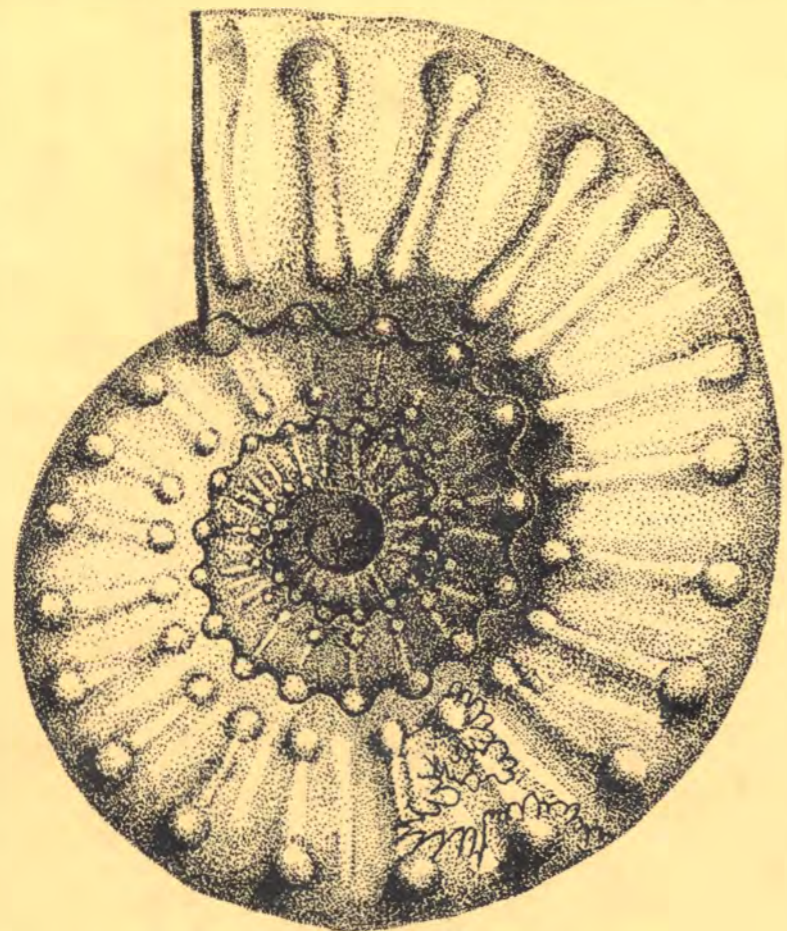


**VŠEOBECNÁ
PALEONTOLOGIE**



80 - 7066 - 585 - 8
Prodejní cena: 108,- Kčs

VŠEOBECNÁ PALEONTOLOGIE



**VŠEOBECNÁ
PALEONTOLOGIE**

Vladimír Pokorný a kolektiv



Univerzita Karlova

VŠEOBECNÁ PALEONTOLOGIE





VŠEOBECNÁ PALEONTOLOGIE

Vladimír Pokorný a kolektiv

**Univerzita Karlova
Praha 1992**

Recenzovali:

doc. RNDr. Zlatko Kvaček, DrSc.
prof. RNDr. Rudolf Musil, DrSc.

© RNDr. Jan Krnovský, CSc. a kol., Praha 1992
ISBN 80-7066-585-8

Obsah

Předmluva (Vladimír Pokorný)	9
Definice a postavení paleontologie v systému věd (Vladimír Pokorný)	10
2. Dějiny paleontologie (Zdeněk V. Špinar a Blanka Pachová)	12
2.1. Dějiny světové paleontologie (Zdeněk V. Špinar)	12
2.1.1. Vznik paleontologie	12
2.1.2. Názory na vznik zkamenělin ve starověku, středověku a na počátku novověku	12
2.1.3. Názory na zkameněliny v 17. a 18. století	13
2.1.4. Počátky evolučních názorů	13
2.1.5. Vítězství evolucionismu, Darwin, jeho následovníci a odpůrci	15
2.1.6. Vývoj světové zoopaleontologie po druhé světové válce	16
2.2. Přehled dějin československé zoopaleontologie	17
2.2.1. Dějiny zoopaleontologie v Čechách	17
2.2.2. Dějiny zoopaleontologie na Moravě a ve Slezsku	20
2.2.3. Dějiny zoopaleontologie na Slovensku	21
2.3. Stručné dějiny paleobotaniky (Blanka Pachová)	22
2.3.1. Antické období a středověk	22
2.3.2. Konec 18. až začátek 20. století	23
2.3.3. Začátky paleobotaniky v českých zemích	23
2.3.4. Paleobotanika ve 20. století	25
3. Vznik a způsoby zachování zkamenělin (Zdeněk V. Špinar)	29
3.1. Definice zkamenělin	29
3.2. Vznik zkamenělin	29
3.2.1. Podmínky fosilizace	29
3.2.2. Fosilizační proces	34
3.3. Fosilizace nejdůležitějších látek tvořících pevné schránky a kostry organismů	38
3.3.1. Látky organické	38
3.3.2. Látky anorganické	39
3.4. Dělení a typy zkamenělin	40
4. Systematika (Václav Houša)	43
4.1. Biologická systematika	43
4.1.1. Klasifikace	44
4.1.2. Teoretická taxonomie	47
4.1.2.1. Systematika typologická	48
4.1.2.2. Systematika fenetická	48
4.1.2.3. Systematika fylogenetická	48
4.1.3. Nomenklatura	53
5. Paleoekologie (Jaroslav Marek a Jan Krnovský)	57
5.1. Definice a základní principy paleoekologie	57
5.2. Systémy organismů a jejich prostředí	58
5.2.1. Biosystémy	58
5.2.1.1. Ekologická nika	59
5.2.2. Prostředí	59
5.2.3. Ekologické faktory	60
5.2.4. Ekologická valence	60
5.2.5. Abiotické ekologické faktory	61
5.2.5.1. Substrát	62
5.2.5.2. Světlo	63

5.2.5.3.	Teplota	64
5.2.5.4.	Vlhkost vzduchu a srážky	66
5.2.5.5.	Tlak	67
5.2.5.6.	Obsah kyslíku	69
5.2.5.7.	Obsah oxidu uhličitého	69
5.2.5.8.	Hustota a viskozita vody	70
5.2.5.9.	Zakalení vody	70
5.2.5.10.	Proudění a turbulence prostředí	70
5.2.5.11.	Salinita	71
5.2.6.	Vzájemné vztahy organismů	73
5.2.6.1.	Vnitrodruhové vztahy	73
5.2.6.2.	Mezidruhové neboli interspecifické vztahy	74
5.2.6.3.	Chemické interakce mezi organismy	75
5.2.7.	Potrava	75
5.3.	Přízpůsobení organismů prostředí	76
5.4.	Stopy po životní činnosti organismů	81
5.5.	Populace	82
5.5.1.	Rozmístění jedinců v populaci	83
5.5.2.	Hustota populace	84
5.5.3.	Množivost (natalita)	84
5.5.4.	Úmrtnost (mortalita)	84
5.5.5.	Migrace	86
5.5.6.	Složení populace	86
5.5.7.	Kolísání početnosti	87
5.6.	Biocenózy	88
5.6.1.	Tafonomie	89
5.6.2.	Vlastnosti biocenóz	91
5.6.3.	Sukcesní stadia vývoje biocenóz	93
5.6.4.	Stabilita biocenóz	94
5.6.5.	Biocenotické principy	96
5.6.6.	Trofická struktura společenstev	97
5.7.	Ekosystémy	98
5.7.1.	Biogeochemické cykly	98
5.7.2.	Tok energie	99
5.7.3.	Produktivita ekosystémů	99
5.8.	Paleoekologické rekonstrukce životního prostředí	100
5.8.1.	Sedimenty a prostředí	100
5.8.2.	Sedimentární textury	101
5.8.3.	Vliv organismů na sedimentaci	102
5.8.4.	Geochemické charakteristiky sedimentů	102
5.8.5.	Příklady sedimentárních prostředí	103
6.	Paleobiogeografie (Václav Houša)	115
6.1.	Definice	115
6.2.	Biogeografické členění zemského povrchu	116
6.3.	Klimatické výkyvy v geologické minulosti Země	120
6.4.	Provincialita faun, vymírání	122
6.5.	Paleogeografický vývoj pevnin a oceánů v průběhu fanerozoika	124
6.5.1.	Členění mořského biocyklu v geologické minulosti	128
6.5.1.1.	Prekambrium	128
6.5.1.2.	Prvohory	128
6.5.1.3.	Druhohory	136
6.5.1.4.	Třetihory	142
6.5.1.5.	Čtvrtohory	143
6.5.2.	Členění kontinentálního a limnického biocyklu v geologické minulosti	143
6.5.3.	Paleobiogeograficky významné události - přehled	149
7.	Geologická činnost organismů (Jan Krnovský)	152
7.1.	Úvod	152

7.2.	Koncentrace prvků a sloučenin organismy	152
7.3.	Biogenní oxidace, redukce a změny pH	153
7.4.	Biogenní frakcionace izotopů a izotopová termometrie	156
7.5.	Horninotvorná činnost organismů	159
7.5.1.	Účast organismů při vzniku sedimentárního materiálu	159
7.5.1.1.	Biologické zvětrávání a destrukce hornin	159
7.5.1.2.	Chemické srážení ovlivněné činností organismů	160
7.5.1.3.	Biogenní minerály, biomineralizace	160
7.5.1.4.	Struktura skeletů	162
7.5.1.5.	Organická hmota v sedimentech	162
7.5.1.6.	Horninotvorné organismy	163
7.5.2.	Účast organismů při transportu a ukládání sedimentárního materiálu	180
7.6.	Změny životního prostředí vyvolávané organismy	182
7.6.1.	Vliv organismů na podnebí	182
7.6.2.	Význam rostlinného krytu pro tvorbu životního prostředí	185
7.6.3.	Účast organismů na vzniku půd	186
7.6.3.1.	Zelené rostliny v půdotvorném procesu	186
7.6.3.2.	Půdní fauna	186
7.6.3.3.	Půdní mikroorganismy	187
8.	Evoluce (<i>Vladimír Pokorný</i>)	190
8.1.	Darwinova vývojová teorie	190
8.1.1.	Teorie přírodního výběru	190
8.1.2.	Teorie pohlavního výběru	193
8.2.	Poznatky genetiky	194
8.2.1.	Chromozómová teorie dědičnosti	194
8.2.2.	Molekulární podstata dědičnosti	196
8.2.3.	Variabilita: modifikace a mutace	198
8.3.	Vývojová teorie po Darwinovi	199
8.3.1.	Protidarwinovská reakce	199
8.3.2.	Syntetická teorie evoluce	199
8.3.3.	Neutrální teorie molekulární evoluce	200
8.3.4.	Teorie přerušovaných rovnováh a hierarchický model přírodního výběru	201
8.3.5.	Význam evoluční teorie pro geologické a biologické vědy	202
8.4.	Druh	202
8.4.1.	Definice a charakteristika druhu	202
8.4.2.	Vznik druhů - speciace	205
8.5.	Vznik taxonů vyšších systematických kategorií	208
8.6.	Vztahy fylogeneze a ontogeneze	212
8.7.	Paralelismus a konvergence	215
8.8.	Rychlost evoluce	216
8.9.	Zákon nezvratitelnosti vývoje	221
8.10.	Koevoluce	221
8.11.	Využití poznatků o evoluci recentních ekosystémů pro paleontologii a geologické vědy	222
8.11.1.	Premisy využití	222
8.11.2.	Vývoj globálního ekosystému	222
8.12.	Některé obecné zákonitosti a trendy ve vývoji života	236
9.	Biostratigrafie (<i>Jan Krhovský</i>)	239
9.1.	Úvod	239
9.2.	Stratigrafické jednotky	240
9.2.1.	Chronostratigrafické jednotky	240
9.2.2.	Litostratigrafické jednotky	241
9.2.3.	Biostratigrafické jednotky	241
9.2.3.1.	Typy biostratigrafických jednotek	243
9.3.	Biostratigrafická hodnota zkamenělin	247
9.4.	Ekostratigrafie, klimatostratigrafie a eventostratigrafie	248

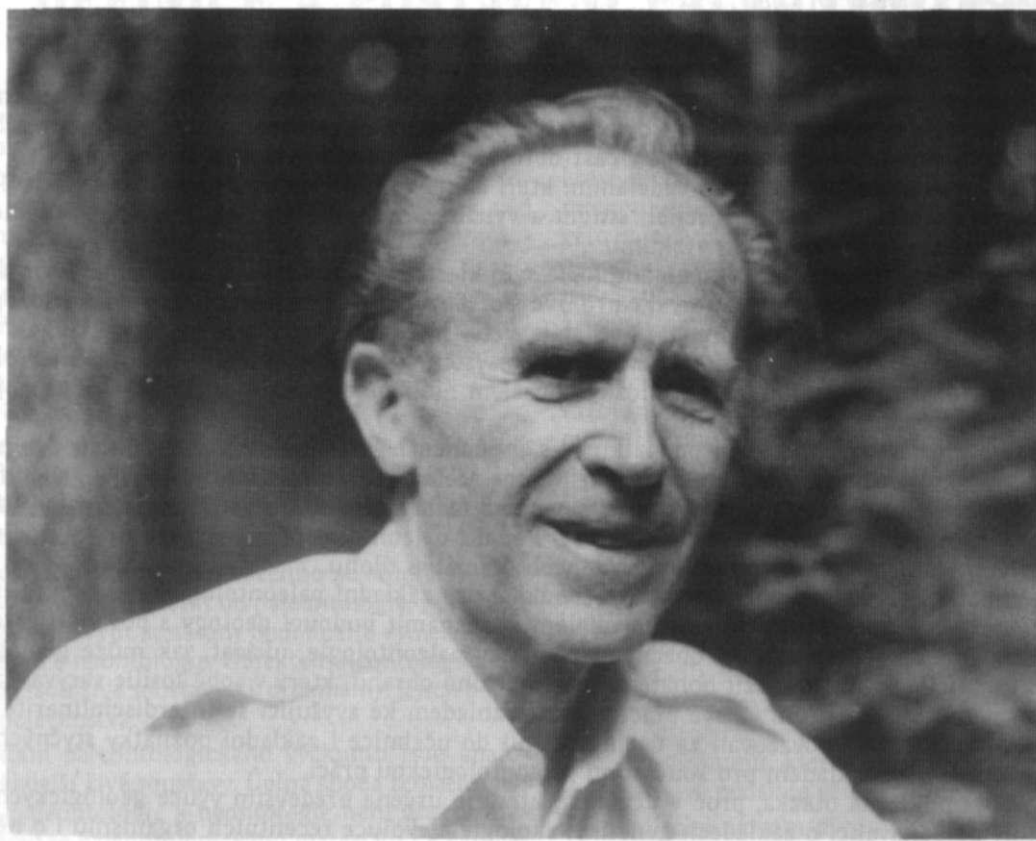
- 9.5. Přesnost biostratigrafických korelací
- 9.6. Kvantitativní biostratigrafické metody
 - 9.6.1. Charakter vstupních údajů
 - 9.6.2. Přehled základních kvantitativních metod
 - 9.6.2.1. Multivariační metody
 - 9.6.2.2. Metody sekvenční

10, Organizace a význam paleontologie (*Vladimír Pokorný*)

Příloha: stratigrafické tabulky

Literatura

Rejstřík



Vladimír Pokorný (12. 6. 1922 - 21. 7. 1989)

profesor Karlovy univerzity, doktor geologických věd a dlouholetý vedoucí katedry paleontologie na přírodovědecké fakultě UK.

Narodil se v r. 1922 v Podivíně na jižní Moravě. Střední školu navštěvoval v Břeclavi a později v Hodoníně. V době uzavření vysokých škol během fašistické okupace pracoval v laboratorních naftových dolů v Hodoníně. Tehdy začal jeho zájem o mikropaleontologii. Po druhé světové válce studoval geologii a paleontologii na přírodovědecké fakultě UK. Již v r. 1946, tedy během studií, pracoval jako asistent. Po skončení studií v r. 1948 zůstal na fakultě a stal se postupně odborným asistentem (1950), docentem mikropaleontologie (1953) a profesorem zoopaleontologie (1961). Po smrti profesora J. Augusty v r. 1968 byl jmenován vedoucím katedry paleontologie a tuto funkci zastával osmnáct let. V roce 1973 byl zvolen členem korespondentem ČSAV a o čtyři roky později se stal akademikem. Byl proděkanem pro vědu a výzkum, vedoucím geologicko-geografické sekce PřF, externím ředitelem Geologického ústavu ČSAV a místopředsedou prezidia ČSAV.

Akademik Pokorný byl odborníkem s širokým rozhledem. Specializoval se na studium foraminifer a ostrakodů. Publikoval více než 230 prací a jeho vědecké výsledky měly značný mezinárodní ohlas. Byl členem redakčních rad několika prestižních zahraničních časopisů. Vysoká vědecká erudice mu umožnila rozvíjet teoretické základy paleontologie. Publikoval základní příručku Zoologická mikropaleontologie, která sloužila dlouhá léta jako celosvětově uznávaná učebnice. Byla přeložena do světových jazyků a vydána opakovaně v zahraničí.

Vědecká a pedagogická činnost akademika V. Pokorného byla veřejně oceněna řadou vyznamenání.

Během dlouholeté pedagogické činnosti vychoval desítky specialistů, kterým vždy ochotně předával své rozsáhlé znalosti. Byl oblíben pro svůj laskavý vztah ke studentům i kolegům.

PŘEDMLUVA

Paleontologie je jedním ze základních pilířů, z nichž vyrostly a na nichž i při svém současném vývoji staví geologické vědy. Po mnoho desetiletí byla zcela zákonitě vědou především popisnou, jejímž hlavním úkolem bylo taxonomicky zpracovat alespoň část obrovského fosilního materiálu. Této práci se největší měrou věnovali badatelé s geologickým vzděláním, kteří až na výjimky pohlíželi na fosilie především jako na integrální součásti sedimentů a k jejich studiu a využití přistupovali v principu stejnými metodami jako k anorganickým objektům svého výzkumu.

V letech po druhé světové válce však paleontologie svůj klasický rámec daleko překročila. Vyvinula četné vlastní nové metody výzkumu a adaptovala pro své potřeby metody jiných, především biologických a obecných věd. Takto vyzbrojena přechází ve stále větší míře ke studiu příčin jevů, k jejich výkladu v rámci širokých systémových souvislostí - v rámci ekosystémů včetně globálního ekosystému (biosféry), v nichž se vývoj organické a anorganické složky navzájem hluboce ovlivňují. Z vědy převážně popisné se tak stává stále více vědou interpretativní.

Mnoho z nových paleontologických poznatků je s úspěchem využíváno i k řešení úkolů geologických věd. Jsou aplikovány především ve stratigrafii a tektonice včetně globální tektoniky, v paleogeografii, v paleoklimatologii, v sedimentologii, v geochemii, v nauce o faciích, ve studiu geneze a ve vyhledávání ložisek nerostných surovin a ve studiu vývoje biosféry. Použití paleontologických poznatků a metod v geologických oborech má proto v jejich studijních plánech důležitou úlohu.

Naše učebnice je koncipována především jako podklad pro základní paleontologický kurs univerzitního studia geologických oborů. Jejím primárním úkolem je seznámit budoucí geology s povahou paleontologického materiálu, s nejdůležitějšími obecnými poznatky paleontologie, ukázat, jak může geolog ve své teoretické i praktické činnosti využít bohatého informačního obsahu, který v sobě fosilie skrývají a jakých specifických metod může přitom ve své práci použít. Vzhledem ke zvyšující se interdisciplinaritě paleontologických výzkumů jsme považovali za účelné včlenit do učebnice i základní poznatky styčných oborů, které jsou nutným předpokladem pro současnou paleontologickou práci.

Může snad být položena otázka, proč v učebnici, která je určena především výuce geologických oborů, jsou i kapitoly pojednávající o základech genetiky, ekologie a evoluce recentních organismů i o některých dalších disciplínách recentní biologie. Je tomu tak proto, že využití co největší části informačního obsahu fosilí vyžaduje dívat se na ně nejen očima geologa, ale též očima biologa a používat k jejich výzkumu též biologických metod. Při současném způsobu studia geologie, v jejímž rámci se přednáší i paleontologie, je to obtížný úkol, neboť kapitoly v naší učebnici jsou jedinou povinnou biologickou tematikou, se kterou se studenti setkávají. Pokud se výuky paleontologů - specialistů týká, je nutno doplnit jejich biologické vzdělání buď v individuálním nebo postgraduálním studiu.

Biologické kapitoly mají přispět též k tomu, aby studenti na základě znalosti zákonitostí vývoje ekosystémů chápali a správně oceňovali úkoly dnes velmi aktuální tvorby a ochrany životního prostředí. Ze všech disciplín, které jsou v rámci studia geologických oborů přednášeny, studium vývoje organismů a jejich úlohy ve vývoji biosféry patrně nejvíce přispívá k vytváření názoru na postavení člověka v přírodě.

Výběr látky ovlivnila rovněž skutečnost, že učebnice má sloužit jako úvod do studia paleontologie též studentům, kteří se na její studium ve vyšších ročnících specializují. Doufáme, že vykoná dobrou službu i studentům biologie a že přispěje k doplnění znalostí jak absolventů dřívějších ročníků geologického studia, tak i širokému okruhu zájemců o paleontologii.

Kniha vychází ve velkém časovém odstupě od vydání první a dosud jediné české učebnice všeobecné paleontologie z pera J. Augusty a M. Remeše: Úvod do všeobecné paleontologie (1936), jejíž třetí přepracované vydání vyšlo v roce 1956. Naše kniha má ve srovnání s touto učebnicí podstatně jinou koncepci, která do značné míry odráží jak vznik nových směrů paleontologického výzkumu, tak též změnu důrazu na jeho jednotlivé úseky a na jejich aplikaci ve výuce a v geologické praxi. Obsah obou učebnic se v lecčems účelně doplňuje, takže studium Augustovy a Remešovy knihy je užitečné i pro dnešního Čtenáře.

Praha, březen 1989

Vladimír Pokorný

Milý čtenáři, duchovní otec a editor této učebnice, akademik Vladimír Pokorný, se bohužel nedožil jejího předání do tisku. Jeho kapitola o evoluci, která je napsána poutavě a s velkým přehledem, nám bude vždy připomínat tohoto laskavého a moudrého člověka, velkého paleontologa, našeho milého pana profesora.

Praha, září 1991

Autorský kolektiv

1. DEFINICE A POSTAVENÍ PALEONTOLOGIE V SYSTÉMU VĚD

Paleontologie je věda o živote v minulých geologických dobách. Lze ji charakterizovat rovněž jako historickou biologii čili **paleobiologii**, jako protějšek věd o dnešní živé přírodě, jež shrnujeme pod názvem **neontologie** nebo též neobiologie.

Termín „paleontologie“ byl poprvé použit francouzským přírodovědcem **de Blainvillem** v roce 1822. Znamená doslova „vědu o někdejších věcech“ (řecky palaios = starý, ón, óntos = věc, skutečnost, logos = řeč, slovo, věda, vědecké zkoumání).

Ve smyslu shora uvedené definice se zdají hranice paleontologie a její postavení v systému věd jasné a jednoznačné. Ve skutečnosti však existují na obojí problém značně rozdílné názory.

Při posouzení otázky, co všechno ze studia projevů někdejšího života začlenit do paleontologie, považujeme za správné vyjít ze zásady obdobného vymezení paleontologie a neontologie. Objektem neontologického výzkumu jsou živé soustavy, tj. organismy, jejich populace a společenstva.

Objektem paleontologického výzkumu jsou analogicky někdejší živé soustavy. Úplná shoda tematických okruhů paleontologie a neontologie není však vzhledem k povaze paleontologického materiálu i k časovému faktoru možná. Do paleontologie náleží např. **tafonomie**, věda o vzniku, způsobu zachování a uložení zkamenělin a **biostratigrafie**, která na základě fosilií člení vrstvy do stratigrafických jednotek.

Při vymezení vědního oboru musíme rovněž přihlížet k primárnímu cíli, resp. účelu výzkumu, jímž je v případě paleontologie poznání vývoje života na Zemi v minulých geologických dobách. Musíme dále přihlídnout k tomu, že každý vědní obor má svůj specifický teoreticko-metodologický aparát, jakož i své specifické pojmy, jazyk a terminologii.

Se zřetelem k těmto principům lze přesněji definovat paleontologii takto:

Paleontologie je věda o životě v minulých geologických dobách. Objekty jejího výzkumu jsou fosilizované zbytky živých soustav či stop po jejich činnosti, pokud si zachovaly svou prostorovou individualitu, umožňující jednoznačně určit jejich příslušnost k jediné původní živé soustavě. Primárním cílem paleontologického výzkumu je rekonstrukce vývoje života na Zemi a podmínek jeho existence.

Časová hranice mezi stářím předmětů výzkumu paleontologie a neontologie je věcí konvence. V současné době je např. běžným jevem, že paleontologové studují kompletní vrtní profily oceánským dnem, včetně jejich subrecentních a recentních částí. Definice hovoří o organismech minulých dob, vylučuje tedy poslední geologickou dobu, holocén.

Některí autoři vymezují paleontologii mnohem širěji, než to činí naše definice, a to jako vědu o všech dostupných projevech života v geologické historii Země.

Existují však i velmi úzké definice paleontologie, které ji chápou především jako morfologicko-taxonomickou vědu, jako systematickou paleobiologii. Takovéto pojetí vyžaduje pak pro celou oblast paleontologie označení „paleontologické vědy“. Disciplíny, které jsou součástí paleontologie v širším pojetí, a které se zabývají různými aspekty projevů života v geologické minulosti, jako je paleontologie, paleobiogeografie, paleoichnologie (věda o stopách) a další, jsou pak považovány za samostatné vědní obory. Existuje řada zaměření výzkumů, které mají pro paleontologii zásadní význam, ale jsou svou povahou interdisciplinární. Patří k nim např. „aktuopaleontologie“. Tímto termínem byl R. Richtrem označen výzkum funkční morfologie recentních organismů, projevů jejich životní činnosti, pokud jsou schopny fosilizace, recentních posmrtných (postmortálních) pochodů, které vedou k rozrušování či fosilizaci organických zbytků a výzkum vlastností biotopy s cílem objasnit obdobné jevy, které jsou nebo mohou být zachovány ve fosilním stadiu. Aktuopaleontologie často pracuje pomocí pokusů. Vypomáhá tak ve směrech výzkumů, které jsou neontology přehlíženy, je však ve své podstatě vědou neontologickou.

Interdisciplinárním předmětem výzkumu jsou tzv. chemofosilie, jak nazval Calvin (1968) organické makromolekuly rozptýlené v sedimentech. Jsou studovány geochemickými metodami, výsledky studia však přinášejí důležité informace i o evoluci života. „Molekulární paleontologie“, která se výzkumem chemofosilií zabývá, není protějškem „molekulární biologie“. Ta zkoumá na molekulární úrovni dynamiku živých systémů, kdežto molekulární paleontologie je statická inventarizace organických látek. Pokud jsou organické látky součástí fosilií, zkoumá je paleobiochemie, což je opět interdisciplinární směr výzkumů patřící svou metodikou blíže k vědám chemickým i když z hlediska předmětu a cíle výzkumu nic nebrání, aby byla přijata za součást paleontologie ve smyslu námi přijaté definice.

Hranice paleontologie jsou tedy velmi různě chápány. Toto zjištění není překvapivé, obdobně je tomu i u jiných přírodních věd. Odlišné definice vědních oborů jsou odrazem skutečnosti, že jevy v živé a neživé přírodě mezi sebou souvisejí mnohonásobnými vztahy a vazbami, které mohou být studovány z nejrůznějších hledisek a v nejrůznějších souvislostech. S tím souvisí skutečnost, že v rozvoji vědy dochází ke stále větší diferenciaci vědních oborů i ke změnám jejich obsahu, které často vedou k jejich redefinici, k odstěpení či ke vzniku nových oborů. Současně s diferenciací oborů dochází však prostřednictvím hraničních věd i prostřednictvím věd obecné povahy (např. filozofie, kybernetiky) ke stále větší jejich integraci.

Moderní věda řeší problémy bez ohledu na hranice oborů. Proč tedy věnujeme definici paleontologie a věd obecně takovou pozornost? Příčin je několik. Definice

vědy hraje svou úlohu v organizaci a reprodukci vědy, v účelné dělbě práce, která se odráží ve struktuře sítě vědeckých pracovišť, ve vymezení tematiky vědeckých časopisů, v kategorizaci vědecké dokumentace, v profilaci vědeckých shromáždění, ve struktuře studijních oborů, v definici oborů vědecké přípravy, v rozhodování o kompetenci komisí pro obhajoby disertačních prací a v dalších aspektech.

Rozdělení paleontologie na jednotlivé vědní discipliny je obdobné jako rozdělení neontologických věd. Tato obdoba je většinou vyjádřena též terminologicky tím, že před název discipliny je připojena předpona „paleo-“.

Dělíme tedy paleontologii čili paleobiologii na fyto-paleontologii (=paleobotaniku) a zoopaleontologii (=paleozoologii). Vyčleňujeme-li jednobuněčné organismy jako samostatnou říši, stanovíme pro jejich paleontologický výzkum obor paleoprotistologie. Obdobně tomu je, přiznáváme-li statut samostatné říše hou-bám či jiným skupinám organismů. Podobně jako v neontologii, též v paleontologii se vyvinuly v samostatné vědní obory výzkumy organismů shrnutých do nižších systematických kategorií, např. paleoentomologie či paleovertebratologie, zabývající se výzkumem fosilního hmyzu, resp. fosilních obratlovců. Samostatnými termíny jsou označovány též vědy, které se zabývají studiem určitých orgánů: paleoxylotomie, zabývající se výzkumem fosilních dřev, paleokarpologie, která se zabývá výzkumem fosilních plodů, palynologie, přesněji paleopalynologie, původně ve smyslu své etymologie věda o fosilních pylech, v současném smyslu věda o fosilních pylech a o mikroskopických zbytcích, jež jsou stavěny organickými sloučeninami, paleoneurologie, věda o nervstvu fosilních živočichů, paleoosteologie, věda o kostech fosilních organismů atd.

Svým neontologickým protějškům odpovídají paleobiogeografie, věda o geografickém rozšíření organismů v minulých geologických dobách, paleofytogeografie a paleozoogeografie, paleoekologie, která se zabývá vztahy mezi někdejšími organismy a jejich prostředím, paleoetologie, která studuje chování někdejších organismů, paleopatologie, věda o chorobách fosilních organismů.

Na vznik ucelených odvětví paleontologického výzkumu měla vliv i praxe. Podobně jako např. v rámci geologických věd vznikla z potřeb praxe nauka o nerostných ložiskách, vznikla uvnitř paleontologie mikropaleontologie, obor, který se zabývá studiem mikro-

skopických zbytků fosilních organismů. V důsledku konstituování mikropaleontologie vznikl jako protějšek termín a pojem makropaleontologie.

Definovali jsme paleontologii jako vědu biologickou. Je však nutno poznamenat, že po dlouhá desetiletí jsou vedeny diskuse na téma: paleontologie - geologie či biologie? Uvědomíme-li si předmět a cíl paleontologického výzkumu, jímž je poznání vývoje organického světa v minulosti Země, musíme paleontologii jednoznačně klasifikovat jako integrální součást biologických věd a podobné diskuse se mohou zdát bezpředmětné. Při bližší analýze však jejich existenci pochopíme.

Odumřením organismů mizí specifické kvalitativní znaky živých systémů. Organismy jsou strukturně i chemicky degradovány, podléhají zákonům neživé přírody, stávají se součástmi sedimentů a jsou tedy právem studovány geologickými vědami, především sedimentologií a geochemií k vlastním cílům a účelům těchto věd. Nadto značná část paleontologické metodologie, včetně zdůrazněného historického přístupu, je společná geologickým vědám i paleontologii. Není proto divu, že geologové, vycházejíce z cíle, resp. účelu výzkumu, zahrnují často paleontologii mezi obory geologické, analogicky jako geofyziku či geochemii. V prvé řadě účelem výzkumu se řídí zařazení paleontologie mezi geologické vědy v československé vysokoškolské i postgraduální výchově.

Existuje též třetí pohled, který paleontologii klasifikuje jako přechodní vědu mezi vědami geologickými a biologickými. Definueme-li paleontologii jako vědu, jejímž primárním cílem je výzkum historie života, musíme ji považovat za součást biologických věd. Je-li tomu tak, nemůže být paleontologie v naší definici hraniční vědou mezi geologií a biologií v obdobném smyslu jako jsou geofyzika nebo geochemie hraničními vědami mezi geologií a fyzikou, resp. chemií. Hraniční vědou mezi biologií a geologií musí být disciplína, jejímž hlavním cílem není poznání vývoje organismů, nýbrž poznání vlivu živé hmoty (ve smyslu geochemika V.O. Vernadského) na charakter a vývoj zemských obalů včetně zpětných vazeb, disciplína, která zkoumá vlastnosti vnějších geosfér a pochody v nich z hlediska působení živé hmoty. Pro tuto syntetickou vědní disciplínu se stále častěji používá název geobiologie, který je tvořen analogicky pojmem geofyzika a geochemie.

2. DĚJINY PALEONTOLOGIE

2.1. Dějiny světové paleontologie

2.1.1. Vznik paleontologie

Paleontologie se jako vědní obor formovala poměrně pozdě. Bylo to proto, že lidé dlouho neznali původ zkamenělin a neznali ani jejich vědeckou cenu. Teprve když v rukách odborníků vydaly své jedinečné svědectví o pradávnmém životě, podnebí a paleogeografie, stala se paleontologie důležitým vědním oborem, který je nepostradatelný zejména pro vědy geologické a biologické. Studium zkamenělin se zabývají jak paleozoologové, tak paleobotanikové.

Zkameněliny jsou známé již velmi dlouhou dobu. Sbíral je i prehistorický člověk, který z nich vyráběl náhrdelníky a amulety. Trvalo však dlouhé věky, než porozuměl jejich pravé podstatě a významu. Jejich vznik byl až do novověku pro většinu lidí zcela nejasný.

Ještě v 16. století byl rozšířen názor, že zkameněliny jsou hříčky přírody (*lusus naturae*), nebo jakési tvarované kameny (*lapides figurati*) nebo zvláštní kameny, které vznikají v zemi tajemnou tvořivou silou (*lapides sui generis*). Jako fosilie však byly tehdy popisovány nejen různé užitkové horniny (mramor, sádrovec i slída), minerály a krystaly, ale i např. perly, korály a dokonce i žlučové kaménky. Samozřejmě i vše to, co dnes pokládáme za zkameněliny i my. Od 16. století se význam slova fosilie začal zužovat a přibližoval se současnému pojetí.

2.1.2. Názory na vznik zkamenělin ve starověku, středověku a na počátku novověku

Starověk

Dochovaly se zprávy, že ve starověku lidé často zkameněliny nacházeli, ale obvykle jim nevěnovali zvláštní pozornost. Někteří starověcí filozofové se však přece jen nad zkamenělinami zamysleli a o jejich původu pak vyslovovali různé domněnky. Někteří chápali podstatu zkamenělin zcela správně a tvrdili, že jsou to zbytky dávno vymřelých organismů. Jiní se domnívali, že zkameněliny jsou jen náhodné výtvořiny přírody a že k žijícím organismům nemají žádný vztah.

Věhlasný filozof a přírodovědec **Aristoteles** ze Stagiry (384 - 322 př.n.l.) se o zkameněliny zajímal jen nepatrně. Vyslovil však názor, že ústrojně tělo schopné života může vzniknout z hlenu a vodního kalu bez oplození. Tento názor, označovaný jako volné novotvoření (*generatio aequivoca*), byl ve starověku i novověku hojně přejímán a zkameněliny byly až do poloviny 18. století často považovány za produkty tohoto Aristotelova volného novotvoření. Aristoteles též učil, že

všechny živočichy lze srovnat do jednoho žebříčku (tzv. *scala naturae*) podle stupně jejich „dokonalosti“. To vedlo ke klasifikaci živočichů na „nižší“ a „vyšší“. Aristoteles zavedl metodu srovnávací anatomie, formuloval princip korelace orgánů a představu o morfogenezi jako o postupném vzniku kvalitativně nových vlastností během ontogeneze a mnoho dalších, v principu správných pozorování a teoretických zobecnění, které byly rozpracovány teprve v novověku.

Aristoteles se stal po dva tisíce let nejvyšší přírodovědeckou autoritou. Vedle mnoha jeho správných a podnětných myšlenek byly většinou zcela nekriticky přijímány i jeho omyly a různé fantastické domněnky. Jeho teleologická představa o účelnosti se stala oporou kreacionismu, který byl definitivně zdiskreditován až vystoupením Darwinovým. Po celý středověk se tak Aristotelova autorita stala spíše brzdou vědeckého pokroku.

Ještě je nutno se zmínit, že proti uvedeným názorům na zkameněliny vystoupil žák Aristotelův, **Theophrastos z Efesu** (373 - 288 př.n.l.). Ten tvrdil, že zkameněliny vznikají tzv. plastickou silou (*vis plastica* nebo *virtus formativa*), která je v horninách. Byl dobrým znalcem uhlí a napsal dvě knihy o nerostech a rostlinách, v nichž se zmínil i o zkamenělinách.

Středověk

Na Aristotelovo učení navázal učený arabský lékař a přírodovědec **Ibn Siná (Avicenna)** 980 - 1037). Ten vysvětloval vznik zkamenělin volným novotvořením. Domníval se, že vlhkému a teplému prakalu je dána schopnost vytvořit z ničeho ve skalách zkamenělá zvířata a rostliny.

Tajemná tvořivá síla hrála pak v pozdějších pracích o zkamenělinách vždy důležitou roli. Nejslavnější učenec 13. století, známý filozof **Albertus Magnus** (hrabě von Bolstaedt, 1193 - 1280) však napsal, že zkameněliny nemusí být jen výtvořiny tvořivé síly, nýbrž že to jsou zčásti i skutečné zkamenělé zbytky zvířat a rostlin, které však vznikly jen tam, kde kamenotvorná síla mohla na nich uplatnit svůj vliv.

Renesance

Ve druhé polovině 14. století vzniká údobí, které se vyznačuje všestranným rozvojem vědeckého bádání, všeobecným obrozením vědy, filozofie i umění, a to především pod vlivem studia antické kultury. Ve vědě a literatuře se toto hnutí označuje jako renesance.

Představitelem tohoto údobí je jeden z největších geniů této doby, malíř, sochař, inženýr, vynálezce, ale též i přírodovědec, anatom a fyziolog - **Leonardo da Vinci** (1452 - 1519). Svou dobu předstihl v mnoha směrech zcela správným chápáním různých jevů. Např. při stavbě kanálů v severní Itálii, jichž se účastnil jako inženýr, našel mnoho schránek zkamenělých

měkkýšů. Při jejich studiu dospěl ke správnému názoru, že zkameněliny jsou zbytky mořských živočichů, kteří kdysi žili v místech, kde se dnes tyto zbytky vyskytují. Předpokládal, že souš byla několikrát zaplavena mořem. Vystupoval proti názorům, podle nichž zkameněliny vznikaly v zemi vlivem tajemné tvořivé síly, popřípadě vlivem hvězd.

O něco později přispěli ke značnému rozvoji přírodovědeckých vědomostí hlavně někteří lékaři. Byl to např. Jiří Bauer a Konrád Gesner.

Georg Bauer (1494 - 1555) známý pod jménem **Georgius Agricola**, uvádí ve svých četných spisech, že fosilie jsou objekty hornické těžby (tedy i rudy), a že jsou to tvary nerostné. Pouze kostry ryb a zbytky fosilních dřev pokládá za pozůstatky zvířat nebo rostlin, zkamenělých kamenotvornou šťávou (succus lapidescens), vniklou do nich póry. Tento lékař, který dlouho působil u nás v Jáchymově, se proslavil hlavně svými díly o hornictví.

Konrád Gesner (1511 - 1565) byl svými názory stále poplatný své době a ani zdaleka neměl jasno, jak fosilie vznikají. Byl však prvním badatelem, který zkameněliny nejen popsal, ale i vyobrazil. Napsal rozsáhlý čtyřsvazkový spis „*Historia animalium*“, který zůstal po staletí základním pramenem informací o různých druzích zvířat. V roce 1565 vychází kniha „*De rerum fossilium etc.*“, která pojednává - poprvé vůbec - souborně o zkamenělinách v tehdejší širší pojetí.

2.1.3. Názory na zkameněliny v 17. a 18. století

Dalším, velmi známým lékařem - přírodovědcem, zabývajícím se geologií a paleontologií, byl Švýcar **Johann Jacob Scheuchzer** (1672 - 1733). Napsal řadu prací z nejrůznějších oborů. Byl zastáncem učení tzv. „diluviánů“, kteří se domnívali, že fosilní zbytky mořských organismů se na souši objevily až po potopě světa popisované v bibli. Vedle četných jiných spisů, v nichž zastával názor, že zkameněliny jsou hříčky přírody, se „proslavil“ roku 1726 tím, že pod názvem „*Hornio diluvii testis*“ popsal formou letáku velkého zkamenělého mloka jako člověka, který zahynul při potopě světa. Jeho omyl napravil až po stu letech slavný **Georges Cuvier**, který poznal, že jde o mloka a ne člověka. Tato práce svědčí o tom, na jak nízké úrovni byly znalosti anatomů ještě na počátku 18. století.

V této době četní učenci již sbírali a popisovali zkameněliny a srovnávali je s žijícími organismy. Jejich původ však ponechávali většinou bez odpovědi, aby se nedostali do rozporu s církevním učením. I když některý badatel rozpoznal správně pravý původ zkamenělin, obvykle se domníval, že to jsou pozůstatky zvířat, která na Zemi zůstala po potopě světa, o níž se psalo v bibli. Tak např. anglický učenec **M. Lister** (1638 - 1712) přesto, že byl výborný znalec schránek recentních měkkýšů, zůstal odpůrcem názoru, že by zkameněliny mohly být zbytky nějakých živočichů. Stále pokládal zkameněliny jen za zvláštní kameny (*lapides sui generis*), které jsou ulitám jen podobné, vznikly

v horninách náhodně, a nebyly nikdy součástí žádných živočichů. Je neuvěřitelné, že takto byl vysvětlován původ nejen zkamenělých ulit, ale i kostí fosilních savců, např. slonů.

Jen za těchto okolností mohlo dojít ke zvláštní tragikomické příhodě, ve které hlavní roli sehrál prof. lékařské fakulty ve Würzburgu **J.B. Beringer**. Ten dosud pevně věřil, že zkameněliny vznikají vlivem tvořivé síly. V paleontologii se „proslavil“ knihou „*Lithographiae wirceburgensis*“, která vyšla r. 1726. V této publikaci je vyobrazeno asi 200 druhů zvláštních „zkamenělin“, které byly zlomyslnými studenty vyřezávány a vyškrobávány z měkkého vápence v okolí Würzburgu a zahrabávány v místech, kam chodil sbírat pan profesor. Ten nacházel a pilně shromažďoval podivné „zkameněliny“, které měly tvar různých zvířat, hmyzu, květin, nebeských těles, hebrejského písma atd. Beringer je označoval jako „*lapides figurati*“ a byl zcela přesvědčen o jejich pravosti. Když kniha vyšla ve formě disertace kandidáta medicíny **G.L. Hueberera**, celý podvod vyšel najevo a prof. Beringer, tehdy děkan würzburšské lékařské fakulty, se snažil celý náklad skoupit, zničit a záležitost utulát. Kniha se však přesto dostala do rukou široké veřejnosti a později pak byla vydána znovu. Celý tento případ známý jako „*aféra Beringerova*“, znamenal konec nesmyslným názorům na původ zkamenělin a byl příčinou definitivního zavržení mylných a fantastických názorů a teorií o tvořivé síle, hříčkách přírody atd., jimiž byl až dosud vznik zkamenělin vysvětlován.

2.1.4. Počátky evolučních názorů

V 18. století začaly vycházet práce mladší generace badatelů, které byly z valné části oproštěny od nevědeckých názorů. Tyto nové práce připravovaly cestu moderním evolučním myšlenkám 19. století. Mezi zastánce těchto nových směrů je nutno se především zmínit o dvou vědcích, jejichž práce byly pro přírodní vědy podstatným přínosem. Byli to **Lomonosov** a **Linné**.

Michail Vasiljevič Lomonosov (1711 - 1765) byl vysokoškolským profesorem a členem ruské Akademie věd. Odmítal názor o všeobecné potopě jako příčině vzniku zkamenělin a zastával názor, že jak zkameněliny, tak různé otisky jsou zbytky živočichů a rostlin, kteří žili v dávných geologických dobách v podmínkách podobných současným.

Carl von Linné (1707 - 1778). Švédský lékař a přírodovědec, od r. 1741 profesor univerzity v Uppsale. Zabýval se intenzivně hlavně studiem rostlin, ale po mnohaletých studiích získal značný přehled i v dalších přírodních vědách. V jeho době bylo nashromážděno již velké množství poznatků o žijících i fosilních organismech. Tyto poznatky bylo nutno nějak vědecky uspořádat a systematicky roztrždit. Linné zařadil všechny tehdy jemu známé organismy do hierarchicky uspořádaného systému, v němž zavedl důsledné používání binomické (binární) nomenklatury. Byl si vědom toho, že jeho systém je v podstatě umělý a jasně vyslovil požadavek systému přirozeného. I když bývá uváděn jako

odpůrce vývojové myšlenky (hlavně pro svůj výrok „Tolik je druhů, kolik jich od počátku stvořila Nekonečná bytost“), byla systematika organismů srovnaných od jednoduchých ke složitým jedním ze základních předpokladů moderních vývojových myšlenek.

K představitelům těchto evolučních názorů patří ve Francii hlavně **Georges Louis Leclerc de Buffon** (1707 - 1788). Jako jeden z prvních ukazoval ve svých dílech (např. „Epoques de la Nature“) na proměnlivost druhů způsobenou vlivem vnějšího prostředí. Jeho myšlenky a hypotézy se však neopírají o vědecky zjištěná fakta, ale jsou postaveny jen na spekulativních základech. Jejich vědecká cena je proto velmi problematická. Buffonův přínos však spočívá hlavně v tom, že lze u něho pozorovat snahu zbavit přírodovědecké poznatky a světový názor náboženských dogmat, která brzdila vývoj přírodních věd po dlouhá staletí. Pro své názory se však dostal do rozporu s církví a posléze byl nucen část svého učení odvolat.

Mladším současníkem Buffona byl přírodovědec **Jean Baptiste Lamarck** (1744 - 1829), který je považován za zakladatele paleontologie bezobratlých. Již na počátku 19. století hlásal evoluční myšlenky a své názory vyložil v knize „Philosophie zoologique“ (1809). Tato práce, v níž podává úplnou teorii vývoje organického světa, vyšla v době, kdy většina přírodovědců svá pozorování jen popisovala a nesnažila se je blíže vysvětlit, aby se nedostala do rozporu s náboženskými názory. Lamarck na základě svých vlastních výzkumů kritizoval ustálené představy o neměnnosti druhů, předložil hypotézu o postupné změně klimatických podmínek a o nepřetržitosti života na Zemi. Poprvé vyslovil domněnku, že uspořádání organismů podle stupně jejich složitosti (gradace) odpovídá postupu, v němž se příslušné organismy objevovaly na Zemi. Rovněž jako první vyslovil myšlenku, že vnější prostředí má na živé organismy přímý vliv, že v nich vyvolává změny i nové vlastnosti, které mohou vést ke vzniku nových druhů. Správně se domníval, že změny vnějších podmínek mohou způsobit změny v používání těch či oněch orgánů i částí živočišného těla. Změny takto vzniklé se mohou během mnohých generací zesilovat a upevňovat, avšak jen tehdy, zůstanou-li zachovány příčiny, které změny způsobily. Změny takto získané se pak podle něj předávají potomstvu a stávají se dědičnými.

Hlavní body Lamarckova učení byly:

- 1) kritika teorie o neměnnosti druhu
- 2) uznání úlohy vnějšího prostředí v proměnlivosti organismů
- 3) uznání měnlivosti orgánů způsobené buď jejich používáním, nebo jejich nepoužíváním
- 4) uznání dědičnosti změn, které organismy získaly působením měnících se životních podmínek

Nesprávná byla Lamarckova domněnka, že v evolučním procesu hraje podstatnou úlohu jakási zvláštní hmota nebo tekutina (fluidum), která v těle koluje. Rovněž byl chybný teleologický názor, že nad evolucí a pokrokem vládne jakási neměnitelný řád, jakási předem stvořená snaha po zdokonalování a pokroku. Tyto

názory Lamarcka souvisejí se světovým názorem doby, v níž žil.

Lamarckova největší zásluha je, že i když sám byl vychován v metafyzických představách 18. století, přece jen se proti nim obrátil a dokazoval neprůkaznost a nevědeckost názorů o neměnnosti druhu.

Odpůrcem Lamarcka byl **Georges Cuvier** (1769 - 1832). Byl členem francouzské Akademie, výborný zoolog a paleontolog, zakladatel srovnávací anatomie a paleontologie obratlovců. Věnoval se převážně studiu fosilních savců, přičemž srovnával fosilní formy s dnešními. Podrobnými pracemi konanými na základě morfologie a srovnávací anatomie dospěl k názoru, že podle morfologie určité kosti můžeme usuzovat i na tvar kostí ostatních, popř. i tvar celé kostry nalezeného zvířete. Tento princip, který Cuvier používal při svých výzkumech, je označován jako „**zákon korelační**“ (zákon o vzájemném vztahu). V rozvoji vědecké paleontologie měl tento zákon zvláště velkou úlohu.

Cuvier byl přívržencem Linnéova názoru o neměnnosti druhů. Tvrdil, že stálost druhu je nezbytnou podmínkou vědeckého přírodopisu. Když však zkoumal četné fosilní nálezy z pařížské pánve, zjistil, že se od recentních liší tím více, čím hlouběji byly uloženy ve vrstvách kůry zemské. Posléze dospěl k názoru, že mnohé fosilní kostry patří zvířatům dávno vyhynulým, která se od dnešních víceméně liší. Aby však tyto své vědecké poznatky uvedl v soulad se svým názorem o neměnnosti druhů, učil, že Země byla ve svém vývoji vícekrát postižena obrovskými převraty (tzv. katastrofami nebo kataklysmaty), které představují náhlé revoluce v kůře zemské. Při těchto katastrofách bylo prý živočišstvo zničeno buď úplně, nebo se zachránila jen nepatrná část. Nová, dokonalejší fauna se pak přistěhovala z jiných míst. Toto své učení publikoval v díle „Discours sur les révolutions de la surface du globe“, jež vyšlo poprvé v r. 1812 a r. 1834 bylo Janem Sv. Přeslým přeloženo do češtiny.

V první polovině 19. století již mnozí uznávali proměnlivost živočišných a rostlinných druhů a byli zastánci tehdy módního směru, tzv. transformismu. V podstatě to bylo učení o vývoji jedněch forem z druhých. Jejich idee však nevedly k vytvoření evoluční teorie. Jednou výjimkou z nich je ruský zoolog, paleontolog a geolog **K.F. Rulje** (1814 - 1858). Svými názory se blíží názorům Lamarckovým, z jehož učení vycházel. Zdůrazňoval spojitost mezi organismem a prostředím. Podle jeho názorů náležela hlavní úloha v přetváření živočichů funkci některých intenzivně používaných orgánů.

V 19. století učinila pozoruhodné pokroky i geologie. Vlivem anglického geologa **Ch. Lyella** (1797 - 1875) byl všeobecně přijat názor, že změny, jimiž Země ve svém vývoji prošla, byly postupné a v základě se nelišily od jevů dnešních. Proto se tento Lyellův názor označuje jako geologický aktualismus. S jistotou bylo též zjištěno, že pevniny byly již mnohokrát zaplaveny mořem, že během vývoje Země probíhala určitá výměna faun a flór, a že zkameněliny jsou zcela nesporně zbytky dávno vyhynulých organismů.

Badatelé 19. století přispěli značnou měrou k utváření dnešních znalostí o fosilním tvorstvu. Toto období bývá někdy označováno jako období deskriptivní paleontologie, neboť v této době (asi od r. 1800 až do r. 1880) bylo popsáno mnoho tisíc nových fosilních druhů. To vše vedlo k značnému rozvinutí názorů o vývoji druhů a jejich proměnlivosti působením měnících se podmínek vnějšího světa.

2.1.5. Vítězství evolucionismu. Darwin, jeho následovníci a odpůrci

Charles Robert Darwin (1809 - 1882), anglický přírodovědec, biolog a geolog, je jedním z nejvýznamnějších zakladatelů evoluční teorie. Je známo, že Darwin studoval na Cambridgské univerzitě. V r. 1831 studia přerušil a jako přírodovědec se účastnil plavby lodí *Beagle* kolem světa. Tato výprava trvala 5 let a měla na utváření Darwinovy osobnosti nesmírný význam. Velký vliv na vědecké názory Darwina měla také kniha **Charlese Lyella** „Základy geologie“ (1830-1833). Historická koncepce, kterou Lyell uplatnil pro vývoj neživé přírody, v které usiloval, aby se geologické pochody v minulosti vysvětlovaly na základě pozorování současných změn povrchu zemského, učinila na Darwina hluboký dojem. Pozorování, která Darwin za své cesty kolem světa učinil, mu poskytla dostatek důkazů o správnosti Lyellovy koncepce a přinutila ho zaujmout kritické stanovisko k tehdy panujícím náboženským názorům na organický svět.

Po mnohaletém studiu publikoval v roce 1859 své dílo „O vzniku druhů přírodním výběrem“. V něm ukázal, že druhy nejsou neměnné a stálé, ale jsou výsledkem dlouhodobého vývojového procesu, který lze vysvětlit působením přírodního výběru. Svou teorii doložil nesčetnými příklady.

Obdobnými myšlenkami jako Darwin se zabýval přírodovědec **Alfred Russel Wallace** (1823-1913). Jeho nejdůležitější práce, v níž vyslovil nezávisle na Darwinovi svou teorii o přírodním výběru, vyšla současně s příspěvkem Darwinovým v roce 1858. Wallace však sám přiznal Darwinově učení prioritu a zařadil se mezi jeho následovníky. Ve svých pracích Wallace zdůrazňoval hlavně vliv zeměpisného rozšíření a prostředí na změny vlastností zvířat a na vznik nových druhů. Jeho studia podstatně přispěla k podpoře dokladů o pohybu kontinentů. V r. 1876 publikoval dílo „Zeměpisné rozšíření živočichů“, jímž se stal zakladatelem zoogeografie.

Vystoupením Darwinovým začíná nové období označované jako evolucionistické. V tomto období nastoupilo svou vítěznou cestu revoluční učení Darwinovo. Jako zásadní Darwinovi stoupcí vynikli např. V.O. Kovalevskij v Rusku, T.H. Huxley v Anglii, E. Haeckel v Německu, Melchior Neumayr v Rakousku a řada dalších.

Vladimír Onufrijevič Kovalevskij (1842-1883) byl profesorem Moskevské univerzity. Studoval hlavně vývoj terciérních kopytníků v závislosti na jejich život-

ním prostředí. Jeho dílo tvoří základ moderního paleontologického studia savců s důrazem na jejich fylogenezi.

Thomas Henry Huxley (1825-1895), lékař a přírodovědec, který jako první rozpoznal (1863) význam nálezu fosilního člověka, podobnost dinosaurů s ptáky (1870), předvídal objevení archeopteryxe, zabýval se příbuzností lidoopů a člověka atd. Měl velké zásluhy o pokrok biologických věd. Svým dílem patří mezi nej přednější světové přírodovědce.

Ernst Haeckel (1834-1919), profesor zoologie v Jeně, přispěl k rozvoji darwinismu vypracováním tzv. gastraeové teorie o vývoji mnohobuněčných živočichů a propracováním tzv. biogenetického zákona. Haeckel se stal velmi známým tím, že rozvedl Darwinovu myšlenku o pozvolném vývoji člověka z nižších forem. V řadě svých vědeckých i vědeckopopulárních knih se snažil vybudovat co možná úplný rodokmen člověka, počínaje od nejnižších živočišných forem.

Jak Darwin tak i Haeckel kladli při hledání předků člověka důraz na tři řady dokladů, a to: 1. ze srovnávací anatomie, 2. ze srovnávací embryologie, 3. z paleontologie. Haeckelovy rodokmeny byly však budovány na nedokonalém dokladovém materiálu. Byly proto přeplněny spoustou hypotetických forem a mnohá již známá fakta nebyla správně doceněna. Dnes lze říci, že Haeckelovy hypotézy byly zčásti předčasné.

Melchior Neumayr (1845-1890), rakouský paleontolog a geolog, profesor paleontologie ve Vídni. Byl přesvědčeným následovníkem a propagátorem Darwina. Zabýval se studiem bezobratlých, hlavně měkkýšů. Považoval za hlavní úlohu paleontologie stanovení fylogenetických vztahů mezi jednotlivými vývojovými liniemi organismů. Studoval nejen fylogenetický vývoj různých druhů, ale i jejich závislost na změnách prostředí, v němž žily. Pokládal přirozený výběr za hlavní faktor vývoje, ale zároveň přisuzoval významnou úlohu i bezprostřednímu působení prostředí.

Pokrokové myšlenky darwinismu byly mnohdy přijímány s nedůvěrou a jen velmi pozvolně. Jedním z těch, kteří Darwinovy myšlenky odmítali, byl např. **Luis J.R. Agassiz** (1807-1873), švýcarský zoolog, paleontolog a glaciolog, který byl od r. 1853 profesorem na Harvardově univerzitě v USA. Proslavil se hlavně svými pracemi o fosilních rybách.

Koncem 19. a počátkem 20. století se šířily evoluční názory i do Ameriky. Jejich hlavními představiteli jsou E.D. Cope a H.F. Osborn.

Edward Drinker Cope (1840-1897), profesor na Pensylvánské univerzitě, věnoval značnou pozornost nižším obratlovcům, hlavně obojživelníkům. Této skupině věnoval rozsáhlou publikaci „*The Batrachia of North America*“ 1889. Zabýval se i výzkumem dinosaurů a ostatních fosilních plazů. Zjistil, že u většiny nelétavých zvířat se rozměry těla v průběhu fylogeneze postupně zvětšovaly (tzv. Copeho pravidlo).

Henry Fairfield Osborn (1857-1935), profesor paleontologie na Kolumbijské univerzitě v New Yorku, zabýval se druhohorními plazy, druhohorními a hlavně třetihorními savci, a publikoval rozsáhlou monografii o fosilních chobotnatcích. Vypracoval trituberkulární

teorii savčích zubů a byl otcem myšlenky, že savci a později i člověk vznikli v centrální Asii. Na jeho popud byly do asijských pouští vyslány paleontologické expedice, které vedl dr. R. Ch. Andrews. Tyto expedice pak v poušti Gobi objevily bohaté výskyty dinosaurů a mezozoických a třetihorních savců.

Mezi českými vědeckými a odbornými kruhy nebyl ohlas Darwinova učení zdaleka tak silný, jak by jeho významu odpovídalo. Významným stoupencem darwinismu se stal „otec české geologie“ profesor Jan Krejčí, z botaniků pak profesor Karlovy univerzity Ladislav Čelakovský, syn našeho významného básníka F.L. Čelakovského.

Postavení darwinismu v českém přírodovědeckém i společensko vědním životě výmluvně charakterizuje skutečnost, že první překlad Darwinova díla „O původu druhů“ vyšel u nás až v roce 1914 a teprve po druhé světové válce nacházejí tyto myšlenky u nás širokého uplatnění.

Evoluční učení dalo mnoho podnětů rozvoji paleoekologie, která se jako samostatná věda vytvářela od poslední čtvrtiny 19. století. Mezi její přední zakladatele náležejí J. Walther, L. Dollo a O. Abel.

Johannes Walther (1860-1937), profesor univerzity v Jeně a v Halle, rozpracoval ve svých spisech zejména synekologickou problematiku.

Louis Dollo (1857-1931), profesor paleontologie na bruselské univerzitě, navázal na práce V.O. Kovalevského. Obdobně jako Kovalevský studoval v řadě svých prací vývoj adaptivních znaků ve vztahu k různým vnějším podmínkám a způsobu života, a to především na obratlovcích. Tento směr výzkumů označil jako etologická paleontologie. Vývojovou teorii obohatil o princip ireversibility neboli nezvratnosti vývoje, který byl později nazván "Dollov zákon". Podle něho se struktury (orgány) jednou v průběhu vývoje ztracené při návratu k původnímu způsobu života nemohou znovu objevit v téže formě či podobně.

Othenio Abel (1895-1946), vídeňský paleontolog a geolog, se věnoval především paleontologii obratlovců a studiu paleoekologie a paleoetologie (v dnešním smyslu, tj. studiu chování a životních projevů fosilních živočichů). Soubor paleoekologické a paleoetologické problematiky nazval paleobiologií, kterou definoval jako „výzkum příčiny vzniku se fosilních živočichů k prostředí a zjištění způsobu jejich života“. Termín „paleobiologie“ v definici Ábelově měl tedy jiný obsah než v současné době, kdy je používán jako synonymum paleontologie, jako souborný název pro paleobotaniku a paleozoologii.

2.1.6. Vývoj světové zoopaleontologie po druhé světové válce

Přestože paleontologové až dosud popsali obrovské množství fosilních taxonů, daleko větší počet fosilií ještě čeká na zpracování. Proto i v budoucích letech bude nutno, aby paleontologové věnovali značnou část

své aktivity taxonomickým studiím, které jsou základem pro veškerý další výzkum. Pro usnadnění taxonomické práce i všech dalších výzkumů vyvstala potřeba vydat syntetická taxonomická díla. Nejúspěšnějším a nejrozsáhlejším z nich je mnohasvazkové „Treatise of Invertebrate Paleontology“, které od roku 1953 vychází v U.S.A. Každý jeho svazek je věnován určité skupině fosilií a obsahuje popisy všech známých taxonů od rodové kategorie výše. Dílem, které je zaměřeno hlavně na území SSSR, jsou patnáctisvazkové „Osnovy paleontologii“, které vyšly v letech 1958-1964 pod redakcí J.A. Orlova. Ve Francii bylo v letech 1952-1961 vydáno obdobné dílo „Traité de Paleontologie“.

Charakteristickým rysem poválečné paleontologie je velké rozšíření mikropaleontologických výzkumů, které ve své první etapě bylo vyvoláno požadavky praxe, především ropné prospekce a základního geologického výzkumu na zjemnění a usnadnění biostratigrafického členění. Kromě foraminifer, používaných k tomuto účelu v některých evropských státech od 30. let, se široce rozvinul výzkum prakticky všech dalších skupin mikrofosilií a výzkum nanofosilií. V současné době jsou klasické biostratigrafické škály, jež byly založeny na makrofosiliích, v mnoha případech nahrazeny mnohem jemnějšími škálami, vytvořenými na základě mikrofosilií a nanofosilií. Druhá etapa rozvoje mikropaleontologie je svázána s oceanologickým výzkumem, jehož mocným impulsem ze strany geologických věd bylo vyslovení hypotézy litosférických desek v 60. letech. Mikropaleontologie hraje v těchto výzkumech zásadní úlohu.

Od 60. let se intenzivně rozvíjí paleontologický výzkum prekambria, předtím takřka zcela zanedbávaný. Přinesl cenné poznatky o nejstarších fázích vývoje života na Zemi.

Velikou pozornost věnuje poválečná paleontologie nejrůznějším problémům evoluční nauky. V neposlední řadě k nim patří studium vývoje bioty v rámci globálního ekosystému, kde se četné práce zaměřují na studium vymírání a periodicity vývoje.

Paleontologie, a především zoopaleontologie, se po dlouhá desetiletí v mnoha státech rozvíjela především v rámci geologických věd. V poválečném období dochází zvýšenou měrou k její spolupráci s biologií. Tento trend se silně projevuje ve společné účasti paleontologů a neontologů na specializovaných sympoziiích a kongresech i v tématicke specializovaných časopisů. Pokračuje rovněž internacionalizace paleontologických výzkumů, která se jasně odráží i ve vědecko-organizační stránce.

Na vývoj poválečné paleontologie silně působí i rozvoj přístrojové techniky. Počátek komerčního nasazení elektronových řádkovacích mikroskopů koncem 60. let otevřel nové obzory zejména pro mikropaleontologii, avšak též např. pro studium biokrytalizace a biomineralizace na paleontologickém materiálu. Významné služby vykonává i výpočetní technika. Uplatňuje se v taxonomii, v paleoekologii, v biostratigrafii, morfologii,

vevolučních studií chvil dalších směrech paleontologického/ýzkumu.

Fosilie se staly objektem výzkumu též dalších nově se rozvíjejících oborů, především paleobiochemie a chemie izotopů.

2.2. Přehled dějin československé zoopaleontologie

2.2.1. Dějiny zoopaleontologie v Čechách

Dějiny české paleontologie lze rozdělit na dvě období: starší, nevědecké a mladší, vědecké. Hranici mezi nimi tvoří rok 1784, t.j. rok založení České společnosti nauk. Z období nevědeckého se zachovalo několik spisů, v nichž se pojednává o zkamenělinách. Autoři se o nich zmiňovali ve smyslu tehdejších názorů jako o hříčkách přírody, jako o kostech obrů, jednorozců atd. Za zmínku stojí zprávy o českých paleontologických nálezích, které pocházejí od **Václava Hájka z Libočan** (? - 1553) a **Bohuslava Balbína** (1621-1688).

Údobí vědecké paleontologie lze u nás rozdělit na několik hlavních period, jimiž je zachycen v hrubých rysech celkový rozvoj paleontologie v Čechách.

Vznik Královské české společnosti nauk

Vznik této společnosti spadá do doby četných reforem, zaváděných v době vlády Marie Terezie (1740-1780) a Josefa II. (1780-1790). V této době vzniká (r. 1769) soukromá „Učená společnost“, jejímiž iniciátory byli **Ignác Born**, hrabě **František Josef Kinský** a **Johann Mayer**. Roku 1771 začala tato společnost vydávat „Prager gelehrte Nachrichten“ a po jejich zastavení začaly vycházet „Abhandlungen einer Privatgesellschaft der Wissenschaften“. Velmi brzy se však ustanovila nová učená společnost s novými stanovami, která nesla název „Česká společnost nauk“ (1784), která se stala již veřejnou institucí. Ve svém programu měla podporu a pěstování vědy a její praktické využití. Od r. 1790 byl její název změněn na „Královská česká společnost nauk“, na jejíž tradici navazuje nynější ČSAV. Její členové organizovali podrobný vlastivědný průzkum země, podporovali vědeckou práci a zřídili rozsáhlou knihovnu.

Založení Národního muzea

Počátkem 19. století existovaly u mnoha sběratelů rozsáhlé sbírky zkamenělin. Tehdy se velmi rozšířila myšlenka, že by tyto vzácné přírodniny měly být trvale zachovány v instituci, která by se o ně starala a zachovávala je i pro příští generaci. Takovou institucí mělo být Národní muzeum. Hlavním iniciátorem těchto myšlenek byl hrabě **Kašpar Šternberk**. Na jeho popud se ustanovila „Musejní společnost“. Po delším jednání vydal dne 15. dubna r. 1818 nejvyšší purkrabí hrabě **A. Kolowrat** veřejné provolání o ustanovení muzea, které tak bylo formálně založeno.

Vlastní činnost ústavu, který původně nesl název „Vlastenecké museum české“ počíná však až r. 1822. Museum bylo nějaký čas umístěno v Šternberském paláci na Hradčanech, od r. 1846 v Nostickém paláci

příkopech a teprve r. 1897 byla slavnostně otevřena budova na Václavském náměstí.

Hlavní iniciátor stavby muzea **Kašpar hrabě Šternberk** (1761-1838) se věnoval hlavně přírodovědeckým studiím, hojně cestoval, znal se s Goethem, Humboldtem, Cuvierem, Brogniartem a jinými významnými vědci. Svou mnohostrannou vědeckou činností náležel k předním osobnostem své doby. Vynikl jako vědecký pracovník v oboru botaniky, fytopaleontologie a historie českého hornictví.

Nové muzeum se brzy stalo střediskem české kultury, pramenem národního obrození i důležitým centrem přírodovědeckým. Vědečtí pracovníci muzea, kustodí, byli pověřeni ochranou, studiem a udržováním sbírek. Značnou měrou se zasloužili o přírodovědecký výzkum Čech.

Mezi první kustody patřil i **August Josef Corda** (1809-1849). Věnoval se hlavně mykologii a fytopaleontologii. Významné jsou i jeho studie zoopaleontologické, v nichž se zabýval trilobity a štíry. S **Ignácem Havlem**, majitelem rozsáhlé sbírky trilobitů, publikoval r. 1847 „Prodrom einer Monographie der böhmischen Trilobiten“. Tímto dílem si zajistili nomenklaturickou prioritu názvů četných trilobitů před názvy **Barrandových**.

Založení c.k. Říšského geologického ústavu ve Vídni

Úkolem tohoto ústavu, který byl založen v roce 1849, bylo soustavné geologické zkoumání celého bývalého mocnářství rakouského a sestavení podrobných geologických map. V čele ústavu stál jeho první ředitel **Wilhelm von Haidinger**. Ústav začal ihned plnit své úkoly a proto v letech padesátých a šedesátých minulého století lze v Čechách pozorovat intenzivní mapovací činnost, při níž bylo objeveno mnoho zkamenělin.

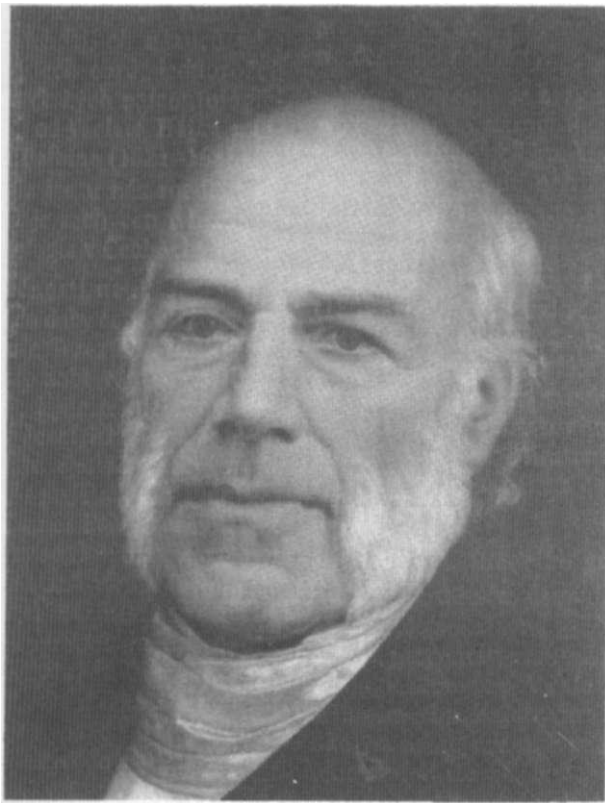
Doba „klasiků“

- **J. Barranda**, **A. Frice**, **A.E. Reuss**. V druhé polovině 19. století lze zaznamenat již značné pokroky v paleontologickém bádání u nás. V této době, díky postupujícímu technickému pokroku, dochází v naší vlasti k budování železnic, k zakládání nových uhelných dolů, ke stavbám rozsáhlých budov, továren atd. Přitom bylo objeveno mnoho zkamenělin, jejichž vědeckého zpracování se ujali odborníci. Vznikla tak díla, která proslavila naši zem i naši paleontologii po celém světě. Mezi těmito badateli světového formátu zaujímá bezesporu první místo Francouz **Joachim Barrande** (1799–1883).

S českými zkamenělinami se seznámil počátkem r. 1833 pod **Dívčími hrady** u **Zlíchova**, kde našel zbytky trilobitů.

Jako inženýr byl pověřen vyměřováním koňské dráhy projektované z Křivoklátku podél řeky Mže do uhelné pánve Radnické a dále pak až do Plzně. Při těchto pracích byly v okolí Skryjí a Týřovic objeveny vrstvy s množstvím krásně zachovaných zkamenělin. Nálezy vnukly Barrandovi myšlenku prozkoumat celé území po stránce geologicko-paleontologické. Velkým podnětem k tomuto rozhodnutí bylo rozsáhlé dílo Angličana R.I. Murchisona, které vyšlo v r. 1839. Barrande byl jím utvrzen v názoru, že i v Čechách existuje útvar silurský a proto v letech 1840-46 procestoval celé zkoumané území a vyhledal a stratigraficky zařadil hlavní naleziště zkamenělin.

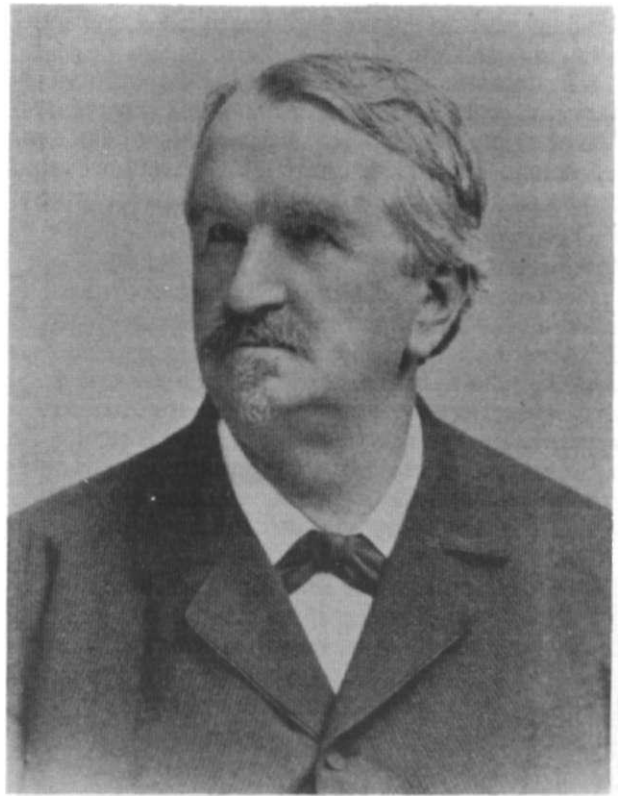
První zprávu o svých studiích vydal v r. 1846. Jeho hlavním dílem však byl „Silurský systém středních Čech“ - („Système silurien du centre de la Bohême“).



Obr. 2-1. Joachim Barrande (1799-1883).

První svazek vyšel v r. 1852. Klasickým způsobem zpracovává trilobity. Od r. 1852 až do r. 1881 vydal Barrande postupně 22 svazků. Popsal 3557 druhů a bezobratlých živočichů.

Barrande jako Cuvierův žák byl odpůrcem Lamarckovým a později i Darwinovým. Při jeho hodnocení je však třeba uvážit, že zahájil svou vědeckou dráhu až v pozdním věku, tedy v době, kdy jiní pracovníci stojí již na vrcholu své tvůrčí činnosti. Proto se nelze divit, že v jeho díle jsou určité rysy konzervatismu. Přesto, že lpěl na názorech Cuvierových, přesto, že jeho druh je vždy statický a přesto, že byl proti Darwinově evoluční teorii, je význam jeho osobnosti v dějinách české i světové paleontologie jedinečný a Barrande je prá-



Obr. 2-2. Antonín Fric (1832-1913).

vem počítán mezi vynikající světové badatele v oboru paleontologie druhé poloviny 19. století.

Antonín Fric (1832-1913) se zabýval zoologií, paleontologií a geologií. Světového jména si však vydobyl jako paleontolog. Mimořádně proslul v paleontologii nižších obratlovců. Shodou okolností bylo v jeho době nalezeno velké množství vzácných fosilních obojživelníků (krytolebců), ryb a četných jiných živočichův Plzeňské pánvi, Podkrkonoší, na Broumovsku a v Boskovické brázdě. Fric tyto nálezy zpracovával v letech 1879-1901 v díle „Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens“. Dostalo se mu za ně světového uznání. Česká věda pronikla tímto dílem na všechna světová pracoviště. Mimoto Fric publikoval více než sto vědeckých prací ze zoologie, paleontologie a geologie. Je prvním českým badatelem, který studuje fosilní obratlovce na vědeckém základě pomocí srovnávací anatomie.

A. Fric je jedním z našich nejvýznamnějších paleontologů. Pro osteologii nižších obratlovců znamenal Fric asi tolik, jako Barrande pro poznání bezobratlých.

August Emanuel Reuss (1811-1873) studoval přírodní vědy a lékařství na pražské univerzitě. Působil pak jako lékař ve svém rodném městě Bílině a při své praxi se věnoval i výzkumům paleontologie, mineralogie a geologie hlavně Českého středohoří. Později pracoval též ve Štýrsku, Tyrolích a severní Itálii. Roku 1849 byl jmenován profesorem mineralogie na pražské univerzitě a přednášel i na polytechnice geologii a paleontologii. Pracoval též v pražském muzeu. Roku

1863 byl jmenován profesorem na vídeňské univerzitě a v r. 1873 ve Vídni zemřel.

A.E. Reuss se velmi zasloužil o rozšíření přírodovědeckých znalostí Čech. V paleontologii se věnoval hlavně studiu bezobratlých. Napsal základní díla o paleontologii české křídly a terciéru. Ve světě byl velmi ceněn a je považován za jednoho ze zakladatelů mikropaleontologie.

Fricova škola

Fric odchoval řadu žáků, z nichž uvedeme dva nejvýznamnější. Otomar Pravoslav Novák (1851-1892). Byl velmi nadaný a pilný a brzy se seznámil s Barrandem, který si ho oblíbil. Když se Barrande přesvědčil o Novákových schopnostech, zapracovával ho soustavně do výzkumné paleontologické práce a později ho určil za pokračovatele svého díla. Novák se věnoval studiu bezobratlých. Jeho práce mají i z dnešního hlediska vysokou vědeckou úroveň.



Obr. 2-3. Jaroslav Perner (1869-1946).

Filip Počta (1859-1924) se věnoval hlavně studiu bezobratlých a jen menší měrou studiu obratlovců. Studoval korály, mechovky a rudisty z českého útvaru křídového. Po smrti O. Nováka pokračoval v díle Barrandově a r. 1894 vydal obsáhlý první svazek 8. dílu „Système silurien“, nazvaný „Bryozoaires, Hydrozoaires et partie des Anthozoaires“. Roku 1902 vydává 2. svazek 8. dílu a to „Anthozoaires et Alcyonaires“.

Paleontologie na Univerzitě Karlově po roce 1881

Po rozdělení univerzity na českou a německou v r. 1881 byl prvním profesorem geologie Jan Krejčí (1825-1887), který zanechal několik set publikací. Po

jeho smrti byl jmenován profesorem geologie a paleontologie Otomar Pravoslav Novák. Těžištěm jeho práce byl především paleontologický a stratigrafický výzkum starších českých prvoroh a vedle toho i výzkum fauny českého křídového útvaru. Po jeho smrti byl na pražskou univerzitu povolán Jan Nepomuk Woldřich (1834-1906). Na univerzitě začal působit v r. 1893. Byl výborným znalcem pleistocenních savců. Pro své posluchače vydal třídílnou učebnici geologie. Po odchodu prof. Woldřicha byl jmenován nástupcem Filip Počta, který přednášel geologii i paleontologii. Svým zaměřením byl však paleontolog. Pro své žáky vydal českou učebnici „Rukověť paleozoologie“ (1904-1905). Populárnější byla jeho příručka „O tvorstvu předvěkém“ (1900). Počta působil na univerzitě do své smrti r. 1924.

V r. 1920 došlo ke zřízení páté fakulty univerzity Karlovy v Praze - samostatné fakulty přírodovědecké. Paleontologie byla zavedena jako samostatný obor až od r. 1927 (předtím byla přednášena v rámci geologie).

Po odchodu prof. Počty stal se v r. 1926 profesorem geologie na Karlově univerzitě Radim Kettner (1891-1967). Téměř současně bylo v r. 1927 zřízeno při Geologicko-paleontologickém ústavu Univerzity Karlovy paleontologické oddělení. Jeho vedením byl pověřen prof. Jaroslav Perner (1869-1946). Jeho vědecká práce je velmi rozsáhlá. Nejprve se věnoval dírkovcům a mřížovcům české křídly, později se zaměřil hlavně na studium graptolitů, koryšů a břichonožců. Pro své vynikající zásluhy o studium bezobratlých byl jmenován pokračovatelem Barrandova díla. V této funkci uveřejnil svazek „Gastéropodes I - III“ (1903-1911), jímž si získal značné uznání v cizině. Vychoval mnoho žáků a lze ho pokládat za zakladatele české moderní paleontologické školy.

Když J. Perner v r. 1946 zemřel, byl jmenován profesorem paleontologie na Karlově univerzitě Josef Augusta (1903-1968). Vedle četných populárních prací se zabýval studiem spodnopermských krytolebců Boskovické brázdy a studiem spodnopermských ryb. Mnoho prací publikoval též o permské flóře. K jeho nejlepším pracím patří „Úvod do všeobecné paleontologie“ (s MUDr. M. Remešem - 1936), a rozsáhlé populární dílo „Dívky prasná“ (1942). Ve spolupráci s akademickým malířem Zdeňkem Burianem (1905-1981) vytvořil četné obrazové rekonstrukce, které proslavily československou paleontologii daleko za hranicemi.

V roce 1934 se habilitoval pro obor paleontologie na přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy Bedřich Bouček (1904-1975), který byl v roce 1947 jmenován a ustanoven profesorem na nově zřízené pedagogické fakultě Univerzity Karlovy. Zabýval se především faunou a biostratigií českého staršího paleozoika. Cenné jsou zejména jeho studie o graptolitech, konulářiích, tentakulitech, ostrakodech a brachiopodech Barrandienu. Knižně vydal „Geologické vycházky do pražského okolí“ (1941, 1951) a s Odolenem Kodým rozsáhlé dvousvazkové dílo „Geologie“ (1954, 1958).

Různými skupinami fauny českého, moravského i cizího staršího paleozoika a jeho biostratigií se zabýval rovněž Ferdinand Prantl (1907-1982), vědecký

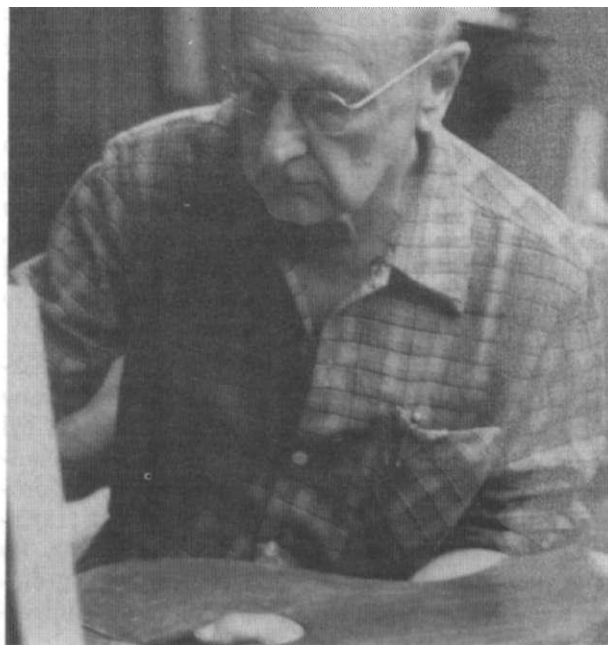
pracovník Národního muzea, který se v roce 1948 habilitoval z oboru paleontologie na přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy, kde poté přednášel jako soukromý docent. Studoval rovněž karbonské, triasové a křídové mechovky. Knižně vydal „Zkameněliny českých pramoří, jejich sběr a určování“ (2. vyd. 1950),

Moravská muzea a jejich význam pro paleontologii

V r. 1794 byla na popud některých přírodovědců založena v Brně „Mährische Gesellschaft der Natur- und Vaterlandskunde“, jejíž někteří členové se zabývali sběrem a studiem zkamenělin. Do nově založené společnosti brzy vstoupili také členové soukromého sdru-



Obr. 2-4. Josef Augusta (1903-1968).



Obr. 2-5. Zdeněk Burian (1905-1981).

„Sbíráme zkameněliny“ (1952) aj.

Zakladatelem mikrozoopaleontologické školy byl akademik Vladimír Pokorný (1923-1989), který byl jmenován profesorem na katedře paleontologie v r. 1961. Jeho učebnice „Základy zoologické mikropaleontologie“ vydaná v r. 1953 byla přeložena do němčiny a angličtiny. Byl světově uznávaným odborníkem na dírkovce a ostrakody a publikoval řadu prací zabývajících se mikrobiostratigrafií české křídové pánve a moravského terciéru.

2.2.2. Dějiny zoopaleontologie na Moravě a ve Slezsku

Historii paleontologických výzkumů na Moravě a ve Slezsku lze rozdělit na dvě údobí. Starší, nevědecké, trvá od nejstarších dob až do r. 1794, kdy vzniká v Brně první vědecká společnost.

Období vědecké paleontologie na Moravě lze dále dělit na několik úseků; byly obvykle vázány na vznik různých institucí, které svou povahou pokrok v paleontologii značně usnadňovaly, popřípadě přímo podporovaly.

žení, zvaného „Freude der Natur- und Vaterlandskunde“, mezi nimiž byly četné vlivné osobnosti tehdejší doby. Společným cílem všech těchto milovníků přírody bylo založit zemské muzeum. Výnosem císaře Františka I. bylo povoleno dne 29. června 1817 zřídit Zemské muzeum v Brně, které se během doby stalo největším muzeem Moravy. Mezi pracovníky (kustody) tohoto muzea patřili Josef Vladimír Procházka (1862-1913), který nashromáždil rozsáhlé sbírky třetihorní fauny, která se stala základem sbírky terciemi fauny v Moravském muzeu a Zdeněk Jaroš (1883-1945), přednosta mineralogicko-geologického oddělení Moravského muzea. Ten napsal řadu prací geologických a paleontologických a spolu s prof. Karlem Zapletalem nově instaloval muzejní sbírky.

Pro paleontologický výzkum Moravy a Slezska měla značný význam i ostatní muzea, která vznikala ve větších městech. Uvedme alespoň muzeum v Opavě, které bylo založeno již v r. 1814 a je tedy nejstarší v republice. Velmi záslužnou činnost vyvíjelo i Krajské vlastivědné muzeum v Olomouci, které vzniklo v r. 1851, a které vydává různé sborníky, monografie atd. s paleontologickou tematikou. Významná je i činnost muzeí a přírodovědeckých spolků v Ostravě a Prostějově.

Vysoké školy

Paleontologie na Moravě i ve Slezsku byla poměrně hojně pěstována na vysokých školách. Působili tam znamenití odborníci, mezi nimiž byli četní paleontologové. Před první světovou válkou to byla hlavně německá technika, založená v Brně r. 1849. Působili na ní:

Alexandr Makowski (1833-1908), který se ve svých pracích zabýval faunou devonu, spodního permu a terciéru. Publikoval též několik článků o pleistocenní zvířetě a o zbytcích člověka.

Antonín Rzehak (1855-1923) se zabýval hlavně studiem zkamenělin třetihorního útvaru. Výsledky své dlouholeté práce shrnul v r. 1922 v práci „Das Máhrische Tertiár“.

V r. 1899 byla založena v Brně česká technika. Jako paleontolog této vysoké školy proslul prof. Jaroslav Jiljí Jahn (1865-1934). Zpracovával hlavně českou faunu. Jeho nejvýznačnějším dílem byl „Système silurien etc“, Vol. 7 (1899). V tomto díle detailně popsal společně s W. Waagenem za spolupráce J.V. Procházky lilijice.

V r. 1919 byla založena přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity v Brně. Zkameněliny byly studovány v geologickém ústavu, jehož prvním profesorem byl Josef Woldřich (1880-1937). Na přírodovědecké fakultě v Brně působil od r. 1920 do r. 1929. Po něm byl profesorem od r. 1929 do 1948 Břetislav Zahálka (1883-1958). Vynikl hlavně studii v oboru české křídly. Po jeho odchodu byl jmenován řádným profesorem geologie Karel Zapletal (1903-1972). Profesorem na univerzitě byl od r. 1948.

Soukromí badatelé na Moravě

Značný význam pro výzkum fosilní fauny Moravy a Slezska měli soukromí badatelé. MUDr. Jindřich Wankel (1821-1897), který shromáždil ohromné množství kostí pleistocenních savců. Jako první v tehdejší Rakousku objevil v r. 1868, že pozůstatky pleistocenního člověka se nacházejí současně s pleistocenní faunou.

Karel J. Maška (1851-1916) se zabýval studiem moravského pleistocénu. Roku 1880 našel v jeskyni Šipka část čelisti neandertálce. Rozsáhlá Maškova sbírka se zachovala v Moravském muzeu.

MUDr. RNDr. h.c. Mauric Remeš (1867-1959) intenzivně sbíral a popisoval zkameněliny ze Štramberka a z Čelechovic.

Ke konci tohoto stručného přehledu dějin moravské a slezské paleontologie je nutné se zmínit i o významném moravském rodáku, který sice nepůsobil na Moravě, ale proslavil dobré jméno naší vědy daleko za hranicemi. Je to Dr. Ferdinand Stoliczka (1838-1874). Po studiích se stal členem Říšského geologického ústavu ve Vídni, později přešel do Indie, kde se stal členem státní geologické služby v Kalkatě. Proslavil se studii o křídlové zvířetě jižní Indie. Zemřel mlád (36 let) při expedici do indického vnitrozemí.

2.2.3. Dějiny zoopaleontologie na Slovensku

O paleontologii na Slovensku před založením Báňské školy se ví velice málo. Dekrety vídeňské Dvorní komory z let 1735 a 1737 byla zřízena Báňská škola v Báňské Štiavnici, která postupně nabývala charakter vysoké školy. V dekretu ze dne 22. června 1735 je uvedeno, že báňské učiliště bylo v Báňské Štiavnici dokonce již v r. 1725. V roce 1770 byla Báňská škola úředně pojmenována na Akademii (Berg- und Forst-Akademie -Akademie in Schemnitz).

Na Akademii byla v r. 1840 zřízena i katedra geologie, mineralogie a paleontologie. Do té doby byly tyto vědní obory přednášeny v rámci chemické a báňské katedry. V r. 1918 byla tato vědecká instituce přestěhována do města Sopron v Maďarsku.

První práce, v níž jsou i zmínky o paleontologii, a která byla uveřejněna v době existence Akademie, je „Naturalis historiae compendium“ pocházející z pera prof. A. Královanského, který působil v Kežmaroku (1795).

Mnohem více se paleontologii věnovali během existence Akademie ve Štiavnici hlavně Ján Pettko (1812—1890) a Štefan Vitáľš (1871-1947). Pettko se zabýval hlavně fytopaleontologií. Vedle toho je v jeho pracích i mnoho údajů zoopaleontologických. Vitáľš uveřejnil práce o rodech mlžů *Congeria* a *Cardium* a pojednání o terciárních uhelných pánvích, v němž nacházíme i četné údaje paleontologické.

V době existence štiavnické, báňské a lesní Akademie, tj. koncem 18. a začátkem 19. století, konali geologicko-paleontologické výzkumy na Slovensku mnozí zahraniční badatelé.

Údobí zvláště důležité pro geologický a paleontologický výzkum Slovenska souvisí se založením Říšského geologického ústavu ve Vídni v r. 1849 a Geologického ústavu v Budapešti r. 1869.

Gigantický podíl na výzkumech Slovenska má zvláště Dionýz Štúr, pozdější ředitel Říšského geologického ústavu ve Vídni. Podrobně je o jeho práci pojednáno v kapitole o dějinách paleobotaniky.

Velký význam pro výzkum Slovenska měl též Geologický ústav v Budapešti. Jeho interní i externí členové prozkoumali geologicky a paleontologicky mnoho slovenských krajů, které v této době byly součástí Uherské koruny.

V druhé polovině 19. století mají velkou zásluhu o rozvoj geologie a paleontologie Slovenska i badatelé čeští. K nejvýznačnějším patřil Jan Krejčí, Alfred Slavík a Jan Nepomuk Woldřich. Ve slovenských Karpatech pracovali i mnozí polští badatelé jako např. Wale-ry Goetel.

Po roce 1945 nastává na Slovensku obrovský rozmach paleontologie. Toto období je spojeno se jmény D. Andrusova a jeho žáka J. Švagrovského.

Dimitry Andrusov (1897-1976) studoval v Petrohradě, Paříži a v Praze. V r. 1932 se habilitoval z geologie na UK v Praze, v r. 1938 byl jmenován profesorem na Vysoké škole technické v Košicích a v r. 1940 na Komenského univerzitě v Bratislavě. Téhož roku vybudo-

val Státní geologický ústav v Bratislavě a vedl jej jako přednosta až do r. 1945. V r. 1952 byl jmenován akademikem SAV a v r. 1956 členem korespondentem ČSAV. Andrusov byl zaměřením hlavně geolog, ale pro své stratigrafické studie se zabýval velmi často i paleontologií. Byl pokládán za nejlepšího znalce slovenského mezozoika i slovenského terciéru. Svě rozsáhlé a všestranné odborné znalosti uplatnil v užité geologii. Velmi záslužná byla i jeho činnost pedagogická, organizační a veřejná. Z jeho nejdůležitějších prací uvádíme: „Geologie Slovenska“ (1938), „Geologie československých Karpat“ (1958), „Zkameněliny karpatských druhohor“ (1950), „O některých spongiových horninách karpatských druhohor“ (1932) atd.

Jozef Švagrovský (1921-1985), žák akademika Andrusova, studoval přírodní vědy na přírodovědecké fakultě Univerzity Komenského v Bratislavě, kde byl v r. 1962 jmenován profesorem paleontologie a v r. 1969 doktorem geologických věd. Věnoval se paleontologii bezobratlých (hlavně studiu neogenních měkkýšů). Vedle četných prací geologicko-paleontologického zaměření vydal moderní učebnici „Základy systematickej zoopaleontologie“. Velmi rozsáhlá i záslužná byla též jeho činnost pedagogická. Vychoval mnoho žáků, kteří propagují dobré jméno slovenské paleontologie ve světě.



Obr. 2-6. Kašpar hrabě Šternberk (1761-1838).



Obr. 2-7. August Josef Karel Corda (1809-1849).

2.3. Stručné dějiny paleobotaniky

Paleobotanika (fytopaleontologie), tj. věda o vyhynulých rostlinách je samostatná mezioborová disciplína, která má svoji historii a dnes i vlastní mezinárodní organizaci (IOP - „International Organisation of Paleobotany“).

Paleobotanika, jako cílevědomě sledovaný vědní obor, se začala pozvolna vyvíjet teprve koncem 18. století a ve století devatenáctém.

2.3.1. Antické období a středověk

Již Xenophanes [593 př.n.l.] nalezl „vavřínové listy“ v horninách ostrova Paros a napsal o zkamenělinách dvě knihy. Někteří osvícení filozofové starověku považovali již tehdy zkameněliny za pozůstatky vyhynulého tvorstva.

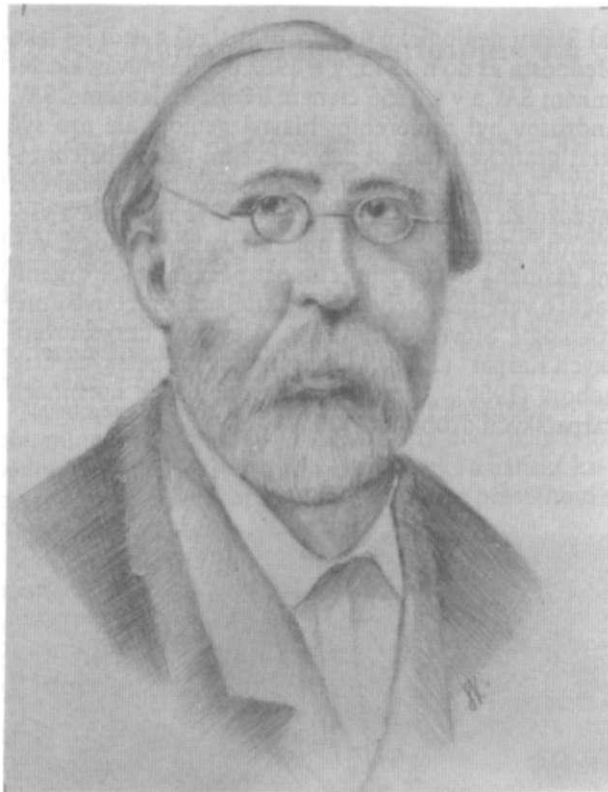


Obr. 2-8. Otakar Feistmantel (1848-1891).

Středověká scholastická filozofie byla spíše krokem zpět ve vývoji lidského myšlení. Vznik zkamenělin se přisuzoval tajemným silám. Doslovný výklad o biblické potopě světa ovlivnil i význačné přírodovědce té doby jako byl Angličan **J. Woodward** [1665-1722] a Švýcar **J.J. Scheuchzer** [1672-1733]. Scheuchzer rozdělil dosud mu známé rostlinné fosilie na: 1. Antediluvianae, 2. Diluvianae a 3. Postdiluvianae. Avšak všiml si, že většina fosilních rostlin se nedá srovnat s dnešními, a zdůvodnil to tím, že jde o vymřelé formy. Tuto pokrokovou myšlenku pak upřesnil francouzský botanik A. de Jussieu ve svém díle z r. 1718.

2.3.2. Konec 18. až začátek 20. století

S kritičtější hodnocením fosilní flory se setkáváme koncem 18. a začátkem 19. století v dílech Angličana T.T. Artise, Němce E.F. von Schlotheima, Američana H. Steinhauera a v českých zemích **Kašpara M. hr. Šternberka** [1761-1838]. Na ně úzce navazuje o málo mladší **Adolf Th. Brongniart** [1801-1876]. Šternberk a Brongniart vypracovali vlastní systémy fosilních rostlin, které se v hlavních rysech shodovaly, a to pravděpodobně proto, že se oba zabývali výzkumem flóry mladšího paleozoika. Brongniart navrhl také umělou klasifikaci fosilních sterilních listů kapradinového vzhledu, založenou na typu nervatury a způsobu dělení čepele listové, kterou později částečně upravil světově známý německý paleobotanik **H. Potonié** [1857–



Obr. 2-9. Dionýz Štúr (1827-1893).

1913]. Tato umělá systematika se dodnes v praxi používá.

2.3.3. Začátky paleobotaniky v českých zemích

Počáteční paleobotanické výzkumy v českých zemích úzce navazují na výzkumy v západní Evropě.

V čele paleobotanického výzkumu v Čechách stál tehdy vysoký církevní hodnostář **Kašpar hrabě Šternberk**, věkově starší než francouzský badatel A. Brongniart. Byl spíše současníkem německého badatele E.F. Schlotheima, ale Šternberkova publikační činnost spadá do doby Brongniartovy. Zprvu se totiž zabýval studiem současného rostlinstva, zejména v alpských zemích. K paleobotanice ho připoutaly teprve nálezy četných rostlinných zkamenělin z dolů na Braších a v okolí Radnic, které vlastnil a kde na zámku Březina od roku 1810 až do své smrti sídlil.

Ke spisům Šternberkovým se zachovala řada paleobotanických dokladů. Jeho sbírka, o kterou se pečlivě staral, patřila ve své době k největším na světě. Obsahovala většinou fosilní rostliny z permokarbonu radnické oblasti, ale i z jiných nalezišť Evropy a mnoho dokladů z mezozoika a terciéru. Po zřízení Vlasteneckého muzea v Praze v r. 1818 věnoval své sbírky tomuto ústavu. Vlastenecké museum změnilo v r. 1848 své jméno na České museum, v letech 1854 na Museum království českého a v r. 1919 na Národní museum. Šternberkovy sbírky přírodnin tvořily významný podíl sbírek této naší nejvýznamnější muzeální instituce,

kteřá dodnes slouží jako jedna z hlavních středisek paleobotanických dokladů v českých zemích.

Šternberk dbal ve svých studiích na věrné zobrazení fosilií, což bylo spolu s jeho vědeckým přístupem, vyjádřeném v jeho životním díle „Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt“ (1820-1838) důvodem k tomu, že vydání prvního sešitu této studie v roce 1820, bylo celosvětově uznáno za začátek paleobotanické nomenklatury.

Šternberk věnoval značnou pozornost i hornicko-geologickým poměrům míst a souvrství, odkud pocházely jím popisované fosilie. Měl velký zájem o hornictví v českých zemích, o čemž svědčí i jeho spis „Umriss einer Geschichte der böhmischen Bergwerke“ [1836]. A tak, podobně jako v Německu, se dostává paleobotanika u nás od samého počátku do těsného sepětí s geologií.

Na druhé části Šternberkova díla „Flora der Vorwelt“ měli značný podíl další čeští učenci - Karel Bořivoj Presl [1794-1852] a August J. Corda [1809-1849], který se do historie české paleobotaniky významně zapsal zejména anatomickými studiiemi [viz jeho dílo „Beiträge zur Flora der Vorwelt“]. Cordův plodný život ukončila předčasná smrt při návratu z expedice z Jižní Ameriky. Brémská loď, na které se plavil, zmizela 28. srpna 1849 v Západoindíckém moři. Práce Šternberka, Cordy a Brongniarta vnesly do paleobotanického bádání nový směr - snahu hledat vazbu mezi fosilním a dnešním rostlinstvem.

Šternberk a jeho spolupracovníci se zajímali především o flóru českého karbonu a permu a jen okrajově věnovali pozornost nálezům z jiných útvarů.

Pokračovateli v díle Šternberka a jeho spolupracovníků byli Karel Feistmantel [1819-1885], horník a geolog a jeho syn Otakar Feistmantel [1848-1891], původně lékař a biolog. Karel Feistmantel byl výborným znalcem flory středočeského karbonu a zabýval se především stratigrafií, zatímco Otakar Feistmantel věnoval více pozornosti morfologii a taxonomii karbonických rostlin. Jeho díla „Die Versteinerungen der böhmischen Kohleablagerungen“ [1875-1876] a „Studien im Gebiete des Kohlengebirges in Böhmen“ [1874] se spolu s dílem Šternberkovým staly základem pro paleobotanická studia karbonických a permských květen v Čechách. Mezinárodní ohlasu dosáhl Otakar Feistmantel svým dílem „The fossil Flora of the Gondwana system 1-4“ [1863-1886], které vyplynulo z dlouhých studií Gondwanské květeny. Pracoval řadu let v Indii [1874-1883] jako geolog geologického ústavu v Kalkatě, kde působil též jako lékař indického místokrále. Tyto, na svoji dobu vynikající Feistmantelovy studie gondwanské flory však nepostihují podstatu rozdílu mezi evropskou a gondwanskou květenou, který vyplývá z deskové tektoniky.

Další význačnou osobností na poli paleobotaniky u nás byl Slovák Dionýz Štúr [1827-1893], později ředitel Říšského geologického ústavu ve Vídni, který významně přispěl k poznání květeny vnitrosudetské a ostravsko-karvinské kamenouhelné pánve a květeny moravsko-slezského kulmu. Spolu se zakladatelem

české geologie Janem Krejčím uveřejnil podrobné zprávy o nálezích devonské flory Barrandienu.

Výzkumu české a moravské karbonické květeny se také věnoval Rakušan Constantin v. Ettingshausen [1826-1897].

Lze říci, že středem pozornosti paleobotaniků devatenáctého století u nás byla především květena karbonu a permu, zatímco ostatní útvary byly po paleobotanické stránce studovány jen okrajově.

Základy k výzkumu křídové a třetihorní květeny u nás položili zejména cizí badatelé - Švýcar O. Heer [1809-1883], Němci H.R. Göppert [1800-1884], H. Engelhardt a P. Menzel, Rakušané C.v. Ettingshausen [1826-1897] a F. Unger [1800-1870].

Na ně navázali posléze čeští badatelé J. Velenovský [1858-1949], E. Bayer [1862-1927]. J. Velenovský uveřejnil řadu obsáhlých monografických studií o květenách české křídové. Později s ním úzce spolupracoval jeho nadaný žák L. Viniklár [1898-1933]. Jejich dílo se brzy stalo světoznámým a květena českého cenomanu se tak stala spolu se známými křídovými květenami Grónska a Severní Ameriky základem k poznání květen tohoto útvaru. Edvin Bayer vynikl zejména tím, že zavedl u nás novou metodu výzkumu fosilních pokožek, resp. kutikul pomocí chemické preparace - mace-race.

V Německu vynikl po E.F.Schlotheimovi, který první použil u fosilních rostlin binomickou nomenklaturu, H.R. Göppert [1800-1884], označovaný za otce německé paleobotaniky. Zabýval se výzkumem fosilních kapradin a anatomickou stavbou jehličnatých rostlin. Pionýrem ve výzkumu fosilních řas byl C.G. v. Ehrenberg.

Ve Francii následoval Brongniarta především M.G. de Saporta [1823-1895], jehož práce, zejména v oboru třetihorní květeny, mají podstatný význam pro rozvoj poznání fosilní flory. Jeho současník W.P. Schimper [1808-1880] shrnul originálním způsobem veškeré tehdejší poznatky z paleobotaniky do třísvazkového díla „Traité de paleontologie végétale“ [1869-1872]. M.B. Renault [1836-1904] vynikl především anatomickými studiiemi fosilního dřeva a fosilních mikroskopických řas. Geniálním paleobotanikem, zejména v oboru květen mladšího paleozoika, byl R. Zeiller [1847-1915]. Svě názory na fosilní flóru shrnul v jednosvazkovém díle „Elements de paléobotanique“ [1900].

Především ve studiu třetihorních, zvláště arktických flór, vynikl Švýcar O. Heer [1809-1883].

Anglická paleobotanika má dlouholetou tradici a vždy se ubírala svou vlastní cestou. Základní práci vydali J. Lindley a W. Hutton („The fossil Flora of Great Britain“ [1831-1837]). Tamnější badatelé vynikali originálními myšlenkami, precizností a do studia rostlinných fosilií zaváděli nové, zejména anatomické metody. Již v první polovině 19. století H.W. Larington prováděl podrobná anatomická studia karbonických rostlin. W. Nicol zavedl do paleobotanických výzkumů metodu tenkých řezů. W.C. Williamson podrobně studoval anatomii karbonických rostlin, výborně zachovaných v do-lomitických konkrecích tzv. „coal balls“.

Průkopníkem paleobotaniky ve Spojených státech amerických byl v druhé polovině 19. století L.L. Lesquereux, který uveřejnil velké popisné monografie severoamerických květen permokarbonu, křídly a třetihor. Jeho pokračovateli byli W.M. Fontain, J.S. Newberry, L.F. Ward, F.H. Knowlton a E.W. Berry. J.W. Dawson a O.P. Penhallow se zabývali hlavně výzkumem severoamerických devonských a karbonských květen. G.R. Wieland vynikl svými studii benetitových rostlin.

2.3.4. Paleobotanika ve 20. století

Konec 19. a zejména pak první polovina 20. století se vyznačuje pokrokem v přírodovědeckém bádání, což bylo ovlivněno novým evolučním myšlenkovým směrem - darwinismem.

V paleobotanice znamená počátek 20. století dozívání myšlenkového proudu konce 19. století, kdy řada paleobotaniků v různých zemích iniciovala nové specializace v paleobotanice, zejména mikropaleobotaniku v paleobiologii prekambria, a ukázala možnost použití nejen různých technik a metodických přístupů, ale i možnost integrace se styčnými disciplínami, jako je ekologie, geografie a klimatologie. Po období poměrně statického myšlení přichází vedle evolučního momentu i moment „mobility“, iniciovaný Wegenerovou teorií pohybu kontinentů, který v geologii vyústil do deskové tektoniky.

Systematické paleobotanické studie jednotlivých geologických útvarů ukázaly možnost využití rostlinných fosilií pro biostratigrafii a to zprvu především tam, kde chyběly živočišné fosilie, jako v limnickém karbonu a permu, ve sladkovodních křídových, tercierních a kvarterních uloženinách. Paleobotanika se začala systematicky studovat jak na geologických ústavech, tak na botanických pracovištích, kde je pojímána jako historická botanika s ohledem na evoluci a paleobotanické rozšíření jednotlivých taxonů i celých rostlinných společenstev. Studují se postupné změny rostlinného krytu na Zemi v závislosti na změnách prostředí - paleoekologii v širším slova smyslu, t.j. i na změnách paleoklimatických a paleogeografických podmínek.

Ve skandinávských zemích i ve Velké Británii a částečně i v Polsku a Sovětském svazu byl od počátku kladen větší důraz na botanické aspekty, zatímco jinde v Evropě - Německu, Francii, Rakousku, Španělsku, Portugalsku, Severní Americe a částečně i v Sovětském Svazu se paleobotanika těšila zájmu hlavně v kruzích geologických - především biostratigrafických. A tato situace přetrvává ve většině případů dodnes.

V Německu byl vůdčí osobností paleobotaniky první poloviny 20. století H. Potonié [1857-1913]. Pracoval především ve výzkumu paleozoické flóry, pracoval Brongniartovu umělou soustavu a napsal dvousvazkovou učebnici „Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie“. Měl řadu žáků, mezi kterými vynikli W. Gothan [1879-1954], který studoval jak paleozoické, tak i mezozoické a třetihorní flory. H. Weyland, paleobotanik se širokým rozhledem, se systematicky věnoval výzkumu fo-

silních kutikul jak druhohorních, tak i třetihorních květen a posléze intenzivně studoval flóru devonu v Porýní. Spolu s Gothanem uveřejnili přehlednou učebnici paleobotaniky „Lehrbuch der Paläobotanik“, kterou Weyland v II. a III. vydání sám doplnil a značně zmodernizoval. R. Kráusel se zabýval anatomickými studii fosilních rostlin a zejména pak všestranným systematickým výzkumem suchozemských cévnatých rostlin devonu. V paleokarpologických výzkumech vynikl F. Kirchheimer. Botanik a paleobotanik W. Zimmermann vynikl morfologicko-anatomickými studii a teoretickými úvahami o evoluci morfologické stavby rostlin. Proslavil se zejména svojí „thelomovou teorií“.

R. Potonié, F. Thiergart, P.W. Thomson a jeho dosud žijící žák H. Pflug se stali průkopníky západoevropské paleopalynologie. Také kvartérní palynologie, označovaná dříve jako „pylová analýza“, byla již ve svém počátku v Německu hojně pěstována a po uveřejnění průkopnických studií Švéda L. von Posta v letech dvacátých podstatnou měrou přispěla k poznání změn ve vegetaci čtvrtohor. Z badatelů působících v Čechách je třeba jmenovat průkopníky kvartérní palynologie, pražské Němce K. Rudolpha a jeho žáka F. Firbase, který vyškolil českou palynoložku v oboru holocenní pylové analýzy M. Puchmayerovou. K. Rudolph též uveřejnil pionýrské palynologické studie z terciéru chebské pánve.

Skandinávské země lze považovat za kolébkou kvartérní palynologie. L. von Post zavedl do metodiky pylové analýzy pylové diagramy. G. Erdtman propracoval pylovou morfologii, přičemž navázal na studie norských badatelů I. Iversena, Trol Smitha a K. Faegriho.

Švédští paleobotanikové A.G. Nathorst [1850-1921], T.G. Halle a jeho žák R. Florin se zasloužili zejména o výzkum arktických devonských a druhohorních květen. Florinovi vděčíme za monografické zpracování řady fosilních nahosemenných rostlin.

K předním francouzským paleobotanikům první poloviny 20. století patří M.B. Bureau, A. Carpentier, L. Emberger a P. Bertrand, kterého náš paleobotanik F. Němejc považoval za svého učitele.

Belgičan A. Remier, A. Stockmans a Holanďan W.J. Jongmans náleželi k předním světovým znalcům flóry svrchního paleozoika. F. Stockmans byl významným světovým znalcem devonské flóry. Jongmans byl iniciátorem a dlouholetým redaktorem katalogu fosilní flóry „Fossilium Catalogus II. Plantae“.

V Anglii pracoval na přelomu století R. Kidston [1852-1924], přední znalec karbonské květeny uhelných oblastí Velké Británie, který spolu s W.H. Langem objevili primitivní devonské suchozemské rostliny. A.C. Seward [1863-1941] a jeho pokračovatelé H.H. Thomas a zejména pak T.M. Harris vynikli jako znalci rostlinstva starších druhohor. E.M. Chandlerová s manželí Reidovými patřila mezi přední badatele v oboru třetihorních plodů a semen. J. Walton se proslavil vypracováním nových preparačních metod, t.zv. „Waltonovy peel metody“.

V Rusku a pozdějším Sovětském svazu to byli vynikající paleobotanikové M.O. Zalesskij [1877-1946]

a A.N. Krištofovič [1885-1953], které lze považovat za zakladatele moderní sovětské paleobotaniky. M.K. Neuburgová, učitelka nedávno zesnulého světoznámého sovětského paleobotanika S.V. Mejena [1938-1987], dosáhla významných výsledků ve výzkumu fosilních kutikul. A.V. Vachramejev patřil k předním badatelům flóry mezozoika. Botanik A.L. T^chtadžan se zařadil mezi přední světové odborníky v oboru evoluce krytosemenných rostlin. S.A. Naumova, jejíž žák A.S. Timofe-



Obr. 2-10. František Němejc (1901-1976).

jev, H.A. Bolchovitina a E.D. Zaklinskaja, M. Neustadt byli průkopníky sovětské palynologie.

Za zakladatele polské paleobotaniky je považován M. Raciborski. Jeho žák, světoznámý polský botanik a paleobotanik W. Szafer vybudoval velké paleobotanické pracoviště v Krakově. Jeho spolupracovníci dosáhli pozoruhodných výsledků především ve výzkumu kvartérní a posléze i třetihorní květeny, a to jak mikro- tak makropaleobotanickými metodami. V oboru mezozoických gymnospermních květen vynikla M. Reymannowa [dosud žijící].

Ve Spojených státech amerických byli vůdčími osobnostmi v makropaleobotanice S.D. Walcott [1915-1984], C.W. Darrah, Ch.A. Arnold, J. Schopf, H.W. Andrews, E.S. Barghoorn a H.P. Banks [dosud žijící]. Andrews zpracoval [1970] „Index of Generic Names of Fossil Plants“, 1820-1965. V anatomických studiích fosilních dřev vynikl E.C. Jeffrey. Profesor harvardské university, paleobotanik širokého rozhledu Barghoorn se mimo jiné zasloužil o zpracování problematiky paleobiologie prekambria a řady nových metodických

přístupů a lze ho považovat za zakladatele moderní paleobotanické školy ve Spojených státech severoamerických. Vychoval řadu úspěšných paleobotaniků, kteří dnes patří mezi vůdčí světové odborníky v makro- i mikropaleobotanice. Banks je nejlepším znalcem problematiky evoluce prvních suchozemských cévnatých rostlin, jejichž podrobnému systematickému výzkumu zasvětil velkou část své badatelské činnosti.

Velkým přínosem pro paleobotaniků jsou studie řady dalších světových odborníků různých evropských i mimoevropských národů, zejména pak indická škola, založená v první polovině 20. století osvíceným badatelem Birbal Sahnim, po kterém bylo nazváno dnešní paleobotanické pracoviště v Lucknowě „Birbal Sahn Institute of Paleobotany“.

Paleobotanika 20. století v českých zemích

Na počátku dvacátého století se těšila zájmu především květena permokarbonu a křídly. Prof. **Cyril Purkyně**, žák profesora Feistmantela, který se zabýval geologickým a paleontologickým výzkumem kamenouhelných pánví, získal pro práci v oboru karbonské paleobotaniky svého asistenta **J. Šetlíka** [1896-1982], který později působil v Národním muzeu [1924]. Po dlouhé přestávce se k paleobotanice vrátil až po r. 1945, jako paleobotanik Ústředního ústavu geologického. J. Šetlík se vyznačoval nesmírnou důkladností a systematickostí. Zabýval se výzkumem květeny karbonu a permu.

Na báňské vysoké škole v Příbrami působil **S. Trapl** [1884-1946], který vydal první českou stručnou příručku fytopaleontologie [1926], určenou pro studenty hornictví. V Ostravě se věnoval biostratigrafickému výzkumu zejména kulmské květeny W. Pateisky. Po válce odešel do Německa, kde pokračoval ve výzkumu uhelných oblastí Porýní. Po něm pokračoval ve výzkumu karbonu Ostravsko-karvinské oblasti horní inženýr **V. Šusta** [1892-1953]. Zrevidoval a podstatně doplnil práci D. Štúra. Výzkumu naší devonské květeny se ujal německý badatel R. Kráusel, který svými monografickými studiemi ukázal na přítomnost nejprimitivnějších cévnatých rostlin.

Výzkumem fosilní květeny Boskovické brázdy se též zabýval **J. Augusta** [1903-1968], pozdější profesor zopaleontologie na Karlově universitě.

L. Viniklár, žák a spolupracovník profesora J. Veleňovského v oboru křídlové květeny, brzo umírá. J. Veleňovský se stává profesorem botaniky a věnuje se rostlinné morfologii.

Botanikové, profesori K. Domin, K. Kavina a J. Veleňovský, vychovali a podnítili pro paleobotaniků svého žáka **F. Němejce** [1901-1976], budoucího zakladatele moderní české paleobotaniky.

V r. 1929 bylo zřízeno na Botanickém ústavu KU místo docenta, na které se habilitoval tehdejší kustod Národního muzea Dr. F. Němejc, který zde pak externě přednášel paleobotaniků s výjimkou válečných let až do r. 1948. V té době se věnoval výzkumu pleistocenní a holocenní květeny zachované v travertínech a především pak systematicky studoval floru karbonu a permu. V r. 1945 byl jmenován mimořádným profesorem a v r. 1952 řádným profesorem paleobotaniky na PřF UK v Praze.

Vlivem profesora R. Kettnera byla paleobotanika převedena z Botanického ústavu UK do Geologicko-paleontologického ústavu UK na Albertově. V r. 1952 přechází prof. Němejc z Národního muzea, kde působil jako přednosta paleontologického oddělení na přírodovědeckou fakultu KU. Je jmenován řádným profesorem, přebírá vedení nově zřízené katedry paleontologie a zakládá oddělení paleobotaniky. Katedra měla tehdy dvě oddělení - zoopaleontologické a paleobotanické se zaměřením na makro a mikropaleobotaniku. V té době se již F. Němejc věnuje systematickému výzkumu třetihorní květeny v Čechách a na Slovensku a svrchnokřídové floře jihočeských pánví a teoretickým otázkám evoluce rostlin. Systematicky shromažďuje materiál na obsáhlou příručku „Paleobotanika“, která postupně vyšla ve 4 dílech [1959-19751].

Vzhledem k tomu, že v ní autor postihl současný stav celosvětového paleobotanického výzkumu, stala se tato příručka odrazovým můstkem nejen pro mladé badatele - paleobotaniky, žáky F. Němejce, ale i zdrojem informací pro širokou botanickou obec.

Byl to především nebývalý rozvoj geologie, který si vynutil výchovu nových specialistů jak makro, tak i mikropaleobotaniku, které F. Němejc se svojí asistentkou B. Pacltovou postupně školili.

Vědecké výsledky získané intenzivním studiem a využitím moderní metodiky a techniky jsou nemalé, zahrnují makro i mikrofloru všech geologických útvarů. Původní monografické studie otisků listových byly prohloubeny a zdokonaleny aplikací výzkumu fosilních kutikul. Zajímavých výsledků bylo dosaženo paleopalynologickými, paleoxylotomickými a paleokarpologickými výzkumy. Velmi pokročil i výzkum fosilních řas s pevnou schránkou, jakož i studie v oboru prekambrické paleobiologie.

Jeden z prvních žáků prof. Němejce, V. **Havlena** [1928-1984] se vedle paleobotanických studií karbonu a permu začal záhy věnovat uhelné geologii na nově zřízené katedře ložiskové geologie. Další jeho žák, nadějný paleobotanik, zájímající se systematickým a biostratigrafickým výzkumem severočeského terciéru **M. Procházka** [1923-1956] tragicky zahynul. Předčasně odešel i další jeho žák, vynikající badatel v oboru terciemi flóry, **F. Holý** [1936-1984].

Paleobotanické výzkumy v 18. a na počátku 19. století na území Slovenska prováděli převážně badatelé cizích národností - Maďaři, Poláci, Rakušané a Němci, což vyplývalo z tehdejšího politického začlenění slovenského území. Ze slovenských badatelů to byl již dříve zmíněný vynikající badatel D. Štúr a J. Pettko [1812-1890].

Ve 30. letech zahájil na Slovensku svůj dlouholetý systematický výzkum F. Němejc. Nejprve se věnoval studiu makroflory kvartérních a pliocenních travertinů. Po delší přestávce v 50. letech pokračuje ve výzkumu, tentokrát již i starší třetihorní květeny. Spolu se svojí asistentkou B. Pacltovou se zapojili do výzkumného kolektivu GÚDŠ v Bratislavě vedeného V. Čechovičem. Postupně zaškolovali mladé slovenské specialisty, kteří začali brzy samostatně pracovat. Významným badatelem v oboru horninotvorných řas byla ve-

doucí geologická osobnost profesor **D. Andrusov**. Výchovně školil řadu svých žáků, kteří se pak tomuto studiu systematicky věnovali. Významných výsledků ve výzkumu fosilních horninotvorných řas dosáhl jeho nedávno zesnulý žák **J. Bystřičky**.

Lze říci, že českoslovenští paleobotanikové dosáhli svými studii celosvětové úrovně a jejich práce jsou hojně citovány.

V posledních 35 letech došlo k podstatnému prohloubení a doplnění poznatků o fosilní květeně. Zatímco starší práce ještě z počátku 20. století měly spíše jen morfologicko-popisný charakter a anatomické výzkumy [např. výzkum kutikul] byly pouhou výjimkou, v posledním čtvrtstoletí se paleobotanikové systematicky věnují detailním morfologicko-anatomickým výzkumům fosilních kutikul, reprodukčních orgánů, pylových zrn a spor, vodivých systémů a rostlinnému mikroplanktonu s organickou i anorganickou schránkou, pocházejících ze všech geologických období. Jsou sledovány celé ekosystémy, jejich rozšíření v prostoru a čase a vzájemné vztahy s organickou i anorganickou přírodou. Zvláštní pozornost se věnuje biochemickým závislostem.

Závažné výsledky začínají přinášet práce v oboru reprodukční biologie pozorované na fosiliích, jako je závislost vývoje struktury a skulptury pylové exiny na evoluci opylovacích systémů. Paleobotanika význačně přispěla k porozumění biologii opylování fosilních rostlin. Jeden z nejdůležitějších aspektů paleobotaniky v poslední době je pokračující integrace s jinými vědními disciplínami, např. zvýšený důraz na paleoekologické studie, které kombinují údaje sedimentární geologie s paleobotanickými doklady.

Velmi významná, zejména pro budoucnost, je paleo-biochemie, a to jak z hlediska evoluce, tak naftové geologie. Závažné jsou též studie interakce mezi rostlinami a zvířaty ve fosilním záznamu, pocházející buď z přímých dokladů interakce nalezených vzácně u fosilií nebo z dokladů nepřímých. Tato nepřímá evidence by mohla zahrnovat zkoumání morfologie květů za účelem porozumění opylování tak, jak to prováděli Crepet 1979 a Dilcher 1979. Jiný nepřímý doklad o interakci mezi rostlinami a živočichy je pozorování poškození různých částí fosilních rostlin způsobené pravděpodobně býložravci. Velmi významné je studium fosilních koprolitů, které přinášejí doklady nejen o tom, jací živočichové byli tehdy přítomni, ale informuje i o jejich potravě, a dokonce v některých případech přináší i údaje o jejich chování. Zkoumání interakcí mezi rostlinami a živočichy je jen jeden z aspektů paleoekologie fosilních rostlin. Dosud je jen málo známo z této oblasti rostlinné biologie a je to tedy perspektivní výzkumná oblast.

V posledních letech se velmi rozšířilo studium paleoekologie fosilních rostlin. Jsou sledovány závislosti mezi anatomii, morfologií a rozšířením rostlin ve specifických prostředích z hlediska geologických údajů o prostředí. V současné době existuje již mnoho aktuologických pozorování ukládání sedimentů, ale poměrně málo studií je o ukládání, rozpadu a transportu

rostlin v současných prostředích, tolik potřebných pro rekonstrukci fosilního prostředí.

Paleobiochemie. Celá řada výzkumných prací byla věnována charakteristice chemické složky ve fosilních rostlinách a to z různých časových úseků geologické historie. Tyto výzkumy jsou v úplných počátcích a slibují nový pohled na evoluci rostlin. Prvním předpokladem pro úspěšnost této metody je však eliminace možné kontaminace. Tak např. studie Siegela 1969 nebo Logana a Thomase 1985 přinášejí zajímavé pozorování, že přítomnost lignitových derivátů nemusí být nutně určovacím znakem pro cévnaté rostliny, poněvadž podobné sloučeniny byly izolovány i z mechorostů.

Přestože paleobotanikové pracují jen se zbytky rostlinného těla, paleobotanika jako vědní obor získává stále více na významu. Dnes paleobotanikové pracují v různých odvětvích, o kterých by málokdo uvažoval ještě před 10 lety. Každý úlomek fosilní rostliny obsahuje údaje o biologii každého jednotlivého orgánu, který zaujímá určitý bod v čase a prostoru. V některých případech může být taková informace získána tradičními technikami a přístupy, zatímco jindy musí být použity nejmodernější techniky. Měly by být stále vypracovávány nekonvenční přístupy. Záleží to na tvůrčí schopnosti a vzdělání paleobotanika, který musí navrhnout vhodné techniky a metody pro získání všech možných informací, což je velmi důležité pro definování budoucích trendů.

3. VZNIK A ZPŮSOBY ZACHOVÁNÍ ZKAMENĚLIN

3.1. Definice zkamenělin

Zkameněliny neboli fosilie (z lat. fodio, fodere = kopat, vykopávat; fossilis = to co je vykopané, fosilie = vykopávka) jsou jednak zbytky těl kdysi žijících organismů, jednak jejich otisky případně i stopy, které se z minulých geologických dob zachovaly až do současnosti. Abychom mohli mluvit o zkamenělinách nebo fosiliích, musí být splněno několik podmínek. Musí být pohřbeny a fosilizovány přirozenou cestou, musí jevit určitou strukturu, která poskytuje zřetelné svědectví o morfologii původního organismu a mají být starší než holocén.

3.2. Vznik zkamenělin

3.2.1. Podmínky fosilizace

Jestliže se odumřelý živočich nebo rostlina má zachovat po dlouhé věky v kůře zemské a objevit se v současnosti jako zkamenělina, musí nastat řada příznivých podmínek. Vznik zkamenělin je výsledkem mnoha různých, často složitých procesů, které označujeme jako fosilizace. Příznivé podmínky, jimiž jsou fosilizační pochody podmíněny, nastávají velmi zřídka.

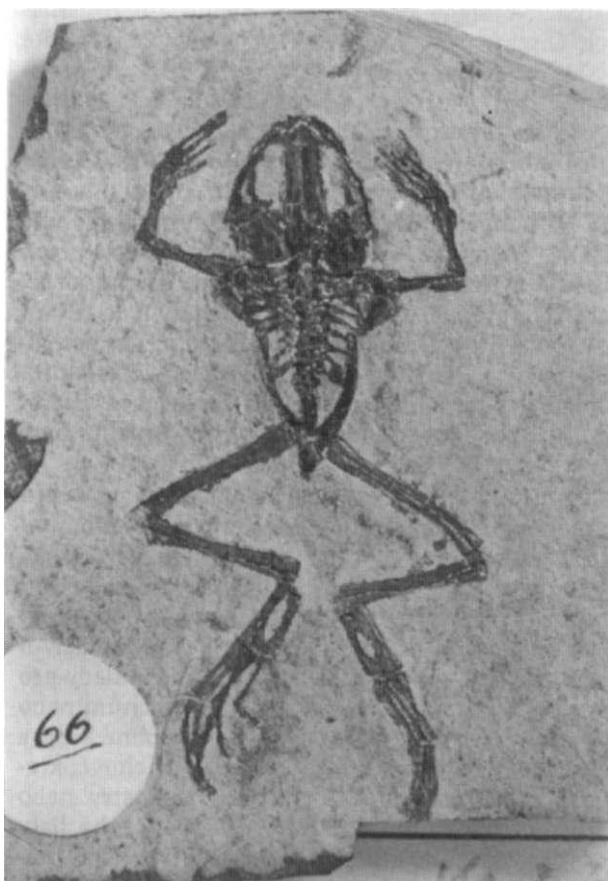
Organický zbytek obvykle v krátké době po odumření mizí s povrchu zemského vlivem nejrůznějších činitelů. Organická hmota podlehně hnilobě a rozkladu nebo se stává potravou nejrůznějších organismů např. mikrobů, hmyzu, šelem, dravých ptáků. Na rozkladu se podílí chemické účinky vzduchu, vody nebo půdy.

Rozrušování a rozpad odumřelých organismů neprobíhá všude stejně rychle. Nejrychlejší je v oblastech tropických, kde je značně vlhko a teplo, nejpomalejší



Obr. 3-1. Kostí a vyschlá části kůže velblouda mají dobré předpoklady zachovat se jako fosilie: jsou silné, odolné a rychle je zakrývá sediment - pouštní písek. Libyjská pouť. Foto Z.V. Špinar.

je v oblastech polárních, kde chlad zabraňuje rozkladným pochodům, takže odumřelá těla zůstávají v poměrně dobrém stavu často celá tisíciletí (viz mamuti na Sibiři). V oblastech vydatných dešťů jsou těla odumřelých živočichů vystavena i silnému rozrušování mechanickému. Dešťovou vodou bývají spláchnuty do rychle proudících toků a pak silným proudem vody, valícími se kameny, nárazy, případně i masožravými živočichy úplně zničeny. Podobně nepříznivé podmínky pro zachování živočišných těl a zbytků poskytují především vysoká pohoří, širé stepní nebo lesní oblasti a hluboká moře. Ale ani v mělkých mořích se zbytky organismů neuchovávají snadno. Většina je brzy po odumření zničena bakteriemi a živočichy jako jsou různé korýši, ostnokožci, členovci (raci, krabi), ryby apod. Velmi destruktivní roli hrají i nejrůznější činitelé chemičtí, kteří zvýšenou měrou působí hlavně v mořských hlubinách. Mají-li se odumřelé organismy zachovat jako fosilie, musí nastat takové podmínky, které umožní průběh fosilizačních pochodů. Nejdůležitější z nich jsou:



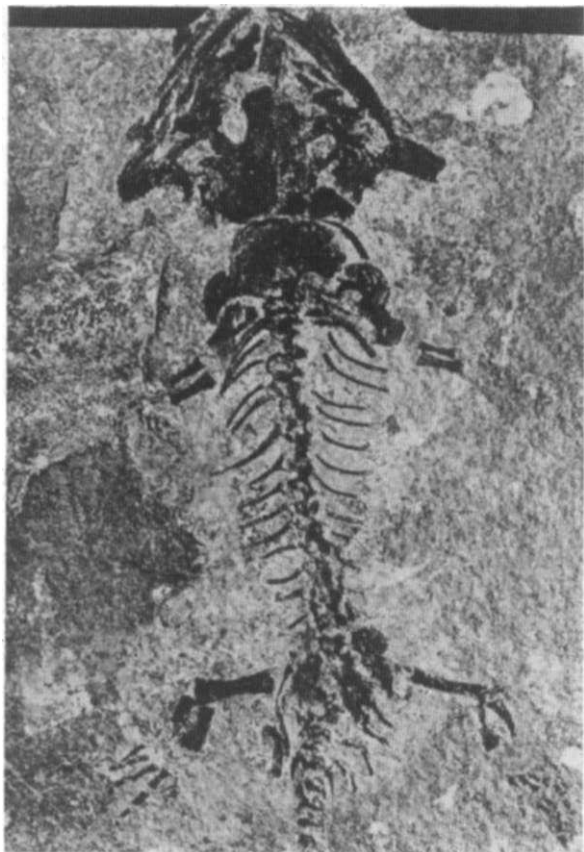
Obr. 3-2. Křemité řasy rozsivky (Diatomaceae) tvoří často mohutná souvrství. Horniny vzniklé z jejich schránek (diatomity) jsou dobře vrstevnaté a výborné se štípou. Na vrstevničitých plochách často nacházíme krásně zachované fosilní zbytky různých organismů. Zde je to fosilní žába *Palaebatrachus grandipes* Glebel, 1851, jedinec brzy po přeměně z pulce. Na bílém diatomitu je tmavá kostra žáby velmi zřetelná. Oligocén. Bechlejovice u Děčína. 1 x. Foto Z.V. Šplnar.



Obr. 3-3. Proti hnití organických zbytků působí i nadměrný obsah huminových kyselin v rašeliníštích. Těmito kyselinami bylo fosilizováno 1 tělo muže vhozeného před několika tisíciletími do rašelinového močálu. Dánsko. Foto P.V. Glob.

1) Odumřelé tělo má být pokud možno rychle zakryto sedimentem; jen tak je dána možnost alespoň částečně zastavit rozkladné nekrobiologické pochody jako tlení, hnití apod. Tím je rovněž umožněno čelit různým vlivům atmosféry nebo hydrosféry, případně zabránit i mechanickému poškození nebo úplnému zničení odumřelého těla živými organismy. Podle pravděpodobnosti zakrytí zbytků organismů sedimentem mohou být prostředí pro fosilizaci buď příznivá (např. ve vodě) nebo prostředí méně příznivá (např. na souši). Proto se mnohem častěji setkáváme se zkamenělými zbytky živočichů vodních, než suchozemských. Na souši je dána možnost vzniku zkamenělin jen za určitých podmínek, které jsou ovlivněny klimatem, nadmořskou výškou, polohou místa uhytnutí atd. Pro vznik zkamenělin na souši jsou důležité události, které vedou k rychlejšímu usazování sedimentů. Jsou to např. prашné bouře, pohyb písečných přesypů, výbuchy sopek provázené únikem plynů a spadem velkého množství sopečného popela, povodně atd. Vulkanický popel může být roznášen i daleko od sopky a protože jde často o látky velmi jemné, představují ideální pokrývny

materiál, v jehož chemickém i fyzikálním složení jsou již dobré předpoklady pro fosilizaci uhynulých organismů.



Obr. 3-4. Živice (bitumeny) jsou často příčinou, že organický zbytek je nejprve konzervován a posléze fosilizován. Celý tento proces, kterým organické zbytky nabývají šedohnědé až černé barvy, označujeme jako bituminizace. Na obrázku je kostra spodnopermského krytolebce *Discosauriscus*. Kostra tohoto jedince je tmavě zbarvena od vznikajících živců. Spodní perm. Bačov u Boskovic na Moravě, Ix. Foto J. Augusta.

Ve vulkanických oblastech (zvláště při erupcích) jsou však i jiné faktory, které jsou pro vznik zkamenělin maximálně příznivé. V území se sopečnou činností vznikají totiž často nové zdroje SiO_2 , jež tvoří příznivé podmínky pro rozvoj křemitých řas a rozsivek (Diatomaceae). V sedimentech, které se ze schránek těchto řas tvoří, nacházíme často zkamenělé zbytky dokonale zachované (např. lokalita Bechlejovice u Děčína). Je nutno dodat, že ve vulkanických oblastech dochází k zániku fauny ještě dlouhou dobu po aktivní sopečné činnosti. Jako její dozvuky zůstávají totiž na mnoha místech v činnosti výrony a exhalace oxidu uhličitého (CO_2) nebo jiných chemických sloučenin a roztoků, jež zvířata často ještě po tisíciletí usmrcují. V takových oblastech často dochází ke vzniku přirozených pastí, a to v místech, kde v terénních prohlubeninách se nad zachycenou dešťovou vodou hromadí CO_2 , který je těžší než vzduch. Zvířata, která se jdou napít, se nadýchají oxidu uhličitého, který je omámí a posléze usmrtí. Je-

jich mrtvoly pak jako návnada lákají různé dravce, kteří v těchto přirozených pastech rovněž zůstanou. Tak se na určitých místech hromadí zbytky uhynulých zvířat často ve značném množství. Jako příklad můžeme uvést spodnomiocenní lokalitu Dolnice u Chebu. Vulkanickým oblastem věnují tedy paleontologové vždy zvýšenou pozornost. Vulkanická činnost má značný význam pro vznik zkamenělin i v oceánech. V mořských sedimentech ovlivněných vulkanickou činností (různé typy tufitů) je mořská fauna obvykle velmi hojná a dokonale zachovaná.

V minulých geologických dobách existovaly ještě jiné druhy přirozených pastí, v nichž zvířata rychle hynula a byla zakryta sedimentem. Na tomto místě lze uvést např. asfaltová jezírka, jeskyně, propasti, duté kmeny karbonických kapradin nebo přesliček apod.

2) Pro vznik zkamenělin je velmi důležitý příznivý fyzikální charakter sedimentu, který organický zbytek přikrývá. Sedimenty jemnozrnné jsou vždy mnohem vhodnější než hrubozrnné, stejně jako jsou výhodnější usazeniny pro vodu nepropustné než propustné. Nejméně příznivé pro zachování organických zbytků jsou hrubé štěrky, v nichž organické zbytky bývají rozdraceny. Mimoto tyto štěrky nepokrývají zbytky organismů tak dokonale jako sedimenty jemnozrnné. Vzduch i voda pak snadno pronikají k odumřelým tělům velkými póry a podporují jejich rychlou zkázu.

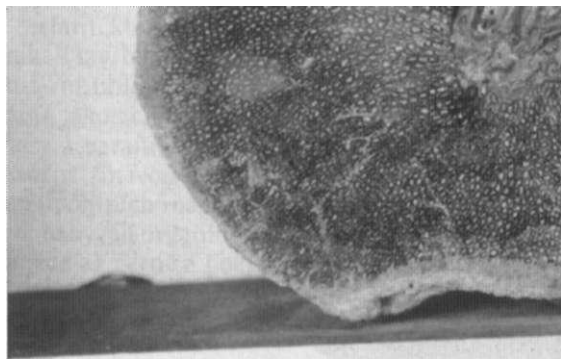
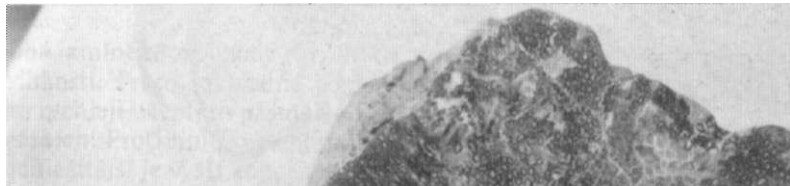
3) Na uchování organických zbytků má velký vliv vhodné chemické složení usazenin zakrývajících uhynulé zvíře. Zapadne-li např. ulita břichonožce, tvořená převážně uhličitánem vápenatým (CaCO_3), do usazenin obsahujících tyž uhličitán, je chemismus prostředí příznivý a je tudíž naděje, že se ulita uchová. Zapadne-li však táž ulita do vod z rašelinišť obsahujících např. huminové kyseliny, je velmi brzy rozpuštěna.

4) Důležitý je i předpoklad živočicha samého pro zkamenění. Mírně tím odolnost zbytků těla odumřelého jedince. Tak např. existuje daleko větší pravděpodobnost, že se uhynulý slon, hroch nebo velbloud zachová jako zkamenělina, než drobná mrtvolka uhynulého ptačího mláděte. Pevné a masivní kosti velkých zvířat mají totiž lepší předpoklady pro fosilizaci a vzdorují lépe i dravým živočichům nebo povětrnostním poměrům, než jemné, drobné kůstky a chrupavky mláděte. Právě tak i ti živočichové, kteří mají pevné schránky nebo vnitřní kostry nebo rostliny mající tvrdé dřevo, tvrdé plody, tuhé listy atd. se zachovávají mnohem snadněji, než např. medúzy, jejichž tělo je tvořeno měkkou rosolovitou tkání, která obsahuje mnoho vody, nebo různí červi, v jejichž těle není téměř žádná pevná tkáň. Takové organismy se zachovávají jen jako otisky a to ještě jen za mimořádně příznivých podmínek, většinou ve velmi jemnozrnných sedimentech.

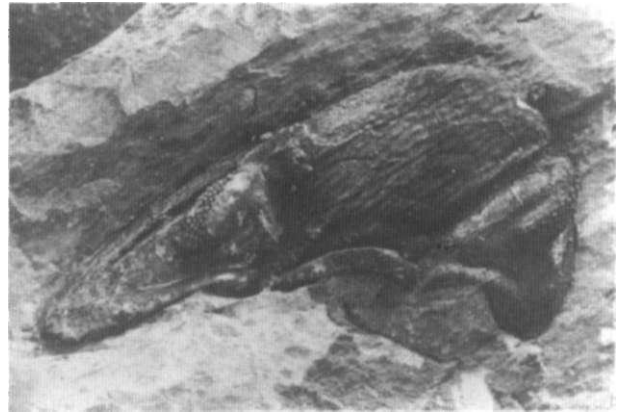
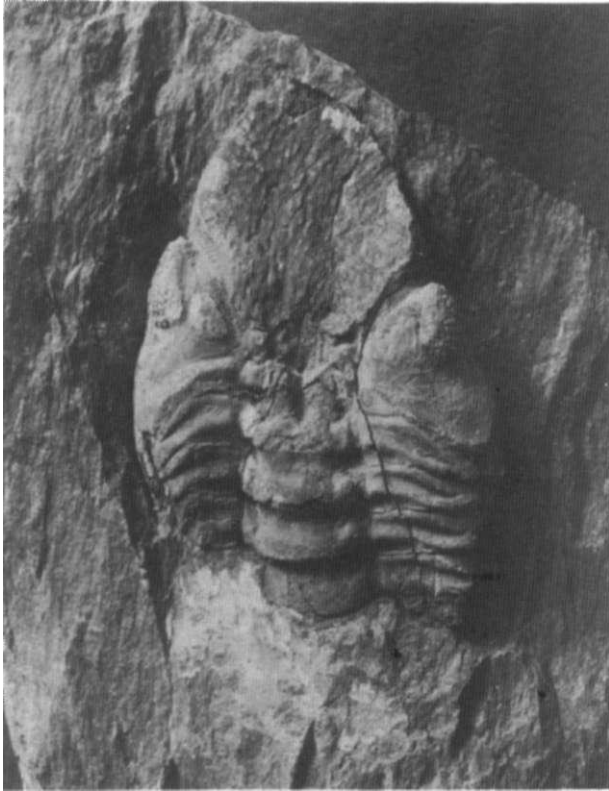
5) Pro vznik zkamenělin je konečně velmi důležitá i teplota, tlak a povaha minerálních roztoků kolujících v usazeninách.



Obr. 3-5. Mezi časté fosilizační pochody patří provápenatění neboli kalcifikace.
Kalcifikované schránky (rourky) sedentárních červů rodu *Serpula*. Senon. Evropa, lx. Foto V. Šilhán.



Obr. 3-6. častým fosilizačním pochodem je prokřemenění (silicifikace).
Zkřemenělý kmen *Psaronius* sp. perm, Hilbersborf. Zmenšeno. Foto J. Krnovský.



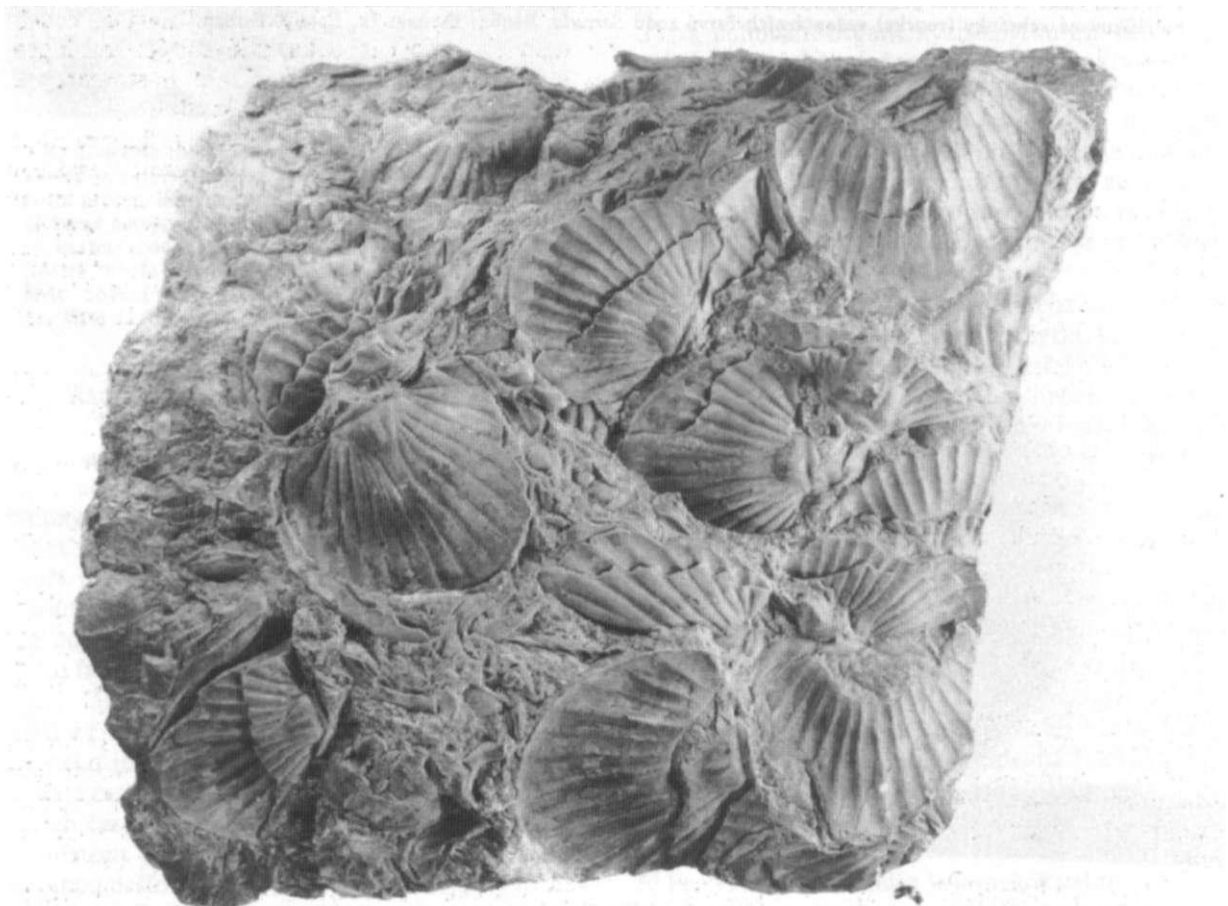
Obr. 3-7. Různými procesy probíhajícími v kůře zemské bývá tvar zkamenělin silně měněn. Na obr. je část krunýře trilobita rodu *Phacops* Emmrich, 1839.

Nahøfe: Změna tvaru krunýře postranním tlakem.

Vlevo: Změna tvaru krunýře tlakem na delší osu těla.

Spodní devon. Čabová u Moravského Berouna. Zvětšeno.
Foto P. Rohlich.

Obr. 3-8. Lumachela (hornina složená z úlomků krunýřů nebo jiných částí těla různých organismů) z exuvií ocasních štítů (pygidií) druhu *Bojoscutellum paliferum* (Beyrich, 1847). Spodní devon. Vápence koněpruské. Koněprusy. Ix. Foto M. Šnajdr.



3.2.2. Fosilizační proces

Dostal-li se organický zbytek shodou příznivých okolností do vrstev zemské kůry, podléhá pozvolna změnám, které posléze vedou k jeho zkamenění. Tyto změny jsou dvojího druhu, a to: přeměny vnitřní, způsobené rozkladem uhlíkatých látek v těle odumřelého organismu a přeměny způsobené vlivem prostředí.

Přeměny vnitřní

Měkké části mrtvého těla se v krátké době po odumření organismu rozkládají tlením nebo hnitím. Oba tyto pochody jsou obvykle katalyzovány enzymy vznikajícími jako produkty rozpadu rozkládající se organické hmoty odumřelého těla nebo enzymy vznikajícími činností saprofytů (např. bakteriemi aj.).

Tlení je děj aerobní (oxidativní), který nastává pouze za přítomnosti elementárního (volného) kyslíku a příslušných katalyzátorů. Je to tedy pozvolné „spalování“, které končí úplným rozložením organických látek na jednoduché sloučeniny prvků, z nichž jsou složeny, tj. uhlíku (C), vodíku (H), dusíku (N), síry (S), fosforu (P) a jiných. Vytváří se tak oxid uhličitý, dusík a jeho oxidy, voda, oxid siřičitý, fosfátové ionty atd.

Hnití je v podstatě enzymová redukce organického zbytku, tedy děj anaerobní (bez přístupu volného kyslíku). Leží-li odumřelý živočich jen na povrchu nebo je-li pokryt jen tenkou vrstvou sedimentu, takže vzduch k němu má celkem volný přístup, probíhají oba uvedené procesy vedle sebe a navzájem se podporují a urychlují. V závislosti na stoupající mocnosti nadložních sedimentů klesá možnost pronikání kyslíku k organickému zbytku, takže posléze převládne proces redukční hnití.

Oba zmíněné pochody urychluje zvýšení teploty a vlhkosti. Proto rozkladné pochody probíhají mnohem rychleji v teplých pásmech Země, než v oblastech polárních. Proti hnití působí mnoho činitelů, z nichž nejdůležitější je vyšší koncentrace solí v okolním prostředí, rychlé vysychání, nadměrný obsah huminových kyselin v rašelinovém prostředí, antibiotika apod.

Bitumenizace. Vlastní rozklad tkání začíná štěpením nejsložitějších organických sloučenin. Bílkoviny se hydrolyzují proteázami bakterií na aminokyseliny, jež se dále štěpí specifickými enzymy na různé jednodušší látky, jako oxid uhličitý, amoniak, aminy, oxikyseliny, sloučeniny indolu, sirovodík, uhlovodíky (hlavně metan), které unikají do okolí jako plyny. Pozvolna vznikají tzv. bitumeny (živice), a z nich pak makromolekulami uhlíkaté sloučeniny alifatické i aromatické, známé jako zemní (montánní) vosky (ozokerit), ropa, asfalty a parafíny. Od kondenzovaných aromátů mají převážně tmavou barvu a jsou rozpustné v organických lipofilních rozpouštědlech. Pochody právě popsanými nabývají organické zbytky barvy šedohnědé, tmavohnědé až černé a poznenáhlu ztrácejí původní tvar. Celý tento pochod označujeme jako bitumenizace. Tak vznikají z nahromaděných organických zbytků i ložiska ropy.

Karbonizace (zuhelnatění). U rostlinstva probíhá za nepřítomnosti vzduchu složitý proces, jímž se celulóza $(C_6H_{10}O_5)_n$ (kde $n = 8 \cdot 10^3$ až $1,2 \cdot 10^4$) i jiné sacharidy

postupně rozkládají podle celkové rovnice:
 $C_6H_{10}O_5 = CO_2 + 3 H_2O + CH_4 + 4 C$.

Tento proces označujeme jako uhelnatění (karbonizace). Jeho výsledným produktem je vedle oxidu uhličitého a vody i metan (CH_4) (se vzdušným kyslíkem tvoří velmi nebezpečnou třaskavou směs, jež je příčinou mnoha důlních katastrof) a amorfní uhlík (C). Ten je příčinou černého zbarvení zuhelnatělých organických zbytků. Tímto způsobem vznikla z nahromaděných rostlinných těl rozsáhlá uhelná ložiska. Stejný proces probíhá i u ojedinelých rostlinných částí (listů, květů, plodů, větviček atd.), avšak vrstvička uhlí, která v tomto případě vzniká z tak nepatrné části rostliny zapadlé do bahna, je velmi tenká. Přesto je svou tmavou barvou nápadná a na vrstevních plochách některých hornin dobře zřetelná.

Vedle bitumenizace a zuhelnatění lze u organických zbytků pozorovat ještě mnoho jiných přeměn, které vedou k úplné změně a posléze až ke zkamenění organických zbytků. Tak např. analýzou tvrdých částí těl mořských živočichů se zjistilo, že kromě organických sloučenin obsahují tyto zbytky většinou sloučeniny několika málo prvků stále se opakujících, hlavně vápníku, hořčíku, železa, křemíku, síry a fosforu. Jde o poměrně stále sloučeniny, jejichž množství v průběhu fosilizace často ovlivňován. Obsahuje-li např. schránka mlže 93 - 96 % uhličitanu vápenatého a dovolují-li to příznivé podmínky prostředí (zejména chemismus) je předurčena k **provápenatění (kalcifikaci)**, a je také uhličitánem vápenatým obvykle fosilizována. Podobným způsobem dochází někdy u křemitých hub k **prokřemenění (silicifikaci)** jejich těl atd. Je samozřejmé, že tyto anorganické látky posléze krystalizují.

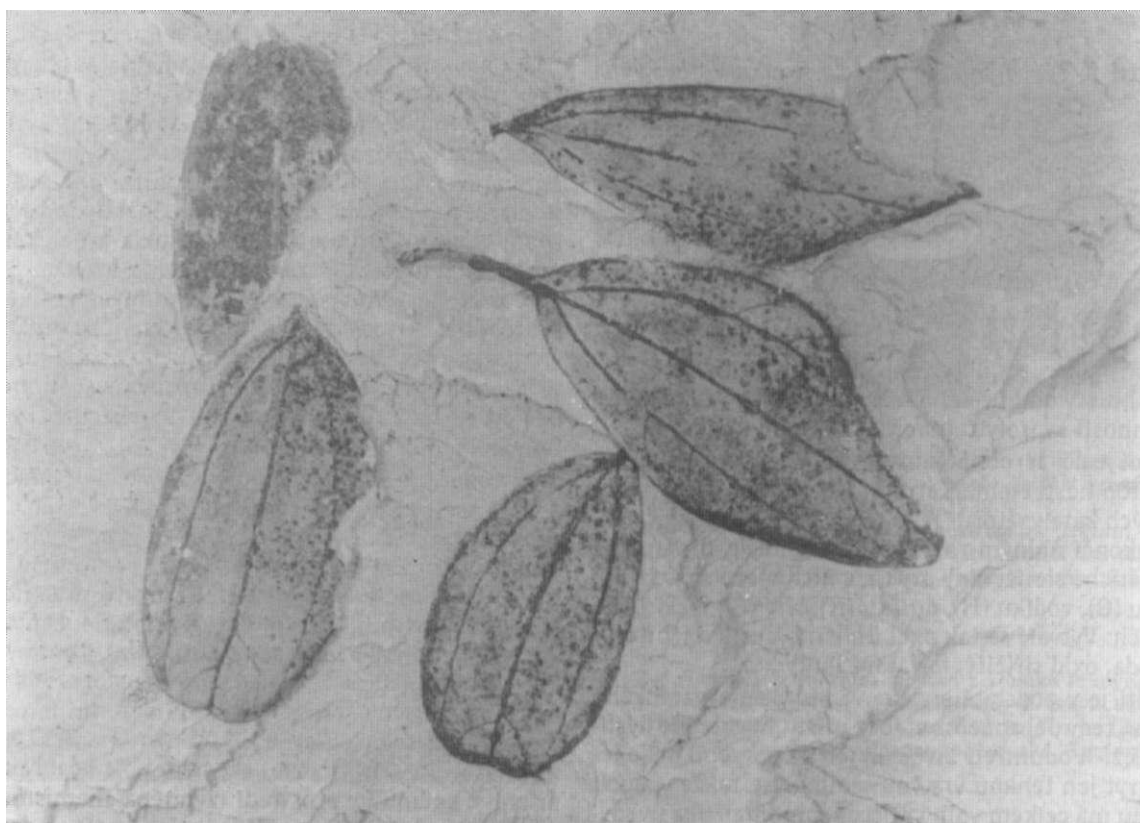
Vnitřní přeměna trvá obvykle velmi dlouho. Např. kosti, které leží v půdě již po několik století, vypadají jako fosilní, avšak ožehněme-li je prudším plamenem letovací lampy, pozorujeme na nich hnědnutí a černání, někdy ucítíme i nepříjemný zápach. Všechny tyto jevy ukazují, že takové kosti nejsou dosud fosilizované a obsahují zbytky organických látek. Objekty dokonale zkamenělé se plamenem nijak nemění.

Přeměny uvnitř organického zbytku by samy nevytvořily dokonalou zkamenělinu. Je nutné, aby kromě nich proběhly ještě jiné pochody, převážně podmíněné vlastnostmi prostředí, v němž je organický zbytek uložen.

Přeměny způsobené vlivem sedimentárního prostředí

Usazeniny obklopující odumřelého živočicha obsahují četné organické látky a téměř vždy vodu, která přináší rozpuštěné minerální (anorganické) látky. Původně sypké, volné sedimenty jsou těmito látkami poznenáhlu zpevňovány v pevnou masu. Souhrn pochodů a reakcí měnících původně nezpevněný sediment v pevnou tvrdou hmotu čili kámen, označujeme jako **diagenezi**. Z uvedeného je zřejmé, že základní podmínkou pro zpevnění horniny je její úplné prosáknutí vodou obsahující určité množství minerálních solí.

Atmosférické srážky přinášejí ze vzduchu jednak volný kyslík, jednak kyselinu uhličitou. V půdě narážejí tyto látky na různé rozpustné soli, reagují s nimi,



Obr. 3-9. Za nepřítomnosti vzduchu vzniká karbonizací z celulózy uhlík. Karbonizovaná část rostliny buď zůstává na místě, nebo vymizí a zůstane po ní pouze otisk.

Nahoře: Listy druhu *Cinnamomum scheuchzeri* Heer. Mlócén. Břežt'anské jíly. 1,2 x. Foto K. Drábek.

Dole: Větvička kapradiny druhu *Callipteris conferta* (Sternberg). Spodní perm. Broumovsko. 2,5 x, pobčleno. Foto K. Drábek.

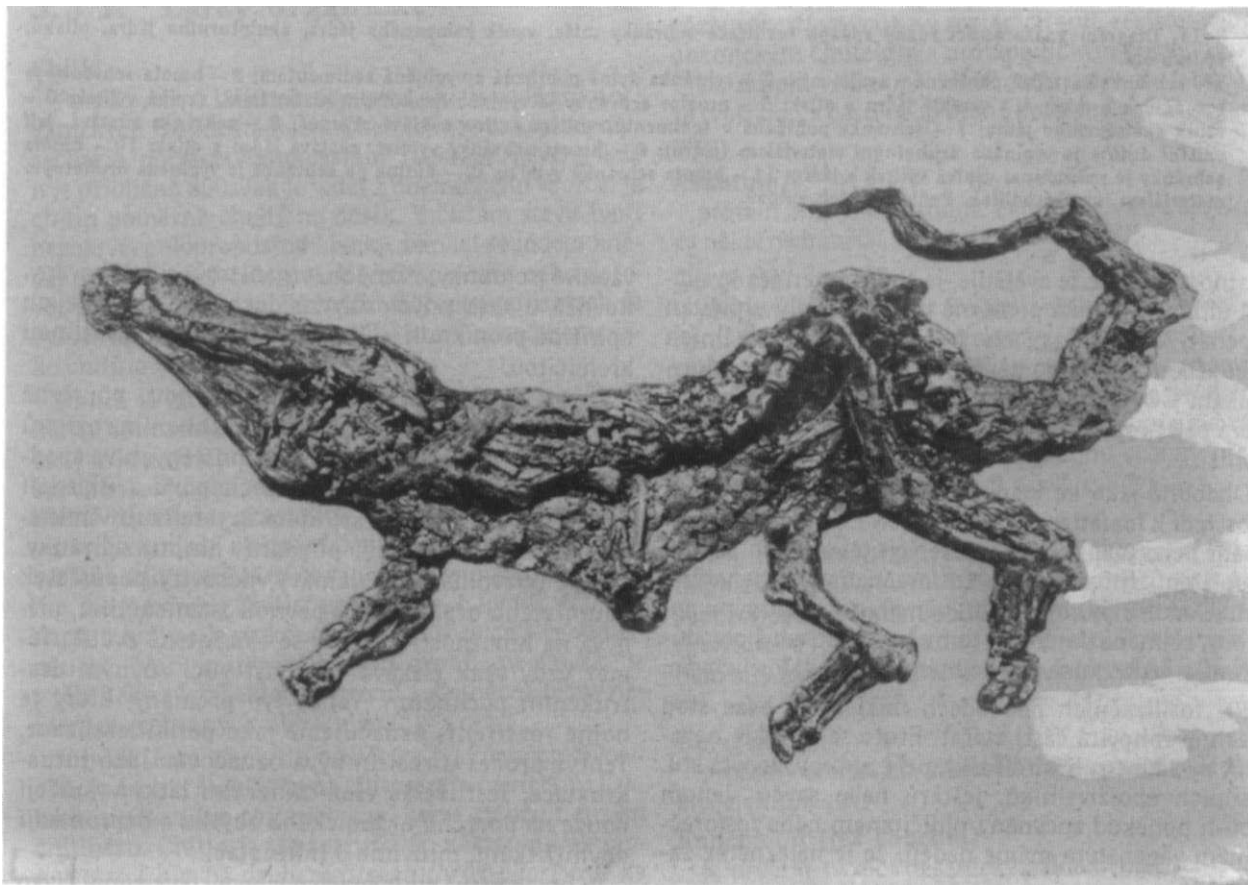
a tak vznikají nové chemické sloučeniny uplatňující se při fosilizaci. V mořském prostředí je důležitá přítomnost chloridů a síranů, ve sladké vodě pak obsah kyseliny křemičité, oxidů a hydroxidů železa, manganu atd. Tyto látky se snadno stěhují (migrují) a tvoří různé nové sloučeniny, jež se opět rozpadají. S těmito anorganickými látkami přicházejí do styku i látky vzniklé rozkladem organických složek sedimentu, které se rovněž účastní na tvoření některých látek důležitých při fosilizačních procesech.

Všechny chemické procesy, přeměny a reakce označujeme podle povahy jejich výsledného produktu příslušnými jmény. Nejjednodušší přeměna organického zbytku způsobená vnějšími vlivy je **vyloužení**. Jako příklad nám poslouží změny schránek měkkýšů pohřbených v sedimentech. Původní vnější organická vrstva schránek (periostrakum) při vyloužení úplně zmizí (rozloží se a produkty rozkladu jsou odplaveny). Někdy z ní může zůstat jemná karbonizovaná blanka. Mizením periostraka, které je nositelem barevných pigmentů, a odplavením všech organických látek (konchinové hmoty z prostorů mezi hranolky prizmatické vrstvy, viz kap. 7.5.1.3.) schránka pozvolna bledne a vlivem různých látek, hlavně huminových kyselin, je zvolna rozpouštěna, ztenčuje se až posléze úplně zbledne. Říkáme, že **křídovatí**. Vidíme, že výsledkem tohoto pochodu je jednak ztráta barev, jednak vytvoření drobných jamek, drsnatin a jiných stop na povrchu schránky

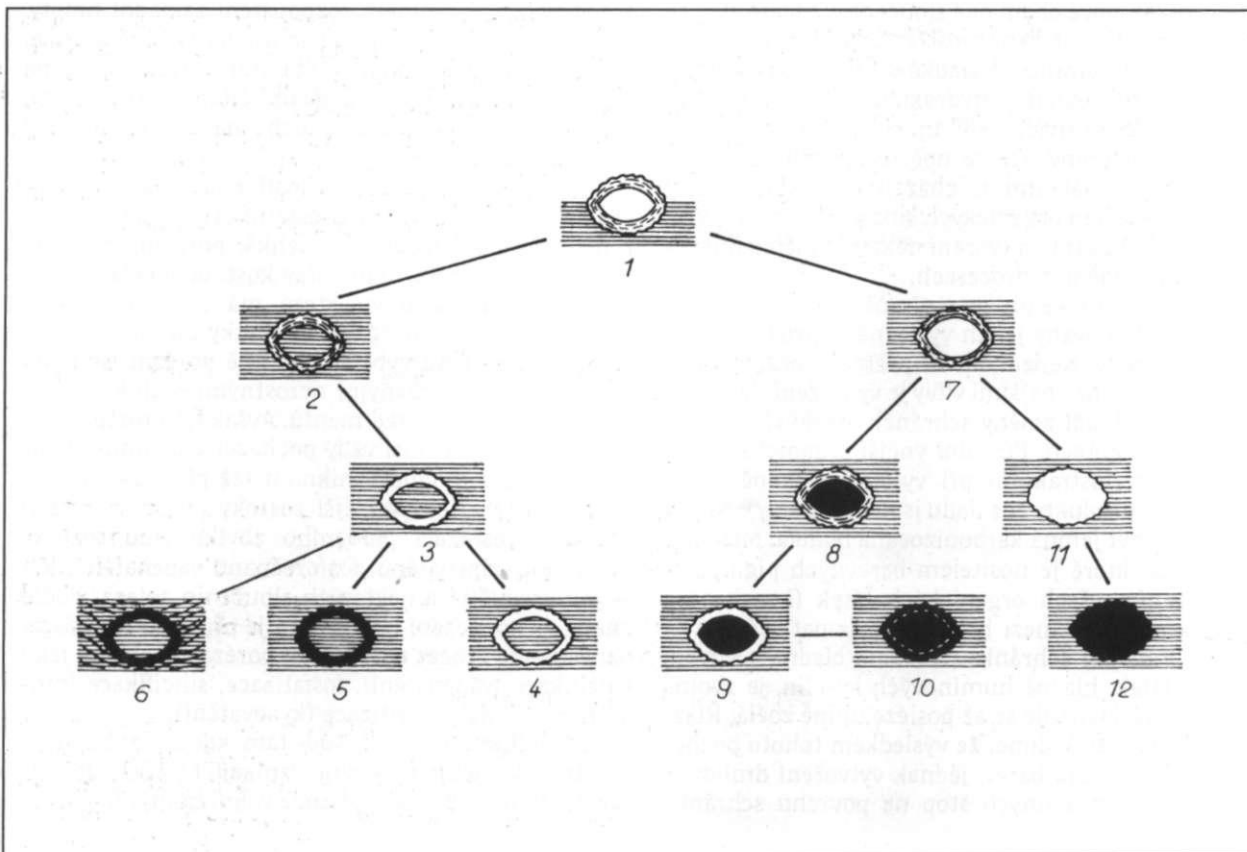
svědčících o pozvolném rozpouštění základní hmoty. V tomto stupni přeměny je schránka značně křehká, měkká, lámavá a silně pórovitá. Není-li včas nasycena nějakou minerální solí, např. uhličitánem vápenatým, rozpadne se během krátké doby na drobné úlomky a posléze zmizí.

Podobný proces probíhá u kostí. Pozvolna z nich mizí tuk, křehkovina a všechny ostatní organické látky, až z nich posléze zůstane jen lehká, porézní, vybělená anorganická hmota. Tento stav kostí odpovídá zhruba silně vysušenému dřevu, které, má-li možnost, vodu dychtivě nasává. Anorganické zbytky odumřelých těl různých živočichů vybělené a silně porézní jsou pak snadno napájeny různými nerostnými roztoky prosakujícími z okolních sedimentů. Avšak tyto roztoky minerálních solí nemusí vždy pocházet z okolního sedimentu, nýbrž mohou vzniknout též při rozkladu odumřelých těl. Nejobvyklejší roztoky působící při poznenáhle fosilizaci porézního zbytku jsou roztoky uhličitánu vápenatého, fosforečnanu vápenatého, kyseliny křemičité a některých sloučenin železa. Podle chemického složení látky, která je příčinou fosilizace, označujeme proces zpevňování porézního zbytku jako kalcifikace (vápenatění), fosfatizace, silicifikace (prokřemenění) nebo pyritizace (kyzovatění).

Ke **kalcifikaci** dochází všude tam, kde se ve vhodném prostředí vylučuje a usazuje vznikající CaCO_3 . Jak víme, tento uhličitán je v přírodě velmi hojný. Jeho roz-



Obr. 3-10. Pseudomumie eocenního krokodýla z lokality Geiseltal (SRN). Tělo bylo konzervováno roztoky různých solí. Podle prodejné fotografie.



Obr. 3-11. Diagram znázorňující různý způsob fosilizace schránky mlže, vznik kamenného jádra, sopečného jádra, otisku, výlisku atd.

1 - schránka částečně pohřbená v sedimentu; 2 - schránka úplně pohřbená a vyplněná sedimentem; 3 - hmota schránky je rozpuštěna a mizí; 4 - vzniklé jádro a otisk; 5 - prostor schránky je vyplněn druhotným materiálem, vzniká výlitek; 6 - vznik sopečného jádra; 7 - schránka pohřbená v sedimentu, vnitřní dutina zůstává prázdná; 8 - schránka zůstává, její vnitřní dutina je vyplněna druhotným materiálem (jádro); 9 - hmota schránky vymizí, zůstává jádro a otisk; 10 - hmota schránky je nahrazena, vzniká výlitek a jádro; 11 - hmota schránky vymizí; 12 - dutina po schránce je vyplněna druhotným materiálem, vzniká odlitek. Podle různých autorů.

pustnost ve vodě se zvětšuje, je-li přítomen též kyslík uhlíčitý. Vzniká poměrně nestálý kyselý uhličitán vápenatý $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$, který se při změně fyzikálních nebo chemických poměrů prostředí (změna teploty, unikání CO_2 atd.) mění ve stálou modifikaci CaCO_3 , která pak prolíná organický zbytek, zpevňuje ho a tím fosilizuje.

Obdobně jako ke kalcifikaci, dochází v příhodném prostředí k fosfatizaci. Příčinou tohoto procesu je prolínání nebo povlékání odumřelých těl a jejich zbytků fosforem, tj. amorfním fosforečnanem vápenatým. Tím je odumřelý zbytek chráněn před rozkladnými pochody, zejména dojde-li k tomu bezprostředně po odumření, a je povolna ve vhodném prostředí fosilizován.

Při fosilizačních pochodech mizí zcela beze stop všechny rohovité části zvířat. Proto se obvykle nezachovaly žádné rohovité desky, peří, chlupy, kopyta atd. fosilních obojživelníků, ještěřů nebo savců. Jenom jsou-li poněkud zpevněny uhličitánem nebo fosforečnanem vápenatým máme naději, že je nalezneme zachované.

Silicifikace je v přírodě častým jevem. Při přemísťování kyseliny křemičité spodními vodami mohou být

vápenné schránky různých organismů silicifikovány. Rovněž u rostlinných zbytků dochází často k jejich úplnému proniknutí (intuskrustaci) kolující kyselinou křemičitou.

Proměna porézního zbytku v pevnou, poměrně těžkou zkamenělinu se tedy děje působením roztoků různých anorganických látek rozpuštěných ve spodních vodách. Ty vnikají do všech pórů a ukládají v nich anorganické látky, které krystalizují v minerály, avšak nenahrazují původní hmotu schránky. Tak se povolna mění lámavý, pórovitý pozůstatek odumřelého organismu v pevnou zkamenělinu, přibývá na hmotnosti a někdy se i nepatrně zvětší. Téměř vždy však získává odolnost vůči různým destrukčním pochodům. Tento typ přeměny, který je hojně rozšířený, označujeme jako **permineralizace**. Tentýž proces u rostlin bývá označován jako **intuskrustace**. Jestliže se však minerální látky vysrážejí pouze na povrchu organického zbytku a nepronikají dovnitř tkání, mluvíme o **inkrustaci**.

Ve všech právě zmíněných pochodech vystupuje jako důležitý činitel jejich doba trvání - tedy čas, při kterém jsou i nejmenší výsledky všech reakcí tak násobeny, že

se nám posléze jeví jakožto jediný mohutný proces, tvořící podklad přeměny organického zbytku.

Všechny roztoky účastníci se fosilizačních procesů působí nejnáze v porézních horninách. Např. písky jsou zpevňovány mnohem rychleji než usazeniny neporézní (např. jíly a hlíny). Vidíme, že pórovitost sedimentu tak i organického zbytku je důležitým činitelem při diagenetických pochodech. Delší dobu v zemi ležící porézní zbytek, který ztratil své organické látky, přitahuje a nasává kolující minerální roztoky, jimiž je

pozvolna přeměňován ve zkamenělinu. I v případě, kdy fosilizační proces proběhne až do konce a zbytek odumřelého jedince zkamení, stane se často, že různými pochody probíhajícími v kůře zemské je tato fosilie velmi poškozena nebo i zničena. Proto je třeba na zkamenělinu hledět jako na vzácný přírodní objekt, jako na důležitý doklad dávného života, který vznikl kdysi v dávné minulosti země a zachoval se až do našich dnů jen shodou mimořádně příznivých okolností.

3.3. Fosilizace nejdůležitějších látek tvořících pevné části organismů

Látky tvořící kostry, schránky, oporné systémy nebo ochranné pokrvy různých útrojenců se vzájemně liší svým chemickým složením i strukturou. Náleží k nim různé organické i anorganické substance, jejichž fosilizace probíhá různě. Z organických látek jsou to především chitin, různé proteiny, celulózy, lignin, sporopoleniny a kutin, z anorganických uhličitán vápenatý, fosforečnan vápenatý, oxid křemičitý a síran strontnatý.

3.3.1. Látky organické

Chitin

Pevná pružná látka nerozpustná ani ve vodě ani v organických rozpouštědlech. Chemicky je to aminopolysacharid polyacetylglukosamin $(C_6H_{10}O_5N)_n$, kde n je přibližně 800. Jak je vidět z chemického vzorce, je chitin poměrně chudý na dusík. V čistém stavu tvoří bezbarvé, polopropustné blanky, barví se jódem hnědě, přidáním koncentrované H_2SO_4 modře nebo fialově, methylenovou violetí růžově. Na organismech je vylučován z buněk pokožky těla, které označujeme jako chitinový epitel.

Chitin je látka charakteristická pro členovce. Tvoří hlavní součást krunýřů koryšů (vyskytuje se poměrně čistý v krunýřích raků, krabů atd.), kde je však ještě zpevněn uhličitánem vápenatým. Dále byl pravděpodobně rozšířen u graptolitů a eurypteridů. Živočichové, zvláště mladí, občas svlékají pevné chitinové pokrvy. Tuto odhozené části chitinových krunýřů označujeme jako exuvie. Chitin nacházíme i uvnitř těl, tak např. u hmyzu je na konci zažívací trubice a ve vzdušnicích. Tvoří kostry některých druhů mechovek, je v těle některých bakterií a proniká i buněčné blány některých rostlinných hub a plísní.

V půdě, kam se chitin dostává z těl různých živočichů, je zvolna rozkládán na chitosamin některými bakteriemi (*Bacillus chitinivorus*), které vylučují enzym chitinázu. Chitin je též rozrušován některými aktinomycetami hlavně druhem *Streptothryx odorifera*. Za fosilizace se chitin redukuje až na uhlík, který způsobuje karbonizaci některých fosilií (např. u graptolitů).

U některých organismů nacházíme kostry z látek, které se svými vlastnostmi chitinu dosti podobají, ale svým chemickým složením se od něho dost liší. Zatím co chitin je aminopolysacharid, tedy látka blízká cukrům, jsou níže popsané látky proteiny (bílkoviny), patří do skupiny skleroproteinů.

Skleroproteiny

Jsou to vláknité podpůrné bílkoviny, které nejsou nikdy součástí buněk ani tělních tekutin, nýbrž se vyskytují jen v intercelulární hmotě a jsou základem různých podpůrných tkání. Při štěpení skýtají tytéž štěpné produkty jako vlastní proteiny, liší se však hlavně nerozpustností ve vodě a v roztocích solí, rezistencí proti chemickým činitelům a proteolytickým enzymům.

Do skupiny skleroproteinů patří tedy tyto látky, které tvoří buď z části nebo úplně kostry různých organismů:

Akanthin,

protein blízký keratinům. Tvoří rohovitou část kostry některých mřížovců.

Gorgonin,

protein, který ještě s jinými organickými sloučeninami tvoří podstatu koster skupiny *Gorgonacea* (tj. korálů ze skupiny *Alcyonaria*), které bývají označovány jako „rohovití koráli“. V dnešních mořích patří do této skupiny přes tisíc druhů, Gorgonin obsahuje jód vázaný v diiodtyrosinu, brom jako kyselinu bromgorgonovou a má nižší obsah síry než pravá rohovina.

Keratiny

jsou hlavní součástí pokožky (epidermis) a epidermálních útvarů u zvířat (vlasů, rohů, nehtů, peří atd.). Jejich složení se mění podle druhu tkáně a podle stáří individua. Typické keratiny se vyznačují vysokým obsahem síry (např. keratin lidských vlasů má až 5,34 % síry).

Kolageny,

proteiny tvořící hlavní složku vláken vazivové tkáně živočichů.

Konchiolin (též konchin)

je protein tvořící organický základ (matrici) schránky většiny měkkýšů. Jeho makrostrukturu lze sledovat teprve po rozpuštění vápnité hmoty schránek. Tvo-

ří rovněž vnější vrstvu schránek měkkýšů zvanou periostrakum a tenké destičky (lamely) mezi vrstvičkami aragonitu ve vnitřní perleťové vrstvě většiny měkkýšů. Mezi těmito vrstvičkami z různých látek dochází k interferenčním jevům, které jsou příčinou překrásných barev perleti.

Mukoidy

jsou glykoproteiny (bílkoviny bohaté na cukry) obsažené v různých hlenech, kde tvoří tzv. „pseudochitiny“. Byly zjištěny ve schránkách některých dírkovců.

Spongin

je protein rohovité povahy, obsahující dosti značné procento jódu. Nacházíme ho v podpůrných tkáních mořských hub. S gorgoninem a ještě s jinými bílkoviny patří mezi tzv. skeletiny, které se vyskytují v podpůrných tkáních bezobratlých.

Tektin

je protein blízký keratinům, tvoří „rohovité“ části schránek některých dírkovců.

Všechny uvedené skleroproteiny při fosilizačních pochodech buď zcela zmizí, nebo jsou různým způsobem karbonizovány.

Zatímco jsou u živočichů jako podpůrné látky velmi rozšířeny chitin a proteiny, tvoří u rostlin podpůrné tkáně celulóza a lignin.

Celulózy

Celulózy ($C_6H_{10}O_5$)_n, kde $n = 3-9 \cdot 10^3$ jsou polysacharidy. Jsou to makromolekulami sloučeniny, které se skládají z většího počtu jednoduchých cukrů, k nimž ze známějších látek patří např. škrob. U živočichů se celulóza vyskytuje pouze u tunikát. Společně s ligninem a pentosany (= polysacharidy tvořené z pentosových jednotek) tvoří dřevo.

Celulózy nejsou rozpustné ani ve vodě, ani v organických rozpouštědlech. Za přístupu vzduchu jsou však rozrušovány četnými mikroorganismy, vybavenými enzymy celulózami, které celulózu hydrolyzují až na glukózu. Za nepřítomnosti vzduchu podléhají celulózy snadno karbonizačním pochodům a vzniká z nich (pochody výše popsanými) uhlí. Ojedinelé listky stromů, které zapadly do usazenin, jsou buď karbonizovány, nebo organická hmota úplně vymizí a zůstane po nich pouze otisk. Ten bývá zabarven buď hydroxidem železitým, nebo tenkou vrstvičkou nějakého jiného materiálu, který se srazil při rozkladu organické hmoty. Lodyhy nebo pletiva obsahující více vody jsou při fosilizaci buď karbonizovány, nebo (zvláště pak vodnatější pletiva) jsou impregnovány oxidem křemičitým, popř. jinými minerály (např. sulfidy železa), které byly přineseny spodními vodami.

Lignin

Je to soubor polymerních sloučenin o různé molekulární hmotnosti, monomerní jednotky jsou odvozeny od fenylypropanu. V rostlinných tkáních je vázán v komplexu s celulózou a působí jako zpevňující materiál.

Sporopoleniny

Jde o skupinu látek obsažených v membráně pylů a spor. Jsou to polymery, které odolávají mikrobiálnímu napadení.

Kutin

Kutin je tvořen skupinou makromolekulárních sloučenin, které jsou součástí rostlinné epidermis a spolu s vosky chrání rostliny před nadměrným výparem vody a před infekcí. Pevná vrstvička kutinu zvaná kutikula se zachovává fosilní snáze než ostatní struktury listu a lze na ní studovat např. stavbu průduchů.

3.3.2. Látky anorganické

Uhličitán vápenatý čili kalcium karbonát ($CaCO_3$) tvoří tvrdé části různých organismů (viz tab. 7.1.). Často bývá uhličitán vápenatý vyloužen a to především při větřání. Je-li prostor po vyloužení $CaCO_3$ nahrazen jiným minerálem vznikají pseudomorfózy. Náhradním materiálem bývá nejčastěji SiO_2 , jsou však známy i pseudomorfózy limonitové.

Ze dvou nejběžnějších krystalových modifikací uhličitánu vápenatého - kalcitu a aragonitu, je aragonit mnohem snadněji rozpustný. Někteří mlži, např. slávka (*Mytilus*) a velevrub (*Unio*), mají vápnitou část misky složenou z vnější vrstvy kalcitové a vnitřní aragonitové. V takových případech bývá aragonit často rozpuštěn a zcela zmizí, kdežto kalcit zůstává.

Vápnité kostry se zachovávají dosti často u geologicky mladších živočichů. Geologicky starší jedince, mimo případy, kdy se zachovali v různých vápencích, nalézáme většinou jen jako otisky nebo jádra, jejichž karbonátové schránky se dlouhým časem rozpustily a zmizely.

Fosforečnan vápenatý (kalcium fosfát), $Ca_3(PO_4)_2$ vzniká hlavně tam, kde se hromadně rozpadají organické zbytky. Vylučuje se vločkovitě a často tvoří konkrce. Jako fosforit (amorfní fosforečnan vápenatý) prostupuje a povléká někdy uhynulé živočichy, čímž dochází k fosilizaci i měkkých částí jejich těl. Pěkný příklad známe ze svrchního kambria Švédska, kde byla v posledním desetiletí objevena celá fosfatizovaná těla ostrakodů i jiných korýšů. Do všech podrobností se zachovaly i jemné části jejich měkkých těl, které byly ještě před pohřbením v sedimentu prostoupeny fosforitem (viz obr. 8-28, 29, 30). Kalcium fosfát je však u bezobratlých rozšířen poměrně málo. Vyskytuje se např. ve schránkách některých ramenonožců (skupina Atremata, např. *Lingula*), u některých členovců (např. kambriických ostrakodů), u rourek některých červů atd. Velmi hojný je však v kostech obratlovců. V horninách bohatých na železo přechází při fosilizaci ve vivianit - fosforečnan železnatý (ferrofosfát $Fe_3(PO_4)_2 \cdot 8H_2O$). Ten se prozrazuje nápadně modrým zbarvením, které působením kyslíku ze vzduchu nebo vody hnědne. Pokrývá někdy zbytky obratlovců.

Síran strontnatý - celestýn ($SrSO_4$). Tvoří kostry některých mřížovců (Radiolaria). Je však značně rozpustný a proto se u fosilních zbytků zachovává jen vzácně.

Oxid křemičitý (SiO_2) tvoří pevné schránky a kostry jak rostlin tak živočichů. Křemičité schránky jsou složené z amorfního hydratovaného oxidu křemičitého ($SiO_2 \cdot nH_2O$ - opál).

Protože oxid křemičitý ve své hydrátové formě je poměrně snadno rozpustný, jsou uloženy křemičitých zbytků organismů zvláště z geologicky starších usazenin brzy rozpuštěny. Hydratovaný oxid křemičitý, nepřilíživě zvaný „kyselina křemičitá“, je pak vylučován jinde např. v podobě pazourek nebo v podobě souvislých poloh křemičitých hornin - silicitů.

Při diagenetických pochodech bývají často křemičité kostry organismů nahrazeny kalcitem, pyritem, řidčeji i jinými minerály.

Odvodněný kryptokrystalický SiO_2 se nazývá chalcedon. Někdy fosilizuje organické zbytky podobně jako opál. Koloidní kyselina křemičitá je výborný fosilizační prostředek. Snadno proniká pórovitými zbytky, impregnuje dřeva zapadá v sedimentech nebo metasomaticky zatlačuje uhličitán vápenatý, který tvoří četné schránky. Kostí zkřeměňují jen vzácně. Známe prokřeměné kly mastodontů od Hajnáčky (Slovensko) aj.

Dvojsírník železnatý, též bisulfid železnatý (FeS_2) - nesprávně kyz železnatý, se v přírodě vyskytuje buď

v soustavě krychlové (= **pyrit**), nebo v soustavě kosočtverečné (= **markazit**). Pyrit je stabilnější.

Pyrit vzniká z neutrálních až alkalických vodních roztoků jako výsledek reakce rozpuštěného sirovodíku (H_2S) s minerály obsahujícími železo. Na jeho vzniku se významně podílejí chemické pochody provázející rozklad organické hmoty bakteriální činností. Sirovodík vzniká ve vodním prostředí jednak redukcí síranu, jednak rozkladem organické síry vzniklé z odumřelého organismu. Proto pro vznik pyritu jsou velmi důležité organické složky v prostředí, které ku svému životu nutně potřebují bakterie redukující sírany. Pyrit proto často nacházíme ve spojení s organickou hmotou přeměněnou během času např. v uhlí, v uhelné příměsi různých sedimentů, v černých břidlicích, v tmavých bituminózních vápencích atd. Příznivým faktorem pro jeho vznik je zvýšená teplota. Vzniká též přeměnou méně stálého markazitu. Patří mezi velmi rozšířené petrifikační minerály. Fosilizační proces, kdy je pyrit fosilizačním minerálem, označujeme jako kyzovatění - pyritizace.

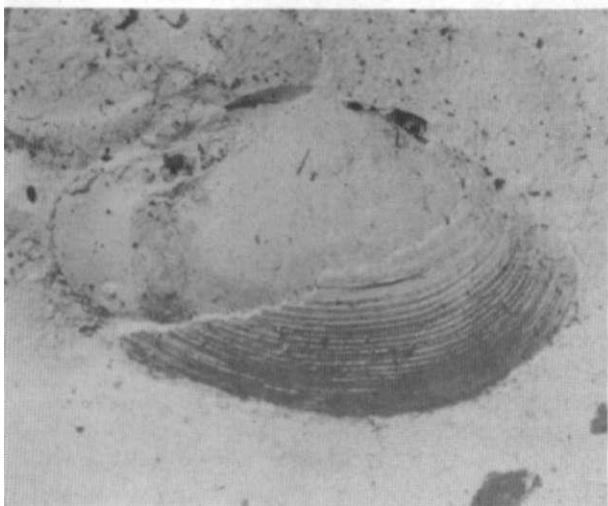
3.4. Dělení a typy fosilií (zkamenělin)

Zkameněliny lze rozdělit na dvě skupiny:

- a) zkameněliny pravé,
- b) zkameněliny v širším slova smyslu.

Pravé zkameněliny

Do této skupiny patří všechny fosilie, u nichž se zachovala alespoň část původního těla. Poměrně často se zachovávají tvrdé části jako jsou schránky, kosti a zuby. Jen velmi zřídka se zachovávají též části měkké. K výjimečně dobře zachovaným pravým fosiliím patří zbytky organismů v jantaru, fosfatizovaná těla drobných koryšů ve vápencích a fosfatických konkréciích,



Obr. 3-12. Kamenné jádro mlže rodu *Nucula* je z částí zakryto neúplnou pravou miskou. (Skutečná velikost 12 mm). Křída ČSFR. Foto Z.V. Špinar.

mumie a pseudomumie. Jako mumie označujeme v paleontologii takové fosilie, které vznikly rychlým vysušením těl uhynulých živočichů. Tímto způsobem se zachovávají zvířata obvykle v suchém pustinném klimatu, např. v pouštích, kde vysoké teploty, které tam přes den panují, rozpalují písek a kamení, které pak sálavým teplem napomáhají k vysušování těl uhynulých zvířat. Mumie též často vznikají v jeskyních, kde je sucho a neustálý průvan.

Objekty, u nichž se zachovalo tělo i s měkkými tkáněmi jiným způsobem než vysušením - např. zamrznutím v ledu, konzervací solnými roztoky, živnicemi,



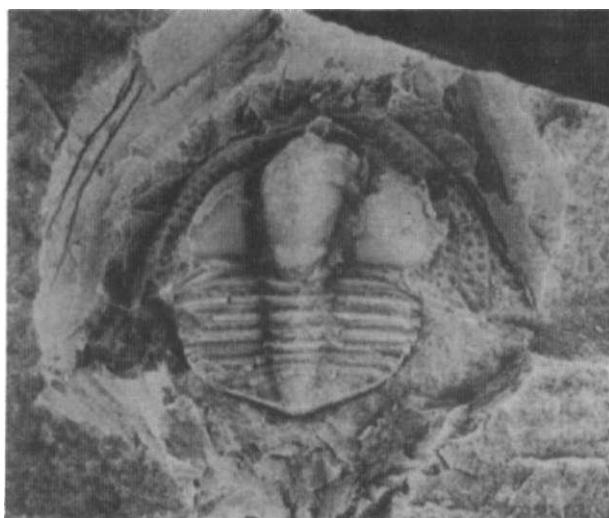
Obr. 3-13. Kamenné jádro mlže *Pholadomya murichinsoni* Sowerby. 1x. Essenhaffen, jura, sv. dogger. Foto J. Krnovský.

naftou, huminovými kyselinami apod., označujeme jako pseudomumie. Nejznámějšími pseudomumiemi jsou nálezy mamutů zamrzlých v ledu na Sibiři a v Kanadě. Mamut objevený na řece Berezovce v r. 1902 uhynul před několika tisíci lety. Byl ledem tak dobře konzervován, že psi požívali jeho maso jako čerstvé. Dobré zachování této mršiny umožnilo studovat i obsah žaludku, složení krve, srsti atd. Neméně dobře se zachovalo i mládě mamuta, které bylo v r. 1978 nalezeno rovněž ve východosibiřském ledu. Velmi dobře se též zachovaly pozůstatky mladopleistocenních srstnatých nosorožců od Staruně (severní předpolí Karpat), jež byly konzervovány v jílech prosáklých roztokem soli kuchyňské (NaCl) a ropou. V asfaltových uloženiších bylo nalezeno množství výborně zachovaných obratlovců na lokalitách Rancho la Brea u Los Angeles a Binagadi u Baku.

Zkameněliny v širším slova smyslu

Do této skupiny patří také objekty, u nichž během fosilizace nebo i po ní došlo ke ztrátě jakéhokoliv zbytku původního těla. Zůstal pak jen víceméně dokonalý otisk původního tvaru, popřípadě otisk vnitřní nebo vnější skulptury. Náleží sem rovněž veškeré tvarově zachované stopy po činnosti fosilních organismů.

Nejběžnějším typem zkamenělin v širším slova smyslu jsou **kamenná jádra**. Ta vznikají, vnikne-li měkký sediment, např. bahno nebo jemný písek, do schránek živočichů, jejichž měkké části vymizely (vyhnily atp.). Sediment vniká do schránek buď přirozenými otvory, jako je např. ústí ulity, mezera mezi lasturami mlže nebo otvor stvolový, řitní atd. Často však vniká sediment do schránek i otvory vzniklými mechanicky, tj. prolomením schránek, zlomením kostí, proražením krunýře atd. Materiál, který do vnitřku

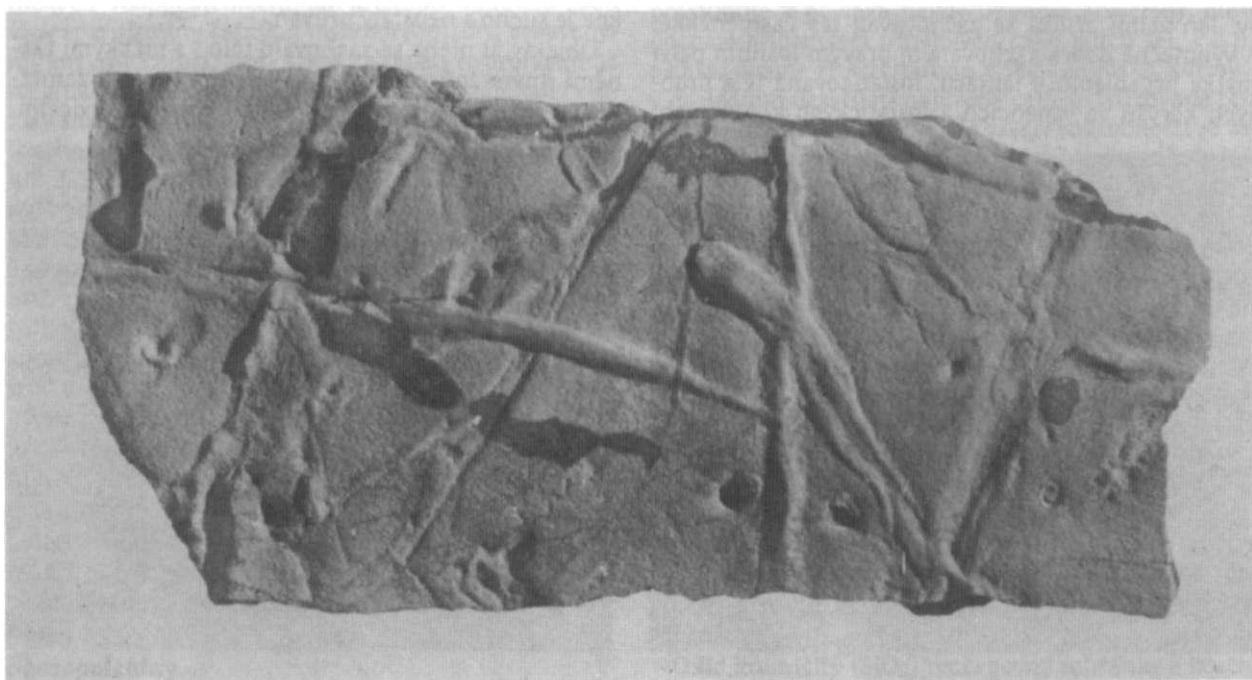


Obr. 3-14. Skulpturní jádro trilobita rodu *Cryptolithus*. Ordovik. Vrstvy zahořanské, okolí Prahy. Foto Z.V. Špinar.

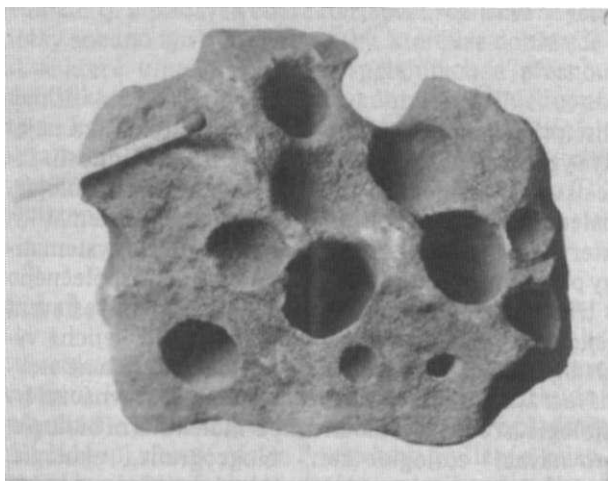
schránky vnikl, během doby ztvrdne a zachová tvar dutiny, kterou vyplnil. Tak vzniká kamenné jádro. To se zachová často i tehdy, když byla schránka během fosilizačních pochodů zcela rozpuštěna.

Otisky

Vznikají otisknutím vnějšího povrchu těla organismu nebo jeho částí do měkkého sedimentu. Fosilizovaný zbytek nazýváme někdy jako pozitiv a otisk jako negativ. Otisky zpravidla zachovávají dosti věrně vzhled vnějšího povrchu, a to i v takových případech, kdy hmota těla byla úplně odstraněna. Po vyloužení



Obr. 3-15. Bioglyfy. Stopy po lezení živočichů na vrstevní ploše. Ordovik. Řevnické křemence. Praha-Libeň (lom pod Bulovkou). 1x. Foto P. Röhlich.



Obr. 3-16. Bioglyfy. Doupata (vývrty) cenomanských mlžů rodu *Lithodomus* (datlovka) v ordovických křemencích. Přezle-tle u Prahy. 1x. Foto P. Róhlich.



Obr. 3-17. Doupata (svislé trubice) červů druhu *Tigillites ver-tebralis* (Fritsch, 1908). Ordovik. Křemence skalecké. Praha. 1x. Foto B. Bouček.

zbytku organismu může zůstat dutina. Jde o zvláštní formu otisků, kterou studujeme metodou výlitků.

V některých typech hornin, třeba ve vápencích, se často stává, že po vyloužení žebrovaných schránek mlžů nebo ramenonožců dojde k takovému stlačení horniny, že dutina zbylá po schránce zmizí. Skulptura, která byla na otisku vnějšího povrchu se pak otiskne na kamenné jádro. Vzniká tak tzv. **skulpturní jádro**, kde na pozitivu studujeme jak skulpturu vnějšího povrchu (žebra, valy, rýhy apod.), tak i znaky vnitřní strany schránky, např. svalové vtisky.

Ichnofosilie čili bioglyfy

Za zkameněliny v širším slova smyslu považujeme i projevy životní činnosti organismů, které nazýváme ichnofosilie nebo bioglyfy. Ty z nich, jejichž původ je nejasný, označujeme obvykle jako organogenní problematika. Ta se mohou dále dělit na problematika zoogenní a fytogenní. Jsou to hlavně různé stopy po lezení, jamky, rýhy atd. Jejich studiem se zabývá zvláštní obor zvaný **paleoichnologie** (řecky palaiós = starý, ichnos = stopa). Svým biogenním původem se tyto nerovnosti liší od nerovností vzniklých na vrstevních plochách mechanicky, např. shrnutím bahna, přemístěním nebo vlečením, event. vláčením různých objektů po dně („**mechanoglyfy**“).

Za zkameněliny nepovažujeme pseudofosilie a artefakty.

Pseudofosilie

Tímto názvem označujeme veškeré vtvory anorganické přírody, které mohou být omylem považovány za zkameněliny. Patří sem jednak konkrece, jednak dendrity.

Konkrece

Vznikají vyloučením anorganických látek během diagenetických pochodů, často kolem hničících zbytků. Obvykle mají poněkud odlišné složení než ostatní hornina. Často mají nejrůznější tvary. Mohou připomínat např. hlavy živočichů, těla členovců, velké protažené kosti, květy rostlin, trsy korálů, různě velké koule nebo vejce.

Dendrity

Jsou to tmavé až černé větvené povlaky na vrstevních plochách nebo puklinách, jež mají mechovitý nebo keříčkovitý tvar. Bývají mylně považovány za otisky fosilních rostlin, zvláště mechů. Jsou však neústrojného původu, neboť jsou tvořeny oxidy nebo hydroxidy železa a manganu.

Artefakty

Pod tímto názvem rozumíme v přírodních vědách výrobek záměrně zhotovený člověkem. Zpravidla jsou to kameny opracované člověkem nebo různé nástroje z odolného materiálu jako pazourku, křemene, kosti atd.

4. SYSTEMATIKA

4.1. Biologická systematika

Předmět každého vědního oboru je zpravidla velice rozsáhlý. Aby byla možná rychlá orientace, přehled a přesné označování zkoumaných jevů a věcí, je nutno je nějak uspořádat. Součástí každého vědního oboru je proto systematika, jejímž úkolem je třídit čili klasifikovat věci a pojmy (tj. předměty klasifikace) a uspořádat je do soustavy neboli systému. Toto uspořádání věcí a pojmů je možné různým způsobem podle toho, jaká kritéria přijmeme jako základ třídění. Kritéria, která přijmeme pro uspořádání klasifikovaných předmětů, musí být vlastnostmi těchto předmětů, tj. atributy v nich obsaženými a kdykoliv zjistitelnými. Klasifikované předměty, které mají (nebo nemají) určitou, ke klasifikaci použitou vlastnost (vlastnosti), jsou automaticky členy určité skupiny. Ty které tuto vlastnost (vlastnosti) nemají, nacházejí se mimo takovou skupinu. Principem třídění je tedy sdružování předmětů do skupin podle společných vlastností (atributů, znaků). Podle toho, jaké vlastnosti vybereme za základ pro třídění, vytvoří se skupiny klasifikovaných jednotek. Ty pak můžeme sdružovat dále do vyšších skupin.

Předmětem klasifikace v biologické systematice jsou organismy. Ty se v přírodě vyskytují jako jedinci (exempláře) nebo kolonie jedinců („jedinci“ vyššího typu). Úkolem biologické systematiky je třídit organismy-jedince do skupin (taxonů) a ty pak uspořádat do systému. Taxonomie proto studuje především vlastnosti organismů (jedinců i jejich skupin), přičemž hledá jejich podobnosti a zkoumá vztahy mezi rozlišovanými celky. Přitom se zabývá praktickými i teoretickými a formálními aspekty této činnosti. Biologickou systematiku můžeme podle toho rozdělit na tři části:

1. **klasifikaci**, která má za úkol praktické pořádání organismů do skupin na základě určitých jejich vlastností a vztahů, podání výčtu těchto skupin a jejich uspořádání do systému,

2. **teoretickou taxonomii**, která je teoretickým studiem klasifikace, jejích základů a principů, poskytující cíl odůvodnění pro její operace, pravidla a postupy,

3. **nomenklaturu**, která určuje formální pravidla stanovení a pojmenování taxonů.

Biologická systematika

Biologická systematika (dále jen systematika) je jednou ze základních biologických disciplín, protože uspořádává, třídí a pojmenovává organismy tak, aby s nimi mohlo být přesně a jednoznačně nakládáno při dalším vědeckém zkoumání. V tomto smyslu je systematika základem pro veškerou další práci s organismy. Aby tomuto úkolu mohla plně dostát, systematika potřebuje o klasifikovaných organismech co nejvíce informací. Používá proto poznatky všech biologických disciplín. Ty však nelze pokládat za její součást a rozsah systematiky rozšířit tak, že by zahrnoval všechny

disciplíny, jejichž výsledky mají pro systematiku nějaký význam. Důležitým kritériem je zde cíl činnosti. Cíle ostatních biologických disciplín, např. embryologie, paleontologie atd. nejsou totožné s cílem systematiky, kterým je sestavení systému organismů. Do systematiky patří proto jen ta činnost, která má něco společného s tříděním organismů do skupin za účelem sestavení jejich systému. Odvětví biologických věd, jejichž výsledky systematika pro své účely používá (hlavně srovnávací anatomie, srovnávací morfologie, srovnávací fyziologie, srovnávací biochemie a molekulární biologie, srovnávací etologie atd., biogeografie, ekologie, embryologie, evoluce, paleontologie atd.), jsou jejími pomocnými obory, nikoli však jejími součástmi.

Na vědeckých základech založený systém musí mít všechny znaky vědecké metody: musí mít svou teoretickou bázi, kterou je teoretická taxonomie, svou hodnotu explanační (vysvětlující), heuristickou (objevitelskou) i prediktivní (předpovědní). Systém nejen ulehčuje přehled organismů, ale zprostředkovává také množství informací o těch vztazích, na kterých je založen. Víme-li např. o nějakém druhu, že je to savec, automaticky o něm víme stovky dalších informací o znacích (o kostře, fyziologii, nervové soustavě, embryologii, sluchovém aparátu atd.) společných všem savcům. Systém tak přináší vysvětlení pro mnohé podobnosti či rozdílnosti (explanační role), umožňuje obrátit pozornost k odhalení dalších vztahů (heuristická role) a napovídá mnohé o pravděpodobném charakteru znaků a vztahů, které zatím nebyly poznány (prediktivní role).

Jako každá vědecká činnost, musí se i tvorba systému organismů řídit zákony formální logiky, její závěry musí být v souladu s empirickými pozorováními a měly by být vyjádřitelné na modelech. Zjištění fakt, na nichž je systém založen, musí být opakovatelné. Na systém sestavený vědeckými metodami však klademe ještě řadu dalších požadavků. Především skupiny v něm rozlišované by měly být přirozené, tzn. že jejich příslušníci by měli mít mezi sebou nějaký přirozený vztah, tj. existující nezávisle na klasifikátorovi. Jen takové jednotky pak mohou splnit i další požadavek, a to maximální informační obsah. Aby totiž rozlišování jednotek v systému bylo pro nás nějak významné, je nezbytné, aby nám přinášelo určitou novou informaci, tj. aby informační obsah jednotek byl větší, než informace vložená do jejich sestavení. Systém musí být také univerzální, tj. schopný pojmut všechny příslušníky klasifikovaného souboru, tedy všechny organismy recentní i fosilní. Musí v něm být místo pro všechny vymřelé i právě existující jedince.

Vědeckými metodami vypracovaný systém organismů umožňuje především determinaci (určení) každé-

ho jedince, tj. jeho přiřazení k určité jediné základní skupině v systému a tím také jeho jednoznačné pojmenování. Odtud plynou ještě další požadavky zpravidla kladené na systém. Jedním z nich je snadná určitelnost jedinců, tj. požadavek charakterizovat rozlišované jednotky snadno zjistitelnými znaky, které lze dobře sdělit a které umožní rychlou, spolehlivou a přesnou identifikaci. K těmto požadavkům lze přihlídnout, pouze když to nebude na úkor některého ze základních požadavků vědeckosti systému. Nelze nikterak připustit, aby např. požadavek snadné určitelnosti narušil přirozenou povahu rozlišovaných jednotek.

4.1.1. Klasifikace

Svět je zaplněn myriádami objektů a je nemožné pro kapacitu lidského mozku i pro prostředek sdělování informací - lidskou řeč, aby každý jednotlivý předmět obdržel svůj vlastní název. Pro způsob myšlení a vyjadřování je nezbytné, aby předměty, s nimiž se člověk setkává, zařazoval do skupin, čili aby je klasifikoval. Soubor konkrétních objektů řazených při klasifikaci do jedné skupiny nazýváme obecně klasifikační jednotkou.

Systematické kategorie

Klasifikací rozlišené skupiny organismů můžeme buď prostě stavět vedle sebe (**lineární klasifikace**), např. kůň, žížala, štika, pivoňka, hřib atd., nebo je uspořádat tak, že budou tvořit skupiny význačné určitou společnou vlastností. Tyto skupiny můžeme pak dále sdružovat na stejném principu. Jedna takto vytvořená jednotka vyšší úrovně bude obsahovat více jednotek úrovně nižší. Tato **hierarchická klasifikace** je vlastně stupnicí podřazených a nadřazených jednotek. Jednotlivé rozlišované skupiny konkrétních organismů v ní můžeme umístit nad sebou podle jejich rozsahu, tj. podle stupně zobecnění. Tak např. „žába“ je jednotka vyšší úrovně než „ropucha“ (neboť zahrnuje ropuchy, kuňky, skokany a jiné žáby), „jehličnan“ je výrazně širší pojem (tj. jednotka, kterou je možno řadit na vyšší úroveň) než jedle atd.

Ve vědecké hierarchické klasifikaci jsou odstraněny nepřesnosti lidového hierarchického systému, tj. především nedefinovanost výše a vztahu jednotlivých klasifikačních úrovní, malý a nestálý počet těchto úrovní a také způsob jejich označování. Tyto klasifikační úrovně (stupně) nazýváme **systematické kategorie**. Liší se od sebe mírou zobecnění a na tom je založeno jejich hierarchické uspořádání. Vědecká hierarchická stupnice systematických kategorií organismů je založena na principu, že každá jednotka určité kategorické úrovně (s výjimkou nejnižší úrovně) zahrnuje vždy jednu nebo více jednotek úrovně nejbližší nižší. Vyvěkla se z lidového „systému“ během 17. a 18. století. Téměř konečnou formu jí dal Švéd Carl Linné (Carolus Linnaeus, 1707-1778) a nazýváme ji proto **linnéovská hierarchie**.

Linné používal jen šest klasifikačních stupňů (úrovní), tj. systematických (taxonomických) kategorií: regnum (**říze**), classis (**třída**), ordo (**řád**), genus (rod),

species (**druh**) a varietas (**varietata**). Protože užíval kategorie regnum pouze k odlišení rostlin od živočichů, mohl k vlastní klasifikaci používat pouze 3 taxonomické kategorie vyšší než druh a to classis, ordo a genus. Kategorie phylum (**kmen**) a familia (**čeleď**) byly do hierarchické řady zařazeny teprve později. I přes to je počítáme do tzv. **základní** linéovské hierarchické řady (stupnice) taxonomických kategorií, která má tak celkem 7 stupňů (v tabulce 4-2 jsou podtrženy). Tyto základní kategorie jsou závazné (obligatorní), tj. každý druh by měl patřit do určitého rodu, ten do určité čeledi atd.

Pro klasifikaci rostlin i živočichů však tento počet klasifikačních stupňů nedostačuje. Tvoří se proto tzv. **doplňkové** kategorie, a to přidáním předpony sub-, super- nebo infra- k označení kategorií základních. Tyto kategorie jsou nezávazné, tzn. že jsou používány jen tam, kde počet základních kategorií nedostačuje. Navíc jsou do základní stupnice zařazovány někdy ještě kategorie další, tzv. **vedlejší** (dodatečné), které do řady základních kategorií nepatří, mají však obvykle také pevné postavení v hierarchické klasifikační stupnici a lze od nich tvořit doplňkové kategorie. Jsou to nejčastěji: tribus, cohors, divisio a další. Veškeré kategorie hierarchické řady (tj. kategorie základní, vedlejší a doplňkové) shrnujeme do několika skupin. Každá skupina shrnuje všechny kategorie ležící v „okolí“ nějaké základní kategorie, podle které pak skupinu nazýváme (např. skupina druhu, skupina čeledi atd.). Obvyklé postavení jednotlivých systematických kategorií a jejich rozčlenění do skupin je vyjádřeno v níže uvedené kompletní hierarchické řadě klasifikačních kategorií (viz tabulka 4-2), která ve vědecké botanické klasifikaci má 27 stupňů (z toho 6 ve skupině druhu). Ve vědecké zoologické klasifikaci má 26 stupňů (z toho 4 ve skupině druhu).

