

4. Význam fosilních stop

Fosilní stopy jsou studovány především v paleontologii, stratigrafii a sedimentologii. Každá z těchto disciplín zkoumá stopy poněkud z jiného hlediska, které je poplatné odlišným

metodologickým přístupům a požadavkům. Tímto "pluralistickým" způsobem studia ichnologie se prakticky rozmnožují získané poznatky.

4.1. Paleontologický význam stop

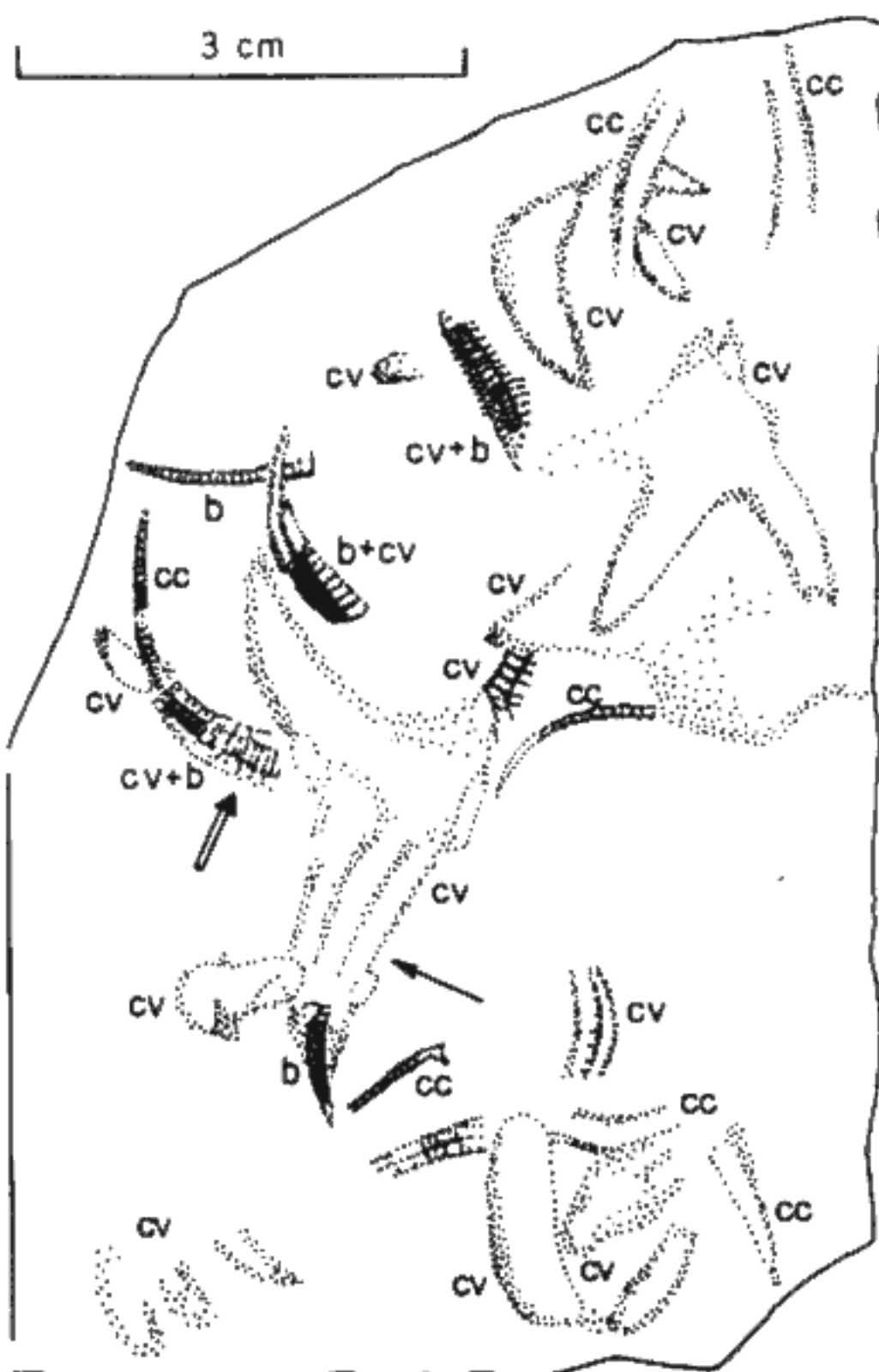
Fosilní stopy tvoří důležitou součást fosilního záznamu, jsou tedy paleontologickou entitou. Podávají často jediné svědectví o životě mnoha organismů s měkkými těly. I živočichové vybavení schránkami mohou být při diagenetických procesech zcela zničeni (zejména v pískovcových faciích) a zbývají tedy pouze stopy jako jediný doklad existence populací ben-

thických organismů. V tafonomii bývá upozorňováno na "ztrátu informací" (např. Lawrence 1968), ale bývá přehlížena možnost využití "nezmizelých informací", které mohou aspoň do jisté míry tento nedostatek korigovat. Na tuto skutečnost ichnologové právem upozorňují (např. Rhoads 1966).

