

Život na hranici říší

Současný rozmanitý svět živých organismů je výsledkem dlouhodobého vývoje biosféry. Obor studující rozšíření taxonů, společenstev a ekosystémů v čase i v prostoru se nazývá biogeografie, ve starších obdobích vývoje Země pak paleobiogeografie. Ať už jde o současnost, nebo minulost, biogeografie ani paleobiogeografie nemůže obsáhnout celou Zemi naráz. Proto je třeba vyčlenit menší, „studovatelné“ jednotky. Největší z nich je říše (nikoli taxonomická) – region, uvnitř kterého jednotlivé ekosystémy sdílejí podobnou evolučně-biologickou historii. Hranice říší, ani jiných vyčleněných jednotek, téměř nikdy nejsou ostré a jednoznačně vymezené, neboť sousední regiony se nutně vzájemně ovlivňují. Ve fosilním záznamu je situace obdobná, ale o to složitější, že je tento doklad tehdejších ekosystémů vždy neúplný. Přesto fosilní záznam ve výjimečných případech dovoluje určit, kde se říše v minulosti nacházela, i stanovit její hranice. Díky možnosti „vidět geologický čas“ ve vrstevních sledech pak lze pozorovat i posuny říší v čase, díky změnám oblastí výskytu (areálů) skupin organismů typických pro danou říši. Jedním ze zajímavých jevů na hranicích areálů jednotlivých taxonů je alopatrická speciace – způsob vzniku nových druhů vlivem rozdělení areálu původního druhu nejčastěji geografickou bariérou. Takto vzniklé druhy jsou často výlučně vázané na příslušné místo, tedy endemické. K výjimečným oblastem, kde lze tyto procesy dobře pozorovat a studovat, patří i česká křídlová pánev. Mořský sedimentační prostor vzniklý v pozdní křídě (cenoman) v oblasti mezi boreální (chladnější) a tethydni (tropickou) říší.

Klima pozdní křídly patří vůbec k nejteplejším v geologické historii Země. Obecně teplá období jury a křídly řadíme do tzv. greenhouse období, v nichž není známo kontinentální zalednění. Jsou charakteristická posunem vegetačních pásů až do polárních oblastí, celosvětovým rozšířením některých organismů, ale i dobře definovatelnými biogeografickými jednotkami (včetně říší). Přestože mají některé organismy kosmopolitní ráz, existuje mnoho skupin výskytem striktně vázaných na jed-

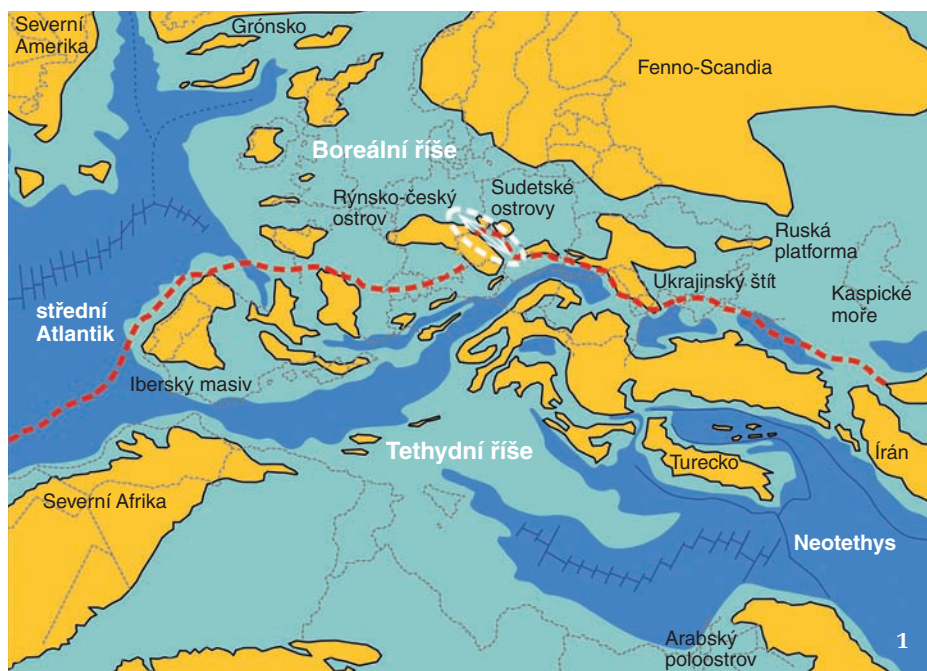
notlivé biogeografické jednotky. V mořích a oceánech jde především o vápnitý nanoplankton (hlavně kokolitky), obrněnky, mlže, hlavonožce, mnohoštětinatce (serpulidy), ostnokožce, obratlovce ad. Změny jejich rozšíření jsou přímou reakcí na změny v prostředí, které jsou zase způsobené změnami klimatu. Ve fosilním záznamu tak vidíme klimaticky podmíněné posuny areálů jednotlivých taxonů – ve větším měřítku pak posuny hranic biogeografických jednotek (říší). Sám fakt, že k posu-

