

3. Klasifikace fosilních stop

Fosilní stopy studují paleontologové i sedimentologové. Popis jednotlivých ichnotaxonů a ichnospolečenstev je záležitostí paleontologickou; biogenní sedimentární struktury v širším

smyslu studují jak paleontologové, tak sedimentologové. Oba obory mohou podle účelu studia uplatňovat různá klasifikační hlediska a systémy.

3.1. Popisné klasifikace

I tato klasifikace je do jisté míry genetická, neboť předpokládá, že popisované struktury vznikly biogenním způsobem. Hodnota tohoto klasifikačního hlediska spočívá v tom, že přináší užitek i v případech, že je málo známo o původu zkoumaných struktur, nebo jestliže si přejeme zdůraznit morfologické rozdíly, stratigrafickou příslušnost stop nebo prostorové vztahy různých ichnofosilií a ichnospolečenstev (např. Ewing a Davis 1967).

Jednoduché popisné klasifikační schéma publikoval Horovitz (in Frey 1971) – viz tab. 1.

vací hledisko se zakládá na morfologii, velikosti nebo vzájemné konfiguraci struktur.

V uvedené tabulce je použito poměrně málo výrazných či významných vlastností, avšak je zde dost prostoru a možností k jejímu rozšíření tak, aby vyjadřovala další podrobnější znaky, příp. typy biogenních struktur.

Podobné klasifikační hledisko je uplatněno v pracích Vjalova (1968, 1972a, 1972b), v propracované, ale velice složité podobě, navíc komplikované užíváním nadrodových taxonomických označení (viz též Vjalov a Golev 1965,

I. Intrastratální struktury	II. Struktury na povrchu vrstevních ploch
A. Tvar	A. Tvar
1) Nerozvětvené	1) kruhovitý nebo eliptický
a) přímé	2) paprscitý (hvězdčovitý)
b) zakřivené	3) prstovitý
(1) tvaru U	a) počet prstů
(2) tvaru J	4) hřebety a rýhy (symetrické nebo nesymetrické, orientované nebo bez orientace)
(3) jiné	a) jednoduché
c) vyztužené	(1) rovné
d) rozšířené stěny	(2) mírné křivky
e) vrásčité stěny	(3) ostré křivky
2) Rozvětvené	(4) rozvětvené
a) pravidelné	b) mnohočetné
b) nepravidelné	(1) rozvětvené
B. Výplň stop	(2) nerozvětvené
1) strukturní	B. Vnitřní struktura
2) bezstrukturní (homogenní)	C. Velikost
C. Velikost	D. Orientace
D. Orientace (vzhledem k vrstevnatosti)	1) usměrněné
1) horizontální	2) neusměrněné
2) vertikální	
3) šikmá	
4) beze vztahu k vrstevnatosti	

Tab. 1. Popisné klasifikační schéma fosilních stop

Hlavní diagnostické hledisko je zde mezi strukturami, jež se vyskytují do značné míry nebo úplně ve vrstvách sedimentů (intrastratální struktury), a strukturami na povrchu vrstevních ploch (povrchové, epistratální struktury). Další rozlišo-

1977). Vzhledem ke značné komplikovanosti a někdy i nejednoznačnosti jsou tato schémata užívána jen výjimečně. Horovitzovo schéma může lépe než k praktické klasifikaci stop posloužit jako основа popisu ichnofosilie, ichnodruhu nebo ichnorodu.

