

Unikátní okna do prvohor

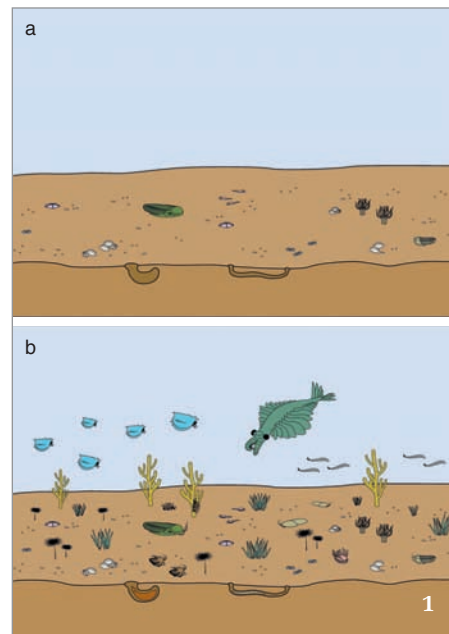
I. Kambrická lagerstätten

Zkameněliny poskytují přímé doklady o životě v dávných geologických dobách. Díky jejich studiu můžeme získat informace o biodiverzitě a jejích změnách v dávné minulosti, rekonstruovat vývoj (fylogenezi) různých skupin organismů a studovat evoluci jednotlivých druhů, nebo je jako indikátory geologického stáří vrstev využívat při geologickém mapování. Fossilní záznam má ale jednu nevýhodu. Vlivem rozličných biologických, chemických a fyzikálních procesů dochází na pomyslné cestě od živého tvora ke zkamenělině ke ztrátě mnoha informací o jeho biologii. Většina zkamenělin tak představuje pouze zbytky pevných částí těl, jako jsou kosti nebo schránky, kdežto měkké tkáně obvykle beze zbytku zaniknou. Stejně tak zanikají informace o ekologii organismů. Ještě hůře jsou na tom organismy, které žádné pevné části těla nemají, třeba medúzovci nebo hlístice. Šance stát se zkamenělinou je u nich mizivá. Absence takových organismů ve fossilním záznamu tedy znamená, že buď tehdy na onom místě nežily, nebo žily a jen se nezachovaly. Tento fakt omezuje naše znalosti o morfologii a anatomii vymřelých organismů a zároveň velmi zkresluje informace o dávné biodiverzitě.

Fossilní záznam ale není tak nedokonalý, jak by se na první pohled mohlo zdát. Na některých místech panovaly naprosto jedinečné podmínky pro zachování kdysi uhybnulých tvorů, takže se dodnes mohly dochovat zbytky jejich měkkých nebo jen lehce zpevněných těl, případně zbytky jejich měkkých tělních částí (končetin, trávicí soustavy, nervové tkáně aj.; i v dnešních mořích tvoří měkkotělé organismy asi 60 % veškeré fauny). Taková místa s výjimečným způsobem zachování bývají označována jako Konservat Lagerstätten (dále jen lagerstätten). Tento termín, zavedený německým paleontologem Adolfem Seilacherem (1925–2014), je v dnešní paleontologii stále více užíván, protože k objevu nových

nalezišť tohoto typu dochází poměrně často. V současnosti známe mnoho lokalit, od proterozoika (starohor) po pleistocén, které mezi ně můžeme řadit. A právě tato místa zpřesňují naše znalosti o dávném životě. Díky nim jsou paleontologové schopni rekonstruovat podobu vymřelých organismů a dávných společenstev daleko přesněji než na základě zkamenělin z nalezišť s obvyklým způsobem zachování (obr. 1).

Tento seriál představí vybraná prvohorní naleziště s výjimečným zachováním fossilního záznamu po celém světě, včetně těch z České republiky. První díl je věnován kambrickým lokalitám (obr. 2–4), a nemůže začít jinde než ve Skalnatých horách Kanady, které jsou se svými burgesskými



břidlicemi archetypem prvohorních lagerstätten. (Pozn. redakce: latinské názvy jmenovaných taxonů uvádíme v kulaté příloze na str. XXVIII.)

Na svazích v Britské Kolumbii

Před více než 100 lety, přesně 31. srpna 1909, si paleontolog Smithsonianova institutu (USA) Charles Walcott zaznamenal do terénního deníku náčrtky tří zkamenělin, které objevil v břidlicích poblíž Mount Field v kanadských Skalnatých horách. Tyto obrázky, znázorňující členovce dnes řazené do rodu *Marrella*, *Waptia* a *Naraoia*, představují první zmínku o zkamenělinách se zachovanými měkkými částmi z burgesských břidlic v Britské Kolumbii. Walcott studoval burgesské břidlice až do své smrti v r. 1927 a stal se tak nejen objevitelem tohoto světově proslulého naleziště, ale také jeho prvním průzkumníkem. Za bezmála 20 let zde nasbíral přes 65 tisíc zkamenělin a napsal o nich několik rozsáhlých monografií. Tato fauna byla v té době nedocenená, a to i proto, že Walcott většinu nálezů přiřazoval známým recentním skupinám, a tak nikoho příliš nezaujala (výjimkou byl např. u nás Bedřich Bouček,

1 Rekonstrukce idealizovaného společenstva kambrického mořského dna, založená na datech z běžných paleontologických lokalit, kde se zachovávají pouze pevné části těl jednotlivých organismů a případně stopy po jejich činnosti (a), a na datech z lokalit s výjimečným způsobem zachování, kde máme doloženy i měkké či jen lehce zpevněné organismy nebo měkké části jejich těl (b). Volně upraveno podle: D. E. G. Briggs (1991)

2 Stephenské souvrství na burgesské lokalitě označované jako Walcott Quarry v Britské Kolumbii. Fotografie laskavě poskytl A. C. Daleyová.

