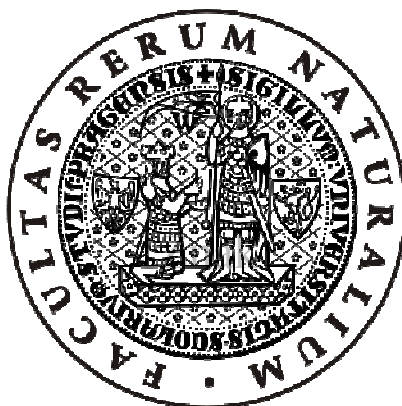


Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Geologie
Studijní obor: Praktická geobiologie



Jakub Rantuch

Ústřicové biohermy v české křídové pánvi
Oyster bioherms in the Bohemian Cretaceous Basin

Bakalářská práce

Školitel: Doc. RNDr. Martin Košťák, PhD.

Praha, 2012

Prehlásenie:

Prehlasujem, že som predkladanú záverečnú prácu vypracoval samostatne a že som uviedol všetky použité informačné zdroje a literatúru. Táto práca ani jej podstatná časť, nebola predložená k nadobudnutiu iného, alebo rovnakého akademického titulu.

V Prahe, 3.9. 2012

Jakub Rantuch

Pod'akovanie

Touto cestou by som sa veľmi rád poďakoval svojmu školiteľovi doc. RNDr.Martinovi Košťákovi, PhD.(UGP UK v Praze) za vedenie práce, mnoho podnetných pripomienok a najmä za super prístup tak po stránke odbornej, ako i ľudskej. Rád by som sa poďakoval taktiež RNDr. Jaroslavovi Valečkovi, CSc. (ČGS) za ochotu a poskytnutie tlačných verzií niektorých jeho starších prác. V neposlednom rade by som sa chcel poďakovať svojim najbližším priateľom a rodine, za všestrannú podporu pri písaní tejto práce a za to, že sú tu vždy so mnou.

Abstrakt

Frustrace z tvarové a velikostní variability ústřic druhu *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck) je dlouhodobě známým fenoménem. Současný stav, ve kterém se jeho systematika nachází, není možné považovat za plně uspokojivý. Jak ukazuje i studie ústřičného rodu *Gryphaea* pod taktovkou Jonese s Gouldem (1999), aplikace moderních analytických metod bezpochyby vnáší nové světlo do dlouho temných zákoutí evolučního procesu. Myšlenka Videta s Néraudeauem (2003) o tom, že tvarová variabilita v rámci druhu *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck) pravděpodobně taktéž odráží heterochronické procesy, představuje podnětný a dobrý základ pro další výzkum v této oblasti. Výskyt ústřičného druhu *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck) je potvrzený z celé řady lokalit v rámci české křídové pánve. Je to právě souhra hojného výskytu, unikátního zachování a variability litologických poměrů, která nám zprostředkovává unikátní výchozí pozici pro další krok k rozluštění problému značného rozsahu. Domníváme se, že na základě populační analýzy sestávající se z biometrické studie podpořené analýzou stabilních izotopů kyslíku, bude v budoucnosti možné dospět k uspokojivým závěrům a k posunutí poznání o krok vpřed.

Abstract

Frustration from shape and size variability of oyster's species *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck) is long known phenomenon. In current state of his systematic it is not possible to consider it fully satisfying. As it is shown in study of genus *Gryphaea* by Jones and Gould (1999), that application of modern analytical methods, undoubtedly lightens long-darkened places of evolution process. Idea of Videt and Neraudeau (2003), that shape variability of *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck) probably also mirrors heterochronic processes, introduces inspirative and good foundation for future research in this field. Occurrence of this oyster is proved from huge range of sites in Bohemian Cretaceous Basin area. It is combination of rich occurrence, unique preservation and variability of lithological settings, which gives us unique starting point for next step to solve significant problem. Based on population analyses consisting of biometrical studies supported by oxygen isotope analyses, in future, it will be possible to reach sufficient conclusions of this issue, and progress in our knowledge.

OBSAH

1 Úvod	7
2 Paleontologická charakteristika triedy Bivalvia	8
2.1 Všeobecná charakteristika	8
2.2 Schránka	9
2.2.1 Chemizmus schránky a štruktúra misiiek	9
2.2.2 Ligament	10
2.2.3 Biometrické parametre schránky	10
2.3 Ontogenéza	11
3 Heterochrónia, jej prejavy a evolučné dôsledky	12
3.1 Heterochrónia a jej význam pri zrode fylogenetického trendu	12
3.2 Sclerochronológia a jej význam pri sledovaní evolučného procesu.....	13
3.3 Prírastkové línie	14
3.3.1 Prírastkové línie a proces ich vzniku.....	14
3.3.2 Využitie prírastkových línií v geobiológii a otázka možných dezinterpretácií.....	15
3.3.3 História a vývoj určovania ontogenetického veku na základe prírastkových línií.....	16
3.3.4 Izotopová analýza a jej využitie pre interpretáciu environmentálnych zmien.....	17
3.3.5 Ontogenetický rast a juvenilizácia	18
3.4 Heterochrónia a jej miesto vo fylogenetických radách ustríc.....	19
4 <i>Rhynchostreon suborbiculatum</i> (Lamarck), súčasný pohľad na systematiku	20
5 Kriedová história Českého masívu	22
5.1 Úvod do kriedovej paleogeografie strednej Európy.....	22
5.2 Paleoklíma a sezonalita v kriedovom mori.....	23
5.3 Česká kriedová panva	24
5.3.1 Stručná charakteristika a geografická poloha	24
5.3.2 Stratigrafické členenie.....	25
6 Záver	27
7 Použitá literatúra.....	28
Prílohy	35

1 Úvod

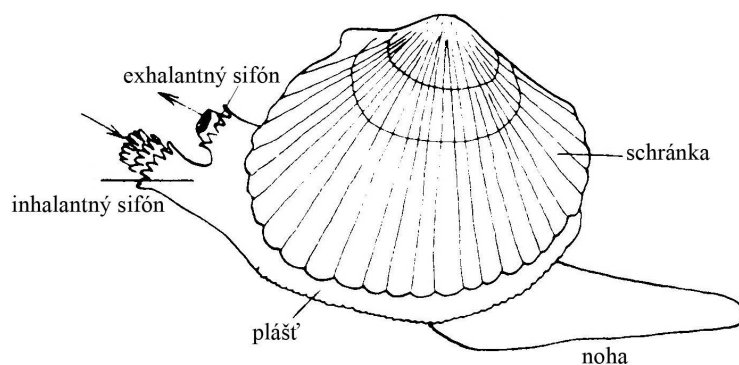
Ustrice predstavujú po všetkých stránkach veľmi pestrú skupinu organizmov. Značná tvarová variabilita je typickou nielen pre zástupcov vyšších systematických úrovní, ale i pre konkrétne jedince v rámci druhu. Táto mnohokrát súvisí s povahou substrátu a súhrou ekologických faktorov prostredia (e.g. Špínar, 1960; Záruba, 1972; Moore, 1979). Tvarová a najmä veľkostná rozmanitosť ustríc je dlhodobo známym fenoménom pútajúcim pozornosť odborníkov. Inak tomu nie je ani v prípade druhu *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck). Široký rozsah veľkostných parametrov v rámci tohto druhu právom vzbudzoval záujem veľkánov geológie 19. a 20. storočia tak doma, ako i vo svete. Títo, disponujúc dobovou technológiou, i napriek obrovským znalostiam, zápalu a neopakovateľnej precízności práce, nemali možnosti aké nám technická revolúcia predostrela v posledných desaťročiach. Príchod moderných analytických metód sa prejavil vo všetkých oblastiach geologických i biologických vied. Pokrok nám dáva možnosť a zároveň i povinnosť reagovať.

Predkladaná práca sumarizuje doterajšie poznatky a východiská v otázke vnútrodruhovej veľkostnej variability ustričných schránok. Konfrontuje ich so situáciou v rámci predmetného druhu, pričom si dáva za cieľ predstaviť komplexný pohľad na problém, vyjadriť sa k nemu a predostrieť jeho riešenie. Paleontológia je hraničnou vedou stojacou na pomedzí vied biologických i geologických. Pre komplexnú pochopiteľnosť textu a diskutovaných postupov, sa preto v teoretických východiskách práce zbežne venujeme tak **biologickým charakteristikám študovanej skupiny** (kapitola č. 2), ako i **geológii Českého masívu a strednej Európy v kriedovom období** (kapitola č.5). V kapitole č. 4 približujeme **súčasný pohľad na systematiku ustričného druhu *Rhynchostreon Suborbiculatum* (Lamarck)**. Najrozsiahlejšiu časť práce predstavuje kapitola venovaná **Heterochronii, jej prejavom a evolučným dôsledkom** (kapitola č. 3). Práve v heterochronických procesoch, sa totiž pravdepodobne ukrýva kľúč k riešeniu problému.

2 Paleontologická charakteristika triedy Bivalvia

2.1 Všeobecná charakteristika

Lastúrniky môžeme charakterizovať ako v zásade vodné mäkkýše s bilaterálne súmerným telom plochého tvaru. Telo je uložené v schránke zloženej z dvoch súmerných lastúr, od ktorých sa odvodzuje pôvod pomenovania *Bivalvia* (pôvod pomenovania z gréckeho bi-dva valva-lastúra). Silne redukovaný útrobný vak je uložený medzi lalokmi plášťa, ktorého vonkajší povrch vylučuje vápnitú hmotu schránky. Ústredným orgánom pohybu u väčšiny zástupcov je svalnatá noha (odvodzuje sa od nej pomenovanie *Pelecypoda*). V závislosti na životnej stratégii slúži na lezenie alebo na zavrtávanie do substrátu (bahno, drevo, hornina). U lezúcich lastúrnikov máva noha tradične klinovitý, prípadne sekerovitý tvar, kdežto v prípade čeľadí voľne ležiacich, vrtavých alebo žijúcich voľne vo vodnom stĺpci, noha zakrňuje a je prítomná iba v podobe rudimentárneho zvyšku. Na zadnej strane tela sa nachádzajú sifóny, privádzajúce a odvádzajúce vodu z plášťovej dutiny. V nej sú umiestnené lamelové žiabre, s ktorými súvisí pôvod pomenovania *Lamellibranchiata* (Špinar, 1960; Švagrovský, 1979). Stratigrafický výskyt skupiny je známy od kambria do recentu, pričom najstarší zástupcovia podradu *Ostreina* sú bezpečne doložené z karnu (vrchný trias) (Moore, 1979).



Obr. I - Schématický nákres zástupcu triedy *Bivalvia* (Švagrovský, 1979 – upravené)

Lastúrniky sú jedným z najrozmanitejších živočíšnych kmeňov, zahŕňajúci organizmy neskonalého množstva rozmerov, tvarov i ekologických nárokov. V nasledovnej stati sa budeme venovať predovšetkým charakteristikám podradu *Ostreina*, ktorý je predmetom záujmu predkladanej práce. S prizretím na jej rozsah v tomto prehľade nepredkladáme vyčerpávajúci popis telesných štruktúr. Naša snaha smeruje k vysvetleniu celkov, ktorých znalosť je nevyhnutná pre pochopenie povahy práce a navrhovaných postupov.

