

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Geologie

Studijní obor: Geobiologie



Bc. Nicola Rollingerová

Revize historických fosilií ichtyosaurů (Ichthyosauria, Reptilia) ve sbírkách
Chlupáčova muzea historie Země

Revision of historical ichthyosaur fossils (Ichthyosauria, Reptilia) in the collections
of the Chlupáč's Museum of Earth History

Diplomová práce

Vedoucí diplomové práce: RNDr. Martin Mazuch, Ph.D.

Praha, 2023

Prohlášení:

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

V Praze dne:

Podpis:

Poděkování

Chtěla bych poděkovat vedoucímu práce RNDr. Martinu Mazuchovi, Ph.D. za věnovaný čas, rady, připomínky, odborný přístup a především za trpělivost a ochotu při zpracování diplomové práce. Také bych chtěla poděkovat svému příteli Bc. Davidu Horákovi za rady a pevné nervy a svým rodičům za podporu.

Abstrakt

Předkládaná diplomová práce se zabývá fosíliemi ichtyosaurů ve sbírkách Chlupáčova muzea historie Země (dále CHMHZ). Konkrétně se jedná o pět originálních exemplářů pocházejících z oblastí Holzmaden, Německo (dohromady čtyři exempláře) a Hallein, Rakousko (jeden exemplář).

Hlavním cílem práce je detailní popis a určení všech pěti originálních exemplářů. Tato práce současně odpovídá na otázku, zdali původní určení fosilií odpovídá současné systematice této skupiny. V práci je také věnovaná pozornost geologii oblastí, ze kterých fosilie pocházejí, paleobiologii těchto živočichů a současné podobě jejich fylogeneze a systematiky.

Tato práce zjišťuje, že původní určení fosilií ve většině případů neodpovídá současné systematice a navrhuje nové zařazení pro tři z pěti exemplářů. Všechny exempláře pocházející z lokality Holzmaden (dohromady 4) spadají do rodu *Stenopterygius* a jsou zastoupeny ve dvou druzích: *S. quadriscissus* (3 exempláře) a *S. uniter* (1 exemplář). Fosilie pocházející z Hallein je v extrémně špatném stavu, takže její určení je stanoveno na základě geografických a stratigrafických dat. V tomto případě exempláři zůstává původní zařazení do rodu: *Mixosaurus*.

Abstract

The presented thesis deals with ichthyosaur fossils in the collections of the Chlupač Museum of the History of the Earth (hereafter CHMHZ). Specifically, these are five original specimens originating from the areas of Holzmaden, Germany (four specimens in total) and Hallein, Austria (one specimen).

The main goal of the work is a detailed description and identification of all five original specimens. At the same time, this work answers the question whether the original determination of the fossils corresponds to the current systematics of this group. The work also pays attention to the geology of the areas from which the fossils come, the paleobiology of these animals and the current form of their phylogeny and systematics.

This work finds that the original identification of the fossils in most cases does not correspond to the current systematics and proposes a new classification for three of the five specimens. All specimens from the Holzmaden site (4 in total) belong to the genus *Stenopterygius* and are represented by two species: *S. quadriscissus* (3 specimens) and *S. uniter* (1 specimen). The fossil from Hallein is in extremely poor condition, so its assignment is based on geographic and stratigraphic data. In this case, the specimen remains in the original genus classification: *Mixosaurus*.

Obsah

Abstrakt	4
Abstract	5
Obsah	6
1 Úvod	8
2 Historie výzkumu	9
2.1 První ichtyosaurus	9
2.2 Významní autoři a jejich práce	10
3 Geografická distribuce nálezů ichtyosaurů	16
3.1 Holzmaden	17
3.1.1 Historie Holzmadenu	17
3.1.2 Geologický přehled lokality Holzmadenu	18
3.1.3 Paleoprostředí	21
3.2 Hallein	22
3.2.1 Geologický přehled lokality	22
4 Paleobiologie	25
4.1 Morfologie a lokomoce	25
4.2 Rozmnožování a metabolismus	28
4.3 Potrava	29
4.4 Jurské evoluční hrdlo lahve	31
5 Fylogeneze ichtyosaurů a jejich systematika	33
5.1 Systematická paleontologie	35
5.2 Validní druhy <i>Stenopterygius</i>	41
5.3 Diskutabilní druhy <i>Stenopterygius</i>	43
5.4 Neplatné druhy <i>Stenopterygius</i>	46
5.5 <i>Nomia dubia</i>	47
6 Materiál a metodika	49
7 Popis jednotlivých exemplářů ichtyosaurů	52
7.1 Exemplář IchtA	52
7.2 Exemplář IchtB	63
7.3 Exemplář IchtC	72
7.4 Exemplář IchtD	82
7.5 Exemplář IchtE	89
8 Diagnóza	93
9 Diskuze	95

9.1	IchtA.....	95
9.2	IchtB.....	97
9.3	IchtC.....	99
9.4	IchtD.....	102
9.5	IchtE.....	103
10	Závěr.....	105
	Seznam použité literatury	107

1 Úvod

Tato diplomová práce je zaměřena na zpracování pěti originálních exemplářů ichtyosaurů ve sbírkách Chlupáčova muzea historie Země při Přírodovědecké fakultě UK v Praze. Jedná se dohromady o čtyři exempláře spodnojurského stáří (toark) z významné Německé paleontologické lokality v okolí Holzmadenu a jednoho exempláře pocházejícího ze svrchního triasu (nor) z okolí Rakouského města Hallein. Ani jeden z exemplářů nebyl nikdy řádně popsán a jejich taxonomické zařazení se ve většině případů řídí starým systémem. Práce shrnuje historii výzkumu ichtyosaurů, který za posledních sto let značně pokročil, jejich geografickou distribuci se zaměřením na dvě lokality, ze kterých pochází výše zmíněné exempláře, paleobiologii, fylogenezi a současnou podobu systematiky ichtyosaurů.

Cílem této práce je zhotovení nákresů doplněných o podrobný popis jednotlivých exemplářů a jejich taxonomické zařazení podle aktuální systematiky (Motani 1999b, Maisch a Matzke 2000, McGowan a Motani 2003, Maisch 2008, Moon 2019). Určení exemplářů je provedeno za použití dat uvedených v pracích McGowan & Motani (2003) a Maisch (2008).

2 Historie výzkumu

2.1 První ichtyosaurus

Historie výzkumu ichtyosaurů sahá až do roku 1811, kdy byla Marií Anning a jejím bratrem Josephem objevena lebka vůbec prvního popsaného ichtyosaura. Další část kostry tohoto jedince byla odkryta a vyzvednuta až o rok později, tedy v roce 1812. Ačkoli kostra není kompletní, konkrétně se jedná jen o přední část trupu a lebku, dodnes platí za nejvýznamnější objev mořského plaza ze skupiny ichtyosaurů v historii (Torrens 2004, Davis 2009).

Tento slavný nález se v současnosti nachází v Londýnském Přírodopisném muzeu ve Velké Británii s katalogickým kódem BMNH R1158. Fosilie byla zpočátku klasifikována jako *Ichthyosaurus platyodon*. Nutno podotknout, že původně byla většina zástupců skupiny ichtyosauria klasifikována jako jedinci rodu *Ichthyosaurus*. K rozpadu jediného rodu na mnoho dalších došlo až později s příchodem nových, modernějších způsobů klasifikace. K reklasifikaci právě této konkrétní fosilie došlo až v roce 1974, kdy McGowan označil fosilii za juvenilního jedince druhu *Temnodontosaurus platyodon* (McGowan 1974, Massare & Lomax 2014).

K objevu výše zmíněné fosilie došlo v jihozápadní části Anglie, konkrétně u města Lyme Regis nacházejícího se v západním Dorsetu. Zde se rozprostírá geologická formace známá jako Blue Lias neboli modrý lias, jehož stratigrafické stáří je odhadováno na 201–198 milionů let. Tato oblast je dodnes proslulá svým hojným výskytem zkamenělin, mezi které patří nejčastěji nejrůznější zástupci skupin bivalvia, gastropoda a cephalopoda, ale také právě pozůstatky velkých mořských plazů ze skupin ichtyosaurů a plesiosaurů (Smith & Radley 2007, Davis 2009). Vzácně se zde mohou nalézat dokonce i zkameněliny dinosaurů (Weishampel et al 2004).

Výše zmiňovaný nález lebky a části trupu byl v roce 1814 zkoumán britským chirurgem Homem a stal se tak historicky prvním popsaným ichtyosaurem. Home exemplář zprvu považoval za blízce příbuzného ryb. K této domněnce ho vedlo meziobratlové kloubní spojení amficélního typu, které přirovnával ke kondici typické pro ryby a obojživelníky. Všiml si také nápadných orbitálních sklerotikálních prstenců, které byť jsou podobné těm rybím, svým rozdělením do třinácti částí jsou srovnatelné spíše s prstenci ptačími. Homeho pochybnosti o zařazení exempláře k rybám prohloubily i další znaky, které přirovnával spíše ke krokodýlům. Jmenovitě šlo o prodloužení spodní čelisti v kaudálním směru tak, že přesahovala neurocranium. Jedná se o znak, který je pro ryby velmi netypický. Jako další krokodýlí znaky označil přítomnost malých kónických zubů

stejně jako celkový tvar a rozměry čelisti a scapuly. V závěru Home dodává, že zvíře nepovažuje za rybu, na konkrétní zařazení exempláře si ale zatím netroufl.

K dalšímu pokusu o určení se Home vrátil až o pět let později, tedy v roce 1819. V tomto roce vydal další článek, ve kterém na základě nálezů nových, kompletnějších koster ichtyosaurů, reviduje své předchozí zařazení exempláře do blízkosti ryb a reklasifikuje jej do skupiny plazů. Současně pro něj ve své práci navrhuje nové označení - *Proteosaurus*.

Název *Ichthyosaurus* navrhl König až v roce 1825 ve své publikaci *Icones fossilium sectiles*. Ačkoli měl podle nomenklatorického standardu přednost Homenův název *Proteosaurus*, toto označení se neuchytilo a dnes ho označujeme za nomen oblitum, neboli zapomenuté jméno.

2.2 Významní autoři a jejich práce

Prvním autorem, který ve své práci věnoval zvláštní pozornost ocasu ichtyosaurů, byl britský přírodovědec Richard Owen (1838). Owen si u mnoha exemplářů všiml něčeho, co považoval za dislokaci ocasu post mortem. O dva roky později, tedy v roce 1840, vyšla práce Hawkinse, který ohyb ocasu označil za adaptaci k efektivnější propulzi živočicha ve vodě, nikoli za efekt posmrtného smršťování vazů, které můžeme pozorovat typicky například u dinosaurů.

V roce 1922, tedy více než sto let od objevení a popisu prvního ichtyosaura, německý paleontolog von Huene (1922) ve své práci rozděluje ichtyosaury podle morfologie předních ploutví do dvou skupin. Jmenovitě jde o skupiny označované jako Longipinnate a Latipinnate. Longipinnate byl umělý taxon zahrnující druhy s protáhlými ploutvemi a nižším počtem prstů. Latipinnate se naopak vyznačovaly širšími, kratšími ploutvemi a vyšším počtem prstů. Toto rozdělení se brzy stalo všeobecně uznávanou a vcelku nezpochybněnou klasifikací ichtyosaurů na dalších několik desítek let.

Toto jednoduché rozdělení bylo používáno až do 70. let 20. století, kdy McGowan (1972, 1974, 1976) ve svých článcích jako jeden z prvních otevřeně zpochybnil přesnost tradičního dělení ichtyosaurů a začlenil do svých prací kromě charakteristik předních ploutví také charakteristiky lebky. Nepokusil se v nich však zatím o fylogenetickou analýzu. Nicméně to byly právě tyto práce, které později inspirovaly další autory k aktualizaci tradiční systematiky.

V roce 1978 McGowan vydává další práci, ve které se zabývá geografickým rozšířením ichtyosaurů. McGowan zde rozebírá myšlenku, že díky svým rozsáhlým adaptacím na život ve vodním prostředí byli ichtyosauri zřejmě celosvětově rozšíření, podobně jako dnešní kytovci. Toto tvrzení podporují celosvětové nálezy rodů *Mixosaurus*, *Ophthalmosaurus*, *Ichthyosaurus* a *Platypterygius*. Geografická distribuce fosilií tedy

zřejmě neznačí rozšíření ichtyosaurů jako spíš místa s vhodnými podmínkami pro fosilizaci (McGowan 1978).

Na základě tradičního dělení navrženého von Huenem (1922) se jako jeden z prvních pokusil o aktuálnější fylogenetický přístup francouzský paleontolog Mazin až v roce 1982. Jeho fylogeneze se zakládala na synapomorfních charakteristikách předních ploutví, článcích prstů předních končetin a temporo-jugálním regionu lebky. Mazinova fylogeneze nesouhlasila s dichotomickým dělením ichtyosaurů na Latipinnate a Longipinnate a nabízí tedy alternativní klasifikaci, ve které rozděluje ichtyosaury do pěti základních skupin. Jmenovitě jde o skupiny: Mixosauridae, Shastasauridae, Ichthyosauridae, Stenopterygidae a Leptopterygidae. Bazální ichtyosaury, jako je například *Grippia* nebo *Phalarodon*, zařadil mimo hlavní větev ichtyosaurů do širší skupiny v této práci označované jako Ichthyopterygia. Mazin ve svém článku současně potvrzuje interpretace Romera (1968) a McGowana (1973) a jejich zařazení ichtyosaurů do skupiny Euryapsida, nově redefinovanou jako skupinu odvozenou z podtřídy Diapsida.

Morfologií předních ploutví se detailně zabýval také Motani (1999a). Ten ve své práci srovnává morfologii předních končetin ichtyosaurů a popisuje jejich evoluci od počátku jejich existence, tedy prvních známých triasových ichtyosaurů jako je např. *Grippia*, až po jejich zánik ve spodní křídě. Současně zde také poukazuje na některé evoluční trendy této skupiny, jako je například již dobře známá tendencí k hyperfalangii a hyperdaktilii předních kočetin. U zadních ploutví naopak docházelo k redukci celkové velikosti končetin, počtu prstů i jejich článků. Dále se také jedná o zplošťování a zpevňování všech čtyř končetin. Zejména pak náběhové hrany předních ploutví.

V roce 1987 Massare vydává práci zabývající se potravními preferencemi mořských plazů mesozoika. Jmenovitě jde o skupiny; ichtyosaury (řád Ichthyosauria), plesiosaury a pliosaury (řád Sauropterygia, podřád Plesiosauria), mořští krokodýli (řád Crocodylia) a mosasaury (řád Squamata). Massare se v této práci věnuje pouze plazům z období jury a křídly, kdy se ichtyosaury již specializují především na hlavonožce, a tedy zde úplně chybí jejich vysoká variabilita, kterou si vytvořili během triasu.

Na přelomu dvacátého a dvacátého prvního století vyšly krátce po sobě tři velké práce shrnující dosavadní vědění o ichtyosaurech a současně se zaměřující, mimo jiné, na fylogenetické analýzy. První z nich byla v roce 1999 práce Motaniho, která se od dosavadních tradičních fylogenetických analýz liší zejména odlišným pohledem na skupinu Shastasauridae, u které Motani odmítl jejich monofyletičnost. Dalším výrazným rozdílem je například tvrzení, že stratigraficky rozlišení post-triasových ichtyosaurů zřejmě formují v této práci dosud nepojmenovanou monofyletickou linii (Motani 1999b).

Druhou velkou práci publikoval v roce 2000 německý autor Sander. Jednalo se převážně o přehled, ve kterém se současně také pokoušel o fylogenezi. Na rozdíl od

Motaniho (1999b) ale zahrnuje pouze dobře známé taxony. Sander a Motani se shodují v některých bodech, jako je například bazální pozice raně triasových ichthyosaurů *Grippia* a *Utatusaurus* nebo monofyletičnost post-triasových ichthyosaurů, které Sander ve své práci označuje jako Neoichthyosauria. Neshodují se naopak v pohledu na monofyletičnost shastasauridů a fylogenetickém zařazení rodu *Cymbospondylus*, kdy Motani (1999b) tento rod řadí jako sesterský taxon mixosaurů, zatímco Sander (2000) se přiklání k bližší příbuznosti s rodem *Besanosaurus*, a tedy navrhuje jejich společné umístění v rámci shastasauridů.

Poslední ze tří velkých analýz vydaných na přelomu století byla práce Maischa a Matzkeho také vydaná v roce 2000. Maisch a Matzke se shodují s výše zmiňovanými pracemi v bazálním umístění mixosaurů a rodů *Grippia* a *Utatusaurus*. Současně souhlasí s monofyletičností post-triasových ichthyosaurů, s nejbazálnějším společným předkem, rodem *Temnodontosaurus*, a používají pro ně Sanderovo označení Neoichthyosauria.

Motani (1999b) i Sander (2000) se shodují na diapsidním původu ichthyosaurů, ale problematika jejich přesnějšího umístění v rámci diapsida není zatím kvůli nekompletnosti a vzácnosti nálezů raných ichthyosaurů zcela dořešená. Maisch a Matzke (2000) ve své práci zahrnují ichthyosauiry mezi parareptilia a naopak je řadí mimo diapsida. Nová práce Forda a Bensonova z roku 2020 ale naznačuje umístění parareptilia jako sesterské skupiny neodiapsida a tedy v rámci podtřídy diapsida. V takovém případě by se všichni tři autoři ve své podstatě shodli na diapsidním původu ichthyosaurů.

V roce 2003 vyšel osmý díl knižní série Handbook of Paleoherpétology: Ichthyopterygia napsaný autory McGowanem a Motanim. Jedná se dodnes o jednu z nejrozsáhlejších prací, která shrnuje veškeré tehdejší vědění o ichthyosaurech, včetně rozsáhlých kapitol věnující se historii výzkumu, v detailech popisované morfologii a systematice ichthyosaurů. Zvláštní důraz je kladen na morfologii a rozdíly mezi jednotlivými taxony. Tato práce je doprovázena velkým množstvím schematických nákrešů stejně tak jako detailních vyobrazení jednotlivých kostí mnohdy z více než jednoho úhlu. Současně poukazuje na rozdíly mezi velkými ichthyosauřími taxony a pojednává o evolučních trendech této skupiny. V závěru práce autoři věnují několik kapitol pojednání o funkční morfologii, jako jsou například obecné principy biomechaniky se zvláštní pozorností věnované způsobu plavání rodu *Stenopterygius* nebo odhady tělesné hmoty ichthyosaurů (McGowan & Motani 2003).

Nevšední objev ichthyosaura druhu *Platypterygius longmani* z období spodní křídly Austrálie je popsán v článku Kear et al. (2003). Tento objev je unikátní v tom, že se jedná o nález březí samice ichthyosaura s pozůstatky juvenilní želvy z čeledi Protostrigidae a

primitivního ptáka ze skupiny Enantiornithae v žaludku. Na základě tohoto nálezu autoři spekulují o oportunistickém potravním chování některých ichtyosaurů.

V roce 2005 Motani vydává další práci zaměřující se na ichtyosaury, tentorát konkrétně na stavbu jejich těl. Motani ichtyosaury rozděluje do tří skupin, které ve své práci označuje jako "basal, intermediate grade" a "fish shaped" ("bazální, střední" a "rybovitě"). Do první skupiny řadí raně triasové ichtyosaury jako jsou rody *Grippia* nebo *Utatsusaurus*. Druhá skupina, tedy "střední", zahrnuje ichtyosaury středního až pozdního triasu. V této skupině můžeme najít největší giganty, jakými jsou například rody *Cymbospondylus*, *Shastasaurus* nebo *Shonisaurus*. Posledním vývojovým stupněm je tzv. "rybovitý tělní plán", do kterého spadají ichtyosauři stratigraficky zařaditelní do jury a křídy.

Další z prací shrnující dosavadní poznatky o ichtyosaurech a zabývající se současně otázkou jejich systematiky bylo dílo Maischa vydané v roce 2010. Zvláštní pozornost přitom věnuje zejména již dříve zmiňovaným velkým studiím z přelomu století. Jmenovitě jde o práce; Motani (1999a) a Maisch a Matzke (2000). Publikaci Sandera (2000) tato práce nezahrnuje. Dále se zaměřuje na výzkum týkající se problematického původu ichtyosaurů, který ani po více jak dvě stě letech od jejich objevení není o moc blíže k nalezení jednoznačných odpovědí. V neposlední řadě Maisch zmiňuje dvě odlišné analýzy navrhuující možný původ ichtyosaurů, a zkoumá úskalí datových matic, které k těmto výsledkům vedly. První z teorií, kterou se Maisch zabývá je, že ichtyosauři nejsou diapsidního původu, a společně s anapsidy a mesosaury jsou řazeny mezi Parareptilia. V rámci této skupiny mají ichtyosauři a mesosauři mezi sebou sesterský vztah a spolu tvoří skupinu sesterskou k neodiapsida. Tato verze je podporována v práci Modesto et al. 2009. Blízkost mesosaurů a ichtyosaurů může být, ale zapříčiněna pouze konvergentní evolucí spojenou s adaptací na vodní prostředí a nemusí tedy vůbec jít o ancestrální vztah (Maisch 2010). Maisch se na základě vlastních dat také pokouší o vlastní analýzu. V Maischově modelu ichtyosauři vychází z primárně anapsidních parareptilií a jsou sesterská k evoluční větvi zahrnující Procolophonia, Pareiasauria a Testudinoidea. Tato analýza současně nepotvrzuje blízké příbuzenské vztahy ichtyosaurů a mesosaurů.

Problém této hypotézy spočívá v tom, že podle nových zjištění želvy nepatří mezi primárně anapsidní plazy, ale na základě morfologických i molekulárních dat posledních dvou desetiletí se jedná o skupinu sekundárně anapsidních diapsid (Rieppel & deBraga 1996, Zardoya & Meyer 2001, Bever et al. 2015).

V práci Sander et al. 2011 autoři navrhují možnou specializaci ichtyosaurů na lov kořisti pomocí nasávání. Tento styl lovu měl být přítomen u rodu *Shastasaurus*, jednoho z největších rybovitých ještěřů, které známe. Shastasauři se rodí ozubení, ale v dospělosti chrup zcela ztrácejí. Současně jejich relativně malá hlava a krátké rostrum není příliš

vhodné na lov klasickým způsobem. Kolektiv autorů tedy navrhuje teorii lovu za pomoci podtlaku, který je pozorovatelný i u dnešních kytovců z čeledi Ziphiidae.

V roce 2011 se Thorne et al. zabývají evolučním “hrdlem láhve” mořských plazů, které se odehrálo na hranici triasu a jury. Tato událost nejvíce zasáhla evoluci ichtyosaurů, kteří byť se z vymírání poměrně rychle zotavili, již nikdy nedosáhli takové diverzity, jako v triasu. Současně v juře převážily zcela nové formy ichtyosaurů, které se v triasu buď nevyskytovaly vůbec, nebo jen zřídka na konci tohoto období. Práce Thorne et al. (2011) tedy podporuje rozdělení ichtyosaurů dle Motaniho (2005) zmiňovaného výše.

V roce 2013 se Fröbisch et al. zabývají možná prvním makropredátorem vůbec; ichtyosaurem druhu *Thalattoarchon saurophagis*. *Thalattoarchon* měl mít lebku i dentici uzpůsobenou k lovu kořisti podobně velké, jako byl on sám. Více o tomto druhu ale v kapitole zabývající se potravou ichtyosaurů.

Autoři práce Fischer et al. (2014) ve své studii prezentují hypotézu, že diverzita ichtyosaurů v křídě byla mnohem vyšší, než se původně předpokládalo. Nutno ale podotknout, že jejich diverzita byla ovšem spíše lokálního charakteru, a zatímco Evropa byla ichtyosauřím biodiverzitním hotspotem, oblast dnešní Austrálie a USA byla na ichtyosaury poměrně chudá. Podle autorů se v křídě měli vyskytovat ichtyosaury spadající do minimálně tří potravních skupin. Rod *Plarypterygius* společně s velkými plesiosaury zřejmě zaujímal roli vrcholového predátora tehdejších moří. Rod *Sisteronia* zaujímal roli menšího dravce specializovaného na lov ryb, zatímco poslední rod, *Ophthalmosaurus*, zaujímal spíše roli potravního oportunisty. Tato zjištění napovídají tomu, že ichtyosaury byli zřejmě v mořských ekosystémech v křídě stejně tak významní, jako v předchozích obdobích mesozoika.

Událost, kterou autor interpretuje jako vytvoření komunity rozkladačů kolem kadáveru ichtyosaura ve spodním toarku Německa, popisuje ve své práci Dick (2015). Autor zde poukazuje na množství organismů v okolí disartikulované kostry rodu *Stenopterygius* a přirovnává fosilii k recentní události potopení těla velryby na dno oceánu, které má za následek dočasnou změnu ekosystému v okolí kadáveru.

V roce 2019 Moon publikoval článek, ve kterém prezentuje výsledky tří odlišných fylogenetických metod a evoluční stromy, které z nich vzešly. Ačkoli je celková topologie těchto analýz podobná, umístění jednotlivých taxonů je velmi odlišné. Důvod pro takto různé umístění, podle Moona, může být důsledek použití neadekvátních znaků nebo kódování a zamýšlí se tedy nad nutností revidovat některé taxony. Jedná se zejména o ty založené na špatné diagnóze nebo o taxony známé svojí vysokou variabilitou jako jsou např. rody *Ichthyosaurus* nebo *Stenopterygius* (Moon 2019).

V práci Maxwell et al. (2016) byl popsán nový exemplář křídového ichtyosaura druhu *Muiscasaurus catheti*. Tento exemplář je významný v tom, že narozdíl od silně

deformovaného holotypu umožňuje lepší fylogenetickou analýzu tohoto rodu, o což se také ve své práci pokouší autoři v práci Páramo-Fonseca et al. (2021). *M. catheti* jakožto jediný známý druh tohoto rodu byl umístěn na bazální pozici skupiny *Ophthalmosaurinae* společně s druhy *Acamptonectes densus* a *Ophthalmosaurus icenicus*. Zařazení *M. catheti* do skupiny *Ophthalmosaurinae*, nikoli *Platypterygiinae* navrhané v předchozí práci, rozšiřuje diverzitu špatně známých křídových ichtyosaurů.

Huang et al. (2020) navrhuje možnost opakované evoluce durofágie v rámci triasových ichtyosaurů. K této hypotéze došli na základě revize lebky bazálního ichthyosauriforma *Cartorhynchus lenticarpus*, u kterého byla pomocí CT skenu objevena durofágní dentice. Podle autorů se durofágní dentice konvergentně vyvinula u ichtyosaurů z období triasu minimálně třikrát. Prvně u již zmíněného druhu *Cartorhynchus lenticarpus*, podruhé u rodu *Xinminosaurus*, blízce příbuzného velkého predátora rodu *Cymbospondylus*. A naposledy u rodu *Phalarodon*.

3 Geografická distribuce nálezů ichtyosaurů

Rekonstrukce geografické distribuce vyhynulých organismů je vždy poněkud ošemetná, neboť se často jedná pouze o distribuci podmínek vhodných k fosilizaci spíš než rozšíření taxonu samotného. Současně u některých ichtyosaurů se předpokládá vysoká mobilita, podobně jako u dnešních kytovců, takže je možné, že jejich skutečné rozšíření bylo mnohem rozsáhlejší, než známe z fosilního záznamu (McGowan 1978).

Zajímavé je, že se ichtyosauri možná vyhýbali pobřežním lokalitám s variabilní salinitou. Sander (2000) jako podklady pro tuto hypotézu poukazuje na dvě lokality: Muschelkalk (trias, centrální Evropa), který je bohatý na nálezy plakodontů a notosaurů, ale je odtud znám pouze jediný nález ichtyosaura. Jako druhou lokalitu uvádí Solnhofen (pozdní jura, Německo), odkud známe nejrozličnější nálezy ryb, ale jen velmi málo ichtyosaurů, a to až do takové míry, kdy se zde častěji nalézají ostatky drobného suchozemského predátora archeopteryxe spíš než ichtyosaurů. Důvod pro to, podle Sander (2000) může být to, že izohalinní prostředí nesvědčí cephalopodům, kteří tvoří hlavní složku ichtyosaurů jidelníčku, a tito mořští plazi se tak primárně vyskytují tam, kde se nachází i jejich kořist.

Z raného triasu Číny známe nálezy menších, bazálních ichtyosaurů, jmenovitě jde o rody *Chaohusaurus* a *Chensaurus*. Mezi další bazální ichtyosaury patří například *Utatsusaurus*, který pochází z Japonska a Kanady, nebo *Grippia* s nálezy ve Špicberkách a v Kanadě (Sander 2000). I nejznámější ichtyosauri středního triasu, mixosauri, byli nalezeni na několika lokalitách po celém světě. Jmenovitě jsou známé nálezy ze Švýcarska (Maisch et al. 2006), Itálie (Kuhn-Schnyder 1964) Svalbardu (Økland et al. 2018), Číny (Jiang et al. 2006) nebo Kanady (Callaway & Brinkman 1989). Shastasauri, skupina velkých ichtyosaurů stratigraficky spadajících od pozdního spodního triasu (*Cymbospondylus*) až po konec triasu jsou také známí z nálezů na místech po celém světě (Sander 2000).

Spodnojurské rody; *Ichthyosaurus* nebo *Temnodontosaurus* jsou geograficky omezeny pouze na Evropu. Rod *Stenopterygius* je ještě více geograficky omezený s nálezy pouze ve střední Evropě (Sander 2000). Výjimkou z jinak relativně omezeně se vyskytujících jurských taxonů je velmi významná skupina s poměrně širokým geografickým rozšířením; oftalmosauri. Rod *Ophthalmosaurus* je vůbec nejznámější z Anglie (McGowan 1976), ale existují nálezy také z Francie (Bardet et al. 1997), Argentiny (Fernández 2000) nebo Mexika (Buchy 2010). Ostatní velké jurské rody nejspíše nebyly tak široce rozšířeny. Patří sem *Ichthyosaurus* z Anglie, u kterého je možné rozšíření až do Portugalska (Sousa & Mateus 2021), nebo *Stenopterygius* známý ze střední Evropy, především pak z Německa (McGowan 1976). V neposlední řadě křídový rod

Platypterygius, který stejně jako jeho blízce příbuzný jurský rod *Ophthalmosaurus* (taktéž patřící do čeledi Ophthalmosauridae), je také znám svým téměř celosvětovým rozšířením s nálezy z Ruska, Evropy, Severní i Jižní Ameriky nebo Austrálie (McGowan 1978, Sander 2000).

3.1 Holzmaden

3.1.1 Historie Holzmadenu

V jihozápadním Německu se poblíž Stuttgartu, hlavního města spolkové země Bádensko-Württembersko, nachází malé městečko s nesoucí název Holzmaden. To je proslulé především pro své četné nálezy zkamenělin bezobratlých, ale i obratlovců, a zvláště pak pro výjimečné zachování těchto nálezů.

V Holzmadenu měla těžba břidlice dlouholetou tradici sahající až do druhé poloviny 16. století. Těžba se zde konkrétně zaměřovala na tzv. "fleins", asi 18 cm silný horizont, který byl tvrdší, než okolní vrstvy a sloužil často k dekorativním účelům převážně v interiérech např. jako parapety, desky stolů, obklady stěn nebo jako podlahy (Gall 1983, Selden & Nudds 2012).

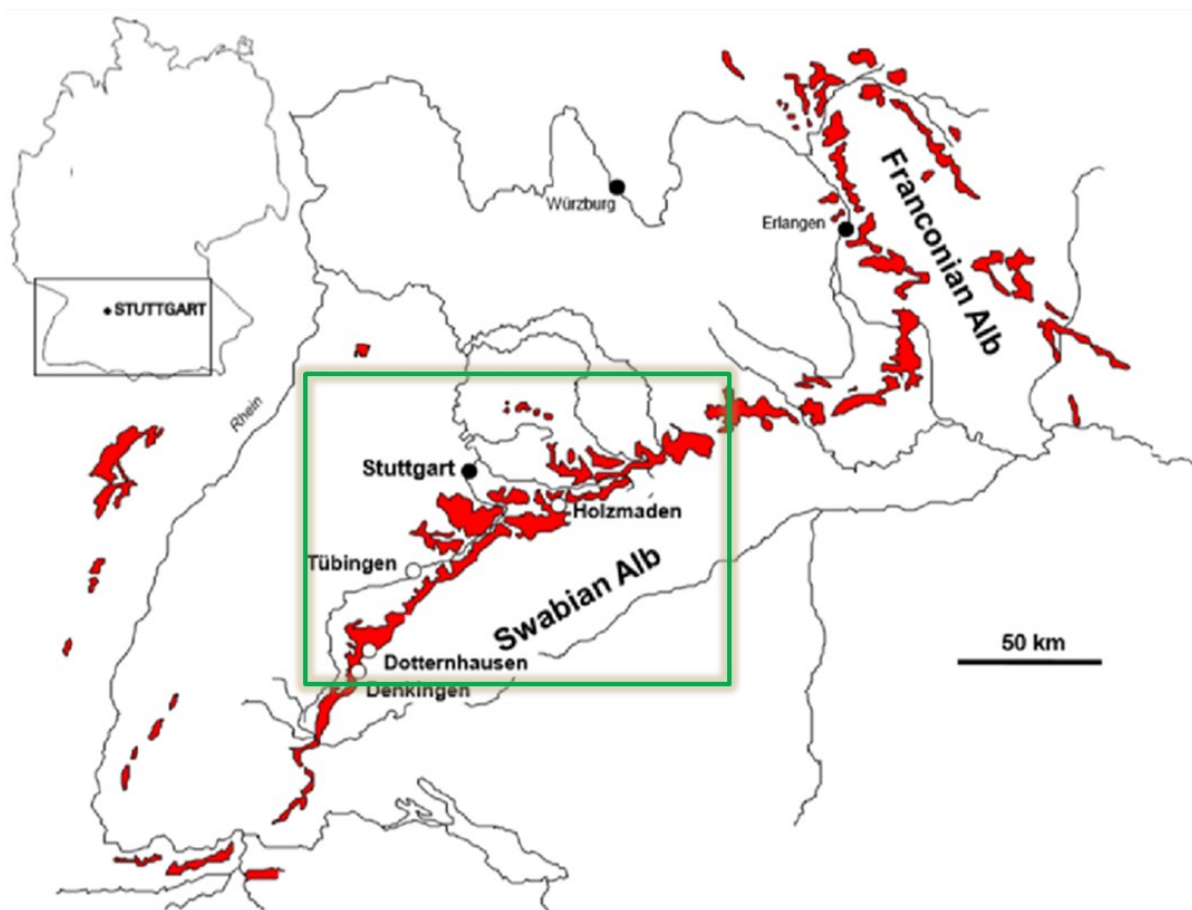
Za jednoho z prvních sběratelů holzmadenských fosilií je považován Carl Eugen, vévoda Württemberský, který měl zkameněliny sbírat již v 18. století. Součástí jeho sbírky měla být mimo jiné část zkameněliny ichtyosauří samice s embryem v dutině břišní, která je považována za nejstarší důkaz živorodosti těchto rybovitých plazů (Schmid 2022).

Ačkoli se zde břidlice ručně těžila už pár století, nejvíce fosilií bylo objeveno a vyzvednuto mnohem později, konkrétně největší počet nálezů zkamenělin pochází z devatenáctého a dvacátého století. Tehdy se těžba zaměřila mimo jiné právě i na sběr fosilií. Mezi nejčastější nálezy patřily například amoniti, belemniti, crinoidi, nejružnější ryby, mořští krokodýli a samozřejmě světově známí holzmadenští ichtyosauři. Jedním z nejvýznamnějších nálezů byla zkamenělina ichtyosaura se zachovaným otiskem kůže a to včetně otisku hřbetní ploutve. K tomuto objevu došlo v roce 1892. Zkamenělina byla odkryta legendárním preparátorem Bernhardem Hauffem a stala se tak první fosilií ichtyosaura se zachovanými pozůstatky měkké tkáně (Selden & Nudds 2012). Studie holzmadenských fosilií s vyjímečným zachováním daly později vzniknout dodnes používanému termínu tzv. "lagerstätte" navržený německým paleontologem Adolfem Seilacher v roce 1970. Seilacher lagerstätte definoval jako; "horninová tělesa, která obsahují neobvyklé množství paleontologických informací z hlediska kvality i kvantity". Po druhé světové válce bylo kvůli úbytku ruční těžby a nástupu mechanizace nacházeno jen velmi málo fosilií. V současnosti je oblast chráněná zákonem jen s několika málo lokalitami přístupnými sběratelům (Selden & Nudds 2012).

3.1.2 Geologický přehled lokality Holzmadenu

Holzmadenské naleziště leží v souvrství známém jako posidoniové břidlice (německy Posidonie Schiefer, anglicky Posidonia shale) (obr. 1). Jedná se o typicky černé jemnozrné břidlice, které vznikaly v anoxickém prostředí epikontinentálního moře. Název posidoniové břidlice vychází z názvu lokálně nejčastěji se vyskytujícího zástupce třídy bivalvia. Konkrétně šlo o druh *Bositra buchi* (původně *Posidonia bronni*). Tento zástupce se zde vyskytoval v obrovských počtech, v některých částech šlo až o desítky tisíc jedinců na metr čtvereční (Röhl et al. 2001, Röhl & Schmid-Röhl 2005, Selden & Nudds 2012).