3 Čchengťiangská lokalita Chaj-khou (v angličtině Haikou), odkrývající maotchienšanské břidlice (Maotianshan) v čínské provincii Jün-nan. Foto L. Laibl

4 Tmavé břidlice buenského souvrství na Sirius Passet v severním Grónsku. Fotografie laskavě poskytl D. A. T. Harper.





kteřý vložil fotografii burgesských fosilií do své knihy *Geologie*, vydané Nakladatelstvím Československé akademie věd, 1954).

Nový pohled na burgesské břidlice a jejich význam přinesl až výzkum iniciovaný v polovině 60. let britským paleontologem Harrym Whittingtonem, jeho kolegy a studenty. Společně začali shromažďovat nový materiál a zkoumat dříve získané zkameněliny. Výstupem bylo množství moderních studií živočichů starých přes půl miliardy let, které v dnes již klasické knize *Wonderful Life* (vydal W. W. Norton, New York 1989) představil širší veřejnosti Američan Stephen Jay Gould.

Původní lokality studované Walcottem, Whittingtonem a dalšími badateli jsou dnes součástí národního parku Yoho. Jde o několik menších lomů mezi vrcholy Wapta Mountain a Mount Field, označovaných někdy jako Fossil Ridge (obr. 2). Podobné lokality byly v posledních letech objeveny Jean-Bernardem Caronem z Královského ontarijského muzea i jihovýchodně od původních nalezišť, včetně těch v NP Kootenay (např. lokality Stanley Glacier a Marble Canyon poblíž Tokummského potoka). Všechny obsahují hojně

zkameněliny organismů s měkkými nebo jen mírně sklerotizovanými (organickými látkami zpevněnými) těly, která jsou zachována v jemnozrnných břidlicích. Břidlice náleží tzv. stephenskému souvrství, které na základě přítomnosti trilobitů rodů *Bathyriscus* a *Elrathina* odpovídá kambrickému stupni wuliu, tedy době zhruba před 505–509 miliony let.

Před více než 500 miliony let se oblast dnešní Britské Kolumbie nacházela na severním okraji kontinentu Laurentie. Ta ležela v tropických zeměpisných šířkách a její okraj zasahoval několik stupňů severně od rovníku. Místnímu moři dominovala karbonátová plošina, která se asi 400 km od tehdejšího břehu nořila jako podmořský útes do hlubších vod. Klidné bahnitě dno pod útesovou plošinou v hloubkách desítek až prvních stovek metrů bylo domovem většiny organismů z burgesských břidlic. Naproti tomu však organismy nalezené na lokalitě Stanley Glacier obývaly mělčí moře nad plošinou. Živočichy bahnitěho dna čas od času překryl turbiditní proud – podmořský sesuv nezpěvněných sedimentů, který je pohřbil pod nánosem. Doklady těchto proudů jsou dodnes patrné



ve stěnách lomů jako jednotlivé páskované vrstvy. Každá z nich se směrem vzhůru zjemňuje a dokládá postupné usazování zvrženého bahna.

Dodnes bylo z burgesských břidlic získáno více než 100 tisíc fosilií, které reprezentují přes 230 druhů. Fauně dominují členovci a houbovci. Hojně, alespoň místy, jsou také ramenonožci, polostrunatci, hlavatci, kroužkovci, lobopodi a hyoliti. Většina zdejších živočichů obývala mořské dno jako přisedlý nebo pohyblivý bentos, ať už žijící přímo na dně, nebo zahrabaný uvnitř. Studie z posledních let založené na fauně z burgesských břidlic a Čcheng-tiangu v jihovýchodní Číně (viz níže) naznačují, že struktura potravní sítě v kambriu se velmi podobá té, jakou známe z dnešních ekosystémů. Na jejím počátku byly fotosyntetizující organismy konzumované filtrátory (např. houbovci, ramenonožci, některými lobopody, polostrunatci a strunatci), spásáči (některými měkkýši) nebo požírači substrátu (některými členovci – např. *Perspicaris* na obr. 5, kroužkovci, hlavatci, hyolity ad.). Tyto primární konzumenty pak požírali mrchožrouti a různí predátoři, mimo jiné hlavatci, ploutvenci, někteří kroužkovci a členovci – např. rodů *Sidneyia* (obr. 6) a *Anomalocaris* (obr. na 4. str. obálky).

Právě posledně jmenovaný rod byl poprvé popsán z burgesských břidlic. *Anomalocaris* patří mezi tzv. radiodonty, kteří byli pojmenováni podle charakteristického kruhovitěho ústního otvoru připomínajícího plátek ananasu. Radiodonti jsou vymřelou skupinou živočichů patřící na kmenovou linii vedoucí k dnešním členovcům (viz také Živa 2019, 2: 66–69). Díky své neobvyklé morfologii s protáhlým tělem, postranními ploutvičkami a mohutnými předními končetinami pronikli i do současné popkultury (např. pokémon Anorith nebo druh Banshee ze světa Star Wars, jejichž morfologie je založená na radiodontech). Nové nálezy z burgesských břidlic ukazují dříve nevídanou diverzitu těchto raných členovců. Kromě všeobecně známého rodu *Anomalocaris* odtud pochází *Hurdia* (viz Živa 2019, 2) s výrazným hlavovým štítem nebo *Cambroraster* a *Titanokorys*, kteří vzežením připomínají ostrorepy. Zatímco *Anomalocaris* byl specializovaný predátor, ostatní tři radiodonti mají na končetinách delší trny, kterými nejspíš prosévají sediment a zachycovali živočichy z bahnitěho mořského dna.