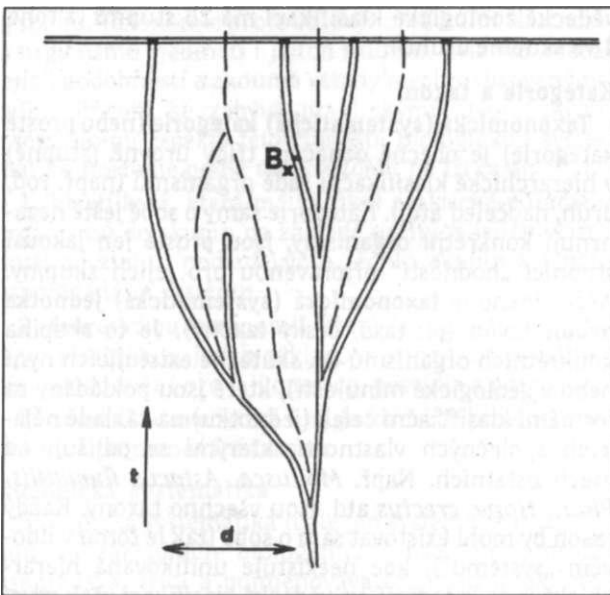
Kategorie a taxon.

Taxonomická (systematická) kategorie (nebo prostě kategorie) je obecné označení třídy úrovně (stupně) v hierarchické klasifikační řadě organismů (např. rod, druh, nadčeleď atd.). Kategorie samy o sobě ještě nezahrnují konkrétní organismy, jsou prostě jen jakousi stupnicí „hodností“ připravenou pro jejich skupiny. Něco jiného je **taxonomická (systematická) jednotka neboli taxon** (pl. taxa, česky taxony). Je to skupina konkrétních organismů (tj. skutečně existujících nyní nebo v geologické minulosti), které jsou pokládány za formální klasifikační celek (jednotku) na základě nějakých společných vlastností, kterými se odlišují od všech ostatních. Např. *Mollusca*, *Astacus fluviatilis*, *Pinus*, *Homo erectus* atd. jsou všechno taxony. Každý taxon by mohl existovat sám o sobě (tak je tomu v lidovém „systému“), kde neexistuje unifikovaná hierarchická řada kategorií, ve vědecké klasifikaci však musí být každá skupina konkrétních organismů (taxon) nárokující si systematický status, zařazena na nějaký stupeň hierarchické řady, tj. do některé kategorie. Jak vysoko určitou skupinu (taxon) ten který autor zařadí, závisí na tom, jaký systematický význam (obsah) jí přiznává. Jestliže je nějaký taxon zařazen na úroveň čeledi, tj. je pokládán za čeleď, není to proto, že by čeledi

byl ze své přirozené povahy, ale proto, že jej na tuto úroveň zařadil určitý autor. Jiný autor může tentýž taxon pokládat za podčeď, jiný třeba za podřád. Obsah taxonu se tím nemění, mění se jen jeho „hodnota“, tj. stupeň, na který je řazen v hierarchické stupnici kategorií. To platí pro všechny taxony, s výjimkou základního, tj. druhu.

Druh je základním taxonem, tj. základní ucelenou jednotkou konkrétních organismů. Kategorie, do které zařazujeme tyto základní soubory konkrétních jedinců, tedy úroveň v hierarchické klasifikační stupnici určenou pro druhy-taxony je druhová kategorie (druh-kategorie). Je to základní klasifikační kategorie. Je-li nějaká skupina organismů (taxon) druhem, o tom v podstatě nerozhoduje systematik, ale je to dáno okolnostmi její existence v přírodě (viz str. 202). Druh-taxon je přirozeně (tj. nezávisle na klasifikátorovi) celistvým souborem jedinců a podstata této jeho celistvosti (uvnitř genetická kompatibilita, vně genetická inkompatibilita) je to, co jej činí druhem-taxonem. Druhy-taxony lze sdružovat podle společných vlastností do skupin a ty pak na stejném základě do skupin ještě větších atd. Všechny taxony vyšší než druh (označujeme je souhrnně termínem „vyšší“ taxony) zařazujeme do tzv. „vyšších“ taxonomických kategorií (tj. vyšších než druhová kategorie, např. rod, čeď, řád atd.). Vyšší taxony nejsou vnitřně přirozeně kontinuálně ucelené útvary (shrnují různé druhy-taxony, mezi kterými musí existovat diskontinuity). Jejich vymezení a kategorické ohodnocení určuje klasifikátor, který je vytvořil nebo revidoval.

V praxi systematiky se ukázalo užitečné rozdělovat základní přirozené soubory jedinců, tj. druhy-taxony,

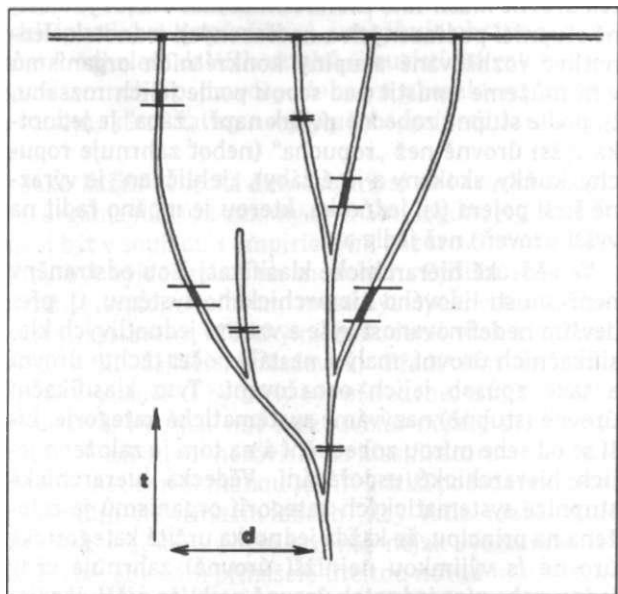


Obr. 4-1. Schéma interlineárních hranic (čárkované) v přeryvech mezi jednotlivými vývojovými větvemi (liniemi). Interlineární hranice vzájemně oddělí recentní druhy, nemohou však být použity pro řešení vztahu taxonů uvnitř jedné vývojové větve, např. pro oddělení fosilního biospecle B_x a jejího recentního descendentu. t = čas, d = (tupen odlišnosti). Podle V. Houši 1980.

také na skupiny menší. V zoologické systematice je pro tyto případy vyhrazena kategorie poddruhu, v botanické celá řada kategorií nižších než druh (viz tabulka 4-2). Menší soubory konkrétních individuů, např. místní subpopulace, které se nijak neodlišují od jiných subpopulací, však už taxony nejsou. Neexistují proto pro ně ani klasifikační kategorie. Jedinec není taxonem, protože tento pojem je definován jako skupina organismů. Chceme-li klasifikovat nějaký odlišný kus (např. v botanice), pak jej nemůžeme pokládat za jedinečný jev, ale za opakující se fenomén a teprve takové skupině (reprezentované daným kusem) lze přiznat taxonomický status a vytvořenou jednotku zařadit na příslušnou kategorickou úroveň (např. jako formu nebo variantu atd.).

Klasifikace vývojové větve

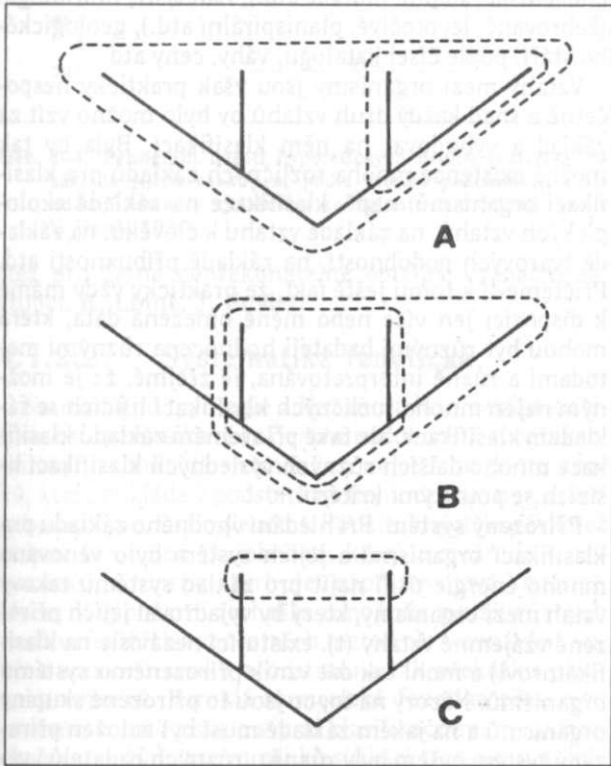
Z evolučního hlediska každý jedinec patří do určitého celku shrnujícího všechny jedince stejných vlastností. V přírodě takovými základními celky jsou skupiny jedinců, kteří se mezi sebou mohou plodně křížit. Souhrn všech populací a subpopulací vzájemně reproduktivně propojených a jako celek trvale reprodukčně izolovaných od všech ostatních takových celků (reprezentující tedy přirozeně geneticky uzavřený základní soubor organismů), představuje v časovém průběhu nepřetržitě se obnovující kontinuum, které nazýváme **vývojová větev (vývojová linie)**. V kterémkoli okamžiku své existence je vývojová větev vlastně reprezentována **biologickým druhem (biospecies)**, jehož význačným znakem je právě silně časově omezení (pouze na právě existující příslušníky). Reprodukční bariéru vůči ostatním současně existujícím takovým skupinám (tj. jiným vývojovým větvím) si můžeme představit jako



Obr. 4-2. Schéma rozdílů v časové délce zachovaných fragmentů vývojových větví. Zachované úseky jsou značeny černě, recentní druhy představují tmavé vrcholy vývojových větví. Příčné úsečky znázorňují pozici interfragmentárních hranic, t - čas, d - stupeň odlišnosti. Podle V. Houši 1980.

prázdný prostor mezi větvemi, přes který není možné křížení. V přírodě takový předěl skutečně existuje. Do tohoto prostoru můžeme položit hranici mezi dvěma libovolnými vývojovými větvemi (resp. jejich současně žijícími biospeciemi). Takovou hranici oddělující dvě vývojové větve (linie) označujeme jako hranici interlineární.

Úsek vývojové větve, který reprezentuje určitý delší čas (představuje vlastně nepřetržitou sukcesi těsně za sebou následujících a do sebe přecházejících sukcesiv-



Obr. 4-3. Schéma holofylie (A), parafylie (B) a polyfylie (C). Podle V. Houli 1980.

nich biospecií) označujeme jako chronospecies (nebo paleospecies). Jeho hranice vůči současně existujícím vývojovým liniím jsou dány interlineárními hranicemi, jsou tudíž reálné. Vůči předkům a potomkům však přirozené ohraničení neexistuje. Chceme-li je stanovit, pak je nutno to učinit arbitrárně (nejlépe na místě výraznější změny) a vývojovou větev rozdělit na různé dlouhé časové úseky (fragментy), z nichž každý představuje jednu paleospecii. Tyto hranice označujeme jako hranice interfragmentární a musí mít charakter časových rovin (celá populace musí vždy patřit jen jednomu druhu). S výhodou je možno takový předěl položit např. do úseku, ze kterého chybí fosilní doklady, nebo do míst, kde nastala nějaká patrnější změna atd. V paleontologii pouze málokdy je potíž s rozdělením evoluční linie na paleospecie, hlavně v důsledku nedostatku fosilního záznamu a často i pro výhodný mechanismus vývojových změn, jako je rychlá speciace přerušující období rovnováhy (blíže viz evoluční kapitola, str. 201).

Taxony vyšší než druh zpravidla shrnují několik společně kořenících vývojových větví (nebo na jedné větvi několik sukcesivních článků). Určité objektivní vymezení vyšších taxonů je možné proto, že do nich shrnujeme fylogeneticky jednotné celky. Pro určení úrovně systematické kategorie těchto celků v evoluční systematice je spíše než počet do nich zahrnutých nižších taxonů rozhodující evoluční role a na ni zpravidla navazující modifikace základních rysů tělesné organizace. Několik blízkých a společně kořenících vývojových větví, v současnosti (recentu) např. reprezentovaných jen svými „živými“ konci, tj. recentními biospeciemi, shrnujeme zpravidla do taxonu kategorie rodu. Stejně tak na fosilním materiálu několik za sebou následujících paleospecií či paleospecií si vzájemně blízkých, společně kořenících vývojových větví zpravidla shrnujeme do rodového taxonu. Blízké rody je možno shrnout do společné čeledi, čeledi do řádu atd. Taxonomie založená na klasifikaci fylogeneze požaduje, aby takto vytvořené vyšší taxony byly monofyletické, tj. aby všichni příslušníci každého taxonu měli společný fylogenetický původ.

Monofyletický taxon je jen takový, který koření jen v jedné vývojové linii (bez ohledu na to, jde-li o druh či jakýkoli taxon vyšší systematické kategorie) a shrnuje úseky jednotlivých vývojových větví počínaje od tohoto společného místa až po určitou hranici (např. až po současnost). Vůči svým předkům je tedy každý monofyletický taxon omezen pouze jednou interfragmentární hranicí. Takový taxon, který zahrnuje všechny potomky ležící nad touto bazální interfragmentární hranicí nazýváme taxon holofyletický (viz obr. 4-3A). Jestliže některou (nebo některé) mladší část z pokračujících vývojových větví už nechceme do daného monofyletického taxonu zahrnout, můžeme ji od něj oddělit další interfragmentární hranicí. Takový taxon, který nezahrnuje všechny potomky ležící nad jeho bazální interfragmentární hranicí zůstává monofyletickým, není však už holofyletický, ale nazýváme jej parafyletický (viz obr. 4-3B). Konečně polyfyletický je každý fylogeneticky heterogenní taxon, tj. takový, který shrnuje příslušníky dvou nebo více vývojových větví, aniž by zahrnul jejich společného předka (viz obr. 4-3C). Má tedy dvě nebo více bazálních interfragmentárních hranic. Takové taxony jsou z hlediska fylogenetické systematiky nesprávně utvořené a je třeba je buď rozdělit na fylogeneticky jednotné celky, nebo k nim zahrnout jejich společné předky.

Taxony nižší než druh

Každá lokální populace (dém) (z řeckého démos = lid) je geneticky v podstatě homogenním celkem. Migracemi mezi démy se stále stírají případné rozdíly mezi nimi, které vznikají mutačním procesem. Jestliže uvnitř areálu určitého druhu vznikne nějaká bariéra omezující či ztěžující migrace, nebo jim zcela zabráňující, pak časem mohou vzniknout určité charakteristické rozdíly mezi skupinami populací na obou jejích stranách. Pro taxonomické vyjádření těchto rozdílů používáme kategorii poddruhu. Podle Mayra (1966) „poddruh je soubor fenotypicky shodných populací určitého druhu obývajících část areálu druhu a taxo-

nomicky odlišných od ostatních populací stejného druhu". Poddruhové taxony zpravidla mají výrazně alopatrický charakter, neboť tím, že se mohou křížit, by při sympatrické koexistenci brzy došlo k setření rozdílů mezi nimi. V určité populaci musí všichni jedinci patřit k určitému poddruhu, dva nebo více poddruhů současně se na jediné lokalitě v téže populaci nemůže trvale vyskytovat (s výjimkou fosilních případů druhotného shromáždění jejich zbytků postmortálním transportem).

Základní druhy podobnosti

Srovnávané vlastnosti klasifikovaných jednotek užívané pro taxonomická hodnocení nazýváme znaky. Vztah mezi shodnými nebo podobnými znaky organismů může být různý podle toho, jak tato shoda či podobnost vznikla. V evolučně založené systematice jde o to, odlišit podobnosti, které jsou společného původu, tj. homologie (vznikly zděděním od společného předka), od případů, kdy podobnost vznikla jiným způsobem, tj. analogie (potomci mají podobný znak, jejich společný předek však jej neměl).

Jako homologické označujeme znaky, které lze odvodit od jednoho a téhož znaku společného předka, tj. z téhož základu u společného předka. Homologické orgány tedy pocházejí ze stejného orgánu předka, svou funkcí se však mohou lišit. Homologické jsou např. končetiny obojživelníků, plazů, ptáků a savců a párové ploutve lalokoploutvých ryb, ze kterých vznikly, nebo vzdušný měchýř lalokoploutvých a ryb a plíce tetrapodů, které z něj vznikly. Homologické znaky jsou nezřídka navzájem odlišné, ať už svým tvarem, strukturou nebo i polohou. V takových případech bývá někdy velmi obtížné dokázat, že se skutečně vyvinuly ze společného základu (např. sluchové kůstky ze žaberních oblouků, plíce z plovacího měchýře aj.). Homologické znaky jsou však jedinými znaky, které jsou při oceňování příbuznosti organismů z evolučně-systematického hlediska důležité.

Každý vztah podobnosti mezi organismy, který není vývojovou homologií, označujeme jako analogie (syn. homoplasie). Zpravidla je to takový vztah podobnosti mezi určitými orgány či strukturami, který vznikl v důsledku shodné funkce, nezřídka z orgánů či struktur rozličného původu či rozličného složení. K analogickým znakům náležejí (1) jevy konvergence, tj. sbíhavého vývoje, kdy jde o vznik stejného znaku u zcela nepříbuzných taxonů (např. hydrodynamický tvar těla vodních obratlovců: delfínů, ryb, ichtyosaurů, žraloků atd.), (2) případy funkčních analogií, kdy funkční obdoba vznikla ve strukturách, které nejsou homologické (křídlo hmyzu, křídlo ptáků), (3) případy paralelního vývoje, kdy ve vzájemně nezávislých vývojových liniích, které však pocházejí ze společného předka, došlo ke shodným změnám v homologických orgánech či strukturách (předek znak neměl, dceřinné vývojové větve však jej získaly, tj. základ je homologický, změna formy je však analogická, neboť k jejímu vytvoření došlo až v dceřinných skupinách a tedy vzájemně nezávisle), (4) mimikry (jev, kdy určitý druh téhož společenstva napodobuje z různých, pro přežití výhodných

příčin jiný druh téhož společenstva) a konečně (5) náhodné podobnosti.

4.1.2. Teoretická taxonomie

Základ klasifikace organismů

Chceme-li organismy vzájemně srovnávat a třídit, musíme tak činit na základě nějakých vztahů mezi nimi. Ulity plžů můžeme např. třídit podle velikosti, barvy, tvaru, země původu, míst života (vodní, horské, suchozemské, stepní, mořské atd.), naleziště, morfologie (žebrované, levotočivé, planispirální atd.), geologického stáří, podle čísel katalogu, váhy, ceny atd.

Vztahy mezi organismy jsou však prakticky nespočetné a snad každý druh vztahů by bylo možno vzít za základ a vybudovat na něm klasifikaci. Byla by tak možná existence mnoha rozličných základů pro klasifikaci organismů, např. klasifikace na základě ekologických vztahů, na základě vztahu k člověku, na základě tvarových podobností, na základě příbuznosti atd. Přičteme-li k tomu ještě fakt, že prakticky vždy máme k dispozici jen více nebo méně omezená data, která mohou být různými badateli hodnocena různými metodami a různě interpretována, je zřejmé, že je možným nejen mnoho rozličných klasifikací lišících se základem klasifikace, ale také při stejném základu klasifikace mnoho dalších různých výsledných klasifikací lišících se použitými kritérii.

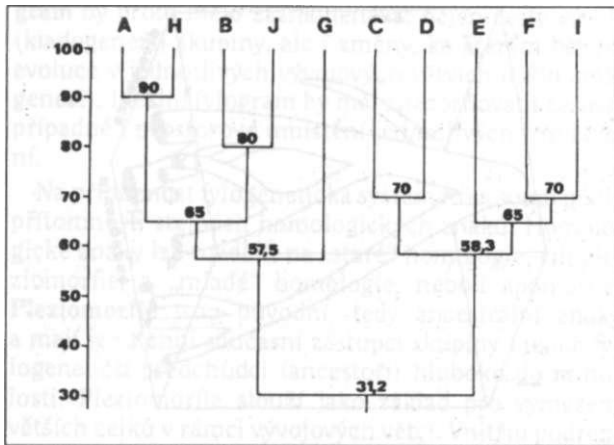
Přirozený systém. Při hledání vhodného základu pro klasifikaci organismů a jejich systém bylo věnováno mnoho energie úsilí najít pro základ systému takový vztah mezi organismy, který by vyjadřoval jejich přirozené vzájemné vztahy (tj. existující nezávisle na klasifikátorovi) a mohl tak dát vznik přirozenému systému organismů. Názory na to, co jsou to přirozené skupiny organismů a na jakém základě musí být založen přirozený systém ovšem byly různé u různých badatelů i vědeckých škol a měnily se také s postupujícím poznáním. Podle toho, co pokládaly (či pokládají) za základ přirozeného systému organismů, je možno tyto názory rozdělit do dvou hlavních skupin:

1) názory, podle kterých přirozené skupiny organismů jsou takové, které mají společné znaky, a systém je tedy nutné založit na stupni podobnosti organismů (systematika typologická, systematika fenetická),

2) názory, podle kterých přirozené skupiny organismů jsou jen takové, ve kterých všichni členové určité skupiny mají společný fylogenetický původ, a systém je tedy nutné založit na fylogenezi organismů, tj. na jejich evolučních vztazích (systematika fylogenetická).

4.1.2.1. Systematika typologická

Typologická systematika vycházela z postulátu, že úkolem klasifikace je odhalit nějaký pořádek existující v přírodě nezávisle na člověku (např. stvořený Bohem). Snažila se odhalit základní rysy stavby těla každého organismu a velkou proměnlivost živé přírody tak redukovat na malý počet základních vzorů organizace (archetypů). Jak dnes víme, žádné apriorní typy v přírodě neexistují, její proměnlivost vznikla postupným vývojem. Typologické pojetí proto bylo opuštěno



Obr. 4-4. Fenogram deseti hypotetických druhů sestavený na základě jejich seskupení podle stupně podobnosti. Číslo udává hodnoty zjištěného koeficientu podobnosti. Podle V. Houil 1980.

(též pro četné nepřekonatelné obtíže). Význační zástupci: K. Linné, J. Cuvier.

4.1.2.2. Systematika fenetická

Na rozdíl od typologie zdůrazňuje jako základ klasifikace stupeň celkové vzájemné podobnosti. Klasifikaci provádí na základě srovnání co největšího počtu znaků, které pokládá v podstatě za stejnocenné (nerozlišuje homologie, analogie atd.). Použití jiných kritérií než stupně vzájemné podobnosti, který ztotožňuje s příbuzností, apriorně zavrhuje (např. vývojová kritéria). Moderní výpočetní technika umožnila využít různých multivariačních výpočetních metod při srovnávání velkých souborů znaků a odstranila tak překážku pracnosti výpočtů. Vznikla numerická fenetika přes svou „neevolučnost“ získala svými klasifikačními metodami značnou oblibu, zprvu při klasifikaci těch skupin, kde konstrukce věrohodné fylogeneze není zatím možná (např. některé silně diverzifikované skupiny hmyzu), později tyto metody pro jejich „exaktnost“ převzali i klasifikátoři v jiných skupinách organismů, kde je k dispozici velký počet znaků.

Klasifikovanými jednotkami mohou být individua, druhy, rody, čeledi atd., biogeografické celky, ekosystémy a jiné. Numerická fenetika je označována jako „operační taxonomické jednotky“ (zkráceně OTU). Na počátku klasifikačního postupu taxonom vypracuje seznam zjišťovaných znaků, kterých by mělo být alespoň 60, raději však více. U každé OTU pak zjistí hodnoty těchto znaků, případně další potřebné údaje, které vnesou do matice. Taje pak základem pro výpočty koeficientů podobnosti mezi všemi páry OTU, tj. koeficientů podobnosti každé s každou. Výpočtem (většinou na počítačích) zjištěné koeficienty podobnosti se zpravidla vyjadřují v maticích podobnosti. Pro větší názornost a přehlednost jsou výsledky dále zpracovány metodami shlukové analýzy a graficky vyjádřeny ve fenogramech (viz obr. 4-4). Je třeba zdůraznit, že fenogram v žádném případě nelze ztotožňovat s fylogramem. Fenogram vyjadřuje jen výpočtem zjištěné procento podobnosti. To je pak rozhodující pro určení úrovně syste-

matické kategorie pro takto vymezený taxon. Význační zástupci: M. Adanson (klasická fenetika), R.R. Sokal (numerická fenetika).

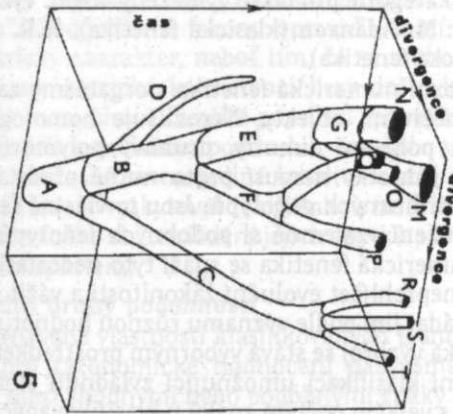
Ortodoxní numerická fenetika s organismy zachází jako s neživými objekty. Nerozlišuje homologie od analogií, pohlavní dimorfy, druhový polymorfismus atd. Její jednotky nemusí proto nutně představovat skupiny příbuzných genotypů. Jsou to vlastně fenony, tedy sdružení vzájemně si podobných fenotypů. Moderní numerická fenetika se snaží tyto nedostatky odstranit, nepřehlízet evoluční zákonitosti a vážit znaky (tj. přiřkládat jim podle významu různou hodnotu). Její metodická výzbroj se stává výborným prostředkem pro orientační klasifikaci umožňující zvládnutí složitých souborů s velkým počtem znaků u klasifikovaných jednotek, zvláště je-li modifikována a její výsledky interpretovány podle teoretických principů evoluční systematiky.

Numerická fenetika bývá někdy nepřesně označována jako numerická taxonomie. Tento poslední termín však shrnuje všechny numerické metody, jež jsou v taxonomii používány.

4.1.2.3. Systematika fylogenetická

Fylogenetická systematika zakládá klasifikaci výhradně na vývojových vztazích organismů. Jejím východním postulátem je přijetí názoru, že všechny organismy mají společný fylogenetický původ a všechny rozdíly mezi nimi vznikly postupným odlišením během jejich evoluce. Chceme-li si vytvořit skutečně přirozený systém, musíme tvorbu systematických skupin založit na jejich kmenové (genealogické) příbuznosti, tedy na fylogenezi. Bohužel fylogenezi není možné pozorovat a její průběh není nikde přímo zaznamenán (podle fosilií, jsou-li k dispozici, na něj můžeme pouze usuzovat). Není proto možné, a nikdy nebude, získat přesný obraz fylogeneze. Máme však k dispozici její produkty, za které můžeme považovat i fosilní zástupce. Na vzájemnou fylogenetickou příbuznost členů určitého klasifikovaného souboru můžeme usoudit podle toho, které homologické znaky mají společné a ve kterých se liší. Na tomto základě můžeme charakterizovat vztah každého člena dané skupiny ke kterémukoliv jinému členu této skupiny a vytvářet tak soubory vzájemně fylogeneticky (tj. genealogicky) příbuzných členů. Podle těchto údajů je pak možno fylogenezi rekonstruovat, a to jednak podle dat získaných analýzou homologií klasifikovaných organismů, jednak podle zachovaných konkrétních dokladů fylogeneze, tj. podle fosilií.

Změny, ke kterým v jednotlivých vývojových větvích dochází během kmenového vývoje nazýváme anageneze. Ty však nejsou samy o sobě ještě celou fylogenezi. Diverzita organismů vznikla hlavně díky druhému důležitému aspektu fylogeneze, kterým je štěpení vývojových větví, tzv. kladogeneze. Kladogeneze představuje genealogickou stránku fylogeneze, sama o sobě však také není fylogenezi, protože bez anagenetických změn by sebedéle izolované skupiny byly stále stejné, trvale nerozlišitelně uniformní (a důsledkem toho stále schopné křížení). Fylogenetické schéma čili fylo-

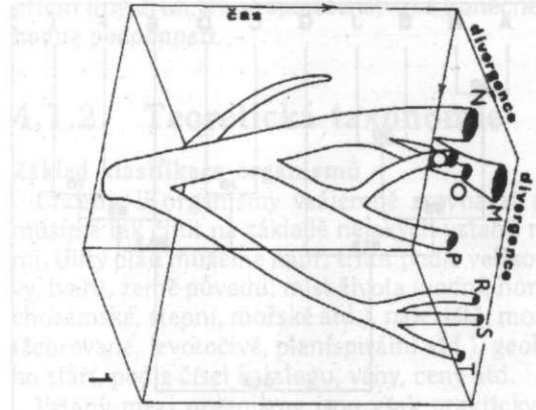
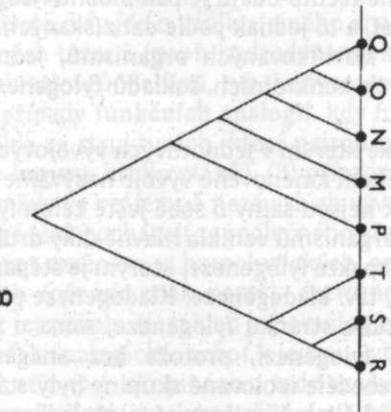
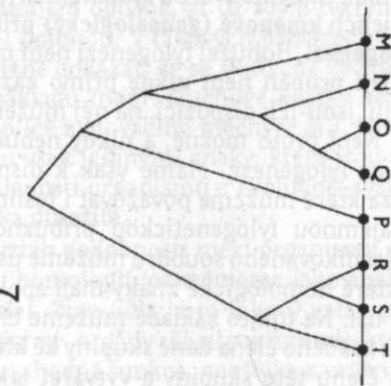
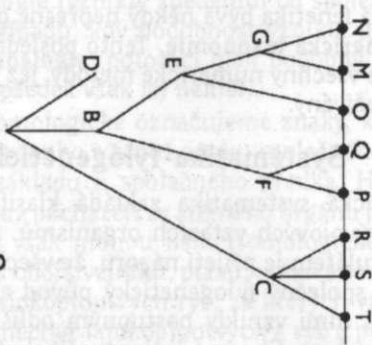


5

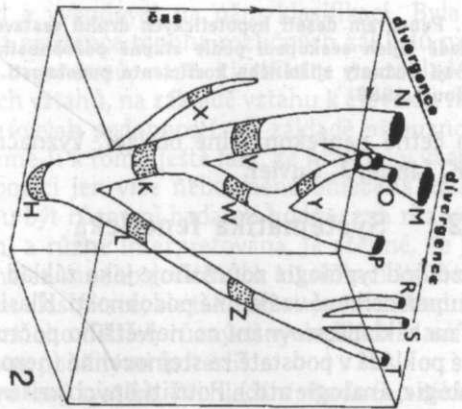
6

7

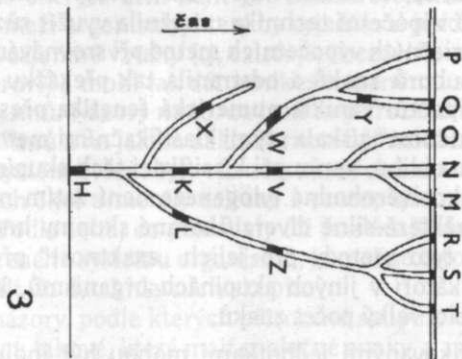
8



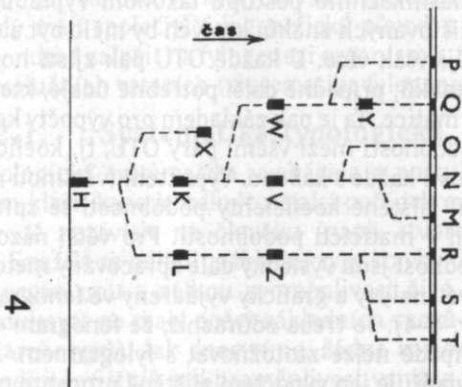
1



2



3



4

gram by proto mělo zaznamenávat nejen cesty vývoje (kladogenezi) skupiny, ale i změny, ke kterým během evoluce v jednotlivých vývojových větvích došlo (anagenezi). Ideální fylogram by měl znázorňovat i časové, případně i prostorové umístění jednotlivých rozvětvení.

Na příbuznost fylogenetická systematika soudí podle přítomnosti stejných homologických znaků. Homologické znaky lze rozdělit na „staré“ homologie, čili pleziomorfie, a „mladé“ homologie, neboli apomorfie. Pleziomorfie jsou původní, tedy ancestrální znaky a mají je všichni současní zástupci skupiny i jejich fylogenetičtí předchůdci (ancestoři) hluboko do minulosti. Pleziomorfie slouží jako základ pro vymezení větších celků v rámci vývojových větví. Vnitřní podrozdělení těchto větších celků se pak provádí podle apomorfí, což jsou homologické znaky později vzniklé, tedy odvozené. Jde o specializované znaky, které se vyskytují jen v určité monofyletické skupině. Hodnocení znaků jako pleziomorfní a apomorfní je relativní, podle toho, na jaké klasifikační úrovni se pohybují naše úvahy. Znak, který je např. u velkého celku apomorfní homologií (tj. má jej pouze tento celek), je z hlediska kterékoli z jeho podskupin pleziomorfní (neboť jej mají všechny podskupiny tohoto celku). Apomorfí pak bude taková homologie, kterou mají pouze příslušníci dané podskupiny.

Ve fylogenetické systematice všechny znaky nemají stejný význam (váhu). Váha znaku čili jeho význam pro klasifikaci spočívá v tom, kolik poskytuje informací o prošlé fylogenezi. Z toho hlediska budou významné především znaky apomorfní. I tento aspekt však je relativní, podle toho, jaké cíle při vážení znaku sledujeme. Jde-li o odlišení určité skupiny od ostatních příbuzných skupin, budou mít největší váhu její vlastní apomorfie (autapomorfie). Jde-li však o zjištění příbuzenských vztahů skupiny s jejími nejbližší příbuznými skupinami, pak budou mít význam hlavně s nimi sdílené homologické znaky, tedy společně sdílené apomorfie (synapomorfie).

Fylogenetická klasifikace každé skupiny organismů musí vycházet z její fylogeneze. Protože, jak víme, fy-

logenezi nelze pozorovat a nikdy ji nebude možné v plném rozsahu doložit, je nutněji rekonstruovat. V praxi to znamená, že fylogenetická systematika dříve než může přistoupit ke klasifikaci musí sestavit schéma fylogeneze studované skupiny. Při sestavování fylogenetického schématu a jeho následné klasifikační analýze je však možno postupovat v podstatě dvěma způsoby. Prvý směr, tzv. kladistika (zakladatel W. Hennig), sestavuje schéma příbuznosti jednotlivých zástupců zkoumané skupiny pouze podle výsledků analýzy homologií provedené určitým, formálně jednotným způsobem (viz níže). Výsledek vyjádří ve schématu jako optimální sukcesi dichotomických větvení, tj. takovou, která minimálním počtem kroků vede k výsledné diverzitě (princip parsimonality). Takové schéma se nazývá kladogram. Podle tohoto schématu pak provede klasifikaci skupiny, a to opět určitým předepsaným formálním způsobem (viz níže). Kladistiku (sama sebe nazývá fylogenetikou) k tomu vede snaha po logické procedurální přesnosti, která jí zaručuje opakovatelnost klasifikačního postupu a vyloučení subjektivních momentů. Protože kladogram je zkonstruován pouze analýzou vhodných homologií, představuje jen schéma rekonstrukce štěpení vývojových větví, tedy pouze kladogeneze. Anagenezi kladistika při klasifikaci odmítá vzít v úvahu a tvrdí (nikoli neoprávněně), že dostačující měrou byla vzata v úvahu při analýze homologií. Zapomíná při tom však na to, že anagenezi tak vyjádřila jako kladogenezi a tím porušila požadavek reálného odrazu fylogeneze ve výsledném schématu.

Druhý směr fylogenetické systematiky, tzv. evoluční systematika (význační zástupci G.G. Simpson, E. Mayr), musí také vyjít z analýzy homologií. Odmítá však používat při konstrukci fylogenetických schémat univerzálních formálních pravidel. Je při tom vedena snahou přiblížit své fylogenetické schéma (fylogram) co nejvíce skutečné fylogenezi, tj. žádá, aby schéma co nejvěrněji zachycovalo nejen průběh kladogeneze (i s časovým zařazením jednotlivých větvení), ale i průběh anageneze, tj. charakter, rozsah a sukcesi genetických vývojových změn v jednotlivých vývojových větvích. Pro tyto účely využívá především fosilie. Při

Obr. 4-5. Schematizace fylogeneze. 1. Obrázek trojrozměrného (prostorového) schématu fylogeneze. Předpokládáme, že znázorňuje fylogenezi tak, jak skutečně proběhla. Recentní druhy jsou označeny písmeny M až T. 2. Evoluční systematika vede druhů recentních do své klasifikace zahrnuje 1 druhu fosilní. Na fylogenetickém schématu z obr. 1 jsou proto vedle recentních druhů (černě) znázorněny i úseky vývojových větví, které jsou doloženy fosilními nálezy (tečkované). 3. Fylogenetické schéma evoluční systematiky. V dvojrozměrném schématu jsou kvůli názornosti a zachování maxima informace jednotlivé vývojové větve pootočené (rotovány), jako když lisujeme haluz pro herbářové účely. 4. Další možné řešení (zjednodušení) fylogenetického schématu evoluční systematiky. Náhlá odbočení nemusí nutně znázorňovat náhlý vznik nových vývojových větví. V tomto případě chtějí např. znázornit předpokládaná období speclace, zatímco vertikální linie znázorňují předpokládanou stabilizaci vývojové větve v nice, kterou obsadila (coi neznamená neměnnost). 5. Kdyby kladistika přistoupila na to, že bude klasifikovat skutečné fylogenetické schéma, musela by je rozdělit podle svého formálního postulátu, totiž že mateřský druh zaniká při vzniku dceřiných druhů. 6. Kdyby kladistika měla sestavit kladogram podle fylogeneze znázorněné na obr. 5, pak by jednotlivé druhy v tomto schématu vlastně představovaly pouze body (tj. černé kroužky v klasifikované časové rovině a vrcholy bifurkací), neboť větvení v kladogramu znázorňuje příbuzenské vztahy, nikoli dichotomii rozbíhajících se konkrétních vývojových větví. 7. Klasická kladistika však na postupy navržené u obr. 5 a 6 nikdy nepřistoupí. Pro své klasifikační procedury nepotřebuje schéma skutečné fylogeneze. Potřebný kladogram si sestaví svými metodami (analýzou homologií recentních zástupců). Vychází totiž z premisy, že doklady o tom, jak vývoj probíhal, jsou v dostatečné míře obsaženy v recentních zástupcích. Fosilní doklady ji nezajímají, neboť z formálních důvodů je nemůže do klasifikace recentních zástupců zahrnout. Kdyby analýzu homologií recentních zástupců kladistika provedla naprosto bezchybně, musela by dostat schéma z obr. 6. Stane-li se však, že např. fylogenetická příbuznost druhů Q a O je zastřena konvergentními adaptacemi, které klasifikátor nepozná a pokládá za homologie, sestaví své schéma jako na obr. 7, nebo dojde k jinému, ještě více odlišnému. 8. Identický kladogram jako na obr. 7, který byl upraven rotacemi v uzlových bodech (tj. otočením o 180° v místě dichotomického větvení) do klasického tvaru. Obr. 1 a 5 částečně podle E. Mayra 1981 a Z. Ročka 1985.

klasifikaci fylogenetického schématu evoluční systematika odmítá formalizaci klasifikačních operací a při hodnocení jednotlivých rozlišených skupin nepřihlíží jen k jejich postavení z kladogenetického hlediska, ale bere v úvahu také rychlost, rozsah, velikost a hlavně význam anagenetických změn podmiňujících evoluční roli skupiny, tj. přestavbu tělesné organizace vázanou na proniknutí do nového prostředí a mnohotvárnost diverzifikace po osvojení si tohoto nového způsobu života. Systematické jednotky tvoří tak, aby měly maximální informační obsah při plném zachování jejich fylogenetické ucelenosti (monofyletičnosti).

Kladistika a evoluční systematika se od sebe liší hlavně ve dvou aspektech: (1) ve způsobu rekonstrukce fylogeneze, tj. ve způsobu konstrukce fylogenetického schématu a (2) v zásadách provedení jeho klasifikace. Kladistická taxonomie vznikla při snahách najít metodu fylogenetické klasifikace pro časově omezené soubory druhů (především recentních), zvláště ve skupinách, kde fosilní doklady jsou naprosto nedostatečné nebo zcela chybějí. Na fylogenetickou příbuznost kladistika soudí pouze podle přítomnosti společně sdílených odvozených homologických znaků (synapomorfii) (viz obr. 4-5). Výsledky této analýzy homologii kladistika vyjadřuje ve schématech (kladogramech). Kladogram (viz obr. 4-5) je jen schéma vyjadřující dohodnutým způsobem příbuznost tak, jak se jeví po provedení kladistické analýzy homologii. Podle kladistů se vývojové linie mohou štěpit jen dichotomicky. Původní linie (mateřský druh) při tom zaniká a dává vznik dvěma vývojovým liniím dceřiným (tj. dceřiným druhům). Tento postulát není odrazem zjištění takového a jen takového způsobu štěpení vývojových linií v přírodě, ale je důsledkem kladistické metodiky (viz níže).

Při konkrétní klasifikační proceduře si kladistika klade vždy za úkol zjistit vzájemný vztah homologii přítomných u jednotlivých zástupců (klasifikovaných celků) daného souboru. Jejich výchozí úvaha je jednoduchá: mají-li dva zástupci tentýž homologický znak, musel ho mít i jejich společný předek. Tato premisa musí platit za všech okolností (je-li jisté, že jde skutečně o homologický znak; proto je odlišení homologii od analogii tak důležité). Z této premisy vyplývá i způsob grafického vyjádření vztahu dvou zástupců se společnou homologii: kladista je spojí dichotomickým větvením. V centru této bifurkace leží hypotetický předek a linie k jeho descendentům (potomkům) značí pouze vztah, nikoli přímo prošlou cestu vývojové linie. Jejich průběh je pro kladistickou klasifikaci irelevantní. Celá procedura přece slouží ke zjištění vztahu dvou (z většího počtu) výchozích zástupců, o nic jiného při ní nejde. Mezičleny kladistiku nezajímají, v této proceduře je neklasifikuje. Vlastně ani rekonstruované ancestory neklasifikuje, slouží jí jen jako prostředek pro zjištění (vyjádření) vztahu klasifikovaných jednotek.

Z povahy této procedury vyplývá, že ke klasifikaci by měly být vzaty jen současně existující zástupci (celky, jednotky). Při analýze jejich homologii jde o to, najít takovou apomorfii, kterou mají jen dva z klasifikovaných celků. Ty spojíme dichotomickým větvením a hledáme další homologii, takovou, kterou budou mít

oba naše celky společnou s nějakým dalším celkem. Ten pak spojíme dichotomickým větvením s hypotetickým předkem obou předchozích (viz obr. 4-6). Z daného souboru je tento třetí celek oběma předchozím nejvíce příbuznější. Procedura pak pokračuje dál stejným způsobem, až získáme výsledný kladogram. Díky tomuto postupu kladogramy vypadají většinou tak, že se klasifikované celky postupně napojují na „vývojovou“ větev vedoucí od rekonstruovaného, všem společného předka směrem k dvěma výchozím, vzájemně nejbližším celkům.

Klasická kladistika nepřipouštěla vytvoření takového klasifikovaného celku, ve kterém by byli zástupci různého geologického stáří. Jestliže by totiž některý z členů klasifikovaného souboru byl ancestorem jiného, mohlo by dojít k dilematům neřešitelným metodami klasické kladistiky (např. druh mateřský a dceřiný by bylo nutno klasifikovat jako dva dceřinné), nehledě na to, že by seřazením klasifikovaných zástupců do jedné časové roviny byla zcela zřetelně porušena zásada, že výsledný kladogram má být schématem prošlé „fylogeneze“ (vlastně jen genealogie, tj. kladogeneze).

Rekonstruované hypotetické předky (ancestry) kladistika do klasifikace nezahrnuje, slouží jí jen k vyjádření údajů o příbuzenských vztazích (kladogenezi) klasifikovaných jednotek, což je podkladem pro jejich sdružování do vyšších taxonů. Klasifikačně tedy zpracovává jen koncové body kladogramu. Přesto kladisté pokládají kladogram za schéma skutečné fylogeneze. Tento závěr má svůj logický podklad ve výchozí úvaze (viz výše): nějaký předek společný oběma srovnávaným descendentům, který měl stejnou homologii jako oni, přece musel existovat, ať už cesty vývoje byly jakékoli a ostatní vlastnosti tohoto předka jakékoli. Že tuto homologii měli předkové tohoto rekonstruovaného ancestoru třeba už dávno předtím, pro dané účely nemá význam. Kladisté se domnívají, že jimi rekonstruované uzlové body vývojových větví představují vybraná, reálně kdysi existující místa ve vývojových větvích a kladogram je tudíž schéma spojující nejdůležitější uzlové body jinak třeba velmi složitěho stromu vývoje.

I když tato úvaha vypadá velmi věrohodně, není pravdivá, a to z několika důvodů. Jedním je to, že kladisté odmítají vyjádřit v kladogramu anagenezi. Nemohou však od ní zcela odhlédnout a musí ji „převést“ na kladogenezi. Kladista např. nezakoření ptáky na patřičném místě v kladogramu plazů, ale vzhledem k jejich výrazným apomorfii musí zakořenit ve schématu hlouběji, než jak vyplývá z paleontologicky doloženého průběhu fylogeneze (viz níže). Dalším důvodem je možnost různých akcentů při výběru homologii, což se může promítat do tvaru výsledného kladogramu skupiny, jak lze v kladistických pracích zjistit např. na množství různých kladogramů hominidů vycházejících z různých zvolených homologii.

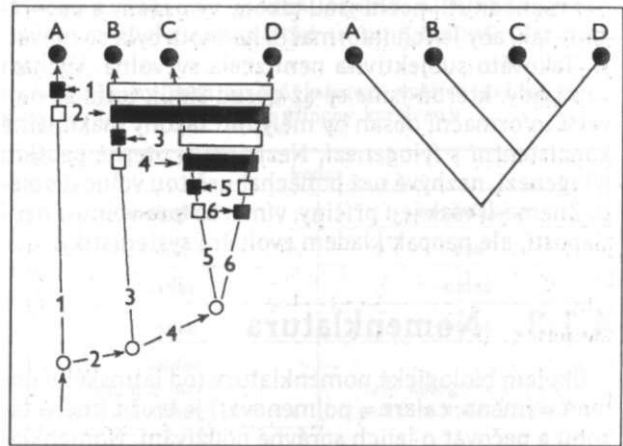
Kladistika uznává pouze holofyletické taxony. Může tak činit jednak proto, že klasifikuje pouze časově silně omezené soubory (nestojí proto před problémem klasifikace dlouhých vývojových větví), jednak proto, že metodami své analýzy každou významněji odlišnou formu prostě zakoření ve schématu hlouběji a nezajímá

má ji, že ve skutečnosti třeba představuje rychle se vyvíjející nově adaptovaný tvar, který se odštěpil teprve nedávno a tudíž v jiném místě a od jiného předka, než jak znázorňuje kladogram. Např. je paleontologicky doloženo, že savci a ptáci vznikli z plazů. Kdyby tento fakt byl kladisty respektován, měli by být podskupinami třídy plazů. Oddělíme-li je od ní, třída plazů přestane být holofyletickým taxonem. Toto dilema však nevznikne, jestliže je v kladogramu zakořeníme pod plazy, což díky odlišnosti těchto skupin je pro kladisty možné (podrobněji viz níže).

Evoluční systematika čerpá své informace o prošlé fylogenezi v podstatě ze tří zdrojů. Jsou to: 1) přímé důkazy paleontologické, 2) nepřímé důkazy získané buď analýzou podobnosti studovaných zástupců skupiny (sem patří podobnosti morfologické, genetické, imunologické atd. ve spojení s rozhodnutím, jde-li o homologie nebo o analogie, dále též důkazy biogeografické, ekologické aj.), nebo 3) informace získané studiem stop fylogeneze zachovaných v ontogenetickém vývoji (biogenetický zákon). Evoluční taxonomie se neomezuje pouze na hodnocení znaků, které vyjadřují genealogické vztahy (tedy kladogenezi), ale přikládá důležitost také znakům, vyjadřujícím druh a velikost změn charakteristických pro určitou vývojovou větev (vyjadřujícím stupeň její genetické proměny, tj. anagenezi).

Důležitost hodnocení „množství odlišnosti“ vedle genealogických vztahů si uvědomoval už Darwin. Např. ptáci se vyvinuli jako skupina plazů podtřídy *Archosauria* (kam patří spolu s dinosaury, ptakoještěry, tékodonty a krokodýly). Vlivem adaptací na zcela odlišný způsob života se však ptáci odlišili od ostatních skupin archosauriálních plazů (a vůbec všech plazů) tak, že by bylo nepraktické je spolu s nimi shrnovat do stejné podtřídy (z důvodů informační hodnoty taxonů). Sesterskou skupinou ptáků jsou krokodýli a společně jeví celou řadu synapomorfních homologií. Důsledný kladista by proto měl krokodýly a ptáky zařadit do společné skupiny (řekněme samostatného nadřádu) vedle dinosaurů a ostatních archosauriálních plazů. Krokodýli však mají mnohem více znaků společných se všemi ostatními plazy (tj. sympleziomorfií) než s ptáky (u kterých tyto znaky zanikly při hlubokých vývojových adaptačních proměnách). Důsledně fylogeneticky pracující kladista by se tím však neměl dát mýlit. Přesto však při kladistické analýze najde vždy mezi „plazími“ skupinami dostatek společných homologických znaků, vzájemně je propojí a ptáky vzhledem k mnoha odlišnostem v kladogramu zakoření jako jejich sesterskou skupinu pod všechny ostatní plazy. Tak se sice vyrovnal s rozdílnou anagenezí, ale zfalšováním schématu skutečné fylogeneze, která je doložena paleontologicky.

Při sestavování schématu fylogeneze studované skupiny si evoluční systematika neklade žádné podobné postuláty jako kladistika. Základním požadavkem, kterému je vše ostatní podřízeno je, aby fylogenetické schéma co nejpravdivěji odráželo skutečný průběh fylogeneze. Proto nemůže být nikdy do všech podrobností definitivní (stejně jako naše poznání reality). Klasifikaci, založenou na tomto schématu, evoluční systema-



Obr. 4-4. Kladogram. Bílé čtyřúhelníky značí pleziomorfní (ancestrální) znaky, černé čtyřúhelníky znaky apomorfní (odvozené). Skupiny jsou rozeznávány na základě společného vlastnictví nejméně jednoho odvozeného znaku. Skupina A má odvozený znak 1, zatímco skupiny B, C a D si zachovaly původní stav tohoto znaku. Musí proto náležet jiné vývojové linii. To dokládá skutečnost, že mají společný odvozený znak 2, který u skupiny A zůstal zachován v ancestrálním stavu. Skupina B má odvozený znak 3, zatímco skupiny C a D si zachovaly jeho ancestrální charakter a mají naopak společnou apomorfii (znak 4). Je proto nutné je od skupiny B oddělit. Podobně je nutné oddělit skupinu C od skupiny D, neboť C má odvozený znak 5, zatímco D si jej zachovala v původní podobě a má naopak vlastní autapomorfii, tj. odvozený znak 6. Vpravo: klasický tvar kladogramu analyzovaných druhů A až D. Podle W. Henniga 1966 z V. Pokorného 1977.

tika neomezuje jen na určitou časovou úroveň, ale chce respektovat vývojovou celistvost všech organismů. Z toho důvodu musí klasifikačně zpracovat do jediného systému organismy z různých časových úrovní, fosilní i recentní. Fosilie jsou pro ni vítanými korektivy a důležitými doklady časově zařazujícími děje v jednotlivých vývojových větvích. Pokud jde o vymezení taxonů, i zde evoluční systematika sleduje především požadavek jejich co největšího informačního obsahu při maximálním zachování přirozeného vymezení. Taxony musí být monofyletické, evoluční systematika však nemůže akceptovat kladistický požadavek holofyletičnosti všech taxonů. Pro klasifikaci fosilií musí totiž většinou používat taxony parafyletické (viz výše). Z těchto důvodů je jí některými autory vytýkán eklekticismus, prostor pro subjektivitu a tím i nejednoznačnost procedur a výsledků. Není to zcela oprávněné. Požadavek odrazu skutečného průběhu fylogeneze v klasifikaci je přece nepopíratelně oprávněný. Je však svým způsobem rozporný, neboť fylogeneze (hlavně v důsledku anageneze) je kontinuální proces a klasifikace předpokládá diskontinuitu. Rozlišování taxonů je v rozporu s kontinuální povahou vývoje a kdyby nebylo druhotných diskontinuit způsobených nedokonalostí geologického záznamu, muselo by být čistě arbitrární. Problém nelze přece vyřešit tím, že od anageneze zcela odhlédneme. Jestliže taxony musí být v určitém smyslu uměle vymezené, pak striktně dodržme jejich konzistenci s poznanou fylogenezí, přičemž tam, kde poznaná realita neposkytuje dostatečné podklady

pro rozhodnutí, nechť jsou taxony vymezeny a uspořádány tak, aby jejich informační hodnota byla co největší. Takováto subjektivita není zcela svévolná. Vychází ze zásady, kterou jsme se až dosud řídili, totiž že největší informační obsah by měly mít taxony maximálně konzistentní s fylogenezí. Neznáme-li přesně prošlou fylogenezí, nezbyvá než ponechat určitou volnost pojetí. Známe-li však její přičiny, víme, že tato volnost není slabostí, ale naopak kladem evoluční systematiky.

4.1.3. Nomenklatura

Úkolem biologické nomenklatury (od latinského *nomen* = jméno, *calare* = pojmenovat) je tvořit jména taxonů a pečovat o jejich správné používání. Nomenklatura není věda. Je to jen technický pomocník taxonomie, který umožňuje dorozumění mezi biology.

Zakladatelem dnes používané nomenklatury je švédský přírodopisec Carl Linné (Carolus Linnaeus), který pro každý rostlinný a živočišný druh použil dvojslovné označení (binomen), např. *Sciurus vulgaris* = veverka obecná, *Betula alba* = bříza bílá atd. Binominální označování druhů a uninominální označování taxonů vyšších kategorií je od Linnéových dob všeobecně používáno.

Měla-li se však biologická nomenklatura stát univerzálním nástrojem přesného dorozumění mezi biology, musila být její pravidla mezinárodně kodifikována. V zoologii k tomu poprvé došlo na 5. mezinárodním zoologickém kongresu v Berlíně v roce 1901. Ten schválil „Mezinárodní pravidla zoologické nomenklatury“, která vyšla francouzsky tiskem v r. 1905. Základní principy těchto pravidel platí dodnes, po formální stránce však byl text pravidel následujícími zoologickými kongresy několikrát doplněn a zpřesněn. Dnes platí třetí vydání Mezinárodního kodexu zoologické nomenklatury, které bylo vydáno Mezinárodní unií biologických věd v r. 1985 po rozsáhlé novelizační proceduře. Jejich oficiální text je francouzský a anglický (český překlad vyšel v r. 1989 jako „Mezinárodní pravidla zoologické nomenklatury“ v nakl. Academia). Významnou úlohu pro plnění řady ustanovení kodexu má stálá Mezinárodní komise zoologické nomenklatury se sídlem v Londýně, která je k tomu účelu vybavena pravomocemi.

Mezinárodní kodex botanické nomenklatury byl formulován mezinárodními botanickými kongresy od roku 1905 a jeho záležitosti jsou sledovány stálou Mezinárodní komisí botanické nomenklatury. Dnes platné vydání bylo přijato 14. mezinárodním botanickým kongresem v Berlíně v r. 1987.

Mezinárodní kodexy botanické a zoologické nomenklatury jsou na sobě zcela nezávislé. Jejich účelem je podpořit stabilitu a univerzalitu vědeckých jmen rostlin a živočichů a zajistit, aby každé jméno uvnitř rostlinné, resp. živočišné říše bylo jedinečné. Zoologický kodex platí pro taxony od skupiny druhu do skupiny čeledi (tj. od poddruhu do nadčeledi). Pravidla pro tvorbu a zacházení se jmény taxonů vyšších kategorií než skupina čeledi (tj. řádu, třídy atd.) v něm nejsou kodifikována, stejně tak, jako pojmenování jednotek

nižších než poddruh. Botanický kodex má rozsah širší a vztahuje se na všechny taxony kategorií od řádu níže, při čemž zahrnuje i infrasubspecifické kategorie. Nevztahuje se na taxony kategorie třídy a výše.

Stabilitu nomenklatury v obou kodexech zajišťují především dva základní principy. Jsou to (1) zákon priority a (2) princip nomenklatorických typů.

Zákon priority stanoví, že platným jménem taxonu je nejstarší platně ustanovené jméno, které vyhovuje požadavkům kodexu. Priorita však neplatí absolutně. Prvé omezení je způsobeno omezením časovým, tj. tzv. výchozím datem. Pro platnost většiny jmen zoologických taxonů je výchozím datem den vyjití 10. vydání Linnéova spisu „Systema naturae“ z r. 1758 (pro účely nomenklatury se má za to, že vyšlo dne 1. ledna 1758). Znamená to, že každé starší jméno, třeba správně utvořené a platně publikované, je neplatné (s výjimkou jmen v díle Clerk: Aranei Svecici - viz čl. 3 Mezinárodních pravidel zoologické nomenklatury). V botanické nomenklatuře je situace složitější tím, že pro různé skupiny rostlin platí různá výchozí data platnosti (většinou 1. vydání Linnéova díla „Species plantarum“ z r. 1753). Pro fosilní rostliny však platí jako výchozí datum rok 1820, tj. vydání Šternberkova díla „Flora der Vorwelt, Versuch, Fasc. I“. Má se za to (pro účely nomenklatury), že vyšlo dne 31. prosince 1820 (tzv. konvenční datum vydání).

Druhé omezení zákona priority tkví v tom, že v obou kodexech bylo přijato usnesení zabraňující náhradě určitého běžně užívaného jména taxonu jménem jiným, sice starším a podle pravidel platně ustanoveným, ale nepoužívaným a proto neznámým. Takové případy však musí posoudit příslušná Mezinárodní nomenklatorická komise. Uzná-li, že by záměna známého jména jiným nebyla užitečná, jméno, které je třeba zachovat, prohlásí za jméno chráněné. Účelem tohoto ustanovení je chránit stabilitu nomenklatury.

Princip typů. Ohraničení taxonů, tj. druhů, rodů a taxonů vyšších kategorií se s pokračujícím poznáním i se subjektivními názory jednotlivých autorů mění. Často se např. ukáže, že taxon v původním pojetí zahrnoval více samostatných taxonů stejné kategorie. Proto je důležité, aby každý taxon měl svůj stabilní standard, tzv. typ. V zoologii je to buď určitý kus (u druhu nebo taxonu nižší kategorie), nebo (pro taxony kategorií vyšších než druh) taxon nejbliže nižší základní kategorie (základní taxon nejbliže nižší skupiny kategorií). V botanice je to vždy konkrétní kus, na který se odkazuje prostřednictvím druhového nebo rodového taxonu, jehož je typem. Při rozdělení široce pojatého taxonu jeho původní jméno nadále nese ten z úže vymezených taxonů, do kterého je zahrnován jeho typ.

Typem druhu je určitý vybraný a jako typ označený jedinec (holotyp v případě, že jej vybral autor při stanovení taxonu, lektotyp v případě, že byl vybrán později z původního typového materiálu, tzv. syntypů). V případě ztráty původního materiálu je nutno vybrat jako typ jiný kus, tzv. neotyp. Jeho výběr je možný jen za určitých podmínek a řídí se zvláštními ustanoveními kodexu. Typem rodu je jeho typový (tj. vybraný a jako typový označený) druh, typem čeledi (též nadčeledi,

podčeledi, tribu a subtribu) je její typový rod. Typ je objektivním pevným jádrem taxonu, určuje co taxon vždy zahrnovat musí (je to jakýsi bod fixující polohu taxonu na vývojové větvi), neurčuje však, co zahrnovat může (tj. kam položit interfragmentární hranice taxonu). Nemá tedy vliv na ohraničení taxonu, tj. jak široko je tím kterým autorem chápán, tj. jak dlouhý úsek vývojové linie (nebo které vývojové linie v případě vyšších taxonů) do daného taxonu zahrnuje. Není nutné, aby typ nesl nejtýpovější kombinaci znaků nebo aby byl průměrným kusem, nebo aby to byl nejlépe zachovaný kus. Je to prostě standard, s nímž je jméno taxonu trvale spojeno.

V zoologické nomenklatuře úplně znění vědeckého jména taxonu zahrnuje též jméno jeho autora a rok jeho stanovení, oddělený od jména autora čárkou, např. *Hydrocephalus carens* Barande, 1846. V tomto úplném znění se však jménou vádí jen v těch případech, kdy je třeba zdůraznit přesnou koncepci taxonu. Přibližně použít jméno autora ani letopočet není nutné uvádět. Pojmenování druhu (jméno druhu) je tvořeno ze dvouslov (je to tzv. binomen; adj. binominální): prvé slovo je jméno rodové (např. *Hydrocephalus*), druhé slovo je jméno druhové (např. *carens*). Pojmenování poddruhu (jméno poddruhu) je tvořeno ze třech slov (trinomen; adj. trinominální): je to binomen, ke kterému je jako třetí slovo připojeno jméno poddruhové (např. *Sorex alpinus hercynicus* = rejsek horský severní). Používáme-li podrodového jména, píšeme je mezi rodovým jménem a druhovým jménem v kulaté závorce (např. *Berriassella (Pictetia) mazenoti* Breistroffer, 1937).

V botanické nomenklatuře platí zásady obdobné. Jméno podrodu nebo jiného podrodového taxonu vyššího než druh se však neumísťuje do závorek, ale předřazuje se před něj zkratka kategorie, např. subg., séct, ser. aj. Stejně tak před jméno poddruhu se předřazuje zkratka subsp. (před jméno variety zkratka var., např. *Viola tricolor* var. *hirta*). Letopočet se od jména autora neodděluje čárkou. Jméno autora taxonu je v botanice trvalou součástí jména taxonu, u druhových a poddruhových taxonů též jméno kombinátora (tj. následujícího autora, který druh nebo poddruh přeřadil k jinému rodu než původní autor, tj. zkombinoval je s jiným rodovým jménem).

U všech kategorií vyšší úrovně (tj. vyšší než druh) je název jednoslovný (uninominální) a u běžných kategorií vyšších než rod jsou předepsány (resp. doporučeny) přípony, které musí (resp. má) jméno taxonu sem

řazeného nést. Ke gramatickému kmeni rodového jména se podle kategorické úrovně taxonu připojuje

Tabulka 4-1

Předepsání nebo doporučení přípony jmen taxonů kategorií vyšších než kategorie rodu. (předepsání přípony jsou tuční, doporučení přípony kurzívou):

kategorie	kodex	
	zoologický	botanický
tribus	-ini	-eae
podčeleď	-inae	-oidae
čeleď	-idae	-aceae
nadčeleď	-oidae (přípona -acea není platným kodexem zmíněna konec platnosti kodexu)	tato kategorie není v botanickém kodexu zavedena
podřád	-i na (přípona není kodexem regulována, jen úzus)	-inae
řád	-ida (přípona není kodexem regulována, jen úzus)	-ales konec platnosti kodexu
vyšší kategorie než řád	-	kodex přípony pouze doporučuje, a to různě podle toho, zda jde o houby, řasy nebo ostatní rostliny

předepsaná (nebo doporučená) následující přípona: viz. tab. 4-1.

Příklady: V zoologické nomenklatuře název čeledi odvozený např. od rodového jména *Sturnus* (špaček) je *Sturnidae*, podčeledi *Sturninae*, nadčeledi *Sturnoidea* a případného tribu *Sturnini*. Bylo by možné utvořit i podřád (bylo by žádoucí, aby nesl jméno *Sturnina*), event. i řád (*Sturnida*), jména taxonů této kategorické úrovně však nejsou zoologickým kodexem regulována a nemusí být odvozeny od jména rodu (např. *Decapoda* - řád rakovců). V botanické nomenklatuře název čeledi odvozený např. od rodového jména *Rosa* (růže) je *Rosaceae*, podčeledi *Rosoidae*, řádu *Rosales*, podřádu/to *sineae* atd.

Pro nomenklatorické účely jsou zoologické kategorie, na které se kodex vztahuje, rozděleny do třech skupin, a to na kategorie skupiny druhu (druh a poddruh), kategorie skupiny rodu (rod, podrod) a kategorie skupiny čeledi (nadčeleď, čeleď, podčeleď, tribus a podtribus). V každé z těchto skupin platí, že jména taxonů do ní řazených jsou nomenklatoricky stejnocenná, tzn. že typ stanovený jednou pro taxon určité kategorické úrovně platí i pro ty taxony ostatních kategorií dané skupiny, do nichž tento typ náleží a které proto mají stejný základ jména (**nominotypické taxony**). Např. typovým rodem čeledi *Lytocerotidae* je (jak ostatně vyplývá z jejího jména) rod *Lytoceras*. V podčeledi, do které náleží, je automaticky typem a tato podčeleď nese proto jméno *Lytocerotinae*, obdobně i nadčeleď *Lytoceroidea* (i případný tribus *Lytocerotini* atd.). Ve skupině rodu tato zásada platí obdobně. Typem (typovým druhem) rodu *Lytoceras* je druh *Z. fimbriatum*. Kdyby byl rod *Lytoceras* rozdělen na podrody, pak ten

podrod, do kterého by patřil druh *L. fimbriatum* je nominotypickým podrodem a musí nést shodné označení jako rod, tedy *Lytoceras* (*Lytoceras*) a jeho typem je *L. fimbriatum*. V botanické nomenklatuře tato zásada platí obdobně.

Jména taxonů skupiny rodu (rod, podrod) jsou vždy podstatná jména v nominativu. Druhové (či poddruhové) jméno musí mít buď adjektivní, nebo substantivní formu, u adjektiva se koncovka musí shodovat s gramatickým rodem rodového jména, např. *Turdus torquatus* (kos horský). Je-li druhový taxon přeřazen do jiného rodu, než ve kterém byl původně popsán (tj. do nové kombinace s rodovým jménem), jméno autora spolu s letopočtem (jsou-li uvedeny) se umístí do kulaté závorky. Např. *Lacunosella hoheneggeri* (Suess, 1858); tento druh byl totiž jeho autorem popsán jako *Rhynchonella hoheneggeri*. V botanické nomenklatuře se za touto závorkou běžně uvádí i jméno kombinátora, tj. autora, který přeřazení do jiného rodu provedl, a to bez závorek, např. *Cladophlebis albertsii* (Dunker) Brongniart.

Aby jméno nového taxonu bylo platné, musí (podle zoologického i botanického kodexu) splňovat několik podmínek: 1) musí být uveřejněno v publikaci tištěné, nebo jiným dovoleným způsobem reprodukováné na papíře (tedy nikoliv např. na mikrofilmu), určené ke stálé veřejné vědecké dokumentaci (tedy nikoli v nevědeckém periodickém tisku, např. novinách), vydané v četných a totožných kopiích, které jsou získatelné koupí nebo darem; 2) musí být latinské nebo utvořeno tak, aby s ním mohlo být zacházeno jako s latinským; 3) musí být doprovázeno výčtem znaků charakteristických pro stanovovaný taxon (tzn. popisem nebo definicí, tj. **diagnózou**), nebo odkazem na takový popis platně už dříve uveřejněný (tj. **indikací**); 4) taxon, pro který je stanoveno, musí mít platně určen typ; 5) nesmí být publikováno anonymně. U fosilních rostlin je od r. 1912 předpokladem platnosti jména též současné uveřejnění vyobrazení nebo kresby podstatných znaků taxonu.

Kodex zoologické či botanické nomenklatury je prostředkem normalizace vědecké komunikace. V praxi bývají však časté různé komplikace a kvůli regulaci takových případů jsou oba zmíněné kodexy značně obsáhlé a právnicky formulované. V složitějších případech je proto nutné obrátit se při řešení nomenklatorických otázek přímo k textu vlastního kodexu.

Otevřená nomenklatura

V praxi se často setkáváme s případem, že studovaný kus nelze s jistotou zařadit do některého existujícího taxonu a to buď pro neúplnost studovaného materiálu, nebo pro jeho určitou odlišnost. K vyjádření této situace se používají zkratky, které se zařazují před jméno taxonu, u kterého vznikají pochybnosti. Tyto zkratky

Tabulka 4-2

Úplní hierarchická řada klasifikačních kategorií

ZOOLOGICKÁ	BOTANICKÁ
Regnum - říše	Regnum - říše
Phylum - kmen	(Phylum - kmen)
Subphylum - podkmen	(Subphylum - podkmen)
(Divisio - oddělení)	Divisio - oddělení
(Subdivisio - pododdělení)	(Subdivisio - pododdělení)
Superclassis - nadtřída	
Classis - třída	Classis - třída
Subclassis - podtřída	Subclassis - podtřída
(Infraclassis - infratřída)	
(Cohors - kohorta, četa)	(Cohors - četa)
(Subcohors - podkohorta podčeta)	(Subcohors - podčeta)
Superordo - nadřád	
Ordo - řád	Ordo - řád
Subordo - podřád	Subordo - podřád
(Infraordo - infrařád)	
Superfamilia - nadčeleď	
Familia - čeleď	Familia - čeleď
Subfamilia - podčeleď	Subfamilia - podčeleď
(Tribus - tribus, shluk)	Tribus - shluk
(Subtribus - podtribus podshluk)	Subtribus - podshluk
Genus - rod	Genus - rod
Subgenus - podrod	Subgenus - podrod
	Sectio - sekce, úsek
	Subsectio - podsekce, podúsek
	Series - řada
	Subseries - podřada
(Superspecies - naddruh)	
Species - druh	Species - druh
Subspecies - poddruh	Subspecies - poddruh
	Varietas - varieta, odrůda
	Subvarietas - podvarieta, pododrůda
	Forma - forma, tvar
	Subforma - podforma, podtvar

Vysvětlivky k tabulce 4-2

Podtržené kategorie jsou základní (závazné, tj. každý druh musí patřit do nějakého rodu, ten do nějaké čeledi, ta do řádu atd.). Vedlejší kategorie a doplňkové kategorie nejsou podtrženy. V závorkách jsou uvedeny kategorie, které nejsou běžně užívány a jsou k dispozici pro případy, kdy by hierarchická řada základních a doplňkových, příp. i vedlejších kategorií nedostačovala (jsou používány jen v některých slině diverzifikovaných skupinách, kde je možno pro event. potřebu ještě podrobnějšího členění zavést případně i další kategorie).

nejsou kodifikovány žádným předpisem, jde pouze o úzus. Nejužívanější zkratky jsou:

aff. (z latinského *affinis* = příbuzný) - používá se v případě, že studovaný materiál jeví nějakou drobnou odlišnost od typické formy: např. *Paradoxides* aff. *gracilis* značí, že takto označený kus (materiál) je velmi podobný druhu *P. gracilis*, nelze jej však k němu přiřadit, neboť jeví nějakou důležitou odlišnost (může jít třeba o nový druh).

cf. (z latinského *confer* = srovnej) - používá se v případě, že studovaný materiál pravděpodobně patří k uvedenému taxonu, nelze jej však k němu zařadit s jistotou, neboť chybí potřebná kritéria (Ode např. o nedokonale zachovaný exemplář, o juvenilní kus atd.): např. *Subplanites* cf. *elegans* - jde asi o tento druh, ale na studovaném exempláři chybí část schránky, na které jsou rozhodující znaky.

Vžitá je také zkratka **sp.** (= species) nebo **ssp.** (= subspecies) - používá se v případech, že rodové za-

řazení exempláře (materiálu) je možné, druhové však nikoli: zkratka se vždy zařazuje za rodové jméno; např. *Idoceras* sp. - jde o nějaký druh rodu *Idoceras*, který autor blíže neurčuje, ať už z nedostatku literatury, zájmu, pro špatné zachování atd.

Pro vyjádření nejistoty se také často používá otazník připojený těsně za jméno taxonu, o kterém jsou pochybnosti, např. *Pecten? cretaceus* (jde asi o jiný rod), *Calpionella elliptica?* (určení druhu není z nějakých důvodů jisté). Použití otazníku nijak nespécifikuje druh pochybností. Zhruba stejný význam jako otazník mají uvozovky, kterými se pochybné jméno opatří. Tento případ se používá zejména tehdy, jde-li o nějaký široce pojatý rod, který byl později rozdělen do celé řady menších rodů a autor si není jist, do kterého z nich studovaný druh patří; např. „*Terebratula*” *moravica*, „*Acanthoceras*” *nodosoides* atd.

5. PALEOEKOLOGIE

5.1. Definice a základní principy paleoekologie

Studiem vztahů mezi žijícími organismy a jejich prostředím se zabývá ekologie. Lze říci, že se zabývá studiem struktury a funkce přírody. Současná ekologie sleduje struktury a funkci populací a společenstev, jejich dynamiku, studuje látkové koloběhy a tok energie ekosystémy, zjišťuje produktivitu živých systémů, produkci a rozklad živé hmoty, vyhodnocuje vliv člověka na biosféru a živé organismy.

Vzájemné vztahy mezi organismy, jejich vztahy k okolnímu prostředí v minulých geologických dobách a evoluce těchto vztahů jsou předmětem výzkumů paleoekologie. Je to poměrně mladý obor paleontologie, který se stále rozvíjí. Tím, že v sobě slučuje a uspořádává poznatky celé řady biologických i geologických disciplín, je velmi důležitým článkem celkového poznání geologické historie naší planety a vzniku a vývoje života na Zemi. Protože porozumění příčinným vztahům mezi jednotlivými jevy v minulosti je klíčem k poznání budoucnosti, je paleoekologie kvartéru a terciéru také 'stále významnějším a důležitějším zdrojem informací pro předpovědi dalšího vývoje globálních ekologických jevů a možnosti řešení závažných ekologických problémů současnosti. Z výše uvedené širší záběru vyplývá i velká rozmanitost formulací úkolů paleoekologie a různých pohledů na problematiku paleoekologických studií.

Paleoekologie se v závislosti na metodice a složitosti studia obvykle dělí na dva oddíly: na paleoautekologii a paleosynekologii. Paleoautekologie studuje ekologii fosilních organismů na úrovni individuů a populací jednoho druhu se snahou objasnit jejich chování, reakce a vztahy k podmínkám okolního prostředí a k ostatní fauně a flóře. Naproti tomu paleosynekologie zkoumá komplexní fosilní společenstva (fauny i flóry) jako celky se všemi jejich vzájemnými vztahy jak mezi sebou, tak i k jejich životnímu prostředí.

Podle zaměření výzkumu lze paleoekologii dělit též na paleoekologii protistů, rostlin, živočichů a stop po činnosti organismů. Paleoekologie je za samostatný obor paleontologie považována teprve od konce padesátých let, kdy vyšly první učebnice paleoekologie (např. Gekker 1957, Ager 1963), sborníky (Ladd and Hedgpeth 1957) a rozsáhlejší monografie (např. Gekker et alii 1962 aj.). Předcházela jim však již od počátků minulého století dlouhá řada pokusů o vědeckou rekonstrukci minulých životních prostředí, např. z českých autorů Fricovy „Geologické obrazy“ (1877–1878) a mnoho drobných, často velice moderně pojatých článků. Nechyběly ani z biologického a ekologického hlediska psané knihy a učebnice, třeba dodnes zajímavá díla O. Ábela.

Velmi důležitou etapou rozvoje paleoekologie byl také vznik tzv. aktuopaleontologie v Německu ve 20. letech tohoto století (Richter, 1928) spojený se založe-

ním výzkumné stanice Senckenberg na pobřeží Severního moře.

Zatímco zpočátku byla paleoekologie zaměřena převážně na rekonstrukci prostředí, v kterém organismy v minulosti žily, dnes spíše převládá snaha o porozumění ekologickým vztahům v populacích a společenstvech a jejich evoluci. Vzhledem k složitosti těchto vztahů se v paleoekologii v posledních letech stále více využívají matematické a statistické metody zpracování dat. Mohutným podnětem pro studium kvantitativních charakteristik je současný rozvoj výpočetní techniky.

Nejtěsnější vztahy má paleoekologie k ekologii. Dělitkem mezi nimi je pouze časová hranice. Ostatní rozdíly, i když se zdají být značné, spočívají jen v metodice. Je to pochopitelné, obě vědy pracují s kvalitativně i kvantitativně často velkým odlišným materiálem. Základy obou nauk i používaná terminologie jsou však stejné. Studium paleoekologie je o to složitější, že pracuje se zkamenělinami, které jsou často špatně zachované a obvykle bez měkkých částí. Kromě toho je paleontologický záznam většinou neúplný a chybí v něm celá řada druhů tvořících původní společenstva. Problémy činí také odlišení druhů přemístěných z jiných prostředí. Paleoekologická interpretace nalezených fosilií je dále ztěžována tím, že mnohé druhy jsou vymřelé a téměř nic o jejich způsobu života nevíme. Také anorganické (chemické a fyzikální) faktory fosilních prostředí nejsou téměř nikdy přímo určitelné.

Paleoekologie je součástí paleontologie, důležitou pro získání celkového obrazu života minulých geologických dob. Také v dílčích paleontologických oborech, jako je taxonomie, paleobiogeografie, paleoklimatologie a jiné, jsou paleoekologické poznatky důležité. Sestavování paleontologických rekonstrukcí je bez znalosti paleoekologie nemyšlitelné.

Protože sedimenty jsou jedním ze zdrojů přímých údajů o životních prostředích, která na Zemi existovala v minulosti, jsou paleoekologii blízké takové obory geologických věd jako je litologie, sedimentologie, nauka o faciích a geochemie, které naopak zase často využívají výsledků paleoekologických výzkumů.

Pro geologii jsou cenné též údaje o rozmístění dřívějších moří, pevnin a o typu podnebí. V tomto ohledu může paleoekologie mnoho povědět i o genezi ložisek nerostných surovin sedimentárního původu. Získané poznatky se pak dají využít pro předpovědi jejich výskytu nebo přímo pro vyhledávání těchto ložisek. Platí to zvláště pro uhlovodíky a zčásti také pro ložiska jílů, solí, železa, mědi, olova, zinku, zlata apod.

Výsledky získané paleoekologií jsou využívány i celou řadou jiných oborů. Příkladem může být evoluční nauka. Abychom mohli porozumět průběhu evoluce a jejím příčinám a následkům, musíme znát nejen morfologii organismů, ale i jejich zvyky a požadavky

a také podmínky prostředí, ve kterém žily. Jakákoliv změna těchto podmínek vyvolává selekční tlak na organismy, které se novým podmínkám buď přizpůsobí, nebo jsou nuceny změnit stanoviště. Není-li to možné, vymírají. Prostředí se tímto způsobem odráží ve zvycích, chování a morfologii organismů. Problém evoluce organického světa je tak do značné míry problémem ekologickým.

Z toho vyplývá i význam paleoekologie pro systematiku (taxonomii). Má-li být systém organismů přirozený a má-li vyjadřovat příbuzenské vztahy jednotlivých skupin, pak musí přihlížet též k jejich ekologii. Při pouze morfologickém přístupu k problému se totiž může stát, že příbuzné organismy, které se v důsledku přizpůsobení k různým životním podmínkám liší stavbou některých orgánů, budou zařazeny do různých systematických skupin. Ekologie pomáhá i v opačných případech při objasňování příčin konvergentního vývoje u vzájemně nepříbuzných organismů.

Význam paleoekologie pro paleobiogeografii a paleoklimatologii je zřejmý. Také pro dešifrování stop a jiných známek životní aktivity fosilních organismů (paleoichnologie) jsou paleoekologické poznatky důležité.

Dalším oborem, kde lze s úspěchem využít paleoekologii, je stratigrafie, zejména ekostratigrafie, eventostratigrafie a klimatostratigrafie.

Paleoekologické metody umožňují i stanovit přibližné stáří sedimentů v rocích. Počítáním přírůstkových

vrásek na kostrách korálů a schránkách měkkýšů se dá zjistit počet dní v roce, který je pro jednotlivá období charakteristický a směrem k recentu klesá, protože rotace Země kolem osy se plynule zpomaluje (např. v siluru měl rok 402 dní, v karbonu 393 a v křídě 374 dní).

Základním principem paleoekologie je princip aktualismu (uniformitarismu). Říká, že data získaná pomocí současné ekologie je možné použít pro vytvoření závěrů z dat získaných studiem zkamenělin. Na základě ekologie žijících forem můžeme tedy usuzovat na způsob života fosilních příbuzných skupin. Princip aktualismu však nelze aplikovat bezmyšlenkovitě ve všech případech. Například typicky hlubokovodní fauny se mohou za zvláštních podmínek, jakými jsou třeba podmorské jeskyně nebo zakalení vody, vyskytovat i ve zcela mělkovodním prostředí. Jindy opět mohly organismy během svého vývoje změnit své zvyky. To lze pozorovat u mořského bentosu, jehož vývojové linie často během věků pronikají do hlubin. Možnost využití aktualismu v paleoekologii se také postupně snižuje s přibývajícím geologickým stářím.

Omylům se zde můžeme vyhnout jen tak, že každý problém budeme řešit najednou několika odlišnými způsoby a na podporu každého konečného závěru se budeme snažit mít několik na sobě nezávislých důkazů. Dostáváme se tak k dalšímu paleoekologickému principu, kterým je nutnost multidisciplinárního přístupu k řešení problémů.

5.2. Systémy organismů a jejich prostředí

5.2.1. Biosystémy

Žádný organismus nemůže existovat sám bez jiných organismů nebo bez svého životního prostředí, se kterým tvoří nedílnou jednotu. Pro libovolný přirozený komplex organismů a jejich životního prostředí se v ekologii užívá obecný termín biosystém. Biosystémy se skládají z živých organismů (biotická složka čili biota) a neživého prostředí (abiotická složka). Biosystém je termodynamicky otevřený systém, který na jedné straně energii přijímá - sluneční záření, minerální látky apod. a na druhé ji vydává vyzářováním a biochemickými procesy. Tok energie biosystémem v něm podmiňuje zachování dynamické rovnováhy biosystému. Jednotlivé biosystémy lze seskupovat do dvou základních organizačních úrovní představovaných biosférou a ekosystémy.

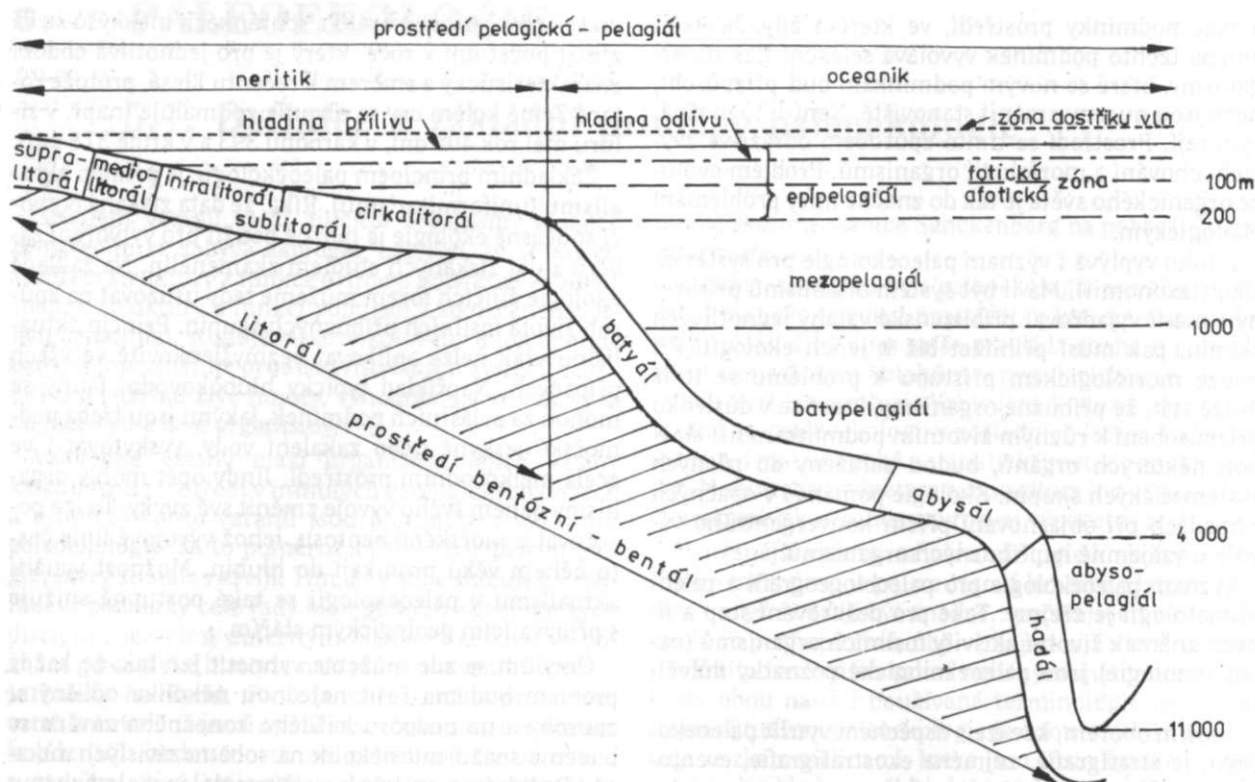
Všechny organismy na Zemi (biota) a jejich životní prostředí tvoří biosféru (globální ekosystém). Ta prostorově sahá od přibližně tříkilometrové hloubky zemské kůry, kde ještě byly zastiženy anaerobní bakterie, až k horní hranici troposféry (asi 8-10 km na pólech a 16-18 km v rovníkových oblastech), kam jsou zanášeny mikroorganismy (viry, bakterie, řasy), pylová zrna a spory. Trvale obydlený prostor biosféry je menší,

zhruba od hloubky, kam dosahují kořeny rostlin, do několika desítek metrů nad zemským povrchem.

Základní funkční jednotkou biosféry je ekosystém.

Ekosystémy jsou vymezeny definovatelným tokem energie, koloběhy látek a trofickými řetězci. Jednotlivé ekosystémy jsou relativně samostatné a mají značně variabilní velikost. Jejich hranice obvykle nejsou ostré a jsou uměle stanoveny člověkem v závislosti na měřítku, v jakém je příroda studována. Příklady ekosystémů mohou být třeba les, pařez, jezero, louže, pole, útes nebo zátoka. Neživou složku ekosystému, jeho prostředí, tvoří biotop, charakterizovaný souhrnem určitých abiotických faktorů (substrátem, teplotou, vláhou atd.). Soubor všech organismů obývajících určitý biotop, tedy živá složka ekosystému, se nazývá biocenóza.

Podle jiných hledisek lze biosféru dělit na několik územně rozsáhlých jednotek - biomů. Jsou to biosystémy charakterizované stejnými klimatickými poměry a převládajícím typem vegetace a živočichů. Biomy zahrnují v podstatě ekosystémy určité geografické zóny. Na souši rozeznáváme následující biomy: biom tropického deštného lesa, pouště, polopouště, stepi, listnatého lesa mírného pásma, jehličnatého lesa, tundry a biom stálého sněhu a ledu. Dělení oceánu na biomy není dosud ustáleno. Dělí se obvykle na biom šelfových



Obr. 5-1. Terminologie mořských prostředí a jejich rozmístění. Podle C. Babina 1971.

oblastí a biom otevřeného oceánu. Existují však i názory, že celý oceán je jediným biotem.

Menší rozsah než biom má geobiocenóza (některými autory srovnávaná se značně obecněji definovaným ekosystémem). Pro její vymezení je, stejně jako u biomu, podstatné prostorové hledisko, dané povahou abiotických faktorů, které určují charakter dominující vegetace. Příkladem geobiocenózy je třeba suchomilná doubrava na půdách s vápencovým substrátem.

5.2.1.1. Ekologická nika

Funkce (role) jedince v ekosystému, tj. soubor jeho aktivit a vztahů k ostatním členům společenstva i k abiotickému prostředí se nazývá ekologická nika. Název „nika“ je převzat z architektury, kde označuje výklenek ve zdi, v němž je umístěna socha - původně do něj stavěli staří Řekové sošku bohyně Niké, později i jiné sochy. Každá socha má svůj výklenek, své místo, svou estetickou a symbolickou funkci v architektonickém celku - svou niku. Stejně tak každý organismus vykonává v provozu ekosystému své specifické „zaměstnání“, které je mu vlastní a pro něj charakteristické. Svému prostředí a své funkci v ekosystému je každý organismus morfologicky, fyziologicky a etologicky přizpůsoben. Ekologickou niku lze tedy charakterizovat též jako sumu adaptací organismu. Podle různých hledisek lze uvažovat o nuce potravní nebo prostorové, nuce jedince, populace nebo druhu. Pojem niky je těsně spojen s otázkami vnitrodruhové a mezidruhové konkurence, otázkami využívání zdrojů a problémy vzniku nových druhů.

5.2.2. Prostředí

Přírodní prostředí je soubor všech podmínek, které umožňují organismu na určitém místě žít, vyvíjet se a rozmnožovat. Jednotlivá prostředí existující na Zemi jsou určována souhrnem fyzikálních, chemických a biologických činitelů. Typologické dělení prostředí je však z praktických důvodů (např. pro snadnou měřitelnost) často založeno pouze na jediné skupině faktorů, většinou na faktorech fyzikálních. Protože tyto faktory nejsou jediné a nemusí být vždy nej důležitější, vznikají někdy rozdíly při srovnání s výše uvedeným dělením biosystémů.

Všechna prostředí na Zemi se dělí na dvě velké skupiny, na prostředí mořská (marinní) a prostředí pevninská.

Prostředí mořská se dělí na dvě skupiny, na prostředí obsažená ve volné vodě, neboli prostředí pelagická (pelagiál) a prostředí pokrývající dno, t.j. prostředí benthická (bentál). Protože většina fyzikálních a chemických faktorů se v mořské vodě výrazně nemění, je další rozdělení založeno na hloubce a na morfologii oceánického dna. Pelagiál tak dělíme na prostředí neritické (neritik) zahrnující masu vody nad kontinentálním šelfem a prostředí oceánické (oceanik), které je tvořeno vrstvou vody nad kontinentálním svahem a oceánickým dnem s příkopy a hlubinami. Oceanik se dělí ještě podle hloubky na epipelagiál (0-200 m), mezopelagiál (200-1 000 m), batypelagiál (1 000-4 000 m) a abysopelagiál (4 000 m a více).

Bentál se obvykle dělí na litorál, který pokrývá kontinentální šelf (0-200 m), batyál, pokrývající kontinen-

tální svah (200-4000 m), abysál odpovídající dnům hlubokomořských pánví a nadál, který zahrnuje dna oceánických příkopů. Jelikož hlavní masa živé hmoty je v mořích soustředěna na mělkovodní prostředí, je pro oblast kontinentálních šelfů užíváno více detailních členění. Podle jednoho z nich lze litorál dělit ještě na supralitorál, tj. souš od místa, kam zasahuje příliv až do místa dostřiku vln, mediolitorál, zaujímající dno mezi hladinou přílivu a odlivu a sublitorál, který pokrývá stále ponořené dno moře od hladiny odlivu až k horní hraně kontinentálního svahu. Někteří badatelé rozdělují sublitorál ještě na sublitorál vnější, bližší břehu (infralitorál) a sublitorál vnitřní (cirkalitorál). Hranicí je stometrová hloubka, což je přibližně úroveň, kam ještě proniká sluneční světlo (fotická zóna).

Prostředí pevninská jsou mnohem různorodější a početnější než prostředí mořská. Je to dáno větší proměnlivostí abiotických (vlhkost, teplota, světlo) i biotických činitelů na souši ve srovnání s prostředími moří a oceánů, kde jsou fyzikální i chemické podmínky mnohem stálější. V paleoekologii má však tak podrobné dělení, jaké používají ekologové, jen malý význam. Na pevninách se totiž mnoho typů prostředí nachází v oblastech, kde neprobíhá sedimentace vůbec nebo kde jsou sedimenty brzo erodovány (horské oblasti, horní toky řek).

Pevninská prostředí se v základě dělí na dvě skupiny, na prostředí vodní (akvatická) a prostředí suchozemská (terestrická). Z dalšího podrobnějšího dělení využívá paleoekologie jen rozdělení vodních prostředí na prostředí fluvialní (potoky a řeky), prostředí lustrinní (jezera) a prostředí paludální (bažiny a močály). Někteří paleoekologové (Ager, 1963) doporučují rozlišovat také ještě skupinu prostředí jeskynních (jeskynní uložení a puklinové výplně). V ekologii jsou tato prostředí málo významná. Pro paleoekologii je však jejich význam zřejmý, protože velká část kvartérních a terciálních suchozemských živočichů je známa právě z jeskynních uložení. Nutno však poznamenat, že určitá část zde nalázaných fosilií pochází z jiných suchozemských prostředí, především stepních a lesních. Jsou to zbytky zvířat do jeskyní spadlých, hledajících tam úkryt, zanesených tam jako zbytky potravy nebo vývržky obyvateli jeskyně, do jeskyní posmrtně splavených apod.

5.2.3. Ekologické faktory

Jednotlivé objektivně existující složky vytvářející ve svém souhrnu určité prostředí nazýváme ekologické faktory. Dělí se na faktory abiotické a biotické. Je si však třeba uvědomit, že tyto faktory působí vždy v celém komplexu. Při paleoekologických rekonstrukcích prostředí je někdy obtížné zjistit, které z ekologických faktorů jsou určující. To může vést k chybným interpretacím. Např. ve spodnooligocenních podrohovcových vrstvách západokarpatského flyšového pásma se hojně vyskytují drobné schránky planktonních dírkovců. Na základě studia poměru izotopů kyslíku byl v době sedimentace těchto vrstev zjištěn celosvětově pokles teploty. Protože ve společenstvech dírkovců

v chladných vodách dominují formy s drobnými schránkami, byl tento jev kladen do souvislosti s ochlazením. Další studium fosilního obsahu podrohovcových vrstev však ukázalo, že v době jejich sedimentace došlo k velkému rozmnožení fytoplanktonu. Nadbytek potravy vede u planktonických dírkovců, který se jím živí, k rychlému rozmnožování, aniž by schránky dorostly obvyklé velikosti. Změna teploty tedy nemusela být jediným určujícím faktorem, který ovlivnil ekologicky podmíněnou menší velikost schránek dírkovců.

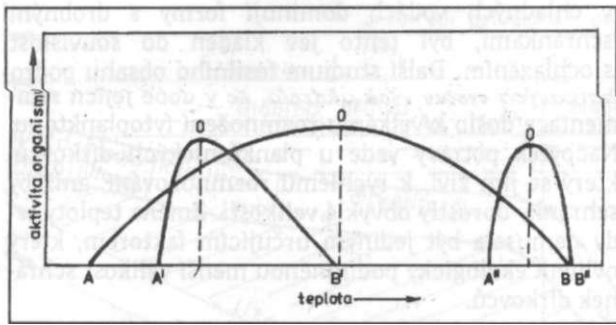
Mezi ekologické faktory nepočítáme fyzicko-geografické údaje, jako je např. zeměpisná šířka, nadmořská výška nebo hloubka. Ty určují umístění studovaného objektu na zemském povrchu, tedy lokalitu, ale nemají přímý vliv na organismy. Například s měnící se hloubkou vody se sice kvalita prostředí mění, ale změny nejsou většinou funkcí hloubky jako takové, nýbrž funkcí změn jednotlivých ekologických faktorů, jako je množství světla, teplota, proudění vody, obsah kyslíku, obsah CO₂ nebo charakter substrátu, které mohou být ve stejné hloubce na různých místech různé.

Velikost nebo intenzita ekologických faktorů není na všech místech zemského povrchu stejná. Mění se i v průběhu času. Rozdíl v hodnotě určitého faktoru mezi dvěma místy nebo časovými úseky označujeme jako gradient daného faktoru. Známý je gradient ubývání světla s hloubkou ve vodě (obr. 5-5). Teplotní gradient povrchových vrstev vody mezi subpolárními a rovníkovými oceánickými oblastmi ovlivňuje nejen složení společenstev, ale je i jednou z hlavních příčin vzniku mořských proudů. Časové změny mohou vykazovat určitý trend. Pravidelné opakování (denní, měsíční, sezónní nebo roční) v trendu změn nazýváme periodicitou. K periodicky se měnícím faktorům patří zejména světlo, teplota a slapové jevy. Příliv a odliv ovlivňují značnou měrou biologické rytmy, aktivitu a rozmnožování mělkovodních mořských živočichů.

Ekologické faktory působí na organismy a jejich soubory mnohostranně. Tím, že eliminují výskyt druhů v prostředích, kde nejsou příznivé podmínky pro osídlení, působí na zeměpisné rozšíření druhů. Mají vliv také na rozmnožování, vývojové cykly, úmrtnost a migrace organismů, což se promítá do hustoty populací. Periodicky se opakující nepříznivá období podmiňují vznik různých adaptací, umožňujících organismům přežít těchto období, např. různé formy klidových stadií (cysty, hibernace).

5.2.4. Ekologická valence

Výskyt a úspěšná existence organismu v určitém prostředí závisí na řadě podmínek. Absence, špatná prosperita nebo neschopnost rozmnožovat se může být vyvolána kvalitativním nebo kvantitativním nedostatkem, ale i přebytkem v rámci kteréhokoli z ekologických faktorů, zejména blíží-li se hranici, kterou ještě organismus může snést (tolerovat). Schopnost organismů snášet určité rozpětí libovolného faktoru se nazývá tolerance.



Obr. 5-2. Porovnání tolerance eurytermních (AB) a stenotermních (A'B' a A'' B'') organismů. U stenotermních organismů leží minimální a maximální tolerovaná hodnoty teplot blízko sebe; eurytermní organismy dokáží naproti tomu tolerovat široké rozpětí teplot. Interval mezi minimální a maximální tolerovanou teplotou se nazývá ekologická valence (zde odpovídá rozmezí teplot vyjádřeném délkami úseček AB, A'B', A''B''). Intenzita aktivity organismu může být vyjádřena např. rychlostí růstu individuí, rychlostí růstu početnosti populace apod. V bodě největší aktivity leží ekologická optimum (O) pro dané druhy organismů. Upraveno podle K. Pivničky 1984.

Již v minulém století si badatelé povšimli, že hranici rozšíření určitého organismu určuje ten ekologický faktor, který je přítomen v minimální hodnotě nebo koncentraci. Každý jeho další úbytek totiž vede k tomu, že organismus, který jej k životu v daném prostředí potřebuje, zde již nemůže žít. Tato závislost bývá někdy označována jako **Liebigův zákon minima** (původně definovaný jako závislost mezi množstvím živin a růstem rostliny). Skutečnost, že stejně jako minimální působí i maximální koncentrace nebo intenzita ekologických faktorů vedla později k formulaci **principu tolerance**, podle kterého každý organismus toleruje určité rozpětí jednotlivých faktorů. Interval mezi minimální a maximální tolerovanou hodnotou ekologického faktoru se nazývá **ekologickou valencí** faktoru a tou je vymezena tolerance druhu. Hodnota faktoru, v které organismus nejlépe prosperuje, vyznačuje jeho **optimální životní podmínky (optimum)**. Optimum se nemusí vždy nalézat uprostřed ekologické valence, ale může být i dosti výrazně posunuto k jednomu z jejích okrajů, představujícím letální hranice.

Vlastnost druhu tolerovat úzké rozpětí některého ekologického faktoru označujeme výrazem složeným z předpony **steno-** (= úzce) a kořenem označujícím daný faktor. Naopak v případě schopnosti tolerovat široké rozpětí hodnot ekologických faktorů užíváme předpony **eury-** (= široce). Podle tolerance organismů k určitému ekologickému faktoru lze rozlišit organismy např.: stenotermní a eurytermní pro teplotu, stenohalinní a euryhalinní pro salinitu, stenofágní a euryfágní pro potravu apod.

Obecně rozeznáváme druhy **stenovalentní** či stenokenní (**stenobionti**) a **euryvalentní** neboli eurykenní (**eurybionti**). Stenobionti snášejí jen malé kolísání ekologických faktorů v prostředí, zatímco eurybionti jsou přizpůsobeni i ke značným změnám prostředí. Tam, kde některý z ekologických faktorů výrazně kolísá, je společenstvo organismů obvykle chudé na steno-

lentní druhy. Například v estuáriích velkých řek značně kolísá slanost vody. Při odlivu převládá sladká říční voda a naopak při přílivu proniká mořská voda hlubo-

ními druhy, které kolísání salinity dobře snášejí a dosahují zde často vysoké hustoty populace. Naopak stenohalinní mořské nebo sladkovodní druhy zde nežijí. Jsou-li připraveny, rychle hynou.

V prostředích, kde jsou hodnoty ekologických faktorů dlouhodobě stabilní, nemohou euryvalentní druhy konkurovat lépe přizpůsobeným druhům stenovalentním, které zde tudíž převládají. Příkladem mohou být společenstva korálových útesů složená převážně z vysoce specializovaných organismů.

Tolerance není u všech jedinců téhož druhu stejná. Nároky se mění i během života. Larvy mnoha druhů organismů žijí ve zcela odlišném prostředí než dospělci (hmyz, koráli, měkkýši, ostnokožci, obojživelníci apod.).

Tolerance druhu může být pozměněna také interakcí různých ekologických faktorů. Např. tolerance suchozemských živočichů vůči extrémním teplotám se mění s vlhkostí vzduchu a rychlostí jeho proudění. Jiným příkladem mohou být rostliny, které mají při zastínění menší potřebu zinku než při plném osvětlení. Obsah zinku v půdě tedy může být nižší než vyžadují rostliny na plném slunečním světle, ale pro rostliny rostoucí za stejných podmínek ve stínu může být dostatečné.

Přítomnost a prosperita organismů je závislá na celém souboru podmínek. Každý ekologický faktor, který se blíží k mezi tolerance nebo ji překračuje, se nazývá mezní neboli **limitující faktor**.

Jednotlivé ekologické faktory, zejména dosahují-li mezních hodnot, poměrně přesně určují, které organismy budou či nebudou v daném prostředí přítomny. Obráceně můžeme na základě této závislosti usuzovat na druh abiotického prostředí podle ekologické valence organismů přítomných na nějakém místě. Organismů se v tomto případě využívá jako **ekologických indikátorů**. Obecně lze říci, že lepšími ekologickými indikátory jsou organismy stenovalentní.

5.2.5. Abiotické ekologické faktory

Abiotické ekologické faktory lze dělit na faktory **fyzikální** (teplota, světlo, proudění vody apod.) a **chemické** (salinita, pH, obsah kyslíku apod.). Většina abiotických ekologických faktorů se v paleoekologii nedá přímo měřit. Existují ovšem geochemické a sedimentologické metody, které nám mohou poskytnout o nich alespoň přibližné informace. Na teplotu vody, v které žily mořské organismy vytvářející si karbonátové schránky, lze soudit z poměru izotopů kyslíku v nich obsažených (viz kapitola 7.4). Salinitu lze u jílových hornin přibližně zjistit podle množství bóru sorbovaného jílovým minerálem illitem nebo podle obsahu solí v pórových vodách sedimentů. Rychlost proudění vody lze např. odvozovat ze zrnitosti a uspořádání sedimentárních částic.

5.2.5.1. Substrát

Substrát je podklad, na němž nebo v němž organismus žije. Může sloužit i jako zdroj potravy. Substrát patří k nemnoha ekologickým faktorům, které lze v paleoekologii přímo studovat. Kvalitu substrátu je výhodné popisovat podle běžných petrografických a sedimentologických kritérií. Důležité jsou zejména velikost zrn, vyláštění, barva, texturní znaky (čehy, gradací zvrstvení apod.), mineralogické složení, poměr organické a anorganické hmoty nebo chemické složení.

Kvalita substrátu zásadním způsobem ovlivňuje přítomnost různých skupin bentózní fauny i flóry, a to jak svými vlastnostmi chemickými (obsahem CaCO_3 , SiO_2 , organických látek, stopových prvků apod.), tak i vlastnostmi fyzikálními jako je tvrdost, zrnitost, barva a jiné. Je zřejmé, že jiný typ dna vyhovuje organismům, které se přitmelují (ústřicím, mechovkám, korálům apod.) a potřebují tedy alespoň malou pevnou plošku (jde většinou o organismy získávající potravu filtrováním vody, kterým suspendované anorganické částice vadí), a jiné nároky mají požírači substrátu (např. sumýši), kteří díky svému hrabavému způsobu života vyžadují měkké dno s vyšším obsahem organických látek.

Pevný substrát bývá zejména v litorálu tvořen skalnatým dnem, např. z vyvěřelých hornin nebo starších, již diageneticky zpevněných sedimentů. Zvláštním případem pevného podkladu jsou takzvaná pevná dna čili hardgroundy. Jsou to pevné povrchy karbonátových hornin raně diageneticky zpevněné v období velmi pomalé sedimentace. Ke zpevnění dochází vysrážením části rozpuštěného CaCO_3 v pórech původně měkké nebo sytké horniny. Povrch hardgroundů je obvykle nerovný, hlízovitý, často s velkým množstvím biogenních struktur (chodbiček a tunelů). Bývá obohacen sloučeninami manganu, fosfáty nebo glaukonitem.

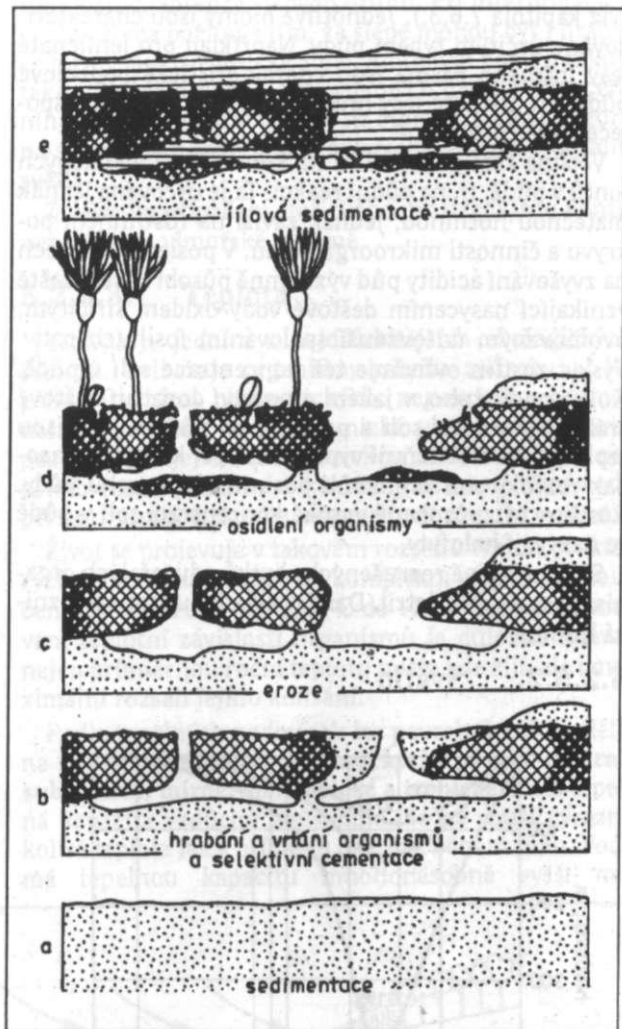
Jako pevný podklad mohou sloužit i schránky živých nebo odumřelých organismů.

Měkké a sytké substráty (bahnitá dna, plážové písky apod.) osidlují obvykle druhy vyznačující se větší pohyblivostí. Proti zapadání do sedimentu zvětšují bentózní druhy relativně svoji plochu vzhledem k objemu. Známé jsou třeba „límečkovité“ schránky ramenonožců *Atrypa*.

I nepatrné změny v kvalitě substrátu se projevují výrazně na složení bentózních společenstev. Naproti tomu planktonní organismy, jejichž zbytky nacházíme společně s bentózními, se během života vznášely ve vodním sloupci. Nejsou tedy na typu substrátu přímo závislé. Mohou indikovat např. teplotu vody nebo její salinitu, ale nemají význam pro paleoekologické hodnocení prostředí dna.

Specifickým případem substrátu jsou plovoucí a vznášející se organismy nebo předměty (řasy, kytovci, kmene stromů), které slouží k přichycení různých jiných druhů, sumárně nazývaných epibionti (např. kroužkovec *Spirorbis*, svijonožci, mechovky, nebo mlži *Butovicella* a *Mytilus*).

Substrátem suchozemských rostlin je zpravidla půda. Souhrn fyzikálních, chemických a biotických pod-



Obr. 5-3. Schéma postupného vzniku hardgroundů. a - povrch nezpevněných usazenin v době přerušení sedimentace; b - selektivní litifikace povrchu sedimentu a vytvoření dutin vrtáním a hrabáním organismů; c - litifikace pokračuje za současného vymývání nezpevněného sedimentu; d - zpevněné části dna jsou osidlovány sesilním bentosem a vrtavými organismy. Litifikace i eroze se mohou vícekrát opakovat. Na obrázku je znázorněna litifikace den erozních dutin, která nebyla původně litifikována; e - konečným stadiem je zaplnění dutin usazeninami v době obnovy sedimentace. Část nově usazeného materiálu, zejména v dutinách, pochází z destruovaných více litifikovaných částí hardgroundů a ze zbytků přisedlých organismů. Upraveno podle A.J. Boucota a R.S. Carneyho 1981.

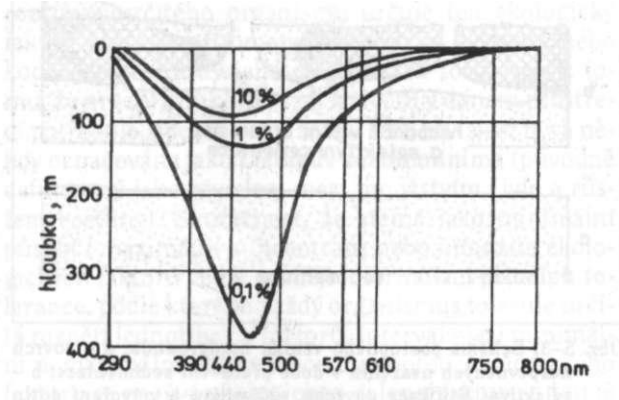
mínek půdy označujeme jako edafické faktory. Půda vzniká zvětráváním matečných hornin. Jejich složení a fyzikální vlastnosti ovlivňují charakter půdy. Jiné půdy, a tudíž i rostlinná společenstva, jsou na vápencích, jiná na žulách, hadcích nebo vátých píscích. Rostlinné druhy jsou svým výskytem vázány na určitá prostředí daná mimo jiné vlastnostmi půd. Druhy úzce adaptované svým metabolismem na chemické a fyzikální vlastnosti substrátu tak, že tyto podmínky pro svoji existenci nutně potřebují, mohou být využity např. při vyhledávání ložisek nerostných surovin. Takové druhy nazýváme fytoindikátory. Na vzniku půd se dále významně podílejí klimatické podmínky a organismy

(viz kapitola 7.6.3.). Jednotlivé biomy jsou charakterizovány určitým typem půdy. Například pro jehličnaté lesy mírného pásma jsou charakteristické podzolové půdy, pro listnaté lesy hnědozemě a pro travinná společenstva černozemě.

Většina rostlin je citlivá na koncentraci vodíkových iontů v půdě, tj. na půdní reakci. Ta je určována jednak matečnou horninou, jednak závisí na rostlinném pokryvu a činnosti mikroorganismů. V posledních letech na zvyšování acidity půd významně působí kyselé deště vznikající nasycením dešťové vody oxidem siřičitým, uvolňovaným do ovzduší spalováním fosilních paliv. Výskyt rostlin ovlivňuje též koncentrace solí v půdě. Kolísá podle toho, v jakém množství dopadají dešťové srážky vyluhují soli z povrchu do půdy a jaké jsou teploty, které ovlivňují vypařování, při kterém se naopak roztoky solí vztláním posouvají k povrchu půdy. Rostliny přizpůsobené vysoké koncentraci solí v půdě se nazývají halofyty,

Soubor různě rozrušených zbytků odumřelých organismů se nazývá detrit. Další rozkladnou činností vzniká humus.

5.2.5.2. Světlo



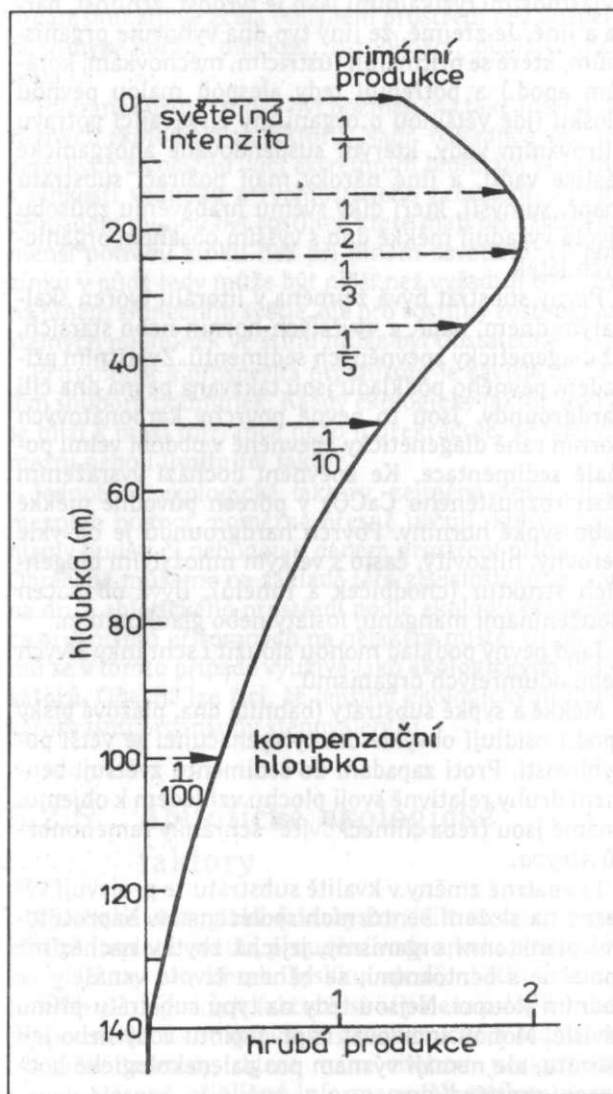
Obr. 5-4. Graf znázorňující do jakých hloubek a « jakou ztrátou intenzity pronikají jednotlivé barevné složky světla (jsou charakterizovány vlnovou délkou) v čisté mořské vodě. Podle K. Demela 1969.

Světlo je ekologický faktor, který v paleoekologii nelze měřit. Protože však je nezbytnou podmínkou fotosyntézy, na jejíž produktech pak závisí život prakticky všech organismů, nemůže být při paleoekologických úvahách pominuto.

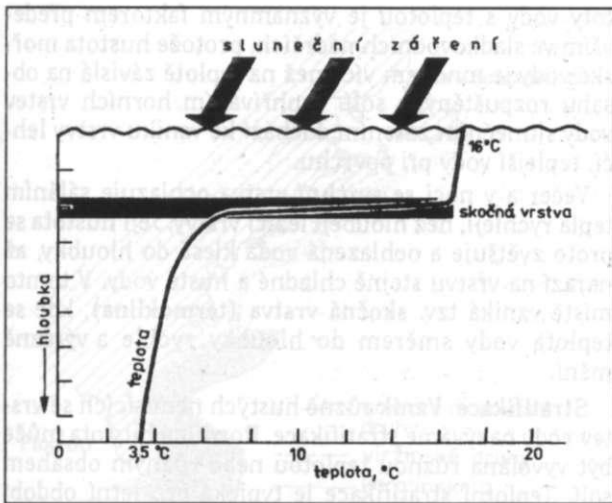
Podle hloubky, kam světlo ve vodě proniká, vymezíme fotickou (eufotickou) neboli prosvětlenou zónu a afotickou zónu, téměř nebo zcela bez světla.

Přibližná hranice mezi nimi je v čisté vodě, jaká je v oceánech, asi v hloubce 100 m. Ve sladkovodních nádržích s vysokým obsahem suspendovaných anorganických částic a planktonních organismů je v mnohem menší hloubce (5-10 m). Je to hloubka, kam proniká přibližně 1% na hladinu dopadajícího světla. Hloubka pronikání je různá pro jednotlivé barevné složky bílého světla a závisí do značné míry i na čistotě vody, jejím vlnění, úhlu dopadu světla atd. Nejhluběji proniká světlo modré (cca 400 m), pronikání světla in-

fračerveného a ultrafialového je prakticky zanedbatelné, činí jen několik centimetrů až metrů. Tato vlastnost světla se odráží v hloubkovém rozšíření jednotlivých skupin řas (chromatická adaptace), které k fotosyntéze využívají přednostně barev spektra doplňkových k barvě jejich fotosyntetických pigmentů. V mělké vodě (asi do 20 m) žijí převážně řasy zelené, v hlubší hnědé a nejhluběji (přibližně do 200 m) červené. Faunu ovlivňuje světlo nepřímo, i když velmi závažným způsobem. Například je jedním z limitujících faktorů pro útesotvorné korály, které mají symbiotické řasy zooxantely přímo ve svých tkáních. Závislost rychlosti tvorby schránek na množství světla byla pozorována i u velkých dírkovců, kteří rovněž žijí v symbióze se zooxantelami.



Obr. 5-5. Diagram ilustrující změny relativních hodnot primární produkce fytoplanktonu v závislosti na poklesu intenzity světla s rostoucí hloubkou. Kompenzační hloubka je úroveň, kde dostupné světlo umožňuje fotosyntetickou produkci takového množství uhlohydrátů, které je právě spotřebováno dýcháním organismů. Je to hloubka, kam proniká přibližně 1% dopadajícího světla. V mírném klimatickém pásmu může být v agitované vodě blízko pobřeží v hloubce 10 metrů, v klidné čisté vodě tropických moří však až ve 120 m. Upraveno podle A.D. Boneyho 1976.



Obr. 5-6. Tepelné rozvrstvení vody během letní stagnace. Relativně málo mocná vrstva vody, v které se rychle mění teplota, se nazývá skočná vrstva (termoklina); odděluje svrchní vrstvu teplejší vody od spodních chladnějších vrstev. Podle W.D. Russel-Huntera 1970.

Periodické změny v množství světla, tzv. **fotoperiodicita**, dané rotací Země (den a noc), sklonem zemské osy a oběhem kolem Slunce (roční doby) významně ovlivňují biologické rytmy, jako jsou rozmnožování nebo životní aktivita, sezónní opadávání listů apod.

V paleoekologii lze rozlišit fotickou a afotickou zónu podle poměru autotrofů a heterotrofů nebo podle pří-

tomnosti či absence slepých druhů. Při interpretacích je však třeba počítat s tím, že slepé mohou být i hrabavé formy žijící ve fotické zóně. Afotickou zónu indukují také světelné orgány u ryb, známých např. z oligocenního menilitového souvrství na Moravě. Barevné vzory na schránkách mají pouze živočichové žijící v dosahu světla.

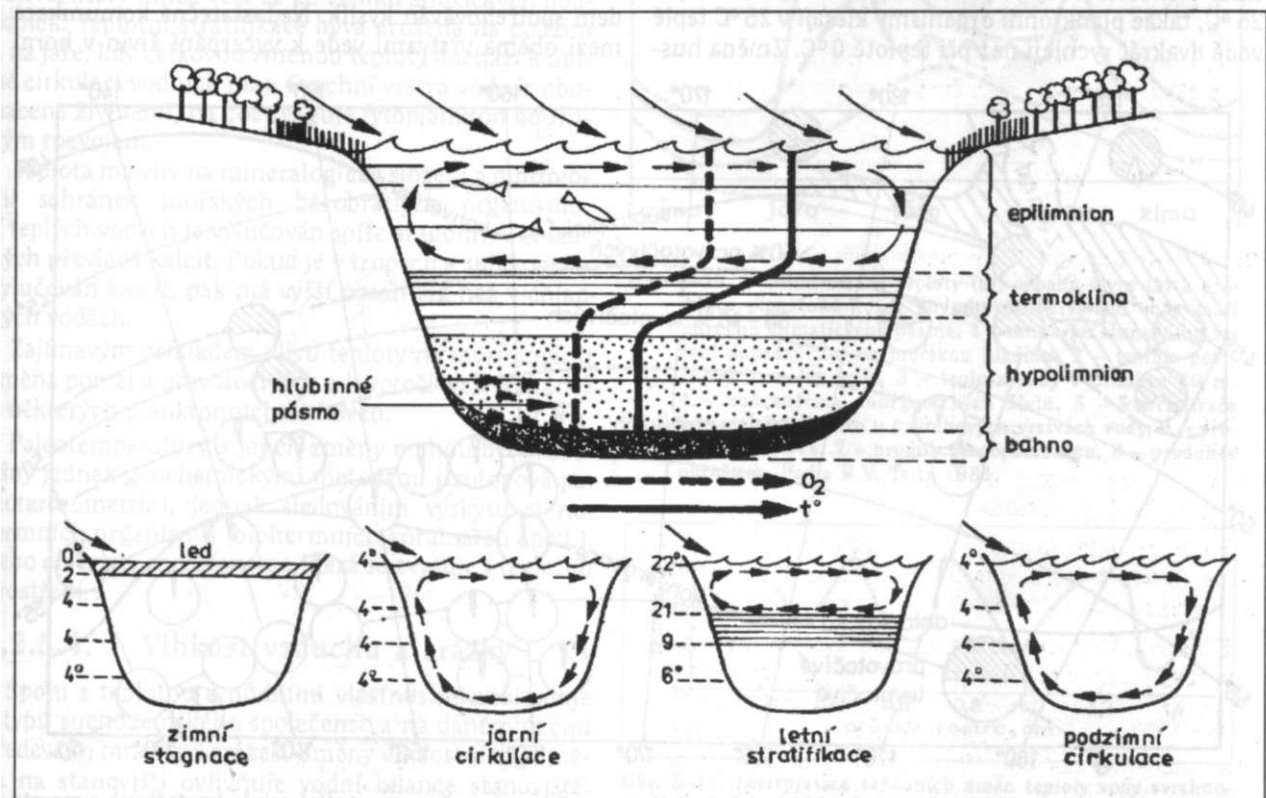
Zvláštním případem afotického prostředí jsou kontinentální a podmořské jeskyně.

5.2.5.3. Teplota

Teplota je jedním z nejdůležitějších ekologických faktorů. Ovlivňuje organismy mnoha způsoby, ať již přímo (rychlost plazmatických, nervových a hormonálních procesů, stereochemické vlastnosti bílkovin pozměňující jejich enzymatickou aktivitu), nebo nepřímo (např. změny fyzikálních vlastností tělní vody při zamrznutí, viskozita, rozpustnost pro plyny apod.).

Život se projevuje v takovém rozsahu teplot, při kterých ještě mohou existovat komplexní organické sloučeniny, t.j. zhruba od -270 °C do +200 °C. Pro posuzování teplotní závislosti organismů je důležité udávat nejen průměrnou roční teplotu místa kde žijí, ale i maximální rozsah jejího kolísání.

Podle tepelných podmínek lze povrch Země rozdělit na několik **teplotních (klimatických) pásem: polární, subpolární, mírné, subtropické a tropické**. Malá tepelná kapacita vzduchu způsobuje, že na souši výrazně kolísá teplota jak v průběhu dne, tak během roku. Voda má tepelnou kapacitu mnohonásobně vyšší než



Obr. 5-7. Sezónní stratifikace vody v jezerech. V mírném pásmu má rytmus stratifikace dvě periody úplné cirkulace vody, které se střídají se dvěma periodami stagnace (letní a zimní). Přerušovaná čára uprostřed nádrže naznačuje změny obsahu rozpuštěného kyslíku ve vodě v jednotlivých zónách; plná čára průběh teploty. Podle P. Douvigneauda 1988.

vzduch. Proto teplota povrchových vrstev oceánů kolísá denně řádově jen v desetinách stupně Celsia. V mělkých příbřežních pásmech a zálivech je toto denní kolísání poněkud vyšší. Sezónní změny teploty povrchových vrstev moří jsou ovlivněny mořskými proudy, převládajícími směry větrů, slunečním zářením aj. Ani toto kolísání není na otevřených oceánech zvláště výrazné. V polárních oblastech je to 2-3 °C, v pásmech pasátů 4-6 °C, v rovníkovém pásmu pouze 1-2 °C. Jenom v okrajových mořích a při pobřeží bývá roční kolísání teploty vyšší. Např. v Baltském moři může přesáhnout i 15 °C. Rovněž tak v jezerech je kolísání teploty značné. Menší nádrže mohou v zimě zamrznout až ke dnu.

Teplota vody oceánské pelagiálu směrem do hloubky klesá. Od hloubky přibližně 2 km se pohybuje teplota vody ve všech současných oceánech v úzkém rozmezí 0-2 °C. Oblast hlubinných vod s teplotou pod 10 °C se nazývá psychrosféra. Její existence je známa od svrchního eocénu. V obdobích, kdy nebyly polární oblasti zaledněny, byla teplota hlubinných vod vyšší. V hlubokomořských příkopech a blízko vulkanických center může být teplota vody lokálně poněkud zvýšena. Příkladem mohou být tzv. černé komíny na středooceánských hřbetech. Jsou to výrony termálních vod zbarvených do černá s obsahem železa. Žijí v nich chemotromní bakterie v teplotách až 200 °C. Na tyto bakterie jako primární producenty jsou pak vázána specifická společenstva organismů.

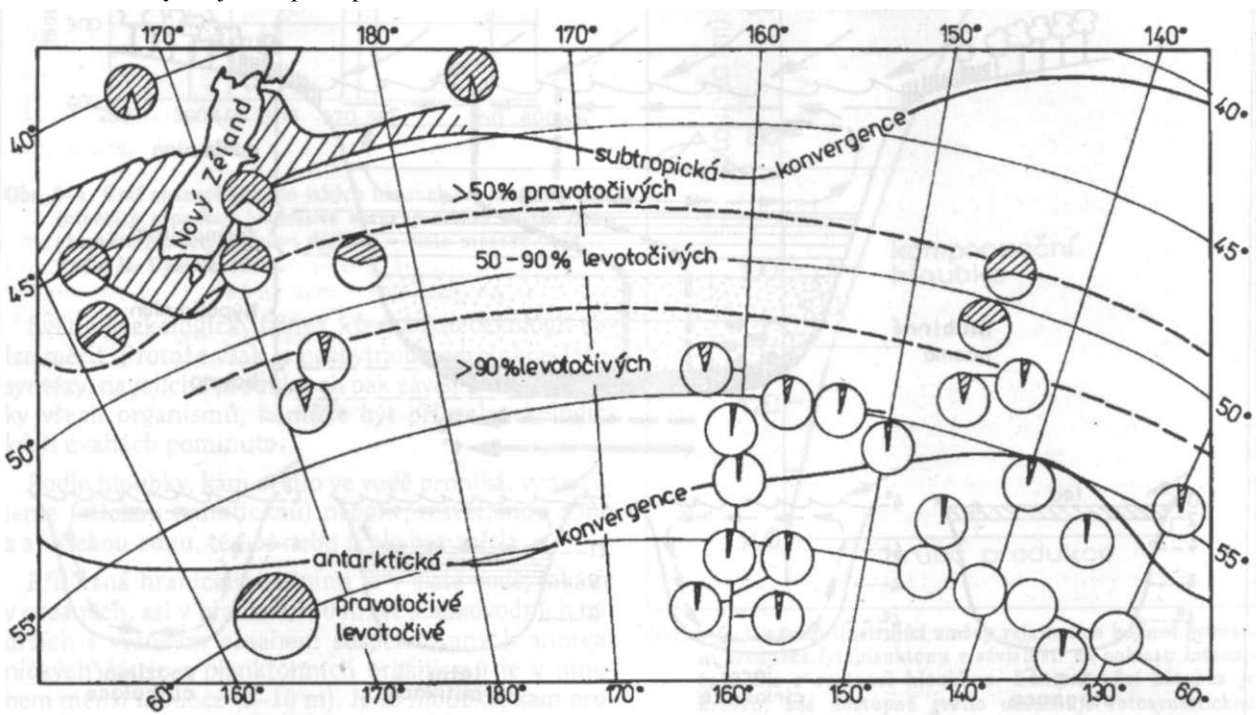
Přímo závislá na teplotě vody je její viskozita a hustota. Viskozita vody je při 0 °C dvakrát vyšší než při 25 °C, takže planktonní organismy klesají v 25 °C teplé vodě dvakrát rychleji než při teplotě 0 °C. Změna hustoty vody s teplotou je významným faktorem především ve sladkovodních nádržích, protože hustota mořské vody je mnohem více než na teplotě závislá na obsahu rozpuštěných solí. Prohříváním horních vrstev vody slunečním zářením dochází ke vzniku vrstvy lehčí, teplejší vody při povrchu.

Večer a v noci se svrchní vrstva ochlazuje sáláním tepla rychleji, než hlouběji ležící vrstvy. Její hustota se proto zvětšuje a ochlazená voda klesá do hloubky, až narazí na vrstvu stejně chladné a husté vody. V tomto místě vzniká tzv. skočná vrstva (termoklina), kde se teplota vody směrem do hloubky rychle a výrazně mění.

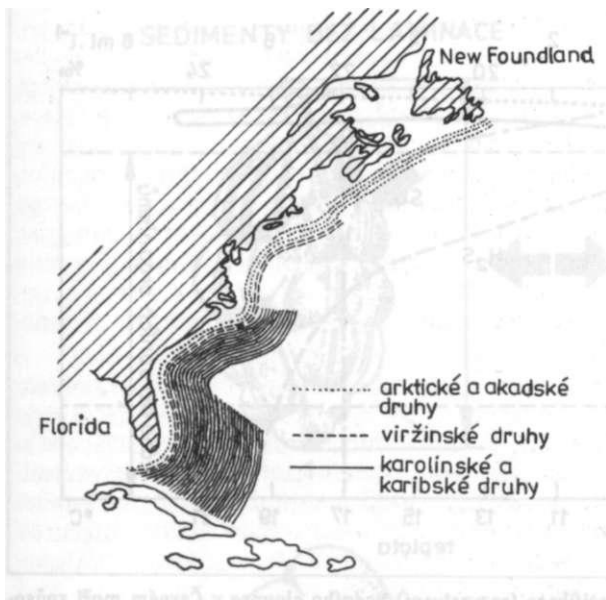
Stratifikace. Vznik různě hustých nemísících se vrstev vody nazýváme stratifikace. Rozdílná hustota může být vyvolána různou teplotou nebo různým obsahem solí. Teplotní stratifikace je typická pro letní období (tzv. letní stagnace ve sladkovodních nádržích). V zimě vzniká v jezerech inverzní stratifikace, kdy je při povrchu lehčí, chladnější voda a při dně voda 4 °C teplejší, která má nejvyšší hustotu.

Stratifikace může vzniknout též v mořích v místech, kde se mísí s mořskou vodou velké objemy sladké vody (při ústí řek nebo v okrajových mořích s omezenou komunikací s oceánem, kam přitékají velké řeky - např. v Černém moři apod.).

Stratifikace vodního sloupce ve sladkovodních nádržích vede k tomu, že ve svrchní vrstvě jsou postupně spotřebovány fytoplanktonem živiny. Odumřelá organická hmota klesá do spodní vrstvy, kde je jejím rozkladem spotřebováván kyslík. Nedostatečná komunikace mezi oběma vrstvami vede k vyčerpání živin v horní



Obr. 5-8. Závislost morfologie organismů na teplota prostředí. Na mapě je znázorněn procentuální poměr levotočivých a pravotočivých jedinců planktonického dírkovce *Neogloboquadrina pachyderma* v recentních sedimentech jižní části Tichého oceánu. V chladných vodách vysoce dominuje levotočivý ekotyp, v teplejších vodách ekotyp pravotočivý. Oblast subtropické konvergence (místo sestupných mořských proudů) je vyrafována. Podle J.P. Kennetta 1968.



Obr. 5-9. Změna druhové diverzity asociací mořských mělkovodních břichoňců podél atlantského pobřeží Severní Ameriky. Tento obrázek dobře dokládá závislost druhové diverzity na teplotě. V stabilnějším prostředí s vyšší teplotou je druhová diverzita mnohem vyšší než v chladném, vysoce proměnlivém prostředí. Každá čára diagramu odpovídá 10 druhům. Podle A.G. Fischera 1960.

vrstvě (to vede k postupnému poklesu produktivity fytoplanktonu) a k poklesu obsahu kyslíku ve spodní vrstvě, který může vést až ke vzniku anoxických podmínek. Teplotní stratifikace bývá zrušena na podzim a na jaře, kdy celkovou změnou teploty dochází k úplné cirkulaci vodních mas. Svrchní vrstva vody je obohacena živinami, na což reaguje fytoplankton bouřlivým rozvojem.

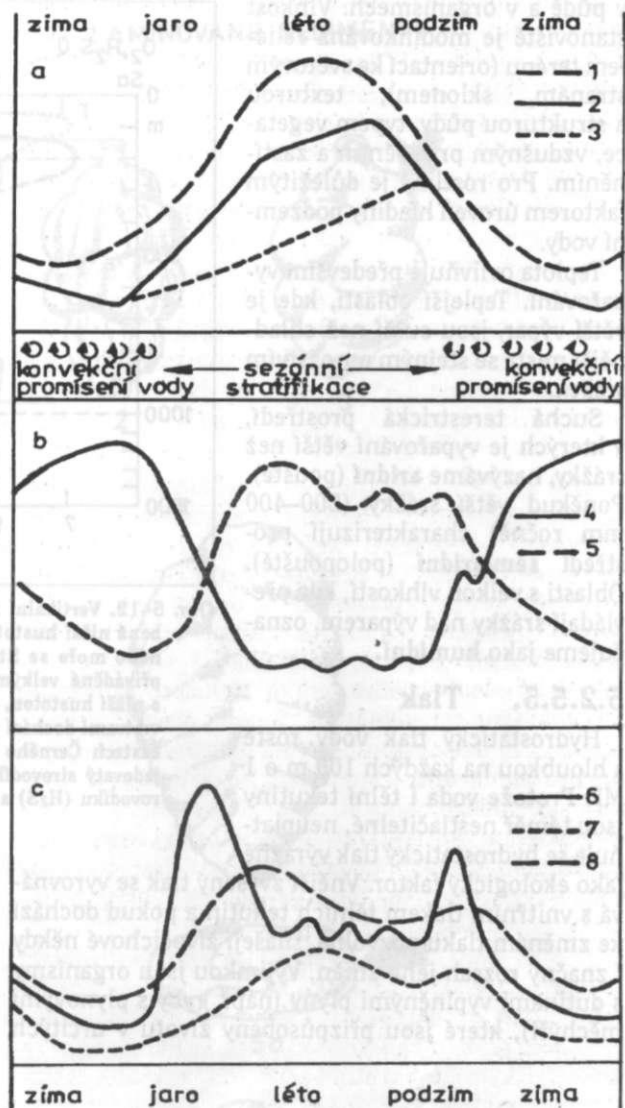
Teplota má vliv na mineralogické složení a morfologii schránek mořských bezobratlých organismů. V teplých vodách je vylučován spíše aragonit, v chladných převládá kalcit. Pokud je v tropech a subtropích vylučován kalcit, pak má vyšší obsah Mg než v chladných vodách.

Zajímavým příkladem vlivu teploty na morfologii je změna poměru pravotočivých a levotočivých schránek u některých planktonních dírkovců.

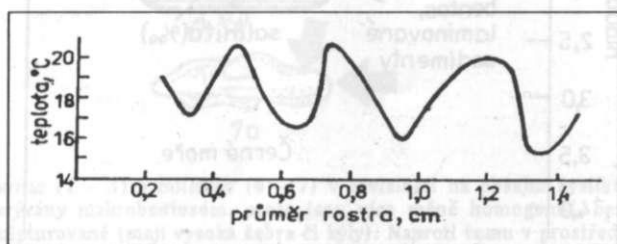
Paleotemperatury a jejich změny mohou být studovány jednak geochemickými metodami (izotopová paleotermometrie), jednak sledováním výskytu stenotermních organismů (biohermních korálnatců apod.), nebo diverzity společenstev, která se zvyšuje s teplotou prostředí.

5.2.5.4. Vlhkost vzduchu a srážky

Spolu s teplotou a půdními vlastnostmi rozhoduje o typu suchozemského společenstva na daném území především množství srážek. Změny vlhkostních poměrů na stanovišti ovlivňuje vodní bilance stanoviště. Zdrojem vody jsou dešťové a kondenzační srážky (rosa, jinovatka). Vody ubývá vypařováním (evaporací) z půdy, transpirací rostlin, povrchovým odtokem a vsakováním (podpovrchovým odtokem). Část vody zůstává



Obr. 5-10. Sezónní změny teploty (a), obsahu živin (b) a produkce planktonu (c) v povrchových vrstvách vody moří mírného klimatického pásma. 1 - množství slunečního záření dopadajícího na mořskou hladinu, 2 - teplota povrchových vrstev vody, 3 - teplota vody v hloubce 70 m, 4 - koncentrace anorganických živin, 5 - koncentrace organického detritu v povrchových vrstvách vody, 6 - produkce rozslvek, 7 - produkce zooplanktonu, 8 - produkce obrněnek. Podle R.V. Taita 1981.



Obr. 5-11. Interpretace sezónních změn teploty vody svrchnojurského moře na základě změn poměru Izotopů kyslíku $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ v jednotlivých vrstvičkách kalcitové vnitřní schránky (rostra) dvoužabrého hlavonožce belemnita. Podrobněji je o izotopické termometrii pojednáno v kap. 7.4. (str. 158). Podle H.C. Ureyho a kol. 1951.

v půdě a v organismech. Vlhkost stanoviště je modifikována reliéfem terénu (orientací ke světovým stranám, sklonem), texturou a strukturou půdy, typem vegetace, vzdušným prouděním a zastíněním. Pro rostliny je důležitým faktorem úroveň hladiny podzemní vody.

Teplota ovlivňuje především vypařování. Teplejší oblasti, kde je větší výpar, jsou sušší než chladnější místa se stejným množstvím srážek.

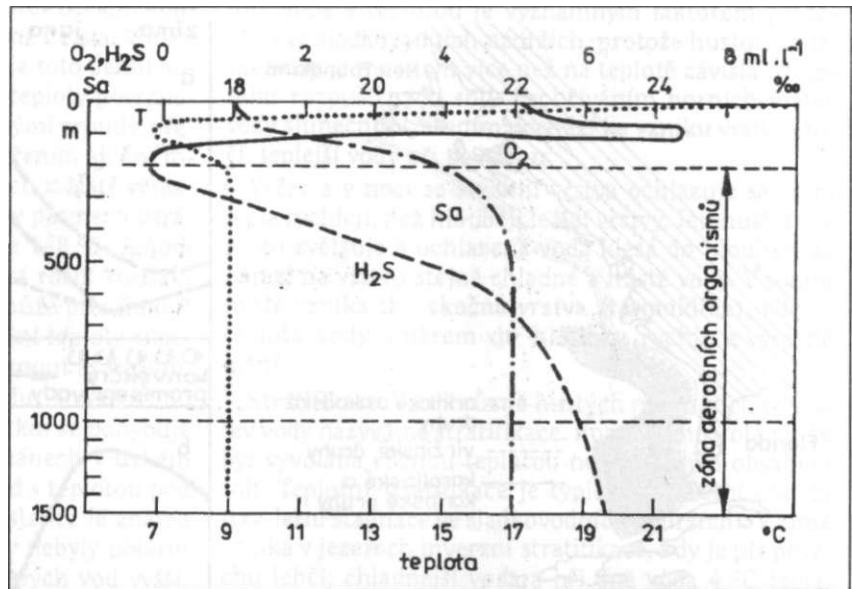
Suchá terestrická prostředí, v kterých je vypařování větší než srážky, nazýváme **aridní** (pouště). Poněkud větší srážky (20(M00 mm ročně) charakterizují prostředí **semiaridní** (polopouště). Oblasti s velkou vlhkostí, kde převládají srážky nad výparem, označujeme jako **humidní**.

5.2.5.5. Tlak

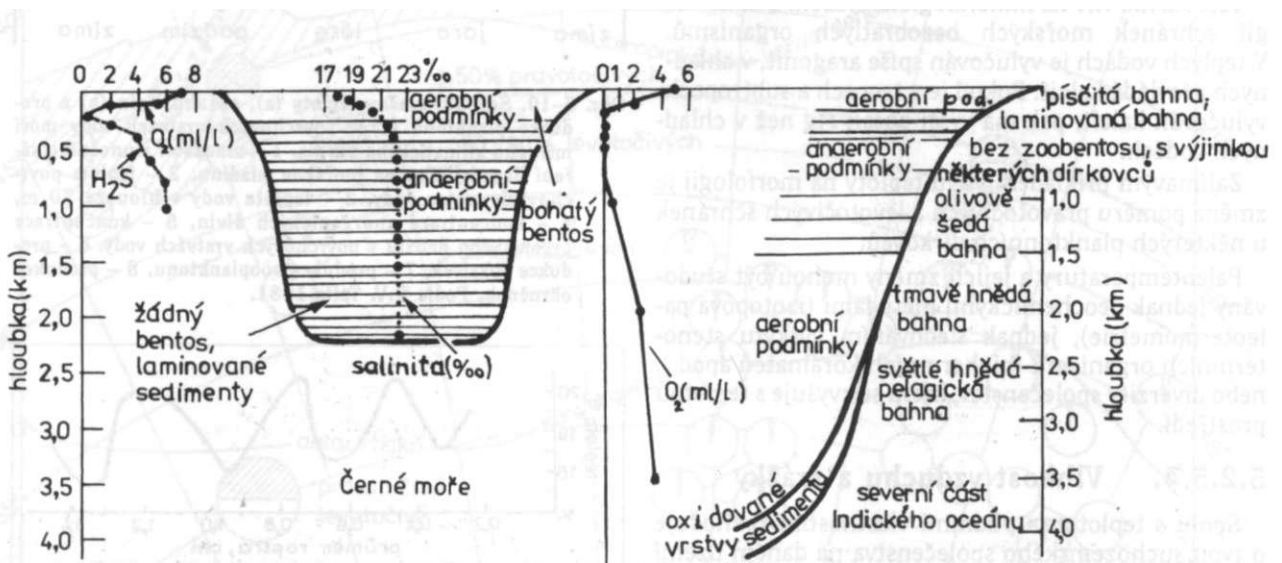
Hydrostatický tlak vody roste s hloubkou na každých 100 m o 1 MP. Protože voda i tělní tekutiny jsou téměř nestlačitelné, neuplatňuje se hydrostatický tlak výrazně jako ekologický faktor. Vnější zvýšený tlak se vyrovnává s vnitřním tlakem tělních tekutin a pokud dochází ke změnám tlaku pozvolna, snášejí živočichové někdy i značný rozsah jeho změn. Výjimkou jsou organismy s dutinami vyplněnými plyny (např. ryby s plynovými měchýři), které jsou přizpůsobeny životu v určitých

hloubkách a špatně snášejí jejich rychlé změny. Velkým změnám hydrostatického tlaku jsou přizpůsobeni např. vorvani, kteří se mohou za potravou ponořit až do hloubky 2000 m.

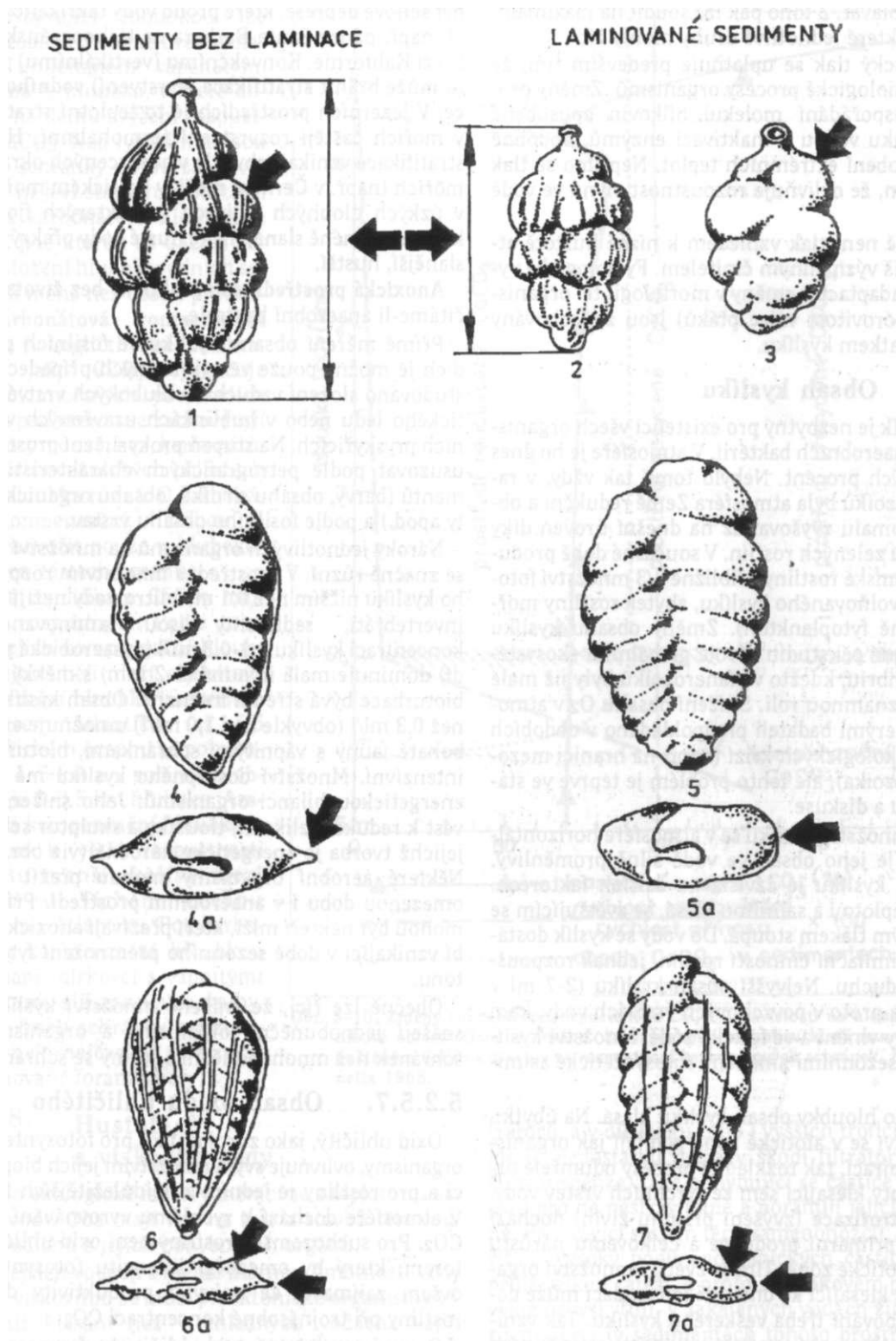
Podle mechanické odolnosti sept oddělujících plynové komůrky ve schránkách fosilních hlavonožců, lze vypočítat hydrostatický tlak vody, kterému mohly



Obr. 5-12. Vertikální stratifikace (rozdrcení) vodního sloupce v Černém moři způsobená nižší hustotou méně slané povrchové vrstvy vody. Omezená komunikace Černého moře se Středozemním mořem úzkými průlivy brání rozptýlení sladké vody přiváděné velkými řekami. Tak se při povrchu udržuje vrstva méně slané vody s nižší hustotou, zatímco voda slanější, hustší, zůstává ve větší hloubce. Mezi oběma vrstvami dochází pouze k velmi malé výměně vody, takže všechn kyslík je v hlubších částech Černého moře spotřebován a nový není přiváděn; hromadí se tam naopak jedovatý sirovodík. Křivky vyjadřují teplotu vody (T), obsah kyslíku (O₂), obsah sirovodíku (H₂S) a množství rozpuštěných solí (Sa). Podle H. Geilera 1976.



Obr. 5-13. Generalizované schéma vztahu mezi typem sedimentů a obsahem kyslíku při dně v Černém moři a v severní části Indického oceánu. Laminované sedimenty (tj. takové, v kterých se střídají různobarevné vrstvičky s mocností menší než 1 cm) se vyskytují v oblastech, kde anaerobní podmínky neumožňují život makrobentosu, který by sedimenty promíslil (bioturoval). V Černém moři je to v hloubkách větších než přibližně 200 m, v Indickém oceánu v zóně oxidického minima. Anaerobní podmínky jsou naznačeny vodorovnou šrafovou. Sa - salinita. Podle J. Thieleho a T.H. van Anděla 1977.



Obr. 5-14. Rozdíly v morfologii bentózních dírkovečů rodů *Uvigerina* (1 - 3) a *Bolivina* (4 - 7) v závislosti na obsahu kyslíku u dna. V prostředí oxidickém jsou sedimenty neustále rozrývány makrobentosem, proto jsou více méně homogenní, bez laminace. Schránky dírkovečů v nám žijících jsou výrazně skulpturovaná (mají vysoká žebra či kýly). Naproti tomu v prostředí se sníženým obsahem kyslíku nežijí požírači substrátu, sediment není homogenizován bloturbací, takže zůstávají zachovány tenká vrstvičky lišící se často barvou (podle toho, jaký materiál se v jednotlivých ročních obdobích převážně usazoval). Takové střídání různobarevných, maximální několik milimetrů mocných vrstviček se projevuje na příčném řezu horninou jako jemné proužky, laminy. Je to jeden z typických znaků sedimentů vzniklých v prostředí s nízkým obsahem kyslíku nebo bez kyslíku. Některé skupiny dírkovečů mohou žít i při velmi nízkých koncentracích kyslíku, jejich schránky jsou pak ale menší, se slině redukovanou skulpturou (žebírka jsou nízká nebo chybějí, kýly nejsou vyvinuty). Podle W.E. Hendrlxe 1958.

schránky odolávat. Z toho pak lze soudit na maximální hloubku, ve které jednotlivé druhy mohly žít.

Hydrostatický tlak se uplatňuje především tím, že ovlivňuje fyziologické procesy organismů. Změny prostorového uspořádání molekul bílkovin způsobené změnami tlaku vedou k inaktivaci enzymů, obdobně jako při působení extrémních teplot. Nepřímo se tlak uplatňuje tím, že ovlivňuje rozpustnost plynů ve vodě (O_2 , CO_2).

Na pevnině není tlak vzhledem k nízké hustotě atmosféry příliš významným činitelem. Fyziologické vysokohorské adaptace a změny v morfologii těl organismů (např. pórovitost vajec ptáků) jsou způsobovány spíše nedostatkem kyslíku.

5.2.5.6. Obsah kyslíku

Volný kyslík je nezbytný pro existenci všech organismů vyjma anaerobních bakterií. V atmosféře je ho dnes 21 objemových procent. Nebylo tomu tak vždy, v raném proterozoiku byla atmosféra Země redukční a obsah O_2 se pomalu zvyšoval až na dnešní úroveň díky metabolismu zelených rostlin. V současné době produkují suchozemské rostliny přibližně 2/3 množství fotosynteticky uvolňovaného kyslíku, zbytek rostliny mořské (převážně fytoplankton). Změny obsahu kyslíku jsou významné při studiu vývoje globálního ekosystému v prekambriu, kdežto ve fanerozoiku byly již malé a nehrály významnou roli. Snížení obsahu O_2 v atmosféře je některými badateli předpokládáno v obdobích globálních ekologických krizí (např. na hranici mezozoika a kenozoika), ale tento problém je teprve ve stadiu výzkumu a diskuse.

Zatímco množství kyslíku se v atmosféře horizontálně nemění, je jeho obsah ve vodě silně proměnlivý. Rozpustnost kyslíku je závislá na dalších faktorech, s rostoucí teplotou a salinitou klesá, se zvětšujícím se atmosférickým tlakem stoupá. Do vody se kyslík dostává jednak asimilační činností rostlin, jednak rozpouštěním ze vzduchu. Nejvyšší obsah kyslíku (2-7 ml v litru vody) je proto v povrchových vrstvách vody, kam zasahují vlivy vlnění a ve fotické zóně. Množství kyslíku kolísá se sezónními změnami fotosyntetické asimilace.

Směrem do hloubky obsah kyslíku klesá. Na úbytku jeho množství se v afotické zóně podílejí jak organismy svou respirací, tak rozkladné procesy odumřelé organické hmoty klesající sem ze svrchních vrstev vody. V období eutrofizace (zvýšení přísunu živin) dochází ke zvětšení primární produkce a celkovému nárůstu biomasy ve fotické zóně. Tím se zvětší i množství organické hmoty klesající ke dnu. Při její oxidaci může dojít ke spotřebování třeba veškerého kyslíku. Tak vznikají v oblastech vysoké produktivity místa se sníženým obsahem kyslíku - tzv. vrstva oxidického minima. V mořích a oceánech bývá poblíž břehů v hloubce okolo 500 m.

Vodní masy se sníženým množstvím rozpuštěného kyslíku nebo zcela bez kyslíku (anoxické) běžně vznikají také v případech, kdy je omezena cirkulace vody. Je to např. tehdy, kdy je horizontální proudění vody negativně ovlivněno morfologií dna. Příkladem mohou

být šelfové deprese, které proud vody takřkajíc přeskočí, např. pánev Santa Barbara na tichooceánském pobřeží Kalifornie. Konvekčnímu (vertikálnímu) proudění může bránit stratifikace (zvrstvení) vodního sloupce. V jezerních prostředích je to teplotní stratifikace, v mořích častěji rozvrstvení termohalinní. Hustotní stratifikace vznikají obvykle v odškrcených okrajových mořích (např. v Černém moři, v Baltickém moři) nebo v úzkých dlouhých zálivech (v některých fjordech), kde vrstva méně slané, méně husté vody překrývá vodu slanější, hustší.

Anoxická prostředí jsou prakticky bez života, nepočítáme-li anaerobní bakterie.

Přímé měření obsahu kyslíku ve fosilních prostředích je možné pouze ve výjimečných případech. Bylo studováno složení vzduchu v hlubokých vrstvách arktického ledu nebo v bublinkách uzavřených ve fosilních pryskyřicích. Na stupeň prokysličení prostředí lze usuzovat podle petrografických charakteristik sedimentů (barvy, obsahu siřníků, obsahu organické hmoty apod.) a podle fosilního obsahu vrstev.

Nároky jednotlivých organismů na množství kyslíku se značně různí. V prostředí s množstvím rozpuštěného kyslíku nižším než 0,1 ml v litru vody nežijí makroinvertebráti, sedimenty jsou laminované. Při koncentraci kyslíku 0,1-0,3 ml/l (dysaerobické prostředí) dominuje malá infauna (1-2 mm) s měkkými těly, bioturbace bývá střední intenzity. Obsah kyslíku vyšší než 0,3 ml/l (obvykle nad 1,0 ml/l) umožňuje existenci bohaté fauny s vápnitými schránkami, bioturbace je intenzivní. Množství dostupného kyslíku má vliv na energetickou bilanci organismů. Jeho snížení může vést k redukcii velikosti, tloušťky a skulptur schránek, jejichž tvorba je energeticky náročná (viz obr. 5-14). Některé aerobní organismy mohou přežít určitou omezenou dobu i v anaerobním prostředí. Příkladem mohou být někteří mlži, kteří přežívají anoxická období vznikající v době sezónního přemnožení fytoplanktonu.

Obecně lze říci, že snížené množství kyslíku lépe snášejí jednobuněčné organismy a organismy bez schránek než mnohobuněční a formy se schránkami.

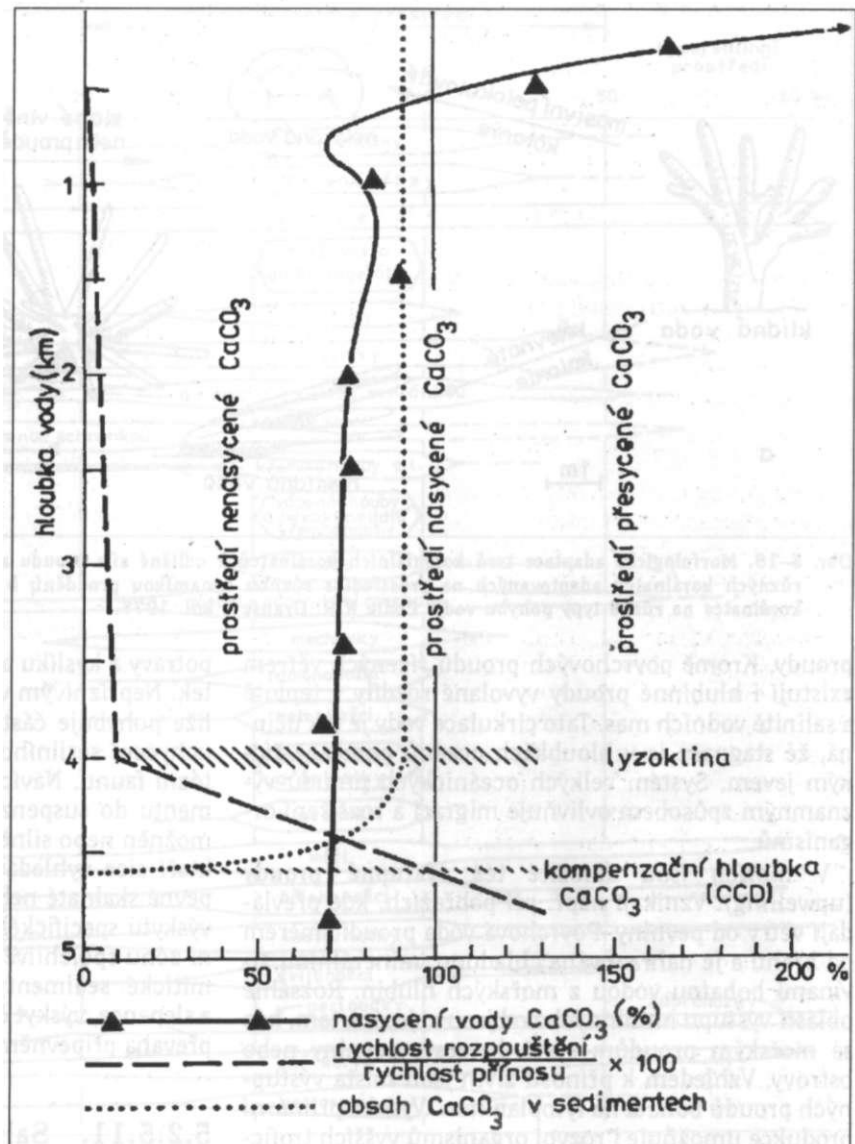
5.2.5.7. Obsah oxidu uhličitého

Oxid uhličitý, jako zdroj uhlíku pro fotosyntetizující organismy, ovlivňuje svým množstvím jejich bioprodukcii a pro rostliny je jedním z nejdůležitějších faktorů. V atmosféře dochází k rychlému vyrovnávání obsahu CO_2 . Pro suchozemské rostliny není oxid uhličitý faktorem, který by omezoval intenzitu fotosyntézy. Je ovšem zajímavé, že nejvyšší produktivity dosahují rostliny při trojnásobné koncentraci CO_2 .

Do vody se dostává oxid uhličitý buď rozpouštěním z atmosféry nebo jako produkt katabolismu či mineralizace odumřelé organické hmoty. Protože je spotřebováván při fotosyntéze, snižuje se během dne jeho množství ve fotické zóně. Směrem do hloubky se jeho obsah zvyšuje. Obsah oxidu uhličitého zvyšuje kyselost vody a v důsledku toho i rozpustnost $CaCO_3$. To znesnadňuje organismům sekreci vápnitých schránek popřípadě se již hotové schránky rozpouští.

S přibývajícím hloubkou lze v moři rozlišit 3 různé úrovně nasycení uhličitánem vápenatým. **Lysoklina** je hloubka, v které dochází k náhlému zvýšení rozpustnosti CaCO_3 . Nad lysoklinou jsou vápenné schránky dobře zachované, pod ní jeví stopy rozpouštění. Kritická karbonátová hloubka je úroveň, pod kterou se CaCO_3 podílí na složení hlubokovodních sedimentů méně než deseti procenty. **Karbonátová kompenzační hloubka** (v angličtině běžně zkracovaná jako **CCD**) vyznačuje v hlubokomořských prostředích úroveň, pod kterou se zachovávají sedimenty pouze bez karbonátů. V různých oceánických oblastech je tato hloubka různá. O karbonátové kompenzační hloubce je účelné hovořit pouze v hlubokomořských částech oceánů.

Různé modifikace CaCO_3 mají různou rozpustnost. Podle toho se liší jejich kompenzační hloubky. Nejhlouběji leží **kalcitová kompenzační hloubka** v severním rovníkovém Atlantiku (až 5,5 km), v Tichém oceánu se pohybuje mezi 4-5 km a v polárních oblastech je 3-3,5 km hluboko. **Aragonitová kompenzační hloubka** je vzhledem k větší rozpustnosti aragonitu menší, kolísá mezi 500 m v Tichém oceánu a 2500 m v Atlantiku. Pod karbonátovou kompenzační hloubkou nežijí např. dírkovci s vápennými schránkami, žijí zde pouze druhy, které si tmelí schránky z cizorodých zrněk, nejčastěji písčných (aglutinované foraminifery).



Obr. 5-15. Změny koncentrace rozpuštěného CaCO_3 v závislosti na hloubce vody v rovníkové oblasti Tichého oceánu. Se vzrůstající hloubkou klesá nasycení vody rozpuštěným CaCO_3 a zvyšuje se rozpustnost karbonátových schránek. Podle J.P. Kennetta 1968.

5.2.5.8. Hustota a viskozita vody

Jsou to ekologické faktory měnící se s teplotou a salinitou vody. Oba mají vliv na tvar a stavbu těla vodních živočichů a jejich pohybových orgánů.

V teplejších vodách s menší měrnou hmotností vody a menší viskozitou se musí planktonické organismy více bránit klesání než v chladných vodách. Např. u planktonních dírkovců mají jedinci žijící v tropech tenčí, morfologicky členitější schránky s většími póry a delšími výběžky a jehlicemi.

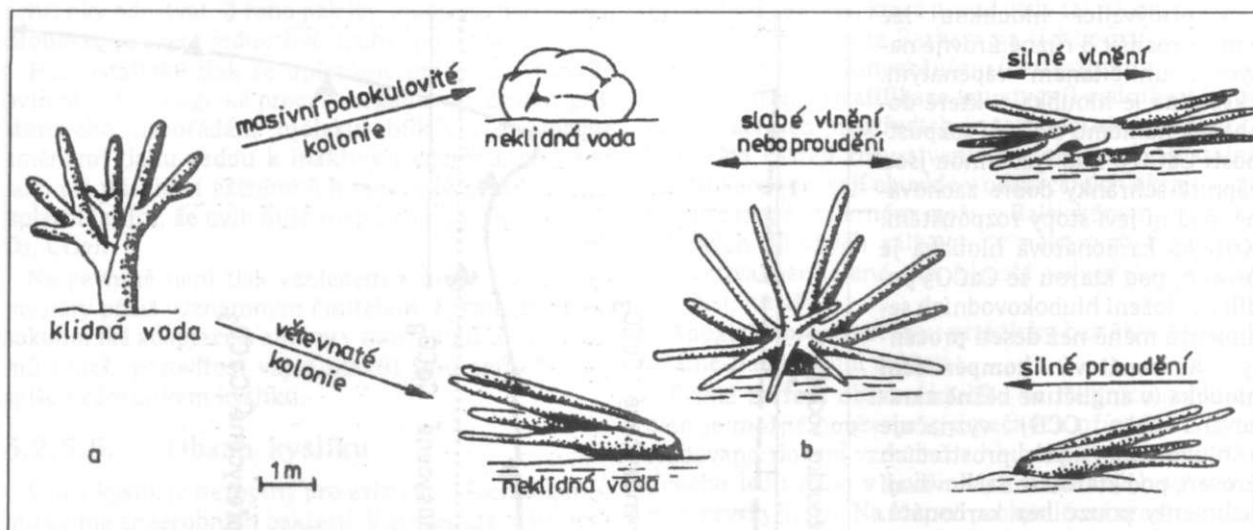
5.2.5.9. Zakalení vody

Jeho stupeň závisí na množství částic vznášejících se ve vodě. Omezuje pronikání světla do hloubky, a tím výskyt fytoplanktonu. To znamená zřetelný úbytek potravy pro mnoho živočišných skupin, zvláště z řad fil-

trátorů, a v důsledku toho i vyšších trofických úrovní. Mimo nedostatku potravy škodí filtrátorům (požíračům suspenze) také pohybující se částice písku, které jsou pro ně nestravitelné a poraňují jejich jemné tkáně. Pro trávicí systém těch ramenonožců, kteří nemají řiť, je vysoký podíl anorganických částic v suspenzi příliš velkou zátěží, a proto se v takovém prostředí obvykle nevyskytují. V zakalených vodách žijí hojněji jen různí červi (v sedimentech tohoto prostředí se často vyskytují jejich stopy), někteří mlži, z brachiopodů *Lingula* a jiné organismy.

5.2.5.10. Proudění a turbulence prostředí

Mořská voda je ve stálém oběhu. Teplotní gradient mezi póly a rovníkem vyvolává silné proudění vzduchu, které spolu se zemskou rotací vytváří stálé vodní



Obr. 5-16. Morfologická adaptace trsů koloniálních korálců k odlišné síle proudu a vlnění vody. a - morfologické typy trsů různých korálců adaptovaných na prostředí s různou dynamikou proudění; b - morfologická adaptace jednoho druhu korálců na různé typy pohybu vody. Podle R.R. Grause a kol. 1977.

proudy. Kromě povrchových proudů řízených větrem existují i hlubinné proudy vyvolané rozdíly v teplotě a salinitě vodních mas. Táto cirkulace vody je tak účinná, že stagnace je v hloubkách oceánů poměrně řídkým jevem. Systém velkých oceánických proudů významným způsobem ovlivňuje migraci a rozšíření organismů.

V mořích jsou důležité též výstupné proudy (upwelling). Vznikají např. při pobřežích, kde převládají větry od pevniny. Povrchová voda proudí směrem od břehu a je nahrazována chladnou, minerálními živinami bohatou vodou z mořských hlubin. Rozsáhlé oblasti výstupu hlubinných vod jsou zejména tam, kde se mořským proudům staví do cesty pevnina nebo ostrovy. Vzhledem k přínosu živin jsou místa výstupných proudů bohatá na fytoplankton. Vysoká primární produkce umožňuje i rozvoj organismů vyšších trofických úrovní. V současnosti jsou známy výstupné proudy především při západních pobřežích kontinentů. Jsou to oblasti významné pro rybolov.

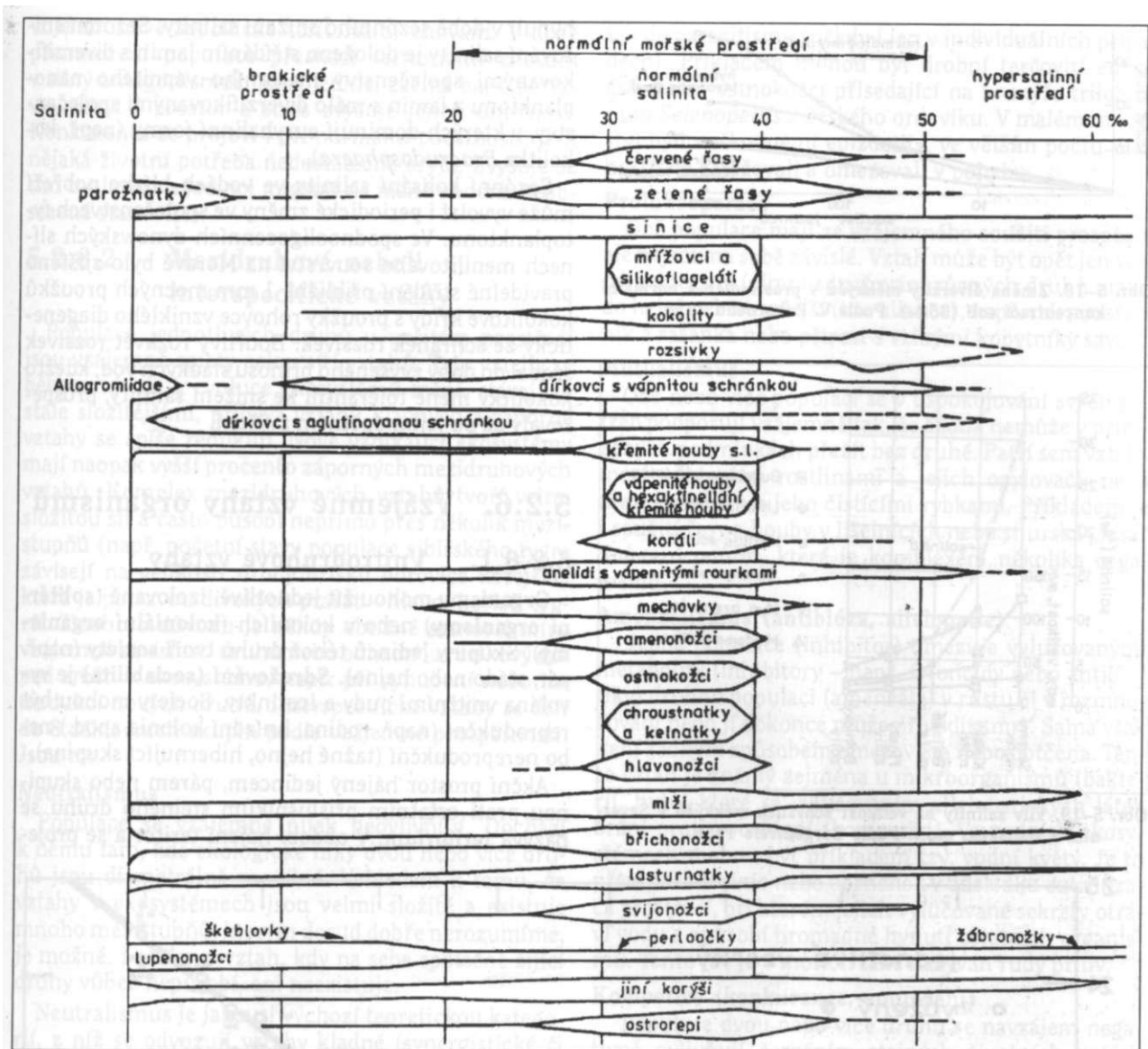
Pohyb částic tvořících prostředí, v kterém organismus žije (vzduch, voda), ovlivňuje jeho morfologické znaky, fyziologii a chování. Jednosměrné proudění vody přináší přisedlým organismům potravu a odvádí produkty metabolismu. Na to reagují sesilní bentózní organismy, např. kolonie korálců, tím, že rostou přednostně ve směru, odkud jim proud přináší potravu (viz obr 5-16). V rychle proudících potocích a řekách mají organismy různá speciální přizpůsobení (např. přísavky), která brání jejich odplavení. Přizpůsobení k pohybu prostředí se vyskytují i na pevnině. Například časté silné větry způsobují vznik charakteristického praporovitého tvaru stromů.

Turbulence neboli víření vody vzniká působením větru. Na hladině se projevuje vlněním. Turbulence vody zasahuje dno od supralitorálu až po hloubku kolem 40 m. Za velkých bouří nebo tsunami zasahuje víření vody i do větších hloubek. Turbulence vody je stejně jako proudění důležitým faktorem zajišťujícím přísun

potravy a kyslíku a odnos vylučovaných škodlivých látek. Nepříznivým vlivem však turbulence působí, jestliže pohybuje částicemi sedimentu. Znesnadňuje tak uchycení sesilního bentosu a pohřbívá drobnou bentózní faunu. Navíc je obvykle přechodem částic sedimentu do suspenze zakalena voda. Tím však je znečištěn nebo silně omezen výskyt požíračů suspenze, kteří sice vyhledávají turbulentní vody, ale vyžadují pevné skalnaté nebo alespoň hrubě písčité dno. Mimo výskytu specifického společenstva indikuje turbulentní zónu spolehlivě litologie. Nápadné pro ni jsou psamitické sedimenty, jako jsou transgresní pískovce a slepence, výskyt čerín a silné schránky bentosu, nebo převaha připevněných, zakotvených a vrtavých forem.

5.2.5.11. Salinita

Salinita čili slanost vody udává, jaký je obsah solí rozpuštěných ve vodě. Vyjadřuje se v promile. Průměrný obsah solí v mořské vodě je **35 ‰**, což znamená, že na **1000** dílů vody připadá **35** dílů soli. Normální sladká voda má méně než **0,5 ‰** rozpuštěných solí. Liší se od mořské vody nejenom jejich množstvím, ale i jejich složením. Zatímco ve sladkých vodách převládá CaCO₃, v mořích NaCl a sírany. Lze to vysvětlit tím, že uhličitany přinášené do moří řekami jsou spotřebovávány organismy k tvorbě schránek a po jejich smrti ukládány v sedimentu. NaCl zůstává stále v roztoku a do dnešních koncentrací se nahromadil za dlouhá geologická období. Tento přírůstek je však tak pomalý, že se salinita oceánů během fanerozoika výrazně nezměnila. Voda s obsahem solí nižším než v mořské vodě a vyšším, než má sladká voda, se nazývá brakická. Názory na obsah tohoto pojmu se liší, proto jsou navrhovány klasifikace salinity s podrobnějším dělením. Podle nejrozšířenější z nich rozlišujeme vodu na sladkou (infrahalinní - salinita **0,0 - 0,5 ‰**), oligohalinní (**0,5-3,0 ‰**), miohalinní (**3,5-5,0 ‰**), mezohalinní (**5,0-9,0 ‰**), pliohalinní (**9,0-16,5 ‰**), brachyhalin-



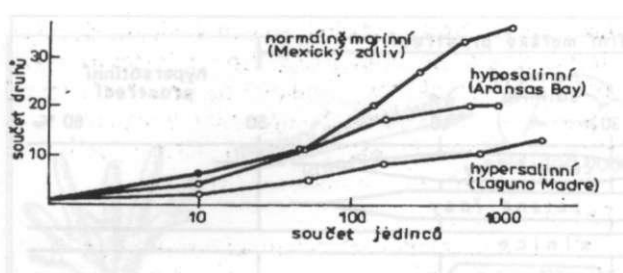
Obr. 5-17. Rozšíření hlavních skupin recentních vodních organismů v prostředí s různou salinitou. Podle Heckela 1972.

ní (6,5-30,0 ‰) a mořskou, která má více než 30 ‰ obsahu solí, v průměru však obvykle 35 ‰. Brakickou vodou jsou nazývány všechny stupně mezi sladkou a mořskou vodou. Na četných místech zemského povrchu se vyskytují také vody s mnohem vyšší salinitou než má normální mořská voda (nad 40 ‰). Je to většinou ve vysychajících zátokách nebo v bezodtokových jezerech, které se vyznačují sedimentací evaporitů. Takové vody se nazývají hyperhalinní.

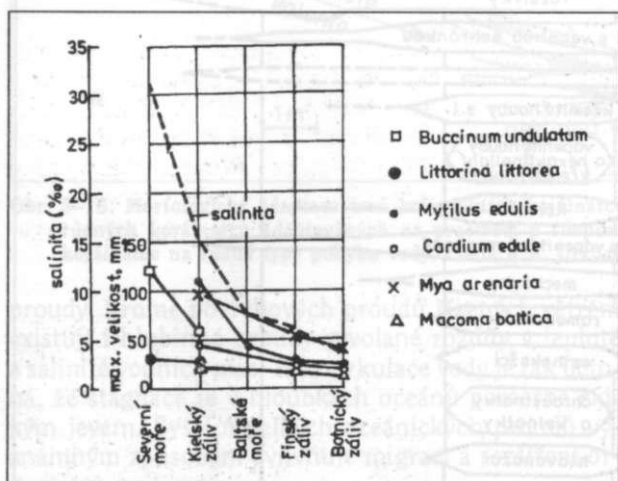
Salinita vody má velký vliv na rozšíření organismů hlavně pro svůj vysoký osmotický tlak. Mezi sladkovodními a mořskými živočichy jsou značné rozdíly ve stavbě tělních pokryvů a osmoregulačních orgánů (ledviny), které jsou zapojeny do procesu výměny iontů. Mnoho živočišných forem se proto vyskytuje výhradně v normálně slané vodě. Jsou to například hlavonožci, artikulátní ramenonožci, většina ostnokožců, většina foraminifer atd. Jiné formy mají větší odolnost proti změnám salinity a vyskytují se i v brakických vo-

dách. Nejčastěji jsou to různí koryši a jiní členovci, *Lingula*, z dřívokvů *Ammonia*, *Ammobaculites* nebo *Elphidium*, četné miliolidy apod. Příkladem brakických organismů je např. asociace měkkýšů *Melanopsis*, *Congerina* a *Limnocardium* z jihomoravského pannonu, která indikuje mezohalinní prostředí. Všeobecně jsou brakická společenstva druhově velmi chudá, převládá 1-5 druhů v obrovském počtu jedinců. V porovnání se stejnými druhy žijícími v normálně slané vodě mají obvykle menší schránky, často i tenčí a slaběji ornamentované (vlivem obtížnější sekrece CaCO₃).

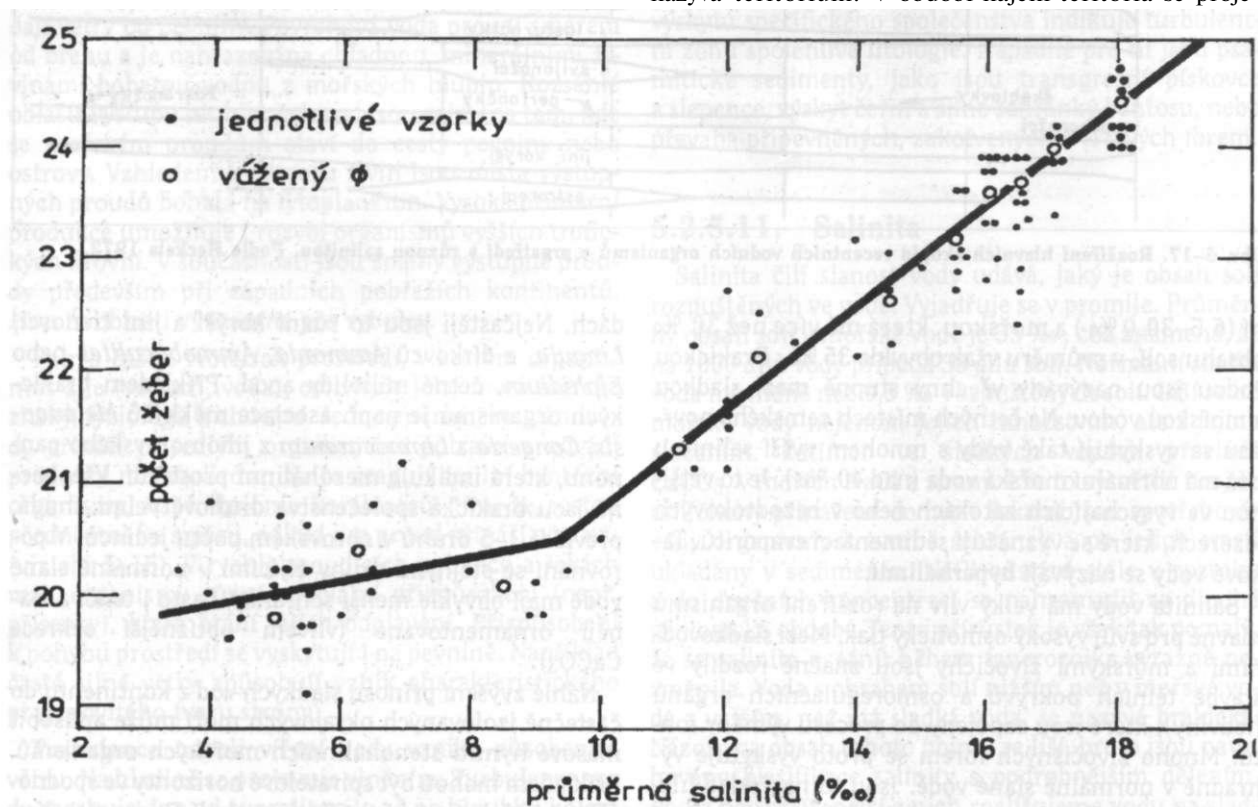
Náhle zvýšení přínosu sladkých vod z kontinentu do částečně izolovaných okrajových moří může způsobit masové hynutí stenohalinních mořských organismů. Příkladem mohou být spiratelové horizonty ve spodno-oligocenních tardských jílech v okolí Budapešti. Vrstevní plochy jsou v těchto místech přeplněny otisky planktonních břichonožců spiratel, kteří periodicky



Obr. 5-18. Zrnina diverzity mžkkýšů v prostředích s normální koncentrací solí (35‰). Podle V. Pokorného 1958.



Obr. 5-19. Vliv salinity na velikost schránek měkkýšů v Severním a Baltském moři. Podle Sorgenfrele 1958.



Obr. 5-20. Změny průměrného počtu žeber na schránce mlže *Cardium edule* v závislosti na salinitě vody v Baltském moři. Podle D. Eismy 1965.

hynuli v době sezónního snížení salinity. Sezónní snižování salinity je doloženo střídáním lamin s diverzifikovanými společenstvy marinního vápnitého nanoplanktonu a lamin s málo diverzifikovanými společenstvy, v kterých dominují euryhalinní formy (např. kokolitka *Braarudosphaera*).

Sezónní kolísání salinity ve vodách blízko pobřeží může vyvolat i periodické změny ve společenstvech fytoplanktonu. Ve spodnooligocenních dynowských slinách menilitového souvrství na Moravě bylo zjištěno pravidelné střídání přibližně 1 mm mocných proužků kokolitové křídly s proužky rohovce vzniklého diageneticky ze schránek rozsivek. Bouřlivý rozkvět rozsivek spadl do doby zvýšeného přínosu sladkých vod, kdežto kokolity méně tolerantní ke snížení salinity, prosperovaly až po jejím opětovném zvýšení.

5.2.6. Vzájemné vztahy organismů

5.2.6.1. Vnitrodruhové vztahy

Organismy mohou žít jednotlivě, izolovaně (solitérní organismy) nebo v koloniích (koloniální organismy). Skupiny jedinců téhož druhu tvoří society (např. pár, stádo nebo hejno). Sdružování (sociabilita) je vyvolána vnitřními pudy a instinkty. Society mohou být reprodukční (např. rodina, hnízdní kolonie apod.) nebo nereprodukční (tažné hejno, hibernující skupina).

Akční prostor hájený jedincem, párem nebo skupinou proti ostatním příslušníkům stejného druhu se nazývá teritorium. V období hájení teritoria se proje-

vuje druhově specifické teritoriální chování. V době přemnožení populace přechází teritoriální chování v silný antagonismus. Mezi jedinci začíná boj o potravu, úkryt i prostor a stres zvyšuje jejich úmrtnost. Konkurence se projevuje i při normální početnosti, je-li nějaká životní potřeba nedostatečně kryta. Zvyšuje se tím toulavost a jedinci migrují na méně vhodná neobrasněná stanoviště.

5.2.6.2. Mezidruhové neboli interspecifické vztahy

Populace jednotlivých druhů v určitém prostředí jsou vzájemně spjaty celou sítí vztahů. Tyto vztahy se během vývoje a evoluce ekosystémů mění, stávají se stále složitějšími, přibývá vztahů kladných a záporné vztahy se spíše redukuje. Nově vznikající ekosystémy mají naopak vyšší procento záporných mezidruhových vztahů. Komplex mezidruhových vztahů tvoří velmi složitou síť a často působí nepřímo přes několik mezistupňů (např. početní stavy populace sibiřského tygra závislé na velikosti úrody oříšků borovice korejské, která je potravou divokých prasat - hlavní kořisti tygrů. Z tohoto důvodu je někdy obtížné stanovit míru vzájemné závislosti druhů nebo odhadnout celkový dopad změn v ekosystému, např. při vyhubení nebo introdukcii nových druhů. Interspecifické vztahy se dělí do 8 základních skupin podle vzájemné prospěšnosti. Jsou to:

Neutralismus

Populace se vzájemně nijak neovlivňují. Dochází k němu tam, kde ekologické niky dvou nebo více druhů jsou diametrálně rozdílné. Vzhledem k tomu, že vztahy v ekosystémech jsou velmi složité a existuje mnoho mezistupňů, kterým dosud dobře nerozumíme, je možné, že takový vztah, kdy na sebe společně žijící druhy vůbec nepůsobí, ani neexistuje.

Neutralismus je jakousi výchozí teoretickou kategorií, z níž se odvozují vztahy kladné (synergistické či symbiotické) a záporné (antagonistické neboli antibioidické).

Komenzalizmus

Vzájemné soužití je výhodné pro populaci jednoho z partnerů (komezála), který z něho má (většinou potravu) prospěch. Druhá populace (hostitel) není nijak, ani kladně, ani záporně, dotčena. Vztah může probíhat v nejrůznější intenzitě od velice volného až po trvalé vazby. Ve volnější formě může jít třeba o příležitostné sdružování ptáků s velkými kopytníky, kteří při pastvě plaší hmyz z trávy. U těsnějších vazeb se komezál trvale zdržuje v blízkosti hostitele (např. v jeho hnízdech) nebo přímo na jeho těle. Soužití se pak neomezuje jen na potravní výhody, ale poskytuje komezálovi i ochranu, úkryt, substrát pro přichycení, přenos na jiná místa apod. Příkladem mohou být korálové rybky mezi žahavými chapadly láčkovců, využití těla nebo schránky hostitele jako podkladu (živočišná komezálové jsou pak označovány jako epizoonti, rostlinní jako epifyty) např. kroužkovec *Spirorbis* na listech řas nebo na schránkách mlžů nebo břečťan na stromech. Komenzalizmus může přecházet jak do protokooperace,

tak do parazitismu (někdy i jen v individuálních případech). Příkladem mohou být drobní terčovité edriosteroidní ostnokožci přisedající na krunýře trilobitů rodu *Selenopeltis* z českého ordoviku. V malém množství byli neškodnými epizoonty, ve větším počtu však hostitele zatěžovali a omezovali v pohybu.

Protokooperace

Obě populace mají ze vzájemného soužití prospěch, ale nejsou na sobě závislé. Vztah může být opět jen volný a dočasný (zimní sdružování různých druhů ptáků do hejn) nebo trvalejší (tzv. aliance), např. rak poustevník a sasanka nebo pštrosi s velkými kopytníky savan.

Mutualismus

Obě nebo více populací se v uspokojování svých potřeb podporují vzájemně tak, že žádná nemůže v přírodních podmínkách přežít bez druhé. Patří sem vztahy mezi některými rostlinami a jejich opylovači, nebo mezi hrochem a jeho čistícími rybkami. Příkladem je i soužití řasy a houby v lišejnících nebo silurská „řasa“ *Sphaerocodium*, která je komplexem několika organismů.

Amenzalizmus (antibióza, allelpatie)

Jedna populace (inhibitor) omezuje vylučovanými metabolity (inhibitory - např. fytoncidy nebo antibiotiky) druhou populaci (amenzála) v růstu či v rozmnožování nebo jí dokonce může přivodit smrt. Sama však není žádným způsobem omezována nebo dotčena. Tento vztah je známý zejména u mikroorganismů (bakterií, hub), které se vylučováním allelopatických látek brání proti soutěžení (kompetici). Ve vodních ekosystémech mohou být příkladem tzv. vodní květy. Je to přemnožení sinic nebo obrněnek v důsledku eutrofizace prostředí, při kterém jejich vylučované sekrety otráví vodu a způsobí hromadné hynutí ostatních organismů. Tento jev je v mořích také nazýván rudý příliv.

Kompetice (konkurence, soutěžení)

Populace dvou nebo více druhů se navzájem negativně ovlivňují čerpáním stejných životních potřeb z téhož prostoru. Při kompetici má hlavní význam rozsah překrývání ekologických nik zúčastněných druhů. Jedinci druhů při tom ale nemusí být v přímém kontaktu. Mohou například využívat stejný potravní zdroj v různou denní dobu. Jedná se hlavně o niky potravní, prostorové, úkrytové a časové. Kompetice vede buďto k tomu, že populace obou druhů strádají, nebo jedna z nich druhou vytěsni ze společného prostoru, anebo dlouhodobé soužití vede k takové diferenciaci jejich nik, že jim umožňuje žít ve stejném prostoru. Kompetice je tedy jedním z projevů darwinovského „boje o život“. Silné kompetiční vztahy vznikají například tehdy, když je narušeno izolační působení bariér oddělujících biogeografické provincie. Známé je rychlé vymizení většiny vačnatých savců z Jižní Ameriky po proniknutí placentálních savců. Došlo k tomu po vytvoření Panamské šíje, která spojila v pozdním pliocénu do té doby izolovaný severoamerický a jihoamerický kontinent.

Parazitismus

Jedna populace (paraziti, cizopasníci) napadá druhou (hostitele) a získává z ní pro sebe potravu takovým

způsobem, který je pro hostitele škodlivý, nevede však k jeho okamžitému zániku. Na povrchu těla hostitele žijí ektoparaziti, uvnitř těla endoparaziti. Parazitismus může být příležitostný čili fakultativní, projevuje se např. u některých pijavek, nebo nezbytný (obligatorní), kdy cizopasník nemůže bez svého hostitele žít. Obligatoriční paraziti bývají často vysoce specializovaní a lze u nich pozorovat tendenci k rozvoji rozmnožovacího ústrojí a k redukci smyslových a pohybových orgánů. Tam, kde paraziti potravu přijímají osmoticky dochází i k redukci trávicího ústrojí. Jejich evoluce s malým časovým zpožděním sleduje evoluci a speciaci hostitele. Někteří paraziti potřebují ke svému vývoji více druhů hostitelů (mezihostitele). V každém mezihostiteli žije jiné vývojové stadium parazita. Existují dokonce paraziti parazitů (hyperparaziti). Zvláštním druhem parazitismu je patogenie, kdy mikroskopičtí cizopasníci (prvoci, viry, bakterie apod.) vyvolávají v hostitelově těle různá infekční onemocnění. Výzkum fosilních parazitů je omezen na případy, kdy se působení parazita projevuje změnou morfologie tvrdých částí hostitele. Příkladem mohou být háčky na listech třetihorních stromů nebo „nádory“ po myzostomátních červech na stoncích lilijic a koralitech rodu *Heliolites*.

Predace

Jedna populace (predátoři) napadá druhou (kořist) a pro potravu ji ihned zabíjí. Predátoři jsou obvykle větší než kořist a jsou jen zřídka omezeni na jediný druh kořisti. Populace predátora a jeho hlavní kořisti jsou na sobě závislé, zvláště co se týče populační hustoty, která se obvykle v čase cyklicky mění. V rámci vztahů mezi predátorem a kořistí se u obou populací vyvinulo mnoho specifických přizpůsobení. Např. u predátora dobře vyvinuté smyslové orgány a stereoskopické vidění, dravci utváření ústních orgánů a končetin nebo chapadel, spolupráce více jedinců při lovu apod. U kořisti umístění očí po stranách hlavy, aby viděla široké okolí, vysoká plodnost, krycí zbarvení a chování, chemická ochrana, mechanická ochrana (trny, krunýře) apod. Predace je asi nejrozšířenějším vztahem mezi organismy v přírodě.

5.2.6.3. Chemické interakce mezi organismy

Organismy vylučují do prostředí množství chemických látek, které ovlivňují jedince stejného druhu v rámci populace nebo jedince jiných druhů v rámci biocenózy.

Látky s vnitrodruhovými chemickými vlivy jsou autotoxiny a feromony. Autotoxiny jsou produkty metabolismu, které jsou toxické nebo brzdící (inhibující) pro jedince té populace, jež je produkuje. Jsou to prostředky vnitrodruhové kompetice. Významné jsou autoinhibitory, které brání tomu, aby hustota populace nedosáhla pro druh škodlivé hustoty (např. látky omezující tvorbu semen vyšších rostlin nebo jejich klíčivost). Feromony jsou látky, které zprostředkovávají informace sloužící k vyhledávání jedinců opačného pohlaví, k navození sexuálního chování, jako poplašné či obranné signály, k vyznačení teritoria nebo stezek.

Chemické látky s mezidruhovými vlivy se označují souhrnně jako látky alleiochemické. Podle účinků je rozdělujeme na allomony, kairomony, sinomony a inhibitory. Allomony poskytují organismu, který je produkuje, výhody. Patří sem látky, které odpuzují, usnadňují únik (např. barvivo vypouštěné sépiemi), brzdí nebo vytlačují jiné konkurenční druhy, otravují kořist, modifikují růst jiného druhu (vytváření hálek, hlízek apod.) nebo látky přitahující kořist k predátorovi. Kairomony poskytují výhody organismu, který je přijímá. Jsou to např. látky informující o umístění potravy, látky upozorňující na jedovatost nebo hormony ovlivňující příznivě růst přijímajícího organismu. Sinomony jsou výhodné jak pro produkující, tak pro přijímající organismus (např. vůně či zápach květů hmyzosubných rostlin). Inhibitory brzdí růst ostatních druhů nebo otravují okolí bez výhody pro producenta. Patří sem např. bakteriální toxiny nebo toxiny vylučované sinicemi.

5.2.7. Potrava

K tomu, aby jednotlivé organismy mohly udržovat stabilní vnitřní prostředí, růst a rozmnožovat se, musí získávat energii a materiál. Zdrojem energie i materiálu je u živočichů potrava, kterou získávají z okolního prostředí. Obvykle však za ni není považován kyslík nebo voda, takže pojem potravy lze zúžit na látky organické (rostlinné i živočišné), živé, mrtvé, nebo se rozkládající. Anorganické látky získávané rostlinami z vnějšího prostředí, nutné pro fyziologický růst a rozmnožování, nazýváme živiny.

Druh, jakost a výživná hodnota potravy má základní význam pro život organismů. Ovlivňuje chování i rozmnožování živočichů (např. perloočky se při dostatku potravy množí partenogeneticky, při jejím nedostatku pohlavně). Požadavky na množství potravy mohou být u různých živočichů různé, a to i při jejich stejné velikosti. Mladší jedinci mají relativně větší spotřebu potravy než staří. Homoiotermní obratlovci regulující si tělní teplotu potřebují relativně více potravy než poikilotermové. Významné je i složení potravy. Živočichové dávají většinou přednost určitému typu potravy. Preferovaná potrava se v průběhu ontogeneze někdy výrazně mění. K změnám potravy vedou i mimořádné události, jako dlouhotrvající sucha, deště apod. Organismy pak přecházejí z přednostní potravy na potravu nouzovou. Nedostatek preferované potravy může vyvolat fyziologická a morfologická přizpůsobení, takže změna potravy mívá i evoluční význam.

Podle toho, v jaké podobě získávají organismy ze svého okolí uhlík potřebný k výstavbě svých těl, je rozdělujeme na autotrofy (producenty) - používají CO₂ - a heterotrofy (konzumenty) - jako zdroj uhlíku jim slouží organické sloučeniny. Podle zdroje energie lze organismy dělit na fototrofy (získávají energii ze světla) a chemotrofy (získávají energii oxidací organických nebo anorganických sloučenin). Pro bakterie obecně platí, že způsob získávání energie a způsob získávání uhlíku jsou navzájem nezávislé. Proto mohou být bakterie fotoautotrofní i ftoheterotrofní, chemoautotrof-

ni i chemoheterotrofní. K organismům fotoautotrofním patří zelené a purpurové sírné bakterie, sinice, řasy a zelené rostliny; k fotoheterotrofním purpurové nesírné bakterie a autotrofní prvoci (krásnoočko); k chemoautotrofním patří bakterie sírné, železité, vodíkové a nitrifikační a k organismům chemoheterotrofním některé bakterie, houby, prvoci a živočichové.

Pokud hovoříme o mnohobuněčných organismech, používáme pouze pojmy autotrofní nebo heterotrofní, protože u nich existuje mezi způsobem získávání energie a způsobem získávání uhlíku jednoznačná souvislost. Bakterie a prvoci, kteří mohou získávat uhlík oběma způsoby (autotrofní fixací CO₂ nebo asimilací organické látky) označujeme jako mixotrofní organismy.

Heterotrofní organismy rozdělujeme dále podle typu potravy a způsobu jejího získávání do několika potravních skupin. Liší se od sebe především utvářením ústních a zažívacích orgánů, diferenciací trávicích, zažívacích a jiných funkcí spojených s metabolismem a také v chování spojeném se získáváním potravy.

Podle toho, zda konzumují jiné živé organismy, nebo pojídají uhynulá a rozkládající se těla, dělí se heterotrofové na biofágy a nekrofágy.

Biofágové se dělí dále na fytofágy (kam patří býložravci a rostlinní cizopasnici), a na zoofágy (kam patří dravci a živočišní cizopasnici).

Býložravci (herbivoři)

Živí se rostlinnou potravou. Náleží sem živočichové nejrůznějších velikostí. Mohou být specializováni na určité druhy rostlin nebo na jejich určité části. Jako příklad poslouží korouni, kteří spásají porosty mořských řas, hryzec vodní požírající hlízy a kořeny, sloni a losi požírající větve s listím, medvídek koala vysoce specializovaný na listy eukalyptů, kolibříci sající nektar z květů nebo hlodavci živící se ořechy a zrním. Velmi vyhraněnými potravními specialisty jsou větší býložravé druhy hmyzu.

Masožravci (karnivoři)

Živí se masem jiných živočichů, které loví a zabíjejí. Často jsou specializováni k lovu určitých skupin. Například vorvani se přednostně živí hlavonožci, vydry a kormoráni loví ryby, tygři preferují divoká prasata. Specializace může být velmi výrazná. Např. pavouci *Mastophora* loví výhradně samečky dvou druhů nočních motýlů. Existují i specialisté, kteří kořist nezabíjejí ale živí se její krví - např. upíři. Zvláštním případem masožravosti je kanibalismus, kdy se vzájemně požírají jedinci téhož druhu.

Nekrofágové (mrchožrouti)

Živí se mrtvými těly nebo částmi těl uhynulých živočichů, které dosud nejsou v rozkladu. Patří sem třeba hyeny, supi, krabi, sumýši nebo z brouků hrobařici. Zvláštní skupinou jsou tzv. saprofágové, kteří pojídají

rozkládající se a hnijící těla živočichů a rostlin. Připomeňme si třeba larvy hmyzu, některé červy aj. Jsou také živočiši, např. celá řada brouků, kteří se živí výkaly a trusem živočichů. Patří do skupiny koprofágů.

Všežravci (omnifágové, omnivoři).

Patří sem živočiši, kteří konzumují rostlinnou i živočišnou potravu. Jedná se o dosti heterogenní skupinu, protože se v ní vyskytují jak typy, které vznikly z býložravců, tak i typy vyvinuté z masožravců. Ze známých zvířat sem náleží třeba medvědovití a primáti. Patří sem i lidé.

Dalších několik skupin je vymezeno spíše podle způsobu získávání potravy a s předcházejícími skupinami se částečně překrývají.

Požírači substrátu

Živí se organickým detritem, který se hromadí na povrchu nebo uvnitř sedimentu. Někteří z nich dávají přednost pouze určitému typu substrátu, jiní nejsou v tomto směru specializováni. Organickou hmotu, kterou se požírači substrátu živí, buď před pozřením oddělují od ostatních anorganických částic, nebo ji požírají bez výběru i se sedimentem. Mezi vybírající požírače substrátu patří většina „uklížečů“ (metaři, scavengers), jako jsou někteří krabi, trilobiti, rejnoci, různé břichonožci apod., kteří sbírají organické zbytky na mořském dně. Druhou skupinu zastupují sumýši.

Požírači suspenze (filtrátoři)

Živí se chytáním a filtrováním organických částic a mikroorganismů vznášejících se ve vodě. K tomu účelu mají vyvinuta speciální lapací zařízení (lofofory, chapadla pokrytá slizem, věnce ramen apod.). Často náleží sesilnému bentosu. Z mořských organismů lze jmenovat houby, korály, mechovky, ramenonožce, lilijice, svijonožce a z obratlovců kytovce (kosticovce), kteří se živí převážně planktonickými korýši (krillem), které zachytávají na svých kosticích. Příkladem filtrátorů žijících planktonním způsobem života jsou silurské lilijice rodu *Scyphocrinites*.

Důležitou skupinou živočichů jsou ti, kteří se živí spásáním povlaků sinic, řas a mikroorganismů, které oškrabují s tvrdých podkladů (angl. grazers). Patří sem chitoni, různé druhy břichonožců, některé druhy ryb, pulci apod. Výrazná redukce stromatolitů v pozdním prekambriu bývá dávana do souvislosti se vznikem a rozvojem mnohobuněčných organismů žijících se tímto způsobem.

Zajímavou skupinou jsou osmotrofové, získávající živiny z okolí osmoticky obvykle celým povrchem těla. U mikrobů a rostlin je to základní a prakticky jediný způsob výživy. Z mnohobuněčných živočichů se takto živí jen někteří endoparaziti.

Podle velikosti získávané potravy můžeme organismy rozdělit na mikrofágy a makrofágy.

5.3. Přizpůsobení organismů prostředí

Podle přizpůsobení různým prostředím lze organismy dělit do různých skupin. Uvádíme přehled v paleoekologii nejužívanějších termínů pro živočichy:

- pelagos - všechny organismy žijící ve vodním sloupci (nekton + plankton)
- plankton - organismy vznášející se ve vodě a schopné omezeného vlastního pohybu (fytoplankton, zooplankton; makroplankton - průměr více než 1 mm, mikroplankton 1-0,6 mm, nanoplankton 5-60 mikronů, ultraplankton - méně než 5 mikronů; epiplankton - sesilní organismy přichycené k plovoucím předmětům nebo organismům)
- nekton - aktivně plavající organismy schopné dlouhodobého cíleného pohybu ve vodě (kalmaři, ichtyosaurus, delfíni, žraloci apod.)
- bentos - organismy žijící na dně nebo hrabající či vrtající v sedimentech dna (bentos vagilní - pohybuje se po dně nebo ve dně; bentos sesilní - přisedlý, připevněný či nehybně ležící na dně nebo zahrabaný do substrátu; nektobentos - je schopný aktivního plavání, ale většinu života tráví na dně)
- infauna - též endobionti - organismy žijící uvnitř substrátů (zvláštní skupinou je psamon neboli intersticiální fauna, která žije mezi zrny písku)
- epifauna - též epibionti - organismy žijící na povrchu substrátu
- edafon - organismy žijící v půdě

Rostliny se podle toho, jak jsou přizpůsobeny k překonávání nepříznivých podmínek, dělí do šesti skupin:

- epifyty - rostou na jiných rostlinách, ale neparazitují na nich; nemají kořeny v půdě;
- fanerofyty - rostliny většího vzrůstu (stromy, keře, Hany), které mají obnovovací pupeny v zimě nad sněhem; před nepříznivými podmínkami jsou chráněné pouze svými obaly;
- chamaefyty - rostliny menšího vzrůstu nebo poléhavé, které mají obnovovací pupeny nízko nad povrchem půdy; v zimě bývají chráněny sněhovou pokrývkou;
- hemikryptofyty - mají obnovovací pupeny uloženy na samém povrchu půdy; před nepříznivými podmínkami jsou navíc

chráněny vrstvou živých a odumřelých listů;

- kryptofyty - přetrvávají nepříznivá období v podzemních orgánech; patří sem i vodní rostliny (hydrofyty), které jsou v zimě ukryty pod vodou;
- terofyty - jednoleté rostliny; nepříznivá období přetrvávají v semenech nebo výtrusech.

Podle hospodaření s vodou rozeznáváme rostliny poikilohydrické a homoiohydrické. K poikilohydrickým rostlinám patří řasy, houby, lišejníky, mechorosty a některé kapradiny. Nemají na povrchu žádné regulační zařízení, takže výměna vodní páry s ovzduším nemůže být u nich ovlivňována. Jejich vnitřní obsah vody se tedy přizpůsobuje kolísání atmosférické vlhkosti. K homoiohydrickým rostlinám patří terestrické druhy, které mají na svém povrchu pokožku s vnější vrstvičkou kutikuly, která je pro vodní páru značně nepropustná. Možnost regulace vodního potenciálu i obsahu vody v buňkách je dána přítomností průduchů na listech. Zatímco poikilohydrické rostliny snášejí bez poškození i úplné vyschnutí, jsou buňky homoiohydrických rostlin dehydrataci trvale poškozovány.

Ekologické nároky určitého fosilního organismu můžeme zjišťovat mnoha způsoby. Nejjednodušší je přímé srovnání s dosud žijícími organismy stejného nebo příbuzného druhu, tzv. taxonomický aktualismus. Je to efektivní metoda, pokud známe dobře ekologii recentních druhů a můžeme předpokládat podobné ekologické nároky i u jejich fosilních zástupců. Změny způsobu života vedou ke vzniku nových druhů. Přizpůsobení větším změnám způsobu života pak dává vznik výraznějším odlišnostem, které dovolují vymezovat taxony vyšších kategorií (rod, čeleď apod.). Z toho vyplývá, že čím je fosilní druh méně příbuzný recentnímu druhu, tím může mezi nimi existovat větší rozdíl v nárocích na okolní prostředí. V ještě větší míře může to pak platit pro srovnání nadřadkových taxonů. Čím starší jsou sedimenty, tím je v nich větší počet druhů zcela vymřelých, bez možnosti srovnání s žijícími. Použitelnost metody taxonomického aktualismu se tedy snižuje se vzrůstajícím stářím sedimentu.

Pokud mají populace jednoho druhu v různých prostředích poněkud odchylnou morfologii, nazýváme takové odchylné populace ekologické rasy, krátce ekotypy.

Přizpůsobení organismů prostředí nazýváme adaptace. Adaptace mohou být morfologické, fyziologické nebo se mohou projevovat určitým chováním (adaptace etologické). Studium adaptivní funkční morfologie má v paleoekologii značný význam při zjišťování charakteru prostředí, v kterém organismus žil. Existují tři metodické přístupy ke studiu adaptivní funkční morfologie fosilních organismů.

1) Jestliže fosilie patří k druhu, který dosud žije nebo je mu blízce příbuzný, mohou být vztahy morfolo-

gie k funkci pozorovány přímo. Toto je metoda homologie užívaná srovnávací anatomii a fyziologií.

Funkce určitého morfologického znaku může být na první pohled zřejmá: např. klínovitý tvar schránek hrabavých mlžů usnadňující pronikání sedimentem, dlouhé stonky lilijic udržující kalich mimo dosah zvířených částic sedimentu nebo klepeta krabů sloužící k drčení kořisti. V jiných případech (a to i u žijících druhů) funkce bezprostředně zřejmá není (např. značné protažení hřbetních výběžků obratlů u permokarbonských edafosaurů). Srovnání morfologie zubů fosilních a recentních savců umožňuje zjistit, jakému druhu potravy byli přizpůsobeni. Např. u jeskynních medvědů bylo zjištěno, že byli spíše všežravci než vyhranění masožravci.

2) Funkční význam morfologických znaků u fosilií může být vysvětlen analogií k morfologicky podobným znakům u recentních druhů, které nejsou fosilnímu druhu příbuzné. Např. hydrodynamický tvar těla ryboještěřů je stejný jako u jiných rychle plavajících obratlovců (žraloků, ryb nebo kytovců). Stáčení těla u trilobitů má ochrannou funkci stejně jako u recentních suchozemských korýšů. Trny u produktidních ramenonožců bránily zapadání do měkkého substrátu, stejně jako trny na schránkách recentních mlžů rodu *Spondylus*.

3) Funkce morfologického znaku může být určena nepřímou i studiem jeho mechanických vlastností. Např. jak rychle mohli hlavonožci (amoniti) plavat se dá zjistit podle hydrodynamických vlastností jejich schránek. Zajímavý postup, jak zjistit funkci struktury pozorované na fosilním organismu, použil Rudwick (1964). Sledoval efektivnost morfologické stavby zkoumané struktury vzhledem ke všem možným funkcím, které teoreticky přicházely do úvahy. Pro tyto účely modeloval hypotetické struktury, které by nejlépe morfologicky vyhovovaly jednotlivým předpokládaným funkcím. Podle toho, který z těchto vzorů nejvíce odpovídal skutečné struktuře, pak předpokládal její nejpravděpodobnější funkci. Důležitou podmínkou při takovémto modelování vzorů je, že musí vycházet z genetiky a fyziologie organismů.

