



Akademie Věd České republiky

Teze disertace k získání vědeckého titulu
„doktor věd“ ve skupině věd geofyzikálně-
geofyzických (vědy o Zemi)

**FOSSIL BEHAVIOUR RELATED TO
SPECIFIC SUBSTRATES: A REVIEW OF THE
PHANEROZOIC FOSSIL RECORD**

**VZTAH SUBSTRÁTŮ A AKTIVITY ORGANISMŮ VE FOSILNÍM
ZÁZNAMU: POSOUZENÍ ZMĚN BĚHEM FANEROZOIKA**

Komise pro obhajoby doktorských disertací v
oboru věd geologických

RNDr. Radek Mikuláš, CSc.

Geologický ústav AV ČR v.v.i.,
Praha 2012

Stručný výtah obsahu předkládané DSc. disertace

VZTAH SUBSTRÁTŮ A AKTIVITY ORGANISMŮ VE FOSILNÍM ZÁZNAMU: POSOUZENÍ ZMĚN BĚHEM FANEROZOIKA

Od počátku fanerozoického eonu (přibližně před 540 miliony let) až po současnost vznikají v biosféře nové substráty (materiály, ve kterých nebo na kterých žijí organismy) převážně činností samotné bioty nebo jsou jejich vlastnosti biotou ovlivněny. Na počátku fanerozoika byla v biosféře k dispozici nezpevněná sypká nebo konsolidovaná klastika a málo využívaná skalnatá mořská dna; další substráty měly mizivý podíl.

V geologickém čase následně přibyla měkká bioturbovaná dna (softgroundy a souproudy), dřevité substráty (woodgroundy) a nejrůznější typy bioklastů (schránky bezobratlých, kosti, listy aj.). Expanze biosféry do suchozemských prostředí tuto plejádu dále rozšířila. Biologické vlivy se podílely i na diverzifikaci již existujících materiálů mořského či sladkovodního dna a povrchu suché země. K těmto vlivům patří například specifický přínos živin do prostředí.

Přítomnost nových substrátů přinesla a nadále přináší nové možnosti životních strategií. Mezi objevením nových substrátů a nových forem chování tak existuje pozitivní zpětná vazba, která se projevuje v časech velkých geologických měřítek (eonů a ér). K uvědomění rozsahu této zpětné vazby značně napomohly studie, které jsou součástí předložené disertace. Byly motivovány snahou popsat a interpretovat dosud nerozpoznané formy geologického záznamu spjaté

právě s výše zmíněnými substráty. Týkají se zejména suchozemských (subaerických) prostředí se skalními povrchy a částečně zpevněnými klastickými povrchy, prostředí s převládajícím dřevitými materiály a různých specifických mořských prostředí.

Poznatky těchto studií byly zabudovány do široce akceptované a stále se vyvíjející koncepce ichnofacií. Tam, kde to bylo možné a žádoucí, byly zobecněny též formou nově stanovených ichnotaxonů – morfologických se opakujících fosilních stop v substrátu vzniklých aktivitou bioty.

Dřevité substráty byly studovány v holocenních říčních náplavech Labe. Zjištěny v nich byly četné stopy larev hmyzu, stopy enzymatické aktivity hub a také stopy činnosti člověka, čímž došlo k ojedinělému překryvu a soborem archeologie. Byly rozpoznány tři fáze využití dřeva jako substrátu: 1. na živých stromech, 2. na odumřelých stromech před jejich pohřbením v sedimentu a 3. na znovu odkrytých semi-fosilních kmenech. Poměr těchto tří typů ukazuje, že naprostá většina dřevní hmoty uložené v nivních sedimentech pocházela z živých lužních lesů zasažených extrémními povodněmi. Nalezené stopy podporují myšlenku stanovení nejméně jedné terestrické ichnofacie na dřevitých substrátech; holocenní materiál však pro tento účel nelze použít.

Suchozemské skalní povrchy jsou poměrně často využívány organismy a mohou se na nich či v nich dochovat specifické stopy. Jedná se o endolitické stopy hub, řas a lišejníků, o stopy opakované lokomoce savců (ohlazy hran v krasových oblastech) či o kořenovou korozi vyšších rostlin. Zachování těchto stop v geologickém záznamu (jinak řečeno, překonání

fosilizační bariéry) je vzácné, není však vyloučeno. Podobně se zachovávají i povrchy částečně zpevněných hornin (jílovce, slabě tmelené jemnozrné pískovce) s doupaty hmyzu a s plejádou dalších stop. Geologickou událostí, která povrch nedestruktivně pohřbí, může být např. sopečná erupce, zavátí spraší, překrytí chemogenním sedimentem či povrchové zpevnění skalní kůrou a následný opad této kůry do osypu. Pevné a částečně zpevněné terestrické substráty představují (podobě jako suchozemské dřevité substráty) materiál pro budoucí stanovování mocných ichnofacií.

Koprinisférová ichnofacie (*Coprinisphaera Ichnofacies*) je stanovena pro terestrické pedologické (půdní) substráty. Naprostá většina dosud popsaných příkladů pochází z jihoamerického kontinentu, který je specifický geologicky dlouhodobým vlivem andezitového vulkanismu. Sopečný popel periodicky překrývá půdní profily se stopami po činnosti bioty a vytváří jedinečný fosilní záznam. Autorem disertace byla koprinisférová ichnofacie popsána z oligocénu Doupovských hor, které představují oblast s bazaltovým vulkanismem. Ten je obvykle charakteristický často se opakujícími slabšími erupcemi, mezi nimiž vznikají pouze raná sukcesí stádia rostlinných a živočišných společenstev. Bylo navrženo zobecnění těchto poznatků vyčleněním pod-kategorií koprinisférové ichnofacie andezitových oblastí a koprinisférové ichnofacie bazaltových oblastí.

V mořských prostředích bylo např. zjištěno, že v zásadě mělkovodní a vysokoenergetická skolitová ichnofacie (*Skolithos Ichnofacies*) může být prostorem pro masivní uplatnění chemosymbiontní potravní

strategie, dosud pokládáné za běžnou zejména v dysoxických podmínkách.