4.1.1. Systematická příslušnost původců fosilních stop

V ideálním případě paleontologové usilují o to, aby bylo možno spojit specifickou stopu s konkrétním typem živočicha. Někdy je to možné, alespoň na úrovni vyšších systematických jednotek. Některé typy fosilních stop jsou natolik charakteristické (např. stopy trilobitů, limulidů, měkkýšů, hmyzu), že je možno právem hovořit o systematické příslušnosti jejich producentů, aspoň na úrovni tříd nebo i nižších taxonomických jednotek. Základní charakteristiky stop limulidů a trilobitů uvádějí práce Casterovy (1938), Seilacherovy (1955, 1959, 1971), Bergströmovy (1973) a dále řada novějších prací. Stopy ichnorodů *Ophiomorpha*, *Spongiomorpha*, *Thalassinoides* lze ztotožnit s činností kallianassidních dekapodů (Bromley 1967, Kennedy 1967, Kennedy a MacDougall 1969). Některé stopy po lezení (epichnia, crawling traces) jsou interpretovány jako stopy krabů (Mac Gintie a Mac Gintie 1968); Haysaka (1935) uvažuje o krabech jako o producentech některých doupat. Ulity nesené poustevnickými raky vyrývají typické žlábkové nebo rýžkové na povrchu substrátu (Frey 1971). Morfologie některých stop je natolik blízká morfologii jejich původce, že o jeho systematické příslušnosti není pochyb (*Asteriacites* jako odpočinkové stopy hadic a hvězdic).

Ideálním případem je, když se nalézají stopy a jejich producenti v kauzálním vztahu — od těchto případů lze činit další závěry či inter-



Obr. 5. Společný nález ichnofosilie a fosilie původce – stopa *Asteriacites* ichnosp. a hadice *Taeniaster bohemicus*. Ordovik, střední Čechy. b = tělesně zachovalá fosilie, cc = konkávní hyporeliéf, cv = konvexní hyporeliéf. Podle Mikuláše 1990.

Obr. 6. Různé možnosti původu a zachování stop.

I Producent je stejný — stopy jsou různé.

1) A — *Psilonichnus* (domichnion); B — *Diplichnites* (repichnion); C — stopy pastvy (pascichnion); D — fekální pelety. Možným původcem je ve všech případech krab *Uca*.

2) Stopy na rozhraní litologicky odlišných sedimentů (černé — jíly, bílé — písky). A — *Scalarituba* ("klivá-žové" stopy); B — *Nereites* (epireliéf); C — *Neonereites* (epireliéf); D — *Neonereites* (hyporeliéf).

II. Stopa je stejná — producent je různý.

3) *Rusophycus* a jeho možní producenti. A — *Aphrodite* (polychétní červ); B — nassidní gastropodi; C — notostraka; D — trilobiti.

