

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Ústav geologie a paleontologie



Karbonské tropické ekosystémy euramerické provincie

Carboniferous tropical ecosystems of euramerican province

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Jana Frojdová

Vedoucí závěrečné práce: Doc.RNDr. Stanislav Opluštil, Ph.D.

Praha, 2011

Prohlášení

Prohlašuji, že předložená bakalářská práce je mým původním autorským dílem, které jsem vypracovala samostatně. Veškerou literaturu a další zdroje, z nichž jsem při práci čerpala, řádně cituji a jsou uvedeny v seznamu použité literatury.

V Praze dne 30.8.2011

Jana Frojdová

Vlastní podpis:

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla velmi poděkovat svému školiteli Doc.RNDr. Stanislavu Opluštilovi, Ph.D. za odborné vedení, poskytnutí literatury, věnovaný čas, trpělivost a mnoho dalšího, při zpracovávání této práce.

Obsah

1. Úvod
2. Charakteristika karbonu
3. Charakteristika jednotlivých rodů a druhů
 - 3.1. Plavuňovité rostliny
 - 3.2. Kapradiny
 - 3.3. Přesličky
 - 3.4. Semenné kapradiny
 - 3.5. Kordaity
 - 3.6. Walchia
4. Karbonská flóra nížin a vrchovin
 - 4.1. Flóra karbonských tropických nížin
 - 4.2. Flóra karbonských vrchovin a výše položených území
5. Klimatické změny a jejich vliv na vegetaci
 - 5.1. Phillipsův diagram
 - 5.2. Milankovičovy cykly a vliv klimatických změn na flóru
 - 5.3. Vymírání plavuní
 - 5.4. Rozdíl mezi karbonským a recentním lesem
6. Závěr

1.Úvod

Tématem této bakalářské práce jsou karbonské rostlinné ekosystémy euramerické floristické provincie, které jsou nejvíce známé tím, že v období karbonu vytvářely velmi mocná rašeliniště dochovaná ve formě slojí černého uhlí. Karbonská flóra je zajímavá tím, že během její expanze a diverzifikace vytvořila první rozsáhlý les v historii Země, který měl úplně jiná rostlinná společenstva než lesy dnešní doby. Počátkem pennsylvanu pokryl tento les rozsáhlé oblasti karbonských tropů, kde se v celistvé podobě udržel prakticky až do konce středního pennsylvanu (westphalu). Kvůli postupným změnám klimatu, střídání dob ledových a meziledových, a tektonické aktivitě, však docházelo k postupnému vysušování rašelinišť a následné změně vegetace a rozpadu tropického lesa karbonských mokřad. Vývoj tohoto unikátního ekosystému a možné příčiny jeho zániku jsou proto námětem četných studií paleobotaniků a geologů a výsledkům jejich výzkumu se věnuje i tato bakalářská práce.

První část práce je věnována obecné charakteristice karbonu, která zahrnuje chronologii, popis změn ve složení kontinentů, klima, stručný popis flóry a fauny. Druhá část pod názvem "Charakteristika jednotlivých rodů a druhů", obsahuje nejen morfologii rostlin, ale také jaké měly nároky na svá místa výskytu. V další části se snažím přiblížit flóru nížin, která v tomto období dominovala. Popisuji zde hlavní skupiny rostlin. Dále uvádím paleogeografii a stručně popisuji hlavní rozdíl mezi karbonským lesem a recentními lesy. Diskutován je rovněž diagram (Philips et al. 1985), který graficky znázorňuje změnu vegetace v pennsylvanu a jejich možné příčiny. Popisuji změny rostlinných společenstev důsledkem klimatických změn a také rostlinná společenstva výše položených území. V poslední části se zabývám aridizací a následným vymíráním plavuní.

2. Charakteristika karbonu

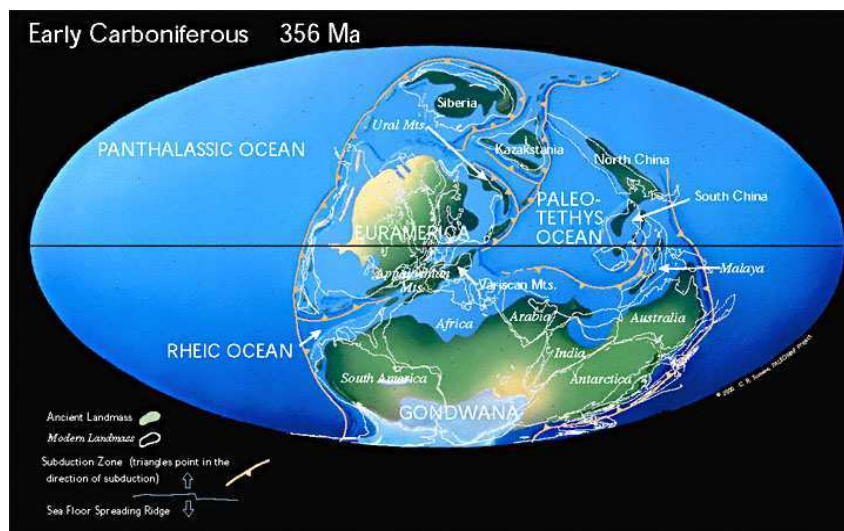
Karbon je předposlední útvar prvohor a je datován mezi 359 až 298 miliony let. Spodní hranice je definována ve stratotypu La Serre v jižní Francii nástupem konodonta *Siphonodella sulcata* (ICS). Karbon je útvar, který je globálně uznán, mezi devonem a permem. Podsystemy karbonského útvaru jsou mississipp a pennsylvan. Globální stratotyp oddělení a bod (GSSP) pro hranici mississipp-pennsylvan byl stanovený dle konodonta *Declinognathodus noduliferus* s.l. v Arrow Canyon v Nevadě (ICS). Podsystemy mississipp i pennsylvan se dále dělí na spodní, střední a vrchní. Jména stupňů použitá v Rusku a Evropě byla schválena ICS a IUGS (Work, 2004) jako oficiální globální stupně pro karbon. Hranice stupňů se shodují s hranicemi oddělení/epoch, vzestupně: spodní mississipp = tournaisian; střední mississipp = visean; vrchní mississipp = serpukhovian; spodní pennsylvan = bashkirian; střední pennsylvan = moscovian; and vrchní pennsylvanian = kasimovian plus gzhelian (www.kgs.ku.edu/Current/2009/Sawin/index.html).

System	Sub-System	Global Series	Global Stage	Regional Stage North America	Regional Stage Western Europe/Britain	Regional Stage China		
Carboniferous	Pennsylvanian	Upper	Gzhelian	Virgilian	Autunian (lower)	Xiaodushanian		
			Kasimovian	Missourian	Stephanian			
		Middle	Moscovian	Desmoinesian	Westphalian	Silesian	Dalaun	
			Bashkirian	Atokan			Huashibanian	
		Lower	Serpukhovian	Chesterian	Morrowan		Namurian	Luosuan
				Meramecian	Visean		Tournaisian	Dewuan
	Lower	Tournaisian	Osagean	Dinantian				Shangsian
			Kinderhookian		Tangbagouan			

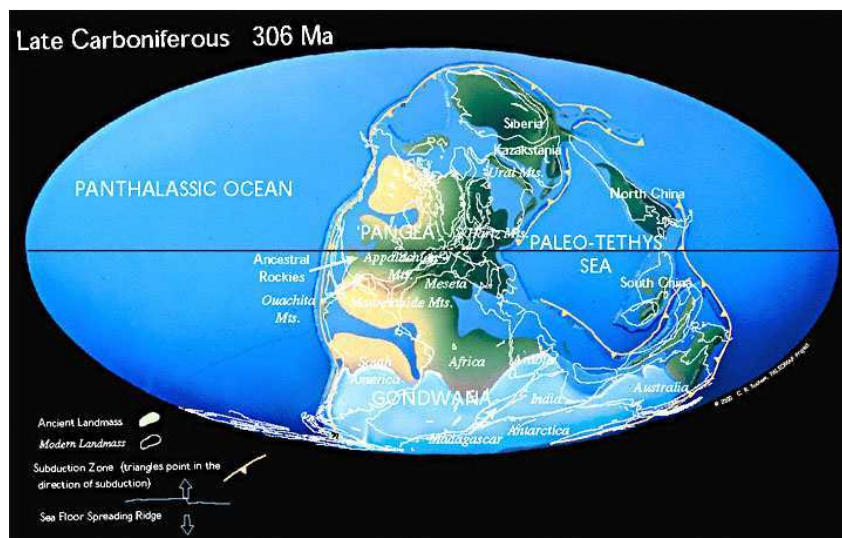
Obr. 1. Stratigrafické dělení karbonu

(<http://static.palaeontologyonline.com/CarboniferousRegionalStages.png>)

Planeta Země v období karbonu vypadala úplně jinak, co se týká složení kontinentů viz.obr. 3 a 4. Od ordoviku dochází k postupným změnám ve složení kontinentů. Otevíráním Rheického oceánu dochází k rotaci jižního kontinentu Gondwana severozápadním směrem a jeho následným uzavřením při kolizi Gondwany a severního kontinentu Laurussie, vzniká v karbonu velký kontinent Pangea. V permu se k nim připojily menší kontinenty Siberia a Kazachstania. Kolizí těchto malých kontinentů vzniklo pohoří Ural. Karbonská kolize má za následek vyvrásnění mohutného variského horstva v Evropě, pásemná pohoří v severozápadní Africe a ve východní části severní Ameriky (Chlupáč a kol., 1999, 2002). Pangea v té době spojovala většinu kontinentální kůry Země. V té době měla Země pouze dva velké oceány, oceán Panthalassa a oceán Paleo-Tethys. Euramerická část Pangey leží v rovníkové oblasti, Česká republika se nacházela v tropickém pásmu poblíž východního okraje centrální Pangey. Po skončení hlavních horotvorných procesů docházelo k relaxaci orogenu a k poklesům bloků hornin. V depresích mezi vyvrásněnými horskými pásmy se tvořily nové sedimentační prostory, limnické pánve, které zarůstaly vegetací. Pásemná pohoří lemovaly nížiny, kde se vyskytovaly paralické pánve, které byly ovlivněny úrovní mořské hladiny.



Obr. 2. (<http://scotese.com>)



Obr. 3. (<http://scotese.com>)

Rozloha kontinentálních ledovců byla v mississippu malá a hladina světového oceánu naopak vysoká. V mississippu bylo teplé aridní klima (DiMichele et Gastaldo, 2008). Počátkem pennsylvanu se však výrazně ochlazuje a dochází k nástupu doby ledové, spojené se zaledněním jižní části Gondwany. Zalednění vede k poklesu mořské hladiny až o cca 100 metrů, při kterém se rozsáhlá epikontinentální moře centrální a západní části rovníkové Pangey přeměnila v rozsáhlé nížiny o rozloze několika milionů kilometrů čtverečních pokryté nekonečnými, většinou mokřadními tropickými lesy. Postupná aridizace klimatu v oblasti karbonských tropů vedla koncem pennsylvanu k vysušování rašelinišť, rozšiřování pouští a následně i ke změně vegetace. Příčiny klimatických změn nejsou dosud uspokojivě vysvětleny, ale všeobecně se předpokládá kombinace několika mechanismů, včetně tzv. Milankovičových cyklů, změn ve složení atmosféry a vznikem pásemných pohoří (Tabor et Poulen, 2008).

Nejtypičtějším sedimentem karbonu, jsou sloje černého uhlí. Vznikaly za vlhkého teplého podnebí v prostředí močálů s bujně rostoucí vegetací. Tehdejší prales byl tvořen převážně z výtrusných rostlin, které dosahovaly stromového vzrůstu. Hojné byly i první nahosemenné rostliny, pteridospermy, kordaity a později i jehličnany. Podmínkou vzniku uhelných slojí nebylo jen nahromadění rostlinných zbytků, ale také rychlé zakrytí sedimenty, které zabránily rozkladným procesům, aby mohly probíhat procesy karbonifikace. Podle tohoto procesu vznikl název karbon. Tvorba uhelných ložisek byla příznivá zejména v intenzivně klesajících pánvích.

Vývoj suchozemských rostlin v karbonu je součástí vývojového období paleofytika, konkrétně podetapy mladšího paleofytika. Mladší paleofytikum zahrnuje nejsvrchnější devon, karbon a perm (Chlupáč, 2008). Tropické a subtropické pásmo se tehdy rozšiřovalo na úkor mírného pásma a nastupovalo teplé perhumidní klima. V tomto období začíná výrazná paleogeografická diferenciacie flóry (Kvaček a kol., 2007). Nejspíše kvůli rychlému výstupu rostlin na souš a velké diverzitě, dochází k vysokému nárůstu obsahu kyslíku v atmosféře až na hodnoty kolem 35% (Beerling et Berner, 2000).

