

**Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta**

Geologie
Geobiologie



Bc. Oleksandra Chernomorets

Vliv stálezelenosti vs. opadavosti u rostlin v teplých obdobích vyšších zeměpisných šířek na strukturu dřeva: případová studie ze svrchní křídy ostrova James Ross (Antarktický poloostrov)

Impact of being evergreen or deciduous on the wood anatomy of the trees in polar regions during the warm geological period: case study from Upper Cretaceous of the James Ross Island (Antarctic Peninsula)

Diplomová práce

Vedoucí diplomové práce: doc. RNDr. Jakub Sakala, Ph.D.

Konzultanti diplomové práce: doc. RNDr. Jiří Kvaček, CSc., Mgr. Radek Vodrážka, Ph.D.

Praha 2019

Prohlášení:

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

V Praze, 22.08.2019

Podpis

Poděkování

Především bych chtěla poděkovat svému školiteli doc. RNDr. Jakubovi Sakalovi, Ph.D., bez kterého by tato práce nevznikla. Děkuji mu za jeho trpělivost, ochotu pomáhat z jakýmkoliv problémem vzniklém během psaní diplomové práce, věnování čas během školního roku a během prázdnin, konstruktivní připomínky, odborné rady a gramatickou korekturu mého pořad nedokonalého českého jazyka. Dále bych ráda poděkovala Mgr. Radkovi Vodrážkovi, Ph.D. z České geologické služby za odborné konzultace geologické části moje diplomové práci, přístup k materiálům a pomoc při tvorbě geologické mapy regionu. Chtěla bych taky poděkovat doc. Mgr. Václavu Tremlovi, Ph.D. z katedry fyzické geografie a geoekologie za odborné rady k interpretaci výsledku, cenné připomínky a poskytnutou literaturu.

Za podporu a opravu gramatických chyb bych chtěla zvlášť poděkovat svým blízkým, kamarádům a spolužačkám za jejich trpělivost a věnovaný čas.

Abstrakt

Změny prostředí v důsledku globálního oteplování a jejich následky jsou podstatnou a široce studovanou otázkou. Křídové polární ekosystémy nemají v dnešní době obdobu. Proto takové ekosystémy představují unikátní možnost pro studium extrémních prostředí a organismů se specifickými adaptacemi na ně. Příslušné ekosystémy mohou mít klíčový význam pro pochopení možných budoucích změn na naší planetě.

Diplomová práce se věnuje otázce strategie adaptace suchozemských rostlin v období pozdní křídy: stálezeleností a opadavostí. Studovaný materiál pochází z oblasti Brandy Bay a Crame Col na ostrově Jamese Rosse u Antarktického poloostrova a byl sbírán v souvislém sledu profilů od souvrství Kotick Point po souvrství Santa Marta (cenonam až kampán). Ze studovaných 55 vzorků fosilních dřev bylo vybráno a systematicky popsáno pět typických taxonů jehličnanů pro dané geologické období a oblast: *Agathoxylon kellerense*, *Agathoxylon antarcticus*, *Araucarioxylon chapmanae*, *Podocarpoxyton multiparenchymatosum* a *Phoroxylon* sp.

Agathoxylon kellerense (vzorek číslo AN34) byl vybrán pro detailní analýzu a zjištění strategie adaptace jehličnanů na základě anatomické stavby letokruhů. Metodou stanovení strategie adaptace rostliny (procentuální zmenšení buněk; procentuální zastoupení letního dřeva; RMI; náklon CSDM křivky) bylo zjištěno, že *Agathoxylon kellerense* je stálezelenou rostlinou s pravděpodobnou dobou udržování olistění 3 až 5 let. Z dalších pozorování na letokruzích byly stanoveny výrazně se rok od roku střídající okolní podmínky, náhlý přechod od polárního dne k polární noci. Přítomnost nepravých letokruhů na konci vegetační periody podporuje hypotézu o sušších podmínkách během vegetační periody.

Na základě studovaných vzorků a již publikované literatury jsem dospěla k závěru, že na přelomu rané a pozdní křídy v oblasti Antarktického poloostrova převažovaly stálezelené jehličnany. Během pozdní křídy byla tato flóra částečně nahrazena opadavými formami, což nepochybně souvisí s postupnou radiací krytosemenných rostlin. V důsledku během pozdní křídy dominoval v oblasti Antarktického poloostrova smíšený les. Jako v jiných prostředích, měla i ve specifických oblastech s vysokou zeměpisnou šířkou každá strategie adaptace (stálezelenost, opadavost) svoje výhody a nedostatky, a tím pádem i výhodu pouze za určitých podmínek.

Klíčová slova: Antarktida, křída, anatomie dřeva, letokruhy, stálezelenost, opadavost, adaptace

Abstract

Global warming and its influence on the environment has become a popular and widespread issue. Nowadays, an analogy of a high latitude ecosystem during the greenhouse type of climate does not exist. The Cretaceous polar ecosystem gave us a unique possibility of understanding these extreme ecosystems and the specific adaptations of organisms to these conditions. Such types of ecosystem are crucial for a better understanding of possible future climate changes.

This thesis focusses on the adaptation strategies of land plants during the Late Cretaceous in the Arctic peninsula. The land plants responded to these specific solar conditionals in two different ways: evergreen or deciduous. The fossil material for this study comes from Brandy Bay and Crame Col, James Ross Island, Antarctic. The material was collected in a continuous sequence from Kotic point to Santa Marta Formation (Cenomanian – Campanian). A detailed and systematic analysis was performed on five out of fifty-five samples that well represented the studied region and age: *Agathoxylon kellerense*, *Agathoxylon antarcticus*, *Araucarioxylon chapmanae*, *Podocarpoxyton multiparenchymatosum* and *Phoroxylon* sp.

Based on the detailed study of *Agathoxylon kellerense* (sample number AN34) wood anatomy and growth rings structure, adaptation strategies were determined. *Agathoxylon kellerense* was determined as an evergreen plant with leaf retention times presumably between three and five years. The methods employed for determination of the growth strategy were: percentage diminution, percentage latewood, RMI and CSDM skewed. Further observations of growth rings show distinct fluctuations in year-to-year conditions, a sharp transition from polar day to polar night. Presence of false rings supports the hypothesis of the dryer conditions at the end of the vegetation period.

Based on this and earlier studies predominantly evergreen conifers during the Middle Cretaceous in the Antarctic peninsula region could be expected. This evergreen flora was partially replaced by deciduous forms due to the gradual radiation of angiosperms during the Late Cretaceous. By the end of the Late Cretaceous, a mixed polar forest in the Antarctic peninsula region can be expected. Both adaptation strategies to specific solar conditions have some advantages and disadvantages, and in certain circumstances is one more profitable than the other.

Keywords: Antarctica, Cretaceous, wood anatomy, grow rings, evergreen, deciduous, adaptation strategy

Obsah

1. ÚVOD	7
2. MATERIÁL A METODY	8
3. GEOLOGICKÁ STAVBA REGIONU	10
4. ANATOMICKÁ STAVBA DŘEVA	15
MERISTÉMY	16
VODIVÁ PLETIVA.....	17
LETOKRUHY.....	19
DŘEŇOVÉ PAPSRY.....	22
PRYSKYŘIČNÉ KANÁLKY	24
KŘÍŽOVÁ POLE	24
AXIÁLNÍ DŘEVNÍ PARENCHYM.....	25
5. KLIMATICKÉ PODMÍNKY BĚHEM POZDNÍ KŘÍDY	26
6. SLOŽENÍ ANTARKTICKÉHO LESA BĚHEM POZDNÍ KŘÍDY	29
7. STÁLEZELENOST VS. OPADAVOST	31
8. VÝSLEDKY	33
SYSTEMATICKÁ PALEOBOTANIKA.....	33
VLIV PROSTŘEDÍ A DOBY UDRŽOVÁNÍ OLISTĚNÍ NA STRUKTURU DŘEVA (LETOKRUHŮ)	47
OMEZENÍ DANÉ ZACHOVÁNÍM FOSILNÍHO DŘEVA.....	52
9. DISKUSE	53
10. ZÁVĚR	55
11. SEZNAM LITERATURY	56
12. PŘÍLOHY	64
FOTOTABULE 1.....	64
FOTOTABULE 2.....	65
FOTOTABULE 3.....	66
FOTOTABULE 4.....	67
FOTOTABULE 5.....	68
DOKUMENTAČNÍ FOTKY MAKROVZORKŮ	69

1. Úvod

V důsledku globálního oteplování jsou změny prostředí a jejich následky v současné době podstatnou, aktuální a široce studovanou otázkou. Na tyto změny nejcitlivěji reagují ekosystémy polárních regionů. Pro pochopení možných budoucích změn má studium polárních regionů v obdobích skleníkového typu klimatu klíčový význam. Za jedno z takových období je považované období pozdní křídy s teplým, humidním klimatem a zimními teplotami neklesajícími pod bod mrazu. Takové ekosystémy nemají v dnešní době obdobu a představují unikátní možnost pro studium extrémních prostředí a organismů se specifickými adaptace na tato prostředí.

Široký paleobotanický záznam z ostrova Jamese Rosse (Antarktický poloostrov) potvrzuje, že za příhodných klimatických podmínek během pozdní křídy, byla tato oblast bohatě pokryta vegetací, která se ale musela přizpůsobit specifickému světelnému režimu. Na extrémní podmínky prostředí křídová vegetace reagovala dvěma možnými způsoby adaptace vzhledem k olistění stromovitých typů suchozemských rostlin: stálezeleností nebo opadavostí. Zvolená strategie adaptace na půl roku dlouhé, ale teplé polární noci měla svoje výhody a nedostatky a zanechala anatomické stopy na fosilním dřevu příslušné rostliny.

Tato diplomová práce se zabývá zkamenělými dřevy z několika lokalit různého křídového staří (cenonam až kampán) z oblasti Brandy Bay a Crame Col na ostrově Jamese Rosse u Antarktického poloostrova. Materiál byl sbírán v souvislém profilu od souvrství Kotick Point po souvrství Santa Marta při expedici roku 2010 doc. RNDr. Jakubem Sakalou, Ph.D. a Mgr. Radkem Vodrážkou, Ph.D. a má dobrou vypovídající hodnotu o druhovém složení vegetace v průběhu skoro celé pozdní křídy. Výzkum je především zaměřen na systematické postavení a popis vybraných vzorků dřev, strategii adaptace suchozemských rostlin (stálezelenost vs. opadavost) a vliv doby udržování olistění na strukturu dřeva.

2. Materiál a metody

Pro teoretickou část této práce byla použita dosud publikovaná vědecká zahraniční literatura a byla řádně citována dle standardů periodika Bulletin of Geosciences.

Pro praktickou část byl použit materiál přivezený J. Sakalou a R. Vodrážkou z expedice na ostrov Jamese Rosse (Antarktický poloostrov). Materiál byl pečlivě a důkladně sbírán v severní části ostrova v oblasti Brandy Bay a Crame Col (Obr. 1). Každé nalezené fosilní dřevo dostalo svoje rozlišovací číslo podle referenčního bodu a místo jeho nálezu (souvrství, GPS souřadnice) bylo zadokumentováno do expedičního deníku. Fosilní dřeva patří mezi nejčastěji se vyskytující fosilie v severní části ostrova (Obr. 2). Následně byl materiál transportován do České republiky a uložen ve sbírkách České geologické služby.

Část materiálu byla zkoumána makroskopicky pod binokulární lupou LECIA EZ5 pro zajištění jejich stavu zachování. Z vybraných 55 dřev, které byla v dostatečné kvalitě zachování, byly v laboratoři České geologické služby udělány výbrusy ve třech základních řezech (transverzální, radiální a tangenciální). Vzorky vhodné pro studium pod optickým mikroskopem byly vybrány a detailně prozkoumány pod mikroskopem Olympus BX 51. Důležité anatomické znaky byly vy-



Obr. 1 Průběžné profilování v souvrství Hidden Lake, jižně od stanice Johanna Gregora Mendela Foto: R. Vodrážka, 2010



Obr. 2 Zkamenělý kmen stromu: jižně od Crame Col, souvrství Santa Marta. Foto: R. Vodrážka, 2010

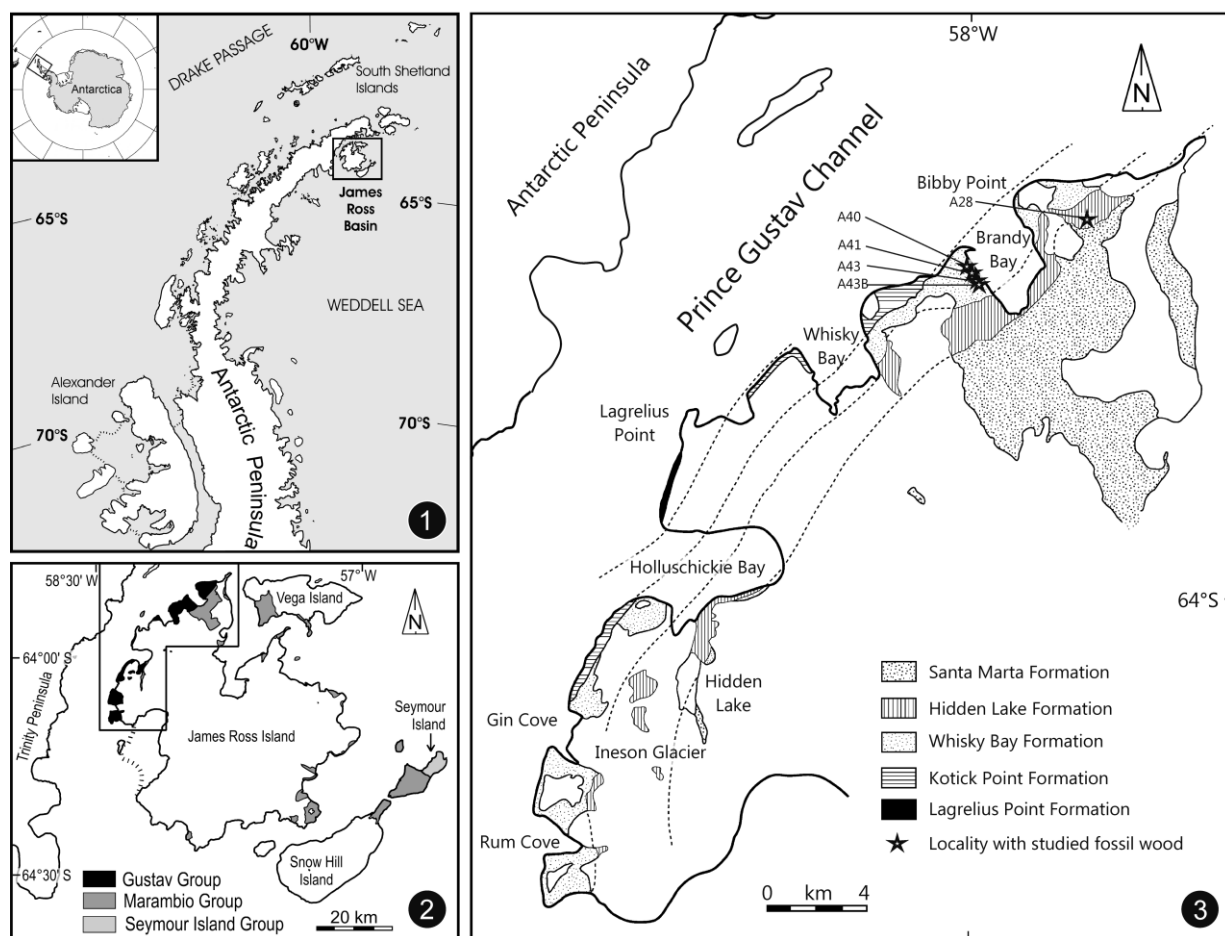
foceny pomocí fotoaparátu Olympus DP 73 nainstalovaným na mikroskopu. V programu Quick-PHOTO MICRO 3.0 bylo následně přidáno měřítko. Popisy anatomických elementů byly zpracovány podle Richtera *et al.* (2004) a Gandelové *et al.* (2009). Na základě pozorovaných znaků byly vybrané vzorky taxonomicky popsány a zařazeny. Nákresy z praktické části byly udělány ručně podle znaků pozorovaných v mikroskopu a následně upraveny v programu Adobe Photoshop CS5. Fototabule byly upraveny a sesazeny ve stejném programu.

Pro dendrochronologické účely byly na transverzálním řezu měřené šířky letokruhů, počty buněk v letokruzích, počty buněk letního dřeva a radiální průměr buněk jarního a letního dřeva (byly měřeny tři vedle sebe jdoucí řady tracheid v každém letokruhu), vše pod optickým mikroskopem Olympus BX 51. Vzhledem k zachování vzorků, respektive jejich deformacím, musely být standartní dendrochronologické metody upraveny, nebo je nebylo možné použít. Pro tvorbu grafů byly použity programy Microsoft Excel, Prism 8 a Adobe Photoshop CS5.

3. Geologická stavba regionu

Studovaný materiál pochází ze severní části ostrova James Ross (oblast Antarktického poloostrova) (Obr. 3). Podle Elliota (1988) patří studované území do pánve Jamese Rosse s uloženinami mezozoického až kenozoického staří, jiní autoři (např. Hathway 2000) toto území zařazují do velké sedimentační pánve Larsen, která se nachází na východ od severní části Antarktického poloostrova. Pánev patří mezi sedimentární pánve Jižní Ameriky a Antarktidy a je umístěna na kontinentálním svahu. Larsenova pánev vznikala jako zaoblouková pánev v juře na divergentním rozhraní litosférických desek během prvních fází rozpadu Gondwany. Do pánve patří mezozoické až kenozoické uloženiny a jejich mocnosti nabývají 3–4 km na západní straně pánve a až 4–6 km na východní straně. Západní a severní hranice pánve korelují s hranicí ostrovního oblouku; východní hranice korelují s hranicemi kontinentálního svahu; jižní hranice jsou na 69° j. š., ale podle Macdonald & Butterworth (1990) může pánev být rozsáhlejší směrem na jihovýchod (Hathway 2000).

Na základě vystupujících hornin a porovnání vývoje Larsenovy pánve s jinými pánvemi



Obr. 3 1 – mapa ukazující umístění ostrova James Ross na Antarktickém poloostrově; 2 – zjednodušená geologická mapa ostrova James Ross s přílehlými ostrovy: Gustav, Marambio a Seymour; 3 – detail zjednodušené geologické mapy ukazující křídové uloženiny na severozápadě ostrova Jamese Rosse s označením lokalit nálezů studovaných fosilních dřev (viz Tab. 1); tečkované čáry ukazují hranice vrstev (upraveno podle: Vodrážka & Crame 2011; Sakala & Vodrážka 2013; Ineson *et al.* 1986)

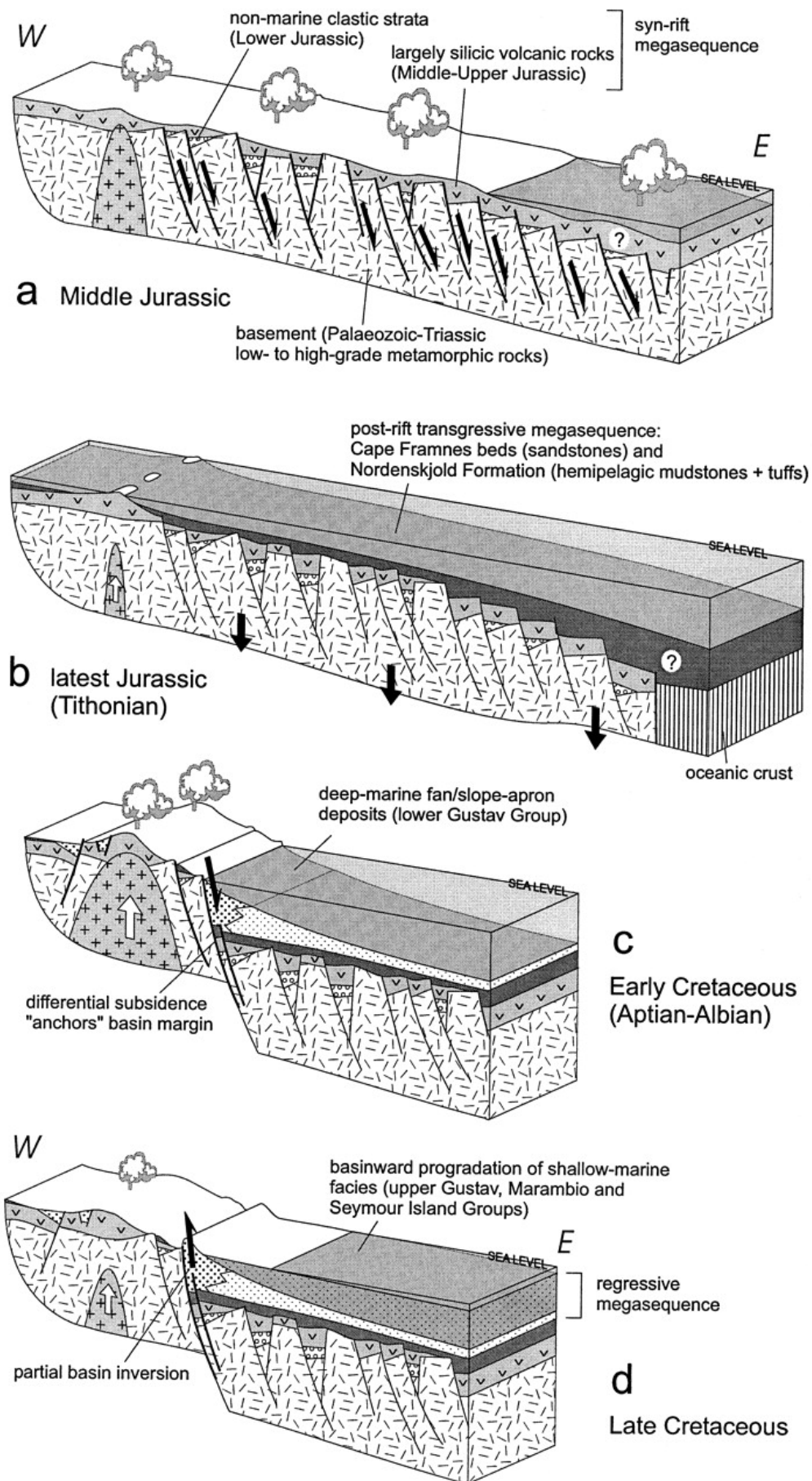
na jihozápadě rozpadající se Gondwany, může být horninový sled Larsenovy pánve rozdělen do několika megasekvencí. Hranice pro tyto megasekvence vytvářejí základní změny geometrie pánve. Za hlavní faktor ovlivňující vývoj pánve je považována regionální tektonika a vulkanismus s ní spojovaný (Hathway 2000).

Podloží sedimentární pánve tvoří metamorfované horniny karbonského až triasového stáří na západě a silurského stáří na jihu. Jurské kontinentální uloženiny spolu s extruzivními horninami vytvořily syn-riftové megasekvence (Obr. 4 A). Po prvním nemagmatickém rozšíření pánve následuje rozšiřování spojené s hojným, na silikáty bohatým vulkanismem (Hathway 2000). Pozastavení vulkanické činnosti vedlo k zpomalení sedimentace a následné mořské transgresi (Obr. 4 B). V tuto dobu (kimmeridge až spodní berias) se ukládaly sedimenty do post-riftové megasekvence, reprezentované převážně hemipelagickými jílovcí. Tato megasekvence představuje období klidu a přechodu od kontinentálního riftingu k převládajícímu vývoji vulkanického oblouku a s tektonickými změnami spojenými se subdukcí kontinentálního okraje. Částečný horninový záznam z období beriasu až baremu naznačuje, že regresivní megasekvence se mohla vyvinout dříve v tomto časovém úseku jako výsledek subsidence pánve a vyvíjecího se vulkanického oblouku Antarktického poloostrova. Jižní část Larsenovy pánve v důsledku přibližování k Weddellovu moři byla zdeformovaná (Hathway 2000). Další megasekvence (apt až eocén) je charakterizovaná vznikem hrubozrnného, hlubokovodního, okrajového, klastického sedimentu na okraji pánve v oblasti ostrova Jamese Rosse (Ineson 1985; Hathway 2000) (Obr. 4 C, D). Zvýšení množství sedimentu na obr. 4 D je spojováno s vyzdvižením vulkanického oblouku na začátku křídy (Hathway 2000).

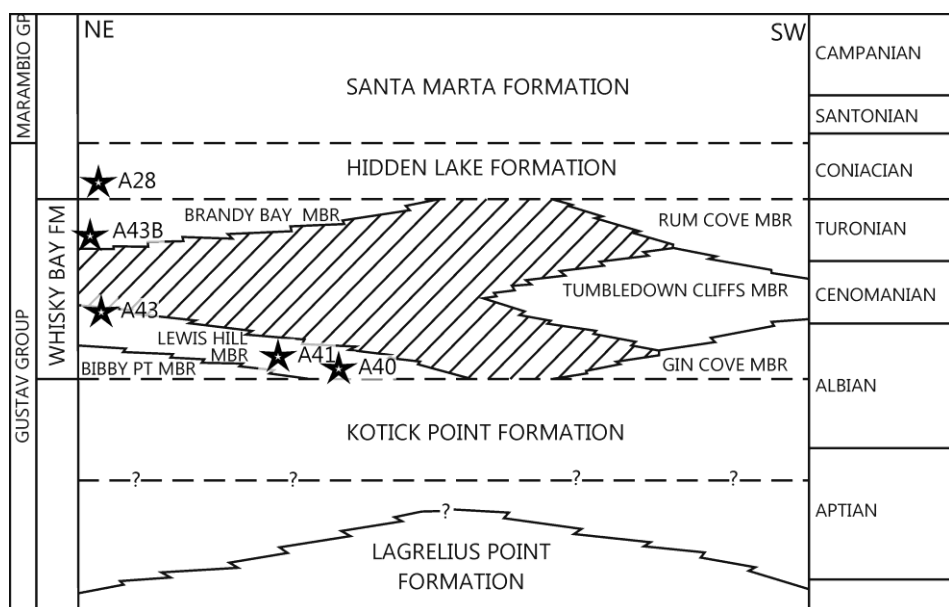
Ostrov Jamese Rosse v období pozdní křídy a eocénu se nacházel mezi 59° a 62° j. š. (Lawver *et al.* 1985). Studované vzorky pocházejí z uloženin v severní části ostrova, které patří do litologické skupiny Gustav (Obr. 3, 5). Tato litologická skupina je umístěna na severozápadním pobřeží ostrova Jamese Rosse a je protažena od mysu Lachmann do mysu Obelisk. Největších mocností skupina nabývá v oblasti zálivu Brandy, až 2300 m (Ineson *et al.* 1986). Tato skupina se skládá především z mořských konglomerátů, brekcí, pískovců a jílovců. Do skupiny Gustav patří souvrství Lagrelius Point, Kotick Point, Whisky Bay a Hidden Lake (Obr. 3, 5).

Souvrství Lagrelius Point reprezentují tmavé konglomeráty a slepence, v menší míře jsou zastoupeny pískovce. Mocnost souvrství Lagrelius Point není známa a je odhadována na 500 m (Ineson *et al.* 1986).

