

Biotické krize a globální ekosystémy v historii Země – část V.

Silur-devon

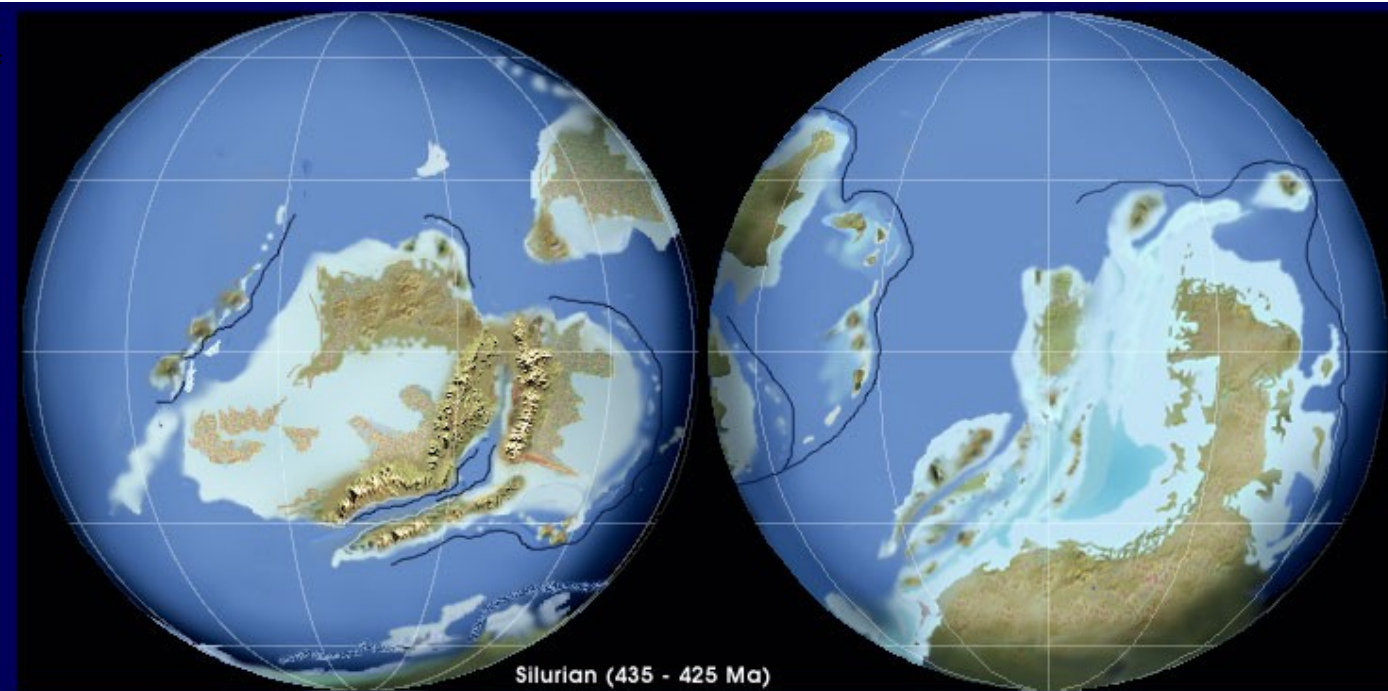
Rostislav Brzobohatý

Hen-výběrovka 07

SILUR (444-416 Ma) - DEVON (416-360 Ma)

SILUR - paleogeografie

- kolize Baltiky, Laurentie = vrcholí kaledonské vrásnění
- vzniká Laurusie, Paleotethys
- Gondwana se suně k S
- fany – kosmopolitní ráz



Middle Silurian 430 Ma



Virtuální pohled do silurského moře (Burian), z hlavonožců dominují kuželovité „loděnyky“ (*Orthoceras*) – viz ortocerové vápence



Trs tabulátních korálů rodu *Halysites*, silur USA

Drsnatí koráli (Rugosa) prožívají v siluru počátek svého vrcholu

Tryplasma sp.,
solitérní korál, silur,
Wenlock, Anglie



Entelophyllum sp., trs (valoun)



Entelophyllum sp., koloniový korál, silur,
Kentucky

Porifera – živočišné houby
-hrají významnou roli při stavbě
silurských a devonských útesů

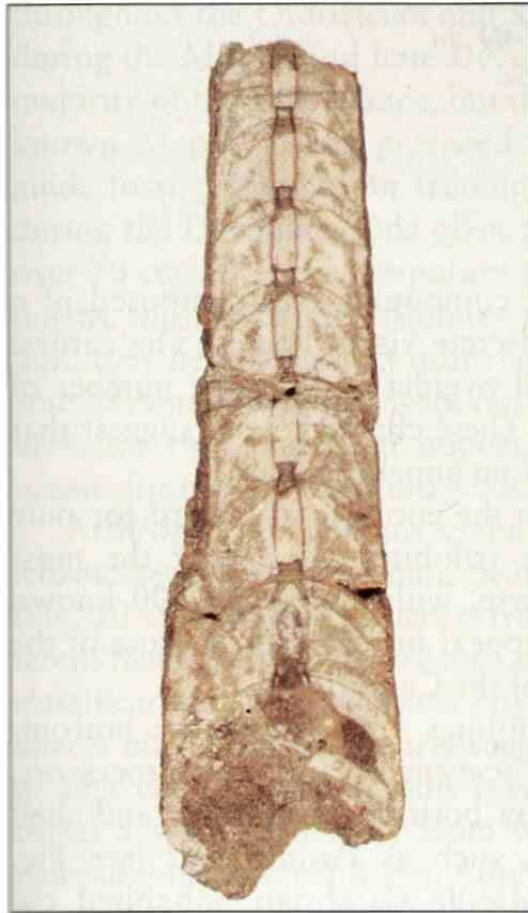


Astylospongia, silur

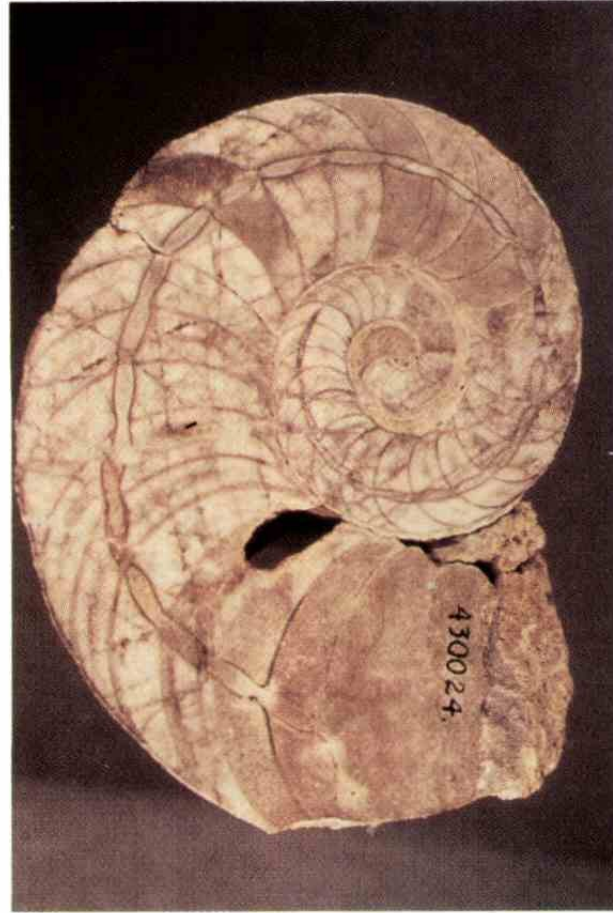


Caryospongia, silur

Loděnký – významná součást nektonu, predátoři



A



B

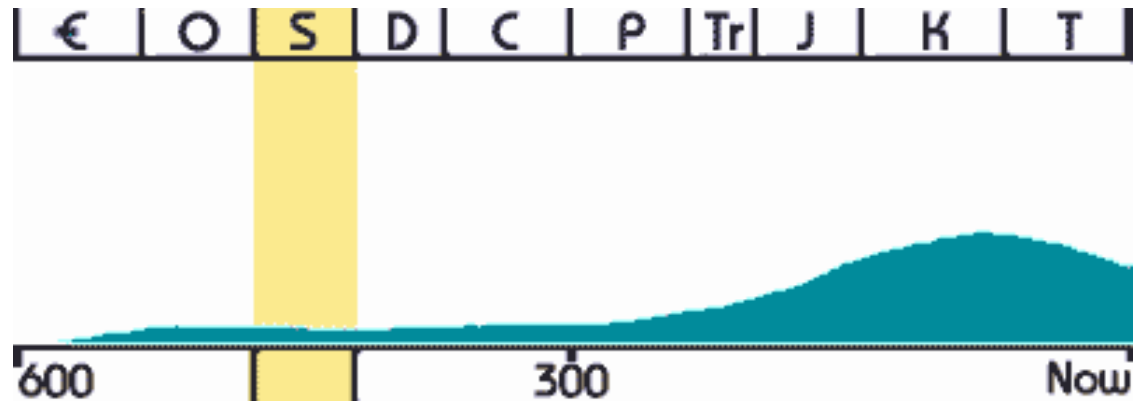
FIGURE 10–46 Variation in conch shape among early Paleozoic nautiloid cephalopods. Both of these specimens are from the Silurian of Bohemia. (A) A sawed and polished section of the straight conch of *Orthoceras potens* showing septa and siphuncle. (B) Sawed and polished section of *Barrandeoceras*, exhibiting a coiled form. Specimen A is 22.5 cm in length; B has a diameter of 18 cm.

Orthoceras potens, silur, barrandien

Barrandeoceras sp., silur, barrandien

BIVALVIA (mlži)

Od ordoviku výrazněji zastoupeni než v kambriu, na svůj výrazný rozvoj však čekají až po ústupu brachiopodů v mesozoiku

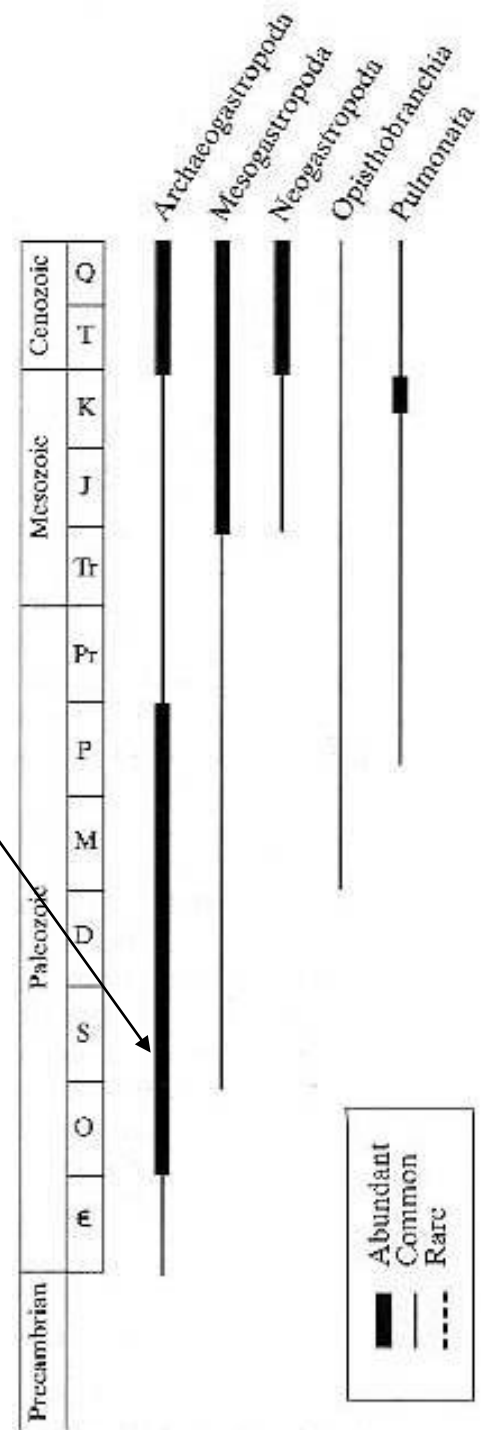


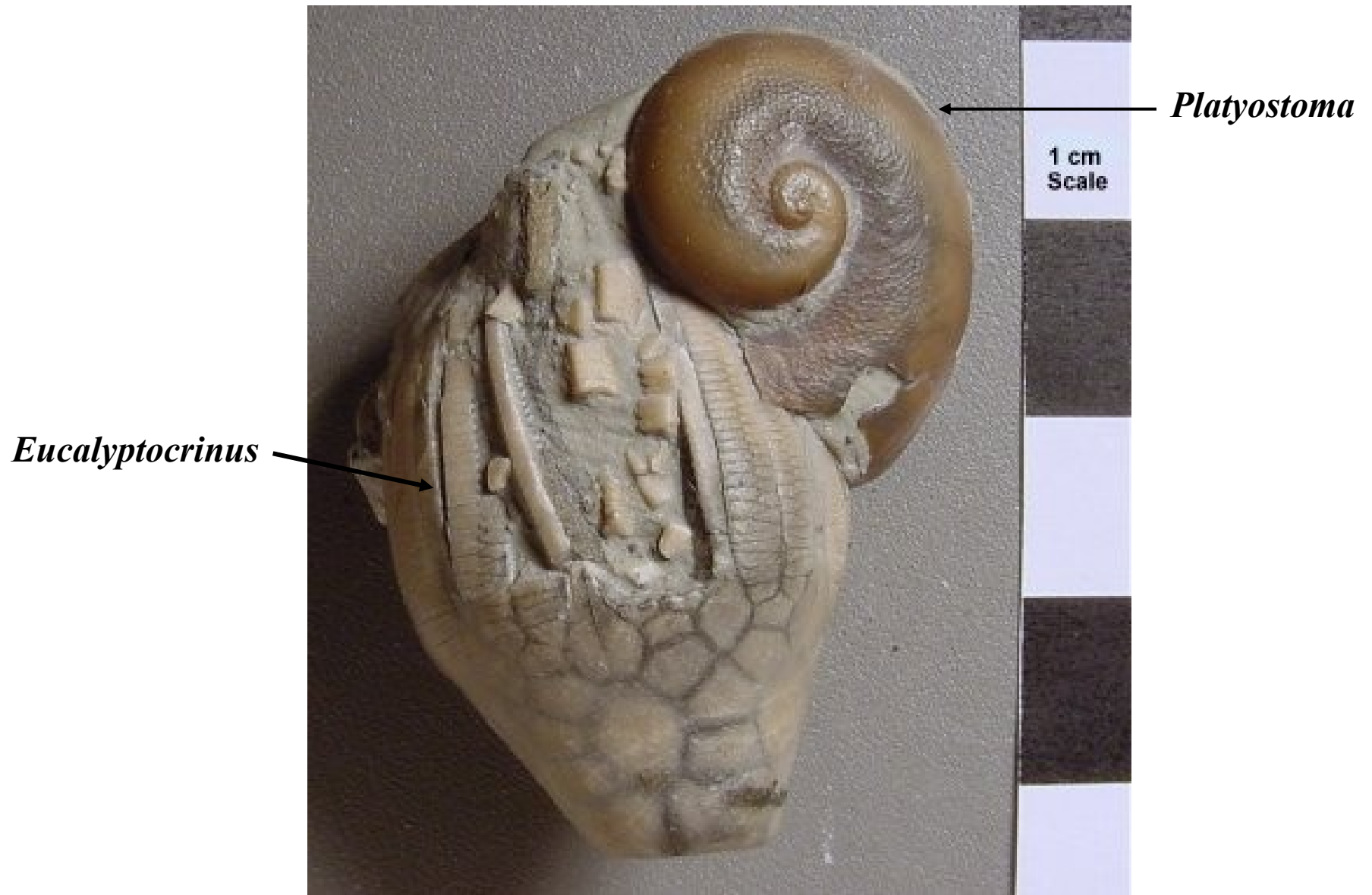
Panenka sp., silur, barrandien



Cardiola cornucopiae, silur, barrandien

Gastropoda – nastupují již v kambriu, nehrají však výraznou roli před svrchním paleozoikem, v siluru dominují v této skupině starobylí plži





Platyostoma (gastropod) sedící na lilijci *Eucalyptocrinus*
(častý případ symbiosy) v silurském moři , USA



***Rhynchonella*, Brachiopoda, silur**

„Cystoidea“ – jablovci, ostnokožci bez radiální souměrnosti, mořský bentos, nástup v ordoviku, vymírají v devonu



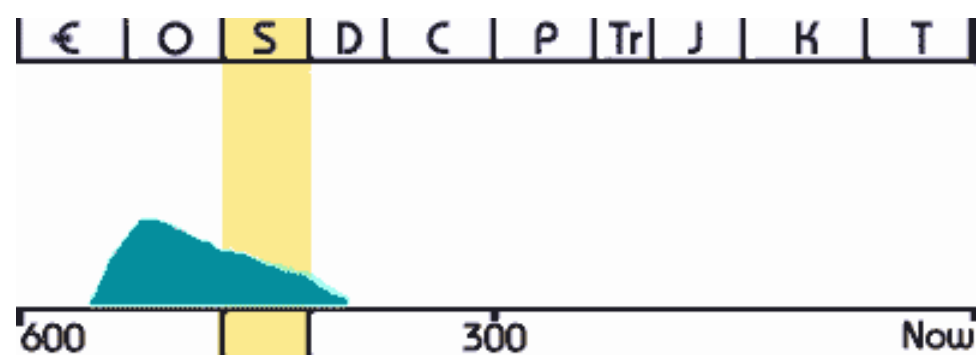
Holocystites scutellatus, silur, USA

Trilobiti v siluru ustupují, mají však stále ještě stratigrafický význam



Aulacopleura konincki,
silur, Loděnice, barrandien

Graptoloidea - graptoloidi, v siluru největší rozvoj planktonních forem, tvorba černých graptolitových břidlic, anoxie, nedostatek detritofágního bentosu