V karbonských mořích jsou stratigraficky významné velké bentické foraminifery, goniatiti, konodonti a brachiopodi. Pokračuje invaze živočichů do sladkých vod a na souš. Ve sladkých vodách jsou hojné kostnaté ryby převážně paprskoploutvé, i nejstarší známí čelistnatci trnoploutví, příčnoústí a mlži. V pralese se pohybovali první obojživelníci a amniota, také synapsidi, kteří dali vznik savcům a na obloze létal hmyz obřích rozměrů, známé pravé vážky *Meganeura monyi* s rozpětím křídel kolem 70 cm (Kvaček a kol. 2007), objevují se i jepice, stejnokřídílí a mnoho dalších skupin členovců.

3. Charakteristika jednotlivých rodů a druhů

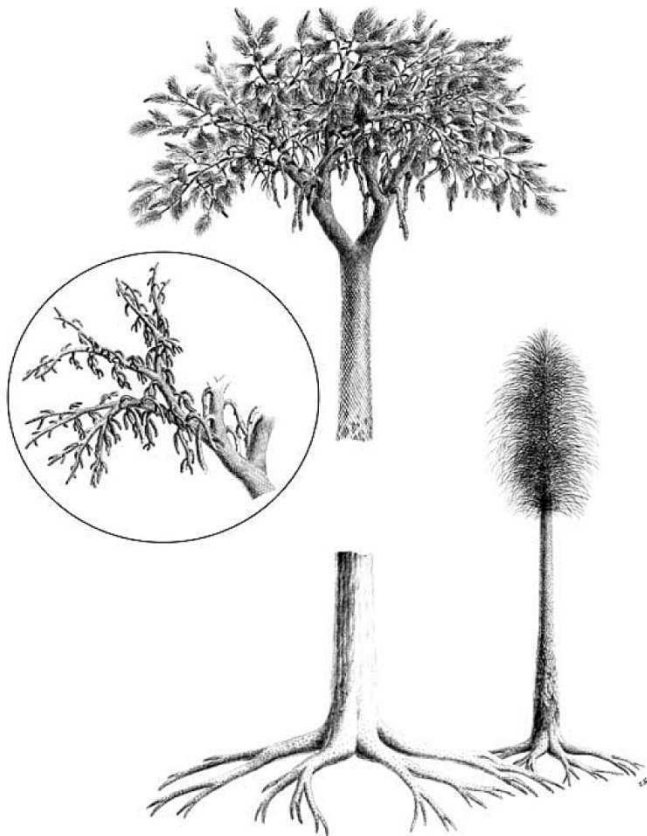
3.1. Plavuňovité rostliny

Stromovité plavuně se vyvinuly v mokřadním prostředí již během svrchního devonu (DiMichele et Phillips, 1994), ale dominantní postavení získaly až během karbonu. Podle způsobu reprodukce a konstrukce stromů je lze rozdělit do dvou základních typů. Polykarpické typy s kontinuální či opakovanou reprodukcí vytvářely po většinu životního cyklu postranní větve, na kterých vyrůstaly šištice. Jejich protikladem jsou monokarpické typy, na kterých vyrůstaly šištice až na konci větví, v dichotomicky větvené koruně stromu ve finální fázi života rostliny (DiMichele et Phillips, 1994). Stavba stromovitých plavuní je ve srovnání s recentními stromy odlišná. Stromy byly tvořeny tlustou několikavrstvou kůrou (periderm), která svoji stavbou a patrně i mechanickými vlastnostmi připomínala dřevo. Svrchní vrstvy kůry s druhotným tloušťnutím kmene postupně opadávaly a stávaly se hlavní součástí rostlinného opadu. Kůra byla tlustá a podle nálezů v coal-balls, také velmi odolná vůči hnití (DiMichele et Phillips, 1994). Poměr kůry ke dřevu byl průměrně 4 - 5 : 1. Lepidodendra se vyznačovala rychlým růstem a dosahovala sexuální zralosti během několika let, event. prvních desítek let (DiMichele et Phillips 1994). Dokazuje to, jak limitovaná produkce dřeva a determinový apikální růst, tak nedostatek laterálních pupenů a masivní primární tělo ukazující na existenci enormního apikálního meristému (Rothwell et Pryor, 1991; Bateman et al., 1992; Phillips et DiMichele, 1992; 1994). Nedostatek sekundárního floemu snižující schopnost transportu fotosynteticky vytvořených živin a doklady o nízké kambiální aktivitě v produkci dřeva a peridermu, včetně determinovaného růstu v kombinaci s monokarpickou reprodukcí vyžadující stabilní stanoviště bez stresujících vlivů narušujících reprodukční cyklus (DiMichele et Phillips, 1994).

Plavuňovité rostliny byly primárně mikrofylní, listy vznikly z enafylů, u některých zástupců byla v paždí listů vyvinuta lingula (pajazyček). Výtrusnice nasedaly jednotlivě na stonek ve sporofylech, který tvořil jednoduché šištice. Spory byly homosporní, některé i heterosporní. Stonek měl vyvinuto protostélé, sifonostélé a plektostélé. Spodní část kmene lepidodender se na bázi kmene vícekrát dichotomicky rozvětňuje a tvoří plochý podzemní systém zvaný stigmarie. Stigmarie mají podobnou stavbu jako

nadzemní osy a nesou ve šroubovici uspořádané duté kořeny, zvané apendices (Němejc, 1963; Kvaček a kol., 2007).

Rekonstrukce lepidodender v krajinných rekonstrukcích jsou obvykle značně zavádějící. Tyto rostliny jsou zobrazovány jako mohutné stromy dosahující výšky 40m a průměru nad 1m (Thomas et Watson, 1976; Wnuk, 1985; Gastaldo, 1986a,b; DiMichele et DeMaris, 1987). Taková lepidodendra skutečně existovala v klastickém substrátu, ale rašeliništní lepidodendrony nalezeny v petrifikované rašelině byly podstatně menší (DiMichele, 1979, 1981), patrně jako důsledek nutričního deficitu v rašelinném substrátu. Průměr jejich kmene se obvykle pohyboval mezi 15 a 35 cm. Navzdory tomu byla lepidodendra obvykle nejvyššími rostlinami karbonských tropických rašelinišť (DiMichele et Phillips, 1994).



Obr. 4. Rekonstrukce plavuně *Lepidodendron mannebachense*. Vpravo juvenilní vývojové stádium, vlevo dospělý jedinec. Podle Opluštila (2010)

3.1.1. *Lepidodendron* a *Lepidophloios*

Na evoluční příbuznost těchto rodů ukazují podobné reprodukční vlastnosti i přizpůsobení se podobným typům stanovišť dlouhodobě zaplavených stojatou vodou (Bateman et al., 1992).

Lepidodendron hickii je jediný druh rodu známý z westphalských rašelinišť (coal balls) (DiMichele, 1983). Podstatně větší množství druhů je však známo z otisků v klastických sedimentech v okolí uhelných slojí, což naznačuje, že zástupci tohoto rodu obývaly především klastické mokřady (Willard, 1989b; DiMichele et Phillips, 1994). Makrofosilie lepidodendronů a jejich spor se objevují společně. Nejhojnější jsou v uhelných slojích Evropy a appalačské pánve v USA. Příbuzný rod *Lepidophloios* je méně hojný v rostlinných otiscích. Nejčastěji se vyskytuje v rašelinných substrátech. V petrifikované rašelině (coal balls) je obvykle reprezentován dvěma druhy: spodnowestphalským druhem *Lepidophloios harcourtii* (*Lycospora pellucida*, Willard, 1989) a svrchnowestphalským *L. hallii*.

Na ekologickou specializaci lepidodendronů a lepidophloiosů, na velmi vlhká rašeliniště, ukazuje přítomnost lakun (vzduchových komůrek) v pletivech „kořenového“ systému, který svědčí o růstu ve vodním prostředí vyžadujícím výměnu plynů. Determinovaný růst stromů vedl k větvení kmene pouze v závěrečné fázi růstu zakončené masivní produkcí šištice, z nichž se během krátkého časového intervalu uvolnilo obrovské množství spor. Poté rostlina uhynula (monokarpická reprodukce). Samičí rostliny obou rodů produkovaly sporofyly nesoucí megasporý připomínající semena. Sporofyly byly seskupeny v šištice, z nichž se po dozrání uvolňovaly jednotlivé sporofyly, které se dále šířily po hladině močálu, kde docházelo patrně k jejich oplodnění (Phillips et DiMichele, 1992). Semena plavuní rodu *Lepidophloios*, známá jako *Lepidocarpon* mají v „semenech“ největší zásobu živin ze všech nižších cévnatých rostlin.

Lepidophloios je běžnou složkou různých typů rašeliništních společenstev, ale *L. hallii* je typický pro společenstva s velmi nízkou diverzitou, s řídkým nebo žádným podrostem, tj. v místech, kde byl povrch rašeliniště dlouhodobě/trvale zaplaven mělkou vodou. *Lepidophloios* se obvykle vyskytuje poblíž aktivních říčních toků nebo ve vnitřní části zaplavovaných planárních rašeliništích (Bartram, 1987; Eble, 1990, DiMichele et Phillips, 1994). Rašelina vzniklá ze společenstev s převahou plavuní

Lepidodendron je obvykle v coal balls hůře zachovaná. Často obsahuje minerální příměs dokládající reotrofický (planární) typ rašeliniště (Calder, 1992; DiMichele et Phillips, 1994).

3.1.2. *Synchysidendron* a *Diaphorodendron*

Tyto dva rody byly původně řazeny k rodu *Lepidodendron*, odlišeny byly až na základě detailního studia petrifikované rašeliny. Oba rody mají stejné druhy mikrospor (*Granasporites medius*), megaspor (*Cystosporites varius*). Sporofyly nesoucí sporangia jsou seskupeny do šištice řazených k rodu *Achlamydocarpon*. Rod *Synchysidendron*, je znám ve dvou druzích *S. dicentrium* a *S. resinsum*, které jsou monokarpické s terminální fází větvení a vytváření deštníkovité koruny. Naproti tomu rod *Diaphorodendron* vytvářel mohutný sloupovitý kmen, z něhož vyrůstaly řady opadavých postranních větví nesoucí na koncích šištice. Toto uspořádání je typické pro polykarpickou reprodukci (DiMichele et Phillips, 1985; 1994). Tři popsané druhy, *D. vasculare*, *D. philipsii* a *D. scleroticum*, jsou podobné v celkovém vzhledu. Liší se ve velikosti a anatomických detailech (DiMichele, 1981; Wnuk, 1985).

Synchysidendron a *Diaphorodendron* zřejmě rostly na exponovaném (nezatopeném), až částečně zatopeném rašelinném substrátu a byly součástí různých společenstev, včetně těch s bohatým podrostem. Zastoupení obou rodů u společenstev bývá odlišné, jak ukazují studie petrifikované rašeliny. Zástupci rodu *Synchysidendron* byly stromy velkého vzrůstu tvořené převážně parenchymatickými pletivy ve dřevě a tlustou vnitřní kůrou obsahující pásy tenkostěnných buněk (Wnuk, 1985). Svrchnowestphalský druh *Synchysidendron resinsum* má značné geografické rozšíření. Tvoří však málo četné populace v klastických i rašelinných močálech (DiMichele et Phillips, 1985; 1994; Wnuk, 1985). *Synchysidendron* tvořil součást druhově pestrých rostlinných společenstev. V petrifikovaných rašelinách zřídka dosáhne 20% objemu (DiMichele et Phillips, 1994).

Druhy rodu *Diaphorodendron* se zřídka vyskytují společně, ale jednotlivé jejich druhy měly obyčejně dominantní či subdominantní postavení v řadě lesních společenstev. Zástupci tohoto rodu jsou nejhojnější v občas zaplavovaných rašeliništích. Některé populace mohly být tolerantní vůči brakické vodě (Eggert et Phillips, 1982; Lesnikowska, 1984; DiMichele et Phillips, 1994). V rašelinných profilech je

Diaphorodendron často hojný v mnoha po sobě jdoucích zónách a v některých případech může dominovat i v celém profilu sloje.

