

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Geologie
Studijní obor: Praktická geobiologie



Barbora Křížová

Společenstva útesotvorných korálů v historii Země
Coral reef assemblages in the Earth history

Typ závěrečné práce

Bakalářská

doc. RNDr. Martin Košťák, Ph.D.

Praha, 2016

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli Martinu Košťákovi za jeho vstřícnost, cenné rady a nekonečnou trpělivost.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 20.5.

Podpis

Abstrakt

Práce shrnuje současný stav poznatků o vývoji útesových ekosystémů v historii Země, počínaje nejistými prekambričovými nálezy až do konce terciéru.

Práce je rozdělena do tří tematických celků podle jednotlivých eratémů. V úvodu každého celku nejprve popisují prostředí výskytu útesů a jejich zeměpisné rozšíření v daném období. Dále zmiňují hlavní skupiny útesotvorných organismů a změny jejich zastoupení v čase. Hlavní části jednotlivých kapitol jsou pak věnované vývoji korálnatců daného eratému, jejich prosperitě při příznivých podmínkách i dopad zhoršení podmínek na jejich výskyt. Součástí práce je tedy i popis dopadu jednotlivých událostí velké pětky vymírání na prostředí korálových útesů.

Práce rovněž obsahuje srovnání systematické klasifikace korálnatců přístupem biologických a geologických věd.

Klíčová slova: korálové útesy v geologické historii, evoluce, paleoekologie, složení

Abstract

This thesis summarizes the present status of findings of reef ecosystem in the Earth history, beginning with uncertain discoveries of Precambrian till the end of the Tertiary.

The work is divided into three thematical units, according to the phanerozoic erathems. In the beginning of every unit I describe the reef environment and its geographical presence in that time period. Next, I mention main groups of reef building organisms and their changes in time. A key part of each chapter are dedicated to the development of corals of given erathem, their prosperity during favorable conditions and impact of deteriorating conditions of their occurrence. And so, the other part of my work is also a description of the decline of coral reefs during the five main mass extinctions.

The thesis also contains a comparison of the systematic classification of Anthozoa in biological and geological point of view.

Key words: coral reefs in geological history, evolution, palaeoecology, composition

1	ÚVOD	1
2	PREKAMBRIUM	2
2.1	Prekambričtí korálnatci	2
3	PALEOZOIKUM	2
3.1	Kambričtí korálnatci.....	2
3.2	Charakteristika útesového prostředí paleozoika.....	2
3.3	Rozšíření útesů paleozoika.....	4
3.4	Vývoj útesů paleozoika	4
3.4.1	Vymírání na konci ordoviku.....	5
3.4.2	Vývoj paleozoických útesů po ordovickém vymírání	5
3.4.3	Vymírání na hranici frasn-famen.....	6
3.4.4	Vývoj paleozoických útesů po svrchně devonském vymírání.....	6
3.4.5	Vymírání na hranici perm-trias.....	7
3.5	Koráli paleozoika	7
4	MESOZOIKUM	8
4.1	Charakteristika útesového prostředí mesozoika	8
4.2	Rozšíření útesů mesozoika	9
4.3	Vývoj útesů mesozoika	9
4.3.1	Vymírání na konci triasu	11
4.3.2	Vývoj útesů mesozoika po svrchně triasovém vymírání	11
4.3.3	Vymírání na hranici křída-terciér	12
4.4	Koráli mesozoika.....	13
5	KENOZOIKUM	15
5.1	Charakteristika útesového prostředí terciéru	15
5.2	Rozšíření útesů terciéru	16
5.3	Vývoj terciérních útesů	17
5.4	Koráli kenozoika	17
6	ZÁVĚR	18

7	POUŽITÁ LITERATURA.....	20
----------	--------------------------------	-----------

1 Úvod

Společenstva všech živočichů musela během svého asi 550 milionů let dlouhého vývoje evolučně odpovídat na nejrůznější změny svého prostředí.

Nejvýraznější změny provázející vývoj mořských organismů jsou změny globální, do značné míry vzájemně provázané a ovlivněné, například změny rozložení kontinentů, výkyvy mořské hladiny nebo změny průměrných teplot planety. Kromě těch však existují i změny lokální, tedy změny podmínek vlastních každému habitatu (salinita, čistota vody, s ní související dosah slunečního svitu a jiné).

Na každou takovou změnu podmínek reagují nejvýrazněji ekosystémy nacházející se v klimaxovém (finálním) stadiu svého vývoje, tedy společenstva stabilní a do značné míry neměnná. Neměnná, nedojde-li ke změně jejich prostředí. Klimaxový ekosystém tak odpovídá na výkyvy optimálních podmínek svého habitatu daleko výrazněji, než společenstvo v nižších stadiích sukcese.

Jedním z takových klimaxových ekosystémů je právě útes. Je to společenstvo rozvinuté, skvěle adaptované na podmínky svého prostředí, a jako takové velmi citlivě reaguje na jeho změny.

Při psaní své bakalářské práce jsem se zaměřila zejména na třídu Anthozoa, jelikož právě korálnatci převládli při stavbě pevného rámce útesů kdykoli v historii Země dosáhl útes finálního stadia svého vývoje. Cílem mé rešerše je popsat historii klimaxových stadií útesové sukcese, jejich vznik i zánik, jako odpověď na změny jejich prostředí (zejména globální), a tím ilustrovat citlivost tohoto ekosystému i jeho možnou užitečnost pro paleoekologické rekonstrukce prostředí mořských šelfů. Neboť máme-li co nejpřesnější představu o ekologických nárocích daného klimaxového společenstva, lze z jeho změn v čase vyčíst i změny jeho prostředí.

2 PREKAMBRIUM

2.1 Prekambričtí korálnatci

Organismy kmene Cnidaria jsou pravděpodobně zastoupeny svými otisky, zbytky a někdy zpevněnými chitinovými, křemitými či vápenatými kosterními elementy už v Ediakarské fauně svrchního prekambria. V tomto nepočetném, zato globálně rozšířeném záznamu, se běžně vyskytují polypová i medúzová stadia žahavců, i polypové kolonie (Jell, 1984).

3 PALEOZOIKUM

3.1 Kambričtí korálnatci

Prvně se předpokládání zástupci kambrických žahavců vyskytují ve stupni dvě (tommotu) kambrického útvaru terreneuv (před asi 530 – 520 miliony let), ale běžnými se stávají od stupně 4 (botomu). Nejprve vznikaly solitérní formy, poté koloniální. Většina rodů pak vymřela na konci botomu – jejich úbytek je spojován s redukcí archeocyátového útesového prostředí (Scrutton, 1997).

Ve druhé polovině kambria už přežívá pouze malé množství nepříliš dobře známých rodů, a pravděpodobně jediný rod se vyskytuje ve svrchním kambriu. Po jeho zániku zůstává mezera ve fosilním záznamu útesotvorných žahavců trávající asi 30 – 40 milionů let, až do výskytu prvních ordovických korálů v tremadoku (Scrutton, 1997).

Neexistuje tedy přímá návaznost forem ordovických na formy kambrické. Užívá se proto termín „Coralomorpha“ (Jell, 1984) pro kambrické organismy podobné korálnatcům (Scrutton, 1997).

3.2 Charakteristika útesového prostředí paleozoika

Počátek ordoviku je charakteristický obecně teplejšími podmínkami trávajícími od svrchního kambria. Ve svrchním ordoviku se ale trend mění směrem k chladnějším teplotám, které vrcholily v hirnantu (Servais a kol., 2009).

Po většinu ordoviku však převládají vyšší teploty (zejména tropických a subtropických pásů oceánů, kontinenty se ukazují být spíše chladnější), které spolu s největším rozptylem kontinentů paleozoika a vysokou hladinou oceánů způsobily rozšíření šelfového prostředí s ideálními podmínkami pro rozvoj mořských bentických bezobratlých (došlo k posunu od

primárně trilobitové fauny kambria k převaze fauny bentické, organismů žijících se ze suspenze, která dále převládá po zbytek paleozoika) (Servais a kol., 2009).

Tento významný nárůst mořské biodiversity (na úrovni řádů, čeledí, rodů i druhů) je označován jako GOBE (Global Ordovician Biodiversification Event). Nastal během krátkého časového úseku (jen 25 milionů let), což je důvodem pro zvažování GOBE jako nejrapidnějšího nárůstu diversity marinního života během celé historie Země (Servais a kol., 2009).

Událost byla způsobena zejména rozlišeným paleoklimatem, unikátní konfigurací kontinentů, nejvyšší hladinou oceánů paleozoika (ta se zdvíhala během kambria a spodního ordoviku, až dosáhla paleozoického maxima na počátku katu, byla o 225 m vyšší, než je tomu v současnosti; Haq a Schutter, 2008) a vysokým přísunem živin (způsobeným výraznou vulkanickou aktivitou). Pravděpodobně má základ už v kambrické explozi, kdy se rozrůznily tělní plány organismů, a tedy vznikaly nové kmeny. Na nižších taxonomických úrovních se diversity živočichů mohla zvyšovat až poté (Servais a kol., 2009).

Ve svrchním ordoviku se začala teplota i hladina oceánů snižovat až k jejímu minimu během glaciálního období blízko ordovicko-silurské hranice, kdy došlo k prvnímu z velké pětky vymírání (Servais a kol., 2009).

Po chladném období docházelo počátkem siluru k dlouhodobému oteplování s projevy skleníkového efektu, klima se rychle navracelo k teplotám blízkým období před ochlazením (Cooper, 2002). Zároveň opět stoupá globální hladina oceánů, až ke svému silurskému vrcholu ve středním wenlocku (Haq a Schutter, 2008).

V pozdějších fázích siluru se začala hladina moří opět snižovat. Regresní režim trvá od stupně ludlow až do konce spodního devonu (ems) (Haq a Schutter, 2008). Konec siluru a nejspodnější devon jsou obdobím uzavírání oceánu Iapetus následovaným dokončováním Wilsonova cyklu a orogenezí kaledonidů. Toto rostoucí pohoří způsobilo srážkový stín, který odkláněl oblačnost na východní stranu nově se formujícího kontinentu Laurusie. Srážky posílily sladkovodní systémy, což mělo za následek vznik turbiditů, nízkou salinitu a zvýšení sedimentace v příbřežních oblastech. Tu posílil i vznik výtrusných cévnatých rostlin (Pteridophyta) ve svrchním siluru, který ovlivnil říční a pobřežní sedimentaci změnami rychlosti půdní eroze a zvětrávání. To vše mělo negativní dopad na útesotvorné organismy, docházelo k častému pohřbení útesové bioty (Cooper, 2002). Transgrese, trvající od středního devonu, kulminovala začátkem svrchního devonu (frasn), a od konce devonu dlouhodobá eustatická křivka opět klesá (Haq a Schutter, 2008).

Na hranici frasn – famen došlo k druhému největšímu hromadnému vymírání v historii Země, které postihlo zejména mořské organismy (Cooper, 2002).

Ve svrchním devonu a spodním karbonu probíhaly další výrazné globální změny. Reorganizace kontinentů a změny oceánské cirkulace během vytváření Pangey měly dopad na šelfy, ideální prostředí útesotvorných organismů. Klima se z teplého humidního stávalo chladným, aridním (Cooper, 2002). Globální hladina oceánů dosáhla minimální výše na konci mississippu, a od středního pennsylvanu opět vzrůstá. Až na krátkodobý pokles v nejspodnějším permu pak zůstává víceméně stabilní, a to až do středního permu, kdy začíná opět klesat. Nejnižší hladina dosáhla na počátku svrchního permu, obecně nízko pak zůstává až do spodního triasu (Haq a Schutter, 2008).

