

2. EVOLÚCIA EKOSYSTÉMOV

Jozef Klembara

Pretože sa v priebehu historického vývoja Zeme menila poloha kontinentov jednak voči sebe navzájom a jednak vzhľadom na polohu rovníka a pólů, menili sa tak klimatické pomery na kontinentoch ako i teplota vody na súši a v oceánoch. Postupne sa vytvárajúce ekosystémy však aj postupne zanikali a opäť sa vytvárali nové. Nie všetky prvky daného ekosystému však vždy zanikli.

Teória globálnej tektoniky, spoločne s fosílnym záznamom živočíšneho a rastlinného sveta obsiahnutom v jednotlivých vrstvách zemskej kôry, nám umožňujú aspoň do určitej miery analyzovať, rekonštruovať a vzájomne porovnávať ekosystémy existujúce v priebehu evolúcie Zeme.

Fosílie rastlín a živočíchov, ako i sedimenty, v ktorých sa nachádzajú, umožňujú odhaliť a analyzovať vývojové línie organizmov a tiež prostredie, v ktorom tieto organizmy žili v priebehu dlhého časového úseku. Pretože paleoekológia študuje spoločenstvá organizmov, vzájomné vzťahy jednotlivých druhov daného spoločenstva a ich vzťah k prostrediu v priebehu dlhého geologického času, v ktorom prebiehala evolúcia, je disciplínou spájajúcou ekológiu a evolučnú biológiu. Preto je tiež označovaná ako evolučná paleoekológia. Jednou z jej úloh je sledovať interakciu vymierania rôznych skupín organizmov a ekologickej sukcesie spoločenstiev (postup osídľovania ekologicky prázdneho priestoru) v priebehu dlhého časového intervalu.

Jednou z hlavných metód evolučnej paleoekológie je štúdium tafonomických procesov. Tafonómia (gr. tafé – pohreb) sa zaoberá podmienkami a procesmi vedúcimi k zachovaniu zvyškov organického sveta. Sedimentológia (náuka o usadených horninách) poskytuje údaje o fyzikálnych aspektoch prostredia, v ktorom druhové spoločenstvá žili a boli pochované. Ako tafonomické tak i sedimentologické údaje sú nevyhnutné pre rekonštrukciu pôvodných ekologických vzťahov v spoločenstvách fosílnych organizmov.

Živočíšne a rastlinné fosílie, ktoré sa zachovali v sedimentárnych horninách, umožnili rozlíšiť vo vrstvách zemskej kôry štyri základné éry: prekambrium, paleozoikum, mezozoikum a kenozoikum (tab. 1). Posledné tri éry sa označujú tiež ako fanerozoikum (gr. faneros – pozorovateľný voľným okom), pretože biologický obsah hornín týchto ér je už jednoznačne makroskopicky pozorovateľný a živočíchy už majú vytvorenú pevnú schránku alebo kostru. Avšak veľmi dobre trojrozmerné zachované fosílie nájdené v posledných dvoch desaťročiach ukazujú, že živočíšny a rastlinný svet bol dobre vyvinutý už vo vrchnom prekambriu.

Jednotlivé éry sa ďalej delia na periódy, z ktorých každá je charakteristická svojím jedinečným fosílnym záznamom, resp. určitým typom fosílného spoločenstva. Periodicita vo vývoji fosílnych spoločenstiev bola známa už od počiatkov stratigrafickej geológie (študuje sled, charakteristiku a vzájomné vzťahy vrstiev zemskej kôry). Na základe tejto periodicity, teda výmeny spoločenstiev v čase, sa už v minulom storočí položili základy dnešného členenia histórie Zeme na jednotlivé periódy fanerozoika. Fakt, že základné biostratigrafické členenie zostáva i po mnohých desiatkach rokov intenzívnych výskumov v základných rysoch platné, je empirickým dôkazom existencie periodicity vo vývoji organického sveta.

Tabuľka 1. Stratigrafická tabuľka

EÓN	Vývoj flóry	ÉRA		PERIÓDA	EPOCHA	VEK v miliónoch rokov	Vrás- nenie		
Fanerozoikum	Neofytikum	Kenozoikum	Štvrtohory	Holocén		65	Alpínske		
				Pleistocén					
			Tret'ohory	Neogén	pliocén				
		miocén							
		Paleogén		oligocén					
				eocén					
				paleocén					
		Mezofytikum	Mezozoikum Druhohory	Krieda	vrchná				245
					spodná				
	Jura			vrchná – malm					
				stredná – dogger					
				spodná – lias					
	Trias			vrchný					
				stredný					
				spodný					
	Paleofytikum			Paleozoikum Prvohory	Perm	vrchný		550	
		Karbón	spodný						
			vrchný						
		Devón	spodný						
			vrchný						
			stredný						
		Silúr	spodný						
			vrchný						
			Ordovik						
	Eofytikum	Kambrium	vrchné			550	Predasyntské		
			stredné						
			spodné						
Proterozoikum Starohory		Prekambrium			550				
Archaikum Prahory					2600				
					4 600				

2.1. Prekambrium (4600 – 550 mil. r.)

Predpokladá sa, že v priebehu prekambria sa zemská kôra sformovala do jedného prakontinentu, ktorý sa označuje ako Pangea. Tento prakontinent bol obklopený praoceánom nazývaným Panthalassa. Koncom prekambria sa Pangea začala rozpadáť na jednotlivé kontinenty, medzi ktorými vznikali nové oceány. Horotvorné pochody tohto obdobia sa označujú ako predasyntské vrásnenie, ktoré doznieva asyntskou fázou v spodnom kambriu.

V prahorách (archaikum, 4600 - 2600 mil. r.) vzniká zemská kôra, atmosféra a hydrosféra. Predpokladá sa, že v prahorách vznikli organické zlúčeniny a aj živá hmota. Najstaršie známe mikrofosílie (3400 mil. r.) pochádzajú zo série Onverwacht v južnej Afrike a zo série Pig Tree (3200 mil. r.) ležiacej v jej nadloží. Predstavujú pravdepodobne prvé prokaryotické mikroorganizmy

(baktérie). Koncom archaika vznikajú aj sinice (oxygénne baktérie) a s nimi aj fotosyntéza. Sinice produkovali kyslík, ale ten sa v tej dobe viazal hlavne na železo, o čom svedčia veľké ložiská železnej rudy z tohto obdobia.

V roku 2000 boli v Austrálii objavené prokaryotické organizmy vláknitého tvaru v podmorských sopečných horninách starých 3 600 miliónov rokov. Boli to chemotrofné, nefotosyntetizujúce baktérie, ktoré získavali zdroj energie z anorganických látok a žili tesne pod morským dnom v horúcich podmorských prameňoch (v prostredí okolo 100° C). Niektorí vedci sa domieľajú, že život vznikol v termálnom prostredí.

V starohorách (proterozoikum, 2600 – 550 mil. r.) vznikajú prvé eukaryotické organizmy. Najstaršie z nich pochádzajú z Bitter Springs Formation v južnej Austrálii. Predpokladá sa, že koncom proterozoika bola koncentrácia kyslíka v atmosfére asi 10% dnešnej koncentrácie. V tomto období sa začínajú vytvárať tzv. stromatolity (gr. stroma – pokrývka, lithos – kameň) – nepravidelne zvrstvené vápencové útvary, ktoré pravdepodobne vznikli biochemickou činnosťou rôznych druhov baktérií (včítane siníc) a možno i niektorých rias.

Najstaršie hubky a dokonca i živočíšne embryá boli objavené v juhovýchodnej Číne a pochádzajú z hornín starých 570 miliónov rokov (Xiao et al. 1998). Nájdené boli aj stielky rias, ktorých stavba už veľmi pripomína štruktúru stielok dnešných rias.

Ediakarská fauna (pochádzajúca z oblasti Ediakara v južnej Austrálii) predstavuje začiatok rozvoja bezstavovcov tesne pred začiatkom kambria. Sú to živočíchy podobné medúzam a osemľúčovým koralom, ale sú medzi nimi tiež formy, ktoré nie sú podobné žiadnej z vyhynutých či recentných skupín bezstavovcov. Žiaden zástupca prekambrickej fauny nemal ešte vytvorenú pevnú schránku.

Celkove je možné povedať, že analýza najstarších fosílií a nemetamorfovaných (nepremenených) sedimentov poukazuje na to, že najstaršie známe prekambričné ekosystémy sa podobali dnešným najprimitívnejším ekosystémom. Boli v nich sinice ako organizmy produkujúce (producenty) a niektoré baktérie ako organizmy, ktoré produkovanú organickú hmotu rozkladali (dekompozitory). K tomuto jednoduchému systému pribudli v neskoršom prekambriu producenti zo skupiny zelených a červených rias. Až vo vrchnom prekambriu dochádza k rozvoju mnohobunkových živočíchov.

2.2. Prvohory - Paleozoikum (550 – 245 mil. r.)

Táto éra trvala asi 305 miliónov rokov a delí sa na šesť období: kambrium, ordovik, silúr, devón, karbón a perm. Vzájomná poloha kontinentov a ich poloha vzhľadom na pozíciu pólů sa v priebehu trvania jednotlivých období značne menila, čo sa odrážalo aj na charaktere a distribúcii ekosystémov. Napríklad v priebehu posledného úseku prvohôr sa v oblasti dnešnej Antarktídy vystriedalo zaľadenie s tropickou klímou, o čom svedčí prítomnosť tilov a až niekoľko metrov hrubých slojov čierneho uhlia.

Horotvorná činnosť prebiehala v prvohorách v dvoch fázach: fáza kaledónska (lat. Caledonia – Škótsko) začala v strednom kambriu a skončila v strednom devóne. Jej dôsledkom je vyvrásnenie Apalačských vrchov na východnom okraji Laurentského kontinentu a celý pruh pohorí na západnom pobreží Baltického kontinentu. Spojením obidvoch kontinentov vznikol Lauruský kontinent a oceán medzi obidvoma pôvodne samostatnými kontinentmi zanikol (obr. 15). V ďalšom období zavládla v danej oblasti aridná klíma, začalo prudké zvetrávanie a ukladali sa na železo bohaté sedimenty. Druhá fáza varíska (podľa germánskeho kmeňa Variskov; tiež hercýnska, z lat. Hercynia silva – označenie nemeckých stredohorí, napr. Harz) nasledovala krátko po fáze kaledónskej a trvala do konca prvohôr.

Bohaté doklady života z jednotlivých období ukazujú, že živočíšny a rastlinný svet bol stále pestrejší a zložitejší. Avšak mnohé rastlinné a živočíšne skupiny, ktoré v priebehu prvohôr vznikli, koncom prvohôr aj vyhynuli. O ich existencii a postavení v pôvodnom ekosystéme vypovedá už len fosílny záznam daného obdobia.

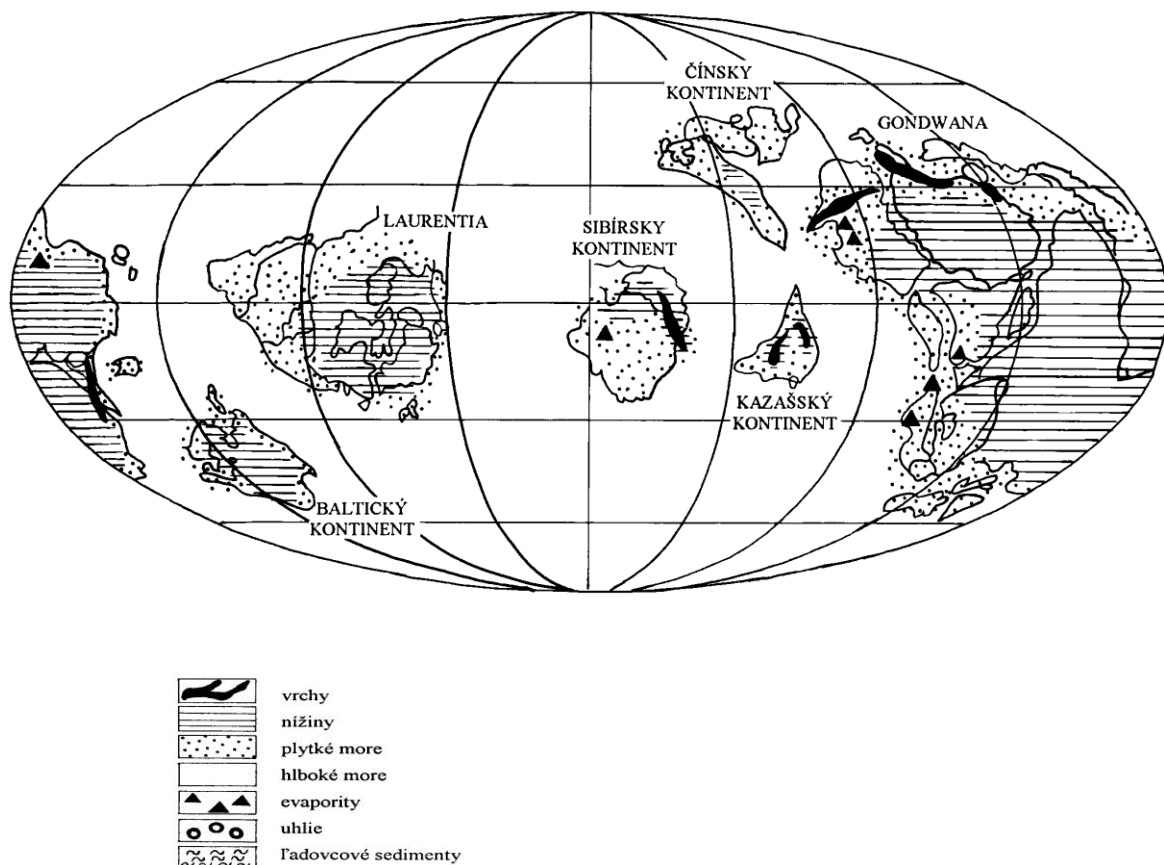
Morské ekosystémy prvohôr sú druhovo veľmi bohaté. Náhla evolúcia života na začiatku prvohôr sa označuje ako tzv. kambričná explózia, charakteristická náhlým objavením sa veľkého

množstva skupín bezstavovcov, z ktorých väčšina už mala pevnú schránku. V starších prvohorách vzniklo 9 skupín vodných stavovcov, o pôvode ktorých máme len veľmi neúplné informácie.

Čo bolo príčinou vzniku a rozvoja mnohobunkových organizmov a čo bolo následne príčinou vzniku živočíchov s pevnými schránkami nie je zatiaľ uspokojivo vysvetlené. Predpokladá sa, že to bol vzostup koncentrácie kyslíka (vo vode a potom vo vzduchu), ktorý umožnil živočíchom, že mohli prejsť od pôvodnej energeticky málo účinnej fermentácie (premena organických látok pôsobením enzýmov) k dýchaniu atmosferického kyslíka. Oxidačný proces, ktorý pri dýchaní prebieha, uvoľňuje oveľa viac energie v porovnaní s procesom fermentačným. Zvýšenie produkcie energie, potrebnej k rastu organizmov, otvorilo cestu ďalšej evolúcii. Vzostup koncentrácie kyslíka bol príčinou vývoja dýchacích orgánov, orgánov sprostredkujúcich obeh telových tekutín a nepriamo tiež nervovej sústavy. Tvorba kostí a pevných schránok je energeticky veľmi náročný proces a môže sa uskutočniť iba vtedy, keď je v atmosfére dostatočne veľa kyslíka. Fyziologické štúdie ukázali, že syntéza kolagénu, ktorý spevňuje svaly a orgány mnohobunkovcov, a ktorý tiež tvorí organický základ pevných schránok a kostí, je energeticky značne náročná a vyžaduje prítomnosť molekulárneho kyslíka.

Na súši sa v priebehu prvohôr odohrali veľmi významné ekologické a evolučné udalosti, ktoré zahŕňovali kolonizáciu suše výtrusnými rastlinami, objavenie sa a diverzifikáciu (rozrôznenie, rozmanitosť) nahosemenných rastlín, radiáciu terestrických (suchozemských) článkonožcov, vznik prvých štvornožcov (primitívnych stegocefalov - s výnimkou otvorov pre nozdry, oči a temenné oko, vrchná časť ich lebky bola kompletne krytá kosťami), vznik amniótov a dokonca i vyvinutie sa herbivorného (bylinožravého) spôsobu výživy u štvornožcov. Tieto udalosti sa udiali na pozadí ekologických pomerov, ktoré boli zásadne odlišné od ekologických pomerov všetkých neskorších období. Štruktúra a dynamika ekosystémov vrchného permu už nebola podstatne odlišná od súčasných ekosystémov, i keď rastlinné a živočíšne druhy boli iné než v súčasnosti.

2.2.1. Kambrium

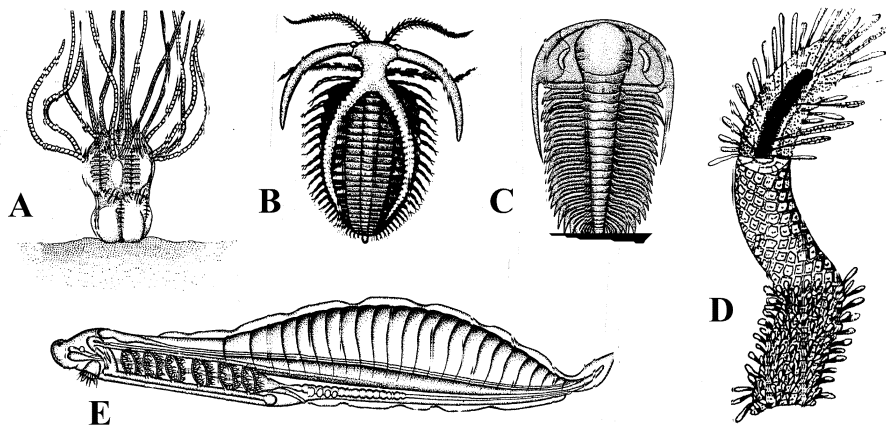


Obrázok 9. Vrchné kambrium. Legenda sa vzťahuje aj na obrázky 11, 13, 15, 18 a 23 (všetky podľa Bambach et al. 1981), ktoré zachytávajú pohyb kontinentov a ich pozíciu vzhľadom na póly, vznik pohorí a zánik oceánov, miesta formácie evaporitov (chemických usadenín, napr. sádrovec, vytvárajúcich sa v horúcej a suchej klíme), náleziská čierneho uhlia a oblasti zaľadnenia.

Obdobie výskytu kambrickej flóry reprezentovanejorskými riasami a sinicami sa nazýva eofytikum (tab. 1). Kambrické moria boli bohaté na riasy, sinice a rôzne iné baktérie, ktoré vytvárali rôzne ústrojné látky z kyslíčnika uhličitého, vody a v nej rozpustných minerálnych látok. Pri týchto procesoch sa uvoľňoval do ovzdušia kyslík, ktorý podporoval zvetrávanie hornín. Rozrušené horninové častice boli transportované späť do mora, kde sa usádzovali a slúžili ako dobrý prísun živín pre rôzne riasy a sinice. Dôsledkom častého kolísania vodnej hladiny sa tieto prvé organizmy ocitali na súši alebo aspoň vo vlhkom prostredí. Predpokladá sa, že tie odolnejšie vytvorili výtrusy, ktoré im umožňovali prežiť i vo veľmi nehostinných podmienkach. Toto bol pravdepodobne prvý krok k vzniku prvých obojživelných rastlinných foriem. Začínajú sa vytvárať prvé pôdy znamenajúce počiatok tvorby suchozemských ekosystémov.

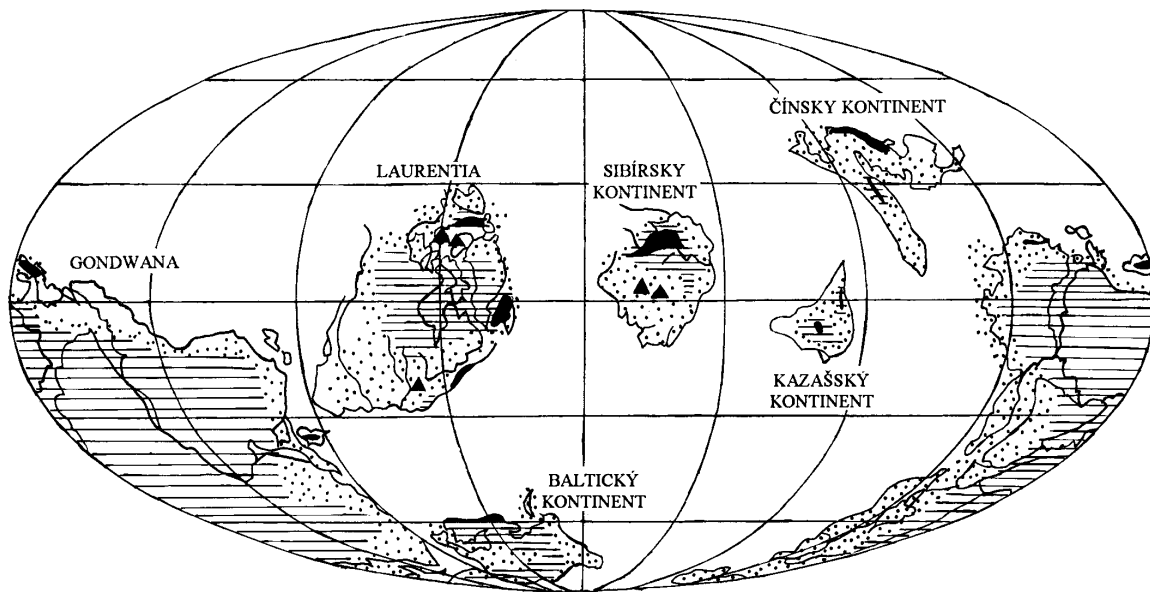
Spodné kambrium je charakteristické rozvojom rias a náhlym objavením sa takmer všetkých hlavných skupín bezstavovcov – predovšetkým ramenonožcov, mäkkýšov, ostnatokožcov, medúz, kremitých hubiek, obrúčkavcov a článkonožcov (predovšetkým pre toto obdobie typických trilobitov) a označuje sa ako tzv. kambrická explózia (obr. 10A-D). Avšak Chen et al. (1999) publikovali nálezy rybám podobných živočíchov (*Haikouella lanceolata*) z oblasti Haikou v provincii Yunnan v juhovýchodnej Číne starých 530 mil. rokov (obr. 10E). Ide s najväčšou pravdepodobnosťou o prvé, ranokambrické, stavovcom podobné chordáty. Ich skelet bol pravdepodobne chrupkový. *Haikouella lanceolata* je v mnohých anatomických znakoch veľmi podobná aj bezstavovcom. Veľmi dobré zachovanie umožnilo identifikovať u tohto živočícha srdce, dorzálnu a ventrálnu aortu, segmentovanú svalovinu, žiabrové vlákna, nervovú trubicu a veľký mozog. Schopnosť ukladať v tele minerálne látky na vytvorenie kostí, zubov a šupín sa vytvorila až neskoršie, koncom kambria. Ďalšie nedávne nálezy primitívnych chordátov zo spodného kambria Číny dokazujú, že ranokambrická explózia, označovaná tiež ako „Big Bang“ života, sa teda netýkala len bezstavovcov, ale aj chordátov.

