

1 EVOLUČNÍ FAUNY

Klasickým přehled vývoje života rozlišuje prvohory, druhohory, třetihory a čtvrthory. Je to model, který se táhne učebnicemi od konce 19. století a navazuje na klasické pojetí geologické historie od Johna Phillipse z poloviny 19. století. Ke konci 20. století vznikl model tzv. evolučních faun, který vystihuje a vysvětluje toto klasické dělení z hlediska evoluce mořských ekosystémů.

Vznik modelu

Jack Sepkoski (1948-1999) byl paleontologem na Univerzitě v Chicagu. Jeho výzkum byl zaměřen na studium příčin a projevů hromadných vymírání. Spolupracoval s Davidem Raupem, autorem i u nás přeložené studie o příčinách vymírání (Raup 1995). Jejich studie mají značný význam pro pochopení vývoje života ve fanerozoiku, tj. v posledních asi 550 MA. Rozpracovali model tzv. velké pětky. Je to označení pro pět hlavních etap vymírání (konec ordoviku, svrchní devon, konec permu, konec triasu a konec křídý), které zásadním způsobem ovlivnily další směřování evoluce živočichů rostlin na Zemi.

Princip, na jehož základě Sepkoski došel ke známému grafu, je ve svém základu velmi jednoduchý. Pro jednotlivá časová období vynesl počet známých taxonomických kategorií, přednostně čeledí a rodů. Zdrojem informací byly paleontologické publikace (monografie, časopisecké články), které byly postupně statisticky zpracovávány. Data byla zpracována pro mořské prostředí, které jako jediné obsahuje víceméně plynulý záznam o životě v geologické minulosti. Data ukázala, že velké a i taxonomicky nepříbuzné skupiny mohou mít podobnou evoluční historii.

Výsledek ukazuje, že počet čeledí neroste od počátku kambria do recentu plynule, ale že existují etapy rychlého nárůstu počtu čeledí (rodů), často následované obdobím stáze, ale také existují období vymírání, většinou krátká, ve kterých se počet čeledí dokonce snižuje a některé skupiny mizí. Čeledi jsou podskupiny vyšších taxonomických jednotek (řádů, tříd). Ukázalo se, že poměrné vzájemného zastoupení těchto vyšších kategorií se liší v geologických obdobích. Převaha některých skupin se postupně změnila v jejich vzácnost. Některé skupiny vymizely úplně (např. trilobiti), zatímco jiné skupiny (např. měkkýši) z původního slabého zastoupení v mořských faunách se postupně dostaly do dominantního postavení. S přibývajícím daty se ukázalo, že geologická historie jednotlivých skupin (i příbuzných) může být naprosto rozdílná, ale že i mnohé taxonomicky nepříbuzné skupiny mohou mít obdobnou evoluční historii. Výsledkem bylo rozdělení známých skupin, především na úrovni tříd, do tří velkých kategorií, označených jako evoluční fauny: Kambrická evoluční fauna (CEF), Paleozoická evoluční fauna (PEF) a Moderní evoluční fauna (MEF). Podobné koncepty vzniklé v návaznosti na původní model rozeznávají v mořských ekosystémech ještě dvě evoluční fauny před CEF, tzv. ediakarskou evoluční faunu (EEF) a tommotskou evoluční faunu (TEF). Změnu v dominanci určitých taxonomických skupin můžeme pozorovat i mezi obratlovci i v rostlinných společenstvech na souši (Sepkoski 1992).

Charakteristiky evolučních faun

Každá ze tří hlavních evolučních faun má své charakteristické skupiny.

Ke skupinám **kambrické evoluční fauny (CEF)** patří trilobiti, křemité houby, přílipkovci, kroužkovci, lingulátní ramenonožci a některé vymřelé skupiny (hyoliti, archeocyatidi, chancelorie, určité skupiny ostnokožců). Fauna dominovala v kambriu. Obecným znakem společenstev s dominancí těchto skupinami je nízká diverzita a nízká míra predace. Laicky to vnímáme jako nízký počet druhů nalézáných ve vysokém počtu jedinců při sběrech na paleontologických nalezištích.

Paleozoická evoluční fauna (PEF) je reprezentovaná rhynchoneliforními ramenonožci, lilijicemi a dalšími přisedlými ostnokožci, graptolity, stromatoporami, korálnatci, hlavonožci, hvězdicemi, ostrakody a některými skupinami mechovek. Byla dominantní od ordoviku do permu. Obecným

znakem PEF je asi trojnásobná taxonomická diverzita při porovnání s CEF, ekologické rozrůznění požíračů suspenze, vyšší míra predace a kolonizace otevřených vod požírači planktonu. V devonu poprvé dochází k rozvoji planktonu s karbonátovými schránkami. Důležitý je také nárůst využívání organické hmoty pohřbené v usazeninách. Dokládají to v průběhu ordoviku až devonu stále složitější a do větších hloubek usazenin procházející stopy po prolézání živočichů.