Při všech studiích funkční morfologie je třeba brát do úvahy, že určitá struktura může mít více než jednu funkci a zpravidla je ovlivňována více geny. Skutečnost, že jeden gen někdy ovlivňuje více než jednu strukturu (pleiotropismus genů) může vést k tomu, že tvar určité struktury nemusí představovat adaptivní optimum vzhledem k její funkci.

Charakter morfologického znaku podílejícího se na různých funkcích je obvykle kompromisem. Například většina schránek měkkýšů slouží jednak jako ochrana organismu před mechanickým poškozením, jednak jako podpora svalového systému. Extrémně silné schránky jsou výhodné v případě napadení predátorem. Lehká tenká schránka naopak umožňuje svému nositeli rychlejší pohyb, a tím i snazší uniknutí před nebezpečím. Tloušťka schránky tedy představuje u mnoha měkkýšů kompromisní výsledek působení protichůdných selekčních tlaků.

Morfologie těla organismů a jeho jednotlivých částí je tedy modelována působením celé řady faktorů půso-

bících na organismus v jeho životním prostředí. Existují ovšem znaky, jejichž funkční morfologie je ovlivněna působením převážně jednoho faktoru. Analýzou takovýchto funkčně morfologických adaptací získáváme přesnější informace o způsobu a podmínkách života daného organismu: Uvedeme si nyní několik příkladů morfologického přizpůsobení organismů prostředí jak ve vodním, tak i v suchozemském prostředí.

Světlo

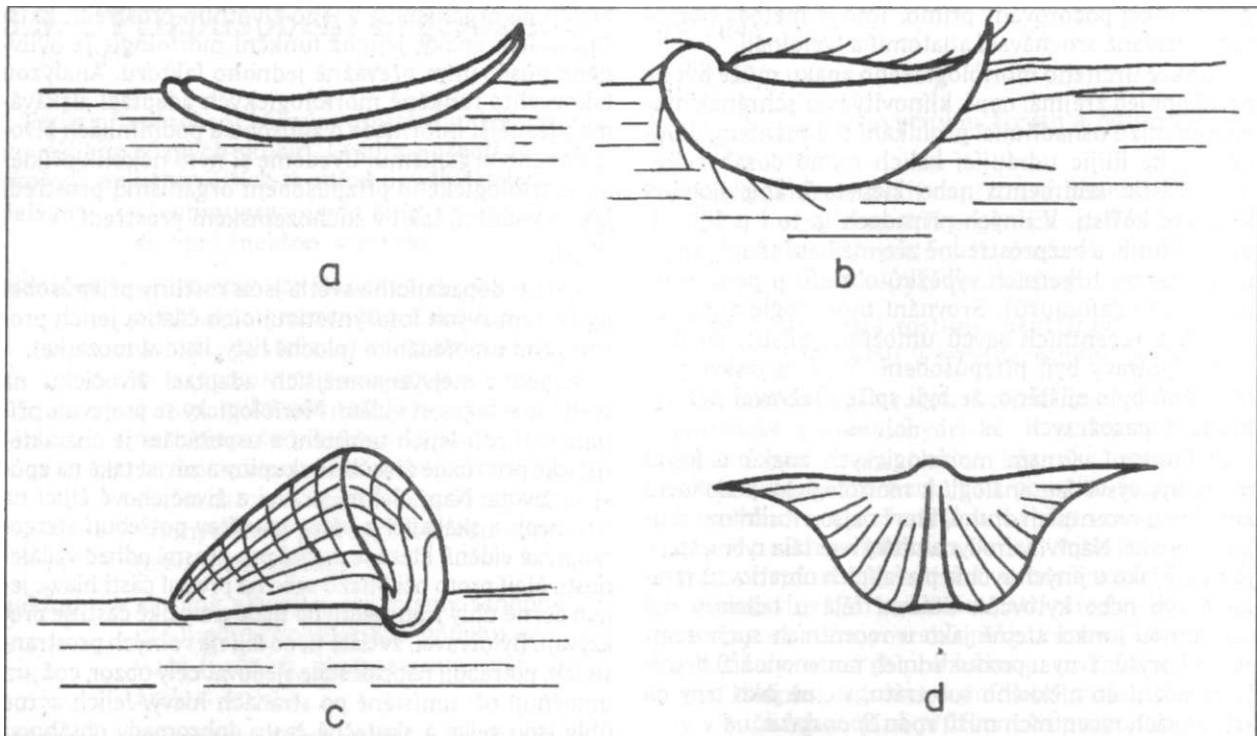
Využití dopadajícího světla jsou rostliny přizpůsobeny tvarem svých fotosyntetizujících částí a jejich prostorovým uspořádáním (ploché listy, listová mozaika).

Jednou z nejvýznamnějších adaptací živočichů na světlo je schopnost vidění. Morfologicky se projevuje umístění očí. Jejich umístění a uspořádání je charakteristické pro různé živočišné skupiny a závisí také na způsobu života. Např. šelmy, dravci a živočichové žijící na stromech a skákající z větve na větev potřebují stereoskopické vidění, které je nutné pro přesný odhad vzdálenosti. Mají proto oči blízko sebe na přední části hlavy, jejich zorné úhly jsou relativně malé a z velké části se překrývají. Býložravci, zvláště ti, co žijí na volných prostranstvích, potřebují naopak stále sledovat celý obzor, což jim umožňují oči umístěné po stranách hlavy. Jejich zorné úhly jsou velké a skutečně často dohromady obsáhnou téměř celých 360°. Stereoskopické překrytí je většinou jen vpředu a je velmi malé. Zatímco u obratlovců si způsob vidění umí každý představit, u bezobratlých je problém mnohem složitější. Existuje mnoho studií, jak na recentním, tak na fosilním materiálu, o vidění hmyzu, pavouků, měkkýšů apod. V paleoekologii je mnoho prací věnováno funkci očí trilobitů. Optickou analýzou stavby jednotlivých očí (ommatidií) jejich složených očí bylo zjištěno, že čočky ommatidií jsou složené ze dvou částí o různém světelném lomu. Styčné plochy obou částí mají tvar přesně odpovídající teoretickým výpočtům Huygensových a Descartových aplanatických čoček vyrovnávajících kulovou vadu. Navíc jsou z kalcitu, který svým vysokým indexem lomu světla pro vidění ve vodě velmi vhodným materiálem. Nepříznivé působení vysokého dvojlomu kalcitu je vyrovnáno přesnou orientací optické osy kalcitových krystalů. Jinou adaptací živočichů související se světlem a viděním jsou barevné vzory tělesných pokryvů a schránek. Obvykle mají ochranný charakter buďto maskujícího, nebo výstražného typu. V souvislosti s pohlavním dimorfismem existují i zbarvení imponující (např. u ptačích samečků). Barevné vzory jsou omezeny na osvětlené oblasti souše i moře, v temnotě jeskyní a mořských hlubin ztrácejí smysl.

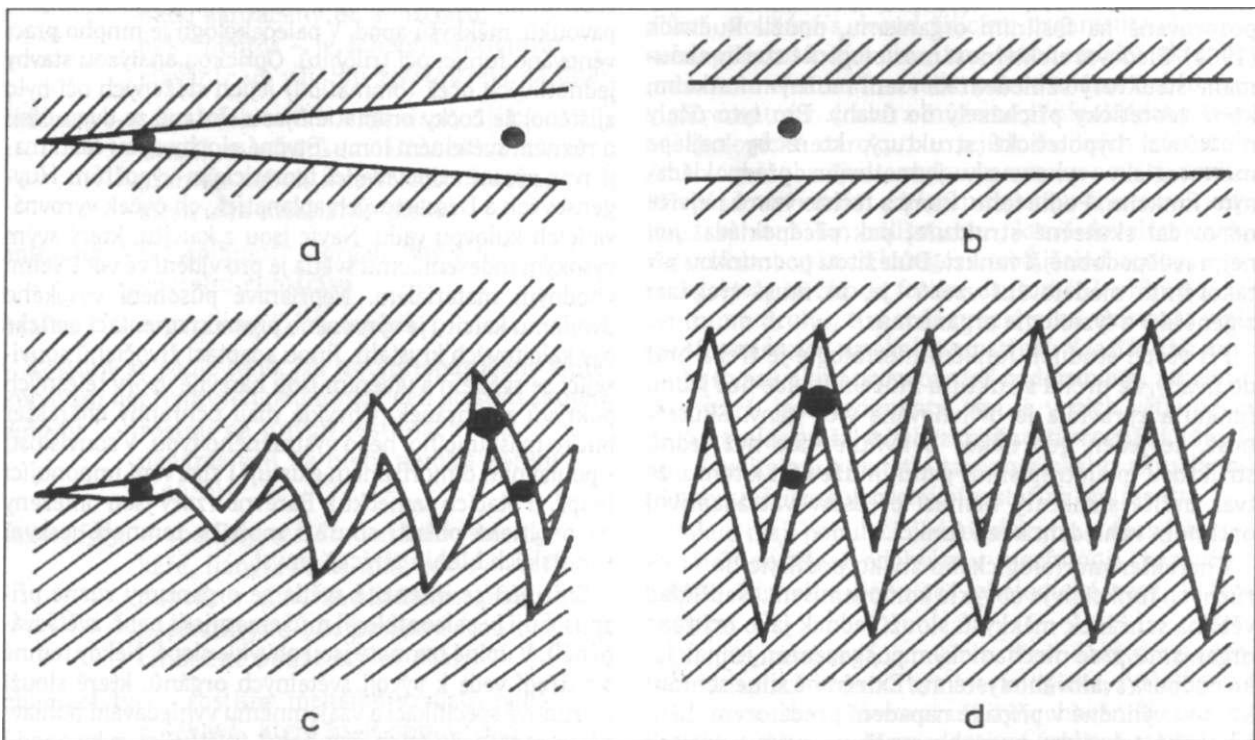
Snižující se intenzitě světla se organismy různě přizpůsobují (v paleontologii můžeme zjistit např. zvětšování očí). V úplně temnotě jsou obvykle slepé. Někdy temné prostředí vede k vývoji světelných orgánů, které slouží k druhové specifikaci a vzájemnému vyhledávání pohlavně se rozmnožujících živočichů (světlušky, ryby apod.) nebo k lákání kořisti (ryba ďas mořský). O chromatické adaptaci řas na různě hluboko pronikající barevné složky denního světla byla již zmínka v kapitole 5.2.5.2..

Teplota

Fyziologickým přizpůsobením změnám vnější teploty je termoregulační schopnost živočichů udržovat



Obr. 5-21. Různé morfologické adaptace schránek ramenonožců zabraňující propadání do mákkého substrátu: a - tenké, ploché, konkávná konvexní schránky; b - trny zvětšující povrch schránky a silná vyklenutá až pohárovitá břišní mlaska; c - velká plochá area břišní mlasky; d - zámkový okraj vytažený do „oušek“, tzv. mukronátní tvar mlsek. Podle J.R. Dodda a R.J. Stanton 1981.



Obr. 5-22. Funkce zprohýbané komisury (linie tvořené okraji protilehlých mlsek v místě styku) ramenonožců jako sítě proti vnikání velkých částic sedimentu do schránky při nasávání vody za účelem získávání drobnohledné potravy. Schematický pohled na otevřenou schránku s přímou komisurou ze strany (a) a zepředu (b). Tentýž pohled na schránku se zklíčenou komisurou (c, d). Celková plocha štárbiny na obrázcích b a d je stejná. Z toho vyplývá, jak zprohýbaná komisura umožňuje zvětšit plochu, kterou prochází voda, aniž by do schránky pronikly větší částice. Navíc žebra tvořící „zuby“ komisury celou schránku zpevňují, takže může být při zachování stejné pevnosti tenčí. Podle M.J.S. Rudwicka 1964.

stálou tělní teplotu (endotermie), která je známá v současné době u savců a ptáků. Homoiotermní („teplotokrevní“) živočichové mívají různé typy izolace povrchu těla bránící ztrátám tepla (tuková vrstva, srst, peří). Podle přítomnosti srsti můžeme tedy soudit, že její nositelé jsou homoiotermní. Srst se však ve fosilním záznamu zachovává jen velice vzácně. Na její přítomnost u savcovitých plazů lze soudit podle drobných otvorů na kostech horní čelisti, kudy procházely nervy k hmatovým chlupům. Je to jeden z dokladů termoregulace u těchto pokročilých plazů. Indikátorem poikilotermie („studenokrevnosti“) je přítomnost koncentrických světlejších a tmavších přírůstkových vrstviček na příčném řezu kostí. Vznikají obdobně jako letokruhy ve dřevě stromů v důsledku různé intenzity metabolismu měnící se s teplotou prostředí během roku.

Někteří homoiotermní živočichové směrem do chladnějších oblastí plynule zvětšují velikost těla (Bergmannovo pravidlo). Čím je živočich větší, tím má vzhledem k svému objemu menší povrch těla, tím méně vyzařuje tepla a tím méně potřebuje energie k udržení tělesné teploty. K Bergmannovu pravidlu se obvykle přiřazuje Allenovo pravidlo, podle něhož mají někteří homoiotermní živočichové v chladnějších oblastech kratší uši, zobáky, ocasy a končetiny než v oblastech teplejších.

Termoregulační funkci mohly mít vysoké kožovité hřebeny na hřbetech některých pelykosauridních plazů (*Edaphosaurus*, *Dimetrodon*) vyztužené dlouhými hřbetními výběžky obratlů. Také morfologie listů krytosemenných rostlin je značně ovlivňována klimatickými podmínkami. V teplých oblastech mají rostliny převážně velké, celokrajné, silné listy, kdežto v chladných jsou listy často malé, tenké a mají hluboce vykrojené okraje.

Substrát

Kolonie silurských tabulárních korálů rodu *Favosites* se různé únosnosti substrátu přizpůsobovaly tak, že na relativně pevném písčitém dně měly tvar kulovitý nebo bochníkovitý, na měkkém pak deskovitý až povlékavý. Silurský ramenonožec *Atrypa reticularis* si na měkkém substrátu vytvářel z rozšířeného okraje misek jakýsi límeček zabraňující propadání do bahna. Jiní ramenonožci, třeba permokarbonský rod *Productus*, řešili stejný problém hustými trny vyrůstajícími ze spodní misky a vytvářejícími jakési lešení připomínající kolové stavby. Vyzdvižení do určité úrovně nad povrch bahnitého dna je zároveň chránilo, aby při dýchání a získávání potravy nenasávali částice zvrženého sedimentu. Tomu se téměř stejným způsobem brání i další filtrátoři. Mezozoické houby druhu *Siphonia tulipa* se zdvihaly nad úroveň dna na dlouhých stopkách, lilijice vytvářely dlouhé stonky. Na dně ležící ústřice rodu *Lopha* mají okraje schránky zprohýbané do velkých „zubů“. Tím se dna dotýkají jen v několika bodech a větší část šterbiny pootevřených misek je vysoko nad ním. Zprohýbání okraje misek známe hlavně u ramenonožců. Je jednoduchým prostředkem, jak zvětšit celkovou plochu šterbiny mezi otevřenými miskami a přitom ji udržet co nejužší. Do trávicího traktu tak nemohou proniknout hrubší částice sedimentu. Do ex-

trému bylo toto morfologická přizpůsobení přivedeno u devonských ramenonožců rodu *Glossinotoechia*, kde přední okraj misek vyběhá do dlouhých tenkých trnů vytvářejících husté mřížoví.

Pohyblivosti písku v příbojové zóně čelí organismy v něm zahrabané např. zpevňováním stěn svých chodbiček slizem nebo, jako rak rodu *Callianassa*, jejich vzdíváním kuličkami výkalů. Tyto tunely se nazývají *Ophiomorpha* a jsou indikátorem vysoce energetických prostředí, jak mořských tak i sladkovodních (např. říčních).

Adaptace na vlhkostní poměry stanovišť na souši

Tato přizpůsobení u živočichů spadají spíše do oblasti fyziologických adaptací (vylučování soli kyseliny močové namísto čpavku u ptáků). Morfologická změny související s těmito adaptacemi nejsou ve fosilním záznamu většinou sledovatelné (např. snížení počtu potních žláz).

Mnohem výrazněji jsou morfologická přizpůsobení vyvinutá u rostlin, u kterých jsou také díky sklerotizaci tkání a jejich uhelnatění při fosilizaci dobře rozlišitelná i na zkamenělinách. Na kutikulách jsou to hlavně průduchy, které mohou být v suchém prostředí ponořené pod úroveň povrchu listů. Úvodních rostlin s plovoucími listy jsou na svrchní straně, která je v kontaktu se vzduchem. Na ponořených listech zcela chybějí. Vlhkosti stanoviště se rostliny přizpůsobují také typem, hustotou a velikostí kořenového systému a hloubkou, do které kořeny pronikají k hladině spodní vody. V bažinaté půdě vytvářejí stromy chůdovité kořeny, které fungují jako piloty rozkládající váhu nadzemních částí. V teplých oblastech se k nim přidružují i kořeny dýchací (např. u permokarbonských psaronií nebo u recentních i fosilních mangrovů). Okraje listů rostlin na vlhkých stanovištích jsou spíše pilovité, suchomilné rostliny mají spíše celokrajné listy. Při nadbytku vzdušné vlhkosti mívají listy protaženy konce do dlouhých úzkých špiček usnadňujících skapávání vody. Hustota a viskozita

Planktonní dírkovci žijící v teplých vodách tropických moří, které mají nižší hustotu, mají větší porozitu schránek (větší průměr pórů a jejich větší koncentraci) než formy žijící v chladných vodách polárních oblastí. Toto „odlehčení“ schránek může souviset s nižší specifickou hmotností a tím i nižší vztlakovou silou teplejší vody. Uvedená morfologická adaptace zajišťuje vzplývání organismu ve vodním sloupci.

Různá viskozita vodního a vzdušného prostředí se projevuje výrazně různým odporem prostředí, což je významné zvláště u rychle se pohybujících organismů. Ve vodě mají proudnicovité tvary těla téměř všichni plavající živočiši, kdežto na souši je mají pouze ptáci při letu.

Proudění vody a turbulence vody

V přílivové zóně se organismy často zahrabávají nebo zavrtávají (ježovky, vrtaví mlži, datlovky, vrtavé houby rodu *Cliona*), pevně se přichycují (*Patella*) nebo přicementovávají k podkladu (ústřice, červi rodů *Vermetus*, *Serpula*, *Spirorbis*). Velice často si vytvářejí masivní schránky, odolávající účinkům vlnění. To má vliv i na tvar schránek a koster. U živočišných hub mají jedinci žijící

v pohybované (agitované) vodě nepříliš pravidelné tvary, dokonce nabývají až podoby povlaků, ve vodě klidné pak mají obvyklý pohárovitý tvar. Také životní orientace organismů je ovlivňována vlněním a prouděním. Sesilní bentos se při slabém proudění orientuje tak, aby zachytával co největší množství potravy, kterou voda přináší. Například vějíře rohovitých korálů gorgonií jsou orientovány kolmo ke směru mírného proudění. V silnějším proudu, který by mohl kostry poškozovat, rostou větevnatí koráli převážně ve směru proti proudu. Kladou tak vodě nejmenší odpor a snižují tím pravděpodobnost rozlámání (viz obr. 5-16).

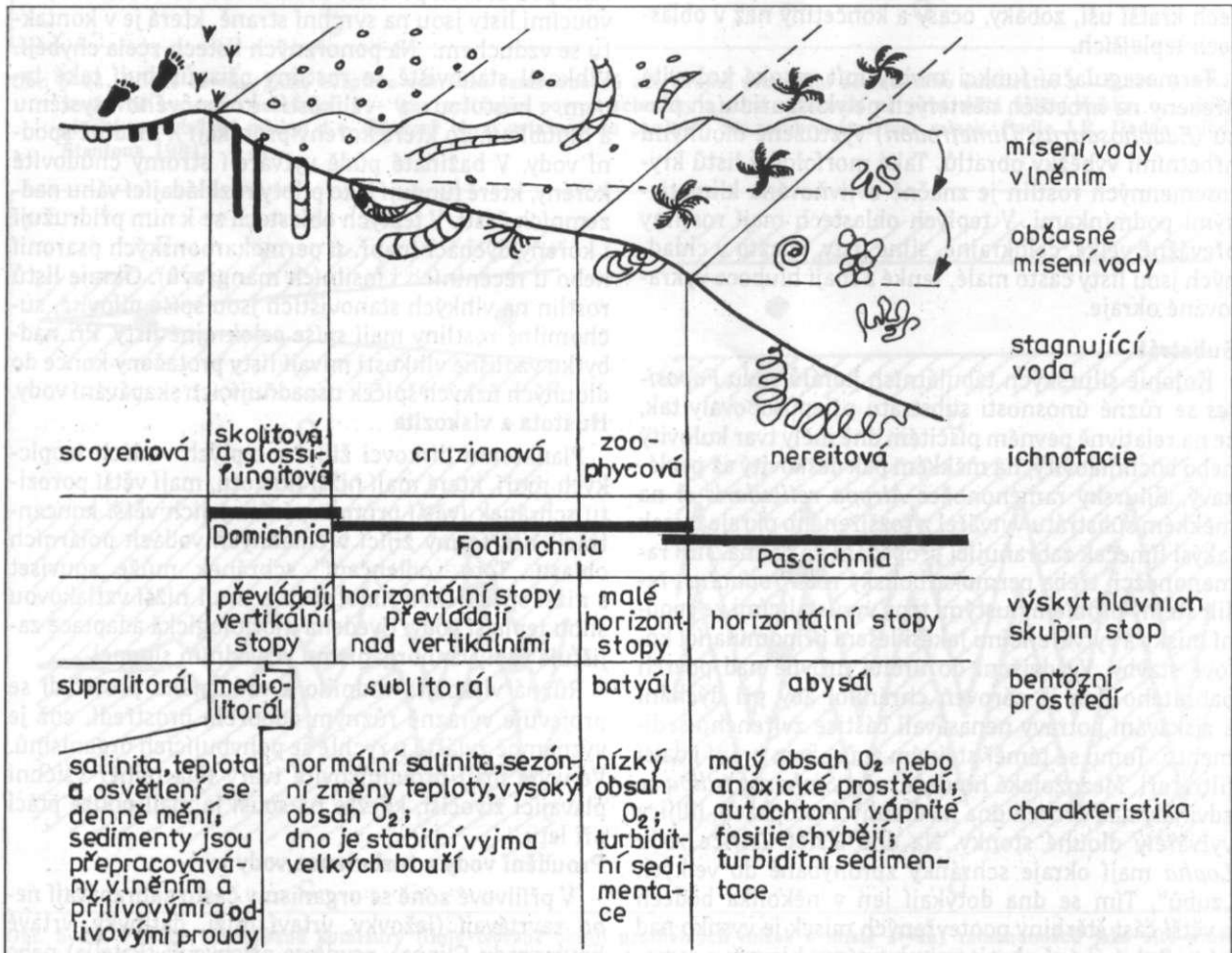
Období nepříznivých životních podmínek (např. vysychání vodních nádrží, příliš vysoké nebo nízké tempo,

změny salinity apod.) přežívají mnohé organismy v klidových stadiích. Někteří bezobratlí živočichové a nižší rostliny tvoří cysty. Vysoký podíl vápnatých cyst jednobuněčných planktonních řas obrněnek (známých pod rodovým názvem *Thoracosphaera*) v silně ochuzených společenstvech fytoplanktonu je typický pro bazální sedimenty třetihor. Svědčí o velmi nepříznivých životních podmínkách po hromadném vymírání organismů na hranici druhohor a třetihor. U rostlin reprezentují klidová stadia např. semena, kořeny, hlízy, oddenky nebo cibule. Mnozí obratlovci upadají v nepříznivých obdobích do stavu ztrnulosti (např. hibernace).

5.4. Stopy po životní činnosti organismů

Biogenní struktury sedimentů vznikají interakcí mezi organismy a prostředím. Jsou to rozmanité stopy po činnosti organismů např. šlápěje, brázdy po lezení,

chodby prohrabávajících se živočichů, doupata, požerky apod. Všechny tyto jevy shrnujeme pod názvem stopy, (též bioglyfy nebo ichnofosilie). Jejich výzkumem



Obr. 5-23. Schéma vztahu jednotlivých ichnofacií k bentózním prostředím šelfu a kontinentálního svahu. Z obrázku je patrná závislost typu Ichnofacie na dynamice prostředí. Čím je proudění či pohyb vody výraznější, tím více je hlubokých doupat sloužících k úkrytu a tím méně je ichnofosilií na povrchu sedimentu. Upraveno podle D.C. Rhoadse 1975 a R.C. Sellyho 1976.

se zabývá paleoichnologie, která se snaží zjistit, který organismus stopu zanechal, při jaké činnosti a v jakém prostředí. Studium stop poskytuje podklad pro paleoekologickou analýzu prostředí, zejména v takových sedimentech, kde se nezachovaly tělesné zbytky organismů. V některých sedimentárních faciích nepříznivých pro zachování fosilií (např. ve flyšových usazeninách vznikajících pod karbonátovou kompenzační hloubkou) nebo v případě, kdy měkké tělo organismů nezanedává žádné zbytky, jsou stopy jedinou informací o existenci života a jeho formách. Proto jsou důležitou součástí paleoekologických výzkumů bentózních společenstev měkkého dna, kde takovéto organismy převládají.

Změny v asociacích stop, které odrážejí různé ekologické podmínky při dně v různě hlubokých částech moří a oceánů, umožňují provádět odhady hloubky sedimentačního prostředí. V jednotlivých batymetrických zónách se vyskytují charakteristické asociace stop, které označujeme jako ichnofacie. Ichnofacie nesou název podle typické stopy, např. cruzianová nebo zoophycová ichnofacie.

Velkou výhodou při paleoekologickém hodnocení stop je fakt, že stopy vzhledem ke způsobu zachování nepodléhají transportu. Nemohou být tedy vůči prostředí, v kterém jsou nalézány, alochtonní. Výsledný tvar stopy je určen morfologií a chováním organismu, který ji zanechal, sedimentačním prostředím v místě jejího vzniku, charakterem její fosilizace a diagenese sedimentu.

Porozumění mechanismu vzniku fosilních stop velmi přispěly výzkumy chování recentních bentózních organismů. Pro získání maximální informace je nutné všimnout si při studiu stop zvláště jejich morfologie, orientace, všech vztahů k okolnímu sedimentu, přidružených tělesně zachovalých fosilií a detailní stratigrafické pozice.

Klasifikace stop vychází u různých autorů často z odlišných hledisek: z morfologie, toponomie (umístění stop v sedimentu), etologie nebo taxonomické příslušnosti jejich původců. V současné době je asi nejlepší etologická klasifikace O.S. Vjalova (1968). Pro značnou složitost a nerovnoměrnou propracovanost však téměř není používána. Celosvětově nejužívanější je rovněž etologická, ale méně podrobná klasifikace Sei-

lacherova (1953). Rozděluje všechny ichnofosilie do 6 skupin podle základních typů chování jejich původců:

Cubichnia

- stopy po odpočívání. Většinou jsou to mělké vtisky na povrchu sedimentu vzniklé přestávkou v pohybu živočicha. Často je jejich součástí i otisk spodní strany těla původce.

Repichnia

- stopy po pohybu (šlápěje a stopy po lezení nebo plazení vznikající pohybem živočicha po povrchu sedimentu). Zajímavým typem jsou stopy po plavání ryb, obojživelníků apod. Mají podobu jemného hřbítku ve tvaru vlnovky, vzniklého zvířením kalu při plavání živočicha těsně nade dnem.

Pascichnia

- požerky a stopy po pasení. Mohou být kombinovány se stopami po lezení, při kterém se živočich pase nebo sbírá potravu na povrchu sedimentu.

Fodichnia

- chodby a tunely vzniklé prožíráním substrátu. Někdy je obtížné odlišit je od prostých průlezných chodbiček.

Domichnia

- hnízda, lože, doupata. Mohou se vyskytovat na povrchu i uvnitř sedimentu. Od stop po odpočívání, průlezných chodeb nebo fodichnií je lze někdy odlišit podle zpevnění stěn (vrstvou slizu, pelety koprolitů apod.).

Fugichnia

- únikové chodby. Mají většinou strmý sklon k povrchu sedimentu. Vznikly vyhrabáváním se živočicha po zasypání (např. turbiditem) nebo naopak zahrabáváním se při erozi sedimentu.

Některé typy stop mohou spadat do více skupin, protože živočich koná dvě nebo více činností najednou.

Při popisování stop je výhodné využít toponomických termínů (Martinsson, 1970). Stopy na povrchu sedimentu jsou exichnia (stopy povrchové, exobioglyfy), uvnitř sedimentů endichnia (stopy vnitřní, endobioglyfy). Exichnia se dále dělí na epichnia zachované jako elevace nebo deprese na svrchní straně vrstev a hypichnia na spodní straně vrstev.

5.5. Populace

Populace je skupina geneticky víceméně podobných individuí téhož druhu, kteří spolu žijí ve stejném čase a ve stejném prostoru. Populaci tvoří jedinci všech vývojových stadií daného druhu, včetně dospělých individuí, vajíček, spor, larev apod. Členové populace se vzájemně ovlivňují. Populace jako celek je v interakci se svým životním prostředím a s jinými populacemi.

Populace jako otevřený živý systém schopný autoregulace představuje organizační úroveň, která má zásadní význam pro evoluci. Vyplývá to z genetické definice, která za populaci označuje skupinu organismů

rozmístěných tak, že každé individuum populace má možnost spojit se s jedincem opačného pohlaví a reprodukovat s ním potomstvo.

Populace je tedy skupina volně se křížících organismů. Všichni členové populace přispívají do společného rezervoáru genů (genofondu), neexistuje mezi nimi geografická či jiná bariéra, která by bránila toku genů. V paleoekologii, ale i ekologii, je někdy obtížné stanovit hranice populací. Například u planktonních dírků, kteří jsou rozšířeni v rozsáhlých oblastech světového oceánu, je zřejmé, že všechna individua nemají stej-

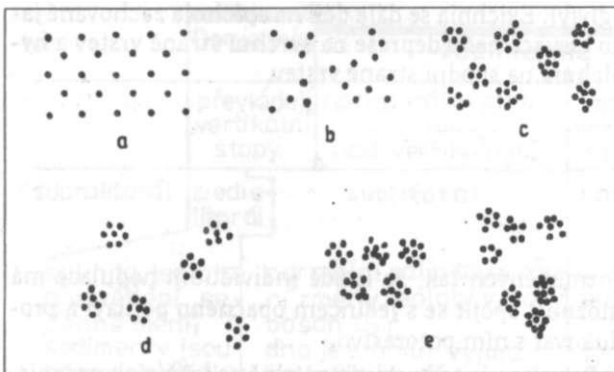
nou pravděpodobnost se spolu křížit, přičemž je obtížné klást někam hranice. V paleontologické praxi obvykle s vymezováním hranic populací nejsou problémy, protože studovaný výchoz vrstev představuje pouze omezenou část geografické distribuce populace. Takže ačkoli v paleoekologii hovoříme o vlastnostech populace, můžeme ve skutečnosti zjišťovat pouze charakteristiky omezené části populace. Předpokládáme při tom, že sledovaná část je reprezentativní vzorek. Hranice populací pak určujeme na základě výchozů nebo vrtů, z kterých pocházejí studované vzorky.

Populace se skládá z individuů žijících současně v určitém okamžiku. Fosilní záznam však většinou zachovává pohromadě zbytky organismů žijících v delším časovém intervalu. V souboru zkamenělin jedné vrstvy se může společně vyskytovat mnoho po sobě jdoucích generací. Abychom naznačili rozdíly mezi populací, kterou lze studovat u recentních organismů, a souborem jedinců určitého druhu z jedné vrstvy nebo určitého stratigrafického intervalu, užíváme v paleoekologii termín paleopopulace.

Dosud jsme se zabývali vzájemnými vztahy mezi individuem a jeho prostředím zejména v souvislosti s výskytem a morfologií jedince. Nyní budeme sledovat vliv biotických a abiotických faktorů na vlastnosti populací, jako je rychlost a způsob jejich růstu, věková struktura, dlouhodobé kolísání velikosti, prostorové rozmístění členů populace nebo stupeň jejich morfologická variability. Těmto vlastnostem říkáme populační parametry. Jsou pro populaci charakteristické a vycházejí z vlastností jedinců, kteří populaci skládají. Jsou to však vlastnosti skupinové a nelze je tedy odhadnout studiem jedinců.

5.5.1. Rozmístění jedinců v populaci

Organismy mohou být rozmístěny na stanovištích třemi hlavními způsoby: rovnoměrně, náhodně a ve



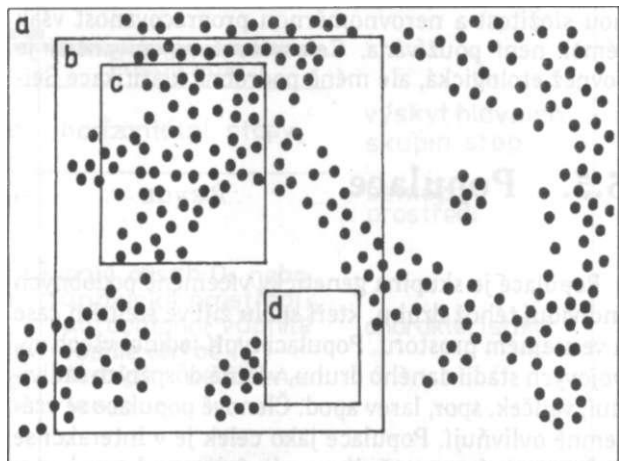
Obr. 5-24. Způsoby rozmístění jedinců uvnitř populace: a - pravidelné, b - náhodné, c - v pravidelně rozložených seskupeních, d - v náhodně rozložených seskupeních, e - ve • Moučených seskupeních. Největší nebezpečí zkreslení výsledků vlivem nevhodně zvolené velikosti statistického vzorku (např. při studiu hustoty populace) hrozí v případě rozmístění jedinců typu c, d, e. Zde je výhodnější počítat celá seskupení a výsledek vynásobit průměrným počtem jedinců v nich. Podle P. Douvigneauda 1988.

shlucích, přičemž mezi všemi typy existují přechody. Při rovnoměrném rozmístění jsou jedinci od sebe zhruba stejně vzdáleni. To je charakteristické pro populace se silnou vnitrodruhovou kompeticí, obvykle v kombinaci s tendencí ke sdružování. Příkladem mohou být sesilně bentózní organismy (ústřice, rudisti apod.) využívající k přisednutí každé volné místo na substrátu. Rovnoměrně jsou rozmístěni též jedinci koloniálních živočichů (koralit rodů *Favosites*, *Heliolites*, zoecia u cheilostomátních mechovek, ptáci hnízdící ve velkých koloniích aj.) nebo rostliny v travních porostech a lesích. Důvodem pro rovnoměrné rozmístění nemusí být pouze kompetice o životní prostor, ale i o jiné nároky, třeba u porostů pouštních keřů je pravidelné rozmístění regulováno rozložením kořenových systémů v kompetici o vodu.

Druhým typem je rozdělení náhodné. Vyskytuje se poměrně vzácně, hlavně tam, kde faktory prostředí jsou stálé, jedinci dané populace nemají potřebu se sdružovat a vnitrodruhová kompetice není příliš silná. Náhodné rozdělení je typické též pro pionýrská stadia společenstev.

Nejčastějším typem rozmístění jedinců v populaci je rozmístění ve shlucích. Jedinci vytvářejí větší či menší skupiny nepravidelně rozmístěné v terénu. Seskupování se děje z různých příčin. Mohou to být rozdíly v distribuci a intenzitě ekologických faktorů na různých místech biotopu, např. různě rozdělená potravní nabídka nebo kvalita substrátu. Shlukování vyvolávají i sezónní nebo náhodné změny počasí (zimní hejna vran), vazby v průběhu rozmnožování (shlukování v době říje), různé sociální vztahy (smečky, státy sociálního hmyzu), lepší obrana při napadení, (kolonie racků, hejna tažných ptáků) apod. Příčinou vzniku shluků u sesilního bentosu může být extrémně krátká doba larválního stadia, takže se larvy nemohou příliš vzdálit od mateřského jedince. Rovněž, vajíčka nakladená v blízkosti rodiče mohou vyvolávat stejný efekt.

Shlukování (agregace) má pro jedince pozitivní přínos. Je charakteristickým znakem vnitřní struktury



Obr. 5-25. Možnosti zkreslení výsledků při vzorkování populace v případě nepravidelného rozmístění jedinců. Je zřejmé, že při různé velikosti počítací plochy (a - d) zjistíme různou populační hustotu. V tom případě volíme větší počet menších počítacích ploch. Podle B. Lososa a kol. 1984.

populací a je specifické pro jednotlivé druhy. Stejně významným znakem je osamocování (izolace) jedinců, párů nebo skupin, opět trvalé nebo dočasné. Obvykle je výsledkem vnitrodruhové kompetice o společné zdroje.

Rozmístění jedinců v paleopopulaci záleží na typu organismů, typu prostředí a různých diagenetických procesech. Způsob rozmístění fosilií sesilně bentózních organismů zůstává často stejný, jako byl během života, zejména jsou-li přisedlé na skalnatém substrátu. Takové paleopopulace můžeme studovat např. na skalách a balvanech příbojového pásma české křídly nebo na fosilních korálových útesech. Rovněž zbytky infauny zachovávají rozmístění jako během života. Zbytky vagilního bentosu jsou po smrti běžně transportovány. Původní rozmístění ve shlucích nebo rozmístění rovnoměrné se pak ve fosilním záznamu stává často náhodným. V některých případech však mohou proudy koncentrovat schránky určitých rozměrů a tvarů, takže místo původního náhodného rozmístění je nacházíme v horninách ve shlucích (lumachelách). Záznam nejbližší původnímu typu distribuce organismů můžeme očekávat v prostředích s nízkou turbulencí vody a velkou rychlostí sedimentace.

Výzkum rozmístění (rozptylu) jedinců populace v prostoru má velký význam pro zjišťování populační hustoty, která je dalším populačním parametrem.

5.5.2. Hustota populace

Hustota neboli denzita populace se vyjadřuje počtem jedinců (abundancí) na jednotku plochy nebo ve vodě na jednotku objemu.

Hustotu populace zjišťujeme sčítáním nebo vzorkováním. V paleoekologii můžeme učít sčítání při zjišťování hustoty paleopopulaci přisedlých organismů na vrstevních plochách nebo u infauny zachované v životní poloze. Vzorkování je běžné např. v mikropaleontologii. Odebíráme určitý objem horniny (např. část vrtného jádra) nebo vzorek sedimentu o určité hmotnosti. Někdy nechceme z časových nebo jiných důvodů vybírat mikrofosilie z celého objemu výplavu získaného vyplavením zváženého množství sedimentu. Pak můžeme oddělit kvartováním část výplavu a množství mikrofosilií nalezené v této části přepočítáváme na množství v celém vzorku.

Důležitou roli při zjišťování hustoty populace má velikost, počet a rozmístění sčítacích ploch. Zvláště u nerovnoměrně shloučeného rozmístění populace může různý přístup ke sčítání vést ke zcela odlišným výsledkům (viz obr. 5-25). Je proto výhodné předem zjistit typ rozmístění jedinců populace. Obecně platí, že větší počet menších vzorků poskytuje přesnější výsledky než malý počet velkých vzorků. Minimální velikost by však měla být taková, aby se nevyskytovaly vzorky s nulovým zastoupením sledované populace. Naopak vyhodnocování příliš velkých ploch je náročné na čas i práci.

Při paleoekologických výzkumech, pokud se nejedná o objemové jednotky, je často technicky náročné odkrývat rozsáhlé vrstevní plochy. Na stěnách odkrývů je

pak výhodné použít sčítání podle transektů. Provádí se tak, že sčítáme všechny průřezy sledovaných zkamenělin podél vymezené linie konstantní délky. Takto zjištěné údaje neodpovídají reálné hustotě populace, jsou pouze jejími relativními ukazateli (tzv. aparentní denzita). Přesto však umožňují zjišťovat změny hustoty v prostoru i čase. Velikost vzorků závisí také na velikosti sledovaných druhů - pro větší druhy musí být větší.

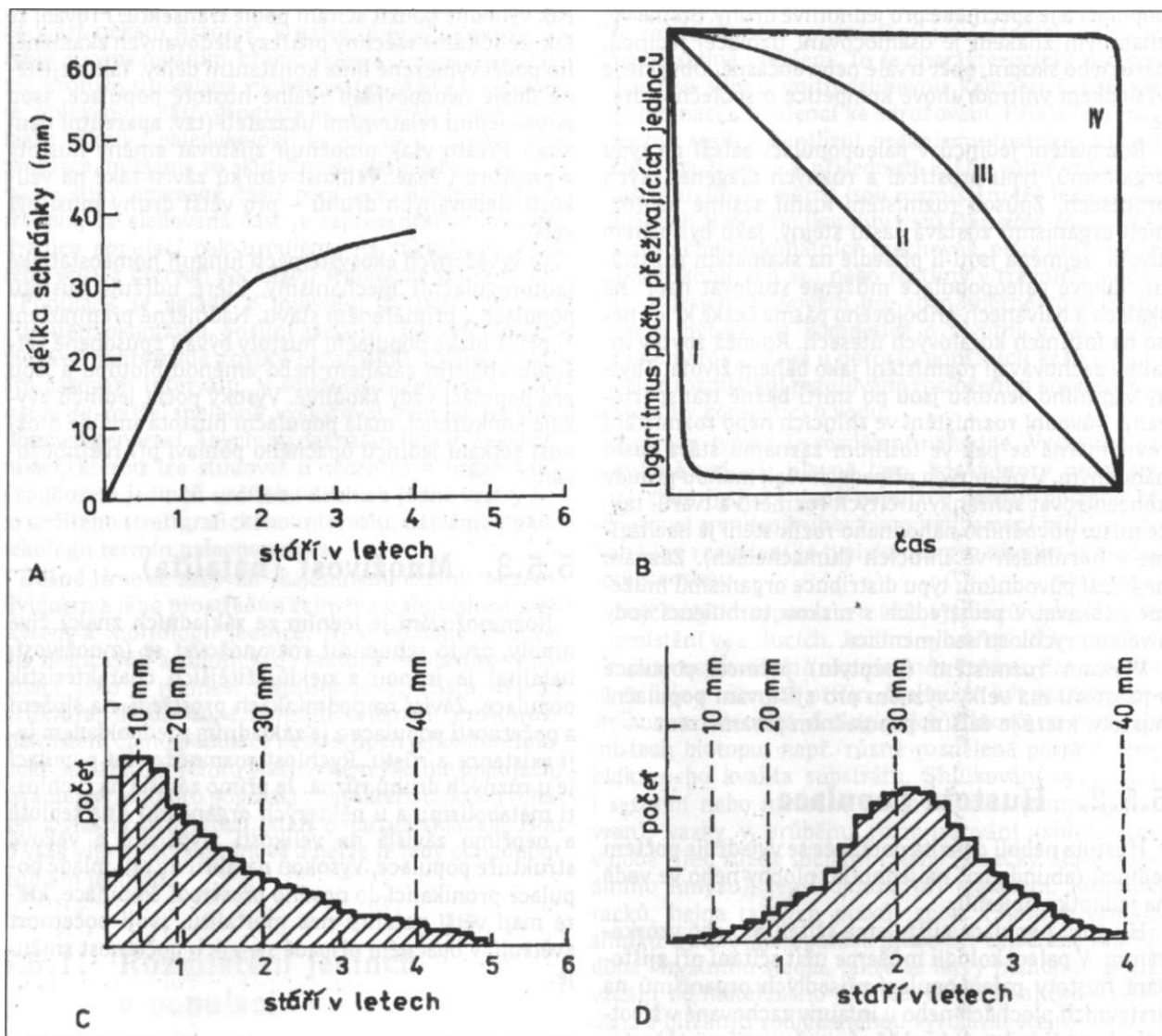
Ve vyvážených ekosystémech fungují homeostatické (autoregulační) mechanismy, které udržují hustotu populace v přiměřeném stavu. Nadměrné přemnožení či příliš nízké populační hustoty bývají způsobené většinou vnějším zásahem nebo změnou biotopu a jsou pro populaci vždy škodlivé. Vysoký počet jedinců zvyšuje konkurenci, malá populační hustota snižuje možnost setkání jedinců opačného pohlaví při rozmnožování.

5.5.3. Množivost (natalita)

Rozmnožování je jedním ze základních znaků živé hmoty, proto schopnost rozmnožovat se (množivost, natalita) je jednou z nejdůležitějších charakteristik populace. Závisí na podmínkách prostředí, na složení a početnosti populace a je základním předpokladem její existence a růstu. Rychlost rozmnožování populací je u různých druhů různá. Je přímo závislá na rychlosti metabolismu a u některých organismů i na teplotě a nepřímo závislá na velikosti živočichů a věkové struktuře populace. Vysokou natalitu mívají mladé populace pronikající do nového prostředí. Populace, které mají větší natalitu než mortalitu, svoji početnost zvětšují, v opačném případě se jejich početnost snižuje.

5.5.4. Úmrtnost (mortalita)

Je přirozeným protipólem natality. Úbytek jedinců v populaci neboli rychlost vymírání vyjadřujeme počtem uhynulých jedinců za jednotku času nebo jako podíl celkového počtu jedinců původní populace. Důležitější než maximální délka života je z ekologického hlediska průměrný věk, který daný druh dosahuje, a doba, po kterou je zapojen do reprodukčního procesu. Průměrná délka života je dána geneticky, je ovšem ovlivněna podmínkami prostředí a populačními parametry. Ucelený obraz o vymírání a přežívání jedinců v populaci podávají tabulky úmrtnosti (tabulky přežívání), kde se počty uhynulých jedinců řadí podle věkových tříd. Ze získaných hodnot se konstruují křivky přežívání charakteristické pro organismy na určitém stupni organizace (prvoci, láčkovci, měkkýši) a s určitým způsobem života (sesilní bentos, plankton apod.). Také to, zda populace je v rozvoji nebo úpadku se promítá do výsledného tvaru křivky. V paleoekologii lze, zvláště u bezobratlých, kteří mají neukončený růst, nahradit věkové třídy některým z tělesných rozměrů, třeba délkou těla. U živočichů, kteří se pravidelně svlékají (las-



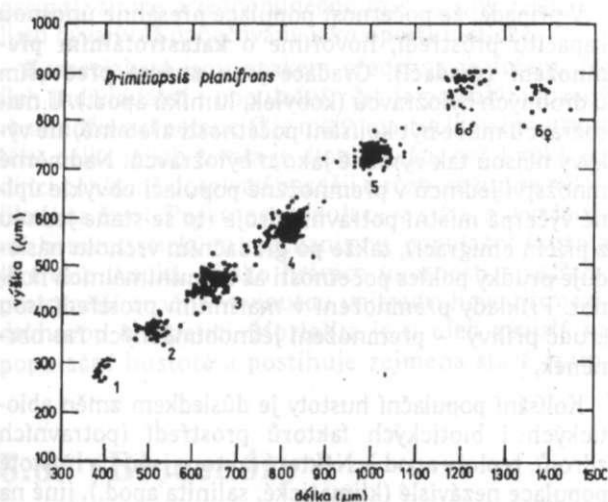
Obr. 5-26. Histogramy zastoupení velikostních tříd schránek organismů, kteří se lií křivkami přežívání. A. Typická růstová křivka pro organismy s neukončeným růstem (zde mlž *Cardium edule*). Vycházejí z ní obrázky C a D. B. Některá typy křivek přežívání: I - největší mortalita je u mladých (larválních) stadií, II - konstantní mortalita po celou dobu života, III - mortalita se během života plynule zvětšuje, IV - typická křivka pro jednobuněčná organismy. C. Histogram velikostních tříd schránek odumřelých mlžů *Cardium edule* založený na růstové křivce z obr. A a na křivce přežívání II z obr. B. D. Histogram velikostních tříd schránek založený na růstové křivce z obr. A a na křivce přežívání III z obr. B. Podle G.Y. Craiga a A. Hallama 1963.

turnatky, trilobiti) věkové třídy odpovídají jednotlivým růstovým stadiím.

S natalitou a mortalitou souvisí i věkové složení populací, tj. relativní zastoupení jedinců v různých věkových třídách. Normálně se v populaci, ve které zůstává po určitou dobu natalita a mortalita konstantní, ustálí určitá věková struktura. Změnou ekologických podmínek však dochází k narušení rychlosti růstu populace a tím i k narušení její věkové struktury. Obvykle lze pozorovat v každé populaci dominantní věkové třídy, které jsou často mnohonásobně početnější než ostatní. Je to známé z recentu třeba při lovu ryb, nebo v lesnictví, kde jsou některé věkové skupiny stromů početnější vzhledem k pravidelnému střídání let s malou a velkou produkcí semen.

Zajímavým případem mortality, často nalézaným i ve fosilním záznamu, je tzv. masová mortalita. Dochází při ní v určitém prostoru k úhynu velkého množství nebo všech jedinců určitého druhu nebo i více druhů současně. Může to být důsledek nějaké katastrofy (např. sopečné činnosti), rychlá změna teploty, salinity, výstupné proudy hlubinných vod otrávených sirovodíkem, snížené množství kyslíku nebo epidemie.

V souvislosti s masovou mortalitou je třeba se zmínit o tzv. rudém přílivu, kdy v pobřežních vodách dochází v době zvýšeného přínosu živin k přemnožení jednobuněčných řas a sinic. Obdobný jev se ve sladkovodních jezerech nazývá vodní květ. Zejména obrněnky (v době jejich přemnožení se barví voda

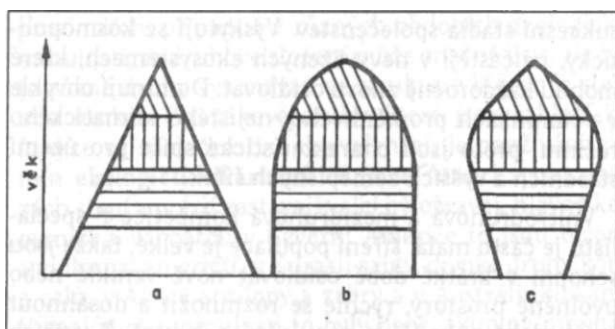


Obr. 5-27. Graf délkožirkového poměru (chránek ostrakoda *Primitiopsis planifrons*). Jednotliví skupiny bodů (1 - 6) představují postupná stadia svlíkání. V dospělosti (shluk 6) se díky výraznému pohlavnímu dimorfismu dělí původní dosti homogenní shluky na skupinu samců a samic. Podle B. Kurténa 1964.

do červena) a sinice produkují toxické látky, které při určité koncentraci zabíjejí ryby.

Pro obratlovce však mohou být toxičtí i bezobratlí, kteří se řasami živí (známé otravy ústřicemi).

Hromadné výskyty zbytků organismů většinou nejsou důkazem masové mortality. Vznikají např. nahlučením během života (ústřičné lavice), mechanickou akumulací zbytků proudy (lumachely ocasních štítů trilobitů rodu *Radioscutellum* ve spodnodevonských vápencích u Koněprus) nebo hojným zachováním zbytků v příznivých podmínkách (zejména v anoxickém prostředí). Hojně nálezy dobře zachovaných ryb v oligocenních menilitových vrstvách jsou tedy spíše dokladem anoxického režimu u dna, který zneumožňoval život destrujícího bentosu, než masové mortality. Na masovou mortalitu ryb způsobenou otravou nebo nedostatkem kyslíku však ukazuje na některých lokalitách obloukovité prohnutí páteře, otevřená tlama nebo věková skladba paleopopulace s velkým podílem mladých jedinců. Fosilním příkladem masové mortality jsou tzv. spiratelové horizonty popsané na



Obr. 5-28. Věkové struktury populace: a - populace v rozvoji, b - populace stálá, c - vymírající populace. Věkové třídy jednotlivých populací jsou znázorněny různou árafou. Podle B. Lososa a kol. 1984.

str. 72. Pokud masové hynutí proběhne v celém areálu rozšíření druhu, může dojít k jeho vyhynutí (extinkci) bez potomků. Současnou extinkci mnoha druhů nazýváme hromadné vymírání (viz. str. 232 - 235).

5.5.5. Migrace

Pohyb jedinců v prostoru populace nazýváme vnitřní migrací. Jestliže se jedinci pohybují mimo plochu obývanou populací, hovoříme o emigraci (vystěhování). Imigrace (přistěhování) označuje pohyb z okolí na plochu populace. Emigrace i imigrace mění početnost populace. Při vysokých populačních hustotách brání emigrace stresovým jevům. Imigrace v době malé populační hustoty může zabránit vyhynutí populace.

Emigrace vede k šíření populace a rozšiřování areálu druhu. U větších druhů je aktivní, u menších živočichů, rostlin a mikroorganismů spíše pasivní. Mohou být roznášeni vodními a vzdušnými proudy nebo jinými živočichy.

Jestliže šíření populace postupuje do území dosud neobývaného příslušným druhem, hovoříme o rozšiřování areálu druhu (expanzi). Zmenšování areálu vystěhovaním jedinců z osídleného prostoru se nazývá regrese.

Zvláštním případem jsou periodická stěhování se zpětným návratem související se sezónními klimatickými změnami (tahy ptáků, ryb, kytovců) nebo střídáním dne a noci (hloubkové migrace planktonu).

Při migracích hrají významnou roli ekologické bariéry, které brání při stěhování nebo přesunech. Jsou to většinou geografické útvary (vysoké hory, řeky, moře, pouště, pro vodní organismy souše, pro mělkovodní bentos též hlubší části moře). Vliv vzniku a zániku ekologických bariér v geologické minulosti na rozšíření organismů probírá podrobně kapitola o paleobiogeografii.

5.5.6. Složení populace

Pro každou populaci pohlavně se rozmnožujících živočichů je charakteristický poměr počtu samic a samců - poměr pohlaví. V paleoekologii jej lze sledovat jen u druhů s výrazným pohlavním dimorfismem (např. u amonitů nebo lasturnatek).

U dírkovců se střídají generace pohlavně a nepohlavně se množících jedinců. Schránky jednotlivých generací se liší velikostí a průměrem nejstarší komůrky. Poměr pohlavní a nepohlavní generace v paleopopulacích se může měnit v závislosti na ekologických faktorech.

Pro paleoekologii je významné studium věkové struktury paleopopulací. Některé populace mohou obsahovat velký počet mladých jedinců a relativně málo jedinců středního nebo vyššího věku, jiné mohou mít opačný nebo vyrovnaný. Věková struktura je výslednicí vzájemného poměru natality, mortality, rychlosti růstu a vlivu prostředí. Může být poněkud odchylná i u jednotlivých populací téhož druhu nebo v těžce populaci v průběhu času (např. přezimování pouze urči-

tého ontogenetického stadia - vajíček, semen apod.). Rozmnožování je u většiny živočichů je omezeno na určité období života. Začíná sexuální zralostí a končí ve stáří nebo smrtí. Natalita může být po celé reprodukční období stabilní nebo se může měnit. Růst je obvykle zpočátku rychlý, později se zpomaluje. U některých skupin růst končí náhle (u savců), u jiných povolna - organismy rostou, i když stále pomaleji, až do smrti (většina bezobratlých). Mortalita je často vysoká v raných ontogenetických stádiích (např. u bentózních organismů s velkým množstvím planktonních larv). Ve vyšším věku opět stoupá, a to buď rychle (např. u živočichů s malým počtem potomků, o které pečují), nebo postupně (většina bezobratlých).

Věkovou strukturu populace lze vyjádřit graficky buďto histogramem, nebo tzv. křivkou přežívání, kde se vynáší na osu x věk a na osu y počet jedinců, kteří přežívají (obvykle v logaritmické stupnici).

Stáří jedinců může být na fosilích určeno podle přírůstkových vrásek (na schránkách měkkýšů, ramenonožců, korálů, destičkách ostnokožců, na šupinách ryb apod.) nebo podle opotřebenosti zubů (u savců). Relativní stáří můžeme určovat též podle rozměrů, zejména u těch organismů, které v určitém věku neukončují náhle růst.

Zřídka odpovídá paleopopulace svou věkovou strukturou populaci jedinců žijících v určitém okamžiku, protože se skládá pouze z jedinců odumřelých, a to ještě v delším časovém intervalu. Struktura živé populace se blíží paleopopulace vzniklé při katastrofách, kdy současně zahynuli zástupci všech věkových tříd. Rozdíl si můžeme představit, srovnáme-li věkovou strukturu lidí zasypaných v Pompejích s věkovou strukturou lidí pohřbených na hřbitově.

V paleoekologii si musíme dále uvědomit, že průběh křivek přežívání může být v některých případech modifikován posmrtnými procesy jako je selektivní transport nebo selektivní rozpouštění (malé tenké schránky jsou snáze rozpustné než velké a silnostěnné).

5.5.7. Kolísání početnosti

Hustota populace podléhá neustálým změnám, jejichž rozsah a charakter jsou pro jednotlivé druhy specifické. Toto kolísání početnosti je přirozenou vlastností populace, hovoříme o něm jako o populační dynamice. Krátkodobé změny v průběhu roku jsou oscilace, dlouhodobé výkyvy projevující se během více let nazýváme fluktuace. Oscilace souvisejí se sezónním rozmnožováním, zvláště nápadné jsou v mírném klimatickém pásmu. Během období rozmnožování převyšuje v populaci natalita značně mortalitu, v zimním období naopak dominuje mortalita. Fluktuace je výsledkem rozdílů mezi natalitou a mortalitou v jednotlivých letech. Lze ji zobrazit jako sinusoidu, v níž se střídají maxima a minima populační hustoty. Tyto výkyvy nazýváme populační cykly. Některé druhy jsou charakteristické velkými výkyvy v četnosti populací. Jsou to obvykle krátkověké organismy, které se v příznivých podmínkách rychle rozmnožují, v nepříznivých podmínkách se jejich počet drasticky snižuje.

V případě, že početnost populace přesáhne únosnou kapacitu prostředí, hovoříme o katastrofálním přemnožení (gradaci). Gradace jsou známé především u drobných býložravců (kobylek, lumíků apod.). U masožravců může být kolísání početnosti zřetelné, ale výkyvy nejsou tak výrazné jako u býložravců. Nadměrné množství jedinců v přemnožené populaci obvykle úplně vyčerpá místní potravní zdroje (to se stane jednou z příčin emigrací), takže po gradačním vrcholu následuje prudký pokles početnosti až do minimálních hodnot. Příklady přemnožení v marinním prostředí jsou „rudé přílivy“ - přemnožení jednobuněčných řas obrněnek.

Kolísání populační hustoty je důsledkem změn abiotických i biotických faktorů prostředí (potravních zdrojů, teploty apod.). Některé faktory jsou na hustotě populace nezávislé (klimatické, salinita apod.), jiné na ní závislejší (potravní zdroje, kompetice, šíření nemocí apod.).

Faktory závislé na hustotě populace fungují jako zpětné vazby a jsou prevencí proti přemnožení. Dynamicky udržují homeostatickou rovnováhu populace, jejíž hustota kolísá kolem určité hladiny.

Kolísání populační hustoty a rychlosti rozmnožování je ovlivněno i dědičnými vlastnostmi jednotlivých druhů. Organismy lze z tohoto hlediska rozdělit na tzv. r - specialisty (podle vysokého reprodukčního potenciálu r) a K - specialisty (podle únosné kapacity prostředí K). Oba typy představují dva krajní extrémy, mezi nimiž existuje řada přechodů. Působení životních podmínek zvýhodňujících r - specialisty nazýváme r-selekce, v případě zvýhodňování K-specialistů hovoříme o K-selekcí.

U r-specialistů (r-strategů) roste populace rychle, vrozený reprodukční potenciál je vysoký, mají malou hmotnost těla, časné rozmnožování mladých jedinců, jsou krátkověcí (žijí obvykle méně než 1 rok) a rozmnožují se během života pouze jednou. Geneticky a fenotypicky jsou značně variabilní. Početnost jejich populace prudce kolísá, homeostatická vyváženost je malá, populační hustota je za normálních podmínek hluboko pod únosnou kapacitou prostředí. Mortalita je často katastrofální, postihuje zejména jedince v nejmladších věkových třídách a je na hustotě populace nezávislá. Tyto euryvalentní formy jsou typické pro pionýrská sukcesní stadia společenstev. Vyskytují se kosmopoliticky, nejčastěji v nevyvážených ekosystémech, které mohou každoročně znovu osídlit. Dominují obvykle v podmínkách proměnlivého, nejistého klimatického režimu, proto jsou charakteristické spíše pro území středních a vyšších zeměpisných šířek.

Vnitrodruhová a mezidruhová kompetice r-specialistů je často malá, šíření populace je velké, takže jsou schopni v krátké době osídlit nově vzniklé nebo uvolněné prostory, rychle se rozmnožit a dosáhnout krátkodobě nejvyšších populačních hustot. Z vyšších živočichů patří k r-specialistům např. hraboš polní a jiní hlodavci, z nižších živočichů zejména partenogenetické druhy hmyzu (mšice), některé nespecializované druhy planktonických dírkovců (např. rod *Globi-*

gerina), sinice a jednobuněčné řasy. Druhy r-specialistů bývají též označovány jako oportunistické.

K-specialisté jsou opakem předchozích forem. Jejich individuální i populační růst je pomalý, vrozený rozmnožovací potenciál je malý, mají velkou hmotnost těla, délka jejich života je dlouhá (více než 1 rok), jedinci pohlavně dospívají později a rozmnožují se několikrát za život. Početnost populace je stálá, s vyváženými homeostatickými mechanismy, populační hustota je trvale vysoká, blízko hranice únosnosti prostředí, proto mají značně vyvinutou vnitrodruhovou i mezidruhovou kompetici. Mortalita je u nich závislá na populační hustotě a postihuje zejména staré jedin-

ce. K-specialisté se vyskytují spíše v klimaxových stadiích ekosystémů. Do nových prostorů pronikají jen velmi zvolna, osídlování má však trvalý charakter. Příkladem mohou být velcí kopytníci i jiní velcí živočišné tropických oblastí.

Zatímco populace r-specialistů reagují okamžitě na jakékoli zlepšení životních podmínek prudkým růstem, jsou populace K-specialistů vývojovou selekcí přizpůsobeny vysokému, avšak vyváženému stavu za mnohem konstantnějších podmínek. Z toho vyplývá, že k přemnožení a gradacím tíhnou především populace r-specialistů.

5.6. Biocenózy

Soubor všech živých organismů tvořený populacemi různých druhů mikroorganismů, rostlin a živočichů vzájemně spjatých složitými vztahy a vazbami a žijících na určitém území nazýváme biocenóza. Jako významový ekvivalent pojmu biocenóza bývá v české literatuře často užíván výraz společenstvo. Kromě tohoto obecného významu však bývá jako společenstvo označován též soubor druhů, které se často vyskytují společně. V obecné definici biocenózy se klade důraz na vzájemné funkční propojení druhů jako složek systému. Z tohoto hlediska si lze biocenózu představit jako nějaký superorganismus, v kterém jednotlivé druhy představují různé orgány, které všechny fungují ve prospěch celku společenstva. Takováto interakce členů biocenózy, jsou-li v dynamické rovnováze, udržuje autoregulaci biocenózy v rovnovážném stavu s okolním prostředím. Rušivé vlivy prostředí vyrovnávají homeostatické mechanismy, které zajišťují stabilitu biocenózy. Když se např. přemnoží z nějakých příčin určitý druh, pomnoží se i druhy, které se jím živí nebo které na něm cizopasí, což vede k opětovnému snížení jeho populační hustoty.

Společenstva žijící ve stejných ekologických podmínkách mají podobnou strukturu a funkci. Pokud žijí ve stejné době a ve stejném biogeografickém areálu, mívají i obdobné druhové složení. Taková společenstva nazýváme rekurentní. V různých biogeografických provinciích, případně v různých obdobích geologické minulosti, se druhové složení může značně lišit, ale tyto různé druhy vykonávají ve struktuře biocenóz stejnou funkci. Pro takové druhy, které jsou z hlediska funkce ve společenstvu ekvivalentní, je používán termín ekologičtí vikarianti. Stejnou funkci v biocenózách stepí a préríí zastávají velcí býložravci, hlavně kopytníci a vačnatci: v Severní Americe to jsou bizoni a vidlorozi američtí, v Eurasii sajgy, divoké druhy koní a oslů, v Africe antilopy a zebry a v Austrálii klokani. V geologické minulosti to byly např. skupiny mnohobuněčných filtrátorů žijících planktonním způsobem života. Ve starším paleozoiku v různých dobách prosperovali graptoliti (silur), lilijice rodu *Scyphocrinites* (svrchní silur) a tentakuliti (spodní devon), v druho-

horách a třetihorách některé lasturnatky nebo pelagičtí břichonožci (Pteropoda).

Druhy nejsou ve společenstvech distribuovány v prostoru rovnoměrně. Charakteristickým rysem prostorového uspořádání společenstev je jejich stratifikace. Např. ve složité struktuře lesa rozeznáváme různá vertikální patra, která osidlují dílčí společenstva - korunové, kmenové, křovinné, bylinné, mechové a hrabankové. Vertikální stratifikace je dobře vyvinuta rovněž v akvatických prostředích, např. v korálových útesech, kde existuje zřetelný vertikální teplotní a světelný gradient a další změny spjaté s měnící se hloubkou. Ani horizontálně nemá biocenóza všude stejné složení, strukturu a funkci. V různých jejích částech vznikají místa, na kterých se organismy koncentrují více než na jiných, protože místní podmínky více vyhovují jejich požadavkům.

Studium společenstev se zabývá synekologie, v případě fosilních společenstev paleosynekologie. Protože komplex všech producentů, konzumentů a reducentů tvořících biocenózu je většinou velmi složitý a obsahující velké množství organismů nejrůznějších taxonomických skupin, je obtížné jej detailně analyzovat. Rozbor recentních společenstev se proto často zaměřuje na dílčí společenstva podle příslušnosti k taxonomickým nebo ekologickým skupinám. Takovéto neautonomní části biocenóz se označují jako asociace (např. asociace ptáků, planktonních řas, detritofágů apod.).

V paleoekologii nemohou být vždy paleobiocenózy (biocenózy organismů žijící v geologické minulosti) popisovány nebo analyzovány do takových detailů jako v recentu, protože se nám často zachovává pouze zlomek jedinců a druhů původní biocenózy. Proto se paleosynekologická studia mořských organismů zaměřují na případy, kdy fosilizační procesy příliš nemění složení biocenóz, např. na skupiny bentózních mnohobuněčných organismů se schránkami, na organismy účastnící se svými kostrami a schránkami tvorby útesů nebo na planktonní organismy se schránkami. Nejčastěji se studují paleoasociace tvořené zbytky jedné taxonomické skupiny (dírkovců, ramenonožců, pylových

zrn a spor apod.). Rozdíl mezi paleobiocenózou a paleoasociací je důležité mít na zřeteli, protože informace získané studiem paleoasociace jsou nutně nekompletní a snižují preciznost stanovování charakteru životních prostředí v geologické minulosti paleoekologickými metodami.

5.6.1. Tafonomie

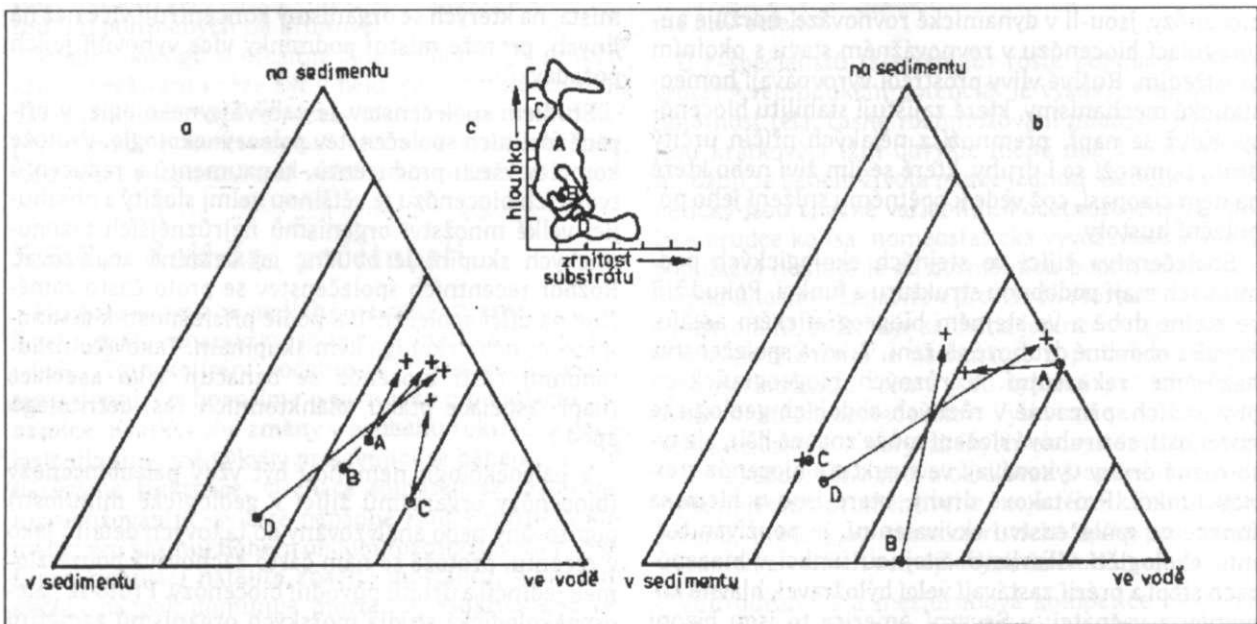
Zvláštním případem dílčího společenstva je fosilní společenstvo, které je pouze zlomkem původní biocenózy. Analýzou procesů, které probíhají při přechodu organických zbytků z biosféry do litosféry, se zabývá paleontologický obor zvaný **tafonomie**. Je to nauka studující transport, akumulaci a polohu zbytků organismů, jejich fosilizaci, změny v průběhu diagenese sedimentů a případné destrukce rozpouštěním nebo erozí.

Základní zákonitostí procesu vedoucího od biocenózy k **fosilnímu společenstvu** (angl. assemblage) je stálé a postupné zmenšování počtu organických zbytků z původní biocenózy. Je provázeno současně postupným mizením vzájemných kvalitativních i kvantitativních vztahů mezi organismy i vztahů organismů k prostředí charakteristických pro původní biocenózu. Celý proces lze rozdělit do několika fází. Po odumření organismů vznikají **nekrocenózy**. Je tak nazýván soubor odumřelých těl nebo jejich částí. Patří sem i části těl odhozených během života (peří, svlečky členovců, mléčné zuby, listy, zbytky plodů apod.).

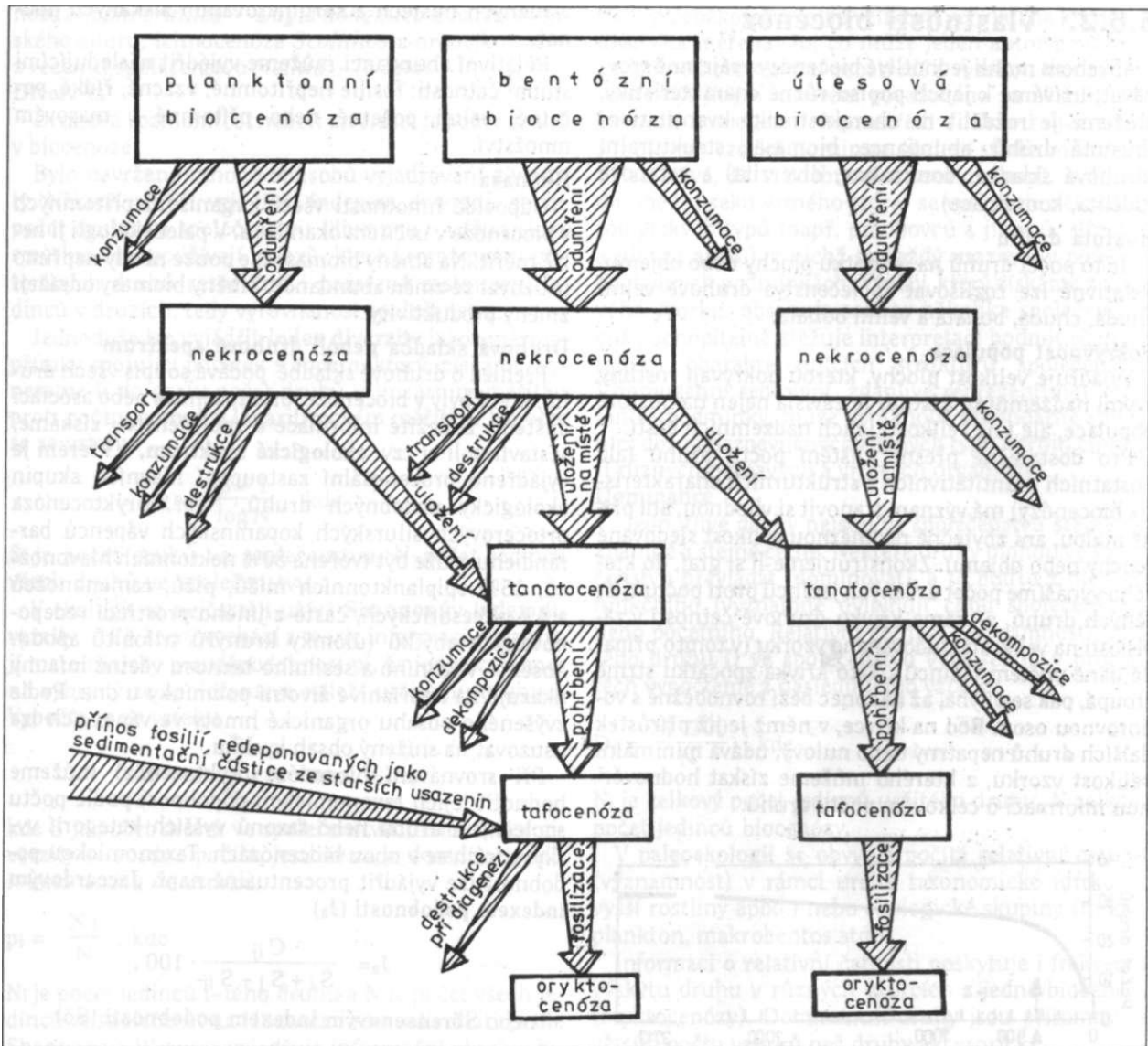
Zbytky náležející do nekrocenózy pocházejí z organismů, které žily současně v určitém biotopu. Od bio-

cenózy se nekrocenóza liší absencí organismů zkonzumovaných predátory.

Odumřelé zbytky nahromaděné na určitém místě sedimentačního prostoru nazýváme **tanatocenózou**. Mohou se v nich mísit zbytky různých nekrocenóz, které byly do místa jejich definitivního uložení transportovány z různých biotopů různě dlouhou dobu. Na mořském dně se akumulují jednak autochtonní bentózní druhy, které žily v místě, kde vzniká tanatocenóza, jednak sem padají zbytky planktonních organismů žijících ve vodním sloupci nade dnem. Velice drobné zbytky mikroskopických řas (např. kokoliti nebo schránky obrněnek) klesají ke dnu i několik let a mohou za tu dobu být transportovány proudy na vzdálenost mnoha set kilometrů. Rovněž všudypřítomná pylová zrna a spory se stávají součástí tanatocenóz usazovaných na mořském dně. I zbytky bentózních organismů jsou prouděním nebo příbojem transportovány do jiných míst, než kde se organismy vyskytovaly během života. Každý zná nálezy schránek mlžů nebo sepiových kostí vyvržených mořským příbojem na pobřeží. Při vzniku tanatocenózy dochází k ochuzení původní nekrocenózy. Část zbytků je zkonzumována nebo rozložena dekompozitory, část může být odnesena proudy a uložena na jiném místě. Transport bývá často selektivní. Pokud nacházíme ve fosilním společenstvu pouze zkameněliny určité velikostní třídy, může se jednat o autochtonní zbytky (reziduum) vzniklé odplavením (na souši odfoukáním) jemnějších částic (např. tzv. košticí plošky v turonských sedimentech české křídové pánve) nebo naopak o proudem akumulované alochtonní zbytky. Pro zhodnocení relativní délky transpor-



Obr. 5-29. Struktura asociací bentózních bezobratlých živočichů v šelfovém moři jižní Kalifornie z hlediska způsobu života. Trojúhelníkový diagram ukazuje poměrné zastoupení tří základních ekologických skupin bentózních živočichů (žijících na povrchu sedimentu, žijících v sedimentu, pohybujících se ve vodě u dna) v asociacích; a - diagram založený na 25 nejhojnějších druzích každé asociace; b - diagram založený na 5 nejhojnějších druzích každé asociace; c - diagram ukazující závislost zkoumaných asociací na hloubce a zrnitosti substrátu. A, B, C, D - základní asociace; kroužkem jsou označeny asociace celé, křížkem asociace druhů s pevnými schránkami. Z diagramů vyplývá zkreslení, které vzniká hodnocením pouze té složky společenstva, která je schopna fosilizace (křížky). Ke zkreslení dochází i při příliš malé velikosti hodnoceného vzorku, jak vyplývá z rozdílu mezi diagramem (a) a (b). Podle R.J. Stanton a J.R. Dodda 1976.



Obr. 5-30. Postup přeměny biocenózy na oryktocenózu. Definice jednotlivých úrovní přeměny jsou v textu učebnice. Originál.

tu je možné využít poměru spojených a oddělených misek mlžů nebo poměru počtu pravých a levých misek téhož druhu.

Pohřbením tanatocenózy vzniká **tafocenóza**. Oproti tanatocenóze může být dále ochuzena o druhy, které byly zničeny nekrofágy a rozkladem anebo které nemají předpoklady k fosilizaci (nemají tvrdé části). Součástí tafocenózy se mohou stát i starší fosilie, které byly jako sedimentární částice přineseny ze starších rozvětralých hornin. Díky tomu, že již v době vzniku tanatocenózy jsou fosilizované, mohou být i lépe zachovány než druhy, pocházející z původní tanatocenózy. Je to známe třeba z terciárního flyše Moravy, kde jsou v oligocenních sedimentech dobře zachováni redeponovaní křídoví dírkovci, zatímco schránky oligocenních dírkovců jsou zčásti rozpuštěné nebo mechanicky poškozené. Podobně kvartérní spraše v severním okolí Prahy mimo malých břichonožců rodu *Pupilla* obsahují i ce-

nomanské dírkovce transportované větrem. Tafocenóza přechází fosilizaci během diagenézy sedimentu do oryktocenózy. Opět může dojít diagenetickými procesy k destrukci některých prvků, a tím k ochuzení druhového složení nebo změně kvantitativních poměrů. **Oryktocenóza** je tedy komplex všech zkamenělých zbytků organismů v hornině, s kterými se na nalezišti setkáváme. Patří k ní i stopy po činnosti organismů, které se však z metodických důvodů obvykle studují odděleně. Někteří badatelé pro ně proto užívají termínu **ichnocenóza**.

V literatuře se dosud obvykle používá termín tanatocenóza v širším slova smyslu zahrnující tafocenózu i oryktocenózu.

5.6.2. Vlastnosti biocenóz

Abychom mohli jednotlivé biocenózy vzájemně srovnávat, užíváme k jejich popisu různé charakteristiky. Můžeme je rozdělit na charakteristiky kvantitativní (hustota druhů, abundance, biomasa), strukturální (druhovú skladba, dominance, diverzita) a vztahové (fidelita, koordinace).

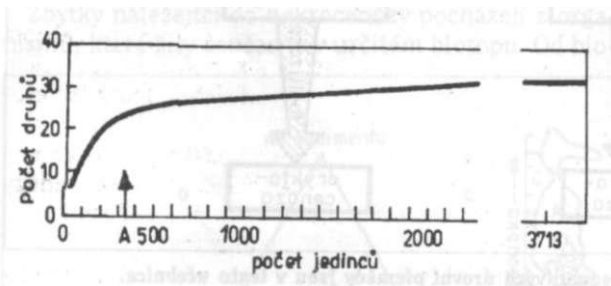
Hustota druhů

Je to počet druhů na jednotku plochy nebo objemu. Relativně lze rozlišovat společenstva druhově velmi chudá, chudá, bohatá a velmi bohatá.

Pokryvnost populace

Vyjadřuje velikost plochy, kterou pokrývají rostliny svými nadzemními částmi. Je závislá nejen na hustotě populace, ale i na velikosti jejich nadzemních částí.

Pro dostatečně přesné zjištění počtu druhů (ale i ostatních kvantitativních a strukturálních charakteristik biocenózy) má význam stanovit si vhodnou, ani příliš malou, ani zbytečně nadměrnou velikost sledované plochy nebo objemu. Zkonstruujeme-li si graf, do kterého vynášíme počet určených jedinců proti počtu zjištěných druhů, získáme křivku druhové četnosti v závislosti na velikosti studovaného vzorku (v tomto případě dané počtem jedinců). Tato křivka zpočátku strmě stoupá, pak se ohýbá, až nakonec běží rovnoběžně s vodorovnou osou. Bod na křivce, v němž je již přírůstek dalších druhů nepatrný nebo nulový, udává minimální velikost vzorku, z kterého můžeme získat hodnověrnou informaci o celkovém počtu druhů.



Obr. 5-31. Diagram ukazující závislost indexu diverzity na počtu statisticky zpracovaných jedinců v asociaci svrchnokřídových lasturnatek. Písmeno A na ose x označuje minimální velikost vzorku dávající výsledky, která již nejsou výrazně zkrácená. Podle V. Pokorného 1967.

Abundance

Je to počet všech jedinců, bez ohledu na druhovou příslušnost, vztažený na jednotku plochy nebo objemu. V paleoekologii často pracujeme s určitými objemy nebo hmotnostmi sedimentů, v kterých zjišťujeme počet fosilií. Je si třeba uvědomit, že se tyto fosilie nahromadily v určitém časovém intervalu. Je zřejmé, že v různých prostředích se stejný objem sedimentu usadí za různou dobu v závislosti na rychlosti sedimentace. I ve zdánlivě homogenním prostředí, charakterizovaném stejným typem sedimentu, může být rychlost sedimentace na drobných vyvýšeninách několikanásobně pomalejší než v drobných depresích o několik metrů dále. Tento rušivý moment můžeme částečně eliminovat odebráním více vzorků z jedné vrstvy

v různých místech a zprůměrováním získaných hodnot.

Relativní abundanci můžeme vyjádřit následujícími stupni četnosti: fosilie nepřítomné, vzácné, řídké, početné, velmi početné nebo přítomné v masovém množství.

Biomasa

Odpovídá hmotnosti všech organismů přítomných v biocenóze v určitém okamžiku. V paleoekologii ji nelze měřit. Na změny biomasy lze pouze někdy nepřímo usuzovat ze změn abundance. Změny biomasy odrážejí změny produktivity.

Druhovú skladba neboli druhové spektrum

Přehled o druhové skladbě podává soupis všech druhů, které byly v biocenóze, oryktocenóze nebo asociaci zjištěny. Důležité informace o společenstvu získáme, sestavíme-li si tzv. **ekologické spektrum**, v kterém je vyjádřeno procentuální zastoupení hlavních skupin ekologicky podobných druhů. Např. oryktocenóza ortocerových silurských kopaninských vápenců barandieny může být tvořena 80% nektonních hlavonožců, 15% epiplanktonních mlžů, plžů, ramenonožců a 5% akcesorických, často z jiného prostředí redeponovaných zbytků (úločky krunyřů trilobitů apod.). Absence vagilního a sesilního bentosu včetně infauny ukazuje na nepříznivé životní podmínky u dna. Podle zvýšeného obsahu organické hmoty ve vápencích lze usuzovat na snížený obsah kyslíku.

Při srovnávání biocenóz (oryktocenóz) můžeme hodnotit jejich taxonomickou podobnost podle počtu společných druhů nebo taxonů vyšších kategorií vyskytujících se v obou biocenózách. Taxonomickou podobnost lze vyjádřit procentuálně např. Jaccardovým indexem podobnosti (J_a)

$$J_a = \frac{C_{ij}}{S_i + S_j - S_{ij}} \cdot 100,$$

nebo Sørensenovým indexem podobnosti (S_δ)

$$S_\delta = \frac{2 C_{ij}}{S_i + S_j},$$

kde C_{ij} je počet taxonů společných oběma společenstvům, S_i počet taxonů společenstva i a S_j počet taxonů společenstva j.

V paleoekologii je stupeň taxonomické podobnosti užíván jako míra podobnosti prostředí, v kterých společenstva žila. Je to možné z toho důvodu, že přítomnost stejných druhů indikuje přítomnost stejných ekologických nik, které jsou z části určeny i prostředím. Dvě vrstvy obsahující shodnou nebo taxonomicky velmi podobnou autochtonní složku oryktocenózy náležejí, bez ohledu na jejich vzájemnou pozici a vzdálenost, ke stejné biofacii. **Biofacii** tedy můžeme definovat jako sedimentární těleso vzniklé za podmínek charakterizovaných určitým společenstvem organismů, přesněji řečeno určitou oryktocenózou.

Společenstva nebo oryktocenózy obdobného druhového složení bývá zvykem nazvat jménem jednoho až tří dominujících nebo nejvýznamnějších rodů. Takový název může nahradit rozsáhlé výčty druhů a usnadnit vzájemné srovnávání. Příkladem může být oryktoce-

nóza *Scyphocrinites* - *Dayia bohémica* z barrandienského siluru, ichnocenóza *Scolithos* z ordoviku, nebo z recentu společenstvo *Mellita* - *Tellina*.

Diverzita

Druhá rozmanitost neboli diverzita je počet druhů v biocenóze.

Bylo navrženo mnoho způsobů vyjadřování diverzity. Někteří autoři vyjadřují indexem diverzity pouze počet druhů ve společenstvu (diverzita v užším slova smyslu). Jiní používají indexů, které kromě počtu přítomných druhů respektují i poměrné zastoupení jedinců v druzích, tedy vyrovnanost společenstva.

Jednoduše lze vyjádřit **Index diverzity** jako směrnici přímky spojující počátek s bodem, který získáme, vyneseme-li do grafu počet druhů v lineárním měřítku proti počtu jedinců v logaritmickém měřítku. Vypočte se ze vztahu:

$$d_1 = \frac{S-1}{\log N}, \text{ kde}$$

S je počet druhů ve společenstvu, N počet jedinců všech druhů ve společenstvu.

V ekologii se nejčastěji užívá **Shannonův index diverzity** (H'), který vychází z teorie informací. Vyjadřuje matematicky pravděpodobnost p_i , že jedinec náhodně vybraný ze společenstva náleží určitému druhu i . Vypočte se ze vztahu

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

kde S je počet druhů ve společenstvu. Tento index diverzity se snadno počítá, jestliže za p_i dosadíme podíl i -tého druhu ve vzorku:

$$p_i = \frac{N_i}{N}, \text{ kde}$$

N_i je počet jedinců i -tého druhu a N je počet všech jedinců ve společenstvu. Hodnota indexu diverzity podle Shannona a Weavera vyjadřuje informační obsah v bitech na jedince. Jeho velikost závisí na počtu druhů ve společenstvu a na vyrovnanosti (ekvitabilitě, viz dále) společenstva. Čím vyšší počet druhů a čím menší dominance, tím je index diverzity H' vyšší. Předpokládejme např. společenstvo se 100 jedinci jednoho druhu, pak $H' = 0$. V případě 5 druhů po 20 jedincích je $H' = 2,32$ a při 10 druzích po 10 jedincích $H' = 3,32$. Jestliže by každý jedinec náležel jinému druhu pak $H' = 6,64$.

V paleoekologické literatuře se užívá též **Simpsonova indexu diverzity**, který se vypočte:

$$d_2 = \sum_{i=1}^S \frac{N(N-1)}{N_i(N_i-1)}, \text{ kde}$$

S je počet druhů ve vzorku, N_i počet jedinců i -tého druhu a N celkový počet jedinců ve vzorku. Tento index diverzity vyjadřuje pravděpodobnost, že dva jedinci náhodně vybraní ze vzorku společenstva, které obsahuje N jedinců, budou patřit témuž taxonu.

Různé způsoby výpočtu indexu diverzity vedou k tomu, že poměr indexů při srovnávání dvou společenstev se liší podle použitého vzorce. Určitý subjektivní vliv

má v paleoekologii volba velikosti vzorku, na kterém je diverzita měřena. To, co může jeden autor považovat za jediné heterogenní prostředí s vysokou diverzitou, může být jiným autorem považováno za několik svýbytných homogenních prostředí s nízkou diverzitou. Při plavení vzorků hornin za účelem studia mikrofosilií se stává, že v odebraném vzorku (např. v 10 cm dlouhém úseku vrtného jádra) se vyskytuje několik litologických typů (např. prachovců a jílovců, slínovců a jílovců apod.), z nichž se každý usazoval v poněkud odchylných podmínkách. Výplav, který získáme z takového vzorku, obsahuje soubor několika společenstev, což pochopitelně ztěžuje interpretaci hodnot různých indexů charakterizujících strukturu společenstva. I homogenní sediment, zdánlivě reprezentující konstantní podmínky, může vzniknout sekundárně smíšením dosud nezpevněných různých typů hornin činností různých hrabavých a vrtavých organismů.

Dominance

Jednotlivé druhy nejsou ve společenstvu stejně významné a stejně četné. Některé druhy mohou ve společenstvu převládat (dominovat), a to buďto z hlediska funkčního (významně ovlivňují chod společenstva), nebo početního. Relativní četnost (významnost) určitého druhu D ve společenstvu vyjádřenou v procentech vypočteme z následujícího vztahu:

$$D_i = \frac{N_i \cdot 100}{N}, \text{ kde}$$

N_i je celkový počet jedinců určitého druhu, N celkový počet jedinců biocenózy.

V paleoekologii se obvykle počítá relativní četnost (významnost) v rámci určité taxonomické (dírkovci, vyšší rostliny apod.) nebo ekologické skupiny (mikroplankton, makrobentos atd.).

Informaci o relativní četnosti poskytuje i frekvence výskytu druhu v různých vzorcích z jedné biocenózy (oryktocenózy). Dominantní druhy jsou přítomny ve větším počtu vzorků než druhy akcesorické.

Relativní četnost lze vyjádřit ve stupních nebo třídách: hlavní neboli dominantní druh (více než 10% biocenózy), doprovodný neboli influentní druh (5 - 10%), přídatný neboli akcesorický druh (méně než 5%). Druhy nebo skupiny druhů, které ve společenstvu převládají, mají vysokou biomasu nebo mají ve společenstvu řídicí funkci (např. stromy - ovlivňují mikroklima, soustřeďují značnou část biomasy, mění stavbu životního prostředí), označujeme jako **ekologické dominanty**.

Pokud jsou všechny druhy zastoupeny v biocenóze přibližně stejným počtem jedinců, jde o společenstvo vyrovnané. Převyšuje-li výrazně jeden nebo několik druhů četností svých jedinců ostatní druhy, hovoříme o společenstvu s vysokou dominancí. Dominanci společenstva lze charakterizovat **indexem dominance** c, který vypočteme ze vztahu:

$$c = \sum \left\{ \frac{n_i}{N} \right\}^2, \text{ kde}$$

n_i je počet jedinců i -tého druhu, N je počet všech jedinců ve společenstvu.

Čím více převládá ve společenstvu jeden nebo několik málo druhů, tím je index dominance vyšší a blíží se kl.

Jednoduše lze dominanci společenstva charakterizovat také součtem procentuálního zastoupení dvou nejhojnějších druhů ve společenstvu.

Ekvitabilita

Stejnou vlastnost společenstva popisovanou termínem dominance vyjadřuje i tzv. ekvitabilita čili vyvážanost. Dominance a ekvitabilita jsou nepřímo úměrné - vysoká dominance odpovídá nízké ekvitabilitě a naopak. Ekvitabilita (E) se vypočte ze vztahu

$$E = \frac{H'}{H_{\max}}, \quad H_{\max} = \log_2 S, \quad \text{kde}$$

H' je index diverzity podle Shannona a Weavera, S počet druhů ve společenstvu. Hodnota E se mění od 1 v případě, že všechny druhy jsou zastoupeny stejným počtem jedinců, k 0 v případě rostoucí dominance.

Mezi počtem jedinců a počtem druhů ve společenstvu existuje určitý zákonitý vztah. V každém společenstvu je obvykle několik málo druhů s velkým počtem jedinců a velký počet druhů, které jsou zastoupeny středně nebo málo početnými populacemi. Obecně platí, že v každé biocenóze jsou drobné druhy zastoupeny podstatně větším počtem jedinců než druhy velké.

Fidelita

Vyjadřuje vyjadřuje stupeň vázanosti nebo věrnosti druhu k určité biocenóze. Stenovalentní druhy s výraznými adaptacemi mají vysokou věrnost určitému prostředí a jsou pro určité společenstvo charakteristické. Euryvalentní druhy bývají členy různých společenstev, mají nízkou fidelitu.

Koordinace

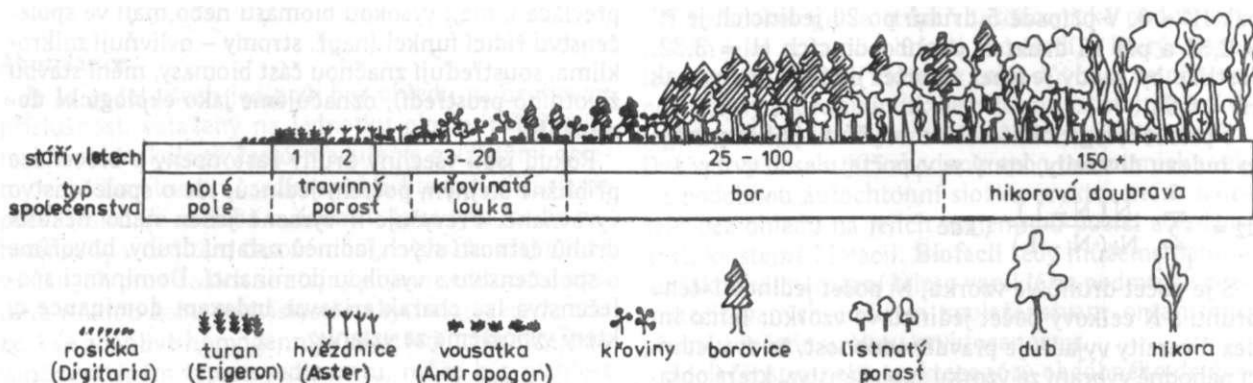
udává stupeň společného výskytu dvou nebo více druhů ve společenstvu. Příčiny společného výskytu mohou spočívat ve stejných nárocích na prostředí, živiny, úkryty nebo v mezidruhových vztazích (parazit a jeho hostitel, predátoři a jejich kořist apod.).

5.6.3. Sukcesní stadia vývoje biocenóz

Každá biocenóza se během svého trvání mění a vyvíjí. Cyklické změny abiotických podmínek v životním prostředí vyvolávají v biocenózách výrazné periodické změny v druhovém složení a v jejich struktuře. Typickým příkladem je sezónní proměnlivost abiotických faktorů - v mírném pásmu především teploty, v tropických oblastech hlavně změny srážkové činnosti, vlhkosti a teploty. Ve vodních ekosystémech se více uplatňuje jako periodický faktor salinita a teplota, v cirkumpolárních oblastech výrazné změny v intenzitě a délce světelného dne. Během roku se např. mění druhová skladba fytoplanktonu, dominance jednotlivých druhů i jejich abundance. Obdobně se mění i složení společenstev zooplanktonu.

Dlouhodobé, neperiodické a bez vnějšího zásahu nevratné změny společenstva, přesněji řečeno časový sled na sebe navazujících společenstev, nazýváme **ekologickou sukcesí**. Pojem sukcese byl rozpracován pro zákonité časové změny především společenstev suchozemských rostlin. Probíhá několika sukcesními **stadii**, která tvoří sukcesní řadu.

Osídlování biologicky prázdného prostoru počíná jedním nebo několika málo druhy, které svou životní činností (exkrety a sekrety, rozrušováním hornin, hrabáním, rozkladem odumřelých těl apod.) mění okolní prostředí a připravují ho pro imigraci dalších druhů. Tato společenstva počátečních sukcesních stadií jsou složena z malého počtu tzv. **pionýrských druhů**. Jedná se převážně o drobné autotrofní druhy, obvykle však individuálně velmi početné a schopné v krátké době zmnohásobit svou biomasu (r-stratégové). Jejich metabolismus je ve srovnání s metabolismem druhů společenstev pokročilých sukcesních stadií málo účinný. Pionýrské společenstvo produkuje více organické hmoty než spotřebovává. Potravní řetězce jsou krátké, bez konzumentů vyšších trofických úrovní. Vzhledem k malému počtu druhů je jeho vnitřní struktura málo vyvážená s malým počtem vazeb, na nízkém stupni uspořádanosti. Většina energetických zdrojů takového společenstva je v mimobiotické sféře - v substrátu, ve



Obr. 5-32. Sukcesní řada hlavních dominantních druhů rostlin počínající opuštěným polem v podhůří jv. části USA a končící hikorovou doubravou (klimaxové společenstvo). Podle H.J. Ostinga 1942.

vodě nebo ve vzduchu. Slabá organizace způsobuje, že na změny vnějších podmínek společenstvo reaguje výrazným kolísáním individuální četnosti jednotlivých druhů, z nichž jeden nebo několik málo jsou vysoce dominantní.

V dalším průběhu sukcese, jak se zvyšuje obyvatelnost daného prostředí a rostou potravní zdroje, dochází k postupné změně druhů, takže se mění i společenstvo. Není-li sukcese rušena velkými změnami prostředí, pokračuje až do konečného stadia, které nazýváme klimaxovým stadiem. Jeho charakter je určován především klimatickými a půdními faktory. Jinak tedy vypadá klimaxové stadium v poušti a jinak ve vlhkých tropech.

Klimaxové společenstvo je charakteristické velkou druhovou diverzitou, převládají druhy heterotrofní, náležející vyšším trofickým úrovním. Jednotlivé druhy jsou v průměru zastoupeny menším počtem jedinců a jejich četnost jen málo kolísá. Klimaxová společenstva se tedy vyznačují velkou vyrovnaností neboli ekvibilitou. Druhy vyvrátělého společenstva patří vesměs ke K-stratégům a ve srovnání s druhy pionýrských stadií mají často komplikovanější ontogenetický vývoj, větší velikost a vysoce specializované (někdy až bizarní) tvary. Mají v průměru menší počet potomků a často se u nich vyskytuje péče o potomstvo. Uvnitř společenstva vzrůstá kompetice a přírodní výběr preferuje účinnější metabolismus a větší specializaci, tedy hospodárnější využívání dostupné energie. Tím je početnost populací udržována blízko horní hranice úživnosti prostředí (K-selekce). Jednotlivé ekologické niky jsou užší, takže vedle sebe může žít mnohem větší počet druhů než v pionýrských sukcesních stadiích. Ve vnitřní struktuře společenstva je daleko větší počet mezidruhových vztahů, což mu zajišťuje vyšší stabilitu. Potravní řetězce jsou delší, ústrojná hmota produkovaná společenstvem je tedy využívána úplněji než u ranějších sukcesních stadií. Tak lze klimax charakterizovat jako homeostatický systém, v němž je úhrnná produkce organické hmoty a její import ekvivalentní energetické spotřebě společenstva a exportu. Organická hmota se tedy v klimaxových stadiích uvnitř ekosystému dlouhodobě nehromadí.

Sukcese nemusí vždy probíhat přímo, může být před dosažením konečného klimaxového stadia prudkými změnami okolních podmínek i vícekrát přerušena nebo dokonce zcela zastavena zničením společenstva. Každá taková změna (klimatu, kvantity nebo kvality potravy apod.) vede k porušení rovnováhy ekosystému. Dochází k náhlému snížení počtu druhů a často k převládnutí (dominanci) některého z nich. Tento jev označujeme jako zmlazení nebo rejuvenaci ekosystému. Je to vlastně návrat do některého z nižších sukcesních stadií (zpětná, regresivní sukcese). Společenstvo se po rejuvenaci může opět vzestupně (progresivně) vyvíjet ke klimaxu. Na rozdíl od primární ekologické sukcese, která začíná na neživém a dosud neosídleném podkladu, je sukcese po zmlazení nazývána sukcesí sekundární.

Směna druhů v sukcesní řadě nastává proto, že populace mění prostředí a vytvářejí tak příhodné pod-

mínky pro jiné populace. Z tohoto hlediska můžeme za ekologické sukcese považovat i některé změny společenstev v mořském prostředí. Bentózní organismy s tvrdými schránkami žijící na bahnitěm substrátu poskytují pevný podklad pro další společenstvo sesilního bentosu. Při růstu útesů z hlubší, klidné vody do mělčho, agitovaného prostředí u hladiny se mění jak společenstvo organismů, které útes budují, tak těch, které na něm žijí.

Za ekologickou sukcesí ve shora uvedeném významu nepovažujeme změny společenstev vyvolané postupnými změnami vnějšího prostředí (ochlazování nebo oteplování klimatu, transgresivní a regresivní cykly apod.).

5.6.4. Stabilita biocenóz

Každá biocenóza se v nových podmínkách mění a vyvíjí tak dlouho, až se dostane do dynamicky vyváženého (homeostatického), ustáleného stavu se všemi faktory, které na ni působí. Tato rovnováha je udržována řadou autoregulačních mechanismů společenstva, z nichž k nejvýznamnějším náleží síť potravních vazeb. Čím je těchto vazeb a vztahů méně, tím je celý systém labilnější, čím je jich více, tím je stabilnější (narušení jediného existujícího vztahu znamená rozpad systému, narušení jednoho vztahu z dvaceti systémů vážně neohroží). Protože počet vzájemných vztahů a vazeb stoupá s přizpůsobením společenstva okolním podmínkám, s jeho vývojem a vyvrátlostí, můžeme každou biocenózu hodnotit i z hlediska její stability.

Stabilita je schopnost společenstva setrvat při působení nějakého rušivého faktoru v původním stavu nebo se do něj po přerušení působení rušivého faktoru navrátit. Restituci výchozího stavu umožňují autoregulační mechanismy společenstva. Stupeň stability má dvě složky - odolnost a pružnost.

Odolností (rezistencí) je míněna schopnost systému odolat vychýlení z původního stavu, nebo udržet vychýlení v únosné míře bez narušení funkce systému. Čím větší jsou změny prostředí, tím jsou ekosystémy proti nim méně odolné.

Pružnost je schopnost systému navrátit se po vychýlení do původního stavu, respektive rychlost, s jakou ekosystém odstraní následky změny prostředí.

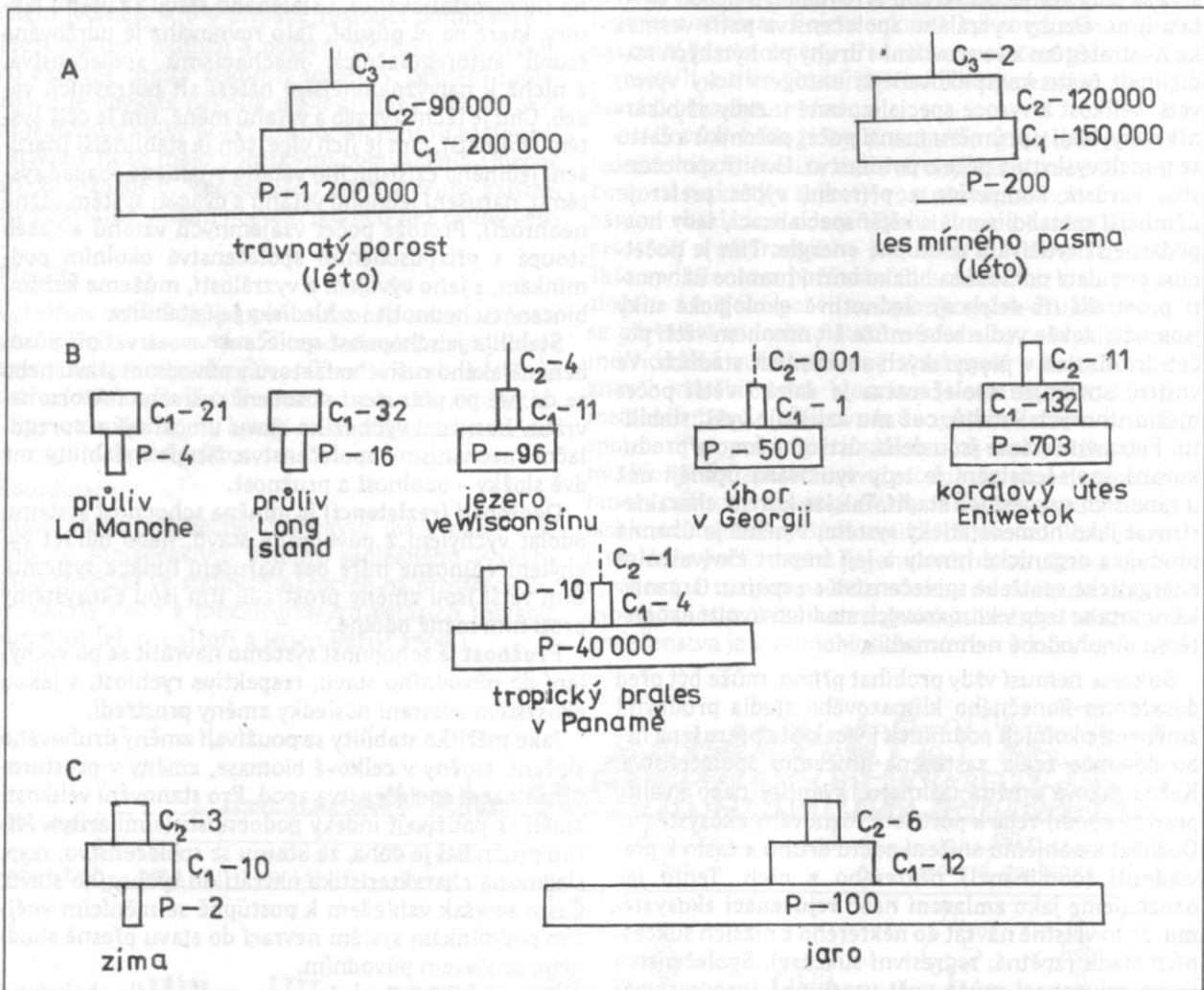
Jako měřítko stability se používají změny druhového složení, změny v celkové biomase, změny v prostorovém složení společenstva apod. Pro stanovení velikosti změn se používají indexy podobnosti (similarity). Mírou pružnosti je doba, za kterou se společenstvo, resp. sledovaná charakteristika navrátí do výchozího stavu. Často se však vzhledem k postupně se měnícím vnějším podmínkám systém nevrací do stavu přesně shodného se stavem původním.

Pro stabilitu společenstev mají vedle bohatství strukturních vztahů význam i autekologické vlastnosti jednotlivých druhů společenstva, zvláště druhů dominantních. Je to především jejich ekologická valence a strategie rozmnožování. Uzká specializace stenovalentních druhů omezuje nebo vylučuje vzájemnou kompetici. Zároveň ale snižuje i jejich rezistenci vůči

výkyvům životních podmínek. Výrazná změna prostředí může pak ohrozit nejen jejich existenci, ale i existenci druhů v následných článcích potravních řetězců. Ekosystém složený z většího počtu polyfágních nebo euryvalentních druhů je tedy mnohem stabilnější než ekosystém z malého počtu monofágů nebo stenobiontů, vytvářejících malé množství vazeb. Příkladem může být přemnožení škůdců v hospodářských monokulturách. Co se týče stability celého společenstva, mají mladší sukcesní stadia menší odolnost, ale větší pružnost než stadia vyzrálejší. Snížení pružnosti a vzrůst odolnosti ve vyzrálejších sukcesních stadiích si můžeme vysvětlit vyšším procentem K-strategů ve společenstvu a přítomností více specializovaných druhů a zástupců vyšších trofických úrovní. Takové společenstvo má velkou biomasu, pomalý obrát živin, větší produkci a pomalý růst. To zvyšuje jeho rezistenci a tlumí působnost výkyvů prostředí, ale vede to zároveň k poklesu pružnosti.

Naopak v sukcesně mladších společenstvech je více r-strategů, kteří mají krátký životní cyklus, vysokou reprodukční kapacitu, lépe se šíří apod. Pionýrská sukcesní stadia proto rychleji mění svoji skladbu v závislosti na výkyvech životních podmínek, jsou málo odolná.

Případy zhroucení společenstev na nejrůznějších organizačních úrovních a jejich následná rejuvenace jsou dobře dokumentovány ve fosilním záznamu. Příkladem může být třeba zhroucení globálních ekosystémů na rozhraní geologických ér paleozoika a mezozoika, mezozoika a kenozoika apod. Díky možnosti studovat průběh velkých a dlouhodobých změn ekosystémů může být paleoekologie velice prospěšná našim znalostem o stabilitě společenstev. Jejich význam a důležitost stále stoupá vzhledem ke vzrůstající intenzitě antropogenních zásahů do životního prostředí. Recentní ekologická studia jsou totiž (a vzhledem k absenci faktoru času i vždy zůstanou) příliš krátko-



Obr. 5-33. Ekologické pyramidy v různých ekosystémech.

A - pyramidy početnosti: počet jedinců na 1000 m² (mimo mikroorganismů a půdních živočichů).

B - pyramidy biomasy (biomasa jednotlivých trofických úrovní je udána v gramech sušiny na m).

C - sezónní změna pyramidy biomasy ve vodním sloupci (pouze plankton) v jezeře v Itálii vyjádřena v mg sušiny na m.

P - producenti, C₁ - primární konzumenti, C₂ - sekundární konzumenti, C₃ - terciární konzumenti (vrcholní masožravci), D - rozkládací (baktérie, houby a detritofágová).

Upraveno podle E.P. Oduma 1977.

dobá k tomu, aby bylo možné předpovědět trend a průběh těchto lidstvu nebezpečných změn.

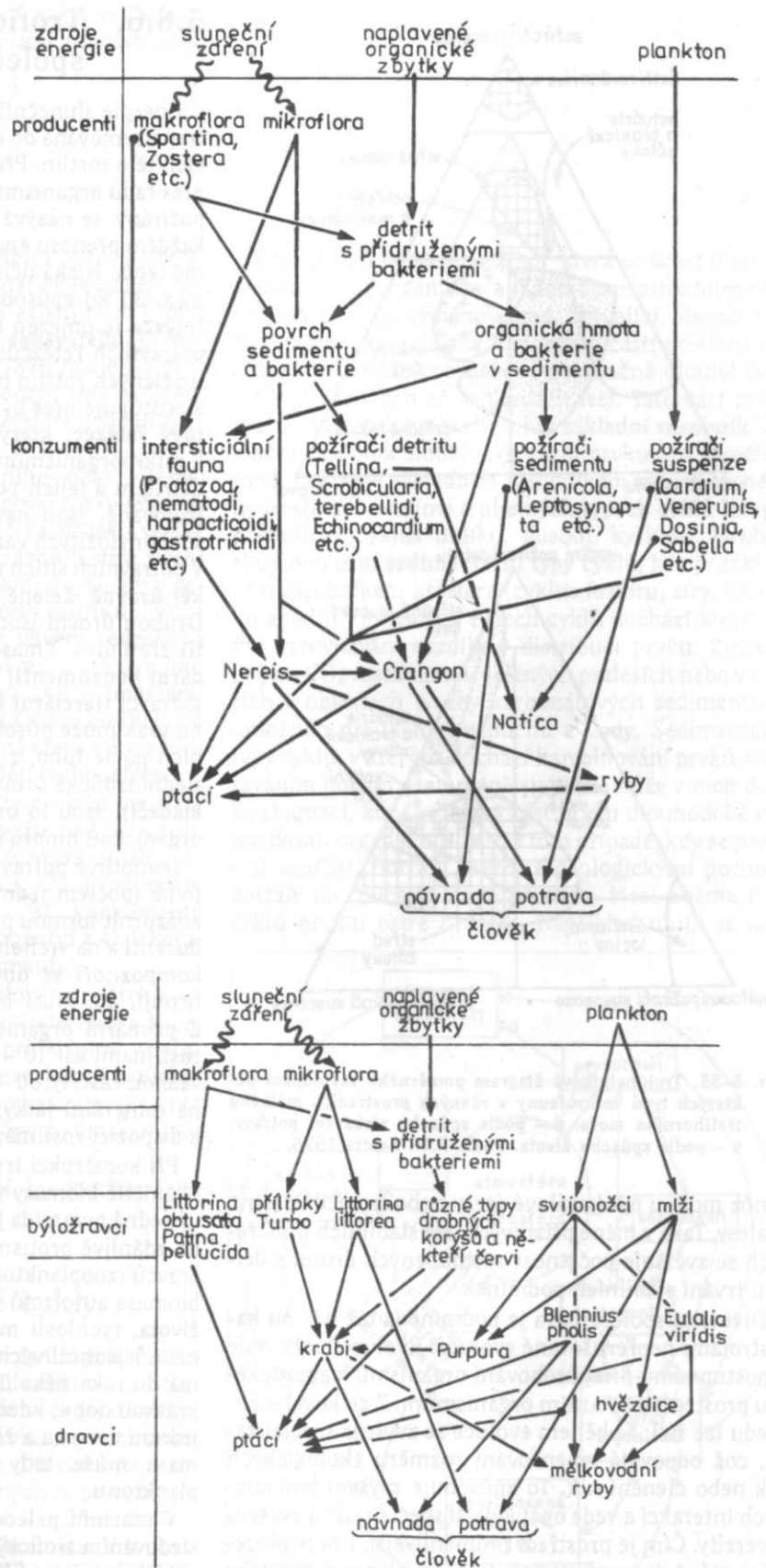
5.6.5. Biocenotické principy

Na základě studia vzájemných vztahů biotopů a biocenóz a základních trendů vývoje ekosystémů (ekologických sukcesí) byly formulovány tři obecné zákonitosti, tzv. biocenotické principy.

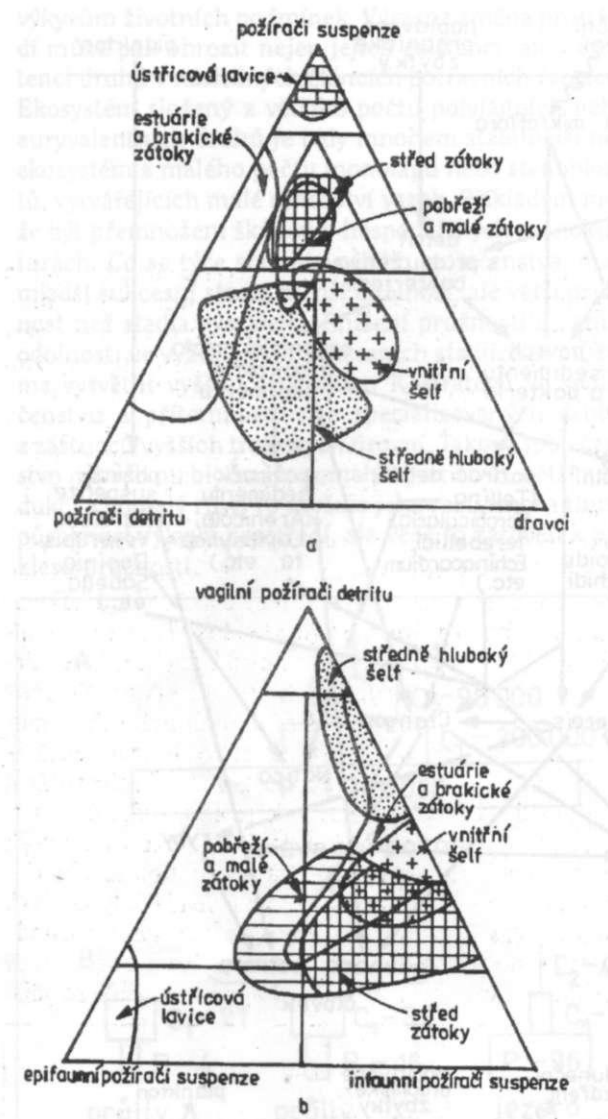
První se týká závislosti druhové diverzity na pestrosti životních podmínek. Čím jsou životní podmínky biotopu rozmanitější, tím více druhů je v biocenóze zastoupeno, přičemž hustota populací jednotlivých druhů je poměrně nízká. Např. v tropickém deštném pralese je na malé ploše více druhů rostlin a hmyzu, než v celé Evropě. Také na velkém bariérovém útesu na východním pobřeží Austrálie lze nasbírat spíše 100 různých druhů měkkýšů než 100 jedinců jednoho druhu.

Druhý biocenotický princip konstatuje, že čím více se životní podmínky biotopu odchylují od optimálního stavu, tím je biocenóza druhově chudší. Populace několika málo druhů však dosahují vysoké početnosti. S tímto principem souvisí také pravidlo abundance, podle něhož největší početnosti (abundance) dosahují euryvalentní druhy ve variabilnějších biotopech. Naopak stenovalentní druhy jsou nejpočetněji zastoupeny v biotopech se stálými a extrémními podmínkami. Druhově chudé biocenózy jsou typické třeba pro tundru, slaná jezera, hluboké části oceánu, brakické a znečištěné vody nebo vysokohorské oblasti.

Podle třetího biocenotického principu je biocenóza druhově tím bohatší, vyrovnanější a stabilnější, čím jsou životní podmínky v biotopu stálejší. Příkladem druhově bohatých bio-



Obr. 5-34. Schéma potravních řetězců v oceánu: nahoře - v litorální oblasti i písčitém dnem, dole - v litorální oblasti se skalnatým dnem. Podle RV. Taita 1981.



Obr. 5-35. Trojúhelníkový diagram poměrného zastoupení některých typů makrofauny v různých prostředích mělkého třetihorního moře. a - podle způsobu získávání potravy; b - podle způsobu života. Podle R.W. Scotta 1978.

cenóz mohou být korálové útesy nebo tropické deštné pralesy. Také v méně příznivých, ale stabilních prostředích se zvětšuje početnost zastoupených druhů s délkou trvání stabilních podmínek.

Diverzita společenstva je podmíněna též délkou katastrofami nepřerušované evoluce. Evoluce bioty vede k postupnému přizpůsobování organismů k abiotickému prostředí a ostatním organismům. Z celkového pohledu lze říci, že během evoluce se zvyšuje specializace, což odpovídá zmenšování rozměru ekologických nik nebo členění nik. To způsobuje zvýšení biologických interakcí a vede opět k další specializaci a zvýšení diverzity. Čím je prostředí proměnlivější, tím je biocénóza méně diverzifikovaná. Platí to jak pro periodicky se měnící prostředí (např. sezónní změny mírného pásma), tak pro prostředí, ve kterých dochází k nepravidelným a neočekávaným velkým změnám.

5.6.6. Trofická struktura společenstev

Energie slunečního světla je v průběhu fotosyntézy transformována do energie organických látek skládajících tělo rostlin. Přenos energie obsažené v rostlinách přes řadu organismů, kteří je požírají a jsou dále samy požírány, se nazývá potravní čili trofický řetězec. Při každém přenosu energie se jí značná část ztrácí ve formě tepla. Nízká účinnost přenosu energie (5 až 15 %, max. 30 %) způsobuje, že počet stupňů čili „čládků“ řetězce je omezen na 4-6. Existují dva základní typy potravních řetězců: 1) pastevní řetězec, který začíná u zelených rostlin nebo u chemosyntetických bakterií a postupuje přes býložravce k masožravcům, 2) detritový řetězec, který vede od mrtvé ústrojné hmoty k mikroorganismům, odtud k organismům živícím se detritem a jejich požíračům. Potravní řetězce nejsou izolované. Jsou navzájem propojeny, takže vytvářejí soubor složitých vazeb, tzv. potravní čili trofickou síť. V potravních sítích rozlišujeme různé potravní (trofické) úrovně. Zelené rostliny tvoří úroveň producentů. Druhou úrovní jsou býložravci (primární konzumenti), třetí úrovní masožravci živící se býložravci (sekundární konzumenti) a čtvrtou masožravci živící se masožravci (terciární konzumenti). Populace téhož druhu však může působit na jedné i více trofických úrovních podle toho, z jakého zdroje získává energii. Poslední trofická úroveň je tvořena dekompozitory (rozkladací). Jsou to organismy, které rozkládají mrtvou organickou hmotu opět na jednoduché látky.

Jednotlivé potravní úrovně lze vyhodnotit kvantitativně (počtem jedinců, biomasou, energií) a graficky znázornit formou pyramid. Na její bázi primární producenti a na vrcholu konzumenti nejvyššího řádu. Dekompozitoři se obvykle do trofické pyramidy nezahrnují, ale musí být uvažováni v potravních sítích. Z primární organické hmoty produkované zelenými rostlinami asi 10 - 20 % spotřebují živočichové, převážnou část, tj. 80 - 90 %, rozkládají dekompozitoři až na minerální látky, které jsou pak z větší části opět k dispozici rostlinám.

Při konstrukci trofických pyramid z hodnot objemu okamžité biomasy ve vodních prostředích se stává, že výsledná pyramida je otočena špičkou dolů. Ukazuje to na zdánlivě protismyslnou situaci, kdy biomasa býložravců (zooplankton) a masožravců (ryby) je větší, než biomasa autotrofů (fytoplanktonu). Je to dáno délkou života, rychlostí metabolismu a rozmnožování organismů jednotlivých potravních úrovní. Fytoplankton má do roka několik desítek generací a žije jen velmi krátkou dobu, kdežto ryby se obvykle rozmnožují jen jednou do roka a žijí několik let. Jejich okamžitá biomasa může tedy přesáhnout okamžitou biomasu planktonu.

V marinní paleoekologii může být v souvislosti se sledováním trofických struktur hodnocen poměr požíračů substrátu a filtrátorů v úrovni primárních konzumentů. Jejich poměr odpovídá poměru organické hmoty obsažené v sedimentu a suspendované ve vodě a je závislý na turbulenci prostředí. V prostředí s vyšší

energií jsou potravní částice spíše v suspenzi, kdežto v klidném prostředí se usazují a jsou součástí sedimentu.

5.7. Ekosystémy

Biocenózy tvoří spolu se svým abiotickým prostředím strukturální a funkční celek, který nazýváme ekosystém. Soubor všech ekosystémů existujících v mořích a na pevninách tvoří **globální ekosystém** čili **biosféru**. Termín biosféra zavedl v r. 1875 rakouský geolog Eduard Suess pro veškeré živé organismy na Zemi, jako obdobu pojmů atmosféra, hydrosféra nebo litosféra.

Koncepci biosféry jako zvláštního obalu Země, v němž existuje živá hmota, rozpracoval ruský mineralog a geochemik Vladimír Ivanovic Vernadskij ve své knize Biosféra (1926). Zabýval se zákonitostmi šíření živé hmoty v biosféře, jejími změnami a vývojem v geologické historii Země. Do svých úvah zahrnul i působení člověka. Změnami v biosféře vlivem vědeckého poznání lidstva by měla vzniknout nová etapa jejího vývoje nazývaná sféra lidského rozumu - **noosféra**. Protože působení člověka na přírodu má v dnešní době často negativní důsledky, je současná etapa vývoje biosféry některými vědci nazývána raději technosféra.

Mezi živou a neživou částí biosféry probíhá neustále výměna hmoty a energie a obě se vzájemně ovlivňují. Biosféra zahrnuje čtyři základní funkční složky: 1) ekosféru (souhrn všech biotopů), 2) producenty (všechny autotrofní organismy), 3) konzumenty (všechny heterotrofní makrokozumenty) a 4) **dekompozitory** (heterotrofní mikrokozumenty).

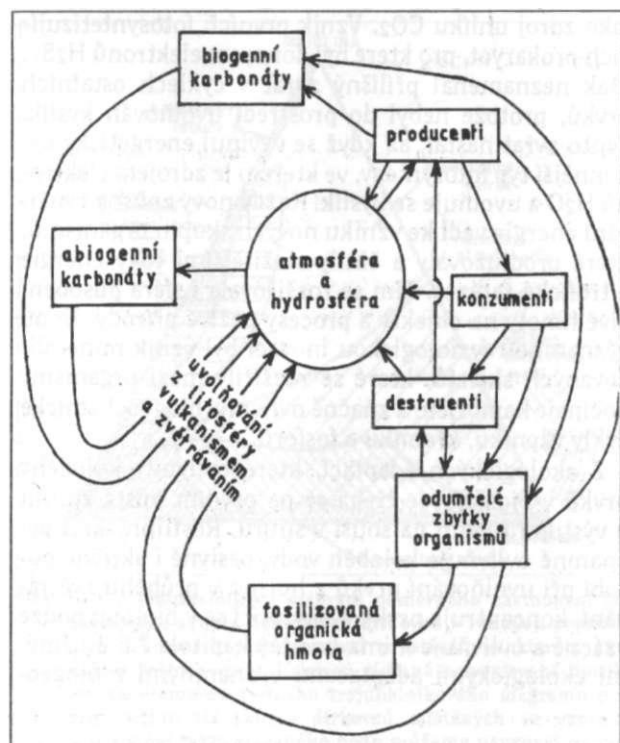
Každý ekosystém se vyznačuje koloběhem látek a tokem energie. Biogenní prvky jsou extrahovány z anorganických sloučenin a převáděny primárními producenty na organické sloučeniny. Ty procházejí trofickými řetězci a po odumření organismů jsou prvky opět dekompozičním procesem uvolňovány do fondu minerálních živin.

Takovéto koloběhy se nazývají biogeochemické cykly.

5.7.1. Biogeochemické cykly

Přechod chemických prvků a anorganických sloučenin z prostředí do živých organismů a zpět do prostředí označujeme jako koloběh látek v ekosystémech. Specifické koloběhy jednotlivých prvků jsou pak popisovány jako biogeochemické cykly. Důležité jsou zejména cykly biogenních prvků nutných nebo významných pro stavbu a funkci organismů - uhlíku, dusíku, fosforu, kyslíku, síry, vápníku nebo křemíku. V současné etapě vývoje biosféry je z hlediska ochrany přírody důležité studovat též cykly některých toxických prvků (Pb, As, Cd, Mg, Cu) nebo radioizotopů (^{60}Co , ^{137}Cs , ^{131}I) uvolňovaných do prostředí činností člověka.

Část atomů nějakého prvku, která se účastní rychlé výměny mezi organismy a jejich bezprostředním okolím, představuje **výměnný fond**. Zbývající, obvykle větší množství prvku je dlouhodobě součástí ekosféry a do organismů může přecházet i po značně dlouhé době (řádově desítkách až miliardách let). Tato část prvku tvoří v biogeochemickém cyklu **základní zásobník**. Základní zásobník slouží jako zdroj prvku pro výměnný fond. Pokud je základním zásobníkem atmosféra nebo hydrosféra, hovoříme o **plynných typech cyklů** (biogeochemický cyklus uhlíku, dusíku, kyslíku). Druhou skupinou jsou **sedimentární typy cyklů**, kde je základním zásobníkem litosféra (cyklus fosforu, síry, křemíku apod.). V plyných typech cyklů dochází k rychlému vyrovnávání rozdílů v distribuci prvku. Zvýšený příjem CO_2 rostlinami v deštných pralesích nebo v mořích v oblastech tvorby karbonátových sedimentů je umožněn prouděním vzduchu a vody. Sedimentární typy cyklů, v kterých dochází k uvolňování prvků zvětráváním hornin, jsou méně stabilní. Může v nich dojít ke stagnaci, kdy je značná část prvku dlouhodobě mimo dosah organismů. Je to v tom případě, kdy se prvek stal součástí hornin, které se geologickými pochody dostaly do hlubších částí litosféry. Mezi oběma typy cyklů nejsou ostré hranice. Například uhlík se jako



Obr. 5-36. Biogeochemický cyklus* uhlíku. Originál.

součástí karbonátů či fosilizované organické hmoty (uhlí, ropa, bitumeny, grafit) dostává do litosféry. Naopak třeba širaje uvolňována z litosféry při sopečné činnosti nebo při spalování fosilních paliv jako plynny SO₂ do atmosféry.

Podle jiných kritérií můžeme v univerzálních biogeochemických cyklech prvků v biosféře rozlišit dvě cesty: biotický cyklus (též malý koloběh) a geologický cyklus (též velký koloběh). Biotický cyklus je koloběh prvků uvnitř ekosystému, v kterém můžeme dále rozlišit fázi absorpce chemických prvků z prostředí a jejich přenos trofickými řetězci, fázi restituce - uložení části prvků v opadance, zdechlinách, výkalech apod. nebo jejich vyloučení respirací a fázi mineralizace. V té jsou organicky vázané prvky specializovanými organismy převáděny na anorganické sloučeniny, které mohou být opět absorbovány z prostředí a užity pro výstavbu těl a metabolické pochody různých organismů.

Geologický cyklus je napojen na biotický cyklus. Prvky ve fázi restituce nebo mineralizace se stávají součástí sedimentů - např. uhlík ve formě rašeliny, uhlí, ropy, bitumenů nebo karbonátů (vápenec, dolomit), síra v pyritu, fosfor ve fosforitech nebo křemík v silicitech. Do biotického cyklu se mohou prvky vrátit až tehdy, kdy se horniny, ve kterých jsou obsaženy, dostanou geologickou činností na zemský povrch a zvětrají. To může trvat řádově i miliardy let.

Charakter biogeochemických cyklů se měnil během existence biosféry evolučními inovacemi fyziologických procesů a ekologickými adaptacemi organismů. Jinak probíhal biogeochemický cyklus uhlíku v době existence prvotních ekosystémů anaerobně heterotrofních prokaryotních organismů, kdy byly pro organismy zdrojem uhlíku pouze organické sloučeniny, jinak po vzniku fotosyntetizujících organismů využívajících jako zdroj uhlíku CO₂. Vznik prvních fotosyntetizujících prokaryot, pro které byl donorem elektronů H₂S, však neznamenal přílišný zvrat v cyklech ostatních prvků, protože nebyl do prostředí uvolňován kyslík. Tento zvrat nastal, až když se vyvinul energeticky výkonnější typ fotosyntézy, ve kterém je zdrojem elektronů H₂O a uvolňuje se kyslík. Každý nový způsob využívání energie vedl ke vzniku nových skupin organismů, které prodlužovaly a činily složitějšími toky energie a trofické řetězce. Tím se rozšiřovala i sféra působení živé hmoty na objekty a procesy neživé přírody. Jinou významnou fyziologickou inovací byl vznik mineralizovaných skeletů, které se rozšířily mezi organismy počínaje kambriem a značně ovlivnily biogeochemické cykly vápníku, křemíku a fosforu.

Z ekologických adaptací, které ovlivnily koloběhy prvků v biosféře, je třeba se na prvním místě zmínit o výstupu rostlin na souši v siluru. Rostlinný kryt významně ovlivňuje koloběh vody, pasivně i aktivně působí při uvolňování prvků z hornin v průběhu zvětrávání, koncentruje prvky vyskytující se v biotopu pouze vzácně a ovlivňuje klima (viz též kapitola 7.6.2.) Jinými ekologickými adaptacemi významnými z biogeo-

chemického hlediska je např. vznik létajících obratlovců živičích se mořskými rybami (přenos prvků, především fosforu, z mořských do kontinentálních ekosystémů) nebo vznik planktonních organismů s mineralizovanými skelety. Ty vstupují do koloběhů vápníku či křemíku a ovlivňují distribuci těchto prvků v hlubokomořských sedimentech a na šelfech.

5.7.2. Tok energie

Energie slunečního záření dopadajícího na zemský povrch je využívána fotosyntézou pouze z malé části. V produkčních oblastech je z ní primárními producenty zachyceno maximálně 1-2 %, z fotosynteticky aktivního záření (o vlnové délce 380 - 780 nm) je to maximálně 2 - 4 %. Část dopadajícího záření se odráží (albedo), větší část se mění v tepelnou energii. Podél potravního řetězce postupuje v ekosystému energetický tok. Začíná přeměnou energie slunečního záření v energii chemické vazby organických sloučenin a končí jejich úplným rozkladem. Na každém stupni trofického řetězce se část energie z ekosystému ztrácí respirací a restitucí organické hmoty. Energie přenášená do vyšších trofických úrovní se zmenšuje (tzv. energetická kaskáda). Pokud není veškerá odumřelá hmota rozložena, stává se součástí sedimentů (rašelina, uhlí, ropa). Část energie je takto konzervována a je uvolněna až po oxidaci při větrání nebo při spalování, často i stovky milionů let po odumření.

5.7.3. Produktivita ekosystémů

Množství organické hmoty vytvořené živými systémy za jednotku času nazýváme biologická produktivita. Termínem produkce pak označujeme produktivitu vztaženou na jednotku plochy nebo objemu. Primární produkce je ta část organické hmoty, kterou vytvářejí autotrofní organismy. Z abiotických faktorů ovlivňuje primární produkci množství dopadajícího slunečního světla, množství dostupných živin a vody a teplota ovlivňující rychlost metabolických procesů. Zvýšení množství živin v prostředí, eutrofizace, vede k zvýšení primární produkce. Vysokou produktivitu mají především tropické deštné pralesy. Z mořských ekosystémů jsou nejproduktivnější korálové útesy a příbřežní vody, do kterých jsou živiny přinášeny řekami. Otevřené oceány, kde je málo živin, mají produktivitu velmi nízkou. Na rozdíl od souše je v otevřených oceánech větší produkce živé hmoty v mírném pásmu než v tropickém. Je to způsobeno větším hloubkovým dosahem termické konvekce, vyvolávaným sezónním kolísáním teplot. Termická konvekce tak přináší do fotické zóny z hlubin vodu obohacenou živinami, které mohou být využity fotosyntetizujícími organismy.

5.8. Paleoekologické rekonstrukce životních prostředí

Paleoekologická studia fosilních organismů, společenstev a stop po jejich činnosti přináší mnoho cenných údajů o prostředí, ve kterém organismy v minulosti žily. Tyto informace jsou pak podkladem při sestavování paleogeografických map, paleoklimatických studií nebo pro ekostratigrafii.

Základem jsou vždy data získaná aktualistickým zhodnocením nalezených fosilií, studiím jejich funkční morfologie a charakteristik společenstev. Informace o některých rysech abiotické složky životního prostředí nám poskytuje studium hornin, v kterých jsou zbytky obsaženy. Sedimentologické a geochemické analýzy by proto měly být vždy nedílnou součástí interpretací typu fosilního prostředí,

5.8.1. Sedimenty a prostředí

Typ, složení, struktury, textury, zpevnění a ostatní vlastnosti sedimentárních hornin jsou určovány nejenom geologickou stavbou (typ hornin, úložné poměry apod.), geomorfologickými faktory a klimatem zdrojové oblasti, typem a délkou transportu, ale též sedimentačním prostředím, což je soubor fyzikálních, chemických a biologických podmínek oblastí sedimentace. Sedimenty jsou tak vlastně jediným přímým záznamem o jednotlivých ekologických faktorech dřívějších prostředí a o jejich změnách.

Materiální složení a původ sedimentárních částic

Sedimentární částice mohou vznikat buď v těže pánvi, v níž je ukládán sediment, nebo mimo ni. Do první skupiny náleží především evapority vznikající odpařováním vody v hypersalinních jezerech a mořích. Mnohem důležitější jsou však karbonáty srážené biochemicky činností bakterií a řas z roztoků přinesených do pánve ponejvíce řekami. Také vápnnité schránky bezobratlých, které mohou tvořit značnou část sedimentů, vznikají z CaCO_3 extrahovaného vodními organismy z mořské vody. Chemickým srážením nebo činností organismů mohou vznikat i sedimenty křemité a železité. Zdrojem SiO_2 mohou být kromě splachů s pevniny i zvětrávání produktů vulkanické činnosti (popelů, lávy) a hydrotermální prameny.

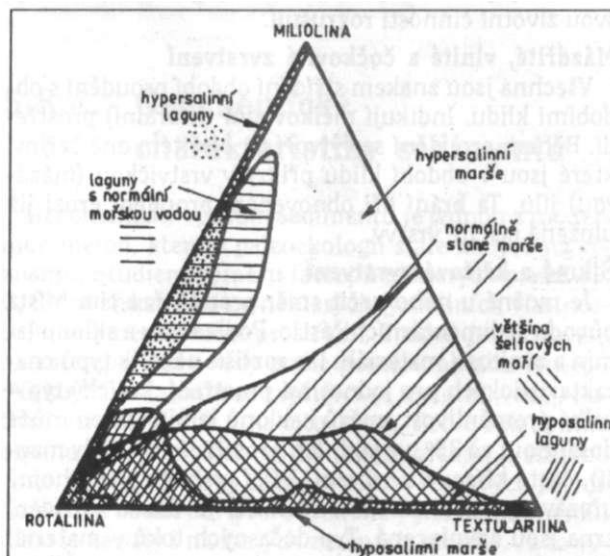
Téměř výhradně organického původu jsou různé uhlovodíky a pevné kaustobiolity. Organická hmota, z které vznikají, však může být do pánve i splavena (dřevo).

Materiální složení sedimentárních částic majících původ mimo sedimentační pánve je závislé na geologické stavbě oblasti snosu. Důležité je i klima a geomorfologie zdrojové oblasti, které se odrážejí v typu, intenzitě a hloubce větrání. Jestliže převládá větrání chemické (v teplých oblastech), jsou minerály původních hornin silně rozrušeny a obvykle chemicky přeměněny, takže výsledný sediment je zcela odlišný od matečné horniny. Pokud převládá větrání mechanické (v chladných oblastech), nestačí se minerály chemicky příliš změnit. Výsledný sediment je pak mineralogic-

kým složením dosti podobný původní hornině. Pochopitelně zde hraje svoji úlohu i typ a délka transportu.

Transport a ukládání sedimentu

Hlavním činitelem transportu je voda. Přepravuje sedimentární materiál v rozmanité podobě: jako roztoky různých rozpustných solí Ca, Fe, NaCl aj., jako suspenzi jemných zrněk minerálů a hornin v tekoucí vodě nebo jako hrubší materiál (unášení a valení kamenů při povodních nebo v horních tocích potoků a řek). Unášené a suspendované sedimenty jsou nakonec po několikerém přechodném uložení v zátočinách, na mělčinách apod. ukládány v deltě při ústí řeky do pánve. Většina rozpuštěného materiálu je však nesena dále a je později buď vysrážena chemicky nebo biochemicky činností organismů, anebo zůstává prakticky navždy v roztoku, jako např. NaCl. Sedimenty mohou být vodou přepravovány i uvnitř pánve, nejčastěji vlněním podél pobřeží nebo různými proudy. Charakteristické pro mořské pánve jsou i turbiditní proudy. Jedná se o gravitací podmíněný pohyb vody nasycené kalem a pískem. Díky vysoké hustotě erodují tyto proudy i silně zpevněné sedimenty a dávají vznik podmořským kaňonům, které ústí z kontinentálního svahu na abysální pláň. Impulsem k jejich vzniku bývají bouře a zemětřesení. Velmi podobným jevem je hrnutí bahna, které se od turbiditních proudů liší rychlostí pohybu, takže sedimentární materiál nepřechází do suspenze. Důležitým činitelem transportu je i led. Svědčí o tom často obrovské kubatury morén přemístěné ledovci na ohromné vzdálenosti. Pouze morény posledního zaled-



Obr. 5-37. Trojúhelníkový diagram poměrného zastoupení tří základních skupin bentózních dírkovců v různých prostředích. Chceme-li rekonstruovat prostředí, ve kterém žila nějaká paleoasodace dírkovců získaná z rozplavená horniny, zaneseme do stejného trojúhelníkového diagramu poměr těchto tří skupin dírkovců zjištěných ve vzorku. Z umístění takto získaného bodu můžeme usuzovat na typ prostředí, v kterém paleoasodace dírkovců žila. Podle J.W. Murraye 1973.

není charakteristicky modelují celé krajiny. Také vítí je významným činitelem transportu, zejména v aridních oblastech bez vegetačního pokryvu. Právě zmíněné typy transportu ovlivňují strukturu i texturu sedimentu, vyřídění a uspořádání zrn, jejich tvar a velikost. Opracování zrn je funkcí délky transportu, jejich hmotnosti a tvrdosti.

5.8.2. Sedimentární textury

Úložné poměry se odrážejí v celé řadě primárních textur sedimentů. Některé z nich jsou velmi charakteristické a podávají svědectví o vnějších podmínkách v místě sedimentace. Příkladem mohou být následující textury:

Gradační zvrstvení

Vyskytuje se všude tam, kde dochází při zvržení sedimentu k postupnému slábnutí energetického režimu sedimentačního prostředí a následné diferenciaci částic sedimentu podle velikosti a hmotnosti. Většinou se jedná o turbidity, tempestity, říční sedimenty a méně často i sedimenty eolické a glacigenní.

Laminace

Vzniká nejčastěji pravidelným střídáním a opakovaním sedimentačních podmínek, např. střídáním ročních dob - varvity, nebo periodickým rozvojem horninotvorných organismů - rozsivek apod. Může však vzniknout i náhodnou událostí jako je sopečná činnost, prachové bouře, povodně, usazením jemné svrchní části turbiditního proudu atd. Neindikuje tedy žádné konkrétní prostředí, ale jen charakter sedimentačního procesu. Nutno však poznamenat, že laminace se zachovává většinou jen tam, kde nejsou příhodné podmínky pro rozvoj bentózních organismů, které ji svou životní činností rozrušují.

Mázdřité, vlnité a čočkovité zvrstvení

Všechna jsou znakem střídání období proudění s obdobími klidu. Indikují mělkovodní (litorální) prostředí. Během proudění se vytvoří na písčitém dně čeřiny, které jsou v období klidu přikryty vrstvičkou (mázdrou) jílu. Ta brání při obnoveném proudění erozi již uložené písčité vrstvy.

Šikmé a křížové zvrstvení

Je možné u něho určit směr proudění, a tím místa původu sedimentárních částic. Podle tvaru a sklonu lamin a zrnitosti materiálu lze rozlišit několik typů charakteristických pro jednotlivá prostředí. Eolický typ - velká proměnlivost směrů i sklonů lamin (sklon může dosáhnout až 35°, ve vodních prostředích je vždy menší), časté křížové zvrstvení. Dílčí vrstvičky jsou hojně uřezávány výše ležícími. Materiál je dobře vyříděn, zrna jsou zakulacená. Typ dočasných toků - materiál je hrubozrný, nevyříděný a neopracovaný. Šikmé zvrstvení se střídá s vrstvami normálně horizontálně zvrstveného jemnějšího materiálu. Říční typ (podtyp bystřin) - vyskytuje se vzácně. Je pro něj typické doškovité uspořádání plochých valounů. Říční typ (podtyp řečiště) - charakteristické je rychlé vyklínování šikmo zvrstvených poloh a mnohonásobné střídání se slabými, horizontálně zvrstvenými vrstvičkami. Časté jsou

zrnitostně odlišné čočky s rostlinným detritem. Materiál je všeobecně dobře vyříděný a opracovaný. Říční typ (podtyp nivy) - jemnozrné sedimenty s jemným šikmým zvrstvením. Lamin jsou často prohnuté nebo šikmo zvlňené a přerušované. Deltový typ - materiál je velmi jemnozrný. Typická je velká různorodost zvrstvení, textur i struktur způsobená častým střídáním různých prostředí od mořských až po říční. Charakteristické jsou velké mocnosti a rozloha. Litorální a neritický typ - směry zvrstvení se rychle mění, často na všechny strany. Orientace je výrazně slabší než u eolických nebo říčních prostředí. V téže vrstvě jsou časté přechody od hrubozrného materiálu k jemnozrnému. Zrna jsou velmi dobře zakulacená. Ve všech zmíněných prostředích existuje mimo akumulacího typu zvrstvení i zvrstvení výmolové, indikující erozní činnost, někdy soustředěnou do odtokových koryt. Šikmé a křížové zvrstvení jeví i vnitřní textura čeřin.

Čeřiny

Symetrické (oscilační) čeřiny jsou obvykle způsobeny vlněním vody, asymetrické a rombické prouděním vody nebo větrem. Liší se - však velikostí, délkou vlny, amplitudou a tvarem. Ze symetrických čeřin je možné usuzovat na průběh pobřežní linie pánve, z asymetrických na směr proudění. Z amplitudy a tvaru lze odhadnout i rychlost proudu. Vodní čeřiny dokazují nejčastěji mělkovodní prostředí, existují však i výjimky z tohoto pravidla.

Bahenní praskliny

Obvykle vznikají zmenšováním objemu sedimentu při jeho vysychání (desikaci), pak jsou známkou vynoření dna. Mohou také vznikat dehydratací sedimentu vymrzáním nebo vlivem zvýšené salinity okolní vody. Tento typ prasklin se vyskytuje i ve značných hloubkách, od předchozího se však liší tvarem a velikostí polygonů. Existují i bahenní praskliny vzniklé otřesy dna. Mimo to jsou známy i případy, že za bahenní praskliny byly považovány praskliny vznikající při zmenšování objemu horniny (nejčastěji břidlic) při vypalování kontaktní metamorfózou. Při hodnocení nálezu bahenních prasklin je tedy nutné brát zřetel i na vzdálenost od intruzivních vulkanických těles.

Otisky dešťových kapek

Jsou to málo významné a málo známé povrchové textury. Zdaleka ne vše, co se za ně vydává, jsou skutečné otisky dešťových kapek. Byly za ně považovány např. ichnofosilie zvané *Paleodictyon* nebo stopy po odpočívání pulců. Skutečné otisky dešťových kapek jsou dosti hojné v podkrkonošském permu.

Mechanické stopy proudění

Patří k nim proudové stopy, vlečné rýhy, nárazové a odskokové stopy, stopy valení, erozní kanálky apod. se používají k analýze paleoproudů. Lze na nich měřit směr i orientaci proudu, někdy lze odhadnout i jeho rychlost.

Sklužové textury, hnutí a tečení bahna

Projevují se zohýbáním a přerušováním vrstev nebo promísáním jejich částí při laterálním pohybu většinou nezpevněného sedimentu, jehož hmotnost přesáhla kritickou hranici stability. Jsou obvykle vzbuze-

ny bouřemi, někdy tektonickým otřesem dna. Patří sem i podmorské skluzy a brekcie, které mohou být počátečním stadiem vývinu turbiditních proudů. Charakteristické prstovité a vlnité tvary vyznačují jejich směr, který sleduje spádnici sklonu dna fosilní pánve. Přemísťování dříve usazených sedimentů turbiditními proudy a gravitačními skluzy komplikuje stratigrafické a paleoekologické zhodnocení.

Ooidy, pisoidy

Kulovitá nebo vejčitá tělíska s koncentrickou stavbou, uprostřed bývá často rozpoznatelné jádro. Ooidy mají průměr do 2 mm, pisoidy nad 2 mm. U karbonátových ooidů se předpokládá vznik převážně v mělkých pohyblivých se vodách, i když jsou známy i z málo agitovaného prostředí. Pisoidy vznikají v recentu pouze v kalcikrustách, malých tocích, slaných jezerech a jeskyních.

5.8.3. Vliv organismů na sedimentaci

Organismy mohou podstatným způsobem ovlivnit a utvářet jak struktury, tak i textury sedimentu. Významná je i jejich produkce tvrdých částí jako jsou schránky, kosti, zuby a dřevo, které se po smrti organismů hromadí a tvoří část nebo i všechny sediment. Významní v tomto jsou zvláště útesotvorní koráli. Mimo korálů mohou specifické sedimenty vytvářet i zástupci jiných skupin, například vápnité řasy, houby, mnohoštětinatí kroužkovci, hlavonožci, mlži, ramenonožci, ostnokožci, dírkovci aj. Křemité sedimenty vytvářejí rozsivky a mřížovci. Fosfatické sedimenty vznikají nahromaděním guána, koprolitů, kostí nebo schránek inartikulátních ramenonožců. Také kaustobiolity jsou z velké většiny organického původu. Ropa, ozokerit, asfalt a zemní plyn vznikají z organické hmoty pocházející převážně z planktonických organismů; rašelina a uhlí vznikají z rostlin. Jen některé sedimenty, třeba písčné duny nebo glaciální uloženiny, neobsahují téměř žádné organické zbytky. Organismy mohou mimo vytváření sedimentu také jeho primární struktury a textury ničit. Velmi mnoho mořských živočichů ryje a hrabe v substrátu při hledání potravy a úkrytu. Jsou to zvláště různí červi, měkkýši a členovci. Při hojnějším výskytu nebo pomalé sedimentaci velmi rychle zničí původní struktury a textury usazenin a zcela změní jejich vzhled. Průchodem sedimentu jejich zaživacím ústrojím je výrazně ovlivněno i jeho složení, zejména co se týče organických látek. Příkladem může být pokus, při kterém 5 mořských červů během měsíce zcela promísilo přes 10 cm mocnou vrstvu tence černobíle zvrstveného sedimentu v rozsáhlém akváriu. Na druhé straně může přítomnost organismů, například porost řas, zabraňovat erozi vlněním nebo proudy a sedimentaci podporovat. Zde je třeba zmínit se také o stromatolitech, které se vytvářejí nalepováním zrníček sedimentu na lepkavý povrch porostu mikroskopických sinic a řas. Ty se snaží vrstvičku sedimentu, pod kterou jsou pohřbeny, opět přerůst. Výsledkem jsou tence vrstevnaté útvary charakteristické-

ho tvaru dokazující přítomnost těchto organismů přesto, že se jejich těla nezachovala. Indikují podle recentních pozorování převážně velmi mělkou vodu, jsou však i stromatolity hlubokovodní a vázané na výrony termálních vod. Stratigraficky jsou stromatolity důležité zvláště v prekambriu, kde jsou nálezy jiných makrofosilií vzácné.

Diagenese je poslední fází vzniku sedimentu. Jsou tak nazývány procesy vedoucí k přeměně sypkého sedimentu ve zpevněnou kompaktní horninu. V první fázi je sediment zvětšující se vahou nadložních, nově na něj ukládaných usazenin stlačován (kompakce sedimentu). Jednotlivá zrna jsou mačkána k sobě, prostory mezi nimi se zmenšují. Zároveň se zmenšuje i objem sedimentu. Z jeho pórů je vytlačována voda nasycená minerálními látkami, které se do ní dostaly rozpuštěním méně odolných modifikací minerálů (aragonitu, opálu, oxidů Fe atd.). Zdrojem většiny z nich jsou opět schránky a kostry organismů. Vysrážením těchto minerálů z roztoku se dostáváme k druhé části diagenese - cementaci, při které jsou původně volné sedimentární částice stmeleny v jednolitou pevnou hmotu. Takový diagenetický proces je typický hlavně pro klastické sedimenty. Jemná bahna, hlavně křemitá nebo karbonátická, při kompakci obvykle celkově rekrystalizují. Diagenesí mohou být také zakryty některé původní struktury sedimentu. Rekrystalizací bývají zničeny zvláště menší nebo jemnější schránky. Také různou odolností proti rozpouštění může být zkresleno poměrné zastoupení jednotlivých rostlinných nebo živočišných skupin. Mimo diagenese mohou být vlastnosti sedimentu do značné míry změněny i různými pochodů postdiagenetickými, zejména metamorfózou. Další informace o vlivu organismů na sedimentaci jsou v kapitole 7.5.

5.8.4. Geochemické charakteristiky sedimentů

Geochemický výzkum sedimentů je jednou z moderních metod, která v paleoekologii stále nabývá na významu. Studium poměru izotopů některých prvků (O, C, S) lze získat údaje o některých fyzikálních vlastnostech sedimentačního prostředí. Známé je zjišťování paleotemperatury vody podle poměru obsahu izotopů ^{18}O ku ^{16}O v kalcitu; se zvyšující se teplotou vody relativní množství ^{18}O v kalcitu klesá. Podle relativního obsahu ^{18}O je možné odlišit také mořskou a sladkou vodu. Cenné výsledky dává i studium stopových prvků. Například obsah bóru sorbovaného v jílovém minerálu illitu je závislý i na malých změnách salinity. Je to výhodné hlavně pro důkazy brakických prostředí. Salinita se dá zjišťovat i podle poměru obsahu stroncia nebo hořčíku k vápníku ve fosiliích i sedimentech. Z poměrného zastoupení jednotlivých jílových minerálů je možné usuzovat na fluvialní, litorální, sublitorální nebo batýální původ sedimentu. Také chemickým výzkumem organických sloučenin lze dokázat mořské prostředí. Takové analýzy jsou důležité i při důkazech or-

ganického původu prekambriických uhlovodíků, tzv. chemofosilií.

5.8.5. Příklady sedimentárních prostředí

Veškerá sedimentační prostředí, s kterými se na povrchu Země setkáváme, lze rozdělit na terestrická, přechodná a mořská.

PROSTŘEDÍ TERESTRICKÁ

Z mnoha typů terestrických prostředí se při paleoekologických výzkumech nejčastěji setkáváme se sedimenty říčními, jezerními a bažinnými. Glaciální a pouštní prostředí obvykle nejsou vhodná pro vznik fosilií.

Říční (fluviální) prostředí

Převládají v něm hrubě klastické sedimenty (písky, štěrky) s velkou litologickou proměnlivostí ve vertikálním i horizontálním směru. Jejich tělesa mají protáhle čočkovitý tvar. Velmi časté jsou projevy eroze a rozmyvy. Šikmé zvrstvení je nepravidelné. Mocnosti se rychle mění, celkově jsou malé. Nejčastěji se vyskytují uloženiny dolního toku. Uloženiny horního toku jsou většinou rozrušeny pozdější erozí.

Fosilní zbytky chybějí nebo jsou vzácné. V pelitech bývá zachováno dřevo, listy, semena, pylová zrna a spory. V hrubších klastikách jsou ojedinělé zbytky dřev, rozdrčených schránek suchozemských a vodních měkkýšů a kostí velkých savců.

Jezerní (limnické) prostředí

V průtočných jezerech se mohou vyskytovat sedimentární textury obdobné jako v říčním prostředí. Ve velkých jezerech vznikají sedimenty obdobné jako v mořském prostředí (včetně deltových, turbiditů a karbonátů). Liší se menším rozsahem a cyklickým vývojem od hrubě klastických sedimentů přes pelity buďto k rašelinám (v humidním klimatu), nebo evaporitům (v aridním klimatu). Typickým rysem je také to, že jednotlivé typy sedimentů bývají rozmístěny zonálně, např. u břehu jsou usazeniny písčitéjší než ve větší hloubce, nebo u břehu bažinné a uprostřed sapropelitické. Vzhledem k menší rozloze a hloubce jezer se v nich výrazněji projevují sezónní změny. V období letní stagnace dochází k teplotní stratifikaci vodního sloupce vedoucí až ke vzniku anoxického prostředí u dna. S tím souvisí velmi dobré zachování organických zbytků usazených v tomto období, protože nejsou zkonzumovány bentózní faunou. Příkladem mohou být nálezy celých koster krytolebců v permu boskovicke brázdy, ryb v podkrkonošském permokarbonu nebo žab v terciéru severních Čech. Hromaděním nezoxidované organické hmoty vzniká sapropel. Na Rakovnicku se vyskytuje karbonový sapropelitický jílovec zvaný švartna. Obsahuje hojně dezintegrované zbytky obratlovců, které sem byly zaneseny z mělčích, prokysličených částí jezera. Obdobné jsou střednoeocénní bituminózní jílovce (ólschiefer, oil-shales) v Messelu u Darmstadtu (SRN); vedle rostlinstva a hmyzu jsou zde zachováni celí jedinci savců často i s měkkými částmi těla (šupiny, srst, obsah žaludku, obrysy těla).

Často je zachována i primární sezónní laminace sedimentů (např. střídání lamin diatomitů a klastických sedimentů).

V teplých aridních oblastech mají jezera obvykle vyšší salinitu než v oblastech humidních. Rovněž při vysychání dochází ke zvyšování salinity a posléze k sedimentaci evaporitů (halitu, karbonátů apod.). V humidních oblastech jsou jezera zanášena klastickými sedimenty, přecházejí do močálů a postupně zarůstají vegetací. Tímto způsobem vznikaly uhelné sloje v permokarbonových středočeských uhelných pánvích nebo třetihorních pánvích Severočeského hnědouhelného revíru.

Primárními producenty jezerních ekosystémů jsou fytoplankton (rozsivky, sinice, zelené řasy) a vyšší rostliny rostoucí na dně na mělčinách nebo vzplývající na hladině. Z fosilních rostlin jsou známá např. gyrogonia parožnatek (mnohobuněčných řas rostoucích pouze ve sladkých vodách), diatomy, játrovky rodu *Riccia*, vodní kapradiny rodu *Salvinia* nebo semena vodních rostlin (kotvice, řezánu). Sinice v jezerech mohou dát vznik stromatolitům. Změny chemismu prostředí metabolickou činností některých rostlin (parožnatek, rákosu) vedou k vysrážení karbonátů ve formě inkrustací. Nahromaděním těchto karbonátů vzniká jezerní křída. Otisky vnějších morfologických znaků stonků rákosí (rýhování) mohou pomoci při identifikaci jezerního prostředí. Z fosilních zbytků rostlin však jsou v jezerních sedimentech nejhojnější listy stromků a keřů pocházející z okolní souše. Do jezer bývá splavována nebo zanášena větrem i fauna (hmyz, drobní obratlovci apod.). Známé naleziště fosilních obratlovců (např. opic, koňovitých, mastodontů apod.) u Pikeremi v Řecku vzniklo usazením červených jílu v občasných jezerech, která vznikala pravděpodobně v semiaridní oblasti po bouřkách. Předpokládá se, že přívaly vod sem splavovaly mršiny zvířat uhynulých během dlouhých období sucha.

Z autochtonních živočichů jsou v jezerních sedimentech nacházeni mlži, břichonožci, škeblivky, raci, vodní hmyz a jeho larvy, ryby, krytolebcí a žáby.

Druhá rozmanitost fauny limnických prostředí je menší než v mořských ekosystémech. Podle produkce rozeznáváme jezera oligotrofní s nízkým obsahem živin a nízkou produkcí (např. horská plesa) a eutrofní jezera s vysokým obsahem živin a vysokou produkcí (obvykle vyšší než v mořích).

Bažinné (paludální, palustrické) prostředí

Vyskytuje se v oblastech, kde ke vhodným morfologickým podmínkám (deprese) přistupují vhodné podmínky klimatické. Nejčastěji se s nimi setkáváme v humidních oblastech mírného a subpolárního pásma. V aridních oblastech nejsou vůbec, ve stepní a pustině zóně jsou vzácné.

V chladnějším klimatickém pásmu, na horách, v sušších krajinách a všude tam, kde je hladina spodní vody hluboko, se vyskytují vrchoviště. Bývají v depresích zásobovaných stékající dešťovou vodou. Jsou nazývána podle vyklenutého tvaru, který vzniká bujnějším růstem rostlinstva uprostřed pánve, kde se udržuje dostatek vláhy. Druhým typem jsou slatiny. Vyžadují

vysokou hladinu spodní vody, často jsou závěrečným stadiem vývojového cyklu jezer. Jsou charakteristické pro nižší a teplejší polohy.

Pro všechny typy bažinných prostředí je typický nedostatek kyslíku, který je spotřebováván na oxidaci organické hmoty převážně rostlinného původu, jíž je v bažinách nadbytek. V anaerobních podmínkách pak tyto zbytky kvasí a hnijí. Tento proces nazýváme rašelinění neboli humolitifikace. V sedimentech bažin je tedy vždy hojná organická hmota, charakteristické jsou vrstvy rašeliny nebo sloje uhlí. Rozmístění zbytků jednotlivých druhů flóry je vždy výrazně zonální. Vrstvy siltu a jílu v podloží uhelných slojí bývají často porušeny až prohněteny kořeny - tzv. kořenové půdy. Ve slatinách s vápnitými vodami mohou vznikat i bažinné vápence (almy), které se často střídají s polohami humolitů (organické usazeniny s více než 50 % spalitelných látek vzniklé rašeliněním, a bývají proto proužkované). V redukčním prostředí močálů se sráží sloučeniny železa (siderit, limonit) nebo fosfátů (vivianit), někdy i ložiskového významu (tzv. bahenní železné rudy). Bažiny se mohou vyvíjet z říčních ramen, jezer, lagun i mořských zálivů nebo do nich přecházejí. V geologických profilech je proto střídání s jejich usazeninami běžné. V teplém klimatu dochází často k zasolování bažin. Močály jsou časté také v tundrách, kde je zamokření dáno nepropustnou spodní vrstvou věčně zmrzlé půdy.

Vbažinném prostředí se díky anoxickému prostředí, a často i vysoké aciditě (huminové kyseliny), výborně uchovávají organické hmoty. Známá jsou dobře zachovalá, několik tisíc let stará těla lidí ze severoevropských bažin. Většinou se však jedná o rostlinné zbytky, pylová zrna a spory. Zachované spektrum druhů odráží jednotlivé fáze vývoje a zonální zarůstání močálů a u pylových zrn i proměny vegetace v širokém okolí. Druhové spektrum závisí i na typu bažiny - ve slatinách často převládají trávy a šáchorovité oproti rašeliníku a mechům ve vrchovištích. Stromy a větší keře zajišťují svou stabilitu v substrátu chůdovými kořeny. Ekologicky podmíněné změny spekter pylových zrn a spor ve čtvrtohorních usazeninách bažin slouží k sledování vývoje skladby rostlinných společenstev. Tyto změny citlivě odrážejí výkyvy podnebí, takže je lze využít pro rekonstrukci klimatických podmínek v daném místě. Vzácněji se vyskytují zbytky suchozemských obratlovců a hmyzu. Vzhledem ke kyselé reakci chybí měkkýši, jejichž vápnité schránky jsou záhy rozpuštěny. Mohou se však velice hojně vyskytovat ve vápnitých slatinách (almech), kde jsou hojné i lasturnatky a zvápenatělé stélky parožnatek.

Glaciální prostředí

Sedimenty tohoto prostředí jsou tilly a tillity s nestejnorodým mineralogickým a petrografickým složením a charakteristickou nevytřídností. Úlomky hornin a minerálů jsou ostrohranné, nápadně čerstvé (nerozložené živce), někdy rýhované (souvky). Sediment je nevrstevnatý s jílovkou základní hmotou. Často se střídá s fluvialními výplavovými uloženinami ledovcových vod. Také páskované jíly jsou pro toto prostředí typické. Fosilie v důsledku nedostatku rostlinného pokryvu a chudosti fauny chybí.

Pouštní prostředí

Litologické typy se často střídají a jsou čočkovitě vyvinuty, typické je šikmé zvrstvení. Jsou pestrých barev, často červené. Mají obvykle velký plošný rozsah při malé mocnosti sedimentů, která dosahuje maximálně desítek metrů. Váté písky se střídají s nánosy občasných toků vějířovitého tvaru a někdy i s evapority, které sedimentují z občasných jezer. Hlavně v evaporitech jsou časté bahenní praskliny a čeřiny. Kameny bývají charakteristicky žlábkovány a jsou povlečeny pouštním lakem. Fosilie chybí.

PROSTŘEDÍ PŘECHODNÁ

Mezi terestrickými a mořskými sedimentačními prostředími tvoří spojení tzv. přechodná prostředí, ke kterým počítáme různé typy pobřeží (skalnatá pobřeží, přílivové plošiny a bariérové komplexy) a ústí řek (delt, estuárie).

Skalnatá pobřeží a přílivové plošiny

Jsou to sedimentační prostředí ovlivněná periodickými změnami mořské hladiny (přílivem a odlivem). Jako hlavní faktory zde působí střídání období vynoření a zaplavení mořskou vodou a nárazy vln. Charakter těchto prostředí je určován kvalitou substrátu (skalnatá pobřeží, písčité pláže, bahnitě watty). Žádný ze sedimentologických znaků sám o sobě není specifický pouze pro tato prostředí. Vyplyvá to z toho, že jsou zde přítomny sedimenty uložené ze silných proudů i sedimenty uložené za stadií klidu. Typické jsou pro ně rychlé laterální i vertikální změny litologie. Ze sedimentárních textur se vyskytují např. čeřiny, bahenní praskliny, šikmé zvrstvení, odtokové kanálky vznikající při odlivu nebo mázdřité zvrstvení. V humidních podmínkách je stálý přísun klastického materiálu jak z řek, tak z moře, takže složení sedimentu kolísá od písku přes prach do jílu nebo organických jílu. V hrubších sedimentech se běžně vyskytují schránky nebo jejich drť. V aridních až semiaridních podmínkách převládají sedimenty karbonátové, případně i evapority.

U organismů zde žijících se setkáváme se širokou škálou adaptací na rychlé a výrazné změny prostředí. Musí se bránit proti vyschnutí během odlivu, náhlým změnám salinity (děšť v době odlivu), teploty a proti mechanickému poškození příbojem. Na skalnatých substrátech se zavrtávají, přitmelují nebo přisedají. Na měkkých substrátech se organismy různě hluboko zahrabávají. Tak vznikají v intertidální zóně (mezi hladinou přílivu a odlivu) převážně stopy typu domicchnia. Drobní živočichové (lasturnatky, dírkovci, korýši apod.) žijí i v prostoru mezi písčnými zrny (psamon). Proti mechanickému poškození se někdy chrání masivními schránkami (ústřice, přílipky, svijonožci), do kterých se během odlivu těsně uzavřou a brání se tak proti vyschnutí.

Zdrojem potravy pro primární konzumenty jsou četné bakterie, sinice, rozsivky a vláknité řasy. Četní filtrátoři (mořské sasanky, slávky, ústřice, svijonožci atd.) získávají v době zaplavení za přílivu potravu ze suspenze. Na bahnitěm substrátu jsou hojní požirači substrátu (kroužkovci).

Mangrovové bažiny

Jsou zajímavým prostředím přílivových plošin v tropickém nebo subtropickém klimatickém pásu. Jsou rozšířeny v estuáriích a na chráněných plochých bahních pobřežích, které jsou obnažovány při odlivu. Charakteristickým porostem jsou četné stromovité a keřovité druhy mangrovníků, které jsou ukotveny v měkkém řídkém slaném bahně hustým rozvětveným systémem chůdovitých vzdušných kořenů. V tmavém anaerobním, organickou hmotou bohatém bahně žije ve značném množství několik málo druhů živočichů: kroužkoců, měkkýšů, hrabavých krabů a ryb. Další druhy využívají jako substrát kořeny mangrovníků, na které se přichycují (ústřice a další mlži, svijonožci, serpulidní červi a pláštěnci). Po mangrovnících sem pronikají i suchozemské druhy jako hmyz, ještěrky, hadi a někteří ptáci.

Fosilní sedimenty mangrovových bažin jsou vzácné, v ČSFR jsou za ně některými autory považovány tmavé bituminózní vápence jurského stáří na lokalitě Hybe v Nízkých Tatrách.

Ekvivalentem mangrovových bažin v mírném pásu jsou marše. Jsou to rovněž bahnitě přílivové plošiny porostlé vegetací, ovšem jiných druhů halofyt. Žijí zde diatomy a jiné mikroskopické řasy, krabi, mlži a dírkovci.

Intertidální sedimenty jsou známy např. z okrajového vývoje letenského souvrství barrandienského ordoviku. Jsou to křemence se stopami skolitové ichnofacie (*Scolithos vertebralis*), čeřinami, odtokovými stružkami a šikmým zvrstvením.

Bariérové systémy

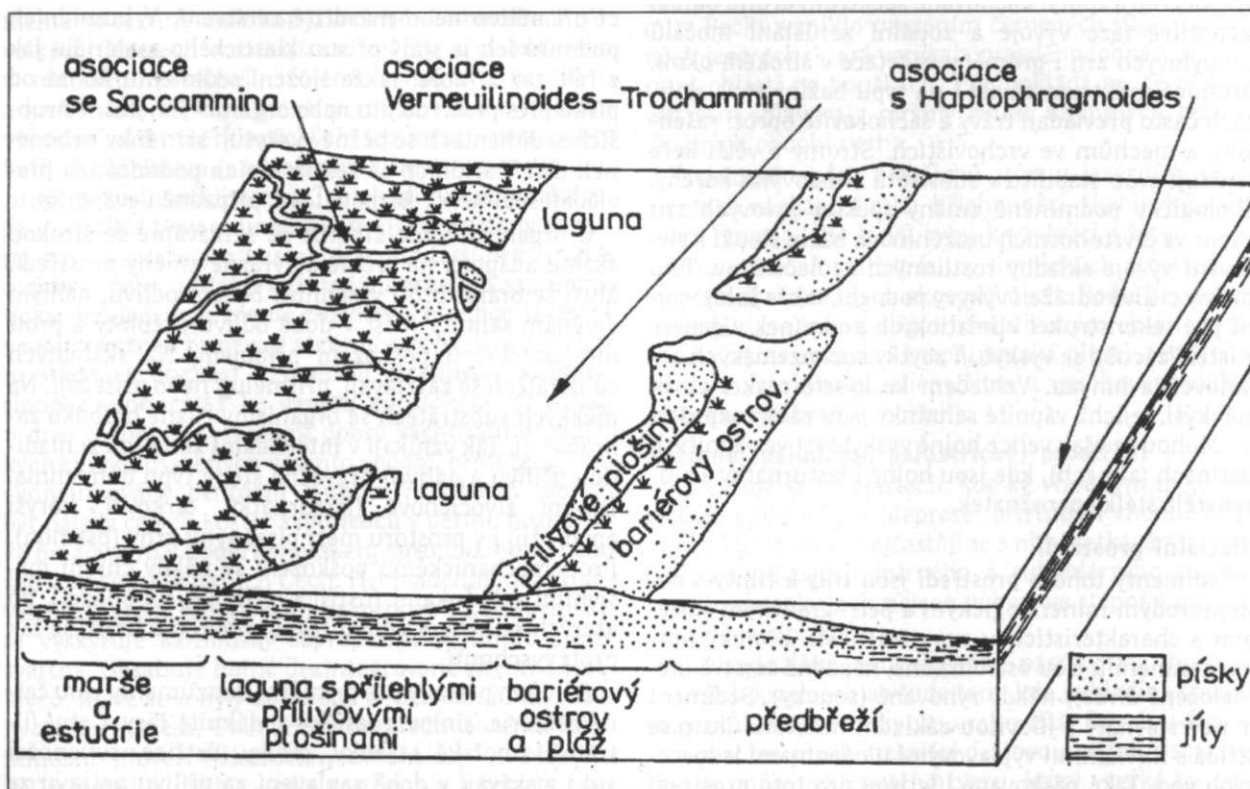
Všechna sedimentační prostředí spjatá s bariérovými ostrovy a kosami, které vznikly naplavením písku, štěrku a úlomků schránek velkými vlnami. Bariéry jsou rovnoběžné s pobřežím, od kterého jsou odděleny depresi zaplavenými vodou - lagunami, zálivy apod. Bariéry mají velmi různé rozměry, dlouhé mohou být až stovky kilometrů a široké několik kilometrů.

Delty

Tělesa sedimentů přinesených řekou a usazených na hranici kontinentálního a mořského (jezerního) prostředí. Větší část deltových sedimentů je uložena pod úrovní mořské hladiny, menší část vyčnívá nad ní. Mají tvar plochých vějířů vybíhajících z březního okraje do pánve.

Usazeniny jsou zde obvykle čočkovitě vyvinuté, s hojným šikmým zvrstvením, rozmyvy, čeřinami a bahenními prasklinami. Jsou velmi rozmanité, také jejich zrnitost se rychle mění. Často se střídají sedimenty říční, sladkých i slaných jezer, bažin, mangrovových formací, písečných dun i mělkého moře. U velkých delt mohou dosahovat mocností i přes 1000 m. Charakteristická je sekvence uloženin, naspodu souvrství převládá sedimentace mořská, uprostřed deltová, na hoře kontinentální.

V sedimentech jsou zbytky dřev, sladkovodní a brakická fauna (převážně aglutinovaní dírkovci, lasturnatky, měkkýši). Marinní fauna se nachází především v prodeltálních uloženinách (jemnozrnné klastické sedimenty usazené v předpolí delty).



Obr. 5-38. Rekonstrukce svrchnokřídového plochého pobřeží s charakteristickými asociacemi dírkovců. Podle H. Blatta a kol. 1980.

Deltové sedimenty jsou u nás známe z barrandien-
ského ordoviku, z jezerních delt můžeme jmenovat
třetihorní žateckou deltu v podkrušohorské pánvi.

Estuárie

Nálevkovitá ústí řeky do moře. Pro sedimenty estuá-
rií je typická kombinace ero-
zivní činnosti a klidné sedi-
mentace. Jde o silně dyna-
mické prostředí, kde se stří-
dají jemnější a hrubší čerino-
vě zvrstvené písky s erozními
povrchy. Často se vyskytuje
drť schránek. Na pobřeží es-
tuárií bývá slabá činnost vln.

Životní prostředí v estuári-
ích je charakterizováno vysokým
obsahem živin, proto je
zde vysoká produktivita. Na
jednom metru čtverečním se
může vyskytovat až 80 000
mlžů rodu *Macoma*
a 250 000 máloštětinatých
kroužkovců. Hojnost infauny
dokumentuje i to, že všechny
sedimenty bývají silně bio-
turbovány. V různých místech
a během času se výrazně
mění salinita a teplota. Ve
vodě je vysoký obsah suspen-
dovaných anorganických
a organických částí. V době
přílivu se do estuárie vlévá
mořská voda, v době odlivu
protéká estuárií voda říční.
Bohatství druhů se zvyšuje
směrem k ústí estuárie do

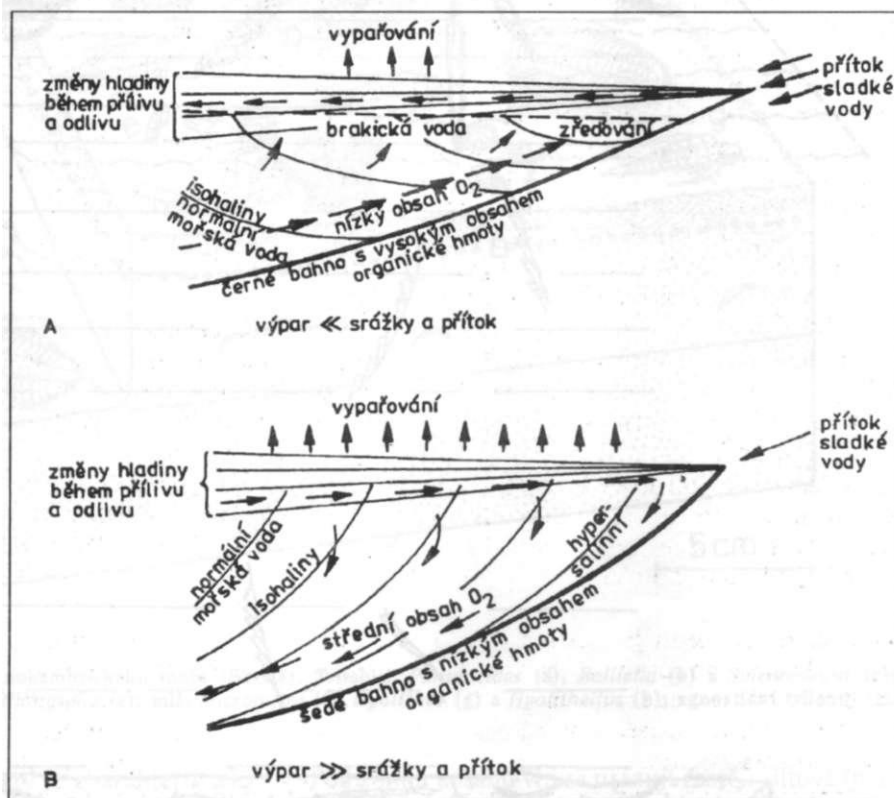
moře. Fosilní zbytky patří jednak organismům sladko-
vodním přineseným řekou, jednak euryhalinním. Ve
fauně převládají kroužkovci, méně je plžů a dírkovců.
Povrchovými proudy bývají zanesené do estuárií i pelagick-
é mořské organismy (planktoničtí dírkovci, vápnitý
nanoplankton).

Jako estuárie mohl počátkem třetihor fungovat ne-
svačilský příkop na jv. okraji Českého masívu, kde se
v bazálních, hrubě klastických sedimentech vyskytují
charakteristické, málo diverzifikované asociace eury-
valentních aglutinovaných dírkovců.

Lagunami prostředí

Mělkovodní příbřežní část moře oddělená od volné-
ho moře písčnou bariérou nebo kosou (vyčnívající
nad hladinu), písčným příbřežním valem (nesahá nad
hladinu), bariérovými korálovými útesy nebo atoly. La-
guna může být oddělena úplně, pak komunikuje s vol-
ným mořem jednak prosakováním vody, jednak při
bouřích přelitím bariér. Obvykle však v bariérách zů-
stávají průlivy. Salinita může být odlišná než ve vol-
ném moři, vyšší v aridních oblastech, nižší v humid-
ních, ale může se měnit i během ročních období. Podle
salinity dělíme laguny na hyposalinní (brakické), nor-
málně marinní a hypersalinní. Sedimenty jsou převáž-
ně jemnozrné - jemný písek, silt a jíl. V místech, kde

je obzvláště malý přínos klastických částic, se může
usazovat karbonátové bahno. V blízkosti korálových
útesů jsou běžné organogenní sedimenty (rasové, fora-
miniferové apod.). Ve stagnujících lagunách se usazují
tmavá bahna se sírníky. V aridních oblastech se vysky-



Obr. 5-39. Dva základní typy estuárií podle režimu míšení vod. A - normální neboli pozitivní estuárie; B - hypersalinní neboli negativní estuárie. Podle J.W. Hedgpetha 1957.

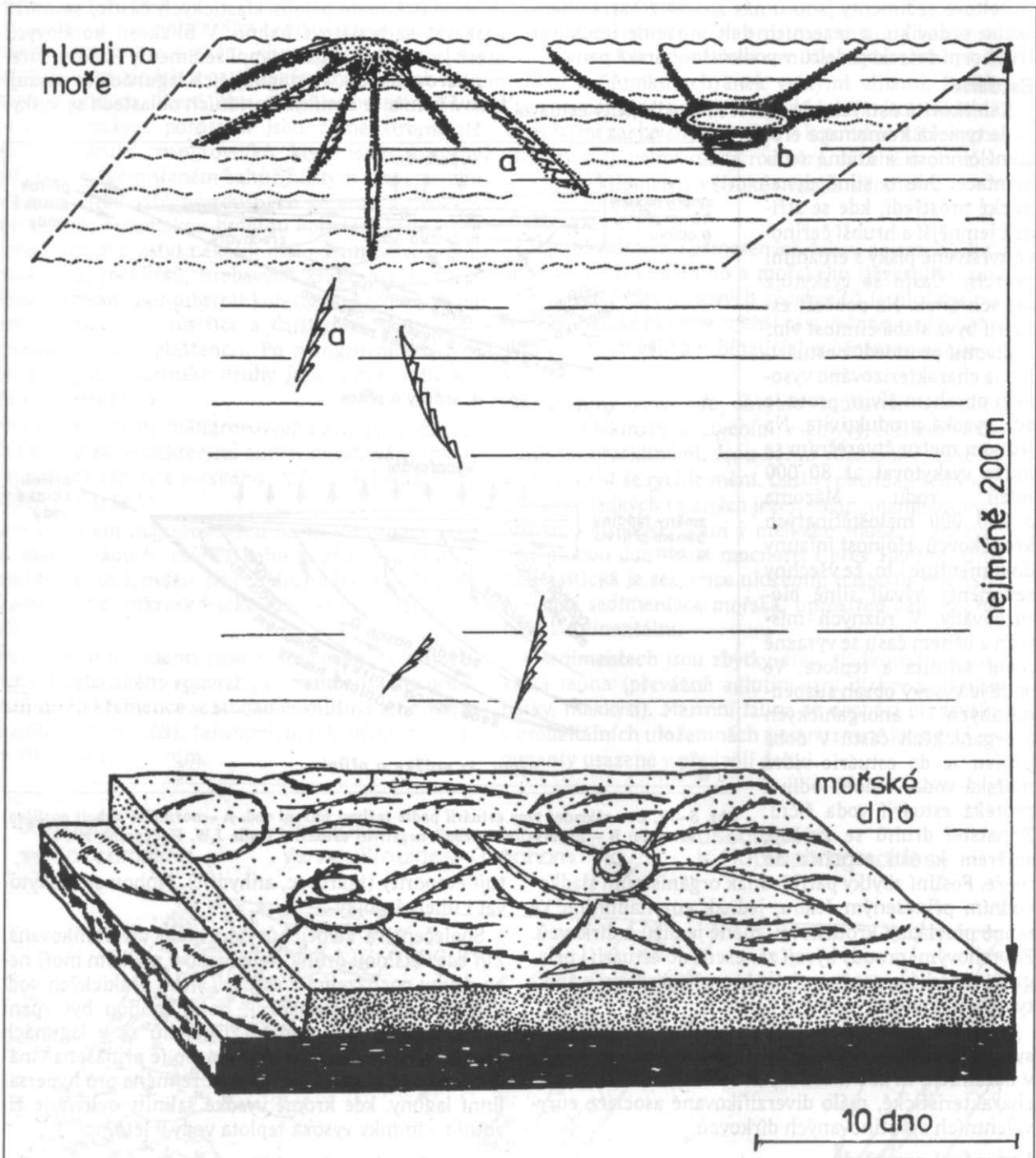
tuji evapority (sádrovec, anhydrit). Mohou se vyskyto-
vat i uhelné slojky.

Společenstva živočichů jsou málo diverzifikovaná.
Žijí zde většinou druhy stejné jako v mělkém moři ne-
bo druhy pocházející z estuárií nebo brakických vod.
Většinou chybí ostnokožci, hojně mohou být různí
měkkýši a ryby. Jen málo živočichů se v lagunách
množí, větší část sem migruje nebo je přinášena vlna-
mi ze sousedního moře. To platí zejména pro hypersa-
linní laguny, kde kromě vysoké salinity ovlivňuje ži-
votní podmínky vysoká teplota vody v létě.

PROSTŘEDÍ MOŘSKÁ

Sublitorální šelfové prostředí s terigenní (siliciklastickou) sedimentací

Šelfy jsou ponořené okraje kontinentů, od hladiny
odlivu až po hranu kontinentálního svahu. Tato hrana
leží v průměrné hloubce 200 m (130 - 350 m) a šelf bý-
vá široký od 0,5 do 1300 km. Sklon bývá v průměru vel-
mi mírný. Výsledný typ sedimentace závisí na morfolo-
gii a geologickém složení dna a pobřeží, druhu
a množství přinášeného materiálu, klimatu, hloubce
a dynamice sedimentačního prostředí a dalších fakto-
rech. Zde je nutno upozornit na možné disproporce
mezi pojímáním recentních a fosilních mělkomoř-

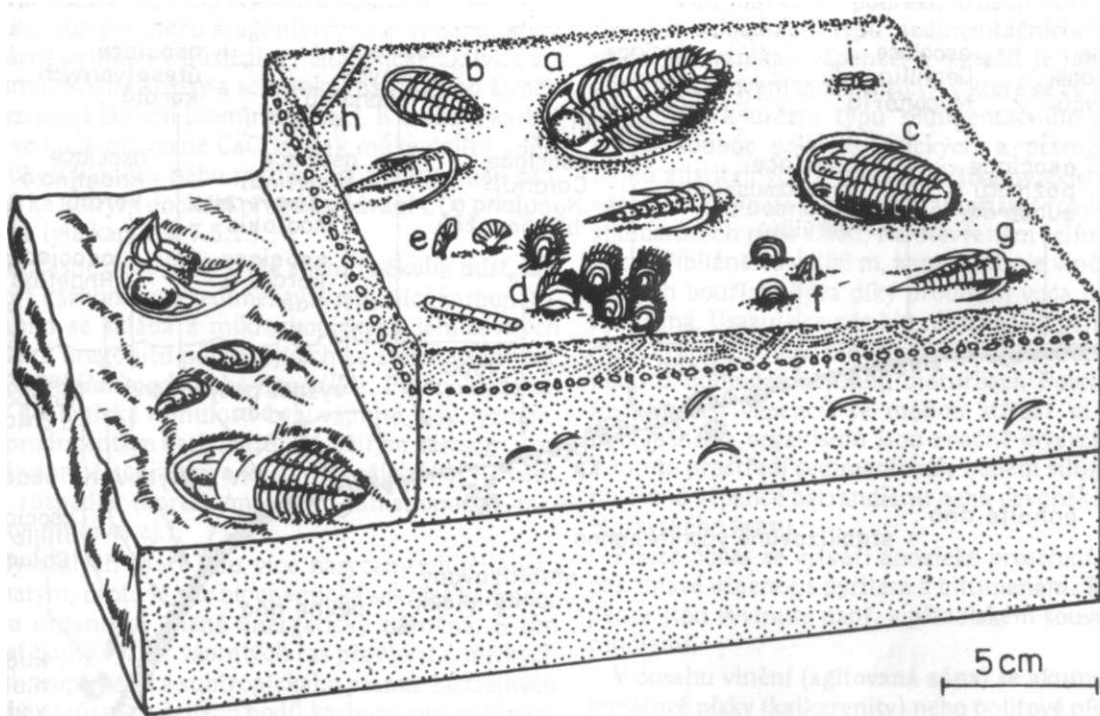


Obr. 5-40. Prostředí silurských graptolitových bráček (Vyskočilka u Velké Chuchle): graptoliti *Monograptus* (a), *Cyrtozograptus* (b). Podle W.S. McKerrowa 1981.

ských prostředí. V recentu se kryjí zhruba s rozsahem šelfů, u fosilních prostředí však bývají za mělkomořské sedimenty považovány jen ty, které mají znaky způsobené vlněním a prouděním, obsahují mělkovodní organismy (z fotické zóny) nebo mělkovodní původ lze u nich dokázat jinak. Problémy s aktualistickým srovnáváním recentu a minulosti mohou být i v dalších aspektech. V současnosti je přes dvě třetiny rozlohy šelfu překryto sedimenty ovlivněnými posledním glaciálem a celkový vývoj sedimentace je transgresivní. Tělesa

mělkovodních sedimentů se vyskytují proto i ve větších hloubkách než vznikly. Sedimenty šelfového prostředí minulosti byly daleko pestřejší, transgresivní a regresivní období se střídala s obdobími stability. Fyzikální podmínky jsou v sublitorálním prostředí značně stabilní (teplota, salinita).

Siliciklastická sedimentace (nekarbonátové slepenec, pískovce a jílovce) je typická pro plochá stabilní nebo mírně poklesávající pobřeží. Vyznačuje období tektonické stability se značným přínosem klas-



Obr. 5-41. Prostředí mělkého střednokambrického moře (Skryje). Trilobiti: *Paradoxides* (a), *Bailiella* (b) a *Soknopleura* (c); ramenonožci: *Lingulella* (d) a *Billingsella* (e); mlž: *Micromitra* (f); *Hyolithes* (g) a *Hyolithellus* (h); agnostidní trilobiti (i). Podle W.S. McKerrowa 1981.

tického materiálu do pánve, který je charakteristický pro humidní oblasti mírného a subpolárního klimatického pásu.

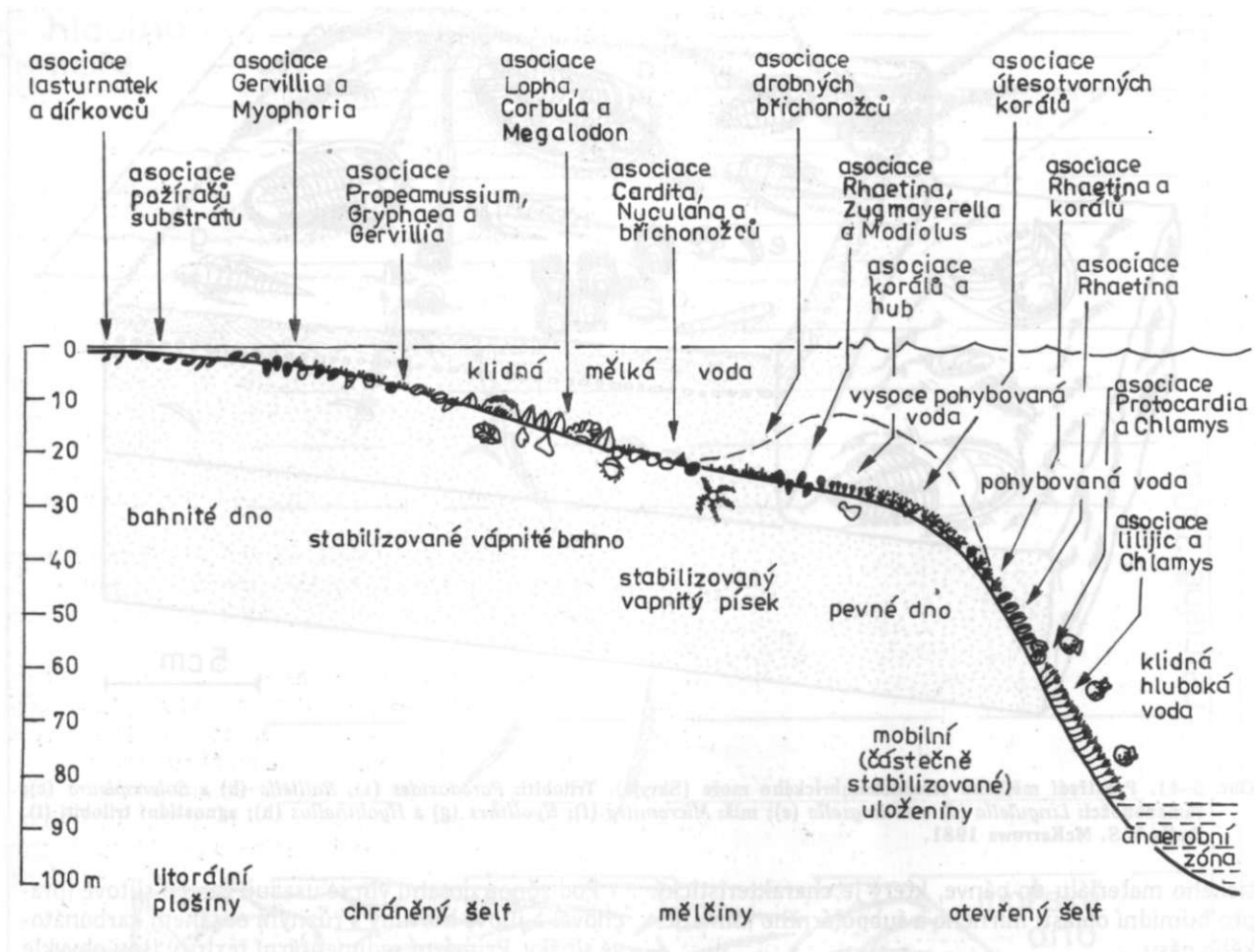
Sedimentární struktury a textury závisejí na tom, vznikl-li sediment v dosahu vlnění nebo hlouběji.

Písčité sedimenty, které se usazují zejména v zóně pohybované vlnami, jsou dobře prokysličené a mají malý obsah organické hmoty. Na písčitém substrátu rostou různé rostliny, běžná je např. *Zostera*, vytvářející tzv. „podmořské louky“. Na rostlinách žije drobná epifauna (dírkovci rodů *Cibicides* a *Operculina*, lasturnatky apod.). Z fauny se vyskytují zástupci vagilního bentosu, jak infaunní (nejrůznější druhy červů, hrabaví raci a krabi, měkkýši), tak epifaunní (měkkýši, krabi apod.). V menší míře bývá přítomen sesilní bentos (ústřice, ramenonožci aj.). Časté jsou celé nebo rozbité schránky, místy koncentrované vlněním. Takovéto akumulace nazýváme lumachely. Příkladem mohou být pískovcové vrstvy letenského souvrství (barrandienu, střední ordovik), které obsahují lumachely hlavových a ocasních štítů trilobitů rodu *Dalmanitina*.

Několik metrů mocné písčité usazeniny epikontinentálního moře představují cenomanské pískovce korycanského vývoje perucko-korycanského souvrství české křídové pánve. Vyskytují se v nich ústřice rodu *Exogyra*, mlži rodů *Protocardia*, *Trigonia* a *Pecten*, břichonožci rodu *Turritella* a amoniti rodu *Calycoceras*.

Pod zónou dosahu vln se usazují častěji siltové (prachové) a jílové horniny s různým obsahem karbonátové složky. Primární sedimentární textury jsou obvykle zničeny bioturbací. Svrchní část usazenin je prokysličená, hlouběji pod povrchem sedimentu kyslíku ubývá. Tam, kde je kyslík vyčerpán, vzniká redukční pásmo, obvykle černé barvy (hnijící organická hmota), v kterém postupně stoupá množství sirovodíku. Většina infauny se vyskytuje v okysličené vrstvě (kroužkovci, mlži a další). V prostředí bez kyslíku mohou žít jen chemoautotrofní bakterie, anaerobní bakterie a prvoci. Proniká sem též makrofauna, která využívá bahna jako úkrytu a vodu k dýchání si přivádí z oblastí nad povrchem sedimentu (mlži s dlouhými sifony). Okysličená vrstva bahna bývá velmi tenká. Jestliže se ve vodě nad sedimentem vyčerpá kyslík, postoupí redukční pásmo k povrchu a rozšíří se i do vodního sloupce nad dnem. V graptolitových spodnosilurských břidlicích liteňského souvrství barrandienu byly vzácně zjištěny výskyt přisedlých ramenonožců na prázdných schránkách hlavonožců vyčnívajících částečně nad úroveň dna. Sloužily jim nejen jako pevný substrát k připevnění, ale umožňovaly jim též dostat se do prokysličeného prostředí nad sedimentem, který byl anoxický.

Pro bahnitá dna v oxidační zóně je typická přítomnost četných zástupců infauny (např. kroužkovou, hadic, mlžů, břichonožců, trilobitů, ramenonožců rodu *Lingula*, sumýšů). Z epifauny se vyskytují dírkovci, houby, solitérní koráli, ramenonožci, mechovky, měk-



Obr. 5-42. Batymetrické rozmístění asociací bentózních živočichů na karbonátové plošině ve svrchním triasu. Fatranská série Západních Karpat. Podle J. Níchalíka 1982.

kyši, skořepatci, trilobiti, rakovci, ježovky, hvězdice, sumky, bentózní ryby apod. Vzhledem k poměrně stabilním podmínkám jsou společenstva značně druhově diverzifikovaná.

V sedimentech sublitorálu se kromě zbytků bentózních druhů hromadí též zbytky planktonních organismů (rozsivek, obrněnek, kokolitek, dířkoveců, lasturnatek, pteropodů atd.) a nektonních organismů (zuby žraloků, vápnitá tělíska ze statoakustického ústrojí ryb - otolity apod.). Vzdálenost místa sedimentace od břehu lze zhruba odhadnout podle poměru schránek bentózních a planktonních dířkoveců. Směrem od břehu k okraji šelfu a dále na kontinentální svah a abysální plošiny se postupně zvyšuje podíl planktonních druhů.

Kambrické skryjské paradoxidové břidlice barrandienu obsahují druhově diverzifikovaná společenstva vagilního bentosu (četné druhy trilobitů a ostnokožců, dále hyolity a břichonožce), sesilní bentos je méně častý (inartikulární a artikulární brachiopodi, sabelaridní kroužkovci rodu *Volborthella*). Z planktonu se nacházejí larvy bentózních druhů trilobitů, některé druhy

agnostidních trilobitů a zbytky mikroskopického fytoplanktonu. Pelitické sublitorální sedimenty s diverzifikovanou bentózní i planktonní faunou jsou zachovány rovněž v české křídové pánvi (např. turonské teplické souvrství), nebo na jv. okraji Českého masívu (paleogenní uhřícké souvrství severně od nesvačilského příkopu na j. Moravě, miocén karpatské předhlubně).

Příkladem sublitorálních jílových sedimentů usazovaných v anoxickém prostředí jsou silurské graptolitové břidlice liteňského souvrství barrandienu. Absence kyslíku u dna způsobila nepřítomnost prakticky veškeré bentózní fauny. Proto je v sedimentech rovněž uchována primární tenice vrstevnatá textura. Hojná nezoxidovaná organická hmota dává těmto břidlicím charakteristickou černou barvu. S vysokým obsahem organické hmoty souvisí i hojný výskyt pyritu. Z fosilních organismů jsou zachovány pouze zbytky druhů planktonních (graptoliti, fytoplankton), epiplanktonních (mlži rodu *Cardiola* z *Butovicella*, drobní rameonožci) a nektonních (hlavonožci, rakovec rodu *Ceratiocaris*).

Sublitorální šelfové prostředí s karbonátovou sedimentací

Karbonátové horniny (vápence, dolomity) jsou tvořeny kalcitovými nebo aragonitovými částicemi, které primárně vznikají v důsledku metabolické aktivity organismů. Různé kostry a schránky rostlin nebo živočichů vznikají aktivní biomineralisací. K srážení karbonátů ve vodě nasycené CaCO₃ však může dojít i v těsném okolí bakterií nebo rostlin v důsledku změny prostředí, ke kterým dochází při odčerpávání CO₂ při fotosyntéze (viz kapitola 7.5.1.).

V současné době je na světě známo několik míst, kde se tvoří karbonátové sedimenty. Vznikající karbonátové bahno se skládá z mikroskopických jehlicovitých krystalků aragonitu pocházejících ze stélek vápenných řas jako je *Halimeda* nebo *Penicillus*. Předpokládá se, že i v geologické minulosti byly vápenné řasy významným producentem karbonátů. **Důležitým** zdrojem jsou však i vápenné schránky a kostry živočichů, ať již celé, nebo rozpadlé (koráli, měkkýši, ramenonožci, mechovky, dírkovci aj.).

Vody teplých moří jsou více nasyceny uhličitánem vápenatým, proto je zde biochemická sekrece karbonátů pro organismy méně energeticky náročná. S tím souvisí hojný výskyt vápenných řas převážně v mělkých vodách tropického a subtropického pásma. Ze stejných důvodů narůstá na šelfech podíl karbonátové sedimentace blížíme-li se k rovníku. Hranici výskytu mělkovodních karbonátových sedimentů je přibližně 30° zeměpisné šířky, i když se vzácně vyskytují i ve vyšších šířkách. Pro biodetritické vápence vznikající ve vodách mírného pásma je charakteristická asociace dírkovců (Foraminifera) a měkkýšů (Mollusca) označovaná jako fbramol. Vyskytují se zde též zbytky mechovek, svjonožců a ruduch (*Lithothamnium*). Tropická společenstva obsahují kromě toho ještě vápenné zelené řasy (Chlorophyta) a útesotvorné korály, tzv. asociace chlorozooan. Se zvyšující se salinitou koráli mizí a dominují zelené řasy. Takovou asociaci označujeme chloralgal. V optimálních podmínkách může být karbonátová sedimentace velmi rychlá, řádově až metr za 1000 let.

V místech vzniku mělkovodních vápenců se často tvoří plošiny, které buď navazují na pobřeží (Florida, Perský záliv), nebo vyčnívají k hladině z mořských hlubin (Bahamská plošina, atoly). Oba typy karbonátových platforem existovaly i v minulosti.

Rychlé ukládání karbonátů by v mělkých vodách, kde se primárně usazují, vedlo k rychlému zaplnění mělčiny. Okraje pevnin zaplavené mořem (šelfy) však pod tíhou sedimentů pomalu klesají (subsidence). Tím může být mělkovodní prostředí zachováno milióny let i při relativně rychlé sedimentaci. Mocnost karbonátových sedimentů tak během doby narůstá, až vytvoří plošinu oddělenou příkrým svahem od hlubší části šelfu, která se v důsledku subsidence dále prohlubuje. Kromě vysoké biologické produktivity je podmínkou vzniku čistých karbonátových hornin nepatrný přísos

klastického materiálu, jako je tomu např. na mořských plošinách v aridních oblastech nebo na širokém plochém šelfu daleko od pobřeží. Wilson (1975) rozlišil několik základních typů sedimentačních prostředí, v kterých vznikají vápence, a označil je jako faciální zóny. K stanovení faciální zóny, v které se vápenec usadil, a tím k určení typu sedimentačního prostředí, slouží soubor paleontologických a petrografických údajů zjistitelných z výbrusů. Všechny existující typy vápenců lze podle těchto charakteristik rozdělit do 24 standardních mikrofacií. Na otevřeném šelfu, v hloubkách přibližně 40 - 200 m, kam zasahuje vlnění jen při velkých bouřích, bývá díky proudům voda dobře prokysličená. Usazuje se zde biomikritový vápenec s celými schránkami nebo biodetritický vápenec se směsí bioklastů homogenizovanou bioturbací. Polohy vysoce fosiliferých vápenců se mohou střídat se slínovci. Společenstva organismů jsou značně diverzifikovaná. V tomto prostředí sedimentovaly během siluru a devonu četné vápence barrandienu nebo devonské vápence Moravského krasu.

Pouze občas se vytváří anoxické prostředí. Vznikají pak tmavé vápence s pyritem a bitumenem. Takové vápence jsou vyvinuty např. v přídolském souvrství barrandienu.

V dosahu vlnění (agitovaná zóna) se akumulují karbonátové písky (kalkarenity) nebo oolitové písky. Sedimenty jsou dobře vytříbené, jemnozrnná frakce bývá vyplavena. Vzhledem k malé stabilitě substrátu zde žije jen specializovaná, málo diverzifikovaná fauna. Mohou se vyskytovat lumachely tvořené směsí rozlámaných schránek přinesených z jiných prostředí. Častým přemýváním se tvoří valy, ve kterých je typické šikmé zvrstvení. V dosahu vlnění vznikají často biohermy.

Karbonátové sedimenty v klidném prostředí mělkých lagun chráněných před účinky vln jsou často stromatolitické. Diverzita fauny je zde malá, tvoří se ooidy a fekální hlíčky, všude je dostatek mikritu.

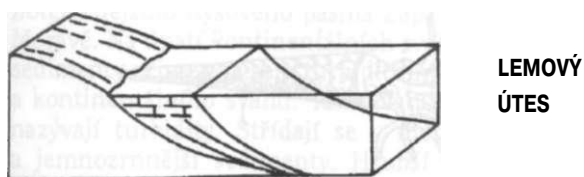
Biohermy a biostromy

Ve vhodném, obvykle mělkovodním prostředí mohou organismy s vápennými kostrami nebo schránkami vytvářet kupovitá nebo deskovitá tělesa. Kupovité elevace tvořené na místě rostoucími organismy se nazývají biohermy. Biohermy dosahující blízko k hladině a odolávající účinkům vlnění označujeme jako útesy (rify). Akumulace koster na místě rostoucích organismů, které výrazně nepřevyšují dno a mají deskovitý tvar, nazýváme biostromy. Všechny zmíněné typy lze také sloučit pod negenetický název organogenní nárůsty (buildup).

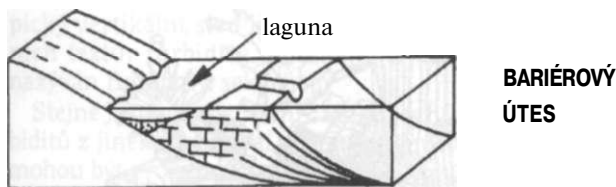
Nejznámějším typem bioherm jsou korálové útesy. Vyskytují se v celé řadě typů. Podle celkové morfologie rozeznáváme útesy lemové, bariérové, atoly, kupolovité, tabulové apod. I když je známo, že v korálových útesech objemově převládají většinou jiné organismy než koráli (v recentu vápenné řasy, v paleozoiku stromatopory), název se stále udržuje. Dokud neexistovali

Obr. 5-43. Přehled faciálních zón, které lze vyčlenit na karbonátových plošinách. Pro jednotlivé faciální zóny jsou uvedena sedimentární tělesa, která v nich vznikají, a standardní mikrofacie, která jsou pro ní charakteristické. Podle J.L. Wilsona 1980.

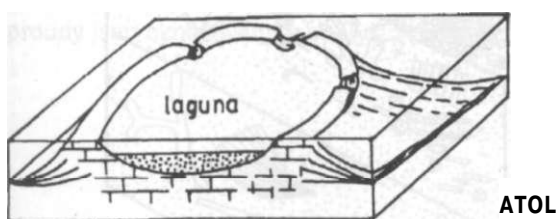
Pánev	Otevřený šelf	Hlubší okraj šelfu	Mělký šelf	Organické nárůsty	Okraj platformy s tříděnými sedimenty	Šelfové laguny s cirkulací	Laguny s omezenou cirkulací	Sebchy saliny	Faciální zóny
1 široké faciální zóny	2	3	4	5	6	7	8	9	
hladina oxidace									
1 spikulit	2 kalcisilit, jemnozrnný biomikritový vápenec	2 kalcisilit, jemnozrnný biomikritový vápenec	4 mikrobrekciovitý až hrubý biotritický vápenec s bio- a litoklasty	7 biolitový vápenec, št. útesové organismy rostlé in situ	11 biotritický vápenec s poštěnými bioklasty ve spáritu	8 biotritický vápenec s celými fosiliemi	16, 17, 18, 19 laminovaný pel-mikritový vápenec s fenestrací a biomikritickým vápenecem	20 stromatolity vy mikrit	Sedimentární tělesa II. řádu
2 kalcisilit, jemnozrnný biomikritový vápenec	3 pelagický mikritový vápenec	3 pelagický mikritový vápenec	5 hrubý biotritický vápenec s bio- a litoklasty	11 biotritický vápenec s poštěnými bioklasty ve spáritu	12 rakušek (coquina)	9 biotritický vápenec s fenestrací a biomikritickým vápenecem	24 hrubozrnný kalcirudit typický pro dna erazních rýh	23 homogenní mikritový vápenec	Standardní mikrofacie
3 pelagický mikritový vápenec	4 mikrobrekciovitý vápenec	4 mikrobrekciovitý vápenec	12 coquina, biotritický vápenec, kalcirudit, směs rozlamaných schránek	13 onkoidový biotritický vápenec	14 reziduální brekie	10 koftoidy (poštěná zrna) a zaoblené bioklasty v mikritu	21 spongiostrumový mikritový vápenec	22 mikritový vápenec s onkoidy	
4 mikrobrekciovitý vápenec	5 hrubý biotritický vápenec s bio- a litoklasty	5 hrubý biotritický vápenec s bio- a litoklasty	15 oolitový vápenec	15 oolitový vápenec	17 agregátové vápenec, oolitové mikritové vápenec	10 koftoidy (poštěná zrna) a zaoblené bioklasty v mikritu	23 homogenní mikritový vápenec	23 homogenní mikritový vápenec	
5 hrubý biotritický vápenec s bio- a litoklasty	6 kalcirudit z okraje útesu	6 kalcirudit z okraje útesu			18 foraminiferový nebo řasový biotritický vápenec	11 biotritický vápenec s poštěnými bioklasty ve spáritu	24 hrubozrnný kalcirudit typický pro dna erazních rýh	24 hrubozrnný kalcirudit typický pro dna erazních rýh	
6 kalcirudit z okraje útesu						12 rakušek (coquina)	21 spongiostrumový mikritový vápenec	21 spongiostrumový mikritový vápenec	
						13 onkoidový biotritický vápenec	22 mikritový vápenec s onkoidy	22 mikritový vápenec s onkoidy	
						14 reziduální brekie			
						15 oolitový vápenec			
						17 agregátové vápenec, oolitové mikritové vápenec			
						18 foraminiferový nebo řasový biotritický vápenec			



LEMOVÝ ÚTES



BARIÉROVÝ ÚTES



ATOL

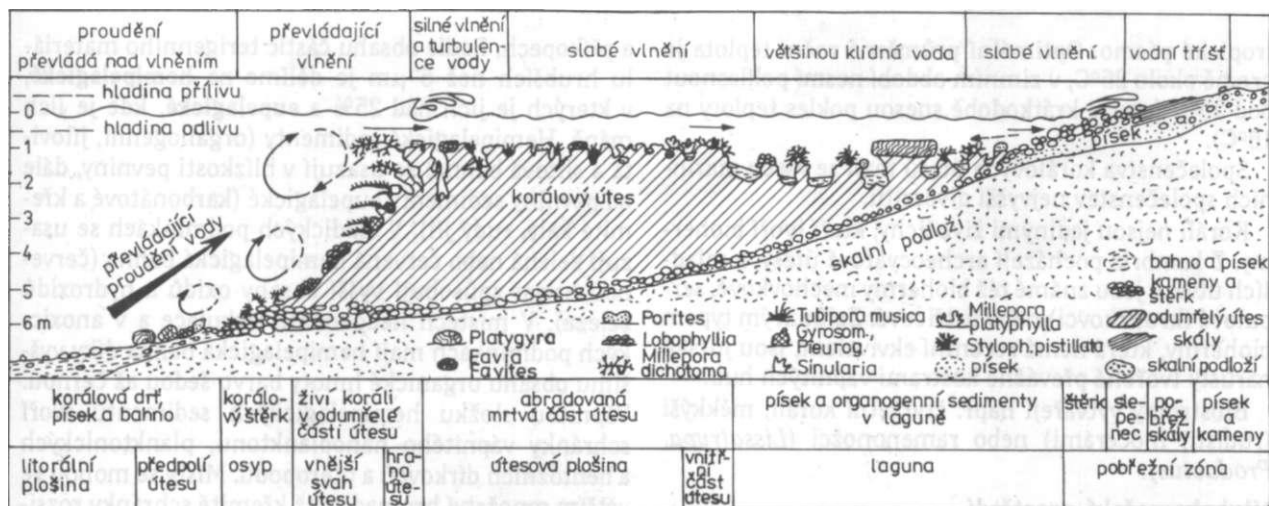
Obr. 5-44. Tři hlavní typy korálových útesů. Podle R.C. Selleyho 1978.