Souvrství Kotick Point vystupuje v oblasti mysu Stoneley a táhne se úzkou příbřežní čarou od mysu Kotick na jih k údolí Lost. Souvrství je reprezentováno mocnými sledy jemnozrnných pískovců, jílovců a prachovců. Pro jiné části souvrství Kotick Point jsou typické nevytříděné brekcie a konglomeráty. Souvrství nabývá mocnosti 285 m u mysu Kotick (Ineson *et al.* 1986).



Obr. 4 Schematická ukázka vývoje severní části pánve Larsen od jury do svrchní křída (Hathway 2000)



Obr. 5 Stratigrafická tabulka s křídovými uloženinami ostrova Jamese Rosse; hvězdičkami jsou označeny studované lokality (viz Tab. 1) (upraveno podle: Vodrážka & Crame 2011; Sakala & Vodrážka 2013; Crame *et al.* 2006)

Souvrství Whisky Bay nasedá na souvrství Kotick Point a z jihovýchodu je ohraničeno souvrstvím Hidden Lake. Horninový sled souvrství představují hrubozrnné sedimenty (slepence a pískovce) a tenké vrstvy jílovců. Na severovýchodě ostrova v souvrství Whisky Bay můžeme rozlišit několik lokálně vydělených vrstev: vrstvy Bibby Point, vrstvy Lewis Hill a vrstvy Brandy Bay. Vrstvy Bibby Point (80 m) jsou dobře vyvinuty v oblasti mysu Bibby a na jižní straně zátoky Brandy. Jsou reprezentovány tmavými pískovci se slepenci. Vrstvy Lewis Hill (mocnost 400–500 m) vystupují kolem mysu Bibby, vrchu Lewis a na jižní straně zátoky Brandy. Litologicky jsou vrstvy Lewis Hill hrubozrnné pískovce s konglomeráty a vzácnými vrstvami jílovců. Vrstvy Brandy Bay (mocnost 200–400 m) můžeme nalézt na jižní straně zátoky Brandy a jedná se o brekcie, konglomeráty a hrubozrnné pískovce s polohami jílu ve spodní části, a jílovci s polohami jemnozrnných pískovců. Souvrství Whisky Bay dosahuje mocnosti 950 m v oblasti zátoky Brandy (Ineson *et al.* 1986).

Souvrství Hidden Lake kopíruje hranice souvrství Whisky Bay. Toto souvrství je především tvořeno střídajícími se hrubozrnnými a jemnozrnnými pískovci postupně přecházejícími v navětralé zelené nebo oranžově-hnědé prachovce. Souvrství Hidden Lake nabývá mocnosti kolem 400 m v oblasti jezera Hidden (Ineson *et al.* 1986).

Souvrství Santa Marta patří do litologické skupiny Marambio. Toto souvrství na ostrově Jamese Rosse vystupuje v oblastech Lachman Crags a Herbert Sound. Typickými horninami pro souvrství Santa Marta jsou tufy, jílovce, turbidity a pískovce (Olivero *et al.* 2004).

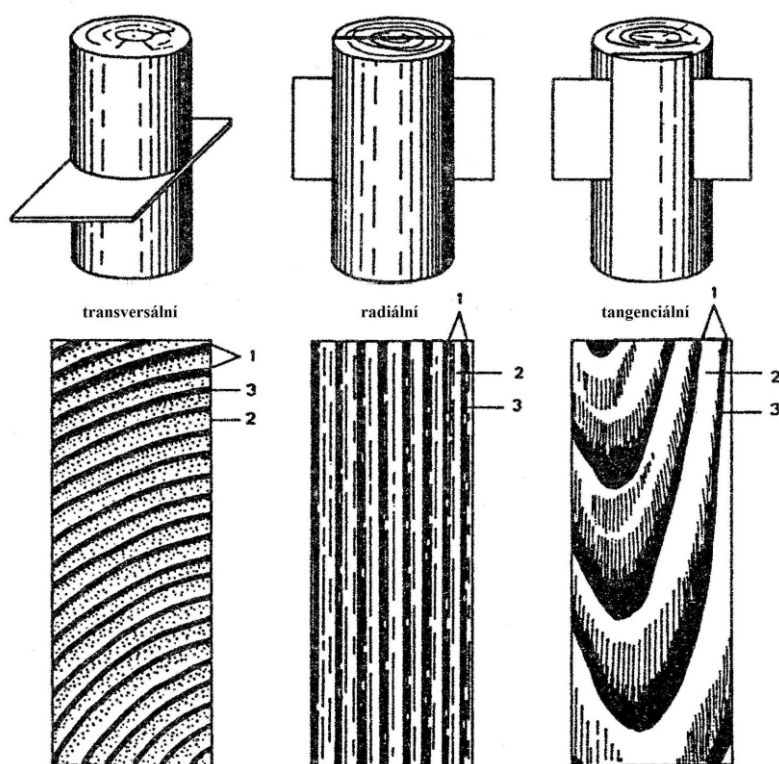
Číslo ČGS	Číslo lokality	Koordináty GPS (systém WGS 84)	Souvrství
AN34	A40	S63°50'27.0''W58°01'0 6.6'	Whisky Bay, vrstvy Lewis Hill
AN49	A43B	S 63°50'56.8'' W 58°00'5 1.2''	Whisky Bay, vrstvy Bandy Bay
AN18	A41	S63°50'39.2''W58°00'5 6.7''	Whisky Bay Fm., vrstvy Lewis Hill
AN40	A43	S63°50'52.00'' W58°00 '59.4''	Whisky Bay, vrstvy Lewis Hill
AN76	A28	S 63°48'39.9'' W57°52' 43.0''	Hidden Lake

Tabulka 1 Seznam studovaných dřev s inventárními čísly ČGS, lokalitami, GPS souřadnicemi a stratigrafickým zařazením

4. Anatomická stavba dřeva

Všechna rostlinná pletiva můžeme rozlišit na dělivá (meristémy) a trvalá. Trvalá pletiva bychom mohli dle funkce rozdělit na krycí, vodivá a základní. Vodivá pletiva vytvářejí spojitý systém pro rozvádění vody a v ní rozpouštěných živin, krycí pletiva pokrývají povrch rostlin a základní pletiva vyplňují prostor mezi těmito dvěma pletivy a plní například zásobovací, nebo fotosyntetickou funkci (Votrubová 1996). Ve fosilním záznamu většinou nepotkáváme v celku zachované struktury a pletiva. Do naší doby se dochovávají odolnější lignifikované části. Dřevo představuje rostlinné pletivo, jehož převážná většina buněčných elementů má zdřevnatělé – lignifikované buněčné stěny (Gandelová *et al.* 2009).

Anatomickou stavbu dřeva můžeme sledovat ve třech základních řezech: transverzálním, radiálním a tangenciálním. Každý řez je veden pod jiným úhlem k ose kmene a díky vrstevnaté stavbě kmene, s převahou podélně orientovaných vláknitých elementů, dovoluje pozorovat prostorové rozmístění jednotlivých anatomických elementů a struktur z různých úhlů (Obr. 6) (Gandelová *et al.* 2009).



Obr. 6 Tři základní řezy pro studium mikroskopických znaků dřeva. 1 – letokruh, 2 – jarní dřevo, 3 – letní dřevo (Gandelová *et al.* 2009)

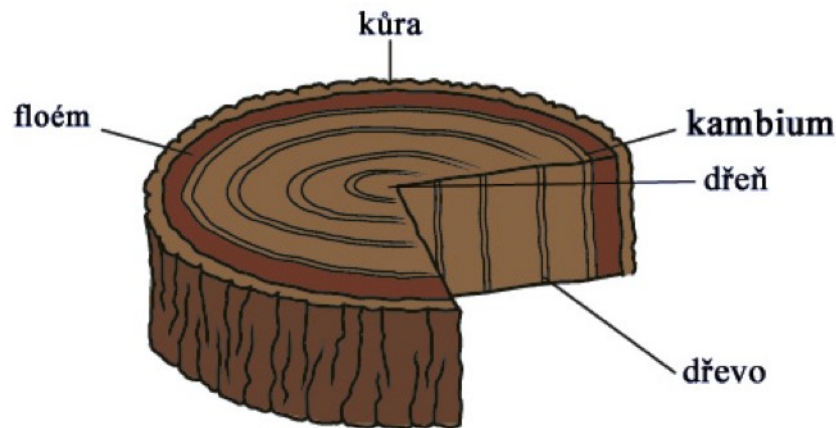
a) Transverzální řez – příčný řez prochází v rovině kolmé na svislou osu kmene.

b) Radiální řez – podélný řez vedený rovnoběžně s osou kmene, prochází středem kmene a letokruhy zde tvoří víceméně rovnoběžné pásy.

c) Tangenciální řez – podélný řez vedený rovnoběžně s osou kmene, ale na určité vzdálenosti od dřevě.

Směrem od obvodu kmene ke středu rozlišujeme kůru, kambium, dřevo a dřevě (Obr. 7) (Gandelová *et al.* 2009).

Dále budou popsána základní pletiva, struktury a elementy dřeva jehličnanů s důrazem na jejich význam při mikroskopické determinaci fosilních dřev a jejich taxonomický popis.



Obr. 7 Základní stavba stonku jehličnanů

Meristémy

Dělivá pletiva produkují nové buňky a tím umožňují růst rostliny. Buňky meristému jsou lokalizované v určitých ohraničených místech v rostlině a umožňují jí neukončený růst a možnost reakce růstovými změnami na proměnlivé vnější podmínky. Buňky, které se neustále dělí, označujeme jako iniciály. Rozlišujeme několik typů meristémů podle místa jejich umístění: apikální meristémy (lokalizované na vrcholu nebo apexu orgánu, kořene nebo prýtu); laterální meristémy (lokalizované na periferii orgánu); interkalární meristémy (lokalizované mezi již trvalými pletivy); bazální meristémy (lokalizované na bázi orgánu) (Votrubová 1996). Pro studium anatomie dřeva jsou podstatné laterální meristémy, hlavně kambium.

Kambium je tvořeno jednou vrstvou iniciálních buněk po obvodu stonku. Tyto buňky odpovídají za druhotné tloušťnutí jehličnanu po celou dobu existence rostliny. Za kambiální zónu označujeme vrstvu kambiálních buněk a jejich bezprostřední deriváty. Kambium během života rostliny produkuje sekundární pletiva: deuteroylém směrem ke středu kmene a deuterofloém směrem k obvodu kmene. Pro nahosemenné rostliny je typické homogenní složení deuteroylému, který je tvořen pouze tracheidami. Deuterofloém je tvořen především sítkovými buňkami, parenchymem a sklerenchymatickými buňkami. Svou periodickou činností kambium každoročně zabezpečuje radiální růst rostliny a je zodpovědné za tvorbu letokruhů (Votrubová 1996; Gandelová *et al.* 2009).

Dalším laterálním meristémem zodpovědným za růst rostliny do šířky je felogén. Felogén je druhotným pletivem, které se nachází pod pokožkou rostliny. Směrem ke středu kmene odkládá parenchymatické zelené buňky felodermu, směrem k obvodu stonku produkuje buňky korku (felemu) (Votrubová 1996).

Ve fosilním záznamu se běžně nezachovávají, ale pro pochopení fungování fyziologických procesů rostliny, zejména růstu a směru odkládání nových buněk, jsou dělivá pletiva velice podstatná.

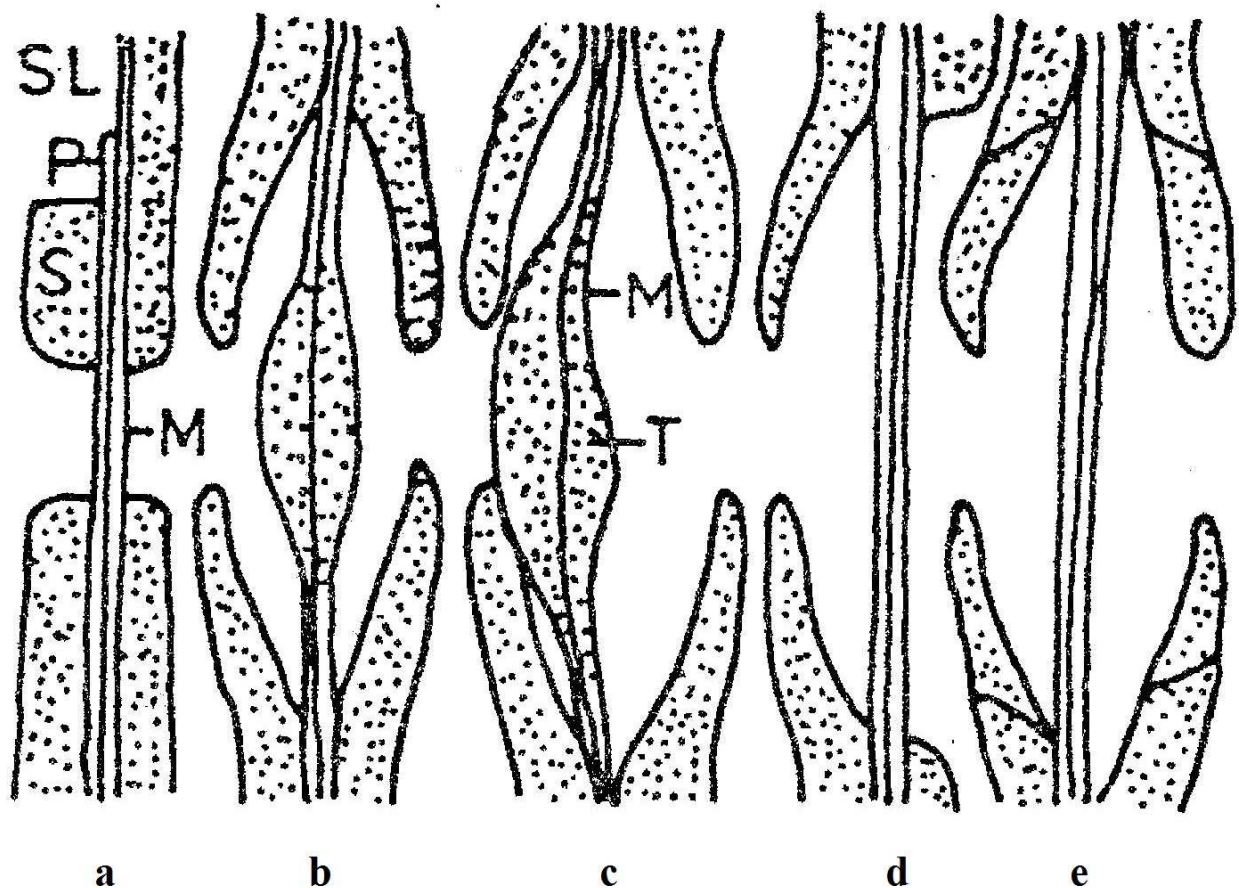
Vodivá pletiva

Vodivá pletiva slouží pro dálkový transport vody s rozpouštěnými živinami od kořene k listům a pro transport asimilátů od listů k ostatním orgánům. Rozlišujeme dva typy vodivých pletiv: xylém a floém. Jsou to pletiva složená z více typu buněk, které mohou mít nejenom vodivou funkci a taky funkci zásobní, mechanickou nebo sekreční. Vodivá pletiva mohou být primární a sekundární. První vznikají činností prokambia, druhé vznikají z kambia (Votrubová 1996).

Floém je vodivé pletivo určené především pro transport asimilátů od listu k ostatním orgánům. Kromě vodivých elementů – sítkových buněk najdeme ve floému parenchymatické a sklerenchymatické buňky. Sítkové elementy mají tvar dlouhých, úzkých na konci špičatých buněk (Votrubová 1996). Ve fosilním záznamu se floém zachovává velice zřídka. Kvůli aktivní bakteriální činnosti, v místech bohatých na sacharózu, se floém po odumření organismu rychle rozkládá.

Xylém je vodivé pletivo, které slouží především k transportu vody a v ní rozpouštěných organických a neorganických živin od kořene k listům a v radiálním směru, ale také plní funkci mechanickou. Tracheidy neboli cévice jsou základní vodivé elementy xylému jehličnanů. Jsou to úzké, protáhlé, buňky 2–6 mm dlouhé a asi 0,04 mm široké. S výjimkou posledního letokruhu rostoucího stromu, jsou tracheidy mrtvé buňky se zdřevnatělými buněčnými stěnami. Tracheidy mohou tvořit až 95% celkového objemu dřeva (Votrubová 1996; Gandelová *et al.* 2009). Pro účinnější transport vody s rozpouštěnými minerálními látkami a plyny mezi vodivými elementy, vznikají nerovnoměrně ztloustlá nebo ztenčená místa na sekundárních stěnách tracheid: jednoduché (tečky) a dvůrkaté ztenčeniny (dvojtečky) (Obr. 8).

Pod pojmem tečky se rozumí místa na buňce, kde se nevytvořila sekundární buněčná stěna. Na radiálním nebo tangenciálním řezu uvidíme tečky jako kruhové nebo elipsovité struktury, které se na průřezu jeví jako jemné kanálky. Dvojtečky jsou charakteristické pro tracheidy. Na radiálním řezu vidíme dvojtečku jako dvě soustředné kružnice. Dvojtečky jsou tvořené primární stěnou a střední lamelou, nad kterými se překlene v podobě polokoule s otvorem uprostřed (porus) sekundární stěna (Gandelová *et al.* 2009). Střední část dvojtečky se nazývá torus, mezikruží mezi okrajem toru a celé ztenčeniny – margo (Obr. 8) (Votrubová 1996).



Obr. 8 Typy ztenčenin buněčných stěn tracheid: a – jednoduchá ztenčenina, b – otevřená dvůrkatá ztenčenina, c – uzavřená dvojtečka tracheid jehličnanů, d – poloviční dvojtečka, e – dvůrkatá ztenčenina cév a tracheid listnáčů, SL – střední lamela, P – primární stěna, S – sekundární stěna, M – uzavírací blanka, T – torus (Gandelová *et al.* 2009)

Typ dvojteček na radiálních stěnách tracheid je podstatným determinačním znakem pro stanovení taxonomického zařazení fosilního dřeva. Pro dřevo jehličnanů jsou typické dva typy tečkovaní na tracheidách:

- a) araucarioidní (střídavé);
- b) abietoidní (vstřícné).

Nerovnoměrně ztloustlé sekundární stěny vodivých elementů slouží pro mechanickou pevnost a mohou vytvářet různé vzory: šroubovice, kruhy nebo lišty. Takové struktury jsou důležitým diagnostickým znakem (Votrubová 1996; Gandelová *et al.* 2009).

Při anatomickém popisu jehličnanů podle Richtera *et al.* (2004), rozlišujeme následující znaky šroubovitých struktur na tracheidách jehličnanu. Znaky můžeme popisovat podle několika kritérií. Podle přítomnosti:

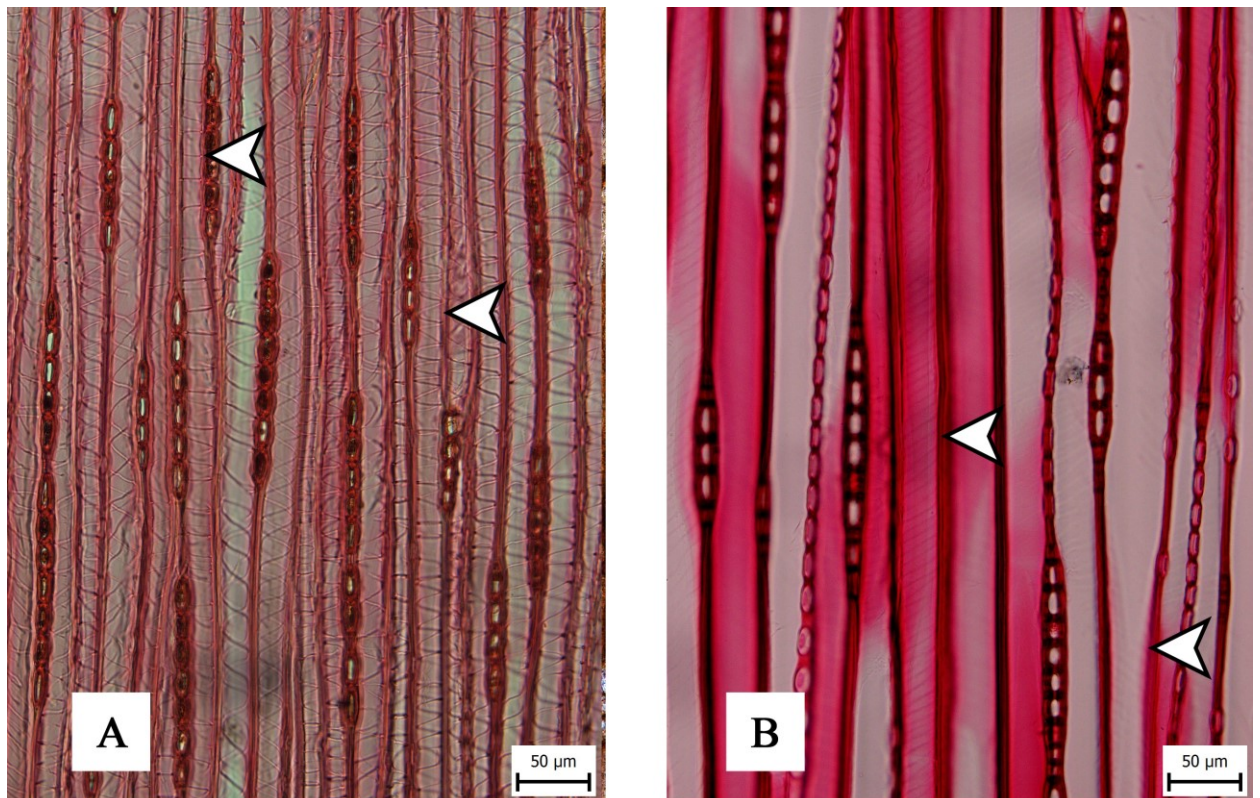
- a) spirálních ztlouštěnin během celé vegetační periody (*Amentotaxus*, *Taxus*, *Torreya*, *Cephalotaxus*);
- b) dobře vyvinutých spirálních ztlouštěnin pouze v jarním dřevě (*Pseudotsuga*);
- c) dobře vyvinutých spirálních ztlouštěnin pouze v letním dřevě (*Larix potaninii*).

Podle množství:

- a) jednotlivá (*Taxus*, *Pseudotsuga*);
- b) ve skupinách (*Torreya*, *Amentotaxus*).

Podle vzdálenosti mezi jednotlivými závití:

- a) řídké rozložené (méně než 120 závitů na 1 mm) (*Taxus*: 4080 závitů na 1 mm) (Obr. 9 A).
- b) hustě rozložené (více než 120 závitů na 1 mm) (*Pseudotsuga*: 120180 závitů na 1 mm) (Obr. 9 B);

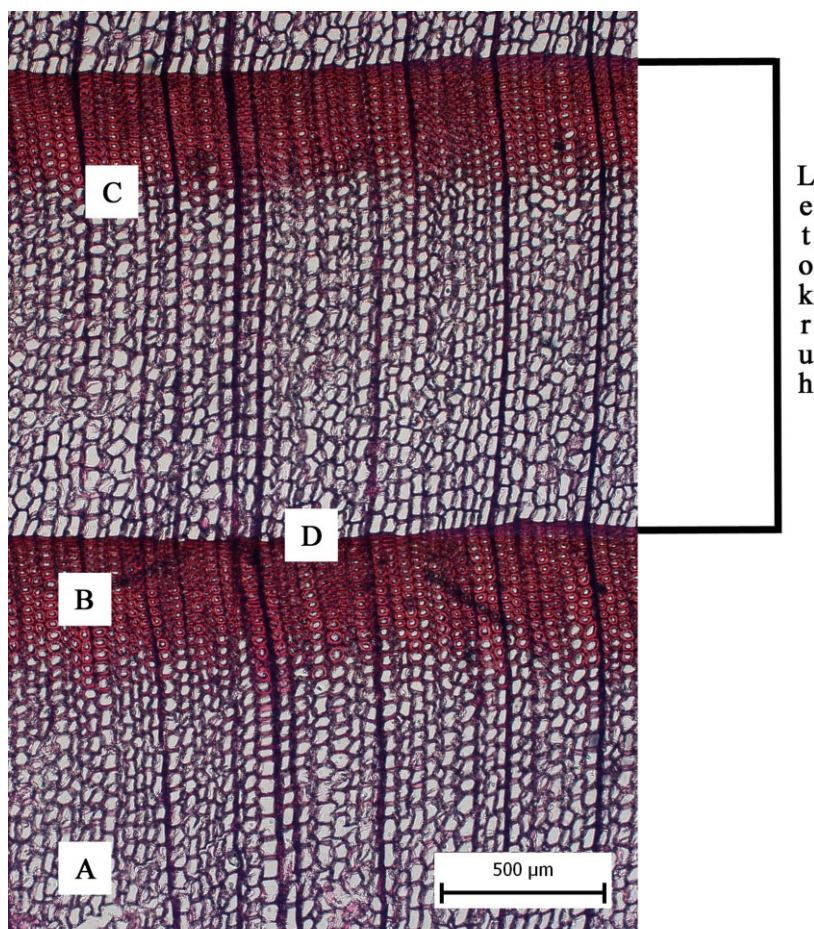


Obr. 9 Spirální ztuštění: A – *Taxus baccata* B – *Pseudotsuga menziesii*

Letokruhy

Za letokruh se označuje vrstva buněk produkovaných kambiem během jednoho vegetačního období. Letokruhy se ve dřevě vytvářejí v případě, že existují rozdíly v rychlosti tvorby a typu buněk tvořících dřevo. Za příznivých podmínek na začátku vegetačního období se tvoří velké, tenkostěnné buňky jarního dřeva (jarní tracheidy) se širokým lumenem (Obr. 10 A). Mají převážně vodivou funkci. Na jejich stěnách najdeme velké množství ztenčenin (dvojteček). Letní dřevo (letní tracheidy) se začíná vytvářet při zhoršení vnějších podmínek, kdy klesá rychlost odkládání nových tracheid (Obr. 10 B). Takové buňky mají především mechanickou funkci. Pro-

dukované buňky mají silnější buněčnou stěnu s menším průsvitem (lumenem) a na stěnách mají menší počet drobných štěrbinovitých dvojteček. Během období zimního klidu se nevytváří žádné dřevo (Spicer 2003; Gandelová *et al.* 2009).



Obr. 10 Ukázka letokruhů na příkladu opadavého jehličnanu *Larix decidua*, letokruhy jsou rozeznatelné a přechody mezi jarním a letním dřevem jsou náhlé: A – jarní tracheidy, B – letní tracheidy, C přechod mezi jarním a letním dřevem, D hranice letokruhu

Studium anatomické stavby a šířky letokruhů, přináší nejenom vědomosti o systematickém postavení rostliny, ale má i vysokou vypovídající hodnotu o stavu okolního prostředí. Tvorba letokruhů a jejich šířka mohou obsahovat informace o teplotách, množství srážek a živin, světelném režimu, rychlosti střídání ročních období a strategii adaptace stromu na prostředí.