Koncom kambria sa objavujú prvé stavovce (Ostracodermi) dokumentované zvyškami rôznych častí tvrdých dermálnych pancierov pokrývajúcich ich telo. Celé jedince sa zatiaľ nenašli, takže niektorí vedci pochybujú o tom, či kúsky pancierov patria skutočne stavovcom a nie kúskom pancierov článkonožcov. Nepochybné ostrakodermi sú známe až z ordoviku. Okrem nich sú z konca kambria známe tzv. konodonty (skupina Euconodonta) charakteristické prítomnosťou drobných zúbkovitých útvarov, ktoré asi slúžili ako čeľuste.



Obrázok 10. A - ľaliovka *Lichenoides*. B - trilobitomorfný článkonožec *Marella*. C – trilobit *Hydrocephalus*. D – zelená riasa *Amgaella*. E – *Haikouella*. A-C z Prokopa (1989), D – z Obrhela (1973), E podľa Chen et al. (1999).

2.2.2. Ordovik



Obrázok 11. Stredný ordovik.

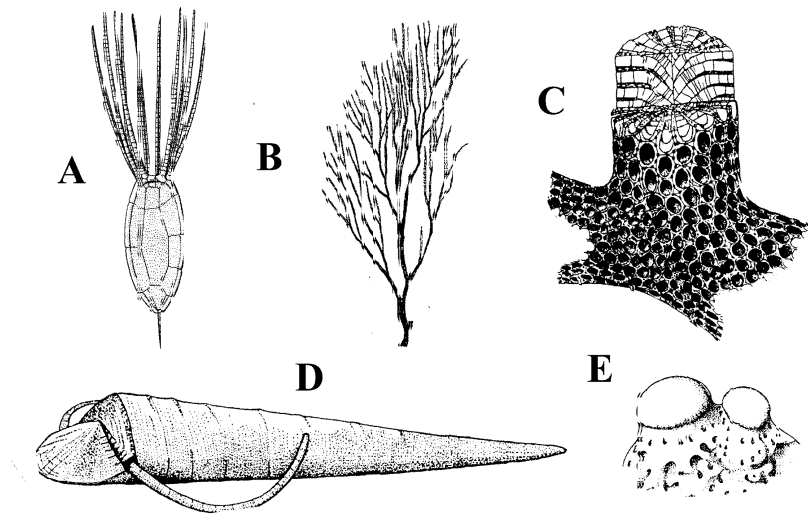
V ordoviku sa objavujú prvé suchozemské rastliny dobývajúce postupne sa vytvárajúce sladkovodné bazény na okrajoch kontinentov (obr. 11). Pobrežné časti vtedajších kontinentov boli totiž pokryté pomerne hrubými vrstvami usadenín, v ktorých sa zachytávala voda dôsledkom oscilácie vodnej hladiny a prítomnosti nepriepustných prekambriových podloží zabráňujúcich presakovaniu. Prvýkrát sa objavili bezcievnaté rastliny (primitívne machy, lišajníky a huby), ktoré sa rýchlo rozšírili na súši. Tieto prvé terestrické rastliny zarastali nánosy riek a brehy iných vytvárajúcich sa vodných plôch. Ich nálezy sú však veľmi vzácne. Vo fosílnych pôdach Pensylvánie boli nájdené chodbičky ako dôsledok vrtacej činnosti organizmov, pravdepodobne článkonožcov. Celkovo je však možné povedať, že ordovická krajina bola relatívne pustá, s ojedinelým výskytom nízkej vegetácie a niekoľkými druhmi bezstavovcov.

Morské bezstavovce boli značne diverzifikované. Objavujú sa prvé hlavonožce, nové skupiny ostnatokožcov (ľaliovky, obr. 12A), machoviek (obr. 12C) a mäkkýšov. Ďalšie dve nové skupiny bezstavovcov - hyolity a graptolity - ešte v priebehu prvohôr vyhynuli (obr. 12B, D). Graptolity sú koloniálne žijúce hemichordáty, ktoré si vytvárali vonkajšiu kostru. Mali kozmopolitné rozšírenie a vytvorili veľké množstvo druhov žijúcich v krátkom časovom intervale. Preto sa často využívajú v stratigrafii pre identifikáciu rovnako starých sedimentov. Umožňujú tak porovnávať spoločenstvá rôznych druhov organizmov a paleoekologické pomery na rôznych miestach sveta. Na základe graptolitov je medzinárodne stanovená hranica ordoviku a silúru.

V ordoviku dosahujú svoj maximálny rozvoj trilobity. Vytvárajú obrovské množstvo druhov a je možné na nich sledovať i rôzne morfológické trendy, ako napríklad skracovanie tela, zväčšovanie chvostového štítu, redukcia očí vedúca až k slepote, expanzia hlavového štítu a iné.

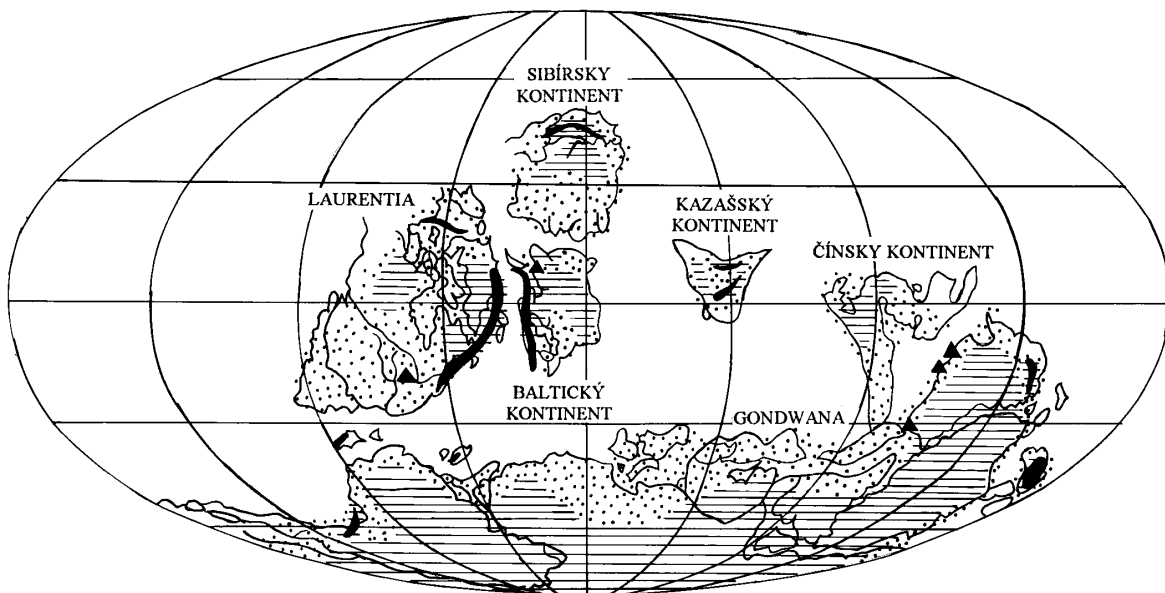
Stavovce reprezentujú kruhoústnice, teda stavovce, ktoré ešte nemali vytvorenú spodnú čeľusť (sú označované tiež ako Agnatha). Ich telá boli v prednej časti chránené kosteným pancierom,

fragmenty ktorého sa často nachádzajú v ordovických vrstvách (obr. 12E). Na spodnej strane prednej časti panciera bol otvor, ktorým nasávali drobnú potravu. Ich potomkami sú dnešné mihule a sliznatky. Najväčší rozvoj zaznamenali v devóne (obr. 17A).



Obrázok 12. A - ostnatokožec *Rhipidocystis*. B – graptolit *Dendrograptus*. C – trs machovky *Batostoma*. D – rekonštrukcia hyolita *Hyolithes*. E – úlomky dermálneho panciera kruhoústnice *Pycnaspis*. A, B, D zo Špinara 1965. C podľa Prokopa (1989), E z Jarvika 1980.

2.2.3. Silúr.



Obrázok 13. Stredný silúr.

Začiatkom silúru prebieha v mnohých oblastiach sveta, predovšetkým medzi Laurentským a Baltickým štítom, intenzívna horotvorná činnosť. Väčšiu časť povrchu kontinentov severnej pologule však pokrývajú plytké moria, v rovníkovej oblasti ktorých sa vytvárajú evapority. Až koncom silúru začína more ustupovať a horotvorné procesy sa stupňujú na okrajoch viacerých kontinentov (napr. Laurentského, Baltického a Sibírskeho kontinentu), obr. 13.

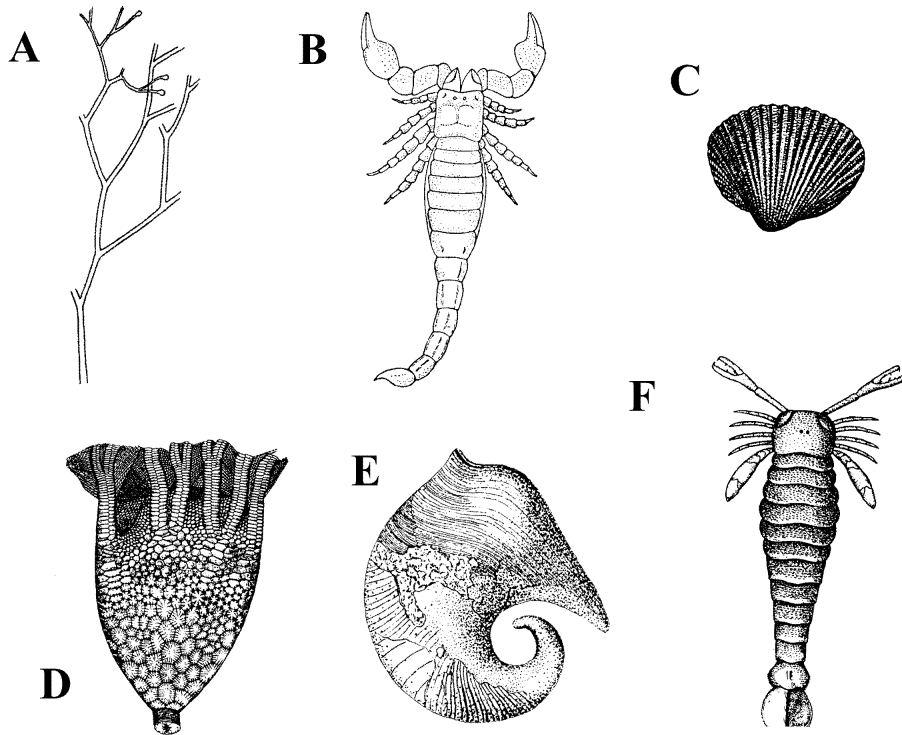
Invázia výtrusných rastlín na súš bola najsilnejšia koncom silúru. Boli to predovšetkým cievnaté rastliny skupiny Psilophyta a rôzne druhy plavúňov. Začína tzv. paleofytikum (tab. 1), ktoré trvá do konca spodného permu a je charakteristické rozvojom výtrusných rastlín (plavúne a prasličky) a výtrusných a semenných papradí. Jedným z najprimitívnejších psilofytov je vrchnosilúrska *Cooksonia* (obr. 14D). Aj v silúre sa našli pôdne vrtavé organizmy neistého pôvodu. Avšak objav vrchnosilúrske predátorov (lovcov, dravcov), pavúkovcov (Arachnoidea) (obr. 14E) a stonôžok (Chilopoda), dovoľuje predpokladať, že prítomnosť predátorov bezstavovcov poukazuje na existenciu jednoduchého potravného reťazca, ktorý by zahrnoval i nepredátorne formy. V neskorom silúre sa našli aj hubové vlákna v exkrementoch bezstavovcov, čo indikuje prítomnosť mykofágnych (hubami sa živiacich) foriem. Boli to pravdepodobne malé mnohonôžky (Diplopoda), ktoré sa tiež našli vo vrchnom silúre. Všetky tieto nálezy poukazujú na to, že silúrske terestrický potravný reťazec už tvorili producenty, dekompozitory (baktérie rozkladajúce odumreté rastlinné a živočíšne telá) a primárne a sekundárne konzumenty.

V moriach sa vytvárajú mohutné koralové útesy. Ich značné rozšírenie poukazuje na teplé podnebie a tiež na to, že subtropické pásmo siahalo ďalej na sever od rovníka ako dnes. Na mnohých lokalitách rôznych kontinentov boli nájdené vrstvy obsahujúce rozsiahle koralové biohermy. Biohermy sú v užšom zmysle slova zvyšky pôvodných útesov. Ako biohermy sa však označujú i väčšie či menšie nahromadenia tvrdých častí rôznych druhov organizmov (obr. 14A-C) (živočíchov a rastlín, hlavne koralov, ľalioviek, mäkkýšov, machoviek, hubiek a rias), ktorých nahromadenie je väčšie ako nahromadenie súčasne sa ukladajúceho a dané nahromadenie obklopujúceho sedimentu. Tieto nahromadenia nie sú zreteľne vrstevnaté.

V značnej miere sa rozvinuli rôzne skupiny mäkkýšov, ktoré boli v silúre dominantnou zložkou morskej fauny. Na mnohých miestach sveta sú vápencové horniny preplnené schránkami mäkkýšov. Ak sú takéto organogénne horniny uložené vo vrstvách a sú tvorené výlučne alebo hlavne z organických zvyškov, sú označované ako tzv. biostrómy. Okrem mäkkýšov sú v silúre hojné aj biostrómy tvorené predovšetkým ostnatokožcami – ľaliovkami.

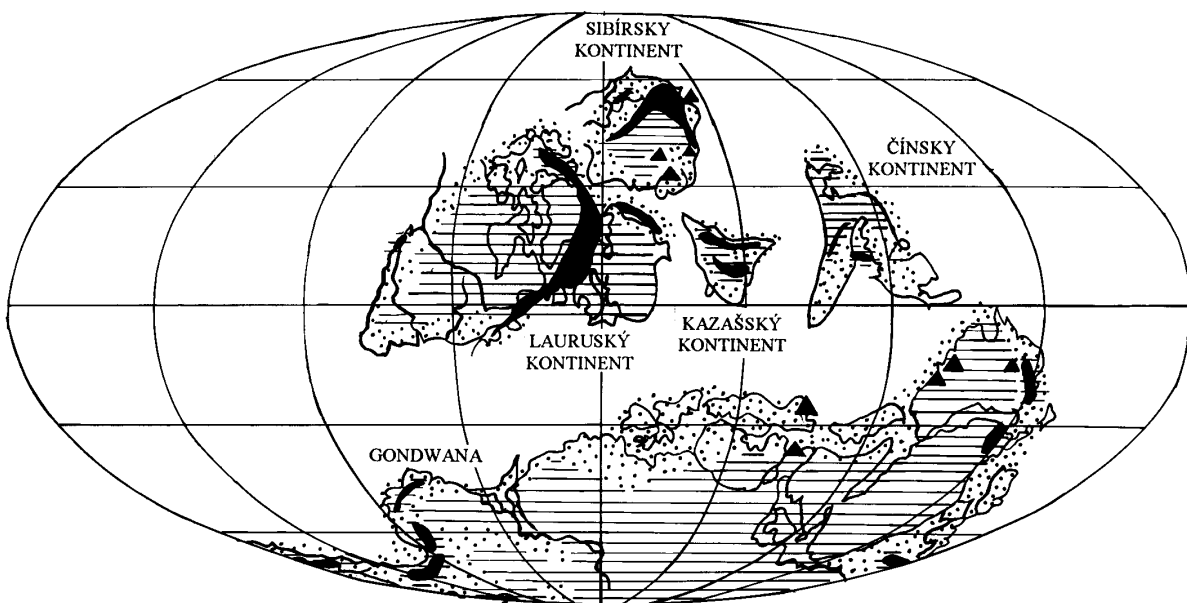
V plytkých moriach, ale i v brakických (zmiešaných, poloslaných) vodách silúru nastal veľký rozvoj článkonožcov, predovšetkým hrotnáčov (Merostomata) zo skupiny klepietkavcov (Chelicerata) (obr. 14F). Najväčšie hrotnáče dosahovali dĺžku až cez 3 metre (napr. rod *Stylonurus*) a predstavujú najväčšie známe bezstavovce silúrskej periódy. Ich zvyšky sa často nachádzajú v lagunárnych sedimentoch Ázie, Severnej Ameriky a Európy.

V sladkých vodách silúru sa objavujú prvé čeľustnatce, ktoré zaradujeme do skupiny Acanthodii. Akantódy mali telo pokryté drobnými kosoštvorcovými šupinami a dosahovali dĺžku maximálne 30 cm. Tvoria samostatnú skupinu, ale v niektorých znakoch sú podobné žralokom. Pre túto skupinu sú charakteristické pevné dentínové trne, ktoré s výnimkou chvostovej plutvy spredu podopierali všetky ostatné plutvy. Tieto čeľustnatce prežili do konca paleozoika (obr. 17G).



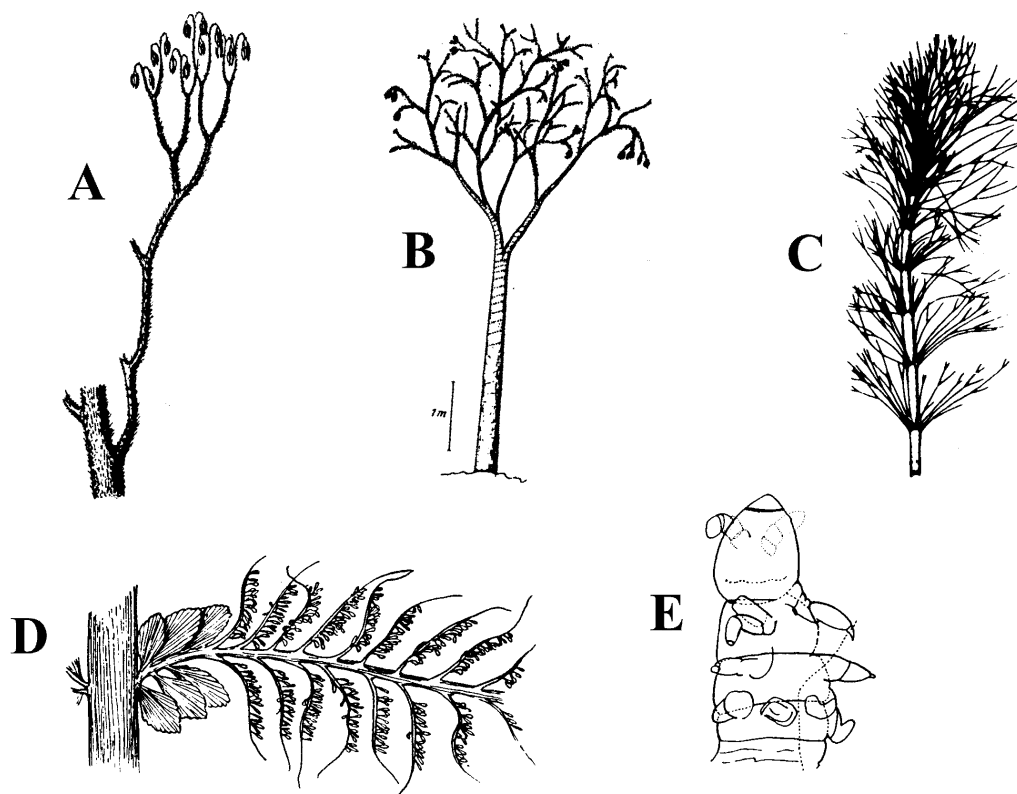
Obrázok 14. A – psilofyt *Coocsonia*. B – pavúkovec *Palaeophonus*. C – lastúrník *Praecardium*. D – kalich ľaliovky *Carolicrinus*. E – hlavonožec *Phragmoceras*. F – rekonštrukcia panciera merostomáta *Pterygotus*. B, C, E zo Špinara (1965), D, F z Prokopa (1989), A z Obrhela (1973).

2.2.4. Devón



Obrázok 15. Spodný devón.