Následující nově stanovené ichnorody jsou diagnostikovány s využitím morfologických a substrátových kritérií: *Lamniporichnus* Mikuláš, Dvořák & Pek 1998, *Nihilichnus* Mikuláš, Kadlecová, Fejfar & Dvořák 2006, *Machichnus* Mikuláš, Kadlecová, Fejfar & Dvořák 2006, *Circolites* Mikuláš 1992, *Tombownichnus* Mikuláš & Genise 2003 a *Lazaichnus* Mikuláš & Genise 2003. Tyto návrhy byly citovány a akceptovány dalšími autory. Autor vytvořil řadu akceptovaných názvů i na ichnodruhové úrovni, zpravidla na základě dosud nezpracovaného materiálu.

Abstract of the DSc. Thesis

FOSSIL BEHAVIOUR RELATED TO SPECIFIC SUBSTRATES: A REVIEW OF THE PHANEROZOIC FOSSIL RECORD

From the beginning of the Phanerozoic Eon (ca. 540 My) to the present, new substrates exploited by biota originated mostly by the life activity itself. Alternatively, mineral substrates were strongly modified by biota. At the onset of the Phanerozoic, shifting or rapidly consolidating clastic bottoms were colonized; the proportion of other substrates, including rockgrounds, was negligible. Through geologic time, soft bioturbated bottoms (firmgrounds and rockgrounds) appeared, being followed by woodgrounds, lithic and firm bioclasts (invertebrate shells, bones, leaves etc.). The spread of the biosphere to terrestrial settings broadened the variety of substrates more than anything else. Moreover, the already existing materials of marine or freshwater bottoms were diversified by biogenic processes, e.g., by specific regimes of organic nutrient influx.

The appearance of new substrates brought, and still brings, new possibilities of life strategies. Therefore, a positive feedback between new substrates and new behavioural patterns can be traced, however, only within the largest geologic timescale (eons and eras). The studies collected in this thesis helped to analyse the degree of this feedback. They were motivated by the effort to recognize, describe and understand the as yet overlooked forms of the fossil record related to the understudied substrates. They concern, among others,

subaerial rockgrounds and firmgrounds, settings rich in xylic substrates and various specific marine environments.

The knowledge brought by these studies was incorporated into the broadly accepted but still developing concept of ichnofacies. Whenever possible and desirable, this knowledge also resulted in the erection of new ichnotaxa, i.e., morphologically recurring fossil traces of life activity.

Xylic substrates were studied, e.g., in the Holocene fluvial sediments of the Labe River. Numerous traces of insect larvae, of fungal enzymatic activity, and also man-made substrates were recognized. This suite has interconnected ichnology and archaeology in an unusual way. Three phases of the use of wood as substrate were recognized: 1, on living trees; 2, on dead trees before their burial in the sediment; 3, on exhumed semi-fossil tree trunks. Circumstances and proportions of the three types showed that most of the wood mass deposited by the river had been derived from live, “healthy” floodplain forests affected by extreme floods. The recognized and interpreted traces support the idea of erecting at least one terrestrial ichnofacies for xylic substrates; however, the Holocene material cannot be used for this purpose.

Terrestrial/subaerial rock surfaces are commonly used by organisms and can preserve specific traces. Among them, endolithic microborings of fungi and algae, macroborings made by lichens, traces of repeated locomotion of large mammals (e.g., polished surfaces in karst caves) and several varieties of root corrosion of higher plants are the most frequent examples. Preservation of these traces in the fossil record (i.e.,

passing the fossilization barrier) is rare but not impossible. With a comparable frequency, terrestrial / subaerial firmgrounds (claystones, marls or weakly cemented sandstones) bearing trace fossils of insects, mammals and plants can be preserved in the geologic record. Both the rockgrounds and the firmgrounds can be buried, e.g., by volcanic ash, loess, travertine or tufa, or through surface hardening (rock crust formation) followed by the fall of the crust to talus sediments. Hard and firm terrestrial substrates have (similarly to terrestrial woodgrounds) a potential for erecting a new ichnofacies.

The Coprinisphaera Ichnofacies is established for terrestrial soil substrates. Majority of the so far described examples come from the South American continent which has a specific, long-lasting regime of andesite volcanism. Volcanic ash periodically buries soil profiles with traces of organisms, leaving a unique fossil record of terrestrial settings. The author of the thesis recognized the Coprinisphaera Ichnofacies in the Oligocene of the Doupov Mts. built by basaltic ashes and lavas. Basaltic volcanism is generally characterized by frequent, relatively weak eruptions. In the intervals between them, only early succession stages of plant and animal assemblages can usually develop. The author proposed to generalize these data through a subdivision of the Coprinisphaera Ichnofacies (C.I.) to the C.I. of andesite areas and C.I. of basalt areas.

Among the numerous observations and interpretations of trace fossil assemblages in marine settings, it was ascertained that the essentially high-energy and shallow-water Skolithos Ichnofacies can support massively used chemosymbiotic feeding strategy

that has so far been considered available chiefly in low-energy dysoxic settings.

The following ichnogenera proposed by the author have been diagnosed with regard to substrate criteria: *Lamniporichnus* Mikuláš, Dvořák & Pek 1998, *Nihilichnus* Mikuláš, Kadlecová, Fejfar & Dvořák 2006, *Machichnus* Mikuláš, Kadlecová, Fejfar & Dvořák 2006, *Circolites* Mikuláš 1992, *Tombownichnus* Mikuláš & Genise 2003 and *Lazaichnus* Mikuláš & Genise 2003. These proposals were cited and accepted by subsequent researchers. The author proposed also numerous new ichnotaxa on the ichnospecific level, usually from the material resulting from the fieldwork appropriate to the grant projects he himself coordinated.

Vztah substrátů a aktivity organismů ve fosilním záznamu: posouzení změn během fanerozoika

Otázky studia **ichnologie** (= studium biogenních sedimentárních textur, zejména fosilních stop, zahrnující jejich popis, klasifikaci a interpretaci) se téměř vždy dotýkají také **substrátu** (nejčastěji **horninového**, ale často také **organického** a někdy i materiálu vytvořeného člověkem), ve kterém vznikly a v němž jsou konzervovány. Je-li biogenní sedimentární textura, bioerozivní textura nebo některý z dalších méně obvyklých typů ichnologického záznamu post-pleistocenní, pokládá se konvenčně za recentní či moderní; je-li před-holocenní, pokládá se za fosilní.