3.1.3. *Paralycopodites*

Paralycopodites brevifolius je jediný popsáný druh založený na vegetačních orgánech. Rod *Paralycopodites* odpovídá rodu *Ulodendron* sensu Thomas (1967) popsánému z rostlinných otisků. Plavuně rodu *Paralycopodites* byly malé stromy, které produkovaly výtrusné šištice na konci krátkých postranních větvích (Hirmer, 1927; DiMichele, 1980; 1994). Hirmer (1927) ve své rekonstrukci zobrazuje pouze velmi malé postranní větve podobné stopkám šištic. Šištice, které se přiřazují k rodu *Flemingites*, byly bisporangiátní s megasporami (*Lagenicula*) v dolní polovině a s mikrosporami (*Lycospora orbicula* = *L. micropapillata*) v horní polovině (Willard, 1990). Životní cyklus a fyzická konstrukce *Paralycopodites* ukazuje, že tyto plavuně osidlovaly ekotonální prostředí s častými záplavami přinášejícími klastika do rašeliniště s kolísající vodní hladinou. Tato prostředí kolonizovala obvykle společně s kapradosemennými rostlinami *Medullosa* (DiMichele et Phillips, 1994).

3.1.4. *Sigillaria*

Plavuně rodu *Sigillaria* obývaly mnohem častěji prostředí s klastickým substrátem než rašeliniště. Naznačuje to běžný výskyt kmenů v jílovcích s příměsí uhelné hmoty (DiMichele et Phillips, 1994). Morfologicky i anatomicky se sigillarie od lepidodender výrazně lišily. Měly vzhled nevětveného nebo obvykle jen jednou (v konečné fázi růstu) větveného křovitého kmene s dlouhými úzkými jednožilnými listy a v přeslenech vyrůstajícími šišticemi (Němejc, 1963; DiMichele and Phillips, 1994). Všechny sigillarie rodily monosporangiátní šištice, známé jako *Mazocarpon*, pokud jsou zachovány anatomicky (např. v coal balls) nebo jako *Sigillariostrobus*, pokud jsou zachovány ve formě otisků. Mikrospory byly identifikovány jako *Crassispora kosankei* a megasporory patří rodu *Laevigatosporites* (Phillips et DiMichele, 1992; 1994). Nálezy v petrifikované rašelině (coal-balls) z období westphalu ukazují, že *Sigillaria* nejčastěji kolonizovaly okraje reotrofických rašelinišť. Největší hojnost sigillarií je ve svrchním westphalu (Eggert, 1982; DiMichele et Phillips, 1994). *Crassispora* se však nejčastěji

vyskytuje v uhlí z vyššího westphalu A a B (Winston, 1990) a ze stephanu (DiMichele et Phillips, 1994).

3.2. Sub-arborescentní plavuně

Rod *Chaloneria* a *Sporangiostrobus* patřily mezi plavuně, které přežily vyhynutí v euramerických mokřadách v období westphal-stephan. Nejlepší známé exempláře pro všechny rody se vyskytují ve stephanu (DiMichele et Phillips, 1994).

3.2.1. *Chaloneria* (*Polysporia*)

Nevětvený kmen *Chaloneria* byl pravděpodobně 1-2 m vysoký, o průměru okolo 10 cm (DiMichele, 1979; Pigg et Rothwell, 1983). Zaoblené rostlinné báze s přívěsky lakun poskytovaly „ukotvení“ rostliny. Tenkostěnná struktura pletiv a omezené množství dřeva naznačuje rychlý růst. Ten je v souladu s typickou fragmentací, rozkladem a zploštěním po odumření rostliny. Mikrospory *Endosporites* (*E.globiformis*, *E.ornatus*) a megaspory *Valvisporites* (*Valvisporites*) *auritus* byly volně rozptýleny do prostředí a reprodukční model vyžadoval vlhký rašelinný povrch nebo vysokou hladinu podzemní vody (DiMichele et Phillips, 1994).

Společenstva s kordaity, kalamity a medulózami naznačují, že tyto plavuně preferovaly nutričně bohatá rašeliniště s dostatkem minerálů přinášených v podobě jílové suspenze (Habib, 1968; Lamboy et Lesnikowska, 1988; Grady et Eble, 1990; DiMichele et Phillips, 1994).

Po vyhynutí stromovitých plavuní dominujících westphalským mokřadám obsadily tyto subarborescentní plavuně uvolněný prostor a dočasně se počátkem stephanu staly důležitým prvkem mokřadních ekosystémů v centrální pánvi USA (Phillips et al., 1985; Phillips et Peppers, 1984; DiMichele et Phillips, 1994).

3.2.2. *Sporangiostrobus*

Sporangiostrobus byl rekonstruován Wagnerem (1989). Rostliny byly vysoké kolem 3 m, s nevětveným nebo řídce větveným sloupcovitým kmenem, o průměru až 30 cm (Wagner et Spinner, 1975; DiMichele et Phillips, 1994). Sporangia byla produkována ve fertilních zónách a produkovala masivní množství spor. Kořenový systém se od

stigmarií lišil (Wagner, 1989; DiMichele et Phillips, 1994). Sterilní část osy popsal Wagner a Spinner (1975) pod názvem *Bodeodendron*.

Sporangiostrobus byl heterosporický a rostliny byly bisporangiátní. Jeho mikrospory rodu *Densosporites* místy převládají v palynologických spektrech z matných uhlí (Chaloner, 1962; Leisman, 1970; Wagner, 1989).

3.3. Kapradiny

Oddělení kapradinovitých rostlin vývojově navazuje na *Trimerophytophyta* (Kvaček a kol., 2007). Kapradiny byly taxonomicky různé a strukturně komplexní skupinou rostlin tropických mokřad pennsylvanu. Ekologicky spadají do dvou širokých skupin: stromovité typy a malé půdokryvné až pnoucí rostliny (DiMichele et Phillips, 1994). Všechny kapradiny, až na výjimky, neměly vyvinuto druhotné dřevo. Měly tzv. plášťové kmeny, tvořené spleť vzdušných kořenů. Listy byly megafylního typu. Listové vějíře nesly na spodu nebo na okraji sporangia a byly homosporní (Kvaček a kol., 2007).

3.3.1. Malé kapradiny

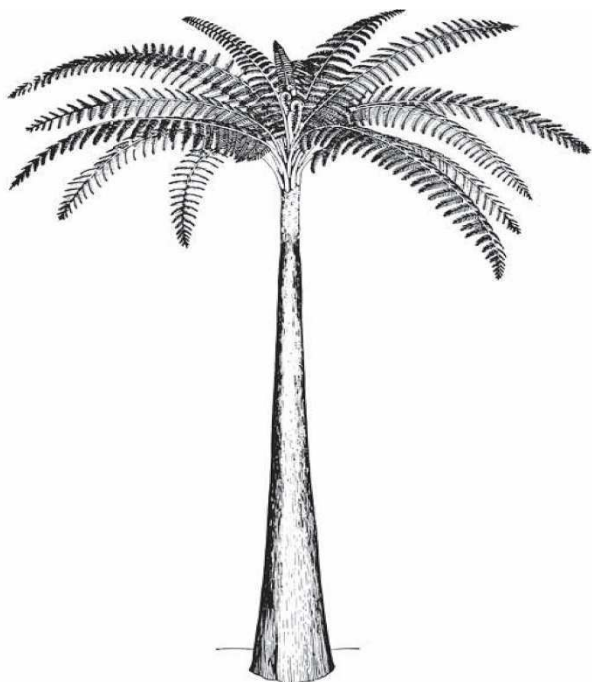
Malé kapradiny tvořily podstatnou část druhové pestrosti kapradin (Phillips, 1974). Rody *Anachoropteris*, *Botryopteris*, *Psaliyochlaena* a *Zygopteris*, aj., společně pokrývaly půdy a subaericky exponované části mokřad včetně rašelinišť. Všechny kapradiny měly vegetativní způsob rozmnožování, které jim dovoľovalo rychle se šířit (Phillips, 1974; DiMichele et Phillips, 1994). *Ankyropteris* a několik z výše uvedených rodů byly šplhavými typy (liánami). Jejich permineralizované osy byly nalezeny v kořenovém plášti stromové kapradiny *Psaronius*. Některé z těchto rostlin byly spíše epifyty než liánami (Němejc, 1963; DiMichele and Phillips, 1994).

3.3.2. Stromovité kapradiny

Stromovité karbonské kapradiny patří do řádu *Marattiales*. Podobně jako u recentních zástupců tohoto řádu i karbonské formy měly kmen pokrytý pláštěm vzdušných kořenů. Tyto kapradiny byly nevětvené s chocholem listových vějířů na vrcholu. Vzhledem k fragmentaci jejich těl před fosilizací dnes existuje celá řada názvů pro jednotlivé části jejich těl. *Psaronius* je rod použitý k označení kmene (pokud je zachován

v permineralizovaném stavu) a následně vztažený i na celou rostlinu (DiMichele et Phillips, 1994). Olistění těchto kapradin se řadí k rodu *Pecopteris*.

Stabilita rostliny byla zajištěna především kořenovým pláštěm s podporou stonku, koruna byla složena z velkých listů. Tlustostěnná pletiva byla minimální ve všech orgánech a většina kořenové biomasy (podzemní a vzdušné) byla složena ze vzdušných komorových pletiv (Ehret et Phillips, 1977). Některé druhy měly aerenchymatická pletiva ve stonku. Rod *Psaronius* vynikal schopností masivní produkce spor ve sporangiích na spodních lístcích (DiMichele et Phillips, 1994), která vytvářela u těchto rostlin potenciál pro rychlou kolonizaci veškerého volného prostoru v rašeliništích i minerálních mokřadách (Lesnikowska, 1989). Během westphalsko-stephanského vymírání vyhynuly téměř všechny druhy rodu *Psaronius* a následně se objevily druhy nové, které se již od počátku stephanu značně rozšířily a staly se dominantou karbonských mokřad místo stromovitých plavuní (Galtier et Phillips, 1985). Lesnikowska (1989) vypočítala maximální výšku stromových forem z westphalu na 3-4 m. Maximální průměr těchto kmenů byl 11 cm a měly relativně tenké pláště adventivních kořenů. Stephanské druhy zahrnovaly velké stromy asi 10 m vysoké (Kvaček a kol., 2007) s maximálním průměrem kmenů 19 cm obklopeného masivním kořenovým pláštěm. Velké stromovité kapradiny se vyskytovaly ve středním westphalu v klastických substrátech (Pfefferkon, 1976; Pfefferkorn et Thomson, 1982; Lesnikowska, 1989). Studie ukazují, že se zástupci rodu *Psaronius* přizpůsobily celému spektru dílčích prostředí karbonských mokřad sahající od substrátů s nízkou nutriční hodnotou (např. dómovitá rašeliniště s periodickým nebo trvale subaericky exponovaným substrátem až po prostředí s kolísavou vodní hladinou a četnými záplavami) (DiMichele et Phillips, 1994). Stromovité kapradiny produkovaly více než jeden typ spor, *Thymospora* („vrstvené buňky“ *Psaronius*; *Scolecoperis vallumii* od Lesnikowska, 1989) a *Laevigatosporites globosus* (produkován nejméně čtyřmi druhy) ve Springfield and Herrin coals of the Illinois Basin (Mahaffy, 1985; 1988; Willard, 1992).



