

Dendritické vrtby v miskách ramenonožců ze středního devonu (eifelu) pražské pánve (Barrandien, Česká republika)

Dendritic borings in brachiopods shells from the Middle Devonian (Eifelian) of the Prague Basin (Barrandian area, Czech Republic)

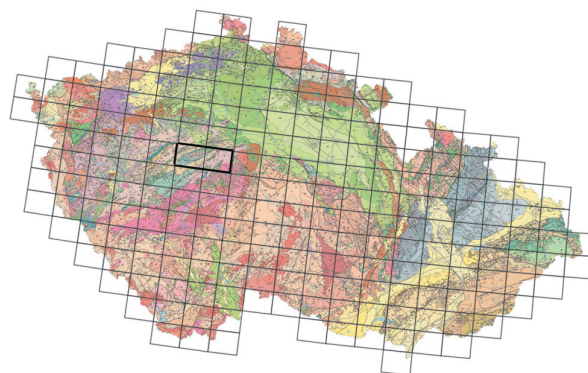
MICHAL MERGL – NIKOLA ŠMÍDTOVÁ

Fakulta pedagogická, Západočeská univerzita v Plzni, Klatovská 51, 306 19, Plzeň; mmergl@cbg.zcu.cz

Please cite this article as: Mergl, M. – Šmídtová, N. (2022): Dendritic borings in brachiopods shells from the Middle Devonian (Eifelian) of the Prague Basin (Barrandian area, Czech Republic). – Geoscience Research Reports, 55, 1, 19–26. (in Czech)

Key words: dendritic borings, *Clionolithes*, Choteč Event, Middle Devonian, Prague Basin

Summary: Three ichnospecies of dendritic borings (*Clionolithes* cf. *cervicornis*, *C. isp. A*, and *C. isp. B*) were observed in abundant brachiopod shells in the Třebotov Formation (lowermost Eifelian, zone *Polygnathus partitus*) in two Prague localities (Praha-Holyně, “V rokli”, and Praha-Barrandov, street “K Barrandovu”). Borings are generally small-sized, of about 1 mm, but they can reach up to 4 mm. Borings are preserved inside thick translucent walls of brachiopods smooth shells (*Trigonatrypa holynensis*, *Xenomartinia monoseptoides* and *Clorinda* sp.). Borings are very frequent (almost in all examined shells), but never pass through a whole wall thickness of a brachiopod. Two or even more borings, commonly of a different type, are preserved on an individual shell. Both valves of articulated specimen may be bored, while the shell interior is devoid of borings neither shows any response to the boring activity such as uneven internal biomineralization. Majority of tunnels bores inside the shell wall, and the borings are opened by small irregular central pit. As more than a half of examined shells were infected, bioerosion likely had a negative impact on the shell preservation. Our study shows that the brachiopod infestation was selective. Only thick calcitic shells were bored, while thinner shells or exopunctate brachiopods (*Holynatrypa*, *Peridalejina*, *Prokopia*) were not a target of the borers. Similarly, crinoid and other echinoderm ossicles do not show any signs of a boring.



(12-41 Beroun, 12-42 Zbraslav)

A different dendritic boring referred to as *Clionolithes radicans* was observed on a shell of brachiopod coming from the Acanthopyge Limestone (Choteč Formation, Eifelian) from Zadní Kobyla locality near Koněprusy. The stellate trace is substantially larger (4.3 mm × 2.8 mm) than borings from the Třebotov Limestone, with deep and externally open canals.

Borings from the Třebotov Limestone come from so-called “white beds”. These soft beds originated by weathering of a hard limestone, leaving loose generally small bioskeletal remains of echinoderms, gastropods, brachiopods, ostracods, dacroconarids and other invertebrate groups. Dacroconarid shells and crinoid ossicles dominate. The life assemblage occupied a deeper weakly hypoxic perireef environment below the photic zone. The dendritic boring from the Acanthopyge Limestone comes from a completely different environment. Associated diverse and generally large brachiopods, fragmented fenestrate bryozoans and abraded tabulate and rugose corals (including *Calceola sandalina*) indicate a shallow-water high-energy reef environment.

This is the first report of dendritic borings from the Eifelian of the Prague Basin. It confirms not only so far unknown presence of their borers in the area, but also reveals that their activity can be observed in the weakly lithified Devonian limestones in the area.

Dendritické vrtby jsou charakteristickými ichnofosiliemi na různých schránkách organismů od ordoviku do současnosti (Vogel – Brett 2009). I když jejich původci jsou hledáni mezi různými skupinami organismů, zejména mezi houbovci a jednobuněčnými (Wisshak 2017), výsledek jejich bioerozní činnosti je obdobný. Ve stěnách nebo na povrchu misek vzniká systém laterálně i dichotomicky

větvených chodeb, které vytvářejí složité systémy více či méně charakteristického vzhledu. Některé dendritické vrtby mají radiální uspořádání chodeb, zatímco u jiných nacházíme prostornější tunel otevřený na povrchu misky, ze kterého se ve stěně hostitele rozvíjejí složité systémy navzájem propojených chodeb. Moderní přehled těchto vrteb včetně jejich terminologie a synonymik uvádí

Wisshak (2017), historie studia těchto vrteb je však podstatně starší, a to jak v Americe (Clarke 1908, 1921), tak v Evropě (Solle 1938). Moderní metodiky využívají syntetické pryskyřice, které dokonale zachytí strukturu vrteb, ale vedou k destrukci původní misky (Wisshak 2017, Wisshak et al. 2017). Proto jsou hledány i jiné nedestruktivní metody studia těchto vrteb (Wisshak et al. 2017).