Anatomická stavba dřeva se během geologické historie považuje za velice stálý a konzervativní znak, který prošel jen malým počtem změn. Proto podle Falcona-Langa (2005a) můžeme stanovit několik základních parametrů studovaných na letokruzích: 1) průměrnou šířku letokruhu; 2) průměrnou citlivost; 3) procentuální zastoupení letního dřeva.

- 1) Průměrná šířka letokruhu: v globálním měřítku je šířka letokruhu nejvýznamnějším faktorem, na kterém můžeme sledovat klimatické změny. Maximální průměrná šířka letokruhu v oblasti dnešní tajgy je 0,4 mm a rychle narůstá k mírnému pásu – 3,9 mm. Tento nárůst je řízen především zlepšením klimatických podmí-

Podle Richtera *et al.* (2004) můžeme popisovat anatomickou stavbu letokruhů podle několika parametrů. Podle přítomnosti letokruhů:

- a) letokruhy jsou rozeznatelné (Obr. 10);
- b) letokruhy jsou nerozeznatelné, nebo nepřítomné.

Podle přechodu mezi jarním a letním dřevem:

- a) pozvolné;
- b) náhlé (Obr. 10).

nek: nárůstem průměrných teplot, zvýšením množství srážek, délkou dne a délkou vegetační periody. Dále můžeme sledovat tendenci ke zmenšení šířky letokruhu v rovníkových oblastech, což je způsobeno omezeným přístupem k vodě a s tím související pokles rychlosti fotosyntézy (Falcon-Lang 2005b). Tyto obecné tendence mohou být ovlivněny místem výskytu jednotlivého stromu, množstvím dostupných živin, konkurencí jiných organismů, typem půdy a genetikou (Falcon-Lang 2005b).

- 2) Průměrná citlivost: je indexem ekologického stresu, který se pohybuje od 0 do 2. Všechny stromy bychom mohli rozdělit do dvou skupin: necitlivý k vlivům vnějších ekologických podmínek (index průměrné citlivosti je $<0,3$) a citlivý (index průměrné citlivosti je $>0,3$). Podle Falcona-Langa (2005b) jenom 18,9 % jehličnanů vykazuje citlivost. Čím více je růst rostliny omezen klimatickými podmínkami, tím větší rozdíly budeme následně sledovat v jednotlivých letokruzích. Porovnáním za sebou jdoucích letokruhů a jejich rozdílu zjišťujeme průměrnou citlivost. Nejspolehlivější výsledky a největší vztah mezi průměrnou citlivostí a klimatickými podmínkami u jehličnanů je prokázán za studených a suchých podmínek (Falcon-Lang 2005b).
- 3) Procentuální zastoupení letního dřeva: tento parametr je závislý na vnějších klimatických podmínkách, ale v porovnání s předchozími parametry je tento vztah mnohem slabší. Procentuální zastoupení letního dřeva stoupá od zóny tajgy k subtropům (platí pro stálezelené jehličnany) a pravděpodobně ukazuje na prodlužování vegetačního období (Falcon-Lang 2005b). Opadavé stromy neukazují výrazné trendy. Falcon-Lang (2000b, 2005b) to spojuje se závislostí anatomické stavby letního dřeva s dobou udržování olistění stromu.

Výše uvedené parametry musíme používat opatrně. Získané výsledky jsou velice závislé na orgánu, místě, z jakého pochází jednotlivý vzorek a stáří jedince. Tyto parametry jsou obtížně sledovatelné u fosilního materiálu a jsou přímo závislé na míře jeho zachování. Proto je v současné době snaha vybírat vzorky, které jsou považované za vyzrálé dřevo, i když stanovit přesné místo původu je možné jenom u výjimečně zachovalých vzorků (Falcon-Lang 2005a).

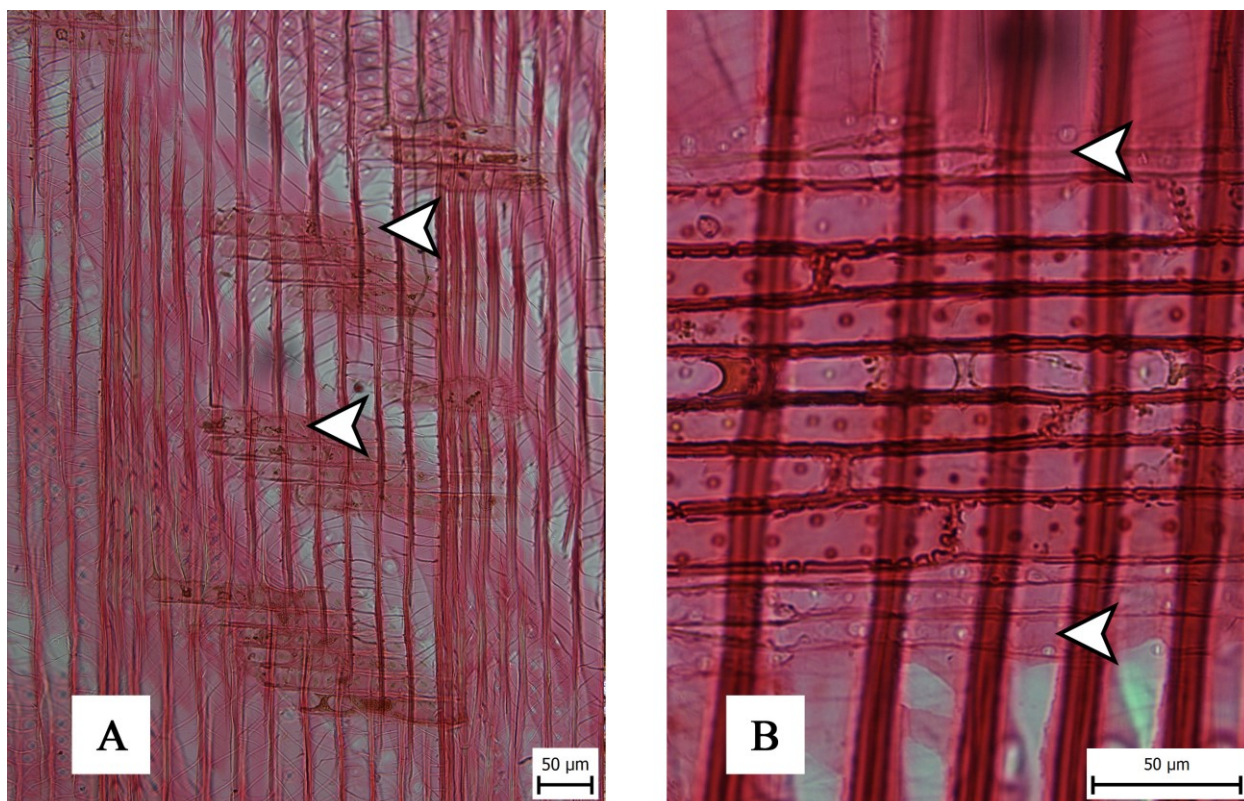
Falcon-Lang (2000a, b) spojuje anatomickou stavbu letokruhů a procentuální zastoupení letního dřeva u stálezelených stromů s dobou udržování olistění stromu. Měřením šířky lumenu letního dřeva zjistil závislost mezi jeho procentuálním zastoupením a dobou života olistění, což poskytuje informaci o strategii adaptace jednotlivých taxonů, např. na nepříznivé podmínky, polární noc v oblastech vysokých zeměpisných šířek nebo extrémní stanoviště.

Nejlíp prozkoumanou otázkou použití letokruhů jsou paleoklimatické rekonstrukce. Fossilní dřevo je unikátním úložištěm informací o paleoklimatu. Studium a analýza výše uvedených parametrů letokruhů a dalších anatomických znaků poskytují důležité informace o teplotách, srážkách, sezónnosti a klimatických trendech v příslušném geologickém období. Důležitým indikátorem při paleoklimatických rekonstrukcích je přítomnost nepravých letokruhů. Tyto letokruhy se vytvářejí za výrazně nepříznivých podmínek během vegetačního období. Většina nepravých letokruhů je tvořena na začátku nebo konci vegetačního období a bývá způsobena mrazem nebo suchem (Falcon-Lang 2005a).

Podle Falcona-Langa (2005b) ale paleoekologické rekonstrukce založené jen na letokruzích fossilních dřev nemohou poskytnout důvěryhodné výsledky, protože i nejdetailnější studium anatomické stavby fossilního dřeva neumožňuje odlišení paleoekologického signálu od taxonomického a ontogenetického.

Dřeňové paprsky

Dřeňové paprsky jsou tvořené parenchymatickými buňkami. Tyto buňky mají tvar krátkých válečků a jsou orientované kolmo na letokruhy a plněji především transportní funkci (rozvádějí živiny v radiálním směru) a taky funkci zásobovací (ukládají škroby, tuky a anorganické

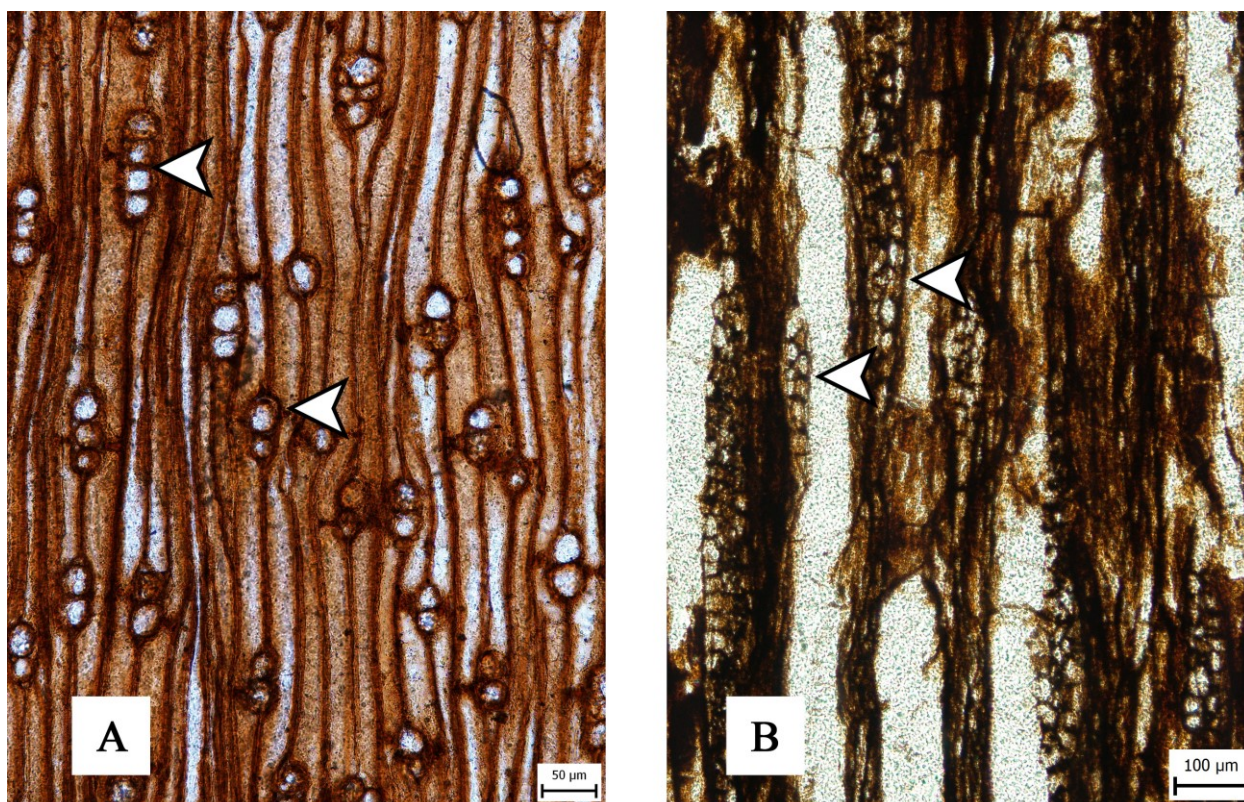


Obr. 11 Dřeňové paprsky: A - homocelulární dřeňové paprsky (*Taxus baccata*), B - heterocelulární dřeňové paprsky (*Pseudotsuga menziesii*); šipky u B ukazují ležaté tracheidy

krystaly). Na buněčných stěnách mají parenchymatické buňky jednoduché ztenčiny – tečky. Křížovým polem se nazývá místo styku parenchymatických buněk dřevných paprsků s tracheidami (viz podkapitolu Křížová pole) (Gandelová *et al.* 2009). Na stavbě dřevných paprsků u taxonů s pryskyřičnými kanálky se podílí několik typu buněk: parenchymatické buňky a také příčné (ležaté) tracheidy. Takové dřevné paprsky označujeme za heterocelulární (Obr. 11 B). Příčné tracheidy bývají uloženy na obvodu dřevných paprsků. Dřevné paprsky skládající se jenom z parenchymatických buněk nazýváme homocelulární (Obr. 11 A) (Gandelová *et al.* 2009; Richter *et al.* 2004).

Podle výšky (počtu parenchymatických buněk uložených nad sebou ve vertikálním směru) dělíme dřevné paprsky na:

- a) velmi nízké (do 4 buněk) (Obr. 12 A);
- b) střední (od 5 do 15 buněk);
- c) vysoké (od 16 do 30 buněk);
- d) velmi vysoké (více než 30 buněk) (Richter *et al.* 2004).



Obr. 12 A – *Agatoxylon kellerense*. (vzorek číslo AN34), šipky ukazují velmi nízké jednovrstevné dřevné paprsky; **B** – *Nothofagoxylon* sp. (vzorek číslo AN208) vícevrstevné dřevné paprsky

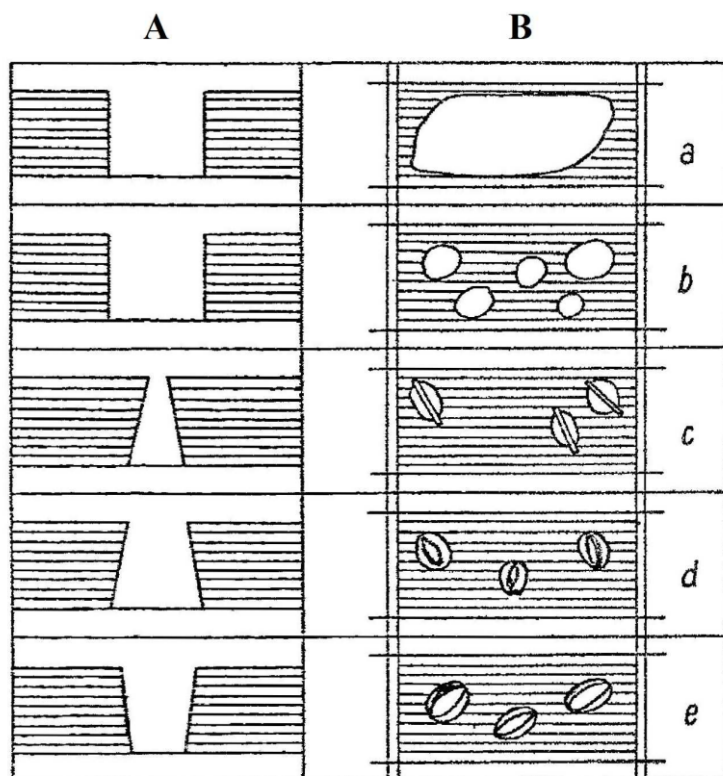
Pryskyřičné kanálky

Pryskyřičné kanálky jsou tvořeny protáhlými mezibuněčnými prostory vystlanými epitelíálními buňkami, kterými proudí sekundární látky vylučované epitelíálními buňky. Tyto kanálky vznikají schizogenně, rozestoupením parenchymatických buněk. Mohou tvořit hustou síť vertikálních a horizontálních kanálků a slouží rovněž jako důležitý diagnostický znak (Richter *et al.* 2004; Gandelová *et al.* 2009).

Vertikální pryskyřičné kanálky jsou nejlíp sledovatelné na příčném řezu v letním dřevě, kde tvoří okrouhlé otvory. Jsou složeny ze tří vrstev buněk: epitelové (vylučují sekundární látky), jedné vrstvy neživých parenchymatických buněk (slouží jako mechanická opora) a jedné vrstvy živých (zásobní funkce) (Gandelová *et al.* 2009).

Horizontální pryskyřičné kanálky se vyskytují ve vícevrstevných dřevných paprscích a jsou nejlíp sledovatelné na tangenciálním řezu. Tyto kanálky jsou tvořené epitelíálními a odumřelými parenchymatickými buňkami. Rozvádějí sekundární látky radiálním směrem, jejich počet je výrazně menší než vertikálních pryskyřičných kanálků (Gandelová *et al.* 2009).

Zvláštním příkladem jsou traumatické pryskyřičné kanálky. K tvorbě těchto kanálků dochází u dřevin jako je *Cedrus*, *Sequoia*, či *Taxodium*, které normálně nemají pryskyřičné kanálky, a to při poranění nebo výrazném zhoršení vnějších podmínek. Většinou je pozorujeme v souvislé tangenciální řadě v rámci jednoho nebo několika za sebou jdoucích letokruhů.



Křížová pole

Tyto útvary můžeme pozorovat na radiálních řezech v místech překřížení tracheid parenchymatických buněk dřevných paprsků. Křížová pole mají obdélníkový tvar a obsahují charakteristický tvar a počet teček (viz podkapitola Vodivá pletiva) (Gandelová *et al.* 2009). Typ teček v křížovém poli je

Obr. 13 Tvar a rozložení ztenčenin (polovičních dvojteček) parenchymatických buněk dřevných paprsků v křížovém poli. A – tvar tečky v průřezu buněčnou stěnou, B – tvar teček z pohledu radiálního řezu: a – oknový, b – pinoidní, c – piceoidní, d – cupressoidní, e – taxodioidní (Gandelová *et al.* 2002)

podstatným diagnostickým znakem pro dřevo jehličnanů.

Můžeme je rozdělit do několika typů (Obr. 13):

- a) oknový;
- b) pinoidní;
- c) piceoidní;
- d) taxodioidní;
- e) cupresoidní.

Fosilní taxony jehličnanů se mohou výrazně lišit od moderních a mít také tečkování odlišné od moderních typů teček. Philipp & Bamford (2008) kromě uvedených rozlišují ještě podocarpoidní, araucarioidní, phyllocarpoidní a, jako prechozi, smíšený typ tečkování v křížovém poli.

Axiální dřevní parenchym

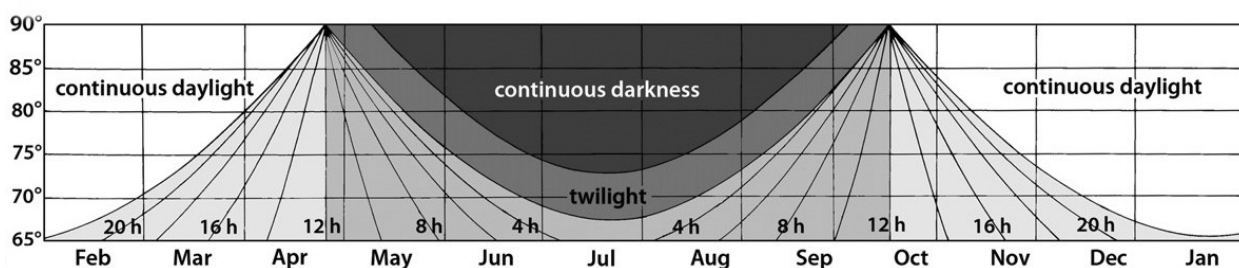
Axiální neboli podélný parenchym slouží především k ukládání zásobních látek a je tvořen pásy parenchymatických buněk orientovaných ve směru podélné osy kmene. Axiální parenchym najdeme u některých taxonů čeledí Podocarpaceae a Cupressaceae s.l., obecně spíše v malém množství. Na příčném řezu vidíme axiální parenchym jako vyplněné okrouhlé buňky. Na řezu tangenciálním a radiálním jako svislé pasy pravidelně střídajících obdélníkových buněk.

Podle Richtera *et al.* (2004) je podstatným znakem při popisu dřeva jehličnanů tloušťka a povrch příčných buněčných stěn axiálního parenchymu. Na tangenciálním řezu tak rozlišujeme:

- a) hladké buněčné stěny;
- b) nepravidelně ztloustlé buněčné stěny;
- c) nodulárně ztloustlé buněčné stěny.

5. Klimatické podmínky během pozdní křídy

Pro oblasti vysokých zeměpisných šířek v období pozdní křídy tvořilo světlo hlavní omezující faktor (Beerling 2007; Herman 2004). Množství dopadajícího světla na zemský povrch je přímo závislé na geografické šířce a úklonu rotační osy Země. V závislosti na úklonu rotační osy Země, která je v dnešní době oproti svislému směru ukloněna o $23,5^\circ$ se mění rozptyl světla nad povrchem (Ferreira *et al.* 2004). Úklon rotační osy Země ale nebyl vždy stejný. Během geologické historie se úklon pohyboval mezi $21,8^\circ$ a $24,4^\circ$. Tato hodnota se měnila v závislosti na Milankovičových cyklech s periodou 41 tisíc let (Spicer 2003). Pro období pozdní křídy je předpokládán stejný úklon rotační osy Země jako dnes. Což znamená, že světelné podmínky na Antarktickém poloostrově byly srovnatelné s dnešními a rozložení světla v průběhu roku odpovídá obrázku číslo 14 (Herman 2004).



Obr. 14 Rozložení doby trvání dne a noci v hodinách pro oblasti vysokých zeměpisných šířek jižní polokoule při úklonu rotační osy Země o $23,5^\circ$ (upraveno podle: Herman & Spicer 2010)

Pro růst, metabolismus a vývoj rostlin má množství získávané slunečné energie kritický význam. Jak je vidět z grafu, je světelný režim vysokých zeměpisných šířek velice specifický. Půl roku dlouhé období tmy následuje po půl roku dlouhém období kontinuálního světla. Množství dopadajícího světla v oblastech vysokých zeměpisných šířek je dvakrát menší než v oblasti rovníku. Rozdíl je taky ve kvalitě dopadajícího světla. Pro studované oblasti je běžné rozptýlené záření kvůli šikmému úhlu dopadu záření a nízké oblačnosti s vysokým množstvím aerosolových částic ve vznosu. Takové záření je vhodnější pro proces fotosyntézy, je přijímáno rostlinou jednodušeji a je i zpracováváno s větší efektivitou. Velice odlišné světelné podmínky měly za následek náhlé teplotní změny a ty pak vedly k velice výrazné sezonalitě (Herman 2004).

V dnešní době jsou oblasti vysokých zeměpisných šířek pro organismy velice nehostinným prostředím. Výrazné sezonní klima, nízké teploty a krátká vegetační perioda vytlačují vegetaci do nižších zeměpisných šířek. Navzdory tomu, se planeta 80% času v geologické historii nacházela ve skleníkovém typu klimatu („greenhouse“), kdy teploty na pólech byly výrazně vyšší (Spicer & Chapman 1990). Za jedno z takových období je považováno období pozdní křídy. Bohatý paleobotanický záznam (zkamenělá dřeva, pyly, listy, květy) z oblastí Antarktického poloostrova svědčí o velice odlišných klimatických podmínkách během pozdní křídy: vyšších

ročních teplotách, absenci ledových pokrývek a schopnosti rostlin růst v těsné blízkosti jižního pólu (Francis *et al.* 2008).

Období na rozhraní rané a pozdní křídy je pro Antarktický poloostrov charakterizované jako teplé a humidní s absencí ledových pokrývek. Vysoké teploty tohoto období jsou spojované s nárůstem CO₂ a metanu v důsledku aktivního kontinentálního riftingu rozpadající se Gondwany a vulkanizmu s ním spojovaným (Francis *et al.* 2008; Cantrill & Poole 2012). Studium paleopůd ukazuje velice sezonní, sušší klima se zimními teplotami neklesajícími pod bod mrazu (absence dokladu o zamrznání paleopůd) (Howe & Francis 2005) na rozdíl od klimatických rekonstrukcí, které ukazují teplé, sezonní a vlhké klima. Rekonstrukce na základě paleopůd by mohla být o něco přesnější než klimatické modely, protože ukazuje dlouhodobé podmínky, při kterých se paleopůda vyvíjela. Letní teploty pro období na hranici rané a pozdní křídy jsou stanovené na 20 až 24 °C, zimní teploty neklesaly pod bod mrazu. Srážky v daném regionu měly sezonní charakter se suším létem a vlhkou zimou. Takové prostředí umožňovalo růst velkým jehličnatým lesům porostlým mechy a obsahujícím hustý podrost z kapradin a mechorostů (viz Složení antarktického lesa během pozdní křídy) (Francis *et al.* 2008).

Období pozdní křídy je pro region Antarktického poloostrova charakterizované jako jedno z nejmírnějších období v geologické historii (Cantrill & Poole 2012). Toto období je charakterizované zmírněním sezonality a rozdílu podmínek mezi rovníkem a vysokými zeměpisnými šířkami (Crowley & Zachos 2000). Předpokládá se absence ledových pokrývek, i když výrazné transgrese a regrese během pozdní křídy jsou často vysvětlované táním ledu na pólech (Miller 2009). Podle CLAMP (*Climate Leaf Analysis Multivariate Program*) analýzy byly stanovené průměrné roční teploty pro Coniac v rozsahu 15,2 (±2) °C až 18,6 (±1,9) °C. Roční úhrn srážek pro stejné období byl stanoven 594 až 2142 (±580) mm (Francis *et al.* 2008). Takto vysoké teploty a stabilita klimatu, zvláště v oblasti vysokých zeměpisných šířek, je spojováno s vysokým obsahem CO₂ v atmosféře, nízkým gradientem mezi rovníkem a póly, tj. se změnami v oceánickém proudění a dobrým přenosem tepla z oblastí nižších zeměpisných šířek do těch vyšších (Cantrill & Poole 2012). Pro období maastrichtu je předpokládáno několik krátkých období ochlazení klimatu spojovaných s výraznou fluktuací hladiny oceánu, změnou oceánického proudění a množstvím CO₂ v atmosféře (Cantrill & Poole 2012).

Po dosažení teplotního maxima během Coniacu následovalo mírné ochlazení a pokles hodnot CO₂ v atmosféře (Cantrill & Poole 2012). Průměrné teploty začátkem paleocénu dosahovaly 4 až 8 °C a předpokládá se i přítomnost ledových pokrývek (Francis & Poole 2002). Toto krátké ochlazení a tvorba ledu na pólech měla za následek pokles hladiny oceánu o 50 až 125 m (Cantrill & Poole 2012).

Takovým způsobem ekosystémy vysokých zeměpisných šířek během pozdní křídy nemají v dnešní době obdobu. Letní perioda s dobou trvání 3 až 5 měsíců a teplým, sušším klimatem je charakterizovaná dlouhým polárním dnem s rozptýleným slunečním zářením. Takový typ záření přispíval k rozvoji vegetace. Zbytek roku panovalo období polární noci s teplotami neklesajícími pod bod mrazu a větším úhrnem srážek. Ekosystém vysokých zeměpisných šířek jižního pólu měl vysokou produktivitu a tvořil základ pro místní faunu (Beerling 2000; Herman 2004).