Hranice je arbitrární a v některých případech ani není možné stáří textury datovat a tím zařadit do jedné ze dvou jmenovaných skupin. Dělení stop na fosilní a moderní má svůj význam např. v ichnotaxonomii. Z praktických důvodů není únosné stanovovat nová nomenklatoricky fixovaná jména pro stopy po činnosti organismů na geologicky současném či téměř současném materiálu – zřejmě by došlo k zahlcení nomenklatury velkým množstvím jmen bez praktického významu (Bertling et al. 2006). Z paleobiologického hlediska je však vždy vhodnější mít k dispozici fosilní materiál a jeho předpokládané recentní analogie (cf. Bromley 1996) a formální hledisko fosilní/recentní není významné.

Obecné poznámky o vlivu substrátu na ichnologický záznam

Stopy jako záznam chování jsou velmi závislé na substrátu, v němž vznikly a dochovaly se. Tato závislost je v podstatě dvojího typu: 1. z hlediska chování víceméně pasivní; substrát hraje roli paměťového média, v němž je chování zaznamenáno. Typickým příkladem jsou šlépěje drobných živočichů, jejichž způsob lokomoce se příliš neliší, ať už k němu dochází např. na měkkém dně (*softgroundu*) nebo poněkud ztuženém dně (*stiffgroundu*). Zachované stopy se však lišit mohou. 2. Závislost přímá, neboť k samotné akci (chování) organismu došlo zcela nebo částečně uvnitř substrátu a samotná přítomnost daného chování je buď přítomností substrátu určitých fyzikálních a chemických vlastností podmíněna, nebo určité chování vykazuje specifické varianty závislé právě na typu substrátu (korýš např. buduje doupata jinak v sypkých substrátech (*shiftgroundech*) a jinak v tuhých substrátech (*firmgroundech*), ačkoliv základní rysy aktivity jsou shodné) (kupř. Bromley 1996).

Změny ichnologicky významných substrátů v geologickém čase

Substráty přítomné v biosféře (a tedy připadající v úvahu pro činnost organismů) se v geologickém čase mění. Je to způsobeno následujícími faktory: 1. v ranějších stádiích vývoje života expanzí biosféry do nových prostor; 2. interakcí/koevolucí neživých substrátů a organismů (intenzivní kolonizace mořského dna in-

faunou způsobila krátce po počátku fanerozoika úbytek mělkomořských stiffgroundů, „substrátovou revolucí“ (Bottjer et al., 2000) ; 3. postupným vývojem bioty, objevováním nových typů tkání a pevných schránek či koster (organismy velmi často užívají jako substrátu/svého dočasného či trvalého přírodního prostředí živé tkáně či odumřelé zbytky jiných organismů – na tom je založena většina potravních vztahů v biosféře). Změna substrátů (v podstatě jde zejména o zvyšování jejich rozmanitosti, ačkoliv úbytek některých typů substrátů je také evidentní) je zřejmě jedním z nejvýznamnějších faktorů evoluce chování (cf. Mikuláš a Dronov 2004).

Vývoj chápání role substrátu v oboru ichnologie

Role substrátu se v oboru ichnologie (resp. v lidských činnostech, které založení tohoto vědního oboru předcházely) výrazně měnilo; v poměrně dlouhých obdobích historie oboru byly substráty zcela stranou pozornosti (Osgood 1975).

V posledních zhruba 25 letech se chápání role substrátu v ichnologii podstatně prohloubilo. Přispěly k tomu zejména:

- 1) Změny v porozumění konceptu ichnofacií, tedy opakujících se (rekurentních) společenstev stop, umožňujících (především v mořských usazeninách) usuzovat na různé faktory prostředí vzniku. Změny nastaly ve dvou fázích: nejprve na úrovni „překreslení“ klasického seilacherovského schématu (Seilacher 1967) do reálnějšího obrazu mořských prostředí (Frey et al. 1990; Bromley and Asgaard 1991); posléze pak došlo k

rezignaci na grafické znázornění hloubky mořského prostředí (Buatois et al. 1998, Genise et al. 2000). Namísto toho se objevilo schéma ichnofacií v podobě tabulky, na jejíž pravolevé ose je posloupnost substrátů woodground – hardground – firmground – softground. Práce s koncepcí ichnofacií tedy vyžadovala na autorech ichnologických studií daleko větší pozornost vůči substrátu než doposud.

2) Koncepce ichnostavby (Ekdale and Bromley 1983), která zaměřila pozornost badatelů na obraz bioturbace a bioeroze ve vertikálních řezech geologickými vrstvami a podala např. užitečné indicie pro přítomnost firmgroundů a hardgroundů v sekvencích s převládajícími softgroundy.

3) Snaha o jednotný přístup k pojmenování ichnofosilií (Bertling et al. 2006). Cílem širokého kolektivu autorů výše citované práce bylo najít obecně akceptovatelné podklady pro stanovování ichnotaxonů, tzv. ichnotaxobáze (a vyloučit podklady neakceptovatelné). V tomto smyslu byl substrát jako ichnotaxobáze velmi důkladně prověřován a nakonec v určitých mezích mezi ichnotaxobáze zařazen.

Tento, v předešlých třech bodech shrnutý posun v ichnologii nutně vedl k položení zcela nových otázek (například teoretické a praktické prověřování existence nových, dosud nestanovených ichnofacií, u kterých je v tabulkách publikovaných Buatoisem et al. 1998 Genise et al. 2000 zatím prázdné pole; relevance některých ichnotaxonomických návrhů apod.).

Substrát v ichnologii – charakteristika prací, které jsou součástí disertace

Autor předložené disertace se snažil od počátku svého profesionálního působení na vědeckém pracovišti zvládnout ichnologii v co největší části šíře oboru. Bylo dáno nesystematičností či v mnoha případech spíše absencí minulého ichnologického výzkumu na území České Republiky, že nacházel velmi rychle témata k popisným a později stále více i interpretačním pracím z různých prostředí v nejrůznějších kontextech. Později využil zkušeností získaných v geologicky mimořádně pestrých podmínkách České Republiky k pracím založeným na zahraničním (např. ruském, španělském, argentinském) materiálu. Předložený výběr je založen na substrátu jako na jednom z hlavních faktorů posuzovaného problému. Takovýto výběr je jen jedním z několika možných – obdobně by bylo možno poskládat práce ichnotaxonomické, práce zabývající se spodním paleozoikem či studie s přesahem k archeologii. Práce jsou řazeny za sebou chronologicky podle data vydání, což je opět jen jeden z množných přístupů. Z tohoto řazení vyplývá mj. postupný přesun těžiště zájmu od spodnopaleozoických mělkomořských prostředí k mladším prostředím hlubokomořským a zejména k terestrické ichnologii.