Typický dendritický ichnorod *Clionolithes* byl původně Clarkem (1908) definován jako stopa po vrtbě houbovce. Byl znám z přirozených horninových výlitků na povrchu misek větších ramenonožců z amerického a později také německého devonu. Z pražské pánve byly podobné stopy poprvé popsány rovněž podle přirozených horninových výlitků (Mergl 2020). Tyto jsou zachované na vnějších otiscích misek několika druhů ramenonožců ze želkovického (aeronian) a z kopaninského (gorstian) souvrství (Mergl 2020). Zachování umožnil velmi jemný bahnitý materiál, který vyplnil vrtby po pohřbení misek v sedimentu. Přirozené rozpuštění kalcitového materiálu misek v mírně zvětralé hornině umožnilo studium přirozených výlitků těchto vrteb. Zjištění podobných vrteb na jejich možných nositelích v silurských a devonských karbonátových souvrstvích pražské pánve je problematičtější. Pro malou velikost a druhotnou karbonátovou výplň, která zcela zastírá jemné detaily, nebývají tyto vrtby patrné na schránkách vylámaných z pevných vápenců.

Dendritické struktury podobné silurským vrtbám popsaným Merglem (2020) byly nově objeveny ve stěnách misek drobných ramenonožců, kteří se vyskytují ve zvětralých polohách (tzv. bílých vrstvách) třebotovských vápenců (svrchní ems až spodní eifel) v Praze-Holyni (lokality „V rokli“ a v Praze-Barrandově (ulice K Barrandovu). Odlišná a pro devon pražské pánve unikátní vrtba byla objevena na vnějším povrchu misky ramenonožce v útesových akantopygových vápencích (eifel) na Zadní Kobyle u Koneřprusa. Oba výskyty dokládají přítomnost dendritických vrteb i ve středním devonu pražské pánve.

Materiál

Vrtby v miskách ramenonožců z třebotovských vápenců jsou zachovány jako složité větvené systémy kanálků, které na povrchu misek začínají nepravidelnými otvory o šířce počáteční chodby nebo složitými lalokovitými prohlubněmi s nerovným dnem, které do značné míry kopírují průběh hlavních chodeb vrtby. Výplně chodeb mají bělavou nebo světležlutou jemnou výplň, která kontrastuje s průsvitnou stěnou misek a umožňuje tak studium vrteb v procházejícím i dopadajícím světle.

Celkem byla přítomnost vrteb v třebotovských vápencích ověřována u osmi druhů ramenonožců, zastoupených 134 jedinci na lokalitě Praha-Holyně, „V rokli“ (WGS84: 50°1'58.303"N, 14°21'5.123"E) a 76 jedinci na lokalitě Praha-Barrandov, ulice K Barrandovu (WGS84: 50°2'8.194"N, 14°23'30.923"E). Z nich byly vrtby zjištěny na pěti druzích, ale jen u tří druhů byly vrtby četnější. U druhu *Trigonatrypa holynensis* (Havlíček, 1956) byly vrtby přítomny u 50 %, u *Xenomartinia monoseptoides*

Havlíček, 1956 u 46 % a u *Clorinda* sp. na 42 % kontrolovaných misek. Tyto tři druhy ramenonožců mají oproti jiným doprovodným ramenonožcům relativně velké, silnostěnné a hladké misky.

Dendritická vrtba z akantopygových vápenců je zachována jako systém primárních radiálně uspořádaných a dále se větvících žlábků na povrchu slabě klenuté misky stromenidního, blíže neurčeného ramenonožce. Vrtba byla vyplněna novotvořeným kalcitem, který se při rozlomení horniny oddělil od povrchu misky. Patrná je jak samotná vrtba na povrchu misky, tak přirozený odlitek tvořený spatickou hmotou okolního vápence.

Vyobrazený materiál je uložen ve sbírkách Západočeské univerzity v Plzni (PCZCU 2541–2549) a v paleontologických sbírkách Muzea B. Horáka v Rokycanech, které je součástí Západočeského muzea v Plzni (MR 85012–85015). Fotografie vrteb byly vytvořeny na mikroskopech Dino-Lite a Olympus SZX7 a SW QuickPhoto Micro 3.2. s využitím kamery CANON.

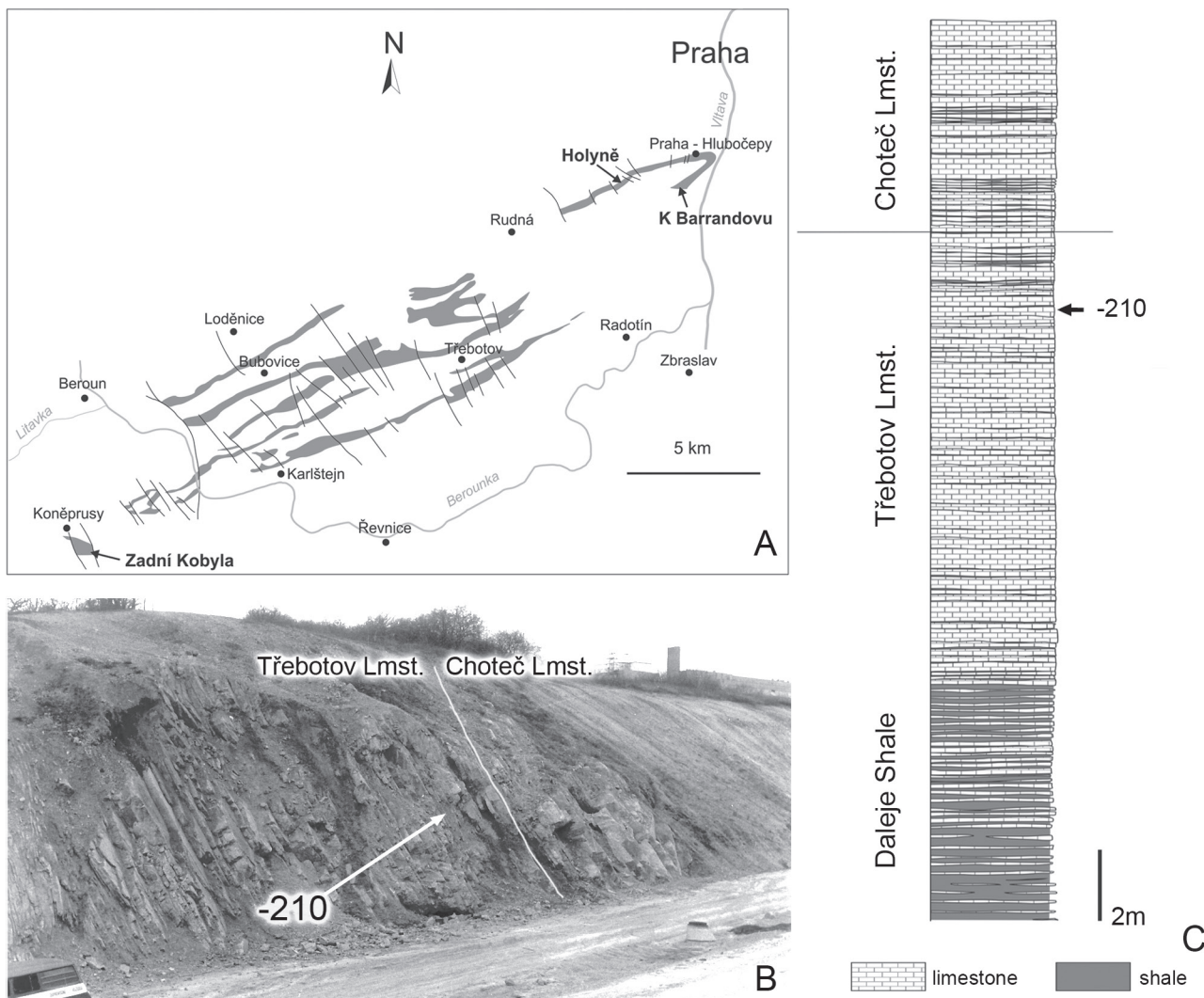
Terminologie: Termín chodba a chodbička je používán pro uzavřenou část vrtby; termín kanál a kanálek je používán pro vrtbu, která nemá strop a je otevřená na povrchu misky.