V spodnom devóne sa sedimenty obsahujúce fosílie nachádzajú predovšetkým vo vlhkých oblastiach tropických a subtropických zemepisných šírok (obr. 15). Diverzifikácia rastlín sa v tomto období urýchlila a je už možné vyčleniť tri rastlinné jednotky: 1) rozsiahlu rovníkovú jednotku zahrnujúcu spoločenstvá z Číny, Kazachstanu, Sibíri, Laurussie a severnej Gondwany, 2) malú južnú jednotku tvoriacu spoločenstvá z Austrálie a 3) malú jednotku zahrnujúcu rastlinné spoločenstvá južnej Afriky. Z vyšších rastlín sú pre devón charakteristické predovšetkým výtrusné psilofyty, plavúne, prasličky a paprade (obr. 16A-D).



Obrázok 16. A – psilofyt *Psilophyton*. B – plavúň *Cyclostigma*. C – praslička *Asterocalamites*. D – výtrusná papraď *Archaeopteris*. E – chvostoskok *Rhyniella*. A, B, D z Obrhela (1973), C zo Sitára 1982, E zo Špinara (1965).

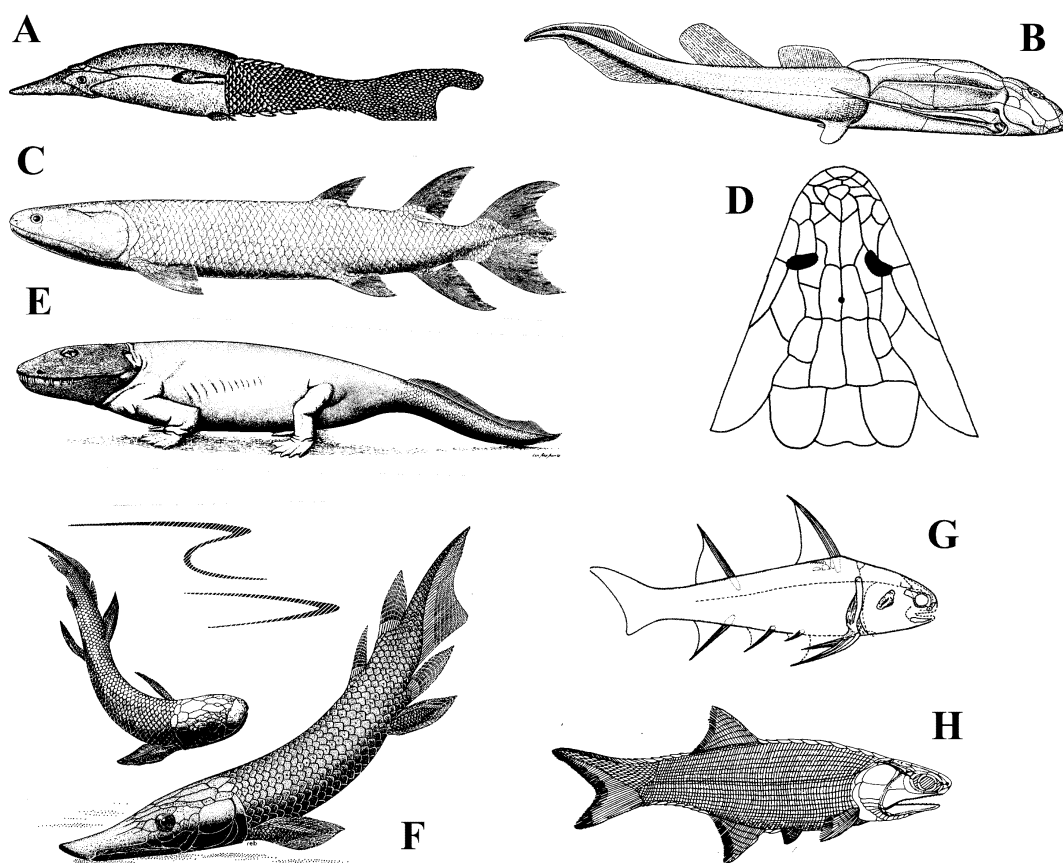
Jedinými doloženými suchozemskými živočíchmi boli článkonožce, ktoré boli zaznamenané na mnohých lokalitách sveta. Ich štúdium ukázalo, že jednotlivé spoločenstvá už boli diverzifikované a zahrnovali formy živiace sa detritom (detritofágy), predátory a niekoľko herbivorných foriem. Diverzifikácia článkonožcov postupovala súčasne s diverzifikáciou rastlinných spoločenstiev. Primárna rastlinná produkcia síce podporovala živočíšnu potravnú sieť, ale ich vzájomný vzťah prebiehal len prostredníctvom detritového reťazca a nie cez herbivórnosť. Živočíchy živiace sa detritom prispievali k vytváraniu pôdy, ktorú využívali rastlinné spoločenstvá. Rastliny zabezpečovali zatiaľ málo využívanú potravu, ochranu pred vyschnutím a predátormi. Vytvárali rôzne mikrohabitaty dávajúce možnosti špecializácii a diverzifikácii živočíchov. Dá sa teda povedať, že v devóne pokračuje význam detritofágnych článkonožcov ako prostredníka medzi rastlinnou a živočíšnou časťou potravného reťazca.

Asi v strede devónu doznieva kaledónske vrásnenie dôsledkom ktorého sa vytvorila na severnej pologuli obrovská Lauruská pevnina. Vplyvom teplej a suchej klímy zvetrávali jej tvrdé horniny a tieto zvetraliny, typické červeným sfarbením oxidmi železa, sa usádzovali v deltách riek a

na dne rôznych vodných pánví. Usadeniny tohto obdobia sú anglickými geológmi označované aj ako “Starý červený pieskovec”.

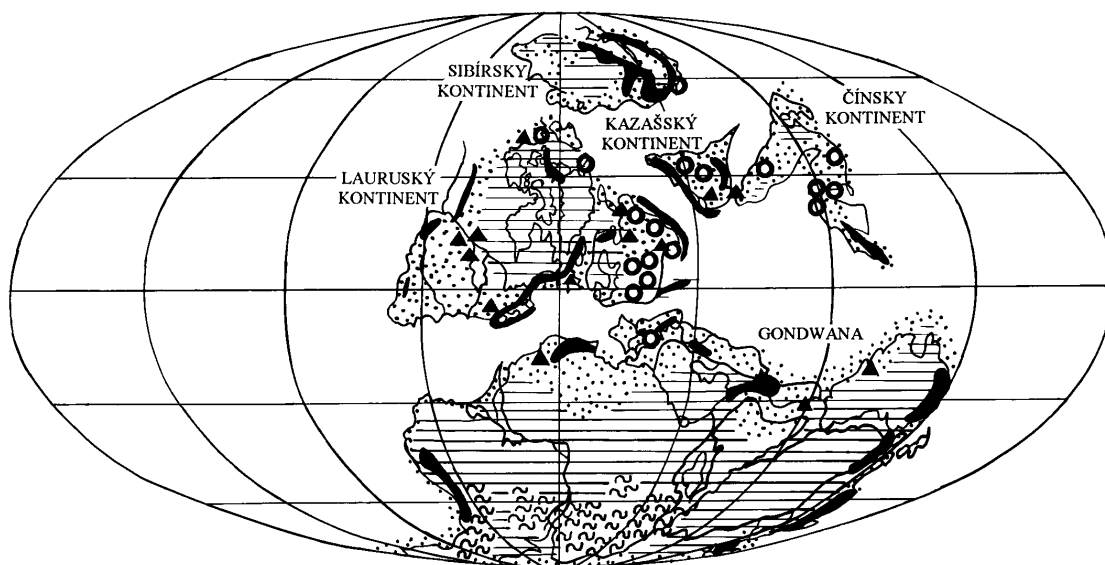
Uložniny vrchného devónu sú síce najviac rozšírené v rovníkových oblastiach, ale sú už prítomné i v miernom pásme. Suchozemské rastlinstvo vytvára husté lesné porasty (napr. papraď rodu *Archaeopteris*, obr. 16D) a na niektorých miestach sa vytvárajú prvé uhoľné sloje. Z tohto obdobia sú známe už i prvé chvostoskoky (Collembola, obr. 16E) a objavuje sa prvý hmyz zo skupiny bezkřídlorcov (Archaeognatha).

Veľkú radiáciu zaznamenali primitívne kruhoústnice (17A) a čeľuštňatce (17B). Vrchnodevónske obdobie je charakteristické prítomnosťou prvých štvornožcov, ktoré sa vyvinuli zo stopkatoplutvových rýb skupiny Osteolepiformes. Typickým zástupcom tejto skupiny je *Eusthenopteron* (obr. 17C) z vrchného devónu Kanady, ktorý predstavuje anatomicke štádium, z ktorého s najväčšou pravdepodobnosťou vznikli prvé štvornožce – obojživelníky. Ešte bližšie k prvým štvornožcom stojí stopkatoplutvová ryba rodu *Panderichthys* (obr. 17D) zo stredného a z vrchného devónu Východnej Európy. Najznámejšie a najlepšie zachované prvé štvornožce sú rody *Ichthyostega* (17E) a *Acanthostega* z vrchného devónu Grónska. Žili vo vode a živili sa pravdepodobne článkonožcami a vodnými stavovcami. V sladkých vodách sa objavujú i prvé dvojdyšníky (Dipnoi); veľmi pekne sa zachovali *Chirodipterus* a *Griphognathus* (obr. 17F) z vrchného devónu západnej Austrálie. Hojné sú akantódy (obr. 17G). *Moythomasia* a *Mimia* (obr. 17H) z devónu západnej Austrálie predstavujú najstaršie paleoniscidné ryby, ktorých potomkami sú súčasné lúčoplutvovce.



Obrázok 17. A – kruhoústnica *Pteraspis*. B – čeľuštňatec *Bothriolepis*. C – osteolepiformná ryba *Eusthenopteron*. D – osteolepiformná ryba *Panderichthys*. E – raný štvornožec *Ichthyostega*. F – dvojdyšníky *Chirodipterus* (vľavo) a *Griphognathus* (vpravo). G – akantód *Diplacanthus*. H – paleoniscidná ryba *Mimia*. A, B, D, G, H z Carrolla (1988), C podľa Jarvika (1980), E podľa Jarvika (1996). F z Bemis et al. (1986).

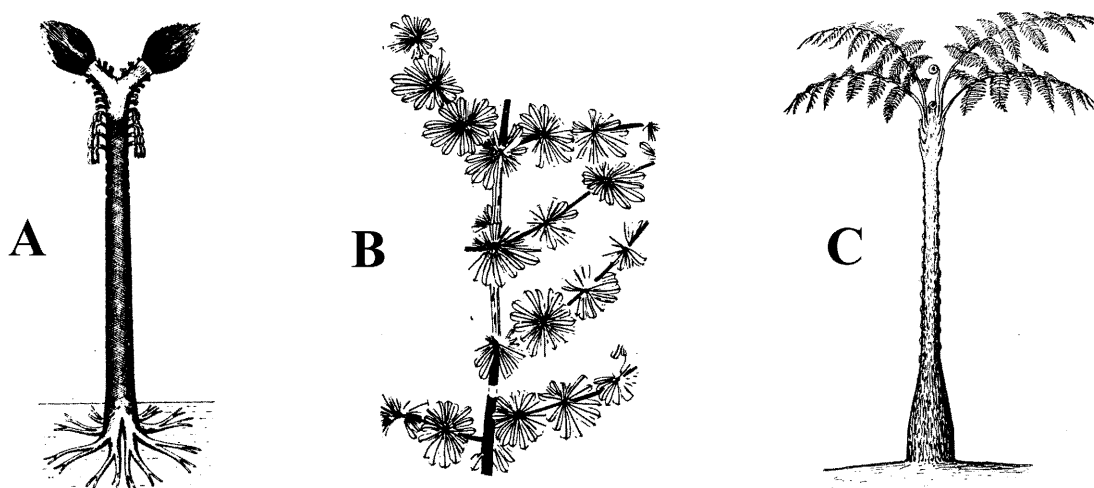
2.2.5. Karbón



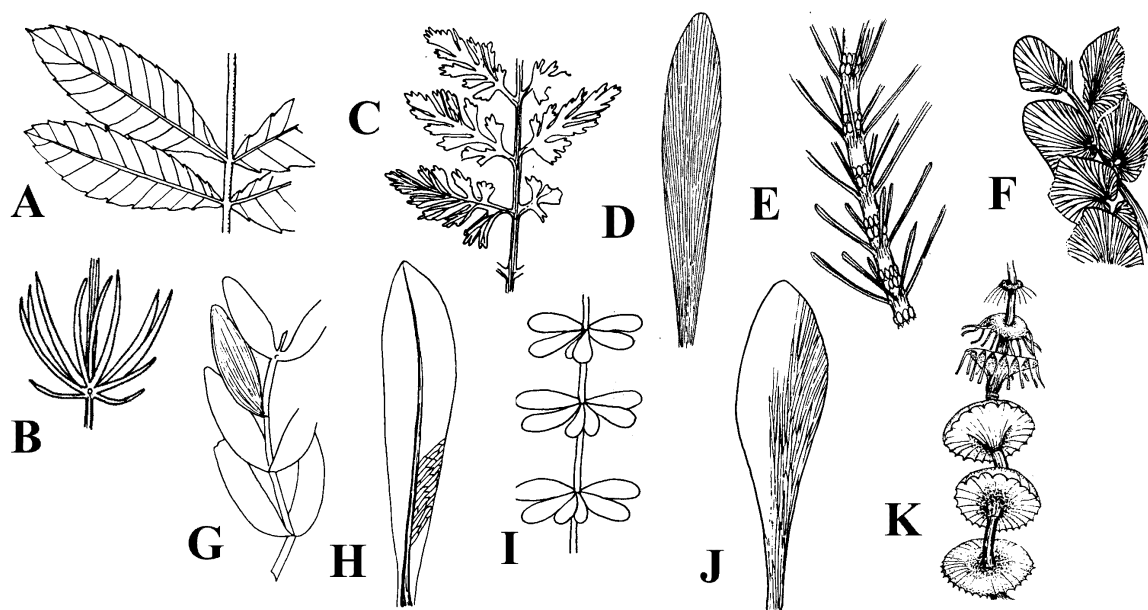
Obrázok 18. Spodný karbón.

Koniec spodnej časti karbónu je charakteristický intenzívnym nástupom hercýnskych horotvorných pochodov, ktoré trvali až do začiatku druhohôr. Vyvrásnili sa obrovské horstvá nie len na okrajoch kontinentov severnej pologule, ale aj na okrajoch obrovského Gondwanského prakontinentu. Vo vrchnom karbóne dochádza k postupnej aglomerácii kontinentov do Pangey a predpokladá sa, že to malo za následok veľké zmeny v smere cirkulácie vzduchu a v klíme. V tomto geologickom období bola južná Gondwana zaľadená obr. 18).

Ekologická dominancia nížinných habitatov bola vo vrchnom karbóne využívaná väčším množstvom rastlinných skupín než v ktoromkoľvek inom úseku histórie Zeme. Sú to predovšetkým výtrusné plavúne (*Ulodendron*), prasličky (*Annularia*) a paprade (*Psaronius*) (obr. 19), ale veľký rozvoj zaznamenala skupina primitívnych nahosemenných rastlín – Pteridospermophyta (pteridospermy - paprad'osemenné rastliny, ?devón – krieda). Táto skupina však nezahrnuje len semenné paprade, ale aj kordaity. Vytvorili sa globálne vegetačné provincie: Euroamerická, Katazijská (predovšetkým na čínskom kontinente, obr. 20A, B), Angarská (predovšetkým na sibírskom kontinente, obr. C-F) a Gondwanská (obr. G-K). Vo vegetácii Euroamerického, Sibírskeho a Čínskeho kontinentu prevládali plavúne (hlavne rody *Lepidodendron*, *Sigillaria*) a pteridospermy (*Angaridium*, *Angaropteridium*, *Lyginopteris*, *Cardiocarpus*). V gondwanskej flóre dominovali predovšetkých semenné paprade (*Glossopteris*, *Gangamopteris*, *Schizoneura*) a nachádzalo sa v nej len veľmi málo druhov prítomných aj v ostatných vegetačných provinciách. Vznikajú prvé pralesy a z obrovského množstva odumretej rastlinnej hmoty sa vytvárajú bohaté ložiská čierneho (kamenného) uhlia. Názov karbón (gr. carbo – uhlie) je odvodený z charakteristického výskytu uhlia pre túto periódu. V priebehu spodného karbónu dochádza k zmenám v štruktúre rastlinného tela, hlavne k jeho spevňovaniu a sklerotizácii obalov semien.



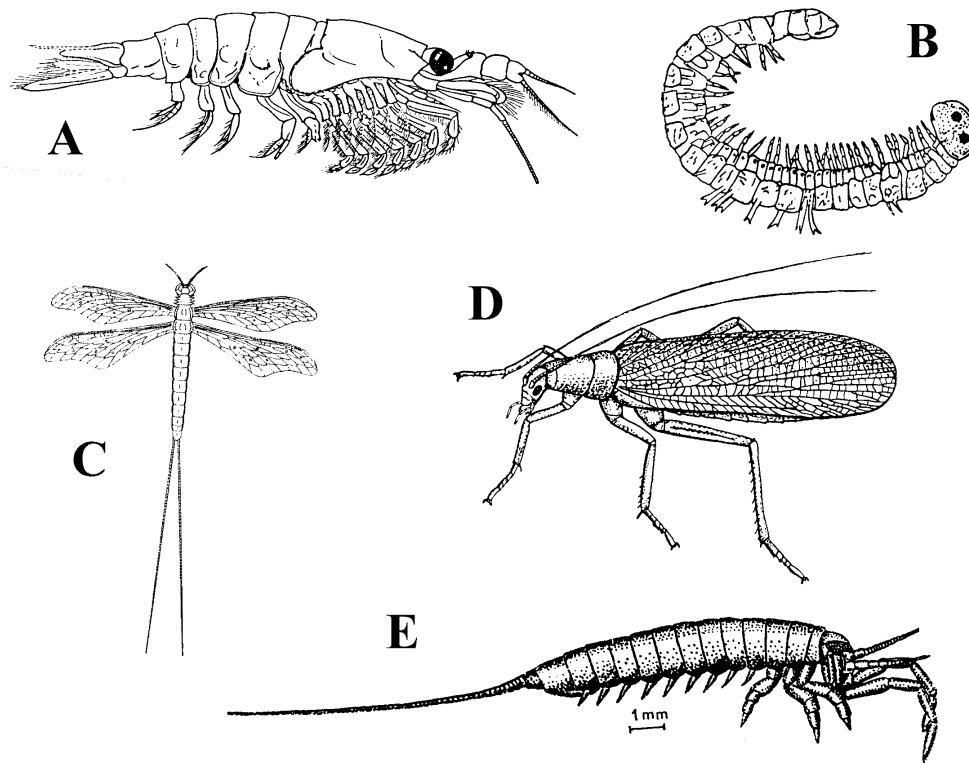
Obrázok 19. A – plavúň *Ulodendron*. B - Praslička *Annularia*. C – výtrusná papraď *Psaronius*. A, C z Obrhela (1973), B zo Sitára (1982).



Obrázok 20. A-B katazijská permokarbónska flóra (A – papraď *Gigantopteris*, B – praslička *Lobatannularia*). C-F angarská permokarbónska flóra (C – semenná papraď *Angaridium*, D – kordait *Rulforia*, E – praslička *Koretrophyllites*, F – semenná papraď *Angaropteridium*). G-K gondwanská permokarbónska flóra: G, I, K prasličky, H, J semenné paprade (G – *Schizoneura*, H – *Glossopteris*, I – *Sphenophyllum*, J – *Gangamopteris*, K – *Phyllothea*). Z Obrhela (1973).

Fosílny záznam vrchnokarbónskych terestrických bezstavovcov poukazuje na široké ekologické spektrum blížiac sa postpaleozoickým a súčasným živočíšnym spoločenstvám, ale diverzita jednotlivých skupín nie je veľká. Dominanciu si stále udržujú rôzne typy detritofágnych, herbivorných a predátorných článkonožcov (predovšetkým kôrovcov a viacnôžok, obr. 21A, B). Objavuje sa prvý krídlatý hmyz (obr. 21C, D), ktorý v niektorých prípadoch dosahuje veľké rozmery. Rozpätie krídel vážky rodu *Meganeura* bolo asi 70 cm a sú zaznamenané i prvé ševhly (obr. 21E). Väčšina krídlatého hmyzu vrchného karbónu mala ústne orgány prispôbené na rozťahovanie

rastlinných reprodukčných orgánov a vyciciavanie ich obsahu. Predpokladá sa, že herbivornosť hmyzu vznikla práve v tomto období. Objavili sa už i prvé suchozemské mäkkýše.