Monograptus sp., silur



Silur- graptolitové břidlice, barrandien



Demirastrites sp., silur, Sevilla



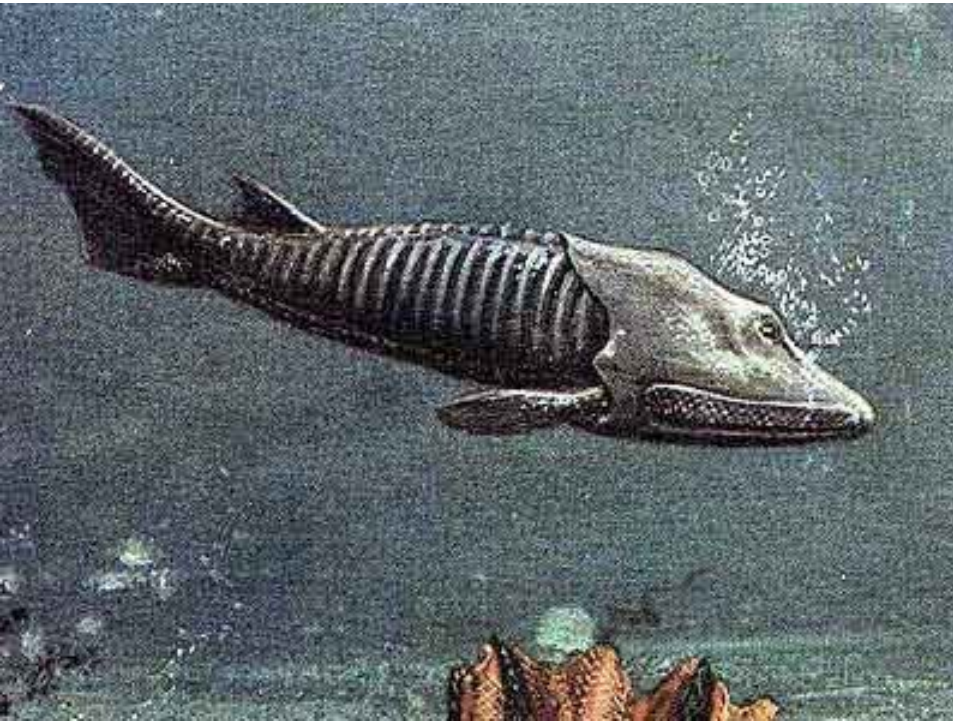
Monograptus planus, silur, Sevilla

AGNATHA (bezčelistní):

- rybovité formy, často pancéřnaté kožní kosti,
- pohyb po dně i dobří plavci
- kambrium-recent (v současnosti jen kruhoústí)
- velký rozvoj v ordoviku a siluru



mihule mořská - recent



rekonstrukce



fosílie

Cephalaspis, silur

Během siluru se bezčelistní (Agnatha) rozrůžňují a dosahují maximum své diversity, z chrupavčitých žaberních podpor vznikají čelisti – nástup čelistnatců (Gnathostomata)

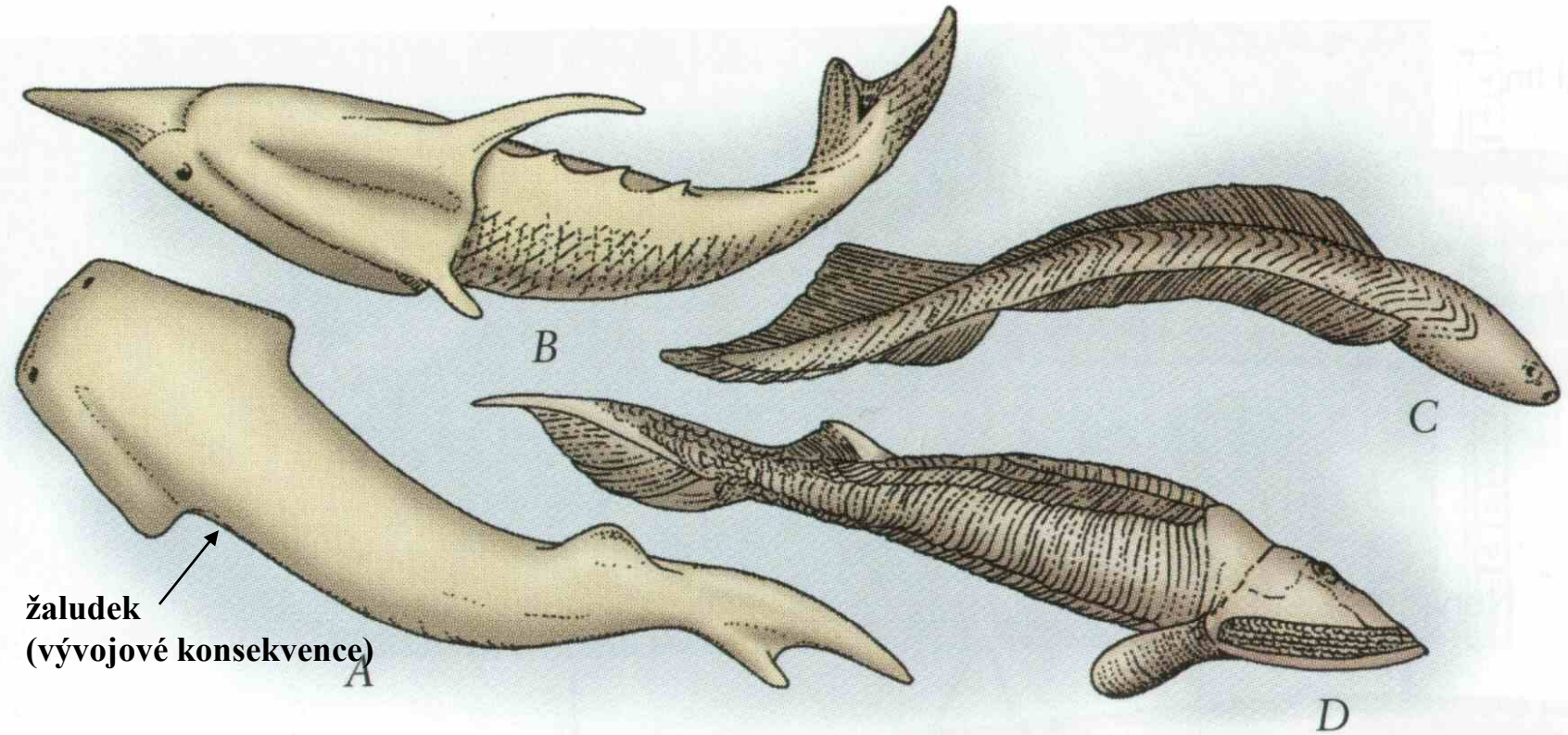
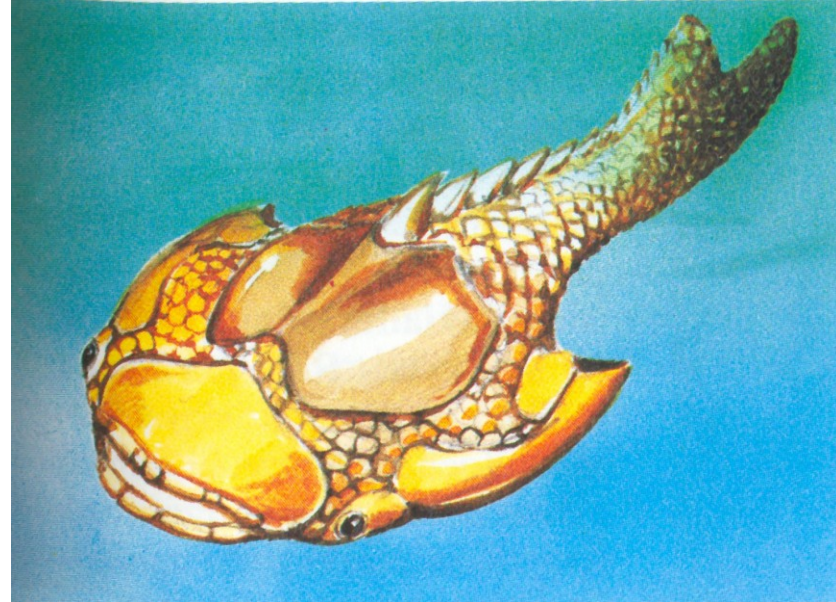
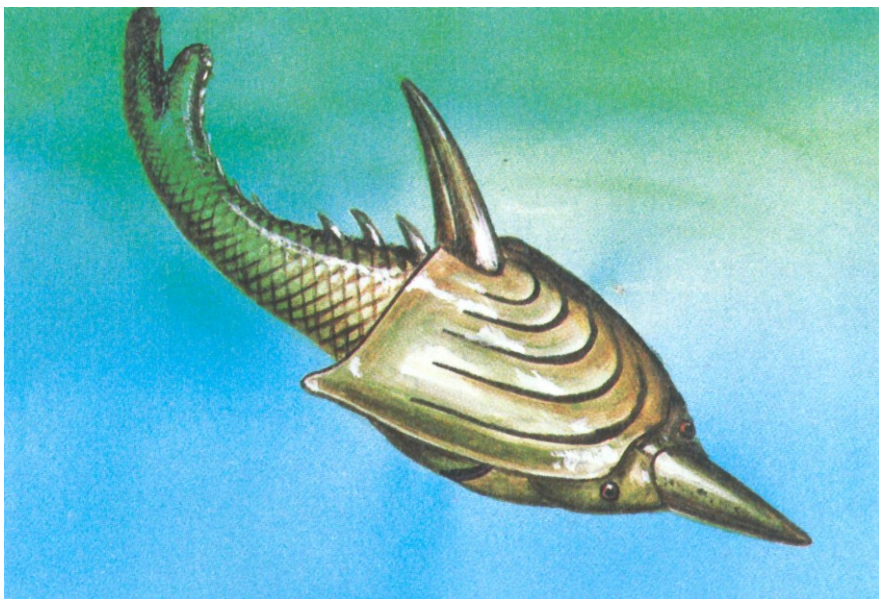


FIGURE 10-66 The early Paleozoic ostracoderms. (A) *Thelodus*, (B) *Pteraspis*, (C) *Jamoytius*, and (D) *Hemicyclaspis* drawn to the same scale.

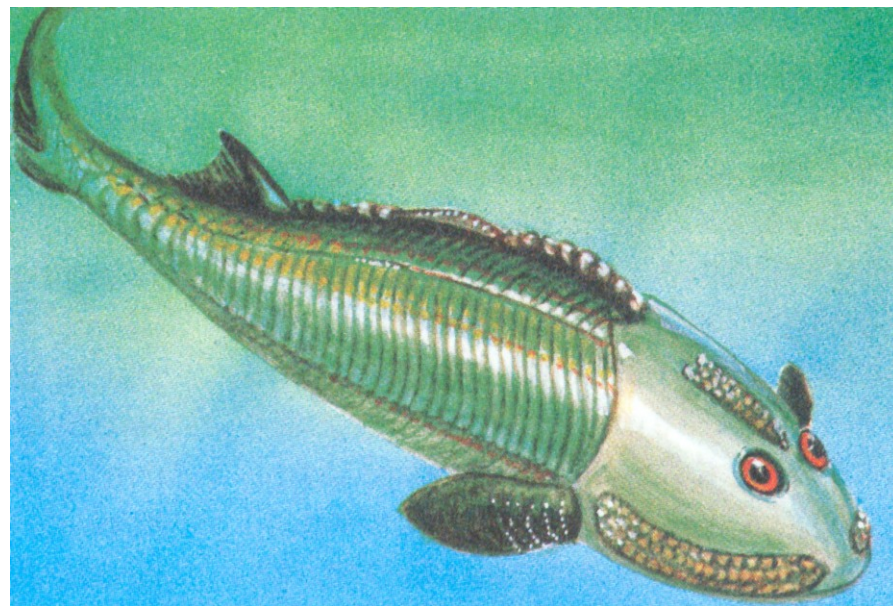
**Barevné interpretace některých
bezčelistných ze spodního devonu**



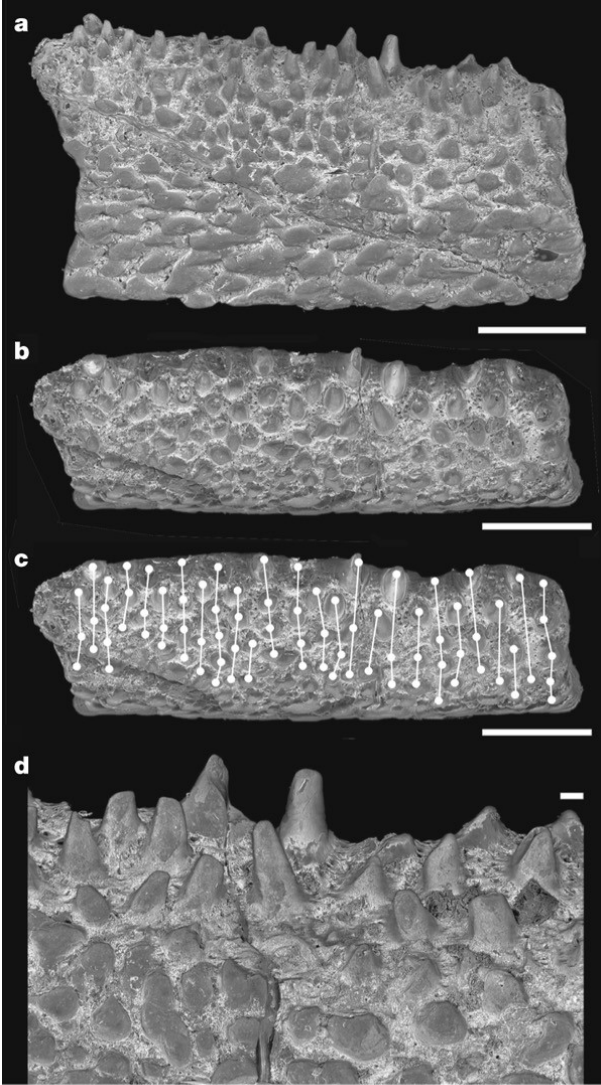
Drepanaspis



Pteraspis

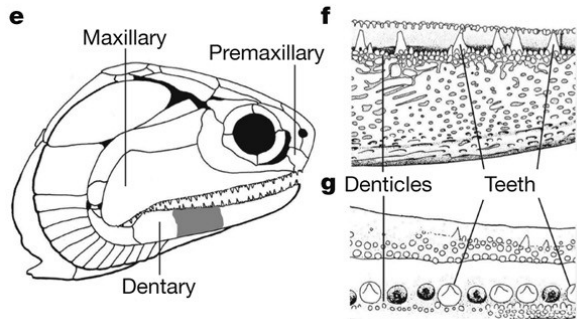


Hemicyclaspis



Andreolepis hedei, svrchní silur, Pobaltí

- nejstarší doložená kostnatá ryba (Osteichthyes)



Výtrusné rostliny opouštějí vodu (Psilophyta)



Zosterophyllum rhenanum

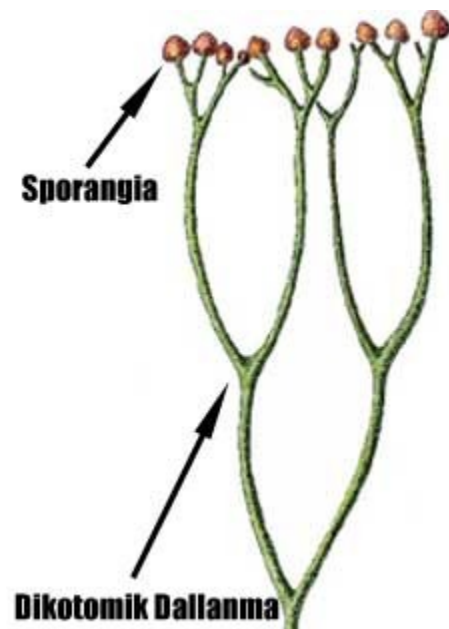
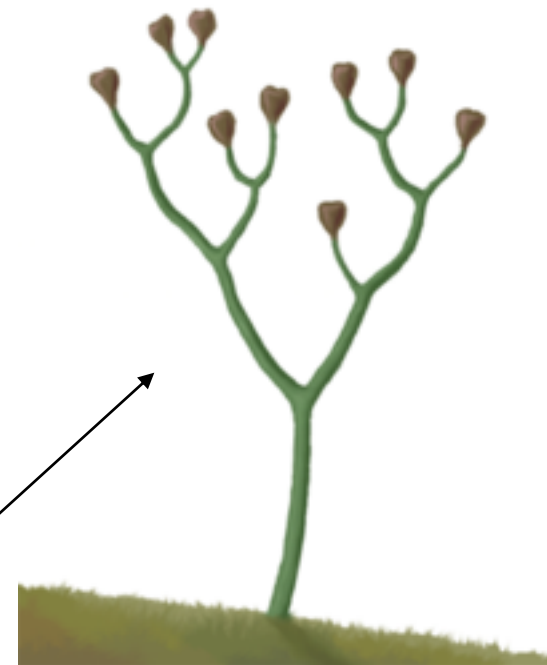
Rhynia major

Coocksonia sp.