nům hranice říší dochází, přinutil odborníky přehodnotit pohled na pozdní mezozoikum jako na stabilní, extrémně teplé. Výrazná krátkodobá ochlazení ve svrchní křídě tak pomalu mění letitá dogmata a stále více se hovoří o možnosti vzniku zalednění, a tím způsobených (glacioeustatických) pohybech hladiny oceánů i v tak teplém období (tzv. supergreenhouse). Hranice říší, které jsou díky klimatickým změnám v pohybu, představují velmi dynamické evoluční prostředí.

Významnou roli v biodiverzitě v oblasti české křídlové pánve sehrál kontakt tropického oceánu Tethys na jihu a boreální, chladnější, oblasti na severu (obr. 1). Tethyda byla klíčovým oceánem východní polokoule, v západní části zasahovala do oblasti dnešního Středozeří (jižní Evropa, severní Afrika, Blízký východ), jihovýchodní Evropy a střední Asie, jejími relikty jsou dnes Černé a Kaspické moře. Boreální oblast byla vymezena už existující severní částí středního Atlantského oceánu, nově vznikajícím prostorem severního Atlantského oceánu, Arktickým oceánem a platformními moři severní Evropy. Paleobiogeograficky důležitá fauna je zde zastoupena bentosem, planktonem i nektonem. V určitých případech se setkáváme s neobvyklou situací, kdy jsou některé bentické organismy tethydniho a nektonní boreálního původu. Vlivy obou říší tak významně přispívají k vyšší biodiverzitě na jejich hranici.

Tropičtí mlži ve střední Evropě

Ikonou mezozoického oceánu Tethys byla bezpochyby skupina dnes vyhynulých mlžů rudistů (Hippuritida), s překrásným českým názvem rohouni. Rudisti představují důležitou skupinu teplomilných bentických organismů se schránkou tvořenou karbonáty. Akumulace jejich schránek přispívají k produkci hornin – takovým organismům se říká karbonátový producenti, a právě rudisti patřili v období svrchní křídly k těm nejvýraznějším. Na dlouhých 60 milionů let (od konce jury po konec křídly) ovládli tropická šelfová moře po celém světě. Sběratele zaujali již před více než 100 lety, a ačkoli je tato skupina poměrně dobře systematicky popsána, stále má mnoho co říci a její výzkum pokračuje. Rudisti pomáhají odkrývat environmentální změny a reakce organismů na ně v období jednoho z nejvýraznějších globálních oteplení v historii naší planety. V průběhu vývoje se rozrůznili z původně souměrných, stejnomiskatých mlžů do vsutku neobvyklého množství podob. Přestože v dnešních mořích nemají obdoby, pro představu je srovnáváme s recentními ústřicemi. Stejně jako ústřice totiž přisedali jednou miskou k substrátu, zatímco druhá, volná, sloužila jako víčko (obr. 2). Své přisedlé tlustostěnné schránky nechávali růst vzpřímeně ukotvené v substrátu, stáčeli je do nejbizarnějších tvarů, jedna skupina dokonce druhotně opustila přisedlý způsob života a dospělci se nechávali se svými schránkami (dorůstajícími velikosti i přes 1 m – rod *Titanosarcolites*) volně smýkat po dně mořskými proudy. Na prosvětlených dnech šelfů čítaly jejich populace od několika málo jedinců až po tisíčky. Do té doby tvořily takto výrazné



1 Hranice mezi tethydní a boreální říší (čárkovaně). Oblast české křídové pánve označuje čárkovaný ovál, šipky naznačují posuny tethydního a boreálního vlivu v rámci české křídové pánve. Orig. M. Mazuch