Stáří tohoto souvrství se odhaduje na svrchní trias až spodní juru, konkrétně jde o stupně rhaet až toark. V oblasti Holzmadenu je stratigrafické stáří oblasti odhadováno na spodní toark, tedy před cca 180 miliony lety (Selden & Nudds 2012).



Obrázek č. 1 - Posidoniové břidlice, Holzmaden

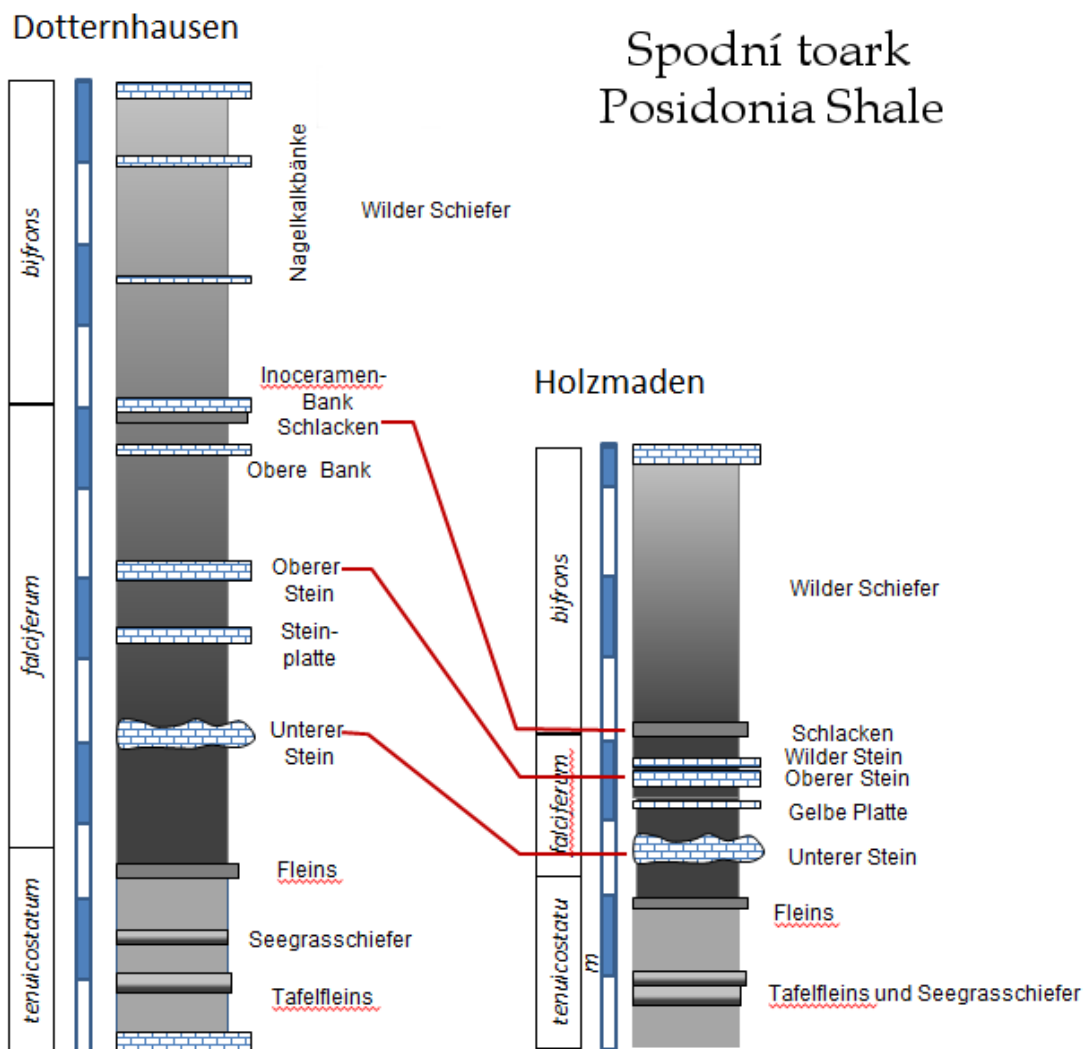
Převzato a upraveno z práce Schmid-Röhl (2021)

Posidoniové břidlice jsou několik metrů silné vrstvy tvořené především tmavě šedými, jemnozrnými, laminovanými slínami s několika horizonty vápence. Zejména slínami pak obsahují vysoký podíl organického materiálu a to až 20%. Bitumenní břidlice pak

můžeme charakterizovat jako opuky nebo opukové jíly. Horniny jsou bohaté také na pyrit, což má za následek i vyšší koncentrace sulfanu (Gall 1983, Röhl & Schmid-Röhl 2005, Selden & Nudds 2012).

Zajímavostí je, že spodnotoarské břidlice jsou místy silně bioturbované s velmi diverzifikovanou makrofaunou, mezi kterou můžeme najít nejčastěji mlže, ramenonožce a nejrůznější ichnofosilie. Jedná se zřejmě o známky rychlé kolonizace dna indikující epizody bohatší na kyslík (Röhl et al. 2001).

Německé posidoniové břidlice spodnojurského stáří patří za jedno z nejbohatších nalezišť ichtyosaurů na světě. Z tohoto souvrství pochází dohromady nálezy tisíců koster zástupců hned několika ichtyosauřích taxonů. Fosilie jsou někdy dokonce zachovalé i s otisky kůže, obsahem žaludku nebo zachovanou měkkou tkání. Mezi taxony, které se zde nachází, patří velcí ichtyosauři *Suevoleviathan*, *Temnodontosaurus* a *Eurhinosaurus*. Středně velké rody zahrnují pouze dvě skupiny: *Hauffiopteryx* a *Stenopterygius*. Za zdaleka nejčastější nález je považován rod *Stenopterygius* (Maxwell 2012).



Obrázek č. 2 - převzato a upraveno z práce Dietl et al. (2014)

Holzmadenské břidlice se skládají z několika různě vysokých horizontů (obr. 2). Nejspodnější vrstvy holzmadenských břidlic toarského stáří jsou jen několik centimetrů silné horizonty bohaté na organiku zvané Tafelfleins a Seegrasschiefer (Röhl & Schmid-Röhl 2005). Nad nimi leží asi 18 cm silná vrstva, která, jak již bylo zmíněno v předchozí kapitole, byla původním důvodem pro započítání těžby v Holzmadenu. Jedná se o tzv. Fleins. Nad Fleins následuje horizont zvaný Untere Schiefer. Jedná se o horizont, ve kterém se nachází nejlépe zachovalé fosilie živočichů, a to včetně právě světově proslulých zkamenělin s otisky kůže a svaloviny. Nad touto vrstvou následuje horizont známý jako Untere Stein. Jedná se o vápenec, který velmi často obsahuje také pozůstatky ryb. Následovaný je vrstvou zvanou Schiefer Klotz. V tomto horizontu se nejčastěji nachází fosilie mořských krokodýlů. Nad nimi se nalézají další vápencové horizonty, tzv. Oberer Stein, který je na nálezy fosilií poměrně chudý. V neposlední řadě zde můžeme najít nepravidelný horizont vysoké mocnosti, až 7 m, zvaný Wilder Schiefer.

Ve spodní části tohoto horizontu se nachází velké množství stlačených schránek amonitů. Nálezy obratlovců jsou v této vrstvě ale spíše vzácností (Selden & Nudds 2012, Dietl et al. 2014).

Posidoniové břidlice v okolí Holzmadenu, jinak nazývané Lias Epsilon (ϵ), se dělí do celkem tří amonitových zón. Jmenovitě jde o zóny založené na zástupcích *Dactyloceras tenuicostatum*, *Harpoceras falcifer* a *Hildoceras bifrons*. V první jmenované zóně, tedy stratigraficky nejstarší zóně *D. tenuicostatum*, můžeme nalézt horizonty Tafelfleins, Seegrasschiefer a Fleins. V zóně *H. falciferum* se nachází Untere Schiefer, Untere Stein, Schiefer Klotz, Oberer Stein a spodní část Wilder Schiefer. Jedná se tedy o zónu, která je celkově nejbohatší na nálezy zkamenělin. V poslední zóně, tedy v zóně *H. bifrons*, můžeme najít většinou část horizontu Wilder Schiefer. Nálezy ichtyosaurů jsou známy ze všech tří zón, ačkoli jsou nejběžnější v zónách *H. falciferum* a obzvláště pak v zóně *D. tenuicostatum*. Stratigraficky nejmladší zóna *H. bifrons* obsahuje fosilie ichtyosaurů poměrně vzácně (Röhl & Röhl 2005, Martin et al. 2012, Selden & Nudds 2012, Dietl et al. 2014).

3.1.3 Paleoprostředí

Posidoniové břidlice vznikaly nejčastěji v prostředí epikontinentálního moře nacházejícího se mezi kontinenty Laurentie a Baltika. Vzácněji pak vznikaly i na kontinentálním okraji oceánu Tethys. Sedimentace zde ale nebyla uniformní a v různých pánvích začala v různých časech. Tento jev mohl být zapříčiněn postupným sesedáním pánve (Röhl et al. 2001, Röhl & Schmid-Röhl 2005).

Černé anoxické břidlice stratigraficky zařaditelné do spodního toarku můžeme najít na mnoha místech po celém světě. To vedlo Jenkynse (1985, 1988) k návrhu hypotézy existence globálního anoxického eventů. Spodní toark se současně vyznačoval nejvyšší hladinou světových oceánů spojenou s jednou z největších transgresí mesozoika. Středoevropská pánev spojovala Tethydni oceán na jihovýchodě s nově se otevírajícím severním Atlantikem na severu (Röhl & Schmid-Röhl 2005).

Díky svému umístění v subtropickém pásu, podle tehdejších mesozoických klimatických podmínek, se předpokládá, že pánev byla silně ovlivněna sezónními změnami. Zejména pak silnými monzuny v létě a vysokou evaporací v zimních měsících. Letní monzuny pak mohly u hladiny vytvořit vrstvu méně slané vody a pravděpodobně zde tedy docházelo k vytvoření halocliny. Tato stratifikace v letních měsících zabránila efektivnímu mísení vodního sloupce, a tedy i okysličení dna. V zimních měsících došlo k promísení a na dno se dostala voda obohacená na kyslík. To umožnilo dočasnou, rychlou kolonizaci dna benthickými organismy (Röhl et al. 2001).

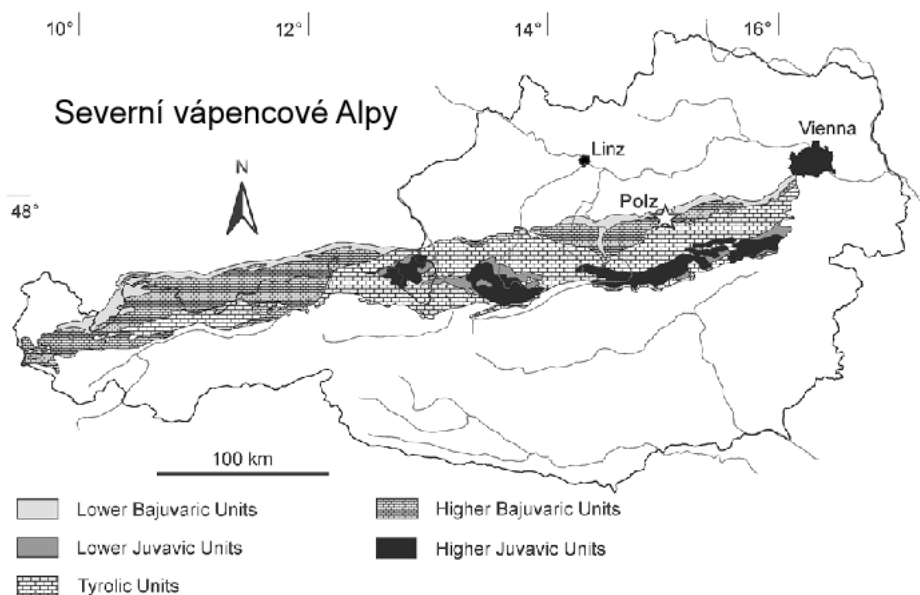
V období spodního toarku ale kromě sezónních změn, opakovaně docházelo i k dlouhodobým cyklům střídání prostředí oxického až anoxického. Například v raných stádiích zóny *H. falciferum* můžeme pozorovat euxinické podmínky. Jednalo se tedy o období, kdy na dně nebyl vůbec žádný kyslík a současně zde byl zvýšený poměr sulfanu (H_2S), což vytvářelo extrémně nehostinné prostředí pro život. Podmínky se pro bentickou faunu zlepšily až v amonitové zóně *H. bifrons*, kdy došlo k dočasnému zvýšení kyslíku, což umožnilo rychlou kolonizaci dna oportunistickými bentickými organismy. Současně zde docházelo k opakovaným transgresně regresním cyklům, přičemž období transgrese je často spojováno s nižší hladinou kyslíku. Pomalé vzestupy mořské hladiny společně s omezenou paleoceánickou cirkulací pravděpodobně vedly k dlouhodobé stagnaci anoxické vody u dna (Röhl et al. 2001, Röhl & Schmid-Röhl 2005).

Častá období nízké hladiny kyslíku vedla k tomu, že nálezy bentických organismů, například ostnokožců, korýšů nebo mlžů, jsou poměrně vzácné. Současně byla období anoxie unikátní v tom, že prakticky znemožňovala život bentických organismů, nevyjímaje nekrofágy a saprofágy, a vytvářela tak ideální podmínky pro výjimečné zachování. Takže zatímco z relativně krátkých období s vyšší hladinou kyslíku u dna známe nálezy bentické fauny, z období anoxie máme fosilie s výjimečným zachováním (Selden & Nudds 2012).

3.2 Hallein

3.2.1 Geologický přehled lokality

Hallein je město nacházející se ve spolkové zemi Salcbursko v Rakousku. Naleziště poblíž Hallein se nachází na litostratigrafické jednotce "Hauptdolomite" neboli Hlavní dolomit, která spadá pod geomorfologickou soustavu Severních vápencových Alp (obr. 3). Stratigraficky se oblast zařazuje do středního až pozdního triasu, konkrétně pak od ladinu po nor. Karbonátová platforma Hauptdolomite v minulosti zaujímala rozsáhlou oblast západní Tethydy (Haas et al. 1995, Bechtel et al. 2007).



Obrázek č. 3 - Severní vápencové Alpy, Rakousko

Převzato a upraveno z práce Lukeneder et al. (2020)

Hauptdolomit je rozdělený na tři stratigrafické subdivize, které je možné korelovat na základě transgresně-regresních cyklů. Jde o subdivize: spodní, střední a svrchní Hauptdolomit. Spodní Hauptdolomit je z převážné části reprezentací intertidálního prostředí a je mocný 300 až 500 m. Střední Hauptdolomit je význačný svou dlouhou regresí s rozsáhlými intertidálními a supratidálními plošinami. Sekvence Středního Hlavního dolomitu má mocnost 800–1000 m. Svrchní Hauptdolomit je charakteristický svými četnými subtidálními interklanacemi. Součástí svrchního Hauptdolomitu je také Plattenkalk, který reprezentuje poslední a největší z transgresí v Hlavním dolomitu. Tato sekvence je mocná 1000 až 1400 m (Fruth & Scherreiks 1984).

Transgrese ve středním až svrchním Hauptdolomitu poukazuje na to, že z Dachsteinu do Lechtalských alp zasahovala mělká laguna, která je částečně zakrytá Intálským příkrovem. Laguna je ohraničena pásem přechodně subtidální až spodní přílivové facie (Fruth & Scherreiks 1975, 1982, 1984). Hauptdolomit je podle autorů mořským prostředím vzdáleného útesu s pravděpodobně semiaridním klimatem a občasným vysycháním. Tomu by měla napovídat i přítomnost vápenců tvořených sladkovodními řasami a ostrakody. Zvýšená tektonická aktivita ve středním noru pravděpodobně ovlivnila všechny facie nacházející se v doméně západního Tethysu (Gawlick & Böhm 2000).

Podle Frutha a Scherreikse (1975, 1982, 1984) je možné v jednotce Hauptdolomit rozeznat osm různých facií reprezentující různá prostředí vzdáleného útesu. Facie 1 by se měla skládat z větších čirých krystalů (dolosparitů) a jemného dolomikritu a podle autorů

vznikla erozí a následným přepracováním řasových matů nebo bahna. Facie 2 by měla obsahovat stromatolity stejně tak jako dutiny různého původu. Dominantní facií jednotky Hauptdolomit je facie 3, která pravděpodobně reprezentuje přílivové bahno, na které by podle autorů měla ukazovat přítomnost dolomikritů bez přítomnosti kalcitu a častá bioturbace. Nicméně pouhých několik centimetrů pod povrchem byly podmínky pravděpodobně anaerobní (Fruth & Scherreiks 1975, 1982, 1984). Facie 4 je autory interpretovaná jako přílivová rovina, přílivové lagunové hráze a přílivová jezera. S tím souvisí facie 5, která je jílovito-bituminózní. Subtidální prostředí je zde reprezentované především vápnatými typy facií. Facie 6 tvořená bioklastovými balvany a drobnými reprezentuje příbřežní laguny, které jsou ovlivňované slapovými jevy. Facie 7 je zastoupena především vápnatými kameny a občasnou bioturbací představuje hlubší lagunové oblasti. Poslední facie 8 reprezentovaná jemnozrnnými oolity a hrubšími bioklasty představuje nánosy přílivových bariér. Mělo by se jednat o přechodné prostředí s Dachsteinským nánosovým ostrovem (Fruth & Scherreiks 1975, 1982, 1984).

V karbonátové platformě docházelo vlivem erozí vodními proudy a následným vzestupem mořské hladiny spojené se zaplavením těchto míst ke vzniku lagunárních pánví malého rozsahu. Zde byly hlavními producenty nejspíše fotosyntetizující bakterie a fytoplankton, které se zde vyskytovaly ve větších počtech. Zvýšená mikrobiální aktivita vedla také k zvýšené depozici organického materiálu. Tento jev byl spojený s vyšší koncentrací sírných bakterií, jejichž přítomnost indikuje přítomnost volné H_2S ve vodě. Vyšší produktivita primárních producentů spojená se salinní stratifikací limitovala výměnu vody, a to vedlo k anoxickým podmínkám u dna (Bechtel et al. 2007).

4 Paleobiologie

4.1 Morfologie a lokomoce

Ichthyosauři jsou skupinou sekundárně akvatických plazů, kteří se na Zemi vyskytovali po většinu mesozoika; objevili se již v raném triasu (olenek) a vyhynuli až ve svrchní křídě (cenoman). Jedná se o zvířata dokonale uzpůsobená na život ve vodním prostředí (Motani 1999a, Sander 2000, Maisch a Matzke 2000, Maisch 2010, Fischer et al. 2014).

Ze všech mořských plazů, vyhynulých i současně žijících, jsou to právě ichtyosauři, kteří dosahují největších extrémů v ohledu modifikací související s jejich přechodem z terrestrického do akvatického prostředí. S ohledem na množství a míru těchto adaptací jsou s ichtyosaury srovnatelní pouze dnešní kytovci (Motani et al. 1996, Maisch 2010). Tyto adaptace ichtyosaurům, stejně jako v pozdějších obdobích kytovcům, umožnily úplné ovládnutí nejrůznějších mořských nik. V případě ichtyosaurů nastala největší radiace zejména ve středním a pozdním triasu (Maisch 2010).

Původ těchto rybovitých ještěřů je ale stále zahalen řadou otázek, neboť první ichtyosauři se počátkem mesozoika objevují náhle a téměř současně na většině území severní polokoule (McGowan & Motani 2003). Současně již u nejstarších nalezených fosilií ichtyosaurů ze spodního triasu můžeme pozorovat znaky odkazující na plně akvatický způsob života (Motani et al. 1996, Sander 2000). Jedná se například o prodloužené a zúžené rostrum, přední i zadní končetiny přeměněné v ploutve, protáhlé tělo nebo základ pro ocasní ohyb, který se plně vyvine až později u odvozenějších taxonů (McGowan a Motani 2003, Motani 2005).

Motani (2005) ve své práci rozděluje ichtyosaury podle stavby jejich těl do tří základních skupin. První stupeň představuje tzv. "bazální plán", který zahrnuje primitivní ichtyosaury z raného triasu. Jejich morfologie připomíná spíše ještěry s ploutvovitými končetinami; mají relativně malou hlavu a štíhlé protáhlé tělo. Většina raných ichtyosaurů nejspíše žila v mělkých vodách podél pobřeží a často nedosahovala ani jednoho metru. Vyjímkou a vrcholovými predátory pozdního triasu pak byly formy, které dosahovaly až tři metrů. Ti tak byli, i přes svoji relativně malou velikost v tehdejších mořích, teprve se vzpamatovávajících z největšího vymírání v historii, považováni za jedny z největších predátorů. Do tohoto již výše jmenovaného "bazálního plánu" spadají například rody *Grippia*, *Utatusaurus* nebo *Chaohusaurus* (Motani 2005). Tento stupeň se téměř shoduje s bazálním plánem popsáným v práci McGowan a Motani z roku 2003. U bazálních ichtyosaurů se vzhledem k délce a pohyblivosti páteře a ocasu předpokládá ještěrkovitý

nebo úhořovitý, vlnivý pohyb. K propulzi ve vodě tedy využívali pohyby celého těla (McGowan 1991, Motani et al. 1996, Motani 2005).

Druhý stupeň Motani nazývá jako “střední” a jedná se o ichtyosaury stratigraficky zařaditelné do středního a pozdního triasu. U tohoto stupně dochází k pozvolnému získávání rybovitých charakteristik, tj. zvyšování počtu kostí v končetinách, zkracování trupu i ocasu a postupný vývoj ocasního ohybu. Současně zde u některých skupin dochází k až prudkému zvětšování velikosti celého těla a můžeme zde najít největší zástupce skupiny ichtyosaurů vůbec. Patří sem odvozenější skupiny, jakými jsou například čeledi Cymbospondylidae, Mixosauridae a Shastasauridae. Poslední jmenovaní se svými rozměry vyrovnají dokonce i dnešním velrybám (McGowan a Motani 2003, Motani 2005).

Posledním, a tedy nejpokročilejším stupněm jsou tzv. “rybovití”, alternativně nazývaní “thunniformní” ichtyosaury známí především z jury a křídly, ačkoli k vyvinutí tohoto tělního plánu došlo nejspíše již v pozdním triasu. Nejdůležitější zástupci tohoto stupně spadají do infrařádu Parvipelvia. Tento stupeň se shoduje s tzv. stupněm “Parvipelvia” opět popsaném v práci McGowan a Motani (2003). Tito ichtyosaury mají již dokonale hydrodynamické tělo, došlo u nich k dokončení vývinu hřbetní ploutve stejně jako poloměsíčitě ocasní ploutve (McGowan a Motani 2003, Motani 2005). Současně se tito jurští a křídloví ichtyosaury považují za dominantní predátory v pronásledování kořisti ve vysoké rychlosti (Kear et al. 2003). U Parvipelvia se vzhledem k poloměsíčitému tvaru jejich ocasní ploutve a celkovému zpevnění trupové části předpokládá tzv. “thunniformní” styl plavání, tj. propulze pouze za pomoci ocasu. Takový způsob pohybu dnes můžeme pozorovat například u tuňáků nebo lamniformních žraloků (McGowan 1991, Motani et al. 1996, Motani 2005).

U podobnosti se žraloky ještě chvíli zůstaneme, neboť v práci Motani et al. 1996 autoři poukazují na analogii tělního plánu a lokomoce ichtyosaurů se žraloky. Obě skupiny mají asymetrickou ocasní ploutev, u žraloků vedoucí do horního laloku (tzv. heterocerkní), u ichtyosaurů naopak do spodního (tzv. hypocerkní), a vysoký počet obratlů v prekaudálním regionu oproti například scombriformním rybám nebo kytovcům (Motani et al. 1996). Tato analogie je nejlépe patrná u dvou stylů plavání ze zcela opačného spektra adaptace. Prvním je tzv. anguilliformní, neboli úhořovitý styl typický pro scyliorhinidní žraloky, např. máčka skvrnitá, a zřejmě i raně triasové formy ichtyosaurů, jako byl např. *Chensaurus*. Tento styl plavání vyžaduje vysokou ohebnost a k propulzi dochází pomocí vlnění celého těla. Druhým stylem je tzv. thunniformní, neboli tuňákovitý styl typický pro lamnidní žraloky, např. žralok bílý, a předpokládá se i u post-triasových forem ichtyosaurů. Tuňákovitý styl plavání naopak pro svou maximální účinnost vyžaduje rigidnost v oblasti trupu a k propulzi využívá pouze ocas (Motani et al. 1996).

Thunniformní styl plavání je nejefektivnějším známým lokomočním stylem ve vodním prostředí. A to především proto, že propulzí pouze za pomoci ocasu umožňuje šetřit energii a udržet optimální rychlost i pro cestování na dlouhé vzdálenosti. Současně je tuňákovitý styl spojený s nejlépe hydrodynamicky uzpůsobeným tělním plánem. Tento typ lokomoce je ideální pro rychlý pohyb v relativně klidných vodách a nehodí se pro jiné typy prostředí ani lokomoce, což zahrnuje například pomalé plavání nebo naopak rychlou akceleraci z klidového stádia. Obdobně se nehodí ani pro prudké změny směru nebo pohyb v neklidných vodách (Sfakiotakis et al. 1999).

Ichtyosauři kromě celkového tvaru měnili také velikost svého těla. Raně triasové formy nepřesahovaly 3 m celkové délky, ale mnohem častěji nedosahovali ani jednoho metru a jsou tedy považováni za jedny z nejmenších ichtyosaurů historie (Motani 2005). Naopak mezi největší ichtyosauře patřili zástupci čeledi Shastasauridae. Skutečnými mořskými giganty byli zástupci rodů *Shastasaurus* a *Shonisaurus* ze svrchního triasu, u nichž se odhaduje, že někteří zástupci těchto skupin mohli dosahovat i dvaceti metrů délky, což jsou rozměry srovnatelné s dnešními velrybami (McGowan & Motani 2003, Motani 2005).

Ichtyosauři jsou kromě jejich extrémní adaptace na život ve vodním prostředí unikátní i v dalších znacích, jako jsou například vysoký počet kostí v jednotlivých prstech nebo jejich obrovské oči. Ichtyosauři mají větší oči, než většina obratlovců stejné velikosti (McGowan 1973). Rod *Temnodontosaurus*, dorůstající asi 9 metrů celkové délky, drží rekord v největších naměřených očích z živočišné říše. Jeho sklerotikální prstence měří v průměru více jak 25 cm (Motani 2005). Největší oči v porovnání s velikostí těla měl ale rod *Ophthalmosaurus*, o čemž napovídá i jeho jméno, které v překladu doslova znamená "okatý ještěr". Ophthalmosauři dorůstali celkové délky maximálně čtyř metrů, ale jejich oči měly v průměru kolem 23 cm, což jsou podobné rozměry, jako u dvakrát většího temnodontosaura (Motani 2005).

Zajímavou hypotézou je možnost hloubkového potápění ichtyosaurů navržené na základě histologie kostí a poprvé navržené Taylorem v roce 1994. Tato teorie se opírá o zjištění, že kostní dřevina diafýz ichtyosaurů je houbovitého charakteru, což je znak pozorovatelný i u dnešních dnešních zástupců. Jmenovitě se jedná o kytovce, kožatky a rypouše, z nichž všichni ze zde jmenovaných jsou známí svou schopností hloubkového potápění. Houbovitá diafýza v kombinaci s obrovskými očima umožňující vyšší vizuální citlivost a křížováním, typickým pro thunniformní plavce, dokonale koreluje s možností potápění do větších hloubek (Motani 2005).

4.2 Rozmnožování a metabolismus

Jednu z dalších klíčových adaptací na život ve vodním prostředí zahrnuje způsob rozmnožování. Jelikož ichtyosauři nedokáží vylézt na suchou zem, aby zde nakladli vejce, a pod vodou by se embrya uvnitř vajec utopila, jejich jedinou možností rozmnožování zůstává rození živých mláďat tzv. viviparie. Za jeden z prvních důkazů živorodosti je považován exemplář již z osmnáctého století. Jedná se o fragment březí samice z původní sbírky Carla Eugéna, který se nachází v přírodopisném muzeu ve Stuttgartu. Nálezy březích samic existují už ze středního triasu; zatím nejstarším ichtyosaurem, u kterého byla prokázána živorodost byl zástupce rodu *Mixosaurus*. Bohužel však neznáme způsob rozmnožování nejbazálnějších ichtyosaurů, jako byly např. rody *Grippia* nebo *Utatsusaurus*, takže není jisté, jestli byli předci ichtyosaurů živorodí již na souši, nebo u nich živorodost vznikla sekundárně jako adaptace na plně akvatický způsob života. Nejvíce fosilií březích samic pochází z období jury, konkrétně pak z oblasti Holzmadenského naleziště spodnojurského, přesněji toarkského stáří (Böttcher 1990, McGowan 1991, Brinkmann 1996, Sander 2000, Maxwell & Caldwell 2003, Motani 2009, Schmid 2022).

Podle autorů práce Delfino & Sánchez-Villagra (2010) pozice embryí ichtyosaurů svědčí o tom, že mladí jedinci byli rozeni ocasem napřed, stejně jako tomu je u dnešních vysoce specializovaných akvatických savců, mezi které patří například kytovci a sirény (Caldwell & Lee 2001, Delfino & Sánchez-Villagra 2010).

Další zajímavostí je, že na základě zkoumání izotopů kyslíku ^{18}O v zubech mesozoických plazů Bernard et al. (2010) navrhuje hypotézu, že někteří mořští plazi, konkrétně plesiosauři a ichtyosauři, měli být schopni regulovat svoji tělesnou teplotu (homotermie). V případě ichtyosaurů to platí konkrétně u jurských zástupců tedy ichtyosaurů tzv. “thunniformního” tělního plánu, kteří byli adaptovaní na křížování. Generování vlastního tepla není u zvířat uzpůsobených na křížování neobvyklé, tento typ metabolismu, tzv. “zvýšený ektotermický metabolismus”, můžeme dnes pozorovat například u tuňáků, lamniformních žraloků nebo kožatek. Tato hypotéza se opírá o zjištění, že dnešní žijící thunniformní plavci, tedy tuňáci, lamniformní žraloci a kytovci, mají typicky vyšší metabolickou úroveň (McGowan 1991, Motani 2002, Motani 2005, Bernard et al. 2010).

Hypotéza zvýšeného metabolismu u ichtyosaurů byla předpokládána již dřív, a to na základě histologie kostí, která je podle autorů Buffrenil a Mazin (1990) srovnatelná s dnešními kytovci a velkými mořskými želvami. Autoři také poukazují na histologickou strukturu kostí ichtyosaurů, konkrétně rodů *Ichthyosaurus* a *Stenopterygius*, která napovídá tomu, že jejich růst byl zřejmě rychlejší, a tedy více podobný velkým savcům

spíš než poikilothermním plazům. Rychlý postnatální vývoj navrhovaný pro některé ichtyosaury je typický pro organismy se zvýšeným metabolismem, což podle autorů kromě savců zahrnuje již dříve zmíněné lamniformní žraloky a scombroidní ryby, mezi které patří mimo jiné tuňáci; a z jiných například želvy kožatky.

4.3 Potrava

Ichtyosauři (řád Ichthyosauria) byli jedni ze čtyř skupin velkých mořských plazů mesozoika, kam kromě nich řadíme také plesiosaury a pliosaury (řád Sauropterygia, podřád Plesiosauria), mořské krokodýly (řád Crocodylia) a mosasaury (řád Squamata). Všechny tyto skupiny pravděpodobně lovily svoji kořist ve vodním sloupci spíš než u dna, podobně jako dnešní ozubení kytovci (Odontoceti). Díky tomu mesozoičtí mořští plazi zřejmě většinově zaujímal adaptivní zónu pelagických makropredátorů (Massare 1987).

Potrava menších ichtyosaurů (dorůstajících maximálně 3 m celkové délky) se skládala zejména z hlavonožců, kteří byli jejich preferovanou potravou, ale také ryb a dalších menších obratlovců. Toto tvrzení je podpořeno existencí převážně kónických zubů se zaobleným vrcholem u post-triasových forem ichtyosaurů. Tento typ ozubení je ideální pro lov ryb a zejména pak hlavonožců, pozorované současně také u dnešních velryb ze skupiny Odontoceti. Nesporným důkazem jsou pak časté nálezy háčků hlavonožců nacházející se uvnitř žaludků ichtyosaurů spolu s nálezy šupin ryb v jejich koprolitech (Massare 1987, Sander 2000, Kear et al. 2003, McGowan & Motani 2003, Motani 2005).

Větší ichtyosauři, mezi které řadíme například jurské rody *Temnodontosaurus* nebo *Leptopterygius*, mají zuby mnohem robustnější, často s ostrou hranou, což vypovídá o jejich preferenci poněkud tvrdší potravy, než jsou měkkotělí cephalopodi. Větší ichtyosauři (větší než 3 m celkové délky) se tedy živili spíše rybami a další větší kořistí, čemuž napovídají i častější nálezy šupin ryb. V žaludku velkého ichtyosaura druhu *Leptopterygius acutirostris* byly dokonce nalezeny i zbytky dalšího, menšího ichtyosaura (Massare 1987). Z období spodní křídly Austrálie je známý vcelku nevšední objev březí samice druhu *Platypterygius longmani*, až 7 metrů velkého ichtyosaura, v jejímž žaludku se nachází zbytky mláďete želvy z čeledi Protostrigidae a primitivního ptáka ze skupiny Enantiornithae, které samice zřejmě zkonzumovala krátce před svou smrtí. Původně se myslelo, že vyhynutí ichtyosaurů bylo zapříčiněno jejich vysokou potravní specializací zaměřenou primárně na hlavonožce. Nález samice platypterygia s želvou a ptákem v dutině břišní ovšem dokazuje, že minimálně některé druhy ichtyosaurů byly potravní oportunisté, a tedy jejich vyhynutí bylo zřejmě způsobeno konkurencí ze strany jiných mořských predátorů, nejspíše plesiosaurů (Kear et al. 2003).

V rámci ichtyosaurů současně známe i některé zástupce tzv. makropredátorů. Jedná se o predátory specializované na lov kořisti podobné velikosti, jako jsou oni sami. Příkladem dnešních mořských makropredátorů jsou například kosatka dravá nebo žralok bílý. Za makropredátory mesozoických moří jsou považováni hlavně velcí mořští plazi, mezi které patří pliosauři, mosasauři a ichtyosauři. Od pozdní křídy se po bok mořských plazů řadí také ve větší míře i žraloci. Zhruba 8 milionů let od extinkce na konci permu, která zapříčinila největší změny v mořských ekosystémech, a pouhé 4 miliony let od objevení prvních mořských plazů se v triasových mořích objevuje také první makropredátor: *Thalattoarchon saurophagis*. *Thalattoarchon* měl mít mohutnou lebku a zuby se dvěma řeznými hranami, které jsou pro makropredaci typické. Stejně zuby má i pozdně triasový rod *Himalayasaurus* a stejný typ zubů, ale o poznání menší, měl i jurský rod *Temnodontosaurus* (Fröbisch et al. 2013).

Ze zcela opačného spektra, tedy za jednu ze skupin s extrémní potravní specializací, je považován rod *Shastasaurus*. Jednalo se o velké formy ichtyosaurů ze středního až pozdního triasu s nápadně zkráceným rostrem a relativně malou hlavou vzhledem k velikosti těla. Zajímavostí tohoto rodu je, že zatímco mladí jedinci mají chrup plně vyvinutý, v dospělosti zuby zcela ztrácí. Shastasauři si vytvořili adaptace na lov bezschránkových hlavonožců, které nejspíše chytali za pomoci podtlaku, a tedy kořist nasávali do tlamy podobně jako to dělají dnešní kytovci z čeledi Ziphiidae (Sander et al. 2011).

V raném triasu dokonce existovaly i durofágní formy tedy formy uzpůsobené na lov a konzumaci organismů s tvrdými schránkami. Nejstarší z nich byl druh *Cartorhynchus lenticarpus*, jeden z nejbazálnějších zástupců ichtyosaurů. *C. lenticarpus* se, stejně jako výše zmínění shastasauři, mohl současně živit i nasáváním kořisti, čemuž napovídá i celkový tvar hlavy. Durofágie se u ichtyosaurů v raném až středním triasu vyvinula opakovaně (Huang et al. 2020). Durofágní formy byly ve středním až pozdním triasu nahrazeny jinými mořskými durofágními plazy, jako například plakodonty a talatosauři (Sander 2000).