2.2 Schránka

Schránka predstavuje tvrdý obal mäkkého tela. Pozostáva z dvoch základných častí a to ligamentu a dvojmisikovej lastúry (Moore, 1979). Tvar schránky lastúrníkov býva rozličný a taktiež závislý od spôsobu ich života. Ustrice patria medzi sesílne lastúrníky, teda organizmy pripevnené, prípadne voľne ležiace na substráte. Sú charakteristické dvojicou nerovnakých misiek, z ktorých spodná (ľavá) sa v priebehu fylogény zväčšuje zatiaľ čo vrchná (pravá) sa mení na ploché viečko (Švagrovský, 1979). Fenomén je spôsobený nerovnomerným vylučovaním CaCO_3 a pravdepodobne je dôsledkom selekčného tlaku zo strany prostredia. Nakoľko ustrice žijú v príbojovej zóne, hrubostenné spodné misy chránia živočích pred vlnobitím a nenávratným poškodením vnútorných orgánov (Špínar, 1960).

2.2.1 Chemizmus schránky a štruktúra misiek

Na chemizme schránky sa podieľajú tri organogénne zložky:

1, kalcit; 2, aragonit – obe látky predstavujú alomorfné formy uhličitanu vápenatého, vzájomne sa odlišujúce vo svojich kryštálových sústavách.

3, konchiolín - predstavuje komplex organických látok, prevažne mukopolysacharidov, polypeptidov a scleroproteínov (Moore, 1979). Vzhľadom na svoju chemickú povahu sa jedná o látku značne rezistentnú voči pôsobeniu kyselín (Špínar, 1960).

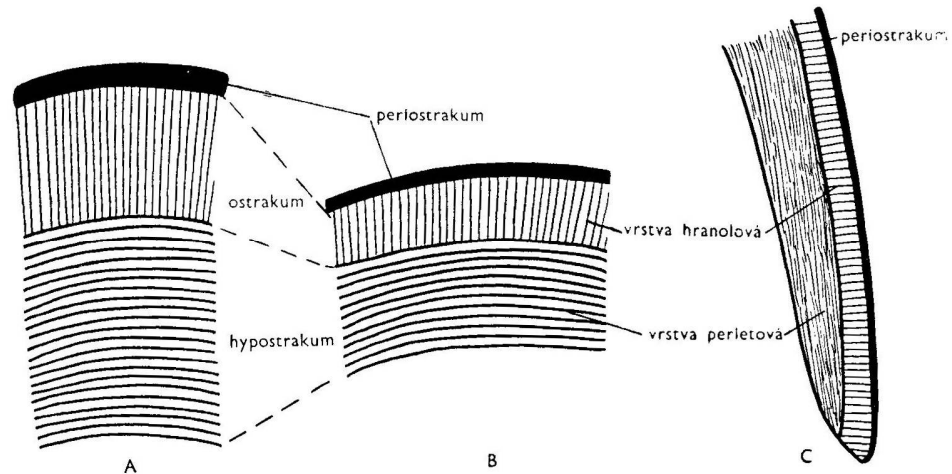
Na dorzoventrálnom reze miskami sú rozpoznateľné 3 makroskopické vrstvy:

1, Periostrakum je tvorené takmer výhradne konchiolínom. Je zodpovedné za sfarbenie schránky organizmu. To však môže prechádzať i do nižšie položených vrstiev a uchovať sa tak i po rozklade konchiolínovej hmoty. Periostrakum je od pohľadu veľmi tvrdé. Jedná sa o vrstvu rezistentnú voči lúhovaniu morskou vodou, avšak náchylnú k bakteriálnemu rozkladu. U sladkovodných zástupcov je omnoho mocnejšie ako u morských, kde k jeho stratám dochádza už v priebehu života.

2, Ostrakum tvoria štíhle hranoly kalcitu orientované kolmo na zvyšné vrstvy. Kryštáliky mnohouholníkového prierezu spája tenká vrstvička konchiolínovej hmoty. Pre ostrakum je charakteristická výrazná hrúbková variabilita.

3, Hypostrakum je v prípade väčšiny zástupcov triedy *Bivalvia* tvorené sledom tenkých, vzájomne subparalelne uložených blokov aragonitu, pričom na posledný z nich sa upínajú

adduktory a rozličné plášťové svaly. Hypostrakum ustríc je výrazne modifikované v dôsledku prítomnosti iba jedného adduktorového svalu. Počet plášťových svalov je taktiež redukovaný. Z týchto dôvodov by bolo v prípade ustríc možno presnejšie použiť termín adduktorové myostrakum (Špinar, 1960; Švagrovský, 1979; Moore, 1979).



Obr. II – Štruktúra misiek na dorzoventrálnom reze. A,B – rez vedený okolím stredú misky; C – rez distálnou časťou schránky, viditeľné zúženie hypostraka (Špinar, 1960).

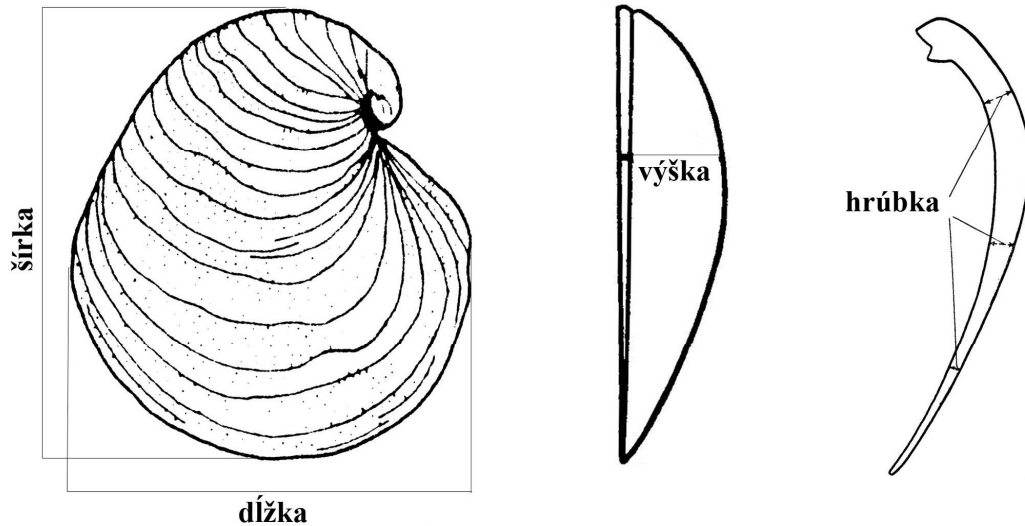
2.2.2 Ligament

Pod týmto pojmom rozumieme pevné a pružné väzivo, tvorené konchiolínovou hmotou a umiestnené medzi miskami schránky v umbonálnom priestore. Ligament predstavuje chrupkovité predĺženie periostraka, je taktiež vylučovaný plášťom a zohráva úlohu akejsi gummy. Pasívnym tlakom pôsobí antagonisticky voči sile svalstva uzatvárajúceho schránku, čím umožňuje jej opätovné otvorenie pri povolení svalovej kontrakcie. Po tom, ako ustrice v dospelom štádiu stratia kĺbové zuby a jamky zámkovej doštičky, predstavuje ligament jedinú kĺbovú štruktúru (Moore, 1979; Švagrovský, 1979).

2.2.3 Biometrické parametre schránky

Nakoľko z pohľadu paleontologických štúdií zaberajú skeletálne pozostatky organizmov nezastupiteľnú pozíciu, stávajú sa ich biometrické parametre základným kameňom poznania. Za predpokladu, že je ich správnej interpretácii venovaná dostatočná pozornosť, môžu veľmi výrazne napomáhať k poznaniu fylogenetických trendov v rámci jednotlivých živočíšnych skupín. Populačná štúdia, v ktorej vidíme kľúč k nastolenému problému, bude taktiež pracovať s viacerými biometrickými parametrami schránok (dĺžka, šírka, výška,

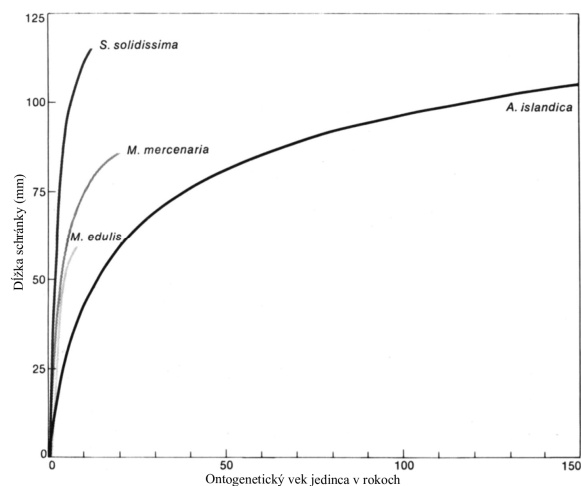
hrúbka), vyobrazenými nižšie (Obr.III). Pre zabezpečenie dostatočnej výpovednej hodnoty je nevyhnutné k ich vyhodnocovaniu pristupovať v zásade v kombinácii s ontogenetickým vekom konkrétneho jedinca.



Obr. III – Schématické vyobrazenie biometrických parametrov ľavej misky podradu *Ostreina* (Špinar, 1960; Malchus, 1990 - upravené)

2.3 Ontogenéza

Najrannejšie juvenilné štádium ustríc predstavuje pohyblivá larva veliger. Prvotný zárodok schránky je tak ako u väčšiny lastúrnikov jednoduchý, po čase sa objavujú kalcifikačné centrá a postupne sa vytvára prvotná schránky-prodisokoncha. Táto je z počiatku i u podradu *Ostreina* symetrická a jej veľkosť sa pohybuje okolo hodnoty 0,2 mm. Až po metamorfóze plávacieho aparátu (velum) na nohu, nadobúda živočích tvar charakteristický pre lastúrniky. Po prisadnutí sa ustrice pohybujú po nohe len krátku dobu, často v rádoch minút. Akonáhle nájdu vhodný substrát, stávajú sa nepohyblivými (Špinar, 1960). Ustrice rastú počas celého života a ich rastová rýchlosť sa s pribúdajúcim vekom znižuje. Neukončenému, exponenciálne heterochronickému rastu skupiny (Obr.IV) sa budeme čiastočne venovať i v ďalších kapitolách.



Obr. IV – Exponenciálny heterochronický rast; rastová rýchlosť v priebehu ontogenézy klesá (Jones, 1983 – upravené).

3 Heterochrónia, jej prejavy a evolučné dôsledky

3.1 Heterochrónia a jej význam pri zrode fylogenetického trendu

Ontogenetická dráha jedinca je ovplyvňovaná množstvom parametrov. Je známe, že rastová krivka organizmov má často alometrický priebeh. Počas juvenilných štádií vývoja rastú organizmy vo všeobecnosti omnoho rýchlejšie, ako počas štádií adultných. Aj z týchto dôvodov sa akákoľvek zmena v rastovej rýchlosti, prípadne v načasovaní jednotlivých rastových období, v dospelosti výrazne prejaví na výslednej morfológii jedinca. Pod pojmom heterochrónia rozumieme finálny produkt čiastkových ontogenetických zmien, ku ktorým dochádza v priebehu života organizmu, a ktorý sa následne prejaví na fylogenetickom smerovaní línie. Zmeny v načasovaní jednotlivých krokov morfológického vývoja, prípadne jeho skrátenie či predĺženie, vyústia vo vznik morfológických noviniiek. Tie sú následne podrobené pôsobeniu selekčného tlaku. Za predpokladu, že k selekcii dochádza periodicky naprieč gradientu prostredia, zákonite to vedie k speciácii určitým smerom a teda k vývoju fylogenetického trendu (Alberch, 1979; McNamara, 1982).

Pokiaľ tento proces pozostáva zo zmien redukčnej povahy, označujeme ho ako pedomorfózu. Táto môže na základe charakteru zmien nadobúdať trojakú podobu.

