

Pelagičtí trilobiti a ordovický glaciál

Michal Mergl, Plzeň

Trilobiti jsou skupinou členovců, která byla význačná pro prvohorní, zejména kambrická až devonská moře. Vysoká tvarová diverzita a různá velikost trilobitů ukazuje na nejrozumnější ekologická přizpůsobení. Přesto trilobiti patřili ke špatným plavcům. Pohybovali se po dně nebo do dna žili dokonce zahrabáni. Svědčí o tom četné stopy, tzv. ichnofosilie, po jejich lezení nebo hrabání. Takové fosilie bývají označovány jako *Rusophycus* a *Cruziana* a jsou časté zejména na původních písčitéch a bahnotpisčitéch dnech mělčin.

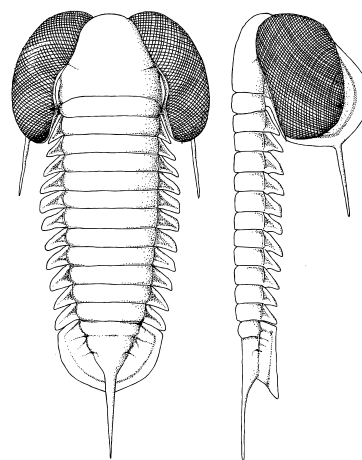
Ve spodním ordoviku (asi před 480 miliony let) se z několika evolučních linií trilobitů odštěpují skupiny, které přešly k aktivnímu plavání ve vodním sloupci. To jim umožnilo osídlit otevřené vody okrajů pevnin, hluboké části vnitřních moří a okraje oceánů, ve kterých, s výjimkou nečetných hlavonožců, nekton doposud chyběl.

Těmito skupinami byly především cyklopygidní trilobiti a některé rody z jiných skupin trilobitů: *Opipeuter*, *Carolinites*, *Girvanopyge*, *Telephina* a *Bohemilla*. Při porovnání vzhledu krunýřů těchto trilobitů, fylogeneticky patřících různým skupinám, můžeme pozorovat četné evoluční konvergence.

V první řadě je to zúžení až téměř vymizení pleurální části trupových článků a s tím související rozšíření a vyklenutí osní části trupu. Tyto změny souvisí s potřebou silnějšího svalstva plovacích končetin, které je upnuto na osní část trupu. Končetiny, u bentických forem více či méně zakryté a chráněné pleurální částí segmentů, jsou zde naopak protažené mimo pleurální část, které tak u volně plovoucích trilobitů ztrácí ochrannou funkci. Končetiny pak mohly efektivněji veslovat vodou. Redukce pleurální části také snížila váhu krunýře, což je adaptace pro volně plovoucí živočichy výhodná. Redukci postranních laloků, tedy obdoby pleurálních částí trupové části krunýře, můžeme pozorovat i u ocasního štítu (pygidia) a také na hlavovém štítu (cephalonu). U cephalonu v těchto částech, tzv. lících, leží slepé výběžky žaludku, dobře patrné u trilobitů živících se na dně detritem. Možným vysvětlením redukce lící u nektonních trilobitů je vydatnější zdroj potravy, tedy zooplankton a drobný nekton, který byl tráven větším žaludkem bez slepých výběžků jen pod silně klenutou střední částí hlavy (glabelou).



obr. 2: Složené oko cyklopygidních trilobitů, v tomto případě druhu *Prilocybe prisca* ze šáreckého souvrství, je složeno z tisíců ommatidií.



obr. 1: *Opipeuter inconnivus*, typický představitel epipelagických remopleuridních trilobitů středního ordoviku tropické zóny

Jinou významnou adaptací je zvětšení zorného pole párových složených očí trilobitů. U plovoucích živočichů má co nejširší zorné pole velký význam, neboť predace na ně může, na rozdíl od bentických živočichů, přijít z kteréhokoliv směru. Důsledkem je hypertrofie složených očí, jejichž zřecí plocha zahrnuje nejen dorsální stranu a boky, ale dochází ke zvětšování očí i na ventrální stranu a jejich expanzi ve frontální části krunýře. Výsledkem je pak pár očí, které doslova obklopují hlavový krunýř a které se na přední části hlavy dotýkají nebo dokonce splývají. U některých forem pak vzniká jediný op-

tický orgán umožňující zření všemi směry, který dal cyklopygidním trilobitům i název; Kyklop byl v řecké mytologii obr s jediným okem.