útesotvorní koráli, vznikaly útesy i činnosti jiných organismů. Dobře prozkoumaný je díky ložiskům nafty permský útes Capitan v Texasu, který dosahuje mocnosti 500 m a táhne se v šířce okolo 1,5 km na vzdálenost 100 km.

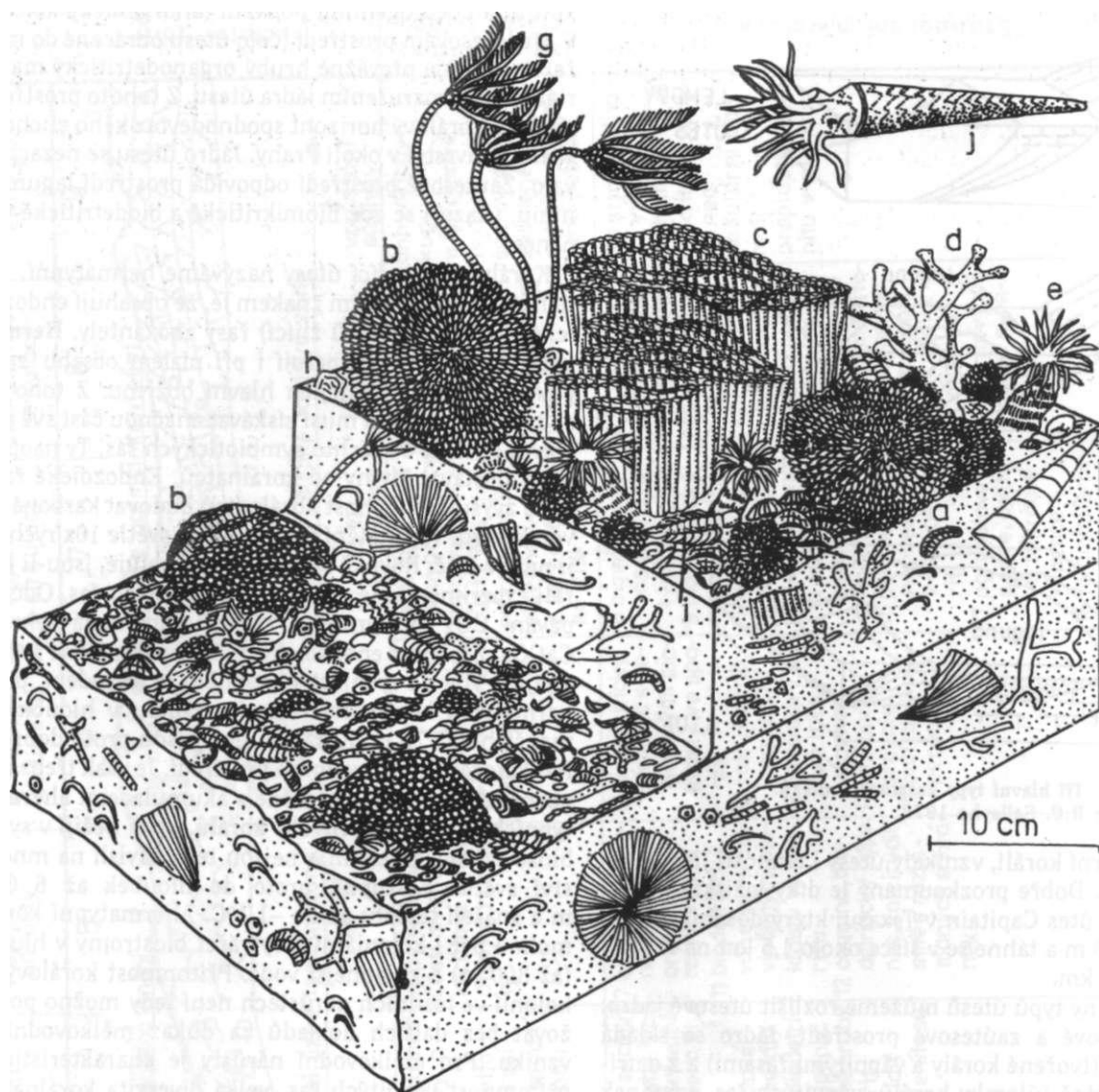
U většiny typů útesů můžeme rozlišit útesové jádro, předútesové a zaútesové prostředí. Jádro se skládá z kostry (tvořené korály a vápnitými řasami) a z detritické výplně (úločky korálů, vápnitých řas, schránek mlžů, dírkovců). Ty jsou spojeny organogenním pojivem (povlaky mechovky a schránkami přisedlých dírkovců) a chemogenním pojivem (anorganický kalcit).

V předútesovém prostředí (čelo útesu obrácené do moře) se usazuje převážně hrubý organodetritický materiál vzniklý rozrušením jádra útesu. Z tohoto prostředí pochází korálový horizont spodnovevonského zlíčovského souvrství v okolí Prahy. Jádro útesu se nezachovalo. Zaútesové prostředí odpovídá prostředí lagunárnímu, usazují se zde biomikritické a biodetritické vápence.

Korálnatce tvořící útesy nazýváme hermatypní. Jejich charakteristickým znakem je, že obsahují endozoické (uvnitř živočichů žijící) řasy zooxantely. Hermatypní korálnatci prosperují i při malém obsahu zooplanktonu, který je jejich hlavní obživou. Z toho se soudí, že korálnatci musí získávat značnou část své potravní energie od těchto symbiotických řas. Ty naopak musí dostávat živiny od korálnatců. Endozoické řasy silně zvyšují schopnost korálnatců budovat karbonátovou kostru. Vápenatění postupuje na světle 10x rychleji než ve tmě. Rovněž se značně zpomaluje, jsou-li koráli experimentálně zbaveni endozoických řas. Odčerpávání CO₂ fotosyntézou zřejmě napomáhá sekreci CaCO₃. Závislost endozoických řas na množství světla a jejich vliv na rychlost vápenatění je důvodem, proč hermatypní korálnatci rostou většinou v hloubkách menších než 70 m. Korálové útesy jsou proto dobrým indikátorem mělkovodního prostředí. Je však třeba dát pozor, aby nedošlo k záměně s akumulacemi ahermatypních (neútesotvorných) korálů, kteří nežijí v symbióze se zooxantelami a nejsou tedy závislí na množství světla. Sestupují proto do hloubek až 6 000 m a snášejí teplotu až do -1,1°C. Ahermatypní koráli mohou být i koloniální a vytvářet biostromy v hlubší (až 300 m) a chladnější vodě. Přítomnost korálových kolonií ve fosilních nárůstech není tedy možno považovat bez dalších dokladů za důkaz mělkovodního vzniku. Pro mělkovodní nárůsty je charakteristická přítomnost vápnitých řas, velká diverzita korálnatců a chodbičky vrtavých organismů kolmé k povrchu. Korálové útesy jsou v recentu omezeny na tropické a sub-



Obr. 5-45. Profil recentním lemovým korálovým útesem s vyznačenými hlavními ekologickými zónami a pro nS charakteristickými faktory. Podle H. Mergnera 1971.



Obr. 5-46. Útesové prostředí v mělkém silurském moři (lomy Amerika u Mořiny): korálnatec *Heliolites* (a); tabulární korálnatci *Favosites* (b) a *Halysites* (c); mechovky (d); rugózní korál *Streptelasma* (e); ramenonožec *Atrypa* (f); lilijice (g); ramenonožec *Leptaena* (h); trilobit *Encrinurus* (i); nautiloidní hlavonožec (j)- Podle W.S. McKerrowa 1981.

tropické pásmo. Optimální průměrná roční teplota je pro ně okolo 25°C, v zimním období nesmí poklesnout pod 20°C (pouze krátkodobě snesou pokles teploty na 16°C).

Společenstva korálových útesů mají ze všech marinálních společenstev nejvyšší diverzitu.

Koráli nejsou jedinými živočichy, kteří tvoří biohermy. Z kambria pocházejí archeocyátové útesy, z mladších útvarů jsou známé též biohermy mechovkové, serpulové (kroužkovci) nebo ústřicové. Zajímavým typem biohermy, která nemá recentní ekvivalent, jsou jurské nárůsty tvořené převážně kostrami vápnatých hub.

Biostromy vytvářejí např. čtyřčetní koráli, měkkýši (rudisti, inocerami) nebo ramenonožci (*Lissatrypa*, *Productus*).

Hlubokomořská prostředí

Hlubokomořské sedimenty se usazují na kontinentálním svahu, jeho úpatí, hlubokomořských plošinách

a příkopech. Podle obsahu částic terigenního materiálu hrubších než 5 μm je dělíme na hemipelagické, v kterých je jich nad 25% a eupelagické, kde je jich méně. Hemipelagické sedimenty (organogenní, jílovitá a siltová bahna) se usazují v blízkosti pevniny, dále od pevniny sedimenty eupelagické (karbonátové a křemité kaly, rudý jí). V oxidických podmínkách se usazují zelená nebo červená hemipelagická bahna (červenou barvu způsobují vyšší obsahy oxidů a hydroxidů železa). V místech nedokonalé cirkulace a v anoxických podmínkách mají hemipelagická bahna díky vyššímu obsahu organické hmoty barvu šedou až černou. Vápnotou složku hemipelagických sedimentů tvoří schránky vápnatého nanoplanktonu, planktonických a bentózních dírkovců a pteropodů. Místy se mohou ve větším množství hromadit též křemité schránky rozsivek nebo mřížovců. Druhohorní a paleogenní hemipelagické sedimenty tvoří mnoho set metrů mocné kom-

plexy v ždánicko-podslezské faciálně tektonické jednotce vnějšího flyšového pásma Západních Karpat na Moravě. Na úpatí kontinentálních svahů se akumulují sedimenty přinesené sem turbiditními proudy ze šelfu a kontinentálního svahu. Takto vzniklé sedimenty se nazývají turbidity. Střídají se v nich hrubozrnnější a jemnozrnnější sedimenty. Hrubší sedimenty jsou gradačně zvrstvené a mají obvykle na spodních vrstevních plochách proudové stopy a jiné mechanoglyfy. Typický vertikální sled litologických typů a sedimentárních textur turbiditů uloženého z jednoho proudu je nazýván Boumova sekvence.

Stejně jako sedimentární částice pocházejí i fosilie turbiditů z jiného prostředí, než v kterém byly uloženy. Nemohou být proto použity pro paleoekologickou interpretaci sedimentačního prostředí. V období mezi uložením jednotlivých turbiditních proudů sedimentují hemipelagické jíly obsahující zbytky autochtonních organismů.

Série sedimentů vzniklých převážně turbiditními proudy jsou označovány jako flyš. Protože k akumula-

ci turbiditů dochází často pod kompenzační hloubkou karbonátů, chybějí v hemipelagických polohách autochtonní fosilie s karbonátovými schránkami. Běžně se vyskytují schránky bentózních dírkovců, spleené z cizorodých částic, obvykle pískových (aglutinované foraminifery). Typické jsou pro flyšové komplexy hojné stopy nereitové ichnofacie. Turbidity se u nás hojně vyskytují v karbonských (kulm Nízkého Jeseníku), druhohorních a paleogenních flyšových oblastech na Moravě (magurská faciálně tektonická jednotka).

Eupelagické karbonátové kaly (angl. ooze) se dělí podle toho, jaké organismy v nich převládají, na foraminiférové, kokolitové a pteropodové. Pod kompenzační karbonátovou hloubkou se vyskytují křemičité kaly, v kterých jsou hojné schránky rozsivek nebo mřížovců a hlubinné rudé jíly. Ve všech eupelagických kálech vysoce převládají zbytky planktonních organismů (60-98%) nad bentózními. Jako příklad lze uvést spodnoeocení sliny ždánické jednotky z Uherčic na jižní Moravě.

6. PALEOBIOGEOGRAFIE

6.1. Definice

Biogeografie je vědní disciplína, která zkoumá zeměpisné rozšíření organismů, tj. zjišťuje jeho rozsah, stav, příčiny a zákonitosti. Je to hraniční vědní disciplína a využívá poznatky různých vědních oborů (hlavně věd biologických, geografických a geologických). Paleobiogeografie je součástí biogeografie zaměřenou na organismy minulých geologických dob. Její metodika je ovlivněna pracovními možnostmi a postupy paleontologie, velký rozsah časového faktoru jí umožňuje sledovat vývoj areálů a biogeografických celků.

Podle předmětu zkoumání rozlišujeme zoogeografii a fytoogeografii a analogicky v nich **paleozoogeografii** a **paleofytoogeografii**. Podle zaměření na určité aspekty pak rozeznáváme **chorologii** (nauku o areálu), **regionální bio- (zoo- či fyto-) geografii** (která se zabývá členěním jednotlivých částí světa do celků podle faun či flór, které je obývají), **kauzální bio- (zoo- či fyto) geografii** (která pátrá po příčinách vzniku jednotlivých typů rozšíření organismů a změn areálů), **ekologickou biogeografii** (zkoumající ekologické podmínky rozšíření organismů) atd.

Areál je území, v němž se vyskytují jedinci určitého druhu nebo jiného taxonu. U rostlin a sesilných živočichů tato definice vyhovuje, avšak vzhledem k migračním vlastnostem mnohých živočišných druhů (např. tažných ptáků) je v zoogeografii v definici areálu někdy připojován ještě požadavek úspěšného rozmnožování (areál druhu by pak měl představovat pouze území, v němž se druh úspěšně rozmnožuje). Tento **euareál** je zpravidla menší než celkové zeměpisné rozšíření druhu, tj. areál (syn. **holoareál**). Ta část areálu druhu, v níž k rozmnožování nedochází, je označována jako **epiareál**. V paleontologii toto členění není zpravidla možné, navíc přistupuje možnost postmortálního transportu organických zbytků (zvláště driftujících). V paleobiogeografii je proto termín areál používán pro označení území s výskytem zbytků určitého taxonu na primárních nalezištích, tj. v sedimentárním materiálu, který nebyl postfosilizačně transportován.

Struktura areálu. Jedinci určitého druhu nejsou v areálu v celém jeho plošném rozsahu rozšířeni zcela souvisle a pravidelně. Z ekologických důvodů je zpravidla jejich výskyt omezen na jednotlivé dílčí populace (subpopulace, démy) žijící jen na místech (stanovištích, biotopech) s vhodnými podmínkami. Hranici areálu tvoří linie spojující krajní výskyty taxonu. Větší uzavřené prostory uvnitř areálu, v nichž se sledovaný taxon nevyskytuje, označujeme jako **areálové enklávy**.

Podle toho, zda je nebo není zaručen kontakt mezi sousedními dílčími populacemi (třeba jen občasný, avšak nutný k zaručení genetické souvislosti druhu), rozlišujeme **areál souvislý** (kontinuitní) nebo **nesouvislý** (disjunktivní). V posledním případě dochází u izolovaných skupin dílčích populací při dlouhodobé izolaci jejich subareálů dříve nebo později ke vzniku odlišností. Vzniknou-li takové rozdíly, které vylučují příslušnost izolovaných skupin ke stejnému taxonu,

mohou být takové skupiny odlišeny jako **alopatrické taxony** (poddruhy či druhy), tj. takové, jejichž areály se nikde nepřekrývají. Opakem jsou **taxony sympatrické**, jejichž areály se zcela nebo zčásti překrývají. **Parapatrické taxony** jsou takové, u kterých areály k sobě těsně přiléhají, nebo se překrývají jen v úzké hraniční zóně, ve které však ke křížení nedochází.

Vývoj areálu. Rozsah areálu by zůstal stabilní jen v případě, kdyby se neměnily faktory, které omezují rozšíření určitého taxonu. Klimatické změny, mořské transgrese, stupeň úspěšnosti v boji s konkurenty, otevření nových migračních možností, vznik nových nik resp. uvolnění některých existujících atd. způsobují pohyb hranic areálu v čase. Jde buď o zmenšování (**restriktci**), zvětšování (**expanzi**), nejčastěji však o přemísťování (**translokaci, migraci**), tj. o obojí pohyb současně na různých místech. Při tom mnohdy může dojít k rozpadu areálu a vzniku disjunktivních subareálů otevírajících cestu alopatrické speciaci.

Ke speciaci dochází, jak známo, nejnáze u malých populací. Areály vznikajících druhů mají proto zpravidla malé rozměry (mikroareály). Jestliže se později při úspěšném šíření nového druhu zvětšují, pak prostor původního mikroareálu bývá označován jako **centrum vzniku druhu**. Po přeměně souvislého areálu na nesouvislý dochází při dostatečně dlouhé izolaci ke vzniku nových druhů (např. při transgresích docházelo k rozpadu původně souvislých areálů suchozemských organismů na ostrovní oblasti; v Evropě v kvartéru došlo v glaciálech k rozdělení areálů většiny organismů kontinentálním ledovcem na východní a západní část). Areály takto vznikajících druhů však nemusí být malé a není v nich žádné centrum vzniku.

Při ústupu druhu z určité oblasti se mohou zbytky původních souvislých populací udržet na izolovaných vhodných stanovištích. Jde o **reliktní (zbytkový) areál** (subareál) představující malý zbytek areálu dříve podstatně rozsáhlejšího. Nemusí jít jen o druh vymírající, ale také např. o důsledek dřívější migrace (např. glaciální relikty ve střední Evropě z období zalednění v kvartéru).

Jako **endemity** označujeme taxony vázané svým areálem na určitou oblast, mimo kterou se přirozeně nevyskytují. Nemusí to být oblast malá (např. buk lesní je evropským endemitem). Je-li endemismus určitého taxonu výsledkem jeho ústupu (tj. jeho rozšíření bylo dříve větší), jde o **regresivního endemita** neboli **paleo-**

endemita (relikt), je-li naopak taxon ve stadiu rozšiřování, jde o **progresivního endemita (= neoendemita)**. Dlouho izolované oblasti (např. geologicky staré ostrovy) bývají na endemity bohaté, jiné, které jsou otevřené migracím, nemívají endemity žádné.

Vagilita je schopnost určitého druhu šířit se na nová vhodná stanoviště (jak v oblasti dosavadního areálu, tak i mimo něj). U živočichů je vagilita většinou umožněna jejich mobilitou (schopností aktivního pohybu),

u rostlin a živočichů však také pasivním pohybem (tj. využitím pohybu prostředí nebo nositele), jako např. unášení vodou (**hydrochorie**), větrem (**anemochorie**), živočichy (**zoochorie**) atd.

Areály kosmopolitní se rozprostírají téměř po celé Zemi. Nejtypičtějšími kosmopolity jsou obyvatelé mořského pelagiálu, kteří jsou mořskými proudy roznášeni po prostorách světových oceánů.

6.2. Biogeografické členění zemského povrchu

Biogeograficky vymezené celky (biogeografické jednotky - choriony) jsou obecně takové soubory bioty, které na určitém geograficky uceleném prostoru (území) mají víceméně jednotný charakter, tzn. jejichž fauna a nebo flóra jeví četné společné rysy a liší se od fauny resp. flóry jiných takových územních celků. Každá biogeografická jednotka musí tedy být územně ucelená. To je rozdíl od jednotek ekosystémového členění, které naopak mohou mít areál územně značně nesouvislý.

Základní podmínkou pro existenci každého přírodního souboru bioty jsou samozřejmě určité přírodní podmínky. Ty primárně ovlivňují rozšíření a také složení biocenotických jednotek všech kategorií, od nejvyšších až po nejnižší. Určitý druh organismů se v přírodě sice může vyskytovat všude, kde jsou pro jeho existenci vhodné podmínky (tj. tam, kde je jeho populace začleněna do určitého ekosystému, v rámci kterého má také možnost přirozené reprodukce), v tomto „možném“ prostoru se však vyskytuje jen tam, kam se mu podařilo proniknout a trvale se zde udržet. Faktory omezující volné rozšiřování druhů a překážející jejich proniknutí do všech vhodných prostředí na Zemi nazýváme bariéry. Ty jsou příčinou, že jimi oddělené oblasti, které jsou z hlediska přírodních podmínek shodné, se liší ve složení své bioty. Tato odlišnost je obecně tím větší, čím déle toto oddělení trvá a čím je izolační bariéra neprostupnější.

Rozdíly mezi choriony (tj. biogeografickými celky) se vyjadřují v taxonomické odlišnosti jejich biot. Blízké biogeografické jednotky se liší jen rozdíly mezi taxony nízké taxonomické úrovně (druhy, rody), důvody pro rozlišení vyšších chorionů musí být založeny na rozdílech mezi taxony vyšších taxonomických úrovní (od kategorií skupiny rodu výše).

Základní rysy členění globální bioty jsou určeny pozicí hlavních ekologických rozhraní, tj. v podstatě zón víceméně náhlé změny fyzikálních a chemických podmínek prostředí (moře - souše; prostředí sladkovodní - mořské - suchozemské). Biosféru, která je nejvyšší jednotkou klasifikace ekosystémů, lze podle zmíněných rozhraní rozdělit na tři základní části, tzv. biocykly, které shrnují ekosystémy třech hlavních životních prostředí. Jsou to biocyklus mořský, suchozemský a limnický (= sladkovodní). Poslední dva jsou někdy společně označovány jako biocykly pevninské

(**kontinentální**). Mořský biocyklus zahrnuje ekosystémy ve vodách oceánů a moří a v připoверхové části nezpevněných sedimentů na jejich dně. Limnický biocyklus zahrnuje ekosystémy jezer a vodních toků, občasných louží, bažin atd. Veškeré ekosystémy vně hydrosféry patří suchozemskému biocyklu. Patří sem ekosystémy na veškerém povrchu souše, obývající také k němu přilehlou část atmosféry a litosféry.

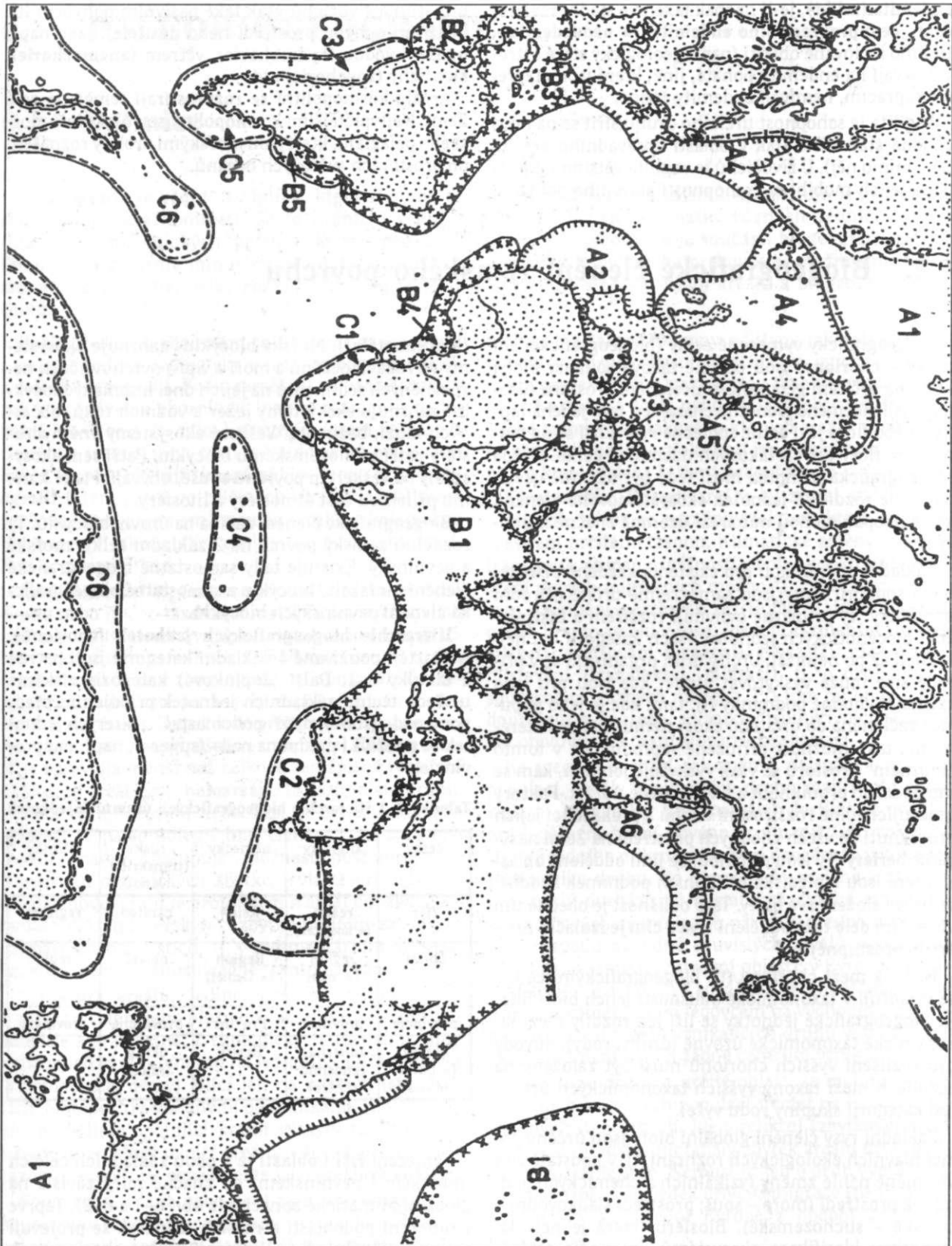
Biogeografické členění začíná na úrovni biocyklů. Ty rozdělují zemský povrch na 2 základní celky: mořský a pevninský. Existuje tedy samostatné biogeografické členění mořského biocyklu a samostatná biogeografická členění pevninských biocyklů.

Hierarchie biogeografických jednotek (chorionů). Nejčastěji používané 4 základní kategorie jsou patrné z tabulky 6-1. Další (doplňkové) kategorie získáme u všech těchto základních jednotek připojením předpony pod- (sub-), např. podoblast. U některých jednotek se používá i předpona nad- (super-), např. nadprovincie.

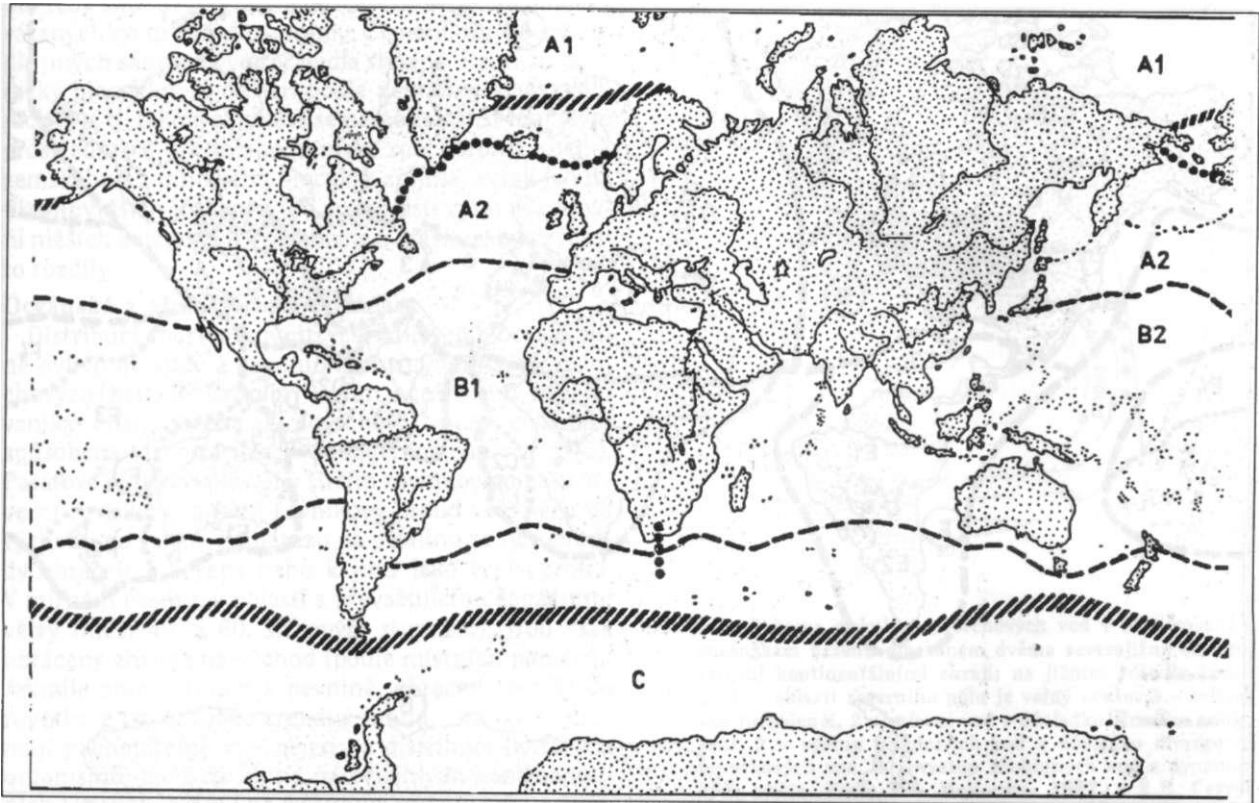
Tabulka 6-1 Hierarchie biogeografických územních jednotek

česky	anglicky	německy	rusky (transkribováno)	latinsky
<i>Hlt</i>	realm (= kingdom)	Reich	carstvo	regnum
oblast	region (= area)	Region (= Gebiet)	oblast'	regio
provincie	province	Provinz	провинция	provincia
okrsek (= okres, obvod)	(district) I (endemic centre) j	Bezirk <u>i</u>	округ (rajon) J	

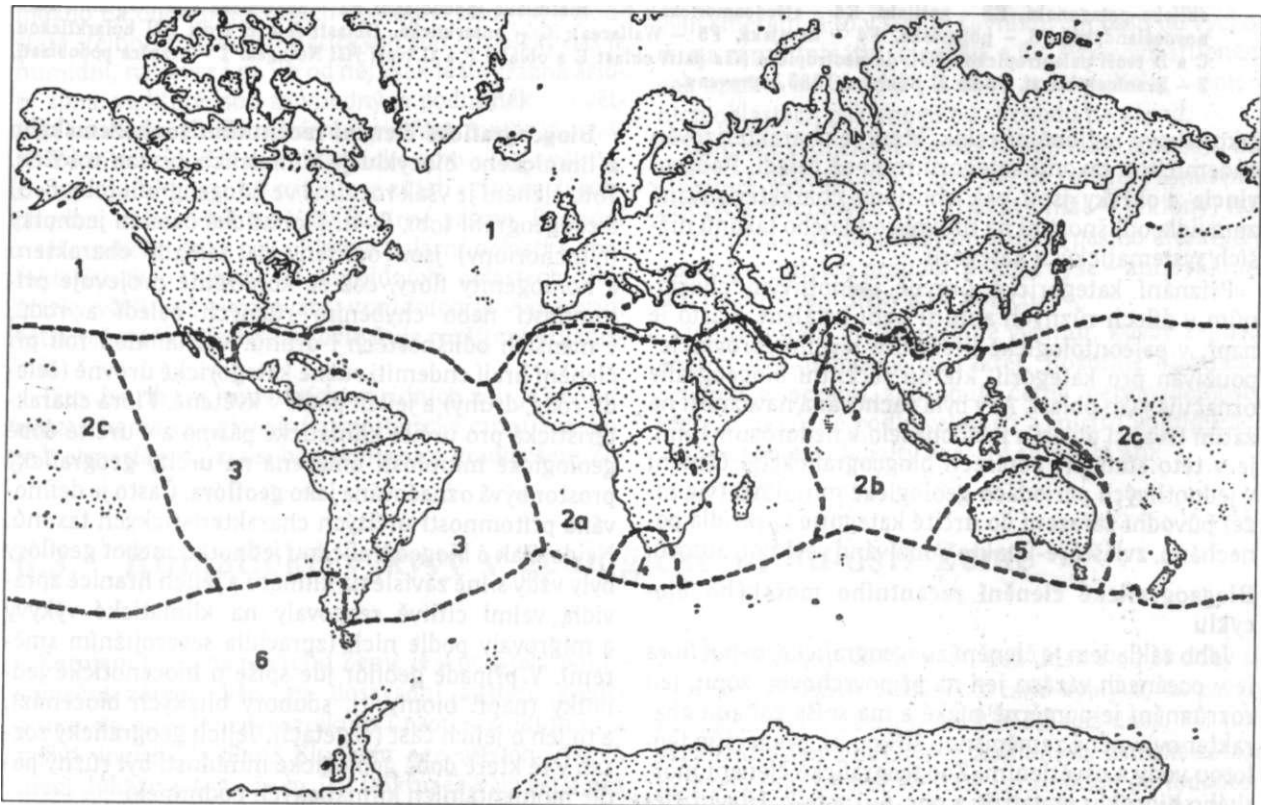
Vymezení *iii* i oblastí je v obou základních celcích (mořském i pevninském) do značné míry závislé na globální klimatické zonaci (viz obr. 6-1 a 6-2). Teprve v omezení podoblastí a nižších jednotek se projevují pouze regionální vlivy. Vymezení těchto chorionů pak vychází zcela z individuality jejich biot. Konkrétní definice jednotlivých celků se proto zpravidla opírají o výskyt endemických taxonů (čeledí, rodů atd.). Odlišnost podoblastí dosahuje zpravidla úrovně čeledí. Biogeografickou provincií její pracovní definice vymezuje



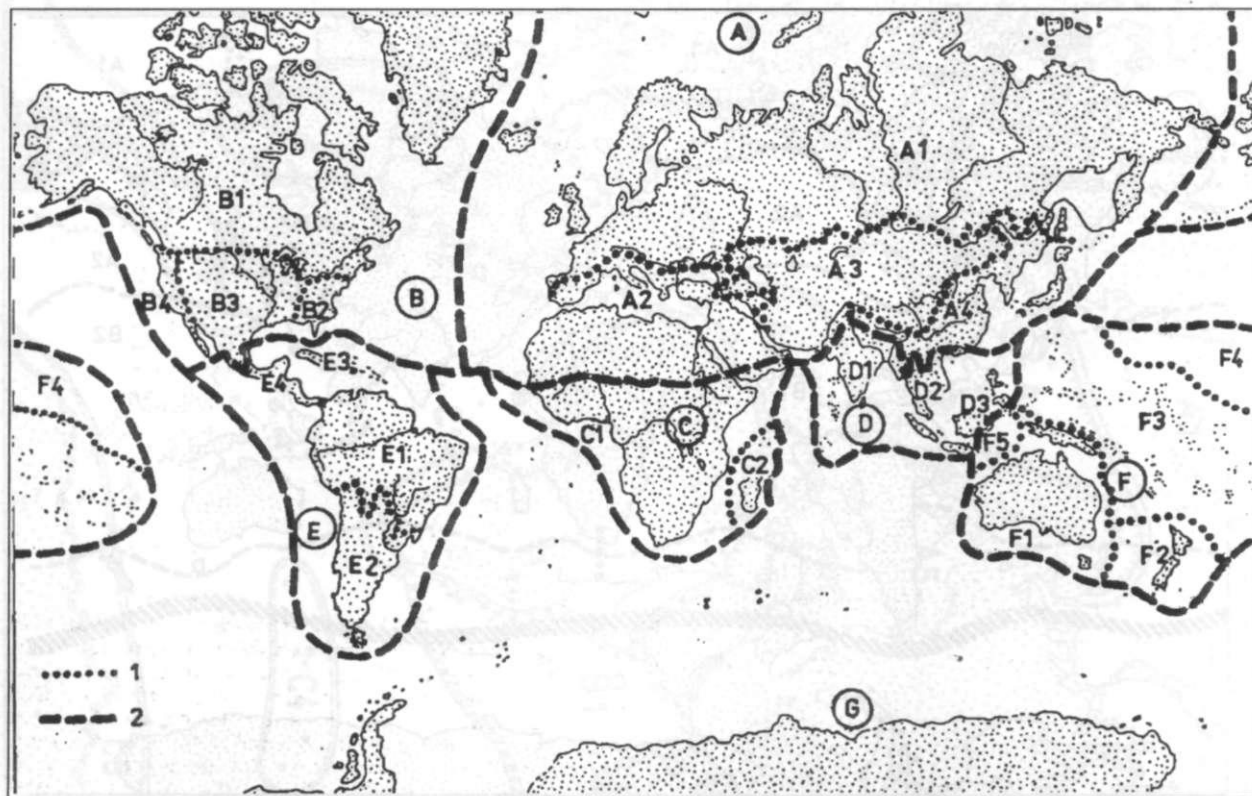
Obr. 6-1. Zoogeografické členění recentního litorálního biochoru. A - oblast boreální (podoblasti: A1 - arktická, A2 - atlantsko-mediteránní, A3 - sarmatská, A4 - severoatlantská, A5 - baltská, A6 - severopacifická); B - oblast tropická (podoblasti: B1 - indopacifická, B2 - východopacifická, B3 - západoatlantská, B4 - východoatlantská, BS - přechodná podoblast); C - oblast antiboreální (podoblasti: C1 - jihoafrická, C2 - jihoaustralsko-novozélandská, C3 - peruánská, C4 - kerguelenská, C5 - antiboreální-americká, C6 - antarktická). Podle G. de Lattina 1967 z J. Buchara 1983.



Obr. 6-2. Zoogeografické členění recentního pelagiálního biochoru. Hranice oblastí čárkování, hranice podoblastí tečkovaní. A - oblast boreální (podoblasti: A1 - arktická, A2 - euboreální); B - oblast tropická (podoblasti: B1 - atlantská, B2 - indopacifická); C - oblast antiboreální. Šikmá úrafa - hranice oblastí batypelagiálu. Podle G. de Lattina 1967.



Obr. 6-3. Fytogeografické členění recentních pevninských biocyklů. Oblasti: 1 - holarktická, 2 - paleotropická (2a - africká část, 2b - indomalajská část, 2c - polynéská část), 3 - neotropická, 4 - kapská, 5 - australská, 6 - antarktická. Podle Malchlova 1964 z R. Hendrycha 1984.



Obr. 6-4. Zoogeografické členění recentních pevninských biocyklů. Oblasti: a - palearktická (podoblasti: A1 - eurosibířská, A2 - mediteránní, A3 - středoasijská, A4 - východopalearktická); B - nearktická (podoblasti: B1 - kanadská, B2 - východonearktická, B3 - západně-centrální, B4 - kalifornská); C - etlopská (podoblasti: C1 - africká, C2 - madagaskarská); D - indomalajská (podoblasti: D1 - indická, D2 - malajská, D3 - indonéská); E - jihoamerická (podoblasti: E1 - brazilská, E2 - chilsko-patagonská, E3 - antilská, E4 - středoamerická); F - australská (podoblasti: F1 - australská kontinentální, F2 - novozélandská, F3 - polynéská, F4 - havajská, F5 - Wallacea); G - antarktická. Oblasti A a B tvoří říši holarktickou, C a D tvoří paleotropickou říši, do neotropické říše patří oblast E a oblasti F a G tvoří říši Notogea; 1 - hranice podoblastí, 2 - hranice oblastí. Podle J. Buchara 1983, upraveno.

jako takový regionální celek, který je charakterizován endemicitou taxonů kategorií rodu až čeledi. **Podprovincie a okrsky** jsou pak choriony charakterizované zpravidla odlišnostmi na úrovni rodu nebo taxonů nižších systematických kategorií.

Příznání kategorické úrovně jednotlivým chorionům v dílech různých autorů není ustálené. Často je např. v paleontologické literatuře termín „provincie“ používán pro kategorii, kterou recentní biogeografie označuje jako oblast. Aby byla zachována návaznost na zatím trvající pojetí a nedocházelo k nedorozuměním, je v této stati při popisech biogeografického členění v jednotlivých periodách geologické minulosti (viz níže) původní zařazení do určité kategorie zpravidla ponecháno, zvláště je-li takto používáno většinou autorů.

Biogeografické členění recentního mořského biocyklu

Jeho základem je členění zoogeografické, neboť flóra je v oceánech vázána jen na přípovrchovou zónu, její rozrůznění je poměrně nízké a má spíše zonální charakter ovlivněný zeměpisnou šířkou, tj. především teplotou vody a osvětlením. Zoogeografické členění mořského biocyklu je patrné z obr. 6-1 a 6-2. Hlavní členění (říše) respektuje základní celky bioty (biochory) rozdělené na základní klimatické celky. Teprve nižší kategorie mají charakter geografické rajonizace.

Biogeografické členění recentního suchozemského a limnického biocyklu

je v hlavních rysech totožné. Toto členění je však rozdílné ve fytogeografii (obr. 6-3) a zoogeografii (obr. 6-4). Floristické územní jednotky (fytochoriony) jsou odlišeny na základě charakteru a homogenity flóry, což se konkrétně projevuje přítomností nebo chyběním různých čeledí a rodů, v menších odlišnostech i druhů. Významnou roli při členění hrají endemiti různé kategorické úrovně (čeledi, rody, druhy) a jejich podíl v květeně. Flóra charakteristická pro určité klimatické pásmo a v určité době geologické minulosti omezená na určitý geografický prostor bývá označována jako **geoflóra**. Často je definována přítomností určitých charakteristických taxonů. Nejde však o biogeografickou jednotku, neboť geoflory byly vždy silně závislé na klimatu a jejich hranice zpravidla velmi citlivě reagovaly na klimatické výkyvy a migrovaly podle nich (zpravidla severojižním směrem). V případě geoflór jde spíše o biocenotické jednotky (např. biomy, tj. soubory blízkých biocenóz), a to jen o jejich část (vegetaci). Jejich geografický rozsah v té které době geologické minulosti byl různý podle momentálních klimatických podmínek.

Rozlišení faunistických územních jednotek (zoochorionů) v recentním suchozemském biocyklu je zpravidla provedeno podle endemických čeledí savců a ptá-

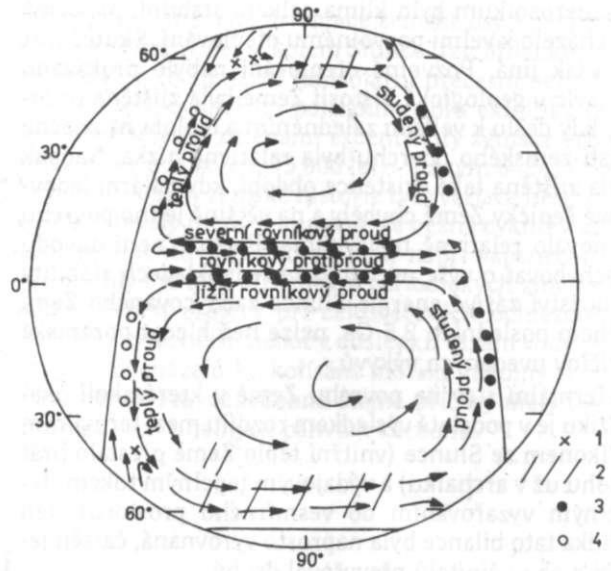
ků, tedy skupin migračně zdatných, avšak ekologicky vázaných na určité ekosystémy. Členění provedené podle jiných skupin bývá zpravidla shodné. Recentní limnický biocyklus je členěn podle primární sladkovodních ryb, tj. takových, které se nemohou šířit mořským prostředím. I tak je shoda mezi zoochoriony suchozemského a limnického biocyklu zřejmá, avšak jen na úrovni vyšších kategorií (od podoblasti výše). Na úrovni nižších kategorií (tj. provincie a nižší) už bývají častěji rozdíly.

Oceánská a atmosférická cirkulace

Distribuci chorionů uvnitř jednotlivých biocyklů silně ovlivňuje stálý a zákonitý pohyb vodních či vzduchových mas. V každém větším oceánském bazénu vzniká charakteristická povrchová vodní cirkulace způsobená atmosférickým prouděním (viz obr. 6-5). Pasátové větry vyvolávají v širším rovníkovém pásu severní rovníkový a jižní rovníkový proud ve směru od východu na západ. Po nárazu na pevninu se tyto proudy obrací k severu nebo k jihu jako teplý proud. V mírném pásmu, v oblasti s převažujícími západními větry (mezi 40. a 60. šířkovým stupněm), jsou však obráceny zhruba na východ (podle místních poměrů). Jakmile znovu dorazí k pevnině, obrací se zpět do rovníkové oblasti jako chladný proud. Mořské proudy mají pochopitelně vliv nejen na distribuci mořských organismů, ale i na klima na přilehlých kontinentálních okrajích, a tím i na distribuci organismů na nich.

Specifikou suchozemského a limnického biocyklu je základní globální klimatická zonace daná cirkulačními zákonitostmi atmosféry. Od rovníkové zóny k pólům je možno na obou polokoulích postupně sledovat v podstatě stejnou sukcesi klimatických zón. Tropický pás je humidní, na sever i na jih od něj však leží výrazná aridní zóna, ve které jsou za vhodných podmínek (na větších kontinentálních celcích) vytvořeny rozsáhlé pouště. Po této aridní části subtropické zóny však opět následuje humidnější pásmo, které zčásti ještě patří subtropům, zčásti však tvoří celé mírné pásmo. Poslední v této sukcesi jsou pak chladné polární oblasti s charakteristickou biotou. V humidních oblastech jsou srážky větší než vypařování, v aridních je vypařování větší než srážky. To značně ovlivňuje rozšíření organismů.

Tato distribuce humidních a aridních zón je podmíněna schématem globální atmosférické cirkulace. Pohyb atmosféry je způsoben teplotním gradientem Ze-



Obr. 6-5. Schéma cirkulace povrchových vod v idealizovaném oceánském bazénu omezeném dvěma severojižně orientovanými kontinentálními okraji; na jižním pólu je kontinent, v oblasti severního pólu je volný oceán. 1 - míšení vod turbulencí, 2 - míšení vod v důsledku zimního ochlazení, 3 - výstup hlubinných vod v důsledku divergence povrchových vod, 4 - výstup hlubinných vod z dynamických příčin. Podle V.E. McKelveye 1967, z R.E. Casey 1971.

mě mezi rovníkem a póly a je modifikován zemskou rotací. Hlavní větry proto vanou zhruba rovnoběžkovým směrem, a to v širším rovníkovém pásmu od východu na západ (pasáty), mezi 40. a 60. šířkovým stupněm pak opačně na východ (na obou polokoulích), v polárních oblastech pak znovu od východu na západ.

Tam, kde vzduchové hmoty klesají nebo stoupají, dostávají se vlivem Coriolisovy síly do rotace. Pásmo mohutných stoupavých vírů (tlakové níže - cyklony) leží na rovníku a na 60. šířkovém stupni, pásmo klesavých, opačně rotujících proudů (tlakové výše - anticyklony) leží na 30° s. a j. šířky a na pólech.

Tento systém by byl ideálně vyvinut, kdyby zemský povrch měl jednotný charakter. Rozdílné vlastnosti pevniny a oceánu způsobují četné nepravidelnosti, které jsou různé podle velikosti a místní konfigurace moře a souše, intenzity ozáření sluncem atd.

6.3. Klimatické výkyvy v geologické minulosti Země

Zdrojem tepla na povrchu Země je v podstatě pouze sluneční záření. Všechna dosavadní zjištění svědčí o tom, že po celé fanerozoikum i proterozoikum byla zářivá energie vysílaná Sluncem bez větších výkyvů (není důkazu o tom, že by její fluktuační byly větší než pravidelné „cykly“ známé ze současnosti). Podle Gougha (1981; fide Kasting 1987) však zářivá energie Slunce stále mírně stoupá. Počátkem proterozoika (před

2,5 Ga) byla asi o 18% nižší než dnes a od té doby se prakticky lineárně zvyšuje. Z toho vyplývá, že počátkem kambria byla asi o 4,5% nižší než dnes. Při tom vzdálenost Země od Slunce a sklon osy zemské rotace byly po celou tuto dobu stálé (se známou periodicitou Milankovičových cyklů (viz str. 122), z nichž hlavní jsou cykly 95, 41 a 26 tisíc let - viz obr. 6-24). Proto bychom mohli očekávat, že po celé proterozoikum

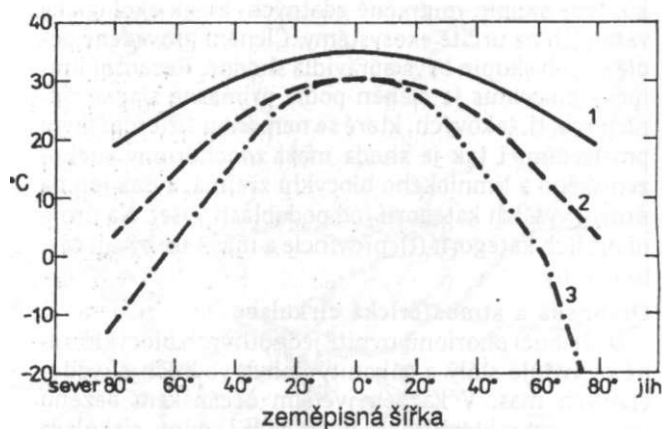
a fanerozoikum bylo klima celkem stabilní, při čemž docházelo k velmi pozvolnému oteplování. Skutečnost je však jiná. Pozvolné oteplování nebylo prokázáno a navíc v geologické historii Země byla zjištěna období, kdy došlo k velkým zaledněním a teplota na značné části zemského povrchu byla relativně nízká. Naopak byla zjištěna také existence období, kdy polární ledovcové čepičky Země chyběly a na většině jejího povrchu panovalo relativně teplé klima. Protože není důvodu pochybovat o výše uvedených předpokladech stability množství zářivé energie Slunce zachycovaného Zemí během posledních 2,5 Ga, nelze než hledat pozemské příčiny uvedených výkyvů.

Termální stav na povrchu Země v kterémkoli okamžiku je v podstatě výsledkem rozdílu mezi termálním příkonem ze Slunce (vnitřní teplo Země přestalo hrát úlohu už v archaiku) a výdajovým tepelným tokem (tepelným vyzařováním do vesmírného prostoru). Jen zřídka tato bilance byla naprosto vyrovnaná, častěji jeden z obou činitelů převyšoval druhý.

Množství tepla zachycovaného Zemí závisí od několika činitelů, které nejsou neproměnné. Jedním z nejdůležitějších je odrazivost zemského povrchu pro sluneční záření-zemské albedo, které je různé podle povahy tohoto povrchu. Kontinentální povrch (bez sněhové pokrývky) odráží v průměru 5 až 30% na něj dopadajícího tepelného záření a má tak podstatně vyšší albedo než mořská hladina, která odráží jen 2 až 10% na ni dopadajícího tepla. Čím větší byl tedy povrch moří v té části zemského povrchu, která je sluncem efektivně ozařována (tj. širší rovníkový pás zhruba do 40° s. a j. šířky), tím méně tepla se odráželo zpět do vesmírného prostoru. V obdobích, kdy se v širším ekvatoriálním pásu nakupilo větší množství kontinentů, byla tím tepelná bilance Země ovlivněna nepříznivě, zatímco období, kdy tomu bylo opačně, byla tepelně příznivější. To ovšem mohly korigovat globální transgrese, při nichž okraje kontinentů byly překryty epikontinentálními moři, což se nutně muselo projevit teplotně příznivěji, než výraznější globální regrese, které prokazatelně měly na tepelnou bilanci Země nepříznivý vliv, neboť plocha souše se v jejich důsledku zvětšila.

Únik tepla, jak známo, snižuje oblačný pokryv, úniku zemského tepelného záření atmosférou však brání i CO₂. Tento tzv. „skleníkový efekt“ působí tím účinněji, čím větší je obsah CO₂ (nebo také vodní páry) v atmosféře (viz kapitola 7.6.1.). Mnoho badatelů se dnes domnívá, že příčinou celosvětových klimatických výkyvů bylo kolísání obsahu CO₂ v atmosféře. Podle Kastinga (1987) v proterozoiku muselo být v atmosféře více CO₂ než dnes, což vyrovnávalo tehdy poněkud sníženou zářivou činnost Slunce (viz výše).

V dobách, kdy systém oceán-atmosféra přijímal více tepla než vydával, došlo k celkovému oteplení zemského klimatu. Důsledkem toho byla expanze teplých zón, především teplého mírného pásma na úkor chladných polárních oblastí. Průměrná teplota v tropech při takovém oteplování zpočátku prakticky nestoupala, zato však se výrazně zvyšovala teplota ve vyšších zeměpisných šířkách a v polárních oblastech, kde zcela roztály ledovcové čepičky. Bylo to důsledkem odvodu tepla



Obr. 6-6. Teplota na povrchu Země v různých zeměpisných šířkách v období globálního oteplení a ochlazení. 1 - nejteplejší křída, 2 - nejchladnější křída, 3 - recent. Podle E.J. Barrona 1983 z A. Hallama 1985, upraveno.

z tropů mořskými a atmosférickými proudy. Oteplením v polárních oblastech se silně snížil zemský teplotní gradient (tj. rozdíl teploty mezi tropy a póly), který v teplých obdobích byl asi jen 22 °C. Byla-li i pak teplotní bilance Země příznivá (tj. výdej tepla nepřevyšoval jeho příjem), stoupala i průměrná teplota celého povrchu Země rovnoměrně, tj. i v ekvatoriálním pásu (viz obr. 6-6), přičemž se zemský gradient snižoval už méně výrazně.

K opačným důsledkům vedl stav, kdy výdej tepla Zemí převyšoval jeho příjem. Za takových okolností se teplá pásma značně zúžila a jejich místo postupně zaujala od pólů se rozšiřující chladná zóna. Vznikly polární sněhové až ledovcové čepičky, které se v déletrvajících chladných obdobích v oblastech větších srážek rozšířily jako rozsáhlé kontinentální ledovce. V tropech však teplota příliš neklesla. To je pochopitelné, neboť zdejší teplota je především důsledkem přímé insolace, na rozdíl od polárních oblastí, jejichž teplota závisí hlavně od přínosu tepla z ekvatoriální (= rovníkové) zóny prouděním atmosféry a oceánu. Teplotní gradient Země se tak v chladnějších obdobích silně zvýšil a rozdíl průměrných teplot mezi póly a tropy dosahoval až 42 °C. Tak je tomu v současnosti.

V obdobích, kdy teplotní gradient Země byl nižší, klesala intenzita větrů a mořských proudů. V některých obdobích byly povrchové mořské proudy tak slabé, že nebyly schopné vytlačovat hlubinnou oceánskou vodu, která díky poněkud větší salinitě byla těžší. Ve stagnující hlubinné oceánské vodě rychle klesal obsah O₂ a vznikaly tak sedimenty obohacené neokysličenými uhlovodíky (tzv. euxinická období; podle latinského názvu Černého moře - Mare Euxinum, ve kterém jsou v hloubce anoxické podmínky).

V obdobích, kdy Země postrádala polární ledovcové čepičky, byla hlubinná oceánská voda poměrně teplá (ve starší křídě např. více než 15 °C). To se změnilo, když na pólech vznikly ledovce dosahující k moři. Hlubiny oceánů pak byly postupně vyplněny těžší, chladnou vodou (jejíž teplota dnes je kolem 3 °C), která při dně proudila od pólů do ekvatoriální zóny.

Delší období extrémně chladného klimatu se v post-archaické historii Země opakovala několikrát. Tři období rozsáhlých zalednění byla v proterozoiku (asi před 2 300 Ma, před 1 000 Ma a kolem 700 Ma), dvě v paleozoiku (na samém konci ordoviku, tj. před 420 Ma a v mladším paleozoiku, vrcholící na rozhraní karbonu a permu před 290 Ma), a konečně poslední v mladším kenozoiku (vrcholící v kvartéru a pravděpodobně dosud neukončené). Bod mrznutí vody (srážková voda při 0 °C, mořská voda kolem -2 °C) je významným, snadno pozorovatelným limitem. Seběmenší dlouhodobé výkyvy teplot v cirkumpolárních oblastech kolem tohoto bodu se proto projevovaly glaciálními oscilacemi, dobře známými zvláště z období čtvrtohorního zalednění. Příčiny těchto výkyvů lze pro období posledních 800 tisíc let celkem uspokojivě vysvětlit

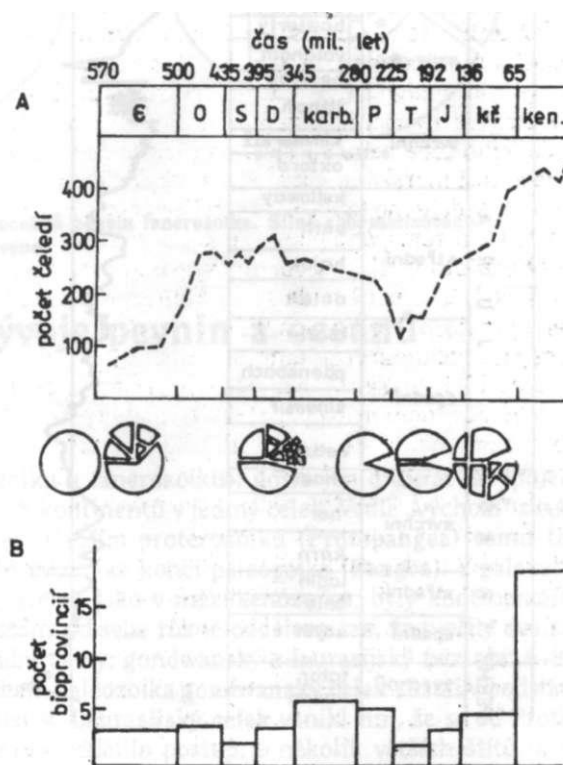
cyklickými variacemi orientace zemské osy a parametrů oběžné dráhy Země kolem Slunce (tzv. Milankovičovy cykly), a to sumární lunisolární precesní periodou (25 700 let), cyklickým kolísáním úhlu ekliptiky (kolem 41 000 let) a změnami excentricity zemské orbity (hlavní perioda kolem 95 000 let) - viz obr. 6-24. V teplejších obdobích zemské historie tyto variace nesporně také existovaly (není vyloučeno, že běžná cyklická střídání sedimentů různého složení, např. vápenec-jílovec, mohly být také důsledkem periodických změn klimatu). Jejich projevy při celosvětových ochlazeních však byly výraznější, neboť v důsledku vázání vody v ledovcích docházelo ke kolísání mořské hladiny (např. v kvartéru). Pravděpodobně stejné příčiny měly cykly v paralických uhelných pánvích karbonu.

6.4. Provincialita faun, vymírání

Jak je zřejmé z předchozích kapitol, geografické členění zemské bioty je závislé hlavně na klimatické zónaci a na distribuci kontinentálních (resp. oceánických) celků. Lze proto očekávat, že nejvyšší počet biogeografických celků se vytvoří v obdobích, ve kterých bude: 1) nejvyšší rozvinutost klimatické zónace, tj. dojde k vytvoření co největšího počtu dobře vyvinutých klimatických zón v celém rozsahu škály od pólu až po rovník (to pochopitelně nebude ani v obdobích velkých ochlazení ani v obdobích mimořádně teplých) a 2) dojde k co největšímu rozčlenění kontinentálních (resp. oceánských) celků bariérami orientovanými poledníkovým směrem, tj. tak, aby členily jednotlivé klimatické zóny na vzájemně izolované úseky.

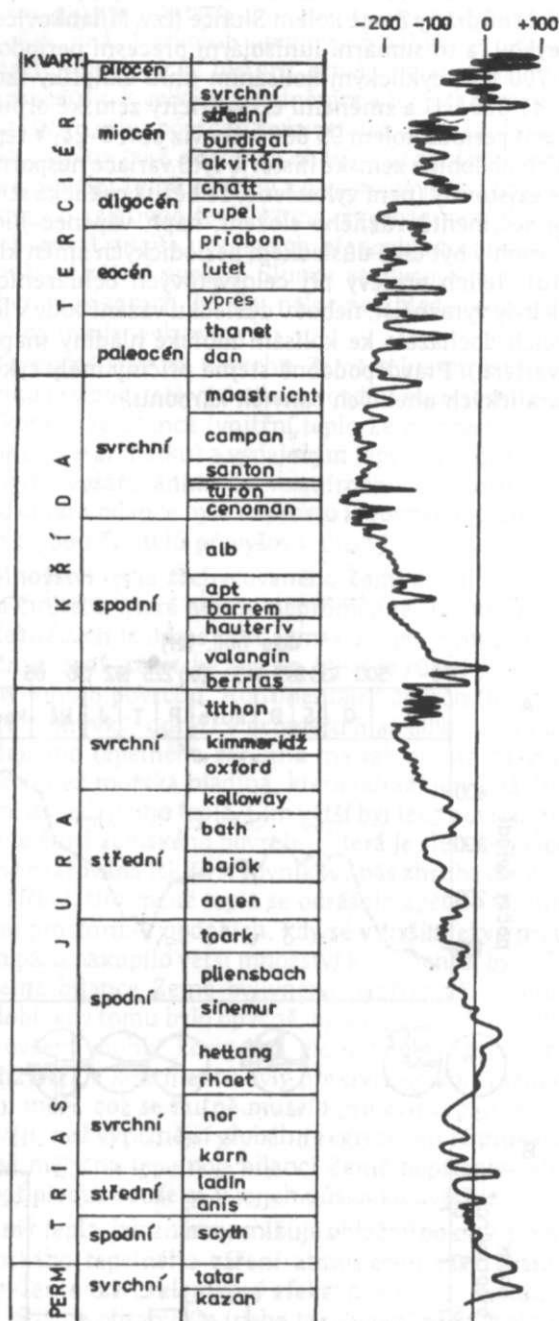
Pokud jde o mořskou sublitorální biotu, zvyšující se rozčlenění kontinentálních celků sebou přináší také zvětšení délky pobřeží, tj. zvětšení počtu a plochy epikontinentálních moří a poskytuje tak vhodný prostor pro rozvoj diverzity jednotlivých skupin. Plochu epikontinentálních moří však především ovlivňuje výška hladiny světového oceánu. Každá globální transgresní fáze znamenala zvýšení ploch epikontinentálních moří a byla tak významným impulsem ke zvyšování diverzity jejich faun (Schopf 1979). Velmi vysoký stav hladiny světového oceánu však vedl spíše ke spojování epikontinentálních bazénů, a tím přispíval k jejich biogeografické unifikaci. Každá regresní fáze pak pochopitelně působila opačně a zvláště hluboké eustatické poklesy vedly až k obnažení šelfů a zredukování sublitorálu na pouhý proužek lemující kontinentální svah.

Biogeografické členění biocyklů v každé době bylo nutně pokračováním jejich geografické diverzifikace z předcházející geologické minulosti. Také recentní biogeografické rozčlenění vzniklo postupně z geografického rozčlenění terciálních a kvartálních biot, některé jeho rysy mají i starší kořeny. Přitom je pozoruhodné, že současné rozčlenění biosféry na jednotlivé biogeografické oblasti a provincie patří podle všech známek k nejrozmanitějším v celé historii Země (viz obr.



Obr. 6-7. Křivka diverzity organismů a počet bloprovincií během fanerozoika. Kruhové diagramy v centru obrázku schematicky znázorňují stav rozčlenění kontinentálních celků na Zemi (podrobněji viz obr. 6-9). A podle J.W. Valentina a E.M. Moorese 1970 z B.F. Windleye 1977; B podle J.W. Valentina et al. 1978 z D. Jablonského et al. 1985.

6-7). Recentní šířkový teplotní gradient je totiž mimořádně vysoký (asi 42 °C), což je způsobeno přítomností polárních čepiček. Důsledkem toho je klimatická zónace poměrně výrazně vyvinutá, což podmiňuje relativně vyšší intenzitu větrů, a tím i mořských proudů.

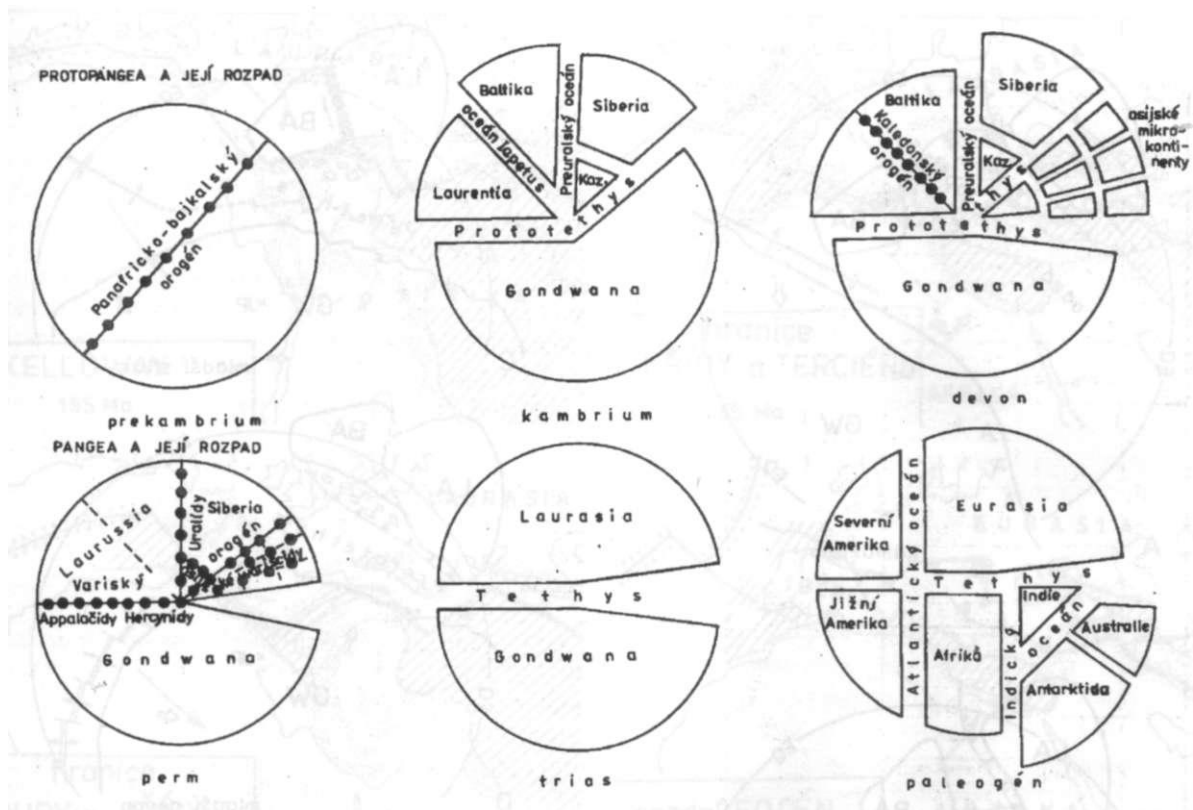


Obr. 6-8. Křivka eustatických *změn* hladiny světového oceánu v mezozoiku a kenozoiku. Podle B.V. Haqua, J. Hardenbola a P.R. Vaila 1987, upraveno.

komunikaci organismů. Recentní zemská biota je proto rozčleněna do nezvykle velkého počtu chorionů střední kategorie (podoblasti, provincie). Poměrně snadná poznatelnost a nesrovnatelně lepší prozkoumanost ve srovnání s poměry v kterémkoli úseku geologické minulosti Země hrají při tom samozřejmě také svou roli a je pravděpodobné, že v obdobích s poměry analogickými recentním byl stupeň biogeografického rozčlenění zemské bioty obdobně vysoký.

V permu, po vzniku jediného superkontinentu Pangey, rychle poklesla diverzita v litorálním biochoru a současně i počet provincií v tomto prostředí (viz obr. 6-9). Bylo to důsledkem jednak zániku bariér v důsledku shluknutí kontinentů, jednak celosvětové regresní fáze, což vedlo nejen k velkému snížení provinciality mořských faun, ale také k rozsáhlému vymírání. Celková diverzita určité fauny je totiž přímo závislá především na ekologickém rozrůznění prostředí, které obývá. Počet nik se pochopitelně mění od místa k místu a tak diverzita určité fauny vždy roste úměrně k velikosti plochy, kterou obývá (Schopf 1979). Existuje však vždy určitá hranice, kdy biota v určitém regionu je pro dané období limitně diverzifikovaná a limitně početná. Je tomu tak tehdy, kdy jsou obsazeny všechny niky, které jsou v daném stupni rozvoje bioty a v daném prostředí k dispozici. Za takové situace nové druhy do takové bioty mohou proniknout jen uprázdní-li se pro ně místo. Protože však počet nik v čase značně kolísá a řada z nich se otevírá pouze v krátkých periodách, v optimech není prakticky nikdy dosaženo plného nasycení (protože biota zpravidla není schopna rychle obsadit všechny náhle se naskytnuvší niky, z nichž mnohé zase brzy zmizí). Zato však při poklesech „pohostinnosti“ prostředí, tj. zmenšování počtu nik, musí docházet k redukci počtu druhů. Dochází-li současně ke zmenšování kapacity jednotlivých nik, které zůstaly v ekosystému zachovány, tj. ke zmenšení zdrojů a snížení existenčních možností pro přežití, projeví se to ve snižování množství jedinců i u druhů, které zůstaly zachovány. Výsledek těchto procesů se pak v sedimentárním záznamu projeví silným poklesem četnosti druhů i zachovaných kusů - vymíráním. Jestliže navíc dojde k tomu, že spojením dříve oddělených oblastí se o prostor v jedné nice začnou ucházet dva nebo více druhů, které do té doby byly vzájemně izolovány a konkurenčně si proto nepřekážely, pak známé pravidlo, že v jedné nice může dlouhodobě žít jen jeden druh, vysvětluje i další „záhadná“ vymírání. Nastane-li pak v takovém období krizová situace (např. silná globální regrese, pokles teplot atd.), která pro mnoho forem znamená drastickou restrikcí šancí na přežití, může to pro mnoho vývojových větví znamenat definitivní konec.

Dnešní hladina světového oceánu je zhruba v průměrné poloze (vzhledem ke stavu, v jakém byla v obdobích globálních transgresí nebo naopak regresí - viz obr. 6-8). Důsledkem toho je, že epikontinentální moře jsou v současnosti poměrně členitá. Také vlastní kontinenty jsou dnes značně fragmentovány a rozptýleny. Své stopy zanechalo též pleistocenní střídání ledových dob s interglaciály. Výsledkem všeho toho je současná (nebo nedávná) existence četných bariér omezujících



Obr. 6-9. Idealizované schéma vývoje vzájemné pozice kontinentů a oceánů během fanerozoika. Silně schematizováno. Kaz - Kazachstán. Podle J.W. Valentina 1973, podstatně upraveno.

6.5. Přehled paleogeografického vývoje pevnin a oceánů v průběhu fanerozoika

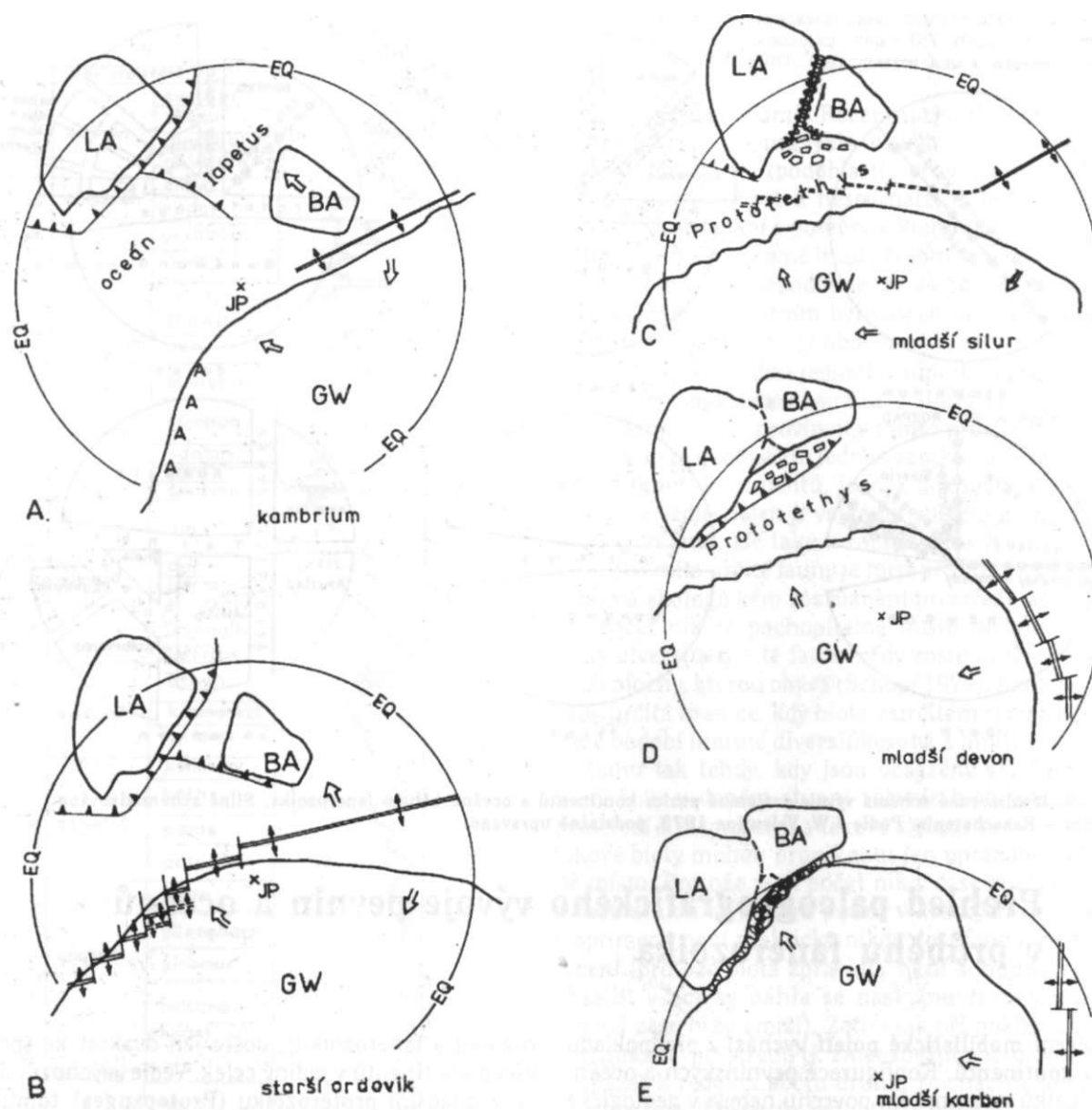
Moderní **mobilitické pojetí** vychází z předpokladu **driftu kontinentů**. Konfigurace pevninských a oceánských celků na zemském povrchu nebyla v geologické minulosti stejná jako v současnosti. Paleobiogeografie se ukázala jako významný nástroj pomáhající rekonstruovat pozici a pohyby kontinentů v průběhu fanerozoika.

Každý samostatně driftující kontinentální celek představoval specifickou biogeografickou oblast, neboť na sobě nesl nejen pevninský a limnický biocyklus, ale ve svých epikontinentálních mořích, zaplavujících zpravidla periferie kontinentu, také významnou část mořského biocyklu, a to specifické podoblasti jeho litorálního biochoru. Každé delší období osamostatnění určitého kontinentálního celku znamenalo svérázný vývoj bioty na jeho povrchu (tj. na souši i v epikontinentálních mořích). Je pak pochopitelné, že vždy, když došlo ke spojení takových dvou pevninských celků, docházelo na nich zpravidla k významným změnám ve všech biocyklech, a to v důsledku vzájemného působení setkávajících se jejich biot, vždy více nebo méně odlišných.

V novější historii zemské kůry, konkrétněji rekonstruovatelné dnešními metodami (tj. v mladším pro-

terozoiku a fanerozoiku), došlo jen dvakrát ke spojení všech kontinentů v jediný celek. Vedle „výchozí“ situace v mladším proterozoiku (**Protopangea**) tomu tak bylo znovu ke konci paleozoika (**Pangea**). V paleozoiku, stejně jako v mezozoiku, byly kontinentální kratony od sebe různě odděleny tak, že tvořily dva základní celky: gondwanský a laursijský (viz obr. 6-9). Během paleozoika **gondwanský celek** zůstal v podstatě celistvý. **Laurasijský celek** vznikl tím, že se od Protopangey oddělilo postupně několik větších štítů, a to kontinenty **Laurentia**, **Siberia**, **Baltika**, **Arktika** (viz obr. 6-14) a po nich pak během paleozoika od Gondwany celá řada dalších štítů a menších až drobných kontinentálních útržků (tzv. mikrokontinenty) (viz obr. 6-14 a 6-17).

Uvedené laursijské kontinenty a mikrokontinenty se postupně vzájemně přibližovaly a spojovaly. Koncem paleozoika došlo pak ke kontaktu mezi takto vznikajícím laursijským celkem a africkou částí Gondwany. Tímto dočasným spojením vznikl nově uspořádaný kontinuální superkontinent - Pangea. V mezozoiku tomu bylo zhruba opačně a po znovurozdělení Pangey na laursijský a gondwanský celek to byla naopak Gondwana, která se rozpadla na několik samostatně se



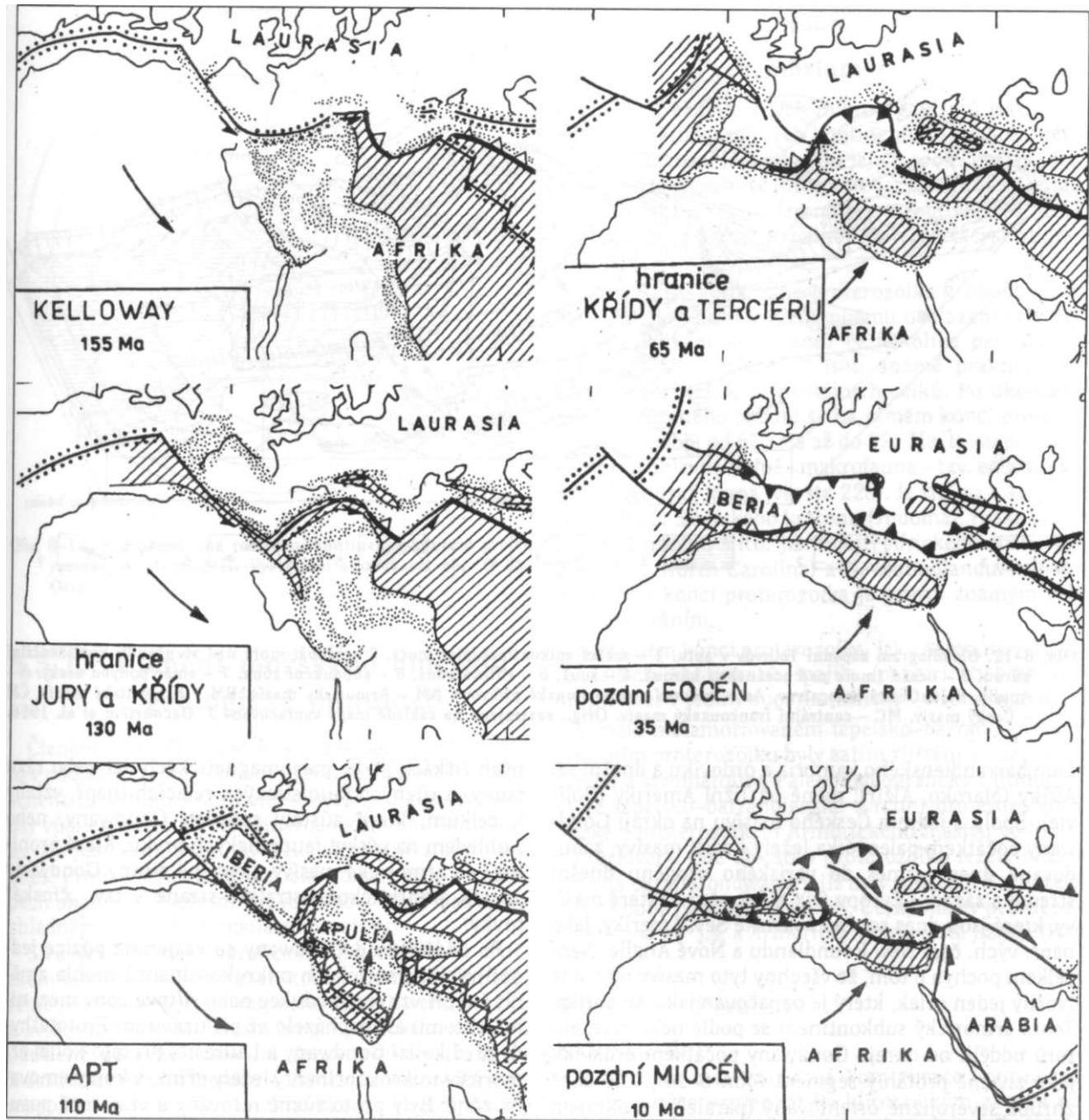
Obr. 6-10. Modelové schéma vzniku, vývoje a postavení armorických mikrokontinentů v průběhu paleozoika. Verze, která nepředpokládá existenci celistvé Armoriky (srov. obr. 6-16). Pro zjednodušení jsou z velkých kontinentálních celků uvažovány pouze Gondwana (GW), Baltika (BA) a Laurentia (LA). JP > jižní pól, EQ * rovník. Orig.

A - výchozí pozice v kambriu. V důsledku riftové činnosti v prostoru mezi Gondwanou a Baltikou se oba tyto kontinenty vzdalovaly. Gondwana pozvolna rotovala a nasunovala se na jižní pól. Při okrají Laurentie ležela subdukční zóna, na které byla konzumována oceánská kůra dna oceánu Iapetus. A = pozice budoucích armorických mikrokontinentů na okrají Gondwany.

B - Ve starším ordoviku došlo k vytvoření riftové zóny též v prostoru předního okraje pozvolna rotující Gondwany. Nový rift zasáhl okraj Gondwany a došlo tak k postupnému oddělení několika mikrokontinentů (tzv. armorické mikrokontinenty; jedním z nich bylo i jádro Českého masivu). Vzhledem k pokračující pozvolné rotaci Gondwany byla tato riftová činnost kompenzována zrychleným posunem desky s armorickými mikrokontinenty k Laurentii a Baltice. Oceán Iapetus se tak pozvolna zužoval. Oceánské dno v prostoru mezi dříve a později oddělenými armorickými mikrokontinenty je označováno jako Rhelcký oceán, oceán mezi těmito mikrokontinenty a Gondwanou označujeme jako Prototethys.

C - Mladší silur, vznik kaledonid. Ke vzniku hlavního orogénu došlo při kolizi Baltiky a Laurentie. Prvé armorické mikrokontinenty dosáhly okraje Baltiky už koncem ordoviku a později spolu s ní i Laurentie. Při těchto pohybech se oceán Iapetus uzavřel. Po těchto kolizích se subdukce u Baltiky zastavila. Také rift v Prototethydě zanikl. Deska s armorickými mikrokontinenty a Baltikou tak splynula s deskou Gondwany. Ta pokračovala v posunu přes jižní pól a v pozvolné rotaci. Dno Prototethydy a Baltika se posunovaly spolu s ní. Baltika se tak postupně posunula vůči Laurentii.

D - Mladší devon. Po stabilizaci Baltiky došlo koncem devonu k obnovení subdukce při jejím jižním okrají a také v prostoru mezi armorickými mikrokontinenty, případně jižně od nich. Pokračující pozvolnou rotací Gondwany se Prototethydní oceán dále zužoval a Gondwana se přibližovala k Laurentii. E - Mladší karbon. Při kolizi Gondwany a Laurussie během karbonu vznikl variský orogén. Armorické mikrokontinenty ležely v kolizní zóně a byly proto zabudovány do variského pohoří. Spojením Gondwany a Laurussie byla uzavřena Prototethyda a vznikla Pangea.



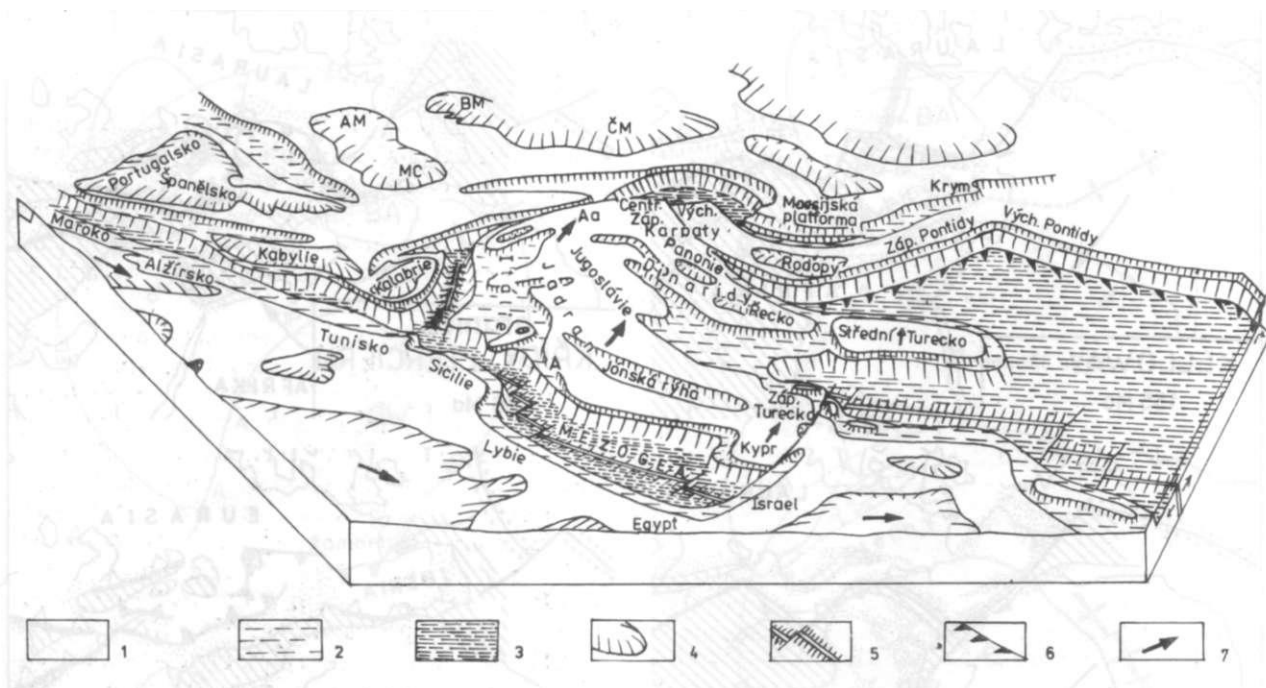
Obr. 6-11. Zjednodušené schéma vývoje západní Tethydy od jury do mlócénu. Africká deska se po otevření severního Atlantiku koncem jury pohybovala zhruba jv. směrem. Na styku laurasijské a africké desky se přitom v křídí oddělily dvě menší desky (Iberia a Apulia). Po vzniku jižního Atlantiku počátkem mladší křídý se deska Afriky počala pohybovat spíše k SV. Při tom byly obí menší desky stlačeny mezi Eurasif a Afrikou. Při jednotlivých kolizích vznikly evropské alpídy. Situace v aptu je podrobněji vyobrazena na samostatném biokdiagramu (viz obr. 6-12). Šikmá šrafa « oceánská kůra, tečkovaní = zeslabená kontinentální kůra, svitlí trojúhelníky na zesílení čáře = subdukce, černí trojúhelníky = kolize kontinentální kůry dvou desek, dvojitá řada teček = rift. Podle J. Decourta et al. 1986, upraveno.

pohybujících velkých kontinentů (viz níže), zatímco laurasijská část zůstala zprvu celistvá a teprve později se rozdělila na dva velké celky (Severní Ameriku a Eurasii).

Při rozpadu a vzájemném vzdalování se kontinentálních celků se mezi nimi otvíraly oceány, při jejich seotkávání se opět uzavíraly a na kolizních liniích při tom

vznikala pásemná horstva (kaledonidy, variscidy, appalačidy, alpídy). Jak oceány, tak i horstva představovaly na jedné straně výrazné biogeografické bariéry a ovlivňovaly klima v širším prostoru, na druhé straně však to byly nové prostory pro šíření organismů.

Jádro Českého masívu bylo původně součástí okraje Gondwany. Svědčí o tom mimo jiné např. příbuznost



Obr. 6-12. Blokdigram západní Tethydy v aptu. 1 - mělké epikontinentální moře, 2 - hlubší moře nad ztenčenou kontinentální kůrou, 3 - oceán (moře nad oceánskou kůrou), 4 - souš, 5 - riftová zóna, 6 - subdukční zóna, 7 - směr pohybu desky. A - Apulie, Salentinský poloostrov, Aa - budoucí austroalpínské příkrovy, AM - Armorický masív, BM - Brabantský masív, ČM - Český masív, MC - centrální francouzský masív. Orig., sestrojeno na základě mapy vypracovaná J. Decourtem et al. 1986.

faun barrandienského kambria a ordoviku a dnešní sz. Afriky (Maroko, Alžír), méně už Jižní Ameriky (Bolívie). Spolu s jádrem Českého masívu na okraji Gondwany počátkem paleozoika ležely i další masívy, zabudované dnes vesměs do variského orogénu dnešní střední a západní Evropy (viz níže), ale i některé masívy, které jsou dnes součástí variské Sev. Ameriky, jako např. vých. část New Foundlandu a Nové Anglie. Není celkem pochyb o tom, že všechny tyto masívy původně tvořily jeden celek, který je označován jako Armorika. Tento armorický subkontinent se podle některých autorů oddělil od okraje Gondwany počátkem ordoviku jako značně protáhlý segment (obr. 6-14), v té době zhruba severojižně orientovaný (paralelně s okrajem Gondwany). Podle jedné verze se Armorika oddělila jako celek, který se brzy rozpadl na část severní (v ordoviku to byla část východní) označovaný jako Avalonia (viz obr. 6-16, B) a část jižní (jižní Armorika), který tvořily Iberia, Armorický masív, francouzský Centrální masív, celek Vogéz a Schwarzwald, krystalinické masívy zabudované dnes do Alp a jádro Českého masívu. V jiné koncepci se od okraje Gondwany oddělila nejprve Avalonia a po ní později také jižní Armorika (viz obr. 6-16, B). Není však vyloučeno (viz např. Ziegler 1986), že jednotlivé celky shrnované do jižní Armoriky se od okraje Gondwany oddělily už jako samostatné mikrokontinenty, tzv. terány (tato verze je vyjádřena na obr. 6-10 a 6-14), a že tudíž celistvá Armorika vlastně existovala jen v době, kdy byla součástí Gondwany. Svědčí pro to údaje o původní geografické pozici jednotlivých masívů (tj. o pozici na různých zeměpis-

ných šířkách podle paleomagnetických dat nebo rázu fauny) a různých faunistických relací (např. vztahy k celkům, které zůstaly součástí Gondwany, nebo s ohledem na výskyt faunistických prvků, které pronikaly na armorické masívy z opačné strany Gondwany po její antarktiko-australské straně - tzv. „čínské“ prvky).

Po oddělení od Gondwany se vzájemná pozice jednotlivých armorických mikrokontinentů mohla změnit jen při vzniku subdukce nebo riftové zóny mezi nimi. K tomu asi docházelo až při uzavírání Prototethydy před kolízi Gondwany a Laurasie. Při této kolizi armorické mikrokontinenty ležely přímo v komprimované zóně. Byly proto různě rotovány a vzájemně posunuty (vznik transformálních lineamentů) a konečně zabudovány do vznikajícího variského orogénu. Po znovuoddělení Gondwany a Laurasie v juře a křídě variský orogén zůstal z větší části připojen k Laurasii a místy v něm utkvěly i další zbytky gondwanského okraje, jako např. Florida.

Přehled vývoje mediteránní oblasti je patrný z obr. 6-11 a 6-12. Prostor centrálních Západních Karpat ležel v mezozoiku na sv. okraji severní části subkontinentu Apulia (označované někdy jako Kreios). Při kolizi tohoto celku s kontinentálním okrajem stabilní evropské desky v mladší křídě byl sedimentární pokryv Kreiosu příkrovově zvrásněn. Později (v miocénu) byl natlačen spolu s celkem východních Karpat do rozsáhlé deprese v jižním okraji stabilního evropského kontinentu v prostoru mezi Moesijskou platformou a Českým masívem. Při tom byly zvrásněnyvnější Karpaty.



Obr. 6-13. Pravděpodobní rozložení kontinentů koncem proterozoika (Protopangea). Vysvětlení zkratk viz obr. 6-14. Orig.

6.5.1. Členění mořského biocyklu v geologické minulosti

Členění mořského biocyklu na základní biochory bylo v podstatě stejné jako dnes (díky stálosti základního schématu vztahu kontinent - oceán). Sklon zemské osy vůči ekliptice po celé fanerozoikum kolísal cyklicky, ale jen velmi málo, byl tedy víceméně stejný jako dnes. Proto i schéma klimatické zonace bylo v základech shodné s dnešním (tj. rovníkový teplý pás a dva chladnější, širší cirkumpolární prostory).

Sledujeme-li biogeografickou diferenciaci v mořském biocyklu během fanerozoika, můžeme v ní zřetelně poznat periody postupného růstu diverzity bioty a zvyšování a prohlubování biogeografického členění, oddělené od sebe časovými úseky, ve kterých došlo k destrukci tohoto členění a vzniku uniformních kosmopolitních faun. Ty pak zpravidla znovu procházely postupným členěním atd. Období destrukce jsou zpravidla obdobími globálních ochlazení, která se projevila rozsáhlými změnami podmínek na většině zemského povrchu. To byly schopné přežít jen nevyzrálé a málo diverzifikované ekosystémy, navíc jen takové, kterým nové podmínky vyhovovaly. Období následující těsně po takové destruktivní změně prostředí je proto vždy obdobím víceméně uniformní, tzv. kosmopolitní fauny, která se pak v dalších obdobích znovu postupně diferencovala na biogeografické oblasti. Jejich počet v podstatě závisel na růstu diverzity prostředí, na komunikačních možnostech (resp. překážkách) daných jak geografickými poměry (konfigurace kontinentů), tak i klimatickými poměry (rozdíly mezi klimatickými zónami) a nakonec i na evoluční potenci bioty, která přežila období předcházející destrukce, tj. schopnosti odpovídat adekvátně na nabízené možnosti, tj. vytvo-

řit biocenózy adaptované na podmínky v nově vzniklých prostorech a prostředích.

6.5.1.1. Prekambrium

Zbytky prekambriických mikroorganismů jsou dnes známy prakticky ze všech kontinentů či subkontinentů. Rozdíly mezi jednotlivými jejich společenstvy však zatím nelze spolehlivě interpretovat jako projevy jejich paleobiogeografické diferenciaci, neboť vesměs nelze vyloučit jejich pravděpodobnější interpretaci stratigrafickou.

Ve starší části mladšího proterozoika (v období před 800-700 Ma) došlo k významnému ochlazení celé Země a zalednění kontinentů (v několika periodách). Projevy těchto zalednění jsou známé prakticky ze všech tehdejších kontinentálních celků. Po ukončení tohoto chladného období se na samém konci proterozoika (v období od 670 Ma až do 570 Ma, tj. do počátku kambria) objevila hojně i makrofauna - tzv. ediakarská neboli vendská fauna (viz str. 228). Je známa z Australského štítu, Sibiřského kratonu (Judoma), ruské tabule, jihočínského štítu, jižní části Afrického štítu, Anglie, USA (North Carolina) a Newfoundlandu. Její vymizení na konci proterozoika je prvním známým velkým vymíráním.

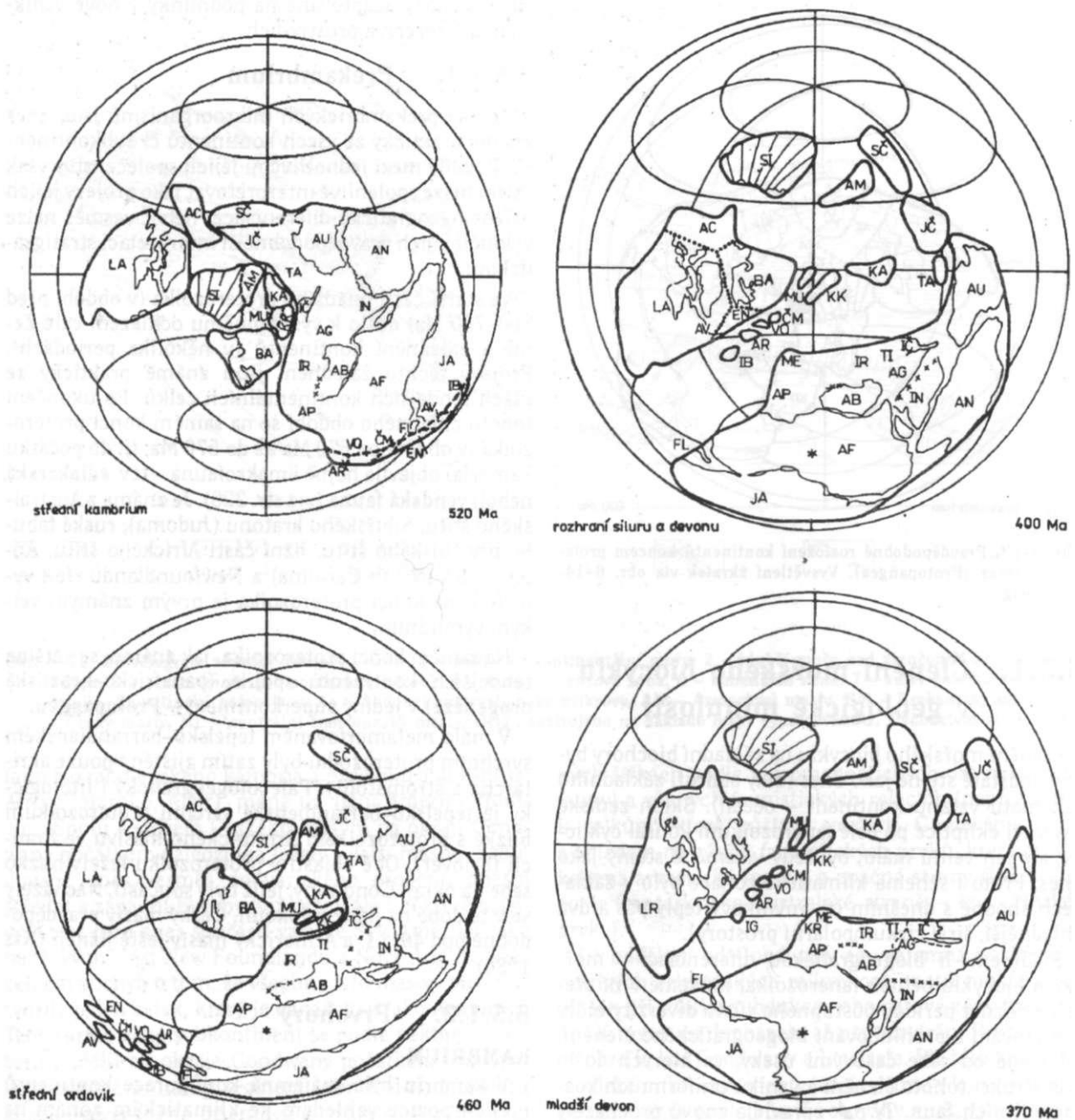
Na samém konci proterozoika, jak známo, se většina tehdejších kontinentů spojila (panafricko-brazílská orogeneze) v jediný superkontinent - Protopangeu.

V málo metamorfovaném tepelsko-barrandienském svrchním proterozoiku byly zatím zjištěny pouze akritarcha a stromatolity. Paleobiogeograficky i litologicky je tepelsko-barrandienského svrchní proterozoikum blízké s proterozoikem Armorického masívu ve Francii (briover). Obě oblasti v proterozoiku ležely blízko sebe na okraji Gondwany, jejíž byly součástí. Nacházely se v té době na jižní polokouli, Český masív pravděpodobně pod 40° j.š. a Armorický masív ještě jižněji (Krs 1986).

6.5.1.2. Prvohory

KAMBRIUM

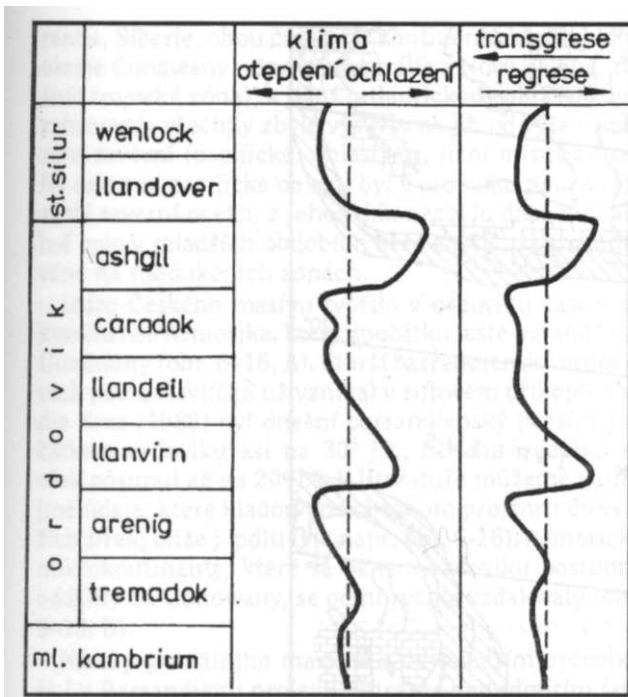
V kambriu byla vzájemná konfigurace kontinentů i jejich pozice vzhledem ke klimatickým zónám na zemském povrchu zcela jiná než dnes. Oba póly ležely v oceánu. Jižní pól ležel u pobřeží Gondwany (nejblíže mu byl její okraj tvořený budoucím subkontinentem Apulia, tehdy přilehlým k dnešnímu alžírsko-tuniskému úseku okraje Afrického štítu - viz obr. 6-14). Po svrchnoproterozoickém zalednění bylo kambrium teplým obdobím bez polárních ledovcových čepiček. Eustatické pohyby světového oceánu měly v časném kambriu spíše kladný charakter, ve středním kambriu transgrese vyvrcholila a okraje většiny kontinentálních štítů byly pokryty rozsáhlými epikontinentálními moři. Pozdní kambrium se jeví naopak jako období regrese. Na rozhraní vendu a kambria se od pozdně proterozoického souvislého superkontinentu Protopangei začaly na jeho tehdejší západní straně (viz obr. 6-17) postupně izolovat jednotlivé kontinentální štíty budoucího laurasijského celku.



Obr. 6-14. Pozice kontinentů ve starším paleozoiku. Označení jednotlivých kontinentálních celků: AB - Arabia, AC - Arktika, AF - Afrika, AG - Afghánistán, AM - Amuria, AN - Antarktida, AP - Apulia, AR - Armorský masív, AU - Australia, AV - Avalonia, BA - Baltika, ČI - Čína (tj. SČ + JČ), ČM - Český masív, EN - Anglia, FL - Florida, IB - Iberia, IČ - Indočína, IN - Indie, IR - Írán, JA - Jižní Amerika, JČ - Jižní Čína, KA - Kazachstanla, KK - Kara Kum, KL - Kolyma, KO - kordilérová část Severní Ameriky, KR - Krellos, LA - Laurentia, LR - Laurussia, LS - Laurasia, MA - Madagaskar, ME - Moesijská platforma, MU - Mugodžar, SČ - Severní Čína, SI - Sibiř, TA - Tarim, TI - Tibet, VO - Vogézy a Schwarzwald. Podle L.P. Zonenshalna et al. 1985, upraveno.

Už ve starším kambriu lze podle fauny epikontinentálních moří (Palmer 1972, 1973) rozlišit čtyři základní oblasti, a to 1) americkou (tvořila ji pouze Laurentia, která ve starším paleozoiku ještě postrádala teprve později k ní připojené okrajové části, a to na východě j. části Nového Foundlandu a Nové Anglie, na západě svou dnešní kordilérovou část spolu s Aljaškou a na ji-

hu Floridu), 2) sibiřskou (kterou tvořila pouze Sibiř), 3) evropskou neboli akado-baltickou, označovanou též jako atlantická (do které patřila Baltika a přilehlé okraje Gondwany, v nichž ležely i budoucí armorské mikrokontinenty spolu s budoucím jádrem Českého masívu; jejich součástí byly také dnešní j. části Nového Foundlandu a Nové Anglie) a 4) oblast



Obr. 6-15. Křivky klimatických změn a eustatických oscilací hladiny světového oceánu během ordoviku. Podle X. Spjeldnaese 1961 z L.A. Frakese 1979, upraveno.

Hwangho neboli čínsko-australsko-antarktickou (kterou tvořily kontinenty na tehdejší severní okraji Gondwany; jejich součástí byla také dnešní koridélková část severní Ameriky s Aljaškou).

Ve středním a mladším kambriu výše uvedené schéma distribuce epikontinentálních moří do čtyř základních oblastí zůstalo zachováno. V akado-baltické (evropské) oblasti jsou ve středním a mladším kambriu rozlišovány dvě provincie, a to skandinávská (Baltika) a eurotethydní (okraj Gondwany s budoucími armorskými subkontinenty a jejich okolím), která bývá též označována jako anglo-francouzsko-česká (Williams 1976) nebo jako mediteránní (Havlíček 1976). Tyto provincie byly vzájemně odděleny oceánem, označovaným jako Tornquistovo moře (viz obr. 6-16), což bylo příčinou určitých faunistických rozdílů mezi nimi, výrazných zvláště v pozdním kambriu.

Délkou trvání (85 Ma) byla kambriická perioda nejdelší periodou fanerozoika. Během kambria vcelku nedošlo k velkým změnám ve vzájemné konfiguraci kontinentů. Laurentia a Siberia zůstaly po celé kambrium (a prakticky po celé starší paleozoikum) v ekvatoriálním (tropickém) pásmu s převážně karbonátovou sedimentací. Také Baltika pozvolna přecházela do rovníkové oblasti (od jihu). Gondwanský superkontinent sahal od severního mírného pásma až do jižní polární oblasti (viz obr. 6-14a). Horninové celky, které dnes tvoří jádro Českého masívu (tj. středočeská oblast a moldanubikum) ležely tehdy na okraji Gondwany, podle Krse (1986) na 40° až 35° jižní šířky.

ORDOVIK

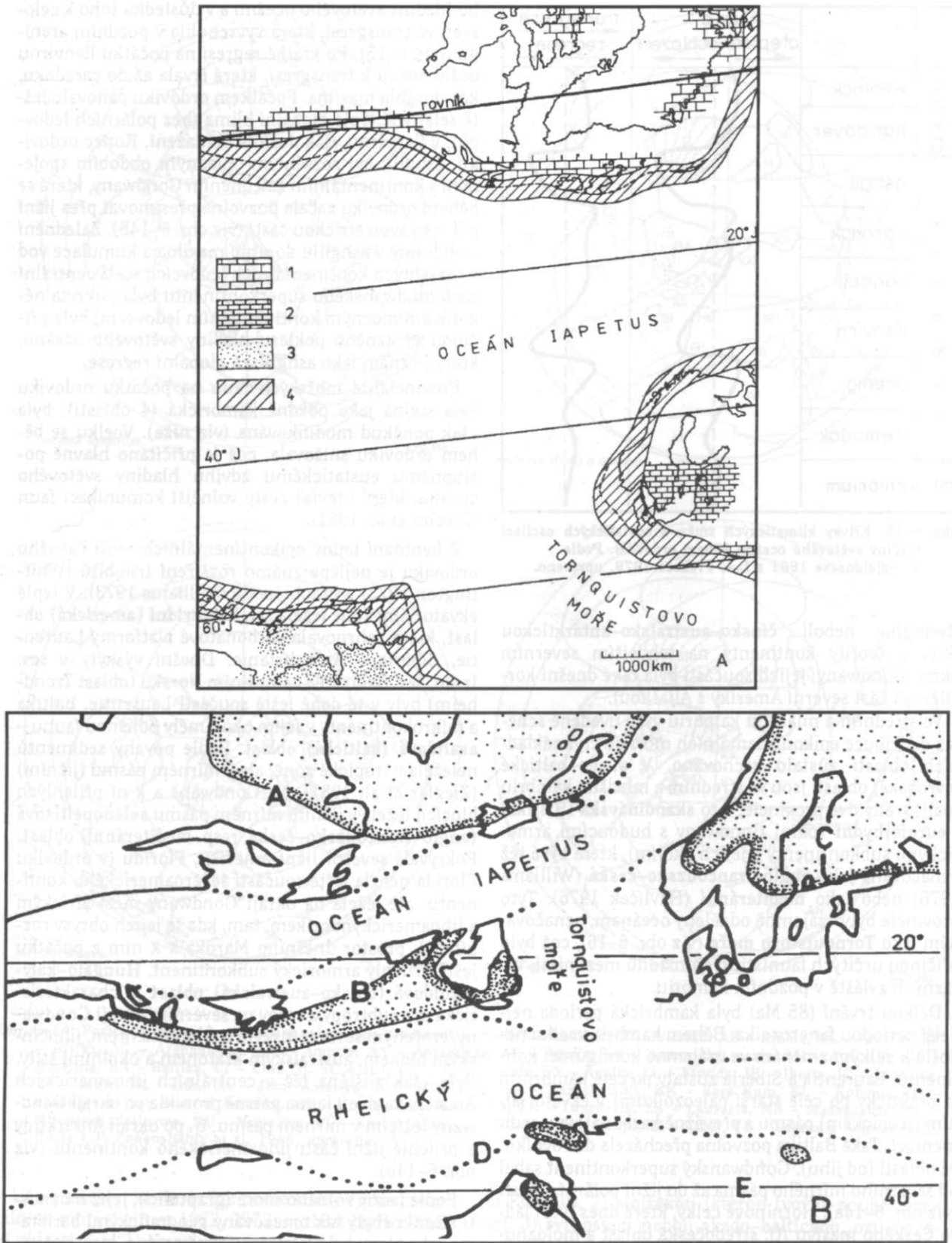
patří mezi delší fanerozoické periody (trval 67 Ma). Na jeho začátku došlo k významnému kladnému pohy-

bu hladiny světového oceánu a v důsledku toho k celosvětové transgresi, která vyvrcholila v pozdním areniku (obr. 6-15). Po krátké regresi na počátku llanvirnu došlo znovu k transgresi, která trvala až do caradoku, kdy dosáhla maxima. Počátkem ordoviku panovalo ještě relativně teplé globální klima (bez polárních ledovců), v llanvirnu však došlo k ochlazení. Konec ordoviku, ashgill, byl rozsáhlým chladným obdobím spojeným s kontinentálním zaledněním Gondwany, která se během ordoviku začala pozvolna přesunovat přes jižní pól, a to svou africkou částí (viz obr. 6-14b). Zalednění Gondwany v ashgillu dosáhlo maxima a kumulace vod v rozsáhlých kontinentálních ledovcích (celá centrální část gondwanského superkontinentu byla pokryta několik km mocným kontinentálním ledovcem) byla příčinou výrazného poklesu hladiny světového oceánu, který je znám jako ashgillská globální regrese.

Provincialita mořských faun na počátku ordoviku byla stejná jako pozdně kambriická (4 oblasti), byla však poněkud modifikována (viz níže). Vcelku se během ordoviku snižovala, což je přičítáno hlavně postupnému eustatickému zdvihu hladiny světového oceánu, který otevřel cesty volnější komunikaci faun (Ziegler et al. 1981).

Z bentózní fauny epikontinentálních moří časného ordoviku je nejlépe známo rozšíření trilobitů (Whittington 1973) a brachiopodů (Williams 1973). V teplé ekvatoriální zóně ležela tzv. batyuridní (americká) oblast, která zahrnovala karbonátové platformy Laurentie, Siberie a Kazachstanie. Dnešní výskyty v sev. Irsku, sev. Skotsku a centrálním Norsku (oblast Trondheim) byly v té době ještě součástí Laurentie. Baltika a mikrokontinenty v jejím okolí měly odlišnou faunu - asafidová (baltická) oblast. Podle povahy sedimentů neležela v tropické zóně, ale v mírném pásmu (jižním) (Ziegler et al. 1981). Na Gondwaně a k ní přilehlých blocích ležela v jižním mírném pásmu selenopeltisová (anglo-francouzsko-česká, resp. mediteránní) oblast. Pokrývala severní Jižní Ameriku, Floridu (v ordoviku Florida nebyla ještě součástí severoamerického kontinentu, ale ležela na okraji Gondwany mezi africkým a jihoamerickým celkem, tam, kde se jejich obrysy rozbíhaly), prostor dnešního Maroka a k nim z počátku ještě přilehlý armorický subkontinent. Hungaio-kaly-menidová (Čínsko-australská) oblast je charakteristická pro subtropy a tropy na severním okraji Gondwany, tvořeným severočínským subkontinentem, jihočínským blokem, australským kratonem a okolními štíty. Byla však zjištěna též v centrálních jihoamerických Andách, kam její fauna patrně pronikla po okraji Gondwany ležícím v mírném pásmu, tj. po okraji Antarktidy a přilehlé jižní části jihoamerického kontinentu (viz obr. 6-14b).

Podle fauny volného moře (graptoliti), jejíž možnosti šíření nebyly tak omežovány geografickými bariérami, jako tomu bylo u fauny vázané na dno, lze v ordoviku odlišit obdobné biogeografické oblasti, i když s určitými rozdíly. Podle graptolitů (Bouček 1972, Skewington 1973, Berry 1979) lze ve starším ordoviku zřetelně rozlišit dvě velké oblasti, a to severní neboli pacifickou, která zahrnovala mořské prostory kolem Lau-



Obr. 6-16. Oceán Iapetus a Tornquistovo moře v ordovíku. Verze, která předpokládá existenci celistvé Armoriky (srov. obr. 6-10). A. Stav v arenígu. 1 - tropické karbonáty, 2 - karbonáty mírného pásma, 3 - armorické psamitová facie, 4 - okrajová klastika. B. Stav na rozhraní caradoku a ashgillu. A - Laurentia, B - anglo-akadský subkontinent Avalonia (tzv. „severní Armorika“), C - Baltika, D, E - okraj Gondwany: D - Ibero-Armorika, E - jádro Českého masívu. Podle Cockse a Forteye 1982, modifikováno R.E.L. Schallreuterem a D.J. Sleveterem 1985 (A) a M.C. Vannlerem 1987 (B).

rentie, Sibérie, obou čínských kontinentů a přilehlého okraje Gondwany - dnešní Austrálie a Nový Zéland, (tj. širší tropická zóna), a **jižní (atlantickou) oblast**, která zahrnovala všechny zbylé výskyty na jih od výše vymezené severní (pacifické) oblasti (tj. jižní mírná zóna). Na sever od pacifické oblasti byl v ordoviku pouze rozsáhlý severní oceán, z jehož dna nezbylo dnes nic, neboť bylo v mladších obdobích beze zbytku zkonsumováno na subdukčních zónách.

Jádro Českého masívu tvořilo v ordoviku část subkontinentu Armorika, který zpočátku ještě byl součástí Gondwany (obr. 6-16, A). Starší barrandienský ordovik však podle Havlíčka už vznikl v riftovém příkopu. Podle Krse (1986) byl dnešní barrandienský prostor počátkem ordoviku asi na 30° j.š., během ordoviku se však posunul až na 20° j.š. V literatuře můžeme najít i jiné údaje, které kladou pozici tohoto prostoru do vyšších šířek, blíže j. pólu (viz např. obr. 6-16). Armorické mikrokontinenty, které se během ordoviku postupně oddělily od Gondwany, se od ní rychle vzdalovaly (obr. 6-16, B).

Nástup glaciálního maxima v nejmladším ordoviku se i v Barrandienu projevil regresí a zchudnutím fauny, která indikuje ochlazení (leží mezi královským a kosovským souvrstvím - Štorch 1986). V globálním měřítku ashgillské zalednění (trvalo asi 2 Ma) vedle ochlazení způsobilo značné zmenšení ploch epikontinentálních moří (glacio-eustatický pokles hladiny světového oceánu). To mohlo být příčinou vymření faun epikontinentálních bazénů, a tím destrukce biogeografické diferenciacie, která se v nich během ordoviku vytvořila. K silnému snížení diverzity došlo ve fauně všech skupin, zvláště korálů, trilobitů, graptolitů, konodontů a dalších. Po tomto eventu (v Barrandienu spadá do kosovského souvrství) se v časném siluru po poměrně rychlé transgresi a prohloubení moře (v Barrandienu počátek sedimentace želkovického souvrství) objevuje na celém světě vcelku stejná, kosmopolitní fauna, která se vytvořila z forem, jejichž předchůdci se v ordoviku vyskytovali v prostředí kontinentálního svahu, resp. hlubšího šelfu moří teplého pásu (Barnes 1986).

SILUR

byl délkou trvání (30 Ma) kratší než polovina ordoviku. Počátek siluru byl ve znamení rychlého oteplení. K roztátí mohutného kontinentálního ledovce, který se v ashgillu vytvořil na Gondwaně, došlo poměrně rychle, což se na celém světě projevilo výraznou transgresi (patrnou podle prohloubení a zvětšení rozsahu epikontinentálních moří, která po ní pokrývala téměř polovinu povrchu všech kontinentů). Teplá ekvatoriální zóna se značně rozšířila. Dokladem toho je např. značné rozšíření karbonátových facií v epikontinentálních mořích, která se od poloviny siluru v důsledku postupné regrese pozvolna změlčovala. Přesun Gondwany přes jižní pól dále pokračoval. Na rozhraní siluru a devonu jižní pól ležel přibližně v centrální Africe.

Na konci ordoviku a v siluru došlo k rychlému pohybu severních armorických mikrokontinentů (tj. západní a východní Avalonie) na severovýchod a ke spojení východní Avalonie s Baltikou. Tím se uzavřelo Tornqu-

istovo moře (**takonská orogeneze**). Během siluru se pak rychle přibližovaly Baltika (s přidruženou deskou s avalonskými mikrokontinenty) a Laurentia. Při jejich kolizi koncem siluru vzniklo mohutné **kaledonské horstvo. Oceán Iapetus**, který se do té doby rozprostíral mezi nimi, se tím definitivně uzavřel.

Paleobiogeografická diferenciacie v časném siluru byla poznamenána mohutným rozšířením epikontinentálních moří umožňujícím nebývale volnou interkomunikaci faun. Značně se rozšířila teplá ekvatoriální zóna, která sahala až ke 40. šířkovému stupni, místy i přes něj. Ležela v ní celá Laurentia, Baltika, Siberia (mimo své severní okraje) a také všechny mikrokontinenty mezi nimi a Gondwanou. Z gondwanského superkontinentu se v ní nacházel jeho okraj v úseku budoucí Indočíny, Austrálie a Antarktidy. V celé této teplé ekvatoriální zóně byla rozšířena prakticky stejná kosmopolitní fauna. Podle západního pobřeží Gondwany tato fauna zasahovala poměrně hluboko na jih (je známa až z dnešních severních částí Afrického a jihoamerického kontinentu, které ležely asi na 60° j.š.), pravděpodobně díky teplému proudění. Odlišná faunistická oblast ležela na opačné straně Gondwany. Tato tzv. **malvíno-kafrická oblast** ležela v relativně chladné jižní cirkumpolární zóně a zaujímal prostor tvořený dnešní jižní částí jihoamerického kontinentu (příbl. na jih od peruánského pobřeží) a jižním koncem afrického kontinentu. Patřilo do ní i přilehlé rozsáhlé epikontinentální moře zasahující přes centrální část jihoamerického kontinentu do jižní části západní Afriky. Obdobná chladnější provincie ležela i v severní cirkumpolární oblasti (**mongolsko-ochotská oblast**). Zaujímalá tehdejší severní okraj Sibérie (dnes je to její jižní okraj) a tehdejší severní okraj Severočínského štítu.

Od pozdního wenlocku začíná pozvolná regrese a s ní se spodnosilurská kosmopolitní fauna ekvatoriální oblasti v důsledku nedostatečných komunikací rozdělila ve dva celky: **severoatlantskou provincii** (Laurentia, Baltika, mikrokontinenty mezi ní a Gondwanou a celý přilehlý okraj Gondwany), která ležela na tehdejší jižní polokouli, a **uralsko-kordilérovu provincii** (Siberia, ekvatoriální Gondwana a subkontinenty kolem nich), ležící na tehdejší severní polokouli. Patří sem též kordilérová část severní Ameriky s Aljaškou, které byly v siluru ještě součástí Gondwany a k severoamerickému kontinentu se připojily až v křídě.

Mikrokontinent tvořený budoucím jádrem Českého masívu ležel v siluru podle Krse (1986) na 20° až 15° j.š. V epikontinentálním moři na povrchu tohoto mikrokontinentů sedimentoval barrandienský silur. V poměrně hlubokém moři ve starším siluru vznikaly graptolitové břídlíce. V důsledku postupného eustatického poklesu mořské hladiny se však moře pozvolna změlčovalo. Díky pozici na okraji teplé ekvatoriální zóny, jakmile k tomu vznikly příhodné podmínky, převládla karbonátová sedimentace (na bázi kopaninského souvrství). Barrandienský svrchní silur patří faunisticky do severoatlantské provincie.

DEVON

V devonu zprvu pokračovalo prohlubování faunisticke diferenciacie nastoupené v pozdním siluru. V oblasti bývalé kosmopolitní fauny (označované někdy též jako fauna Starého světa) se během staršího devonu obě výše uvedené svrchnosilurské provincie (nyní oblasti) dále rozčlenily. Na Laurussii (vznikla spojením Laurentie, Baltiky a dalších kontinentálních bloků) se individualizovala **provincie appalačská**, pokrývající tu část laurentinského kontinentu, která zasahovala hlouběji na jih, pravděpodobně do mírného pásma jižní polokoule (viz obr. 6-14). Zbylé části Laurussie, tj. Arktika, Baltika a blízko ležící armorické mikrokontinenty tvořily jádro další provincie, označované jako **provincie rýnsko-česká**. Na jižní části Sibérie a na okrajích kontinentálních štítů v její blízkosti se fauna postupně odlišila v samostatnou **provincii uralskou** (na Kazachstanu jako podprovincie džungaro-balkašská). Tehdejší ekvatoriální část Gondwany tvořila zvláštní **provincii tasmánsko-novozélandskou**. Podobná fauna byla zjištěna v peripacifické části dnešní Severní Ameriky a byla odlišena jako samostatná **kordilérová provincie**. Na části jihoamerického úseku Gondwany se vytvořila **provincie amazonsko-kolumbijská**. Oba chladné cirkumpolární prostory, které se diferencovaly už v siluru, pokračovaly i v devonu. Na severním okraji Sibérie to byla **oblast mongolsko-ochotská** a na Gondwaně **oblast malvino-kafrická**, do které patřila chladnější moře kolem jihopolární oblasti.

Tato biogeografická diverzifikace dosáhla svého maxima koncem staršího devonu. V devonu středním je však možno pozorovat opačný proces, tj. stírání rozdílů mezi provinciemi. Jeho příčinou mohl být fakt, že globální klima se od počátku devonu až do frasnú stále oteplovalo, což vedlo k postupnému rozšiřování teplých klimatických zón a omezení chladnějších pásem prakticky jen na oblasti ležící za polárním kruhem. Ve svých důsledcích to vedlo k rozšíření teplého pásu na většinu zemského povrchu, což vlastně znamenalo snížení klimatických rozdílů mezi oblastmi ležícími dříve v různých klimatických pásmech. Fauna časného mladšího devonu (frasnú) měla proto v tomto širokém ekvatoriálním pásu opět téměř kosmopolitní ráz.

Tento proces pravděpodobně podporovaly i eustatické pohyby hladiny světového oceánu. Ve starším devonu vyvrcholil její globální pokles. Byl poměrně výrazný a došlo při něm nepochybně ke vzniku různých bariér vytvořením prahů nebo mělčin mezi jednotlivými epikontinentálními bazény. Na konci staršího devonu však nastal opět vzestup hladiny světového oceánu, který se projevil novou transgresí, jež vyvrcholila v givetu a frasnú. Při ní se pravděpodobně obnovily dřívější komunikace mezi epikontinentálními bazény, nehledě na to, že zvýšení celkové plochy moří nesporně podpořilo oteplení a nivelizaci klimatu. Svou roli hrálo také pokračující vzájemné přibližování jednotlivých kontinentálních celků.

Během devonu došlo ke vzájemnému přiblížení jednotlivých jihoarmorických mikrokontinentů a hlavně k jejich přisunutí k jižnímu okraji Laurussie (a tím také blíže k rovníku). V mořském vývoji jsou v evrop-

ském devonu rozlišeny dva základní vývoje - český a rýnský, každý s charakteristickou faunou. Podle některých autorů jde o faciální vývoje (rýnský v oblastech silného přínosu klastik, český spíše pelagický a karbonátový). Je sice pravděpodobné, že odlišnosti jejich faun byly produktem ekologických rozdílů, nelze však vyloučit, že se zde uplatňovaly i vlivy biogeografické diferenciacie, které, podle některých autorů, měly primární význam. Zatímco rýnský vývoj (resp. subprovincie) je charakteristický pro jižní okraje Laurussie (konkrétně v ní integrované Baltiky a k ní připojené východní Avalonie), je český vývoj (subprovincie) typický pro jihoarmorické mikrokontinenty, které byly součástí desky ležící mezi Laurussii a Gondwanou a byly od okraje Laurussie oddělené **Rheickým oceánem**. Během devonu došlo k postupnému uzavírání tohoto oceánu, a tím k přibližování zmíněných mikrokontinentů k Baltice. K proniknutí českých forem do prostoru rýnské subprovincie došlo v eifelu (tzv. „jugleri event“), což indikuje nástup komunikace možností mezi těmito prostory, nejspíše v důsledku přiblížení jihoarmorických mikrokontinentů (a s nimi i toho, jehož součástí bylo jádro Českého masívu) k Baltice, případně i změnou směru proudů.

Devonská perioda trvala 44 ma. Mikrokontinent, jehož součástí bylo jádro Českého masívu, se za tuto dobu opět posunul dále k severu, a to asi z 15° j.š. na 8° j.š. (Krs, 1986). Barrandienské devonské vápence a jejich fauna jsou tedy produktem tropického moře.

Oteplování globálního klimatu, ke kterému docházelo od začátku devonu, skončilo zhruba na rozhraní frasnú a famenu, kdy došlo k výraznému celosvětovému ochlazení, jehož důsledkem bylo rychlé zúžení teplých zón. Na většině zemského povrchu byla ukončena útesová sedimentace a v mořské fauně došlo k rozsáhlému vymírání, které současná mořská regrese jen podpořila a urychlila. Nové faunistické prvky, které se objevují po krizi na rozhraní frasnú a famenu, jeví většinou celosvětové geografické rozšíření. Mořská fauna famenu proto měla opět kosmopolitní charakter. Teplomilná tropická fauna ve famenu pravděpodobně zůstala omezena jen na izolovaná refugia v ekvatoriální oblasti.

KARBON

Na samém počátku karbonu trval stav globálního biogeografického členění jako koncem devonu, tedy (mimo určité oblasti v ekvatoriálním pásu) celkem uniformní kosmopolitní fauna, poměrně málo diverzifikovaná, tvořená hlavně euryfaciálními formami. Postupné rozšiřování pásu převažující vápencové sedimentace, opětné objevení a šíření teplomilných skupin (jako např. korálů) nasvědčují tomu, že se celkové zemské klima začalo opět oteplovat. To vedlo k rozšiřování tropického pásu i mírných zón. Zároveň došlo v několika fázích k celosvětové transgresi (jedné ve středním tournoi a další ve středním vise) a zvětšování ploch epikontinentálních moří. To umožnilo komunikace faun v litorálním biochoru, a tím stírání výraznosti geografické provinciality. Pouze tam, kde byly šelfy kontinentálních štítů odděleny většími oceánskými bazény, lze podle některých skupin organismů rozlišit sa-

mostatné choriony. Podle korálů (Hill 1973), tedy se silního bentosu, jsou faunistické celky světových moří starokarbonské epochy rozdělovány do třech oblastí, a to severoamerické, eurasijské a australské.

Na rozhraní staršího a mladšího karbonu došlo ke kontaktu Gondwany a Laurasie (konkrétně afrického okraje Gondwany a laurentinsko-armorického okraje Laurasie), a tím ke vzniku výrazné kontinentální bariéry poledníkového směru, která se postavila do cesty teplým mořským proudům směřujícím Prototethydu od východu na západ. Podle některých autorů k tomuto kontaktu došlo už koncem vise, podle jiných později (v namuru resp. ve stephanu). Uzavřením západního konce Prototethydy se teplé mořské proudy obrátily k severu (na jihu ležela Gondwana - viz obr. 6-17). Důsledkem toho bylo oteplení moří okolo severněji ležících kontinentů. Oba nejseverněji ležící kontinentální štíty (Siberia a Amuria) měly proto na své jižní straně poměrně teplé moře, na své severní straně však nadále byly pod vlivem chladnějšího cirkumpolárního proudění severní polokoule. V euroasijském prostoru, který ve starším karbonu tvořil oblast jedinou, byly podle foraminifer (Solovieva 1984) v mladším karbonu rozlišeny oblasti dvě, a to **oblast severoasijská**, která byla chladnější, „boreální“ (patří sem severní strany Sibérie, Amurie a spolu s nimi Arktika) a teplejší až tropická **oblast západoeuroasijská**. Vedle nich existovala ještě **oblast australská** a na západním okraji Pangey **oblast středokontinentálně-andská**.

Rozložení klimatických pásů na Zemi se v karbonu v důsledku výše uvedeného vývoje stalo výrazně asymetrické. Celý vnitrokontinentální povrch Gondwany, která se přesunovala přes jižní pól (ležela na něm jižní Afrika), byl pokryt kontinentálním ledovcem, který na opačném severním pólu neměl obdobu (byl zde oceán, jehož povrchové vody vyhřívaly proudy od jihu a byl tudíž nezaledněný). Zalednění Gondwany (blíže viz na str. XXX) dosáhlo maximálního rozsahu v mladším karbonu. Vázání velkého množství vody v tomto mohutném ledovci vedlo k celosvětovému poklesu hladiny světového oceánu a k jejím oscilacím podle střídání glaciálů a interglaciálů. V tropické zóně tak na okrajích bývalých karbonátových platform vznikly paralicke uhelné pánve. Oscilace úrovně hladiny vedly k cyklickému střídání mořských záplav s obdobími paralicke a limnické sedimentace s uhelnými slojemi.

Glacioeustatická regrese na rozhraní staršího a mladšího karbonu (celý karbon trval 72 Ma, z toho starší karbon 40 Ma, tj. téměř jako celý devon) vedla ke vzniku četných bariér v epikontinentálních mořích. I když přibližování a zmožující se kontakty kontinentálních celků vznikající Pangey nesporně napomáhaly určité unifikaci faun v mořích na jejich okrajích, bariéry vzniklé v důsledku regrese způsobily, že v mladším karbonu biogeografická diferenciace faun epikontinentálních moří nadále stoupala.

Mikrokontinent s jádrem Českého masívu přecházel v mladším karbonu z jižní polokoule přes rovník. Ležel tedy přímo v centru tropické ekvatoriální zóny. Při tom byl postupně zabudován do současně vyvráňovaného hercynského orogénu vznikajícího jako důsledek

kolize Gondwany a jihoarmorických mikrokontinentů s Laurussii.

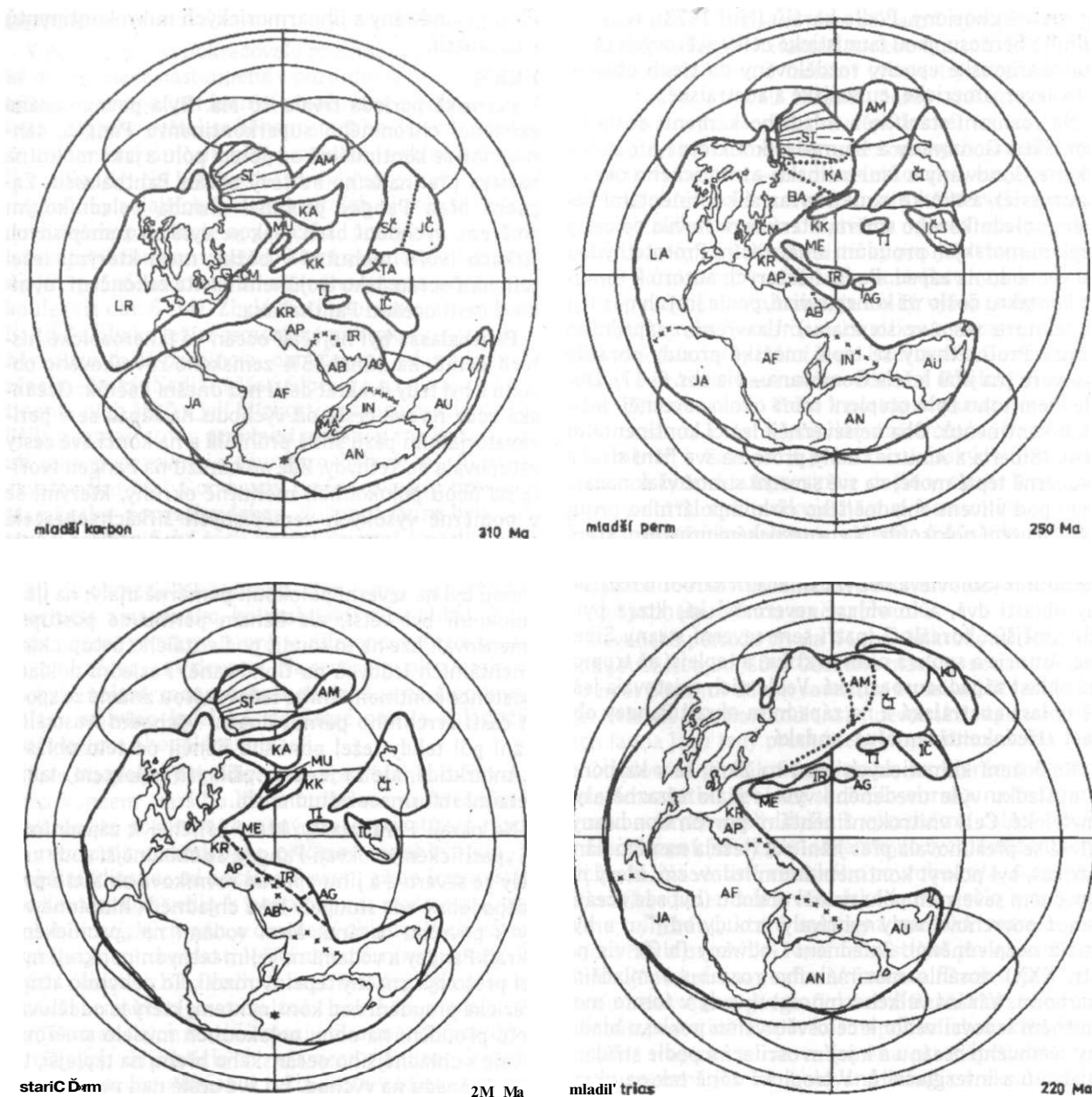
PERM

Permská perioda trvala 40 Ma. Byla poznamenána existencí ohromného superkontinentu Pangea, táhnoucího se kontinuálně od pólu k pólu a jako mohutná bariéra přetínajícího světový oceán Panthalassu. Západní břeh Pangey probíhal zhruba poledníkovým směrem, východní břeh však ve vyšších zeměpisných šířkách tvořil mohutné výběžky, mezi kterými ležel tethydni oceán, jako trojúhelníkovitě zakončením rovníkové části oceánu Panthalassa.

Panthalassa byl největší oceán ve fanerozoické historii Země. Zaujímal 85% zemského rovníkového obvodu a byl tedy dvakrát delší než dnešní Pacifik. Oceánská voda na své cestě od východu na západ se v periekvatoriálním pásu silně prohřála a na konci své cesty vstupovala do Tethydy. Zde po nárazu na Pangeu tvořila na obou polokoulích mohutné okruhy, kterými se v poměrně vysokých zeměpisných šířkách obracela zpět na východ. Tím se klima ve vyšších šířkách zmržňovalo. Teplotní gradient mezi rovníkovou a polární zónou byl na severní polokouli poměrně malý, na jižní polokouli byl větší, ale během permu se postupně zmenšoval. Lze na to soudit podle stálého ústupu kontinentálních ledovců na Gondwaně. Poslední doklady existence kontinentálního ledovce jsou známé ze spodní části svrchního permu dnešní východní Austrálie. Jižní pól tehdy ležel poněkud jižněji od této oblasti, v Antarktidě, ale ta je dnes překryta ledovcem, takže detailní informace odtud chybí.

Na okraji Panthalassy, který přiléhá k západnímu, tj. „pacifickému“ okraji Pangey, se chladnější vody vracely ze severu a z jihu zpět do rovníkové oblasti a pradedopodobně zde stoupaly také chladnější hlubinné vody k povrchu oceánu. Mezi vodami na „pacifickém“ okraji Pangey a vodami na jejím tethydním okraji musel proto být značný tepelný rozdíl. To ovlivnilo atmosférické proudění nad kontinentem, který je odděloval. Toto proudění na obou polokoulích muselo směřovat trvale z chladnějšího oceánského břehu na teplejší, tedy od západu na východ. Při své cestě nad pevninou se vzduch ohřívá, a to způsobilo citelné omezení srážek a nedostatek oblačnosti. Tyto procesy ovšem vedly k rozsáhlé aridizaci pevniny. Vysvětluje to m.j. také neobvyklá množství evaporitů, zvláště v izolovaných epikontinentálních bazénech, které při regresích rychle vysychaly.

Paleobiogeografické rozčlenění bioty světových moří se oproti karbonu značně zjednodušilo. Permská mořská biota byla ovlivněna pouze klimatickou zonací a rozdělena Pangeou. Na základě velkých dírkovců ze skupiny fusulin (Gobbett 1973) byla rozlišena chladnější **boreální oblast**, do které patřily severní okraje Pangey, tj. severní okraj Laurasie, Sibérie a Amurie, a teplejší, tzv. **tethydni oblast**, zahrnující východní okraj Pangey na sever i jih od rovníku a také rychle se k Pangee přibližující Čínský kontinent a subkontinenty v jeho okolí. Západní břehy Pangey, tj. pacifické okraje Laurentie a jihoamerického štítu, jeví také určité společné faunistické charakteristiky a bývají oddělo-



Obr. 6-17. Pozice kontinentů v mladším paleozoiku a v triasu. Vysvětlení jednotlivých zkratk kontinentálních celků viz u obr. 6-14. Podle L.P. Zonshaina et al. 1985, upraveno.

vány jako tzv. **pacifická oblast** (výskyty tethydních elementů v západním pobřežním pásmu Severní Ameriky se dnes vysvětlují kontinentálním driftem - viz str. XXX).

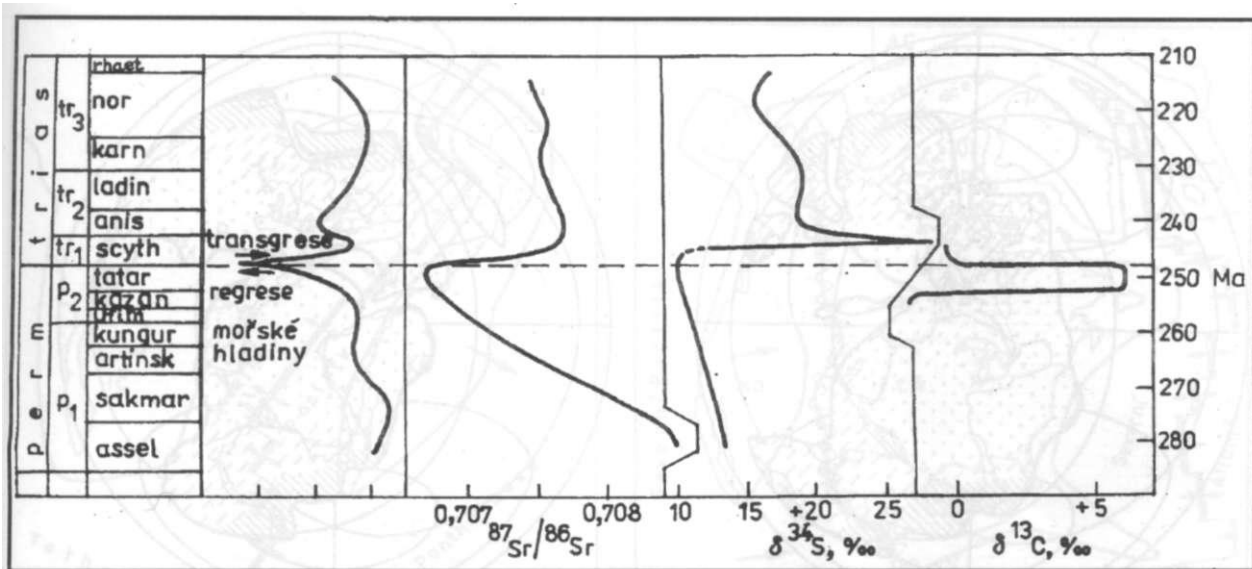
Koncem permu došlo k vymření řady významných skupin paleozoických bezobratlých. V ekosystémech tím byly vyvolány rozsáhlé rejuvenace. Na celém světě došlo ke značné unifikaci marinní fauny, která začala už v pozdním karbonu, zvláště výrazně je patrná v permu a triasu (viz obr. 6-7).

Český masív byl při variském vrásnění dobudován prakticky do dnešní své podoby. V permu byl už na severní polokouli, postupně asi od 3° s.š. do 10° s.š. (Krs 1986) a spolu s variskou Evropou pokračoval ve svém pozvolném posunu k severu.

6.5.1.3. Dnihohory

TRIAS

V triasu ještě pokračovalo poměrně dlouhé stabilní období v historii Země. Rozsáhlá Pangea jakoby čekala, jak se vyvine konvekční proudění v zemském plášti v jejím podloží, v důsledku kterého se pak musí znovu začít rozpadávat na nové, resp. renovované kontinentální štíty. Poslední zbytky kontinentálního ledovce na Gondwaně roztály v pozdním permu. Na samém počátku triasu došlo k postupné transgresi. Během karnu a noru však došlo ještě k dalšímu zdvihu hladiny světového oceánu, což se projevilo globální transgresi, kterou se dále zvětšil rozsah epikontinentálních moří.



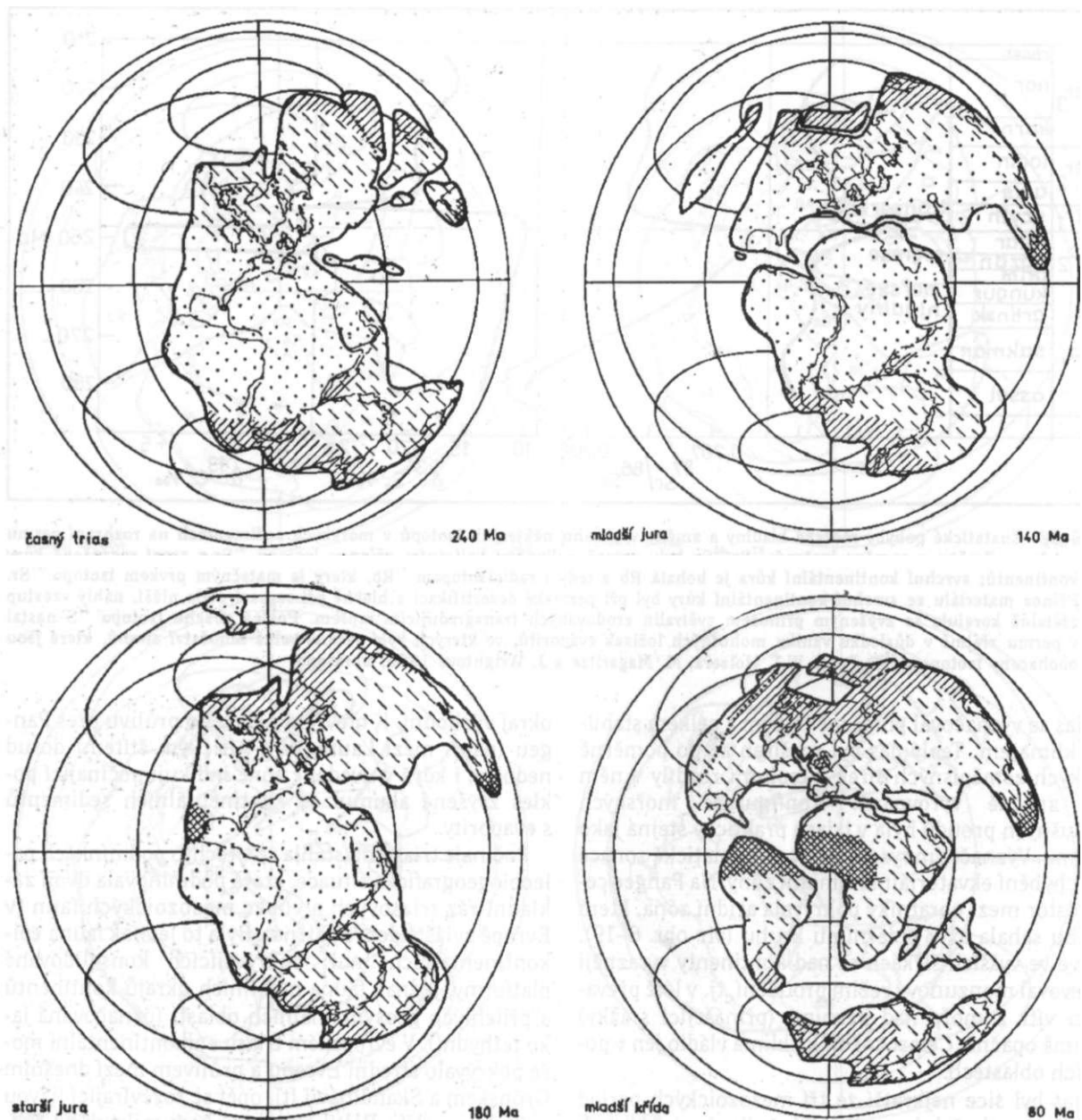
Obr. 6-18. Eustatické pohyby mořské hladiny a zrniny v obsahu některých izotopů v mořských sedimentech na rozhraní permu a triasu. Zrniny v poměru izotopů $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ byly patrně ovlivněny kolísáním přínosu izotopu ^{87}Sr z erozí rozrušené kůry kontinentů; svrchní kontinentální kůra je bohatá Rb a tedy i radioizotopem ^{87}Rb , který je matečným prvkem izotopu ^{87}Sr . Přínos materiálu ze svrchní kontinentální kůry byl při permské dezertifikaci a hlavní při regresi stále nižší, náhlý vzestup zřetelně koreluje se zvýšeným přínosem zvětrali n erodovaných transgrediujícím mořem. Pokles obsahu izotopu S nastal v permu zřejmě v důsledku vzniku mohutných ložisek evaporitů, ve kterých bylo vázáno velké množství síranů, kteří jsou obohaceny izotopem ^{34}S . Podle W.T. Holsera, M. Magaritze a J. Wrightovi 1986, upraveno.

Trias se vyznačoval poměrně teplým a celkem stabilním klimatem. Teplý pás byl rozšířen až do poměrně vysokých zeměpisných šířek a teplotní rozdíly v něm byly značně vyrovnané. Konfigurace mořských a vzdušných proudů byla v triasu prakticky stejná jako v permu. Význačným rysem triasové klimatické zonace bylo chybění ekvatoriální humidní zóny. Na Pangee celý prostor mezi obratníky pokrývala aridní zóna, která na jihu sahala až k polárnímu kruhu (viz obr. 6-19). Teprve ve vyšších šířkách se nad kontinenty výrazněji projevoval monzunový režim proudění, tj. v létě převažující vítr z moře nad pevninu (přinášející srážky) a v zimě opačně. Celoroční vlhké klima vládlo jen v polárních oblastech.

Trias byl sice nejkratší ze tří mezozoických period (37 Ma), trval však bezmála stejně dlouho jako např. devon (44 Ma) nebo spodní karbon (40 Ma). Zatímco v obou posledně zmíněných periodách (obě se také vyznačovaly teplým klimatem) se za dobu jejich trvání stačila na Zemi vytvořit poměrně značně diverzifikovaná paleobiogeografická situace, v triasu k takovému vývoji nedošlo. Bylo to pravděpodobně způsobeno existencí celistvé Pangey a celkem dobrými komunikačními možnostmi mořských faun v jejích periferních mořích s absencí výrazných geografických a klimatických bariér. V důsledku toho celý teplý pás obývala v podstatě jednotná fauna s četnými kosmopolitně rozšířenými druhy, stejnými na jižní i severní polokouli a zasahujícími často do poměrně vysokých zeměpisných šířek. Jedinou vážnou geografickou bariérou byla vlastní Pangea, která pro mořské fauny představovala nepřekročitelnou překážku poledníkového směru, sahající téměř od pólu k pólu. Proto má západní (pacifický) okraj Pangey v určitých aspektech jinou faunu než její

okraj východní. K otevření nějakého průlivu přes Pangeu (např. mezi Laurentií a Africkým štítem) dosud nedošlo, i když v uvedené zóně indikují počínající pokles zvýšené akumulace kontinentálních sedimentů s evapority.

Počínaje triasem ustálila se v těchto podmínkách paleobiogeografická situace, která podmiňovala dvojí základní ráz triasových a vůbec mezozoických faun (v Evropě zvláště dobře patrná). Byla to jednak fauna epikontinentálních moří pokrývajících konsolidované platformy, jednak fauna mobilních okrajů kontinentů a přilehlých geosynklinálních oblastí (označovaná jako tethydni). V evropském triasu epikontinentální moře pokrývalo střední Evropu a průlivem mezi dnešním Grónskem a Skandinávií (tj. opět se rozvírající jizvou mezi Laurentií a Baltikou) občas komunikovalo s Arktickým oceánem. Toto moře leželo celé v tehdejší mírném pásu (na jihu až v subtropěch) a bylo pravděpodobně pod určitým vlivem chladnějších vod (hlavně v severní části). Fauna tohoto germánského vývoje tvořila tak jakýsi výběžek boreální provincie, která pokrývala severní okraje Pangey (tj. Arktiku a Sibiř). Germánský vývoj je znám také z okraje afrického kontinentu (Maroko, Tunís) přilehlého k Evropě. Fauna obdobného epikontinentálního moře na severním okraji afrického úseku Gondwany, který tvořil jižní okraj Tethydy, měla přechodný ráz se směsí germánských a tethydničích prvků (tzv. sephardský vývoj). Celý zbylý okraj Tethydy, tj. její severní (asijská) větev až po Čínu a dnešní kordilérovou oblast Severní Ameriky (viz obr. 6-17), jakož i jižní (indo-australská) větev byla obývána jednotnou tethydni faunou. Výskyty triasu na Novém Zélandu a při pobřeží Antarktidy jsou shrnovány do tzv. notální oblasti. Na západní, pacifické stra-



Obr. 6-19. Rozšíření klimatických zón v mezozoiku. Tečkování - aridní oblasti, čárkování - srážky převládají nad výparem jen v určitém ročním období, šikmá šrafa - polární humidní oblasti, křížová šrafa - ekvatoriální humidní oblasti. Epikontinentální moře jsou vynechána. Orig., sestaveno podle údajů A. Hallama 1985.

ně Pangey si fauna nadále podržela samostatný ráz, což je podkladem pro pokračování **pacifické oblasti** i v triasu.

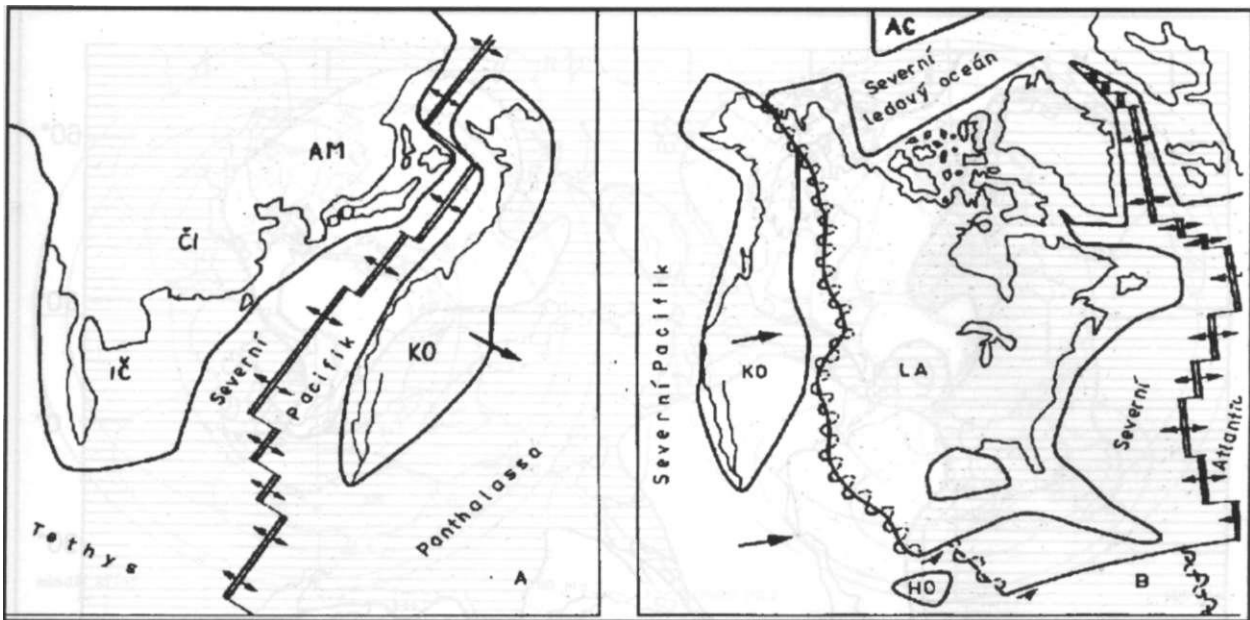
Koncem triasu došlo k celosvětové mořské regresi a zároveň k ochlazení klimatu. Obojí bylo jen krátkodobé, mohlo to však být příčinou přestavby triasových ekosystémů spojené s vymíráním. Z amonitů např. hranici trias-jura přežily jen dvě vývojové větve, obdobně tomu bylo také u některých jiných skupin.

Český masív spolu s variským orogénem přitmele-ným k jižnímu okraji Laurussie se během triasu posunul přibližně z 10° s.š. na 20° s.š. (Krs 1986).

JURA

patří mezi delší periody fanerozoika (trvala 72 Ma). V poměrně široké ekvatoriální zóně panovalo po celou tuto periodu teplé a vyrovnané klima, s průměrnými teplotami povrchové mořské vody kolem 20 až 30 °C. Směrem do polárních oblastí tyto průměrné teploty klesaly, ale jen asi na 10° C. Ledovcové polární čepičky nebyly vytvořeny. Během jury lze rozeznat tři teplejší období (časný Has, dogger a pozdní tithon) oddělené mírnějšími obdobími (v pozdním liasu a v kimmeridži).

Pangea ve starší juře zůstávala stále celistvá, pouze západní výběžky Tethydy pronikaly stále hlouběji do



Obr. 6-20. Drift mikrokontinentů dnešní kordilérové oblasti Severní Ameriky přes severní Pacifik v průběhu mezozoika. A - střední trias, B - pozdní křída. AC - Arktika, AM - Amuria, ČI - Čína, HO - honduraský mikrokontinent, IČ - Indočína, KO - mikrokontinent kordilérové oblasti, LA - Laurentia. Podle údajů N.F. Hughese 1975, upraveno.

pozvolna klesajícího prostoru styku mezi Africkým štítem a Laurentií. Bylo to předzvěstí otevření severního Atlantiku. K prvnímu propojení mezi tethydními a pacifickými břehy Pangey přes otevírající se Atlantik došlo pravděpodobně už v sinemuru, určitě však při rozsáhlé bajocké transgresi. Pangea tak přestala fungovat jako kontinentální severojižní bariéra dělicí fauny na svém západním (pacifickém) a východním (tethydním) okraji. V Oxfordu se otevřela i další taková komunikace přes Pangeu, a to mezi Africkým štítem a k němu stále přiléhajícími kontinenty budoucí Indie a Antarktidy. Byla to předzvěst otevření Indického oceánu.

Počátek jury byl ve znamení rozsáhlé mořské transgrese a oteplení celosvětového klimatu. V mořské fauně se uplatnilo mnoho nových skupin, které zde obsadily niky uvolněné vymíráním na konci triasu. Ve zprvu celkem uniformní mořské fauně se brzy začalo projevovat známé biogeografické schéma třech hlavních oblastí: tethydní, pacifické a boreální. Ve starší juře bylo patrné jen v náznacích, v mladší juře však už bylo jasně vyhraněno. Tethydní oblast zaujímala východní břehy Pangey, pacifická oblast břehy západní. Komunikační možnosti mezi nimi, tak jak se během jury vyvíjely, byly probrány už výše. Boreální oblast zaujímala chladnější cirkumpolární prostor severní hemisféry. Samostatná chladnější jižní polární oblast, tzv. austrální (antiboreální) nebyla vytvořena. Uvedené základní členění, jakož i jeho detailnější podrozdělení, je založeno hlavně na rozšíření amonitů a belemnitů.

Vlastní tethydní oceán a k němu přilehlé oblasti epikontinentálních moří lze v juře rozdělit do dvou podoblastí, které během doby nabývaly stále samostatnější charakter. Severní břehy Tethydy (tzv. severní větve) zahrnující okraje šelfů a přilehlé mobilní zóny při jižním okraji eurasijských kontinentů tvořily podoblast

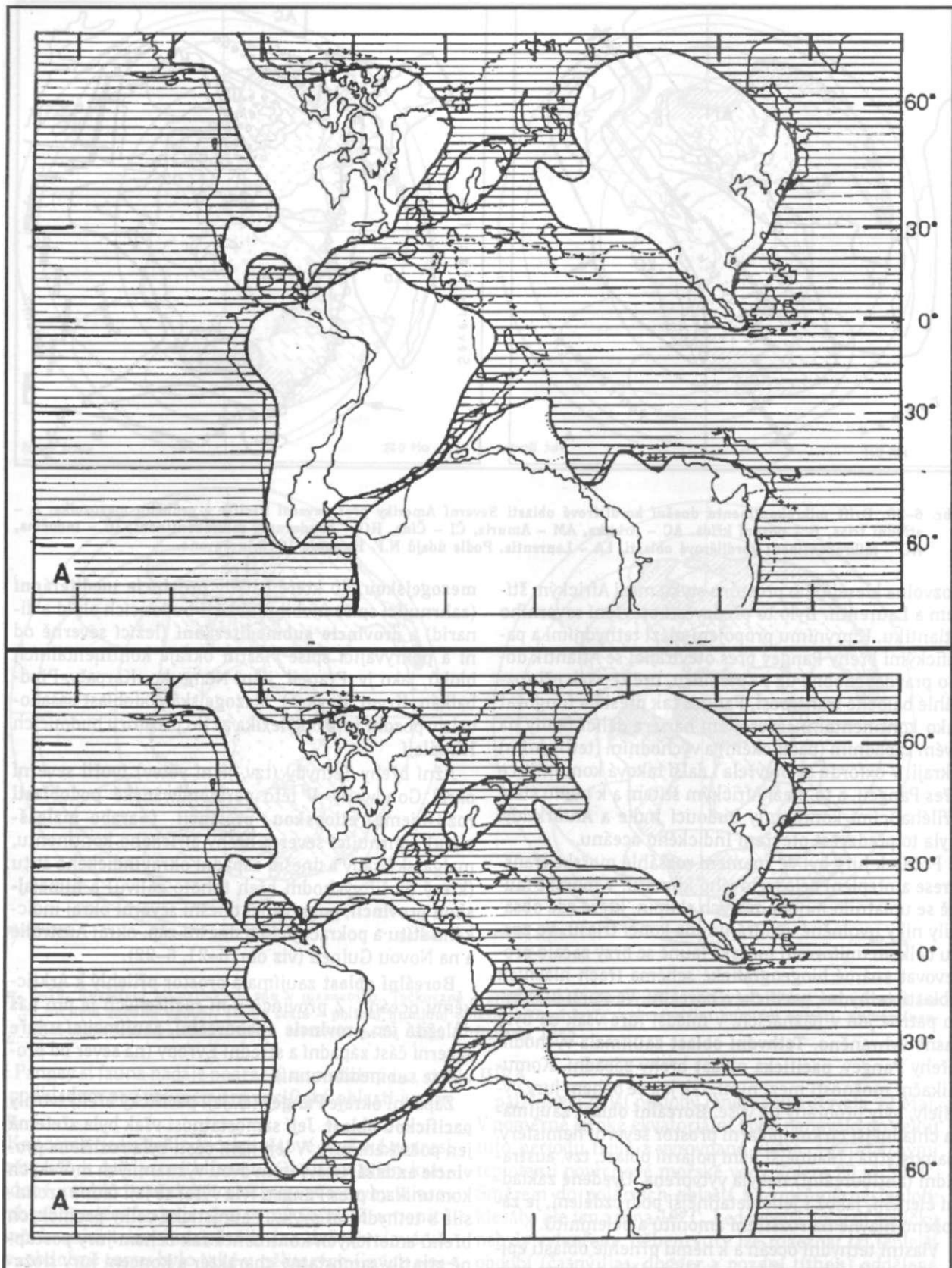
mezogejskou, do které patřily provincie mediteránní (zahrnující spíše mobilní oblasti budoucích alpid a dinarid) a provincie submediteránní (ležící severně od ní a pokrývající spíše vlastní okraje kontinentálních bloků, jako jv. Francii, jižní Německo, Karpaty, Předbalkán, Krym, Kavkaz). Mezogejská podoblast zasahovala v pozdní juře od Mexika až do prostoru budoucích Himalájí.

Jižní břehy Tethydy (tzv. jižní větve) tvořil severní okraj Gondwany. V této perigondwanské podoblasti rozlišujeme etiopskou provincii (=arabo-malgašskou) zahrnující severní břehy afrického kontinentu, malgašský záliv a dnešní západní okraj indického štítu (který tvořil východní břeh tohoto zálivu) a himalájskou provincii, pokrývající dnešní severní okraj indického štítu a pokračující na dnešní záp. okraj Austrálie a na Novou Guineu (viz obr. 6-21, 6-22).

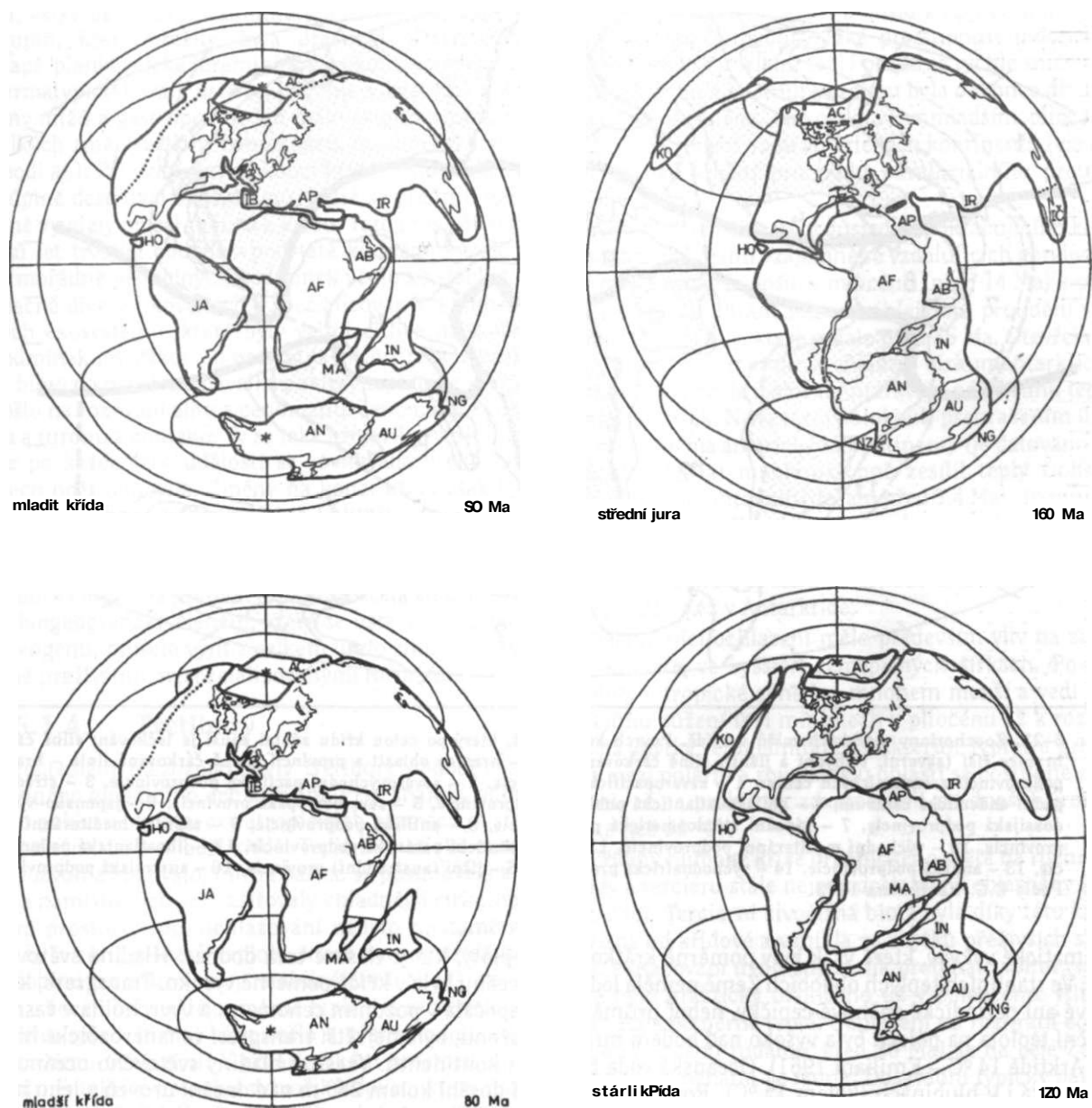
Boreální oblast zaujímala prostor přilehlý k Arktickému oceánu. Z provincií v ní rozlišených je pro nás důležitá jen provincie subboreální, zaujímající v juře severní část západní a střední Evropy (na sever od provincie submediteránní).

Západní okraje Pangey (tj. její pacifický břeh) tvořily pacifickou oblast. Její samostatnost však byla zřetelná jen počátkem jury. V její jižní části byla rozlišena provincie andská. Otevřením dvou významných mořských komunikací přes Pangeu (viz výše) se její fauna promísila s tethydními prvky. Faunistické celky pacifických břehů amerických kontinentů tak během jury postupně ztratily samostatný charakter a koncem jury složení jejich faun odráží spíše členění východního okraje Pangey.

Český masív se během jury posunul z přibližně 20° si. asi na 30° s.š. (Krs 1986). Fauna epikontinentální-



Obr. 6-21. Závislost rozsahu souše a epikontinentálních moří v juře na kolísání eustatické hladiny světového oceánu. A - rozsah mořské záplavy v období celosvětové transgrese (mladší oxford); B - totéž v období regrese (mladší tithon). Ostrovy jsou většinou vynechány. Podle A. Hallama 1985, upraveno.



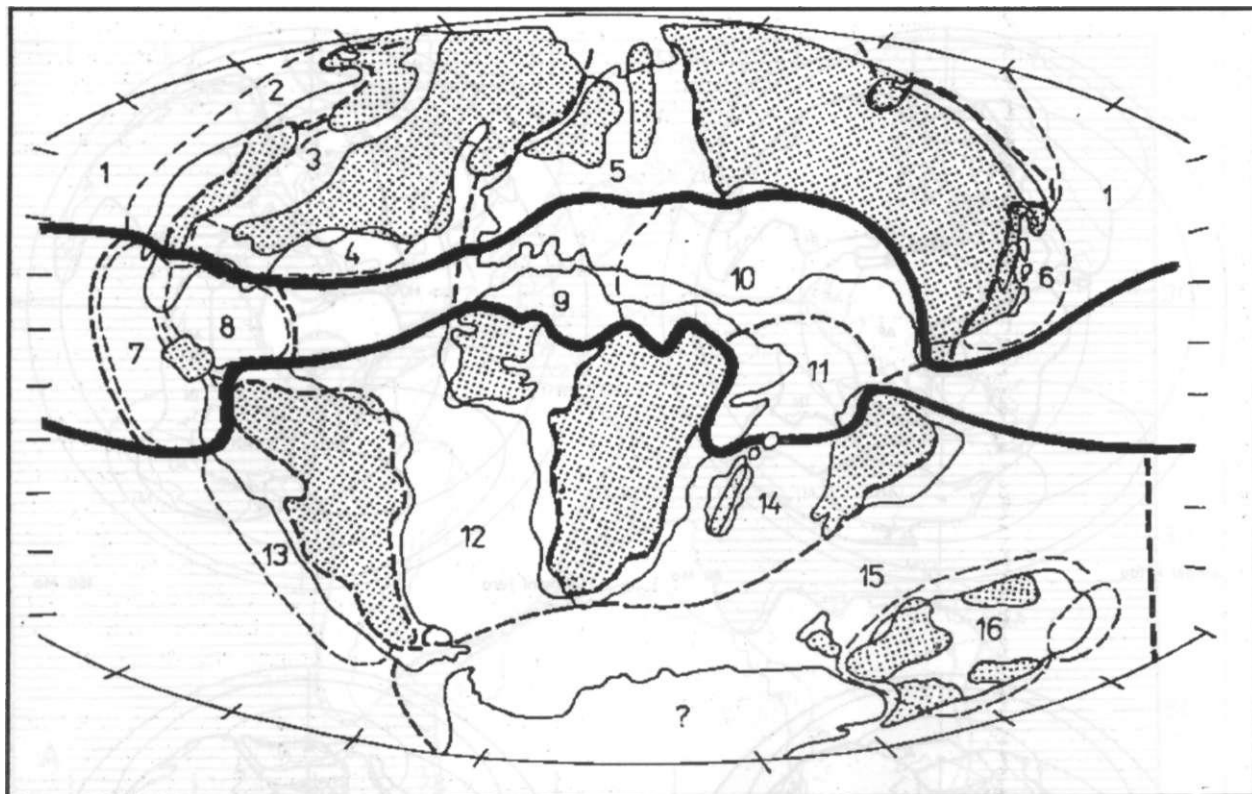
Obr. 6-22. Pozice kontinentů v juře, křídě a paleogénu. Označení jednotlivých celků: AB - Arabia, AC - Arktika, AF - Afrika, AN - Antarktida, AP - Apulla, AU - Australia, HO - hondurský mikrokontinent, IB - Iberia, IČ - Indoana, IN - Indie, IR - Írán, JA - Jižní Amerika, KO - kordilérová část Severní Ameriky, MA - Madagaskar, NG - Nová Guinea, NZ - Nový Zéland, SA - Severní Amerika. Podle různých autorů, upraveno.

ho průlivu, který při svrchnooxfordské transgresi probíhal přes Český masív, měla subboreální ráz.

KŘÍDA

byla periodou, kterou vyvrcholilo nejdelší fanerozoické období v podstatě nepřerušeno vývoje společenstev mořských organismů v příznivých podmínkách. Toto příznivé období započalo po svrchnotriasové krizi radiací patrnou ve vývoji prakticky všech mořských živočišných skupin na bázi hettangu (nejstarší jura) a skončilo po 141 Ma jednou z nehlubších krizí, jaké kdy postihly organický svět - vymíráním na rozhraní křídý a terciéru.

Dobou trvání (70 Ma) byla křídová perioda delší než celé kenozoikum. Za tu dobu došlo k několika významným paleogeografickým změnám v konfiguraci kontinentů. Gondwana se už v juře počala oddalovat od Laurasie a tím se začal otevírat severní Atlantik. Současně se Gondwana počala rozpadávat. Došlo při tom k dalšímu rozšíření plochy moří a oceánů v ekvatoriálním pásu a tím i k účinnější absorpci slunečního tepla Zemí v důsledku nižšího albeda. Křídové klima bylo velmi teplé, spíše humidní a mnohem vyrovnanější než dnes. Bylo pokládáno za velmi stabilní, ukázalo se však (Kemper 1987), že se také vyskytovaly chladné



Obr. 6-23. Zoochoriony mořských mlžů v křídě. Povrch kontinentů, který po celou křídě zůstal souší je tečkovaný; silná čára - hranice říší (severní, tethydní a jižní), silná čárkovaná linie - hranice oblastí a provincií, slabší čárkovaná linie - hranice podprovincií a endemických center. 1 - severopacifická provincie, 2 - severovýchodní pacifická podprovincie, 3 - středozápadní endemická centrum, 4 - golfsko-atlantická pobřežní podprovincie, 5 - severoevropská provincie, 6 - japonsko-východoasijská podprovincie, 7 - západní středoamerická podprovincie, 8 - antilská podprovincie, 9 - západní mediteránní podprovincie, 10 - východní mediteránní podprovincie, 11 - severoindická oceánská podprovincie, 12 - jihoatlantská podprovincie, 13 - andská podprovincie, 14 - východoafrická provincie, 15 - jižní (australidní) provincie, 16 - australská podprovincie. Podle E.G. Kauffmana 1973.

klimatické výkyvy, které však byly poměrně krátkodobé. Ve stabilních teplých obdobích Země neměla ledovcové ani periodické sněhové čepičky, neboť průměrná roční teplota na pólech byla vysoko nad bodem mrazu (v Arktidě 14 °C - Emiliani 1961). Oceánská voda byla prohřátá i v hlubinách (kolem 15 °C). Rovníkově-polární gradient teploty byl 22 °C, tedy přibližně dvakrát menší než dnes (Schwarzbach 1963). Tento nízký teplotní gradient však způsobil zpomalení globální atmosférické cirkulace, a tím i mořské cirkulace, někdy dokonce do té míry, že v těchto obdobích hlubinná oceánská voda stagnovala. Důsledkem toho byl deficit volného O₂ v hlubinné mořské vodě a v takovém anaerobním prostředí pak sedimentovalo relativně velké množství nekysličených organických látek (anoxická období, např. v aptu a albu).

V teplých obdobích nastal v oceánu nebývalý rozvoj planktonických společenstev. Křída je obdobím největšího rozvoje planktonických foraminifer, radiolárií, vápnitého nanoplanktonu i diatom. Tyto skupiny se sice objevily už v juře, ale v křídě, zvláště pak v pozdní křídě, dosáhly nejvyšší diverzity za celou dobu své existence.

Nejteplejší stabilní teplé období bylo ve střední části křídě (v albu), pak nastal postupný generální pokles

teploty, který vlastně trvá dodnes. Hladina světového oceánu byla v křídě poměrně vysoko. Transgrese, která započala v pozdním cenomanu a vyvrcholila v časném turonu, byla největší transgresi ve fanerozoické historii kontinentů. Vzestup hladiny světového oceánu při ní dosáhl kolem 250 m nad dnešní úroveň a jeho hlavní příčinou byl pravděpodobně zdvih středoatlantského hřbetu.

Globální paleobiogeografické členění bylo zpracováno na základě různých skupin organismů. Většinou je rozlišován tropický ekvatoriální prostor (tethydní) a dva mírné na obou polokoulích (boreální na severní a australidní, tj. antiboreální na jižní). Podrobné členění těchto prostorů bylo zpracováno na základě distribuce taxonů mlžů (Kaufman 1973, viz obr. 6-23).

Český masív byl součástí tzv. stabilní Evropy a během křídě byl posunut z 30° s.š. přibližně na 40° s.š. epikontinentální moře, které jej zčásti pokrylo při pozdně cenomanské až časně turonské transgresi a po krátké regresi ve středním turonu zde setrvalo až do santonu, bylo obýváno subboreální faunou tvořící přechod mezi tethydní a boreální faunou.

Na konci křídě došlo v celé biosféře ke krizi, která se projevila rozsáhlým vymíráním (viz str. 233). Řada skupin organismů typických pro mezozoikum tuto kri-

zi nepřežila (např. amoniti, dinosauři, rudisti, inocerámi, velké bentózní foraminifery a další). Většina těchto skupin, které přežily, byla drasticky zdecimována (např. planktonické foraminifery, kokolity, belemniti, hermatypičtí koráli, ústřice, trigonie a další různé skupiny mlžů a gastropodů). Jen málo skupin přežilo bez velkých změn (většina ostnokožců, mechovky, brachiopodi aj.). Při vymírání na konci křídý došlo prakticky k úplné destrukci ekosystémů, které se předtím nerušeně vyvíjely po celou juru a křídý. Toto přes 140 miliónů let trvající období v podstatě klidného vývoje za mimořádně příhodných podmínek vedlo ke stabilizaci značně diverzifikovaných a specializovaných klimaxových ekosystémů, které byly velmi citlivé na změnu podmínek prostředí. To potvrzuje citlivá reakce křídové bioty na poměrně nevelké poklesy teplot, ke kterým došlo na rozhraní albu a cenomanu, cenomanu a turonu a turonu a coniacu. Ty se také projevíly vymíráním, ale po každé této události se rovnováha v ekosystémech opět obnovila. Změny na konci křídý však byly pravděpodobně nesrovnatelně hlubší, trvaly déle a způsobily tak katastrofální a nevratné změny. Stabilita ekosystémů a s ní i biogeografická diverzifikace křídové bioty byla při nich prakticky zcela zničena. Nové biogeografické členění, které se ustavilo počátkem paleogénu, muselo vyjít z celkem uniformní bioty tvořené přeživšími, nespécializovanými formami.

6.5.1.4. Třetihory

Po teplém mezozoiku byly třetihory obdobím postupného globálního ochlazování. Prvé známky pomalého poklesu teplot v extratropických pásmech se staly zřetelnými už v mladší křídě. Teplé klimatické pásmo se pozvolna zužovalo, mírná pásma se posouvala k jihu a namísto nich se rozšiřovaly chladnější cirkumpolární prostory. Toto ochlazování nebylo rovnoměrné, ale bylo sérií poklesů teploty, které byly vystřídávány obdobími teplejšími, resp. stabilnějšími. Mladší paleocén a eocén byly ještě poměrně teplé. Na samém konci eocénu (před 36 Ma) však došlo k významnému celosvětovému ochlazení. V antarktickém prostoru se na kontinentálním povrchu vytvořil ledevec, který dosahoval až do moře. Jím ochlazená voda o teplotě kolem 5 °C rychle zaplnila hlubiny oceánů. K dalšímu výraznému ochlazení došlo v miocénu před 14 Ma. Jeho příčina byla také na jižní polokouli – podstatně zesílení cirkumantarktického proudu (viz níže). Konečně před 3 Ma v pliocénu začala rychlá tvorba kontinentálních ledovců v severní polární oblasti.

Příčiny všeobecného ochlazování, které započalo v křídě a trvá vlastně dodnes, nejsou zatím přesně známy. Šlo patrně o působení více činitelů, z nichž nejdůležitější byly asi pokles množství atmosférického CO₂ (jehož důsledkem bylo snížení účinnosti „skleníkového efektu“) a změny v konfiguraci pevnin, jejichž důsledkem bylo zvýšení zemského albeda (zvýšením plochy kontinentů ve Sluncem efektivně ozařovaném pásmu Země), v neposlední řadě také změny globální oceánické cirkulace. V důsledku posunu desek v tethydní oblasti mezi Africkým štítem a Asií se totiž postupně začal zužovat prostor pro průchod cirkum-ekvatoriál-

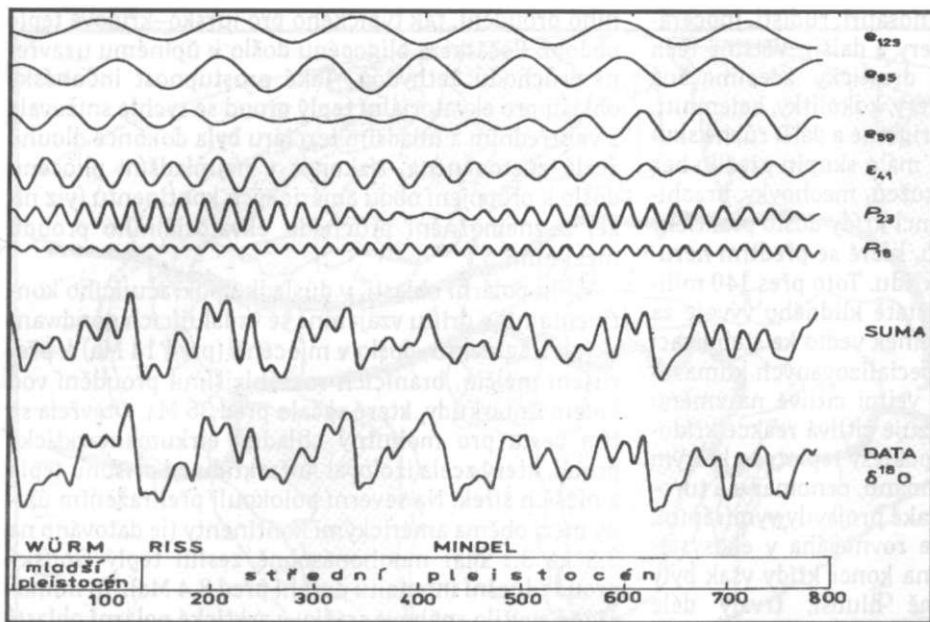
ního proudění, tak typického pro jursko-křídové teplé období. Počátkem oligocénu došlo k úplnému uzavření průchodu Tethydu. Také prostupnost indonéské oblasti pro ekvatoriální teplý proud se rychle snížovala a ve středním a mladším terciéru byla dokonce dlouho zcela znemožněna. Nakonec v nejmladším pliocénu došlo k propojení obou amerických kontinentů (viz níže) a znemožnění průchodu ekvatoriálního proudu mezi nimi.

V jihopolární oblasti, v důsledku pokračujícího kontinentálního driftu vzájemně se vzdalujících gondwanských fragmentů, došlo v miocénu (před 14 Ma) k přerušení mělčin, bránících rozsáhlejšímu proudění vod kolem Antarktidy, které začalo před 36 Ma. Otevřela se tím cesta pro mohutný chladný cirkumantarktický proud, který zcela izoloval Antarktidu od přísunu tepla z nižších šířek. Na severní polokouli přehrazením úžiny mezi oběma americkými kontinenty (je datováno na 3,5 až 3,1 Ma) mnohonásobně zesílil teplý Golský proud (dnešní intenzitu dosáhl před 3,4 Ma). To mimořádně zvýšilo sněhové srážky v arktické polární oblasti a vedlo k jejich akumulaci v kontinentálních ledovcích. K zalednění severní polární oblasti tak došlo o 35 Ma později než v Antarktidě.

Nastupující ochlazení mělo především vliv na změnu klimatu ve vyšších zeměpisných šířkách. Pokles teploty v tropické zóně byl mnohem menší a vedl jen k jejímu zúžení (při minimech v pliocénu až k rozpadu na zbytky refugiálního charakteru). Teplotní gradient mezi polární a rovníkovou oblastí se postupně zvyšoval, až se prakticky zdvojnásobil na dnešní úroveň (více než 40 °C).

Příčiny hluboké krize organického světa na rozhraní křídý a terciéru stále nejsou dostatečně objasněny (viz str. 233). Terciární živočišná biota byla díky této krizi odlišná od křídové a vznikla ze zbytků přeživších skupin. Obsazování uvolněných nik probíhalo velmi rychle a bylo prakticky ukončeno už v paleocénu. Klima bylo stále poměrně teplé. Ochlazení na rozhraní eocénu a oligocénu (událost před 36 Ma) se na celé Zemi projevilo změnami ve fauně. Dosavadní typicky paleogenní biota byla v důsledku ochlazení nahrazena novou, blízkou k neogenní. V oceánu se vytvořily výrazné šířkové zóny společenstev planktonních organismů.

Biogeografické členění zemského povrchu bylo během terciéru značně modifikováno, a to nejen v důsledku výše popsaných klimatických změn, ale v nemalé míře také v důsledku geotektonických procesů (uzavření Tethydy; rozčlenění jižních kontinentů). V **tropickém pásmu** (říši) jsou v mořském terciéru rozlišovány 4 oblasti a to **karibská, mediteránní, indo-západopacifická** a **australská**. V epikontinentálních mořích mírných pásem severní a jižní polokoule nabylo na významu jejich členění podle klimatických zón, ve kterém se počaly stále zřetelněji rýsovat dnešní oblasti. Na extratropickém regionu severní polokoule (**boreální říše**) to byly hlavně **oblasti arktická, severopacifická a severoatlantická**, na extratropickém regionu jižní polokoule (**říše australidní**, tj. antiboreální) jsou rozlišovány **oblasti jihoamerická pacifická, jihoamerická**



Obr. 6-24. Periodicita 6 hlavních Milankovičových parametrů v období středního a mladšího pleistocénu (e - excentricita orbity Země, ϵ - planetární precese, P - lunisolární precese; čísla udávají periodicitu v tisících let). Křivka vzniklá součtem těchto parametrů (SUMA) velmi dobře koreluje s průměrnou křivkou $\delta^{18}\text{O}$ (DATA) v pěti vrtných jádrech oceánských sedimentů. Podle J. Imbrieho 1985, upraveno.

atlantická, jihoafrická, jihoaustalská a od oligocénu antarktická.

Mořská fauna evropského neogénu je rozdělena do několika provincií. Jako subboreální (nesprávně boreální) provincie je označován výskyt fauny chladnějších vod v severní Evropě. Oblast západní Evropy, která byla pod vlivem Atlantiku, je označována jako celticicolusitánská (resp. atlantická) provincie. Bazény Paratethydy tvořily transevropskou (paratethydní) provincii a konečně mediteránní provincie pokrývala zhruba bazén dnešního Středozemního moře na jihu Evropy.

6.5.1.5. Čtvrtohory

Čtvrtohory jsou z biogeografického hlediska periodou odlišnou vlastně jen díky zalednění severní polární oblasti s periodickým střídáním glaciálů a interglaciálů. Takové periodické výkyvy teploty byly zřejmě už v terciéru, zvláště v pliocénu. Ve čtvrtohorách (kvartéru) však v důsledku zalednění severní polokoule dostaly chladné periody ráz glaciálů, resp. stadiálů. Během kvartéru je rozlišováno 11 takových základních glaciálních epizod. Průběh teplot při nich neměl vždy stejný charakter (viz obr. 6-24).

Současné s teplotními oscilacemi a hlavně podle rozšíření kontinentálních ledovců se v kvartéru pohybovala i klimatická pásma na obou polokoulích. Rozdíly mezi jejich krajními pozicemi byly až 30 šířkových stupňů. Rozsah jednotlivých pásem se zpravidla měnil jen málo, s výjimkou tropického humidního pásu (dešťové pralesy), který se v ledových dobách zužoval až rozpadal na izolované výskyty refugiálního charakteru, v meziledových dobách se naopak rozšiřoval i přes jeho dnešní hranice (viz obr. 6-29).

Hladina světového oceánu kolísala (glacioeustatické pohyby). V ledových dobách klesala v důsledku vázání značného množství vody v kontinentálních ledovcích. Jednoho z nejnižších stavů (asi 120 m pod dnešní hladinou) dosáhla v maximu posledního zalednění. Vysoké stavy mořské hladiny z interglaciálů zanechaly abrasní terasy lemující břehy všech kontinentů.

Paleobiogeografické členění mořského biocyklu se v kvartéru příliš nelišilo od dnešního. Zalednění neměla velký vliv na mořskou biotu. Pohyby biogeografických provincií severojižním směrem byly sice velké, vzhledem ke spíše poledníkové než rovnoběžkové orientaci základních bariér však možnosti ústupu a návratu podle pohybu klimatických pásem byly celkem dobré. Kvartérní glaciály proto v mořském biocyklu nevyvolaly žádnou krizi spojenou s vymíráním.

6.5.2. Členění kontinentálního a limnického biocyklu v geologické minulosti.

K osídlení kontinentálního prostředí docházelo ve starším paleozoiku, a to postupným pronikáním rostlin a prakticky společně s nimi i živočichů z vodního prostředí. Sladké vody byly velmi pravděpodobně osídleny dříve než souš. K průniku do suchozemského prostředí mohlo tedy docházet jak ze sladkovodního, tak i přímo z mořského prostředí.

Jak víme z dřívějšího výkladu (str. 124), byly ve starším paleozoiku kontinenty rozloženy na povrchu Země v několika izolovaných celcích. Vedle obrovského gondwanského superkontinentu existovaly západně od něj velké samostatné kontinentální celky zvané Laurentia, Baltika, Siberia, Amuria, Kazachstania, Severní Čína a další, z menších je pro nás důležitá zvl. skupina jihoarmorských mikrokontinentů (viz obr. 6-14). Tato vzájemná izolace kontinentů představujících plochy možného osídlení byla o to významnější, že u prvních suchozemských rostlin nemůžeme předpokládat široké možnosti vzdušné distribuce zárodků. Protože u mořského biocyklu byla ve starším paleozoiku prokázána klimatická zonace, lze očekávat, že i vznikající kontinentální biota ponese její známky.

KAMBRIUM AŽ SILUR

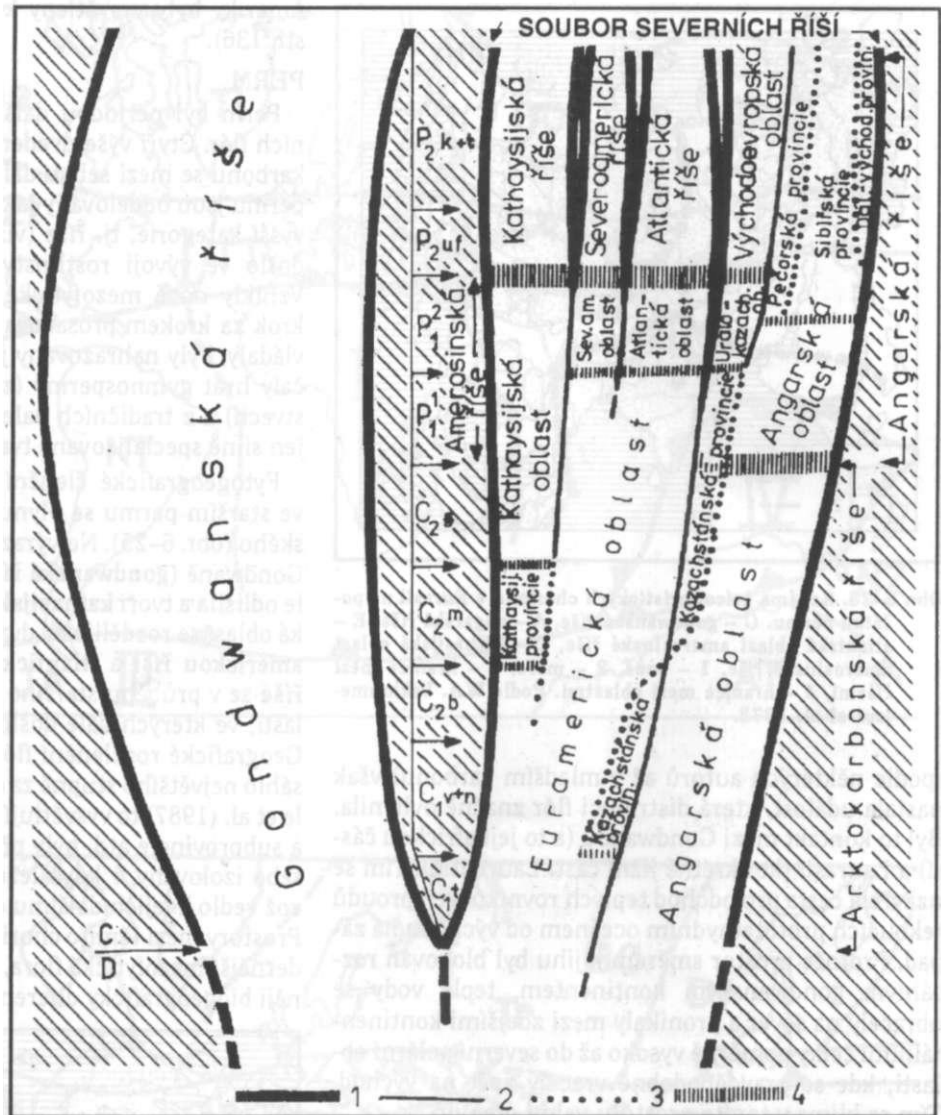
Do sladkovodního prostředí rostliny i živočišné pronikly velmi pravděpodobně už v kambriu. Z českého spodního kambria byl např. popsán poměrně velký (asi 10 cm dlouhý) merostomátní členovec *Kodymirus vagans*, který pravděpodobně žil ve sladkovodním nebo brakickém prostředí.

První doklady o průniku do suchozemského prostředí známe ze svrchního ordoviku (první tříletní spory a prvé vyztužené rourky, které jsou zbytky cév suchozemských rostlin (Gray et al. 1982, Vavrdová 1982, 1984). Místo vzniku prvních cévnatých rostlin bohužel zůstává neznámé, sporadické nálezy zatím nedovolují podložené paleobiogeografické závěry. Zbytky silurské suchozemské flóry zatím byly zjištěny pouze sporadicky. V devonu však už byla suchozemská flóra hojná a poměrně bohatě diverzifikovaná.

DEVON

Ve starším a středním devonu lze podle Edwardsa (1973) v kontinentální flóře rozlišit dva geograficky podmíněné celky. Je to především flóra severní hemisféry (tj. nalezišť na kontinentech sz. od Gondwany), která vlastně odpovídá tehdejšímu tropickému a severnímu mírnému pásmu (viz obr. 6-14). Byly v ní rozlišeny dva celky, a to severoamerická provincie (severní mírné pásmo) a ekvatoriální provincie. Četné prvky flóry této provincie byly zjištěny též v Austrálii. Druhý floristický celek tvoří flóra jižní hemisféry (gondwanská provincie), reprezentující jižní mírné pásmo. V devonu nebyly polární oblasti zaledněny a teplé podnebí bez mrazu v zimním období sahalo patrně až na 50° s.š. (Vakhrmejev et al. 1978).

Také ve středním a pozdním devonu zůstala klimatická zonace zemského povrchu patrná na geografické diverzifikaci flór, významným způsobem se však uplatnily i neklimatické bariéry. Pro nedostatek dat většina autorů nehovoří o oblastech, spíše jen o flórách. Edwards (1973) v mladším devonu rozlišuje tři hlavní flóry, další tři rozlišil na území bývalého Sovětského



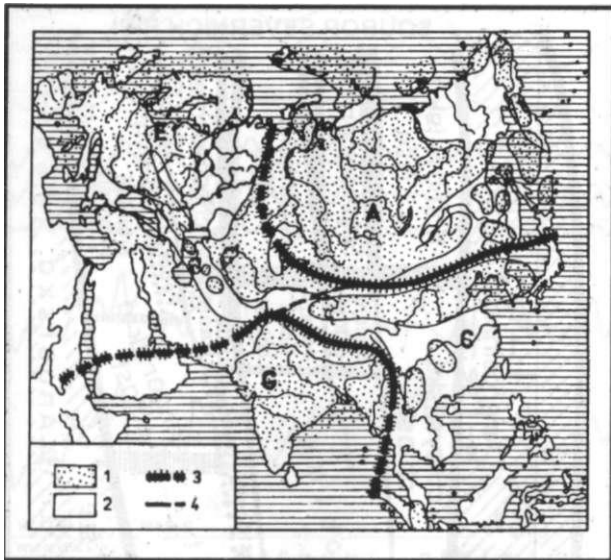
Obr. 6-25. Schéma vývoje karbonských a permských fytochorionů. 1 - hranice říší, 2 - hranice oblastí, 3 - hranice provincií, 4 - období změny kategorie chorionů. Časová stupnice: D - devon, C - karbon (tournai, visé, baškir, moskov, stefan), P - perm (assel + sakmar, artinsk + kungur, ufim, kazan + tatar). Podle W.G. Chaloner a S.V. Mejena 1973, upraveno.

svazu Petrosjan (1968). Z toho jedna flóra reprezentuje severní mírné pásmo, čtyři tropy a jedna jižní mírné pásmo.

KARBON

V časném karbonu většina autorů už rozlišuje právě fytochoriony, a to tři základní celky: 1) rozsáhlou oblast rovníkového pásma - euramerickou, s tropickým až subtropickým klimatem, 2) oblast angarskou (na kontinentech Siberia a Amuria), ležící v extratropickém klimatu severní polokoule a 3) oblast gondwanskou, odpovídající extratropickému klimatu jižní polokoule. Oblast širšího rovníkového pásma (euramerická) je rozdělována na 4 podoblasti, z nichž podoblast východní (kathaysijská) se rozprostírala na obou čínských kontinentech a na přilehlých subkontinentech.

Tato konfigurace existovala celkem beze změny během tournai a visé. Před koncem staršího karbonu



Obr. 6-26. Schéma paleofloristických chorionů v Eurasii na počátku permu. G - gondwanská říše, A - angarská říše, E - atlantská oblast amerosinské říše, C - kathasijská oblast amerosinské říše. 1 - souš, 2 - moře, 3 - hranice mezi říšemi, 4 - hranice mezi oblastmi. Podle W.A. Vakhramejeva et al. 1978.

(podle některých autorů až v mladším karbonu) však nastala událost, která distribuci flór značně ovlivnila. Byl to kontakt mezi Gondwanou (a to její africkou částí) a Laurasií (konkrétně jižní částí Laurentie). Tím se uzavřela cesta pro odchod teplých rovníkových proudů tekoucích prototethydním oceánem od východu na západ. Protože prostor směrem k jihu byl blokován rozsáhlým gondwanským kontinentem, teplé vody se obracely na sever a pronikaly mezi zdejšími kontinentálními celky poměrně vysoko až do severní polární oblasti, kde se pravděpodobně vracely zpět na východ. Tím se klima v tomto prostoru velmi oteplilo.

Na severní polokouli oteplení a zvlhčení klimatu na zdejších kontinentálních štítech způsobilo unifikaci jejich klimatu. Navíc zde během staršího karbonu docházelo k vzájemnému přibližování jednotlivých kontinentálních štítů až k jejich vzájemnému spojení. Důsledkem toho byl postupný zánik vnitřní fytogeografické diferenciaci v euramerické oblasti. Nastal postup teplomilných rostlinných asociací na sever. V oblasti angarské (na kontinentech Siberia a Amuria) došlo ke vzrůstu diverzity zdejšího rostlinného společenstva, což dokládá, že oteplení zasáhlo až sem. V podoblasti východní (kathasijská) se však toto oteplení neprojevilo. Její odlišnost se tím ještě zvýraznila. Postupně tak nabyla charakter samostatné fytogeografické oblasti.

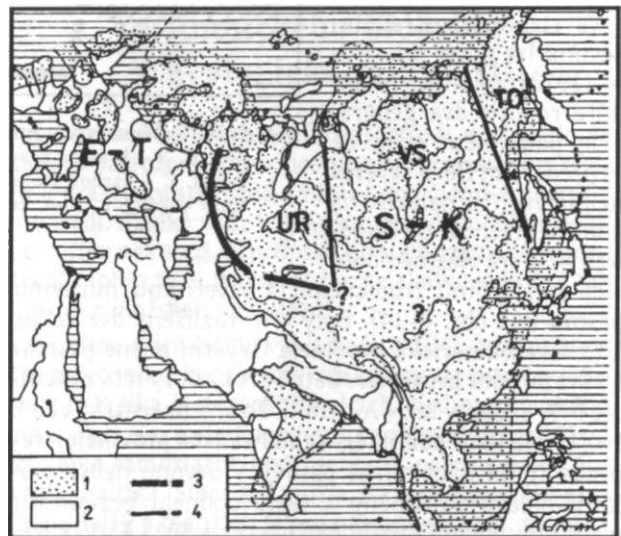
Koncem karbonu lze tedy rozeznat tyto fytogeografické oblasti: 1) **euramerickou** (na Laurentii, Kazachstánu, subkontinentech mezi nimi a na přilehlém severním okraji Gondwany), 2) **kathasijskou** (na spojeném severočínském a jihočínském kontinentu), 3) **angarskou** (na Siberii a Amurii) a 4) **gondwanskou** (vnitrokontinentální na Gondwaně, viz obr. 6-17, 6-25). Výskyty kathasijské flóry v kordilérové oblasti Severní

Ameriky byly vysvětleny kontinentálním driftem (viz str. 136).

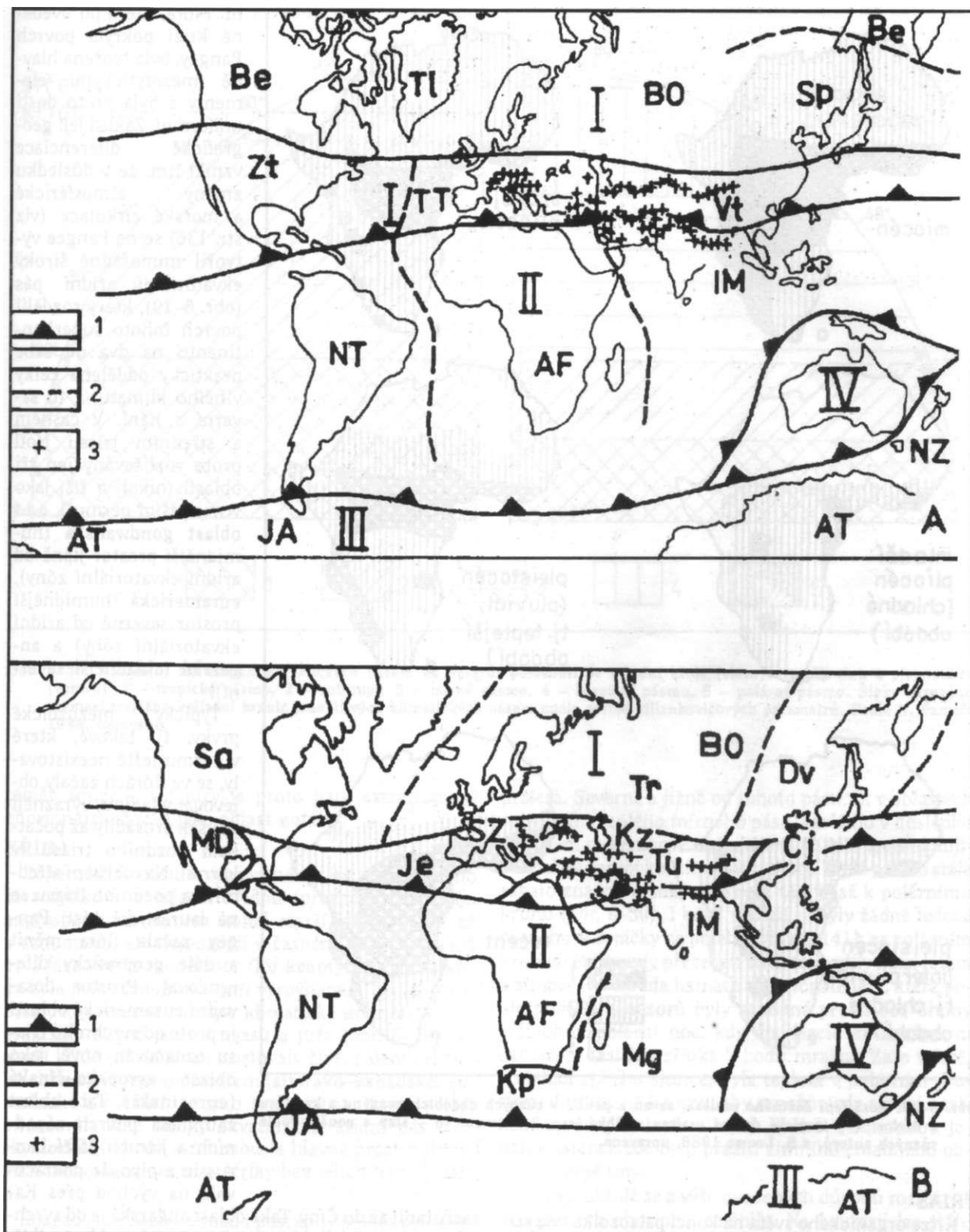
PERM

Perm byl periodou další diferenciaci kontinentálních flór. Čtyři výše uvedené oblasti rozlišené koncem karbonu se mezi sebou dále odlišily tak, že v mladším permu jsou oddělovány jako samostatné choriony nejvyšší kategorie, tj. říše (viz obr. 6-25). V permu však došlo ve vývoji rostlinstva k důležitým událostem. Vznikly nové mezofytické elementy, které se začaly krok za krokem prosazovat. Skupiny, které dříve převládaly, byly nahrazovány jinými. Dominantní roli začaly hrát gymnospermy (zvláště v aridních společenstvech) a z tradičních paleozoických skupin přežívaly jen silně specializované tvary v humidním prostředí.

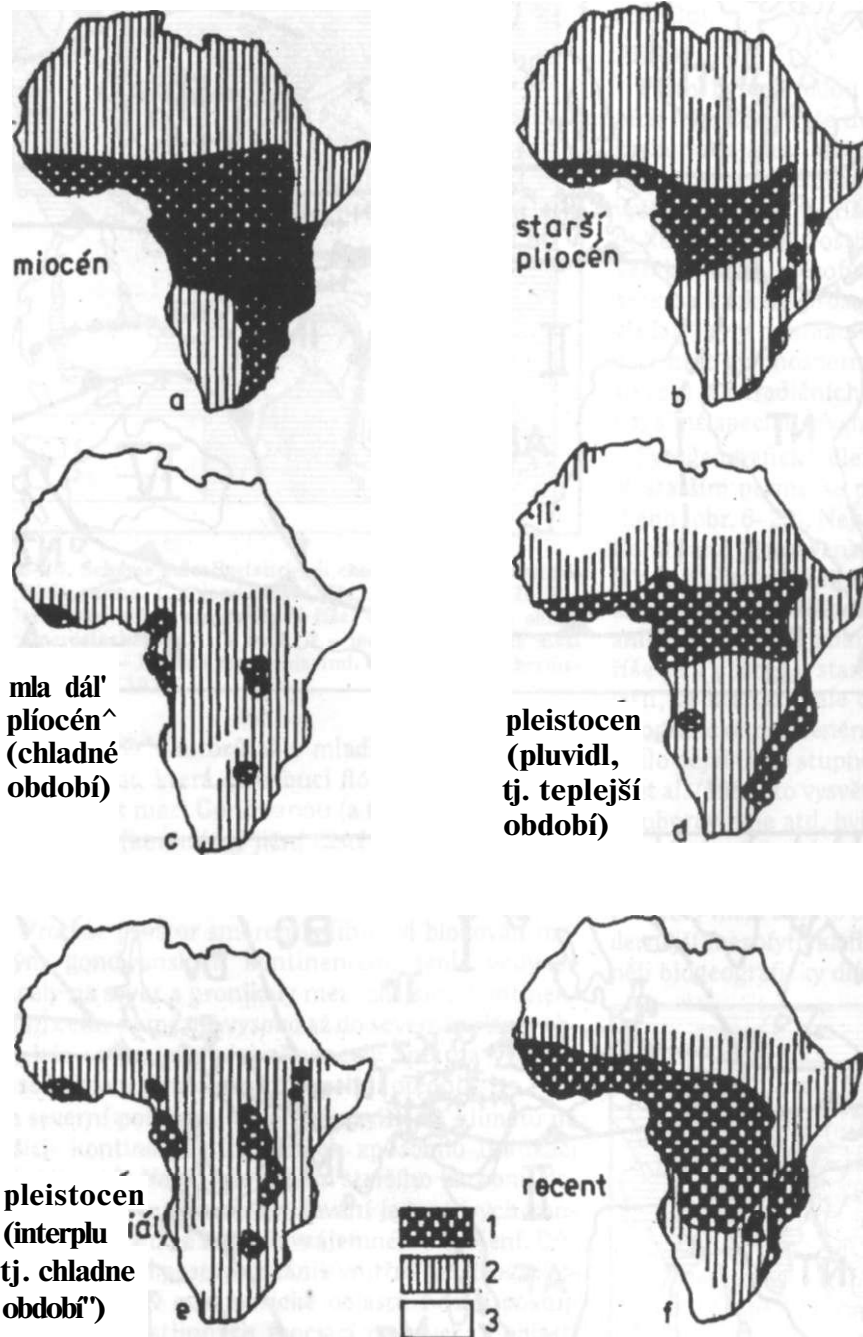
Fytogeografické členění kontinentálního prostředí ve starším permu se plynule vyvíjelo z mladokarbonského (obr. 6-25). Nejvýraznějším celkem byla flóra na Gondwaně (**gondwanská říše**). Kathasijská flóra se dále odlišila a tvoří **kathasijskou říši**. Dřívější euramerická oblast se rozdělila na dva samostatné celky - **severoamerickou říši** a **atlantickou říši**. Konečně **angarská říše** se v průběhu staršího permu rozdělila na dvě oblasti, ve kterých dále došlo k vnitřní diferenciaci flór. Geografické rozčlenění flór v pozdním permu tak dosáhlo největšího stupně za celé paleozoikum. Dimichele et al. (1987) to vysvětlují tím, že jednotlivé provincie a subprovincie atd. byly při klimatických změnách od sebe izolovány, i když ležely na stejném kontinentu, což vedlo k jejich dalšímu odlišení a jeho prohloubení. Prostory mezi těmito choriony obsazovala novější, modernější mezofytická flóra, ta však dosud nebyla výrazněji biogeograficky diferencována.