1, Neoténia – zmeny vedú k zníženiu celkovej rýchlosti vývoja.

2, *Progenéza* – dochádza ku skráteniu doby juvenilného štádia.

3, „*Postplacement*“ – spomalenie rastu jednotlivých orgánov na počiatku ich vývoja.

Pre zmeny opačného charakteru, teda vedúce k prechodu na vyšší organizačný stupeň, zaviedol Alberch (1979) pojem peramorfóza.

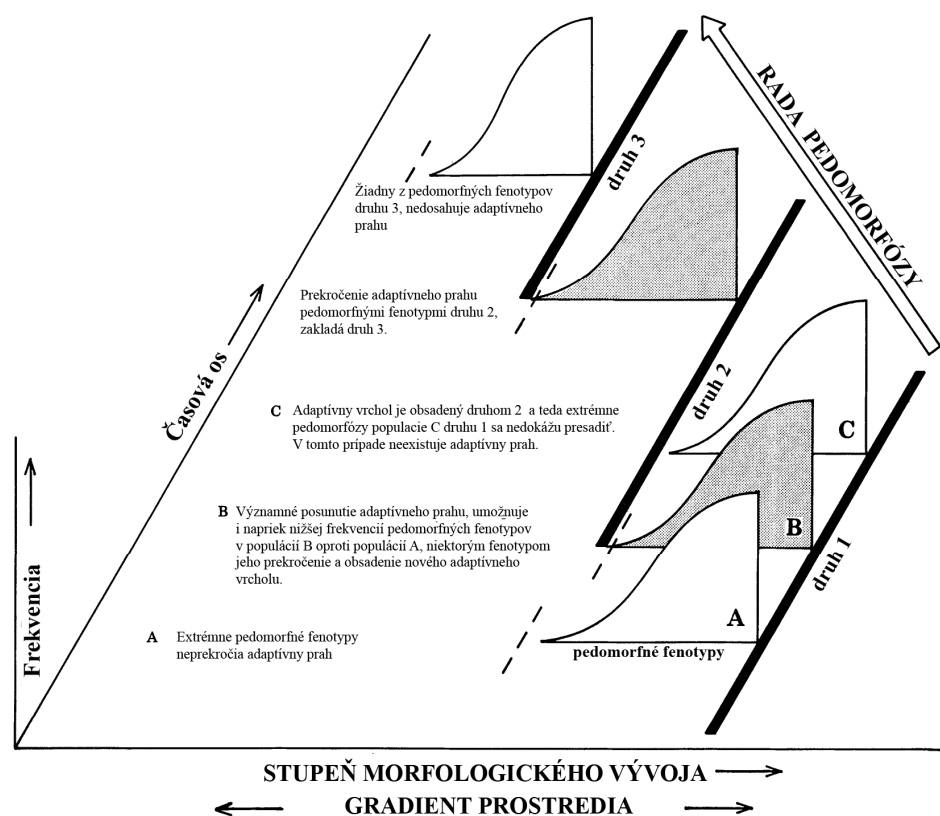
Táto môže taktiež nadobúdať podobu troch foriem.

1, *Akcelerácie* – zvýšenie rýchlosti rastu

2, *Hypermorfózy* – oneskorený nástup adultného štádia, pričom sa predlžuje obdobie juvenilného alometrického rastu.

3, „*Pre-displacementu*“ – skorší nástup vývoja jednotlivých štruktúr.

(Alberch, 1979; McNamara, 1982)



Obr. V – Model navrhovaného mechanizmu vývoja pedomorfnéj/peramorfnej línie (McNamara, 1982).

3.2 Sclerochronológia a jej význam pri sledovaní evolučného procesu

Samotná predstava, že informácia o veku organizmov je zachovaná v zázname prirastajúceho kostného tkaniva, sa objavuje už v spisoch Leonarda da Vinci.

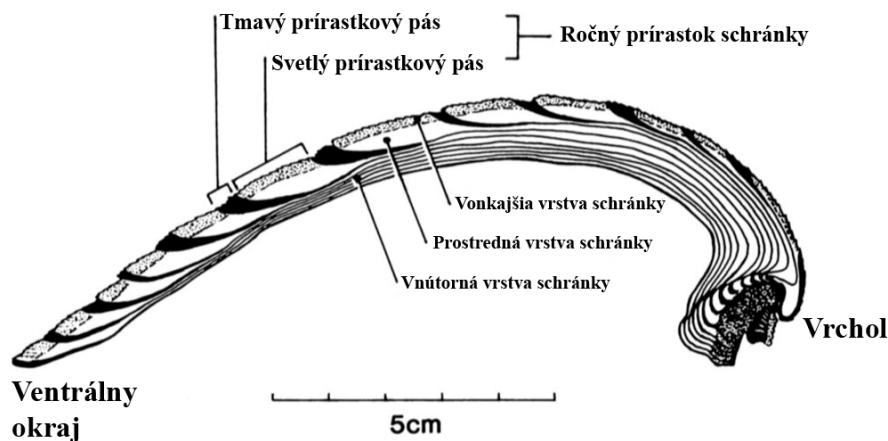
Táto idea však mohla byť aplikovaná až v dvadsiatom storočí po tom, ako sa podarilo preukázať súvislosť medzi vekom organizmov a markrami v dreve, resp. v kostnom tkanive (Barker, 1970 in: Gould et Jones, 1999). Obdobne, ako dendrochronológia predstavuje veľmi presnú metódu na určenie celkového veku stromov, rýchlosti ich rastu a klimatických zmien, predstavuje sclerochronológia jej náprotivok v prípade marinných prostredí sledujúc obdobné zmeny v kosterných častiach tiel organizmov (Hudson et al., 1976 in: Jones, 1983). Vzťah medzi rastom schránky a jednotlivými vonkajšími stimulmi je často tak úzky, že konkrétne akrečné štruktúry je možné priamo vzájomne korelovať s faktormi vedúcimi k ich vzniku (Jones et Quitmeyer, 1996). Možnosť sclerochronologickej analýzy každoročných prírastkov na schránkach výrazne dopomohla k porozumeniu rýchlosti rastu, dĺžky života a tým aj evolučných procesov u jednotlivých druhov lastúrnikov (Jones, 1983).

3.3 Prírastkové línie

3.3.1 Prírastkové línie a proces ich vzniku

Pod prírastkovými líniami vo všeobecnosti rozumieme štruktúry viditeľné na vonkajšom povrchu schránky väčšiny lastúrnikov, vrátane ustríc. Javia sa ako koncentrické kruhy, prípadne pásy (Jones et al., 1978). Sliznica plášťa v priebehu života organizmu vylučuje na aktívnych okrajoch a na vnútornom povrchu schránky CaCO_3 , čím je zabezpečený rast schránky do šírky, výšky a hrúbky tak, aby efektívne plnila svoju úlohu. Tento proces je aktívne ovplyvňovaný rozličnými faktormi vonkajšieho prostredia, medzi ktoré patria cykly dňa a noci, prílivu a odlivu i sezonalita v priebehu roka (Lutz et Rhoads, 1980). Nakoľko k akreácii CaCO_3 dochádza nepretržite, rozlišujeme viacero úrovní prírastkov od jednotlivých denných, až po ročné. Ročné prírastky pozostávajú z (vo väčšine prípadov) dvojice prírastkových pásov, pričom jeden je tenký a tmavý (v prechádzajúcom svetle sa javí ako priehľadný), druhý hrubší a svetlý (nepriehľadný) (Jones et Quitmeyer, 1996). Rozdielne optické vlastnosti pásov sú spôsobené typom materiálu, z ktorého pozostávajú. Jedná sa najmä o hustotu a orientáciou kalcitových kryštálov (Jones, 1983). Dlhé obdobie boli práve tmavé ročné prírastky považované za indikátor spomaleného rastu v chladnejšom období a teda za ukazovateľ ročných cyklov. Dnes už však vieme, že hoci tmavé pásy vznikajú naozaj každoročne, k ich tvorbe nedochádza striktne len počas (relatívne) najchladnejšieho obdobia v roku. Jones (1980) po preštudovaní značného

množstva recentného materiálu vyslovil názor, že proces tvorby tmavého prírastkového pásu môže súvisieť so spomalením rastu počas obdobia rozmnožovania. Krantz a kolektív (1984) a následne i Jones s Quitmeyerom (1996) dospeli štúdiou stabilných izotopov k záveru, že k produkcii tmavého prírastkového pásu dochádza často i počas období s najvyššou teplotou vody. Zriedka môže dokonca dochádzať ku vzniku dvojice tmavých pásov v priebehu roka, z ktorých jeden je tenší a menej výrazný (e.g., Grizzle et Lutz, 1988 in: Jones et Gould, 1999). Na základe týchto indícií môžeme predpokladať, že príčinou vzniku tmavého prírastkového pásu je nutná snaha organizmu „šetriť sily“, pričom dôvodom môže byť buď výrazná zmena teploty spojená s jej posunom k extrémnym hodnotám, alebo metabolická náročnosť obdobia rozmnožovania.



Obr. VI - Schématické vyobrazenie prírastkových pásov na dorzoventrálnom reze schránkou *Mercenaria*, sp. indet. (Jones et Quitmeyer, 1996 - upravené).

3.3.2 Využitie prírastkových línií v geobiológii a otázka možných dezinterpretácií

Nakoľko prírastkové línie patria medzi najvýraznejšie znaky schránky, stávajú sa pomerne často centrom záujmu a teda i kameňom úrazu vedeckých štúdií. Jednotlivé línie viditeľné na povrchu schránky totiž v zásade neodrážajú iba pravidelnú rytmickú akreciu CaCO_3 . Zatiaľ niektoré z povrchových línií naozaj súvisia s časovou periodicitou istého stupňa, ich značná časť vzniká náhle, ako produkt nepredvídateľných udalostí. Práve ku vzniku takýchto „stresových“ línií (shock rings) dochádza pri rôznych udalostiach stresového charakteru, postihujúcich živočícha počas života. Lastúrnik vplyvom vonkajšieho stimulu stiahne plášť, čo vedie k dočasnému prerušeniu tvorby CaCO_3 . I keď po pominutí stresového faktoru dôjde k opätovnému naštartovaniu kalcifikačného procesu, na schránke

zostane „jazva“ v tvare línie. Je známym faktom, že schránky plytkovodných druhov vykazujú vyšší počet „stresových“ línií, ako schránky druhov hlbokovodných. Fenomén je pravdepodobne spôsobený častejším výskytom stresových faktorov v prostredí oceánskeho šelfu (Merrill et al., 1965). Stresové línie spoločne s diskontinuitami rôzneho pôvodu výrazne znižujú jednoznačnosť líniového záznamu. Jednoduché počítanie línií na povrchu schránky, vedie v prípade jedincov v juvenilných štádiách k nadhodnoteniu veku a podhodnoteniu rýchlosti rastu. V prípade indivíduí v dospelom štádiu vývoja, je efekt opačný (Jones et al., 1978). Z týchto dôvodov predstavuje vhodnejšiu voľbu štúdiom prírastkových pásov na dorzoventrálnych rezoch, kde možnosť spomenutých komplikácií odpadá. V tomto prípade sa jednotlivé prírastky javia ako striedajúce sa dvojice svetlých a tmavých pásov, ležiace paralelne s akrečným povrchom schránky. Ich analýzou je možné s pomerne veľkou presnosťou rekonštruovať priebeh života konkrétneho jedinca, od informácií týkajúcich sa ontogenetického veku a rýchlosti rastu, až po jednotlivé obdobia rozmnožovania, či smrť (Jones, 1980).