Velké mediální pozornosti se dostalo také tvorbě blízkým dnešním obratlovcům. Z burgesských břidlic byli doposud popsáni dva. Známejší zástupce rodu *Pikaia* byl asi 4 cm dlouhý slepý živočich s měkkým vřetenovitým tělem, na kterém se dají rozpoznat jednotlivé svalové segmenty – myomery. Šlo nejspíše o zástupce kmenové linie vedoucí k dnešním strunatcům. Podobná, ale o něco větší *Metaspriggina* je dnes považována za raného obratlovce. Na jejich zkamenělinách lze jednoznačně odlišit hřbetní strunu, vnější žábry, párové komorové oči, ocas a myomery ve tvaru písmene W.

Organismy burgesských břidlic s měkkými nebo lehce sklerotizovanými těly se zachovaly jako tenké vrstvičky uhlíku v jemnozrnných mořských sedimentech. K zachování měkkých tkání a kutikul

v burgesských břidlicích bylo zapotřebí zastavit jejich rozklad. To vyžadovalo rychlé zakrytí sedimentem, což v tomto případě zajišťovaly zmíněné podmořské sesuvy. Jistou roli zřejmě hrála i přítomnost jílových minerálů, které mohly rozklad zpomalit. Organismy byly zakryty sedimentem, který se pak rychle zpevnil. Následné uzavření pórů snížilo přístup oxidantů do sedimentu a zastavilo činnost mikrobů. Velmi měkké tkáně, např. u orgánů trávicí soustavy, mohly zůstat zachovány i zásluhou obohacení minerály brzy po pohřbení.

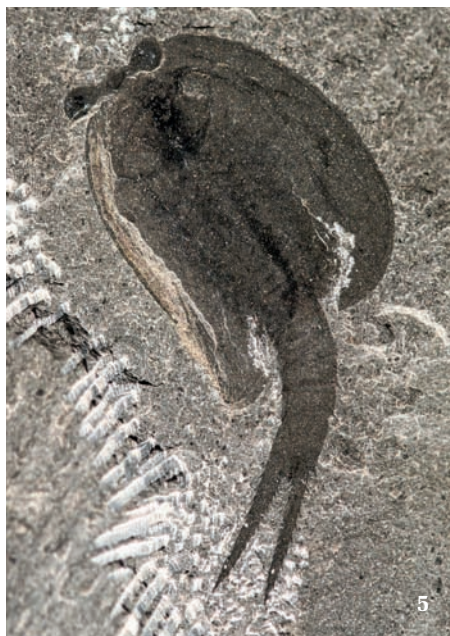
Způsob zachování zkamenělin známý z burgesských břidlic je, nepřekvapivě, označován jako tzv. zachování burgesského typu. Na většině kambrických lagerstätten najdeme právě tento typ, i když v detailech se od sebe jednotlivé lokality mohou lišit. Důležitým faktorem pro vznik zachování burgesského typu byl pravděpodobně poněkud odlišný chemismus raně prvohorních oceánů. Ve srovnání s dnešními oceány obsahovala mořská voda v kambriu méně síranů a byla méně alkalická, což dokládají nedávné geochemické analýzy. Tyto rozdíly vysvětlují, proč zachování burgesského typu vizí z fosilního záznamu v průběhu ordoviku.

Poklady jižní Číny

Kambrické zkameněliny z naleziště Čcheng-tiang v provincii Jün-nan (obr. 3) byly známy přinejmenším od začátku 20. století, kdy je zde studovali francouzští paleontologové. Obzvláště hojně v této oblasti byli bradoridi – drobní dvoumiskoví členovci připomínající dnešní lasturnatky. Právě na ně se v r. 1984 zaměřila expedice paleontologa Chou Sien-Kuanga z čínské akademie věd. Prvního července zde Sien-Kuang objevil na vrstevní ploše asi 5 cm dlouhého členovce s dokonale zachovanými končetinami. Shodou okolností šlo opět o rod *Naraoia* (dnes přeřazený do rodu *Misszhouia*, obr. 8), podobně jako v případě prvních nálezu měkkotělých zkamenělin z burgesských břidlic. Do poloviny srpna se čínským paleontologům podařilo objevit mnoho dalších zkamenělin s měkkými a lehce sklerotizovanými těly, např. paleoskolecidy, ramenonožce, podivné členovce a lobopody.

Odhalení nového kambrického naleziště patřícího mezi lagerstätten v Číně znamenalo celosvětovou senzaci. Čchengtiangská biota (v angličtině Chengjiang biota), jak označujeme výjimečně zachovalé zkameněliny z této oblasti, je totiž asi o 10 milionů let starší než ta z burgesských břidlic. Na základě přítomnosti trilobitů, jako jsou *Eoredlichia* a *Wutingaspis*, se její stáří odhaduje zhruba na 518 milionů let. Představuje tak unikátní záznam z doby, kdy vrcholila kambrická exploze – překotný rozvoj organismů vedoucí ke vzniku veškerých dnes známých živočišných kmenů (viz také Živa 2021, 5). Zásluhou zkamenělin z Čcheng-tiangu nyní máme daleko ucelenější představu o vzájemných fylogenetických vztazích mezi kambrickými a dnešními organismy, o vzniku tělních plánů u vyšších taxonomických jednotek nebo o podobě tehdejšího mělkovodního mořského ekosystému.