Zajímavostí je, že u některých ichtyosaurů mohlo docházet ke změnám preferované kořisti v rámci jejich ontogeneze. Například u druhu *Stenopterygius quadriscissus* pozorujeme změnu dentice, kdy juvenilní jedinci mají ještě plné ozubení a poněkud kratší a robustnější stavbu lebky oproti dospělým zástupcům, kteří zuby postupně ztrácejí. V některých případech jsou dokonce dospělí zástupci *S. quadriscissus* zcela bezzubí. Zatímco juvenilní jedinci tedy lovili převážně ryby relativně blízko hladiny, dospělí jedinci se pravděpodobně potápěli pro cephalopody obývající hlubší části pelagiálu. Tato ontogenetická změna pravděpodobně umožnila využití širšího spektra kořisti, a tedy současně i efektivnějšího využití dostupných potravních zdrojů. Podobné

změny v preferenci kořisti můžeme pozorovat i u dnešních kytovců (Massare 1987, Dick et al. 2016, Jamison-Todd et al. 2022).

4.4 Jurské evoluční hrdlo lahve

Evoluční efekt hrdla láhve je proces podobný efektu hrdla láhve populačnímu, ve kterém se jedná o dramatické snížení počtu jedinců v populaci. V evolučním hrdlu láhve pozorujeme dramatický pokles genetické variability v rámci skupiny, kdy dochází například k výraznému snížení počtu evolučních linií. Evoluční hrdlo láhve je možné detekovat pozorováním taxonomických změn jako např. taxonomické diverzity (počty druhů) a disparity (morfologické variace) nebo třeba změny ekologického významu skupiny (Benson et al. 2010, Thorne et al. 2011).

Zatímco trias byl vrcholem morfologické i ekologické diverzity ichtyosaurů, kteří v tehdejších mořích zaujímaly nejrůznější potravní niky s adaptacemi od durofágů přes specialisty na hlavonožce nebo ryby až po vrcholové makropredátory, vymírání na konci triasu, před zhruba 201 miliony lety, tuto skupinu mořských plazů výrazně poznamenalo. Hranici trias/jura překračuje pouze jediná skupina známá jako Neoichthyosauria. Všichni zástupci této skupiny sdílí stejný, tzv. “thunniformní” tělní plán uzpůsobený k pronásledování kořisti ve vysoké rychlosti v rámci pelagiálu. Ačkoli se ichtyosauri v juře rychle zotavili a navrátili se tak do role vrcholových predátorů, kterou si udrželi po zbytek mesozoika až do jejich úplného vymření na konci cenomanu (~95 Ma), už nikdy nedosáhli takové značné diverzity, jako tomu bylo v triasu (Massare 1987, Sander 2000, Maisch & Matzke 2000, McGowan & Motani 2003, Thorne et al. 2011, Motani 2005, Jamison-Todd et al. 2022).

Podle autorů práce Thorne et al. 2011 byla morfologická diverzita ichtyosaurů v triasu až třináctkrát větší, než morfologická diverzita jurských a křídových ichtyosaurů dohromady. Z toho vyplývá, že zatímco ichtyosauri v triasu široce experimentovali se svým tělním plánem a s ním související potravní specializací, jurští a křídoví zástupci jsou mnohem konzervativnějšího charakteru. Současně jurští a křídoví ichtyosauri okupují zcela jiný tzv. “morfologický prostor”, než formy triasové. S tím souvisí i rozdělení ichtyosaurů podle Motaniho (2005), který triasové formy rozděluje do tzv. “bazálního” a “středního” stupně, zatímco jurské a křídové formy spadají výhradně do “thunniformního” neboli “tuňákovitého” stupně. První dva stupně ještě nemají zcela zpevněnou přední část těla, chybí jim hřbetní ploutev a poloměsíčitá ocasní ploutev se teprve vyvíjí. Oproti tomu poslední stupeň má trup zcela zpevněný a propulze je prováděna pouze za pomoci již zcela vyvinuté poloměsíčité ocasní ploutve.

Tento přechod na zcela nový způsob lokomoce znamenal současně adaptaci na jiný styl lovu. Zatímco někteří triasoví ichtyosauři mohli být například lovci za zálohy, jurští ichtyosauři svou kořist především pronásledovali. Současně, jak již bylo zmíněno, z triasu známe formy specializované na lov organismů s pevnými schránkami, jakým byl například rod *Phalarodon*. Obrovské, někdy zcela bezzubé formy, jakými byli shastasauři specializovaní na měkkotělou potravu nebo makropredátoři, jakými byly například rody *Himalayasaurus* nebo *Thalattoarchon* (Massare 1987, Sander et al. 2011, Thorne et al. 2011, Fröbisch et al. 2013, Huang et al. 2020).

Autoři Maxwell & Vincent (2016) se ve své práci zabývají ještě dalším efektem, který vymírání měla. Konkrétně pozorují celkovou velikost těla ichtyosaurů překračující hranici anoxického eventu ve spodním toarku. Podle nich je v amonitové zóně *D. tenuicostatum*, tedy v zóně, kde docházelo ke zhoršování životního prostředí mořských organismů, relativně nízká diverzita s ovšem poměrně častými nálezy menších (4 m) ichtyosaurů rodu *Hauffiopteryx* a druhu *Stenopterygius quadriscissus*. Současně se zde měli vyskytovat dospělí jedinci *S. quadriscissus* s nejmenší zaznamenanou velikostí těla, a to od dvou do tří metrů celkové délky. Později, v amonitové zóně *H. falciferum*, měl *S. quadriscissus* postupně ustupovat a současně u něj docházelo ke zvětšování velikosti těla. Časté byly i nálezy jedinců přesahující tři metry délky (Maisch 2008, Maxwell & Vincent (2016)).

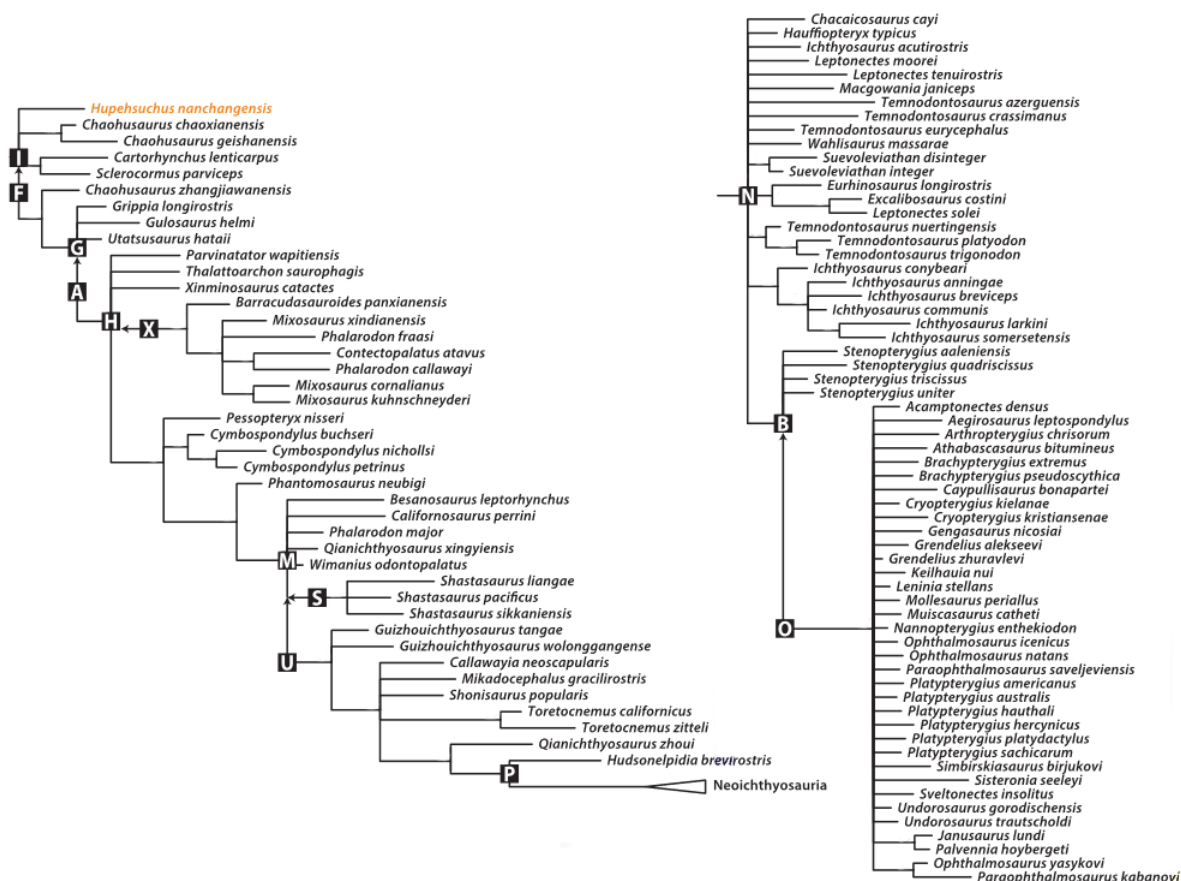
5 Fylogeneze ichthyosaurů a jejich systematika

Ichtyosauři jsou velká a rozmanitá skupina mesozoických plazů, která tvořila významnou složku mořských ekosystémů po zhruba 160 milionů let. Nejstarší ichtyosauři známe již ze spodního triasu (olenek) ale je pravděpodobné, že existovali již dříve. Předchůdci ichtyosaurů nejspíše obývali permské lesy pravděpodobně v podobě terestrických ještěřů, které ve fosilním záznamu buď neznáme, nebo je kvůli vysokému stupni specializace jejich potomků zatím nepoznáme. Ichtyosauři si udrželi roli významných predátorů až do raného období svrchní křídly (cenomanu), kdy vymírají kolem 90 Ma, tedy několik desítek milionů let před tím, než je následovali i ostatní velcí mesozoičtí plazi (Motani 1999a, Sander 2000, Maisch a Matzke 2000, Maisch 2010, Fischer et al. 2014).

Nástup ichtyosaurů je opředen mnoha otázkami především pro to, že se poprvé objevili již necelých deset milionů let po největší extinkční události v historii; vymírání na hranici perm-trias, a již tehdy byly plně uzpůsobení k životu ve vodním prostředí (Motani et al. 1996, Sander 2000, Fröbisch et al. 2013). Trias je pro vývoj ichtyosaurů velmi významný, protože zde můžeme pozorovat velmi vysokou ranou disparitu a obdobně vysokou evoluční rychlost související s rapidní fenotypovou diverzifikací triasových evolučních linií. Mezi nejvýznamnější triasové linie patří například velcí makropredátoři Cymbospondylidae, menší, kosmopolitně rozšíření Mixosauridae, obrovští ichtyosauři patřící do infrařádu Shastasauria a v neposlední řadě Parvipelvia; větev vedoucí k jediné známé linii překračující evoluční hrdlo lahve, které nastalo na hranici trias-jura. Jurské evoluční hrdlo lahve je detailněji uvedeno v předchozí kapitole. Jurští ichtyosauři se řadí do kladu Neoichthyosauria s temnodontosauřem jako posledním společným předkem. Následující klad, Thunnosauria, zaštiťuje tři nejvýznamnější jurské čeledi: Ichthyosauridae, Stenopterygiidae a Ophthalmosauridae. Všechny tři čeledi jsou známé pro svoje četné nálezy a velkou vnitrorodovou variabilitu (Massare 1987, Sander 2000, Maisch et Matzke 2000, McGowan & Motani 2003, Thorne et al. 2011, Motani 2005, Jamison-Todd et al. 2022).

Fylogeneze ichtyosaurů od jejich prvního popsání Homem v roce 1814 prodělala značný a velmi bouřlivý vývoj. O první rozdělení ichtyosaurů se pokusil německý paleontolog Friedrich von Huene až v roce 1922. Von Huene ve své práci ichtyosauři rozděljuje do dvou skupin na základě morfologie jejich předních končetin. Konkrétně se jedná o skupiny Longipinnate, tedy ichtyosauři s úzkými a protáhlými ploutvemi, a Latipinnate; ichtyosauři s kratšími, širšími ploutvemi a vyšším počtem prstů. Toto dělení je dodnes považováno za tradiční, a to navzdory tomu, že bylo již dávno překonáno.

O alternativní rozdělení ichtyosaurů se pokusil francouzský přírodovědec Mazin v roce 1982. Mazin kromě charakteristik předních končetin využívá také charakteristiky lebky a ve své práci rozděluje ichtyosaury do pěti základních skupin. Jedná se o skupiny: Mixosauridae, Shastasauridae, Ichthyosauridae, Stenopterygidae a Leptopterygidae. Mazin současně, stejně jako před ním autoři Romer (1968) a Mcgowan (1973), kteří se ovšem ve svých pracích nesoustředili na fylogenezi, zařadil ichtyosaury do širšího taxonu Euryapsida, skupinu odvozenou z podtřídy Diapsida.



Obrázek č. 4 - převzato a upraveno z práce Moon (2019)

Pojmenované uzly jsou: A, Ichthyosauria; B, Baracromia; F, Ichthyosauriformes; G, Ichthyopterygia; H, Hueneosauria; I, Ichthyosauromorpha; M, Merriamosauria; N, Neoichthyosauria; O, Ophthalmosauridae; P, Parvipelvia; S, Shastasauria; U, Euichthyosauria a X, Mixosauridae

Na přelomu století pak vyšly tři velké práce zabývající se primárně fylogenezí ichtyosaurů. Jmenovitě šlo o práce Motani (1999b), Sander (2000) a Maisch a Matzke (2000). Tyto práce jsou detailně probrány v kapitole "Významní autoři a jejich práce". Všechny tři studie se shodují v zásadních fylogenetických otázkách, jako je například bazální umístění rodů *Utatsusaurus* nebo *Grippia* a v monofyletičnosti post-triasových

ichtyosaurů označených jako Neoichthyosauria s nejbazálnějším společným předkem představující rod *Temnodontosaurus*.

Za posledních dvacet let se fylogenetické práce zaměřovaly především na popis nových taxonů a jejich zařazení v rámci menších skupin, často pak pouze na úrovni čeledí. O inkluzivní fylogenezi se pokoušel až Moon v roce 2019 (obr. 4).

5.1 Systematická paleontologie

Systematika uvedená v této kapitole vychází především z prací Motani (1999b), McGowan & Motani (2003), Maisch (2008) a Moon (2019), mezi další využitě práce patří Maisch & Matzke (2000), Sander (2000), Maxwell (2012), Motani et al. (2015), Maxwell & Cortés (2018) a další. Některé názvy skupin, které využívá Motani (1999b) se ale neobjevují v o dvacet let mladším fylogenetickém stromu a z práce Moon (2019) jsou pro účely této práce vyloučeny. Naopak na základě nových objevů, které se uskutečnily za poslední dvě desetiletí, jsou zde uvedeny i nově využívané názvy, které nejsou přítomné v práci Motani (1999b), ale objevují se v článku Moon (2019).

Podtřída **Diapsida** Osborn, 1903

Klad **Ichthyosauromorpha** Motani, Jiang, Chen, Tintori, Rieppel, Ji & Huang, 2015

Definice: Poslední společný předek druhů *Hupehsuchus nanchangensis* a *Ichthyosaurus communis* a všech jejich potomků (Motani et al. 2015).

Klad **Ichthyosauriformes** Motani, Jiang, Chen, Tintori, Rieppel, Ji & Huang, 2015

Definice: Jedná se o fylogenetickou větev zahrnující druh *Ichthyosaurus communis* a všechny jeho potomky, ale už nezahrnuje větev vedoucí k druhu *Hupehsuchus nanchangensis* a všech jeho potomků (Motani et al. 2015).

Nadřád **Ichthyopterygia** Owen, 1840

Definice: Poslední společný předek druhů *Ichthyosaurus communis*, *Utatsusaurus hataii* a *Parvinatator wapitiensis* a všech jejich potomků.

Diagnóza: Přítomen posteriorní výběžek postfrontale; horní spánková jáma má anteriorní plošinu, která chybí u odvozenějších forem. Supratemporální výběžek parietale je dlouhý interpterygoidní dutina chybí nebo je extrémně redukována; ektopterygoid není přítomný; metakarpalus I má anteriorně redukované tělo; metakarpus V je bez postaxiální části těla;

prsty jsou integrované bez oddělení jednotlivých prstů. Je přítomno vyvýšení (ohyb) kaudální páteře. Na ocase jsou protisměrně nakloněné spinální výběžky (Motani 1999b).

Incertae sedis **Eoichthyosauria** Motani, 1999b

Definice: Poslední společný předek *Grippia longirostris* a *Ichthyosaurus communis* a všichni jejich potomci.

Diagnóza: Metakarpus I nemá periferální část těla; autopodium je delší než proximální část přední končetiny; dvojité žeberní fasety jsou přítomné alespoň na několika krčních obratlech (Motani 1999b).

Řád **Ichthyosauria** de Blainville, 1835

Definice: Všichni Eoichthyosauria blíže příbuzní *Ichthyosaurus communis* než *Grippia longirostris*.

Diagnóza: Vnější nozdry jsou orientovány laterálně s mírným otevřením dorzálně; dorzální orbitální okraj tvoří prefrontal-postfrontální příčka; postorbitale z laterálního pohledu na horním spánkovém otvoru chybí; na hranici parietale – frontale se nachází pineální otvor; transverzální obruba pterygoidu není zřetelná; ulna nemá post axiální část těla; dorzální obratlová centra mají posteriorně diskoidální tvar (Motani 1999b).

Incertae sedis **Hueneosauria** Maisch & Matzke, 2000

Definice: Poslední společný předek *Mixosaurus cornalianus* a *Ophthalmosaurus incenicus* a všichni jejich potomci (Maisch & Matzke 2000).

Podřád **Mixosauria** Motani, 1999b

Definice: Všichni hueneosauria blíže příbuzní *Mixosaurus cornalianus* než *Ophthalmosaurus incenicus* (Motani 1999b).

Čeleď **Mixosauridae** Baur, 1887

Definice: Poslední společný předek *Mixosaurus cornalianus* a *Mixosaurus nordenskiöldii* a všichni jejich potomci.

Diagnóza: Premaxilla je posteriorně zašpičatělá a těsně se dotýká vnější nozdry; sagitální hřeben je dlouhý a dosahuje až k nasale; pubis je více než dvakrát větší, než ischium; neurální trny jsou poměrně vysoké a úzké; středokaudální obratlová centra mají zvětšenou velikost (Motani 1999b).

Incertae sedis **Merriamosauria** Motani, 1999b

Definice: Poslední společný předek *Shastasaurus pacificus* a *Ichthyosaurus communis* a všichni jejich potomci.

Diagnóza: Scapula a coracoid jsou v kontaktu, a to nejen poblíž glenoidu; radius má na silně redukované diafýze anteriorně umístěný zářez; v zápěstí zcela chybí pisiform; metacarpal I není osifikovaný a tedy prst I chybí (Motani 1999b).

Infrařád **Shastasauria** Motani, 1999b

Definice: Všichni merriamosauria blíže příbuzní *Shastasaurus pacificus* než *Ichthyosaurus communis*.

Diagnóza: Humerus je téměř rovnoměrně čtyřúhelníkový; foramen obturatum je částečně otevřený, ale většinou se nachází uvnitř pubis; počet presakrálních obratlů je kolem 55 (Motani 1999b).

Infrařád **Euichthyosauria** Motani, 1999b

Definice: Všichni merriamosauria, kteří jsou blíže příbuzní *Ichthyosaurus communis* než *Shastasaurus pacificus*.

Diagnóza: Nasale zřetelně zasahuje přes orbitu a současně je v kontaktu s postfrontale (Moon 2019).

Incertae sedis **Parvipelvia** Motani, 1999b

Definice: Poslední společný předek rodů *Mcgowania*, *Hudsonelpidia* a *Ichthyosaurus* a všech jejich potomků.

Diagnóza: Čepel lopatky je rovná; radius je širší než delší; pubis je bodcovitého tvaru (Motani 1999b).

Čeleď **Suevoleviathanidae** Maisch & Matzke, 2000

Rod **Suevoleviathan** Maisch, 1998

Typový druh: *Suevoleviathan disintiger* (von Huene, 1926)

Diagnóza: Celková velikost těla dosahuje maximálně 4 m. Prsty přední ploutve jsou distálně široce rozprostřené; zástupci mají více než 5 prstů; v člancích prstů přední končetiny nejsou patrné žádné zářezy; přední ploutev není výrazně větší, než ploutev zadní; zářezy jsou přítomné na většině elementů náběhové hrany zadní ploutve. Pánevní pletenec se skládá ze tří částí: ilium, ischium a pubis; pubis je úzká a prohnutá; ischium je téměř pravouhlé; ilium má přítomný anteriorní výběžek. Preflexurální část páteře čítá více než 80 obratlů; posflexurální segment je dlouhý a zdá se být i flexibilní. Maxilla je relativně

krátká, poměr premaxily je 0,42; poměr orbit je 0,22. Zuby jsou robustní, posteriorní zuby v maxille jsou početně redukované (McGowan & Motani 2003).

Nadčeleď **Leptonectoidea** McGowan & Motani, 2003

Čeleď **Leptonectidae** Maisch, 1998

Definice: Poslední společný předek *Eurhinosaurus longirostris* a *Leptonectes tenuirostris* a všichni jejich potomci.

Diagnóza: Temporální region se z laterálního pohledu jeví velmi úzký; rostrum je extrémně zúžené, zuby jsou, vzhledem k poměru lebky, malé; tibia a fibula jsou oddělené (Motani 1999b).

Rod **Eurhinosaurus** Abel 1909

Typový druh: *Eurhinosaurus longirostris* (Mantell, 1851)

Diagnóza: Jedná se o celkově relativně velké ichtyosaury dosahující délky až 7 m. Mandibula je výrazně kratší, než lebka (méně než 60%); rostrum, premaxilla a prenasal jsou v poměru 1,0; orbita je v poměru kolem 0,20. Basioccipitale má prodlouženou extrakondylární oblast. Pánevní pletenec se skládá ze tří částí: ilium, ischium a pubis bez srůstu. Jedná se o relativně dlouhého ichtyosaura s počtem preflexurních obratlů od 85, ale nejspíše nepřesahující počet 95 obratlů; presakrální obratle bývají v počtu 44. Přední a zadní končetiny jsou velmi dlouhé a úzké; počet kosterních elementů v nejdelším prstu je někdy i více než 17 článků; přední ploutev je alespoň o polovinu delší než neurocranium; zadní končetina je podobně dlouhá, jako končetina přední; přední ploutev má 4 nebo 5 prstů s nepřítomnými nebo poměrně vzácnými zářezy na náběhové hraně (McGowan & Motani 2003).

Klad **Neoichthyosauria** Sander, 2000

Definice: Poslední společný předek *Temnodontosaurus platyodon* a *Ichthyosaurus communis* a všichni jejich potomci.

Diagnóza: Ulnare je menší než intermedium (Sander 2000).

Čeleď **Temnodontosauridae** McGowan 1974

Rod **Temnodontosaurus** Lydekker 1889

Typový druh: *Temnodontosaurus platyodon* (Conybeare, 1822)

Diagnóza: Jedná se o velké ichtyosaury, jejichž celková délka těla většinou přesahuje 6 m, ale mohou dosahovat až 9 m; lebka a čelist jsou u dospělých jedinců dlouhé od 1 m, často pak přesahují délku 1,5 m;. Přední ploutev má méně než 5 prstů; ulnare je menší než intermedium; na přední končetině není patrné žádné rozdělení prstů; v anteriorní

části kosterních elementů náběhové hrany přední ploutve je přítomný alespoň jeden zářez, někdy je přítomen na většině elementů; prsty mohou mezi sebou mít v distální části značné mezery; distální konec humeru je zřetelně širší než jeho proximální konec. Pubis a ischium jsou rozdělené, ale mohou být i částečně srostlé. Preflexurální část páteře čítá přibližně 80 obratlů. Mandibula není nápadně kratší než lebka. Orbita je relativně malá, orbitální poměr je do 0,21, nejčastěji kolem 0,18; maxilla je dlouhá; poměr premaxily je 0,43–0,32; vnější nozdry jsou velké, prenariale je v poměru 0,45; basioccipitale s rozsáhlou extrakondylární oblastí a patrně malým basioccipitálním čepem. Zuby jsou středně velké, alespoň 30 mm vysoké, ale často přesahují 40 mm (Motani 1999b).

Klad **Thunnosauria** Motani, 1999b

Definice: Poslední společný předek *Stenopterygius quadriscissus* a *Ichthyosaurus communis* a všichni jejich potomci (Motani 1999b).

Nadtřída **Ichthyosauroidea** Motani, 1999b

Definice: Poslední společný předek *Stenopterygius quadriscissus*, *Ichthyosaurus communis* a *Ophthalmosaurus icenicus* a všichni jejich potomci.

Diagnóza: Přední ploutev alespoň dvakrát delší než zadní ploutev (Motani 1999b).

Čeleď **Ichthyosauridae** Bonaparte, 1841

Rod **Ichthyosaurus** de la Beche & Conybeare, 1821

Typový druh: *Ichthyosaurus communis* (de la Beche & Conybeare 1821)

Diagnóza: Přední končetina má minimálně pět prstů; ulnare je větší než intermedium; anteriorně k primární ose můžeme pozorovat zdvojení prstů; články prstů jsou početné a nacházejí se těsně u sebe; distální konec humeru je širší než jeho proximální konec. Pánevní pletenec je složený ze tří kostí; ilium, ischium a pubis, bez srůstu. Preflexurální část páteře čítá více než 80 obratlů. Basioccipitale s rozšířenou extrakondylární oblastí a dobře vyvinutým basioccipitálním čepem (Motani 1999b).

Čeleď **Stenopterygiidae** Kuhn, 1934

Rod **Hauffiopteryx** Maisch 2008

Typový druh: *Hauffiopteryx typicus* (von Huene, 1931)

Diagnóza: Jedná se o menšího až středně velkého ichtyosaura typicky dlouhého 2–3 metry s relativně krátkým a úzkým rostrem a s mírným předkusem. Na rozdíl od rodů *Eurhinosaurus*, *Leptonectes* a *Stenopterygius* se podílí na vytvoření okrajevnějších nozder i prefrontale; nasale zaujímá větší část středové linie rostra z dorzální strany a zasahuje od anteriorní části rostra po otvor vnějších nozder (u rodu *Stenopterygius*

zasahuje pouze k premaxille); prefrontale je více odhaleno dorzální straně spíše než postfrontálně (na rozdíl od rodu *Stenopterygius*); parietální otvor se nachází k supratemporálnímu otvoru anteriorně; supratemporální otvor je malý, oválný a viditelný z dorzálního pohledu (podobně jako je tomu u rodu *Eurhinosaurus*, ale ne u rodu *Stenopterygius*); supratemporale je z posteriodorzálního pohledu ploché (podobně jako u *Eurhinosaurus*, ale rozdílně od *Stenopterygius*); dentice má, na rozdíl od rodu *Suevoleviathan*, hladkou sklovinu; gastralie jsou posteriorně prodloužena až k třicátému pátému presakrálnímu obratli (jedná se o unikátní znak ichtyosaurů toarkského stáří); glenoidální konec lopatky je anteriorně rozšířený (na rozdíl od rodu *Temnodontosaurus*); coracoid má anteriorně přítomný zářez; chybí otvor mezi kostmi humerus, radius a ulna (na rozdíl od rodu *Suevoleviathan* a druhu *Temnodontosaurus trigonodon*); prsty přední i zadní končetiny mají anteriorně přítomné zářezy (na rozdíl od rodu *Suevoleviathan*); proximální elementy končetin jsou hranaté; ischium a pubis jsou tenké a bodcovité, srostlé laterálně, ale rozdělené mediálně (autapomorfie); fibula je větší než tibia; prsty zadní končetiny se distálně sbíhají (Maxwell & Cortés 2020).

Rod *Stenopterygius* Jaekel, 1904

Typový druh: *Stenopterygius quadriscissus* (Quenstedt 1856)

Diagnóza: Jedná se o středně velké ichtyosaury celkové délky těla zřídka dosahující 6 m, ale nejčastěji nedosahují ani 4 m. Jedinci mají malou až středně velkou lebku a čelisti nejčastěji méně než 1 m dlouhé. Pánevní pletenec se skládá ze dvou kostí: ilium a ischiopubis tedy kosti ischium a pubis jsou srostlé v jediný element. Přední ploutev má 4 - 6 prstů; jednotlivé proximální elementy prstů se nachází blízko u sebe; některé elementy mohou mít zářez na náběhové hraně přední ploutve; humerus má dvě distální plošky; párové ploutve jsou neúměrné délky tedy přední ploutve jsou alespoň dvakrát delší než zadní. Preflexurální část páteře čítá maximálně 90 obratlů (McGowan & Motani 2003).

Čeleď *Ophthalmosauridae* Baur, 1887

Definice: Všechny taxony blíže příbuzné *Ophthalmosaurus incenicus* a *Platypterygius hercynicus* než *Stenopterygius aaleniensis* a *Chacaicosaurus cayi* (Moon 2019).

Diagnóza: Extrakondylární oblast basioccipitale je redukována; angulare je většinou laterálně odhaleno, anteriorně dosahuje až k surangulare; anteriorně k radiu je přítomen další zeugopodiální element, distálně od kosti vřetení je přítomen další prst (Motani 1999b).

5.2 Validní druhy *Stenopterygius*

Důvod pro zvláštní podkapitoly je takový, že otázka validity druhů v rámci rodu *Stenopterygius* je velmi nejasná a každý autor vnímá dělení tohoto rodu jinak. Někteří autoři, jako třeba Maisch (2008) nebo Maxwell (2012) preferují rozdělení do tří druhů s velmi vysokou variabilitou. Jiní, např. Motani (1999b) nebo McGowan & Motani (2003), rod rozdělovali do většího množství méně variabilních druhů. Problematika rodu *Stenopterygius* je ošemetná zejména proto, že máme k dispozici obrovské množství jedinců v různých ontogenetických stádiích, a tedy jejich celková variabilita je značná. To vede k intenzivním diskuzím a časté vnitrodruhové reklasifikaci, kterou se zde pokouším trochu přiblížit.

***Stenopterygius quadriscissus* (Quenstedt, 1856)**

Vzorový materiál: Lektotyp GPIT 43/02119-1

Diagnóza: Jedná se o středně velkého ichtyosaura dosahující celkové délky do 3,5 m a délky lebky do 650 mm. U dospělých jedinců dochází k extrémní redukci chrupu, a to jak v ohledu velikosti, tak i počtu jednotlivých zubů, současně někdy v dospělosti dochází k ztrátě dentice. Počet presakrálních obratlů je do 45; počet preflexurálních obratlů činí nejčastěji 82 kusů. Přední ploutev se nejčastěji skládá z pěti prstů, vzácně však může mít i čtyři nebo šest prstů. Rostrum je střední až dlouhé v poměru od 0,60 a většinou nepřesahuje 0,66; orbita není nijak zvlášť velká a její poměr je do 0,24 (nejčastěji méně než 0,22) (McGowan & Motani 2003).

Poznámky: Nad validitou druhu *Stenopterygius quadriscissus* není žádných pochyb. Kromě toho, že se jedná o prvního popsaného zástupce rodu *Stenopterygius*, panuje mezi autory, McGowan (1979), Godefroit (1994), Maisch (1998), McGowan a Motani (2003) a Masich (2008), ohledně jeho validity všeobecná shoda.

Quenstedt (1856) ve své práci popsal a pojmenoval dva ichtyosaury, které nazval: *Ichthyosaurus quadriscissus* (dnes *Stenopterygius quadriscissus*) a *Ichthyosaurus triscissus* (dnes *Stenopterygius triscissus*) a na základě počtu zářezů na elementech náběhové strany přední končetiny je diagnostikoval jako dva odlišné druhy. Podle McGowana (1979) je však tento znak značně variabilní a tvrdí, že se může jednat o jediný druh. Oproti tomu Maisch (2008) a Maxwell (2012) se ale domnívají, že *S. quadriscissus* a *S. triscissus* jsou skutečně dva odlišné druhy a nabízí více specifické diagnostické znaky, než navrhl Quenstedt (1856).

Rozdělení jediného druhu (*S. quadriscissus*) na dva by nahrávalo i tvrzení, kdy McGowan & Motani (2003) považují za nejvýraznější znak druhu *Stenopterygius quadriscissus* jeho extrémní redukci chrupu, která je pro dospělé jedince typická. Nicméně jsou známí i někteří velcí jedinci se zachovalou denticí, což by nasvědčovalo existenci také druhu *S.*

triscissus. Dospělý jedinec *S. quadriscissus* by měl mít spodní čelist dlouhou kolem 40 cm (McGowan 1979). Maisch (2008) tvrdí, že ačkoli redukce dentice je u velkých jedinců *S. quadriscissus* samozřejmě pozorovatelná, považuje ji za znak variabilní (jedná se o ontogeneticky podmíněnou redukci) a nabádá k opatrnosti při jejím použití. Současně se *S. quadriscissus* stal nejčastěji se vyskytujícím druhem ichtyosaura v Holzmadenu a jedná se tak o Německý equivalent druhu *Ichthyosaurus communis* ze spodního liasu, který je známý především z jižní a jihovýchodní Anglie a z Belgie (McGowan & Motani 2003).

***Stenopterygius triscissus* Quenstedt, 1856**

Vzorový materiál: Holotyp GPIT 12/0224-2

Diagnóza: Jedná se o středně velkého ichtyosaura dosahujícího až 3,5 m. *T. triscissus* má dlouhou prenariální oblast, v dospělosti je tato část dokonce delší než postcranium druhu *S. quadriscissus*. Redukce dentice je velmi variabilní od silně redukované po většinou přítomnou; sklovina je hladká a bez rýhování. Přední ploutev je v porovnání s lebkou i s kostí pažní relativně krátká (narozdíl oproti *S. uniter*). Tělo je typicky užší, než u *S. quadriscissus*; femur je výrazně redukovaný (Maisch 2008 modifikovaný Maxwell 2012).

Poznámky: Maisch (2008) pozoroval u dospělých jedinců redukci chrupu a označil ji za diagnostický znak, nicméně Maxwell (2012) toto tvrzení vyvrací. Podle Maxwella (2012) dospělí jedinci *S. triscissus* byly pozorováni s plnou i redukovanou denticí. Tuto hypotézu potvrzují i McGowan a Motani (2003) a Maisch (2008), kteří označují extrémní redukci chrupu jako znak unikátní pro *S. quadriscissus*. McGowan a Motani (2003) označují *S. triscissus* za synonymum pro *S. megacephalus*, s tímto tvrzením ale nesouhlasí Maisch (2008), který označuje *Ichthyosaurus longifrons* Owen, 1881, *Stenopterygius megacephalus* von Huene, 1922 a *S. megalorhinus* von Huene, 1922 za mladší synonyma pro *S. triscissus*.

***Stenopterygius uniter* von Huene, 1931**

Vzorový materiál: Neotyp GPIT 1491/10

Diagnóza: Jedná se o středně velkého až většího ichtyosaura dosahující až 4 m celkové délky těla. Prenariální oblast je podobná *Stenopterygius triscissus*; dentice je v dospělosti různě redukovaná ve velikosti i v počtu jednotlivých zubů. Přední končetiny jsou relativně dlouhé a v distální části se zužují. Tělo je celkově štíhlejší, než u *S. quadriscissus*, zatímco lebka je všeobecně robustnější. Femur je v porovnání se spodní čelistí poměrně krátký; distální tarsal II je relativně velký (Maisch 2008 modifikovaný Maxwell 2012).

Poznámky: *S. uniter* je poměrně diskutabilní a vzhledem k jeho silné podobnosti s *S. quadriscissus* nejhůře identifikovatelným druhem. Celková délka přední končetiny v

porovnání s humerem se u obou druhů (*S. quadriscissus* a *S. uniter*) značně překrývá. Co ovšem podle Maischa (2008) *S. uniter* odlišuje od *S. quadriscissus* a *S. triscissus* je delší rostrum v porovnání s postkraniálem, silně ozubené čelisti a výrazně prodloužené přední končetiny. Podle Maischa (2008) je dentice *S. uniter* poměrně robustní u všech věkových kategorií tohoto druhu, Maxwell (2012) ale namítá, že dentice velkých jedinců *S. uniter* připomíná dentici velkých jedinců *S. quadriscissus* (tj. sklovina zcela bez nebo jen s lehkým rýhováním a celková redukce dentice). Maisch (2008) věnuje předním ploutvím zvláštní pozornost a označuje je za znak, který *S. uniter* odlišuje od všech ostatních zástupců rodu *Stenopterygius*. Na základě součtu šířek proximálních elementů přední ploutve (radius, ulna, radiale, ulnare a intermedium) a porovnání distální části končetiny s délkou femuru vychází, že přední končetiny *S. uniter* jsou znatelně užší, než končetiny jiných druhů (Maxwell 2012) a toto prodloužení je patrné jak u menších, 2 m velkých jedinců, tak i u jedinců přesahující 4 m celkové délky, takže se nemůže jednat o ontogenetickou variabilitu (Maisch 2008). Maisch (2008) tento typ ploutví dokonce přirovnává k temnodontosaurům. I přes veškeré podobnosti však Maxwell (2012) považuje celkový vzhled koster *S. uniter* natolik odlišný od *S. quadriscissus* a *S. triscissus*, že jej, stejně jako Maisch (2008), považuje za odlišný, ačkoli celkově mnohem vzácnější druh.

