

„Malá, ale naše“ – středo-evropská evoluce aneb Když lokální vlivy překryjí globální trendy

Vývoj mořských protist a bezobratlých v období terciéru (třetihor) působí na první pohled pro evolučního biologa nezajímavě – ekosystémy jsou již velmi podobné dnešním a velké evoluční příběhy v tomto období neočekáváme. Když sbíráte 14 milionů let starou mořskou faunu např. na lokalitě Mušlov na jižní Moravě, máte pocit, že se brodíte v plážovém písku na Jadranu. První pohled ale může být zavádějící. Hlavní přínos studia evoluce třetihorních mořských organismů spočívá v tom, že velké množství dobře zachovaných profilů po celém světě umožňuje srovnávat desítky drobnějších evolučních událostí, poukazujících na složitost evolučních procesů. Vytvořit zjednodušující evoluční poučku je proto podstatně složitější kvůli množství výjimek.

Jak to bylo s vymíráním v třetihorních oceánech?

Velká pětka vymírání se uzavřela s koncem mezozoika (druhohor). To může vyvolat pocit, že později, v průběhu terciéru a kvartéru, bylo na Zemi příhodné prostředí a již žádná katastrofa nevedla k vyhynutí organismů. Opak je však pravdou. Třetihory a čtvrtihory byly plné neustálých změn a výkyvů, takže přežívali jen odolní. Nikdo neměl své jisté, protože rozdrobování kontinentů, rozšiřování poledníkových oceánů umožňujících moderní cirkulaci oceánských vod, výzdvih pohoří a neustálá vulkanická činnost zasahovaly výrazně do vývoje klimatu – kdo se nedokázal vyrovnat se změnami nebo se přesunout do přátelštějšího prostředí, byl odsouzen k vyhynutí. Klimatické oscilace ovlivnily mořské ekosystémy především na konci eocénu a v oligocénu (viz také str. 212–215). Ochlazení způsobené zaled-

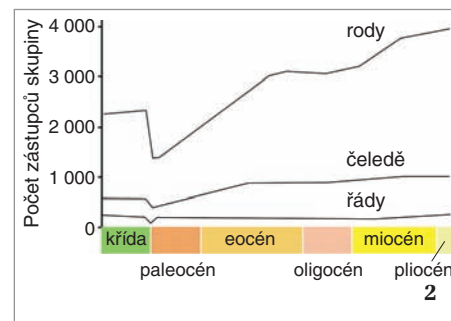
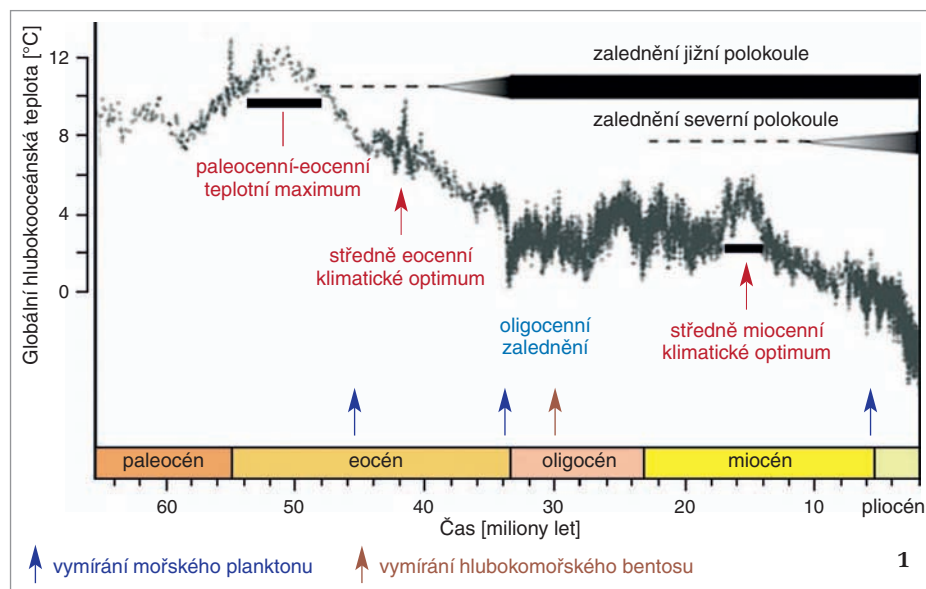
něním polárních oblastí jižní polokoule mělo nejprve za následek to, že vymíráním byl primárně zasažen hlavně mořský plankton (obr. 1). Formování studených hlubokých oceánských vod (psychrosféry) poté vyrušilo z klidu i hlubokomořský bentos. Ten nebyl schopen uniknout do teplejších mělčích vod, protože nedokázal zvítězit v konkurenčním boji o životní prostor s druhy, které toto prostředí již osídlovaly. Hlubokomořské druhy bývají vytlačeny do nehostinných oceánských plání bez světla a s minimem živin proto, že nejsou schopny obstát v kompetici. V důsledku tak hlubokovodnímu bentosu zůstaly dvě možnosti – přizpůsobit se minimu živin a zimě oceánských plání, nebo vymřít. Trochu lepší časy nastaly na začátku neogénu, kdy se opět oteplilo, např. i na Moravě se znovu vyskytovaly palmy. Oteplení vyvrcholilo zhruba před 15 miliony let, a proto se nazývá středně miocenní klimatické optimum. Asi