Do **moderní evoluční fauny (MEF)** patří foraminifery, plži, mlži, ježovky, vápenaté houby, cheilostomátní mechovky, rakovci a obratlovci. Ti poslední jsou zastoupení všemi skupinami: akantody, pancířnatci, parybami, rybami, ryboještěři a kytovci. Fauna se stala dominantní od triasu do současnosti. Mnohé skupiny se objevují již dříve ve starším paleozoiku, ale až od triasu se stávají skutečně dominantní. Z hlediska trofického dominují predátoři, od jednobuněčné velikosti do velkých obratlovců. Důsledkem je vysoký podíl organismů pokoušejících se této predaci uniknout: obratností, rychlostí reakce, v případě bentických živočichů i ve zvýšené schopnosti kamufláže, rychlého úniku nebo zahrabání do dna. Podíl přisedle žijících a suspenzí žijících se organismů je proti CEF a PEF relativně nízký, protože takové organismy jsou snadnou kořistí. Brání se proti predaci produkcí toxinů, tvorbou ochranných struktur (trnů) apod. Vztah lovec-kořist vede k rozvoji nervové soustavy.

Potravní řetězce

Pro kambrickou evoluční faunu jsou charakteristické krátké potravní řetězce. Většina živočichů se živila odumřelou organickou hmotou, kterou filtrovali nízce nade dnem nebo ji vybírali z povrchu dna. Predátorů bylo poměrně málo, ať již volně pohyblivých (velcí trilobiti či taxonomicky problematický *Anomalocaris*) nebo mělce zahrabaných do dna (hlavatci). Paleozoická evoluční fauna již vykazuje složitější potravní řetězce, s narůstajícím významem predátorů. Ti jsou v PEF reprezentováni především hlavonožci a žahavci. Ještě složitější řetězce, s několika úrovněmi predátorů, vytvářejí skupiny moderní evoluční fauny. Typickými predátory jsou obratlovci všech skupin, ale také rakovci, na mikroskopické úrovni i foraminifery. Predace je významná i pro skupiny, jejichž první zástupci v paleozoiku se predací neživili. Typický je tento přechod u plžů. Spodnopaleozoiční plži byli spíše spásací či požírači detritu (patellogastropoda, vetigastropoda, neritimorpha), zatímco moderní plži (caenogastropoda, heterogastropoda) jsou často dravci, někteří se schopností ulovit i velmi pohyblivou kořist.

Diverzita

Pokud se téměř všichni živí tím, co dopadne až na dno z vodního sloupce nebo co vznikne rozpadem bentických živočichů, tj. organickým detritem, pak se na jednotku plochy vejde jen omezený jedinec bez nutné potravní specializace. To je příklad CEF. Prudký nárůst diverzity PEF na trojnásobek počátkem ordoviku je vysvětlován vyšší potravní specializací požíračů suspenze z vodního sloupce. Tento rychlý nárůst bývá označován zkratkou GOBE (angl. = Great Ordovician Biodiversification Event) a v geologické historii se takto rychlá diverzifikace již znovu nikdy neopakovala. Některé skupiny PEF, např. graptoliti, již od počátku ordoviku vybírali potravu z vodního sloupce na otevřeném moři a tvořili první velké planktonní organismy (kromě medúzovců, jejich fosilní záznamy jsou však velmi řídké). Před dopadem detritu na dno se v několika výškových úrovních nad dnem pokoušeli zachytit detrit do ramen či chapadel lilijice, jablovci, korálnatci, ramenonožci. Každá si ale vybírala určitý typ padajícího detritu či planktonu. Až to, co stačí propadnout až na dno, posloužilo jako potrava těm nesespecializovaným skupinám z CEF, jakými byli např. orthidní ramenonožci nebo hyolititi. Proto jejich význam poměrně záhy klesá. Na stejné ploše je tedy více potravních specialistů, kteří si nekonkurují, a také se mezi sebou nepožírají. Pokud má dojít k dalšímu nárůstu diverzity, jediným možným způsobem je nárůst predace nebo hledání dalších potravních strategií, např. symbiózou s bakteriemi. Cestou predace se vydala většina skupin moderní evoluční fauny.