3.2. Genetická (etologická) klasifikace

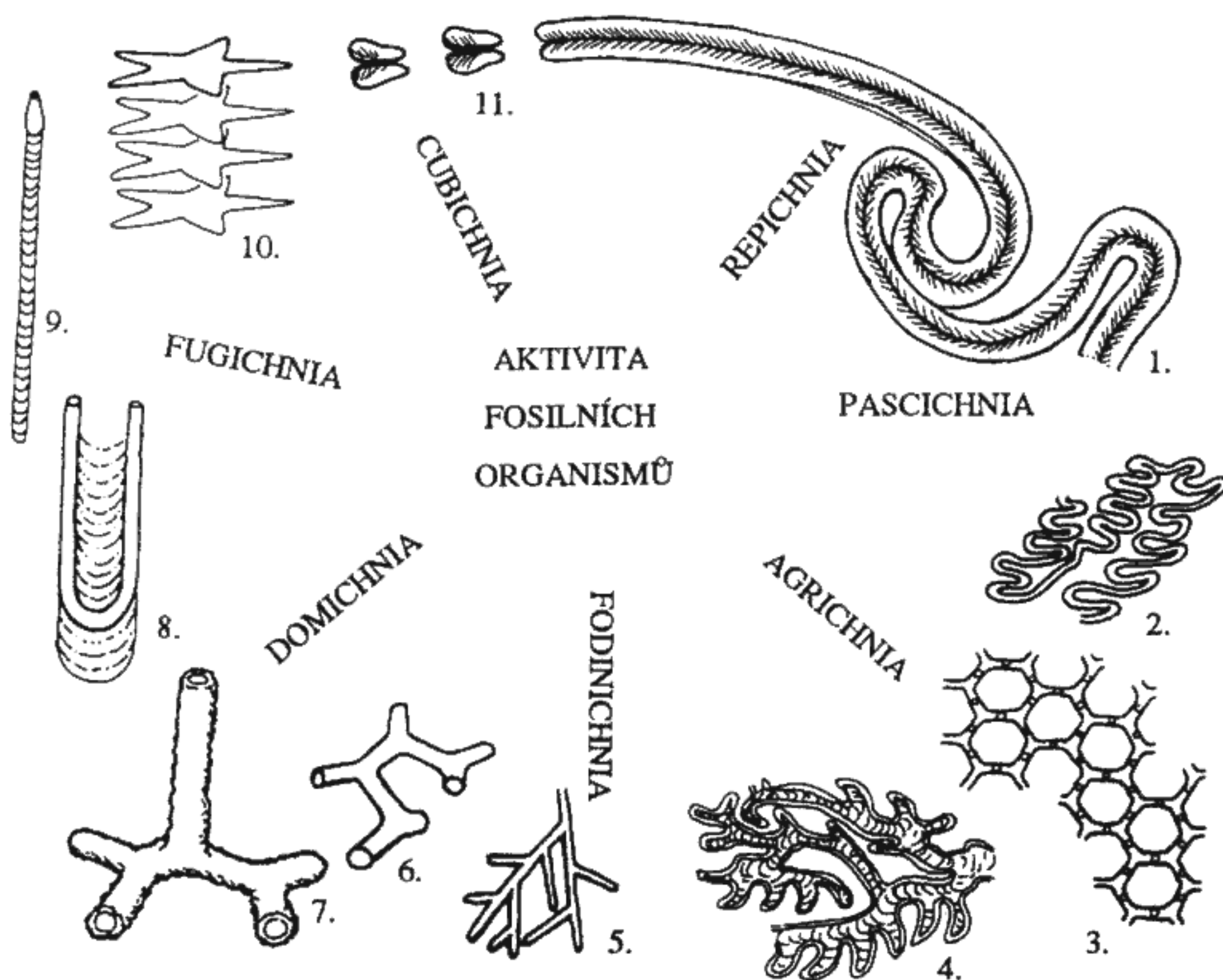
Genetickou klasifikací je již samotná charakteristika původu stop, jako např. stopy po lezení, požitky, stopy po vrtání, doupata. Již tyto názvy mají svoji vypovídací hodnotu.