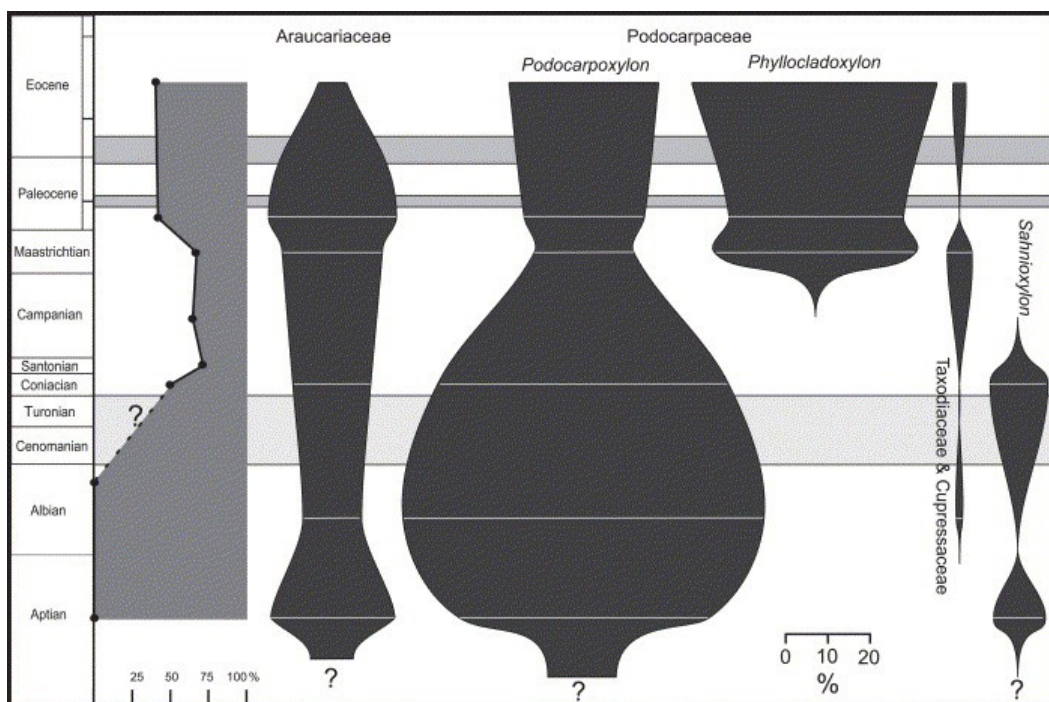
6. Složení antarktického lesa během pozdní křídy

Paleobotanický záznam z oblasti Antarktidy je známý již od středního siluru (Spicer & Chapman 1990; Cantrill & Poole 2012), ale jenom v permu se začal kontinent nacházet v oblastech vysokých zeměpisných šířek jižního pólu (Cantrill & Poole 2012).

Podle existující literatury byly na začátku pozdní křídy pro studovanou oblast a větší část Gondwany, ležící nad 60° j. š., typické širokolisté, stálezelené lesy s převahou araukárií a nohoplodů. Hustý podrost byl tvořen kapradinami, mechy a játrovkami, které pokrývaly stromy, vlhká a zastíněná místa. S postupným nástupem krytosemenných rostlin a zanikáním suchozemských mostů mezi rozpadajícími se částmi Gondwany začala postupná diverzifikace vegetace (Spicer & Chapman 1990; Cantrill & Poole 2005; Francis *et al.* 2008; Cantrill & Poole 2012; Pujana *et al.* 2017). Podrobněji vývoj vegetace během toto období popsali Cantrill & Poole (2005), kdy vydělili čtyři periody:

- 1) Stálezelené lesy během aptu a albu s převahou jehličnanů: araukárie a nohoplody s menším zastoupením Cupressaceae s.l. Vzácněji zde byla ginkga, benetity (*Sahnioxylon*) a cykasy, které tvořily keřovité patro a preferovaly vlhká místa. Podrost byl tvořen kapradinami: *Sphenopteris*, Cyatheaceae, Gleicheniaceae, Osmundaceae a mechorosty (játrovky). Tyto rostliny často tvořily pionýrské společenstvo po vulkanických erupcích. (Cantrill & Poole 2005, 2012; Falcon-Lang & Cantrill 2001; Francis *et al.* 2008). Nohoplody (Podocarpaceae) tvořily 60 až 85% vegetace. Vzácně se vyskytují nálezy krytosemenných rostlin (např. *Hydrocotylophyllum*, *Araliaephyllum*, *Ficophyllum*), které mohly být omezené jen na určitý typ prostředí, či tvořily pouze keřovité a bylinné formy (Cantrill & Poole 2005);
- 2) Postupná radiace krytosemenných rostlin do jehličnatých lesů během cenomanu a turonu. Stále převažovaly lesy z nohoplodů (*Lagarostrobos*, *Dacrydium*, *Dacrycarpus*), kapradin a mechorostů, začínají být méně zastoupeni zástupci Araucariaceae, Cheirolepidiaceae, ginkga a cykasy. Krytosemenné rostliny, které před tím tvořily podrost, se začínají postupně diversifikovat a šířit. Krytosemenné jsou reprezentovány takovými taxony jako: Proteaceae (*Knightia*, *Macadamia*), *Notofagus*, *Ilex*, *Gunnera*, *Ascarina*, *Antarctoxygenon*, pořád jsou ale vzácné (Cantrill & Poole 2005, 2012);
- 3) Narůst počtu krytosemenných rostlin během coniacu a santonu a jejich postupná převaha nad jehličnany. Diversifikované krytosemenné postupně vytlačují benetity a jehličnany, které tvořily keřovité patro. Klesá význam a počet kaprad'orostů. Krytosemenné jsou zastoupené následujícími taxony: Winteraceae (*Winteroxylon*), Monimiaceae (*Hedycaryoxylon*), Laurales (*Atherospermoxygenon*, *Sassafrasoxylon*), Cunoniaceae (*Eucryphiaceoxylon*) (Cantrill & Poole 2005, 2012);

- 4) Modernizace starobylých forem krytosemenných rostlin (kampán – maastricht), široké zastoupení a diverzifikace Nothofagaceae (skoro půlka nálezů dřev krytosemenných náleží rodu *Nothofagoxylon*). Mezi zástupci krytosemenných můžeme stále najít Winteraceae (*Winteroxylon*) a Monimiaceae (*Hedycaryoxylon*), jejich význam ale postupně klesá. Pro toto období je typický pokles procentuálního zastoupení rodu *Podocarpoxyylon* vůči rodu *Phyllocladoxylon* (Podocarpaceae). V eocénu se stává nejvíce zastoupeným jehličnanem *Phyllocladoxylon* (Cantrill & Poole 2005, 2012).



Obr. 15 Procentuální zastoupení jehličnanů v průběhu pozdní křídly a paleogénu. Šedý graf zleva na diagramu ukazuje zastoupení nahosemenných rostlin v porovnání s rostlinami krytosemennými. Diagramy ukazují procentuální zastoupení taxonů v porovnání s množstvím studovaného materiálu. Tečkovaná čára ukazuje na chybějící data v cenomanu a turonu. Čeleď Araucariaceae zahrnuje rody *Araucarioxylon*, *Araucariopitys* a *Agathoxylon* (Cantrill & Poole 2005)

V období pozdní křídly Antarktida zaujímala výjimečnou pozici a byla propojena s ostatními kontinenty (do určité doby) suchozemskými mosty, proto taky sloužila jako místo původu a diverzifikace flóry a fauny, které se pak mohly šířit po kontinentech rozpadající se Gondwany (Cantrill & Poole 2012). Tak se Antarktida stala místem vzniku typických moderních zástupců flóry jižní polokoule: *Podocarpus*, *Nothofagus*, *Ilex* a čeleď Proteaceae.

Pozdně křídlový les je podle jeho nároku na vnější podmínky a jeho produktivity porovnatelný se stálezeleným lesem mírných zeměpisných šířek jižní polokoule (Falcon-Lang & Cantrill 2001). Podle Beerlinga (2000) je les na jihovýchodě ostrova Alexander (Antarktický poloostrov) svojí produktivitou podobný temperatnímu lesu Nového Zélandu.

7. Stálezelenost vs. Opadavost

Nedostatek světla během polární noci v kombinaci s vysokými teplotami okolního prostředí vytvářely pro pozdně křídovou vegetaci obtížné podmínky. Za takových podmínek nebyl možný proces fotosyntézy, ale teploty nad nulou neumožňovaly pozastavení metabolismu. Na takové specifické podmínky křídová vegetace reagovala dvěma možnými způsoby adaptace vzhledem k době udržování olistění: stálezelenost nebo opadavost (Herman 2004).

Pro svůj život každá rostlina potřebuje získávat energii pro vnitřní procesy. Tato energie je získávána při procesu respirace, kdy rostlina spotřebovává dříve syntetizované zásoby uhlíku a vytváří CO₂. Regenerace těchto zásob probíhá naopak při procesu fotosyntézy. Dlouhou dobu mezi vědci byla přijímaná hypotéza, že stálezelené formy rostlin nemohly růst ve vysokých zeměpisných šířkách v obdobích se skleníkovými typy klimatu z důvodu vysokých zimních teplot a nezastavujícímu procesu fotosyntézy. Podle jejich názoru stálezelené rostliny spotřebovávaly příliš mnoho živin během polární noci aktivním procesem respirace. Do určité míry je tomu tak. Z takového úhlu pohledu vypadá opadavá strategie adaptace s periodou dormance během polární noci jako výhodnější strategie (Beerling 2007).

Pro vyvrácení nebo podporu dané hypotézy byl udělán výzkum, během kterého byly stálezelené a opadavé formy vysazené vedle sebe v podmínkách imitujících klima a ozáření pozdní křídly vysokých zeměpisných šířek (69° j. š.). Po dobu tří let byly udělané předběžné závěry, podle kterých stálezelené formy ztrácely dvakrát méně zásob, než opadavé formy, které každý rok ztrácely uhlík ve formě olistění. Závěry tohoto experimentu nemohou dokazovat, že stálezelenost je lepší strategie adaptace rostlin na vysoké zeměpisné šířky, ale mohou potvrzovat, že stálezelenost má svoje výhody oproti opadavým formám. Experiment trval jen tři roky na juvenilních formách, dospělé formy by mohly ukazovat o něco jiné výsledky (Beerling 2007).

Podle jiných experimentů, ve kterých stálezelené formy byly umístěny do tmy na několik měsíců za teplých okolních podmínek (5 °C), bylo zjištěno: za teplejších okolních podmínek stálezelené formy zpomalují respiraci, a nezrychlují, jak to bylo myšleno před experimenty (Beerling 2007). Výsledky experimentů a výrazné xenomorfní znaky listů stálezelených forem by mohly vést k následujícím závěrům.

Stálezelenost, jako strategie adaptace na prostředí vysokých zeměpisných šířek vykazovala pomalý růst a zachování olistění během celého roku. Tato strategie adaptace vyžadovala energetické výdaje během polární noci a preferovala nižší teploty pro snazší přechod do období klidu. Výrazná xefomorfie listů nesouhlasí s klimatickými rekonstrukcemi, a proto je spojovaná s částečným pozastavením metabolismu během nepříznivého období a omezeným prouděním vody vodivou soustavou. Na rozdíl od opadavých forem mohly stálezelené formy zahájit proces

fotosyntézy hned, jak to bylo možné a mohly růst i na živiny chudších půdách (Herman 2004; Beerling 2007).

Opadavost, jako strategie adaptace spočívala ve ztrátě olistění na začátku nepříznivého období a přechodu do období klidu i během teplejších zim. Tato strategie nevyžadovala energetické náklady během polární noci, ale vyžadovala velké energetické výdaje na začátku následujícího vegetačního období pro tvorbu nové koruny. Opadavé rostliny měly rychlý růst během krátkého vegetačního období, a proto vyžadovaly neomezený substrát na úrovni živin. Pro efektivnější proces fotosyntézy a využití zdrojů nabídnutých prostředím měly opadavé formy rozšířenou listovou čepel. Větší plocha listů umožňovala přijímání většího množství rozptýleného záření (takové záření skoro neobsahovalo infračervené záření, a proto rostlině nehrozilo přehřátí) (Herman 2004; Beerling 2007).

Není možné říci, jestli jedna strategie adaptace byla výrazně lepší než druhá. Každá strategie adaptace měla své výhody a nedostatky a byla rovněž výhodná jen za určitých podmínek. Opadavé formy mohly převažovat na živinami bohatých substrátech s mírnějšími zimami. Ztráta listů jim umožňovala pozastavit metabolismu po dobu trvání nepříznivých podmínek, ale na začátku každé vegetační periody musely mít opadavé formy velké energetické výdaje pro tvorbu nové koruny. Stálezelené formy preferovaly chladnější prostředí pro jednodušší přechod do období klidu a nebyly omezené na substráty bohaté živinami (Herman 2004; Beerling 2007).

8. Výsledky

Systematická paleobotanika

Čeleď Araucariaceae

Rod *Agathoxylon* Hartig, 1848

Druh *Agathoxylon kellerense* (Lucas & Lacey, 1981) Pujana, 2017

Fototabule 1, Obrázek 12 A, Foto 1

1981 *Dadoxylon kellerense* Lucas & Lacey, str. 148, obr. 2A–2E

1990 *Araucarioxylon kellerense* (Lucas & Lacey) Nishida, Ohsawa & Rancusi, str. 27

2017 *Agathoxylon kellerense* (Lucas & Lacey) Pujana, str. 32, obr. 4A–4E

Materiál: Vzorek AN34 (výbrusy číslo: 47893, 47894, 47895)

Staří: Souvrstvi Whisky Bay (vrstvy Lewis Hill)

Popis: Letokruhy jsou rozeznatelné a jejich hranice ostré. Araucarioidní tečkování je ve dvou nebo třech řadách. Tečky v křížovém poli jsou araucarioidního typu. Na křížové pole připadá 5–6 těsně přilehajících teček. Bez axiálního parenchymu a pryskyřičných kanálek. Dřeňové paprsky jsou velmi nízké (1–4 buňky), výlučně jednovrstevné.

Transversální řez:

Letokruhy jsou rozeznatelné a jejich hranice jsou ostré (Fototab. 1 A, B). Tracheidy jsou zpravidla uspořádány do paralelních, místy zdeformovaných radiálních řad. Ve většině případů mají polygonální (4-úhelníkový) či oválný tvar. Radiální průměr tracheid jarního dřeva se pohybuje v rozmezí 14–37 μm , s průměrnou hodnotou 26,7 μm ; zatímco radiální průměr tracheid letního dřeva dosahuje 11–26 μm , s průměrnou hodnotou 19 μm . Tloušťka stěn tracheid jarního dřeva je 1–5 μm , letního pak 2,5–7 μm . Tangenciální rozměr tracheid nabývá hodnot 8–41 μm .

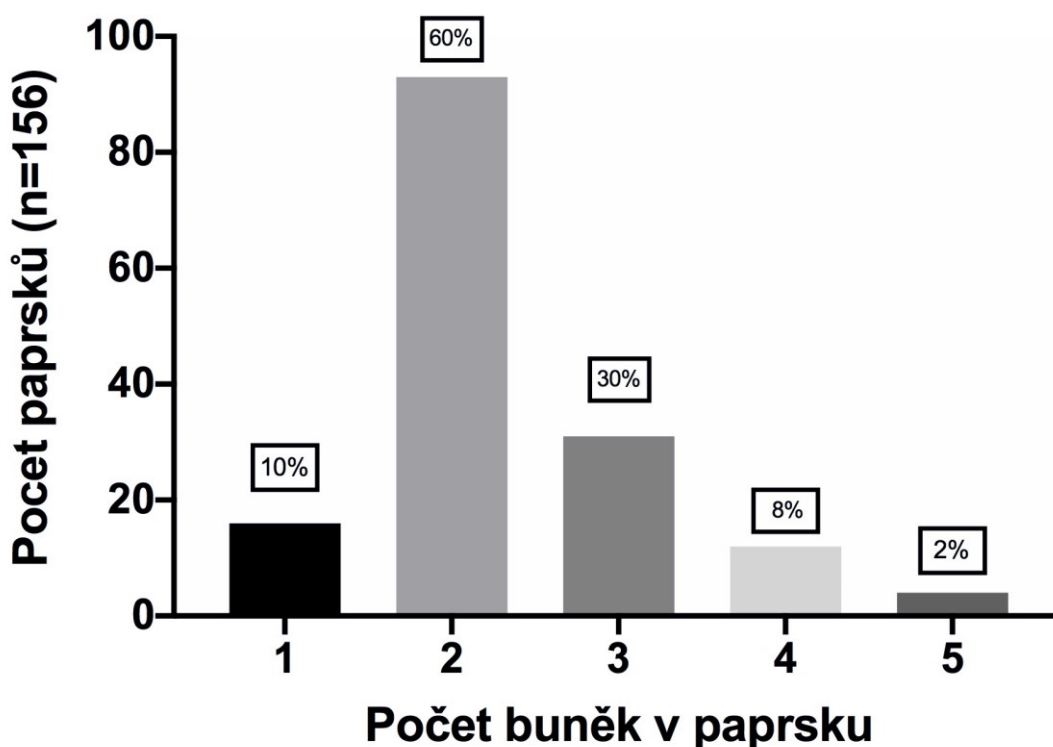
Radiální řez:

Vzorek je dobře zachovalý, na mnoha místech na tracheidách můžeme sledovat dvojtečky araucarioidního typu. Tečky jsou uspořádány do 2 nebo 3 řad (Fototab. 1 C, D). Ve většině případů vykazují zřetelný šestiboký tvar, těsně přilehají k sobě a pokrývají celou plochu tracheid. Průměr většiny dvojteček je v rozmezí 13 až 16 μm . Největší naměřená hodnota dosáhla 17,5 μm (měřeno 20 teček). Tečky v křížovém poli jsou araucarioidního typu. Na křížové pole připadá 5–6 těsně přilehajících teček (Fototab. 1 E). Dřeňové paprsky jsou homocelulární.

Tangenciální řez:

Dřeňové paprsky jsou velmi nízké s výškou 1 až 5 buněk, výlučně jednovrstevné (Fototab. 1 F). Největší počet paprsků má výšku 2 buňky (60%) (Graf 1). Buňky mají kulovitý až oválný tvar. Počet paprsků na tangenciální mm je 4–10, s průměrem 7.

Výška dřeňových paprsků



Graf 1 Procentuální zastoupení dřeňových paprsků u *Agathoxylon kellerense* dle jejich výšky (vzorek AN34)

Diskuze: Na základě jasně viditelných šestibokých dvojteček araucarioidního typu na tracheidách a teček araucarioidního typu v křížovém poli byl vzorek AN34 zařazen do fosilního rodu *Agathoxylon* Hartig (syn. *Dadoxylon*, *Araucarioxylon*) (Bamford & Phillippe 2001; Pujana *et al.* 2014; Rößler *et al.* 2014). Podle předchozích studií fosilních dřev ze stejného regionu (Poole & Cantrill 2001; Pujana *et al.* 2014, 2015, 2017) jsou běžnými druhy pro rod *Agathoxylon* Hartig na tomto území *A. antarcticus* (Poole & Cantrill) Pujana, Santillana & Marensi, *A. pseudoparenchymatosum* (Gothan) Pujana, Santillana & Marensi, *A. kellerense* (Lucas & Lacey) Pujana. Podle nepřítomnosti axiálního parenchymu a pryskyřičných kanálků může být vyřazen *A. pseudoparenchymatosum*. *A. antarcticus* je podle Pujany *et al.* (2017) nejběžnějším taxonem v regionu a od *A. kellerense* se liší hlavně počtem řad dvojteček na radiálních stěnách tracheid. *A.*

antarcticus má uspořádaní dvojteček v jedné řadě, výjimečně (na začátku nebo konci tracheidy) ve dvou (Poole & Cantrill 2001; Pujana *et al.* 2014). *A. kellerense* má dvojtečky uspořádané převážně do 2 nebo 3 paralelních řad (Pujana *et al.* 2017).

Podle hlavních znaků (viz Popis) může být vzorek AN34 zařazen do druhu *Agathoxylon kellerense* (Lucas & Lacey) Pujana.

Poznámky: Makroskopicky má vzorek 1,4 cm na výšku, 2,5 cm na šířku a 3,5 cm na délku (Foto 1). Vzorek je zachován ve výjimečném stavu pro studium letokruhů. Transverzální řez byl detailně studován pod optickým mikroskopem. Vzorek obsahuje 32 letokruhů (Tabulka 2). Na základě tohoto parametru byl vzorek vybrán pro detailnější dendrochronologickou analýzu (viz Vliv prostředí a doby udržování olistění na strukturu dřeva (letokruhů)).

Čeleď Araucariaceae

Rod *Agathoxylon* Hartig, 1848

Druh *Agathoxylon antarcticus* (Poole & Cantrill, 2001) Pujana, Santillana & Marensi, 2014

Fototabule 2, Foto 2

2001 *Araucariopitys antarcticus* Poole et Cantrill, str. 1086, tab. I, obr. 2–10

2005 *Agathoxylon matildense* Zamuner & Falaschi, str. 340, obr. 2 A–D

2014 *Agathoxylon antarcticus* (Poole & Cantrill, 2001) Pujana, Santillana & Marensi, str. 130, tab. III, obr. 6–14

Materiál: Vzorek AN49 (výbrusy číslo: 47857, 47858, 47859)

Staří: Souvrství Whisky Bay (vrstvy Lewis Hill svrchní část)

Popis: Letokruhy jsou rozeznatelné a hranice mezi jarním a letním dřevem jsou ostré. Araucarioidní tečkování v jedné řadě na radiálních stěnách tracheidách. Tečky v křížovém poli jsou araucarioidního typu. Na křížové pole připadá 5–6 těsně přilehajících teček. Bez axiálního parenchymu a pryskyřičných kanálků. Dřeňové paprsky jsou velmi nízké až středně vysoké (1–16 buněk), výlučně jednovrstevné.

Transversální řez:

Letokruhy jsou rozeznatelné a hranice mezi jarním a letním dřevem jsou ostré (Fototab. 2 A). Tracheidy jsou zpravidla uspořádané do paralelních, místy zdeformovaných radiálních řad. Ve

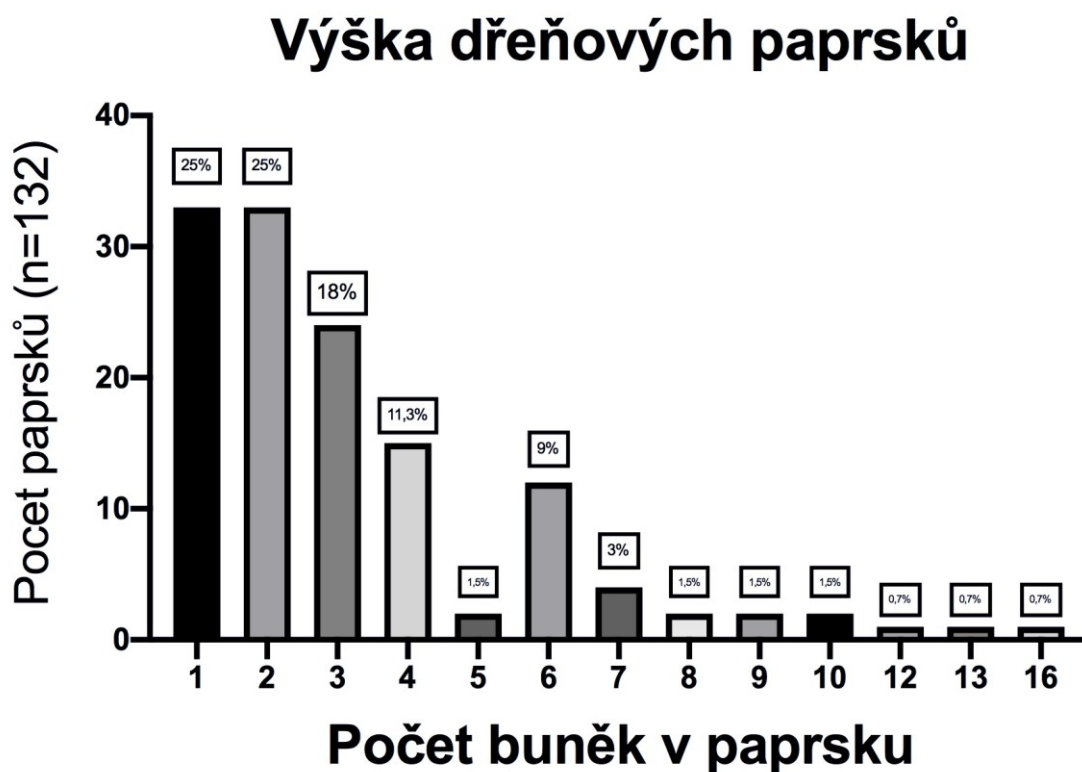
většinu případů mají polygonální (4-úhelníkový) či oválný tvar. Radiální průměr tracheid jarního dřeva se pohybuje v rozmezí 19–47 μm , s průměrnou hodnotou 29 μm ; radiální průměr tracheid letního dřeva dosahuje 15–26 μm , s průměrnou hodnotou 19 μm . Tloušťka stěn tracheid jarního dřeva je 2–5 μm , letního pak 4–8 μm . Tangenciální rozměr tracheid nabývá hodnot 10–45 μm .

Radiální řez:

Vzorek je dobře zachovalý na některých místech, na tracheidách můžeme sledovat dvojtečky araucarioidního typu (Fototab. 2 B, C, D). Tečky jsou uspořádány do 1 řady, výjimečně do 2 řad (část tracheidy) (Fototab. 2 B, C, D). Mají kulovitý až šestiboký tvar, těsně přiléhají k sobě a v místech, kde jsou částečně uspořádané do 2 řad, vykazují araucarioidní střídavý charakter (Fototab. 2 C). Průměr většiny dvojteček je v rozmezí 10 až 16 μm (měřeno 20 teček). Tečky v křížovém poli jsou araucarioidního typu. Na křížové pole připadá 5–6 těsně přiléhajících teček (Fototab. 2 E). Dřeňové paprsky jsou homocelulární.

Tangenciální řez:

Dřeňové paprsky jsou velmi nízké až středně vysoké (1–16 buněk), výlučně jednovrstevné (Fototab. 2 F). Největší počet paprsků má výšku 1 až 2 buňky (25%) (Graf 2). Buňky mají kulovitý až oválný tvar. Počet paprsků na tangenciální mm je 8–14, s průměrem 10.



Graf 2 Procentuální zastoupení dřeňových paprsků u *Agathoxylon antarcticus* dle jejich výšky (vzorek AN49)

Diskuze: Araucarioidní tečkovaní na tracheidách, araucarioidní tečky v křížových polích a uniseriátní dřeňové paprsky nám podle Philippe & Bamfordové (2008) dovolují zařadit vzorek AN49 do fosilního rodu *Agathoxylon* Hartig. Od předchozího vzorku se vzorek AN49 liší především uniseriátním tečkováním na radiálních stěnách tracheid. Podle nepřítomnosti axiálního parenchymu a pryskyřičných kanálků, postavením dvojteček na tracheidách v jedné řadě s araucarioidní konfigurací, přítomností araucarioidních teček v křížovém poli a uniseriátních, velmi nízkých až středně vysokých dřeňových paprsků může být vzorek zařazen do druhu *Agathoxylon antarcticus* (Poole & Cantrill, 2001) Pujana, Santillana & Marensi nebo *A. matildense* Zamuner & Falaschi (Zamuner & Falaschi 2005; Pujana *et al.* 2014). Protože druh *A. matildense* je považován Pujanou *et al.* (2014) za vnitrodruhovou variabilitu (nižší dřeňové paprsky) druhu *A. antarcticus* (Pujana *et al.* 2014) může být vzorek AN49 přiřazen k druhu *A. antarcticus*.