5.3 Diskutabilní druhy *Stenopterygius*

V následujících odstavcích zmiňuji druhy, které někteří autoři považují pouze za variace výše zmíněných druhů. Mezi jednotlivými druhy jmenovanými v této kapitole můžeme pozorovat nejrozličnější znaky, které lze vnímat za pouhou vnitrodruhovou variabilitu stejně tak jako znaky ukazující na odlišný poddruh nebo dokonce druh. Velmi zde záleží na tom, zdali jednotlivé druhy rodu *Stenopterygius* (např. *S. quadriscissus*) budeme vnímat jako extrémně variabilní, nebo naopak rod rozštěpíme do více druhů.

***Stenopterygius cuneiceps* McGowan, 1979**

Vzorový materiál: Holotyp NMC 8161

Diagnóza: Jedná se o poměrně velkého ichtyosaura s celkovou délkou těla nejčastěji přesahující 3 m, odhaduje se i 3,5 m, lebka je většinou dlouhá více jak 50 cm, u větších jedinců celková délka lebky často přesahuje 65 cm. Dentice je poměrně početná a menší až středně velká. Rostrum je kratší v poměru 0.66; orbity nejsou příliš velké v poměru do 0.22. Počet preflexurálních obratlů je do 82 kusů. Přední ploutve jsou úzké v poměru stran 2.7 a více (McGowan & Motani 2003).

Poznámky: Godefroit (1994) považuje *Stenopterygius cuneiceps* za synonymní název *S. quadriscissus*. S tímto ale nesouhlasí Maisch (1998), který považuje *S. cuneiceps* za mladší synonymum *S. megalorhinus* a považuje jej za validní druh. Maisch (1998) a McGowan a Motani (2003) nepovažují *S. cuneiceps* za synonymní název pro *S. quadriscissus* a argumentují tím, že u *S. quadriscissus* v dospělosti dochází k redukci dentice, což není pozorovatelné u holotypu *S. cuneiceps*. Maisch (2008) na základě silně prodloužených ploutví holotypu synonymizuje *S. cuneiceps* s *S. uniter*. Dalším bodem k diskuzi je, že holotyp *S. cuneiceps* je zajímavý svým zkráceným rostrem, který si každý z autorů vysvětluje jinak. McGowan a Motani (2003) považují zkrácené rostrum za přirozený diagnostický znak, zatímco Maisch (1998, 2008) zkrácené rostrum vysvětluje jevem, kdy při potopení kadáveru hlavou napřed došlo k jeho zaboření do substrátu a později i deformaci, kterou detailněji popisuje ve svých pracích.

***Stenopterygius longifrons* Owen, 1881**

Vzorový materiál: Holotyp BMNH 33157

Diagnóza: Maxilla dosahuje k hranici s externí naris; ale nedochází tu ke kontaktu mezi frontale a postfrontale (McGowan & Motani 2003).

Poznámky: Maisch (2008) považuje *S. longifrons* pouze za synonymum pro *S. megalorhinus*, protože znak, který by je měl odlišovat (delší rostrum *S. longifrons*) je ontogeneticky variabilní, a proto by se tento znak měl používat pouze u dospělých, plně vyvinutých jedinců, což nebyl případ holotypu *S. longifrons*. Maisch (2008) označuje holotyp za mladší synonymum *Ichthyosaurus triscissus* Quenstedt, 1856 (*S. triscissus*). Druhá kostra původem ze Švýcarských posidoniových břidlic od Teysachaux je podle autora natolik špatně zachovalá, že si ji troufne zařadit pouze do rodu jako *Stenopterygius* sp.

***Stenopterygius longipes* Wurstemberger, 1876**

Vzorový materiál: Holotyp GPIT 1491/5.

Diagnóza: Jedná se o poměrně velkého ichtyosaura s celkovou délkou těla přesahující 3,5 m a lebku dlouhou přesahující 70 cm. *S. longipes* se vyznačuje dlouhými, úzkými ploutvemi. Počet preflexurálních obratlů je do 75. Lebka je poměrně velká s dobře vyvinutou denticí a bez tendence k její redukci (McGowan & Motani 2003).

Poznámky: Zajímavý znak, který podle McGowana a Motaniho (2003) odlišuje druh *Stenopterygius longipes* od ostatních toarkských ichtyosaurů je jeho pozoruhodně nízký počet preflexurálních obratlů, nejčastěji se nalézá v počtu 71 kusů. Další zajímavostí tohoto druhu odlišující jej od ostatních druhů rodu *Stenopterygius* jsou jeho pozoruhodně dlouhé a úzké ploutve, které mají v nejdelším prstu minimální počet 30 kosterních

elementů (McGowan & Motani 2003). Maisch (2008) se domnívá, že holotyp je kompozit složený z minimálně dvou různých jedinců a druhý exemplář označený SMNS 3145 měl být při preparaci značně modifikován. Maisch (1998) považoval exemplář za *S. quadricissus*, nicméně autor později v práci Maisch (2008) své původní tvrzení opravuje a na základě přítomnosti dentice bez náznaků redukce přeřazuje exemplář k druhu *S. uniter*.

***Stenopterygius macrophasma* McGowan, 1979**

Vzorový materiál: Holotyp SMNS 16811

Diagnóza: Jedná se o středně velkého ichtyosaura celkové délky méně než 3,5 m a lebku do 65 cm. *S. macrophasma* má početnou dentici bez tendence k redukci ve velikosti a počtu. V poměru k tělu má *S. macrophasma* relativně malou lebku. Počet presakrálních obratlů je do 45 a preflexurálních do 80 kusů. Orbita je poměrně velká, větší než 0.22; rostrum není příliš dlouhé v poměru do 0.64; premaxilla se vyskytuje nejčastěji v poměru do 0.42. Přední ploutve nejsou výrazně dlouhé (McGowan & Motani 2003).

Výskyt: Jižní Německo, Holzmaden.

Stratigrafie: Svrchní lias, spodní jura (Toark).

Poznámky: *S. macrophasma* je druh obsahující jediný exemplář; březí samici s mládětem a s otiskem kůže. Godefroit (1994) a Maisch (1998) považují *S. macrophasma* za pouhou variaci *S. quadricissus* a tak tyto dva druhy synonymizují. McGowan a Motani (2003) ve své práci jako argument pro validitu druhu uvádí, že holotyp *S. macrophasma* (celkové délky kolem 3 m, s délkou mandibuly 515 mm) nemá ani u takto velkého zvířete pozorovatelnou redukci chrupu. Redukce je podle McGowana a Motaniho (2003) patrná u zástupců *S. quadricissus* při délce mandibuly přesahující 400 mm, takže se podle autorů nemůže jednat o variaci *S. quadricissus*. Maisch (2008) namítá, že kromě dentice diagnóza stanovená McGowanem a Motanim (2003) prakticky odpovídá diagnostickým znakům pro *S. quadricissus* a neshledává zde žádné znaky, kromě dentice, kterou považuje za vnitrodruhově variabilní, které by *S. macrophasma* a *S. quadricissus* odlišovaly. Současně se exemplář *S. macrophasma* našel ve stratigrafické vrstvě s nejvyšší abundancí *S. quadricissus* von Huene (1931). Maisch (2008) také podotýká, že vzhledem k tomu, že druh *S. macrophasma* je založen na jediném exempláři, a další se nikdy nepodařilo identifikovat, je poněkud zarážející.

***Stenopterygius megacephalus* von Huene, 1922**

Vzorový materiál: Amsterdam Lyceum 'COL'; kompletní kostra mladého dospělého jedince celkové délky 208 cm.

Diagnóza: Jedná se o menšího až středně velkého ichtyosaura celkové délky těla nedosahující ani 3 m; lebka pak činí celkově do 50 cm, lebka je v poměru k tělu poměrně velká. *S. megacephalus* se odlišuje vcelku početnou denticí bez tendence k redukci velikosti nebo počtu jednotlivých zubů. Počet presakrálních obratlů je kolem 80. Lebka je dlouhá a úzká, rostrum je dlouhé v poměru do 0.70. Orbita je neobvykle velká: její poměr činí 0.22; premaxilla je v poměru 0.42. Přední ploutve jsou výrazně prodloužené, a to v poměru 2.7 (McGowan & Motani 2003).

Poznámky: Godefroit (1994) a Maisch (1998) považují *Stenopterygius megacephalus* za synonymní název *S. quadriscissus* a podotýkají, že *S. megacephalus* byl charakterizován na nedospělém jedinci, kdy k redukci dentice ještě nemuselo docházet. S tímto tvrzením nesouhlasí McGowan & Motani (2003), kteří ovšem v další větě uvádí, že *S. megacephalus* nemá žádné výrazné diagnostické znaky, které by jej jasně odlišovaly od ostatních druhů. Současně ale zmiňují, že vzhledem k tomu, že *S. megacephalus* nemá tendenci k redukci dentice, nepovažují ho za zástupce *S. quadriscissus*. Ve své nové práci Maisch (2008) už lektotyp *S. megacephalus* za synonymum *S. quadriscissus* nepovažuje a přearžuje ho jako zástupce *S. triscissus*.

5.4 Neplatné druhy *Stenopterygius*

Poslední kapitola systematické paleontologie je věnována druhům, u kterých panuje většinová shoda mezi moderními autory o jejich neplatnosti.

***Stenopterygius megalorhinus* von Huene, 1922**

Vzorový materiál: Lektotyp BMK 813 B

Poznámky: McGowan (1979) a Maisch (1998) označili *S. megalorhinus* za platný druh, na rozdíl od Godefroita (1994), který jej synonymizoval s *S. quadriscissus*. Maisch (2008) zpochybňuje diagnostiku na základě lebky *S. megalorhinus* a poukazuje na její silnou podobnost s *S. longifrons*. Už ve své práci Maisch (1998) vyslovil podezření, že lektotyp se neshoduje s některými dalšími exempláři, přiřazenými k tomuto druhu a argumentuje, že autoři von Huene (1922), McGowan (1979) i Maisch 1998 uvádí velké přední ploutve jako důležitý diagnostický znak, který ovšem není u lektotypu pozorovatelný. Lektotyp má naopak velmi krátké ploutve a Maisch (2008) je přirovnává spíše ke kondici pozorované u *S. longifrons*. Maisch *S. megalorhinus* tedy, stejně jako výše zmíněný *S. longifrons*, považuje za mladší synonyma pro *S. triscissus*.

Stenopterygius eos von Huene, 1931

Vzorový materiál: Lektotyp SMNS 3775

Poznámky: *S. eos* je současnými autory, mezi které patří práce McGowan (1979), Godefroit (1994), Maisch (1998) a McGowan a Motani (2003) považován jako mladší synonymum pro *S. quadriscissus*. Dokonce ani původní autor, von Huene (1931) nepovažoval *S. eos* jako samostatný druh, ale pouze jako poddruh *S. quadriscissus*, a proto tedy tento druh není považován za validní.

Stenopterygius incessus von Huene, 1931

Vzorový materiál: Kompletní kostra dospělého jedince dlouhého 270 cm nacházející se v Stadtmuseum Esslingen

Poznámky: Podobně jako výše zmiňovaný *S. eos* ani *S. incessus* nebyl von Huenem (1931) považován za samostatný druh, ale pouze za poddruh *S. quadriscissus*. A stejně jako v případě *S. eos* ani žádný z moderních autorů *S. incessus* nepovažuje za samostatný druh a synonymizují jej s *S. quadriscissus*. Z tohoto důvodu není pro *S. incessus* ani oficiálně stanovený lektotyp, jen za něj Maisch (2008) považuje exemplář, který von Huene (1931) původně popisoval.

5.5 *Nomia dubia*

Stenopterygius hauffianus von Huene, 1922

Vzorový materiál: Lektotyp GPIT 18387

Poznámky: *S. hauffianus* je poněkud zajímavým problémem, protože byl uznán jako validní druh mnoha významnými autory moderní doby: McGowan (1979), Godefroit (1994), Maisch (1998) a McGowan & Motani (2003). Maisch (2008) nicméně vyzdvihuje *Stenopterygius hauffianus* do vlastního rodu: *Hauffiopteryx*. Pro detailní přehled viz Maisch (2008).

Stenopterygius banzensis von Huene, 1922

Vzorový materiál: Lektotyp bez označení, původně 7 thorakálních obratlů, které nebylo možné dohledat.

Poznámky: Mělo by se jednat o poměrně vzácný materiál mořského plaza stratigrafického stáří svrchního áleny (von Huene 1922, Maisch 2008).

Stenopterygius promegacephalus von Huene, 1949

Vzorový materiál: Lektotyp bez označení, kompletní kostra mladého zvířete dlouhá 170 cm nacházející se v Naturkundemuseum Jena

Poznámky: Tento druh byl navržen von Huenem (1949), nikdy neměl navržený holotyp a originál ilustrovaný von Huenem byl ztracen během druhé světové války. Další exempláře původně přiřazené k *S. promegacephalus* se zatím nepodařilo lokalizovat a lektotyp byl poprvé navržený Maischem (2008). Nicméně Maisch upozorňuje, že jím navržený lektotyp je příliš malý na to, aby šel jistě určit, protože vypadá podobně, jako juvenilní jedinci *S. quadriscissus* a *S. triscissus*.

6 Materiál a metodika

Studovaný materiál pochází ze sbírek Chlupáčova muzea historie Země (dále CHMHZ) při Přírodovědecké fakultě UK v Praze. Fosílie jsou z "pozůstalosti" německé části univerzity, která po druhé světové válce zanikla. Ke studiu bylo použito 5 originálních exemplářů. Dva odlitky menších ichtyosaurů, které má muzeum také ve vlastnictví, nebyly zpracovány.

Čtyři z originálních exemplářů, v této práci značené jako IchtA, IchtB, IchtC a IchtD, pochází z oblasti Holzmadenu. Jedná se o lokalitu stratigrafického stáří spodní jury, konkrétně spodního toarku, cca 183–180 milionů let. Poslední exemplář značený jako IchtE pochází z Rakouska, z okolí města Hallein. Fosílie stratigraficky spadá do svrchního triasu, konkrétně pak do svrchního noru, cca 227–208,5 milionů let.

Vzorky byly zdokumentovány fotograficky (standardní DSLR Canon D70) a dále digitálně zpracovány. Kresby jsou vlastní, byly vytvářeny autorkou práce pomocí grafického tabletu Wacom Intuos Pro v programu Paint Tool SAI a Zoner Photo Studio X.

Pro popis kostry v obrázcích a tabulkách pro větší přehlednost nepoužívám celé názvy kostí, ale namísto toho využívám jejich zkratky.

Zkratky používané pro popis kostry v této práci jsou následující:

- Osový skelet: lebka - cranium (Cr), páteř - vertebrae (Ve), neurální oblouk + neurální trn - spina neuralis (SpN), žebra - costae (Cs), břišní žebra - gastralialia (Gs), hemální oblouk - arcus hemalis (ArH)
- Lopatkový pletenec: klíční kost - clavícula (Cl), lopatka - scapula (Sc), kost meziklíční - interclavícula (Icl), krkavčí kost - coracoid (Co)
- Přední končetiny: pažní kost - humerus (Hu), kost loketní - ulna (Ul), kost vřetení - radius (Ra), radiale (ra), ulnare (ul), intermedium (im-p), kosti prstů - phalanges (Ph)
- Pánevní pletenec: kyčelní kost - ilium (Ili), sedací kost - ischium (Is), kost stydká - pubis (Pb), srůst sedací a stydké kosti - ischiopubis (IP)
- Zadní končetiny: kost stehenní - femur (Fe), kost holení - tibia (Ti), kost lýtková - fibula (Fi), fibulare (fi), tibiale (ti), intermedium (im-z), phalanges (Ph)

Zkratky používané pro popis částí lebky v této práci jsou:

- angulare (Ag), basioccipitale (Bo), basisphenoid (Bp), dentale (De), frontale (Fr), jugale (Ju), lacrimale (Lr), maxilla (Ma), nasale (Na), palatinum (PI), parietale (Pa), postfrontale (PoF), postorbitale (Po), prefrontale (PrF), premaxilla (Pm), pterygoid

(Pt), quadratum (Qu), quadratojugale (Qj), sclerotikální prstenec (ScR), squamosum (Sq), supratemporale (St), surangulare (Sa)

Pro diagnózu exemplářů byly využity vizuální metody doplněné o přehled vybraných diagnostických znaků převzatých z práce McGowan a Motani (2003). Znaky byly vybrány na základě aplikovatelnosti na exempláře sbírky CHMHZ. Dále byly vyřazeny znaky, které jsou shodné pro všechny spodnojurské ichtyosaury a tvořily by tak v této práci pouze šum. Tomu předcházela hrubá selekce ichtyosaurů na základě jejich stratigrafického a geografického výskytu. Pro identifikaci exemplářů pocházející z Německého Holzmadenu (spodní jura, toark), což jsou fosilie označené IchtA, IchtB, IchtC a IchtD, byly nejprve vyřazeny taxony spadající do triasu a křídly. Následně byl výběr zúžen pouze na taxony, které jsou popsány z Holzmadenu. Pro diagnózu ichtyosaura z Rakouského Hallein (svrchní trias, nor) označeného IchtE byly vyřazeny taxony spadající do jury a křídly a práce je dále zaměřena pouze na taxony středního a svrchního triasu.

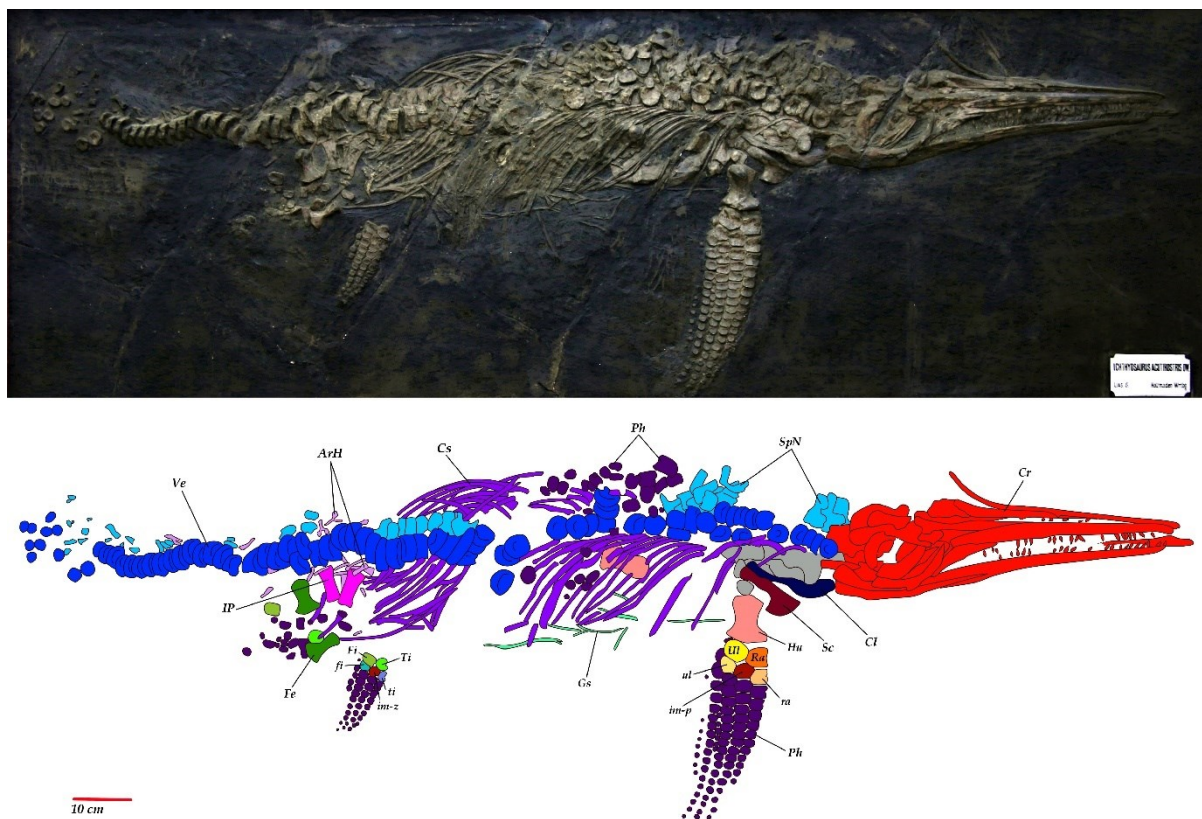
Popis znaků

1. Kontakt maxilly s vnější naris je: (0) přítomný; (1) není v kontaktu. [McGowan & Motani, 2003: znak 3]
2. Kontakt nasale – parietale laterálně k frontale: (0) ne; (1) ano. [McGowan & Motani, 2003: znak 7]
3. Podíl squamosum na horním spánkovém otvoru je: (0) podílí se; (1) nepodílí se; (2) chybí squamosum. [McGowan & Motani, 2003: znak 13]
4. Sagitální elevace: (0) chybí; (1) je přítomná, ale malá - její součástí je pouze parietale (2) přítomná, velká, její součástí je parietale, frontale a nasale. [McGowan & Motani, 2003: znak 16]
5. Viditelnost angulare z laterálního pohledu: (0) extenzivní, dosahuje alespoň tak dorzálně a anteriorně, jako surangulare; (1) působí mnohem menší než surangulare. [McGowan & Motani, 2003: znak 32]
6. Předkus: (0) malý nebo žádný; (1) jasně viditelný. [McGowan & Motani, 2003: znak 33]
7. Extrémně úzké rostrum: (0) ne; (1) ano. [McGowan & Motani, 2003: znak 34]
8. Velikost zubů v porovnání se šířkou lebky: (0) normální nad 0.1; (1) malé pod 0,05. [McGowan & Motani, 2003: znak 39]
9. Humerus - distální a proximální konce: (0) téměř shodné; (1) distální konec je širší, než proximální. [McGowan & Motani, 2003: znak 55]
10. Radius - posteriorní strana diafýzy: (0) kompletní nebo téměř kompletní; (1) má zářez nebo je silně redukováná; (2) chybějící. [McGowan & Motani, 2003: znak 59]

11. Radius - anteriorní, sdílená strana diafýzy: (0) kompletní nebo téměř kompletní; (1) má zářez nebo je silně redukována; (2) chybějící. [McGowan & Motani, 2003: znak 60]
12. Radius - poměr stran délka x šířka: (0) delší než širší; (1) širší než delší. [McGowan & Motani, 2003: znak 61]
13. Ulna - anteriorní, sdílená strana diafýzy: (0) kompletní nebo téměř kompletní; (1) má zářez nebo je silně redukována; (2) chybějící. [McGowan & Motani, 2003: znak 63]
14. Radiale - anteriorní zářez: (0) chybí; (1) přítomný preaxiálně. [McGowan & Motani, 2003: znak 65]
15. Ulnare / intermedium - relativní velikost: (0) ulnare je větší, než intermedium; (1) intermedium je větší, než ulnare; (2) intermedium je ztracené. [McGowan & Motani, 2003: znak 66]
16. Kost hrášková: (0) přítomná; (1) nepřítomná. [McGowan & Motani, 2003: znak 67]
17. Zdvojení prstu IV: (0) chybí; (1) je přítomné. [McGowan & Motani, 2003: znak 72]
18. Poměr přední / zadní končetiny: (0) jsou téměř stejně dlouhé; (1) přední končetina je delší, ale ne 2x delší, než končetina zadní; (2) přední končetina je 2x delší než končetina zadní. [McGowan & Motani, 2003: znak 79]
19. Srůst ischium a pubis u dospělých jedinců: (0) kosti jsou individuálně a vzdálené; (1) srůst není přítomný; (2) srůst je přítomný mediálně; (3) srůst je přítomný mediálně i laterálně. [McGowan & Motani, 2003: znak 83]
20. Tibia - anteriorní strana diafýzy: (0) kompletní nebo téměř kompletní; (1) má zářez nebo je silně redukována; (2) chybějící. [McGowan & Motani, 2003: znak 92]

7 Popis jednotlivých exemplářů ichthyosaurů

7.1 Exemplář IchtA



Obrázek č. 5 - Ichthyosaurus značený IchtA

Fotografie a kresba – autorka práce

Seznam zkratk: ArH - arcus hemalis, Cl - clavicula, Cr - cranium, Cs - costae, Fi - fibula, fi - fibulare, Fe - femur, Gs - gastralia, Hu - humerus, im-p - intermedium přední končetiny, im-z - intermedium zadní končetiny, IP - ischiopubis, Ph - phalanges, Ra radius, ra - radiale, Sc - scapula, SpN - spina neuralis, Ti - tibia, ti - tibilale, Ul - ulna, ul - ulnare, Ve - vertebrae

Exemplář pro účely této práce označený jako IchtA byl původně určený jako *Ichthyosaurus acutirostris*. Fosilie je značně deformovaná a rozpadlá, pravděpodobně z důvodu dekompozice těla po úhynu jedince. Současně zde chybí nebo je špatně určitelné poměrně velké množství kostí. Jednotlivým kostem se budu ve větším detailu věnovat v následujících odstavcích. Exemplář je od posledních viditelných obratlů na konci ocasu po deformovanou část spodní čelisti dlouhý ~208 cm. Samotná lebka, bez započítání deformovaných částí, je dlouhá 70 cm, což je téměř 1/3 celkové délky fosilie. Nutno podotknout, že tento odhad bude v realitě zkreslený kvůli tomu, že fosilie není kompletní. Fosilie leží na levém boku a z pozice žeber a z větší části zakryté levé přední končetiny soudím, že leží alespoň částečně na ventrální straně. Zajímavé je, že zatímco trup zvířete

je ve velké míře rozpadlý, břišní dutina současně značně poničená, pravá přední i zadní končetina jsou mimořádně dobře zachovalé, a dokonce stále artikulované.

Tabulka č. 1 - Počet kostí u exempláře IchtA

	Kost	Přítomnost	Viditelnost	Počet
Axiální skelet	Cranium	Ano	Ano	1
	Vertebrae	Ano	Ano	75
	Spina neuralis	Ano	Ano	41
	Costae	Ano	Ano	39
	Gastralia	Ano	Ano	7
	Arcus hemalis	Ano	Ano	18
Lopatkový pletenec	Scapula	Ano	Ano	1
	Clavicula	Ano	Ano	1
	Interclavicula	Nejspíš ano	Ne	0
	Coracoid	Nejspíš ano	Ne	0
Přední končetina	Humerus	Ano	Ano	2
	Radius	Ano	Ano	1
	Radiale	Ano	Ano	1
	Ulna	Ano	Ano	1
	Ulnare	Ano	Ano	1
	Intermedium	Ano	Ano	1
	Phalanges	Ano	Ano	Viz tabulka č. 3
Pánevní pletenec	Ilium	Nejspíš ano	Ne	0
	Ischiopubis	Ano	Ano	2

Zadní končetina	Femur	Ano	Ano	2
	Tibia	Ano	Ano	2
	Tibiale	Ano	Ano	1
	Fibula	Ano	Ano	2
	Fibulare	Ano	Ano	1
	Intermedium	Ano	Ano	1
	Phalanges	Ano	Ano	Viz tabulka č. 4

Tabulka č. 1 znázorňuje počty kostí, které jsou přítomné a bylo možné je přesně identifikovat. Již na první pohled je zřejmé, že exemplář IchtA není kompletní a kvůli špatnému zachování nebylo ani možné některé kosti s jistotou určit; nejasné části jsou na obrázku č. 5 označené šedou barvou. Některé kosti, zejména pak v extrémně špatně zachovalé břišní dutině, nejsou zakreslené, jelikož nešlo s jistotou určit, o co se jedná. V následujících odstavcích se budu věnovat jednotlivým kostem ve stejném pořadí, v jakém jsou uvedeny v tabulce č. 1.

Jako první se zaměřím na popis axiálního skeletu, tedy popisu lebky, páteře, neurálních trnů, žeber, břišních žeber a hemálního oblouku. Lebka je mírně deformovaná, zejména pak dentale levé, z větší části zakryté části spodní čelisti a levá premaxilla horní čelisti, která je ohnutá dorzálně směrem od těla. Lebka je v porovnání se zbytkem těla velmi velké a poměrně robustní. Čelisti pak obsahují značné množství poměrně velkých kónických zubů. V kaudální části lebky pak došlo k částečné deformaci a rozpadu. Jednotlivým kostem lebky se budu blíže věnovat v následující podkapitole. Páteř je přítomna v počtu 75 obratlů, což je v porovnání s ostatními dvěma téměř kompletními exempláři ve sbírkách muzea (IchtB a IchtC) sotva polovina. Malá část obratlů v rámci špatně zachovalé dutiny břišní je buď přítomna, ale zakrytá, nebo vinou rozkladu zcela chybí. Mnohem větší část chybějících obratlů ale tvoří nekompletní ocas. U ocasu, v porovnání s exempláři IchtB a IchtC, předpokládám absenci $\frac{1}{3}$ až $\frac{1}{2}$ obratlů. Zejména pak velké množství velmi malých kostí nacházející se za ocasním ohybem. Páteř je dobře zachovalá pouze těsně za lebkou a nad pánevním pletencem. V obou místech je možné s jistotou určit přesný počet a tvar neurálních trnů. Nad ramenním pletencem se nachází shluk kostí, který se z velké části překrývá, ale je možné je určit. Umístění jednotlivých neurálních trnů v okolí dutiny břišní pak není možné určit. Žebra, jsou v přední části trupu

relativně zachovalá, kaudálním směrem se pak ale jejich zachování značně zhoršuje. Žebra nacházející se v dutině břišní jsou ve velmi špatném stavu; kromě dislokace jsou ve většině případů rozlámaná, někdy na více než jednom místě, a dokonce podélně rozštěpená. V tabulce č. 1 uvádím počet žeber 39, nutno ovšem podotknout, že tento počet se týká pouze jasně identifikovatelných kostí. Netroufám si odhadnout počet žeber, který je zakrytý nebo se nachází v rozlámaném stavu v dutině břišní. Gastralia jsou v tabulce č. 1 uvedena v počtu 7 kusů. Opět stejně jako v případě žeber, se jedná pouze o počet jasně určitelných kostí. Předpokládám další gastralia přítomná v dutině břišní, ale bohužel je není možné jasně rozlišit od rozštěpených žeber. Proto je tedy počet zanesený v tabulce takto nízký. Arcus hemalis se nachází v kaudální části kostry, zejména pak v okolí pánevního pletence. Arcus hemalis by se správně měl nacházet pouze na ventrální části kaudálních obratlů, jeho umístění i na dorsální části tedy svědčí o dislokaci některých kostí hemálního oblouku.

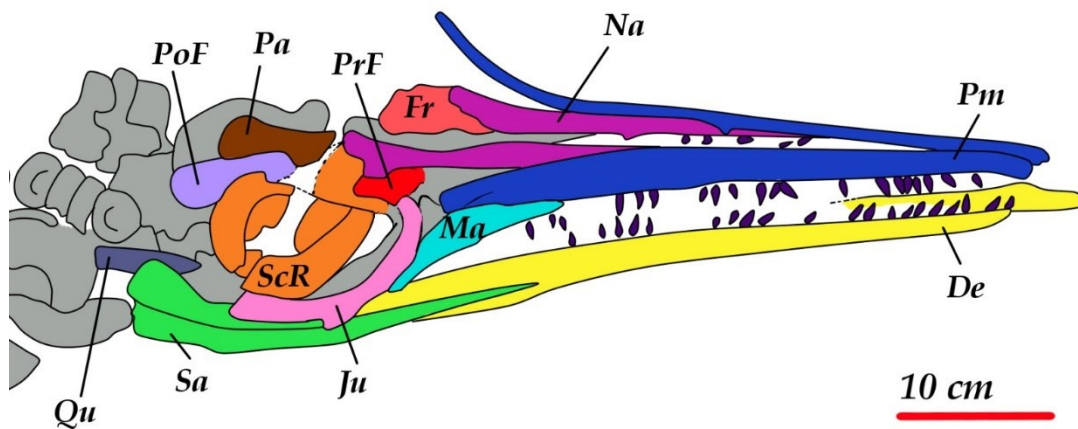
Lopatkový pletenec se skládá z párových kostí; klíční kost, lopatka, krkavčí kost a nepárové tzv. "meziklíční" kosti (interclavicula). Jako první kost ramenního pletence je na řadě scapula. Na fosilii je jasně viditelná pouze jedna scapula, která se nachází těsně pod claviculou a její umístění tedy nasvědčuje o její dislokaci. Druhá scapula je zřejmě zakryta jednotlivými kostmi lopatkového pletence a sedimentem na druhé straně těla živočicha. Na exempláři IchtA viditelná pouze jedna clavicula nacházející se na pravé straně těla živočicha. Druhá je, stejně jako v případě scapuly, zřejmě zakrytá zbytkem těla a sedimentem. Clavicula je velmi dobře zachovalá a viditelná, současně došlo k její mírné dislokaci. Interclavicula ichthyosaura IchtA je také buď zakrytá zbytkem těla ichthyosaura nebo se nachází v šedě vybarvené části na obrázku č. 5 a není možné ji jasně identifikovat, proto je v tabulce č. 1 uvedena jako chybějící. Poslední kost lopatkového pletence je krkavčí kost (coracoid), která není na fosilii jasně viditelná. Je pravděpodobné, že se nachází v šedé oblasti těsně na claviculou, ale jelikož není možné ji přesně identifikovat, v tabulce č. 1 uvádím coracoidy jako nepřítomné.

U přední končetiny se zabývám pouze kostmi: pažní, loketní, vřetení, dále pak kostmi záprstními: radiale, ulnare a intermedium. Jednotlivé články prstů jsou v detailu probírány v následující podkapitole. V exempláři IchtA je humerus přítomný u pravé i levé přední končetiny. V případě pravé přední končetiny je humerus artikulovaný společně se zbytkem přední ploutve. Levý humerus je dislokovaný a umístěný v trupu ichthyosaura, z velké části překrytý žebry a sedimentem a na samotné fosilii je vidět spíš jen jeho obrys. Ulna a radius jsou jasně určitelné pouze u pravé přední končetiny. Levá přední končetina je silně dislokovaná a disartikulovaná a většinově překrytá ostatními kostmi, zejména pak žebry, a sedimentem, proto není možné jasně identifikovat jednotlivé kosti levé přední ploutve. Kostí záprstní, tedy radiale, ulnare a intermedium, jsou také jasně viditelné a

určitelné pouze u pravé přední končetiny, kde se nachází stále artikulované ke zbytku ploutve.

Pánevní pletenec se skládá z kostí; kyčelní, sedací a stydké nicméně u exempláře IchtA, stejně jako u exemplářů IchtB a IchtC, je přítomný srůst kostí sedací a stydké do tzv. srůstu ischiopubis. Ilium se s největší pravděpodobností nachází v oblasti pánevního pletence. Jelikož jej ale nebylo možné jasně identifikovat, je v tabulce č. 1 zaneseno jako nepřítomné. Srůst ischiopubis, typický pro odvozenější post triasové ichtyosaury, je přítomný ve dvou kusech. Nachází se těsně pod ocasioními obratli, jsou disartikulované a částečně zakryté žebry.

Jako poslední je v tabulce zanesena zadní končetina. Stejně jako u končetiny přední, i zde se budu zabývat pouze kostmi: stehenní, holenní, lýtková a záprstními kostmi fibulare, tibiale a intermedium. Články prstů jsou ve větším detailu rozebírány v následující podkapitole. Femury jsou oba přítomné, dislokované v zadní části kostry pod srůsty ischiopubis. Obě kosti jsou dobře viditelné i určitelné. Kosti fibula a tibia jsou jasně určitelné u artikulované pravé zadní končetiny. Druhá fibula, disartikulované levé zadní končetiny, je určena na základě celkové velikosti a umístění. Tibii druhé končetiny nebylo možné určit. Fibulare je určitelná pouze jedna, opět u artikulované pravé končetiny. To samé pak platí pro kosti tibiale a intermedium.



Obrázek č. 6 - Lebka ichthyosaura IchtA

Fotografie a kresba – autorka práce

Seznam zkratk: De - dentale, Fr - frontale, Ju - jugale, Na - nasale, Pa - parietale, Pm - premaxilla, Pof - postfrontale, PrF - prefrontale, Qu - quadratum, Sa - surangulare, ScR - sclerotikální prstenec

Lebka exempláře IchtA je, bez započítání dislokované levé čelisti, dlouhá 70 cm a v poměru k tělu je poměrně velká a robustní. Stejně jako zbytek kostry je i lebka poměrně špatně zachovalá obzvláště v kaudálním směru, kde vinou zachování nebo preparace je přesná identifikace jednotlivých kostí velmi obtížná. Současně došlo k dislokaci nebo poškození některých kostí.

