

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Diplomová práce

Paleoekologie interakcí rostlin a členovců ze spodního
miocénu mostecké pánve v severních Čechách

Stanislav Knor

Praha 2010

Školitel: RNDr. Jakub Prokop, Ph.D.

Odborný konzultant: Dr. Torsten Wappler, Ph.D.



Tímto prohlašuji, že jsem uvedenou práci vypracoval samostatně, s využitím uvedené metodiky a citované literatury. V Praze dne 1. září 2010.

Stanislav Knor

Abstrakt

Cévnaté rostliny se spolu s hmyzem podílí značnou měrou na vytváření druhové rozmanitosti suchozemských ekosystémů, přičemž jejich vzájemné interakce konstituují velmi komplexní a složitou síť trofických vztahů. Jejich počátek lze vysledovat hluboko do minulosti, do doby před více než 400 milióny lety. Výzkum těchto na změny okolního prostředí mnohdy velmi citlivých asociací však stojí v Evropě teprve na samém počátku. K jeho významnějšímu rozvoji dochází až v několika málo posledních desetiletích. Jedněmi z nejbohatších paleobotanických nalezišť jsou lokality ze spodního miocénu mostecké pánve, zejména fosiliferní vrstvy hnědouhelného dolu Bílina. Období miocénu je nejen v Evropě charakterizováno rozsáhlými paleogeografickými a paleoklimatologickými změnami, ovlivňujícími rozvoj tehdejší bioty. Tato studie je první, která se zaměřila na soubor kompresních fosilií listů dvouděložných rostlin z hlediska přítomnosti dokladů působení herbivorů z řad hmyzu i ostatních členovců. Jejím cílem je nahlédnout do unikátního prostředí neogenních sladkovodních a mokřadních ekosystémů zorným úhlem měnící se dynamiky vztahů hmyzích herbivorů a jejich rostlinných hostitelů.

Zkoumané fosiliferní vrstvy nadloží uhelné sloje jsou reprezentovány celkem třemi ze sedimentologického hlediska odlišnými horizonty (jílovitým nadložním – CSH, písčitém deltovým – DSH a jílovitým jezerním – LCH), které svým charakterem odrážejí změny tehdejšího prostředí v relativně krátkém časovém sledu. Pozornost byla zaměřena především na LCH a DSH, které jsou zastoupeny dostatečně velkými soubory fosilií. Jednotlivé stopy interakcí byly na základě své velikosti, tvaru a lokalizace řazeny ke specifickým typům poškození (*Damage type*) a následně klasifikovány do jednotlivých funkčně potravních skupin (*Functional feeding groups*). V rámci všech horizontů bylo doloženo celkem 60 odlišných typů poškození reprezentujících všech osm funkčně potravních skupin. Ze statistické analýzy četnosti a diverzity vybraných kategorií typů poškození vyplývá mezi LCH a DSH signifikantní rozdíl, zejména pokud jde o relativní podíl listů zasažených odlišnými funkčně potravními skupinami. Čtyřnásobná relativní četnost výskytu tvorby hálek v LCH svědčí spolu s nižší taxonomickou diverzitou rostlin i jejich druhovou vyrovnaností a nižší diverzitou typů poškození pro sušší a chladnější klimatické podmínky ve srovnání s DSH.

Klíčová slova: Interakce rostlin a hmyzu, typy poškození, funkčně potravní skupiny, neogén, paleoekologie, klimatické změny, spodní miocén, mostecká pánev, Bílina

Abstract

Terrestrial plants and insects account for the majority of the Earth's biodiversity today, and almost half of all insect species are herbivores. Thus, insects and plants share ancient associations date back for more than 400 million years. However, investigation of their interactions stands largely at the beginning in Western Europe. Nearly 4300 plant remains showing various kinds of feeding damages are available for the present study. These trace fossils are classified as so-called functional feeding-groups supply an outstanding example of the complexity, the structure and the changes of terrestrial ecosystems, are not well known during this interval. In Europe, the Neogene is characterized by palaeogeographic re-organization due to the collision of the African with the Eurasian plates. The Neogene plant record in Europe is rich and diverse offering a profound large-scale understanding of the floristic and vegetational development. A database of fossil traces from the Most Basin was compiled and analyzed by various statistical methods in terms of the diversity and intensity of palaeo-herbivory. The primary objective is to present results on the development of insect herbivory through the section of the Bílina Mine in North Bohemia, with the aim of understanding principal factors that caused the observed phenomena.

The thesis is focused on the two of three horizons, namely Delta Sandy Horizon (DSH) and Lake Clayey Horizon (LCH), both sufficiently represented to compare their palaeoecological signals on the basis of the presence of damages caused by insects and other herbivore arthropods. Total sample of 60 different damage types attributed into the eight main functional feeding groups was examined. Results from analyses of the frequency and diversity of the selected categories of plant arthropod associations within both examined horizons significantly support different environmental conditions. The LCH seems to be affected by the relatively colder and arid climatic conditions as indicated by relatively four times more frequent leaves with galls and lower taxonomic diversity and species equability, whereas DSH indicates warmer and more humid conditions reflecting the higher diversity of the plant species and damage types.

Key words: Plant-insect interactions, damage types, functional feeding groups, Neogene, palaeoecology, climate change, Early Miocene, Most Basin, Bílina

Obsah

Abstrakt	3
Abstract	4
1 Úvod	6
1.1 Interakce rostlin a členovců	6
1.1.1 Ichnofosílie	6
1.1.2 Koncept funkčně potravních skupin	7
1.1.3 Evoluce interakcí rostlin a členovců	8
1.1.4 Výzkum interakcí rostlin a členovců	16
1.2 Paleobiogeografie miocénu	22
2 Cíle práce	26
3 Metodika a materiál	27
3.1 Lokalita	27
3.1.1 Geologie a stratigrafie	27
3.1.2 Paleoekologie	29
3.1.2.1 Rostliny	29
3.1.2.2 Hmyz a obratlovci	35
3.2 Sběr a analýza dat	38
3.2.1 Materiál	38
3.2.2 Stanovení LMA (Leaf mass per area)	40
3.2.3 Kvantitativní analýza dat – konstrukce „rarefakčních křivek	40
3.2.4 Kvantitativní analýza dat – testy hypotéz	42
3.2.4.1 Používané datové matice	42
3.2.4.2 Použité statistické testy	43
4 Výsledky	46
4.1 Jílovitý jezerní horizont – LCH	46
4.2 Písčitý deltový horizont – DSH	48
4.3 Jílovitý nadložní horizont – CSH	50
4.4 Porovnání obou horizontů	54
4.4.1 Porovnání diverzity rostlinných taxonů	55
4.4.2 Porovnání četnosti jednotlivých funkčně potravních skupin	58
4.4.3 Porovnání diverzity funkčně potravních skupin a typů poškození	63
4.4.4 Porovnání četnosti poškození v závislosti na LMA rostlinných taxonů	78
5 Diskuze	81
6 Závěr	86
7 Poděkování	87
8 Literatura	89
9 Příloha	99

1 Úvod

1.1 Interakce rostlin a členovců

1.1.1 Ichnofosílie

Stopy činnosti zaniklých organismů ve fosilním substrátu nazýváme ichnofosílie. Jsou velmi rozšířené, často definované jako samostatné ichnotaxy. Někdy je možné k nim přiřadit konkrétního původce, to pokud se vyskytnou ve fosilním záznamu společně. To se však stává jen vzácně. Je to proto, že jen velmi málo asociací fosilizuje *in situ*. Nálezy ichnofosilií jsou někdy dokonce častější než fosilizované pozůstatky organismů, které je vytvořily. Tak je tomu zejména v případech, kdy vlastní původce nemá příliš vysoký fosilizační potenciál. To platí i o velmi specifickém typu ichnofosilií, vznikajících v důsledku vzájemných interakcí rostlin a hmyzu, popř. roztočů nebo houbových organismů.

Přes bouřlivý rozvoj paleoentomologie a narůstající počet paleoentomologických lokalit patří nálezy fosilizovaného hmyzu spíše k vzácnostem. Fosilizační proces nastává u hmyzu i ostatních drobných členovců, u kterých je tělesná schránka tvořená chitinem a dalšími organickými materiály, jen za mimořádně příznivých okolností (Labandeira, 2002). Pomineme-li velmi specifický způsob zachování, který může nastat po zalití jedinců nebo jejich částí do pryskyřice nahosemenných i krytosemenných rostlin, zbývají jemnozrné lakustrinní sedimenty. Oproti tomu fosilizovaných listů a jiných rostlinných zbytků se vyskytuje na příslušných lokalitách velké množství. Nezanedbatelná část z nich nese stopy působení hmyzu, hub a roztočů. To je také jedním z důvodů, proč jejich shromažďování a následné studium umožňují přinejmenším alespoň rámcové stanovení paleoekologických podmínek dané lokality. Hlavním cílem takového typu výzkumu bývá snaha o dosažení lepšího porozumění ohledně vztahu mezi globálními a z nich vyplývajícími lokálními změnami klimatu a stupněm intenzity hmyzí herbivorie především ve vztahu k dvouděložným rostlinám, jejichž listy tvoří převážnou většinu sledovaných fosilií (Wilf a Labandeira, 1999; Labandeira a kol., 2002; Wilf a kol., 2005). Výzkum se též snaží postihnout hlavní kvalitativní i kvantitativní aspekty rozložení jednotlivých typů poškození v čase i prostoru. Děje se tak zejména prostřednictvím stanovení diverzity, frekvence a relativní četnosti jednotlivých typů poškození jak na jednotlivých rostlinných druzích, tak na tehdejší flóře jako celku, a to vše v závislosti na stratigrafické pozici jednotlivých fosiliferních vrstev (Labandeira, 2006). Získaný obraz pak přispívá k objasnění dynamiky trofických vztahů mezi

hmyzem a jeho rostlinnými hostiteli, ovlivněné nejen klimatickými změnami, ale i změnou charakteru lokality v průběhu času v důsledku proběhnuvších geomorfologických procesů. Řada typů poškození, jako například háčky a miny, vykazuje stejně jako jejich recentní analogy také poměrně vysokou míru specifity, což umožňuje poměrně přesnou taxonomickou determinaci jejich původců a z toho plynoucí evoluční a paleozoogeografické interpretace (Opler, 1973; 1982; Wappler a Engel, 2003; Erwin a Schick, 2007). Jsou to zejména nálezy třetihorního stáří, které se často daří přiřadit na základě jejich morfologických charakteristik a hostitelské rostliny do okruhu stávajících čeledí či dokonce rodů (Hickey a Hodges, 1975; Opler, 1982; Wedmann a kol., 2009). Vzhledem ke známým ekologickým nárokům recentních druhů těchto rodů lze využít tyto poznatky k modelování stavu tehdejšího prostředí.

1.1.2 Koncept funkčně potravních skupin

Vnější popis a charakteristika jednotlivých typů interakcí rostlin a hmyzu i ostatních členovců jsou velmi úzce propojeny s konceptem tzv. funkčně potravních skupin (*Functional feeding groups*). Tento koncept, který byl původně vytvořen pro potřeby ekologických studií sladkovodního hmyzu (Cummins a Merritt, 1984), se nakonec rozšířil i na popis způsobu přijímání potravy u terestrického hmyzu (Lawton a kol., 1993). Labandeira (1998a, 2001, 2002, 2006) a Labandeira a kol., (2007a)¹ rozlišují až dvacet různých typů resp. podtypů těchto funkčně potravních skupin, které se ve fosilním záznamu stanovují na základě morfologie poškození rostlinných pletiv. Jednotlivé funkčně potravní skupiny sdružují různé tzv. typy poškození, angl. *Damage-Type* – DT, lišící se navzájem svou velikostí, tvarem, počtem i umístěním na rostlinném orgánu (Labandeira, 1998b; Labandeira a kol., 2007a).

První velkou sběrnou skupinu představuje vnější žír listoví (*External foliage feeding*), která se dále člení na sedm, co do rozsahu, lokalizace a charakteru žiru odlišných, funkčně potravních skupin: **(i)** celkový žír (*General feeding*), **(ii)** žír okrajový (*Margin feeding*), **(iii)** žír dutinový (*Hole feeding*), **(iv)** žír kostrový (*Skeletonization*), **(v)** žír pupenů (*Bud feeding*), **(vi)** povrchový žír (*Surface feeding*) a **(vii)** úplný žír (*Free feeding*). Vnější žír listoví je, až na několik málo výjimek, značně nespecifický. Určení původce u této kategorie poškození je proto velmi obtížné, ne-li úplně nemožné. Do druhé velké sběrné skupiny, nazývané vnitřní žír (*Feeding on internal tissues*), patří dalších pět dosti nesourodých funkčně potravních skupin: **(i)** tvorba vpichu s následným sáním (*Piercing and sucking*), **(ii)** vrtání (*Boring*), **(iii)**

¹ Přehled různých klasifikací funkčně potravních skupin podle C. C. Labandeiry je uveden v příloze, kapitola 9, tabule č. 1. Do této práce byl převzat lehce modifikovaný systém z Labandeiry a kol. (2007).

minující žír (*Mining*), **(iv)** tvorba hálek neboli entomocecií (*Galling*) a **(v)** žír semen (*Seed predation*). U těchto funkčně potravních skupin je míra morfologické specifity, umožňující taxonomickou identifikaci původce, značně vyšší než v předešlém případě.

Pro úplnost je třeba ještě stručně zmínit zbývající čtyři funkčně potravní skupiny, které, s výjimkou poslední, nejsou detekovatelné coby klasické ichnofosilie: **(i)** povrchové sání (*Surface fluid feeding*), **(ii)** opylování (*Pollination*), **(iii)** palynovorie (*Palynovory*) a **(iv)** kladení vajíček (*Oviposition*). Na existenci prvních dvou lze usuzovat takřka výlučně jen na základě přítomnosti specializovaných rostlinných orgánů vylučujících tekuté sekrety u nálezů fosilních rostlin (Fahn, 1979) a dále podle specificky utvářených typů ústního ústrojí (popř. jiných morfologických adaptací) u fosilizovaných hmyzích jedinců (Labandeira, 1997). Obojí se však vyskytuje ve fosilním záznamu jen velmi vzácně. Palynovorii lze prokázat ve střevním obsahu (*Gut content*) fosilizovaného hmyzu nebo prostřednictvím koprolitů (Krassilov a Rasnitsyn, 1997). Kladení vajíček je opět detekovatelné jako klasická ichnofosilie, postrádá však herbivorní charakter (Shear a Kukalová-Peck, 1990).

1.1.3 Evoluce interakcí rostlin a členovců

Počátek vzájemných asociací rostlin, houbových organismů a jejich konzumentů z řad hmyzu i ostatních členovců sahá hluboko do minulosti. Labandeira (2006) rozlišuje celkem čtyři vývojově na sebe navazující fáze časoprostorového rozložení komplexu těchto asociací.

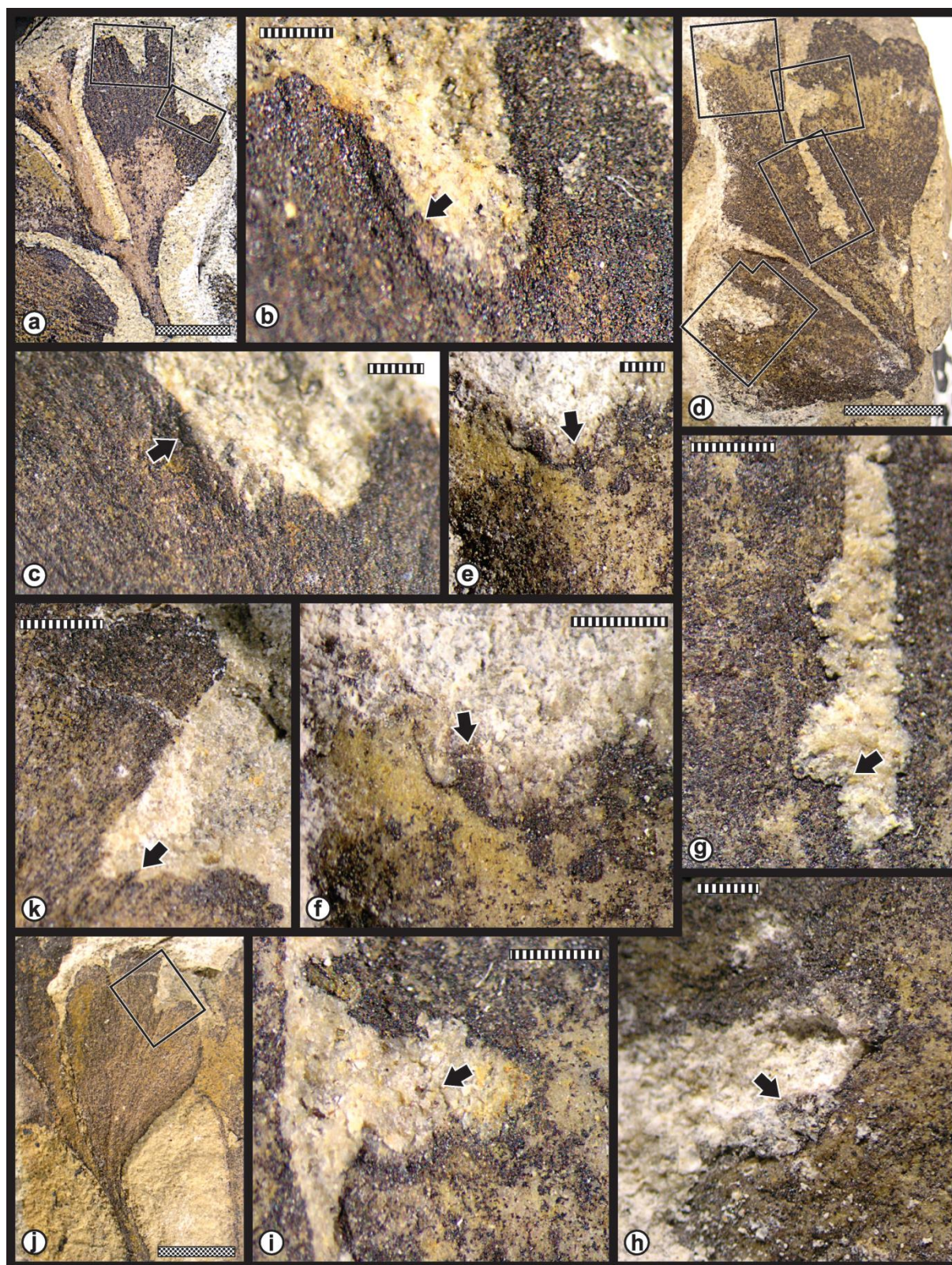
Začátek první z nich (***Herbivore Expansion I***) se datuje již na konec siluru a počátek devonu, kdy dochází k rozvoji prvních cévnatých rostlin (Willis a Mc Elwain, 2002) a trvá okolo 60 miliónů let. Je reprezentována pěti zkoumanými biotami. V nich lze vysledovat deset druhů asociací, zastoupených čtyřmi funkčně potravními skupinami (Labandeira, 2006). Hostitelské rostliny během této fáze, pochází z primitivních skupin cévnatých rostlin, jako byly Protracheophyta, Trimerophyta, Rhiniopsida, Lycopsida, Zosterophylla a Pteridophyta. Napadení vykazují ale i obří houby rodu *Prototaxites* z okruhu skupiny Basidiomycetes (Hueber, 2001). Jednotlivé funkčně potravní skupiny představují zejména **(i)** vnější žír (*External feeding*) (Trant a Gensel, 1985) a **(ii)** tvorba vpichu a následné sání (*Piercing and sucking*) (Kevan a kol., 1975; Banks a Colthard, 1993), přičemž oba typy poškození se vyskytují na pletivech stonků postižených rostlin. Zbývající dvě funkčně potravní skupiny jsou **(iii)** vrtání (*Boring*) ve sklerotizovaných nepravých pletivech houbových organismů rodu *Prototaxites* a **(iv)** palynovorie (*Palinovory*), týkající se zejména konzumace spor a sporangií (Edwards a kol., 1995; Habgood a kol., 2004). Nejvíce poškození vykazují rostliny ze skupiny Rhyniophyta, zatímco jejich původci se rekrutují ponejvíce z okruhu skupiny Myriapoda.