Díky intenzivnímu výzkumu, který na nalezišti Čcheng-tiang a v jeho okolí pro-



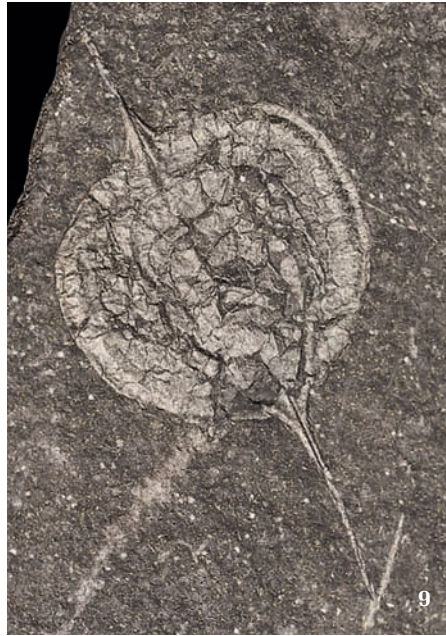
bíhá dodnes, je odtud známo více než 250 druhů kambrických organismů, včetně řas, houbovců, žebernatek, žahavců, chapadlovek, ramenonožců, kroužkoců, hlavatic, lobopodů, členovců, polostrunatců, vetulikolidů (záhadných tvorů, kteří v obrysu připomínají kuchyňský nůž či hrot kopí) nebo strunatců. Podobně jako v případě burgesských břidlic jsou i zde nejdíverzifikovanější skupinou členovci, následováni houbovci, hlavatici a jim příbuznými paleoskolecidy. Většina živočichů obývajících tehdejší moře se zdržovala v blízkosti dna, kde obsazovala rozličné ekologické niky od filtrátorů přes pásáče po predátory. Právě posledně jmenovaní byli na lokalitě Čcheng-tiang všudypřítomní. Mělce pod povrchem dna se ukryvali hlavatici, lovící drobnou kořist na jeho povrchu. Jejich protáhlý zkamenělý trus (koprolity) obsahuje desítky až stovky nestrávených podélně orientovaných schránek hyolitů. Na povrchu dna žili rozliční masožraví členovci. Někteří z nich, jako třeba megacheirani (obr. 7), nejspíše používali své loupeživé končetiny podobným způsobem jako dnešní korýši stražci a uplatňovali je k lovu kořisti na způsob harpuny. Mnozí trilobiti a jim příbuzní živočichové jako *Misszhouia* (obr. 8) mohli aktivně lovit otrněnými kyčlemi nebo polžírat mršiny. Nade dnem se pohybovali někteří dvoumiskoví členovci, např. *Isosxys* (obr. 9), nebo draví radiodonti, kteří představovali vrcholové predátory Čcheng-

-tiangu. Většina z nich patřila mezi tzv. amplexobeluidy s předními končetinami připomínajícími otvíráky na konzervy. Některé oválné koprolity plné zbytků krutých členovců mohou patřit právě jim. Specializovanými plovoucími predátory byly také tři- až čtyřcentimetrové ploutvenky, lovící ve vodním sloupci drobnou kořist.

Mezi unikátní nálezy z Čcheng-tiangu patří zachování nervových soustav u některých členovců. První takový případ byl popsán u rodu *Fuxianhuia* – podlouhlého členovce vzdáleně připomínajícího trilobita s ocasem. Na zachovalé části nervové soustavy lze rozlišit mozek složený ze tří částí a tři usazené neuropily (části nervové soustavy s hustou koncentrací synapsí) v očních stopkách. Téměř identická morfologie je přítomna u dnešních rakovců. Nervová soustava megacheirana *Alalcomenaeus* zase připomíná tu dnešních klepítků a naznačuje, že jeho velké loupeživé končetiny mohou být homologické klepítkům pavoukoců a ostrorepů. Unikátně zachovalý mozek radiodonta rodu *Lyrarapax* se podobá mozku dnešních drápkoců, včetně ganglionu propojeného s přední částí mozku, který inervoval přední končetiny. Lze předpokládat, že přední končetiny radiodontů jsou homologické tykadlům drápkoců.

Prostředí, které tyto živočichové obývali, bylo poměrně mělké s bahnitým až písčitém dnem a nacházelo se v čele říční





5 Drobný dvoumiskový členovec rodu *Perspicaris* z burgesských břidlic. Tento rod má velké oči na krátkých stopkách a živil se pravděpodobně drobnými organickými částicemi, které vybíral z bahňitého dna. Délka jedince je asi 2 cm.

6 Velký členovec rodu *Sidneyia* z burgesských břidlic. Má robustní trny na kyčelních člancích trupových končetin, které pomáhaly drtit kořist s pevnými schránkami. V jeho zažívacím traktu se našly zbytky trilobitů, agnostidů, ramenonožců, bradoridů a dalších živočichů. Jedinec dlouhý asi 15 cm. Ze sbírek National Museum for Natural History, Smithsonian Institution, fotografii laskavě poskytla A. C. Daleyová (obr. 5 a 6).

7 Megacheiran rodu *Leancoilia* z Čcheng-tiangu s dlouhými bičovými výběžky na předních končetinách. Mladí jedinci mají na těchto končetinách drobné štětinky, které v dospělosti mizejí, což může naznačovat rozdílnou potravní specializaci podle stáří zvířete. Exemplář dlouhý asi 4 cm.