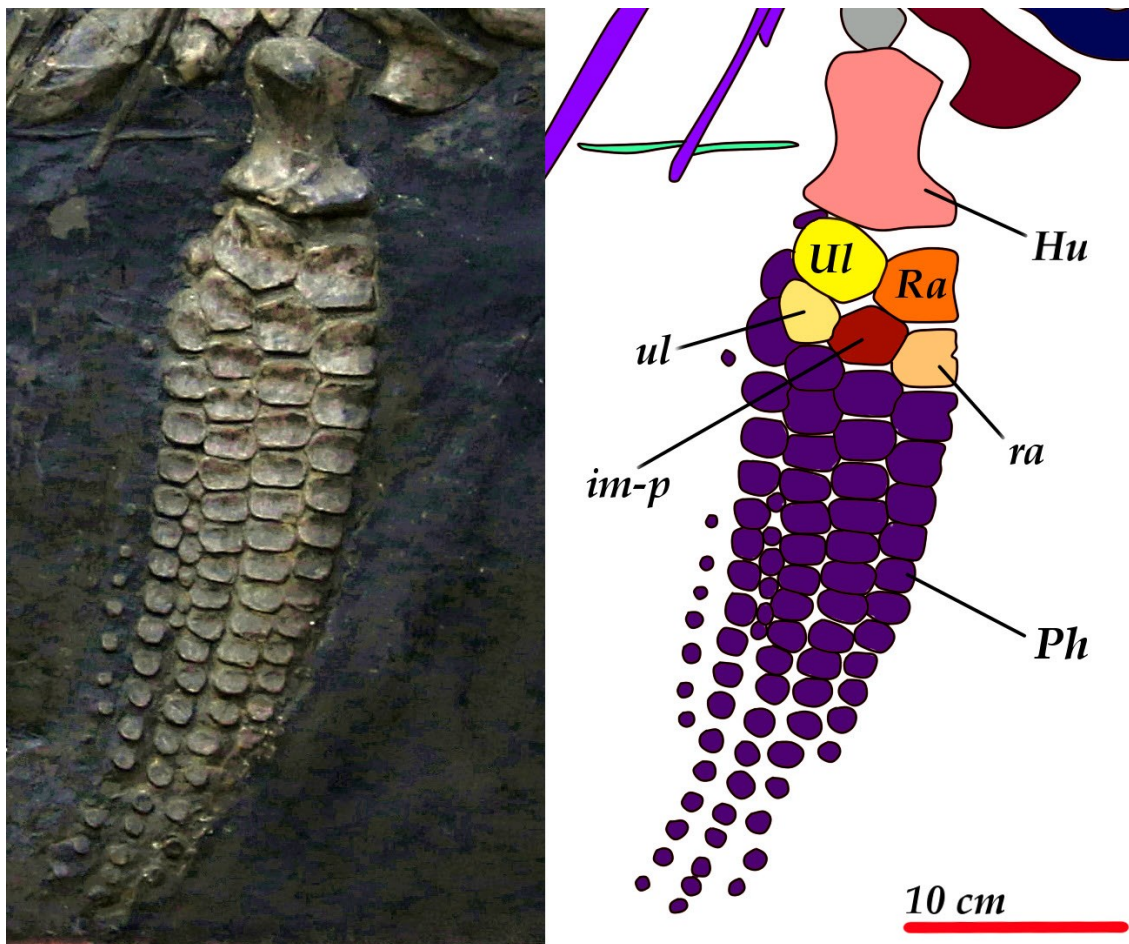
Tabulka č. 2 - Kostí lebky exempláře IchtA

Kost	Přítomnost	Viditelnost
Angulare	???	Ne
Basioccipitale	???	Ne

Basisphenoid	???	Ne
Dentale	Ano	Ano
Frontale	Ano	Ano
Jugale	Ano	Ano
Lacrimale	Ano	Ne
Maxilla	Ano	Ano
Nasale	Ano	Ano
Palatinum	???	Ne
Parietale	Ano	Ano
Postfrontale	Ano	Ano
Postorbitale	???	???
Prefrontale	Ano	Ano
Premaxilla	Ano	Ano
Pterygoid	???	Ne
Quadratum	Ano	Ano
Quadratojugale	???	???
Sclerotikální prstenec	Ano	Ano
Squamosum	???	???
Supratemporale	???	???
Surangulare	Ano	Ano

V tabulce č. 2 jsou zanesené jednotlivé kosti lebky a jejich přítomnost a viditelnost na fosílii. Jednotlivé kosti budou okomentovány v pořadí, v jakém jsou zaneseny v tabulce.

Angulare není na fosilii jasně patrná, a tak není jasné, zda-li je přítomna a jen kvůli špatnému zachování nebo preparaci není viditelná, nebo není vůbec vyvinuta. Kvůli umístění kostí basioccipitale a basisphenoid (kaudální a ventrální část lebky) nejsou na laterálně umístěné lebce viditelné, a ačkoliv by měly být na lebce přítomny, není to možné potvrdit. Dentale je v porovnání s exempláři lchtB, lchtC i lchtD poměrně robustní. Dentale levé strany čelisti je zlomené a vysunuté anteriorním směrem tak, že přesahuje dentale pravé strany čelisti, které je naopak velmi dobře zachovalé. Zuby jsou, opět v porovnání s dalšími exempláři, poměrně robustní a dobře vyvinuté, nepozorují zde redukci dentice a některé chybějící zuby připisují zachování. Frontale je přítomné a jeví se dislokované. Jugale je zlomené a mírně dislokované. Vinou zachování není posteriorní část jugale zcela patrná. Lacrimale by mělo být na lebce přítomno mezi maxillou a prefrontale, ale nedokážu ho s jistotou identifikovat, proto není zaneseno do schématu lebky. Maxilla velmi dobře zachovalá a snadno identifikovatelná. Nasale je přítomno ve dvou kusech, v obou případech mírně dislokováno, ale celkově dobře zachovalé. Palatinum není, vzhledem k pozici lebky, vidět, a tak není zaneseno do tabulky. Parietale je zaneseno do schématu, ale je pravděpodobné, že došlo k jeho poškození a distální část kosti chybí. Postfrontale, stejně jako parietale, je pravděpodobně anteriorně poškozené prasklinou v břidlici. Premaxilla je přítomná ve dvou kusech. Pravá premaxilla je relativně dobře zachovalá, oproti tomu u levé premaxily došlo v posteriorním směru k jejímu pronutí. Pterygoidy nejsou pozorovatelné. Quadratum je přítomno a zaneseno do schématu i do tabulky. Nutno ovšem podotknout, že došlo k jeho dislokaci a hranice této kosti nejsou zcela jasně patrné. Quadratojugale je pravděpodobně přítomno, ale vzhledem k zachování ho nedokážu s jistotou identifikovat, proto není zaneseno do schématu ani do tabulky. Sklerotikální prstenec je poměrně dobře zachovalý. Squamosum není jasně identifikovatelné vzhledem ke špatnému zachování proximální části neurocrania. Supratemporale, stejně jako předtím např. quadratojugale, nebylo možné jasně identifikovat. Surangulare je na několika místech zlomené, ale stále artikulované.



Obrázek č. 7 - Detail přední končetiny IchtA

Fotografie a kresba – autorka práce

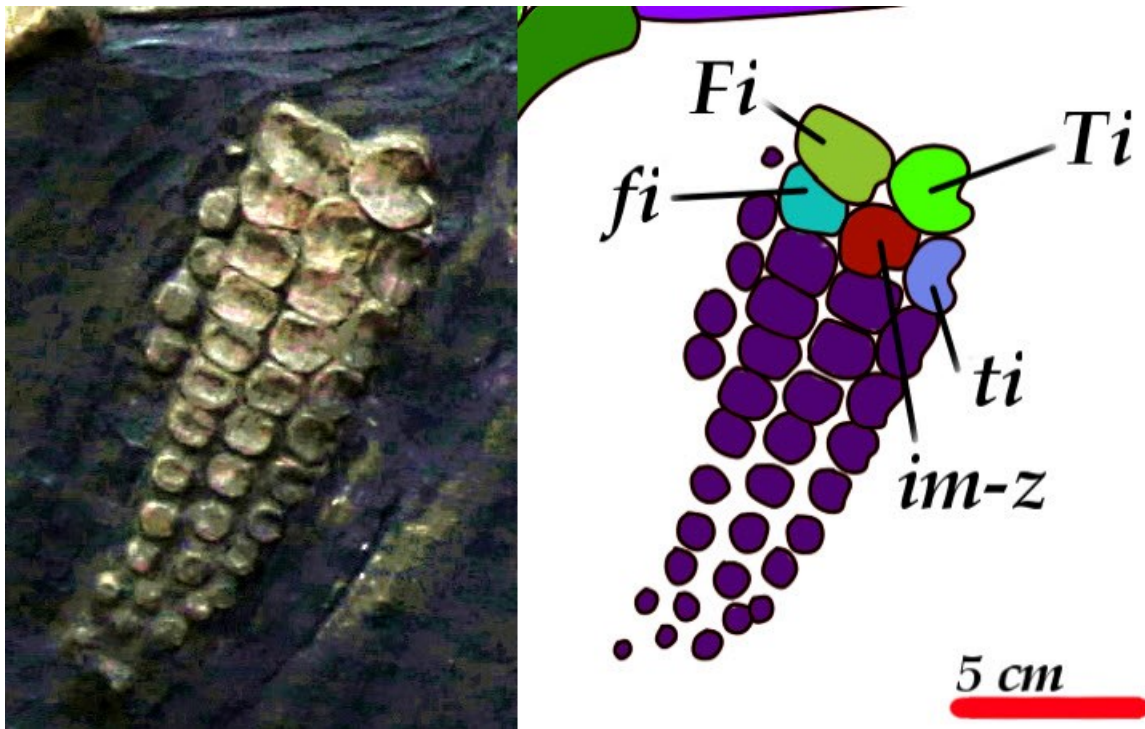
Seznam zkratk: Hu - humerus, im-p - intermedium, Ph - phalanges, Ra - radius, ra - radiale, Ul - ulna, ul - ulnare

Pravá přední ploutev je velmi dobře zachovalá, a díky tomu, že je stále artikulovaná, umožňuje její detailnější zkoumání. Přední ploutev má čtyři pravé prsty a dvě potenciální rozdvojení. Jedná se pravděpodobně o zdvojení prstu IV. v této práci označené jako +1 umístěného mezi prstem IV. a V., a zdvojení prstu V., v této práci označené jako +2, přiléhající právě k pátemu prstu, umístěného na kaudální straně ploutve. Přední končetina je velmi dlouhá, relativně úzká a poměrně rovná v porovnání s exempláři IchtB, IchtC a IchtD. Současně se přední končetina IchtA vyznačuje mnohem větším počtem článků prstů než u ostatních exemplářů.

Tabulka č. 3 - Počet kostí v prstech přední ploutve exempláře IchtA

Prst	Počet kostí v prstu
II.	11
III.	16
IV.	19
V.	18
+1	6
+2	8

Jak můžeme vidět v tabulce č. 3, prst II. má celkově 11 článků, ale pravděpodobně zde došlo ke ztrátě některých článků zejména pak v distální části, protože by prst II. měl mít zhruba stejnou délku, jako ostatní prsty. Prst III. vypadá téměř kompletní, ale i podle tvaru ploutve se i zde domívám, že došlo ke ztrátě několika článků na distálním konci. Prsty IV. a V. si troufám tvrdit, že jsou s jejich články v počtu 18 a 19 kusů, v tomto pořadí, kompletní. Vysoký počet článků prstů se týká i jejich zdvojení. Jmenovitě zdvojený prst značený jako +1 má 6 článků. Zdvojený prst značený jako +2 má 8 článků, což je stejný počet, jaký je přítomen u exempláře IchtC a jaký předpokládám u exempláře IchtB, kdyby přední ploutev byla zcela kompletní.



Obrázek č. 8 - Detail zadní končetiny IchtA

Fotografie a kresba – autorka práce

Seznam zkratk: Fi - fibula, fi - fibulare, im-z - intermedium, Ti - tibia, ti - tibiale

Stejně jako pravá přední končetina tak i pravá zadní končetina byla zachována v artikulovaném stavu. Zadní ploutev má čtyři pravé prsty bez rozdvojení. Stejně jako přední končetina je velmi dlouhá a úzká v porovnání s ostatními exempláři. Končetina je poměrně dobře vyvinutá a není tak výrazně redukovaná, jako u exempláře IchtC. Stejně jako přední ploutev má i zadní končetina vysoký počet článků prstů.

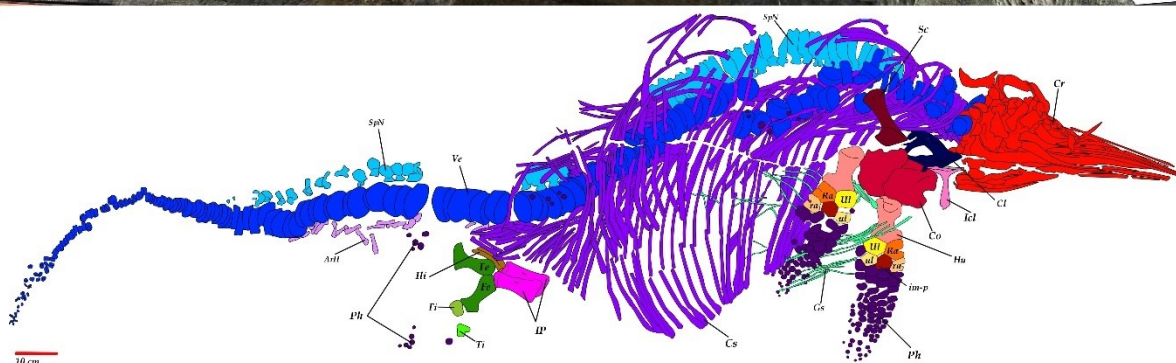
Tabulka č. 4 - Počet kostí v prstech zadní ploutve exempláře IchtA

Prst	Počet kostí v prstu
II.	9
III.	9
IV.	10
V.	5

První dva prsty, tedy prst II. a III. jsou zachovalé v počtu 9 článků. I přes poměrně vysoký počet, soudě podle celkového tvaru, mohlo dojít ke ztrátě jednoho až dvou článků.

Prst IV. je v počtu 10 článků pravděpodobně kompletní. U posledního prstu, V. se zachovalými 5 články, soudě podle celkového tvaru a rozměrů článků, pravděpodobně došlo k jejich ztrátě.

7.2 Exemplář IchtB



Obrázek č. 9 - Ichthyosaurus značený IchtB

Fotografie a kresba – autorka práce

Seznam zkratk: ArH - arcus hemalis, Cl - clavícula, Co - coracoid, Cr - cranium, Cs - costae, Fi - fibula, Fe - femur, Gs - gastralia, Hu - humerus, lcl - interclavícula, im-p - intermedium přední končetiny, IP - ischiopubis, Ph - phalanges, Ra radius, ra - radiale, Sc - scapula, SpN - spina neuralis, Ti - tibia, Ul - ulna, ul - ulnare, Ve - vertebrae

Exemplář, který je pro účely této práce označený jako IchtB byl původně určený jako *Ichthyosaurus quadriscissus*. Fosilie je velmi dobře zachovalá, téměř kompletní a poměrně málo disartikulovaná. Většina kostí je přítomná, nepoškozená a dobře viditelná. Jednotlivým kostem se budu blíže věnovat v následujících odstavcích. Exemplář je od špičky rostra po špičku ocasu dlouhý 146 cm, reálná délka těla při natažení ale bude delší. Samotná lebka má délku 47 cm. Ichthyosaurus leží na levém boku, částečně na hřbetě, čemuž napovídá nejen pozice lebky, ale také žeber a ramenního pletence. Celková fosilie je, s výjimkou zadních končetin, velmi dobře zachovalá a z velké části také artikulovaná.

Tabulka č. 5 - Počet kostí u exempláře IchtB

	Kost	Přítomnost	Viditelnost	Počet
Axiální skelet	Cranium	Ano	Ano	1
	Vertebrae	Ano	Ano	136
	Spina neuralis	Ano	Ano	44
	Costae	Ano	Ano	113
	Gastralia	Ano	Ano	38
	Arcus hemalis	Ano	Ano	16
Lopatkový pletenec	Scapula	Ano	Ano	1
	Clavicula	Ano	Ano	2
	Interclavicula	Ano	Ano	1
	Coracoid	Ano	Ano	2
Přední končetina	Humerus	Ano	Ano	2
	Ulna	Ano	Ano	2
	Radius	Ano	Ano	2
	Radiale	Ano	Ano	2
	Ulnare	Ano	Ano	2
	Intermedium	Ano	Ano	2
	Phalanges	Ano	Ano	Viz tabulka č. 7
Pánevní pletenec	Ilium	Ano	Ano	2
	Ischiopubis	Ano	Ano	2
Zadní končetina	Femur	Ano	Ano	2
	Tibia	Ano	Ano	1

	Fibula	Ano	Ano	1
	Tibiale	Ne	Ne	0
	Fibulare	Ne	Ne	0
	Intermedium	Ne	Ne	0
	Phalanges	Ano	Ano	12

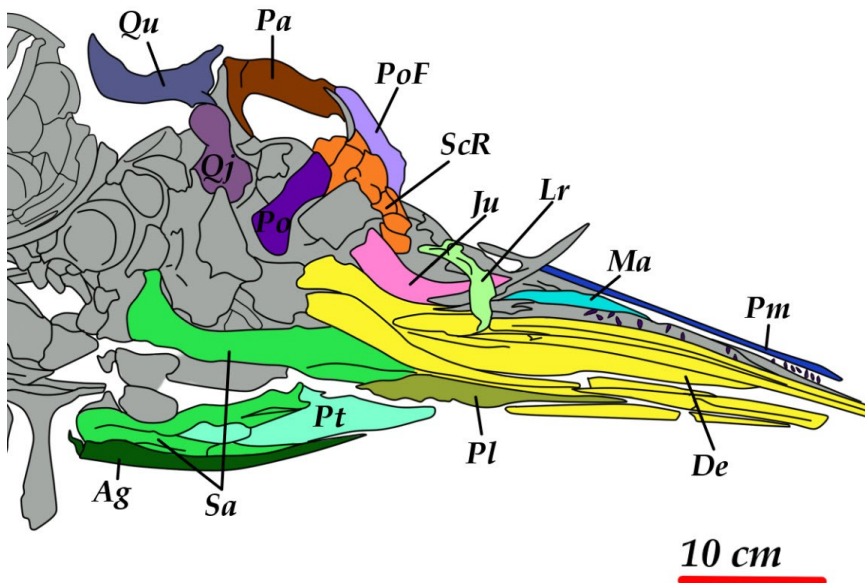
V tabulce č. 5 si můžeme všimnout počtů kostí, které jsou na fosilii přítomné a bylo možné je identifikovat. Jak je z tabulky patrné, kostra je téměř kompletní s pouze několika chybějícími nebo neidentifikovatelnými částmi. V následujících odstavcích se budu věnovat jednotlivým kostem ve stejném pořadí, v jakém jsou uvedeny v tabulce č. 5.

První, čeho si můžeme na fosilii všimnout je, že lebka exempláře IchtB je částečně přetočená na dorzální stranu (obr. 9). Současně také došlo k její značné disartikulaci zejména pak v orbitální a postorbitální oblasti a dorzální straně rostra. U špičky rostra si můžeme všimnout drobných, kónických zubů, přičemž ale většina je vzhledem k pozici lebky nejspíše zakryta disartikulovanými částmi rostra. Lebka exempláře IchtB je nápadně menší a mnohem gracilněji stavěná, než tomu bylo u exempláře IchtA. Páteř si z velké části zachovala původní tvar a je zde patrný i velký počet kostí; konkrétně lze jasně identifikovat 136 obratlů. Zajímavostí je, že páteř je nejvíce disartikulovaná v oblasti krku a lopatkového pletence, zatímco okolí dutiny břišní a post-sakrální region je zde naopak mnohem lépe zachován. Na exempláři IchtB si můžeme všimnout i poměrně dobře zachovaného ocasního ohybu. Spina neuralis je dobře viditelná podél dorzální strany většiny páteře presakrální oblasti a částečně i podél kaudálních obratlů. Značná část jednotlivých kostí je ale částečně překryta buď to předcházející kostí stejného typu nebo žebry. Žebra pravé části trupu jsou z velké části roztroušená, zatímco žebra levého boku zůstala převážně artikulovaná. Značná část žebere na obou stranách těla je poškozená a zlomená na minimálně jednom místě. Na rozdíl ale od exempláře IchtA nedošlo k jejich podélnému štěpení, takže bylo možné je přesně zakreslit a spočítat. Vzhledem k umístění žebere pravé poloviny těla s největší pravděpodobností došlo ke ztrátě většího množství žebere na této straně. Gastralia jsou přítomna v 38 kusech a nacházejí se pouze v hrudní oblasti exempláře. V dutině břišní došlo k jejich ztrátě nebo špatnému zachování. Na fosilii si můžeme povšimnout umístění některých gastralí na kaudální straně za pravou přední končetinou, zasazené zdánlivě uprostřed těla. Tato gastralia téměř kopírují oblouk vytvořený žebry pravé poloviny těla a společně tak vytváří další důkaz o částečném přetočení exempláře na hřbetní stranu. Kosti arcus hemalis jsou přítomny v šestnácti

kusech na ventrální straně ocasu a došlo zde ke ztrátě většiny kostí tohoto typu v kaudálním směru.

Scapula je viditelná pouze jedna, konkrétně se jedná o pravou lopatku. Levá scapula je zřejmě zakryta zbytkem těla a sedimentem a není na fosilii patrná. Podobně, jako jsem již zmiňovala u žeber a lebky, i umístění scapuly vypovídá o částečném přetočení kostry na hřbet vzhledem k tomu, že je scapula posunutá téměř až k páteři. Clavicula je přítomná ve dvou spojených, částečně se překrývajících částech. Claviculy nejsou zcela odhalené a jsou částečně zakryté ostatními kostmi, především pak coracoidy. Vinou již několikrát zmiňovaného přetočení kadáveru na hřbetní stranu došlo k částečné dislokaci kostí. Interclavicula je přítomná v přední části kostry těsně pod claviculou a je poměrně dobře zachovalá. Interclavicula je částečně překrytá kostmi: clavicula a coracoid. Coracoidy jsou obě přítomné, nepoškozené a dobře viditelné. U obou kostí došlo k mírné dislokaci a v případě pravého coracoidu i k částečnému přetočení, které je lépe patrné na celé pravé přední končetině. Humerus je přítomný pro levou i pravou přední končetinu a v obou případech je zachovalý tak, že přímo nasedá ke zbytku ploutve. Zajímavostí je, že pravý humerus je, stejně jako celá pravá přední ploutev, přetočený kaudálním směrem, tedy zrcadlově vůči levé přední končetině. Radius a ulna jsou identifikované ve dvou kusech, tedy jeden kus pro každou z předních končetin, a jsou součástí zcela artikulované levé přední končetiny a z velké části artikulované pravé přední končetiny. Navazující kosti záprstní, radiale, ulnare a intermedium jsou přítomné a identifikovatelné u obou, stále z velké části artikulovaných předních ploutvích. Jednotlivým prstům a počtu jejich kůstek se budu blíže věnovat v následující podkapitole.

Ilium se nachází těsně nad femurem a je částečně překryto žebry. Bohužel však nelze jistě identifikovat, jestli se jedná o srůst nebo o dvě zcela samostatné kosti. Přítomný a velmi dobře identifikovatelný je i srůst kostí ischium a pubis, neboli ischiopubis, který je stále částečně artikulovaný k femuru. Srůst se zde nachází ve dvou kusech, kdy levý ischiopubis je z velké části překrytý kostí pravé poloviny těla. Femur je také přítomný ve dvou kusech, stále částečně artikulovaný k pánevnímu pletenci. Levý femur je současně v distální části mírně deformovaný a poškozený. Fibulu bylo možné určit pouze u pravé zadní končetiny díky její částečné artikulaci k femuru, to samé platí i pro tibi u pravé zadní končetiny. Levá fibula a tibia bohužel na kostře zcela chybí. Kvůli výrazné disartikulaci a ztrátě většiny kostí zadních ploutví nebylo možné jistě určit žádné drobnější kůstky ani jejich počet.



Obrázek č. 10 - Lebka ichthyosaura IchtB

Fotografie a kresba – autorka práce

Seznam zkratk: Ag - angulare, De - dentale, Ju - jugale, Ma - maxilla, Pa - parietale, Pl - palatinum, Pm - premaxilla, Po - postorbitale, PoF - postfrontale, Pt - pterygoid, Qj - quadratojugale, Qu - quadratum, Sa - surangulare, ScR - sclerotikální prstenec

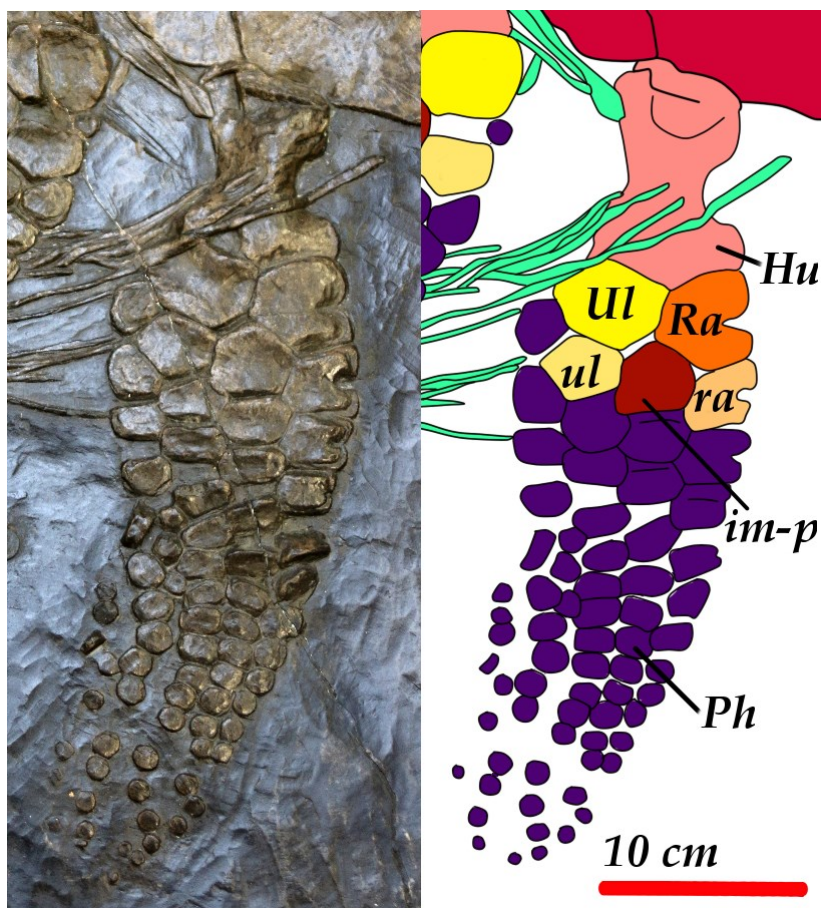
Lebka exempláře IchtB je dlouhá 47 cm a je poměrně gracilně stavěná. Po úhynu došlo k částečnému přetočení kadáveru na hřbetní stranu, což může být důvodem pro značnou disartikulaci lebky zejména proximálním směrem. Kostí čelistí jsou na několika místech zlomené a neurocranium je silně disartikulované a dislokované, což v kombinaci s částečným přetočením lebky ztěžuje identifikaci jednotlivých kostí.

Tabulka č. 6 - Kosti lebky exempláře IchtB

Kost	Přítomnost	Viditelnost
Angulare	Ano	Ano
Basioccipitale	???	???
Basisphenoid	Ano?	???
Dentale	Ano	Ano
Frontale	Ano?	Ne
Jugale	Ano	Ano
Lacrimale	Ano	Ano
Maxilla	Ano	Ano
Nasale	Ano?	Ne
Palatinum	Ano	Ano
Parietale	Ano	Ano
Postfrontale	Ano	Ano
Postorbitale	Ano	Ano
Prefrontale	Ano	Ano
Premaxilla	Ano	Ano
Pterygoid	Ano	Ano
Quadratum	Ano	Ano
Quadratojugale	Ano	Ano
Sclerotikální prstenec	Ano	Ano
Supratemporale	Ano?	Ne
Surangulare	Ano	Ano

V tabulce č. 6 jsou zanesené jednotlivé kosti lebky stejně tak jako jejich přítomnost a viditelnost na zkamenělině. Jednotlivé kosti budou okomentovány v pořadí, v jakém jsou zaneseny v tabulce.

Pouze levá angulare je identifikovatelná, pravou angulare nebylo možné jasně identifikovat. Basioccipitale a basisphenoid jsou s největší pravděpodobností přítomny, ale kvůli celkové disartikulaci proximální části lebky nebylo možné je jasně identifikovat. Dentale je celkově ve velmi špatném stavu. Můžeme na obou kostech pozorovat četné fraktury, které identifikaci značně ztěžují. Zuby jsou velmi drobné, velikostně redukované. O jejich redukci početně nemohu mluvit s jistotou, neboť kvůli částečnému přetočení fosilie na hřbetní stranu mohlo dojít k jejich zakrytí. Frontale není kvůli jeho dorzálnímu umístění na exempláři lcthB vidět. Jugale je disartikulované a posunuté anteriorním směrem, takže je distálně částečně zakryté dalšími kostmi lebky. Lacrimale je disartikulované a posunuté anteriorně, částečně překrývá jugale i dentale. Maxilla je zlomená, ale i přes to relativně dobře identifikovatelná. Stejně jako v případě předchozích dvou kostí došlo k jejímu posunutí anteriorním směrem. Nasale není vzhledem k otočení lebky vidět, ale předpokládám, že je přítomné. Je vidět pouze pravé palatinum, levé je nejspíše zakryto dentale. Postorbitale se nachází lehce dislokovaná za sklerotikálním prstencem. Postfrontale je poměrně dobře identifikovatelné dorzálně těsně nad orbitou, nicméně sousedící kost prefrontale, ačkoli vzhledem k vysokému stupni zachování předpokládám její přítomnost, jsem nedokázala s jistotou identifikovat. Premaxilla je z velké části zakrytá, a tak je patrná pouze jako velmi úzký útvar na dorzální straně rostra. Stejně jako palatinum i pterygoid je vidět pouze jeden; levý. Došlo k jeho poměrně značnému poškození a zakreslený tvar je spíše schematický. Quadratum je přítomné a značně dislokované, v jeho těsné blízkosti se nachází quadratojugale, které svědčí o silné disartikulaci neurocrania. Sklerotikální prstenec je z velké části zakrytý, ale i tak je velmi dobře identifikovatelný. Supratemporale je pravděpodobně přítomné, ale vzhledem k přetočení lebky zakryto. Pravé surangulare je relativně dobře zachované, narozdíl od surangulare levého, které je poškozené a částečně zakryté.



Obrázek č. 11 - Detail přední končetiny IchtB

Fotografie a kresba – autorka práce

Seznam zkratk: Hu - humerus, im-p - intermedium, Ph - phalanges, Ra - radius, ra - radiale, Ul - ulna, ul - ulnare

Levá přední končetina exempláře IchtB je velmi dobře zachovalá, ačkoli není v tak excelentním stavu, jako u exempláře IchtA, a je z velké části stále artikulovaná. Přední ploutev má čtyři pravé prsty a dvě pravděpodobná rozdvojení. Jedná se nejspíše o zdvojení prstu IV. v této práci označené jako +1 umístěného mezi prstem IV. a V., a zdvojení prstu V., v této práci označené jako +2, přiléhající k pátému prstu z kaudálního směru. Přední končetina je výrazně kratší v porovnání s exemplářem IchtA.

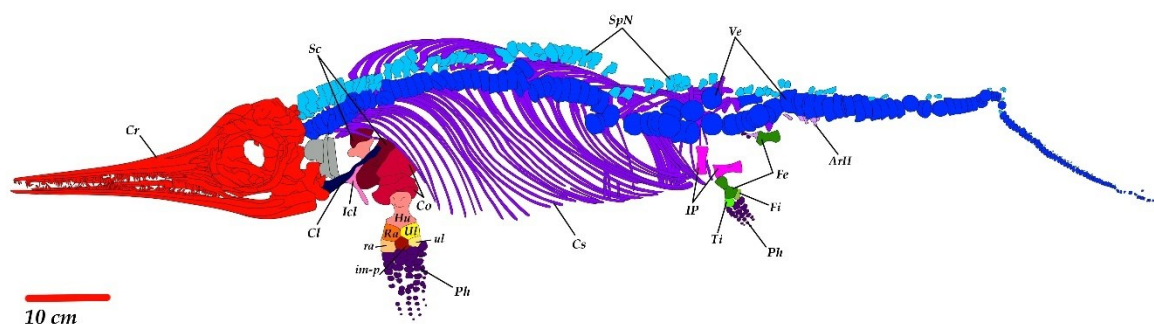
Tabulka č. 7 - Počet kostí v prstech přední ploutve exempláře IchtB

Prst	Počet kostí v prstu
II.	14
III.	13
IV.	13
V.	14
+1	3
+2	7

V tabulce č. 7 si můžeme všimnout, že prst II. má celkový počet čtrnácti článků. Vzhledem k mezeře u špičky ploutve je ale možné, že skutečný počet článků byl vyšší. Prsty III. a IV. mají shodně 13 článků. U nich ale vzhledem k prázdným místům a s přihlédnutím na to, že první prst ploutve má článků 14, předpokládám ztrátu více článků. Prst V. má, stejně jako prst II. 14 článků, ačkoli i zde vzhledem k celkové morfologii a zachování předpokládám ztrátu několika kostí. Zdvojený prst +1 je zde přítomný pouze ve třech člancích prstu, zatímco prst +2 v množství 7 článků.

Zadní ploutve jsou disartikulované a velké množství kostí zde chybí, a proto ji nebudu věnovat zvláštní pozornost.

7.3 Exemplář IchtC



Obrázek č. 12 - Ichthyosaurus značený jako IchtC

Fotografie a kresba – autorka práce

Seznam zkratk: ArH - arcus hemalis, Cl - clavicula, Co - coracoid, Cr - cranium, Cs - costae, Fi - fibula, Fe - femur, Hu - humerus, im-p - intermedium přední končetiny, Icl - interclavicula, IP - ischiopubis, Ph - phalanges, Ra - radius, ra - radiale, Sc - scapula, SpN - spina neuralis, Ti - tibia, Ul - ulna, ul - ulnare, Ve - vertebrae

Exemplář, pro účely této práce označený jako IchtC byl původně určený jako *Stenopterygius quadriscissus*. Exemplář je mimořádně dobře zachovalý a z velké části stále artikulovaný. Jednotlivé kosti jsou nepoškozené, jen v případě žeber mírně deformované. Exemplář je od špičky rostra po špičku ocasu dlouhý 138 cm. Celková délka samotné lebky je pak 36 cm. Ichthyosaurus leží na pravém boku a vzhledem k pozici některých žeber nad páteří soudím, že i částečně na břišní straně. Celkově je fosilie mimořádně dobře zachovalá dokonce i s obrysem kůže patrné zejména na ventrální straně trupu od crania až po ocas. Jedná se tak o nejlépe zachovalou fosilii ichthyosaura ve sbírkách Chlupáčova muzea historie Země. Pravděpodobně se jedná o juvenilního jedince, více viz diskuze.

Tabulka č. 8 - Počet kostí u exempláře IchtB

	Kost	Přítomnost	Viditelnost	Počet
	Cranium	Ano	Ano	1

Axiální skelet	Vertebrae	Ano	Ano	139
	Spina neuralis	Ano	Ano	80
	Costae	Ano	Ano	79
	Gastralia	Ne	Ne	0
	Arcus hemalis	Ano	Ano	8
Lopatkový pletenec	Scapula	Ano	Ano	2
	Clavicula	Ano	Ano	1
	Interclavicula	Ano	Ano	1
	Coracoid	Ano	Ano	2
Přední končetina	Humerus	Ano	Ano	2
	Ulna	Ano	Ano	1
	Radius	Ano	Ano	1
	Radiale	Ano	Ano	1
	Ulnare	Ano	Ano	1
	Intermedium	Ano	Ano	1
	Phalanges	Ano	Ano	Viz tabulka č. 10
Pánevní pletenec	Ilium	Ne	Ne	0
	Ischiopubis	Ano	Ano	2
Zadní končetina	Femur	Ano	Ano	2
	Tibia	Ano	Ano	1
	Fibula	Ano	Ano	1
	Tibiale	Ne	Ne	0

	Fibulare	Ne	Ne	0
	Intermedium	Ne	Ne	0
	Phalanges	Ano	Ano	Viz tabulka č. 11

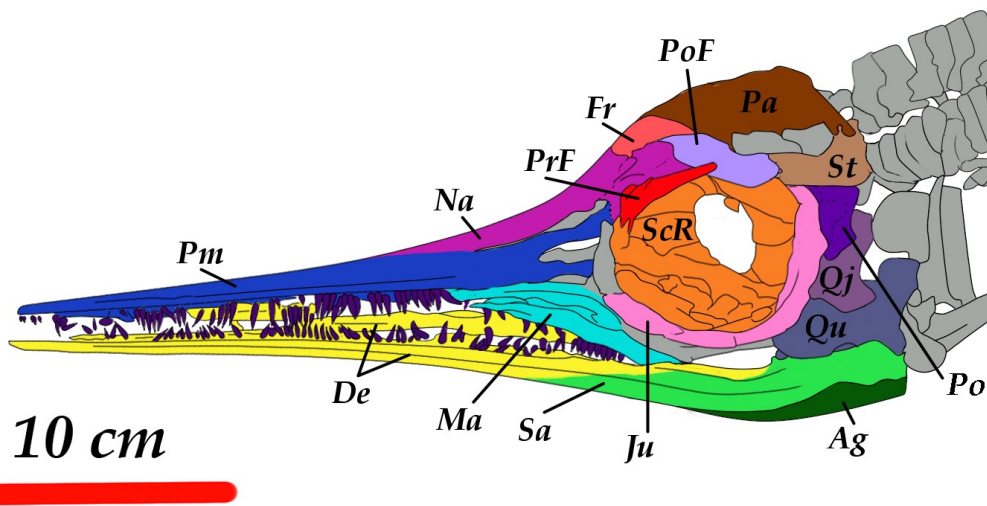
Tabulka č. 8 zobrazuje počty kostí, které jsou přítomné, a bylo možné je přesně identifikovat. Již na první pohled je zřejmé, že exemplář IchtC je téměř kompletní s pouze několika chybějícími nebo neidentifikovatelnými kostmi. Nejasné části jsou na obrázku č. 10 označené šedou barvou. V následujících odstavcích se budu věnovat jednotlivým kostem ve stejném pořadí, v jakém jsou uvedeny v tabulce č. 8.