Převažujícím typem poškození je vnější žír (*External feeding*) fotosyntetizujících pletiv axiálních orgánů napadených rostlin (Labandeira, 2006).

Nejznámějšími lokalitami této fáze jsou Rhynie a Windyfield Cherts v jižním Skotsku ze spodního devonu (Trewin a Rice, 2004), odkud pochází nález jednoho z nejstarších druhů hmyzu *Rhyniognatha hirsti* HIRST et MAULIK, 1926. Byl popsán na základě fragmentárních pozůstatků ústního aparátu (Hirst a Maulik, 1926), nověji je pak interpretován jako zástupce skupiny Ectognatha (Engel a Grimaldi, 2004). Ze stejné lokality jsou známy také koprolity, svědčící o konzumaci rostlinné parenchymatické tkáně a sporivorii (Habgood a kol., 2004).

Druhá fáze (*Herbivore expansion II*) začíná koncem spodního karbonu a končí na hranici permu a triasu. V jejím průběhu počíná hmyz spolu s dalšími členovci s relativně značným zpožděním konzumovat pletiva rostlinných orgánů, které se vyvinuly již v průběhu devonu. Dokladem toho je skutečnost, že teprve během této fáze, z období konce spodního karbonu, je zdokumentován první výskyt vnějšího žíru listoví (*External foliage feeding*) (Iannuzzi a Labandeira, 2008), zatímco první výskyt makrofylních listů (*Eophyllophyton bellum* HAO et BECK) je znám již z období spodního devonu (stupeň prag), z doby o více než 70 miliónů let starší (Hao a Beck, 1993). Nálezy dokumentující průběh této téměř 85 miliónů let trvající fáze, pocházejí z počátku svrchního karbonu až spodního permu euroamerické oblasti a z časově navazujícího období gondwanské oblasti (formace Karoo v jižní Africe, jihozápadní Austrálie, centrální část Jižní Ameriky), které trvá až do konce permu (Labandeira, 2006). Zastoupení jednotlivých typů funkčně potravních skupin je v této fázi již téměř kompletní, chybí jen minující žír (*Minig*). Hlavními hostitelskými rostlinami jsou především kapradiny (Polypodiophyta) a kaprad'osemenné rostliny (Pteridospermophyta). Původci poškození z řad herbivorních členovců jsou mnohem různorodější a diverzifikovanější než v předcházejícím období. Kromě zástupců ze skupin Myriapoda a Acari to byl především palaeopterní i neopterní hmyz, přičemž první vývojová linie byla zastoupena zejména skupinou Paleodictyopteroidea a druhá parafyletickou skupinou „Protorthoptera“.

Jednotlivé rostlinné taxony jsou postiženy různým stupněm rozsahu i frekvence poškození. Největší rozsah plošného poškození a nejvyšší frekvenci napadení vykazují v rámci euroamerické oblasti kaprad'osemenné rostliny řádu Medullosales (Beck a Labandeira, 1998), v gondwanské oblasti pak to samé platí o kaprad'osemenných rostlinách z řádu Glossopteridales (Adami-Rodrigues a kol., 2004). Převládajícím typem

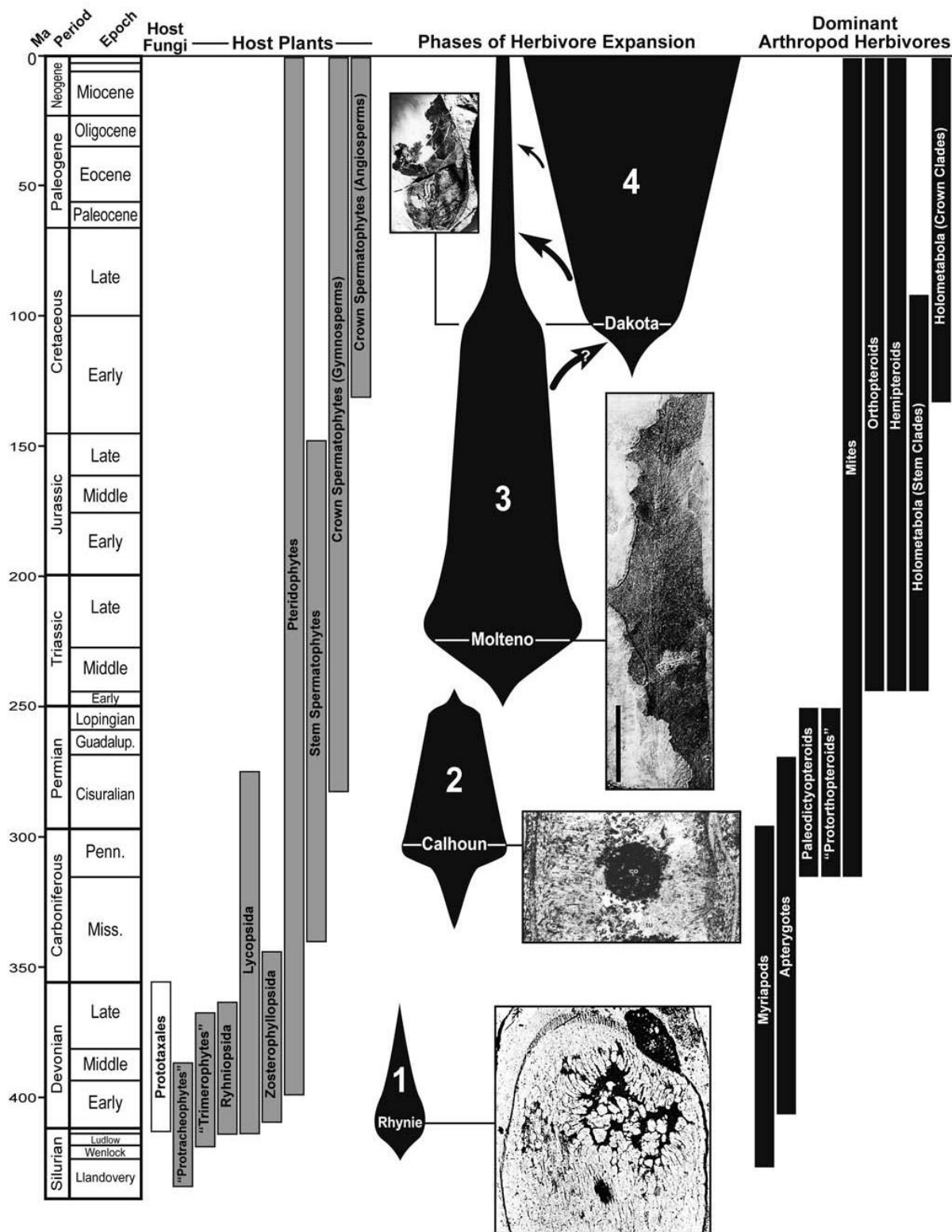


Obrázek č. 1: Vůbec první doložený výskyt vnějšího žiru listoví (*External foliage feeding*) na listech kaprad'osemenné rostliny druhu *Triphyllopteris austrina* (ETHERIDGE) MORRIS, připisované ichnotaxonu *Phagophytichnus ekowskii* VAN AMEROM, 1966, pocházející z konce svrchního karbonu (ranný serpučov) jihozápadní Austrálie (Iannuzzi a Labandeira, 2008).

poškození je vnější žír listoví (*External feeding*), ostatní typy poškození se vyskytují se srovnatelnou nižší četností (Labandeira, 2006).

Vůdčí lokalitou této fáze je Calhoun Coal z jihovýchodní oblasti státu Illinois (USA.), kde se nalézají kalcifikované uhelné konkrece s výjimečně dobře zachovanými částmi rostlinných orgánů. Tehdejší prostředí odpovídalo bažinnému lesu s rozsáhlou tvorbou rašeliny. V porostu dominovaly stromové kapradiny z řádu Marattiales a kapradosemenné rostliny z řádu Medullosales. Tato lokalita poskytla zatím nejdiverzifikovanější soubor dokladů vzájemných asociací rostlin a členovců z této fáze jejich rozvoje (Labandeira a Phillips, 1996a, 1996b, 2002). Vzhledem k chemismu uloženin však nemohlo dojít k uchování převážně chitinových struktur exoskeletu členovců. Na jejich přítomnost lze usuzovat pouze nepřímo, právě na základě specifických poškození rostlinných pletiv. Vzhledem k výjimečně dobrému stupni zachování, lze na fosilizovaných rostlinných pletivech vysledovat i takové detaily, jako jsou stopy styletovitých struktur ústního ústrojí, tvorba kalusu apod. Zachovaly se rovněž četné koprolity obsahující pylová zrna a spory, které umožňují stanovení taxonomické zařazení příslušné hostitelské rostliny (Labandeira, 1998a, 1998b). Důležitým aspektem této fáze, zdokumentovaným zvláště z euroamerické provincie, je rovněž vzestup detritivorie roztočů (Acari) ze skupiny Oribatida (Labandeira a kol., 1997).

Přestože první doklady další, v pořadí třetí fáze rozvoje členovčí herbivorie (***Herbivore expansion III***), pocházejí až ze středního triasu, má tato pravděpodobně svůj počátek již na hranici perm-trias (Labandeira, 2006). Její geneze nepochybně souvisí s dosud největší epizodou hromadného vymírání v dějinách planety Země, která se udála na konci permu. Ačkoli příčiny této katastrofické události, její průběh i délka trvání, zůstávají nejasné a předmětem různých spekulací, odhaduje se, že hranici perm-trias nepřekročilo až 95 % mořských a okolo 70 % terestrických druhů organismů (Benton a Twitchett, 2003). Charakter sedimentů na konci permu rovněž svědčí o značné acidifikaci a nezvykle vysokém stupni eroze, což spolu s dramatickým poklesem obsahu izotopů některých prvků, např. $\delta^{13}\text{C}$ a $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, indikuje rozsáhlou destrukci vegetačního pokryvu na většině zemského povrchu. Tomu odpovídá i rozsáhlá přítomnost značného množství výtrusů hub skupiny Reduviasporonites (Elsik, 1999), které se nalézají ve vrstvách bezprostředně předcházejících nejspodnější triasové vrstvy. Tyto vymřelé houby se živily odumřelými rostlinnými pletivy a výše uvedená skutečnost svědčí o jejich účasti na dekompozici velkého množství odumřelé rostlinné hmoty. Během krize na konci permu tak dochází k drastické redukci biodiverzity i celkové biomasy, což mělo zásadní vliv i na všechny typy asociací rostlin a hmyzu,



Obrázek č. 2: Rozložení jednotlivých fází herbivorie členovců v čase. Text pod velkými číslicemi označuje vůdčí paleontologické lokality příslušné herbivorní fáze. Šedé sloupce nalevo indikují převládající skupiny hostitelských rostlin, bílý sloupec úplně vlevo – houby; černé sloupce vpravo indikují hlavní skupiny herbivorů z řad členovců (Labandeira, 2006).

a projevilo se absencí hmyzem způsobeného poškození v několika málo z prozkoumaných nalezišť fosilní flóry z ranně triasových vrstev (Labandeira, 2002).

Příčinou výše zmíněného jevu však není zřejmě ani tak redukce druhové diverzity tehdejších rostlin, jako spíše redukce rozsahu jednotlivých biomů v důsledku katastrofických změn koncem permu a hlavně vyhynutí mnoha paleozoických řádů hmyzu a vyprázdnění jimi obsazených ekologických nik (Labandeira a Sepkoski, 1993). Samotných rostlin se vymírání na přelomu permu a triasu příliš nedotklo, redukce biodiversity výtrusných rostlin proběhla již během permu, v souvislosti s koncem paleofytika a nástupem mezofytika, nejspíše ve spojitosti s celkovou aridizací globálního klimatu (Willis a McElwain, 2002).

Jak již bylo uvedeno, první doklady této fáze herbivorie pochází až ze středního triasu, kdy se setkáváme zejména u hmyzu již se zástupci současných řádů a v mnoha případech i čeledí. Rovněž diverzita funkčně potravních skupin dosahuje dnešní úrovně. Zároveň se jedná o nejdelší fázi ze všech, neboť trvá dosud, od spodní křídý pak souběžně s poslední, čtvrtou fází. Vzhledem k délce jejího trvání během ní dochází k významnému posunu ve spektru hostitelských rostlin, které jsou ve středním a svrchním triasu zastoupeny zejména rostlinnými taxony náležícími do skupin Ginkgoopsida, Peltaspermales, Voltziales, Araucariaceae, Podocarpaceae, zatímco počínaje spodní jurou k nim přistupují i zástupci následujících dvou tehdy velmi diverzifikovaných taxonů, a to Cycadopsida a Bennettitopsida, spolu s vývojově pokročilejšími zástupci skupiny Coniferales (Labandeira, 2006). Od období svrchní křídý po dnešek, se pak dominantní hostitelskou skupinou této fáze rozvoje herbivorie stávají Pinopsida (Coniferales) (Labandeira, 2006).

Na straně členovců je vedle roztočů (Acari) nejvíce diverzifikovanou složkou gildy herbivorů hmyz (Insecta). Ten je zastoupen zpočátku především hemimetabolními skupinami zahrnující orthopteroidní (Orthoptera, Holophasmatodea) a hemipteroidní komplex (Thysanoptera (incl. Lophioneurida), Hemiptera: Auchenorrhyncha, Sternorrhyncha) a spolu s nimi také plesiomorfními holometabolními klady jako jsou skupiny Archostemata (Coleoptera), Nemonychidae a Belidae (Coleoptera), Symphyta (Hymenoptera), Aneuretopsychnina (Mecoptera), Nemestrinidae (Diptera), Archaeolepidae, Micropterygidae a Agathiphagidae (Lepidoptera) (Labandeira, 2006). Dominantními hmyzími herbivory v průběhu celé této fáze jsou brouci (Coleoptera), diagnostikovaní jako původci celé řady poškození, zahrnujících vedle minujícího žíru a vnějšího žíru listoví zejména vrtání a žír semen. V případě dvou posledně jmenovaných funkčně potravních skupin jsou to zejména čeledi Obrieniidae (Klavins a kol., 2005) a Nitidulidae (Nishida a Hayashi, 1996) zdokumentované nálezy ze spodní křídý. Ze spodní křídý pocházejí rovněž nálezy vrtání,

DIPLOMOVÁ PRÁCE

přisuzované saproxylickým broukům nadčeledi Curculionioidea (Jarzembowski, 1990). Během neogénu se výčet hmyzích herbivorů spojených s touto fází rozšiřuje ještě o čeleď Cecidomyiidae (Diptera), coby původců hálek na některých nahosemenných rostlinách, např. z čeledi Taxodiaceae (Berry, 1924).

Nejdůležitějším zdrojem fosilních nálezů z období rozvoje třetí fáze je formace Molteno ze svrchního triasu (stupeň karn) jižní Afriky (Anderson a kol., 1998; Scott a kol., 2004).

V současnosti nejvíce studovaná je v pořadí čtvrtá, poslední fáze herbivorní asociace členovců a cévnatých rostlin (*Herbivore expansion IV*). Tato fáze se časově kryje s obdobím vzniku a rozvoje krytosemenných rostlin, přičemž participující herbivorní členovci pocházeli především z odvozenějších řádů hemipteroidního komplexu a holometabolního hmyzu. Po dobu svého 115 miliónů let dlouhého trvání koexistuje tato fáze paralelně s druhou polovinou fáze předcházející. Toto vzájemné časové překrytí implikuje přesuny jednotlivých skupin herbivorních členovců mezi hlavními hostitelskými rostlinnými taxony (tj. zejména mezi nahosemennými a krytosemennými rostlinami) obou fází (Labandeira, 2006). Stejně jako v případě třetí fáze rozvoje herbivorie členovců, jsou v jejím rámci zastoupeny všechny funkčně potravní skupiny. Její průběh je doložen hlavně z lokalit Evropy a Severní Ameriky, patrně však spíše v důsledku intenzivnějšího výzkumu ve jmenované oblasti než v jiných částech světa. Hostitelské rostlinné taxony zahrnují 28 řádů krytosemenných rostlin, přičemž devět z nich vykazuje přítomnost úplného spektra funkčně potravních skupin a kolonizaci většinou známých skupin herbivorních členovců (Labandeira, 2006).

Labandeira (2006) rovněž rozlišuje tři postupné etapy rozvoje asociací podle účasti jednotlivých skupin hostitelských rostlinných taxonů. První z nich tvoří skupiny Laurales (Lauraceae, Chloranthaceae) a Proteales (Platanaceae, Trochodendraceae), u kterých přes jejich velmi časný výskyt (na počátku svrchní křídly) trvá proces kolonizace herbivorními členovci až do pliocénu. Do následující etapy, mající počátek koncem svrchní křídly a končící v průběhu středního eocénu, spadá především kolonizace skupiny Saxifragales (Cercidiphyllaceae, Hamamelidaceae). Během poslední, třetí etapy rozvoje asociací členovců a krytosemenných rostlin došlo v období, trvajícím od svrchního paleocénu až dosud, ke kolonizaci taxonů, příslušejícím ke zbývajícím šesti skupinám-Malpighiales (Malpighiaceae, Euphorbiaceae, Salicaceae), Fabales (Fabaceae sensu lato), Rosales (Rosaceae, Ulmaceae, Celtidaceae, Moraceae), Fagales (Fagaceae, Betulaceae, Juglandaceae, Myricaceae), Sapindales (Sapindaceae, Anacardiaceae, Rutaceae) a Ericales (Ericaceae, Theaceae, Sapotaceae). Dominantní skupiny herbivorních členovců představují spolu se zástupci orthopteroidního a hemipteroidního komplexu (zvláště Sternorrhyncha a Heteroptera) hlavně

DIPLOMOVÁ PRÁCE

fylogeneticky pokročilejší skupiny holometabolního hmyzu – Coleoptera (Polyphaga); Hymenoptera (Formicoidea, Apoidea); Lepidoptera (Ditrysia); Diptera (Cyclorrhapha). Relativní četnost poškození, jakož i diverzita typů poškození v rámci jednotlivých funkčně potravních skupin a přítomnost více než jednoho poškození na jednom rostlinném orgánu (zpravidla na listu) je během této fáze vyšší než během fází předcházejících (ev. částečně souběžné fáze třetí). Rovněž je zde četnější kolonizace jednotlivých taxonů hostitelských krytosemenných rostlin více druhy funkčně potravních skupin. To dokládá asociaci s vyšším počtem různých skupin herbivorních členovců, tedy existenci složitější a komplexnější sítě trofických vztahů než v předcházejících obdobích.

