

## OXFORDŠTÍ PLIOSAURI SEVERNÍ TETHYDY V KONTEXTU FYLOGENEZE KLADU THALASSOPHONEA

OXFORDIAN PLIOSAURIDS OF THE NORTHERN TETHYS WITHIN THE CONTEXT  
OF THE THALASSOPHONEAN PHYLOGENY

DANIEL MADZIA<sup>1\*</sup>, JAKUB BŘEZINA<sup>2,3</sup> A GABRIELA CALÁBKOVÁ<sup>2,3</sup>

### Abstract

Madzia, D. - Březina, J. - Calábková, G. (2018): Oxfordští pliosaři severní Tethydy v kontextu fylogeneze kladu Thalassophonea. – Acta Mus. Moraviae, Sci. Geol., 103, 2, 87-97.

*Oxfordian pliosaurids of the northern Tethys within the context of the thalassophonean phylogeny*

Apparent differences between the faunal compositions of Callovian (late Middle Jurassic) and Kimmeridgian-Tithonian (middle to late Late Jurassic) marine diapsids of Europe suggest that a faunal turnover occurred during the Oxfordian (early Late Jurassic). The differences in the structures of marine diapsids are usually discussed within the context of the sub-Boreal realm. However, the knowledge of fossil faunas from the Oxfordian of adjacent areas that at least shortly communicated with the northern European marine ecosystems, such as the northern Tethyan realm, is crucial for inferences of diapsid migration patterns and faunal replacements in general. Here we provide an initial insight into the marine diapsids of northern Tethyan areas. Specifically, we describe two incomplete specimens of pliosaurid tooth crowns from the middle or upper Oxfordian of Stránská skála, Czech Republic, comment on their biostratigraphic and paleoenvironmental settings, and compare them to the crowns of other Middle and Late Jurassic pliosaurid taxa. The morphology of the specimens, including the subcircular cross-sectional shapes, and the appearance and distribution of the apicobasal ridges resemble the tooth crowns of the Callovian thalassophonean *Liopleurodon ferox*. Nevertheless, due to the fragmentary nature of the finds, unambiguous attribution to the macropredatory taxon is impossible. Still, the material supplements our knowledge of the paleobiogeographic distribution of the early Late Jurassic thalassophonean pliosaurids.

**Key words:** Teeth, Plesiosauria, Pliosauridae, Thalassophonea, Oxfordian, Upper Jurassic, Stránská skála, Czech Republic.

<sup>1</sup> Institute of Paleobiology, Polish Academy of Sciences, Twarda 51/55, PL-00-818 Warsaw, Poland.

<sup>2</sup> Department of Geological Sciences, Faculty of Sciences, Masaryk University, Veveří 158/70, 611 80, Brno, Czech Republic.

<sup>3</sup> Department of Geology and Paleontology, Moravian Museum, Zelný trh 6, 659 37 Brno, Czech Republic.

\* Corresponding author.

### ÚVOD

Pliosauři (Pliosauridae) byli početným a anatomicky velmi rozmanitým kladem plesiosaurů (Plesiosauria), diapsidních plazů druhotně přizpůsobených k životu pod vodní hladinou. Byť evoluční kořeny skupiny Pliosauridae sahají k hranici triasu a jury (např. KETCHUM & BENSON, 2010; BENSON & DRUCKENMILLER, 2014), nejcharakterističtější zástupci pliosaurů, tedy mohutné krátkokrké formy s velkou lebkou zaujímající nejvyšší patra potravního řetězce, se objevili až během střední jury (viz např. BENSON *et al.*, 2013; BENSON & DRUCKENMILLER, 2014; ZVERKOV *et al.*, 2018; MADZIA *et al.*, 2018).

Původ a evoluce Thalassophonea, tedy evoluční větve „klasických“, převážně mohutných a krátkokrklých pliosaurů, zahrnující druh *Pliosaurus brachydeirus* OWEN, 1841 a všechny organizmy blíže příbuzné *P. brachydeirus*, než druhu *Mormonectes candrewi* KETCHUM & BENSON, 2011a, je však stále předmětem diskuze. Nedostatek znalostí ohledně původu Thalassophonea z části vyplývá z nekompletní povahy fosilního materiálu; především pak záznamu pliosaurů oxfordského stáří.

V rámci evropských nalezišť jsou zástupci Thalassophonea nejlépe známi z klasických souvrství Oxford Clay a Kimmeridge Clay ve Velké Británii. Souvrství Oxford Clay zahrnuje marinní jílovce střední až nejspodnější svrchní jury (místy až k nejspodnější části spodnooxfordské amonitové zóny *Cardioceras cordatum*; pro přehled viz např. FOFFA *et al.*, 2018; Fig. 2). Nejbohatší fauna tohoto souvrství ovšem pochází z organikou bohatých kalovců členu Peterborough, jež je callovského stáří (např. HUDSON a MARTILL, 1994). Marinní jílovce souvrství Kimmeridge Clay odpovídají kimmeridžskému a tithonskému stáří (počínaje amonitovou zónou *Pictonia baylei*; FOFFA *et al.*, 2018). Střední a svrchní oxford jsou zastoupeny siliciklastikou a karbonáty Corallian Group (viz např. WRIGHT, 2014). Ty jsou však typické značně fragmentárním fosilním záznamem a zahrnují především izolované elementy, jež většinou umožňují pouze přibližné taxonomické zařazení (např. YOUNG, 2014; FOFFA *et al.*, 2015; FOFFA *et al.*, 2018). Z hlediska mořských diapsidů představuje Corallian Group přechod mezi dvěma odlišnými faunami: (a) callovskou (pozdní fáze střední jury) a (b) kimmeridžsko-tithonskou (střední až pozdní fáze pozdní jury). V případě pliosaurů se kimmeridžsko-tithonská fauna liší především absencí menších forem (přítomných v callovské fauně), jejichž zmizení je spojováno s klimatickými fluktuacemi během oxfordu (FOFFA *et al.* 2018). Dominují značně velké druhy řazené k taxonu *Pliosaurus* (KNUTSEN, 2012; KNUTSEN *et al.*, 2012; BENSON *et al.*, 2013).