3.3.3 História a vývoj určovania ontogenetického veku na základe prírastkových línií

Medzi prvými rozpoznal existenciu a význam prírastkových línií Barker, ktorý popísal ich základné skupiny u niekoľkých zástupcov morských lastúrníkov (Jones, 1983). Výrazný rozmach štúdia prírastkových línií a pásov na schránkach, prebehol následne v 60. a 70. rokoch dvadsiateho storočia, primárne ako výsledok práce geobiológov. Ich záujem sa zameriaval predovšetkým na ekonomicky významné druhy žijúce v plytkých moriach temperátneho pásma severnej pologule. Nízke zimné teploty, charakteristické pre nimi študovanú oblasť, spomaľujú rast a teda dochádza k vytváraniu onoho tmavého prírastkového pásu počas najchladnejšieho obdobia v roku (Jones et Quitmeyer, 1996). V súčasnosti vieme, že model vzniku jednotlivých prírastkov nie je konštantný. Faktor zemepisnej šírky, pri akomkoľvek rozložení pevnín a oceánov predstavuje v danom čase veľmi signifikantnú charakteristiku tak zrážkového režimu, ako i ročných teplotných pomerov. Pre vyššiu prehľadnosť môžeme na základe výsledkov štúdie Jonesa a Quitmeyera (1996) zadefinovať tri základné modely vzniku tmavých prírastkových pásov.

Model č.1 – ku vzniku tmavého prírastkového pásu dochádza počas najteplejšieho obdobia v roku. Týmto modelom môžeme charakterizovať nižšie latitudinálne oblasti.

Model č.2 – tmavý prírastkový pás vzniká počas najchladnejšieho obdobia v roku (na základe pôvodných prác všeobecne uplatňovaný model, v súčasnosti platný pre vyššie latitudinálne oblasti).

Model č.3 – ku vzniku tmavých pásov dochádza počas oboch extrémov.

Výsledky štúdie Jonesa s Quitmeyerom (1996) potvrdzujú, že v prípade (nepohyblivého) jedinca nedochádza ku zmene modelu prírastania schránky naprieč ontogenézou. Fakt je ľahko akceptovateľným, keď vezmeme v úvahu ekologickú a klimatickú stálosť prostredia po dobu života jednotlivca. Ako vyplýva z definícií, najdôležitejšiu rolu pri výbere modelu pre jednotlivé jedince zohráva latitudinálna dispozícia kolónie, ktorej sú súčasťou. Z tohto záveru môžeme predpokladať, že jedince prináležajúce k druhom so značným geografickým rozšírením, prípadne druhom kozmopolitným, nebudú vykazovať jednotný model prírastania. Príkladom aplikácie menej známeho modelu č. 1 môže byť *Gryphaea arcuata* (Lamarck) z jury Veľkej Británie študovaná Jonesom a Quitmeyerom, alebo pliocénna *Mercenaria campechiensis* (Gmelin) z „Pinecrets beds“ na Floride, analyzovaná Jonesom a Allmonom (Jones et Quitmeyer, 1996). Pri testovaní viacerých tak recentných, ako i fosílnych zástupcov rodu *Mercenaria*, zohrával latitudálny charakter areálu taktiež primárnu úlohu (Jones et Quitmeyer, 1996). Analýza prírastkových pásov recentných lastúrnikov sa v súčasnosti stala veľmi obľúbenou a dosahuje vysokej úspešnosti. Obdobne i v prípade dobre zachovaných fosílnych schránok je možné dosiahnuť prekvapivých výsledkov tak pri analýzach ontogenetického veku, ako i rastovej rýchlosti. V prípadoch, kedy majú dané fosílny druhy úzky vzťah k recentu, je možné identifikovať modely tvorby ročných prírastkov s veľkým stupňom dôveryhodnosti i bez použitia geochemických metód. Pokiaľ však fosílny druhy nemajú svoje moderné analógie, stáva sa interpretácia omnoho špekulatívnejšou. V takomto prípade je nevyhnutné, overiť jednoročnú periodicitu vzniku jednotlivých línií analýzou stabilných izotopov (Jones et Gould, 1999).

3.3.4 Izotopová analýza a jej využitie pre interpretáciu environmentálnych zmien

Proces ukladania CaCO_3 na akrečných okrajoch schránky v priebehu rastu je ovplyvňovaný rozličnými chemickými pochodmi v organizme, na ktorých sa odrážajú

podmienky panujúce v okolitej vode. Z tohto pohľadu sú veľmi dôležité zmeny v pomere izotopov kyslíka $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ v kalcite budujúcom schránku. Izotopové zloženie schránok fosílnych mäkkýšov, patrí medzi najširšie študované geochemické parametre. Je tomu tak najmä z dôvodu, že jeho hodnoty sú priamym odrazom fyzikálno-chemických podmienok okolia, kým vplyv fyziológie sa ukazuje ako zanedbateľný. Z pomedzi fyzikálnych veličín má najvýraznejší vplyv na pomer kyslíkových izotopov parameter teploty vody (Jones et Gould, 1999). Medzi teplotou morskej vody a pomerom kyslíkových izotopov v kalcitových schránkach mäkkýšov, platí obojstranný (uplatňuje sa taktiež inverzne) lineárny model. Podľa tohto modelu nízky pomer $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ korešponduje s vysokými teplotami vody a naopak (Epstein et al., 1953; Anderson et Arthur, 1983; Grossman et Ku, 1986 in: Jones et Gould, 1999). Pokiaľ teda organizmy žijú vo vodách podliehajúcich sezónnym zmenám teploty, zmeny izotopových pomerov túto periodicitu reflektujú. Popísaný jav je výrazný najmä počas včasných ontogenetických cyklov, charakteristických aktívnym rastom schránky v priebehu celého roku (Jones et al., 1983). Napríklad v prípade vyššie popísaného modelu č. 2 (stať 3.3.3), za predpokladu, že výkyvy v pomeroch kyslíkových izotopov korešpondujú s hlavnými prírastkami na schránke, bude tmavý pás charakterizovaný obohatením o izotopy reflektujúce studené zimné teploty. Pri modele č. 1 tomu bude obrátene.

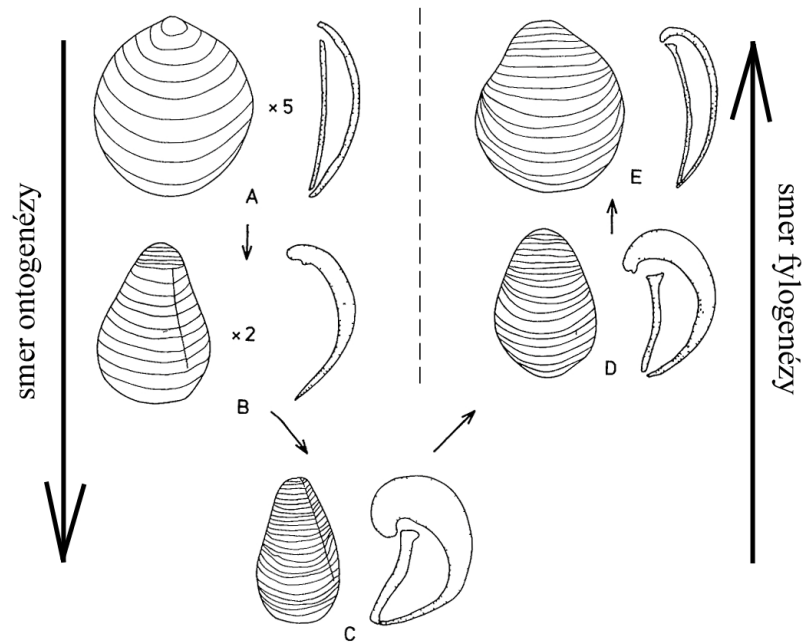
3.3.5 Ontogenetický rast a juvenilizácia

Šírka jednotlivých prírastkových pásov súvisí s ontogenetickou rýchlosťou rastu jedinca. Tá, ako ukazuje väčšina mäkkýšov, s rastúcim vekom klesá (Jones 1983). Ak teda predpokladáme, že model akrecie schránky sa v priebehu života organizmu nemení a rýchlosť rastu sa zvyčajne s narastajúcou telesnou veľkosťou znižuje (Bertalanffy, 1960 in: Kaufmann, 1981), mala by byť šírka pásov najväčšia v prípade včasných ontogenetických štádií a v priebehu ontogenézy postupne exponenciálne klesať (Jones et Gould, 1999). V prípade zástupcov rodu *Gryphaea*, odpovedá ontogenetický pokles vo veľkosti ročných prírastkov na ľavej miske formulácií Bertalanffyho rovnice, často využíwanej pri popise rastu schránok mäkkýšov (Gallucci et Quinn, 1979 in: Jones et Gould, 1999).

$$H_t = H_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]$$

Juvenilné štádiá ustríc sú charakteristické plochou a širokou schránkou. Až v priebehu rastu po prisadnutí dochádza k postupnému zväčšovaniu uhlu jej zakrivenia. Nárast pomeru dĺžka/výška v prípade adultných ontogenetických štádií, ako dôsledok menej

výrazného zakrivovania a teda splošťovania schránky je prejavom juvenilizácie. Lastúry descendentných generácií sa v porovnaní s generáciami ancestrálnymi, stávajú postupne v priebehu času plochejšími. Prejavuje sa podobnosť s juvenilmi ancestrálnej generácie (Jones et Gould, 1999).



Obr. VII - Podobnosť medzi juvenilmi ancestrálnej generácie a dospelými štádiami descendentov. A, B predstavujú násobne zväčšené juvenilné jedince, zatiaľ čo C, D a E jedince dospelé (Hallam, 1982 - upravené).

3.4 Heterochrónia a jej miesto vo fylogenetických radách ustríc

Je otázne, či niekedy nejaký druh fosílnych bezstavovcov, priťahoval viac pozornosti ako práve liasová ustrica *Gryphaea arcuata* (Lamarck) (Hallam, 1968). Prejavov heterochrónie na schránkach ustríc rodu *Gryphaea*, si všimol už A.E. Trueman v roku 1922. Jeho práca s názvom „**The use of Gryphaea in the correlation of the Lower Lias**“, výrazne ovplyvnila geobiológiu 20. storočia. Venoval sa v nej najmä stupňu zatáčania schránok, popísal však i trend zväčšovania telesnej veľkosti u liasových zástupcov tohto rodu. Trueman ako prvý formuloval záver, že evolúcia skupiny bola heterochronická (Jones et Gould, 1999). Napriek tomu, že niektoré jeho predpoklady sa v ďalších rokoch ukázali ako nesprávne, má obrovskú zásluhu na vzostupe záujmu o fylogenezu tejto skupiny. Hallam (1968, 1982) prehodnotil Truemanove závery a nadviazal na jeho dielo. Zmeny hodnôt biometrických parametrov schránok a z nich plynúcu podobnosť medzi juvenilmi

ancestorov a dospelými štádiami descendentov, vyhodnotil ako nezávislé na geografickom rozšírení i faciálnom charaktere sedimentu a pripísal ich teda evolučnému procesu. Napriek tomu, že nárast telesnej veľkosti naprieč líniou pripisoval skôr dlhšiemu veku dožitia descendentných druhov (práve kvôli vyššie popisovaným nedostatkom vtedajších metód určovania veku) ako zmenám v rýchlosti rastu vyslovil názor, že u rodu *Gryphaea* sú badateľné prejavy juvenilizácie. Hallamove závery sa neskôr stali východiskom pre štúdiu Jonesa s Gouldom (1999), ktorí spracovali pomerne rozsiahlu zbierku fosílného materiálu, s cieľom zdefinovať mimo iné rastovú rýchlosť v jednotlivých krokoch ontogenézy. Spoločne dospeli k jednoznačnému záveru a síce, že vzostup telesnej veľkosti v priebehu fylogenézy, je prejavom pedomorfózy. Vývoj smeruje k plochejším, širším, tenším a výrazne menej zatočeným schránkam. U schránok vo veku jedného roku nebola spozorovaná výraznejšia tvarová ani veľkostná zmena v rámci rady. Ruka v ruke s ontogenetickým vekom, však postupne dochádza k hromadeniu rozdielov. Končiac piatym rokom života, už sú schránky posledného druhu z rady v niektorých parametroch takmer dvojnásobkom schránok pôvodného druhu *G. arcuata* (Lamarck). Ku vzostupu telesnej veľkosti v priebehu fylogenézy dochádza výhradne vďaka rýchlejšiemu rastu v jednotlivých rokoch ontogenetického vývoja. Samotná dĺžka života sa skôr skracuje. V rámci študovaného súboru (v 3 oddelených populáciách) sa jedince najmladších (a najväčších) druhov nedoživali viac ako 13 rokov, kým jedince najstarších (a najmenších) druhov dosahovali ontogenetického veku v rozmedzí 15-20 rokov (Jones et Gould, 1999). Práve prípad tzv. „Truemanovej gryphaeovej línie“ a dielo Jonesa s Gouldom, sa pre nás stáva inšpiráciou pre štúdiu juvenilizácie v prípade ustričného druhu *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck).