Následuje seznam prací a jejich charakteristika:

1. **Mikuláš, R.** (1995): Trace fossils from the Paseky Shale (Early Cambrian, Czech Republic). *Journal of the Czech geological Society* 40 (4): 37-45.

2. **Mikuláš, R.** (1997): Ethological interpretation of the ichnogenus *Pragichnus Chlupáč*, 1987 (Ordovician, Czech Republic). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1997 (2): 93-108.
3. **Mikuláš, R.** (2001): Modern and fossil traces in terrestrial lithic substrates. *Ichnos* 8: 177-184. Philadelphia.
4. **Mikuláš, R.**, Lehotský, T., Bábek, O. (2002): Ichnofabric of the Culm facies: A case study of the Moravice Formation (Lower Carboniferous; Moravia and Silesia, Czech Republic). *Geologica Carpathica* 53 (3): 141-148.
5. Bábek, O., **Mikuláš, R.**, Zapletal, J., Lehotský, T. (2004): Combined tectonic-sediment supply-driven cycles in a Lower Carboniferous deep-marine foreland basin, Moravice Formation, Czech Republic. *International Journal of Earth Sciences* 93 (2): 241-261.
6. **Mikuláš, R.**, Genise, J. F. (2003): Traces within traces. Holes, pits and galleries in walls and fillings of insect trace fossils in paleosols. *Geologica Acta* 1: 339-348.
7. Bertling, M., Braddy, S. J., Bromley, R. G., Demathieu, G. R., Genise, J., **Mikuláš, R.**, Nielsen, J. K., Nielsen, K. S. S., Rindsberg, A. K., Schlirf, M., Uchman, A. (2006): Names for trace fossils: a uniform approach. *Lethaia* 39: 265-286.

8. **Mikuláš, R.**, Kadlecová, E., Fejfar, O., Dvořák, Z. (2006): Three new ichnogenera of biting and gnawing traces on reptilian and mammalian bones: A case study from the Miocene of the Czech Republic. *Ichnos: an International Journal of Plant and Animal Traces* 13 (3): 113-127.
9. **Mikuláš, R.** (2008): Xylic substrates at the fossilisation barrier: oak trunks (*Quercus* sp.) in the Holocene sediments of the Labe River, Czech Republic. – In: Wisshak M. & Tapanila L. (Eds.): *Current developments in bioerosion*: 415–429. Springer. Berlin, Heidelberg.
10. **Mikuláš, R.** (2006): Ichnofabric and substrate consistency in Upper Turonian carbonates of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic). *Geologica Carpathica* 57 (2): 79-90.
11. **Mikuláš, R.**, Skupien, P., Bubík, M., Vašíček, Z. (2009): Ichnology of the Cretaceous Oceanic Red Beds (Outer Western Carpathians, Czech Republic). *Geologica Carpathica* 60 (3): 233-250.
12. Dreslerová, D., **Mikuláš, R.** (2010): An early medieval symbol carved on a tree trunk. Pathfinder or territorial marker?. *Antiquity* 84 (326): 1067-1075.

Práce č. 1 se zabývá ichnofosiliemi paseckých břidlic (spodní kambrium, Barrandien, Česká Republika). Vznikla v kontextu mezioborového studia jmenované

jednotky, která vykazuje unikátní zoopaleontologický a sedimentologický obsah. Neobsahuje totiž běžnou kambriickou mořskou makrofaunu, pouze několik vysoce endemických taxonů členovců. Popisovaným ichnofosiliím je možné porozumět pouze tehdy, uvážíme-li unikátnost substrátu, kterým byl vysoce kompaktní jíla, nevystavený bioturbaci. Ichnofosilie totiž sestávají pouze z mělkých vrypů končetin členovců na povrchu někdejšího dna. Dokládají, že členovci skutečně žili v prostředí, v němž byli posléze fosilizováni. Složení fauny (absence trilobitů a brachiopodů) i sedimentologické parametry ukazují na nemořské prostředí. Popsané společenstvo je i po 16 letech od publikace pokládáno za nejstarší nemořské ichnospolečenstvo na světě.

Práce č. 2 se zabývá substrátem – dobře vytřídněným křemenným pískem – z hlediska jeho úživnosti, respektive schopnosti poskytnout živiny poměrně bohaté populaci extrémně hluboko hrabajících organismů. Na základě zřejmé disproporce mezi substrátem a zdrojem potravy pro charakteristické *sediment feeders* je interpretována etologická funkce ichnorodu *Pragichnus* Chlupáč, 1987, který vytváří ve středním ordoviku Barrandienu a přilehlých oblastí husté populace, z dalších oblastí však v charakteristické formě není znám.

Práce č. 3 je prvním moderním shrnutím moderních a fosilních stop bioeroze v terestrickém, přesněji řečeno v subaerickém prostředí. Český masiv je rozmanitostí horninových podkladů a mozaikou současných biotopů oblastí s patrně nejmenším „landscape grain size“ velmi vhodný k terénnímu studiu terestrické bioeroze. Článek, jak je

s odstupem patrné z jeho citovanosti, posloužil jako inspirace (*starting point*) několika detailnějších zahraničních studií.

Práce č. 4 vznikla během grantu zabývajícího se analýzou kulmské facie na Severní Moravě (východ České Republiky). Kulmská facie (zpravidla tence vrstevnatý flyš s velkým podílem černých jílovců a prachovců) se poměrně ostře odlišuje od běžných flyšových facií s klasickými sekvencemi. Během studie shrnuté v práci č. 4 byla věnována pozornost zejména intenzivněji bioturbovaným polohám (s vyššími hodnotami indexu ichtostavby než 1-2), které nejsou v kulmské facii obvyklé. Tyto intenzivněji bioturbované polohy byly interpretovány, zhruba řečeno, jako substrátové analogie kulmu se slabou bioturbací. Rozdíl byl ve větším prokysličení dna a patrně i ve větším časovém intervalu, po který byla otevřena kolonizační okna. Shrnutím téže práce v kontextu celé širší výzkumu prováděného v rámci grantu je práce č. 5.