3.3 Rozšíření útesů paleozoika

Od konce kambria do konce spodního ordoviku se útesy vyskytují spíše v nízkých zeměpisných šířkách, blíže rovníku. Ve středním a svrchním ordoviku se výskyt útesů posouvá zejména na jižní polokouli směrem k vyšším zeměpisným šířkám (kolem 15°) před dalším posunem zpět do blízkosti rovníku během siluru a návratem ve spodním devonu (lochkov). Stupeň frasn konce devonu je jedním ze vzácných období celého fanerozoika, kdy byly útesy v téměř symetrickém postavení na severní i jižní polokouli (příloha 3). Tento jev je zvláště pozoruhodný vzhledem k tomu, že většina šelfů se stále nacházela na jižní polokouli.

Od pennsylvanu (moscov) až do spodního permu se průměrná zeměpisná šířka výskytu útesů nevratně posouvala na severní polokouli (Kiessling a kol., 1999). Kolize kontinentálních kratonů na počátku permu a zformování poledníkově orientovaného superkontinentu Pangea zapříčinila paralelní, nezávislý vývoj útesů podél východního a západního okraje oceánu (Fedorowski, 1989). V asselu byla většina útesů soustředěna mezi 30 a 40 stupněm severní šířky a po zbytek permu setrvává v tropickém pásu severní polokoule (Kiessling a kol., 1999).

3.4 Vývoj útesů paleozoika

Během ordoviku byly pravděpodobně nejvýznamnějšími tvůrci útesů stromatoporoidi, od spodního do středního ordoviku pak útesům dominovaly mikrobiální organismy s asociacemi křemitých spongií a receptakulidy. Od konce středního ordoviku byly útesy složené převážně z řas, mechovek, korálů (tabulárních i rugózních; příloha 1) a stromatoporoidů (Webby, 2002).

3.4.1 Vymírání na konci ordoviku

V hirnantu, posledním stupni ordoviku, došlo k prvnímu velkému vymírání fanerozoika. To proběhlo ve dvou pulzech, vyvolaných krátkým, ale intenzivním zaledněním jižního pólu (Harper a kol., 2014). První fáze vymírání proběhla na počátku zalednění, kdy se snížila celková hladina oceánů, došlo ke změnám chemismu mořské vody a celkové se změně klimatu Země. Skupiny organismů, které přežily tento první pulz, se následně adaptovaly na nové ekologické podmínky (Sheehan, 2001). Ve svrchním hirnantu se však díky náhlému konci zalednění prostředí oceánů znovu měnilo – výška oceánské hladiny rostla, klima se stávalo mírnějším a počínala stagnovat cirkulace mořské vody (Sheehan, 2001), což vedlo k téměř globální anoxické události, která zapříčinila druhý pulz vymírání (Harper a kol., 2014).

Celkem vymírání postihlo asi 85% druhů vyskytujících se v ordoviku. Ačkoli zotavování po velkém vymírání hirnantu trvalo několik milionů let, celková skladba globálního ekosystému zůstává víceméně stejná - oproti ostatním eventům fanerozoika, které měly daleko dlouhodobější ekologický efekt (Sheehan, 2001).

3.4.2 Vývoj paleozoických útesů po ordovickém vymírání

Na začátku siluru bylo rozšíření útesů i jejich diverzita chudá. Nejstarší datovatelné silurské korálové útesy pocházejí z llandoveu (rhuddan). Avšak na konci llandoveru se už vysoce kosmopolitní bentické fauny rozšířily skoro po celém světě (což je spojováno se zlepšením cirkulace vody v oceánech). Vrchol vývoje silurských útesů nastal ve wenlocku (Cooper, 2002).

Útesy svrchního siluru jsou vlivem orogeneze kaledonidů méně rozšířené než během wenlocku, zato roste úloha jejich mikrobiálního pokryvu. Obsahovaly též značné zastoupení spongiových komplexů. (Cooper, 2002).

Období devonu patří mezi nejpozoruhodnější období vývoje útesotvorných organismů v celém fanerozoiku. Ve středním devonu (od emsu) došlo díky zdvihu hladiny oceánů k maximální rozrůzněnosti většiny bentických mořských tropických bezobratlých (korálů, stromatopor, brachiopodů; Cooper, 2002), zatímco vlivem ústupu hladiny moří v givetu došlo k ústupu a ztrátě 50-60% tropických, primárně útesových mořských taxonů, hlavně tabulárních a rugózních korálů (Scrutton, 1997) i brachiopodů (Cooper, 1998).

Na konci givetu začala útesová společenstva opět prosperovat, a to až do vrcholu útesové produkce během středního frasn, odkdy klesá (Cooper, 2002) až k hromadnému vymírání na hranici frasn-famen.

3.4.3 Vymírání na hranici frasn-famen

Většinu devonských útesů (charakteristických korálových, stromatoporoidových, mechovkových, ...) vymírání hranice frasn-famen zlikvidovalo. Hranici nepřežilo velké množství taxonů bentosu mělkých moří. Ve spodním a středním famenu velmi vzácné marinní útesové fauny pouze přeživaly, od svrchního famenu pak dochází k jejich zotavení (Weihua, 2002).

Ze 47 popsaných rodů frasenských mělkovodních korálů, přetrvaly vymírání frasn-famen pouze dva či tři rody. Mikrostruktura jejich kosterních elementů náleží devonskému typu dominujícímu před velkým vymíráním, i karbonskému typu převládajícímu v zotavujících se společenstvech samého konce devonu a počátku karbonu (Weihua, 2002).

3.4.4 Vývoj paleozoických útesů po svrchně devonském vymírání

Četnost útesů famenu je menší než v givetu a frasnu, ačkoli jsou rozličných typů a jejich rozšíření by se dalo nazvat globálním. První dokumentovanou tournaisskou akumulací útesotvorných organismů je malé mělkovodní uskupení útesů ve spodním tournai, Gudman v Queenslandu v Austrálii (Webb, 1998). Útesová společenstva se stávala hojnější až v období kolem hranice mississippu a pensylvanu (Webby, 2002).

V útesech permského útvaru většinou chyběla velká biota s masivními vápenatými kostrami, jako byli koloniální koráli a stromatoporoidi. Vyjímkou byli středokarbonské (bashkir-moscov) Chaetetes (někdy označované jako rohovité spongie, jindy se řadí do k tabulátním korálům; objevují jako izolované kolonie, i jako součást útesů (Connolly a kol., 1989).

Většina útesů svrchního karbonu a spodního permu byla ale tvořena relativně malými organismy, jako jsou vápnité řasy a spongie, sinice rodu *Tubiphytes* a mechovky. Obývané byly převážně různými brachiopody, inkrustovanými foraminiferami a krinoidy (Wahlman, 2002).

Evoluce permských útesů nebyla spojitá, během svrchního permu ekosystém postupně ovlivňovaly pomalé změny (Wahlman, 2002). Útesy středního a svrchního permu byly tvořeny mechovkami, brachiopody a krinoidy. Tabulátní koráli se objevují zřídka, zatímco rugózní jsou v útesovém prostředí časté. Zahrnují solitérní, svazčité i koloniální formy (Weidlich, 2002).

Tvůrce útesů permu lze rozdělit do tří kategorií:

1) makrostavitelé – všechna metazoa překračující 1 cm (spongie, rugózní a tabulátní koráli a brachiopodi), 2) mikrokonstruktéři (mechovky, malé spongie, vápnité řasy a malí rugózní koráli), 3) mořské výplně – mikrobiální sedimenty (Weidlich, 2002).

3.4.5 Vymírání na hranici perm-trias

Na konci permu došlo v pořadí ke třetímu vymírání ve fanerozoiku z tzv. velké pětky vymírání. Důvodem byla kombinace globálních faktorů, jako je snižování hladiny oceánů, oteplování klimatu, vulkanická aktivita či acidifikace oceánů a faktorů lokálních, jako tektonika či mořské proudění (Fedorowski, 1989).

Hranici paleozoika a mesozoika nepřetrvaly dvě nejvýznamnější skupiny útesotvorných korálů – tabulata a rugosa. Korálové útesy mizí z jednotlivých oblastí buďto rychle, jejich vymizení je spojené s určitými změnami prostředí, nebo postupně, pomalu, a bez zjevné souvislosti s environmentálními změnami. Ve druhém případě docházelo nejprve k úbytku komplexních, masivních koloniálních korálů, následovaly kolonie svazčité a tabulátní koráli typu *Michelinia* (ustálené, morfologicky jednoduché formy; poslední tabuláti) byli schopni přetrvat změny podmínek déle, než jedinci náležící do specializovanějších rodů. Poslední známí zástupci rugózních korálů náleží podřádu Plerophyllina. Jedná se o kosmopolitní rody, vyskytující se v rozmanitých habitatech (Fedorowski, 1989).

3.5 Koráli paleozoika

V ordoviku se objevují dvě nejvýznamnější skupiny útesotvorných korálů paleozoika (tabule 1 a 2). Ve spodním ordoviku se vyvinuli tabulátní koráli (vyskytovali se už v tremadoku na malém, omezeném území, a to zejména kolonie zástupců tabulátních korálů skupiny *Lichenaria*; Webby, 2002), ve středním rugózní (např. zástupci keříkovitých rugózních korálů *Hillophyllum* a *Paleophyllum*; Webby, 2002). Obě skupiny vznikly patrně získáním schopnosti sasankovitého předka náležejícího či příbuzného zoanthiniarím, tvořit si pevnou schránku. Ačkoli tabulátní i rugózní koráli sdílejí společného předka, později vyvinutí rugosa pravděpodobně nejsou odvozeni od tabulát (Scrutton, 1997) (příloha 1).

Obě skupiny se během ordoviku rozrůznily, ale velké vymírání na konci ordoviku snížilo rodovou diversitu až o 70% (avšak diversita korálů středního ordoviku, ač významná, nebyla ještě tak velká, aby je vymírání výrazně postihlo) (Scrutton, 1997).

Během první poloviny siluru rodová diversita korálů pozvolna rostla. Rychlost rozrůznění rugózních korálů přesáhla rychlost diversifikace tabulátních už během llandovery, a jejich rozmanitost zůstala větší po zbytek paleozoika (Scrutton, 1997).

Vrcholu diversity dosáhli útesotvorní koráli ve středním devonu (eifel). Svrchně devonské velké vymírání pak rozvoj paleozoických korálů výrazně zbrzdilo (Scrutton, 1997).

Ačkoli mají útesotvorní koráli počátku karbonu pravděpodobně původ už ve svrchním famenu (Fedorowski, 1981), po závěrečném pulzu velkého vymírání bylo zotavení korálových útesových ekosystémů pomalé (zvláště během spodního mississippu), a do blízkosti své maximální středně paleozoické rozmanitosti nedosáhli až do středního mississippu. Na hranici spodního a svrchního karbonu došlo vlivem regrese oceánské hladiny a ochlazení klimatu k opětovné redukci korálových společenstev. S touto událostí se lépe vypořádala skupina tabulárních korálů, kteří se vyvíjeli rychleji a ve velké míře tak přežili až do svrchního permu. Zotavování skupiny rugosa začalo až v průběhu spodního pennsylvanu, avšak tato skupina už nedosáhla svého bývalého významu v rámci útesového ekosystému až do konce permu, kdy spolu s tabuláty vymírá (Scrutton, 1997).

