

Vzestupy a pády, příběhy nejen Velké pětky

Různě intenzivní vymírání provázejí celý vývoj života na Zemi. Jsou nedílnou součástí procesu evoluce, jak rozebírá článek na str. 194, a jsou vlastně i jedním z klíčových faktorů určujících její směr, intenzitu a průběh. K největším vývojovým změnám došlo v souvislosti s krizemi globálního ekosystému, tedy s nejrůznějšími extinkcemi. Nejlépe je můžeme sledovat v období fanerozoika, tedy od začátku paleozoika po současnost, v intervalu o trochu delším než půl miliardy let. V současnosti se obecně uznává, že v této evoluční etapě maximálního rozvoje života proběhlo pět hromadných vymírání, která svým dosahem výrazně předčí ostatní. Nazývají se Velká pětka (Big Five). Jejich charakteristiky nabízíme v této úvodní části, v následujících článcích se dočtete podrobněji i o některých méně známých. (Pozn. redakce: latinské názvy taxonů jmenovaných v těchto příspěvcích uvádíme v kulérové příloze na str. CXLVI.)



Velká pětka představuje největší, dobře dokumentované události v historii vývoje bioty. Na tom, že v obdobích před fanerozoikem musela existovat srovnatelná, ne-li větší vymírání, se shoduje poměrně velká většina odborníků. Biotická produkce volného kyslíku, nástup eukaryot a metazoí, obrovské zalednění v pozdním proterozoiku a řada dalších událostí určitě znamenaly klíčové zásahy do tehdejších ekosystémů. Ale odehrávaly se příliš dávno v čase, většina sedimentárního záznamu prošla opakovanou metamorfózou a ani samotná podstata tělesné stavby tehdejších organismů neumožnila (až na vzácné výjimky) jejich zachování (blíže na str. 201). Lepší a úplnější fosilní záznam pochází až z fanerozoika. Pevné skelety organismů nebo orgány schopné fosilizace jsou jedinečným podkladem pro pochopení a zhodnocení velkých vymírání. Mezi nejstarší patří to na konci kambria, které je stále předmětem intenzivních výzkumů.

První vymírání z Velké pětky se odehrálo na konci ordoviku, následovalo druhé ve svrchním devonu, největší pak na hranici permu a triasu. Rozvoji dinosaurů, ale

1 Latimeriidní ryba *Holophagus penicillatus* představuje v mezozoiku velmi rozšířenou skupinu lalokoploutvých. Poslední fosilní zástupce známe z pozdní křídy, pak jejich záznam mizí a objevuje se až v r. 1938 v podobě nálezu dodnes žijící latimerie podivné (*Latimeria chalumnae*). Díky adaptaci na hlubokovodnější podmínky přežil tento lazarský taxon („živoucí fosilie“) jak mezozoická vymírání, tak pozdější klimatické změny. Svrchní jura, 150 milionů let, Solnhofen, Německo

i řadě mořských organismů otevřelo dveře vymírání na konci triasu a konečně Velkou pětku uzavírá slavné vymírání na hranici křídy a paleogénu. Mezi ně, a také po posledním z Velké pětky se vkládají desítky a stovky menších, ale rovněž nesmírně důležitých vymírání a změn bioty. K obrovským změnám docházelo v mnoha obdobích, např. pozdní karbon je klíčový pro evoluci rostlin, a také tetrapodů. V rámci tohoto čísla Živy není možné věnovat prostor všem, přesto se pokusíme přiblížit i některé méně známé události z konce proterozoika, kambria, karbonu, počátku

kenozoika či miocénu. O mezozoických vymíráních pojednává podrobněji článek v Živě 2019, 5: 202–205.