Například označení stopa (nebo soubor stop) po lezení poukazuje na to, že se jedná o záznam orientovaného či neorientovaného pohybu individua na povrchu sedimentu (v angličtině track, trackway; cluster track – pro velké množství stop). Tyto stopy jsou obvykle vytvářeny živočichem přemísťujícím se po povrchu dna nebo pátrajícím po potravě, příp. bránícím se (pak mohou být přítomny i stopy útočnicka). Doupata, příp. v pevných substrátech vrtby (borings), mají v první řadě obytnou funkci, jsou však i záznamem dalších činností pů-

vodce (přijímání potravy, pohybu).

Genetickými kategoriemi druhého řádu jsou např. stopy po činnosti hlodajících nebo přisedlých organismů (gnavings, scrapings), spadající do výše zmíněných širších kategorií. Konečně lze toto terminologické schéma rozšířit i pro další kategorie stop, jako jsou výkaly, pseudovýkaly (fecal, pseudofecal structures; stabbing bites), viz např. Kauffman a Kesling (1960).

Souhrnnou a velice užitečnou klasifikaci, založenou na etologii, navrhl Seilacher (1953a, 1964a; viz tab. 2 a obr. 2). Tuto funkční klasifikaci vysvětluje podrobněji Osgood (1970), Frey (1971), Häntzschel (1975) aj.



Obr. 2. Etologické kategorie fosilních stop (hranice mezi kategoriemi nejsou ostré, existují intermediální typy společenstev). 1. *Cruziana*; 2. *Cosmorhaphis*; 3. *Paleodictyon*; 4. *Phycosiphon*; 5. *Chondrites*; 6. *Thalassinoides*; 7. *Ophiomorpha*; 8. *Diplocraterion*; 9. *Gastrochaenolites*; 10. *Asteriacites*; 11. *Rusophycus*.

Stopy	Definice	Charakteristická morfologie	Příklad
Cubichnia (resting traces; stopy po odpočinku, lože)	mělké prohlubně tvořené zvířaty, jež se dočasně usadila na povrchu substrátu nebo se do něj zahrabala	korytovitý reliéf zachycující do jisté míry latero-ventrální morfologii zvířete; struktury jsou izolované, ale mohou být vertikálně prolištěné do podložních lamin	Asteriacites, Ichnocumulus, Pelecypodichnus, Rusophycus
Repichnia (crawling traces; stopy po lezení)	mělké horizontální stopy vytvořené organismy pohybujícími se z jednoho místa na druhé	podlouhlé lineární nebo sinusoidální struktury, někdy rozvětvené, obvykle rýžkované; mohou být zachovány v plném reliéfu	Aulichnites, Climactichnites, Crossopodia, Scolicia
Pascichnia, agrichnia (grazing traces; stopy pastvy; povrchové potravní stopy)	většinou konkávní stopy, rýhy, jamky a žlábkové vytvořené pohyblivými požírači substrátu na povrchu substrátu nebo v jeho blízkosti	jednoduché často svinuté do těsně nahloučených obrazců; svědčí o maximálním využití prostoru; mohou být zachovány v plném reliéfu	Helminthoida, Nereites, Paleodictyon, Polycampton
Fodinichnia (feeding structures; požerky, podpovrchové potravní stopy)	více nebo méně dočasné stopy vytvořené požírači substrátu, mohou tvořit též úkryt zvířete	jednoduché nebo rozvětvené stopy, šachty, U struktury, U in U, se spreity; orientované pod různými úhly k vrstevnatosti; často v plném reliéfu	Daedalus, Planolites, Phycodes, Rhizocorallium
Domichnia (dwelling structures; obytné struktury)	doupata, poměrně jednoduchá, většinou trubicovitá stopy, poskytující celkem stálý přibýtek pro hemisepiální, většinou infaunni požírače substrátu	převážně struktury typu U, ale i jednoduché trubice, kolmé nebo nakloněné pod různými úhly k vrstevnatosti; někdy kombinace vertikální a horizontální složky	Ophiomorpha, Arenicolites, Skolithos, Cylindricum, Thalassinoides

Tab. 2. Etologická klasifikace fosilních stop. Podle Seilachera (1953a, 1964a)

Cubichnia (resting traces; stopy po odpočinku, lože)

Stopy vytvářené vagilním epibenthosem a nektobenthosem. Jsou vytvářeny živočichy v klidovém období, nebo živočichy, kteří hledají dočasný úkryt před napadením (Milne a Milne 1946, Bell a Frey 1969, Orlowski 1971, Bergström 1973).