Přestože jsou tyto rozdíly ve složení faun v současnosti diskutovány zejména v kontextu jurské sub-boreální oblasti (viz např. FOFFA *et al.*, 2018), neméně důležité jsou rekonstrukce složení faun z oblastí přilehlých, které s tou sub-boreální alespoň krátce komunikovaly. K takovým patří také oblast severní Tethydy, která byla během callovské-oxfordské regionální transgrese pravděpodobně propojena s oblastí sub-boreální a která je zachycena na několika tradičních lokalitách v Brně a okolí.

Cílem této práce je popis dvou fragmentů zubních korunek pliosaurů ze středního nebo svrchního oxfordu Stránské skály a jejich srovnání se zuby ostatních zástupců Pliosauridae. Výsledky jsou následně diskutovány v kontextu příbuzenských vztahů v rámci kladu Thalassophonea a v kontextu evoluce jejich zubů. Práce tak představuje první pohled na mořské diapsidy oblasti severní Tethydy.

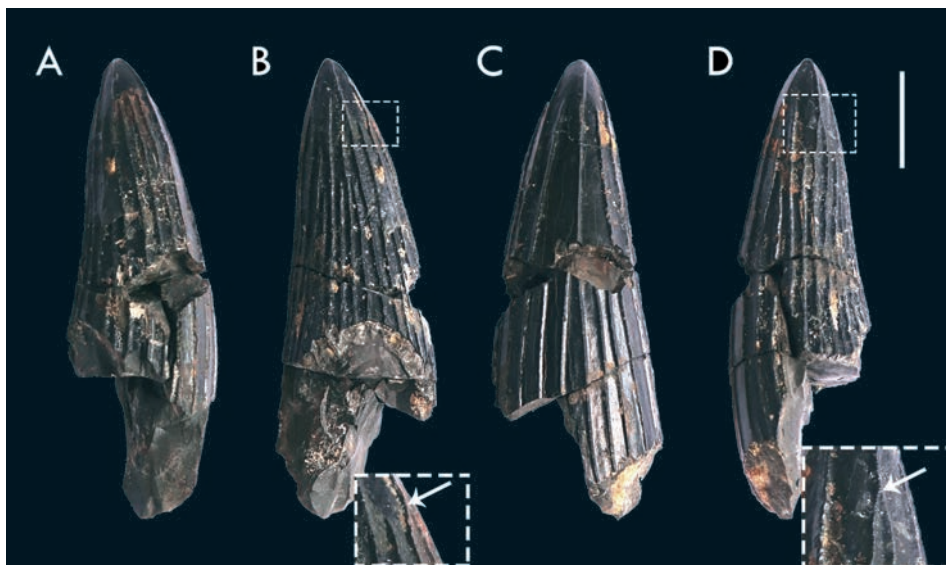
## MATERIÁL A METODIKA

### Materiál a jeho historický původ

Předmětem této práce jsou dva fragmenty zubních korunek uložené v paleontologických sbírkách Ústavu geologických věd Přírodovědecké fakulty Masarykovy univerzity v Brně, Česká republika (dále ÚGV): ÚGV PAL347, apikální 2/3(?) zubní korunky (Obr. 1), a ÚGV PAL348, bazální fragment zubní korunky (Obr. 2).

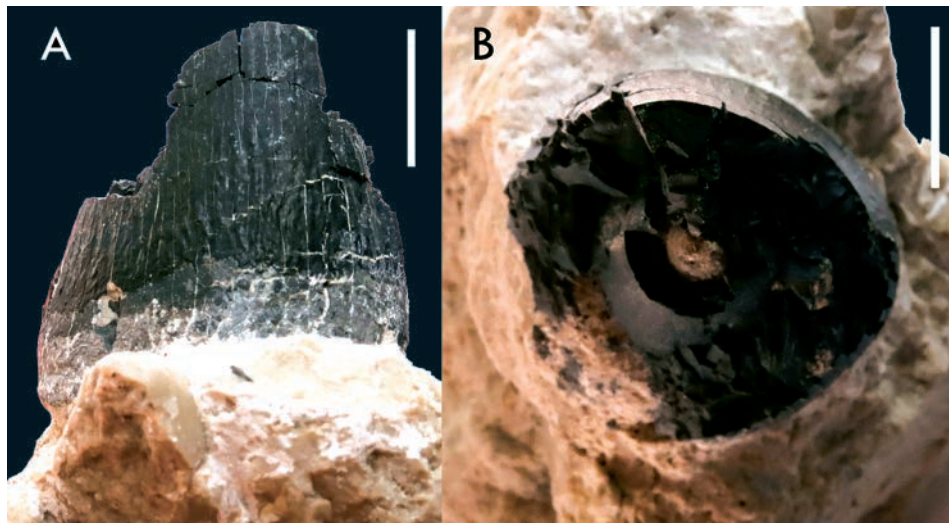
Vzhledem k tomu, že původní evidenční dokumentace je neznámá, víme pouze na základě informací z etiket, že vzorky pocházejí z lokality Stránská skála (Obr. 3). Další okolností nálezů obou fragmentů jsou neznámé. Etiketa vzorku ÚGV PAL347 byla opatřena informací o původu ze sbírky Aloise Stehlíka s uvedeným rokem 1934. Není známo, zda se jedná o rok objevu nebo rok zařazení do sbírek Masarykovy univerzity. S ohledem na datum nálezů a charakter zachování zubu (poměrně křehký zub vypreparovaný/vyvětráný z velmi pevného jurského vápence) mohl být nález učiněn během výzkumu A. Stehlíka zaměřeného na pleistocénní obratlovce Stránské skály, kdy bylo z kvartérních svahovin vybito množství jurských vápenců, které nesly stopy pokročilého stadia zvětrání spíše než suť

v lomu (Obr. 4). Původní evidenční číslo vzorku ÚGV PAL347 bylo E 4735 (8/66). Vzorek ÚGV PAL348 zaevidován buďto nebyl nebo se jeho evidenční číslo nedochovalo. Rozpoznán byl až po stěhování paleontologických sbírek ÚGV v roce 2009. Zda se i v tomto případě jednalo o přírůstek ze sbírky A. Stehlíka není známo.



