

nepropustnými výztužemi stěn.

Činnost domichníí (původců trvalých obydlí) asi sama o sobě nestačí k přetvoření sedimentu tak, aby došlo k jeho prokysličení. Významnější je role mobilního benthosu, který přetváří sediment daleko aktivněji. Tanaka (1961) uvádí, že v 1 m<sup>3</sup> substrátu může být rádo-

vě až 10<sup>4</sup>–10<sup>5</sup> jedinců.

Frey (1971) uvádí, že vedle vlivu H<sub>2</sub>S může řídký výskyt benthosu v euxinických faciích způsobovat též nestabilita substrátu, který je v případě černých bahen velice zvodený a do značné hloubky nekoherentní.

## 5.9. Charakter substrátu

Empiricky lze zjistit vliv granulometrie substrátu na výskyt ichnofosilií. Některé organismy jsou omezeny fyzickou neschopností zvládnout manipulaci s klastickými zrny určitých velikostí, u jiných stop není žádny vztah ke granulometrické charakteristice sedimentu. Např. Frey a Howard (1970) uvádějí výskyt stop shodné morfologie v křemitých písčích a v kolitolitovém mikritu z křídy USA.

Mnozí živočichové kolonizují nestabilní substráty, ve kterých budují vyztužená doupatá nebo chodbičky. Pokud jsou tyto struktury početně, zvyšují stabilitu hostitelského substrátu a umožňují tím přístup dalším organismům (Fager 1964). Naopak může silná bioturbace vytvořit nestabilní substráty, které omezují uplatnění dalších benthických organismů (Rhoads a

Young 1970).

Stabilita či nestabilita substrátu se může lokálně projevit v morfologii stop, v jejich orientaci nebo způsobu zachování. Kallianassidní stopy v nesoudržných sedimentech jsou obvykle jednodušší než v substrátech soudržných. Ne-dostatek povrchových stop (exichnia) může být důkazem měkkého povrchu sedimentu. Celá škála mělkovodních ichnofacií se liší prakticky jen charakterem substrátu (skolitová, glossifungitová, teredolitová, trypanitová) a z něho vyplývající přítomností či nepřítomností specifických původců stop (viz kap. 5.4.).

Činnost producentů stop může svým chemickým působením ovlivňovat rychlosť dia-genetických procesů (Frey 1971).

## 6. Zachování fosilních stop

Povrchové stopy (exichnia) bývají hůře zachované než stopy podpovrchové (endichnia), protože jsou více vystaveny vlivům vlnění a proudění. V tidální zóně jsou povrchové stopy ničeny přílivem a odlivem. Stopy tak mohou být vlivem dynamiky prostředí zcela vymazány z fosilního záznamu.

Nespornou výhodou fosilních stop je, že jsou obvykle zachovány *in situ*, tedy v mnohem těsnějším vztahu k bezprostřednímu okolí, než je tomu u většiny pravých fosilií. Výjimkou jsou např. fosilní doupatá, která mohou být (vzhledem ke zpevnění stěn) vypreparována ze staršího substrátu a přemístěna do jiných sedimentů. Obvykle je však možno tyto přemístěné struktury správně interpretovat. Tento jev redipozice fosilních stop byl pozorován u ofiomorf z křídy Utahu, u rhizokorallií z německého liasu (Frey 1971). Komplikovanější interpretaci vyžaduje již několikrát zmíněná situace, kdy byl sediment "provrtán" shora a kdy došlo v období mezi vznikem substrátu a vznikem stop k podstatným změnám prostředí. Na způsob zachování stop působí též fyzikálně-chemické vli-

vy okolního prostředí (sedimentů a vody) a biochemické působení vlastního producenta stopy. Mnohé stopy jsou povlečeny různými organickými výměšky. Může to být řídké bahno s organickým slizem, které používají gastropodi a mnohoštětinatí červi, aby se mohli lépe pohybovat na povrchu substrátu. Stěny trubicovitých stop mohou být vyztuženy mukoidní hmotou, např. u červů rodu *Clymenella*, nebo je vytvářen konzistentní chitinofosfatický povlak známý z doupat červů rodu *Chaetopterus* a sasanky *Ceriantheopsis*. Takovýto povlak, zejména je-li tužší konzistence, příznivě ovlivňuje zachování stopy zvýšením její mechanické a někdy i chemické odolnosti. Popsané povlaky se u fosilního materiálu projevují jako texturní diskontinuity mezi stěnami chodbiček, jejich výplní a okolním sedimentárním prostředím. Silnější povlaky se mohou projevit jako tzv. "halo", vznikající chemickou změnou a infiltrací do horninového materiálu. Tyto jevy jsou dobře známy např. u doupat arenikolitů z moravskoslezského kumu (Pek 1986 aj.). Stěny chodbiček (zejména u stop po prožírání sedimentu) bývají povlečeny

organickou hmotou, změněnou na uhlíkatý film. Tyto uhlíkaté povlaky nápadně kontrastují s okolní horninou a stopy jsou v těchto případech dobře viditelné. Na výchozech tyto chodbičky rychleji zvětrávají, čímž se stávají nápadnějšími.