před 13,8 milionu let nastalo náhlé a výrazné ochlazení, Monterey event, na které opět doplatil teplomilný mořský plankton. Poté se přes drobné oscilace ochlazovalo a Země šla k další době ledové.

Právě nestabilita třetihorního prostředí mohla být jednou z příčin toho, že organismy víceméně průběžně vymíraly a objevovaly se v závislosti na menších, ale častých ekologických změnách, a žádné výrazné globální vymírání není patrné. Celkově je ale terciér obdobím výrazného nárůstu biodiverzity ve světových oceánech, zvláště na nízkých taxonomických úrovních (rody, druhy; obr. 2).

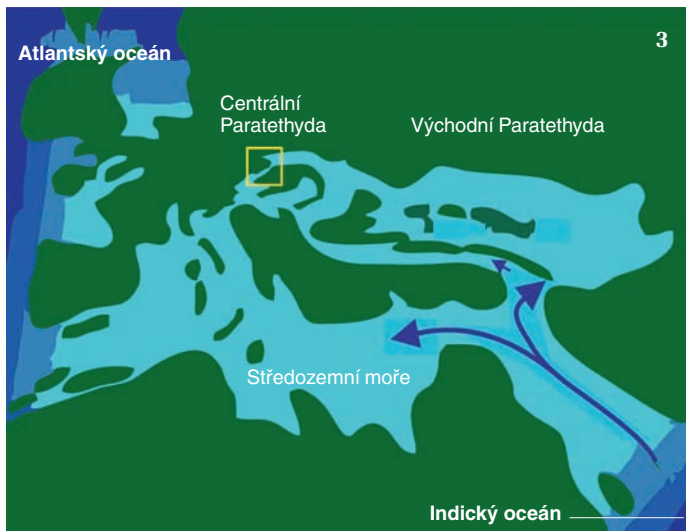
Otázka zní, zda je zvyšování diverzity objektivní fakt, nebo důsledek specifčnosti geologického záznamu nejmladších období. Terciérní sedimenty, zvláště ty nejmladší, máme dobře dostupné jako pokryv kontinentů, a hlavně nejcennější archivy se nalézají na dně oceánů. Zatím nestihly dorazit do oblastí subdukčních zón, kde budou zataženy do hloubky zemské kůry a roztaveny. Na dně oceánů jsou třetihorní sedimenty důkladně zkoumány prostřednictvím hlubokomořských vrtů, získaných pomocí speciálních lodí s uzpůsobenou vrtovou soupravou. V hloubce několika prvních kilometrů na dně oceánu dokážeme vyhloubit vrt o mocnosti dalších několika stovek metrů přes vrstvy sedimentů až do čedičové části oceánské kůry (obr. 5). Projekty hlubokomořských vrtů (např. americký Deep Sea Drilling Project) začaly v r. 1968 a za léta své existence přinesly stovky metrů vrtných jader. Pouze minimum materiálu pochází ze svrchní jury (nejstarší sedimentární sled nacházející se na mořském dně), častěji z křídly, zejména ale monitoruje vývoj v mladších geologických obdobích terciéru a kvartéru. Na rozdíl od starších období máme tedy pro terciér zachovaný komplexní oceánský záznam jak z mělkovodních, tak hlubokovodních prostředí a máme i zdokumentované různé endemické vývoje epikontinentálních moří. Množství zachovaných a zpracovaných sedimentů třetihor ve srovnání se staršími obdobími je metodickou příčinou výrazného nárůstu zjištěné rodové a druhové diverzity v průběhu třetihor, tzv. tahu dneška.

