat určitelná rostra a porovnat je s publikovanými daty (Vašíček, 1978; Horák, 1988; Janssen, 1997, 2003, 2009; Mutterlose & Wiedenroth, 2008 ad.). Stratigrafické rozsahy jednotlivých rodů a druhů nalezených v kapse Š-12 byly porovnány v rámci jiných litostratigrafických jednotek severozápadní Tethydy v pozici *in situ*. Tento výzkum se tedy opírá o srovnání se známými údaji, které byly publikovány v průběhu posledních let zejména z oblasti Španělska, Francie, Maďarska a Maroka. Výskyt jednotlivých taxonů na lokalitě Štramberk se shoduje s diverzitou tethydní a částečně i boreální/subboreální oblasti v rámci mediteránní provincie (např. Mutterlose & Wiedenroth, 2008) a je tedy velmi pravděpodobné, že i stratigrafický výskyt těchto taxonů se nebude příliš lišit.

Na základě kompilovaných dat byla vytvořena stratigrafická tabulka (Obr. 16), která koreluje výskyty jednotlivých taxonů v pojetí různých autorů. Ty mimo jiné ukazují druhovou variabilitu v jednotlivých stratigrafických úrovních. Výsledky jsou, pro konzistenci, porovnány s amonitovou zónací, která je pro výzkum spodnokřídových belemnitů využívána mimo jiných i Janssenem (1997, 2003, 2009). Ten spolu s dalšími autory (např. Janssen & Clément, 2002) upřesnil a zúžil starší stratigrafické rozsahy uváděné Combémoulem (1973) z oblasti JV Francie. Tato upřesnění umožnila určení přesnějšího stratigrafického intervalu výskytu jednotlivých taxonů. Údaje týkající se amonitových zón byly také porovnávány s výsledky výzkumů Houši a Vašíčka (2004) v zájmové oblasti.

STUPEŇ	AMONITOVÁ ZÓNA		DUVALIIDAE											MESOHIBOLITIDAE					LITOSTRATIGRAFICKÉ JEDNOTKY						
			<i>Duvalia lata</i>	<i>Duvalia lata lata</i>	<i>Duvalia lata constricta</i>	<i>Duvalia dilatata</i>	<i>Duvalia emeritii</i>	<i>Duvalia binervia</i>	<i>Berriasibelus exstinctorius</i>	<i>Berriasibelus kabanovi</i>	<i>Berriasibelus conicus</i>	<i>Berriasibelus</i> sp.	<i>Castellambelus orbignyianus</i>	<i>Conobelus conophorus</i>	<i>Pseudobelus bipartitus</i>	<i>Mesohibolites</i> sp. A	<i>Mesohibolites</i> sp. B	<i>Mesohibolites</i> sp. C		<i>Mesohibolites</i> sp. D	<i>Mesohibolites</i> sp. E				
HAUTERIV	Ohmi	Catulloi																						hiát	
	Balearis	Ohmi																							
	Ligatus																								
	Sayni	Cruasense																							
	Nodosoplicatum																								
	Loryi	Jeamoti																							
	Radiatus	Loryi																							
VALANGIN		Buxtorfi																						plaňavská formace	
		Castellanensis																							
	Callidiscus																								
	Trinodosum	Furcillata																							kopřivnická formace
		Nicklesi																							
	Verrucosum	Perigrinus																							
Campylotoxus	Pronocostatum																								
	Verrucosum																								
Pertransiens																									
	Olopeta																								
BERRIAS	Alpillensis																							gloriet formace	
	Picteti																								
	Paramimouna																								
	Dalmasi																								
	Privasensis																								
	Subalpina																								
	Jacobi	Grandis																							
	Jacobi																								

■ JV Španělsko: Janssen, 1997, 2003 ■ SSZ Maďarsko: Janssen a Fözy, 2004 ■ Amonitová zóna kapsy Š - 12: Houša, 1976
 ■ JV Francie: Janssen, 2009 ■ Maroko: Mutterlose a Wiedenroth, 2008 ■ Mikropaleontologická analýza Š - 12: Svobodová et al., 2011
 ■ JV Španělsko: Janssen a Clément, 2002 ■ JV Francie: Combémoré, 1973
 * stratigrafický rozsah není upřesněn

Obr. 16 Stratigrafické rozsahy studovaných taxonů v rámci SZ Tethydy.

7.1 Stratigrafické rozmezí kapsy Š-12

Naprostá většina studovaných druhů se vyskytovala v oblasti bašské elevace od berriasiu do spodního valanginu, kde je také zaznamenána jejich výrazná diverzifikace. Během svrchního valanginu a hauterivu je naopak v Tethydě zachycen jejich značný úpadek. Pro pochopení procesů redepozic roster byly využity výplně alveol různých taxonů, přičemž se ukázalo, že k vyplnění alveol sedimentem došlo v některých případech i několikrát. Stratigrafické rozsahy a charakteristika litostratigrafických jednotek je proto nezbytným klíčem pro pochopení jednotlivých generací výplní alveol. Jejich porovnání nám může přiblížit sedimentační prostředí, do kterého se rostrum po odumření jedince dostalo nebo do kterého bylo ze starších jednotek redeponováno.

Stratigrafická pozice kapsy Š-12 je předmětem diskuzí již od doby, kdy byla během těžby odkryta. Na základě nalezené makrofauny (viz kapitola 2. Geologický vývoj) by mělo stáří kapsy odpovídat amonitové zóně *Radiatus*, která je bazálním členem stupně hauteriv (Houša et al., 1978). Podle výzkumu mikrofauny, který zahrnoval studium spodnokřídových kapes vyplněných tmavými jílovými sedimenty ve štramberském vápenci, odpovídá, podle Svobodové et al. (2011), stáří Š-12 až svrchnímu hauterivu. Tato analýza vychází ze studia foraminifer, vápenného nanoplanktonu, mikrospór a dinoflagelát. Z jejich charakteru bylo sedimentační prostředí této kapsy interpretováno jako neritické moře s terestrickým vlivem. Získaná data však mohou být ovlivněna promícháním a redepozicí mikrofaun ze starších litologických jednotek, a tak by konečné stáří zkoumané oblasti mohlo být stratigraficky ještě mladší (Svobodová et al., 2011). Tomu by odpovídala i poněkud záhadná přítomnost belemnitů ze skupiny mesohibolitů, kteří se, podle nově publikovaných dat, objevují až v berriasu (viz níže).

7.1.1 Výsledné stratigrafické začlenění druhů a historie redepozice

Porovnáním belemnitovi fauny z kapsy Š-12 s faunou SZ Tethydy a charakteru první generace výplně alveol, která je tvořena světle šedým vápenným sedimentem (glorietské souvrství) bylo zjištěno, že většina studovaných belemnitů pochází ze spodního valanginu (amonitové zóny *Pertransiens* a *Campylotoxus*). Analýza stabilních izotopů $\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$ z výplně alveol, kde tento světlý sediment tvořil první generaci, prokázala výrazně negativní hodnoty $\delta^{18}\text{O}$. Zjištěné rozsahy by mohly odpovídat tzv. valanginskému eventu na hranici spodní/svrchní valangin (Obr. 11, 12). Zařazení rodů *Duvalia* (Bayle), *Berriasibelus* (Delattre), *Castellanibelus* (Combémoré) a *Pseudobellus* (Blainville) do tohoto rozmezí je podpořeno také faktem, že tyto druhy poznamenalo vymírání na hranici amonitové subzóny *Verrucosum*, která je také definována jako ‘Horizon a` *Neocomiensis*’ a na jejíž hranici většina těchto druhů charakteristických od berriasu do spodního valanginu mizí (Janssen & Clément, 2002). Od tohoto eventu se v SZ Tethydě poprvé objevuje druh *Duvalia binervia* (Raspail) a od hauterivu také *Duvalia dilatata* (Blainville). Stáří těchto druhů nejspíše odpovídá sedimentaci kapsy. Výplně jejich alveol však nebyly zachovány. Nástup těchto taxonů a morfologické změny tvaru jejich rostra v rámci jednoho rodu diskutují ve své práci Mutterlose & Wiedenroth (2008).