Ordovik

Nárůst biodiverzity ve starším a na počátku středního ordoviku byl až na přirozené oscilace víceméně plynulý. Pak ale poklidný vývoj nabral zcela jiné tempo. Od poloviny středního ordoviku biodiverzita prudce roste. Tuto událost, označovanou jako velká ordovická biodiverzifikace (GOBE), zaznamenáváme ve všech zemepisných šířkách a všech trofických úrovních. Probíhá rozvoj planktonních organismů, zejména jednobuněčných řas a logicky i jejich konzumentů. Jde o tak významný jev, že dokonce dostal název ordovická planktonní revoluce. Diverzifikují se útesy tvořené nejdříve houbovci, následně mechovkami a koncem ordoviku i korálnatci (první korálové útesy) a stromatoporami, prakticky vždy za účasti vápnatých řas. Tato společenstva představují klimaxová stadia své doby, proto jde také o událost prvního řádu (i když dosud žádný název jako třeba ordovická útesová revoluce nemá). K rozvoji trofického řetězce přispívá i obsazení nových ekologických nik, hlavně vodního sloupce na šelfech i hlubokovodnějších prostředích. Zvýšená bioproduktivita tedy nastartovala také výraznou diverzifikaci. Je zřejmé, že takto provázaná společenstva musejí být náchylná na změny prostředí, a ty skutečně přicházejí. S blížícím se koncem ordoviku dochází ke klimatické změně, která bude pro většinu tehdejší bioty fatální. Globální pokles teplot téměř o 8–10 °C je spojován s rozsáhlým zaledněním. Vznik obrovských ledovců, o nichž máme důkazy pouze z jižní polokoule, protože pokrývaly gondwanský kontinent, způsobil úbytek vody v oceánech a v podstatě likvidaci šelfových prostředí. Musíme si uvědomit, že právě šelfy jsou místy největší biodiverzity, protože jejich podstatná část se nachází ve fotické zóně, tedy v místech primární bioprodukce. Pokles hladiny o více než 100 m zcela obnažil šelfy, čímž se výrazně zúžily biotopy a došlo ke kolapsu mělkovodního ekosystému. Některé nové studie uvádějí, že prudké ochlazení předcházelo intenzivní vulkanismu a s ním spojené emise oxidu uhličitého a krátkodobé oteplení. Teprve po snížení vulkanické aktivity a poklesu CO₂ v atmosféře došlo ke zmiňovanému ochlazení. Popsané změny měly vytvořit rychlý sled protichůdných událostí a vytvořit tlak na společenstva, která se sotva přizpůsobila novým podmínkám, už nastaly jiné. To je mimochodem podstata většiny velkých vymírání, kdy jednotlivé pulzy směřují proti sobě a jdou tak rychle za sebou, že je ekosystémy nestačí efektivně kompenzovat a plně se jim přizpůsobit.

Druhým a stejně drastickým momentem vymírání bylo naopak následné prudké oteplení, které působilo v duchu výše uvedených skutečností. Odtání ledovců vedlo k opětovnému vzestupu hladiny světového oceánu a návratu do původního stavu. To by tolik nevažilo, kdyby sladká a chladná voda z tajících ledovců nezpůsobila teplovní, slanostní (salinitní), a tedy hustotní stratifikaci vodního sloupce. Následkem byla anoxická událost a vzestup kyslíkem



2



3

2 *Lytoceras trautscholdi* (Lytocerotidae). Amoniti byli nejpočetnější skupinou hlavonožců v období mezozoika.

Prodělali několik krizí a dílčích vymírání. Fatální se pro ně stala hranice křída/paleogén (K/Pg), krátce po ní vyhynuli, pravděpodobně v důsledku acidifikace světového oceánu. Spodní jura, 180 milionů let, Holzmaden, Německo

3 Drobný (juvenilní, 70 cm dlouhý) teropodní dinosaur *Sciurumimus albersdoerferi* (Tetanurae) ze svrchní jury Evropy. Tělo měl pokryté jemným filamentárním opeřením. Neptačí dinosauri jsou ikonickou skupinou, která vyhynula na hranici K/Pg. Svrchní jura, 150 milionů let, Painten, Německo