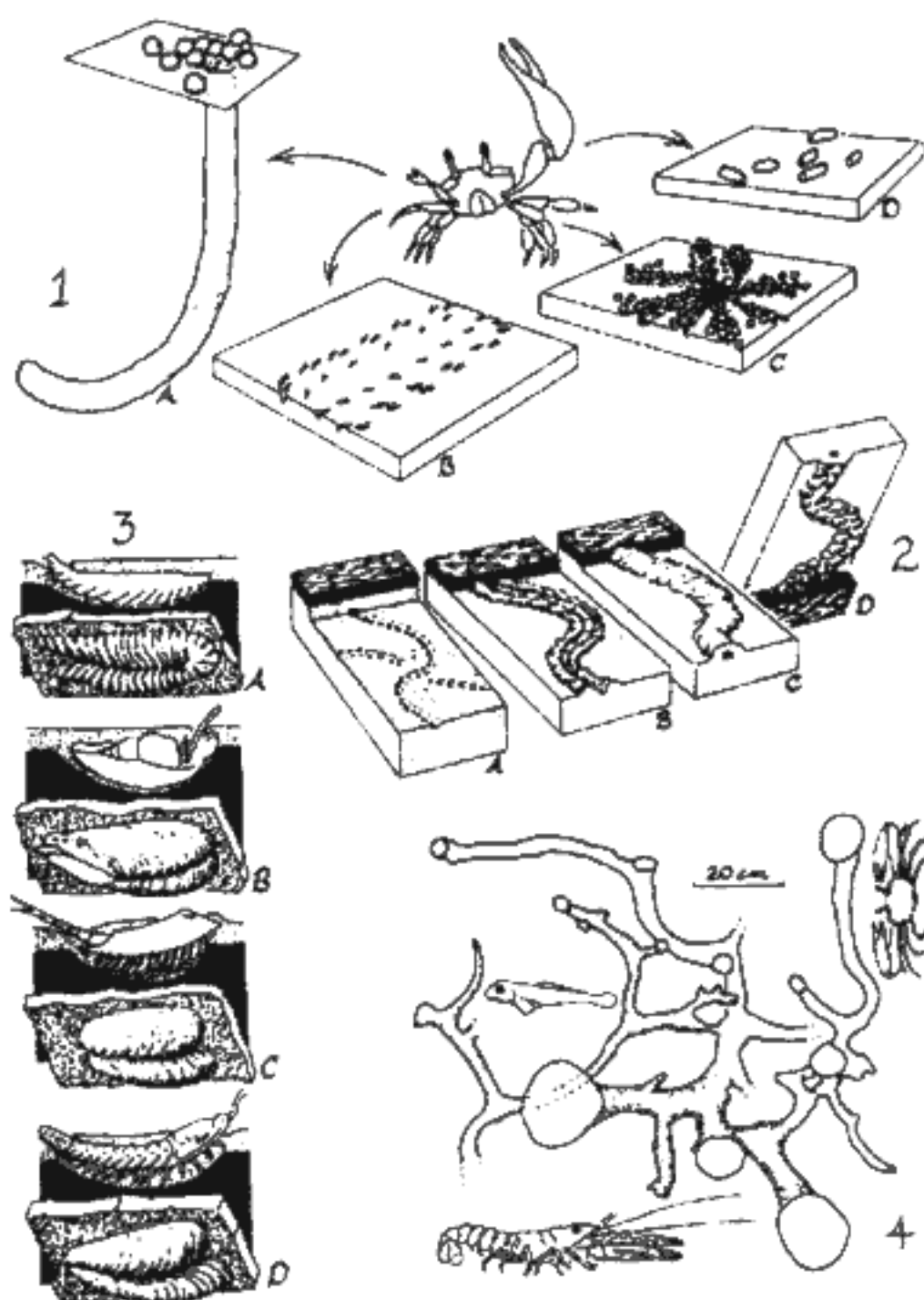
4) Podobné stopy konstruované gobidními rybami rodu *Lesuentigobius*, kraby rodu *Goneplax* a garnáty rodu *Nephrops*.

Podle Seilachera (1960), Seilachera a Meischnera (1964) a Atkinsona (1974).

pretace a s nutnou kritičností je extrapolovat na obdobné typy ichnofosilií. Např. Osgood (1970) uvádí případ evidentního vztahu *Flexicalymene meeki* a odpočinkové stopy *Rusophycus pudicum*. Jiný příklad uvádí Mikuláš (1990) ze svrchního ordoviku pražské pánve: hadice *Taeniaser bohemicus* a odpočinková stopa *Asteriacites lumbricalis* (viz obr. 5).

Úlomky kallianassidních dekapodů nalezených v chodbách typu *Thalassinoides* ichnosp. uvádí Kennedy (1967). Frey (1971) upozorňuje však právem na okolnost, že chodby, doupata mohou být místem druhotného výskytu celé řady druhů, bez produkčního vztahu k těmto stopám. Je vždy nutno pečlivě vyhodnotit fosilie nalezené ve stopách a rozhodnout, zda skutečně tyto stopy vytvořily. Běžný výskyt společenstev živočichů žijících ve stopách (v doupatech) uvádí např. Mac Gintie a Mac Gintie (1968).

Naproti tomu zase zcela odlišné druhy živočichů často vytvářejí podobné stopy (tzv. morfologická konvergence stop — viz obr. 6). Příkladem je problém *Zoophycos* vers. *Palaeospirographis* (srv. Plička 1962 a Bouček 1964). Dále, a to u velkého množství stop, se nepo-



dařilo určit producenta, byť na úrovni kmene.

Dalším problémem je tzv. "ontogenetický vývoj" stop (Hertweck 1970, Frey 1971). Tento jev musí být v ichnocenózách patrný, např. markantní velikostní rozdíly u thalassinoidů z téže lokality patrně odrážejí rozdíly ve velikosti produkujících je dekapodů (např. u *Thalassinoides moravicus* z maletínského cenomanu, viz Pek 1981b).