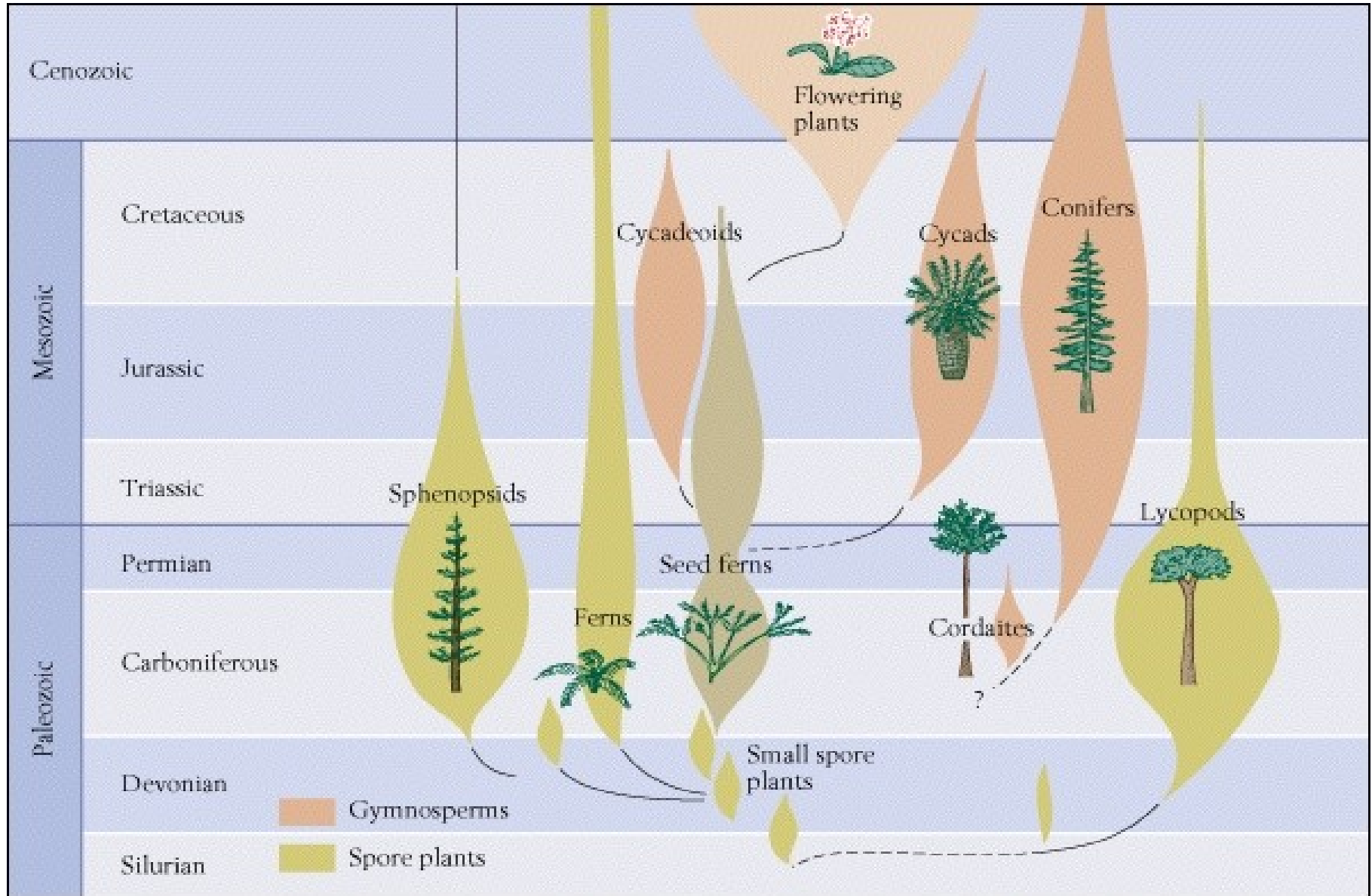


Cooksonia caledonica, V. New York,
silur

rekonstrukce

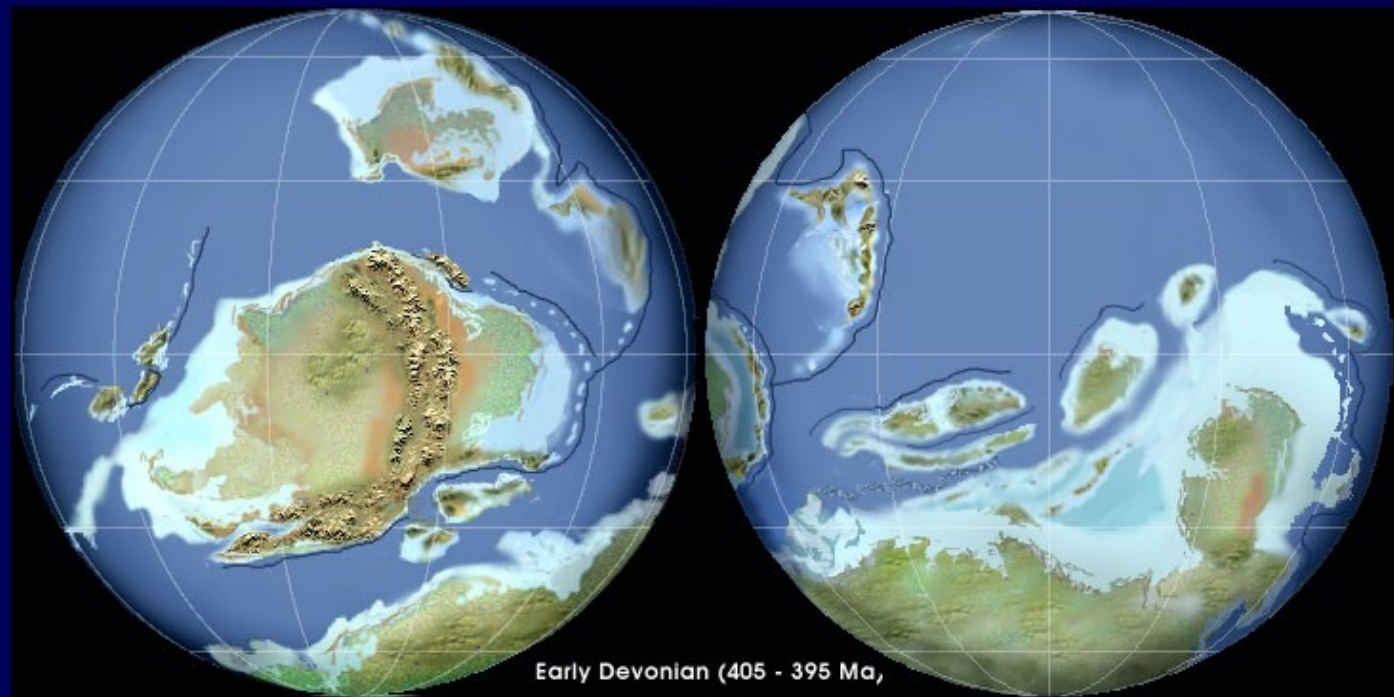


Vývojové schema cévnatých rostlin



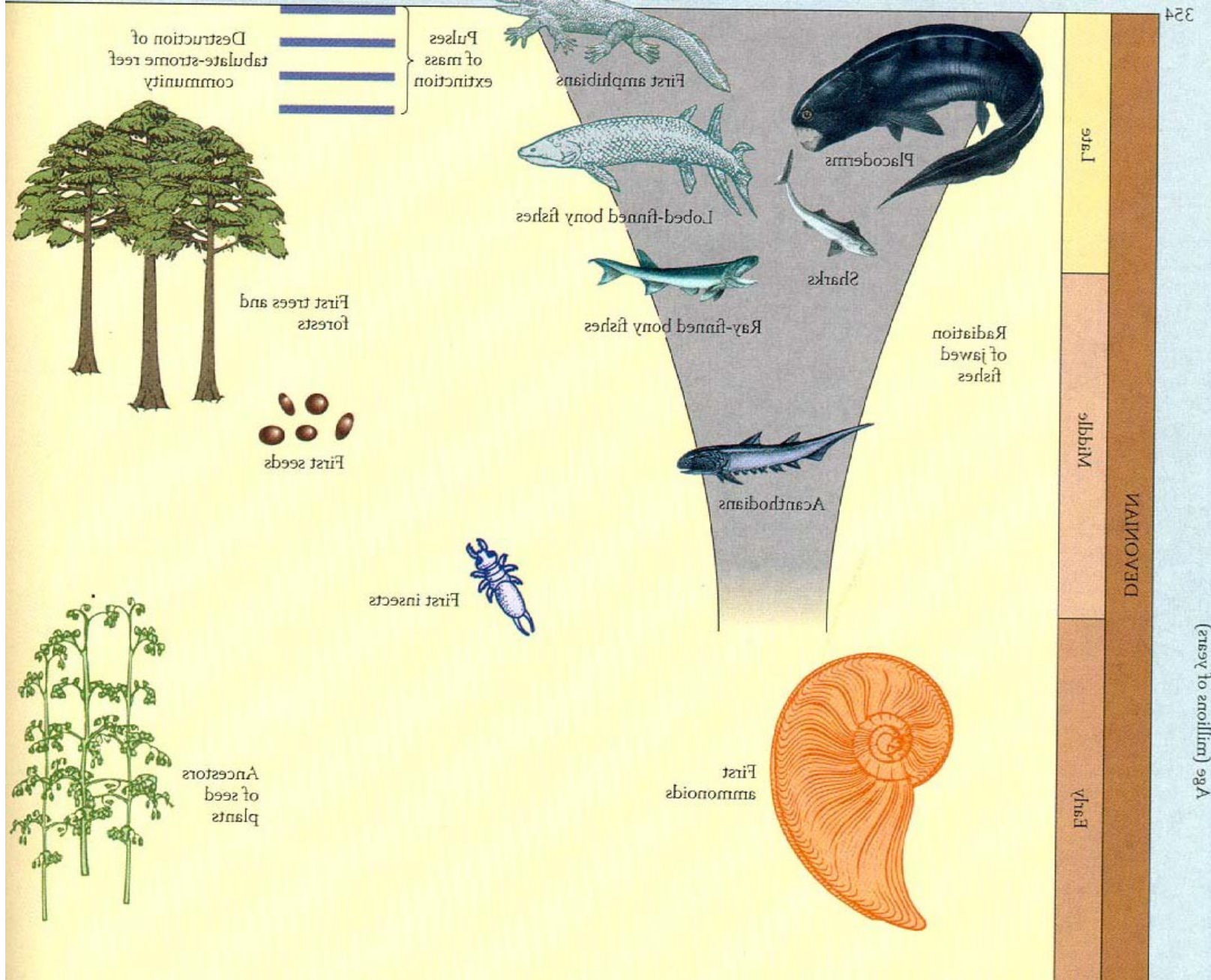
DEVON - paleogeografie

- kolem rovníku „Old Red“ kontinent
- většinou teplé aridní klima
- útesové vápence
- v závěru ochlazení a opětné oteplení



Early Devonian 400 Ma

Průběh života v devonu



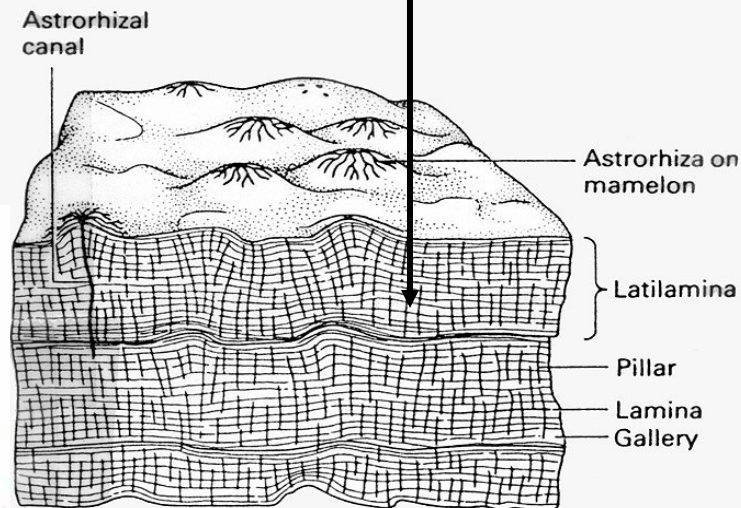
Stromatoporoidea – koloniální organizmy s vápnitou kostrou dnes řazené k houbám

- jejich bočníkovité, povlékové trsy jsou charakteristické laminovanou stavbou
- v siluru a devonu patří k nejdůležitějším útesotvorným organizmům
- ve svrchním devonu jsou výrazně postiženy vymíráním a tím se mění ráz útesů ve mladším paleozoiku.



irregular shape

ACTINOSTROMA CLATHRATUM
Nicholson; Middle Devonian; UK.



Actinostroma clathratum Nich.,
střední devon,
Anglie

Četné devonské vápence s faunou se používají jako okrasné kameny



Rekrystalované trsy rugózních korálů, Petoskey, devon

Gastropoda – pokračují starobylé skupiny. Rod *Tubina* je charakteristický pro svahy spodnordévonských útesů

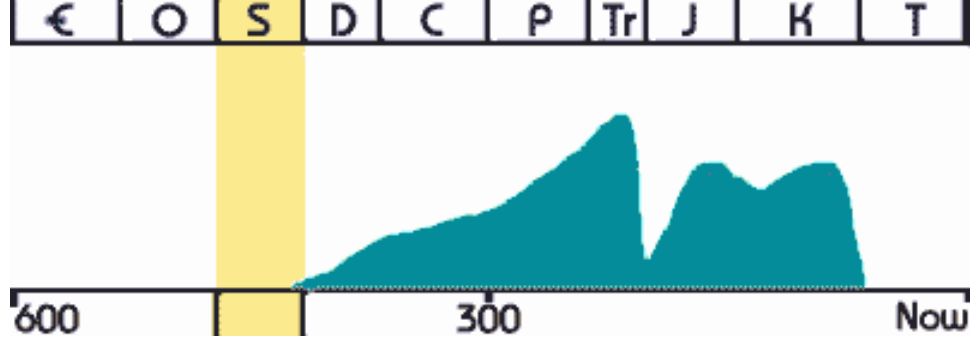
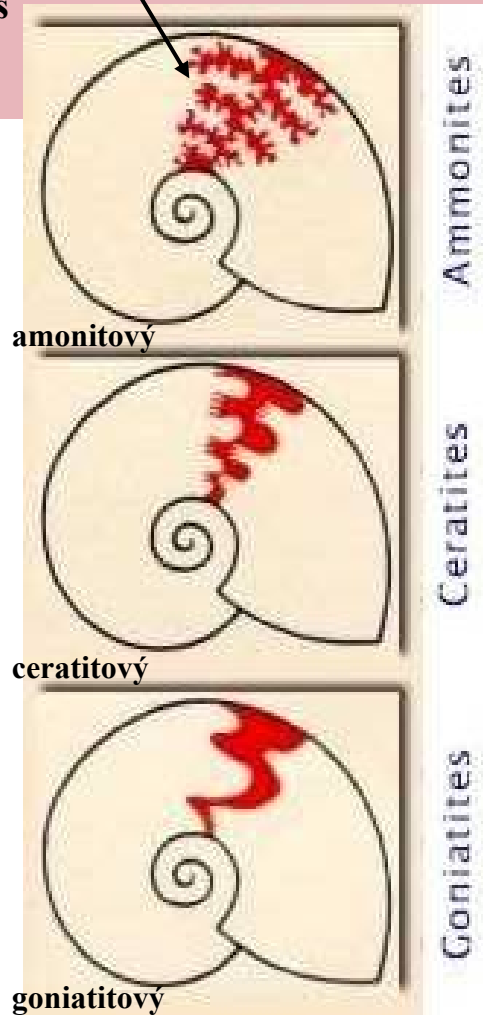


Tubina armata, sp. devon, Koněprusy

Ammonoidea – amoniti

- nastupují ve **sp. devonu**,
- v nektonu postupně přebírají roli loďčkovitých
- septální švy se v čase stávají složitějšími (stratigrafie)

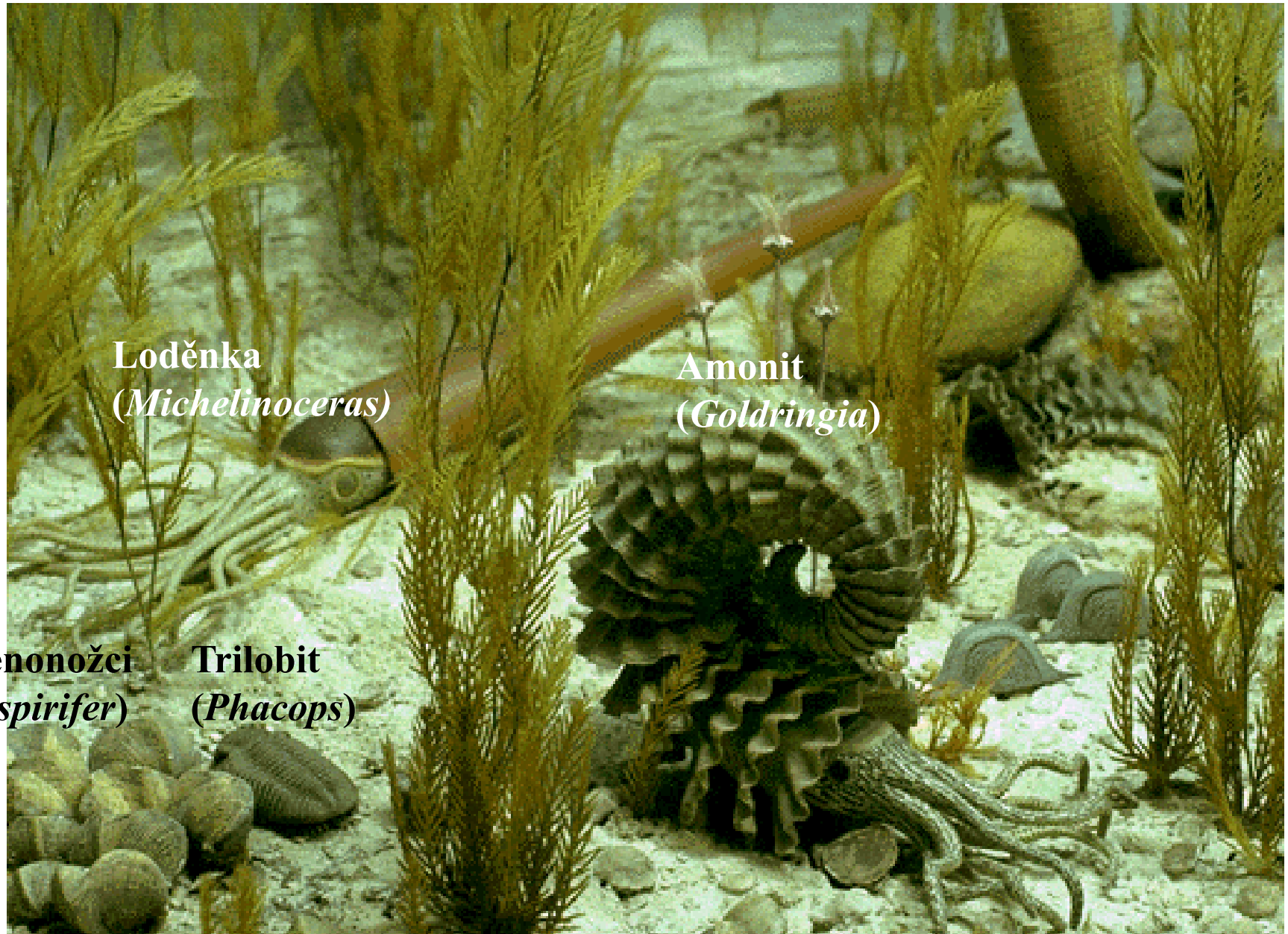
čas



Clymenia – rod typický pro svrchní devon

Clymenia

Pohled do devonského moře na život bezobratlých



Loděnka
(*Michelinoceras*)

Amonit
(*Goldringia*)

Ramenonožci
(*Paraspirifer*)

Trilobit
(*Phacops*)

Brachiopoda

-v devonu prožívají nový rozkvět,
dosahují maxima své diverzity



10 mm



Stringocephalus, devon
(rod hojně zastoupený ve středním
devonu např. Moravského krasu)

Trilobita

- Na počátku devonu
prožívají poslední rozvoj

- Typické rody:



Phacops

Odontochile



Reedops

Rody podtřídy Phyllocarida jsou v devonu typickým zástupcem rakovců (dnes přežívá jediná čeleď fylokaridů)



Nahecaris steurtzi, Malacostraca, Phyllocarida, Budenbach, devon
(Německo, Hunsrück)

Insecta - hmyz

Nejnovější nálezy ukazují, že původ hmyzu musíme hledat již během siluru (438-408 Ma)

Dokládá to spodnodevonská *Rhyniognatha hirsti*, která zastupuje již relativně vyvinutého zástupce hmyzu (snad ? okřídleného)