Fotografii poskytla X. Maová, s laskavým svolením Yunnan Key Laboratory for Palaeobiology, Yuannan University.

8 Rod *Misszhouia* z Čcheng-tiangu je blízce příbuzný trilobitům a byl predátorem či mrchožroutem kambrických moří. Početné drobné linky pod odštípnutými kusy exoskeletu představují vnější větve končetin nesoucí žábry. Jedinec o délce asi 4 cm. Fotografii laskavě poskytl G. D. Edgecombe.

9 Dvoumiskový krunýř členovce rodu *Isoxys*, zachovaný z hřbetního pohledu v břidlicích ze Sirius Passet. *Isoxys* volně plaval v kambrických oceánech, a tak měl kosmopolitní rozšíření. Vyvinuté trávicí žlázy a robustní přední končetiny s trny (na vyobrazeném jedinci se nezachovaly) naznačují, že šlo o predátora. Délka bez trnů asi 1 cm.

Ze sbírek Natural History Museum of Denmark, University of Copenhagen, fotografii laskavě poskytl D. A. T. Harper.

děly ústící do moře. Celé území se rozkládalo na jihočínském kontinentě v tropickém pásu jižně od tehdejšího rovníku. Občasné tropické bouře přinášely množství říčního materiálu a vytvářely podmořské suspenze nebo podmořské skluzy. Tyto skluzy jsou ve vrstevním sledu rozpoznatelné jako tzv. event beds. A právě ty nejčastěji obsahují výjimečně zachovalé zkameněliny. Rychlé pohřbení organismů podmořskými skluzy společně s nedostatkem kyslíku v sedimentu ochránilo jejich měkké části před mrchožrouty. Některé teorie předpokládají také rychlé stěnění sedimentu uhlíčitánem vápenatým, které mohlo dále zabránit mikrobiálnímu rozkladu.

Čchengťiangské zkameněliny jsou obdobně jako v případě burgesských břidlic zachovány jako tenké vrstvičky organického uhlíku nebo pyritu. Vlhké subtropické klima provincie Jün-nan má na svědomí intenzivní zvětrávání, jímž dochází ke ztrátě organického uhlíku a přeměně pyritu na oxidy železa. Některé z těchto zkamenělin tak mají hnědavé či rezavé zbarvení.

Hluboké moře v arktických pustinách

V mrazivých fjordech severního Grónska leží nejméně dostupné kambrické lagerstätte, lokalita Sirius Passet (obr. 4). Vzhledem k odlehlosti této oblasti bylo Sirius Passet od svého objevu v r. 1984 navštíveno vědeckými expedicemi pouze devětkrát. Zatím poslední návštěva v r. 2018 však ukázala, že je stále co objevovat.

Zdejší naleziště tvoří součást tzv. buenského souvrství, složeného především z černých, mírně přeměněných břidlic. Usazovaly se v poměrně hlubokém moři, v místech, kde kontinentální šelf přechází v kontinentální svah. Díky přítomnosti trilobita rodu *Buenellus* je buenské souvrství řazeno do středních až svrchních poloh dosud nepojmenovaného kambrického stupně 3, což odpovídá době asi před 515–518 miliony let. Celá oblast severního Grónska se tehdy nacházela v subtropickém pásu jižně od rovníku, na východním okraji Laurentie. Geochemické analýzy navíc naznačují, že tehdejší voda v těchto místech byla chudá na kyslík, což patrně

způsobilo menší diverzitu místního společenstva oproti burgesským břidlicím a nalezišti Čcheng-tiang.

Zdejší fauna zahrnuje 45 druhů, mezi kterými opět dominují členovci a houbovci. Z dalších skupin jsou zastoupeni měkkýši, hyoliti, lobopodi, korzetky (většinou mikroskopičtí mořští bezobratlí příbuzní hlavatcům), paleoskolecidi, hlavatici, kroužkovci a dříve zmiňovaní podivní vetulikulidi. Mnohé z místních druhů jsou endemity Sirius Passet. Mořské dno pokrývaly mikrobiální povlaky, které spásali měkkýši a někteří členovci. Ostatní členovci společně s některými velkými lobopody patří zřejmě mezi predátory nebo mrchožrouty. Vodu nade dnem ožívovala hejna dvoumiskových členovců rodu *Isoxys* (obr. 9) a obří radiodonti rodu *Tamisiocaris* živilí se planktonem. Sirius Passet pravděpodobně reprezentuje hluboké kambrické moře chudé na kyslík, charakterizované nízkou diverzitou a spíše jednoduchými potravními řetězci, podobně jako některé mořské ekosystémy současnosti. Ne všichni živočichové známí z této lokality ale žili v hlubokém moři. Část z nich, např. paleoskolecidy a kroužkovce, nejspíše na dnešní místo výskytu přinesly podmořské skluzy z mělkých vod.

Ikonickými fosiliemi Sirius Passet jsou *Halkieria* a *Kerygmachela*. První byl několik centimetrů dlouhý živočich pokrytý tisíci drobných šupinek, tvarem vzdáleně připomínající slímáka. Na obou koncích protáhlého těla měla *Halkieria* drobnou miskovitou schránku. Dnes ji řadíme mezi měkkýše, ačkoli byla dříve považována za předka ramenonožců. *Kerygmachela* dosahovala délky až 20 cm a na hlavě nesla robustní končetiny s trny. Vrstvičky organického uhlíku v místech nervové soustavy naznačují, že tyto končetiny byly inervovány přední částí mozku – jako třeba tykadla dnešních drápkovců a přední končetiny radiodontů. *Kerygmachela* patří mezi rané zástupce kmenové skupiny vedoucí k současným členovcům.