Obr. 6-27. Schéma fytochorionů v Eurasii v cenomanu a turonu, vyznačené na mapě současné konfigurace kontinentů. 1 - souš, 2 - moře, 3 - hranice mezi paleofloristickými oblastmi, 4 - hranice mezi paleofloristickými provinciemi. E-T * evropsko-turanská oblast, S-K « sibiřsko-kanadská oblast s provinciemi uralskou (UR), východosibiřskou (V-S) a pacifickou (T-0). Podle V.J.V. Vakhramejeva et al. 1978.



Obr. 6-28. Schéma hlavních fytochorlonů ve starším a středním eocénu (A) a v časném miocénu (B). 1 - hranice říší, 2 - hranice oblastí a provincií, 3 - okraje Tethydy. I - holoarktická říše s oblastmi: boreální (BO) a tethydní (TT), resp. madreánskou (MD) a středozevní (SZ), II - tropická říše s oblastmi: neotropickou (NT), africkou (AF) a Indomalajskou (IM), III - notální říše s oblastmi: antarktickou (AT), jihoamerickou (JA) a novozélandskou (NZ), IV - australská říše. Provincie v eocénu: Be - beringská, Sp - sachallnsko-prlmorská, TI - tuleánská, Vt - východotethydní, Zt - západotethydní. Provincie v časném miocénu: DV - dálně východní, Čj - čínsko-japonská, Je - jhoevropská, Kp - kapská, Kz - kazachstánská, Mg - malgašská, Sa - severoamerická, Tr - turgajská, Tu - turkeštánská. Podle M.A. Achmeťjeva 1987.



Obr. 6-29. Rozšíření deštného pralesa, savan a pouští v různých obdobích neogénu a kvartéru v Africe. 1 - tropické deštné pralesy a vlhké lesy, 2 - savana, 3 - step a poušť. Podle různých autorů, i S. Louwa 1986, upraveno.

TRIAS

Krise organického světa na konci paleozoika (viz str. 232) se na složení flór neprojevila tak výrazně, jako na složení faun. K důležitým změnám ve flórách došlo už počátkem mladšího permu nástupem mezofytických elementů. Starší paleofytické flóry přežívaly jen v izolovaných humidních regionech. Když v krizi na rozhraní permu a triasu vymizely i tyto tradiční paleozoické skupiny, zmizelo s nimi i jejich geografické členě-

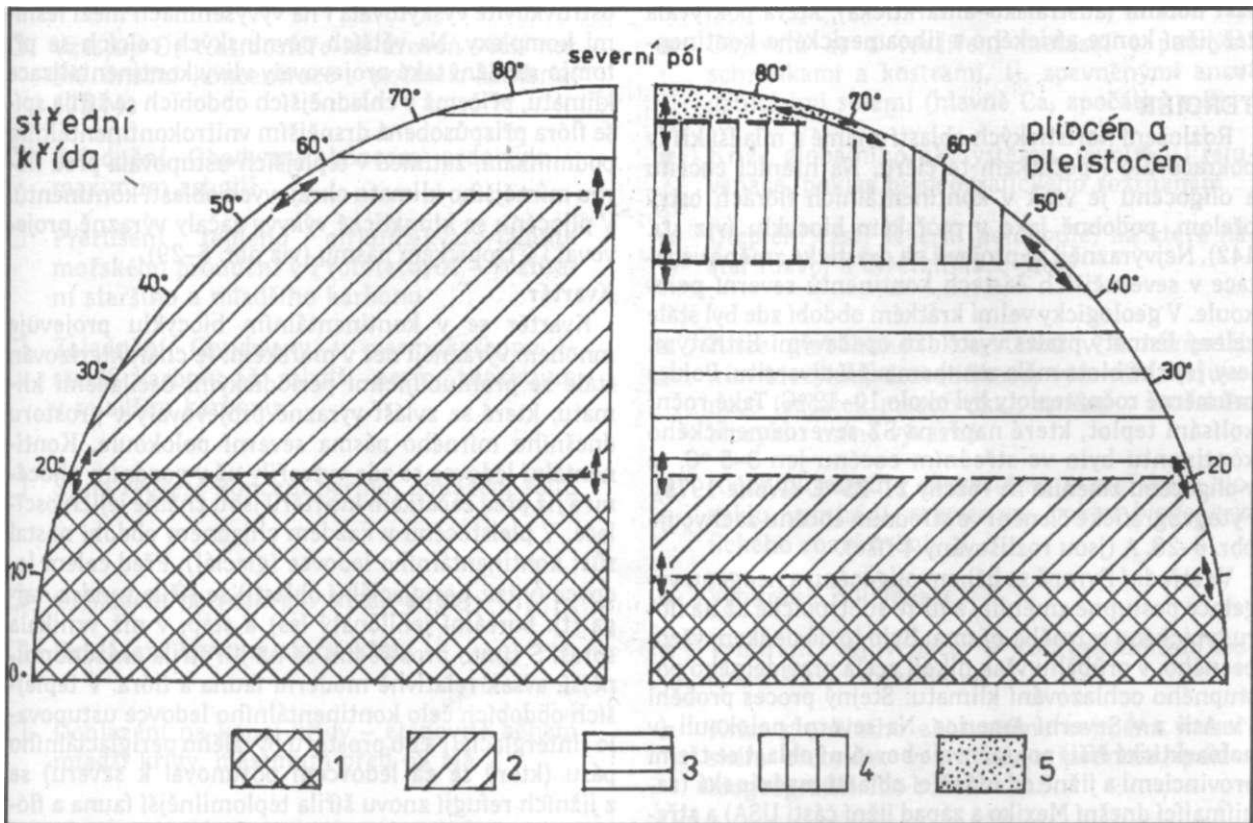
zí. Flóra, která po uvedené krizi pokryla povrch Pangey, byla tvořena hlavně mezofytickými elementy a byla proto dosti uniformní. Základ její geografické diferenciace vznikl tím, že v důsledku změny atmosférické a mořské cirkulace (viz str. 136) se na Pangee vytvořil mimořádně široký ekvatoriální aridní pás (obr. 6-19), který rozdělil povrch tohoto superkontinentu na dva od sebe prakticky oddělené celky vlhčího klimatu, a to severní a jižní. V časném a středním triasu jsou proto rozlišovány jen tři oblasti (nikoli 5 říší jako v nejvyšším permu!), a to

JURA

Jura byla pokračováním floristického členění ustaveného v pozdním triasu. V gondwanské oblasti se však její dosavadní výrazná odlišnost velmi snížila až

oblast **gondwanská** (humidnější prostor jižně od aridní ekvatoriální zóny), **euramerická** (humidnější prostor severně od aridní ekvatoriální zóny) a **angarská** (chladnější severní).

Typicky mezozoické prvky, tj. takové, které v permu ještě neexistovaly, se ve flórách začaly objevovat v ladinu, výrazněji se však prosadily až počátkem pozdního triasu (v karnu). Na rozhraní středního a pozdního triasu se na laursijské části Pangey začala flóra měnit a dále geograficky diferencovat. Prostor dosavadní euramerické oblasti je proto od svrchního triasu označován nově, jako oblast **evropsko-čínská (eurosínská)**. Tato oblast zaujímala povrch západních a jižních částí Laurussie a plynule pokračovala na východ přes Ka-



Obr. 6-30. Rozšíření základních klimatických pásem na severní polokouli ve střední křídě (vlevo) a v pliocénu a pleistocénu (vpravo). 1 - tropické pásmo, 2 - subtropy, 3 - mírné pásmo, 4 - boreální pásmo, 5 - polární pásmo. Šipky vyznačují rozmezí trvalého kolísání hranic jednotlivých klimatických pásem podle period Mllankovičových parametrů. Podle N. Pantiče 1986, upraveno.

téměř zmizela. Od jury je proto jižní extratropický chorion označován jako **oblast notální**.

KŘÍDA

Během křídou došlo k významné změně flór. Skončilo **mezofytikum** a mladší křídou (přesněji rozšířením angiosperm na samém konci starší křídou, někde až v cenomanu, ale nejpozději v časném turonu) začíná první fáze vývoje moderních flór **kenofytika**. Starší křída byla ještě obdobím velmi vyrovnaného teplého klimatu, kdy obecné schéma klimatické distribuce bylo prakticky stejné jako v triasu a juře (obr. 6-19). Ve starší křídě (až do albu) existovaly čtyři paleofloristické oblasti. Ke stávajícím třem (**sibiřsko-kanadské, eurosinské a notální**) je jako samostatná, čtvrtá oblast přiřazován také široký ekvatoriální aridní pás (tzv. **ekvatoriální oblast** - zahrnovala hlavně prostor jihoamerického kontinentu a Afriky bez jejich jižních částí).

Rozpad Gondwany a snad i postupný pokles průměrné teploty v ekvatoriální zóně i ve vyšších zeměpisných šířkách po albu způsobily, že se rozsah aridního pásu oddělujícího flóry severní a jižní polokoule zredukoval. Došlo k obnovení normální zonální atmosférické cirkulace (v hlavních rysech stejné jako dnešní). V rovníkové zóně se v důsledku toho vytvořil humidní pás, v němž se postupně zformovala biota deštného

pralesa. Severně a jižně od tohoto pásu, tj. v oblastech subtropů a teplého mírného pásu, zavládlo v důsledku obnovení monzunové cirkulace vlhčí klima umožňující značný rozvoj kontinentální bioty. Teplé pásmo stále sahalo značně vysoko na sever, téměř až k polárnímu kruhu (obr. 6-30). I když v křídě nebyly žádné ledové či sněhové čepičky na pólech (viz str. 141), za polárním kruhem existovaly přece jen značné rozdíly mezi létem a zimou. Rostly zde listnaté a jehličnaté lesy, které podle novějších názorů byly schopné přežít bez úhony i dlouhou polární noc, kdy docházelo ke značnému ochlazení (asi jen zřídka k bodu mrazu). Zato v létě, v období stálého slunce, byla teplota v polárním prostoru dostatečná k tomu, aby umožňovala rozvoj i celkem náročných teplomilných druhů. Podmínkou jejich existence zde bylo přežití zimního chladného období dlouhé tmy.

V mladší křídě se z výše uvedených důvodů rozložení floristických chorionů změnilo. Na Laurasii lze stále rozlišit dvě základní oblasti, tj. **sibiřsko-kanadskou** a **evropsko-turanskou** (tj. bývalá eurosinská), jejich hranice se však posunula na jih. Došlo v nich také k vnitřní diferenciaci. Jižně od evropsko-turanské oblasti ležela xerofytní ekvatoriální oblast označovaná jako **afro-jihoamerická**. Patřila k ní pravděpodobně i Indie. Prostor jižně od ekvatoriální oblasti zaujímal **ob-**

last notální (australsko-antarktická), která pokrývala též jižní konce afrického a jihoamerického kontinentu.

TERCIÉR

Rozložení floristických oblastí známé z mladší křídly pokračovalo i počátkem terciéru. Na hranici eocénu a oligocénu je však v kontinentálních flórách ostrý přelom, podobně jako v mořském biocyklu (viz str. 142). Nejvýrazněji se projevil na drastické změně vegetace v severnějších částech kontinentů severní polokoule. V geologicky velmi krátkém období zde byl stále zelený listnatý prales vystřídán opadavými listnatými lesy, jejichž biota měla mnohem nižší diverzitu. Pokles průměrné roční teploty byl okolo 10-12 °C. Také roční kolísání teplot, které např. na SZ severoamerického kontinentu bylo ve středním eocénu jen 3-5 °C, se v oligocénu změnilo na rozdíly 21-25 °C (Wolfe 1978). Fytogeografické členění ve středním eocénu zachycuje obr. 6-28, A (jsou rozlišovány 4 říše).

Ve střední Evropě se během oligocénu a neogénu vegetace postupně změnila, a to ze subtropické až na flóru typického mírného pásma. Bylo to důsledkem všeobecného, v průběhu však nikoli zcela pravidelného postupného ochlazování klimatu. Stejný proces proběhl i v Asii a v Severní Americe. Na severní polokouli (v **holoarktické říši**) pokračovala **boreální oblast** se třemi provinciemi a jižně od ní ležící **oblasti madránská** (zaujímající dnešní Mexiko a západ jižní části USA) a **středozemní** (se čtyřmi provinciemi) (obr. 6-28, B). V **tropické říši** ke třem oblastem založeným už v paleogénu přibýly dvě další, a to **kapská** a **malgašská**. Obě říše jižní polokoule, tj. **australská** a **notální**, zůstaly prakticky v neměnné podobě.

Během pliocénu docházelo ve střední Evropě ke stále výraznějším periodickým klimatickým výkyvům. Střídaly se zde les (v teplejších obdobích) a step (v chladnějších). Jižně od této zóny, ve které kolísala jejich hranice, ležel víceméně kontinuální lesní porost, severně od ní se trvale rozprostírala step, která se

ostrůvkovitě vyskytovala i na vyvýšeninách mezi lesními komplexy. Na větších pevninských celcích se při tomto střídání také projevovaly vlivy kontinentalizace klimatu, přičemž v chladnějších obdobích se šířila spíše flóra přizpůsobená drsnějším vnitrokontinentálním podmínkám, zatímco v teplejších ustupovala před flórou mírnějšího klimatu okrajových oblastí kontinentů. V pliocénu se klimatické výkyvy začaly výrazně projevovat i v tropickém pásmu (viz obr. 6-29).

Kvartér

Kvartér se v kontinentálním biocyklu projevuje mnohem výrazněji než v mořském. Je charakterizován stále se prohlubujícími periodickými oscilacemi klimatu, které se zvláště výrazně projevovaly v prostoru dnešního mírného pásma severní polokoule. Kontinentální ledovce se zde vytvořily už v pozdním pliocénu a již před začátkem kvartéru jsou známé jejich oscilace. V pleistocénu v každém chladném období nastal růst kontinentálního ledovce (glaciál). Před čelem ledovce (v tzv. periglaciální oblasti) se šířila tundra, tajga (tj. boreální jehličnatý les) a step, v níž vznikala spraš. S tímto prostředím se na jih šířila chladnomilnější, avšak relativně moderní fauna a flóra. V teplejších obdobích čelo kontinentálního ledovce ustupovalo (interglaciál) a do prostoru bývalého periglaciálního pásu (který se za ledovcem posunoval k severu) se z jižních refugií znovu šířila teplomilnější fauna a flóra, která ve starším kvartéru obsahovala ještě řadu terciárních „exotů“. Ve střední Evropě během interglaciálů periglaciální biomy bez dřevin nahradil opadavý listnatý les, ve vyšších polohách, na horách či při nižších průměrných teplotách pak smíšený les.

Vliv člověka se rozhodujícím způsobem projevuje na holocenní kontinentální biotě, zvláště v mírném pásmu Eurasie. Původní biomy (ve střední Evropě hlavně opadavý listnatý les) byly kultivací nejprve všech vhodných a později všech dostupných ploch redukovány na pouhé relikty.

6.5.3. Paleogeograficky významné události - přehled

1. Přehled nejdůležitějších paleobiogeograficky významných událostí globálního dosahu a jejich důsledků v zemské biotě

Charakter události, časové zařazení	Důsledky v biotě
• Změna methan-čpavkové atmosféry na atmosféru s převahou N ₂ a CO ₂ - postupně kolem 3800 Ma	• Do stejné doby je kladen vznik života
• Nejstarší doložené zalednění - časný proterozoikum, kolem 2300 Ma	• Důsledky neznámé, biota byla ještě asi nedostatečně diferencována
• Zalednění Protopangey - mladší proterozoikum, přibližně 750-650 Ma	• Konec éry stromatolitů, postupně nástup ediakarské fauny (metazoa bez pevných schránek a koster zpevněných anorganickými solemi)

- Vzestup O₂ v atmosféře na úroveň větší než 5% dnešní koncentrace - počátek kambria, 570 Ma
- Zalednění Gondwany koncem ordoviku - maximum ashgill
- Přerušeni teplého cirkumekvatoriálního mořského proudění v Prototethydě - rozhraní staršího a mladšího karbonu
- Zalednění Gondwany v permokarbonu - starší karbon až mladší perm, maximum v mladším karbonu
- Silná regrese koncem permu, obnažení šelfů
- Ochlazení na rozhraní triasu a jury
- Ochlazení koncem starší křídý
- Ochlazení na konci křídý - etapovitě během mladší křídý, maximum před 65 Ma
- Zalednění Antarktity - od mladšího eocénu (začátek asi před 36 Ma) dodnes. Zalednění severní polární oblasti - od mladšího pliocénu (asi před 3,2 Ma) dodnes
- Objevení se a rozšíření metazoi s pevnými schránkami a kostrami, tj. zpevněnými anorganickými solemi (hlavně Ca, zpočátku s P)
- Krize globálního ekosystému, vymírání, rejuvenace, pokles biogeografického rozrůznění
- Oteplení části severní polokoule, na které nastal rozvoj a diverzifikace bioty
- Krize globálního ekosystému v kontinentálním biocyklu, dezertifikace, vymírání, rejuvenace (začátek mezofytika); změny v mořském biocyklu méně výrazné
- Krize globálního ekosystému v mořském biocyklu, vymírání, rejuvenace, pokles biogeografického rozrůznění
- Vymírání, rejuvenace
- Vymírání, rejuvenace, v kontinentálním biocyklu konec mezofytika
- Krize globálního ekosystému zejména v mořském biocyklu, vymírání, rejuvenace, pokles biogeografického rozrůznění
- V kontinentálním biocyklu ústup biomů ekvatoriálním směrem, zužování teplé ekvatoriální zóny až po její ostrůvkovitý rozpad v glaciálních maximech v kvartéru; obdobné, avšak méně výrazné změny v mořském biocyklu

2. Přehled paleobiogeograficky významných událostí, k nimž došlo v důsledku kontinentálního driftu

- Celistvá Protopangea - mladší proterozoikum (vznik při kadomské orogenezi kolem 700 Ma)
- Začátek rozpadu Protopangey, oddělení Laurentie - nejmladší proterozoikum
- Oddělení Siberie a Baltiky od Protopangey - rozhraní proterozoika a kambria
- Postupné oddělování dalších subkontinentů ze západního (tj. prototethydního) okraje Gondwany (vznik Kazachstanie, Severní Číny, Amurie, armorických mikrokontinentů a dalších) - během ordoviku
- Kolize severních armorických mikrokontinentů s Baltikou (takonská tj. starokaledonská orogeneze) - nejmladší ordovik
- Postupná kolize Baltiky, Laurentie a Arktiky (mladokaledonská orogeneze), tj. vznik Laurussie - rozhraní siluru a devonu
- Postupná kolize kontinentů ležících při laurasijském okraji Gondwany (herceynská orogeneze), tj. vznik Pangey:
 - kolize Laurussie a Siberie (vznik uralid) - starší karbon

- kolize Laurussie a Gondwany (vznik appalačid) - rozhraní staršího a mladšího karbonu
- kolizní připojení zbývajících subkontinentů (vznik evropských, středoasijských, vnitročínských atd. hercynid) - karbon, perm, trias
- Nejrozsáhlejší celistvá Pangea - trias
- N • Postupné rozevírání Tethydy od východu na západ a tím oddělování Gondwany a Laurasie - nejmladší trias, jura
- Otevření Severního Atlantiku - starší jura
- Vznik souvislého průlivu mezi Gondwanou a Laurasií - při globálních transgresích ve střední juře (Psinemur, bajok, callov), trvalé otevření Tethydy v celé délce - mladší jura (od oxfordu)
- Rozpad Gondwany - během mladší jury a křídý
- První propojení průlivu mezi Afrikou a celkem Antarktidy, Indie a Austrálie - při globální transgresi v oxfordu
- První propojení průlivu mezi Afrikou a Jižní Amerikou - alb
- Dovršení izolace Jižní Ameriky (ztráta kontaktů okrajů kontinentů) - turon
- Oddělení Indie od Antarktidy - mladší křída
- Oddělení Austrálie od Antarktidy - počátek v pozdní křídě, dokončení na rozhraní eocénu a oligocénu
- Oddělení subkontinentů kordilérové oblasti Sev. Ameriky od vých. okraje Eurasie - trias
- Kolize subkontinentů kordilérové oblasti Sev. Ameriky s Laurentií (laramská orogeneze) - během křídý
- Oddělení Laurentie a Eurasie, tj. přerušení styku kontinentálních biot - eocén
- Uzavření průchodu mořských proudů Tethydu - počátek oligocénu
- Kolize Indie a Asie (himalájská orogeneze) - pozdní oligocén, miocén
- Kolize Apulie s jižním okrajem evropské části Eurasie (mediteránní fáze alpínské orogeneze, tj. vrásnění Centrálních Západních Karpat) - časná mladší křída
- Kolize desky západokarpatských internid s jižním okrajem středoevropské části Eurasie (sávská a štýrská fáze alpínské orogeneze, tj. vrásnění flyšového pásma Vnějších Karpat) - časný miocén
- Uzavření úžiny mezi Severní a Jižní Amerikou, tj. vznik souvislého suchozemského spoje mezi nimi - nejmladší pliocén

7. GEOLOGICKÁ ČINNOST ORGANISMŮ

7.1. Úvod

Život na planetě Zemi je významnou součástí exogenních geologických procesů. Jeho vznik ovlivnil řadu chemických a fyzikálních procesů probíhajících v atmosféře, hydrosféře, na zemském povrchu i ve svrchních částech zemské kůry. Souhrnně označujeme tento vliv jako geologickou činnost organismů. Jeho projevy jsou opravdu mnohostranné. Patří k nim koncentrování prvků, transport hmoty nebo rozrušování hornin. Metabolická činnost organismů významně ovlivňuje chemismus prostředí a distribuci izotopů biogenních prvků. I když nelze přehlížet význam fyzikálních (většinou mechanických) aktivit organismů, mají z geologického hlediska větší význam aktivity chemické, kterými organismy podstatně ovlivňují koloběh biogenních prvků v přírodě. Působení organismů od počátku existence života na Zemi ovlivňovalo parametry životního prostředí a umožnilo vznik kvalitativně nových fenoménů jako je kyslíkatá atmosféra nebo půda. Na geologických procesech se organismy podílejí aktivně - během životních pochodů, ale též pasivně - po odumření. K pasivní geologické činnosti organismů patří hromadění odumřelých těl, které přispívá ke vzniku sedimentárních hornin, a působení chemických látek, které vznikají při rozkladných procesech organické hmoty.

7.2. Koncentrace prvků a sloučenin organismy

Kontinuální látková výměna mezi vnějším prostředím a organismy umožňuje organismům zkoncentrovat během života určité látky, které se vyskytují ve vnějším prostředí pouze rozptýleně. Tyto látky se koncentrují v měkkých částech jejich těl, kostrách nebo v metabolických produktech vylučovaných do vnějšího prostředí. Do organismů se dostávají v podobě iontů buď z pravých roztoků (tak získává materiál pro tvorbu koster většina rostlin a mořských bezobratlých), nebo filtrováním koloidních částic. Selektivní koncentrační schopnost je u jednotlivých organismů různá a liší se i pro jednotlivé prvky. Zýka (1966) uvádí, že koncentrační koeficient u suchozemských rostlin (tj. maximálně zjištěný obsah chemického prvku v popelu rostliny v poměru k obsahu téhož prvku v půdě) se pohybuje v rozmezí 1- 4 600 000 (obvykle 2 - 120 000). U sladkovodních organismů dosahuje koncentrační koeficient hodnot až 1 500 000 (hodnoty vyšší než 100 000 jsou však vzácné). Nejvyšší koncentrační koeficienty byly zjištěny u organismů mořských - až 90 000 000, běžné jsou hodnoty vyšší než milion. Vysokou koncentrační schopnost mají především mikroorganismy. Koncentrace u nich probíhá několika způsoby. Běžná je intracelulární (vnitrobuněčná) akumulace, kdy specifické transportní systémy selektivně koncentrují stopové prvky. Dále je to extracelulární srážení (srážení vně buněk) na metabolických produktech nebo na povrchu mrtvých buněk a extracelulární vznik komplexních sloučenin s vylučovanými metabolickými produkty. Ionty kovů mohou být kromě toho elektrostaticky přitahovány k negativně nabitým místům na buněčné stěně. Ve většině případů však

větší množství kovů než živé buňky koncentruje mrtvá biomasa (Borovec 1989).

Koncentrace některých prvků (Na, Ca, P, N, F, Cl, Zn atd.) v tělech heterotrofních organismů jsou ve srovnání s rostlinami vyšší. Je to způsobeno rozdíly ve fyziologických procesech a umožňuje to skutečnost, že heterotrofové přijímají v rostlinné potravě tyto prvky již koncentrované ve srovnání s okolním prostředím, ze kterého je extrahovaly rostliny.

Schopnost aktivní koncentrace prvků se během fylogenetického vývoje organismů měnila. Z biochemie víme, že součástí enzymů bývají atomy různých kovů. Se změnou obsahu kyslíku v atmosféře vznikaly během geologické historie nové, účinnější enzymy a tím se měnilo i zastoupení kovů v organismech. Příklady změn zastoupení kovů v aktivních centrech enzymů katalyzujících látkovou výměnu uhlíku v procesu evoluce rostlin uvádí Bojčenkova (1976). V archaické anoxické biosféře se uplatňovalo především železo a zinek. Růst rychlosti oxidačních procesů vedl ve středním proterozoiku ke změně anoxické biosféry v biosféru přechodnou, v enzymech se objevuje železo, titan, kobalt, nikl a chrom. Paleozoikem začíná oxidické stadium biosféry. Mořské řasy získávají uhlík redukcí oxidu uhličitýho mají v enzymech reduktázách molybden a vanad a v oxidázách měď. Oxidázy suchozemských krytosemenných rostlin, typických rostlin současného stadia biosféry s vysokým obsahem kyslíku v atmosféře, jsou charakteristické přítomností manganu.

Koncentrační schopnosti organismů se prakticky využívá např. při získávání jódu z popelu mořských řas. V sušině řasy *Phyllophora rubra* je obsaženo 0,45 - 1,3 % jódu, v popelu řasy *Laminaria digitata* je

1,5 - 2 % jódu. V současné době se rozvíjejí různé biotechnologické postupy, kdy je využíváno koncentrační schopnosti mikroorganismů k získávání kovů z roztoku (např. při těžbě mědi), případně k odstraňování síranů, dusičnanů, kyanidů a dalších toxických látek z důlních a odpadních průmyslových vod (Borovec 1989).

Nahromadění těl odumřelých organismů v sedimentech vede ke vzniku akumulací biogenních prvků. Známa jsou ložiska uhlí či lignitu, ve kterých je ve fosilizovaných zbytcích rostlin koncentrován uhlík, nebo sedimentární ložiska fosfátů, ve kterých je akumulován fosfor pocházející z odumřelých planktonických organismů.

Prvky a sloučeniny se mohou činností organismů koncentrovat též mimo jejich těla, např. síra či železo produkované baktériemi nebo kyslík vznikající při fotosyntéze zelených rostlin. Důležitá ložiska dusíku a fosforu vznikla nahromaděním exkrementů živočichů (např. ptáků nebo netopýrů). Takto vzniklé guáno obsahuje vysoké koncentrace i jiných prvků. Například v guánu z pobřeží Peru je koncentrace uranu 10 000 krát větší než v mořské vodě. K tomuto obohacení však došlo s největší pravděpodobností až po uložení guána.

Chemické a sorpční vlastnosti organické hmoty, která zůstává v sedimentech po odumření organismů vedou často k významným akumulacím různých látek. Mezi organickými látkami jsou neúčinnějšími sorbenty huminové látky v rašelinách a lignitech.

7.3. Biogenní oxidace, redukce a změny pH

Kromě změn v distribuci prvků, které jsme probrali v předchozích odstavcích, jsou nedílnou součástí chemického působení organismů na vnější prostředí oxidoredukční procesy. Z chemického hlediska oxidace představuje ztrátu valenčních elektronů, redukce jejich získání. Oxidoredukce je tedy přenos elektronů z jedné molekuly na druhou. Látka podrobená oxidaci se nazývá donor elektronů, látka podrobená redukcí je akceptor elektronů. Schopnost atomů poutat valenční elektrony je označována jako elektronegativita. Největší elektronegativitu, hned po fluóru, má kyslík, který je tedy velmi ochotný akceptor elektronů. Zatímco se sám redukuje, působí na okolí jako silné oxidační činidlo. Nejmenší elektronegativitu čili největší ochotu ke ztrátě elektronů mají alkalické kovy a kovy alkalických zemin, z makrobiogenních prvků pak vodík.

Základem života na Zemi jsou **redukční** a **oxidační reakce uhlíku**. Nejdůležitější z nich jsou asimilační procesy autotrofních organismů. Během nich je v systému biochemických reakcí dodávajících elektrony redukován oxid uhličitý. Zdrojem těchto elektronů je aktivovaný vodík. Ten získávají jednotlivé skupiny autotrofních organismů z různých zdrojů (liší se i zdroje energie pro jeho aktivaci).

Fotoautotrofní zelené a purpurové sírné bakterie získá-

Kovové prvky jako Ge, U, Be nebo V se nejprve sorbují na odumřelou rostlinnou hmotu a potom v procesu prouhelňování postupně přecházejí do nerozpustných komplexů s huminovými látkami. Spolu s kovy akumulovanými metabolickou činností rostlin mohou být tyto prvky za účelem těžby dále koncentrovány spálením organické hmoty. Popely kamenného uhlí obsahují často mnohonásobně větší množství některých prvků, než je obsaženo ve stejném objemu vyvřelých hornin. Například bóru v nich může být 200x více, germania 70x, arzenu 100x, molybdenu 13- 80x, vizmutu 100x. Podle údajů shromážděných Bouškou (1981) může přesáhnout obsah germania v popelu i 7%. V době, kdy se germanium začalo užívat pro výrobu polovodičových součástek, se u nás zkoumala možnost využít tohoto zdroje. V popelu československých uhlí však jeho průměrné množství nepřesahuje 1%.

Zvýšené obsahy těžkých kovů bývají často zjištěny v polohách sedimentárních hornin bohatých na organickou hmotu. Například v paleozoických sedimentech barrandienu existuje přímá korelace mezi obsahem organického uhlíku (uhlík vázaný v organických sloučeninách, ne v karbonátech) a uranu. V černých graptolitových břidlicích spodního siluru, které jsou bohaté na organický uhlík, byly zjištěny zvýšené obsahy kovových prvků jako je V, U, Mo, Zn, Cu, Pb, Ag a dalších (Štorch a Pašava 1989).

vají aktivovaný vodík oxidací sirovodíku v anaerobních podmínkách (jako odpadní produkt vzniká elementární síra). Sinice, řasy a cévnaté rostliny jej získávají disociací vody (jako odpadní produkt se uvolňuje do prostředí plynný kyslík). Zdrojem energie je v obou případech sluneční světlo.

Elektrony nebo aktivovaný vodík potřebný pro redukci CO₂ mohou být získávány též oxidací anorganických sloučenin, jako to dělají chemoautotrofní organismy. Patří sem oxidace dvojmocného železa na trojmocné železitými baktériemi druhu *Thiobacillus ferrooxidans*. Redukované sloučeniny síry (H₂S, S, SO₃²⁻) oxidují thiobakterie na sírany. Redukované sloučeniny dusíku jsou oxidovány nitrifikačními baktériemi dvojitého typu. První z nich je reprezentován rodem *Nitrosomonas*, který oxiduje amoniak NH₃ na nitrity NO₂⁻. Ke druhé skupině nitrifikačních bakterií patří *Nitrobacter*, oxidující nitrity NO₂⁻ na nitráty NO₃⁻.

Heterotrofní organismy jsou závislé na chemické energii uložené v organických sloučeninách, v kterých je uhlík v redukované formě. Heterotrofové uvolňují tuto energii aerobní respirací, fermentací nebo anaerobní respirací. Aerobní respirace je elektrontransportní systém, umožňující postupnou oxidaci organických látek volným kyslíkem. Vzniká při tom CO₂

a H₂O. Postupně uvolňovaná energie je průběžně transformována v energii schopnou konat buněčnou práci (např. v chemickou energii adenosin trifosfátu). Fermentace je proces, během kterého je organická látka (substrát) rozštěpena na dva produkty, z nichž jeden je oxidovaný a druhý redukován. Fermentace je prapůvodní způsob získávání energie. První živá hmota i první primitivní buňky fermentovaly organické látky abiogenního původu přítomné v roztoku kolem nich. Fotosyntéza, jako zdroj energie, vznikla až později, kdy byl již nedostatek organických látek vhodných jako substrát pro fermentace. I když je to málo výkonný způsob získávání energie, má fermentace jednu výhodu - není potřeba akceptorů vodíku a elektronů z vnějšího prostředí. V procesu anaerobní respirace jsou konečným akceptorem elektronů látky jiné než kyslík. Redukován může být např. nitrát NO₃⁻ na nitrit NO₂⁻ nebo na plyný dusík N₂ (redukce nitrátu NO₃⁻ na NH₃ je proces asimilační, NH₃ slouží bakteriím jako zdroj dusíku). Z geologického hlediska je významná zejména anaerobní respirace síranů SO₄²⁻ (též siřičitanů či elementární síry), známá u druhu *Desulfovibrio desulfuricans*. Tato striktně anaerobní bakterie žije v prostředí bez kyslíku (zejména v bahně) a produkuje plyný sirovodík H₂S. (Redukce síranů probíhá i u mnoha jiných bakterií, hub a rostlin, jejím cílem však není získání energie, ale získání síry pro syntézu aminokyselin či jiných organických sloučenin.) Anaerobní respirací získávají energii též metanové bakterie, které redukuje CO₂ na CH₄.

V organických sloučeninách, jejichž primárním zdrojem v biosféře jsou asimilační procesy autotrofních organismů, je uhlík v redukovaném stavu. Proto dochází v sedimentačních prostředích, kde je rychlost akumulace odumřelé organické hmoty větší než přívod kyslíku, běžně ke vzniku redukčního prostředí. Příkladem jsou hlubší části rašelinišť, slatinišť a močálů. Často se s takovým prostředím setkáváme v bahnitých usazeninách několik centimetrů pod rozhraním sedimentu a vody. Při omezené cirkulaci vody může být redukční prostředí i na dně nebo sahat do různé výšky vodního sloupce nade dnem. V tomto prostředí prosperují anaerobní mikroorganismy, které uvolňují sirovodík nebo metan. Sirovodík reaguje v sedimentu se sloučeninami železa. Vznikají sulfidy železa, zprvu amorfní, které během diagenese přecházejí v pyrit nebo markazit.

Přinášejí-li roztoky do takového prostředí vhodné prvky, vznikají sulfidická ložiska mědi, olova nebo zinku. Pro vznik většího množství sirovodíku podmiňujícího srážení sulfidů je třeba, aby v sedimentu bylo dostatečné množství organické hmoty, která je substrátem pro život organismů redukcí sírany. Tyto podmínky splňovaly stromatolity, na které jsou stratiforfní sulfidická ložiska Cu, Pb a Zn často vázána.

Když je sirovodíku nadbytek, uniká do vody nebo do atmosféry. Anoxické vody Černého moře v hloubkách větších než 150 m jsou zamořeny sirovodíkem, který je produktem metabolismu bakterií rodu *Desulfovibrio*. Zvýšený obsah sirovodíku lze předpokládat i v anoxických sedimentačních prostředích v geologické minu-

losti, např. v sedimentačním prostředí černých graptolitových břidlic starších prvohor.

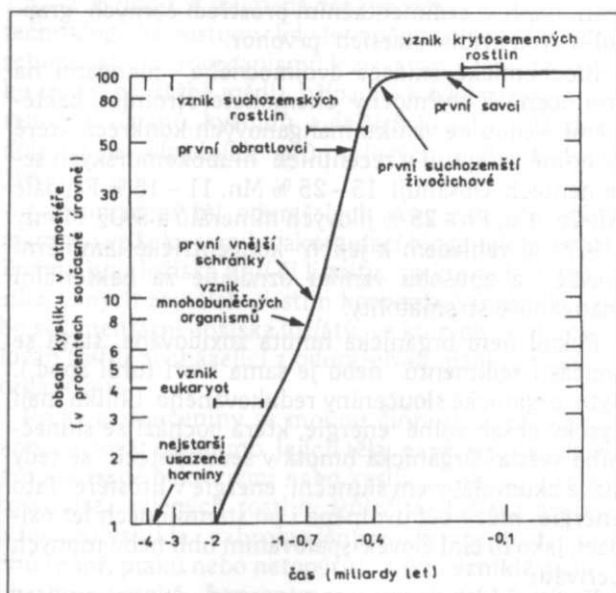
Biochemické oxidace dvojmocného manganu na trojmocný či čtyřmocný chemoheterotrofními bakteriemi vedou ke vzniku manganových konkrecí, které se hojně vyskytují v recentních hlubokomořských sedimentech. Obsahují 15 - 25 % Mn, 11 - 16 % Fe, dále Ni, Co, Cu, Pb a 25 % jílových minerálů a SiO₂. Monty (1973) je vzhledem k jejich koncentrické laminární stavbě a způsobu vzniku označuje za bakteriální manganové stromatolity.

Pokud není organická hmota zoxidována, stává se součástí sedimentů nebo je sama tvoří (uhlí apod.). Tyto organické sloučeniny redukovaného uhlíku mají vysoký obsah volné energie, která pochází ze slunečního světla. Organická hmota v sedimentech se tedy stává akumulátorem sluneční energie v litosféře. Tato energie může být uvolněna i po stamiliónech let oxidací, jako to činí člověk spalováním uhlí nebo ropných derivátů.

Atmosféra Země byla v době vzniku života podle názoru mnoha badatelů **bezokyslíkatá a vysoce redukční**. Skládala se převážně z metanu, dusíku a amoniaku, a je možné, že se v ní vyskytovaly ještě jiné uhlovodíky, sirovodík a oxid uhelnatý a uhlíčitý. K tomu přistupovala vodní pára a volný vodík. Existence oxidovaných sloučenin železa popisovaných z nejstarších známých sedimentů (3,8 miliardy let staré horniny v pásnu Isua v západním Grónsku) je vysvětlována buďto přítomností kyslíku vznikajícího disociací vodních par ultrafialovou složkou slunečního záření (diskusi viz Degens 1989), nebo místní produkcí O₂ fotosyntetizujícími organismy (Cloud 1980). Že v té době život na buněčné úrovni existoval, dokládají nálezy mikrofosilií popsané Pflugem (1978) z téže regionální jednotky. Pro fotosyntetickou aktivitu svědčí i izotopové složení uhlíku (i když je ovlivněno metamorfózou). Pokud tato oxidace souvisela s životní aktivitou organismů, probíhala pouze v blízkém okolí organismů produkujících kyslík. Atmosféra byla zřejmě ještě redukční, jak o tom svědčí nálezy zrněk pyritu (minerálu podléhajícího za přítomnosti kyslíku rychlé oxidaci) obroušených při transportu vodou nebo větrem ještě v sedimentech starých 2,7 - 2,3 miliardy let.

V každém případě byl **obsah kyslíku** v atmosféře ve starším prekambriu velmi nízký, protože veškerý produkovaný kyslík byl rychle spotřebován k oxidaci dvojmocného železa a redukovaných sloučenin síry. Jeho koncentrace v atmosféře se začala zvyšovat až asi před 2 miliardami let. Lokálně zvýšený obsah kyslíku v okolí povlaků fotosyntetizujících prokaryotních organismů vedl ke srážení látek rozpuštěných ve vodě. Mossman a Dexter Dayer (1985) přičítají těmto pochodům důležitou roli při srážení nebo flokulaci zlata na staroproterozoických ložiskách ve formaci Witwatersrand (JAR).

Současné úrovně obsahu kyslíku v atmosféře bylo dosaženo pravděpodobně během starších prvohor po výstupu rostlin na souš. Množství kyslíku v recentní atmosféře je výslednicí dvou protichůdných procesů - uvolňování kyslíku při fotosyntéze a slučování kyslí-



Obr. 7-1. Odhad růstu obsahu kyslíku v zemské atmosféře v geologické minulosti odvozený z významných událostí v evoluci bloty. Podle P. Clouda 1980.

ku s prvky, které mají různý stupeň oxidovatelnosti (C, S, Fe, N). Účinnější jsou v tomto ohledu reakce uhlíku a síry (dochází k výměně 4 - 8 elektronů) než transformace železnatých iontů na železité (účastní se pouze 1 elektron). Význam železa pro oxidoredukční pochody spočívá v jeho velkém množství v lithosféře. Množství O₂ v atmosféře stoupá, jestliže rychlost fotosyntézy přesahuje rychlost respirace a aerobního rozkladu. Aby mohl obsah O₂ v atmosféře růst, musí být redukované sloučeniny organického uhlíku a ostatních prvků odstraněny z dosahu jeho působnosti. Nejběžnějším mechanismem bránícím přístupu kyslíku je pohřbení těchto látek v sedimentech nebo uložení v anoxickém mořském, jezerním nebo bažinném prostředí. Dostanou-li se tyto redukované sloučeniny (např. kerogén nebo pyrit) tektonickou činností nebo denudací nadložních vrstev na zemský povrch, dochází k jejich oxidaci. Oxidace kerogénu a pyritu spolu s oxidací redukováných vulkanických plynů množství kyslíku v atmosféře snižují.

Změny v poměru mezi procesy uvolňování a vázání kyslíku vedou k tomu, že jeho obsah v atmosféře kolísá. Čím větší je množství organického uhlíku a pyritu pohřbeného v sedimentech určitého stáří, tím vyšší koncentraci kyslíku lze předpokládat. Výpočty množství pohřbeného uhlíku jsou založeny na údajích o jeho izotopovém složení v karbonátech. Vycházejí z úvahy, že čím bude izotopicky lehčího organického uhlíku pohřbeno více, tím bude zbývající uhlík v oceánech (a tedy i karbonátech) izotopicky těžší. Modely kolísání O₂ v atmosféře založené na množství pohřbeného uhlíku ve fanerozoických sedimentech (tj. kambrických a mladších) zveřejnili v poslední době např. Berner (1989), Berner a Canfield (1989) a Robinson (1989). Nejvyšší obsah O₂ uvádějí v karbonu až spodním permu (odhady obsahu O₂ v tehdejší atmosféře se různí v rozmezí 25 - 40%), nejnižší hodnoty (7 - 16

%) předpokládají v triasu. Ve srovnání se současnou úrovní je vyšší obsah O₂ uváděn též ve svrchní křídě. S tím jsou v souladu analýzy plynů uzavřených v bublinkách v jantaru maastrichtského stáří, kde bylo zjištěno 25% kyslíku.

Kump (1989) upozornil, že odchylky izotopového složení mohou odrážet i změny rychlosti zvětrávání a změny v množství látek transportovaných do oceánů z kontinentů. Nemusí být tedy ovlivněny pouze množstvím pohřbeného organického uhlíku a síry. Z toho vyvozuje, že obsah O₂ nedosahoval pravděpodobně tak extrémních hodnot (přes 25%), ke kterým se dospělo v některých modelech. Prudkému kolísání obsahu O₂ totiž brání to, že při zvýšení koncentrace atmosférického O₂ dochází ke zrychlení oxidace organického uhlíku a pyritu, čímž se obsah O₂ opět snižuje. Odhady vyššího obsahu O₂ než 25% jsou málo pravděpodobné i vzhledem k nebezpečí rozsáhlých ničivých požárů.

Robinson (1990) spojuje kolísání množství pohřbeného organického uhlíku s rozdíly v obsahu ligninu, v různých starých flórách. Ve svrchním devonu uvádí obsah ligninu v suchozemských rostlinách 40%, do konce druhohor pokles na 30 - 35 % a dále se snižoval až na dnešní hodnotu 20 %. Lignin obtížně oxiduje a houby, které dokáží lignin rozkládat, se rozvinuly až v druhohorách. Je-li tomu tak, jde o zajímavou ilustraci toho, jak koevoluce suchozemských rostlin a je doprovázejících hub ovlivňuje změny životního prostředí.

Růst parciálního tlaku kyslíku v atmosféře vedl vzhledem k jeho vysoké elektronegativitě k tomu, že na zemském povrchu začala být oxidována řada látek anorganickou cestou. Tyto reakce spolu s biochemickými oxidacemi se staly jedněmi z hlavních pochodů při zvětrávání hornin, vedou však i ke vzniku rudních ložisek (např. vysrážením sloučenin železa nebo manganu, které se po oxidaci stávají nerozpustnými).

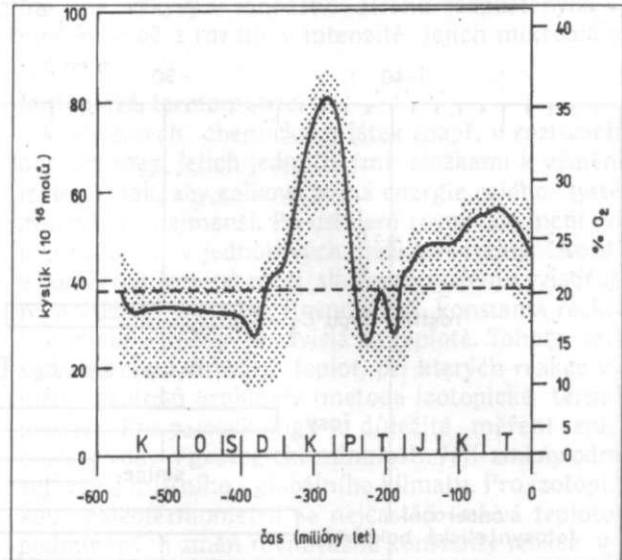
Jednou z charakteristik oxidačně redukčních systémů, v kterých si dvě látky vyměňují elektrony, je aktivita těchto elektronů. Mírou jejich aktivity je redox potenciál (Eh). Ve většině sedimentačních prostředí souvisí s aktivitou elektronů i aktivita vodíkových iontů (v podstatě protonů). Na koncentraci vodíkových iontů a jejich aktivitě (pH) závisí, zda jde o prostředí s reakcí kyselou či zásaditou. **Redox potenciál a aktivita vodíkových iontů** v sedimentárním prostředí významně působí na stabilitu minerálů. Změny Eh a pH, vyvolávané metabolickými procesy nebo rozkladem odumřelé organické hmoty, zásadním způsobem ovlivňují rozpouštění a přeměny minerálů při procesech zvětrávání hornin. Aktivita vodíkových iontů je ovlivňována řadou metabolických pochodů. Například fotosyntetická činnost vodních rostlin spotřebovává CO₂, což vede ke zvyšování aktivity vodíkových iontů. Při přemnožení fytoplanktonu může díky tomu pH ve sladkovodních nádržích dosáhnout hodnot okolo 9, při absenci bivalentních kationtů až 12,6. Produkce CO₂ dýcháním, případně oxidací odumřelé organické hmoty destruenty, může naopak pH snížit až na 6,4. V afotické zóně oceánů, kde není CO₂ spotřebováván

fotosyntetizujícími organismy, snižuje se ve velkých hloubkách pH do té míry, že dochází k rozpouštění karbonátů (viz kompenzační karbonátová hloubka, str. 70).

Kyselé prostředí v půdách je způsobeno produkcí hydroxoniových iontů H_3O^+ kořinky živých rostlin. Změny životní aktivity rostlin během roku vedou též ke změnám půdní reakce. Ve vegetačním období je půda v okolí kořinek kyslejší, nejčastěji pH dosahuje hodnot 2 - 4. Hlavní silou při čerpání živin z půdy je výměna hydroxoniových kationtů za kationty, které jsou ve vodních roztocích nebo sorbované na jílové částice či organickou hmotu.

Kyseliny produkované heterotrofními bakteriemi (kyselina šťavelová, octová, mléčná aj.) nebo chemoautotrofními bakteriemi (H_2SO_4 , HNO_3) mohou rozpouštět karbonáty a významně se podílejí na rozpadu živců a degradaci jílových minerálů.

Rozdíly v chemickém složení organismů nebo jejich částí se projevují i při jejich rozkladu. Opad listnatých stromů a stepních rostlin má při rozkladu reakci alkalickou (pH 8 - 8,5), lišejníky, mechy typu rašelínku a opad jehličnatých stromů mají reakci kyselou (pH 3,5 - 4,5). V takovém silně kyselém prostředí dochází k intenzivním změnám půdních minerálů a posunu hlinitých sloučenin do spodních půdních horizontů (k podzolizaci).



Obr. 7-2. Přibližný odhad kolísání obsahu kyslíku v zemské atmosféře během fanerozoika. Tečkovanou plochou je vyjádřen možný rozptyl skutečných, hodnot od vypočítaných. Velikost odchylky je ovlivněna přesností odhadu množství uhlíku pohřbeného v sedimentech a přesností odhadu rychlosti jeho návratu do biotické části biogeochemického cyklu. Přerušovaná čára označuje současnou úroveň obsahu kyslíku v atmosféře. Podle R.A. Bernera a D.E. Canfielda 1989.

7.4. Biogenní frakcionace izotopů a izotopová termometrie

Izotopy určitého prvku se vzájemně liší počtem neutronů v jádře, počet protonů mají stejný. Izotopy označujeme nukleonovým číslem (součet počtu protonů a neutronů v jádře) vlevo nahoře před zkratkou prvku (např. 2H , 3H).

Poměr stabilních izotopů jednotlivých prvků je v globálním měřítku prakticky stálý. Například atmosférický kyslík je tvořen přibližně z 99,76 % izotopem ^{16}O , 0,04 % je ^{17}O a 0,20 % ^{18}O . Obsah stabilních izotopů uhlíku v přírodních materiálech je 98,9 % izotopu ^{12}C a 1,1 % izotopu ^{13}C . Radioaktivní izotop ^{14}C se v přírodě vyskytuje v nepatrném množství a nebude se jím v dalších úvahách zabývat.

Izotopy chemických prvků se od sebe liší hmotností. Tento rozdíl ovlivňuje termodynamické vlastnosti jednotlivých izotopů do té míry, že se v chemických a fyzikálních procesech chovají odlišně. Rozdílná kinetika reakcí izotopů vede k tomu, že produkty těchto procesů mají jiný poměr izotopů než látky výchozí. Změny izotopového složení, ke kterým dochází v průběhu fyzikálních procesů nebo během kinetické fáze chemických procesů, nazýváme frakcionace izotopů.

V přírodních podmínkách není frakcionace příliš intenzivní a změny poměrů izotopů jsou dosti malé, nepřesahují několik málo desítek promile. Vzhledem

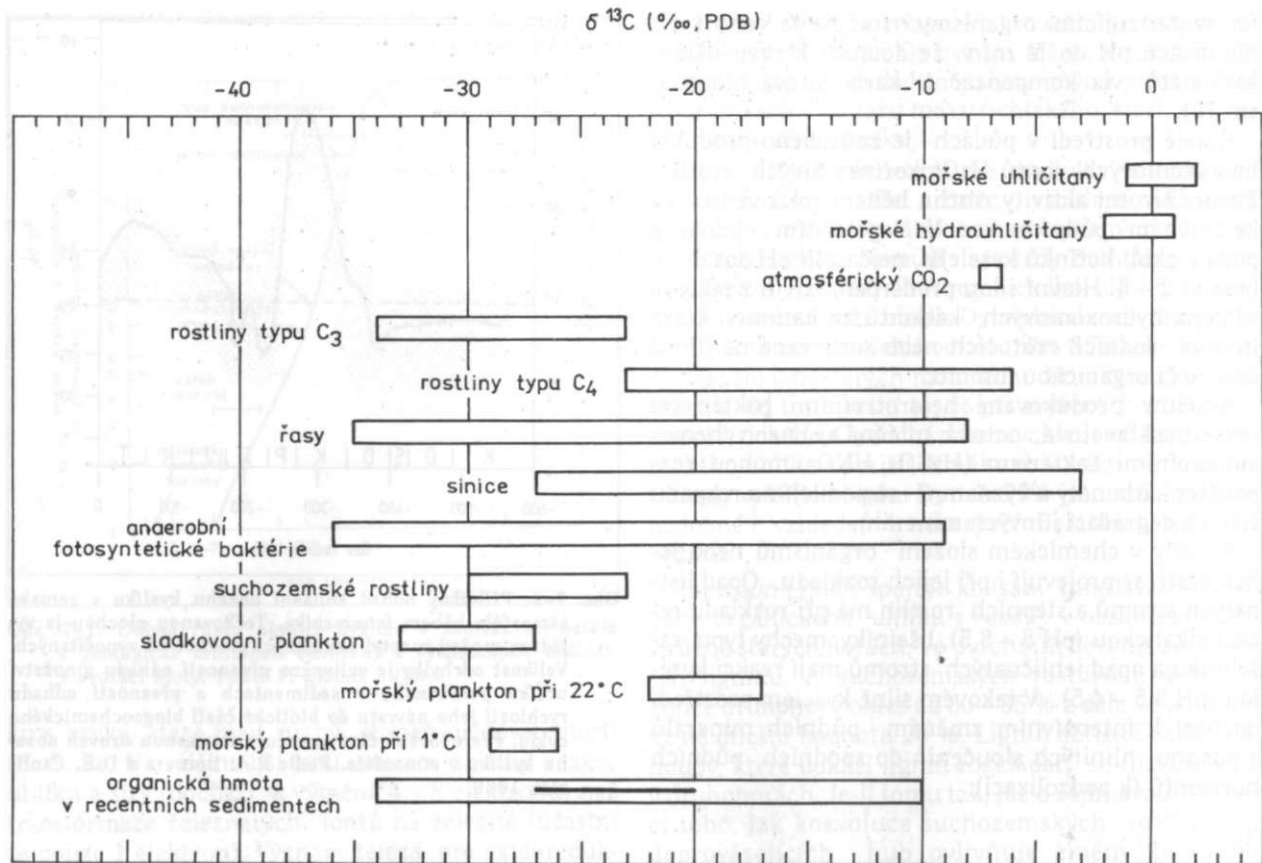
k relativně větším rozdílům hmotnosti izotopů prvků s nízkým atomovým číslem bývá u nich efekt frakcionace ve srovnání s prvky vyšších atomových čísel snáze měřitelný.

Údaje o izotopovém složení se uvádějí v hodnotách δ (delta), které vyjadřují odchylku v poměru izotopů ve vzorku od poměru v dohodnutém standardu. Například hodnota $\delta^{13}C$ se vypočte ze vztahu:

$$\delta^{13}C = \frac{(^{13}C / ^{12}C) \text{ vzorku}}{(^{13}C / ^{12}C) \text{ standardu}}$$

a udává se v promile. Údaj $\delta^{13}C = -10\text{‰}$ pak znamená, že ve vzorku má poměr $^{13}C/^{12}C$ o 10 ‰ nižší hodnotu než v mezinárodním standardu, že je tedy ve vzorku relativně více lehčího izotopu ^{12}C (nebo méně izotopu ^{13}C). Standard má $\delta^{13}C = 0$. Není bez zajímavosti, že jedním z nejrozšířenějších standardů pro určení $\delta^{18}O$ a především $\delta^{13}C$ je rostrum (část vnitřní karbonátové schránky) vyhynulého dvouzábřehého hlavonožce *Belemnitella americana* z křídového souvrství Peedee v Severní Americe (zkratka tohoto standardu je PDB).

Příkladem frakcionace izotopů při fyzikálních pro-



Obr. 7-3. Izotopické složení uhlíku v hlavních skupinách cévnatých rostlin, autotrofních mikroorganismů a planktonu ve srovnání s uhlíkem v oxidovaném stavu (CO_3^{2-} , HCO_3^- , CO_2). Negativní hodnoty $\delta^{13}\text{C}$ ukazují obohacení organické hmoty o izotop ^{13}C (nebo obohacení izotopem ^{12}C) ve srovnání s výchozími zdroji uhlíku. Černá úsečka v obdélníku udávajícím rozsah hodnot Izotopického složení uhlíku organické hmoty v recentních mořských sedimentech reprezentuje nejčastější (90%) hodnoty. Podle M. Schidlowského 1988 a G. Eglintona a N.T.J. Nurphyho 1969.

cesech je vypařování vody. Při stabilní teplotě se snáze vypařují molekuly vody s lehčím izotopem kyslíku ^{16}O než s těžším ^{18}O . Při 25°C je poměr $\text{H}_2^{18}\text{O}/\text{H}_2^{16}\text{O}$ ve vodní páře o 8 ‰ nižší než v kapalně vodě. Obdobné rozdíly existují i mezi molekulami vody s vodíkem a deuteriem.

Jako příklad kinetické frakcionace izotopů během chemické reakce je hydratace CO_2 na HCO_3^- , která probíhá ve vodním prostředí. Uhlík v oxidu uhličitém je lehčí než uhlík ve vznikajícím HCO_3^- v průměru o 7–9 ‰.

K významným kinetickým frakcionacím izotopů dochází při jednosměrných biochemických reakcích v živých organismech. Příčinou kinetické frakcionace je vyšší reakční rychlost molekul obsahujících lehčí izotopy. Podrobně jsou změny poměru izotopů v metabolických procesech sledovány zejména u uhlíku a síry.

Frakcionace izotopů uhlíku

V autotrofních organismech fixujících oxid uhličitý probíhá základní kinetická frakcionace izotopů uhlíku během fotosyntetických procesů. Tato primární frakcionace určuje rozdíl mezi izotopovým složením uhlíku v sumě všech organických sloučenin tvořících organismus a poměrem izotopů v atmosférickém CO_2 . Organické látky, které během ní vznikají, jsou ve

srovnání s výchozím CO_2 vždy obohaceny izotopem ^{12}C . Intenzita primární frakcionace závisí na typu fotosyntézy. Následující biochemické procesy v organismech, při kterých jsou syntetizovány polysacharidy, aminokyseliny, lipidy, celulóza, lignin a další, vedou k další izotopové diferenciaci těchto produktů. Různé části organismů jsou proto relativně obohaceny o izotop ^{12}C různou měrou (nejvíce lipidy).

Frakcionace izotopů uhlíku během fotosyntézy postupuje ve dvou stupních. První frakcionace nastává při přechodu CO_2 do cytoplazmy, kdy dochází k jejímu obohacení izotopem ^{12}C v průměru o 4,4 ‰ (u suchozemských rostlin je obohacení větší vzhledem k vyšší rychlosti difúze plynů), druhá frakcionace probíhá při enzymatické karboxylaci, kdy je oxid uhličitý vtělen do karboxylové skupiny prvních organických produktů fotosyntetického procesu.

Většina cévnatých rostlin, řasy, sinice, fotolitotrofní purpurové sírné bakterie a chemolitotrofní bakterie váží CO_2 pomocí specifického akceptoru ribulózy-1,5-bisfosfátu (RuBP). Prvním následujícím stabilním produktem je kyselina 3-fosfoglycerová, v jejíž molekule jsou 3 uhlíky (proto označujeme zelené rostliny asimilující CO_2 touto cestou jako C_3 rostliny).

Frakcionace izotopů uhlíku během uvedené enzymatické karboxylace je 20 až 40 ‰ (Schidlowski 1988). U menší části rostlin, převážně tropických a subtropických (zvaných C_4 rostliny) a u anaerobních bakterií je primárním akceptorem oxidu uhličitého fosfoenolpyruvát (PEP) a prvním produktem je čtyřuhlíkatý oxalacetát. Tento proces vede pouze k malému obohacení rostlinných těl izotopem ^{12}C (o 2–3 ‰). U fo-

tosyntetizujících bakterií mohou být i jiné mechanismy redukce CO₂, které vykazují vesměs velmi malou míru frakcionace, obdobnou jako u fotosyntézy typu C₄.

Izotopové složení uhlíku biomasy v současné době žijících organismů je ovlivněno především vysokou mírou frakcionace fotosyntézy typu C₃, která je primárním zdrojem větší části uhlíkatých organických sloučenin v biosféře. Průměrná hodnota ⁶13C organického uhlíku je dnes -26 ± 7 ‰ (Schidlowski 1988).

Izotopické složení uhlíku organické hmoty, která se stala v geologické minulosti součástí sedimentů, odráží poměr izotopů v organismech, z nichž pochází. Během diagenese dochází ke změnám tohoto poměru zejména při uvolňování plyných a kapalných uhlovodíků, které jsou ochuzeny o C₁₃, a hromadí se jako zemní plyn, případně ropa. Kerogén (vysoce polymerizovaný, kyselinovzdorný konečný produkt diagenetických změn odumřelé organické hmoty) se tak během zrání obohacuje izotopem C₁₂ o 2 - 3 ‰. Jako celek však kerogén nemetamorfovaných hornin v podstatě zachovává efekt kinetické frakcionace, která proběhla při vzniku zdrojové organické hmoty.

Za posledních 3,5 miliardy let hodnota ⁶13C v kerogénech sedimentárních hornin jen málo kolísá okolo -26 ± 7 ‰ a dokládá tak existenci fotoautotrofních organismů v průběhu celé této doby. Nejstarší uhlíkaté sloučeniny obohacené izotopem ¹²C, svědčící o izotopické frakcionaci fotoautotrofy, pocházejí z 3,8 miliardy let starých metamorfovaných sedimentů pásma Isua západního Grónska. Zjištěná hodnota ⁶13C = -13 ± 7 ‰ je ovlivněna vyšší teplotou, které byla organická hmota vystavena během metamorfózy a která vedla k úniku většího množství izotopicky lehčích plyných a kapalných uhlovodíků.

Frakcionace izotopů síry

Nejdůležitější biogenní změny v poměru izotopů ³⁴S a ³²S probíhají při mikrobiálních redukcích síranů. Jde o proces v přírodě velmi rozšířený. Vznikají tak sulfidy v sedimentárních horninách a mnohá ložiska síry. Tyto produkty jsou relativně obohaceny izotopem ³²S. Například *Desulfovibrio desulfuricans* produkuje H₂S, který je jím obohacen ve srovnání s původními sírany o 10 - 20 ‰. Změny poměru ³⁴S/³²S se při mikrobiální redukcí síranů pohybují obvykle v rozmezí 20 - 30 ‰, mohou však mít i větší rozptyl (0 - 40 ‰). Pro síru v sulfidech usazených hornin je charakteristické kolísání hodnot ⁶34S, v průměru jsou negativní (to znamená, že síra je v nich izotopicky lehčí než ve standardu). V síranech evaporitů, jako je sádrovec nebo anhydrit, jsou hodnoty ⁶34S prakticky pouze pozitivní s typicky malým rozptylem. Studium ⁶34S v evaporitech z různých období geologické historie byl rekonstruován vývoj izotopického složení síry v oceánech. Ve spodním paleozoiku je ⁶34S + 20 až +30 ‰, začínaje přemě se začal postupný pokles až na hodnotu asi + 11 ‰ v době středního triasu. K ostré změně došlo v rhaetu (konec triasu) a od té doby stoupá s menším výkyvem ve střední křídě až na dnešní hodnotu + 20 ‰. Změny hodnot ⁶34S jsou způsobovány, mi-

mo jiné, výkyvy v množství síranů rozpuštěných v mořské vodě a rozdíly v intenzitě jejich mikrobiální redukce.

Izotopická termometrie

V systémech chemických látek (např. v roztocích) dochází mezi jejich jednotlivými složkami k výměně izotopů tak, aby celková volná energie celého systému byla co nejmenší. Po ustálení rovnováhy není poměr izotopů v jednotlivých složkách stejný. Rozdíl v poměrech izotopů mezi složkami systému vyjadřuje rovnovážná konstanta. Rovnovážná konstanta reakce izotopické výměny je závislá na teplotě. Tohoto jevu se užívá pro zjišťování teplot, při kterých reakce výměny izotopů probíhaly (metoda izotopické termometrie). Pro paleoekologii je důležité měření teplot mořské vody v geologické minulosti. Její změny odrážejí vývoj místního i globálního klimatu. Pro izotopickou paleotermometrii se nejčastěji užívá teplotou podmíněných změn rovnovážné konstanty reakce výměny izotopů kyslíku ¹⁸O a ¹⁶O v systému H₂O - CO₃²⁻. Během izotopové výměny dochází v tomto systému k obohacení karbonátů o izotop ¹⁸O ve srovnání s vodou, ve které tyto karbonáty vznikají. Při 0 °C je poměr ¹⁸O/¹⁶O v CO₃²⁻ o 25 ‰ vyšší než v H₂O, při 25 °C je ten rozdíl však jen 21 ‰. Známý průběh změn rovnovážné konstanty v teplotním gradientu umožňuje zjišťovat teploty, při nichž docházelo ke vzniku karbonátů - například těch, které tvoří schránky měkkýšů, ramenonožců nebo dírkovců.

Postupuje se tak, že se zjistí rozdíl mezi ⁶18O v uhlíkatých schránkách a ⁸18O mořské vody (které je vzhledem k ohromnému objemu oceánů dosti stabilní). Míra frakcionace pak určuje teplotu, při které schránka vznikala. Obecně lze říci, že čím nižší byla teplota, při které karbonát vznikal, tím vyšší jsou hodnoty ⁶18O v karbonátu. Přesnost metody závisí na přesnosti odhadu izotopického složení vody v daném místě v minulosti. I když je izotopické složení kyslíku mořské vody dosti stabilní, může v povrchové vrstvě kolísat v závislosti na výparu a množství sladké vody přivážené z kontinentů nebo srážkami. Pro úseky geologické historie, kdy bylo značné množství vody vázáno v ledovcích, je třeba provést korekci předpokládaného složení mořské vody (v takovém případě je obohacena izotopem ¹⁸O). Nejpresnější výsledky lze získat ze schránek organismů, které žily v hlubších zónách oceánů daleko z dosahu vlivu vody přitékající z kontinentů. Při pobřeží v okrajových mořích a lagunách může izotopové složení kyslíku vody značně kolísat. V teoretickém případě, kdyby se teplota vody vůbec neměnila, odpovídala by zjištěná míra frakcionace přímo změnám salinity.

Karbonáty tvořící schránky organismů mají poněkud nižší obsah izotopu ¹⁸O, než by odpovídalo karbonátům sráženým v izotopické rovnováze s okolní mořskou vodou. Tento takzvaný vitální efekt nemá u všech skupin stejnou hodnotu. Největší je u vápnitých řas, korálů a ostnokožců, nejmenší u měkkýšů, brachiopodů, dírkovců. Jak bylo zjištěno u recentních planktonních dírkovců (Kahn a Williams, 1981) liší se i u jednotlivých druhů jedné skupiny. Proto je třeba při zjišťování průběhu změn paleotemperatury ve stratigrafických profilech používat, pokud je to možné, schránek pouze jednoho druhu fosilních organismů.

7.5. Horninotvorná činnost organismů

Proces vzniku usazených hornin můžeme rozdělit do několika etap. Přípravnou fází, ve které vznikají materiály, jejichž akumulací později vznikají sedimentární horniny, nazýváme hypergeneze. Patří sem chemické a mechanické zvětrávání matečných hornin, při kterých se formují sedimentární částice, i biogeneze sedimentárního materiálu, tedy jeho vznik činností organismů. V dalším stadiu, sedimentogenezi, je sedimentární materiál transportován a vznikají neuzpevněné usazeniny. Transportu a usazování částic, případně zachycování nebo srážení částic z koloidních roztoků, napomáhají též různé organismy. V následujícím stadiu - diagenezi, se sedimenty zpevňují. Průběh diagenese je značně ovlivňován chemismem sedimentu, koncentrací vodíkových iontů i redox potenciálem sedimentačního prostředí. Tyto vlastnosti závisí do značné míry na množství a druhu organických látek přítomných v hornině a na činnosti mikroorganismů. Další změny sedimentů probíhající ve větších hloubkách za působnosti vyššího tlaku a teploty označujeme jako katagenese.

7.5.1. Účast organismů při vzniku sedimentárního materiálu

Aktivita, kterými se organismy účastní hypergeneze sedimentárních hornin, jsou rozmanité. Náleží sem fyzikální a chemická destrukce hornin, účast na přeměnách minerálů při zvětrávání, změna chemismu prostředí vedoucí k vysrážení látek z roztoků nebo aktivní tvorba minerálů. Také organická hmota skládající se z měkké, nemineralizované části organismů může mít horninotvorný význam. Sedimentární materiál pocházející ze zbytků organismů nebo jejich částí, ať již měkkých či pevných, nazýváme organogenní či biogenní materiál.

7.5.1.1. Biologické zvětrávání a destrukce hornin

Usazené horniny vznikají z částic rozmanitého původu - sopečného, vysrážených z vodního prostředí, vytvořených organismy nebo pocházejících z kosmického prostoru. Důležitým pochodem, kterým vzniká sedimentární materiál, je zvětrávání, tj. změny ve složení minerálů a hornin vyvolané působením povrchových činitelů (atmosféry, vody, ledu, kolísání teploty a činností organismů). Zvětrávání podmíněné činností organismů označujeme jako biologické zvětrávání. Organismy působí při zvětrávání mechanicky i chemicky.

K mechanickému rozpadu hornin přispívá pronikání kořenů rostlin do skalního podkladu. Kořeny vyvíjejí při růstu značný tlak (6 - 10 MPa), který trhá i velmi pevné horniny. Na mořských pobřežích rozvrstávají horniny mechanickým i chemickým působením různých živočichů, kteří hledají v takto vytvořených doupatcích ochranu před mechanickým působením příboje, před vyschnutím v době odlivu i před predátory. Detailnější přehled destrukční činnosti mořských organismů publikoval Lowenstam (1974). Některé ježovky si pomocí silných ostnů hloubí ve skalnatém podkladu v místech vystavených silným nárazům vody mělké kruhové jamky, v nichž jsou lépe chráněny před odtržením od podkladu. Ze stejných důvodů vyleptávají ve skalním podkladu mělké jamky plži přílipky (*Patella*) se schránkami tvaru vietnamského klo-

bouku, které rovněž žijí v příbojové zóně. Známa je činnost vrtavých mlžů. Hloubí si doupata jak v měkkých horninách (např. skulař, *Pholas*), tak v pevných celistvých vápencích (datlovka, *Lithodomus*). K mechanickému vrtání jim slouží drsný povrch schránky nebo svalnatá noha. V karbonátech si napomáhají vylučováním kyselých exkretů, jimiž horninu naleptávají. Stopy po vrtavé činnosti mlžů známe již od staršího paleozoika. Rychlost mechanického a chemického zvětrávání hornin působením organismů závisí na hustotě osídlení a jejich aktivitě. Rychle jsou erodovány např. karbonátové horniny, schránky a kostry odumřelých organismů činností křemitých hub rodu *Cliona*, které si v nich vyleptávají rozvětvené úzké chodbičky. Populace houby *Cliona lampa* může vyprodukovat 6 - 7 kg vápnitého bahna z 1 m² vápencové skály každých 100 dní. Vrtavé houby známe i z geologické minulosti. Ve schránkách silurských fosilií byly v barrandienu popsány J. Markem stopy po vrtavé houbě *Runia runica*. Povrch hornin ve vodě i na souši rozrušují chemickým působením porosty sinic a řas, na souši kromě toho i lišejníky. Rostliny, které rostou na holých, skalách se nazývají **litofyta**. Ty, které nevnikají do horniny (**epilitofyta**), rozrušují horniny méně než ty, které vnikají póry a trhlinkami hlouběji pod povrch (**endolitofyta**). K endolitofytům patří některé řasy (např. rody *Gleocapsa* nebo *Trentepohlia*), které mohou vytvářet těsně pod povrchem vápencových a dolomitových skal zelenavý proužek 4 - 8 mm silný.

Biologické zvětrávání, kterého se účastní rostliny, živočichové a především mikroorganismy, má základní význam při vzniku půd a pojednáme o něm podrobněji v kapitole 7.6.3.

Činností organismů dochází také ke změně velikosti sedimentárních částic. Schránky měkkýšů a ježovek drtí některé druhy ryb (platýši, rejnoci), raci a krabi. Kostry korálnatců rozrušují okusováním různé druhy ryb (ježík, ploskozubec a další), které vyprodukují v okolí útesů za rok 4 - 5 tun karbonátového písku na hektar. K rozpadu korálových bioherm přispívá i vrtavá činnost sinic, řas, mechovek, kroužkoveců, svíjonožců, břichonožců, mlžů a případně i ježovek. Rozměry sedimentárních částic bahnitého či písčitého dna se zmenšují též při průchodu zaživacím traktem detritofágů (kroužkoveců, sumýšů apod.). Dochází při

tom i k významným změnám chemismu sedimentárního materiálu. Výzkumy posledních let ukazují, že k biologicky podmíněným změnám chemismu jílových minerálů přispívají velmi i některé druhy zooplanktonu (především korýšů). Zachycují jílové minerály vznášející se v suspenzi, požírají je a při trávení z nich extrahují sorbované organické sloučeniny. Při tom často dochází, především u méně stabilních jílových minerálů, jako je vermikulit nebo smektit, k výměnám infrastrukturních kationtů (Lewis a Syvitski, 1983).

Vcelku lze říci, že hlavní význam organismů při zvětřování a destrukci hornin spočívá ve značném urychlení těchto procesů. Bylo to doloženo i experimentálně: rozklad muskovitu a albitu probíhal dvakrát rychleji v půdě s mikroorganismy než v půdě sterilizované.

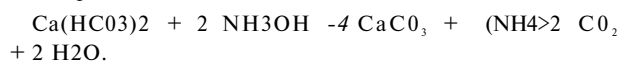
7.5.1.2. Chemické srážení ovlivněné činností organismů

Životní činnost organismů provází látková výměna s okolním prostředím, některé látky jsou přijímány, jiné jsou vylučovány. Jedním z důsledků této látkové výměny mohou být chemické reakce vedoucí ke vzniku chemogenních sedimentů.

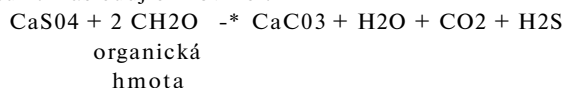
Rozpustnost uhličitane vápenatého ve vodě závisí na teplotě, tlaku a pH - Eh, které jsou ovlivněny salinitou, obsahem iontů Ca^{2+} a množstvím CO_2 rozpuštěného ve vodě. Při fotosyntetických procesech odnímají rostliny z vody CO_2 , což může vést v případě, že je voda dostatečně nasycena rozpuštěným hydrouhličitane vápenatým, k vysrážení uhličitane vápenatého. Vznikají tak inkrustace např. stonků rákosy, stélek sladkovodních řas parožnatek nebo mechů. Rozpadem a nahromaděním těchto inkrustací vzniká sediment nazývaný luční křída. Působení vodních rostlin, hlavně jatrovek a mechů, které odebírají vodě oxid uhličitý, přispívá i ke srážení travertinů.

V mělkovodním mořském prostředí nasyceném nebo i přesyceném rozpuštěným hydrouhličitane vápenatým dochází ke srážení CaCO_3 působením červených a zelených řas.

Také alkalicky reagující látky, např. amoniak, vedou ke srážení CaCO_3 . Amoniak produkovaný denitrifikačními bakteriemi zvyšuje alkalitu vody a tím snižuje rozpustnost uhličitane vápenatého. Podle jiného výkladu probíhá ve vodě reakce mezi hydrouhličitane a amoniakem, přičemž dochází k vylučování uhličitane vápenatého:



Jiným příkladem je srážení kalcitu při redukcí síranů bakteriemi. Baktérie získávají ze síranů kyslík, kterým oxidují organickou hmotu. Tuto reakci lze vyjádřit následující rovnicí:



Tento proces probíhá v recentu např. v hlubších částech Mrtvého moře. Předpokládá se, že obdobným způsobem mohly vznikat i některé typy druhotného

kalcitového tmelu v porézních klastických sedimentech.

Geneticky nepodmíněné chemické srážení karbonátů se objevilo v geologické historii mnohem dříve než aktivní biomineralizace. Z prekambriických sedimentárních formací jsou známy hlízovité nebo kupulovité útvary složené z paralelních lamin. Nejstarší **stromatolity**, jak se tyto útvary nazývají, známe z 3,5 miliard let starých usazenin skupiny Warrawoona v západní Austrálii. Stromatolity vznikaly jako porosty bakterií a sinic (cyanobaktérií) povlékající mořské dno mediolitorálu nebo supralitorálu. Na mucilagenním, slizkém povrchu těchto povlaků se zachycovaly různé sedimentární částice. Vlákna sinic pak prorostly tuto vrstvičku usazenin a vytvořily nový slizký povlak. Na povrchu vrstvičky sinic či fotosyntetizujících bakterií se ukládal též uhličitane vápenatý. Většina autorů předpokládá, že šlo o pasivní srážení, reakci na snížení obsahu CO_2 činností fotosyntetizujících organismů (alternativní hypotéza Kaźmierczaka, Ittekkota a Değense z r. 1985 je zmíněna nastr. 161).

7.5.1.3. Biogenní minerály, biomineralizace

Minerály vzniklé aktivní činností organismů se nazývají **biogenní minerály** a proces, kterým vznikají, označujeme **biomineralizace**. Biogenní minerály v posledních 600 miliónech let významně přispívaly k tvorbě sedimentárních hornin, a to se zvyšující se intenzitou. Biomineralizace je tedy jeden z procesů, kterým organismy radikálně měnily a mění charakter biosféry. Lowenstam (1981) uvádí, že dosud bylo identifikováno 31 různých biogenních minerálů.

Biogenní minerály dělíme do několika základních skupin. Nejhojnější jsou karbonáty vápníku (kalcit, aragonit), fosfáty vápníku (apatit, frankoit, dahlit), vodnatý oxid křemičitý (biogenní opál) a oxidy železa (magnetit). Ojedinele vznikají biomineralizací i fluorit, sádrovec, celestin, baryt, goethit, lepidokrokrit, pyrit a další.

Biogenní minerály využívají organismy nejčastěji k tvorbě vnějších schránek (slouží jako ochrana před predátory a jako opora těla), vnitřních koster (tvoří oporu měkkého těla), nebo jsou jimi zpevňovány exponované části těl (zuby, raduly, čelistní aparáty kroužkovic skolekodontů apod.).

Biogenní minerály se rovněž vyskytují ve statokinetických (rovnovážných) orgánech, kde tvoří statolity, otolity či otokónia. Mají vždy vyšší hustotu než okolní médium a klesají tedy ve směru působení zemské tíže. Tím, že v místech dopadu tlačí na receptorové buňky, umožňují živočichům vnímat gravitaci. Zvláštní funkci má magnetit, který se podílí na schopnosti některých organismů (magnetotaktických bakterií, včel, holubů), orientovat se v geomagnetickém poli.

Schránky a kostry mohou též sloužit jako zdroj minerálních látek v době, kdy je snížen jejich přívod z vnějšího prostředí.

Největší pozornost vědců byla dosud věnována těm procesům biomineralizace, které vedou k tvorbě sloučenin vápníku, tzv. biokalcifikaci. Vznik biokalcifi-

fikačních mechanismů během evoluce vysvětlují jednak jako obrannou odpověď organismů na zvyšující se predáci, jednak jako proces zlepšující pohyblivost organismů tím, že se vytvoří pevná opora pro svaly. Náhly rozvoj biokalcifikace na konci prekambria je kláden do souvislosti se zintenzívněním metabolických procesů organismů, které umožnilo zvýšení množství kyslíku v atmosféře. (Prvních 15 miliónů let kambria je však charakterizováno převahou skeletů tvořených fosfáty vápníku, karbonátové skelety dominují ve fosilním záznamu až po tomto relativně krátkém období.) Jednotlivé vývojové linie organismů během fylogeneze obvykle zachovávají typ biomineralizace, který se u nich původně vyvinul.

V posledních letech někteří autoři považují za prvotní fyziologickou funkci biokalcifikace a za příčinu jejího vzniku regulaci obsahu vápníku v buňce.

Vápník je biologicky mimořádně důležitý prvek, který se účastní mnoha biochemických procesů. Koncentrace iontů Ca^{2+} v cytoplazmě má zásadní význam pro různé buněčné funkce a je udržována na víceméně konstantní úrovni. Zvýšený přívod vápníku z okolního prostředí do organismu může působit toxicky, proto musí být nadbytečný vápník z cytoplazmy odstraňován. Předpokládá se, že biologická kalcifikace může být určitou formou detoxikace a tvorba vápničitých koster a schránek je projevem adaptace organismů na vysokou koncentraci iontů vápníku v extracelulárním prostředí (Kaźmierczak, Ittekkot a Degens 1985). Podle této teorie byla v prvotním oceánu reakce mořské vody alkalická (pH 9,5 - 10,5) v důsledku vysokého obsahu uhličitanu sodného. V takovém oceánu (soda oceán anglicky písčích autorů) se mělo udržovat množství iontů vápníku na velmi nízké úrovni, protože každé zvýšení by vedlo ihned k vysrážení dolomitu, kalcitu nebo aragonitu. U prekambriálních organismů žijících v těchto mořích se vyvinuly mechanismy, které zajišťovaly rovnováhu mezi nižší koncentrací Ca^{2+} ve vnějším prostředí a cytoplazmou. Postupné zvyšování obsahu chloridu sodného ve vodě koncem prekambria mělo umožnit i zvýšení koncentrace iontů vápníku. Organismy se pak podle této teorie s uvedenou změnou vyrovnaly vylučováním nadbytečného vápníku v podobě fosfátů nebo karbonátů, které využily k tvorbě schránek a koster.

Souvislost biokalcifikačních pochodů s evolucí metabolismu vápníku spatřují zmínění autoři též v tom, že proteiny obsahující vápník, které mají v buňkách regulační nebo informační funkci, jsou strukturou i složením příbuzné proteinům tvořícím součást organické složky koster a schránek.

Evoluční vznik organické sloučeniny zabezpečující transport iontů vápníku a sloučenin schopných spojit tyto ionty do nerozpustného komplexu, který je deponován mimo organismus, je předpokladem vzniku biologicky indukovaného typu mineralizace. Za model tohoto typu biomineralizace považují tito odborníci vznik slizovitých karbonátových vyloučenin, jaké produkovaly bakterie a sinice vytvářející stromatolity. Velký rozvoj stromatolitů ve svrchním proterozoiku (před 1,6 miliardami let) je považován za důsledek zvyšování koncentrace vápníku v prekambriálních oceánech.

Organizačně vyšším typem biomineralizace je biomineralizace na organických maticích, kde organismus kontroluje nejenom vylučování vápníku v minerální podobě, ale i spojování minerálních částíček do agregátů určité podoby i struktury a dovede tvořit i druhově specifické tvrdé části těla (kostry).

V mineralizovaných strukturách různých organismů (od jednobuněčných až po obratlovce) je složení organických matic obdobné. Jsou tvořeny komplexem protein-mukopolysacharid, kterým procházejí fibrilární bílkoviny jako např. kolagen. Mukopolysa-

Tab. 7.1.: Minerální složení skeletů některých skupin fosilních organismů (podle U. Lehmana a C. Hillmera 1980 upravil J. Marek)

	aragonit	kalcit	arag.+ kalcit	SiO_2	fosfáty
Coccolithophorida		x			
Silicoflagellata				x	
Dinophyceae		x			
Bacillariophyceae				x	
Corallinaceae	x	x			
Dasycladaceae	x				
Foraminiferida	x	x		x	
Radiolaria				x	
Porifera	x	x		x	
Hydrozoa	x	x			
Octocorallia	x				
Scleractinia	x				
Bryozoa	x	x	x		
Brachiopoda		x			x
Gastropoda	x	x			
Bivalvia	x	x	x		
Cephalopoda	x		x		
aptychy hlavonožců		x			
rostra belemnitů		x ?			
Ostracoda		x			
Echinodermata		x			
Conodonta					x
Vertebrata					x
otolity a statolity	x	x			

charidy jsou někde zastoupeny chitinem, jinde jinými sloučeninami. Detailní struktura organických matic je podobná trojrozměrné síti. Mukopolysacharidy tvoří oddělené destičky, kterými kolmo procházejí vláknité molekuly fibrilárních bílkovin. V počátečním stadiu biomineralizace vznikají uvnitř bílkovinných fibril zárodky krystalů. Ionty vápníku jsou do míst kalcifikace transportovány glukuronovou kyselinou, která se vytváří v Golgiho aparátu kalcifikačních buněk. Vzájemná orientace krystalových os je zpočátku chaotická, uspořádání vzniká až v následujících stadiích. Ve většině případů se růst krystalů zastavuje tehdy, když z organické hmoty (matrice) mezi sousedními krystaly zůstanou pouze tenké blanky. Sousední krystaly tedy spolu během biomineralizace nesrůstají, ale jsou do jediného celku spojeny touto organickou maticí.

Elementární krystality (nejmenší strukturální jednotky, které mají okolo sebe organickou blanku), vypadají jako silně protažené destičky. Jejich rozměry jsou řádově stejné u nejrůznějších organismů (délka řádově 100 nm, šířka desítky nm a tloušťka okolo 5 nm). Tloušťka organických blanek, oddělujících ele-

mentami krystalitů, je několik nanometrů. Podíl organické hmoty v takovýchto skeletech je 20 - 30 váhových procent. Existují však i mineralizované struktury s mnohem menším podílem organické hmoty (kosterní elementy ostnokožců, sklovina zubů u savců apod.). V těchto případech je při růstu elementárních krystalitů organická hmota více vytěsněna. Ve sklovině dorostlého zubu je 0,5 - 1,5 % organické hmoty. Výsledkem je zvýšení tvrdosti, ale za cenu snížení houževnatosti (zub se stává křehký) a ztráty schopnosti regenerace.

Růst elementárních krystalitů probíhá ve spirále důsledkem dislokací v krystalové struktuře (závitové dislokace). Vznik šroubovitě symetrie krystalitů je pravděpodobně předurčován spirální stavbou molekul kolagenu. Proto jsou elementární krystality protaženy ve směru bílkovinných fibril. Vyšší pevnost a možnost vytvářet nepravidelné tvary umožňuje dvojčatění.

Při fosilizaci dochází k vyrovnávání koncentrace defektů v krystalech a k rozrušení organické části skeletu. Protože organická matrice se rozkládá relativně pomalu, stačí krystality mezi sebou srůst, takže nedochází k rozpadu skeletu na jednotlivé krystality. V některých prostředích se však jednotlivé stavební prvky skeletů mohou od sebe oddělit a nacházíme je pak v sedimentech izolované (např. drobné hranolky z prizmatické vrstvy schránek mlžů rodu *Inoceramus*).

7.5.1.4. Struktura skeletů

Jako skelety (kostry v širším slova smyslu) označujeme veškeré oporné vnitřní i vnější kostry, ochranné schránky, lastury, ulity, krunýře nebo intuskrustované části rostlinných těl. Ú vnějších skeletů může být mineralizovaná část oddělena od vnějšího prostředí organickým obalem.

Strukturu skeletů tvoří několik hierarchicky uspořádaných strukturních úrovní. Například schránka je složena z vrstev, vrstvy z prizmat, prizmata z lamel, lamely z fibril atd. Konkrétní vztahy a přesný počet hierarchických úrovní a historicky vzniklá terminologie je u různých skupin organismů různá.

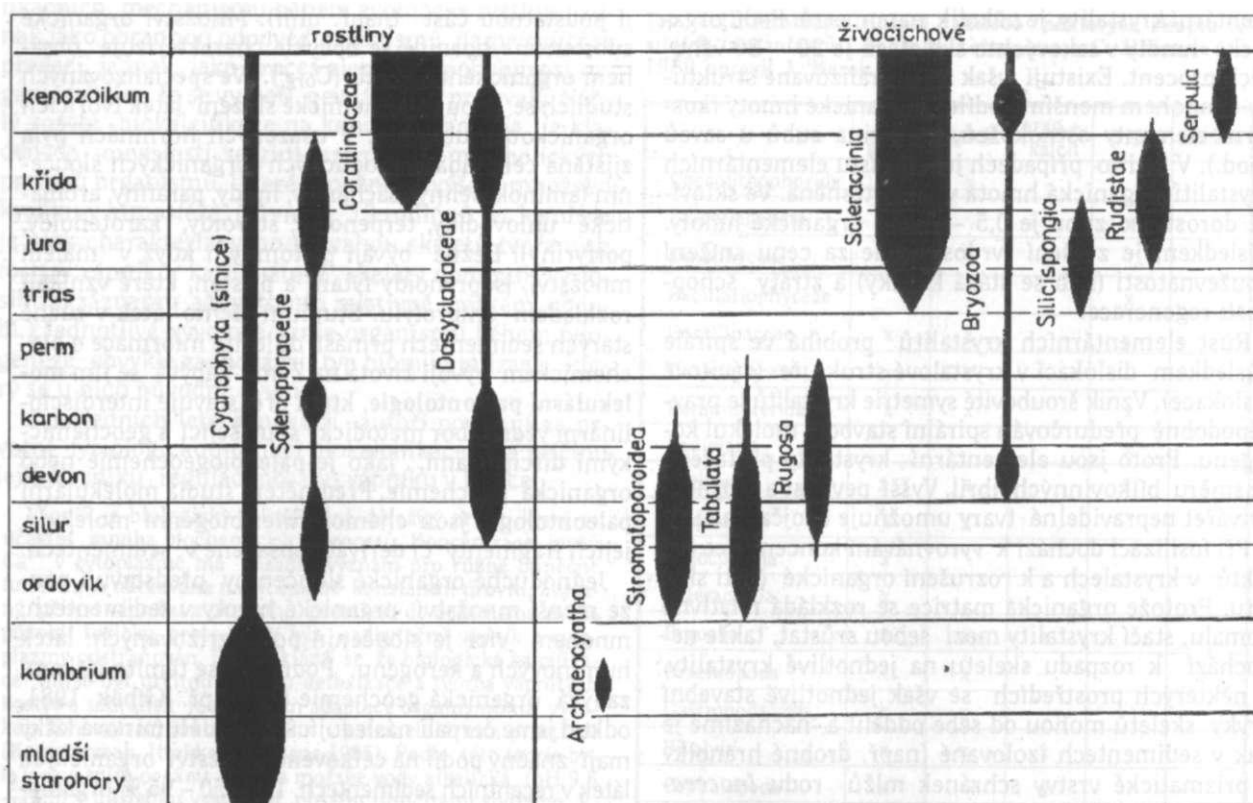
Biogenní minerály mohou být amorfní, kryptokrystalické nebo krystalické. Mohou se vyskytovat jako jediný krystal, více individuálních krystalů nebo krystalový agregát. Příkladem krystalových agregátů jsou mineralizované skelety. Při vzniku relativně velkých (mikronových, milimetrových a někdy i centimetrových) strukturních jednotek se mohou vytvářet mezi krystalografickými osami elementárních krystalitů zákonité vztahy - osy mohou být např. paralelní. Tyto struktury pak mají v polarizovaném světle podobné optické vlastnosti jako monokrystal. Složené agregáty s náhodně orientovanými krystalografickými osami, jako nalézáme u některých řas, jsou méně obvyklé.

7.5.1.5. Organická hmota v sedimentech

Běžnou součástí mnoha sedimentárních hornin jsou organické látky (organická substance). Může být v hornině rozptýlena v malém množství nebo tvoří je-

jí podstatnou část (např. uhlí). Množství organické substance v hornině se obvykle charakterizuje obsahem organického uhlíku (C_{org}). Ve specializovaných studiích se zkoumá i chemické složení látek tvořících organickou substanci. V usazených horninách byla zjištěna celá řada jednoduchých organických sloučenin (aminokyseliny, sacharidy, lipidy, parafíny, aromatické uhlovodíky, terpenoidy, steroidy, karotenoidy, porfyriny). Běžně bývají přítomny, i když v malém množství, isoprenoidy fytan a přistaň, které vznikají rozkladem chlorofylu. Studium těchto látek v různých starých sedimentech přináší důležité informace o biochemickém vývoji života na Zemi. Zabývá se jím **molekulární paleontologie**, která představuje interdisciplinární vědní obor metodicky související s geochemickými disciplinami, jako je paleobiogeochemie nebo organická geochemie. Předmětem studia molekulární paleontologie jsou chemofosilie: biogenní molekuly, jejich fragmenty či deriváty obsažené v sedimentech.

Jednoduché organické sloučeniny představují pouze menší množství organické hmoty v sedimentech, mnohem více je sloučenin polymerizovaných: látek huminových a kerogénu. Podrobně se těmito látkami zabývá organická geochemie (viz např. Kříbek 1981, odkud jsme čerpali následující údaje). Huminové látky mají značný podíl na celkovém množství organických látek v recentních sedimentech. Tvoří 50 - 95 % organické hmoty v půdách a rašelinách. Jsou to hnědé či hnědožluté polymery o molekulové hmotnosti 1000 - 100 000 i více, tvořené aromatickými a alifatickými strukturami. K huminovým látkám patří huminové kyseliny (srážejí se po přidání minerálních kyselin, mají vyšší molekulovou hmotnost a méně dusíku) a fulvokyseliny (po přidání minerálních kyselin zůstávají v roztoku). Huminové látky vznikají převážně z ligninu a celulózy činností mikroorganismů (viz též odstavec 7.6.3.3.). Nejrozšířenější formou organické hmoty sedimentů je **kerogén**. Jeho množství v sedimentech je tisíckrát větší než odhadované zásoby uhlí a ropy dohromady. Je to heterogenní organická hmota tmavé barvy nerozpustná v organických rozpouštědlech. Chemické složení kerogénu je velmi proměnlivé, obsahuje 75 - 96 % uhlíku, 5 - 11 % vodíku, 1,5 - 23 % kyslíku, 0,2 - 1,8 % dusíku a 0,2 - 1,8 % síry. Podle zastoupení alifatických a aromatických struktur je možné rozdělit kerogén na kerogén alifatické povahy (sapropelový), kerogén aromatické povahy (uhelný) a kerogén smíšeného typu. Sapropelový kerogén vzniká převážně z fytoplanktonu. Na jeho vzniku se podílejí hlavně látky lipidní povahy. Součástí sapropelových kerogénu jsou zřejmě i karotenoidy, které tvoří součást sporopoleninu - materiálu buněčných stěn pylových zrn a spor. Hlavním zdrojem uhelných kerogénu jsou huminové látky. Vznikají kondenzací dusíkatých látek, které jsou produktem degradace ligninu a polysacharidů. V petrologii se organické látky přítomné v sedimentech obvykle dělí na látky humózní (uhelné), bituminózní (živičné; uhlovodíky rozpustné v organických rozpouštědlech) a reziduální (např. kerogén). Se vzrůstajícím stářím hornin většinou ubývá rozpustných geolipidů, vzrůstá množství



Obr. 7-4. Vývoj účasti hlavních skupin organismů na tvorbě organogenních nárůstů v geologické minulosti. Podle A.V. Lapo 1982.

uhlovodíků a nerozpustné organické zbytky se grafitizují. Absolutní stáří však má menší význam než teplotní historie, kterou sedimenty prošly, protože vysoké teploty tyto procesy značně urychlují.

7.5.1.6. Horninotvorné organismy

Organismy, jejichž zbytky přispívají podstatnou měrou ke složení sedimentárních hornin, nazýváme horninotvorné organismy. Pro přehlednost je zde roztrídíme do několika skupin, které však nejsou oddělené příliš ostrými hranicemi.

- I. Organismy vytvářející organogenní nárůsty.
- II. Organismy, jejichž kostry a schránky se hromadí jako sedimentární částice:
 - a) planktonní organismy
 - b) bentózní organismy.
- III. Organismy dávající vznik kaustobiolitům:
 - a) uhelné řady
 - b) živičné řady.

V této učebnici není prostor pro detailní popisování a vyobrazení všech skupin horninotvorných organismů. Odkazujeme proto čtenáře na učebnice Špinar (1960), Špinar a kol. (1965) a Němejc (1959-1975).

I. Organismy vytvářející organogenní nárůsty

Do této skupiny řadíme mořské organismy, jejichž kostry nebo schránky jsou pevně spojeny s podkladem (sesilní bentos) a vytvářejí pozitivní reliéf (elevace), převyšující okolí již během života organismů. V kapitole o paleoekologii jsme organogenní nárůsty rozdělili podle morfologie na biohermy {nárůsty výrazně

převyšující okolí), biostromy (deskovité nárůsty) a útesy (biohermy dosahující k hladině a odolávající nárazům vln).

Na vzniku bioherm se rozličné organismy podílejí různou měrou a různými způsoby: 1) budují pevnou kostru biohermy, která jí umožňuje odolávat proudění vody, v případě útesů i nárazům vln, a umožňují růst biohermy do výšky; 2) porůstají, povlékají a zpevňují skelety odumřelých organismů vytvářejících primární kostru biohermy; 3) vyplňují mezery a dutiny v kostře biohermy; 4) vytvářejí sedimentární částice, které se hromadí na biohermě, případně v jejím okolí; 5) zachycují sedimentární částice a brání jejich odnosu.

Pevnou kostru jádra biohermy vytvářejí přisedlí živočichové, kteří patří z hlediska strategie získávání potravy k filtrátorům (požíračům suspenze). Povělkaví filtrátoři spolu s povlékavými řasami kostru biohermy dále zpevňují. Herbivoři spásající porosty řas, predátoři a požírači substrátu přispívají svými skelety k tvorbě sedimentu v mezerách mezi přirostlými druhy. Důležitým zdrojem sedimentárního materiálu jsou rozpadlé stélky vápnatých řas. V celkovém objemu biohermy převyšuje podíl organogenního detritu objem skeletů vytvářejících její pevnou kostru.

Nejstarší akumulace horninového materiálu v geologické historii vzniklé v souvislosti s činností sinic a baktérií jsou již zmiňované stromatolity. V laminární stavbě stromatolitů lze nalézt kanálky po vlákních sinic jen velmi zřídka. Po vzniku eukaryontů (asi před 1,5 miliardou let) se tvorby stromatolitů účastnily i řa-



Obr. 7-5. Silicifikovaný stromatolit. Svrchní proterozoikum, Freiberg, Sasko. Lom horniny, zv. 4x. Foto J. Kulich.

sy. Rasová struktura stromatolitů bývá obvykle zastřena rekrystalizací karbonátů během diagenese. Stavby karbonátových nárůstů se sinice účastní intenzivně i během fanerozoika. Známy je rod *Girvanella*, který vytváří inkrustáty z propletených rourek mikroskopických rozměrů. Jako agregáty sinic bývá interpretován *Tubiphytes*, který se významně podílel na stavbě triasových bioherm. Činností řas, které fixují vápenatý mikrit, vznikají též mikritové kupy. Jsou to tělesa, která nemusí mít žádnou rozpoznatelnou vnitřní strukturu, jen někdy lze zjistit struktury rasové. Stromatolity a mikritové kupy vlastně nepatří k pravým organogenním nárůstům, nejsou totiž tvořeny schránkami ani kostrami.

Prvními útesotvornými živočichy v geologické historii jsou archeocyatidi (*Archaeocyatha*), kteří žili ve spodním a středním kambriu v mělkých teplých mořích. Měli karbonátovou kostru tvořenou obvykle dvěma do sebe zasunutými perforovanými kužely. Tyto kužely byly odděleny mezerou, ve které byly četné paprscité přepážky. K podkladu byl živočich připevněn kořenovými výrůstky. Archeocyatidi jsou skupina příbuzná vápnitým houbám. Biohermy, které vytvářeli společně se sinicemi a řasami, dosahovaly mocnosti až několika desítek metrů. Nejdelší archeocyatidový útes je v Austrálii - táhne se do vzdálenosti 600 km a je široký 65 m. Obvykle však vytvářeli archeocyatidi

biohermy nevelkých rozměrů (běžná je výška 2 - 4 metry) nebo biostromy.

Ve starších prvohorách se objevili nejznámější útesotvorní živočichové - korálnatci (*Anthozoa*) z kmene žahavců (*Cnidaria*). Korálnatci mohou žít jednotlivě (solitérně) nebo v koloniích. Živý jedinec (polyp) vytváří okolo sebe ochrannou kostru. Kostra jednoho polypa se označuje jako koralit, kostra celé kolonie (trsu) je korál. Koralit je tvořen vnější stěnou, z které obvykle vyčníhají vertikální destičky (septa). Pevná kostra umožňuje korálnatcům obývat i prostředí, ve kterém je maximální turbulence povrchové vody.

Z ekologického hlediska dělíme korálnatce na hermatypní a ahermatypní (viz str. 000). Pro hermatypní druhy je charakteristická přítomnost symbiotických jednobuněčných řas zooxantel. Paleozoičti hermatypní korálnatci patřili ke korálům drsnatým (*Rugosa*), deskatým (*Tabulata*) a heliolitům (*Heliolitotidea*) a měli kostru kalcitovou. Druhohorní a mladší hermatypní korálnatci náležejí převážně ke korálům šestičetným (*Scleractinia*) a mají skelet převážně aragonitový. V aragonitu koster korálnatců jsou atomy vápníku zastupovány atomy stroncia ve stejném poměru, v jakém jsou v mořské vodě (na rozdíl od schránek měkkýšů, ve kterých stroncium prakticky chybí, nebo od vápnitých dírkovců, kde se koncentruje). Během diagenese dochází k přeměně aragonitu v kalcit, při-



Obr. 7-6. Červené řasy. Povlékavé zvápenaté stélky rodu *Lithothamnium* v litotamniovém vápenci. Eocén, Dalmácie, Jugoslávie. Výbrus, zv. 35x. Foto J. Krhovský.

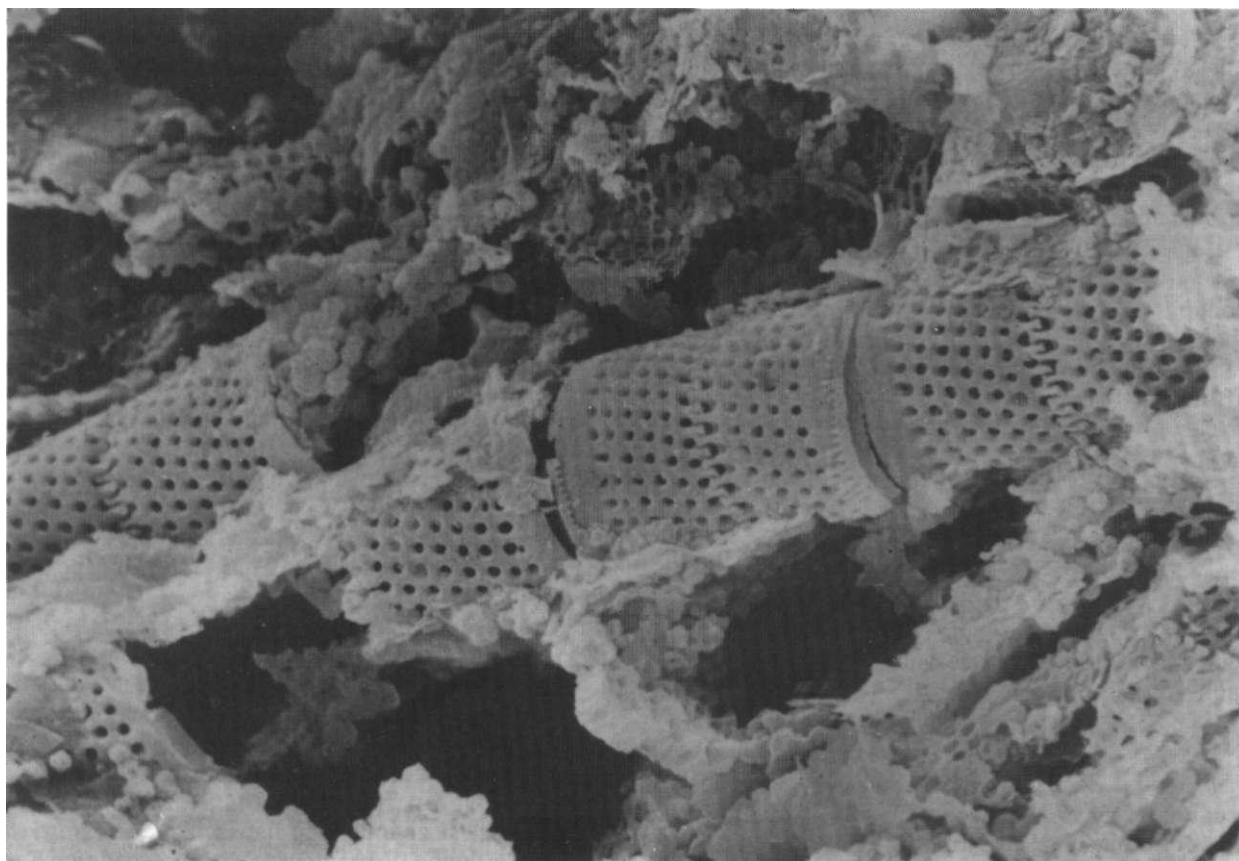
čemž se ztrácejí mikrostrukturní znaky kostry. V silurských a devonských vápencích barrandienu a moravského devonu se vyskytují rody *Favosites*, *Heliolites* a *Syringopora*. Nejznámější útes v Barrandienu, jehož stavby se účastnili i koráli (ale hlavně vápnité řasy) je spodnosedlovský útes v Koněprusích u Berouna. V jurských vápencích z Kotouče u Štramberka jsou známé rody *Actinastrea* a *Stylina*. Na stavbě recentních útesů mají největší podíl větevníci (*Madreporaria*). Největší známý korálový útes je recentní Velký bariérový útes lemující východní pobřeží Austrálie v délce 2 000 km. Rychlost růstu korálových útesů ovlivňuje řada ekologických faktorů. Důležitá je rychlost růstu jednotlivých korálových útesů. Ta se pohybuje v rozmezí 5 mm až 20 cm za rok. Rychleji rostou druhy větevnaté, nejpomaleji typy masivní. Korálové útesy jako celek rostou pomaleji než jednotlivé trsy. Kukul (1983) shrnuje řadu údajů pro recentní útesy. Nejběžnější udávaná rychlost je 1-5 mm ročně, maximální rychlost až 26 mm za rok. Rychlost růstu korálových útesů stačila držet krok i s nejrychlejším stoupáním hladiny oceánů při ústupu ledovců v poledové době.

Produkcí karbonátů na korálových útesech zajišťuje též mnoho jiných skupin organismů, které tam žijí. V první řadě jsou to vždy sinice a vápnité řasy, jejichž množství může být často vyšší než množství vlastních

korálů. Proto je přesnější mluvit o korálořasových útesech.

Bentózní řasy, které vylučují uhlíkatý vápenatý, nazýváme vápnité řasy. Patří do různých taxonomických skupin, společným znakem je pouze vytváření zvápenatělých stélek a z toho vyplývající horninotvorný význam. Tvorby karbonátových nárůstů se účastní především červené řasy (*Rhodophyta*, čeledi *Corallinaceae* a *Solenoporaceae*) a zelené řasy (*Chlorophyta*, čeledi *Codiaceae* a *Dasycladaceae*),

Corallinaceae (karbon až recent) ukládají v buněčných stěnách velmi drobné krystalky vysoce horečnatého kalcitu (podíl $MgCO_3$ 10 - 20 %, extrémní údaje hovoří až o 26 %), množství hořčíku se zvyšuje s teplotou vody. Rentgenovým difraktografem byla zjištěna též přítomnost kryptokrystalického brucitu $Mg(OH)_2$. Stélky jsou rozmanitých tvarů o maximálním rozměru několika centimetrů. Mohou to být tenké povlaky, hlízovité nárůsty, keříčkovité útvary nebo zvápenaté hlízky. Geologicky nejmladší zástupci mají keříčkovité stélky složené z vidličnatě se větvících článkovaných větviček. Stélka je tvořena pletivem do řad uspořádaných velmi malých zvápenatělých buněk (o průměru 5 - 100 μm). Zástupci podčeledi *Melobesioideae* (např. rody *Lithothamnium*, *Lithophyllum* nebo *Archaeolithothamnium*) vytvářejí největší povlékavé stélky, které tím, že povlékají



Obr. 7-7. Rozslivky. Vlákňité kolonie planktonické rozslivky rodu *Melosira* v diatomovém jílovcí. Spodní oligocén, uherčické souvrství. Pouzdřany. Lom horniny, zv. 2 000x. Elektronogram na elektronovém řádkovacím mikroskopu J. Krnovský.

a stmelují úlomky rozrušených koster různých organismů, omezují odnos biodetritického materiálu z útesu a chrání jej tak před erozí. Na okraji útesů vytvářejí často vlnovzdorný rasový hřeben. *Melobesioideae* bývají hojné i v neútesových vápencích, které pak bývají nazývány podle převládajícího rodu jako vápence lithothamniové, melobesiové nebo lithophyllové (dříve nulliporové).

Zástupci vyhynulé čeledi *Solenoporaceae* (kambrium až miocén) mají stélky obvykle hlízovité nebo kulovité. Z biohermních vápenců Barrandienu (koněpruské vápence, spodní devon) byl popsán *Parachaeetes bohemicus*.

Vápnité zelené řasy čeledí *Codiaceae* (ordovik až recent) a *Dasycladaceae* (kambrium až recent) mají válečkovitá nebo trubicovitá (sifonální) těla, která mohou být různě rozvětvená a segmentovaná. Obsah CaCO₃ v suchých stélkách může být až 96 % (u rodu *Halimeda*). Nejdůležitější zástupce kodiaceí je svrchnokřídový až recentní rod *Halimeda*. Obrhel (1975) jej charakterizuje jako článkovanou keříčkovitou řasu, jejíž ploché články jsou pospojovány jako u opuncí. Řada autorů považuje halimedy za jednoho z hlavních producentů vápnnitého písku na útesech. Povrch stélky a zejména prostory mezi vlákny, z kterých jsou stélky spleteny, je kalcifikován aragonitovou modifikací CaCO₃.

Důležitými horninotvornými zelenými řasami jsou

i zástupci čeledi *Dasycladaceae*, jejichž maximální rozvoj nastal v triasu a juře. Původně aragonitem kalcifikované stélky těchto řas jsou charakteristické pro teplá subtropická a tropická moře.

Spolu s řasami a korálnatci se na výstavbě bioherm podílely také živočišným houbám příbuzné **stromatopory** (*Stromatoporoidea*). I když přežívaly do křídý, hojné byly především v paleozoiku. Jejich kolonie (cenostea), vzniklé postupným narůstáním tenkých vrstviček na pevný podklad, jsou masivní nebo diskovitěho, hlíznatého či válcovitého tvaru. Maximální rozměr nepřesahuje několik decimetrů. Vnitřní stavba je charakterizována přítomností koncentricky uspořádaných horizontálních plátů (lamin) spojených hojnými vertikálními sloupky. Cenostea jsou tvořeny málo horečnatým kalcitem, původně však mohly být i aragonitové. Znamé jsou staropaleozoické rody *Stromatoporella*, *Actinostroma* a *Clathrodictyon* hojné v Barrandienu, v moravském devonu je hojný druh *Amphipora ramosa*.

Přehled vývoje společenstev tvořících nárůsty ve starším paleozoiku podává Copper (1974). Ve spodním kambriu dominovali archeocyatidi a řasy, ve středním kambriu až spodním ordoviku lithistidní houby a řasy. Ve středním až svrchním ordoviku jsou známy nárůsty mechovek a postupně se začínají objevovat korálové útesy se stromatoporami a řasami. Takové útesy pak dominovaly v siluru a devonu. Na útesech žilo

i mnoho zástupců jiných živočišných skupin a jejich společenstva se během geologických dob rovněž měnila. V prvohorách to byli hlavně ramenonožci, plži, lilijice a trilobiti. V druhohorách a třetihorách převalovali mlži, plži, ramenonožci a ježovky.

Samostatné organogenní nárůsty typu bioherm nebo biostrom vytvářely též houby, mechovky, kroužkovci, ramenonožci a mlži.

Houby (Porifera) jsou stará živočišná skupina známá od mladších starohor. V podstatě vakovité tělo je podpíráno vnitřní kostrou složenou z organických sponginových vláken a z křemitých (opálových) nebo vápnitých jehlic. Jehlice hub jsou charakteristické přítomností jemného osního kanálku a mohou být v těle volně rozptýleny. Druhy, které vytvářely organogenní nárůsty, mají jehlice srostlé v pevnou mřížovitou kostru. Z křemitých hub (Silicispongia) je to řád Lithistida (kambrium až recent), jehož zástupci vytvářeli biohermy, případně i útesy, v juře a křídě. Dnes jsou zbytky těchto hub kalcifikované. Méně významné jsou vápnité houby (Calcarea), jejichž zástupci ze skupiny Sphinctozoa se podíleli na stavbě biohermních triasových wettersteinských vápenců Západních Karpat.

Mechovky (Ectoprocta, ve starší literatuře Bryozoa - ordovik až recent) jsou živočichové žijící přisedle v koloniích. Kalcifikovaný obal jednotlivých individuí (zooidů) nazýváme zoociem. Spojením jednotlivých zoocií vzniká vnější kostra mechovkového trsu-zoarium, tvořená kalcitem s vyšším obsahem hořčiku. Povělkavá zoaria jsou běžnou součástí mnoha bioherm či biostrom. Masivnější vztyčené kostry mechovek mohly zastupovat útesotvorné korálnatce při výstavbě menších útesů (známé např. ze svrchního permu nebo křídly). V prvohorách dominují řady *Trepostomata* a *Cryptostomata* (ve spodnodevonských vápencích barrandienu je častá *Laxifenestella capillosa*). V druhohorách se rozvíjely mechovky řady *Cyclostomata* a od svrchní křídly dominuje řád *Cheilostomata* (malé biohermy vytváří od miocénu do recentu v brakických vodách rod *Membranipora*). Bádenská mechovková bioherma je známa z karpatské předhlubně od Podběžic u Vyškova.

Kroužkovci (Annelida). Mnohoštětinatí kroužkovci rodu *Serpula* (silur až recent) vytvářejí vápnité, nepravidelné zprohýbané ochranné rourky přitmělené k podkladu. Fosilní serpulové vápence jsou známy hlavně z druhohor, recentní drobné biohermy jsou známy z Bermud.

Ramenonožci (Brachiopoda) byli významnou skupinou zejména v prvohorách, od druhohor začínali ustupovat, i když jsou místy velmi hojní i v triasových nebo jurských vápencích. Jsou to bentózní bilerální symetriční živočichové o rozměrech několik milimetrů až 40 cm. Jejich tělo je kryto nestejnými miskami složenými nejčastěji z málo horečnatého kalcitu. Skupiny s organofosfatickou schránkou mají malý horninotvorný význam. Uvnitř schránek bývají různé utvářené vápnité podpory masitých ramen vířivého ústroje (lofofóru). Lofofór nesl řady brv, které sloužily k přivádění proudu vody s drobnou potravou

k ústům. K podkladu bývají ramenonožci připevněni masitým stvolem nebo přitměleni, na rozdíl od mlžů se však nikdy nestmelují navzájem. Husté porosty typu biostrom vytvářely přisedlé druhy ramenonožců v permokarbonu (např. rod *Richthofenia*).

Mlži (Bivalvia, setkáváme se i s názvy Lamellibranchiata nebo Pelecypoda) jsou známí od kambria do recentu. Měkké tělo mají kryté dvěma obvykle stejnými miskami. Pod tenkou organickou vrstvičkou (periostrakum), která se ve fosilním stavu obvykle nezachová, je vrstva prizmatická (ostrakum) tvořená polygonálními hranolovitými krystaly málo horečnatého kalcitu orientovanými kolmo k povrchu schránky. Vnitřní strana schránky je pokryta perleťovou vrstvou (hyostrakum) tvořenou destičkovitými krystalky aragonitu proloženými vrstvičkami organické matrice; krystalky jsou orientovány rovnoběžně s povrchem.

Ve svrchní křídě vytvářeli biostromy spolu s korálnatci nebo samostatně mlži z čeledi *Hippuritidae* (rudisti), jejichž schránka byla tvořena nestejně velkými masivními miskami. Pravou miskou, která byla válcovitá nebo věžovitá, přirůstali ke dnu, levá miska tvořila víčko. Jinou skupinu vytvářející biostromy jsou **ústřice**. Tito mlži se silnými schránkami se ke dnu připevňují karbonátovou hmotou (tzv. cementem) nebo vlákny z organické hmoty. Nárůsty, které vytvářejí, se nazývají ústřičné slapy nebo lavice. V cenomanu české křídové pánve je častá ústřice *Rhynchostreon suborbiculatum*; další známé rody ústřic jsou *Crassostrea*, *Gryphea* a *Lopha*. V bradlovém pásmu Západních Karpat jsou místy vyvinuty lumachelové vápence liasové-ho stáří s ústřicí *Liogryphea arcuata*.

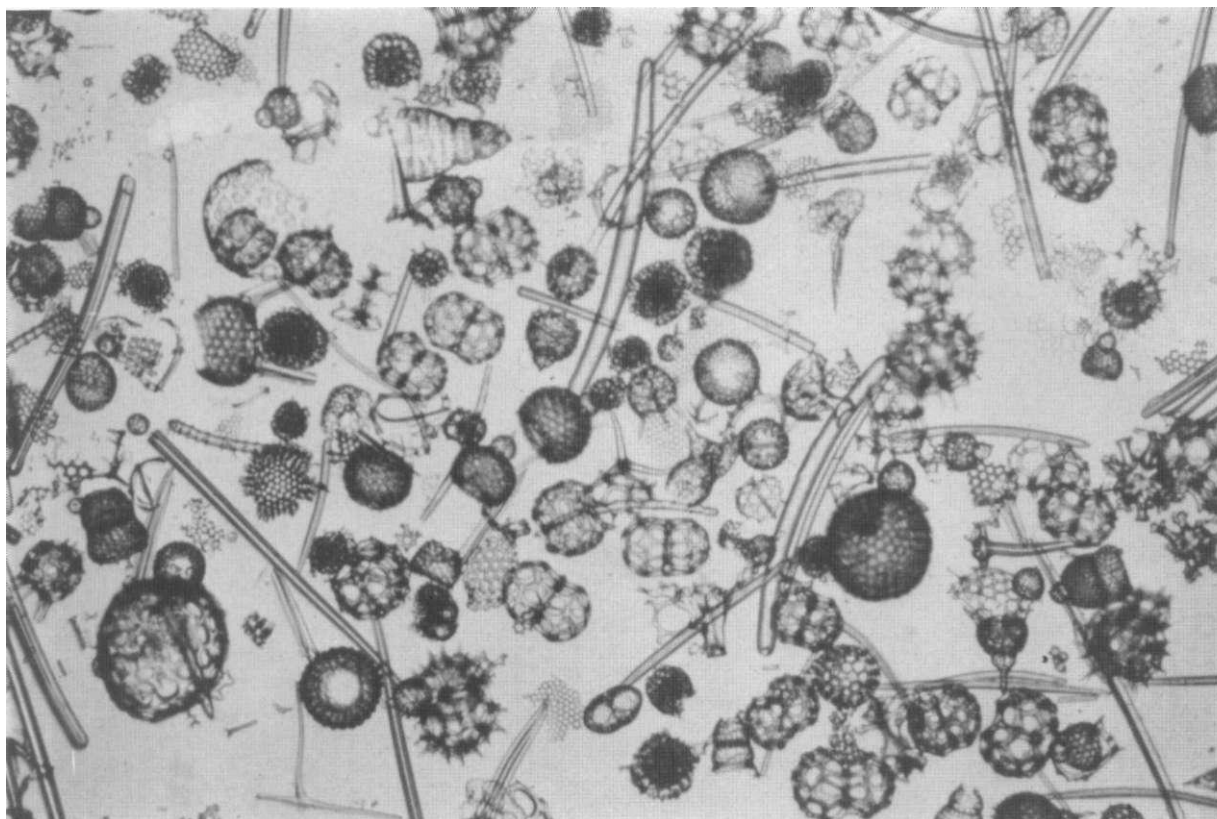
II. Organismy, jejichž kostry a schránky se hromadí jako sedimentární částice

Do této skupiny patří většinou volně pohyblivé organismy. Pokud jsou přisedlé, nevytvářejí nárůsty převyšující výrazně okolí. Od organismů první skupiny je nelze ostře odlišit, protože dezintegrované kostry nebo schránky organismů vytvářejících organogenní nárůsty přispívají k tvorbě sedimentů stejným způsobem jako organismy druhé skupiny. Zajímavým příkladem, jak může tentýž druh patřit současně do obou skupin, jsou ústřice. Zatímco jejich levé misky přicementované k podkladu zůstávají po smrti živočicha součástí organogenního nárůstu, mohou být tenké volné pravé misky transportovány a uloženy na jiném místě jako sedimentární částice.

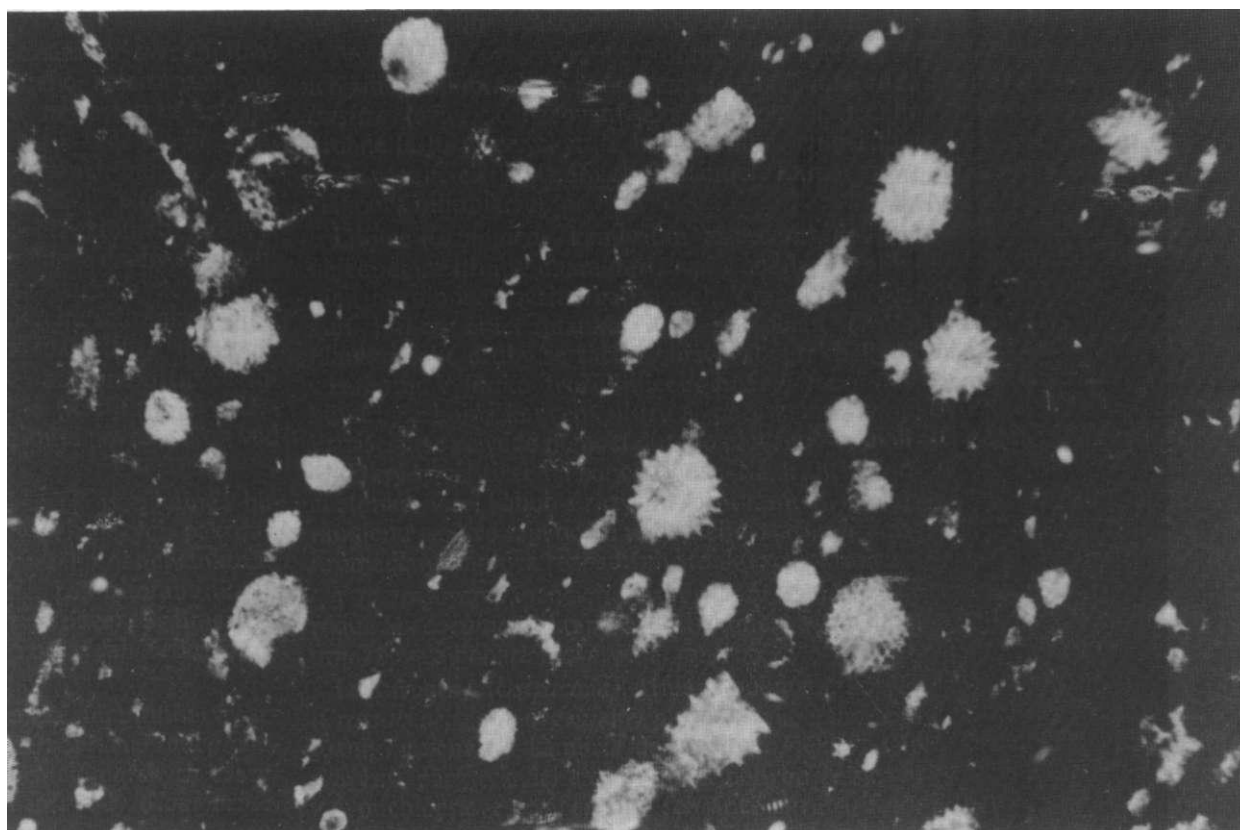
Ha. Planktonní organismy

Planktonní organismy, které přispívají podstatnou měrou ke vzniku usazených hornin, mají schránku křemitou, tvořenou biogenním opálem (tj. amorfní modifikací SiO₂ s poměrně vysokým obsahem vody), sem patří rozsivky a mřížovci, nebo vápnitou, k těm patří vápnitý nanoplankton, planktoničtí dírkovci, kalcionelidi, tentakuliti, ploutvonozí břichonožci, planktonické lilijice a lasturnatky.

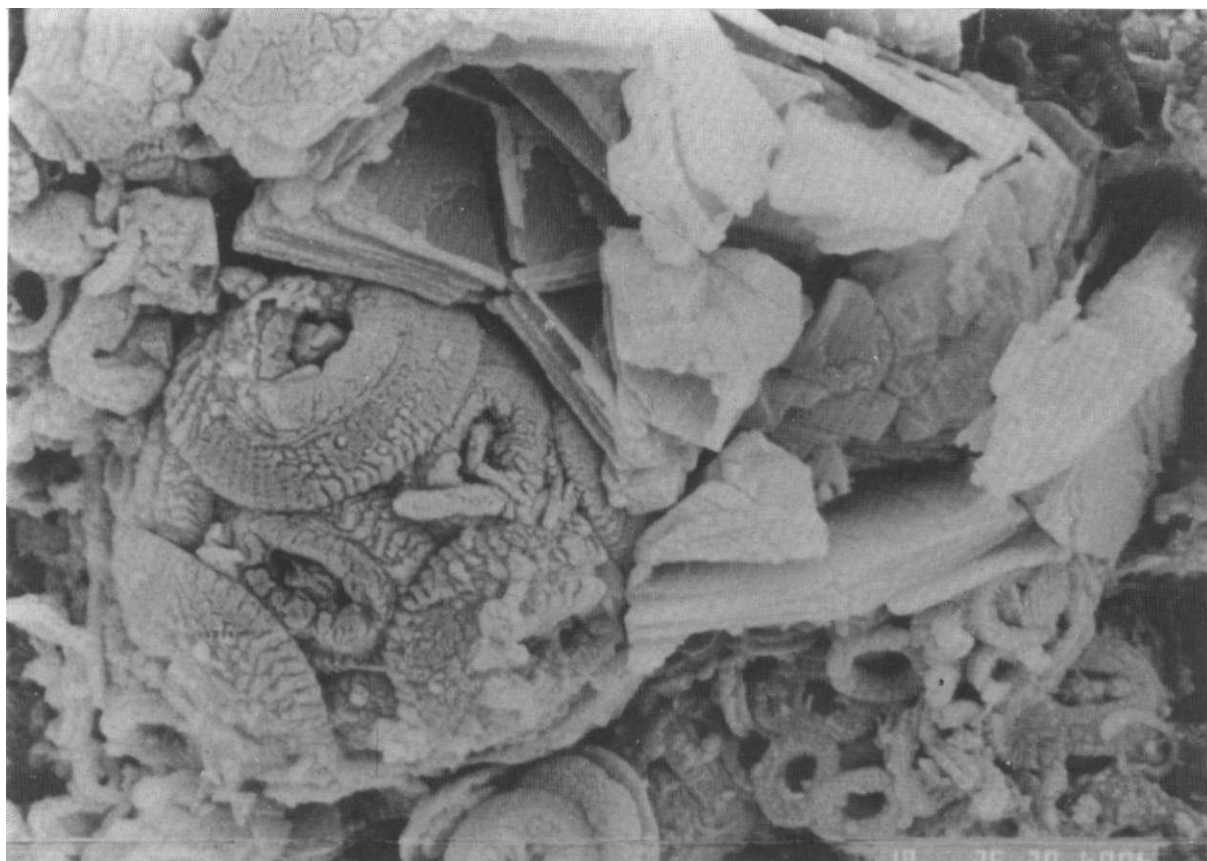
Rosivky, známé též pod názvem **diatomy (Bacillariophyceae - jura až recent)**, jsou jednobuněčné žlutozelené řasy, které patří k nejdůležitějším primárním producentům v biosféře. Jejich křemitá schránka (frustula) o rozměrech 0,002 - 2 mm (nejčastěji 0,01 -



Obr. 7-8. Radiolárie a jehlice křemitých hub. Třetihorní radioláriová zemina z ostrova Barbadosu. Malé Antily. Fotografie rozplavené horniny v procházejícím světle, zv. 70x. Foto J. Krnovský.



Obr. 7-9. Radiolárie. Radioláriový jaspis, lias, Švýcarsko. Výbrus, zv. 35x. Foto J. Krnovský.



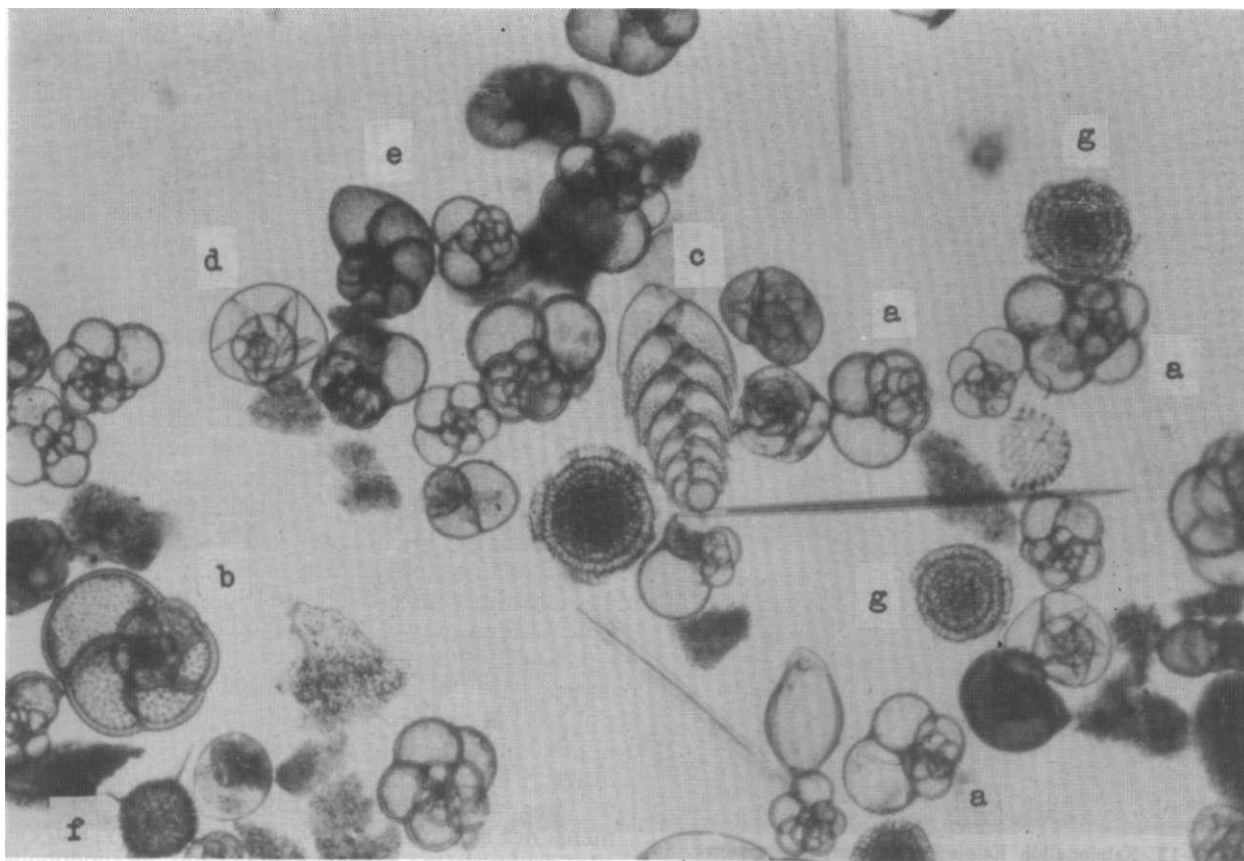
Obr. 7-10. Vápnitý nanoplankton. Přirozená akumulace zbytků kokolitek na vrstevní ploše laminovaného jílovce. Velká kokosféra patří rodu *Dictyococcites*, jednotlivé kokolity tvořící kokosféra jsou do sebe zaklesnuty dvojitým okrajem, trojúhelníkovité destičky vprostřed nahoře pocházejí z rozpadlých pětiúhelníkovitých kokolitů rodu *Braarudosphaera*. Spodní oligocén, tardské jíly. Budapešť. Lom horninou, zv. 4 000x. Elektronogram na elektronovém rádkovacím mikroskopu J. Krhovský.

0,1 mm) má podobu ploché krabičky s víčkem. Schránky rozsivek bývají okrouhlé (centrické) nebo protáhlé (penátní), hustě perforované. Jednotlivé buňky se mohou spojovat do vláknitých nebo řetízovitých kolonií. Rozsivky žijí planktonním či bentózním způsobem života v mořích, sladkých vodách nebo ve vlhké půdě. Horninotvorný význam mají frustule centrických planktonních druhů, které jsou významnou složkou mořských sedimentů v oblastech s vysokou produktivitou. Je to zejména ve vysokých zeměpisných šířkách nebo při pobřeží, kam přináší vztupné proudy do fotické zóny dostatek minerálních živin. Mocné akumulace **diatomitů** (hornin tvořených převážně zbytky rozsivek) vznikaly též v limnickém prostředí (např. miocénní souvrství Monterey v Kalifornii mocné až 500 m). U nás jsou známé třetihorní limnické diatomity v jihočeských pánvích a v chomutovsko-mostecko-teplické pánvi. Dominují v nich zástupci rodu *Melosira*. Zdrojem kyseliny křemičité, nutné pro vznik velkých akumulací rozsivek, může být SiO_2 , které se akumulovalo během zvětrávání v semiaridních či aridních obdobích v zvětralinovém profilu, a které bylo splaveno do vodních nádrží v následujících humidních periodách. Důležitým zdrojem SiO_2 bývají často též minerální prameny vznikající v souvislosti s vulkanickou činností.

Mřížovci (*Radiolaria*) jsou výhradně mořští plank-

toničtí kořenonožci z třídy *Actinopodea* s panožkami vyztuženými osními vlákny. Vytvářejí z biogenního opálu kostru o rozměrech 50 - 400 u.m. Kostry jsou nejčastěji mřížovité, kulovitého nebo zvoncovitého tvaru. Kulovité kostry mohou být tvořeny několika koncentrickými sférami spojenými radiálními jehlicemi. Mřížovce známe od mladších starohor do recentu. V recentních mořích se vyskytují nejčastěji v hloubkách 150 až 400 m, v hloubkách větších než 500 m diverzita společenstev v tropických mořích velmi rychle klesá. V subpolárních oblastech dominují ve společenstvech planktonních prvoků i ve velkých hloubkách. Hustota populací mřížovců je stejná jako u planktonických foraminifer, jako skupina jsou však mnohem* diverzifikovanější. Jejich výskyt v sedimentech je značně ovlivněn rozpouštěním. Radioláριοvé a radioláριο-foraminiferové kaly vznikají zejména v tropických oblastech. Typické radioláριοvé kaly jsou známy v hloubkách větších než 600 m. Počet radioláριοv gramu suchého sedimentu může být 500 000 i víc. V subpolárních oblastech nepřesahuje 50 000 jedinců na gram.

Křemité horniny vzniklé diagenézí akumulovaných koster mřížovců nazýváme **radiolarity**. Zdaleka ne všechny radiolarity vznikly v hlubokomořském prostředí, jak se podle analogie s recentem dříve předpokládalo. Zejména z prvohor a druhohor jsou



Obr. 7-11. Dírkovci. Planktoničtí dírkovci rodů *Globigerina* (a) a *Globorotalia* (b), bentózní dírkovci rodů *Bolivina* (c), *Gyroidina* (d) a *Melonis* (e), radiolárie rodu *Hexacotium* (f) a čeledi *Porodiscidae* (g), jehlice jsou zbytky křemitých hub. Baden, Čelní karpatská předhlubeři, Lomnická. Výplav z vápnitého jílu v procházejícím světle, zv. 70x. Foto J. Krhovský.

známé vložky radiolaritů v epikontinentálních sedimentech. Radiolarity svědčí jednak o bouřlivém rozmnožení radiolárií (což souvisí obvykle s hojností fytoplanktonu v oblastech se zvýšeným přínosem minerálních živin), jednak o příhodných podmínkách pro zachování. Rozvoj radiolárií může souviset s přínosem SiO_2 vulkanickou činností. U nás je poloha radioláriových rohovců známa v moravském devonu, významné jsou výskyty radiolaritů v juře a spodní křídě Západních Karpat a Alp. Hlubokomořský radioláriový kal třetihorního stáří vyzdvižený na zemský povrch se vyskytuje v Malých Antilách na ostrově Barbados.

Vápnitý nanoplankton. Takto označujeme planktonické organismy produkující drobná vápnitá tělíska rozměrů 2 - 20 μm . Jejich zbytky známe ze sedimentů od permu do recentu. Více jak 95 % jsou zbytky jednobuněčných bičíkatých řas řádu *Coccolithophoridae*, méně časté jsou vápnité cysty jednobuněčných řas obrněnek (*Peridinales*) nebo zbytky jiných skupin neznámého systematického postavení.

Buňka kokolitek je obvykle obklopena kulovitou schránkou (kokosférou) složenou z nesrostlých destiček - kokolitů. Jednotlivé kokolity jsou tvořeny málo horečnatým kalcitem a mají různé tvary. Nejčastěji jsou diskovité, miskovité, hvězdicovité nebo tvaru trumpetky. Běžný je tvar dvojitého (manžetového) knoflíku. Takové kokolity bývají do sebe zaklesnuty,

takže vytvářejí relativně pevnou kokosféru, která může zachovat tvar i po odumření organismu.

Kokolitky jsou fotoautotrofní, téměř výhradně mořské organismy žijící hlavně ve svrchních 150 metrech vodního sloupce. Některé druhy mohou žít i v brakických vodách (*Braarudosphaera*). Počínaje jurou se vápnitý nanoplankton hojně vyskytuje ve vápnatých jílech a slínkách usazených nad kompenzační karbonátovou hloubkou. Při přemnožení kokolitek (bývá jich pak více než 100 000 v jednom litru vody) vzniká v oblastech malého přínosu klastického materiálu hornina zvaná **kokolitová křída**. Diagenetickými procesy se mění v pelagické vápence. V jednom krychlovém milimetru sedimentu může být až 10 milionů kokolitů. Známé akumulace kokolitů představuje campanská a maastrichtská psací křída, vyskytující se v boreální oblasti Evropy (tvoří např. útesy Doverské v Anglii či ostrov Rujana v SRN). Pelagické vápence vzniklé z kokolitů jsou např. oligocenní jaselské vápence flyšového pásma Západních Karpat.

V sedimentech české křídové pánve jsou hojné rody *Watznaueria* a *Prediscosphaera*. V karbonátových faciích svrchní jury a křídý se vyskytuje rod *Nannococcus*. Pro terciemi sedimenty jsou charakteristické rody *Coccolithus* z *Discoaster*.

Dírkovci (též dírkonošci, *Foraminiferida*) jsou řád jednobuněčných mořských kořenonožců z třídy *Sar-*



Obr. 7-12. Kalpionelidi. Kalpionelový mikritický vápenec. Sp. křída, souvrství Biancone, sev. Itálie, vybrus, zv. 100x.

codina. Planktonické dírkovce známe od svrchní jury. Jejich schránky z málo horečnatého kalcitu jsou tvořeny komůrkami uspořádanými nejčastěji ve spirále. Stěna je perforována četnými póry. U čeledi *Globigerinidae* vybíhají z povrchu schránek během života dlouhé, tenké jehlice. Na schránkách tvořících součást sedimentu jehlice chybí. Planktoničtí dírkovci žijí většinou ve fotické zóně, některé druhy sestupují v pozdějších ontogenetických stádiích do větších hloubek, přičemž se jim na povrchu schránky ukládá silnější vrstvička schránkového materiálu.

Planktonické foraminifery se nerozmnožují ve vodách se salinitou nižší než 30 ‰ (nežijí např. v Černém moři, kde je průměrná salinita povrchových vod 17 ‰).

Schránky planktonických dírkovců jsou hojné v hemipelagických sedimentech, v pelagických pak mohou tvořit spolu se zbytky vápnitého nanoplanktonu větší část sedimentu. Hovoříme pak o foraminiferových kalech (angl. foraminiferal ooze). Sedimentují rychlostí 1 - 8 cm za 1 000 let a pokrývají velké rozlohy abysálních rovin.

V ČSFR se vyskytují planktonické foraminifery v sedimentech české křídové pánve (např. rod *Praeglobotruncana*), křídových a třetihorních mořských usazeninách karpatské soustavy (např. rody *Globigerina*, *Globorotalia*, *Orbulina*).

Kalpionelidi (*Calpionellida*) byli prvoci se souděčkovitou či zvonečkovitou schránkou (lorikou) z orga-

nické hmoty dlouhou 50 až 200 μm a širokou 25 - 30 μm . Fosilizované loriky jsou kalcitové, někteří autoři se však domnívají, že jde o sekundární kalcifikaci během fosilizace. Zbytky fosilních kalpionelid jsou místy hojné ve vápencích svrchní jury až spodní křídly usazených v batyálu. Znamé jsou fosilní rody *Calpionella* a *Tintinnopsella*.

Tentakuliti (*Tentaculita*) jsou vyhynulá skupina měkkýšů nejistého systematického postavení. Jejich zbytky známe bezpečně od siluru, velkého rozvoje dosáhli v devonu. Byli to planktoničtí živočichové s úzce kuželovitou vápnitou schránkou, hladkou nebo skulpturovanou příčnými či podélnými žebry. Některé druhy měly uvnitř schránky příčné přepážky. Schránka bývá dlouhá několik milimetrů až asi 5 cm. Na mnoha místech ve světě se vyskytují devonské tentakulitové vápence, u nás je známe ve spodním devonu Barrandienu, např. s rody *Nowakia* & *Sty Holina*.

Ploutvonoží břichonožci (*Pteropoda*) jsou malí planktoničtí zádožábří břichonožci, u kterých se noha přeměnila ve dva křídlovité laloky umožňující plavání. Aragonitová schránka několik milimetrů velká je dlouze kuželovitá nebo spirálně vinutá, vždy velmi jemná. Většinou žijí ve svrchních vrstvách vodního sloupce, některé druhy však žijí i v hloubkách větších než 500 m. V recentních oceánech se jejich schránky místy hromadí v hloubkách menších než 2 500 m (aragonitová kompenzační hloubka je mnohem menší než kalcitová) a vytvářejí pteropodový kal. Fosilní druhy známe bezpečně od eocénu. Ve spodnooligocenních pozdřanských slínech na jižní Moravě se vyskytuje poloha s častými zbytky rodu *Spiratella*.

Předpokládá se, že v raných ontogenetických stádiích žili planktonickým způsobem života též mlži rodu *Bositra* (dříve označovaní jako *Posidonia*), jejichž drobné lastury se vyskytují hojně v jurských pelagických vápencích centrálních Západních Karpat (tzv. vláknová mikrofacie).

Lilijice (*Crinoidea* - kambrium až recent). Podrobněji budeme lilijice charakterizovat v oddíle o bentózních horninotvorných organismech. V recentu převažují lilijice žijící planktonním způsobem života. Planktonické druhy se začaly objevovat prakticky až v karbonu. Výjimku tvoří lilijice rodu *Scyphocrinites*, která byla hojná koncem siluru a počátkem devonu. Vznášela se ve vodě pomocí dutého plováku - lobolitu, který se vytvářel na konci stonku. Na druhém konci stonku visel kalich s rozvětvenými rameny. V Barrandienu jsou ve vápencích uvedeného stáří místy nahromaděny články z rozpadlých stonků scyphocrinitů.

V malmských vápencích bývají místy hojné zbytky rodu *Saccocoma*, který neměl stoněk a vznášení umožňovala bohatě rozvětvená ramena.

Lasturnatky (*Ostracoda*), třída podkmene korýšů (*Crustacea*), jsou organismy planktonické nebo bentózní, známé od kambria do recentu. Měkké tělo s dvěma páry tykadel sloužícími k pohybu je skryto v dvouchlopňové zvápenatělé schránce zhruba fazolovitěho tvaru o rozměrech 0,4 - 2,5 mm (prvohorní planktonické druhy měří až 58 mm). Během života se několikrát svlékají a vytvářejí si novou větší schránku.



Obr. 7-13. Mlži. Juvenilní (mladá) stadia mlžů rodu *Bositra* žijí planktonním způsobem života. Jejich tenké, velmi malé schránky dávají vápencům ve výbrusu charakteristický vzhled („vláknová“ mikrofacie). Vpravo nahoře je řez schránkou břichonožce, vpravo uprostřed příčný kruhový řez schránkou bentózního dírkovce. Dogger, Manin. Výbrus, zv. 35x. Foto J. Krhovský.

Misky lasturnatek mají na okraji charakteristickou zvápenatělou vnitřní lamelu. Lasturnatky známe z mořských, brakických i sladkovodních sedimentů. Mají malý horninotvorný význam .

lib. Bentózní organismy

Z bentózních horninotvorných organismů, jejichž schránky či kostry se akumulují jako sedimentární částice, je třeba zmínit vápnité řasy, dírkovce, houby, archeocyatidy, korálnatce, mechovky, ramenonožce, břichonožce, mlže, hlavonožce, trilobity, lasturnatky, lilijice a ježovky. Jako sedimentární částice se akumulovaly též zbytky obratlovců. O některých skupinách jsme již hovořili v předchozích odstavcích, v tom případě je zde uvedeme, jen bude-li třeba doplnit jejich charakteristiku.

Vápnité řasy přispívají zbytky svých zvápenatělých stélek k tvorbě vápenců. Předpokládá se, že většina jemného vápnitého kalu, z kterého vznikají diagenetizované nebohermní šelfové vápence, pochází z rozpadlých stélek vápnitých řas. V současné době se takovýto vápnitý kal tvoří např. na pobřeží Floridy nebo na Bahamách. Skládá se z jehlicovitých krystalků aragonitu dlouhých okolo tří mikronů a širokých méně než půl mikronu. Krystalky pocházejí z rozpadlých stélek vápnitých řas čeledi *Codiaceae* (např. rodů *Penicillus* nebo *Halimeda*), v nichž vytvářejí karbonátovou vrstvu jednak na povrchu, hlavně však uvnitř stélky mezi

trubicovitými nedělenými vlákny. Tato vlákna skládají vlastní tělo těchto řas. Studie rychlosti růstu řas rodu *Penicillus* (za 1-3 měsíce vytvářejí stélky až 20 cm vysoké) ukázala, že jsou schopné vyprodukovat množství jemného karbonátového materiálu, který se v současnosti usazuje. Vápnité řasy, z jejichž stélek pocházejí aragonitové krystalky, žijí na šelfech tropických moří v oblastech, kde teplota neklesá pod 15 °C.

Části stélek větvených červených a zelených řas, které se nerozpadnou na jednotlivé krystalky, stávají se součástí hrubší zrnitostní frakce karbonátových sedimentů. Mnohé triasové vápence Východních Alp a Západních Karpat obsahují ohromná množství zbytků dasykladátních řas, zejména rodů *Teutloporella* a *Diplopora*.

V sladkovodních a brakických sedimentech lze od siluru nalézt kalcifikované zbytky zelených řas **parožnatků** (*Charophyceae*). Jejich stélky podobné přesličkám kalcifikují hlavně poblíž rozplazovacích orgánů - oogonií. Oogonia po oplození na povrchu rovněž kalcifikují a vznikají soudečkovitá gyrogonia, obvykle se spirálovitě skulpturovaným povrchem. Akumulací zbytků kalcifikovaných stélek a gyrogonií parožnatků vzniká hornina zvaná jezerní (nebo luční) křída, známá hlavně z druhohor a třetihor.

Dírkovci (*Foraminiferida*). Bentózní dírkovce známe od kambria do recentu z mořských a brakických



Obr. 7-14. Vápnité řasy čeledi *Dasycladaceae*. Průřezy soudečkovitých článků řasy *Teutloporella hercules* v organodetritickém vápenci. Střední trias, wetterstelnské vápence, Slovenský kras. Výbrus, zv. 5x. Foto J. Krhovský.

prostředí. Jejich schránky jsou rozmanitější než u planktonních tvarem, látkovým složením i rozměry.

Schránka bentózních dírkovců bývá tvořena jednou nebo více komůrkami. Uspořádány jsou v jedné nebo několika řadách či ve spirále.

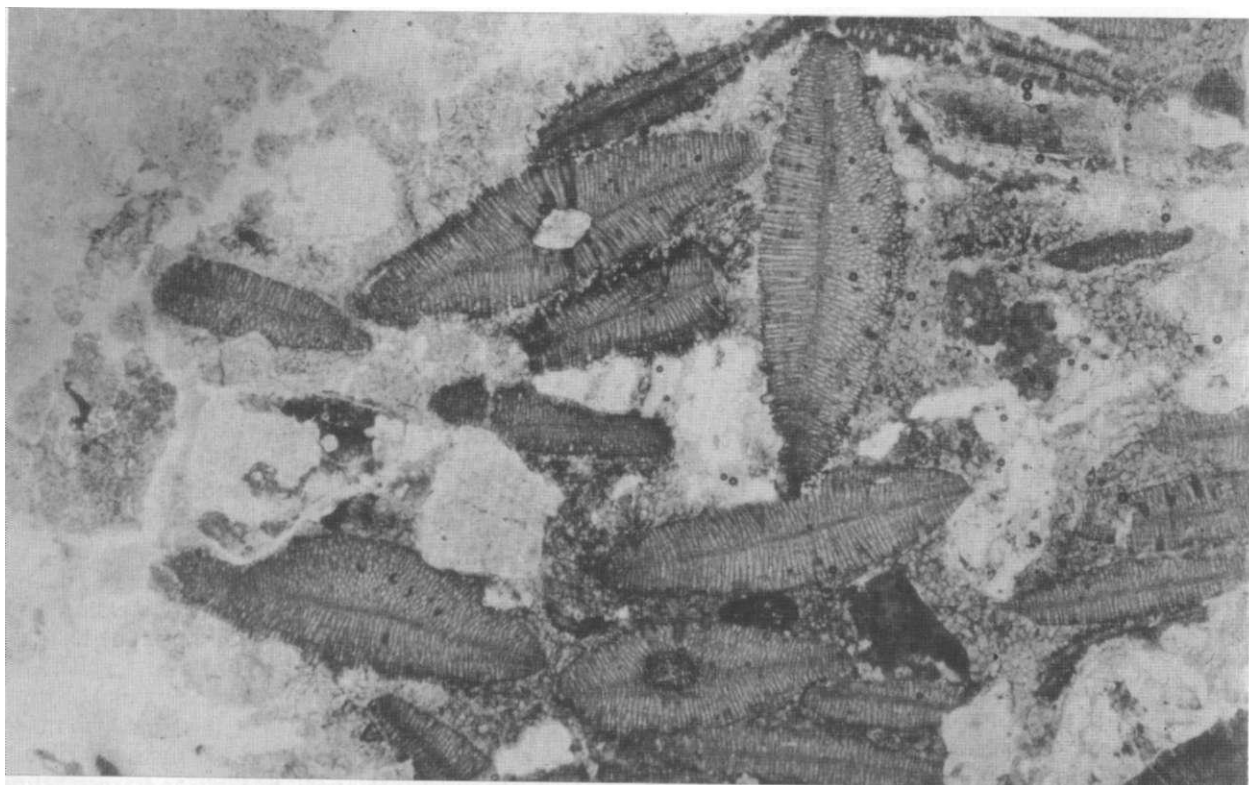
Stěna schránky může být z organické hmoty, slepená ze zrníček písku (aglutinovaná), vápnitá nebo vzácně i křemitá. V karbonátových schránkách bývá nejvíce stroncia (1 - 5 %) ze všech mořských bezobratlých živočichů. V sedimentech, kde dochází k rozpouštění CaCO_3 (hlubokomořské horniny usazené pod kompenzační karbonátovou hloubkou nebo mělkovodní bahnitě sedimenty bohaté organickou hmotou), se zachovávají pouze zbytky dírkovců s aglutinovanými stěnami.

Podle rozměrů se dírkovci dělí uměle na velké a malé foraminifery (hranice je přibližně 5 mm). Z bentózních forem mají horninotvorný význam především velké foraminifery. Hojně jsou např. mladopaleozoické rody *Fusulina* a *Schwagerina* v mladších prvohorách, křídová *Orbitolina* a paleogenní *Nummulites* (schránky mají až 6 cm v průměru).

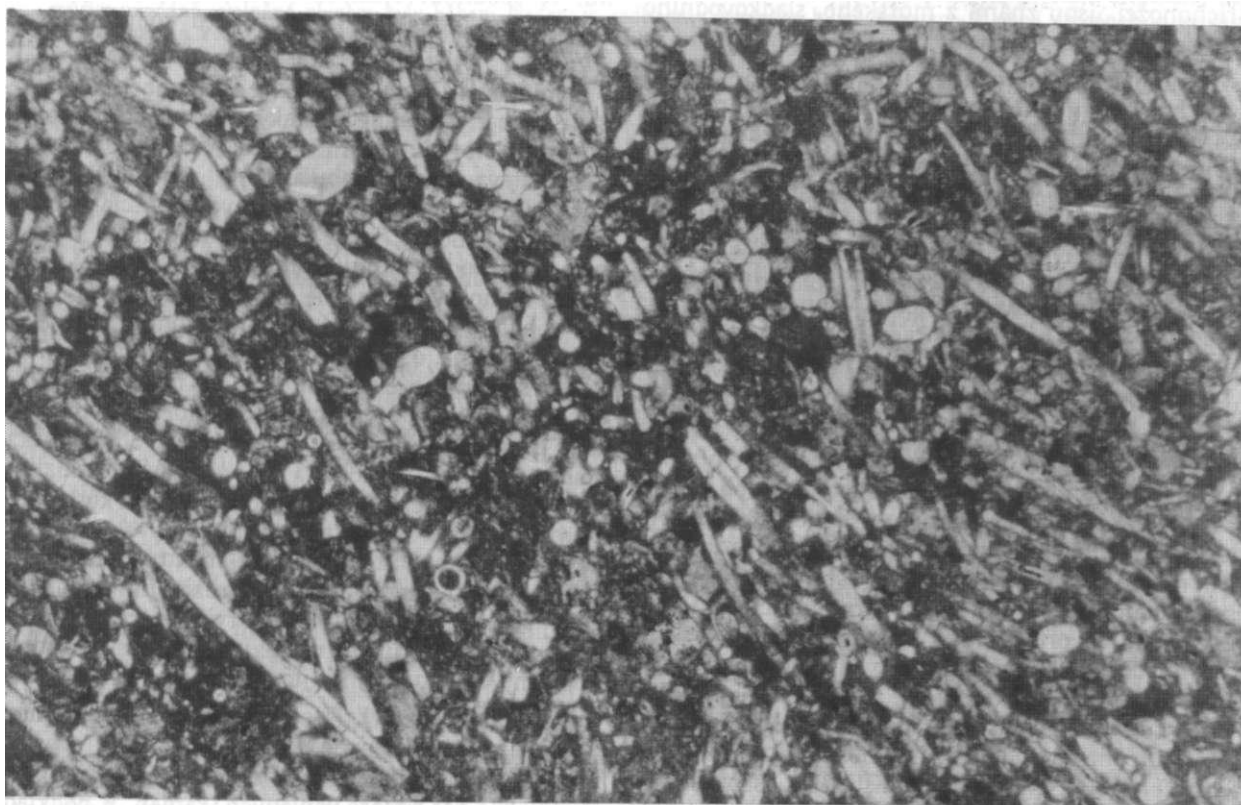
Houby (Porifera). Kromě zbytků lithistidních hub, které mohou vytvářet organogenní nárůsty, se v sedimentech často setkáváme s izolovanými křemitými nebo vzácněji s vápnitými jehlicemi, jež se uvolnily po odumření z těla hub. Tyto jehlice neboli spikuly mají velikost od zlomků milimetrů do 2 - 3 mm (vzácně

i několik cm). Mají rozmanité tvary; nejčastější jsou nevětvené tyčinkovité jednoosé jehlice, mohou být též různě větvené (trojosé či čtyřosé) nebo kulovité. Křemité jehlice hub poznáme podle tenkého dutého osního kanálku, kterým původně procházelo vlákno organické hmoty. Horniny s vysokým obsahem izolovaných jehlic hub nazýváme **spongilitý**. Vyskytují se např. v české křídové pánvi. Biogenní opál tvořící křemité jehlice bývá v sedimentech snadno vyloučen a SiO_2 se pak během diagenese koncentruje v místech s nižším pH, kde je SiO_2 méně rozpustný (např. kolem rozkládajících se zbytků organismů). Obdobně migruje během diagenese i SiO_2 pocházející z křemitých schránek jiných organismů (radiolárií, rozsivek). Nově vysrážená křemitá hmota (rohovec) zatlačuje okolní sediment a vytváří rohovecové konkrce nebo celé rohovecové vrstvy. Vznikly tak např. rohovecové pecky ve vápencích barrandienu nebo v jurských vápencích v okolí Brna, rohovec v liasu Vysokých Tater nebo v křídových lhoteckých vrstvách na severní Moravě.

Archeocyatidy, korálnatce, ramenonožce a mechovky, kteří rovněž přispívají svými schránkami ke vzniku původně sypkých sedimentů jsme charakterizovali již dříve. Jejich zbytky se mohou akumulovat v určitých polohách a vytvářet značnou část sedimentů. Korálnatce, kteří netvoří biohermy, nazýváme ahermatypní. Mohou být koloniální či solitérní. Jejich četné



Obr. 7-15. Velcí dírkovci. Příčné řasy schránkami dírkovce rodu *Discocyclina* ve vápnitém pískovci. Svrchní eocén, ždánická jednotka, Kurdějov. Výbrus, zv. 7x. Foto J. Krhovský.



Obr. 7-16. Křemité houby. Tmavý vápenec bohatý jehlicemi hub (spikulit), původné křemité jehlice byly během diagenéze kalcifikovány. Standardní mikrofacie SMF 1 (viz obr. 5 - 43). Neokom, okolí Žiliny. Výbrus, zv. 35x. Foto J. Krnovský.

zbytky známe např. z moravského devonu od Čelechovic. Horniny složené z hojných zbytků ramenonožců (*Lissatrypa*) nebo mechovek (*Batostoma*) známe z barrandienu. V moravském devonu jsou v josefovských vápencích hojně schránky terebratulidního ramenonožce rodu *Bornhardtina*.

Měkkýši (*Mollusca*). Značná část zástupců tohoto kmene vytváří pevné karbonátové schránky, které mohou místy značně přispívat k tvorbě sedimentů. Zmínili jsme se již o mlžích vytvářejících nárůsty. Jednotlivé schránky mlžů se mohou akumulovat ve velkém množství a vytvářet tak lumachely (coquiny). Zejména v mělkých brakických mořích či jezerech lze při břehu nalézt až několik metrů mocné uložení přeplněné lasturami mlžů adaptovaných na toto prostředí (např. *Cardium (Cerastoderma) edule* v kvartéru severní Afriky). V našich křídových mořských sedimentech bývají hojná prizmata z rozpadlých lastur zástupců čeledi *Inoceramida*.

Břichonožci čili plži (*Gastropoda* - kambrium až recent) mají kuželovité nebo častěji spirálně stočené ulity, obvykle bez vnitřních přepážek. Stěna je vícevrstevná, většinou se skládá ze tří vápnitých vrstev a z vnější vrstvy organické (periostraka). Pod ní leží tenká pseudoprismatická vrstva, pak silná vrstva prizmatická složená z hranolovitých krystalků a vespod je hypostrakum perleťového vzhledu z destičkovitých krystalků paralelních s povrchem. Ulity jsou nejčastěji aragonitová, řidčeji kalcitové. Jednotlivé vrstvičky mohou být z různých krystalových modifikací CaCO₃. Břichonožci jsou známí z mořského, sladkovodního i suchozemského prostředí.

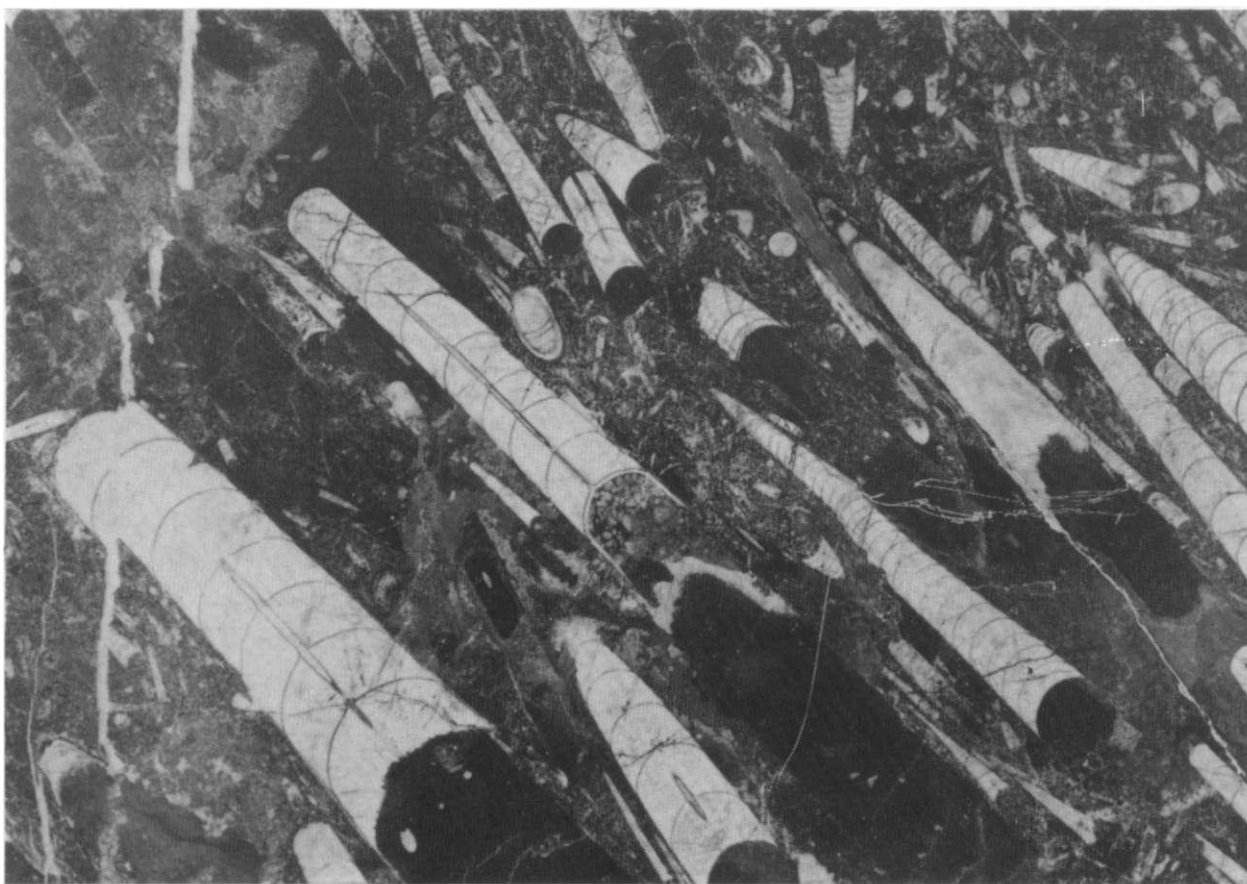
Hlavonožci (*Cephalopoda*) jsou pouze mořští měkkýši, kteří mají vnější nebo vnitřní aragonitovou schránku. Ve starší části bývá schránka rozdělena příčnými přepážkami (septy) na komůrky vyplněné plynem. Po smrti živočicha se vnější schránky hlavonožců díky plynu vznášely u hladiny a proud je roznášel i do míst, kde původně nežili (pro organismy s takovými vlastnostmi se užívá název nekroplankton). Živočich žije v poslední, obývací komůrce, která je největší. Během růstu schránka přirůstá na předním okraji a v zadní části obývací komůrky se vytváří nové septum vždy, když živočich povyroste a posune se kupředu. V přepážkách je otvor, kterým prochází nervové cévní provazec zvaný sifon, regulující tlak plynů, případně množství tekutiny uvnitř jednotlivých komůrek. V prvohorách byli rozšířeni loděnkovití hlavonožci (*Nautiloidea*), kteří přežívají do recentu jediným rodem loděnka (*Nautilus*). Ve starším paleozoiku Barrandienu jsou v několika stratigrafických úrovních vyvinuty „orthocerové“ vápence s hojnými zbytky přímých schránek loděnkovitých hlavonožců. Podtřída amonitů (*Ammonoidea*), známá od devonu do konce křídvy, má vnější schránky obvykle planispirálně svinuté, na povrchu většinou bohatě skulpturované žebry či hrboly. Šev (sutura) v místě styku septa se stěnou schránky bývá složitě zprohýbán. Místy mohou být v sedimentech nahromaděna víčka (aptychy), která uzavírala ústí schránky, když se do ní amonit zatáhl. Aptychy bývají kalcitové. Dvoužábří hlavonožci

(*Coleoidea*), ke kterým patří kromě loděnky všichni recentní hlavonožci, jsou známi od karbonu. Schránka, pokud je vyvinuta, je vnitřní (např. známá sépiová „kost“). U recentních zástupců však většinou chybí nebo je redukována. Horninotvorný význam mají zbytky vymřelého řádu belemnitů (*Belemnitida* - karbon až eocén). Schránka měla několik částí, z nichž se zachovalo obvykle pouze rostrum (hrot). Je to dlouze cylindrická, na jednom konci zašpičatělá tyčka podobná doutníku. Na přední části rostra je kuželovitá jamka, kam zapadala kuželovitá část schránky s přepážkami (obvykle se nezachovává). Délka rostra se obvykle pohybuje od několika centimetrů do desítek centimetrů (nejdelší však měří až 250 cm). Rostrum je tvořeno radiálně uspořádanými prizmatickými krystaly kalcitu, které vybíhají od centrální osy rostra kolmo k povrchu. V nejmladší části cenomanského perucko-korycenského souvrství české křídové pánve se vyskytují rostra druhu *Actinocamax plenus*.

Trilobiti (*Trilobita*). Tito výlučně mořští členovci (*Arthropoda*) se vyskytují převážně ve starších prvohorách, vymřeli v permu. Na svrchní straně těla měli krunýř, skládající se z hlavového štítu (cephalonu), trupu (thoraxu) a ocasního štítu (pygidia). Krunýř byl chitínový, impregnovaný kalcitem a malým množstvím fosforečnanu vápenatého. Při růstu se trilobiti, stejně jako ostatní členovci, svlékali ze starých krunýřů. Tyto exuvie (svlečky) hromadil proud vody v příhodných místech, kde pak přispívaly ke vzniku sedimentu. Nejhojnější byli trilobiti v kambriu a ordoviku. Ve spodnosedevonských koněpruských vápencích jsou místy lumachely ocasních štítů rodu *Radioscutellum*.

Ostnokožci (*Echinodermata* - kambrium až recent). Kmen výhradně mořských živočichů s pětičetnou paprscitou souměrností. Charakteristická je pro ně soustava trubic (ambulakrální soustava) spojená s vnějším prostředím. Z těchto vodních cév vybíhají na povrch panožky, které se zvyšováním nebo snižováním tlaku vody vytahují, stahují nebo přisávají k podkladu. Panožky slouží k dopravě potravy k ústům a k pohybu. Vodní soustava kromě toho zajišťuje dýchání. Většina ostnokožců vytváří pevnou vnitřní kostru složenou z elementů různého tvaru. Kostra recentních druhů je tvořena vysoce horečnatým kalcitem. Během fosilizace se ionty Mg²⁺ uvolňují, takže fosilní zbytky ostnokožců jsou z málo horečnatého kalcitu. Charakteristická je vysoká porozita kosterních elementů, která může přesáhnout i 50 %. Ve světelném mikroskopu se jednotlivé elementy opticky chovají jako jediný krystal, vysoká porozita jim dává síťkový vzhled. Pokožkou, která kryje vnitřní vápnitou kostru, často pronikají různě utvářené ostny. Horninotvorný význam mají lilijice a ježovky.

Lilijice (*Crinoidea*). Tělo lilijic tvoří kalich, ramena a stonek. Ústní otvor je na vrcholu kalicha krytého mnohoúhelníkovitými deskami. Okolo ústního otvoru je obvykle pět bohatě větvených ramen. K podkladu jsou lilijice připevněny různě dlouhým stonkem (až několik metrů). Stonek je složen z okrouhlých, hvězdovitých nebo eliptických destiček (kolumnálií)



Obr. 7-17. Hlavonožci. Přímé schránky loděnkovitých hlavonožců nahromaděné a usměrněné proudem po smrti živočichů. Komůrky původně vyplněné plynem byly během diagenese sedimentu vyplněny bílým kalcitem. V okolí schránek je vápencem tmavě zbarven rozptýlenou organickou hmotou. Svrchní silur, kopaninské souvrství, „orthocerové“ vápence, barrandien, Lochkov. Nabrus, zmenšeno. Foto J. Kulich.

s otvorem uprostřed. Kompletní kostry se nacházejí vzácně, běžně se vyskytují izolované kosterní elementy. Jejich akumulací vznikají **krinoidové vápence**, časté např. v mělkovodních vývojích jury Západních Karpat.

Ježovky (*Echinoidea* - ordovik až recent). Třída pohyblivých ostnokožců s polokulovitou kostrou z mnohoúhelníkovitých desek. Na povrchu většiny desek jsou hrbolky, na které přisedaly vápenité ostny s centrální dutinou. Ostny jsou dlouhé několik milimetrů až decimetrů. Zbytky ježovek se vyskytují obvykle rozptýleně, hojnější jsou počínaje jurou.

Obratlovci (*Vertebrata*). Horninotvorný význam obratlovců je mnohem menší než bezobratlých. Splavením kostí suchozemských obratlovců do jeskyní nebo skalních trhlin vznikají kostní brekcie.

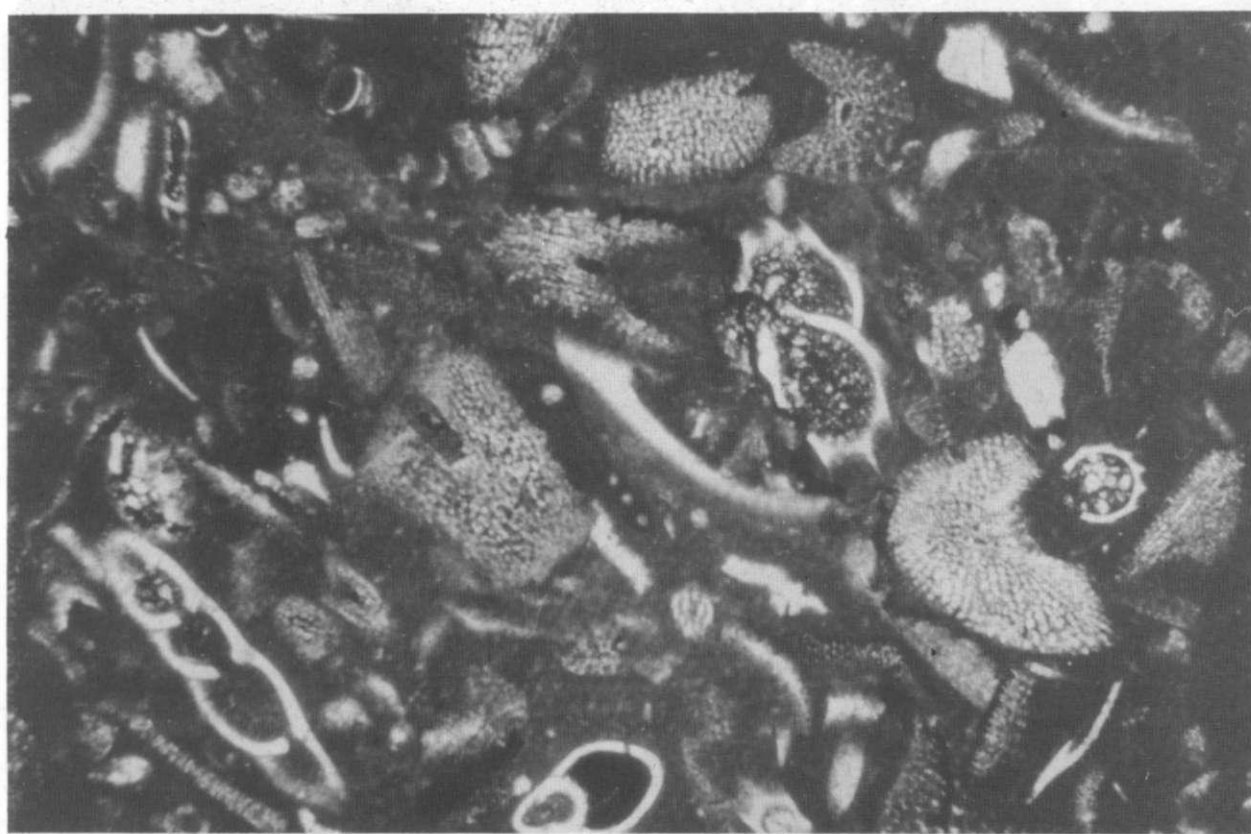
Zbytky obratlovců mohou být hojné i v sedimentech limnických a mořských. Izolované kosti jsou časté v tzv. švartně ve středoevropském karbonu. Kostní vrstvička složená ze zbytků pancířů primitivních vodních obratlovců byla popsána z devonských sedimentů Libye. Díky pevné sklovině se ve fosilním stavu dobře zachovávají především zuby. V příbojové facii spodního turonu české křídové pánve u Vrapic se vyskytují zuby několika druhů žraloků.

III. Organismy dávající vznik kaustobiolitům

Kaustobiolity (z řeckého kaustos = hořlavý, bios = život, lithos = kámen) jsou hořlavé organogenní uloženiny. Z hlediska praktického použití jde o přírodní paliva. Podle původu a chemického složení dělíme kaustobiolity na řadu uhelnou (rašelina, hnědé uhlí, černé uhlí, antracit a hořlavé lupky) a řadu živičnou (ropa, zemní plyn, živičné břidlice, asphalt, ozokerit). Největší význam pro vznik kaustobiolitů mají cévnaté rostliny a planktonické organismy. Jejich odumřelá těla (nekromasa) procházejí po uložení řadou chemických a fyzikálních změn, které vedou ke vzniku uhlí (proces zvaný uhelnění) nebo přírodních uhlovodíků (ropotvorba). Jde v podstatě o rozklad složitých velkých molekul biopolymerů na monomery, které se pak znovu odlišným způsobem spojují v makromolekulární látky s relativně vyšším obsahem uhlíku a vodíku. Procesy uhelnění se uplatňují především na zbytcích cévnatých rostlin. Probíhají zprvu na zemském povrchu (rašelinění) a pokračují v zemské kůře (prouhelňování). Zbytky planktonických organismů se proměňují během ropotvorby. V úrovni dna nádrží, kde se nahromadila nekromasa planktonu, probíhá v redukčním prostředí hnití, v zemské kůře pak bituminace.

III a. Kaustobiolity uhelné řady

Kaustobiolity uhelné řady pocházejí převážně ze



Obr. 7-18. Lilijice. V tmavém organodetritickém vápenci jsou hojné průřezy články lilijic a schránkami dírkovců. Zbytky lilijic mají, stejně jako kosterní elementy ostatních skupin ostnokožců, charakteristickou porézní strukturu. Uprostřed nahoře je řez planispirální vinutou schránkou dírkovce rodu *Lenticulina*, vpravo nahoře jednořadou schránkou dírkovce *Dentalina*. Lias, Berchtesgaden, Horní Bavorsko. Výbrus, zv. 35x. Foto J. Krhovský.

zbytků rostlin. Před výstupem rostlin na souš vznikaly malé slojky akumulací těl nevápňitých řas. Po výstupu rostlin na souš, bezpečně dokumentovaném od siluru, pochází uhlí převážně ze zbytků cévnatých rostlin. Kromě kmenů, větví, stonků či listů to bývají též spory, pylová zrna, výrony pryskyřice nebo plody. Dnešní uhelné sloje jsou vlastně fosilní rašeliniště. Uhlí vzniklo prouhelněním rašeliny. Rašelina je fyto-genní (tj. rostlinami vytvořený) sediment složený z organické hmoty, která obsahuje vysoký podíl těl rostlin nebo jejich částí různě rozložených rašeliněním (humifikací). Podle vzniku a floristického složení rozeznáváme řadu typů recentních fyto-genních sedimentů. Jestliže byl rostlinný materiál před usazením transportován, jde o fyto-genní sedimenty alochtonní. Mohou být usazeny v mořském, brakickém i sladkovodním prostředí. Autochtonní fyto-genní sedimenty byly uloženy v místě, kde rostliny původně žily. Mohou být mořské, brakické i sladkovodní. Podle charakteru převládajících rostlinných zbytků může být rašelina bylinná, kořenová či dřevitá.

Ze sladkovodního prostředí pocházejí rašeliny luční a vrchovištní. Luční rašeliny (slatiny) vznikají pod vodou v okolí jezer nebo podél potoků či řek. Charakteristickými rostlinami jsou rákos, ostřice a orobinec, z mechů rokyt (*Hypnum*). Vrchovištní rašeliny vzni-

kají nad vodou, hlavně z mechu rašeliníku (*Sphagnum*). Největší rašeliníště jsou při mořských pobřežích často ovlivňovaných záplavami mořské vody. V recentu je to např. silně zalesněné rašeliníště Dismal Swamp na pobřeží Mexického zálivu. Má rozlohu zhruba 3 000 km², vrstva rašeliny má mocnost 2 - 6 m. Uprostřed je velké jezero (20 km²), na jehož dně se ukládá hnilokal (sapropel), to je v anaerobních podmínkách rozložená organická hmota pocházející z nižších rostlin a živočichů. Když v geologické minulosti obdobné jezero zarostlo, vznikl z hnilokalu pevný sapropelit (boghead nebo kenel). Převládajícím stromem na Dismal Swamp je jehličnan tisovec dvouřadý neboli bahenní cypřiš (*Taxodium distichum*), který je způsoben bažinnému způsobu života vytvářením vzdušných kořenů (pneumatoforů). Ještě větší rozlohu než Dismal Swamp má rašeliníště Everglades na Floridě, jehož převážně bylinná část má plochu asi 6 000 km², se zalesněnými úseky 25 000 km². Důležitým zdrojem organické hmoty jsou tam mangrovové porosty kořenovníků (*Rhizophora*), rostoucí z mořské a brakické vody.

Skladba rostlinného společenstva v různých místech rašeliníšť závisí na výšce vodní hladiny. V třetihorních podkrušnohorských hnědouhelných pánvích rostly při styku slatiniště s otevřenou hladinou jezera



Obr. 7-19. Bažina zarostlá tisovcem dvouřadým (bahenní cypřiš), recentní obdoba vegetace a prostředí třetihorních uhelných pánví. Jižní Karolína. Foto E. Porter.

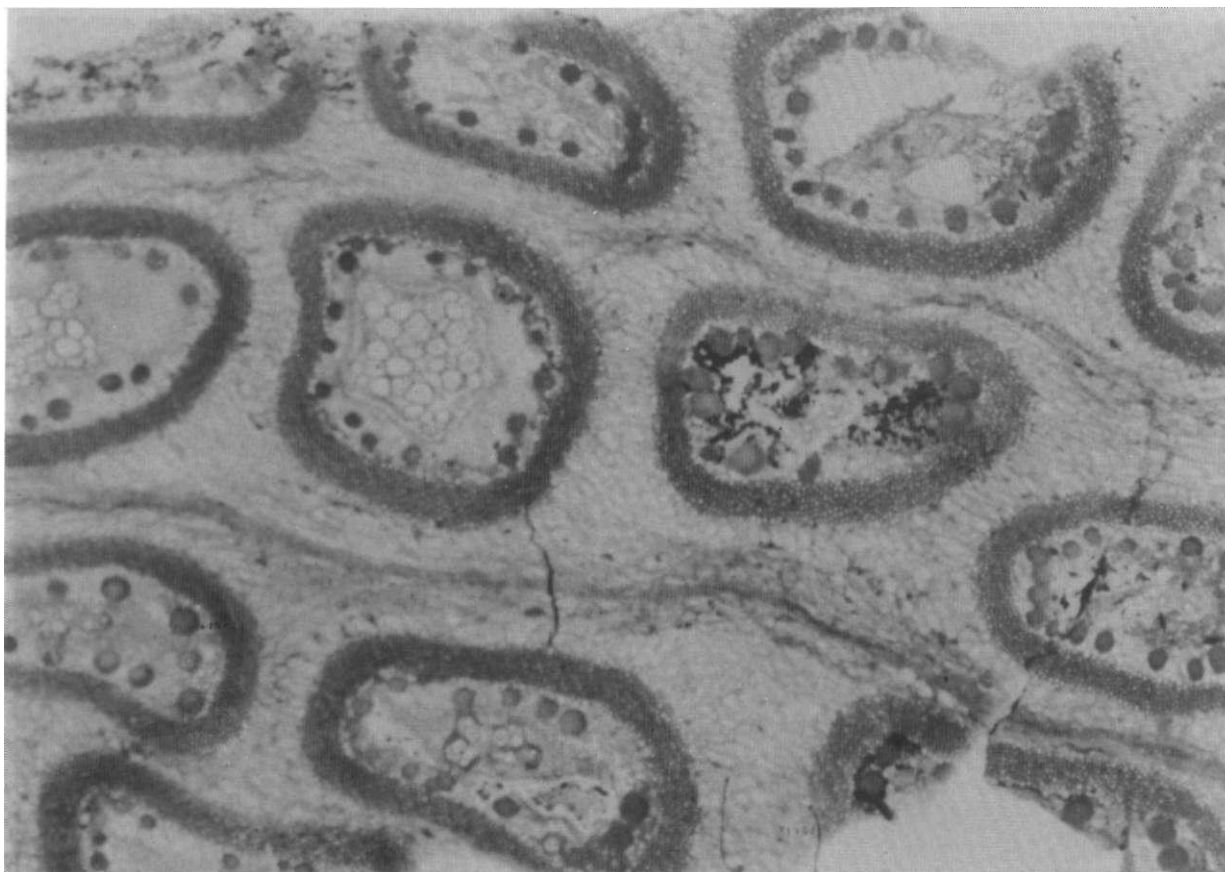
ostřice a další vodní a přibřežní rostliny. Další zónu dále od jezera tvořil bažinný les. Hlavními stromy byly patisovec (*Glyptostrobus*), tupěla (*Nyssa*), javory, olše a vrby. Na sušších místech na okraji bažin rostly převážně listnaté opadavé stromy, dále jehličnany, místy byly i palmy. V neogenních pánvích jižní Moravy a Slovenska jsou v uhlonosných souvrstvích kromě hojných jehličnanů (*Glyptostrobus*, *Pinaceae*) běžné i opadavé listnaté stromy, jako jilm, vrba, buk, javor, platan, habr, bříza a olše.

Druhovou skladbu podstatně odlišnou od recentních a třetihorních bažinných společenstev měla rostlinná společenstva, která dala vznik prvohorním ložiskům uhlí. Ve spodním až středním devonu to byly skupina psilofytových rostlin (*Psilophyta* nebo *Rhyniophyta*). Jsou to nejprimitivnější suchozemské cévnaté rostliny, jejichž tělo (nerozlišené v listy, stonky a kořeny) tvoří jednoduše vidličnatě větvené lodyhy. Výtrusnice byly na konci větví nebo sestavené do šištice. Psilofytové rostliny, známé od siluru do konce devonu (ojedinělé nejisté nálezy jsou uváděny od kambria), žily převážně v pobřežních močálech. Místním nahromaděním zbytků vznikly slabé uhelné slaje, např. v barzaské oblasti kuzněcké pánve tvoří silné kutikuly rodu *Orestovia* hlavní složku liptobiolitového uhlí. Liptobiolity vznikají z rostlinné hmoty v případě, kdy není omezen přístup vzduchu, takže dochází k intenzivnímu rozkladu rostlinných těl. Hromadí se pouze odolné části

rostlin (vosky, pryskyřice, kutikuly, spory nebo pylová zrna), které v dalším stadiu prouhelní. V Porýní u městečka Daun a Neunkirchen jsou hlavní složkou slajek uhlí zbytky rodu *Taenioocrada* s pentlicovitě zploštěnými lodyhami.

Ve svrchním devonu se již objevily stromovité plavuně, přesličky, kapradiny a semenné kapradiny. Hlavní rozvoj těchto skupin však nastal až v karbonu, kdy vznikala největší ložiska černého uhlí. Stromovitého vzrůstu byly zejména plavuňovité (*Lycophyta* nebo *Lycopodiophyta*) a přesličkovité rostliny (*Sphenophyta* nebo *Equisetophyta*), které dosahovaly výšky až 30 m. Spolu s nimi se v uhlí permokarbonského stáří vyskytují zbytky kapradin (*Pteridophyta* nebo *Polypodiophyta*), semenných kapradin (*Pteridospermo-phyta* nebo *Lyginodendrophyta*, sv. devon až sv. křída), kordaitů (*Cordaitophyta*, sv. karbon až sp. trias) a jehličnanů (*Pinophyta*, sv. karbon až recent).

Z plavuňovitých jsou významné rody *Lepidodendron*, který měl na kmeni kosočtverečné jizvy po odpadlých listech uspořádané ve spirálách, a *Sigillaria*, která měla jizvy ve svislých řadách. Kořenové části stromovitých plavuní se nazývají stigmarie. Byly vidličnatě větvené, rostly víceméně horizontálně a vyrůstaly z nich kolem dokola jemné kořínky (appendices). Horniny v podloží uhelných slajů se zbytky kořenů indikují, že se rostlinná hmota akumulovala na místech, kde rostliny rostly. U dnešních stromů má



Obr. 7-20. Řez pláštěm vzdušných kořínků obklopujících kmen kapradiny *Psaronius conjugatus*. Díky silicifikaci se zachovaly dobře i detaily vnitřní stavby (např. cévní svazky). Perm, Chemnitz, Sasko. Výbrus, zv. 10x. Foto J. Krhovský.

opornou funkci kmenů dřevní válec, kůra zabírá asi jen 15 % objemu. U prvohorních stromovitých plavuní tomu bylo naopak, převládala kůra. Až 10 m vysoké, duté kmeny stromovitých přesliček článkované příčnými přehrádkami označujeme jako *Calamites*. Zachovaly se z nich obvykle hustě podélně rýhované výlitky centrální dutiny. Zástupcem stromovitých kapradin jsou psaronie s kmenem obaleným mohutným pláštěm vzdušných kořenů. Několikametrové listové vějíře kapradin jsou známé pod názvem *Pecopteris*. Shodné listy jako kapradiny měly rostliny kapradosemenné (např. rod *Callipteris*), které se nerozmnožovaly výtrusy, ale semeny. Rovněž vnitřní stavba kmene (např. rod *Lyginodendron*) byla shodná s anatomí kmenů nahosemenných rostlin. K nahosemenným rostlinám stromovitého vzrůstu (30 - 40 m vysoké) patřily i kordaity. Měly až metr dlouhé pentlicovité listy s rovnoběžnou žilnatinou, hladký kmen a bohatě větvenou korunu. V severním mírném pásmu má uhlotvorný význam rod *Rufloria*. Z jehličnanů byly ve sv. karbonu a permu hojné rody *Lebachia* a *Ernestiodendron* (starší souhrnný název pro tyto rody byl *Walchia*).

Období rozvoje výtrusných cévnatých rostlin (paleofytikum) skončilo ve spodním permu. Svrchním permem začalo období rozvoje nahosemenných rostlin (mezofytikum). Z hlediska paleoekologického a paleogeografického byly paleofytické stromovité plavuně

a kordaity nahrazeny v mezofytiku jehličnany aginkovitými rostlinami, cykasy nastoupily na místo semenných kapradin. V mezofytiku vznikla uhelná ložiska tvořena převážně nahosemennými rostlinami; na území naší republiky se však prakticky žádná nevyskytují. Rozvoj krytosemenných rostlin, který nastal počínaje svrchní křídou a trvá dodnes, spadá do kenofytika. I v tomto období však značná část uhelných ložisek pochází ze zbytků jehličnanů.

Příčinou některých rozdílů mezi prvohorními kaustobiolity uhelné řady jsou primární rozdíly v anatomické stavbě a biochemickém složení uhlotvorných rostlin. Kmeny stromovitých výtrusných rostlin byly tvořeny převážně pletivem s malým obsahem ligninu, kdežto kmeny nahosemenných a krytosemenných rostlin převážně dřevem s vysokým obsahem ligninu. S tím souvisí lepší koksovatelnost černých paleozoických uhlí. Rozdíl v pevnosti a soudržnosti různých zdřevnatělých pletiv vedl k tomu, že v třetihorních uhlích jsou často zachovány větší kusy kmenů a větví než v paleozoických slojích. Karbonské rostliny produkovaly zřejmě ohromné množství spor, proto uhlí tohoto stáří jich obsahují mnohem větší množství, než kolik obsahují uhlí třetihorní pylových zrn. Jiným rozdílem mezi karbonským a třetihorním uhlím je absence pryskyřičných liptobiolitů v karbonu. Pryskyřičné kanálky se objevily v dřevěch rostlin až v juře,

z níž také pocházejí nejstarší pryskyřičné liptobiolity. Ty jsou však hojnější až v třetihorních uloženinách.

III b. Kaustobiolity živočišné řady

Tvoří se z hnilokalu (sapropelu), který vzniká hnitím zbytků organismů za nepřístupu vzduchu. Procesem bituminace se sapropel v sedimentu mění v kerogén, z kterého při teplotách vyšších než 60 - 70 °C vznikají nízkomolekulární uhlovodíky (ropa a uhlovodíkový zemní plyn). Proto sedimenty obsahující vysoký podíl organické příměsi označujeme jako ropomatečné. Sapropel se tvoří ve vodním prostředí ze zbytků bakterií, fytoplanktonu, řas, mořské makrofauny a huminových látek přinesených ze souše. Účast rostlinného materiálu na vzniku ropy je prokázána přítomností látek odvozených z chlorofylu, např. derivátů porfyrinů nebo isoprenoidních uhlovodíků přistanu a fytanu. Hlavním zdrojem uhlovodíků je lipidní frakce biochemicky rozložené organické hmoty. Obsah lipidů není ve všech organismech stejný. Vysoký je zejména v planktonických organismech, které jsou pro vznik sapropelu nejdůležitější. Například od prekambria do recentu je známa koloniální zelená řasa *Botryococcus*, která obsahuje až 90 % lipidů v sušině. Nahromaděním této řasy vznikly ordovické bituminózní hořlavé břidlice (kukersit) vyskytující se v Estonsku a v okolí Petrohradu a mnohé mladší bituminózní horniny. Její výskyt je znám i v českém limnickém karbonu a terciéru. Jako zdroj ropy se uvažují např. mocné uloženiny diatomitů v Ázerbajdžánu a Kalifornii. Zvýšený obsah organické hmoty, nutný pro vznik ropomatečných hornin, předpokládá velký rozkvět planktonických organismů. Dochází k němu při zvýšeném příjmu živin, jako např. v oblastech výstupných proudů nebo v místech, kam jsou živiny přiváděny ve větším množství z kontinentů. Pro vznik a akumulaci sapropelu jsou nejvýhodnějším prostředím sedimentační oblasti s anoxickým režimem u dna (zálivy, laguny, izolovaná moře), oblasti oxidického minima na kontinentálních svazích nebo místa, kde se hromadí organická hmota přinášená z kontinentu (říční delty).

Rozdílné chemické složení organických látek, z kterých se vytvořila ropa různých ložisek, se projevuje i v rozdílech jejího složení. Ze zbytků kontinentálních organismů vznikají obvykle parafinické ropy bohaté vosky, kdežto z marinního planktonu spíše ropy naftennické, s vysokým obsahem cykloalkanů. Poměry jednotlivých složek ropy však ovlivňuje nejen složení výchozí organické hmoty, ale i změny, ke kterým dochází během migrace uhlovodíků.

7.5.2. Účast organismů při transportu a ukládání sedimentárního materiálu

Materiál skládající usazené horniny zůstává v místě svého vzniku nebo je přemisťován na různě dlouhou vzdálenost. Kromě vody, větru nebo ledu se mohou přenášet účastnit i rostliny a živočichové. Některé způsoby transportu hornin organismy jsou zajímavé

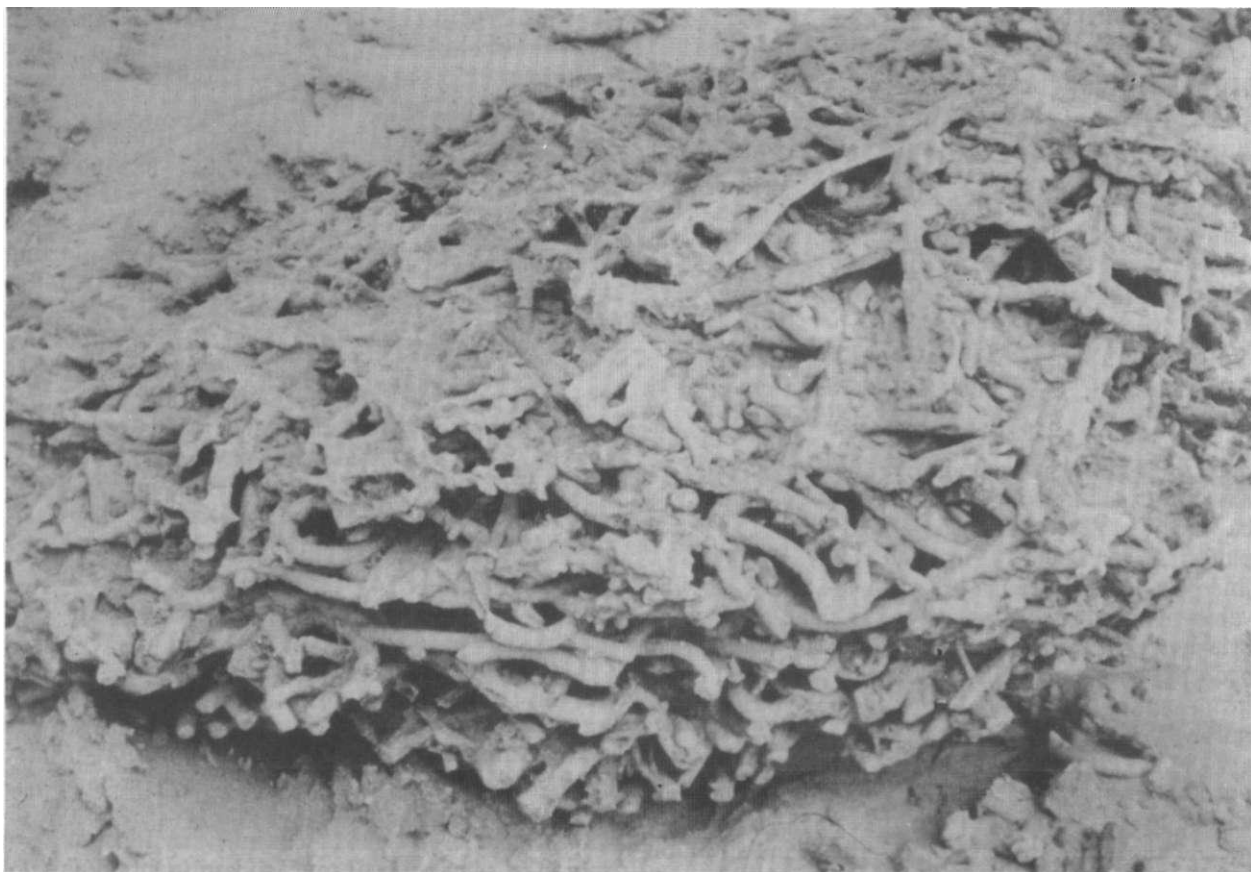
hlavně pro interpretaci sedimentačního prostředí a z paleoekologických hledisek. Sem patří například přemisťování písku a kamenů v žaludcích obratlovců. Mnozí recentní ptáci (např. pštrosi, kurovití, tuňáci), plazi (krokodýli, ještěři) a savci (tuleni, lvouni) polykají větší či menší kameny, které jim pomáhají při mechanickém rozmělnění potravy. Během času se povrch kamenů ohladí a bývá lesklý. Takové kameny nazýváme **gastrolity** a byly nalezeny i v kosterních pozůstatcích některých vymřelých obratlovců (dinosaurů, vodních ještěřů, plesiosaurů, krokodýlů, velkých pleistocenních ptáků z čeledi *Dinornithidae*, nosorožců a dalších). Gastrolity velkých druhů živočichů byly dost velké (až 12 cm, hmotnost přes 1 kg). Menších kamenů bylo napočítáno až 350 v jednom žaludku. V žaludku jednoho ptáka byly nalezeny gastrolity o hmotnosti 9 kg. Zatímco větší kameny v žaludcích zůstávaly, spolykaný písek odcházel s výkaly z těla a stával se součástí koprolitů. Tohoto původu jsou shluky křemenných zrn s rybími kostmi, nalézané v jílovitých sedimentech v miocenním cypřišovém souvrství chebské a sokolovské pánve.

Živočichové transportují na značné vzdálenosti také zbytky organismů, kterými se živí. Kettner (1955) popisuje, jak jsou spolu s mrožím trusem přenášeny ve velkém množství na ledových kráčích schránky mlžů *Mya truncana*, které rostou v koloniích na dně u pobřeží chladných moří. Mořští ptáci živící se mořskými měkkými zanášejí jejich schránky na souši, a tyto schránky se pak stávají součástí kontinentálních uloženin.

Bahno, kameny a schránky organismů transportují též rostliny. Přehled úlohy nižších rostlin při přemisťování sedimentárního materiálu podává Obrhel (1972).

Porosty sinic na vysychajících jílovitých usazeninách mohou po opětném zaplavení produkovat takové množství kyslíku, že bublinky, které se vytvářejí mezi vlákny, uvedou nejvyšší vrstvičku rozpraskaného bahna do vznosu. Proudem vody pak mohou být takové kusy jílovitých sedimentů zanášeny daleko od místa vzniku. E.F. Belevič popsal tento typ transportu z delty řeky Volhy a odhadl, že ročně může být z jednoho hektaru delty odneseno až 35 tun bahna (Obrhel, 1972). Valouny o hmotnosti až 10 kg mohou být přenášeny proudy vod spolu s hnědými řasami (např. chaluhami rodu *Fucus*), které je obrostly svými kořenovitými výrůstky (rhizoidy). Velké kameny, písek a půda mohou být transportovány též ve spleti kořenů stromů a keřů vyvrácených z mořských břehů nebo při povodních. Tak si lze vysvětlit přítomnost ojedinelých větších valounů či kamenů v hlubokomořských sedimentech.

Hovoříme-li o transportu materiálu organismy, je třeba se zmínit o **bioturbaci**, při které dochází k přemisťování a míšení sedimentárních částic. Bioturbaci jsou stírány primární textury sedimentárních hornin (např. laminace). Již Ch. Darwin popsal intenzivní bioturbaci u dešťovek a odhadl, že za rok vynesou na povrch na 1 m² až 2,5 kg půdy. Obdobně projde zažíváním traktem mnohočetnatých kroužkoveců (např. pí-



Obr. 7-21. Bloturbace. Vyvětralá fodichnia - výplně chodeb vyhloubených živočichy při požíráni sedimentu, vápnité pískovce Infralitorálu. Pillocén, souvrství Al Hishah, Lyble. Zmenšeno. Foto J. Krhovský.

sečníka, *Arenicola*) na přílivových plošinách na 1 m^2 až 780 kg sedimentu za rok. Na mořském dně je bioturbace dílem četných živočichů, kteří se pohybují v sedimentu, vyhrabávají si v něm doupata nebo jej požirají. Nejčastěji jsou to kroužkovci, mlži, ježovky, krabi a sumýši. Rychlost bioturbace, měřená jako míšení původně heterogenních sedimentů, se podle literárních údajů shromážděných Kukalem (1983) pohybuje v hlubších vodách (pod 600 - 700 m) od $0,5$ do 400 cm^3 za 1 000 let. V mělčích vodách je řádově stokrát rychlejší: za 2 - 3 měsíce jsou horní 2 - 3 cm sedimentu zcela přepracovány. V menší míře se bioturbace projeví za stejné období do hloubky až 10 cm, ojedinělé chodbičky mnohoštetinových kroužkoveců mohou zasahovat až do 30 cm. Na kontinentech způsobují bioturbaci kromě dešťovek ve větší míře i obratlovci (krtci, hlodavci, hrabaví ptáci) a hmyz (termity, mravenci).

Sedimentace jílových minerálů suspendovaných ve vodním prostředí je velice pomalá a v hlubokých částech oceánů by i v případě absence jakýchkoli proudů trvala desítky až stovky let. Běžnými mechanismy, které rychlost klesání urychlují, je agregace částic fyzikálními pochody nebo stmelování ve fekální hlízky. Fekální hlízky (pelety) jsou oválná tělíška rozměru písečných zrn. Vznikají v tělech filtrátorů kompakcí nestrávených zbytků potravy a anorganických částic, které byly zachyceny při filtraci vody. Rychlost filtrace

a objem vody filtrovaný zooplanktonem, převážně koryši, je ohromný. Bogorov (1969) vypočítal, že veškerý zooplankton přefiltruje za 182 dní tolik vody, kolik je jí ve světových oceánech. Tento proces vede ke kompakci nejen terigenního a vulkanického materiálu, který je ve vlnosku, ale též organického detritu. Nepatrné destičky vápnitého nanoplanktonu by neměly při pomalé sedimentaci ($0,15 \text{ m}$ za den) reálnou možnost dostat se do větších hloubek a rozpustily by se již během klesání. Zaživacím traktem zooplanktonu, který se vápnitým nanoplanktonem živí, projdou kokolity neporušené a sedimentují pak ve fekálních hlízkách, chráněny před rozpuštěním organickou hmotou obsaženou v hlízkách a jejich mukózním povlakem. Ke dnu klesají fekální pelety koryšů o rozměrech $0,25 \text{ mm}$ rychlostí přibližně 40 až 440 m za den. Pro zachycení nejjemnějších sedimentačních částic má značný význam též činnost bentózních filtrátorů. Pro pochopení vlivu této aktivity na rychlost sedimentace uvedme například to, že pro zajištění života musí bentózní organismy Azovského moře přefiltrovat celý jeho objem 2 - 3 krát ročně.

Některé organismy působí při sedimentogenezi právě opačným způsobem než ty, které se podílejí na transportu sedimentárních částic. Jsou to především rostliny, které ovlivňují fyzikální parametry prostředí tak, že dochází k zachycování sedimentárních částic a k omezení eroze. Povlaky bakterií, vláknitých sinic

či řas (angl. algal mats) spojují volně sedimentární částice a do značné míry tak stabilizují povrch sedimentů; chrání jej před vodní i větrnou erozí. V mělkovodním mořském prostředí zachycují sedimentární částice husté porosty řas nebo cévnatých mořských rostlin (*Zostera*, *Thalassia*). Stejnou funkci mohou mít v mořském prostředí husté kolonie přisedlých živočichů, na souši takto působí porosty řas, lišejníků a cévnatých rostlin (viz kapitola 7.6.2.).

Pohybující se organismy transportují prvky koncentrované ve svých tělech, a to někdy i na značné vzdálenosti. Je to důležité z hlediska koloběhu prvků v biogeochemických cyklech. Rybožraví ptáci například přenášejí z mořského prostředí prvky fosfor a dusík z

rybích těl na souš, kde se hromadí v guánu. Během masových tahů různých živočichů (sarančí, některých motýlů, lososů, lumíků) je množství přenášených biogenních prvků často ohromné,

Za transportní funkci organismů v biogeochemických cyklech lze považovat i převod prvků z jednoho typu zásobníku do druhého: například převod uhlíku z atmosféry do organické hmoty a odtud do litosféry (jako součást uhlí, ropy nebo kerogénu), transport vápníku či křemíku z hydrosféry do litosféry ve schránkách horninotvorných organismů, převod kyslíku fotosyntetickou činností z hydrosféry do atmosféry nebo převod dusíku z pedosféry do atmosféry či obráceně činností bakterií.

7.6. Změny životního prostředí vyvolávané organismy

V přírodě nelze oddělit působení organismů na vnější prostředí od vlivu prostředí na organismy. Jestliže se v učebnici probírá část tohoto působení v kapitole o paleoekologii a část v následujících odstavcích, je to jen obraz tradičního členění vědních disciplín. Nutnost chápat životní prostředí jako systém vzájemně se ovlivňujících složek a procesů vyústil v rozvoj interdisciplinárního studia životního prostředí - nauky o biosféře (v anglické literatuře se užívá pojmu environmental science).

Vývoj biosféry se od samého počátku její existence realizuje mechanismem zpětné vazby. Změny vyvolané prostředím působí na organismy, ty se změnám přizpůsobují nebo hynou, a to působí zpětně na prostředí. Vývoj živých a neživých složek biosféry tedy probíhá v těsné vzájemné vazbě, lze hovořit o koevoluci těchto složek. Lovelock a Margulis (1974) dokonce vyslovili hypotézu, že chemické složení atmosféry (množství reaktivních plynů jako O_2 , CO_2) a teplota v jejích nižších vrstvách je aktivně ovlivňována biotou tak, aby dosahovala pro ni optimálních hodnot. Tuto hypotézu nazvali podle antické bohyně Země - Gaia. „Hypotéza Gaia“ představuje více, než soupis biogeochemických cyklů. Předpokládá, že tyto zpětné vazby jsou adaptivní, ovlivňované selekcí, nikoli pouze pasivní. Globální ekosystém je prezentován jako homeostatický superorganismus, který má schopnost aktivně udržovat vnitřní rovnováhu a předcházet poruchám. V r. 1979 definuje J. E. Lovelock hypotézu Země-matky (Gaia Hypothesis) jako aktivní udržování pro život příznivých fyzikálních a chemických podmínek v atmosféře, v oceánech i na povrchu Země samou přítomností života. Takové interpretaci dynamické rovnováhy mezi prostředím a biotou však odporují poznatky z historické geologie. Vztah dynamické rovnováhy byl vážně narušen již v raných stádiích vývoje života samými organismy, když došlo k „otravě“ atmosféry kyslíkem. Organismy se této změně dokázaly přizpůsobit, ale rozhodně v tom nelze spatřovat důklad aktivního vytváření příznivých podmínek. A to i přesto, že volný kyslík umožnil posléze vznik

efektivnějšího metabolismu. Neznáme totiž způsob, který by biotě jako celku umožňoval predikci (předvídaní). Větší část autorů se proto staví k této hypotéze kriticky.

Koncepce Země-matky má však velký význam jako přirovnání. Srovnání různých hierarchických úrovní uspořádání globálního ekosystému (konkrétně biosféry jako celku a jedince s jeho homeostázou) umožňuje lépe si uvědomit vzájemnou provázanost a komplexnost vztahů a závislostí ve světě, jehož jsme součástí.

Význam studia vzájemného působení složek biosféry vzrostl v posledních letech, kdy se začaly projevovaly nepříznivé důsledky lidské činnosti. Jedině systérová analýza, která povede k pochopení mechanismů řídicích vzájemné vztahy mezi biotou a jejím prostředím a poznání vývoje těchto vztahů v geologické minulosti, umožní lidstvu zamezit katastrofám, ke kterým by mohlo dojít neuváženými zásahy do přírodního dění. Změna jediného procesu vyvolá totiž celý řetězec následných reakcí, jejichž dopad nelze bez znalosti všech vztahů zodpovědně zhodnotit. Paleontologie přináší pro řešení otázek souvisejících s budoucností lidstva cenné informace. Mnohé katastrofické události v geologické historii drasticky změnily diverzitu zemské bioty. Geologická historie tedy poskytuje celou řadu modelových situací pro předvídaní nepříznivého dopadu změn různých faktorů životního prostředí na život na Zemi. Studovat reakce jednotlivých organismů, ekosystémů i celé bioty na změny prostředí, ale i jejich podíl na těchto změnách, to je nezastupitelný úkol paleontologie.

7.6.1. Vliv organismů na podnebí

Podnebí (klima) je dlouholetý souhrn atmosférických podmínek typických pro dané místo. Klimatické podmínky charakterizuje průměrná roční teplota, její denní a sezónní kolísání, množství srážek a jejich rozložení během roku, vlhkost vzduchu, proudění v atmosféře a atmosférický tlak.

Změny klimatu mohou být vyvolávány astronomickými, geofyzikálními nebo meteorologickými faktory. K prvním patří změny svítivosti Slunce, sklonu osy Země k rovině její oběžné dráhy nebo změny rychlosti rotace. Ke geofyzikálním faktorům náležejí změny vnitřních zdrojů tepla, magnetického pole, změny rozdělení souší a pevnin, rozlohy šelfových moří, změny konfigurace a výšky horských hřebenů. Meteorologické faktory jsou např. změny hmotnosti a chemické skladby atmosféry a hydrosféry, obsahu vodní páry, CO₂, aerosolů apod. Organismy se na změnách klimatu podílejí zejména tím, že ovlivňují obsah plynů v atmosféře, které mění její průchodnost pro různé typy záření.

Sluneční záření, které dorazí k Zemi, je buď absorbováno, nebo odraženo. Nejvíce záření se odráží od mraků a prachových částic rozptýlených v atmosféře, nejsilnější absorpci vykazuje zemský povrch. Většina slunečního záření pohlcená půdou, oceány, skalami a vegetačním krytem se vrací do atmosféry jako tepelné infračervené záření. Toto tepelné záření je opět zčásti absorbováno některými plyny v atmosféře, které tak snižují únik tepla z povrchu Země. Sklo užívané ve sklenicích funguje obdobným způsobem jako tyto plyny: propouští krátkovlnné sluneční záření a zadržuje dlouhovlnné, infračervené. Proto je působení plynů vedoucí k oteplování atmosféry nazýváno **skleníkový efekt** a plyny, které jej vyvolávají, **skleníkové plyny**.