Poznámky: Makroskopicky má vzorek 4 cm na výšku, 6,5 cm na šířku a 4,5 cm na délku (Foto 2).

Čeleď Araucariaceae

Rod *Araucarioxylon* Kraus in Schimper, 1870

Druh *Araucarioxylon chapmanae* Poole & Cantrill, 2001

Fototabule 3, Foto 3

2001 *Araucarioxylon chapmanae* Poole & Cantrill, 2001 str. 1084, tab. I, obr. 1, 3, 5, 7, 9

Materiál: Vzorek AN18 (výbrusy číslo: 47899, 47900, 47901)

Staří: Souvrství Whisky Bay (vrstvy Lewis Hill)

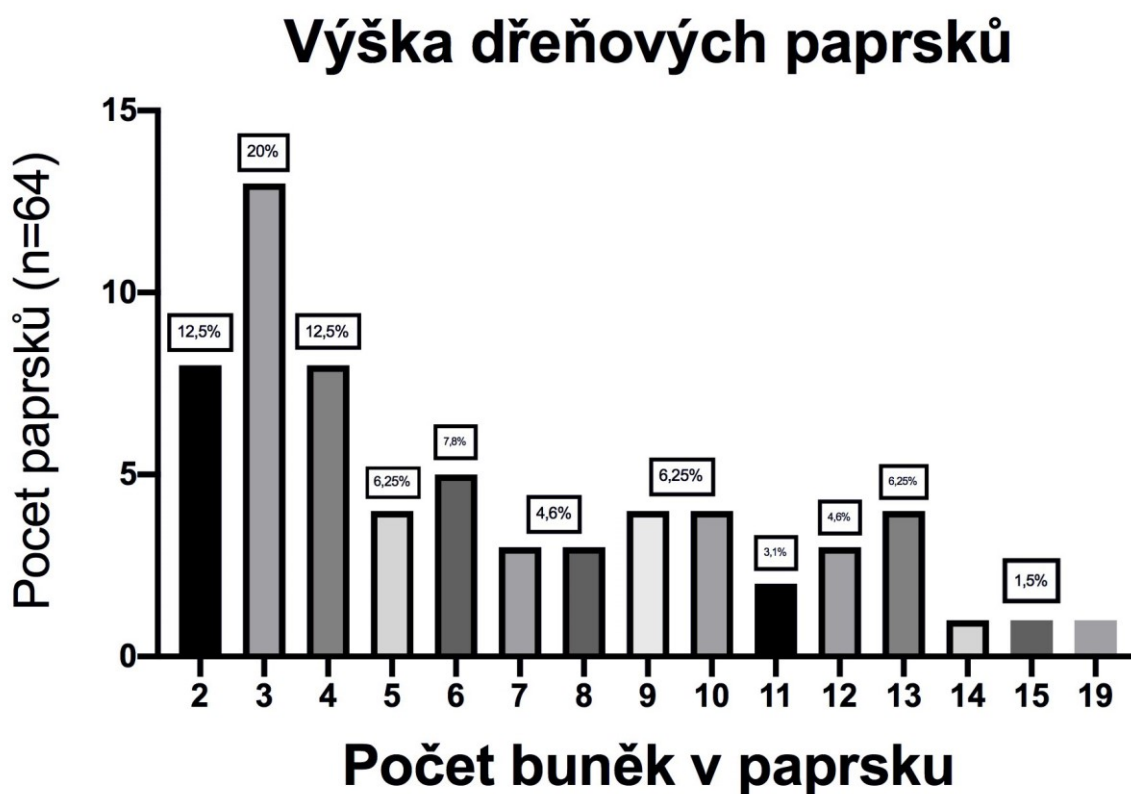
Popis: Letokruhy jsou rozeznatelné a hranice mezi jarním a letním dřevem jsou ostré. Araucarioidní tečkovaní v 1–3 řadách na radiálních stěnách tracheid. Tečky v křížovém poli jsou araucarioidního typu. Na křížové pole připadá 3–8 těsně přiléhajících teček. Bez axiálního parenchymu. Tracheidy přilehající ke dřeňovým paprskům obsahují pryskyřičnou vyplň („resin plugs“). Dřeňové paprsky jsou velmi nízké až středně vysoké (1–16 buněk), jednovrstevné.

Transversální řez:

Letokruhy jsou rozeznatelné a hranice mezi jarním a letním dřevem jsou ostré (Fototab. 3 A). Tracheidy jsou zpravidla uspořádány do paralelních, místy zdeformovaných radiálních řad. Ve většině případů mají polygonální (4-úhelníkový) či oválný tvar. Radiální průměr tracheid jarního dřeva se pohybuje v rozmezí 25–70 μm , s průměrnou hodnotou 45 μm ; radiální průměr tracheid letního dřeva dosahuje 21–52 μm , s průměrnou hodnotou 33 μm . Tloušťka stěn tracheid jarního dřeva je 5–14 μm , letního pak 6–18 μm . Tangenciální rozměr tracheid nabývá hodnot 19–77 μm .

Radiální řez:

Vzorek je dobře zachovalý jen na některých místech, na tracheidách můžeme sledovat dvojtečky araucarioidního typu (Fototab. 3 B). Tečky jsou uspořádány do 1 až 3 řad, největší počet tracheid má dvojtečky ve dvou řadách (Fototab. 3 B). Tečky mají šestiboký až kulovitý tvar, těsně přiléhají k sobě. Průměr většiny dvojteček je v rozmezí 10 až 16 μm (měřeno 25 teček). Tečky v křížovém poli jsou araucarioidního typu. Na křížové pole připadá 3–8 těsně přiléhajících teček (Fototab. 3 C). Některé tracheidy obsahují pryskyřičnou výplň („resin plugs“) (Fototab. 3 D). Dřeňové paprsky jsou homocelulární.



Graf 3 Procentuální zastoupení dřeňových paprsků u *Araucarioxylon chapmanae* dle jejich výšky (vzorek AN18)

Tangenciální řez:

Dřeňové paprsky jsou velmi nízké až středně vysoké (1–16 buněk), výlučně jednovrstevné (Fototab. 3 E). Největší počet paprsků má výšku 3 buňky (20%) (Graf 3). Buňky mají kulovitý až oválný tvar. Počet paprsků na tangenciální mm je 5–10, s průměrem 7. Tracheidy přilehající ke dřeňovým paprskům obsahují pryskyřičnou výplň („resin plugs“) (Fototab. 3 F).

Diskuze: Podle Rößlera *et al.* (2014) a Philippe & Bamfordové (2008) by měl být vzorek, který obsahuje araucarioidní tečkovaní na radiálních stěnách tracheid, araucarioidní tečky v křížových polích a uniseriální dřeňové paprsky, zařazen do fosilního rodu *Agathoxylon* Hartig. Přítomnost pryskyřičné výplně („resin plugs“) v tracheidách nám dovoluje rozhodovat o několika možných fosilních druzích: *Agathoxylon pseudoparenchymatosum* (Gothan) Pujana, Santillana & Marensi a *Araucarioxylon chapmanae* Poole & Cantrill. *Agathoxylon pseudoparenchymatosum* má dvojtečky na tracheidách uspořádané především do jedné nebo dvou řad a středně vysoké dřeňové paprsky (2–10 buněk) (Gothan 1908; Pujana *et al.* 2014, 2017). *Araucarioxylon chapmanae* Poole & Cantrill má na rozdíl od předchozího druhu 1 až 3 řady dvojteček na tracheidách (především ve 2 řadách) a středně vysoké dřeňové paprsky (1–25 buněk) (Poole & Cantrill 2001).

Podle určených znaků (viz Popis) může být vzorek AN18 zařazen do fosilního druhu *Araucarioxylon chapmanae* Poole & Cantrill.

Vzorek AN18 je zařazen do synonymického rodu *Araucarioxylon* Kraus *in* Schimper, který podle revize Rößlera *et al.* (2014) pro dřeva podobná araukáriím by měl být přejmenován na *Agathoxylon* Hartig a měla by být vytvořena nova kombinace pro druh *Araucarioxylon chapmanae*. Formální vytvoření nové kombinace pro tento druh bude otázkou následujících vědeckých prací.

Poznámky: Makroskopicky má vzorek 2,2 cm na výšku, 6 cm na šířku a 9 cm na délku (Foto 3).

Čeleď ? Cycadeoidaceae
Rod *Phoroxylon* Sze, 1951
Druh cf. *Phoroxylon* sp. Sze, 1951

Fototabule 4, Obrázek 16, Foto 4

Materiál: Vzorek AN40 (výbrusy číslo: 47866, 47867, 47868)

Staří: Souvrství Whisky Bay (vrstvy Lewis Hill)

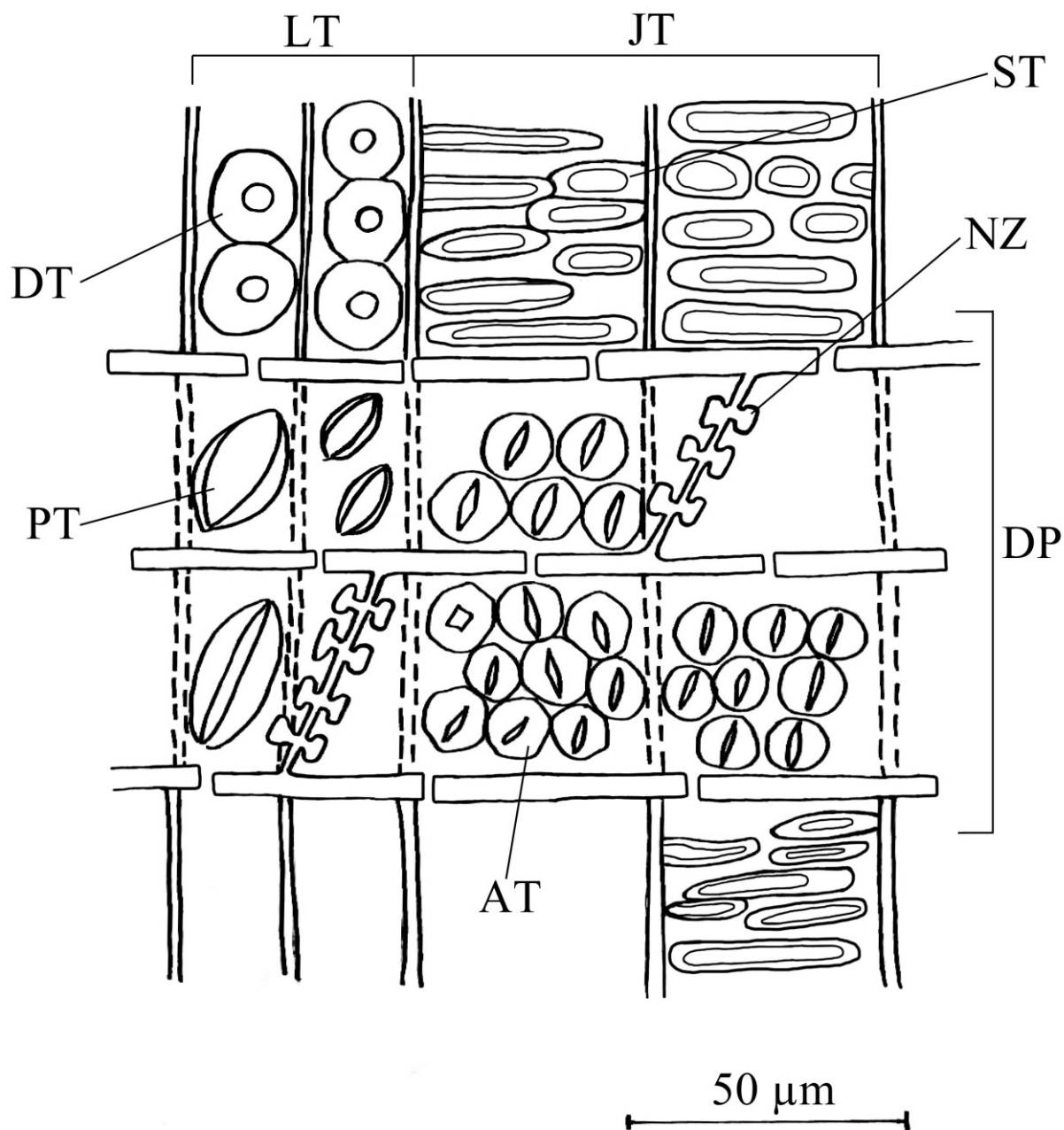
Popis: Letokruhy jsou rozeznatelné, nevýrazné a hranice mezi letním a jarním dřevem jsou ostré. Tracheidy se skalariformními tečkami na jarních tracheidách a araucarioidním tečkováním na letních tracheidách. Tečky v křížovém poli jsou smíšeného typu (araucarioidní až podocarpoidní) s převahou araucarioidního typu. Na křížové pole může připadat 1–10 různě velkých teček. Tangenciální stěny parenchymatických buněk dřevných paprsků jsou výrazně tečkované až nodulárně ztloustlé. Bez axiálního parenchymu a pryskyřičných kanálků. Velmi nízké až velmi vysoké dřevné paprsky (2–35 buněk), výlučně jednovrstvé.

Transversální řez:

Letokruhy jsou rozeznatelné, nevýrazné a jejich hranice jsou pozvolné. (Fototab. 4 A) Tracheidy jsou uspořádány do paralelních radiálních řad. Ve většině případů mají polygonální (4-úhelníkový), prodloužený tvar. Radiální průměr tracheid jarního dřeva se pohybuje v rozmezí 24–54 µm, s průměrnou hodnotou 38 µm, radiální průměr tracheid letního dřeva dosahuje 23–50 µm, s průměrnou hodnotou 33 µm. Tloušťka stěn tracheid jarního dřeva je 2–10 µm, letního pak 5–18 µm. Tangenciální rozměr tracheid nabývá hodnot 24–84 µm.

Radiální řez:

Vzorek je dobře zachovalý. Na jarních tracheidách můžeme sledovat skalariformní tečky (Obr. 9; Fototab 4 B), na letních tracheidách – dvojtečky araucarioidního typu (Obr. 9; Fototab. 4 E). Tečky v křížovém poli jsou smíšeného typu (araucarioidní až podocarpoidní) s převahou araucarioidního typu (pro jarní tracheidy je obvyklý araucarioidní typ tečkování v křížovém poli, pro letní tracheidy jsou typické podocarpoidní, vzácněji cupressoidní tečky) (Obr. 16; Fototab. 4 C). Na křížové pole může připadat 1–10 různě velkých teček. Tangenciální stěny parenchymatických buněk dřevných paprsků jsou výrazně tečkované až nodulárně ztloustlé (*Abietineentüpfung*) (Obr. 16; Fototab. 4 D). Dřevné paprsky jsou homocelulární.

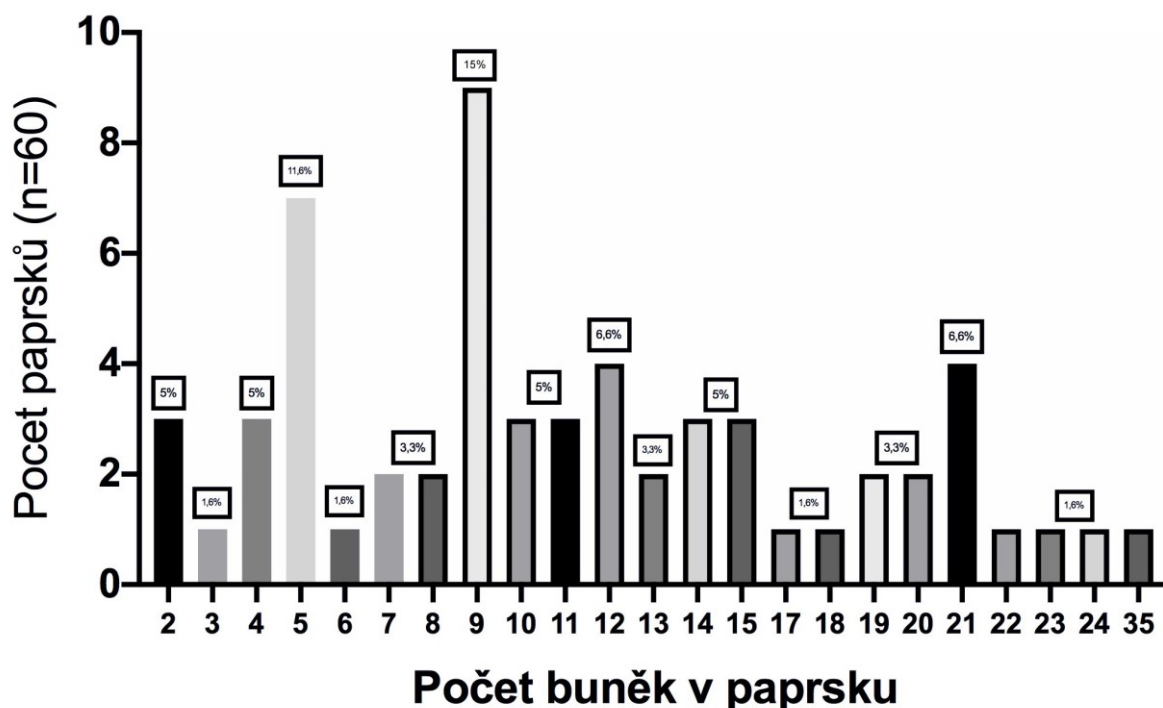


Obr. 16 Schematický, idealizovaný nákres sledovaných na radiálním řezu pod světelným mikroskopem znaků: DP – dřevové paprsky, JT – jarní tracheidy, LT – letní tracheidy, ST – skalariformní tečky, NZ – nodulárně ztloustlé tangenciální stěny parenchymatických buněk dřevových paprsků (*Abietineentüpfelung*): DT – dvojtečka; AT – araucarioidní tečky; PT – podocarpoidní tečka

Tangenciální řez:

Dřevové paprsky jsou velmi nízké až velmi vysoké s výškou 2 až 35 buněk, výlučně jednovrstvé. Největší počet paprsků má výšku 9 buněk (15%) (Graf 4). Buňky mají oválný, protáhlý tvar. Počet paprsků na tangenciální mm je 2–13, s průměrem 7 (Fototab. 4 F).

Výška dřevných paprsků



Graf 4 Procentuální zastoupení dřevných paprsků u *Phoroxylon* sp. Sze dle jejich výšky (vzorek AN40)

Diskuze: Podle Philippa & Bamfordové (2008) jsou fosilní rody, které obsahují skalariformní ztenčeniny, *Lhassoxylon* Vozenin-Serra et Pons, *Phoroxylon* Sze, *Sahnioxylon* Bose et Sah a *Scalaroxylon* Vogellehner. Absence axiálního parenchymu a pryskyřičných kanálků odlišuje vzorek AN40 od rodu *Lhassoxylon* Vozenin-Serra et Pons (Vozenin-Serra & Pons 1990). Rod *Scalaroxylon* Vogellehner může být taky jednoznačně vyřazen z možností na základě přítomnosti nodulárně ztlustlých tangenciálních stěn parenchymatických buněk dřevných paprsků u studovaného vzorku (Vogellehner 1967). Fosilní rod *Sahnioxylon* Bose et Sah podle Philippa *et al.* (1999); Lemoigne & Torresové (1988) a Bose & Saha (1954) by měl obsahovat následující determinační znaky: skalariformní tečky, letní tracheidy s bi- nebo multiseriatním tečkováním, 1 až 12 teček v křížovém poli, dřevné paprsky s 1 až 4 řadami buněk, dobře vyvinuté a rozeznatelné letokruhy a letní dřevo převládající nad jarním dřevem, s ostrým přechodem mezi nimi. Podle revize rodu *Sahnioxylon* Bose et Sah (Philippe *et al.* 1999) jeho výskyt z křídly je dodnes známý jen z oblasti Antarktického poloostrova a Indie. Tyto oblasti a místo nálezu vzorku AN40 pravděpodobně tvořily jeden region v době pozdní křídly (Cantrill & Poole 2012).

Vzorek AN40 má rozeznatelné letokruhy, pozvolný přechod mezi jarním a letním dřevem, výrazně převládající jarní dřevo, a výhradně jednovrstevné dřevné paprsky. Podle diagnózy rodu a podstatných determinačních znaků by měl být vzorek AN40 spíše zařazen do fosilního

rodu *Phoroxylon* Sze. Pro rod *Phoroxylon* Sze je typická přítomnost skalariformních teček, převážně araucarioidní tečkovaní na letních tracheidách, výhradně jednovrstevné dřevové paprsky, dvě až šest kruhovitých, těsně přilehajících teček v křížovém poli, ztlustěliny na tangenciálních stěnách dřevových paprsků, rozeznatelné letokruhy s ostrým přechodem mezi jarním a letním dřevem, a dobře vyvinuté letní dřevo (Sze 1951, 1954; Philippe & Bamfordová 2008). Podle určených znaků se vzorek AN40 liší od původního popisu rodu *Phoroxylon* Sze minimálně vyvinutým letním dřevem, což by mohlo být z části vysvětleno obtížnými klimatickými podmínkami (krátká vegetační sezona) a počtem teček v křížovém poli. Druhy *P. scalariforme* Sze a *P. qiezihenze* Zheng et Zhang mají podle diagnos výraznou převahu letního dřeva nad jarním, proto nepřichází v úvahu zařadit vzorek AN40 do jednoho z nich (Sze 1951, 1954; Zheng & Zhang 1982).

Tímto způsobem může být vzorek AN40 zařazen do fosilního rodu *Phoroxylon* Sze, ale vzhledem k existující odlišnosti (viz Popis) nemůže být zaražen do žádného známého druhu (*P. scalariforme* Sze, *P. qiezihenze* Zheng et Zhang) a bude se pravděpodobně jednat o nový druh.

Poznámky: Makroskopicky má vzorek 6 cm na výšku, 4,5 cm na šířku a 3,8 cm na délku (Foto 4). Vzorek je zachován ve velice dobrém stavu.

Čeleď Podocarpaceae

Rod *Podocarpoxyton* Gothan, 1905

Druh *Podocarpoxyton multiparenchymatosum* Pujana & Ruiz, 2017

Fototabule 5, Obrázek 17, Foto 5

2017 *Podocarpoxyton multiparenchymatosum* Pujana & Ruiz, obr. 9–12

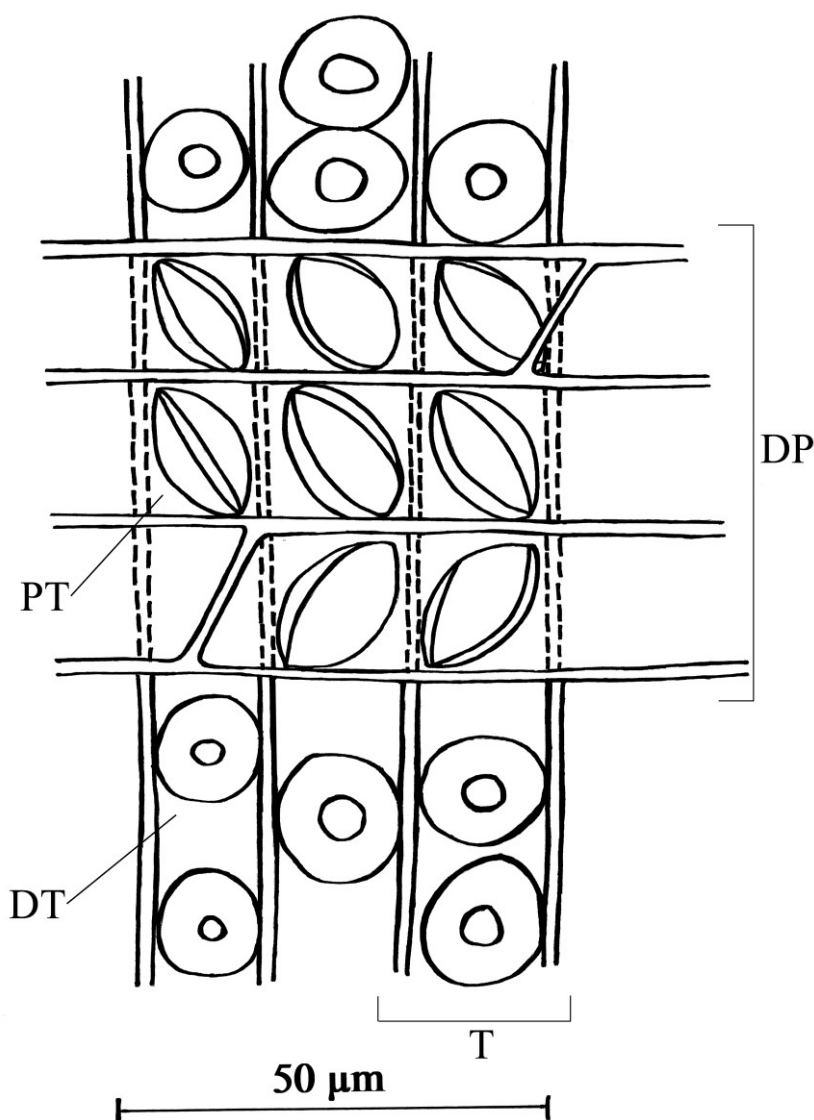
Materiál: Vzorek AN76 (výbrusy číslo: 41768, 41769, 41770)

Staří: Souvrství Hidden Lake (nejsvrchnější část)

Popis: Letokruhy jsou rozeznatelné, nevýrazné a jejich hranice jsou pozvolné. Tracheidy z abietoidním tečkováním v jedné řadě. Tečky v křížovém poli jsou podocarpoidního typu. Na křížové pole zpravidla připadá jedna velká, mírně ukloněná podocarpoidní tečka s velmi redukováným okrajem. Axiální parenchym je přítomen, bez pryskyřičných kanálků. Dřeňové paprsky jsou velmi nízké (1–6 buňky), výlučně jednovrstevné.

Transversální řez:

Letokruhy jsou rozeznatelné, nevýrazné a jejich hranice jsou pozvolné (Fototab. 5 A). Tracheidy jsou zpravidla uspořádány do paralelních, radiálních řad. Ve většině případů mají polygonální



(4-úhelníkový) či oválný tvar. Radiální průměr tracheid jarního dřeva se pohybuje v rozmezí 20–36 μm, s průměrnou hodnotou 27 μm; radiální průměr tracheid letního dřeva dosahuje 14–25 μm, s průměrnou hodnotou 19 μm. Tloušťka stěn tracheid jarního dřeva je 3–8 μm, letního pak 4–9 μm. Tangenciální rozměr tracheid nabývá hodnot 14–35 μm.