Zvýšila se však biodiverzita v terciéru i primárně? Je to vysoce pravděpodobné,



1 Vývoj globální hlubokooceánské teploty v terciéru a hlavním vymírání mořského planktonu a hlubokomořského bentosu. Upraveno podle: J. Hansen a kol. (2013)

2 Diverzifikace mořské fauny protist a bezobratlých se schránkou v průběhu terciéru na různých taxonomických úrovních. Upraveno podle: M. J. Benton a D. A. T. Harper (1997)



3 Propojení Indického a Atlantského oceánu přes Středozemní moře a Paratethydu. Tato komunikační cesta byla uzavřena zhruba před 14 miliony let. Ve žlutém rámečku je vyznačen rozsah Centrální Paratethydy na našem území. Upraveno podle: G. A. Prista a kol. (2015)

4 Vývojová linie planktonních dírkonošců (dírkovců) rodů *Globigerinoides*, *Praeorbulina* a *Orbulina* (Foraminifera), jak probíhala ve světovém oceánu. Blíže v textu. Barevným obdélníkem jsou vyznačeny druhy, které v Paratethyde téměř chybějí. Podle: A. Belhadji a kol. (2020)

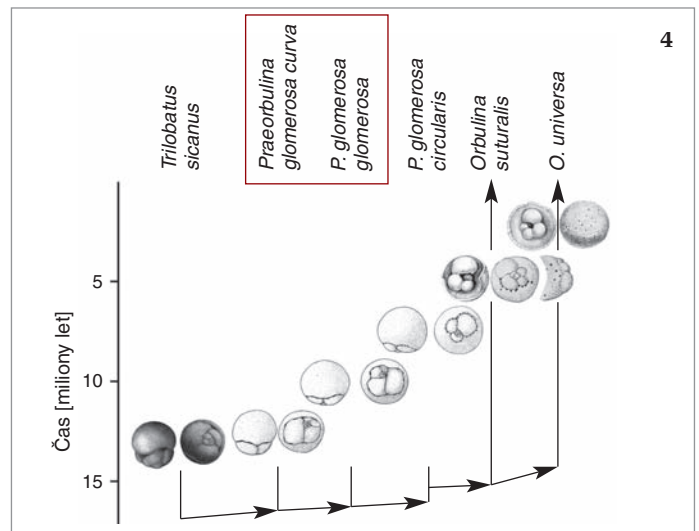
5 Zjednodušené schéma hlubokomořského vrtnu

protože pro zvýšení diverzity mořských ekosystémů byla z hlediska geotektonického vývoje vytvořena řada optimálních podmínek. V terciéru došlo kromě ochlazení i ke zvýšení teplotního gradientu od pólu k rovníku – rozdíl průměrných ročních teplot na pólu a rovníku stoupl ze 14 °C v období křídý přes velice nízké hodnoty na hranici paleocén/eocén (kolem 10 °C) na pliocenních 40 °C. Tím se zvýraznila klimatická zonálnost a rozrůznilo se prostředí na Zemi o nové klimatické pásy, ve kterých se mohly vyvíjet nové druhy a rody organismů. Zintenzivnila se také atmosférická a oceánská cirkulace, což omezilo a minimalizovalo vznik anoxie na dně oceánů a umožnilo rozvoj života v oceánských hlubinách. Rovněž se urychlil transport planktonu na velké vzdálenosti. Dalším důvodem zvýšení diverzity globálního ekosystému je intenzivní tektonická aktivita. Ta vedla k dalšímu rozdrobení kontinentů, vzniku vulkanických ostrovů a vysokých pohoří, způsobila otevírání a zavírání komunikačních cest v oceánu i na kontinentu a vznik geografických bariér. Celkově to mělo za následek výraznější rozrůznění biotopů a vytvoření podmínek pro vznik nových, často endemických druhů.

A co u nás doma?

Vraťme se do doby těsně před výrazným miocenním ochlazením přibližně před 13,8 milionu let. To po teplém spodně miocenním období přineslo definitivní globální ochlazení. Opravdu plně globální? Navštívme Moravu a náhle zjistíme, že výjimky i v tomto případě potvrzují pravidlo.