Obr. 1. ÚGV PAL347: A - Meziální; B - Linguální; C - Labiální; D - Distální pohled. Zaznačená pole znázorňují pozice větvičích se hřbetů (označené šipkou). Měřítko: 10 mm.

Fig. 1. ÚGV PAL347: A - Mesial; B - Lingual; C - Labial; D - Distal view. Highlighted fields show the positions of branching ridges (indicated with arrows). Scale bar: 10 mm.



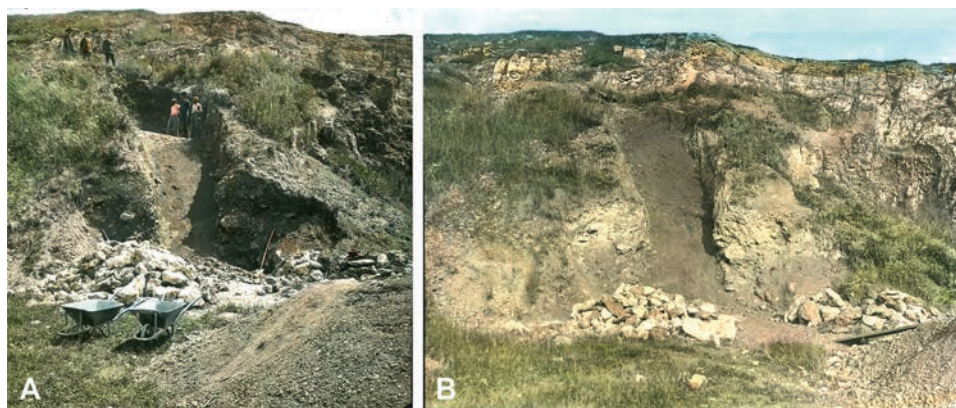
Obr. 2. ÚGV PAL348: A - Labiální; B - Apikální pohled. Měřítko: 10 mm.

Fig. 2. ÚGV PAL348: A - Labial; B - Apical view. Scale bars: 10 mm.



Obr. 3. Lokalizace Stránské skály v rámci České republiky (podle Suka *et al.* 1984): 1 - Šelfová laguna; 2 - Karbonátová platforma; 3 - Pánevní vývoj.

Fig. 3. Location of Stránská skála in the Czech Republic (after Suk *et al.* 1984): 1 - Shelf lagoon; 2 - Carbonate platform; 3 - Basinal facies.



Obr. 4. Historické kolorované fotografie z výzkumu K. Absolona a A. Stehlika na Stránské skále (30. léta 20. století). Přestože byl výzkum zaměřen na pleistocenní naleziště, z fotografií (A a B) je zřejmé, že z výkopu bylo vybíráno také velké množství jurských vápenců. Je proto možné, že studované vzorky byly objeveny během tohoto výzkumu (fotoarchiv Geologicko-paleontologického oddělení MZM).

Fig. 4. Historical colored photographs from the fieldworks conducted by K. Absolon and A. Stehlik at Stránská skála (1930s). Though focused on Pleistocene deposits, the photographs (A and B) show that large amounts of Jurassic limestones were explored as well. As such, it is possible that the studied specimens were discovered during that fieldwork (photo archive of the Department of Geology and Paleontology, Moravian Museum).

## Evoluční kontext studovaného materiálu

Studované vzorky jsou diskutovány v kontextu příbuzenských vztahů pliosaurů z kladu Thalassophonea (v rámci aktuální fylogenetické hypotézy publikované MADZIOU *et al.* [2018], jež byla odvozena z analýzy příbuzenských vztahů dosud nejkompaktnějšího datového souboru zahrnujícího validní pliosauří taxony, a to prostřednictvím metody maximální parsimonie) a evoluce jejich zubů (především v rámci výsledků publikovaných ZVERKOVEM *et al.* [2018], jež zahrnují mj. analýzu změn zubní disparity pliosaurů v průběhu evoluce tohoto kladu).

## Fotografie

Snímky obou vzorků byly pořízeny digitálním fotoaparátem značky Canon PowerShot G7X Mark II.

## PŘIJATÁ TERMINOLOGIE

### Terminologie související s orientací zubů a pozicemi přítomných znaků

Orientace jednotlivých struktur a jejich pozice jsou zde popsány při použití českých ekvivalentů anglických termínů preferovaných SMITHEM a DODSONEM (2003): **apikální**, ve směru špičky (apexu) zubní korunky či špičky kořene zubu; **bazální**, ve směru zubního krčku (*cervix dentis*); **distální**, v opačném směru než je anteriorní okraj čelisti; **labiální**, ve směru od jazyka vně (ke „tváři“); **linguální**, ve směru k jazyku; **meziální**, ve směru anteriorního okraje čelisti.

### Terminologie související s morfologickými znaky

Morfologické znaky tvořené zubní sklovinou a přítomné na studovaných vzorcích jsou zde popsány při použití českých ekvivalentů anglických termínů preferovaných ZVERKOVEM *et al.* (2018): **apikobazální hřbety** (angl. apicobasal ridges), longitudinální sklovinou tvořené hřbety s variabilním apikobazálním rozsahem a nahuštěním kolem obvodu zubní korunky; **hřbítky** (angl. ridgelets), subtílní struktury, jež jsou běžně situovány mezi sousedními apikobazálními hřbety či v regionech, kde jsou zubní korunky bez hřbetů; hřbítky mohou být velmi jemné až velmi drsné (viz MADZIA, 2016: Fig. 7); **kariny** (angl. carinae), longitudinální hřbety, jež jsou občas vyvinuty na meziální a labiodistální straně zubní korunky; u pliosaurů jsou tyto struktury přítomné u taxonů, jejichž zuby jsou v příčném průřezu trihedrální (ZVERKOV *et al.*, 2018); od apikobazálních hřbetů se liší především výraznější (mohutnější) stavbou a přítomností v oblasti, kde má zubní korunka tendenci k zúžení (kariny tudíž mají řeznou funkci).