Stratigrafické rozsahy spodnokřídových belemnitů byly zkoumány Combémorem (1973), který z oblasti jihovýchodní Francie popsal rody *Duvalia* (Bayle), *Berriasibelus* (Delattre), *Castellanibelus* (Combémorel) a *Pseudobelus* (Blainville). Jeho výstup byl upřesněn novými studii, které stratigrafické rozmezí jednotlivých taxonů zúžily. Zatímco se druh *Duvalia lata* (Blainville) objevuje od berriasu až do spodního valanginu, druh *Duvalia emerici* (Raspail) je vázán pouze na spodní valangin. Stejně tak i *Berriasibelus exstinctorius* (Raspail) a *Berriasibelus kabanovi* (Weiss), jehož pozice bude nejspíše upřesněna dalšími studii. *Berriasibelus conicus* (Blainville) je jako jediný zástupce rodu *Berriasibelus* (Delattre) znám i ze svrchního valanginu. Druh *Castellanibelus orbignyanus* (Duval-Jouve) charakterizuje nejspíš celý berrias až po nejspodnější svrchní valangin, zatímco druh *Pseudobelus bipartitus* (Blainville) svrchní berrias až spodní valangin. Druh *Conobelus conophorus* (Oppel), který je znám již ze svrchní jury, se objevuje v severozápadní Tethydě jen na bázi berriasu. V porovnání s ostatními taxony se v oblasti Tethydy vyskytuje ve stratigraficky vyšší pozici druh *Duvalia binervia* (Raspail), která přechází ze svrchního valanginu až do hauterivu a druh *Duvalia dilatata* (Blainville) limitovaný pouze na hauteriv.

Nejpočetněji je zastoupeno společenstvo v amonitových zónách Pertransiens a Campylotoxus, kde jsou hojné druhy *Duvalia lata* (Blainville), *Duvalia emerici* (Raspail), *Berriasibelus exstinctorius* (Raspail), *Berriasibelus kabanovi* (Weiss), *Berriasibelus conicus* (Blainville), *Castellanibelus orbignyanus* (Duval-Jouve) a *Pseudobelus bipartitus* (Blainville). Z této úrovně tedy došlo k nejmasovější redepozici. Ačkoli jeví rostra druhů *Duvalia dilatata* (Blainville) a *Duvalia binervia* (Raspail) stejné poškození jako spodnovalanginské druhy (polámání, tektonická deformace), byly zřejmě jako jediné do kapsy uloženy v době jejího vzniku. Stratigrafická pozice, stejně jako přesné určení, je u druhů *Mesohibolites* sp. A-E a *Berriasibelus* sp. neznámé. První generace výplně těchto roster tvoří světlý vápnitý materiál, a tak by jejich stáří mělo odpovídat, stejně jako u spodnovalanginských druhů, amonitové zóně Pertransiens a Campylotoxus. Na základě morfologické podobnosti byla převážná většina těchto roster zařazena do rodu *Mesohibolites* (Denys de Montfort), který se však v mediteránní provincii objevuje až od barremu. Systematika, původ a stratigrafické rozmezí těchto taxonů tak bude předmětem další studie. Graficky je tato situace znázorněna na Obr. 16.

Rostra spodnovalanginských druhů byla během vývoje bašské elevace redeponována do mladších litostratigrafických jednotek a v závěru uložena v rámci sedimentace kapsy Š-12,

kteřá je prokazatelně hauterivská. Během redepozice i dalšího geologického vývoje oblasti byla rostra belemnitů rozlámána, deformována a viditelný je i vliv postsedimentární tektoniky.

Vlivem střídavého zvedání a poklesávání celé oblasti bašské elevace byla rostra z uloženého sedimentu postupně exhumována a transportována do právě vznikajících hornin. Tímto způsobem bylo vytvářeno několik generací výplní alveol, které tak zaznamenaly historii vývoje studované oblasti.

Na studovaném materiálu byly zjištěny redepozice z tithonu (popř. nejnižšího berriasu). Jedinci druhu *Conobelus conophorus* (Oppel), kteří jsou běžní ve svrchní juře a nejspodnější křídě jsou ve společenstvu kapsy Š-12 hojně zastoupení. Výplně jejich alveol často tvoří štramberský vápenec. Pro srovnání je na Tab. 12, Obr. 3 vyobrazen exemplář pocházející z lomu Štramperk přímo z tithonského vápence, který je předpokládán jako *in situ*. Redepozici některých rostr tithonských nebo spodnoberriaských vápenců nasvědčuje také přítomnost 2 fragmentů blíže neurčeného druhu *Hibolithes* sp. (podle průřezu a velikosti by mohl odpovídat druhu cf. *jaculoides*, na základě dvou zjištěných fragmentů však není bližší určení možné), jehož výplň alveoly tvoří pouze štramberský vápenec. Tato rostra tedy pravděpodobně představují nejstarší zástupce belemnitů přítomných v kapse Š-12.

Zbytky sedimentů pocházející z kopřivnického souvrství (v nadloží souvrství gloriét), se v rostrech téměř nezachovala. Pouze několik málo exemplářů belemnitů má na povrchu rostra zachován sediment pravděpodobně patřící kopřivnickému souvrství, ve výplních rostr tento sediment však přítomný není. Jeho přítomnost nebyla potvrzena ani u kusů, které byly rozřezány. Otázkou tedy zůstává, jak velký vliv měla sedimentace kopřivnické formace na rostra belemnitů vyskytujících se v kapse Š-12 a zda vůbec byli belemniti ve větší míře do tohoto souvrství redeponováni.

Poslední výplní alveol je plaňavská formace hauterivského stáří, kterou obsahují v různé míře téměř všechna rostra. Exempláře, které tuto výplň postrádají, jsou většinou rozlomené v půlce alveoly. Poslední redepozice byla zřejmě velmi intenzivní a rostra před uložením do těchto sedimentů podléhala dlouhé erozi. Některé kusy mají zbytky glorietského souvrství jen na stěnách alveol, u jiných je zachována tato asociace jen v nejhlubším místě alveoly. Je nicméně zřejmé, že do hauterivu byla redeponována velká část belemnitového, spodnovalanginského společenstva (viz výše).

7 DISKUZE

Geneze štramberských vápenců nacházejících se na severovýchodní Moravě je spolu s jejich sedimentárním obalem předmětem rozsáhlých diskuzí. Stáří jednotlivých sedimentárních členů nebylo i přes rozsáhlé studie fosilní mikro a makro fauny dlouho známé. Situaci do dnes navíc komplikuje složitá tektonická stavba celého komplexu, která zůstává i přes pokračující výzkum stále neznámá.

Stáří studované kapsy Š-12 není, podobně jako stáří ostatních kapes nacházejících se na Štramberku, dosud s jistotou stanoveno. Jelikož výzkum mikrofosilií nepotvrdil stáří kapsy stanovené už Houšou (1978) na spodní hauteriv, je stratigrafické zařazení kapsy obtížné a značně znesnadňuje bližší interpretaci. Zda se opírat spíše o amonitovou zonaci, nebo mikrofosilie, jejichž výzkum bývá obecně lépe přijímán, je nejasné.