4 MESOZOIKUM

4.1 Charakteristika útesového prostředí mesozoika

Vývoj útesů mesozoika je výrazně ovlivněn rozpadem superkontinentu Pangea (který započal ve spodním triasu a vedl k masivnímu vulkanismu) a následným rozložením nově vzniklých kontinentů, které měnilo nejen prostředí šelfů (došlo např. ke změnám dynamiky proudění), a kterému se musela útesotvorná společenstva značně přizpůsobit (Flügel, 2002).

Globální hladina oceánů byla až do konce střední jury nízká. Už z paleozoika pokračoval dlouhodobý regresní trend (s krátkou transgresní epizodou ve středním triasu) – hladina moří byla konstantně nízká, ve spodní juře došlo dokonce k dalšímu poklesu. Ke změně trendu eustatického cyklu došlo až na konci střední jury (v callowěji), a během oxfordu hladina postupně stoupá, až do nejvyššího bodu, jehož dosáhla v kimmeridži (Haq a kol., 1989).

Změny sedimentace z počátku křídý značí pravděpodobně počátek skleníkových podmínek, pro křídou typických. Došlo k destabilizaci útesového prostředí, což vedlo ke snížení karbonátové produkce. Po anoxické události konce valanginu (spojené se značným poklesem hladiny oceánů; Haq a kol., 1989) následuje optimalizace podmínek v hauterivu (změlčování a významná redukce siliciklastického přínosu do prostředí šelfů) (Flügel, 2002). Od začátku barremu se z důvodu stále rostoucí transgrese rozšiřovala epikontinentální mělkovodní prostředí, pro vývoj útesů optimální (Höfling a Scott, 2002). Hladina oceánů vzrůstala až do

turonu, kdy dosáhla nejvyššího bodu. V nejsvrchnější křídě započal regresní trend, který pokračoval až do kenozoika (Haq a kol., 1989).

4.2 Rozšíření útesů mesozoika

Od konce paleozoika (svrchního permu) se geografický výskyt útesů posouval směrem na severní polokouli (Keissling a kol., 1999).

Na počátku mesozoika se útesy vyvíjely zejména podél východního okraje oceánu Panthalassa a podél relativně mělkých intrakontinentálních mořských koridorů (Keissling a kol., 1999). Od středního triasu pak díky zdvihu mořské hladiny útesy vznikají zejména v epeirických či epikontinentálních mořích centrální Evropy, většina útesů je pak známá z velkého a vnitřně diferencovaného Tetys a tropického pásu oceánu Panthalassa, případně z okrajů jihoamerického kratonu (Flügel, 2002).

V juře se útesy s již diversifikovanými společenstvy vyskytovaly primárně v tropických a subtropických částech oceánu Tetys a tropickém pásu oceánu Panthalassa. Díky posunům oceánské kůry mohly tehdejší různě velké útesové ekosystémy i cestovat a dostávat se tak do různých stupňů izolace (příloha 2). Jejich detailní paleontologické studie pomáhají rekonstruovat a vysvětlit evoluci i paleogeografii před otevřením atlantickopacifického mořského koridoru ve střední juře, díky čemuž mohlo docházet k volné výměně faun protoatlantickým hispánským koridorem mezi Tetys a Pacifikem (Stanley, 1988).

Průměrná zeměpisná šířka, jíž výskyt útesů dosahoval, během mesozoika roste. Ve svrchní juře dosahovala 25° a ve svrchní křídě dokonce až 35° severní šířky, aby pak zůstávala relativně vysoko na severní polokouli, a to až do eocénu (Keisslinga kol., 1999).

4.3 Vývoj útesů mesozoika

Při hranici dvou eratómů, v období po velkém vymírání na konci paleozoika, nastaly ve struktuře i složení útesů obrovské změny. Počátek mesozoika, období převážného vymizení útesotvorných organismů permského typu, byl časem téměř bez výskytu útesů (Stanley, 1988). Objevení se skeletonizovaných organismů v anisu (střední trias) značí počátek jejich rejuvenace (Stanley, 2010), jejich „modernizaci“ (Stanley, 1988).

K té mohlo dojít až po zlepšení sedimentačních podmínek v šelfovém prostředí právě ve středním triasu, které opět umožnily karbonátovou sedimentaci, a to po pět až osm milionů let dlouhém hiátu. Útesy počátku středního triasu byly tvořeny nepříliš diversifikovanými společenstvy organismů malých rozměrů a byly jednoduché paleoekologické struktury (Stanley, 1988).

Během intervalu bez dosud zjištěného výskytu útesových společenstev však některé prvky permských útesů musely existovat, protože se opět objevují v pozdějších stupních triasu. Mezi organismy středního triasu identickými či blízce podobnými permským útesotvorným organismům jsou řasy, spongie, sinice rodu *Tubiphytes*, mlži a plži. První útesy z anisu byly tedy ze sedimentologického i kompozičního hlediska víceméně permské. Později (v ladinu) se objevují další „holdovers“ (útesotvorné organismy typické pro perm, které přetrvaly do mesozoika) z permu, a to skupina Disjectoporoidae (neformální skupina svrchního paleozoika a spodního mesozoika náležející žahavcům či spongiím) (Stanley, 1988).

Ve středním triasu je už přítomen nově vzniklý řád korálů Scleractinia, avšak vzácně a ještě není příliš důležitý pro kompozici útesů (Stanley, 1988)

Na stavbě útesů svrchního triasu se stále podílí mnoho organismů typicky permských. Dominují spongie s množstvím sinic rodu *Tubiphytes*, dále mechovky, vápnité řasy, další sinice a problematické fosílie. Méně se vyskytují Disjectoporoidae a koráli. Z hlediska kompozice se vlastně jedná o pokračování střednětriasových útesů. Lehká regrese na konci karnu růst útesů na chvíli redukovala (Stanley, 1988).

Mezi stupni karn a nor je patrná jasná změna fauny útesů. Došlo k rychlému vymizení či velké redukci mnoha permských „holdovers“ následovanému dramatickou radiací „moderních“ útesových společenstev (zejména korálů a spongií). Příčiny takovéto rychlé změny nejsou zcela jasné. Pravděpodobně souvisí s mořskou regresí a následnou ztrátou habitatu (Stanley, 1988).

V průběhu svrchního triasu (nor) útesová společenstva vzkvétala, prosperovala. Útesy tvořili zejména koráli řádu Scleractinia a spongie, doplňovali je Disjectoporoidae a vápnité řasy. Minimálního významu, avšak stále ještě přítomni jsou permští „holdovers“. V noru poprvé nebyli šestičetní koráli pouhými obyvateli útesů, ale přispívali ke stavbě samotného rámce útesů. V tomto období roste diversita všech útesotvorných organismů (korálů, spongií i např. sesilních foraminifer). Rychlý nárůst četnosti i diversity korálů řádu Scleractinia během noru a rhaetu je velmi významný, neboť vedl k naprosté dominanci této skupiny v útesovém prostředí (Stanley, 1988).

4.3.1 Vymírání na konci triasu

Ke konci triasu se sbíhá několik jevů vedoucích k jednomu z velké pětky vymírání. Otevírání nového oceánu, centrálního Atlantiku, vedlo k vulkanické aktivitě, a s ní spojeným výronům plynů SO₂ a CO₂ do atmosféry, vedoucím k prudkému globálnímu oteplení. Vysoká teplota způsobila nedostatečné nasycení mořské vody uhličitánem vápenatým, a tedy potlačení karbonátové sedimentace při hranici triasu a jury (Hautmann, 2004).

Nedostatek uhličitánu vápenatého v mořské vodě postihl zejména organismy vylučující aragonitovou či hořečnatou kalcitovou schránku. Jelikož právě takovou schránku měla téměř bez výjimky všechna útesotvorná společenstva triasu, lze považovat vymizení dříve prosperujících útesů za důkaz snížené hladiny uhličitánu vápenatého v mořské vodě. Mnoho útesotvorných organismů se nedokázalo vyrovnat s vyššími výdaji energie nutnými pro biomineralizaci, a tak vymírání postihlo zvláště spongie s aragonitovou schránkou, skupinu Disjectoporidae, korály, foraminifery, solenopory a sinice rodu *Tubiphytes* (Hautmann, 2004).

4.3.2 Vývoj útesů mesozoika po svrchně triasovém vymírání

Po absenci záznamu výskytu útesů ve spodní juře (trvajícím 4-10 milionů let) byly opět obnoveny podmínky vhodné pro vznik útesových společenstev. Těm „moderním“ se ovšem začalo dařit až ve střední juře, kdy už vymřela většina permských „holdovers“ (Stanley, 1988). Útesy mladší jury lze rozdělit do tří skupin (vyskytuje se ale velmi mnoho přechodných forem): korálové útesy, útesy tvořené křemitými spongiemi a čistě microbolitové útesy. Případně se mohou vyskytovat různé varianty útesů tvořených mlži či červenými řasami, které ačkoli pouze podřadného významu, ve spodní juře byly celkem běžné (Leinfelder a kol., 2002).

Ke konci jury dominovali rámcové stavbě útesů koráli s řasami. Tato společenstva se vyskytovala hlouběji pod hladinou, pod úrovní projevů vlnění. V zóně ovlivněné vlnami se hromadily pouze karbonátové písky bez větších útesových organismů. V hlubším prostředí šelfu a na kontinentálním okraji byly biohermy a biostromy tvořeny různými společenstvy: spongio-řasovými, stromatolitovo-*Tubiphytes*, a korálovými. Tato typická paleozoická společenstva ale během začátku křídý vymizela bez náhrady (Scott, 1988).

Ve spodní křídě došlo k úbytku korálových společenstev, který byl pravděpodobně důsledkem komplexních změn prostředí a bioproduktivity, spojených s výkyvy hladiny moře i anoxickými událostmi. Společenstva byla během křídý ovlivněna několika obdobími retrogradace: na počátku křídý, mezi stupni cenoman-turon a maastricht-paleocén (Scott, 1988).

Od konce jury po začátek valanginu byly základní útesové typy stromatolitové valy, biohermy tvořené spongiemi, korály a řasami, biohermy tvořené stromatoporoidy a řasami, korálovo-stromatoporoidové biohermy, a biostromy tvořené nejstaršími rudisty. Vzácně se vyskytovala nahromadění křemitých spongií a serpulidů (Höfling a Scott, 2002).

Na konci valanginu se oddělily tři typy útesů: korálovo-stromatoporoidové biohermy a biostromy, útesy tvořené korály, řasami a rudisty, a útesová tělesa tvořená pouze rudisty (Höfling a Scott, 2002).

Během anoxické události spodní křída (konec valanginu až hauteriv) byly biostromy konstruovány krinoidy, ústřicemi a mechovkami (Höfling a Scott, 2002).

Od konce aptu se obnovovala předchozí útesová společenstva tvořená řasami, stromatoporoidy, korály, mlži a serpulidy. Vznikaly tři typy útesů: korálovo-stromatolitové, korálovo-rudistové a rudistové. Během albu se společenstva diversifikovala (Höfling a Scott, 2002).