Ačkoli lze Sirius Passet označit jako lagerstätte burgesského typu, způsob zachování zkamenělin je zde značně proměnlivý a prozatím není přesvědčivě vysvětlen. Trilobiti a další organismy s mineralizovanými schránkami se dochovali jako trojrozměrné otisky, často s povlakem oxidu křemičitého. Prosyacení oxidem křemičitým proběhlo nejspíše po překrytí mrtvého živočicha mikrobiálními povlaky. Krunýře méně mineralizovaných členovců jsou nahrazeny rovněž oxidem křemičitým nebo jílovými minerály. Původně měkkotělé zbytky organismů jsou zuhelnatělé a tlakem nadložních vrstev sedimentu stlačené. Trávicí soustava některých druhů bývá často fosfatizována a trojrozměrně zachována, někdy dokonce s detaily svaloviny. Co se týče způsobu zachování, Sirius Passet se dá považovat za velmi neobvyklé kambrické lagerstätte, a může tedy stále nabídnout mnohá překvapení.

Tajemství brdských lesů

Z mrazivého Grónska se vrátíme zpět do Čech. Když v 60. letech 20. století paleontolog Vladimír Hlavíček prováděl geologické mapování v Brdech, netušil, že stojí na prahu objevu nejneobvyklejšího kambrického

naleziště. Na vrchu Kočka našel podivně zkameněliny. Společně s Ivo Chlupáčem (blíže Živa 2019, 2: XXXVIII–XLI) popsali v r. 1965 tyto zkameněliny jako nový druh členovce. *Kodymirus* (obr. 10) – pojmenovaný na počest významného českého geologa Odolena Kodýma – byl přibližně 5–6 cm dlouhý živočich s polokruhovitou hlavou a článkovaným trupem zakončeným podlouhlým trnem (telzonem).

Usazeniny, z nichž *Kodymirus* pochází, Havlíček nazval pasecké břidlice. Tyto jemnozrné břidlice představují několika-metrovou polohu uvnitř holšijsko-horického souvrství, které je jinak tvořeno slepenci a písčovci. Přesné stáří paseckých břidlic neznáme, ale vzhledem k tomu, že leží hluboko pod jineckým souvrstvím, jehož sedimentace začala někdy před 507 miliony let, musejí být daleko starší. Vyšší stáří naznačují i některé zde nalezené mikrofosilie. Detritické zirkony v podložních horninách omezují nejvyšší možné stáří paseckých břidlic zhruba na 529 milionů let.

Nové výzkumy z počátku 90. let vedly v paseckých břidlicích k dalším objevům, které upřesnily i podobu kodymira. Ivo Chlupáč ho rekonstruoval jako klepátkatce s pěti páry poměrně dlouhých končetin. Dnes převládá představa, že končetiny trupu byly dvouvětevné jako u trilobitů a příliš nevyčnívaly po stranách těla. Na hlavě měl *Kodymirus* pár krátkých tykadél a dlouhé loupeživé končetiny, podobné těm u megacheiranů (současnou rekonstrukci kodymira najdete na webové stránce Živy). Další dva členovci popsání z paseckých břidlic byli pojmenováni *Kockurus* a *Vladicaris*. První z nich trochu připomíná kodymira, ale na hlavě má výrazné postranní trny. Byl také o něco větší a je mnohem vzácnější. *Vladicaris* byl drobný členovec s tělem krytým dvoumiskovým krunýřem, nejspíše příbuzný podobným formám z burgesských břidlic (např. rodu *Perspicaris*, obr. 5). Kromě těchto členovců byly z Brd popsány zbytky mikroflóry, řasy a stopy po činnosti organismů. Celé společenstvo tak bylo velmi málo diverzifikované a chybějí v něm zástupci typičtí pro kambrická moře, jako jsou trilobiti nebo linguliformní ramenonožci.

Nízká diverzita těchto organismů a absence typicky mořských druhů naznačuje, že prostředí, v němž se ukládaly pasecké břidlice, nebylo klasické moře. Zřejmě šlo o brakické lagunou, v níž se mísily slané vody se sladkými, což dokládají i některé geochemické analýzy. Byla velmi mělká – na některých místech se dokonce našly adhezni čejiny, vznikající pod tenkou vrstvou vody hnanou větrem. Díky paseckým břidlicím tak můžeme studovat nejstarší nalezené společenstvo brakické laguny na světě, obývané sice málo diverzifikovanou, ale naprosto specifickou faunou a flórou.

Prasečí kameny s drobotou

Na jihovýchodním břehu jezera Vänern ve Švédsku leží kopec zvaný Kinnekulle. Částečně ho tvoří černé aluminické břidlice kambrického stáří s hojnými vápnitými konkrémi, které díky obsahu živiných látek po rozbití zapáchají jako zkažená vejce. Místní obyvatelé jim říkají orstenar, zkráceně orsten (prasečí kámen), anglicky mluvící je označují jako stinkstone (pách-



10

noucí kámen). V 70. letech minulého století začal páchnoucí kameny zkoumat Klaus Müller, tehdy profesor paleontologie na univerzitě v Bonnu. Rozpouštěl konkrce v 10% kyselině octové a v prosetých nerozpustných zbytcích hledal konodonty, jak označujeme drobné fosfatické zoubky, které většinou patřily raným strunatcům. Kromě nich ale našel trojrozměrně zachovalé zbytky drobných členovců, včetně těch nejjemnějších detailů jejich končetin. Ačkoliv byla většina konkrce z aluminických břidlic na zkameněliny velmi chudá, Müllerovi se podařilo nashromáždit takové množství materiálu, že musel najmout asistenta, svého doktoranda Dietera Walosseka, který začal systematicky fotografovat materiál v elektronovém mikroskopu.