V otázce tafonomického zachování roster belemnitů je více než jasné, že byla Houšova teorie o přeplavení materiálu ze starších litostratigrafických jednotek správná. Mimo značné poškození roster vlivem redepozice je snadno viditelné také tektonické postižení. Tektonickou aktivitu, která se na rostrech projevila jako praskliny a deformace tvaru předpokládáme až v hauterivu, jelikož známky postižení nesou i jedinci druhu *Duvalia dilatata* (Blainville), kteří se v tethydní oblasti vyskytují až od tohoto stupně. Rostra belemnitů se během těžby kapsy nacházela často v akumulacích (hnízdech) (Vašíček, pers. comm.), které jsou známy zejména ze svrchní křídly Českého masivu. Vznik těchto akumulací je vysvětlován pomocí intenzivnějšího proudění na mořském dně, kdy je fosilní materiál ukládán v korytkovitých depresích (Marek, pers. comm.).

Ve studovaném materiálu jsou nejhojněji zastoupeni juvenilní a nedospělí jedinci, adultních zástupců s dobře zachovaným rostrem je jen málo. Určit společenstvo na základě zastoupených jedinců by však bylo zavádějící. Menší a lehčí schránka je nejen rezistentnější vůči destruktivním vlivům prostředí v průběhu transportu a redepozice, ale také snadněji transportovatelná vodními proudy na větší vzdálenosti. Na dobré vytrídění studovaného materiálu také poukazuje převaha malých a symetrických (podlouhlých) roster nedospělých jedinců nad velkými rostry lanceolátního tvaru, typickými pro dospělé stádia například rodu *Duvalia* (Bayle). Na antero-posteriorním řezu, byla u několika studovaných exemplářů viditelná silnější světlá přírůstková vrstvička (tab. 12, obr. 7). Hodnoty izotopové analýzy

$\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$ neukázaly v jejím případě výraznější odlišnost od hodnot dospělého stádia a její vznik prozatím nebyl objasněn. Zachovaná linie však hraje podstatnou roli u tafonomického zachování jedinců - rostra se podél této výraznější linie často lámou a původně dospělí jedinci tak mohou připomínat jedince nedospělé. Toto zachování může značně ovlivnit také výslednou populační skladbu společenstva, ve kterém mohli být dospělí jedinci původně zastoupení ve větší míře.

Paleoekologická charakteristika prostředí by mohla být zastřena také vlivem redepozice. Ze získaných výsledků (analýza druhové diverzity) je totiž zřejmé, že v kapsách došlo ke smíchání belemnitové fauny upřednostňující různé batymetrické i teplotní podmínky. Paleoekologii jednotlivých druhů lze tedy definovat jen prostřednictvím srovnávacího materiálu studovaného na jiných lokalitách a v původních sedimentárních jednotkách (Janssen, 1997, 2003 ad.). Na rozdílné ekologické niky mohou poukázat také rozdíly v izotopovém signálu $\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$.

V obecním lomu jsou v hrubozrnných pískovcích obsažených v plaňavských vrstvách přítomná blíže neurčená rostra belemnitů. Původ těchto křemenných pískovců není dosud zcela objasněn. Na základě litostratigrafické charakteristiky se však domníváme, že mohly být součástí říčního nebo deltového systému poblíž bašské elevace. Během vývoje oblasti by tak byly exogenními procesy rozrušovány a následně zapracovány do jemnějších šedočerných jílovců plaňavské formace. Rostra belemnitů z těchto pískovců vyvětrávají a ukládají se do sedimentů plaňavského souvrství. Během separování výplní alveol belemnitů pocházejících z kapsy Š-12 před izotopovou analýzou bylo ve výplni (světle šedý vápenec) jedné z alveol nalezeno dobře opracované křemenné zrno, které by mohlo naznačovat podobnou historii sedimentace a přítomnost terigenního materiálu. Podrobnější sedimentologická analýza však bohužel z časových důvodů není součástí předkládané diplomové práce.

Druhová diverzita zastoupených rodů byla ve studované kapse Š-12 násobně vyšší, než se původně předpokládalo. Popsané druhy jsou početně zastoupeny také v jiných částech SZ Tethydy (Janssen, 1997, 2003, 2009; Mutterlose & Wiedenroth, 2008). Otázkou však zůstává nepřítomnost belemnitů rodu *Hibolites* (Denys de Montfort), kteří se většinou vyskytují souběžně s uvedenou faunou. Podle Mutterlose & Wiedenroth (2008) upřednostňují jedinci rodu *Hibolites* (Denys de Montfort) mělkovodnější prostředí, než rody *Duvalia* (Baile) a *Pseudobelus* (Blainville). Poněkud nezvyklá je však ve studovaném materiálu přítomnost rodu *Mesohibolites* (Stolley), který je ze spodní křídly znám až od barremu. Možná

záměna s rodem *Hibolithes* (Denys de Montfort) byla na základě morfologických odlišností (krátká alveolární rýha, mělká alveola) vyloučena. Přítomnost tohoto rodu ve studovaném materiálu tak zůstává zatím nevysvětlena.

Charakter poškození roster se v rámci jednotlivých taxonů mírně liší, což ovšem nemusí vypovídat o počtu absolvovaných redepozic. U rodů *Duvalia* (Bayle), *Berriasibelus* (Delattre) a *Conobelus* (Stolley) byla rostra polámana především v místě alveoly, jedinci příslušící rodu *Pseudobelus* (Blainville) jsou však ze všech uvedených taxonů poškození nejvíce. Fragmentace může být v případě toho rodu však způsobena pouze menší odolností tenké, podlouhlé schránky vůči vnějším vlivům. Některé rostra vykazují stopy po vrtavé činnosti, což může také značit delší expozici na mořském dně.

Výsledky izotopové analýzy $\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$ z roster belemnitů se shodovaly s běžně používanou křivkou stanovenou z roster belemnitů pro výzkum paleoteploty spodní křídly, hodnoty z výplně alveol však s izotopovou křivkou (Bodin et al., 2009) pro horninový materiál nikoli. Výrazně negativní hodnoty ($-2,17 - (-5,53)$) $\delta^{18}\text{O}$ (‰ VPDB) se v rámci první generace výplně nejspíše dají korelovat s valanginským eventem (cca -4 (‰ VPDB)), který postihl danou oblast během sedimentace glorietské formace. V porovnání s izotopovou křivkou $\delta^{18}\text{O}$ stanovenou pro spodní křídu (Bodin et al., 2009) byly však hodnoty získané analýzou materiálu z kapsy Š-12 přece jen o něco nižší, než v období tohoto eventu. Rozpětí se však pohybuje v mezích přípustné variability (Košťák, pers. comm.). Nevysvětleny však zůstávají nízké hodnoty $\delta^{18}\text{O}$ získané z tmavších plaňavských vrstev, jenž by měly odpovídat poměrně stabilnímu období bez výraznějších výkyvů teplot. Rozdíl v hodnotách zde může být ovlivněn také diagenézí, jejíž přítomnost však nebyla na rostrech belemnitů zaznamenána. Jistá nepřesnost by také mohla být zanesena nízkým počtem měření. Do budoucna by proto bylo žádoucí navýšit počet vzorků z výplně alveol belemnitů a korelovat výsledky s analýzou stabilních izotopů $\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$ plaňavské formace.