Velkou pomocí pro identifikaci původců fosilních stop jsou někdy recentní pozorování, u kterých o původci stop není pochyb. Jejich výpovědní hodnota však zákonitě klesá směrem ke starším geologickým jednotkám a je i jinak omezena (viz kap. 6.2.).

4.1.2. Rozdílnost producentů fosilních stop

Případy, kdy můžeme fosilní stopy a fosilní živočichy uvádět do vzájemných vztahů na úrovni rodů nebo druhů, jsou velice vzácné. Přesto dobré etologické analýzy jednotlivých taxonů nebo populací fosilních stop mohou vést k poměrně přesnému stanovení indexu odlišnosti (nebo stanovení relativní funkčně-morfologické rozdílnosti) u producentů stop. Např. u asociace fosilních stop *Skolithos*, *Chondrites*,

Paleodictyon, *Asteriacites*, *Rusophycus*, *Cruziana* mohou být pouze poslední dva typy považovány za stopy příbuzných (až konspecifických) živočichů. Cubichnia (odpočinkové stopy) ichnorodu *Asteriacites* se naprosto liší od odpočinkových stop ichnorodu *Rusophycus*. Současně nemohly být tyto stopy vytvořeny organismem prožírajícím sediment. Dokladem této aktivity jsou naopak ichnorody *Chondrites*

(fodinichnion, feeding burrow) a *Paleodictyon* (pascichnion, grazing trace). Dále se všechny uvedené stopy liší od ichnorodu *Skolithos* (domichnion, dwelling burrow). Takováto analýza morfologických a etologických rozdílů stop ve společenstvu svědčí o tom, že v původní aso-

ciaci (biocenóze) žilo nejméně pět různých živočichů (producentů stop).

Tento modelový případ uvádí Frey (1971). Přesnost výše diskutované metody klesá s rostoucí rozdílností stop, nebo je naopak negativně ovlivněna uniformitarismem stop.

4.1.3. Četnost producentů vytvářejících stopy

Hustotu asociací (populací) fosilních stop lze snadno stanovit pomocí matematických metod, např. pomocí lineárních nebo kvadratických aproximací (Ager 1963). Naproti tomu je velice těžké, až nemožné, stanovit původní počet organismů, které stopy vytvořily. Jedinci, kteří např. pátrají po potravě, zanechávají neúměrně velký počet stop (pascichnia, grazing traces) na jedno individuum. Zvířata vytvářející doupata (domichnia) se pohybovala málo, ale zato mohlo několik jedinců obývat jednu stopu (Pearse 1945). Platí, že čím pomalejší byla sedimentace, tím větší je početnost fosilních stop (a

zpravidla i příhodnější podmínky pro nerušený rozvoj benthických společenstev). Záleží ovšem i na dynamice prostředí, jaké množství stop se zachová a jaké je případně rozmyto prouděním. V případě pomalé sedimentace dochází zase k mnohonásobné bioturbaci substrátu a ke vzniku taxonomicky neurčitelné bioturbace ("ichnofabric") – viz Ekdale et al. (1991) aj.

Sledování četnosti populací fosilních stop má tedy větší význam pro sedimentologické účely nebo pro rekonstrukci paleoprostředí než pro paleontologii.

4.1.4. Vztah mezi evolucí živočichů a ichnologickými projevy

Fosilní stopy do jisté míry zrcadlí vývoj bioty odpovídajícího geologického útvaru – např. v kambrických sedimentech dokumentují evoluční explozi (Glaessner 1968, 1969; Garrett 1970, Seilacher 1956). Vývoj obratlovců přináší mnoho dokladů těsného vztahu evoluce a stop tetrapodů (Haubold 1974 aj.).

Vzdor výše uvedeným skutečnostem však nelze zodpovědně hodnotit evoluční procesy na základě fosilních stop. Naopak, stopy zůstávají z výše zmíněných příčin (uniformitarismus) vůči evoluci značně neměnné. Jak však upozorňuje např. Seilacher (1967b), představují stopy obraz základních vývojových trendů v chování živočichů. Např. proces řízeného požíráání sedimentu se podle některých autorů postupně zdokonaluje. Např. u mladších zástupců ichnorodu

Paleodictyon uvádějí Pfeiffer (1969), Książkiewicz (1977) aj. vyšší stupeň organizace než u stratigraficky starších. Novější práce (Crimes 1987 aj.) však udávají nálezy dokonale vyvinutých složitých potravních stop (jako je *Paleodictyon*) i z nejsvrchnějšího proterozoika a nejspodnějšího kambria. Zdá se tedy, že o intenzivní evoluci stop mořských bezobratlých lze uvažovat prakticky pouze ve svrchním proterozoiku a na počátku kambria; od té doby mnoho ichnorodů přetrvává do recentu.