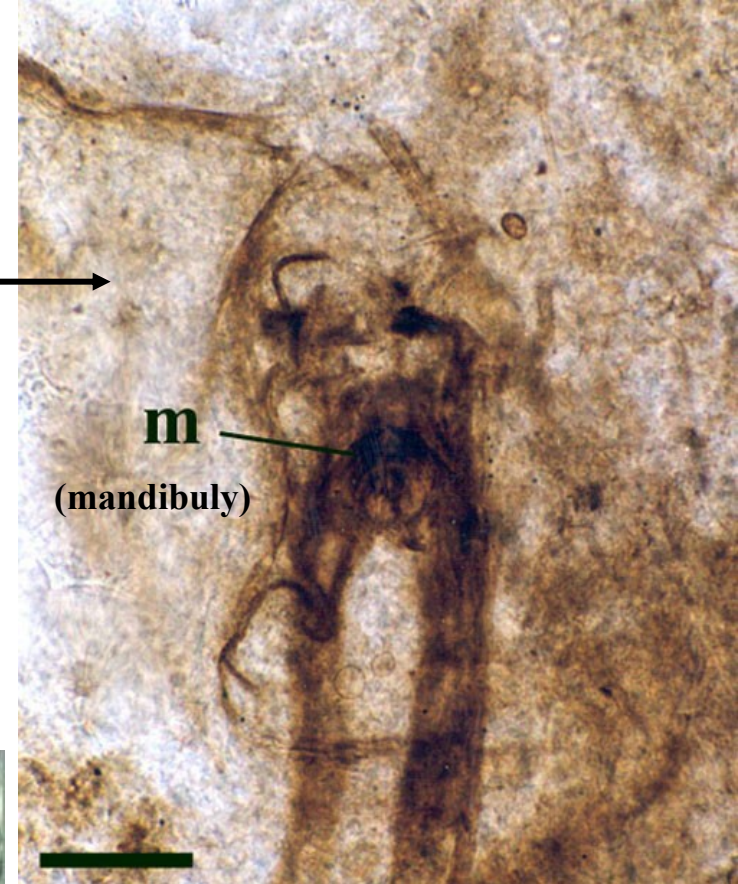
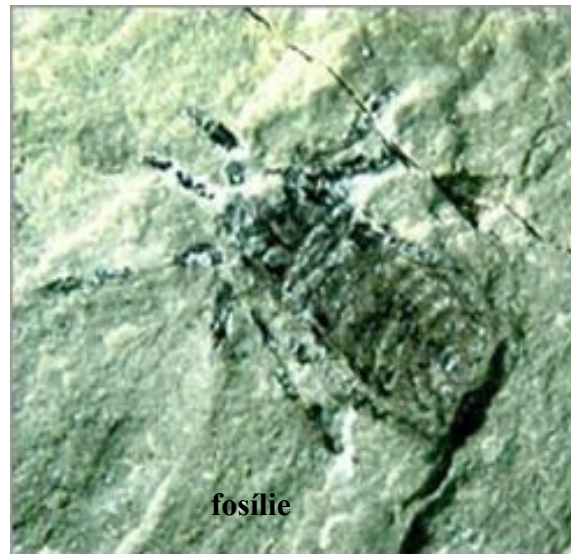
Mimo to jsou v devonu doloženy četné zbytky bezkřídleho hmyzu (chvostokoci) a také

Arachnida - pavoukovci

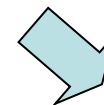
(devonští zástupci patří dnes do vymřelého řádu Uraraneida [devon-perm] netkali ještě pavučiny, vlastní pavouci, Araneida, nastupují až od karbonu – *Palaeothele montceauensis* - Francie)



Gigantocharinus, svrchní devon



Rhyniognatha hirsti
Rhynie, Skotsko,
sp. devon



Členovci osidlují souši

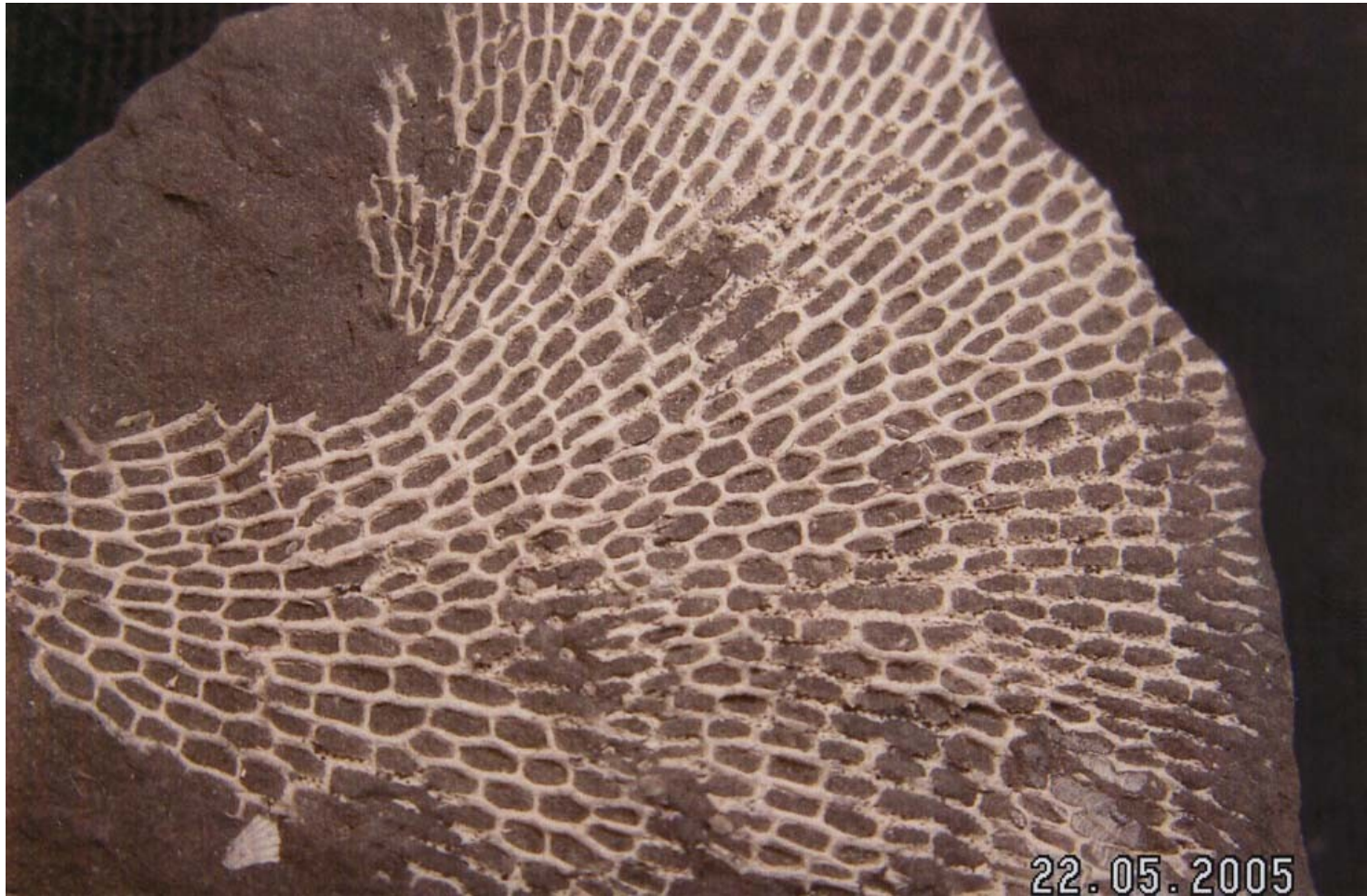
Bryozoa

- i v devonu mají významný podíl na stavbě útesů



Fenestella althaea

**plochá kolonie fene-
stelidních mechovek,
sp. devon,
New York**

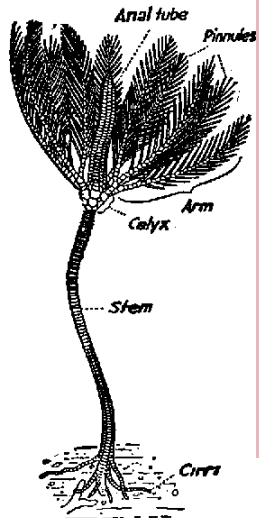


Fenestella sp., devon

Echinodermata (ostnokožci)

Crinoidea (lilijice)

- kambrium-recent
- velký rozvoj v siluru až do konce paleozoika
- oproti recentu obývaly hlubší vody
- planktonní rod *Scyphocrinites* (horninotvorný, sv. silur)



často horninotvorná skupina – ukázka nahloučení celých lilijic v krinoidovém vápenci

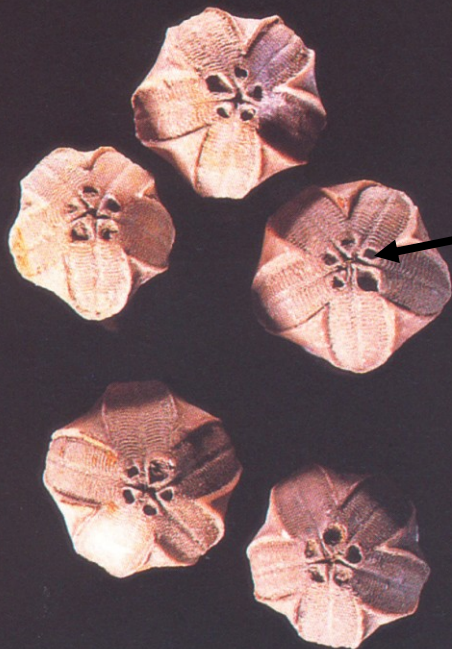


recentní lilijice v moři

**Echinodermata (ostnokožci),
vymřelá skupina Blastoidea
(poupěnci)
sp. kambrium - perm**



fosilie



kalichy



rekonstrukce

Penremites godoni
sp. karbon, Illinois

**Z ostnokožců vedle lilijic hrají výraznou roli v devonu
i hvězdice – Asterozoa (predátoři na rozvinutých útesech)**



Devonaster eucharie

New York,

střední devon

Devon = rozdílení různých skupin rybovitých obratlovců

čelistnatí



Bezčelistní neboli Agnatha
Prvními obratlovci jsou rybám podobní bezčelistní. Patří k nim různé podtřídy, jako např. Heterostraci, Thelodonti, Osteostraci, Anaspida a Petromyzonida. Do podtřídy Osteostraci náleží zde rekonstruovaný rod *Darmuthia*, který je rozšířen ve svrchním siluru Evropy (Estonsko). Jedinou fosilně zachovanou a tím známou částí těla je široký hlavový štít. Dnes jsou bezčelistní zastoupeni mihulemi a sliznatkami.

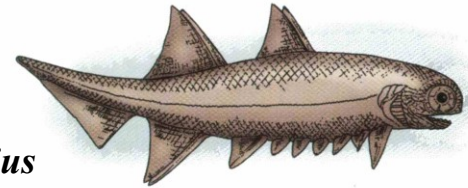
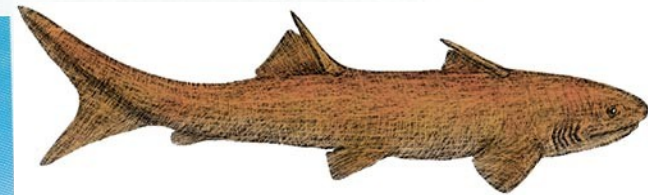
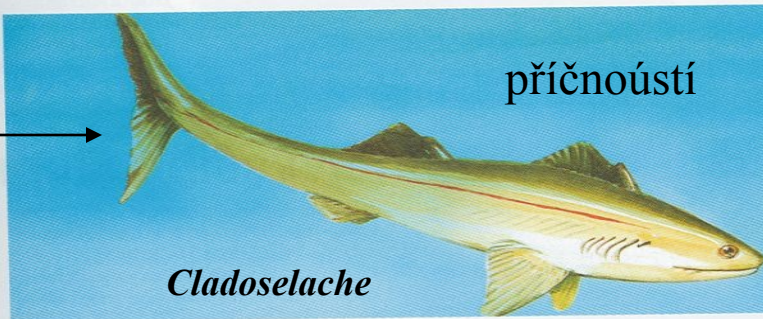
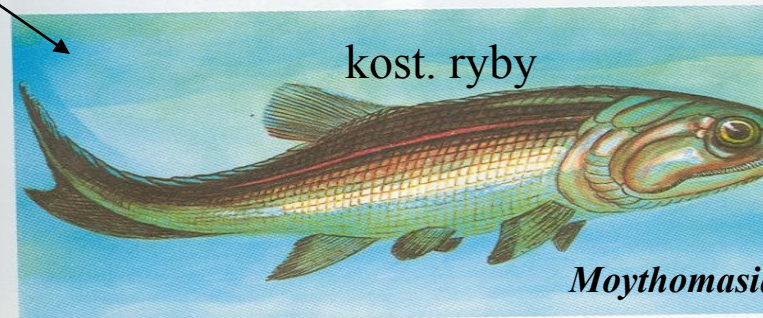


FIGURE 10-67 The Early Devonian acanthodian fish *Climatius*. (After Romer, A. S. 1945. Vertebrate Paleontology. Chicago University of Chicago Press.)



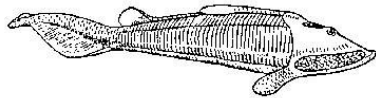
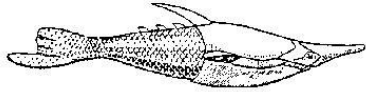
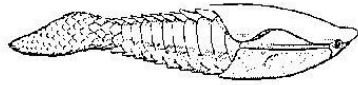
devonu Severní Ameriky (Onto), ale ojet... již ve svrchním siluru. Zástupci mají zuby s více špicemi.

Ctenacanthus



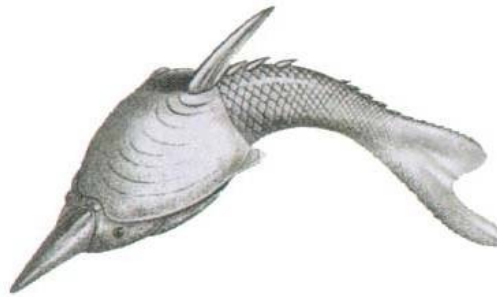
Úspěšné kostnaté ryby
Nejvíce životaschopnými ranými obratlovci jsou ryby kostnaté neboli Osteichthyes. Od nich pochází většina dnes žijících sladkovodních a mořských ryb. Na obrázku je ryba rodu *Myothomasia* ze středního devonu. Tento druh se vyvinul jako sladkovodní ryba pravděpodobně z předchůdců, kteří žili na hranici siluru a devonu, a náleží k paprskoploutvým (Actinopterygii), kteří se liší od lalokoploutvých (Crossopterygii) ganoidními šupinami.

Ostracodermi



Pteraspis

Cephalaspis

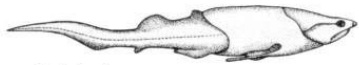


Další ukázky devonských
bezčelistných

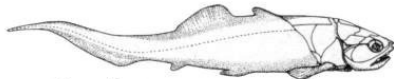
~20
cm

Placodermi (Elasmobranchiomorphi)

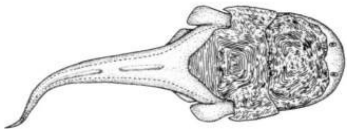
aus Romer & Parsons - Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere



Arctolepis



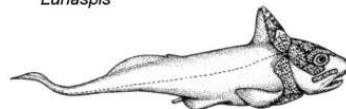
Coccosteus



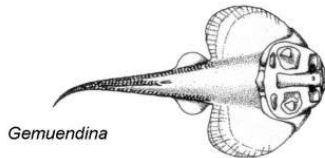
Phyllolepis



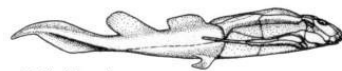
Lunaspis



Ramphodopsis

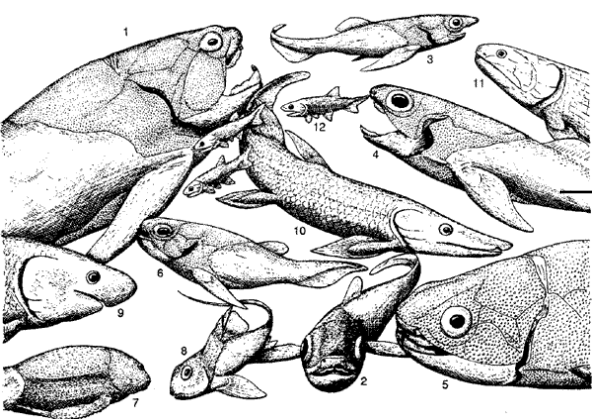


Gemuendina



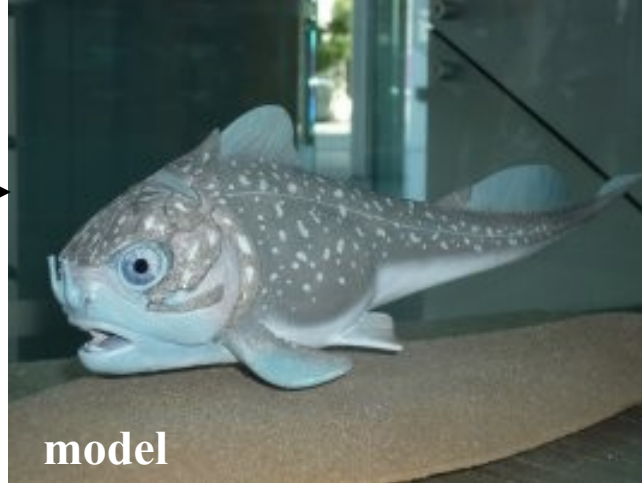
Bothriolepis

Další ukázky devonských
čelistnatců – Placodermi
(pancířnatí)



Placodermi – velká diverzita

Incisoscutum ritchiei
 devon (~365Ma)
 Gogo Fm. (Z.Austrálie)



model



nejstarší prokázaná živorodost u vertebrat

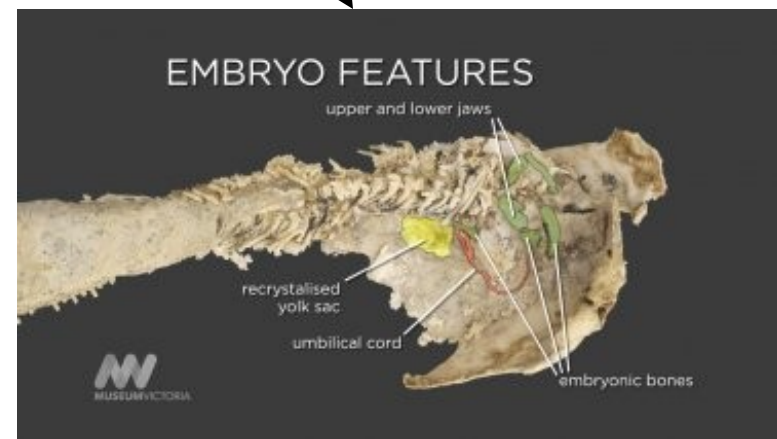
Materpiscis attenboroughi
 Gogo Fm. Austrálie, sv. devon



zachovaná embrya v těle matek



5 cm



(podle Johanson, NHM London, 2009)