Práce č. 6 představuje dosud zcela přehlížené substráty jako médium pro zachování specifické plejády stop: tímto substrátem jsou komůrky hmyzu, zejména blanokřídlých a brouků, konstruované (aglutinované) z klastického materiálu. Jejich výjimečnost je jak v samotném složení (studovatelném na řezech a nábrusech), tak zejména v synekologickém kontextu: k hmyzu je ko-evolučně přidružena plejáda parazitů, kleptoparazitů a parazitoidů, kteří mohou zanechat stopy právě v uvedených konstruovaných obytných a hnízdních strukturách. Pro tyto stopy bylo – vůbec poprvé – navrženo i taxonomické řešení, které by mělo v budoucnu přispět k větší pozornosti k danému

fenoménu a jeho lepší dokumentaci v geologickém čase (ta je zatím zcela nedostatečná).

Práce č. 7 je kolektivním návrhem, vzniklým během dvou specializovaných workshopů, jak sjednotit teoreticky i prakticky přístup k pojmenování fosilních stop; to vyžadovalo jednak re-definici celé skupiny, zadruhé stanovení relevantních kritérií (ichnotaxobázi). Podíl autora této disertace v kolektivu je nevelký – podstatný je však jeho podíl právě v diskuzích a textech o substrátu jako ichnotaxobázi.

Práce č. 8 je koncepčně určitou obdobou práce č. 6. Substrátem, jemuž je věnována pozornost, jsou kosti obratlovců. Na rozdíl od komůrek a jiných konstrukcí vytvořených hmyzem byla okusům na kostech věnována téměř kontinuální pozornost od raných období paleontologie po současnost. Široké téma však bylo do jisté míry ichnologie „odcizeno“; stalo se předmětem prací zoopaleontologických, tafonomických a paleoekologických. Přístupy těchto oborů jsou do značné míry také relevantní; přesto nejsou z hlediska ichnologie uspokojivé. Ichnologové se během vývoje svého oboru dopracovali představy o mezích výpovědní hodnoty stop, což ostatním oborům někdy chybělo. Navíc jednotlivé morfologické typy okusů na kostech nebyly taxonomicky pojednány (*treated*). Práce č. 8 je případovou studií, která nastartovala poměrně velký zájem o tento přístup k problematice (viz tabulky citovanosti v tezích k disertaci).

Práce č. 9 se týká dřevitých substrátů. Ty jsou poměrně dobře prozkoumané v mořském prostředí, kde se na nich tvoří jednoduché společenstvo teredolitové ichnofacie. Daleko menší pozornost byla dosud věnována

biogenním texturám vytvořených v dřevitých substrátech v subaerických s sladkovodních podmínkách. Obrovské rezervy má v tomto bodě neoichnologický výzkum; zde je problematika zatím téměř plně ponechána přístupu a často omezenému či pouze povšechnému zájmu entomologů, zoologů zabývajících se obratlovci, malakologů či mykologů. Materiál, který práce č. 9 popisuje, je holocenního stáří, což neumožňuje stanovení případných nových ichnotaxonů. Na druhé straně umožňuje tento materiál sledovat přechod stop na xylickém materiálu přes fosilizační bariéru, a poskytuje též případovou studii k ekologické interpretaci společenstva. Navíc ukazuje i přechod mezi ichnologickými a archeologickými objekty, jejich hmotnou provázanost a možnost společné interpretace.

Práce č. 10 je studií z mělkomořského prostředí svrchní křídly česko-saské křídové pánve. Sousednost kolonizace dna in-faunou by nebyla srozumitelná bez sledování změn konsistence substrátu. Karbonátem bohaté substráty mohou zvyšovat svoji pevnost všeobecně velmi rychle a měnit tak aktuální osídlení mořského dna. To je všeobecně uznávaný fakt, ne vždy je mu však při popisu ichnospolečenstev a ichnostaveb věnována adekvátní pozornost. V případě předložené práce je tato pozornost zdůrazněna i netradiční obrazovou přílohou: ikonami sledujícími jednotlivé fáze bioturbace v čase, namísto tradičního konstituentního diagramu ichnostavby, který však není dobře uzpůsoben zaznamenání pozvolných změn v konzistenci dna.

Práce č. 11 se zabývá ichnologií svrchnokřídových hlubkomořských červených vrstev (pelitů). Ty jsou většinou velmi slabě bioturbované a

obsahují málo diversifikovaná ichnospolečenstva. Existují však výjimky, které lze interpretovat jako místa periodického spadu planktonu. Z toho vyplývá, že omezená bioturbace CORB je normálně důsledkem oligotrofie.

Práce č. 12 se vrací k tématu práce č. 9 (subaericky exponované a fluviálně transportované kusy dřevitých substrátů), tentokrát však z pozice archeologie. Ukazuje se, že i pro archeologii je cenné „porozhlížet“ se po nových, dosud přehlížených typech substrátů, které v sobě mohou skrývat dosud unikající záznamy.

Role substrátu v ichnologii – shrnutí přínosu autora disertace k současnému vývoji

Právě snaha objevit dosud přehlížený záznam v neobvyklých resp. netradičních resp. z nějakých důvodů málo studovaných substrátech je hlavním motivem vybraných prací. Tento výběr není z hlediska dosud publikovaných studií autora disertace ani zdaleka úplný; řadu prací však bylo nutno vynechat, aby disertace nepřesáhla obvyklý rozsah. Výběr však není náhodný. Z velké části souhlasí s datem publikování práce a ukazuje tak postupný přeliv zájmu autora disertace od staršího paleozoika k mesozoiku, kenozoiku a recentu.

Výběr prací rovněž do značné míry respektuje stratigrafickou posloupnost studovaných společenstev od nejstaršího k nejmladšímu. Ukazuje tak nárůst pestrosti substrátů v geologickém čase. Zatímco na začátku paleozoika byly pro činnost organismů k dispozici v podstatě pouze shiftgroundy, stiffgroundy a velmi málo využití rockgroundy, v geologickém čase přibýly

postupně soupgroundy, woodgroundy a nejrůznější další typy bioklastů (schránky bezobratlých, kosti, listy, šupiny aj.), půdy, hmyzí konstrukce a další. Vznik těchto nových substrátů byl téměř ve všech případech podmíněn činností bioty; současně však jejich přítomnost v prostředí přinesla možnosti nových životních strategií. Mezi objevením nových substrátů a nových forem chování tak existuje pozitivní zpětná vazba, byť se projevuje až v časech velkých (geologických) měřítek.