4 *Pterodactylus kochi* – drobný (okolo 20 cm) pterosaur (Euctenochasmatia) pozdní jury Bavorska. Pterosauri se vyvinuli v triasu a vyhynuli na konci křídý. Jejich výrazný úbytek a vyhynutí způsobila radiace ptáků během křídý a velké vymírání na hranici K/Pg. Svrchní jura, 150 milionů let, Solnhofen, Německo. Snímky M. Košťáka



4

ochuzených vod z hloubek do prostoru šelfů. Na vzniku anoxie se vydatně podílely řasy a cyanobakterie (sinice). Rozvoj řas v povrchových, vylázaných vodách znamenal vznik obrovského množství biomasy, která klesala na dno. Zde dala základ rozvoji bakteriálních povlaků (matů). Vlivem bakteriálního rozkladu a vyčerpání obsahu kyslíku, produkci sirovodíku, metanu a dalších plynů se anoxie ještě prohloubila. Celkově počet vyhynulých taxonů na konci ordovíku přesáhl 80 % druhů a 50 % rodů mořských organismů. Nejvíce byli postiženi trilobiti, ramenonožci, mechovky, korálnatci, konodonti a graptoliti. Celé vymírání netrvalo ani dva miliony let a jeho projevy můžeme pozorovat globálně.

Oproti konci ordovíku se v siluru výrazně oteplilo a poměrně stabilní, teplé, skleníkové klima přetrvalo po celé toto období (s výjimkou pulzu ochlazení v mladším siluru). Zalednění Gondwaný zmizelo uprostřed siluru, ačkoli některá geochemická data ukazují na zalednění ještě v mladším siluru. Ve starším siluru pozorujeme dozvuky událostí při hranici ordovík/silur v podobě anoxických sedimentů. Tmavě šedé až černé graptolitové břidlice odrážejí stále ještě nepřímou výraznou cirkulaci

oceanické vody. Přívlástek „graptolitové“ je spojen s dominantním výskytem planktonních graptolitů řádu Graptoloidea. Nové studie ukazují, že tito polostrunatci (Hemichordata) byli schopni tolerovat (alespoň krátkodobě) podmínky bez kyslíku. Do odoxylčených vod tedy mohli migrovat za potravou, která sem klesala, zároveň jim nehostinné prostředí skýtalo ochranu před případnými predátory.

Devon

Devon je poznamenán několika událostmi vymírání, z nichž to největší na hranici stupňů famen a frasn (kellwasserský event) patří do Velké pětky. Mezi menší, ale významné eventy se řadí např. spodnodevonský zlíčovský, spojený s vyhynutím planktonních graptolitů a nástupem nových typů amonoidních hlavonožců – goniatitů, či významná kačácká událost (Kačák-otomari event), spojená s anoxií, která vedla k výraznému snížení diverzity fauny v prostředí šelfů. Nejvýznamnější změny v biodiverzitě ale představuje již výše zmíněný kellwasserský event (ve skutečnosti hned několik událostí, z nichž dvě – v mladším frasně a na hranici frasn/famen – hrály klíčovou roli) a dále hangenberský event na hranici devon/karbon. Kellwasserský event se projevuje vymíráním mnoha skupin převážně mořských organismů

(postihl zejména trilobity, eurypteridy, ostnokožce, konodonty, akritarcha, goniatity, ale také obratlovce). Nejvíce však ovlivnil útesotvorná společenstva (korálnatce, stromatopory), která v mladším devonu nahrazují bakteriální nárůsty a stromatolity a později v permokarbonu i někteří specializovaní ramenonožci. Celkově vymírá na 70–85 % druhů a 50 % rodů. Vymírání je spojováno se zdvihem hladiny světového oceánu a nastupující anoxií. Klimatická změna také může souviset s významným vulkanismem (např. výlevy lávy – trapy Vilujské oblasti) a teoreticky i s meteoritickým impaktem (starší hypotéza).