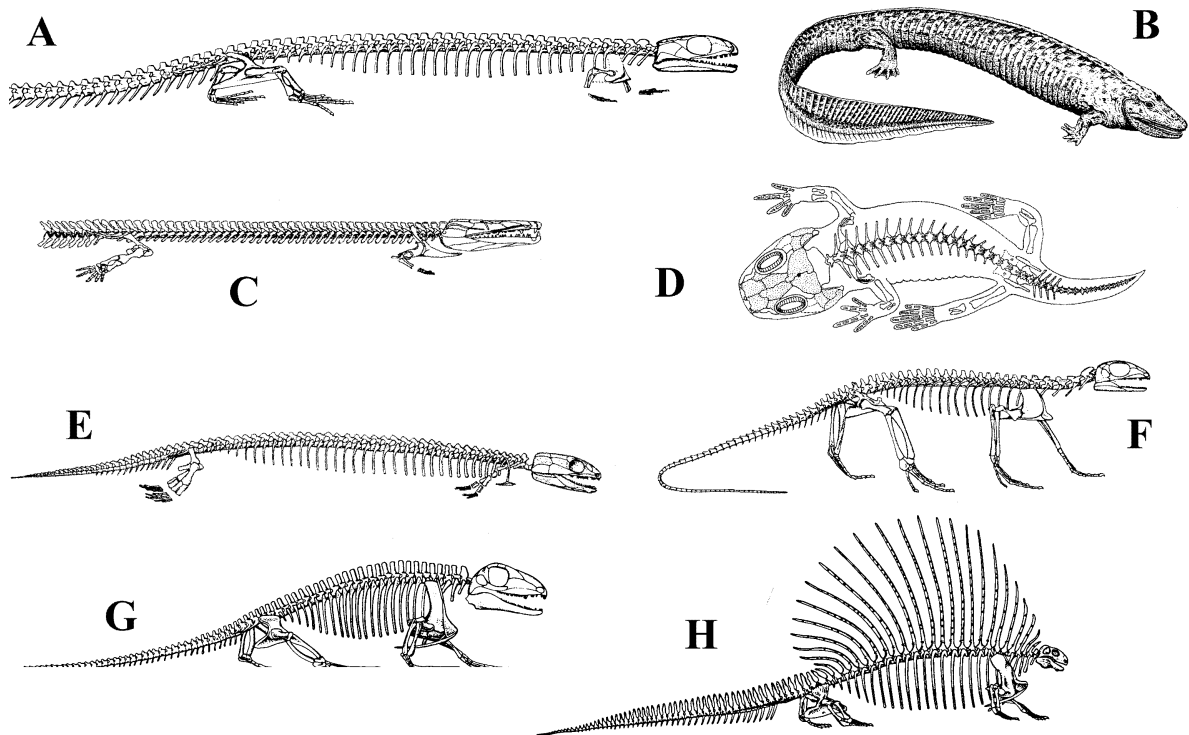


Obrázok 21. A – rakovec *Crangopsis*. B - mnohonôžka *Acantherpestes*. C – *Mischoptera* (Paleoptera - primitívny krídlatý hmyz). D – *Sthenaropoda* (primitívny zástupca holometabolného hmyzu). E – švehla *Dasyleptus*. A-E zo Špinara (1965).

Pre stavovce je charakteristický obrovský rozvoj rôznych skupín stegocefalov, medzi ktorými prevládali akvatické a semiakvatické formy. Výlučne terestrické formy boli zaznamenané zatiaľ len na piatich lokalitách. Medzi ne patrí lokalita East Kirkton v Škótsku, kde bol objavený aj prvý amniót – *Westlothiana* (vrchná časť spodného karbónu, obr. 22A).

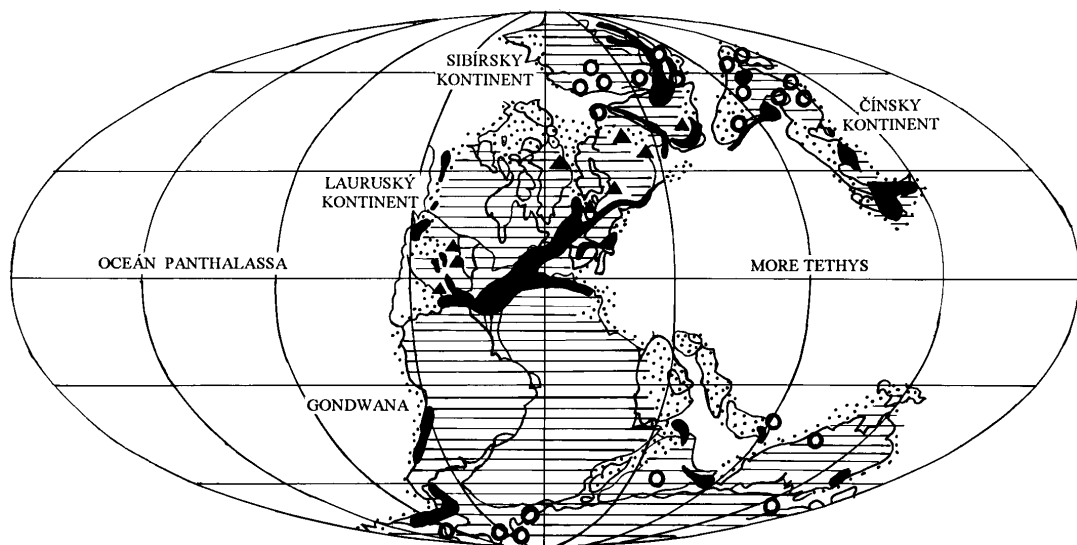
Medzi obojživelníkmi sú zastúpené karnivorné (väčšina druhov skupiny Anthracosauria - *Proterogyrinus*, *Pholiderpeton* - obr. 22B a skupiny Temnospondyli - *Edops*, *Greererpeton* – obr. 22C), insektivorné (malé temnospondylné formy skupiny Dissorophoidea, zástupcovia ktorých javia príbuzenské vzťahy k dnešným obojživelníkom, obr. 22D) i omnivorné druhy (*Microbrachis* zo skupiny Microsauria, obr. 22E).

Najvrchnejší úsek karbónu je charakteristický objavením sa a diverzifikáciou amniótov ako dominantných predátorov: sú to diapsidné (s dvoma spánkovými jamami) plazy (*Petrolacosaurus*, obr. 22F) a cicavcovité plazy (Synapsida) (*Haptodus*, *Edaphosaurus*, obr. 22G, H). Nálezy týchto amniótov ukazujú, že boli tolerantné k širokému spektru podmienok prostredia. Napríklad niektoré amnióty nachádzané v Severnej Amerike spolu s xeroformnými rastlinami sú tiež nachádzané v uhoľných limnických (jazerných) bazénoch strednej Európy (napr. rod *Edaphosaurus*). Navyše fakt, že tieto amniótné tetrapódy prežili až do permu a značne sa rozšírili svedčí o tom, že kozmopolitná terestrická fauna vertebrát vznikla už pred koncom karbónu.



Obrázok 22. A – *Westlothiana*. B – *Pholiderpeton*. C – *Greererpeton*. D – *Amphibamus*. E – *Microbrachis*. F – *Petrolacosaurus*. G – *Haptodus*. H – *Edaphosaurus*. A podľa Smithsona et al. (1994), B, C, E-H z Carrolla (1988), D zo Špinara (1984).

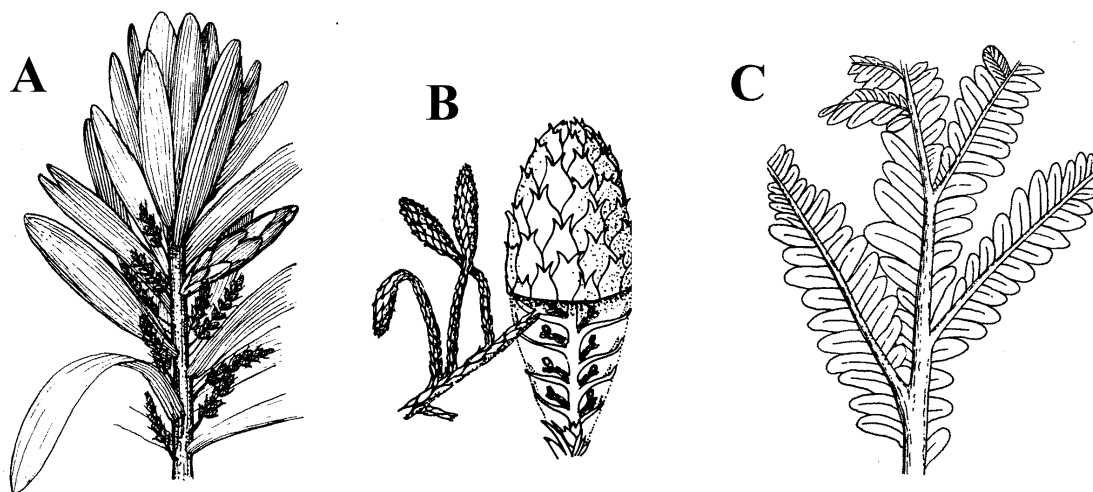
2.2.6. Perm



Obrázok 23. Vrchný perm.

Toto obdobie je charakteristické kontinuálnym sedimentačným prechodom tak do karbónu ako i do triasu, preto bývajú takéto sedimentačné cykly označované ako permokarbón a permotrias. Koncom permu došlo k styku veľkého Lauruského kontinentu s Gondwanou v rovníkovej oblasti a na ich styku sa vyvrásnil dlhý horský chrbát (obr. 23). V spodnom perme boli Severná Amerika a Európa spojené do jedného kontinentu, čomu nasvedčuje výskyt tých istých rodov a druhov štvornožcov (napr. stegocefal *Seymouria sanjuanensis*) na lokalitách v Severnej Amerike a v Európe. Časté výskyt evaporitov a ústup výskytu uhoľných slojov v rovníkovej oblasti svedčia o globálnej aridizácii v priebehu tohto záverečného úseku paleozoika.

V perme dochádza k prudkému rozvoju nahosemenných rastlín (Gymnospermophyta) a začína obdobie vo vývoji rastlín označované ako mezofytikum, ktoré trvá do konca spodnej kriedy (tab. 1). Prechod zo spodného karbónu do vrchného permu je z floristického hľadiska charakteristický ústupom hygrofilných (vlhkomilných) pteridospermných druhov (obr. 24A) a nápadným rozvojom hlavne konifer (*Taeniopteris*, *Walchia* – obr. 24B) a kallipteridov (*Callipteris*, obr. 24C)). V priebehu permu sa vytvorili štyri hlavné floristické oblasti: 1) euroamerická, ktorá sa z hľadiska výskytu určitých typických druhov delí na európsku a severoamerickú podoblasť, 2) katazijská, ktorá sa delí na severočínsku a juhočínsku provinciu, 3) angarská oblasť, ktorá sa delí na severnú a južnejšie ležiacu oblasť mierneho pásma a 4) gondwanská oblasť na južnej hemisfére s typickým výskytom stromovitých semenných papradí rodov *Glossopteris* a *Gangamopteris* (obr. 20H, J). Vytváranie týchto provincií sa dáva do súvislosti s regionálnymi zmenami klímy dôsledkom postupujúceho zoskupovania kontinentov do Pangey (obr. 23). Celkove dochádza v priebehu permu aj k prechodu k skôr xeromorfým (suchej klíme prispôbovaným) typom rastlinných spoločenstiev (predovšetkým v euroázijskom priestore), čo pravdepodobne súvisí aj s ústupom polárnych ľadovcov.

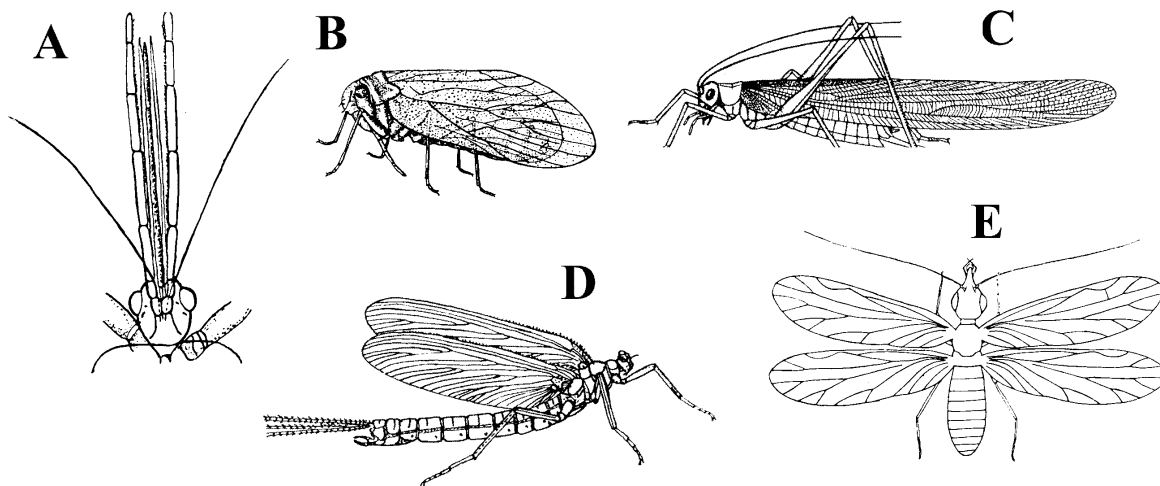


Obrázok 24. A – kordait *Cordaites*. B – ihličnan *Walchia*. C – papraď *Callipteris*. Z Obrhela (1973).

Na rozdiel od flóry, fauna štvornožcov neumožňuje vyčlenenie biogeografických oblastí. Niektoré druhy majú veľmi veľké rozšírenie; napríklad typický severoamerický herbivorný obojživelník *Diadectes* (obr. 26G) bol nedávno objavený aj v Nemecku.

Nález permských článkonožcov ukazujú kontinuálnu diverzifikáciu herbivorného hmyzu a zvyšovanie počtu hlavných skupín hmyzu. V perme dochádza aj k rýchlej evolúcii a značnej expanzii skupiny Palaeodictyoptera (obr. 25A) a bzdôch (Heteroptera), predovšetkým nektár cicajúcich foriem a druhov živiacich sa xylémom (drevnou časťou cievnych zväzkov) a floémom (lykovou časťou cievnych zväzkov rastlín). Permskí zástupcovia chrobákov (Coleoptera), cikád (obr. 25B) a voškoviek (Homoptera) sa pravdepodobne vyvinuli v miernejšom klimatickom pásme, na čo poukazujú sedimentologické a floristické údaje zo sibírskeho a gondwanského lokalít. V spoločenstvách chrobákov sa našli opeľovače, detritofágne a herbivorné druhy. Všetky tieto formy

otvorili celý rad možností ďalšej evolúcie vzťahu rastlina-živočích. Kobyľky (obr. 25C) a koníky (Orthoptera) už ukazujú typ anatomickej organizácie dnes žijúcich ortofter a v priebehu celého permu je badať zvyšovanie početnosti dravých podeniek (obr. 25D). Prítomné sú už i pavši (obr. 25E). V priebehu celého permu perzistujú mnohonôžky (Diplopoda), čo poukazuje na to, že detritofágne článkonožce zostávajú významnou zložkou aj permských habitatov.



Obrázok 25. A – *Eugereon* (detail ústneho orgánu prispôbeného na cicanie). B - cikáda *Permocicada*. C – kobyľka *Pigenia*. D – podenka *Protereisma*. E – pavoš *Dichentomum*. A-E zo Špinara (1965).

Fosílny záznam terestrických štvornožcov poukazuje na veľkú pestrosť v spôsobe výživy a značnú diverzitu v rámci niektorých ekomorfotypických skupín. V spodnom permu je možné obojživelníky a plazy zaradiť do štyroch takýchto skupín (ako malá forma je označovaná forma s dĺžkou tela menšou ako 0,5 m, stredne veľká od 0,5 do 1,5 m a veľká nad 1,5 m):

- 1) Karnivory: malé, stredne veľké a veľké pelykosaurné cicavcovité plazy (obr. 26A), stredne veľké temnospondylné (*Eryops*) a seymouriamorfné (*Seymouria* - obr. 26B) stegocefaly,
- 2) Insektivory: malé temnospondylné (obr. 26C) a mikrosaurné stegocefaly, malé a stredne veľké kaptorinomorfne plazy (s jedným radom zubov, obr. 26D), stredne veľké diapsidné plazy (obr. 26E),
- 3) Omnivory: malé mikrosaury (*Pantylus* – obr. 26F), stredne veľké kotylosaurné obojživelníky (*Diadectes*, obr. 26G) a primitívne kaptorinomorfne plazy (s viacerými radmi zubov),
- 4) Herbivory: stredne veľké a veľké cicavcovité plazy (obr. 26H) a stredne veľké pokročilé kaptorinomorfne plazy (s viacerými radmi zubov).

Táto fauna terestrických tetrapódov nebola druhovo veľmi pestrá, ale mala pomerne veľké geografické rozšírenie. V spodnom permu dochádza už i k adaptácii plazov na život vo vode, čo dokumentuje pre Gondwanu typický plaz *Mesosaurus* (obr. 26I).

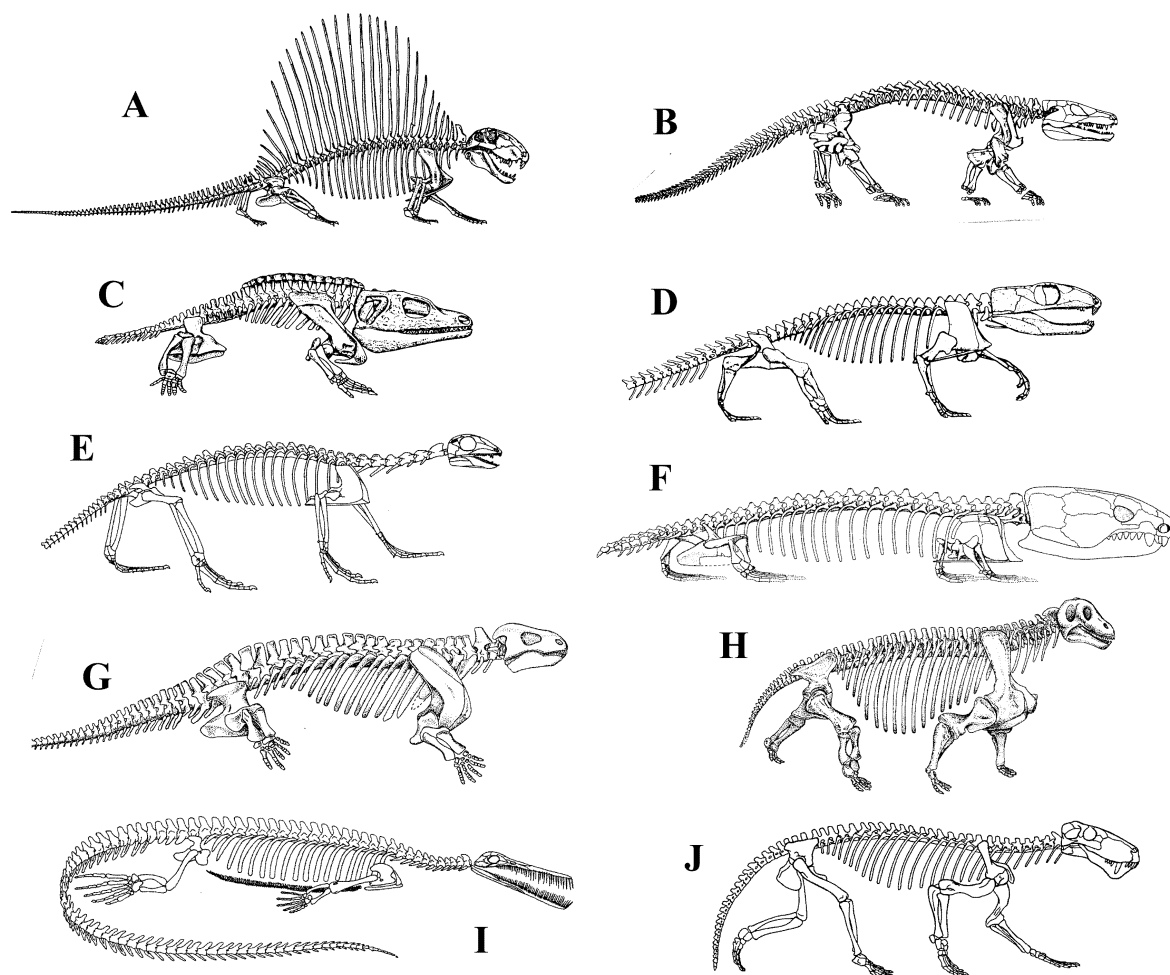
Vrchnopermská fauna štvornožcov bola veľmi odlišná od spodnopermskej fauny a teda i od fauny štvornožcov celého zvyšného úseku paleozoika. Herbivorné tetrapódy boli početné a diverzifikované. Väčšina spoločenstiev pozostávala predovšetkým z cicavcovitých plazov. Terestrické i akvatické obojživelníky prudko klesli v počte i diverzite. Napríklad spoločenstvá akvatických obojživelníkov z permu Nemecka veľmi dobre dokumentujú takmer úplnú taxonomickú zmenu spodnopermskej a vrchnopermskej fauny. Vo vrchnom permu Európy, európskej časti Ruska a na Gondwane sa objavuje veľa nových čeľadí akvatických obojživelníkov (napr. *Melanosauridae*, *Dvinosauridae*).

Evolúcia herbivornosti tetrapódov vo vrchnej časti spodného permu a postupné vytváranie rôznych spôsobov získavania rastlinnej potravy (sú prítomné už i hrabavé formy živiace sa rizómami –

podzemkami) umožnila herbivorom stať sa hlavnou selekčnou silou pri utváraní rastlinných spoločenstiev. Radiácia herbivorných cicavcovitých plazov (obr. 26H) bola sprevádzaná diverzifikáciou predátných cicavcovitých plazov a ekologickou diverzitou plazov vôbec. Predátné cicavcovité plazy boli štíhle a agilné formy (obr. 26J). Objavili sa aj prvé plazy schopné plachtivého letu (*Coelurosauravus* sa našiel v pobrežných morských sedimentoch Európy a Madagaskaru). Všetky tieto zmeny poukazujú na vznik zložitých vzťahov medzi štvornožcami a medzi štvornožcami a rastlinami.

Celkove je možné zhrnúť, že v priebehu celého vrchného permu existovalo len voľné spojenie medzi rastlinnou produkciou a živočíšnou potravnou sieťou. Toto spojenie sprostredkoval herbivorný hmyz a detritofágne článkonožce, podobne ako v karbone. Dá sa teda povedať, že najvýraznejšie aspekty dynamiky ekosystému spodného karbónu pretrvali až do spodného permu. Koncom spodného permu, ale hlavne vo vrchnom permu sa rozšírila herbivornosť viacerých cicavcovitých a diapsidných plazov, čím sa potravná sieť stala v podstate takou, aká je v súčasných ekosystémoch.