2 Schránka rudisty rodu *Radiolites* v životní pozici. Schránky těchto mlžů poskytují informace nejen o teplotě okolí a charakteru sedimentace, ale také o svém stáří (díky využití geochemických metod – analyzuje se např. izotopové složení kyslíku nebo stroncia). Často je diskutována i jejich schopnost uchovat záznam o obsahu živin v okolní vodě nebo její salinitě (stabilní izotopy kyslíku a uhlíku). Měřítka 1 cm

3 Vzpomínky na Tethydu aneb chrám sv. Barbory v Kutné Hoře postavený převážně z organodetritických pískovců až vápenců s množstvím schránek rudistů

4 Průřezy schránek rudistů druhu *Radiolites sanctaebarae* ve stavebním kameni chrámu sv. Barbory. Poprvé se o rudistech na našem území zmiňuje Bohuslav Balbín (1679). Povšiml si úlomků jejich schránek v pískovci použitým při stavbě chrámu sv. Barbory, které přirovnal ke „směsi lidských kostí... ve skálu ztvrdlých“.

5 Průměr největšího exempláře 10 cm
5 Gladius (tělní opora) tethydního vampyromorfního hlavonožce *Glyphiteuthis minor*. Spodní turon, Ždánice u Kouřimi. Holotyp, Národní muzeum v Praze. Měřítka 1 cm

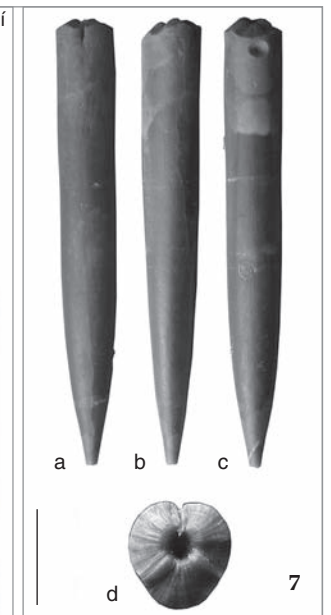
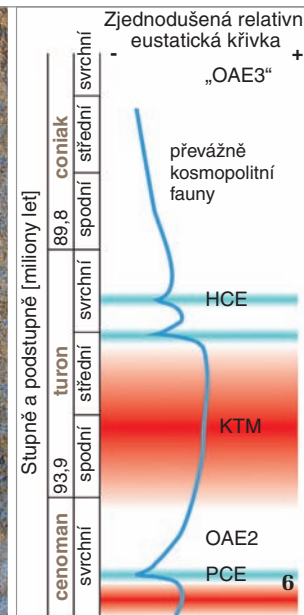
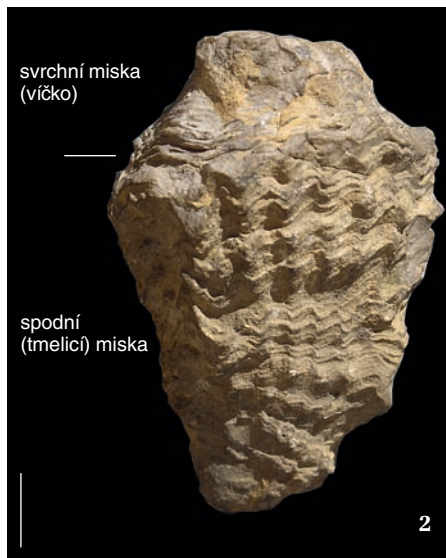
6 Zjednodušená eustatická křivka s intervaly výskytů boreálních (modře) a tethydních faun (červeně).

OAE2 – oceánická anoxická událost 2, OAE3 uvedena v uvozovkách, je předmětem diskuze, charakter globální události splňuje částečně pouze v intervalu svrchního coniak, KTM – křídové termální maximum, PCE – plenus cold event, HCE – hyphantoceras cooling event. Blíže v textu. Orig. autoři článku
7 Boreální belemnit *Praeactinocamax bohemicus*. Svrchní turon, lom Úpohlavy u Lovosic. Břišní (a), boční (b) a hřbetní pohled (c), alveola – dutinka po hydrostatickém orgánu (d). Měřítka 1 cm. Upraveno podle: M. Košťák a F. Wiese (2011)

struktury na dně karbonátových platform pouze útesotvorné organismy (zejména korálnatci). To vedlo řadu autorů ke srovnávání rudistů s korálnatci a k teoriím o jejich evoluční soutěži. Dříve přítomní koráli větvevníci, dodnes tvořící tropické útesy, totiž výrazně ustoupili s rozmachem rudistů. Nové výzkumy ale ukazují, že ke konkurenci nedocházelo a relativní převaha rudistů nad korálnatci byla výsledkem měnících se podmínek prostředí, jimž úzce specializovaní koráli nemohli čelit.