Placodermi - *Dunkleosteus* (pancířnatí)

boční pohled

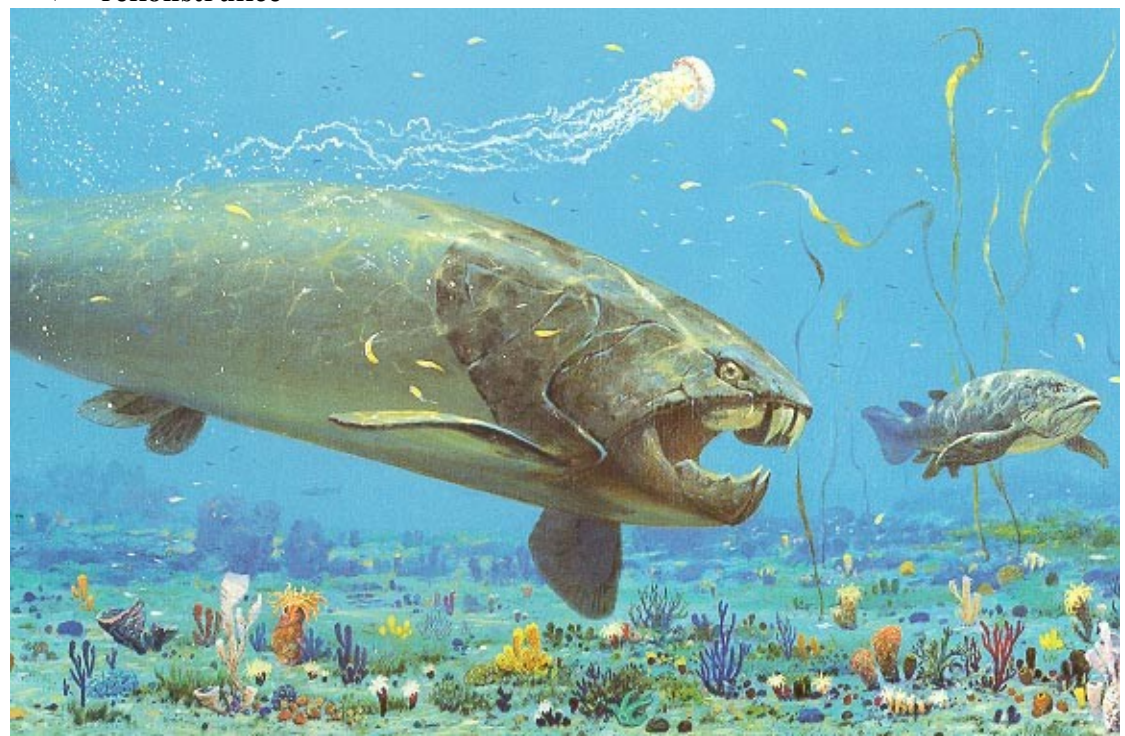


FIGURE 10-68 The gigantic armored skull and thoracic shield of the formidable late Devonian placoderm fish known as *Dunkleosteus*. *Dunkleosteus* was over 10 meters (about 30 feet) long. The skull shown here is about 1 meter tall. It is equipped with large bony cutting plates that functioned as teeth. Each eye socket was protected by a ring of four plates, and a special joint at the rear of the skull permitted the head to be raised and thereby provided for an extra large bite. *Dunkleosteus* ruled the seas 350 million years ago. (Courtesy of the U.S. National Museum of Natural History, Smithsonian Institution; photograph by Chip Clark.)

čelní pohled



rekonstrukce



Pohled do devonského moře (obratlovci)



(c)
acanthodian
(*Parexus*)

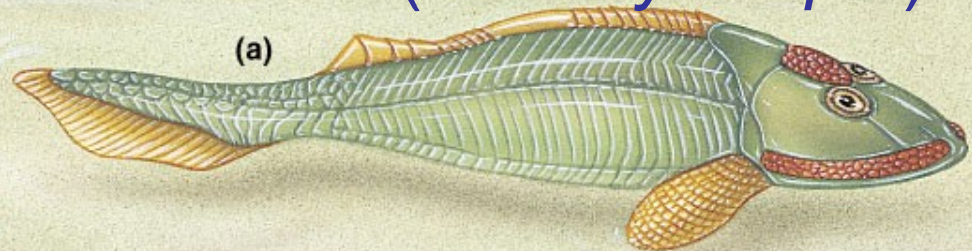


(d)
ray-finned fish
(*Cheirolepis*)



(b)
placoderm (*Bothriolepis*)

ostracoderm (*Hemicyclaspis*)



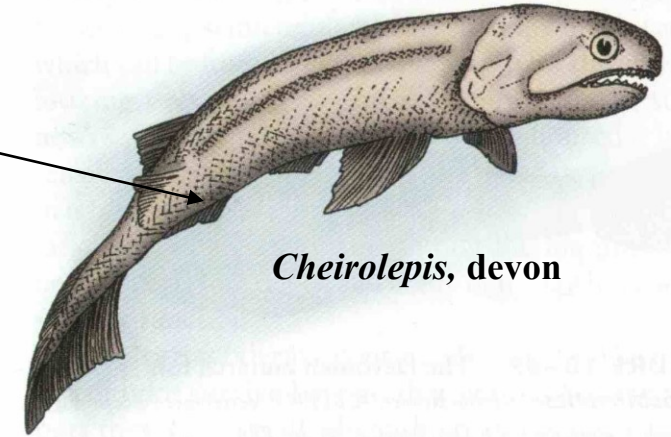
(a)

Kostnaté ryby (Osteichthyes)

- během devonu především ve sladkých vodách
- rozrůznění do tří skupin

Actinopterygii – především Chondrostei

bony fishes during the Mesozoic and Cenozoic. The second category of bony fishes, the Sarcopterygii, is characterized by fishes with sturdy, fleshy lobe-fins and a pair of openings in the roof of the mouth that led to clearly visible external nostrils.



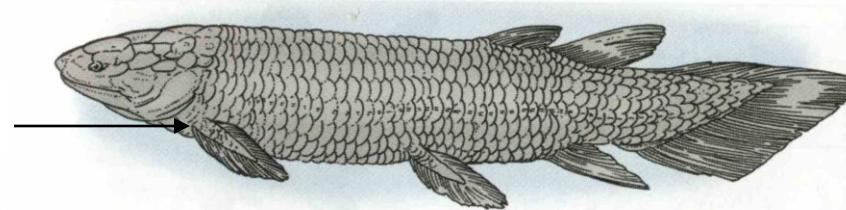
Cheirolepis, devon

Crossopterygii-lalokoploutví



Eusthenopteron

Dipnoi – dvojdyšní – viz bahníci

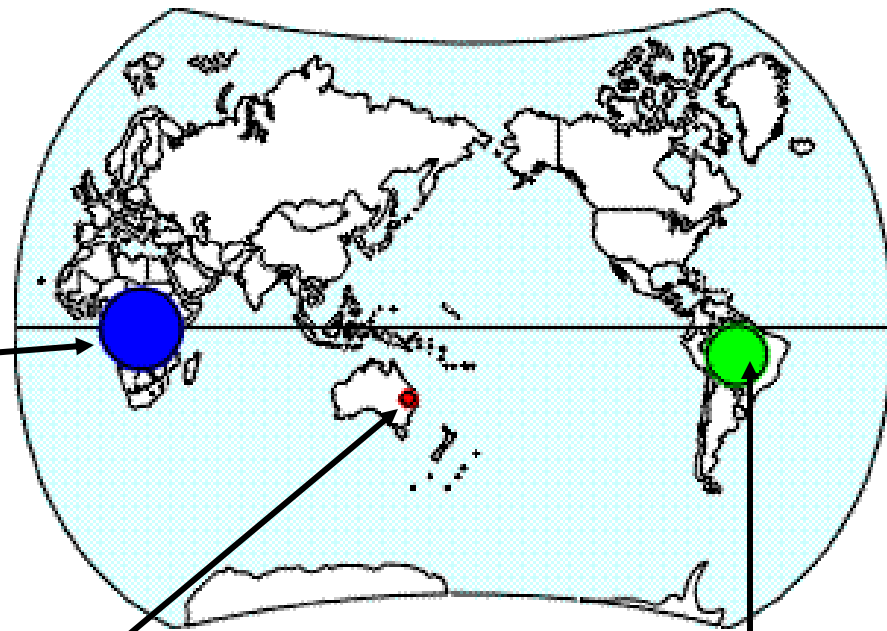


Dipterus, devon

FIGURE 10-72 *Dipterus*, a Devonian lungfish.



Protopterus sp.

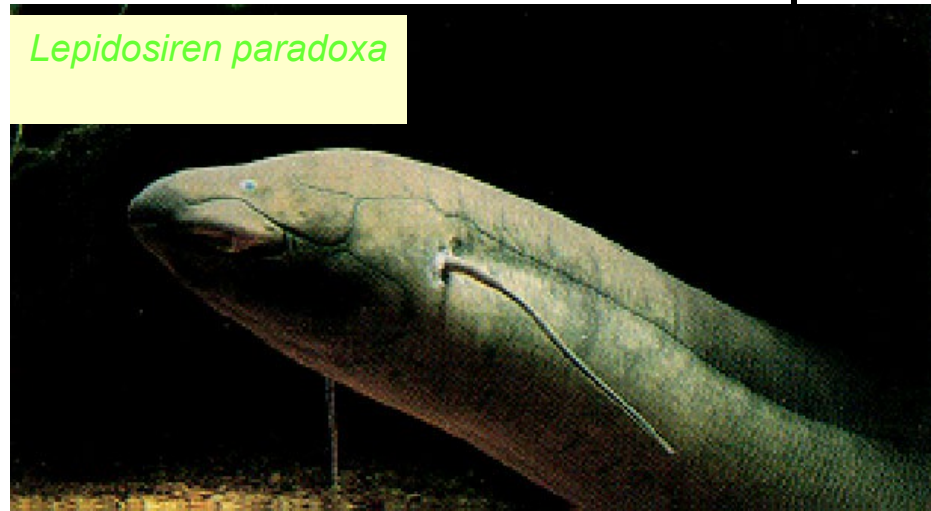


Rozšíření dnešních dvojdyšných bahníků dokládá původní souvislost Gondwany a pohyb litosférických desek

Neoceratodus forsteri



Lepidosiren paradoxa

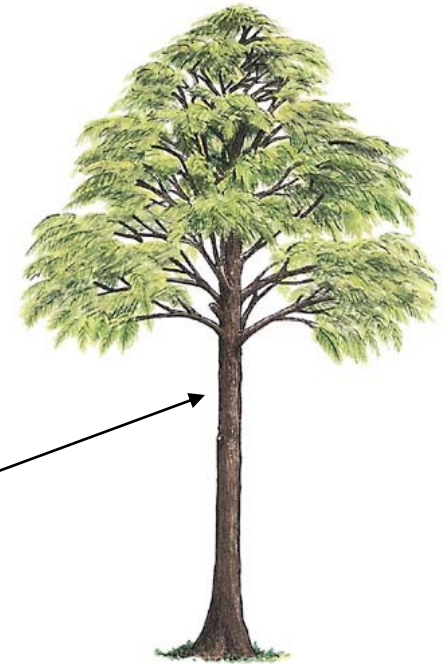


Kolonizace souše rostlinami:

- z ruduch → houby žijící saprofyticky (ne fotosyntéza) na organické hmotě pobřeží
- houby = rozklad org. hmoty, živiny pro kořeny, snížení vysušování (pomoc při osidlování)
=> potrava pro mikrobiotu + vývoj půd (viz další obr.)
- osvobodování rostlin od vodního prostředí, zefektivnění fotosyntézy (složitější morfologie těla) vedle vodivých systémů sekundární xylém – pevnost těla, kořenové systémy – kotvení + živiny, rozvoj cévnatých rostlin (podzemní kořeny, kmen, listy, vodivá pletiva, podpůrná pletiva), nejprve Psilophyta
- ještě během devonu přesličky, plavuně, kapradiny



- nástup heterosporie (diferenciace spor na sporofytové generaci)
- samčí se časem podrží na sporofytu a oplodní přímo na něm samičími spory (vítr, hmyz) = nástup semen (předsemenné, Progymnospermophyta, měly druhotná pletiva, xylem i floem a stavbu již podobnou jehličnanům)
- ve vyšším devonu už souvislé porosty – lesy = zelená planeta,
- nejstarší doložená semena ve stř. devonu - *Archaeosperma*



Archaeopteris, sv. devon,
~ 30 m

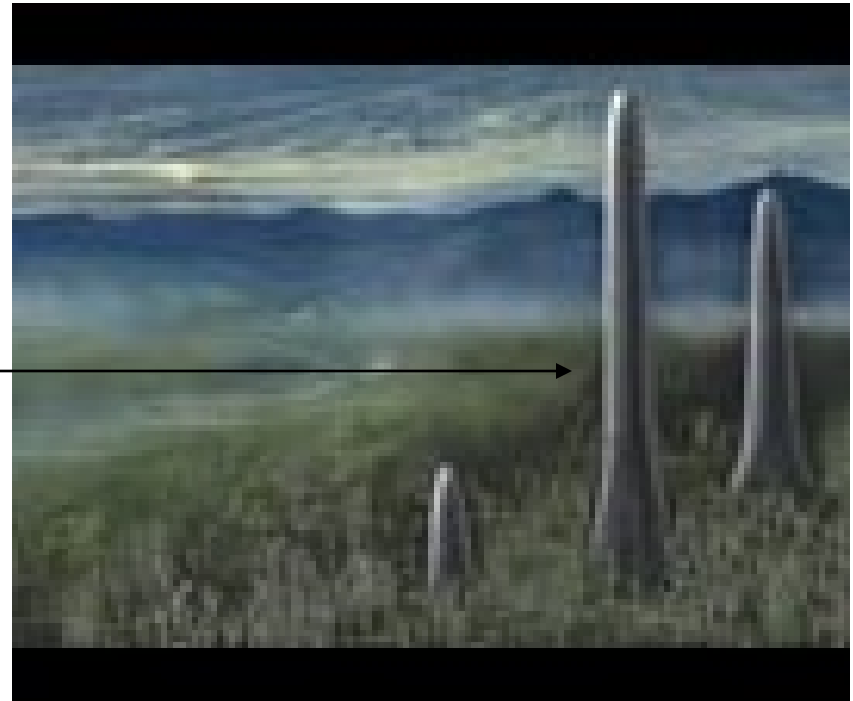


Značná diverzita hub byla provázena i značnými rozměry některých skupin. Zástupci rodu *Prototaxites* dosahovaly až 6m výšky. Dříve byly řazeny k rostlinám. Teprve analýza izotopů C ukázala, že se jedná o houby (K. Boyce et al., *Geology* 2007). Výška pomohla k rychlému šíření výtrusů.

↑
fosílie

Prototaxites sp.
(podle E. Soutworth 2007)

rekonstrukce



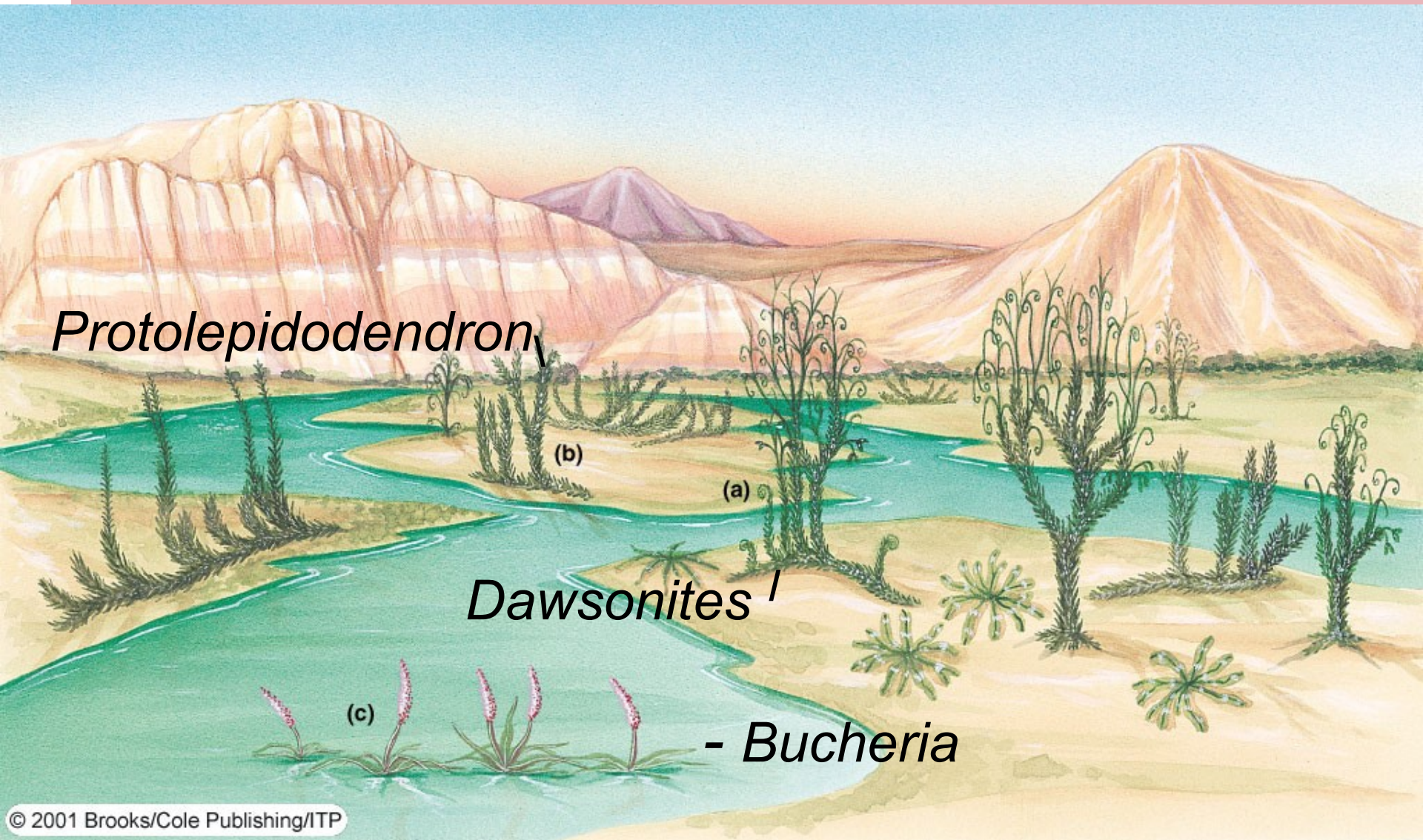
Lower Devonian landscape

PSILOPSIDA

- první suchozemské rostliny,
- nemají kořeny ani listy
- jednoduché dichotomní větvení
- fotosyntéza-stonky,
- apikální reprodukční systém, spory ve sporangiu
- *Rhynia*