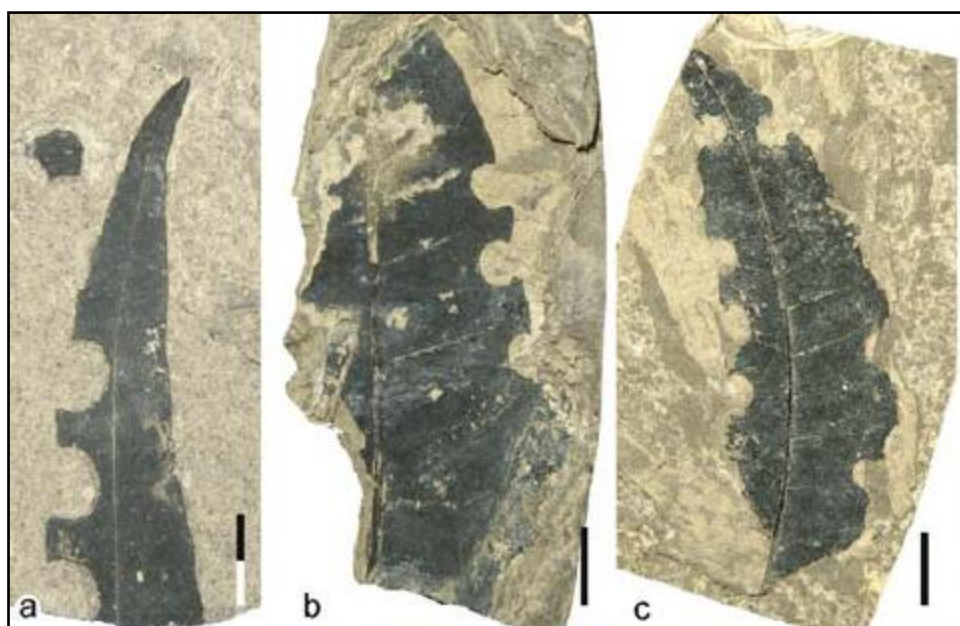
V rámci četnosti svého výskytu nevykazuje žádná z jednotlivých funkčně potravních skupin během této fáze trend k dominanci. Nicméně se dají vysledovat jejich vzájemné rozdíly co do časového výskytu, přičemž jako první se z hlavních funkčně potravních skupin objevují vnější žír listoví (*External foliage feeding*) (Straus, 1977), minující žír (*Mining*) (Kozlov, 1988; Labandeira a kol., 1994), tvorba hálek (*Galling*) (Scott a kol., 1994) a kladení vajíček (*Oviposition*) (Sarzett a kol., 2009). Naopak tvorba vpichu a následné sání (*Piercing and sucking*), vrtání (*Boring*) a žír semen (*Seed predation*) vykazují relativní zpoždění, neboť se postupně objevují teprve v časovém intervalu od svrchní křídly po střední eocén (Labandeira, 2006).

Nejdůležitějším nalezištěm této fáze je formace Dakota, z období svrchní křídly (střední cenoman až svrchní alb) Severní Ameriky. Vyskytují se zde ve značném množství fosilizované pozůstatky rozsáhlých fluviatilních, deltových a nížinných terestrických ekosystémů, které lemovaly východní i západní pobřeží vnitrozemského mořského průlivu spojujícího tehdy Arktický oceán s Mexickým zálivem (Brenner a kol., 2000). Lokality v Kansasu a Nebrasce (USA) z období svrchního albu, zahrnující prostředí příbřežních močálů a zátopových planin, dokládají přítomnost jednoho z nejranějších a zároveň již velmi diverzifikovaného komplexu asociací členovců s krytosemennými rostlinami v průběhu jejich úvodní ekologické adaptivní radiace (Doyle a Hickey, 1976). Jako první jsou zde v rámci interakcí s hostitelskými krytosemennými rostlinami popsány minující žír (*Mining*) i jedny z vůbec prvních výskytů tvorby hálek (*Galling*) a rovněž vnějšího žíru listoví (*External foliage feeding*) (Scott a kol., 1994; Labandeira a kol., 1994).

1.1.4 Výzkum interakcí rostlin a členovců

Výzkum vzájemných asociací rostlin a živočichů probíhá v zásadě ve dvou odlišných rovinách zahrnujících řadu odlišných přístupů. V prvním případě je to rovina (i) evolučně – morfologická, umožňující následné fylogenetické i paleobiogeografické interpretace, v druhém pak rovina (ii) paleoekologicko – paleoklimatologická, mapující závislost intenzity herbivorie a relativní četnosti jednotlivých funkčně potravních skupin i typů poškození na změnách klimatu a prostředí. Oba typy výzkumu se vzájemně doplňují a představují tak jeden z relativně komplexních zdrojů poznatků o vývoji globálního ekosystému v minulosti.

Přestože studium morfologických charakteristik jednotlivých typů interakcí je z velké části závislé na kvalitativním stupni jeho zachování, byla již na toto téma publikována řada odborných prací. Ty se mimo jiné zabývají zejména vysoce specifickými typy interakcí, jako jsou tvorba hálek (*galling*) a minující žír (*mining*), které umožňují determinaci svých původců na základě srovnávacích morfologických studií do různých taxonomických úrovní (Hickey a Hodges, 1975; Opler, 1982; Erwin a Schick, 2007). To také představuje jednu ze základních



Obrázek č. 3: Ukázky listů se stopami velmi specifického typu okrajového žíru (*Marginal feeding*), způsobeného zástupci čeledi Megachilidae. Černá úsečka se rovná 1 cm. Lokalita Messel, střední eocén, Německo. Upraveno podle Wedmann a kol. (2009).

podmínek případných fylogeneticko – paleobiogeografických implikací. Z nejrůznějších typů vnějšího žíru listovní jich jen málo jeví potřebný stupeň specifity nutné k úspěšné taxonomické determinaci, byť existují samozřejmě výjimky. Jednou z nich je například nepřímý důkaz přítomnosti zástupců čeledi Megachilidae (Hymenoptera) na eocenní lokalitě Messel, který

představuje nález listu s charakteristickými výkrojky (Wappler a Engel, 2003; Wedmann a kol., 2009).

Ačkoli se stopy vzájemných interakcí rostlin a členovců nacházejí na všech rostlinných orgánech, pro stanovení paleoekologických a paleoklimatologických konsekvencí představují nejdůležitější zdroj poznatků poškození na kompresních fosíliích listů dvouděložných rostlin. Ty představují zhruba dvě třetiny všech rostlinných makrofosílií (Wilf, 2008). Z hlediska tohoto typu výzkumu interakcí rostlin a členovců je rovněž důležitá skutečnost, že uloženiny, ve kterých se kompresní fosílie listů zpravidla nalézají, reprezentují obvykle relativně krátká časová období. V případě fluviatilních sedimentů se jedná o časový interval 10^0 - 10^2 roků, resp. 10^2 - 10^4 roků v případě sedimentů lakustrinního původu. Navíc, s výjimkou vzácných a snadno zjistitelných případů, nemůže být tento typ fosílií sekundárně deponován v uloženinách odlišného stáří (Wing a DiMichele, 1995). Wilf (2008) vytyčuje z hlediska kvantitativního a kvalitativního posouzení nálezů asociací rostlin a členovců, v tomto případě zejména hmyzu, celkem tři hypotetické okruhy kauzalit: závislost rozmanitosti a četnosti typů poškození (*Damage Types*) rostlinných pletiv **(i)** na teplotě; **(ii)** na množství srážek, ovlivňující morfotyp listů rostlin; **(iii)** na druhové diverzitě hostitelských rostlin.

Pro první typ závislosti svědčí celá řada indicií. Především lze doložit, že navzdory stupňujícím se obranným mechanismům rostlin dochází se snižující se zeměpisnou šířkou k nárůstu diverzity a frekvence typů poškození jejich pletiv v důsledku hmyzí herbivorie (Coley a Aide, 1991; Coley a Barone, 1996). Pozoruhodnou výjimku představují cecidozoa, neboť nárůst atmosférické vlhkosti směrem k rovníku zjevně zvyšuje jejich zranitelnost ze strany predátorů (zvláště různých parazitoidů) a patogenů (zejména plísní) (Godfray, 1994; Price a kol., 1998). Přestože neexistuje úplná shoda ohledně vysvětlení příčin tohoto jevu, pozorování potvrzují primární účinek zvýšené teploty na stupeň metabolismu a s tím související biologické aktivity, jako jsou intenzita příjmu potravy a rozmnožování (vč. zvýšené míry speciace) (Brown a kol., 2004, Allen a kol., 2006). Další z možných vysvětlení je spojeno se zvýšeným pCO_2 , který prokazatelně vede ke vzrůstu teplotní křivky a který zároveň snižuje obsah dusíku v listových pletivech. Zvyšuje tak poměr obsahu uhlíku k dusíku (C:N), což nutí hmyz ke konzumaci většího množství potravy. Řada experimentů však tyto závěry nepotvrzuje (Zvereva a Kozlov, 2006; Adler a kol., 2007). Nicméně i samotné zvýšené teploty urychlují tempo růstu se stejným průvodním jevem. V přírodě však teplota a pCO_2 stoupají a klesají společně, přičemž jejich kombinovaný účinek na úroveň hmyzí herbivorie i některé rostlinné morfologické a fyziologické charakteristiky je natolik

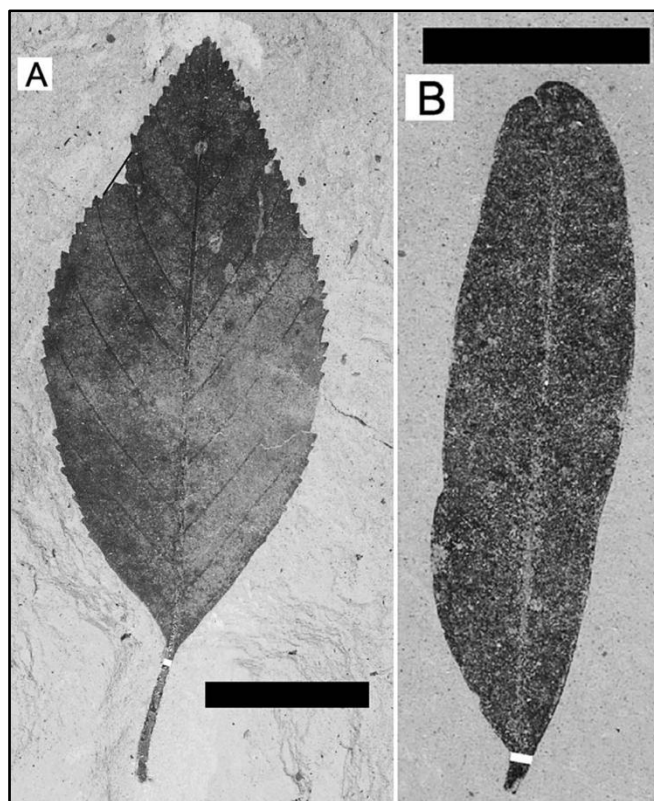
komplexní, že se výsledky experimentálního výzkumu obtížně transponují na ekosystémovou úroveň (Coley, 1998; Bale a kol., 2002; Zvereva a Kozlov, 2006).

Potvrzení správnosti výše uvedených předpokladů však dokládají i paleobiologické studie fosilních dokladů interakcí hmyzu a rostlin. Podobně jako v případě recentního latitudinálního gradientu změn intenzity hmyzí herbivorie je zde možnost vysledovat analogické lokální změny v závislosti na kolísání globálních teplot v průběhu času. Kupříkladu Wilf a Labandeira (1999) kvantifikovali hmyzem způsobené poškození v rámci paleobotanických lokalit Clarkforkian a Sourdough (Wyoming, USA.) ze svrchního paleocénu resp. spodního eocénu. Zde je možno na základě rozboru paleoflóry vysledovat postupné lokální oteplování o 3-7°C v intervalu zhruba tří miliónů let, přičemž srážkové poměry zůstávaly relativně stabilní (Wilf, 2000). Získaná data pak skutečně potvrzují vzestup četnosti i diverzity poškození u mladších rostlinných společenstev, přičemž na některých hostitelských taxonech (Betulaceae) je tento trend zvláště výrazný (Wilf a Labandeira, 1999). S tím korespondují i výsledky výzkumu paleoflóry starších paleocénních vrstev stejné oblasti, které dokládají značně nižší stupeň frekvence i diverzity poškození než v nejsvrchnějších paleocénních vrstvách (Wilf a kol., 2006).² Z lokality Big Horn Basin (Wyoming, USA.) byla popsána makroflóra, kterou lze s jistotou datovat do období termálního optima na rozhraní paleocénu a eocénu, tzv. *Paleocene-Eocene Thermal Maximum* (PETM) (Wing a kol., 2005). Tento pozoruhodný vzestup globálních teplot se udál během relativně krátké doby, s nástupem v řádu 10⁴ let a trváním cca 10⁵ let. Jako jedna z možných příčin se udává zvýšená tvorba a uvolňování metanu biosférického původu (Pancost a kol., 2007), plynu, který má mnohem silnější účinek co do tvorby skleníkového efektu než CO₂. V souladu s výsledky předchozích obdobných výzkumů byly i zde zdokumentovány velmi vysoké frekvence a diverzita jednotlivých typů poškození, zvláště vysoce specifických, jako jsou miny a háčky (Currano a kol., 2008). Signifikantní je i pokles intenzity herbivorie během ochlazení, které následovalo po odeznění termálního maxima (Currano a kol., 2008).

Podobně jako teplota, ovlivňuje charakter a intenzitu interakcí hmyzu a rostlin i množství srážek, determinující četné fyziologické a morfologické vlastnosti rostlin. Ty zahrnují například životnost listu (*Leaf life span*, LL), hmotnost listu na jednotku jeho plochy (*Leaf mass per area*, LMA), obsah dusíku a fosforu na jednotku hmotnosti (*Mass-based N; P*), úroveň fotosyntézy a respirace. Morfologické adaptace na sníženou úroveň atmosférické vlhkosti a nižší množství srážek zahrnují u rostlin mimo jiné také zmenšenou velikost listů

² V tomto případě ale vidí autoři příčinu tohoto jevu rovněž v katastrofických událostech na rozhraní křídly a terciéru, kdy došlo razatnému snížení druhové diverzity globálního ekosystému.

a větší tloušťku listů (Givnish, 1987). Wright a kol.(2005) dokazují, že hmotnost na jednotku plochy listu (LMA) se zvyšuje spolu se zvyšujícím se deficitem tlaku vodních par (*Vapor pressure deficit*, VPD) a potenciální úrovni transpirace zejména u stálezelených dřevin nikoli u opadavých. Za stejných okolností (stoupající VPD a potenciální transpirace) se naopak snižuje obsah dusíku (*Mass-based N*). Vyšší hmotnost na jednotku plochy listu (doprovázená jeho větší tloušťkou, tuhostí a zpravidla i efektivnější obranou proti herbivorům) pak spolu se sníženým obsahem dusíku záporně ovlivňuje úroveň herbivorie (Coley, 1983; Poorter a kol., 2004; Royer a kol., 2007). Stejný účinek má i dlouhá životnost listu (Coley, 1983; Basset, 1994). Uvedené skutečnosti tak implikují předpoklad, že míra intenzity herbivorie zachycená ve fosilním záznamu (zvláště v případě neopadavých dřevin) může být vodítkem ke stanovení srážkových poměrů ve zkoumaném paleoekosystému. Zejména v poslední době vyvinutá



Obrázek č. 4: Příklady fosilních listů s rozdílným LMA indexem. A – *Alnus parvifolia* (šířka petiolu 5.3 mm, bílá linka; větší plocha listu – 442.8 mm²). B – *Caesalpinia pecorae* (šířka petiolu 9.7 mm; menší plocha listu – 191.2 mm²). Z toho pak plyne nižší LMA index u druhu *A. parvifolia* (70.8 g m⁻²) než u druhu *C. pecorae* (154.3 g m⁻²). Měřítko 1 cm. Černá linka u fotky *A. parvifolia* představuje rekonstrukci původního okraje listu odstraněného žírem (Royer a kol., 2007a).

metoda stanovení hmotnosti na plochu listu (LMA) u kompresních fosilií, která vyžaduje pouze změření šíře petiolu a plochy listu, umožňuje relevantnější zhodnocení tohoto přístupu (Royer a kol., 2007). Royer a kol. (2007) aplikovali tuto metodu na rostlinná společenstva ze

dvou severoamerických formací, Republic (Washington, U. S. A) a Green River (Bonanza, Utah, U. S. A). První představuje paleobiotoop lesa vlhkého mezotermního klimatu se silným zastoupením opadavých dřevin s nízkým LMA indexem ($57 - 87 \text{ g m}^{-2}$). Druhá lokalita reprezentuje o něco teplejší bitop se sezónními výkyvy srážkové činnosti (obdobím sucha). LMA zde zastoupených dřevin jeví větší rozsah a maximální hodnoty než v předešlém případě ($70 - 157 \text{ g m}^{-2}$). Intenzita herbivorie (diverzita typů poškození – DT, frekvence napadení a velikost odstraněné plochy listu) byla velmi variabilní u listů s nízkým LMA v rámci obou lokalit, někdy dosahovala i velmi vysokých hodnot. Oproti tomu u pěti taxonů s nejvyššími hodnotami LMA z lokality Bonanza – Green byla zdokumentována vůbec nejnižší intenzita herbivorie. Výše uvedené poznatky jsou tak v souladu s výchozími předpoklady, stanovenými na základě studia herbivorie v recentních ekosystémech. Zjištěný stav mimo jiné nasvědčuje i tomu, že zatímco u některých (stálezelených, s vysokým LMA indexem) taxonů dochází ke zvýšené rezistenci proti herbivorům, ti pak ve zvýšené míře atakují méně odolné druhy rostlin (opadavé, s nízkým LMA indexem) (Royer a kol., 2007).

Posledním zvažovaným typem kauzality je vztah druhové diverzity hmyzu (i ostatních členovců) k druhové diverzitě rostlin. Až na pár výjimek panuje v ekologii shoda, že druhová rozmanitost nejen hmyzích herbivorů v současnosti významně koreluje s druhovou rozmanitostí jejich rostlinných hostitelů (Wright a Samways, 1998; Knops a kol., 1999; Hawkins a Porter, 2003; Dyer a kol., 2007). Tuto hypotézu je rovněž možné testovat na mnohem rozsáhlejších fluktuacích biodiverzity globálního ekosystému, které lze vysledovat ve fosilním záznamu. Právě hmyzí herbivoři jsou v důsledku vymizení hostitelských rostlin zvláště zranitelní, neboť okolo tří čtvrtin jejich druhů je zaměřeno na konzumaci pletiv jen jediného nebo jen několika málo fylogeneticky spřízněných rostlinných taxonů (rodů, druhů) (Bernays a Chapman, 1994; Schoonhoven a kol., 2005). Jediná doložená významná redukce hmyzích taxonů na úrovni čeledí pochází z období masového vymírání na konci permu (Labandeira a Sepkoski, 1993), během kterého však nenastává redukce diverzity rostlinných taxonů odpovídající úrovně (Willis a Mc Elwain, 2002). Ve srovnání s tím nedochází v průběhu událostí na K/T hranici spojených s vymřením celé řady vyšších taxonů bezobratlých i obratlovců k vymizení žádné z hmyzích čeledí (Labandeira a Sepkoski, 1993), a vymírá jen malé procento taxonů rostlinných (např. Bennettitales) (Willis a Mc Elwain, 2002). Při bližším pohledu je však patrná absence větších souborů hmyzích fosilií v časovém intervalu do 10 miliónů let od K/T předělu. Je tedy možné, že extinkce proběhla, ale jen v rámci nižších taxonů (druhů a rodů), a na regionální úrovni. Důvodem může být skutečnost,

že diverzita jednotlivých hmyzích taxonů (čeledí, ale zejména rodů a druhů) byla koncem křídý na mnohem vyšší úrovni než v permu (Labandeira a Sepkoski, 1993).