Repichnia (crawling traces; stopy po lezení)

Stopy se nacházejí na povrchu nebo uvnitř substrátu. Jsou výsledkem řízeného pohybu organismů. Symetrické vzory charakteristické pro orientované získávání potravy nejsou přítomny. Seilacher (1953a, 1957, 1962) se domnívá, že většina stop tohoto typu vzniká uvnitř substrátu a sleduje určité litologické rozhraní. Tento předpoklad je však diskutabilní (srv. např. Kríž a Pek 1975, Osgood 1970). Faktem je, že

odlišit stopy po lezení vzniklé uvnitř substrátu od povrchových je obvykle obtížné.

Pascichnia a agrichnia (grazing traces; stopy pastvy)

Stopy vyvolané orientovaným požíváním vrstvičky substrátu. Původcem je endobenthos i epibenthos (Seilacher 1962, 1967 b). Stopy jsou paralelní, meandrující, polygonální, koncentrické nebo paprscité, nejčastěji meandrující, ploché, maximálně využívající prostoru (Bourne a Heezen 1965, Frey 1971).

Fodinichnia (feeding structures; požerky)

Stopy po vyžírání sedimentu endobenthosem a v menší míře epibenthosem (podrobněji viz Simpson 1957). Charakteristickým zástupcem je např. *Chondrites*. Stopy této kategorie jsou různé morfologie: jednoduché nebo roz-

větvené trubice, složité plošné nebo trojrozměrné útvary (viz Häntzschel 1962, 1975, Fürsich 1974a, 1974b aj.). U nás studoval Plička (1962, 1966, 1968, 1969, 1970), nověji Chlupáč (1990) významný ichnorod *Zoophycos*.

Domichnia

(dwelling structures; doupatá)

Stopy vytvořené přisedlým nebo polopřisedlým endobenthosem, zejména požírači suspenze a predátory. Struktury mohou mít v některých případech velikost původce stopy, kopírují jeho rozměry (zejména šířku) či tvar (Frey a Howard 1969). Morfologicky se projevují jako jednoduché tunely nebo šachty, případně jako systémy horizontálních, vertikálních i šikmých tunelů, chodeb i šachet. Obytné struktury musely být ve funkci po delší časové období nebo po celý život původce, takže jejich stěny jsou zpravidla vyztužovány, např. slizovým povlakem, který se projevuje např. jako tzv. "halo" (viz např. Gekker 1978 u ichnorodu *Ophiomorpha*, Pek 1986 u ichnorodu *Arenicolites*). Chodby mohou být vyztuženy i aglutinovanými kuličkami bahna nebo zrny písku, která jsou vtlačena do stěn (např. Weiner a Hoyt 1964). V méně častých případech jsou tyto struktury pravidelně přepracovávány, např. u kraba *Ocypode quadrata* dochází denně k přestavbě chodbičky (Milne a Milne 1946, Frey 1971).

***Fugichnia* (escape structures; únikové stopy)**

Nejčastějšími původci těchto stop jsou organismy, které sídlí ve specifické hloubce pod povrchem substrátu, a jsou proto nuceny tuto hloubku aktivně udržovat na stejné úrovni. Jejich aktivita je tedy reakcí na epizodické intervaly usazování nebo eroze. V případě vertikálních doupat je obvyklým záznamem změny jejich polohy ve vertikálním směru laminovaná struktura nálevkovitého tvaru (Frey a Pemberton 1984). Množství jiných příkladů je popsáno a vyobrazeno Howardem (1975).