Geologie lokalit

Ramenonožci s vrtbami z třebotovských vápenců (obr. 2, 3A–H) pocházejí z tzv. „bílých vrstev“, které vznikaly dlouhodobým větráním devonských mikritických vápenců. Deskovitě vápence se rozpadly na bělavou až žlutavou sypkou hmotu, ze které je možno plavením získat mimořádně bohatou, většinou drobnou faunu. V ní převládají ostnokožci (lilijice, hadice, ježovky), ramenonožci, tentakuliti, plži, ostrakodi, ale známé jsou i další skupiny. Bílé vrstvy z třebotovských a chotečských vápenců jsou známé z Prahy-Holyně, z lokality „V rokli“, a rovněž byly krátkodobě odkryty v silničním zářezu ulice K Barrandovu v Praze-Barrandově v roce 1984 (obr. 1). V současné době již nejsou rozsáhlejší sběry v bílých vrstvách na těchto lokalitách možné.

Na rozdíl od Prahy-Holyně jsou bílé vrstvy v zářezu ulice K Barrandovu lépe datovány stratigraficky. Z několika fosiliferních úrovní „bílých vrstev“ pod hranicí s chotečskými vápenci (obr. 1) byly fosilie taxonomicky zpracovány jen částečně. Prokop (1997), Prokop a Petr (1991) či Prokop a Nohejlová (2015) popsali některé mikrokrinoidy, Lukeš (1979) zhodnotil dakryokonaridy, Šlechta (1996) zpracoval ostrakody, Zusková (1991) a následně Berkyová (2009) vyhodnotily konodonty. Lokalita poskytla taxonomicky doposud nejbohatší faunu v blízkosti hranice spodního/středního devonu v pražské pánvi a spolu s již historickou lokalitou v Praze-Holyni dokládá změny ve složení mořských faun před chotečským eventem a po něm. Řada skupin (mikrokrinoidi, machaeritidi, hyoliti, plži) čeká na zpracování.

Ramenonožci s vrtbami z lokality K Barrandovu pocházejí z úrovně –210 cm pod hranicí třebotovských a chotečských vápenců (obr. 1B, C; vzorek Barr/A = –210). Převaha drobné fauny s význačným zastoupením