Objevovaly se také akumulace s asociacemi korálů, spongií, stromatoporoidů a sinic. V cenomanu, kdy vrcholila transgrese, byly charakteristickými útesotvornými společenstvy řasy, stromatoporoidi, koráli a mlži. Od turonu až po maastricht byli hlavními konstruktéry rudisti, spolu s méně zastoupenými korály (Höfling a Scott, 2002).

4.3.3 Vymírání na hranici křída-terciér

Množství i diversita útesotvorných korálů, která v průběhu křída vzrůstala, se v paleocénu opět významně snížila (Rosen a Turnšek, 1989), ovšem v porovnání s ostatními mořskými bezobratlými byla intenzita jejich úbytku nižší. Koráli zřejmě z počátku z celkově nepříznivých podmínek přelomu křída a terciéru těžili – na začátku paleocénu je jejich hojnost vyšší než na konci křída, kdy na šelfech převládali rudisti (Keissling a Baron-Szabo, 2004).

Ke konci křída vymřelo celkem 60% útesotvorných korálů, přičemž koráli obsahující symbiotické zooxantely byly více postiženy vymíráním než ti, kteří řasy neobsahovaly. Na nebo kolem hranice K/T začaly ale obě skupiny korálů reagovat na nepříznivé podmínky obdobně, což trvalo celý, nebo alespoň část paleocénu. Přesto ale byli během paleocénu koráli bez symbiontů relativně více rozšíření. Během paleocénu též klesala biogeografická diferenciace, a vývoj korálů v tomto období byl téměř nezávislý na předchozím vymírání (Rosen a Turnšek, 1989).

Nepříznivé podmínky křídly měly větší vliv na korály se zooxantelami pravděpodobně díky jejich odlišné fyziologii a ekologickým nárokům a/nebo znemožňovaly symbiózu jako takovou. Její zánik mohl být způsoben nízkým osvitem, výkyvy teploty či hladiny fosforu a dusíku v oceánech. Roli mohlo hrát i omezení možnosti příjmu potravy kvůli kolapsu zooplanktonu, ale zatím není shromážděn dostatek informací o rozdílech způsobů přijímání energie těchto dvou skupin útesotvorných korálů, aby bylo jisté, že tento faktor zasahuje rozdílně korály s a bez symbiotických řas (Rosen a Turnšek, 1989).

Z výsledků výzkumu Rosena a Turnšeka (1989) vyplývá, že bereme-li faktory jako je vysoká primární produkce, anoxie, či výkyvy globální teploty každý zvlášť, jejich vliv na vymírání korálů na hranici K/T není významný. Faktory jako je mořská regrese byly určitě významné regionálně, ale testování jejich důsledků je obtížné kvůli tzv. „sampling bias“ (odchylkám vzniklým jako důsledek chyb při sběru vzorků či jejich analýze). Je také možné, že nejvýznamnějším faktorem bylo klimatické oteplování ve spojitosti se vzrůstem CO₂. Zatím se ale jako nejpravděpodobnější příčina poklesu diversity korálů jeví dlouhodobý intenzivní vulkanismus, kvůli jeho efektu na osvit, nárůst hladiny CO₂, a další (např. impakt meteoritu).

4.4 Koráli mesozoika

V triasu (pravděpodobně v anisu) se objevil řád korálů Scleractinia (tabule 3 a 4; příloha 1) (větevnici) z podtřídy Hexacorallia (šestičetní), která během svého vývoje dosáhla nevídaného úspěchu a rozšíření.

Už z paleozoika (ordoviku a permu) se dochovaly pozůstatky organismů s podobným tělním plánem, jako mají pozdější Scleractinia. Může se jednat o předky triasových šestičetných, a nebo o jakési neúspěšné evoluční pokusy (takzvané offshoots) o skeletonizaci měkkotělých předků (Ezaki, 1998).

Pro teorii o možných paleozoických předcích hovoří výsledky molekulárně fylogenetických metod, použitých na recentních útesotvorných větevnících. Podle všeho se jedná o monofyletickou skupinu, která vznikla o mnoho dříve, než se objevila ve fosilním záznamu středního triasu (Ezaki, 1998). Tato teorie jejich vzniku z měkkotělých předků získáním schopnosti tvořit si vápenatou kostru se jeví jako pravděpodobnější (Flügel, 2002) ve srovnání s nepříliš pravděpodobnou teorií, která předpokládá vznik šestičetných vývojem z rugózních korálů (Ezaki, 1998).

Úspěch této skupiny v rámci útesů je spojován s jejich symbiózou s jednobuněčnými zelenými řasami zooxantelami, žijícími ve tkáni jejich hostitele. Tyto řasy, pro hostitele velmi prospěšné, vedou ke zefektivnění jeho dýchání, metabolismu, vylučování odpadu, a především ke zrychlení růstu jedince (Stanley a Swart, 1995).

Protože tyto symbionti obývají pouze endodermální vrstvu jedince, nikdy se nevyskytují ve fosilním záznamu. To činí prokazování jejich bývalé přítomnosti zvláště obtížné, používají se proto nepřímé důkazy, např. geochemické či změny paleoekologie společenstev. Ta spolu s růstem diversity a stupněm začlenění korálů v útesech značí, že mnozí koráli druhé poloviny triasu byli staviteli útesů se symbiotickými řasami zooxantelami (Stanley a Swart, 1995).

Od karnu význam korálů roste, během svrchního triasu jejich diversity vzrostla ze zhruba 80 na 160 druhů. 50% těchto druhů bylo začleněno v málo integrovaných faceloidních (zdánlivě koloniálních) - dendroidních koloniích, mimo to ale existovaly také rozmanité kolonie s vyšším stupněm integrace, jako například thamnasteroidní (septa přilehlých koralitů splývají) či meandroidní (lineárně uspořádané korality mohou formovat hřbet) společenstva (Stanley a Swart, 1995).

Útesům jury dominují koráli řádu Scleractinia. V některých případech jsou dochovány v růstové pozici, ve výjimečných případech vysoké až 4 metry (Leinfelder a kol., 2002).

Korálové útesy (i útesy obecně) se vyskytují mnohem častěji ve svrchní než ve spodní juře. Rozdíl frevence jejich výskytu se vysvětluje širší dostupností vyhovujících habitatů (způsobené zdvihem mořské hladiny), spíše než přirozenou evoluční radiací útesové bioty (Leinfelder a kol., 1994).

Kompozice a struktura, morfologické typy hlavních znaků i způsob zachování odráží charakter prostředí výskytu tehdejších korálových společenstev. Výskyt korálových útesů tvořených středně až vysoce diversifikovanými společenstvy není omezen na jeden typ prostředí. Základními předpoklady pro výskyt velmi rozrůzněných korálových útesů je sice nízká rychlost sedimentace, normální salinita, teplejší vody a sluneční osvit, ale pokud jsou tyto podmínky splněny, mohou se koráli vyskytovat ve velmi odlišném prostředí. To záleží na individuálních preferencích a schopnostech útesotvorných organismů. Jejich rozšíření v různorodých podmínkách značí, že korálová fauna svrchní jury byla skvěle adaptována (Leinfelder a kol., 1996).

Fauně vysoce diversifikovaných útesů dominují koráli (*Thamnastrea*, *Fungistrea*, *Microsolena*, *Actinastrea*), ale vyskytují se i stromatoporoidi a chetetidní koráli (*Chaetetes*, *Ptychochaetetes*) (Leinfelder a kol, 1996).

5 KENOZOIKUM

5.1 Charakteristika útesového prostředí terciéru

Pro klima kenozoika je charakteristické střídání chladnějších a teplejších období. Výrazná oteplování vedla až k vymizení ledovcového pokryvu pólů planety, a naopak vlivem extrémně nízkých teplot byly pokryty ledovci nejen póly, ale i části kontinentů. Tyto dlouhodobé změny jsou důsledkem tektonických procesů (kdy každý tektonický event následuje výkyv dynamiky globálního systému) a rytmickými či periodickými cykly ovlivněnými orbitálními pohyby Země – ty řídí distribuci a množství sluneční energie dopadající na zemský povrch (Zachos a kol., 2001).

V průběhu spodního paleogénu docházelo k dlouhodobému globálnímu oteplování (Zachos a kol., 2001), kdy postupně převládaly aridní klimatické podmínky (Bolle a Adate, 2001), trvajícím od svrchního paleocénu (seland, cca 59 milionů let) do spodního eocénu (ypres, před cca 50 miliony let) (Zachos a kol., 2001).

Vrcholilo klimatickým optimem spodního eocénu (EECO – early Eocene Climatic Optimum, před 52 – 50 miliony lety, Zachos a kol., (2001), kdy byla průměrná teplota oceánů tropického pásu pravděpodobně 28-32 °C (Pearson a kol., 2007).

Na hranici paleocénu a eocénu (asi 55 milionů let zpět) došlo ke krátkodobému výkyvu teploty, k jevu zvanému PETM (Paleocene-Eocene Thermal Maximum). Tato teplotní odchylka je charakterizována vzrůstem teploty (teplota oceánů se zvýšila o 8-10°C), zvýšením množství CO₂ v atmosféře (Zachos a kol., 2003) a humidními podmínkami se zvýšenými srážkami, tedy intenzivnějším hydrologickým cyklem, vedoucím ke zvýšení přínosu terigenního materiálu do oceánů (Bolle a Adate, 2001). Na krátké období se proto na šelfech objevují eutrofní podmínky (Zachos a kol., 2001), ačkoli pouze jako odchylka dlouhotrvajícího oligotrofního režimu, který v otevřeném oceánu stále přetrvával (Bolle a Adate, 2001).

Klimatické optimum spodního eocénu bylo následováno obratem vývoje teplot směrem k chladnějším podmínkám, docházelo k rychlé expanzi antarktického kontinentálního ledovce. Vrcholem ochlazování klimatu byla 400 tisíc let dlouhá teplotní odchylka, kdy díky expanzi antarktického kontinentálního ledovce nastalo krátké období glaciálu. Permanentní ledový pokryv přetrvával až do konce oligocénu, kdy byl redukován opětovným zdvihem průměrné globální teploty (Zachos a kol., 2001).

Na hranici oligocénu a miocénu ale došlo k opětovné, i když kratší odchylce od trendu, ke 200 tisíc let trvajícím období glaciálu. Oteplování v průběhu miocénu vrcholilo klimatickým optimem (late middle Miocene climatic optimum; 17-15 milionů let zpět), a bylo následováno ochlazováním (Zachos a kol., 2001).

Od začátku pliocénu, kdy byly podmínky relativně teplejší – zalednění bylo silně redukováno nebo chybělo – globální teplota opět klesala, až k obecně chladnějším podmínkám pleistocénu a charakteristickým cyklům glaciálů a interglaciálů (Zachos a kol., 2001).

5.2 Rozšíření útesů terciéru

Od začátku paleocénu po konec pliocénu byla většina útesů situována v blízkosti rovníku, v tropických oblastech (s širším rozšířením na severní polokouli). Šířka zóny výskytu útesů se během kenozoika mění (Perrin, 2002), nejširší rozšíření se objevuje v miocénu (příloha 4), kdy vývoj útesů kenozoika dosáhl klimaxového stadia (Kiessling a kol., 1999).