Radiální řez:

Vzorek je v některých místech deformovaný a stlačený, na některých místech na tracheidách můžeme sledovat dvojtečky abietoidního typu. Tečky na tracheidách jsou uniseriální (Obr. 17; Fototab. 5 B). Mají kruhový tvar ve většině případů přilehají k sobě a pokrývají celou plochu tracheid. Průměr většiny dvojteček je v rozmezí 8 až 15 μm. Největší naměřená hodnota dosáhla 15 μm (měřeno 21 teček). Tečky

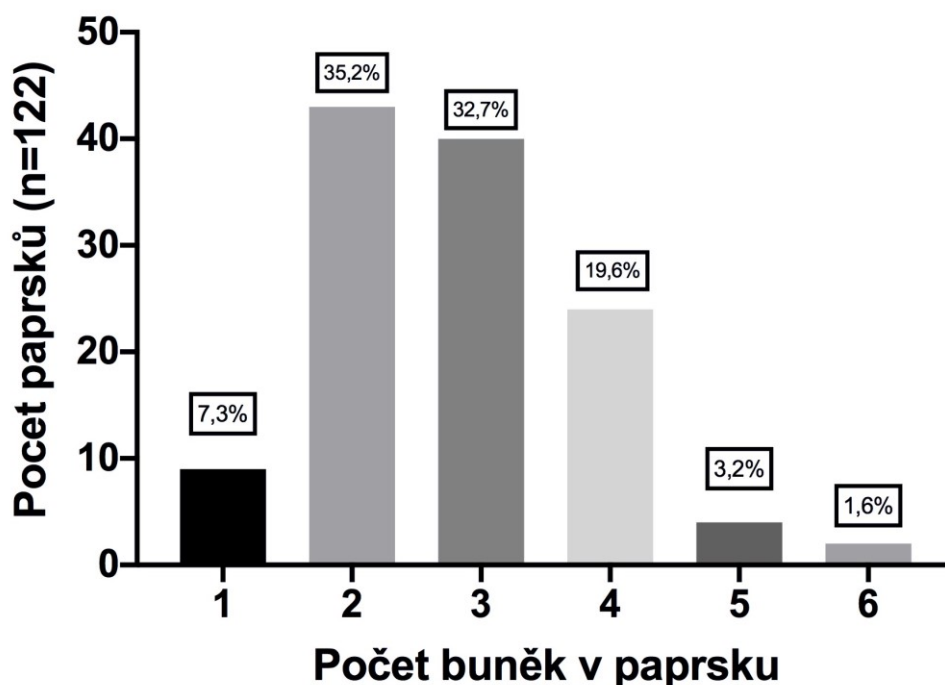
Obr. 17 Schematický náčrt podocarpoidních teček v křížovém poli a abietoidních teček na radiálních stěnách tracheid: DP – dřeňové paprsky, T – tracheida, DT – dvojtečka, PT – podocarpoidní tečka

v křížovém poli jsou podocarpoidního typu s velmi redukovaným okrajem (Obr. 17; Fototab. 5 C, D). Na křížové pole připadá zpravidla jedna oválná, mírně ukloněná podocarpoidní tečka. Dřeňové paprsky jsou homocelulární. Axiální parenchym difuzního typu (Fototab. 5 E).

Tangenciální řez:

Dřeňové paprsky jsou velmi nízké s výškou 1 až 6 buněk, výlučně jednovrstevné (Fototab. 5 F). Největší počet paprsků má výšku 2 buňky (35,2%) (Graf 5). Buňky mají kulovitý až oválný tvar. Počet paprsků na tangenciální mm je 6–12, s průměrem 8.

Výška dřeňových paprsků



Graf 5 Procentuální zastoupení dřeňových paprsků u *Podocarpoxylon multiparenchymatosum* dle jejich výšky (vzorek AN76)

Diskuze: Podle Philippa & Bamfordové (2008) je možné do fosilního rodu *Phyllocladoxylon* Gothan zařadit vzorky s abietoidním typem tečkovaní na tracheidách a jednoduchou tečkou (oknový typ) v křížovém poli; do rodu *Podocarpoxylon* Gothan patří vzorky, které mají abietoidní typ tečkovaní na radiálních stěnách tracheid, méně než 4 podocarpoidní tečky na pole (poloviční dvojtečky) a neobsahují pryskyřičné kanálky a spirální ztlustěliny. Podle určených znaků, hlavně podocarpoidního typu tečkovaní v křížovém poli (Fototab. 5 C), je možné vzorek AN76 zařadit do rodu *Podocarpoxylon* Gothan. Výlučně uniseriální tečkovaní na radiálních stěnách tracheid odlišuje naše dřevo od *P. atuelensis* Gnaedinger, *P. austroamericanum* Gnaedinger, *P.*

chapmanae Poole & Cantrill, *P. communis* Poole & Cantrill, *P. feruglioi* Gnaedinger, *P. garciae* Del Fueyo, *P. mazzonii* (Petriella) Müller-Stoll & Schultze-Motel, *P. paralatifolium* Vozenina-Serra & Grant-Mackie, *P. verticalis* Poole & Cantrill, které všechny mohou obsahovat bi- a trise-riální tečkování (Pujana & Ruiz 2017; Ruiz *et al.* 2017). Na základě přítomnosti axiálního parenchymu (Fototab. 5 E) mohou být rovněž vyřazeny následující taxony: *P. juniperoides* Gothan, *P. aparenchymatosum* Gothan, *P. fildense* Zhang & Wang, *P. indicum* (Bhardwaj) Bose & Maheshwari (Pujana & Ruiz 2017; Ruiz *et al.* 2017). Tři druhy rodu *Podocarpoxylonu* Gothan vykazují vyžadované znaky: *P. multiparenchymatosum* Pujana & Ruiz, *P. palaeoandinum* Nishida a *P. palaeosalignum* Nishida. *P. palaeosalignum* Nishida vykazuje více pinoidní typ tečkování ve křížových polích, *P. palaeoandinum* Nishida má ve křížovém poli podocarpoidní tečky s velmi redukovanými okraji („phyllocladoidní“ *sensu* Philippe & Bamford 2008) podle Pujany & Ruizové (2017) by měl být druh *P. palaeoandinum* Nishida zaražen do rodu *Phyllocladoxylon* Gothan.

Podle hlavních znaků (viz Popis) tak může být vzorek AN76 zařazen do druhu *Podocarpoxylon multiparenchymatosum* Pujana & Ruiz.

Poznámky: Makroskopicky má vzorek 1,4 cm na výšku, 2,5 cm na šířku a 3,5 cm na délku (Foto 5).

Vliv prostředí a doby udržování olistění na strukturu dřeva (letokruhů)

Zkamenělá dřeva jsou již dlouho považovaná za spolehlivý zdroj informací o paleoklimatu (Creber & Chaloner 1984). Už od devonu vykazuje dřevo jehličnanů vysokou citlivost ke změnám okolního prostředí a zanechává fosilní záznam průběhu klimatických změn (Falcon-Lang 2000b). Takový záznam je možný kvůli procesu xylogeneze: každoročnímu dělení kambialních buněk, které produkují směrem ke dřeni stromu nové buňky xylému (Rossi *et al.* 2016). Doted' není úplně jasné, jestli proces xylogeneze je více závislý na vnitřních ontogeneticky daných, hormonálně řízených procesech, nebo jestli je hlavním omezujícím faktorem okolní prostředí. Každopádně každý vnitřní proces je více nebo méně ovlivněn vnějšími přímo nebo nepřímo působícími podmínkami (např. začátek procesu xylogeneze je podmíněn tvorbou hormonu v pupenech, které začnou se tvořit jenom za příhodných okolních podmínek) (Denne & Dodd 1981; Rossi *et al.* 2016).

Pro stanovení vlivu specifického okolního prostředí na strukturu letokruhů a zjištění strategie adaptace stromu na tyto podmínky byl detailně prozkoumán vzorek AN34 (*Agathoxylon kellerense* (Lucas & Lacey) Pujana). Tento vzorek byl vybrán kvůli svému výjimečnému stavu zachování (vzorek obsahuje jenom mírné deformace), přítomnosti většího množství letokruhů (včetně prvních letokruhů) a proto, že araukárie tvořily jednu z dominantních složek vegetace na začátku pozdní křídy v oblasti ostrova Jamese Rosse (Foto 1; Fototab. 1) (Pujana *et al.* 2017). Pod světelným mikroskopem byl na transverzálním řezu zjištěn počet letokruhů, měřena jejich šířka, spočítáno množství buněk v každém letokruhu, jakož i počet buněk letního dřeva. Naměřené hodnoty jsou uvedeny v tabulce 2. Hodnoty počtu buněk letního dřeva z této tabulky byly spočítány podle vizuální odlišnosti tenkostěnných buněk jarního dřeva a tlustostěnných buněk letního dřeva s výrazně menším lumenem. Pro účely stanovení vlivu doby udržování olistění na strukturu dřeva byly měřeny radiální průměry tracheid ve 3 po sobě jdoucích řadách.

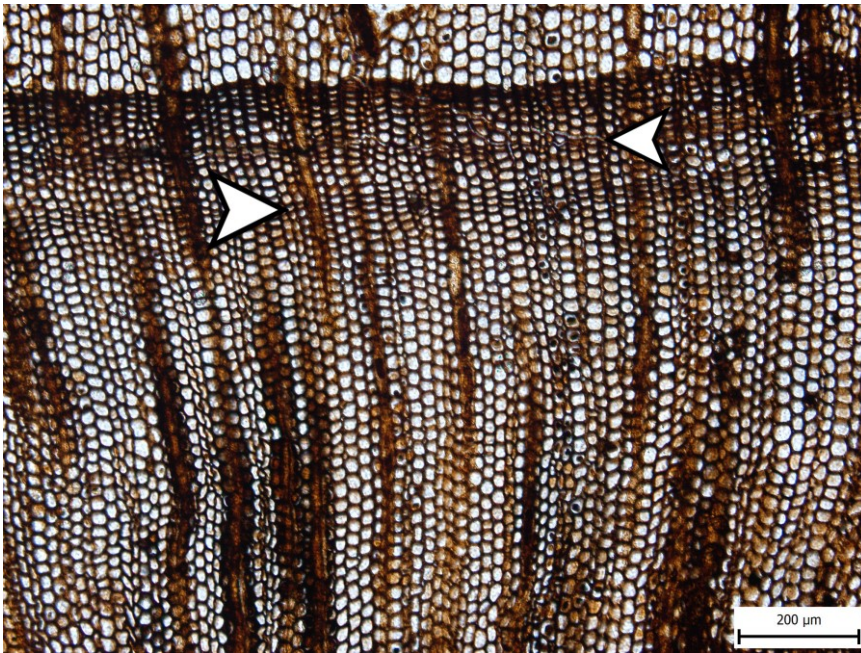
Podle dřívějších studií (Creber & Chaloner 1984; Falcon-Lang 2000a, b, 2005a, b) existuje přímá závislost mezi zastoupením letního dřeva v letokruhu, náhlostí přechodu od jarního k letnímu dřevu a dobou udržování olistění na stromě (strategie adaptace: stálezelenost nebo opadavost). Tyto metody byly poprvé použity Creberem & Chalonerem (1984) a nadále odzkoušeny Falconem-Langem (2000a, b) na recentních zástupcích. Poté, co byla metoda ověřena, začala být používána pro stanovení stálezelenosti nebo opadavosti u fosilních dřev (Varela *et al.* 2006; Ryberg & Taylor 2007; Brea *et al.* 2008).

Výrazné a jasně rozlišitelné letokruhy na vzorku AN34 vypovídají o přítomnosti sezonality (Creber & Chaloner 1984; Falcon-Lang 2000b). Výrazná fluktuace v počtech buněk letokruhu a v jejich šířkách ukazují na výkyvy vnějších podmínek během života stromu: 7. letokruh má

Číslo letokruhu	Šířka letokruhu v μm	Průměrný počet buněk v letokruhu	Počet buněk v lením dřevu
1	890	62	6
2	1010	60	12
3	4,5	44	5
4	740	104	10
5	1750	102	16
6	1720	103	9
7	890	51	7
8	1010	49	3
9	350	20	4
10	180	10	1
11	265	15	5
12	210	13	2
13	120	8	2
14	70	4	2
15	55	3	1
16	125	6	1
17	155	5	1
18	110	5	1
19	130	6	1
20	175	8	3
21	150	8	2
22	240	15	7
23	280	14	3
24	175	9	2
25	310	21	5
26	315	19	5
27	125	6	2
28	120	8	3
29	215	13	4
30	305	19	6
31	340	20	5
32	490	32	4

Tabulka 2 Hodnoty naměřené pod světelným mikroskopem pro *Agathoxylon kellerense* (vzorek AN34)

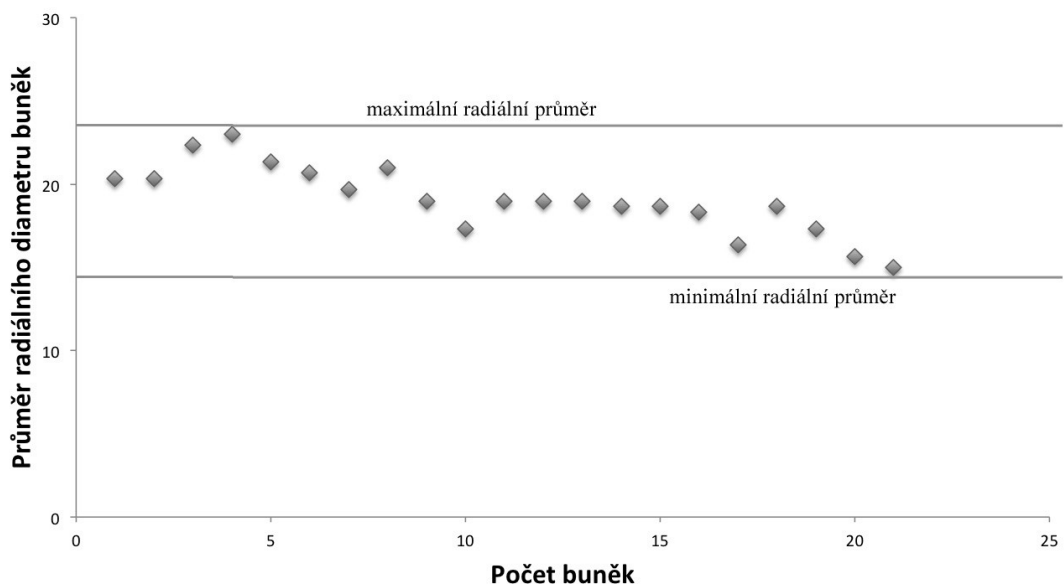
51 buněk, letokruh číslo 14 jenom 4 buňky (první letokruhy jsou ovlivněné věkovými trendy) (Creber & Chaloner 1984; Falcon-Lang 2000b). Na letokruhu číslo 7 můžeme pozorovat fluktuaci v hustotě buněk xylému (dva za sebou jdoucí nepravé letokruhy) (Obr. 18). Podle Crebera & Chaloner (1984) odpovídá nepravý letokruh tvořící se na konci vegetační sezony spíše nedostatku vody. Dalším studovaným parametrem byla hranice mezi jarním a letním dřevem.



Obr. 18 Foto transverzálního řezu vzorkem AN34 (*Agathoxylon kellerense*): letokruh číslo 7, šipky ukazují na nepravé letokruhy přesně před začátkem tvorby letního dřeva

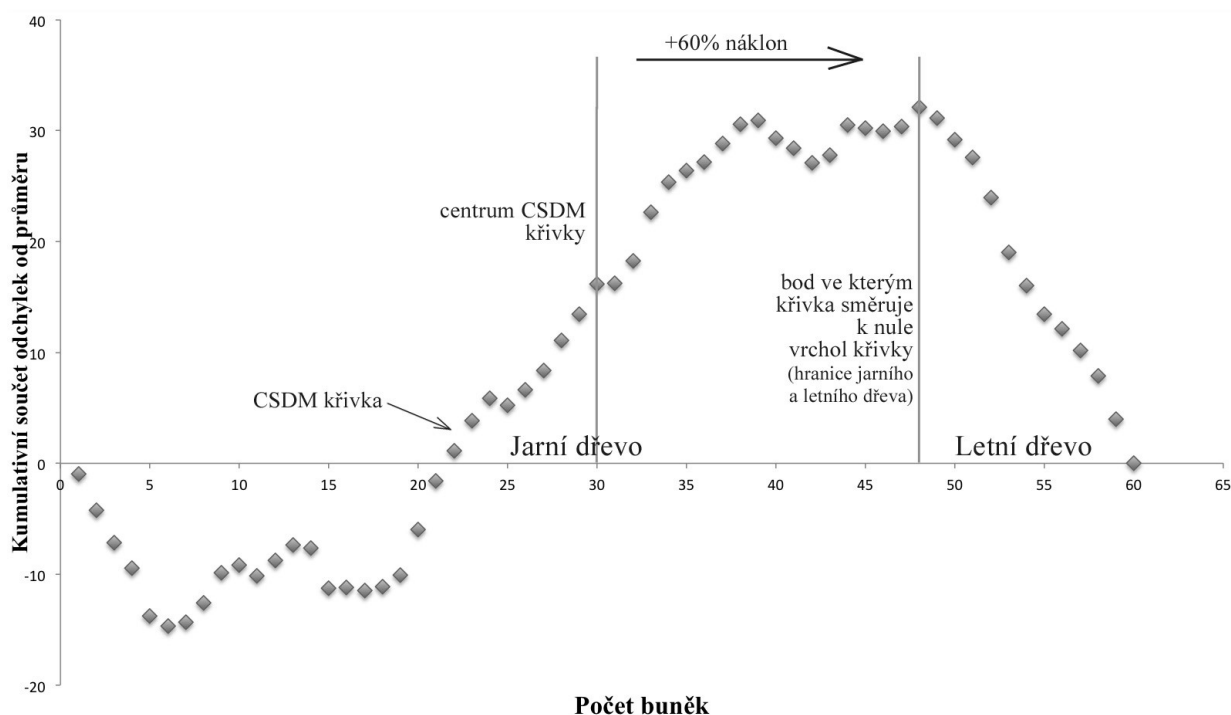
Podle studia současných stromů rostoucích na stejném místě, ale produkujícím odlišné hranice mezi jarním a letním dřevem, lze udělat závěr, že tento parametr je pod genetickou kontrolou. Proto by stejné taxony dřev měly vykazovat stejné trendy za různých klimatických podmínek (Tomlinson 1980, Falcon-Lang 2000a, b). Pro studium

hranice mezi jarním a letním dřevem a její korelace s dobou udržování olistění byly podle metod Falcona-Langa (2000a, b) měřeny a spočítány na 6 letokruzích následující parametry: 1) procentuální zmenšení buněk; 2) procentuální zastoupení letního dřeva; 3) RMI („Ring Markedness Index“); a 4) náklon CSDM („Cumulative Sum Deviation from Mean“) křivky. Procentuální zmenšení je rozdíl mezi maximálním a minimálním radiálním průměrem buněk vyjádřený v procentech. Pro stanovení tohoto parametru byl spočítán rozdíl mezi největším a nejmenším radiálním průměrem buňky, získaná hodnota byla následně vydělena maximálním průměrem (Graf 6; Tabulka 3).



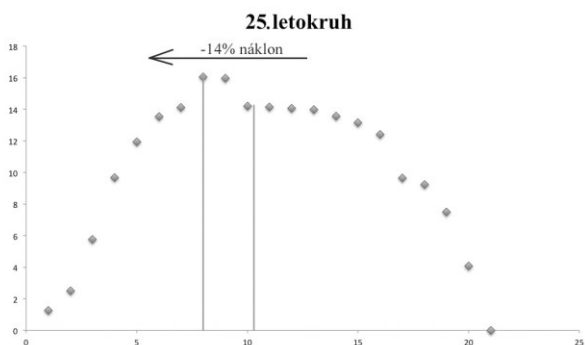
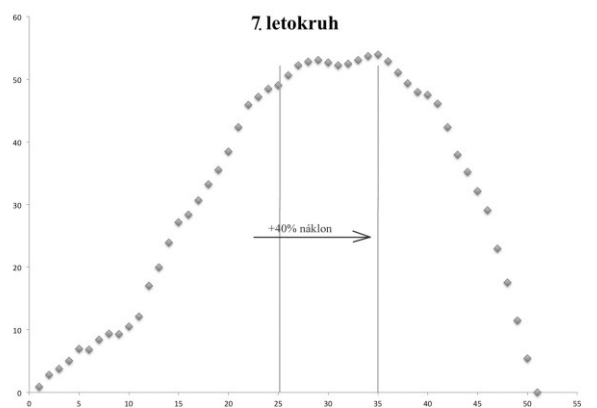
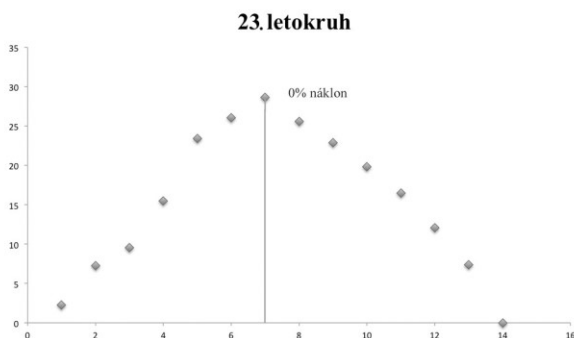
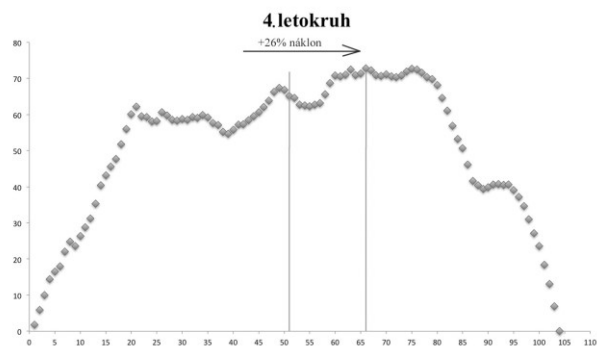
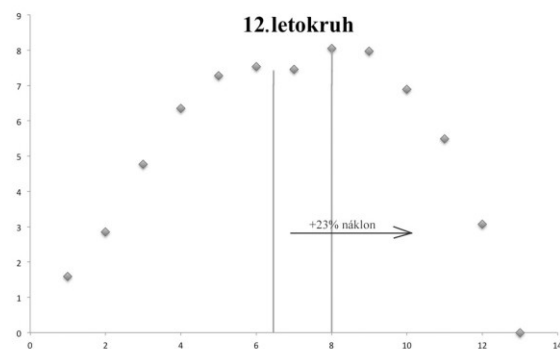
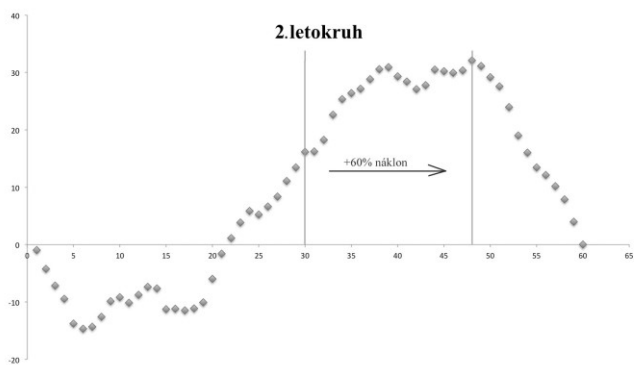
Graf 6 Rozptyl hodnot průměru radiálních průměrů buněk pro 25. letokruh vzorku AN34

Pro stanovení procentuálního zastoupení letního dřeva byla vytvořena CSDM křivka. Tato křivka vznikla z kumulativního součtu odchylek buněk od průměrné hodnoty (Graf 7) (Creber & Chaloner 1984). Hranice mezi jarním a letním dřevem je v bodě, ve kterém CSDM křivka začíná směřovat k nule. Náklon CSDM křivky je posun nejvyššího bodu (vrchol) od středu diagramu, může tak nabývat kladných (posun vpravo), nebo záporných (posun vlevo) hodnot (Graf 7). Náklon CSDM křivky ukazuje na strategii adaptace rostliny. Stálezelené rostliny mají kladný náklon CSDM křivky, opadavé pak nulový nebo záporný (Falcon-Lang 2000a).



Graf 7 CSDM křivka pro 2. letokruh vzorku AN34 (vrchol a bod, ve kterém křivka začíná směřovat k nule, se nacházejí u tohoto letokruhu ve stejném místě)

RMI byl spočítán vynásobením procentuálního zmenšení buněk a procentuálního zastoupení letního dřeva. Podle studia Falcona-Langa (2000b) menší RMI poukazuje na delší dobu udržování olistění. Pro přesnější výsledky bylo na vzorku AN34 změřeno 6 letokruhů v různých částech a s různým počtem buněk (podle Falcona-Langa 2005a by neměl věkový trend ovlivňovat studované parametry). Naměřené hodnoty byly vyneseny na CSDM křivky pro každý letokruh (Graf 8). Jak je vidět z grafů, vykazují letokruhy postupný trend ke zmenšení náklonu až k jeho překocení na levou stranu v 25. letokruhu. Tento rozptyl může být dán fyziologickými vlastnosti vymřelé araukárie, ale může být taky způsoben velice obtížnými vnějšími podmínkami (je patrný výrazný pokles počtu buněk v letokruhu). Výsledky jsou ukázány v tabulce číslo 3.



Graf 8 CSDM křivky pro jednotlivé letokruhy: na ose X jsou označeny počty buněk v letokruhu; na ose Y - kumulativní součet odchylek od průměru, vertikální čáry ukazují na střed a vrchol CSDM křivky

Číslo letokruhu	Procentuální zmenšení buněk	Procentuální zastoupení letního dřeva	RMI	Náklon křivky CSDM
2	34%	20%	6,8	+60%
4	54,5%	28%	15	+26%
7	42%	31%	13	+40%
12	22%	38%	8,36	+23%
23	53%	50%	26	0%
25	34%	61%	20	-14%
Střední hodnoty				
	39,9%	38%	14,86	+22,5%

Tabulka 3 Výsledky měření pro vzorek AN34 (*Agathoxylon kellerense*)

Omezení dané zachováním fosilního dřeva

Pro zjišťování klimatického signálu vyžadují klasické dendrochronologické metody dost přesné podmínky pro odběr studovaného vzorku: stromy na vrcholu horstva nebo ve vysokých zeměpisných šířkách budou mít výrazné omezení teplotou oproti stromům na dolní hranice lesa, které budou vykazovat spíše omezení srážkami, naopak stromy rostoucí v hustém lese budou mít slabý klimatický signál a budou ovlivněny dalšími ekologickými faktory (např. konkurence) (Schweingruber *et al.* 1990). Topografie, hladina spodní vody a substrát (typ půdy) můžou výrazně omezovat klimatický signál a do určité míry určovat druhové složení vegetace na lokalitě (Fritts 1976; Berling 2007).