Obr. 5. *Psaronius* s olistěním *Pecopteris*,

podle Taylor et Taylor (2009)

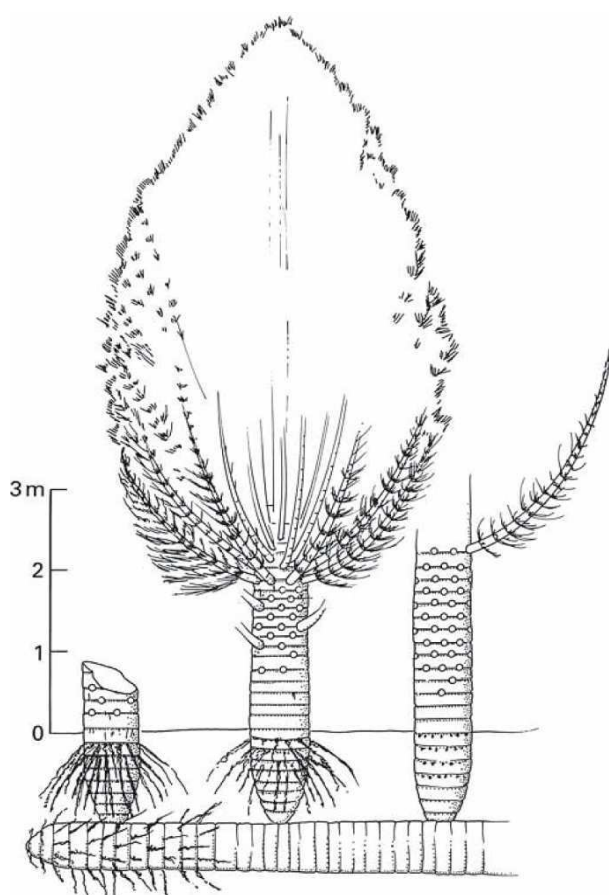
3.4. Přesličky

Dvě hlavní evoluční linie přesliček byly reprezentovány v tropických mokřadech ve svrchním karbonu. Jednou z linií byly stromovité přesličky kalamites a druhou byly bylinné a často popínavé přesličky rodu *Sphenophyllum*. Obě linie měly společné znaky a podobné rozšíření v mokřadách (DiMichele et Phillips, 1994). Druhy *Sphenophyllum* byly poléhavé nebo vytvářely drobné keřky. Patřily k důležité složce podrostu karbonských močálů. Stonky jsou plné a slabě druhotně tloustnou. Listy v přeslenech byly klínovitého tvaru, mnohožilné až oválné s dichotomickou žilnatinou. Na stejné rostlině mohou vyrůst listy celistvé a i dělené. Fertilní lodyhy nesly úzké článkované šištice (Kvaček a kol., 2007).

Calamites byly stromovité přesličky, které dosahovaly výšky výjimečně až 20 m. Jejich kmene byly duté s mohutnou dřevnou dutinou obklopenou vrstvou druhotného dřeva. Povrch kmene byl článkovaný, objevují se jizvy po větvích. Na postranních větvích vyrůstaly šištice, samostatně nebo ve skupinách. *Calamites* rostly často v oblastech s častými záplavami doprovázenými intenzivním ukládáním sedimentů na říčních nivách či březích řek či jezer a jezerních mělčinách apod. (např. Scott 1978; Gastaldo, 1987; DiMichele et Phillips, 1994). *Calamites* byly na těchto stanovištích hojnější, než v rašeliništi. Podle anatomické stavby dřeva se rozeznává několik rodů. Rod *Anthropitys*

byl běžnější než *Calamodendron* nebo *Arthroxyton*. Dva hlavní typy olistění stromovitých přesliček se označují *Annularia* a *Asterophyllites* jsou známy z otisků i z coal balls (Good, 1971; 1976; Babin, 1971). Šišťice se řadí celé řadě rodů a k nejběžnějším patří rody *Calamostachys* a *Paleostachya*. Přesličky *Calamites* byly homosporní i heterosporní a produkovaly disperzní miospory přiřaditelné k rodům *Elaterites*, *Vestispora*, *Calamospora* (Good, 1977) a *Reticulatisporites* (Ravn, 1986). Studie šišťic naznačuje, že patrně všechny produkovaly *Elaterites* se třemi stočenými elatery (na vlhkost citlivé tenké kořenovité přívěsky). *Calamospora* a *Vestispora* mohlo být buď vývojovými stádii, nebo se elatery nezachovaly.

Obr. 6. *Calamites*, rekonstrukce podle



Taylor et Taylor (2009)

Ve westphalu byly přesličky *Calamites* většinou malé a patrně i méně hojné. Jejich podíl v biomase činí maximálně 11%. Naproti tomu stephanské rašeliny lokálně obsahovaly velká množství dřeva kalamitů, maximální průměr byl 30 - 45 cm (Andrews et Agashe, 1965). Studie také ukazují na časté asociace *Calamites* s *Cordaites* a *Chaloneria* (*Endosporites*). Vegetace těchto společenstev (*Calamites-Cordaites-*

Chaloneria) mohla vytvářet poměrně otevřené porosty s dostatkem světla (DiMichele et Phillips, 1994).

3.5. Semenné kapradiny

Semenné kapradiny představovaly dominantní skupinu nahosemenných rostlin v nížinách během svrchního karbonu. Diverzita v rašeliništích zahrnovala půdokryvné typy, jako byl *Callistophyton* a malé keře (vines) jako *Schopfiastrum*. Největší semenné kapradiny v nížinách však byly keřovité až stromovité formy rodů *Medullosa* a *Sutcliffia*. Rod *Medullosa* vytvářel i menší keře (Hamar a Rothwell, 1988; DiMichele et Phillips, 1994), které ukazovaly axilární větvení a tím se lišily od stromovitých forem, které měly vzhled monoaxiální. Kmen měl složitější vnitřní stavbu. Objevují se samostatné segmenty vodivého pletiva, parenchymu, ve dřeni uvnitř eustélé. *Medullosa* vytvářela složitě členěné listové vějíře připomínající vějíře kapradin. Listy obsahují pouze svazky dřevních pletiv, většinu hmoty však tvořily kortikální pletiva. Podobně jako u kapradin, i wespalské pteridospermy byly menšího vzrůstu než ty stephanské.

Listy medulóz mohly dosahovat délky až několika metrů. Samostatně (bez opory) rostoucí formy dosahovaly výšky až kolem 5 m a nesly blízko sebe rozložené listové vějíře přímo na kmeni. Jiné typy medulóz měly až asi 10 m dlouhé kmeny, které nebyly schopné vlastní podpory. Rostly proto v houštinách, ve kterých si kmeny nesoucí adventivní kořeny poskytovaly vzájemně podporu.

Medulózy byly běžně spojeny s různou flórou, která zahrnovala malé půdokryvné kapradiny. Na základě olistění byly v rašeliništích tři hlavní rody medulóz: *Neuropteris* a *Alethopteris* z patřící k rodu *Medullosa* a *Linopteris* řazený k rodu *Sutcliffia* (např. Baxter et Willhite, 1969; Stidd et al., 1975; Mickle et Rothwell, 1982; Reihman et Schabillion, 1976; 1978; 1985; Beeler, 1983; Schabillion et Reihman, 1985; DiMichele et Phillips, 1994; Kvaček a kol., 2007).

Semena medulóz patřila mezi největší gymnospermická semena v pozdním paleozoiku. Medulózy produkovaly primitivní pylová zrna (prepolen) rodu *Schopfipollenites* maximálně o průměru až kolem 200 μm . *Sutcliffia* produkovala *Punctatisporites kankakeensis* (Taylor et Taylor, 1987). Semena byla většinou velká, některá přesahovala délku 5 cm. Velké pylové orgány, prepolen a semena naznačují velkou investici do pohlavního rozmnožování, medulózám chyběl potenciál pro vegetativní množení.

Druhy medulóz zahrnovaly velký rozsah ekologické strategie, včetně rozdílů ve vlhkosti půdy a intenzity světla. Wnuk a Pfefferkorn (1984) identifikovali v klastických mokřadách různé druhy podle odlišné vlhkosti a topografie. Níže položené a vlhčí úseky preferovaly druhy s olistěním *Neopteris rarinervis* a *N.ovata*, zatímco *N.scheuchzeri* osidloval spíše výše položené a sušší části mokřad.

Populace medulóz v rašelině vyžadovala relativně vysoký stupeň minerálních živin. Množství medulóz z klastických močálů vydrželo záplavu po delší dobu (Wnuk et Pfefferkorn, 1984).



Obr. 7. Rekonstrukce *Medullosa*, podle Taylor et Taylor (2009)

3.6. Kordaity

Kordaity byly strukturně podobné moderním koniferám, s hustým dřevem, axilárním větvením a velkými pentlicovitými listy se souběžnou žilnatinou (Obrhel, 1973; Kvaček a kol, 2007). Stanoviště se liší, ačkoli největší formy se objevují v klastických prostředích. Kordaitový rostlinný opad v rašelině je odlišný, zahrnuje listy, dřevité kmeny a rozmnožovací orgány. Dva kmenové rody byly uznány v rašelinných stanovištích: *Mesoxylon* se semeny *Mitrospermum* a *Felixipollenites* a protopyly

Sullisaccites (Millay et Taylor, 1985) a *Pennsylvanioxylon* (nazván také *Cordaixylon*, Rothwell et Wagner, 1984) se semeny *Cardiocarpus* a pylem *Florinites* (Traverse, 1988). Názvem *Artista* jsou označovány výlitky dřevných dutin kordaitových kmenů s výrazným příčným žebrováním (DiMichele and Phillips, 1994; Falcon-Lang, 2000; Falcon-Lang, 2003).

Pyl *Florinites* je běžný v okrajových částech rašelišť. Kordaity jsou často nacházeny ve společnosti s kalamity, některými stromovitými kapradinami a v některých lokalitách i se stromovitými plavuněmi. Studie coal balls našly společenstva kordaitů a kalamitů v uhelné sloji Summum v Illinois (Lesnikowska, 1984) a společenstva kordaitů se stromovitými plavuněmi v řadě uhelných slojí. Calder (1993) a Eable (1990) uvádějí, že kordaity rostly v planárních, sezónně zaplavovaných rašelištích.

Kordaity dosáhly vrcholu svého rozvoje v rašelištích ve středním a svrchním westphalu. Ačkoli se *Mesoxylon* a *Pennsylvanioxylon* objevují v průběhu celého pennsylvanu, *Pennsylvanioxylon* je daleko hojnější ve středním westphalu. Populace kordaitů se výrazně zmenšila blízko středního westphalu D, ale zůstaly významnými komponenty rašelinné vegetace.

3.6.1. *Mesoxylon*

Druhy *Mesoxylon* byly zřejmě nejvyššími stromy v rašelištích westphalu A až pozdního westphalu C (Phillips et Peppers, 1984). Kořeny *Mesoxylon* mají nedostatek aerenchymatických pletiv, typické pro kořeny *Pennsylvanioxylon* (Costanza, 1985). Kmeny rodu *Mesoxylon* mají excentrický růst letokruhů ve dřevě, který ukazuje na přerušování růstu kořenů. Tyto anatomické znaky ukazují na růst v subaericky exponovaném a dobře odvodněném rašelišti. Druhy rodu *Mesoxylon* (zdroj semen *Mitrospermum compressum* a *M.leanum*) nesnášely brakická prostředí.

3.6.2. *Pennsylvanioxylon*

Druhy rodu *Pennsylvanioxylon* produkovaly semena typu *Cardiocarpus*. Některé kordaity tohoto rodu patrně rostly v brakickém prostředí tidálních plošin podobně jako dnešní mangrovy (Cridland, 1964; Costanza, 1985). Tyto až asi 5 m vysoké stromy byly podporovány řídkou řadou adventivních podpěrných kořenů. Interpretace je založena na

studii coal balls z uhelné sloje v Iowě. Pyritový lem nalezený u kořenů těchto kordaitů značí aktivní růst ve slané vodě (Raymond, 1988).

Jiný typ, *Pennsylvanioxylon birame* (zdroj *Cardiocarpus spinatus* var. *macilenta*), se vyskytoval ve společenstvu pro sladkovodní rašelinu (Eggert et Phillips, 1982). Rostliny byly poměrně malé a zřejmě vytvářely podrost stromovitých plavuní rodu *Diaphorodendron*.

Pennsylvanioxylon nauertianum (*Cordaixylon dumdum*) známý z coal balls z pozdního westphalu D a stephanu vytvářel menší popínavé keřovité rostliny s adventivními kořeny (Costanza 1985).

3.7. Walchie

Název walchie kdysi zahrnoval samostatný rod permokarbonských jehličnanů. Dnes je to kumulativní označení pro karbonské jehličnany s podobnou morfologií zahrnující řadu přirozených rodů.

Mnoho autorů používá označení *Walchia* pro nálezy olistěných větviček jehličnanů, u kterých kutikulární znaky potřebné k zařazení do samostatných rodů nemohly být, vzhledem k zachování, určeny. Fylogenetická analýza značí, že rod *Walchia* patří do třídy *Voltziales* dle Taylor a Taylor (2009). Walchie dorůstaly stromovitého vzrůstu a olistěním připomínaly dnešní araukárie. Větve vyrůstají téměř přeslenitě z kmene (Kvaček a kol., 2007). Větvičky pokrývají šroubovitě postavené mírně odstálé hákovité jehlice. Většinu objemu kmene tvoří druhotné dřevo araukarioidního typu a silná dřev. Walchie jsou charakterizovány plagiotropickým (horizontálním) větvením a průduchy ve skupinách (Taylor et Taylor, 2009). Samičí šištice byly dlouze válcovité, obsahovaly podpůrné šupiny na konci vidličnatě větvené (Obrhel, 1973). V paždí podpůrných šupin nasedá skupina sterilních šupinek a jedno vajíčko. Pyl byl monosakátního typu. Walchie se svým stratigrafickým výskytem objevují ve svrchním pennsylvanu až spodním permu. Olistěné větévky se nacházejí často v neuhelných hnědočervených faciích, z čehož usuzujeme, že osidlovaly sušší a často výše položená stanoviště (Obrhel, 1973; Kvaček a kol., 2000).