4 *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck), súčasný pohľad na systematiku

Kmeň: *Mollusca* Linné, 1758

Trieda: *Bivalvia* Linné, 1758

Podtrieda: *Pteriomorphia* Beurlen, 1944

Rad: *Pterioidea* Newell, 1965

Podrad: *Ostreina* Ferussac, 1822

Nadčľaď: *Ostreoidea* Rafinesque, 1815

Čľaď: *Gryphaeidae* Vialov, 1936

Podčeľaď: *Exogyrinae* Vialov, 1936

(Labajová, 2004)

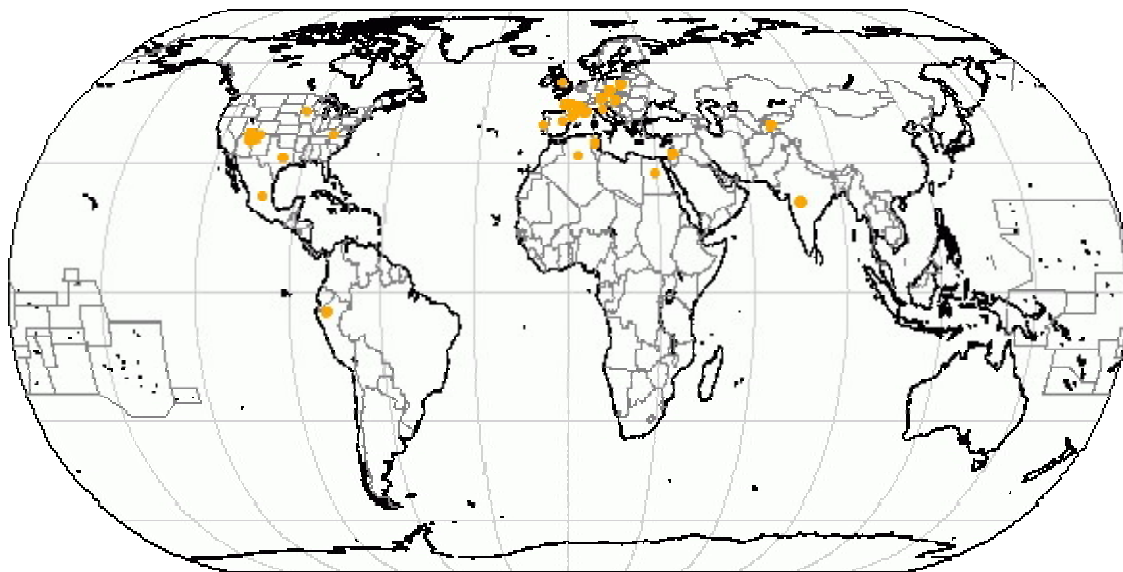
Rod: *Rhynchostreon* Bayle, 1878

Typický druh: *Rhynchostreon chapteri* (Bayle) = *Rh. suborbiculatum* (Lamarck)

Stratigrafický výskyt: cenoman, vrchná krieda

Geografický výskyt: Značný - Európa, Stredná Ázia, India, Severná Afrika, Amerika (Južná, Severná i Stredná).

Diagnóza: Stredne veľká, inekviválna schránka okrúhleho obrysu, niekedy pretiahnutá v smere výšky. Vrchol exogyroidne stočený k zadnému okraju schránky. Ľavá miska výrazne hlbšia, klenutá, s naznačenou radiálnou brázdou na vonkajšej strane blízko zadného okraja. Povrch misky je hladký. Pravá miska plochá, viečkovitá, alebo až slabo konvexná. Skulptúru jej vonkajšieho povrchu tvoria šupinovito odstavajúce okraje prírastkových lamel. Plôška pripevnenia malá, často nezreteľná. Chomata chýbajú (Záruba, 1972,1996).



Obr. VII – Schématické vyobrazenie geografického rozšírenia kriedových sedimentov s výskytom ustríc rodu *Rhynchostreon* Bayle, 1878 (www.paleodb.org – doplnené podľa Zárubu 1972, 1996).

Druh: *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck)

Synonymá: *Rhynchostreon chapteri* (Bayle), *Exogyra columba* (Lamarck)

Poznámka: Na základe dlhodobo známej veľkostnej a tvarovej variability schránok druhu *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck), sa ujalo používanie troch nasledovných „variet“, sledujúc jednotlivé veľkostné triedy v rámci druhu:

Minor - veľkosť pod 25mm

Intermedia - veľkosť v rozmedzí 25-50 mm

Major - veľkosť nad 50 mm

(Videt et Neraudeau, 2003)

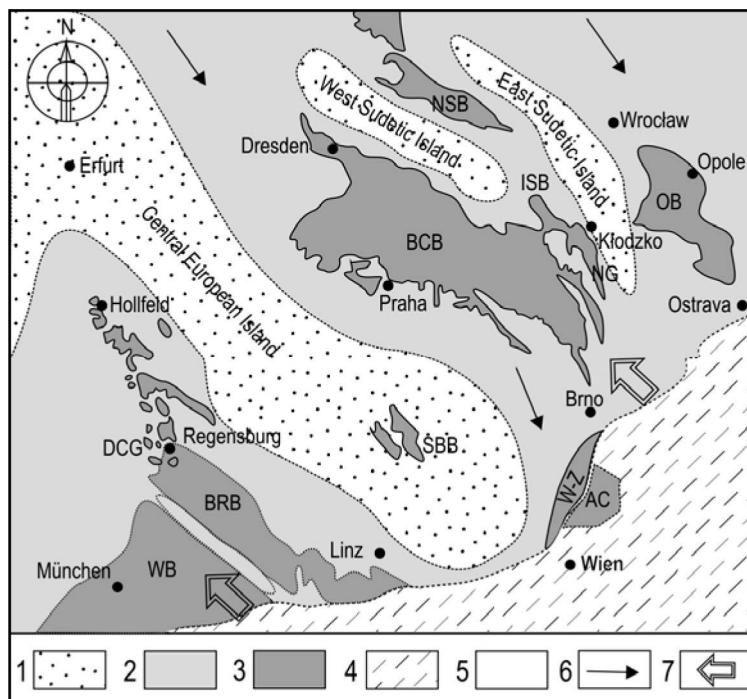
Rozdelenie, ktorého hranice sú v podstate ľubovoľné (Videt et Neraudeau, 2003), sa začalo využívať i v českej geologickej obci. Autori (e.g. Dražhota, 1995) vo svojich prácach spomínajú výskyt veľkých i malých „foriem“ ustríc tohto druhu, z viacerých lokalít na území ČKP. Nakoľko sa jedná o istú formu neformálneho členenia domnievame sa, že jeho využívanie v budúcnosti (i keď bezpochyby doteraz zohralo svoju kladnú úlohu) nie je úplne správne, môže viesť k dezinterpretáciám a prehlbovať frustráciu. I preto zastávame názor, že je potrebné venovať zvýšenú pozornosť riešeniu situácie vo vnútri druhu.

5 Kriedová história Českého masívu

5.1 Úvod do kriedovej paleogeografie strednej Európy

Rekonštruovať kriedovú paleogeografiu strednej Európy je pomerne obtiažne, nakoľko rozľahlé územia boli počas vrchnej kriedy ovplyvnené inverziou vedúcou k denudácií jurských a spodnokriedových sedimentov. Počas neogénu to bol zase proces naklápania a zdvyhu časti stredoeurópskej oblasti (v dôsledku Alpínskej orogenézy), čo spoločne s ďalšími udalosťami vyústilo do rozsiahlej erózie vrchnokriedových uloženín. V priebehu počiatkových kriedových období prevládajú terigénne sedimenty, ohraničené aktívnymi poklesávajúcimi panvovými štruktúrami. V dôsledku známej cenomansko-turónskej transgresie, charakteristickej najväčším vzostupom morskej hladiny počas fanerozoika, transgredujú kriedové sedimenty na horniny proterozoika, spodného paleozoika, kryštaliník a plutónov, sedimenty paniev permokarbónu i staršie mezozoické sledy. Zaplavovanie starších celkov viedlo ku vzniku morských úžin medzi dnešnou oblasťou Sudet, Čiech a Rýnskeho masívu, ktoré spájali severnú časť Tethydy s boreálnymi bazénmi severozápadnej Európy. Rozšírenie spodnokriedových kontinentálnych uloženín, výskyt pieskovcov vznikajúcich v prostredí okrajových morí i prítomnosť zaoblených fragmentov spodnokriedových hornín v mladších sedimentoch, to všetko sú faktory dokladujúce existenciu viacerých ostrovov prislúchajúcich k rozsiahlej pevnine (Voigt et Wagreich et al., 2008). Jej brehy obmývali vody dvoch oceánov, pričom na západe išlo o postupne expandujúci proto-Atlantik a na juhozápade o uzatvárajúci sa oceán Neotethys (Ziegler, 1990). Plytké epikontinentálne moria, ktoré sa v tejto dobe rozprestierali na území dnešnej

strednej a severozápadnej Európy, sa popri morských oblastiach rozprestierajúcich sa na území Afriky a Ázie radili k najrozsiahlejším plytkovodným oblastiam v ére fanerozoika (Andrew et al., 2010).