Ke skleníkovým neboli radiačně aktivním plynům patří vodní páry, oxid uhličitý, metan nebo oxid dusný. Z těchto plynů jsou nejdůležitější vodní páry, které pohlcují velkou část slunečního záření odraženého od zemského povrchu v infračervené oblasti spektra. Ponechávají však „okno“ pro vyzařování ve vlnové délce 8-18 μm. Záření v rozsahu 12-18 μm je pohlcováno oxidem uhličitým. Metan a oxid dusný absorbují záření v krátkovlnné části „okna“, ozón a O₂ v jeho střední části.

Již koncem minulého století poznal význam CO₂ pro tepelnou rovnováhu zemské atmosféry S.A. Arrhenius. Odhadl, že při zdvojnásobení obsahu CO₂ v atmosféře by se zvýšila teplota o 6 °C. Většina dnešních modelů dochází za stejných podmínek k průměrným hodnotám oteplení 1,5-3,5 °C. Oteplení v tropických oblastech by bylo prakticky zanedbatelné, kdežto v polárních krajích by znamenalo zvýšení o 7-8 °C. Kdyby naopak v zemské atmosféře nebyly žádné vodní páry ani CO₂, poklesla by průměrná teplota na Zemi na -15 °C.

Neustálé zvyšování obsahu CO₂ v atmosféře (v posledních desetiletích o 0,4% ročně) vede většinu odborníků k závěru, že klima se bude na Zemi měnit. Parciální tlak CO₂ v atmosféře je ovlivňován složitými vztahy mezi atmosférou, hydrosférou, litosférou a živými organismy. Oxid uhličitý je uvolňován zvětváváním karbonátových i silikátových hornin, vulkanickou činností, dýcháním a mineralizací odumřelé organické hmoty (obsah CO₂ v půdním vzduchu je 0,1-15 % oproti 0,03% v atmosféře). Odčerpáván je při fotosyntéze a tvorbě karbonátových hornin. Mezi hyd-

rosférou a atmosférou probíhá intenzivní výměna, která je ovlivňována teplotou a cirkulací v oceánech. Složitější vztahy jsou mezi množstvím uhlíku uvolňovaného z litosféry při větrání a při vulkanické činnosti a množstvím uhlíku ukládaném v karbonátech a v organické hmotě pohřbené v sedimentech.

Za nejzávažnější příčinu růstu koncentrace CO₂ se v současné době často považuje intenzivní spalování fosilních paliv a vypalování lesů. Odhaduje se, že se tím ročně uvolňuje zhruba 7.10⁹ tun CO₂ ročně, to je mnohem více, než se uvolňuje při větrání hornin a vulkanickou činností dohromady. Odhad množství CO₂ procházejícího ročně ekosystémy recentních organismů - 108.10⁹ tun - však ukazuje, že značný vliv na kolísání obsahu CO₂ v atmosféře mohou mít i různé stavy těchto ekosystémů.

V posledních letech se zvyšuje též obsah dalších skleníkových plynů, např. oxidu uhelnatého (vzniká ve spalovacích motorech a fotochemickou oxidací organických látek ve vzduchu) i plynů čistě bakteriálního původu: metanu a oxidu dusného.

Koncentrace skleníkových plynů v atmosféře se mění jak geograficky, tak v čase. Jejich množství vzrůstá v době vegetačního klidu a snižuje se v době intenzivní fotosyntézy. Nejvíce je jich nad mírnými šířkami severní polokoule. Z toho lze usuzovat, že právě tam jsou zdroje těchto plynů. Často se to přičítá větší koncentraci průmyslu na severní polokouli. Zavarzin a Clark (1988) uvádějí, že maximální koncentrace CO₂, CH₄ a C₂H₆ byly objeveny nad oblastmi tundry a boreálních lesů a že to souvisí s mikrobiálními procesy v podzolových a oglejených půdách. Soudí, že příčinou změn koncentrací skleníkových plynů je posílení aktivity anaerobních mikrobiálních společenstev.

Organické látky vytvářené fotosyntézou jsou rozkládány životní činností bakterií v anaerobní, přechodné i aerobní vrstvě půdy. Vznikají přitom různé plyny, které unikají do atmosféry. Každá zóna obsahuje specifická společenstva bakterií. V anaerobní zóně probíhají redukční pochody, v přechodné zóně probíhá podle specifických podmínek buď oxidace, nebo redukce. Konečně v aerobní zóně se oxidují jak výchozí organické látky, tak sloučeniny vytvořené bakteriemi přechodné a anaerobní zóny. Tok plynů unikajících do atmosféry je tedy výslednicí dvou po sobě následujících procesů: jednak vytváření plynů mikroorganismy v anaerobní zóně a jednak procesu oxidace těchto plynů bakteriemi v aerobní zóně půdy. Na rozdíl od podmínek v sedimentech na dně vodních nádrží (moří, jezer), kde se tyto zóny rozprostírají v pravidelných oddělených horizontech, má zonalita v půdě mozaikovitý charakter. Při zaplavení půdy dochází k porušení aerobní zóny a tím i podmínek pro životní činnost aerobních mikroorganismů. To vede ke zvýšené emisi plynů, zejména metanu, z půdy.

Působení skleníkových plynů je zesilováno různými zpětnými vazbami. Když se zvýšením obsahu např. CO₂ v atmosféře zvýší teplota, sníží se v polárních oblastech rozsah ledovců. Tím se sníží albedo, zemský povrch pohltí více slunečního záření a dojde k dalšímu oteplení globálního klimatu. Oteplením se rovněž zvyšuje obsah vodních par v atmosféře, což dále zesiluje skleníkový efekt.

Když vezmeme v potaz nejen stavy atmosféry, ale i ostatních složek biosféry, ukazuje se podle některých

modelů, že vliv ohromné masy vody v oceánech by měl díky změněné cirkulaci zabránit přílišným výkyvům průměrné teploty v jednotlivých klimatických pásmech i při osminásobném vzrůstu obsahu CO₂. Je totiž třeba si uvědomit, že veškeré množství tepla v atmosféře se rovná teplu obsaženému ve svrchní 3 m hluboké vrstvě vody v oceánech.

Dvakrát až třikrát vyšší parciální tlak CO₂ v atmosféře než je v současnosti, a s tím související vyšší teplota, je podle některých modelů předpokládán v křídě a starších třetihorách (Popp et al. 1989).

Pro střední křídou se objevily i nereálné údaje o 13krát vyšší koncentraci (Lasaga, Berner a Carrels 1985, podle Popp et al. 1989). Tyto modely vycházejí z hodnot 6 °C v nerozpustné organické hmotě (kerogénu), která pochází z odumřelého planktonu a zůstává zachována v mořských sedimentech. V kerogénech sedimentů pocházejících ze střední křídou je 5¹³C v průměru o 9 ‰ menší než v kerogénu z neogenních nebo recentních sedimentů. Tento rozdíl vysvětlují tím, že fototsyntetická frakcionace izotopů uhlíku mohla být tehdy vyšší z důvodů snadné dostupnosti CO₂ ve fotické zóně oceánů. Většímu množství CO₂ rozpuštěného v mořské vodě by měl odpovídat i jeho vyšší obsah v atmosféře nebo nižší produktivita fytoplanktonu v epipelagiálu. Podle Poppa et al. (1989) však nelze vyloučit ani to, že vzrůst 6¹³C v kerogénu počínaje neogénem byl způsoben rozvojem skupiny fotoautotrofů, kteří mají schopnost asimilovat místo CO₂ větší množství HCO₃⁻ (např. sinice *Synechococcus*, která v recentu vytváří 50 - 80 % primární produkce organické hmoty v oligotrofních oceánech a 2 - 25 % v pobřežních vodách). Poměr ¹³C/¹²C v HCO₃⁻ je totiž při 25 °C o 9 ‰ větší než v CO₂.

Množství CO₂ snížené na polovinu současného množství bylo zjištěno v ledových pastech - v bublinkách vzduchu zamrzlých v ledových Grónska a Antarktidy - pocházejících z doby ledové. Zatím neexistuje jednotný názor, zda je toto snížení primární příčinou nebo spíše důsledkem ochlazení v dobách ledových. Zdá se, že snížení koncentrace CO₂ v atmosféře by mohlo mít pro její tepelnou bilanci mnohem dramatičtější důsledky, než vzrůst jeho koncentrace.

Na to, jaký byl obsah CO₂ v prebiotické atmosféře, se názory různí. Někteří autoři se domnívají, že byl vysoký, obdobně jako je tomu v současné době na planetě Venuši. Vysoká koncentrace CO₂ (před 4,25.10⁹ lety až 1 000krát vyšší než v současnosti, před 1.10⁹ lety 100krát vyšší - Hart 1978) měla podle tohoto scénáře vytvářet výrazný skleníkový efekt. Ten by udržoval teplotu atmosféry a hydrosféry nad bodem mrazu. Tepelné ochrany bylo zřejmě třeba, protože se předpokládá, že intenzita slunečního záření ve starším archaiku, kdy se slunce teprve dostávalo vývojem mezi hvězdy hlavní posloupnosti, bylo zhruba o 20 - 35 % slabší než v současné době. Jiní autoři se domnívají, že vysoký obsah CO₂ v atmosféře byl pouze v nejstarším archaiku. Jeho vysoká koncentrace by totiž zvýšila i množství CO₂ rozpuštěného ve vodě oceánů. Následně snížení pH by zintenzivnilo zvětrávání a vedlo k rychlejšímu uvolňování kationtů ze zemské kůry. Jejich aktivitou by došlo řádově po sto milionech let k fixaci větší části CO₂ v uhličitanech. Obsah CO₂ v atmosféře by se pak podle jejich názoru řádově přiblížil jeho současné koncentraci. Otázkou však zůstává přesnější odhad poměru mezi CO₂ dodávaného vulkanickou činností a množstvím CO₂ konzumovaným při zvětrávání.

Na představu vysoké koncentrace CO₂ v atmosféře a intenzivní tvorby uhličitánů navazuje i model chemického složení prekambriálního oceánu. Na rozdíl od situace ve fanerozoiku, kdy je sodík vázán především v chloridech (halitu), měl být v prekambriu především v uhličitanech, zejména v sodě Na₂CO₃ (sodový oceán).

Mezi meteorologickými faktory ovlivňujícími podnebí jsme uvedli i obsah aerosolů v atmosféře. Dispergovanou fází může být jemný prach zviřený větrem nebo produkovaný sopečnou činností, soli uvolňované z mořské vody nebo produkty antropogenního původu vznikající spalováním. Většina aerosolů může tvořit kondenzační jádra, na kterých dochází ke zkapalnění vodní páry. Větší množství aerosolových částic urychluje při dostatečné vlhkosti vzduchu tvorbu oblaků a mlh a tím i zvyšuje albedo, čímž se snižuje množství slunečního záření dopadajícího na zemský povrch. Důležitým zdrojem kondenzačních jader nad oceány jsou metylsulfonátové aerosoly, které vznikají oxidací dimetylsulfidu produkovaného mořskými planktonickými řasami (Charlson et al. 1987). Vymření zhruba 90 % druhů vápnatého planktonu, ke kterému došlo během katastrofického vymírání na hranici křídou a terciéru, mohlo podle názoru některých autorů značně snížit množství metylsulfonátových aerosolů nad oceány. Předpokládají, že snížená tvorba oblaků a tím zmenšené albedo vedly k zvýšení množství slunečního světla dopadajícího na povrch země, jehož teplota tím mohla vzrůst; podle jejich odhadu o 6 °C.

Důležitou složkou stratosféry, ovlivňující spektrum slunečního světla dopadajícího na zemský povrch, je ozón, **O₃**. Vzniká působením ultrafialového záření na molekulární kyslík. Ozónová vrstva (ozónosféra) je ve výškách 20 - 50 km a účinně filtruje ze slunečního záření ultrafialovou složku o vlnové délce 0,220 - 0,330 um, která narušuje chemické vazby v organických sloučeninách. Organismy vystavené intenzivnímu ultrafialovému záření brzy hynou. Proto je vrstva ozónu v současné atmosféře účinný ochranný štít, důležitý pro existenci života na Zemi. Předpokládá se, že vznik ozónové vrstvy souvisí se zvýšením obsahu kyslíku v atmosféře činností fotosyntetizujících organismů.

Dokud nebyl v prekambriu v atmosféře dostatek kyslíku, mohlo dopadat ultrafialové záření až na zemský povrch a bylo asi v době vzniku života jedním z důležitých zdrojů energie pro prebiotické syntézy organických molekul. Zpočátku mohly živé systémy existovat výlučně ve vodním prostředí, kde byly chráněny před ultrafialovým zářením vrstvou vody.

Určité množství ozónu vzniká i z kyslíku uvolňovaného fotodisociací vodní páry (Berkner a Marshall 1965), ale větší na autorů pokládá tento proces za málo efektivní. Nicméně existují odhady, že se v podmínkách prebiotické atmosféry obsahující při vysokých teplotách více vodních par mohlo stejné množství kyslíku, jako je v současné atmosféře, uvolnit fotodisociací za 30 000 let (Walker 1977). I když by se značná část takto vzniklého O₃ spotřebovala na oxidaci redukovaných sloučenin, měla by tato rychlost stačit k tomu, aby se v atmosféře vytvořilo víc než 0,5 % kyslíku. Tuto koncentraci pak někteří autoři považují již za dostatečnou k vytvoření biologicky efektivního ozónového štítu. Carver

(1980) dokonce usuzuje, že se biologicky účinná ozónová vrstva vytvořila již při obsahu kyslíku rovném zhruba tisícině současné koncentrace a že existovala po větší část proterozoika. Tomu by nasvědčovala i existence ozónové vrstvy, zjištěná meziplanetárními sondami Phobos v atmosféře Marsu ve výškách 25-40 km.

7.6.2. Význam rostlinného krytu pro tvorbu životního prostředí

Rostlinný kryt ovlivňuje ve svém okolí v první řadě meteorologické faktory podnebí (teplotu, vlhkost apod.). Je obecně známo, že mikroklima přízemní vrstvy vzduchu v porostech vegetace se liší od poměrů v místech bez rostlinného krytu. Uvnitř porostů je méně intenzivní záření, menší rychlost větru, teplota tam kolísá povolněji, je tam vyšší vzdušná vlhkost. Z geologického hlediska je významnou funkcí vegetace její účast v hydrologickém cyklu, kterou můžeme shrnout do následujících tří bodů.

1. Ovlivňuje množství srážek, které se dostávají do půdy. Část srážkové vody je spotřebována vegetací aniž by se dostala do půdy. Toto množství záleží na charakteru vegetace a na typu srážek (rosa, déšť, sníh). Převážná část srážkové vody zachycené na rostlinách však není rostlinami přímo využita a vypaří se. V jehličnatých lesích činí ztráta vody tímto způsobem 20 - 35 %, ve smíšených lesích mírného pásma 15 - 30 %, v hustých tropických lesích 35 - 70 %, na travnatých porostech průměrně 10 % celkových srážek (Larcher 1988).

2. Vegetace ovlivňuje poměr mezi množstvím vody, které zůstane v půdním profilu a které se dostane do podzemních vod. V místech bez rostlinného krytu odtéká mnohem větší množství vody po povrchu, než v místech s rostlinným krytem. To vede mimo jiné k intenzivnější erozi.

3. Přítomnost rostlin mění množství zachyceného záření a množství vody, která se vypaří. Nedosahuje-li voda v půdě výše než 10*-20 mm pod povrch, nemůže se sama odpařovat, jestliže není transportována rostlinami. Kořeny zasahující do hlubších částí půdy zachycují přítomnou vodu a odvádějí ji do nadzemních částí, kde se vypařuje. Spotřeba vody rostlinami je přibližně úměrná množství jejich zelené hmoty. Největší obrát vody bývá v porostech rostoucích na bažinatých stanovištích nebo na místech, kde mají rostliny snadný přístup k podzemní vodě. Tyto porosty vydávají mnohem více vody, než kolik jí dodávají srážky, a někdy i více, než kolik se vypaří z volné vodní hladiny. Nejmenší obrát vody mají porosty v suchých oblastech. Množství vypařované vody mění homoiohydrické rostliny podle potřeby otevíráním a zavíráním průduchů na listech.

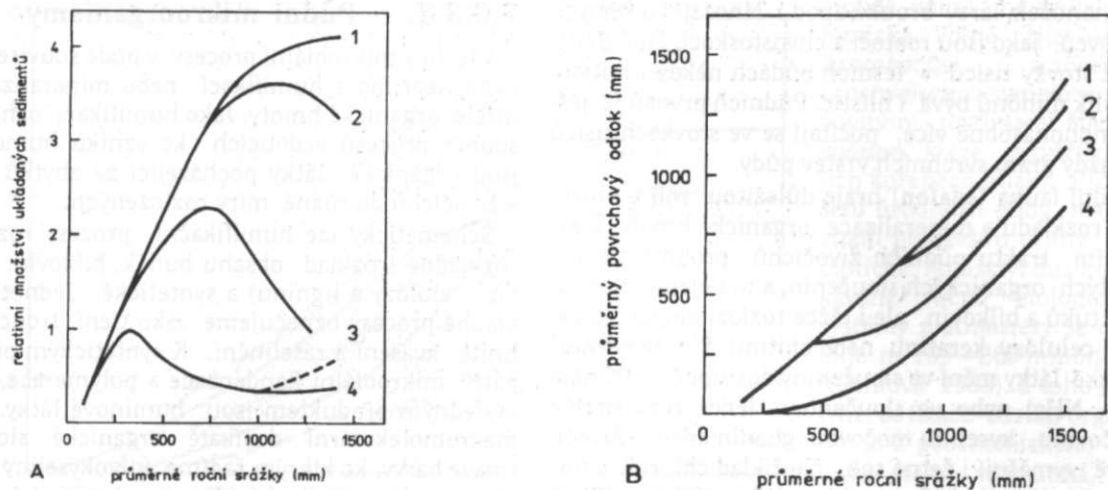
Zásadní význam má rostlinný kryt pro zpevňování sypkých sedimentů (např. písčiny, dun) a jako ochrana před erozí a denudací půdy. Zmenšení rychlosti proudění vzduchu v rostlinném krytu, zmenšení povrchového odtoku srážkové vody a zpevnění sedimentárních částic (povrchové povlaky sinic, řas, lišej-

níků nebo prorůstání půdy spleť kořenů) omezuje odnos půdy z exponovaných míst (hory, svahy apod.).

Tento význam jasně dokumentují případy, kdy byl vegetační kryt neuváženou lidskou činností odstraněn. Známé jsou případy hluboké eroze ve východním Středomoří. Na kopcích, odkud byly v antických dobách vykáceny všechny stromy, byla časem snesena veškerá půda a hluboká eroze se zařizla do skalního podkladu. Jiným příkladem je kácení tropických lesů. Někdo by se mohl domnívat, že půda deštých tropických pralesů je mimořádně úrodná. Ale pravý opak je pravdou. Většina živin v tomto ekosystému je vázána v živé hmotě, především rostlinné. V půdě jich je pouze malá zásoba. Ani odumřelá organická hmota není významným zásobníkem důležitých biogenních prvků, protože je v tropických podmínkách rychle destruována. Když se vykácí les, půda pod tropickým sluncem rychle vysychá a pak ji, vzhledem k malé soudržnosti, snadno odnáší dešťová voda. Rychle se obnaží půdní horizont obohacený oxidy železa, které se na slunci dehydratují a spečou do pevné krusty (feralitu). Taková vrstva je pro kořeny rostlin neprůchodná a místa, kde dříve rostla bujná vegetace tropického pralesa, se mění v mrtvou poušť.

Vliv charakteru vegetačního krytu na fyzikální podmínky v sedimentačních pánvích zhodnotil ve své teorii biostáze a rexiostáze Erhart (1956). Jako biostázi označuje období, kdy je na kontinentu stabilní vegetační pokryv, který brání intenzivnější erozi. Proto se do sedimentačních bazénů dostává relativně méně siliciklastického materiálu než v období rexiostáze, kdy je z klimatických nebo jiných ekologických důvodů povrch pevniny bez rostlinstva. Další rozdíly mezi sedimenty vznikajícími v období biostáze a rexiostáze jsou geochemické povahy. Způsobují je rozdíly v působení klimatu a vegetace na zvětrávací procesy a rozdíly v účasti organických komplexů při transportu různých prvků.

Během geologické historie se vliv rostlinného krytu měnil s tím, jak probíhala evoluce rostlin. Počáteční kolonizace souše ve starším paleozoiku probíhala pravděpodobně pouze na mořských pobřežních pláních a ve vlhkých údolích. Proto byl vliv vegetace na hydrologický režim zprvu jen malý a lokální. Usazeniny byly splavovány z neporostlých, vyvýšených míst a dočasně akumulovány v údolích stejně, jako před výstupem rostlin na souš. Rychlá eroze neumožňovala dlouhodobé zvětrávání na místě. Proto měly říční sedimenty větší podíl hrubších klastik než v pozdějších dobách. Pouze v dolní části toků stabilizovala vegetace běhy toků a naplaveniny. S vývojem rostlin schopných osidlovat prostory mezi řekami se odnos sedimentů dále snížil. Podmínky podobné dnešním však nastaly, až když došlo v mladších třetihorách k rozvoji travních porostů. Současný vliv vegetačního krytu je ovšem značně pozměněn zásahy člověka. Předpokládá se, že eroze půdy je dnes přibližně dvakrát větší než v době před začátkem zemědělského obdělávání půdy.



Obr. 7-22. Hypotetické křivky ilustrující vztah mezi atmosférickými srážkami a množstvím ukládaného sedimentu v různých etapách vývoje rostlinstva. Největší průměrná množství ukládaných sedimentů v dnešní době jsou označena na ose y hodnotou 1. Křivka (1) odpovídá období před výstupem rostlinstva na souši, (2): období primitivní, psilofytové vegetace, (3): období nahosemenných a krytosemenných rostlin, (4): období po vzniku travních porostů. Podle Schumma, 1968.

7.6.3. Účast organismů na vzniku půd

Jako půdu označujeme směs povrchových zvětralin zemské kůry, organických zbytků a živých organismů. Soubor půd na zemském povrchu tvoří pedosféru, základní složku kontinentální biosféry. Půda vzniká vzájemným působením podnebí a organismů na matečnou horninu. Tento půdotvorný proces se skládá z dílčích procesů, jako je destrukce matečné horniny (substrátu), syntéza nových minerálů, přeměna a rozklad organických látek nebo přemísťování a akumulace různých látek.

Půda je nejen zevním prostředím pro půdní organismy, ale zároveň i produktem jejich činnosti. Vliv živých organismů na půdotvorný proces, označovaný jako biotický půdotvorný faktor, je mnohostranný. Na destrukci hornin, z nichž půda vzniká, podílejí se organismy fyzikálním působením (např. tlakem kořenů v trhlinách) a chemicky - vylučují organické kyseliny, které usnadňují větrání minerálních částic a uvolňování živin. Činností organismů vzniká v půdě humus, který je nositelem její úrodnosti. Rostliny i půdní fauna slouží jako akumulátor biogenních prvků v horních vrstvách půdy (biologická sorpce), odkud by jinak byly vyluhovány. Dále se organismy účastní rozkladu organické hmoty, mikrobiální transformace živin, fixace atmosférického dusíku a koloběhu živin v půdě.

7.6.3.1. Zelené rostliny v půdotvorném procesu

Roli primárních producentů organické hmoty v půdotvorných procesech zastávají zelené rostliny. Do půdy se rostlinná hmota dostává jednak z odumřelých kořenů, jednak z hrabanky, která vzniká akumulací odumřelých povrchových částí rostlin. Zbytky nad-

zemních orgánů rostlin se rozkládají většinou v aerobních podmínkách, a jsou proto mineralizovány daleko rychleji než části podzemní.

S rozvojem kořenového systému rostlin jsou spojeny nejen tvorba humusu, ale i vytváření půdní struktury a intenzivní rozvoj mikrobiální činnosti v půdě. Kolem kořenů se vyskytuje větší množství mikroorganismů než v ostatních částech půdy. Je to tím, že rostliny vylučují z kořenů velké množství organických látek. V kořenových výměšcích vikvovitých rostlin jsou např. obsaženy aminokyseliny, u trav a ostatních rostlin převládají cukry a organické kyseliny. Zóna v bezprostřední blízkosti kořenů příhodná pro rozvoj mikrobů se nazývá rhizosféra. Mikroorganismy žijící v rhizosféře produkují organické kyseliny, které rozkládají minerální složky půdy (např. fosfáty) a významně se tak účastní při výživě rostlin.

Kořeny vylučují látky, které podporují rozvoj mikroorganismů. Kromě nich vylučují kořeny některých druhů rostlin (např. břízy, akátu, ořešáku) i látky, které brzdí růst mikrobů nebo je dokonce usmrcují. Tyto produkty nazýváme fytoncidy.

Pro zamezení acidifikace půdy je důležitá přítomnost bazických kationtů (vápníku, hořčíku, sodíku, draslíku). Voda prosakující půdním profilem má tendenci transportovat tyto prvky do spodních horizontů. Význam homoiohydričtých rostlin spočívá v tom, že čerpají roztoky s bazickými kationty z hloubky na povrch, kde je zabudují do svých stonků a listů. Po rozkladu odumřelé rostlinné hmoty jsou tyto prvky opět uvolňovány do svrchních půdních horizontů. Je to velmi důležitý proces, neboť udržuje půdní komplex v rovnovážném stavu.

7.6.3.2. Půdní fauna

V půdě žije obrovské množství živočichů. Na jednom čtverečním metru půdy jsou v mírném pásmu desítky až stovky větších bezobratlých (dešťovek,

mnohonozek, larev brouků apod.). Množství drobných členovců, jako jsou roztoči a chvostoskoci, činí desítky až stovky tisíců, v lesních půdách někdy i milión. Několik miliónů bývá i hlístic. Půdních prvoků je ještě mnohonásobně více, počítají se ve stovkách tisíců na každý gram svrchních vrstev půdy.

Půdní fauna (**edafon**) hraje důležitou roli v procesech rozkladu a mineralizace organické hmoty. V zaživacím traktu půdních živočichů probíhá štěpení složitých organických sloučenin, a to nejen uhlohydrátů, tuků a bílkovin, ale i těžce rozložitelných látek, např. celulózy, keratinu nebo chitinu. Tím se tyto organické látky mění ve sloučeniny dostupné rostlinám (CO_2 , NH_3) nebo ve sloučeniny lehce rozložitelné (močovinu, kyselinu močovou, guanin apod.). Živočichové vyměšují i četné soli, například chloridy a fosfáty draslíku, hořčíku, sodíku nebo vápníku. Touto rozkladnou činností se půdní organismy zapojují do biologického koloběhu látek.

Rychlost mineralizace závisí na mnoha faktorech, především na trofické struktuře půdního ekosystému. Energie uvolňovaná při rozkladu organické hmoty umožňuje existenci několika trofických úrovní. Základem tohoto saprofytického potravního řetězce jsou populace bakterií, hub a aktinomycet. Ty jsou požírány (mimo jiné) prvoky a hlísticemi, které jsou pak potravou dalších bezobratlých živočichů, například roztočů. Je prokázáno, že eliminace roztočů z ekosystému vede k velkému rozmnožení hlístic, které pak intenzivně redukuje populace mikroorganismů. Pokusně došlo tímto způsobem ke snížení rychlosti rozkladu organické hmoty o 40%.

Činnost živočichů je důležitá i pro vznik půdní struktury, která ovlivňuje úrodnost půdy. Drobné organominerální hrudky tvořící základ drobtovité struktury jsou exkrementy různých bezobratlých, zejména dešťvek. V zaživacím traktu živočichů dochází nejen k metabolickým přeměnám organických složek, ale i ke změnám chemického složení minerálních složek půdy.

Kromě toho ovlivňují živočichové půdotvorný proces i řadou mechanických aktivit. Razi v půdě chodby, čímž zvětšují její pórovitost, propustnost pro vodu i provzdušnění. To přispívá k vytváření vhodných fyzikálních podmínek pro mineralizaci organické hmoty. Rovněž fyzikální dezintegrace organických zbytků vede k zintenzívnění rozkladu, protože se zvětší povrch organických zbytků přístupných mikrobiální činnosti. Je zajímavé, že větší úlohu při rozkladu organické hmoty mají živočichové v půdách mírného pásma nežli v tropických lesích, kde převažuje mikrobiální rozpad. Jiná situace je však v tropických savanách, kde při rozkladu odumřelé rostlinné hmoty hrají značnou roli termiti.

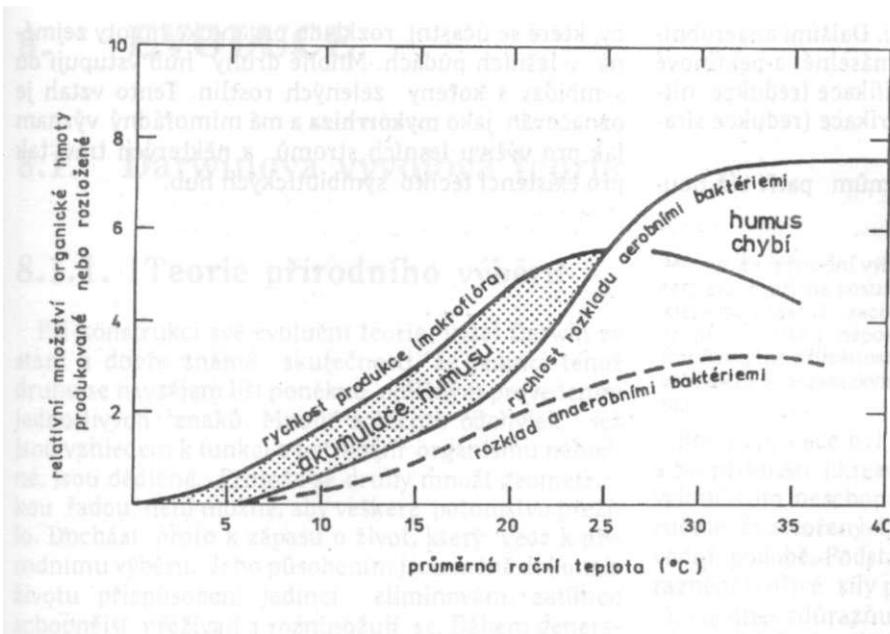
Další důležitou mechanickou činností živočichů je přemisťování organické hmoty v půdním profilu. Mocnost humusového horizontu závisí mimo jiné na hloubce, do které mohou živočichové při vertikální migraci zavlékat organické zbytky.

7.6.3.3. Půdní mikroorganismy

Všechny mikrobiální procesy v půdě souvisejí přímo nebo nepřímo s humifikací nebo mineralizací odumřelé organické hmoty. Jako humifikaci označujeme soubor procesů vedoucích ke vzniku humusu, což jsou organické látky pocházející ze zbytků rostlin a živočichů do různé míry rozložených.

Schematicky lze humifikační procesy rozdělit na rozkladné (rozklad obsahu buněk, bílkovin, sacharidů, celulózy a ligninu) a syntetické. Jednotlivé rozkladné procesy označujeme jako tlení, trouchnivění, hnití, kvašení a rašelinění. K syntetickým procesům patří mikrobiální kondenzace a polymerace, jejichž výsledným produktem jsou huminové látky. Jsou to makromolekulami dusíkaté organické sloučeniny tmavé barvy, ke kterým řadíme fulvokyseliny a huminové kyseliny. Organické kyseliny vznikající v průběhu humifikace značně urychlují rozklad anorganických složek půdy i matečné horniny. Hydroxoniový kationt přitom vytěsňuje kationty draslíku, vápníku, hořčíku nebo sodíku, které pak mohou sloužit jako živiny pro zelené rostliny. Vznik humusu nemusí být konečným stadiem přeměn organické hmoty. Při dostatečné teplotě, vlhkosti a přítomnosti vzduchu dochází mikrobiální činností až k mineralizaci, tj. k přeměně organické hmoty v jednoduché anorganické sloučeniny, např. H_2O , CO_2 a NH_3 . V tropických humidních oblastech probíhá mikrobiální mineralizace organické hmoty velice rychle, proto je obsah humusu v tavných půdách velmi malý. S malou produkcí fulvokyselin a huminových kyselin tam souvisí i zvýšený poměr iontů hliníku, železa a hořčíku vzhledem ke křemíku. Při nedostatku tepla nebo v zamokřených půdách chladných a vlhkých podnebních pásů probíhá humifikace a nedochází k úplné mineralizaci. V takovém případě se hromadí surový humus, což jsou pouze nepatrně rozložené zbytky rostlin. Lokálně tak mohou vznikat vrstvy rašeliny, charakteristické pro subarktické tundry. Z toho je vidět, že základní rozdíly mezi půdami teplých a chladných podnebních pásů těsně souvisejí s aktivitou mikrobů. Na obr. 7-23 vidíme, že při průměrných ročních teplotách vyšších než 25°C je rychlost rozkladu organické hmoty vyšší než rychlost její produkce. V anaerobních podmínkách však je rychlost rozkladu organické hmoty nižší i při teplotách nad 25°C . Proto v bažinách, kde přístupu vzduchu brání nadbytek vody, se organická hmota akumuluje v chladných i teplých klimatických podmínkách. Je zřejmé, že procesy humifikace a mineralizace nelze od sebe ostře oddělit. Při tvorbě humusu dochází vždy k částečné mineralizaci výchozí látky, která se projeví přinejmenším produkcí oxidu uhličitého, a při mineralizaci se zase vytváří mikrobiální masa, která slouží jako zdroj materiálu k tvorbě nového humusu.

Nejdůležitějšími půdními mikroorganismy jsou bakterie a houby, patří k nim však též sinice, řasy a prvoci žijící v půdě. Většina bakterií a všechny houby získávají uhlík a energii z organických látek, patří tedy mezi organismy heterotrofní. Menší část bakterií je autotrofních - získávají uhlík z oxidu uhličitého



Obr. 7-23. Relativní rychlosti produkce a destrukce organické hmoty v závislosti na průměrné roční teplotě. V anaerobním prostředí (např. v bažinách pod hladinou vody) je rychlost rozkladu organické hmoty menší než její produkce i při vyšších teplotách. Podle A.N. Strahlera 1971 z A.N. Strahlera a A.H. Strahlera 1973.

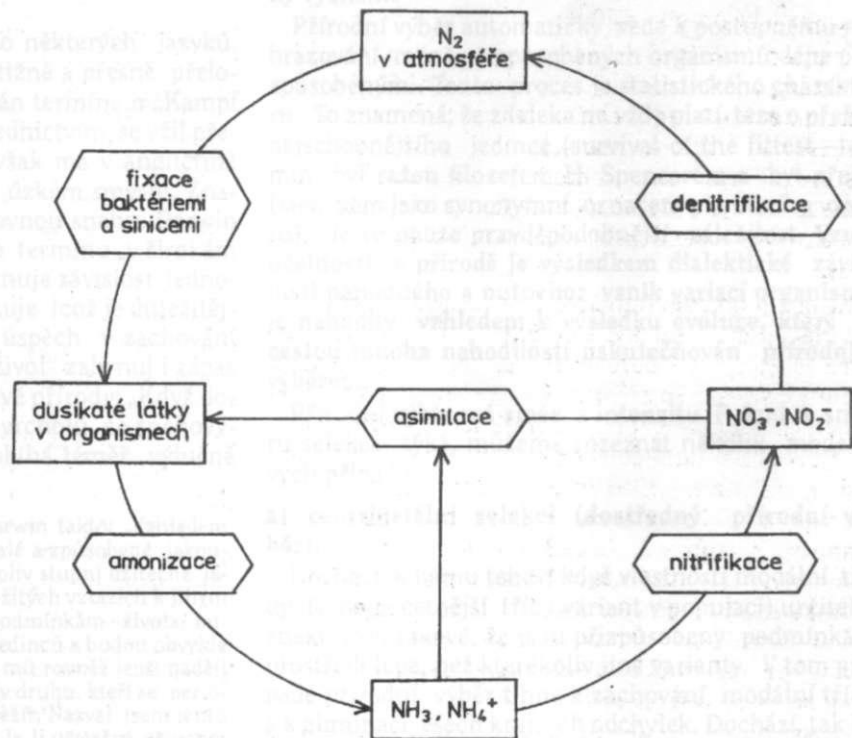
a zdrojem energie je pro ně oxidace minerálních látek. Existují však i heterotrofní mikroorganismy, např. sírné purpurové bakterie, které mohou v určitém množství přijímat uhlík též ve formě oxidu uhličitého.

Funkce jednotlivých mikroorganismů v půdotvorných procesech jsou různé a závisí na jejich enzymatické výbavě, dané jejich fyziologickou specifičností. Chemoautotrofní bakterie oxidují amoniak na nitrity, jiné druhy pak na nitráty (bakterie nitrifikační). Sulfurikační bakterie oxidují sirovodík, síru a některé níže oxidované sloučeniny síry na sírany. Železité bakterie oxidují dvoumocné železo na trojmocné. K fotoautotrofním půdním mikroorganismům patří řasy a sinice. Některé sinice jsou schopné asimilovat atmosférický dusík. Rovněž některé bakterie, které tvoří přechodnou skupinu mezi autotrofními a heterotrofními mikroorganismy, vážou atmosférický dusík. Vyžadují pro svou existenci uhlíkaté organické látky, ale dusík si obstarávají v jeho molekulární formě. Dělíme je na druhy, které žijí

v půdě volně a na druhy symbiotické. Volně žije aerobní *Azotobacter* a anaerobní *Clostridium*, v symbióze s vřivovitými rostlinami žije *Rhizobium*, které vytváří na jejich kořenech hlízky. Pro zvýšení úrodnosti půdy mají význam především druhy symbiotické. Množství dusíku získávané ročně biologickými systémy z atmosféry se odhaduje na 169 - 269 miliónů tun (Úlehlová 1988). Z toho je patrné, že fixace dusíku organismy je z geochemického hlediska stejně významná, jako fotosyntetická fixace uhlíku.

Heterotrofní bakterie můžeme rozdělit na aerobní a anaerobní. Aerobní bakterie se účastní řady významných půdních procesů, spojených především s rozkladem dusíkatých látek (močoviny nebo bílkoviny). Význačnou roli při

jejich rozkladu hraje amonizace (biochemická tvorba amoniaku). Bezdušikaté organické látky, jako je celulóza, jsou rozkládány jak aerobními mikroorganismy, tak anaerobními procesy (celulózním kvašením, při



Obr. 7-24. Biogeochemický cyklus dusíku, v kterém hrají významnou roli půdní prokaryotní organismy.

kterém vzniká vodík nebo metan). Dalšími anaerobními mikrobiálními procesy jsou máselné a pektinové kvašení, rozklad bílkovin, denitrifikace (redukce nitrátů až na volný dusík) a desulfurikace (redukce síranů na sirovodík).

K heterotrofním mikroorganismům patří též hou-

by, které se účastní rozkladu organické hmoty zejména v lesních půdách. Mnohé druhy hub vstupují do symbiózy s kořeny zelených rostlin. Tento vztah je označován jako mykorrhiza a má mimořádný význam jak pro výživu lesních stromů a některých trav, tak pro existenci těchto symbiotických hub.

8. EVOLUCE

8.1. Darwinova vývojová teorie

8.1.1. Teorie přírodního výběru

Při konstrukci své evoluční teorie vyšel Darwin ze staré a dobře známé skutečnosti, že jedinci téhož druhu se navzájem liší poněkud odlišným provedením jednotlivých znaků. Mnohé z těchto odchylek, jež jsou vzhledem k funkci a potřebám organismu náhodné, jsou dědičné. Protože se druhy množí geometrickou řadou, není možné, aby veškeré potomstvo přežilo. Dochází proto k zápasu o život, který vede k přírodnímu výběru. Jeho působením jsou méně dokonale životu přizpůsobení jedinci eliminováni, zatímco schopnější přežívají a rozmnožují se. Během generací tak dochází ke zdokonalení přizpůsobení (k adaptaci) jedinců i celé populace na podmínky prostředí. Tento proces vede během geologického času ke vzniku nových druhů i taxonů vyšších kategorií.

Pojem „přírodní výběr“ (natural selection) a s ním těsně spojený pojem „zápas o život“ (struggle for life, struggle for existence) jsou nejvíce diskutovanými pojmy Darwinova učení, a to nejen mezi biology, nýbrž i mezi badateli ze sféry společenských věd. Oba pojmy byly v podarwinovské době různě definovány a různě byla rovněž oceňována jejich úloha ve vývoji i mechanismus jejich působení.

Termín „struggle for life“ je do některých jazyků, češtinu nevyjímajíc, obtížně výstižně a přesně přeložitelný. Do němčiny byl překládán termínem „Kampf um Dasein“ a patrně jejím prostřednictvím se vžil překlad „boj o život“. „Struggle“ však má v angličtině mnohem širší význam než boj v úzkém smyslu. Znamená též houževnaté úsilí, usilovnou snahu. Darwin sám zdůraznil, že používá tohoto termínu „v širokém metaforickém smyslu, který zahrnuje závislost jednoho tvora na druhém a který zahrnuje (což je důležitější) nejen život jedince, nýbrž i úspěch v zachování potomstva“. Do pojmu „zápas o život“ zahrnul i zápas s nepříznivými podmínkami neživé přírody: „Když dosáhneme arktických krajů nebo vrcholů se sněhovými čepičkami, zápas o život probíhá téměř výlučně s živly“.

Přírodní výběr charakterizoval Darwin takto: „Vzhledem k tomuto zápasu variace, jakkoliv malé a způsobené jakoukoliv příčinou, jestliže jsou v jakémkoliv stupni užitečné jedincům druhu v jejich nekonečně složitých vztazích k jiným organismům a k jejich fyzikálním podmínkám života, budou směřovat k zachování takových jedinců a budou obvykle děděny potomky. Potomci budou tak mít rovněž lepší naději na přežití, neboť z jedinců kteréhokoliv druhu, kteří se periodicky rodí, pouze menší část může přežít. Nazval jsem tento princip, jímž každá nepatrná variace, je-li užitečná, je uchovávána, termínem přírodní výběr, abych tak naznačil jeho vztah k lidské schopnosti výběru“. Na jiném místě říká: „to uchování příznivých individuálních odchylek a variací a zničení těch, které jsou škodlivé, jsem nazval přírodní výběr nebo přežití nejschopnějšího“... „Může být metaforicky

řečeno, že přírodní výběr každý den a každou hodinu na celém světě přísně posuzuje ty nejmenší variace; zahrnuje ty, které jsou špatné, zachovává a sčítá všechny, které jsou dobré; pracuje tiše a nepozorovaně, kdykoliv a kdekoliv se k tomu naskytne příležitost, na zdokonalení každého organismu vzhledem k organickým a anorganickým podmínkám života.“

Pojem selekce byl znám již dávno před Darwinem a byl přijímán i kreacionisty jako mechanismus, který vyloučením neschopných či aberantních jedinců zaručuje, že stvořený typ je navždy uchovávan ve své původní podobě. Podstata darwinismu však tkví ve zdůraznění tvořivé síly přírodního výběru v evoluci, která, jak dnes zdůrazňujeme, cestou diferenčního přežívání přizpůsobenějších jedinců vytváří nové poddruhy i taxony vyšších systematických kategorií. Víme dnes, že co je pro fylogenetický vývoj skutečně důležité, není individuální přežití, nýbrž podíl, kterým jedinec přispívá ke genetickému složení příštích generací. Proto moderní definice přírodního výběru jej charakterizují jako diferenční přežívání genotypů. Že obě koncepce nejsou totožné, dokazují někteří kříženci: kříženci koně a osla přežívají namnoze v drsnějších podmínkách než jejich rodiče, avšak nezanechávají potomstvo. Mají proto pro evoluci jen nepatrný význam.

Přírodní výběr automaticky vede k postupnému nahrazování méně přizpůsobených organismů lépe přizpůsobenými. Tento proces je statistického charakteru. To znamená, že zdaleka ne vždy platí teze o přežití nejschopnějšího jedince (survival of the fittest - termín byl ražen filozofem H. Spencerem a byl přejat Darwinem jako synonymní označení přírodního výběru). Je to pouze pravděpodobnější záležitost. Vznik účelnosti v přírodě je výsledkem dialektické závislosti nahodilého a nutného: vznik variací organismů je nahodilý vzhledem k výsledku evoluce, který je cestou mnoha nahodilostí uskutečňován přírodním výběrem.

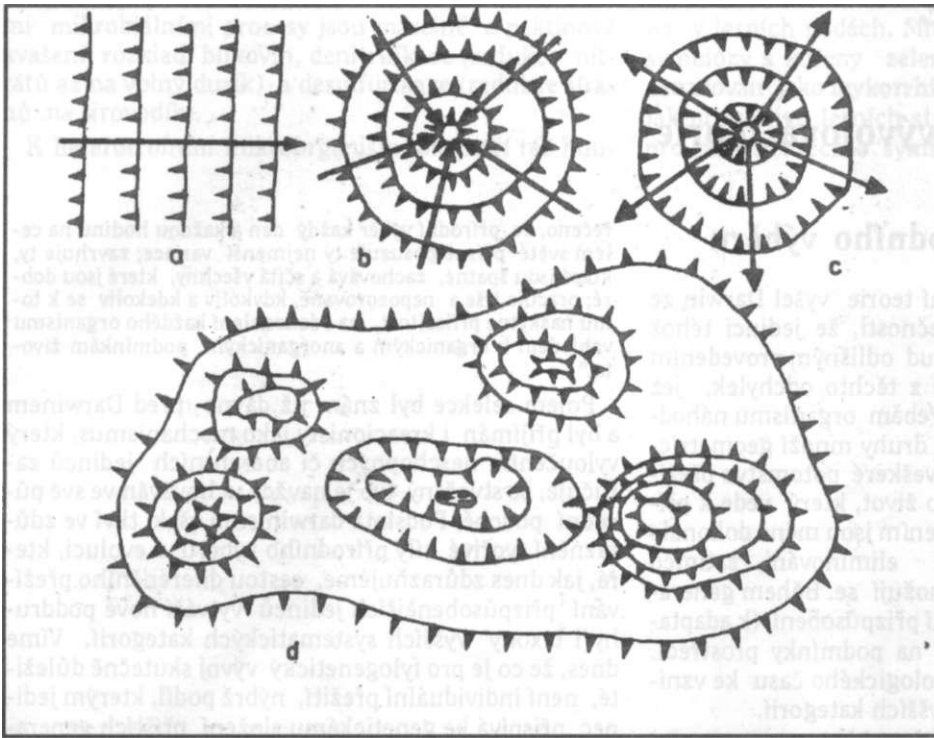
Přírodní výběr má směr a intenzitu. Pokud se směru selekce týká, můžeme rozeznat několik modelových případů:

a) centripetální selekci (dostředný přírodní výběr).

Dochází k němu tehdy, když vlastnosti modální třídy (tj. nejpočetnější třídy variant v populaci) určitého znaku jsou takové, že jsou přizpůsobeny podmínkám prostředí lépe, než kterékoliv jiné varianty. V tom případě přírodní výběr tíhne k zachování modální třídy a k eliminaci všech krajních odchylek. Dochází tak ke zvětšení specializace populace jako celku.

b) centrifugální selekci (odstředivý výběr).

Ideální model tohoto druhu selekce charakterizuje situaci, kdy modální třída určitého znaku vlivem



Obr. 8-1. Znázornění selekce formou topografické mapy podle Wrightova návrhu: a. lineární selekce; b. centripetální selekce; c. centrifugální selekce; d. disruptivní selekce, při níž jednotlivé izolované populace se adaptují na odlišné podmínky. Při této selekci se uplatňují jako složky lineární, centrifugální i centripetální selekce. Adaptivní vrchol populace vpravo dole je asymetrický. Jeho příkrý svah znázorňuje vysokou intenzitu selekce.

změněných podmínek svými adaptivními vlastnostmi již nevyhovuje. Dochází proto ke zvětšení variace znaku či znaků všemi směry, přičemž selekce eliminuje jedince, kteří v tomto znaku či znacích náležejí modální třídě. Ve své ideální podobě se tento druh selekce v přírodě nevyskytuje. Jeho prvky jsou však obsaženy v takovém případě, kdy změna okolních podmínek vede k postupnému rozdělení původní populace v několik populací, přičemž v každé z nich dochází k jiné adaptaci modálního znaku. Evoluce v každé oddělené populaci směřuje jedním směrem od modální hodnoty znaku původní populace a náleží tedy typu sub c).

c) lineární selekci (přímočarý výběr).

Obecně k ní dochází, mění-li se prostředí jedním směrem. S ním paralelně postupuje i selekce znaku tak, že jeho adaptace zůstává zachována.

Vztahy mezi strukturou, výběrem a adaptací lze znázornit po Wrightově příkladu (1931) i graficky. Pole možných strukturálních variací je znázorněno členitou krajinou s pahorky a údolím. Rozsah variace a její směry v populaci mohou být znázorněny velikostí a tvarem plošek v této krajině. V tomto modelu každý vrcholek značí adaptivní optimum pro určitý znak taxonu, přičemž úzké adaptace jsou znázorněny strmými vrcholky, širší adaptace méně strmými a rozsáhlejšími. Pozitivní selekce jde tedy směrem k vrcholům, negativní směrem do údolí. Intenzita selekce je přímo úměrná strmosti svahů (obr. 8-1).

Intenzita selekce

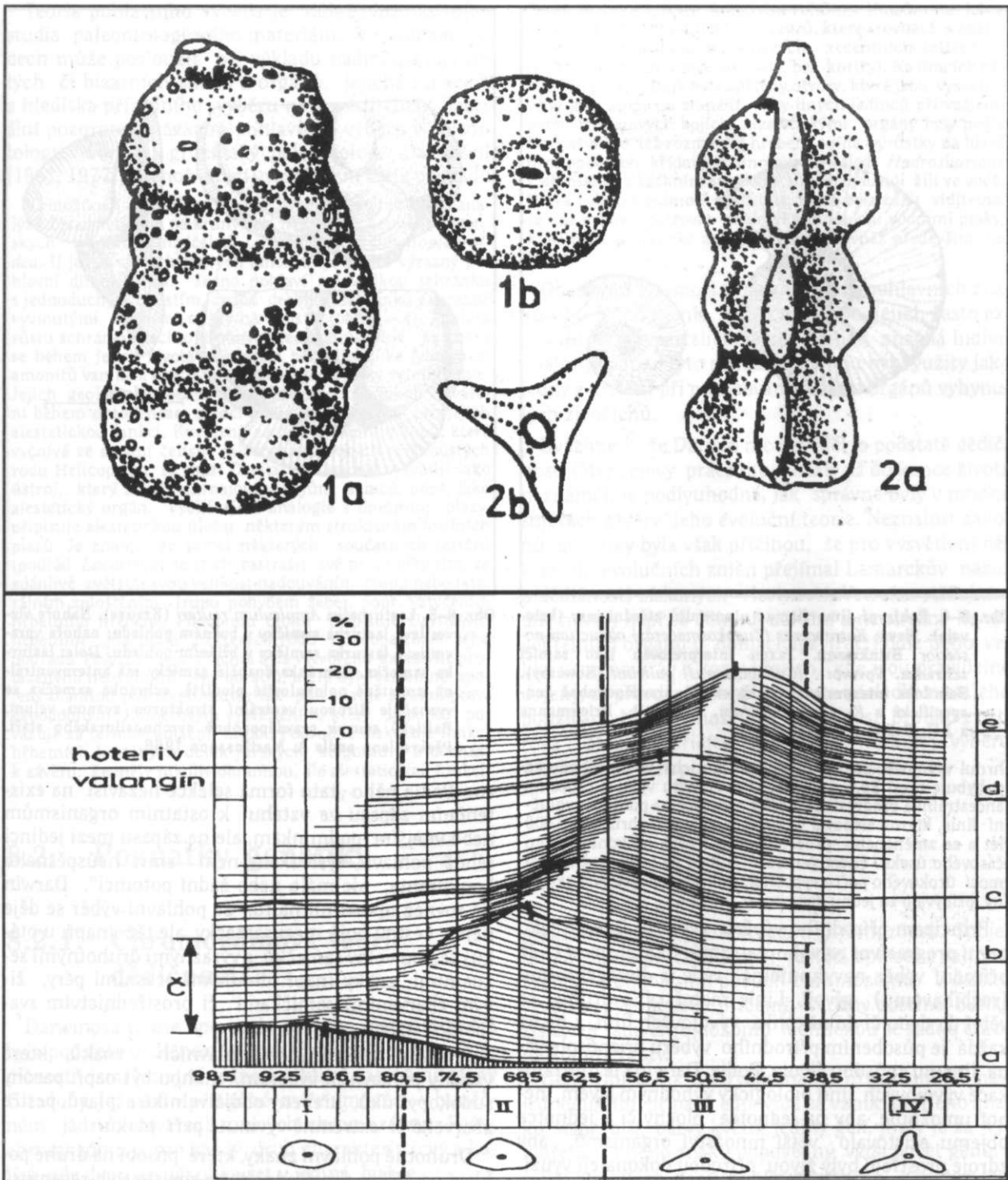
může kolísat ve velmi širokých mezích. Můžeme ji vyjádřit jako procentuální změnu, k níž dochází působením přírodního výběru v zastoupení určitého genu, genové kombinace nebo znaku z generace na generaci. V extrémních případech se může tato hodnota rovnat 100 % (v případě letálních, smrtících genů). V případě některých nemocí, nadměrného sucha, mrazu či jiných nepříznivých podmínek se její hodnota často blíží rovněž 100%. Z velikých populací přežije jen nepatrné procento jedinců, v jejichž dceřiné generaci je zastoupení genů, které jsou za přežití odpovědné, neobyčejně vysoké. Obdobné případy jsou známy z aplikace insekticidů. V prvních letech jejich použití dochází

k obrovské redukci populací postižených druhů, která je však během několika málo generací vystřídána rozmnožením přeživších populací a jejich postupnou adaptací až na řádově vyšší koncentrace insekticidů.

Uvedené příklady ilustrují úlohu kolísání početnosti populací v evoluci. V případech značné početní redukce populací dochází často k podstatným změnám jak ve frekvenci jednotlivých genů či jejich alel, tak i k jejich ztrátě. Expandující populace potomků má v důsledku toho jiné složení svého genofondu. Kolísání počtu jedinců v populaci (populační vlny) jsou tedy významným vývojovým činitelem.

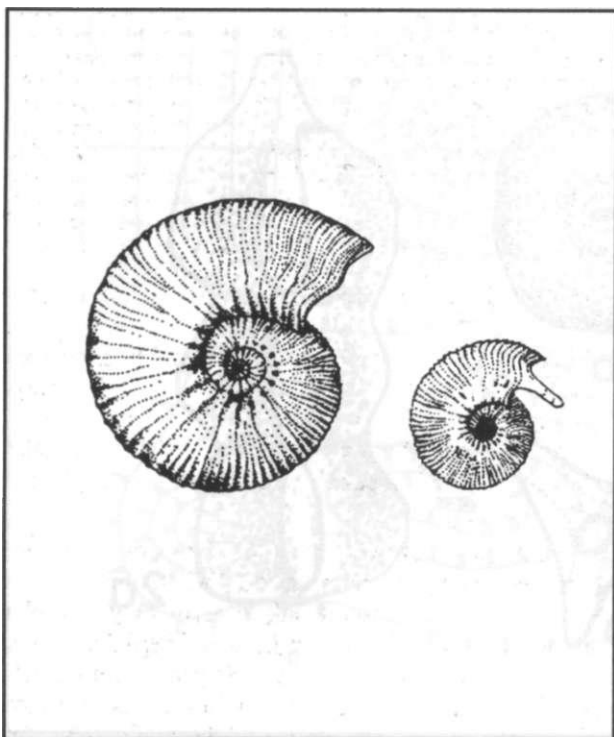
Jednou z námitek protivníků tvůrčí úlohy přírodního výběru bylo, že nemůže pracovat s nefunkčními počátečními stadii znaků či s drobnými změnami znaků, které podle nich nemohou mít selekční hodnotu, takže přírodní výběr z nich nemůže vytvořit dokonalé funkční orgány. Na tyto námítky dává dobrou odpověď paleontologie, která na více příkladech ukázala, že selekce se chápe i takových znaků, jejichž selekční hodnota je řádově tisícinou procenta za generaci.

Příkladem takového studie je práce R. Gerhardta (1963) o evoluci dírkovce rodu *Triplasia* z rodu *Haplophragmium* v německé spodní křídě. *Haplophragmium* má aglutinovou jednořadovou schránku se zhruba kruhovitým příčným řezem. Během fylogeneze se tvar schránky změnil tak, že získala v příčném řezu tříosý tvar, který je charakteristický pro rod *Triplasia* (obr. 8-2). Aby zjistil řádovou hodnotu intenzity selekce, rozdělil Gerhardt všechny jedince na dvě skupiny. Do první zahrnul primitivní tvary, u nichž délka nejmenšího průměru příčného řezu schránkou, vyjádřená procenty největšího průměru, kolísá mezi 65,5 a 98,5%. Do druhé za-



Obr. 8-2. 1 a, b: *Haplophragmium* cf. *aequale* (Roemer) v bočním pohledu a shora; délka • 1,5 mm. 2 a, b: *Tritaxia emslandensis* Bartensteln et Brand v bočním pohledu a shora; d * 1,3 mm. Spodní křída, Trinidad. Podle H. Bartensteina, F. Bettenstaedta a H. Bolliho 1957.

Obr. 8-3. Znázornění transgenerického vývoje vedoucího od dírkovce *Haplophragmium subaequale* k *Triplasia georgsdorfensis* pomocí pěti vybraných variačních křivek. Veškeré nalezené exempláře byly zařazeny do čtyř variačních tříd, jejichž charakteristické příčné průřezy jsou znázorněny ve spodní části schématu. Hranice jednotlivých tříd byly definovány na základě poměru největší a nejmenší vzdálenosti stěny schránky od jejího středu. Je-li největší vzdálenosti přisouzena hodnota 100, je nejmenší vzdálenost na vodorovné ose vyjadřována v jejích procentech. Ancestrální, v průřezu okrouhlé exempláře jsou vlevo, nejpokročilejší s třípraprčtým průřezem vpravo. Na svislé ose je vyznačeno procento zastoupení jednotlivých tříd (s měřítkem vlevo nahoře). Úsečka C odpovídá zhruba 100000 let. Prostor mezi variačními křivkami je pro větší názornost vyšrafován, takže plasticky vyniká ve formě hřbetu. Variačně statistická analýza této vývojové linie odpovídá gradualistickému způsobu evoluce. Podle F. Bettenstaedta 1958.



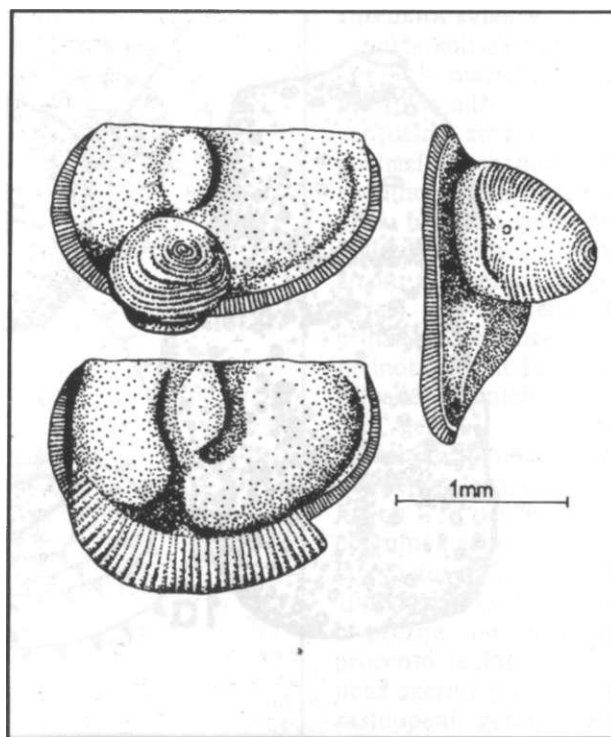
Obr. 8-4. Pohlavní dimorfismus u amonitů střední jury (keloveje). Vlevo: *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *obductum* posterior Brinkmann. Taxon interpretován jako samičí schránka. Vpravo: (*Gulielmoceras*) *guelmi* (Sowerby). Schránka interpretována jako samčí, pravděpodobně konspicivní s *K. (Z.) obductum*. Podle R. Brinkmanna z J.H. Callomona 1963.

hrnul vývojově pokročilý jedinec, u nichž se tato hodnota pohybuje mezi 29,5 a 62,5%. Při výpočtu vyšel z procenta ancestrální a progresivní složky populace na počátku evoluční linie, kterou sledoval v časovém rozmezí zhruba 500.000 let a ze změněného procenta obou složek na konci tohoto časového úseku. Počet generací odhadl na jednu ročně. Pomocí úrokového počtu vypočítal, že členů progresivní skupiny přibývalo za jednu generaci o 0,002%.

Principem přírodního výběru vysvětlil Darwin jako první progresivní vývoj organismů. Ukázal rovněž, že přírodní výběr nevyhnutelně vede k divergentnímu (rozbíhavému) vývoji. Linie mateřského druhu se větví do dvou či do několika vývojových linií, z nichž každá je působením přírodního výběru přizpůsobována jinému způsobu života. Podle Darwina je diverzifikace vývojových linií biologicky výhodným jevem, neboť umožňuje, aby na jednotce plochy či v jednotce objemu existovalo větší množství organismů, aby zdroje prostředí byly živou přírodou dokonaleji využity. Vzhledem k využívání všech dostupných zdrojů prostředí organismy není podle Darwina možno očekávat, že všechny linie se budou vyvíjet směrem k vyššímu stupni organizace. Baktérie a jiné primitivní organismy mají, jak Darwin říkal, v „ekonomice přírody“ své stálé místo.

8.1.2. Teorie pohlavního výběru

Koncepci přírodního výběru doplnil Darwin (1859, český překlad 1953, 1971) koncepcí pohlavního výběru.



Obr. 8-5. Lasturnatka *Ampirulum reuteri* (Krause). Nahoře vlevo: levá lasturka samičky v bočním pohledu; nahoře vpravo: levá lasturka samičky v břišním pohledu. Dole: lasturka samečka. Schránka dospělé samičky má anteroventrálně umístěné polokulovité plodště, schránka samečka se vyznačuje širokou ventrální strukturou zvanou velům. Baltický souvek pravděpodobně svrchnoslurského stáří. Překresleno podle A. Martinssona 1966.

ru. Podle něho „tato forma selekce nezávisí na existenčním zápasu ve vztahu k ostatním organismům nebo vnějším podmínkám, ale na zápasu mezi jedinci téhož pohlaví. Výsledkem není smrt neúspěšného konkurenta, ale málo nebo žádní potomci“. Darwin již rovněž upozornil na to, že pohlavní výběr se děje nejen cestou bojů mezi samečkami, ale též (např. u ptáků) cestou volby sameček s výraznými druhotnými sexuálními znaky (např. dlouhými ocasními pery, živým zbarvením) samičkami či prostřednictvím svatebních tanců.

Příklady druhotných pohlavních znaků, které vznikly pohlavním výběrem, mohou být např. parohy sudokopytníků, hřebeny obojživelníků a plazů, pestře zbarvené či extrémně vyvinuté peří ptáků.

Druhotné pohlavní znaky, které působí na druhé pohlaví na dálku prostřednictvím smyslových receptorů (čichu, sluchu či zraku), jsou označovány jako znaky alestetické.

Pohlavní výběr je zvláštním případem vnitrodruhové konkurence. Vlastnosti, které jeho působením vznikají a které jsou prospěšné ve vnitrodruhové konkurenci (např. nápadné zbarvení či dlouhá ocasní pera sameček rajek, bažanta arguse a jiných ptáků), mohou být vysoce nevýhodné v zápase o život. Přírodní a pohlavní výběr působí v těchto případech rozličnými směry a výsledek evoluce je výsledkem jejich interakce.

Teorie pohlavního výběru je důležitým nástrojem studia paleontologického materiálu. V mnoha případech může posloužit při výkladu nadměrně vyvinutých či bizarních znaků a orgánů, jejichž funkce je z hlediska přírodního výběru nevysvětlitelná. Speciální pozornost otázkám pohlavního výběru v paleontologii věnoval gruzínský paleontolog Davitašvili (1961, 1977), z jehož prací vybíráme několik příkladů.

O možnosti alestetické funkce uvažuje Davitašvili při analýze bizarních trnů na krunýřích některých, zejména devonských trilobitů z nadčeledi *Lichadoidea* a *Odontopleuroidea*. U jurských a křídových amonitů je často výrazný pohlavní dimorfismus. Jedno pohlaví má velkou schránku s jednoduchým obústím, druhé drobnou schránku s výrazně vyvinutými bočními oušky na obústí (obr. 8-4). Analýza růstu schránky těchto drobných jedinců ukazuje, že ouška se během jejich života vytvářela periodicky. Ve fylogenezi amonitů vznikala opětovaně a často geologicky velmi rychle. Jejich geologicky pozdní vývoj i periodičnost jejich vytváření během ontogeneze svědčí podle Davitašviliho pro jejich alestetickou funkci. Kuriózní zatočenou spirálu zubů, která vyčnívá ze spodní čelisti mladopaleozoických příčnoústých rodu *Helicoprion*, se snaží Davitašvili rovněž vysvětlit jako ústroj, který sloužil turnajovým bojům samců, popř. jako alestetický orgán. Vychází z analogie s dnešními plazy, připisuje alestetickou úlohu některým strukturám fosilních plazů. Je známo, že samci některých současných ještěřů (podřád *Lacertilia*) se snaží zastrašit své protivníky tím, že zdánlivě zvětšují svou velikost nadouváním trupu nebo laterálním zploštěním trupu pohybem žeber, popř. vztyčením hřbetního hřebene. Podobnou úlohu připisuje Davitašvili hřbetním „plachtám“ některých rodů mladopaleozoického podřádu *Pelycosauria*. Plachta byla vytvořena excesivně protaženými neurálními trny obratlů, které byly vzájemně spojeny blanitou pokožkou. Autor tak polemizuje s velmi pravděpodobným Romerovým vysvětlením, který „plachtu“ považuje za termoregulační orgán. Podrobně diskutuje funkci hřbetních kostěných desek jurských stegosaurů a dochází k závěru, že měly nikoliv obrannou, ale alestetickou funkci.

8.2. Poznatky genetiky

8.2.1. Chromozómová teorie dědičnosti

Darwinova teorie operovala s velkou neznámou, jíž byla podstata dědičnosti. Dnes víme, že nositelem dědičnosti jsou hmotné jednotky, které nazýváme geny čili vlohy, jež jsou v převážné míře umístěny v buněčném jádru v útvech zvaných chromozómy. Počet chromozómů je pro každý druh charakteristický a kolísá ode dvou do několika set v jediné buňce.

Tělesné buňky převážně většiny organismů mají dvojitou (diploidní) sadu chromozómů. Jeden z každého páru odpovídajících si (homologických) chromozómů je dědictvím po matce, druhý po otci. Při dělení tělesných buněk, jež zveme mitóza, předchází rozdělení buňky zdvojením chromozómů, takže každá dceřiná buňka zdědí jejich dvojitou, diploidní sadu. Pohlavní buňky vznikají složitým dělicím pochodem, jež nazýváme meióza. V jedné jeho fázi dochází k buněčnému dělení, aniž se předtím zdvojnásobil počet chromozómů mateřské buňky. Vznikají tak haploidní

Tutéž úlohu připisuje kostěným rohům a límcům na lebce křídových ceratopsidních dinosaurů, které srovnává s analogickými strukturami u některých recentních ještěřů (u nichž jsou ovšem límce kožovité, bez kostry). Na límcích některých ceratopsidů byly zjištěny otvory, které jsou vysvětlovány jako stopy po zranění rohy jiných jedinců při vzájemných turnajových bojích. Alestetickými orgány byly podle Davitašviliho též rozmanité hřebeny a jiné výrůstky na hlavě ornitopodních křídových dinosaurů z čeledi *Hadrosauridae* („dinosauři s kachním zobákem“). *Hadrosauridi* žili ve vodě. Hlava byla tak jedinou částí těla, která byla zdáli viditelná. Je zde možno spatřovat analogii s mnohými vodními ptáky, kteří mají alestetické znaky vyvinuty rovněž především na hlavě.

Obecnými vlastnostmi druhotných pohlavních znaků jsou jejich rychlé evoluční tempo, jejich často excesivní čili hypertelické tvary a jejich značná individuální variace. Tyto poznatky mohou být využity jako jedny z kritérií při posuzování funkce orgánů vyhynulých živočichů.

Uvážíme-li, že Darwin nic nevěděl o podstatě dědičnosti (Mendelovy práce mu zůstaly až do konce života neznámé), je podivuhodné, jak správné byly v mnoha směrech závěry jeho evoluční teorie. Neznalost zákonů genetiky byla však příčinou, že pro vysvětlení některých evolučních změn přejímal Lamarckův názor o dědičnosti získaných vlastností. Ve svém stěžejním díle hovoří např. o účinku užívání a neužívání na vývoj tělních orgánů u domácích zvířat. Podle něho veliké vemeno krav a koz v krajích, kde jsou pravidelně dojeny, se pravděpodobně vyvinulo následkem stálého používání. Neschopnost letu velké části brouků z ostrova Madeira přičítal účinku přírodního výběru v kombinaci s nepoužíváním křídel apod.

pohlavní buňky s jedinou sadou chromozómů. Spojením dvou takovýchto buněk vzniká oplozené vajíčko, zygota, s diploidním počtem chromozómů. V dalším vývoji se zygota dělí, přičemž všechny dceřiné buňky získávají sadu chromozómů identickou se sadou chromozómů zygoty.

Geny řídí vznik určitých znaků organismu. V nejjednodušším případě odpovídá za vznik určitého znaku, např. bílé barvy květu, jediný gen, jindy je za vytvoření jediného znaku odpovědný větší počet genů.

Soubor všech genů buňky nazýváme genotyp. Na genotyp působí vlivy prostředí, které způsobují, že určitý genotyp může mít různé vyjádření v morfologických, fyziologických a jiných znacích jedince. I geneticky identičtí jedinci, např. jednovaječná dvojčata, se mohou působením vnějších podmínek odlišit - u člověka např. zhnědnutím kůže, vývinem svalů, mozočků či tělesnou hmotností. Skutečně vyvinutý soubor vlastností jedince, konkrétní vyjádření genotypu, je označován termínem fenotyp. Jediný genotyp může dát vznik různým fenotypům a naopak, zejména u divoce žijících druhů je velmi obvyklým jevem,

že jedinci, kteří se liší svými geny, mívají stejný fenotyp.

Jednotlivé geny v buněčném jádře jsou umístěny v chromozómech. Místo na chromozómu, v němž je umístěn určitý gen, označujeme jako lokus (lat. locus = místo). Na odpovídajících si místech chromozómů jsou umístěny odpovídající si (homologické) geny. Gen, který určuje určitou vlastnost, např. barvu květu či semene, může existovat v určitých variantách, z nichž každá má jiné fenotypické vyjádření, např. bílou, modrou či červenou barvu květů. Takovéto rozdílné formy téhož genu označujeme jako alely. Má-li diploidní buňka obě alely totožné, označujeme jejich pár jako homozygotní a jedince termínem homozygot. Jsou-li obě alely rozdílné (jedna např. určuje zelenou, druhá žlutou barvu květu), označujeme jejich pár jako heterozygotní a jedince jako heterozygota.

Těchto několik poznatků, které získala klasická genetika, bylo nutno předeslat, abychom v termínech současné genetiky mohli vyjádřit objevy zakladatele genetiky, Darwinova současníka, Johanna Gregora Mendela (1822 - 1884).

Ke svým klasickým genetickým pokusům si Mendel šťastně vybral odrůdy (kultivary, variety) hrachu, které se lišily v dobře definovatelných znacích, jako jsou např. tvar a zbarvení semen a lusků, délka stonku či umístění a barva květů. Ověřil si nejprve, že u použitého materiálu se tyto vlastnosti po řadu generací nemění, že se tedy dědí čistě.

Křížil nejprve odrůdy, které se lišily pouze v jednom páru znaků, např. hladkými a svařtělými semeny. Zjistil, že v první generaci kříženců, kterou dnes označujeme jako první dceřinou čili filialní generaci (od lat. filia = dcera) a uvádíme symbolem F_1 , úplně převládá znak jednoho z rodičů. V tomto případě byla všechna semena hladká. Nezáleželo na tom, zda opylil hrách odrůdy s hladkými semeny pylem hrachu se svařkalými semeny či hrách se svařkalými semeny pylem hrachu s hladkými semeny. Znak, který se u F_1 projevil, označil jako dominantní (od lat. dominor = panuji), znak, který se neprojevil, jako znak recesivní (od lat. recedo = ustupuji). U potomků F_1 , které získal samoopylením, tedy u druhé dceřiné generace, označované jako F_2 , se vedle dominantního znaku objevil opět znak recesivní, a to v poměru 3:1. Všechny rostliny s recesivním znakem dávaly ve třetí filialní generaci pouze potomstvo s recesivním znakem. Hrachy s dominantním znakem však byly dvojí povahy. Jedna jejich třetina dávala potomstvo pouze s dominantním znakem, zatímco zbývající dvě třetiny dávaly potomstvo smíšené, v poměru 3 rostliny s dominantním znakem k 1 rostlině s recesivním znakem.

Mendel ze svých pokusů usoudil, že každá z pohlavních buněk rodičů chová vždy jeden faktor (v současné terminologii gen, alelu) hmotné povahy. Ať má recesivní či dominantní povahu, zůstává v kříženci (hybridu) zachován a přenáší se samostatně do pohlavních buněk. Dědičnost má tedy partikulární (tělískový) charakter. Hypotéza splývající dědičnosti („blending inheritance“), která předpokládala, že vlastnosti rodičů,

určované vlastnostmi jejich krve, v jejich potomcích definitivně splynou, byla vyvrácena.

Označíme-li po Mendelově příkladu dominující alelu velkým písmenem, např. alelu určující hladkost hrachového semene písmenem R a její protějšek, recesivní alelu určující svařtělou semene písmenem r, pak v buňce dominantního homozygota je sestava RR, v buňce recesivního homozygota rr. Meiózou vzniklé haploidní pohlavní buňky mají buď pouze R nebo r. Pomocí této symboliky lze výsledky křížení homozygotních rodičů vyjádřit takto:

a) vznik 1. filialní generace - F_1 :

$rr \times RR$	R	R
r	rR	rR
r	rR	rR

b) vznik 2. filialní generace - F_2 :

$rR \times rR$	r	R
r	rr	rR
R	rR	RR

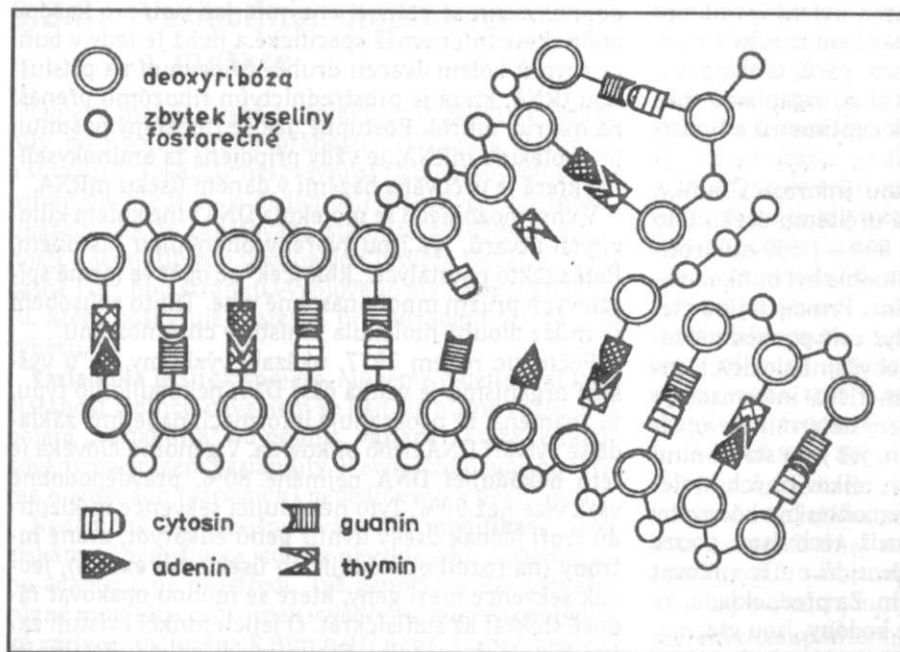
Shora popsané pokusy vedly k formulaci 1. Mendelova zákona, který bývá označován jako princip nezávislé segregace (**vystepování**) nebo v české literatuře též jako zákon o čistotě vloh a jejich nezávislém **vystepování**.

Mendel prováděl rovněž pokusy s křížením hrachů, které se lišily ve dvou znacích. Křížil např. žlutozelený hrách s hladkými semeny (oba znaky jsou dominantní) s hrachem zelenosemenným se svařkalými semeny (oba znaky recesivní). Označíme-li alelu určující žlutou barvu písmenem L (lat. luteus = žlutý) a alelu určující hladký povrch symbolem R (z lat. rotundus = kulatý), bude mít dominantní homozygot genetikou konstituci LLRR, recesivní llrr. Ve druhé filialní generaci získáme tyto kombinace:

$LlRr \times LlRr$	LR	lR	Lr	lr
LR	LLRR	LlRR	LLRr	LlRr
lR	lLRR	llRR	lLRr	llRr
Lr	LLRr	LlRr	LLrr	Llrr
lr	lLrR	llrR	lLrr	llrr

Z tohoto schématu vyplývá druhý Mendelův zákon, nazývaný zákonem o volné kombinovatelnosti vloh: „U polyhybrida vzniká mezi alelami jednotlivých párů tolik genotypových kombinací, kolik je jich možných mezi vzájemně nezávislými vlohami, lokalizovanými v různých chromozómových párech“.

Mendelova práce vyšla pouhých sedm let po vyjití Darwinova spisu O původu druhů. Mendel znal tento Darwinův spis ještě předtím, než uveřejnil svůj spis o hrachu a byl evolucionistou. V úvodu své práce



Obr. 8-6. Schéma struktury a replikace kyseliny deoxyribonukleové. Podle A. Egelhaafa z B. Zieglera 1972.

o hrachu napsal o rozsáhle založených a kvantitativně zhodnocovaných hybridizačních pokusech, že „zdá se to být jediná správná cesta, na níž může být dosaženo řešení otázky, která má pro vývoj (Entwicklungs-Geschichte) organických forem význam, jež nelze podceňovat“.

Mendelovy zásadní objevy podstatně předběhly svou dobu. V roce jejich publikace byla cytologie v samých začátcích, nebylo nic známo o principech oplození, o chromozómech, o mitóze či meióze. Jeho objevy byly dosaženy způsobem do té doby v biologických vědách zcela neobvyklým - metodou využívající biologického i matematického aparátu, která pro velikou většinu Mendelových současníků, a to i špičkových biologů, byla nepochopitelná.

Význam Mendelovy studie pro vědu byl oceněn teprve v roce 1900, kdy hned tři badatelé přišli nezávisle na sobě k podobným závěrům jako Mendel: Holanďan Hugo de Vries, Němec Carl Correns a Rakušan Erich von Tschermak. Jejich práce byly podnětem k neobyčejně rychlému růstu genetických výzkumů.

Byla prokázána souvislost mezi přenosem dědičných faktorů, které byly v roce 1909 Johannsenem nazvány geny, a mezi chováním chromozómů při buněčném dělení. Svými klasickými pokusy na octomilce *Drosophila melanogaster* vybudoval Američan Thomas H. Morgan se svou školou chromozómovou teorii dědičnosti, která umožnila, aby původní závěry Mendelovy byly značně doplněny. U drozofily byly vypracovány přesné chromozómové mapy, na nichž byla vyznačena lokalizace genů. Bylo poznáno mnoho případů, kdy se alely vzájemně nechovají jako čistě dominantní, resp. recesivní, a kdy kříženci nejsou fenotypově shodní s žádným z rodičů. Známe případy, kdy fenotyp leží uprostřed hodnot znaků rodičů a kdy tedy dominance

není přítomna. Kříženci bělokvětého a červenokvětého hledíku (*Antirrhinum*) jsou např. růžoví. Jindy se u heterozygotů projeví znaky obou rodičů. V tom případě hovoříme o kodominanci: kříženci bílých a černých slepic jsou černobíle kropenatí. Jindy opět převažuje u heterozygotů znak jednoho z rodičů, i když vliv alely druhého není zcela potlačen. Je to případ neúplné dominance. O superdominanci hovoříme tehdy, když fenotyp heterozygota je silněji vyjádřen než u homozygotního rodiče. Bylo též seznáno, že ne vždy se mohou geny volně kombinovat tak, jak to předpokládají Mendelovy zákony. Je tomu tak v případě, že leží na též chromozómu. Zjistilo se rovněž, že mnohé znaky jsou určovány větším počtem genů (odtud název

polygenické znaky) a naopak, že mnohé geny mají vliv na více fenotypových vlastností. Říkáme, že jsou pleiotropické.

8*2.2. Molekulární podstata dědičnosti

První přímý důkaz, že nositelem dědičnosti je kyselina deoxyribonukleová (DNA), byl podán O.T. Averym, C.M. Leodem a M. McCartyem v roce 1944. Tito badatelé ukázali, že DNA, extrahovaná z jednoho bakteriálního kmene pneumokoků, je schopna u pneumokoků druhého kmene vyvolat dědičné změny.

„Objev století“ byl v biologii učiněn v roce 1953, kdy se J.D. Watsonovi a F.H.C. Crickovi podařilo rozluštit stavbu této kyseliny. Její molekula je složena ze stavebních kamenů, které nazýváme nukleotidy. Každý nukleotid obsahuje fosfát, cukr (pentózu) deoxyribózu a jednu ze čtyř dusíkatých bází. Dvě z těchto bází, adenin (A) a guanin (G) jsou dicyklické puriny. Další dvě, cytozin (C) a thymin (T) jsou monocyklické pyrimidiny. Molekula DNA má podobu dvojité šroubovice, v níž se obě poloviny navzájem ovíjejí. Každá ze šroubovic je jediným polymerem, v jehož páteři, umístěné na vnější straně molekuly, se střídají fosfát s deoxyribózou. Dusíkaté báze jsou vzájemně spojeny slabými vazbami - vodíkovými můstky. V každém páru bází je jednou z bází purin, druhou pyrimidin. Nadto se adenin vždy váže s thyminem a guanin s cytozinem. Sled bází v jednom nukleotidovém řetězci může značně variovat, jeho protějšek je však vždy striktně komplementární.

Velikost molekul DNA je obrovská. Již u nejprimitivnějších organismů - virů - činí 10^5 nukleotidových pá-

rů. U bakterie *Escherichia coli* má kolem 3 miliónů nukleotidových párů a délku při natažení zhruba 1 mm. U lidské DNA je 10^9 nukleotidových párů, u obojživelníků dokonce 10^{11} . U eukaryotních organismů činí délka vlákna DNA v jádře několik centimetrů a tloušťka kolem 2 miliardtin metru.

Molekula DNA nese genetickou informaci buňky. Funkční jednotka, gen, odpovídá určitému úseku této molekuly, jehož délka je obvykle 900 - 1 500 nukleotidových párů. Aby tato informace mohla být buňkou použita, je třeba, aby byla dešifrována. Princip jejího čtení je v podstatě jednoduchý, i když celý pochod můžeme charakterizovat jako řetěz neobyčejně složitých enzymatických reakcí. Veškerá genetická informace je určována sledem nukleotidů, který determinuje utváření zhruba dvaceti aminokyselin, jež jsou stavebními jednotkami obrovského množství bílkovinných molekul. Jednotlivé aminokyseliny nemohou být kódovány jednotlivými nukleotidy, poněvadž těch jsou pouze čtyři druhy. Skupina dvou nukleotidů může určovat maximálně 4^2 , tj. 16 aminokyselin. Za předpokladu, že kódovací jednotky, jež nazýváme kodóny, jsou všechny stejně dlouhé, musíme tudíž počítat s tím, že jsou tvořeny nejméně třemi nukleotidy - triplety.

Práce z let 1960 - 1965 tento předpoklad plně potvrdily. Čtyři báze mohou vytvořit 4^3 , tj. 64 rozličných dvojic, což je mnohem více, než je počet aminokyselin. Důvod je v tom, že některé aminokyseliny jsou určovány více než jedním, a to až šesti kodóny. Genetický kód je tedy degenerovaný. Tímto termínem vyjadřujeme, že za včlenění určité aminokyseliny do polypeptidového řetězce může odpovídat více než jeden triplet. Některé triplety neurčují žádnou aminokyselinu, ale slouží jako signál k započetí či ukončení přepisu.

DNA zůstává stále v jádře. Nemůže tedy být přímou matricí pro tvorbu proteinů, které se vytvářejí mimo buňčké jádro. Je zde nutný prostředník, který přenáší genetický kód do cytoplasmy. Je jím kyselina ribonukleová, RNA. Liší se od DNA tím, že místo pentózy deoxyribózy obsahuje pentózu a místo tyminu velmi podobnou sloučeninu uracil. Vytváří se na DNA, která slouží pro její syntézu jako matrice. Po svém vzniku putuje do cytoplasmy. Jelikož zprostředkuje genetickou informaci, nazýváme ji mediátorová RNA (mRNA). Její molekulová hmotnost je značně menší než molekulová hmotnost DNA, na níž se tvoří. Z toho plyne, že mRNA se syntetizuje jen na určitém úseku molekuly příslušné DNA, který odpovídá několika genům. V každém vývojovém stadiu buňky jsou aktivní jen určitá místa DNA. Po přechodu do cytoplasmy slouží mRNA jako matrice k syntéze bílkoviny.

Přepis genetické informace probíhá v principu takto: na molekulu mRNA se napojí několik ribozómů, drobných tělísek, jichž jsou v buňce milióny. Každé z těchto tělísek obsahuje zhruba 40% bílkovin a 60% RNA, která však sledem svých bází se od mRNA liší. Ribozómy se pohybují jednosměrně po mRNA a jsou prostředníky syntézy. Další druh RNA, zvaný transferová RNA (tRNA) slouží přenosu aminokyselin, kterých je v buňce kolem dvaceti druhů. Každé aminokyselině odpovídá specifická tRNA. Molekuly

aminokyselin se pomocí enzymů, jež jsou pro každou aminokyselinu rovněž specifické a jichž je tedy v buňce rovněž kolem dvaceti druhů, připevňují na příslušnou tRNA, která je prostřednictvím ribozómů přenáší na matrici mRNA. Postupně, jak se ribozómy posunují po molekule mRNA, je vždy připojena ta aminokyselina, která je určována bázemi v daném úseku mRNA.

V chromozómech se molekula DNA vine kolem kulovitých útvarů, jež jsou tvořeny bílkovinou histonem. Řetěz takto povstalých „klubíček“ se opět ve formě spirálových pružin mnohonásobně vine. Tímto způsobem se může dlouhá molekula umístit v chromozómu.

Počínajíc rokem 1977, ukázaly výzkumy, že u vyšších organismů je velká část DNA nekódujícího typu, to znamená, že neobsahuje informaci, na jejímž základě se vytváří DNA nebo bílkovina. V genomu člověka je této nekódující DNA nejméně 80%, pravděpodobně však více než 90%. Tyto nekódující sekvence nukleotidů tvoří jednak úseky uvnitř genů eukaryot, zvané introny (na rozdíl od kódujících úseků čili exonů), jednak sekvence mezi geny, které se mohou opakovat řádově stokrát až statisíckrát. O jejich funkci existují zatím jenom domněnky. Srovnáme-li nekódující úseky DNA u příbuzných druhů, vidíme, že jsou mnohem více vývojově odlišeny než jejich kódující úseky, což svědčí pro jejich mnohem menší funkční determinovanost.

Jako transpozóny byly označeny sekvence často nekódující DNA, které jsou pohyblivé a mohou se vložit na různá místa molekuly DNA, a i když běží o nekódující transpozóny, mohou svou pozicí měnit povahu jiných genů či jejich transkripci.

DNA, která je v chromozómech, není jedinou kódující DNA v buňce. Mitochondrie, orgány, které zajišťují dýchání buňky i chloroplasty, v nichž se uskutečňuje rostlinná fotosyntéza, mají svou vlastní DNA, jejíž molekula je mnohem kratší a naprosto odlišná od molekuly jaderné DNA (u člověka má mitochondriální DNA 16 569 nukleotidů). Tyto orgány mají svou úlohu v mimojaderné dědičnosti.

Všechny buňky v organismu mají v principu tutéž genetickou výbavu. Jak je tedy možné, že se navzájem tolik liší jak tvarově, tak svými produkty a že vytvářejí tak rozdílná pletiva? Je to tím, že většina genů je v buňkách určitého typu a na určitém stadiu ontogenetického vývoje nečinná. Jen malá část je jich v daném stadiu individuálního vývoje transkribována do mediátorové DNA a přeložena v proteiny. Ontogenetický vývoj mnohobuněčného organismu, diferenciací buněk a tkání je sérií reakcí mezi geny rozličných buněk. Strukturální geny, které jsou podkladem pro vytváření bílkovin a enzymů, jsou ve své činnosti aktivovány a uváděny do klidu v rozličných kombinacích a v rozličné časové posloupnosti. Děje se tak složitými pochody, v nichž důležitou úlohu hraje kategorie nestrukturních genů (tj. genů, které nekódují bílkoviny), které jsou zvané regulátorové geny.

8.2.3. Variabilita: modifikace a mutace

Objevy mendelovské i molekulární genetiky umožnily pochopit princip přenosu dědičných vlastností a současně dokázaly nesprávnost Lamarckových i Darwinových představ o dědičnosti získaných vlastností. Ukázaly, jak je zajišťována stabilita zděděných vlastností v jednotlivých vývojových liniích. Osvětlyly současně i druhou stránku vývojového pochodu, variabilitu, která poskytuje materiál pro působení přírodního výběru.

Variabilita je široký pojem. Můžeme ji definovat jako vlastnost jedinců navzájem se lišit. Je nutno rozlišovat pojem „variabilita“ od pojmu „variace“, která je realizovaným výrazem variability. V evoluční nauce hovoříme o změnách (variacích) nedědičných a dědičných.

Nedědičné variace jsou zvány též modifikace. Jsou získány během života jedince obvykle jako důsledek jeho adaptace na prostředí. Týž genotyp může vytvářet různé modifikace, či, jinak vyjádřeno, různé fenotypické variace. U člověka k nim patří např. stupeň opálení pleti, vývoj svalů, hmotnost, ovlivnění fenotypu nemocemi apod.

Dědičné variace vznikají změnami genetického kódu. Po příkladu de Vriesově (1901) je nazýváme mutacemi. Tento pojem zahrnuje v sobě mutace v úzkém slova smyslu, jimž někdy ne zcela přesně říkáme mutace bodové. Vznikají záměnou páru nukleotidů ve struktuře genu. V širším slova smyslu patří pod pojem mutace též aberace (mutace) chromozómové a mutace genómové.

Chromozómové mutace, častěji označované jako chromozómové aberace, zahrnují změny v uspořádání genů uvnitř chromozómu. Dochází k nim např. tím, že dojde buď ke ztrátě (deleci, deficienci) části chromozómu, nebo naopak ke zmnožení určité jeho části, k přemístění (translokaci) určitých genů tím, že dva chromozómy si vymění své části, k inverzi, při níž část chromozómu je otočena o 180° nebo k transpozici, kdy blok genů je přemístěn z jednoho místa chromozómu na druhé.

Genómové mutace postihují chromozómy jako celek. Může dojít ke ztrátě jednoho nebo více chromozómů (aneuploidii) v genomu, k přeměně diploidního genomu v haploidní, či ke zmnožení celé sádky chromozómů, zvanému polyploidie. V posledním případě rozeznáváme triploidii, obsahuje-li genom tři haploidní sady chromozómů, tetraploidii, obsahuje-li čtyři, pentaploidii, obsahuje-li pět atd.

Podle způsobu vzniku rozeznáváme: a) mutace spontánní, tj. takové, které vznikají samovolně, bez zásahu člověka a kdy většinou příčinu jejich vzniku neznáme, b) mutace indukované, vyvolané člověkem. Jejich historie počíná rokem 1927, kdy H.J. Muller objevil, že u octomilky (*Drosophila*) lze mutace vyvolat rentgenovým zářením. Jeho objev vedl k intenzivnímu studiu činitelů, které mohou mutace vyvolávat a které souborně nazýváme mutagenními faktory či krátce mutageny. Známe jich dnes obrovské množství. Mezi fyzikální mutageny patří např. ionizující, avšak též ul-

trafialové záření, teplota, při jejímž stoupaní se zvyšuje četnost mutací či tepelné šoky, které modifikují životní pochody v buňce a vedou někdy k polyploidii. Mezi mutageny patří rovněž velké množství chemických látek, např. yperit, epoxidy, analoga bází, jež jsou svou chemickou strukturou blízká dusíkatým bázím nukleových kyselin, peroxidy, chlorid manganatý. Je velmi pravděpodobné, že každé vychýlení metabolických procesů v buňce z normálního stavu vytváří podmínky pro snadnější změny molekulárních struktur.

Podle fenotypického projevu jsou mutace rozdělovány na makromutace a mikromutace. První jsou fenotypicky nápadné, dají se identifikovat na jediném organismu (např. změny barvy, tvaru, počtu tělních částí). Druhé jsou fenotypicky těžce zjištělné, jejich účinek se dá zjistit spíše statisticky ve vzorku populace.

Z jiných hledisek dělíme mutace na vitální, životaschopné a na léální, smrtící. Podle fenotypického projevu rozeznáváme mutace dominantní a recesivní a podle toho, zda vznikají v pohlavních či somatických (tělních) buňkách, mutace gametické a somatické.

Frekvence spontánních mutací určitého genu kolísá obvykle v mezích 10^{-5} až 10^{-10} na jednu buňku a jednu generaci. Působením silných mutagenů však může vzrůst až o několik řádů.

Nové geny mohou vznikat trojím způsobem: a) tandemovou multiplikací, tj. často mnohonásobným opakováním téhož sledu nukleotidů, b) kombinací krátkých genů, z nichž každý měl jiný fylogenetický původ a odlišnou funkci, v jediný komplexní gen nebo c) duplikací původního genu. Geny vzniklé duplikací mohou mít rozdílný evoluční osud: buď si podrží svou dosavadní funkci, nebo sledem bodových mutací vyvinou funkci novou. Častý je případ, kdy jeden z obou dceřiných genů si dosavadní funkci podržuje, druhý vyvine novou funkci, nebo svou funkci ztratí.

Za nepřítomnosti přírodního výběru a mutací by relativní hojnost jednotlivých alel v populaci zůstávala stále táž. Dokázali to jednoduchým algebraickým výpočtem nezávisle na sobě německý genetik G. Weinberg a britský matematik G.H. Hardy. Předpokládali, že velká populace, jejíž všichni členové mají stejnou šanci se navzájem křížit (takovou populaci nazýváme panmiktická), je složena z jedinců, kteří všichni jsou Héteřozygotní pro alely A a a. Podle prvního Mendelova zákona bude mít jejich potomstvo genotypové složení 1 AA : 2Aa : 1 aa. V další generaci bude opět vytvořeno stejné množství gamet s alelou A jako s alelou a, tj. 1 AA : 2 Aa : 1 aa. Genotypové složení takovéto populace je tedy stálé. Pro dvě alely je možno je obecně vyjádřit vzorcem $p^2 + 2pq + q^2$, v němž p a q značí poměrné zastoupení jedné a druhé alely, přičemž $p + q = 1$. Zastoupení alel nemusí přitom být 1:1. Hardyho-Weinbergův zákon ukazuje, že poměrné zastoupení alel v panmiktické populaci se může měnit pouze vznikem mutací a řízeným rozmnožováním. Ukazuje tedy významnou úlohu přírodního výběru v evoluci.

Význam genetických objevů pro evoluční teorii je obrovský. Vedly k pochopení fyzikální a chemické podstaty života i k pochopení jeho jednotného základu:

čtyři druhy bází a zhruba dvacet aminokyselin. To jsou společné základy všech buněk prokaryotních i eukary-

otních organismů. Genetické objevy zásadním způsobem doplnily původní Darwinovu teorii.

8.3. Vývojová teorie po Darwinovi

8.3.1. Protidarwinovská reakce

První mendelovci popírali, popřípadě velmi podceňovali tvořivou úlohu přírodního výběru. Studovali mutace s velkým fenotypickým účinkem a každou takovou mutaci považovali za potenciální počátek nového taxonu. Mutace byly podle nich hybnou silou evoluce a vývoj se podle jejich představy dál prostřednictvím poměrně velkých skoků. Ponenáhlé změny vlastností, které byly v té době studovány biometrickou školou, považovali na rozdíl od Darwina i stoupenců biometrické školy za vývojově bezvýznamné.

Objevy klasické genetiky značně přispěly k dočasněmu zesílení antidarwinistického proudu, který ve vývojové nauce v období od sklonku minulého století do prvních desetiletí dvacátého století získal v biologii velmi silné pozice. Veliké části biologů vadila v tehdejší intelektuální prostředí čistě materialistická povaha přírodního výběru. Antidarwinistický proud byl silný i mezi paleontology.

Příčin, proč tehdy velká část paleontologů přešla na antidarwinistické pozice, bylo více. Jednou z nich bylo zjištění dlouhodobých, často desítky miliónů let trvajících jednosměrných trendů v některých vývojových liniích, které mnohdy vyúsťovaly do hyperrelativních, tj. „přehnaně“ vyvinutých tvarů. Soudilo se, že běží o znaky, které daleko překročily optimum své funkčnosti, které byly pro své nositele škodlivé a které tedy nemohly vzniknout přírodním výběrem. Jako klasické příklady byly často citovány např. obrovské tesáky „šavlozubých tygrů“ - oligocenních až kvartérních kočkovitých šelem z podčeledi *Machairodontinae*, obrovské parohy kvartérního jelena *Megaceros megaceros* či obrovské kly mamutů. V souvislosti s tím bylo mnoho paleontologů i neontologů přesvědčeno, že vývoj není podstatně ovlivňován podmínkami prostředí, nýbrž že tkví v samotné podstatě organismů, že je autogenetický. Veliká část paleontologů i neontologů přitom vysvětlovala podstatu života přítomností zvláštních nemateriálních činitelů, kterým dávala různé názvy: entelechie, élan vital, vis vitalis. Tyto idealistické představy shrnujeme pod pojmem vitalismus (z lat. vita = život). Přesvědčení o předem určeném, programovaném autogenetickém vývoji organismů označujeme jako teleologii čili finalismus.

Mnoho vynikajících paleontologů i neontologů bylo neolamarckisty. Vynikající francouzští paleontologové Boule a Piveteau např. ještě v roce 1935 napsali ve své učebnici: „Myšlenka Lamarckova dominuje v celé oblasti přírodních věd“.

Dnes víme, že vitalistické a teleologické názory jsou naprosto mylné. V paleontologii již V.O. Kovalevskij

velmi pěkně ukázal, že dlouhodobé trendy ve vývoji koňovitých nejsou výsledkem milióny let trvající ortogeneze (tj. přímočarého vývoje), která vycházela z vnitřních příčin, ale že jsou výsledkem postupné adaptace na změněné prostředí (přechod od života ve vlhkých lesích k životu na otevřených travnatých prostranstvích). Simpson (1944, 1953) poukázal nato, že názor o inadaptivnosti vývoje tesáků u *Machairodontinae* je naprosto neopodstatněný. Tato podčeď žila od spodního oligocénu až do konce pliocénu a již jeden z jejích nejstarších zástupců, spodnooligocenní *ZrwmfYus*, měl vzhledem k rozměrům lebky relativně stejně dlouhé tesáky jako pleistocenní *Smf/ocfort*. Již sama skutečnost, že *Machairodontinae* byli rozšířeni a prosperující skupinou po dobu přes 30 miliónů let, dokazuje, že hypotéza o inadaptivnosti jejich dlouhých tesáků je neudržitelná. Přirozeně jsou dnes vysvětlovány i další předpokládané případy „inadaptivních“ ortogenetických trendů.

8.3.2. Syntetická teorie evoluce

Teprve ve 20. letech našeho století bylo seznáno, že darwinismus a genetika nejsou soupeřícími oblastmi vědy, ale že osvětlují též pochod z různého pohledu. Stalo se tak zásluhou genetiky populací, která matematicky dokázala, že geny malého fenotypického účinku jsou surovým materiálem evoluce, jenž je přetvářen přírodním výběrem. Ukázala též, že jednotkou evoluce není jedinec, nýbrž populace. Z těchto poznatků se pomalu rodila syntetická teorie evoluce, zvaná často nepřiliš vhodně též neodarwinismus (tímto termínem bylo totiž již v minulém století označováno učení A. Weismanna, podle něhož jsou dědičné pouze změny zárodečné plazmy, zatímco změny, které vznikly během života na těle jedince, s tímto tělem zaniknou a nejsou dědičné).

V evolučním myšlení získávala syntetická teorie evoluce od konce 30. let postupně půdu a od 40. do 70. let v něm bezkonkurenčně dominovala.

Impuls ke vzniku této teorie vyšel od ruského populačního genetika a všestranně vzdělaného přírodovědce S. S. Červenková, který v roce 1926 publikoval práci „O některých momentech evolucionního procesu s točičky zrenija genetiky“. S Četverikovými názory se seznámil jiný zakladatel syntetické teorie evoluce, světoznámý americký genetik T. Dobzhansky, stejně tak jako vynikající anglický populační genetik G.B.S. Haldane. Myšlenkami populačních genetiků Červenková, Haldana, Fischera a Wrighta byla ovlivněna Dobzhanského kniha „Genetics and the origin of species“ (1937), která se stala mocným podnětem pro myšlení dalších zakladatelů syntetické teorie evoluce, mezi něž patří ornitolog a taxonom E. Mayr (Systematics and the Origin of Species 1942), paleontolog G.G. Simpson (Tempo and Mode in Evolution 1944), biologové J. Huxley (Evolution, the Modern Synthesis 1942) a B. Rensch (Neue Probleme der Abstammungslehre 1947),

botanik L. Stebbins (Variation and Evolution of Plants 1950) a evolucionista L.I. Šmalgauzen (Faktory evoluce 1946).

Populační genetika nebyla jediným pramenem nové syntézy. Velikou úlohu v ní sehrála systematika, zejména učení o geografické speciaci (E. Mayr). Do nové syntézy bylo samozřejmě včleněno mnoho nových poznatků z dalších neontologických věd a z paleontologie. Vznikla tak teorie daleko inkluzivnější než původní teorie Darwinova, schopná vysvětlit evoluční jevy v mnohem širších souvislostech. Je syntézou velkého množství dílčích teorií a hypotéz a nepřekvapuje proto, že jednotliví její zastánci se v názorech na dílčí evoluční otázky často rozcházejí.

Stručně můžeme syntetickou teorii evoluce charakterizovat jako teorii, která vychází z klasické teorie Darwinovy. Shodně s Darwinem uznává přírodní výběr za hlavního činitele evoluce. Zdůrazňuje, že evoluční jevy jsou jevy populační, že nikoliv jedinec, nýbrž populace je hlavní jednotkou evoluce. Na rozdíl od Darwinova a v souladu s genetikou zavrhuje dědičnost získaných vlastností. Počítá především s plynulým (graduálním) chodem evoluce, přičemž termín „graduální“ může být viděn v jiném měřítku neontologie než paleontologie a nikterak neznámá konstantní rychlost evoluce (viz kapitoly o druhu, str. 205). Evoluční změny uvnitř druhů, shrnované pod názvem mikroevoluce, mají podle této teorie stejné příčiny a stejné hybné síly jako makroevoluce, tj. evoluční přeměny druhů (speciace) a taxonů vyšších systematických kategorií. Mikroevoluce podle této teorie působením přírodního výběru plynule přechází v makroevoluci.

8.3.3. Neutrální teorie molekulární evoluce

Nový kvas do evoluční nauky přinesl objev molekulární podstaty dědičnosti, neboť umožnil zkoumat evoluční děje na molekulární úrovni. Rychle se rozvíjející nová věda, molekulární genetika, vnesla do evolučního učení mnoho nových otázek. Mnohé poznatky molekulární genetiky se zatím nedaří jednoznačně evolučně interpretovat, neboť cesty vývoje od genů k viditelným znakům jsou někdy velmi komplikované a v mnoha případech dosud neznámé. Jako v případě každého velkého objevu, tak i v případě molekulární genetiky se projevují silné tendence absolutizovat možnosti jejich metod. Její úspěchy svádějí některé badatele k redukcionistickému pohledu, k tendenci vidět biologické jevy pouze pod zorným úhlem fyziky a chemie, nikoliv pod zorným úhlem biologických zákonitostí na úrovni jedince a na úrovních vyšších, tedy na úrovni kompozicionistické.

Výrazně se to projevuje v původní verzi „neutrální teorie molekulární evoluce“ (Kimura 1968, King a Jukes 1969), která, jak již její název naznačuje, minimalizuje evoluční úlohu přírodního výběru.

Pomocí nových technik, zejména elektroforézy bílkovin, bylo uvnitř různých druhů organismů zjištěno velké množství odchylek ve složení homologických bílkovin, které vznikly tím, že některé jejich aminokyseliny

byly v důsledku mutace kódující DNA zaměněny. Podle zakladatelů neutrální teorie molekulární evoluce není možno tak velkou rozmanitost vysvětlit jinak, než že tyto odchylky jsou selektivně neutrální. Kdyby substituce aminokyselin byly kontrolovány přírodním výběrem, tu by podle nich měla být variace velmi nízká, poněvadž přírodní výběr by umožnil pouze příznivé odchylky.

Neutrální teorie molekulární evoluce vychází z chemického předpokladu, že pravděpodobnost substituce kterékoliv aminokyseliny na kterémkoliv místě bílkovinného řetězce je v určitém druhu bílkoviny (např. hemoglobinu) stálá, závislá na astronomickém času, nikoliv však na délce generací, na životních podmínkách či na velikosti populací. Hypotéza stabilní rychlosti nebere v úvahu měnící se působení mutagenních faktorů prostředí ani měnící se směry a intenzitu přírodního výběru. Totéž platí o náhodnosti substitucí v kódující DNA. Jelikož však táž aminokyselina může být kódována až šesti různými kodóny, je počet substitucí aminokyselin v bílkovinné molekule menší, než je počet odpovídajících mutací (substitucí bází) v příslušné kódující molekule DNA. Uchování či vymizení určitého genu je podle neutrální teorie evoluce záležitostí náhody - genetického driftu a náhodné fixace mutací.

Neutralistická představa náhodné a rovnoměrné změny aminokyselin či bází v DNA vede k domněnce, že tyto změny mohou sloužit jako „molekulární hodiny“. Podle stupně divergence ve složení homologických bílkovin, tj. podle počtu odchýlných aminokyselin ve vzájemně si odpovídajících místech molekul, by tedy mělo být možno usuzovat nejen na stupeň vzájemné příbuznosti organismů, ale i na dobu, kdy se vývojové linie srovnávaných taxonů od sebe oddělily.

Předkové recentních savců a ryb se od sebe oddělili zhruba před 350 - 400 milióny let. Když spočítáme difference v molekule hemoglobinu kapra a člověka, zjistíme, že jedna substituce aminokyseliny se udála v průměru zhruba za 10 miliónů let. Tutéž hodnotu obdržíme, když srovnáme difference hemoglobinu u příslušníků různých řádů savců, jejichž vývojová radiace započala ve svrchní křídě, přibližně před 80 milióny lety.

Záhy se však ukázalo, že původní představa neutralistů se neshoduje se skutečností. Různé druhy bílkovin projevují řádově až stonásobné rozdíly v rychlosti své evoluce. Bílkoviny, u nichž záměna aminokyselin je spojena se závažnou změnou jejich funkčnosti, jeví mnohem pomalejší změny než bílkoviny, kde záměna výkon jejich funkce neohrožuje. Navíc frekvence mutací na různých místech DNA zdaleka neodpovídá představě o jejich naprosté neutralitě. V místech, kde substituce báze mění vlastnosti bílkoviny, dochází k ní pomaleji, zatímco v místech, v nichž výměna báze tuto změnu nevyvolává, je tento zjev častější. Substituce bází jsou proto mnohem častější na třetí pozici kodónů než na pozici druhé. Odpovídá to skutečnosti, že zatímco jakákoliv záměna báze na druhé pozici vede k substituci aminokyseliny, zhruba polovina záměn na třetí pozici nemá takovou změnu za následek. Chemie-

ky, a tudíž často i funkčně příbuzné aminokyseliny jsou substituovány častěji, než by tomu mělo být při náhodném procesu. Geny, které kódují bílkoviny, se vyznačují mnohem nižší frekvencí mutací než úseky DNA, které nekódují žádnou bílkovinu. Bylo dále zjištěno, že substituce nukleotidů u hlodavců je 4 - 10 x vyšší než u člověka a 2 - 4 x vyšší než u sudokopytníků. Rovněž v hominoidní linii došlo k dalšímu zpomalení substitucí. Jejich rychlost u orangutana, gorily a šimpanze je v průměru 1,3x, 1,9x, resp. 1,6x větší než v linii člověka. Z těchto dat vyplývá, že variace rychlosti molekulární evoluce je přímo závislá na délce generací.

U rostlin dokázal Antonov (1986), že rychlost substitucí byla ve vývojové linii vedoucí k současným krytosemenným rostlinám alespoň desetkrát vyšší než v liniích vedoucích k mechorostům, kapradinám a nahosemenným rostlinám.

Přes všechny uvedené skutečnosti však zůstává pravdou, že molekulární evoluce probíhala daleko rovnoměrněji než evoluce organismální, tj. evoluce, jejímž projevem jsou vlastnosti celého organismu, a že mezi mírou změn v molekulární evoluci a jejich morfologickým projevem není přímá závislost. Tak např. proslulé Darwinovy „pěnkavy“ (*Geospizidae*) či obří želvy na ostrovech Galápagos jsou morfologicky velmi rozrůzněny, přitom však elektroforéza ukazuje jen minimální genetickou divergenci. Podobně člověk a šimpanz se morfologicky podstatně liší, avšak sekvence aminokyselin jejich proteinů je v 98,4% identická. Ač rychlost molekulární evoluce žab a savců nertí příliš rozdílná, přesto projevují velmi rozdílnou rychlost organismální evoluce: zatímco linie recentních žab rodu *Xenopus* (drápatka) se vyvíjela morfologicky tak pomalu, že i její svrchnokřídloví příslušníci jsou řazeni do téhož rodu, za stejnou dobu došlo k vývojové radiaci placentálních savců do velkého počtu řádů, čeledí a rodů. Známe však i případy, kdy organismální evoluce probíhala pomaleji než evoluce molekulární: přibližně dva tucty druhů nálevníků rodu *Tetrahymena* jsou morfologicky téměř shodné i na elektronmikroskopické úrovni. Přitom však elektroforéza ukazuje, že se významně liší svými enzymy. Obdobné rozdíly existují pravděpodobně i mezi tzv. živými fosiliemi a jejich předky, i když tento předpoklad samozřejmě nemůžeme dokázat.

Rozdíl mezi rychlostí molekulární a organismální evoluce lze vysvětlit změnami na vyšší úrovni, než je substituce bází, např. chromozómovými aberacemi či změnami systému regulatorních genů. Již samotný časový posuv funkce jednotlivých strukturních genů, způsobený změnou regulatorního systému, vede k podstatným změnám morfologických i jiných vlastností dospělých jedinců.

Kritické zhodnocení dosavadních výsledků molekulární biologie dovoluje uzavřít, že podcenění funkce přírodního výběru není na místě. Výsledky molekulární genetiky nevyvracejí základní principy syntetické teorie evoluce. Přinášejí však obrovské množství nových dat, které postaví příští syntézu na podstatně širší základ.

8.3.4. Teorie přerušovaných rovnováh a hierarchický model přírodního výběru

Mnoho nových podnětů ke studiu evolučních pochodů vzešlo ze studia paleontologického materiálu. Velmi živou odezvu vyvolala teorie přerušovaných rovnováh („punctuated equilibria“) Eldredge a Goulda (1972), podle které dochází k morfologickému rozlišení druhů geologicky náhle při jejich vzniku a druhy takto vzniklé pak existují bez výraznějších morfologických změn a trendů. O této části teorie přerušovaných rovnováh se obšírněji zmiňujeme v kapitole o druhu (str. 206). Na rozdíl od klasického darwinismu a od syntetické teorie evoluce vyslovuje teorie přerušovaných rovnováh názor, že makroevoluce není pouhou extrapolací mikroevoluce. Zatímco mikroevoluce (vývoj uvnitř druhu) je založena na diferenčním příspěvku schopných jedinců ke složení příští generace, druhy vznikají cestou zásadnějších genetických změn. Vývojové trendy na makroevoluční (naddruhové) úrovni nejsou podle této teorie výsledkem postupných alelických změn v téže vývojové linii, jak předpokládá syntetická teorie evoluce, ale výsledkem mezidruhové selekce. Druhy jsou, podle Goulda, obdobně jako jedinci, soudržnými a stabilními jednotkami, které diferenčně přežívají a mají rozdílný evoluční úspěch. Některé z nich dávají vznik většímu počtu druhů a vytvářejí tak skupiny, v nichž přírodní výběr preferuje ty druhy, které mají výhodnější vlastnosti.

Podle Goulda (1982, 1985) působí přírodní výběr na úrovni jedinců různých kategorií: genů, organismů, populací, druhů a jejich skupin. Selektce na jednotlivých úrovních této hierarchie se podle něho vyznačuje relativní autonomií, přičemž se však mohou jednotlivé úrovně negativně či pozitivně navzájem ovlivňovat.

Diskontinuitu spatřuje Gould (1985) též v evolučním čase, v němž stanoví tři řády času („tiers“): do nejnižšího časového řádu zahrnuje evoluční změny v krátkých časových úsecích existence druhu, jež nazývá „ekologickými momenty“. Druhý časový řád zahrnuje děje v „normálním geologickém čase“, tj. v čase mezi dvěma epizodami masového vymírání, trvajícím řádově milióny let. K tomuto řádu se vztahuje teorie přerušovaných rovnováh. Nejvyšší časový řád je reprezentován periodickými katastrofickými obdobími ve vývoji biosféry.

Vzájemné soutěžení druhů v prvním řádu času může podle Goulda vést ke zdokonalení morfologické adaptace cestou přírodního výběru. Podle téhož autora však „cokoliv se nahromadí“ v prvním časovém řádu je dostatečně zvráceno, zničeno nebo rozdráceno ve vyšších časových řádech. Vývojové trendy ve druhém časovém řádu nemají podle Goulda z různých důvodů vztah k adaptivnímu prospěchu jedinců. Nelze rovněž očekávat, že adaptace vyplývající ze vzájemného soutěžení bude adaptací na opakující se katastrofická období, že tudíž zaručí přežití.

Gouldovy myšlenky daly podnět k velmi živé výměně názorů a nejsou zdaleka všemi evolucionisty přijímány. Mnozí např. oprávněně poukazují na těžkosti, s nimiž se teorie přerušovaných rovnováh setkává při vysvětlování vzniku složitých, dokonale přizpůsobených orgánů, jakým je např. oko obratlovců. Zatímco syntetická teorie evoluce objasňuje jejich vznik selekcí po obrovský počet generací, teorie přerušovaných rovnováh má pro vysvětlení k dispozici pouze předpoklad náhodných klíčových genetických změn v počátečních fázích vývoje druhů a selekční pochody mezi druhy, jejichž počet je o několik řádů nižší než počet selekčních kroků mezi jedinci.

8.4. Druh

8.4.1. Definice a charakteristika druhu

V přírodě existuje obrovská rozmanitost organismů. V téměř každém náhodně vybraném vzorku živých organismů zjišťujeme, že jedince, kteří jej skládají, můžeme seskupit do souborů, jejichž jedinci jsou si navzájem podobní, a že každý takový soubor je od ostatních souborů svými vlastnostmi zřetelně odlišný. Živé bytosti tvoří tedy kontinuum, nýbrž vzájemně se lišící supraindividuální (nadjedincové) systémy, jejichž existence je výsledkem miliardy let trvajících vývoje. Samotná skutečnost, že tyto systémy, které nazýváme druhy, do sebe navzájem nepřecházejí a vzájemně nesplyvají, poukazuje na hlavní příčinu jejich samostatné existence: je jí reprodukční izolace druhů.

Pojem druh je v současné vědě užíván minimálně ve dvou významech: klasifikačním a ontologickém (nezávislém na klasifikátorovi). V taxonomii pod ním rozumíme základní jednotku biologické klasifikace, taxon kategorie druhu, jednotku, jejíž hranice jsou autorem přesně vymezeny a oproti poměrům v živé přírodě často subjektivně stanoveny. Příčina subjektivního stanovení tkví především v tom, že druhy jsou obvykle rozděleny do menších celků, populací, které se svými vlastnostmi mohou navzájem lišit. Veliké potíže, které jsou spojeny s poznáváním detailní struktury uvnitř druhů, způsobují, že jedny a tytéž soubory jedinců, jež v přírodě objektivně existují, mohou být vzhledem k částečné odchylnosti jejich populací taxonometry rozděleny do různého počtu druhů. Někteří taxonomové označují, zejména na základě sbírkového materiálu, jako druhy soubory jedinců, které se svými vlastnostmi nepatrně liší (v anglosaské literatuře jsou označovány takoví autoři jako „splitters” - drobitelé, štěpitelé), jiní více takových souborů shrnují do jediného druhu („lumpers”).

V evoluční biologii naproti tomu pod pojmem druh rozumíme supraindividuální biologický systém, který v přírodě objektivně existuje. Je to dynamická jednot-

8.3.5. Význam evoluční teorie pro geologické a biologické vědy

Znalost evolučního pochodu, která byla současným evolučním učením dosažena, má hluboký vliv na celou biologii. V darwinovském smyslu vnáší do ní historický pohled, nutí ptát se při výzkumu každé biologické struktury, funkce či procesu, proč a jak vznikly. Tento způsob myšlení má vliv i na vysvětlení jevů v neživé součásti ekosystémů. Je proto důležitý i pro geologické vědy. Zvládnutí principů evoluční teorie má velký význam pro paleontologickou taxonomii, pro paleoekologii a s ní těsně spjatou faciologii i pro práce paleogeografické.

ka, která vznikla během vývojového procesu a která v průběhu vývoje neustále mění jak své hranice, tak i stupeň odlišnosti od ostatních druhů. Druhy vznikly vývojovými pochody velmi rozdílného charakteru. Pojem druhu proto v sobě zahrnuje biologické systémy, jejichž vnitřní struktura i základní vlastnosti mají různou povahu.

Druh je jedním ze základních biologických pojmů. Tato skutečnost a současně i fakt, že termínem druh jsou označovány velmi různorodé přírodní celky, způsobila, že druhu byla věnována obrovská přírodovědecká i filozofická literatura i mnoho speciálních diskusí.

Paleontolog může sledovat pouze projevy, nikoliv mechanismus evoluce. Aby však mohl své nálezy interpretovat v souladu s výsledky výzkumů mechanismů evoluce, je nutno, aby se s těmito mechanismy seznámil.

V literatuře se setkáváme s množstvím definic druhu. V současné době je pro obrovskou většinu druhů všeobecně přijímána biologická definice, jejímž autorem je E. Mayr: „Druh je soubor populací, které se skutečně nebo potenciálně kříží a jež jsou od ostatních takových souborů v přírodních podmínkách reprodukčně izolovány”.

Tato definice charakterizuje druh jako soubor populací. Pod pojmem populace či přesněji lokální populace čili dem rozumíme v biologii soubor jedinců, kteří patří témuž druhu a žijí v takových vzdálenostech, že mají možnost vzájemně se křížit, nebo, jinak vyjádřeno, podílejí se na společném genovém fondu. Veliká většina druhů se skládá z většího počtu lokálních populací, které jsou navzájem prostorově víceméně izolovány. Každá lokální populace se vyznačuje určitým souborem genů (genofondem), jehož rozmanitost je mnohem větší než soubor genů kteréhokoliv jejího jedince. Jednotlivé lokální populace téhož druhu se svými genofondy obvykle více méně odlišují, a to jak procentuálním zastoupením určitých genů, tak též přítomností genů, které ostatním populacím chybějí.

Hlavním kritériem biologické definice druhu je kritérium křížení, tedy kritérium genetické izolace mezi

druhy. Toto kritérium, na první pohled jednoznačné, není absolutní. V přírodě se setkáváme se všemi stupni reprodukční izolace druhů. Od druhů, jejichž příslušníci se kříží jen ojediněle, nacházíme všechny možné přechody až k případům, kdy příslušníci populací různých druhů se běžně kříží. V posledním případě je kritériem samostatnosti druhů výsledek křížení. Jsou-li kříženci přírodním výběrem neustále eliminováni, druhy zachovávají svou samostatnost. V opačném případě nemůžeme o dvou samostatných druzích hovořit.

Další komplikace je spjata s onou částí definice, která hovoří o tom, že populace téhož druhu se potenciálně kříží. Tato část definice se týká populací, které mají geograficky rozlišené areály a které označujeme jako alopatrické populace (řecky *allos* = jiný, lat. *patria* = vlast) na rozdíl od populací sympatrických (řecky *syn* = s, dohromady), jejichž areály se aspoň částečně překrývají. Geograficky izolované populace nemusí být izolovány reprodukčně. O reprodukční izolaci podmíněné geneticky, tedy vnitřními faktory, můžeme hovořit pouze tehdy, když se jejich jedinci nekříží v případě, že se dostanou do vzájemného kontaktu. Důležitý je v definici dodatek „za přírodních podmínek“. Některé druhy, jsou-li chovány v zajetí, mění své chování, často se mezi sebou kříží a mají plodné potomstvo. Podobně se mohou reprodukční bariéry zhroutit změnou ekologických podmínek i v přírodě: druhy, které se volně nekřížily, se po jejich změně (např. vymizením určitého biotopu vlivem antropogenních zásahů či klimatických změn) spontánně kříží.

Obrovská většina druhů je složena z většího počtu populací, z nichž některé jsou dostatečně odchylné, takže mohou být označeny jako samostatné poddruhy. Takovéto druhy označujeme jako polytypické druhy, na rozdíl od druhů monotypických, které není možno v poddruhy dělit.

Jako polymorfní druhy označujeme druhy, u nichž uvnitř jediné populace existuje několik navzájem co do zbarvení či tvaru ostře ohraničených forem, které označujeme jako morfy. Polymorfismus je častý např. u motýlů. U afrického otakárka *Papilio dardanus* je známo pět morf. samiček, z nichž část svým zbarvením, ale i tvarem svých křídel napodobuje motýly dalších dvou čeledí. Polymorfismus je preferován přírodním výběrem, který vede např. k tomu, že část populace napodobuje (mimetizuje) nepoživatelné či jedovaté druhy. Část populace může mít z těchto důvodů ochranné zbarvení, popř. širší fyziologickou toleranci, jako je tomu v případě průmyslového melanismu (tmavého zbarvení jedinců v průmyslově znečištěných územích). Nerozeznatelné případy polymorfismu vedly ke stanovení mnoha nových druhů. Mezi ptáky bylo tak popsáno zhruba sto neplatných druhů.

Veliká morfologická či barevná variace uvnitř druhů bývá často způsobována ekologickými faktory. Nazýváme ji variací ekofenotypickou. Příkladem může být obrovská tvarová variace velevrubů (*Unio*) či škeblí (*Anodonta*) v evropských vodách. Částečně na jejím základě byly u obou rodů popsány desítky neplatných druhů.

K ekologicky podmíněným variacím náležejí rovněž sezónní variace. Jsou známy např. u motýlů, kde jed-

notlivé generace (jarní, letní) se často značně liší zbarvením. K sezónním variacím patří cyklomorfoza sladkovodních organismů, jev, kdy se jejich populace během roku zcela pravidelně morfologicky mění. V závislosti na teplotě vody a jiných sezónně se měnících jejich vlastnostech můžeme takovéto změny pozorovat u perlooček (*Cladocera*), vířníků (*Rotifera*) a některých rozsivek (*Diatomaceae*).

Veliké tvarové variace, např. u mnoha hmyzů, jsou způsobovány alometrickým růstem, při němž tělní části rostou nestejným tempem. Tak např. u brouků roháčů (*Lucanidae*) se rychleji zvětšují kusadla, než absolutní velikost těla, u mravenců hlava. Alometrický růst vyjadřuje obecná rovnice $y = bx^k$, v níž y značí hodnotu jednoho anatomického znaku, x hodnotu jiného znaku, b a k jsou konstanty, označované jako počáteční růstové konstanty, resp. růstový poměr. Rovněž při neznalosti alometrického růstu bylo vytvořeno mnoho zbytečných nových jmen.

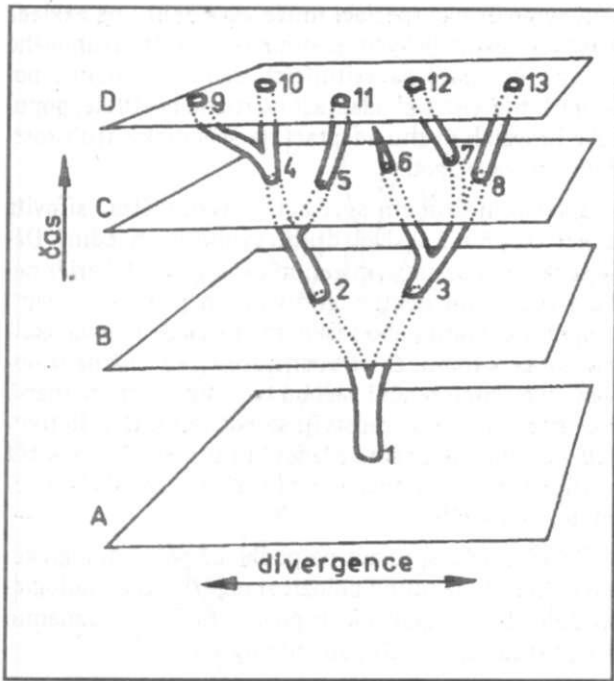
Variabilita mezi populacemi téhož druhu může mít též rozdílný charakter. Některé druhy mají na velkých prostorách uniformní populace, které do sebe přecházejí náhle poměrně úzkými hybridními zónami. Takovéto druhy lze poměrně objektivně rozdělit v poddruhy. Jiné druhy se vyznačují tím, že jejich populace do sebe přecházejí plynulou změnou vlastností, takže jejich rozdělení na poddruhy je arbitrární. Pozvolné změny znaků, znakové gradienty, byly označeny termínem klinein (od řec. *klinein* = nakláněti se). Tento termín lze použít pro změny v prostoru (geografické klíny, geokliny), v ekologii (ekokliny) či v čase (chronokliny).

Zvláštním případem jsou kruhové (cyklické) druhy, u nichž se geograficky nepřerušovaný řetězec vzájemně se křížících populací svými konci stýká. V místě dotyku jeho konců jsou jeho populace reprodukčně vzájemně izolovány, takže se chovají jako dobré druhy.

Biologická definice druhu není definicí univerzální. Nelze jí použít pro druhy, které se rozmnožují nepohlavně (asexuálně, uniparentálně). Patří sem druhy partenogenetické, tj. druhy, které se množí neoplozenými vajíčky, případy vegetativního množení dělením, pučením apod. Partenogenetické druhy vytvářejí klony, soubory jedinců, kteří jsou odvozeni od téhož předka. Všichni příslušníci téhož klonu mají tedy totožný genotyp (odhlédneme-li ovšem od mutací). Jednotlivé klony jsou mezi sebou geneticky izolovány, což může způsobit potíže při jejich rozdělení do druhů. Taxonom v takovém případě postupuje na základě analogie s biologickými druhy a jako samostatné druhy označuje ty klony, které jsou dostatečně morfologicky a ekologicky diferencovány, které mají svou vlastní evoluční roli.

Mezi pohlavně a nepohlavně se rozmnožujícími druhy neexistují ve všech případech ostré hranice, neboť některé druhy mohou přecházet od pohlavního rozmnožování k nepohlavnímu, nebo se množí více způsoby.

Partenogeneze přináší některé dočasné výhody. U rostlin, méně často u živočichů, umožňuje existenci polyploidních forem, zejména s lichým počtem chromozómových sádek a dovoluje tak vytvoření polyploid-



Obr. 8-7. Znárodnění fylogeneze formou fylogenetického stromu, tvarem odpovídajícího gradualistickému pojetí fylogeneze. Průsečíky vývojových větví s časovými rovinami odpovídají v tomto modelu biologickým druhům. Podle N.D. Newella 1956.

nich populací, které jsou generálně v mnohém ohledu odolnější vůči vlivům prostředí. Usnadňuje rovněž rychlé obsazení prostoru (každý jedinec se rozmnožuje) a je proto často charakteristická pro období příznivá pro rozvoj druhu. Partenogenetické populace jsou však evolučně méně plastické a jsou proto obvykle slepými vývojovými větvemi.

Z hlediska historického vývoje organismů je definice biologického druhu nedostatečná v tom, že nepočítá s časovým rozměrem. Byla v podstatě formulována již v době, kdy se věřilo ve stálost druhů.

Představíme-li si schéma vývoje organismů jako trojrozměrný rozvětvený útvar (fylogenetický strom), v němž vertikální rozměr vyjadřuje čas a horizontální vývojovou divergenci, jsou biologické druhy v tomto modelu představovány průsečíky vývojových větví s časovou rovinou. Biologický druh je v tomto modelu druhem dvojrozměrným.

Dvojrozměrné pojetí druhu je v paleontologii nedostačující. Proto Simpson (1951, 1961) vytvořil širší teoretickou definici „evolučního druhu“: „Evoluční druh je linie (ancestrálně-descendentní sled populací), která se vyvíjí odděleně od ostatních a má svou jednotnou evoluční úlohu a tendence“.

V každém časovém průsečíku odpovídá evoluční druh druhu v pojetí neontologů. Na rozdíl od definice biologického druhu nepoužívá jeho definice kritérium křížení, nýbrž kritérium jednotné evoluční úlohy a tendence. Znamená to tedy, že připouští mezi druhy takový stupeň křížení, který nezpůsobí, že jejich evoluční úlohy splynou. Definice evolučního druhu umožňuje do ní jako zvláštní případy zahrnout jak druhy

amfigonické (bisexuální, biparentální biospecie), tak druhy množící se nepohlavně (agamospecie).

Rozeznání jednotné evoluční úlohy druhu není pro neontologa nesnadným problémem, zejména pracují-li v terénu. Rozeznání evoluční úlohy fosilních druhů je možné použitím obdobných kritérií jako u druhů recentních. Je to především kritérium znaků, a to především, i když ne výlučně, morfologických. Je známo, že morfologie jedinců (avšak též jejich biochemické vlastnosti) je adaptivní a mají tak těsný vztah k úloze druhu. Druhým kritériem jsou paleoekologická data.

Ze samotné skutečnosti evoluce vyplývá, že jednotná evoluční úloha druhu se během evoluce měnila - jinak by evoluce nemohla postupovat. Definice evolučního druhu počítá s jednotnou evoluční úlohou druhu v každém okamžiku jeho trvání.

Ve fylogenetickém modelu lze pojem evolučního druhu upotřebit pro každou jeho větev. Některé z těchto větví jsou však velmi dlouhé a jsou reprezentovány populacemi, které odpovídají většímu počtu druhů. Před paleontologem vyvstává tak úkol vypořádat se s pojmem druhu v čase. Tato nutnost vedla k vytvoření pojmu „paleontologický druh“ (též chronospecie, sukcesionální druh). Ze skutečnosti, že každá vývojová linie je nepřetržitým časovým sledem populací, vyplývá teoretický závěr, že její dělení v druhy musí být arbitrární, stanovené konvencí.

Ve skutečnosti problém, jak v paleontologické praxi ohraničit navzájem příbuzné druhy, je v obrovské většině případů mnohem snazší, než by se zdálo z teoretického závěru, který vychází z představy o plynulých vývojových změnách, resp. o rovnoměrné rychlosti evoluce.

V paleontologické praxi totiž jen poměrně zřídka pozorujeme uvnitř vývojových linií takové změny, jejichž tempo by bylo řádově po statisíce či milióny let zhruba rovnoměrné. V obrovské většině případů se nové druhy ve vrstevním sledu objevují náhle a jejich mateřské druhy nejsou známy. Tuto skutečnost, kterou Darwin považoval za jeden z faktorů, jež způsobují těžkosti při důkazu správnosti jeho teorie, osvětlíme níže při diskusi vzniku druhů.

Při vymezování druhů se v paleontologické praxi držíme zásady, že morfologické rozdíly mezi modálními třídami jednotlivých taxonů mají být zhruba stejné jako jsou rozdíly mezi recentními druhy téže systematické skupiny.

Při praktickém řešení problému, zda určité formě přisoudit charakter druhu či poddruhu, je nutno zapamatovat si důležité pravidlo: dva poddruhy nemohou vedle sebe trvale existovat, poněvadž by došlo k jejich zkřížení a splynutí. Vyskytují-li se tedy v téže vrstvě dva morfologicky velmi blízké soubory jedinců, nemůžeme je označit jako poddruhy. Musíme usuzovat buď na dobré druhy, na druhový polymorfismus, na pohlavní dimorfismus či na ekoformy vzniklé pod vlivem různých ekologických podmínek v časovém úseku usazování vrstvy.

8.4.2. Vznik druhů - speciace

Podmínkou vzniku nového druhu je přerušení výměny genů jedné či více populací s ostatními populacemi téhož druhu. Přírodní výběr, který působí na chronologický sled populací, mění za měnících se podmínek prostředí genetický fond fylogenetické linie. Dochází tak ke kvalitativním změnám, tedy k evoluci. Postupně se může vytvořit takový stupeň genetické odlišnosti, že populace jsou vzájemně geneticky izolovány, že ztratily schopnost vzájemně se křížit. Vzniká nový druh. Rychlost změn je obvykle větší v menší populaci. Tím se může stát, že změnu v jedné individuálně méně početné linii lze označit jako vznik nového druhu, zatímco v jiné, větší, nikoliv.

Probíhá-li evoluce uvnitř druhu, u něhož mezi všemi jeho populacemi neexistují izolační bariéry, přechází druh jako celek v druh dceřiný. Při tomto druhu speciace, označovaném jako fyletická speciace, nedochází tedy ke zvýšení počtu současně existujících druhů. Vývojová linie přetrvává a její transformací vymizí pouze původní taxon. Hovoříme v tomto případě o fyletickém vymírání. Paleontologické doklady i pozorování v dnešní přírodě ukazují, že přeměna celého mateřského druhu v druh dceřiný je mnohem vzácnějším případem než vývoj, při němž z mateřského druhu vzniká větší počet dceřiných druhů. Nejčastějším případem poslední eventuality je geografická speciace. Spočívá v tom, že jednotlivé populace téhož druhu jsou v průběhu vývoje geograficky izolovány a tok genů je mezi nimi přerušen. Rozdílné místní podmínky způsobují, že přírodní výběr vede k vytváření odchylných populací. Nadto se již často od počátku izolace populace odlišují rozsahem svého genofondu. V extrémním případě může být izolovaná populace založena jediným jedincem, který samozřejmě reprezentuje pouze část celkového genofondu druhu. Přírodní výběr u potomstva tohoto jedince vychází tedy z geneticky odlišného materiálu, než jaký je vlastní mateřské populaci. Geografická speciace je speciací alopatrickou.

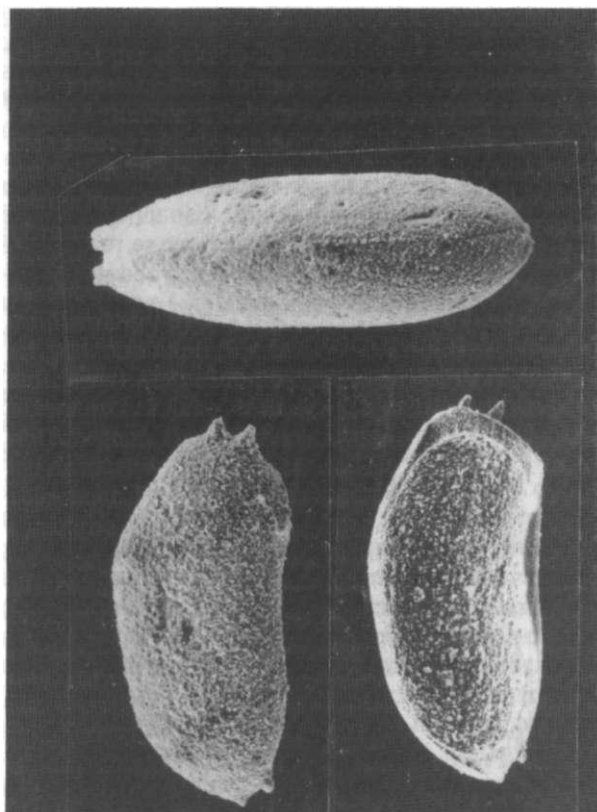
K izolaci populací dochází nejrůznějšími způsoby. Tak např. rozpadem původně souvislé miocenní Paratethydy vznikla ve střední a jihovýchodní Evropě soustava izolovaných brakických až sladkovodních pánví, v nichž vzniklo velké množství endemických taxonů. Vytvořením Panamské šíje koncem třetihor došlo k divergentnímu vývoji populací mnoha původně jednotných mořských druhů na pacifické a karibské straně. Rozsáhlou dezertifikací (přeměnou v poušť) došlo k izolaci populací v oázách, oteplením klimatu v poledové době k izolaci populací chladnomilných druhů ve vysokých evropských pohořích. Efektivní geografickou bariérou je např. hluboký kaňon řeky Colorado v Severní Americe. Stoupnutím hladiny světového oceánu po pleistocénu byly od pevniny odloučeny její části, v Evropě např. Britské ostrovy.

O možnosti vzniku nových druhů rozštěpením mateřského druhu v téměř geografickém areálu, tedy o sympatrickém vzniku, se v posledních letech mnoho diskutovalo. Nesporným a nejznámějším případem je náhlý vznik nových druhů zmnožením chromozómové sádky, polyploidizací, která je častá především u rostlin: 47% kvetoucích rostlin je polyploidních. Teoreticky jediný exemplář polyploidní rostliny může dát vzniknout novému druhu.

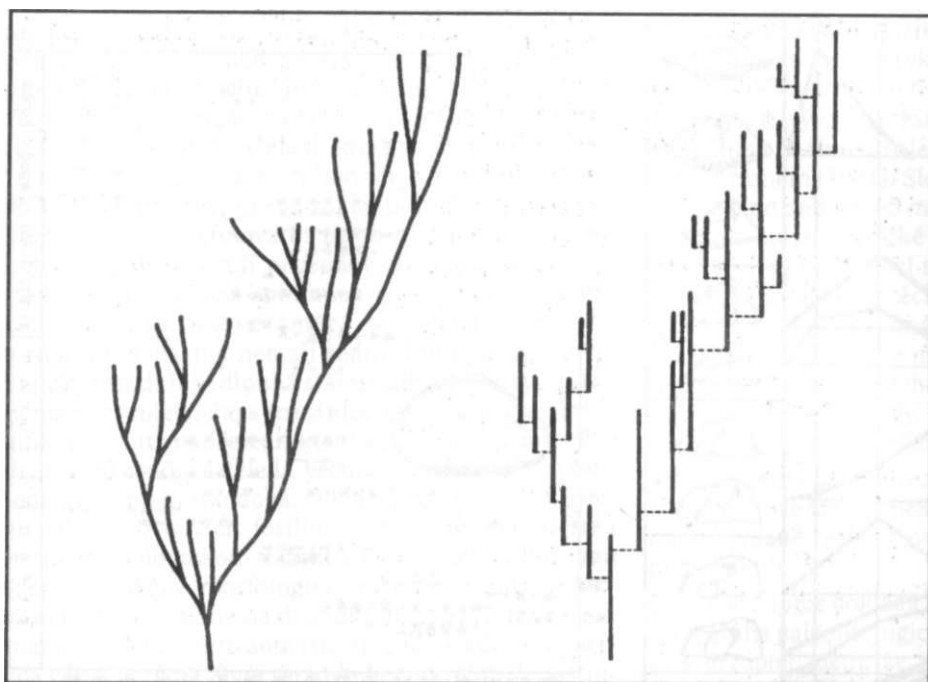
K sympatrické speciaci může však dojít i na základě různých ekologických podmínek uvnitř druhového areálu. Populace parazitujících druhů se mohou postupně diferencovat adaptací na různé hostitele, populace hmyzích druhů adaptací na specifický druh rostlinné potravy apod.

Zvláštním druhem speciace je retikulátní, síťovitá speciace, při níž ze dvou druhů vzniká druh jediný. Děje se tak především vymizením ekologických bariér nebo rozrušením některých životních prostředí (např. změnou klimatu nebo zásahem člověka). Taková okolnost vede k tomu, že příbuzné druhy, normálně izolované svou preferenční vazbou na určité biotopy (např. na les a volné prostranství), se počnou křížit. Retikulátní evoluce je známa především u rostlin, avšak též u různých druhů živočichů (např. u žab, sladkovodních ryb, motýlů).

Při výzkumu speciace na podkladě paleontologického materiálu je nutno položit si nejdříve metodologicky důležitou otázku: jaká je povaha fosilního záznamu, jehož studiem vytváří paleontolog své závěry?



Obr. 8-8. *Pussella infracretacea* Pokorný. Lasturnatka z čeledi Bairdiidae. Nahoře: pravá lasturka v bočním pohledu, délka 0,32 mm; dole: levá lasturka zevnitř, d = 0,32 mm; vpravo: schránka v hřbetním pohledu, d = 0,36 mm. Spodní turon, Kutná Hora, „Na vrších“ (Kank). Před nálezem v české křídě byl tento rod znám pouze ze současné doby a ze subrecentních sedimentů tropického pásma Indického, Tichého a západní části Atlantického oceánu jako prvek intersticiální fauny (endopsammonu) korálových písků. Český nález posunuje tak jeho známou historii zhruba o 90 miliónů let do minulosti. Elektronogram elektronovým řádkovacím mikroskopem Jan Kulich.



Obr. 8-9. Znázornění gradualistické (vlevo) a punktualistické (vpravo) koncepce speciace. Ve vodorovném směru míra morfologické divergence, ve vertikálním časové měřítko. Gradualistická představa počítá s plynulým vývojem fylogenetických větví, který postupně vede ke vzniku nových druhů i taxonů vyšších řádů. Punktualismus zastává názor, že nové druhy vznikají geologicky náhle a že po dobu své existence se morfologicky nemění, projevují morfologickou stázi.

Zmínili jsme se již o tom, jaké těžkosti způsobilo Darwinovi chybění přechodných forem. Za hlavní příčinu považoval nedokonalost fosilního záznamu. Skutečně z některých úseků zemské historie se sedimenty určitých facií dochovaly na velmi málo místech Země.

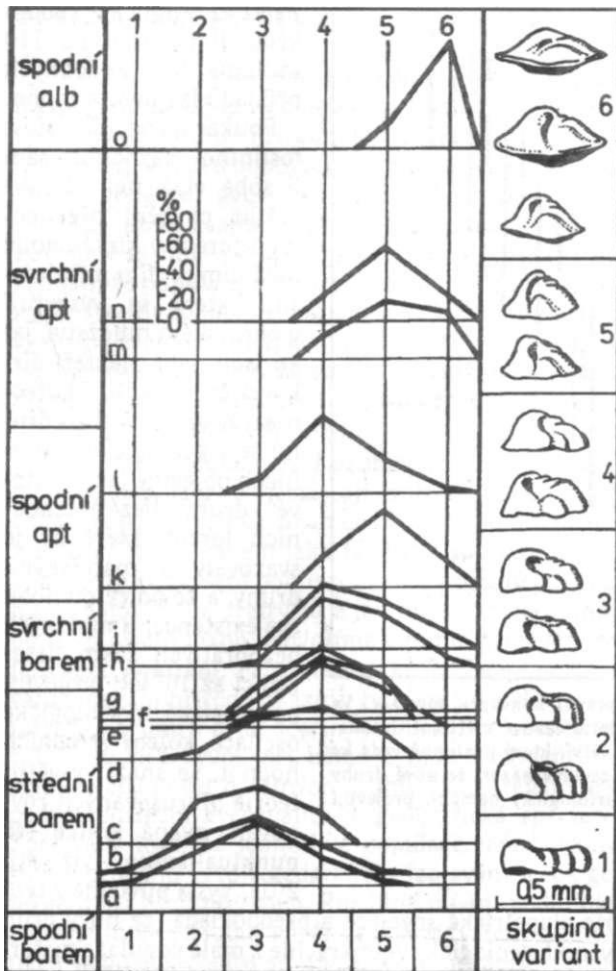
Spodní paleocén byl obdobím, kdy došlo k bouřlivé evoluci savců. Jejich dosud známé lokality lze však takřka spočítat na prstech rukou. Jsou nadto geograficky rozloženy do několika málo oblastí, především v Evropě a v Severní Americe. Důležité příčiny slabé fosilní dokumentace tkví v ekologii některých organismů, Pravděpodobnost, že např. savec nebo pták, kteří žijí v lese, budou pohřbeni, uchovájí se ve fosilním stavu a budou nalezeni paleontologem, je nesmírně nepatrná. Třída přílipkvců (*Monoplacophora*) je známa z kambria až svrchního devonu a poté až z recentní doby. Mezera dokumentace činí tedy zhruba 350 milionů let. Řád *Rhynchocephalia*, do něhož patří novozélandská haterie, je geologicky dokumentován od triasu do spodní křídy. Poté z geologického záznamu mizí, takže mezera v dokumentaci činí kolem 100 milionů let. Poslední fosilní zástupci lalokoploutvých ryb (*Crossopterygii*), k nimž patří i recentní *Latimeria*, jsou známi ze svrchní křídy. V dokumentaci tak zůstává mezera 75 milionů let. První fosilní zástupci kmene žebernatek (*Ctenophora*) byl popsán teprve v roce 1983 ze spodnovevonských břidlic NSR, tedy z doby zhruba před 400 miliony let. První fosilní druh lasturnatek podřádu *Halocypriformes* byl popsán v roce 1964 z české svrchní křídy a prodloužil tak známou historii tohoto řádu o 88 milionů let. Brzy poté další

rie alopatrické speciace a předpokládá, že nový druh vzniká geologicky velmi rychle z malé populace mateřského druhu, izolované na periférii jeho celkového rozšíření. Na rozdíl od syntetické teorie evoluce tvrdí, že mechanismus speciace není pouhou extrapolací mechanismu mikroevoluce, spočívajícího v postupném výběru drobných alelických změn. Místo toho počítá s uplatněním genetického driftu (tj. se změnami ve frekvenci genů v populacích, které nejsou způsobeny selekcí, imigrací či mutacemi), s makromutacemi, se saltačním (skokovitým) vznikem nových klíčových znaků, tedy se změnami, které vznikly neadaptivní cestou a které jsou výchozí pro vznik nových stavebních plánů uskutečňovaných sérií rychlých adaptivních kroků. Jestliže podle Goulda evoluční proměnlivost tkví primárně v povaze a v rozsahu fondu neadaptivních znaků, tu vnitřní faktory organické struktury jsou rovnocenným partnerem přírodního výběru,

Punktualismus předpokládá, že k největší tvarové divergenci dochází v časovém stadiu diferenciacie druhu, kdy izolovaná populace je málo početná a kdy se dokonaleji přizpůsobuje lokálním podmínkám. Poté co se druh vytvořil, rozšířil svůj areál a zvýšil počet svých jedinců, dochází v jeho morfologii jen k malým změnám. Neprojevuje jasné vývojové trendy, jeho znaky spíše jen oscilují kolem středních hodnot. Toto dlouhé období jeho existence je podle Eldredge a Goulda (1972) obdobím vývojového klidu - evoluční stáze. Druhy jsou podle nich homeostatickými systémy, velmi odolnými vůči rušivým vlivům, schopnými uchová-

nález z anglické spodní křídy ji posunul na 110 milionů let. Podobných příkladů lze uvést mnoho.

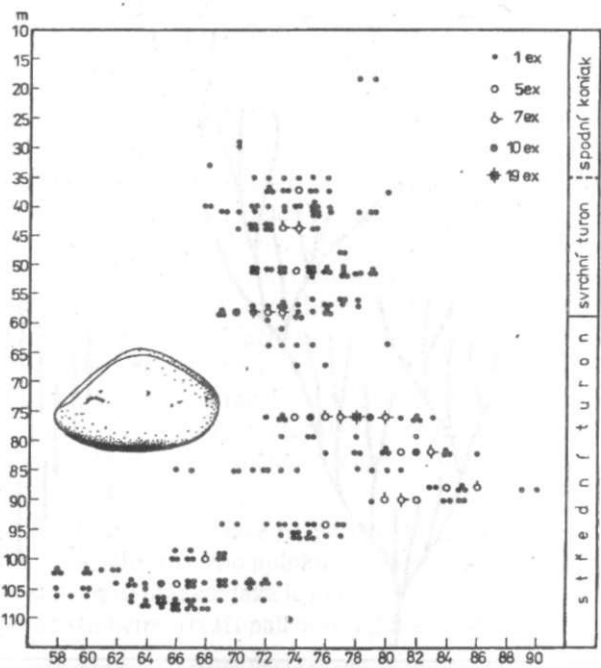
Poukaz na nedokonalost fosilního záznamu sám o sobě však nemůže vysvětlit chybění přechodných forem v kterémkoliv lokálním profilu u těch fosilii, které se vyskytují v obrovském množství, jako jsou např. někteří dírkovci či měkkýši. Skutečnost, že velká většina druhů se v geologických profilech objevuje jako „hotevé“ druhy, bez přechodných forem, které by je svazovaly s mateřskými druhy, a že po celou dobu své existence, u mořských bezobratlých často dosahující až 10^7 let, projevují pouze slabé morfologické oscilace kolem středních hodnot, se snaží vysvětlit teorie přerušovaných rovnovah, zvaná krátce též punktualismus (viz str. 201). Vyšla původně z teo-



Obr. 8-10. Vývoj dírkovce *Globorotalites* v barremu až hlubokém spodním albu severní části Spolkové republiky Německa. Všichni jedinci byli rozděleni podle velikosti obvodového úhlu (mezi umbilikální a spirální stranou schránky) do šesti tříd (v pravém sloupci). Jasně vyniká vývojový trend vedoucí ke zmenšení tohoto úhlu. Zatímco vrchol variační křivky nejstarší paleopopulace odpovídá třídě 3, vrchol nejmladší třídě 6. Vývoj však není zcela přímočarý, křivka populace 1 znamená dočasný zvrát trendu. Paleopopulace a - c odpovídají poddruhu *Gl. bartensteini bartensteini*, d - g *Gl. b. intercedens*, h - o *G. b. aptiensis*. Statistické studium populací umožnilo mnohem detailnější stratigrafické členění, než bylo možné s pomocí čistě typologicky definovaných taxonů. Tak např. třída 5 je zastoupena v celém profilu, zatímco třída 1 pouze v úrovních a a b, či třída 3 v úrovních a až 1. S pomocí statistické metody bylo možno úspěšně korelovat severoněmecké vrstvy s vrstvami alpské oblasti, severní Afriky a Trinidadu. Podle F. Bettenstaedta 1958.

vat si svou stabilitu. Málo početné izolované populace, žijící na periférii geografického rozšíření druhu v odlišném prostředí mají proto důležitou úlohu: vývojová setrvačnost, charakteristická pro velké populace, je v nich natolik oslabena, že přírodní výběr má dostatek síly, aby ji překonal a vyvolal „genetickou revoluci“.

Mnoho nedorozumění v debatách o punktualismu a gradualismu vzniká použitím rozdílného časového měřítka. Změnu, která je realizována v rámci časově 10^3 generací, označí paleontolog jako geologicky oka-



Obr. 8-11. Vývoj délky dospělých schránek lasturnatky *Bairdopilata cuvillieri omnipraesens* Pokorný v turonu vrtu Koštilce - 1 východně od Loun. Vodorovná osa: délky po 0,016 mm. Svislá osa: hloubka v metrech. Ve spodní části profilu je patrný rychlý růst délky lasturek, který kulminuje zhruba v hloubce 88 m. Nad touto hloubkou se rozměry schránek zmenšují. Podle recentních pozorování i podle pozorování na lasturnatkách české svrchní křídly lze soudit, že přinejmenším do značné míry běží o změny ekofenotypické, jejichž příčinu nelze zatím jednoznačně určit. V úvahu připadají především změny teploty (čím vyšší teplota, tím menší rozměry) a trofické poměry. Nelze však vyloučit ani selekci příhodných genotypů. Data podle V. Pokorného 1966 a 1978.

mžitou, tedy za projev punktualismu, zatímco genetik bude hovořit o gradualismu.

Argument některých punktualistů, že klasický darwinismus ani syntetická teorie evoluce nenalézají mechanismus, kterým lze stázi vysvětlit, je lichý. Dávno je známa skutečnost, že jedinci divokých druhů, ač fenotypicky shodní, jsou genotypicky často značně rozdílní. Syntetická teorie evoluce vysvětluje tento jev a morfologickou stázi centripetální selekcí, která směřuje k vytvoření jednotného optimálního fenotypu, k vytvoření vývojové homeostáze.

Z paleontologického hlediska se dlouhá období evoluční morfologické stáze nezdarují ničím neobvyklým. Jednotlivé druhy se vyvíjejí jako integrální součásti ekosystémů. Jejich vývoj se tudíž uskutečňuje v souladu s vývojem celého ekosystému. Není proto pro paleontologa nic překvapivého, že za kvazistabilního stavu ekosystému, trvajících často řádově 10^6 i více let, se druhové složení jeho biotické složky jen nepatrně mění a že variace druhů většinou kolísají kolem svých středních hodnot. Příkladem mohou být faunistické asociace pánevních facií české křídly.

Paleontolog sleduje především morfologické znaky. Zatímco tyto znaky se nemusejí v podstatě měnit, mo-

hou se měnit znaky genetické, fyziologické, biochemické, ekologické či etologické, takže stáze může být pouze zdánlivá. Při podrobnějším studiu se ukazuje, že mnohé „živoucí fosilie“ jsou takto označovány neprávem. Příkladem může být recentní loďenka *{Nautilus}*. Je představitelem nadčeledi, která se objevila koncem triasu, zhruba před 200 milióny let. Její příslušníci si od té doby uchovávají též základní morfologický typ, který je zřejmě definován způsobem života. Uvnitř tohoto typu se objevují podružné adaptivní variace ve stavbě přepážek mezi komůrkami, ve skulptuře či v pozici sífa. Tyto drobné změny se objevují iterativně v různých dobách a nemají žádný dlouhodobý morfologický trend. Tato dlouhá stálost základního typu však nemá nic společného s rozsáhlou taxonomickou diverzifikací uvnitř nadčeledi, která zahrnuje zhruba 1000 druhů, 30 rodů a 4 čeledi. Většina druhů je přitom geologicky velmi krátkodobá. O loďenkách je možno mluvit jako o živoucích fosiliích jen tehdy, máme-li na mysli morfologickou stabilitu jejich základního typu (danou funkčně morfologickými omezeními), v žádném případě však ne na druhové úrovni (Tintant a Kamamba 1983). V této souvislosti je též kladena otázka, zda velmi pomalý vývoj (bradytelie) potřebuje zvláštního vysvětlení, či zdaje pouze extrémním případem normálního rozložení evolučních rychlostí (viz str. 219).

Mění-li se podmínky v ekosystému rychle, dochází na jedné straně k rozsáhlému vymírání, resp. k migraci, a na straně druhé k rozsáhlé radiaci přeživších linií a k imigraci nových druhů, tedy k zásadní přestavbě ekosystému. Příkladem může být historie neogenních pánví Paratethydy ve střední a jihovýchodní Evropě. Po izolaci jejich částí od volného oceánu koncem středního miocénu došlo v miocenním stupni sarmatu k částečnému vyslazení jejich vod, které mělo za následek vymření převážné části dosavadního mořského společenstva a jeho nahrazení novým společenstvem. Obdobně tomu bylo po dalším poklesu salinity v nad-

ložním stupni panonu. Počátek obou stupňů se vyznačuje geologicky „okamžitým“ vymíráním velkého procenta faunistických prvků a silnou vývojovou radiací malého počtu přeživších druhů.

Obdobná vývojová radiace byla detailně popsána z fosilních sedimentů jezera Turkana v severní Keni Williamsonem (1981). Sledoval vývoj 13 druhů měkkýšů, kteří po dobu 3 - 5 miliónů let projevovali morfologickou stázi. V krátké době, odhadnuté na 5 000 - 50 000 let a vyznačující se změnou ekologických podmínek, se větší počet těchto druhů současně přeměnil v druhy nové. Ty se změnou podmínek brzy vymřely a byly nahrazeny svými mateřskými druhy, které přežily na jiných místech. Obdobně jako v případě izolovaných pánví Paratethydy, i v jezeru Turkana probíhala speciace v populacích čítajících milióny jedinců.

Tato a četná další paleontologická pozorování svědčí o veliké úloze změn vnějšího prostředí při vzniku druhů, o výrazné reakci vývojových linií na změnu okolních podmínek.

Paleontologie dokládá nejrůznější tempa vývoje druhů. Povaha paleontologického materiálu je konzistentní s předpokladem, že např. velká část druhů mořských bezobratlých vznikla cestou přerušovaných rovnováh. Případy pozvolného vývoje, odpovídající gradualistické teorii, byly popsány velmi detailně zejména u dírkovců a u savců.

Vysvětlení často složitých, dokonale adaptovaných znaků lépe vyhovuje gradualistická než punktualistická teorie, podle níž tyto znaky musily vzniknout velmi rychle, nadto často z neadaptivních struktur.

Znalosti vlastností druhů a jejich vývoje jsou pro práci paleontologa nezbytné. Jejich správná aplikace v paleontologické praxi má veliký význam i pro využití výsledků taxonomie v biostratigrafii; do značné míry určují její možnosti v lokálním členění vrstev i v jejich interregionální korelaci.

8.5. Vznik taxonů vyšších systematických kategorií

Obdobně jako vznik druhů, je i vznik taxonů vyšších systematických kategorií - rodů, čeledí, řádů, tříd a kmenů, po desetiletí předmětem intenzivního zájmu jak neontologie, tak paleontologie. Tento problém je těsně spjat s problémem vzniku vyšších úrovní organizace.

O vypracování evolučně-ekologického modelu vzniku taxonů vyšších kategorií se v rámci syntetické teorie evoluce zasloužil především Simpson (1944, 1953). Příčinou, která podle tohoto modelu vede k vývinu nového taxonu vyšší kategorie, je přechod do nové adaptivní zóny. Pod tímto pojmem rozumí Simpson „charakteristickou reakci a vzájemný vztah mezi organismem a prostředím, způsob života, nikoliv tedy místo, kde živočich žije“. Někdy jsou adaptivní typy či adaptivní zóny částečně definovány v geografických či fyzických termínech prostředí. Hovoříme pak o vzdušnéj

(aeriální), vodní (akvatické), suchozemské (terestrické) adaptivní zóně apod. Jindy jsou adaptivní zóny definovány v taxonomických termínech. Hovoříme např. o adaptivní zóně kočkovitých šelem, psovitých šelem apod. Tato pojmenování však nesmějí zastřít skutečnost, že adaptivní zónu definuje vzájemný vztah prostředí a organismu, nikoliv prostředí nebo organismus. Adaptivní zóny mají různou šířku. Široká adaptivní zóna, která se vyznačuje adaptivním typem psovitých, může být rozdělena do subzón, které se vyznačují adaptacemi charakterizujícími lišku, vlka, šakala atd. Adaptivní zóny jsou od sebe různě ostře odděleny. Velmi výrazné jsou vůči sobě ohraničeny především ty zóny, které jsou charakterizovány odchýlnou složkou svého neživého prostředí: vzdušnou, vodní, suchozemskou.

Je pravidlem, že čím širší je adaptivní zóna, tím vyšších kategorií taxony v ní vznikají, ovšem za předpokladu dostatečně dlouhého času. Některé adaptivní zóny jsou velmi úzké, avšak přesto dávají vzniknout taxonům vysokých systematických kategorií. Příkladem může být řád hrabáčů (*Tubulidentata*), potomků jednostranně specializovaných primitivních kopytníků, jejichž jediný žijící zástupce, hrabáč kapský (*Oryzoropus afer*) je specializován na požívání termitů.

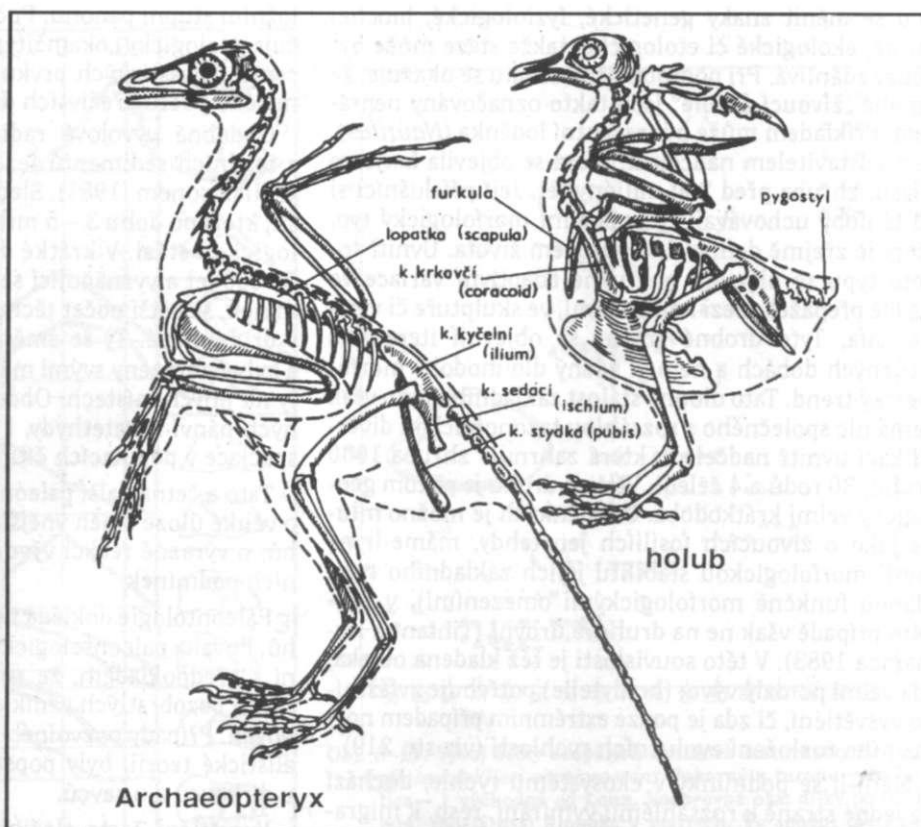
Podmínky a průběh obzazování nových adaptivních zón byly v paleontologii podrobně studovány.

Předpokladem pro vniknutí organismu do nové adaptivní zóny je jev zvaný preadaptace (poněvadž termín preadaptace byl používán v různém smyslu, bývá někdy používán jednoznačný termín prospektivní adaptace). Pod tímto termínem zde rozumíme přítomnost vlastností, které umožňují změnu přizpůsobení (adaptace) a na základě nichž se nová adaptace vyvíjí.

Nejvyšší míru preadaptace vyžaduje přechod z jedné velké adaptivní zóny do druhé, např. přechod živočichů z vody na souši. Vyžadoval několik základních preadaptací. Organismus musil být chráněn proti vyschnutí, musil mít tedy vyvinut ochranný tělní kryt (šupiny u lalokoploutvých ryb, ulitu u plžů). Problémem bylo zvládnutí tělesné hmotnosti. Voda je osmsetkrát těžší než vzduch a nadnáší tedy velmi výrazně tělo. Aby se tělo při výstupu na souši nezhroutilo, musilo být opatřeno pevnou vnitřní či vnější kostrou, na niž se upínaly svaly dostatečně silné, aby se jejich pomocí mohlo na souši pohybovat (vnější kostra členovců, schránka plžů, vnitřní kostra a ploutevní svalstvo lalokoploutvých ryb). Musil být přítomen takový dýchací systém, který umožňoval příjem vzdušného kyslíku (vzdušný měchýř lalokoploutvých, plášťová dutina plžů). Vyměšovací systém musil být tak vyvinut, aby ztrátu vody při vyměšování redukoval na minimum

Latd.

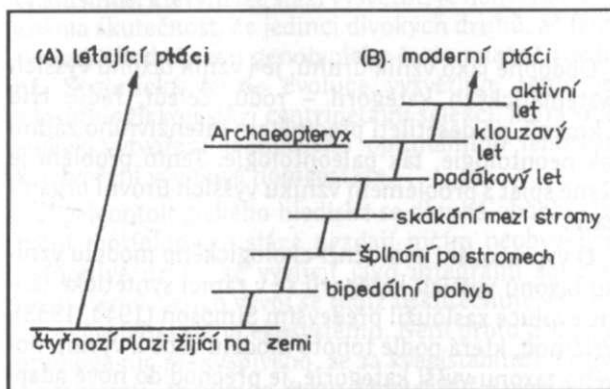
Není divu, že preadaptace ve všech těchto směrech byla vlastností jen několika málo živočišných skupin. Ačkoliv podle odhadu 85 - 90% všech druhů žije na suché zemi, běží většinou jen o příslušníky tří kmenů: členovců, měkkýšů a strunatců. Své zástupce v terestrickém prostředí mají i některé další kmeny, jako máloštětinatci (*Oligochaeta*), hlístice (*Nematoda*), vířní-



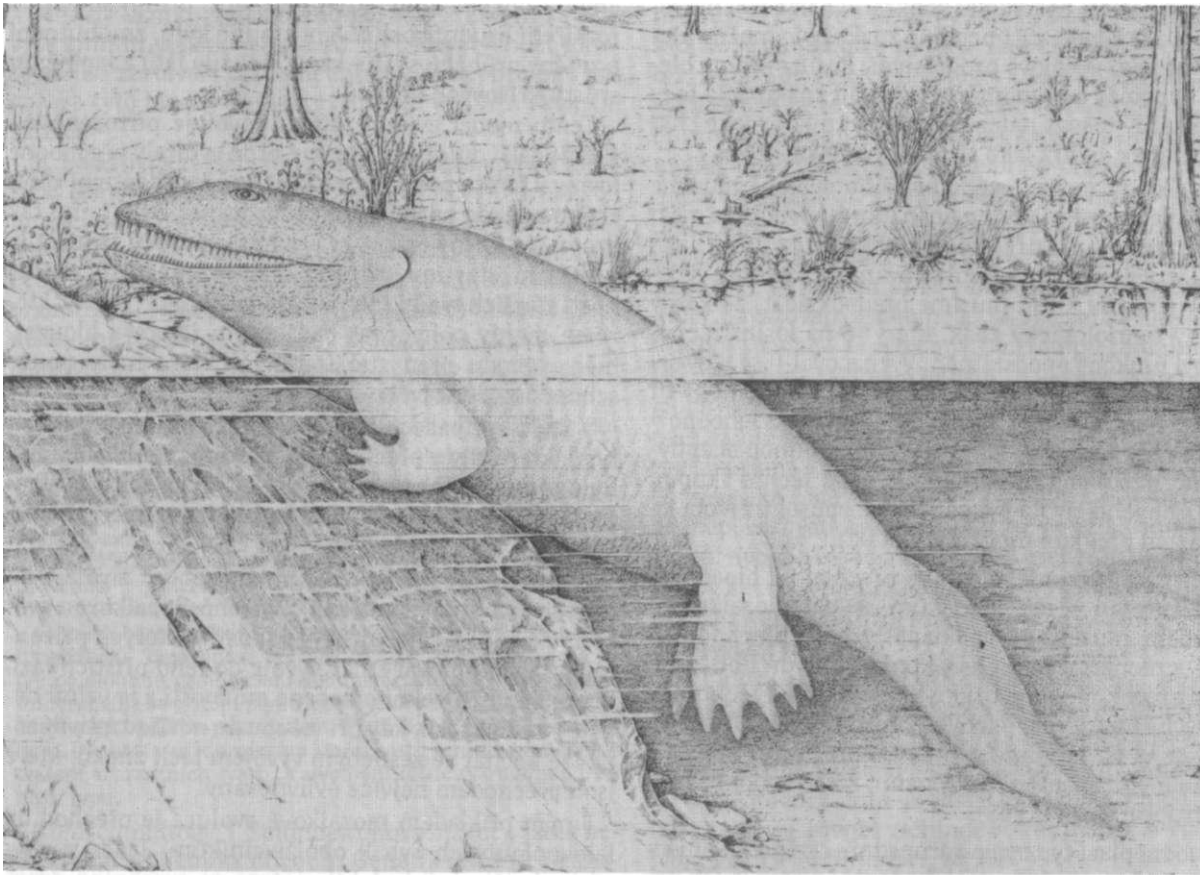
Obr. 8-12. Srovnání anatomické stavby archeopteryxe a zástupce recentních ptáků. Podle Heilmanna ze Zb. Ročka 1985.

ci (*Rotifera*) či ploštěnky (*Turbellariá*), ti jsou však odkázáni na vlhké prostředí.

Přechod od vodních k suchozemským obratlovcům, který můžeme v geologickém záznamu dnes již poměrně dobře sledovat, byl poměrně dlouhodobou a obtížnou záležitostí. První čtvernožci jsou známi ze svrchního devonu, první plazi, skutečně cele suchozemští tetrapodi, kteří se na suché zemi i rozmnožují, teprve ze svrchního karbonu. Mezi objevením prvních čtvernožců a prvních plazů uplynulo tedy 60 - 75 mili-



Obr. 8-13. Dvě hypotézy o způsobu vzniku ptáků. A: přímý plynulý přechod z terestrické (pozemní) ekologické zóny do aerální (vzdušné) ekologické zóny. B: vývoj cestou postupného přizpůsobení životu v několika rozdílných ekologických stibzónách, z nichž každá vyžadovala specifické adaptace, které ve fylogenezi vytvořily obraz mozaikové evoluce. Podle W. Bočka 1965.



Obr. 8-14. *Ichthyostega* sp. Rekonstrukce. Nejstarší známý suchozemský obratlovec, obojživelník dotahující délky až 1 m. Zachoval si jisté mnoho znaků svých předků ze skupiny lalokoploutvých ryb (Crossopterygii): v lebečním kostěném krytu některé kosti (např. skřetové kosti suboperculum a praeoperculum), ocasní ploutev, iuplny v tělním krytu aj. Svrchní devon, Grónsko. Podle originálu H.C. Bjerringa, s laskavým svolením autora.

ónů let, což je doba, která se zhruba rovná celým třetího rám.

Příkladem modelu, který demonstruje přechod z jedné adaptivní zóny do druhé, je model vývoje ptáků. Je založen na morfologické a funkční analýze jedné z nejproslulejších fosilií, svrchnojurského praptáka rodu *Archaeopteryx*.

Tento prapták má řadu znaků, jež jsou společné s druhohorními plazy skupiny *Archosauria*, kam patří mj. krokodýli, dinosauři a pterosauři. Pro náš model není rozhodující, zda *Archaeopteryx* vyvinul přímo z bipedních (dvounohých) plazů řádu *Thecodontia* nebo z jeho potomků, malých dvounohých dinosaurů podřádu *Theropoda*, ani to, že velmi pravděpodobně náleží vedlejší vývojové větvi, nikoliv větvi, která představuje předky moderních ptáků.

Nejdůležitějšími z plázích znaků, s nimiž se na kostře archeopteryxe setkáváme, jsou: hlava upomíná celkovou stavbou na archosaurní předky. Čelisti nesou nerozlišené zuby v alveolách jako u plázích předků, není vyvinut rohovitý zobák. Očnice mají kostěný sklerotikální kruh, týlní otvor směřuje dozadu, nikoliv dolů. Ocasní část páteře byla velmi dlouhá, složená z 20 – 23 obratlů. Žebra jsou volná, bez hákovitých výběžků (processi uncinati), které u dnešních ptáků zpevňují

hrudní koš. Přední končetina má prsty, jež jsou zakončeny silně vyvinutými drápy. Jako u mnoha plazů jsou přítomna břišní žebra. Samotná kostra archeopteryxe by tedy u žádného paleontologa nevyvolala pochyb, že běží o kostru plaza linie Thecodontia - Coelurosauria. Tomuto závěru nebrání ani klíční kosti srostlé ve vidličku, které kromě ptáků byly nalezeny i u některých plazů.

Typický ptačím znakem naproti tomu je dokonale vyvinuté peří, jehož otisky se u fosilií archeopteryxe zachovaly.

Archaeopteryx, podobně jako ostatní známé přechodní typy mezi vyššími taxonomickými jednotkami, se tedy vyznačuje mozaikou znaků ptačích a plázích, z fylogenetického hlediska tedy znaků progresivních a znaků předků (ancestrálních). Hovoříme o mozaikovém způsobu evoluce, o mozaikové evoluci, nebo též o Watsonovu pravidlu.

Paleontologická zjištění mozaikové evoluce vyvracejí představy o rovnoměrném vývoji všech znaků, které se v evoluční biologii dlouho a úporně udržovaly. Vedly k předpokladu, že spojovací vývojové články v určité vývojové linii musejí být ve všech svých znacích proporcionálně stejně vzdáleny od předka i od potomka. Tato představa však v paleontologické praxi narážela

na veliké potíže. Kterýkoliv konkrétní nález měl některé znaky starobylé, zatímco jiné znaky bylo možno klasifikovat jako vývojově progresivní. Posuzováno z hlediska hypotézy o rovnoměrném vývoji znaků bylo tedy nutno každý takový nález klasifikovat nikoliv jako chybějící článek, nýbrž jako slepou vývojovou větev.

Při výkladu mozaikového způsobu evoluce musíme vyjít z všeobecně platného poznatku o rovnováze mezi organismem a prostředím. Adaptace organismu jako celku je velmi přísně kontrolována přírodním výběrem. V souladu s tím musíme předpokládat, že každý výrazný morfologický znak, který je na fosilii zachován, byl funkčně opodstatněn. Vyznačoval-li se tedy archeopteryx směsí pláží a ptačích znaků, nemohl žít ani jako typický plaz, ani jako moderní pták. Jeho morfologie vede k závěru, že musil zaujímat jinou adaptivní zónu než typičtí představitelé obou těchto skupin, že způsob jeho života byl odlišný od způsobu života jeho pláží předků i moderních ptáků.

Vzhledem ke skutečnosti, že přechod od bipedních archosauřních plazů k ptákům se dál mozaikovým způsobem, musíme předpokládat několik přechodných stadií, z nichž každé je charakterizováno určitou kombinací znaků. Musíme připustit, že každý z těchto vývojových stupňů vedl odchýlný způsob života. Jinak řečeno, že vývoj od plazů k ptákům procházel několika přechodnými adaptivními zónami, které se pokusil rekonstruovat Bock (1965).

Původní plazí typ byl kvadrupední- čtyřnohý. Bipední typ, jímž se vyznačovali tekodontní plazi i jejich potomci, malí dinosauři z infrařádu *Coelurosauria*, je typem odvozeným. S vývojem bipedního typu se již u tekodontů vyvinula v principu ptačí stavba pánve s dozadu mířící stydkou kostí. S bipedním pohybem souvisí též vznik tibiotarsu a tarsometatarsu na zadní končetině, tak jak je známe u moderních ptáků. Předky archeopteryxe musíme hledat v taxonech, u nichž byla přední končetina plně vyvinuta a plně funkční. Nelze si totiž představit, že jednou značně redukováná přední končetina, s jakou se u některých tekodontů setkáváme, by se mohla během další fylogeneze opět plně rozvinout a stát se základem ptačího křídla. Plně vyvinutá přední končetina archeopteryxe s funkčními prsty dobře vyhovuje představě, že jeho předek vedl šplhavý život. S počátkem života na stromech došlo patrně k pozvolnému vývoji nazad obráceného palce zadní končetiny. V další fázi arborikolního způsobu života se patrně vyvinul tělní kryt v podobě peří, jež pravděpodobně mělo zprvu pouze termoregulační funkci, podobně jako je tomu u prachového peří v ontogenezi dnešních ptáků. S účinnou termoregulací zřejmě souvisel vznik homoiotermie, stálé tělesné teploty. Stromový způsob života vedl postupně ke zdokonalení zraku a sluchu. Linie potomků přecházela od pouhého šplhání ke skákání ze stromu na strom. Tento vývoj přinesl s sebou zesílení selekčního tlaku k vytvoření obrysových per a ke zdokonalení ústrojí zajišťujícího rovnováhu. Vývoj křídel umožňoval přejít k padákovému letu a později ke klouzavému letu, přičemž se začal zpevňovat hrudník a zvětšovat svalstvo, které se na něj upínalo. V tomto stadiu byl archeopteryx. Poslední fází byl pře-

chod k dokonalému aktivnímu letu. S ním souviselo rozšíření hrudní kosti a vznik jejího kýlu, zmohutnění a změny průběhu svalů, které sloužily letu a k plnému srůstu křížových obratlů.

Tento model evoluce ptáků dovoluje přirozeně vysvětlit další důležitou otázku: proč vymřely přechodné formy v tomto pochodu, vedoucím přes adaptivní zónu stromovou do adaptivní zóny vzdušné? Bylo tomu tak proto, že formy, které se vyvinuly později, soutěžily s formami staršími, přičemž měly kromě všech schopností starších typů i schopnosti další. Např. formy, které se mohly pohybovat padákovým letem a klouzat, měly výhodu před staršími typy, které měly pouze schopnost klouzavého letu.

V jiných případech ovšem k úplné eliminaci starších typů, které žily v přechodných zónách, nemusilo dojít. Bylo tomu tak tehdy, kdy se dřívější typy ocitly v adaptivní zóně, která ležela vně adaptivního rozpětí pozdějších typů.

Postupné přechody k novým způsobům života a do nových životních prostředí, doložené mozaikovou evolucioní, ukazují, jak naivní byly pokusy některých paleontologů extrapolovat směr vývoje do jeho příštích fází. Předvídání má velmi omezené možnosti a je velmi nejspíše i v případech, kdy při vstupu do nové adaptivní zóny lze počítat se zesíleným vývojem těch znaků, které jsou přechodem nejvíce ovlivňovány.

Jiným příkladem mozaikové evoluce je přechod od lalokoploutvých ryb k obojživelníkům. Jeden z prvních obojživelníků, *Ichthyostega* ze svrchního grónského devonu, se vyznačoval směsí znaků lalokoploutvých ryb a obojživelníků.

Taxony vysokých kategorií se objevují v geologickém záznamu náhle a první výskyt celých jejich skupin byl koncentrován do poměrně krátkých časových úseků. Nejvýraznějším příkladem je náhlé objevení se všech hlavních, za normálních okolností fosilizovatelných kmenů v kambriu (s výjimkou mechovek - *Ectoprocta*, které jsou známy až z ordoviku). Tato okolnost klade i základní otázky genetické. Zdá se, že poněkud náhlý vývoj cestou přírodního výběru mutujících alel strukturních genů k vysvětlení tak rychlého vývoje nestačí. Soudí se proto, že taxony vyšších kategorií a nové stupně organizace se vyvinuly především změnami systému regulátorových genů a jejich mutacemi, přičemž zvětšení objemu regulátorového aparátu, které mohlo probíhat např. cestou zdvojování chromozómů a jejich následnou molekulárně genetickou a funkční diferenciací, se střídalo s jejich novým strukturním uspořádáním. Představa změn způsobovaných regulátorovými geny je v souladu se skutečností, že snad 90% enzymatických dějů je společných prokaryotním organismům i savcům. Znamená to, že veliké rozdíly mezi nimi musí být především regulatorního původu. Změnou působení regulátorových genů je možno vysvětlit si fylogenetické změny průběhu ontogeneze na jejich nejrůznějších stadiích i posuvy vývoje jednotlivých orgánů do časnějších či pozdějších fází ontogenetického vývoje. O těchto změnách je souborně pojednáno na str. 213 a následujících.

Modely vzniku vyšších kategorií, o kterých jsme se výše zmínili, nejsou jediné. Až do padesátých let tohoto století zastávala část paleontologů i neontologů názor, že tyto taxony vznikaly jediným velkým skokem, saltací.

K výrazným zastáncům těchto představ patřil americký genetik Goldschmidt (1945, 1955). Od drobných mutací odlišoval hypotetické systémové mutace, které považoval za strukturální změny celých chromozómů. Předpokládal, že systémovou mutací vzniká nový typ organizace, „nadějná zrůda“ (hopeful monster), která někdy může nalézt příhodný biotop, pro nějž je preadaptována. Podle jeho představ se tedy bez působení přírodního výběru nejprve vyvinul typ kmene, který se postupně rozdělil v typy tříd, řádů, čeledí a dalších postupně nižších systematických jednotek.

Obdobné názory zastávali i někteří paleontologové. Nejrozšířenější z nich byl reprezentován **typostrofickou hypotézou**, vypracovanou německým paleontologem **Schindewolfem** (1936, 1950). Též on si představoval, že nový typ na úrovni třídy vzniká z generace na generaci velkou „typostrofickou“ mutací ve fázi, kterou nazval **typogeneze**. Ještě v této fázi se v několika bezprostředně následujících krocích vyvíjí v několik podtypů. Typogeneze přechází do fáze **typostáze**, v níž si typ po dlouhou geologickou dobu podržuje své hlavní znaky a diferencuje se přitom plynule v nové druhy, částečně cestou adaptace k vnějším podmínkám. Třetí fázi je **typolýza**, zánik typu. Dochází v ní k projevům stařeckosti, senility typu, k vytváření aberantních tvarů, k uvolnění těsné tvarové soudržnosti typu.

Goldschmidtovy i Schindewolfovy názory jsou nepřijatelné z několika důvodů. Genetika nezná mecha-

nismus, kterým by se obrovská mutace v populaci prosadila. Argumentace autorů saltacionistických hypotéz, že taxony vysokých kategorií vznikly náhle na nejvyšší úrovni a že se po svém vzniku postupně rozrůžňovaly do taxonů stále nižších kategorií, je naprosto mylná, neboť si neuvědomuje pravý charakter taxonomických kategorií. V jejich definici je hodně arbitrárního. Kdyby např. první triasoví savci, ještě hodně podobní svým předkům ze skupiny teromorfních plazů, se později nerozrůžnili ve velmi odlišné fylogenetické linie, považovali bychom je za specializované plazy. Všichni spodno- až středopaleocenní placentální savci jsou vzájemně tak málo odlišní, že kdybychom neznali jejich pozdější potomky, ponechali bychom je v jediném řádu. Poněvadž však z nich vznikly různé linie, rozeznáváme mezi nimi předky těchto linií a řadíme je do několika řádů. Kdyby taxonomové žili v jurské době, nepovažovali by archeopteryxe za příslušníka třídy ptáků, nýbrž za specializovaného archosaurního plaza. Kdyby žili ve svrchním devonu, považovali by primitivní obojživelníky *Ichthyostegalia* za příslušníky lalokoploutvých ryb.

Schindewolfova typostrofická hypotéza považuje vznik nových typů organizace za dva různé pochody: nový typ vzniká podle něho bez působení přírodního výběru, zatímco ve fázi typostáze připouští jeho částečný vliv. Rovněž tuto představu nelze přijmout. Neudržitelný je rovněž Schindewolfův názor o stárnutí fylogenetických linií (srv. str. 237).

8.6. Vztahy fylogeneze a ontogeneze

Fylogeneze je vytvářena sledem ontogenezí. Dědičné změny, ke kterým během ontogeneze dochází, podmiňují změny ve fylogenezi. Současně však ontogeneze je historickým výsledkem fylogeneze. Znalost vzájemného vztahu mezi ontogenezí a fylogenezí má tedy pro pochopení procesu fylogeneze i ontogeneze zásadní význam.

Dědičné změny se mohou morfologicky, fyziologicky či jinak projevit na kterémkoliv stadiu ontogeneze. Nejčastěji to bývá v jejich konečných či pozdějších stadiích. Je tomu tak proto, že ontogeneze je řízena složitým systémem genů, které mají pleiotropické, na sebe navazující účinky. Počátek ontogeneze je řízen souborem starobylých genů, které kontrolují vývojové procesy víceméně jako jednotka. Lze říci, že pro organismus je mnohem jednodušší podržet si tyto archaiské rysy vývoje jeho raných stadií, než rozrušit harmonický genový komplex, který ontogenezi kontroluje. To je příčinou jevu zvaného rekapitulace, opakování vývojových stadií předků ve stadiích potomků.

Jevu rekapitulace si povšimli anatomové již ve 20. letech minulého století. K. von Baer (1928) je původcem Baerova zákona zárodečné podobnosti: podle tohoto zákona se ve vývoji zárodku objevují nejdříve znaky společné velké skupině organismů a teprve později

znaky speciální pro menší skupinu. Např. poté, co se na zárodku objeví znaky ptáka, začínají se zakládat znaky suchozemského či vodního ptáka, potom znaky čeledi (např. kurovitých) a posléze znaky druhu (kur domácí). Podle Baera není tedy embryo fylogeneticky pozdější formy shodné s dospělým stadiem předků této formy, nýbrž pouze s jejich embryem a v průběhu ontogeneze se od tvarů dospělého předka stále více vzdaluje.

Jiného názoru byl autor „základního biogenetického zákona“ čili zákona rekapitulace (též zákona Haeckel-Mullerova), Haeckel (1866), podle něhož „ontogeneze je krátkým a rychlým opakováním fylogeneze“. Podobný názor již předtím vyslovili Meckel (1921), Darwin (1859) a Müller (1864). Na rozdíl od Baera Haeckel předpokládal, že organismus ve své ontogenezi opakuje nejdůležitější z těch tvarových změn, jimiž prošla dospělá stadia jeho předků. Další výzkum dal však za pravdu Baerovi.

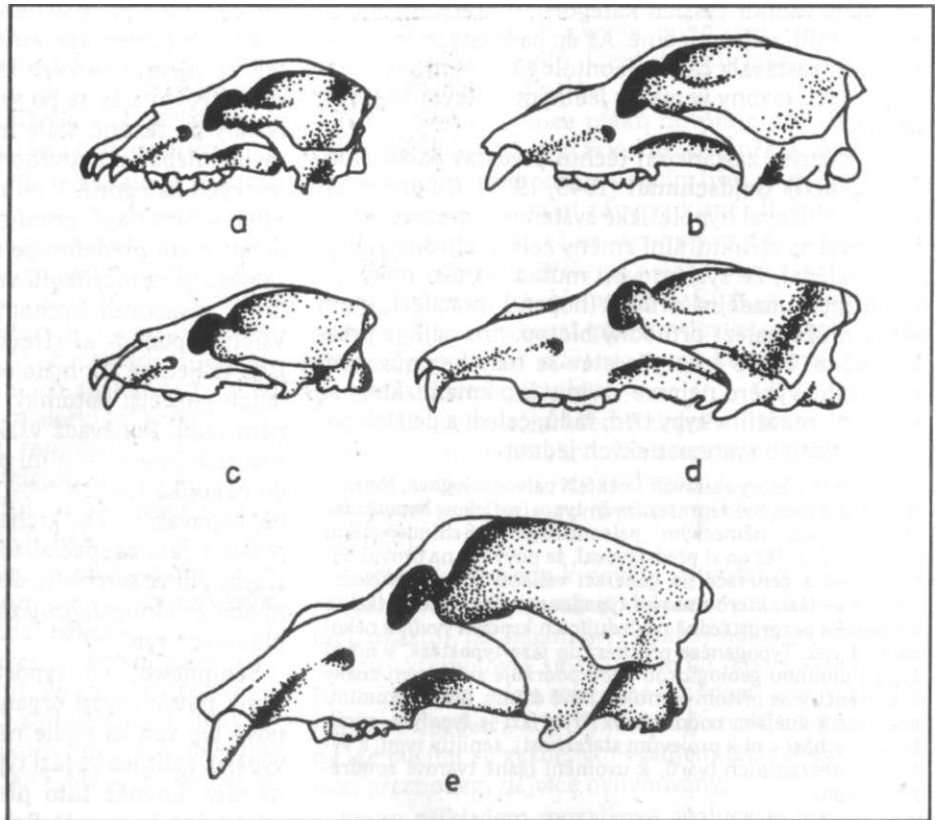
Haeckel považoval zákon rekapitulace především za metodický prostředek, jehož pomocí je možno rekonstruovat fylogenezi. Byl si však již dobře vědom toho, že použití tohoto nástroje je komplikované: mnohá stadia ontogeneze předků vypadla a naopak, během fylogenetického vývoje se objevily znaky, které v ontoge-

nezi předků chyběly. Ontogenetické děje, které opakují fylogenetický vývoj, nazval Haeckel palingenetické (palingeneze), nově se objevivší označil jako cenogenetické (cenogeneze). Mezi palingenetické pochody patří např. obecně známé vytváření základů žebních oblouků u zárodků všech obratlovců. Cenogenetické znaky se obecně vyskytují jako embryonální či larvální přizpůsobení. Patří sem např. zárodečné blány obratlovců nebo žlutkový vak ryb.

Haeckel již rovněž rozeznal, že sled vývoje znaků a jejich topografická pozice v organismu se mohou během fylogeneze měnit.

Vzhledem k velkému významu, který má vztah ontogeneze a fylogeneze pro studium evoluce, mu byla věnována velká pozornost. Bylo seznáno, že morfologické změny dceřiných taxonů se mohou objevit na kterémkoliv stadiu ontogeneze, že ontogenetický vývoj jednotlivých orgánů se může zpožďovat, takže embryonální znaky se mohou u potomků postupně posouvat do stadia dospělosti a naopak, znaky, které jsou zprvu charakteristické pro dospělé stadium předka, se mohou během fylogeneze posouvat do ranějších stadií ontogeneze. Během fylogeneze mohou z ontogeneze vypadnout nejrůznější stadia a naopak, na různých místech ontogeneze mohou být vsunuta stadia nová.

Všechny tyto procesy byly pojmenovány zvláštními termíny, z nichž mnohé jsou různými autory používány v odlišném pojetí. Srovnání jejich definic může budít dojem, že změny ontogenetických procesů během fylogeneze náležejí mnoha navzájem ostře odlišeným kategoriím, které jsou výsledkem různých vývojových zákonitostí. Může se tak zatemnit skutečná jednotnost ontogeneticko-fylogenetických změn. Nicméně většina těchto termínů je hojně používána, takže je účelné seznámit se aspoň s nejnámějšími z nich.

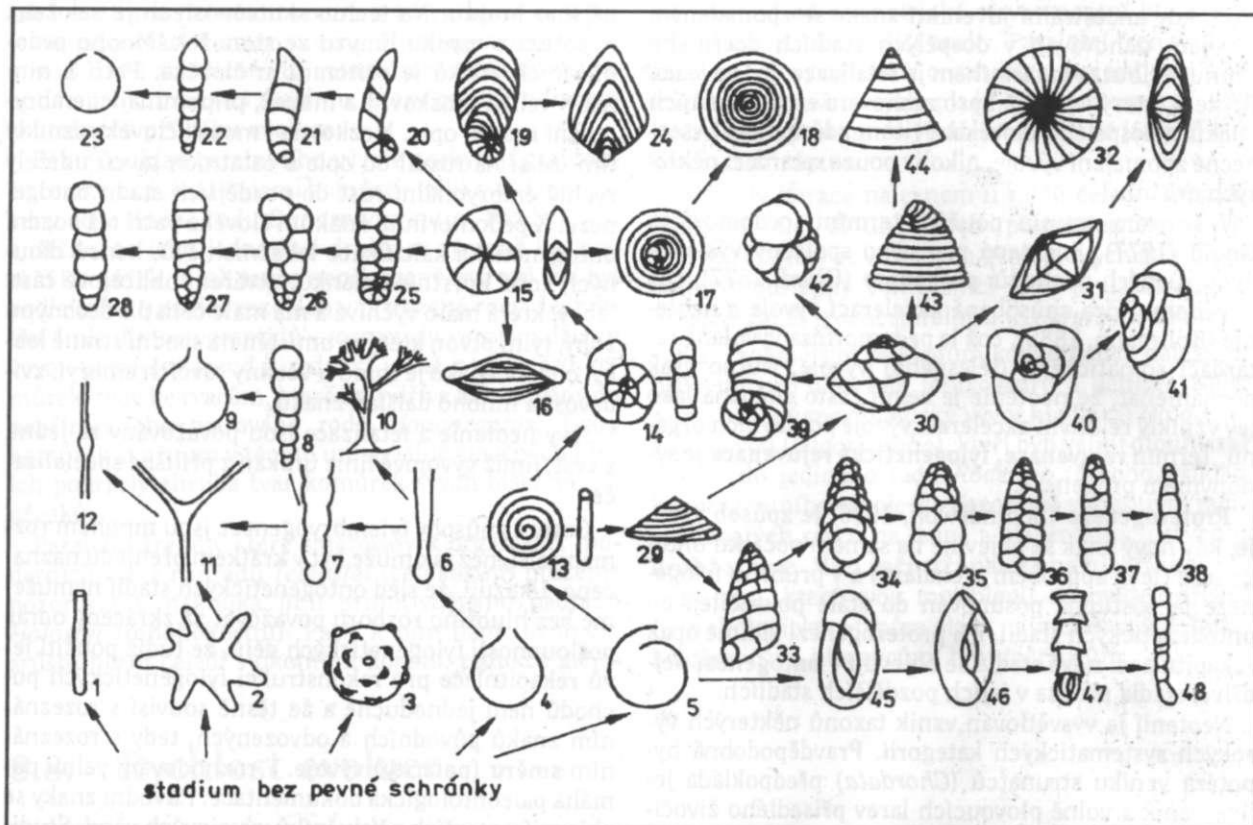


Obr. 8-15. Nahoře vlevo: lebka jeskynního medvěda (*Ursus spelaeus*) o stáří zhruba jednoho roku (arktoldní stadium). Pleistocén. Nahoře vpravo: lebka jeskynního medvěda o stáří 2-3 roky (stadium deningeri). Pleistocén. Střed vlevo: lebka hnědého medvěda (*Ursus arctos*) o stáří 3 roky. Recentní. Střed vpravo: lebka dospělého *Ursus deningeri*. Pleistocén. Dole: lebka dospělého jeskynního medvěda. Vývoj býložravého jeskynního medvěda probíhal v linii *Ursus etruscus* (pliocén) - *U. deningeri* (pleistocén) - *U. spelaeus* (pleistocén). *U. etruscus* je velmi blízký recentnímu hnědému medvědu. Jeho čelo nemá hlubokou vkeslinu jako čelo *U. spelaeus*, čelní krajina je plochá, obličejová část lebky zhruba stejně dlouhá jako mozková. *U. deningeri* má obličejovou část lebky o něco kratší než mozkovou, čelní krajina je poněkud klenutější než u *U. etruscus*. *U. spelaeus* má obličejovou část zřetelně kratší než mozkovou a příkré čelo, vytvářející v bočním obrysu lebky výraznou depresi. Během fylogeneze docházelo tedy (kromě několika jiných trendů) k postupnému vyklesávání čela a k relativnímu zkracování přední části lebky. Tyto trendy byly opakovány též během ontogeneze. Tvar lebky novorozeného jeskynního medvěda se velmi blíží tvaru lebky stejně starého hnědého medvěda, lebka 2-3letého jeskynního medvěda je velmi podobná *U. deningeri*. Teprve později v ontogenezi dochází k vytvoření typických druhových znaků: příkrého čela a relativně krátké obličejové části. Překresleno podle K. Ehrenberga 1932.

Fylogenetické změny ontogenetického vývoje bývají souborně označovány jako biometabolické mody (maskulinum; od lat. modus = způsob).

Vztahům mezi ontogenezí a fylogenezí se soustavně věnoval Severcov (1931, 1949), který své poznatky shrnul do teorie fylembryogeneze. Tento autor rozlišoval v životě mnohobuněčných dvě hlavní periody: periodu individuálního vývoje čili ontogenezí a periodu pohlavní zralosti, dospělého stadia. Ontogeneze v jeho pojetí se dělí na periodu morfogeneze a periodu růstu. Perioda morfogeneze se končí tím stadiem individuálního vývoje, kdy mladý jedinec má již většinu znaků dospělého a liší se od něho jen menší velikostí a některými podružnými znaky.

Na rozdíl od Severcova mnozí současní autoři, včetně autora této kapitoly, rozumí pod ontogenezí celý životní běh jedince. Navíc veliké množství prací, které



Obr. 8-16. Hlavní směry morfogeneze dírkovců (Foraminiferida). V současné době je známo přibližně 2 500 platných rodů dírkovců, z nichž obrovská většina má schránky stavěné podle některého ze stavebních plánů na tomto schématu. Skutečnost, že schránky tak velikého počtu rodů lze zařadit do malého počtu stavebních plánů, výmluvně dokládá neobyčejně hojný výskyt paralelismu v evoluci dírkovců. Na schématu jsou patrné též evoluční změny celkového stavebního plánu vývojovou akcelerací, ve fylogenezi foraminifer velmi časté. V průběhu fylogeneze končí původní uspořádání komůrek na stále časnějších ontogenetických stadiích, až posléze může úplně vymizet, jak je tomu např. v linii 34 - 38. Podle VI. Pokorného 1958.

vyšly po vydání klasických Severcovových studií, ukazuje, že není možno přesně rozlišovat periodu morfogeneze a periodu růstu ve smyslu Severcovově. Tyto práce, věnované do značné míry problémům alometrického růstu, ukazují, že změny tvaru orgánů se mohou vyskytnout na všech stadiích života jedince.

Tyto poznámky byly nutné, abychom si uvědomili rozdílnost pojmů, které se skrývají pod tímíž termíny, jakož i rozdílnost definicí biometabolických modů, které se k těmto pojmům vztahují.

Způsob vývoje, kdy změna ontogeneze nastává oproti ontogenezi předka na konci periody morfogeneze, označuje Severcov jako anabolie. Tento termín, ač původně stanoven pro ontogenezi mnohobuněčných, u nichž běží o diferenciaci buněk a pletiv, je používán (podobně jako další termíny této kategorie) i při popisu obdobných jevů u prvoků, kde běží o procesy v jediné buňce, či v případech, kdy běží o „ontogenezi“ kolonie. Bývá rovněž velmi často používán pro označení jevu, kdy nové ontogenetické stadium se příkládá nikoliv na konci morfogeneze, ale na konci ontogeneze v našem smyslu, tedy pro případy, které byly označeny jako hypermorfóza (de Beer).

Odklon od ontogeneze předka na středních stadiích morfogeneze označil Severcov termínem deviace, změny na samotném počátku ontogeneze termínem

archalaxe. Při posledně jmenovaném způsobu vývoje rekapitulace chybí.

Vložení nového stadia do středních stadií ontogeneze potomků je označováno termínem interkalace, vymizení některého ontogenetického stadia termínem abreviace.

Haeckelův pojem heterochronie znamená buď akceleraci ontogenetického vývoje, jev, kdy se znak zakládá na časnějším ontogenetickém stadiu, než tomu bylo u předka, nebo retardaci, zpomalení ontogenetického vývoje, kdy určitý znak se objevuje v ontogenezi později než u předka.

Termínem heterotopie označil Haeckel jev, kdy se orgán vyvíjí na jiném místě než u předka.

Akcelerací a retardací vznikají jevy označené jako neotenie, progeneze a pedomorfóza.

/ Termín neotenie byl poprvé použit pro abnormitu některých ocasatých obojživelníků (Urodela), u nichž tělesná organizace rozmnožování schopného jedince zůstává na larválním stadiu. Druhotně byl pojem neotenie přenesen též na fylogenetický proces: jako neotenie s.s. označujeme případy, kdy se nové druhy vyvinuly ztrátou metamorfózy a u nichž dospělá stadium zachovává v hrubých rysech tělesnou organizaci larev předka. Jako neotenicke jevy s.l. (v širším smyslu) jsou často označovány jevy známé pod termínem pedomor-

fóza, kdy ancestrální juvenilní znaky se zpomaleným vývojem uchovávají v dospělých stádiích dceřiného druhu. Příbuzným termínem je fetalizace; byl zaveden Bolkem, který jej použil pro zachování embryonálních znaků u dospělého člověka. Přitom zdůrazňoval všeobecné zpomalení vývoje, nikoliv pouze retardaci některých orgánů.

V širokém smyslu používá termínu pedomorfóza Gould (1977). Znamená pro něho společný výsledek dvou různých pochodů: progeneze (Giard, 1877), což je pedomorfóza způsobená akcelerací vývoje a neotenie (Kollmann, 1885), což je pedomorfóza vyvolaná retardací somatického (tělesného) vývoje. Nutno však poznamenat, že neotenie je velmi často chápána jako jev vzniklý relativní akcelerací vývoje pohlavních orgánů. Termín rejuvenace, fylogenetická rejuvenace je synonymem progeneze.

Proterogeneze (Schindewolf, 1936) je způsob vývoje, kdy nový znak se objevuje na samém počátku ontogeneze (tedy způsobem archalaxe) a v průběhu fylogeneze je postupně posunován do stále pokročilejších ontogenetických stadií. Při proterogenezi vidíme opak rekapitulace: nová stadia se objevují v ontogenezi nejdříve, stadia předka v jejich pozdějších stádiích.

Neotenií je vysvětlován vznik taxonů některých vysokých systematických kategorií. Pravděpodobná hypotéza vzniku strunatců (*Chordata*) předpokládá jejich vznik z volně plovoucích larev přisedlého živočicha, u nichž došlo k relativní akceleraci vývoje rozmnožovacích orgánů, takže živočich se stal pohlavně zralým v larvální podobě. Perloočky (*Cladocera*) jsou považovány za skupinu, která vznikla neotenií procesem z larev (metanaupliů) lupenonohů (*Notostraca*). Larvy stonožek (*Chilopoda*) mají tři páry kráčivých nožek ihned za hlavou, obdobně jako hmyz na hrudi. Jejich ostatní segmenty nesou jen rudimenty končetin, stejně jako zadečkové segmenty nejprimitiv-

nějšího hmyzu. Na těchto skutečnostech je založena hypotéza o vzniku hmyzu ze stonožek. Mnoho pedomorfických znaků je přítomno u člověka. Patří k nim např. velká mozkovna a mozek, připomínající embryonální mozek opic. Mozkovna i mozek člověka vznikly tím, že si na rozdíl od opic a ostatních savců udržely rychlý embryonální růst do pozdějších stadií ontogeneze. K pedomorfickým znakům člověka patří též pozdní ontogenetická kalcifikace lebečních švů, konců dlouhých kostí i prstních článků, utváření obličejové části lebky, která málo vyčnívá a má malé čelisti s drobnými zuby, týlní otvor, který je umístěn na spodní straně lebky, obdobně jako je tomu u většiny savčích embryí, zvířavost a mnoho dalších znaků.

Jevy neotenie a fetalizace jsou považovány za jednu z cest, jimiž vývojové linie unikají z přílišné specializace.

Cesty a způsoby fylembryogeneze jsou mnohem rozmanitější, než jak může být v krátkém přehledu naznačeno. Ukazují, že sled ontogenetických stadií nemůžeme bez hlubšího rozboru považovat za zkrácený odraz posloupnosti fylogenetických dějů, že tudíž použití jevů rekapitulace pro rekonstrukci fylogenetických pochodů není jednoduché a že těsně souvisí s rozeznáním znaků původních a odvozených, tedy s rozeznáním směru (polarity) vývoje. V rozhodování velmi pomáhá paleontologická dokumentace. Původní znaky se objevují u starších příslušníků vývojových větví. Studium rekapitulace a biometabolických modů vůbec neobyčejně přispělo k poznání konkrétních fylogenetických pochodů, především tam, kde se na tvrdých tělních součástech (např. na schránkách, kostrách, požeřákových zubech kaprovitých ryb, na exuviích) zachovávají různá ontogenetická stadia. Použití jevů rekapitulace neobyčejně usnadnilo konstrukci fylogeneze dírkovců, hlavonožců a dalších skupin.

8.7. Paralelismus a konvergence

Darwin ve svém díle *O původu druhů* zaznamenal, že „druhy, které zdědily téměř stejnou tělesnou konstituci od svého společného předka, když jsou vystaveny podobným vlivům, přirozeně směřují k vytváření analogických variací“. Výstižně tak vystihl adaptivní podstatu jevu, který dnes označujeme jako paralelní evoluci, paralelismus. Pod tímto termínem rozumíme jev, kdy dvě nebo větší počet navzájem geneticky podobných evolučních linií prochází ve své fylogenezi řadou podobných evolučních změn, jež jsou podmíněny adaptací na podobné podmínky existence:

Termín paralelismus se obvykle používá pro případ, kdy se vývojové linie vyvíjely nebo vyvíjejí současně. Paleontologie však zná mnoho případů, kdy se od dlouhověké vývojové linie v různých geologických dobách odštěpily obvykle krátkodobé linie, které pod vlivem podobného způsobu života jsou si morfologicky velmi

podobné. Tyto případy byly označeny jako iterativní vývoj čili iterace.

Termínem konvergence označujeme případ, kdy evoluční linie, vzešlé z morfologicky značně odlišných předků, se pod vlivem obdobného způsobu života postupně morfologicky sblížují. Často bývá konvergence definována jako podobnost, která vznikla vývojem z geneticky (fylogeneticky) nepříbuzných předků. Je však nutno si uvědomit, že mezi organismy existují všechny možné stupně genetické (fylogenetické) příbuznosti, a že tudíž mezi paralelismem a konvergencí nelze z tohoto hlediska, podobně jako též z morfologického hlediska, vést ostré hranice. Zatímco typický paralelismus je omezen na geneticky příbuzné organismy, jevy konvergence se mohou objevit u taxonů různých kategorií, od druhů až po kmeny. Při rozlišování paralelismu a konvergence je proto účelné držet se morfologického kritéria.

Paralelismem s konvergencí vznikají jak v živočišné, tak i rostlinné říši velmi podobné tvary, které označujeme jako tvary homeomorfní. Homeomorfismus je v rostlinné i živočišné říši velmi častý a působí veliké potíže při konstrukci systému, který má být odrazem skutečného průběhu evoluce.

Pěkný příklad paralelního vývoje poskytují graptoliti. Druhy se dvěma řadami komůrek (ték) byly kdysi řazeny do jediného rodu *Dimorphograptus*. Později bylo zjištěno, že jeho jednotlivé druhy se výrazně liší tvarem komůrek, a tak tento nepřírozený tvarový rod byl podle tohoto znaku rozdělen v přirozené rody. Jednotlivé linie dimorfograptidů projevovaly ve svém dalším vývoji paralelní trend k redukci jedné z obou řad komůrek, tedy ke tvarům, které byly dříve zahrnovány do nepřirozeného tvarového rodu *Monograptus*. Tvary komůrek si přitom v těchto uniseriálně stavěných liniích podržely zhruba tvar komůrek svých biseriálních předků.

Paralelní trendy, které směřovaly k organizaci moderních ryb z nadřádu *Teleostei* (celokostní) můžeme pozorovat u několika linií primitivnějšího nadřádu *Holostei* (mnohokostní). Patří k nim např. uvolnění srůstu horní čeledi s okolními kostmi, redukce gano-

idní vrstvy šupin, postupné kostnatění obratlů, postupný přechod od asymetrické stavby ocasní ploutve ke stavbě symetrické a další znaky. Paralelní trendy, které směřovaly k vývoji savčí organizace, pozorujeme u několika linií savcovitých plazů (*Theromorpha*). Patří k nim např. postupné vytváření spánkové jámy či diferenciace chrupu.

Příklady iterace nalezneme u mlžů čeledi *Ostreidae* (ústřice). Od dlouhověkých přisedlých linií typu *Ostrea* (ústřice) se v různých geologických dobách několikrát odštěpily volně žijící linie s planispirálním (*Gryphaea*) či trochospirálním (*Exogyra*) vrcholem

K neznámějším příkladům konvergence náleží torpedovitý tvar těla ryb, ichtyosaurů a delfínů. Náleží sem obdobný morfologický vývoj hlodavců (*Rodentia*) a zajíců (*Lagomorpha*), kteří byli velmi dlouho shrnováni do jediného řádu *Rodentia*. Mnoho příkladů konvergentního vývoje lze pozorovat v adaptivní radiaci vačnatých savců na jedné a placentálních savců na druhé straně. Mezi vačnatci nalézáme mnoho adaptivních typů, které svou morfologií odpovídají příslušným ekologickým typům placentálních savců: šelmám, býložravcům, hlodavcům, hmyzožravcům.

8.8. Rychlost evoluce

Rychlost evoluce je jedním z témat, k nimž paleontologie ve spolupráci s geologií, geochemií a neontologií přispěla rozhodujícím podílem. Podstatný pokrok na tomto poli byl umožněn rozvojem geochemie izotopů, jejíž metody poskytly poměrně přesné časové měřítko evolučních dějů.

Existují čtyři hlavní kategorie, v nichž můžeme rychlost evoluce vyjadřovat:

1. Genetická rychlost evoluce, vyjadřovaná mírou genetických změn.

2. Morfologická rychlost evoluce, měřená na jednotlivých morfologických znacích nebo skupinách znaků.

3. Fylogenetická rychlost evoluce, vyjadřující rychlost vzniku a dobu trvání taxonů.

4. Míra taxonomické frekvence, vyjadřující pro určitou definovanou časovou rovinu nebo pro jednotku geologické stupnice (např. zónu, stupeň) celkový počet taxonů, počet taxonů nově vzniklých nebo počet taxonů zaniklých.