Z období okolo K/T hranice a paleocénu je známa řada lokalit, na kterých je možné sledovat změny taxonomické diverzity jak rostlin, tak hmyzu. Druhovou rozmanitost hmyzích herbivorů lze však sledovat většinou jen nepřímo, právě na základě dochovaných stop jejich činnosti. Příkladem může být oblast v okolí města Marmath v severozápadní Dakotě (USA.), poskytující rozsáhlý soubor 22.000 kompresních fosílií, které reprezentují 350 rostlinných druhů z celkem 160 paleobotanických lokalit ze 125 stratigrafických úrovní (Johnson, 2002; Wilf a Johnson, 2004). Poslední analýzy datových souborů získaných z této lokality ukazují na teplotní oscilace a s tím korespondující změny bioty v časovém intervalu zhruba 1.4 miliónu let před K/T předělem a poté na hlavní vlnu extinkce rostlinných taxonů přesně na K/T hranici. Ta se svým charakterem zásadním způsobem liší od předešlých ekosystémových změn a podle nejkonzervativnějších odhadů při ní dochází k vymizení celých 57 % rostlinných druhů, přičemž úplné obnovení druhové diverzity nenastalo ani po 0.8 miliónu let na počátku paleocénu (Wilf a kol., 2003b; Wilf a Johnson, 2004). Přetrvávající lokální nízká druhová rozmanitost rostlin je z tohoto období doložená rovněž dalšími paleobotanickými i palynologickými výzkumy na celém území západní části Severní Ameriky (Nichols a Johnson, 2002; Nichols, 2007; Barclay a kol., 2003). Studium interakcí hmyzu a rostlin dokládá v době K/T rozhraní i poté velmi výrazný (70 %) pokles výskytu specializovaných typů poškození (hálky, miny), spolu s celkovou redukcí frekvence a diverzity (o 42 %) všech typů poškození (Labandeira a kol., 2002). Podobná situace je v této oblasti typická i pro většinu paleocénních paleobotanických lokalit (Currano a kol., 2008). Teprve ke konci tohoto období dochází k obnovení sítě trofických vztahů mezi rostlinami a hmyzem v celé jejich komplexnosti, přičemž opětovný nárůst diverzity rostlin v průběhu paleocénu předcházela vzestup diverzity typů poškození v rámci jednotlivých funkčně potravních skupin (Wilf a kol., 2006; Currano a kol. 2008). Ve srovnání se severoamerickými paleocénními lokalitami poskytuje poněkud jiný obraz evropská lokalita Menat ze středního paleocénu Francie, odkud je popsáno velmi diverzifikované rostlinné společenstvo s velkou četností i rozmanitostí nejrůznějších typů poškození (Wappler a kol., 2009). Jako příklad vzájemné provázanosti druhové diverzity rostlinných hostitelů a hmyzích herbivorů ve stabilizovaných ekosystémech mohou posloužit i eocénní společenstva Severní a Jižní Ameriky (Wilf a kol., 2003a, 2005).

1.2 Paleobiogeografie miocénu

Miocén je počáteční epocha mladších třetihor, neogénu. Jeho počátek sahá do doby před 23.03 miliony let a konec se datuje do období před 5.33 miliony lety. Po eocénu se jedná o druhou nejdelší epochu třetihor a tomu odpovídá i její význam pro evoluci života na zemi i pro vývoj paleogeografických poměrů svázaných s deskovou tektonikou a s ní spojenými geomorfologickými pochody. S procesy deskové tektoniky je rovněž úzce spjat i vývoj globálního klimatu. Děje se tak proto, že pozice kontinentálních desek, jejich pohyb, kolize a následný vznik pevninských šíjí, horských pásem a náhorních plošin, mají vliv na zemské albedo i na průběh vzdušných, ale zejména mořských proudů (Scotese a kol., 1988).

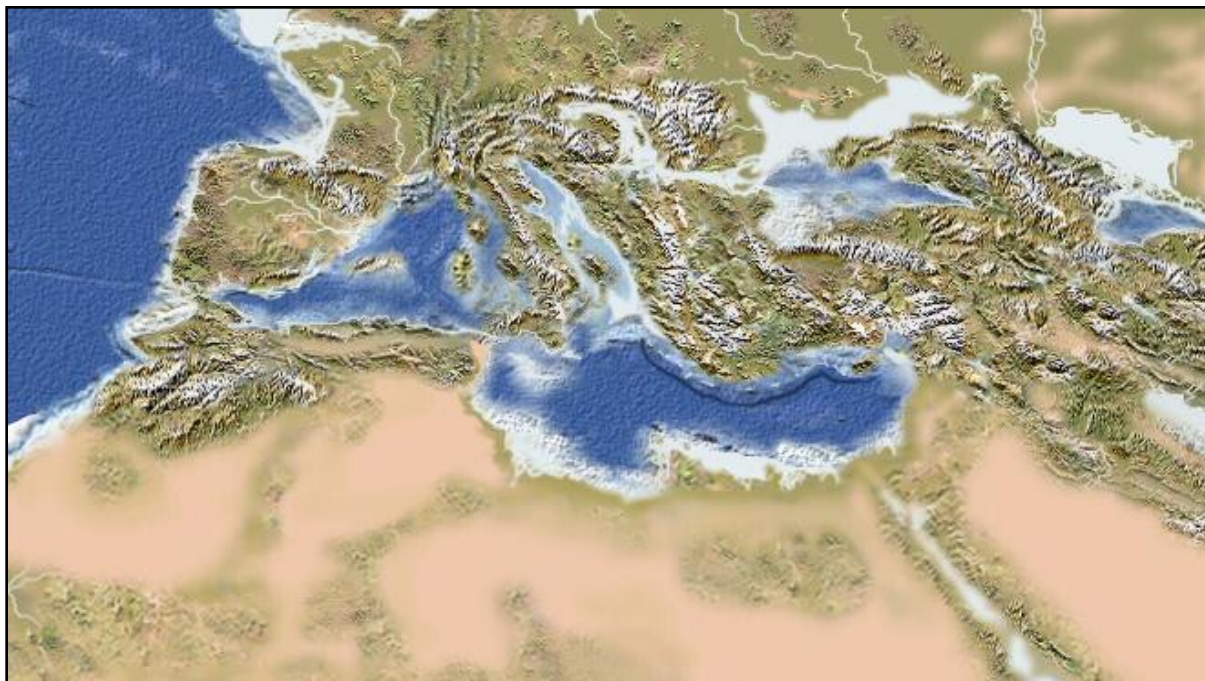
Na počátku miocénu byly Afrika (tehdy ještě spojená s Arábií v jeden celek) a Jižní Amerika izolované pevninské bloky. To mělo za následek přetrvávání cirkum-ekvatoriálního mořského proudění, neboť dosud nebyla vytvořena panamská šíje a systémy Tethydy a Paratethydy byly průlivy spojeny jak s Atlantickým oceánem na západě, tak s Indickým oceánem na východě (Rögl, 1999). Nicméně v dalším průběhu miocénu se tato propojení



Obrázek č. 5: Mapa středomořské oblasti ve středním eocénu (Blakey, 2009).

v důsledku posunu litosférických desek a riftové tektoniky pozvolna uzavírají (Scotese a kol., 1988). Dochází tak k postupné izolaci soustavy mořských pánví těchto vnitrozemských moří od obou oceánů, přičemž jako první, i když zatím jen přechodně, zaniká během spodního

miocénu (stupeň burdigal) propojení Tethydy s Indickým oceánem. Tehdy spojením afroarabské desky s Eurasií v oblasti dnešní Mezopotámie vzniká tzv. Gomfotériový pevninský most, *Gomphotherium Land Bridge* (Harzhauser, 2007), který umožnil rozsáhlou migraci fauny zejména velkých savců mezi oběma kontinenty. Až do doby před zhruba 12 milióny

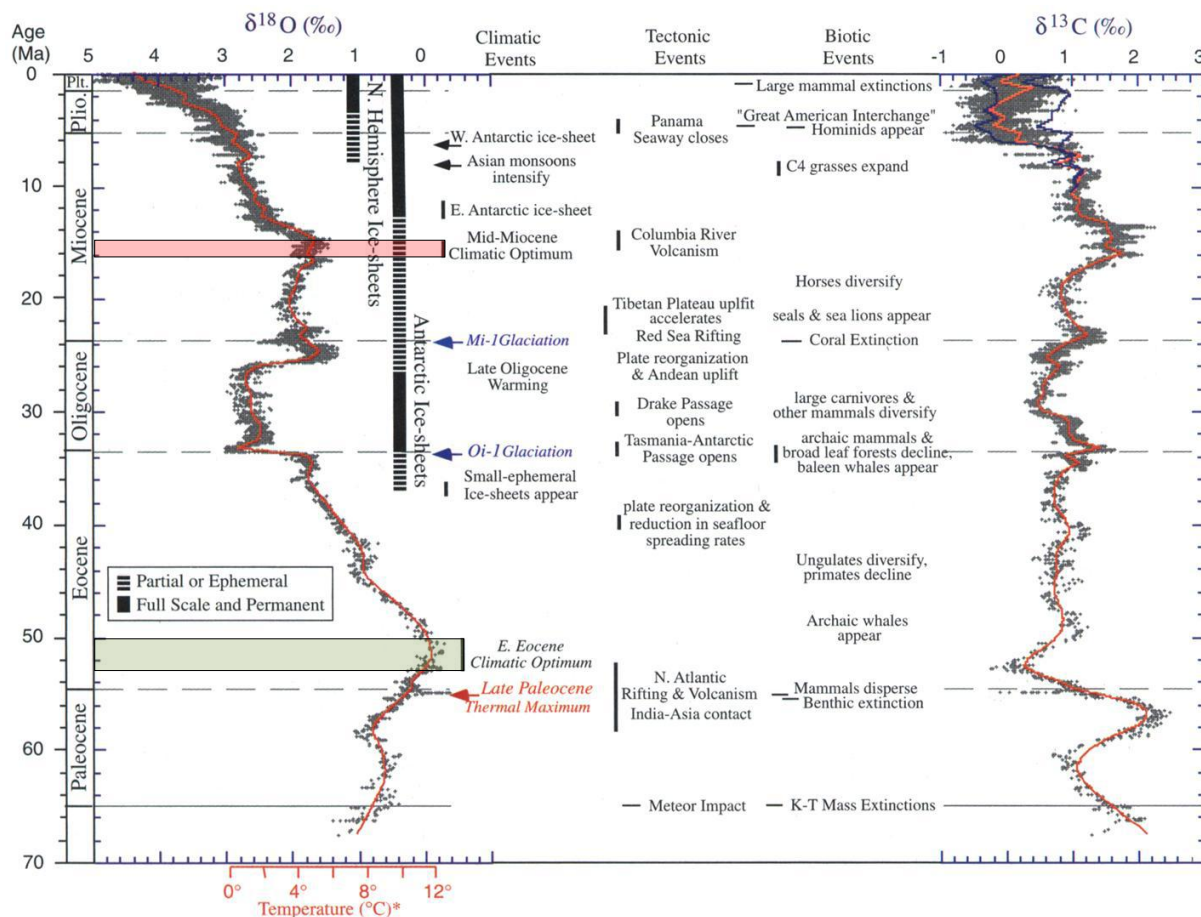


Obrázek č. 6: Mapa středomořské oblasti ve svrchním miocénu (Blakey, 2009).

lety rovněž neexistovala Tibetská náhorní plošina (Dettman a kol., 2003), ani středoasijská vysokohorská pásma (Sun a kol., 2004). Výše uvedené skutečnosti byly pravděpodobně jedním z hlavních důvodů, proč bylo globální klima v průběhu spodního a středního miocénu zvláště ve vyšších zeměpisných šířkách značně teplejší a vlhčí než jak je tomu v současnosti. Oproti tomu, v miocénu již existoval cirkum-antarktický mořský proud, jehož vznikem na přelomu eocénu a oligocénu vyvrcholily geomorfologické procesy související s rozpadem Gondwany (Barker a Thomas, 2004). Počátkem miocénu však nebylo zalednění Antarktidy zdaleka tak rozsáhlé jako dnes, a také zřejmě docházelo k periodickým změnám jeho rozsahu v důsledku působení tzv. Milankovičových cyklů (Zachos a kol., 2001a; Naish a kol., 2001).

Po počátečním ochlazení na začátku spodního miocénu dochází k pozvolnému vzestupu teplotní křivky a tento trend postupného nárůstu globálních teplot pokračuje až do dosažení klimatického optima ve středním miocénu (Mosbrugger a kol., 2005). Zlom nastává zhruba v době před 14 milióny lety, kdy dochází k opakovaným nárůstům antarktického zalednění (Lewis a kol., 2008), poklesu teploty okolních oceánských vod a značné fluktuaci úrovně

mořské hladiny vrcholící rozsáhlou oceánskou regresí³. V důsledku glacieustatických pohybů tak dochází k opakovanému vynořování šelfových oblastí a tvorbě pevninských mostů. K dalšímu ochlazení, a prudkému nárůstu objemu antarktického ledovce až na 1.8 násobek

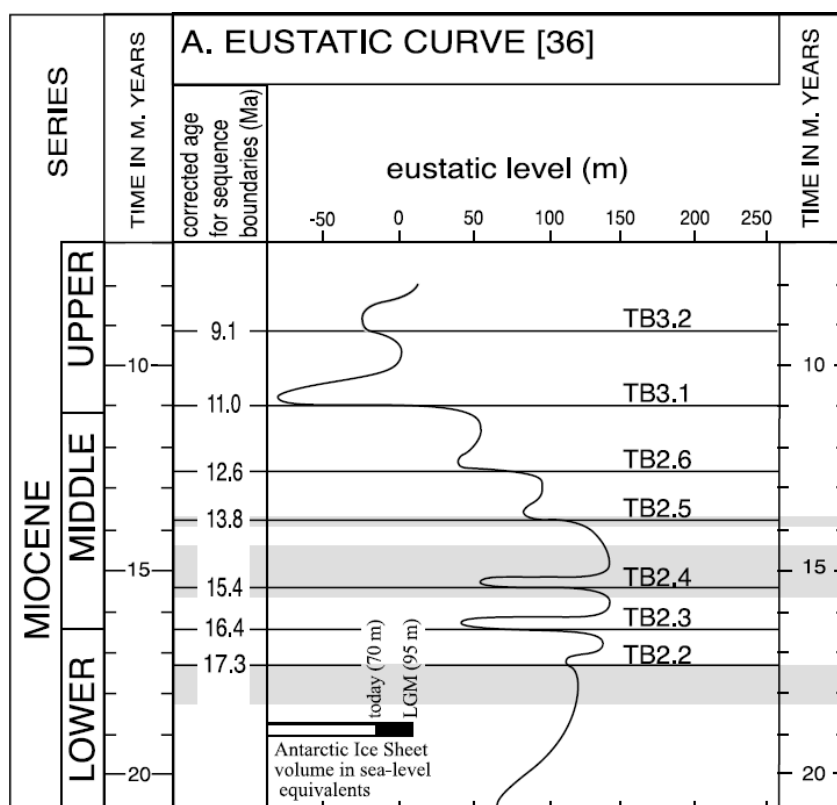


Obrázek č. 7: Křivky poměrů izotopů kyslíku ($\delta^{18}\text{O}$) a uhlíku ($\delta^{13}\text{C}$) v sedimentech z hlubokomořských vrtů indikující průběh teplotní fluktuace globálního klimatu a hlavních biotických i abiotických eventů v průběhu kenozoika (Zachos a kol., 2001b).

dnešního stavu (Kennett, 1977), dochází ve svrchním miocénu v souvislosti s messinskou solnou krizí (Van Couvering a kol., 1977; Ciesielski, 1981). V té době zalednění antarktického kontinentálního šelfu zasahovalo ve srovnání s dneškem až o 400 km dále na sever. Tyto události byly rovněž doprovázeny značnou oceánskou regresí. Z těchto důvodů, a také v důsledku pokračujícího pohybu africké kontinentální desky směrem na sever ztrácí Středozemní moře do té doby přetrvávající spojení s Atlantským oceánem a vzhledem k lokálním klimatickým podmínkám dochází k opakovanému vysoušení středomořských pánví spolu s depozicí v některých místech až stovky metrů mocné vrstvy evaporitů tamtéž

³ Na skutečnou velikost tehdejší glacieustáze existují velmi rozporuplné názory. Stejně tak na dobu nástupu a kolísání rozsahu jak antarktického, tak arktického zalednění v průběhu celého neogénu, především však na stupeň jeho redukce během miocénního i pliocénního klimatického optima.

(Hsu, 1983). V průběhu této doby kulminuje aridizace klimatu zejména v oblastech okolo obou obratníků a následné rozšíření stepních a lesostepních biotopů, což lze doložit převládajícím výskytem C4 rostlin stejně jako rozvojem hypsodoncie u herbivorních savců (Fortelius a kol., 2006). Opětovné propojení Atlantiku se Středozemním mořem a jeho znovunaplnění počátkem pliocénu je výsledkem souběhu tektonických procesů v místě dnešního Gibraltarského průlivu a náhlého zvýšení úrovně mořské hladiny zhruba o 60 metrů v důsledku značné redukce objemu jak antarktického, tak i arktického ledovcového příkrovu.



Obrázek č. 8: Křivka kolísání úrovně mořské hladiny (eustáze, glacieustáze) v průběhu miocénu (Bart, 2003).

K těmto změnám dochází na samém konci miocénu, a začátek pliocénu je proto provázen rozsáhlou mořskou transgresí a globálním oteplením, které vrcholí klimatickým optimem⁴ v období mezi 3.3 a 3 milióny let, kdy bylo globální klima v průměru až o 3 °C teplejší a také mnohem bohatší na dešťové srážky než v současnosti (Dowsett, 1999). Závěr pliocénu je pak poznamenán nástupem klimatických oscilací vrcholících během pleistocénu v podobě střídání glaciálů a interglaciálů, provázených značnou fluktuací zalednění zejména severní polokoule.

⁴ V průběhu středpliocénního klimatického optima (*Mid-Pliocene Climatic Optimum*) se úroveň mořské hladiny nacházela o 30 m výše než dnes a severní pobřeží Grónska bylo porostlé jehličnatým lesem (Bennike, 2006). Webb a kol. (1996) zase dokládají přítomnost listů pabuku (*Nothofagus*) ve fluviatilních a lakustrinních sedimentech na úpatí Transantarktického pohoří (údolí Beardmore), spolu se zbytky mechů a hmyzu.

2 Cíle práce

Hlavním výzkumným záměrem této studie je srovnání obou počtem kompresních fosilií dostatečně zastoupených horizontů – DSH a LCH – zejména ohledně **(i)** intenzity výskytu jednotlivých funkčně potravních skupin (*Functional feeding groups*) i jednotlivých typů poškození (*Damage types*) v rámci celku i rostlinných taxonů přítomných shodně v počtu 25 a více v obou horizontech, a **(ii)** diverzity jednotlivých funkčně potravních skupin i diverzity výskytu jednotlivých typů poškození v rámci celku i rostlinných taxonů přítomných shodně v počtu 25 a více v obou horizontech. Pozornost je věnovaná rovněž intenzitě výskytu a diverzitě specializovaných typů poškození (*Specialized damage types*), to jest takových, které se vyskytují jen v rámci jednoho taxonu na lokalitě. Dále je sledována intenzita a diverzita tvorby hálek (*Galling*) a minujícího žíru (*Mining*), a to rovněž v rámci celku tak výše zmíněných taxonů.