4. Karbonská flóra nížin a vrchovin

4.1. Flóra karbonských tropických nížin

Nížinnou flóru karbonských tropů tvořilo 5 hlavních rostlinných skupin: plavuně, přesličky, kapradiny, semenné kapradiny (pteridospermy) a kordaity. Pteridospermy a kordaity byly gymnospermy a rozmnožovaly se semeny. Stromovité formy těchto 5 skupin byly hlavními producenty rašeliny. Menší formy (keře, byliny) existovaly ve všech pěti skupinách. Ekologické potřeby jednotlivých skupin se lišily s ohledem na frekvenci záplav, charakteru substrátu či délkou suché sezony v průběhu roku (Falcon-Lang, 2003; Pfefferkorn, 2008).

Gastaldo et al. (2004) rekonstruovali prostorovou heterogenitu a druhovou pestrost rašelinistní vegetace spodnowestphalské sloje Mary Lee v pánvi Black Warrior v Alabamě, jejíž flóra byla zachována *in situ*. Ve společenstvu převládaly stromovité plavuně rodu *Lepidodendron*, *Lepidophloios* a *Sigillaria*. Nižší patro tvořily přesličky *Calamites* a kapraďosemenné rostliny rodu *Lyginopteris* (obr. 8).



Obr. 8. Rekonstrukce spodnowestphalského mokřadního ekosystému sloje Mary Lee v pánvi Black Warrior (Gastaldo et al., 2004)

V pozdním středním pennsylvanu vznikaly hlavní uhelné sloje euramerické provincie v pánvi Illinois. Poznatky o složení uhlotvorné vegetace jsou zde založeny především na studiu petrifikované rašeliny, tzv. coal balls (DiMichele et Philips, 1994). Některá rostlinná společenstva této pánve mají nízkou druhovou diverzitu s převahou plavuní *Lepidophloios hallii*. Obsahují málo druhů půdokryvných nebo popínavých rostlin,

značících vodou nasycený substrát. Jiný typ společenstev byl obohacen o druhy lepidodender rodů *Diaphorodendron* a *Synchysidendron* s hojností stromových kapradin (marattialen), pteridosperm a malých půdokryvných rostlin. Nízký obsah fuzitu a nízký obsah klastické příměsi v uhelné sloji vede k závěru, že tyto rostliny obsazovaly vlhká místa s pouze dočasně obnaženým rašelinným substrátem. Třetí typ společenstva byl charakteristický převahou medulóznic pteridosperm s plavuněmi rodu *Paralycopodites*. Kromě těchto koncových dominantních prvků mají rašeliništní společenstva jedinečné nebo vzácné typy rostlin. Například, uhlí Danville je obohaceno sigillariemi. Baker coal je obohacena malými plavuněmi rodu *Chaloneria*, často v asociaci s půdokryvnými přesličkami *Sphenophyllum* (DiMichele et al., 1979). Ve sloji Springfield patří mezi tyto vzácné vegetační prvky výskyt neobvyklých příbuzných plavuní, jako *Sublepidophloios*, *Lepidodendron* a některé dosud nepopsané formy. Stromovité plavuně v této sloji byly zvláště hojné podél aktivních říčních toků ohraničujících rašeliniště (Willard, 1993).

Kromě petrifikované rašeliny lze v některých případech studovat uhlotvornou vegetaci zachovanou v podobě zuhelnatělých otisků v jílovcích ve stropu uhelné sloje, která v některých případech představuje finální stádium vývoje rašeliništní vegetace, pohřbené *in situ* např. během transgrese (např. Gastaldo et al., 1995). Většinou však rostlinné zbytky zachované v jílovcích v nadloží sloje představují vegetaci rostoucí v minerální půdě ve vlhkých klastických prostředích (např. Willard et al., 1995). Její dominantou jsou buď pteridospermy nebo stromovité kapradiny (marattialen) (Pfefferkorn et Thomson, 1982; Pfefferkorn et al., 2008).

4.2. Flóra karbonských vrchovin a výše položených území

Termín vrchovina je zde definovaný jako mimo pánevní region ležící v oblasti eroze, obsahující nebo ohraničený svahem se sklonem větším než 10° a dosahující výšek alespoň 100 – 200 m nad okolní nížiny (Pfefferkorn, 1980, Falcon-Lang, 1998a). Rostlinstvo takových oblastí má nízký potenciál k zachování ve formě fosílií, protože v oblastech dochází pouze k erozi a žádný sedimentární záznam obsahující fosílie zde dlouhodobě nevzniká. Na charakter vegetace ve výše položených, okolo pánevních, oblastech lze proto usuzovat pouze nepřímou, v případech, kdy byly zbytky rostlin transportovány společně se sedimentem a uloženy v místě sedimentace v nížinách.

Během dlouhého transportu v sedimentu však byla většina rostlinných zbytků rozlámana do malých, obvykle neidentifikovatelných úlomků. Šanci k překonání transportu mají proto jen mechanicky odolnější partie rostlinných těl jako kmeny a větve, které však často postrádají znaky potřebné k jejich identifikaci. Příkladem jsou např. kmeny a pařezy kordaitů v Boss Point a Slacks Cove West, které se vyskytují v usazeninách říčního koryta stékajícím po aluviálním vějíři a jsou interpretovány jako flóra vrchovin (Scott et al., 1997; Falcon-Lang and Scott, 2000).

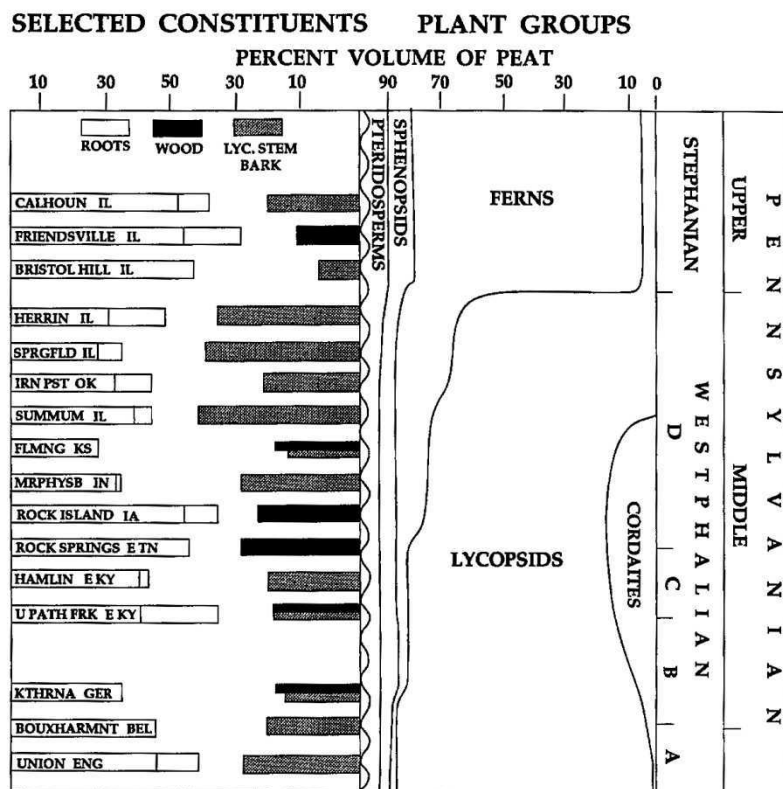
S osidlováním vrchovin patrně souvisí i dramatický pokles CO₂ v atmosféře začínající koncem devonu a vrcholící během zalednění Gondwany na hranici karbon - perm (Algeo et Scheckler, 1998; Berner, 1998). Během tohoto období se předpokládá rozšíření vegetačního pokryvu mimo přímořské nížiny. Všeobecně se předpokládá, že karbonské vrchoviny tvořily především konifery, kordaity, semenné kapradiny a později i cykasy (Frederiksen, 1972, Scott et Chaloner, 1983, Rothwell et Mapes, 1988, Lyons et Darrah, 1989; Falcon-Lang et Scott, 2000). Tyto hypotézy jsou založeny na náhlém objevení se morfologicky pokročilých konifer (walchií) v pozdním westphalu a počátkem stephanu, v období narůstající klimatické aridity (Moore et al., 1936, Cridland et Morris, 1963, Leary, 1975, 1981, Winston, 1983; Falcon-Lang et Scott, 2000). Tato událost je interpretována jako migrace konifer ze sezónně suchých vrchovinných terénů do pánevních nížin, které následkem postupující aridizace vytvářely vhodné podmínky pro suchomilnější walchie (Frederiksen, 1972, Scott, 1980, DiMichele et Aronson, 1992), jejichž dřevo má vyvinuté letokruhy (Baxter et Hartman, 1954, Rothwell et Mapes, 1988). Nejstarší konifery však pocházejí z uloženin spodního westphalu a jsou zachovány v podobě vzácných úlomků dřevěného uhlí vzniklého při požárech (Falcon-Lang, 1999a). Vzhledem k povaze nálezů se předpokládá, že byly připlavené ze značné vzdálenosti a dokládají, že již počátkem westphalu byly vrchoviny v okolí nížin zalesněny koniferami a kordaity. Vrchovinné kordaity v té době postrádaly letokruhy a dokumentují tak, že i v okolí pánví panovalo trvale vlhké podnebí (Scott, 1979, Scott et Chaloner, 1983; Falcon-Lang et Scott, 2000). Tyto vlhkomilné typy kordaitů vrchovinných lesů se pravděpodobně vyvinuly již počátkem namuru a s postupným nárůstem aridity koncem westphalu byly postupně nahrazovány suchomilnějšími koniferami (Falcon-Lang et Scott, 2000). Ekologický rozsah kordaitů však patrně

pokrýval celé spektrum prostředí zasahujících od pobřežních mokřad až po kordaity osidlující vrchoviny v okolí nížin.

5. Klimatické změny a jejich vliv na vegetaci

5.1. Phillipsův diagram

Phillipsův et al. (1985) diagram znázorňuje objemové zastoupení (v procentech) hlavních rostlinných skupin ve vybraných euramerických rašeliništích (dnes uhelných slojích) z období pennsylvanu. Data pocházející z petrifikované rašeliny (coal-balls) ukazují na výraznou dominanci plavuňovitých rostlin v průběhu téměř celého westphalu. Jejich biomasa se na tvorbě rašeliny v tomto období podílela 60-80%. Gymnospermní kordaity byly hojné v mladším westphalu C a počátkem westphalu D (Phillips et Peppers, 1984). Teprve počátkem stephanu dochází následkem oteplování a aridizace, vedoucí ke snížení hladiny



Obr. 9. Diagram od

Phillips et al. (1985), dle (DiMichele et Phillips, 1994)

podzemní vody, k jejich hromadnému vymírání a dominantou tropických mokřadních pralesů se stávají stromovité kapradiny. Kromě zbytků stromovitých kapradin je stephanská rašelina tvořena především, korovými pletiví sigillárií a dřevem kalamitů a

kordaitů. Podíl půdokryvných bylinných rostlin nízkého vzrůstu nepřesahuje obvykle 5% biomasy a tvořily jej převážně kapradiny.

5.2. Milankovičovy cykly a vliv klimatických změn na flóru

Klima planety Země se neustále vyvíjí. Mezi hlavní jevy tohoto vývoje patří oteplování a ochlazování klimatu způsobené tektonikou litosférických desek a periodické cykly spojené s orbitálními procesy. Tektonika i orbitální procesy jsou v neustálém pohybu. Nejdelší doložené klimatické cykly jsou řízeny Milankovičovými orbitálními změnami. Milankovičovy cykly zahrnují několik typů. První z nich je řízen excentricitou oběžné dráhy, která zaujímá časově 2 160 000, 400 000 a 100 000 let. Druhý typ cyklů souvisí se změnami v úklonu zemské osy a trvá přibližně 40 000 let. Třetí typ cyklů souvisí s precesním pohybem zemské osy a má délku 20 000 let. Klimatický efekt těchto orbitálních cyklů není závislý na materiálu, tzn. oceán, pevnina atd. Změny výše uvedených parametrů ovlivňují intenzitu slunečního záření dopadajícího na zemský povrch v různých zeměpisných šířkách a časech. Předpokládá se, že tyto cykly ovlivňovaly podnebí i v průběhu karbonu.