Při výzkumu alveol nebyl překvapivě zjištěn větší vliv kopřivnické formace, která by měla být podle původních domněnek ve výplních zachována. Její přítomnost je známá jen u pár kusů, které však mohly být, oproti ostatní belemnitové fauně, redeponovány z jiné oblasti. Je také docela možné, že tato rostra byla postupně vyvětrávána z valounů kopřivnických vrstev obsažených v plaňavské formaci. Materiál se tak po vyvětrání z původních uloženin dostal do sedimentu, jenž ho obklopoval. To, že převážná většina roster odpovídá spodnímu valanginu a výplně jejich alveol obsahují pouze sediment glorietské formace a následně hned

plaňavské, může naopak značit redepozici roster přímo ze souvrství gloriet. Jelikož byla rostra po většinu času rozlomená právě v polovině alveoly, není rekonstrukce počtu redepozic možná.

Rostra belemnitů pocházejících ze spodního valanginu mají odlišné morfologické parametry od roster známých ze svrchního valanginu a mladších stratigrafických jednotek. Zatímco jsou rostra stratigraficky starších jedinců převážně zaoblená s hlubokou alveolou a dlouhou alveolární rýhou, z mladších jednotek známe spíše podlouhlá rostra s mělkou alveolou a kratší alveolární rýhou. Předpokládáme tedy, že hranice spodní/svrchní valangin v oblasti Tethydy byla přelomovým rozmezím v morfologickém vývoji.

9 ZÁVĚR

Závěry předložené práce vychází ze studia sbírky fosilního materiálu V. Houši ze spodnokřídové kapsy Š-12, která zahrnovala více než 1200 roster belemnitů. Výsledkem této práce je systematická, paleoekologická a stratigrafická interpretace diverzifikované fauny belemnitů spodní křídly, hojně zastoupených v plaňavské formaci.

1., zjištěná diverzita belemnitů ze spodnokřídové kapsy Š-12 čítá sedm rodů: *Duvalia* (Bayle), *Berriasibelus* (Delattre), *Castellanibelus* (Combémoré), *Conobelus* (Stolley), *Pseudobelus* (Blainville), *Mesohibolites* (Stolley) a dva fragmenty rodu *Hibolites* (Denys de Montfort) nejspíše tithonského stáří. Druhová variabilita představuje osmnáct zastoupených taxonů: *Duvalia lata* (Blainville), *Duvalia emericí* (Raspail), *Duvalia dilatata* (Blainville), *Duvalia binervia* (Raspail), *Berriasibelus exstinctorius* (Raspail), *Berriasibelus kabanovi* (Weiss), *Berriasibelus conicus* (Blainville), *Berriasibelus* sp., *Castellanielus orbignyanus* (Duval-Jouve), *Conobelus conophorus* (Opperl), *Pseudobelus bipartitus* (Blainville), *Mesohibolites* sp. A-E a blíže neurčený *Hibolites* sp.

2., stratigrafické rozsahy daných taxonů odpovídají převážně spodním valanginu, ojediněle jsou přítomna rostra z berriasu, popř. tithonu (*Conobelus conophorus* (Opperl)), (*Hibolites* sp.). Některé druhy duvalií (*Duvalia dilatata* (Blainville) a *Duvalia binervia* (Raspail)) odpovídají stáří kapsy (hauteriv). Problematické zastoupení taxonů blízkých rodu *Mesohibolites* (barrem) vyžaduje další detailní zpracování.

3., redepozice ze starších litostratigrafických jednotek byla potvrzena i studií výplní alveol, kde byly zjištěny až tři generace sedimentární výplně. Původní sedimentární prostředí odpovídá nejspíše berriasu a zejména pak spodnímu valanginu glorietské formace, ze které byla rostra redeponována do kapsy Š-12. Poslední generační výplň tvoří sedimenty plaňavské formace.

4., paleoekologické interpretace stanovené předběžně na analýze stabilních izotopů $\delta^{18}\text{O}$ a $\delta^{13}\text{C}$ z jednotlivých ontogenetických stádií belemnitů podporují teorii, že se juvenilní jedinci zdržují v hlubších chladnějších vodách, zatímco dospělí upřednostňují mělkovodnější prostředí. Hodnoty analýz z první generace výplní alveol mohou odpovídat sedimentaci během valangianského eventů, který ovlivňoval mořský ekosystém během spodního valanginu.

10 LITERATURA

Ali-Zade, Ak. A. 1972. Melovye belemnity Azerbaedzhana. *Akademiya nauk Azerbaidzhanskoe SSR*, pp. 1-279.

Ali-Zade, Ak. A. 1988. Belemnity. In: Ali-Zade, Ak. A., Aliev, G. A., Aliev, M. M., Aliyulla, Kh. & Khalilov, A. G. (eds.), *Melovaya fauna Azerbaidzhana. Akademiya nauk Azerbaidzhanskoe SSR, Baku*, pp. 389-408.

Andreson, T. F. & Arthur, M. A. 1983. Stable isotope of oxygen and carbon and their application to sedimentologic and paleoenvironmental problems. *Society of economic paleontologists and mineralogists, Short Course 1*, pp. 1 - 151.

Andrusov, D. 1959. Geológia československých Karpát zv. II. *Vydavateľstvo SAV, Bratislava*, str. 150-158.

Arkell, W. J. 1956. Jurassic geology of the world. *Oliver & Boyd, Edinburgh*, 805 p.

Baraboshkin, E. Yu. & Yanin, B. T. 1997. Korrelyatsiya Valanzhinskikh otlozhenie yugo-zapadnogo itsentral'nogo Kryma. In Milanovsky, E. E. (ed.), *Ocherki geologii Kryma. Trudy Krymskogo Geologicheskogo Nauchno-Uchebnogo Tsentra im. prof. A. A. Bogdanova*, pp. 4-26.

Bayle, E. 1878. Explication de la carte géologique de France, 4, 1. Fossiles principaux des terrains. *Atlas. Nationale, Paris*, 176 p.

Beck, H. 1911. Die Tektonischen Verhältnisse der beskidischen Oberkreideablagerungen im nordostlichen Mähren. *Jb. Geol. Reichsanst.*, 61, pp. 711-780.

Blainville, H. M. D. de. 1825. Mémoire sur les Bélemnites. *Nouveau Bulletin des Sciences, Société philomatique de Paris*, 3, pp. 171-176.

Blainville, H. M. D. de. 1827. Mémoire sur les bélemnites, considérées zoologiquement et géologiquement. *F. G. Levrault, Paris & Strasbourg, 136 p.*

Blaschke, F. 1911. Zur Tithonfauna von Stramberg in Mähren. *Ann. Naturhist. Hofmus., 25, 1 - 2, pp. 143-222.*

Bodin, S., Fiet, N., Godet, A., Matera, V., Westermann, S., Clément, A., Janssen, N. M. M., Stille, P., Föllmi, K. B., 2009. Early Cretaceous (late Berriasian to early Aptian) palaeoceanographic change along the northwestern Tethyan margin (Vocontian Trough, southeastern France): $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ and Sr-isotope belemnite and whole-rock records. *Cretaceous Research 30, pp. 1247–1262.*

Boué, A. 1830. Résumé des observations de A. Boué, sur l'âge relatif des dépôts secondaires dans les Alpes et les Carpathes. *Journ. géol. par Boué, Jobert et Rozet, 1, 50-86, pp. 115-151.*

Bowen, R. 1961a. Oxygen isotope paleotemperature measurements of Cretaceous Belemnoidea from Europe, India and Japan. *Journal of Paleontology 35, pp. 1077-1084.*

Combémoré, R. 1972. Position systématique de *Castellanibelus* nov. gen. et de trois espèces de Bélemnites du Crétacé inférieur français. *Géobios, 5, pp. 67-81.*