## GEOLOGIE

Na základě profilu z vrtné Slatina 1 na nedalekých Švédských šancích (viz ELIÁŠ, 1981: str. 86, obr. 4) lze předpokládat, že báze jury na Stránské skále začíná středně až jemně zrnitou drobou, jež pravděpodobně překrývá podložní hádsko-říčské vápence nebo granodiority brněnského masivu. Následují desítky metrů mocné dolomitické vápence, které postupně přecházejí ve vápencový litologický sled odkrytý na Stránské skále (ELIÁŠ, 1981: str. 86, obr. 4). Mocnost profilu se pohybuje kolem 60 metrů. Sedimenty na Stránské skále jsou reprezentovány biomikrosporitovými vápenci s rohovci místy dolomitizovanými, biodetritickými krinoidovými vápenci a oolitovými vápenci (TOMANOVÁ PETROVÁ *et al.* 2013) a pravděpodobně odpovídají hrušovanským, případně i novosedelským vápencům a dolomitům (ELIÁŠ, 1981: str. 78).

Jurská sekvence na Stránské skále byla rozčleněna již podle KOUTKA (1926: str. 173–179), OPPENHEIMERA (1926: str. 175–176), DVOŘÁKA a MALKOVSKÉHO (1963: str. 99) a ELIÁŠE (1969: str. 217–218; 1981: str. 94–95) do tří litologických celků:

1) „Spodní rohovcové vápence“, které podle nejnovějších poznatků TOMANOVÉ PETROVÉ *et al.* (2013) tvoří dva litologické celky. A) Světle šedé až hnědošedé vápence, zčásti do-

lomitizované, masivní, hrubě lavicovité, místy i deskovité. Podle výbrusu z báze profilu lze horninu označit jako mikrosparitový vápenec více či méně dolomitizovaný s kalcitovými rhaxy i úlomky koster houbovců, foraminiferami, elementy liljiic a akcesoricky se sklerity sumýšů a peloidy. B) Světle šedé vápence s rohovci, převážně hrubě lavicovité. Na základě výbrusů je lze popsat jako biomikrity a biomikrosparity, případně jako intrabiomikrity až intrabiomikrosparity. Obsahují hojné rhaxy, úlomky koster houbovců, foraminifery, larvy plžů, kosterní elementy ostnokožců, mechovky, brachiopody, serpulidy a ostrakody. Mikrobiální nárůsty indikují drobné plochy hardgroundů. Místy jsou přítomny i tenké zóny dolomitizace.

2) Střední lavici tvoří 4–5 metrů mocný vápenec krinoidový (UHLIG, 1881; KOUTEK, 1926, ELIÁŠ, 1981: str. 95, tab. 9). Makroskopicky jde o světle šedé, šikmo zvrstvené dobře vytríděné biotritické krinoidové vápence s bioklasty tvořenými až z 99 % úlomky cirrů liljiic a akcesoricky mechovkami, ostny ježovek, oolity a intraklasty (TOMANOVÁ PETROVÁ *et al.*, 2013). Ve výbrusu lze horninu charakterizovat jako hrubozrnný biosparitový grainstone. V nadloží krinoidových vápenců v nedalekém zářezu dálničního přivaděče ve Slatině popisují TOMANOVÁ PETROVÁ *et al.* (2013) také oolitické vápence.

3) „Svrchní rohovcové vápence“ podle nejnovějších výzkumů TOMANOVÉ PETROVÉ *et al.* (2013) tvoří světle hnědavě šedé biotritické krinoidové vápence s rohovci. Horninu z báze lze označit jako biointramikrit s bioklasty (kosterní elementy krinoidů, foraminifery, jehlice hub, mechovky a úlomky korálů) a horninu výše jako intrabiomikrosparit s 20 mod. % intraklastů a 15 mod. % bioklastů. Rohovce jsou soustředěny do horizontů a tvoří čočky až hlízkaté polohy obvykle do 5 cm mocné nebo se vyskytují ve formě drobných hlíz rozptýlených ve vápenci.

Ve vápencích s rohovci lze sledovat biofaciální laterální změny od korálových vápenců s korálovými trsy v růstové pozici přes slabě fosiliferní vápence se spongiovou biostromou po vápence s výskyty amonitů a belemnitů. Směrem do nadloží přibývají kosterní elementy krinoidů. Horní vrstevní sled proto již tvoří krinoidové vápence. (TOMANOVÁ PETROVÁ *et al.*, 2013). Na rozdíl od blízkých Švédských šancí (OPPENHEIMER, 1907; MADZIA, 2014) nebyly z jury Stránské skály vedle hojných bezobratlých (členovci, hlavonožci, plži, mlži, ramenonožci, serpulidi, ježovky, krinoidi, houbovci a koráli [OPPENHEIMER, 1932; ELIÁŠOVÁ, 1994; HYŽNÝ *et al.*, 2015]) dosud popsány žádné nálezy obratlovců.

### Biostratigrafie

OPPENHEIMEROVO (1926: str. 175–176) zařazení Stránské skály k amonitovým biozónám *Peltoceras transversarium* a *Epipeltoceras bimammatum* bylo zrevidováno VAŠÍČKEM (1973), který spodní část sledu Stránské skály zařadil do amonitové biozóny *Perisphinctes plicatilis* jako nejvyšší střední oxford a horní polohy do amonitové biozóny *Peltoceras transversarium* (= *Gregoryceras transversarium*) a k nejspodnější části zóny *Epipeltoceras bimammatum* (svrchní oxford). Kupříkladu KUBOŠ (1982: str. 18, 23) však upozorňuje, že po stránce petrograficko-litologické je Stránská skála sice poměrně moderně zpracována, fosilní faunu je však třeba revidovat, jelikož determinace některých taxonů (např. Oppenheimerových) jsou dnes již téměř 100 let staré.