Zatímco kategorie sub 1. je doménou neontologického výzkumu, jsou kategorie 2. - 4. především polem paleontologického výzkumu.

Morfologickou rychlost evoluce (rychlost vývoje morfologických znaků) můžeme poměrně přesně numericky vyjádřit. Měříme např. fylogenetické změny celkových rozměrů těla nebo jeho částí, přičemž v grafu, na jehož jedné ose vynášíme rozměry a na druhé čas, můžeme sledovat případné změny v rychlosti evoluce, můžeme sledovat a navzájem srovnávat rychlost změn většího počtu znaků, změny proporcí těla a jeho

orgánů, rychlost fylogenetické divergence, rychlost vývoje znaků sexuálního dimorfismu apod.

Při posuzování dat o fylogenetické rychlosti evoluce (rychlosti vývoje taxonů) je nutno si uvědomit, že z absolutního hlediska jsou méně přesná než data o rychlosti vývoje morfologických znaků, přičemž víme, že rychlost vývoje morfologických znaků je odlišná od rychlosti genetických změn. Výzkum fylogenetických rychlostí rovněž velmi ztěžuje skutečnost, že fylogenetické linie musí být často rekonstruovány na základě neúplných dokladů, které někdy umožňují vytvářet alternativní fylogenetické modely.

Nejpřesnější data o rychlosti evoluce existují z kvartéru. Po ústupu ledovců ze střední a severní Evropy zhruba před 10 000 - 8 000 lety byly chladnomilné prvky izolovány ve vysokohorských polohách a byly osídleny plochy, které byly dříve pokryty ledovcem. Za tu dobu se v těchto oblastech vytvořily četné nové poddruhy brouků, motýlů, kobylek a jiného hmyzu i endemické druhy rostlin. Britské ostrovy jsou izolovány od Evropy po dobu zhruba 8 000 let stoupnutím hladiny oceánu po roztání ledovců. Od té doby se na nich vyvinul nový poddruh jelena, *Cervus elaphus scoticus*. Po jeho vysazení na Novém Zélandu získal již v následujících generacích fenotyp karpatského jelena. Izolát tuleně (*Phoca vitulina mellonae*) v jezerech na východ od Hudsonova zálivu získal své poddruhové vlastnosti během zhruba 4000 let. Evropský divoký králík (*Oryctolagus cuniculus*), převezený na některé ostrovy, se stal poddruhově odlišným během zhruba 500 let, nové rasy myši domácí (*Mus musculus*) se po jejím za-



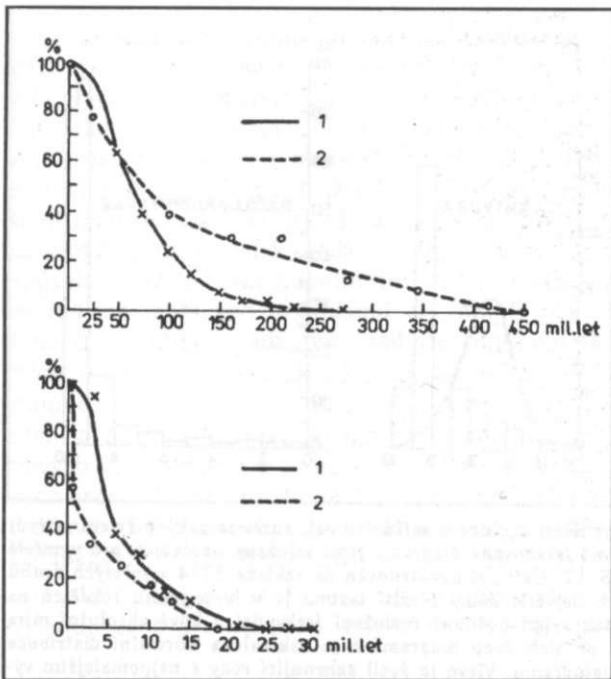
Obr. 8-17a. Rychlá morfologická evoluce proběhla při vzniku řádu letounů (Chiroptera). Při katastrofickém vymírání na hranici křídý a terciéru vyhynuli létající plazi. Uvolněnou niku obsadili mimo ptáků i letouni, kteří se vyvinuli z hmyzožravců během jejich paleocenní adaptivní radiace. Z nejstaršího eocénu, tedy zhruba 10 mil. let po krizi na hranici křídý a terciéru, již pocházejí nálezy hotových netopýrů se velmi charakteristickými znaky řádu. Na obrázku je výborně zachovaná kostra středně-eocénního druhu *Archaeonycteris trigonodon* Revilliod. 2x. Messel, SRN. Ze sbírek Senckenberského přírodovědného muzea.

vlečení na některé ostrovy vytvořily řádově ve sto letech.

Spojením Severní a Jižní Ameriky pevninským mostem, které je možno na základě divergentního vývoje planktonických dírkovců (Foraminiferida) datovat na dobu před 3,5 až 4,5 milióny let, byla oddělena karbická provincie od Tichého oceánu a taxony po obou stranách Panamské šije se počaly vyvíjet nezávisle. Některé druhy mořské fauny jsou dosud na obou stranách totožné, jiné se rozlišily v poddruhy nebo druhy. Mezi kraby je např. udáváno jedenáct společných druhů, za-

tímco třináct se rozlišilo v alopatické poddruhy nebo druhy.

Doba trvání (dožití) druhů je značně rozdílná. U různých linií planktonických dírkovců bylo zjištěno, že jeden druh přechází v druhý přibližně za jeden až deset miliónů let. U svrchnodevonských hlavonožců rodu *Manticoceras* (goniatiti) činí tato doba kolem jednoho miliónu let, pro fylogenetickou linii čtyř druhů jurských amonitů rodu *Kosmoceras* byla odhadnuta doba života jednoho druhu na 250 000 - 350 000 let, což je doba velmi krátká. Mnohé druhy zejména bentózních mořských bezobratlých jsou značně dlouhověké. Mno-



Obr. 8-17b. Křivky přežití rodů mlžů (nahore) a suchozemských šelem. Nepřerušované linie značí křivku přežití vymřelých rodů, přerušovaná čára křivku přežití dosud žijících rodů známých rovněž z geologické minulosti. Kroužky a křížky jsou vypočtené hodnoty, podle nichž jsou přibližně konstruovány křivky. Oba diagramy jsou převzaty z klasického díla CG. Simpsona (1944, 1953) a z dnešního hlediska by vyžadovaly dvě modifikace: upřesnění radiometrické stupnice a především u mlžů novější data o stratigrafickém rozpětí rodů, které jsou dnes definovány v mnoha případech podstatně úžeji. Přesto i dnes oba diagramy dobře znázorňují základní fakta. Vývoj rodů mlžů je podstatně pomalejší než rodů suchozemských šelem. Průměr dožití jednoho rodu mlžů je podle Simpsona 78 miliónů let, rodu suchozemských šelem 8,1 mil. let. Tento rozdíl je zejména vzhledem k současnému pojetí rodů u mlžů patrně zveličen. Diagram pro mlže velmi názorně ukazuje pojem bradytelie: za bradytelické jsou označovány rody, jejichž délka přežití je větší než délka přežití nejvíce dlouhověkého vymřelého rodu (na tomto diagramu tedy vyšší než zhruba 275 miliónů let).

ho druhů mořských plžů a mlžů lze sledovat v profilech, které odpovídají zhruba deseti až dvaceti miliónům let. Průměrný věk savčích druhů je mnohem menší. U neogenních evropských mastodontů linie *Gomphotherium angustidens*, která zahrnuje tři druhy, činil 5 mil. let, zatímco mamut existoval po dobu zhruba 400 000 let, od mindel-rissu do konce pleistocénu.

Neobyčejně rychlý byl i vývoj člověka. Nejstarší druh rodu *Homo*, *H habilis*, který je znám z doby před 2,2 až 1,8 miliónem let, se jen nepatrně lišil od svých předků řazených k druhu *Australopithecus africanus*, takže taxonomické zařazení některých nálezů je do velké míry arbitrární. Zatímco *Australopithecus africanus* měl objem mozkovny kolem 450 ccm, u *Homo habilis* kolísal mezi 500 až 800 ccm. Chronologickým druhem je *Homo erectus*, který žil před 1,6 až 0,4 miliónem let. Během jeho vývoje se kapacita mozkovny zvětšovala z 900 do 1 200 ccm. Postupně přešel

v druh *Homo sapiens*, jehož první přechodné formy se objevily zhruba před 400 000 lety. Již u neandertálského člověka (*H. sapiens neandertalensis*), který existoval před 135 000 až 35 000 lety, dosáhla kapacita mozkovny u jeho klasického typu 1350 - 1 700 ccm, v průměru 1400 - 1450 ccm, tedy tolik, co u moderního člověka. Za dobu dvou miliónů let se tedy ve vývojové linii rodu *Homo* zvětšila kapacita mozkovny třikrát.

Zásadní pokrok v metodice výzkumu rychlostí evoluce znamenaly práce Simpsonovy (1944, 1953). Na obr. 8-17 je reprodukován jeho diagram, který znázorňuje délku trvání života vymřelých a dosud žijících rodů mlžů, přičemž rody v době konstrukce tohoto diagramu (1944) byly definovány v průměru širěji než dnes. Průměrná délka života vymřelých rodů činí podle tohoto grafu 78 miliónů let. Naproti tomu obdobný Simpsonův graf, konstruovaný pro suchozemské šelmy, ukazuje průměrnou dobu života rodu 8,1 miliónů let, tedy zhruba desetinásobně kratší.

Srovnání podobných diagramů, které jsou konstruovány pro různé skupiny organismů, může být dost ošidné, poněvadž nemůže měřit ekvivalentní změny u různých skupin organismů, které se svými morfologickými vlastnostmi podstatně liší. Simpson proto navrhl vyjádřit rychlost evoluce nikoliv v absolutních, ale v relativních decilových třídách (decil je hodnota statistické variační řady, která odděluje desátý díl. V případě diagramu mlžů na obr. 8-18 tvoří pro jejich vymřelé rody decily řadu 27,5; 55,0; 75,2 atd. miliónů let).

Všechny dosud takto konstruované diagramy mají velmi podobnou formu. Shodují se v tom, že mají jedinou modální třídu, že jsou mnohem strmější (leptokurtózní) než normální křivka distribuce a že jsou silně asymetrické, s vrcholem velmi blízko tomu konci distribuce, který označuje nejrychlejší vývoj, v desáté nebo uvnitř desáté decilové třídy.

Rozložení evolučních rychlostí v decilovém diagramu lze dobře znázornit též v podobě vývojového stromu: jeho nejdělnější větve odpovídají nejvíce dlouhověkým decilovým třídám; jejich větvením vznikají četnější větve dalších řádů, které odpovídají decilovým třídám náležejícím krátkodobějším rodům. Pokles frekvence před zakončením diagramu na jeho pravé straně, které je reprezentováno decilovou třídou nejkrátkodobějších rodů, lze patrně nejlépe vysvětlit tím, že krátkodobě žijící rody byly omezeny častěji na malé geografické oblasti a mají proto nejmenší šanci zachovat se ve fosilním záznamu či být objeveny. Rovněž pravděpodobnost jejich vymření za měnících se podmínek je větší. Přispívá pravděpodobně i okolnost, že mnohé z těchto rodových vývojových linií měly malý počet druhů, které byly dosud morfologicky značně podobné druhům mateřské linie a nebyly tudíž označeny samostatným rodovým názvem.

Na základě svých statistických šetření klasifikoval Simpson vývojovou rychlost do několika kategorií. Pokud délka trvání určitého taxonu leží uvnitř časového rozpětí nejvíce dlouhověkého vymřelého taxonu (v případě mlžů na obr. 8-17 v rozmezí 0 - 275 miliónů let), hovoří Simpson o horotelické rychlosti vývoje o horotelii. Některé z dosud žijících taxonů však délkou své existence přežívají maximální délku života fosilních taxonů téže taxonomické kategorie (v případě diagramu na obr. 8-17 přežívá nejstarší rod mlžů 450 mil. let), tehdy hovoří Simpson o bradytelickém vývoji,

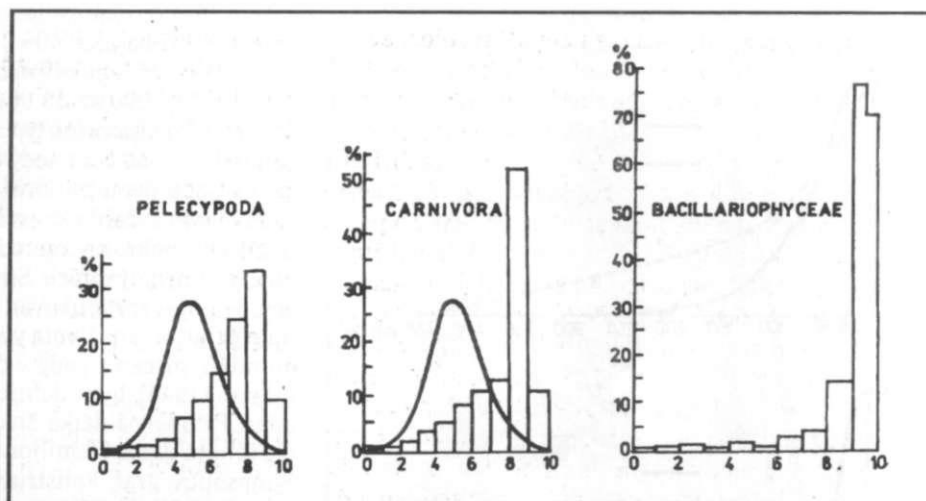
bradytelii. Pró velmi rychlý vývoj, který nelze blíže definovat prostřednictvím jím použité metody,razil Simpson termín tachytelický vývoj, tachytelie.

Dosud je živě diskutována otázka, zda bradytelie je výrazem kvalitativní odlišnosti velmi pomalu se vyvíjejících linií, nebo zda vývoj těchto linií probíhal obdobně jako u ostatních linií a bradytelie je pouze zdánlivá, definovaná perzistencí morfologických znaků (srv. též str. 208).

Příčiny bradytelie nelze hledat ve snížené frekvenci mutací, neboť „živé zkameněliny“ jsou geneticky obdobně variabilní jako ostatní organismy. Klíč zřejmě leží ve vzájemném vztahu organismu a prostředí. Perzistují-li určité linie bez morfologických změn, znamená to, že na

jejich populace působí centripetální selekce, udržující rovnováhu s prostředím. Bradytelické linie mohou být adaptovány buď na široké kolísání podmínek (sinice), anebo v případě jejich úzké adaptace, musí přetrvávat příslušná úzká ekologická zóna.

Význačnou živoucí fosilii je lupenonoh *Triops*. U triasového lupenonoha, žijícího zhruba před 200 milióny let a popsaného jako *Triops cancriformis minor*, tedy jako pouhý poddruh dosud i u nás žijícího lupenonoha letního, jsou známy kromě schránky též zadeček, mandibuly, maxiluly, trupové nožky, furka i plodiště s vajíčky. Přesto není možno nalézt podstatné morfologické rozdíly od recentního *Triops cancriformis cancriformis*. Vzhledem ke zkušenostem molekulární genetiky je prakticky vyloučeno, aby triasový a recentní taxon byly druhově totožné. Rod *Triops* obývá dočasně tůňky. Ač se to zdá na první pohled nepravděpodobné, je toto prostředí po dlouhé geologické doby patrně ze všech sládkovodních prostředí nejstabilnější. Periodické tůňky geologických dob před vývojem mechorostů a vyšších rostlin nebyly pravděpodobně svými vlastnostmi příliš odlišné od dnešních. Nelze to říci o stálých vodách, v nichž se měnilo rostlinstvo i živočišstvo včetně četných predátorů. Bradytelický vývoj je častý též u podzemní intersticiální fauny, tj. fauny, která obývá zvodněné štěrbiny a prostory mezi zrnky hornin. Mezi drobnými korýši ze skupiny ostrakodů je např. mnoho intersticiálních forem, které připomínají své třetihorní a křídové předky a svědčí o zpomalené evoluci. Řadu živočišných taxonů, velmi málo se lišících od svých paleozoických či mezozoických předků, chovají batyální hloubky oceánů. V největších - hadálních - hloubkách, které jsou mj. geologicky mladším



Obr. 8-18. Frekvence rozložení rychlostí evoluce u mlžů (vlevo), suchozemských šelem (střed) a rozslvek (vpravo). Dva první jmenované diagramy jsou založeny na datech pro vymřelé rody, znázorněných na obr. 8-17, třetí byl konstruován na základě 1374 vymřelých druhů centrických rozslvek. Rozsah největší délky přežití taxonu je v histogramu rozdělen na deset tříd (decilů). Vyniká tak velmi podobné rozložení frekvencí, i když absolutní míra přežití je velmi rozdílná. V prvních dvou diagramech je zakreslena normální distribuce o ploše rovnající se ploše histogramu. Vlevo je decil zahrnující rody s nejpomalejším vývojem (nejvíce dlouhověké). Všechny tři křivky mají společné vlastnosti: vysokou asymetrii s modální třídou v 9. či dokonce v 10. decilu, dokazující, že většina rodů či druhů se dožívá věku blízkého maximální rychlosti evoluce daného taxonu. Podle G.G. Simpsona 1944 a 1953.

prostředím, je těchto typů méně. Existence živých zkamenělin v hlubokém moři však nikterak neznámá, že celá hlubokomořská fauna je starobylá. Během třetihor prošla velkými změnami, které byly spjaty především se vznikem zalednění a chová četné taxony, které vznikly během kenozoika.

Je pravděpodobné, že v mnoha případech je bradytelie pouze zdánlivá. Taxony jsou v paleontologii definovány především na základě morfologie a je přirozené, že druhy s komplikovanou morfologií poskytují mnohem větší možnosti, aby se evoluční změny projevíly: větší počet znaků znamená větší počet možných viditelných změn a jejich kombinací. Tato skutečnost je doložena u amonitů (Kennedy 1977), u brachiopodů, kde William a Hurst (1977) našli vysokou pozitivní korelaci mezi počtem rodů náležejících určité čeledi a počtem znaků, které jsou používány k jejich rozlišení, u mechovek, kde Schopf et al. (1975) zjistili, že pětinašobný počet morfologických znaků souvisí se zhruba stejně velikou změnou rychlosti evoluce. Schopf (1977) se proto domnívá, že přinejmenším u mechovek jsou rychlosti speciace zhruba stejné a že rozdíly, které pozorujeme, jsou artefaktem, vyvolaným různým stupněm morfologické složitosti. Obdobná pozorování byla učiněna u mlžů, ostrakodů a dalších skupin.

Rychlost organismální evoluce kolísá v širokých mezích. Její hodnota je do značné míry ekologickou záležitostí. Život má obecnou tendenci zaplnit co nejdříve všechna dostupná biologicky prázdná prostředí a všechny živé organismy tíhnou působením přírodního výběru k rovnováze s prostředím. Aplikace těchto principů umožňuje vysvětlit největší část kolísání rychlosti evoluce.

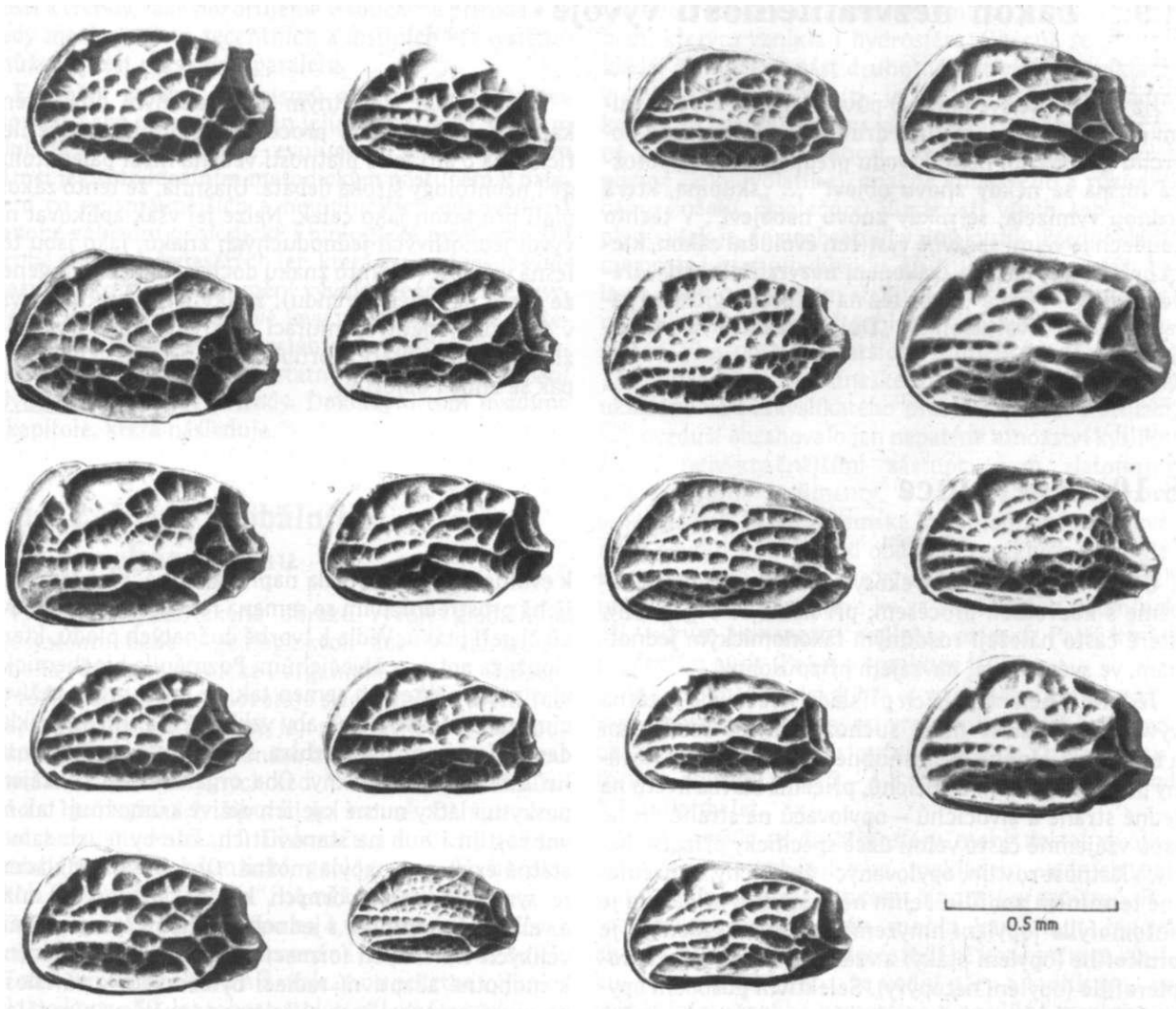
Geologický záznam ukazuje nejvyšší rychlost evoluce v případech, kdy se životu otevřela nová prostředí, kdy přecházel do nových širokých ekologických zón. Tato období jsou spjata s velmi intenzivním působením přírodního výběru, které se zrcadlí v tachytelic-kém způsobu vývoje a v úkazu, který nazýváme adaptivní radiací: mateřská linie se větví do většího počtu dceřiných linií, z nichž každá se vyznačuje odlišným způsobem života. Grandiózními příklady jsou adaptivní radiace mořských organismů do mnoha nových kmenů v kambriu, adaptivní radiace mnohobuněčných organismů na souš od siluru, která vytvořila mnoho nových tříd, nebo adaptivní radiace placentálních savců počátkem terciéru, při níž vzniklo mnoho nových řádů. Adaptivní radiaci na nižších taxonomických úrovních pozorujeme velmi často ve velkých jezerech nebo na oceánských ostrovech, jakými jsou např. Galapágy nebo Havajské ostrovy.

O jaká tempa vývoje šlo, ukazuje příklad netopýrů. Vyuvinuli se z primitivních hmyzožravců, kteří jsou

známi z uloženin svrchní křídly. Nejstarší netopýr byl nalezen ve spodním eocénu, tedy v usazeninách z doby zhruba před 55 milióny let. Je v principu hotovým netopýřím typem, který v pozdějších dobách doznal jen podružných změn. Kdybychom předpokládali, že tempo evoluce netopýrů bylo po celou dobu jejich vývoje takové jako v době od spodního eocénu do recentu, dospěli bychom k absurdnímu závěru, že se oddělili od svých hmyzožravých terestrických předků někdy v prekambriu. Konstituce netopýřního typu se tedy miř**** síla dít mnohonásobně rychleji než jeho pozdější evoluce.

Paleontologická dokumentace i holocenní příklady ukazují, že rychlé tempo vývoje bylo velmi často charakteristické i pro vznik druhů (viz teorii přerušovaných rovnovah, str. 201).

Paleontologická data dokládají nejrůznější rychlosti evoluce a přechody mezi nimi. Přinášejí příklady jak morfologické stáze, tak morfologického gradualismu. Nové taxony vznikaly jak gradualistickou přeměnou



Obr. 8-19. Ostrovní radiace lasturnatek rodu *Radimella* Pokorný v mžikých vodách kolem Galapág. Množství příbuzných druhů, navzájem morfologicky dobře rozlišitelných, vzniklo patrně několikanásobnou náhodnou kolonizací, která byla kombinována s adaptivní radiací. - Sestaveno podle V. Pokorného 1969 a 1970.

celých druhů, tedy fyletickou evolucí, tak štěpením linií, cestou izolace populací, nejčastěji izolace geografické. Častější případy prvního způsobu jsou známy zejména mezi dírkovci a mezi velkými savci, příklady rychlé (punktualistické) evoluce, spojené většinou s geografickou izolací, jsou velmi časté např. u faunistických prvků izolovaných vodních nádrží a oceánských ostrovů.

Již Darwin si povšiml skutečnosti, že nižší organismy se vyvíjely v průměru pomaleji než organismy výše organizované. Zajímavou hypotézu, která se snaží vysvětlit tuto skutečnost, vyslovil Wilson (1985). Příčinu vidí v tom, že u savců a ptáků se kromě přírodního výběru, který reaguje na vlivy vnějšího prostředí, uplatňuje vliv mozkové činnosti, která vede ke schopnosti inovovat chování a napodobovat. Linie člověka je pod nejvyšším vlivem této činnosti, která vede k evoluci řízené kulturou. Vznik zemědělství např. vyvolal nové selekční tlaky, které vedly ke genetickým změnám

v populaci. Introdukce mléčného cukru (laktózy) do potravy vedla ke vzniku geneticky podmíněné schopnosti dospělého člověka trávit tento cukr pouze u populací, u nichž se mléko stalo součástí výživy. Během pouhých pěti tisíc let získalo tuto schopnost 90% dospělých obyvatel. Naproti tomu u populací, které mléko nepijí, chybějí geny, které tuto schopnost podmiňují.

Schopnost nově jednat a učením nové návyky přijímat není omezena pouze na člověka. Je vrozena mnoha druhům, které mají relativně velký mozek, jako např. primáti nebo pěvci. Příkladem je sýkora koňadra, jejíž někteří jedinci se v Anglii naučili otevírat aluminiové uzávěry mléčných lahví. Brzy byli napodobováni tisíci dalších, takže během několika let praktikovala tuto činnost většina tamní populace. Takové případy změněného a kulturní dědičnosti předávaného chování vedou ke změně způsobu života, a tím i ke změně působení přírodního výběru.

8.9. Zákon nezvratitelnosti vývoje

Již Darwin ve své knize O původu druhů vyvodil velmi důležitý závěr: „jestliže druh jednou vymizel z povrchu zemského, není důvodu předpokládat, že totožná forma se někdy znovu objeví“ ... „skupina, která jednou vymizela, se nikdy znovu neobjeví“. V těchto soudech je velmi správně vystižen evoluční zákon, který byl později nazván „zákonem nezvratitelnosti - irreversibility - vývoje“, nebo též na počest belgického paleontologa - evolucionisty „Dollův zákon nezvratitelnosti vývoje“.

Tento zákon je nutným a přirozeným důsledkem každého historického procesu. V minulých desetiletích byla o šíři jeho platnosti vedena mezi paleontology i neontology široká debata. Ujasnila, že tento zákon platí pro taxon jako celek. Nelze jej však aplikovat na^{N!} vývoj jednotlivých jednoduchých znaků, jako jsou tělesná velikost (v tomto znaku dochází během fylogeneze často ke změně trendu), znaky znovu se objevivší v důsledku zpětných mutací nebo atavismy, což jsou znaky předků, které v průběhu fylogeneze vymizely, a pak se znovu objevily.

8.10. Koevoluce

Uvnitř biotické složky ekosystémů se obecně setkáváme s koevolucí, procesem, při němž se organismy, které často náležejí rozdílným taxonomickým jednotkám, ve svém vývoji navzájem přizpůsobují.

Jedním z nejznámějších příkladů koevoluce je těsná vývojová závislost mezi suchozemskými rostlinami a živočichy. Mnohé jevnosnubné rostliny jsou opylovány prostřednictvím živočichů, přičemž stavba květu na jedné straně a živočichů - opylovačů na straně druhé jsou vzájemně často velmi úzce specificky přizpůsobeny. Vlastnost rostlin, opylovaných živočichy, označujeme termínem zoofilie. Jejím nejčastějším případem je entomofilie (opylení hmyzem); mnohem vzácnější je ornitofilie (opylení ptáky) a vzácně se vyskytuje chiropterofilie (opylení netopýry). Selektivní působení opylovačů vedlo k vytvoření různé barvy či tvaru květů avšak též ke změně biochemických vlastností rostlin - k tvorbě vonných substancí v květech, či k vytváření ochranných (jedovatých) látek. Koevoluce vedla též

k evoluci plodů. Vyvolala např. vznik háčků a trnů, jejichž prostřednictvím se semena roznášejí na srsti savců či peří ptáků. Vedla k tvorbě dužnatých plodů, které slouží za potravu živočichům. Pozměnila biochemické vlastnosti některých semen tak, že musí projít zažívacím traktem živočichů, aby vzklíčila atd. Jiným příkladem je jev zvaný mykorrhiza, soužití mezi kořeny rostlin a houbovými vlákny. Oba organismy si navzájem poskytují látky nutné k jejich výživě a umožňují tak život rostlin i hub na stanovištích, kde by jejich samostatná existence nebyla možná. Obdobným příkladem je symbióza útesotvorných korálů, některých mlžů a velkých foraminifer s jednobuněčnými řasami. Vznik velkých travnatých formací vedl od konce oligocénu k mohutné adaptivní radiaci býložravců, v závislosti na nichž probíhal i vývoj šelem: se zvětšováním tělesných rozměrů a zdokonalováním pohybových schopností býložravců vedl přírodní výběr nutně k obdobnému vývoji u šelem. Vznik epiplanktonních graptolitů

byl pravděpodobně úzce svázán s vývojem plovoucích řas, které jim sloužily jako podložka.

Koevoluce probíhá rovněž mezi organickou a anorganickou složkou ekosystémů. Výrazným příkladem je

vývoj anorganického prostředí v závislosti na rozvoji života v prekambriu (viz str. 227).

8.11. Využití poznatků o evoluci recentních ekosystémů pro paleontologii a geologické vědy

8.11.1. Premisy využití

Znalost zákonitostí vývoje recentních ekosystémů, o nichž je pojednáno v páté kapitole, má prvořadou důležitost pro studium vývoje organického světa i celých ekosystémů minulých dob. Vymřelé organismy měly stejné základní vlastnosti jako organismy recentní i obdobné vztahy ke svému okolí. Je proto vysoce oprávněný předpoklad, že ve vývoji ekosystémů minulých geologických dob se uplatňovaly obdobné zákonitosti a trendy, jaké pozorujeme v současné přírodě a že tedy mezi vývojem recentních a fosilních ekosystémů můžeme vést rozsáhlou paralelu.

Evoluční změny organismů a jejich společenstev jsou citlivým odrazem změn jejich prostředí. Studium biologické i geologické evoluce v ekosystémovém rámci je proto ideálním metodickým postupem k nalezení co nejsprávnějších a nejúplnějších odpovědí na mnohé základní geologické i biologické problémy. Od druhé poloviny šedesátých let, která zaznamenala podstatný pokrok v porozumění vývoje recentních ekosystémů, začaly být vývojové jevy v historii Země systematicky studovány v ekosystémovém rámci. Takto pojeté studium přineslo podstatný pokrok v pochopení vývoje živé i neživé přírody. Doklady o tom uvádíme v kapitole, která následuje.

8.11.2. Vývoj globálního ekosystému

Vytvoření syntetického obrazu vývoje globálního ekosystému během geologických dob je záležitostí mnoha věd o anorganické i organické přírodě. Omezený rozsah učebnice nedovoluje sledovat jeho první stadia, zahrnující vznik Země, její počáteční vývoj, ani pojednat o hypotézách o vzniku života. Tyto otázky jsou převážně doménou jiných věd. V rámci univerzitního studia geologických oborů je na ně pamatováno v učebnici M. Mišfka, I. Chlupáče a I. Čichy (1985) „Stratigrafická a historická geologie“, a V. Boušky a kol. (1980) „Geochemie“, na něž odkazujeme.

Stáří Země je odhadováno na 4,6 miliardy let. V usazených horninách je zaznamenána historie posledních 3,7 až 3,8 miliardy let, z níž však až na nečetné výjimky byla do konce 50. let tohoto století předmětem paleontologického studia pouze nejmladší část tohoto časového úseku, zahrnující dobu od počátku prvohorní éry, tedy zhruba posledních 570 miliónů let. Teprve pozdě-

ji, v těsné návaznosti na rozvoj mnoha jiných přírodních věd, se široce rozvinul i výzkum starších, předprvohorních (prekambriických) vrstev, který záhy přinesl velmi cenné výsledky.

Kosmochemické a kosmogonické úvahy vedly k přesvědčení, že původní protoplaneta Země vzhledem ke své malé gravitaci ztratila svou prvotní atmosféru, která byla složena převážně z nejllehčích prvků - vodíku a hélia. Dnes je všeobecně přijímána teorie, podle níž je současná zemská atmosféra atmosférou druhotnou, vzniklou odplyněním zemského "nitra, stejným způsobem, kterým vznikla i hydrosféra. Obecně se předpokládá, že největší část druhotné atmosféry vznikla již v době akrece Země (tj. jejího vzniku shlukováním kosmické hmoty). Proces však pokračuje až do současné doby. Sopečná činnost vynáší na zemský povrch plynné látky (volatilie), značně kolísavého a různorodého složení. Společnou vlastností všech sopečných plynů však je, že neobsahují volný kyslík. Předpokládáme proto i z tohoto důvodu, že druhotná atmosféra byla ve svém počátečním stadiu bezkyslíkatá. Tento teoretický předpoklad byl geologickými vědmi plně potvrzen. Vlastnosti nejstarších sedimentů z doby 3,8 až 1,8 miliard let před dneškem svědčí o tom, že byly ukládány za bezkyslíkatého prostředí, resp. v situaci, kdy ovzduší obsahovalo jen nepatrné množství kyslíku. Jejich nejvýznačnějšími zástupci jsou zlatonosné a uranonosné sedimenty, s kterými se setkáváme v nejstarších částech zemské kontinentální kůry, zvaných pevninské štíty. Od obdobně vzniklých geologicky mladších sedimentů se výrazně liší tím, že se v nich uchovaly minerály, které by za současných podmínek při vodním transportu podlehly oxidaci. Patří k nim především pyrit (FeS_2) a smolinec (UO_2).

První suchozemské dobře okysličené sedimenty jsou reprezentovány červenými vrstvami, jejichž barva pochází od trojmocných sloučenin železa. V zemské historii se objevují před 2 - 1,8 miliardou let, hojněji od 1,4 miliardy let.

Volný kyslík se do atmosféry mohl dostat dvojným způsobem: fotochemickým rozkladem vodních par v atmosféře a fotosyntetickou činností organismů. Fotochemickým rozkladem mohla vzniknout řádově zhruba tisícina dnešní atmosférické koncentrace kyslíku. Je tomu tak proto, že vodní páry a kyslík jsou ve vertikálním profilu atmosférou rozdílně rozloženy. Nízké teploty vyšších vrstev zemské atmosféry vytvářejí ve výškách kolem 20 - 30 km pro vodní páry „chlazenou past“. Pára se mění v ledové krystalky, takže není



Obr. 8-20. *Paliella patelliformis* Fedonkin. Fosilie interpretovaná jako láčkovec z prekambrické třídy Cyclozoa. Průměr největšího jedince je 36 mm. Vend, údolí Dněstru, SNS. Orig. foto MJV. Fedonkin, se svolením autora.



Obr. 8-21. *Nimbia dniesteri* Fedonkin. Láčkovec z prekambrické třídy Cyclozoa. Jedinec ve stadiu dělení. Nejdélí rozměr 3,4 cm. Údolí Dněstru, SNS. Orig. MJV. Fedonkin.



Obr. 8-22. *Conomedusites lobatulus* Glaessner et Wade. Taxon řazený k láčkovcům třídy Conulata, řád Conulariida. Dosud jediný známý zástupce prekambričských láčkovců, který měl schránku (teku) z organické hmoty (skleroproteinu). Největší průměr 5 cm. Vend, údolí Dněstru, SNS. Orig. M.A. Fedonkin.



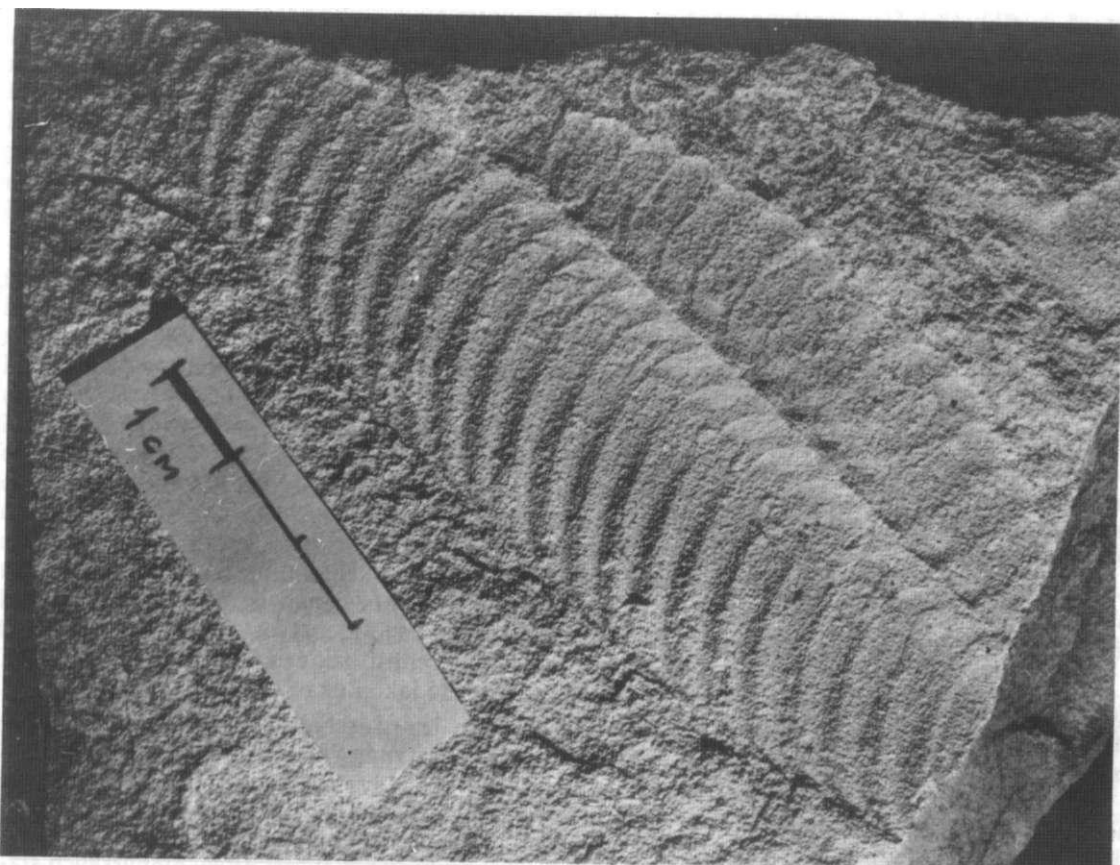
Obr. 8-23. *Anfesta stankovskii* Fedonkin. Medúza prekambričské třídy Trilobozoa, význačné třípaprscitou symetrií, v pozdějších dobách velmi vzácnou. Průměr tělního terče dosahoval až 18 mm. Vend, Bělomoří, SNS. Orig. M.A. Fedonkin.



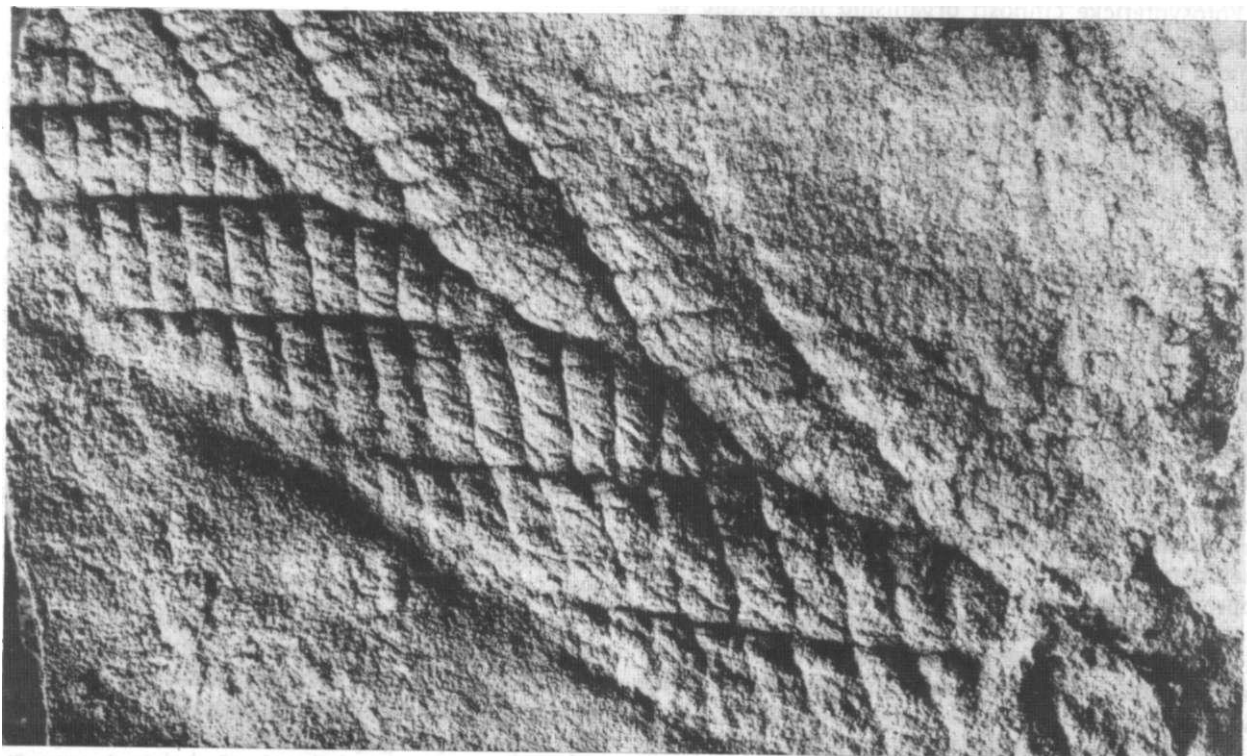
Obr. 8-24. *Dickinsonia costata* Sprigg. Dospělý exemplář, délka 18 mm. Články levé a pravé strany alternují, nejsou postaveny proti sobě. Fosilie nejasného systematického postavení, srovnávaná s recentními plotinkami (Turbellaria). Některé druhy rodu *Dickinsonia* dosahovaly velikosti až 1 m, přičemž tloušťka těla byla jen několik milimetrů. Bilomoří, SNS. Orig. M.A. Fedonkin.



Obr. 8-25. *Vendia sokolovi* Keller. Fosilie řazená do kmene *Proarticulata*, třídy *Dipleurozoa*. Organismus význačný několika články v alternujícím postavení podél podélné osy těla (členovci - Articulata, se vyznačují vstřícným postavením článků). Vend, vrh Jarensk v Archangelské oblasti, SNS. Orig. M.A. Fedonkin.



Obr. 8-26. *Pleridinium nenoxa* Keller. Kosmopoliticky rozšířený koloniální organismus nejasného systematického postavení, řazený do patrně heterogenního kmene Petalonamae. Vend, Bělohoří, SNS. Orig. M.A. Fedonkin.



Obr. 8-27. *Charnia masoni* Ford. Organismus nejasné systematické příslušnosti, řazený do kmene Petalonamae. Na fosilii nelze pozorovat jednotlivé polypy. Je tedy možné interpretovat tento rod buď jako krajně integrovanou kolonii, nebo jako jediné větvené individuum. Šírka jedinců dosahuje až 80 mm. Bělohoří, SNS. Orig. M.A. Fedonkin.

ve vyšších částech profilu atmosférou zastoupena. Naproti tomu kyslík a další plyny jsou ve vertikálním profilu atmosféry rozloženy plynule.

Bezokyslíkatou atmosférou pronikaly vysoceenergetické krátkovlnné paprsky a rozkládaly vodu na vodík a kyslík. Volný kyslík, který v podobě O₂ a O₃ (ozónu) je jedinou atmosférickou složkou, která účinně odstiňuje krátkovlnné paprsky od zemského povrchu, však již při malé koncentraci dalšímu fotochemickému rozkladu zabránil. Teprve jak byl postupně spotřebováván na oxidaci hornin zemského povrchu, mohlo docházet k další disociaci vodních par.

Objevení se červených vrstev v geologickém záznamu je známkou vyšší koncentrace obsahu kyslíku v atmosféře, než je řádově tisícina jeho dnešní koncentrace. Jeho zvýšenou hladinu nelze vysvětlit jinak než činností fotosyntetických organismů. Poněvadž nahromadění většího množství volného kyslíku v atmosféře a v hydrosféře vyžadovalo značnou dobu a poněvadž řada pozorování a úvah svědčí o tom, že fotosyntetické organismy se vyvinuly z organismů chemoautotrofních, je nutno počítat s velkým stářím života na naší planetě.

Tento úsudek je podepřen i geochemickými výzkumy. Je známo, že fotosyntetické organismy selektivně hromadí ve svých tělech lehčí izotopy biogenních prvků. Výzkum poměru izotopů ¹²C a ¹³C v uhlíku z grónských sedimentů o stáří 3,7 miliardy let ukazuje na to, že je na rozdíl od anorganicky nahromaděného uhlíku, jaký známe např. z meteoritů, „izotopicky lehký“. Toto zjištění je konzistentní s domněnkou, že vznikl fotosyntetickou činností organismů.

Fotosyntetické činnosti organismů nasvědčuje též existence prekambriických páskovaných železných rud, jejichž usazování trvalo několik set miliónů let a skončilo zhruba před 1,8 miliardy let. Jsou složeny z tenkých vrstviček oxidu křemičitého, s nimiž se periodicky střídají tenké vrstvičky magnetovce (Fe₃O₄), tedy sloučeniny, v níž všechno železo není dokonale oxidováno. Jejich vrstvy o hmotnosti několika desítek miliard tun jsou daleko největšími zásobami železných rud na Zemi. Obrovské nahromadění těchto rud lze vysvětlit tak, že prvotní oceán obsahoval velké množství dvoj mocné ho železa, které je ve vodě rozpustné. Fotosyntetizující organismy, které v tehdejších mořích žily, produkovaly kyslík, jímž toto železo bylo částečně oxidováno na železo trojmocné, které se vysráželo na mořském dně. Způsobem vzniku tedy vysvětlujeme skutečnost, proč se páskované železné rudy stupněm své oxidace liší od současně ukládaných zlatonosných a uranonosných sedimentů, které mají charakter usazenin rychle sedimentovaných tekoucí vodou. Jejich obrovská hmota současně vysvětluje, proč při existenci fotosyntetizujících organismů po několik set miliónů let téměř nestoupal obsah kyslíku v atmosféře. K jeho zvýšení došlo teprve tehdy, když prastaré oceány doslova zrezivěly.

Kromě těchto nepřímých důkazů existence života se však množí i důkazy přímé, reprezentované fosiliemi. Již z nejstarších známých sedimentů archaické éry byla popsána drobná tělíska z uhlíkaté hmoty, o je-

jich biogenním původu však část autorů vyslovuje pochyby. V 80. letech byla ve vrstvách jihoafrické skupiny Onverwacht o stáří zhruba 3,5 miliardy let nalezena vláknitá mikroskopická tělíska, částečně dutá, která lze sotva jinak interpretovat než jako zbytky prokaryotních organismů, a to buď bakterií nebo cyanobakterií (sinic). Podobné zbytky byly nalezeny též v Západní Austrálii ve skupině Warrawoona, přibližně téhož stáří. Z této skupiny pocházejí též nejstarší makroskopické stopy po činnosti organismů, stromatolity. Průkazné stromatolity byly popsány též z jihoafrických sedimentů skupiny Fig Tree, staré 3,3 až 3,5 miliardy let.

Horní hranici archaika klade většina badatelů do doby před 2,5 miliardy let. Prekambriické vrstvy, které jsou mladší, náležejí proterozoické éře. Ve starším proterozoiku (2,5 a 1,7 miliardy let před dneškem) jsou známy již četné nálezy mikrofosilií. Všeobecně nejlépe, trojrozměrně, se zachovaly v křemitých horninách, jež jsou souborně zvány silicity. K nejznámějším spodnoproterozoickým lokalitám patří silicity souvrství Gunflint od Hořejšího jezera v Kanadě o stáří 1,9 miliardy let. Obsahují společenstvo, v němž většina druhů upomíná na recentní bakterie a sinice. Interpretace některých druhů jako Eukaryota je velmi nejistá.

Dosavadní nálezy z archaika a proterozoika dokládají, že nejstaršími známými organismy na Zemi byly bakterie a sinice, tedy prokaryotní organismy. Struktura prvotních ekosystémů tak výborně odpovídala teoretickým představám i dnešním poměrům, v nichž jsou tyto organismy typickými prvky pionýrských stadií ekosystémů. V prekambriických ekosystémech sinice a některé bakterie byly primárními producenty organické hmoty, další druhy bakterií jejími destruenty, čili v širokém smyslu reducenty.

Sinice a bakterie mají typické vlastnosti pionýrských organismů. Kromě malé velikosti, jednoduchého a krátkého rozmnožovacího cyklu je ve srovnání s ostatními organismy jejich výrazným znakem neobyčejná tolerance vůči extrémním podmínkám prostředí. Zatímco mnohobuněčné eukaryotní organismy nemohou trvale žít v teplotách vyšších než 50°C a eukaryotní mikroorganismy v teplotách nad 62°C, některé sinice a fotosyntetizující bakterie žijí při 70 až 73°C. Heterotrofní a chemolitotrofní bakterie mohou žít i při teplotách nad 100°C. V posledních letech byly v hydrotermálních komínkách na středooceánských hřbetech ve velkých hloubkách nalezeny archebakterie, které žijí při teplotách podstatně vyšších než 100°C. Tyto nálezy mají velký teoretický význam i při posuzování hypotéz o prvních fázích života na Zemi. Sinice přežívají i při teplotě - 80°C a slabě fotosyntetizují ještě při - 30°C. Žijí v obrovském rozpětí salinity, od sladké vody až po koncentraci rovné 31,5 % v Mrtvém moři. Snázejí o řády vyšší radioaktivní ozáření než eukaryotní řasy a vyšší organismy. Některé jejich rody mohou střídát aerobní způsob metabolismu s anaerobním (bezokyslíkatým). Není proto divu, že jejich široká ekologická valence je kvalifikuje do role prvních kolonizátorů areálů, které byly nově utvořeny vulkanickou činností, či které byly spáleny atomovými výbuchy.

Obdobně jako pionýrská stadia dnešních ekosystémů, i prekambriické ekosystémy s dominancí prokaryot se vyznačovaly značným objemem čisté primární produkce. Velká část vyprodukovaného organického materiálu nebyla spotřebovávána (oxidována), nýbrž vyřazena z dalšího koloběhu tím, že byla usazena v sedimentech. Jen tak bylo možno, že v atmosféře docházelo postupně k nahromadění volného kyslíku.

Buňky eukaryotních organismů jsou v průměru mnohem větší než buňky prokaryot. Statistické zhodnocení kulovitých mikrofosilií, interpretované na základě této skutečnosti, vedlo k závěru, že v době zhruba před 1 450 milióny let došlo ke značnému rozšíření jednobuněčných eukaryot. S účinnou fotosyntézou eukaryotních organismů spojují někteří autoři vzestup hladiny kyslíku v zemské atmosféře.

Prokaryotní organismy převládaly i v některých ekosystémech svrchního prekambria. Jedno z nejznámějších a nejbohatších společenstev té doby je známo ze silicitů souvrství Bitter Springs v Austrálii, o stáří přibližně 900 miliónů let. Dosud z něho bylo popsáno 50 druhů, z nichž 38 bylo interpretováno jako sinice. Mnohé z nich jsou morfologicky neobyčejně blízké recentním druhům. Kromě sinic však toto společenstvo chová i mikrofosilie, které jsou vykládány jako eukaryotní druhy. Zvláštní pozornosti si zaslouží nález tělísek, která jsou považována za tetrahedrální rasové spory. Je-li tomu tak, existovala již v té době meioza a eukaryotní sexualita, která byla nutným stupněm k vytvoření mnohobuněčné organizace (Schopf a Blacic 1971).

Zhruba před 670 milióny let došlo ve vývoji bioty (souboru všech organismů na Zemi) k nápadné změně. Předcházelo jí neobyčejně rozsáhlé kontinentální zalednění, které tím, že masy vod byly vázány v ledovcích, vedlo k obnažení šelfů a k rozsáhlé regresi světového oceánu. S oteplením klimatu došlo k roztání ledovců, tím k vytvoření rozsáhlých šelfových moří, ke změnám oceánské cirkulace, chemismu oceánských vod a k rozšíření plochy moří způsobilé k fotosyntéze. Tyto změny byly součástí formování nového globálního ekosystému, pro nějž byl charakteristický vznik a rychlý rozvoj prvních asociací mnohobuněčných rostlin a živočichů, které jsou známy pod jménem ediakarská (podle lokality Ediacara v Austrálii) nebo vendská biota (podle starověkého slovanského kmene Venedů - Venedů - žijících jižně od Baltského moře). Vendská fauna se zásadně liší ode všech pozdějších tím, že neobsahuje formy s pevnými kostrami a schránkami (výjimkou jsou mikrofosilie ze středního vendu, které Sokolov (1985) interpretoval jako čelisti kroužkovic - skolekodonty). Teprve ke konci vendu se objevují drobné a jednoduché trubicovité tvary s organickým nebo mineralizovaným skeletem. Mezi autory není jednoty v názorech na zařazení jednotlivých prvků této fauny do kmenů. Extrémní názor vyslovil Seilacher (1983 - fide Gould 1985) a další autoři, podle nichž morfologická podobnost vendských organismů s paleozoickými a mladšími organismy je pouze povrchní, vendské mnohobuněčné taxony jsou podle nich skupinou, která vymřela bez potomků.

Charakteristickým rysem vendské fauny je velká převaha paprscitě či koncentricky symetrických organismů, které převážná většina autorů řadí k láčkovcům. Podíl takto stavěných druhů dosahuje v nejstarších společenstvech až 100% a v jiných vendských společenstvech zhusta přes 80%. Láčkovce je proto podle těchto autorů nutno považovat za nejprimitivnější skupinu metazoi. Od nich lze odvodit bilaterálně sou-

měrné organismy, jejichž vendské druhy nemůžeme většinou s určitostí zařadit do později existujících kmenů. Některé rody mají rysy podobné ploštěnkám (*Turbellaria*), jiné naznačují přechod k článkovaným organismům, připomínající např. současně typy podobné trilobitům nebo klepítkatce. Charakteristickým znakem vendské fauny je vysoká rozrůzněnost na úrovni taxonů vysokých kategorií, zatímco druhová rozmanitost uvnitř těchto taxonů je nepatrná. Dalším svérázným rysem je gigantismus některých druhů, který ostře kontrastuje s malými rozměry většiny druhů následující kambrické fauny. Některé medúzoidní druhy dosahovaly přes metr v průměru, rod *Dickinsonia*, připomínající gigantické ploštěnky, dosahoval též délky.

Přesto, že vendská fauna je měkkotělá, výborně se zachovala. Tato skutečnost nasvědčuje tomu, že mrchožrouti a destruktoři nehráli ve vendu zdaleka takovou roli jako v pozdějších dobách. Slabá bioturbace sedimentů (tj. jejich přepracování činností ryjících organismů) svědčí o slabém osídlení dna. Infauna však existovala, jak o tom svědčí chodbičky v sedimentech. Mezi rostlinami byly rozšířeny makroskopické řasy čeledi *Vendotaeniaceae*. Vendská fauna dosáhla největšího rozkvětu ve středním vendu, stejně tak jako vendský mikrofytoplankton. Koncem středního vendu velká část druhů vymírá, dochází k rozsáhlé rejuvenaci globálního ekosystému (Sokolov a Ivanovskij 1985, Sokolov a Fedonkin 1983).

Vendská fauna je známa z několika kontinentů. Přesto však ve srovnání se zbytky prvohorních a mladších společenstev je počet jejich nalezišť velmi malý. Příčinou není patrně pouze chybění schránek a koster. Lze se právem domnívat, že vendská metazoa zaujímala mnohem omezenější prostor než pozdější fauny a že patrně nepronikla do hlubších, tehdy málo prokysličených vod.

Počátek prvohorní éry (paleozoika) se ve fosilním záznamu projevil neobyčejně výrazným způsobem. Geologicky náhle se ve spodnokambrických vrstvách objevují na velkém počtu lokalit, jež jsou roztroušeny po všech kontinentech, zkameněliny živočichů s pevnými kostrami a schránkami, kteří vytvářeli druhově až kmenově mnohem silněji diverzifikovaná společenstva, než tomu bylo ve fauně svrchního prekambria. Změna ve fosilní dokumentaci je tak nápadná, že byla základem pro rozdělení historie Země do dvou časových jednotek, kryptozoického a fanerozoického eonu (fanerozoikum = doba zjevného života, zahrnuje dobu od počátku kambria dodnes).

Bylo vysloveno mnoho domněnek, často fantastických, o příčině této změny. Darwin (1859) se ji snažil vysvětlit nedokonalostí geologického záznamu. Počítal s tím, že velká část starých vrstev byla metamorfována, nebo že se ocitla pod mořskou hladinou. Jiní badatelé předpokládali, že prvotní organismy byly drobné a měkkotělé, neschopné zachování. Teprve od 60. let nové objevy podstatně přispěly k chápání této změny.

Dnes převážná většina paleontologů nepředpokládá, že kostrou či schránkami opatřené skupiny kambrických živočichů jsou představiteli linií, které existovaly

desítky miliónů let před kambriem, ale počítá s tím, že paleontologický záznam je dobrým odrazem skutečného vývoje: geologicky náhlé objevení zástupců takřka všech dodnes žijících a za normálních okolností fosilizace schopných kmenů v kambriu je v souladu s paleontologickým záznamem nutno vykládat jako výsledek poměrně rychlé adaptivní radiace, která má svou obdobu v menším měřítku např. ve vývojové radiaci savců počátkem třetihor či ve vývojové radiaci jevnosbuných rostlin počátkem svrchní křídly.

Rychlost této vývojové radiace i rychlost skeletonizace (vytváření tvrdých částí) organismů nebyla nijak výjimečná. Již výše jsme uvedli, že první organismy s tvrdými tělními částmi se objevily ve svrchním vendu. V SSSR na bázi kambria byly objeveny vrstvy, které chovají drobné skeletonizované zástupce několika málo kmenů. Byly definovány jako nejstarší kambrický stupeň, tommot. Obdobné vrstvy byly později zjištěny i na jiných místech Země. Další skeletonizované skupiny se objevily během spodního kambria. Proces postupné skeletonizace organismů trval tedy nejméně 15 miliónů let. Pro srovnání možno uvést, že doba adaptivní radiace savců, během níž na počátku třetihor vznikly téměř všechny jejich řády, se odhaduje rovněž na 15 miliónů let.

Nové geochemické objevy i nové poznatky ekologie přispěly též k vyjasnění příčin kambrické radiace a skeletonizace. Náhlé zvýšení celkové diverzity bioty na přechodu prekambria a kambria se pokusil vysvětlit Stanley (1973). Vyšel z poznatků recentní ekologie, že přidání další trofické úrovně do existující potravní sítě vyvolává zvýšenou diverzitu na nejbližší nižší trofické úrovni. Stejný účinek může mít zvětšení diverzity na jedné z již existujících trofických úrovních. Odstranění určitého druhu z biocenózy může naopak vést ke zmenšení její diverzity. Tyto závěry byly experimentálně potvrzeny: zavedení dravé ryby do rybníka mělo za následek zvýšenou diverzitu planktonu. Odstranění hlavního masožravého druhu z litorálního společenstva způsobilo drastickou redukci diverzity býložravých organismů, poněvadž jediný herbivorní druh se tak rozmnožil, že potlačil ostatní. Odstranění býložravé ježovky z porostů bentózních řas vedlo k převládnutí jediného druhu řas.

Je rovněž známou skutečností, že diverzifikace na určité trofické úrovni vyvolává diverzifikaci nejen na nižší trofické úrovni, avšak též na vyšších trofických úrovních, poněvadž vytvoří více možností pro potravní specializaci.

Stanley poukázal na to, že po stovky miliónů let byla biota výlučně autotrofní, složená z prokaryot a jednobuněčných eukaryotních řas. Dno moří osídlovala společenstva složená z malého počtu druhů, která vytvářela četné stromatolity. Při nedostatku herbivorních organismů dosáhla biota značné biomasy, neboť její objem byl omezen jen prostorem, živinami a světlem. Jelikož existovala velmi malá rozrůzněnost ekologických nik, život se diverzifikoval jen velmi pomalu. Jednotlivé druhy měly vlastnosti pionýrských organismů, mj. velkou ekologickou toleranci a značné geografické rozšíření. Nové druhy vznikaly patrně většinou jen

jako náhrada za druhy vymřelé. Při světově malé diverzitě byly i tyto případy řídké. Vývoj tedy pokračoval pomalu.

Klíčovou událostí, která tento stav změnila, byl podle Stanleye vznik heterotrofních organismů, nejprve jednobuněčných, živících se patrně baktériemi a později řasami. Přejít těchto organismů ke karnivornímu způsobu života nevyžadoval velikých vývojových změn. Lze tak usuzovat ze skutečnosti, že v dnešní době mnozí protisti, především bičíkovci, se mohou živit jak jednobuněčnými autotrofními, tak jednobuněčnými heterotrofními organismy. Nepřímým dokladem, který podporuje Stanleyovu hypotézu, je veliký pokles výskytu stromatolitů počátkem kambria.

Vznik býložravých organismů uvolnil část potravních zdrojů, což umožnilo vznik nových taxonů. Ve svrchním prekambriu došlo tak k explozivnímu vývoji, který brzy vedl ke vzniku mnohobuněčných autotrofních i heterotrofních organismů a k jejich dalekosáhlé radiaci.

Vznik větších mnohobuněčných těl a vznik koster vyžaduje poměrně bohaté energetické zdroje. Jak se tyto zdroje mohly vyvíjet, ukazuje Berknerova a Marshallova (1965) hypotéza o postupném stoupání hladiny kyslíku v ovzduší, která umožnila energeticky náročnou tvorbu schránek a koster. Recentní pozorování totiž dokládají, že tvorba kolagenu, který tvoří organickou podložku pro vylučování minerálních solí na schránkách a kostrách, je možné pouze za přítomnosti volného kyslíku. Další zkušenost ukazuje, že výskyt dnešních organismů s tvrdými tělními částmi je závislý na obsahu kyslíku v mořské vodě.

Rhoads a Morse (1981) zjistili, že v dnešních mořích, jejichž voda obsahuje v litru méně než 0,3 ml kyslíku, nedovoluje osídlení dna mnohobuněčnými živočichy. Při obsahu kyslíku 0,3 až 1 ml/l našli pouze měkkotělý bentos, zatímco společenstva a druhy, které mají tvrdé schránky a kostry, se vyskytují pouze v místech, kde voda obsahuje více než 1 ml kyslíku v litru vody. Novější pozorování v předbřeží Kalifornie (Thompson et al. 1985) tento model poopravila. Podle nich zóna, v níž nežijí makroinvertebrátní druhy a v níž chybí bioturbace sedimentů, je charakterizována obsahem kyslíku menším než 0,1 ml/l vody. Zóna, která se vyznačuje drobnou (1-2 mm) měkkotělou infaunou, se vyznačuje obsahem kyslíku mezi 0,1 a 0,3 ml/l a zóna s bohatou faunou s tvrdými vápnitými tělními součástmi žije ve vodách s obsahem kyslíku nad 0,3 ml/l. Při těchto nízkých hodnotách jsou to především ostnokožci.

Podle tohoto recentního modelu lze počítat s tím, že počátkem kambria dosáhl obsah kyslíku v atmosféře 3 - 4% jeho dnešní koncentrace.

Podle jedné z hypotéz (Kaźmierczak, Ittekkot a Dengens 1985) zvýšení hladiny kyslíku bylo mimo jiné příčinou pravděpodobně důsledkem dalekosáhlých změn v chemismu oceánských vod. Koncem prekambria a počátkem kambria došlo ve světovém oceánu k „fosfogenní události“, která je dokumentována velikým nahromaděním fosforitových ložisek. Jiná pozorování ukazují, že během prekambria se chemismus oceán-

ských vod vyvíjel od vod s převahou rozpuštěného uhličitanu sodného k převaze chloridu sodného. Změna alkalinity, spojená s tímto procesem, způsobila stoupnutí množství vápníku ve vodě.

Z recentních pozorování víme, že fosfor je neobyčejně důležitou, pro rozvoj vodních společenstev často limitující živinou. Hypotéza fosfogenní události počítá s tím, že následkem změny konfigurace oceánů a kontinentů došlo během nejvyššího prekambria k oživení oceánské cirkulace, která vynášela vody bohaté fosforem z hlubin do mělkých vod rozsáhlých epikontinentálních moří. Vytvořily se tak podmínky k rozkvětu bohatého života, ke zvětšení mělkovodní mořské biomasy, především fytoplanktonu, jehož činnost zvýšila množství kyslíku v ovzduší. Tato domněnka tedy za výchozí příčinu vzniku organismů s tvrdými tělními částmi nepovažuje zvýšení obsahu kyslíku v atmosféře a hydrosféře. Bez kyslíku mohou mnohé organismy dobře žít a pro mnohé je dokonce jedem, zatímco fosfor potřebují bez výjimky všechny.

Na změněné geochemické poměry odpovídaly organismy svým vývojem. Vápník je prvek, který je nezbytný pro mnohé fyziologické pochody, avšak ve zvýšených koncentracích může působit toxicky. Z toho vychází domněnka, která vysvětluje ukládání vápníku ve schránkách a kostrách jako reakci organismů zaměřenou na detoxikaci prostředí. První drobné, pevnými schránkami opatřené organismy mají však většinou schránky z fosforečnanu vápenatého, nikoliv z uhličitanu vápenatého. Fosforečnanové schránky se hojně vyskytují ještě ve spodním kambriu. Proč je tomu tak? Z recentní přírody víme, že fosfor je „krystalickým jedem“, který zabraňuje vytváření kalcitových krystalů. To je pravděpodobně příčinou, proč mnohobuněční živočichové, kteří přijímali velká množství vápníku a fosforu, vytvářeli zprvu své tvrdé tělní části z fosforečnanu, nikoliv uhličitanu vápenatého. Teprve po zmenšení obsahu fosforu v oceánské vodě docházelo k vytváření uhličitanových schránek (Cook a Shergold 1984; Kaźmierczak, Ittekkot a Degens 1985).

Stoupnutí hladiny kyslíku v nejvyšším prekambriu a v okolí hranice prekambria a kambria intenzivněji odstínilo letální ultrafialové paprsky, takže život se mohl rozšířit až k hladině vodních nádrží. Současně lepší prokysličení moří rozšířilo prostor obyvatelný mnohobuněčnými živočichy i do hloubek.

S výjimkou mechovek (*Ectoprocta*) známe z kambria již zbytky všech hlavních kmenů bezobratlých, které jsou za normálních podmínek schopny fosilizace, včetně prvních zástupců kruhouústých ze skupiny *Heterostraci*, jejichž drobné destičky byly nalezeny ve svrchním kambriu Severní Ameriky.

Obdobně jako v obrovské většině pokambrických vrstev se v kambrických vrstvách až na výjimky zachovaly pouze zbytky organismů s tvrdými tělními částmi. Jen výjimečně se vyskytují naleziště, na nichž se zachovaly i zbytky měkkotělých druhů. Nejproslavenější jsou středokambrické burgesské břidlice, stáří zhruba 530 milionů let, ve Skalisticích horách v Kanadě. Usazovaly se v anoxickém prostředí, patrně zamořeném sirovodíkem, které umožnilo zachování měkkotělých fosi-

lií. Burgesská fauna čítá 167 druhů, z nichž 65 náleží členovcům. Kromě trilobitů a koryšů je mezi nimi mnoho druhů, které nelze zařadit do žádné z dnes žijících tříd členovců a které ukazují na tehdejší mnohem větší pestrost tohoto kmene. Vymřelé typy obsahuje rovněž asociace trojrozměrně zachovaných drobných fosfatizovaných členovců, která byla nalezena KJ. Müllerem v jihošvédských svrchnokambrických vápencích.

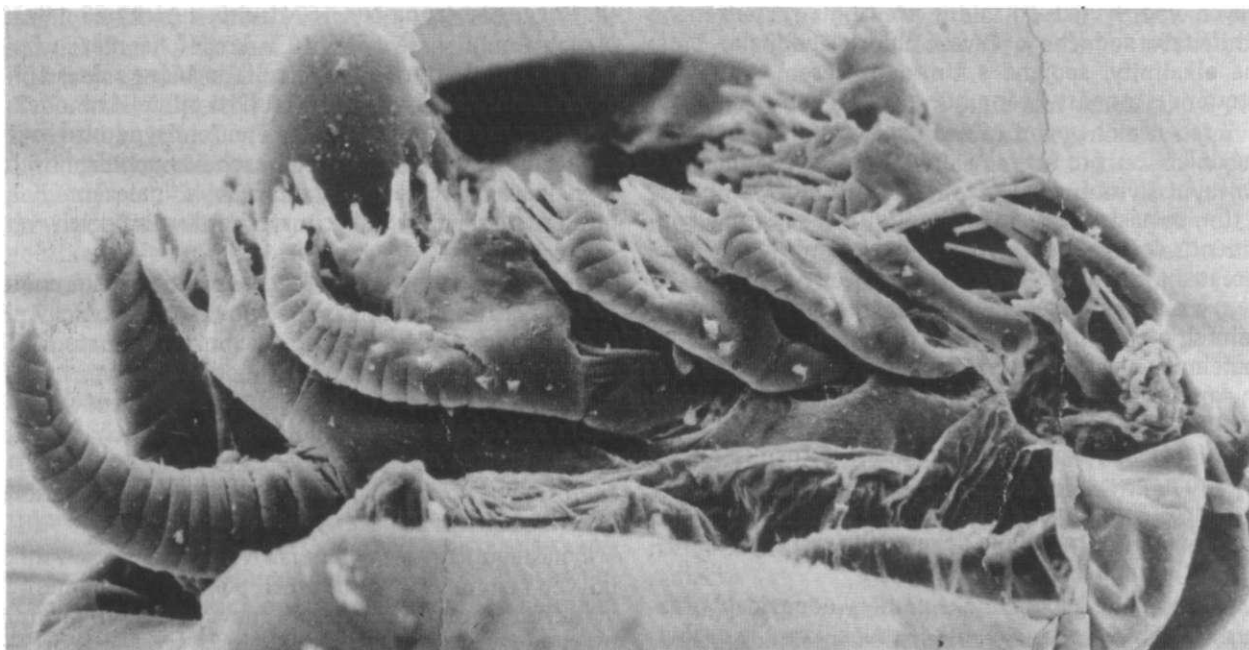
Kambrická fauna se ve srovnání s vendskou faunou i s pozdějšími faunami vyznačuje charakteristickými rysy: většina jejích druhů je drobného vzrůstu. Její rozrůzněnost do kmenů byla přinejmenším stejně velká jako v současné době. Její náhlé objevení svědčí o geologicky velmi rychlém vzniku jejích prvků, o rychlém rozrůznění malého počtu jejích předků cestou osídlení nových biologicky nenasyčených prostor, cestou adaptivní radiace vývojových linií.

V následujícím ordoviku jak vymírání, tak i vznik nových taxonů vyšších kategorií pokračovaly poměrně vysokými tempy, přičemž počet nově vzniklých taxonů převyšoval počet taxonů zaniklých. Ze svrchního ordoviku Pennsylvánie jsou známy nejstarší stopy mnohobuněčných živočichů žijících v suchozemském prostředí. Běží o chodbičky ve fosilních půdách (Retallack a Feakes 1987). Celková diverzita bioty na Zemi vzrostla - globální ekosystém vyzrál.

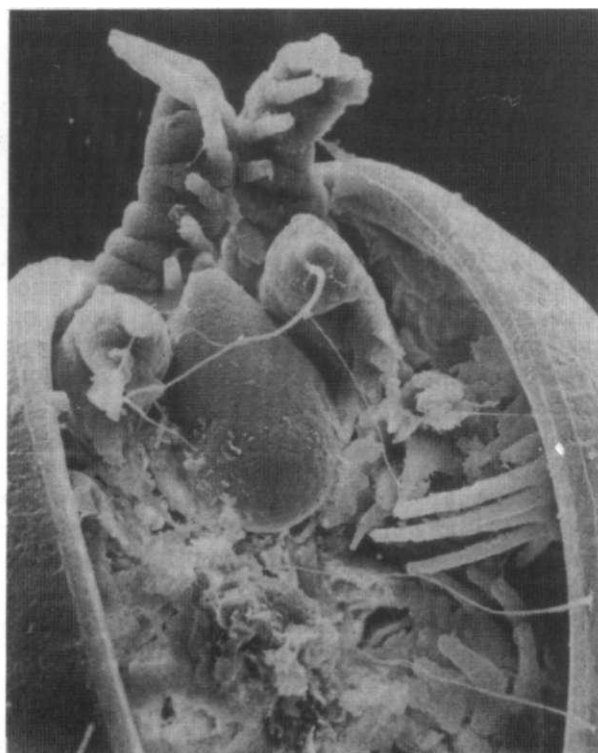
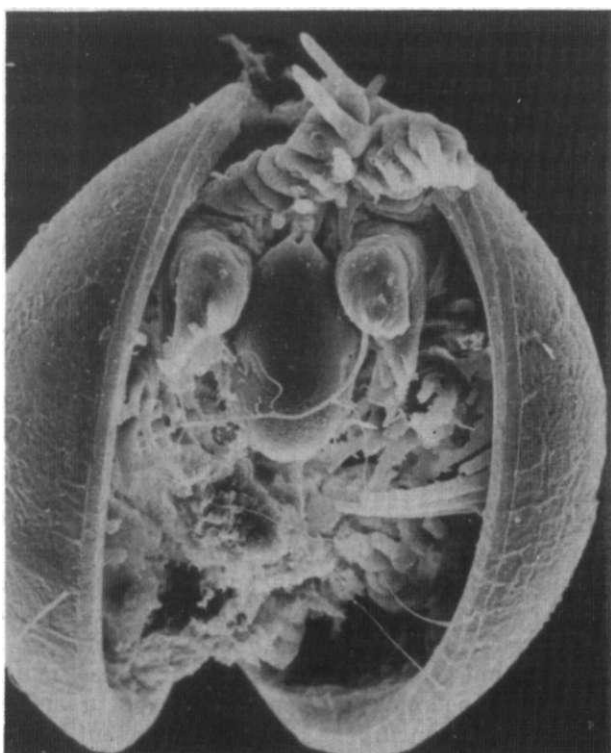
Skutečnost, že vymřelé taxony byly vzápětí nahrazeny novými, svědčí o tom, že jejich vymírání bylo způsobeno činiteli, na nichž v delší geologické perspektivě celková výše diverzity nezávisela. Jinak řečeno, byly to změny, které nesnižovaly schopnost prostředí uživit určitý počet druhů. Změny tohoto druhu vedou k vymření nepřizpůsobivých druhů. Sotva však dojde k vymírání, vyvíjejí se v přeživších liniích nové druhy, které jsou přizpůsobeny novým podmínkám, takže celková diverzita se nesnižuje. K činitelům, na nichž je v delším geologickém úseku diverzita nezávislá, patří např. salinita.

Jinak je tomu v případě činitelů, na nichž je celková výše diverzity závislá. Tento druh změn snižuje druhovou kapacitu prostředí, které je schopno uživit menší počet druhů než před změnou. Např. přechod od sezónně monotónního klimatu ke klimatu, které se vyznačuje velkými výkyvy teploty a v důsledku toho vyvolává i velké výkyvy potravních zdrojů, znamená, že nové společenstvo nikdy nedosáhne diverzity předchozího. Podobně geografická situace, při níž izolace faun a flór vytvoří podmínky pro vznik velkého počtu samostatných bioprovincií, vede k výraznému zvýšení diverzity globální bioty oproti situaci, kdy se izolace oblastí méně uplatňuje. Období výrazných klimatických zónalností v historii Země vytvářejí podmínky ke zvýšení diverzity globální bioty oproti obdobím, kdy klima na Zemi je rovnoměrnější.

Charakteristika fauny a flóry jednotlivých geologických útvarů je obsažena ve shoracitované učebnici Mišíkové, Chlupáčové a Čichové. V našem přehledu si proto dále povšimneme jen některých klíčových mezníků ve vývoji zemské bioty.



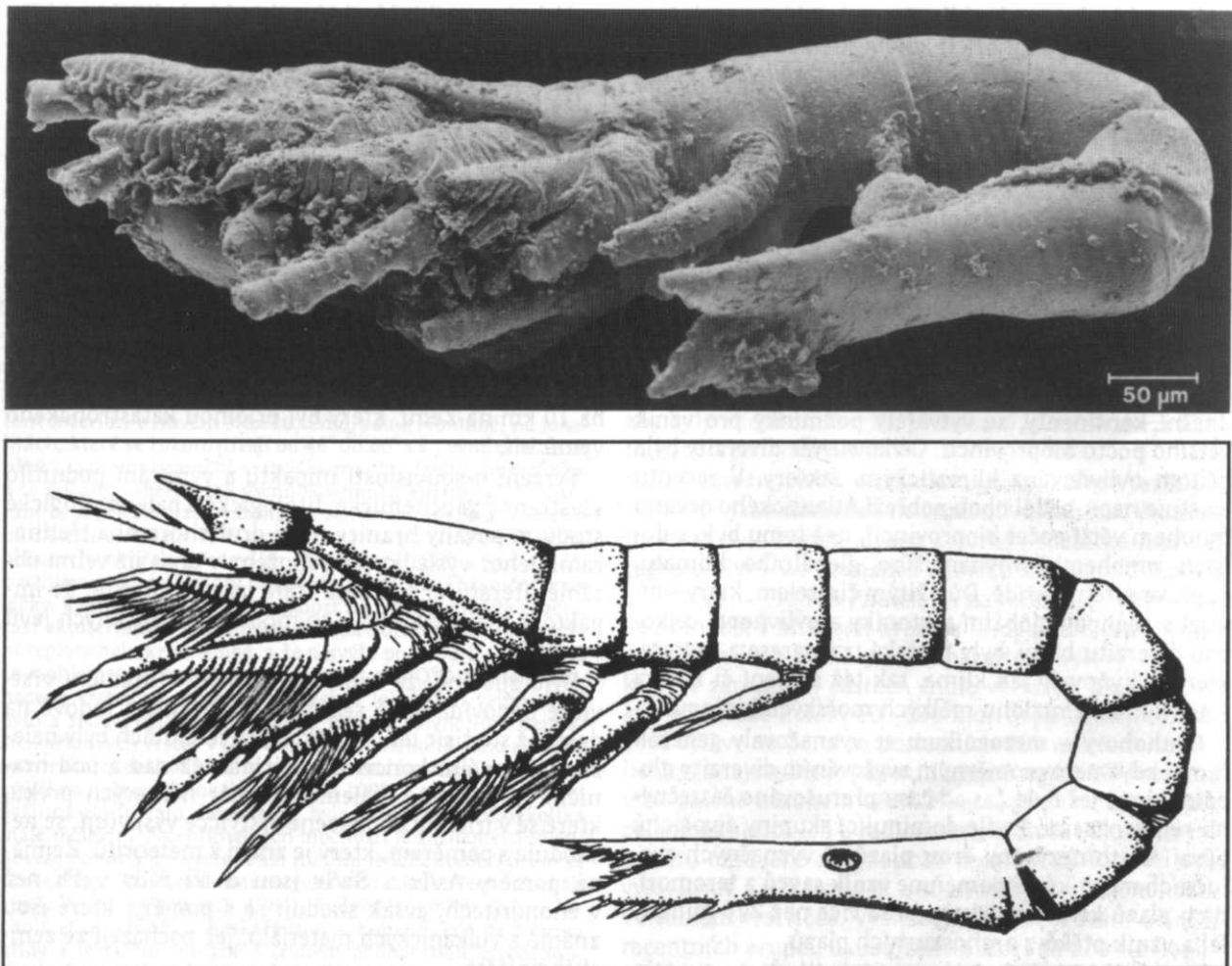
Obr. 8-28. *Vestrogothia spinata*. Pokročilé larvální stadium primitivní lasturnatky ze skupiny *Phosphatocopina* se šesti páry dokonale zachovaných končetin. Šikmý pohled z ventrální strany. Skutečná délka 0,47 mm. Svrchní kambrium, Švédsko. Orig. foto K.J. Miillera, se svolením autora.



Obr. 8 -29. *Falites* sp. Lasturnatka ze skupiny *Phosphatocopina*. Velmi malé, patrní právě vylíhlé stadium se čtyřmi páry končetin. Vlevo 450 x, vpravo 600 x. Svrchní kambrium, Švédsko. Orig. foto K.J. Miillera.

První čelistnatci jsou známi ze siluru. Vznik čelistí u obratlovců byl neobyčejně významnou evoluční novinkou, která znamenala zvýšení možnosti příjmu potravy a byla nutným stupněm k další vývojové radiaci obratlovců. Ze siluru jsou zaznamenány první nešporné doklady výstupu mnohobuněčných rostlin na souš.

Jsou dokladem, že nejpozději v té době stoupla koncentrace atmosférického kyslíku do té míry, že odfiltroval ultrafialové smrtící paprsky od zemského povrchu. Pro život se tak otevřely obrovské plochy souše. Výstup rostlin na pevninu byl doprovázen vývojem roztočů, štírů a bezkřídleho hmyzu. Ve svrchním devonu



Obr. 8-30. *Martinssonella elongata* Müller et Walossek. Členovec připomínající koryše. Nahoře: 4. růstové stadium. Dole: rekonstrukce 5. růstového, snad ještě larválního stadia. Podle Müllera a Walosseka 1986, s laskavým svolením autorů.

se objevili první čtvernoze! - obojživelníci, kteří si zachovali ještě mnohé znaky svých předků ze skupiny lalokoploutvých ryb.

Od spodního devonu existovaly porosty, jejichž hlavními složkami byly kapradiny, stromovité plavuně a přesličky, tedy tytéž skupiny, které převládaly v pozdějších karbonských pralesích. Byly omezeny pouze na nížinné bažinné oblasti. Výše položené části pevniny byly ještě pustinami. Poněvadž postrádaly rostlinný kryt, neexistovaly na nich stálé vodní toky.

Zhruba od středního ordoviku až do středního devonu zůstával stupeň globální diverzity živočišného světa přibližně na stejné výši. Ve středním a svrchním devonu dochází ke zvýšenému vymírání, k částečné rejuvencii globálního ekosystému.

Ve svrchním karbonu se vyvinuli z obojživelníků - krytolebců první plazi, skupina rozmnožující se amniotními vejci. Tato evoluční novinka umožnila obratlovcům rozmnožovat se na suché zemi a byla tak klíčovým předpokladem k jejich expanzi na souš.

V nejmladším prvohorním útvaru, permu, došlo k nejrozsáhlejšímu vymírání mořských organismů v celé pokambrické historii Země. Raup (1979) odhaduje, že mezi vyšším spodním permem (leonardem)

a hranicí perm/trias vymřelo 13,5% tříd, 17% řádů, 52% čeledí, 65% rodů a 77 - 96% veškerých druhů mořských živočichů.

Toto vymírání, během něhož vymizeli z mořské fauny trilobiti, velké foraminifery z nadčeledi *Fusulina*, třída ostnokožců *Blastoidea* (poupěnci) a ryby třídy *Acanthodii* (trnoploutví) a při němž došlo k veliké redukci mechovek, korálů, amonitů, ostrakodů a ramenonožců, nebylo však nikterak náhlé, katastrofické. Počet taxonů trilobitů např. generálně klesal již od konce ordoviku; postupné zmenšování počtu taxonů fusulinidních foraminifer lze sledovat po celý perm, zhruba po dobu 45 miliónů let. Jako možnou příčinu vymírání je proto nutno vyloučit jednorázové katastrofické děje, jako je např. smrtící záření pocházející z výbuchů supernov či impakt velkého kosmického tělesa na Zemi. Skutečnost, že po velkém permském vymírání se nízká diverzita globálního mořského ekosystému udržovala po mnoho miliónů let až do konce spodního triasu, naznačuje, že příčinou musel být činitel, na němž byla celková výše diverzity závislá. Jedna z domněnek počítá se změnou paleogeografie.

Představme si paleogeografickou situaci, za níž existoval na Zemi větší počet drobných kontinentů. Jejich

vzájemná izolace způsobila, že na každém z nich i na mělkých šelfových mořích kolem nich se vyvinuly samostatné bioprovincie, byly charakterizovány endemickými taxony. Došlo-li následkem kontinentálního driftu ke splnutí těchto kontinentů, dostala se společenstva jednotlivých bioprovincí do vzájemného kontaktu. Intenzivní zápas o život v nově vzniklých podmínkách vedl ke smíchání prvků jednotlivých bioprovincí, k rozsáhlému vymírání, k redukci počtu bioprovincí, a tím i k podstatnému poklesu celkové diverzity.

Taková situace nastala v permu, kdy došlo k vytvoření jediného superkontinentu, zvaného Pangea. Teprve poté, co se během triasu začal rozpadat v jednotlivé dnešní kontinenty, se vytvářely podmínky pro vznik většího počtu bioprovincí. Celková výše diverzity byla přitom ovlivňována klimatickými faktory. V recentu existuje např. podél obou pobřeží Atlantického oceánu mnohem větší počet bioprovincí, než tomu bylo v dobách mnohem vyrovnanějšího globálního klimatu, např. ve svrchní křídě. Důležitým činitelem, který souvisel s pochody globální tektoniky a ovlivňoval celkovou diverzitu bioty, byly mořské transgrese a regrese, které ovlivňovaly jak klima, tak též spojení či izolaci souší a moří a rozlohu mělkých mořských biotopů.

Druhoهورy - mezozoikum se vyznačovaly generálním, i když nerovnoměrným zvyšováním diverzity globální bioty, jež bylo čas od času přerušováno částečnými rejuvenacemi. Podle dominující skupiny živočichů bývají často nazývány érou plazů. Z význačných evolučních mezníků připomeňme vznik savců z teromorfních plazů ke konci triasu, před více než 200 milióny let a vznik ptáků z archosaurních plazů.

V roce 1986 byla nalezena neúplná kostra ve svrchním triasu Texasu, která je několika odborníky považována za zbytky praptáka se znaky bližšími moderním ptákům než má proslulý *Archaeopteryx* ze svrchní bavorské jury, který je většinou interpretován jako představitel slepé vývojové větve (Beardsley 1986).

Ze spodní křídly pocházejí první nesporné nálezy krytosemenných rostlin, které ve spodní části svrchní křídly, tedy zhruba před 95 milióny let, již vysoce převládaly.

V nejvyšší spodní křídě se objevují moderní skupiny savců, vačnatí a placentální, kteří se vyvíjeli jako paralelní větve ze společných předků. Vačnatí byli zastoupeni typy blízkými dnešní vačici, placentální převážně drobnými druhy primitivních hmyzožravců.

Vjuře a křídě panovalo na celém zemském povrchu generálně mnohem vyrovnanější podnebí, než je tomu dnes. Polární ledovcové čepičky chyběly. Příznivá klimatická situace, trvající desítky miliónů let, vedla k vysoké zralosti globálního ekosystému, jehož výraznými znaky byly např. obrovské a často excesivně utvářené druhy ještěřů.

Koncem křídly dochází k dalšímu velkému vymírání. Z mořských organismů byl drasticky redukován plankton, vymřely mnohé rody velkých bentózních dírkovců, mnohé čeledi korálů, vysoce specializovaní mořští útesotvorní mlži ze skupiny rudistů, inoceramidi (mlži důležití pro biostratigrafii křídly), typičtí belemniti

a všichni amoniti. Mezi obratlovci to byli ichtyosauri, pterosauri a dinosauri, z nichž poslední podle některých údajů snad přežili do nejstaršího terciéru.

O příčinách tohoto vymírání byl vysloven velký počet domněnek (přehled starších názorů uvádí např. Davitašvili 1969). Nový impuls k jejich studiu byl dán objevem L.W. Alvareze a jeho spolupracovníků (1980), kteří zjistili, že tenká vrstvička sedimentů na hranici křídly a terciéru obsahuje anomálně vysoké koncentrace iridia a dalších kovů ze skupiny platiny. Tato anomálie je dnes známa z mnoha desítek lokalit z různých kontinentů a oceánů, a to jak z mořských, tak terestrických usazenin. Alvarezem a mnoha dalšími vědci je považována za důkaz pádu asteroidu o průměru zhruba 10 km na Zemi, který byl příčinou katastrofického vymírání.

Tvrzení o souvislosti impaktu a vymírání podnítilo všestranné geochemické, litologické a paleontologické studium povahy hranice mezi druhohorami a třetihorami, jehož výsledky jsou uloženy v dnes již velmi rozsáhlé literatuře. Její data stále jasněji ukazují, že impaktová hypotéza není s to mnoho pozorovaných jevů vysvětlit.

Bylo zjištěno, že iridiová anomálie v hraniční vrstvičce odpovídá době sedimentace oceněné řádově na deset až sto tisíc let. Na některých lokalitách byly nalezeny anomální koncentrace iridia též nad a pod hraniční vrstvičkou. Vzájemný poměr některých prvků, které se v iridiem obohacené vrstvičce vyskytují, se neshoduje s poměrem, který je znám z meteoritů. Zejména poměry As/Ir a Sb/Ir jsou o tři řády vyšší než v chondritech, avšak shodují se s poměry, které jsou známé z vulkanických materiálů, jež pocházejí ze zemského pláště.

Impaktovou hypotézou nelze vysvětlit skutečnost, že vymírání některých skupin započalo milióny let před usazením iridiem obohacené vrstvičky. Nelze jí rovněž vysvětlit značnou selektivitu vymírání. Složitost problému nejlépe osvětlí několik příkladů.

Podrobné studium profilu mořskými uloženinami nejvyšší křídly a bazálního terciéru na lokalitě Zumaya ve Španělsku ukázalo, že počet amonitových druhů se po dobu odhadnutou na dva milióny let postupně zmenšoval z deseti na nulu, přičemž poslední amonit byl zjištěn 12 metrů pod hraniční vrstvičkou. Poslední inoceramidi byli nalezeni 60 metrů pod hraniční vrstvičkou. Naproti tomu křídlové druhy kokolitek vymřely velmi náhle, těsně před usazením vrstvičky s iridiovou anomálií. Vymření převážné části vápnitého planktonu (dírkovců a kokolitek) bylo v celém světovém oceánu velmi náhlé. Odhaduje se na dobu řádově 10 000 let, v některých případech dokonce na stovky let.

Výsledky studia vymírání dinosaurů na území Montany, Albery a Wyomingu v USA dokládají, že redukce jejich diverzity začala zhruba 7 miliónů let před koncem křídly (Sloan et al. 1986). Ve faunách z doby 76 - 73 miliónů let před dneškem je známo třicet jejich rodů, zatímco z nejmladších křídlových uloženin, reprezentovaných nejvyššími 16 metry souvrství Hell Creek v Montaně, pouze dvanáct. V Montaně byla směna společenstev v hraničních vrstvách křídly a terciéru studována obzvlášť detailně. Společenstvo, jehož charakteristickou složkou jsou dinosaury, bylo zde v posledních 300 000 letech křídly urychleně nahrazováno společenstvem bez dinosaurů, jehož charakteristickými prvky byli primitivní kopýntici a vymřelí drobní savci řádu *Multituberculata* z podtřídy *Prototheria*. Toto nové společenstvo se šířilo ze severu paralelně s postupem květeny, která byla méně náročná na teplotu.

Výzkum želv po obou stranách hranice křída a terciéru v Montaně (Hutchinson a Archibald 1986) ukázal, že z neobyčejně bohatého společenstva, obsahujícího v nejvyšší křídě 19 rodů a podrodů, přežilo do nejstaršího terciéru přinejmenším 15, pravděpodobně však 17 (dva rody, které přecházejí z křída do terciéru, byly zjištěny na jiných místech Severní Ameriky). Tato skutečnost je vysvětlitelná mírnými ekologickými změnami, nikoliv katastrofickou teorií.

Plynulé a poměrně malé změny v subtropické fauně plazů a savců po obou stranách hranice křída a terciéru v Montaně vylučují domněnku o delším katastrofickém poklesu teploty, který měl být způsoben znečištěním atmosféry prachem, sazími a kouřem požárů při dopadu kosmického tělesa.

Výzkum flóry v hraničních vrstvách křída a paleogénu ukazuje na silný ekologický náraz, který byl synchronní s počátkem usazování iridiem obohacené vrstvičky. V limnických pánvích západních částí USA a Kanady, v území zvaném Western Interior, v Novém Mexiku, Coloradu a Montaně, na lokalitách, které se rozprostírají od 46° do 66° s.š., vymizelo těsně před usazením hraniční vrstvičky mnoho druhů makroflóry, a to jak angiosperm, tak gymnosperm. Intenzita jejich vymírání byla přítom úzce vázána na zeměpisnou šířku. Zatímco na severu vymizelo 75% druhů, na jihu pouze 24%. V obou oblastech vymřely především vždy zelené taxony, což svědčí o náhlém poklesu teploty na počátku usazování hraniční vrstvičky. Vzhledem k tomu, že událost na hranici přežila značná část ektotermních obratlovců, je však nutno soudit, že snížení teploty bylo krátkodobé, a že nejvýše po dobu 1-2 měsíců se mohla průměrná teplota pohybovat pod 0°C. Iridiem obohacená vrstvička obsahuje na těchto lokalitách velmi málo pylů a spor. Podíl spor kapradin, které v palynoflóře nejvyšších křídových vrstev v této oblasti činil několik málo až 25%, se zhruba v centimetrovém intervalu nad hraniční vrstvičkou zvýšil na některých lokalitách až na 100% a svědčí o existenci bažinné flóry. Tato dominance byla krátkodobá. V několika málo nadložních centimetrech mocnosti je zaznamenáno obnovení dominance kvetoucích rostlin, jejichž společenstvo se však od společenstva tamní nejvyšší křída lišilo (Tschudy et al. 1984, Wolfe a Upchurch 1986). Podobné poměry zjistili Nichols et al. (1986) v Saskečevanu v Kanadě, kde na hranici křída a terciéru, totožné s iridiem obohacenou vrstvičkou, vymizelo 30% druhů palynoflóry. Tamní reorganizované rostlinné společenstvo bazálního terciéru bylo složeno z přežívajících křídových druhů, z nichž některé se staly dominantními. Přežití klimaticky citlivých druhů na této lokalitě svědčí o tom, že klima, bylo-li událostí na hranici křída a terciéru postiženo, se rychle vrátilo k původním poměrům. Dominance kapradin byla na hranici křída a terciéru zjištěna rovněž v Japonsku, a to v mořských uloženinách (Saito et al. 1986).

Zajímavé je zjištění Wolfoho a Upchurch (1986), kteří v oblasti Western Interior zjistili na základě morfologie listů vzrůst množství srážek na hranici křída a terciéru a počátek deštného pralesa na počátku terciéru.

O soubornou charakteristiku vymírání v blízkosti hranice křída a terciéru se pokusil Kauffman (1986; in Hut et al. 1987). Syntézou roztroušených dat o makrofosiliích a rozsáhlé dokumentace o mikrofosiliích zjistil, že vymírání probíhalo v několika etapách a bylo ekologicky odstupňované. Tropické, teplotně senzitivní taxony vymřely dříve a ve vyšším měřítku než taxony mírných oblastí a taxony eurytopní. K nejvýraznějšímu vymírání pod hranicí křída a terciéru došlo během spodní části vrchnomaastrichtské foraminiferové zóny *Abathomphallus mayaroensis*, které následovalo po spodnomaastrichtské diverzifikaci mořské bioty. Tato událost decimovala specializované amonity, různé bentózní požírače suspenze a větší stenotopných útesotvorných skupin, k nimž patřili útesotvorní rudisti, velké foraminifery, masivní ústřice, velké ježovky, hermatypičtí koráli a tropické čeledi plžů *-Actaeonellidae* a *Nerineidae*. Toto vymírání se nejzřejměji projevuje v tropické oblasti, kde tehdy vymřelo 83% druhů rudistů. Jsou náznaky, že ještě před hranicí křída a terciéru došlo ke dvěma dalším obdobím urychleného vymírání.

Impaktivní hypotéza nedovede vysvětlit, proč sladkovodní společenstva, jež jsou dobře známa z fluviatilních uloženin, nebyla podle van Valena (1984) na rozdíl od mořských vůbec

dotčena. Mezi savci v Severní Americe, jediné oblasti, z níž jsou dnes dobře prozkoumány souvislé extramarinní profily překračující hranici křída/terciér, vymřeli až na jediný druh všichni vačnatci, zastoupení druhu o velikosti myši, zatímco placentální savci byli postiženi daleko méně. Ze 16 linií placentálních savců, známých z nejvyšší křída, jich její horní hranici přežilo nejméně 10.

Hořejší data jasně ukazují, že daleko ne všechny události na hranici křída a terciéru a v jejím okolí lze vysvětlit impaktem. Vynořují se proto další hypotézy. Jedna z nich počítá s opakovanými sprškami komet. Soubornou prací o této hypotéze je článek Huta et al. (1987), kteří docházejí k závěru, že astronomická, geologická a paleontologická data jsou s touto hypotézou v souladu, přiznávají však, že je dosud příliš brzy na to, aby bylo zhodnoceno, jak pronikavý je vztah mezi touto hypotézou a vymíráním.

Jiní autoři oživují starší domněnky, které vysvětlují vymírání jako důsledek intenzivní vulkanické činnosti, která byla kombinována s účinky rozsáhlé mořské regrese. Syntézu poznatků v tomto směru publikovali Officer et al. (1987). Poukazují na intenzivní vulkanickou činnost v blízkosti hranice křída a terciéru, jejímž dokladem jsou velké plošné bazaltové výlevy (trapy), které v západních částech Indie vytvářejí plošinu Děkan o rozloze kolem 600 000 km². Jsou to největší lávové výlevy na Zemi za posledních 200 miliónů let. Jejich objem je odhadován minimálně na 1 x 10⁶ km³, byl však patrně mnohem větší. Hlavní část trapů se podle paleomagnetických a radiometrických dat uložila v intervalu obrácené magnetické polarizace 29 R, tj. v nejvyšší křídě a Officer et al. soudí, že byly zdrojem iridia v hraniční vrstvičce. Vycházejíce z pozorování účinků recentních erupcí, usuzují tito autoři na účinek trapových výlevů. Vynesl do atmosféry obrovská množství oxidu siřičitého, odhadnutá na 1 300 x 10⁶ tun. Podle této hypotézy byl SO₂ příčinou celosvětových kyselých dešťů, které dopadaly na hladinu oceánů a společně s velkým množstvím sopečného oxidu uhličitého způsobily snížení alkalinity světového oceánu z hodnoty pH = 8,2 na pH = 7,4 či snad ještě méně. Pozorování recentních velkých erupcí ukazuje, že vulkanické aerosoly způsobují celosvětové ochlazení klimatu. Je způsobeno především SO₂, který se udržuje v atmosféře 1 - 2 roky po erupci, zatímco silikátový prach vypadá v několika málo měsících. Extrapolací dat, která byla získána pozorováním velkých historických erupcí, bylo možno ocenit ochlazení, které bylo způsobeno koncovým křídovým vulkanismem, na 3,1 °C. Množství HCl, které se dostalo při erupcích do stratosféry, vedlo k podstatné redukci ozónové vrstvy, a tím ke značnému zvýšení intenzity životu nebezpečného ultrafialového záření, které dopadalo na povrch Země. Účinky vulkanické činnosti byly kombinovány s účinky veliké mořské regrese koncem křída, která souvisela s pochody globální tektoniky a vedla ke zmenšení plochy šelfových moří a ke zdrsnění klimatu.

Tímto rámcem anorganických podmínek prostředí je podle Officer et al. možno vysvětlit mj. selektivní vymírání teplomilných organismů i způsob vymírání mořského planktonu. Nejvíce byl postižen plankton s vápnitými schránkami, dírkovci a vápnitý nano-

plankton (kokolity), přičemž kokolity vymřely o několik tisíc let později než dírkovci. Vymizení vápňitého nanoplanktonu odpovídá předpokládanému snížení alkalinity povrchové vrstvy oceánských vod následkem kyselých dešťů. Mezi planktonickými foraminiferami vymizely všechny velké a specializované tropické druhy a uchovaly se pouze drobné, nesespecializované, morfologicky generalizované druhy. I to je v souladu s pozorováním, že při snížení pH přežívají lépe recentní drobné formy. Tato pozorování dovolují rovněž vysvětlit časovou diferenci mezi vymíráním dírkovců a kokolitek. Zatímco recentní planktonické foraminifery nesnášejí pH nižší než 7,6 až 7,7, recentní kokolity mizí při pH 7,0 až 7,3. Domněnka o snížení alkality dovoluje vysvětlit též skutečnost, proč v mořském planktonu byli nejméně postiženi bičíkovci skupiny *Dinoflagellata*, jejíž některé recentní sladkovodní druhy snášejí kyselé prostředí o pH mezi 4,0 až 5,0, i skutečnost, že primitivní bentózní druhy aglutinujících foraminifer, žijící v hloubkách pod karbonátovou kompenzační hladinou, přežívají hranici křídý a terciéru bez nápadných změn.

Vymření zhruba 90% vápňitého mořského nanoplanktonu na hranici křídý a terciéru mohlo mít podle Rampina a Volka (1988) dalekosáhlý vliv na celosvětové klima. Dimetylsulfid uvolňovaný nanoplanktonem je oxidován na sulfátový aerosol a ten slouží jako kondenzační jádra pro vznik mraků. Dalekosáhlá redukce nanoplanktonu tedy mohla vést ke snížení množství mraků, tím i albedo a následkem toho ke zvýšení teploty zemského povrchu, které oba autoři odhadují na 6 °C či více. Tato situace mohla vést k malé produktivitě v období, jež následovalo po vymírání na hranici křídý a terciéru. Podporu svého názoru vidí Rampino a Volk v celosvětově rozšířené negativní anomálii 5¹³C, která se objevila těsně nad hranicí křídý a terciéru a trvala nejméně 300 000 až 400 000 let. Další podporu svého názoru spatřují v drastické redukci CaCO₃ ukládaného v hlubokém moři, která trvala nejméně 350 000 let a na některých místech až 1 milión let. Tato redukce zrcadlí podle nich masové vymření vápňitého nanoplanktonu a planktonických foraminifer spíše než druhotné rozpouštění CaCO₃.

Rampino (1987) oživil domněnku, která se snaží uvést v příčinnou závislost impakt a vulkanismus. Odvolává se na shora již zmíněnou skutečnost, že obrovská hmota trapů na Děkanské plošině byla vyvržena v rozmezí 1 - 3 mil. let na hranici křídý a terciéru. Tento vulkanismus mohl být podle něho způsobem impaktem. Podle nových výpočtů by se počáteční hloubka kráteru, který byl vytvořen pádem asteroidu o průměru kolem 10 km, rovnala 20 - 40 km a jeho průměr by byl 100 - 200 km. Je to dostatečná hloubka k tomu, aby asteroid prorazil zhruba 5 km silnou oceánskou kůru i k tomu, aby ve většině oblastí pronikl kontinentální kůrou. Hildebrandt a Boynton (1987) ukázali, že sopečné vyvrženiny na hranici křídý a terciéru mají podstatnou složku pocházející ze zemského pláště, která svědčí o původu těchto láv z hloubky minimálně 40 km. Impakt na hranici křídý a terciéru mohl vyvolat vulkanismus buď přímo, nebo prostřednictvím hlubokých

poruch v zemské kůře, které způsobil, a jimiž mohlo magma vystupovat na zemský povrch.

Při úvahách o vymírání na hranici křídý a terciéru je nutno přihlížet i k dalším známým skutečnostem: ke změně charakteru sedimentace od převážně karbonátického typu psací křídý k siliciklastickému typu. K silnému kolísání poměru ¹³C/¹²C v sedimentech pod hranicí a kolem hranice křídý a terciéru a k obdobnému kolísání poměru ¹⁸O/¹⁶O na této hranici a v nadložních vrstvách. Obojí jsou odrazem silných změn prostředí.

Počátek terciéru, který je datován dobou zhruba před 65 milióny let, se vyznačuje dalekosáhlou evoluční radiací savců, kteří obsadili ekologické niky uvolněné vyhynutím druhohorních plazů. Ještě ve starším terciéru, během svrchního eocénu, dochází ke globálnímu poklesu teploty a objevují se první známky zalednění v Antarktidě. Na počátku oligocénu, který je datován na 36 až 37 miliónů let před dneškem, byl tento kontinent již pokryt pevninským ledovcem, který svými okraji dosahoval až do oceánu. Svědčí o tom vlastnosti hlubokomořských sedimentů z té doby. Tající okraje ledovce produkovaly chladné vody, které postupně zaujaly hluboké části světového oceánu. Vznikla tak psychrosféra - masy oceánských vod chladnějších než 10 °C. Tato událost silně pozměnila životní podmínky v hlubinách oceánů a vedla k vytvoření nového hlubinného společenstva. Na globální pokles teploty měly velký vliv paleogeografické podmínky. Během druhohor a po část třetihor existovala Tethys, obrovské moře rovníkového směru, které oddělovalo Severní Ameriku, Evropu a Asii od jižních kontinentů a dodávalo do světového oceánu obrovské množství teplých vod. Během terciéru se vlivem driftu Afriky a Indie k severu postupně uzavíralo, takže jeho vliv na teplotu oceánských vod se zmenšoval. Na jižní polokouli došlo počátkem oligocénu k oddělení Austrálie od Antarktidy. To umožnilo vznik nejmohutnějšího mořského proudu současné doby - cirkumantarktického Západního příhonu, který znemožnil pronikání teplých vod k Antarktidě, a tím přispěl k tvorbě jejího ledového krytu.

Zalednění severní polokoule je podstatně mladšího data, přinejmenším však posledních 5 miliónů let.

Ruku v ruce se zdrsněním podnebí a se zdůrazněním klimatické zonálnosti šly změny v zemské biotě. Ve vyšších zeměpisných šířkách došlo k hromadnému vymírání teplomilných prvků, které byly postupně nahrazovány taxony s menšími teplotními nároky. Tento pochod vyvrcholil ve čtvrtohorádu (kvartéru), které zaujímají posledních 1,6 miliónu let zemské historie. Vyznačují se existencí několika ledových dob - glaciálů, oddělených teplými meziledovými dobami - interglaciály.

Koncem posledního zalednění, na hranici mezi pleistocénem a holocénem, kterou klademe do doby zhruba před 10 000 let, došlo k velikému selektivnímu vymírání velkých suchozemských obratlovců přibližně nad 50 kg hmotnosti. Dosavadní neúplná data ukazují, že tehdy na různých kontinentech vyhynulo kolem dvouset rodů. Až do současné doby soupeří dvě hlavní hypotézy o příčině tohoto vymírání. Jedna hovoří o vy-

hubení člověkem, druhá o rozhodujícím vlivu klimatu. Řada skutečností svědčí ve prospěch druhé domněnky. Tak např. v Eurasii s vymizením zvláštního biotopu, zvaného stepní tundra, který nemá v současné přírodě obdoby a s postupujícím šířením lesa vymizel mamut, srstnatý nosorožec a jelen obrovský, nikoliv však velcí lesní savci ani savci, kteří byli intenzívně loveni člověkem, jako např. kůň. K všestrannému výzkumu kvartéru podstatně přispěly i výzkumy čs. badatelů. Výsledky jejich výzkumů jsou shrnuty především v monografii V. Ložka (1973) a v některých novějších syntetických studiích téhož autora a jeho spolupracovníků.

Současná doba hrozí stát se dobou jednoho z největších masových vymírání v historii Země, a to zásluhou člověka, především ničením tropických deštných pralesů. Tyto pralesy zaujímají 7% povrchu souše, avšak žije v nich zhruba polovina všech druhů organismů, převážnou většinou dosud nepopsaných. Podle hrubé-

ho odhadu, který byl získán dálkovým průzkumem Země, jsou ročně vykáceny na 92 000 čtverečních kilometrech. Extrapolací této hodnoty dospíváme k závěru, že v roce 2 135 by úplně zmizely ze zemského povrchu a s nimi nejméně 50% všech druhů organismů na Zemi. Je to hodnota, která je srovnatelná s hodnotou vymírání na hranici křídý a terciéru, kdy podle odhadu D. Raupa vymizelo 60-90% druhů. Biolog Harvardovy univerzity E.O. Wilson konstatoval, že „studium vymírání zůstává jedním z nejméně zanedbávaných subjektů ekologie“ a že „závažnost a kontrola biologické diversity není pouze centrálním problémem evoluční biologie; je klíčovým problémem vědy jako celku“ (Wilson in Lewin 1986). Tato neontologova slova jen potvrzují oprávněnost vysoké pozornosti, kterou paleontologie v posledních letech věnuje problému vymírání. Současně i potvrzují správnost zaměření paleontologických výzkumů tímto směrem.

8.12. Některé obecné zákonitosti a trendy ve vývoji života

Stručný přehled vývoje globálního ekosystému velmi zřetelně ukazuje některé obecné trendy vývoje života. Prostor, obydlený organismy, se během geologické historie stále rozšiřoval: z poměrně úzce vymezeného pásma mělkých vod postupovala jeho expanze do větších hloubek, do nitra sedimentů i směrem k-hladině. Později vyšel život do příbřežních močálů a posléze do výše položených oblastí souše a do vzdušné zóny. Tendence života obsadit další prostor pokračuje dnes pronikáním člověka do vesmíru.

S prostorovou a ekologickou expanzí života šla ruku v ruce jeho postupná taxonomická diverzifikace, jejíž součástí bylo vytváření stále složitějších forem života, od jednobuněčných organismů až po orgánově vysoce rozrůzněné mnohobuněčné organismy. Hovoříme o vzestupném vývoji života, aromorfóze (Severcov), anagenézi (Rensch) čili arogenézi (Zavadskij a Tachtadžan), problému, jehož kritériím byla věnována rozsáhlá speciální přírodovědecká i filozofická literatura. Pojem aromorfózy nelze ohraničit jen morfologickými měřítky; běží též o měřítko fyziologická, ekologická a etologická. Aromorfózu lze nejlépe charakterizovat jako evoluční novinku, která umožňuje ekologickou expanzi do jiných ekologických zón, čili která vede k rozšíření adaptivních možností. K výrazným příkladům patří např. vznik čelistí u obratlovců, vznik amniotního vejce, vznik teplokrevnosti, vývoj šedé kůry mozkové u primátů, vznik cév, kořenů či květů u rostlin.

Jak aromorfózy vedou k rozšíření adaptivních možností, lze velmi dobře ilustrovat srovnáním dvou tříd obratlovců - ryb a savců. Zatímco ryby jsou skupinou, jejíž ekologické možnosti jsou omezeny na vodní prostředí, zaujali savci suchozemské prostředí v nejrůznějších klimatických i hypsografických podmínkách, adaptovali se na život pod zemí, na život ve sladkých

i slaných vodách, ve vzduchu a člověkem pronikají i do vesmíru.

Aromorfóza však není obecným trendem všech vývojových linií. Zatímco některé směřují ke zvýšení úrovně vývoje, vývojové změny jiných zůstávají přibližně na téže výši. V tom případě hovoříme o idioadaptacích (Severcov). Jejich příkladem jsou přizpůsobení příbuzných druhů, která jim umožňují zaujmout rozdílné niky v téže široké ekologické zóně. Známe konečně i způsob vývoje, který vede ke zjednodušení tělesné organizace, fyziologie či chování, jak je tomu např. u parazitů. Označujeme jej jako regresivní evoluci, kataromorfózu.

Zákonitosti postupného vyzrávání ekosystémů umožňují pochopit též existenci generálně jednosměrných, často desítky miliónů let trvajících trendů ve vývoji. Patří k nim např. zvětšování tělesné velikosti u mnoha linií obratlovců, postupná redukce prstů a trend k hypsodontii (vytváření vysokých korunek) u koňovitých (viz str. 199), zdokonalování ústrojí příjmu potravy u ostnokožců, dlouhodobé morfologické trendy u dírkovců (viz obr. 8-3) nebo zvětšování mozku u primátů.

Vývoj globálního ekosystému zřetelně dokládá, že evoluce života neprobíhala neměnným tempem, nýbrž že časové úseky pomalého vývoje se střídaly s úseky urychleného (masového) vymírání a zrychlené evoluce. Vysvětlení této periodicity evoluce je v posledních letech věnována rozsáhlá pozornost a v časopisech širokého přírodovědeckého zaměření, jakými jsou např. americká *Science* nebo anglická *Nature*, patří periodicitě evoluce k nejčastěji zastoupené paleontologické tématice, plně v souladu s trendem ekologizace biologických věd a s hledáním modelů pro řízení příštího vývoje života na Zemi.

O charakteru periodicity byl vysloven větší počet hypotéz. Značnou pozornost vzbudily práce Raupa a Sepkoského

(1984, 1986), kteří na základě statistického zpracování vymírání čeledí a rodů v posledních 250 miliónech let tvrdí, že **masové vymírání organismů** má periodicitu 26 miliónů let. Jejich práce vyvolala živou odezvu mezi paleontology, astronomy i statistiky. Astronomové přišli s hypotézami, snažícími se vysvětlit periodicitu extraterestrickými faktory: vertikální oscilací Sluneční soustavy kolem roviny Galaxie, existencí hypotetické hvězdy Nemesis, která periodicky prochází Oortovým oblakem komet, obklopujícím Sluneční soustavu a mění jejich dráhy tak, že se dostávají do vnitřních částí Sluneční soustavy a dopadají na Zemi. Pronikavé kritice byla domněnka Raupa a Sepkoského podrobena statistiky (Stigler a Wagner 1987), kteří ukázali, že statistický postup užitý Raupem a Sepkoským je chybný a že by vzhledem k povaze výchozích dat, i kdyby tato data skutečně zaznamenávala cyklicitu, musil vždy vést k závěru o cyklicitě 26 miliónů let, ať byla její skutečná perioda jakákoliv.

K odchylnému závěru došel analýzou vymírání čeledí deseti velkých skupin mořských organismů McKinney (1987). S výjimkou vymírání koncem permu nenalezl často rozdíly mezi procenty vymírání v dobách masového vymírání definovaných Raupem a Sepkoským a procenty vymírání mezi těmito obdobími. Taxony, které mají nízká procenta v dobách normálního vymírání, se vyznačují nízkými procenty vymírání i v obdobích masového vymírání. Na základě svých výsledků McKinney na rozdíl od Jablonského (1986) usuzuje, že není kvalitativních rozdílů mezi normálním a masovým vymíráním, že vymírání ve všech dobách bylo ovládáno týmiž procesy. Jeho analýza rovněž ve všech sledovaných skupinách neprokázala progresivní úbytek procenta vymírání během fanerozoika, což kontrastuje se závěry Raupa a Sepkoského (1982), kteří došli k závěru, že procento vymírání se během času snižovalo. Data McKinneyho rovněž ukazují, že benzózní a mobilní organismy lépe vzdorují vymírání než organismy planktonické a sesilní.

Jiná skupina badatelů vysvětluje periodicitu hromadného vymírání zemskými cykly. Fischer (1981, 1984 - fide Benton 1985) vyslovil domněnku, že Země procházela cykly různého trvání, z nichž nejdelší byl zhruba 300 miliónů let a je vysvětlován na základě teorie litosférických desk a kontinentálního driftu. První fáze každého z těchto cyklů začala rychlými konvekčními proudy v zemském plášti. To vedlo k rozpadu superkontinentů, k mořským transgresím, k intenzivní sopečné činnosti a ke zvýšení obsahu CO_2 v atmosféře, které mělo za následek skleníkový efekt a vytvoření celosvětově teplého klimatu. Tyto podmínky charakterizovaly dobu od svrchního kambria do svrchního devonu a od spodní jury do svrchního eocénu. Druhá fáze každého supercyklu se vyznačovala slabou konvekci v zemském plášti, zvětšováním kontinentů, mořskou regresí, redukcí obsahu CO_2 v atmosféře a vytvořením chladného klimatu s výraznými rovnoběžkovými teplotními gradienty a chladnými, dobře oxidovanými oceánskými vodami. Tyto podmínky charakterizovaly podle Fischera nejvyšší prekambrium a spodní kambrium, svrchní paleozoikum až trias a mladší část kenozoika. Přechody teplých a studených fází odpovídají podle něho hromadnému vymírání ve svrchním kambriu (500 mil. let), ve svrchním devonu (355 mil. let), svrchním triasu (192 mil. let) a svrchnímu eocénu (40 mil. let). Jsou tedy od sebe vzdáleny zhruba 150 mil. let. Fischer popisuje rovněž kratší cykly o době trvání 30 mil. let, které se projevují v kolísání teploty, variaci izotopů uhlíku v sedimentech a ve vývoji planktonních a nektonních organismů.

Newell (1967), Hallam (1977, 1984), Wiedmann (1969) a další autoři považují za nejpravděpodobnější příčinu vymírání mořské regrese, které způsobily značnou redukcii plochy epikontinentálních moří. Hallam se nadto domnívá, že dodatečnou příčinou mohly být též anoxické podmínky v rozsáhlých mořských oblastech, které jsou v několika obdobích zemské historie doloženy mocnými usazeninami černých břidelic.

Jiní autoři poukazují na hlavní roli klimatu (např. Stanley 1986; přehled starších dat viz v Davitašvili 1969, 1978).

Z těchto příkladů, vybraných z bohaté literatury posledních let, je zřejmo, že problém periodicity hromadného vymírání není zdaleka vyřešen. K tomu bude zapotřebí mnoha dalších paleontologických, ekologických, geochronologických, paleogeografických, paleoklimatologických, astronomických, geotektonických a jiných dat, jež umožní postupně eliminovat velkou část dnes existujících hypotéz a dospět k syntéze, která bude v souladu s daty všech těchto věd.

Z existence hromadných vymírání však již dnes plyne významný závěr pro evoluční nauku: Katastrofické vymírání mělo zásadní vliv na evoluci bioty jako celku. Odstraňovalo celé, často dominující skupiny organismů a otevíralo tak prostor pro diverzifikaci taxonů, které předtím hrály pouze podřadnou úlohu. Evoluce po hromadném vymírání šla ve směrech, které nebylo možno předvídat na základě poměrů, jež panovaly před hromadným vymíráním. Hromadné vymírání je svou povahou kvalitativně odlišné od běžného vymírání (background extinction). Události které je vyvolávají, způsobují, že adaptace získané v dřívějších dobách nannozce ztrácejí svou cenu pro přežití.

Z uvedené diskuse je patrné, jak se věda často velmi nesnadno dopracovávala či dopracovává kauzálního výkladu některých stránek vývoje globálního ekosystému. Uvedeme si ještě jeden příklad, jímž je zřetelné ubývání počtu nově vzniklých taxonů vysokých kategorií během geologických dob. Již z kambrických vrstev známe nálezy téměř všech kmenů živočichů, jejichž zástupci jsou za normálních podmínek schopni fosilizace. V poordovické době a v mezozoiku se setkáváme se vznikem nových tříd, v kenozoiku se vznikem nanejdříve nových řádů. Nemálo paleontologů vidělo v tomto jevu důkaz postupné ztráty vývojové plasticity organického světa, postupnou ztrátu schopnosti vytvářet zásadně nové typy. Toto vysvětlení je dnes neudržitelné. Přirozené je vysvětlení ekologické. Geologicky téměř současný vznik mnoha kmenů v kambriu je projevem adaptivní radiace - expanze života do nově vzniklých ekologických zón. Již během kambria byly prakticky všude všechny mořské ekologické zóny obsazeny dobře adaptovanými typy živočichů, které plně využívaly prostor i potravní zdroje. Je těžké si představit, že v takovémto biologicky naplněném prostředí by mohly vznikat a postupně se adaptovat zásadně nové typy. Mnohem pravděpodobnější je alternativní představa, že v případě uvolnění některé niky, např. masožravým druhem, bude této niky využito jiným, již existujícím druhem, třeba i fylogeneticky značně vzdáleným (např. masožravý plž je nahrazen hvězdicí). Tato představa je podporována i pozorováním recentních společenstev.

Zcela obdobný obraz se opakoval po expanzi života na souš. S představou o postupné ztrátě plasticity velmi úzce souvisejí představy o stárnutí jednotlivých taxonů - tříd, řádů, rodů a druhů, které byly v nepříliš vzdálené minulosti zastávány mnoha paleontology. Tito badatelé viděli úzkou paralelu mezi ontogenezí a vývojem fylogenetických linií: tak jako jedinec prochází postupně embryonálním, larválním čili nepionickým, mladistvým čili neanickým, dospělým, neboli efebic-

kým a stařeckým neboli gerontickým stadiem, prochází podle těchto názorů fylogenetické linie fylembryonálním, fylonepionickým, fyloefebickým a fylogerontickým stadiem. Příznaky staroby byly spatřovány např. v gigantismu, v excesivně vyvinutých částech těla či v odklonech od „normy“ dotyčného typu: u amonitů byly za fylogerontické či senilní taxony považovány např. druhy s jinak než sevřeně planispirálně stavěnou schránkou, u graptolitů rody s větveným rabdozómem apod. Tyto představy našly své vyjádření např. v Schindewolfově hypotéze typrostrofismu (str. 212).

Myšlenka stárnutí fylogenetických linií je absurdní z několika důvodů. Všechny dnes žijící linie organismů mají stejně staré kořeny, které sahají ke vzniku života na Zemi. Fylogeneze je procesem, v jehož průběhu se postupně mění dědičná podstata organismů. Nic takového není v ontogenezi. Vtipná poznámka, že ve vývoji fylogenetické linie není možno určit stadium její pohlavní zralosti neobyčejně jasně zdůrazňuje skutečnost, že analogie mezi ontogenetickým a fylogenetickým vývojem je přitažena za vlasy. Poukaz na excesivní formy jako příznak senility vývojové linie rovněž neobstojí. Např. jinak než obvykle (tj. sevřeně planispirálně) vinuté rody amonitů („heteromorfní“ rody) se objevovaly již od počátku svrchního triasu, tedy více

než 155 miliónů let před jejich vymřením. Mnohé z nich, např. svrchnokřídový *Scaphites*, žily po desítky miliónů let a dosáhly takového geografického rozšíření a takové druhové i individuální četnosti, že hovořit o stařeckém stadiu jejich fylogeneze je evidentní nsmysl. Nadto výzkumy především křídových heteromorfů ukázaly, že několik jejich vývojových větví se navrátilo k obvyklému sevřeně planispirálnímu typu vinutí (Wiedmann 1969). Nelze je tedy považovat za formy fylogerontické, degenerované, které ilustrují Schindewolfovu hypotetickou typolýzu (viz str. 212), za něž byly v paleontologické literatuře dlouho a s oblibou vydávány (Dacqué 1935, Schindewolf 1936, Baurlen 1937, Erben 1950, Muller 1955).

Jak již před mnoha lety upozornil Simpson, je možno teoreticky očekávat, že skupina, která je na pokraji vyhynutí, by měla projevovat zvětšenou variaci. Jestliže vnější podmínky se změní natolik, že adaptivní zóna se stává neudržitelnou, což se děje při každém vymírání, pak centripetální selekce ochabuje a nastupuje selekce centrifugální. Přežití záleží na tom, zda-li se fylogenetická větev dostane ven z dosavadní adaptivní zóny. Stane-li se tak, pak je možno očekávat, že účinná selekce odkloní všechny dceřiné linie od ancestrálního typu, že se proto tvarová rozmanitost zvětší.

9. BIOSTRATIGRAFIE

9.1. Úvod

Důležitou charakteristikou geologických procesů je čas. Jeho nevratný běh je určován posloupností všech změn, které se odehrávají ve vesmíru, na Zemi, v biosféře i ve světě elementárních částic. V uzavřených systémech, ve kterých by k žádným změnám nedocházelo, by nebylo možné čas vůbec definovat.

Časové měřítko užívané jednotlivými vědními obory je dáno frekvencí změn, které příslušný obor zkoumá. Ve světě mikročástic jsou to zlomky sekundy, v kosmologii miliardy let. Paleontologie pracuje s frekvencí změn řádu dní (např. denní přírůstky koster korálnatců) až desítek miliónů let (např. katastrofické změny globálního ekosystému).

Údaje o délce trvání a rychlosti procesů nám může poskytnout jejich přiřazení k periodicky se opakujícím dějům. Ve fyzice to jsou různé kmity, pro geologii mají význam rotační a orbitální cykly Země. Časový signál těchto cyklů může být zaznamenán různě. Periodické sezónní změny během roku jsou zachyceny např. v podobě letokruhů ve dřevěch stromů, v „letokruzích“ v kostech obojživelníků nebo jako varvy v sedimentech periglaciálních jezer. Delší astronomické cykly s periodou 20 - 100 tisíc let (Milankovičovy cykly) jsou dnes považovány za příčinu pravidelného střídání vrstev vápenců a slínovců. Takové rytmy jsou tedy rovněž záznamem časového signálu a může jich být užito k měření délky trvání různých dějů.

Z počtu letokruhů ve dřevě dovedeme zjistit, jak byl strom starý, jak dlouho rostl, ale většinou z nich nelze stanovit, kdy strom na Zemi rostl. Výjimkou jsou dřeva z posledních 2 - 7 tisíc let, která lze zařadit k určitým letopočtům podle charakteristických nerovnoměrností v přírůstcích. Širší nebo užší letokruhy vznikají v závislosti na výkyvech počasí a množství slunečního záření (vliv slunečních skvrn) v jednotlivých rocích. Mají proto charakteristický sled, který můžeme přirovnat k čárkovému kódu na obalech zboží. Metoda, která za účelem datování srovnává průběh letokruhů nalezených dřev se standardy sestavenými pro jednotlivé kontinenty, se nazývá **dendrochronologie**. Užívá se především v archeologii.

K měření stáří, tedy množství uplynulého času, užíváme různých nevratných přírodních procesů, které, probíhají známou rychlostí. Patří k nim např. průměrná rychlost usazování v jednotlivých sedimentačních prostředích. Tento postup však lze užít pouze k přibližným časovým odhadům. Přesnější výsledky poskytuje aplikace známé rychlosti rozpadu nestabilních izotopů některých prvků, např. ^{40}K , ^{238}U , ^{232}Th , ^{14}C nebo ^3H . Touto metodou můžeme zjistit, před jako dobou, vyjádřenou v rocích, došlo k určité geologické události, např. k utuhnutí magmatu nebo usazení určité vrstvy.

Rozvoj **metody radiometrického datování** (v literatuře se můžeme setkat i s nevhodným termínem metoda absolutního datování) spadá až do 50. let našeho století, Již více než o sto let dříve však byly vypracovány metody posuzování relativního stáří hornin, které jsou užívány s úspěchem dodnes a jsou dále rozvíjeny, Základem zjišťování relativního stáří hornin je metoda **časových korelací**, která využívá znaků zjistitelných přímo v horninách nebo daných jejich uložením. Podle těchto znaků neboli kritérií se usuzuje, zda se horninové komplexy, které porovnáváme, usadily ve stejné době nebo ne. Ideální kritéria časových korelací by měla splňovat následující požadavky: odpovídat pouze jednomu, pokud možno co nejkratšímu časovému intervalu, mít co největší geografické rozšíření a být snadno zjistitelná v celé oblasti, ve které je korelace prováděna. Prakticky užívaná kritéria splňují tyto požadavky většinou pouze zčásti. Pro stratigrafické korelace se užívá kritérií fyzikálních, chemických a paleontologických, pro nejmladší usazeniny lze užít i kritérií archeologických.

Nejběžnějším fyzikálním a chemickým kritériem stratigrafických korelací je charakter hornin, tedy **kritérium litologické**. Některé čistě litologicky definované vrstvy mohou být cenným, časově úzce vymezeným **korelačním horizontem**. Jako příklad uveďme polohy vulkanických popelů, které užívá coby korelačních horizontů **tefrostratigrafie**, u nás např. v třetihorních usazeninách vnějšího flyšového pásma Západních Karpat. Protože však takové obzory mají obvykle pouze omezené geografické rozšíření, nelze podle nich korelovat vzdálenější oblasti.

Laterální a časová proměnlivost sedimentačních prostředí a s ní související faciální proměnlivost sedimentů způsobuje, že stratigrafické korelace provedené pouze na základě shody litologických typů nemusí definovat izochronní, tedy stejně staré úrovně. Například litologicky dobře korelovatelná bazální klastika devonu Moravského krasu se usazovala někde již v eifelu, kdežto na jiná, výše položená místa, zasáhla transgrese až v givetu nebo dokonce ve frasnu.

Fyzikálními kritérii užívanými v podpovrchové stratigrafii jsou **spontánní elektrický potenciál a odpor hornin** nebo rychlost šíření seismických vln. Změny polarity zbytkového magnetismu v horninách je kritérium užívané **magnetostratografií**. Je to metoda, která na základě změn orientace magnetického pole Země a jejich časovém uspořádání umožňuje, zejména ve spojení s biostratografií, velmi přesné stratigrafické korelace. K fyzikálním a chemickým kritériím náleží též **změny v poměru izotopů** některých prvků (např. $^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$, $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$, $^{32}\text{S}/^{34}\text{S}$ nebo $^{86}\text{Sr}/^{87}\text{Sr}$), **obsahy stopových prvků**, charakter **asociace těžkých minerálů**

a další. Přejdem mezi chemickými a paleontologickými charakteristikami užívanými pro stratigrafické účely je povaha asociace organických sloučenin rozptýlených v sedimentu, jestliže nejsou vázány na morfologicky zachované zbytky organismů. Chemické složení a **proporce jednotlivých organických sloučenin** (aminokyselin apod.) odrážejí složení společenstev organismů, případně i určité etapy vývoje biosféry,

Časová korelace podle fyzikálních a chemických kritérií přiřazuje k sobě jako více méně stejně staré ty vrstvy, které vykazují shodné nebo nejvíce podobné hodnoty sledovaných charakteristik.

Relativní stáří geologických událostí určuje **princip superpozice**, kterému položil základ Nicolaus Steno v r. 1669. Podle tohoto principu je v nepřekroceném a neporušeném profilu vrstva ležící níže vždy starší, než vrstva ležící nad ní. V přírodě se však můžeme často setkat se situací, kdy není podmínka o neporušenosti profilu zachována. Je to v tektonicky překrocených nebo přesmyknutých horninových sledech a ve výplních puklin nebo krasových dutin mladšími usazeninami. Také říční terasy ležící výše jsou starší než terasy ležící níže. V podobných případech nelze relativní stáří podle vzájemné pozice určit a musí být užito jiných metod. Například spodnokřídové stáří výplní puklin

jurských vápenců na lokalitě Kotouč u Štramberka se podařilo stanovit dr. Houšovi na základě fosilních zbytků prvků kalpionelid.

Druhou skupinou kritérií umožňujících časové korelace, případně určování relativního stáří sedimentárních i některých metamorfovaných hornin, jsou **kritéria paleontologická**. Od fyzikálních a chemických kritérií se liší svou jedinečností, neopakovatelností a irreverzibilitou časovým uspořádáním. Základní princip použití je však shodný - jako stejně staré jsou hodnoceny ty horniny, které obsahují stejné objekty, v tomto případě stejné druhy fosilií. Tento princip, poprvé použitý v r. 1815 WilHamem Smithem při geologickém mapování Velké Británie, se krátce potom stal v geologické literatuře známý jako **pravidlo stejných zkamenělin**.

Paleontologická kritéria jsou pro stratigrafické korelace stále široce užívána, protože umožňují získat poměrně rychle a levně dostatečně přesné výsledky. Dostupné a přístrojově náročné radiometrické metody poskytují údaje o radiometrickém stáří s chybou okolo 3% nebo i větší, což je pro fanerozoikum, s výjimkou neogénu a kvartéru, horší, než rozlišovací schopnost biostratigrafických metod.

9.2. Stratigrafické jednotky

Stratigrafie je vědní disciplína, která se zabývá tvarem, složením a časovými vztahy usazených a doprovodných (intruzivních a efuzivních) hornin a člení jejich komplexy do jednotek, Stratigrafie patří k vědám geologickým, klíčovou úlohu ve stratigrafickém členění fanerozoických sedimentů však stále hraje paleontologie. Každá stratigrafická jednotka je trojrozměrné těleso hornin charakterizovaných určitou společnou vlastností nebo znakem, který ji odlišuje od ostatních vrstev nebo horninových těles. To platí i pro stratigrafické jednotky definované jako soubor hornin mezi dvěma diskordancemi (tzv. UBU jednotky, podle anglického označení: unconformity bounded units), které se odlišují svou pozicí vůči určitým, časově fixovaným diskordancím.

Podle povahy znaků užitých k vymezení stratigrafických jednotek rozlišujeme mezi nimi tři základní skupiny: chronostratigrafické jednotky (časová kritéria), litostratigrafické jednotky (litologická kritéria) a biostratigrafické jednotky (paleontologická kritéria).

9.2.1. Chronostratigrafické jednotky

Chronostratigrafické jednotky definují zásady československé stratigrafické klasifikace (Chlupáč, 1978), ve shodě s Mezinárodním stratigrafickým průvodcem (Hedberg, 1976), jako sledy (sekvence) hornin vymezené na základě intervalu geologického času, který zauji-

mají, takže jejich hranice reprezentují izochronní linie. Jinými slovy, chronostratigrafická jednotka zahrnuje všechny horniny vzniklé (usazené nebo utuhlé) během určitého časového intervalu. Hlavním účelem těchto jednotek je vymezení v geologické historii Země intervaly, které slouží k časovým korelacím. Umožňují zařadit události geologické historie do daného chronostratigrafického systému, a to jak v měřítku oblastním, tak celosvětovým.

Chronostratigrafické jednotky jsou definovány **stratotypy** (typickými lokalitami). Mohou to být stratotypy celých jednotek nebo stratotypy hranice dvou sousedních jednotek. Stratotypem je obvykle profil s nepřerušovaným vrstevním sledem. Spodní a svrchní hranice jsou vedeny podle význačných horizontů.

Časovým vyjádřením chronostratigrafických jednotek jsou **geochronologické jednotky**. Rozdíl mezi chronostratigrafickými a geochronologickými jednotkami si dobře uvědomíme na příkladu, Všechny horniny devonského útvaru (chronostratigrafická jednotka) vznikly během devonské periody (geochronologická jednotka), ale každý okamžik devonské periody nemusí být na Zemi doložen nějakými horninami. Rozdílné je i členění: chronostratigrafické jednotky můžeme dělit na spodní, střední a svrchní (např. svrchní kambrium, spodní wenlock), protože jde o horninová tělesa. Při dělení jednotek geochronologických, které reprezentují pouze čas, je možno užít pouze adjektiv starší (časný, raný), střední nebo mladší (pozdní). - Nelze tedy napsat, že obratlovci vystoupili na souš ve „svrchním de-

vonu", ale v „pozdním devonu", protože se jedná o údaj časový. Zatímco v anglicky psaných publikacích je tento rozdíl běžně respektován, panuje v česky psané literatuře dosud nejednotnost.

Tab. 9.1: Chronostratigrafické jednotky a jim odpovídající jednotky geochronologické.

Chronostratigrafické jednotky (time-rock units)	Geochronologické jednotky (time units)	Příklad
eonotem	eon	fanerozoikum
eratem	éra	prvohory
útvár	perioda	devon
oddělení	epocha	spodní devon (oddělení) časný devon (epocha)
stupeň	věk	lochkov
chronozóna	chron	chronozóna Monograptus uniformis

Stratigrafický profil zařazujeme do určité chronostratigrafické jednotky (nebo více jednotek) na základě časové korelace, nejčastěji podle nalezených zkamenělin nebo podle jiných, v úvodu této kapitoly uvedených kritérií. Tím vlastně splývá takto vymezená chronostratigrafická jednotka ve studovaném profilu s jednotkou biostratigrafickou, litostratigrafickou či jinou. Z toho vidíme, že chronostratigrafie není zvláštní metoda, která by užívala znaků jiných než paleontologických, litologických, geochemických apod. Někteří stratigrafové proto dokonce uvažovali, zda vymezení chronostratigrafických jednotek není zbytečné. Určité typy chronostratigrafických jednotek však nelze ztožnit ani s biostratigrafickými, ani s litostratigrafickými jednotkami - například sedimentární sekvence ohraničené diskordancemi, usazené během jednoho cyklu eustatického zdvihu a poklesu hladiny, které užívá coby chronostratigrafických jednotek **sekvenční chronostratigrafie**.

Chronostratigrafie je princip klasifikace stratigrafických celků založený na nepřetržitém plynutí času. V úvodu jsme uvedli, že běh času je určován posloupností změn. V chronostratigrafii užíváme geologický čas, který je určován změnami stavů zemské kůry a bioty zaznamenanými geologickou a paleontologickou dokumentací. Stejně jako historik užívá roky jako obecné měřítko a dějiny klasifikuje do epoch podle historických událostí, užívá stratigraf absolutní čas jako systém nezávislých časových koordinát (**chronometrie**), kdežto přirozené úseky historického vývoje Země a bioty vymezuje pomocí **geochronologických jednotek**.

9.2.2. Litostratigrafické jednotky

Zásady československé stratigrafické klasifikace definují **oblastní litostratigrafické jednotky** jako objektivně vymezené stratigrafické jednotky, které slouží k vyjádření geologického vývoje určité oblasti. Jejich

oddělování se děje na základě komplexního studia a využití všech dostupných metod geologického výzkumu. Hlavním kritériem je litologicko-faciální charakter. Při vymezení prostorových a časových vztahů litologických celků však tato kritéria často nepostačují. Proto při vymezení litostratigrafických jednotek a jejich hranic lze litologická kritéria doplňovat o aplikaci výsledků jiných metod (biostratigrafických, magnetostratigrafických, geochemických apod.) tak, aby jednotky co nejučelněji a neobjektivněji vyjadřovaly geologický vývoj dané oblasti. Aplikací jiných hledisek než litologických na stanovení oblastních litostratigrafických jednotek se liší československé stratigrafické zásady od Mezinárodního stratigrafického průvodce (Hedberg, 1976), kde je litologické kritérium jediným a výlučným prostředkem jejich vymezení.

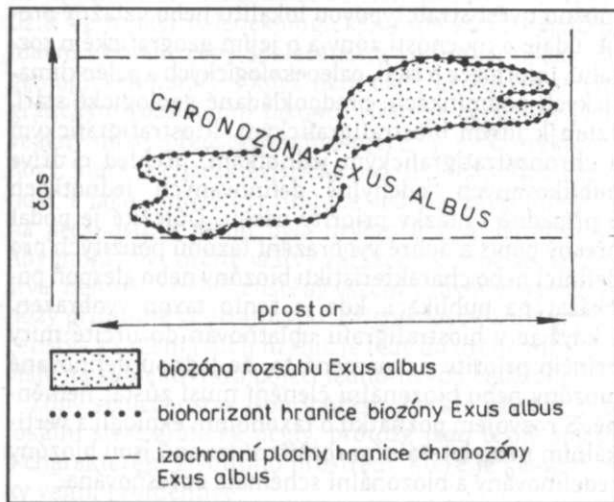
Důležitým požadavkem na litostratigrafické jednotky je jejich objektivní odlišitelnost při přímém terénním výzkumu a její použitelnost při geologickém mapování.

Základními jednotkami oblastních litostratigrafických stupnic jsou: 1) **člen** (jednotka nižšího řádu než souvrství vyznačené zpravidla jednotným litologicko-faciálním vývojem, který umožňuje objektivní odlišení od okolních částí souvrství), 2) **souvrství** (základní jednotka odrážející objektivně vymezenou etapu v geologickém vývoji dané oblasti), 3) **skupina** (vnitřně složitý soubor hornin charakterizovaný určitým společným znakem).

Aby byla zachována stabilita litostratigrafické nomenklatury, jsou stanovovány pro každou jednotku typické lokality - stratotypy - a platí zde rovněž pravidlo priority publikovaných názvů. Pouhá priorita však v tomto případě není důvodem pro změnu vžitého názvu, což je rozdíl oproti nomenklatorickým pravidlům zoologickým nebo botanickým.

9.2.3. Biostratigrafické jednotky

Biostratigrafickou jednotku tvoří vrstva nebo horninové těleso, které spojuje přítomnost nějakého paleontologického znaku (druhu, paleoasociace apod.), kterým se odlišují od ostatních vrstev. Paleontologickým znakem mohou být buďto všechny zjištěné zkameněliny, nebo pouze zkameněliny určitých typů organismů (např. planktonické organismy) či jejich částí (pylová zrna, kutikuly listů, zuby apod.). Biostratigrafickou jednotku lze definovat i pouhou přítomností zkamenělin. Tato jednotka bude protikladem k bezfosilním vrstvám. Paleontologická charakteristika může zahrnovat všechny přítomné fosilie nebo pouze zkameněliny určitého typu (např. ichnofosilie). Dále lze užít pro vymezení biostratigrafických jednotek celou paleobiocenózu nebo pouze určité vybrané taxony (tzv. vůdčí nebo indexové zkameněliny). Důležitým paleontologickým znakem biostratigrafické jednotky může být i způsob života zkamenělých organismů (např. biozóna vrtavých litorálních organismů, biozóna charakterizovaná přítomností pouze fosilních zbytků planktonických organismů a absencí zbytků organismů bentózních nebo biozóna korálového útesu). Využití lze ko-



Obr. 9-1. Vztah mezi biostratigrafickou a chronostratigrafickou zónou. Rozsah biozóny *Exus albus* v čase a prostoru je vyjádřen tečkovanou plochou. Oblasti mezi izochronními čárkovanými liniemi jsou časově ekvivalentní celkovému rozsahu taxonu *Exus albus*. Části mimo tečkovanou plochu ale nemohou být řazeny do biostratigrafické zóny *Exus albus*, protože zde nebyly fosilní zbytky taxonu *Exus albus* nalezeny. Upraveno podle H.D. Hedberga 1976.

nečně i stupně evolučního vývoje (např. biozóna psilofytové květeny).

Základní biostratigrafickou jednotkou je **biozóna** neboli **biostratigrafická zóna**. Biozóny mohou být dále členěny na **subzóny** nebo **zonuly** nebo seskupovány do **superzón**.

O tom, zda určité horniny náležejí nějaké biostratigrafické jednotce, rozhoduje přítomnost zkameněliny nebo jiných paleontologických objektů, podle kterých byla tato biostratigrafická jednotka definována. Pokud tyto paleontologické objekty v hornině zjištěny nebyly, pak hornina k této biostratigrafické jednotce nenáleží. Tím se liší biostratigrafické jednotky od jednotek chronostratigrafických, které zahrnují všechny horniny vzniklé v určitém časovém intervalu. Protože chronostratigrafická i biostratigrafická jednotka mohou být pojmenovány podle stejné fosilie, je třeba si tento rozdíl uvědomit. Uveďme si příklad: na Moravě lze ve flyšovém pásmu Západních Karpat zařadit některé polohy eocenních sedimentů na základě charakteristické oryktocenózy planktonických foraminifer do chrono-zóny *Orbulinoidea beckmanni*. Protože však tento druh, který žil v tropických mořích, zde nebyl dosud nalezen, nelze tyto polohy řadit k biozóně *Orbulinoidea beckmanni*.

Z nerovnoměrného výskytu a zachování zkamenělin vyplývá, že vrstvy náležející biostratigrafickým jednotkám mohou být odděleny vrstvami, které jsou buď zcela bezfosilní, nebo v nich chybí paleontologické znaky, na jejichž základě jsou sousední biostratigrafické jednotky vymezeny. To je rozdíl oproti jednotkám litostratigrafickým, které i v litologicky pestrém horninovém komplexu na sebe navazují bez mezer. Nachází-li se tento sterilní úsek mezi dvěma biozónami, bývá označován jako **sterilní interzóna**.

Biozonální členění dlouhých stratigrafických úseků na základě určité skupiny organismů (např. graptolitů pro ordovik a silur, amonitů pro druhohory, cévnatých rostlin pro mladší prvohory apod.), jsou vypracována tím způsobem, že po sobě následující biostratigrafické jednotky jsou voleny pokud možno tak, aby svrchní hranice starší biozóny byla zároveň spodní hranicí mladší biozóny. (Sterilní úseky nejsou obvykle ve schématech vyznačeny). Takováto schémata jsou tedy abstraktní konstrukcí složenou na základě posloupnosti biozón v mnoha konkrétních dílčích profilech. Svým charakterem se blíží schémata biozonálního členění sledu chronostratigrafických jednotek. Hranice biostratigrafických jednotek definovaných podle různých skupin organismů jsou obvykle vzájemně posunuté, takže se takové biozóny mohou různě překrývat nebo do sebe zasahovat.

Pojem zóna v biostratigrafickém významu poprvé užil Alcide d'Orbigny, když rozčlenil v roce 1850 jurské sedimenty ve Francii do 10 zón. Nikdy ale pojem zóna nedefinoval a užíval jej i v jiných významech. Konkrétní náplň termínu zóna dal v r. 1856 Albert Oppel. Zjistil, že vrstvy mohou být seskupovány do zón na základě výskytu některých druhů zkamenělin, které mají stejné časové rozšíření ve všech oblastech, kde se vyskytují. Zóna v Oppelově pojetí (tzv. oppelzóna) je charakterizována určitým množstvím vybraných taxonů, které mají omezené a převážně se překrývající stratigrafické rozšíření a jsou vybírány s přesvědčením, že indikují přibližně stejné stáří. Způsob vymezení oppelzóny vystihuje stratigrafické metody druhé poloviny 19. století. Pro její stanovení na určitém místě neplatí přísný požadavek fyzické přítomnosti všech pro vymezení oppelzóny zvolených taxonů. Stačí, jestliže je přítomna převážná většina z nich. Také vymezení hranic oppelzóny je méně jednoznačné a je ponecháno volbě uživatele, které z taxonů považuje pro vedení hranic za nejdůležitější. Z toho vyplývá, že rozsah oppelzóny záleží značně na subjektivním pojetí. Výhodou ovšem je možnost jejího použití i v případech, kde striktní pojetí biozón jiných typů nedovoluje jejich použití. Samotný termín oppelzóna se používá při stanovování biostratigrafických jednotek zřídka, ovšem biostratigrafické členění na principu oppelzóny je v praxi běžné.

Biostratigrafické členění, jak je použil d'Orbigny, bylo založeno na představě Cuvierových žáků, že v historii Země došlo mnohokrát k vyhubení všeho živého a k novému stvoření dokonalejší fauny. D'Orbigny rozlišil 27 těchto postupných „faun“ a na jejich základě rozdělil sedimentární sekvence do 27 stupňů. Věřil, že „fauny“ byly stvořeny v temže okamžiku na celé Zemi. Darwinova teorie však takový předpoklad pro přesnou korelaci vyvrátila a vysvětlila posloupnost změn fauny evolucí. Někteří badatelé pak začali pochybovat o přesnosti stratigrafických korelací na základě fosilií. T.H. Huxley v 60. letech 19. století tvrdil, že jedině, co může geologie zjistit je, že posloupnost jednotlivých „faun“ je stejná v různých oblastech. Přítomnost stejných druhů zkamenělin ve vrstvách dvou různých oblastí označoval jako homotaxii, která podle něj nezná-

mená stejné stáří těchto vrstev, ale pouze jejich stejnou pozici v sukcesi „faun“. Na základě údajů moderních korelačních metod {radiometrického datování, magnetostratigrafie atd.) lze dnes pokládat většinu biostratigrafických korelací z hlediska geologického času za dostatečně přesnou. I když tvrzení Huxleyho znamenalo pro rozvoj stratigrafie v té době krok zpět, upozornilo na nutnost rozlišovat „homotaxiální“ biostratigrafické jednotky od přísně izochronních jednotek časových, chronostratigrafických.

Kromě stratigrafických jednotek, které představují trojrozměrná tělesa hornin, jsou pro stratigrafické korelace důležité planární, prakticky dvourozměrné úrovně, které procházejí tělesy hornin a spojují místa charakterizovaná rychlými, časově omezenými změnami. Tyto reálné či myšlené plochy označujeme buďto jako hranice nebo úrovně či **vůdčí horizonty**. Typickým příkladem jsou první nebo poslední stratigrafické výskyty fosilních taxonů. Takové úrovně nazýváme **biohorizonty**. Obvykle tvoří hranice biozón, ale mohou být i uvnitř jedné biozóny. Biohorizonty mají značný význam pro stratigrafické korelace.

9.2.3,1. Typy biostratigrafických jednotek

Podle způsobu, jak jsou jednotlivé biozóny definovány, lze rozlišit tyto základní typy: **zóna společenstva**, **zóna rozsahu** a **zóna maximálního rozvoje**.

Kromě těchto biostratigrafických jednotek, které mají v souladu se zásadami stratigrafické klasifikace přesně vymezené hranice, můžeme se v literatuře setkat s názvy litologických jednotek, jejichž součástí je určitá paleontologická charakteristika (posidoniové břidlice, kalcionelové vápence, korálový obzor, giobigerinové sliny apod.). Takovéto jednotky nemají biostratigraficky přesně vymezené hranice a patří do kategorie neformálních biostratigrafických jednotek.

Názvy formálních biostratigrafických jednotek (tj. takových, které jsou stanoveny podle exaktních zásad a platné nomenklatury) se skládají z označení typu zóny a jména jednoho nebo více zkamenělin - např. zóna společenstva *Cristatisporites indiquabundus* - *Cristatisporites saarensis*. Ve snaze o zestručnění a snadnější užívání v geologické praxi byly pro označení po sobě následujících biostratigrafických zón užity symboly složené z písmen a čísel. Např. biozóny NC 1, NC 2 atd. pro členění křídlových sedimentů podle vápnatého nanoplanktonu, NP 1, NP 2 atd. pro sedimenty paleogenní a NN 1, NN 2 atd. pro neogenní a čtvrtohorní. Všechna symbolová označení jsou neformální. V případě užití těchto symbolů je vždy třeba uvádět, v jakém pojetí jsou použity, např. biozóna planktonických foraminifer N.4 ve smyslu Blow, 1969 nebo nanoplanktonová zóna NP 21 sensu Martini, 1971. Je to proto, že pod stejným symbolem se mohou u různých autorů skrývat biozóny různě definované.

Při zavádění nových formálních biostratigrafických jednotek je třeba uvést následující údaje: a) typ biozóny, b) její jméno (podle názvu zkameněliny), c) charakteristiku zóny umožňující její odlišení od ostatních zón a d) vymezení spodní a svrchní hranice. Dále je

možno uvést stratotypovou lokalitu nebo vztažný profil, údaje o mocnosti zóny a o jejím geografickém rozsahu, informace o facii, paleoekologických a paleoklimatických podmínkách, předpokládané geologické stáří, vztah k jiným biostratigrafickým, litostratigrafickým a chronostratigrafickým jednotkám, přehled o dříve publikovaných, odchylně definovaných jednotkách a případně i otázky priority názvu. Důležité je podat přesný popis a dobré vyobrazení taxonů použitých pro definici nebo charakteristiku biozóny nebo alespoň poukázat na publikaci, kde je tento taxon vyobrazen. I když je v biostratigrafii uplatňován do určité míry princip priority neznamená to, že jednou definované biozóny nebo biozonální členění musí zůstat neměnné. S rozvojem poznatků o taxonomii, ekologii a vertikálním nebo laterálním rozšíření taxonů jsou biozóny redefinovány a biozonální schémata zpřesňována.

ZÓNA SPOLEČENSTVA

Zóna společenstva (**cenozóna**, z řeckého koinos - společný; angl. assemblage zone) je horninové těleso obsahující zkameněliny, které náležejí určité oryktocenóze, která umožňuje odlišení této biostratigrafické jednotky od ostatních horninových těles. Fosilie užité pro definici cenozóny mohou představovat veškerý paleontologický obsah sedimentu nebo může být použito pouze určitých skupin organismů či typů zkamenělin. Zóna společenstva může tedy být definována podle fosilní fauny nebo fosilní flóry; existují cenozóny korálů, foraminifer, měkkýšů, vápnatých řas nebo zóny společenstev planktonických či bentózních organismů. Je třeba mít na paměti, že i když soubor fosilií určitých horninových celků představuje jejich objektivní charakteristiku, nemusí mít všechny prvky tohoto souboru stejný původ, nemusí náležet *stejně* biocenóze. Některé z nich jsou druhy žijící na dně, jiné pocházejí z vodního sloupce nade dnem, další mohly prodělat větrný transport ze souše (pylová zrna, spory).

„Společenstvo“, jako charakteristika horniny a podklad pro stanovení biostratigrafické jednotky odpovídá vlastně oryktocenóze nebo paleoasociaci. Název zóna „společenstva“ nebo cenóza je oprávněn pouze dlouhou tradicí jejich užívání. Zónu společenstva tedy definuje soubor paleontologických objektů, jež byly nalezeny v určitém horninovém tělese společně. O těchto fosilích se dá předpokládat, že pocházejí z organismů, které žily pohromadě, zemřely pohromadě, případně z organismů, jejichž zbytky byly společně akumulovány; v každém případě byly alespoň společně zachovány.

Pojmenování zóny společenstva udávají názvy dvou nebo více typických rodů, druhů nebo poddruhů oryktocenózy nebo paleoasociace (např. bolivino - buliminová zóna) a její charakteristika je dána uvedením názvů všech, nebo alespoň většiny taxonů tvořících oryktocenózu. Vzhledem k možné nejednotnosti v užití názvů pro určité taxony různými autory je vhodné stanovit stratotyp zóny společenstva - profil ve vrstvách obsahujících oryktocenózu, kterou měl autor na mysli. Cenozóny odrážejí paleoekologické podmínky určité geograficky omezené oblasti, a jsou proto svázány s určitým regionem, Stratotyp pak může být využit pro korelaci této cenozóny se stratigrafickými jednotka-

mi jiných oblastí na základě dalších kritérií. Kromě využití ve funkci paleoekologického indikátoru spočívá hlavní význam zóny společenstva ve funkci ukazatele geologického stáří, i když není dáno celkovým stratigrafickým rozšířením taxonů. Hranice cenozóny jsou vedeny místy představujícími meze výskytu oryktocenózy, která je charakteristická pro tuto jednotku. Přesnost, s jakou může být hranice vedena, závisí obvykle na přesnosti, s jakou byla oryktocenóza definována. Aby mohly být určité vrstvy zařazeny k zóně společenstva, nemusí v ní být zjištěny všechny taxony oryktocenózy přítomné ve stratotypu. Příslušnost k zóně společenstva a určení jejích hranic je tedy do určité míry závislé na subjektivním pojetí jednotlivých badatelů.

Zóny společenstva jsou v praxi obvykle užívány pro lokální stratigrafické účely, protože jsou těsně spjaté s charakterem životního prostředí, které je geograficky velmi proměnlivé.

Zóna společenstva se může ve stratigrafickém profilu mnohokrát opakovat, aniž by se její druhová skladba výrazně měnila. Odpovídá to opakovanému nástupu stejných životních podmínek v té oblasti. Ovšem během delšího časového intervalu dochází ve společenstvech k evolučním změnám a oryktocenózy, které z nich vznikají, pak lze od sebe odlišit a časově zařadit.

ZÓNA ROZSAHU

Zóna rozsahu (**akrozóna**, z řeckého akros - nejvyšší, extrémní; angl. range-zone) je horninové těleso vymezené celkovým rozsahem výskytu určitého fosilního taxonu (nebo paleontologického znaku) vybraného z veškerého fosilního záznamu zachovaného ve stratigrafickém profilu. Zóna rozsahu může být charakterizována stratigrafickým a geografickým rozšířením určitého taxonu (druhu, rodu, čeledi apod.) nebo i více taxonů, jestliže se jejich stratigrafické rozsahy překrývají. Dále může být akrozóna definovaná rozsahem určité fylogenetické linie nebo její části nebo nějakého biostratigraficky využitelného paleontologického znaku. Druhy užívané pro vymezení zóny rozsahu by měly mít co nejkratší časové rozšíření a co největší horizontální rozšíření. Taxony, podle kterých byly zóny rozsahu stanoveny, nazýváme **vůdčí** neboli **indexové zkameněliny**.

Přesnost vymezení zóny rozsahu je závislá na přesnosti identifikace indexových taxonů. Může se stát, že někteří autoři užívají název taxonu v širším významu a drobné morfologické odchylky považují za vnitrodruhovou variabilitu, zatímco jiní považují každou morfologickou odchylku za důvod k odlišení samostatného taxonu. Tyto rozdíly v pojetí pak mají dopad nejen na taxonomii, ale i na biostratigrafii.

Existuje několik typů zón rozsahu. Nejdůležitější jsou: zóna rozsahu taxonu, zóna souběžného rozsahu a fylozóna.

Zóna rozsahu taxonu

Zóna rozsahu taxonu (angl. taxon-range zone) je horninové těleso vymezené celkovým rozsahem výskytu jednoho zvoleného taxonu (druhu, rodu, Čeledi atd.). Do takto definované biozóny tedy nepatří ty horniny, které sice vznikaly v době, kdy zvolený taxon žil, ale neobsahují jeho zbytky. Důvodů, proč indexový taxon

není přítomen ve všech horninách chronozóny časově ekvivalentní biozóně rozsahu taxonu, může být celá řada. Buďto chybí primárně (z důvodů ekologických, biogeografických apod.), nebo sekundárně (zbytky zanikly rozpuštěním, při metamorfóze apod.).

Hranice zóny rozsahu taxonu jsou biohorizonty vyznačené stratigraficky nejnižším a nejvyšším výskytem indexového taxonu v daném místě a měly by tedy odpovídat době vzniku a vymření tohoto taxonu. Jestliže se však sledovaný taxon v profilu objeví nebo vymizí náhle, ukazuje to obvykle na závislost jeho výskytu na litofacii nebo na hiát (následek přerušení sedimentace nebo eroze). Současné náhlé vymizení mnoha taxonů může být i projevem globální změny prostředí, jako např. na hranici křídly a třetihor, a je pak výborným korelačním kritériem. Že zóna rozšíření taxonu skutečně odpovídá celkové délce existence taxonu, můžeme předpokládat jen tehdy, když je ve vrstevním sledu v podloží jeho vývojový předek a v nadloží vývojový potomek (pokud taxon nevymřel bez potomků). Z mechanismu vzniku nových druhů evoluční divergencí geograficky izolovaných populací, z různé rychlosti šíření nových druhů do nových areálů, případně z přežívání reliktních populací v geograficky omezených areálech však vyplývá, že hranice zóny rozsahu taxonu nemusí být ani pak v celém areálu výskytu taxonu přesně izochronní.

Velmi často se druhy objevují ve fosilním záznamu náhle a zcela vyvinuté, aniž by podložní vrstvy obsahovaly jejich předky. Zde je třeba zvážit, zda je to důsledek rychlé speciace, nebo zda jde o druh, který se vyvinul jinde a imigroval. Pokud je to způsobeno migrací, můžeme předpokládat, že zóna rozsahu taxonu v tom místě představuje pouze část stratigrafického rozsahu tohoto druhu. Avšak i pak může být tento druh pro některé oblasti stratigraficky cenný, zejména jestliže jeho první výskyt odráží vymizení bariéry a jeho rychlou migraci do nového biogeografického areálu. Jelikož mnoho druhů vzniká cestou geografické izolace geologicky náhle, může i bez nálezu jejich předků být první výskyt geologicky prakticky totožný s dobou jejich vzniku.

Běžně se stává, že první či poslední výskyt taxonu v profilu je ovlivněn nástupem respektive ukončením podmínek vhodných pro jeho život v tomto místě. Na jiné lokalitě, třeba i nepříliš vzdálené, však mohl žít ve vhodných podmínkách dlouho před tím i po tom. Takové taxony nazýváme faciální fosilie. Jsou-li indexové zkameněliny faciálně závislé, pak je pro správnou interpretaci hranic zóny rozsahu taxonu třeba studovat větší počet lokalit v dané oblasti.

Název zóny rozsahu nese jméno taxonu, kterým je charakterizována, např. zóna rozsahu *Actinocamax plenus*.

Chceme-li zdůraznit odchylky ve stratigrafické pozici hranice zóny rozsahu v určité oblasti, zařadíme za název zóny geografické vymezení regionu, v kterém předpokládáme izochronnost hranic této akrozóny. Např. zóna rozsahu taxonu *Globorotalia opima opima* v Centrální Paratethydě.

Dříve užívané označení topozóna nebo lokální zóna rozsahu (angl. local-range-zone, teil-zone apod.) pro takto geograficky omezené odlišné stratigrafické rozptění akrozóny je dnes považováno za zbytečné.

Zóna souběžného rozsahu

Zóna souběžného rozsahu (též **souběžná akrozóna**, angl. concurrent-range-zone) je horninové těleso vymezené společným (souběžným) výskytem dvou nebo více taxonů vybraných z celého paleontologického obsahu vrstev. Zóna souběžného rozsahu tedy není založena na asociaci všech fosilních forem zachovaných společně, jako v případě zóny společenstva, ale pouze na dvou či několika vybraných taxonech. Využití vzájemného stratigrafického překryvu umožňuje využít pro zjemnění biostratigrafického členění i taxony, které mají velký stratigrafický rozsah. Jméno zóny je tvořeno názvy taxonů, jejichž společný výskyt zónu charakterizuje, např. zóna souběžného rozsahu *Cassigerinella chipolensis* a *Pseudohastigerina micra*. Vymezení hranic zóny souběžného rozsahu, které je jednoduché v případě použití dvou taxonů, se stává složitější se zvyšujícím se počtem užitých taxonů. To proto, že přiřazení určitých vrstev k takové biozóně vyžaduje, aby v nich byly zjištěny všechny taxony zahrnuté do její definice.

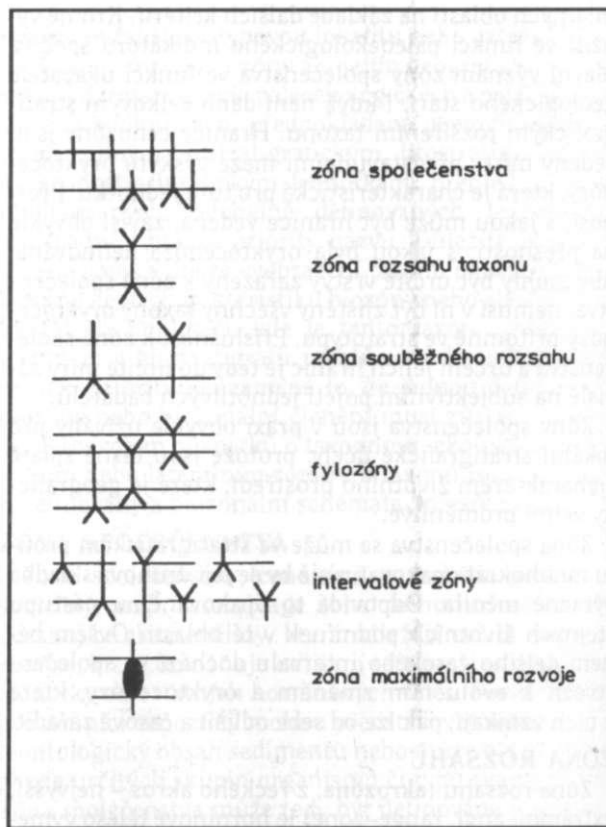
Různé vertikální rozšíření většího počtu taxonů může vhodně omezit časové trvání biozóny, může však zároveň omezit její geografický rozsah a tím značně ztížit její použitelnost pro interregionální stratigrafické korelace, překrývá-li se jejich horizontální rozšíření pouze v malé oblasti.

Požadavek přítomnosti všech v definici jmenovaných taxonů odlišuje zónu souběžného taxonu od oppelzóny, která může být identifikována na základě společného výskytu pouze určité části indexových taxonů.

Fylozóna

Fylozóna (též **zóna vývojové linie** nebo fylogenetická zóna, angl. lineage-zone) je horninové těleso vymezené výskytem jedinců náležejících určité vývojové linii nebo její části. Fylozóny mohou být stanoveny i v rámci jediného taxonu na základě časových změn jeho morfologie. (Někdy užívaný název morfogenetická zóna pro takovýto typ fylozón je nadbytečný, protože v praxi jsou zonální taxony vždy vymezeny morfologicky.) Změny morfologie mezi po sobě následujícími paleopopulacemi v rámci jednoho taxonu mohou vykazovat určitý trend, který však bývá často odrazem postupných změn ekologických podmínek. Populace stejného stáří z různých prostředí se mohou lišit střední hodnotou biometricky charakterizovaného znaku. Z toho důvodu bývají takovéto fylozóny použitelné často pouze v geograficky omezených oblastech, ve kterých probíhaly změny prostředí stejného typu a ve stejné době.

Příkladem využití vývojového morfologického trendu pro biostratigrafické účely je analýza biometrických parametrů foraminifer rodu *Uvigerina* z miocenních sedimentů vídeňské pánve, jak ji provedli Papp a Schmid (1971). Zjistili, že jimi zavedený index Mx (aritmetický průměr desetiný součinu délky schránky

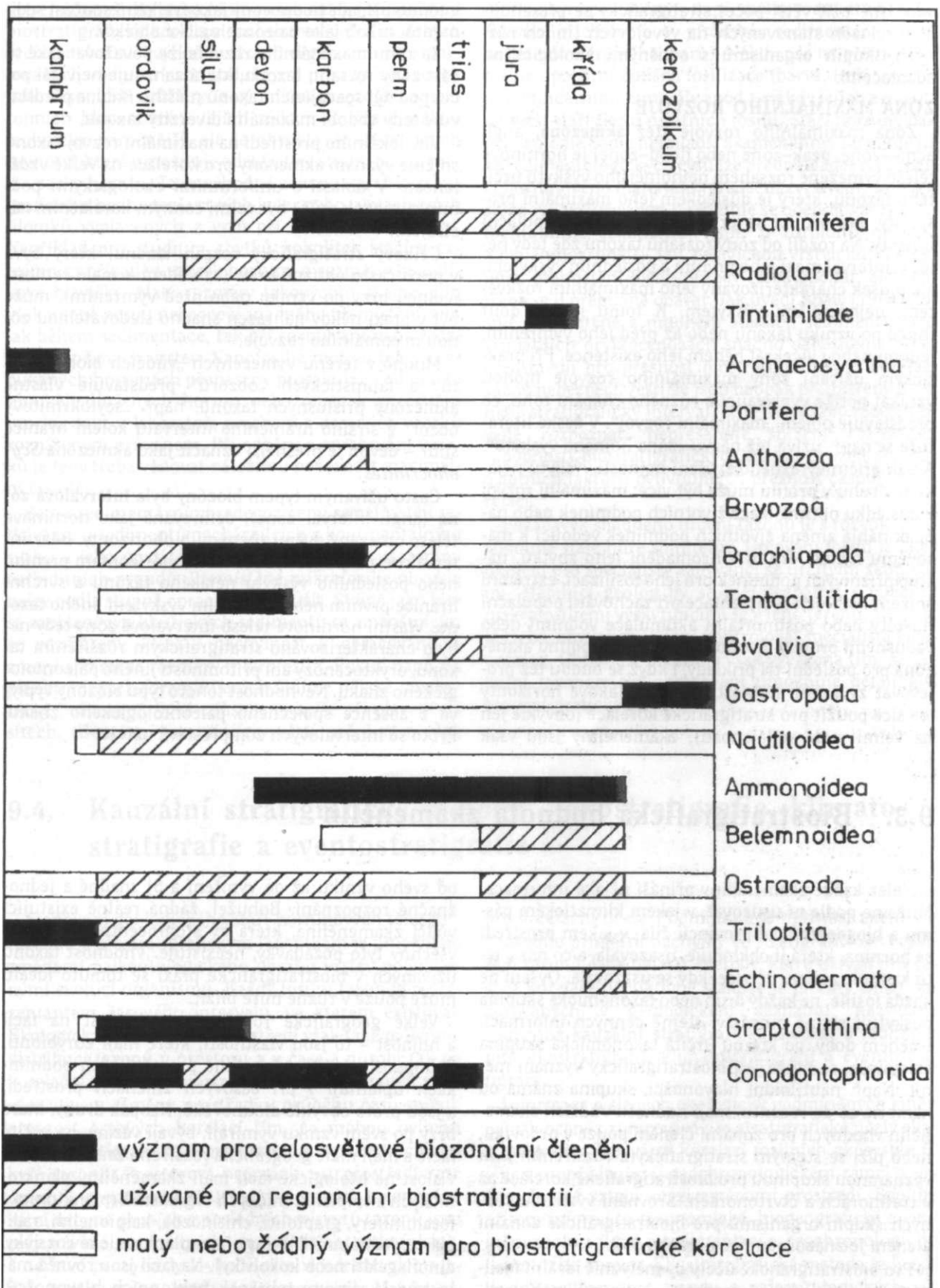


Obr. 9-2. Schéma vymezení různých typů biostratigrafických jednotek.

a počtu komůrek z jednoho vzorku) pravidelně narůstá, a to od starších poloh k mladším. Zjištěná hodnota indexu pro uvigeriny, např. z určitého úseku vrtného jádra, pak umožňuje stanovit, do jaké stratigrafické úrovně tento vzorek náleží. Intervaly hodnot Mx indexu charakteristických pro jednotlivé litostratigrafické jednotky pak definují fylogenetické zóny (např. biozóna s hodnotami Mx od 17 do 28 odpovídá svrchní lagenidové zóně badenu ve vídeňské pánvi). **Takto** definované biozóny ovšem nelze automaticky použít mimo vídeňskou pánev.

Fylozóna může zahrnovat zástupce celé vývojové linie, dále může být definována od prvního výskytu určitého taxonu do objevení nového, dceřiného taxonu, nebo jako interval mezi objevením jednoho a později dalšího dceřiného taxonu. Fylozóna může odpovídat i zóně rozsahu jediného taxonu od jeho vzniku z mateřského taxonu do jeho vyhynutí nebo evoluční přeměny v dceřiný taxon.

Fylozóny jsou nejvhodnějším a nejpřesnějším typem biostratigrafických zón. Jejich použití je však dosud omezoáno nejednotnými názory na konkrétní průběh evoluce. Nejrozpracovanější skupinou v tomto ohledu, a tedy i pro stanovení fylogenetických zón nejpoužívanější, jsou planktonické foraminifery. Známe a biostratigraficky široce užívané jsou např. neogenní vývojové linie rodů planktonických foraminifer *Praeoréu*/*Orbulina* a druhu *Globorotalia fohsi* nebo v devonu linie konodontového rodu *Polygnathus*. Další zpřesnění biostratigrafických korelací pak umožňuje



Obr. 9-3. Význam různých taxonomických skupin mořských bezobratlých pro biostratigrafická členění fanerozoika. Upraveno podle I.F. Nikitina a A. Žamoidy 1984.

současně užít větší počet stratigraficky se přesahujících fylozón stanovených na vývojových liniích různých skupin organismů s odlišnými ekologickými adaptacemi.

ZÓNA MAXIMÁLNÍHO ROZVOJE

Zóna maximálního rozvoje (též **akmezóna**, angl. acme-zone, peak-zone nebo flood-zone) je horninové těleso vymezené rozsahem nejhojnějšího výskytu určitého taxonu, který je důsledkem jeho maximální prosperity, projevující se prudkým zvýšením populační hustoty. Na rozdíl od zóny rozsahu taxonu zde tedy nejde o interval mezi jeho prvním a posledním výskytem, ale o úsek charakterizovaný jeho maximálním rozkvětem, nejhojnějším výskytem. K tomu mohlo dojít ihned po vzniku taxonu nebo až před jeho vymřením, jednou nebo i vícekrát během jeho existence. Při praktickém užívání zóny maximálního rozvoje mohou vzniknout potíže vyplývající z různého chápání toho, co představuje pojem „maximální rozvoj“. V české literatuře se např. užívá též názvu „zóna hojného výskytu“. Avšak příčin výrazného zvýšení hojnosti výskytu nějakého druhu v profilu může být více: maximální rozvoj v důsledku optimalizace životních podmínek nebo naopak náhlá změna životních podmínek vedoucí k masovému hynutí druhu a hromadění jeho zbytků, nástup příznivých podmínek pro jeho fosilizaci, extrémní snížení rychlosti sedimentace při zachování populační hustoty nebo postmortální akumulace vodními nebo vzdušnými proudy. Rozhodně nelze užít pojmu akmezóna pro poslední tři příklady, i když se budou též projevovat zvýšením hojnosti výskytu. Takové horizonty lze sice použít pro stratigrafické korelace (obvykle jen na velmi malé vzdálenosti), zkameněliny jsou však

v tomto případě hodnoceny jako fyzikální součást sedimentů, nikoli jako paleontologické objekty.

Za zónu maximálního rozvoje lze považovat také tu část zóny rozsahu taxonu, která zahrnuje největší počet pod něj spadajících taxonů nižšího řádu, a představuje tedy období maximální diverzity taxonu.

Vliv lokálního prostředí na maximální rozvoj taxonů snižuje význam akmezóny pro korelace na velké vzdálenosti. V oblasti s uniformními ekologickými podmínkami však může být velmi cenným korelačním nástrojem.

Celkový stratigrafický rozsah taxonu, který bývá v praxi často obtížné určit (vzhledem k malé četnosti jedinců brzy po vzniku nebo před vymřením), může být v praxi někdy nahrazen snadno sledovatelnou zónou maximálního rozvoje.

Mnoho v terénu vymezených „vůdčích biohorizontů“ a faunistických „obzorů“ představuje vlastně akmezóny příslušných taxonů, např. „scyfokrinitový obzor“ z širšího hraničního intervalu kolem hranice silur - devon je přesnější označit jako akmezóna *Scyphocrinites*.

Často užívaným typem biozóny byla **intervalová zóna** (angl. interval-zone), definovaná jako horninové těleso omezené dvěma různými biohorizonty. Báze intervalové zóny byla vyznačena biohorizontem prvního nebo posledního výskytu nějakého taxonu a svrchní hranice prvním nebo posledním výskytem jiného taxonu. Vlastní horninové těleso intervalové zóny tedy nebylo charakterizováno stratigrafickým rozšířením taxonu, oryktocenózy ani přítomností jiného paleontologického znaku. Nevhodnost tohoto typu biozóny vyplývá z absence společného paleontologického znaku. Proto se intervalových zón přestává užívat.

9.3. Biostratigrafická hodnota zkamenělin

Nález každé zkameněliny přináší nějaké informace. Můžeme podle ní usuzovat, v jakém klimatickém pásmu a biogeografické provincii žila, v jakém prostředí se hornina, která ji obklopuje, usazovala, a co nás v této kapitole zajímá nejvíce, kdy se usazovala. Ovšem ne každá fosilie, ne každý druh nebo taxonomická skupina poskytují stejně množství stejně cenných informací. I během doby, po kterou určitá taxonomická skupina existovala, se může její biostratigrafický význam měnit. Např. nautiloidní hlavonožci, skupina známá od kambria až do recentu, mají hodnotu vůdčích zkamenělin vhodných pro zonální členění pouze v ordoviku, nebo plži se stejným stratigrafickým rozšířením jsou významnou skupinou pro biostratigrafické korelace až v třetihorách a čtvrtihorách. Srovnání významu různých skupin organismů pro biostratigrafické zonální členění je znázorněno na obrázku 9-3.

Pro biostratigrafické účely by měly mít ideální fosilní taxony následující vlastnosti: 1) co nejkratší vertikální rozsah, 2) výskyt nezávislý na facii, 3) co největší geografické rozšíření, 4) v areálu rozšíření být hojný

od svého vzniku až do vymření a 5) snadné a jednoznačné rozpoznání. Bohužel, žádná reálně existující vůdčí zkamenělina, která by stoprocentně splňovala všechny tyto požadavky, neexistuje. Vhodnost taxonů užívaných v biostratigrafické praxi se tomuto ideálu může pouze v různé míře blížit.

Velké geografické rozšíření, nezávislost na facii a hojnost - to jsou vlastnosti, které mají eurybionti. Schopnost přežít v laterálně proměnlivých podmínkách uplatňují i při časových změnách prostředí, a jsou proto obvykle dlouhověké. Naopak druhy, které brzy po svém vzniku vymírají, bývají vázány na určité facie a mají malé geografické rozšíření. Značnou nezávislost na litologické facii mají zkameněliny planktonických a epiplanktonických organismů (planktonické foraminifery, graptoliti, chitinozoa, kalpionelidi, radiolárie, jednobuněčné řasy jako planktonické rozsivky, dinoflageláty nebo kokolity). Na facii jsou rovněž málo závislé výskyty schránek nektonních hlavonožců. Z hlediska nezávislosti na litologickém vývoji jsou výbornými objekty rovněž pylová zrna a spory. Bývají

větrém roznášeny stovky kilometrů daleko a umožňují biostratigrafické korelace suchozemských a mořských sedimentů. Další výhodou těchto organismů transportovaných vodními nebo vzdušnými proudy jsou jejich mikroskopické rozměry (s výjimkou graptolitů a nektonních hlavonožců). Jejich získání je sice poněkud technicky náročnější, ale je obvykle vyváženo jejich hojností, která umožňuje odebrat ke studiu pouze malé vzorky hornin. To je výhodné zejména při biostratigrafickém hodnocení vrtných jader nebo výplachových úlomků vyplavených z vrtů při bezjádrovém vrtání. Například pro studium zbytků kokolitek stačí v extrémním případě i vzorek horniny o rozměru špendlíkové hlavičky. Malé rozměry takovýchto zkamenělin však v sobě nesou nebezpečí snadného přemístění, a to jak během sedimentace, tak při rozmývání nebo erozi dříve uložených vrstev. Nanofosilie mohou být v rozpuštěných horninách přeneseny prosakující vodou i do hlouběji uložených hornin nebo může k znečištění vzorků dojít v laboratoři prachem z drcených vzorků roznášeným průvanem. Při odběru a zpracování vzorků je tedy třeba věnovat náležitou pozornost maximální čistotě.

. Se synsedimentárními redepozicemi se nejčastěji setkáváme u sedimentů pocházejících z kontinentálního svahu a jeho úpatí, kde se běžně vyskytují usazeniny turbiditních proudů. Přemístěné mikrofosilie obvykle nelze podle stupně opracování rozlišit. Stejně jako klesá zaoblení zrn klastických sedimentů se zmenšujícím se rozměrem, klesá i náchylnost k opracování se zmenšujícími se rozměry mikrofosilií. Pokud např. na planktonických foraminiferách vidíme nějaké mechanické poškození, bývá způsobeno spíše při plavení na sítěch. (Bentózní foraminifery větší než 1 mm však

mohou být opracovány - např. mělkovodní druhy rodu *Rotalia* nacházíme v písčitéch sedimentech často omlété do sférického tvaru). Někdy nás na přemístěné fosilie upozorní odlišná fosilizace (barva, lesk, vyplnění sekundárními minerály apod.), někdy jejich evidentně větší stáří než u ostatních fosilií. Stáří horniny pak posuzujeme podle nejmladší zkameněliny. Tam, kde již ze sedimentologických rysů lze předpokládat redepozici horninového materiálu (gradační zvrstvení, závalky, skluzové textury apod.), snažíme se odebrat vzorky autochtonního sedimentu, např. u turbiditů nejvyšší a nejjemnozrnnější, tzv. pelagickou vrstvičku. S možností přemístění fosilií je tedy třeba počítat, ale není třeba se jí přehnaně obávat. Jak uvedl Shaw (1964), fosilie přemístěné z mnohem starších sedimentů jsou v mladších oryktocenózách snadno odhalitelné a nepředstavují pro přesnost biostratigrafických korelací vážné nebezpečí. Jestliže jsou naopak přemístěny o tak malý stratigrafický interval, že je nelze jako redeponované rozpoznat, nepřesahuje snížení rozlišovací schopnosti biostratigrafických metod úroveň „šumu“ ostatních faktorů ovlivňujících přesnost časových korelací.

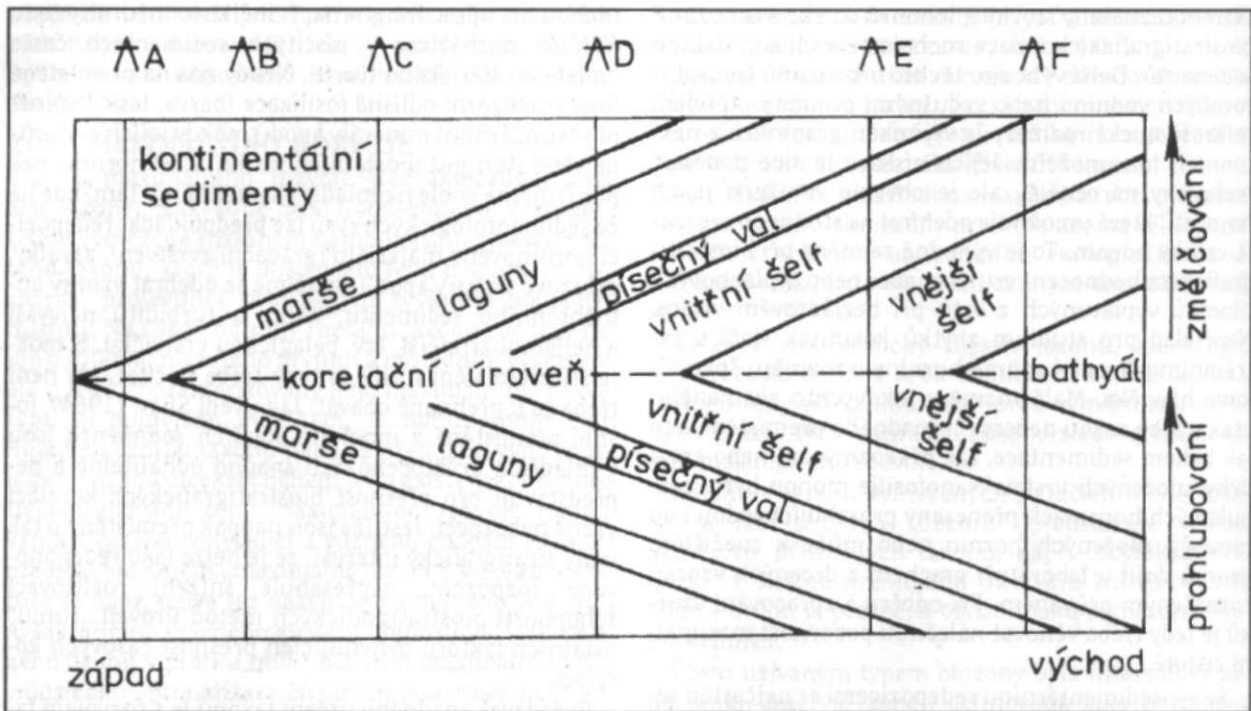
Požadavek snadného určení taxonu je s rozvojem taxonomie stále hůře splnitelný. Určování fosilií je dnes úkolem pro specialisty zabývající se určitými skupinami. Mapující geolog by se měl seznámit s vůdčími makrofosiliemi vyskytujícími se v jeho terénu, ale vždy je třeba, aby jejich určení kontroloval specialista paleontolog. Obtížnost určení je však vyvážena tím, že detailní taxonomické zpracování umožňuje detailnější biostratigrafické členění.

9.4. Kauzální stratigrafické metody - ekostratigrafie, klimatostratigrafie a eventostratigrafie

Stanovení geologického stáří horninových těles přiřazením k biostratigrafickým jednotkám je umožněno změnami paleontologického obsahu vrstev podmíněnými evolucí organismů. Každý fosilní taxon je reprezentantem časového intervalu, ve kterém existoval. Ekologická proměnlivost prostředí však také ovlivňuje distribuci taxonů v prostoru a v čase a působí tak na korelační potenciál biostratigrafických jednotek rušivým vlivem. Změny prostředí v průběhu času snižují přesnost časových korelací tím, že mohou ovlivnit místní stratigrafické úrovně prvních a posledních výskytů taxonů. Prostorová proměnlivost prostředí zase omezuje geografické rozšíření indexových taxonů. Lokální úrovně prvních a posledních výskytů taxonů jsou tedy závislé na místních ekologických podmínkách, a nemusí proto vždy a všude přesně odrážet dobu jejich vzniku nebo vymření. Přesto obsahují nástupy a vymizení taxonů v jednotlivých oblastech a profilech velké množství informací potenciálně použitelných

pro korelační účely. Podmínkou je možnost zjistit, co způsobilo primární odchylky ve stratigrafickém rozšíření taxonů dané oblasti. Metody, které užívají pro časové korelace deduktivně stanovené příčiny změn pozorovaných v geologickém záznamu, nazýváme souhrnně kauzální stratigrafické metody a řadíme k nim ekostratigrafii, klimatostratigrafii a eventostratigrafii.

Informace o sledech ekologicky podmíněných změn paleobiocenóz zpracovává pro stratigrafické účely ekostratigrafie. Zabývá se korelací fosilních ekosystémů, jejich uspořádáním v geochronologickém rámci a určuje časové vztahy mezi změnami prostředí. Spojuje přitom informace taxonomické, biogeografické a evoluční spolu s údaji o sedimentaci a geochronologii do jednotného obrazu. Ekostratigrafická metoda tedy odpovídá současnému trendu v paleontologických výzkumech, který se snaží studovat život v geologické minulosti nejen z hlediska evoluce jedné vývojové li-



Obr. 9-4. Idealizovaný profil představující postupnou transgresi a regresi. V jednotlivých vrtech (A - F) je na základě paleoekologického a sedimentologického rozboru zjištěn sled facií, který je interpretován jako postupné prohlubování, po němž následuje postupné změlčování. Událost maximálního prohloubení, kdy zasáhla transgrese nejdále západním směrem, určuje časový korelační horizont. Upraveno podle V. Pokorného 1953 a M.C. Israelského 1949.

nie nebo jako soubor paleoasociací vůdčích fosilií jednotlivých stratigrafických úrovní, ale i jako systém vzájemných vztahů mezi vyvíjejícími se společenstvy a měnícími se podmínkami vnějšího prostředí. V rámci ekostratigrafie lze sledovat dva základní směry výzkumů: 1) rozlišení a studium paleoekosystémů s cílem detailního propracování stratigrafických schémat a 2) využití ekostratigrafického přístupu pro globální nebo regionální korelace různofaciálních horninových komplexů a pro sledování hranic těchto komplexů. Ekostratigrafie se s úspěchem užívá při analýzách sedimentačních pánví, kde slouží při stratigrafických korelacích faciálně odlišných litostratigrafických jednotek. Způsob, jak korelovat profily jedné sedimentační pánve využitím zákonitostí prostorové proměnlivosti paleobiocenóz, facií a jejich vzájemného vztahu, vypracoval ve 30. letech 20. století R.F. Hekker. Termín ekostratigrafie byl užít v padesátých letech v různých významech O.H. Schindewolfem a H.D. Hedbergem. Současné pojetí tohoto termínu je spojeno s projektem „Ekostratigrafie“ mezinárodního geologického korelačního programu (IGCP) realizovaného v sedmdesátých a osmdesátých letech a s jeho protagonisty A. Martinssonem a A.J. Boucotem. Z hlediska třídění vědních disciplín je ekostratigrafie součástí biostratigrafie. Představuje zobecňující přístup k hodnocení údajů získaných různými metodami, především paleontologickými, geochemickými, strukturními a paleogeografickými, které zkoumají jednotlivé biotické a abiotické složky fosilních ekosystémů a jejich vztahy. Zobecnění výsledků jednotlivých metod poskytuje možnost vytvořit na základě těchto pozorování hypotézu o příčině

pozorovaných změn. Znalost této příčiny umožňuje předvídat, jaké změny proběhly v jiných prostředích se specifickými podmínkami. Tak lze korelovat různé efekty vyvolané stejnou příčinou. Proto řadíme ekostratigrafii k příčinným (kauzálním) stratigrafickým metodám.

Hovoříme-li zde o studiu fosilních ekosystémů, neznamená to, že je pro ekostratigrafické účely nutné popsat beze zbytku všechny jejich složky do nejmenších podrobností. Stačí znát jejich hlavní rysy, které umožňují jednotlivé fosilní ekosystémy definovat a vzájemně je od sebe odlišit.

Hranice mezi paleoekosystémy mohou být ostré nebo pozvolné, a to v závislosti na tom, s jakou rychlostí se měnily jejich znaky. Základní vlastností hranic paleoekosystémů je jejich často diachronní průběh. Tím se podobají litostratigrafickým jednotkám, a mají proto většinou pouze geograficky omezené použití. Určité jevy se však mohou současně projevit v celé pánvi. Některé, jako např. eustatické změny úrovně hladiny světových oceánů nebo klimatické cykly, mohou způsobit synchronní změny dokonce v celém globálním ekosystému. Potom i rozdílná společenstva vzdálených oblastí nebo různých facií mohou zaznamenat stejný trend změn prostředí se stejným časovým uspořádáním.

Nejednodušším příkladem použití ekostratigrafie je korelace kulminačních bodů transgresi a regresí, jak ji popsal Israelsky (1949). Změna paleobiocenóz a facií v různých místech sedimentačních bazénů odráží prohlubování v průběhu transgresi nebo změlčování během regresí různým způsobem. Rozdílné projevy souvisěj např. s různou původní hloubkou, vzdáleností od

břehu, přínosem klastického materiálu, biologickou produktivitou apod. Zpracování sukcesí paleoekosystémů paleoekologickými a dalšími metodami umožňuje sledovat v jednotlivých profilech trendy změn (prohlubování, změlčování apod.). Jako korelační úroveň pak slouží spojnice těch míst v profilech, ve kterých dochází ke změnám trendů. Tyto polohy vznikaly tehdy, když prohlubování nebo změlčování kulminovalo.

Takovéto ekostratigrafické korelace slouží k dalšímu zvýšení přesnosti a detailnosti členění stratigrafických intervalů dosažené předchozím zařazením do biostratigrafických zón. Biostratigrafické zónování a ekostratigrafické korelace je třeba provádět současně, protože nedostatky jedné metody mohou být použitím druhého postupu zmírněny nebo eliminovány.

Východiskem ekostratigrafie je detailní výzkum geologických profilů co největším počtem paleoekologických, petrologických, geochemických a dalších metod, které umožňují zjistit charakter a časové změny jednotlivých složek paleoekosystémů na určitých místech a interpretovat jejich příčiny. Prostorové změny abiotických složek je možno zachytit na mapách znázorňujících rozložení facií. Pro účely ekostratigrafických korelací jsou vhodné pouze oblasti a stratigrafické intervaly, kdy se střídají vrstvy s odlišnou litologií a odlišnými společenstvy organismů. V monotónních sedimentárních sledech již nelze přesnost korelací dosaženou zařazením do biostratigrafických zón ekostratigrafickými metodami zvýšit.

Příkladem stratigrafického intervalu, v němž se v různých regionech rychle střídají různé typy hornin a mění se paleoekologický charakter společenstev, je spodní oligocén. Sledujeme změny paleoekosystémů na třech vzdálených profilech spodnooligocenními horninami: 1) v pouzdřanské jednotce vnějšího flyšového pásma Západních Karpat na jižní Moravě, 2) v pařížské pánvi a 3) na jihozápadním okraji syrské pánve v Libyi.

1. Ve spodnooligocenních pouzdřanských slínech, které se usazovaly na jv. okraji Českého masívu v hloubkách svrchního bathyálu, je společenstvo velkých planktonických foraminifer s dominujícím rodem *Subbotina* postupně nahrazováno paleoasociací s dominujícími malými zástupci rodu *Globigerina* (tedy paleoasociací charakteristickou pro oblasti s vysokou biologickou produktivitou). Zvětšuje se též hojnost zbytků planktonických jednobuněčných řas kokolitek. V nejvyšší části pouzdřanských slínů se objevují společenstva mořských planktonických rozsvívek a hojnost křemitých jehlic hub. Báze nadložního uherčického souvrství je tvořena diatomity a diatomovými jíly, v kterých jsou významnou složkou sladkovodní zástupci rodu *Melosira*. Stenohalinní mořské organismy zde chybějí. Tento faciální přechod lze interpretovat jako důsledek postupného zvyšování množství srážkové vody přicházející ze souše, která obsahovala hojnost živin a rozpouštěného SiO_2 , a ovlivňovala salinitu a biologickou produktivitu příbřežních vod.

2. V pařížské pánvi převládl počátkem oligocénu lagunami vývoj reprezentovaný zelenými jíly od Romainville, na které nasedají vápence od Brie. Ve spodní části obsahují zelené jíly brakické společenstvo měkkýšů. Ve vyšší části se nachází poloha bílých jílu bohatých na gyrogonia parožnatek (rozmnožovacích orgánů sladkovodních řas čeledi *Characeae*). Vápence od Brie obsahují sladkovodní společenstvo měkkýšů se zástupci rodů *Hydrobia*, *Lymnaea*, *Planorbis* atd.

3. Na jz. okraji syrské pánve se ve spodním oligocénu objevují nad sliny a jíly obsahujícími mělkovodní mořské společenstva foraminifer, ústřic a ježovek polohy deltových sedimentů. Ojedinele byly zjištěny i polohy bílých jílu s hojnými

gyrogonii parožnatek. Tento vývoj opět dokládá zvýšení přínosu srážkové vody ze souše.

Paleoekologický vývoj spodního oligocénu v uvedených oblastech svědčí o klimatických změnách, které někde vedly k zvětšení množství dešťových srážek (např. v severní Africe), jinde k sezónnímu zvýšení množství srážkové vody přiváděné do okrajových moří ze souše (v mírném pásmu). Takové projevy odpovídají ochlazení klimatu, které je pro spodní oligocén doloženo analýzou poměru izotopů kyslíku ve schránkách mořských organismů.

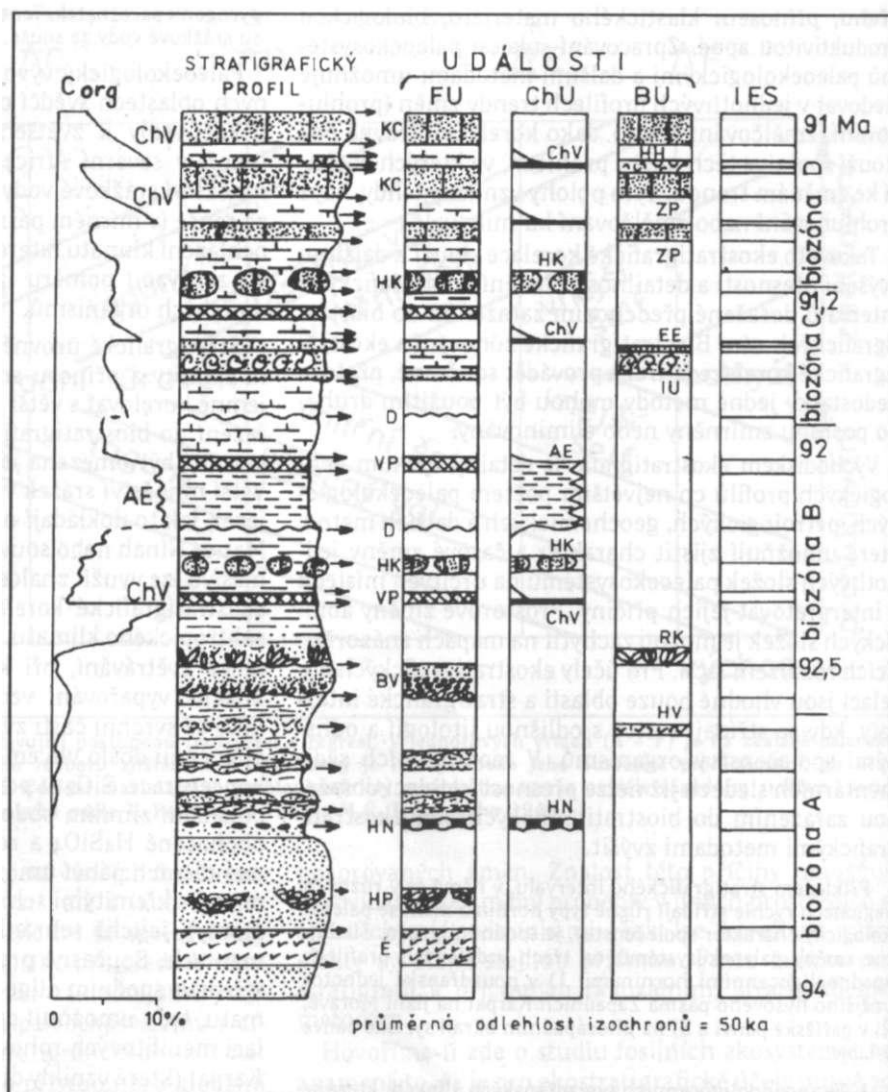
Stratigrafické úrovně s maximálními projevy snížení salinity a přínosu srážkové vody ze souše lze vzájemně korelovat s větší přesností, než to umožňuje zařazení do biostratigrafických zón. Tato korelace však nemusí být omezena jen na oblasti okrajových moří. Větší množství srážek vedlo v severní Africe ke vzniku jezer, jak to dokládají např. v Libyi limnická souvrství Ma'zúl Nínah nebo souvrství Taráb. I v oblasti Českého masívu lze využít znalostí o klimatických změnách pro ekostratigrafické korelace. V eocénu, v podmínkách subtropického klimatu, zde probíhalo intenzivní kaolinitické zvětrávání, při kterém se uvolňovala H_4SiO_4 . Značné vypařování vedlo k hromadění vysráženého SiO_2 ve svrchní části zvětrávacího profilu. Ve spodním oligocénu došlo vlivem klimatických změn ke zvýšení koncentrace SiO_2 v povrchových vodách ve srážkově bohatším zimním období. Zvýšený přítok sladké vody obohacené H_4SiO_4 a rozpouštěnými živinami do sedimentačních pánví umožnil rozkvet autotrofních organismů s křemitými schránkami, jako jsou rozsivky (diatomy), jejichž schránky se pak akumulovaly v sedimentech. Současně probíhající změny životního prostředí ve spodním oligocénu, podmíněné změnami klimatu, tedy umožňují provést ekostratigrafickou korelaci menilitových rohoveců flyšového pásma Západních Karpat (které vznikly diagenézí diatomitů) se spodnooligocenními diatomity kontinentální oblasti Českého masívu, které se vyskytují v Českém středohoří.

Systémovým přístupem a užíváním paleoekologických údajů spadá do ekostratigrafie též metoda zvaná **klimatostratigrafie**. Pro korelační účely užívá pouze změny biotických a abiotických složek ekosystémů souvisejících se změnami klimatu. Zabývá se rekonstrukcí posloupnosti **klimatických typů** v geologické minulosti. Klimatostratigrafie využívá pro stanovení trendu a amplitudy klimatických změn výsledků mnoha metod, např. paleontologických, sedimentologických, geochemických, geomorfologických a dalších. Každá z nich může sama o sobě podávat nějaké svědectví o teplotních podmínkách a množství srážek v době vzniku sedimentů. Ovšem hodnověrné výsledky je možno získat pouze kombinací výsledků různých metod.

Periodicita cyklických klimatických změn se pohybuje od několika let do stovek miliónů let. Pro klimatostratigrafické korelace mají význam cykly trvající přibližně od tisíce let do 1-2 miliónů let. V posledních letech je studován zejména vliv Milankovičových cyklů vznikajících gravitačním působením měsíce a planet na parametry oběžné dráhy Země (viz str. 122).

Cyklické klimatické změny způsobují posun hranic klimatických páسů a tedy i společenstev organismů. Hranice se pohybují v měřítku desítek kilometrů až 1-2 tisíc km. Východiskem klimatostratigrafických korelací je skutečnost, že změna klimatu synchronizuje změny v různých paleobiocenózách nezávisle na facii. Globálně nebo subglobálně sledovatelné klimatické rytmy jsou signálem, který je v sedimentárním záznamu zachycen jako cyklit (soubor hornin, který se usadil během jednoho cyklu cyklicky proměnné charakteristiky) zvaný klimatéma. Klimatéma se skládá z části usazené v době ochlazení klimatu (kryomerní období) a z části usazené v době oteplení klimatu (termomerní období). Metody rekonstrukce migrací klimatických pásem a stanovování klimatem jsou čtyři. 1) litofaciálně-genetická (např. sledování kryogenních textur); 2) ekologicko-paleontologická; 3) geochemická (např. poměr Ca : Mg ve schránkách mořských měkkýšů a 4) izotopická (změny $6 O^{18}$). Ekologicko-paleontologická metoda užívá: 1) druhy indikující určité klima, 2) morfologické změny určitých druhů nebo 3) změny dominant v paleobiocenózách. Popíšme nyní tyto postupy užití paleontologických objektů v klimatostratigrafii podrobněji.

1. Fosilie jako klimatické bioindikátory bývají „kalibrované“ extrapolací klimatických požadavků současných druhů na fylogeneticky blízké druhy fosilních rostlin a živočichů. Druhy užívané jako indikátory paleoklimatických podmínek by měly mít co nejvyhraněnější klimatické požadavky (jako např. čtv/tohorní suchozemští břichonožci), které se v průběhu času neměnily. Klimatické podmínky se pak



Obr. 9-5. Schéma znázorňující různé typy signálů užívaných pro stratigrafické korelace metodou eventové stratigrafie s vysokou rozlišovací schopností (HIRES). Model je prezentován na transgresivní sekvenci sedimentů usazených během eustatického vzestupu hladiny.

Sloupec Corg - obsah organického uhlíku (ChV - anomální výchylka chemického složení použitelná pro korelaci, AE - anoxická událost). Změny chemického složení (obsahu stopových prvků, poměru stabilních izotopů kyslíku a uhlíku, obsah $CaCO_3$ apod.) sedimentů jsou obvyklé signály užívané metodou HIRES.

Zkratky ve stratigrafické kolonce: šipky ukazují, kde všude se v profilech obvykle dají zjistit údaje pro korelace metodou HIRES. Profil byl sestaven Kauffmanem podle skutečných údajů Pratta, Kauffmana a Zelta (1985).

Sloupec FU - údaje o fyzikálních událostech. Typické jsou projevy klimatických cyklů (KC), horizonty s konkréciemi (HK), široce rozšířené plochy nesouhlasného uložení (D), horizonty s fosfátovými, rohovcovými nebo železitými nodulemi (HN), sedimenty hustých proudů (HP), vrstvy usazené při bouřích (BV), polohy s vulkanickým popelem nebo bentonitem (VP) nebo vrstvy efuzivních hornin (E).

Sloupec ChU - údaje o chemických událostech. Typické jsou výrazné krátkodobé výchylky sledovaných geochemických parametrů (ChV), anoxické události (AE), události typu KC, HK a HN (viz výše), které jsou výsledkem chemického srážení.

Sloupec BU - údaje o biologických událostech. Typické jsou doklady rychlé kolonizace (RK), události emigrace (EU) a imigrace (IU), hromadné hynutí (HH), hromadné vymírání (HV) a událost značného zvýšení produktivity (ZP).

Sloupec IES - posloupnost událostí významných pro stratigrafické korelace, v které jsou integrovány údaje získané zhodnocením fyzikálních, chemických a biologických změn. Každá linie v podstatě představuje izochronní plochu. Tyto plochy vymezují soubory hornin vzniklé v době mezi dvěma událostmi. Na zvoleném příkladu křídových sedimentů z oblasti Western Interior v USA je průměrná časová odlehlost izochronních ploch, definovaných událostmi různého typu, 50 000 let. V pravé části schématu je naznačeno přiřazení k biostratigrafickým jednotkám a údaje o radiometrickém stáří.

Upraveno podle Kauffmana 1986.

hodnotí podle relativního zastoupení termofilních organismů nebo poměru skupin s různou klimatickou tolerantností v paleobiocenóze. Každý druh je podle tohoto přístupu hodnocen buď jako teplomilný, nebo chladnomilný a jejich poměr pak udává paleoklimatickou charakteristiku paleobiocenózy. Je možné též využít změn indexu určité stenotermní skupiny (např. cykasovitých rostlin v druhohorách nebo opadavých dřevin v třetihorách), který se vypočte jako poměr zastoupení této skupiny v paleobiocenóze k jeho průměrnému zastoupení ve všech vzorcích.

2. Využití morfologických změn je založeno na pozorování, že určité morfotypy (fenony), tj. určité tvary nebo rozměry nějakého recentního organismu, jsou typické pro určitá klimatická pásma nebo vodní masy určité teploty. Např. malé listy s hodně členitým okrajem jsou charakteristické pro rostliny žijící v chladném klimatu, zatímco v teplém klimatu bývají listy převážně velké, celokrajné a kožovité. Ve vlhkém klimatu mají listy často konec čepele protažený do zúžené špičky. Některé druhy planktonických foraminifer rodu *Globorotalia* mají v chladných vodních masách schránky levotočivé, kdežto v teplejších vodách jsou pravotočivé. Rozměry schránek měkkýšů jsou v chladných vodách menší, než u téhož druhu žijícího v teplejších vodách. Horninová tělesa charakterizovaná určitým morfotypem (fenonem) se nazývají **fenozóny**.

3. Využití změny dominant v paleocenózách pro $V\delta$ - matostratigrafické účely je založeno na statistickém zpracování poměru druhů nebo rodů. Tento způsob se běžně užívá v palynologii. Biostratigrafické zóny definované paleoasociací pylových zrn a spor (palynologické zóny) odrážejí průměrné složení rostlinného pokryvu poměrně velkých oblastí. Podle údajů palynologické analýzy je možno stanovit jak lokální skladbu fytoocenózy (např. rašeliniště, okraj lesa apod.), tak klimatické pásmo. Například tundrový typ pylového spektra je charakterizován přibližně stejným zastoupením typu dřevin, trav i spor, v lesním typu dominuje pyl dřevin, kdežto ve stepním typu dominují pylová zrna trav. Posloupnost palynologických zón v profilu se pak interpretuje jako změna dominant způsobená změnami ve skladbě rostlinných společenstev pod vlivem měnícího se klimatu. Důležité z hlediska klimatostratigrafie je to, že takovéto změny dominant probíhají paralelně v různých fytoocenózách celého klimatického pásma a často i v pásmech sousedních (pak jde o různé dominanty). Díky tomu poskytuje paleoekologické vyhodnocení změn pylových spekter vhodný podklad pro klimatostratigrafické korelace. Kromě palynologické analýzy lze užít i změn v mnoha dalších skupinách organismů - suchozemských měkkýšů, rozsivek, savců a dalších. Základem klimatostratigrafických korelací jsou pak sledy typů klimatu, které jsou pro jednotlivé korelované profily vypracovány na základě paleoekologických, sedimentologických, izotopových a dalších údajů.

Největší potenciální možnost využití má klimatostratigrafie pro členění čtvrtohor, protože umožňuje sestavení jednotného korelačního systému založeného na posloupnosti pylových zrn, foraminiferových chro-

noklin, glaciálních cyklů, cyklů eustatických pohybů hladiny světových oceánů, izotopových termometrických křivek, rytmů karbonátové sedimentace atd.

Celá řada badatelů však dosud pochybuje o korelačním potenciálu klimatostratigrafie. Poukazují na různé rušivé vlivy, jako jsou časové rozdíly v reakci ekosystémů na změny klimatu způsobené jejich různou stabilitou nebo na opačné trendy změn klimatu současně probíhající v různých zeměpisných šířkách (např. zalednění v polárních oblastech odpovídají aridní období v tropickém pásmu a pluvialní období v mediteránní oblasti). Dále uvádějí, že zalednění se na jednotlivých kontinentech objevuje v různé době a že hranice klimatostratigraficky vymezených zón (klimatem) neodpovídají hranicím biostratigrafických zón. Přes tyto připomínky však zůstává skutečností, že rytmické klimatické změny probíhaly synchronně, i když na různých místech s různou amplitudou. Klimatostratigrafie (stejně jako ekostratigrafie nebo eventostratigrafie) není metoda, která by vycházela pouze z mechanického srovnávání křivek. Předpokládá obsáhlou kauzální analýzu, která vysvětluje i diachronitu některých jevů, i opačné trendy u současně probíhajících procesů. Korelační kritéria musí být vždy znovu zvažována v souladu s tím, jak jsou zjišťována nová fakta a poznávány dosud neznámé souvislosti.