Únikové struktury jsou proto přesným indikátorem agradace nebo eroze sedimentu. Nálevkovité únikové struktury však nesmí být zaměňovány za určité projevy fyzikálního "kolapsu" nezpevněného sedimentu (Frey et al 1978). Vzhledem k tomu, že únikové stopy představují modifikace již dříve existujících obytných, potravních a jiných struktur, nejsou jim dávána formální ichnorodová a ichnodruhová jména (Frey a Pemberton 1984).

Seilacherova klasifikace je úmyslně omezena na poměrně malý počet nejužitečnějších etologických kategorií, což je její velkou výhodou ve srovnání s deskriptivními klasifikacemi. Současně Seilacher poznamenává, že lze připojit i další kategorie:

- 1 - struktury vytvářené pro hnízdění (hatching structures). Mají zajistit přiměřenou ochranu pro odchování potomstva. Jsou to lineárně (nebo i jinak) uspořádané komůrky nebo chodbičky larev.
- 2 - užitkové struktury (utility structures). Sloužily hlavně za účelem získání potravy. Jde o pasti, léčky apod. Nemají žádná vyhraněná morfologická kritéria, avšak svými specifickými vlastnostmi jsou odlišitelné pavučiny.
- 3 - stopy po plavání (swimming traces). Byly vytvořeny živočichy plovoucími těsně nad povrchem substrátu. Dobře jsou známy jako projevy pohybu rybovitých obratlovců.

Klasifikace použitá Müllerem (1962) je analogická Seilacherovu schématu. Je založena na rozšíření výše citované klasifikace, zahrnuje i kategorie Seilacherem vylučované. Toto Müllerovo schéma uvádí např. Häntzschel (1966, 1975) a Osgood (1970).

Výhodou Seilacherovy klasifikace oproti jiným schématům je to, že zdůrazňuje spíše chování, resp. typ chování původců, než geometrické nebo toponomické vlastnosti stop. Morfologie a funkce, resp. způsob chování vedoucí ke vzniku určité stopy, zůstaly překvapivě podobné během nesmírně dlouhých geologických období, často i vzdor různé systematické příslušnosti původců. Toto se označuje jako uniformitarismus fosilních stop (Pemberton 1982). Podle výše uvedeného klasifikačního schématu lze provádět srovnatelné či srovnatelně průkazné korelace a interpretace fosilních stop a ichnospolečenstev od kambria až do čtvrtohor. Uniformitarismus však nelze chápat jako absolutní. Některé stopy, resp. jejich původci jakožto nositelé určitého způsobu chování, v geologickém čase migrovali, nejčastěji z mělkovodního prostředí do hlubšího (*Zoophycos* - viz Bottjer, Droser a Jablonski 1988, *Asteriacites* - Mikuláš 1992e).

Mnohé stopy spojují ovšem i více funkcí. Např. chodbičky vytvářené enteropneusty rodu *Balanoglossus*, který vyžírá sediment, jsou strukturami požerkovými, i když v nich organismus žije a jsou tedy i doupaty. Řídícím kritériem je zde primární funkce (Hyman 1959);

u některých stop však nelze jednoznačně rozhodnout o primárních etologických funkcích. Tyto struktury navrhuje Frey (1970b, 1971),