Vulkanismus mohl sehrát roli při vymírání na samém konci devonu, kvůli značným emisím oxidu siřičitého (SO₂, acidifikace) a oxidu uhličitého. Některé teorie také pracují s dopady meteoritů, jsou známy krátery i obohacení vrstviček okolních sedimentů iridiem, které bývá součástí vesmírných těles. Skutečnost je ale spíše jiná, a o to víc překvapující. Možným pachatelem mohly být rostliny. Vznikem rozsáhlého rostlinného pokryvu planety nastupují změny v chemismu atmosféry (kyslík, CO₂) i hydrosféry. Projevuje se intenzivní bioeroze skalního podloží, zvětrávání, vytvoření půd a rašelinišť, a tím i snos organických sloučenin i kyselin do moří a oceánů. Zvýšený přínos organických látek z pevniny do oceánů vyvolává jejich eutrofizaci, na ní navázanou zvýšenou bioproduktivitu a v konečném důsledku anoxii. Nakonec, snížené množství CO₂, využitá na konci devonu právě rostlinami, narušilo globální cyklus uhlíku a výrazně přispělo k ochlazení a glaciaci na hranici devonu a karbonu.

Perm/trias

Poměrně stabilní ekosystémy pozdního permu dosahovaly vrcholného stadia, biodiverzita byla obrovská, zejména v oceánech. Ale pak nastalo něco, co téměř ze dne na den (v geologickém měřítku) zlikvidovalo většinu života na Zemi. Spekulovalo se např. o pádu meteoritu v oblasti Antarktidy, ale objevovaly se i jiné teorie. Vodítkem se nakonec staly vrstvy popela v hraničních vrstvách permu a triasu. Bylo tedy zřejmé, že na hranici P/T došlo k intenzivní vulkanické činnosti. Samotný rozsah ale překvapil. Tzv. sibiřské trapy, výlevy láv v centrální a západní Sibiři, mají rozlohu mnoha tisíc kilometrů čtverečních. Jde

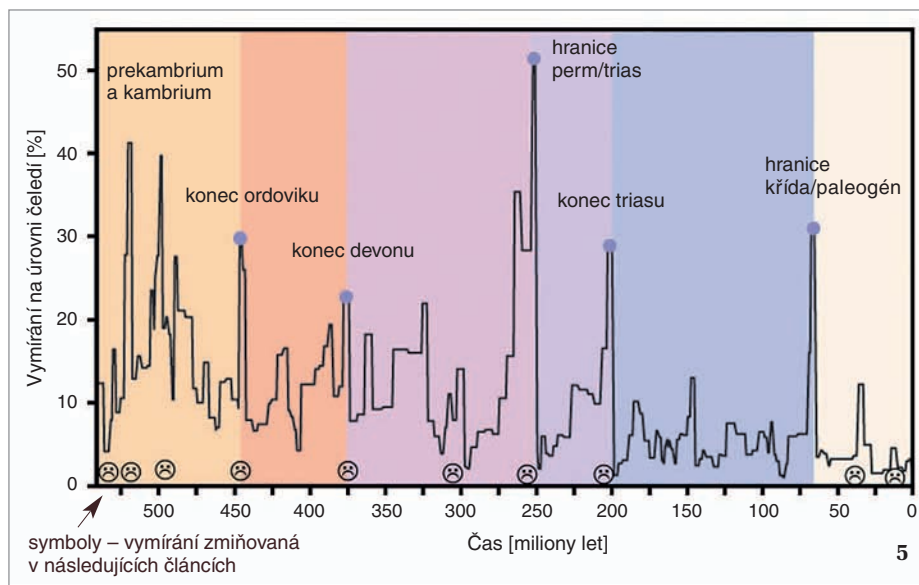
o největší magmatickou provincii v období fanerozoika. Vrchol vulkanické aktivity se nápadně shoduje s vymíráním na hranici P/T. Došlo k obrovským emisím vulkanických skleníkových plynů, které rychle měnily klimatické podmínky. To vše v kombinaci s disperzí pevných částic do atmosféry. Rychlé ochlazení následoval prudký nárůst teplot. Emise SO_2 způsobily drastickou acidifikaci oceánů, množství odumřelé biomasy v kombinaci s bakteriální aktivitou přispělo k akceleraci globálních anoxických podmínek. Množství kyslíku v atmosféře pokleslo. Tím však katastrofa nekončila, prohřátím šelfů severní Sibíře se uvolnilo ohromné množství metanu vázaného ve zmrzlé podobě (hydrát metanu). Přírodní žíly magmatických krbů navíc procházely staršími ložisky uhlí a opět emitovaly SO_2 a zejména metan. Obsah kyslíku klesl na úroveň 13 %. Anoxie i kyselost oceánů dále stoupaly, stupeň vymírání v oceánech dosáhl kritického bodu. Celkově vymřelo okolo 95 % druhů, postiženy byly všechny skupiny. Mezi nejzasaženější patřily útesotvorné a bentické organismy, některé skupiny vymřely zcela – rugózní (drsnatí) a tabulární (deskatí) korálnatci (hlavní skupiny paleozoických korálnatců podílející se na stavbě útesů), celé řady mechovek, ramenonožců, z ostnokožců blastoidi aj. Poslední trilobiti vymřeli těsně před touto událostí, stejně jako eurypteri. Z nektonních živočichů zmizeli například goniatiti a poslední akantodi (trnoploutví; rybovití obratlovci). V kontinentálních ekosystémech se vymírání projevilo o něco méně, přesto vymizelo okolo 60–70 % tetrapodů. Rostlinstvo bylo redukováno slaběji, nicméně v humidních oblastech diverzita klesá. K nejpostiženějším patřily mechorosty a glossopteridní rostliny. Obnova ekosystémů po této katastrofě trvala minimálně 4–5, spíše ale 10 milionů let. Útesy jsou lokálně opět tvořeny jen stromatolity a řasovými nárusty, neměl je kdo tvořit a chyběli i jejich destruenti.