Ve střední Evropě během posledního třetihorního teplého období, nazývaného středně miocenní klimatické optimum, nevládl žádný klid. Představme si tedy střední Evropu asi před 15 miliony let. Probíhala intenzivní vulkanická aktivita, hory se vrásnily a moře se přelávala z jedné morfologické deprese do druhé, jak se vrásněním měnil reliéf krajiny. Celý proces se nazývá štýrská fáze alpínského vrásnění. Morava byla v této době zaplavena mořem (přesněji soustavou mělkých moří) nazývaným Paratethyda, které bylo propojené přes dnešní Slovinsko se Středozemním mořem a přes Balkán a Blízký východ s Indickým oceánem. Paratethyda se Středozemním mořem představovaly rozsáhlé komunikační cesty mezi Atlantským a Indickým oceánem (obr. 3). To byl svým způsobem poslední záchvív rovnoběžkového spojení světových oceánů v relativně nízkých zeměpisných šířkách, které v mezozoiku umožňoval oceán Tethyda, jenž byl jednou z příčin teplého klimatu v tomto období. Uzavření této meziocéánské komunikace zhruba před 14 miliony let, způsobené intenzivní tektonickou aktivitou v oblasti Blízkého výcho-



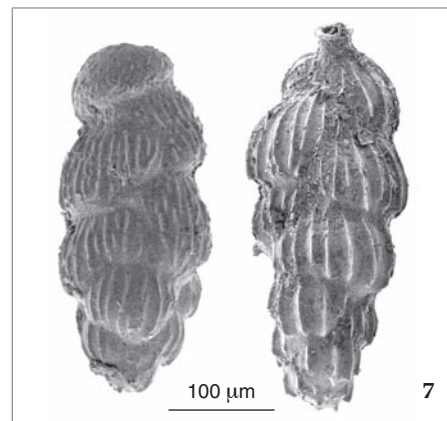
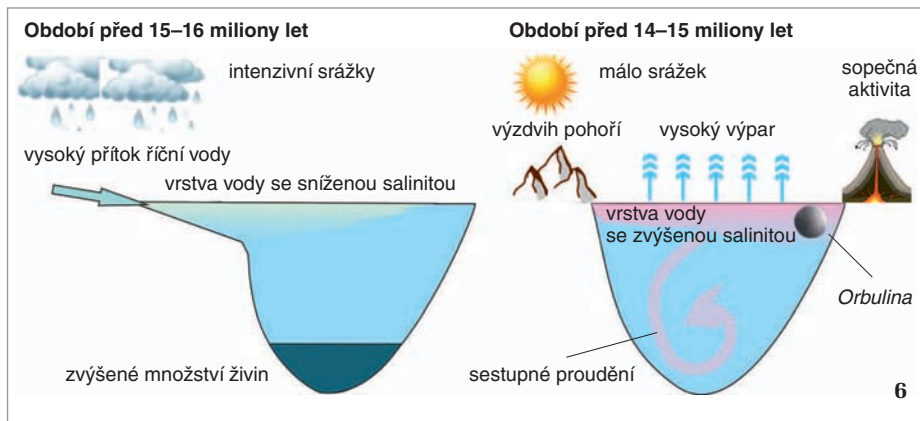
du, mohlo být také jednou z příčin již zmiňovaného středně miocenního ochlazení.

Ve světových oceánech se odehrával v době miocenního klimatického optima (ca před 15–17 miliony let) ve svrchní vrstvě vodního sloupce jeden z mnoha evolučních příběhů. Svrchní vrstva oceánské vody sezonně získala vyšší teplotu, ale za cenu kolísání salinity, konkrétně docházelo k jejímu zvýšení kvůli většímu odparu právě vlivem vyšší teploty. V těchto podmínkách se z planktonních dírkonošců neboli dírkovců rodu *Globigerinoides* (Foraminifera) vyvíjely důležité vůdčí fosilie rodů *Praeorbulina* a *Orbulina* (obr. 4).

Jde o vývojovou větev, která byla schopna dobře přežít v tomto specifickém prostředí – poradila si se sníženým obsahem živin (oligotrofií) a změnou salinity, což znamená, že v genomu dokázala aktivovat schopnost vyrovnat se se změnou osmotického tlaku. Na druhé straně vyžadovala vrstvu teplé sezonní vody. V Paratethyde je však vývoj zachycen jen v útržcích: nad vrstvami s předchůdcem této evoluční linie – rodem *Globigerinoides* – máme vrstvu s pokročilým členem vývojové řady – druhem *Praeorbulina circularis* – a vzápětí se objevuje poslední z členů – rod *Orbulina*. Nabízí se tedy otázka, proč v Paratethyde zbytek této vývojové větve chybí.