Obr. VIII – Zjednodušená paleogeografická mapa strednej Európy v období turónu. 1 – vynorené oblasti; 2 – epikontinentálne moria; 3 – dochované kriedové panvy; 4 – hlbokovodné panvy; 5 – vonkajší okraj alpských a karpatských príkrovov; 6 - studené hlbokovodné prúdy; 7 – teplé povrchové prúdy (Valečka et Skoček, 1991 [in](#): Čech, 2011)

5.2 Paleoklíma a sezonalita v kriedovom mori

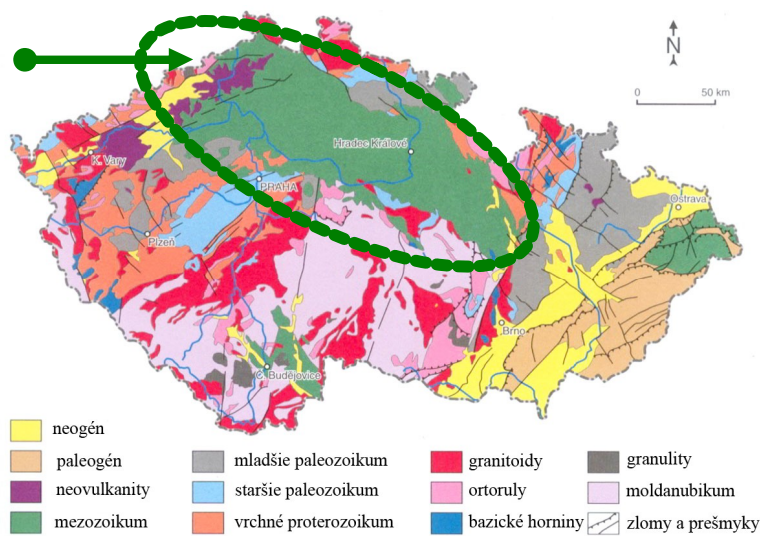
Kriedová perióda je všeobecne považovaná za teplé obdobie. Povahu globálneho oceánskeho prúdenia v priebehu kriedy ovplyvňovalo najmä rozloženie morských prepojení medzi panvami severného a južného Atlantiku. Na základe meraní stabilných izotopov kyslíka v schránkach morskej fauny sa domnievame, že SST (teplota povrchovej vrstvy morskej vody) sa v nízkych zemepisných šírkach pohybovala v rozmedzí 31-33 °C (Kolodny et Raab 1988; Wilson et Norris 2001 [in](#): El-Shazly et al., 2011). Vo vysokých zemepisných šírkach kladieme túto hodnotu blízko úrovne 16 °C (Huber et al. 1995 [in](#): El-Shazly et al., 2011). Predpokladá sa, že v priebehu zopár krátkych období počas vrchnej kriedy, boli polárne oblasti pokryté polárnymi čiapočkami. Tieto sú spoločne s ochladením známe i v cenomane a turóne (e.g., Voigt et Wiese 2000; Stoll et Schrag 2000; Borneman

et al. 2008; Wiese et al. 2009 in: El-Shazly et al., 2011). Teplotná sezonalita v priebehu roku, sa pohybovala v rozsahu 7-12 °C (údaj počítaný pre hodnoty salinity v rozpätí 34-36,5 ‰) (Steuber, 1999). Domnievame sa, že tieto východiská predstavujú pomerne dobrý základ pre využitie sclerochronologických metód štúdia, pri poznávaní kriedovej bioty.

5.3 Česká kriedová panva

5.3.1 Stručná charakteristika a geografická poloha

Česká kriedová panva (ČKP) v súčasnosti predstavuje najväčší reliktný sedimentárny priestor na území Českej republiky (Chlupáč et al., 2002). Svojím rozsahom (300km na dĺžku a 100 km na šírku), zaberá značnú plochu v severnej časti Českého masívu (Uličný et al., 2009). Jej výplň tvoria platformné sedimenty kriedového veku, rozprestierajúce sa medzi Drážďanmi na severozápade a Brnom na juhovýchode. Hoci v súčasnosti je priestor separovaný od susedných kriedových bazénov, paleogeografické rekonštrukcie poukazujú na fakt ich vzájomnej komunikácie. Dochádzalo ku nej prostredníctvom úzkych prielivov, v čase vysokej hladiny svetového oceánu (Klein et al., 1979; Meyer et al., 1981; Skoček et Valečka, 1983 in: Valečka et Skoček, 1991). Uloženíny českej kriedovej panvy sedimentovali v prostredí plytkého epikontinentálneho mora, ktoré na severovýchode hraničilo s oceánskymi sedimentačnými priestormi (Čech et al., 1980; Wiese et al. 2004).



Obr. IX – Zjednodušená, schematická mapa Českej republiky (podľa podkladov Českého geologického ústavu v Prahe). Zelená šípka označuje ČKP (Chlupáč et al., 2002 - upravené).

5.3.2 Stratigrafické členenie

Sedimentárny sled ČKP je záznamom kontinuálnej sedimentácie, ktorej procesy počínajú včasným cenomanom a terminujú v období santónu (Skoček et Valečka, 1983; Valečka et Skoček, 1991; Uličný et al., 1997). Vrstevná sekvencia pozostáva z dvoch jednotiek a to z bazálnych kontinentálnych uloženín (o mocnosti max. 20-40 m) a sedimentov morských, ležiacich v ich nadloží (o mocnosti až 1000m). Tieto členíme na základe litologických podkladov na osem litostratigrafických jednotiek, zaradených do šiestich súvrství (Čech et al., 1980). Nižšie predkladáme ich výpis i s charakteristikami litologických celkov, v ktorých sú zastúpené ustrice druhu *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck).

Litostratigraficky sa ČKP delí na:

1 - Perucko-korycanské súvrstvie

1,a - Perucké vrstvy

1,b - Korycanské vrstvy sú produktom veľkej cenomanskej transgresie, čo sa podpisuje i na ich litologickom charaktere. Nakoľko transgresné udalosti v priebehu cenomanu nepredstavovali jednorázový akt, sú v morskom korycanskom vývoji zastúpené i sedimenty sladkovodné, prípadne uloženiny prechodných prostredí. V typických svetlo šedých alebo hrdzavo sfarbených pieskovcoch s kaolinickou základnou hmotou sa vyskytujú polohy jemnozrných zlepcov, prípadne prachovcov. Práve horizont šedo sfarbených prachovcov odráža tzv. Bonarelliho event, známy tiež ako OAE II. Jedná sa o záznam globálnej udalosti, pri ktorej došlo k uloženiu vrstvy sedimentov bohatých na uhlík. Ako dôvod vzniku vrstvy sa skloňuje buď anoxia, ktorá bránila rozkladu organickej hmoty vo vodnom stĺpci, alebo zvýšený prílev povrchovej vody bohatej na organiku. Typické zelenavé sfarbenie vo vrchnej časti sekvencie, je spôsobené prímiesou glaukonitu (Chlupáč et. al., 2002; Coccioni et Luciani, 2004).

2 - Bělohorské súvrstvie predstavuje etapu postupného prehlbovania bazénu, spojenú s rozšírením areálu morskej sedimentácie. Na báze Bělohorského súvrstvia sa nachádza glaukonitová vrstvička bohatá na fosfáty, dokladujúca kondenzovanú sedimentáciu. V jej nadloží ležia prevažne svetlo šedé a žltavé slieňovce s prachovou prímiesou – opuky, typické pre sedimentáciu v odľahlejších častiach panvy. Vysoká úroveň morskej hladiny spojená s nedostatkom klastického materiálu v centrálnych oblastiach panvy, vyústila do hemipelagickej karbonátovej sedimentácie. V oblastiach, kam prínos piesčitého materiálu

zasahoval vo väčšej miere, prevládajú kremenné kvádrové pieskovce, v najvyšších polohách taktiež s obsahom glaukonitu (Clupáč et al., 2002; Voigt et Wagreich et al., 2008).

3 - Jizerské súvrstvie zachytáva ďalšiu etapu vrchnokriedovej transgresie. Plocha vodnej hladiny panvy sa i naďalej zväčšuje, pričom v odľahlých oblastiach pretrváva sedimentácia vápnených ílovcov, slieňovcov a opúk. V okrajových častiach panvy v dosahu prínosu klastického materiálu, sa hromadia telesá kvádrových alebo slienitých pieskovcov značnej mocnosti.

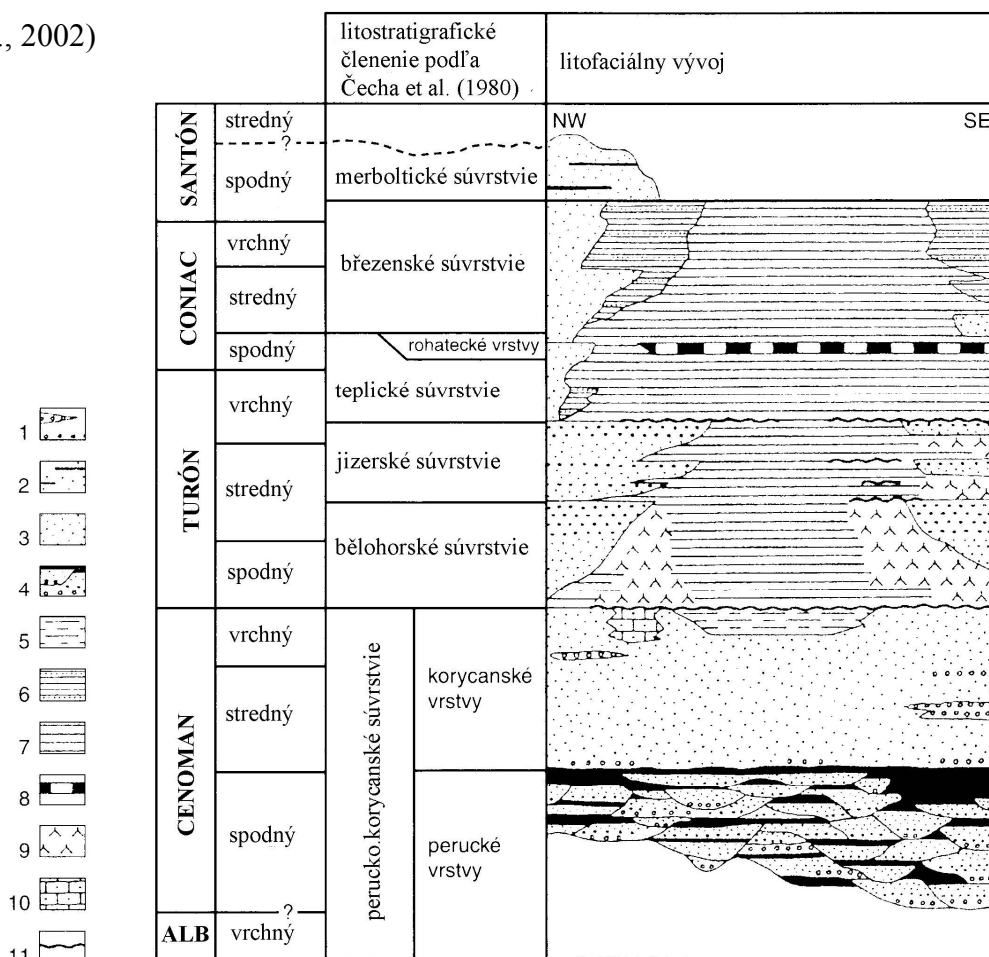
4 - Teplické súvrstvie

Jeho súčasťou sú aj **rohatecké vrstvy**

5 - Březenské súvrstvie

6 - Merboltické súvrstvie

(Clupáč et al., 2002)



Obr. X - Litologický prehľad sedimentov ČKP. 1 – zlepenec; 2 – pieskovce; 3 – pieskovce s vložkami ílovcov; 4 – cyklické striedanie zlepenčov, pieskovcov a ílovcov; 5 – prachovce; 6 – vápnené ílovce s vložkami pieskovcov; 7 – vápnené ílovce až biomikritické vápence; 8 – rohatecké vrstvy; 9 – slieňovce (opuky); 10 – bioklastické vápence; 11 – glaukonitické obzory na hiátových plochách

(Valečka, 1999 in: Chlupáč et. al, 2002)

6 Záver

Frustrácia z tvarovej a veľkostnej variability ustríc druhu *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck) je dlhodobo známym fenoménom. Vplyvom technologického pokroku posledných desaťročí sa dostávajú do popredia moderné analytické metódy, umožňujúce nahliadnúť hlbšie pod povrch tradičných evolučných otázok. Inšpirovaný prácou Jonesa s Gouldom (1999) sme dospeli k záveru, že ich využitie je nielen veľkým prínosom, ale v zásade i nevyhnutnosťou pri akomkoľvek pokuse o dôveryhodnú interpretáciu. Myšlienka, že veľkostná variabilita v rámci tohto druhu je pravdepodobne prejavom juvenilizácie sa objavuje už v štúdií Videta s Néraudeauom (2003), ktorí však vzhľadom k rekryštalizácii schránok nemali možnosť aplikovať niektoré kľúčové postupy. Výskyt ustričného druhu *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck) je potvrdený z obrovskej rady lokalít v rámci českej kriedovej panvy. Je to práve súhra hojného výskytu, unikátneho zachovania a variability litologických pomerov, čo nám do budúcnosti sprostredkúva unikátnu východiskovú pozíciu pre pokračovanie v ich diele, prípadnú podporu nimi vyslovených záverov a tým i pre ďalší krok k rozlúsknutiu problému značne presahujúceho regionálny rozmer. Pevne veríme, že populačná analýza pozostávajúca z biometrickej štúdie schránok a podporená výsledkami analýzy stabilných izotopov $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ z jednotlivých prírastkových pásov, dá do budúcnosti možnosť kompletného a dôveryhodného riešenia problému. Umožní nám dospieť k uspokojivým záverom a posunúť poznanie o krok vpred.