Syntetickým přístupem ke stratigrafickým korelacím je též **eventová stratigrafie**, čili **eventostratigrafie** (z latinského *eventus* - událost). Tato metoda užívá k členění geologické minulosti více méně rychlých mimořádných událostí, které se projeví v určité oblasti nebo i celosvětově a zanechaly v geologickém záznamu nějaké svědectví. Eventová stratigrafie vychází z empirické zkušenosti, že náhlé události, často katastrofického rázu, ovlivňují stratigraficky záznam mnohem výrazněji než dlouhá klidná období bez výrazných změn. Derek V. Ager, jehož práce z roku 1973 byla základem pro vytvoření konceptu eventostratigrafie, proto přirovnával geologickou historii kterékoli části Země k životu vojáka, který prožívá dlouhá období nudy přerušovaná krátkými obdobími hrůzy.

Událostí využitelných pro stratigrafické korelace je celá řada, dosud však není mezi stratigrafy shoda, zda všechny dále uvedené změny mají být nazývány událostmi ve smyslu eventostratigrafie. Termínem *event* jsou běžně označovány jak příčiny dějů tak jejich projevy nebo důsledky, děje trvající sekundy i milióny let. Za *eventy* jsou považovány události biologické (vymírání, objevení nových taxonů, změny paleobiocenóz), paleomagnetické (změna polarit geomagnetického pole), chemické (změna poměrů izotopů kyslíku, uhlíku, množství stopových prvků, např. iridia apod.), sedimentologické (turbidity, tempestity, periodity - např. varvy, inundity - sedimenty velkých povodí), klimatické (zalednění, dezertifikace), vulkanické, seizmické (tsunamiy), tektonické (změny v rychlosti rozpínání středooceánských hřbetů) nebo kosmické (impakty meteoritů s následným vznikem tsunami, šokových jevů, vznikem tektitů atd.). Z výčtu *eventů* vidíme, že se často jedná o změny a jevy, které jsou pro stratigrafické korelace užívány nezávisle na koncepci eventostratigrafie.

tigrafie. V čem je tedy specifická tohoto přístupu? Je to interpretativní, vysvětlující charakter eventostratigrafie, založený na zhodnocení výsledků různých metod. Eventostratigrafie hledá příčiny změn pozorovaných v geologickém záznamu. Například litologicky definovaný korelační horizont oolitických vápenců může být v profilu vysvětlen jako projev změlčení, tedy určité události, eventu, který se v oblasti hlubšího sublitorálu může projevit změnou dominant ve společenstvech bentózních organismů. Úroveň nástupu sedimentace oolitických vápenců a změny společenstev pak může být korelována jako důsledek jednoho eventu. Jiným příkladem může být zvýšení koncentrace iridia, změny poměru izotopů kyslíku a uhlíku, výskyt mikrotektitů a hromadné vymírání v určité stratigrafické úrovni, což lze vysvětlit jako efekty jedné společné příčiny - dopadu meteoritu. Kauzální spojení různých změn umožňuje předpokládat jejich izochronitu a tím i přesnější a mnohostrannější užití při stratigrafických korelacích.

Eventostratigrafii tedy můžeme definovat jako stratigrafickou metodu, která shromažďuje všechny dostupné údaje o změnách, které proběhly ve vzájemné souvislosti v určité době v litosféře, atmosféře, hydrosféře a biosféře. Jejich vzájemná souvislost umožňuje interpretovat společnou příčinu, která k pozorovaným změnám vedla. Tato příčina je onou událostí, která umožňuje časové korelace. Lze ji deduktivně stanovit z řady chemických, fyzikálních a paleontologických signálů, které se zachovaly v litosféře.

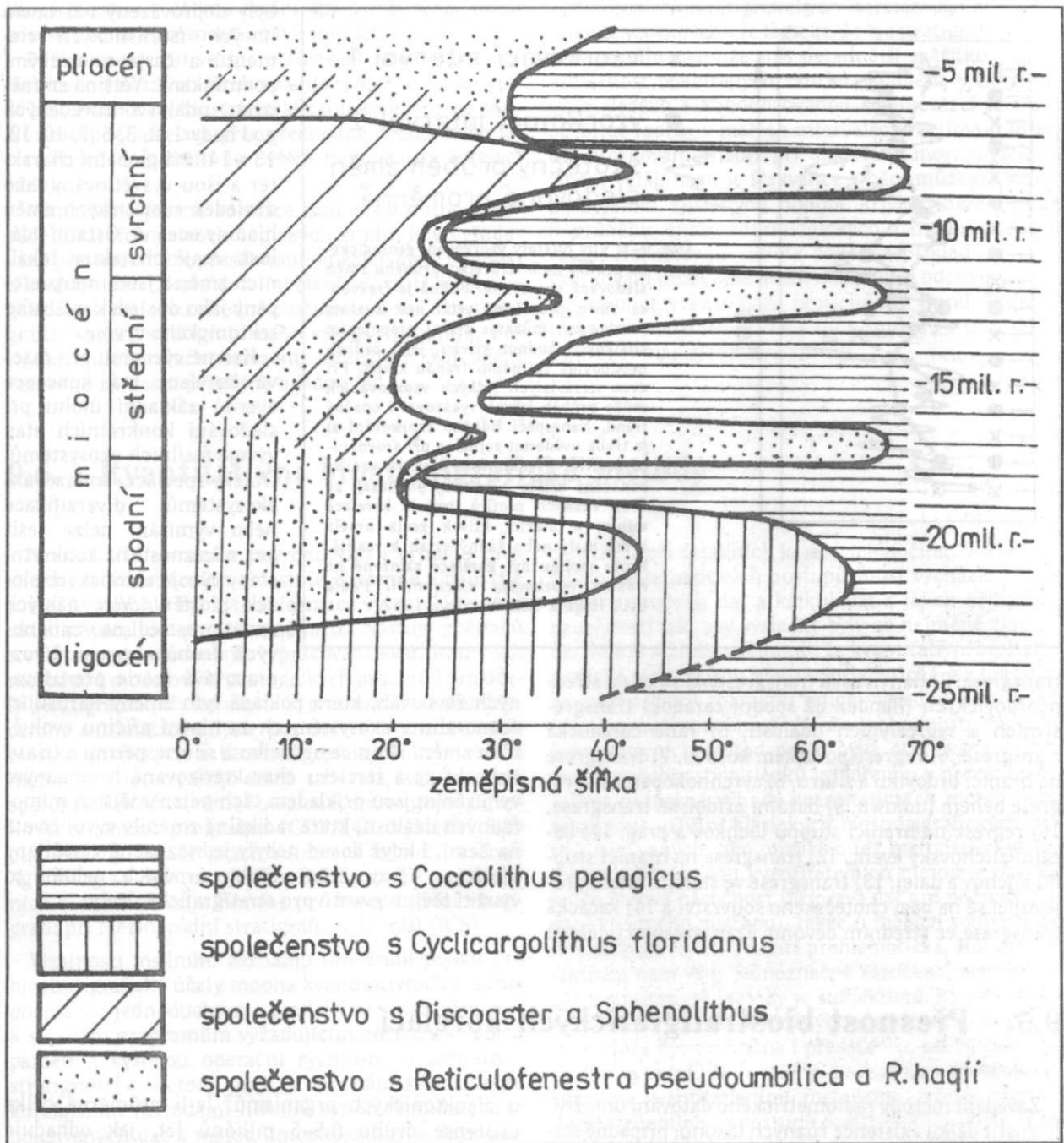
Jako příklad rozmanitosti efektů jedné události uvedme eustatické změny úrovně hladiny oceánů. Ovlivňují celou řadu fyzikálních faktorů životního prostředí: klima, množství srážek, mořské proudy, paleogeografii apod. Změny těchto faktorů pak vedou ke změnám paleoekologických, litologických, sedimentologických, geochemických a dalších charakteristik. V různých prostředích se tyto signály projeví sice různě, ale to právě umožňuje eventostratigrafická metoda předvídat, takže mohou být korelovány změny vyvolané jednou příčinou i v případě, když jsou různého typu. Všimněme si podrobněji řetězce vzájemně souvisejících událostí vyvolaných velkým eustatickým poklesem hladiny světového oceánu. V okrajových bazénech může dojít k omezení komunikace s otevřeným mořem a v důsledku toho ke změnám salinity, vzniku anoxického prostředí u dna, vymizení některých druhů nebo k vývoji endemitů. V globálním měřítku dojde ke zvětšení plochy souší, zvětší se albedo a dojde k ochlazení klimatu. Menší plocha šelfů a nižší teplota vede k přesunu těžiště karbonátové sedimentace ze šelfů do pelagické oblasti, klesá kompenzační hloubka karbonátů. Mění se izotopové složení uhlíku a kyslíku v karbonátech. Pokles teploty vede ke zvýšení teplotního gradientu (rozdílu teplot mezi polární a tropickou oblastí), mořské proudy jsou rychlejší a často erodují oceánské dno (důsledkem jsou časté hiáty). Snížení teploty vede k posunu klimatických pásem, případně k vymírání a migracím organismů, snižuje se diverzita společenstev mírného a polárního pásma. Klimatické změny vedou k posunům humidních a aridních pásem

na souši. Pokles hladiny oceánů mění erozní bázi na souši, řeky se zařezávají hlouběji, šelfové sedimenty jsou zčásti redeponovány do hlubších sedimentačních prostorů (na šelfech jsou v této době časté hiáty, na kontinentálním úpatí probíhá rychlá akumulace sedimentů dopravovaných sem převážně turbiditními proudy). Všechny změny vzniklé v důsledku jedné události - v tomto případě globálního poklesu hladiny oceánů - pak umožňují komplexnější přístup ke stratigrafickým korelacím, a tím také jejich větší přesnost, větší geografický rozsah a menší závislost na faciální proměnlivosti.

Eventostratigrafie pracuje v několika krocích:

- 1) shromáždění údajů o změnách nejrůznějších charakteristik v sledovaném intervalu v různých oblastech (např. změny litologické, poměru izotopů, zastoupení stopových prvků, diskordance, prohloubení, vyměření fosilního taxonu nebo taxonů, změna společenstva atd.),
- 2) ověření současnosti těchto změn
- a 3) vytvoření teorie či hypotézy, která vysvětluje příčiny a vzájemné vztahy těchto změn. Tyto teorie pak umožňují usuzovat, jak se přesně datované eventy známé v jedné oblasti mohou projevit v jiné oblasti. Předpokládané projevy jsou pak vyhledávány, a jestliže chybí doklady o jejich přesné stratigrafické pozici, dovolu je eventová stratigrafie jejich časovou korelaci. Příkladem může být přesné datování vzniku hlubokého zářiznutí údolí Nilu, které bylo zjištěno pod mladými usazeninami. Významným eventem ve středomořské oblasti bylo vysychání Středozemního moře koncem miocénu v messinském věku. Hypotéza o této události byla indukována z výsledků hlubokomořského vrtání, kterým byly zastiženy v hlubokých částech Středozemního moře mocné uloženiny evaporitů messinského stáří. Datování tohoto eventu umožnily detailní biostratigrafické výzkumy podložních a nadložních mořských sedimentů. Předpoklad řádově více jak kilometrového snížení erozní báze umožňuje očekávat i zvětšení erozní činnosti Nilu a vytvoření hlubokého údolí. To odpovídá skutečnosti zjištěné geofyzikálními metodami. Tak umožňuje hypotéza eventu vysychání Středozemního moře provést stratigrafickou korelaci dobře datovaných změn v mořské oblasti se změnami v přilehlých kontinentálních oblastech.

Paleontologie poskytuje eventostratigrafii důležité údaje studiem biologických událostí. Biologické eventy lze rozdělit podle jejich regionálního rozsahu na místní (projevují se pouze v části sedimentačních pánví), regionální (projevují se v celých, i rozsáhlých sedimentačních pánvích, mořích či oceánech) a globální (projevují se synchronně ve vrstvách dvou či více velkých regionů). Regionální a globální bioeventy jsou důležitou složkou detailní korelační stratigrafické metody nazvané Kauffmanem (1986) high-resolution event stratigraphy (HIRES). Tato metoda kombinuje užití biostratigrafických zón se všemi dostupnými korelačními kritérii a odpovídá svou koncepcí eventostratigrafii. Specifické pro ni je velmi detailní studium profilů, doslova centimetr po centimetru, které umožňuje stratigrafické rozlišení s přesností až 50 000 let. Kauffman (1986) rozeznává osm základních typů bioe-

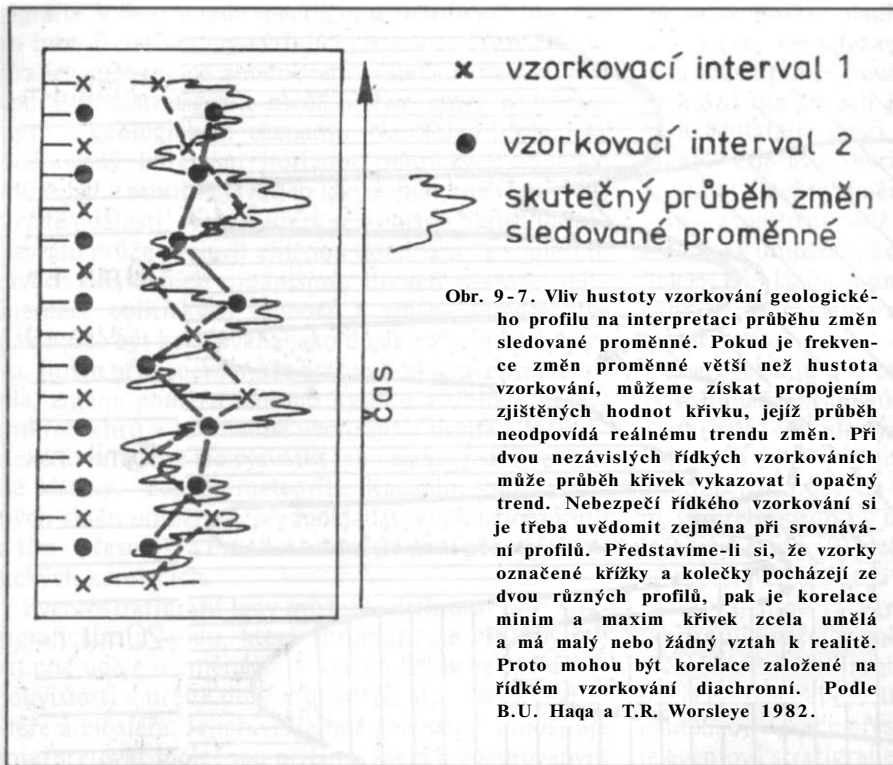


Obr. 9-6. Cyklické posuny společenstev vápnitého nanoplanktonu k severu a k jihu během miocénu, jak byly zjištěny v hlubokomořských vrtech v severním Atlantiku. Větší posuny relativně teplomilnějších společenstev středních zeměpisných šířek směrem k severu odpovídají klimatickým výkyvům a mohou být užity pro zjemnění biostratigrafického členění profilů ve vyšších zeměpisných šířkách. Tam se totiž obvykle nevyskytují teplomilné taxony nízkých zeměpisných šířek, které jsou užívány jako vůdčí druhy pro celosvětové korelace. Upraveno podle B.U. Haq a T.R. Worsleye 1982.

ventů: 1) náhlé evoluční události (vznik nových taxonů); 2) náhlé a výrazné zvětšení počtu jedinců v populaci; 3) zvýšení produktivity (synchronní zvýšení počtu jedinců různých taxonů, obvykle planktonických a nektonických); 4) imigrační a emigrační události; 5) ekostatigrafické události (náhlé změny složení a struktury společenstev); 6) události regionální kolonizace mořského dna (odraz změny prostředí při dně, např. obsahu kyslíku nebo charakteru sedimentace); 7) udá-

losti hromadného hynutí a 8) události hromadného vymírání.

Konkrétním příkladem eventů, které můžeme sledovat na našem území jsou transgresivní a regresivní události ve starších prvohorách barrandienské oblasti, jak byly rozeznány Chlupáčem a Kukalem (1988) na základě paleoekologických, biostratigrafických a sedimentologických výzkumů. Jsou to 1) raně středokambriické transgrese a následující regrese, 2) tremadocká



transgrese, 3) llanvirnská transgrese, 4) skupina středněordovických (llandeil až spodní caradok) transgresivních a regresivních událostí, 5) raně caradocká transgrese, 6) regrese počátkem kosovu, 7) transgrese na hranici ordoviku a siluru, 8) svrchnokopaninská regrese během ludlowu, 9) bazální přídolská transgrese, 10) regrese na hranici stupňů lochkov a prag, 11) bazální zlíchovský event, 12) transgrese na hranici stupňů zlíchov a dalej; 13) transgrese ve starším eifelu projevující se na bázi chotečského souvrství a 14) kačácká transgrese ve středním devonu. Transgresivní události

byly doprovázeny nástupem nových faunistických elementů a často anoxickými podmínkami. Většina zmíněných událostí (uvedených pod body 1, 2, 3, 6, 7, 10, 12, 13 a 14) má globální charakter a jsou vysvětlovány jako důsledek eustatických změn hladiny oceánů. Ostatní události mají charakter lokálních změn a jsou interpretovány jako důsledek místního tektonického vývoje.

Kromě významu pro časové korelace má koncepce eventů základní úlohu při sledování konkrétních etap vývoje fosilních ekosystémů. Otázky speciace, zmrazování ekosystémů, diverzifikace nebo vymírání nelze řešit bez návaznosti na konkrétní etapy vývoje abiotických složek biosféry. Vliv náhlých změn prostředí na vznik nových druhů organismů rozpracovává teorie přerušovaných rovnováh, která pokládá tyto změny narušující rovnováhu v ekosystémech za hlavní příčinu evolučních změn. Hranice ordoviku a siluru, permu a triasu nebo křídý a terciéru charakterizované hromadným vymíráním jsou příkladem těch nejznámějších mimořádných událostí, které radikálně změnily vývoj života na Zemi. I když dosud nebyly jednoznačně vysvětleny všechny příčiny změn v těchto úrovních, nebrání to využití těchto eventů pro stratigrafické účely.

9.5. Přesnost biostratigrafických korelací

Zavedení metody radiometrického datování umožnilo zjistit délku existence různých taxonů, případně stanovit časový interval odpovídající biostratigrafickým zónám v jednotkách „absolutní“ časoměry, tedy v rocích a tím zjistit i přesnost biostratigrafických korelací.

Rozlišovací potenciál biostratigrafických metod ovlivňuje řada faktorů. Jedním z nich je vzdálenost korelovaných oblastí, zejména příslušnost k různým biogeografickým provinciím. Přesnost korelací uvnitř provincie je mnohem větší než v případě korelací mezi biogeografickými provinciemi. Rozdíly ve složení např. šelfových bentózních společenstev vzdálených oblastí jsou důvodem, proč je většina interkontinentálních korelací podle bentosu založena spíše na vhodných indexových druzích (nebo častěji rodech) než na srovnávání celých společenstev. Příznivější situace je

u planktonických organismů. Je-li průměrná délka existence druhu 0,5-5 miliónů let, jak odhaduje Simpson (1952), udává toto rozmezí i přesnost biostratigrafických korelací podle zóny rozsahu. Délka existence rodů je ještě mnohem delší. Pro rody třetihorních šelem udává Simpson (1953) průměrnou dobu existence 8 miliónů let, pro rody třetihorních mlžů dokonce 78 miliónů. Z toho vidíme, že délka existence taxonů je různá, a proto kolísá i detailnost stratigrafických členění podle vůdčích zkamenělin. Použitím více taxonů se může korelace značně zlepšit. Délka existence biozón v mladších třetihorách stanovených podle savčí fauny je 0,5-0,8 miliónů let, podle planktonických foraminifer 0,25-1,4 milióny, podle vápňitého nanoplanktonu 0,2-4 milióny, měkčí fauna kaspické oblasti umožňuje členění s přesností 0,3-1,5 miliónů let. V paleozoiku jsou nejcitlivějším měřítkem graptolity

litové biozóny s délkou trvání 0,5-1 mil. let a kondontové zóny s přesností až 0,2 mil. let.

Pokud neexistují ve společenstvech vzdálených oblastí nebo v různých faciích žádné společné prvky, které by umožňovaly biostratigrafickou korelaci, lze použít postupné korelace přes přechodné oblasti nebo facie. Tímto způsobem se ovšem nepřesností korelací sčítají.

Mimořádně přesné korelace jsou často nutné v případě lokálních paleoekologických studií, kdy vyžadovaná přesnost může přesáhnout omezení dané rychlostí evoluce. Pro taková detailní členění uvnitř biostratigrafických zón jsou vhodné postupy užívané ekostratigrafií, klimatostratigrafií nebo eventostratigrafií. Poskytují další korelační horizonty umožňující zpřesnění časového zařazení přibližně o jeden řád.

Přesnost biostratigrafických korelací závisí též na hustotě vzorkování. Je logické, že biostratigrafické členění profilu nemůže mít detailnější měřítko, než je vzdálenost odebíraných vzorků. Zejména v horninových sledech s kondenzovanou sedimentací je třeba odebírat vzorky v malých intervalech. Volíme-li interval vzorkování (např. při sledování morfologických změn) větší, nežli je frekvence změn, můžeme dostat propojením zjištěných hodnot křivky, které nemají k průběhu změn morfologických parametrů žádný vztah. Na obrázku vidíme dokonce příklad, že dvojí vzorkování může vést ke křivkám zcela odchylným nebo dokonce vykazujícím protichůdný trend. Proto je třeba volit hustotu vzorkování v souladu s tím, jakou frekvenci mají sledované změny.

9.6. Kvantitativní biostratigrafické metody

Množství informací z povrchového i vrtného průzkumu sedimentárních oblastí je ohromné a neustále roste. Aby mohly být tyto informace využity, je nutné ukládat data do paměti počítačů. Nástup počítačů s velkou pamětí umožnil vypracování kvantitativních metod pro modelování geologických procesů i pro účely stratigrafických korelací. Vypracováním a zhodnocením automatizovaných postupů a kvantitativních biostratigrafických a litostratigrafických korelačních metod se v letech 1976-1986 zabývala řada badatelů spolupracujících v rámci mezinárodního geologického korelačního programu IGCP 148. Výsledky byly publikovány v řadě prací, souhrnně o nich referuje Agterberg a Gradstein (1988). Další rozvoj kvantitativních technik sleduje Komise pro kvantitativní stratigrafií při Mezinárodní stratigrafické komisi (ICS).

Vlastnosti fosilního záznamu umožňují použít pro biostratigrafické účely mnoha kvantitativních technik počínajíc jednoduchými grafickými metodami až k složitým programům vyžadujícím počítače s velkou pamětí a vysokou operační rychlostí. Kvantitativní stratigrafické metody mají ve srovnání s klasickými korelačními metodami několik výhod. Standardizace používaných dat a metod umožňuje, aby se kvantitativními biostratigrafickými korelacemi zabývali i zájemci, kteří nejsou specialisty paleontologie nebo biostratigrary. Hlavní výhoda spočívá v tom, že vyloučení subjektivních hledisek při výběru dat a jejich hodnocení, při současném využití velkého množství údajů, poskytuje objektivnější výsledky s možností detailnějšího stratigrafického členění a přesnější korelace stratigrafických profilů.

Ovšem ani standardizované zpracování velkého množství paleontologických dat nezaručuje, že získané výsledky budou odpovídat stoprocentně skutečnosti. Je to způsobeno nejednoznačností paleontologických dat v případě neúměrně vysokých požadavků na podrobnost biostratigrafického členění. Není to tedy chyba kvantitativních metod. S touto nejednoznačnos-

tí je třeba při detailních korelacích počítat. Volba použitých matematických postupů musí vycházet z charakteru souboru dat a kalkulovat s jejich případnou neurčitostí tak, aby výsledky byly co nejméně zkreslené. Dále je si třeba uvědomit, že kvantitativní biostratigrafické metody jsou převážně statistické, a z toho plyne stochastický charakter jejich výsledků, tedy jejich určitá pravděpodobnost. Míra věrohodnosti výsledků kvantitativních metod proto bývá oceňována úrovní pravděpodobnosti výsledků vyjádřenou v procentech.

Přes nesporné výhody kvantitativních metod nelze zavrhnout užívání klasických biostratigrafických metod, nazývaných jako protiklad též metodami kvalitativními. Nevýhodou kvantitativních metod je obvykle jejich časová náročnost (příprava dat pro počítač, hledání vhodného postupu), takže u malých souborů dat je vhodnost jejich použití problematická. Rovněž objektivita není vždy jednoznačně zaručena, protože výběr kvantitativní metody je subjektivní. Volba metody nebo některého z více možných algoritmů v rámci metody může být ovlivněna i představou, jak by měly výsledky vypadat. Je-li stejný soubor dat zpracováván různými kvantitativními metodami, mohou být výsledky jednotlivých postupů dosti odlišné, někdy i protichůdné. Vzhledem k tomu, že se kvantitativní metody začaly v biostratigrafii více užívat až v 70. letech, lze očekávat jejich další rozvoj a zvyšování jejich věrohodnosti. V každém případě získáme nejlepší výsledky tehdy, uijeme-li zároveň metody kvantitativní i klasické a jejich výstupy kontrolujeme a doplňujeme.

9.6.1. Charakter vstupních údajů

Soubor dat zpracováváný kvantitativními biostratigrafickými metodami obsahuje údaje, které byly získány specialisty paleontologie studiem fosilního obsahu vzorků pocházejících z geologických profilů, vrtů nebo izolovaných povrchových odběrů. Pro kvantitativní zpracování jsou nevhodnější měřené profily a vrty,

protože v případě izolovaných vzorků nelze některé metody (např. sekvenční nebo grafické) vůbec užít.

Jednotlivé kvantitativní metody mohou pracovat buďto s údaji o přítomnosti či absenci taxonu, o intervalu vertikálního rozsahu taxonu, o pozici stratigraficky prvního nebo posledního výskytu taxonu, nebo s údaji o biometrických změnách morfologických parametrů, které se mění v průběhu existence taxonu. Zvláštní skupinu údajů představují paleoekologické charakteristiky dané relativní četností taxonů ve vzorku.

Údaje o výskytu jednotlivých taxonů (nebo o biometrické hodnotě určitého morfologického parametru) ve vzorcích se prezentují ve tvaru matice, kde jsou ve sloupcích jednotlivé taxony a v řádcích vzorky. Přítomnost taxonu má hodnotu 1, absence 0. Mimo prostého konstatování přítomnosti nebo absence lze procentuálně vyjádřit, jaký podíl představují jedinci určitého taxonu v rámci celé oryktocenózy nebo paleoasociace jednoho vzorku. U mnoha kvantitativních metod se jako užitečná úprava vstupních dat zavádí tzv. průběžný výskyt (angl. range-through method). Taxon je v tomto případě uváděn ve stratigrafickém profilu jako přítomný ve všech vzorcích mezi stratigraficky nejnižším a nejvyšším výskytem, i když nebyl v některém vzorku zjištěn. Oprávněnost užití údajů o výskytu v průběžné podobě je dána faktem, že předmětem biostratigrafického zájmu je spíše časový interval, v kterém taxon existoval, než proměnlivost výskytu. Pro první a poslední výskyt taxonu je v popisu kvantitativních metod užíván termín **paleontologická** nebo **biostratigrafická událost**.

Vstupní data mohou být do kvantitativních metod zaváděna jako vážená nebo nevážená. Při nevážených údajích má přítomnost každého taxonu stejnou biostratigrafickou hodnotu vyjádřenou číslem '1. U váženého údaje je pro každý taxon vyjádřena míra významu jeho přítomnosti pro biostratigrafické závěry číselně (hodnoty 0 až 1). Význam **vážení biostratigrafické hodnoty přítomnosti taxonu** si uvědomíme, když probere všechny možné příčiny přítomnosti nebo absence fosilního taxonu ve vzorku. Přítomnost taxonu může být, kromě skutečného svědectví o výskytu, způsobena jeho redepozicí během sedimentace, znečištěním při vzorkování nebo špatným určením. To, že nebyl taxon nalezen, může mít ještě víc příčin. Buď v době, kdy vznikala hornina zkoumaného vzorku, taxon nežil, nebo se v oblasti jejího vzniku nevyskytoval z důvodů ekologických nebo biogeografických. Pokud v místě vzniku horniny žil a jeho zbytky nebyly nalezeny, může to být způsobeno špatným zachováním, malou populační hustotou, velkou sedimentační rychlostí, řídkým vzorkováním nebo opět chybou v určení.

Gradstein (1985) uvádí následující faktory ovlivňující biostratigrafickou spolehlivost nálezu taxonu:

1) hojnost nalezeného druhu ve vzorku, 2) faktor hodnotící, zda je taxon součástí evoluční linie, která se vyvíjela ve studovaném areálu nebo zda imigroval, 3) faktor hodnotící, zdaje znám předek nebo potomek taxonu, případně charakter morfologického přechodu, 4) snadnost odlišení taxonu od ostatních společně se

vyskytujících fosilií na základě diferenční diagnózy, 5) relativní stav zachování společenstva vzhledem k zachování taxonu, 6) přerušovanost nebo nepřerušovanost výskytu taxonu nad a pod vzorkem, 7) umístění studované lokality vzhledem k areálu rozšíření taxonu a 8) ohodnocení možností redepozice. Výpočet indexů spolehlivosti na základě tolika faktorů bývá zdoluhavý a kvantitativní ocenění některých faktorů je subjektivní. Proto lze pro vážení biostratigrafické významnosti přítomnosti taxonu užít jednoduššího **indexu relativní biostratigrafické hodnoty** (zkratka RBV z anglického relative biostratigraphic value). Vypočítává se ze tří základních faktorů ovlivňujících biostratigrafický význam, jejichž hodnota se mění v rozmezí 0 až 1. Jsou to:

1) vertikální stratigrafický rozsah (V). Počítá se jako poměr mocnosti intervalu sedimentů, ve kterém se taxon vyskytuje, k celkové mocnosti profilu. Nedostatkem takto formulovaného faktoru je, že pomíjí vliv změny rychlosti sedimentace, místních diskordancí nebo tektonického opakování částí profilů. Pro praktické účely vyhovuje svou jednoduchostí.

2) faktor nezávislosti výskytu na facií (F). Počítá se jako poměr počtu facií, ve kterých byl taxon zjištěn, k celkovému počtu facií v profilu (nebo v zóně rozsahu taxonu).

3) geografické rozšíření (G). Počítá se jako poměr počtu profilů nebo lokalit, ve kterých se taxon vyskytuje, k celkovému počtu profilů a lokalit (nebo k celkovému počtu profilů a lokalit, ve kterých je vyvinuta facie příhodná pro výskyt taxonu).

Nejlepší vůdčí fosilie mají vysoké hodnoty faktorů F a G a nízké hodnoty faktoru V. Relativní biostratigrafická hodnota taxonu se může počítat několika způsoby:

$$RBV = F(1 - V) + (1 + F)G$$

(při tomto postupu dosahují vysokých hodnot RBV i taxony značně závislé na facií);

$$RBV = \frac{F(1 - V) + G(1 - V)}{2}$$

(zdůrazněn je význam faktoru V);

$$RBV = \frac{G + F + (1 - V)}{3}$$

(jednoduchý průměr nezdůrazňující žádný faktor).

V případě, že pracujeme pouze s taxony širokého geografického rozšíření a nízké faciální závislosti (např. planktonickými mikrofosiliemi), může být k ocenění biostratigrafického významu nálezu užito pouze faktoru V.

$$RBV = (1 - V)$$

Index relativní biostratigrafické hodnoty nabyva hodnot v intervalu 0 až 1. Čím je hodnota RBV vyšší, tím má v daných podmínkách taxon větší význam pro biostratigrafické korelace.

Indexu RBV lze užit dvěma způsoby. Ve vážených kvantitativních metodách je v matici vstupních dat přítomnost taxonu vyznačena jeho indexem RBV. Koeficient podobnosti dvou vzorků pak bude závislý nejen na počtu společných taxonů, ale i na biostratigrafickém významu taxonů. Druhým způsobem využití je eliminace taxonů s nízkou hodnotou RBV ze souboru dat.

Přesnost všech biostratigrafických metod, včetně kvantitativních, je ovlivňována nejednotností v taxonomickém zpracování fosilií. Problémy spojené s nedostupností literatury, vnitrodruhovou variabilitou, pojetím druhu v paleontologii, složitou synonymikou nebo s nekvalifikovaným zpracováním vedou někdy k nomenklatorickým rozdílům. Pro tytéž taxony jsou pak v odborné literatuře používány různé názvy nebo naopak jsou pod jedním názvem různými autory uváděny odlišné taxony. Sjednocení užitě nomenklatury jedním specialistou nebo skupinou specialistů vycházejících ze stejné taxonomické koncepce je tedy nutným východiskem před dalším zpracováním vstupních dat. Zavádění nových technik, které digitalizují analogový obraz nebo popisují tvar pomocí tvarových rovnic nezávislých na velikosti objektů, jistě pomůže zvýšit objektivitu určování zkamenělin a povede k dalšímu snížení subjektivity v biostratigrafických metodách.

9.6.2. Přehled základních kvantitativních metod

Kvantitativní biostratigrafické metody můžeme rozdělit podle způsobu jakým zpracovávají paleontologická data do dvou základních skupin. Multivariační metody sledují vztahy mezi objekty (vzorky) na základě současného zhodnocení mnoha proměnných (taxonů přítomných ve vzorcích), které je charakterizují. Sekvenční metody hledají správnou posloupnost paleontologických událostí (prvních a posledních výskytů taxonů) a jejich stratigrafickou odlehlost.

9.6.2.1. Multivariační metody

Většina multivariačních biostratigrafických metod pracuje na principu zóny společenstva nebo zóny společného rozsahu, protože tak může být využito předností těchto metod, tj. současného zhodnocení vztahů mnoha vzorků na základě celého paleontologického obsahu.

Kvantitativní biostratigrafické metody na principu zóny společenstva použil již před 150 lety Charles Lyell, když rozdělil třetihory na pliocén, miocén a eocén podle zmenšujícího se procenta do recentu přežívajících druhů měkkýšů v paleobiocenózách. Až v 50. letech 20. století byl počet společných taxonů znovu využit, a to pro výpočet **koeficientu podobnosti paleobiocenóz**. Nejprve jej použil G.G. Simpson pro biogeografické účely. Později našel uplatnění i ve stratigrafii a dnes je východiskem většiny multivariačních biostratigrafických metod. Stanovení koeficientu podobnosti zmenšuje množství informací poskytovaných paleontologickým rozbořem a ovlivňuje tedy rozhod-

ným způsobem výsledky multivariačních metod, které jej užívají. Koeficienty se podle principu výpočtu rozdělují na koeficienty korelační, koeficienty míry vzdálenosti a asociační koeficienty.

Korelační koeficienty vyjadřují míru závislosti mezi dvěma nebo více vzorky na základě v nich zjištěných taxonů. Příkladem korelačního koeficientu je koeficient $\cos \phi$. Je to úhlová míra podobnosti, kterou si nejlépe představíme na následujícím geometrickém modelu. V mnohorozměrném souřadnicovém systému, kde souřadnice představují jednotlivé taxony (taxon - space), jsou vzorky představovány vektory podle taxonů v nich přítomných. Úhel mezi vektory dvou vzorků pak je mírou jejich podobnosti. Jestliže se tento úhel rovná 0° , pak jde o vzorky totožné, je-li 90° , jde o vzorky diametrálně odlišné, které nemají ani jeden společný taxon.

Koeficient míry vzdálenosti vychází ze stejného mnohorozměrného souřadnicového systému jako úhlová míra podobnosti. Odpovídá vzdálenosti dvou bodů, které představují pozici vzorků v tomto taxonomickém prostoru. Koeficient míry vzdálenosti vypočteme z následujícího vztahu:

$$D_{ij} = \sqrt{\frac{\sum_{k=1}^n (X_{ik} - X_{jk})^2}{N}}$$

kde X_{ik} je procenty vyjádřený podíl k -tého taxonu ve společenstvu i -tého vzorku, X_{jk} je procenty vyjádřený podíl k -tého taxonu ve společenstvu j -tého vzorku, N je počet taxonů zjištěných ve zkoumaných vzorcích. Čím je větší vzdálenost mezi body, tím jsou si společenstva méně podobná.

Asociační koeficienty vyjadřují podobnost dvou vzorků podle poměru počtu taxonů společných oběma vzorkům k taxonům zjištěným pouze v jednom z nich.

K výpočtu asociačních koeficientů může být užito mnoha vzorců. V biostratigrafii se nejčastěji užívá následujících:

Jaccardův $S_{ij} = \frac{C_{ij}}{N_i + N_j - C_{ij}}$

Diceův $S_{ij} = \frac{2C_{ij}}{N_i + N_j}$

Otsukův $S_{ij} = \frac{C_{ij}}{\sqrt{N_i \cdot N_j}}$, nebo

Simpsonův $S_{ij} = \frac{C_{ij}}{N_i}$ přičemž platí $N_i \leq N_j$.

S_{ij} je koeficient podobnosti vzorků i a j ,

C_{ij} je počet taxonů společných oběma vzorkům,

N_i je počet taxonů přítomných ve vzorku i ,

N_j je počet taxonů přítomných ve vzorku j .

Ze srovnání velikosti různě počítaných asociačních koeficientů pro různé soubory dat vyplývá, že Simpsonův koeficient obvykle zdůrazňuje podobnost, zatímco

Jaccardův koeficient zvýrazňuje rozdílnost vzorků. Diceův a Otsukův koeficient mají přechodnou povahu. Bude-li taxonomicky méně diverzifikovaný vzorek obsahovat podstatně menší počet taxonů než bohatší vzorek a budou-li to taxony s velkým stratigrafickým rozšířením, ukáže Simpsonův koeficient vysokou míru podobnosti, i když to neodpovídá skutečnému stavu. Z toho důvodu je Simpsonův koeficient považován za nejméně vhodný.

Použijeme-li pro přítomnost taxonu vážených údajů, např. výše zmíněného indexu relativní biostratigrafické hodnoty (RBV), pak vypočteme asociační koeficienty takto:

$$\begin{aligned} \text{Jaccardův} \quad S_{ij} &= \frac{RBV_{ij}}{RBV_i + RBV_j - RBV_{ij}} \\ \text{Diceův} \quad S_{ij} &= \frac{2 RBV_{ij}}{RBV_i + RBV_j} \\ \text{Otsukův} \quad S_{ij} &= \frac{RBV_{ij}}{\sqrt{RBV_i \cdot RBV_j}} \\ \text{Simpsonův} \quad S_{ij} &= \frac{RBV_{ij}}{RBV_i} \end{aligned}$$

přičemž platí, že $RBV_i \leq RBV_j$.

S_{ij} - koeficient podobnosti mezi vzorky i a j ,
 RBV_{ij} - součet hodnot indexů RBV všech druhů společných oběma vzorkům,

RBV_i (RBV_j) - součet hodnot indexů RBV všech druhů přítomných ve vzorku i (j).

Koeficienty podobnosti se mohou počítat jak pro určení míry podobnosti mezi vzorky (typ Q), tak mezi taxony (typ R). Při výpočtu asociačního koeficientu mezi taxony se vychází z počtu vzorků, ve kterých se taxony vyskytují společně.

Korelační metody založené na současnosti změn paleoekologických podmínek v určité oblasti (ekostratigrafie, čtvrtohorní pylová analýza) užívají asociační koeficienty hodnotící míru podobnosti nejen podle kvalitativního složení fosilních společenstev, ale též podle relativní četnosti taxonů v těchto společenstvech. Procentuální podobnost dvou vzorků (PS) pak lze vypočítat např. podle vzorce

$$PS = 1 - \frac{\sum_{k=1}^N (P_{ik} - P_{jk})}{2}$$

kde P_{ik} je podíl taxonu k v i -tém vzorku vyjádřený v procentech,

P_{jk} je podíl taxonu k v j -tém vzorku vyjádřený v procentech,

N je celkový počet taxonů zjištěných ve vzorcích i a j .

Koeficient procentuální podobnosti zdůrazňuje podobnost vzorků, ve kterých dominují stejné taxony. Řídce se vyskytující taxony ovlivňují jeho hodnotu jen

velmi málo. To je rozdíl oproti výše uvedeným asociačním koeficientům, ve kterých míru podobnosti ovlivňují hojně i vzácné taxony stejně. Tyto koeficienty zdůrazňují podobnost druhové skladby a diverzity ve vzorcích.

Hodnoty koeficientů podobnosti mezi všemi možnými dvojicemi vzorků (nebo taxonů) tvoří matici podobnosti. Z údajů obsažených v matici podobnosti pak lze vhodným algoritmem sestavit přehledné uspořádání vzorků podle míry podobnosti jejich fosilního obsahu. Uvedeme si v hrubých rysech výchozí principy několika postupů, které jsou v biostratigrafii nejčastěji užívány.

Shluková analýza (cluster analysis)

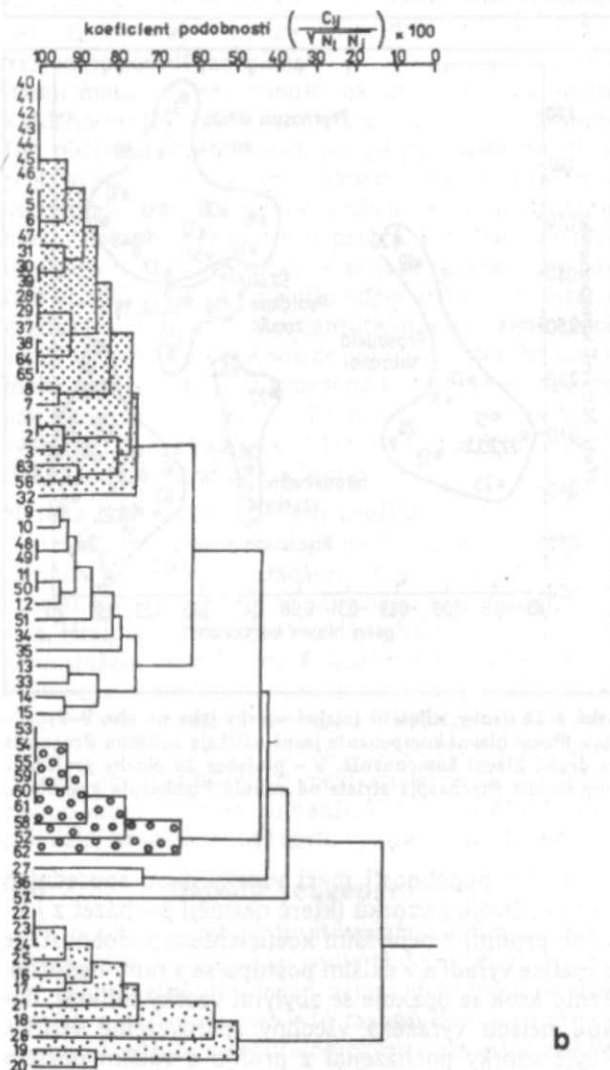
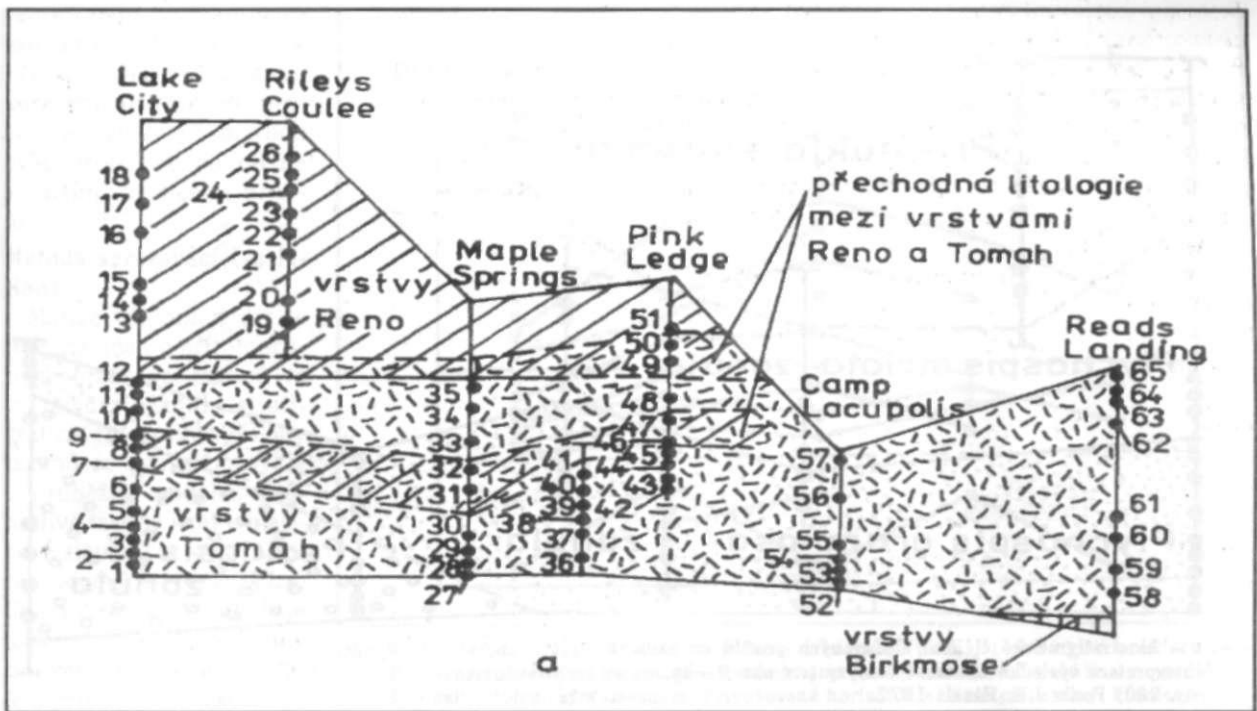
Shluková analýza sdružuje vzorky (typ Q) nebo taxony (typ R) do skupin na základě nehomogenosti v matici podobnosti. První krok sdružování spočívá v určení nejvyšších koeficientů podobnosti. Dvojice vzorků (nebo taxonů) s nejvyššími hodnotami koeficientů podobnosti jsou sdruženy a slouží jako ústřední body hledaných skupin. Po celém tomto kroku jsou znovu rozpočítávány koeficienty podobnosti jednotlivých vzniklých skupin a vzorků (taxonů), které nebyly sdruženy do dvojic.

Takto připravíme redukovanou matici nových hodnot koeficientů pro následující cyklus sdružování. Tímto způsobem se pokračuje, dokud nejsou sdruženy všechny vzorky (taxony). Výsledky sdružování jsou pak vyjádřeny graficky hierarchickým diagramem, tzv. dendrogramem. Hodnota podobnosti, při níž dochází k sdružování jedinců v každém z cyklů, je znázorněna na ose, která udává velikost koeficientů podobnosti. Výhodou dendrogramů je jejich názornost. V dendrogramu můžeme vést řezy na určité hladině podobnosti a sledovat, na jaké úrovni podobnosti jsou vzorky nebo taxony sdruženy do význačných skupin. Tyto skupiny pak odpovídají biostratigrafickým klasifikačním jednotkám s náplní blízkou opepelné nebo zóně společenstva.

Sdružovací analýza je pro svou poměrnou jednoduchost a názornost oblíbenou metodou. Lze ji ovšem s úspěchem užít pouze v případě, že v souboru dat existují určité skupiny. Obsahují-li vzorky málo diverzifikovaná společenstva, převahu druhů s velkým stratigrafickým rozsahem nebo když vzorky pocházejí z různých faciálních nebo biogeografických oblastí, pak sdružovací analýza neposkytuje použitelné výsledky.

Metoda hlavních komponent (principál component analysis)

Metoda hlavních komponent je postup, který redukuje mnohorozměrnou charakteristiku vzorků danou množstvím taxonů v nich obsažených. Používá k tomu malého počtu teoretických proměnných, které zastupují celé skupiny původních proměnných (zde taxonů). Princip metody můžeme znázornit takto: každý vzorek je představován bodem v mnohorozměrném prostoru, ve kterém jednotlivé osy odpovídají taxonům zjištěným ve vzorcích (nebo výběru taxonů provedenému podle jejich biostratigrafické významnosti). Osy jsou kalibrovány mírou četnosti taxonu ve vzorku. Po-

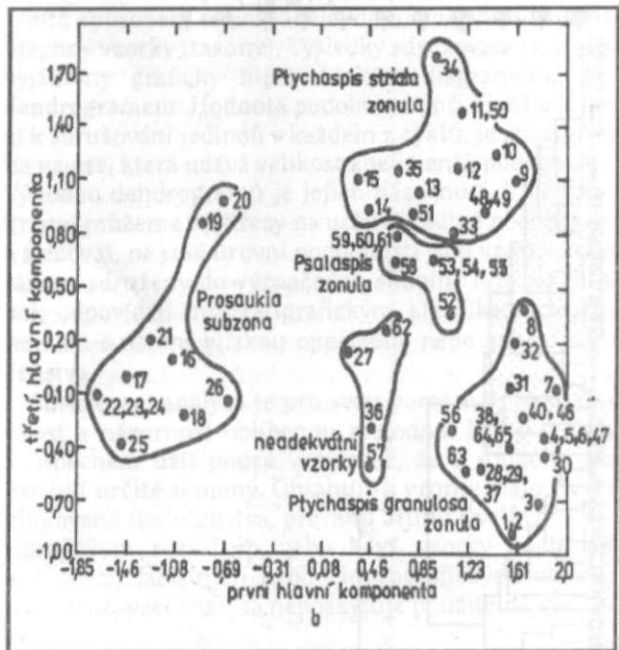
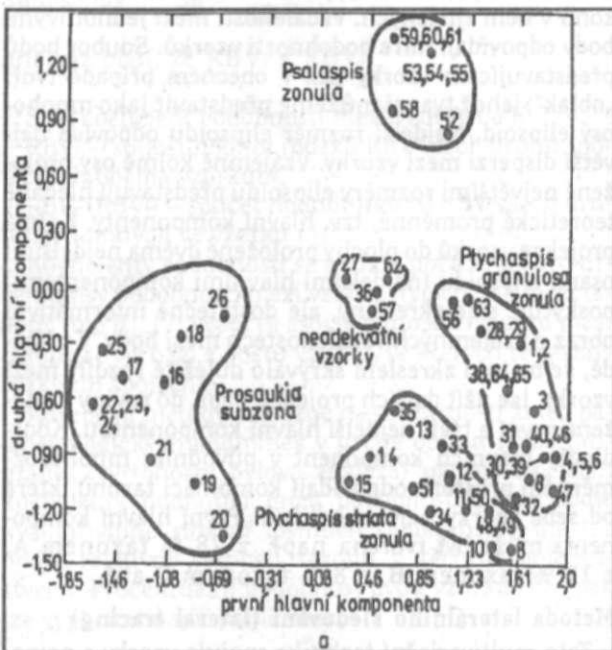
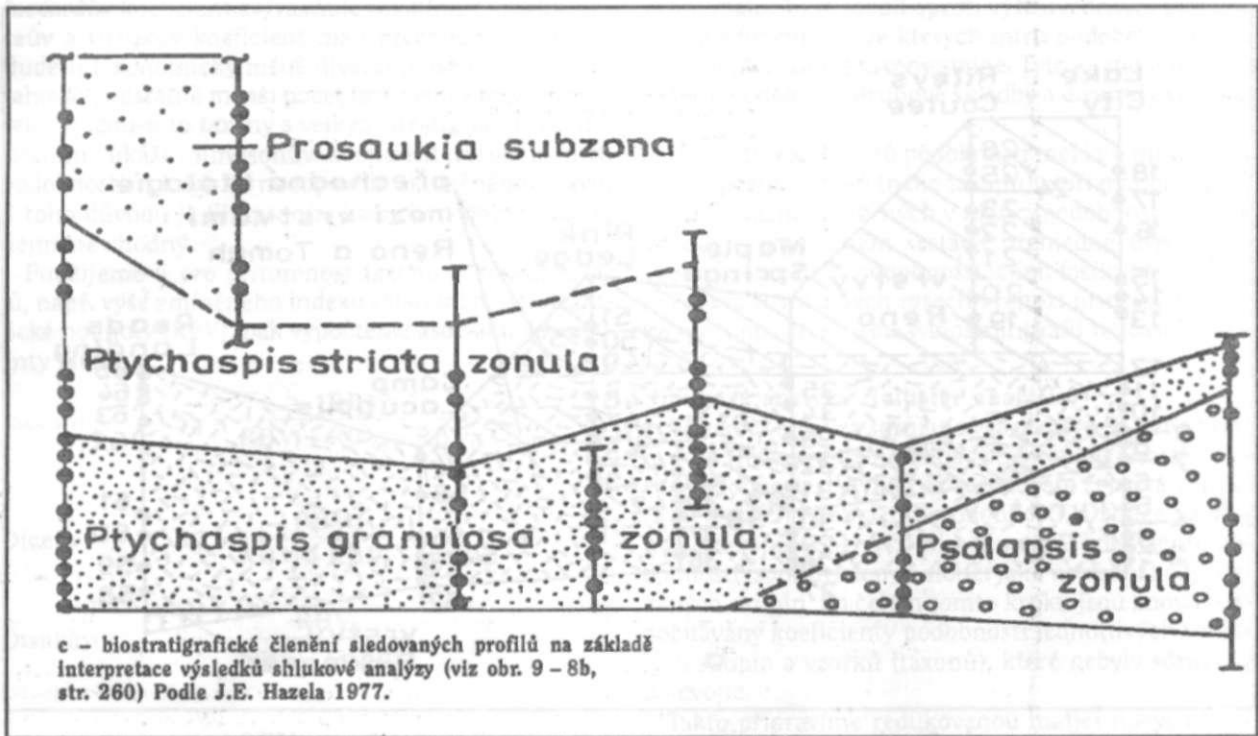


zice vzorku je určena typy a relativním množstvím taxonů v něm zjištěných. Vzdálenosti mezi jednotlivými body odpovídají míře podobnosti vzorků. Soubor bodů představujících vzorky pak v obecném případě tvoří „oblak“, jehož tvar si můžeme představit jako mnohoosý elipsoid. Nejdělsí rozměr elipsoidu odpovídá největší disperzi mezi vzorky. Vzájemně kolmé osy proložené největšími rozměry elipsoidu představují hledané teoretické proměnné, tzv. hlavní komponenty. Kolmá projekce vzorků do plochy proložené dvěma nejdělsími osami elipsoidu (nejdělsími hlavními komponentami) poskytuje sice zkreslený, ale dostatečně informativní obraz o vzájemných vzdálenostech mezi body. V případě, že by toto zkreslení skrývalo důležité rozdíly mezi vzorky, lze užít dalších projekcí, např. do roviny proložené první a třetí nejdělsí hlavní komponentou. Koordináty hlavních komponent v původním mnohorozměrném prostoru odpovídají kombinaci taxonů, které od sebe vzorky nejvíce odlišují. První hlavní komponenta může být tvořena např. z 28 % taxonem A, z 12 % taxonem B, z 8 % taxonem C atd.

Metoda laterálního sledování (lateral tracing)

Tato multivariační technika spojuje vzorky s nejpodobnějším paleontologickým obsahem v sousedních stratigrafických profilech. Linie spojující nejpodobnější vzorky slouží jako korelační úrovně. Metodu laterál-

Obr. 9-8. Shluková analýza typu Q sdružující vzorky podle podobnosti trilobitových společenstev, a - litostratigrafické členění a pozice 65 zkoumaných vzorků v profilech sousravním frankonských pískovců (svrchní kambrium, jv. Minnesota), b - hierarchický diagram (dendrogram) vzniklý srovnáním vzorků obsahujících 24 druhů trilobitů podle Ots tиковých asociačních koeficientů, c (na následující stráni) - biostratigrafické členění sledovaných profilů na základě interpretace výsledků shlukové analýzy. Podle J.E. Házela 1977.



Obr. 9-9. Metoda hlavních komponent. Kolečka představují 65 vzorků s 24 druhy trilobitů (stejně vzorky jako na obr. 9-7). a - projekce do plochy proložené první a druhou hlavní komponentou. První hlavní komponenta jasně odlišuje subzónu Prosaukia od subzóny Ptychaspis. Zonula Psalaspis je jasně odlišena na druhé hlavní komponentě, b - projekce do plochy proložené první a třetí hlavní komponentou, na které jsou jasně odlišeny zonula Ptychaspis striata od zonuly Ptychaspis granulosa. Podle J.E. Házela 1977.

ního sledování lze užít pro korelace dvou nebo více profilů. Stejně jako u ostatních multivariačních technik je podmínkou, aby obsahovaly bohatá společenstva kamenělin. Výhodou této metody je, že ji lze použít i v případech, kdy se společenstva laterálně postupně mění, kdy vykazují ve složení geografický i stratigrafický gradient. Postupuje se tímto způsobem: vypočítá

se matice podobnosti mezi vzorky dvou sousedních profilů. Dvojice vzorků (které nesmějí pocházet z jednoho profilu) s nejvyšším koeficientem podobnosti se z matice vyřadí a v dalším postupu se s nimi nepočítá. Tento krok se opakuje se zbylými vzorky tolikrát, dokud nejsou vyřazeny všechny spárovatelné vzorky. Zbylé vzorky pocházející z profilu s větším počtem

vzorků nejsou do korelace zahrnuti. Dvojice spárování vzorků představují korelační úrovně. Po provedení analýzy prvních dvou profilů se pokračuje s dalšími dvojicemi profilů.

Metoda seřazovací (seriation)

Maticе vstupních dat je tvořena údaji o přítomnosti nebo absenci taxonů ve vzorcích z několika stratigrafických profilů. Výskyty taxonů se udávají obvykle v průběžné podobě. Jednotlivé taxony jsou v matici ve sloupcích, každý vzorek odpovídá jedné řádce. Cílem seřazovací metody je uspořádat vzorky a taxony tím způsobem, aby se údaje o přítomnosti taxonů co nejvíce koncentrovaly podél úhlopříčky matice. Vzájemné pořadí vzorků na

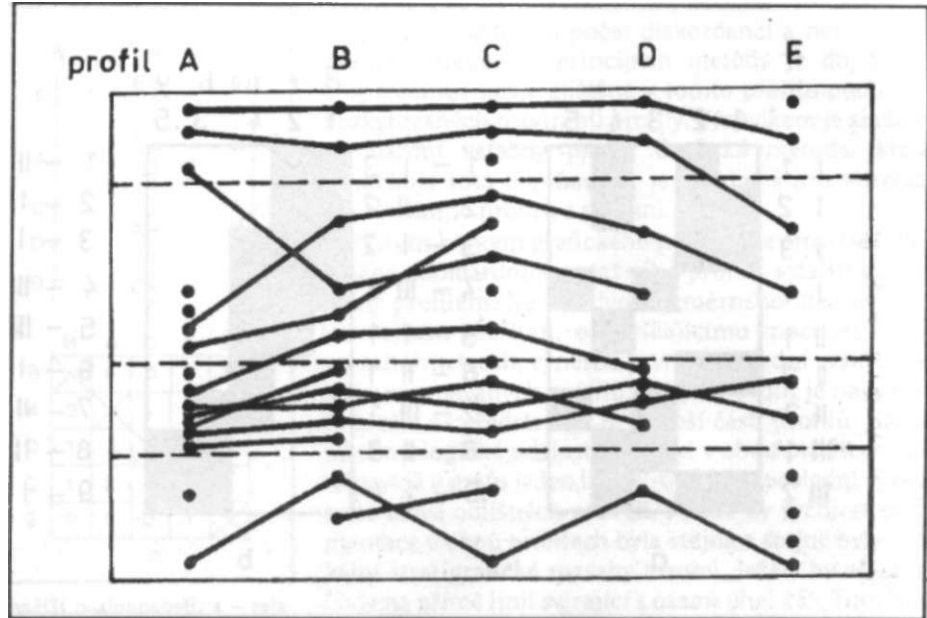
okraji matice se přeskupuje tak, aby údaje o výskytu každého taxonu tvořily co nejkratší linii s co nejmenším počtem mezer. V ideálním případě získáme blok zcela vyplněný znaky označujícími přítomnost taxonů, který bude uspořádán podél úhlopříčky a mimo tento blok, v oblastech dále od úhlopříčky, žádné údaje o přítomnosti nebudou. Vzorky se za sebe řadí tak, aby pořadí vzorků z jednoho profilu odpovídalo jejich stratigrafické superpozici. Po definitivním seřazení získá každý vzorek podle své pozice pořadové číslo. Na schématu profilů, kde jsou vyneseny jednotlivé vzorky, se pak okonturují vzorky podle hodnoty jejich pořadových čísel. Tím získáme korelační linie rozdělující profily na biostratigrafické jednotky.

Metoda podvojného členění profilů

Stratigrafická sekvence vzorků jednoho profilu je členěna postupným vkládáním hranic mezi skupiny vzorků, které pak částečně odpovídají zónám společenstva. Hranice jsou kladeny tak, aby variace taxonomického složení vzorků uvnitř skupiny byla co nejmenší. Postupuje se tím způsobem, že se postupně zkoumají všechny možné pozice hranice a vybere se ta, která odděluje dvě skupiny vzorků tak, aby součty čtverců koeficientů míry vzdálenosti mezi vzorky v rámci každé z obou skupin byly co nejmenší. V dalším kroku se hledají další hranice uvnitř takto vymezených skupin.

9.6.2.2. Metody sekvenční

Na rozdíl od metod multivariačních nesrovnávají sekvenční metody vzorky podle podobnosti společenstev zkamenělin ale hledají nejpravděpodobnější sled prvních a posledních výskytů taxonů. Sestavením posloupnosti těchto paleontologických událostí je získán standard pro vlastní stratigrafické korelace.

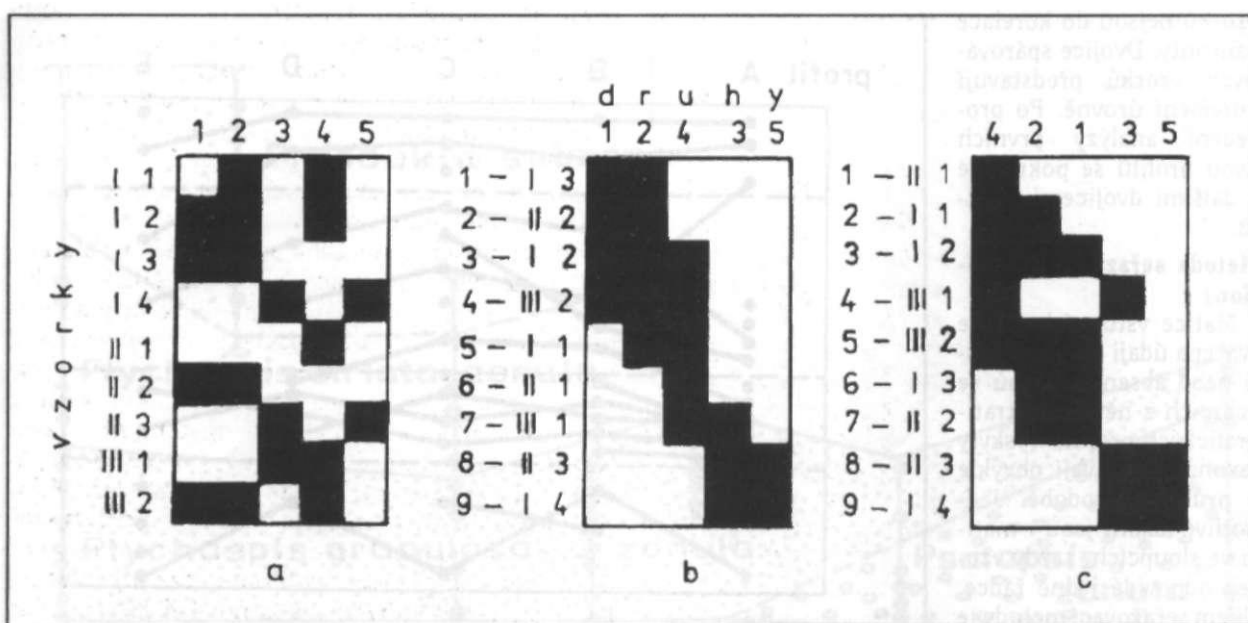


Obr. 9-10. Metoda laterálního sledování. Tečky představují pozici vzorku v pěti profilech (A - E). Nepřerušovanými čarami jsou pospojovány vzorky sousedních profilů s nejpodobnějším paleontologickým obsahem. Přerušované horizontální linie představují hranice biozón společenstev vymezených klasickými postupy. Křížení korelačních linií se objevuje většinou v rámci jediné biozóny. Podle J.C. Browera 1985a.

Metoda nejpravděpodobnější posloupnosti

(ranking nebo probabilistic stratigraphy). Z matic údajů o rozšíření taxonů v jednotlivých profilech jsou extrahovány úrovně prvních a posledních výskytů jednotlivých taxonů. Kumulace prvních nebo posledních výskytů do jediného vzorku je považována za znamení diskontinuity v profilu. Je-li v jednom vzorku zjištěn současně první výskyt jednoho taxonu a poslední výskyt jiného taxonu, pak se předpokládá, že první výskyt předcházela poslednímu výskytu. V dalším kroku jsou vzájemně srovnávány sekvence paleontologických událostí jednotlivých profilů. Z údajů o relativní pozici všech možných párů událostí v jednotlivých profilech je sestavena matice tak, že každý prvek X_{ij} v této matici udává počet profilů, ve kterých událost i předcházela události j a prvek X_{ji} počet případů, kdy událost j předcházela události i . Součet $X_{ij} + X_{ji}$ pak odpovídá celkovému počtu výskytů dvojice událostí i a j v profilech. Konečná, nejpravděpodobnější posloupnost událostí se získá takovým přeskupením řádků a sloupců matice, aby větší z dvojice čísel přiřazených jednomu páru srovnávaných událostí leželo nad úhlopříčkou matice. Posloupnost událostí je pak jednoduše dána jejich sekvencí na jedné straně matice.

Otříže s uspořádáním vznikají, jestliže vstupní data definují posloupnost událostí v kruhu, např. událost A je před B, B před C a C před A. Tato situace může vzniknout kontaminací, špatným určením nebo tím, že v některých profilech nebyly určité paleontologické události zjištěny. Pro rušení takových cyklů bylo vypracováno několik postupů. Nejjednodušší je vypočítat, s jakou pravděpodobností jednotlivé páry událostí preferují určité pořadí. Hodnotu pravděpodobnosti, že



Obr. 9-11. Seřazovací metoda. Seřazování hypotetického souboru dat. a - matice výchozích dat, druhy označené čísla 1-5 jsou ve sloupcích, vzorky profilů I, II a III v řádcích. Přítomnost druhu vyjadřuje černý čtvereček, absenci bílý. b - seřazení ignorující superpozici vzorků v profilech, c - seřazení zachovávající superpozici vzorků v jednotlivých profilech. Pořadová čísla vzorků, která obdržely po definitivním seřazení, jsou před identifikačním číslem určujícím pozici vzorků v profilech. Rozdíly v obou řešeních mohou být způsobeny např. faciální závislostí určitých druhů. Podle J.C. Browera 1985b.

se dvojice událostí vyskytuje v určitém pořadí, vypočteme takto:

$$P_{ij} = \left\{ \frac{1}{2} \right\}^{N-1} \sum_{r=n}^N \frac{N!}{r! \cdot (N-r)!}$$

kde P_{ij} = pravděpodobnost, s jakou se událost i vyskytuje před událostí j ;

n = počet případů, ve kterých byla událost i zjištěna před událostí j ;

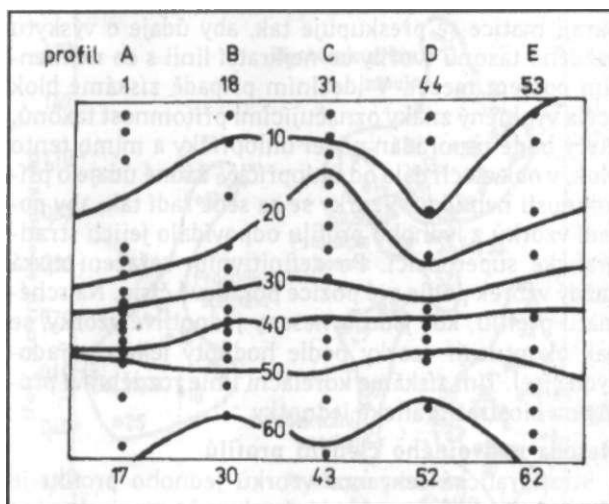
N = počet případů, v kolika se vyskytly události i a j společně v jednom profilu;

r = proměnná s hodnotami od n do N .

Pravděpodobnost P_{ij} nabývá hodnot od 0 do 1; když $P_{ij} = 1$, znamená to jistotu, že událost i předchází událostí j , $P_{ij} = 0$ znamená, že sled událostí i a j je zcela náhodný. Pokud je pravděpodobnost pořadí u některého páru menší než zvolená hodnota, není s ním v dalším procesu počítáno. Tím lze z posloupností definovaných v kruhu vyřadit nejméně pravděpodobnou dvojici a kruh rozbít.

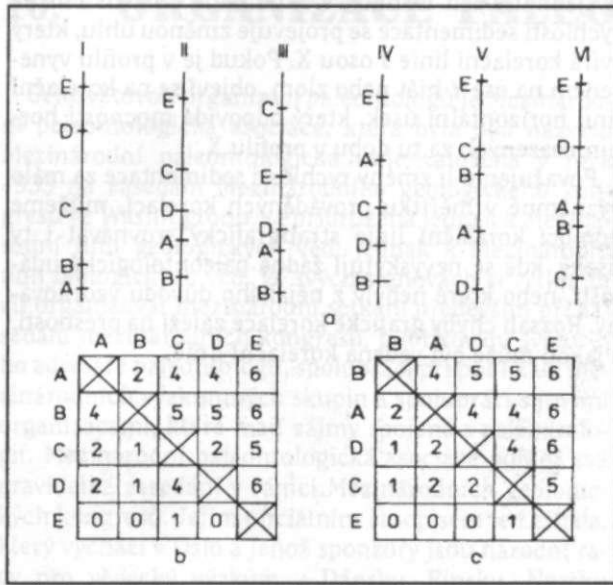
Obvykle jsou první a poslední výskyty hodnoceny odděleně. Kombinováním nejpravděpodobnějších posloupností prvních a posledních výskytů může být získán diagram průměrného stratigrafického rozšíření taxonů ve sledovaných profilech.

Z matice na obr. 9-13a je vidět, že vzájemná pozice dvou paleontologických událostí může být v některých profilech opačná než v jiných. Frekvenci opačného pořadí lze využít pro zjištění průměrné vertikální odlehlosti událostí, která odpovídá buď mocnosti sedimentů mezi úrovněmi dvou paleontologických událostí, nebo může být hodnocena v časovém měřítku. Tato metoda



Obr. 9-12. Výsledky seřazovací metody. Tečky představují stratigrafickou pozici vzorků v pěti profilech (stejně profily a vzorky jako na obr. 9-9). Čísla nad a pod každým profilem odpovídají identifikačním číslům nejvyššího a nejnižšího vzorku v profilu. Linie oddělují vzorky podle pořadových čísel, která jim byla přiřazena seřazovací metodou. Např. linie s číslem 20 prochází vzorkem s pořadovým číslem 20, mezi liniemi s č. 20 a 30 jsou vzorky s pořadovými čísly 21 až 29. Takto vynesené linie vymezují v profilech skupiny vzorků patřících do určité biostratigrafické jednotky odpovídající přibližně oppelzóně. Podle J.C. Browera 1985b.

zjišťování stratigrafické odlehlosti (scaling) bývá obvykle kombinována s metodou nejpravděpodobnější posloupnosti v soubor programů označovaných zkratkou RASC (ranking and scaling).



Obr. 9-13. Metoda nejpravděpodobnější posloupnosti, a - relativní poradí pěti biostratigrafických událostí (A - E) v šesti profilech (I - VI). b - matice kumulativních údajů o relativní pozici biostratigrafických událostí. Např. třetí řádka udává, že událost C se vyskytuje 2x před událostí A, 1x před B, 2x před D a 5x před E. c - přeskupením sloupců a řádků matice tak, aby větší z dvojice čísel přiřazených jednomu páru srovnávaných událostí leželo nad úhlopříčkou, získáme nejpravděpodobnější posloupnost událostí BADCE.

cován, má co největší mocnost, není tektonicky porušen, má co nejmenší počet diskordancí a není stratigraficky překocen. Principem metody je doplňovat a upřesňovat údaje zjištěné v tomto profilu podle dat poskytovaných ostatními profilem. Výsledkem je složený standardní vztažný profil. Grafická metoda, která umožňuje toto doplňování, je vhodná i pro korelaci standardního profilu s novými profilem.

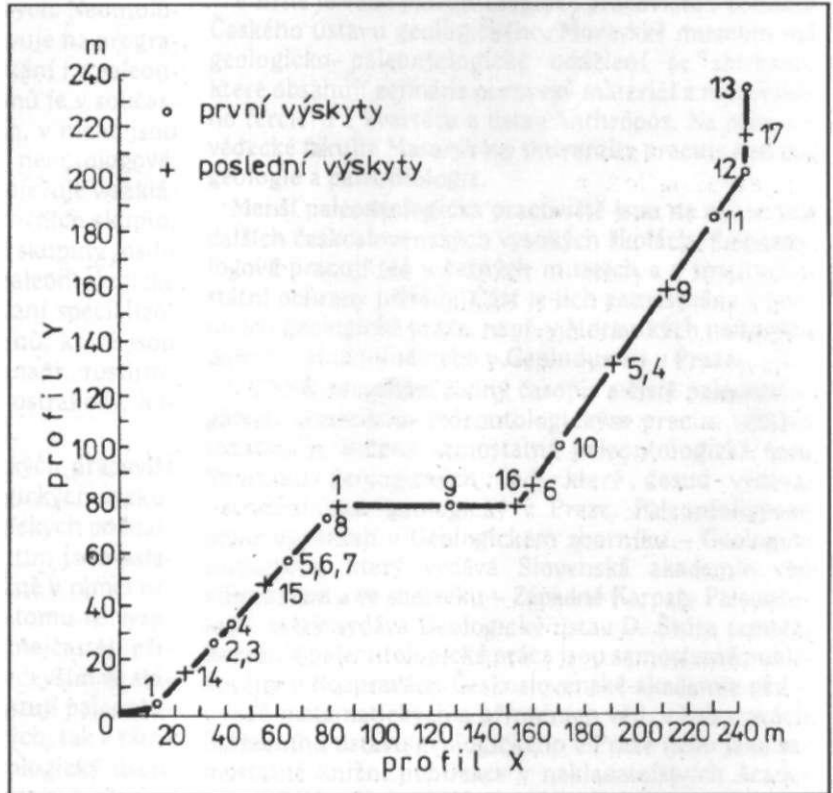
Prvním krokem grafického postupu je srovnání zvoleného standardního vztažného profilu s dalším, libovolným profilem. Na osy dvourozměrného diagramu se ve stejném měřítku, odpovídajícímu mocnosti sedimentů v metrech, vynesou první a poslední výskyt taxonů srovnávaných profilů. Vztažný profil je na ose X. Průsečík os představuje nejhlubší části profilů. Každé paleontologické události zjištěné v obou profilech pak odpovídá v grafu jeden bod. Pro první a poslední výskyt se užívá odlišných značek. Pokud by rychlost sedimentace v obou profilech byla stejná a stejné byly i lokální stratigrafické rozsahy taxonů, ležely by všechny body na přímé linii svírající s osami úhel 45°. Tuto linii nazýváme korelační linii. V obecném případě jsou tyto body rozptýlené a korelační linii vedeme tak, aby většina bodů vyznačujících první výskyt ležela nad ní a většina bodů posledních výskytů byla pod touto linií. Druhy, o kterých je známo, že mají mnohem větší stratigrafické rozšíření než odpovídá zkoumanému úseku (jejich první nebo poslední výskyt v profilech je tedy ovlivněn změnou facie), se neberou v úvahu. Pozice

Metoda jednotkového společenstva (unitary association)

Pracuje na principu zóny souběžného rozsahu. Jako korelační jednotka zde funguje interval společného výskytu dvou nebo více taxonů. Posloupnost intervalů se společným výskytem taxonů určuje korelační biostratigrafickou škálou. Metoda jednotkového společenstva má dobrý korelační potenciál. Její předností je malá citlivost k neprůběžnému výskytu taxonů.

Grafické metody

Metoda grafické korelace se složeným standardním profilem, kterou vypracoval Shaw (1964), je jednoduchá sekvenční kvantitativní metoda, která nevyžaduje použití počítače. Tato metoda je vhodná pro korelace vrtů a měřených profilů přibližně stejného stáří, které obsahují diverzifikovaná společenstva s velkým počtem společných taxonů. Výchozím souborem dat jsou údaje o prvních a posledních výskytech druhů. Z měřených profilů se vybere jeden jako standardní vztažný profil. Měl by to být profil, který je co nejpodrobněji ověřován, detailně paleontologicky zpra-



Obr. 9-14. Metoda grafické korelace. Údaje o vzdálenosti prvních a posledních výskytů 17 taxonů nad bází hypotetických profilů X a Y slouží jako východisko k sestavení korelační křivky. Horizontální úsek korelační křivky znamená v profilu Y, vertikální úsek hiát v profilu X. Upraveno podle A.B. Shawa 1964.

bodou prvního výskytu vlevo od korelační linie ukazuje, že v profilu na ose Y se druh objevil později než v profilu vynesném na ose X. Je-li vpravo od linie, objevil se později v profilu na ose X. Složený standardní vztažný profil se pak skládá tím způsobem, že jsou do něj přeneseny z profilu na ose Y první a poslední výskyty taxonů, které v něm nebyly zjištěny. Pokud se v profilu Y taxon vyskytl dříve nebo vymizel později, než odpovídá pozici ve složeném standardním vztažném profilu, je tato pozice posunuta extrapolací údajů z osy Y přes korelační linii na osu X. Postupným srovnáváním s dalšími profily je složený standardní profil doplňován a jsou v něm zaneseny maximální stratigrafické rozsahy jednotlivých taxonů ve zkoumané oblasti.

Změna rychlosti sedimentace se projevuje změnou úhlu, který svírá korelační linie s osou X. Pokud je v profilu vynesném na ose Y hiát nebo zlom, objeví se na korelační linii horizontální úsek, který odpovídá mocnosti hornin usazených za tu dobu v profilu X.

Považujeme-li změny rychlosti sedimentace za málo významné v měřítku prováděných korelací, můžeme pomocí korelační linie stratigraficky srovnávat i ty úseky, kde se nevyskytují žádné paleontologické události, nebo které nebyly z nějakého důvodu vzorkovány. Rozsah chyby grafické korelace záleží na přesnosti, s jakou může být vedena korelační linie.

10. ORGANIZACE PALEONTOLOGIE

Celosvětovou organizací paleontologů je Mezinárodní paleontologická asociace, která byla pod názvem Mezinárodní paleontologická unie založena v roce 1933 na zasedání Mezinárodního geologického kongresu ve Washingtonu. Je přidružena jednak k Mezinárodní unii geologických věd, jednak k Mezinárodní unii biologických věd. Ve svých stanovách si vytkla za cíl organizovat mezinárodní setkání především při zasedání mezinárodních kongresů, publikování světového adresáře paleontologů, spolupráci při publikaci mezinárodních výzkumných skupin a spolupráci s jinými organizacemi, které mají zájmy spojené s paleontologií. Mezinárodní paleontologická asociace pořádá svá pravidelná zasedání v rámci Mezinárodních geologických kongresů. Jejím oficiálním časopisem je *Lethaia*, který vychází v Oslo a jehož sponzory jsou národní rady pro vědecký výzkum v Dánsku, Finsku, Norsku a Švédsku.

Ve vývoji paleontologie, obdobně jako ve vývoji ostatních věd, existují dva protichůdné trendy: integrace s ostatními vědními obory a pokračující specializace. Integrační tendence se velmi výrazně projevují především ve stále těsnější spolupráci neontologů a paleontologů. Jejich spolupráce má starou tradici především v paleobotanice, která se v minulosti mnohem častěji rozvíjela na botanických pracovištích než paleozoologie na pracovištích zoologických. Neontologická problematika se stále častěji objevuje na programech paleontologických vědeckých setkání i v paleontologických časopisech. Mnoho problémů je v současné době řešeno v pracovních skupinách, v nichž jsou zastoupeni jak paleontologové, tak i neontologové. Specializační trend se velmi výrazně projevuje v zakládání mezinárodních společností a pracovních skupin, které jsou zaměřeny na výzkum jediné skupiny fosilií nebo na řešení určitého druhu obecné paleontologické problematiky. Jeho známkou je i vydávání specializovaných časopisů a informačních bulletinů, které jsou zaměřeny pouze na určitou skupinu (např. rostliny, obratlovce, mikrofosilie, foraminifery, ostrakody, konodonty, graptolity, palynomorfy apod.).

Organizační začlenění paleontologických pracovišť se v celém světě řídí cílem paleontologických výzkumů. Většinou je jím využití paleontologických poznatků v geologických vědách. V souladu s tím jsou paleontologická pracoviště zřizována převážně v rámci organizace geologických věd. Obdobně je tomu ve vysokoškolské výuce paleontologů, která je nejčastěji přičleněna k výuce geologických oborů. Především ve státech s velkým počtem paleontologů existují paleontologická pracoviště jak v rámci geologických, tak v rámci biologických věd. Tak např. Paleontologický ústav Ruské akademie věd je začleněn do soustavy biologických pracovišť, zatímco silné paleontologické pracoviště, zaměřené především k biostratigrafickým a faciálním výstupům, existuje v Geologickém ústavu Ruské akademie věd.

V ČSFR jsou všechna větší paleontologická pracoviště začleněna do struktury geologických věd, ať již běží o pracoviště základního či aplikovaného výzkumu, o vysokoškolskou výuku nebo o výchovu vědeckých pracovníků.

Největší počet československých paleontologů je soustředěn v pražských institucích. Větší skupiny paleontologů pracují v Českém, (dříve Ústředním) ústavu geologickém, v Geologickém ústavu ČSAV, v Národním muzeu - Přírodovědeckém muzeu a na katedře paleontologie přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy, která je jedinou samostatnou paleontologickou katedrou na čs. vysokých školách.

Obrovské a neobyčejně cenné paleontologické sbírky jsou v Národním muzeu - Přírodovědeckém muzeu. Staly se světoznámými zejména zásluhou velkých sbírateľů J. Barranda ze staršího českého paleozoika, avšak obsahují i rozsáhlý a neméně cenný materiál zejména permokarbonských a křídových fosilií. Veliké sbírky jsou též v Českém ústavu geologickém a na katedře paleontologie přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy.

V Bratislavě se paleontologický výzkum soustřeďuje především v Geologickém ústavu Dionýza Štúra, v Geologickém ústavu Slovenské akademie věd, na katedře geologie a paleontologie přírodovědecké fakulty Univerzity Komenského a ve Slovenském národním muzeu.

V Brně je větší paleontologické pracoviště v pobočce Českého ústavu geologického. Moravské muzeum má geologicko-paleontologické oddělení se sbírkami, které obsahují zejména obrovský materiál z moravského terciéru a kvartéru a ústav *Anthropos*. Na přírodovědecké fakultě Masarykovy univerzity pracuje katedra geologie a paleontologie.

Menší paleontologické pracoviště jsou na některých dalších československých vysokých školách. Paleontologové pracují též v Četných muzeích a v institucích státní ochrany přírody. Část je jich zaměstnána v podnicích geologické praxe, např. v Moravských naftových dolech v Hodoníně nebo v Geoindustrii v Praze.

V ČSFR nevychází žádný časopis s čistě paleontologickou tematikou. Paleontologickým pracím většího rozsahu je určena samostatná paleontologická řada *Sborníku geologických věd*, který dosud vydával Ústřední ústav geologický v Praze. Paleontologické práce vycházejí v Geologickém zborníku - *Geologica carpathica*, který vydává Slovenská akademie věd v Bratislavě a ve sborníku - *Západně Karpaty Paleontologia* který vydává Geologický ústav D. Štúra tamtéž. Rozsáhlé paleontologické práce jsou samostatně publikovány v *Rozpravách Československé akademie věd* - v řadě matematických a přírodních věd, v *Rozpravách Ústředního ústavu geologického* v Praze nebo jako samostatné knižní publikace v nakladatelstvích *Academia* (ČSAV) a *Veda* (SAV) či péčí našich muzeí. Paleontologické práce menšího rozsahu vycházejí v *Časopise pro mineralogii a geologii*, který je orgánem Čs. společnosti pro mineralogii a geologii při ČSAV, ve *Věstníku Ústředního ústavu geologického* a v časopise *Geo-*

logické práce - Správy, který je vydáván Geologickým ústavem D. Štúra. Hodně je jich publikováno v periodických našich vysokých škol, především v Acta Universitatis Carolinae -ser. Geologica, v Acta Geologica et geographica Universitatis Comeninae (tam i velké monografie), v časopise Folia přírodovědecké fakulty J.E. Purkyně, řada Geologica, ve Scripta Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Purkynianae Brunensis a dalších. Paleontologické práce uveřejňují též periodika a sborníky našich muzeí: Časopis Národního muzea - Přírodovědeckého muzea, Sborník Národního muzea - řada B, přírodní vědy a Časopis Moravského muzea - vědy přírodní a další.

Soupis všech našich současných i zaniklých časopisů i velkého počtu zahraničních periodik, která přinášejí paleontologické práce, nalezne čtenář v publikacích J. Beneše (1981): Soupis československých geologických periodik a bibliografických zkratk jejich názvů a V. Horákové, J. Fikarové a M. Jahelkové (1982): Soupis zahraničních geologických periodik a bibliografických zkratk jejich názvů, které vydal Ústřední ústav geologický v Praze,

Velmi cennými pomocníky při paleontologickém výzkumu jsou bibliografie a banky dat. První Českou soubornou pomůckou toho druhu v geologických vědách je publikace V.J. Procházky 1897: „Repetitorium literatury geologické a mineralogické království Českého, markrabství Moravského a vévodství Slezského od roku 1528 až do 1896“. Vyšel pouze její první díl, „Seznam autorů“. Produkci následujících let shrnují publikace Bř. Tvrzníka a kolektivu 1970: „Mineralogicko-geologická bibliografie Českých zemí od roku 1919 do r. 1927.“ J.S. Procházka (1930) vydal „Mineralogicko-geologickou bibliografii Československé republiky za rok 1928 a 1929“ (Sborník přírodovědecký, roč. 7). Mi-

nevalogicko-geologická bibliografie za rok 1930 a další léta je pravidelně vydávána Státním, od roku 1950 Ústředním ústavem geologickým v Praze. Zahrnuje údaje pro celé území ČSFR.

Pro území Slovenské republiky existují kromě toho ještě práce J. Kolihy (1919): „Bibliografie Slovenska. Seznam geologické literatury od nejstarších dob až po rok 1919“ (Sborník Čs. společnosti zeměpisné 25, Praha) a „Bibliografie Slovenska - Geologie, mineralogie, petrografie, hornictví, hutnictví, geomorfologie a pod...“ (Knih. Čs. spol. zeměpisné Č. 9, Praha). Bibliografie paleontologických prací z území Slovenska do roku 1968 je obsažena v publikaci M. Mikulecké (1969). Paleontológia a biostratigrafia Slovenska (Univerzitní knižnica Bratislava).

Geofond v Praze zpracovává dokumentaci paleontologie a všech geologických oborů, která kromě publikovaných prací zahrnuje též práce nepublikované (posudky, výzkumné zprávy, disertace, diplomové práce). Pracuje s využitím počítačové techniky a zájemci si u něj mohou objednat zaslání pravidelných informací o novinkách v určitém oboru či specializaci. Má spojení s databankami v zahraničí.

Základní knihovna - středisko vědeckých informací ČSAV je rovněž napojena na zahraniční informační databanky a může pro účely našeho výzkumu a praxe zajistit potřebné rešerše,

Ze zahraničních bibliografických a referujících časopisů jsou nejdůležitější: Referativnyj žurnál, řady Geologija a Biologija (Moskva), Bulletin signalétique - skupiny Sciences de la Terre a Sciences biologiques et biomédicales (Paříž) a Zentralblatt für Geologie und Paläontologie (Stuttgart), Geological Abstracts (London - New York).

11. VÝZNAM PALEONTOLOGIE

Pro geologické vědy má paleontologie zásadní význam a je proto, přestože je podle své definice biologickou vědou, na našich vysokých školách studována v rámci geologických oborů.

Paleontologické výzkumy daly vzniknout jedné ze základních geologických věd - stratigrafické geologii. Biostratigrafické metody jsou až do dnešní doby generálně nejjemnější a nejspolehlivější metodou určování relativního stáří vrstev a jsou nezastupitelným vědeckým nástrojem jak při základním geologickém výzkumu, tak též při vyhledávání sedimentárních ložisek všeho druhu, zejména přírodních uhlovodíků, uhlí, soli, sedimentárních uranových a železných rud, stejně tak jako při pracích hydrogeologických.

Biostratigrafické metody se postupem času rozšiřovaly a zdokonalovaly. První biostratigrafové zacházeli s vřdčými fosiliemi jako s neživými přírodními. Podobně jako určité minerály jsou charakteristické pro určité druhy hornin, byly určité, typologicky definované druhy zkamenělin považovány za charakteristické známky vrstev určitého stáří. Poněvadž takovýto přístup ignoruje biologickou podstatu zkamenělin, může jen zčásti využít jejich bohatého informačního obsahu. Jeho plné zhodnocení je možné jen za použití metod, které jsou vlastní biologickým vědám. Jen jejich pomocí můžeme dokonale sledovat vývoj organismů a získat tak cenná data nejen pro stratigrafii, ale i pro další geologické vědy. S růstem tohoto poznání se vedle klasické metody vřdčích zkamenělin počaly prosazovat metody, které velmi detailně studují fylogenetický vývoj druhů i způsob jejich života. Stratigrafie, založená na výskytu a vývoji jednotlivých vřdčích druhů ve stále větší míře doplňována studiem celých společenstev a posléze metodami ekostratigrafickými a eventostratigrafickými.

S postupným zdokonalováním technického vybavení paleontologických laboratoří lze v biostratigrafii pozorovat trend k využívání stále menších a současně hojnějších fosilií. Nejstarší stratigrafie pracovala s makrofosiliemi. Od 20. let tohoto století počíná rychlý rozvoj mikrostratigrafie, která je založena na hojném výskytu mikrofosilií: nejprve na foraminiferách, poté též na ostrakodech, mřížovcích, kalpionelidách, konodontech, chitinozoích, sporách, pylech, akritarchách a mnoha dalších skupinách. S rozšířením elektronové mikroskopie se později silně rozvíjí biostratigrafický výzkum pomocí nanofosilií, především kokolitek.

Paleontologie stojí buď zprostředkovaně nebo i přímo v základech další geologické disciplíny, tektonické geologie. Nepřímo tím, že tektonická geologie musí vycházet ze správného stanovení relativního stáří vrstev. Přímo tím, že způsob uložení zkamenělin slouží jako spolehlivý ukazatel normálního či převráceného vrstevního sledu.

Paleontologické výzkumy podstatně přispívají efektivitě průzkumných a těžebních prací. Uplatňují se přitom v prvé řadě mikropaleontologické metody, s je-

jichž praktickou aplikací se u nás začalo ve druhé polovině 30. let při prospekci přírodních uhlovodíků. V současné době jsou tyto metody v naší republice intenzivně využívány nejen při vyhledávání ropy a přírodního plynu, ale též při prospekci v uhelných pánvích a při vyhledávání ložisek sedimentárních uranových rud, především v rozsáhlé české křídové pánvi.

Biostratigrafické práce po 2. světové válce přispěly velikým dílem ke geologické syntéze ČSFR, která byla vyjádřena vydáním geologické mapy v měřítku 1 : 200.000 pro celé státní území a vysvětlivek k nim. Biostratigrafické výzkumy, které byly v této souvislosti provedeny, podstatně změnilly, resp. upřesnily dřívější názory o geologickém stáří mnoha našich sedimentárních formací. Nasazení mikropaleontologických metod umožnilo např. zásadně změnit dřívější představy o stratigrafii a tektonice vnějších Karpat, vnitřního bradlového pásma i karpatských neogenních pánví. Paleontologické výzkumy však podstatně změnilly a doplnily i představy o stáří mnohých částí Českého masívu. Patří k nim mj. paleozoikum Moravy, plzeňská pánev a jihočeské pánve. Nový paleontologický výzkum umožnil i novou stratigrafickou a faciální syntézu klasického území barrandienu, kde v siluru a v devonu dosáhl takové úrovně a komplexnosti, že středoevropské profily se staly celosvětově platnými stratotypy.

Přesto, že tradice geologického a paleontologického výzkumu ČSFR je starší než dvě stě let, čekají čs. paleontologii další významné úkoly. Jedním z nejzávažnějších je pomoc při vyřešení stáří a stavby krystalinika Českého masívu, kde zůstává mnoho zásadních nejasností. Důležitou úlohu sehraje paleontologie i v dalším vyjasňování stratigrafie a tektoniky Karpat, v poznání roponosných komplexů na jihovýchodních svazích Českého masívu, které jsou skryty pod nasunutými karpatskými příkrovy i vrstev v podloží neogenních karpatských pánví. Totéž platí o podloží rozsáhlé české křídové pánve.

Paleontologie se významně ekonomicky uplatňuje při pracích našich geologů v zahraničí. Takové zakázky, jako bylo např. geologické mapování zhruba 180.000 km² libyjského území, by československá geologie nikdy nezískala, kdyby nezajistila komplexnost těchto prací, v níž jedno z nejvýznamnějších míst zaujímá povinná paleontologická dokumentace o přesně požadovaném rozsahu.

Pro základní geologii i geologickou praxi jsou důležité práce paleoekologické. Umožňují stanovit podmínky prostředí, za kterých vznikaly sedimenty a jsou tudíž nepostradatelným nástrojem při studiu facií. Společně s paleobiogeografickými studii umožňují rekonstruovat paleogeografický obraz zemského povrchu. Jak výzkum facií, tak též stanovení paleogeografické charakteristiky mají velký význam pro geologickou prospekci, především pro tu její část, která je zaměřena na výzkum ložisek fosilních paliv (kaustobiolitů).

Dosud u nás ne vždy plně doceněný význam má paleontologie pro sedimentologii. Život ovlivňoval, ať již přímo nebo nepřímo, tvorbu všech usazených hornin, takže hlubší studium jejich vlastností a jejich geneze je bez přihlídnutí k úloze organismů neúplné a v případě karbonátů zcela nemyslitelné.

Paleontologické poznatky mají prvořadou důležitost pro pochopení transportu, migrace a nahromadění prvků v zemské kůře, tedy pro výzkumy geochemické. Zvlášť názorně je tato úloha paleontologie vidět v jejím přínosu rozvoji geochemie prekambria a genezi sedimentárních ložisek. Bez znalosti úlohy života v utváření vnějších zemských obalů, bez znalosti biogeochemických cyklů mnoha prvků a jejich sloučenin nelze vysvětlit jejich dnešní rozložení v zemské kůře, hydrosféře a atmosféře. Lapidárně zdůraznil úlohu života v těchto pochodech zakladatel geochemie VI. Vernadskij, který jej charakterizoval jako nejmocnější geologickou sílu.

Paleontologie má stále více styčných bodů s geofyzikou. Hypotéza globální tektoniky vznikla především zásluhou geofyziky, avšak při jejím ověřování a propracování mezinárodními výzkumnými programy, mezi nimiž dominoval mnohaletý Deep Sea Drilling Project, byli na palubě výzkumné lodi Glomar Challenger nejpočetnějšími vědci paleontologové a sedimentologové. Paleontologie ověřuje geofyzikální údaje o rozpínání mořského dna, o změnách konfigurace polohy kontinentů, o změnách délky zemského dne a počtu dní v roce během geologických dob a další.

Paleontologické výzkumy znamenají zásadní přínos paleoceanografii. Zejména podrobné studium mikrofosilií umožnilo stanovit vývoj mořských proudů, oblastí vzestupných proudů hlubinných vod, rozložení vodních mas, jejich produktivitu, teplotu a salinitu, charakteristiku podmínek ve dně, na dně a při dně oceánů, průběh batymetrických změn, spojení či izolaci oceánů a moří a další charakteristiky.

Paleontologické poznatky se významně uplatňují při paleoklimatologických výzkumech.

Mikropaleontologických metod bylo s úspěchem použito v inženýrské geologii. Mikropaleontologické určení stáří vzhledově často nerozeznatelných sedimentů učinilo zbytečným znovu zkoumat jejich vlastnosti, které jsou rozhodující pro realizaci technických projektů.

Pro biologické vědy má paleontologie zásadní význam proto, že do nich vnáší historický pohled a metodu. Dnešní stav bioty je výsledkem miliardy let trvajícího vývoje života na Zemi a nemůže být plně pochopen z dnešního pohledu. O stupni vzájemné příbuznosti organismů může neontologie soudit pouze dedukcí, jež vychází z dat srovnávací a funkční morfologie, ontogeneze, biochemie, ekologie, etologie, genetiky či biogeografie. Tyto vědy docházejí někdy k rozdílným závěrům či hypotézám, jejichž pravdivost je možno ověřit přímým sledováním paleontologického materiálu. Má tedy paleontologie veliký význam jak pro taxonomii, tak pro biogeografii a evoluční učení. Některé otázky evoluční teorie lze plně řešit jedině s pomocí paleontologických dat. Patří mezi ně např. problém

vzestupného vývoje organismů, rychlost evolučních změn, problém vzniku vyšších systematických jednotek, otázka zákonitostí historického vývoje ekosystémů včetně ekosystému globálního čili biosféry, problém etapovitosti vývoje zemské bioty včetně problému vymírání a globálních ekologických krizí a mnoho dalších. Paleontologie doplňuje neontologické výzkumy i tím, že rozvíjí úseky biologie, jimž neontologie nevěnuje dostatečnou pozornost. Patří k nim např. palynologie nebo ichnologie. Paleontologická data se uplatňují i ve výzkumech molekulární biologie a genetiky. Umožnila ověřovat správnost „molekulárních hodin“ a kontrolovat na fosilním materiálu fylogenetické rekonstrukce, které byly těmito moderními disciplínami sestaveny.

Nejobecnější význam paleontologie tkví v tom, že podstatně přispívá k vytvoření všeobecné vývojové teorie, jejímž jedním úsekem je vývoj organismů („darwinovská evoluce“), a že svými objevy poskytuje argumenty proti různým nevědeckým kreacionistickým představám. Paleontologie dala kromě toho rozvoji filozofie zevšeobecněním svých objevů mnoho podnětů. Podstatný je např. její příspěvek ke koncepci přetržitosti a nepřetržitosti, k přeměně kvantity v kvalitu (zejména prostřednictvím studia způsobů vzniku nových taxonů), k otázce nahodilosti a nutnosti (např. studiem působení přírodního výběru v čase a v prostoru, studiem ostrovní radiace), k problému účelnosti, ke vztahu formy a funkce, k úloze vnitřních a vnějších příčin, k otázce evolučního pokroku či k taxonomické teorii.

Historie paleontologie však ukazuje, že tento přínos nebyl přímočarý. Výklad paleontologických dat neobvykle silně závisle na pokroku znalostí nejen samotné paleontologie, ale též ostatních vědních oborů i na celkovém světonázorovém i filozofickém klimatu či na filozofii a světovém názoru jednotlivých badatelů. Paleontologických dat používaly jako domnělých dokladů správnosti svých názorů často i různé idealistické filozofické a přírodovědecké směry a interpretace některých těchto dat byla po dlouhá desetiletí předmětem urputných polemik. Mohlo tomu tak být proto, že pokusy o vysvětlení vycházely z nedostatečné paleontologické dokumentace, nemohly se opírat o dostatečně rozvinuté poznatky ostatních věd a nemohly být posuzovány v dostačujících souvislostech.

Paleontologie se uplatňuje jako spolupracující věda mnoha dalších oborů. Tak např. pro archeologii určuje původ ozdoby, kamenných nástrojů a stavebního materiálu, určuje druhy lovných zvířat a užitkových rostlin i charakter někdejšího životního prostředí a významně tak přispívá k rekonstrukci způsobu života fosilních lidí. Paleontologické poznatky občas vypomáhají v kriminalistických expertízách.

V poslední době vzrůstá úloha paleontologie v projektech ochrany a tvorby životního prostředí. Neběží pouze o využití poznatků kvartérní paleontologie pro současné ekologické projekty. Neobvykle zvýšený zájem posledních let o studium krizí ve vývoji biosféry - o období hromadného a urychleného vymírání organismů - má jeden ze svých kořenů ve snaze nalézt je-

jich příčiny a využít těchto poznatků při posuzování možného účinku ekologicky velmi závažných technických projektů, jako jsou např. projekty změny směru mořských proudů přehrazením mořských úžin či projekty přečerpávání mořských vod různých vlastností, ať již kvůli změnám klimatu, využití vodní energie k výrobě elektřiny či předpokládanému zvýšení biologické produktivity. Tyto projekty znamenají často po-

měrně nepatrný primární zásah, který by však mohl způsobit velké poruchy rovnováhy existujících ekosystémů a mít velmi nepříznivé důsledky. To je důvodem, proč se s rozvinutím výzkumu biosférických krizí v minulosti počítá i při projektování dlouhodobého výzkumného programu „Geosphere - Biosphere - Global Change“, který je připravován Mezinárodní radou vědeckých unií.

Příloha 1: Chronostratigrafické a geochronologické členění farrerozoika

erathem éra	útvár perioda	oddělení epocha	stáří spodní hranice v miliónech let Cowie & Bassett 1989	
KENOZOIKUM	kvartér	holocén	0,01	
		pleistocén	1,6	
	terciér	neogén	pliocén miocén	5,3 (4,8) 23 (23,7)
		paleogén	oligocén eocén paleocén	36,5 53 (57,8) 65 (64,4)
MEZOZOIKUM	křída	svrchní spodní	95 135 (140)	
	jura	svrchní střední spodní	152 180 205	
	trias	svrchní střední spodní	230 240 250	
PALEOZOIKUM	perm	svrchní spodní	260 290	
	karbon	svrchní spodní	325 355	
	devon	svrchní	375	
		střední spodní	410	
	silur	svrchní	424	
		spodní	438	
ordovik	svrchní střední spodní	455 470 510		
kambrium	svrchní střední spodní	570 (540)		

Příloha 2: Chronostratigrafické členění paleozoika

	útvár	oddělení	stupeň		stáří spodní hranice v miliónech let Cowie & Bassett 1989		
MLADŠÍ PALEOZOIKUM	perm	svrchní	thuring	tatar	zechstein	255	
				kazan			
				ufim			
		spodní	rotliegendes	kungur	saxon	270	
				artinsk			
				sakmar			
	karbon	svrchní	siles	assel	autun	280	
				stefan		gžel	300
				westfal		kasimov	
				namur		baškir	310
spodní	dinant	visé	serpučov	325			
		tournai		355			
STARŠÍ PALEOZOIKUM	devon	svrchní	famen		375		
			frasn				
		střední	givet		383		
			eifel				
		spodní	ems	dalej		390	
				zličov			
	siegen		prag	410			
	gedin		lochkov				
	silur	svrchní	přídolí	downton	424		
			ludlow	ludford gorst			
		spodní	wenlock	homer sheinwood	428		
			llandovery	telych aeron rhuddan	438		
	ordovik	svrchní	ashgill	kosov	446		
			caradok	beroun			
		střední	llandeilo	dobrotiv	455		
			llanvirn				
		spodní	arenig	490			
tremadok	510						
kambrium	svrchní			570 (540)			
	střední						
	spodní						

Příloha 3: Chronostratigrafické členění mezozoika

<i>-a</i>	<i>1</i>	stupeň	stáří spodní hranice v miliónech let	
			Haq et al. 1987	Cowie & Bassett 1989
		maastricht	66,5	65 (64,4)
			74	75
		santon	84	83
	>		88	86
		turon	89	88
<			92	91
<i>a</i>		cenoman	96	95
		alb	108	107 (112)
		apt	113	114
		barrem	116,5	116
		hauteriv	121	120
	neokom	valangin	128	128 (135)
		berrias	131	135 (140)
	Š 8	tithon (volg)	136	139
		kimmeridž	145	144
		oxford	152	152
		callov	157	159
5	•a «c >£ e	bathon	165	170
		bajpk	171	176
		aalen	179	180
		toark	186	188
		domer		
	pliensbach	carix	194	195
	-o S o s:	lotaring		
		sinemur s.s.	201	201
		hettang	210	205
	rhaet		215	210
		alaun		
	c o	lac	223	220
		tuval		—
		jul		
		cordevol	231	230
co		longobard		
	ladin	fassan	236	235
f-l	•a cu	illyr		
		pelson		
		bithyn		
		egej	240	240
	(spath)			
	(namal)	campil		
	(griesbach)		250	250
				—

Příloha 4: Chronostratigrafické členění terciéru

útvár	oddělení		stupeň	stáří spodní hranice v miliónech let		
				Haq et al. 1987	Steininger, Bernor & Fahlbush 1990	
NEOGÉN	pliocén	svrchní	piacenz	1,65	1,65	
		spodní	zandl	3,5	3,5	
	miocén	svrchní	messin	5,2	4,8	
			torton	6,3	6,3	
		střední	serravall	10,2	11,2	
			langh	15,2	14,6	
		spodní	burdigal	16,2	16,5	
			aquitán	20,0	21,9	
	PALEOCÉN	oligocén	svrchní	chatt	25,2	23,2
			spodní	stamp	30,0	
eocén		svrchní	priabon	36,0		
		střední	barton	39,4		
			lutet	42,0		
		spodní	ypres	49,0		
paleocén		svrchní	thanet	54,0		
		spodní	dan s.l	60,2		
					66,5	

Příloha 5: Chronostratigrafické členění neogénu mediteránní oblasti a centrální Paratethydy. Stupně mediteránní oblasti jsou uznávány jako stupně celosvětové chronostratigrafické stupnice. Stupně centrální Paratethydy jsou stupni regionálními.

Radiometrické stáří převzato z F.F. Steininger, R.L. Bernona a V. Fahlbusche (1990).

oddělení		stupně mediteránní oblasti		stupně centrální Paratethydy	miliónů let
kvartér			1,65	kvartér	
pliocén	svrch.	piacenz	3,50	roman	
	spodní	zancI	4,80	dac	3,7
miocén	svrchní	messin	6,30	pont	5,6
		torton		-----	6,4

		pannon	11,2		
	střední	serravall		sarmat	11,5
		langh	14,6	baden	12,7
				kosov	
	spodní	burdigal	16,5	wielič	
				morav	16,5
				karpát	16,5
			ottnang	17,2	
			eggenburg	18,0	
		21,9		21,9	
		23,2	eger		
oligocén					

LITERATURA

1. Definice a postavení paleontologie v systému věd

- CALVIN M. (1968): Molecular paleontology. - Transact. Leicester Lit. Philos. Soc., 62, 45-69.
- (1969): Molecular paleontology. *Perspect. Biol. and Med.*, 13, 1, 45-62.
- Richter R. (1928): Aktuopalaontologie und Palaobiologie, eine Abgrenzung. - *Senckenbergiana*, 10, 6, 285-292. Frankfurt a. Main.
- Vernadskij V.I. (1967): Biosféra. - 231 str. Mysl, Moskva.

2. Dějiny paleontologie

- Augusta J., Remeš M. (1956): Úvod do všeobecné paleontologie. - 486 str. Nakl. ČSAV, Praha.
- Boule M., Piveteau J. (1935): Les fossiles. - 899 str. Masson, Paris.
- Davitašvili L.Š. (1948): Istorija evoljucionnoj paleontologii ot Darvina do našich dněj. - 575 str. Izd. AN SSSR, Moskva, Leningrad.
- Druščic V.V. (1974): Paleontologija bespozvonočnych. - 528 str. Izd. Moskovskogo Univ., Moskva.
- Folta Ľ., Nový J. (1979): Dějiny přírodních věd v datech. - Malé encyklopedie, 8, 1-359. Mladá fronta, Praha.
- Hluštík A. (1988): Cuticular analysis in Czech paleobotany: a historical review. - *Acta Univ. Carol., Geol.*, 1986, 3, 317-323. Praha.
- Holý F. (1978): Současný stav karpologického výzkumu třetihor v Československu. - In: Pokorný V. (ed.): Paleontologická konference katedry paleontologie na přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy, 10.-11.2.1977, Praha, 143-156. Univ. Karlova, Praha.
- Ivan L. (1981): K stopa'desiatemu výročiu narodenia Dionýza Štúra. - Z dějin geol. vied na Slovensku, Slovenské bánské muzeum, 192-210. Banská Bystrica.
- Kettner R. (1967): Geologické vědy na vysokých školách pražských. - *Práce z dějin Univ. Karlovy*, 5, 169 str. Univ. Karlova, Praha.
- Kuhn-Schnyder E. (1969): Georges Cuvier. - *Mitt. palaont. Inst. Univ. Zürich*, 69, 65-105.
- Matoušek O. (1940): Dějiny geologie československé. - In: Janda J. (ed.): Velký ilustrovaný přírodopis všech tří říší, 7, Geologie 1. - 411 str. Praha.
- Muller Klaus J. (1981): Weichteile von Fossilien aus dem Erdaltertum. - *Forschung; Mitteilungen der DFG*, 2/81, 6-8. Bonn.
- Němčejc F. (1959): Paleobotanika I. - 402 str. Academia, Praha.
- Obrhel J. (1980): August Joseph Carl Corda. - *Čas. miner. geol.*, 25, 2, 215-219. Praha.
- (1981): Vznik a vývoj paleobotaniky v Čechách (od nejranějších počátků do r. 1870). - *Acta Univ. Carol., Geol.*, 1980, 1-2, 107-134. Praha.
- (1985): Vývoj paleobotaniky v Čechách (od roku 1879 do roku 1918). - *Acta Univ. Carol., Geol.*, 1984, 3, 261-284. Praha.
- Obrhelová N., Obrhel J. (1986): Dějiny paleoichthyologie v českém terciéru. - *Čas. Nár. Muz., odd. přírodov.*, 153, 4, 1984, 204-211. Praha.
- Pacltová B., Špinar Z.V. (1975): Dějiny paleontologie. - In: Pokorný V. a kol.: Úvod do paleontologie. - 315 str. Učební texty vysokých škol, Univ. Karlova, Stát. pedagog. nakl., Praha.
- Pokorný V. (1978): Paleontologie na Univerzitě Karlově. - In: Pokorný V. (ed.): Paleontologická konference katedry paleontologie na přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy, 10.-11.2.1977, Praha, 9-14. Univ. Karlova, Praha.
- Rudwick M.J.S. (1972): The meaning of fossils. - 287 str. McDonald, London.
- Svoboda J.F. a kol. (1961): Naučný geologický slovník. - 827 str. Nakl. ČSAV, Praha.
- Špinar Z. (1965): Úvod do zoopaleontologie. - 148 str. Učební texty vysokých škol, Stát. ped. nakl., Praha.
- Špinar Z.V. (1971): 50 let přírodovědecké fakulty University Karlovy v Praze. - *Čas. min. geol.*, 16, 2, 211-214. Praha.

- (1978): Založení a rozvoj přírodovědecké fakulty U.K. v Praze. - *Univerzitní zprávy*, 5, 21-25. Praha.
- (1968): Paleontologie. - 360 str. Stát. nakl. tech. lit., Praha.
- Štúr D. (1883): Zur Morphologie und Systematik der Culm - und Carbonfarne. - *Sitzber. k. Akad. d. Wiss., I. Abth., Juli Heft*, Jhg. 1883, 633-846. Wien.
- Urban O. (1982): Česká společnost 1848-1918. - 694 str. Praha.
- Viniklár L. (ed.) (1931): Vývoj české přírodovědy. - Jubilejní sborník na paměť šedesátiletého trvání Přírodovědeckého klubu v Praze 1869-1929. - 187 str. Janata, Nový Bydžov.
- Vojtíšek V. (1954): O vzniku Královské české společnosti nauk. - *Vesmír*, 33, 307-308. Praha.
- Vysockij B.P. (1977): Problémy istorii i metodologii geologii českých nauk. - 280 str., Moskva.

3. Vznik a způsoby zachování zkamenělin

- Augusta J., Remeš M. (1956): Úvod do všeobecné paleontologie. - 486 str. Nakl. ČSAV, Praha.
- Bell P.R. et al. (1964): Darwin's biological work - some aspects reconsidered. - 343 str. Science edition. J. Wiley and Sons, New York.
- Calvin M. (1969): Chemical evolution. - 278 str. Oxford Univ. Press., New York, Oxford.
- Daber R., Helms J. (1978): Das grosse Fossilienbuch. - 264 str. Urania-Verl., Leipzig, Jena, Berlin.
- Davies M.A. (1961): An introduction to paleontology, 3rd ed., revised by C.J. Stubblefield. - 322 str. Thomas Murhyd Co., London.
- Charig A., Horsfield B. (1975): Before the Ark. - 160 str. BBC TV, London.
- Ivachnenko M.F., Korabelnikov V.A. (1987): Živoje prošloje zemli. - 143 str. Prosvěšćenie, Moskva.
- Jepsen G.L., Simpson G.G., Mayr E. (1963): Genetics, paleontology and evolution. - 474 str. Atheneum, New York.
- Košťík J. (1965): Chemie a fyzika živých soustav. - 353 str. Stát. zdrav. nakl., Praha.
- Krumbiegel G., Walther H. (1977): Fossilien. - 336 str. Leipzig.
- Kukal Z. a kol. (1977): Základy oceánografie. - 510 str. Academia, Praha.
- Muller A.H. (1976): Lehrbuch der Paläozoologie, 1. Allgemeine Grundlagen. - 423 str. G. Fischer-Verl., Jena.
- Muller Klaus J. (1981): Weichteile von Fossilien aus dem Erdaltertum. - *Forschung; Mitteilungen der DFG*, 2/81, 6-8. Bonn.
- Niles E., Stanley S.M. (1984): Living fossils. - 291 str. Springer-Verl., New York, Berlin, Heidelberg.
- Pokorný V. a kol. (1975): Úvod do paleontologie. - 315 str. Učební texty vysokých škol, Univ. Karlova, Stát. pedagog. nakl., Praha.
- Rudwick M.J.S. (1972): The meanings of fossils. - 287 str. MacDonal, London.
- Špinar Z.V. (1986): Paleontologie. - 360 str. Stát. nakl. techn. lit., Praha.
- Wyckoff R.W.G. (1972): The biochemistry of animal fossils. - 152 str. Sciencetechnica, Bristol.

4. Systematika

- Ax P. (1984): Das phylogenetische System: Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese. - 349 str. G. Fischer-Verl., Stuttgart, New York.
- Bleckwelder R.E. (1967): Taxonomy. - 698 str. John Wiley and Sons, New York.
- Cracraft J. (1981): Pattern and process in paleobiology: the role of cladistic analysis in systematic paleontology. - *Paleobiology*, 7, 456-468. Chicago.
- Hennig W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetische Systematik. - 370 str. Deutsche Zentralverl., Berlin.
- (1966): Phylogenetic systematics. - 263 str. Univ. Illinois Press, Urbana.
- Houša V. (1980): Základy taxonomie pro zoopaleontologie. - 169 str. Učební texty vysokých škol, Univ. Karlova, Stát. pedagog. nakl., Praha.

- Houša V., Štys P. (eds.) (1989): Mezinárodní pravidla zoologické nomenklatury. Český překlad, 3. vydání. - 151 str. Academia, Praha.
- International Commission on Zoological Nomenclature (1985): International Code of Zoological Nomenclature (third edition). - 338 str. Internat. Trust for Zool. Nomencl., London.
- Mayr E. (1963): Animal species and evolution. - 797 str. Harvard Univ. Press, Cambridge (Mass.).
- (1969): Principles of systematic zoology. - 428 str. McGraw-Hill, New York.
- (1981): Biological classification: Toward a synthesis of opposing methodologies. - *Science*, 214, 510-516. Washington.
- Mejen S.V. et al. (1988): Sistematika i filogenija. - In: Menner V.V., Makridin V.P. (eds.): *Sovremennaja paleontologija*. - Tom 1, 447-538. Izd. Nedra, Moskva.
- Pokorný V. (1969): Numerická taxonomie a principy biologické klasifikace. - *Čas. min. geol.*, 14, 83-90. Praha.
- Simpson G.G. (1961): Principles of animal taxonomy. - 247 str. Columbia Univ. Press, New York.
- Sneath P.H., Sokal R.R. (1973): Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification. - 573 str. Freeman and Co., San Francisco.
- Šatalkin A.I. (1988): Biologičeskaja sistematika. - 184 str. Izd. Mosk. Univ., Moskva.
- Wiley E.O. (1981): Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. - 439 str. John Wiley and Sons, New York.
- ### 5. Paleokologie
- Ager D.V. (1963): Principles of paleoecology. - 371 str. McGraw-Hill, New York.
- Blatt H., Middleton G., Murray R. (1980): Origin of sedimentary rocks. - 782 str. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.
- Boucot A.J., Carney R.S. (1981): Principles of benthic marine paleoecology. - 464 str. Academic Press, New York.
- Dodd J.R., Stanton R.J. (1981): Paleocology, concepts and applications. - 559 str. John Wiley and Sons, New York, London, Sydney.
- Frey R.W. (1975): The study of trace fossils. - 562 str. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York.
- Friedman G.M., Saunders J.E. (1978): Principles of sedimentology. - 792 str. John Wiley and Sons, New York, London, Sydney.
- Gekker R.F. (1957): Vvedenije v paleoekologiju. - 128 str. Gosgeoltechizdat, Moskva.
- Hallam A. (1983): Interpretacija facij i stratigrafičeskaja posledovatel'nost'. - 328 str. Izd. Mir, Moskva (překlad).
- Imbrie J., Newell N.D. (ed.) (1964): Approaches to paleoecology. - 432 str. John Wiley and Sons, New York, London, Sydney.
- Janin B.T. (1983): Osnovy tafonomii. - 184 str. Izd. Nedra, Moskva.
- Kukal Z. (1986): Základy sedimentologie. - 468 str. Academia, Praha.
- Ladd H.S., Hedgpeth J.W. (eds.) (1957): Treatise on marine ecology and paleoecology. - *Memoir (Geol. Soc. Amer.)*, 67, 1-2, 1-1296, 1-1077. New York.
- Losos B. et al. (1985): Ekologie živočichů. - 316 str. Stát. pedagog. nakl., Praha.
- Martinsson A. (1970): Toponomy of trace fossils. - In: Crimes T.P., Harper J.C.: Trace fossils. - *Geol. J., Spec. Issue*, 3, 323-330. Seel House Press, Liverpool.
- McKerrow W.S. (1981): Palóekologie. - 248 str. Kosmos, Stuttgart.
- Odum E.P. (1977): Základy ekologie. - 736 str. Academia, Praha.
- Pivnička K. (1984): Ekologie. - 204 str. Stát. pedagog. nakl., Praha.
- Raup D.M., Stanley S.M. (1974): Osnovy paleontologii. - 390 str. Izd. Mir, Moskva. (Překlad.)
- Robinson R.A., Teichert C. (eds.) (1979): Treatise on Invertebrate paleontology, Part A: Introduction. - 569 str. Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas, Lawrence.
- Rudwick M.J.S. (1964): The inference of function from structure in fossils. - *Brit. J. Philos. Sci.*, 15, 27-40. London.
- Seilacher A. (1953): Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie. - *Neu. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, 98, 87-124. Stuttgart.
- Selley R.C. (1978): Ancient sedimentary environments. - 287 str. Chapman and Hall, London.
- Schopf J.M. (1982): Paleookeanologija. - 312 str. Izd. Mir, Moskva. (Překlad.)
- Slavíková J. (1986): Ekologie rostlin. - 368 str. Stát. pedagog. nakl., Praha.
- Tait R.V. (1981): Elements of marine ecology. An introductory course. - 356 str. Butterworths, London.
- Vjalov O.S. (1968): Materiály k klassifikacii iskopaemych sledov i sledov žiznědějatel'nosti organizmov. - *Paleont. Sbor. (Lvov)*, 5, 1, 125-129. Lvov.
- Wilson J.L. (1980): Karbonatnyje facii v geologičeskoi istorii. - 464 str. Izd. Nedra, Moskva. (Překlad.)
- ### 6. Paleobiogeografie
- Adams G.G., Ager D.V. (eds.) (1967): Aspects of Tethyan biogeography. - *Syst. Assoc. London, Publ.*, 7, 1-336. London.
- Aubouin J., Le Pichon X., Monin A.S. (eds.) (1986): Evolution of the Tethys. - *Tectonophysics*, 123, 1-315. Amsterdam.
- Barnes C.R. (1986): The faunal extinction event near the Ordovician-Silurian boundary: a climatically induced crisis. - In: Walliser O.H. (ed.): *Global Bio-Events*, 121-126. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York.
- Barron E.J. et al. (1981): Paleogeography, 180 million years ago to the present. - *Eclogae geol. Helv.*, 74, 443-470. Basel.
- Berry W.B.N. (1979): Graptolite biogeography: a biogeography of some Lower Paleozoic plankton. - In: Gray J., Boucot A.J. (eds.): *Historical biogeography, plate tectonics and the changing environment*, 105-115. Cornwallis.
- Bouček B. (1972): The paleogeography of Lower Ordovician graptolite faunas: a possible evidence of Continental drift. - *Proč. 24th. Int. Geol. Congr., Canada Sect. 7, Paleontology*, 266-272. Montreal.
- Brenchley P.J. (ed.) (1984): Fossils and climate. - 352 str. John Wiley and Sons, Chichester, New York, Brisbane.
- Briggs J.C. (1987): Biogeography and plate tectonics. - 204 str. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York.
- Buchar J. (1983): Zoogeografie. - 199 str. Stát. pedagog. nakl., Praha.
- Dimichele W.A., Phillips T.L., Olmstead R.G. (1987): Opportunistic evolution: abiotic environmental stress and the fossil record of plants. - *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 50, 151-178. Amsterdam, London, New York.
- Edwards D. (1973): Devonian floras. - In: Hallam A. (ed.): *Atlas of palaeobiogeography*, 105-115. Elsevier, Amsterdam, London, New York.
- Emiliani C. (1961): The temperature decrease of surface seawater in high latitudes and of abyssal-hadal water in open oceanic basins during the past 75 million years. - *Deep Sea Res.*, 8, 144-147. London.
- Frakes L.A. (1979): Climates throughout geologic time. - 310 str. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York.
- Gobbert D.J. (1973): Permian Fusulinacea. - In: Hallam A. (ed.): *Atlas of palaeobiogeography*, 151-158. Elsevier, Amsterdam, London, New York.
- Gray J., Boucot A.J. (eds.) (1979): Historical biogeography, plate tectonics and the changing environment. - 500 str. Cornwallis.
- Hallam A. (ed.) (1973): Atlas of palaeobiogeography. - 531 str. Elsevier, Amsterdam, London, New York.
- (1985): A review of Mesozoic climates. - *J. Geol. Soc. London*, 142, 433-445.
- Haq B.U., Hardenbol J., Vail P.R. (1987): Chronology and fluctuating sea levels since the Triassic. - *Science*, 235, 1156-1167. Washington.
- Harrington H.J. (1962): Paleogeographic development of South America. - *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 46, 10, 1773-1814. Tulsa.
- Havlíček V. (1976): Evolution of Ordovician brachiopod communities in the Mediterranean province. - In: Bassett M.G. (eds.): *The Ordovician System*, 349-358. Univ. Wales Press and Nat. Mus. Wales, Cardiff.
- Hendrych R. (1984): Fytogeografie. - 220 str. Stát. pedagog. nakl., Praha.
- Hill D. (1973): Lower Carboniferous corals. - In: Hallam A. (ed.): *Atlas of palaeobiogeography*, 133-142. Elsevier, Amsterdam, London, New York.

- Hughes N.F. (ed.) (1973): *Organisms and continents through time*. - Spec. Pap. Palaeont. (Palaeont. Assoc. London), 12, 1-334. London.
- Kasting J.F. (1987): Theoretical constraints on oxygen and carbon dioxide concentrations in the Precambrian atmosphere. - *Precamb. Res.*, 34, 205-229. Amsterdam.
- Kauffman E.G. (1973): *Cretaceous Bivalvia*. - In: Hallam A. (ed.): *Atlas of palaeobiogeography*, 353-383. Elsevier, Amsterdam, London, New York.
- Kemper E. (1987): *Das Klima der Kreidezeit*. - *Geol. Jb.*, A, 96, 5-185. Hannover.
- Krs M. (1986): Vícesložková analýza magnetizace a paleogeografické rekonstrukce hornin staršího fanerozoika Barrandienu na základě paleomagnetických dat. - In: *Výzkum hlubinné geol. stavby Československa*, 97-113. (MS) Geofyzika, Brno.
- Makridin V.P., Mejen S.V. (1988): *Principy i napravlenije paleobiogeografičeskich issledovanij*. - In: Menner V.V., Makridin V.P. (eds.): *Sovremennaja paleontologia*, 2, 5-56. Moskva.
- Michalík J. (1984): *Palinspastické rekonstrukcie a mezozoický paleogeografický vývoj Západných Karpat*. - Sborník „Zemská kóra a jej vzťah k nerastným surovinám“, 107-115. GÚDŠ, Bratislava.
- Morel P., Irving E. (1978): Tentative paleocontinental maps from the Early Phanerozoic and Proterozoic. - *J. Geol.*, 86, 535-561. Chicago.
- Owen H.G. (1983): *Atlas of Continental displacement, 200 million years to the present*. - 159 str. Cambridge Univ. Press.
- Palmer A.R. (1972): *Problems of Cambrian biogeography*. - *Proc. 24th. Inter. Geol. Congr. Canada, Sect. 7, Paleontology*, 310-315.
- (1973): *Cambrian trilobites*. - In: Hallam A. (ed.): *Atlas of palaeobiogeography*, 13-18. Elsevier, Amsterdam, London, New York.
- Petrosyan N.M. (1968): *Stratigraphical importance of the Devonian flora of the U.S.S.R.* - In: Oswald D.H. (ed.): *International Symposium on the Devonian System*, 579-586. Calgary.
- Robinson R.A., Teichert C. (eds.) (1979): *Treatise on Invertebrate paleontology, Part A: Introduction*. - 569 str. Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas, Lawrence.
- Ross A. (ed.) (1974): *Paleogeographic provinces and provinciality*. - Spec. Publ. (Soc. econ. Paleontologists Mineralogists), 21, 1-233. Tulsa, Okla.
- Rowley D.B. et al. (1985): *Carboniferous paleogeographic, phyto-geographic and paleoclimatic reconstructions*. - *Int. J. Coal. Geol.*, 5, 7-42. Amsterdam.
- Schopf T.J.M. (1979): *The role of biogeographic provinces in regulating marine faunal diversity through geologic time*. - In: Gray J., Boucot A.J. (eds.): *Historical biogeography, plate tectonics and the changing environment*, 449-457. Cornwallis.
- Scotese R.C. et al. (1979): *Paleozoic base maps*. - *J. Geol.*, 87, 217-277. Chicago.
- Solovieva M.N. (1984): *Middle Carboniferous of Eurasia (biogeographical differentiation, zonal scales)*. - *Abstr. 27. Internát. Geol. Congr. Moskva*, 1, 182-184. Moskva.
- Schwarzbach M. (1963): *Climates of the past*. - 328 str. London.
- Štorch P. (1986): *Ordovician-Silurian boundary event in Bohemia (Prague basin - Barrandian area)*. - In: Walliser O.H. (ed.): *Global Bio-Events*, 133-138. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York.
- Vakhramejev et al. (1978): *Paláozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit*. - 300 str. G. Fischer-Verl. Jena.
- Walliser O.H. (ed.) (1986): *Global Bio-Events. A critical approach*. - Proc. of the first International meeting IGCP Project 216: „Global biological events in Earth history“. *Lecture notes in Earth Sci.*, 8, 442 str. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York.
- Whittington H.B. (1973): *Ordovician trilobites*. - In: Hallam A. (ed.): *Atlas of palaeobiogeography*, 13-18. Elsevier, Amsterdam, London, New York.
- Williams A. (1973): *Distribution of brachiopod assemblages in relation to Ordovician palaeogeography*. - In: Hughes N.F. (ed.): *Organisms and continents through time*, 241-269. Spec. Pap. Palaeont. (Palaeont. Assoc. London), London.
- (1976): *Plate tectonics and biofacies evolution as factors in Ordovician correlation*. - In: Bassett, M.C. (ed.): *The Ordovician System*, 29-66. Cardiff.
- Wolfe J.A. (1978): *A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the northern hemisphere*. - *Amer. Sci.*, 66, 694-703.
- Ziegler A.M. et al. (1981): *Paleozoic biogeography and climatology*. - In: Niklas K.J. (ed.): *Paleobotany, paleoecology and evolution*, 2, 231-266. Praeger, New York.
- Zonenšajn L.P., Kuzmin M.I. et al. (1987): *Absolutnyje rekonstrukcii položenije kontiněntov v paleozoje i ranném mezozoje*. - *Geotektonika*, 1987, 16-27. Moskva.

7. Geologická činnost organismů

- Berkner L.V., Marshall L.C. (1965): *On the origin and rise of oxygen concentration in the Earth's atmosphere*. - *J. Atmosph. Sci.*, 22, 225-261. Amer. Meteorolog. Soc. USA.
- Berner R.A. (1989): *Biogeochemical cycles of carbon and sulfur and their effect on atmospheric oxygen over Phanerozoic time*. - *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., Global and Planetary Change Sect.*, 75, 97-122. Amsterdam.
- Berner R.A., Canfield D.E. (1989): *A new model for atmospheric oxygen over Phanerozoic time*. - *Amer. J. Sci.*, 289, 333-361. New Haven.
- Berner W.H., Bé A.W., Vincent E. (ed.) (1981): *Oxygen and carbon isotopes in Foraminifera*. - *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 33, 1-3, 1-277. Amsterdam.
- Beus A.A., Grabovskaja L.I., Tichonova N.V. (1976): *Geochemija okružajuščeje sredy*. - 247 str. Izd. Nedra, Moskva.
- Bogorov V.G. (1969): *Roľ planktona v obmene veščestv v okeane*. - *Okeanologija*, 9, 1. Moskva.
- Bojčenko E.A. (1976): *Sojediněnija metallov v evolucii rastěnj v biosfěre*. - *Izv. AN SSSR, ser. biol.*, 3, 378-385. Moskva.
- Bolin B. (1977): *Changes of land biota and their importance for the carbon cycle*. - *Science*, 196, 613-615. Washington.
- Borovec Z. (1989): *Bioakumulace kovů a dočišřování vod baktériemi, houbami a řasami*. - *Rudy*, 12, 37, 375-382. Praha.
- Bouška V. (1981): *Geochemistry of coal*. - 284 str. Academia, Praha.
- Carver J.H. (1980): *Oxygen and ozone evolution in palaeo-atmospheres*. - In: Trudinger P.A., Walter M.R. (eds.): *Biochemistry of ancient and modern environments*, 55-64. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Cloud P. (1980): *Early biogeochemical systems*. - In: Trudinger P.A., Walter M.R. (eds.): *Biochemistry of ancient and modern environments*, 7-27. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York.
- Copper P. (1974): *Structure and development of Early Paleozoic reefs*. - *Proc. of the 2nd Internát. Coral Reef Symp.*, 1, 365-386. Brisbane.
- Degens E.T. (1989): *Perspectives on biogeochemistry*. - 423 str. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York.
- Eglinton G., Murphy M.T.U. (eds.) (1969): *Organic geochemistry*. - 828 str. Springer-Verl., New York, Heidelberg, Berlin.
- Ehrlich H.L. (1980): *Different forms of microbial manganese oxidation and reduction and their environmental significance*. - In: Trudinger P.A., Walter M.R. (eds.): *Biochemistry of ancient and modern environments*, 327-332. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York.
- Eiser R. (1981): *Trace metal concentration in marine organisms*. - 686 str. Pergamon Press, New York, Oxford, Toronto.
- Erhart H. (1956): *La genèse des sols en tant que phénomène géologique. Esquisse d'une théorie géologique et géochimique biostasie et rhexistasie*. - 90 str. Masson et C^{ie}, Paříž.
- Hart M.H. (1978): *The evolution of the atmosphere of the Earth*. - *Icarus*, 33, 23-39.
- Charlson R.J., Lovelock J.E., Andreae M.O., Warren S.G. (1987): *Océanie phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate*. - *Nature*, 326, 655-661. London.
- Kahn M.I., Williams D.F. (1981): *Oxygen and carbon isotopic composition of living planktonic Foraminifera from the Northeast Pacific Ocean*. - *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 33, 47-69. Amsterdam.
- Kasting J.F., Ackerman T.P. (1986): *Climatic consequences of very high carbon dioxide levels in the Earth's early atmosphere*. - *Science*, 234, 1383-1385, Washington.

- Kazmierczak J., Ittekkot V., Degens E.T. (1985): Biocalcification through time: environmental challenge and cellular response. - *Paläont. Z.*, 59, 15-33. Stuttgart.
- Kettner R. (1955): Všeobecná geologie, IV. - 361 str. Nakl. ČSAV, Praha.
- Krumbein W.E. (1971): Sedimentmikrobiologie und ihre geologischen Aspekte. - *Geol. Rdsch.*, 60, 2, 438-472. Stuttgart.
- (1979): Calcification of bacteria and algae. - In: Trudinger P.A., Swain D.J. (eds.): Biogeochemical cycling of mineral forming elements, 47-68. Elsevier, Amsterdam.
- Krumbein W.C., Garrels R.M. (1952): Origin and classification of sediments in terms of pH and oxidations-reduction potential. - *J. Geol.*, 60, 1-33. Chicago.
- Křifbék B. (1981): Organická geochemie. - 167 str. Vysokoškolské učební texty, Univ. Karlova, Stát. pedagog. nakl., Praha.
- Kukal Z. (1983): Rychlost geologických procesů. - 280 str. Academia, Praha.
- Kump L.R. (1989): Alternativně modeling approaches to the geochemical cycles of carbon, sulfur, and strontium isotopes. - *Amer. J. Sci.*, 289, 390-410. New Haven.
- (1989): Chemical stability of the atmosphere and oceán. - *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., Global and Planetary Change Sect.*, 75, 123-136. Amsterdam.
- Kuzněcov S.I., Ivanov M.V., Ljalikova N.N. (1962): Vveděnije v geologičeskiju mikrobiologiju. - 239 str. Izd. AN SSSR, Moskva.
- Lapo A.V. (1977): Živoje v šěščestvo biosféry i formirovanije osadočnych porod i rud. - *Izv. AN SSSR, ser. geol.*, 1977, 11, 121-130. Moskva.
- (1982): Traces of bygon biospheres. - 221 str. Izd. Mir, Moskva.
- Larcher W. (1988): Fyziologická ekologie rostlin. - 361 str. Academia, Praha.
- Lasaga A.C. (1989): A new approach to isotopic modeling of the variation of atmospheric oxygen through the Phanerozoic. - *Amer. J. Sci.*, 289, 411-435. New Haven.
- Lejřman I.Je., Guseva A.N., Makridin V.P. (1988): Molekuljarnaja paleontologija. - In: Menner V.V., Makridin V.P.: *Sovremennaja paleontologija*, 338-368. Nedra, Moskva.
- Lewis A.G., Syvbitski J.P.M. (1983): The interaction of plankton and suspended sediment in fjords. - *Sed. Geol.*, 36, 81-92. Amsterdam.
- Lowenstam H.A. (1974): Impact of life on chemical and physical processes. - In: Goldberg E.D. (ed.): *The Sea*, 5, 715-796. Wiley-Interscience, New York.
- (1981): Minerals formed by organisms. - *Science*, 211, 1126-1131. Washington.
- Mendelsohn F. (1976): Minerál deposits associated with Stromatolites. - In: Walter M.R. (ed.): *Stromatolites. - Developments in Sedimentol.*, 20, 645-662. Elsevier, Amsterdam.
- Monin A.S., Lisicyn A.P. (1983): Biogeochemija okeana. - 368 str. Izd. Nauka, Moskva.
- Monty C.L.V. (1973): Les nodules de manganěse, sont des stromatolithes océaniques. - *C.R.Acad. Sci., Sér D*, 276, 3285-3288. Paris.
- Mooney H.A., Vitousek P.M., Matson P.A. (1988): Exchange of materials between terrestrial exosystems and the atmosphere. - *Nature*, 238, 926-932. London.
- Mossman D.J., Dexter Dayer B. (1985): The geochemistry of Witwatersrand-type gold deposits and possible influence of ancient prokaryotic communities on gold dissolution and precipitation. - *Precamb. Res.*, 30, 303-319. Amsterdam.
- Obrhel J. (1972): Úloha nižšich rostlin při transportu, genezi a destrukci hornin. - *Čas. Minerál. Geol.*, 17, 2, 207-222. Praha.
- (1975): Paleobotanika. - 134 str. Vysokoškolské učební texty, Univ. Karlova, Stát. pedagog. nakl., Praha.
- Pflug H.D. (1978): Yest-like microfossils detected in oldest sediments of the Earth. - *Naturwissenschaften*, 65, 611-615. Berlin.
- Popp B.N., Takigiku R., Hayes J.M., Louda J.W., Barker E.W. (1989): The post-Paleozoic chronology and mechanism of ¹³C depletion in primary marine organic matter. - *Amer. J. Sci.*, 289, 436-454. New Haven.
- Robinson J.M. (1989): Phanerozoic O₂ variation, fire, and terrestrial ecology. - *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., Global Planet. Change Sect.*, 75, 223-240. Amsterdam.
- Seifert J. (1956): Biologie půdy (biopedologie). - 195 str. Učební texty vysokých škol, Univ. Karlova, Praha.
- Schidlowski M. (1980): Antiquity of photosynthesis: possible constraints from Archean carbon isotope record. - In: Trudinger P.A., Walter M.R. (eds.): *Biogeochemistry of ancient and modern environments*, 47-54. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York.
- (1988): A 3,800-million-year isotopic record of life from carbon in sedimentary rocks. - *Nature*, 333, 313-318. London.
- Schumm S.A. (1968): Speculations concerning paleohydrologic controls of terrestrial sedimentation. - *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 79, 1573-1588. New York.
- Strahler A.N., Strahler A.H. (1973): Environmental geoscience: interaction between natural systems and Man. - 575 str. Hamilton Publish. Comp., Santa Barbara, California.
- Štorch P., Pařava J. (1989): Stratigraphy, chemistry and origin of the Lower Silurian black graptolitic shales of the Prague Basin (Barrandien, Bohemia). - *Věst. Ústř. Úst. geol.*, 64, 3, 143-162. Praha.
- Tate P.L. (1987): Soil organic matter, biological and ecological effects. - 291 str. John Wiley and Sons, New York, Chichester, Brisbane.
- Trudinger P.A., Walter M.R. (eds.) (1980): *Biogeochemistry of ancient and modern environments*. - 723 str. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York.
- Úlehlóvá B. (1988): The nitrogen cycle. - In: Vančura V., Kunc F. (eds.): *Soil microbial associations, control of structures and functions*. - 498 str., Academia, Praha.
- Valentine J.W. (1989): Phanerozoic marine faunas and the stability of the earth systém. - *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., Global and Planetary Change Sect.*, 75, 137-155. Amsterdam.
- Vančura V., Kunc F. (eds.) (1988): *Soil microbial associations, control of structures and functions*. - 498 str. Academia, Praha.
- Walker J.C.G. (1977): The evolution of the atmosphere. - 318 str. Macmillan, New York.
- Warme J.E. (1975): Boring as trace fossils, and the processes of marine bioerosion. - In: Frey R.W. (ed.): *The study of trace fossils*, 181-227. Springer-Verl., Berlin.
- Zavarzin G., Clark W. (1988): Biosféra a klima očima biologů. - *Věda a technika v SSSR*, 16, 5, 261-270. Praha. [Překlad z čas. *Priroda*, 1987, 6, str. 65].
- Zýka V. (1965): Geochemické prostředí a rostliny. - *Práce Odb. příř. věd Vlastivěd, úst. v Olomouci*, 1965, 4, 1-29. Olomouc.
- (1966): Geochemické prostředí a organismy. I. - *Práce Odb. příř. věd Vlastivěd, úst. v Olomouci*, 1966, 11, 1-30. Olomouc.
- (1968): Geochemické prostředí a organismy. II a. - *Práce Odb. příř. věd Vlastivěd, úst. v Olomouci*, 1968, 12, 1-48. Olomouc.

8. Evoluce

- Alvarez L.W., Alvarez W., Asaro F., Michel H.V. (1980): Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. - *Science*, 208, 1095-1108. Washington.
- Antonov A. (1987): Evoluce rostlinných genů a teorie molekulárnich hodin. - *Věda a technika v SSSR* 1987/6, 361-367. Praha. [Překlad z čas. *Priroda* 1986, 7, str. 68].
- Baer K.E. von (1928): *Ober die Entwicklungsgeschichte der Tiere*. - W. Koch, Königsberg.
- Beardsley T. (1986): Fossil bird shakes evolutionary hypotheses. - *Nature*, 322, 677. London.
- Berkner L.V., Marshall L.C. (1965): On the origin and rise of oxygen concentration in the Earth's atmosphere. - *J. Atmosph. Sci.*, 22, 3, 225-261.
- Bettenstaedt F. (1958): Phylogenetische Beobachtungen in der Mikropaläontologie. - *Paläont. Z.*, 32, 3/4, 115-140. Stuttgart.
- (1962): Evolutionsvorgänge bei fossilen Foraminiferen. - *Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg*, H. 31, 385-460. Hamburg.
- Beurlien K. (1937): *Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre*. - 264 str. G. Fischer-Verl., Jena.
- Bock W.J. (1965): The role of adaptive mechanism in the origin of higher level of organisation. - *Syst. Zool.*, 14, 272-287. Lawrence.
- Bouřka V., Jakeř P., Pačes T., Pokorný J. (eds.) (1980): *Geochemie*. - 556 str. Academia, Praha.

- Callomon J.H. (1963): Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. - *Trans. Leicester Lit. and Philos. Soc.*, 17, 21-56. Leicester.
- Cook P.J., Shergold J.H. (1984): Phosphorus, phosphorites and skeletal evolution at the Precambrian-Cambrian boundary. - *Nature*, 308, 231-236. London.
- Dacqué E. (1935): *Organische Morphologie und Paläontologie*. - 476 str. Borntraeger, Berlin.
- Darwin Ch. (1953): O vzniku druhů přírodním výběrem neboli uchováním prospěšných plemen v boji o život. - 391 str. Nakl. ČSAV Praha [angl. originál 1859: On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life - J. Murray, London. 6 vydání v r. 1872].
- Davitašvili L.Š. (1961): Teória polovogo otbora. - 538 str. Izd. AN SSSR, Moskva.
- (1969): Příčiny vymírání organismů. - 437 str. Izd. Nauka, Moskva.
- (1977, 1978): Evolucionnoe učenie. Tom 1. - 477 str., T. 2, 523 str. Mecniereba, Tbilisi.
- Ehrenberg K. (1932): Das biogenetische Grundgesetz in seiner Beziehung zum biologischen Tragheitsgesetz. - *Biologie generalis*, 8, 2, 547-566. Wien, Leipzig.
- Eldredge N., Gould S.J. (1972): Punctuated equilibria: An alternativě to phyletic gradualism. - In: Schopf T.J.M. (ed.): *Models in Paleobiology*, 82-115. Freeman, Cooper and Co., San Francisco.
- Erben H.K. (1950): Das stammesgeschichtliche Degenerieren und Aussterben. - *A. d. Heimat*, 58, 116-123.
- Gerhardt H. (1963): Biometrische Untersuchungen zur Phylogenie von Haplophragmium und Triplasia (Foram.) aus der tieferen Unterkreide Nordwestdeutschlands. - *Boll. Soc. paleont. ital.* 2, 2, 9-74. Modena.
- Goldschmidt R.B. (1955): *Theoretical genetics*. - Univ. California Press, Berkeley, Los Angeles.
- Gould S.J. (1977): *Ontogeny and phylogeny*. - 501 str. Belknap Press, Cambridge, Mass., London.
- (1982): Darwinism and the expansion of evolutionary theory. - *Science*, 216, 380-387. Washington.
- (1985): The paradox of the first tier: and agenda for paleobiology. - *Paleobiology*, 11, 1, 2-12. Chicago.
- Hallam A. (1984): The causes of mass extinction. - *Nature*, 308, 686-687. London.
- (1987): End-Cretaceous mass extinction event: argument for terrestrial causation. - *Science*, 238, 1237-1242. Washington.
- Hut P., Alvarez W., Elder W., Hansen T., Kauffman E.G., Keller G., Shoemaker M., Weissman P.R. (1987): Comet showers as a cause of mass extinctions. - *Nature*, 329, 118-126. London.
- Hutchinson J.H., Archibald J.D. (1986): Diversity of Turtles across the Cretaceous/Tertiary boundary in Northeastern Montana. - *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 55, 1-22. Amsterdam.
- Huxley J. (1942): *Evolution. The Modern Synthesis*. - 645 str. Allen and Unwin, London.
- Jablonski D. (1986): Background and mass extinctions: The alternation of macroevolutionary regimes. - *Science*, 231, 129-133. Washington.
- Kauffman E.G. (1986): High-resolution event stratigraphy: Regional and global Cretaceous bio-events. - In: Walliser O.H. (ed.): *Global Bio-Events*. - *Lecture Notes in Earth-Sci.*, 8, 279-335. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York.
- Kazmierczak, J., Ittekkot V., Degens E.T. (1985): Biocalcification through time: environmental challenge and cellular response. - *Paläont. Z.*, 59, 15-33. Stuttgart.
- Kennedy W.J. (1977): *Ammonite Evolution*. - In: Hallam A. (ed.): *Patterns of evolution as illustrated by the fossil record*. - 251-304 str. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York.
- Kimura M. (1979): The neutral theory of molecular evolution. - *Sci. Amer.*, 241, 98-126. New York.
- King J.L., Jukes T.H. (1969): Non-Darwinian evolution. - *Science*, 164, 788-798; 165, 443. Washington.
- Křivský L. (1979): Někteřé důsledky srážky planety se Zemí v předhistorické době - impakt do vodního bazénu. - *Kosmické rozhledy*, 2, 98.
- (1980): Někteřé důsledky srážky planety se Zemí v předhistorické době. Impakt do vodního bazénu. - *Přírodověd. sbor. Západo-moravského muz. v Třebíči*, 11, 197-200.
- Lewin R. (1986): A mass extinction without asteroids. - *Science*, 234, 14-15. Washington.
- Ložek V. (1973): *Příroda ve čtvrtohorách*. - 372 str. Academia, Praha.
- Martinsson A. (1966): *Ampirulum*, a new genus of Beyrichiacean ostracodes. - *Publ. Palaeont. Inst. Univ. Uppsala*.
- Mayr E. (1965): *Animal species and evolution*. - XIV + 797 str. Belknap Press, Cambridge, Mass. [Ruský překlad: *Zoologičeskij vid i evolucija*. - Izd. Mir, Moskva 1968].
- McKinney M.L. (1987): Taxonomic selectivity and continuous variation in mass and background extinctions of marine taxa. - *Nature*, 325, 143-145. London.
- Mendel G. (1866): *Versuche über Pflanzenhybriden*. - *Verh. naturforsch. Ver. Briinn* 4, 3-47. [Přetištěno v: Kříženecký J. (ed.) (1965): *Fundamenta genetica*, 57-92. Nakl. ČSAV, Praha.]
- Muller A.H. (1955): *Der Grossablauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung*. - 50 str., G. Fischer-Verl., Jena.
- Muller K.J., Walossek D. (1986): *Martinssonia elongatagen. et sp. n.*, a crustacean-like euarthropod from the Upper Cambrian „Orsten” of Sweden. - *Zoologica Scripta*, 15, 1, 73-92. Pergamon Press, Great Britain.
- Newell N.D. (1956): Fossil populations. - In: Sylvester-Bradley P.C. (ed.): *The species concept in palaeontology*, 63-82. Systematics Association, London.
- (1967): Revolutions in the history of life. - *Geol. Soc. Amer., Spec. páper*, 89, 63-91. New York.
- Nichols D.J., Jarzen D.M., Orth C.J., Oliver P.Q. (1986): Palynological and iridium anomalies at Cretaceous-Tertiary boundary, South-Central Saskatchewan. - *Science*, 231, 714-717. Washington.
- Officer C.B., Hallam A., Drake C.L., Devine J.D. (1987): Late Cretaceous and paroxysmal Cretaceous (Tertiary) extinctions. - *Nature*, 326, 143-149. London.
- Pokorný V. (1958): *Grundzüge der zoologischen Mikropaläontologie Bd. 1*. - 582 str. VEB Deutsch. Verl. d. Wissensch, Berlin.
- (1966): La variation de la taille moyenne chez les ostracodes comme indice paléocologique. - *Eclogae geol. Helv.*, 59, 269-276. Barel.
- (1969): *Radimella gen. n.*, a new genus of the Hemicysteridae (Crust.). - *Acta Univ. Carol., Geol.* 1968, 4, 359-373. Praha.
- (1970): The genus *Radimella* Pokorný, 1969 (Ostracoda, Crustacea) in the Galápagos Islands. - *Acta Univ. Carol., Geol.*, 1969, 4, 293-334. Praha.
- (1978): The Bairdiinae (Ostracoda, Crust.) in the Upper Cretaceous of Bohemia, Czechoslovakia. Part I. - *Acta Univ. Carol., Geol.* 1975, 4, 321-338. Praha.
- Rampino M.R. (1987): Impact erating and flood basalt volcanism. - *Nature*, 327, 468. London.
- Rampino M.R., Volk T. (1988): Mass extinction, atmospheric sulphur and climatic warming at the K/T boundary. - *Nature*, 332, 63-65. London.
- Raup D.M. (1979): Size of the Permo-Triassic Bottleneck and Its Evolutionary Implications. - *Science*, 206, 217-218. Washington.
- Raup D.M., Sepkoski J.J., Jr. (1982): Mass extinctions in the marine fossil record. - *Science*, 215, 1501-1503. Washington.
- , — (1984): Periodicity of extinction in the geological past. - *Proc. Nati. Acad. Sci. U.S.A.*, 81, 801-805.
- , — (1986): Periodic extinction of Families and Genera. - *Science*, 231, 833-836. Washington.
- , — (1988): Testing for periodicity of extinction. - *Science*, 241, 94-96. Washington.
- Retallack G.J., Feakes C.R. (1987): Trace fossil evidence for Late Ordovician animals on land. - *Science*, 235, 61-63. Washington.
- Rhoads D.C., Morse J.W. (1971): Evolutionary and ecologic significance of oxygen-deficient marine basins. - *Lethaia*, 4, 413-428. Oslo.
- Saito T., Yamanoi T., Kaiho K. (1986): End-Cretaceous devastation of terrestrial flora in the boreal Far East. - *Science*, 233, 253-255. Washington.

- Severtzoff A.N. (1931): Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. - G. Fischer-Verl., Jena.
- Severcov A.N. (1949): Morfoložičeskie zakonomernosti evoljucii. - 536 str. Izd. AN SSSR, Moskva, Leningrad.
- Schindewolf O.H. (1936): Palaontologie, Entwicklunglehre und Genetik. - VII + 108 str. Bomtraeger, Berlin.
- (1950): Grundfragen der Palaontologie. - 506 str. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung Stuttgart.
- Schopf T.M. (1977): Patterns and themes of evolution among the Bryozoa. - In: Hallam A. (ed.): Patterns of evolution as illustrated by the fossil record, 159-207. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York.
- Schopf J.W., Blacic J.M. (1971): New microorganisms from the Bitter Spring Formation (Late Precambrian) of the North-Central Amadeus Basin, Australia. - J. Paleont., 45, 6, 925-960. Tulsa.
- Schopf T.J.M., Raup D.M., Gould S.J., Simberloff D.S. (1975): Genomic versus morphologic rates of evolution: Influence of morphologic complexity. - Paleobiology, 1, 63-67. Chicago.
- Simpson G.G. (1944): Tempo and mode in evolution. - 237 str. Columbia Univ. Press, New York. [Ruský překlad: Tempy i formy evoljucii. Moskva, 1948.]
- (1951): The species concept. - Evolution, 5, 285-298.
- (1953): The major features of evolution. - XX + 434 str. Columbia Univ. Press, New York, London.
- Sloan R.E., Rigby J.K., Jr., Van Valen L.M., Gabriel D. (1986): Gradual dinosaur extinction and simultaneous ungulate radiation in the Hell Creek Formation. - Science, 232, 629-633. Washington.
- Sokolov B.S., Fedonkin M.A. (1983): I ešče 100 millionov let ... - Nauka v SSSR, 5, 1983, 10-19. Nauka, Moskva.
- Sokolov B.S., Ivanovskij A.B. (eds.) (1985): Vendskaja sistema. T.I. Paleontologija. 221 str. T.2 (B.S. Sokolov, M.A. Fedonkin, eds.): Stratigrafija i geoložičeskie processy. 237 str. Nauka, Moskva.
- Stanley S.M. (1973): An ecological theory for the sudden origin of multicellular life in the Late Precambrian. - Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 70, 5, 1486-1489.
- (1986): Mass extinction in the oceán. - Sci. Am., 46-54. New York.
- Stebbins G.L. (1950): Variation and evolution in plants. - 643 str. Columbia Univ. Press, New York.
- Stigler S., Wagner M.J. (1987): A substantial bias in nonparametric tests for periodicity in geophysical data. - Science, 238, 940-945. Washington.
- Šmal'gauzen I.I. (1946): Faktory evoljucii (teorija stabilizirujuščego otbora). - 396 str. Izd. AN SSSR, Moskva, Leningrad.
- Thompson J.B., Mullins H.T., Newton C.R., Vercootere T.L. (1985): Alternativě biofacies model for dysaerobic communities. - Lethaia, 18, 167-179. Oslo.
- Tintant H., Kabamba M. (1983): Le Nautilé, fossile vivant ou formě cryptogène? Essai sur l'évolution et la classification des Nautilacés. - Bull. Soc. zool. Fr., 108, 569-979. Paris.
- Tschudy R.H., Pillmore C.L., Orth C.J., Gilmore J.S., Knight J.D. (1984): Disruption of the terrestrial plant ecosystem at the Cretaceous-Tertiary boundary, Western Interior. - Science, 225, 1030-1032. Washington.
- Van Valen L.M. (1984): Catastrophes, expectations and evidence. - Paleobiology, 10, 121-137. Chicago. *
- Wiedmann J. (1969): The heteromorphs and ammonoid extinction. - Biol. Rev., 44, 563-602. Cambridge.
- Williams A., Hurst J.M. (1977): Brachiopod evolution. - In: Hallam A. (ed.): Patterns of evolution as illustrated by the fossil record, 79-121. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York.
- Williamson P.G. (1981): Paleontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana Basin. - Nature, 293, 437-443. London.
- Wilson A.C. (1985): The molecular basis of evolution. - Sci. Amer. 148-157. New York.
- Wolfe J.A., Upchurch G.R., Jr. (1986): Vegetation, climatic and floral changes at the Cretaceous-Tertiary boundary. - Nature, 324, 148-152. London.
- Wright S. (1931): Evolution in Mendelian populations. - Genetics, 16, 97-159. Menasha, Wis.

9. Biostratigrafie

- Ager D.V. (1973): The nature of the stratigraphic record. - 114 str. Macmillan Press, London.
- Berggren W.A., van Couvering J.A. (eds.) (1989): Catastrophes and Earth history. - 464 str. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Brower J.C. (1985a): Multivariate analysis of assemblage zones. - In: Gradstein M.F., Agterberg F.P., Brower J.C., Schwarzacher W.S. (eds.): Quantitative stratigraphy, 65-94.
- (1985b): Archaeological seriation of an original data matrix. - In: Gradstein F.M., Agterberg F.P., Brower J.C., Schwarzacher W.S. (eds.): Quantitative stratigraphy, 95-108.
- Brower J.C., Bussey D.T. (1985): A comparison of five quantitative techniques for biostratigraphy. - In: Gradstein F.M., Agterberg F.P., Brower J.C., Schwarzacher W.S. (eds.): Quantitative stratigraphy, 279-306.
- Cubitt J.M., Reyment R.A. (1982): Quantitative stratigraphic correlation. - 314 str. John Wiley and Sons, Chichester.
- Gradstein F.M. (1985): Stratigraphy and the fossil record. - In: Gradstein F.M., Agterberg F.P., Brower J.C., Schwarzacher W.S. (eds.): Quantitative stratigraphy, 17-39.
- Gradstein F.M., Agterberg F.P., Brower J.C., Schwarzacher W.S. (1985): Quantitative stratigraphy. - 598 str., Riedel Publ. Co., Dordrecht, Boston, Lancaster.
- Haq B.U., Worsley T.R. (1982): Biochronology - biological events in time resolution, their potential and limitations. - In: Odin G.S. (ed.): Numerical dating in stratigraphy, 19-35, John Wiley and Sons, New York, London, Sydney.
- Házel J.E. (1977): Use of certain multivariate and other techniques in assemblage zonal biostratigraphy: examples utilizing Cambrian, Cretaceous, and Tertiary benthic invertebrates. - In: Kauffman E.G., Házel J.E. (eds.): Concepts and methods of biostratigraphy, 187-212.
- Hedberg H.D. (1976): International stratigraphic guide. - 200 str. John Wiley and Sons, New York, London, Sydney.
- Holland H.D., Trendall A.F. (eds.) (1984): Patterns of change in Earth evolution. Report of the Dahlem Workshop on patterns of change in Earth evolution, Berlin 1983, May 1-6. - Phys. Chem. Earth Sci. Res. Rep., 5, 1-430. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York.
- Chlupáč I. (1978): Zásady československé stratigrafické klasifikace. - Věst. Ústř. úst. geol., 53, 321-331. Praha.
- Chlupáč I., Kukul Z. (1988): Possible global events and the Paleozoic stratigraphy of the Barrandian (Cambrian-Middle Devonian, Czechoslovakia). - Sbor. geol. věd, Geol., 43, 83-146. Praha.
- Israelsky M.C. (1949): Oscillation chart. - Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 33, 92-98. Tulsa.
- Kačjo D., Klaamann E. (1986): Teorija i opyt ekostatigrafii. - 295 str., Valgus, Tallin.
- Kauffman, E.G. (1986): High resolution event stratigraphy: regional and global Cretaceous bio-events. - In: Walliser O.H.: Global Bio-Events, lecture notes in Earth sci., 279-336. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg.
- Kauffman E.G., Házel J.E. (1977): Concepts and methods of biostratigraphy. - 658 str. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Stroudsburg, Pennsylvania.
- Krasilov V.A. (1977): Evolucija i biostratigrafija. - 254 str. Izd. Nauka, Moskva.
- Martinsson A. (1973): Editor's column: Ecostratigraphy. - Lethaia, 6, 441-443. Oslo.
- McLaren D.J. (1970): Time, life and boundaries. - J. Paleont., 44, 801-815. Tulsa.
- Miller F.X. (1985): The graphic correlation method in biostratigraphy. - In: Kauffman E.G., Házel J.E. (eds.): Concepts and methods of biostratigraphy, 165-186.
- Nikitina I.F., Žamojda A. (1984): Praktičeskaja stratigrafija. - 319 str. Izd. Nedra, Leningrad.
- Papp A., Schmid M.E. (1971): Zur Entwicklung der Uvigerinen im Badenien des Wiener Beckens. - Verh. Geol. Bundesanst., 1, 47-58. Wien.
- Pokorný V. (1953): Základy zoologické mikropaleontologie. - 651 str. Nakl. ČSAV, Praha.
- Shaw A.B. (1964): Time in stratigraphy. - 365 str. Mc Graw-Hill Book Comp., New York.

- Simpson G.G. (1952): Periodicity in vertebrate evolution. - *J. Paleont.*, 26, 359-370, Tulsa.
- Simpson G.G. (1953): The major features of evolution. - 434 str. Columbia Univ. Press, New York, London.
- Walliser O.H. (1986): The IGCP Project 216 „Global biological events in Earth history“. - In: Walliser O.H. (ed.): *Global Bio-Events, Lecture notes in Earth Sci.*, 1-4. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York.
- Další česky a slovensky psaná literatura**
- Augusta L, Remeš M. (1956): Úvod do všeobecné paleontologie. - 486 str. nakl. ČSAV, Praha.
- Briggs D., Walters S.M. (1973): *Premenlivost' a vývoj rastlín.* - 280 str. Slov. pedag. nakl., Bratislava. [Překlad anglického originálu: *Plant variation and evolution.* - World Univ. Library, Weidenfeld and Nicolson, London, 1969.]
- Buchar!., Drobník J., Hadač E., Janko J., Květ J., Lellák J., Roček Z. (1987): *Život.* - 479 str. Nakl. Mladá fronta, Praha.
- Douvigneaud P. (1988): *Ekologická syntéza.* - 414 str. Academia, Praha.
- Fejfar O. (1989): *Zkamenělá minulost.* 303 str. Albatros, Praha
- Gould S.J. (1989): *Pandin palec.* - 349 str. Edice Kolumbus, 115, Nakl. Mladá fronta, Praha.
- Jablokov A.V., Jusufov A.G. (1981): *Evolučná teória.* - 296 str. Slov. pedag. nakl., Bratislava. [Překlad ruského originálu: *Evolucionnoe učenje.* 2. vyd. - Vysšaja škola, Moskva.]
- Kudrna K. a kol. (1988): *Biosféra a lidstvo.* - 532 str. Academia, Praha.9
- Leakey R.E. (1989): *Darwinův původ druhů v ilustracích.* - 220 str. Panorama, Praha.
- Mazák V. (1977): *Jak vznikl člověk (Sága rodu Horno)* - 397 str. Práce, Praha.
- OMušil R. (1987): *Vznik a vymírání saveců.* - 291 str. Academia, Praha.
- Nečásek J., Četl J. a kol. (1979): *Obecná genetika.* - 565 str. Stát. pedag. nakl., Praha.
- Němejc F. (1959-1975): *Paleobotanika. I.* - 402 str. Academia, 1959. *Paleobotanika. II.* - 530 str. Academia, 1963. *Paleobotanika. III.* - 480 str. Academia, 1968. *Paleobotanika. IV.* - 570 str. Academia, Praha, 1975.
- Novák VI. a kol. (1969): *Historický vývoj organismů.* - 835 str. Academia, Praha.
- Pokorný V. (1953): *Základy zoologické mikropaleontologie.* - 651 str. Nakl. ČSAV, Praha.
- Prantl F. (1957): *Sbíráme zkameněliny.* - 167 str. Nakl. ČSAV, Praha.
- Roček Z. (1985): *Evoluce obratlovců.* - 212 str. Academia, Praha. Rosypal S. a kol. (1987): *Přehled biologie.* - 686 str. Stát. pedag. nakl., Praha.
- Svoboda J. a kol. (1983): *Encyklopedický slovník geologických věd. I. A - M.* - 917 str.; 2. N - Ž, 851 str. Academia, Praha.
- Špinar Z. (1960): *Základy paleontologie bezobratlých.* - 834 str. Nakl. ČSAV, Praha.
- a kol. (1966): *Systematická paleontologie bezobratlých.* - 1049 str. Academia, Praha.
- (1984): *Paleontologie obratlovců.* - 859 str. Academia, Praha.
- (1986): *Paleontologie.* - 360 str. Stát. nakl. tech. lit., Praha.
- Švagrovský J. (1976): *Základy systematickej zoopaleontologie I.* - 581 str. Slov. pedag. nakl., Bratislava.
- Zerov D.K. (1977): *Nástin fylogeneze stélkatých rostlin.* - 332 str. Academia, Praha. [Překlad ruského originálu: *Očerky fylogenijs bessosudistych rastěnij.* - Nauková dumka, Kiev, 1972.]

REJSTRÍK

A

- Abel, O. 16
abiotické ekologické faktory 60, 61, 87
abreviace 214
abundance 91, 96
abysál 60
abysopelagiái 59
Adanson, M. 48
adaptace 77
adaptivní funkční morfologie 77
adaptivní radiace 220
adaptivní zóna 208
aerosoly metyl sul fonátové 184
aff. (otevřená nomenklatura) 56
afotická zóna 63, 64
Agassiz, L. J. R. 15
Ager, D. V. 57, 252
agitovaná zóna 68, 110
agregace 83
Agricola 13
ahermatypní korálnatci 112, 173, 175
akanthin 38
akcelerace 214
akmezóna 247
akrozóna 244
aktualismus 58
 taxonomický 77
aktuopaleontologie 10, 57
akumulace biogenních prvků 153
albedo 121, 183, 184
Albertus Magnus 12
alela 195
alestetické znaky 193-194
allelopatie 74
Allenovo pravidlo 80
allomóny 75
alm 104
alopatrická populace 203
 speciace 205
alopatrický taxon 115
alometrický růst 203
amenzalismus 74
aminokyseliny 197
Amuria 134
anabolie 214
anageneze 50, 51, 52, 236
analogie funkční 47
Andrews, R. Ch. 16
Andrusov D. 21-22, 27
anemochorie 116
angarská oblast (trias) 147
angarský fytochorion (karbon) 144-145
 (perm) 145
Annelida 167
anoxické prostředí 69, 104, 108, 109, 110, 121, 154, 180
Anthozoa 164
antibióza 74
aparentnídenzita 84
apomorfie 50
Apulie 151
areál 115
areálová enkláva 115
archaické organismy 227
archalaxe 214
archeocyatidi 164
Archaeopteryx 210-211, 233
archetyp 48
aridní prostředí 67
Aristoteles 12
Arktika 124, 143, 150
Armorický masív 127
Armorika 127
arogeneze 236
aromorfoza 236
Arrhenius 183
artefakty 42
asociace 88
asociační koeficienty 258-259
atavismus 221
Atlantik 138, 140, 150
atmosféra Země
 druhotná 222
 obsah CO₂ 184
 obsah kyslíku 154-155, 184, 222-223, 229,
 prvotní 154, 222
atol H2
Augusta, .) 19, 26
autapomorfie 50
autogenetický vývoj 199
autoregulační mechanismy 84
autotoxiny 75
autotrof "4
Avalonia 127
Avicenna 12
- B**
Bacillariophyceae 167
bahenní praskliny 101, 104, 105
bakterie půdní 188
Balbín, B. 17
Baltika 124, 129, 130, 134, 150
Banská Akadémia (B. Štiavnica) 21
bariéra biogeografická 116, 122, 126
bariérový systém 105
Barrande, J. 17-18
Barrandien 132, 165, 166, 171, 175, 254
batyál 59
batypelagiál 59
Bayer, E. 24
baŽinná společenstva 178-179
bentál 59
bentos sesilní 77
 vagilní 77
bentózní horninotvorné organismy 172-176
Bergmannovo pravidlo 80
Berknerova a Maršallova hypotéza 229
binomen 53, 54
binomická nomenklatura 13
biocenotické principy 96-97
biocenóza 91
 stabilita 94
 sukcese 93
biocenóza 58, 88, 89, 91, 92
biocyklus 115
 limnický 116
 mořský 116, 119
 pevninský 116

suchozemský	116	celestýn	39
biofacie	91	celulóza	39
biofág	76	cenogeneze	213
biogenetický zákon	15	cenozóna	243-244
biogenní minerály	160	centrifugální selekce	190-191
prvky (akumulace)	153	centripetální selekce	190
biogeografická bariéra	116, 122, 126, 136	centrum vzniku druhu	115
biogeografická jednotka	116	Cephalopoda	175
provincie	116	cf. (otevřená nomenklatura)	56
biogeografie	115	cirkalitorál	60
ekologická	115	classis	44
kauzální	115	Cloud, P.	154, 155
regionální	115	Coccolithophoridae	170
biogeochemický cvklus	98	Codiaceae	166
biotický	99	Cope, E. D.	15
fáze mineralizace	99	Corda, A. J.	17, 24
fáze restituce	99	Corallinaceae	165
geologický	99	Correns, C.	196
plynný	98	Crick, F. H. C.	196
sedimentární	98	Crinoidea	171, 175
bioglyfy	42, 81	Crossopterigii	206
bioherma	110, 163-164	cubichnia	82
biohorizont	243	Cuvier, G.	13, 48, 242
biochor	119, 120	cyanobakterie	227
biokalcifikace	160-161	cyklit	251
biologická produktivita	99	cyklický druh	203
biologické zvětrávání	159	cyklomorfoza	203
biom	58, 119	cyklus	
biomasa	91	biogeochemický	98-99
biometabolický modus	213	hydrologický	185
biomineralizace	160-161	klimatický	251
biosféra	58, 98, 182	cykly	
biospecies	45	Milankovičovy	120, 122, 250
biostáze	185	populační	87
biostratigrafická korelace	255-256	č	
metody multivariační	258	čeleď	44
biostratigrafie	10, 241-265	čefiny	101, 104, 105, 106
biostroma	110, 163-164	Česká společnost nauk	17
biosystém	58	Český masív	127, 134, 137, 250
biota	58, 116, 123-124	člen (litostratigrafická jednotka)	241
biotické ekologické faktory	60, 87	čočkovité zvrstvení	101
biotop	58	D	
bioturbace	108, 180	Darwin, Ch. R.	15
biozóna	242	darwinismus	190
bitumenizace	34	Dasycladaceae	166
Bivalvia	167	datování radiometrické	239
bodová mutace	198	Davitašvili, L. Š.	237
boghed	177	dceřiný druh	51, 52
bór (obsah v jílových minerálech)	102	de Blainvill	10
Botryococcus	180	deVries, H.	196
Boucot, A. J.	249	decilový diagram	218
Bouček, B.	19	dekompozitoři	97, 98
bradytelie	208, 218-219	délka přežívání druhů	217-218
Brachiopoda	167	delta	105-106
brachyhalinní voda	71	dém	46, 202
brakická společenstva	72	dendrity	42
voda	71	dendrogram	259
Brogniart, A. Th.	23	dendrochronologie	239
Bryozoa	167	denzita	
Buffon, G. Z. L.	14	aparentní	84
burgesské břídlíce	230	populace	84
Burian, Z.	19	destruktoři	228
býložravci	76	deviace	214
Bystřičky, J.	27	dezertifikace	252
C		diageneze	34, 90, 102, 159
Calpionellida	171	diagnóza taxonu	55
CCD	70	diatomity	169

di	atomy	167	ekologie definice	57
diferenční přežívání genotypů		190	ekostratigrafie	248-250
dírkovci (dírkonosci)		170	ekosystém	58
disjunktivní area	1 81		globální	98,222-236
divergentní vývoj		193	koloběh látek	98
diverzifikace taxonomická		236	pionýrský	227
diverzita	92, 94, 96, 97		proterozoický	227
globální bioty		230	zmlazení (rejuvenace)	94, 95
index Shannonův		92	ekotyp	77
index Simpsonův		92	ekvitabilita	93
DNA		196	Eldredge, N.	201
mitochondriální		197	elementární krystalit	161-162
Dollo, L.	16,221		emigrace	86
domichnia		82	endemit	115
dominance ekologická		92	progresivní	116
dominantní mutace		198	regresivní	115
znaky		195	endichnia	82
d'Orbigny, A.		242	endobiont	77
drift kontinentů		124	endolitofyta	159
druh	44,45		endotermie	78
biologický		45	energetická kaskáda	99
centrum vzniku		115	energie (tok)	99
cyklický		203	epiareál	115
dceřiný	51,52		epibiont	77
definice biologická		202	epifauna	77
definice evoluční		204	epifyty	77
euryekní		61	epichnia	82
euryfágní		61	epilimnion	64
euryhařinní		61	epilitofyta	159
eurytermní		61	epipelagiál	59
euryvalentní		61	éra	241
evoluční		204	plazů	233
jméno		54	estuárie	106
kruhový		203	euareál	115
mateřský		51	eurybiont	61
monotypický		203	eustatické pohyby mořské hladiny	122, 128,130, 132, 133, 134, 143
oportunistický		88	eutrofizace	69
paleontologický		204	eutrofní jezero	103
partenogenetický		203	euxinické období	121
pionýrský		93	evapority	104, 106, 136
polymorfní		203	event (událost)	252-253
polytypický		203	biostratigrafický	257
reprodukční izolace		202	globální	253
stenoekní		61	místní	253
stenofágní		61	paleontologický	257
stenohalinní		61	regionální	253
stenotermní		61	typy	253-254
stenovalentní		61	v paleozoiku Barrandienu	254-255
sukcesionální		204	vstratigrafii	252,257
druhotná atmosféra		222	eventostratigrafie	248,252-253
druhá skladba		91	- evoluce	57, 190-238
druhové spektrum		91	mozaiková	210-211
duplikace původního genu		198	periodicita	236
dysaerobické prostředí		69	regresivní	236
E			evoluční systematika	51, 52-53
Ectoprocta		167	stáze	206
edafické faktory		62	druh	204
edafon	77,186-187		exichnia	82
ediakarská fauna	128,228		exon	197
Eh v sedimentárním prostředí		155	expanze	86
Echinodermata		175	expanze areálu	115
Echinoidea		176	extinkce	86
ekofenotypická variace		203	F	
ekologická dominance		92	faciální fosilie	244
sukcese		93	faktory	
ekologické spektrum		91	edafické	62
ekologičtí vikarianti		88		

ekologické	60, 61, 87, 99	angarský (karbon, perm)	144,145
familia	44	(trias)	147
fanerofyty	77	atlantický (perm)	145
Favosites	83	boreální (neogén)	149
fáze biogeochemického cyklu	99	ekvatoriální (st. křída)	148
Feistmantel, K.	24	euroamerický (karbon)	144, 145
Feistmantel.O.	24	(trias)	147
fekální hlízky	181	evropsko-turanský (ml. křída)	148
fenetická systematika	48	eurosinský (trias)	147
fenetika numerická	48	(st. křída)	148
fenogram	48	gondwanský (karbon, perm)	144, 145
fenon	48,252	(trias)	147
fenotyp	194	kapský (neogén)	149
fenotypická variace	198	kathasijský (karbon, perm)	145
fenozóna	252	madránský (neogén)	149
fermentace	154	malgašský (neogén)	149
feromóny	75	notální (jura, křída)	148
feralit	185	severoamerický (perm)	145
fetalizace	215	sibiřsko-kanadský (trias)	147
fidelita	93	(křída)	148
filtrátor	71, 76, 104	středozevní (neogén)	149
finalismus	199	fytoindikátor	62
Fischer, A. G.	237	fyto	paleontologie 11
fluktuace	87		
fluviatilní prostředí	103		
fodichnia	82	G	
Foraminiferida	170, 172	Gaia	182
foramol	110	gastrolit	180
fosfatizace	37	Gastropoda	175
fosfogenní událost	229	Gekker, R. F.	57
fosforečnan vápenatý	39	gen	194
fosforečnanové schránky	230	duplikace	198
fosforit	39	kombinace	198
fosílie	29	nestruktumí	197
„živoucí“	208,219	regulátorový	197,211
faciální	244	strukturní	197,211
indexová	244	genealogická příbuznost	48, 52
podmínky vzniku	30-31	genetická mutace	198
pravá	40	genetická rychlost evoluce	216
redepozice	248	genetický drift	200,206
fosilizace	29	genetika molekulární	200
fosilizační proces	34	genofond	82,202
fosilní společenstvo	89	genómová mutace	198
fotická zóna	60, 63, 64	genotyp	194
foto	64	diferenční přežívání	190
fotosyntetická činnost organismů	227	genus	44
fotosyntéza	154,157	geobiocenóza	59
fototrof	75	geobiologie	11
frakcionace izotopů		geoflóra	119
biogenní	156	Geofond	267
síry	158	geografická speciace	205
uhlíku	157-158	geochronologie	240-241
Fric, A.	18	Gesner, K.	13
fugichnia	82	glaciál	121-122,128,132, 134, 142, 143,149-150, 235
funkční analogie	47	glacioeustatický pokles hladiny	132, 134
Fusulinacea	232	globální ekosystém	58
fyletická speciace	205	rejuvenace	228
fyletické vymírání	205	vývoj	222-239
fylogenetická linie		zralost	233
stárnutí	212	Goldschmidt, R.	212,213
fylogenetická rychlost evoluce	216	Gondwana	124, 126,127, 128, 130,132, 133, 134, 140,148, 150
fylogenetická systematika	48		
fylogenetický vývoj	190	gorgonin	38
fylogeneze	48,50,51,52,212	Gould, S. J.	201,215
fylogram	50,51	gradace	87, 88
fylozóna	245,247	gradační zvrstvení	101
fytochorion	119	guáno	102,182
afro-jihoamerický (ml. křída)	148		

H	
hadál	60,219
Haeckel, E.	15,212
Hallam, A.	237
halofyt	62
hardground	62
Hardy-Weinbergův zákon	198
Havlena, V.	27
Hawle, I.	17
Hedberg, H. D.	241,249
Heliolithoidea	164
hemikryptofyty	77
Hennig, W.	50
herbivoři	76
hermanotypní koráli	112
heterochronie	214
Heterostraci	230
heterotopie	214
heterotrof	75
heterozygot	195
hierarchická klasifikace	44
hierarchie biogeografických jednotek	116
Hippuritidae	167
HIRES	253
hnití	34
hnilokal	ISO
holoareál	115
holotyp	53
Holý, F.	– 27
homeomorfismus	216
homeoplasie	47
homeostáza	88,94
Homo	218
homoiohydrické rostliny	77
homoiotermie	78
homologie	47
homotaxie	242-243
homozygot	195
horizont vůdčí	243
horninotvorné organismy	163 - 180
bentózní	172-176
planktonické	167-171
horotelie	218
houby	167
hranice křída/terciér	142, 233-235
perm/trias	147,232
proterozoi ku m/paleozoikum	228-229
hranice vývojových linií	
interfragmentární	46
interlineární	46
hromadné vymírání	86, 142, 147, 232-235
humidní prostředí	67
humunifikace	187
hustota	
druhů	91
populace	84
vzorkování	256
Huxley, T. H.	15, 242
hybridná zóna	203
hydrochorie	116
hydrologický cyklus	185
hydrostatický tlak	67
hypergeneze	159
hyperhalinní voda	72
hypermorfóza	214
hyperparaziti	75
hypertelické znaky	198
hypichnia	82
hypolimnion	64
hypotéza	
Gaia	182
typostrofická	212
CH	
chalcedon	40
chamaefyty	77
Charophyceae	172
chemoautotrofní organismy	75,153
chemofosilie	10, 102,162
chemotrof	75
chitin	38
chloralgal	HO
chlorozoan	110
Chlupáč, I.	254
chorion	116, 119, 120,123
chorologie	115
chromozóm	194
chromozómová mutace	198
teorie dědičnosti	196
chronometrie	241
chronospecie	46,204
chronostratigrafie	240
sekvenční	241
I	
Iapetus	132
Iberia	127
idioadaptace	236
ichnocenóza	90
ichnofacie	81,82
ichnofosilie	42,81
ichthyostega	210,211
impakt	233,234
index diverzity	92
dominance	92-93
podobnosti Jaccardův	91
Sørensenův	91
relativní biostratigrafické hodnoty	257-258
indexová fosilie	244
Indik	138
indukovaná mutace	198
infauna	~"
vendská	228
infrahalinní voda	71
infralitorál	60
inhibitory	75
inkrustace	37
interfragmentární hranice	46
interglaciál	143
interkalace	214
interlineární hranice	46
intersticiální fauna	77
intertidálnízóna	104,105
intervalová Zóna	247
interzóna	242
intraspecifické vztahy organismů	74
intrón	197
řtuskrustace	37
inundity	252
iridiová anomálie	233
iterace	215
izotopová paleotermometrie	56, 61,158
izotopy	
frakcionace	156
poměr	102

- J**
- Jablonski, D. 237
- jádro kamenné 41
- skulpturní 42
- Jaroš, Z. 20
- jednotka biogeografická 116
- stratigrafická 240-242
- systematická 44
- jezerní prostředí 103
- jezero eutrofní 103
- oligotrofní 103
- jméno druhové 54, 55
- poddruhové 46, 47, 54, 55
- rodové 54, 55
- K**
- K-selekce 94
- K-specialisti 87-88, 94, 95
- K-stratégové 87-88, 94, 95
- kairomóny 75
- kalcifikace 34, 36
- kalkarenit 110
- kalpionelidi 171
- kambrická fauna 230
- kamenné jádro 41
- karbonátová sedimentace 110
- karbonizace 34
- karnivoři 76
- Kašpar hrabě Šternberk 17, 23-24
- katageneze 159
- katamorfóza 236
- katastrofální přemnožení 87
- katastrofy 14, 86, 142, 147, 232-235
- kategorie systematická
- doplňková 44
- vedlejší 44
- základní 44
- Kauffman, E. G. 234, 251, 253
- kaustobiolity 102, 176
- uhelné řady 176-180
- živičné řady 180
- Kazachstania 124, 129, 133, 150
- kenel 177
- kenofytikum 148
- keratin 38
- kerogén 162, 180, 182, 184
- sapropelový 162
- smíšeného typu 162
- uhelný 162
- Kettner, R. 19
- kladistika 50, 51
- kladogeneze 50, 51, 52
- kladogram 50, 51, 52
- klasifikace 43
- hierarchická 44
- lineární 44
- klimatéma 251
- klimatická pásma 64
- migrace 251
- klimatické změny 183
- zóny 116, 120
- klimatostratigrafie 248, 250-252
- klimax 88, 94
- klina 203
- klon 203
- kmen 44
- kodex botanické nomenklatury 53
- zoologické nomenklatury 53
- kodominance 196
- kodón 197
- koeficient asociační 258-259
- korelační 258
- míry vzdálenosti 258
- podobnosti paleobiocenóz 258-262
- koevoluce 221-222
- kokolitky 170
- kokolitová křída 170
- kolagen 38
- koloběh látek v ekosystému 98
- koloniální organismy 73
- kombinace krátkých genů 198
- komenzalizmus 74
- kompenzační hloubka aragonitová 70
- kalcitová 70
- karbonátová 70
- světla 63
- kompetice 74, 87, 88
- koncentrační koeficient 152
- konchiolin 38
- konkrece 42
- kontinuitní areál 81
- konvergence 47, 215
- konzumenti 75, 97, 229
- koordinace 93
- koprolit 180
- koráli 164
- ahermatypní 112, 173, 175
- hermatypní 112
- korálnatci 71, 164-165
- korálový útes 110
- korelační koeficient 258
- zákon (Cuvier) 14
- Kovalevskij, V. O. 15, 199
- kosmopolit 116
- kosmopolitické fauny 128
- Královanský, A. 21
- Krejčí, J. 19
- krinoidový vápenec 176
- kritéria křížení 203
- stratigrafických korelací 239 -240
- kritická karbonátová hloubka 70
- kroužkovci 167
- kruhový druh 203
- kryptofyty 77
- křídová tě nf schránek 36
- křivka přežívání 86-87
- křížové zvrstvení 101
- Kukal, Z. 165, 254
- kukersit 180
- kvantitativní stratigrafické metody 256
- vstupní data 257
- kyslík v atmosféře 69, 222-223, 229
- ve vodě 69
- L**
- lagunami prostředí 106
- Lamarck, J. B. 14
- laminace 101
- Latimeria 206
- Laurasie 124, 127, 133, 134, 140, 151
- Laurentia 124, 129, 130, 131, 132, 143, 150
- Laurussie 129, 132, 134, 137, 150
- lektotyp 53

- Leonardo da Vinci 12
 letální mutace 198
 Lethaia 266
 lignin 39
 limnické prostředí 103
 limnický biocyklus 116
 lineární klasifikace 43
 selektce 191
 Linné, C. 13, 44, 48, 53
 linneovská hierarchie 44
 liptobiolity 180
 Lister, M. 13
 litofyta 159
 litorál 59
 li to strati grafické jednotky 241
 lokální populace 202
 zóna rozsahu 245
 lokus 195
 Lomonosov, M. V. 13
 Loveiack, J. E. 182
 Ložek, V. 236
 lumachela 108, 110
 Lyell, Ch. 14
 lysoklina 69
- M**
- Machairodontinae 199
 magnetostratigrafie 239
 Makowski, A. 21
 makroevoluce 200, 201, 206
 makrofág 76
 makromutace 198
 manganové конкреce 154
 mangrovové bažiny 105, 177
 markazit 40
 marše 105
 Martinsson, A. 249
 masová mortalita 85
 masové vymírání 86, 142, 147, 232-235
 periodicita 236
 masožravec 76
 Maška, K. J. 21
 mateřský druh 51
 Mayr, E. 51, 202
 mázdříté zvrstvení 101, 104
 McKinney, M. L. 237
 mediolitorál 60
 mediteránní 142
 oblast terciéru 138
 provincie jury 84
 mechanismy autoregulační 42
 mechanoglyfy 167, 230
 mechovky 194, 228
 Meióza 195
 Mendel, G. 195-196
 metoda 239
 časových korelací 264-265
 grafické korelace 259-260
 hlavních komponent 264
 jednotkového společenstva 260-262
 laterárního sledování 262-263
 nejpravděpodobnější posloupnosti 262
 podvojného členění profilů 262-265
 sekvenční 262
 seřazovací 263
 zjišťování stratigrafické odlehlosti 266
 Mezinárodní paleontologická asociace 147, 148, 179
 mezofytikum 71
 mezohalinnívoda 59
 mezopelagiál 115
 migrace areálu 251
 klimatických pásem 115
 mikroareál 200, 201, 206
 mikroevoluce 110
 mikrofacie standardní 76
 mikrofág 198
 mikromutace 11, 16
 mikropaleontologie 120, 122, 250
 Milankovičovy cykly 47
 mimikry 71
 miohalinnívoda 216
 míra taxonomické frekvence 197
 mitochondriální DNA 197
 mitochondrie 194
 mitóza 76
 mixotrofní organismy 84
 množivost 124
 mobilismus 198
 modifikace 200-201
 molekulární evoluce 200
 genetika 200, 206
 hodiny 10, 162
 paleontologie 46, 52
 monofyletický taxon 206
 Monoplacophora 203
 monotypický druh 203
 morfy 220-221
 morfologická stáze 216
 rychlost evoluce 220-221
 morfologický gradualismus 196
 Morgan, T. H. 116 119
 mořský biocyklus 84, 86, 87
 mortalita 85, 86, 142, 147, 232-235
 masová 106
 mořská prostředí 210-211
 mozaiková evoluce 76
 mrchožrout 39
 mukoid 258
 multivariační biostratigrafické metody 40
 mumie 198
 mutace 198
 bodová 198
 dominantní 198
 genetická 198
 genómová 198
 chromozómová 198
 indukovaná 198
 letální 198
 recesivní 198
 somatická 198
 spontánní 198
 vitální 198
 mutagen 74
 mutualismus 189, 221
 mykorrhiza 75
 myzostomátní červi
- N**
- nadějná zrůda 212
 Národní muzeum (Praha) 17, 23, 266
 natalita 84, 86, 87
 neandrtálský člověk 218
 nekrocenóza 89
 nekrofág 76
 nektobentos 77

Němejc, F.	26-27	(trias)	137
neoendemif	116	0'ura)	138
neolamarkismus	199	palearktická	119
neontologie	10	paleotropická	118
neotenie	214	selenopeltisová	130
neotyp	53	severoatlantská	142
neritik	59	severoasijská	134
nesouvislý areál	115	severopacifická	142
Neumayr, M.	15	sibiřská	129
neúplná dominance	196	středokontinentálně-andská	134
neutralismus	74	tethydni (perm)	135
neutrální teorie molekulární evoluce	200-201	(Jura)	138
Newell, N. D.	237	(křída)	141
nika	59, 91, 123	tropická	117, 118
nomenklatura	43, 53	západoeuroasijská	134
binomická	13	obsah CO ₂ v atmosféře	184
nominotypický taxon	54	kyslíku v atmosféře	154, 155, 222-223, 229
noosféra	98	organického uhlíku v hornině	162
notální oblast (Jura)	148	oceán	
(ml. křída)	149	Atlantik	138, 140, 150
(st. křída)	148	Iapetus	132
říše (neogén)	149	Indik	138
Novák, O. P.	19	Panthalassa	134
numerická fenetika	48	Rheický	133
taxonomie	48	Tethys	135, 137, 142, 150
O		oceanik	59
obecné trendy vývoje života	236-238	odolnost systému	94
oblast	116	odumřelé organismy	
akado-baltická	129	rychlost rozpadu	29-30
americká	129	okrsek	119
antarktická (terciér)	143	oligohaiinní voda	71
(recent)	118, 119	oligotrofní jezero	103
antiboreální	117, 118	omnivoři	76
arktická	142	ontogeneze	212
asafidová	130	ooid	101, 110
atlantická	130	opál	39
australidní	141	operační taxonomická jednotka (OTU)	48
australská (karbon)	134	Ophiomorpha	80
(terciér)	142	oportunistický druh	88
(recent)	118, 119	Oppel, A.	242
batyuridní	130	oppelzóna	242, 245
boreální (perm)	135	ordo	44
(Jura)	138	organická matrice	161-162
(křída)	141	organismy horninotvorné	162
(recent)	117, 118	chemoautotrofní	153
čínsko- australsko- antarktická	130	koloniální	73
etiopská	119	mixotrofní	76
holarktická	118	první	227
hungaio- kalymenidová	130	soliterní	73
Hwangho	129	organogenní nárůsty	110, 164-167
indomalajská	119	ortogeneze	199
indo- pacifická	142	oryktocenóza	90, 243
jihoamerická (recent)	119	Osborn, H. F.	15
jihoamerická atlantská	143	oscilace	87
jihoamerická pacifická	142	osmotrof	76
jihoafrická	143	osmotický tlak	72
jihoaustralská	143	Ostracoda	171
kapská	118	otevíraní	
karibská	142	Atlantiku	150
maivino-kafrická	132, 133	Indiku	138
mediteránní	142	otisk	41-42
mongolsko- ochotská	132	otisk dešťových kapek	101
nearktická	119	OTU	48
neotropická	118	oxid křemičitý	39
notální	137	uhličitý	69
pacifická (ordovik)	130	uhličitý v atmosféře	184
(perm)	135	oxidické minimum	69
		ozónová vrstva	184

P

paleoautekologie	57	pionýrský druh	93
paleobiocenóza	88	ekosystém	227
paleobiogeografie	11,115	pionýrské společenstvo	87
paleobiochemie	10,28	stadium	95,227
paleobiologie	10	pisoid	101
paleobotanika	11	plankton	77
dějiny	22-28	planktonické horninotvorné organismy	167-172
paleoekologie definice	11, 57	pleiotropismus genů	78
rostlín	27	pleziomorfie	50
vztah k jiným vědám	57	pliohalinnívoda	71
zakladatelé	16	pobřeží skalnaté	104
paleoetologie	11,16	Počta, F.	19
paleofytikum	179	poddruh	54
paleofyto geografie	115	podmínky fosilizace	30-31
paleogeografické členění kvartéru	143	podoblast	
paleoichnologie	42,81	arktická	117
paleon to logická pracoviště v ČSFR	266	atlantsko- mediteránní	117
paleontologický druh	204	baltská	117
paleontologie (definice)	10	keruelenská	117
molekulární	10, 162	peruánská	117
rozdělení	11	sarmatská	117
význam	268-270	mezogejská	138
vznik	12	perigondwanská	138
paleopalynologie	11	podprovincie	119
dějiny	25	dŽungaro- balkašská	133
paleopatologie	11	pohlavní výběr	193
paleopopulace	83	poikilohydrické rostliny	77
paleoprotistologie	11	poikilotermie	80
paleospecies	46	pokryvnost populace	91
paleosynekologie	57,88	polarita vývoje	215
paleotemperatura	102	polyfyletický taxon	46
paieotermometrie izotopová	56, 61,158	polymorfní druh	203
paleozoogeografie	115	polytypický druh	203
paleozoologie	11	poměr pohlaví	86
palingeneze	213	poměry izotopů kyslíku	235
Pangea	123,124, 135, 136, 137,138, 147,150, 151,233	uhlíku	235
panmiktická populace	198	populace	82-83
Panthalassa	134	alopatrická	203
parafyletický taxon	46	denzita (hustota)	84
paralelismus	215	lokální	202
paralelní vývoj	47	panmiktická	198
parapatrický taxon	115	pokryvnost	91
parazitismus	74	složení	86-87
partenogenetický druh	203	sympatrická	203
pascichnia	82	populace	200
páskované Fe- rudy	227	populační vlna	191
pásmo klimatické	64	populační cykly	87
pasti přirozené	31	dynamika	87
PDB	156	populační parametry	83
pedomorfóza	214-215	Porifera	167, 173
pedosféra	186	Potonié, H.	23, 25
pelagiál	59	potravní řetězec	
pelagos	77	detritový	97
pelety	181	pastevní	97
periodicita evoluce	236	požírači substrátu	76,104
geologických dějů	239	Prantl, F.	19-20
masového vymírání	236	pravá fosilie	40
periodity	252	pravidlo Allenovo	80
permineralizace	37	Bergmannovo	80
Perner, J.	19	stejných zkamenělin	240
Pettko, J.	21	Watsonovo	210
pevninský biocyklus	116	preadaptace	209
Pflug, H. D.	154	predace	75
pH v sedimentárním prostředí	155	Presl, K. B.	24
phyllum	44	princip aktualismu	58
		biocenotický	96-97
		superpozice	240
		uniformitarianismu	58

producent	75, 97, 98	mongolsko-ochotská	133
primární	103	paratethydní	143
produkce	99	rýnsko-česká	133
produktivita		severoamerická	144
biologická	99	skandinávská	130
v estuáriích	106	subboreální	138
progeneze	215	submediteránní	138
progresivní endemit	116	tasmánsko-novozeálandská	133
vývoj	193	uralská	133
Procházka, J. V.	20	průběžný výskyt taxonu	257
Procházka, M.	27	průmyslový melanismus	203
prokřemenění	34	pružnost systému	94
prospektivní adaptace	209	první čelistnatci	231
prostorová stratifikace společenstva	88	čtvernožci	232
prostředí akvatické	60	eukaryonta	228
anoxické	69, 104, 108, 109, 110, 154	heterotrofní organismy	229
aridní	67	krytosemenné rostliny	233
bažinné	103	organismy	227
bentické	59	sladkovodní živočichové	144
dysaerobické	69	suchozemská flóra	144
fluviální	60, 103	prvotní atmosféra	222
humidní	67	předútes	112
jeskynní	60	přechodná prostředí	104
jezerní	103	přerušované rovnováhy	201, 206
lagunární	106	přesnost biostratigrafických korelací	255-256
lakustrinní	60	příbuznost genealogická	48, 52
limnické	103	přílivová plošina	104
mořské	59, 106	přírodní výběr	190
neritické	59	dostředivý	190
oceánické	59	intenzita	190, 191
paludální	60, 103	odstředivý	190-191
palustrické	103	přímočarý	191
pelagické	59	směr	190
pevninské	59	přirozené pasti	31
přechodné	104	psamon	77
redukční	154	psaronie	179
říční	103	pseudofosilie	42
sedimentární	103	pseudomorfóza	39
semiaridní	67	pseudomumie	40-41
suchozemské	60	psychrosféra	64, 235
terestrické	60, 103	Pteropoda	171
vodní	60	půdní bakterie	188
proterogeneze	215	punctuated equilibria	201
proterozoické ekosystémy	227	punktualismus	206-207
protokooperace	74	Purkyně, C.	26
Protopangea	123, 128, 149, 150	pyrit	40
Prototethyda	135	pyritizace	40
proudění	70-71, 80-81		
stopy	101	R	
proudy výstupné	71	r- specialisté	87, 93, 95
provápnění	34	r- strategové	87, 93, 95
provincie		radiace savců	235
amazonsko-kolumbijská	133	Radiolaria	169
andská	138	radiolarity	169-170
apalačská	133	radiometrické datování	239
arabo-malgašská	138	RASC	263
biogeografická	116	rašelína	177
boreální	136	Raup, D. M.	232, 236
celticko-lusitánska	143	RBV (index)	257-258
ekvatoriální	144	recesivní mutace	198
etiopská	138	znaky	195
eurotethycíní	130	redepozice fosilií	248
gondwanská	144	redox potenciál	155
himalájská	138	redukční prostředí	154
kordilérova	133	redukční a oxidační reakce uhlíku	153
malvino-kafrická	133	regnum	44
mediteránní (jura)	138	regrese (zmenšování areálu druhu)	86
(terciér)	143	regresivní endemit	115

evoluce	236	salinita	61,71
rejuvenace	215	sezónní snižování	72
ekosystému	94, 95, 150, 228	v lagunách	106
rekapitulace	212	saltace	212
rekurentní společenstvo	88	saltační vznik znaku	206
relikt	115-116	sapropel	103, 177, 180
reliktní areál	115	sapropelový kerogén	162
Remeš, M.	21	Scleractinia	164
Rensch, B.	236	sedimentace karbonátová	110
repichnia	82	sedimentární prostředí	103
reprodukční izolace druhu	202	textury	101
restrikce areálu	115	sedimentární prostředí	159
retardace	214	i	102
retikulární speciace	205	i	102
Reuss, A. E.	18-19	i	100
rezistáze	185	i	180
rezistence systému	94	i	107-108
Rhizophora	177	i	100
rhizosféra	186	selekce	
ribozóm	197	centrifugální	190-191
rif	110	centripetální	190
RNA	197	lineární	191
mediátorová	197	selektivní koncentrační schopnost organismů	152
trasferová	197	Sepkoski, J. J.	236
rod	44,46	Severcov, N. A.	213,236
jméno	54,55	sezónní variace	203
typ	53-54	shluková analýza	259
ropa	180	shlukování	83
ropomatečné sedimenty	180	Scheuzer, J. J.	13, 23
rostrum	156,175	Schindewolf, O. H.,	212, 249
rozkládací	97	Schopf, T. M.	122, 123,219
rozmístění jedinců v populaci	83	schránky	162
náhodné	83	fosforečnanové	230
rovnoměrné	83	Shaw, A. B.	264
ve shlucích	83	Siberia	124, 129, 130, 132,135, 143, 150
rozsivky	167	sibiřsko-kanadská oblast	147, 148
rudisti	167	51. účinná	34,37
rudý příliv	85,87	similarita	91,94
Rugosa	164	Simpson, G. G.	51,191,204,208
Rulje, K. F.	14	sinomóny	75
růst alometrický	203	síťtrofická	97
jedince	86-87	síťová speciace	205
rychlost evoluce fylogenetická	216	skelet	162
genetická	216	skeletonizace organismů	229
morfologická	216	skladba druhová	91
rozpadu odumřelých organismů	29-30	skleníkové plyny	183
Rzehak, A.	21	skleníkový efekt	121, 183
Ř		skleroprotein	38
řád	44	skluzové textury	101
řetězec pastevní	97	skočná vrstva	64, 65
potravní (trofický)	97, 98	skulpturní jádro	42
říční prostředí	103	skupina {litostratigrafická jednotka}	241
říše	44,116	slatiny	103-104
australická	143	složení populace	86-87
australská	149	složka biosystému	
boreální	142	abiotická	58
holoarktická	119,149	biotická	58
neotropická		Smith, W	240
notální	149	snižování salinity sezónní	72
Notogea	119	sociabilita	73
paleotropická	119	Sokal, R. R	48
tropická (terciér)	142	Solenoporaceae	166
tropická (neogén)	149	solitérní organismy	73
Říšský geologický ústav (Viedeň)	17	somatická mutace	198
S		souběžná akrozóna	245
		souvislý areál	115
		souvrství	241

sp.	56	vznik	205
speciace	200	synapomorfie	50,51
alopatrická	205	syntetická teorie evoluce	199, 207
fyletická	205	syntyp	53
geografická	205	systém přirozený	47
retikulátní	205	systematická kategorie	44
síťová	205	systematika biologická	43
specialisté, typ K	87-88, 94, 95	evoluční	51, 52, 53
typ r	87, 93, 95	fenetická	48
species	44	fylogenetická	48
spektrum druhové	91	typologická	48
ekologické	91		
spongilit	173	Š	
společenstvo fosilní	89	Šelf	106-112
pionýrské	87	Šetlík, J.	26
prostorová stratifikace	88	šikmé zvrstvení	101, 105
rekurentní	88	Štúr, D.	21,24
spongility	173	Šusta, V.	26
spongin	39	Švagrovský, J.	22
spontánní mutace	198		
sporopolenin	39	T	
spršky komet na hranici křída/terciér	234	Tabulata	164
srážky	55	tafonomie	10,89
ssp.	56	tachytelie	219
stabilita biocenózy	94	tanatocenóza	89,90
stabilní izotopy	156	tandemová multiplikace	198
stadiál	143	taxon	44
stadium klimaxové	94	alopatrický	115
pionýrské	95	diagnóza	55
Stanley, S. M.	237	holoryletický	46,52
stárnutí fylogenetických linií	212	monofyletický	46,52
taxonů	212,237-238	monotypický	54
stáze evoluční	206	parafyletický	46
Stěno, N.	240	parapatrický	115
stenobiont	61	polyfyletický	46
stepní tundra	236	stárnutí	212,237-238
stigmárie	178	sympatrický	115
Stoliczka, E.	21	taxonomická diverzifikace	236
stopy	81	taxonomický aktualismus	77
proudění	101	taxonomie numerická	48
stratifikace vodního sloupce	65, 69	teoretická	43,47
stratigrafické jednotky	240	vztah k paleoekologii	58
biostratigrafické	241-242	tefrostratigrafie	239
geochronologické	240-241	technosféra	98
chronostratigrafické	240	tektin	39
litostratigrafické	241	teleologie	199
metody kvantitativní	257-265	tempestity	252
stratigrafie	240	Tentaculita	171
stratotyp	240	teorie	
stromatolity	102,154,160,163-164, 227	dědičnosti chromozómová	196
Stromatoporoidea	166	evoluce syntetická	199 207
struktura areálu	115	evoluční	15-
sublitorál	60	fylembryogeneze	213
subprovincie devonu česká	134	přerušovaných rovnovah	201 206
devonu rýnská	134	teplota	64,78-79
substrát	62,80	teplotní gradient	121
subzóna	242	pásma	64
Suess, E.	98	terány	127
suchozemský biocyklus	116	terestrická prostředí	103
sukcese ekologická	93	teritorium	73
sukcesionální druh	204	termoklina	64,65
sukcesivní stadium	93	terofyty	77
superdominance	196	Tethyda	135, 137,142,150,151
superzóna	242	textury sedimentární	101
supraitorál	60	skluzové	101
světlo	63,78	Theophrastos z Efesu	12
sympatrická populace	203	Thoracosphaera	81
taxon	115		

till	104	'varvit	101
tillit	104	Velenovský, J.	24
tlak		vendská biota	228
hydrostatický	67	fauna	128
tlení	34	infauna	228
tok energie	99	Vemadskij, V. I.	98
tolerance	60	Vertebrata	- 176
princip	61	věková struktura	86
topozóna	245	větev vývojová	45
Tornquistovo moře	130,132	vikarianti ekologičtí	88
trawlokace areálu	115	Vinikláš, K.	24
transport sedimentárního materiálu	100	vis vitalis	199
transpozóna	197	viskozita	70,80
Trapl, S.	26	Vitáliš, Š.	21
Trilobita	175	vitální mutace	198
trinomen	54	vivianit	39
Triops	219	vlhkost stanoviště	80
triplet	197	vlnité zvrstvení	101
trofická pyramida	97	vnitrodruhové vztahy organismů	73
řetězec	97,98	voda brachyhalinní	71
síť	97,229	brackická	71
struktura společenstva	97	hustota	70,80
tsunami	71	hyperhalinní	72
tsunamiity	252	infrahalinní	71
turbidity	252	mesohalinní	71
turbulence	71	miohalinní	71
tvorba humusu	186—187	oligohalinní	71
typ čeledi	54	pliohalinní	71
druhu	53,54	viskozita	70,80
rodu	53-54	zakalení	70
typogeneze	212	vodní sloupec, stratifikace	65, 69
typologická systematika	48	vodní květ	85
typolýza	212	vonBaerK.	212
typostáze	212	von Tschermak E.	196
typostrofická hypotéza	212	vrchoviště	103
		vrstva oxidického minima	69
U		vstupní data nevážené	257
událost (event)	252-255,257	vážené	257
fosfogenní	229	všežravci	76
paleogeografická	149-151	vůdčí horizont	243
uhlí	178-179	zkamenělina	244
uhličitan vápenatý	39,110	zkamenělina požadované vlastnosti	247
úmrtnost	84	vulkanická činnost	
upwelling	71,85,180	na hranici křída/terciér	234
uralidy	150	výběr pohlavní	193
ústřice	167	přírodní	190
útes bariérový	112	vyhnutí	86
jádro	112	výchozí datum platnosti jmen	53
korálový	110	rostlin	53
kostra	112	zoologických taxonů	53
útes	163	vyloužení	36
		výměnný fond	98
V		vymírání	123, 135, 150
vagilita	116	fyletické	205
vaginální bentos	77	hromadné	86,142, 147, 232-235
váha znaku	50	na hranici křída/terciér	142, 233-235
valence ekologická	61	na hranici perm/trias	147, 232
Van Valen, L. M.	234	velkých obratlovců v kvartéru	235
vápenec krinoidový	176	výskyt taxonu průběžný	257
vápnité řasy	165-166, 172	výstup rostlin na souš	231
vápnitý nanoplankton	170	výstupné proudy	71, 85,180
variabilita	198	vývoj autogenetický	199
variace ekofenotypová	203	devonu český	*
fenotypická	198	rýnský	133
sezónní	203	divergentní	193
variace	198	progresivní	193
varieta	44	rozbíhavý	193
		triasu germánský	136

sephardský	136	Zemské muzeum (Brno)	20
vývoj života, obecné trendy	236-238	zemský teplotní gradient	121, 135, 141, 142
význam paleontologie	268-270	zkamenělina	29
vznik ptáků	233	vůdčí	244, 247
saviců	233	změny klimatu	183
taxonu sympatrický	205	změny zářivé energie Slunce	120-121
znaku saltační	206	zmlazení ekosystému	94
života	222	znaky alestetické	193-194
vztahy organismů		dominantní	195
mezidruhové (interspecifické)	74	hypertelické	198
vnitrodruhové	73	organismu	47
		recesivní	195
W		zóna adaptivní	208
Wallace, A. R.	15	afotická	63, 64
Walter, J.	16	agitovaná	110
Wankel, J.	21	eufotická	63
Watson, J. D.	196	fotická	60, 63, 64
Watsonovo pravidlo	210	fylogenetická	245
Wiedmann, J.	237	hybridní	203
Wilson, A. C.	221	intertidální	104, 105
Wilson, E. O.	236	intervalová	247
Woldřich, J. A.	19	klimatická	116, 220
		maximálního rozvoje	247
X		rozsahu taxonu	244
Xenophanes	22	rozsahu taxonu lokální	245
		souběžného rozsahu	245
Z		společenstva	243-244
Zahálka, B.	21	vývojové linie	245, 247
zakalení vody	70	zonula	242
základní biogenetický zákon	212	zoofilie	221
zásobník	98	zoogeografie	15
zákon biogenetický	15, 212	zoochorie	116
Dollův	221	zoochorion	119
Hardy- Weinbergův	198	zoopaleontologie	11
irreverzibility vývoje	221	zpevnování sedimentů rostlinami	185
korelační (Cuvier)	14	zralost globálního ekosystému	233
minima (Liebigův)	61	zvětrávání chemické	100
nezvratitelnosti vývoje	221	mechanické	100
priority	53	zvrstvení čočkovité	101
rekapitulace	212	gradační	101
zárodečné podobnosti	212	křížové	101
zákonv Mendelovv	195-196	mázdřité	101, 104
zalednění	121-122, 128, 132, 135, 142, 143, 149-150, 235	šikmé	101, 105
zápas o život	190	vlnité	101
Západní Karpaty	114, 151, 167, 170, 172, 250	Ž	
Zapletal, K.	21	živiny	75
zářivá energie slunce	120-121	životní optimum	61
zaútes	112	živoucí fosilie	208, 219

VŠEOBECNÁ PALEONTOLOGIE

Napsali

RNDr. Václav Houša, CSc,
RNDr. Jan Krnovský, CSc,
doc. RNDr. Jaroslav Marek, CSc,
prof. RNDr. Blanka Pacltová, CSc,
akademik Vladimír Pokorný¹,
prof. RNDr. Zdeněk V. Špinar, DrSc.

Recenzovali:

doc RNDr. Zlatko Kvaček, DrSc,
prof. RNDr. Rudolf Musil, DrSc

Vydala Univerzita Karlova, vydavatelství Karolinum, Praha 1992

Prorektor - editor prof. JUDr. Karel Malý, DrSc

Obálku navrhl prof. RNDr. Oldřich Fejfar, CSc

Typograficky zpracovalo Studio **AMOS**®

Redakčně zpracoval RNDr. Jan Krnovský, CSc.

1. vydání - 296 stran, 180 obrázků.

Vytiskla tiskárna Kaliba

Náklad 600 výtisků

ISBN 80-7066-585-8

Prodejní cena 108 - Kčs