Na počátku kenozoika existovalo nejvíce útesů v oceánu Tetys (Perrin, 2002), od rovníku po cca 30° zeměpisné šířky. Začátkem eocénu útesotvorná společenstva z oceánu Tetys téměř vymizela (Scheibner a Speijer, 2008) a rozšířila se do okolních oceánů, kde se vyskytovala až ve 46° severní šířky (Perrin, 2002). Ve středním eocénu se rod *Acropora* (nejdiversifikovanější rod útesotvorných korálů recentu) vyskytoval dokonce na 51° severní šířky (Anglie; Wallace a Rosen, 2006).

Od oligocénu se hlavní centra výskytu útesů nacházejí v karibské oblasti, a v nově vzniknuvší mediteránní oblasti (od východního okraje Atlantiku po východní okraj Středozeří), odkud se ve středním miocénu (langh, před cca 15 miliony let) útesy rozšířily až do centra Paratetydy, a to díky koridorům přivádějícím teplejší vody z mediteránní pánve (ty vznikly v důsledku

mořské transgrese). Od středního miocénu docházelo k ústupu rozšíření a množství útesů nejen v mediteránní oblasti (zde se útesy stahovaly směrem k jižnímu okraji oblasti (Perrin a Bosellini, 2012).

5.3 Vývoj terciérních útesů

Terciérní útesová společenstva se zvolna rozvíjela po velkém vymírání z konce křídý. Jejich vývoj byl však přerušen několika krizemi, zahrnujícími globální i regionální změny taxonů, a poháněn ve velkém měřítku geologickými a klimatickými eventy vedoucími k přeskupení útesových biogeografických oblastí (Perrin, 2002).

Od svrchního paleocénu do spodního eocénu se vyskytují společenstva, která tvoří typický útes s pevným rámcem (Scheibner a Speijer, 2008), objevují se hlavně biokonstrukce typu bahnitých valů v hlubších částech šelfů (Perrin, 2002), které ale nebyly příliš hojné – množství konstrukcí tvořených sesilnými bentickými organismy pokleslo od thanetu po ypres o 25%, globální útesová karbonátová produkce pak klesla o 40%. Vyvíjely se zde hlavně organismy tolerantní k výkyvům obsahů živin, jako byly nárosty vápnitých řas, enkrustující foraminifery, mechovky, mlži, a vzácně se vyskytují i koráli (Scheibner a Speijer, 2008).

Výkyv teploty v období PETM a s ním spojené změny kvantity živin v oceánech způsobil pokles množství útesotvorných společenstev v celém rozsahu jejich rozšíření. Až do středního eocénu se v horninovém záznamu neobjevují typické útesy s pevným rámcem, bariérové útesy chybí až do oligocénu (Scheibner a Speijer, 2008).

Klimaxového stadia vývoje dosáhly terciérní útesy ve středním miocénu. (Keissling a kol., 1999).

5.4 Koráli kenozoika

Z počátku kenozoika není zachováno mnoho korálových společenstev. Důvodem je jejich problematická fosilizace v tektonicky aktivních oblastech a tropických sedimentech podléhajících rychlému zvětrávání. Z dochovaných záznamů lze nicméně soudit, že útesy kenozoika byly podobné recentním, převládali koráli řádu Scleractinia (Scheibner a Speijer, 2008) (tabule 5 a 6; příloha 1).

Rozšíření oligotrofních podmínek v oblastech šelfů na počátku kenozoika by mohlo být pro korály výhodou – pro jejich migraci vedoucí k širšímu rozšíření. Tehdejší oceány však neměly dostatečný poměr hořčíku a vápníku, a tudíž byla korálům znemožněna rychlejší stavba aragonitové části jejich kostry, a tím i jejich široká expanze (Scheibner a Speijer, 2008).

Paleocénní korálové fauny jsou zastoupeny zejména korály řádu Scleractinia, a to těmi zástupci, kteří neobsahují symbiotické zooxantely. Během eocénu začala pomalá diversifikace korálových společenstev (i ke vzniku několika nových čeledí na konci eocénu), ačkoli ještě nestaví velké útesy s pevným rámcem. V průběhu oligocénu, jehož začátkem byla diversita stále ještě relativně nízká, taxonomická rozrůzněnost útesotvorných korálů postupně vzrůstá, na jeho konci ovšem došlo k vymření některých skupin korálů v důsledku poklesu teploty. V miocénu se ovšem společenstva opět rozrůžňují, až k jejich optimu ve středním miocénu, odkdy dochází k jejich opětovné redukci (Perrin, 2002).

6 Závěr

Ve své bakalářské práci popisují historii útesotvorných korálů od jejich prvního možného výskytu v prekambriu do konce terciéru.

Již v kambriu (snad v prekambriu) se objevují skupiny popisované jako „korálnatcům podobné formy“ (tzv. Coralomorpha). Od středního ordoviku pak již můžeme hovořit o korálnatcích, a to zejména o čtyřčetných korálech řádu Tabulata a Rugosa, dvou nejvýznamnějších skupinách korálnatců paleozoika. Ty se i přes vymírání konce ordoviku dále rozrůžňují a prosperují až do vymírání ve svrchním devonu. Během karbonu se útesotvorní koráli zotavují, avšak svého bývalého významu mezi útesotvornými organismy nedosahují až do konce permu, kdy tabulátní i rugózní koráli vymírají.

Na počátku mesozoika (ve středním triasu) se vyvinuli koráli řádu Sclerania, u nichž došlo k vytvoření významné evoluční novinky, útesotvorní koráli poprvé ve své tkáni hostí jednobuněčné zelené řasy zooxantely. Jejich diversita i rozšíření roste (ve svrchním triasu útesům dokonce dominují) až do velkého vymírání konce triasu. Významu nabývají pak až ve střední juře, ale jen do anoxické události spodní křídly. Od té se až do vymírání hranice křída/terciér na stavbě pevného rámce útesů výrazněji nepodílí.

V útesech počátku kenozoika je zastoupení korálových společenstev nízké, v paleocénu se vyskytují nepříliš hojně koráli řádu Scleractinia, avšak zřejmě pouze zástupci bez

symbiotických zooxantel. V průběhu eocénu koráli diversifikují, ale typické korálové útesy s pevným rámcem se vyskytují až v oligocénu. Klimaxového stadia dosáhli tercierní útesotvorní koráli v miocénu.

Z mé rešerše vyplývá, že existuje-li útesové společenstvo v dlouhodobě stabilních optimálních podmínkách (to jsou např. nízká rychlost sedimentace, normální salinita, teplejší vody a dostatečný sluneční osvit), prosperuje a diversifikuje se, jako tomu bylo např. ve středním devonu. Naopak, dochází-li ke změnám optimálních podmínek (ať už k drobnějším odchylkám či výraznějšímu narušení), útesotvorné organismy nejprve zpomalují a posléze zastavují růst skeletonu, a nakonec zcela mizí. Tato situace nastala např. při velkém vymírání na konci permu.

Ve své práci jsem se pokusila popsat historii útesů jako klimaxových ekosystémů, reagujících na změny svého prostředí. Každá odchylka od optimálních podmínek výskyt útesotvorných společenstev poměrně výrazně poznamená, což se zapíše do fosilního záznamu těchto organismů (ačkoli abychom získali zcela určité informace, bude třeba znalosti o reakcích současných i fosilních korálnatců na změny jejich prostředí ještě prohloubit).

Ze změn kompozice útesotvorných korálů můžeme vyčíst události ovlivňující okraje oceánů, jako jsou změny proudění, produkce fytoplanktonu nebo výkyvy mořské hladiny, a dokonce i rozvoj cévnatých rostlin na souši. Ten na konci siluru a začátku devonu spolu s dalšími faktory způsobil zvýšení přínosu terigenního materiálu do prostředí šelfů a měl tedy jasně rozpoznatelný negativní dopad na útesotvorné organismy. Z těchto důvodů se domnívám, že záznam skupiny Anthozoa lze využít pro poznání minulosti prostředí jejího výskytu, a tedy i pro paleoekologické rekonstrukce nejen šelfového prostředí.

7 Použitá literatura

BOLLE, M. P. a T. ADATTE. Palaeocene-early Eocene climatic evolution in the Tethyan realm: clay mineral evidence. *Clay Minerals*. 2001, **36**, 249-261.

CONNOLLY, Marc W., Lance L. LAMBERT, Robert J. STANTON. Paleoecology of lower and Middle Pennsylvanian (Middle Carboniferous) Chaetetes in North America. *Facies*. 1989, **20**, 139-167.

COOPER, Paul in *Phanerozoic Reef Patterns*. United States, Tulsa: Society for Sedimentary Geology, 2002, 181-238.

COOPER, Paul. Evaluating teh Frasnian-Famennian extinction: *Acta Paleontologica Polonica*. 1998, **43**, 137-154.

EZAKI, Yoichi. Paleozoic scleractinia: Progenitors or extinct experiments?. *Paleobiology*. 1998, **24**, 227-234.

FEDOROWSKI, Jerzy. Carboniferous Corals: Distribution and Sequence. *Acta Paleontologica Polonica*. 1981, **26**: 87-160.

FEDOROWSKI, Jerzy. Extinction of Rugosa and Tabulata near the Permian/Triassic Boundary. *Acta Palaeontologica Polonica*. 1989, **34**, 47-70.

FLÜGEL, Erik in *Phanerozoic Reef Patterns*. United States, Tulsa: Society for Sedimentary Geology, 2002, 391-464.

HAQ, Bilal U. a Stephen R. SCHUTTER. A Chronology of Paleozoic Sea-Level Changes. *Science*. 2008, **322**, 64-68.

HAQ, Bilal U., Jan HARDENBOL, Peter R. VAIL in *Sea-Level Changes: An Integrated Approach (SEPM Special Publication No. 42)*. Tulsa, Oklahoma, USA: Society of Economic Paleontologists, Mineralogists, 1989, 71-108.

HARPER, David A.T., Emma U. HAMMARLUND a Christian M.Ø RASMUSSEN. End Ordovician extinctions: A coincidence of causes. *Gondwana Research*. 2014, **25**, 1294-1307.

HAUTMANN, Michael. Effect of end-Triassic CO₂ maximum on carbonate sedimentation and marine mass extinction. *Facies*. 2004, **50**, 257-261.

HÖFLING, Richard, Robert W. SCOTT in *Phanerozoic Reef Patterns*. United States, Tulsa: Society for Sedimentary Geology, 2002, 521-548.
Inst. Universität Göttingen, 1996.

JELL, John S. Cambrian Cnidarians with Mineralized Skeletons. *Palaeontographica America*. 1984, **54**, 105-109.

KIESSLING, Wolfgang a Rosemarie C. BARON-SZABO. Extinction and recovery patterns of scleractinian corals at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2004, **214**, 195-223.

KIESSLING, Wolfgang, Erik FLÜGEL a Jan GOLONKA. Paleoreef Maps: Evaluation of a Comprehensive Database on Phanerozoic Reefs. *AAPG Bulletin*. 1999, **83**, 1552-1587.

LEINFELDER, Reinhold R. a kol. The origin of Jurassic reefs: Current research developments and results. *Facies*. 1994, **31**, 1-56.

LEINFELDER, Reinhold R., Dieter U. SCHMID, Martin NOSE, Winfried WERNER in *Phanerozoic Reef Patterns*. United States, Tulsa: Society for Sedimentary Geology, 2002, 465-520.