Koncom permu vymierajú primitívne koralý, trilobity a iné skupiny bezstavovcov.



Obrázok 26. A – *Dimetrodon*. B – *Seymouria*. C – *Cacops*. D – *Eocaptorhinus*. E – *Areoscelis*. F – *Pantylus*. G – *Diadectes*. H – *Moschops*. I – *Mesosaurus*. J – *Lycaenops*. A-J z Carrolla (1988).

2.3. Druhoory - Mezozoikum (245 – 65 mil. r.)

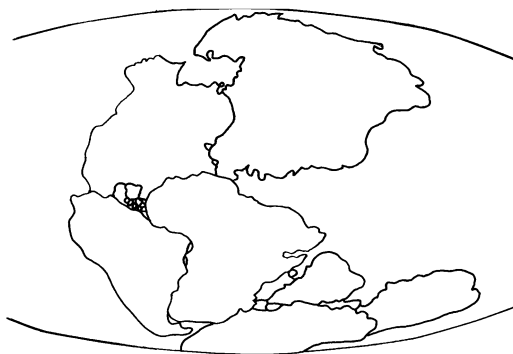
Koncom permu a začiatkom triasu dochádza k spojeniu všetkých kontinentov Laurázie a Gondwany a vzniká jeden kontinent označovaný ako Pangea. Z hľadiska horotvorného predstavujú druhohory relatívne kludné obdobie s občasnými malými pevninskými pohybmi znamenajúcimi počiatok Alpínskeho vrásnenia.

Výtrusné rastliny sú rapídne zatlačované nahosemennými rastlinami. Avšak koncom kriedy sa už rozvíjajú krytosemenné rastliny a začína tzv. neofytikum predstavujúce poslednú fázu evolúcie rastlín. Treba však poznamenať, že v roku 1998 boli objavené a opísané najstaršie krytosemenné rastliny už z vrchnej jury v Číne.

Z hľadiska evolúcie živočíchov predstavujú druhohory prechodné obdobie medzi staršími, primitívnejšími typmi a novými, pokročilejšími typmi. Mnohé skupiny bezstavovcov, ktoré v druhohorách dosiahli najväčší rozvoj, napr. amonity a belemnity, koncom kriedy vymierajú. To isté sa udialo aj u niektorých skupín stavovcov: vymierajú stegocefaly a dinosaury. Vznikajú však už vtáky a cicavce.

Ako už bolo uvedené v predchádzajúcej kapitole, trofická (potravná) štruktúra terestrických ekosystémov bola završená vo vrchnom permu, keď sa niektoré stavovce začali živiť rastlinnou potravou. Na rozdiel od paleozoika je však v celom období mezozoika a najspodnejšieho kenozoika badať výrazný posun vo vegetačnej štruktúre, úlohe herbivorných živočíchov a v stupni a povahe vzťahov medzi rastlinami a herbivornými živočíchmi.

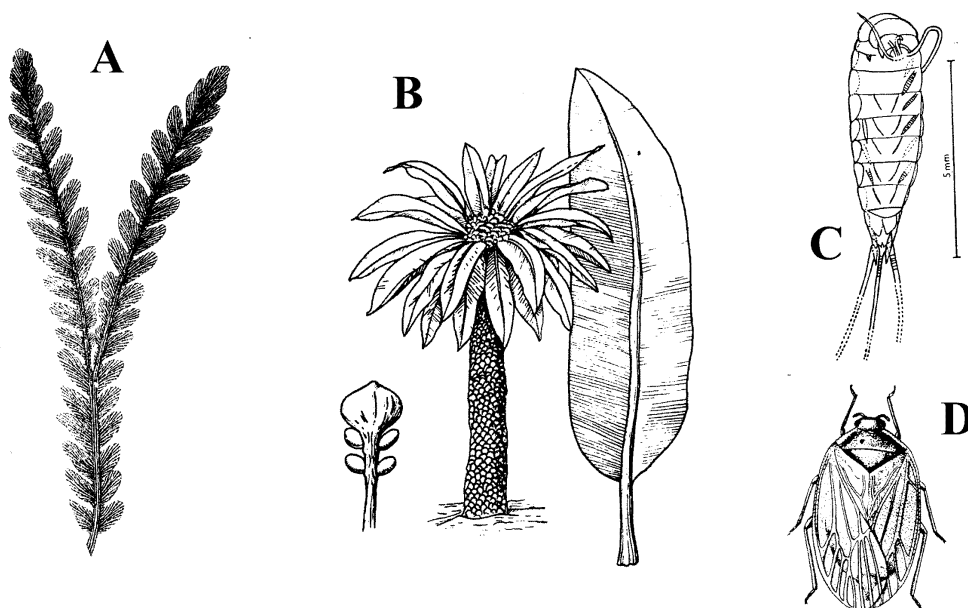
2.3.1. Trias



Obrázok 27. Stredný trias. Pangea (z Kukala 1973).

Hranica medzi permom a triasom je obdobím jedného z najväčších masových vymieraní v moriach v priebehu fanerozoika. Avšak na rozdiel od odhadovaného 91% - 97% vymiznutia druhov žijúcich v plytkých moriach sú odhady poklesu diverzity terestrických organizmov od 20% pre rastlinné druhy po 50% pre tetrapódy. Toto vymieranie nie je dôsledok žiadnych katastrof na hranici permu a začiatku triasu, ale odráža veľké klimatické a paleogeografické zmeny.

Asi na hranici stredného a vrchného triasu dochádza k úplnému sformovaniu Pangey (obr. 27) a v tom čase sa celý prakontinent posúva pomaly severným smerom. V triase dochádza k značnému rozvoju nahosemenných rastlín. Rastlinstvo a živočíšstvo Pangey sa delí na severnú – laurázijskú časť a južnú – gondwanskú časť, i keď v oblasti Indie sa tieto dve časti mierne prekrývajú. Dokazuje to spoločný výskyt gondwanskej flóry a typických laurázijských stegocefalov. V neskoršom triase laurázijská flóra vytvorila euroázijskú a sibírsku provinciu. Klíma aj v severnejších zemepisných šírkach bola v priebehu triasu teplá, čo dokazujú súčasné výskyty veľkých obojživelníkov v Austrálii, Antarktíde, Grónsku a Špicbergoch. Aj bohaté ložiská uhlia boli objavené v týchto zemepisných šírkach ďaleko na sever a juh od rovníka, čo dokazuje, že v týchto oblastiach bolo vlhkejšie podnebie ako v oblastiach bližších k rovníku.



Obrázok 28. A – papraď *Dicroidium*. B – cykas *Palaeocycas* (zľava: plodolist, strom, list). C – švehla *Triassomachilis*. D – bzdocha *Cicadocoris*. A z Obrhela (1973), B podľa Boureau (1975), C, D zo Špinara (1965).

Laurázijská flóra je charakteristická zmesou primitívnych konifer, pteridospermov, výtrusných papradí (včítane stromovitých foriem) a prasličiek. Ginkovité sú charakteristické pre severnejšie zemepisné šírky. Konifery a ginká vytvárali ako kríkovité tak i stromovité formy. Tvorili pravdepodobne súvislé pokryvy.

Na Gondwane dochádza koncom permu k ústupu glossopterisovej flóry (s prevahou semenných papradí *Glossopteris* a *Gangamopteris*) a v triase začína dominovať papraď rodu *Dicroidium* (obr. 28A). Semenné paprade vytvárali pestrú škálu vegetačných typov, od pralesných porastov až po suchšie riedke lesy. Sú však prítomné aj primitívne konifery čeľade nohovcovitých (Podocarpaceae) tvoriace výraznú zložku vegetácie stredného a vrchného triasu. Na konci triasu flóra s prevahou paprade *Dicroidium* ustupuje a je nahradená koniferami skupiny Bennettitales a rôznymi cykasotvarými rastlinami (Cycadales), obr. 28B.

Minimálne päť radov hmyzu živiacich sa vyciavovaním nektáru neprežilo do triasu. Kontinuálne však z permu prežili zástupcovia kobyliiek a koníkov (niektoré z nich boli herbivorné), strapiek (z ktorých sa niektoré živili peľom), švehiel (obr. 28C), bzdôch (obr. 28D) a chrobákov (tie však zatiaľ nezahŕňovali herbivorné formy). Prvýkrát sa objavujú zástupcovia pakobyliiek a blanokřídlcov s herbivornými larvami.

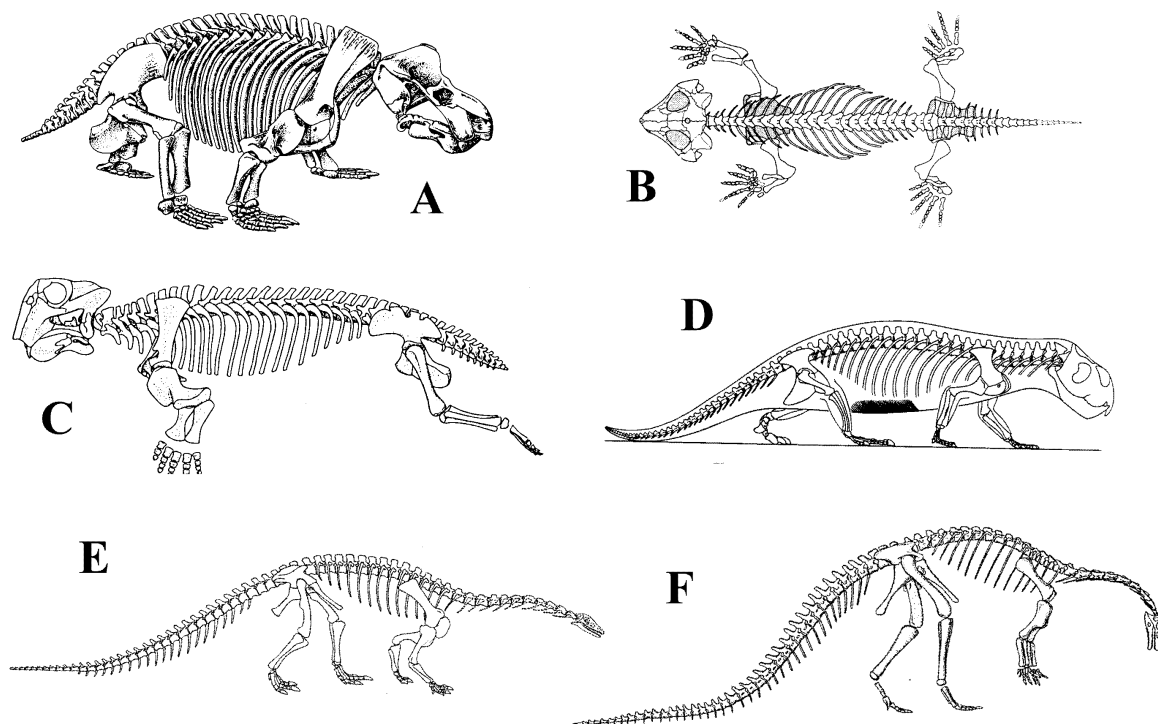
Triasová terestrická fauna stavovcov je zmesou zástupcov tých kmeňových skupín, ktoré vznikli v paleozoiku (diapsidné a cicavcovité plazy) a tých, ktoré sa v triase objavili prvýkrát. Vznik herbivornosti v niekoľkých líniiach amniótov vo vrchnom paleozoiku pokračoval veľkou radiáciou herbivorných synapsidov v perme. Aj keď synapsidy zaznamenali pokles diverzity koncom permu, dve veľké herbivorné skupiny – cicavcovité plazy skupiny Dicynodontia (obr. 29A) a plazy skupiny Procolophonoidea (obr. 29B) – reprezentovali ešte spodnotriasovú faunu.

Spodnotriasové herbivorné tetrapódy sú relatívne menšie než tie z konca permu, minimálne v Gondwane. Dĺžka tela týchto foriem sa pohybuje od 0,5 m do 2 m. Charakteristickými dicynodontnými herbivormi spodného triasu boli *Kannemeyeria* a *Lystrosaurus* (obr. 29A, C). *Lystrosaurus* bol charakteristickým prvkom Gondwany (jeho fosílie sa našli aj v Antarktíde).

Prokolofonidy boli malé primitívne amnióty (obr. 29B), ktoré žili od vrchného permu až do vrchného triasu. Sú charakteristické tým, že zadné zuby hornej i dolnej čeľuste mali priečne rozšírené, čo poukazuje na ich vzájomný dotyk.

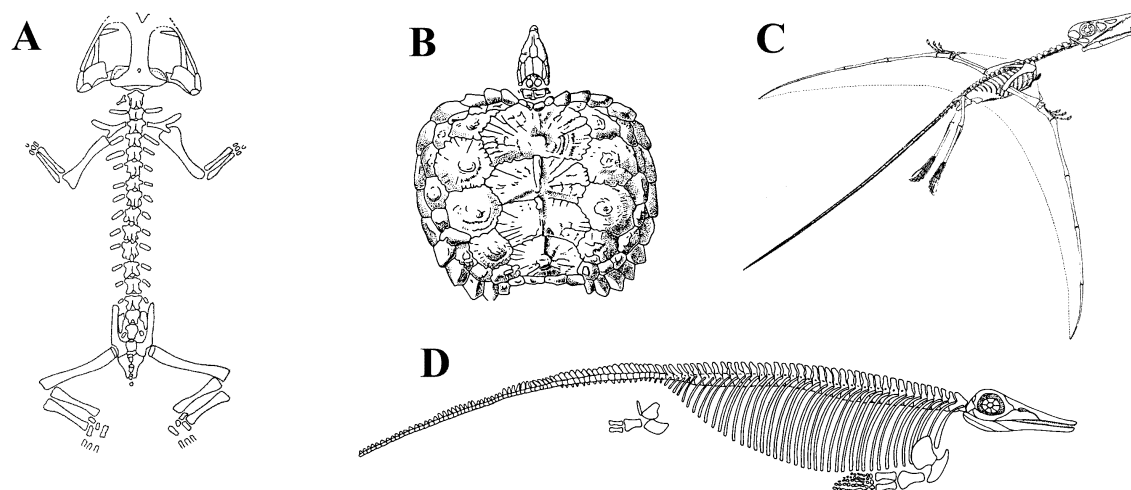
Charakteristickou skupinou stredného a vrchného triasu sú archosauromorfné diapsidy skupiny Rhynchosauria (obr. 29D). Tieto herbivorné diapsidy (dĺžka tela 1 – 2 m) sú charakteristické špecializovaným chrupom a mohutne vyvinutou čeľustnou svalovinou. Zuby hornej čeľuste vytvárali veľké platne a pri spracovaní potravy sa spodné zuby zarezávali do ryhy v zuboch hornej čeľuste. Rynchosauiry boli značne diverzifikované na gondwanskom kontinente, kde boli najpočetnejšími herbivornými formami tamojších tetrapódnych spoločenstiev. Anatómia končatín indikuje, že rynchosaury mohli pravdepodobne aj vyhrabávať potravu, napr. podzemky. V mezozoiku i kenozoiku vytvárali hrubé podzemky niektoré prasličky čeľade Equisetaceae.

Objavenie sa dinosaurov skupiny Saurischia (s plazím typom panvy) vo vrchnom triase znamenalo prvú radiáciu veľkých terestrických herbivorov, ktoré spásali vegetáciu až do výšky približne 4 m (*Riojasaurus*, obr. 29E). Boli medzi nimi i bipedné (na dvoch nohách sa pohybujúce) formy a dosahovali dĺžku asi 10 m. Mali ľahko stavané lebky a typ ich chrupu ukazuje, že ho používali len na odtrhávajúce časti relatívne vysokých rastlín. Veľmi početným rodom bol *Massospondylus* a *Plateosaurus* (obr. 29F). Vo vrchnom triase a spodnej jure došlo tiež k mohutnej radiácii dinosaurov skupiny Ornithischia (s vtáčím typom panvy). Tieto herbivorné dinosaury sa naopak živili relatívne nízkou vegetáciou; mohli ju využívať maximálne do výšky 1 m. Evolučne veľmi úspešnou je čeľaď Fabrosauridae, s dĺžkou tela 1 – 3 m (*Fabrosaurus*, 33A).



Obrázok 29. A – *Kannemeyeria*. B – *Procolophon*. C – *Lystrosaurus*. D – *Paradapedon*. E – *Riojasaurus*. F – *Plateosaurus*. A-G z Carrolla (1988).

Okrem dinosaurov, ktoré si uchovali dominantné postavenie v rámci vertebrát až do konca mezozoika, medzi prvýkrát sa objavujúce skupiny tetrapódov patria primitívne žaby (*Triadobatrachus* z Madagaskaru (obr. 30A) a *Czatkobatrachus* z Poľska), korytnačky (*Triasochelys* z Európy, obr. 30C) a krokodíly (*Protosuchus* z Európy a Severnej Ameriky). Niektoré plazy sa adaptujú na život vo vzduchu (*Eudimorphodon*, obr. 30B) a vo vode (*Utatsusaurus*, obr. 30D). Objavujú sa prvé cicavce. Najstarší je *Adelobasileus* z vrchného triasu Severnej Ameriky.

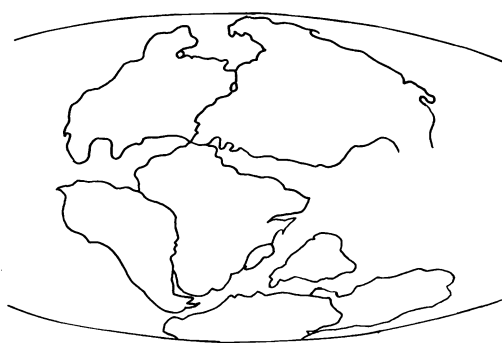


Obrázok 30. A - *Triadobatrachus*. B – *Triassochelys*. C – *Eudimorphodon*. D – *Utatsusaurus*. A-D z Carrolla (1988).

Celkove je možné povedať, že biotická charakteristika triasu je spojená so suchým a veľmi sezónnym podnebím, čo pravdepodobne súvisí so vznikom Pangey. Základnými ekologickými a evolučnými trendmi sú:

- 1) Postupný rast diverzity xeromorfných skupín konífer vytvárajúcich šušky a papradí s tvrdou kutikulou na povrchu semien.
 - 2) Rast diverzity a početnosti diapsidých plazov (predovšetkým mohutných herbivorných dinosaurov, u ktorých sa predpokladá vylučovanie kyseliny močovej) na úkor synapsidných amniótov (u ktorých sa predpokladá vylučovanie močoviny).
 - 3) Pokles diverzity mnohých skupín rastlín.
 - 4) Pokles diverzity herbivorných tetrapódov vo vrchnom triase.
- V moriach dochádza k rozvoju predovšetkým koralov, amonitov a belemnitov.

2.3.2. Jura



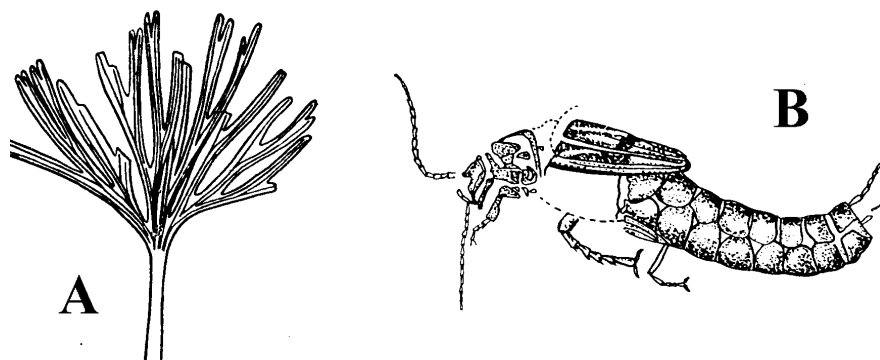
Obrázok 31. Stredná jura. Z Kukala (1973).

I keď rozpad Pangey začal vo vrchnom triase a pomaly pokračoval v spodnej jure, rozostúpenie veľkých kontinentálnych blokov a ich oddelenie oceánskymi bazénmi sa udialo až koncom strednej (obr. 31) alebo začiatkom vrchnej jury. Dôsledkom absencie neprekonateľných bariér obsahuje fauna a flóra spodnej a strednej jury mnoho kozmopolitných prvkov. Dá sa povedať, že gondwanská a laurázijská flóra a fauna neboli v tomto jurskom období výraznejšie vzájomne odlišné než v triase. Globálna teplá klíma pokračovala aj v jure, čo dokazuje d'aleko na severe sa vyskytujúca sibírska flóra a absencia glaciálnych usadenín v oblastiach d'aleko na sever a juh od rovníka.

Predpokladá sa, že subtropická klíma siahala na sever až k 60° severnej šírky. Distribúcia klimaticky senzitívnych sedimentov, ako sú uhlie a evapority, ukazuje, že aridita alebo aspoň občasná aridita bola v spodnej a strednej jure značne rozšírená, predovšetkým v západnej Pangee. Najhrubšie uhoľné vrstvy spodnej a strednej jury v zemepisných šírkach ďaleko od rovníka tak na severnej (napr. v severnej Číne) ako i na južnej hemisfére poukazujú tiež na vlhké podnebie v tejto dobe. Veľké rozdiely v klíme jednotlivých zemepisných šírok viedli k miernemu severo-južnému floristickému provincializmu, avšak neznamenali zamedzenie pokračujúcej výmeny flóry a fauny medzi severnou a južnou hemisférou.