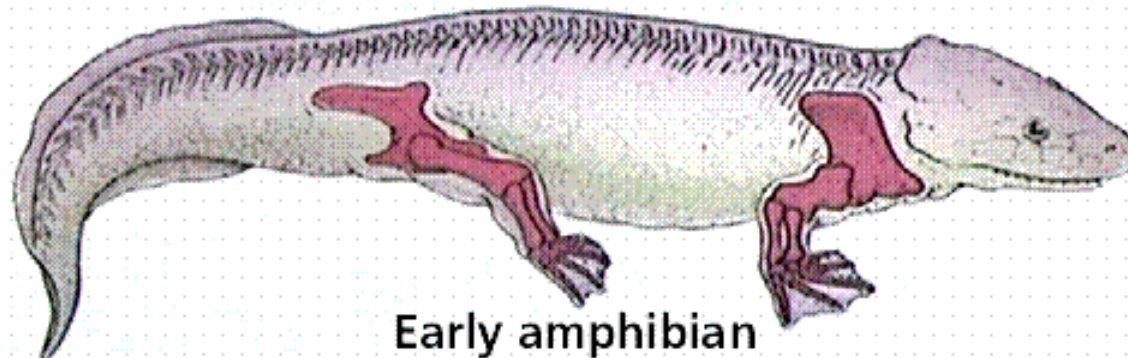
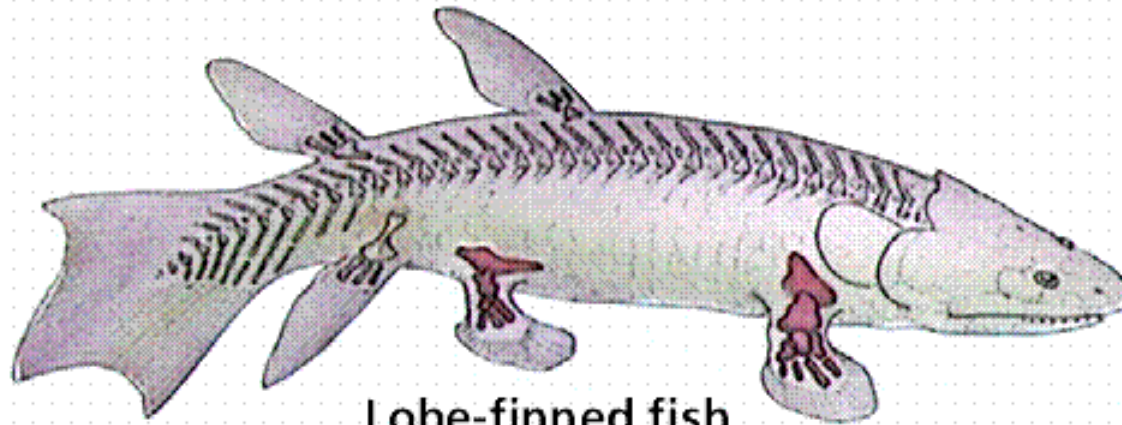


- Rekonstrukce spodnodevonské souše



Spolu s předchozím procesem – diverzifikace bezobratlých na suché zemi (stonožky, mnohonožky, roztoči, štíři, pavouci, hmyz, plži etc.) => volné niky s bohatou potravou i pro výstup obratlovců

Vztah párových končetin lalokoploutvých a dvojdyšných ryb ke končetinám tetrapodů





dýchací
otvory

lebka
(Saleh, 2006)

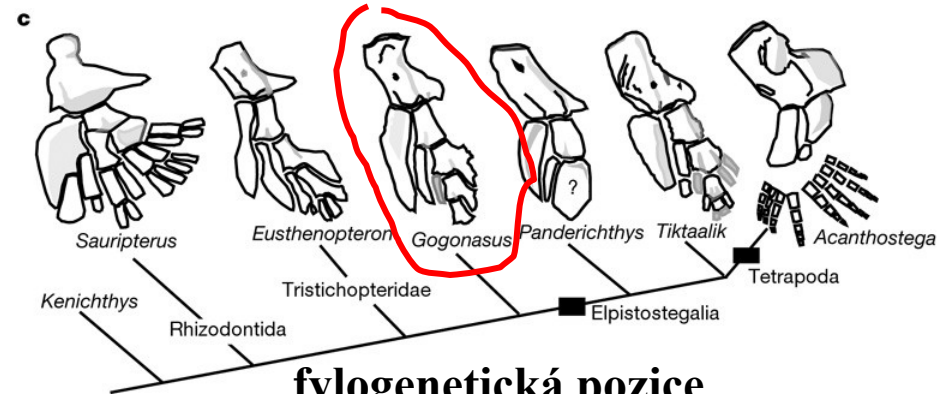
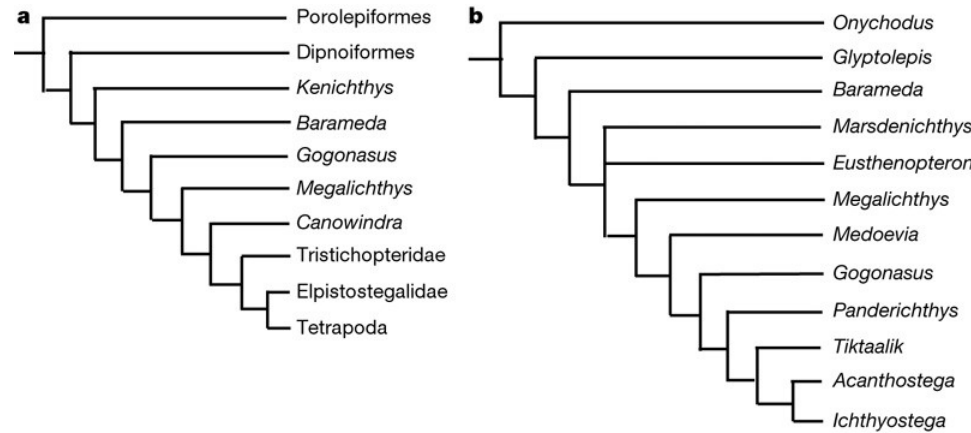
Gogonasmus andrewsae

- 380 Ma, Austrálie, 30 cm
- ryba s řadou znaků such. tetrapodů:
 - dýchání,
 - ploutve se svaly a ramenní a loketní kostí
 - ušní oblast blízka ichthyostegáliím



© Brian Choo 2004

rekonstrukce



fylogenetická pozice

(Long et al. 2006)

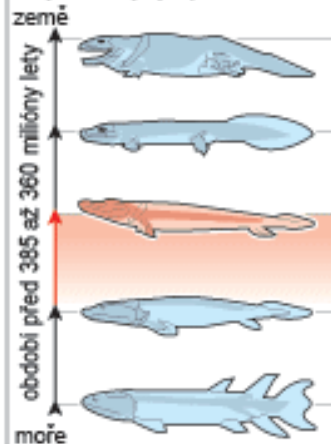
Objev Tiktaalik roseae

Fosílie starou 375 miliónů let našli vědci na ostrově Ellesmere poblíž Severního pólu. Jde o živočicha, který má být „evoluční spojnici“ mezi vodními a suchozemskými tvory.



*vzdálený 980 kilometrů od pólu

Vývoj od vodního k suchozemskému živočichu



Hlava s očima podle časopisu Nature připomíná krokodýla

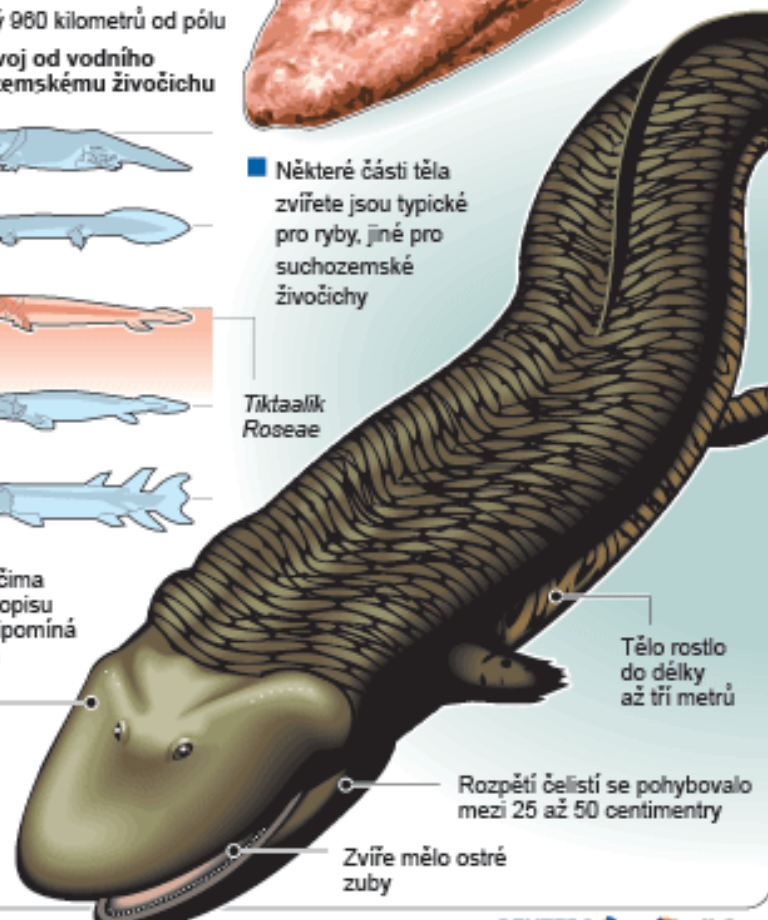
Zdroj: Reuters, Nature



Fosílie Tiktaalik roseae

Některé části těla zvířete jsou typické pro ryby, jiné pro suchozemské živočichy

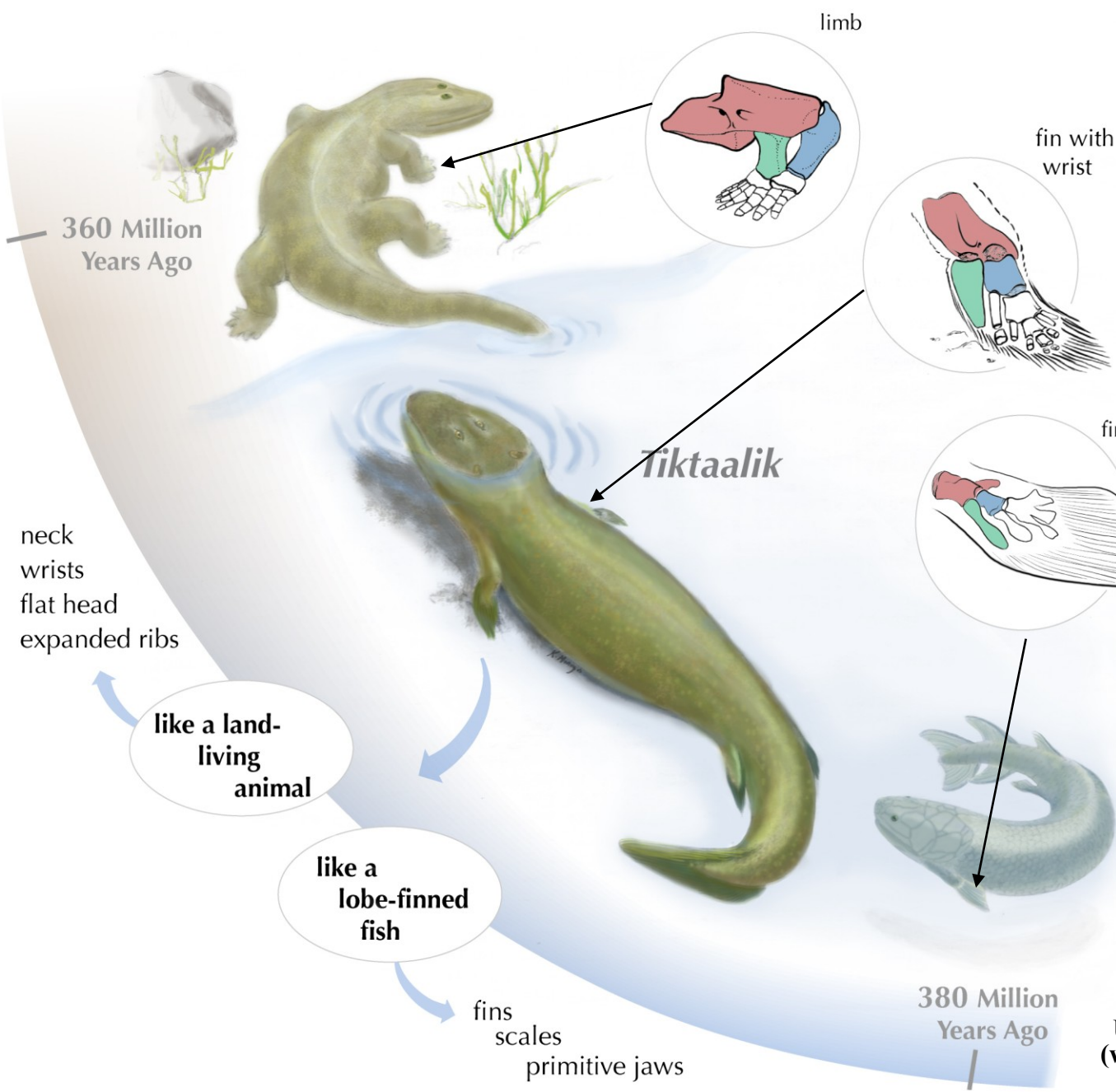
Tiktaalik Roseae



Tělo rostlo do délky až tří metrů

Rozpětí čelistí se pohybovalo mezi 25 až 50 centimetry

Zvíře mělo ostré zuby



Ploutev s loketním a zápěstím kloubem a náznakem prstů
 ⇒ pohyb po mělčině trčením předních končetin („klikáním“)

Upraveno podle (www-news.uchicago.edu, 2007)

Glyptolepis

Sauripterus

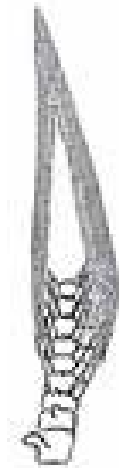
Eusthenopteron

Panderichthys

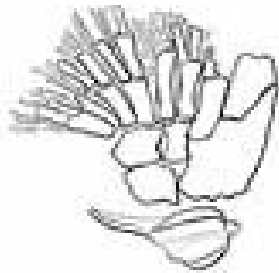
Tiktaalik

Acanthostega

Tulerpeton



Glyptolepis



Sauripterus



Eusthenopteron



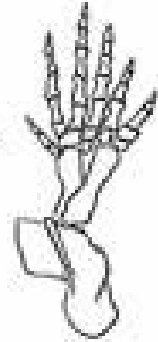
Panderichthys



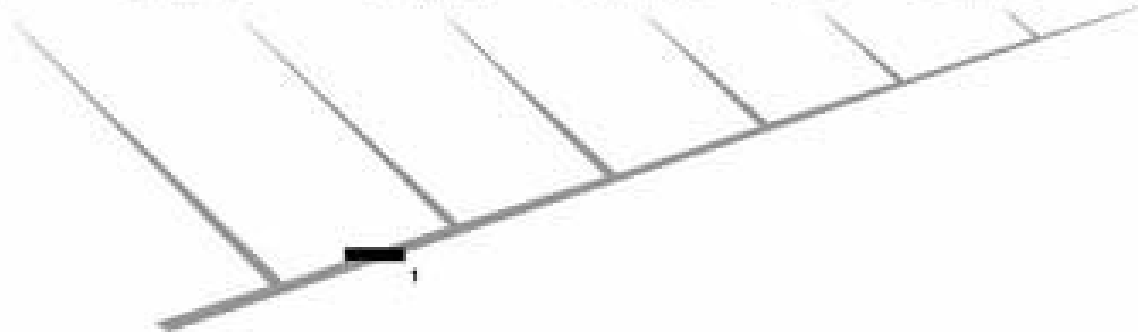
Tiktaalik



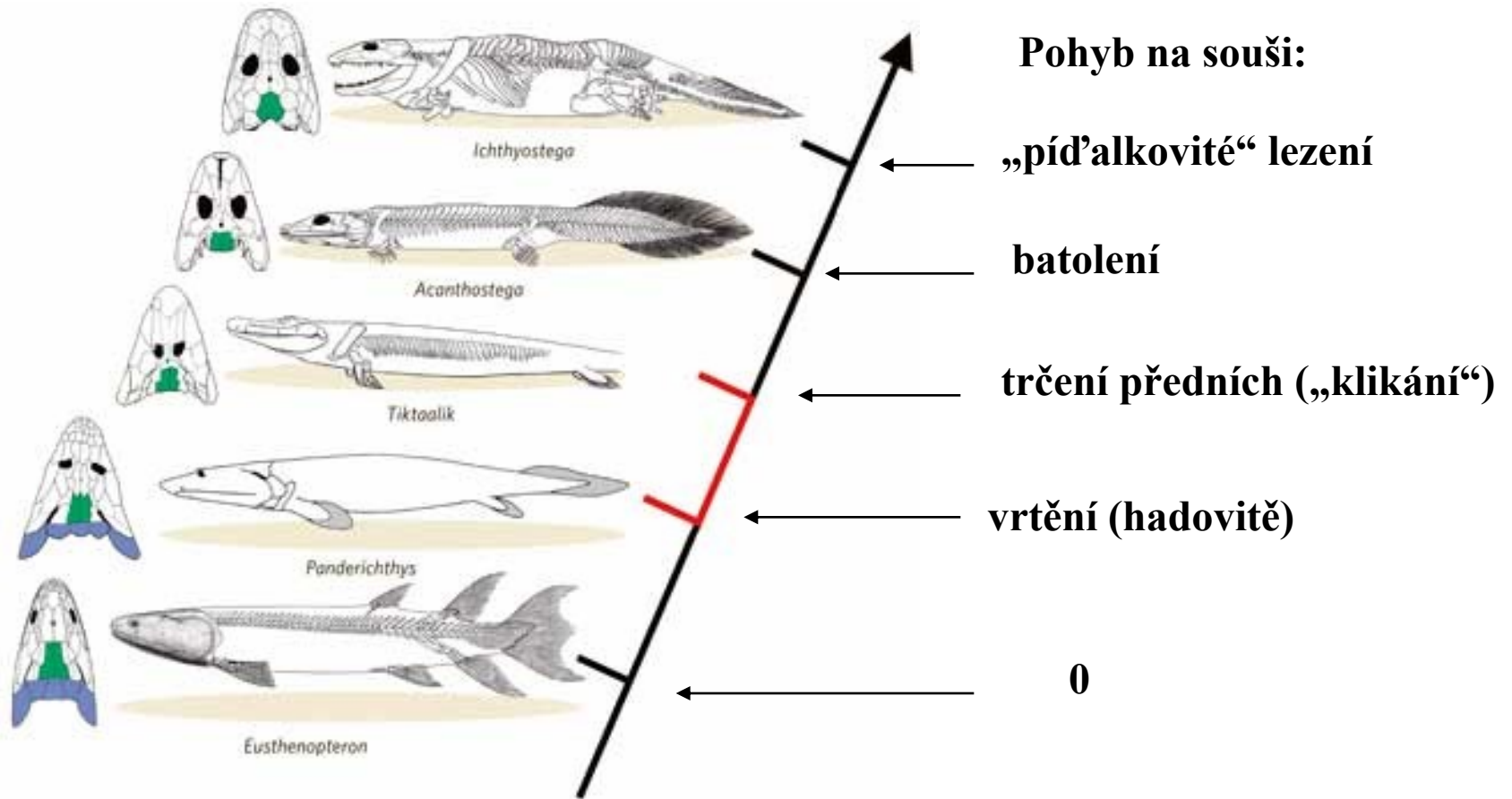
Acanthostega



Tulerpeton



Kladogram ukazující změny předních končetin od ripidistií k ichtyostegaliím



Vývojová sukcese od ripidistií k ichtyostegaliím

Co přináší genetika ?