Combémoré, R. 1973. Les Duvaliidae PAVLOW (Belemnitida) du Crétacé inférieur français. *Documents des Laboratoires de Géologie Lyon, 57, pp. 131-185.*

Combémoré, R. 1979. Les belemnites. In: R. Busnardo Busnardo, R., Moullade, M., & Thieuloy, J. P. 1979. Hypostratotype mesogéen de l'étage Valanginien (sud-est de la France) par Robert Busnardo, Jean-Pierre Thieuloy, Michel Moullade, avec la collaboration de Franz Allemann. *Éditions du CNRS, Villeurbanne, pp. 69-76.*

Craig, H. 1957. Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochimica et cosmochimica acta, 12(1), pp. 133-149.*

Delattre, M. 1951. Les bélemnites du Crétacé inférieur français. Diplom. *Étude sup., Faculté Sciences Paris, 169 p.*

Delattre, M. 1952. Caractères et position systématique de *Berriasibelus extincorius* (RASPAIL) n. g. (Bélemnites). *Bulletin du Muséum National d'Histoire naturelle, 24, pp. 321-327.*

Doyle, P., & Mariotti, N. 1991. Jurassic and Lower Cretaceous belemnites from Northwestern Anatolia (Turkey). *Geologica Romana, 27, pp. 347-379.*

Dunca, E., Doguzhaeva, L., Schone, B. R. & Van de Schootbrugge, B. 2006. Lunardailygrowth patterns in rostra of the Middle Jurassic belemnite *Megateuthis giganteus*. *Acta Universitatis Carolinae Geologica, 49, pp. 107-117.*

Dutton, A., Huber, B. T., Lohmann, K. C., & Zinsmeister, W. J. 2007. High-resolution stable isotope profiles of a dimitobelid belemnite: implications for paleodepth habitat and late Maastrichtian climate seasonality. *Palaios, 22(6), pp. 642-650.*

Duval-Jouve, J. 1841. Bélemnites des terrains Crétacés inférieurs des environs de Castellane (Basses-Alpes), considérées géologiquement et zoologiquement, avec la description de ces terrains. Fortin, *Masson et Cie, Paris. 80 p.*

Eliáš, M. 1962. Poznámky k litologickému vývoji štramberských a kopřivnických vápenců. *Věst. Ústř. Úst. geol., 37, str. 33-36.*

Eliáš, M. 1963. Zpráva o litologickém a sedimentárně-petrografickém výzkumu štramberských vápenců a jejich obalových vrstev. *Zpr. geol. Výzk. v roce 1962, str. 199-201.*

Eliáš, M. 1963a. Litologický a paleontologický vývoj slezské série v Beskydech. Rukopisná zpráva, *Geofond, Praha, 190 str.*

Eliáš, M. 1963b. Zpráva o litologickém a sedimentárně-petrografickém výzkumu štramberských vápenců a jejich obalových vrstev. *Zpr. Geol. Výzk., Ústředný ústav geologický, str. 199-201.*

- Eliáš, M. 1966. Litologie štramberkých vápenců. *Čas. Mineral. Geol.*, 11, s. 382.
- Eliáš, M. 1970 Litologie a sedimentologie slezské jednotky v Moravskoslezských Beskydách. *Sbor. geol. Věd, G, 18, str. 7-99.*
- Eliáš, M. 1979a. Facies and paleogeography of the Silesian unit in the western part of the Czechoslovak flysch Carpathians. *Věst. Ústř. Úst. geol.*, 54, pp. 327-339.
- Eliáš, M. 1979b. Štramberk – Kotouč. In Eliáš, M., Dvořák, J., Eliášová, H., Pešl, V., Šmíd, B. Průvodce k exkurzi do moravského paleozoika a karpatského flyše, pořádané v rámci oslav 60. výročí založení Ústředního ústavu geologického, Praha. *Pobočka ČVTS, ÚÚG, GÚDŠ, str. 15-18*
- .
- Eliáš, M. 1983. Poznámky ke vzniku štramberkých vápenců. *Věst. Ústř. Úst. geol.*, 58, str. 235-239.
- Eliáš, M., Eliášová, H. 1986. Elevation facies of the Malm in Moravia. *Geol. Zbor. Geol. carpath.*, 37, str. 533-550.
- Eliáš, M., Stráník, Z. 1963. K původu štramberkých vápenců. *Věst. Ústř. Úst. geol.*, 38, str. 133-136.
- Eliášová, H. 1973. Sous - famille Rhipidogyrinae Koby, 1905, (Hexacorallia) des calcaires de Štramberk (Tithonien, Tchecoslovaquie). *Čas. Miner. Geol.*, 18, 3, pp. 267-287.
- Eliášová, H. 1975. Sous-ordre Amphistraeina Alloiteau, 1952 (Hexacorallia) des calcaires de Štramberk (Tithonien, Tchecoslovaquie). *Čas. Mineral. Geol.*, 20, pp. 1-23.
- Eliášová, H. 1976a. Famille Montlivaltiidae Dietrich, 1926 (Hexacorallia) des calcaires de Štramberk (Tithonien, Tchecoslovaquie). *Čas. Mineral. Geol.*, 21, pp. 167-185.
- Eliášová, H. 1981a. Sous-ordre Stylinina Alloiteau, 1952 (Hexacorallia) des calcaires de Štramberk (Tithonien, Tchecoslovaquie). *Sbor. geol. Věd, Paleont.*, 24, s. 117-133.

Eliášová - Frájová, H. 1962. Poznámky ke vzniku stramberských vápenců. *Věst. Ústř. Úst. geol.* 33, 1, str. 11-19.

Eliášová - Frájová, H. 1973a. Un genre nouveau de la famille Montlivaltiidae Dietrich, 1926 (Hexacoralla). *Čas. Min. Geol.*, 18, 1, pp. 71 – 72.

Fisher, C. G., & Arthur, M. A. 2002. Water mass characteristics in the Cenomanian US Western Interior seaway as indicated by stable isotopes of calcareous organisms. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 188(3), pp. 189-213.

Frájová, H. 1960. Nález spodnokřídového druhu *Pseudobelus bipartitus* Blainville, 1827 v kopřivnickém vývoji štramberských vápenců ve Štramberku. *Věst. Ústř. Úst. geol.*, 35, str. 327-32.

Főzy, I., Janssen, N. M., Price, G. D., Knauer, J., & Pálffy, J. 2010. Integrated isotope and biostratigraphy of a Lower Cretaceous section from the Bakony Mountains (Transdanubian Range, Hungary): A new Tethyan record of the Weissert event. *Cretaceous Research*, 31(6), pp. 525-545.

Frühbauerová, O. 2010. In Blahútová, M., Dolný, A., Frühbauerová, O., Grepl, E., Knápek, A. & Zágoršek, K. 2010. Štramberk – Příroda a pravěk. *Šmíra.Print, s.r.o., Ostrava, 180 p.*

Glocker, E. F. 1845. Bemerkungen ueber einige Terebrateln aus dem Jurakalk M|; ahrens & Ungarns. *Nova Acta Acad. Cæs. - Leop.* 21, pp. 493-516.

Gustomesov, V. A. 1977. K revizii Yurskikh belemnitov. *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytately Prirody, otdel geologii*, 52, pp. 103-117.

Hébert, E. 1869. Observation sur les caracteres de la faune des calcaires de Stramberg (Moravie), et en général sur l'âge des couches comprimées sous la désignation d'Étage tithonique. *Bull. Soc. géol. France, sér. 2*, 26, pp. 588-604.

Hohenegger, L. 1849. Aus einem von Herr Dir. L. Hohenegger aus Teschen an Herrn Bergrat Haidinger gerichteten Schreiben. *Ber. Mitteil. Freunden Naturw.*, 5, pp. 115-126.