### Paleoprostředí

Vývoj vápenců ze Stránské skály v Brně odpovídá sedimentům karbonátové platformy tethydního šelfu (ELIÁŠ, 1981: str. 130; ELIÁŠ a ELIÁŠOVÁ, 1984: str. 145). Zatímco lokalita Švédské šance představuje sedimenty vnitřní části karbonátové platformy, Stránská skála představuje sice součást karbonátové platformy, ale ukazuje na mělkovodnější prostředí, které pravděpodobně reprezentuje přechod mezi karbonátovou platformou a šelfovou lagunou na severu (ELIÁŠ, 1981: str. 97; ELIÁŠ a ELIÁŠOVÁ, 1984; HYŽNÝ *et al.* 2015 str. 644). Korály v okolí Brna pravděpodobně tvoří patch reef (ELIÁŠ 1981, TOMANOVÁ PETROVÁ *et al.* 2013). Nové mikroskopické studium TOMANOVÉ PETROVÉ *et al.* (2013) ukazuje, že spodní

i svrchní člen vápenců pravděpodobně představují dva cykly s trendem prohlubování, oddělené tělesem předbřežních valů (krinoidové vápence) a pláží až dun (oolitické vápence). Výskyt klastů křemene a živce (ELIÁŠ, 1981: str. 128), spolu s nálezem zubu teropodního dinosaura na nedalekých Švédských šancích (MADZIA, 2014), sugeruje přítomnost blízkých ostrovů v rámci karbonátové platformy.

## POPIS VZORKŮ A JEJICH SROVNÁNÍ SE ZUBY OSTATNÍCH PLIOSAURŮ

### ÚGV PAL347

Vzorek ÚGV PAL347 představuje přibližně apikální 2/3(?) zubní korunky sestávající z pěti slepených částí (Obr. 1). Apikobazální délka korunky je v její nejdelší zachovalé části ~ 50 mm. Tvar naznačuje, že korunka pochází z pravé horní nebo levé spodní čelisti. Její mírné zakřivení linguodistálním směrem následně napovídá, že se jedná o zub z přední až střední části zubní řady. V příčném průřezu má korunka subcirkulární obrys.

Labiální strana korunky je v bazálním směru zachovalá kompletněji. Přibližně uprostřed vzorku, v meziolabiální části, se nachází rozsáhlý úbytek, jež může zhodnocení distribuce některých znaků znesnadnit.

Apikobazální hřbety jsou dobře vyvinuty kolem celého obvodu zubní korunky. V příčném průřezu mají přibližně trojúhelníkovitý tvar. V nejbazálnější kompletně zachovalé části korunky lze v obvodu napočítat 29 apikobazálních hřbetů. V apikálním směru pak většina z nich dosahuje téměř ke špičce. Na korunce jsou viditelné dva větvíci se hřbety. Jeden se nachází na meziinguální a druhý na distální straně. Oba větvíci se hřbety jsou přítomné ~ 7 mm pod špičkou korunky.

Sklovina mezi sousedními hřbety je místy velmi mírně zdrsňená. Hřbítky však patrně nejsou. Na korunce nejsou přítomné žádné kariny.

### ÚGV PAL348

Vzorek ÚGV PAL348 představuje bazální fragment zubní korunky (Obr. 2). Tvar zachovalé části neumožňuje jednoznačně určit, zda zub pochází z levé či pravé strany čelisti. Zdá se však pravděpodobnější, že se jedná o zub z levé horní nebo pravé spodní čelisti. Rozměr korunky pak napovídá, že se nejedná o zub ze zadní části zubní řady. V příčném průřezu má korunka přibližně subcirkulární obrys. Její meziolabiální strana se však zdá být velmi mírně zploštělá. Nelze proto vyloučit, že příčný řez byl ve skutečnosti subtriuhelní.

Meziolabiální strana je v apikálním směru mírně kompletnější. Meziolabiální délka korunky v její nejbazálnější zachovalé části je ~ 24 mm. Labiolinguální délka v téže části je pak ~ 23 mm.

Na zachovalé části jsou apikobazální hřbety dobře vyvinuté pouze na linguodistální straně korunky. Báze labiální části zahrnuje pouze velmi drsné hřbítky. Apikobazální hřbety viditelné nejsou. Na korunce nejsou přítomné žádné kariny.

### Srovnání studovaných zubů se zuby ostatních pliosaurů

Srovnání studovaných vzorků komplikuje jejich nekompletní povaha (to platí především pro ÚGV PAL348), nicméně některé základní aspekty morfologie korunek jsou dobře patrné.

Obecná morfologie a rozměry obou fragmentů (ÚGV PAL347 i ÚGV PAL348) naznačují, že vzorky lze zařadit k raným zástupcům kladu Thalassophonea. Oba fragmenty mají přibližně subcirkulární příčný řez, čímž se v rámci jurských zástupců tohoto kladu podobají druhům *Liopleurodon ferox* (TARLO, 1960), '*Pliosaurus*' *andrewsi* (TARLO, 1960), *Peloneustes philarchus* (KETCHUM & BENSON, 2011b) a *Simolestes vorax* (NOË, 2001). Liší se naopak od druhů pliosaury (*Pliosaurus* spp.; KNUTSEN, 2012; BENSON *et al.*, 2013; Gasparini & O'GORMAN, 2014; O'GORMAN *et al.*, 2018) či druhu *Gallardosaurus iturral-*

*dei* (GASPARINI, 2009), jejichž korunky mají v příčném řezu subtrihedrální až trihedralní tvar.