Cranium je z převážné části artikulované, má dlouhé a velmi úzké rostrum opatřené velkým množstvím kónických zubů. Podobně jako u exempláře IchtB i lebka exempláře IchtC je velmi gracilně stavěná. Pravá polovina spodní čelisti je mírně dislokovaná. Předpokládám, že šedá místa na obrázku č. 12 jsou součástí disartikulované postorbitální části lebky, ale protože si nejsem zcela jista, nechala jsem jim šedou barvu. Páteř je zachovalá v počtu 139 obratlů a zřejmě se jedná o číslo velmi blízké zcela kompletnímu stavu. K větší disartikulaci páteře došlo pouze v oblasti pánevního pletence, který je celkově z celé kostry nejhůř zachován. Nicméně je na exempláři IchtC, podobně jako předtím na exempláři IchtB, dobře patrný i ocasní ohyb, na který se upíná poloměsíčitá ocasní ploutev. Spodního laloku této ploutve si můžeme všimnout v podobě lehce deformovaného obrysu těla tvořeného nejspíše organickým matem. Spina neuralis je přítomná v počtu 80 kostí téměř po celé délce páteře od krčních obratlů téměř až po špičku ocasu. Ačkoliv došlo v kaudální oblasti k o poznání větší ztrátě kostí zřejmě kvůli jejich drobnějším rozměrům, zachování drobných kůstek i v oblasti ocasního oblouku je poměrně vzácné. Většina žeber na levé straně těla je stále artikulovaná a perfektně zachovalá, pouze v některých částech ohnutá kaudálním směrem. Žebra jsou přítomná v počtu 79 kusů. Tento počet zahrnuje převážnou většinu žeber levé poloviny těla, s výjimkou kostí v oblasti pánevního pletence, kde některá kratší žebra zcela chybí, a pouze část viditelných žeber pravé poloviny těla. Zajímavostí je, že navzdory vysokému stupni zachování exempláře IchtC nejsou gastralia zachována. Důvodem pro to může být jejich nedostatečná osifikace, která by svědčila o nízkém věku exempláře. Jednotlivé kosti arcus hemalis jsou zachovalé v malém počtu pouze osmi kusů a nacházejí se na ventrální straně ocasu v těsné blízkosti pravého femuru. Důvodem pro takto nízký počet je, podobně jako u žeber, zřejmě nedostatečné zachování kostí v sakrální oblasti.

Lopatkový pletenec je částečně disartikulovaný. Obě scapuly jsou na fosilii viditelné; levá scapula se nachází dorzálním směrem přímo nad coracoidy a je částečně překrytá claviculou a interclaviculou. Pravá scapula se nachází o něco výše, přímo nad pravým humerem, který scapulu částečně překrývá. Zbytek pravé scapuly je zakrytý žebry a obratly. Na kostře je přítomná a jasně patrná pouze levá clavicula. Pravá je zřejmě zakrytá zbytkem těla a sedimentem. Clavicula částečně překrývá interclaviculu i levou scapulu. Interclavicula se nachází těsně pod claviculou a je viditelná pouze částečně. Coracoidy jsou přítomné i viditelné oba, což nasvědčuje mírné dislokaci coracoidu pravé poloviny těla, který je částečně zakrytý levým coracoidem, scapulou a žebry. Na fosilii jsou viditelné oba humery. Levá přední ploutev je stále artikulovaná a humerus zde přesně nasedá na radius a ulnu. Druhý humerus je částečně odhalený nad levou scapulou a claviculou, jimiž je z velké části zakryt. Pravý humerus působí přetočený distálním koncem směřujícím k páteři. Radius a ulna jsou viditelné jen u levé přední končetiny, stejně jako na ně nasedající kosti záprstní: radiale, ulnare a intermedium. Pravá přední končetina je, s výjimkou již výše zmíněného humeru, zakryta zbytkem těla a sedimentem, proto jsou v tabulce č. 8 uvedeny tyto kosti pouze v počtu jednoho kusu.

Ilium exempláře IchtC pravděpodobně, stejně jako část žeber a hemálního oblouku v této oblasti, není zachováno. Srůst ischiopubis je přítomný ve dvou kusech dorzálně těsně nad femurem levé zadní končetiny. Levá ischiopubis stále částečně nasedá k levé zadní končetině, zatímco pravá ischiopubis je dislokována. Femur je viditelný ve dvou kusech. V případě levého femuru je součástí stále artikulované zadní končetiny. Femur pravé zadní ploutve je viditelný ventrálně pod ocasioními obratli a je přetočený tak, že jeho proximální část směřuje kaudálně zatímco jeho distální část směřuje craniálně. Fibula a tibia jsou přítomny pouze u levé zadní končetiny. Pravá zadní končetina není příliš dobře zachovalá a jedná se zde buď o ztrátu kostí, nebo jejich zakrytí zbytkem těla a sedimentem.

Navazující kosti zadní ploutve, fibulare, tibiale a intermedium nejsou zcela jasné. Pokud použiji exemplář IchtA jako vzor, označím tyto kosterní elementy za přítomné pouze na základě jejich lokace. Nicméně mnozí autoři už drobné kosti u silně redukovaných zadních ploutví neuvádí, a proto jsem se rozhodla drobné kosti zadní ploutve dále neidentifikovat.



Obrázek č. 13 - Lebka ichthyosaura IchtC

Fotografie a kresba – autorka práce

Seznam zkratk: Ag - angulare, De - dentale, Fr - frontale, Ju - jugale, Ma - maxilla, Na - nasale, Pa - parietale, Pm - premaxilla, Po - postorbitale, PoF - postfrontale, PrF - prefrontale, Qj - quadratojugale, Qu - quadratum, Sa - surangulare, ScR - sklerotikální prstenec, St - supratemporale

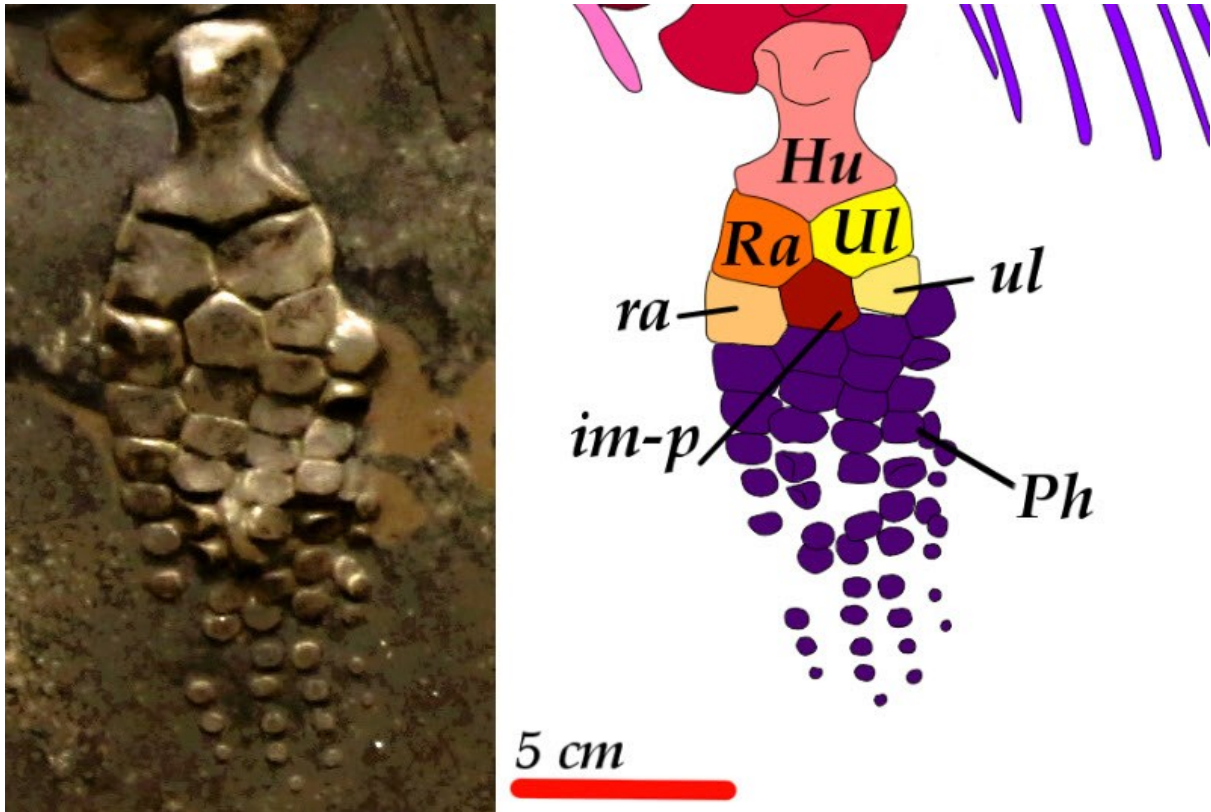
Cranium exempláře IchtC je dlouhá 36 cm a jedná se o nejlépe zachovalou lebku ze všech pěti exemplářů. Lebka je poměrně gracilně stavěná a stejně jako zbytek těla je z velké části artikulovaná. Hranice některých kostí nejsou zcela jasné, nicméně většinu bylo možné poměrně přesně identifikovat.

Tabulka č. 9 - Kosti lebky exempláře IchtC

Kost	Přítomnost	Viditelnost
Angulare	Ano	Ano
Basioccipitale	???	Ne
Basisphenoid	???	Ne
Dentale	Ano	Ano
Frontale	Ano	Ano
Jugale	Ano	Ano
Lacrimale	Ano?	???
Maxilla	Ano	Ano
Nasale	Ano	Ano
Palatinum	???	Ne
Parietale	Ano	Ano
Postfrontale	Ano	Ano
Postorbitale	Ano	Ano
Prefrontale	Ano	Ano
Premaxilla	Ano	Ano
Pterygoid	???	Ne
Quadratum	Ano	Ano
Quadratojugale	Ano	Ano
Sclerotikální prstenec	Ano	Ano
Supratemporale	Ano	Ano
Surangulare	Ano	Ano

V tabulce č. 9 jsou zanesené jednotlivé kosti lebky, jejich přítomnost a jejich viditelnost na zkamenělině. Jednotlivé kosti budou okomentovány v pořadí, v jakém jsou zaneseny v tabulce.

Angulare je vyvinuté a poměrně dobře viditelné na ventrální straně nejproximálnější části spodní čelisti. Basioccipitale a basisphenoid nejsou kvůli jejich umístění na lebce z laterálního pohledu vidět, a tak nejsou zaneseny do schématu ani do tabulky. Dentale je velmi dobře zachovalé, jen dentale pravé poloviny těla je zlomené a mírně dislokované. Hranice se surangulare není jasně patrné a je ve schématu nanесeno jen hrubě. Dentice je velmi dobře vyvinutá; na fosilii si můžeme všimnout většího množství úzkých, kónických zubů, které jsou v porovnání s velikostí lebky o něco větší než u exempláře IchtB. Frontale je poměrně dobře patrné, s jasně viditelnými hranicemi. Jugale je také velmi dobře patrné a ohraničuje téměř celou ventrální polovinu orbity. Lacrimale vzhledem k velmi vysokému stupni zachování fosilie předpokládám přítomné, ale nejsem schopna ho jistě identifikovat. Maxilla je na několika místech poškozená, ale jinak velmi dobře patrná. Hranice nasale jsou zakresleny pouze hrubě, kvůli zachování není jasné, kde přesně hraničí s prefrontale, frontale a postfrontale. Palatinum není z laterálního pohledu vidět, a tak není zakresleno. Stejně jako v případě nasale ani hranice parietale nejsou zcela jasné. Sousedící kosti postfrontale a prefrontale jsou dobře vyvinuté a zachovalé, v obou případech došlo k mírné dislokaci a posunutí ventrálním směrem. Premaxilla je velice dobře zachovalá jen s jedním podélným zlomem a stále artikulovaná. Pterygoidy nejsou na fosilii z důvodu laterálního pohledu viditelné. Quadratum a quadratojugale jsou mírně disartikulované a posunuté kaudálním směrem, v případě quadratum i pootočené. Sklerotikální prstenec je nepoškozený a artikulovaný, dorzálně částečně překrytý kostmi prefrontale a postfrontale, které ho lemují. Squamosum jsem nedokázala jistě identifikovat, na artikulovaných lebkách nemusí být patrné, což je pravděpodobně i případ IchtC. Supratemporale anteriorně navazuje na postfrontale. Surangulare je v proximální části dobře patrné, nicméně jeho hranice s dentale nejsou zcela jasné.



Obrázek č. 14 - Detail přední končetiny IchtC

Fotografie a kresba – autorka práce

Seznam zkratk: Co - coracoid, Hu - humerus, im-p - intermedium přední končetiny, Ph - phalanges, Ra - radius, ra - radiale, Ul - ulna, ul - ulnare

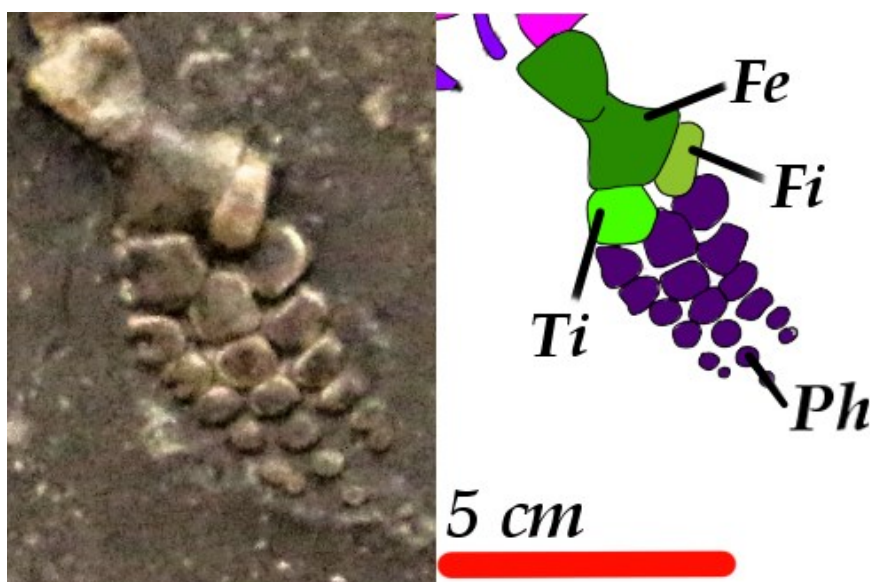
Levá přední končetina exempláře IchtC (obr. 14) je poměrně dobře zachovalá a z velké míry také stále artikulovaná. Přední ploutev má čtyři pravé prsty a jedno pravděpodobné rozdělení. Jedná se nejspíše o zdvojení prstu V., v této práci označené jako +2, přiléhající k pátému prstu z kaudálního směru. Zdvojení prstu IV. pozorované u exemplářů IchtA i IchtB není přítomné buď to z důvodu nezachování kostí nebo nebyly u exempláře IchtC vůbec vyvinuty. Přední končetina je výrazně kratší a širší v porovnání s exempláři IchtA i IchtB.

Tabulka č. 10 - Počet kostí v prstech přední ploutve exempláře IchtC

Prst	Počet kostí v prstu
II.	8
III.	7
IV.	12

V.	11
+1	0
+2	8

Prst II. je zachovaný v počtu osmi článků. Vzhledem k tomu, že ploutev má několik výrazných mezer, ale soudím, že 8 není skutečný počet a došlo zde ke ztrátě několika článků. To samé platí pro prst III., který je zachovaný v dokonce ještě menším počtu sedmi článků. Prstu IV. zdánlivě chybí pouze jeden článek, a tak se počet dvanácti článků pravděpodobně přibližuje skutečnosti. Poslední pravý prst, tedy prst V. je zachován v počtu 11 článků. Tento prst působí relativně kompletně. Rozdvojený prst IV. u předchozích exemplářů značený jako +1 není přítomný. Na první pohled při detailnějším zkoumání přední končetiny, viz obrázek č. 14, se nezdá, že by prst chyběl vinou špatného zachování. Proto tedy soudím, že v případě exempláře IchtC se rozdvojení prstu IV. značeného +1 nevyvinulo nebo opět zaniklo. Oproti tomu rozdvojení prstu V. značené jako +2 je zachováno v relativně vysokém počtu osmi článků.



Obrázek č. 15 - Detail zadní končetiny IchtC

Fotografie a kresba – autorka práce

Seznam zkratk: Fi - fibula, Fe - femur, Ph - phalanges, T - tibia

Levá zadní končetina, stejně tak jako levá přední končetina, je zachovaná stále artikulovaná, a tak umožňuje detailnější zkoumání. Zajímavostí je, že zadní končetina exempláře IchtC je extrémně redukovaná. Ačkoli odhaduji redukci i u exempláře IchtB, kvůli špatnému zachování zadních ploutví ji nemohu potvrdit, a proto k porovnání využiji

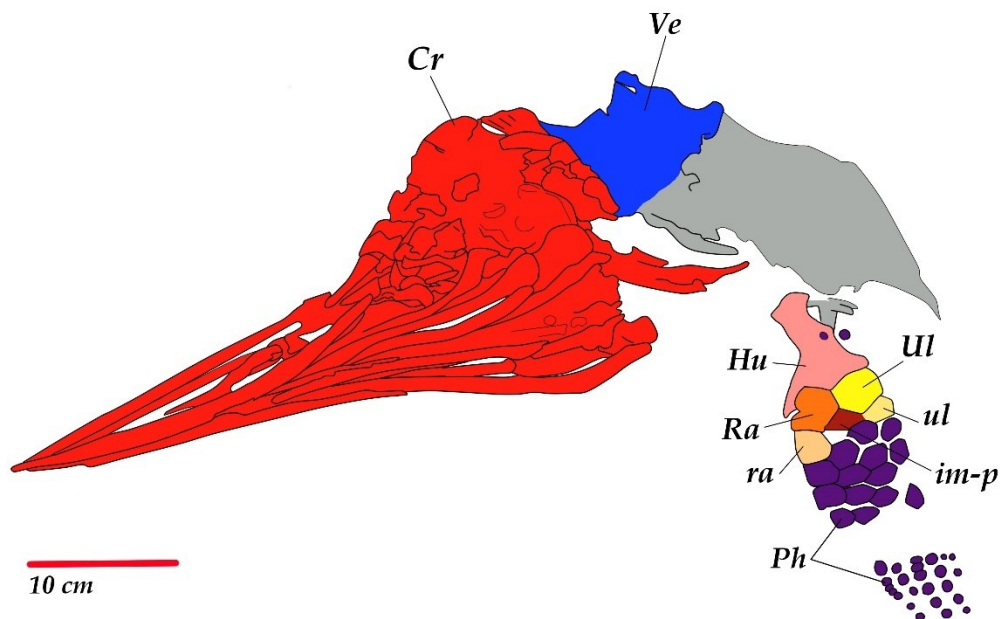
pouze zadní končetinu exempláře IchtA. Jak již bylo zmíněno v předchozích odstavcích, pokud použijí exemplář IchtA jako vzor, pouze na základě umístění je možné určit kosterní elementy tibiale, fibulare a intermedium. Nicméně z důvodu, že se někteří autoři rozhodli konkrétní kosti u extrémně redukovaných zadních končetin neidentifikovat, upustila jsem od jejich identifikace také.

Tabulka č. 11 - Počet kostí v prstech zadní ploutve exempláře IchtC

Prst	Počet kostí v prstu
II.	6
III.	6
IV.	6

V tabulce č. 11, stejně tak jako na obrázku č. 15, si můžeme všimnout extrémní redukce zadní končetiny v ohledu počtu prstů i jednotlivých článků prstů. Levá zadní ploutev má pouze tři prsty označené jako II., III. a IV. a všechny jsou zachovány v počtu šesti článků. Domnívám se tedy, že zde nedošlo ke ztrátě článků a jejich počet odpovídá kompletnímu zachování.

7.4 Exemplář IchD



Obrázek č. 16 - Ichthyosaurus značený IchD

Fotografie a kresba – autorka práce

Seznam zkratk: Cr - cranium, Hu - humerus, im-p - intermedium přední končetiny, Ph - phalanges, Ra - radius, ra - radiale, Ul - ulna, ul - ulnare

Exemplář pro účely této práce označený jako IchD byl původně určený jako *Ichthyosaurus quadriscissus*. Exemplář leží na hřbetní straně a jedná se pouze o cranium, pravou přední končetinu a domnělou část pravého lopatkového pletence. Fosilie je celkově ve špatném stavu, kromě crania a pravé přední končetiny je velmi špatně zachovalá. Oblast žeber a ramenního pletence se rozpadá a není možné zde identifikovat

jednotlivé kosti. Fosilie je od špičky rostra po domnělá žebra dlouhá ~68 cm, samotná lebka má délku 48 cm.

Tabulka č. 12 - Počet kostí u exempláře IchtD

	Kost	Přítomnost	Viditelnost	Počet
Axiální skelet	Cranium	Ano	Ano	1
	Vertebrae	Ano	Ano	1
	Spina neuralis	Ne	Ne	0
	Costae	Nejspíš ano	Ne	0
	Gastralia	Ne	Ne	0
	Arcus hemalis	Ne	Ne	0
Lopatkový pletenec	Scapula	Ne	Ne	0
	Clavicula	Ne	Ne	0
	Interclavicula	Ne	Ne	0
	Coracoid	Ne	Ne	0
Přední končetina	Humerus	Ano	Ano	1
	Ulna	Ano	Ano	1
	Radius	Ano	Ano	1
	Radiale	Ano	Ano	1
	Ulnare	Ano	Ano	1
	Intermedium	Ano	Ano	1
	Phalanges	Ano	Ano	Viz tabulka č. 14
Pánevní pletenec	Ilium	Ne	Ne	0
	Ischiopubis	Ne	Ne	0

Zadní končetina	Femur	Ne	Ne	0
	Tibia	Ne	Ne	0
	Fibula	Ne	Ne	0
	Tibiale	Ne	Ne	0
	Fibulare	Ne	Ne	0
	Intermedium	Ne	Ne	0
	Phalanges	Ne	Ne	0

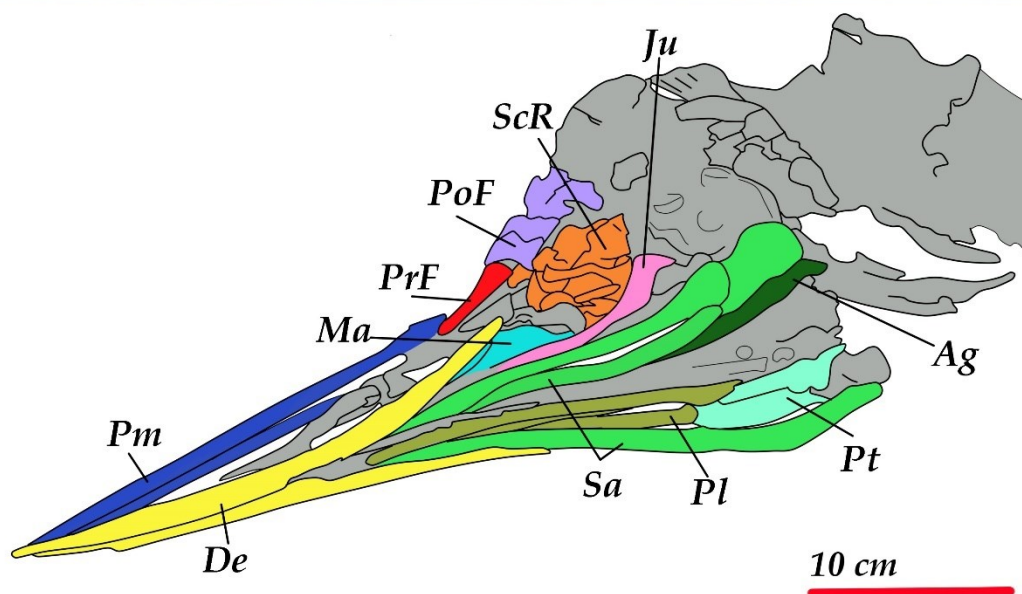
Tabulka č. 12 znázorňuje počty kostí, které jsou nebo by měly být v přední části trupu přítomny. Exemplář označený jako IchtD je nejhůře zachovaným exemplářem jurského ichtyosaura ve sbírkách Chlupáčova muzea historie Země, a proto si na obrázku č. 16 můžeme všimnout velkého množství šedých částí, které výsledky tabulky negativně ovlivnily. I přes to se ale v následujících odstavcích pokusím jednotlivé kosti popsat.

Cranium je v porovnání se zbytkem fosilie relativně dobře zachovalé, ačkoli ani zde není možné identifikovat jednotlivé postorbitální kosti. Stejně jako u exemplářů IchtB a IchtC je lebka exempláře IchtD gracilně stavěná. Na fosilii nejsou patrné zuby, což může být zapříčiněno buď přetočením fosilie na hřbetní stranu, nebo ztrátou ať už v rámci ontogeneze nebo špatného zachování. Páteř je špatně zachovalá, ale patrná v horní části fosilie. Počet viditelných obratlů odhaduji na tři kusy, ale bohužel to pouze za pomoci vizuálních metod není možné určit s jistotou. Páteř není na zkamenělině rozlišitelná. Důvodem pro to opět může být kombinace přetočení na dorzální stranu a špatného zachování. Žebra nasedají na páteř, ale vzhledem k zachování není možné je s určitostí zakreslit ani spočítat, proto nejsou na obrázku č. 16 jasně zakreslena a jsou předpokládána v oblasti vyznačené šedou barvou. Gastralia a arcus hemalis nejsou na exempláři přítomné.

Lopatkový pletenec by mohl být, vzhledem k tomu, že fosilie má zachovanou pravou přední končetinu, přítomný. Nicméně není možné jasně identifikovat prakticky žádné elementy lopatkového pletence, tj. clavicula, coracoid, interclavicula a scapula. Stejně jako v případě žeber tedy je možné, že některé elementy jsou přítomné, ale jelikož je vzhledem k zachování nebylo možné identifikovat, nejsou na obrázku č. 16 zakreslené. Humerus pravé přední končetiny je přítomný a v porovnání se zbytkem fosilie relativně dobře zachovalý. Ačkoli jeho proximální část je poměrně poškozena, je stále artikulovaný ke zbytku přední ploutve. Radius je distálně poškozený, zatímco nasedající radiale je

relativně dobře zachovalé. Ulna je také přítomná a působí nepoškozená, což se nedá říct o navazující kosti zápěstí: ulnare. Intermedium pravé přední končetiny je značně poškozené a není možné identifikovat jeho přesný tvar.

Jelikož se jedná pouze o přední část fosilie, tj. lebku, lopatkový pletenec a pravou přední končetinu, jsou všechny kosti oblasti trupu, pánevní pletenec a ocas v tabulce označeny jako nepřítomné, proto se jim dále nebudu věnovat.



Obrázek č. 17 - Lebka ichthyosaura IchtD

Fotografie a kresba – autorka práce

Seznam zkratk: Ag - angulare, De - dentale, Ju - jugale, Ma - maxilla, Pl - palatinum, Pm - premaxilla, PoF - postfrontale, PrF - prefrontale, Pt - pterygoid, Sa - surangulare, ScR - sklerotikální prsteneček

Lebka exempláře IchtD je dlouhá 48 cm a jedná se o druhou nejhůře zachovalou lebku ve sbírce. Celá proximální oblast je silně erodovaná, což téměř znemožňuje přesnou identifikaci většiny kostí za orbitou. Stejně jako v případě exempláře IchtB je i cranium exempláře IchtD částečně přetočeno na hřbetní stranu, nicméně lebka zůstala více artikulovaná než v případě exempláře IchtB.

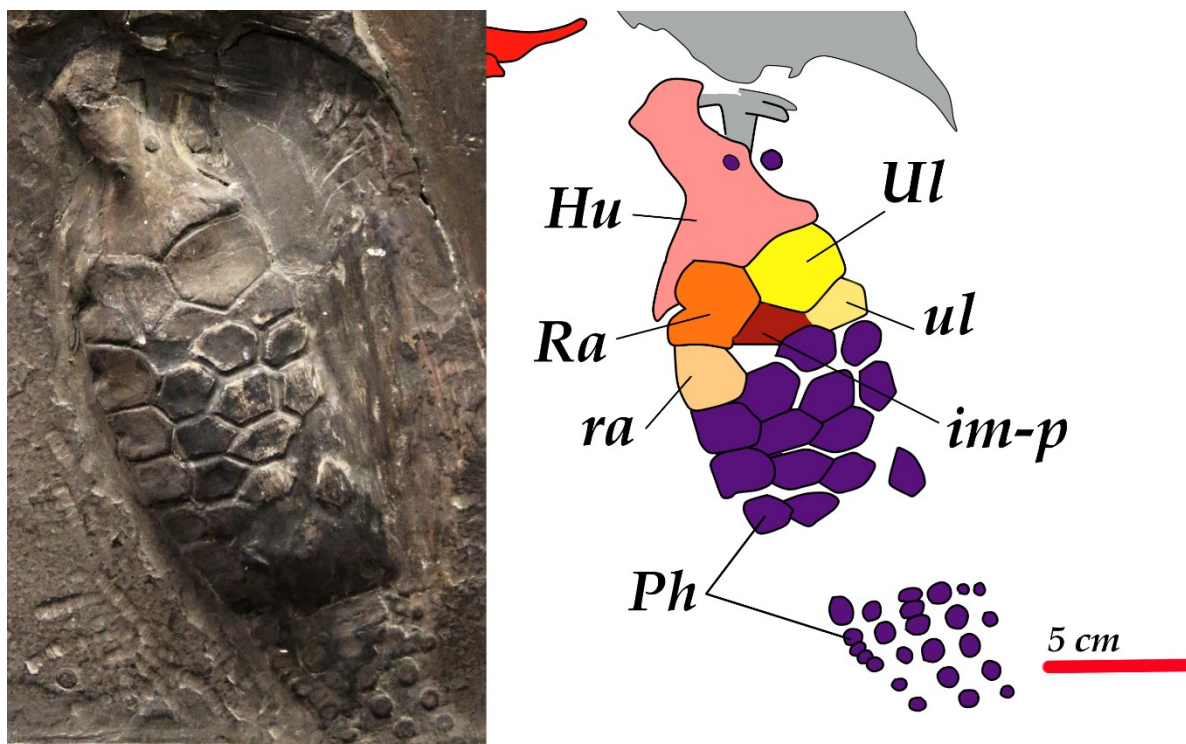
Tabulka č. 13 - Kostí lebky exempláře IchtD

Kost	Přítomnost	Viditelnost
Angulare	Ano	Ano
Basioccipitale	???	Ne
Basisphenoid	???	Ne
Dentale	Ano	Ano
Frontale	???	Ne
Jugale	Ano	Ano
Lacrimale	???	???
Maxilla	Ano	Ano
Nasale	???	Ne
Palatinum	Ano	Ano
Parietale	???	Ne
Postfrontale	Ano	Ano
Postorbitale	???	???
Prefrontale	Ano	Ano
Premaxilla	Ano	Ano
Pterygoid	Ano	Ano
Quadratum	???	???

Quadratojugale	???	???
Sclerotikální prstenec	Ano	Ano
Squamosum	???	???
Supratemporale	???	???
Surangulare	Ano	Ano

V tabulce č. 13 jsou zanesené jednotlivé kosti lebky, jejich přítomnost a jejich viditelnost na fosilii. Jednotlivé kosti budou okomentovány v pořadí, v jakém jsou zaneseny v tabulce.

Angulare je jasně viditelné a identifikovatelné pouze u levé části spodní čelisti. Na pravé straně je buď zakryto, zcela chybí nebo není možné ho identifikovat. Basioccipitale není na lebce vidět, basisphenoid by vzhledem k úhlu pozice lebky mohl být vidět, ale bohužel ho kvůli špatnému zachování nedokážu jasně identifikovat. Dentale je na několika místech poškozené; zlomeniny, praskliny a eroze. Dentice není přítomná, jak již bylo zmíněno, buď vinou špatného zachování či částečného zakrytí, anebo k její ztrátě došlo již za života zvířete. Frontale není vzhledem k částečnému přetočení fosilie na hřbet viditelné. Jugale je v porovnání se zbytkem fosilie relativně dobře zachovalé. Lacrimale není vzhledem k disartikulaci a erozi oblasti kolem naris možné identifikovat. Maxilla je přítomná a anteriorně částečně překryta poškozeným dentale. Nasale není na fosilii vzhledem k jejímu přetočení viditelné. Pravé palatinum je přítomné a v anteriorní části značně poškozené, levé není možné s jistotou určit. Parietale je vzhledem k jeho dorzálnímu umístění zakryto ostatními kostmi lebky. Prefrontale a postfrontale jsou přítomné v relativně dobrém stavu. Premaxilla je velmi úzká a silně poškozená; rozštěpení a eroze. Pravý pterygoid je poškozený a anteriorně částečně zakrytý palatinum. Levý není možné s jistotou identifikovat. Quadratum a quadratojugale jsou s největší pravděpodobností přítomné, ale není možné vzhledem ke špatnému zachování proximálního konce lebky jistě identifikovat. Sclerotikální prstenec je poměrně dobře patrný, ačkoli došlo k jeho značné erozi ventrálně-distálním směrem. Squamosum a supratemporale, stejně jako v případě quadratum a quadratojugale, nebylo možné jasně identifikovat. Levé i pravé surangulare jsou, stejně jako celý zbytek kostry, poškozena zejména rozštěpením a erozí.



Obrázek č. 18 - Detail přední končetiny IchtD

Fotografie a kresba – autorka práce

Seznam zkratk: Hu - humerus, im-p - intermedium přední končetiny, Ph - phalanges, Ra - radius, ra - radiale, Ul - ulna, ul - ulnare

Pravá přední končetina exempláře IchtD je relativně dobře zachovalá. Přední končetina má čtyři pravé prsty a domnívám se, že i jedno rozdvojení. Podle umístění soudím, že se jedná pravděpodobně o zdvojení prstu V., v této práci označené jako +2, přiléhající kaudálním směrem k pátému prstu. Zdvojení prstu IV. pozorované u exemplářů IchtA i IchtB není přítomné buď to z důvodu nezachování kostí nebo stejně jako v případě exempláře IchtC nebylo vůbec vyvinuto. Přední končetina se na první pohled podobá přední končetině exempláře IchtB.

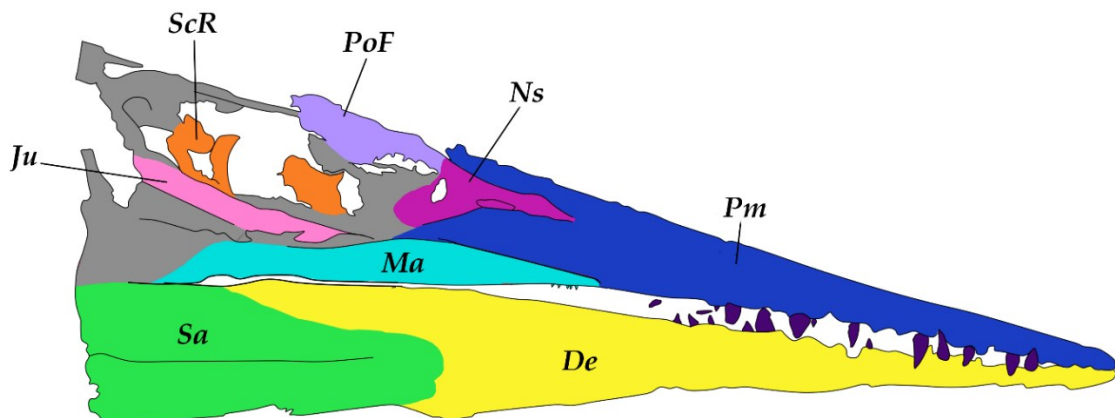
Tabulka č. 14 - Počet kostí v prstech přední ploutve exempláře IchtD

Prst	Počet kostí v prstu
II.	10
III.	7
IV.	10
V.	8

+1	0
+2	3

Vzhledem ke špatnému zachování zhruba v polovině přední končetiny je velmi pravděpodobné, že zde došlo ke ztrátě většího množství článků u všech prstů. První prst exempláře IchtD, tedy prst II., je zachován v počtu deseti článků, zatímco prst III. pouze v počtu sedmi kusů. Prst IV. je přítomný s deseti články a poslední pravý prst, tedy prst V. má viditelných osm článků. Rozdvojení prstu IV. značené +1 není viditelné, ale bohužel není možné určit, jestli chybí kvůli špatnému zachování, nebo se, stejně jako u exempláře IchtC, nevyvinulo. Rozdvojení prstu V. značené +2 je viditelné v počtu pouhých tří článků.