LEINFELDER, Reinhold R., Winfried WERNER, Martin NOSE, Dieter U. SCHMID, Manfred KRAUTTER, Ralf LATERNSENER, Martin TAKACS, Dorothea HARTMANN in *Global and Regional Controls on Biogenic Sedimentation: Research Reports. Reef evolution*. 1. Göttingen: Geolog. Inst. Universität Göttingen, 1996, 227-248.

PEARSON, Paul N., Bart E. VAN DONGEN, Christopher J. NICHOLAS, Richard D. PANCOST, Stefan SCHOUTEN, Joyce M. SINGANO a Bridget S. WADE. Stable warm tropical climate through the Eocene Epoch. *Geology*. 2007, **35**, 211-214.

PERRIN, Christine a Francesca R. BOSELLINI. Paleobiogeography of scleractinian reef corals: Changing patterns during the Oligocene–Miocene climatic transition in the Mediterranean. *Earth-Science Reviews*. 2012, **111**, 1-24.

PERRIN, Christine in *Phanerozoic Reef Patterns*. United States, Tulsa: Society for Sedimentary Geology, 2002, 587-624.

ROSEN, Brian R. a Dragica TURNŠEK. Extinction patterns and biogeography of scleractinian corals across the Cretaceous/Tertiary boundary. *Mem. Ass. Australas. Palaeontols*. 1989, **8**, 355-370.

SCOTT, Robert W. Scott. Evolution of Late Jurassic and Early Cretaceous Reef Biotas. *Palaios*. 1988, **3**, 184-193.

SCRUTTON, Colin T. The Palaeozoic corals, I: origins and relationships. *Yorkshire Geological Society*. 1997, **51**, 177-208.

SERVAIS, Thomas, David A.T. HARPER, Jun LI, Axel MUNNECKE, Alan W. OWEN a Peter M. SHEEHAN. Understanding the Great Ordovician Biodiversification Event (GOBE): Influences of paleogeography, paleoclimate, or paleoecology? *GSA Today*. 2009, **19**.

SHEEHAN, Peter M. The Late Ordovician Mass Extinction. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*. 2001, **29**, 331-364.

SCHEIBNER, C. a R. P. SPEIJER. Decline of coral reefs during late Paleocene to early Eocene global warming. *EEarth*[online]. 2008, (3) [cit. 2015-09-05]. Dostupné z: <http://www.electronic-earth.net/3/19/2008/ee-3-19-2008.html>

STANLEY JR., George D. a Peter K. SWART. Evolution of the coral-zooxanthellae symbiosis during the Triassic: a geochemical approach. *Paleobiology*. 1995, **21**, 179-199.

STANLEY JR., George D. Recovery of Corals and Reefs after the End-Permian and the "Naked Coral" Lazarus Effect. *Journal of Earth Science*. 2010, **21**, 161-164.

STANLEY JR., George D. The History of Early Mesozoic Reef Communities: A Three-Step Process. *Palaios*. 1988, **3**, 170-183.

WAHLMAN, Gregory P. in *Phanerozoic Reef Patterns*. United States, Tulsa: Society for Sedimentary Geology, 2002, 271-338.

WALLACE, Carden C. a Brian R. ROSEN. Diverse staghorn corals (Acropora) in high-latitude Eocene assemblages: implications for the evolution of modern diversity patterns of reef corals. *Proceedings of the Royal Society B*. 2006, **273**, 975-982.

WEBB, Gregory E. Earliest known Carboniferous shallow-water reefs, Gudnian formation of Queensland, Australia: Implications for late Devonian reef collapse and recovery. *Geology*. 1998, **26**, 951-954.

WEBBY, Barry D. in *Phanerozoic Reef Patterns*. United States, Tulsa: Society for Sedimentary Geology, 2002, 128-180.

WEIDLICH, Oliver in *Phanerozoic Reef Patterns*. United States, Tulsa: Society for Sedimentary Geology, 2002, 339-390.

WEIHUA, Liao. Biotic recovery from the Late Devonian F-F mass extinction event in China. *Science in China Series D: Earth Sciences*. 2002, **45**, 380-384.

ZACHOS, James C., Mark PAGANI, Lisa SLOAN, Ellen THOMAS a Katharina BILLUPS. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science*. 2001, **292**, 686-693.

ZACHOS, James C., Michael W. WARA, Steven BOHATY, Margaret L. DELANEY, Maria Rose PETRIZZO, Amanda BRILL, Timothy J. BRALOWER, Isabella PREMOLI-SILVA. A Transient Rise in Tropical Sea Surface Temperature During the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Science*. 2003, **302**, 1551-1554.

Příloha 1

Systém klasifikace žahavců používaný vědci biologickými a geologickými se zásadně liší uspořádáním taxonomických jednotek i obecným přístupem ke klasifikaci obecně. Zatímco biologické vědy vycházejí zejména z výsledků výzkumů molekulární biologie, obory paleontologické používají ke třídění organismů jejich morfologické znaky.

Jako ilustrace těchto rozdílných přístupů může sloužit například klasifikace žahavců uvedená v článku *The Palaeozoic corals, I: origins and relationships* (Scrutton, 1997), oproti systému popsanému v článku *The phylum Cnidaria: A review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus* (Daly a kol., 2007).

Příklad klasifikace kmene Žahavců používané v paleontologii (se zaměřením na třídu Korálnatců):

Kmen Cnidaria (Žahavci)

Třída Hydrozoa

Třída Scyphozoa (Medúzovci)

Třída Hydrozoa (Polypovci)

Třída Anthozoa (Korálnatci)

Podtřída Ceriantipatharia

Podtřída Octocorallia (Koráli osmičetní)

Podtřída Zoantharia (Koráli šestičetní)

Řád Zoanthinaria (?prekambrium/kambrium – recent)

Řád Actiniaria/Coralliomorpharia (mořské sasanky) (?prekambrium/kambrium – recent)

Řád Tabulacnida (spodní kambrium)

Řád Cothonida (neklasifikovaní kambriční koráli) (střední kambrium)

Řád Tabulata (spodní ordovik-perm) – do řádu Tabulata se řadí chaetetidní koráli, ačkoli se někdy uvádí příbuzní spíše spongiím či zařazování do třídy Hydrozoa; pravděpodobně sem patří i skupina Lichenaria (ordovik)

Řád Rugosa (střední ordovik-perm)

Řád Kilbuchohyllida (střední ordovik)

Řád Heterocorallia (?střední/svrchní devon-střední karbon)

Řád Numidiaphyllida (perm)

Řád Scleractinia (střední trias-recent)

Příklad klasifikace Žahavců užívané v biologii (se zaměřením korálnatce):

Třída Anthozoa (obsahuje dvě monofyletické linie: Octocorallia a Hexacorallia)

Podtřída Hexacorallia (Koráli šestičetní)

Řád Actiniaria (Sasanky)

Řád Antipatharia (Trnatci)

Řád Ceriantharia

Řád Corallimorpharia

Řád Scleractinia (Větevníci)

Řád Zoanthidea (Zoantharia)

Podtřída Octocorallia (Koráli osmičetní)

Řád Alcyonacea (Rohovitky)

Řád Helioporacea – skupina mezi osmičetnými korály unikátní svou schopností produkce aragonitové kostry (anatomické řešení evolučně konvergentní s řádem šestičetných korálů Scleractinia)

Třída Cubozoa (Čtyřhranky)

Třída Hydrozoa (Polypovci)

Třída Scyphozoa (Medúzovci)

Třída Staurozoa (Kalichovky)

Ačkoli je klasifikace kmene biologickým přístupem jistě fakticky správnější i lépe popisuje skutečný fylogenetický vývoj skupiny žahavců, bohužel nezahrnuje již vyhynulé skupiny, ba většinou je ani neuvádí. Pro práci paleontologů je tedy stále výhodnější (a vlastně jedinou) možností, využívat stávající klasifikaci starší, založenou čistě na morfologii jedinců.

Příloha č. 2

Geografické rozšíření útesů devonu na hranici givetu a frasnú

Převzato z: KIESSLING, Wolfgang, Erik FLÜGEL a Jan GOLONKA. Paleoreef Maps: Evaluation of a Comprehensive Database on Phanerozoic Reefs. *AAPG Bulletin*. 1999, **83**, 1552-1587.

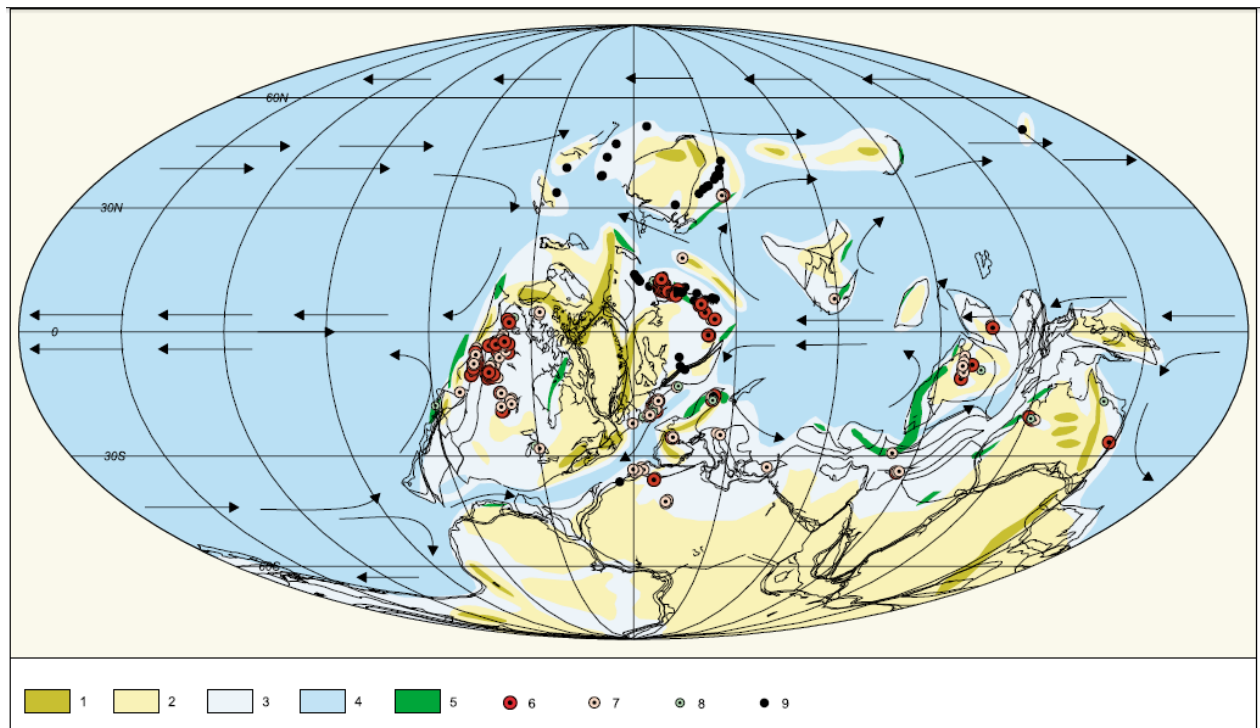


Figure 6—Global distribution of Givetian–Frasnian reefs. Ocean surface currents were derived from the plate tectonic configuration. 1 = Mountains, 2 = land, 3 = shelf, 4 = deep water, 5 = predicted upwelling zones, slightly modified from Golonka et al. (1994), 6 = reefs thicker than 100 m, 7 = reefs between 10 and 100 m thickness, 8 = reefs thinner than 10 m, 9 = reefs without thickness data. Note the close association of many reefs with predicted upwelling sites and the wide latitudinal distribution of reefs.