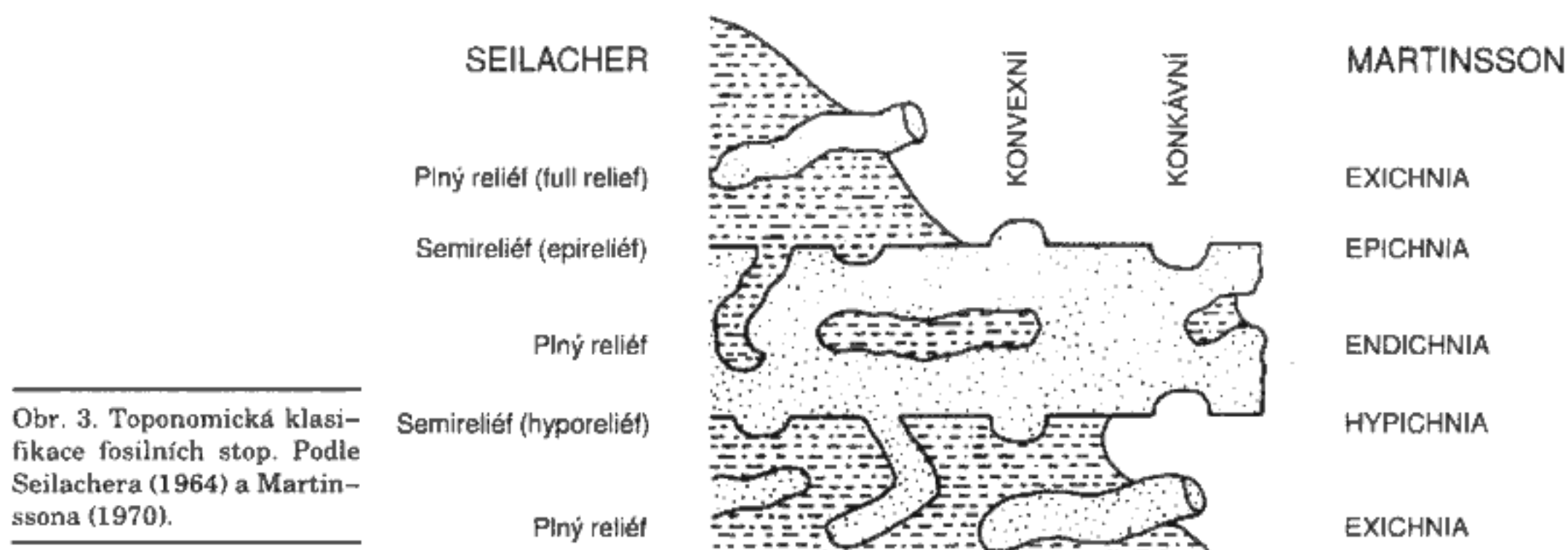
Häntzschel (1970) označovat jako struktury kombinované (např. combined feeding-dwelling burrows).

3.3. Klasifikace stop podle jejich fyziologické stimulace

Tuto klasifikaci formuloval Richter (1924), hovoří o ní i Seilacher (1953a). Živočichové specificky reagují na různé vnější stimuly. Tyto stimuly jsou schopny způsobit změnu pohybu organismu (taxní pohyb), a to buď směrem ke zdroji vzruchu (pozitivní taxie), od zdroje (negativní) nebo příčně (neutrální). Základní stimuly vyvolávající biologické (fyziologické, psychologické) reakce jsou hmat (thigmotaxe), světlo (fototaxe, fotofobie), teplo (termotaxe), gravitace (pozitivní či negativní geotaxe), popudy chemické (chemotaxe), proudy nebo proudění (rheotaxe). Jistě jsou ve fosilním záznamu

zapsány i vlivy magnetismu (magnetotaxe).

I když jsou tyto kategorie jistě důležité, fosilní stopy zobrazují pouze reakci organismu na vnější dráždění, ale jen výjimečně původ a směr tohoto dráždění. Interpretace výše popsaných vztahů je proto u fosilních stop značně obtížná a tím je znesnadněno jejich použití jako klasifikačního kritéria. Příkladem použití těchto kritérií je např. práce Mikuláše (1990), kde je uveden a zdůvodněn předpoklad vzniku odpocinkových stop ichnorodu *Asteriacites* negativní fototaxí.



Obr. 3. Toponomická klasifikace fosilních stop. Podle Seilachera (1964) a Martinssona (1970).