Na našem území tito zvláštní mlži reprezentují zástupce teplomilné, tethydní fauny, a to na samé hranici areálu svého výskytu (obr. 3 a 4). Díky alopatrické speciaci zde docházelo ke vzniku a vývoji mnoha endemických druhů, a populace rudistů jsou u nás tudíž diverzifikovanější, než mnozí autoři původně předpokládali.

V rámci karbonátových platform svrchní křídý patří rudisti k hlavním obyvatelům,



lům, nicméně jejich rozmanitost i četnost nebyla vždy konstantní. Jeden z výrazných poklesů diverzity i množství nastal na hranici cenomanu a turonu a je dobře dokumentován i na našem území. Přestože na hranici těchto stupňů došlo k výraznému oteplení – což by mělo rudisty jako zástupce teplomilné fauny spíše zvýhodnit, jejich areál se nerozšířil a společenstva neprosperovala více než v předchozích stupních. Vysvětlení tohoto jevu je stále předmětem výzkumů, je však velmi pravděpodobné, že úzce souvisí s oceá-

nickou anoxickou událostí OAE2 (Oceanic Anoxic Event 2; podrobněji viz Živa 2019, 5: 202–205). Po této krizi již společenstva rudistů z našeho území mizejí, nejmladší záznam se uvádí z konce spodního turonu.

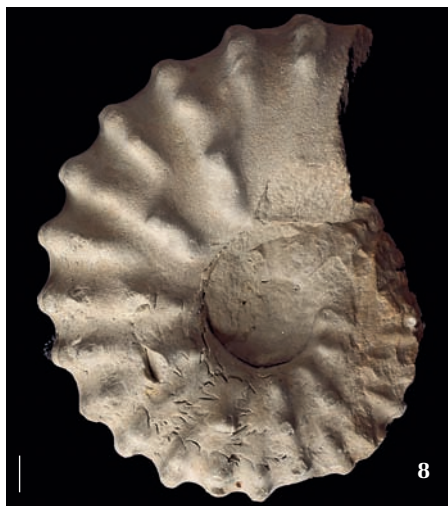
Hlavonožci jako indikátory paleobiogeografických změn

Kontakt tethydní a boreální říše na území české křídové pánve krásně dokládají areály výskytu dalších dnes už vyhynulých organismů – v mezozoiku velice početné skupiny hlavonožců amonitů.

V oblasti české křídové pánve máme zaznamenány nejsevernější výskyty teplomilných tethydních amonitů zejména ve spodním turonu. V tomto období začínajícího křídového teplotního maxima došlo k rozšíření taxonů amonitů původem z tropických oblastí (Mexiko, Brazílie, Maroko, Nigérie aj.) až do středoevropského prostoru. Jejich nálezy pocházejí jen z jižní části české křídové pánve a ukazují tak hranici tethydního vlivu. Pozoruhodná je i jejich rozmanitost – jde o šest známých druhů v rámci čtyř rodů a tří čeledí. V současnosti je toto společenstvo předmětem výzkumu na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy. Výskyt amonitů v tomto intervalu doprovází i další skupina hlavonožců vázaných na tropický oceán – vampyromorfů (sesterská skupina chobotnic, obr. 5), jejichž původ můžeme hledat v oblasti dnešního Libanonu. Ze spodního turonu české křídové pánve pocházejí mimo jiné nálezy největších zástupců mořských plazů na našem území – např. pliosaury rodu *Polyptychodon*.

Významné klimatické změny při hranici středního a svrchního turonu indukují amonitní čeledi Collignoniceratidae a zvláště pak rozšíření tethydního rodu *Romaniceras* (Euomphaloceratidae). Výskyt *R. (Yubariceras) ornatissimum* (obr. 8) ukazuje hranici vlivu oceánu Tethys. Naopak výskyty collignoniceratidních amonitů (např. rodu *Subprionocyclus*) ve svrchním turonu dokládají výraznější boreální vliv u nás.