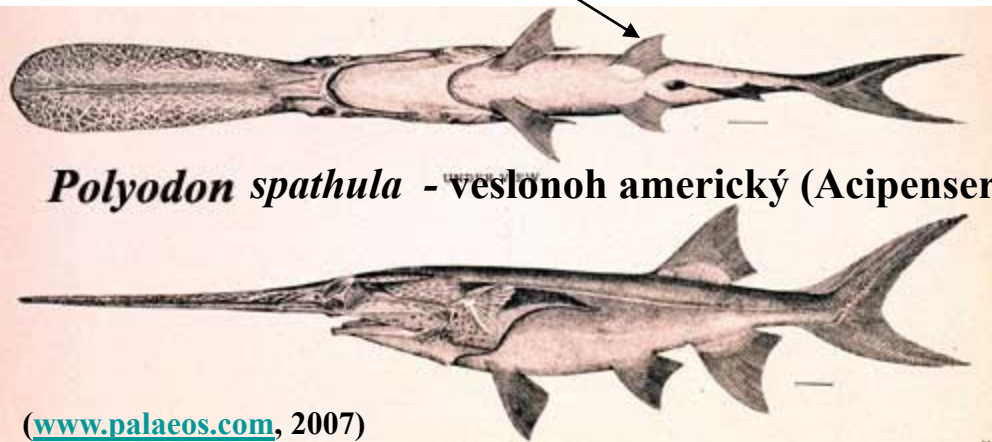
Hox geny u veslonoha amerického (příbuzný jeseterů, „živoucí fosílie“) řídí vývoj zadních párových ploutví ve dvou etapách. Stejná skupina genů řídí stejným způsobem i tvorbu končetin suchozemských tetrapodů.



Některé skupiny ryb měly apriori nástroj („preadaptace“) pro využití párových ploutví k dalšímu vývoji – tento nástroj byl využit a modifikován při přechodu na souši.

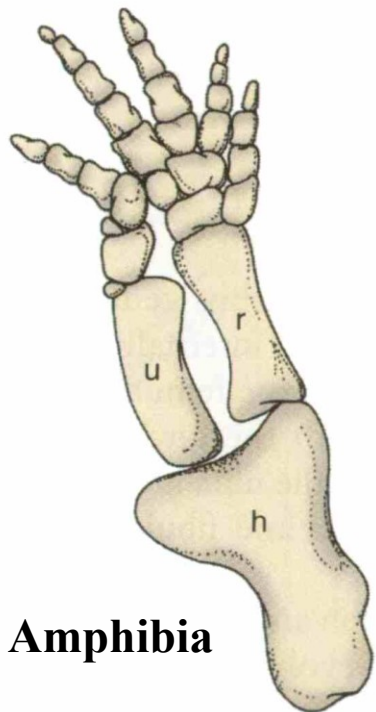


zadní párové ploutve

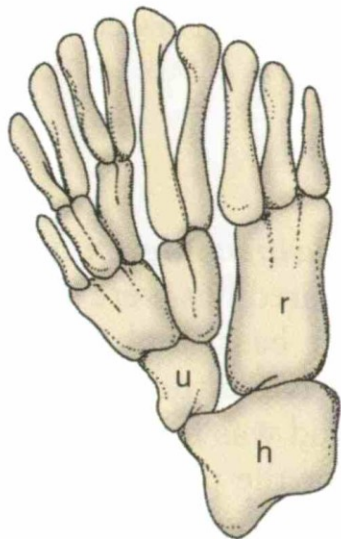


Polyodon spathula - veslonoh americký (Acipenseriformes)

párová končetina



Amphibia



Crossopterygia

u časných svrchnodevonských obojživelníků (Ichthyostegalia) kolísá velmi počet prstů:

Hynnerpeton - 5

Tulerpeton - 6

Ichthyostega - 7

Acanthostega - 8

FIGURE 10-73 Comparison of the limb bones of a crossopterygian fish (upper right) and an early amphibian.

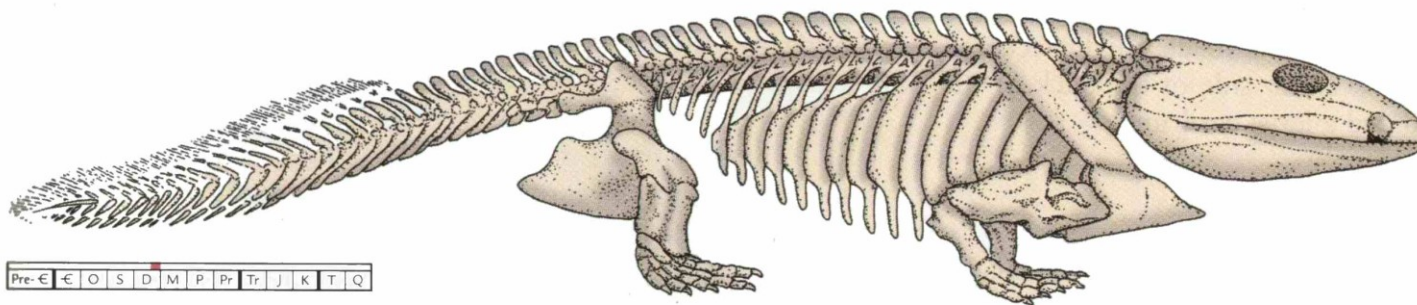
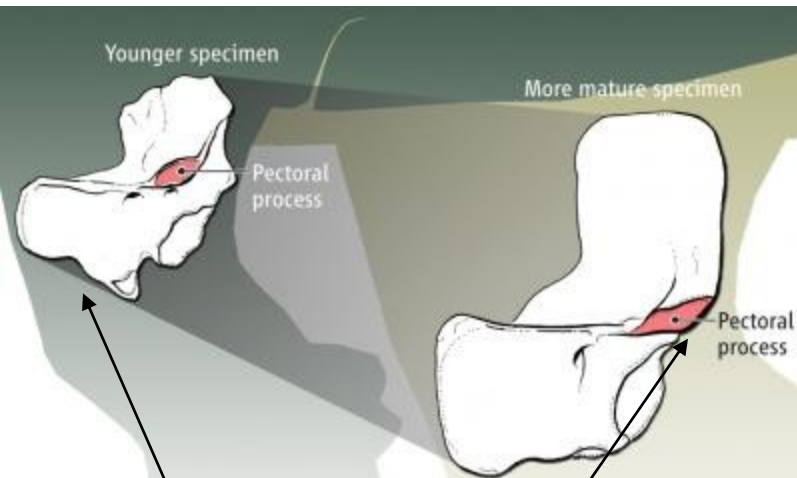


FIGURE 10-79 The skeleton of *Ichthyostega* still retains the fishlike form of its crossopterygian ancestors. (From Levin, H. L. 1975. Life Through Time. Dubuque, IA: William C. Brown Co.)

Ichthyostega, svrchní devon

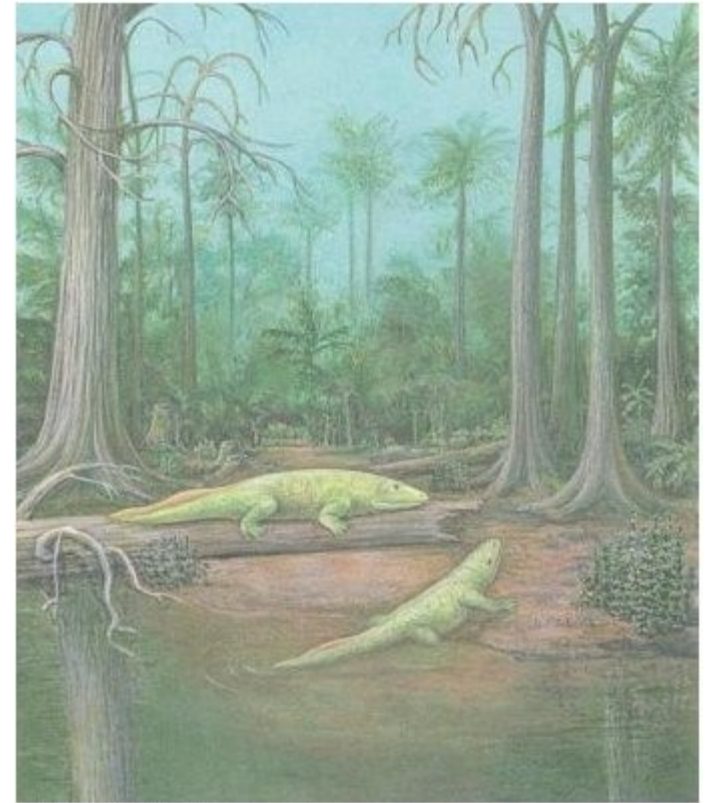


zadní končetina

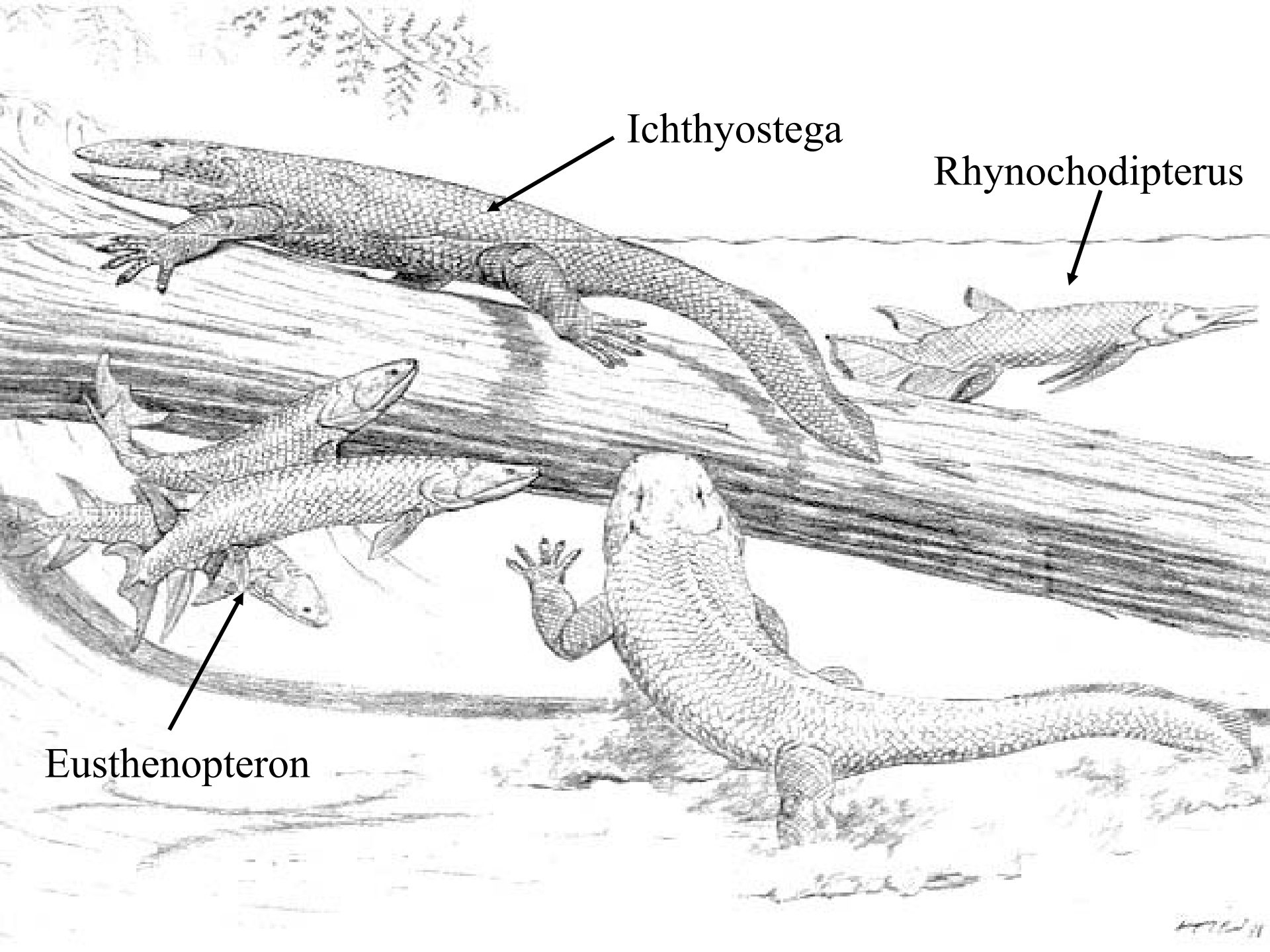


prsni výrůstek (upínání svalů – lezení) a jeho pozice u juvenilních (voda) a dospělých (+ souše) jedinců

Ichthyostega – svrchní devon



Two Versions of the Ichthyostega



Ichthyostega

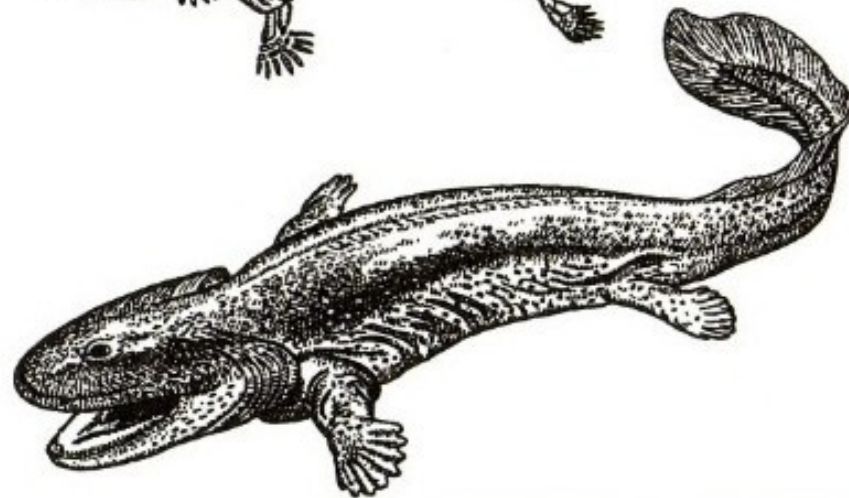
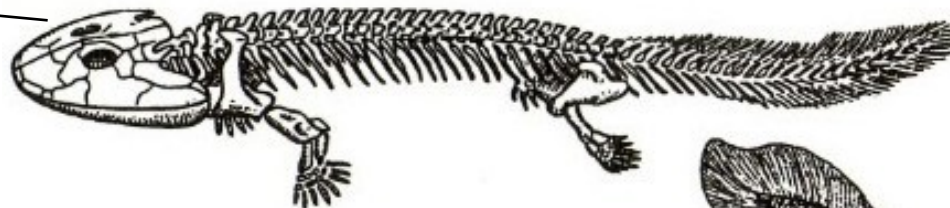
Rhynchochodipterus