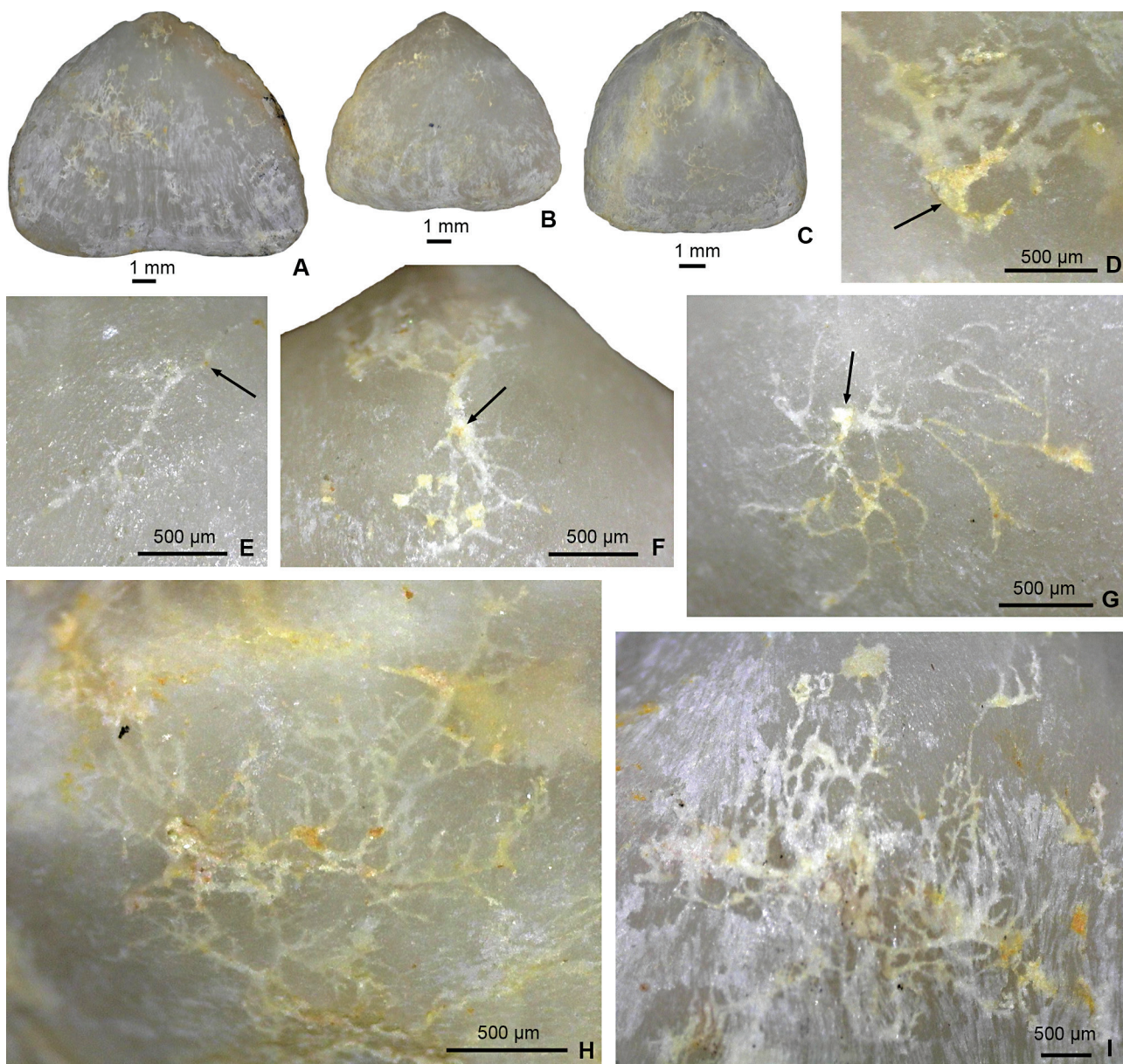
Obr. 1. Rozšíření dalejsko-třebotovského a chotečského souvrství v pražské pánvi s lokalitami popsanych vrtby (šipky) (A), výchozy třebotovských vápenců (v popředí), chotečských vápenců (masivní lavice v pozadí) a srbského souvrství (mírně svažité konce zářezu v pozadí) v Praze-Barrandově v zářezu ulice K Barrandovu (stav v roce 1984) (B) a profil dalejsko-třebotovským souvrstvím a spodní částí chotečských vápenců v tomto zářezu s vyznačením stratigrafické úrovně vzorku Barr/A = -210 (C).

Fig. 1. The Daleje-Třebotov and Choteč formations in the Prague Basin with three localities which yielded dendritic borings marked by arrows (A), outcrops of the Třebotov Limestone (foreground), the Choteč Limestone (thick limestone beds in background), and the Srbsko Formation (a weakly inclined slope in the background) in Praha-Barrandov in the road cut of the street “K Barrandovu” (situation in 1984) (B), and the stratigraphic log of the Daleje-Třebotov Formation and the lower part of the Choteč Formation in this road cut; level of the sample Barr/A = -210 is marked (C).

dakryokonaridů a geografická poloha lokality odpovídá neritické facii hlubšího moře v předpolí karbonátové plošiny, pravděpodobně s disaerobickým prostředím a slabým prouděním (Prokop – Nohejlová 2015). Poloha spadá do spodní části konodontové zóny *Polygnathus partitus* (Berkyová 2009). Vrtby na ramenonožcích z lokality „V roklí“ pocházejí z nejvyšších poloh třebotovských vápenců v blízkosti hranice spodní/střední devon; přesná úroveň není známa, neboť materiál pochází ze sběrů v první polovině 20. století.

Ojedinelá vrtba z akantopygových vápenců (obr. 3I) pochází z malého skalního výchozu v severní části mělké opuštěné těžební jámy na vrcholu Zadní Kobyly u Koněprus. Miska s vrtbou byla nalezena ve světlešedém bio-

klastickém vápenci. Tyto vápence leží přibližně ve střední části akantopygových vápenců. Doprovodná fauna je velmi bohatá, zastoupená rugózními a tabulárními korálnatci, stromatoporami a ramenonožci. Další skupiny jsou vzácné. Faunistické společenstvo se složením výrazně odlišuje od typické fauny akantopygových vápenců, tj. *Karbous-Acanthopyge* Community podle Havlíčka a Kukala (1990), resp. *Acanthopyge-Phaetonellus* Assemblage podle Chlupáče (1983). Přítomnost fenestrálních mechovek (Mergl 2015) a rugózního korálnatce *Calceola sandalina* (Mergl 2014) je pro tuto polohu význačná. Převaha atrypidních ramenonožců, fragmentace bioklastů a opracovanost rugózních korálnatců dokládají dynamické mělkovodní prostředí útesového charakteru.



Obr. 2. Vrtby *Clionolithes* na artikulovaných miskách ramenonožce *Trigonatrypa holynensis* (Havlíček, 1956) z třebotovských vápenců z Prahy-Holyně (lokality „V rokli“). A, I – Rozsáhlá vrtba *Clionolithes* isp. A na břišní misce (A) a její detail (I), MR 85012. B, F, G – Vrtby *Clionolithes* isp. A na břišní misce (B), detail vrcholové části misky (F) a slabě rozvětvená sousední větší vrtba (G); vstupní otvory vrteb jsou vyznačeny šipkami, MR 85013. C, D, H – Vrtba *Clionolithes* cf. *cervicornis* (Vogel, Golubic et Brett, 1987) na hřbetní misce (C), její detail (D) a přilehlá rozsáhlejší vrtba *Clionolithes* isp. A (H), MR 85014. E – Malá vrtba *Clionolithes* isp. A, jejíž vstupní otvor je vyznačen šipkou, MR 85014.