Cílem tohoto srovnání je potvrdit nebo vyvrátit předpoklad pozitivní korelace mezi nárůstem resp. poklesem teploty a vlhkosti a nárůstem resp. poklesem intenzity a diverzity výskytu jednotlivých funkčně potravních a typů poškození (Erwin, 1982; Coley a Barone, 1996; Currano a kol., 2008), s výjimkou tvorby hálek, kde je předpokládána korelace negativní (Wilf, 2008). Stejně tak je snahou této studie potvrdit či vyvrátit předpokládanou pozitivní korelaci mezi taxonomickou diverzitou rostlinných hostitelů a intenzitou i diverzitou typů poškození v rámci všech funkčně potravních skupin (Dyer a kol., 2007).

Další sledovanou závislostí, související s předpokládanými paleoklimatologickými poměry, konkrétně lokální intenzitou srážek, je korelace mezi intenzitou a diverzitou jednotlivých funkčně potravních skupin a typů poškození u jednotlivých rostlinných taxonů v počtu 25 a více na horizont a mírou jejich LMA (*Leaf mass per area*). Zde je předpokládán trend u tvorby hálek rovněž opačný (Wilf, 2008; Cuevas-Reyes a kol., 2004, 2006), než u zbývajících funkčně potravních skupin a typů poškození, kde je předpoklad postupného nárůstu intenzity a diverzity v závislosti na klesající LMA hodnotě rostlinného taxonu.

3 Metodika a materiál

3.1 Lokalita

3.1.1 Geologie a stratigrafie

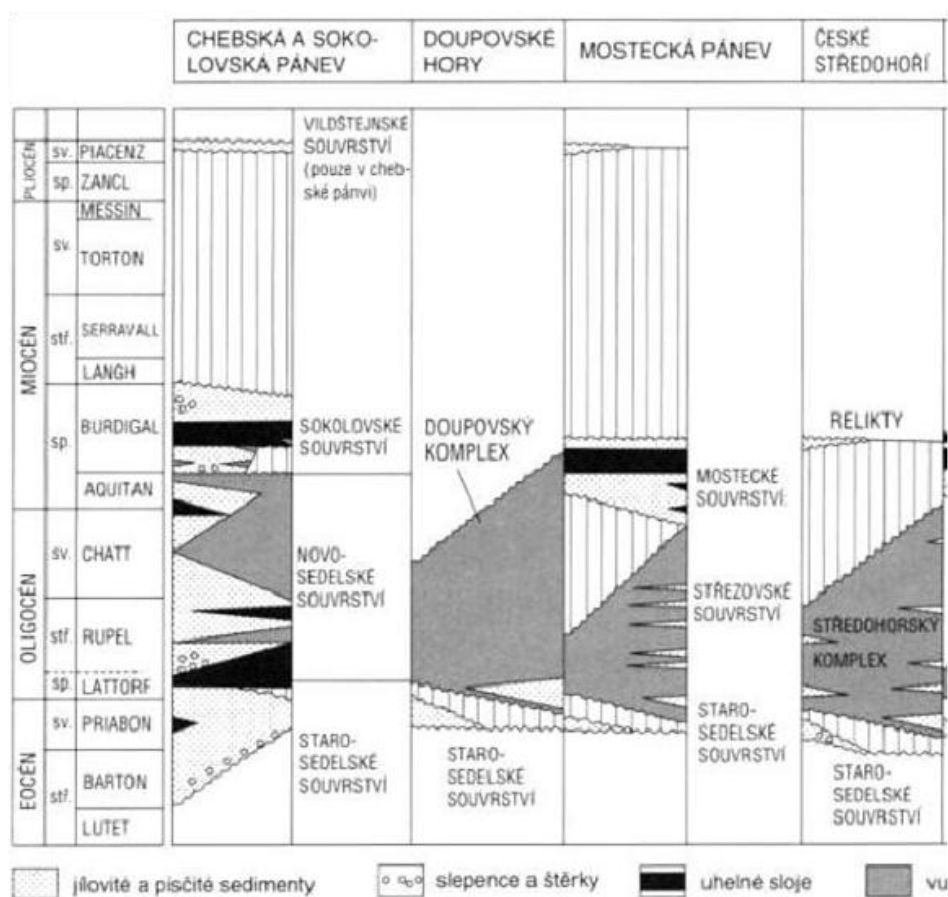
Studované lokality Bílina a Břešťany se nachází v mostecké pánvi, která patří do sedimentačního prostoru podkrušnohorské oblasti v severozápadních Čechách, jehož založení probíhalo v úzké pohyblivé zóně oherského riftu. V podkrušnohorské oblasti lze v rámci synsedimentárně klesající soustavy pánví (Dopita a kol. 1985), vyčlenit celkem tři pánve. Ty tvoří morfologicky nápadné kotliny, chebskou na západě, sokolovskou ve střední části a mosteckou na východě. Sedimentační proces v prostoru severočeských pánví



Obrázek č. 9: Rozšíření terciálních sedimentů Českého masivu v jeho severozápadní části (Kachlík, 2003)
1 – podkrušnohorské pánve, **2a** - vulkanický komplex Doupovských hor, **2b** – vulkanický komplex Českého středohoří, **3** – Žitavská pánve (česká část)

započal na omezené ploše izolovaných morfologických depresí pravděpodobně již koncem eocénu (Havlena a Pešek, 1983). V oligocénu a na počátku miocénu, pak došlo k dalšímu poklesu opět především v nestabilní oblasti okolo oherského riftu, čímž vznikla soustava limnických pánví. Do nich ústily toky říčního systému centrálního Českého masivu, považovaného za předchůdce dnešní říční sítě (Malkovský, 1979). Přestože v důsledku eroze byl rozsah původní jezerní pánve zredukován zhruba na polovinu, zůstává se svými

cca. 870 km² mostecká pánev největším limnickým sedimentárním tělesem z období neogénu v České republice (Havlena, 1964). Vývoj mostecké i ostatních severočeských pánví lze podle stáří a dominujícího prostředí sedimentace, přítomnosti vulkanismu a řídicího tektonického režimu rozdělit celkem do tří časových etap – předriftového, synriftového a poriftového stádia



Obrázek č. 10: Stratigrafické schéma hlavních terciérních pánví v Čechách (podle Shrbeného, 1994, in Chlupáč a kol., 2002).

(Kachlík, 2003), z nichž první dvě pak korespondují se třemi hlavními souvrstvími mostecké pánve – starosedelským, střezovským a mosteckým (Shrbený a kol., 1994). V průběhu (i) předriftového stádia vývoje docházelo k ukládání bazálních, převážně říčních – písčitých, jílovitých a splachových sedimentů starosedelského souvrství eocénního stáří. Tyto uloženy byly často před sedimentací mladších souvrství erodovány, na jejich původně velké rozšíření však ukazují nálezy jejich reliktnů pod vulkanity i v širším okolí současných pánví. Po delším přerušení sedimentačních procesů začala v průběhu oligocénu druhá, (ii) hlavní riftová (synriftová) fáze, která trvala až do spodního miocénu. Na jejím počátku během oligocénu vrcholil uložením střezovského souvrství a jeho ekvivalentů v ostatních pánvích aktivita přilehlých vulkanických oblastí Doupovských hor a Českého středohoří. Výlevy vulkanitů

a ukládání pyroklastik byly prokládány vrstvami písčitých a jílovitých říčních i jezerních sedimentů. Do této fáze náleží i poslední, mostecké souvrství, které lze rozčlenit na (y) spodní duchcovské vrstvy (eggenburg), tvořené proluviálními až aluviálními brekciemi, písky a jíly, (yy) střední holešovické vrstvy (eggenburg), tvořené hlavní uhelnou slojí, do které zasahují střídavě deltové a aluviální jíly až písky, a (yyy) svrchní libkovičské a lomské vrstvy (eggenburg/ottnang), které vznikly sedimentací jezerních prachovitých jílu a deltových písků. Lomské vrstvy obsahují navíc uhelnou sloj. Mocnost jezerních a bažinných sedimentů je v mostecké pánvi ve srovnání s ostatními pánvemi severočeského regionu nejvyšší (v případě uhelné sloje až 50 m, nadložní jezerní a deltové sedimenty až 350 m), neboť právě do ní ústily dva toky, které odvodňovaly v průběhu spodního a středního miocénu území celých Čech. V místě jejich ústí vznikly velké písčité laloky bílinské a žatecké delty. Tyto delty zatlačovaly a přerušovaly uhelnou i jílovitou sedimentaci jezerní pánve. Tvorba uhelných slojí se proto v pozdějších fázích vývoje pánve soustředila jen na severní okraj mostecké pánve v okolí Lomu a Litvínova. Nejmladší (iii) poriftové pliocénní (roman) sedimenty v mostecké pánvi chybí. Ze všech severočeských pánví jsou zachovány pouze v případě chebské pánve, kde tvoří vildštejnské souvrství.

3.1.2 Paleoekologie

3.1.2.1 Rostliny

Nejdůležitějším ukazatelem paleoekologických poměrů oblasti mostecké pánve v průběhu spodního miocénu je bezesporu charakter tehdejší rostlinné bioty. Ta dosahuje značné diverzity a náleží tak se svými téměř 200 rostlinnými druhy k nejbohatším spodnomiocénním flóram Evropy (Kvaček a kol., 2004). Její hlavní část spadá do období střední části spodního miocénu (spodní burdigal, eggenburg, ott nang), jak lze doložit na základě rozboru zejména savčí fauny, zvláště pak hlodavců (Rodentia) a hmyzožravců (Eulipotyphla) z lokalit Ahníkov (MN 3a) a Tuchořice (MN 3b) (Fejfar, 1990; Fejfar a Sabol, 2005). Výskyt a relativní zastoupení jednotlivých taxonů v rámci rostlinné bioty mostecké pánve se liší v závislosti na stratigrafických a topografických poměrech zkoumaných lokalit, odrážejících změny místních přírodních podmínek v průběhu času. Na počátku tvorby fosiliferních uloženin (Žatecká oblast) jsou převládajícím rostlinným ekomorfotypem mostecké formace opadavé, širokolisté dřeviny čeledí Betulaceae, Salicaceae, Hamamelidaceae, Aceraceae, Rhamnaceae, včetně rodu *Fagus* (Fagaceae) (Teodoridis, 2001). Svým složením (s výjimkou absence rodu *Pseudolarix*) tato fytoceenóza odpovídá lokalitě Hlavačovských štěrkořísků, která časově

koreluje se svrchněoligocénní flórou lokality Thierbach v Sasku (Lotsch a kol., 1994). Za zmínku stojí především druhy jako *Chaneya oehningensis*, *Koelreuteria reticulata*, *Populus zaddachi* var. *brabeneccii*, *Fagus saxonica* a *Carya ventriculosa*. Z travertinového komplexu lokality Tuchořice situované na jihovýchodním okraji mostecké pánve, je zdokumentován výskyt datlových palem a jiných termofilních rostlin (*Toddalia* cf. *turovensis*,



Obrázek č. 11: Rekonstrukce ekosystému rašeliniště slatinného typu, typickému pro jílovitý horizont z nadloží uhelné sloje - *Clay Superseam Horizon*. (Olej. K. Mach).

cf. *Tectocarya*), společně s opadavými širokolistými dřevinami jako jsou *Acer tricuspidatum*, *Celtis lacunosa*, *Ulmus* sp, *Zelkova zelkovifolia* a další. Poněkud odlišná termofilní fytoocenóza s druhy *Platanus neptuni* a *Trigonobalanopsis rhamnoides* pochází z jílovcovitého podloží hlavní uhelné sloje bílinské oblasti (Jeníkov). Zajímavé, fakultativně halofilní společenstvo vodních rostlin s rodem *Limnocarpus*, asociované s elementy opadavého lesa bylo objeveno v živičných břidlicích dolu Marianna ve Skyřicích (Kvaček a kol., 2004).

Hlavním zdrojem rostlinných pozůstatků, zejména kompresních fosilií listů, jsou jednotlivé vrstvy sedimentárních těles žatecké a bílinské delty, které odpovídají lignitovým uloženinám holešovických a částečně libkovických vrstev. Rostlinná společenstva obou oblastí jsou si navzájem velmi podobná, přičemž první z obou lokalit vykazuje častější výskyt

kapradin, rody *Woodwardia* a *Pronephrium* (Bůžek, 1971; Teodoridis, 2003), zatímco druhá termofilních elementů, především palem z příbuzenství rodů *Sabal* a *Calamus* (Bůžek a kol., 1992). Na obou lokalitách se nachází početné zastoupení vodních rostlin, zejména rodů *Salvinia* a *Stratiotes*. Druhové spektrum dřevin je velmi bohaté a zahrnuje v rámci žatecké i bílinské delty řadu společných druhů, například „*Juglans*“ *acuminata*, *Carya serrifolia*, *C. denticulata*, *Comptonia difformis*, *Parrotia pristina*, *Podocarpium podocarpum*, *Celtis japeti*, *Fraxinus bilinica*, *Koelreuteria reticulata*, *Acer angustilobum*, *Nyssa haidingeri*, *Salix haidingeri*, *Craigia bronii*, *Alnus gaudinii*, *Mahonia bilinica*, *Pungiphyllum cruciatum*, „*Ficus*“ *truncata*, *Paliurus tiliifolius*, *Diversiphyllum aesculapi* a *Phyllites kvacekii* (Kvaček a kol., 2004). Příbuzný druh, *Phyllites nemejcii*, je, podobně jako rod *Ostrya*, svým výskytem omezený pouze na oblast žatecké delty. Rod *Pinus* se na obou lokalitách objevuje jen vzácně. Flóra nejsvrchnějších partií holešovických vrstev a nejspodnějších libkovických vrstev je nejlépe známa z lokality dolu Bílina. Vodní fytoocenóza je zde mnohem druhově diverzifikovanější a v některých případech zde zastoupené druhy (*Elephantosotis dvorakii*, *Hydrochochariphyllum buzekii*, *Lemna buzekii*) představují lokální endemity. Poprvé se zde vyskytuje indexová fosílie *Schenkiella credneri*, což implikuje přímou časovou korelaci s brandiskou flórou v Sasku (Kvaček a kol., 2004). Další odlišnosti oproti žatecké oblasti spočívají v hojném zastoupení olší druhu *Alnus julianiformis* a *Alnus menzelii*, stejně jako v přítomnosti palem z příbuzenstva rodů *Sabal* a *Calamus*.

K dalšímu posunu ve složení vegetace dochází v rámci jezerních jílu libkovických vrstev. Směsici opadavých listnáčů a stálezelených teplomilných dřevin, spolu s hojným výskytem rodu *Pinus*, odpovídají stratigraficky shodným břesťanským jílu. Nejsvrchnější uloženiny libkovických vrstev obsahují doklady o velmi teplomilném společenství, které zahrnuje zástupce čeledi Lauraceae, včetně druhu *Laurus abchazica*, Theaceae, zastoupených rodem *Gordonia*, a také rod *Cedrelospermum*, spolu s druhy *Platanus neptuni* a *Quercus kubinyii*. I když karpologický záznam není z těchto vrstev k dispozici, svědčí nálezy fosilních listů o značné podobnosti s takzvanou mastixovou flórou západočeského cyprisového souvrství. V nejmladších lomských vrstvách se objevují vývojově mladší druhy, jako třeba *Myrica undulatissima* a *Hemitrapa heissigii*, které indikují příslušnost těchto uloženin k nejspodnějším vrstvám středního miocénu, odpovídajících například sedimentům stejného stáří z bavorské molasy (Kvaček a kol., 2004).

Na základě charakteru uloženin a statistického zhodnocení rostlinných společenstev na řádově desítkách lokalit (Boulther kol., 1993) bylo možné stanovit celkem pět různých sedimentačních prostředí s odlišnou skladbou vegetace – (i) biom rašelinotvorného bažinného

lesa, (ii) biom minerotrofního bažinného lesa slepých ramen říčních toků a deltových plošin, (iii) jezerní biom s vodní vegetací, (iv) biom lesa záplavových oblastí (lužního lesa) a (v) biom břehových a svahových porostů výše položených stanovišť a deltových naplavenin.



Obrázek č. 12: Ukázka recentního rašelinotvorného močálu, vyskytujícího se v jihovýchodních oblastech Spojených států (Florida, Louisiana). Dominují dřeviny *Taxodium distichum*, *Nyssa aquatica*. Ilustrační fotografie (zdroj: <http://www.nps.gov/history/worldheritage/ever.htm>).

V rámci mostecké pánve se nejdůležitější ekosystémovou jednotkou, zejména z hlediska tvorby hnědého uhlí, jeví biom rašelinotvorného bažinného lesa. Podobně jako jiné hnědouhelné močály miocénní Evropy, byl tento převládající ekosystém neogénní mostecké pánve slatiništním močalem nížinného typu, který vzhledem ke konstantnímu poklesu podloží a vysoké hladině podzemních vod jen zřídkakdy dosahoval stádia vrchoviště (Schneider, 1992).

Zdrojem uloženin hlavní uhelné sloje byl typ bažinného lesa, kde převažovali vzrostlé druhy stromů čeledi Taxodiaceae, *Glyptostrobus europaeus*, *Quasisequoia couttsiae*, s příměsí širokolistých mokřadních dřevin, jako například *Quercus rhenana*, *Nyssa haidingeri* a *Laurophyllum saxonicum*. Bohatý podrost byl tvořen nízkými palmami rodů *Sabal*

a *Calamus*, a různými keři i liánami (*Myrica integerrima*, *Salix varians*, *Lygodium* sp.). V otevřených marších převládaly četné rody hydrofytů (*Salvinia*, *Azolla*, *Stratiotes*) a helofytů (*Pronephrium*, *Blechnum*, *Spirematospermum*, *Typha*, *Sparganium* a někteří zástupci čeledi Cyperaceae). Na rozdíl od podobných neogénních lokalit západní Evropy (např. v Porýní), kde tvoří spolu s pravou sekvojí (*Sequoia abietina*) jednu z hlavních uhlotvorných složek, se v mostecké pánvi téměř nevyskytuje jehličnan rodu *Sciadopitys* (pajehličník – dnes japonský endemit). Důvodem byla zřejmě přetrvávající vysoká hladina podzemních vod, ztěžující vznik subklimaxového stadia rozvoje močálu (Kvaček a kol., 2004)

Menší uhelné sloje na počátku pánevní výplně a také v písčito-jílovitých sedimentech deltových plošin a slepých říčních ramen jsou tvořeny pozůstatky ekosystému minerotrofních bažinných lesů výše uvedených biotopů. Převládajícími stromy zde byly druhy *Taxodium dubium* a *Nyssa haidingeri*, spolu s různými druhy širokolistých opadavých dřevin (*Alnus* ssp., *Cecidiphyllum* sp., *Acer tricuspidatum*, *Craigia bronii*) a podrostem zastoupeným rody *Rubus* a *Spirematospermum*. Výše položená stanoviště (podobně jako „hammock“ na Floridě) byla porostlá dalšími druhy listnáčů (četné druhy rodů *Fraxinus*, *Ulmus* a *Paliurus*). Izolované ostrůvky výskytu bahenního dubu druhu *Quercus rhenana* jsou zdokumentovány nálezy četných listů a plodů. S podobným typem ostrůvkovitého výskytu se můžeme setkat v případě recentního dubu viržinského (*Quercus virginiana*), jenž však není s výše uvedeným druhem blízce příbuzný.

V průběhu posledních desetiletí byla uskutečněna řada rozborů paleoflóry bílinské delty a přilehlých oblastí (Bůžek a kol., 1992; Sakala, 2000; Kvaček a Hurník, 2000). Průzkum vrstev dolu Bílina umožňuje stanovit jednotlivá sukcesní stadia tehdejšího ekosystému, počínaje (i) rašelinným močalem přes (ii) minerotrofní bažinný les až po různé typy (iii) příbřežní a svahové vegetace na úrodnějších půdách.