Jurská flóra predstavovala zmes stromovitých nahosemenných foriem a nízkych semenných papradí. Konifery stále predstavovali najrozmanitejšiu skupinu stromovitých foriem. Zástupcovia dnešných čeľadí ako araukáriovité (Araucariaceae), borovicovité (Pinaceae), nohovcovité a tisovcovité (Taxodiaceae), spoločne s vyhynutou čeľad'ou Cheirolepidiaceae, početne dominovali mnohým jurským spoločenstvám. Ginkovité boli tiež výrazným rastlinným prvkom predovšetkým v severnejších zemepisných šírkach (obr. 32A). Výtrusné i semenné paprade v priebehu jury výrazne ustupovali, avšak niektoré skupiny tvorili významnú zložku nízkej vegetácie.

Najjužnejšie nálezy vegetácie v neskej jure a začiatkom kriedy pochádzajú z rôznych lokalít v oblasti Hope Bay v Antarktíde (medzi 60° - 70° zemepisnej šírky). Spoločenstvo zahrnuje 43 druhov, ktoré rástli v teplom podnebí.



Obrázok 32. A – ginkovitá rastlina *Baiera*. B – ucholak *Protodyplatis*. A zo Sitára (1982), B zo Špinara (1965).

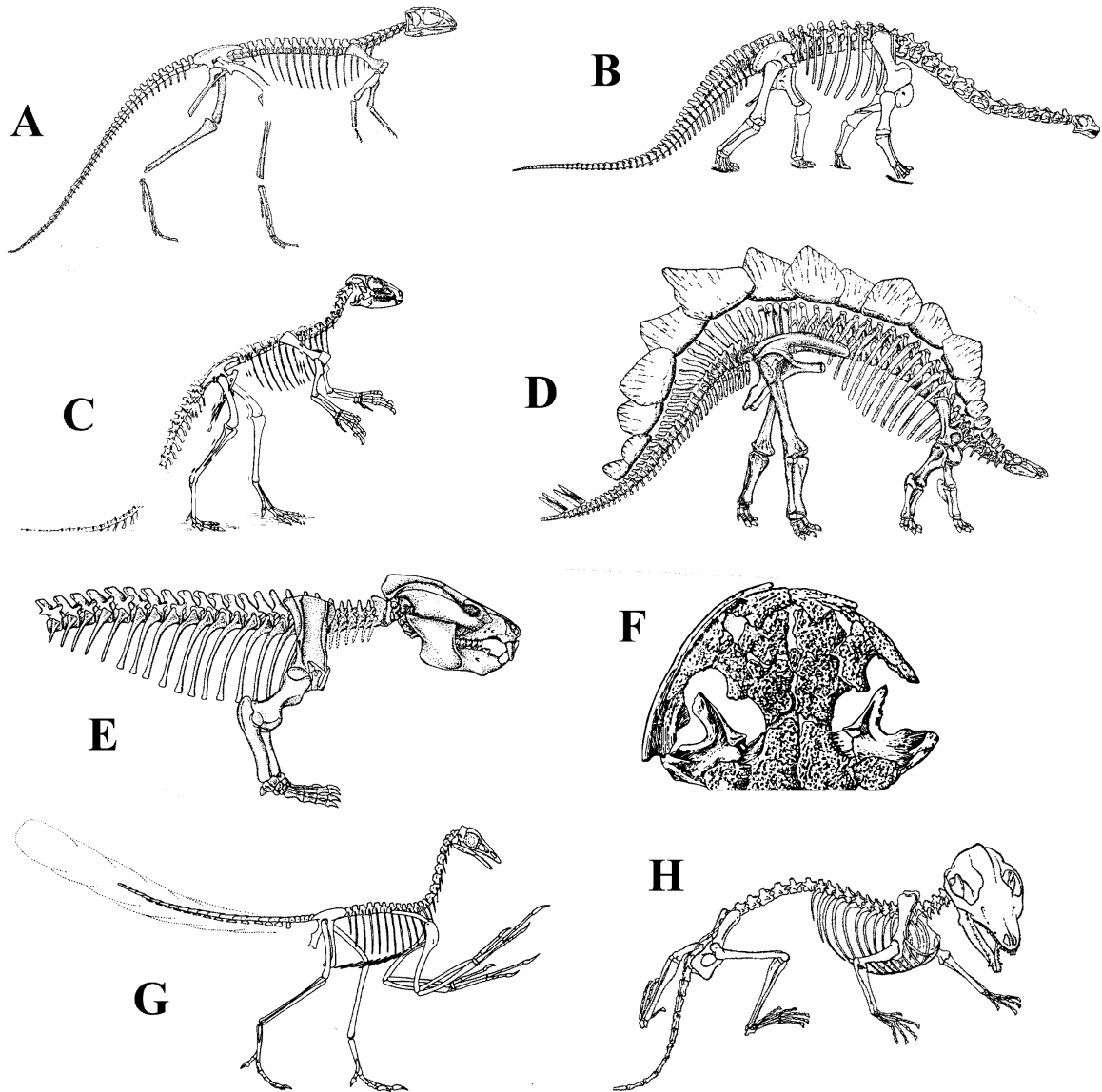
V jure sa vyvinulo veľké množstvo druhov herbivorného hmyzu a prvýkrát sa objavili herbivorní zástupcovia ortoapteroidného hmyzu; prvýkrát sa objavujú ucholaky (obr. 32B). V jure sa objavilo aj mnoho zástupcov súčasných skupín chrobákov.

V spodnojurských herbivorných tetrapódných spoločenstvách dominovali dinosauři zo skupiny Saurischia, cynodontné synapsidy (karnivorné cicavcovité plazy) a mnoho rôznych malých dinosaurov patriacich do skupiny Ornithischia (obr. 33C). V strednej a vrchnej jure dominovali herbivorné dinosauři (*Camarosaurus*, obr. 33B). Vtedajšie spoločenstvá sú dobre dokumentované z Číny, Severnej Ameriky a Afriky (Tanzánia). Niektoré dinosauři zo skupiny Ornithischia vážili viac než 50 ton a predstavovali najväčšie terestrické herbivory všetkých čias. Tieto dominantné herbivory jurských ekosystémov mali obrovské kalorické nároky, i keď mali nižšiu metabolickú rýchlosť ako veľké herbivorné cicavce, ktoré sa objavili v ranom kenozoiku. Ďalšou početnou skupinou herbivorných dinosaurov boli panciernaté stegosauři (obr. 33D). Dosahovali dĺžku až 7 metrov a váhu okolo 5 ton. Spásali nižší rastlinný kryt.

Medzi malé a stredne veľké jurské herbivory patrili cicavcovité plazy zo skupiny Tritylodontia (obr. 33E), ktoré prežili do strednej jury. Medzi malé herbivory, resp. omnivory patria sfenodontidy a rôzne jaštery. Všetky tieto malé herbivory a omnivory využívali priestor v blízkosti zemského povrchu alebo si v zemi vyhrabávali nory.

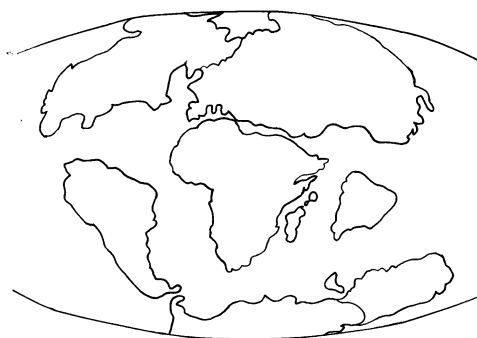
V jure sa objavujú prvé chvostnaté obojživelníky – Caudata. Najstarší známy mlok je *Karaurus* (obr. 33F) z vrchnej jury Ruska.

Z nemeckej jury pochádza doposiaľ najstarší vták – *Archaeopteryx* (obr. 33G). Zo spodnej jury Číny a Anglicka pochádza cicavec *Morganucodon* (obr. 33H), ktorý pravdepodobne predstavuje predka živorodých cicavcov.



Obrázok 33. A – *Farbosaurus*. B – *Camarosaurus*. C – *Heterodontosaurus*. D – *Stegosaurus*. E – *Kayentatherium*. F – *Karaurus*. G – *Archaeopteryx*. H – *Morganucodon*. A-H z Carrolla (1988).

2.3.3. Krieda



Obrázok 34. Vrchná krieda. Z Kukala (1973).

V priebehu kriedy pokračuje rozostupovanie kontinentov, predovšetkým tých, ktoré tvorili pôvodný gondwanský prakontinent (obr. 34).

Vo flóre najspodnejšej kriedy ešte nie sú prítomné krytosemenné (angiospermné) rastliny vo väčšej miere. Z tohto časového intervalu boli ohlásené len ojedinelé nálezy, avšak v roku 1998 bol publikovaný prvý nález angiospermnej rastliny – *Archaeofructus* – z vrchnej jury severovýchodnej Číny (Sun et al. 1998). Celkový ráz flóry spodnej kriedy je podobný flóre vrchnojurských spoločenstiev. Tieto sa v smere od rovníka na sever a juh dosť líšili a je možné rozlíšiť štyri základné floristické provincie: provinciu severnej Laurázie, južnej Laurázie, severnej Gondwany a južnej Gondwany. Prvé krytosemenné rastliny sa vo väčšej miere objavujú v najvrchnejšej časti spodnej kriedy v rovníkových oblastiach. Následne dochádza k ich značnej diverzifikácii a začína sa posledné obdobie v evolúcii rastlín – neofytikum. Táto diverzifikácia prebiehala hlavne v južnej laurázijskej a severnej gondwanskej provincii, v ktorých prevládalo suché podnebie. V severnej laurázijskej a južnej gondwanskej provincii, ktoré mali miernejšie a vlhkejšie podnebie, prevládali zatiaľ výtrusné a semenné paprade a konifery. Nízke a krovinaté zárasty začali krytosemenné rastliny vytvárať až začiatkom vrchnej kriedy. Iba veľmi pomaly sa krytosemenné rastliny šírili smerom na sever. Od okamihu ich objavenia sa v rovníkových oblastiach po ich najranejší záznam v stredných a severných zemepisných šírkach vo vrchnej časti spodnej kriedy ubehlo asi 20 – 30 miliónov rokov. Tento fakt sa pripisuje pomalejšej evolúcii adaptácie krytosemenných rastlín na miernu a chladnú klímu. V spodnej kriede tvorili rastlinný kryt do výšky asi 2 m ešte prevažne rôzne druhy papradí a pripomínali dnešné savany či stepi, v ktorých prevládajú travinné typy krytosemenných rastlín.

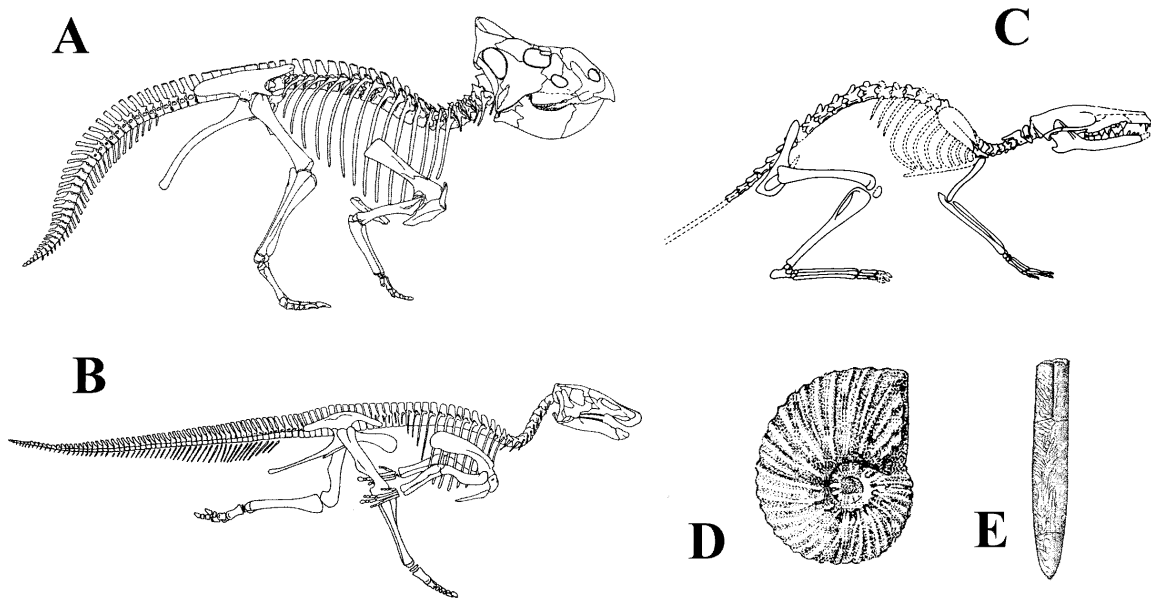
V priebehu vrchnej kriedy prebehol ohromný vývoj krytosemenných rastlín a koncom kriedy už tvorili 50% - 80% druhov vo všetkých miestnych fosílnych spoločenstvách. To sa udialo na úkor cykasovitých a papradí, avšak percentuálne zastúpenie ihličnanov sa v lokálnych spoločenstvách veľmi nezmenilo. Krytosemenné rastliny však rozšírenie a ekologickú úlohu, akú majú dnes, dosiahli až na konci kriedy. V priebehu vrchnej kriedy vyhynulo mnoho druhov papradí a iných výtrusných rastlín.

Existujú nepochybné dôkazy, že prvé motýle sa objavili v spodnej kriede. Vo vrchnej kriede sa prvýkrát objavujú aj blanokřídlavce z čeľade hrčiarkovité (Cynipidae), termity a mravce. Z hľadiska ekológie a evolúcie krytosemenných rastlín má objavenie sa pokročilých typov spoločenských včiel a ôs vo vrchnej kriede nesmierny význam. Vzťah hmyz – rastlina sa v tejto dobe prejavil predovšetkým prostredníctvom opelenia na jednej strane (umožňujúcej efektívnu reprodukciu krytosemenných rastlín) a získavania energeticky hodnotnej potravy (nektár) pre hmyz na strane druhej.

Trend zvyšovania relatívnej početnosti a diverzity angiospermných rastlín v priebehu kriedy sa takmer prekrýval so vzrastajúcou relatívnou početnosťou a diverzitou dvoch skupín veľkých herbivorov: ceratopsidných a hadrosaurných dinosaurov (obr. 35A, B). Obidve skupiny dinosaurov sa špecializovali na extenzívne využívanie rastlinnej potravy a žili asi v stádach.

V kriede sa objavujú prvé hady (*Pachyrhachis* so spodnej kriedy Izraela, *Dinilysia* z vrchnej kriedy Južnej Ameriky) a pokračuje rozvoj vtákov a primitívnych cicavcov. Niektoré druhy

multituberkulátnych cicavcov sa prispôsobili životu na stromoch. Prítomné boli už i placentálne cicavce (*Zalambdalestes*), obr. 35C. Všetky cicavce až do konca druhohôr dosahovali dĺžku tela maximálne 40 cm.



Obrázok 35. A – *Leptoceratops*. B – *Anatosaurus*. C – *Zalambdalestes*. D – *Hoplites*. E - *Belemnitella*. A, B z Carrolla (1988), C zo Špinara (1984), D, E zo Špinara (1965).

Na hranici druhohory-treťohory je zaznamenaná najdrastickejšia devastácia terestrickej fauny a flóry v dejinách Zeme. Geologické a sedimentologické údaje (najmä vysoká koncentrácia irídia na hranici obidvoch ér) svedčia o impakte veľkého mimozemského telesa (bolidu) na Zem, približne do oblasti Yucatánskeho polostrova. Dopadom vymrštený mrak, zložený z drobných horninových častíc, zatienil zemský povrch na veľkom území, dôsledkom čoho došlo k značnému ochladeniu. Dopad bolidu mal najničivejšie ekologické dôsledky v Severnej Amerike, ale do určitej miery sa dotýkal aj iných oblastí sveta. Nie je zatiaľ celkom jasné, ako dlho a do akej miery ovplyvňovala táto udalosť následný vývoj fauny a flóry v súvislosti s globálnymi klimatickými zmenami na hranici druhohôr a treťohôr prebiehajúcimi nezávisle na tých spôsobených impaktom. Nie je dnes ešte tiež celkom jasné, do akej miery ovplyvňovali následky dopadu bolidu ekologickú reorganizáciu, ktorá nasledovala po vyhynutí a novú evolučnú radiáciu terestrických organizmov. V každom prípade vymieranie na hranici druhohôr a treťohôr malo nepochybne veľké ekologické následky, pretože došlo k úplnému vyhynutiu veľkých terestrických stavovcov (hlavne dinosaurov, ale i iných terestrických skupín), k veľkým zmenám v trofickej adaptácii herbivorných organizmov a k zmenám v diverzite a distribúcii angiospermných spoločenstiev.

V moriach vymierajú celé čeľade rôznych bestavovcov (napr. amonity a belemnity), obr. 35D, E.

2.4. Kenozoikum (65 mil. r. – súčasnosť)

Kenozoikum predstavuje záverečné obdobie vo vývoji Zeme. Toto obdobie je charakteristické rozsiahlym a intenzívnym Alpínskym vrásnením, dôsledkom ktorého vzniká alpsko – karpatsko –

himalájska reťaz horstiev. Táto horotvorná etapa nie je ešte úplne ukončená. Jej prejavy - seizmická aktivita a vulkanická činnosť - trvajú na niektorých miestach Zeme dodnes. V priebehu kenozoika je zemský povrch postupne modelovaný až do dnešnej podoby.

Pre lepšie pochopenie vývoja fauny a flóry kenozoika bude v ďalšom texte rozlišované spodné (rané) a vrchné (neskoré) kenozoikum. Spodné kenozoikum zahrnuje prvé dva úseky paleogénu (paleocén a eocén) a neskoré kenozoikum zahrnuje vrchný úsek paleogénu (oligocén), miocén, pliocén, pleistocén a holocén (tab. 1).

2.4.1. Spodné kenozoikum

Veľké zmeny na hranici druhohôr a tret'ohôr značne ovplyvnili vegetáciu spodného paleogénu. Celkove sa dá povedať, že veľká diverzita a dominancia angiospermných rastlín vrchnej kriedy je nahradená málo diverzifikovanými papraďami začiatkom paleocénu. Tie sú neskoršie opäť nahradené dominantnou angiospermnou vegetáciou, avšak už odlišného zloženia. To sa týka predovšetkým Severnej Ameriky a priľahlých oblastí severnej hemisféry. V Severnej Amerike je zaznamenané rozsiahle vyhynutie ihličnatých rastlín na hranici druhohory - tret'ohory, ktoré zrejme súviselo s neschopnosťou prežiť krátke obdobie chladnejšieho podnebia zapríčineného dôsledkami dopadu bolidu na zemský povrch. Následkom toho sa na severnej hemisfére začali pomerne rýchlo šíriť rastliny s opadavým lístím.

Fosílie z Japonska však ukazujú, že zmeny na hranici druhohôr a tret'ohôr sa síce dotkli aj vzdialených pacifických oblastí, avšak rejuvenácia (omladenie) paleocénneho rastlinného spoločenstva trvala len relatívne krátko. Palynologické údaje (týkajúce sa peľových zŕn a výtrusov) z južnej hemisféry poukazujú na ešte menšie zmeny na hranici druhohory – tret'ohory. Napríklad fosílny záznam príbrežných sedimentov ostrova Seymour pri Antarktíde neukazuje žiadne vyhynutie rastlinných druhov v priebehu vrchnokriedového a ranopaleocénneho intervalu. Rastlinné spoločenstvá týchto južných zemepisných širok sú tvorené ihličnanmi väčšinou z čeľade nohovcovitých vytvárajúcimi rozsiahle lesy, papraďami a rôznymi typmi angiospermných rastlín, včítane pabuka (*Nothofagus*).

Rastlinstvo vrchného paleocénu a eocénu má už do značnej miery charakter súčasnej flóry. V severných zemepisných šírkach prevláda teplé a vlhké podnebie čomu zodpovedá aj rastlinné zloženie. V oblasti arktickej Kanady sa v období eocénu vyskytovali pralesné porasty. V sedimentoch tohto obdobia sa našli škoricovníky, magnólie, ginká, figovníky, platany a palmy. Mohutné bahenné tisoce a sekvoje boli hlavným zdrojom tret'ohorného hnedého uhlia.

Rastlinným spoločenstvám vrchného paleocénu a eocénu dominujú angiospermné rastliny vytvárajúce v tropických a subtropických pásmach dažďové pralesy. Dobré to dokumentujú fosílie z Austrálie, ktorá v tej dobe ležala medzi 30° - 60° južnej zemepisnej šírky. Rastlinné spoločenstvá tam nájdené obsahujú mnoho druhov, ktoré sa blížila súčasným príbuzným druhom dnes obmedzeným na tropický dažďový les severného Queenslandu. Nížinné dažďové lesy Tasmánie zahrnovali predovšetkým rôzne druhy araukárií.

I keď nemáme zatiaľ dôkazy prítomnosti rozsiahlych trávnatých porastov v paleogéne, väčšie druhy tráv do určitej miery podobných dnešným trávam sú zaznamenané z najvrchnejšieho eocénu. Dnes sa vyskytujúce hlavné skupiny tráv vznikli pravdepodobne v spodnom eocéne.

Fosílny záznam ukazuje evidentný nárast počtu čeľadi hmyzu v spodnom paleocéne. Objavenie sa zástupcov dnes žijúcich skupín motýľov (skupiny Monotrysis a Ditrysis) v strednom eocéne znamenalo prítomnosť nových dôležitých opeľovacích činiteľov pre angiospermy. Mravce zaznamenali veľkú radiáciu behom najvrchnejšej kriedy a v najspodnejšom paleocéne. Z ostatných bezstavovcov sa rozvíjajú hlavne sépie, chobotnice, ježovky, kraby a raky.