Fig. 2 *Clionolithes* borings in articulated shells of the brachiopod *Trigonatrypa holynensis* (Havlíček, 1956) from the Třebotov Limestone from Praha-Holyně (locality “V rokli”). A, I – Large *Clionolithes* isp. A in the ventral valve (A) and its detail (I), MR 85012. B, F, G – Small *Clionolithes* isp. A in the ventral valve (B), detail of the apex (F), and weakly branched adjacent larger *Clionolithes* isp. A (G); boring openings are marked by arrows, MR 85013. C, D, H – Boring *Clionolithes* cf. *cervicornis* (Vogel, Golubic et Brett, 1987) in the dorsal valve (C), its detail (D), and associated large *Clionolithes* isp. A (H), MR 85014. E – Small *Clionolithes* isp. A with its opening marked by an arrow, MR 85014.

Systematická část

Ichnofamily Dendrinidae Bromley, Wisshak, Glaub et Botquelen, 2007

Ichnogenus *Clionolithes* Clarke, 1908

Typový ichnodruh – *Clionolithes radicans* Clarke, 1908; svrchní devon, skupina Chemung; Pensylvánie, USA

Clionolithes cf. *cervicornis* (Vogel, Golubic et Brett, 1987)
Obr. 2D; 3A, F, G

Popis: Vrtba vytváří větší, víceméně kruhovitou nebo vějířovitou strukturu s poměrně jasně ohraničeným obrysem. Profil vrtby je mírně klenutý, s patrnou jedinou úrovní zahloubení. Na povrchu misky je vrtba otevřená jediným nepravidelně ohraničeným vertikálním vstupním otvorem. Chodby vrtby se vějířovitě rozbíhají ze vstupního otvoru.

Proximální chodby jsou tvarově i velikostně podobné, asi 50 μm široké a probíhají mělce pod povrchem misek. S povrchem misek nejsou nijak propojeny. Distální části chodeb se dále větví, splývají nebo jsou propojeny krátkými spojovacími chodbičkami. Zakončení chodeb je nezúžené. Povrch chodeb se jeví jako lehce nepravidelný. U jedné z vrteb (obr. 3F) boční chodby vyběhají z osní esovitě prohnuté chodby srovnatelné šířky. Maximální velikost celé vrtby se pohybuje okolo 1500 μm .

Poznámky: Dendritická vrtba tohoto typu se liší od jiných vrteb na stěnách ramenonožců z třebotovských vápenců stejnoměrnou a větší šířkou chodeb, jejich tupým zakončením a jasně ohraničeným celkovým obrysem (obr. 3F, šipka a), kterým se liší od sousední vrtby *Clionolithes* isp. A, tvořené řídkou sítí tenkých chodeb (obr. 3F, šipka b). Tento typ vrtby byl zjištěn jen při vnějším povrchu misek ramenonožce *Trigonatrypa holynensis* (Havliček, 1956). Frekvence jeho výskytu je asi poloviční ve srovnání s vrtbami *Clionolithes* isp. A, které se spoluvyskytují na stejných miskách (obr. 2C, 3F). Poněkud odlišný vzhled má vrtba vyobrazená na obr. 3G. Tvoří ji hustá síť propletených chodeb, která je napojena na jedinou chodbu vycházející ze vstupního otvoru na vnějším povrchu misky. S určitou rezervou lze i tuto vrtbu přiřadit k *C. cf. cervicornis*.

Výskyt: Devon, dalejsko-třebotovské souvrství, třebotovské vápence; Praha-Barrandov (ulice K Barrandovu) a Praha-Holyně („V rokli“).

Clionolithes radicans Clarke, 1908

Obr. 3I

Popis: Hvězdovitou vrtbu tvoří pět radiálně se rozbíhajících a dále laterálně i vidličnatě se větvičích kanálů, které se směrem od centra vrtby zužují a dále větví. Celková délka vrtby je 4,2 mm při maximální šířce 2,8 mm. Kanálky jsou mírně zahloubené v povrchu hostitelské misky, zahloubení kanálků se zvětšuje s jejich rostoucí šířkou. Koncové kanálky se vidličnatě větví i odbočují pod vysokým úhlem od hlavních kanálů. Vrtba zabírá velkou plochu vzhledem k velikosti hostitele, sedí „obkročmo“ na levé straně misky. Distální kanály se téměř dotýkají zadního i předního okraje misky.

Poznámka: Velikostí, celkovým vzhledem a rozproštěním chodeb se vrtba nejvíce podobná ichnodruhu *Clionolithes radicans*, který je znám ze svrchního devonu Pensylvánie, USA a Německa (Clarke 1908, Solle 1938, Wisshak 2017).

Výskyt: Devon, akantopygové vápence; Koněprusy, Zadní Kobyla (jáma na vrcholu).

Clionolithes isp. A

Obr. 2A–C, E–I; 3B–E

Popis: Dendritické vrtby tvoří dlouhé keřovitě se větvičící chodbičky a kanálky, které vycházejí z jediného centrálního otvoru na povrchu misek. Vstupní otvor, většinou mírně nepravidelný, může dosahovat velikosti až 100 μm při srovnatelné hloubce. Celkový obrys vrtby je spíše nepravidelný. Vrtba je tvořena zpočátku řídkou sítí (obr. 2F, G) z několika chodbiček, s rostoucí velikostí vrtby vzniká hustá síť z tenkých chodbiček, které procházejí mělce pod povrchem

misek. S rostoucí velikostí vrtby se strop proximálních chodbiček propadá a chodbičky se mění na mělké kanálky, postupně více zahloubené do povrchu misky. Šířka hlavních chodbiček je konstantní a pohybuje se okolo 20 μm , koncové části chodbiček mají menší průměr (< 10 μm) a vybíhají až do nitkovitých chodbiček, které mohou být lehce spirálně stočené. Kanálky v blízkosti vstupního otvoru mohou být až 30 μm široké. Chodbičky mohou mít mírně klikatý průběh, mohou se keřovitě větvit, navzájem proplétat a jejich zakončení je zahrocené. Počáteční stadia vrteb mají malé rozměry (pod 1 mm; obr. 2E), koncová velikost může přesahovat i 4 mm (obr. 2I).