Trias

Trias je přelomovým obdobím vývoje bioty, mimo jiné se začíná formovat i základ ekosystému, který přetrvává dodnes. Po vymírání na hranici P/T pozorujeme zajímavý fenomén – ve fosilním záznamu totiž zhruba 10–15 milionů let chybí uhlí. Tuto mezeru, označovanou jako Global coal gap, charakterizuje absence rašelinišť a vlhkých biotopů. Jde o reakci na podmínky ve znamení acidifikace a ztráty živin v půdních substrátech. Poměrně zajímavě koreluje i s výskytem korálových útesů, které chybějí pro změnu v mořských ekosystémech.

Karnský pluvialní event zhruba před 233–232 miliony let přinesl výraznou změnu vláhových podmínek, oteplení a změny salinity v oceánech, ale i nástup tzv. kalcitového oceánu, spojeného s rozvojem mnoha skupin preferujících pro tvorbu vápnitých schránek kalcit před jinou běžnou modifikací CaCO_3 aragonitem. K nim patřil vápnitý nanoplankton, šestičetní korálnatci – Scleractinia, měkkýši, ostnokožci ad.

Biota v triasu prošla řadou krizí, přesto nebo spíše právě proto je trias obdobím vzniku mnoha evolučních novinek a taxonů. S některými se setkáváme dodnes. Vymírání na konci triasu je klíčovou udá-



lostí pro dalších 135 milionů let. Podobně jako předchozí vymírání i toto bylo způsobeno intenzivní vulkanickou aktivitou. V tomto případě byla spojena i s rozsáhlými paleogeografickými změnami, tedy s rozpadem Pangey a vznikem nového oceánu – Atlantiku, který se rozpíná dosud. Vzniká centrální atlantická magmatická provincie (CAMP), která se rozkládala mezi jižní Evropou, severní a západní Afrikou a Amerikou. Opět zafungovaly emise CO_2 , SO_2 a dalších vulkanických plynů a aerosolů, výsledkem byla výrazná klimatická změna (globální oteplení) a acidifikace oceánů. Intenzivní vulkanická aktivita trvala přes půl milionu let a vyústila ve vymření mnoha skupin organismů. To se projevilo jak v mořských prostředích, tak na kontinentech. V kontinentálních ekosystémech mizely gigantické formy obojživelníků a řada skupin archosaurů. Pozorujeme drastický úbytek synapsidů a naopak, počátkem jury, nebývalou radiaci dinosaurů, následovanou první, i když ještě neúspěšnou radiací savců. Z bezobratlých postihlo vymírání měkkýše, zejména amonity – ceratity a ramenonožce. Z obratlovců/strnatců se v oceánech loučíme s konodonty (poslední známe z nejnižší jury), posledními plakodonty i některými ichtyosaury.