Jedna z klíčových prací založená na materiálu z Orstenu, jež vznikla spoluprací Müllera a Walosseka, představuje detailní popis raných vývojových stadií slepého kambrického členovce rodu *Agnostus*. Společně s jemu příbuznými rody byl považován za specializovaného trilobita. Orstenský materiál však ukázal, že končetiny

10 Části trupu několika jedinců rodu *Kodymirus* z paseckých břidlic. *Kodymirus* byl pravděpodobně predátor. Některé fosilní stopy nalezené v paseckých břidlicích naznačují, že svými loupeživými končetinami hledal potravu v bahnitěm dně. Délka největší části trupu asi 2 cm. Ze sbírek České geologické služby. Foto L. Laibl

11 Část končetiny členovce rodu *Austromarrella* se zřetelným článkováním a dlouhými, do stran vybíhajícími lamelami, které mohly sloužit k dýchání. Fosfatizovaná zkamenělina tzv. orstenského typu zachování. Délka končetiny je asi 1 mm. Ze sbírek Commonwealth Palaeontological Collection of Geoscience Australia. Foto z článku J. Hauga a kol. (2013), v souladu s podmínkami použití a s laskavým svolením autora

12 Doposud nepojmenovaný žahavec z čchingťiangské bioty. Šířka zvonu medúzy je asi 7 mm. Ze sbírek Northwest University, Si-an. Fotografii laskavě poskytla D. Fuová.

agnosta se od končetin trilobitů velmi liší, a naopak se neuvěřitelně podobají končetinám některých raných koryšů. To vedlo některé autory k názoru, že agnostidi jsou zástupci kmenové linie vedoucí k dnešním koryšům. Později popsal D. Walossek detailní morfologii rodu *Rebachiella* – dodnes jednoho z nejlépe prostudovaných orstenských členovců. *Rebachiella* je známa na základě více než 130 jedinců reprezentujících jednotlivá vývojová stadia od naupliové larvy po dvoumilimetrové nedospělé jedince. Morfologie končetin naznačuje, že je blízcě příbuzná dnešním lupenonožcům. Z orstenu pocházejí také nedospělá stadia kambrických jazyčnatek, parazitické skupiny patřící do příbuzenstva současných kapřivců. Celkově odtud známe přes 50 druhů drobných členovců.

Orstenské členovci z jižního Švédska žili nejspíše poblíž mořského dna ve stagnující vodě zakalené spoustou organického detritu. Přítomnost výše zmíněného agnosta řadí většinu studovaných konkrce z Kinnekulle do kambrického stupně guzhang, tedy do doby přibližně před 500–497 miliony let. Území dnešního Švédska se tehdy nacházelo na kontinentě Baltika, v mírném pásu jižní polokoule (mezi 35. až 50. rovnoběžkou jižní šířky). Na rozdíl od burgesského typu jsou zkameněliny z orstenu zachovány trojrozměrně (obr. 11) – nejde tedy o tenké vrstvičky uhlíku. Vnější část kutikuly neboli epikutikula byla po zapadnutí těla do bahnitěho dna poměrně rychle prosycena fosfáty. Na druhou stranu fosfatizace nezakonzervovala vnitřní orgány orstenských členovců, takže se ze všech zachovala pouze jejich slupka. Zajímavé také je, že fosfatizování byli jen jedinci nebo jejich části menší než 2 mm. U málokterých orstenských živočichů tak známe dospělá stadia.

V současnosti je orstenský typ zachování doložen z mnoha míst na světě. Zatím byl popsán z kambrických vrstev Číny, Sibíře, Austrálie, Velké Británie, Polska a Švédska a z ordovických vrstev USA, Kanady a Švédska. Kromě členovců se na orstenských lokalitách výrazně zachovávají také želvušky, lobopodi, hlístice a sinice.



11

Oči a medúzy

Uvedenými lokalitami však výčet kambrických lagerstätten nekončí. Lokality s burgesským typem zachování jsou známy též z několika míst ve Spojených státech amerických (souvrství Wheeler, Marjum a Weeks z oblasti Velké pánve), z Číny – tzv. chetchangská (Hetang) a nioutchitchangská (Niutitang) fauna s houbovci, kuanšanská (Guanshan), palangská (Balang) a kchajliská (Kaili) biota aj. – a dalších míst světa.

Jedno z dalších kambrických nalezišť tohoto typu, v současnosti intenzivně studované Johnem Patersonem z Univerzity v Nové Anglii a jeho týmem, bylo objeveno na Klokáním ostrově v jižní Austrálii. Ze zdejších břidlic v Emu Bay popsal první zkameněliny s měkkými a lehce sklerotizovanými těly v 70. letech rodák z Ústí nad Labem Martin Glaessner. Dodnes od sud bylo zdokumentováno diverzifikované společenstvo zahrnující trilobity a další členovce, lobopody, paleoskolecidy, houbovce i problematické tvory, kteří obývali hlubší prostorově omezenou mořskou pánev blízko tehdejší pevniny. V r. 2011 byly z Emu Bay popsány dokonale zachovalé oči anomalokarise, každé s více než 16 tisíci čočkami. Stářím jsou místní břidlice o něco mladší než na na-



lezištích Čcheng-fiang a Sirius Passet, a starší než burgesské břidlice.