Poznámky: Vrtby jsou natolik odlišné od popsáných druhů ichnorodu *Clionolithes*, že jsou určeny jen do rodové úrovně. Vzhledem k přítomnosti jediného vstupního otvoru a otevřenosti proximálních částí kanálů jsou vrtby přiřazeny ichnorodu *Clionolithes*, ale způsobem větvení vrtby silně připomínají i rod *Calcideletrix* Mägdefrau, 1937. Tento rod je význačný přítomností mnoha otvorů na povrchu misky hostitele (Wisshak 2017), které však u materiálu nebyly pozorovány. Vrtby se podobají zejména ichnodruhu *Calcideletrix anomala* (Mägdefrau 1937), jeví však menší symetrii nežli druhy popsané z křídových belemnitů.

Výskyt: Devon, dalejsko-třebotovské souvrství, třebotovské vápence; Praha-Barrandov (ulice K Barrandovu) a Praha-Holyně („V rokli“).

Clionolithes isp. B

Obr. 3H

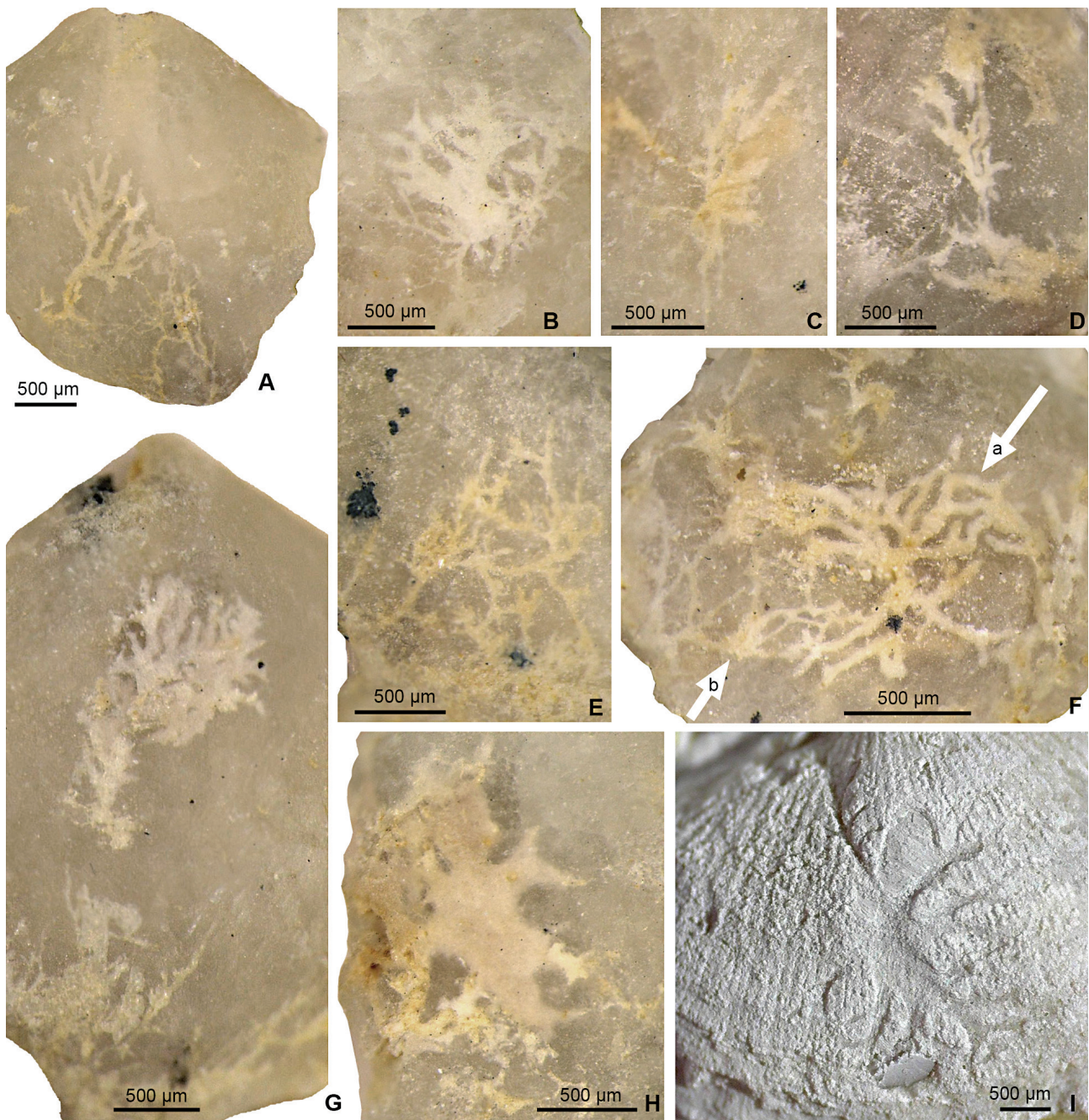
Popis: Vrtba má dobře patrný řídký laločnatý centrální disk s eliptickým obrysem o rozměrech asi 1 mm, který je otevřen na povrchu misky. Z této prohlubně hvězdovitě vybíhají krátké, 50–80 μm široké, rychle se zužující chodby a kanálky, které pokračují do tenkých až nitkovitých chodbiček. Boční chodbičky jsou krátké, zahrocené, odbočující pod vysokým úhlem z hlavního kanálku.

Poznámka: Vrtba přítomností centrálního disku a krátkými, zahrocenými a rychle se zužujícími kanálky a chodbami připomíná vrtby řazené k rodu *Clionolithes* Clarke, 1908. Z nich je popsán vrtbě tvarem, způsobem větvení a celkovou velikostí nejpodobnější *C. pannosus* (Solle 1938), zejména jeho holotypu ze svrchního emsu Německa (Wisshak 2017).

Výskyt: Devon, dalejsko-třebotovské souvrství, třebotovské vápence; Praha-Barrandov (ulice K Barrandovu) a Praha-Holyně („V rokli“).