Vegetace rašelinného močálu je velmi dobře zdokumentována na základě makrofosílií, vyskytujících se již v nejsvrchnějších vrstvách bílinské uhelné sloje, v tzv. „Blätterkohle“. Vedle převládajících jehličnatých stromů čeledi Taxodiaceae (*Glyptostrobus*, *Quasisequoia*, *Taxodium*), se zde vyskytují širokolisté dřeviny druhů *Laurophyllum saxonicum*, *Quercus rhenana*, *Nyssa haidingeri*, *Alnus menzelii*, *A. julianiformis*, *Ulmus pyramidalis* a *Salix varians*. Ze zástupců palem se zde objevují rody *Sabal* a *Calamus*. Bylinná skladba zahrnuje takové rody jako *Salvinia*, *Blechnum* nebo *Stratiotes*, spolu se zástupci čeledi Cyperaceae a Zingiberaceae (*Spirematospermum*), a jeví tak svým složením velkou podobnost s vegetací obdobných recentních ekosystémů v jihovýchodních státech U. S. A. (Florida, Louisiana). Velmi podobné druhové spektrum vegetace, obohacené o některé další rody stromů (*Craigia*,

Cercidiphyllum, *Diospyros*, *Fraxinus*), vykazuje flóra minerotrofního bažinného lesa na okraji rašelinotvorného močálu (jílovitý horizont z nadloží uhelné sloje – **Clay Superseam Horizon** – **CSH**). Rozmanitější je rovněž bylinný podrost, zahrnující rody *Osmunda*, *Woodwardia*, *Berchemia*, *Decodon*, *Paliurus*, *Rosa* a *Rubus*. Mezi hydrofyty převažuje rod *Salvinia* a mezi vodní rostliny náleží rovněž rod *Pistia* (Araceae), jehož recentní rozšíření je omezeno na oblast tropů a subtropů. Vzácně se vyskytující zbytky dřevin rodů *Betula*, *Engelhardia*, *Zelkova*, *Apocynospermum* a *Leguminosites* náleží patrně allochtonní vegetaci sušších stanovišť mimo oblast močálu.

Vůbec nejbohatším zdrojem rostlinných makrofosílií jsou rozsáhlé písčité deltové sedimenty (**Delta Sandy Horizon** – **DSH**). Obsahují mnoho fosiliferních vrstev (Bůžek a kol., 1992), které zachycují postupné změny ve vývoji ekosystému bílinské delty, spojených se vznikem nových biotopů, umožňujících rozšíření rozličných typů zejména listnatého opadavého lesa. Z nejsvrchnějších uloženin jsou doloženy i prvky svahové vegetace, jako jsou rody *Pinus*, *Tilia* a *Camptonia*, které jsou charakteristické pro lokalitu tzv. břešťanských jílu.

V prostředí otevřené delty se vyskytovala vodní vegetace s převažujícím rodem *Salvinia* spolu se zástupci mnoha jiných, běžných (*Decodon*, *Stratiotites*, *Potamogeton*) i méně obvyklých rodů (*Limnobiophyllum*, *Hydrochariphyllum*, *Elephantosotis*). Běžní byli i zástupci jednoděložných (*Typha*, Cyperaceae gen. et. sp. indet.). Poněkud méně diverzifikované bylo hydrofilní rostlinné společenstvo rašelinných biotopů, pro které byly typické rody *Stratiotes*, *Limnobiophyllum* a *Spirematospermum* (Kvaček, 2003).

Břehové porosty se jeví jako velmi husté a zároveň taxonomicky diferencované podle polohy a vodního režimu svého stanoviště. Vegetace záplavových plání byla druhově chudší, zastoupená hlavně rody *Alnus*, *Salix*, *Populus*, *Ulmus*, *Liquidambar*, *Paliurus* a *Fraxinus*. Ojediněle se objevuje i rod *Sabal*. Na okrajích lesa se vyskytovaly popínavé rostliny čeledi Vitaceae (*Vitis*, *Ampelopsis*) a jiné liánovité rody (*Berchemia*, *Smilax*). Porosty na sušších, vyvýšených a živinami bohatších místech byly druhově rozmanitější a patrně reprezentovaly typ třípatrového galeriového lesa. Nejvyšší patro tvořili zástupci čeledi Juglandaceae, hlavně rod *Carya*, dále pak rody *Fraxinus* a *Platanus* spolu s druhem *Taxodium dubium*. Prostřední patro se skládalo z různých druhů javorů (*Acer integerrimum*, *A. angustilobum*), zástupců rodů *Zelkova*, *Parrotia*, *Liquidambar*, *Koelreuteria*, *Tilia* a čeledi Leguminosae. Bohatý podrost byl tvořen různými druhy rodů *Berberis*, *Mahonia*, *Rosa* a *Pyracantha* spolu se stálezelenými zástupci čeledi Theaceae (*Ternstroemites* – *Eurya*) a Lauraceae (*Daphnogene*).

Rozšiřování jezerní plochy a zaplavování deltových nánosů mělo za následek epizodické návraty bažinného ekosystému, uchovaného v uloženinách břešťanských jezerních jílu

(Lake Clayey Horizon – LCH). V něm dominovaly stromové elementy zastoupené zejména dvojicí druhů *Taxodium dubium* – *Nyssa haidingeri*, dále druhy *Glyptostrobus europaeus*, *Quasisequoia couttsiae*, a zástupci rodů *Acer*, *Alnus*, *Paliurus*. Nově se zde také vyskytují spíše teplomilné elementy oligotrofních kyselých půd, jako byly například druhy *Myrica lignitum* a *Laurophyllum pseudoprinceps* nebo zástupci rodů *Pinus*, *Camptonia* a *Trigonobalanopsis*. Fosiliferní horizont břešťanských jíílů je v současné době již úplně odstraněn v důsledku povrchové těžby (Kvaček a kol., 2004).

3.1.2.2 Hmyz a obratovci

Hmyzí fauna spodního miocénu (eggenburg/ottnang) mostecké pánve je zastoupena téměř třemi sty fosilními nálezy, které mohly být na základě podrobného morfologického studia přiřazeny k celkem 31 čeledím jedenácti hmyzích řádů (Prokop, 2003). V převážné míře se jedná o kompresní fosilie, jen ve výjimečných případech došlo k uchování v třírozměrném stavu (např. silně sklerotizované krovky brouků čeledi Hydrophilidae). Mimo lomu Bílina pochází fosilní hmyz také z dalších dvou lokalit mostecké pánve, z Tuchořic (krovky vodních brouků čeledi Dytiscidae) a z nadloží uhelné sloje dolu Merkur (Hydrophilidae, Coleoptera) (Fikáček a kol., 2008).

V rámci dolu Bílina byly prozkoumány celkem tři hmyzí tafocenózy, které na základě relativní četnosti uchovaného vodního a terestrického hmyzu, odrážejí dynamické změny sedimentačního prostředí ve třech výše zmíněných posloupných horizontech – *CSH*, *DSH*, *LCH* (Prokop, 2003).

Z hlediska nálezů fosilií hmyzu se jeví jako nejbohatší nejstarší (i) jílovitý horizont z nadloží uhelné sloje (*Clay Superseam Horizon*). Zde jsou vrstvy, odkud je zaznamenán i výskyt úplných exemplářů vodního a terestrického hmyzu, občas proloženy vrstvami s hojně se vyskytujícími fragmentálními pozůstatky převážně zástupců čeledi Formicidae (Hymenoptera). Tento dvojí způsob uchování svědčí o střídání stojatých vod, kde docházelo k pozvolnému rozkladu *in situ*, umožňujícímu zachování tělesné integrity fosilizovaného jedince, s náhlým vodním prouděním, přinášejícím již rozložené ostatky allochtonního původu. Prostřední (ii) deltový písčité horizont (*Delta Sandy Horizon*) je charakteristický výskytem neúplných pozůstatků hlavně vodního hmyzu, zejména zástupců čeledí Dytiscidae, Hydrophilidae (Coleoptera) a Phryganeidae (Trichoptera), spolu s některými zástupci terestrického hmyzu, jako jsou termiti (Hodotermitidae, Isoptera) a krasci (Buprestidae, Coleoptera). Poslední (iii) jezerní jílovitý horizont (*Lake Clayey Horizon*), představuje

typické sedimentační prostředí otevřené vodní plochy, kdy se vyskytují výhradně fragmentární zbytky terestrického hmyzu (Hymenoptera, Formicidea; Diptera, Bibionidae).

Ze systematického a paleogeografického hlediska jsou zajímavé nálezy zástupců řádu Odonata (*Merlax bohemicus* PROKOP et NEL, 2000; *Gomphaeschna miocenica* PROKOP et NEL, 2000), a jejich nedospělých vodních stádií (Anisoptera, Odonata). Řada nálezů rovněž vykazuje paleogeografickou návaznost na jiné terciérní lokality Evropy, Asie a Severní Ameriky, jako je tomu například i u velmi hojného rodu *Ulmeriella* (Isoptera) (Prokop a Nel, 1999), nebo u zástupců druhu *Apis* sp., vykazujících značnou podobnost s recentním druhem *Apis dorsata* FABRICIUS, 1798 z jižní a jihovýchodní Asie (Prokop a Nel, 2003). Z paleoekologického hlediska je významný nález nedospělých stádií pošvatky druhu *Perla* cf. *burmeisteriana* CLAASSEN, 1936 (CSH), která představuje patrně také allochtonní element dopravený do pánevní oblasti v průběhu občasných povodní (Prokop, 2002). Další zdokumentované druhy *Tibicinia sakalai* PROKOP et BOULARD, 2000 a *Dicerca bilinica* PROKOP et BÍLÝ, 1999, jsou pozoruhodné stupněm svého zachování, umožňujícím detailní studium jejich tělesných struktur. Autochtonní elementy představují vodní brouci čeledí Dytiscidae (*Cybister* sp.) a Hydrophilidae (*Hydrophilus* sp.), evidentně vázaní na stejný typ prostředí jako příbuzné druhy v současnosti (Fikáček a kol., 2008). Z lokality je též popsána řada typů vysoce specializovaného, antofilního hmyzu, jako jsou zástupci nadčeledí Apoidea a Vespoidea (Hymenoptera) (Prokop a Nel, 2003).

Je velmi pravděpodobné, že dochované hmyzí fosilie představují jen nepatrný zlomek jeho tehdejší druhové rozmanitosti. Navíc jsou mezi nimi disproporčně zastoupeny spíše větší druhy, u kterých je větší potenciál zachování.

Velkou paleoekologickou a paleoklimatologickou výpovědní hodnotu mají rovněž nálezy nižších i vyšších obratlovců zejména obojživelníků (Amphibia), plazů (Reptilia), ptáků (Aves) a savců (Mammalia). Z různých lokalit celé mostecké pánve bylo zatím popsáno 11 druhů ryb, 16 druhů obojživelníků, přes 19 druhů plazů a nejméně 66 druhů savců (Kvaček a kol., 2004; Fejfar a Kvaček, 1993). Tato relativně značná paleobiodiverzita nepochybně odráží velké množství různých ekosystémů a ekotonů podél riftového systému. Jejím společným rysem je převaha teplomilných druhů vázaných na vodní a lesní biotopy. Vyskytují se zde například aligátoru podobný druh *Diplocynodon darwini* LUDWIG, 1877 (Crocodylia, Aligatoroidea), řada druhů rodu *Trionyx* GEOFFROY, 1809 (kožnatka) a také rod *Chelydropsis* PETERS, 1868, příbuzný severoamerickým kajmankám. Zajímavostí je přítomnost velemloka druhu *Andrias scheuchzeri* (HOLL, 1831) v břešťanské tafocenóze, kde však s největší pravděpodobností představuje element allochtonního původu. Z obojživelníků

(Amphibia) se zde setkáváme rovněž se žábami (Anura), které jsou zde zastoupeny rody *Paleobatrachus* GOLDFUSS, 1831 a *Eopelobates* PARKER, 1929. Hojně jsou i disartikulované pozůstatky různých druhů ryb (*Paleotınca egeriana*, *P.obtruncata*, *Umbra longidorsalis*, „*Aspius*“ *laubei*, „*Barbus*“ *bohemicus*, *Esox* sp.) (Obrhelová, 1990). Pro spíše subtropické klima svědčí i nálezy pozůstatků chameleona druhu *Chamaeleo caroliquarti* MOODY et ROČEK, 1980 a dalších teplomilných plazů (Moody a Roček, 1980; Vejvalka, 1997).

Samostatnou kapitolu představuje výzkum ptačí fauny. Nejvýznamnějšími lokalitami mostecké pánve jsou v tomto směru břešťanské jíly, důl Mariana u Skyřic a Tuchořice (Mlíkovský, 1996). Jako vůbec nejbohatší naleziště terciérní ptačí fauny v Čechách se jeví lokalita Doly Nástup Tušimice – Ahníkov, jejíž výzkum však zdaleka ještě není ukončen. Právě z posledně jmenované lokality byl popsán papoušek druhu *Xenopsitta fejfari* MLÍKOVSKÝ, 1998, který spolu s pozůstatky plameňáků rodu *Palaelodus* A. MILNE-EDWARDS, 1863 rovněž indikuje klimatické poměry subtropů (Mlíkovský, 1998).

Z nálezů savců, jejichž převážně fragmentální nálezy pocházejí zejména z lokalit důl Merkur, Tuchořice a Doly Nástup Tušimice – Ahníkov, stojí za zmínku početné zastoupení hmyzožravců a hlodavců (Fejfar, 1974, 1990). Někteří hmyzožravci vykazují překvapivě vysoký stupeň potravní specializace. Jedná se například o zástupce čeledi Dimilidae, zejména rody *Cordylodon* VON MEYER, 1859 a *Chainodus* ZIEGLER, 1990, pro které je charakteristická přítomnost pouze dvou značně hypertrofických molárů (amblyodoncie), indikující pravděpodobně konchivorii (malakovorii), tj konzumaci měkkýšů chráněných tvrdou schránkou. Hojně jsou rovněž malé i velké šelmy (Carnivora) čeledí Mustelidae, Viverridae, Felidae (*Pseudailurus*), Ursidae (*Hemicyon*, *Ursavus*) a Amphicyonidae (*Amphicyon*, *Agnotherium*). Důležitou složkou savčího společenství byli sudokopytníci (Artiodactyla), zvláště zástupci nadčeledí Suoidea (*Aureliachoerus*, *Brachyodus*) a Cervoidea (*Paleomeryx*, *Amphitragulus*, *Procervulus*, *Lagomeryx*). Z ekologického hlediska je signifikantní přítomnost bažinného antrakotéria (*Brachyodus intermedius*), stejně jako semiakvatických tapírů (*Protapirus*, *Perissodactyla*) a primitivních brachyodontních tříprstých pralesních koní (*Anchitherium*, *Perissodactyla*). Z lichokopytníků se zde vyskytuje ještě pozoruhodné *Metaschizotherium* cf. *wetzleri* KOWALEWSKY 1873 (Chalicotheriidae, Ancylopoda), spásající měkkou pralesní vegetaci (Fejfar a kol., 1997), které spolu s nosorožci (*Prosantorhinus*, *Protaceratherium*) patřilo k největším herbivorům ekosystému. Stratigraficky významná je absence později hojných chobotnatců (*Gomphotherium*, *Deinotherium*, Proboscidea), potvrzující příslušnost savčí fauny do MN 3a zóny (Fejfar a Kvaček, 1993).

Podobně jako flóra vykazuje i fauna vazbu na recentní obdobné ekosystémy v oblastech jihovýchodních částí Spojených států a Číny. Řada rostlinných a živočišných čeledí nebo dokonce i rodů (Amphibia: Cryptobranchidae; Reptilia: *Aligator*, *Trionyx*; Mammalia: *Tapirus*; Taxodiaceae: *Sequoia*, *Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Sciadopitys*) spadá rozšířením svých recentních rodů resp. druhů do disjunktních areálů právě těchto zeměpisných oblastí.



Obrázek č. 13: Fosílie aligátora druhu *Diplocynodon darwini* ze světoznámé lokality Messel. Eocén, Německo. Ilustrační foto (zdroj: <http://www.prehistoricstore.com/item.php?item=1179>).

Rovněž klimatické poměry (průměrná roční teplota 10 – 15°C, průměrná teplota nejteplejšího resp. nejchladnějšího měsíce v roce 24 – 26°C resp. 0°C, průměrné množství srážek v průběhu roku 1800 mm)⁵, stanovené na základě zhodnocení paleoklimatologických a paleoekologických aspektů paleobotanických studií anatomie a morfologie rostlinných orgánů (listů, dřeva) odpovídají těm, které panují v rámci pásu lesů vlhkého mezotermního klimatu výše zmíněných oblastí (Mai a Walther, 1991; Kvaček, 1998; Teodoridis, 2004; Teodoridis a Kvaček, 2006; Kürschner a kol., 2008). Podobný typ lesa se rovněž ostrůvkovitě vyskytuje v Podkavkazí (Kolchida), na Kanárských ostrovech a na některých místech v Iránu.

3.2 Sběr a analýza dat

3.2.1 Materiál

Studovaný materiál se nachází **(i)** ve sbírkách Národního muzea v Praze a **(ii)** v depozitáři geologické sekce akciové společnosti Doly Bílina. V prvním případě se jedná o historický

⁵ Výsledky CLAMP analýzy čistě opadavého bažinného lesa z některých lokalit mostecké pánve (hlavačovské písky, holešovické vrstvy žatecké delty) poskytují poněkud odlišný obraz, neboť průměrná roční teplota byla v těchto případech stanovena na pouhých 8°C resp. 10°C (Teodoridis, 2003).

materiál z lokality Břešťany (tj. břešťanských jílu, náležejících k **LCH** – *Lake Clay Horizon*, ve smyslu lokální litostratigrafie a převládajícího sedimentačního prostředí), ve druhém pak o materiál z dolu Bílina nashromážděný v několika posledních desetiletích. V rámci poslední jmenované sbírky bylo v průběhu bádání detailně prozkoumáno celkem 23 fosiliferních vrstev, které na základě svých různých sedimentárních charakteristik přísluší ke třem rozdílným horizontům (**CSH**, **DSH**, **LCH**), odpovídajícím třem odlišným ekosystémům. Přednostně byly vybrány fosiliferní vrstvy tvořené jemnozrnnými sedimenty, umožňujícími zachování a následnou diagnostiku studovaných poškození rostlinných pletiv. Podařilo se prostudovat více než 4300 kusů kompresních fosílií rostlin, z nichž většinu tvoří listy dvouděložných dřevin. Nemalou měrou byly zastoupeny i rostliny nahosemenné, zejména větévky a šišky druhů čeledi Cupressaceae a Pinaceae, *Quasisequoia couttsiae*, *Glyptostrobus europaeus* a *Taxodium dubium*, vzácně *Tetraclinis* sp., a dále pak několika druhů rodu *Pinus*. Tyto však vykazovaly poškození jen ojediněle, resp. pouze v případě druhu *Taxodium dubium* byly identifikovány opakující se afekce vykazující velkou podobnost s hálkami některých druhů čeledi bejlmorkovitých (Cecidomyiidae). U jednoděložných rostlin, které jsou zastoupeny málo druhy o velkém počtu jedinců, platí to samé. S výjimkou možných hálek bejlmorek (Cecidomyiidae) na listech bažinné rostliny druhu *Typha latissima*, vyskytujících se na jediném exempláři. Vzhledem k ojedinělosti výskytu potenciálních stop interakcí byly spolu s vodními rostlinami ponechány stranou zájmu a spolu s nahosemennými nebyly zahrnuty do statistického zpracování. Výzkum herbivorních asociací se tak soustředil zejména na kompresní fosílie listů dvouděložných rostlin, jejichž kompletní soubor zahrnuje 3509 jednotlivých exemplářů, přičemž u 104 z nich nebylo možné přesnější taxonomické určení. Z tohoto celkového počtu 727 vykazuje nějaký typ poškození. U jednotlivých kompresních fosílií byly sledovány následující charakteristiky: **(i)** taxonomická příslušnost, **(ii)** stratigrafická pozice (příslušná vrstva v rámci dolu Bílina), **(iii)** LMA index (Royer a kol., 2007a), **(iv)** typ poškození (DT, FFG), dle typizace (Labandeira a kol., 2007), a **(v)** příslušnost k jednomu ze tří biotopů. Z hlediska množství jednotlivých kusů se však jako relevantní ve věci statistického zpracování získaných dat jeví pouze horizonty dva, a to sice deltový písčité (DSH) a jílovité jezerní (LCH). Nálezy z vrstev reprezentujících jílovité říční horizont (CSH) jsou málo zastoupeny a nehodí se tudíž ke komparativním studiím v rámci jednotlivých horizontů i mezi nimi. Na zkoumaných vzorcích bylo diagnostikováno 7 resp. 8 funkčně potravních skupin, a to dutinový žír (*Hole feeding*), okrajový žír (*Margin feeding*), povrchový žír (*Surface feeding*), kostrový žír (*Skeletonization*), tvorba hálek (*Galling*), minující žír (*Mining*), tvorba vpichu s následným sáním (*Piercing and sucking*) a kladení vajíček

(*Oviposition*), reprezentovaných celkem 60 distinktními typy poškození (*Damage Types*) z 223 možných (Labandeira a kol., 2007 a následné vydání v přípravě). Tvorba vpichu a následné sání (*Piercing and sucking*) se vyskytla jen v jednom jediném případě, v rámci DSH. Řada typů poškození jeví vysokou specifitu co do tvaru a lokalizace, a v budoucnu by proto bylo možné v některých případech určit i pravděpodobného původce. Kromě poškození rostlinných pletiv v důsledku herbivorních interakcí, byly učiněny i velmi zajímavé nálezy houbových interakcí, mezi které patří velmi dobře zachované pyrenomycety třídy Ascomycetes na kůře neidentifikovatelného rostlinného taxonu. Mezi interakce nemající herbivorní charakter náleží rovněž nález pravděpodobné ovipozice hmyzu z řádu Odonata (Zygoptera) na listu vrby *Salix haidingeri* a podobný nález neidentifikovatelného původce na listu dubu *Quercus rhenana*.