Eusthenopteron

477211



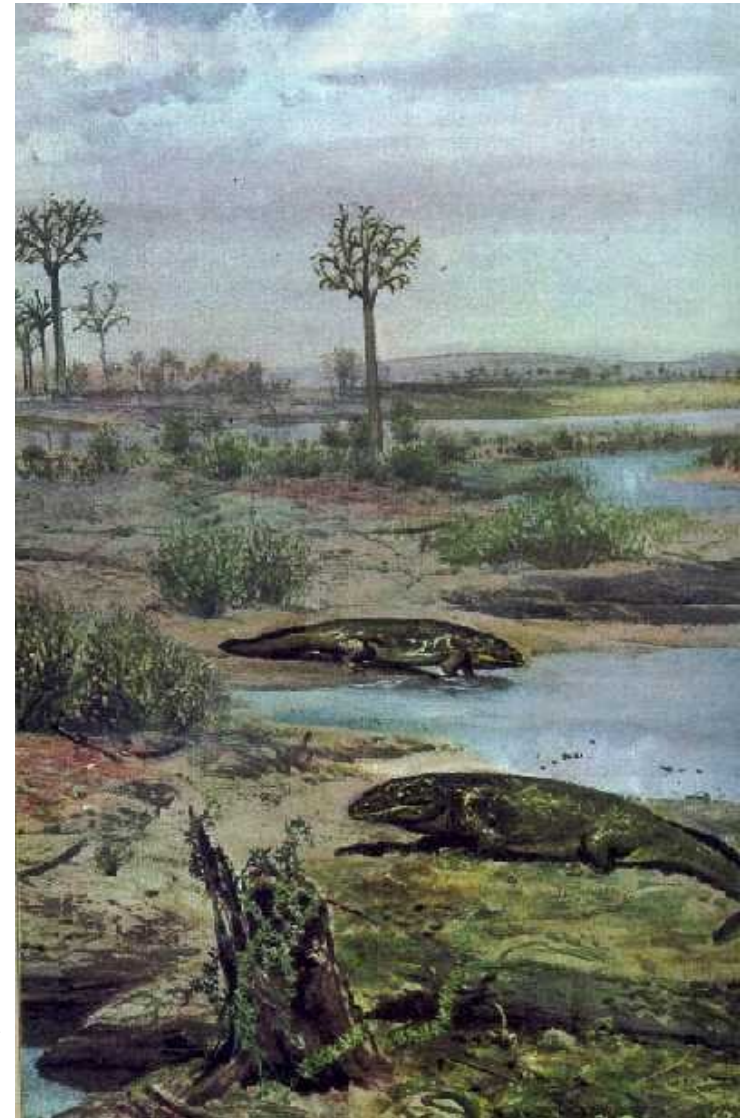
lebka



rekonstrukce

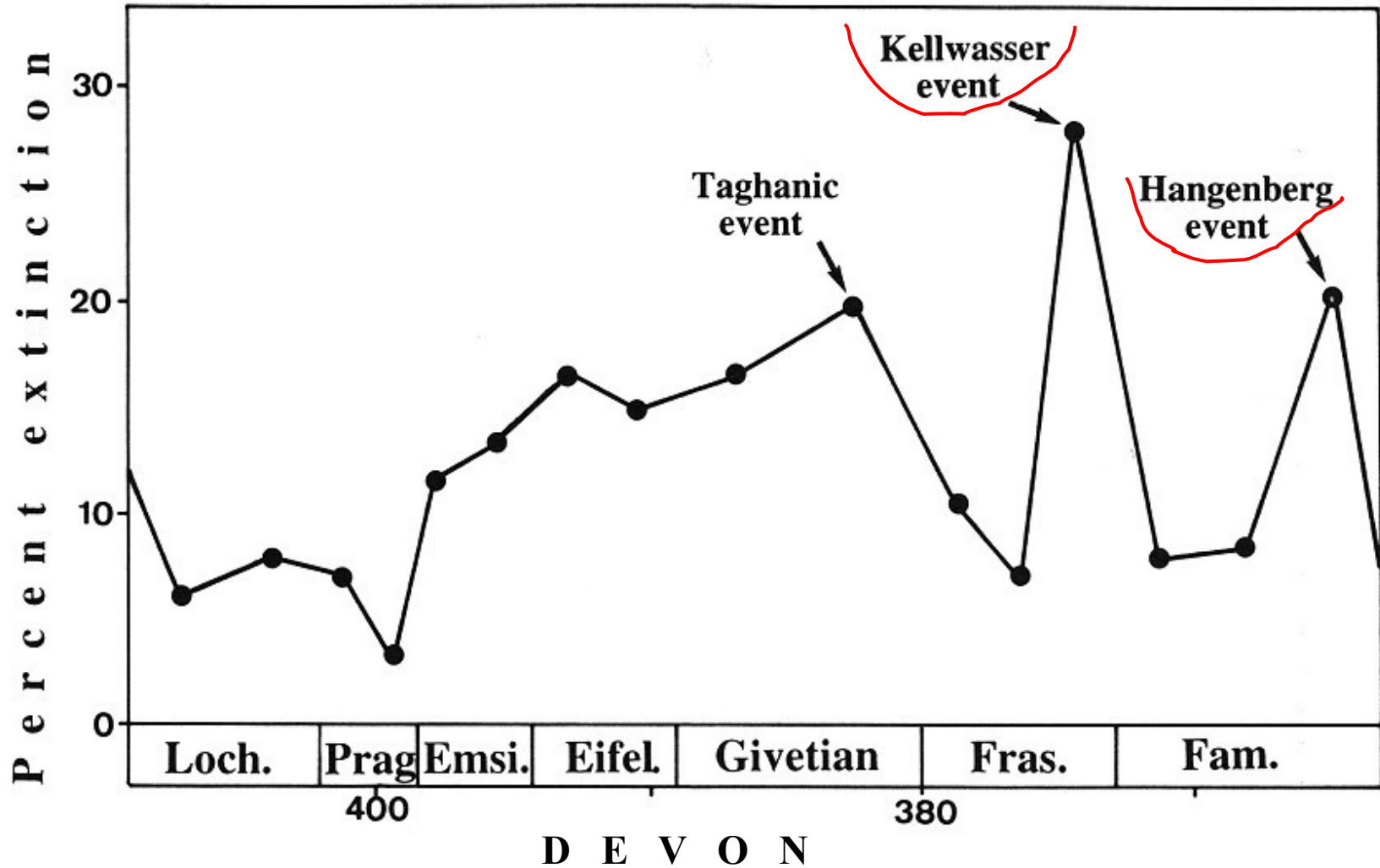
Acanthostega, sv. devon,
Grónsko

**Dvě interpretace příbřežních oblastí
svrchního devonu**

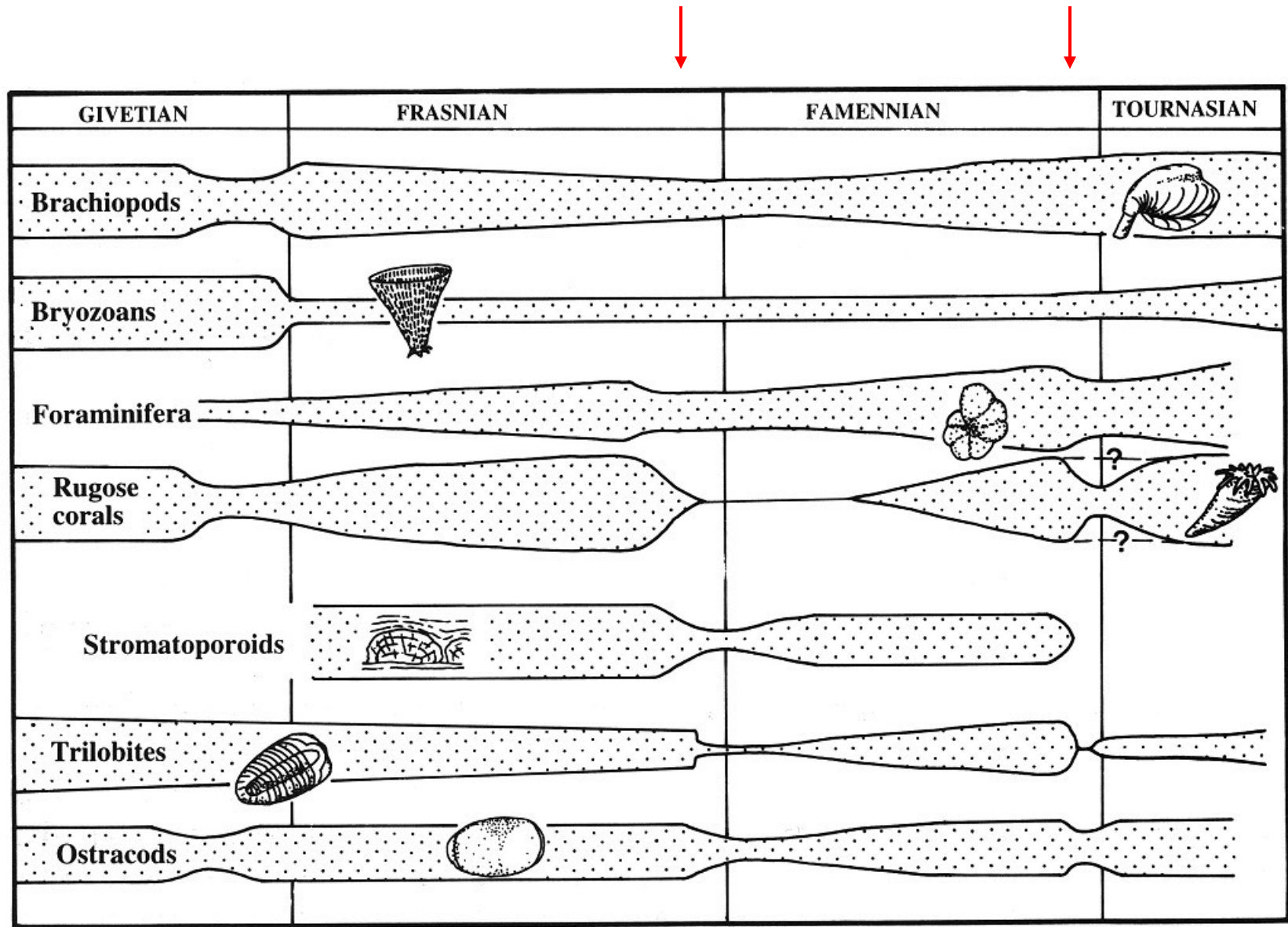


Ichthyostega

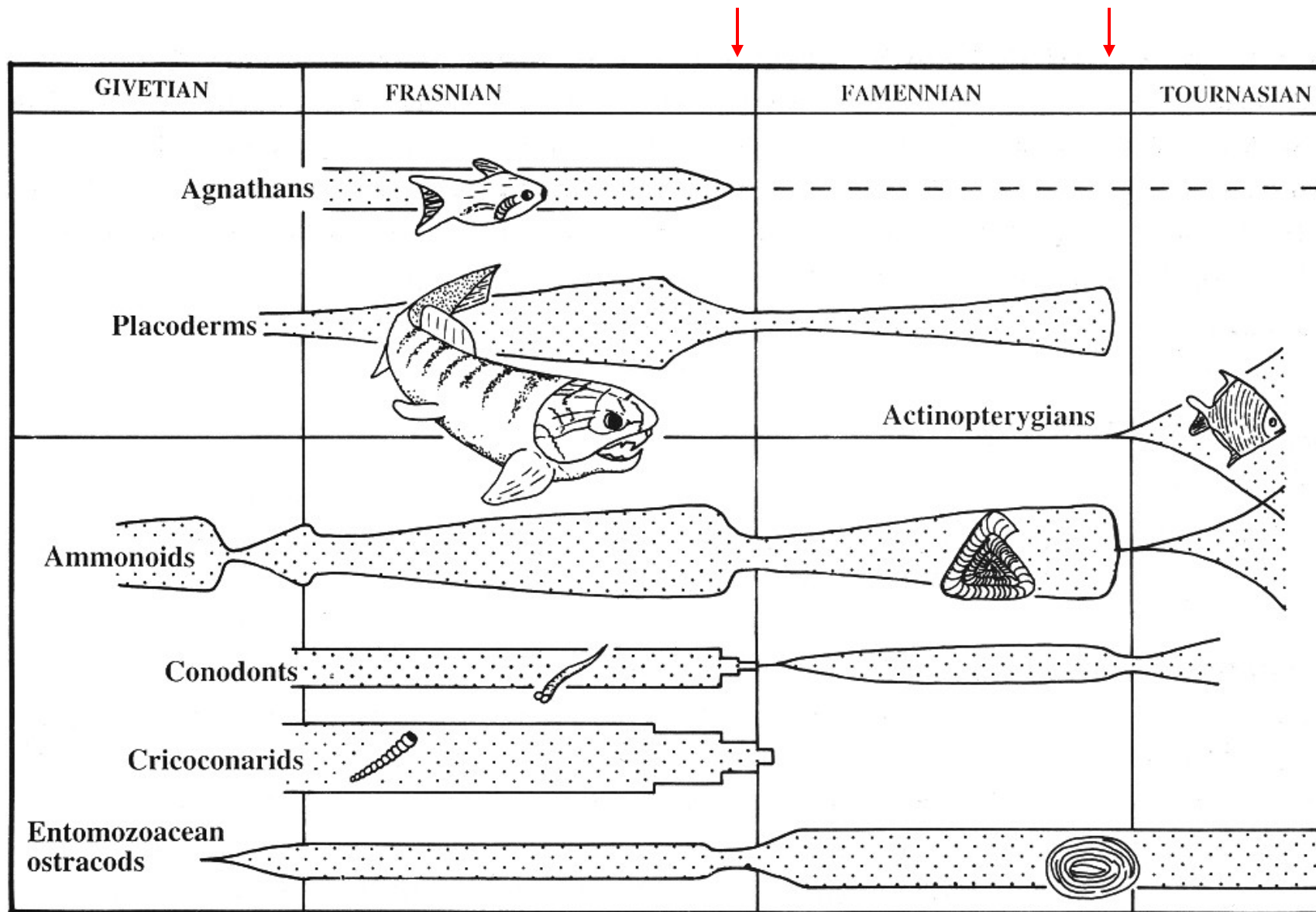
Vymírání mořských rodů (v %) během jednotlivých stupňů devonu – 2 výrazné piky ve svrchní devonu



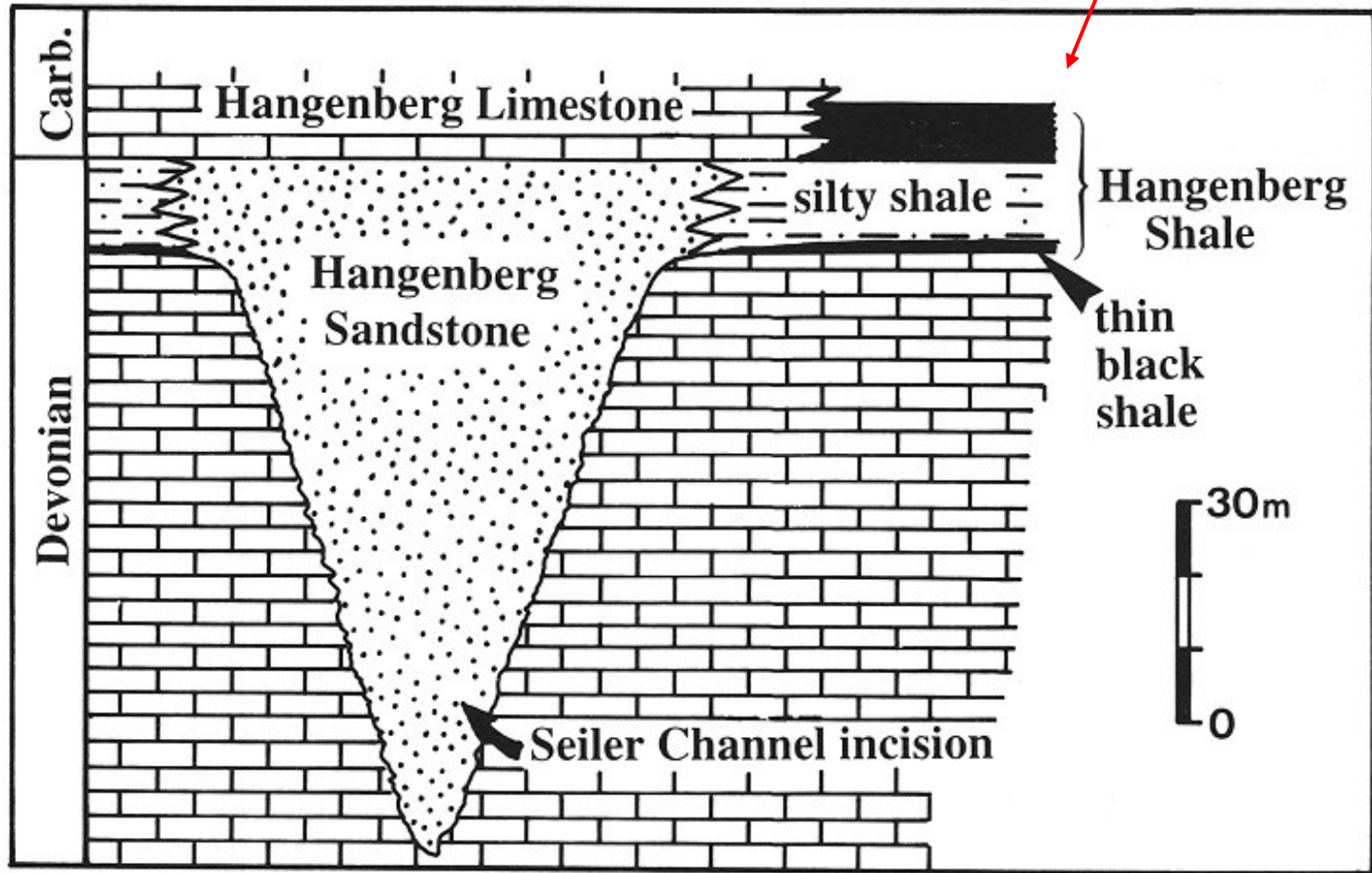
Souhrnný diagram pro změny diverzity bentických skupin ve svrchní devonu



Souhrnný diagram změn diverzity pelagických skupin ve svrchním devonu



**Černé hangenbergské břidlice (anoxie), v nejvyšším devonu a na bázi karbonu
Rýnského břidličného pohoří (Německo)**



		Reported Ir anomalies	Possible impact craters	Other impact evidence	
karbon	TOURN.	<i>duplicata</i>		microspherules (China)	
		<i>sulcata</i>			
devon	FAMENNIAN	<i>praesulcata</i>	China	microspherules (China)	
				
		<i>crepida</i>	Australia, China	* Taihu Lake (China)	microspherules (China)
		<i>triangularis</i>	Belgium China?	* Siljan Ring (Sweden)	microspherules? (Belgium)
		<i>linguiformis</i>			
		<i>gigas</i>			
FRASNIAN		<i>asymmetricus</i>			
		<i>punctata</i>	USA	shocked quartz and Alamo breccia (USA)	

Stratigrafická pozice různých dokladů bolidů (impakty) okolo hranice devon/karbon (Hallam et Wignall, 1997)

Vymírání koncem devonu:

Datace: ~365 Ma (mezi stupni frasn a famen),

Ráz: dlouhotrvající krize, řada postupných redukcí diverzity četných skupin během několika milionů let. Profily kolem hranice frasn/famen jsou velmi dobře známé a stratifikované (konodontová fauna). Závěr krize ~ 300.000 let.

Třetí nejsilnější event (za P/T a sv. Or):- mizí 86 % amonitů, brachiopodů, trilobitů
- zastavil se růst útesů

Doklady: - na hranici Fr/Fa exkurze křivky delta C13, pokles prudký vzrůst delta S34,
- ukládání černých břidlic => anoxie na dně moří + nízký obsah O2 v prostředí, anoxie je vázána na eustaticky vysokou hladinu oceánu,
- k hranici Fr/Fa se vztahují i dva krátery (Švédsko, Quebec) = impakty, pro které svědčí i mikrotektity v Belgii, v Číně a Austrálii iridiové anomálie

Toto vymírání – v podmínkách vysoké teploty (viz vysoká úroveň delta O18) – „green-house“

Závěr: Postupné vymírání vlivem stavu planety (přehřátí + anoxie),
terestrické příčiny doplněné impaktem 1 – 2 bolidů,
silný vliv především na mořské bezobratlé (zvláště útesotvorné)



Použité prameny:

- Benton, M.J., 1997: Vertebrate Palaeontology. – Chapman & Hall, pp.452. London.
- Courtillot, V. , 1999: Evolutionary Catastrophes, The Science of Mass Extinction. – Cambridge University Presss, pp.173, Cambridge (UK).
- Gould J.S. (ed.), 1998: Dějiny planety Země. – Knižní klub, Columbus, pp. 256, Praha.
- Hallam, A., Wignall, P.B., 1997: Mass Exctinctions and their Aftermath. – Oxford Univ. Press, pp. 320. Oxford.
- Kalvoda, J., Bábek, O., Brzobohatý, R., 1998: Historická geologie. – UP Olomouc, pp. 199. Olomouc.
- Lovelock, J., 1994: Gaia, živoucí planeta. – MF, MŽP ČR, Kolumbus 129, pp. 221. Praha.
- Margulisová, L., 2004: Symbiotická planeta, nový pohled na evoluci. – Academia, pp. 150. Praha.
- Paturi, F. X., 1995: Kronika Země. - Fortuna Print, pp. 576. Praha.
- Pálfy, J., 2005: Katastrophen der Erdgeschichte – globales Aussterben ? – Schweizerbart. Ver. (Nägele u. Obermiller), pp. 245, Stuttgart.
- Pokorný, V. a kol., 1992: Všeobecná paleontologie. – UK Praha, pp. 296. Praha.
- Raup, D.M., 1995: O zániku druhů. – Nakl. LN, pp.187. Praha.

Internet – různé databáze (především obrazová dokumentace)