Rostliny odrážejí klimatické podmínky místa, ve kterém žijí. Klimatická pásma tak vymezují rostlinstvo s podobnými ekofyziologickými a morfologickými vlastnostmi, tzv. biomy. Předpokládá se, že podobná klimatická závislost a tím i zonalita existovala v karbonu a to nejen v geografickém smyslu, ale též časově, následkem klimatických změn. S tím souvisejí i floristické změny mokřadní vegetace karbonských tropů na hranici středního a pozdního pennsylvanu zaznamenané v centrálních a západních regionech rovníkové Pangey (Phillips et al. 1985). Během tohoto období byla společenstva s převahou stromovitých plavuní, především lepidodender, nahrazena společenstvy s převahou stromových kapradin řádu *Marattiales* (Phillips et al., 1974; Kosanke et Cecil, 1996; DiMichele et Phillips, 1996b; Pfefferkorn et al., 2008). Tato změna byla odezvou na silný impuls globálního oteplování, zapříčiněného patrně nárůstem obsahu CO₂ v atmosféře (Frakes et al., 1992; Cleal et al., 1999; Cleal et Thomas, 2005; Pfefferkorn et al., 2008; DiMichele et al, 2009). Tento event je zjistitelný nejen ve složení makrofloristického záznamu (jak v podobě rostlinných otisků, tak v coal balls), ale i palynologicky. Palynologický záznam z části pánve

Illinois odhalil náhlé vymizení lykospor (produkovaly plavuně *Lepidophloios*, *Lepidodendron*, *Paralycopodites*, *Hizemodendron*) a mikrospor typu *Granasporites* pocházejících z plavuní *Diaphorodendron* a *Synchysidendron* (Phillips et al., 1974; Peppers, 1996). Makrofosilní záznam z coal balls (DiMichele et Phillips, 1996b) dokazuje vyhynutí téměř 67% všech druhů rostlin, z 77% stromových druhů a 33% půdokryvných a pnoucích rostlin. Tím došlo k porušení stability společenstva a uvolnění značného prostoru (Pfefferkorn et al., 2008).

Stromové kapradiny řádu Marattiales byly „úsporně“ konstruované rostliny, neboť jejich kmen byl tvořen především tlustým pláštěm adventivních kořenů (např., Ehret et Phillips, 1977; Pfefferkorn et al., 2008; DiMichele et al., 2010). Tyto homosporické rostliny produkovaly velké množství volně dispergovaných výtrusů. Vzhledem ke schopnosti samooplození stačilo k osídlení vhodného biotopu jeden nebo jen několik málo jedinců. Analýza petrifikované rašeliny ukazuje na určitou míru obnovy rostlinné diverzity, avšak množství druhů zjištěné ve stephanských slojích illinoiské pánve je poněkud nižší než u slojí westphalského stáří téže pánve. Poměr počtu druhů stromového patra a podrostu, včetně liánovitých druhů, se od westphalu do stephanu výrazně změnil z 30/18 na 18/25 (Pfefferkorn et al., 2008). Poměr odráží úbytek otevřené canopy jako důsledek nahrazení plavuní, protože stromové kapradiny měly celoživotně velkou korunu listů. Taková změna v lesní architektuře zvýhodňuje rozvoj popínavých a půdokryvných rostlin (Krings et al., 2003). Vliv na vegetaci měly i glaciální-interglaciální cykly, které vedly ke změnám v množství srážek a jejich distribuci v průběhu roku. Uhelne sloje jsou jen jednou částí těchto glaciálních-interglaciálních cyklů. Profil paleopůdními horizonty v podloží některých uhelných slojí ukazuje na existenci rozdílné vegetace odlišné od rašelinotvorné flóry uhelných slojí. Dokladem jsou nálezy kořenů probíhajících subvertikálně do hloubky více než metr. Morfologie a barva půdního profilu, jakož i charakter těchto kořenů svědčí pro hladinu podzemní vody ve značné hloubce. Takové hloubky by jen stěží mohly dosáhnout mělké kořeny plavuní, kalamitů, pteridosperm nebo stromových kapradin. Pravděpodobnými mateřskými rostlinami těchto hlubokých kořenů mohly být kordaity a ve svrchním westphalu též konifery (např., Falcon-Lang et Bashfor, 2005; Pfefferkorn et al., 2008).

Současně s nárůstem druhové diverzity a četnosti populací stromových kapradin počínaje středním asturem dochází ve stejnou dobu k úbytku hustoty průduchů pteridosperm *Neuropteris ovata* (Cleal et al., 1999; Pfefferkorn et al., 2008).

Oteplování a aridizace západní a centrální rovníkové Pangey koncem karbonu časově odpovídá úbytku rozsahu zalednění jižní Gondwany (Frakes et al., 1992). Současně s tím se následkem vzestupu mořské hladiny zmenšovala i rozloha přímořských nížin západní a střední části Severní Ameriky, zejména v oblasti vnitřních pánví (Phillips et Peppers, 1984). Kromě klimatických vlivů zdůrazňují někteří autoři i účinky tektonické aktivity, která změnila charakter uhelných pánví, z širokých a paralických na drobné izolované limnické pánve. Následkem toho zaniká většina mokřad a na ně vázaná společenstva (Cleal et Thomas, 2005; Kerp, 1996). Pfefferkorn et al. (2008) však argumentují, že rychlost tektonických procesů změn ve složení vegetace jsou v rozdílných časových měřítcích. Navíc, tektonická aktivita bývá obvykle lokálního charakteru a je málo pravděpodobné, že by ovlivnila zánik prostředí v globálnějším měřítku. Naopak uložení cyklotém představuje rychlé a vysoko-rozsahové fluktuace mořské hladiny, spojené s globálními klimatickými změnami (Heckel, 1986, 1995). Hlavní změny byly ovládané Milankovičovými cykly orbitálních parametrů (Montagnez et Soreghan 2006; Pfefferkorn et al., 2008).

Vymření většiny stromovitých plavuní (lepidodender) na hranici westphal/stephan není jediný event, při kterém se složení tropických karbonských mokřad více či méně měnilo. Popínavé lyginopteridy (pteridospermy), které v langsettu patřily mezi dominantu karbonského mokřadního lesa, byly v následujícím duckmantu nahrazeny příbuznými popínavými pteridospermami ze skupiny callistophyt.

5.3. Vymírání plavuní

Konec dominance stromovitých plavuní v pozdním asturu (= westphal D) je považován za reakci narůstající aridity projevující se patrně prohlubující se sezónností podnebí. Původně mokřadní krajina byla nyní lépe odvodňována a poklesla patrně i hladina podzemní vody. Populace plavuní, jejíž reprodukce vyžadovala stojatou vodu pro oplodnění a klíčení tak ztrácela přirozené prostředí (Phillips, 1979; Phillips et DiMichele, 1992). Také stromovité kapradiny produkovaly spory, které byly malé, ale ve velkém množství. Tyto spory vyžadovaly vlhké podmínky pro klíčení a dostatečné

vodní srážky k reprodukci. Na rozdíl od plavuní však stromovité kapradiny nevyžadovaly otevřenou vodní hladinu. Vysoká produkce spór a menší nároky na vodu tak činily z této skupiny progresivní rostliny, které záhy kolonizovaly oblasti s více větší mírou sezonního podnebí (Pfefferkorn et al., 2008).

5.3.1. Sezonně suchá vegetace

První příznaky nastupující aridity klimatu přicházejí již ve středním westphalu a projevují se nárůstem hojnosti kordaitů (Philips et Peppers, 1984). Ve svrchním westphalu přichází druhá, silnější vlna oteplování, které má za následek pokles hladiny podzemní vody a zmenšení rozlohy rašelinišť. To se projevuje již výše popsaným vymírání stromovitých plavuní a rozvojem stromovitých kapradin (Pfefferkorn et Thomson, 1982, Phillips et al., 1985). Celkově tak dochází k přeskupování dominance. Plavuňovité a přesličkovité rostliny přežívaly v izolovaných a plošně nevelkých refugiích na okraji pánve nebo i mimo ni (DiMichele et al, 2009, 2010). Celkově sušší prostor mezi nimi obývaly kordaity a stromovité kapradiny. V období vlhčích klimatických pulzů, kdy se rašeliniště opět zvětšilo, se rostliny z refugií vrátily dočasně zpět na své původní místo, které ale sdílely i s rostlinami ze sušších období. Po každém následujícím sušším období se rostliny z refugií vracely zpět, avšak už ztrácely dominantní postavení v rašeliništi, až nakonec dominanci získaly stromovité kapradiny a kordaity (DiMichele et al., 2010).

5.4. Rozdíl mezi karbonským a recentním lesem

Současné lesy se od těch karbonských liší především převahou krytosemenných rostlin, které v době karbonu ještě neexistovaly. Krytosemenné rostliny vznikly až ve spodní křídě, tedy asi o 200 milionů let později. Zajisté převažují i rostliny nahosemenné, které se poprvé objevují už v karbonských vrchovinách. Dnešní lesy rostou v tropickém, subtropickém i mírném pásmu. To je také jedna z odlišností od karbonu, kde se následkem zalednění les vyskytoval převážně jen v pásmu tropickém. Recentní deštný tropický les obsahuje asi 2/3 rostlinných a živočišných druhů. Strategie rostlin v karbonu byly téměř stejné jako životní strategie rostlin v dnešním pralese. Kvůli obrovské konkurenci o světlo, zde rostou nejvyšší stromy, po kterých se kolem kmene vinou popínavé rostliny, podobně jako v karbonu. Jejich obrovské listy se

natáčeji za sluncem a stíní tak nižším rostlinným patřům. Podrost může obsahovat spleti popínavých rostlin a také kapradiny a mechy. Na zemský povrch zde dopadá jen asi 5 % slunečního záření.

6. Závěr

Cílem této práce bylo seznámit se s druhy a rody rostlin, které obývaly karbonský prales a také jejich postupné změny v dominanci rostlinných společenstev v důsledku klimatických změn a následných změn přírodních podmínek v rašeliništi. Plavuňovité rostliny měly největší dominanci téměř po celý westphal. Kvůli sušším obdobím začala vymírat populace plavuní i přesliček a medulóz, u kterých byla reprodukce závislá na stojaté vodě. Nejprve se tato společenstva v suchých obdobích shromažďovala v refugiích a pak zpátky migrovala do rašelinišť v období vlhkém. Stromovité kapradiny mezitím začaly v suchém období kolonizovat a postupně dominovat v rašeliništi. Les v období stephanu vypadal trochu jinak. Tvořily jej stromovité kapradiny a popínavé rostliny ze skupiny callistophyt, sigilárie, kalamity a kordaity. Na karbonských vrchovinách rostly konifery rodu *Walchia*, kordaity a semenné kapradiny, později cykasy. Ve svrchním permu dochází k úplné změně vegetace, kdy gymnospermické rostliny převládaly a začala nová vývojová etapa rostlinstva – mesofytikum.