Dochádza tiež k značnému rozvoju vtákov. Vzniká mnoho nových skupín (holuby, kukučky, krakle, bahniaky, hrabavce) a jedince radu žeriavov (Gruiformes) dosahujú veľké rozmery. Napríklad rod *Diatryma* z eocénu Európy a Severnej Ameriky dosahoval výšku až 2,5 m.

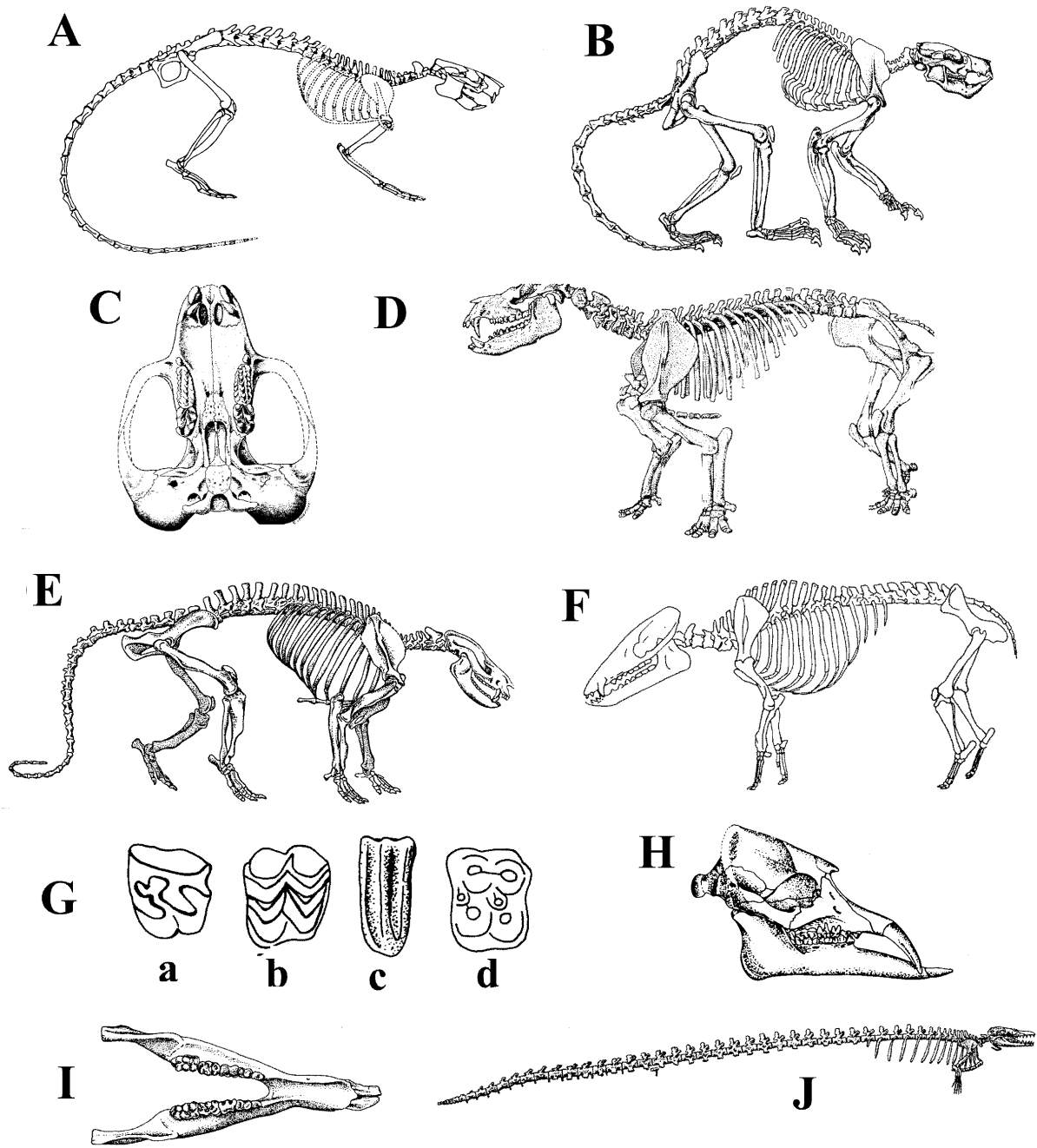
Začiatkom paleocénu nastáva rýchla evolúcia cicavcov. Diverzita cicavcov v Severnej Amerike rýchlo vzrástla z 20 na 45 rodov v priebehu 250 000 rokov trvajúcej hranice druhohory – tret'ohory a v priebehu ďalších 2 miliónov rokov vzrástla na 70 rodov. Herbivorné cicavce boli spočiatku relatívne malé a vzájomne si podobné. Mnohé z nich mali špecializovanú prednú časť

chrupu (veľké rezáky a očné zuby boli uklonené dole a dopredu a črenové zuby boli zväčšené), ktorá im umožňovala vyberať si malé kusy potravy ako plody, semená alebo loviť rôznu drobnú korisť (zástupcovia skupín Plesiadapiformes, Carpolestidae, Rodentia), obr. 36A, B.

Multituberkulátne cicavce sú zaujímavé predovšetkým mnohohrbolčekovými stoličkami s šikmo uklonenými korunkami poukazujúcimi na rezanie a spracovávanie potravy v takmer vertikálnom smere (*Lambdopsalis*, obr. 36C). Veľké formy ranoterciérnej fauny boli zástupcovia skupiny Pantodonta (*Coryphodon*, obr. 36D). Boli to ťažkopádne cicavce s krátkymi končatinami a ich chrup nebol špecializovaný (sklovinu korúnok tvorili hrbolčeky, obr. 36Gd). Znamená to, že tieto veľké cicavce využívali širokú škálu rastlinnej potravy. Pre spodný paleocén sú typické všežravé a bylinožravé cicavce skupiny Condylarthra (*Ectoconus*, obr. 36E). Táto skupina zahrnuje formy, z ktorých sa neskoršie vyvinuli mnohé rady cicavcov.

Prechod z paleocénu do eocénu bol v Severnej Amerike a Európe charakteristický výraznou zmenou v zložení cicavčej fauny, čo bolo dôsledkom imigrácie nových taxónov a poklesom diverzity dôsledkom vymretia archaických foriem. Na rozhraní paleocénu a eocénu vzniká mnoho herbivorných skupín, ktorých zástupcov nachádzame aj v dnes žijúcej faune. Medzi ne patria aj prvé hlodavce (*Paramys*, obr. 36A). Raný eocén reprezentuje periódu veľkej biotickej výmeny medzi Severnou Amerikou a Európou (migrácia sa uskutočňovala cez pevninské mosty vedúce cez Grónsko a Špicbergy). Tým došlo aj k veľkej homogenizácii cicavčej fauny na severnej hemisfére. Začiatkom eocénu vznikli na severnej hemisfére aj primitívne párnokopytníky (*Artiodactyla*) a nepárnokopytníky (*Perissodactyla*). Veľká radiácia týchto herbivorných cicavcov sa uskutočnila v ranom eocéne a bola sprevádzaná trendom k zväčšovaniu telesnej veľkosti. Párnokopytníky boli spočiatku menej početné a menej diverzifikované než nepárnokopytníky, avšak neskoršie v eocéne zaznamenali mohutnú radiáciu (obr. 36F). V ranom eocéne došlo k vývoju lofodontného typu zubov (hrbolčeky korúnok splývajú do priečných a meandrovito stočených líšt, obr. 36G-a) u nepárnokopytníkov, zatiaľ čo selenodontný typ zubov (hrbolčeky skloviny sú spojené do úzkych, pozdĺžnych, mesiačikovitých hrebeňov, obr. 36G-b) vznikol u párnokopytníkov až v neskorom strednom eocéne. Prechod z eocénu do oligocénu je charakteristický ďalšími zmenami v zložení cicavčej fauny a následným vývojom behavých foriem s lofodontným typom chrupu, ktoré dominovali v priebehu oligocénu. Posledné výskumy paleogénnej fauny ukazujú, že adaptácia cicavcov na život v otvorenej krajine sa vyvinula koncom eocénu ako v Južnej tak i Severnej Amerike.

V spodnom eocéne sa objavujú prvé chobotnáče a vo vrchnom eocéne sú už značne diverzifikované (obr. 36H, I).



Obrázok 36. A – *Paramys*. B – *Plesiadapis*. C – *Lambdopsalis* (pohľad na podnebnú stranu lebky). D – *Coryphodon*. E – *Ectoconus*. F – *Anthracotherium*. G – stoličky (a, b, d - z vrchného pohľadu, c – z bočného pohľadu): a – lofodontný typ, b – selenodontný typ, c – hypsodontný typ, d – bunodontný typ. H – *Palaeomastodon* (lebka z bočného pohľadu), I – *Palaeomastodon* (pohľad na vrchnú stranu sánky). J – *Basilosaurus*. A, B, D-F, H-I z Carrolla (1988), G zo Špinara (1984).

Ekologické a evolučné trendy spodného kenozoika.

- 1) Súčasné zvýšenie počtu druhov veľkých angiospermných rastlín a počtu druhov cicavcov živiacich sa plodmi a semenami. Predstavuje počiatočnú koevolučnú radiáciu toho typu vzťahu, aký je dnes bežný v tropických ekosystémoch.
- 2) Zvyšovanie intenzity vytvárania otvoreného savanovitého typu vegetácie s druhmi nižšieho vzhľadu.
- 3) Zvyšovanie veľkosti tela veľkých herbivorných cicavcov.
- 4) Vytváranie lofodontného a selenodontného chrupu.

5) Vznik schopnosti bežať.

Tieto trendy sú príkladom tzv. difúznej koevolúcie, pri ktorej vývoj otvorenej krajiny umožnil mnohým líniám cicavcov vytvoriť anatomické črty typické pre život v otvorenej krajine s vysokou spotrebou rastlinnej potravy. Veľké herbivory neustálym spásaním rastlinného krytu zohrávali významnú úlohu pri vytváraní vhodných podmienok pre rozvoj trávového typu rastlín.

V spodnom kenozoiku sa niektoré cicavce prispôbili trvalému životu vo vode (obr. 36J); bol to počiatok vzniku radu veľrýb.

2.4.2. Vrchné kenozoikum

Toto obdobie predstavuje posledný, 34 miliónov rokov trvajúci úsek vývoja našej planéty.

Paleoekologická história neskorého kenozoika je na rozdiel od paleozoika a mezozoika charakteristická dvoma prvkami:

- 1) Všetky zložky ekosystému sa blížila súčasnej štruktúre ekosystémov. Celý interval vrchného kenozoika končí v súčasnosti, kde dnes žijúce rastlinné a živočíšne druhy, ich vzájomné vzťahy a vzťahy s faktormi prostredia sú priamo pozorovateľné. Pretože väčšina neskorokenozoických druhov má príbuzných v súčasnom organickom svete, ekologická charakteristika paleofauny a paleoflóry môže vychádzať z charakteristík a poznania súčasných ekosystémov. V kvartéri vznikol *Homo sapiens*. V tomto najposlednejšom úseku geologických dejín Zeme zohráva významnú úlohu človek, ktorý v priebehu posledných 10 000 rokov svojou činnosťou zasahuje do vývoja ekosystémov a má aj podiel na vyhnutí viacerých živočíšnych druhov.
- 2) Interval vrchného kenozoika je relatívne krátky vzhľadom na dĺžku trvania prekambria, paleozoika i mezozoika (tab. 1) a jeho fosilný záznam je oveľa bohatší časovo i geograficky. Je preto možné dobre ekologicky charakterizovať i relatívne krátke časové úseky.

2.4.2.1. Environmentálne zmeny

Ako už bolo uvedené v predchádzajúcej kapitole, spodný paleogén je na rozdiel od vrchného kenozoika charakteristický malou diverzitou veľkých herbivorov a dominanciou hustej, krajinu vo veľkej miere pokrývajúcej vegetácie. Zmena v zložení živočíšnych a rastlinných spoločenstiev prebiehajúca od začiatku vrchného kenozoika pravdepodobne predstavuje najdramatickejšiu zmenu v terestrických ekosystémoch od stredného permu. Z tohto pohľadu najdôležitejším ekologickým momentom vrchného kenozoika bol opätovný vývoj a diverzifikácia ekosystémov, ktoré zahŕňujú veľké herbivory a vegetáciu s menšou biomasou typickou pre otvorenejšiu krajinu. Lesy však stále zostávajú jedným z najdôležitejších vegetačných krytov Zeme (pokrývali 29% zemského povrchu). Navyše expanzia trávnatých a iných otvorených terénov sa neudiala priamočiaro na úkor hustého vegetačného krytu. Tento posun vo vývoji biomasy prebiehal od oligocénu v rôznych časových intervaloch a geograficky značne mozaikovitě. V každom prípade najdôležitejším výsledkom vývoja neskorého kenozoika v celosvetovej mierke je ústup lesov a súčasne prebiehajúca expanzia lesov savanovitého typu, trávnatých plôch a púští.

Zmeny v glaciálnych cykloch a vo vývoji polárnych ľadovcov spôsobovali, že vývoj klímy v neskorom kenozoiku nebol priamočiary. Vývoj vegetačných prvkov otvorenej krajiny bol však od začiatku miocénu spojený s globálnym ochladením a bol ovplyvňovaný miestnou horotvornou činnosťou. Predpokladá sa, že to malo tiež vplyv na zvyšovanie teplotnej a dažďovej sezónnosti. Vytvorenie teplotného rozvrstvenia od pólův k rovníku bolo jednou zo základných klimatických udalostí prebiehajúcich od eocénu. Vzhľadom na tropickú klímu eocénu možno vrchné kenozoikum charakterizovať ako obdobie s celkovo chladnejším a suchším podnebí. Asi pred 18 miliónmi rokov sa začína tvoriť východoantarktická ľadová pokrývka a zintenzívnenie atmosférickej cirkulácie globálne znižuje teplotu a vytvára chladnejšiu a suchšiu klímu, i keď sa táto klíma strieda s globálnou teplejšou klímou. Zásadný zvrät globálneho významu sa odohral pred 2,4 miliónmi rokov. Od tohto obdobia sa na severnej hemisfére začali periodicky vytvárať ľadové pokrývky a prudko vzrástol objem ľadovca. Hlavné teplotné zmeny v priebehu posledných 900 000 rokov vyústili do posunu kvartérnej

snežnej čiary asi o 1000 m pod dnešnú snežnú čiaru v priestore medzi 50° severnej zemepisnej šírky a 40° južnej zemepisnej šírky, poklesu celkovej úrovne morskej hladiny asi o 100 – 150 m a celkovým poklesom teploty asi o 6°C v období maximálneho zaľadnenia. Najnápadnejšia je však klimatická oscilácia v priebehu posledného milióna rokov, dôsledkom ktorej sa vytvárali ľadové (glaciály) a medziľadové (interglaciály) doby. Tieto oscilácie sa dajú dobre sledovať na základe štúdia peľových zŕn obsiahnutých v terestrických sedimentoch a zmien spoločenstiev dierkavcov v morských sedimentoch.

Pokiaľ ide o tropické oblasti, predpokladá sa, že v priebehu obdobia glaciálnej aridity sa dažďové pralesy strednej Afriky a Amazónie zredukovali na izolované refúgiá, zatiaľ čo pralesy na Sumatre ostali nedotknuté. Tropické a subtropické oblasti mali aridnú klímu v priebehu glaciálov a v priebehu interglaciálov mali vlhké podnebie. Tento stav je dobre dokumentovaný v kvartéri Afriky a Austrálie.

Podobný vzťah medzi teplotou a vlhkosťou sa dá sledovať aj v Európe: aridita súvisí s glaciálnym obdobím, zatiaľ čo otepľovanie a zvyšovanie vlhkosti badať v priebehu interglaciálov.

2.4.2.2. Rastliny, živočíchy a ekologické trendy vrchného kenozoika

Všetky rastlinné čeľade rozpoznané v peľovej skladbe pred 20 miliónmi rokov už existujú dnes a všetky rody zachytené vo fosílnom zázname pred 10 miliónmi rokov reprezentujú dnes žijúce rody. To znamená, že obdobie od oligocénu do pliocénu predstavuje posledné obdobie vo vývoji dnešných typov rastlín. Táto fáza je charakteristická počiatočným poklesom rýchlosti taxonomickej diverzifikácie, ale v priebehu vrchného miocénu a v pliocéne diverzifikácia rýchlo rastie. Hlavnou črtou tejto fázy je diverzifikácia radu Poales (lipnicotvaré – trávny), ktorá sa už začala v oligocéne a značná diverzifikácia radu Myrtales (myrtotvaré) a iných radov trávových typov rastlín.

Na hranici eocénu a oligocénu došlo k rozsiahlym vegetačným zmenám. Dochádza k veľkej expanzii vegetácie s opadavými, širokolistými druhmi smerom na juh do oblastí, ktoré predtým pokrývali stálezelené druhy a prvýkrát obsadzujú rozsiahle oblasti severnej hemisféry. Výskyt stálezelených druhov v oligocéne siahla maximálne do 35° severne od rovníka (v ranom eocéne siahla až po 70°). V priebehu raného miocénu sa v severných zemepisných šírkach rozširujú zmiešané lesy. V strednom miocéne dochádza k otepleniu, následkom čoho sa opäť rozširujú areály širokolistej stálezelenej vegetácie (napr. korkový dub, vavrín) a konifer na úkor vegetácie s opadavými, širokolistými druhmi. V priebehu pliocénu dochádza k opätovnému poklesu teploty, čo súviselo s následným ústupom stálezelenej flóry a expanziou stromov s opadavými listami, kríkov a tráv. V severnejších zemepisných šírkach dochádza k rozširovaniu ihličnatých a brezových lesov a vytváraniu tajgy. Vývoj všetkých vegetačných typov s menšou biomasou – step, savana, tundra a púšť – prebiehal v miocéne alebo v pliocéne. V priebehu kvartéru vegetácia migrovala podľa toho, ako sa rozširoval a ustupoval ľadovec.

V ranom kenozoiku prebehol rýchly vývoj hmyzu – tých rodov, aké už nachádzame dnes; približne 75% rodov známych zo začiatku kenozoika ešte existuje dnes. Hmyz, predovšetkým mravce a termity, tvorí významnú zložku habitatov otvorenej krajiny, ktorá sa vytvorila v priebehu vrchného kenozoika. Tento typ krajiny mal za následok aj značnú diverzifikáciu hmyzu v tomto období.

Od počiatku treťohôr nebol zaznamenaný žiaden významný pokles alebo rast diverzity obojživelníkov a plazov v porovnaní s vývojom týchto skupín v mezozoiku. Obojživelníky sú dnes zastúpené už len troma skupinami: žaby, mloky a červone. I keď sladkovodné korytnačky vznikli už vo vrchnej kriede, v priebehu vrchného kenozoika vznikajú niektoré nové čeľade (napr. Chelidae). Dnešné funkčné znaky jašterov vznikali v priebehu kenozoika (napr. spôsob lovu u chameleónov). Niektoré formy dosahovali značnú veľkosť, napr. jašter rodu *Megalania* z pleistocénu Austrálie dosahoval dĺžku tela až 7 m. Súčasné krokodíly boli oveľa diverzifikovanejšie v ranom kenozoiku, čo pravdepodobne súvisí s postupným ochladzovaním od spodného paleogénu. Hady sa veľmi prudko vyvíjali v priebehu vrchného kenozoika a najväčšia radiácia dnešných čeľadi prebiehala od raného miocénu. Hadom sa vytvoril špeciálny mechanizmus prijímania potravy (vysoký stupeň pohyblivosti viacerých častí lebky), ktorý im uľahčoval prehltnutie relatívne veľkých živočíchov. Súasný evolučný úspech hadov pravdepodobne súvisí s rapidnou diverzifikáciou malých cicavcov vo vrchnom kenozoiku.

V priebehu vrchného kenozoika vzniklo alebo diverzifikovalo mnoho radov vtákov. Medzi nimi sa prvýkrát objavili nočné formy s plochým rozoklaným zobákom prispôsobeným na chytanie hmyzu - lelky, moderné rody papagájov, kačíc a labutí. V miocéne sa značne rozšírili spevavce a nahradili predtým dominujúce stromové formy kraklí. Rozšírili sa i zemné druhy vtákov, ktoré obsadili alpínske a suché habitaty.

Denné dravé vtáky - orly, sokoly a jastraby – sa rozšírili až v miocéne, i keď ich vznik siaha až do oligocénu a najvrchnejšieho eocénu. Sovy sú známe už z paleocénu, ale najviac sa rozšírili až v priebehu vrchných treťohôr; dnešné rody sú známe už od miocénu. Evolúcia veľkých kondorov (Vulturidae) v Novom Svete, ktorá prebiehala od vrchného miocénu do kvartéru, zahrnovala špecializované adaptácie pre plachtenie a konzumáciu veľmi veľkej koristi. Je pravdepodobné, že vývoj týchto špecializácií koreloval s rozširovaním otvorenej krajiny v Severnej a Južnej Amerike. Evolúcia dnešného pštrosa (*Struthio*) tiež súvisí s vytváraním otvorenej krajiny, kde sa tento veľký vták živí rastlinami, hmyzom a malými stavovcami. Rod *Struthio* je známy od stredného miocénu.

Anatomická a ekologická diverzifikácia cicavcov v priebehu kenozoika bola obdobná ekologickej diverzifikácii dinosaurov v mezozoiku. V spodnom eocéne už bola prítomná väčšina dnes žijúcich radov placentovcov.