ÚGV PAL347 se liší od všech jurských pliosaurů, vyjma druhu *L. ferox* (a také primitivního pliosaurida druhu *Pachycostasaurus dawni* [CRUICKSHANK *et al.*, 1996; NOË, 2001]), přítomností větvicích se apikobazálních hřbetů. V případě *L. ferox* se však tento znak nevyskytuje běžně. U zubní korunky holotypu *L. ferox* (BHN [= Musée-sur-Mer, Buloň, Francie] 3R 197) jsou větvíce se hřbety situovány u báze a bezprostředně pod špičkou. ÚGV PAL347 má větvíce se hřbety rovněž situovány apikálně, avšak vzhledem k absenci báze korunky nelze potvrdit, zda se nějaké větvíce se hřbety vyskytovaly také v této části.

ÚGV PAL348 se liší od všech jurských pliosaurů, vyjma druhu *L. ferox* a *Pliosaurus* spp., absencí apikobazálních hřbetů v bazálním segmentu labiální části korunky. Jeho morfologie, zejména pak distribuce apikobazálních hřbetů, připomíná vzorek PIN (= Paleontologický institut Ruské akademie věd) 5477/3573, jež byl zařazen k *L. ferox* (ZVERKOV *et al.*, 2017). Stejně jako PIN 5477/3573, labiální část ÚGV PAL348 rovněž postrádá apikobazální hřbety. Linguodistálně jsou však tyto struktury dobře vyvinuté. V případě PIN 5477/3573 jsou však linguodistálně situované apikobazální hřbety méně nahuštěné.

## DISKUZE A ZÁVĚRY

### Evoluční kontext studovaných vzorků

Srovnání morfologie studovaných zubních korunek ze středního nebo svrchního oxfordu Stránské skály se zuby ostatních jurských zástupců Thalassophonea naznačuje, že moravští pliosauri s největší pravděpodobností představovali formy spřízněné či podobné široce rozšířenému druhu *Liopleurodon ferox*, s jehož zuby moravské vzorky sdílí nejvíce společných znaků. Oba vzorky je proto možné označit jako aff. *Liopleurodon ferox*.

Současné fylogenetické analýzy konzistentně naznačují, že *L. ferox* představoval raněho zástupce druhově rozmanitého a kosmopolitně rozšířeného kladu Thalassophonea (FISCHER *et al.*, 2015; FISCHER *et al.*, 2017; MADZIA *et al.*, 2018). Znalosti týkající se evoluce pozdně jurských pliosaurů, k nimž patřily také moravské formy, jsou však prozatím velmi omezené. MADZIA *et al.* (2018) provedli sérii fylogenetických analýz, jejichž výsledky poukazují na nejisté příbuzenské vztahy v rámci pliosaurů odvozenějších než *L. ferox*. V tomto ohledu je především otázkou, kolik rozsáhlejších evolučních větví pliosaurů v pozdní jurě existovalo. Fylogenetické analýzy naznačují, že pozdně jurští zástupci Thalassophonea byli zastoupeni dvěma kladů. První klad zahrnoval druhy pliosaury (*Pliosaurus* spp.) a snad i některé další spřízněné formy (např. *Gallardosaurus*). Tento klad měl vymřít koncem jurského období (BENSON & DRUCKENMILLER, 2014). Druhý klad pak zahrnoval dosud poměrně enigmatické pliosaury, jež známe prakticky pouze z materiálu křídového stáří. Zástupce těchto dvou kladů, tady větev pliosaury a Brachaucheninae, bylo dříve možné poměrně bezpečně rozlišit na základě morfologie jejich zubů. Zatímco jurští pliosauri z kimmeridže a tithonu měli všichni zubní korunky s trihedralním či výjimečně subtrihedralním příčným průřezem, křídoví brachauchenini, dlouhou dobu známí především ze sedimentů nejsvrchnější spodní křídly (např. *Kronosaurus*) a spodní svrchní křídly (*Brachauchenius*, *Megacephalosaurus* a *Polyptychodon*), měli zubní korunky s průřezem subcirkulárním. Nové nálezy a popisy raně křídových předpokládaných brachaucheninů ze svrchního hauterivu Ruska (*Makhaira rossica* [FISCHER *et al.*, 2015] a *Luskhan itilensis* [FISCHER *et al.*, 2017]) a svrchního barremu Kolumbie (*Stenorhynchosaurus munozi* [PÁRAMO-FONSECA *et al.*, 2016]) ovšem ukazují, že subtrihedralní a trihedralní tvar zubních korunek mohl být charakteristický také pro raně brachaucheniny.

Výsledky fylogenetických analýz jsou však v konfliktu s výzkumy disparity pliosaurických zubů. Analýzy rozsáhlého souboru dat pocházejících ze zubních korunek většiny diagnostických pliosaurů ze střední jury až spodní svrchní křídly a doplněných daty z nových nálezů izolovaných zubních korunek z tithonu Ruska až valanginu Krymu ukázaly, že zuby plio-



saurů nikdy nebyly tak různorodé, jako na hranici jury a křídly (ZVERKOV *et al.*, 2018). V rámci nejpozdnějších jurských a nejranějších křídlových pliosaurů se pak vyskytují subtri-hedrální/trihedrální i subcirkulární morfologie příčných řezů zubních korunek. Je proto pravděpodobné, že do křídly přežily minimálně dvě evoluční větve pliosaurů.

### Nemohou být oba fragmenty součástí jednoho a téhož zubu?

Vzhledem k zachování obou nálezů (kdy jeden představuje apikální a druhý bazální část zubní korunky), jejich původu (oba pochází z hornin Stránské skály a do sbírek se mohly dostat ve stejné době) a pravděpodobné fylogenetické pozici (oba vzorky lze označit jako aff. *Liopleurodon ferox*) lze spekulovat, zda se nejedná o dvě části téže zubní korunky.

ÚGV PAL347 a ÚGV PAL348 se liší rozsahem a vývojem apikobazálních hřbetů. Zá- tímco v případě vzorku ÚGV PAL347 jsou apikobazální hřbety dobře vyvinuté kolem celé- ho obvodu korunky, v případě ÚGV PAL348 hřbety chybí na labiální straně. Pokud by te- dy oba fragmenty patřily témuž zubu, vývoj apikobazálních hřbetů by u takového zubu byl poměrně netypický (byť u některých pliosaurů, např. druhu *Simolestes vorax* labiální hřbety také nedosahují až k bázi [Tarlo, 1960]). Bez doplňujících dat (především znalostí geochemického záznamu zubní skloviny) nebo obdobných avšak kompletnějších nálezů pliosaurů zubů ze Stránské skály zůstane nicméně tato otázka otevřená.