Seznam použitých zdrojů:

- Algeo, T.J., Scheckler, S.E., 1998. Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events. *Phil. Trans. R. Soc. London Series B* 353, 113–130.
- Andrews, H.N. and Agashe, S.N., 1965. Some exceptionally large calamite stems. *Phytomorphology*, 15: 103-108.
- Babin C., 1971, *Éléments de paléontologie*, Paris, Librairie Armand Colin, 407 stran
- Bateman, R.M., DiMichele, W.A. and Willard, D.A., 1992. Experimental cladistic analysis of anatomically preserved arborescent lycopsids from the Carboniferous of Euramerica: an essay on paleobotanical phylogenetics. *Ann. Mo. Bot. Garden*, 79: 500-599.
- Bartram, K.M., 1987. Lycopod succession in coals: an example from the Low Barnsley Seam (Westphalian B), Yorkshire, England. In: A.C. Scott (Editor), *Coal and Coal-bearing Strata: Recent Advances*. *Geol. Soc. Spec. Publ.*, 32: 187-199.
- Baxter, R.W., Hartman, E.L., 1954. The coal-age flora of Kansas V. A fossil coniferophyte wood. *Phytomorphology* 4, 316–325.
- Baxter, R.W. and Willhite, M.R., 1969. The morphology and anatomy of *Alethopteris lesquereuxi* Wagner. *Univ. Kans.Sci. Bull.*, 48: 767-783.
- Beeler, H.E., 1983, Anatomy and frond architecture of *Neuropteris ovata* and *Neuropteris scheuchzeri* from the Upper Pennsylvanian of the Appalachian Basin. *Can. J. Bot.*, 61: 2352-2368.
- Beerling D.J. and Berner R.A., 2000, Impact of a Permo-Carboniferous high O₂ event on the terrestrial carbon cycle, *PNAS*, 97, 23, 12428 – 12432
- Berner, R.A., 1998. The carbon cycle and CO₂ over Phanerozoic time: the role of land plants. *Phil. Trans. R. Soc. London B* 353, 75–82.
- Calder, J.H., 1993. The evolution of a groundwater influenced (Westphalian B) peat-forming ecosystem in a piedmont setting: the No. 3 seam, Springhill coalfield, Cumberland Basin, Nova Scotia. *Geol. Soc. Am. Spec. Pap.*, in press.
- Chaloner, W.G., 1962. A *Sporangiostrobus* with *Densosporites* microspores. *Palaeontology*, 5: 73-85.
- Chlupáč I., 1999, Vycházky za geologickou minulostí Prahy a okolí, Praha, Academia, 2.vydání, 279 stran Chlupáč I. a kol., 2002, Geologická minulost České republiky, Praha, Academia, 1.vydání, 436 stran Chlupáč I., Kachlík V., 2008, Historická geologie a Základy geologie, Praha, Karolinum, 2.vydání, 298 - 342 Cleal, C.J., James, R.M., and Zodrow, E.L., 1999, Variation in stomatal density in the Late Carboniferous gymnosperm frond *Neuropteris ovata*: *Palaaios*, v.14, p.180-185, doi: 10.2307/3515373
- Cleal, C.J., and Thomas, B.A., 2005, Paleozoic tropical rainforests and their effect on global climates: Is the past the key to the present?: *Geobiology*, v.3, p.13-31, doi: 10.1111/j.1472-4669.2005.00043.x.
- Costanza, S.H., 1985. *Pennsylvanioxylon* of Middle and Upper Pennsylvanian coals from the Illinois Basin and its comparison with *Mesoxylon*. *Palaeontographica*, B, 197: 81-121.
- Cridland, A.A., 1964. *Amyelon* in American coal balls. *Palaeontology*, 7: 186-209.
- Cridland, A.A., Morris, J.E., 1963. *Taeniopteris*, *Walchia* and *Dichophyllum* in the Pennsylvanian system of Kansas. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 44, 71–82.
- DiMichele, W.A., 1979. Arborescent lycopsids of Pennsylvanian age coals: *Lepidophloios*. *Palaeontographica*, B, 171: 57-77.
- DiMichele, W.A., 1980, *Paralycopodites* Morey and Morey, from the Carboniferous of Euramerica--a reassessment of the generic affinities and evolution of "*Lepidodendron*" *brevifolium* Williamson. *Am. J. Bot.*, 67: 1466-1476.
- DiMichele, W.A., 1981. Arborescent lycopsids of Pennsylvanian age coals: *Lepidodendron*, with description of a new species. *Palaeontographica*, B, 175: 85-125.
- DiMichele, W.A., 1983. *Lepidodendron hickii* and generic delimitation in Carboniferous lepidodendrid lycopsids. *Syst. Bot.*, 8: 317-333.
- DiMichele, W.A., Aronson, R.B., 1992. The Pennsylvanian–Permian vegetational transition: a terrestrial analogue to the onshore–offshore hypothesis. *Evolution* 46, 807–824.
- DiMichele, W.A. and DeMaris, P.J., 1987. Structure and dynamics of a Pennsylvanian-age *Lepidodendron* forest: colonizers of a disturbed swamp habitat in the Herrin (No. 6) coal of Illinois. *Palaaios*, 2: 146-157.
- DiMichele, W.A. and Phillips, T.L., 1985. Arborescent lycopod reproduction and paleoecology in a coal-swamp environment of late Middle Pennsylvanian age (Herrin Coal, Illinois, U.S.A.). *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 44: 1-26.
- DiMichele W.A. and Phillips T.L., 1994, Paleobotanical and paleoecological constraints on models of peat formation in the Late Carboniferous of Euramerica, *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 106, 39-90
- DiMichele, W.A., and Phillips, T.L., 1996b, Climate change, plant extinctions and vegetational recovery during the middle-late Pennsylvanian transition: The case of tropical peat-forming environments in North America, in Hart, M.B., ed., *Biotic Recoveries from Mass Extinctions: Geological Society of London Special Publication* 102, p. 210-221.
- DiMichele W.A. and Gastaldo R.A., 2008, Plant paleoecology in the deep time, *Annals of the Missouri Botanical Garden* 95, 144 – 198
- DiMichele, W.A., Mahaffy, J.M., and Phillips, T.L., 1979, Lycopods of Pennsylvanian age coals: *Polysporia*: *Canadian Journal of Botany*, v. 57, p. 1740-1753, doi: 10.1139/b79-214.
- DiMichele W.A., Montanez I.P., Poulsen C.J. and Tabor N.J., 2009, Climate and vegetational regime shift in the late Paleozoic ice age earth, *Geobiology*, 7, 200 – 226
- DiMichele W.A., Cecil C.B., Montanez I.P. and Falcon-Lang H.J., 2010, Cyclic changes in Pennsylvanian paleoclimate and effects on floristic dynamics in tropical Pangaea, *International Journal of Coal Geology* 83, 329 - 344
- Eble, C.F., 1990. A palynological transect, swamp interior to swamp margin, in the Mary Lee coal bed, Warrior Basin, Alabama. In: R.A. Gastaldo, T.M. Demko and Yuejin Liu (Editors), *Carboniferous Coastal Environments and Paleocommunities of the Mary Lee Coal Zone, Marion and Walker Counties, Alabama*. *Guideb. Fieldtrip 6, 39th Annu. Meet., Southeast. Sect., Geol. Soc. Am. Ala. Geol. Surv. Tuscaloosa, AL*, pp. 65-81.
- Eggert, D.L., 1982. A fluvial channel contemporaneous with deposition of the Springfield Coal Member (V), Petersburg Formation, northern Warrick County, Indiana. *Ind. Geol. Surv., Spec. Rep.* 28, 20 pp.
- Eggert, D.L. and Phillips, T.L., 1982. Environments of plant deposition--Coal balls, cuticular shale, and gray-shale floras in Fountain and Parke Counties, Indiana. *Ind. Geol. Surv., Spec. Rep.* 30, 42 pp.
- Ehret, D.L. and Phillips, T.L., 1977. *Psaronius* root systems-morphology and development. *Palaeontographica*, B, 161: 147-164.
- Falcon-Lang, H.J., 1998a. Carboniferous wildfires: their impact on vegetation, ecology and depositional environments. PhD Thesis, University of London.
- Falcon-Lang, H.J., 1999a. Fire ecology of a Late Carboniferous floodplain: Joggins, Nova Scotia. *J. Geol. Soc. London* 156, 137–148.
- Falcon-Lang, H.J., Bashfort, A.R., 2005, Morphology, anatomy, and upland ecology of large cordaitalean trees

- from the middle Pennsylvanian of Newfoundland: Review of Paleobotany and Palynology, v. 135, p. 223-243
- Falcon-Lang H.J. and Scott A.C., 2000, Upland ecology of some Late Carboniferous cordaitalean trees from Nova Scotia and England, *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleocology*, 156, 225 - 242
- Falcon-Lang H.J., 2003, Late Carboniferous Tropical Dryland Vegetation in an Alluvial-plain Setting, Joggins, Nova Scotia, Canada, *PALAOIS*, 18, 197 – 211
- Frakes, L.A., Francis, J.E., and Syktus, J.L., 1992, *Climate Mode of the Phanerozoic* : Cambridge, UK, Cambridge University Press, 274 p.
- Frederiksen, N.O., 1972. The rise of the Mesophytic flora. *Geoscience and Man* 4, 17–28.
- Galtier, J. and Phillips, T.L., 1985. Swamp vegetation from Grand Croix (Stephanian) and Autun (Autunian), France, and comparisons with coal-ball peats of the Illinois Basin. *Proc. 9th Int. Congr. on Carboniferous Stratigraphy and Geology*, 4: 13-24.
- Gastaldo, R.A., 1986a. Implications on the paleoecology of autochthonous lycopods in clastic sedimentary environments of the Early Pennsylvanian of Alabama. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 53: 191-212.
- Gastaldo, R.A., 1986b. An explanation for lycopod configuration, "Fossil Grove" Victoria Park, Glasgow. *Scott. J. Geol.*, 22: 77-83.
- Gastaldo, R.A., 1987. Confirmation of Carboniferous clastic swamp communities. *Nature*, 326: 869-871.
- Gastaldo, R.A., Pfefferkom, H.W., and DiMichele, W.A., 1995, Taphonomic and sedimentologic characterization of "roof-shale" floras, in Lyons, P., Wagner, R.H., and Morey, E., eds., *Historical Perspective of Early Twentieth Century Carboniferous Paleobotany in North America*: Geological Society of America Memoir 185, p. 341-352.
- Good, C.W., 1971. The ontogeny of Carboniferous articulate: calamite leaves and twigs. *Palaeontographica, B*, 133: 137-158.
- Good, C.W., 1976. The anatomy and three-dimensional morphology of *Annularia hoskinsii* sp. n. *Am. J. Bot.*, 63: 719-725.
- Good, C.W., 1977. Taxonomic and stratigraphic significance of the dispersed spore genus *Calamospora*. In: R.C. Romans (Editor), *Geobotany*. Plenum, New York, NY, pp. 43-64.
- Grady, W.C. and Eble, C.F., 1990. Relationships among macerals, minerals, miospores and paleoecology in a column of Redstone Coal (Upper Pennsylvanian) from north-central West Virginia (U.S.A.). *Int. J. Coal Geol.*, 15: 1-26.
- Graham J.B., Dudley R., Aguilar N.M. and Gans C., 1995, Implications of the late Palaeozoic oxygen pulse for physiology and evolution. *Nature*, 375, 117 – 120
- Habib, D., 1968. Spore and pollen paleoecology of the Redstone coal (Upper Pennsylvanian) in West Virginia. *Micropaleontology*, 14:199-220.
- Hamar, J.J. and Rothwell, G.W., 1988. The vegetative structure of *Medullosa endocentrica* (Pteridospermopsida). *Can. J. Bot.*, 66: 375-387.
- Heckel, P.H., 1986, Sea-level curve for Pennsylvanian marine transgressive-regressive depositional cycles along Midcontinent outcrop belt: North America: *Geology*, v.14, p.330-334, doi: 10.1130/0091-7613(1986)14
- Heckel, P.H., 1995, Glacial-eustatic base level-climate model for late middle to late Pennsylvanian coal-bed formation in the Appalachian Basin: *Journal of sedimentary Research*, v.B65, p.348-356
- Hirmer, M., 1927. *Handbuch der Paläobotanik*. Oldenburg, Berlin, 708 pp.
- International Commission on Stratigraphy, dostupné na: <www.nigpas.ac.cn/carboniferous/web/showwcontent.asp?id=43>
- Kansas Geological Survey, Current Research in Earth Sciences, Bulletin 256, part 1, dostupné na: <www.kgs.ku.edu/Current/2009/Sawin/index.html>
- Kerp, H., 1996, Post-Variscan late Paleozoic Northern Hemisphere gymnosperms; the onset of the Mesozoic: Review of Paleobotany and Palynology, v.90, p. 263-285, doi: 10.1016/0034-6667(95)00087-9
- Kosanke, R.M., and Cecil, C.B., 1996, Late Pennsylvanian climate changes and palynomorph extinctions: Review of Palaeobotany and Palynology, v. 90, p. 113-140, doi: 10.1016/0034-6667(95)00027-5.
- Krings, M., Kerp, H., Taylor, T.N., and Taylor, E.L., 2003, How Paleozoic vines and lianas got off the ground: On scrambling and climbing Late Carboniferous-Early Permian pteridosperms: *Botanical Review*, v.69, p.204-224, doi: 10.1663/0006-8101(2003)069
- Kvaček Z. a kol., 2007, *Základy systematické paleontologie I*, Praha, Karolinum, 228 stran
- Lamboy, W. and Lesnikowska, A., 1988. Some statistical methods useful in the analysis of plant paleoecological data. *Palaios*, 3: 86-94.
- Leary, R.L., 1975. Early Pennsylvanian palaeogeography of an upland area, Western Illinois, USA. *Bull. Belg. Ver. Geol.* 84, 19–31.
- Leary, R.L., 1981. Early Pennsylvanian geology and palaeobotany of the Rock Island County, Illinois Area. Part 1: *Geology*. Illinois State Museum 37, 88.
- Leisman, G.A., 1970. A petrified *Sporangiostrobus* from the Middle Pennsylvanian of Kansas. *Palaeontographica, B*, 129: 166-177.
- Lesnikowska, A.D., 1984. Two *Lepidodendron* coal-swamps in the Desmoinesean (Westphalian D) of the Illinois Basin. In: 2nd Int. Org. Paleobotany Conf., Edmonton, Alta., Abstr., p. 23.
- Lesnikowska, A.D., 1989. Anatomically preserved Marattiales from coal swamps of the Desmoinesian and Missourian of the midcontinent United States: systematics, ecology, and evolution. Thesis. Univ. Illinois, Urbana-Champaign, 227 pp.
- Lyons, P.C., Darrah, W.C., 1989. Earliest conifers of North America: upland and/or paleoclimatic indicators? *PALAIOS* 4, 480–486.
- Mahaffy, J.F., 1985. Profile patterns of coal and peat palynology in the Herrin (No. 6) Coal Member, Carbonate Formation, Middle Pennsylvanian of southern Illinois. *Proc. 9th Int. Congr. on Carboniferous Stratigraphy and Geology*, 5: 25-34.
- Mahaffy, J.F., 1988. Vegetational history of the Springfield coal (Middle Pennsylvanian of Illinois) and the distribution of the tree fern miospore, *Thymospora pseudothiesseii*, based on miospore profiles. *Int. J. Coal Geol.*, 10: 239-260.
- Mickle, J.E. and Rothwell, G.W., 1982. Permineralized *Alethopteris* from the Upper Pennsylvanian of Ohio and Illinois. *J. Paleontol.*, 56: 392-402.
- Millay, M.A. and Taylor, T.N., 1974. Morphological studies of Paleozoic saccate pollen. *Palaeontographica, B*, 147: 75-99.
- Montagnez, I., and Soreghan, G.S., 2006, Earth's fickle climate: Lessons learned from deep-time ice ages: *Geotimes*, v.51, no.3, p.24-27
- Moore, R.C., Elias, M.K., Newell, N.D., 1936. A "Permian" flora from the Pennsylvanian rocks of Kansas. *J. Geol.* 44, 1–31.
- Němejc F., 1963, *Paleobotanika II*, Praha, Československá akademie věd, 529 stran
- Obrhel J., 1973, *Paleobotanika*, Praha, Státní pedagogické nakladatelství, 241 stran
- Opluštil S., 2010, *Karbonské tropické pralesy*, *Vesmír* 89, červenec-srpen 2010, 436 – 439
- Paleontology online, dostupný na: <<http://static.palaeontologyonline.com/CarboniferousRegionalStages.png>>
- Peppers, R.A., 1996, Palynological correlation of major Pennsylvanian (Middle and Upper Carboniferous) chronostratigraphic boundaries in the Illinois and other coal basins: *Geological society of America Memoir* 188, p. 1-111