Hohenegger, L. 1852. Geognostische Skizze der Nordkarpathen von Schlesien und den nächsten Angränzungen (nach dem gegenwärtigen Standpuncte meiner Erfahrungen). *Jb. geol. Reichsanst.*, 3, str. 135-148.

Hohenegger, L. 1861. Die geognostischen Verhältnisse der Nordkarpathen in Schlesien und den angrenzenden Theilen von Mähren und Galizien als Erläuterung zu der geognostischen Karte der Nordkarpathen. *Verl. Justus Perthes, Gotha*, pp. 1-50.

Horák, J. 1988. Die Belemniten aus der Unterkreide-Ablagerungen im Steinbruch Kotouc bei Stramberk (Silesische Einheit, CSSR). *Acta Musei Moraviae, Scientiae naturales*, 73, pp. 59-70.

Houša, V. 1961a. Zpráva o výzkumu amonitů štramberských vrstev. *Zpr. geol. Výzk. v roce 1959*, str. 127-129.

Houša, V. 1961b. Stáří štramberského a kopřivnického vápence. *Čas. Mineral. Geol.*, 6, str. 410-418.

Houša, V. 1964a. Problém stáří štramberských a kopřivnických vápenců. *Čas. Mineral. Geol.*, 9, 1, str. 19-25.

Houša, V. 1964b. Úložné poměry štramberského vápence v lomu Kotouč u Štramberka podle vrstevnaté výplně dutin. *Věst. Ústř. Úst. geol.*, 39, str. 429-434.

Houša, V. 1965a. Cizorodé horniny ve štramberských vápencích. *Geol. Průzk.*, 5, (5), str. 141-143.

Houša, V. 1965b. Výplně rozsedlin ve štramberském vápenci. *Čas. Mineral. Geol.*, 10, str. 381-389.

Houša, V. 1965c. La klippe de Štramberg. In Réunion extraordinaire de la Société géologique de France: Carpathes tchécoslovaques. *Bull. Soc. géol. France*, 7, pp. 1074-1077.

Houša, V. 1967. Zpráva o výskumu hlavonožcové fauny Štramberka a okolí. Etapa: Zpracování aptychu tithonu a spodní křídly Štramberka a okolí. Rukopisná zpráva, *Geofond, Praha*, 9 str.

Houša, V. 1974a. Stopy vrtavé činnosti organismů a výskyty přirostlé epifauny na povrchu štramberských a olivetských vápenců ve Štramberku. *Čas. Mineral. Geol.*, 19, str. 403-41.

Houša, V. 1975. Geology and paleontology of the Stramberg limestone (Upper Tithonian) and the associated Lower Cretaceous beds. *Mém. Bur. Rech. géol. min.*, 86, pp. 342-349.

Houša, V. 1976. Spodnokřídové formace doprovázející tělesa tithonských vápenců u Štramberka. *Čas. Slez. Mus.*, A, 25, sv. 63-85, str. 119-131.

Houša, V. 1979. Kalpionely štramberského tithonu a spodní křídly. *Zem. Plyn Nafta*, 23, 4a (1978), str. 525-531.

Houša, V. 1990. Stratigraphy and calpionellid zonation of Stramberg Limestone and associated Lower Cretaceous beds. Atti II Conv. Int. „Fossili Evoluzione Ambiente“. *Pergola 1987*, pp. 365-370.

Houša, V., Nekvasilová, O., Žitt, J. 1978b. Geologická stavba a stratigrafie vápencového ložiska kotouč u Štramberka, Hosp. smlouva. č. 18/4/76/01, *Geologický ústav ČSAV – Úsek paleontologie, Praha*, 298 str.

Houša, V., & Vašíček, Z. 2004. Ammonoidea of the Lower Cretaceous Deposits (Late Berriasian, Valanginian, Early Hauterivian) from Štramberg, Czech Republic. *Geolines, Paper in Earth Sciences 2004, Vol. 18.*, pp. 7-58.

Chapman, F. 1903. On some Foraminifers of Tithonian age from the Stramberg Limestone of Nesselndorf, *J. Linn. Soc., Zool.*, 28, str. 28-32.

Chlupáč, I., Brzobohatý, R., Kovanda, J., Stráník, Z. 2002. Geologická minulost České republiky. Vyd. 2., *Academia, Praha*, 436 str.

Iba, Y., Sano, S., Mutterlose, J. & Kondo, Y. 2012. Belemnites originated in the Triassic 25 - A new look at an old group, *Geology*, 40, pp. 911-914.

Jaekel, O. 1891. Über Holopocriniden mit besonderer Berücksichtigung der Stramberger Formen. *Z. Dtsch. geol. Gesell.*, 43, pp. 557-670.

Janssen, N. M. M. 1997. Mediterranean Neocomian belemnites, part I: Río Argos sequence (province of Murcia, Spain): the Berriasian-Valanginian and the Hauterivian-Barremian boundaries, *Scripta Geologica, Leiden*, 114, pp. 1-55.

Janssen, N. M. M. 2003. Mediterranean Neocomian belemnites, part 2: the Berriasian-Valanginian boundary in southeast Spain (Río Argos, Cañada Lengua and Tornajo). *Scripta Geologica*, 126, pp. 121-183.

Janssen, N. M. 2009. Mediterranean Neocomian belemnites, part 3: Valanginian-Hauterivian belemnites. *Carnets de Géologie/Notebooks on Geology, Brest, Memoir*, 1, pp. 1-44

Janssen, N. M. M. & Clément A. 2002. Extinction and renewal patterns among Tethyan belemnites in the Verrucosum Subzone (Valanginian) of southeast France. *Cretaceous Research*, 23, pp. 509-522.

Janssen, N. M., Clément, A., & Bont, W. 2012. Mediterranean Neocomian belemnites, part 4: belemnites of the Barremian stratotype section. *Carnets de Géologie-Notebooks on Geology*, pp. 201-274.

Janssen, N. M. M. & FÖZY I. 2004. Neocomian cephalopods from the Bersek Hill (Gerecse Mountains, Hungary), part I: Hauterivian - earliest Barremian. *Fragmenta Palaeontologica Hungarica*, vol. 22, pp. 27-49.

Kabanov, G. K. 1960. Belemnity (Belemnites). In: V. V. Drushtchitz & M. P. Kudryavtsev (eds.). *Atlas Nizhnemelovoy fauny severnogo Kavkaza i Kryma (Atlas of the Lower*

- Cretaceous fauna of the northern Caucasus and the Crimea). - *Trudy vsesoj. nauchno-issled. Inst. Prir. Gazov.*, pp. 356-369.
- Kabanov, G. K. 1967. Skelet belemnitid (The belemnite skeleton). *Akad. Nauk SSSR, Trud. Pa Inst.*, 114, pp. 1-117.
- Kalabis, V. 1951. K dnešnímu paleontologickému výzkumu Štramberka. *Přírodověd. Sbor. Ostrav. Kraje*, 12, str. 445-451.
- Klug, C., Schweigert, G., Fuchs, D., & Dietl, G. 2010. First record of a belemnite preserved with beaks, arms and ink sac from the Nusplingen Lithographic Limestone (Kimmeridgian, SW Germany). *Lethaia*, 43, 4, pp. 445–456.
- Košťák, M. 2004. Cenomanian through the lowermost Coniacian Belemnitellidae Pavlow (Belemnitida, Coleoidea) of the East European Province. *Geolines, Papers in Earth Sciences*, Vol. 18, pp. 59-109.
- Košťák, M., & Wiese, F. 2008. Lower Turonian record of belemnite *Praeactinocamax* from NW Siberia and its palaeogeographic significance. *Acta Palaeontologica Polonica*, 53(4), pp. 669-678.
- Leicher, J. 1931. Zur Tektonik der Stramberger Tithoklippen. *Lotos*, 79, pp. 59-93.
- Lemoine, P. 1907. Belemnites [Duvalia] latus Blainville, 1827. *Palaeontologia Universalis (série II)*, 3, pp. 114-114a.
- Lécuyer, C., & Allemand, P. 1999. Modelling of the oxygen isotope evolution of seawater: Implications for the climate interpretation of the $\delta^{18}\text{O}$ of marine sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 63, pp. 351-361.
- Lissajous, M. 1915. Quelques remarques sur les belemnites jurassiques. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Mâcon*, 6, pp. 1-32.