3.2.2 Stanovení LMA (*Leaf mass per area*)

Základní údaje pro výpočet hmotnosti na plochu listu (LMA) byly získány měřením šířky petiolu a plochy listu na digitálních fotografiích kompresních fosilií listů, splňujících následující kritéria. List musel mít kompletní petiolus se zřetelnými okraji a musel mít nepřerušené spojení s listem. Čepel listu měla být pokud možno intaktní, pokud chyběla část, například v důsledku okusu, musel být kompletní obrys listu snadno zrekonstruovatelný. Samotné měření probíhalo pomocí aplikace Image J (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>). Pro stanovení vlastní hmotnosti na plochu listu u jednotlivých fosilií, byl použit výpočet podle protokolu Royer a kol. (2007). Nakonec byl spočítán průměr LMA spolu s příslušným intervalem spolehlivosti pro každý taxon z obou horizontů zvlášť a průměr ze všech taxonů v každém z obou horizontů.

3.2.3 Kvantitativní analýza dat – konstrukce „rarefakčních“ křivek

Základním úkolem kvantitativní analýzy bylo srovnání diverzity rostlinných taxonů, typů poškození a funkčně potravních skupin mezi jednotlivými horizonty. Událo se tak (i) na základě kompletních datových souborů a (ii) na základě datových souborů taxonů, které byly paritně zastoupeny 25 a více kusy v obou horizontech. Vzhledem k závislosti diverzity na velikosti vzorku, bylo pro toto srovnání využito dvou metod, (i) modifikované metody rarefakce (*Resampling without replacement*; Wappler, 2010) a (ii) empirické konstrukce akumulčních křivek („*Resampling with replacement*“; Gotelli a Colwell, 2001; Colwell a kol., 2004), které tuto skutečnost zohledňují.

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Modifikované rarefakční křivky (Wappler, 2010) jsou založeny na opakovaných náhodných výběrech daného počtu fosilií ze základního souboru a následných stanoveních diverzity v takto vzniklých nových vzorcích. Tato výpočetně náročná iterativní procedura byla zvolena, protože fosilie se stopami po žíru hmyzu nepředstavují klasický objekt pro rarefakční metodu v její původní podobě (viz např. Hurlbert 1971, Tipper 1979). Základní jednotka (tj. 1 kompresní fosilie listu) může nést nulu, jedno či více (v případě zkoumaných dat až čtyři) rozdílných poškození, zatímco při klasickém výpočtu rarifikovaných hodnot se předpokládá, že základní jednotka nese právě jednu informaci. Z technického hlediska bylo bráno pro každou velikost rarifikovaného vzorku 5000 iterací výše popsané procedury.

Výše popsaná metoda modifikovaných rarefakčních křivek je však zatížena artefaktem zmenšujícího se rozptylu v náhodně vygenerovaných výběrech, blíží-li se velikost výběru velikosti základního souboru (Coleman 1981), neboť vychází z náhodných výběrů bez opakování resp. nahrazování. Naopak výhodou metody je realistický odhad očekávané diversity pro danou velikost výběru. Variabilita výběrů je navíc ve středních částech rarefakčních křivek relativně stabilizovaná a málo zatížená výše zmiňovaným artefaktem. Tyto úseky byly proto vybrány pro srovnání.

Pro posouzení rozdílu míry diverzity všech typů poškození, specializovaných typů poškození, hálek, min a funkčně potravních skupin, byla vybrána hodnota rarifikovaná na (i) počet 400 listů a (ii) na počet 100 vlastních výskytů v případě všech typů poškození, na počet 50 vlastních výskytů v případě specializovaných typů poškození, na počet 20 vlastních výskytů v případě hálek a na počet pět vlastních výskytů v případě min. U taxonů zastoupených v obou horizontech 25 a více fosiliemi byla míra diverzity všech výše uvedených kategorií rarifikována na počet 25 listů, resp. na počet pět vlastních výskytů.

Za účelem statistického zpracování byla analogická data získána i metodou tvorby tzv. akumulčních křivek (Gotelli a Colwell, 2001) spočívající v náhodných výběrech s opakováním („*Resampling with replacement*“). Tato metoda sice poněkud podhodnocuje odhadnutou střední hodnotu diverzity, avšak variabilita se arbitrárně nezmenšuje s rostoucím poměrem velikosti výběru k základnímu souboru jako u modifikovaných rarefakčních křivek, a tudíž lze srovnávat i rarifikované diverzity vyšší než 1/10 základního souboru (Heck et al. 1975). Pro konstrukci akumulčních křivek a zjištění směrodatné odchylky střední hodnoty touto metodou bylo bráno vždy 2000 iterací pro každý bod křivky.

Pro stanovení diverzit sledovaných jevů v rámci celku každého z obou horizontů začínal iterační cyklus na 20 listech, poté se počet náhodně vybíraného vzorku až do počtu 100 zvyšoval po dvaceti, od této hranice se pak až do 800 coby konečného počtu zvyšoval po

padesáti. Pro analýzy diverzity v rámci osmi taxonů se zastoupením 25 a více listů v rámci obou horizontů začínal první iterační cyklus na počtu pěti kusů náhodného vzorku, ten se o stejný počet postupně zvyšoval do padesáti, a poté po deseti do konečných devadesáti. Pro konkrétní druh a horizont však nikdy nebyl přesáhnout reálný počet fosilií.

Veškeré analýzy dat využívaly statistické prostředí programovacího jazyka R, verze 2.10.0 (R Development Core Team, 2009), některé procedury využívaly kromě základních balíčků (*Package*) také balíček Vegan (Oksanen a kol. 2010) a balíček Design (Harell 2009).

3.2.4 Kvantitativní analýza dat – testování hypotéz

Statistické hypotézy byly formulovány a testovány v těchto následujících kategoriích vzájemného srovnávání zkoumaných horizontů: **(i)** srovnání z hlediska celkového podílu poškozených listů v souboru, dále porovnání podílu listů zasažených jedním a více typy různých poškození, srovnání z hlediska poměrů listů nesoucích typy poškození náležejících k odlišným funkčně potravním skupinám a rovněž srovnání z hlediska procentuální míry zasažení listů typy poškození v rámci vzájemně si odpovídajících funkčně potravních skupin; **(ii)** srovnání diverzity hostitelských rostlin (**y**) při zastoupení všech diagnostikovaných taxonů, (**yy**) při zastoupení pouze jednoznačně určených druhů a (**yyy**) při zastoupení všech jednoznačně určených rodů; **(iii)** Srovnání diverzity typů poškození vztažené na daný počet fosilií mezi horizonty jako celky a mezi horizonty zastoupenými taxony, vyskytujícími se v počtu listů 25 a více v obou horizontech a separace vlivu horizontu a vlivu autekologie jednotlivých druhů rostlin, a to pro: (**y**) všechny typy poškození (DT), (**yy**) specializované typy poškození, (**yyy**) hálky, (**yyyy**) minový žír a (**yyyyy**) zastoupené funkčně potravní skupiny (FFG); **(iv)** Srovnání diverzity typů poškození vztažené na počet výskytu příslušných typů poškození dané kategorie mezi horizonty jako celky a mezi horizonty zastoupenými taxony, vyskytujícími se v počtu listů 25 a více v obou horizontech a separace vlivu horizontu a vlivu autekologie jednotlivých druhů rostlin, a to pro: (**y**) všechny typy poškození (DT), (**yy**) specializované typy poškození, (**yyy**) pro hálky a (**yyyy**) zastoupené funkčně potravní skupiny (FFG); a nakonec **(v)** Stanovení vlivu LMA na procentuální podíl listů zasažených typy poškození z odlišných funkčně potravních skupin v rámci obou horizontů.

3.2.4.1 Používané datové matice

Pro většinu analýz byly využívány dvě datové matice, a to celková matice horizontů DSH a LCH a matice obsahující pouze druhy, které byly zastoupeny v obou horizontech alespoň 25 fosiliemi. Celková matice byla využívána pro hrubé porovnávání horizontů mezi sebou.

Matice s osmi nejčastějšími druhy byla využita v analýzách, při kterých byla snaha separovat vliv druhového složení daného horizontu od jeho ostatních vlastností. Obě tyto matice jako řádky obsahovaly jednotlivé fosílie. Ve sloupcích se pak jednak vyskytovaly jednotlivé zakódované typy poškození (DT, 223 sloupců) a přítomné funkčně potravní skupiny (FFG, 8 sloupců). Pro analýzy diverzity specializovaných typů poškození, diverzity hálek a diverzity min byl z matic vybírány pouze odpovídající poškození (Tabulka č. 19).

Pro některé analýzy (srovnání diverzity rostlinných taxonů, analýza vlivu LMA na přítomnost jednotlivých FFG) byly využívány další za tímto účelem z primárních dat zkonstruované matice. V případě srovnání diverzity rostlinných taxonů se jednalo o matici, z níž byly vyloučeny všechny sporně a nedostatečně určené taxony (Tabulka č. 18). Pro testování vlivu LMA byly zahrnuty všechny taxony zastoupené alespoň v jednom horizontu 25 a více fosíliemi. Tyto matice obsahovaly analogické sloupce jako dvě základní vypracované matice.

3.2.4.2 Použité statistické testy

Pro jednoduchá srovnání mezi horizonty, kde základní jednotkou byly listy, tj. pro všechna srovnání z kategorie (i) byl použit klasický chí-kvadrát test. Situace, kdy některé z očekávaných hodnot byly nižší než pět, byly ošetřeny paralelním testem za pomoci zobecněného lineárního modelu s Poissonovým rozdělením. V případě, že oba testy dávaly kvalitativně stejný výsledek (stalo se tak ve všech sporných případech), bylo shledáno, že nízké očekávané hodnoty a související porušení předpokladu spojitosti nevede k falešně signifikantním výsledkům. Dále pak byly uváděny pouze výsledky chí-kvadrát testů.

Testy týkající se otázek diverzity, tedy z kategorií (ii) – (iv) a testy týkající se separace vlivu mezidruhové variability v míře diverzity u jednotlivých taxonů a vlastního vlivu horizontu či separace vlivu LMA a jednotlivých horizontů, tj. testy zahrnující více než jeden faktor, byly řešeny pomocí zobecněných lineárních modelů binomiální rodiny. V případě přílišného rozptylu v datech (tj. tzv. *overdispersion*) byl aplikován na místo binomiálního modelu model kvazibinomiální a s tím souvisela změna v používání F-statistiky na místo chí-kvadrát statistiky při tvorbě výsledné tabulky analýzy deviance z kvazibinomiálního modelu (cf. Crawley 2007). Tyto případy nastaly pouze u příslušných analýz týkajících se kategorie (v). U všech modelů byly také zkoumány regresní diagnostické grafy, přičemž bylo zkoumáno především dodržení předpokladů normality reziduálů, homogenity variance a vztahu váhy jednotlivých bodů a velikosti jejich příslušných reziduálů, tj. splnění kritéria Cookovy vzdálenosti < 1 . V případě, že poslední jmenovaný předpoklad byl porušen, byl vytvořen

i další model, kde byla problematická pozorování vyloučena a oba modely byly kvalitativně srovnány, tj. zejména po stránce signifikancí a po stránce znamének a velikosti jednotlivých regresních koeficientů (rovněž byly opět zkoumány i regresní, diagnostické grafy; cf. Crawley 2007). U modelů zahrnujících faktor příslušnosti k druhu i faktor příslušnosti k horizontu byl vždy na prvním místě v modelové rovnici faktor druhu a teprve následně faktor příslušnosti k horizontu, tj. byl zkoumán čistý vliv horizontu po faktickém odstranění vlivu druhu jakožto kovariáty.

Binomiální testy byly zvoleny z důvodu, že maximální diverzita odlišných typů poškození hmyzem je shora omezena (Labandeira a kol., 2007). To bylo odpovídajícím způsobem zohledněno volbou zobecněného lineárního modelu binomiální rodiny, kdy za maximální diverzitu bylo vzato množství odpovídajících kategorií, tj. pro všechna poškození 223, pro specializované poškození 137, pro tvorbu hálek 53, pro diverzitu minujícího žíru 51 a pro počet zastoupených funkčně potravních skupin 8.

Odpovědní proměnné pro testy týkající se otázek diverzity byly sestaveny podle následující úvahy a postupu. Je potřeba testovat dvě akumulční křivky, zda jsou statisticky od sebe odlišné. Tipper (1979) se přimlouvá za srovnávání rarefakčních křivek v paleoekologické praxi na bázi srovnání všech odpovídajících dvojic bodů, přičemž toto má platit zejména kříží-li se srovnávané rarefakční křivky (což je nejčastěji způsobeno rozdílnými ekvibilitami obou společenstev). Nenavrhuje však bohužel žádný proveditelný test, mimo jiné proto, že existuje diskutovaný artefakt zmenšujících se směrodatných odchylek (Coleman, 1981). Byl proto učiněn pokus tento problém alespoň z části vyřešit otestováním rozdílu křivek na vybraných bodech při použití jednotlivých iterací jako opakování. Při konstrukci odpovědní proměnné je potřeba stanovit přijatelným způsobem velikost výběru (tj. v kterém bodě křivky probíhá srovnání) a počet použitých iterací, z nichž vytvoříme opakování pro dané srovnání. Rovněž bylo třeba také odpovídajícím způsobem ošetřit sílu testu, aby odpovídala dostupným datům. Variabilita podél akumulční křivky zprvu výrazně narůstá se zvětšujícím se vzorkem a později se stabilizuje poté, co velikost taženého vzorku fosilií je již dostatečně velká ve srovnání s počtem druhů obsaženým v základním souboru. Pro srovnání proto byly zvoleny vždy takové body, kde již byla variance dostatečně stabilizovaná. Počet použitých iterací byl následně odvozoován ze zvolené velikosti výběru a požadavku adekvátní síly testu. Je pochopitelné, že pokud by bylo užito všech 2000 iterací vygenerovaných pro sestavení akumulční křivky, byla by síla testu neúměrně vysoká, naopak pouze s jedním opakováním pro každý horizont by došlo ke ztrátě velkého množství shromážděných dat (a navíc by test ani nebyl technicky možný). Jako konzervativní řešení se

proto jevíl takový počet iterací, který vynásobený zvolenou velikostí vzorku byl nižší nebo roven velikosti odpovídajícího základního souboru pro bohatší z obou horizontů.

V případě testování rozdílu taxonomické diverzity mezi oběma horizonty tak byly užity její hodnoty rarifikované na jedno sto fosílií z dvaceti opakování iteračního cyklu. V případě testování diverzity vybraných kategorií poškození (to jest všech typů poškození, funkčně potravních skupin, specializovaných typů poškození, tvorby hálek a minujícího žíru) rarifikovaných na počet listů byly zvoleny v rámci srovnání horizontů jako celku rovněž její hodnoty rarifikované na jedno sto fosílií z dvaceti iterací a v rámci srovnání horizontů pouze v zastoupení taxonů s četností 25 a více pak její hodnoty rarifikované na 25 fosílií z pěti iterací. Při testování rozdílu diverzity vybraných kategorií poškození rarifikovaných na počet svých výskytů byly voleny pokaždé jiné kombinace velikosti taženého vzorku a počtu iterací, tak aby nebyla přeskročena konečná velikost souboru, který je v tomto případě tvořen množinou všech výskytů poškození dané kategorie v příslušném horizontu. V průběhu testování rozdílu v diverzitě typů poškození rarifikované na počet jejich výskytů v rámci horizontů jako celku bylo ve všech případech jednotlivých kategorií užito její míry rarifikované na 20 výskytů z 5 iterací. Při testování diverzity rarifikované na počet výskytů u všech výše uvedených kategorií poškození v rámci horizontů zastoupených pouze taxony s výskytem 25 a více fosílií bylo užito její míry rarifikované na pět výskytů z pěti iterací. Minový žir nebyl pro své velmi nízké zastoupení v obou případech testován.

Množství variability vysvětlené signifikantními faktory v modelech bylo stanovováno za pomoci Nagelkerkeho determinačního koeficientu (Nagelkerke, 1991). U zobecněných lineárních modelů však nelze pojmout variabilitu v její klasické definici z analýzy variance či lineární regrese, nýbrž je třeba vzít v úvahu koncept tzv. deviance, stejně jako skutečnost, že náhodné proměnné sledující Poissonovo či binomické rozdělení by měly vždy „obsahovat“ určitou residuální variabilitu, která by se v jednotkách deviance měla rovnat přibližně residuálnímu počtu stupňů volnosti (cf. Crawley, 2007). Z důvodů výše uvedených okolností má proto v případě výpočtu procenta vysvětlené variability smysl spíše uvažovat v relativních pojmech významnosti či nevýznamnosti faktoru. Nagelkerkeho R^2 bylo počítáno za pomoci balíčku Design (Harrell, 2009) v rámci statistického prostředí R.

Výstupy výše uvedených statistických testů jsou k dispozici na přiloženém datovém nosiči (DVD), jenž je součástí předkládané diplomové práce.