7 Použitá literatura

Alberch, P., Gould, S. J., Oster, G. F., Wake, D. B. 1979. *Size and shape in ontogeny and phylogeny*. Paleobiology, Vol. 5, No. 3. (Summer, 1979), pp. 296- 317.

Anderson, T. F., Arthur, M. A. 1983. *Stable isotopes of oxygen and carbon and their application to sedimentologic and environmental problems*. In: M. A. Arthur, organizer. Stable isotopes in sedimentary geology. SEPM Short Course 10:1- 151. In: Jones, D.S., Gould, S.J. 1999. *Direct measurement of age in fossil Gryphaea: the solution to a classic problem in heterochrony*. Paleobiology, Vol. 25, No.2 (Spring, 1999), pp. 158–187.

Andrew, J. M., Uličný, D., Hampson, G.J., Allison, P.A., Gorman, G.J., Piggott, M.D., Wells, M.R., Pain, CH.C. 2010. *Modelling tidal current-induced bed shear stress and palaeocirculation in an epicontinental seaway: the Bohemian Cretaceous Basin, central Europe*. Sedimentology (2010) 57, pp. 359-388.

Barker, R. M. 1970. *Constituency and origins of cyclic growth layers in pelecypod shells*. Ph.D. dissertation. University of California, Berkeley In: Jones, D.S., Gould, S.J. 1999. *Direct measurement of age in fossil Gryphaea: the solution to a classic problem in heterochrony*. Paleobiology, Vol. 25, No.2 (Spring, 1999), pp. 158–187.

Bertalanffy, L. von. 1960. *Principles and theory of growth*. In: Kaufmann, K. W. 1981. *Fitting and using growth curves*. Oecologia, Vol. 49, No.3 (1981), pp. 293-299.

Bornemann, A., Norris, R.D., Friedrich, O., Beckmann, B., Schouten, S., Damsté, J. S., Vogel, J., Hofmann, P., Wagner, T. 2008. *Isotopic evidence for glaciation during the Cretaceous supergreenhouse*. Science 319(5860), 189–192. In: El-Shazly, S., Košťák, M., Abdel-Gawad, G., Kloučková, B., Saber, S.G., Salama, Y.F., Mazuch, M., Žák, K. 2011. *Carbon and oxygen stable isotopes of selected Cenomanian and Turonian rudists from Egypt and Czech Republic, and a note on changes in rudist diversity*. Bulletin of Geosciences, Vol. 86, No. 2, pp. 209-226.

Coccioni, R., Luciani, V. 2004. *Planktonic foraminifera and environmental changes across the bonarelli event (OAE II, Latest Cenomanian) in its type area: A high-resolution study from the Tethyan reference bottaccione section (Gubbio, Central Italy)*. Foraminiferal Research, Vol. 34, No. 2, pp. 109–129.

Čech, S. 2011. *Paleogeography and stratigraphy of the Bohemian cretaceous basin (Czech Republic) – An Overview*. The open Congress ČGS and SGS, Moníec, September 22-25, 2011, pp. 18-21.

Čech, S., Kříž, J., Klein, V., Valečka, J. 1980. *Revision of the Upper Cretaceous stratigraphy of the Bohemian Cretaceous Basin*. Věstník Ústředního Ústavu Geologického 55, pp. 277-296.

Drahota, P. 1995. *Rhynchostreon suborbiculatum (Lamarck) a jeho výskyt v kolínské oblasti české křídové tabule*. Bohemia centralis 24: 5-16, str. 5-16.

El-Shazly, S., Košťák, M., Abdel-Gawad, G., Kloučková, B., Saber, S.G., Salama, Y.F., Mazuch, M., Žák, K. 2011. *Carbon and oxygen stable isotopes of selected Cenomanian and Turonian rudists from Egypt and Czech Republic, and a note on changes in rudist diversity*. Bulletin of Geosciences, Vol. 86, No. 2, pp. 209-226.

Epstein, S., R. Buchsbaum, H. Lowenstam, and H. Urey. 1953. *Revised carbonate-water isotopic temperature scale*. Geological Society of America Bulletin 64:1315-1326. **In:** Jones, D.S., Gould, S.J. 1999. *Direct measurement of age in fossil Gryphaea: the solution to a classic problem in heterochrony*. Paleobiology, Vol. 25, No.2 (Spring, 1999), pp. 158–187.

Gallucci, V. F., and T. J. Quinn II. 1979. *Reparameterizing, fitting, and testing a simple growth model*. Transactions of the American Fisheries Society 108:14-25. **In:** Jones, D.S., Gould, S.J. 1999. *Direct measurement of age in fossil Gryphaea: the solution to a classic problem in heterochrony*. Paleobiology, Vol. 25, No.2 (Spring, 1999), pp. 158–187.

Grizzle, R. E., and R. A. Lutz. 1988. *Descriptions of macroscopic banding patterns in sectioned polished shells of Mercenzaria mlercenaria from southern New Jersey*. Journal

of Shellfish Research 7:367-370. **In:** Jones, D.S., Gould, S.J. 1999. *Direct measurement of age in fossil Gryphaea: the solution to a classic problem in heterochrony*. Paleobiology, Vol. 25, No.2 (Spring, 1999), pp. 158–187.

Grossman, E. L., and T.-L. Ku. 1986. *Oxygen and carbon isotopic fractionation in biogenic aragonite: temperature effects*. Chemical Geology (Isotope Geoscience Section) 59:59-74. **In:** Jones, D.S., Gould, S.J. 1999. *Direct measurement of age in fossil Gryphaea: the solution to a classic problem in heterochrony*. Paleobiology, Vol. 25, No.2 (Spring, 1999), pp. 158–187.

Hallam, A. 1968. *Morphology, palaeoecology and evolution of the genus Gryphaea in the British Lias*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences, Vol. 254, No. 792 (Aug. 22, 1968), pp. 91-128.

Hallam, A. 1982. *Patterns of speciation in Jurassic Gryphaea*. Paleobiology, Vol. 8, No. 4 (Autumn, 1982), pp. 354-366.

Huber, B.T., Hodell, D.A.&Hamilton, C.P. 1995. *Middle-Late Cretaceous climate of the southern high latitudes: Stable isotopic evidence for minimal equator-to-pole thermal gradients*. Geological Society of America Bulletin 107, 1164–1191. **In:** El-Shazly, S., Košťák, M., Abdel-Gawad, G., Kloučková, B., Saber, S.G., Salama, Y.F., Mazuch, M., Žák, K. 2011. *Carbon and oxygen stable isotopes of selected Cenomanian and Turonian rudists from Egypt and Czech Republic, and a note on changes in rudist diversity*. Bulletin of Geosciences, Vol. 86, No. 2, pp. 209-226.

Hudson, J. H., E. Shinn, R. Halley, and B. Lidz. 1976. *Sclerochronology: A new tool for interpreting past environments*. Geology 4: 361-64. **In:** Jones, D.S. 1983. *Sclerochronology: Reading the Record of the Molluscan Shell: Annual growth increments in the shells of bivalve molluscs record marine climatic changes and reveal surprising longevity*. American Scientist, Vol.71, No. 4 (July-August 1983), pp. 384-391.

Chlupáč, I., Brzobohatý, R., Kovanda, J., Stráník, Z. 2002. *Geologická minulost České republiky*. Vyd.2., Academia, Praha, 436str.

- Jones, D.S. 1980. *Annual Cycle of Shell Growth Increment Formation in Two Continental Shelf Bivalves and its Paleoecologic Significance*. *Paleobiology*, Vol.6 , No.3 (Summer, 1980), pp. 331-340
- Jones, D.S. 1983. *Sclerochronology: Reading the Record of the Molluscan Shell: Annual growth increments in the shells of bivalve molluscs record marine climatic changes and reveal surprising longevity*. *American Scientist*, Vol.71, No. 4 (July-August 1983), pp. 384-391.
- Jones, D.S., Gould, S.J. 1999. *Direct measurement of age in fossil Gryphaea: the solution to a classic problem in heterochrony*. *Paleobiology*, Vol. 25, No.2 (Spring, 1999), pp. 158–187.
- Jones, D. S., Quitmyer, I. R. 1996. *Marking time with bivalve shells: oxygen isotopes and season of annual increment formation*. *Palaios*, Vol. 11, No. 4 (Aug., 1996), pp. 340-346.
- Kaufmann, K. W. 1981. *Fitting and using growth curves*. *Oecologia*, Vol. 49, No.3 (1981), pp. 293-299.
- Jones, D. S., Thompson, I., Ambrose, W. G. 1978. *Age and growth rate determinations for the Atlantic surf clam *Spisula solidissima* based on internal growth lines in shell cross-sections*. *Marine Biology*, Vol. 47, pp. 63-70.
- Klein, V., Muller, V., Valečka, J. 1979. *Lithofazielle und paläogeographische Entwicklung des Bohmischen Kreidebeckens*. *Aspekte der Kreide Europas*. IUGS Series A 6, 435-446.
- In: Valečka, J., Skoček, V. 1991. *Late Cretaceous lithoevents in the Bohemian Cretaceous Basin, Czechoslovakia*. *Cretaceous Research*, Vol. 12 (1991), pp. 561-577.
- Kolodny, Y., Raab, M. 1988. *Oxygen isotopes in phosphatic fish remains from Israel: Paleothermometry of tropical Cretaceous and Tertiary shelf waters*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 64, 59–67. In: El-Shazly, S., Košťák, M., Abdel-Gawad, G., Kloučková, B., Saber, S.G., Salama, Y.F., Mazuch, M., Žák, K. 2011. *Carbon and oxygen stable isotopes of selected Cenomanian and Turonian rudists from Egypt and Czech Republic, and a note on changes in rudist diversity*. *Bulletin of Geosciences*, Vol. 86, No. 2, pp. 209-226.

Krantz, D. E., Jones, D. S., Williams, D. F. 1984. *Growth rates of the sea scallop, Placopecten magellanicus, determined from the $^{18}O/^{16}O$ record in shell calcite*. Biological Bulletin, 167 (August, 1984), pp.186- 199.

Labajová, E. 2004. *Cenomanské ustrice z orlovských pieskovec od Považského hradu*. Diplomová práca, Katedra geológie a paleontológie UK, Bratislava, 88 str.