Lissajous, M. 1927. Description de quelques nouvelles espèces de belemnites jurassiques. Notes posthumes de M. Lissajous. *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, (Mémoire, 7; supplément), pp. 3-42.*

Loriol, P. de 1861. Description des animaux invertébrés fossiles contenus dans l'étage Néocomien moyen du Mont Salève. *H. Georg, Genève, 214 p.*

Lukeneder, A. 2005. First nearly complete skeleton of the Cretaceous duvaliid belemnite *Conobelus*. *Acta Geologica Polonica, 55 (2), pp. 147-162.*

Mazenot, G. 1939. Les Palaehoplitidae tithoniques et berriasiens du Sud-Est de la France. *Mém. soc. géol. France, t. 18, mém. 4, Paris, 303 p.*

McArthur, J. M., Janssen, N. M. M., Reboulet, S., Leng, M. J., Thirlwall, M. F., & Van de Schootbrugge, B. 2007. Palaeotemperatures, polar ice-volume, and isotope stratigraphy (Mg/Ca, $\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$, $87\text{Sr}/86\text{Sr}$): the early cretaceous (Berriasian, Valanginian, Hauterivian). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 248(3), pp. 391-430.*

Montfort D. P. de. 1808. Conchyliologie systématique, et classification méthodique des coquilles; offrant leur figures, leur arrangement générique, leurs descriptions caractérisques, leurs noms, ainsi que leur synonymie en plusieurs langues. *Coquilles univalves, cloisonnées, vol. I. - L. Haussmann, Paris, 409 p.*

Mutterlose, J. 1979. Vertreter der Unterfamilie Duvaliinae Pavlow (Belemnitida) aus dem Hauterive (Unter-Kreide) von NW-Europa. *In Aspekte der Kreide Europas, Vol. 6, pp. 121-127.*

Mutterlose, J. & Wiedenroth, K. 2008. Early Cretaceous (Valanginian – Hauterivian) belemnites from western Morocco: strati-graphy and palaeoecology. *In: Proceedings of the 7th International Symposium on the Cretaceous, 2005 (Neuchâtel). Cretaceous Research, vol. 29, pp. 814-829.*

Mutterlose, J., M. Malkoc, S. Schouten, J. S. Sinninghe Damsté & A. Forster. 2010. TEX_{86} and stable $\delta^{18}\text{O}$ paleothermometry of Early Cretaceous sediments: Implications for belemnite

ecology and paleotemperature proxy application. *Earth and Planetary Science Letters* 298, pp. 286–298.

Naef, A. 1922. Die fossilen Tintenfische: eine paläozoologische Monographie. *G. Fischer, Jena*, 322 p.

Nekvasilová, O. 1966. A Thecidean brachiopod new to the Lower Cretaceous of Czechoslovakia. *Věst. Ústř. Úst. geol.*, 41, pp. 193-194.

Nerodenko, V. M. 1983a. Stratigrafichne rozpovsyudzhennya nizhn'okreidovikh belemnitiv. *Visnik Kievs'kogo Universtety, Geologiya*, 2, pp. 41-50.

Nerodenko, V. M. 1983b. Rannemelovye belemnity Yuga SSSR. In Starobogatov Ya.I. & Nesis K. N. (eds), *Sistematika i ekologiya golovonogikh mollyuskov. Akademiya nauk SSSR, zoologicheskii Institut, Leningrad*, pp. 42-43.

Nerodenko, V. M. 1986. Krymskie predstaviteli roda *Pseudobelus* Blainville, 1827. [Crimean representatives of the genus *Pseudobelus* Blainville, 1827]. *Ministerstvo V'yushhego i Srednego Spetsial'nogo Obrazovaniya Ukrainskoe SSR, Gosudarstvennye Universitet im. T. G. Shevchenko*, pp. 1-31.

Oppel, A. 1865. Die tithonische Etage. *Z. Dtsch. geol. Gesell.*, 17, pp. 535-558.

Orbigny, A. D. 1842. Paléontologie Française. Tome I, Terrains crétacés, Céphalopodes. *Publ. Arthus Bertrand, Paris*, 662 p.

Orbigny, A.D. 1847b. Paléontologie française. Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnées fossiles de France. Terrains Crétacés. Supplément. A. *Bertrand, Paris*, 28 p.

Oyenhause, C. 1822. Versuch einer geognostischen Beschreibung von Oberschlesien und den nächst angrenzenden Gegenden von Polen, Galizien und Österreichisch-Schlesien. *Verl. Bädeker, Essen*, pp. 1-471.

- Podlaha, O. G., Mutterlose, J., Veizer, J. 1998. Preservation of $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ in belemnite rostra from the Jurassic/Early Cretaceous successions. *American Journal of Science* 298, pp. 324–347.
- Price, G. D., Főzy, I., Janssen, N. M. M., & Pálffy, J. 2011. Late Valanginian - Barremian (Early Cretaceous) palaeotemperatures inferred from belemnite stable isotope and Mg/Ca ratios from Bersek Quarry (Gerecse Mountains, Transdanubian Range, Hungary). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 305(1), pp. 1-9.
- Price, G. D. & J. Mutterlose. 2004. Isotopic signals from late Jurassic - early Cretaceous (Volgian–Valanginian) sub-Arctic belemnites, Yatria River, Western Siberia. *Journal of the Geological Society* 161, pp. 959–968.
- Pugaczewska, H., 1961. Belemnoids from the Jurassic of Poland. *Acta Pal. Pol.*, 6, pp. 105-236.
- Raspail, F. V. 1829. Histoire naturelle des Bélemnites, accompagnée de la description et de la classification des espèces que M. Emeric, de Castellane, a recueillies dans les Basses-Alpes de Provence. *Annales des Sciences d'Observation*, 1, pp. 271-331.
- Remeš, M. 1902. Nachträge zur Fauna von Stramberg, I. Die Fauna des rothen Kalksteins. *Beitr. Paläont. Geol. Österr.-Ungarns* 14, pp. 195-217.
- Remeš, M. 1904. Štramberský tithon. Soubor našich dosavadních vřdomostí. *Vřstník Èeské akademie císaře Františka Josefa pro vřdu, slovesnost a umění*, 13, str. 201-217.
- Remeš, M. 1905d. Nové naleziřtř tzv. červeného vápence kopřivnického. *Vřst. Èes. Akad. Vřdy Slovesn. Umění, Tř. II (mathematicko-přřrodnická)*, 14, str. 247-249.
- Remeš, M. 1912a. Nové zprávy o lilijicích z moravského tithonu. *Èas. Morav. Mus. Zem.*, 12, str. 157-169.
- Ride, W. D. L., Cogger, H. G., Dupuis, C., Kraus, O., Minelli, A., Thompson, F. C., et Tubbs, P. K. 1999. International code of zoological nomenclature, 4th edn. *International Trust for Zoological Nomenclature. The Natural History Museum, London.*

Riegraf, W. 1995. Cephalopoda dibranchiata fossiles (Coleoidea). In Westphal, F. (ed.), *Fossilium Catalogus.I: Animalia*, 133, 411 pp.