- Pfefferkorn, H.W., 1980. A note on the term "upland flora". *Rev. Palaeobot. Palynol.* 30, 157–158.
- Pfefferkorn, H.W. and Thomson, M., 1982. Changes in dominance patterns in Upper Carboniferous plant-fossil assemblages. *Geology*, 10: 641–644.
- Pfefferkorn H.W., Gastaldo R.A., DiMichele W.A. and Phillips T.L., 2008. Pennsylvanian tropical floras from the United States as a record of changing climate, *The Geological Society of America, Special paper 441*, 305 – 316
- Pfefferkorn, H.W. and Thomson, M.C., 1982. Changes in dominance patterns in Upper Carboniferous plant fossil assemblages: *Geology*, v. 10, p. 641–644, doi: 10.1130/0091-7613(1982)10<641:CIDPIU>2.0.CO;2.
- Phillips, T.L., 1974. Evolution of vegetative morphology in coenopterid ferns. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 61: 427–461.
- Phillips, T.L., 1979. Reproduction of heterosporous arborescent lycopods in the Mississippian-Pennsylvanian of Euramerica: Review of Paleobotany and Palynology, v.27, p. 239–289, doi: 10.1016/0034-6667(79)90014-9
- Phillips, T.L., Peppers, R.A., Avcin, M.J., Laughnan, P.F., 1974. Fossil plants and coal: Patterns of change in Pennsylvanian coal swamps of the Illinois Basin: *Science*, v. 184, p. 1367–1369, doi: 10.1126/science.184.4144.1367
- Phillips, T.L. and DiMichele, W.A., 1992. Comparative ecology and life-history biology of arborescent lycopods in Late Carboniferous swamps of Euramerica. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 79: 560–588.
- Phillips, T.L. and Peppers, R.A., 1984. Changing patterns of Pennsylvanian coal-swamp vegetation and implications of climate control on coal occurrence. *Int. J. Coal Geol.*, 3: 205–255.
- Phillips, T.L., Peppers, R.A., DiMichele, W.A., 1985. Stratigraphic and interregional changes in Pennsylvanian coal-swamp vegetation: environmental inferences. *International Journal of Coal Geology* 5, 43–110.
- Pigg, K.B. and Rothwell, G.W., 1983. *Chaloneria* gen. nov.: heterosporous lycophytes from the Pennsylvanian of North America. *Bot. Gaz.*, 144: 132–147.
- Ravn, R.L., 1986. Palynostratigraphy of the Lower and Middle Pennsylvanian coals of Iowa. *Iowa Geol. Surv. Tech. Pap.*, 7, 245 pp.
- Raymond, A., 1988. The paleoecology of a coal-ball deposit from the Middle Pennsylvanian of Iowa dominated by cordaitalean gymnosperms. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 53: 233–250.
- Reihman, M.A. and Schabillion, J.T., 1976. Two species of *Alethopteris* from Iowa coal balls. *Proc. Iowa Acad. Sci.*, 83:10–19.
- Reihman, M.A. and Schabillion, J.T., 1978. Petrified neuropterid foliage from a Middle Pennsylvanian coal ball. *Am. J. Bot.*, 65: 834–844.
- Reihman, M.A. and Schabillion, J.T., 1985. Stomatal structure of *Alethopteris sullivantii* and *Neuropteris scheuchzeri*, Pennsylvanian pteridosperm foliage. *Am. J. Bot.*, 72: 1392–1396.
- Rothwell, G.W., Mapes, G., 1988. Vegetation of a Palaeozoic conifer community. In: Mapes, G., Mapes, R.H. (Eds.), *Regional geology and palaeontology of upper Paleozoic Hamilton quarry area in southeastern Kansas*, Guidebook 6. Kansas Geological Survey, Lawrence, KS, pp. 213–223.
- Rothwell, G.W. and Warner, S., 1984. *Cordaixylon dumusum* n. sp. (Cordaitales). I. Vegetative structures. *Bot. Gaz.*, 145: 275–291.
- Rothwell, G.W. and Pryor, J.S., 1991. Developmental dynamics of arborescent lycophytes—apical and lateral growth in *Stigmariifricoides*. *Am. J. Bot.*, 78: 1740–1745.
- Schabillion, J.T. and Reihman, M.A., 1985. Anatomy of petrified *Neuropteris scheuchzeri* pinnules from the Middle Pennsylvanian of Iowa: a paleoecological interpretation. *Proc. 9th Int. Congr. on Carboniferous Stratigraphy and Geology*, 5:3–12.
- Scheckler, S.E., 1986. Floras of the Devonian-Mississippian transition. In: R.A. Gastaldo (Organizer), *Land Plants, Notes for a Short Course. Univ. Tenn. Dep. Geol. Sci., Stud. Geol.*, 15: 81–96.
- Scotese Ch.R., Paleomap project, dostupný na: <<http://www.scotese.com/newpage4.htm>>
- Scotese Ch.R., Paleomap project, dostupný na: <<http://www.scotese.com/late.htm>>
- Scott, A.C., 1978. Sedimentological and ecological control of Westphalian B plant assemblages from west Yorkshire. *Proc. Yorks. Geol. Soc.*, 41: 461–508.
- Scott, A.C., 1979. The ecology of coal measure floras from northern Britain. *Proc. Geol. Assoc.* 90, 97–116.
- Scott, A.C., 1980. The ecology of some Upper Palaeozoic floras. In: *The terrestrial environment and origin of land vertebrates*. Panchen, A.L. (Ed.), Syst. Assoc. Spec. vol. 15. Academic Press, London, pp. 87–115.
- Scott, A.C., Chaloner, W.G., 1983. The earliest fossil conifer from the Westphalian B of Yorkshire. *Proc. R. Soc. London Series B* 220, 163–182.
- Scott, A.C., Galtier, J., Mapes, R.H., Mapes, G., 1997. Palaeoecological and evolutionary significance of anatomically preserved terrestrial plants in Upper Carboniferous marine goniatite bullions. *J. Geol. Soc. London* 154, 61–68.
- Stidd, B.M., Oestry, L.L. and Phillips, T.L., 1975. On the frond of *Sutcliffia insignis* var. *tuberculata*. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 20: 55–66.
- Tabor, N.J. Poulen, J.P. 2008. Palaeoclimate across the Late Pennsylvanian–Early Permian tropical palaeolatitudes: A review of climate indicators, their distribution, and relation to palaeophysiological climate factors. *Palaeogeog. Palaeoclim Palaeoecol.* 268, 293–310
- Taylor T.N., Taylor E.L. and Krings M., 2009. *Paleobotany, The biology and evolution of fossil plant*, 2. vydání, Elsevier, 1230 stran
- Thomas, B.A. and Watson, J., 1976. A rediscovered 114-foot *Lepidodendron* from Bolton, Lancashire. *Geol. J.*, 11: 15–20.
- Traverse, A., 1988. *Paleopalynology*. Unwin Hyman, Boston, MA, 600 pp.
- Wagner, R.H., 1989. A late Stephanian forest swamp with *Sporangiostrobus* fossilized by volcanic ash fall in the Puertollano Basin, central Spain. *Int. J. Coal Geol.*, 12: 523–552.
- Wagner, R.H. and Spinner, E., 1975. *Bodeodendron*, tronco asociado *Sporangiostrobus*. *C. R. Acad. Sci. Paris, S-r. D*, 282: 353–356.
- Willard, D.A., 1989b. *Lyeospora* from Carboniferous *Lepidostrobus* compressions. *Am. J. Bot.*, 76: 1429–1440.
- Willard, D.A., 1990. Palynology of the Springfield coal of the Illinois Basin (Middle Pennsylvanian) with quantitative comparison of spore floras and coal-ball peats and implications for paleoecological studies. Thesis. Univ. Illinois, Urbana-Champaign, IL, 133 pp.
- Willard, D.A., 1993. Vegetational patterns in the Springfield coal (middle Pennsylvanian, Illinois Basin): Comparison of coal-ball and microspore records, in Cobb, J.C., and Cecil, C.B., eds., *Modern and Ancient Coal-Forming Environments: Geological Society of America Special Paper* 286, p. 139–152.
- Willard, D.A., DiMichele, W.A., Eggert, D.L., Hower, J.C., Rexroad, C.B., and Scott, A.C., 1995. Paleoecology of the Springfield Coal Member (Desmoinesian, Illinois Basin) near the Leslie Cemetery paleochannel, southwestern Indiana: *International Journal of Coal Geology*, v. 6, p. 21–41.
- Winston, R.B., 1983. A Late Pennsylvanian upland flora in Kansas: systematics and environmental implications. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 40, 5–31.
- Wnuk, C., 1985. The ontogeny and paleoecology of *Lepidodendron rimosum* and *Lepidodendron bretonense* trees from the Middle Pennsylvanian of the Bernice basin

(Sullivan County, Pennsylvania, U.S.A.).
Palaeontographica, B, 195: 153-181.

Wnuk, C. and Pfefferkorn, H.W., 1984. Life habits and paleoecology Middle Pennsylvanian medullosan pteridosperms based on an in situ assemblage from the

Bernice Basin (Sullivan County, Pennsylvania, U.S.A.).
Rev. Palaeobot. Palynol., 41: 329-351.

Work, D. M., 2004, Secretary/Editor's report 2003-2004:
Newsletter on Carboniferous Stratigraphy, v. 22, p. 4-5.