Studovaný materiál pochází z lokality, kam byla zkamenělá dřeva naplavena mořskými proudy a následně uchována v příbřežních sedimentech (viz Geologická stavba regionu) (Sakala & Vodrážka 2013). Vzhledem k dobrému stavu zachování materiálu lze učinit závěr, že kmeny prodělaly relativně krátký transport od místa růstu k místu ukládání. Takový způsob uložení nicméně neposkytuje úplně přesné informace o původním místě růstu stromů. Není možné říci, jestli byl strom ovlivněn konkurencí, zda rostl na okraji nebo v hustém lese nebo na vrcholku kopce, jaké množství podzemní vody bylo případně na lokalitě. Pokud nebyl nalezen větší kus kmene, není možné přesně říct, z jaké části rostliny vzorek pochází. I v případě, že bylo několik vzorků nalezeno v jedné vrstvě vedle sebe, není možné s jistotou porovnávat jejich zachovaný klimatický signál. Není možné vyloučit jejich pozdější redepozici.

Dalším omezením pro studium fosilního dřeva je vnitrodruhová variabilita mezi jedinci (Falcon-Lang 2005a). Při determinaci fosilního taxonu může být obtížné vymezit kolísání variability znaků uvnitř jednoho taxonu. Velká variabilita znaků je prokázána i v rámci ontogenetického vývoje jedince. Podle studie Falcona-Langa (2005a) ale na studované parametry (procentuální zastoupení letního dřeva; CSDM křivka) nemá ontogenetický vývoj vliv.

Vzhledem k výše vyjmenovaným omezením musí být popsání metody použity obezřetně a ve shodě s jinými daty (nálezy jiných částí rostliny, palynologická data, data o paleopůdách, množství CO₂ v atmosféře, charakter paleoklimatu atd.) (Falcon-Lang 2005b).

Zkamenělá dřeva jsou i přes tato omezení dobrým informačním zdrojem o stavu vnějšího prostředí a způsobu života suchozemských rostlin a o jejich adaptaci na specifické podmínky prostředí na Antarktickém poloostrově během pozdní křídy.

9. Diskuse

Odlišná geografická a klimatická situace na Antarktickém poloostrově během pozdní křídly zde umožňovala existenci diverzifikovaných lesních ekosystémů (Cantrill & Poole 2012). Křídlová vegetace se ale musela vyrovnat se specifickým rozložením světla v průběhu roku (půl roku dlouhá polární noc). Přítomnost bohatého paleobotanického záznamu z oblastí poblíž jižního pólu dokazuje, že pro současnou vegetaci omezení pro růst v oblastech vysokých zeměpisných šířek tvoří teploty, nikoliv nedostatek světla (Spicer 2003; Beerling 2007).

Ze studovaných 55 dřev antarktické flóry z ostrova Jamese Rosse bylo vybráno a studováno pět reprezentativních vzorků. Tři typy dřev byly přiřazeny k rostlinám typu araukárie: *Agathoxylon kellerense* (Lucas & Lacey) Pujana, *Agathoxylon antarcticus* (Poole & Cantrill) Pujana, Santillana & Marensi, *Araucarioxylon chapmanae* Poole & Cantrill. Tato dřeva pocházejí ze stratigraficky nejstarších částí (Obr. 5). Dřevo, které nejspíše odpovídá dřevu vymřelých benetitů (Yang *et al.* 2013), bylo popsáno jako *Phoroxylon* sp. Sze. Poslední vzorek odpovídá dřevu nohoplodů – *Podocarpoxyton multiparenchymatosum* Pujana & Ruiz. Studované společenstvo ukazuje jasnou převahu nahosemenných rostlin nad rostlinami krytosemennými. Výzkum krytosemenných rostlin nebyl předmětem této diplomové práce. Nicméně v průběhu výzkumu byla jejich přítomnost zjištěna. První výskyty krytosemenných rostlin ve studované oblasti spadají do coniacu (např. rody *Nothofahoxylon*, *Antarctoxylon*, v pozdějších obdobích byl nalezen i rod *Winteroxylon*). Studované společenstvo se shoduje s dřívějšími studiemi z ostrova Jamese Rosse a Antarktického poloostrova (Falcon-Lang & Cantrill 2001; Cantrill & Poole 2005, 2012; Pujana *et al.* 2017). Určené fosilní rody byly běžnou složkou antarktického jehličnatého stálezeleného lesa a objevení se krytosemenných rostlin v coniacu se přesně shoduje s nástupem a diverzifikací krytosemenných rostlin popsaných Cantrillem & Poolovou (2005).

Vybraný vzorek AN34 (*Agathoxylon kellerense*) byl použit pro analýzu letokruhů. Byla zvolena metoda navržená Creberem & Chalonerem (1984) a následně upravená Falconem-Langem (2000a, b) pro stanovení strategie adaptace rostliny (procentuální zmenšení buněk, procentuální zastoupení letního dřeva, RMI, náklon CSDM křivky) byla na tomto vzorku vyzkoušena a dala jasné výsledky. Na základě dat získaných z recentních jehličnanů a jejich porovnáním se získanými výsledky by mohl být *Agathoxylon kellerense* zařazen mezi stálezelené formy s dobou udržování olistění 3 až 5 let (Falcon-Lang 2000a, b). Není ale jasné, zda trend ke změně v náklonu CSDM křivky, který můžeme pozorovat na grafu číslo 8, je zapříčiněn zhoršením okolních podmínek a traumatickou ztrátou olistění (např. v důsledku dlouhodobého nedostatku vody), nebo je tento trend dán ontogeneticky.

Druh	Procentuální zmenšení buněk	Procentuální zastoupení letního dřeva	RMI	Náklon křivky CSDM (střední hodnota)
<i>Larix decidua</i>	71.55–85.91%	50.00–54.83%	35.77–44.36	-40 až +7.7 (-6.8)
<i>Pinus sylvestris</i>	70.53–77.28%	41.03–50.00%	31.56–32.26	-9.1 až +17,9 (+5.2)
<i>Picea abies</i>	74.53–84.03%	25.93–44.19%	19.90–35.42	0.0 až +38.2 (+12.0)
<i>Cedrus libani</i>	62.3–72.06%	30.77–39.58%	20.22–24.68	+35.7 až 42.9 (+39.0)
<i>Araucaria araucana</i>	28.67–51.79%	10.00–22.50%	3.17–10.35	+55.0 až +80.0 (+66.7)
Fosilní druhy				
<i>Araucarioxylon protoar- aucana</i>	68.69–75.60%	32.61–42.85%	22.88–29.43	+13.33 až 26.31 (+21.34)
<i>Agathoxylon kellerense</i>	22.00–54.50%	20.00–61.00%	6.8–20	-14.0 až +60.0 (+22.5)

Tabulka 4 Porovnání hodnot u našeho dřeva *Agathoxylon kellerense* s existujícími daty pro druhy s různou délkou udržování olistění (data převzata z Falcon-Lang 2000a,b; Brea *et al.* 2008)

10. Závěr

Významnou vlastností polárních regionů v obdobích skleníkového typu klimatu je přítomnost vegetace. Fosilní pozůstatky suchozemských rostlin na těchto územích jsou hlavním důkazem příznivých teplotních podmínek a absence objemných ledových pokrývek. Polární lesy z tohoto poměrně teplého období jsou unikátním zdrojem informací o celém ekosystému, který v dnešní době nemá obdobu. Hlavním omezujícím faktorem pro tyto ekosystémy tvořilo množství světla, na rozdíl od dnešních ekosystémů ve vysokých zeměpisných šířkách, pro které je omezením především teplota. Tehdejší fosilní lesy se musely přizpůsobovat specifickým světelným podmínkám (půl roku dlouhá, ale teplá polární noc) a na takové podmínky reagovaly dvěma možnými způsoby adaptace: stálezeleností nebo opadavostí.

Ze studovaného materiálu z ostrova Jamese Rosse (Antarktický poloostrov) bylo detailně studováno a systematicky popsáno pět vzorků: *Agathoxylon kellerense*, *Agathoxylon antarcticus*, *Araucarioxylon chapmanae*, *Podocarpoxyylon multiparenchymatosum* a *Phoroxylon* sp. Tyto taxony představují typickou flóru tohoto regionu v příslušném období.

Metoda stanovení strategie adaptace stromovité rostliny na základě struktury letokruhů (procentuální zmenšení buněk; procentuální zastoupení letního dřeva; RMI; náklon CSDM křivky) byla detailně popsána a vyzkoušena na vzorku AN34 (*Agathoxylon kellerense*). Podle dosažených výsledků byl *Agathoxylon kellerense* stálezelenou rostlinou s dobou udržování olistění 3 až 5 let.

Z dalších pozorovaných letokruhů dobře zachovalého dřeva u druhu *Agathoxylonu kellerense* lze udělat poměrně jednoznačný závěr, že podmínky, za kterých strom rostl, se mohly rok od roku výrazně lišit. Malé množství letního dřeva může být vysvětleno specifickými světelnými podmínkami a svědčí o velice náhlém přechodu od polárního dne k polární noci. Přítomnost nepravých letokruhů na konci vegetační periody rovněž podporuje hypotézu o sušších podmínkách během léta.

Na základě již publikované literatury a výzkumu provedeného a prezentovaného v této práci lze vyvozovat, že antarktický les byl na přelomu rané a pozdní křídly tvořen především stálezelenými jehličnany, které rostly v teplých sezonních podmínkách se sušším létem a vlhkou zimou. V následujících obdobích přeměnila rozsáhlá radiace krytosemenných rostlin a jejich další diverzifikace stálezelený les na les smíšený.

V současné době oteplující se klima umožňuje postupnou migraci flóry do oblastí vysokých zeměpisných šířek. Pro pochopení možných budoucích změn ve složení a komplexní dynamiky těchto prostředí může mít studium ekosystémů ve skleníkovém typu klimatu klíčový význam.

11. Seznam literatury

BAMFORD, M. K., PHILIPPE, M. 2001. Jurassic–Early Cretaceous Gondwanan homoxyloous woods: a nomenclatural revision of the genera with taxonomic notes. *Review of Palaeobotany and Palynology* 113 (4), 287–297.

BOSE, M., MAHESHWARI, H. 1974. Mesozoic conifers, 212–223. In SURANGE, K., LAKHANPAL, R., BHARDWAI, D. (eds) *Aspects and Appraisals of Indian Palaeobotany*. Birbal Sahni Institute of Palaeobotany. Lucknow.

BOSE, M. N., SAH, S. C. D. 1954. On *Sahnioxylon rajmahalense*, a new name for *Homoxyloous rajmahalense* Sahni, and *S. andrewsii*, a new species of *Sahnioxylon* from Amrapara in the Rajmahal Hills, Bihar. *Palaeobotanist* 3, 1–8.

BEERLING, D. 2000. The influence of vegetation cover on soil organic matter preservation in Antarctica during the Mesozoic. *Geophysical Research Letters* 27, 253–256.

BEERLING, D. 2007. *The Emerald Planet*. 288 pp. Oxford university press, New York.

BREA, M., ARTABE, A., SPALLETTI, L. A. 2008. Ecological reconstruction of a mixed Middle Triassic forest from Argentina. *Alcheringa* 32, 365–393.

BUCKLAND, W. 1828. On the Cycadeoideae, a family of fossil plants found in the oolite quarries of the Isle of Portland. *Transactions of the Geological Society of London, Second Series* 2, 395–401.

CANTRILL, D. J., POOLE, I. 2005. Taxonomic turnover and abundance in Cretaceous to Tertiary wood floras of Antarctica: implications for changes in forest ecology. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 215, 205–219.

CANTRILL, D. J., POOLE, I. 2012. *The Vegetation of Antarctica through Geological Time*. 480 pp. Cambridge University press, New York.

CRAME, J. A., PIRRIE, D., RIDING, J. B. 2006. Mid-Cretaceous stratigraphy of the James Ross Basin, Antarctica, 7–19. In FRANCIS, J. E., PIRRIE, D., CRAME, J. A. (eds) *Cretaceous–*

Tertiary High-Latitude Palaeoenvironments, James Ross Basin, Antarctica. Geological Society Special Publications, 258.

CREBER, G. T., CHALONER, W. G. 1984. Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. *The Botanical Review* 50, 357–448.

CROWLEY, T. J., ZACHOS, J. C. 2000. Comparison of zonal temperature profiles for past warm time periods, 50–76. In HUBER B. T., MACLEOD K. G., WING S. L. (eds) *Warm climates in earth history*. Cambridge University Press.

DEL FUEYO, G. M. 1998. Coniferous woods from the upper cretaceous of Patagonia, Argentina. *Revista Espanola de Paleontologia* 13, 43–50.

DENNE M. P., DODD R. S. 1981. The environmental control of xylem differentiation, 236–255. In BARNETT, J. R. (eds) *Xylem cell development*. Castle House, Kent.

ELLIOT, D. H. 1988. Tectonic setting and evolution of the James Ross Basin, northern Antarctic Peninsula, 541–555. In FELDMANN, R. M. & WOODBURNE, M. O. (eds) *Geology and paleontology of Seymour Island, Antarctic Peninsula*. Boulder. Geological Society of America Memoir, 169.

FALCON-LANG, H. J. 2000a. A method to distinguish between woods produced by evergreen and deciduous coniferopsids on the basis of growth ring anatomy: a new palaeoecological tool. *Palaeontology* 43, 775–783.

FALCON-LANG, H. J. 2000b. The relationship between leaf longevity and growth ring markedness in modern conifer woods and its implications for palaeoclimatic studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 160, 317–328.

FALCON-LANG, H. J. 2005a. Intra-tree variability in wood anatomy and its implications for fossil wood systematic and palaeoclimatic studies. *Palaeontology* 48, 171–183.

FALCON-LANG, H. J. 2005b Global climate analysis of growth rings in woods, and its implications for deep-time paleoclimate studies. *Paleobiology* 31, 434–444.

FALCON-LANG, H. J., CANTRILL, D. J. 2001. Biodiversity and terrestrial ecology of a mid-Cretaceous, high latitude floodplain, Alexander Island, Antarctica. *Journal of the Geological Society (London)* 158, 709–724.

FERREIRA, D., MARSHALL, J., O’GORMAN, P.A., SEAGER, S. 2014. Climate at high-obliquity. *Icarus* 243, 236–248.

FRITTS, H. C. 1976. *Tree Rings and Climate*. 560 pp. Academic Press, London, New York, San Francisco.

GANDELOVÁ, L., HORÁČEK, P., ŠLEYINGEROVÁ, J. 2009. *Nauka o dřevě*. 176 pp. Mendlova zemědělská a lesnická univerzita v Brně, Brno.

GNAEDINGER, S. 2007. Podocarpaceae woods (Coniferales) from middle Jurassic La Matilde formation, Santa Cruz province, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 147, 77–93.

GNAEDINGER, S., GARCÍA MASSINI, J. L., BECHIS, F., ZAVATTIERI, A. M. 2015. Coniferous Woods and Wood-Decaying Fungi from the el Freno Formation (Lower Jurassic), Neuquen Basin, Mendoza Province, Argentina. *Ameghiniana* 52, 447–467.

GOTHAN, W. 1905. Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen Hölzer. *Preuss. Geol. Landesanst. Bergakad.* 44, 1–105.

GOTHAN, W. 1908. Die fossilen Hölzer von der Seymour und Snow Hill insel. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition 1901–1903*, 31–33.

HATHWAY, B. 2000. Continental drift to back-arc basin: Jurassic-Cretaceous stratigraphicaland structural evolution of the Larsen basin, Antarctic Peninsula. *Journal of the Geological Society* 157, 417–432.

HARTIG, T. 1848. Beitrage zur Geschichte der Pflanzen und zur Kenntnis der norddeutschen Braunkohlen-Flora. *Bot. Zeitung* 6, 122–128.

HERMAN, A. B. 2004. *Late Cretaceous Climate of Eurasia and Alaska based on paleobotanical data*. 129 pp. Nauka, Moscow.

HERMAN, A. B., SPICER, R.A. 2010. Mid-Cretaceous floras and climate of the Russian high Arctic (Novosibirsk Islands, Northern Yakutiya). *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 295, 409–422.

HOWE, J., FRANCIS, J. E. 2005. Metamorphosed palaeosols from the mid-Cretaceous fossil forests of Alexander Island. *Antarctica. Journal of the Geological Society of London* 162, 951–957.

INESON, J. R. 1985. Submarine glide blocks from the Lower Cretaceous of the Antarctic Peninsula. *Sedimentology* 32, 659–670.

INESON, J. R., CRAME, J. A., M. THOMSON. R. A. 1986. Lithostratigraphy of the Cretaceous strata of west James Ross Island, Antarctica. *Cretaceous Research* 7, 141–159.

KRAUS, G. 1870. Bois fossiles de conifères, 363–385. In SCHIMPER, W. P. (eds) *Traité de Paléontologie végétale, Tome 2*. Baillière, Strasbourg.

LEMOIGNE, Y., TORRES, T. 1988. Paléoxylogie de l'Antarctide: *Sahnioxylon antarcticum* n. sp. et interprétation de la double zonation des cernes des bios secondaires du genre de structure (parataxon) *Sahnioxylon* Bose et Sah, 1954. *Acad Sci Paris* 306, 939–945.

LAWVER, L. A., SCHLATER, J. G., MEINKE, I. 1985. Mesozoic and Cenozoic reconstructions of the South Atlantic. *Tectonophysics* 114, 233–254.

LUCAS, R. C., LACEY, W. S. 1981. A permineralized wood flora of probable early Tertiary age from King George Island, South Shetland Islands. *British Antarctic Survey Bulletin* 53, 147–151.

MACDONALD, D. M. I. & BUTTERWORTH P. J. 1990. The stratigraphy, setting and hydrocarbon potential of the Mesozoic sedimentary basins of the Antarctic Peninsula, 101–125. In: ST. JOHN, B. (eds) *Antarctica as an Exploration Frontier*. American Association of Petroleum Geologists.

- MILLER, K.G. 2009. Broken greenhouse windows. *Nature Geoscience* 2, 465–466.
- MÜLLER-STOLL, W. R., SCHULTZE-MOTEL, J. 1990. Gymnospermen-Hölzer des Deutschen Jura. *Z. Dtsch. Geol. Gesell* 141, 61–77.
- NISHIDA, M. 1984. The anatomy and affinities of the petrified plants from the Tertiary of Chile, 81–85. In NISHIDA, M. (eds) *Contributions to the Botany in the Andes I*. Academia Scientific Book Inc, Tokyo.
- OLIVERO, E. B.; BUATOIS, L. A.; SCASSO, R. A. 2004. *Paradictyodora antarctica*: a new complex vertical spreite trace fossil from the Upper Cretaceous-Paleogene of Antarctica and Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Paleontology* 78 (4), 783–789.
- PAGE, C. N. 1990. Podocarpaceae, 332346. In KUBITZKI, K., KRAMER, K. U., GREEN, P. S. (eds) *The Families and Genera of Vascular Plants, Pteridophytes and Gymnosperms, vol. 1*. Springer-Verlag, New York.
- PHILIPPE, M., BAMFORD, M. K. 2008. A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. *Review of Paleobotany & Palynology* 148, 184–207.
- PHILIPPE, M., TORRES, T., ZHANG, W., ZHENG, S. 1999. *Sahnioxylon*, bois mésozoïque à aire disjointe: Chine, Inde et Antarctique occidentale. *Bulletin de la Société géologique de France* 170, 513–519.
- POOLE, I., CANTRILL, D. 2001. Fossil woods from Williams Point beds, Livingston Island, Antarctica: a late Cretaceous southern high latitude flora. *Palaeontology* 44, 1081–1112.
- PUJANA, R. R., MARENSSI, S.A., SANTILLANA, S. N. 2015. Fossil woods from the Cross Valley Formation (Paleocene of Western Antarctica): Araucariaceae-dominated forests. *Review Palaeobotany and Palynology* 222, 56–66.
- PUJANA, R. R., RAFFIB, M. E., OLIVERO, E. B. 2017. Conifer fossil woods from the Santa Marta Formation (Upper Cretaceous), Brandy Bay, James Ross Island, Antarctica. *Cretaceous Research* 77, 28–38.

PUJANA, R.R., RUIZ, D. 2017. *Podocarpoxyton* Gothan reviewed in the light of a new species from the Eocene of Patagonia. *IAWA Journal* 38(2), 220–244.

PUJANA, R. R., SANTILLANA, S. N., MARENSSI, S. A. 2014. Conifer fossil woods from the La Meseta Formation (Eocene of Western Antarctica): evidence of Podocarpaceae-dominated forests. *Review Palaeobotany and Palynology* 200, 122–137.

PUJANA, R. R., UMAZANO, A. M., BELLOSI, E. S. 2007. Maderas fósiles afines a Araucariaceae de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Tardío de Patagonia central (Argentina). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 9, 161–167.

RICHTER, H. G., GROSSER, D., HEINZ, I., GASSON, P. E. 2004. IAWA list of microscopic features for softwood identification. *IAWA Journal* 25, 1-70.

RYBERG, P. E., TAYLOR, E. L. 2007. Silicified wood from the Permian and Triassic of Antarctica: Tree rings from polar paleolatitudes. *10th International Symposium on Antarctic Earth Sciences, Short Research Paper 080*.

RÖBLER, R., PHILIPPE, M., VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J. H. A., MCLOUGHLIN, S., SAKALA, J., ZIJLSTRA, G. 2014. Which name(s) should be used for *Araucaria*-like fossil wood?—Results of a poll. *TAXON* 63(1), 177–184.

ROSSI, S., ANFODILLO, T., ČUFAR, K., CUNY, H. E., DESLAURIERS, A., FONTI, P., FRANK, D., GRIČAR, J., GRUBER, A., HUANG, J., JYSKE, T., KAŠPAR, J., KING, G., KRAUSE, C., LIANG, E., MAKINEN, H., MORIN, H., NÖJD, P., OBERHUBER, W., PRISLAN, P., RATHGEBER, C. B. K., SARACINO, A., SWIDRAK, I., TREML, V. 2016. Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the Northern Hemisphere. *Global change biology* 22, 3804–3813.

RUIZ, D. P., BREA, M., SOL RAIGEMBORN, M., MATHEOS, S. D. 2017. Conifer woods from the Salamanca Formation (early Paleocene), Central Patagonia, Argentina: Paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences* 76, 427–445.

SAKALA, J., VODRÁŽKA, R. 2013. A new species of *Antarctoxylon*: a contribution to the early angiosperm ecosystem of Antarctica during the late Cretaceous. *Antarctic Science* 26(4), 371–376.

SCHWEINGRUBER, F. H. 1990. Radiodensitometry, 55–63. In: COOK, E. R., KKAIRIUKSTIS, L. A. (eds) *Methods of dendrochronology: Applications in the environmental sciences*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

SPICER, R. A. 2003. Changing Climate and Biota, 85–162. In SKELTON, P.W. (eds) *The Cretaceous World*, Cambridge University press, New York.

SPICER, R. A. & CHAPMAN, J. L. 1990. Climate Change and the Evolution of High-latitude Terrestrial Vegetation and Floras. *TREE* 5, 279–284.

SZE, H. C. 1951. Petrified woods from northern Manchuria. *Science Record* 4.4, 443–457.

SZE, H.C. 1954. On the structure and relationship of *Phoroxylon scalariforme*. *Science sinica* 4, 527–531

TOMLINSON, P.B. 1980. *The Biology of Trees Native to Tropical Florida*. 480 pp. Yale University Press, New Haven.

VARELA, A. N., IGLESIAS, A., POIRÉ, D., ZAMUNER, A., RICHIANO, S., BREA, M. 2016. Fossil forests in the Austral Basin (Argentina) marking a Cenomanian heterogeneous forced regressive surface. *Geobiology* 14(3), 293–313.

VODRÁŽKA, R. & CRAME, J. A. 2011. First fossil sponge from Antarctica and its paleobiogeographical significance. *Journal of Paleontology* 85(1), 48–57.

VOGELLEHNER, D. 1967. Zur Anatomie und Phylogenie mesozoischer Gymnospermenhölzer, Beitrag 4: *Scalaroxylon multiradiatum* n.g. sp., ein Cycadophytina Sekundärholz aus dem Keuper von Franken. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 128, 215–228.

VOTROBOVÁ, O. 1997. *Anatomie rostlin*. 89 pp. Karolinum, Praha.

VOZENIN-SERRA, C., GRANT-MACKIE, J. A. 1996. Les bois noriens des terrains Murihiku – nouvelle Zélande - intérêt Paléophytogéographique. *Palaeontographica Abteilung B* 241, 99–125.

VOZENIN-SERRA, C., PONS, D. 1990. Intérêts phylogénétique et paléoécologique des structures ligneuses homoxylées découvertes dans le Crétacé inférieur du Tibet méridional. *Palaeontographica Abteilung B* 126, 107–127.

Yang, X. Y., Wang, Y. D., Zhang, W. 2013. Occurrences of Early Cretaceous fossil woods in China: Implications for paleoclimates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 385, 213–220.

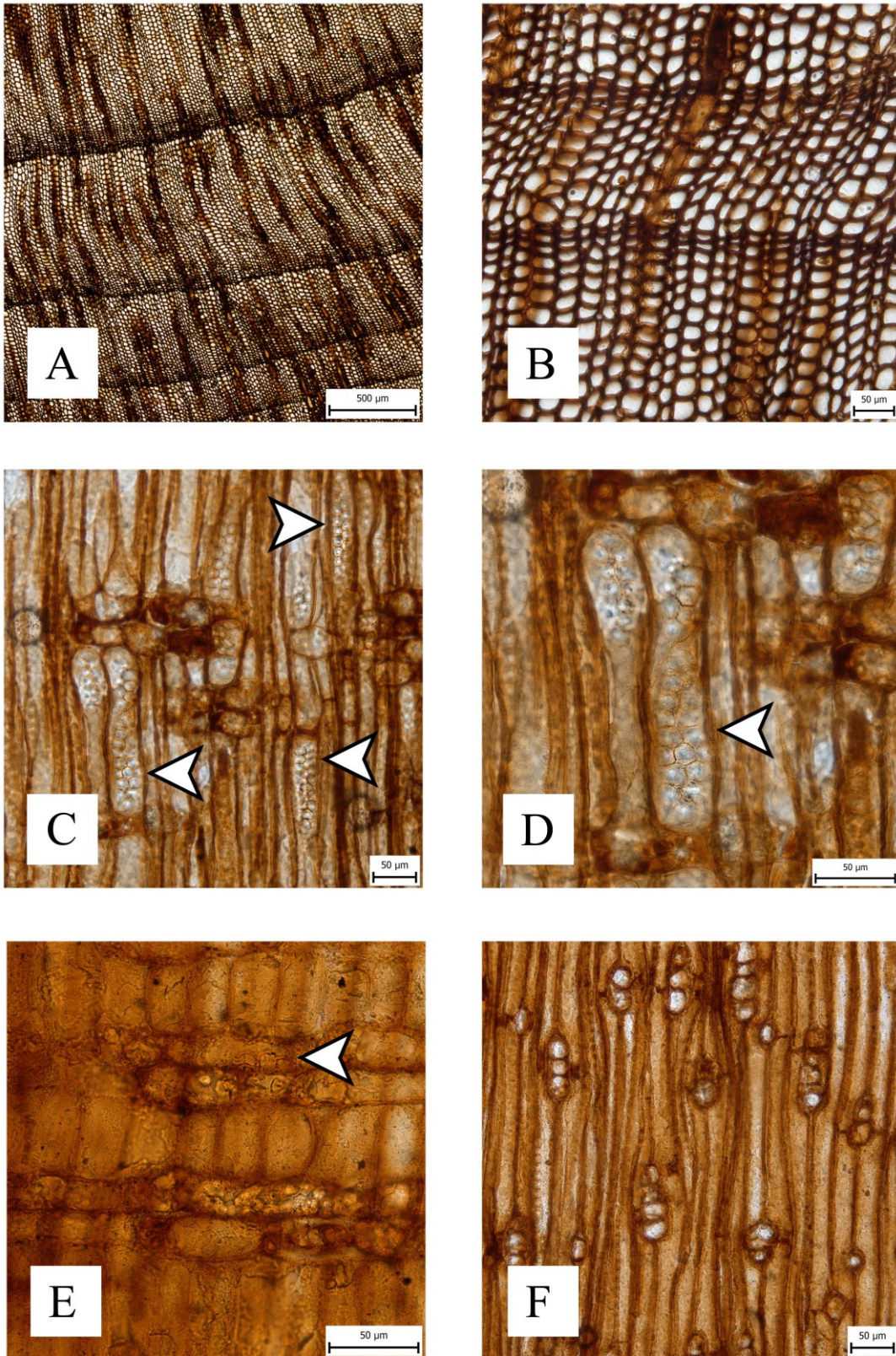
ZAMUNER, A. B., FALASCHI, P. 2005. *Agathoxylon matildense* n. sp., leño araucariaceo del Bosque Petrificado del cerro Madre e Hija, Formación La Matilde (Jurásico medio), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 42, 339–346.