V r. 2019 vyšel článek o objevu nového lagerstätte burgesského typu v Číně. Čchingfiangská (Qingjiang) biota – jak byla

oficiálně nazvaná týmem autorů vedeným čínskou paleontoložkou Dongjing Fuovou – je, co se týče geologického stáří, téměř totožná s čchengfiangskou biotou. Na rozdíl od Čcheng-fiangu však organismy čchingfiangské bioty obývaly šelfové moře dál od tehdejších břehů. Podobně jako u ostatních kambrických lagerstätten burgesského typu, i zde dosahují největší diverzity členovci a houbovci. Ale z hlediska počtu jedinců měli nejhojnější zastoupení žahavci, mezi nimiž vynikají dokonale zachované medúzy (obr. 12). Za zmínku stojí i hojné nálezy pravděpodobných rypeček (tzv. bahenní dráčci – drobní bezobratlí příbuzní hlavatcům, žijící v usazeninách na mořském dně), které jsou jinak ve fosilním záznamu extrémně vzácné.

Následující díl seriálu představí vybraná ordovická lagerstätten z Maroka, Spojených států amerických a také z našeho území.

Článek byl napsán za finanční podpory RVO 67985831 Geologického ústavu Akademie věd ČR.

Seznam použité literatury a rekonstrukce některých rodů uvedených v textu najdete na webové stránce Živy.

Petr Šesták

Pylová inkompatibilita aneb Jak rostliny zabraňují příbuzenskému křížení

Pro úspěšné pohlavní rozmnožování rostlin je zapotřebí opylení, tedy přenos pylu z tyčinek na pestík, u krytosemenných rostlin zprostředkovaný opylovači, větrem, případně vodou (o životním cyklu a rozmnožování krytosemenných bylo bližší pojednáno v Živě 2021, 6: 309–313). Na bliznu (horní část pestíku) nedopadá pouze pyl daného druhu, ale může se na ní ocitnout i pyl cizích druhů. Na správném rozlišení pylového zrna závisí jeho další osud. Pokud ho blizna nerozpozná, není mu dovoleno vyklíčit, vytvořit pylovou láčku a oplodnit vaječnou buňku v zárodečném vaku. V případě pylu pocházejícího ze stejného druhu se rostlině hodí rozlišovat mezi zrny vlastními a z okolních jedinců. I když pyl dosedne na bliznu stejného druhu, nemá zdaleka vyhráno. Část druhů totiž nedovolí křížení se svými příbuznými, nebo dokonce sama se sebou a vyvinula řadu způsobů, jak tomu zabránit. Pojďme si je blíže představit, včetně zatím známých molekulárních mechanismů některých z nich.

Co je samosprašnost?

Opylení květu pylem ze stejného jedince nazýváme samosprašení (někdy také samoopylení). U mnoha druhů může vést k oplození a vzniku potomků – semen. Rostlina se tím však připraví o velkou část výhod plynoucích z cizosprašnosti, tedy z opylení květu pylem jiného jedince téhož dru-

hu, např. o zachování genetické variability při kombinaci genů od různých jedinců. Schopnost samosprašnosti a následně samooplození u rostlin studoval již Charles Darwin v průběhu 19. století. Při experimentech se zaměřil především na vliv příbuzenského křížení (inbreedingu). Jeho krajním případem, častým u rostlin, je

samooplození – vznik potomka splynutím pohlavních buněk téhož jedince. Darwin z výsledků pokusů vyvodil závěr, že samosprašnost a příbuzenské křížení je škodlivé, snižuje variabilitu a není pro druh dlouhodobě udržitelné. Postupem času však vědci odhalili i kladné stránky samosprašnosti a popsali ekologicky úspěšné druhy, u nichž se samoopylení stalo hlavní rozmnožovací strategií.

Nyní porovnejme cizosprašnost a samosprašnost s ohledem na genetickou informaci potomků. Je dána genetickou výbavou zygoty, vzniklé splynutím dvou pohlavních buněk. Ty se vytvoří během redukčního dělení (meiózy), kdy proběhne rekombinace chromozomů a jejich náhodný rozchod do jednotlivých pohlavních buněk. U samosprašných rostlin se kombinují pohlavní buňky téhož jedince. Potomek nenese žádnou novou alelu (formu genu), může však některé alely ztratit. Ke ztrátě alel dochází, setkají-li se v zygote náhodně dvě stejné alely odvozené z heterozygotního lokusu – pokud má rodič konfiguraci Aa, polovina jeho potomků bude nést AA či aa, budou tedy homozygotní. Samosprašení tak vede k poklesu genetické variability jedinců, protože narůstá podíl homozygotů. Při cizosprašnosti vzniká zygota spojením dvou pohlavních buněk různých jedinců, čímž vznikají nové kombinace alel, které se u rodičů nevyskytovaly. Mohou tak zaniknout prospěšná spojení původních alel, ale naopak se mohou objevit nové výhodné kombinace. Mnoho druhů rostlin zakládá své rozmnožování na kombinaci samosprašnosti a cizosprašnosti, aby využily výhody obou způsobů rozmnožování a zmírnily jejich záporné stránky. Některé rostliny mohou do strategie zahrnout vegetativní rozmnožování, při němž nevznikají pohlavní buňky a využívá nejrůznějších