Diskuse

Tři typy dendritických vrteb byly zjištěny na miskách ramenonožců, kteří jsou běžnou faunistickou skupinou třebotovských vápenců. Vrtby jsou patrné při vnějším povrchu hladkých a relativně silnostěnných misek druhu *Trigonatrypa holynensis*, vzácněji na hladkých silnostěnných miskách dalších větších ramenonožců (*Xenomartinia monoseptoides*, *Clorinda* sp.) a vzácněji i na menších druzích (*Holynatrypa crucifera*, *Plectodontella reducta*). Vrtby jsou na miskách velmi časté. Byly zjištěny na více



Obr. 3. A–H: Vrtby *Clionolithes* na miskách ramenonožců třebotovských vápenců (vzorek Barr/A = –210) z Prahy-Barrandova (ulice K Barrandovu). A – Stromečkovitá vrtba *Clionolithes cf. cervicornis* (Vogel, Golubic et Brett, 1987) ve stěně misky, PCZCU 2541. B – Složitější vrtba, pravděpodobně kontakt dvou ichnotaxonů [*Clionolithes cf. cervicornis* (Vogel, Golubic et Brett, 1987) a *Clionolithes* isp. A] ve stěně misky, PCZCU 2543. C – Vrtba *Clionolithes* isp. A s radiálně se rozbíhajícími tunely ve stěně misky, PCZCU 2542. D – Malá vrtba *Clionolithes* isp. A ve stěně misky, PCZCU 2544. E – Složitější větvená vrtba *Clionolithes* isp. A ve stěně misky, PCZCU 2545. F – Kruhovitá vrtba *Clionolithes cf. cervicornis* (Vogel, Golubic et Brett, 1987) ve stěně misky (šipka a) sousedící s vrtbou *Clionolithes* isp. A (šipka b), PCZCU 2546. G – Hustá vrtba *Clionolithes cf. cervicornis* (Vogel, Golubic et Brett, 1987) ve stěně misky, PCZCU 2547. H – Vrtba *Clionolithes* isp. B ve stěně misky, PCZCU 2548. I – Vrtba *Clionolithes radicans* Clarke, 1908 na povrchu misky neurčeného ramenonožce z akantopygových vápenců z opuštěné lomové jámy na vrcholu Zadní Kobyly u Koněprus, PCZCU 2549.

Fig 3. A–H: *Clionolithes* borings in brachiopod shells from the Třebotov Limestone (sample Barr/A = –210) from Praha-Barrandov (street “K Barrandovu”). A – Dendritic *Clionolithes cf. cervicornis* (Vogel, Golubic et Brett, 1987) inside a shell wall, PCZCU 2541. B – Complex boring, likely contact of two ichnotaxa [*Clionolithes cf. cervicornis* (Vogel, Golubic et Brett, 1987) and *Clionolithes* isp. A] inside the shell wall, PCZCU 2543. C – *Clionolithes* isp. A with radial tunnels inside the shell wall, PCZCU 2542. D – Small *Clionolithes* isp. A inside the shell wall, PCZCU 2544. E – Complex *Clionolithes* isp. A inside the shell wall, PCZCU 2545. F – Subcircular *Clionolithes cf. cervicornis* (Vogel, Golubic et Brett, 1987) inside the shell wall (arrow a) associated with *Clionolithes* isp. A (arrow b), PCZCU 2546. G – Dense plexus of *Clionolithes cf. cervicornis* (Vogel, Golubic et Brett, 1987) inside the shell wall, PCZCU 2547. H – *Clionolithes* isp. B inside a shell wall, PCZCU 2548. I – *Clionolithes radicans* Clarke, 1908 on surface of undetermined brachiopod shell from the Acanthopyge Limestone from the abandoned open cast on Zadní Kobyly Hill near Koněprusy, PCZCU 2549.

než polovině větších misek získaných z výplavu, a to na obou lokalitách třebotovských vápenců. Běžně bývá na misce přítomno i několik vrteb, a to i různého typu (obr. 2C, 3F). Dokládá to značnou úroveň bioeroze způsobované mikrobionty využívajícími misky jako substrát. Lze předpokládat, že část misek silně napadených vrtavým organismem byla zeslabena a rozpadala se ještě před fosilizací.

Lze předpokládat hostitelskou specificitu původce vrteb. Na miskách některých menších druhů ramenonožců běžných ve výplavech (např. *Peridalejina periens*, *Prokopia turgidula*) nebyly vrtyby zjištěny. To může souviset nejen s odlišnou strukturou stěny misek (Havlíček 1977), ale také s jejich menší velikostí. Tenké misky a malé rozměry misek některých druhů zřejmě nepředstavovaly dostatečně atraktivní podklad k přichycení a následnému rozrůstání vrtavého organismu. Zda organismus napadal misky živých ramenonožců, nebo využíval až misky uhynulých jedinců, není jednoznačně zjištěné. Vrtyby neperforují stěny misek a u žádné misky nebyla na vnitřním povrchu zjištěna růstová nepravidlost, která by dokládala biomineralizační reakci pláště na případné provrtání stěny misek. Vrtyby bývají současně přítomny na povrchu obou misek u artikulovaných jedinců. Rovněž nebyly vrtyby zjištěny na vnitřním povrchu misek disartikulovaných jedinců. To by napovídalo vrtavé činnosti, alespoň počáteční, na ještě živých ramenonožcích.

Přítomnost odlišných dendritických vrteb v mělkovodní útesové facii akantopygových vápenců (*Clionolithes radicans*) a v podstatně hlubších vodách peririfové facie dalejsko-třebotovského souvrství (*Clionolithes* cf. *cervicornis*, *Clionolithes* isp. A, *Clionolithes* isp. B) dokládá určitou míru závislosti původců těchto vrteb na fyzikálně-chemických parametrech prostředí. V případě vrtyby *Clionolithes radicans* z akantopygových vápenců se jednalo o mělkovodní prostředí, s relativně malou hloubkou v rámci fotické zóny. V případě třebotovských vápenců se jednalo o prostředí hlubší, pravděpodobně již pod fotickou zónou, a lze předpokládat i slabou hypoxii. Původci vrteb také prokazují vysokou substrátovou selektivitu. Zatímco na kalcitových miskách ramenonožců jsou vrtyby časté, na mnohem čtenějších destičkách ostnokožců, zejména lilijic, podobné vrtyby chybí.