V současné době přibyla v okolním prostředí řada do té doby velmi vzácných nebo dosud se nevyskytujících substrátů (kovy, uhlíkové polymery, sklo, keramika ...) a některé z nich již mají svůj specifický ichnologický repertoár. Tento vztah mezi člověkem vytvořenými substráty a činností organismů má velký potenciál v rámci archeologie, nabízí však i možnosti etologických studií a výzkumu zaměřeného na evoluci chování.

Literatura

Bertling, M., Braddy, S. J., Bromley, R. G., Demathieu, G. R., Genise, J., Mikuláš, R., Nielsen, J. K., Nielsen, K. S. S., Rindsberg, A. K., Schlirf, M., Uchman, A. (2006): Names for trace fossils: a uniform approach. *Lethaia* 39: 265-286.

Bottjer, D.J., Hagadorn, J.W. & Dornbos, S.Q. 2000. The Cambrian substrate revolution. *GSA Today*, 10 (9), 1-7.

- Bromley, R.G., Asgaard, U. (1991): Ichnofacies: a mixture of taphofacies and biofacies. *Lethaia* 24: 153–163.
- Buatois, L.A., Mangano, M.G., Genise, J.F., Taylor, T. (1998): The ichnologic record of the continental invertebrate invasion: evolutionary trends in environmental expansion, ecospace utilization, and behavioral complexity. *Palaios* 13: 217–240.
- Ekdale, A.A., Bromley, R.G. (1983): Trace fossils and ichnofabric in the Kjal- by Gaard Marl, uppermost Cretaceous, Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 31: 107-119.
- Frey, R.W., Pemberton, S.G., Saunders, T.D. (1990): Ichnofacies and bathymetry: a passive relationship. *Journal of Paleontology* 64: 155-158.
- Genise, J.F., Mángano M.G., Buatois, L.A., Laza, J.H., Verde, M. (2000): Insect Trace Fossil Associations in Paleosols: The Coprinisphaera Ichnofacies. *Palaios* 15: 49-64.
- Mikuláš, R., Dronov, A.V. (2004): Early Ordovician of the Baltic Region: A birthplace of modern bioerosion and complex ichnofabrics? – *Ichnia* 2004, First International Congress of Ichnology. Abstract Book: 58-59. Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew.

Osgood, R. G., Jr. 1975. The history of invertebrate ichnology. In R. W. Frey, (ed.), *The Study of Trace fossils*. New York, Springer-Verlag, p. 3-12.

Seilacher, A. (1967): Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology* 5: 413-428.

Abstrakta prací, které jsou součástí disertace

Mikuláš, R. (1995): Trace fossils from the Paseky Shale (Early Cambrian, Czech Republic). *Journal of the Czech geological Society* 40 (4): 37-45.

Abstract. The Paseky Shale (Lower Cambrian, Central Bohemia) yielded the oldest known non-marine or brackish ichnoassemblage. It consists mostly of fodinichnia and repichnia of endemic arthropods *Kodymirus vagans* Chlupáč et Havlíček, 1965 and *Kockurus grandis* Chlupáč, 1996. These traces were attributed to ichnotaxa *Monomorphichnus biserialis* ichnosp. nov., *M. semilineatus* ichnosp. nov., *M. multilineatus* Alpert, 1976, *M. lineatus* Crimes et al., 1977, *M. bilinearis* Crimes, 1970, *?Rusophycus* ichnosp. A, *?R.* ichnosp. B, *?Dimorphichnus* ichnosp., and *Diplichnites* ichnosp. Presence of non-arthropod fauna is suggested only by finds of *?Bergaueria* ichnosp. and *?bromalites* ichnogen. indet. Except for *M. lineatus* and

M. multilineatus, ichnotaxa occurring typically in the Cambrian marine environments are not present.

Mikuláš, R. (1997): Ethological interpretation of the ichnogenus *Pragichnus* Chlupáč, 1987 (Ordovician, Czech Republic). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1997 (2): 93-108.

Abstract. The deep, root-like burrow *Pragichnus fascis* is probably an agrichnion made for obtaining methane and hydrogen sulphide to farm endosymbiotic bacteria. It occurred in settings of shifting sandy substrates overlying black clay or silt. Size, morphology and the presumed ethological function place it in the *Zoophycos-Chondrites* ichnoguild. Dissolved gas was probably obtained by active “pumping”, because disused parts of the structures were actively back-filled. Densest populations of *Pragichnus* probably correspond to periods of maximum degassing of the underlying fine-grained, organic-rich material. In some places, the aim of the animals was probably to reach the black clay directly by the terminal parts of its probes.

Mikuláš, R. (2001): Modern and fossil traces in terrestrial lithic substrates. *Ichnos* 8: 177-184. Philadelphia.

Abstract. A number of biogenic processes leads to the formation of distinctive traces in terrestrial lithic substrates. These include: burrowing by vertebrates in moderately lithified rocks; scraping by mammals;

smoothing and polishing of limestone surfaces by the locomotion of mammals; excavation by bees, wasps and ants producing nesting and dwelling tunnels; dissolution of limestone surfaces by terrestrial snails; endolithic activity of fungi, algae and lichens on subaerial rock surfaces; root corrosion etc. Processes of biochemical weathering, biophysical erosion and enlargement of cracks and fissures by the pressure of plant roots do not leave distinctive traces and therefore lie outside the ichnological realm. The fossil preservation of terrestrial bioerosional traces is expected to be uncommon. Nevertheless, various possible means of preservation must be considered, such as by rapid burial by volcanic material, by fluvial sediments, by travertine or tufa, by loess, "conservation" in caves, case hardening of surfaces of porous rocks, and preservation of subsoil traces below fossil soils.

Mikuláš, R., Lehotský, T., Bábek, O. (2002): Ichnofabric of the Culm facies: A case study of the Moravice Formation (Lower Carboniferous; Moravia and Silesia, Czech Republic). *Geologica Carpathica* 53 (3): 141-148.