Lze konstatovat, že vývoj se nutně odrážel nejen ve vývoji morfologickém a anatomickém, ale i ve sféře chování (jehož jsou ichnofosilie záznamem) probíhal od jednoduššího k složitějšímu. Vjalov (1982) hovoří dokonce o fylogenezi fosilních stop.

4.2. Stratigrafický význam fosilních stop

Ačkoliv stopy mají pro stratigrafii nespornou užitnou hodnotu, jejich použití je zatím malé. V některých případech již jim však byla věnována zasloužená pozornost.

Na význam fosilních stop pro biostratigrafii upozornila již řada badatelů. Seilacher (1955, 1959, 1960) upozornil na význam stop trilobitů pro stratigrafii kambria (Salt Range), Osgood (1970) shledává trilobitové stopy vhodné pro staropaleozoické uloženiny v cincinnat-

ské oblasti, Crimes (1968) předpokládá význam stop *Cruziana semiplicata* pro svrchní kambrium a *Cruziana furcifera* pro spodní ordovik v severním Walesu. V r. 1970 publikuje Seilacher "kruzianovou stratigrafii" (obr. 7). Na možnosti využití ichnorodu *Rhizocorallium* pro spodní křídou v Austrálii upozornil Veevers (1962). Přestože fosilní stopy nemohou obvykle poskytnout biostratigrafické zóny odpovídající zónám založeným na živočišných či rostlinných

druzích, je význam ichnostratigrafie, aspoň pro lokální účely, nesporný. Pomocí fosilních stop lze vymezit ichnohorizonty i v jinak sterilních nebo faunisticky chudých vrstvách. Např. Zápletal a Pek (1971) uvažují o ichnohorizontu se *Spirodesmos archimedeus* v moravskoslezském kulmu. Frey (1970b, 1971) upozorňuje na horizont se stopami (tenkými endichnii) sledovatelný v křídových uloženinách v Kansasu na vzdálenost větší než 25 mil. Hovoří též o využitelnosti stop pro lokální stratigrafické korelace. Mikuláš (v tisku) předpokládá možnost odlišení spodní a svrchní části letenského souvrství (ordovik Barrandienu) pomocí ichnofosilií.

Největší stratigrafický význam mají však ichnofosilie pro nejsvrchnější proterozoikum a nejspodnější paleozoikum. Většina běžných ichnorodů (*Nereites*, *Monomorphichnus*, *Bergaueria*, *Asteriacites*, *Helminthopsis*, *Treptichnus*, *Teichichnus*, *Diplocraterion*, *Chondrites*,