7.5 Exemplář IchtE



5 cm

Obrázek č. 19 - Lebka ichthyosaura IchtE

Fotografie a kresba – autorka práce

Seznam zkratk: De - dentale, Ju - jugale, Ma - maxilla, NA - nasale, PM - premaxilla, PoF - postfrontale, SA - surangulare, ScR - sclerotikální prstenec

Exemplář pro účely této práce označený jako IchtE byl původně určený jako *Mixosaurus*. Jedná se pouze o většinovou část crania, která leží na levém boku. Fosilie je celkově ve velmi špatném stavu, velká část kostí je zlomená, erodovaná nebo dokonce poškozená tak, že se u nich zcela odloupla svrchní vrstva. Celá fosilie od zachovalé části postorbitální oblasti po špičku rostra měří 24 cm a 2 mm.

Kosti, které bylo možné identifikovat jsou na obrázku č. 19 zobrazeny barevně oproti tomu části, které nebylo možné určit, jsou označené šedou barvou. Konkrétní hranice jednotlivých kostí ale nejsou zcela zřetelné, a proto jsou zanesené spíše hrubě.

Tabulka č. 15 - Kosti lebky exempláře IchtE

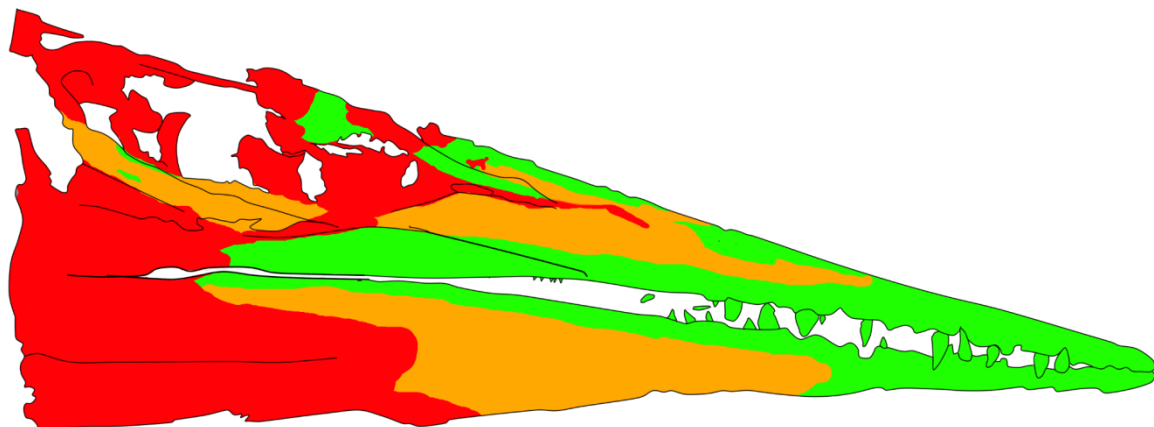
Kost	Přítomnost	Viditelnost
Angulare	???	???
Basioccipitale	???	Ne
Basisphenoid	???	Ne
Dentale	Ano	Ano
Frontale	???	Ne
Jugale	Ano	Ano
Lacrimale	???	???
Maxilla	Ano	Ano
Nasale	Ano	Ano
Palatinum	???	???
Parietale	???	???
Postfrontale	Ano	Ano
Postorbitale	???	???
Prefrontale	???	???
Premaxilla	Ano	Ano

Pterygoid	???	???
Quadratum	???	???
Quadratojugale	???	???
Sclerotikální prstenec	Ano	Ano
Squamosum	???	???
Supratemporale	???	???
Surangulare	Ano	Ano

V tabulce č. 15 jsou zanesené jednotlivé kosti lebky, jejich přítomnost a jejich viditelnost na zkamenělině. Jednotlivé kosti budou okomentovány v pořadí, v jakém jsou zaneseny v tabulce.

Vzhledem k velmi špatnému zachování lebky zejména pak v kaudálním směru proximální část čelisti i neurocrania zcela chybí. To se týká i části, kde by mělo být patrné angulare, basioccipitale a basisphenoid. Dentale je největší kostí, která je na fosilii přítomná, a současně má z velké části svrchní vrstvu kosti proximálně odloupenou. Dentale zaujímá většinu spodní čelisti a vystupuje z ní, jak její název napovídá, několik dobře vyvinutých zubů. Zachování této kosti je o poznání horší kaudálním směrem, a proto je hranice kostí dentale a surangulare nejasná. Frontale není přítomné, nebo jej vzhledem k extrémní erozi čelní oblasti nebylo možné identifikovat. Jugale je částečně viditelné pod orbitou, kdy jeho posteriorní část chybí a jeho anteriorní část podléhá erozi. Lacrimale je nejspíše oderodované, a tedy není viditelné. Maxilla je poměrně velká a, vzhledem ke stavu zbytku lebky, relativně dobře zachovalá. Nasale je extrémně erodované, a tedy jeho pozice je velmi hrubě načrtlá. Palatinum není vzhledem k laterálnímu umístění crania viditelné, ačkoli je možné, že jeho vnitřní část vidíme přes extrémně zerodovanou dentale a surangulare. Parietale není vzhledem k extrémní erozi nadorbitální části lebky viditelné. Postfrontale je částečně přítomné, ačkoliv je jeho dorzální část odlouplá. Prefrontale a postorbitale není možné kvůli extrémní erozi identifikovat. Premaxilla je distálně poměrně dobře zachovalá, kvalita zachování proximálním směrem ale dramaticky klesá. Špička rostra je relativně zachovalá, zatímco kosti rostra proximálním směrem mají odlouplou svrchní vrstvu, a tedy nejasné hranice. Pterygoid není viditelný. Quadratum a quadratojugale jsou buď erodované, nebo, což je pravděpodobnější, zcela chybí. Sklelorikální prstenec má odlouplou svrchní vrstvu kosti, a

tak jeho umístění zakreslené poměrně hrubě. Supratemporale na lebce nejspíše zcela chybí. Surangulare je pravděpodobně přítomné, ale jeho hranice jsou velmi ilustrační.



5 cm

Obrázek č. 20 - Mapa poškození na lebce ichthyosaura IchtE

Kresba – autorka práce

Legenda: červená – extrémní poškození; oranžová – silné poškození; zelená – dobré zachování

Obrázek č. 20 je mapa poškození na exempláři IchtE. Červenou barvou jsou označené oblasti s extrémním poškozením. Za extrémní poškození považuji větší množství odlouplých vrstev kosti, které prakticky znemožňují přesné určení jednotlivých kostí. Oranžovou barvou je označeno silné poškození, za což považuji místa s odlouplou svrchní vrstvou kosti, nicméně je možné určit hranice některých kostí. Zelenou barvou jsou vyznačené oblasti s relativně dobrým zachováním.

8 Diagnóza

Diagnóza exemplářů z Holzmadenu je zaměřena primárně na taxony, vyskytující se ve spodní juře Německa a doplněná o dva vizuálně podobné, často se vyskytující taxony známé především z Anglie (*Ichthyosaurus* a *Ophthalmosaurus*). Tyto rody byly začleněny především pro to, že se jedná o jedny z nejčastějších evropských ichtyosaurů a současně jsou na první pohled velmi podobné některým exemplářům ve sbírce. Další taxony, jmenovitě rody: *Suevoleiathan*, *Temnodontosaurus*, *Leptonectes*, *Excalibosaurus*, *Eurhinosaurus* a *Stenopterygius* byly začleněny na základě jejich stratigrafického a geografického rozšíření, tj. stejně jako první čtyři exempláře ve sbírce CHMHZ byly nalezeny v oblasti Holzmadenu.

Tabulka č. 16 - Vybrané znaky a rody doplněné o jurské exempláře z CHMHZ

Znak	<i>Suevoleiathan</i>	<i>Temnodontosaurus</i>	<i>Leptonectes</i>	<i>Excalibosaurus</i>	<i>Eurhinosaurus</i>	<i>Ichthyosaurus</i>	<i>Stenopterygius</i>	<i>Ophthalmosaurus</i>	IchtA	IchtB	IchtC	IchtD
1.	?	1	?	?	0	1	0/1	1	0	?	0	?
2.	?	1	?	?	0	0	1	0	0	?	0	?
3.	?	1	?	?	?	2	1	1	?	?	1/2	?
4.	1	1	?	?	0	1	1	0	?	?	2	?
5.	1	1	1	1	1	1	1	0	?	1	1	1
6.	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
7.	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
8.	0	0	1	1	1	0	0/1	?	0?	1	?	1?
9.	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1

10.	2	1/2	1	1	2	2	1	2	1	1	1	1	
11.	2	2	1/2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
12.	1	1	0/1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
13.	2	2	1/2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
14.	1	0	0/1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	
15.	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	?	
16.	1	1	1	1	0	0/1	0	0	0	0	0	1	?
17.	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	?
18.	1	1	2	?	1	2	2	2	2	2	?	2	?
19.	1	2	2/3	?	1/2	1/2	3	3	3	3	3	3	?
20.	1	1	1	?	1	2	1	2	1	1	1	1	?

Znaky a výsledky pro rody jsou upravené převzaty z práce McGowan & Motani (2003).

Číslování znaků uvedeno v metodice.

V tabulce č. 16 jsou zaznamenány vybrané znaky, které jsou podrobně rozepsané v kapitole "Materiál a metodika", a aplikovány na jurské exempláře z CHMHZ. Pro porovnání je tabulka doplněna o rozpis znaků odpovídající jednotlivým vybraným rodům, jak bylo zmíněno výše. Vybrané znaky pro jednotlivé rody byly převzaty z práce McGowan a Motani (2003).

9 Diskuze

9.1 IchtA

U exempláře IchtA můžeme pozorovat kontakt maxily a vnější naris. Maxilla je relativně dlouhá a vnější naris se dotýká laterálně. Tento znak chybí u rodů *Temnodontosaurus*, *Ichthyosaurus* a *Ophthalmosaurus*. Není znám u *Suevoleviathan*, *Leptonectes* a *Excalibosaurus* a je přítomen u *Eurhinosaurus*. V případě rodu *Stenopterygius* může být kontakt přítomný, nebo k němu nemusí dojít. Laterální kontakt nasale a parietale je u exempláře IchtA pozorovatelný. Tento kontakt je přítomný také u *Temnodontosaurus* a *Stenopterygius*. Nevíme, jestli je přítomen u *Suevoleviathan*, *Leptonectes*, *Excalibosaurus*, ale víme, že chybí u *Eurhinosaurus*, *Ichthyosaurus* a *Ophthalmosaurus*. Podíl squamosum na horním spánkovém otvoru u tohoto exempláře nelze ani potvrdit ani vyvrátit, neboť na fosilii není spánkový otvor jasně rozlišitelný, navíc z laterálního pohledu nemusí být vůbec vidět. Sagitální elevaci nelze vzhledem k zachování dorzální strany lebky rozeznat. Angulare na lebce nedokážu jasně identifikovat, a tak ani tento znak není možné použít. IchtA má horní i spodní část rostra téměř stejně dlouhou, tedy nepozorujeme u něj žádný předkus. Jasně viditelný předkus mají pouze *Excalibosaurus* a *Eurhinosaurus*, což z něj dělá unikátní znak pro tyto dva rody, minimálně co se spodnojurských ichtyosaurů týče. Znak č. 7: extrémně úzké rostrum, je z laterálního pohledu poměrně ošemetné určit, nicméně exemplář IchtA má poměrně masivní čelisti, takže si nemyslím, že je zde tento znak přítomný. Extrémně úzké rostrum je typické pro *Excalibosaurus* a *Eurhinosaurus* a *Leptonectes*. Velikost dentice v porovnání se šířkou lebky není zcela možné, nicméně zuby působí poměrně robustně. Tento znak se nehodí pro samostatné použití a je vhodný pouze jako doplňkový znak. Normální velikost zubů je u rodů *Suevoleviathan*, *Temnodontosaurus* a *Ichthyosaurus*. Typicky drobné zuby jsou ichtyosaurů s úzkým, protáhlým rostrem, tedy: *Leptonectes*, *Excalibosaurus* a *Eurhinosaurus*. Normální i malé zuby se mohou vyskytovat u poměrně rozmanitého rodu *Stenopterygius*. Distální a proximální konec je téměř shodný u rodů *Leptonectes*, *Ichthyosaurus* a *Ophthalmosaurus*. Distální konec je širší než proximální, u *Suevoleviathan*, *Temnodontosaurus*, *Excalibosaurus*, *Eurhinosaurus* a *Stenopterygius*, což je kondice, kterou můžeme jasně pozorovat i u exempláře IchtA. Radius u tohoto exempláře má zářez na periferní diafýze, stejně jako rody *Leptonectes*, *Excalibosaurus* a *Stenopterygius*. Tento zářez ale chybí u sdílené, vnitřní strany diafýzy, což je znak společný pro všechny rody v tabulce. Současně je radius exempláře IchtA širší než delší. Oba znaky (10 a 11) se vyskytují všeobecně u všech rodů. Znak 12 se vyskytuje u všech, kromě rodu *Leptonectes*; ten jako jediný může mít radius delší než širší. IchtA nemá zářez

na vnitřní straně diafýzy ulny, což je opět sdílený znak u všech rodů v tabulce, kromě *Leptonectes*, u kterého je zářez někdy patrný. Anteriorní zářez na radiale můžeme u fosilie IchtA pozorovat preaxiálně. Tento znak je také přítomen u *Suevoleviathan*, *Excalibosaurus*, *Eurhinosaurus* a *Stenopterygius*. Ulnare a intermedium jsou téměř shodné velikosti, ale intermedium je nepatrně větší, což je další znak sdílený téměř všemi rody v tabulce, kromě rodu *Ichthyosaurus*, pro který je č. 15 unikátní znak; má ulnare jako jediný větší než intermedium. Kost hrášková je u IchtA pozorovatelná mezi ulnou a ulnare, kde nasedá kaudálním směrem. Tato kost je podle McGowana a Motaniho (2003) pozorovatelná také u *Eurhinosaurus*, *Stenopterygius* a *Ophthalmosaurus*. Zdvojení prstu IV. je na dlouhé a zcela artikulované přední končetině exempláře IchtA velmi dobře viditelné. Toto zdvojení je typické také pro u *Suevoleviathan*, *Ichthyosaurus*, *Stenopterygius* a *Ophthalmosaurus*. Přední končetina IchtA je více jak 2x delší než končetina zadní. Jedná se tak o znak sdílený s *Leptonectes*, *Ichthyosaurus*, *Stenopterygius* a *Ophthalmosaurus*. Srůst ischium a pubis je na exempláři IchtA jasně patrný a jedná se o srůst mediálně i laterálně, který se vyskytuje také u *Stenopterygius* a *Ophthalmosaurus* a je možný také u *Leptonectes*. Periferní diafýza kosti holenní je u IchtA přítomná se zářezem, což se shoduje se všemi rody v tabulce kromě *Ichthyosaurus* a *Ophthalmosaurus*.

Z rodů uvedených v tabulce jsou na první pohled vyřazeny rody *Eurhinosaurus* a *Excalibosaurus* kvůli jejich typicky značnému předkusu a drobné dentici (znaky 6 a 7). Mezi další podstatné znaky, které IchtA odlišují od rodů *Eurhinosaurus* a *Excalibosaurus* jsou: absence kosti hráškové u obou rodů, nikoli však u IchtA (znak 16) a chybějící zdvojení prstu IV., které je u IchtA jasně patrné, ale mělo by chybět u *Excalibosaurus* i *Eurhinosaurus*. Od *Suevoleviathana* se IchtA, stejně jako v případě předchozích dvou rodů, odlišuje především absencí kosti hráškové u *Suevoleviathan*, nikoli však u IchtA (znak 16) a chybějící zdvojení prstu IV. (znak 17), které je ale u IchtA přítomné. Mezi další rozdíly patří dvakrát delší přední končetina oproti zadní (znak 18) u IchtA, která by u *Suevoleviathan* měla být delší, ale ne dvakrát delší, a srůst ischium a pubis (znak 19), který u *Suevoleviathan* chybí, zatímco na IchtA je velmi dobře vyvinutý. *Leptonectes* by měl mít úzké rostrum (znak 7), téměř shodný distální a proximální konec humeru (znak 9), a opět jsou zde rozdíly ve znacích 16 (chybějící kost hrášková u *Leptonectes*) a 17 (chybějící zdvojení prstu IV.), které vyřazují možnost zařazení IchtA do rodu *Leptonectes*. Rody *Ichthyosaurus* a *Ophthalmosaurus* jsou oba od IchtA odlišní ve znacích 1 (chybějící kontakt maxilla – vnější naris u obou rodů), 8 (drobná dentice), 9 (téměř shodný distální a proximální konec humeru), 10 (chybějící zářez na periferní straně diafýzy kosti vřetenní), 14 (chybějící zářez na radiale) a 20 (chybějící zářez na kosti holenní). Poslední dva zbývající rody jsou tedy *Temnodontosaurus* a *Stenopterygius*. IchtA se od charakteristik

rodu *Temnodontosaurus* liší v pěti znacích: 1, 9, 16, 17 a 19. Za nejpodstatnější rozdíly považují; znak č. 9 - rozdílná velikost konců humeru u IchtA, ale shodná u *Temnodontosaurus* a chybějící laterální srůst ischium a pubis (znak 19) u *Temnodontosauru*. *Temnodontosaurus* současně platí za rod, který běžně dosahuje 6–9 m celkové délky, zatímco odhadovaná délka IchtA je 2 - 3 m. Shoda s rodem *Stenopterygius* je v 16 znacích, zbylé čtyři znaky nebylo možné u exempláře IchtA jasně určit.

IchtA má v porovnání s ostatními exempláři (IchtB, IchtC i IchtD) extrémně dlouhé a úzké přední končetiny, což je znak, který Maisch (2008) i Maxwell (2012) považují za jeden z diagnostických znaků pro *Stenopterygius uniter*. IchtA má současně, v porovnání s ostatními exempláři, velmi dlouhou, robustní lebku přesahující 70 cm. Jedná se tak o větší rozměr lebky, než v případě největších zástupců *S. quadriscissus* i *S. triscissus* (Maxwell 2012, Maxwell & Vincent 2016). Dentice IchtA je poměrně robustní a velmi dobře vyvinutá, což je další znak, který jej odlišuje od *S. quadriscissus*, u kterého je redukce dentice jasně patrná už od délky spodní čelisti přesahující 40 cm (Miedema & Maxwell 2022).

9.2 IchtB

U exempláře IchtB kvůli jeho částečnému přetočení na dorzální stranu, a tedy zakrytí těchto znaků, nedokážu určit znaky 1–4 a budu tedy pokračovat od znaku č. 5. Angulare z laterálního pohledu působí mnohem menší než surangulare. Tento znak je sdílený se všemi rody v tabulce s výjimkou rodu *Ophthalmosaurus*. Předkus, znak typický pro rody *Excalibosaurus* a *Eurhinosaurus*, u IchtB není přítomný. S tím související znak č. 7 (extrémně zúžené rostrum) typický opět pro *Excalibosaurus* a *Eurhinosaurus* a nově také pro *Leptonectes* také není u exempláře IchtB pozorovatelný. Ačkoli exemplář má relativně úzké rostrum, neoznačila bych tuto kondici za “extrémní” zúžení. Dentice je v porovnání s šířkou lebky poměrně drobná. Malé zuby mají rody s typicky velmi úzkým rostrem: *Leptonectes*, *Excalibosaurus* a *Eurhinosaurus*. Malé i normální zuby má rod *Stenopterygius*. Distální konec humeru je u IchtB širší než jeho proximální konec, což je kondice, kterou můžeme nalézt také u rodů *Suevoleviathan*, *Temnodontosaurus*, *Excalibosaurus*, *Eurhinosaurus* a *Stenopterygius*. Radius exempláře IchtB má zářez na periferní diafýze (znak č. 10), stejně jako rody *Leptonectes*, *Excalibosaurus* a *Stenopterygius*. Tento zářez chybí u sdílené, vnitřní strany diafýzy (znak č. 11), což je znak společný pro všechny rody v tabulce. Současně je radius IchtB širší, než delší (znak č. 12), což je společné pro všechny uvedené rody, kromě rodu *Leptonectes*. Vnitřní strana

diafýzy ulny (znak č. 13) je v případě IchtB bez zářezu, což je opět znak společný pro všechny rody tabulky kromě *Leptonectes*. Na radiale (znak č. 14) má IchtB patrný zářez. Tento znak je přítomen u *Suevoleviathan*, *Excalibosaurus*, *Eurhinosaurus* a *Stenopterygius*. Intermedium (znak č. 15) IchtB je nepatrně větší než ulnare. Pouze u rodu *Ichthyosaurus* pozorujeme kondici, kdy ulnare je větší než intermedium. Kost hrášková je u IchtB pozorovatelná mezi ulnou a ulnare na kaudální straně ploutve. Tento znak (č. 16) chybí u rodů *Suevoleviathan*, *Temnodontosaurus*, *Leptonectes* a *Excalibosaurus*. Znak č. 17 - zdvojení prstu IV. není u exempláře IchtB tak dobře patrné, jako u IchtA, nicméně zdvojení je i tak možné identifikovat. Toto zdvojení můžeme pozorovat také u *Suevoleviathan*, *Ichthyosaurus*, *Stenopterygius* a *Ophthalmosaurus*. Vzhledem ke špatnému zachování zadních končetin není možné jasně posoudit znak č. 18 - poměr délky přední a zadní končetiny. Oproti tomu následující znak (19) je velmi dobře patrný; můžeme zde pozorovat srůst ischium a pubis jak mediálně, tak laterálně, podobně jako u rodů *Stenopterygius*, *Ophthalmosaurus* a možný je i u *Leptonectes*. Tibia IchtB má jasně viditelný zářez. Tato kondice je pozorovatelná u všech rodů tabulky s výjimkou *Ichthyosaurus*, *Ophthalmosaurus* a *Excalibosaurus*.

Stejně jako v případě exempláře IchtA i v případě IchtB byly při určování rodu jako první vyřazeny rody *Eurhinosaurus* a *Excalibosaurus* kvůli jejich typicky značnému předkusu a drobné dentici (znaky 6 a 7), absenci hráškové kosti, chybějícímu zdvojení prstu IV. *Suevoleviathan* byl vyřazen zejména kvůli znaku č. 19 - srůstu ischium a pubis, který u tohoto rodu chybí, ale je přítomen u exempláře IchtB. *Leptonectes* by měl mít úzké rostrum (znak 7), téměř shodný distální a proximální konec humeru (znak 9), a stejně tak se zde vyskytují rozdíly ve znacích 16 (chybějící kost hrášková u *Leptonectes*) a 17 (chybějící zdvojení prstu IV.), které vyřazují možnost zařazení IchtB do rodu *Leptonectes*. Rod *Temnodontosaurus* byl vyřazen kvůli znaku č. 9 - rozdílná velikost konců humeru a chybějící laterální srůst ischium a pubis (znak 19) u rodu *Temnodontosaurus*. Oba rody *Ichthyosaurus* a *Ophthalmosaurus* se od IchtB odlišují v několika znacích, z nichž za nejpodstatnější považuji znak č. 9 - téměř shodný distální a proximální konec humeru u obou rodů. Rod *Ichthyosaurus* se od IchtB odlišuje také větším ulnare než intermedium a chybějícím laterálním srůstem ischium a pubis. Nepovažuji exemplář IchtB za *Ophthalmosaurus* hned z několika důvodů: *Ophthalmosaurus* je známý pro své extrémní zmnožení prstů, které nepozorují u exempláře IchtB, stejně tak jako kvůli jeho geografickému výskytu; nejsem si vědoma, že by kdy došlo k nálezu ophthalmosaura v oblasti Holzmadenu a tedy i z tohoto důvodu považuji IchtB za zástupce rodu *Stenopterygius*, se kterým sdílí také všechny diagnostické znaky, které se mi podařilo určit (dohromady 15 znaků).

Počet presakrálních obratlů IchtB je 45, počet preflexurálních obratlů, tedy před ocasním ohybem, je 78. První údaj tak odpovídá popisu *S. quadriscissus* uvedeném v práci McGowan a Motani (2003). Prenariální oblast, i přes její disartikulaci, nepůsobí delší, než u exemplářů IchtC a IchtD, současně je kratší než v případě IchtA. Maisch (2008) uvádí prenariální oblast *S. triscissus* a *S. uniter* podobně dlouhé, zatímco v případě *S. quadriscissus* je prenariální oblast kratší. *S. uniter* by měl mít výrazně prodloužené končetiny, jako v případě IchtA, což ovšem není znak pozorovatelný u IchtB. *S. triscissus* by měl podle Maisch (2008) mít výrazně redukovaný femur, v případě IchtB bych femur neoznačila v porovnání s IchtA za výrazně redukovaný. IchtB má silně redukovanou dentici, což je znak, který McGowan a Motani (2003) i Maisch (2008) označují za výrazný znak *S. quadriscissus*. Výrazná redukce dentice by měla být patrná u jedinců s délkou spodní čelisti 40 cm a více (Miedema & Maxwell 2022), což je případ i IchtB.

9.3 IchtC

U exempláře IchtC chybí kontakt maxil a vnější naris, kterému brání proximální protažení premaxily. Tento znak se vyskytuje pouze u dvou rodů: *Eurhinosaurus* a *Stenopterygius*. U IchtC chybí kontakt nasale a parietale, podobně jako je tomu u rodů *Eurhinosaurus*, *Ichthyosaurus* a *Ophthalmosaurus* a je přítomen u rodů *Temnodontosaurus* a *Stenopterygius*. Podíl squamosum na horním spánkovém otvoru není potvrzena, jen se nedá s jistotou určit, zda li chybí kontakt a squamosum se nepodařilo určit, nebo squamosum na exempláři zcela chybí. Tento znak tedy není nijak nápomocný, protože chybějící kontakt (z kteréhokoliv z důvodů) je znak shodný se všemi rody v tabulce a odlišovala je pouze existence squamosum, kterou nedokážu potvrdit ani vyvrátit. Součástí sagitální elevace u exempláře IchtC jsou kosti parietale, frontale i nasale, jedná se tak o znak, který není přítomen u žádného rodu v tabulce. Nicméně důvod pro tuto kondici může být částečná dislokace lebky, která je nejlépe patrná na pravé spodní čelisti, nebo, což je pravděpodobnější, Miedema a Maxwell (2022) podobnou kondici zaznamenali i u juvenilních jedinců *S. quadriscissus*. U exempláře IchtB je angulare poměrně dobře patrné a laterálně působí výrazně menší než surangulare. Tato kondice je sdílená se všemi rody v tabulce s výjimkou rodu *Ophthalmosaurus*. Předkus (znak č. 6), který je unikátní pro rody *Eurhinosaurus* a *Excalibosaurus* není u IchtC přítomný. Stejně tak bych neoznačila rostrum IchtC za extrémně zúžené, jako je tomu u rodů *Leptonectes*, *Excalibosaurus* a *Eurhinosaurus*. Vzhledem k tomu, že nedokážu určit přesnou šířku lebky exempláře IchtC, nemohu přesně použít znak č. 8.

Dentice je ale velmi dobře vyvinutá a mnohem větší než v případě IchtB. Proximální a distální konec humeru IchtC je rozdílný, podobně jako u rodů *Suevoleviathan*, *Temnodontosaurus*, *Excalibosaurus*, *Eurhinosaurus* a *Stenopterygius*. Periferní diafýza kosti vřetenní exempláře IchtC má jasně patrný zářez. Tento znak je shodný s rody *Leptonectes*, *Excalibosaurus* a *Stenopterygius*. Sdílená diafýza kosti vřetenní (znak č. 11) u IchtC chybí. Jedná se o znak, který je sdílený se všemi rody v tabulce, pouze u *Leptonectes* je možný zářez. Současně je radius IchtC širší než delší, což je další znak sdílený se všemi rody, kromě *Leptonectes*, který může mít radius delší než širší. Vnitřní strana diafýzy ulny je v případě IchtC bez zářezu. Stejně jako v případě kosti vřetenní je zářez na ulně opět možný jen u rodu *Leptonectes*. Anteriorní zářez na radiale (znak č. 14) je u IchtC přítomný. Tento znak můžeme pozorovat i u rodů *Leptonectes*, *Suevoleviathan*, *Excalibosaurus*, *Eurhinosaurus* a *Stenopterygius*. Intermedium exempláře IchtC je o něco větší než ulnare. Tento znak je pozorovatelný u všech rodů v tabulce, kromě rodu *Ichthyosaurus*. Kost hrášková není na exempláři patrná. Tato kost chybí také u rodů *Suevoleviathan*, *Temnodontosaurus*, *Leptonectes* a *Excalibosaurus*. Zdvojení prstu IV (znak č. 17) není u IchtC patrné, nicméně může to být dáno i horším zachováním přední ploutve v oblasti, kde by se tento znak měl vyskytovat. Znak č. 18 - poměr přední a zadní končetiny je u IchtC takový, že jeho přední končetina je více jak dvakrát větší než končetina zadní. Tento znak je shodný s rody *Leptonectes*, *Ichthyosaurus*, *Stenopterygius* a *Ophthalmosaurus*. Srůst ischiopubis je u tohoto exempláře pozorovatelný laterálně i mediálně, stejně jako u rodů *Stenopterygius* a *Ophthalmosaurus*. Možný je také u *Leptonectes*. Periferní diafýza tibie má u IchtC patrný zářez. Tibiu se zářezy má také *Suevoleviathan*, *Temnodontosaurus*, *Leptonectes*, *Eurhinosaurus* a *Stenopterygius*.

Stejně jako v předchozích dvou případech byly i v případě IchtC při určování jako první vyřazeny rody *Eurhinosaurus* a *Excalibosaurus* kvůli jejich typicky značnému předkusu a drobné dentici (znaky 6 a 7). Jako další byl vyřazen rod *Suevoleviathan* a to kvůli znaku č. 19; srůst ischium a pubis, který je přítomen u exempláře IchtC, ale u tohoto rodu chybí. *Leptonectes* by měl mít velmi úzké rostrum (znak 7), který na IchtC nepozorují, a téměř shodný distální a proximální konec humeru (znak 9), kdy v případě IchtC jsou konce humeru velikostně výrazně odlišné. Ze stejného důvodu byl vyřazen i rod *Temnodontosaurus*, u kterého navíc ještě chybí laterální srůst ischium a pubis (znak 19), ale je přítomen u IchtC. Rody *Ophthalmosaurus* a *Ichthyosaurus* se od IchtC liší ve znacích č. 4 (malá či chybějící sagitální elevace u obou rodů, výrazná v případě IchtC), 9 (téměř shodný distální a proximální konec humeru u obou rodů), 10 (chybějící zářez na kosti vřetenní), 14 (chybějící anteriorní zářez na radiale) a 20 (chybějící zářez na periferní diafýze kosti holenní). Rod *Ichthyosaurus* se navíc liší také ve znaku č. 19; chybějící či pouze mediální srůst ischiopubis, kdy v případě IchtC se jedná o srůst mediálně i

laterálně. IchtC má shodu s rodem *Stenopterygius* v patnácti znacích. Rozdíl od tohoto rodu je ve znacích č. 2 (kontakt nasale a parietale laterálně k frontale, který je u *Stenopterygius* přítomný, ale není pozorován u IchtC), 4 (již dříve zmíněná sagitální elevace), 16 (absence kosti hráškové) a 17 (chybějící zdvojení prstu IV).

Jak již bylo zmíněno, některé znaky IchtC, jako je například již dříve zmíněná sagitální elevace (znak č. 4), mohou poukazovat na to, že se jedná o juvenilního jedince. Jako další znak bych označila absenci zdvojení prstu IV, který je často u dospělých zástupců rodu *Stenopterygius* přítomný, ale u IchtC není vidět. Důvodem pro to může být i nedostatečná osifikace tohoto elementu, neboť mezi prstem III a IV je patrná mezera. Na druhou stranu tato může být stejně tak způsobena deformací ploutve post mortem vinou nerovnosti v substrátu, čemuž napovídá i prostorová orientace elementů prstů III a IV. Osifikací zdvojení prstu IV (v této práci označeno jako +1) se zabývala i práce Caldwell (1997), ve které autor uvádí, že ze dvanácti zkoumaných dospělých jedinců *S. quadriscissus* pouze pět jich mělo osifikovaný prst +1. Zbylí jedinci tento prst neměli vyvinutý, nebo se na přední končetině dala pozorovat mezera, která by nasvědčovala existenci prstu +1 v neosifikovaném stavu. V konečném důsledku znak č. 4 tedy vychází spíše jako pomocný, nevhodný k samostatnému využití v diagnostice a funguje pouze jako znak doprovodný.

Počet presakrálních obratlů je pravděpodobně 43, počet preflexurálních obratlů je 74, tedy nižší počet, než v případě IchtB i než ve své práci uvádí McGowan a Motani (2003). Prenariální oblast nepůsobí delší, než v případě IchtB a IchtD, současně je kratší než u exempláře IchtA. Maisch (2008) uvádí prenariální oblast *S. triscissus* a *S. uniter* podobně dlouhé, zatímco v případě *S. quadriscissus* je prenariální oblast kratší. *S. uniter* má výrazně úzké, prodloužené končetiny, zatímco končetiny IchtB bych charakterizovala širší a kratší. Maxwell (2012) uvádí, že rozměry jednotlivých kostí (např. délka humeru v porovnání se spodní čelistí), které poměrně jasně odlišují dospělé, vzrostlé jedince *S. quadriscissus* a *S. triscissus* se u mladých jedinců značně překrývají, pro konkrétní údaje viz Maxwell (2012). Nicméně vzhledem k tomu, že *S. quadriscissus* je nejčastěji se vyskytujícím druhem (McGowan & Motani 2003, Maisch 2008), nabízí se toto zařazení jako nejpravděpodobnější.

V práci Miedema a Maxwell (2022) autoři rozdělují postnatální vývojová stádia do tří etap. Etapa 1 má celkovou délku mandibuly do 300 mm. Etapa 2 má délku mandibuly od 300 do 399 mm a autoři ji označují za juvenilní až subadultní stádium. Tomuto stádium odpovídá i exemplář IchtC s celkovou délkou mandibuly 360 mm. Poslední etapou jsou dospělí jedinci s délkou mandibuly od 400 mm; jedná se o rozměry naměřené u nejmenší březí samice *S. quadriscissus*. McGowan (1979) je dalším autorem, který zástupce *S. quadriscissus* považuje za dospělé až tehdy, kdy dosáhnou délky mandibuly alespoň 400

mm. Pro dospělé jedince *S. quadriscissus* je velmi typická redukce dentice (McGowan & Motani 2003), která ale není pozorovatelná u IchtC. Z těchto důvodů tedy považuji IchtC za juvenilního až subadultního jedince.

9.4 IchtD

Stejně jako v případě exempláře IchtB i u IchtD nedokážu, kvůli jeho částečnému přetočení na dorzální stranu, a tedy zakrytí těchto znaků, určit znaky 1–4. Angulare z laterálního pohledu (znak č. 5) působí mnohem menší než surangulare. Tento znak je sdílený se všemi rody v tabulce s výjimkou rodu *Ophthalmosaurus*. Výrazný předkus (znak typický pro rody *Excalibosaurus* a *Eurhinosaurus*) a s tím související znak č. 7 (extrémně zúžené rostrum typické opět pro *Excalibosaurus*, *Eurhinosaurus* a nově také *Leptonectes*) není u IchtD přítomný. V případě IchtC nejsou na fosilii přítomné zuby, možné důvody budu pro to rozebírat ve větším detailu při určování druhu, nicméně kvůli absenci dentice označuji znak č. 8 jako “malé zuby”, což je znak sdílený s rody *Leptonectes*, *Excalibosaurus*, *Eurhinosaurus* a některých zástupcích rodu *Stenopterygius*. Distanční a proximální konec humeru je u IchtD odlišný. Tento znak je přítomný také u *Suevoleviathan*, *Temnodontosaurus*, *Excalibosaurus*, *Eurhinosaurus* a *Stenopterygius*. Radius u exempláře IchtD má přítomný zářez na periferní diafýze kosti vřetenní, stejně tak jako rody *Leptonectes*, *Excalibosaurus* a *Stenopterygius*. Tento zářez chybí u sdílené, vnitřní strany diafýzy kosti vřetenní, což je znak společný pro všechny rody v tabulce. Současně je radius exempláře IchtD širší než delší. Tedy jedná se o znak shodný se všemi rody v tabulce, kromě *Leptonectes*, u kterého je radius možný i delší než širší. IchtD nemá zářez na vnitřní straně diafýzy ulny, což je další znak pozorovatelný u všech rodů v tabulce, kromě *Leptonectes*, u kterého je zářez někdy patrný. Anteriorní zářez na radiale můžeme u exempláře IchtD pozorovat preaxiálně. Tento znak je také přítomen u rodů *Suevoleviathan*, *Excalibosaurus*, *Eurhinosaurus* a *Stenopterygius*. Vzhledem k poškození elementů intermedium, ulna a ulnare není možné jistě určit znak č. 15. Kost hrášková není na IchtD patrná, nicméně to může být způsobeno i špatným zachováním ploutve kaudálním směrem. To samé platí pro znak č. 17 - zdvojení prstu IV. - které není patrné, ale důvodem je velmi špatné zachování ploutve distálním směrem. Jelikož se jedná pouze o lebku, přední ploutev a část silně poškozeného ramenního pletence, nejsou znaky 18, 19 a 20 na fosilii vůbec přítomné.