Chemické alterace organických sloučenin (mrtvých organismů, které zůstaly ve stopách, produktů metabolismu aj.) vedou ke vzniku sulfidů železa nebo konkrecí. Příklady vzniku sulfidů železa jsou četné v moravskoslezském kulmu (Pek 1986) nebo v siluru Barrandienu (Mikuláš 1992c). Fosilizace stop v konkrecích je popsána Mikulášem (1990) ze šáreckého a dobrovického souvrství barrandienského ordoviku. Pyritizované stopy zvětrávají na limonit a takto zachované stopy opět barevně kontrastují s okolní horninou.

Chemické analýzy ichnologického materiálu jsou publikovány jen zřídka (např. Smith 1967). Zjištěny byly např. zvýšené obsahy Ca, Mg, Na ve stěnách recentních chodeb kallia-

nassidních raků. Chaloupský a Chlupáč (1984) publikovali chemické složení výplně stopy *?Asterichnus* ichnosp. z fylitů krkonoško-jizerského krystalinika a konstatovali např. podstatně zvýšený obsah  $P_2O_5$  ve srovnání s okolní horninou.

Využití těchto údajů je však obtížné vzhledem k celé řadě geochemických vlivů, kterým byl fosilní materiál vystaven.

Zajímavé údaje o recentních hluboko-mořských stopách uveřejnili Wetzel a Werner (1981). Spreiten-struktury zde vykazují odlišné hodnoty v obsahu organického uhlíku než srovnávaný okolní sediment. Tyto rozdíly jsou patrně způsobeny trofickou činností původce stopy.

Chemické analýzy (kvantitativní a semi-quantitaivní) arenikolitových doupat z moravskoslezského kulmu prováděl Pek (1986). Byly zjištěny rozdíly v zastoupení některých prvků (V, Cu, Pb, Zn) oproti srovnávacím vzorkům hornin z bezprostředního okolí doupat.

## 6.1. Druhotné deformace fosilních stop

Deformacím ichnofosilií byla věnována poměrně malá pozornost, ačkoliv jsou běžným jevem. Deformace jsou původu diagenetického (vznikají pelomorfním stlačením stopy vahou nadložních sedimentů) nebo tektonického.

Plessman (1966) použil deformovaných doupat k vyhodnocení napětí v sedimentech svrchní křídy Německa a ve flyši u San Rema.

Vlivem tektonických deformací na morfologii ichnofosilií se zabývali též Lang, Pek a Zapletal (1979), kteří vysvětlují vznik "mediálního septa" u arenikolitů působením tektonických stínů mezi rigidními trubicemi stopy. Tomuto výkladu nasvědčuje i existence srovnatelných struktur mezi náhodně sblíženými rameny doupat různých jedinců.

## 6.2. Možnosti srovnání fosilních a recentních stop

Na první pohled by se zdálo, že klíč k řešení otázky fosilních stop spočívá v řešení problematiky recentních stop po činnosti organismů. Řada recentních stop však jeví malou podobnost se stopami fosilními, takže srovnávací studie nejsou použitelné v plném rozsahu. Přesto představují práce zaměřené na srovnání fosilních a recentních stop významný přínos pro ichnologii (např. Basan a Frey 1977, Ekdale a Bromley 1984, Frey, Curran a Pemberton 1984, Howard 1976, Kelly a Bromley 1984, Shinn 1968). Převládají práce z velmi mělkovodních prostředí, postupně však přibývá i studií z prostředí hlubokomořských.

Situaci dále komplikuje okolnost, že

možnosti srovnávacích pozorování jsou omezeny většinou na povrch recentních sedimentů, ježliž intrastratální biogenní struktury jsou v měkkých sedimentech těžko pozorovatelné a jejich dokumentace je nemožná bez použití speciálních technických prostředků. U fosilních stop je jejich zachování příznivější díky diagenetickým procesům v horninách; lze je pak studovat na lomech hornin, výbrusech a nábrusech.

Význam neoichnologie pro výzkum fosilních stop asi nejlépe vyjadřuje slova profesora Adolfa Seilachera: "V ichnologii nám přítomnost zřídkakdy poskytuje skutečný klíč k minulosti. Pochopili jsme však alespoň, jak tyto zámky pracují."