Křída/paleogén

Pokud byly předchozí útvary nesmírně důležité pro evoluci bioty, o křídě toto tvrzení platí dvojnásob. V křídě se zrodil současný, moderní ekosystém. Vidíme také řadu dílčích vymírání, ale jen jedno z nich, to poslední na hranici K/Pg (označované také jako K/T), se zapsalo do Velké pětky. Je charakterizováno výraznou anomálií iridia, která dokládá vliv pádu meteoritického tělesa. Kromě iridia jsou relevantní indicií výskyt fulerenů, šokových křemenů a diamantů. Tato událost má jako jedna z mála i známého „pachatele“ – pád meteoritu, jehož pozůstatkem je kráter Chicxulub v Mexiku. Měl nepochybně fatální důsledky pro tehdejší ekosystém (kritický pro neptačí dinosaury, a především pro ekosystémy západní polokoule), ale zřejmě nebyl jedinou příčinou (blíže v již citovaném článku v Živě (2019), 5). Dopad tělesa vyvolal tsunami, požáry, anoxii, ochlazení a následné oteplení i další

5 Velká vymírání v geologické historii. Velká pětka zahrnuje vymírání na konci ordoviku, ve svrchním devonu, na hranici permu a triasu, ve svrchním triasu a na hranici křída a paleogénu. Mezi ně se vkládají desítky menších, nicméně významných krizí bioty. Orig. R. Bošková, upraveno podle: <https://opentextbc.ca>

doprovodné jevy, letální pro řadu skupin organismů. Proběhla opět výrazná acidifikace oceánu, jež přispěla k vyhynutí planktonních organismů i skupin rozmnožujících se planktonními larvami a vajíčky. Naopak organismy, které kladly vajíčka ve větších hloubkách, tuto událost přežily. Pěkné srovnání nabízejí amoniti s drobnými planktonními vajíčky a loděnky s velkými vajíčky, která kladou na dno v hloubkách až okolo 200–400 m.

Klimatické a environmentální změny na konci křída lze spojovat rovněž s intenzivní vulkanickou činností. Podobně jako iridium z meteoritu můžeme dohledat celosvětově i sopečné emise obsahující rtuť, a to z jednoho ohromného vulkanického centra, z Dekkanu v Indii. Vulkanická činnost podobného rozsahu sehrála roli při dvou předcházejících vymíráních. Určitě přispěla k ekologickým změnám globálního charakteru, ale nejsme zatím schopni určit míru vlivu na tehdejší ekosystém. Probíhala ve třech fázích, přičemž největší, druhá fáze, dosahuje maxima těsně před hranicí K/Pg. Je tedy možné, že následky pádu meteoritu sehrály roli na západní polokouli, zatímco vulkanismus byl klíčový na východní. Objevily se i studie ukazující další velký kráter (Šiva) v Bombajském zálivu stejného stáří, ale tato geologická struktura není dobře prozkoumána ani obecně přijímána jako impaktová. V případě vymírání na K/Pg šlo zřejmě o celý soubor událostí – abiotických i biologických, které měly dominový efekt. Není to nic překvapivého, když si uvědomíme, že předchozí vymírání probíhala rovněž jako celý sled příčin a následků. To je mimochodem velmi poučné i pro současný svět a působení lidské činnosti na globální ekosystém.

Výzkum fosilních ekosystémů je podporován projektem Univerzity Karlovy Progres Q45.