Svrchnokřídoví belemniti (zástupci vyhynulých dvoužábřích hlavonožců) slouží jako vynikající indikátory boreálních vlivů dokládající výrazné pulzy ochlazení v období supergreenuhouse. V české křídové pánvi pozorujeme 2–3 významné průniky těchto hlavonožců a vždy jsou spojeny s prudkým ochlazením a poklesem mořské hladiny (obr. 6). Zároveň se jejich výskyty mísí s původní, buď tethydní, nebo kosmopolitní faunou. V cenomanu doprovázejí tzv. plenus cold event (PCE – belemniti *Praeactinocamax plenus*, invadující z východoevropské boreální oblasti) výskyty další boreální fauny, zejména mlžů a serpulidů. Tato relativně krátká epizoda ochlazení trvající první desítky tisíc let se projevuje jak v tropických oblastech, tak v hlubokovodních podmínkách. Dnes je považována za projev glacieustáze spojené s lokálním zaledněním, resp. neznáme jiný mechanismus, který by výrazné ochlazení spojené s poklesem hladiny mohl



způsobit. Těsně před zmíněnou událostí již pozorujeme vzácný výskyt boreálních amonitů (např. rod *Schloenbachia*).

Podobná událost se ukazuje v české křídové pánvi i ve svrchním turonu v rámci tzv. hyphantoceras eventu (HCE – podle heteromorfního amonita *Hyphantoceras reussianum*). Boreální amonity doprovázejí opět belemniti, tentokrát z oblasti Severní Ameriky a Grónska. Není bez zajímavosti, že s touto faunou do středoevropského prostoru pronikají i specifické fauny žralokovitých a rybovitých obratlovců.

Endemismus

Okraje areálů některých skupin živočichů v důsledku paleogeografických a klimatických změn posouvaly, až v některých intervalech vznikala téměř izolovaná refugia (prostor pro vznik nových druhů). Kromě zmiňovaných rudistů, u nichž pozorujeme neobvyklou diverzitu a endemismus, lze jako příklad uvést i podivuhodnou skupinu loděnek rodu *Deltocymatoceras*. Je o to zajímavější, že u loděnek od konce triasu endemismus až na několik velmi vzácných výjimek nenacházíme. Další pozoruhodností je neobvyklá morfologie – nové loděнки vytvářejí žebrované (obr. 9) a kýlnaté formy, čímž vlastně napodobují amonity. Současně ale takový typ amonitů ve fosilním záznamu téměř chybí. Je tedy možné, že loděнки využily neobsazenou niku a krátkodobě amonity nahradily, resp. vytvořily konvergentně podobný morfologický model. Areál jejich výskytu je striktně omezen na českou křídovou pánve, Sasko a jižní Polsko (obr. 10).

8 Tethydní amonit *Romaniceras (Yubariceras) ornatissimum* z vyššího středního turonu české křídové pánve. Měřítka 1 cm. Národní Muzeum v Praze. Foto O. Kohout

9 Jádru žebrované loděнки *Deltocymatoceras rugatum*. Svrchní turon, Železnice. Měřítka 1 cm. Snímky M. Košťáka, pokud není uvedeno jinak

10 Výskyty endemických loděnek rodu *Deltocymatoceras* (šedě *D. rugatum*, bíle *D. leiotropis*) v rámci české křídové pánve, Saska a jižního Polska. Upraveno podle: J. Frank, M. Wilmsen a M. Košťák (2013)

11 Mělkovodní prostředí svrchního turonu české křídové pánve (ca 90 milionů let) v oblasti Českého ráje s prvky kosmopolitními (loděнки *Eutrephoceras*), tethydními (mlži *Pinna*) a boreálními (amoniti). Orig. P. Modlitba, rekonstrukce pro Chlupáčovo muzeum historie Země

Závěrem

V posledních letech probíhá intenzivně studium makrofauny v české křídové pánvi, mezi jinými se zaměřením na biogeografické aspekty. Zmínili jsme několik skupin, na kterých lze dobře ukázat, co vedlo k jejich průniku na naše území a jakou roli hrály v biodiverzitě pozdní křídý střední Evropy. Fosilní záznam na tomto relativně malém, ale cenném území představuje ojedinělou příležitost pro studium změn biodiverzity na hranici dvou vrší.

Kolektiv spoluautorů: Ondřej Kohout, Martin Košťák, Martin Mazuch

Použitá literatura uvedena na webu Živa.