Hlodavce diverzifikovali v priebehu paleogénu a mnoho ich dnešných čeľadí vzniká vo vrchnom eocéne a oligocéne. Myšotvaré sú reprezentované dvoma čeľadami: chrčkovité - vznikli vo vrchnom eocéne (nálezy pochádzajú z Číny) a v spodnom oligocéne (v Severnej Amerike); myšovité - sú známe až zo stredného miocénu južnej Ázie.

Najstaršie primáty diverzifikovali v priebehu eocénu. Boli to lemurom podobné formy patriace do čeľade Adapidae a boli značne rozšírené v Severnej Amerike a Európe. Veľký pokles diverzity týchto primátov súvisel so zhoršením klímy koncom eocénu; len 2 eocénné rody z asi 50 prežili do spodného oligocénu. V eocéne sa prvýkrát objavili primáty v Afrike a vo vrchnom oligocéne sú prítomné aj v Južnej Amerike. Radiácia ľudoopíc v Starom svete sa uskutočnila v spodnom a strednom miocéne a najväčšia radiácia opíc sa odohrala v strednom miocéne. Veľké formy ľudoopíc, opíc a poloopíc sa objavili v pleistocéne (napr. hominoid: *Gorilla*; opica: *Theropithecus*; poloopica: *Megaladapis*). Vo východnej a južnej Afrike vznikli vo vrchnom pliocéne a pleistocéne dvojnohé hominidy a medzi nimi aj prvý človek - *Homo habilis*. Z neho vznikol *Homo erectus*, ktorý opustil Afriku a rozšíril sa v Euroázii. Vzniká z neho primitívny *Homo sapiens sapiens*. Najstaršie nálezy súčasného človeka (*Homo sapiens*) pochádzajú z Palestíny a sú asi 125 tisíc rokov staré.

Nepárnokopytníky, v súčasnosti reprezentované koňmi, nosorožcami a tapírmami, mali svoju najväčšiu radiáciu (5 nadčeľadí a 14 čeľadí) v eocéne. Na rozdiel od párnokopytníkov, v priebehu vrchného kenozoika značne klesla ich diverzita. Anatomické modifikácie nosorožcov a koňov poukazujú na zvýšenie schopnosti bežať (v porovnaní s ich predkami).

Veľmi zvláštnu ekomorfickú špecializáciu v rámci nepárnokopytníkov predstavujú chalikutériá. Boli to veľké formy so silnými pazúrmami na prstoch (posledné články prstov boli zväčšené a rozoklané). Rod *Chalicotherium* (obr. 37A) pochádza z miocénu Európy. Silne modifikované končatiny a stavba panvy umožňovali tomuto živočíchovi zaujímať polovzpriamený postoj (ako má gorila). Pravdepodobne sa živil listím vysokých stromov, pričom zrejme používal predné končatiny na podávanie potravy do úst. Pazúry zadných končatín mu pravdepodobne umožňovali vyhrabávať korene.

Adaptívne modifikácie u koní sa vytvárali paralelne s rozširovaním otvorených habitatov. Medzi najdôležitejšie špecializácie patrí prispôbenie končatín na beh a zubov a čeľustnej svaloviny na priečne žuvacie pohyby účinné pri spracovávaní trávnej vegetácie. Korunky zubov sa zvyšovali (vzniká tzv. hypsodontný typ chrupu, obr. 36G-c), aby boli schopné odolávať tak kremičitým časticiam obsiahnutým v tráve, ako aj piesku a drobným kamienkom prítomným v potrave, keďže spásali nízke tráviny v suchších a otvorenejších habitatoch. Čeľuste a líčna oblasť hlavy sa prehlbovali, čím umožňovali dobrú akomodáciu dlhým koreňom lícných zubov. Korene a bočné steny korúnok zubov boli kompletne obalené cementom a zhryzové časti korúnok mali lofodontnú štruktúru. Papuľa sa predlžovala a rozširovala dôsledkom zväčšovania rezákov. Väčšina váhy tela spočívala na troch prostredných prstoch. Tieto morfológické trendy je možné dobre pozorovať v evolúcii koní (obr. 37B, C). Miocénna diverziifikácia koní vyústila do 10 druhov žijúcich v tej istej dobe v Severnej Amerike a do 8 druhov v Euroázii. Rod *Equus* vznikol v pliocéne a rozšíril sa ako v Starom tak i Novom Svete.

Prvé párnokopytníky vznikli v eocéne (obr. 37D). Zástupcovia dnes žijúcich čeladi párnokopytníkov vznikli v oligocéne a v miocéne. Pre párnokopytníky je charakteristický selenodontný typ chrupu. Predpokladá sa, že takto štruktúrovaná sklovina umožňovala efek tívnejšie spracovanie rôznej tvrdšej a burinnej vegetácie primitívnym omnivorným párnokopytníkom než bunodontná štruktúra skloviny (sklovina je sformovaná do hrboľov, obr. 36G-d) charakteristická pre chrup predkov párnokopytníkov. Selenodontné párnokopytníky sa rozšírili predovšetkým v spodnom a vrchnom oligocéne (v Severnej Amerike to boli oreodonty; v Starom vete skupina Anthracotheria) a pravdepodobne sa pohybovali vo veľkých stádach v oblastiach otvorenej krajiny s nízkou vegetáciou.

Ťavy sú známe už od vrchného eocénu a ukazujú evolučný trend vedúci k redukcii prstov a splývaniu kostí dolných častí končatín, čo súvisí so špecializovaným typom pohybu v otvorených terénach. Radiácia tiav vo vrchnom kenozoiku koincidovala s rozširovaním sa otvorených trávnatých terénov.

Úspech prežúvavcov (hlavne turov, jeleňov, gaziel a žiráf) pravdepodobne súvisí s vývojom zložitého žalúdka, ktorý umožňuje pomalú a dôkladnú extrakciu živín z rastlinnej potravy. Existujú rozdiely v potrave a zažívacej fyziológii medzi formami, ktoré fermentujú potravu v hrubom čreve (nepárnokopytníky, slony, damany) a formami fermentujúcimi potravu v prednom úseku tráviaceho traktu (prežúvavce). Druhá z týchto dvoch skupín prevýšila svojou diverzitou a možno aj početnosťou prvú skupinu v celom úseku vrchného kenozoika. Formy fermentujúce potravu v hrubom čreve trávia rýchlejšie a spracovávajú veľké množstvo vláknitej potravy. Prežúvavce oveľa dôkladnejšie využívajú energiu z vláknitej potravy, ale musia ju dlhšie spracovávať. Pre formy fermentujúce v prednom úseku tráviaceho traktu nie je už výhodná vyššia telesná hmotnosť ako 1000 kg, preto ani neexistuje prežúvavec nad týmto hmotnostným limitom. Pretože párnokopytníky majú dobrú schopnosť využívať i obmedzený prísun potravy, sú schopné (na rozdiel od foriem s fermentáciou v hrubom čreve) lepšie využívať sezónne habitaty, kde sa množstvo vegetácie môže periodicky veľmi znižovať. Naopak, tráviacej fyziológii nepárnokopytníkov vyhovujú skôr menej sezónne habitaty so stabilne veľkým množstvom vláknitej vegetácie (napr. tropická vegetácia pre tapíry a malé nosorožce a trávy pre kone). Zdá sa, že klimatické zmeny vo vrchnom kenozoiku umožnili rozšíreniu toho typu vegetácie, ktorý vyhovoval skôr formám fermentujúcim potravu v prednom úseku tráviaceho traktu. Maximálna diverzita (počet čeladi a rodov) párnokopytníkov je zaznamenaná v miocéne. V tom istom období sa odohrala diverzifikácia veľkých rohatých a parohatých foriem. Súčasne nastala zmena hustej lesnej vegetácie na redšie lesy a vývoj habitatov savanovitého typu.

Chobotnáče (Proboscidea) zahrnujúce slony, deinotéry a mastodonty sa prvýkrát objavili v eocéne Afriky a Ázie a už od počiatku svojho vzniku vykazovali tri tendencie: 1) predlžovanie skôr proximálnych (bližšie k telu sa nachádzajúcich) než distálnych (ďalej od tela sa nachádzajúcich) kostí končatín, 2) predlžovanie vrchnej pery, ktorá sa u mnohých vyhynutých i recentných proboscidov skombinovala s nozdrami a vytvorila chobot používaný na príjem potravy a 3) predlžovanie druhých rezákov do tvaru klov. Slony sa objavili koncom miocénu a je pre nich charakteristické postupné predlžovanie stoličiek. Sklovina koruniek stoličiek je sformovaná do priečných hrebeňov. Majú vyvinuté len horné kly. Deinotéry sa objavili v ranom miocéne v Ázii a prežívali v Afrike a juhovýchodnej Ázii až do pleistocénu. Mali vyvinuté len spodné kly (obr. 37E). Mastodonty sa objavili v spodnom oligocéne. Stratili spodné kly a štruktúra koruniek zubov je taká istá akú majú slony.

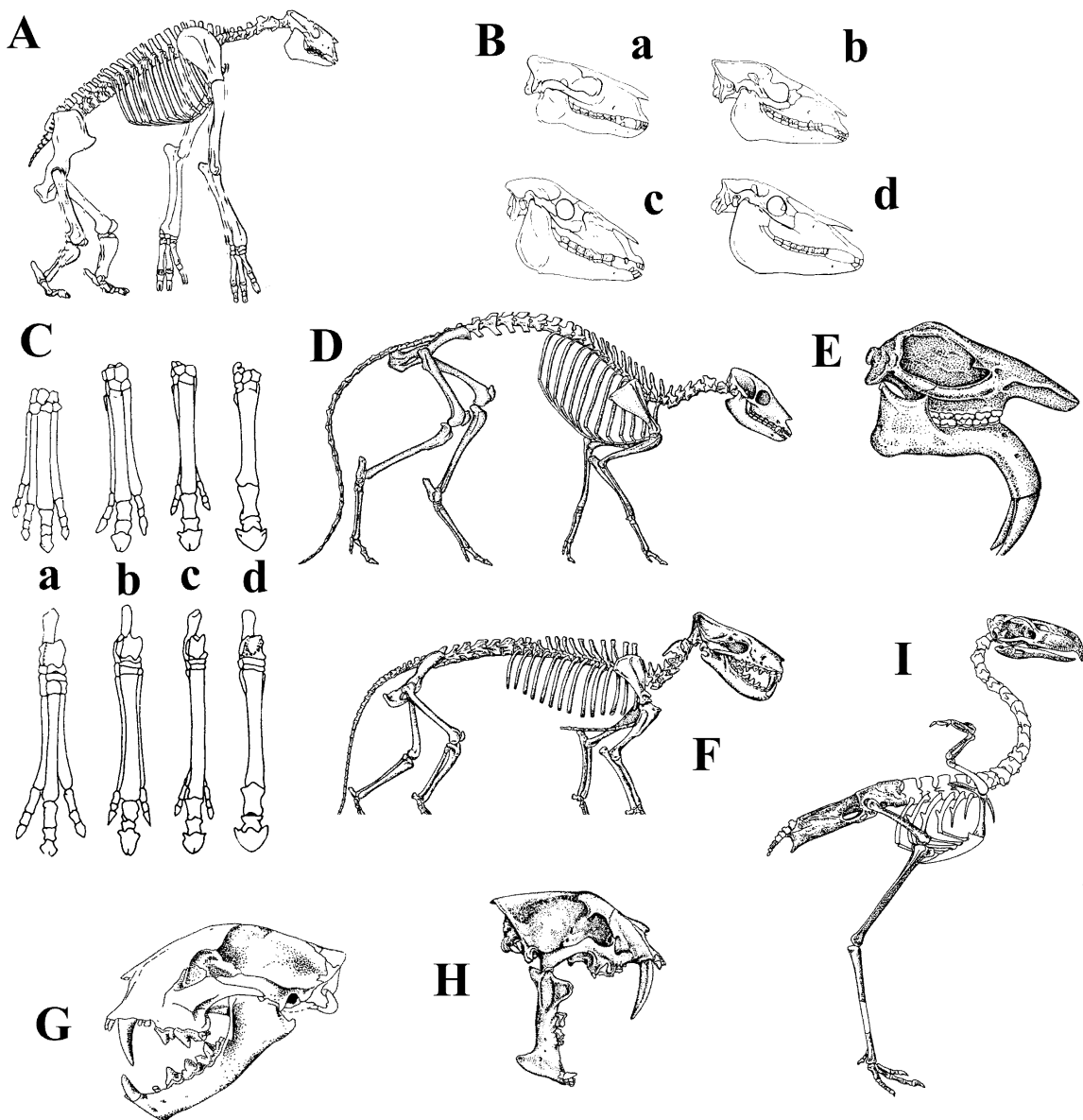
V ranom kenozoiku diverzifikovali dve veľké skupiny terestrických karnivorov: Creodonta (kreodonty) a Carnivora (mäsožravce). Kreodonty boli bežné v priebehu eocénu, ale na jeho konci ich početnosť značne poklesla okrem Afriky, kde sa rozvinula ich jedna línia – Hyaenodonta. Hyenodonty (obr. 37F) boli dominantnými mäsožravcami až do vrchného miocénu. Svojimi telesnými proporciami zodpovedali dnešným mačkovitým, psovitým či hyenovitým a ekomorficky boli menej rozdielne než dnešné spoločenstvá mäsožravcov.

Väčšina mäsožravcov existujúcich od oligocénu už patrí do dnešných čeladi. Líšili sa spôsobom lovu koristi a jej veľkosťou. Predpokladá sa, že rozdiely v mechanike čelústí a spôsobe lovu súvisia s veľkosťou tela koristi. Od raného oligocénu mačkovité mäsožravce vytvorili dva typy dentálnej morfológie: chrup s relatívne krátkymi vrchnými očnými zubami (obr. 37G) a chrup s dlhými vrchnými očnými zubami šablovitého tvaru (obr. 37H). Vytvorenie šablovitých očných zubov

zrejme súvisí so spôsobom útoku na mäkké časti tela veľkej koristi a jej trhanie. S vyhynutím mnohých veľkých herbivorov na konci pleistocénu vyhynuli aj posledné šabl'ozubé mačkovité.

S postupnou expanziou trávinatej vegetácie v období od vrchného miocénu do kvartéru dochádzalo k diverzifikácii veľkých behavých herbivorov, čo malo pozitívny vplyv na evolúciu karnivorov. Tie však už boli väčšie a rýchlejšie ako ich predkovia zo stredných treťohôr. Dochádza aj k diverzifikácii malých karnivorov, ktoré sa špecializovali na lov krypticky žijúcich (skrývajúcich sa) hlodavcov a vtákov. Evolúcia a diverzifikácia krypticky žijúcich foriem tiež postupovala s rozširovaním sa otvorených habitatov.

Absencia veľkých a rýchlych karnivorných cicavcov v určitých terestrických ekosystémoch súvisela s nezvyčajným rozvojom iných organizmov, hlavne vtákov. Napríklad medzi vačkovcami Južnej Ameriky sa až do konca pliocénu nenachádza žiadna rýchlo behajúca forma. Úlohu rýchlych karnivorov prevzali veľké, až 3 m vysoké nelietavé vtáky skupiny Phorusrhacidae (obr. 37I). Sú známe od začiatku oligocénu až do konca pliocénu. V priebehu pleistocénu sa rozšírili veľké nelietavé vtáky na Madagaskare a rovnako veľké vtáky moa na Novom Zélande. Tieto vtáky boli dominantnými herbivorami, pretože tam absentovali veľké herbivorné cicavce.



brázok 37. A – *Chalicotherium*. B – zástupcovia reprezentujúci evolučnú históriu koňovitých: a – eocénny *Hyracotherium*, b – oligocénny *Mesohippus*, c – miocénny *Merychippus*, d – recentný kôň. C – evolúcia predných (hore) a zadných (dole) končatín koňovitých: a – *Hyracotherium*, b – *Miohippus*, c

– *Merychippus*, d – recentný kôň. D – *Archaeomeryx*. E – *Deinotherium*. F – *Hyaenodon*. G – *Nimravus*. H – *Hoplophoneus*. I – *Phorusrhacos*. A-I z Carrolla (1988).

V priebehu eocénu vzniklo, rozšírilo sa a zaniklo mnoho rastlinných a živočíšnych druhov. Napriek rozsiahlym zmenám v druhovej skladbe organického sveta, ku ktorému došlo v priebehu vrchného kenozoika, je v tomto záverečnom úseku geologickej histórie Zeme možné pozorovať len malý počet hlavných ekologických a evolučných trendov prebiehajúcich paralelne na rôznych kontinentoch. Dajú sa zhrnúť nasledovne:

- 1) Vývoj tráv a zmena vegetačnej štruktúry zahrnujúca vznik rozsiahlych trávnatých plôch.
- 2) Vývoj hypsodontného chrupu u cicavcov a potravinovej špecializácie zameranej na spásanie tráv.
- 3) Vývoj schopnosti behu a ďalších pohybových charakteristík u cicavcov spojených s vývojom otvorených habitatov, ktoré umožňovali zvýšenie možností získavania potravy.
- 4) Trend zväčšovania veľkosti tela herbivorov, ktorý súvisel so spásaním veľkého množstva rastlinnej hmoty a so zvýšenou potrebou spracovania nízkokvalitných tráv.
- 5) Diverzifikácia malých herbivorov (predovšetkým hlodavcov a vtákov), včítane hrabavých foriem, súvisiaca s potrebou vytvorenia si dobrých úkrytov v otvorenej krajine.
- 6) Diverzifikácia predátorov zahrnujúca a) veľké a rýchle formy s lokomočnými a sociálnymi špecializáciami pre lov veľkých behavých herbivorov a b) malé formy špecializované na malé herbivory.

Celkove je možné konštatovať, že zatiaľ čo v priebehu paleozoika, mezozoika a spodného kenozoika vznikali úplne nové adaptácie v organickom svete, vrchné kenozoikum je skôr charakteristické vznikom nových ekomorfických variantov začínajúcich už koncom eocénu.

Použitá a doporučená literatúra

- Bambach, R. K., Scotese, Ch. R. a Ziegler, A. M. 1981. Before Pangea: The Geographies of the Paleozoic World. Paleontology and Paleoenvironment (Ed. Skinner, B. J.), Readings from American Scientist: 116 – 127. William Kaufmann, Inc., Los Altos, California.
- Behrensmayer, A. K., Damuth, J. D., DiMichele, W. A., Potts, R., Sues H.-D. a Wing, S. L. 1992. Terrestrial Ecosystems through Time. Evolutionary Paleoecology of Terrestrial Plants and Animals. The University of Chicago Press, Chicago and London, 568 strán
- Bemis, W. E., Burggren, W. W. a Kemp, N. E. 1986. The biology and evolution of lungfishes. Journal of Morphology (Supplement 1), 383 strán.
- Boureau, É. 1975. Pterydophylla. Traité de Paléobotanique, diel 4, č. 2, 768 strán.
- Carroll, R. L. 1988. Vertebrate Paleontology and Evolution. W. H. Freeman and Company, New York, 698 strán.
- Červenka, M., Činčura, F., Jasičová, M. a Záborský, J. 1986. Slovenské botanické názvoslovie. Príroda, Bratislava. 517 strán
- Fejfar, O. 1989. Zkamenělá minulost. Albatros, Praha, 303 strán.
- Gould, S. J. 1998. Dějiny planety Země. Knižní klub Kolumbus, Praha, 256 strán.
- Chen, J-Y., Huang, D-Y. a Li, Ch. W. 1999. An early Cambrian craniate-like chordate. Nature 402: 518-522.
- Jarvik, E. 1980. Basic Structures and Evolution of Vertebrates. 2 diely, Academic Presss, London, 912 strán.
- Jarvik, E. 1996. The Devonian tetrapod Ichthyostega. Fossils & Strata 40, 213 strán.
- Ložek, V. 1973. Příroda ve čtvrtohorách. Academia, Praha, 372 strán
- Matis, D., Feriancová-Masárová, Z. a Hensel, K. 1999. Prehľad zoológického systému. 7. vydanie. Katerda zoológie, Prírodovedecká fakulta UK, Bratislava, 16 strán.
- McNamara, K. J. 1990. Evolutionary Trends. Belhaven Press, London, 368 strán
- Mišík, M., Chlupáč, I. Cicha, I. 1985. Stratigrafická a historická geológia. Slovenské pedagogické nakladateľstvo, Bratislava, 570 strán.

- Obrhel, J. 1973. Paleobotanika. Státní pedagogické nakladatelství, Praha, 241 strán.
- Pokorný, V. 1973. Vývoj fosilních ekosystémů a jejich složek. Universita Karlova, Praha, 115 strán.
- Prokop, R. 1989. Zkamenělý svět. Práce, Praha, 274 strán.
- Sítár, V. 1982. Systemetická paleobotanika. Univerzita Komenského, Bratislava, 194 strán.
- Smithson, T. R., Carroll, R. L., Panchen, A. L. a Andrews, M. S. 1994 (pre 1993). *Westlothiana lizziae* from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland, and the amniote stem. Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences 84: 383-412.
- Sun, G., Dilcher, D. L., Zheng, S. a Zhou, Z. 1998. In search of the first flower: a Jurassic Angiosperm, *Archaeofructus*, from Northeast China. Science 282: 1692-1695.
- Špínar, Z. V. 1965. Systematická paleontologie bezobratlých. Academia, Praha, 1049 strán.
- Špínar, Z. V. 1988. Kniha o pravěku. Albatros, Praha, 252 strán.
- Špínar, Z. V. 1986. Paleontologie. Polytechnická knihovna, Praha, 360 strán.
- Špínar, Z. V. a Burian, Z. 1984. Paleontologie obratlovců. Academia, Praha, 859 strán.
- Xiao, S., Zhang, I. a Knoll, A. H. 1998. Three-dimensional preservation of algae and animal embryos in a Neoproterozoic phosphorite. Nature 391: 553-558.