Vznik novinek v mělkých vodách

Je zajímavé, že zástupci skupin charakteristických pro následné evoluční fauny se objevují jako podřízené prvky již za dominance skupin předchozí evoluční fauny. Příkladem jsou mlži. Ti se vzácně objevují již kambrických mořích s dominantními skupinami CEF, mírně se rozvíjeli v ordoviku až devonu, tedy útvarech, kdy dominovala PEF, ale naplno se stali dominantními až později, v průběhu mezozoika, spolu s dalšími skupinami MEF. Jejich konkurenti ramenonožci ve stejných obdobích ustupují. Někteří primitivní ramenonožci jsou již součástí CAF, jiné odvozené skupiny ramenonožců jsou charakteristické pro PEF, ale od mezozoika ramenonožci v mělkých mořích ubývají a do současnosti přežívají s necelými 500 druhy v pěti řádech.

Tento proces objevení se a postupné záměny v dominanci začíná vždy v mělkovodním mořském prostředí. Nově vzniklé a evolučně „modernější“ skupiny konkurují původní fauně a postupně se stávají dominantní. Skupiny původní měly na výběr. Buď vymizely úplně (trilobiti, hyoliti, archeocyatidi, jablovci, poupěnci aj.), nebo ustoupily do hlubšího mořského prostoru (lilijice, ramenonožci, hlavonožci, přílipkovci). To je jedním z vysvětlení, proč některé skupiny CEF a mnohé skupiny PEF dnes nacházíme v hlubokých oceánských vodách, zatímco v době svého rozkvětu tyto skupiny osídlovaly mělkovodní mořské prostředí. Příkladem jsou přílipkovci, prvek CEF, které dnes v minimální diverzitě nacházíme v kilometrových hloubkách oceánů, nebo lilijice (PEF) a ramenonožci (CEF + PEF), kteří v současnosti osídlují především hlubší okraje šelfu a dno oceánů. Podobným příkladem je celkový ústup hlavonožců do hlubin oceánů. Jako vrcholoví predátoři PEF v paleozoiku hlavonožci žili spíše v mělkých až mírně hlubokých šelfových vodách. Tento posun, z mělčin do hlubokých vod a objevení se nového predátora na mělčinách je trend patrný i uvnitř již vyhynulých taxonomických skupin, např. trilobitů.

Nástup dominance nové evoluční fauny je vždy rychlý. Naproti tomu ústup předchozí evoluční fauny je postupný a pomalý.

Evoluce biomineralizace

První pevné skelety nalezneme již v tommotské evoluční fauně (TEF), i když skutečný rozvoj skeletálních organismů nastupuje až s počátkem CEF. Pro živočichy CEF a PEF byla asi biochemická tvorba schránek snazší v porovnání s organismy současných moří z důvodu vyšší karbonátové saturace palaeozoických moří. Z hlediska evolučních faun je dobré si uvědomit, že zatímco fosforečnan vápenatý byl v CEF a PEF vázán na schránky a kostry několika malých skupin bezobratlých, u MEF je většina fosforečnanu vápenatého vázána na skelet obratlovců.

Extinkce

V grafu evolučních faun je několik hlubších „zářezů“. Ty reprezentují etapy hromadných vymírání. To nejsilnější bylo ke konci permu, ale i zbývající extinkce zásadním způsobem ovlivnily složení (nejen) mořské fauny. Při extinkcích došlo k silnému a někdy až dramatickému poklesu diverzity v mořských ekosystémech. Tyto extinkce silněji postihovaly skupiny starších evolučních faun a často vedly jejich definitivnímu vymizení, i když již před ním byly tyto skupiny často na ústupu (např. hyoliti, trilobiti). Vymírání postihovalo i skupiny pozdějších evolučních faun (PEF, MEF), ale jejich obnova byla rychlejší a vedla ke změně v dominanci skupin. Výsledkem je současný stav, kde prvky PEF v mořích existují v podřízeném množství v porovnání se skupinami MEF. Prvky CEF, v menší míře i PEF jsou dnes považovány za spíše rarity a bývají často označovány jako „živoucí fosilie“.

Korelace s klasickým dělením fanerozoika

Už geologové 19 století si všimli, že na konci permu a na konci křídý vymizelo více skupin organismů nežli v etapách mezi tím a že s klesajícím geologickým stářím se fosilie stávají stále podobnější současným živočichům. I to vedlo ke klasickému dělení na paleozoikum, mezozoikum a kenozoikum. Sepkoskiho model toto definuje statisticky a dokládá reálnost hranic dramatickými změnami v zastoupení a diverzitě skupin mořských živočichů. Záměny dominance v mořském prostředí, vymření některých dříve rozšířených skupin a objevení se skupin nových, ale také četné příklady evolučních konvergencí jsou snáze vysvětlitelné s použitím Sepkoskiho modelu evolučních faun.