Malchus, N., 1990. *Revision der Kreide - Austern (Bivalvia: Pteriomorphia) Ägyptens (Biostratigraphie, Systematik)*. Berliner geowissenschaftliche Reihe. A. Band 125., pp. 90.

McNamara, J. K. 1982. *Heterochrony and phylogenetic trends*. Paleobiology, Vol. 8, No. 2 (Spring, 1982), pp. 130-142.

Merrill, A. S., Posgay, J.A., Nichy, F.E. 1965. *Annual marks on the shell and ligament of the sea scallop (Placopecten magellanicus)*. Fishery Bulletin, Vol. 65, No. 2, pp. 299-311.

Meyer, R., Lange, H., Risch, H. 1981. *Kreide nordlich der Alpen*. Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:500 000 (eds Haunschild, H. et Jerz, H.), pp. 68-78 (Bayerisches Geologisches Landesamt). **In:** Valečka, J., Skoček, V. 1991. *Late Cretaceous lithoevents in the Bohemian Cretaceous Basin, Czechoslovakia*. Cretaceous Research, Vol. 12 (1991), pp. 561-577.

Moore R. C. 1979. *Treatise on Invertebrate Paleontology, N 3 (of 3), Mollusca 6 (Bivalves - Oysters)*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence, Kansas, 1224 p.

Rhoads D. C., Lutz, R.A. 1980. *Skeletal growth of aquatic organisms*. Plenum, New Yersey, 750 p.

Skoček, V., Valečka, J. 1983. *Paleogeography of the Late Cretaceous Quadersandstein of Central Europe*. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, Vol. 44 (1983), pp.71-92.

Špínar, Z. 1960. *Základy paleontologie bezobratlých*. Academia, Praha, 834 str.

Steuber, T. 1999. *Isotopic and chemical intra-shell variations in low-Mg calcite of rudist bivalves (Mollusca-Hippuritacea): disequilibrium fractionations and late Cretaceous seasonality*. International Journal of Earth Sciences, Vol. 88 (1999), pp. 551–570.

Stoll, H.M. et Schrag, D.P. 2000. *High resolution stable isotope records from the Upper Cretaceous rocks of Italy and Spain: Glacial episodes in a greenhouse planet?* Geological Society of America Bulletin 112, 308–319. In: El-Shazly, S., Košťák, M., Abdel-Gawad, G., Kloučková, B., Saber, S.G., Salama, Y.F., Mazuch, M., Žák, K. 2011. *Carbon and oxygen stable isotopes of selected Cenomanian and Turonian rudists from Egypt and Czech Republic, and a note on changes in rudist diversity*. Bulletin of Geosciences, Vol. 86, No. 2, pp. 209-226.

Švagrovský, J. 1976. *Základy systematickej zoopaleontológie I, Evertebrata*. Slov. pedag. Nakl., Bratislava, 579 str.

Uličný, D., Kvaček, J., Svobodová, M., Špičáková, L. 1997. *High-frequency sea-level fluctuations and plant habitats in Cenomanian fluvial to estuarine succession: Pecínov quarry, Bohemia*. Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology, Vol. 136, No. 1, pp165-197.

Uličný, D., Špičáková, L., Grygar, R., Svobodová, M., Čech, S., Laurin, J. 2009. *Palaeodrainage systems at the basal unconformity of the Bohemian Cretaceous Basin: roles of inherited fault systems and basement lithology during the onset of basin filling*. Bulletin of Geosciences, Vol. 84, No.4, pp. 577–610.

Valečka, J., Skoček, V. 1991. *Late Cretaceous lithoevents in the Bohemian Cretaceous Basin, Czechoslovakia*. Cretaceous Research, Vol. 12 (1991), pp. 561-577.

Videt, B., Néraudeau, D. 2003. *Variabilité et hétérochronies chez l'exogyre Rhynchostreon suborbiculatum (Lamarck, 1801) (Bivalvia : Ostreoidea : Gryphaeidae) du Cénomaniens et du Turonien inférieur des Charentes (SW France)*. Palevol 2 (2003), pp. 565-576

Voigt, S., Wiese, F. 2000. *Evidence for Late Cretaceous (Late Turonian) climate cooling from oxygen-isotope variations and palaeobiogeographic changes in Western and Central*

Europe. Journal of the Geological Society of London 157, 737–743. **In:** El-Shazly, S., Košťák, M., Abdel-Gawad, G., Kloučková, B., Saber, S.G., Salama, Y.F., Mazuch, M., Žák, K. 2011. *Carbon and oxygen stable isotopes of selected Cenomanian and Turonian rudists from Egypt and Czech Republic, and a note on changes in rudist diversity*. Bulletin of Geosciences, Vol. 86, No. 2, pp. 209-226.

Voigt, S., Wagreich, M., Surlyk, F., Walaszczyk, I., Uličný, D., Čech, S., Voight, T., Wiese, F., Wilmsen, M., Niebuhr, B., Reich, M., Funk, H., Michalík, J., Jagt, J.W.M., Felder, P.J., Schulp, A.S. 2008. Cretaceous In: McCann, T. 2008. *Geology of Central Europe Volume 2-Mesozoic and Cenozoic*. Geological Society, London, pp. 923-998.

Wiese, F., Čech, S., Ekrt, B., Košťák, M., Mazuch, M., Voight, S. 2004. *The Upper Turonian of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic) exemplified by the Úpohlavy working quarry: integrated stratigraphy and palaeoceanography of a gateway to the Tethys*. Cretaceous Research 25 (2004), pp.329-352.

Wilson, P.A., Norris, R.D. 2001. *Warm tropical ocean surface and global anoxia during the mid-Cretaceous period*. Nature 412, pp. 425–429. **In:** El-Shazly, S., Košťák, M., Abdel-Gawad, G., Kloučková, B., Saber, S.G., Salama, Y.F., Mazuch, M., Žák, K. 2011. *Carbon and oxygen stable isotopes of selected Cenomanian and Turonian rudists from Egypt and Czech Republic, and a note on changes in rudist diversity*. Bulletin of Geosciences, Vol. 86, No. 2, pp. 209-226.

Záruba, B. 1972. *Dvě neplatná jména svrchnokřídových ústřic (Ostreidae)*. Časopis Národního Muzea, oddíl Přírodovědný, 141 / 1 – 2, str. 105 – 107.

Záruba B. 1996. *Ústřice - Katalog rodových a podrodových taxonů podřádu Ostreina (Bivalvia)*. Nakladatelství Vesmír a Národní muzeum v Praze, Praha, 61 str.

Ziegler, P.A. 1990. *Geological Atlas of Western and Central Europe*. Shell International Petroleum Maatschappij B.V., T, 239 p.

<http://paleodb.org/public/maps/taxon17009.png?1346626081153>, 2.9.2012

Prílohy

Tab. I

Rhynchostreon suborbiculatum (Lamarck)

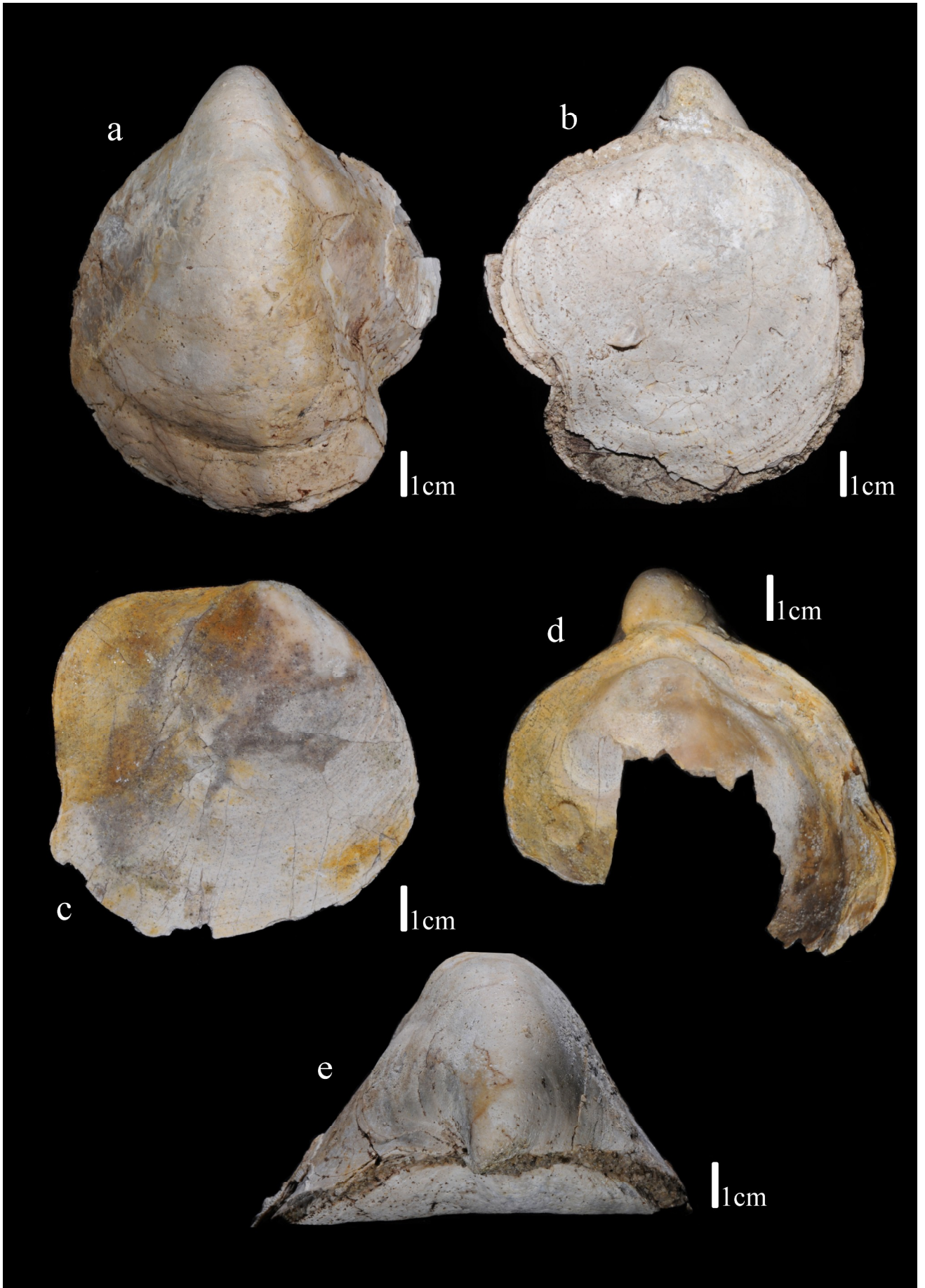
Obr. a: „Forma major“, predozadný pohľad na ľavú misku

Obr. b: „Forma major“, predozadný pohľad na pravú misku (spodná strana schránky)

Obr. c: „Forma major“, predozadný pohľad na pravú misku.

Obr. d: „Forma major“, predozadný pohľad na ľavú misku (vnútorná strana)

Obr. e: „Forma major“, predný pohľad na umbonálnu oblasť schránky



Tab. II

Rhynchostreon suborbiculatum (Lamarck)

Obr. a - c: „Forma major“, predozadný pohľad na ľavú misku

Obr. d: „Forma intermedia“, predozadný pohľad na ľavú misku

Obr. e-g: „Forma minor“, predozadný pohľad na ľavú misku

Obr. h: „Forma intermedia“, bočný pohľad na ľavú misku

Obr. i: „Forma minor“, pohľad na umbonálnu oblasť ľavej misky

Červené šípky vyznačujú niektoré z prírastkových línií