## PODĚKOVÁNÍ

Za přístup k materiálu a možnost revizního studia paleontologických sbírek Ústavu ge- ologických věd Přírodovědecké fakulty Masarykovy univerzity děkujeme Nele Dolákové. Dále bychom chtěli poděkovat Olze Zouharové za pomoc při shánění literatury a archivních foto- grafii. Poděkování patří také Antonínu Přichystalovi, Rostislavu Brzobohatému a Šárce Hladi- lové za pomoc se získáním informací o historii sbírek ÚGV. Děkujeme také Miroslavu Bubi- kovi a Martinu Ivanovovi za cenné připomínky k textu. Předložená práce vznikla za finanční podpory Ministerstva kultury v rámci institucionálního financování na dlouhodobý kon- cepční rozvoj výzkumné organizace Moravské zemské muzeum (DKRVO, MK000094862).

## LITERATURA

- BENSON, R. B. J., DRUCKENMILLER, P. S. 2014: Faunal turnover of marine tetrapods during the Jurassic-Cretaceous transition. *Biological Reviews*, 89, 1-23.
- BENSON, R. B. J., EVANS, M., SMITH, A. S., SASSOON, J., MOORE-FAYE, S., KETCHUM, H. F., FORREST, R. 2013: A giant pliosaurid skull from the Late Jurassic of England. *PLOS ONE*, 8(5), e65989.
- CRUICKSHANK, A. R. I., MARTILL, D. M., NOË, L. F. 1996: A pliosaur (Reptilia, Sauropterygia) exhibiting pachyostosis from the Middle Jurassic of England. *Journal of the Geological Society of London*, 153, 873-879.
- DVOŘÁK, J., MALKOVSKÝ, M. 1963: Jura a Křída Moravského krasu a Brněnského okolí. In: KALÁŠEK, J., BUDAY, T., CÍCHA, I., CZUDEK, T., DEMEK, J., DVOŘÁK, J., CHMELÍK, F., JAROŠ, J., MALKOVSKÝ, M., MATĚJKA, A., NOVOTNÝ, M., PAULÍK, J., POLÁK, A., ŘEZÁČ, B., WEISS, J., ZRŮSTEK, V. (eds): Vysvětlivky k přehledné geologické mapě ČSSR 1:200000 M-33-XXIX Brno. Ústřední ústav geologický, 98-100. Praha.
- ELIÁŠ, M. 1969: Zpráva o sedimentologickém výzkumu brněnské jury. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 1968*, 216-219.
- ELIÁŠ, M. 1981: Facies and the paleogeography of the Jurassic of the Bohemian Massif. *Sborník geologických věd, Geologie*, 35, 75-144.
- ELIÁŠ, M., ELIÁŠOVÁ, H. 1984: Facies and palaeogeography of the Jurassic in the western part of the Outer Flysch Carpathians in Czechoslovakia. *Sborník geologických věd, Geologie*, 39, 105-170.
- ELIÁŠOVÁ, H. 1994: Scléractinaires de Stránská skála (Oxfordien inférieur/supérieur, Brno, Moravie, République tchèque). *Věstník Českého geologického ústavu*, 69(4), 65-70.
- FISCHER, V., ARKHANGELSKY, M. S., STENSHIN, I. M., USPENSKY, G. N., ZVERKOV, N. G., BENSON, R. B. J. 2015: Peculiar macrophagous adaptations in a new Cretaceous pliosaurid. *Royal Society Open Science*, 2, 150552.