Riegraf, W., Janssen, N. M. M. & Schmitt-Riegraf, C. 1998. Cephalopoda dibranchiata fossiles (Coleoidea) II. In Westphal, F. (ed.), *Fossilium Catalogus Animalia*, 135A, 512 pp.

Rohling, E. J. 2007. Progress in paleosalinity: Overview and presentation of a new approach. *Paleoceanography*, 22, 3, pp. 1-9.

Roth, Z. et al. 1962. Vysvětlivky k přehledné geologické mapě ČSSR 1:200 000 M-34-XIX Ostrava. *Nakl. ČSAV, Praha, str. 1-292*.

Sælen, G. P. Doyle & M. R. Talbot. 1996. Stable-isotope analyses of belemnite rostra from the Whitby Mudstone Fm., England: surface water conditions during deposition of a marine black shale. *PALAIOS* 11, pp. 97-117.

Seibertz, E., & Spaeth, C. 2005. Cretaceous belemnites of Mexico IV. Mexican Mesohibolites and paleobiogeographical implications on the distribution of the genus (Albian, Lower Cretaceous). *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie-Abhandlungen*, 236(1-2), pp. 95-114.

Spaeth, C., J. Hoefs & V. Vetter. 1971. Some aspects of stable isotopic composition of belemnites and related paleotemperatures. *Bulletin of the Geological Society of America* 82, pp. 3139-3150.

Steuber, T. 1996. Stable isotope sclerochronology of rudist bivalves: growth rates and Late Cretaceous seasonality. *Geology*, 24(4), pp. 315-318.

Stevens, G. R. 1965. The belemnite genera *Dicoelites* Boehm and *Prodictoelites* Stolley. *Palaeontology*, 7, pp. 606-620.

Stolley, E., 1919. Die Systematik der Belemniten. *Jahresbericht des Niedersächsischen geologischen Vereins*, 11, pp. 1-59.

Stoyanova - Vergilova, M. 1963. *Curtohibolites* gen. nov. (Belemnitida) ot dolnokrednite otlozheniya v Bulgariya. *Trudy v'rkhu Geologiyata na Bulgariya, seriya Paleontologiya*, 5, pp. 211-227.

Stoyanova - Vergilova, M. 1970. Les fossiles de Bulgarie. IVa Crétacé inférieur. Belemnitida. *Éditions Académie Bulgare des Sciences, Sofia*, 72 p.

Suess, E. 1858b. Die Brachiopoden der Stramberger Schichten. *F. Hauers Beitr. Paläontographie Österreich*, 1, pp. 15-58.

Svobodová, M., Hradecká, L., Skupien, P., Švábenická, L. 2002. Mikrofosilie z pelitických uloženin štramberské oblasti (vnější Západní Karpaty). *Zpr. geol. výzk. v roce 2001*, str. 105-109.

Svobodová, M., Švábenická, L., Skupien, P., & Hradecká, L. 2011. Biostratigraphy and paleoecology of the Lower Cretaceous sediments in the Outer Western Carpathians (Silesian Unit, Czech Republic). *Geologica Carpathica*, 62(4), pp. 309-332.

Šírková, A. 1938. Houby z kopřivnického tithonu na Moravě. *Rozpr. Čes. Akad. Věd Umění, Tř. II (matematicko-přírodovědecká)*, 48, 36, str. 1-31.

Špínar, Z. 1960. Základy paleontologie bezobratlých - 1. Vydání, *Academia, Praha*, str. 459-467.

Uhlig, V. 1902. Über die Cephalopodenfauna der Teschener und Grodischter Schichten. *Denkschrift der kaiserlichen Akademie der Wissenschaft, mathematisch-naturwissenschaftliche Classe*, 72, pp. 1-87.

Urey, H. C., Lowenstam, H. A., Epstein, S., & McKinney, C. R. (1951). Measurement of paleotemperatures and temperatures of the Upper Cretaceous of England, Denmark, and the southeastern United States. *Geological Society of America Bulletin*, 62(4), pp. 399-416.

- Schootbrugge, Van de. B., Kuhn, O., Adatte, T., Steinmann, P., & Föllmi, K. 2003. Decoupling of P-and C org-burial following Early Cretaceous (Valanginian - Hauterivian) platform drowning along the NW Tethyan margin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 199(3), pp. 315-331.
- Vašíček, Z. 1978. Untersuchungen an Kreide-Belemniten der schlesischen Einheit (Äussere Karpaten, Tschechoslowakei) I. Teil. *Casopsis Slezského muzea (serie A)*, 27, pp. 1-16.
- Vašíček, Z., Michalík, J. & Réhaková, D. 1994. Early Cretaceous stratigraphy, palaeogeography and life in Western Carpathians. *Beringeria*, 10, pp. 1-169.
- Vašíček, Z., & Skupien, P. 2004. Historie geologických a paleontologických výzkumů svrchnojurských a spodnokřídových sedimentů na Štramberku. *Sborník vědeckých prací Vysoké školy báňské – Technické univerzity Ostrava Řada hornicko-geologická, Volume L (2004), No. 1, str. 83-102.*
- Vašíček, Z., & Skupien, P. 2005. Doplnky k historii geologických a paleontologických výzkumů na Štramberku. *Sborník vědeckých prací Vysoké školy báňské - Technické univerzity Ostrava, Řada hornicko-geologická Volume LI, 2005, No. 1, str. 1-6.*
- Weiss, A. F. 1991. Krevizii belemnitov roda *Conobelus* Stolley, 1919. *Paleontologicheskie Zhurnal*, 1991 (no 2), pp. 18-33.
- Weiss, A. F. 1992a. Revision of the belemnite genus *Conobelus* Stolley, 1919. *Palaeontological Journal*, 25, pp. 21-40.
- Wiedmann, J., & Kullmann, J. Eds. 1988. Cephalopods: Present and Past. *O. H. Schindewolf-Symposium Tübingen 1985 (2nd Internat. Cephalopod Symposium)*, 765 p.
- Wierzbowski, H. & M. M. Joachimski. 2007. Reconstruction of late Bajocian–Bathonian marine palaeoenvironments using carbon and oxygen isotope ratios of calcareous fossils from the Polish Jura Chain (central Poland). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 254, pp. 523–540.

Wiese, F., Košťák, M., Wood, CH., J. 2009. Upper Cretaceous belemnite *Praeactinocamax plenus* (Blainville, 1827) from Lower Saxony (Upper Cenomanian, northwest Germany) and its distribution pattern in Europe. *Paläontologische Zeitschrift*, 83(2), pp. 309-321.

Wilson, P. A. & Norris, R. D. 2001. Warm tropical ocean surface and global anoxia during the mid-Cretaceous period. *Nature*, 412(6845), pp. 425-429.

Zittel, K. A. von. 1868. Die Cephalopoden der Stramberger Schichten. *Ebner & Seubert. Stuttgart*, pp. 1

-118. Zittel, K. A. von. 1870. Die Fauna der älteren cephalopodenführenden Tithonbildungen. *Palaeontographica-Supplementbände*, 1, pp. 1-192.

Žák, K., Košťák, M., Man, O., Zakharov, V. A., Rogov, M. A., Pruner, P., Mazuch, M., 2011. Comparison of carbonate C and O stable isotope records across the Jurassic/Cretaceous boundary in the Tethyan and Boreal Realms. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 299(1), pp. 83-96.

PŘÍLOHY