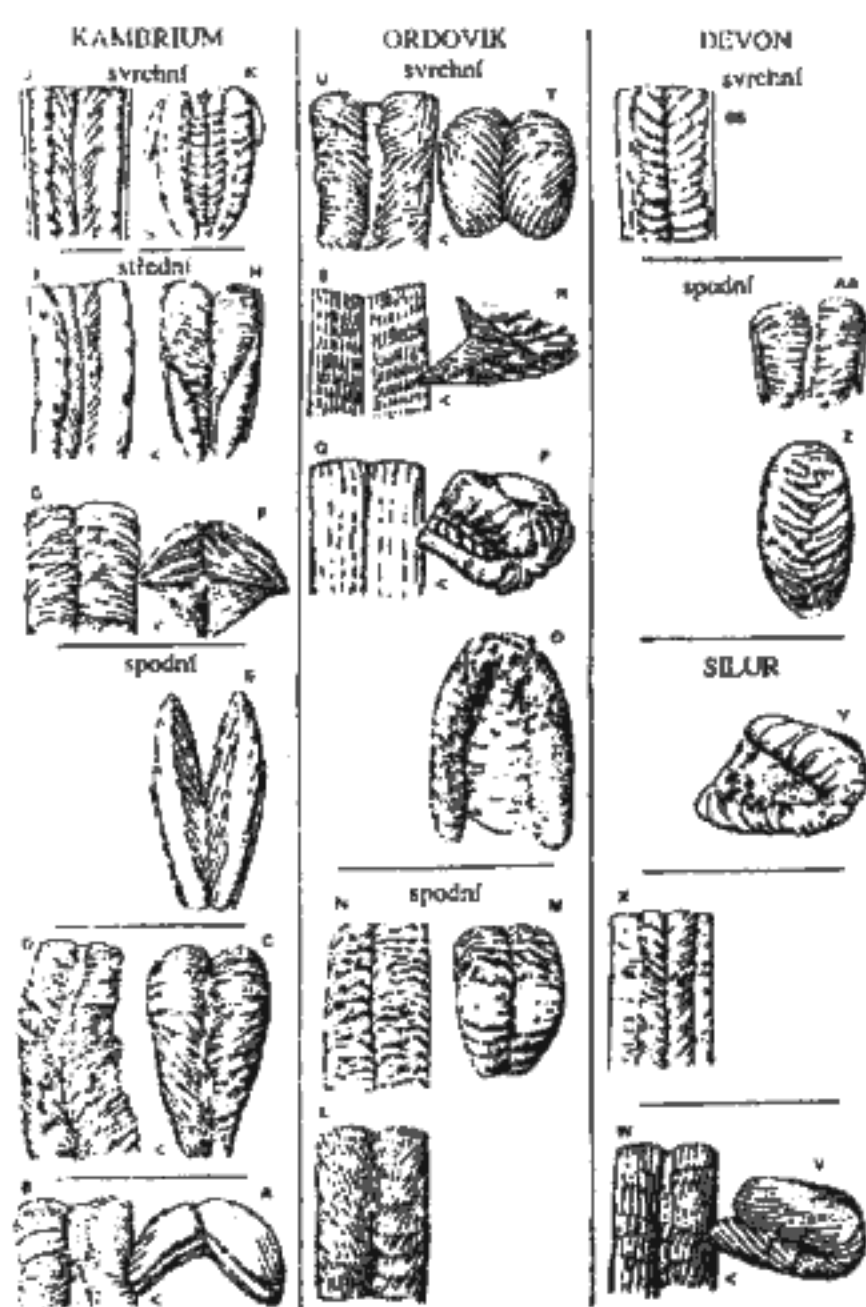
Phycodes, *Squamodictyon*, *Paleodictyon*, *Diplichnites*, *Rusophycus*, *Cruziana* aj.) se objevuje postupně během nejsvrchnějšího vendu (proterozoikum) a stupně tommot (kambrium) ještě před objevením se prvních trilobitů.

O využití těchto ichnofosilií k detailní stratigrafii obsáhle referuje Crimes (1987). Nověji byla spodní hranice výskytu *Phycodes pedum* navržena (Narbonne et al. 1987) a posléze přijata jako hranice paleozoika vůči proterozoiku.

V některých polohách mohou být ichnofosilie tak hojné a charakteristické, že jsou nomenklaticky obsaženy i v názvech vrstev či souvrství – skolitové pískovce, fukoidové pískovce, paleobuliové vrstvy, fykodové vrstvy (např. Pfeiffer 1969), nereitový kvarcit atd. Četné další stratigrafické názvy odvozené od ichnofosilií uvádí Häntzschel (1975).

Fosilních stop lze též využívat pro stanovení prostorové orientace vrstev nebo vrstevních ploch. Známé jsou příklady takto využívaných doupat ichnorodu *Skolithos* v barrandienském ordoviku (např. Bouček in Špinar 1965), na význam "hieroglyfů" pro určování vrstevních ploch upozorňuje téměř každá učebnice všeobecné geologie. Seilacher (1954) uvádí, že otvory doupat ve tvaru U jsou původně orientovány vždy směrem vzhůru, což je cenným kritériem např. v případě výskytu ichnorodu *Arenicolites* v moravskoslezském kulmu. I chodbičky endichnií přestupující různá rozhraní v sedimentu jsou orientována přednostně určitým směrem (Frey 1970b). Složitější poměry jsou u chodeb spirálního tvaru (helical burrows, např. *Gyrolites*, *Daimonelix*), u kterých se kombinují vektorovým součtem složky geotaktické (vertikální) a radiální (vycházející ze spirálního výstředného pohybu). Toots (1963) usuzuje, že by bylo možno spirálních chodeb používat ve strukturní geologii při určování původního sklonu sedimentárních těles.

Zvláštní komentář zasluhuje využití ichnofosilií ve stratigrafii metamorfovaných jednotek. Ichnofosilie jsou často podstatně odolnější vůči metamorfóze než tělesně zachovalé fosilie. Ke stratigrafickým závěrům využili nálezy ichnofosilií z metamorfovaných hornin např. Chaloupský a Chlupáč (1984) v krkonošsko-jizerském krystaliniku, Chlupáč (1987) a Kettnerová a Mikuláš (1992) v "metamorfovaných ostrovech" na středočeském plutonu. Při vyhovujícím chemismu se mohou ichnofosilie zachovat i ve velmi silně metamorfovaných horninách (*Arenicolites* ve staurolitové zóně Hrubého Jeseníku – Chlupáč 1975).