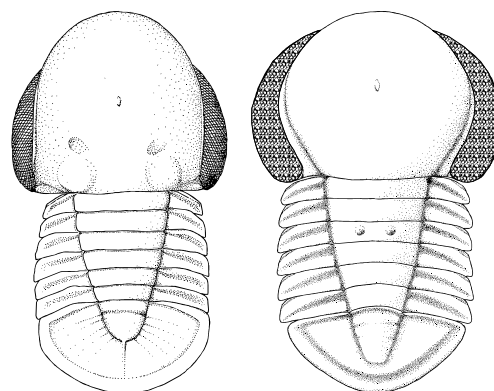
U některých nektonních rodů je nápadný dlouhý trn na pygidiu (*Carolinites*), pár dlouhých trnů po stranách hlavy (*Bohemilla*, *Telephina*) nebo trny na konci pleur trupu (*Pricyclopyge*). Tyto trny kromě zvětšení plochy a tedy snazšího vznášení a plavání vodním sloupcem mohly mít i balanční význam při udržování rovnováhy, nebo mohly sloužit jako křídelní plochy.

U nektonních živočichů je významným faktorem schopnost vznášet se s co nejmenší námahou ve vodním sloupci. Slouží k tomu různá zařízení, která snižují specifickou váhu živočicha, například přítomnost tukových látek nebo plynových komor v těle či schránce. U trilobitů taková přizpůsobení neznáme i pokud existovala, neboť nemají šanci se zachovat ve fosilním stavu. Velká, silně klenutá glabela u cyklopygidních trilobitů má, alespoň podle názorů badatelů zabývající se touto skupinou, odlišnou funkci. Při plavání směrem vpřed dochází o obtékání glabely vodou a ke vzniku vztlačky, stejně jako je tomu při obtékání vzduchu okolo křídla při letu letadla. Výsledný tah směrem vzhůru umožňoval trilobitům s touto morfologií neklesat, respektive stoupat při dopředném plavání.

Všichni předpokládání nektonní trilobiti mají ideální hydrodynamický, větvenovitý až protaženě kapkovitý tvar, s elegantně zaobleným hlavovým štítem. Mají také hladký povrch krunýře, bez výčnělků nebo granulace. Na povrchu jejich krunýře jsou však patrné velmi jemné vláskovité linie, dokonale proudnicovitě uspořádané. Tyto linie zřejmě zabraňovaly vzniku turbulentního proudění při obtékání vody okolo krunýře při plavání. Linie tedy snižovaly energetickou náročnost a umožňovaly lepší kontrolu směru při plavání.

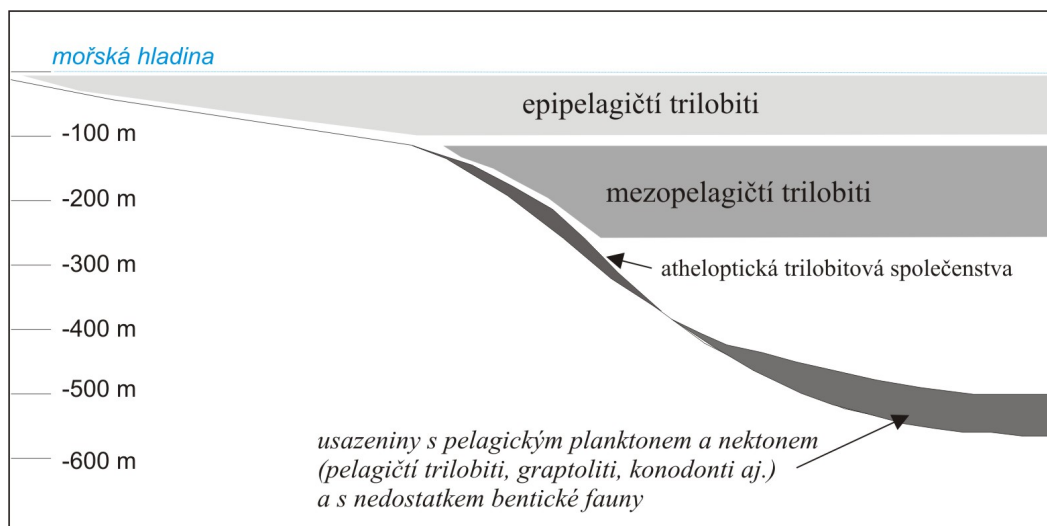
U některých cyklopygidních trilobitů jsou na trupových člancích patrné párovité prohlubně po neznámých orgánech. Tyto jamky bývají někdy interpretovány jako sídla luminiscenčních orgánů, tedy zařízení charakteristických pro hlubinné, ve tmě nebo v zastíněném prostoru žijící živočichy.