Abstract. Overall bioturbation of sediments of the Culm facies is much lower compared to the Mesozoic and Cenozoic flysch facies. Totally reworked intervals (up to 1 cm thick) occur sporadically on tops of turbidite sequences. Much more frequently, visual equivalents of a "mottled zone" were observed at the two studied localities which represent a transitional facies between

“laminites” and greywacke bodies. Approximately one-half of the studied turbidite beds show a mottled level. *Planolites montanus* Ichnofabric and *Rhizocorallium* Ichnofabric are infrequent. Most of the laminites show no ichnofabric except cross sections of *Dictyodora* which are typically observed on bedding planes only (not in vertical sections). The Culm facies appears, compared to the Mesozoic and Cenozoic flysch (i.e., Rhenodanubian or Carpathian flysch), to have formed in more dynamic settings with shorter and unequally distributed colonization windows and, moreover, with a low nutrient influx from the background sediment. This explains the prevalence of traces with complex feeding strategies comprising chemosymbiosis and gardening (*Chondrites*, *Dictyodora*). Their effect on the integrity of sediment (i.e., the amount of transported material) was weak.

Bábek, O., Mikuláš, R., Zapletal, J., Lehotský, T. (2004): Combined tectonic-sediment supply-driven cycles in a Lower Carboniferous deep-marine foreland basin, Moravice Formation, Czech Republic. *International Journal of Earth Sciences* 93 (2): 241-261.

Abstract. The Lower Carboniferous Moravian-Silesian Culm Basin (MSCB) represents the easternmost part of the Rhenohercynian system of collision-related, deep-water foreland basin (Culm facies). The Upper Viséan Moravice Formation (MF) of the MSCB shows a distinct cyclic stratigraphic arrangement. Two major asymmetric megacycles bounded by basal sequence boundary, each about 500 to 900 m thick, have been revealed. The

megacycles start with 50- to 250. m thick, basal segments of erosive channels: overbank successions and slope apron deposits interpreted as lowstand turbidite systems. Palaeocurrent data show two prominent directions, basin axis-parallel, SSW-NNE directions, which are abundant in the whole MF, and basin axis-perpendicular to oblique, W-E to NW-SE directions, which tend to be confined to the basal parts of megacycles or channel-lobe transition systems in their upper parts. Based on the facies characteristics, palaeocurrent data, sandstone composition data and data on distribution of trace fossils, we suggest a combined tectonics-sediment supply – driven model for the MF basin fill. Periods of increased tectonic activity resulted in slope overstepping probably combined with increased rate of lateral W-E sediment supply into the basin, producing the basal sequence boundary and the subsequent lowstand turbidite systems. During subsequent periods of tectonic quiescence, the system was filled mainly from a distant southern point source, producing the thick, low efficiency turbidite systems. Consistently with the previous models, our own sediment composition data indicate a progressively increasing sediment input from high-grade metamorphic and magmatic sources up-section, most probably related to an uplift in the source area and progressive unroofing of its structurally deeper crustal parts. The first occurrence of the Cruziana-Nereites Ichnofacies in sand-rich turbidite systems in the youngest parts of the MF, supported by rapidly increasing quartz concentrations in sandstones, is thought to indicate a transition from generally underfilled to generally overfilled phase in evolution of the MSCB basin. This transition may be

linked to the onset of Upper Viséan phase of northward basin-fill progradation assumed by the previous authors.

Mikuláš, R., Genise, J. F. (2003): Traces within traces. Holes, pits and galleries in walls and fillings of insect trace fossils in paleosols. *Geologica Acta* 1: 339–348.

Abstract. Fossil insect nests with constructed walls (ichnogenera Uruguay ROSELLI 1938, Palmiraichnus ROSELLI 1987, Rosellichnus GENISE and BOWN 1996), as well as fossil brood masses from dung beetles (Monesichnus ROSELLI 1987) often display pits or galleries made by inquilines, parasitoids, cleptoparasites and scavengers, which develop and/or feed inside them. Some of these “traces within traces” can be distinguished, using morphologic criteria, as separate ichnotaxa. Tombownichnus n. igen. is represented by circular to subcircular holes or paraboloid external pits occurring in discrete walls of chambers made of agglutinated soil material. *T. plenus* n. isp. consists of a complete perforation, mostly cylindrical in longitudinal section, which pierces whole thickness of the cell wall. *Tombownichnus parabolicus* n. isp. includes incomplete perforations, i.e. pits, parabolic, conic or subcylindrical in longitudinal section, on the external surface of the chamber wall. *Lazaichnus fistulosus* n. igen., n. isp. is composed of circular to subcircular holes occurring in constructed walls

of chambers made of agglutinated soil material, which are connected to an internal gallery in their infillings. The trace fossils described herein may be the first formal records of this hitherto neglected but promising field of ichnologic research.

Bertling, M., Braddy, S. J., Bromley, R. G., Demathieu, G. R., Genise, J., Mikuláš, R., Nielsen, J. K., Nielsen, K. S. S., Rindsberg, A. K., Schlirf, M., Uchman, A. Names for trace fossils: a uniform approach. *Lethaia* 39: 265-286.

Abstract. The taxonomic treatment of trace fossils needs a uniform approach, independent of the ethologic groups concerned. To this aim, trace fossils are rigorously defined with regard to biological taxa and physical sedimentary structures. Potential ichnotaxobases are evaluated, with morphology resulting as the most important criterion. For trace fossils related to bioerosion and herbivory, substrate plays a key role, as well as composition for coprolites. Size, producer, age, facies and preservation are rejected as ichnotaxobases. Separate names for undertracks and other poorly preserved material should gradually be replaced by ichnotaxa based on well-preserved specimens. Recent traces may be identified using established trace fossil taxa but new names can only be based on fossil material, even if the distinction between recent and fossil may frequently remain arbitrary. It is stressed that ichnotaxa must not be incorporated into biological taxa in systematics. Composite trace fossil structures (complex structures

made by the combined activity of two or more species) have no ichnotaxonomic standing but compound traces (complex structures made by one individual tracemaker) may be named separately under certain provisions. The following emendations are proposed to the International Code of Zoological Nomenclature: The term ‘work of an animal’ should be deleted from the code, and ichnotaxa should be based solely on trace fossils as defined herein.