Příloha č. 3

Rozšíření útesů svrchní jury

Převzato z: KIESSLING, Wolfgang, Erik FLÜGEL a Jan GOLONKA. Paleoreef Maps: Evaluation of a Comprehensive Database on Phanerozoic Reefs. *AAPG Bulletin*. 1999, **83**, 1552-1587.

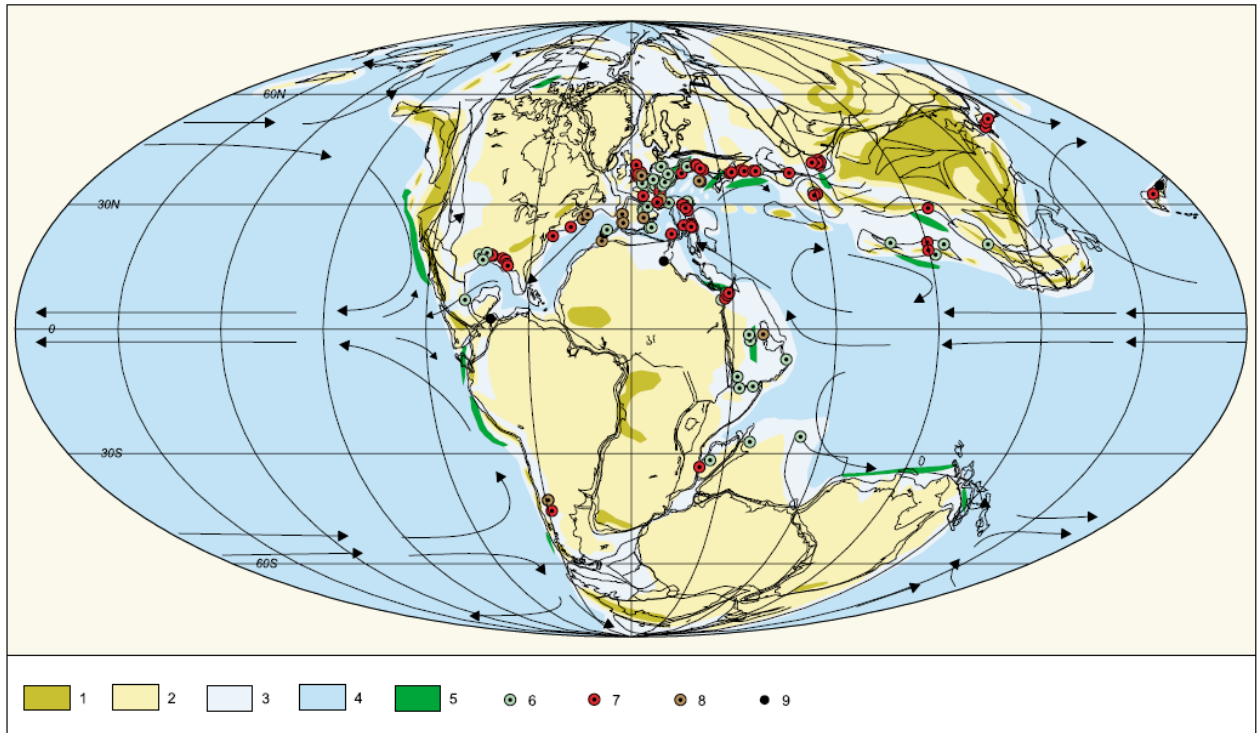


Figure 10—Global distribution of Oxfordian–Kimmeridgian reefs. Ocean surface currents were derived from the plate tectonic configuration. 1 = Mountains, 2 = land, 3 = shelf, 4 = deep water, 5 = predicted upwelling zones, slightly modified from Golonka et al. (1994), 6 = intrashelf/intraplatform reefs, 7 = platform or shelf margin reefs, 8 = slope, ramp, and basin reefs, 9 = reefs without data indicating paleoenvironment.

Příloha č. 4

Geografické rozšíření útesů středního miocénu

Převzato z: KIESSLING, Wolfgang, Erik FLÜGEL a Jan GOLONKA. Paleoreef Maps: Evaluation of a Comprehensive Database on Phanerozoic Reefs. *AAPG Bulletin*. 1999, **83**, 1552-1587.

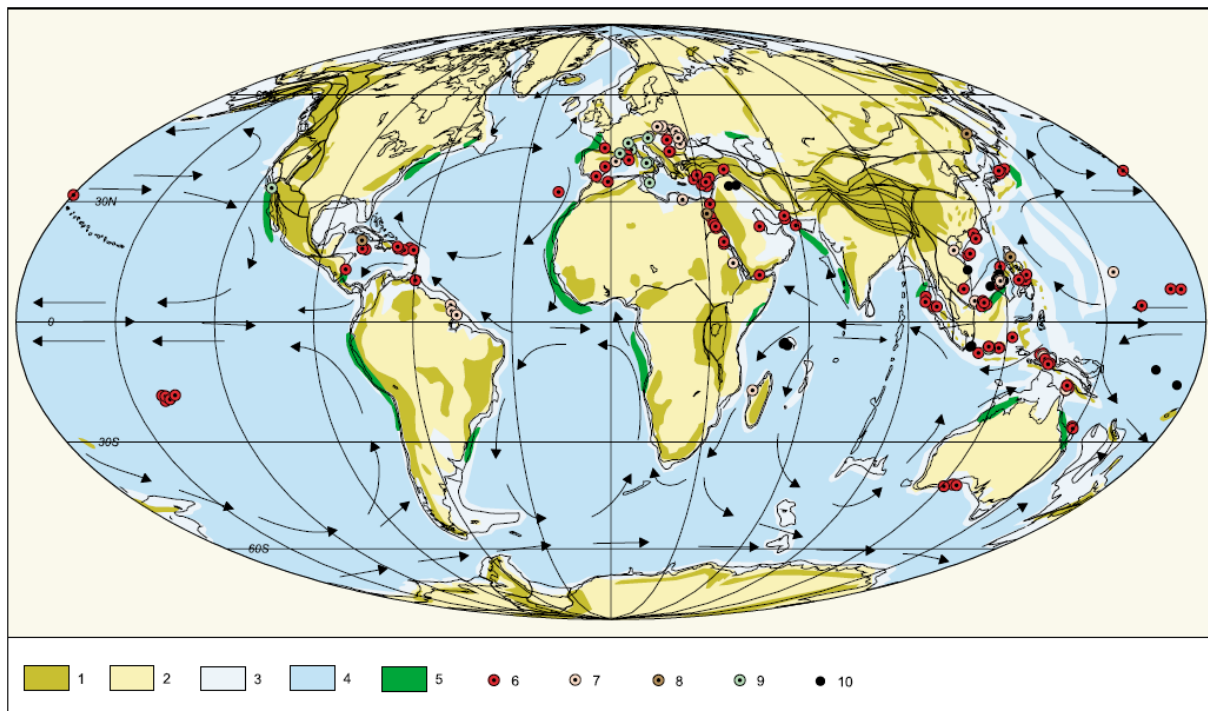
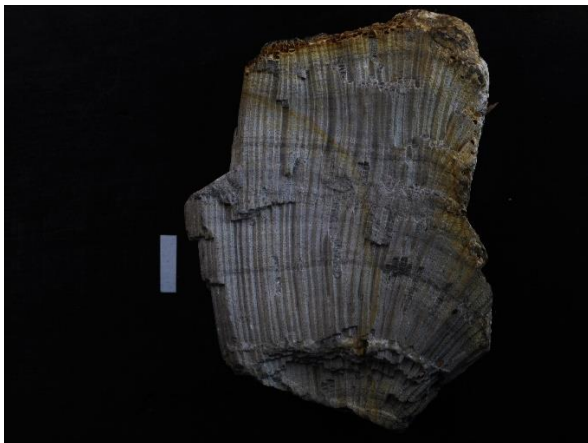
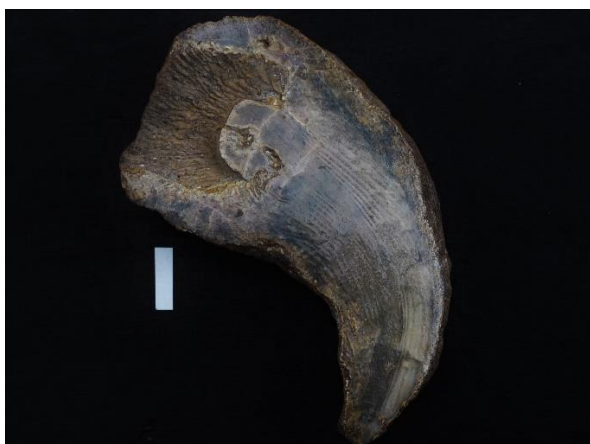
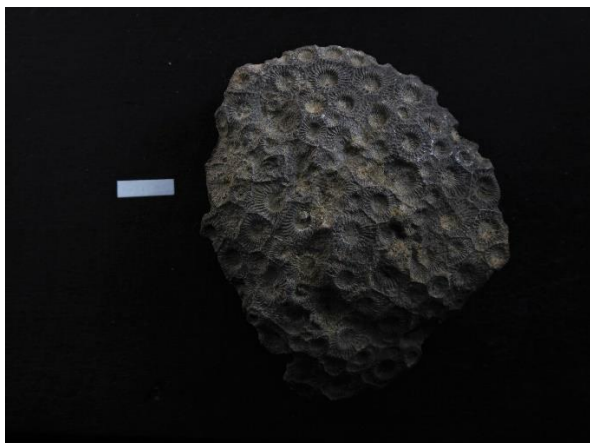


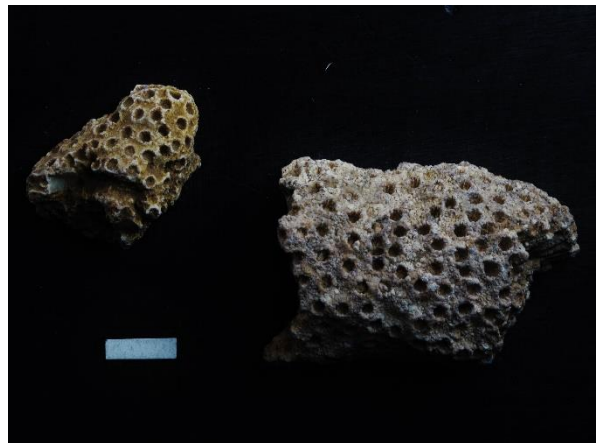
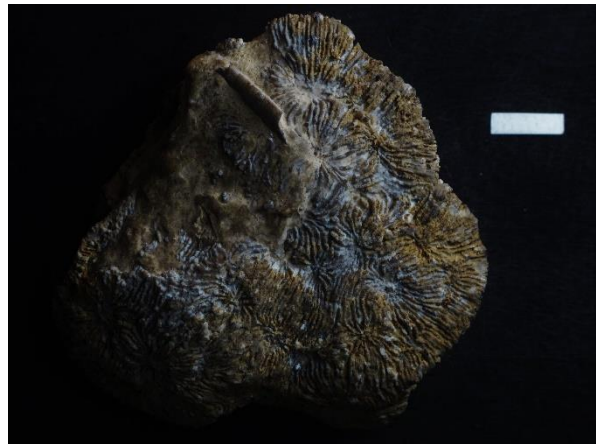
Figure 11—Global distribution of Serravallian (middle Miocene) reefs. Ocean surface currents were derived from the plate tectonic configuration. 1 = Mountains, 2 = land, 3 = shelf, 4 = deep water, 5 = predicted upwelling zones, slightly modified from Golonka et al. (1994), 6 = true reefs, 7 = reef mounds, 8 = mud mounds/banks, 9 = biostromes, 10 = reefs without data indicating type. Continental ice sheets are not indicated.