- FISCHER, V., BENSON, R. B. J., ZVERKOV, N. G., SOUL, L. C., ARKHANGELSKY, M. S., LAMBERT, O., STENSHIN, I. M., USPENSKY, G. N., DRUCKENMILLER, P. S. 2017: Plasticity and convergence in the evolution of short-necked plesiosaurs. *Current Biology*, 27, 1667–1676.e3.
- FOFFA, D., YOUNG, M. T., BRUSATTE, S. L. 2015: Evidence of macrophagous teleosaurid crocodylomorphs in the Corallian Group (Oxfordian, Late Jurassic) of the UK. *PeerJ*, 3, e1497.
- FOFFA, D., YOUNG, M. T., BRUSATTE, S. L. 2018: Filling the Corallian gap: New information on Late Jurassic marine reptile faunas from England. *Acta Palaeontologica Polonica*, 63, 287–313.
- GASPARINI, Z. 2009: A New Oxfordian Pliosaurid (Plesiosauria, Pliosauridae) in the Caribbean Seaway. *Palaeontology*, 52, 661–669.
- HUDSON, J. D., MARTILL, D. M. 1994: The Peterborough Member (Callovian, Middle Jurassic) of the Oxford Clay Formation at Peterborough, UK. *Journal of the Geological Society*, 151, 113–124.
- HYŽNÝ, M., STARZYK, N., ROBINS, C. M., KOČOVÁ VESELSKÁ, M. 2015: Taxonomy and palaeoecology of a decapod crustacean assemblage from the Oxfordian of Stránská skála (Southern Moravia, Czech Republic). *Bulletin of Geosciences*, 90(3), 633–650.
- KETCHUM, H. F., BENSON, R. B. J. 2010: Global interrelationships of Plesiosauria (Reptilia, Sauropterygia) and the pivotal role of taxon sampling in determining the outcome of phylogenetic analyses. *Biological Reviews*, 85, 361–392.
- KETCHUM, H. F., BENSON, R. B. J. 2011a: A new pliosaurid (Sauropterygia, Plesiosauria) from the Oxford Clay Formation (Middle Jurassic, Callovian) of England: evidence for a gracile, longirostrine grade of Early-Middle Jurassic pliosaurids. *Special Papers in Palaeontology*, 86, 109–129.
- KETCHUM, H. F., BENSON, R. B. J. 2011b: The cranial anatomy and taxonomy of *Peloneustes philarchus* (Sauropterygia, Pliosauridae) from the Peterborough Member (Callovian, Middle Jurassic) of the United Kingdom. *Palaeontology*, 54, 639–665.
- KNUTSEN, E. M. 2012: A taxonomic revision of the genus *Pliosaurus* (Owen, 1841a) Owen, 1841b. *Norwegian Journal of Geology*, 92, 259–276.
- KNUTSEN, E. M., DRUCKENMILLER, P. S., HURUM, J. H. 2012: A new species of *Pliosaurus* (Sauropterygia: Plesiosauria) from the Middle Volgian of central Spitsbergen, Norway. *Norwegian Journal of Geology*, 92, 235–258.
- KOUTEK, J. 1926: Příspěvek k poznání rohovcových vápenců jurských na Stránské skále u Brna. *Věstník Státního geologického ústavu*, 2, 172–182.
- KUBOŠ, I. 1982: Paleontologické nálezy jury a miocénu na Hádech u Brna a jejich vyhodnocení. MS diplomová práce, Katedra geologie a paleontologie Přírodovědecké fakulty Univerzity J. E. Purkyně, 122 str., Brno.
- MADZIA, D. 2014: The first non-avian theropod from the Czech Republic. *Acta Palaeontologica Polonica*, 59(4), 855–862.
- MADZIA, D. 2016: A reappraisal of *Polyptychodon* (Plesiosauria) from the Cretaceous of England. *PeerJ*, 4, e1998.
- MADZIA, D., SACHS, S., J. LINDGREN. 2018: Morphological and phylogenetic aspects of the dentition of *Megacephalosaurus eulerti*, a pliosaurid from the Turonian of Kansas, USA, with remarks on the cranial anatomy of the taxon. *Geological Magazine*. doi:10.1017/S0016756818000523
- NOË, L. F. 2001: A taxonomic and functional study of the Callovian (Middle Jurassic) Pliosauroida (Reptilia, Sauropterygia). MS PhD thesis. University of Derby, UK.
- OPPENHEIMER, J. 1907: Der Malm der Schwedenschanze bei Brünn. *Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns*, 20, 221–271.
- OPPENHEIMER, J. 1926: Der Malm der Stránská skála bei Brünn. *Časopis Moravského Musea v Brně, Vědy přírodní*, 24, 1–31.
- OPPENHEIMER, J. 1932: Der Malm des Hadyberges bei Brünn. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn*, 63, 75.
- OWEN, R. 1841: Odontography; or, a Treatise on the Comparative Anatomy of the Teeth; their Physiological Relations, Mode of Development, and Microscopic Structure, in the Vertebrate Animals. Volume I. Part II. Dental System of Reptiles. Hippolyte Bailliere, London, 179–295.
- PÁRAMO-FONSECA, M. E., GÓMEZ-PÉREZ, M., NOË, L. F., ETAYO-SERNA, F. 2016: *Stenorhynchosaurus munozi*, gen. et sp. nov. a new pliosaurid from the Upper Barremian (Lower Cretaceous) of Villa de Leiva, Colombia, South America. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 40, 84–103.
- SMITH, J. B., DODSON, P. 2003: A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23, 1–12.
- STEHLÍK, A. 1934: Fossilní ssavci ze Stránské skály u Brna. *Práce Moravského přírodovědeckého klubu v Brně*, 9(6), 1–94.
- TARLO, L. B. 1960: A review of the Upper Jurassic pliosaurs. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology, London*, 4, 145–189.

- TOMANOVÁ PETROVÁ, P., BALDÍK, V., BUBÍK, M., BURIÁNEK, D., FRANCŮ, J., FÜRICHOVÁ, P., GILÍKOVÁ, H., HAVLÍN, A., JANDERKOVÁ, J., KOCIÁNOVÁ, L., KOLEJKA, V., KREJČÍ, O., KREJČÍ, V., KRYŠTOFOVÁ, E., KUNCEOVÁ, E., OTAVA, J., PALEČEK, M., PECINA, V., PECKA, T., REZ, J., SEDLÁČEK, J., SEDLÁČKOVÁ, I., SKÁCELOVÁ, Z., ŠVÁBENICKÁ, L., VEČEŘA, J., VÍT, J. (eds): 2013: Vysvětlivky k základní geologické mapě České republiky 1:25 000 24–431 ŠLAPANICE. MS, 219 str. Česká geologická služba, Brno.
- UHLIG, E. 1881: Die Jurabildungen in der Umgebung von Brünn. *Beiträge zur Paläontologie Österreich-Ungarns und des Orients*, 11–182. Wien.
- VASÍČEK, Z. 1973: Předběžná zpráva o makropaleontologickém výzkumu na úseku Morava „střed“ za r. 1973. MS, Geofond, Praha.
- WRIGHT, J. K. 2014: A new section through the Corallian Group (Oxfordian, Upper Jurassic) rocks of Calne, Wiltshire, southern England. *Proceedings of the Geologists' Association*, 125, 83–95.
- YOUNG, M. T. 2014: Filling the 'Corallian Gap': re-description of a metriorhynchid crocodylomorph from the Oxfordian (Late Jurassic) of Headington, England. *Historical Biology*, 26, 80–90.
- ZVERKOV, N. G., SHMAKOV, A. S., ARKHANGELSKY, M. S. 2017: Jurassic marine reptiles of Moscow and surroundings. In: Rogov, M. A., Zakharov, V. A. (eds): Jurassic deposits of the southern part of the Moscow syneclyse and their fauna. Transaction of the Geological Institute. (Moscow, Russia), 230–263.
- ZVERKOV, N. G., FISCHER, V., MADZIA, D., BENSON, R. B. J. 2018: Increased pliosaurid dental disparity across the Jurassic-Cretaceous transition. *Palaeontology*, 61, 825–846.