Již tradičně jako první při určování vyřazují rody *Eurhinosaurus* a *Excalibosaurus*, kvůli jejich typickému velmi výraznému předkusu (znak č. 6). *Leptonectes* byl vyřazen kvůli úzkému rostru (znak 7), ale hlavně kvůli téměř shodnému distálnímu a proximálnímu

konci humeru (znak 9), což nepozorují v případě exempláře IchtD. Z toho samého důvodu byl vyřazen i rod *Temnodontosaurus*, který navíc má velmi dobře vyvinutou dentici, zatímco u IchtB zuby zcela chybí. *Suevoleviathan* se od IchtD odlišuje ve znacích č. 8 (dobře vyvinuté zuby v případě *Suevoleviathan*) a 10 (chybějící zářez na kosti vřetenní). Rody *Ichthyosaurus* a *Ophthalmosaurus* se od exempláře IchtD odlišují také ve znaku č. 9 - téměř shodný distální a proximální konec humeru u obou rodů. Ačkoli znaků není na fosilii patrných tolik, jako u předchozích tří exemplářů, i tak celkem jasně poukazují na zařazení IchtD do rodu *Stenopterygius*, se kterým sdílí všechny určité znaky (dohromady 10).

U exempláře IchtD nejsou žádné pozorovatelné zuby, což může být způsobeno hned několika faktory. Jako první vysvětlení se nabízí špatné zachování, které zapříčinilo ztrátu zubů. To se ovšem zdá jako nejméně pravděpodobné vysvětlení vzhledem k tomu, že rostrum je oproti kaudálnější části lebky mnohem lépe zachovalé. Druhou možností je, že vzhledem k úhlu zachování mohou být zuby zakryty dalšími kostmi čelistí – zejména pak dentale. Ani to není ale příliš pravděpodobné, protože i v případě IchtB, který je zachován v podobném úhlu (částečně přetočen na dorzální stranu), jsou zuby patrné. Jako nejpravděpodobnější vysvětlení se tedy jeví ztráta chrupu již za života jedince, což je znak typický pro některé dospělé jedince *S. quadriscissus* (McGowan & Motani 2003, Maisch 2008). Prenariální oblast IchtD v porovnání s předchozími exempláři není nijak výrazně prodloužená, tedy neodpovídá kondici u *S. triscissus* a *S. uniter*, ale spíše *S. quadriscissus* (Maisch 2008). IchtD má přední ploutev spíše kratší a širší, což je další znak, který vyřazuje *S. uniter*. Současně *S. quadriscissus* platí za nejčastěji se vyskytující druh nalezený v německém Holzmadenu (McGowan & Motani 2003, Maisch 2008), a tak se zařazení jeví jako nejpravděpodobnější.

9.5 IchtE

Na základě znaků uvedených v práci McGowan a Motani (2003) jsem se pokusila diagnostikovat i exemplář IchtE, nicméně jeho zachování je natolik špatné, že nebylo možné určit žádné diagnostické znaky, které by umožňovaly jeho identifikaci, a proto není zanesen v tabulce s výsledky. V období středního až svrchního triasu se vyskytovala celá řada velmi významných rodů, jako jsou například *Mixosaurus*, *Phalarodon*, *Cymbospondylus*, *Shastasaurus*, *Shonisaurus*, *Besanosaurus*, *Toretocnemus* a další (Motani 1999b, Sander 2000, McGowan & Motani 2003, Maisch 2010, Moon 2019). Tyto a další rody tvoří ve středním až svrchním triasu dva významné klady; Mixosauria a Merriamosauria (Moon 2019). Mixosauria se vyznačují posteriorně zašpičatělou

premaxillou dosahující až do vnější naris, sagitálním hřebenem dosahujícím až k nasale a více jak dvakrát větším pubis oproti ischium. Mezi diagnostické znaky Merriamosauria patří kontakt scapuly a coracoidu, chybějící, neosifikovaný prst I a dalšími dvěma znaky na přední končetině (Motani 1999b). Bohužel ani jeden z těchto znaků nebylo možné na exempláři IchtE určit. Mixosauři obecně platí za relativně malé ichtyosaury, kteří nepřesahovali 2 m celkové délky. *Cymbospondylus* a někteří zástupci Merriamosauria platí za mnohem větší ichtyosaury; *Cymbospondylus* za velkého makropredátora, *Shastasaurus* (Merriamosauria) za jednoho z největších ichtyosaurů vůbec (Motani 2005). Kvůli špatnému zachování, a tedy nemožnosti určit žádné konkrétní diagnostické znaky je diagnóza IchtE založena primárně na stratigrafických a geografických kritériích. Podřád Mixosauria je geograficky poměrně široce rozšířený (viz Geografická distribuce ichtyosaurů), díky tomu, a jejich relativně malému vzrůstu, platí za nejlepší kandidáty pro identifikaci exempláře IchtE. Tento exemplář byl nalezen v Rakouských Alpách poblíž města Hallein. Hojné nálezy mixosaurů pochází ze Švýcarských a Italských Alp (Maisch et al. 2006) a další střeoevropské nálezy známe z Německa, konkrétně z Muschelkalk stratigrafického stáří; anis – ladin (Maisch 1998), tedy mladší než v případě IchtE. V okolí rakouského Salzburgu (stratigrafické stáří anis – ladin) mělo dojít k nálezu durofágního ichtyosaura z čeledi Ophthalmosauridae (Tichy 1995). Z okolí Hallein jsou známy především nálezy brachiopodů a hlavonožců (Schlosser 1898), ale také ryb (Tintori 1996). Nicméně se mi nepodařilo dohledat žádnou zprávu o nálezu ichtyosaura v okolí Hallein. Je tedy možné, že IchtE vůbec nepochází z Hallein, ale například ze sousedního Německa, odkud jsou nálezy mixosaurů poměrně běžné.

10 Závěr

Tato práce byla zaměřena na zpracování pěti originálních exemplářů ichtyosaurů nacházející se ve sbírkách Chlupáčova muzea historie Země při Přírodovědecké fakultě UK v Praze. Jedná se dohromady o čtyři exempláře spodnojurského stáří (toark) pocházející z lokality v okolí města Holzmaden (Německo) a o jednoho exempláře pocházejícího ze svrchního triasu (nor) z okolí města Hallein (Rakousko). Práce shrnuje historii výzkumu ichtyosaurů od jejich prvního objevení, jejich geografickou distribuci se zaměřením na lokality v okolí již výše zmiňovaného Holzmadenu (spodní jura, toark, Německo) a Hallein (svrchní trias, nor, Rakousko), paleobiologii ichtyosaurů, jejich fylogenezi a aktuální systematiku.

Všech pět exemplářů bylo nafoceno, digitálně zakresleno a následně popsáno. Jejich taxonomické zařazení odpovídá současné systematice uvedené v pracích Motani (1999b), Sander (2000), Maisch a Matzke (2000), McGowan a Motani (2003), Maisch (2008) a Moon (2019). Diagnóza byla provedena na základě znaků uvedených v pracích McGowan a Motani (2003) při určování do rodů, a z práce Maisch (2008) při určování do druhů.

Všechny čtyři exempláře pocházející z Holzmadenu spadají do rodu *Stenopterygius*, který platí za zdaleka nejčastěji se vyskytující rod v této oblasti (Maxwell 2012). Exemplář v této práci označený jako IchtA odpovídá druhu *Stenopterygius uniter*, který je charakterizován v práci Maisch (2008). *S. uniter* je v dospělosti poměrně velký a méně častý zástupce rodu *Stenopterygius*, který se svou morfologií na první pohled podobá spíše rodu *Temnodontosaurus* než vzorovému druhu pro rod *Stenopterygius*; *S. quadriscissus*. Druhý exemplář, v této práci označený jako IchtB, je velmi typickým příkladem nejčastěji se vyskytujícího druhu tohoto rodu: *Stenopterygius quadriscissus* (Maxwell & Vincent 2016). Jedná se o jedince, u kterého je již pozorovatelný znak, který je pro tento druh typický: výrazná redukce dentice v dospělosti. Exemplář IchtC platí za nejlépe zachovalou fosilii ichtyosaura ve sbírkách CHMHZ. Tato kostra byla původně určena jako *Stenopterygius quadriscissus* a v této práci toto zařazení potvrzují, jen dodávám, že se s největší pravděpodobností jedná o juvenilního až subadultního jedince (viz diskuze). Exemplář IchtD je nejhůře zachovalým spodnojurským ichtyosaurem ve sbírkách, ale i přes to je na fosilii jasně patrný dostatek znaků pro jeho zařazení do druhu, který je shodný s předchozími dvěma exempláři, tedy *Stenopterygius quadriscissus*. Poslední exemplář, v této práci označený jako IchtE, je ichtyosaurus ze svrchního triasu (nor) původně zařazený mezi mixosaury. Bohužel se mi vzhledem k jeho extrémně špatnému zachování nepodařilo jeho určení na základě diagnostických znaků uvedených v práci McGowan a Motani (2003). Uchýlila jsem se tedy k určení na základě

stratigrafických a geografických dat, podle kterých je pravděpodobné, že se skutečně jedná o zástupce patřícího do podřádu Mixosauria. Nutno ovšem podotknout, že se mi nepodařilo najít žádné záznamy o nálezu ichtyosaura v okolí Hallein, odkud má IchtE pocházet, nicméně jsou známy nálezy mixosaurů z italských Alp (Maisch et al. 2006), Německa (Maisch & Matzke 1998) nebo oftalmosaura z rakouského Salzburgu (Tichy 1995).

Seznam použité literatury

ABEL, O. (1909): Cetaceenstudien. I. Mitteilung: Das Skelett von *Eurhinodelphis Cocheteuxi* aus dem Obermiozän von Antwerpen. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, 118, 241–253.

BARDET, N., DUFFAUD, S., MARTIN, M., MAZIN, J.-M., SUBERBIOLA X. P. & VIDIER J.-P. (1997): Discovery of the ichthyosaur *Ophthalmosaurus* in the Tithonian (Upper Jurassic) of Boulonnais, Northern France. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*, 205 (3), 339–354. DOI: 10.1127/njgpa/205/1997/339

BAUR, G. (1887): Über den Ursprung der Extremitäten der Ichthyopterygia. *Jahresberichte und Mitteilungen des Oberrheinischen Geologischen Vereines*, 20, 17–20.

BECHE, H. T. de la & CONYBEARE, W.D. (1821): Notice of the discovery of a new Fossil Animal, forming a link between the Ichthyosaurus and Crocodile, together with general remarks on the Osteology of the Ichthyosaurus. *Transactions of the Geological Society of London*, 5, 559–594.

BECHTEL, A., GAWLICK, H. J., GRATZER R., TOMASELLI, M. & PÜTTMANN, W. (2007): Molecular indicators of paleosalinity and depositional environment of small scale basins within carbonate platforms: The Late Triassic Hauptdolomite Wiestalstausee section near Hallein (Northern Calcareous Alps, Austria). *Organic Geochemistry*, 38 (1), 92–111. DOI: 10.1016/j.orggeochem.2006.08.016

BENSON, R., BUTLER, R., LINDGREN, J. & SMITH, A. (2010): Mesozoic marine tetrapod diversity: mass extinctions and temporal heterogeneity in geological megabiases affecting vertebrates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277 (1683), 829–834. DOI: 10.1098/rspb.2009.1845

BERNARD A., LÉCUYER Ch., VINCENT, P., AMIOT, R., BARDET, N., BUFFETAUT, E., CUNY, G., FOUREL, F., MARTINEAU, F., MAZIN, J.-M. & PRIEUR, A. (2010): Regulation of Body Temperature by Some Mesozoic Marine Reptiles. *Science*, 328 (5984), 1379–1382. DOI: 10.1126/science.1187443

BEVER, G. S., LYSON, T. R., FIELD, D. J. & BHULLAR B.-A. S. (2015): Evolutionary origin of the turtle skull. *Nature*, 525 (7568), 239–242. DOI: 10.1038/nature14900

BLAINVILLE, H. M. D. de. (1835): Description de quelques espèces de reptiles de la Californie, précédée de l'analyse d'un système général d'erpétologie et d'amphibiologie. *Nouvelles Annales du Museum d'Histoire Naturelle*, Paris 4, 233–296.

BONAPARTE, C. L. (1841): A new systematic arrangement of vertebrated animals. *Transactions of the Linnean Society of London* 18, 247–304.

BÖTTCHER, R. (1990): Neue Erkenntnisse über die Fortpflanzungsbiologie der Ichthyosaurier (Reptilia). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B*, 164, 1–51.

BRINKMANN, W. (1996): Ein Mixosaurier (Reptilia, Ichthyosauria) mit Embryonen aus der Grenzbitumenzone (Mitteltrias) des Monte San Giorgio (Schweiz, Kanton Tessin). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 89, 1321–1344.

BUFFRENIL, V. & MAZIN, J.-M. (1990): Bone Histology of the Ichthyosaurs: Comparative Data and Functional Interpretation. *Paleobiology*, 16 (4), 435–447.

BUCHY, M.-C. (2010): First Record of *Ophthalmosaurus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Tithonian (Upper Jurassic) of Mexico. *Journal of Paleontology*, 84, 149–155. DOI: 10.1666/08-122.1.

CALLAWAY, J. M. & BRINKMAN, D. B. (1989): Ichthyosaurs (Reptilia, Ichthyosauria) from the Lower and Middle Triassic Sulphur Mountain Formation, Wapiti Lake area, British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 26 (7), 1491–1500. DOI: 10.1139/e89-126

CALDWELL, M. W. (1997): Limb ossification patterns of the ichthyosaur *Stenopterygius*, and a discussion of the proximal tarsal row of ichthyosaurs and other neodiapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 120 (1), 1–25. DOI: doi:10.1111/j.1096-3642.1997.tb01270.x

CALDWELL, M. & LEE, M. (2001): Live birth in Cretaceous marine lizards (mosasauroids). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268 (1484), 2397–2401. DOI: 10.1098/rspb.2001.1796

CONYBEARE, W. D. (1822): Additional notices on the fossil genera Ichthyosaurus and Plesiosaurus. *Transactions of the Geological Society of London*, 1, 103–123.

DAVIS, L. E. (2009): Mary Anning of Lyme Regis: 19th Century Pioneer in British Palaeontology. *Headwaters*, 26, 96–126.

DELFINO, M. & SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R. (2010): A survey of the rock record of reptilian ontogeny. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 21 (4), 432–440. DOI:10.1016/j.semcdb.2009.11.007

DICK, D. G. (2015): An Ichthyosaur Carcass-fall Community from the Posidonia Shale (Toarcian) of Germany. *Palaios*, 30 (5), 353–361. DOI: 10.2110/palo.2014.095

DICK, D. G., SCHWEIGERT, G., MAXWEL, E. & BENSON R. (2016): Trophic niche ontogeny and palaeoecology of early Toarcian *Stenopterygius* (Reptilia: Ichthyosauria). *Palaeontology*, 59 (3), 423–431. DOI:10.1111/pala.12232

DIETL, G., ETTER, W., HOSTETTER, B., KÖBL-EBERT, M., KURSTEINER, P., SCHMID-RÖHL, A. & SCHWEIGERT, G. (2014): Field Guide to the excursions Fossilagerstätten of the southern German Jurassic Mesozoic ammonoid localities of Switzerland and eastern France 9 th International Symposium Cephalopods – Present and Past in combination with the 5 th International Symposium Coleoid Cephalopods through Time.

FERNÁNDEZ, M. S. (2000): Late Jurassic ichthyosaurs from the Neuquén Basin, Argentina. *Historical Biology*, 14 (1–2), 133–136. DOI: 10.1080/10292380009380561

FISCHER, V., BARDET, N. BARDET, GUIOMAR, M., GODEFROIT, P. & FARKE, A. (2014): High Diversity in Cretaceous Ichthyosaurs from Europe Prior to Their Extinction. *PLOS ONE*, 9 (1):e84709 DOI: 10.1371/journal.pone.0084709

FORD, D.P. & BENSON, R.B.J. (2020): The phylogeny of early amniotes and the affinities of Parareptilia and Varanopidae. *Nature Ecology & Evolution*, 4, 57–65. DOI: 10.1038/s41559-019-1047-3

FRÖBISCH, N. B., FRÖBISCH, J., SANDER, P. M, SCHMITZ, L. & RIEPPEL, O. (2013): Macro predatory ichthyosaur from the Middle Triassic and the origin of modern trophic

networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110 (4), 1393–1397 DOI: 10.1073/pnas.1216750110

FRUTH, I. & SCHERREIKS, R. (1975): Facies and geochemical correlations in the Upper Hauptdolomit (Norian) of the eastern Lechtaler Alps. *Sedimentary Geology*, 13 (1), 27–45. DOI: 10.1016/0037-0738(75)90048-2

FRUTH, I. & SCHERREIKS, R. (1982): Hauptdolomit (Norian) — stratigraphy, paleogeography and diagenesis. *Sedimentary Geology*, 32 (3), 195–231. DOI: 10.1016/0037-0738(82)90050-1

FRUTH, I. & SCHERREIKS, R. (1984): Hauptdolomit — Sedimentary and paleogeographic models (Norian, Northern Calcareous Alps). *Geologische Rundschau*, 73 (1), 305-319. DOI: 10.1007/BF01820372

GALL, J.-C. (1983): The Holzmaden Bituminous Shale Sea. In: Ancient Sedimentary Environments and the Habitats of Living Organisms. *Springer*, Berlin, Heidelberg. Pages 158-166. https://doi.org/10.1007/978-3-642-68909-3_12

GAWLICK, H.-J. & BÖHM, F. (2000): Sequence and isotope stratigraphy of Late Triassic distal periplatform limestones from the Northern Calcareous Alps (Kälberstein Quarry, Berchtesgaden Hallstatt Zone). *International Journal of Earth Sciences*, 89 (1), 108–129. DOI: 10.1007/s005310050320

GODEFROIT, P. (1994): Les reptiles marins du Toarcien Jurassique inférieur belgo-luxembourgeois. *Mémoire pour servir d'explication aux cartes géologiques et minières de la Belgique*. vol. 39. 98 pp. ISSN: 0408-9510. 37 fig., 11 pl.

HAAS, J., KOVÁCS, S., KRYSZTYN, L. & LEIN, R. (1995): Significance of Late Permian-Triassic facies zones in terrane reconstructions in the Alpine-North Pannonian domain. *Tectonophysics*, 242 (1-2), 19–40. DOI: 10.1016/0040-1951(94)00157-5.

HAWKINS, T. (1840): The Book of the Great Sea-Dragons, Ichthyosauri and Plesiosauri, Gedolim Tananim of Moses. *Extinct Monsters of the Ancient Earth*. W. Pickering, London, 27 pp.

HOME, E. (1814): Some Account of the fossil Remains of an Animal more nearly allied to Fishes than any of the other Classes of Animals. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*. London, 104, 571–576.

HOME, E. (1819): An account of the fossil skeleton of the Proteo-saurus. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 109, 209–211. DOI: 10.1098/rstl.1819.0015

HUANG, J., MOTANI, R., JIANG, D., REN, X., TINTORI, A., RIEPPEL, O., ZHOU, M., HU, Y. & ZHANG R. (2020): Repeated evolution of durophagy during ichthyosaur radiation after mass extinction indicated by hidden dentition. *Scientific Reports*, 10, 7798. DOI: 10.1038/s41598-020-64854-z

HUENE, F.von (1922): Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhiinge. *Monographien zur Geologie und Paläontologie*, 1. Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin, VIII + 114 pp.

HUENE, F.von (1926): Neue Ichthyosaurierfunde aus dem schwäbischen Lias. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beiage-Band, B*, 55, 66–86.

HUENE, F.von (1931): Neue Studien über Ichthyosaurier aus Holzmaden. *Abhandlungen der Senckenbergischen natur-forschenden Gesellschaft*, 42 (4), 345–382.

HUENE, F.von (1949): Ein Versuch die *Stenopterygius*-Arten des oberen Lias in Zusammenhang zu bringen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 80–88.

JAEKEL, O. (1904): Eine neue Darstellung von Ichthyosaurus. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 56, 26–34.

JAMISON-TODD, S., MOON, B. C., ROWE A. J., WILLIAMS, M. & BENTON M. J. (2022): Dietary niche partitioning in Early Jurassic ichthyosaurs from Strawberry Bank. *Journal of Anatomy*, 241 (6), 1409–1423. DOI: 10.1111/joa.13744

JENKYNS, H.C. (1985): The early Toarcian and Cenomanian–Turonian Anoxic Events in Europe: comparisons and contrasts. *Geologische Rundschau*, 74, 505–518.

JENKYNS, H.C. (1988): The early Toarcian (Jurassic) anoxic event: stratigraphic, sedimentary, and geochemical evidence. *American Journal of Science*, 288, 101–151.

JIANG, D.-Y., SCHMITZ, L., HAO, W.-Ch. & SUN Y.-L. (2006): A new mixosaurid ichthyosaur from the Middle Triassic of China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26 (1), 60–69. DOI: 10.1671/0272-4634(2006)26[60:ANMIFT]2.0.CO;2

KEAR, B. P., BOLES, W. E. & SMITH, E. T. (2003): Unusual gut contents in a Cretaceous ichthyosaur. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270, 206–207. DOI: 10.1098/rsbl.2003.0050

KÖNIG, Ch. D. E. (1825): *Icones fossilium sectiles*. Londini: [s.n.]. DOI: 10.5962/bhl.title.157008

KUHN, O. (1934). Ichthyosauria. In W. Quenstedt (Ed.), *Fossilium Catalogus. I: Animalia*, 63, 75. Berlin: W. Junk.

KUHN-SCHNYDER, E. (1964): Die Wirbeltierfauna der Trias der Tessiner Kalkalpen. *Geologische Rundschau*, 53 (1), 393–412. DOI: 10.1007/BF02040759

LYDEKKER, R. (1889): *Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part II. Containing the Orders Ichthyopterygia and Sauropterygia*. London. Printed by Order of the Trustees of the British Museum, London, XXIH + 307 pp.

LUKENEDER, A., SURMIK, D., GORZELAK, P., NIEDŹWIEDZKI, R., BRACHANIEC, T. & SALAMON, M. A. (2020). Bromalites from the Upper Triassic Polzberg section (Austria); insights into trophic interactions and food chains of the Polzberg palaeobiota. *Scientific Reports*, 10(1). DOI: 10.1038/s41598-020-77017-x

MAISCH, M. W. (1998): Short review of the ichthyosaurs of the Posidonienschiefer with remarks on the taxonomy of the Stenopterygiidae and Temnodontosauridae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*, 209 (3), 401–431. DOI: 10.1127/njgpa/209/1998/401

MAISCH, M. (2008): Revision der Gattung *Stenopterygius* JAEKEL, 1904 emend. VON HUENE, 1922 (Reptilia: Ichthyosauria) aus dem unteren Jura Westeuropas. *Palaeodiversity*, 1, 227–271.

MAISCH, M. (2010): Phylogeny, systematics, and origin of the Ichthyosauria—the state of the art. *Palaeodiversity*, 3, 151–214.

MAISCH, M. W. & MATZKE A. T. (1998): Observations on Triassic ichthyosaurs. Part III: A crested predatory mixosaurid from the Middle Triassic of the Germanic Basin. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*, 209 (1), 105–134. DOI: 10.1127/njgpa/209/1998/105

MAISCH, M. & MATZKE, A. (2000): The Ichthyosauria. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B*, 298. 1–159.

MAISCH, M.W., MATZKE, A.T. & BRINKMANN, W. (2006): The otic capsule of the Middle Triassic ichthyosaur *Mixosaurus* from Monte San Giorgio (Switzerland): New evidence on the braincase structure of basal ichthyosaurs. *Eclogae Geologicae Helveticae*, 99, 205–210. DOI: 10.1007/s00015-006-1189-6

MANTELL, G. A. (1851): Petrifactions and their teachings, or, A hand-book to the gallery of organic remains of the British Museum. H. G. Bohn, London, XII + 496 pp.

MARTIN, J. E., FISCHER, V., VINCENT, P., & SUAN, G. (2012): A longirostrine *Temnodontosaurus* (Ichthyosauria) with comments on Early Jurassic ichthyosaur niche partitioning and disparity. *Palaeontology*, 55 (5), 995–1005. DOI: 10.1111/j.1475-4983.2012.01159.x

MASSARE, J. A. (1987): Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7 (2), 121–137. DOI: 10.1080/02724634.1987.10011647

MASSARE, J., & LOMAX, D. (2014): An *Ichthyosaurus breviceps* collected by Mary Anning: New information on the species. *Geological Magazine*, 151 (1), 21–28. DOI: 10.1017/S0016756813000241

MAXWELL, E. E. (2012): New metrics to differentiate species of *Stenopterygius* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Lower Jurassic of southwestern Germany. *Journal of Paleontology*, 86 (1), 105–115. DOI: 10.1666/11-038.1

MAXWELL, E. E. & CALDWELL, M. W. (2003): First record of live birth in Cretaceous ichthyosaurs: closing an 80 million year gap. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(suppl_1) DOI: 10.1098/rsbl.2003.0029

MAXWELL, E. & CORTÉS D. (2020): A revision of the Early Jurassic ichthyosaur *Hauffiopteryx* (Reptilia: Ichthyosauria), and description of a new species from southwestern Germany. *Palaeontologia Electronica*. DOI: 10.26879/937

MAXWELL, E. E. & VINCENT, P. (2016): Effects of the early Toarcian Oceanic Anoxic Event on ichthyosaur body size and faunal composition in the Southwest German Basin. *Paleobiology*, 42 (1), 117–126. DOI: 10.1017/pab.2015.34

MAXWELL, E. E., DICK, D., PADILLA, S., PARRA, M. L. & BENSON, R. (2016): A new ophthalmosaurid ichthyosaur from the Early Cretaceous of Colombia. *Papers in Palaeontology*, 2 (1), 59–70 DOI: 10.1002/spp2.1030

MAZIN, J.-M. (1982): Affinités et phylogénie des ichthyopterygia. *Geobios*, 15, 85–98. DOI: 10.1016/S0016-6995(82)80104-6

McGOWAN, Ch. (1972): Evolutionary trends in longipinnate ichthyosaurs, with particular reference to the skull and fore fin. *Toronto: Royal Ontario Museum*. DOI: 10.5962/bhl.title.52100

McGOWAN, Ch. (1973): The Cranial Morphology of the Lower Liassic Latipinnate Ichthyosaurs of England. 9. *British Museum (Natural History)*. ISBN 9780119818604

McGOWAN, Ch. (1974): A revision of the Longipinnate Ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England, with descriptions of two new species (Reptilia: Ichthyosauria). *Toronto: Royal Ontario Museum*. DOI: 10.5962/bhl.title.52055

McGOWAN, Ch. (1976): The description and phenetic relationships of a new Ichthyosaur genus from the Upper Jurassic of England. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 13 (5), 668–683. DOI: 10.1139/e76-070

McGOWAN, Ch. (1978): Further Evidence for the Wide Geographical Distribution of Ichthyosaur Taxa (Reptilia: Ichthyosauria). *Journal of Paleontology*, 52 (5), 1155–1162.

McGOWAN, Ch. (1979): A Revision of the Lower Jurassic Ichthyosaurs of Germany with Descriptions of Two New Species. *Palaeontographica Abteilung A Band A166 Lieferung*, 4 (6), 93–135.

McGOWAN, Ch. (1991): Dinosaurs, Spitfires, and Sea Dragons. *Harvard University Press*. ISBN 9780674207707.

McGOWAN, Ch. & MOTANI R. (2003): Handbook of paleoherpetology, part 8 Ichthyopterygia. Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil. ISBN: 3-89937-007-4

MIEDEMA, F. & MAXWELL, E. E. (2022): Ontogenetic variation in the skull of *Stenopterygius quadriscissus* with an emphasis on prenatal development. *Scientific Reports*, 12 (1), 1707 (2022). DOI: 10.1038/s41598-022-05540-0

MODESTO, S., SCOTT, D. & REISZ, R. (2009): A new parareptile with temporal fenestration from the Middle Permian of South Africa. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 46, 9–20. DOI: 10.1139/E09-001

MOTANI, R. (1999a): On the evolution and homologies of ichthyopterygian forefins. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19 (1), 28–41. DOI: 10.1080/02724634.1999.10011120

MOTANI, R. (1999b): Phylogeny of the Ichthyopterygia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19, 473–496.

MOTANI, R. (2002): Scaling effects in caudal fin propulsion and the speed of ichthyosaurs. *Nature*, 415, 309–312. DOI: 10.1038/415309a

MOTANI, R. (2005): Evolution of Fish-Shaped Reptiles (reptilia: Ichthyopterygia) in Their Physical Environments and Constraints. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 33 (1), 395–420. DOI: 10.1146/annurev.earth.33.092203.122707

MOTANI, R. (2009): The Evolution of Marine Reptiles. *Evolution: Education and Outreach*, 2 (2), 224–235. DOI: 10.1007/s12052-009-0139-y

MOTANI, R., YOU, H. & MCGOWAN, C. (1996): Eel-like swimming in the earliest ichthyosaurs. *Nature*, 382 (6589), 347–348. DOI: 10.1038/382347a0

MOTANI, R., JIANG, D.-Y., CHEN, G.-B., TINTORI, A., RIEPPEL, O., JI, Ch. & HUANG, J.-D. (2015): A basal ichthyosauriform with a short snout from the Lower Triassic of China. *Nature*, 517 (7535), 485–488. DOI: 10.1038/nature13866

MOON, B. C. (2019): A new phylogeny of ichthyosaurs (Reptilia: Diapsida). *Journal of Systematic Palaeontology*, 17 (2), 129–155. DOI: 10.1080/14772019.2017.1394922

ØKLAND, I. H., DELSETT, L. L., ROBERTS, A. J. & HURUM, J. H. (2018): A *Phalarodon fraasi* (Ichthyosauria: Mixosauridae) from the Middle Triassic of Svalbard. *Norwegian Journal of Geology*, 98 (2), 267–288. DOI: 10.17850/njg98-2-06

OSBORN, H. F. (1903): The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. *Memoirs of the American Museum of Natural History*, Vol. I, Part VIII, 449–519

OWEN, R. (1838): Note on the dislocation of the tail at a certain point, observable in the skeletons of many Ichthyosauri. *Transaction of the Geological Society of London*, 5 (3), 511–514. DOI: 10.1144/transgslb.5.3.511

OWEN, R. (1840): Report on British fossil reptiles. Part I. *Report of the British Association for the Advancement of Science, Plymouth*, 9, 43–126.

PÁRAMO-FONSECA, M. E., GARCÍA-GUERRERO, J., BENAVIDES-CABRA, C. D., PADILLA-BERNAL, S. & CASTAÑEDA-GÓMEZ, A. J. (2021): A benchmark specimen of *Muiscasaurus catheti* from the upper Aptian of Villa de Leiva, Colombia: New anatomical features and phylogenetic implications. *Cretaceous Research*, 119. DOI: 10.1016/j.cretres.2020.104685

QERNSTEDT, F. A. (1856): *Der Jura*. H. Laupp, Tübingen, VI+ 842 pp.

RIEPEL, O., DEBRAGA, M. 1996. Turtles as diapsid reptiles. *Nature*, 384, 453–455. DOI: 10.1038/384453a0

RÖHL, H.-J., SCHMID-RÖHL, A., OSCHMANN, W., FRIMMEL, A. & SCHWARK L. (2001): The Posidonia Shale (Lower Toarcian) of SW-Germany: an oxygen-depleted ecosystem controlled by sea level and palaeoclimate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 165 (1-2), 27–52. DOI: 10.1016/S0031-0182(00)00152-8

RÖHL, H.-J. & SCHMID-RÖHL, A. (2005): Lower Toarcian (Upper Liassic) Black Shales of the Central European Epicontinental Basin: A Sequence Stratigraphic Case Study from the Sw German Posidonia Shale. *In*: HARRIS, Nicholas B., ed. *Deposition of Organic-Carbon-Rich Sediments: Models. SEPM (Society for Sedimentary Geology)*, 2011, 165–189. DOI: 10.2110/pec.05.82.0165

ROMER, A. S. (1968): An ichthyosaur skull from the Cretaceous of Wyoming. *Rocky Mountain Geology*, 7 (1), 27–41.

SEILACHER, A. (1970): Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. *Lethaia*, 3 (4), 393-396. DOI: 10.1111/j.1502-3931.1970.tb00830.x

SANDER, P. M. (2000): Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny. *Paläontologische Zeitschrift*, 74 (1-2), 1–35. DOI: 10.1007/BF02987949

SANDER, P. M., CHEN, X., CHENG, L., WANG, X. & CLAESSENS, L. (2011): Short-Snouted Toothless Ichthyosaur from China Suggests Late Triassic Diversification of Suction Feeding Ichthyosaurs. *PLOS ONE*, 6 (5). DOI: 10.1371/journal.pone.0019480

SELDEN, P. A. & NUDDS, J. R. (2012): The Holzmaden Shale. Evolution of Fossil Ecosystems. *Elsevier*, 133–143. DOI: 10.1016/B978-0-12-404629-0.50011-8

SFAKIOTAKIS, M., LANE, D.M. & DAVIES, J.B.C. (1999): Review of fish swimming modes for aquatic locomotion. *Journal of Oceanic Engineering*, 24 (2), 237-252. DOI: 10.1109/48.757275

SCHLOSSER, M. (1898): Das Triasgebiet von Hallein. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, 50 (2), 333–384.

SCHMID-RÖHL A. (2021). The Lower Jurassic Posidonia Shale in the Swabian Alb Geopark. *Geoeducation in an Industrial Environment*, 4, 338–346.

SCHMID, U. (2022): Naturkundemuseum Stuttgart: Von der Kunstkammer zum modernen Forschungsmuseum.

SMITH, A. S. & RADLEY, J. D. (2007): A marine reptile fauna from the Early Jurassic Saltford Shale (Blue Lias Formation) of central England. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, 56 (4), 253–260. DOI: 10.1144/pygs.56.4.253

SOUSA, J. & MATEUS, O. (2021): The southernmost occurrence of Ichthyosaurus from the Sinemurian of Portugal. *Fossil Record*, 24 (2), 287–294. DOI: 10.5194/fr-24-287-2021

TAYLOR, M. A. (1994): Stone, bone or blubber? Buoyancy control strategies in aquatic tetrapods. The Mechanics and Physiology of Animal Swimming. *Cambridge University Press*, 15 (9), 151–162. DOI: 10.1017/CBO9780511983641.012

THORNE, P. M., RUTA, M. & BENTON, M. J. (2011): Resetting the evolution of marine reptiles at the Triassic-Jurassic boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108 (20), 8339–8344. DOI: 10.1073/pnas.1018959108

TICHY, G. (1995): Ein früher, durophager Ichthyosaurier (Omphalosauridae) aus der Mitteltrias der Alpen. *Geologisch-Paläontologische Mitteilungen Innsbruck*, 20, 349–369.

TINTORI, A. (1996): *Paralepidotus ornatus* (AGASSIZ 1833-43): A semionotid from the Norian (Late Triassic) of Europe. Mesozoic Fishes. *Systematics and Paleoecology*. München, Germany: Verlag Dr. Friedrich Pfeil. 67–179.

TORRENS, H. (2004): The Oxford Dictionary of National Biography. *Oxford: Oxford University Press*.

WEISHAMPEL, D. B., LE LOEUFF, J., GOMANI, E., CORIA, R., ZHAO, X., XING, X., BARRETT, P., SAHNI, A. & NOTO, Ch. (2004): Dinosaur Distribution. WEISHAMPEL, David, ed. The Dinosauria. *University of California Press*, 6, (12), 515–606. DOI: 10.1525/california/9780520242098.003.0027

WURSTEMBERGER, A. R. C. (1876): Ueber Lias Epsilon. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, 32, 193–233.

ZARDOYA, R. & MEYER, A. (2001): The evolutionary position of turtles revised. *Naturwissenschaften*, 88 (5), 193–200. DOI: 10.1007/s001140100228