Obr. 7. Stratigrafický význam ichnodruhů ichnorodu *Cruziana*. A, B – *Cruziana cantabrica*; C, D – *C. fasciculata*; E – *C. carinata*; F, G – *C. barbata*; H, I – *C. arizonensis*; J – *C. semiplicata*; K – *C. polonica*; L – *C. rugosa*; M, N – *C. imbricata*; O – *C. lineata*; P, Q – *C. almadenensis*; R, S – *C. flammosa*; T, U – *C. petraea*; V, W – *C. acacensis*; X – *C. quadrata*; Y – *C. perdoanta*; Z – *C. uniloba*; AA – *C. rhenana*; BB – *C. lobosa*. Podle Seilachera (1970) a Crimese (1975).

4.3. Sedimentologický význam fosilních stop

Organismy vytvářející stopy aktivně ovlivňují sedimenty třemi způsoby: 1) destrukcí dříve existujících struktur, 2) vytvářením nových struktur, 3) modifikací sedimentárních částic (Moore a Scruton 1957, van Straaten 1959 aj.).

Do těchto kategorií spadá i činnost vrtavých organismů, důležitá pro pobřežní erozi (Warne a Marshall 1969) a pro tvorbu mikritů (Mathews 1966).

4.3.1. Destrukce sedimentárních struktur

Ryjící nebo vrtavé organismy rozrušují původní uspořádání sedimentů a ničí jejich původní charakter podél tras, po nichž se pohybují (např. Schäfer 1956). Salsman a Tolbert (1965) uvádějí příklad, kdy četné populace druhu *Mellita quinquiesperforata* mohou někdy úplně zarovnat povrch substrátu s čeřinami, vysokými až 10 cm. Rozsáhlou bioturbací lze někdy vysvětlovat původ homogenních bezstrukturních usazenin (Kennedy 1967, Frey

1970b). Frey (1971) a Frey a Howard (1969) uvádějí příklad z nesoudržných pleistocenních písků zábřežní pláže na Floridě, kde byly bioturbační činností amfipodů rozneseny jinak velmi ostře naznačené laminy těžkých minerálů. Bioturbační struktury z moravskoslezského kulmu uvádějí např. Pek a Zapletal (1980), Kumpera (1983), z barrandienského ordoviku Kukal (1963).

4.3.2. Vytváření nových sedimentárních struktur

Současně s destrukcí původních anorganických (ale i starších biogenních) struktur mohou organismy vytvářet struktury nové. Tyto biogenní struktury jsou poměrně ostře ohraničené ve vertikálním profilu oproti starším strukturám. Při biogenním přetváření sedimentů vznikají též biodeformační struktury, tvořené hustě nahloučenými, vzájemně se pronikajícími chodbičkami endichnií při zachování aspoň hrubé stratifikace sedimentu. Tyto struktury se též nazývají skvrnité chodbičky (burrows mottled). Pro masivní bioturbační texturu s chodbičkami endichnií, spreite-strukturami aj. se v poslední době vžilo označení ichnofabric (Ekdale et al. 1991 aj.).

Charakteristickou podobu a značnou výpovědní hodnotu mají vrstvy bioturbovaných sedimentů v černých břidlicích, vzniklých v prostředí se sníženým obsahem kyslíku. Černé břidlice bývají v případě i krátkodobého okysličení vody při dně z nadloží "provrtány" společ-

čenstvem zvláště odolných benthických organismů (původci ichnofosilií *Chondrites*, *Zoophycos*). Světlejší výplně stop kontrastující s černou břidlicí vytvářejí typický vzhled těchto vrstev, které Savrda a Bottjer (1988) označují jako "piped-zones". Ze siluru Barrandienu uvádí piped-zóny Mikuláš (1992c).

Intenzivní bioturbace může též ovlivnit polohu schránek nebo jiných organických fragmentů uložených v sedimentech. Bioturbace je tak patrně jedním z mála vlivů, které určují nahodilou orientaci schránek (Toots 1965, Emery 1968, Frey 1971).

Tříděním velikosti zrn detritu působením živočichů požírajících sediment se může vytvořit druhotné nahromadění schránek (van Straaten 1952, Schäfer 1962, Rhoads 1967).

Biogenní sedimentární struktury jsou tedy z hlediska sedimentologie značně důležité a nelze je v sedimentární petrografii přehlížet (srv. Kuenen 1961).