Neviditelné geografické bariéry

Pojem geografická bariéra je lépe uchopitelný pro suchozemské organismy. Jde o důležitý evoluční fenomén, který může vést až ke vzniku nových druhů. Bariéra může tvořit vysoké pohoří obvykle rovnoběžkového směru, nebo moře, pro některé organismy i velká řeka. Ale jak je to s mořskými organismy? Samozřejmě bariérou je pro ně souš. Organismy žijící dnes na atlantském pobřeží Ameriky v mírném nebo subtropickém pásu se dostanou do Tichého oceánu pouze v případě komunikační cesty přes Panamskou šíji, a to jen tehdy, pokud jsou schopny přežít v tropických vodách. Pro mělkovodní benthické organismy může být geografickou bariérou hluboký oceán, jestliže nemají raná ontogenetická stadia přizpůsobená životu ve vodním sloupci. Na první pohled to vypadá, že snazší to budou mít planktonní organismy. Zjednodušeně řečeno, stačí úzký průliv a z místa vzniku se šíří do dalších oblastí víceméně za zlomek času (v geologickém chápání).



Tato představa vedla k zdánlivě logické interpretaci, že absence prvních zástupců rodu *Praeorbulina* v Paratethydě znamená, že moře v té době (přibližně mezi 15–16 miliony let) ve střední Evropě nebylo přítomno a je zde hiát – přerušení sedimentárního záznamu. Měli jsme i pádná odvodnění – intenzivní vrásnění. Jenomže následně jsme datovali sedimenty z vrstev těsně pod objevem prvních zástupců pokročilého druhu *P. circularis* pomocí poměru izotopů stroncia $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ve schránkách foraminifer. Tento izotopický poměr se ve světovém oceánu měnil a dnes máme již relativně přesnou křivku změn poměru $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ v oceánské vodě ve vztahu ke geologickému času. Křivka umožňuje převod hodnot $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ zaznamenaných ve schránkách foraminifer na přibližný numerický věk, který odpovídá intervalu, kdy tento organismus vytvořil svou schránku. V terciéri byla změna poměru $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ jednoduchá – zvyšoval se. Datování přineslo překvapení – sedimenty byly stejně staré jako ty, které ve světovém oceánu již obsahovaly první praeorbuliny, a to znamenalo, že mořská sedimentace byla v Paratethydě kontinuální, pouze bez těchto vůdčích druhů planktonu. Proč se ale plankton do Paratethydy nedostal, když komunikační cesta mezi Mediteránem a Paratethydou v tu dobu existovala? Odpověď jsme našli v kvalitě a vlastnostech povrchových vod Paratethydy. Palynologie (studium fosilních pylů) ukazuje převahu vlhkomilné vegetace a vysoký úhrn srážek. Intenzivní srážky způsobily, že svrchní vrstva vody v mělkém průlivu mezi Středozemním mořem a Paratethydou měla sníženou salinitu tak, jako je tomu dnes např. v Černém moři. To působilo jako neviditelná bariéra, která neumožnila zástupcům zmiňované evoluční linie migrovat do oblasti Paratethydy.

A jaké je poučení, které posouvá význam za hranice jednoho relativně malého moře? Když popisujeme evoluci globálního mořského ekosystému, ne každý si uvědomí, že do období jury máme z oceánů zachovány pouze zlomky jejich okrajových částí usazených na kontinentální kůře, nebo právě vnitropevninské (epikontinentální) moře jako Paratethydu. Centrální části oceánské dna byly většinou subdukovány a jsou již nenávratně ztraceny. Čím sestupujeme hlouběji do minulosti, tím méně je nemetamorfovaných záznamů se zkamenělinami a je větší pravděpodobnost, že budeme zobecňovat procesy z tak lokálního vývoje, jaký v neogénu představovala právě Paratethyda. Ve starším mezozoiku a paleozoiku

ku by se proto měla lokálnost versus globálnost záznamu velmi kriticky posoudit.