O prostředí a hloubce nektonních trilobitů můžeme usuzovat nepřímo. Skutečnost, že jejich zbytky bývají přítomny spíše v hlubokovodních sedimentech, navíc v sedimentech s nedostatkem jiné bentické fauny, dokládá plavání výše nade dnem. Nejčastější jsou v usazeninách vnějšího šelfu, tedy v hloubkách 100 a více metrů. Z hypertrofie očí lze usuzovat, že minimálně cyklopygidní trilobiti dávali přednost vodám zastíněným. Tomu odpovídají hloubky okolo 100–200 m, což dobře odpovídá předpokládané vyšší hloubce dna. Proto cyklopygidní trilobity lze považovat za typické paleozoické představitele mezopelagických společenstev. Podobně hypertrofované oči mají dnešní korýši žijící v těchto hloubkách, zatímco typy ve větších hloubkách mají oči redukované nebo jsou živočichové zcela slepí. Takové ve tmě žijící hlubokovodní trilobitové fauny s převahou slepých trilobitů nebo typů se silně redukovanými očima nazýváme atheloptická společenstva. Nacházíme je v usazeninách společně s cyklopygidními trilobity, tedy nepochybně hlouběji, nežli bylo prostředí obývané cyklopygidními trilobity. Podle rekonstruované hloubky při okrajích paleokontinentů, se dokonce ukazuje, že menší cyklopygidní trilobiti (*Cyclopyge*, *Microparia*, *Pricyclopyge*, *Prospectatrix*) plavali v mělkých vodách (100 až 200 m), zatímco otevřené hlubší vody osídlovali cyklopygidi větší (*Degamella*, *Ellipsotaphrus*, *Psilacella*, *Symphysops*) a s nimi někteří morfologicky velmi podobní remopleuridní trilobiti (*Girvanopyge*). Výskyt cyklopygidních trilobitů v mělkovodních usazeninách je velmi ojedinělý a zdá se, že se jedná pak spíše o „zatoulance“ vyplavené do mělkých vod nenadálými



obr. 3: Dva typické české druhy cyklopygidních trilobitů středního ordoviku: *Cyclopyge umbonata bohemica* (vlevo) a *Pricyclopyge binodosa* (vpravo)

událostmi. Cyklopygidní biofacie, jak se sedimentační prostor se zachovanými mesopelagickými trilobity nazývá, je charakteristická pro vnější okraje paleokontinentů, avšak jen pevnin ležících ve vyšších zeměpisných šířkách. Z toho je patrné, že výskyt cyklopygidních trilobitů byl klimaticky kontrolován a že tato skupina preferovala moře s chladnými vodami. Proto cyklopygidní trilobity nacházíme podél chladných břehů Gondwany a na periferii paleokontinentu Baltiky. Cyklopygidní trilobiti jsou charakteristickou složkou hlubokovodních trilobitových faun v Čechách, Německu, Francii, Velké Británii, Španělsku, severní Africe, Turecku, jižním Švédsku a Norsku, Argentině a některých oblastí v Číně, zatímco z tropických usazenin této doby je prakticky neznáme.



obr. 4: Předpokládaná hloubková zonalita hlavních trilobitových biofacií v ordoviku mírného pásu

V tropickém pásu cyklopygidní trilobiti chyběli. Aktivně plovoucí trilobiti zde žili v malých hloubkách, v oteplených vodách při hladině v rámci fotické zóny, tj. do hloubek asi 100 m. Tento epipelagický způsob života limitoval jejich paleogeografické rozšíření. I když žili v otevřených vodách, jejich výskyt je omezen jen na teplé vody tropického pásu. Povrchové mořské proudy tyto trilobity (*Carolinites*, *Opipeuter*, *Telephina*) roznášely na sousedící paleokontinenty tropické zóny (Laurentie, tropická část Gondwany).

O způsobu obživy mesopelagických, tj. především cyklopygidních trilobitů, můžeme předpokládat, že aktivně lovili drobnou kořist. Velké oči umožňovaly nejen spatření případného většího predátora, ale cyklopygidům umožňovaly i vyhledání kořisti v zastíněném prostředí mesopelagické zóny. Někteří větší předpokládání mesopelagičtí trilobiti, například velcí cyklopygidi (*Priscyclopyge*) a podobně vypadající *Parabarrandia* mohli lovit i mladé nebo jiné malé cyklopygidní a remopleuridní trilobity.

Svět mesopelagických cyklopygidních trilobitů zmizel náhle na počátku zalednění ve svrchním ordoviku. Expanze chladného klimatu do nižších zeměpisných šířek cyklopygidům preferujícím chladné vody jižní polokoule paradoxně neprospěla. Příčinou mohly být změny mořských proudů, nedostatek živin v povrchových vodách vedoucí k vymizení jejich potravy nebo celý souhrn dalších příčin. Před zaledněním je ve fosilních záznamech etapa krátkého, avšak intenzivního oteplení. Mohl se tím velmi zúžit existenční prostor pro tuto skupinu trilobitů, který byl dále velmi rychle zlikvidován nástupem ochlazení. I epipelagičtí trilobiti tropické zóny byli zaledněním postiženi; zmizela rozsáhlá tropická moře a teplovodní remopleuridní a telephidní trilobiti vymírají. Ústup ledovce na konci ordoviku a postupné oteplování klimatu na počátku siluru sice umožnilo obnovu a postupnou expanzi teplovodních faun do vyšších zeměpisných šířek, ale již nevedlo k obnovení mesopelagických trilobitových společenstev. Cyklopygidní, remopleuridní i další pelagičtí trilobiti zalednění nepřezívají a uvolněné ekologické niky otevřených vod byly osídleny jinou nektonní skupinou – hlavonožci.