Mikuláš, R., Kadlecová, E., Fejfar, O., Dvořák, Z. Three new ichnogenera of biting and gnawing traces on reptilian and mammalian bones: A case study from the Miocene of the Czech Republic. *Ichnos: an International Journal of Plant and Animal Traces* 13 (3): 113-127.

Abstract. The Ahníkov (Miocene, Czech Republic) site represents a concentration of vertebrate skeletal remains in a swamp setting. Autochthonous bone deposits were strongly altered by sedimentary processes and early diagenesis. Biting and gnawing traces recognized on hard animal tissues (bones, teeth, antlers, turtle thoraces) represent seven recurring morphotypes. The following ichnotaxa are erected: *Nihilichnus nihilicus* n. igen. et n. isp., *Nihilichnus mortalis* n. isp., *Machichnus regularis* n. igen. et n. isp., *Machichnus multilineatus* n. isp., *Machichnus bohemicus* n. isp., and *Brutalichnus brutalis* n. igen. et n. isp. Each kind of bones or similar substrates bears a specific proportion of various bite traces but no observed morphotype is specific for a single substrate. Ethologically, traces of sharpening of teeth are

principally different from predation traces. The beavers *Steneofiber eseri* and *Steneofiber depereti*, the carnivore *Amphicyon* sp. and the crocodiles are presumed as the tracemakers.

Mikuláš, R. (2008): Xylic substrates at the fossilisation barrier: oak trunks (*Quercus* sp.) in the Holocene sediments of the Labe River, Czech Republic. – In: Wisshak M. & Tapanila L. (Eds.): *Current developments in bioerosion*: 415–429. Springer. Berlin, Heidelberg.

Abstract. Sediments of the Holocene floodplain of the Labe River (central Bohemia) provided an accumulation of oak trunks (*Quercus* sp.) bearing relatively rich and diverse assemblages of borings. Among the recognised morphotypes of borings, four can be attributed to insect feeding, one resulted probably from an enzymatic fungal activity, and the last one is probably a mammal “scratch”. The borings record three phases of activity: (1) on living trees, (2) on dead trees before their burial by sediment, and (3) on re-buried trunks (i.e., during the last several years). Generally, the wood mass comes mostly from live, “healthy” floodplain forests, which shows that these were affected by extremely large floods during certain intervals of the Holocene. The borings found support the idea of erecting terrestrial wood ichnofacies, but the Holocene material itself is not suitable for these purposes.

Mikuláš, R. (2006): Ichnofabric and substrate consistency in Upper Turonian carbonates of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic). *Geologica Carpathica* 57 (2): 79-90.

Abstract. : Basal bed of the Upper Turonian sediments at the Úpohlavý Quarry, corresponding to clayey limestone in its character, bears obvious signs of rapid lithification from softground to firmground (*Ophiomorpha* – *Thalassinoides* – *Spongiomorpha*). Immediately before reaching the firmground stage, the substrate was colonized by tracemakers of chemichnia (*Chondrites*). Biogenic reworking of the overlying, irregularly rhythmically bedded limestone/marlstone beds does not fit the idea that the differences between the limestone and marlstone ichnofabrics are due to primary fluctuations in oxygen content in water and in sediments. Documentation of a section of approx. 10–13 m above the base of the succession revealed that bioturbation down to the depth of ca. 20 cm is more intensive in beds with higher calcium carbonate content (*Thalassinoides* often passively filled with clay-richer substance and subsequently colonized by *Chondrites* tracemakers). Beds with lower calcium carbonate content are usually dominated by *Chondrites* but *Thalassinoides*, *Palaeophycus* and *Phycodes* are also present. These differences in ichnofabrics rather indicate a different succession of colonization (marls – *Chondrites* followed by *Thalassinoides*; calcareous beds – *Thalassinoides* followed by *Chondrites* filling the *Thalassinoides* burrows). The decisive factor was therefore the consistency of the substrate and its increase through time

after depositional events, and the content of primary organic matter widely used by the “homogenizers” of marly substrates. After a partial compaction, the substrate was utilized by less demanding r-strategic substrate feeders (tracemakers of ichnogenus *Phycosiphon*) and lastly by chemosymbionts, which made successful use also of the trapping potential of abandoned domichnia. This situation (i.e., high concentration of fluids in abandoned tunnels) also evidences a considerable compaction and rapid diagenesis of limestones, allowing even surfaces of limestone beds to function as firmgrounds.

Mikuláš, R., Skupien, P., Bubík, M., Vašíček, Z. (2009):
Ichnology of the Cretaceous Oceanic Red Beds
(Outer Western Carpathians, Czech Republic).
Geologica Carpathica 60 (3): 233-250.

Abstract. Large differences in the intensity and overall character of bioturbational structures were found in five facies containing hemipelagic red beds. Red beds (CORB) of the Godula facies of the Silesian Unit and their equivalents (mostly not red) in the Kelč facies of the Silesian Unit and the CORB in the non-calcareous sediments of the Rača Unit display a very low degree of bioturbation. The CORB facies of the Rača Unit, containing calcareous intercalations, displays a very high degree of bioturbation as expressed by a high ichnofabric index. They contain trace fossils *Chondrites*, *Zoophycos*, *Planolites*, *Thalassinoides*, *Palaeophycus*, *Teichichnus* and *Phycosiphon*. The supply of food obviously acted as

the controlling factor. The “calcareous” facies of the CORB of the Rača Unit has a considerably higher proportion of sand-dominated interbeds and also carbonates than the non-calcareous facies. This (especially the presence of carbonates) suggests a relative proximity of food-rich environments and an easy transport of nutrition-rich substrate by turbidite currents into the basin directly, not only by periodical fall-out of dead plankton (which is probably responsible for the rhythmicity of poor colonization horizons in weakly bioturbated units).

Dreslerová, D., **Mikuláš, R.** (2010): An early medieval symbol carved on a tree trunk. Pathfinder or territorial marker?. *Antiquity* 84 (326): 1067-1075.

Abstract. A carved symbol on a waterlogged tree of the six–ninth century AD was discovered in a rich ichnological and tentative geologic context. It may be the earliest mark on a living tree that has so far come to light. Given its rarity, an obvious interpretation remains elusive, but the authors review a wide range of possibilities from analogies ancient and modern. Symbols on trees have been used to mark trails, the ownership of land and resources, and all manner of votive moments from superstitious sign-making, worship of a god, thanks for a successful hunt or the memory of a loving tryst.