3.4. Toponomická klasifikace

Této klasifikaci (viz obr. 3 a 4) se dostalo širokého přijetí. Stratinomickou klasifikaci bioturbačních struktur použil Seilacher (1953a, 1964a, 1964b). Tato klasifikace je založena na tom, zda jsou biogenní struktury uzavřeny v okolním sedimentu (plný reliéf; full relief), nebo leží na litologických rozmezích (poloreliéf, neúplný reliéf; semireliéf). Neúplné reliéfy lze dále dělit na reliéfy na rozmezí nebo na laminách. Reliéf na rozmezí je situován na svrchní vrstevní ploše (epireliéf) nebo na spodní vrstevní ploše (hyporeliéf). Semireliéf je konkávní nebo konvexní vzhledem ke svému uložení

(konkávní epireliéf, konvexní hyporeliéf apod.). Reliéf na laminách je způsoben protištěním šlépějí, jež pronikají přes povrchovou laminu (under tracks) do lamin podložních. Tyto stopy postupně, směrem do podloží, ztrácejí svoji zřetelnost. Reliéf protištěný do lamin je označován jako cleavage-relief (Goldring 1965, Osgood 1970). Seilacher rozlišil též stopy původu exogenního a endogenního, dále i pseudogenní (sekundární) výplně stop (např. u původně dutých doupat). Seilacherovu klasifikaci v pozdější podobě použili Webby (1969), Osgood (1970), Chamberlain (1971).

Novější Martinssonova (1965, 1970) toponomická klasifikace si získala v ichnologii velkého přijetí, a to hlavně pro svoji jednoduchost. Martinsson (1970) před označením toponomická klasifikace preferuje termín toponomie fosilních stop. Tato klasifikace má velké praktické použití pro nejširší okruh geologických disciplín, pro sedimentologii, zoopaleontologii, litologii, stratigrafii a paleoekologii, protože dovoluje obejít dosti komplikovanou a obsáhlou systematiku stop. Další výhodou je terminologická stručnost a jednoznačnost, při níž nedochází k zatěžování zbytečnými morfologickými nebo systematickými pojmy.

Martinssonovou terminologií lze vyjádřit zachování stopy, její pozici v sedimentární sekvenci, lze zachytit i podmínky genetické, tj. stanovit aspoň přibližně podmínky a způsob vzniku stopy. Pomocí následujících termínů lze popsat či specifikovat stopy i bez hlubších znalostí palichnologie a to na určité informativní úrovni.

I. **exichnia** (jednot. č. exichnion) – biogenní struktura, zachovaná v plném reliéfu, vytvořená na povrchu substrátu a vázaná

na fyzikální povrch vrstev.