Závěr

V třebotovských vápencích dalejsko-třebotovského souvrství a v akantopygových vápencích chotečského souvrství bylo zjištěno několik typů dendritických vrteb na miskách ramenonožců, které lze přiřadit k ichnorodu *Clionolithes*. I když vrtyby nejsou příliš příznivě zachovány, hojný výskyt svědčí o jejich významném podílu na biologické destrukci kalcitových schránek v karbonátovém písku hlubšího mořského dna v době před chotečským eventem.

Poděkování. Článek je výstupem z projektu podporovaného GAČR GA18-05935S: Z minulosti do přítomnosti: schránky fosilních

versus recentních mořských organismů jako podklad pro kolonizaci a bioerozi (MM) a z projektu ZČU SGS-2022-11: Fauna tzv. „bílých vrteb“ spodního a středního devonu Barrandienu (MM, NŠ). Autoři děkují oběma recenzentům, R. Mikulášovi (AV ČR Praha) a T. Kočimu (ČGS Praha) za podnětné připomínky k rukopisu.

Literatura

- BERKYOVÁ, S. (2009): Lower–Middle Devonian (upper Emsian–Eifelian, *serotinus-kockelianus* zones) conodont faunas from the Prague Basin, the Czech Republic. – Bull. Geosci. 84, 4, 667–686.
- CLARKE, J. M. (1908): The beginning of dependent life. – N. Y. St. Mus. Bull. 121, 146–169.
- CLARKE, J. M. (1921): Organic dependence and disease, their origin and significance. – N. Y. St. Mus. Bull. 221–222, 1–113.
- HAVLÍČEK, V. (1977): Brachiopods of the order Orthida in Czechoslovakia. – Rozpr. Ústř. Úst. geol. 44, 1–327.
- HAVLÍČEK, V. – KUKAL, Z. (1990): Sedimentology, benthic communities, and brachiopods in the Suchomasty (Dalejan) and Acanthopyge (Eifelian) limestones of the Koněprusy area (Czechoslovakia). – Sbor. geol. Věd, Paleont. 31, 105–205.
- CHLUPÁČ, I. (1983): Trilobite assemblages in the Devonian of the Barrandian area and their relations to palaeoenvironments. – Geol. Palaeont. 17, 45–73.
- LUKEŠ, P. (1989): Tentakulitids from the Lower/Middle Devonian section in Praha-Barrandov. – Věst. Ústř. Úst. geol. 64, 193–204.
- MÄGDEFRAU, K. (1937): Lebensspuren fossiler „Bohr“-Organismen. – Beitr. naturkund. Forsch. Südwestdeutsch. 2, 54–67.
- MERGL, M. (2014): The first occurrence of the Devonian rugose coral *Calceola sandalina* (Linné, 1771) in the Barrandian area, Czech Republic. – Folia Mus. Rer. nat. Bohem. occident., Geol. Paleob. 48, 1–2, 11–19.
- MERGL, M. (2015): Fenestrate bryozoans in the Acanthopyge Limestone (Eifelian) in the Barrandian area (Czech Republic). – Folia Mus. Rer. nat. Bohem. occident., Geol. Paleob. 49, 1–2, 9–19.
- MERGL, M. (2020): Dendritic microborings in brachiopod shells from the Silurian of the Barrandian area, Czech Republic. – Bull. Geosci. 95, 3, 319–332.
- PROKOP, R. J. (1997): The genus *Pygmaeocrinus* (Crinoidea, Inadunata) in the Devonian of the Barrandian area (Czech Republic). – Acta Mus. Nat. Pragae, Sér. B 53, 1–2, 1–10.
- PROKOP, R. J. – NOHEJLOVÁ, M. (2015): *Baficrinus* gen. nov. (Crinoidea, Inadunata) from the Bohemian early Devonian (the Czech Republic). – Acta Mus. Nat. Pragae, Sér. B 21, 1–2, 25–30.
- PROKOP, R. J. – PETR, V. (1991): New microcrioids from the Třebotov Limestone of the Bohemian Lower Devonian (Dalejan = Upper Emsian). – Čas. Min. Geol. 36, 2–3, 131–136.
- SOLLE, G. (1938): Die ersten Bohr-Spongien im europäischen Devon und einige andere Spuren. – Senck. Leth. 20, 154–178.
- ŠLECHTA, O. (1996): Ostracode faunas from the Lower/Middle Devonian section in Praha-Barrandov. – Věst. Čes. geol. Úst. 71, 2, 135–144.

- VOGEL, K. – BRETT, C. E. (2009): Record of microendoliths in different facies of the Upper Ordovician in the Cincinnati Arch region USA: The early history of light-related microendolithic zonation. – *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 281, 1–24. DOI 10.1016/j.palaeo.2009.06.032.
- VOGEL, K. – GOLUBIC, S. – BRETT, C. E. (1987): Endolith association and their relation to facies distribution in the Middle Devonian of New York State, USA. – *Lethaia* 20, 263–290.
- WISSHAK, M. (2017): Taming an ichnotaxonomical Pandora's box: revision of dendritic and rosetted microborings (ichnofamily: Dendrinidae). – *Eur. J. Taxon.* 390, 1–99. DOI 10.5852/ejt.2017.390.
- WISSHAK, M. – TITSCHACK, J. – KAHL, W. – GIROD, P. (2017): Classical and new bioerosion trace fossils in Cretaceous belemnite guards characterised via micro-CT. – *Foss. Rec.* 20, 173–199. DOI 10.5194/fr-20-173-2017.
- ZUSKOVÁ, J. (1991): Conodont faunas from the Lower/Middle Devonian section in Praha-Barrandov. – *Věst. Ústř. Úst. geol.* 66, 107–113.