ZHANG, S., WANG, Q. 1994. Paleocene petrified wood on the west side of Collins Glacier in the King George Island, Antarctica, 231–238. In SHEN, S. (eds) *Stratigraphy and Palaeontology of Fildes Peninsula, King George Island, Antarctica. State Antarctica Committee monograph* 3. Science Press.

ZHENG, S. L., ZHANG, W. 1982. Fossil plants from Longzhaogou and Jixi groups in eastern Heilongjiang Province. *Bulletin of the Shenyang Institute of Geology and Mineral Resources, Chinese Academy of Geological Sciences* 5, 227–349 (in Chinese with English abstract).

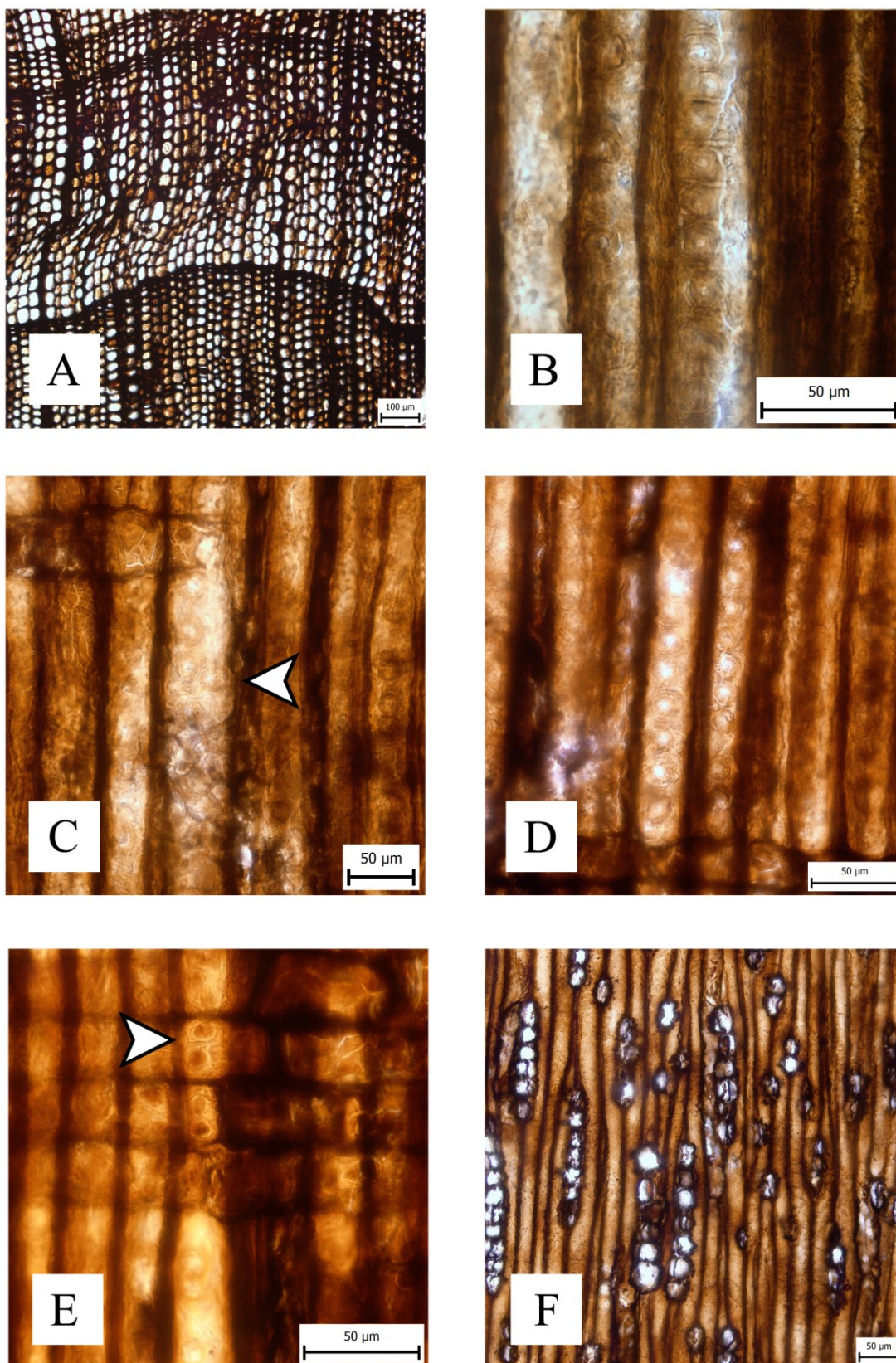
12. Přílohy

Fototabule 1



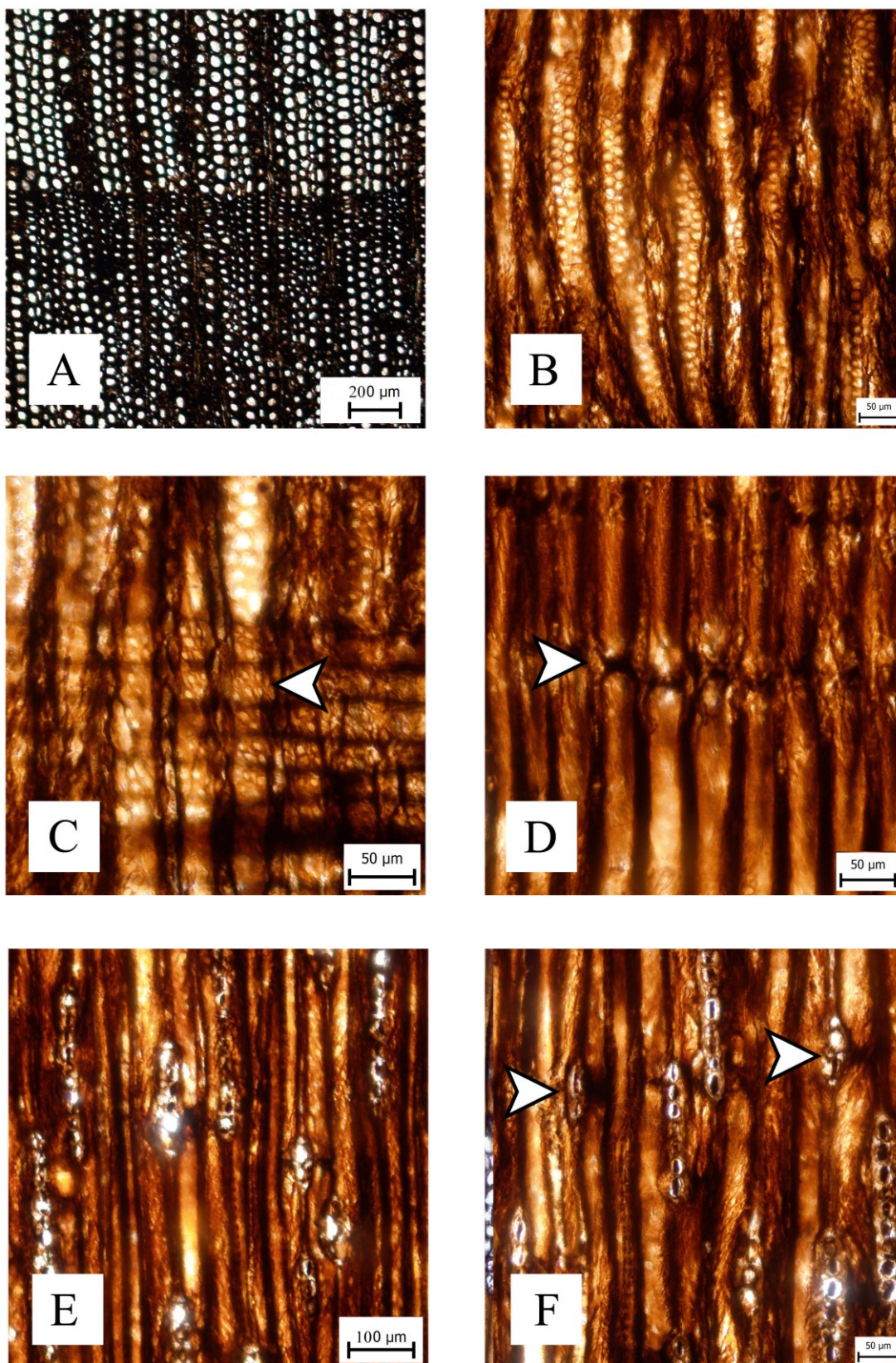
Fototab. 1 *Agathoxylon kellerense* (Lucas & Lacey, 1981) Pujana, 2017 (vzorek AN34): A - letokruhy (TS); B - hraniče letokruhů (TS); C - bi- a triseriální tečkování na tracheidách (RLS); D - detail tracheidy s tečkováním ve třech řadách (RLS); E - rozložení araucarioidních teček v křížovém poli (RLS); F - velmi nízké dřevové paprsky (TLS).

Fototabule 2



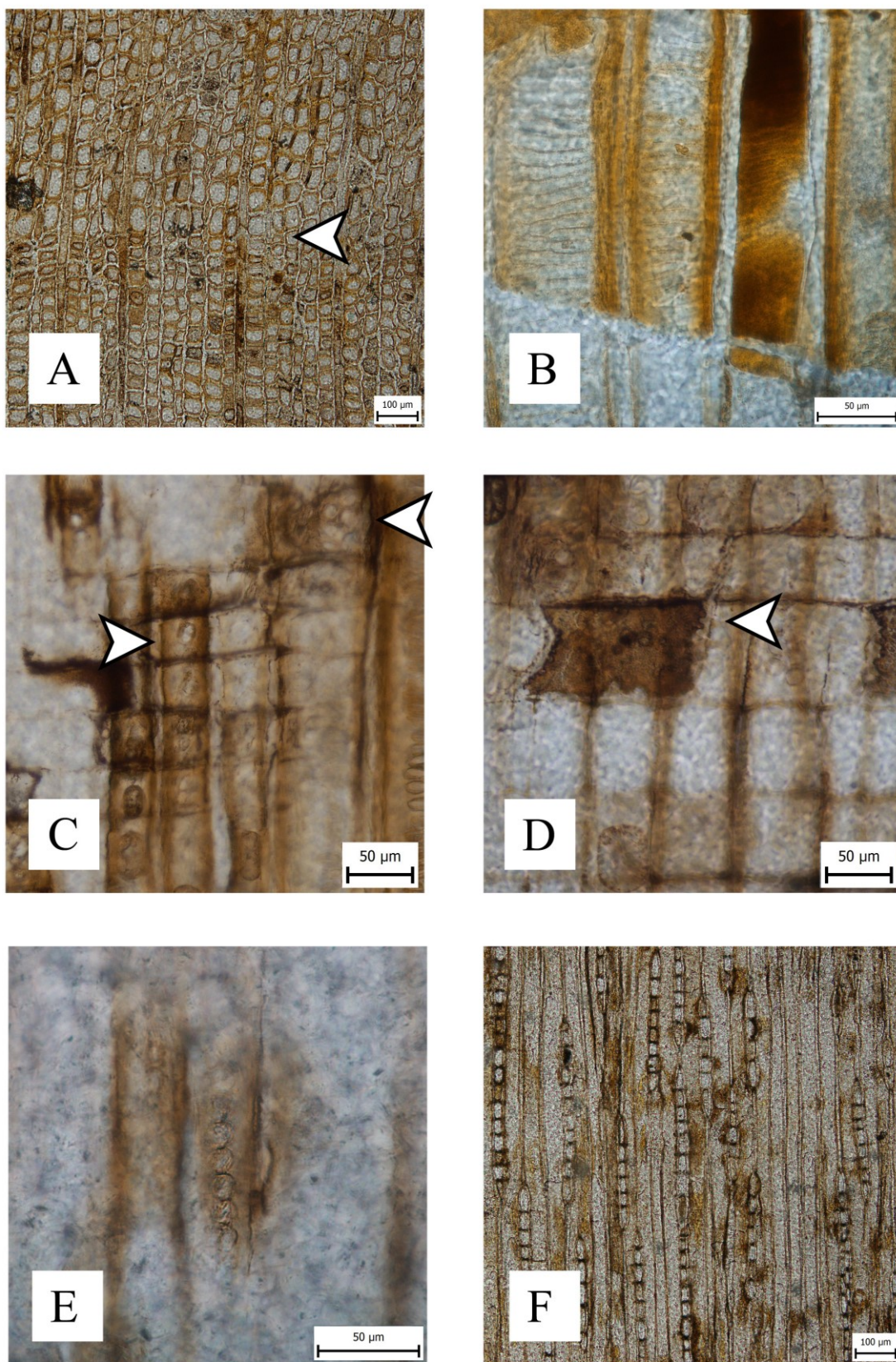
Fototab. 2 *Agathoxylon antarcticus* (Poole and Cantrill, 2001) Pujana, Santillana & Marensi, 2014 (vzorek AN49): A - hranice letokruhů (TS); B - dvojtečky v jedné řadě na tracheidách (RLS); C - tečkování v jedné řadě na tracheidách, detail araucaroidního postavení teček (šipka ukazuje na střídavé postavení teček ve dvou řadách) (RLS); D - araucarioidní tečky v jedné řadě (RLS); E - postavení araucarioidních teček (šipka ukazuje na jejich obrysy) v křížovém poli (RLS); F - velmi nízké až středně vysoké dřevové paprsky (TLS).

Fototabule 3



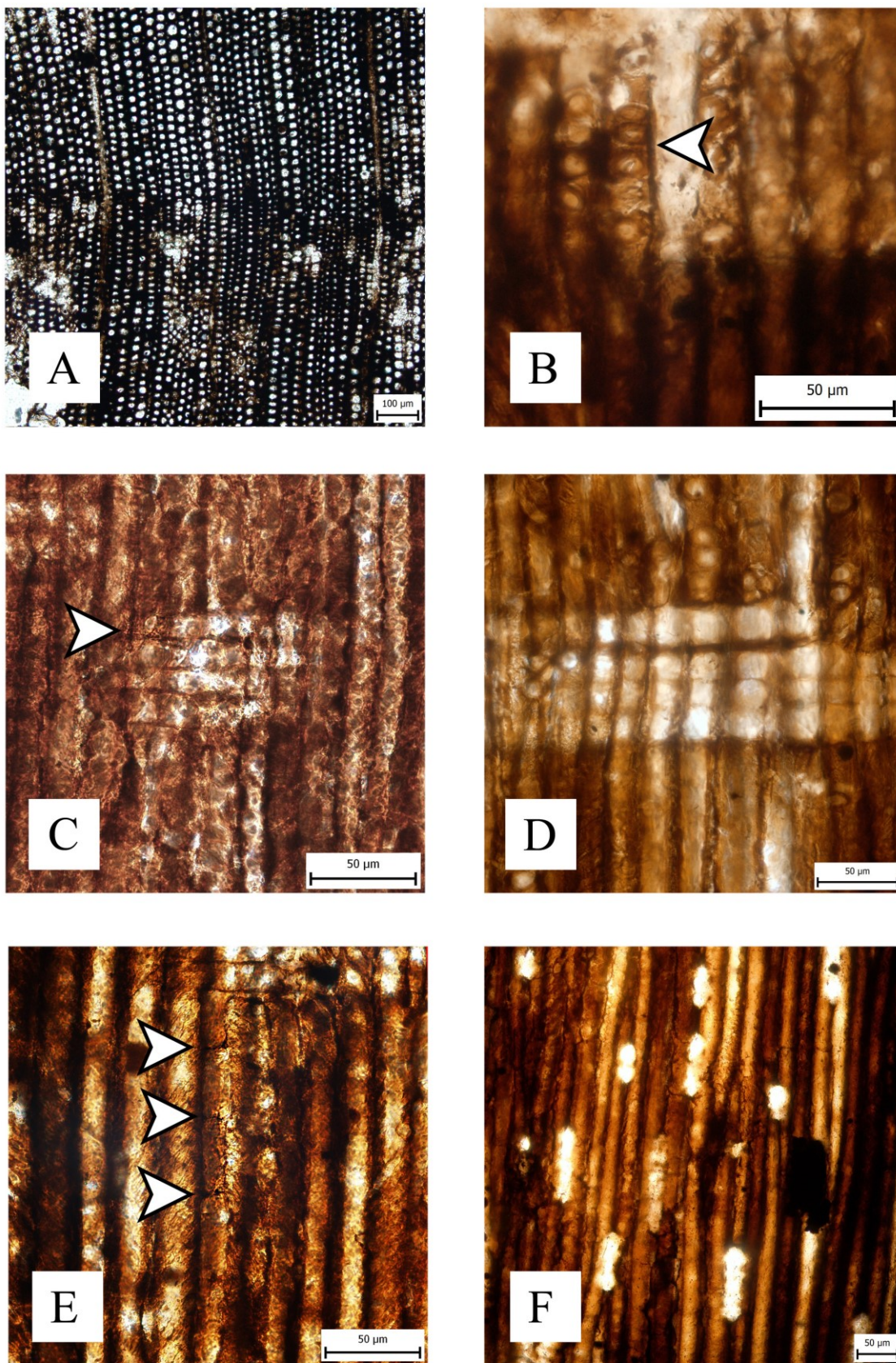
Fototab. 3 *Araucarioxylon chapmanae* Poole & Cantrill 2001 (vzorek AN18): A – hranice letokruhů (TS); B – araucarioidní střídavé tečky převážně ve dvou řadách na tracheidách (RLS); C – uspořádání araucarioidních teček (šipka) v křížovém poli (RLS); D – tracheidy s pryskyřičnou výplní („resin plugs“) (šipka) (RLS); E – velmi nízké až středně vysoké dřevové paprsky (TLS); F – detail velmi nízkých až středně vysokých dřevových paprsků (šipky ukazují na dřevové paprsky přilehající k tracheidám obsahujícím pryskyřičnou výplň) (TLS).

Fototabule 4



Fototab. 4 *Phoroxyylon* sp. Sze 1951 (vzorek AN40): A – hranice letokruhů (šipka) (TS); B – skalariformní tečky na jarních tracheidách (RLS); C – smíšené tečkovaní v křížovém poli, šipky ukazují na araucarioidní (vpravo nahoře) a podocarpidní (vlevo dole) tečky (RLS); D – nodulárně ztloustlé tangenciální stěny parenchymatických buněk dřevných paprsků (*Abietineentüpfelung*) (šipka) (RLS); E – dvojtečky araucarioidního typu na letních tracheidách (RLS); F – velmi nízké až velmi vysoké dřevné paprsky (TLS).

Fototabule 5



Fototab. 5 *Podocarpoxylon multiparenchymatosum* Pujana & Ruiz 2017 (vzorek AN76): A – hranice letokruhů (TS); B – uniseriální tečkování na tracheidách (RLS); C, D – podocarpoidní tečky v křížovém poli (šipka ukazuje na podocarpoidní tečku) (RLS); E – axiální parenchym (šipky ukazují na jeho příčné stěny) (TLS); F – velmi nízké dřevové paprsky (TLS).

Dokumentační fotky makrovzorků



Foto 1 *Agathoxylon kellerense* (Lucas & Lacey) Pujana (vzorek AN34)

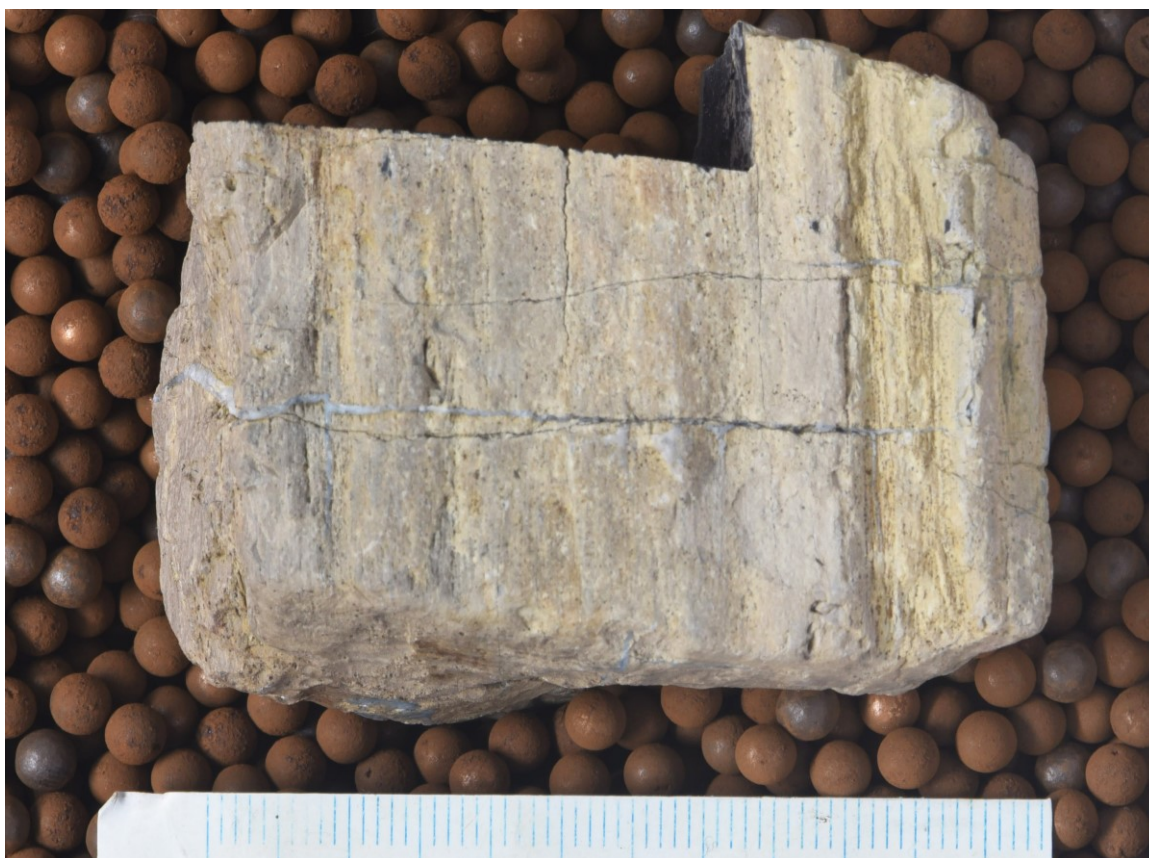


Foto 2 *Agathoxylon antarcticus* (Poole & Cantrill) Pujana, Santillana & Marensi (vzorek AN49)



Foto 3 *Araucarioxylon chapmanae* Poole & Cantrill (vzorek AN18)



Foto 4 *Phoroxyylon* sp. Sze (vzorek AN40)

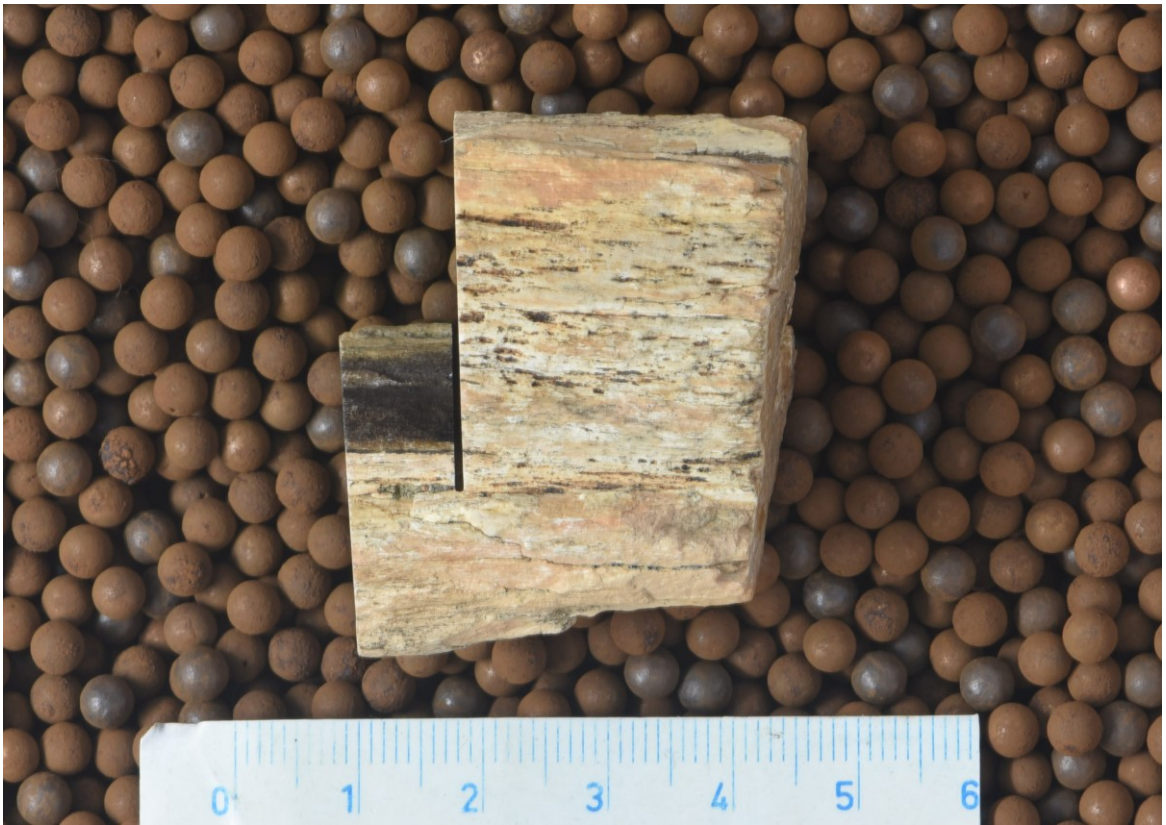


Foto 5 *Podocarpoxylon multiparenchymatosum* Pujana & Ruiz (vzorek AN76)