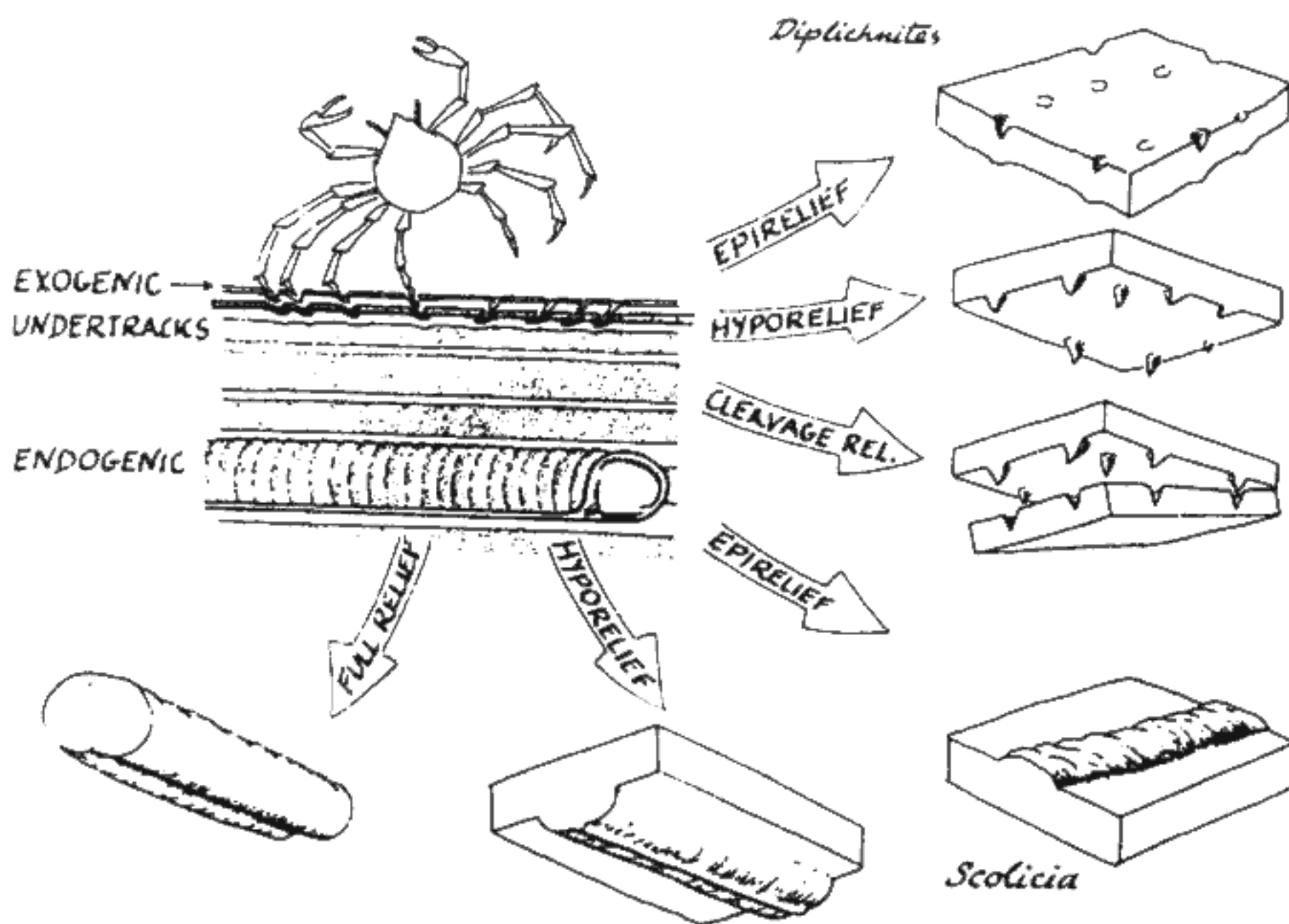
II. **epichnia** (epichnion) – biogenní struktura vytvořená na povrchu vrstev, zachovaná v semireliéfu (konkávním, konvexním, pozitivním, negativním).

III. **endichnia** (endichnion) – biogenní struktura zachovaná uvnitř sedimentu, který ji uzavírá. Reliéf stopy je plný.

IV. **hypichnia** (hypichnion) – biogenní struktury zachované v pozitivním nebo negativním semireliéfu (konkávní i konvexní) na spodní vrstevní ploše.

V zvláštních případech, kdy tato terminologie nedostačuje (např. epichnia vytvořená endogeneticky živočichem provrtávajícím se podle rozhraní písku a bahna), lze použít dalších názvů.

Frey (1971) upozorňuje na možnost omylů při označování stop na hranicích litologicky odlišných vrstev a dále uvádí, že podle sémantického smyslu slova jsou vlastně stopy vázány pouze na povrch substrátu, ať již jako čistě povrchové stopy nebo ústí endichnií.



Obr. 4. Terminologie pro označování fosilních stop. Podle Seilachera (1964) a Ekdaleho, Bromleye a Pembertonu (1984). Cleavage – relief (narozdíl od hyporeliéfu) vzniká "protištěním" končetin či těla původce do hlubších vrstev substrátu, nejčastěji v laminovaných sedimentech.