4.3.3. Modifikace sedimentárních částic

Této skutečnosti se zatím věnovala poměrně malá pozornost (Frey 1971), účinky zažívacího aparátu organismů na sedimenty jsou však časté a intenzivní. Frey (1971) uvádí fekální struktury vytvořené na písčitých plážích druhu *Balanoglossus aurantiacus* a *Synapta inherens* z Cabretta Island v Georgii a Beaufortu v Sever-

ní Karolíně. Fekální útvary v podobě bezstrukturních valů přetrvávají i v odliv-přílivovém režimu. Výše uvedený autor uvádí též příklady zmenšování velikosti detritických částic (vápenců) nestrávených sumýši a spolu s exkrementy znovu předaných do sedimentů (viz též Taylor 1964).

Sedimentární částice jsou v těchto případech ovlivňovány biochemicky; tyto změny se

často projevují barevným kontrastem mezi stopami a okolním sedimentem (Frey 1971).

4.3.4. Stopy činnosti vrtavých organismů (borings)

Vrtby (borings) se uplatňují všude na pevných substrátech, kterými mohou být nejčastěji skalnatá pobřeží a dna, dále hrubozrnné plážové horniny, zpevněná vápencová dna (hard-groundy), útesy, velké klastické částice, konkrece, kosti, lastury, dřevo (Bromley 1970, Warne 1975, Frey a Pemberton 1984 aj.). Vrtání je zpravidla hlavní složkou destrukce těchto substrátů. Nejrozmanitější společenstva vrteb bývají na karbonátových substrátech. Převládají vrtby klionidních hub (ichnorod *Entobia*) a

mlžů (*Gastrochaenolites*); uplatňují se i ježovky, chitóni, červi. Většina vrteb byla zařazena do ichnologického systému Bromleyem a D'Alessandrovou (1983, 1984, 1987), Kellym a Bromleyem (1984). Systematika vrteb je vzhledem k mimořádné variabilitě a složitosti morfologie obtížným úkolem.

Podrobnější informaci o vrtavých strukturních viz v kapitole 5.4.2. (trypanitová ichnofacie).

5. Sedimentační prostředí a ichnologie

První aplikace ichnologie ve faciálních analýzách provedl Richter (1931), do praktického použití se tyto palichnologické metody dostaly při faciálním výzkumu zhruba v padesátých letech. Význam těchto aplikací obšírně uvádějí Osgood (1970), Reineck a Singh (1982).

Seilacher (1954) srovnával společenstva fosilních stop z alpinského flyše a molasy a o něco později analyzoval kambrické ichnocenózy ze Salt Range v Pákistánu a srovnal je s mnoha jinými asociacemi z jiných oblastí. Formuloval pak závěry, že flyšové a molasové facie lze rozlišovat na základě obsažených asociací fosilních stop. Použil přitom spekter jednotlivých

etologických skupin ichnofosilií (nikoliv relativní hojnosti stop). Ve spektrech se projevila zřejmá převaha pascichnií (a nedostatek cubichnií) ve flyšových sedimentech a převaha fodinichnií a cubichnií (při podřízeném zastoupení pascichnií) v sedimentech molasových.

Od dob Seilacherových výzkumů jsou jím postulované závěry používány jako závažný indikátor při studiu facií. Seilacher (1958) a po něm celá řada dalších autorů se zabývali konstrukcí stále dokonalejších modelů znázorňujících distribuci ichnofosilií a ichnospolečenstev v mořském prostředí. Výsledky jsou shrnuty v následujících statích.

5.1. Parametry prostředí, změny prostředí, environmentální gradienty

V přírodě je všeobecně rozšířena zonalita prostředí. Příkladem dobře známým z terestrického prostředí střední Evropy jsou např. vegetační pásma ve velehorách. Kvalitu prostředí většinou silně ovlivňují lokální faktory (expozice vůči proudění, světovým stranám, sklon svahu, chemické vlivy, potravní podmínky). Existují však i jiné faktory (parametry) prostředí: hloubka, resp. nadmořská výška, teplota, salinita atd., které mají tendenci měnit se v prostoru a čase podle určitých systémů daleko většího měřítka, než je běžné u lokálních faktorů. Tyto systémy změn odpovídají pojmu regionálních gradientů prostředí (Frey a Pem-

berton 1984).

Důsledkem popsaných skutečností je posloupnost litofacií a biofacií v horninovém vrstevním sledu. Výše popsané principy platí i pro způsoby chování benthických organismů (Seilacher 1958). V horninovém záznamu se tedy setkáváme s posloupností ichnofacií. V současné ichnologické literatuře je dokumentováno mnoho příkladů sukcese ichnofacií od březní linie do hlubokomořského prostředí. Podobně i různá pevninská prostředí jsou pravděpodobně nositeli zonality ichnofacií, byla však po ichnologické stránce dosud méně studována (Frey a Pemberton 1984 aj.).