<i>tabule 1</i> Příklady paleozoických korálnatců		(měřítko 1 cm)
Rod <i>Cyathophyllum</i> (silur, Rugosa)	Rod <i>Stauria</i> (silur, Rugosa)	
Rod <i>Alveolites</i> (silur, Tabulata)	Rod <i>Halysites</i> (silur, Tabulata)	
Rod <i>Favosites</i> (devon, Tabulata)	Rod <i>Heliolites</i> (devon, Tabulata)	



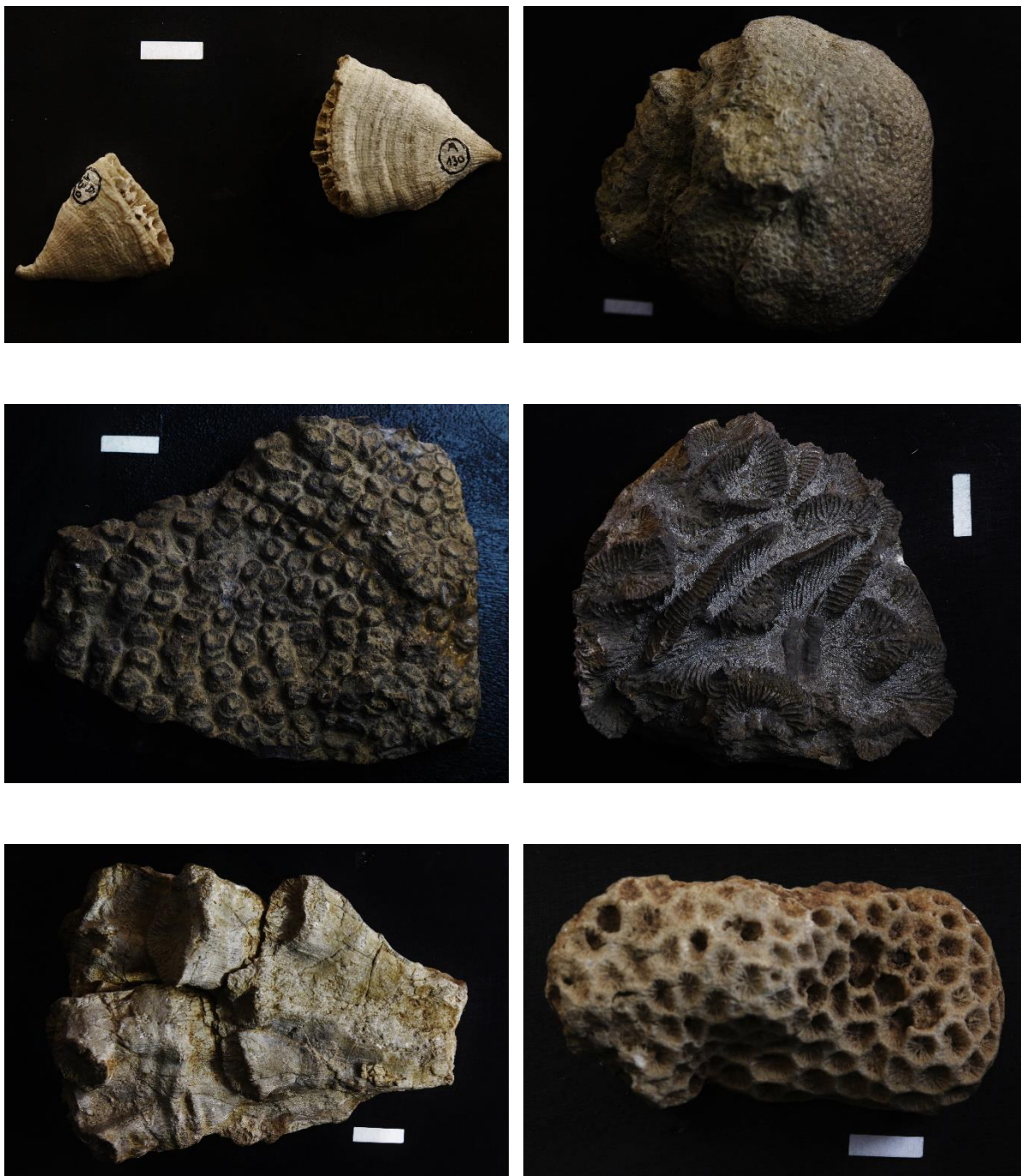
<i>tabule 2</i> Příklady paleozoických korálnatců		(měřítko 1 cm)
Rod <i>Acervularia</i> (devon, Rugosa)	Rod <i>Cyathophyllum</i> (devon, Rugosa)	
Rod <i>Lithostratium</i> (karbon, Rugosa)	Rod <i>Zaphrentis</i> (karbon, Rugosa)	
Rod <i>Aulophyllum</i> (karbon, Rugosa)	Rod <i>Michelinia</i> (karbon, Rabulata)	



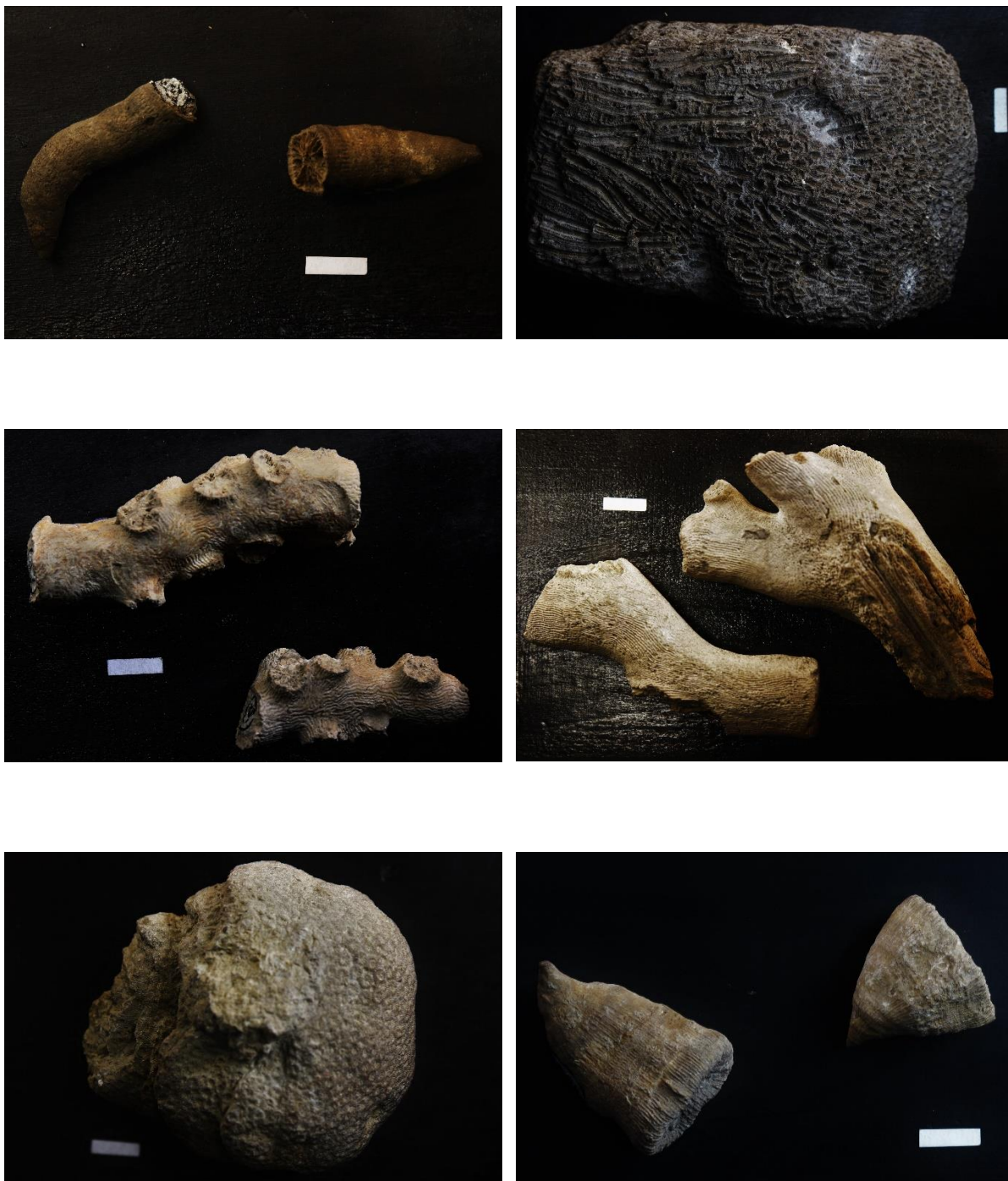
<i>tabule 3</i> Příklady mesozoických korálů řádů Scleractinia		(měřítko 1 cm)
Rod <i>Calamophyllia</i> (trias)	Rod <i>Cladophyllia</i> (trias)	
Rod <i>Epismilia</i> (jura)	Rod <i>Thamnastrea</i> (jura)	
Rod <i>Placophyllia</i> (jura)	Rod <i>Styliina</i> (jura)	



<i>tabule 4</i> Příklady mesozoických korálů řádu Scleractinia		(měřítko 1 cm)
Rod <i>Astraea</i> (jura)	Rod <i>Synhelia</i> (křída)	
Rod <i>Leptoria</i> (křída)	Rod <i>Cyclolites</i> (křída)	
Rod <i>Trochosmilia</i> (křída)	Rod <i>Flabellum</i> (křída)	



tabule 5 Příklady kenozoických korálů řádu Scleractinia a Helioporacea (Octocorallia) (měřítko 1 cm)	
Rod <i>Trochocyathus</i> (paleocén, Scleractinia)	Rod <i>Astrangia</i> (eocén, Scleractinia)
Rod <i>Heliopora</i> (eocén, Helioporacea)	Rod <i>Ulophyllia</i> (eocén, Scleractinia)
Rod <i>Plocophyllia</i> (syn. <i>Euphyllia</i> , oligocén, Scleractinia)	Rod <i>Isastraea</i> (oligocén, Scleractinia)



<i>tabule 6</i> Příklady kenozoických korálů řádu Scleractinia		(měřítko 1 cm)
Rod <i>Caryophyllia</i> (oligocén)	Rod <i>Solenastrea</i> (miocén)	
Rod <i>Balanophyllia</i> (miocén)	Rod <i>Dendrophyllia</i> (miocén)	
Rod <i>Heliastrea</i> (miocén)	Rod <i>Flabellum</i> (pliocén)	