Ochlazení nepřichází

Před několika lety jsme chtěli průběh středně miocenního ochlazení na našem území doplnit o konkrétní exaktní hodnoty. Zvolili jsme moderní geochemickou metodu – poměr hořčíku a vápníku (Mg/Ca) ve vápničných schránkách mořských protist foraminifer, jednu z nejpřesnějších a nejpoužívanějších metod pro určení mořské paleoteploty. Pro komplexnost jsme teploty zjišťovali u planktonu i bentosu, abychom dokumentovali průběh ochlazení jak vod povrchových, tak hlubších spodních. Stronciové datování určilo stáří v rozmezí ca 14,8–14,3 milionu let, kde jsme očekávali začátek ochlazení. K velkému překvapení však teploty vypočtené z poměru Mg/Ca zůstávaly víceméně stabilní, případně i mírně stoupaly. Foraminifera *Globigerinoides trilobus* kalcifikující v létě v hloubce kolem 50 m měla poměr Mg/Ca ve schránce odpovídající 24–26 °C, mimo letní sezonu se teplota v hloubce zhruba 100–200 m zjištěná ze schránek *Globigerina bulloides* pohybovala kolem 22–24 °C, zatímco na dně panovaly teploty okolo 15–16 °C. To jsou poměrně vysoké hodnoty odpovídající teplému subtropickému pásu ve shodě s tím, co očekáváme od vrcholu klimatického optima pro naše území, nikoli teploty poukazující na začátek ochlazení. Palynologie tuto „chybu“ potvrdila. Na pevnině tehdy převažovaly stále subtropické neopadavé rostliny. Současně nás navedla na vysvětlení problému tím, že naznačila aridizaci klimatu na základě zvýšeného zastoupení suchomilných rostlin. Snížení objemu srážek způsobilo, že v moři docházelo k vytvoření svrchní vrstvy teplé vody, ve které se zvyšovala salinita. I mírně hypersalinní voda (slanější než průměrná mořská voda) má vyšší hustotu, je „těžší“, a proto klesá ke dnu za vzniku sestupných mořských proudů (obr. 6). V této době popsaný cirkulační režim (antiestuarijová cirkulace) fungoval v celém mořském systému Mediterán–Paratethyda a zjednodušeně tím bylo umožněno proudění povrchové vody z Mediteránu do Paratethydy. Mediteránní vody byly vyhřáté z nižších zeměpisných šířek a předpokládáme, že právě jejich přítomnost a proudění dokázaly středoevropskou oblast oteplít a lokálně udržet vyšší teploty, přestože se globálně již v tomto období ochlázelo. Dále se u dna formovaly specifické „spodní“ paratethydní vody. Jejich mírně odlišný

6 Stratifikace vodního sloupce ve středně miocenní Centrální Paratethydě.

Zformování vrstvy teplé povrchové vody umožnilo migraci indexových (pro stanovování hranic stratigrafických úrovní) planktonních foraminifer rodu *Orbulina*.

7 Endemické foraminifery rodu *Uvigerina* ze spodní báze středního miocénu Centrální Paratethydy. Lokalita Hevlín u Znojma. Snímky a orig. K. Holcová

chemismus mohl představovat opět neviditelnou geochemickou bariéru, která mohla přispět ke vzniku vlastních evolučních paratethydních endemických druhů.

Vznik endemických druhů – příspěvek do globální marinní biodiverzity?

Logickou otázkou je, proč věnovat pozornost těmto lokálním událostem, když je tématem vývoj globální biodiverzity. Jak bylo řečeno výše, ve specifickém prostředí okrajových moří vznikají často úplně nové ekologické niky, které mohou představovat laboratoře vzniku nových druhů. Jde o dobře známé endemity. Obecně chápané pojetí endemického organismu odpovídá představě např. vysokohorské rostliny, která žije izolovaně a nikam neexpanduje. Ukazuje se, že u organismů vzniklých ve specifickém prostředí epikontinentálních moří (kterých je dnes minimální počet, protože hladina světového oceánu je kvůli přítomnosti polárních zalednění na nízké úrovni) to tak být nemuselo. Typickým zástupcem paratethydních endemitů je více druhů rodu *Uvigerina* (obr. 7).

Tento rod žijící v sedimentu s vysokým obsahem živin je evolučně úspěšný v podmínkách sníženého obsahu kyslíku v sedimentu. A to je právě typické pro epikontinentální moře. Rod byl úspěšný jak v Paratethydě, tak ve Středozemním moři, přičemž se v obou areálech rozštěpil do mnoha druhů. I když tyto druhy mají jiné nomenklatorické názvy v Mediteránu a Paratethydě, z morfologie jejich schránek je zřejmé, že mnohé z nich budou reprezentovat tentýž druh. Zatím ale nikdo srovnání a synonymizaci mediteránních a paratethydních druhů neudělal. Proto dosud nevíme, kolik reálných druhů žilo v obou lokalitách, kde vznikly, jakým směrem a z jakých důvodů migrovaly a kde nakonec byly jejich poslední areály výskytu, než vyhynuly. Takže i ve zdánlivě nenápadných terciérních ekosystémech je mnoho zajímavých nevyřešených problémů.

Použitá literatura uvedena na webu Živý.