4 Výsledky

4.1 Jílovitý jezerní horizont – LCH

Studovaný soubor dvouděložných rostlin z LCH reprezentuje celkem 1260 kompresních fosílií listů. Z nich 1226 bylo zařazeno do 46 separátních taxonomických entit náležejících ke třinácti čeledím (viz. Tabulka č. 1). Neidentifikovaných zůstalo 34 otisků fosilních listů. Z celkového počtu jich 220 (17,5 %) vykazuje diagnostikovatelný typ poškození a tedy přítomnost alespoň jedné funkčně potravní skupiny. Na poškozených listech je zaznamenáno celkem 257 separátních výskytů poškození, které představují dohromady 33 odlišných typů. Z funkčně potravních skupin jsou nejčastěji zastoupeny tvorba hálek (*Galling*), reprezentovaná celkem 11 odlišnými typy, a okrajový žír (*Margin feeding*), obě vykazující shodných 88 výskytů v rámci LCH souboru. Následuje dutinový žír (*Hole feeding*) se 63 výskytů. Kostrový žír (*Skeletonization*), a minující žír (*Mining*), zastoupený čtyřmi distinktními typy, se již vyskytují jen v devíti, resp. v šesti případech poškození. Nejméně četné zastoupení v rámci sledovaných funkčně potravních skupin vykazují shodně povrchový žír (*Surface feeding*) a tvorba vpichu s následným sáním (*Piercing and sucking*), a to po jednom výskytu. Relativní hojnost výskytů (100), vykazuje sběrná skupina specializovaných typů poškození, reprezentovaná 18 odlišnými typy. Tato skupina, jdoucí napříč spektrem funkčně potravních skupin, zahrnuje typy vyskytující se jen na určitém okruhu rostlinných hostitelů v daném souboru. Většina otisků listů vykazujících nějaký typ interakce (85,5 %) nese jen jeden typ poškození, 12,3 % poškozených listů vykazuje přítomnost dvou typů poškození a jen 2,3 % poškozených listů má tři typy poškození. Relativně velmi vzácná je přítomnost více typů poškození z jedné funkčně potravní skupiny. Listy třinácti rostlinných druhů souboru nevykazují žádný typ poškození, jedná se však o početně velmi slabě zastoupené taxony. To samé platí i o taxonech, které naopak vykazují 100 % poškozených listů. Nejhojnějším taxonem v tomto souvrství je olše *Alnus julianiformis* z čeledi Betulaceae s téměř 23 % zastoupením, vykazující též největší diverzitu poškození (11 typů), následována třemi velmi početnými taxony z čeledi Lauraceae – *Daphnogene polymorpha* (17,8 %, 7 typů), Lauraceae gen. et sp. indet a *Laurophyllum* sp. Oba nejpočetnější taxony vykazují přítom i velmi podobné procento poškozených listů (13,1 % resp. 13,4 %). Z taxonů zastoupených počtu 25 a vyšším, mají nejvyšší procento poškozených listů stálezelený bažinný dub *Quercus rhenana* (Fagaceae) a *Myrica* sp., s 38,7 % resp. 31,6 % poškozených listů. Následuje *Laurophyllum saxonicum*, které má 28,9 % poškozených listů. Z taxonů

DIPLOMOVÁ PRÁCE

s výskytem nad 10 fosilií vykazuje nejvyšší míru poškození *Laurophyllum pseudoprinceps* (42,8 %). Z početnějších taxonů jeví nejnižší míru a diverzitu poškození tupela *Nyssa haidingeri* (46 listů), s pouhými 4,3 % poškozených listů a dvěma odlišnými typy poškození.

Tabulka č. 1: Přehled jednotlivých rostlinných taxonů zastoupených v jílovitém jezerním horizontu (LCH), spolu s frekvencí a diverzitou jejich poškození.

Čeď (Familia)	Druh nebo rod (Species, genus)	Počet listů	Procento poškozených	Počet typů poškození	Zastoupené typy poškození
Berberidaceae	<i>Berberis berberidifolia</i>	1	100	1	13
Betulaceae	<i>Alnus gaudinii</i>	7	14,3	1	41
	<i>Alnus julianiformis</i>	289	13,1	11	2,3,4,5,12,14,32,33,34,57,110
	<i>Alnus</i> sp.	13	7,7	1	2
	cf. <i>Alnus</i> sp.	2	100	3	2,5,14
	<i>Betula</i> sp.	2	50	1	13
Ebenaceae	<i>Diospyros brachycephala</i>	1	100	1	12
Fabaceae	Leguminosae gen. et sp. indet.	1	0	0	
	<i>Leguminosites</i> sp. div.	4	25	1	53
	<i>Podocarpium podocarpum</i>	1	0	0	
	<i>Wisteria</i> aff. <i>fallax</i>	1	100	1	5
Fagaceae	<i>Quercus rhenana</i>	31	38,7	9	2,12,17,33,76,84,90,201,215
	<i>Trigobalanopsis rhamnoides</i>	2	0	0	
Juglandaceae	<i>Carya</i> sp.	6	0	0	
	<i>Engelhardia orsbergensis</i>	4	0	0	
	<i>Juglans acuminata</i>	3	0	0	
Lauraceae	<i>Daphnogene polymorpha</i>	224	13,1	11	2,5,12,32,33,41,110
	Lauraceae gen. et sp. indet.	175	17,1	10	1,2,3,12,14,15,16,32,33,49
	<i>Laurophyllum pseudoprinceps</i>	14	42,8	4	12,14,32,33
	<i>Laurophyllum saxonicum</i>	38	28,9	7	2,5,12,16,32,33,34
	<i>Laurophyllum</i> sp.	84	21,4	8	1,2,12,14,32,33,117,145
Lythraceae	<i>Decodon gibbosus</i>	6	33,3	2	12,14
Magnoliaceae	<i>Magnolia</i> sp.	1	0	0	
Myricaceae	<i>Camptonia difformis</i>	25	8	1	12
	<i>Myrica banksiaefolia</i>	6	33,3	2	12,14
	<i>Myrica intergerrima</i>	3	0	0	
	<i>Myrica lignitum</i>	38	31,6	8	2,3,8,11,12,14,41,89
	<i>Myrica</i> sp.	56	16,1	4	2,12,17,50
Nelumbonaceae	<i>Nelumbium</i> cf. <i>bruchii</i>	1	0	0	
Nyssaceae	<i>Nyssa haidingeri</i>	46	4,3	2	2,12
Oleaceae	<i>Fraxinus bilinica</i>	26	23,1	6	12,32,33,36,78,84
	<i>Fraxinus</i> sp.	3	0	0	
Rhamnaceae	<i>Paliurus tiliaefolius</i>	1	0	0	
Saliciaceae	<i>Populus zadachii</i> var. <i>brabeneci</i>	1	100	1	34
Sapindaceae	<i>Acer integrilobum</i>	1	0	0	
	<i>Acer</i> sp.	2	1	50	2
	<i>Acer tricuspidatum</i>	27	25,9	4	12,16,33,215
Theaceae	Theaceae gen. et sp. indet.	16	25	2	12
Tiliaceae	<i>Dombeopsis lobata</i>	6	0	0	
Ulmaceae	<i>Ulmus pyramidalis</i>	17	17,6	2	12,32
	<i>Ulmus</i> sp.	14	21,4	2	2,12
	<i>Zelkova zelkovifolia</i>	12	0	0	
Vitaceae	<i>Vitis stricta</i>	3	33,3	1	12
Familia incerta	Dicot. indet.	34	20,6	8	1,2,3,12,15,16,32,33
	<i>Dicotylophyllum</i> sp. div.	5	40	2	16,33
	<i>Ficus atlantidis</i>	3	33,3	1	32
	<i>Ficus truncata</i>	4	25	1	12
Celkem		1260	17,46	33	1,2,3,4,5,8,11,12,13,14,15,16,17,32,33,34,36,41,49,50,53,57,76,78,84,89,90,110,201,215

4.2 Písčítý deltový horizont – DSH

Studovaný soubor dvouděložných rostlin z DSH reprezentuje celkem 2233 kompresních fosilií listů. Z nich 2215 bylo zařazeno do 80 separátních taxonomických entit náležejících k osmadvaceti čeledím (viz. Tabulka č. 2). Neidentifikovaných zůstalo pouze 18 otisků fosilních listů. Z celkového počtu jich 571 (25,6 %) vykazuje nějaký diagnostikovatelný typ poškození a tedy přítomnost alespoň jedné funkčně potravní skupiny. Na poškozených listech je zaznamenáno celkem 745 separátních výskytů poškození, které představují dohromady 54 odlišitelných typů. Zdaleka nejčastější funkčně potravní skupinou se jeví dutinový žír (*Hole feeding*), vykazující 356 výskytů, následován okrajovým žírem (*Margin feeding*) s 230 výskyty. Víceméně shodnou frekvenci v rámci tohoto horizontu vykazují kostrový žír (*Skeletonization*) spolu s tvorbou hálek (*Galling*), se 63 resp. 61 výskyty, přičemž posledně jmenovaný vykazuje přítomnost 13 distinktních typů. Minující žír (*Mining*) se vyskytuje ve 23 případech a je zastoupen 11 odlišnými typy. S nejnižší četností výskytu (9) se lze setkat u povrchového žíru (*Surface feeding*). Nebyl potvrzen žádný výskyt tvorby vpichu s následným sáním (*Piercing and sucking*). Relativně malý počet výskytů, pouhých 106, avšak s poměrně vysokou diverzitou (33 odlišných typů), vykazuje sběrná skupina specializovaných typů poškození. Jen jeden typ poškození nese 73,9 % poškozených listů, u 22,5 % poškozených listů se vyskytují dva typy poškození, tři různé typy poškození se nacházejí již jen u 2,6 % poškozených listů a čtyři typy má na sobě pouhých 0,9 % poškozených listů. Bez poškození jsou listy náležící jedenácti rostlinným druhům, naopak 100% poškození vykazuje pět taxonů⁶. Četnost výskytu všech typů poškození na pěti nejhojnějších hostitelských rostlinných taxonech, reprezentovaných celou čtvrtinou všech nalezených listů, představuje více než 30 % z celkového počtu typů poškození doložených z DSH. Z individuálních taxonů je nejhojnější *Alnus julianiformis*, který reprezentuje 7,4 % nálezů na lokalitě a současně patří i k těm více poškozeným – 31,9 % poškozených listů. Rovněž zaznamenaná diverzita 19 odlišných typů poškození je v jeho případě nejvyšší v celém souboru. Druhý v pořadí nejpočetněji zastoupený taxon, *Ulmus pyramidalis* (5,3 %), vykazuje značně menší jak procento poškozených listů (14,4 %), tak absolutní diverzitu typů poškození (8). Další tři svým zastoupením značně vyrovnané taxony, *Acer tricuspidatum* (4,1 %), *Nyssa haidingeri* (3,9 %) a *Alnus gaudini* (3,8 %) vykazují i podobnou míru poškození listů (27,5 %; 20,7 % a 28,2 %). Nejvyšší míru poškození má z relativně hojně zastoupených taxonů (25 a více) *Populus zaddachii* var. *brabenecii* (37 listů) s 56,8 % poškozených listů, a spolu

⁶ Stejně jako v případě LCH se jedná o počtem listů velmi slabě zastoupené druhy (<13 kusů).

DIPLOMOVÁ PRÁCE

s tupelou *Nyssa haidingeri* i druhou nejvyšší diverzitu různých typů poškození (15). Poté následují *Betula* sp. a *Decodon gibbosus*, s téměř stejným podílem poškozených listů (40,6 % a 39,4 %) a diverzitou typů poškození (7 resp. 9). Na opačném konci stojí *Rosa europea* (37 listů) s pouhými 7,4 % poškození a zároveň jeho nízkou diverzitou (dva typy). Celkem hojně se vyskytující (45 listů) *Camptonia difformis* se 13,3 % poškozených listů vykazuje z početně významněji zastoupených taxonů vůbec nejnižší diverzitu typů poškození, pouze jedno jediné.

Tabulka č. 2: Přehled jednotlivých rostlinných taxonů zastoupených v písčitém deltovém horizontu (DSH), spolu s frekvencí a diverzitou jejich poškození.

Čeleď (Familia)	Druh nebo rod (Species, genus)	Počet listů	Procento poškozených	Počet typů poškození	Zastoupené typy poškození
Anacardiaceae	<i>Rhus noeggerathii</i>	1	100	1	78
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia</i> sp.	2	50	2	2,3
Berberidaceae	<i>Berberis berberidifolia</i>	55	14.5	7	2,3,12,13,14,16,39
	<i>Mahonia bilinica</i>	1	0	0	
Betulaceae	<i>Alnus gaudinii</i>	85	28.2	13	1,2,3,12,14,16,20,33,57,85 90,145,153
	<i>Alnus julianiformis</i>	166	31.9	19	1,2,3,4,5,7,8,11,12,13,14,15,16, 33,36,57,105,110,143
	cf. <i>Alnus</i> sp.	31	6	19.4	1,2,3,4,5,16
	<i>Alnus menzelli</i>	15	20	3	1,3,62
	<i>Betula</i> sp.	32	40.6	7	1,2,3,11,12,14,16
	<i>Carpinus grandis</i>	15	33.3	4	2,11,12,15
	<i>Carpinus</i> sp.	13	23.1	3	1,2,12
Celticidae	<i>Celtis japedi</i>	3	33.3	2	2,12
Cercidiphyllaceae	<i>Cercidiphyllum crenatum</i>	32	15.6	5	2,3,11,12,33
Ebenaceae	<i>Diospyros brachycephala</i>	4	0	0	
Fabaceae	Leguminosae gen. et sp. indet.	51	19.6	6	1,2,3,12,14,25
	<i>Leguminosites</i> sp. div.	6	0	0	
	<i>Podocarpium podocarpum</i>	64	12.5	8	2,3,12,14,16,29,33,143
	<i>Wisteria</i> aff. <i>fallax</i>	13	7.7	1	3
Fagaceae	<i>Quercus rhenana</i>	33	24.2	8	1,2,5,12,14,32,41,171
	<i>Trigonobalanopsis rhamnoides</i>	1	100	1	12
Hammamelidaceae	<i>Liquidambar europea</i>	53	26.4	7	2,3,12,14,16,36,38
	<i>Parrotia pristina</i>	66	30.3	9	1,2,3,5,8,11,12,16,30
Juglandaceae	<i>Carya</i> cf. <i>costata</i>	23	56.5	9	1,2,3,12,16,17,32,36,37
	<i>Carya serrifolia</i>	1	0	0	
	<i>Carya</i> sp.	60	43.3	10	2,3,11,12,14,16,32,110,145,163
	<i>Engelhardia orsbergensis</i>	17	11.8	3	2,12,14
	Juglandaceae gen. et sp. indet.	3	66.7	2	2,16
	<i>Juglans acuminata</i>	19	26.3	4	5,12,16,32
Lauraceae	<i>Daphnogene polymorpha</i>	83	22.9	11	1,2,3,4,8,12,15,16,32,80,81
	<i>Daphnogene</i> sp.	7	28.6	2	2,12
	Lauraceae gen. et sp. indet.	78	14.1	8	2,3,5,12,13,14,15,63
	<i>Laurophyllum pseudoprinceps</i>	11	36.4	3	2,12,16
	<i>Laurophyllum saxonicum</i>	3	0	0	
	<i>Laurophyllum</i> sp.	7	14.3	2	5,171
Lythraceae	<i>Decodon gibbosus</i>	33	39.4	9	2,5,12,14,16,31,33,49,110
Magnoliaceae	<i>Magnolia</i> sp.	23	26.1	3	4,12,14
Myriaceae	<i>Camptonia difformis</i>	45	13.3	1	12
	<i>Myrica lignitum</i>	18	27.8	3	2,11,34
	<i>Myrica integerrima</i>	7	28.6	1	12
Nyssaceae	<i>Nyssa haidingeri</i>	87	20.7	15	1,2,3,4,5,9,11,12,14,15,16,21, 24,34,78
Nelumbonaceae	<i>Nelumbium</i> cf. <i>bruchii</i>	1	0	0	
Oleaceae	<i>Fraxinus bilinica</i>	49	30.6	10	1,2,3,11,12,17,32,34,80,144
Platanaceae	<i>Platanus neptuni</i>	16	37.5	4	1,2,12,16
Rhamnaceae	<i>Berchemia multinervis</i>	20	30	6	2,12,13,15,16,143
	<i>Paliurus tiliaefolius</i>	36	19.4	4	1,2,3,12
Rosaceae	<i>Crataegus</i> sp.	7	0	0	
	<i>Rosa europea</i>	27	7.4	2	3,8
	Rosaceae gen. et sp. indet.	5	0	0	
	<i>Rubus merianii</i>	25	16	5	2,3,12,14,63

DIPLOMOVÁ PRÁCE

	<i>Rubus vrsovicensis</i>	3	100	2	3,4
	<i>Sorbus</i> sp.	1	0	0	
Saliciaceae	<i>Populus populina</i>	29	31	5	2,3,5,12,15
	<i>Populus zaddachii</i> var. <i>brabencii</i>	37	56,8	15	1,2,3,8,9,11,12,14,16 17,25,33,36,51,163
	<i>Salix haidingeri</i>	46	32,6	11	1,2,12,14,16,25,36,78,79,80
	<i>Salix</i> sp.	15	26,7	4	1,8,14,36
	<i>Salix varians</i>	7	14,3	1	16
Sapindaceae	<i>Acer angustilobum</i>	35	28,6	6	1,2,4,16,32,201
	<i>Acer integerrimum</i>	28	17,9	6	2,3,12,16,32,164
	<i>Acer</i> sp.	10	10	1	14
	<i>Acer tricuspidatum</i>	91	27,5	11	1,2,3,5,8,12,14,16,25,36,60
	Sapindaceae gen. et sp. indet.	15	33,3	5	2,3,17,41,143
	<i>Sapindus falcifolius</i>	27	14,8	4	3,5,12,16
Simaroubaceae	<i>Ailanthus</i> sp.	1	100	1	33
Theaceae	<i>Gordonia</i> sp.	2	0	0	
	<i>Ternstroemites</i> sp.	59	27,1	9	2,5,8,12,14,15,16,29,145
	Theaceae gen. et sp. indet.	17	41,2	4	2,4,12,14
Tiliaceae	<i>Dombeopsis lobata</i>	14	21,4	3	2,5,16
	<i>Tilia brabencii</i>	9	44,4	3	1,2,11
Ulmaceae	<i>Ulmus pyramidalis</i>	118	14,4	8	1,2,3,12,14,16,41,78
	<i>Ulmus</i> sp.	12	16,7	4	3,5,12,41
	<i>Zelkova zelkovifolia</i>	56	17,9	7	2,3,5,12,13,14,16
Viscaceae	<i>Viscum</i> sp.	2	0	0	
Vitaceae	Cf. <i>Ampelopsis</i> sp.	7	28,6	1	5
	<i>Vitis stricta</i>	8	75	5	2,3,4,12,14
Familia incerta	Dicot. indet.	18	94,4	10	2,3,5,8,9,12,14,32,36,78
	<i>Dicotylophyllum</i> sp. div.	15	26,7	3	3,8,34
	<i>Diversiphyllum aesculapi</i>	16	12,5	3	1,2,12
	<i>Ficus truncata</i>	53	22,6	5	2,3,5,12,32
	<i>Phyllites kvacekii</i>	14	14,3	2	12,32
	<i>Phyllites nemejcii</i>	1	100	1	3
	<i>Pungiphyllum cruciatum</i>	14	14,3	2	12,111
Celkem		2233	25,57	54	1,2,3,4,5,7,8,9,11,12, 13,14,15,16,17,20,21 24,25,29,30,31,32,33 34,36,37,38,39,41,49 57,60,62,63,78,79,80 81,85,90,105,110,111, 143,144,145,153,163, 164,171,201

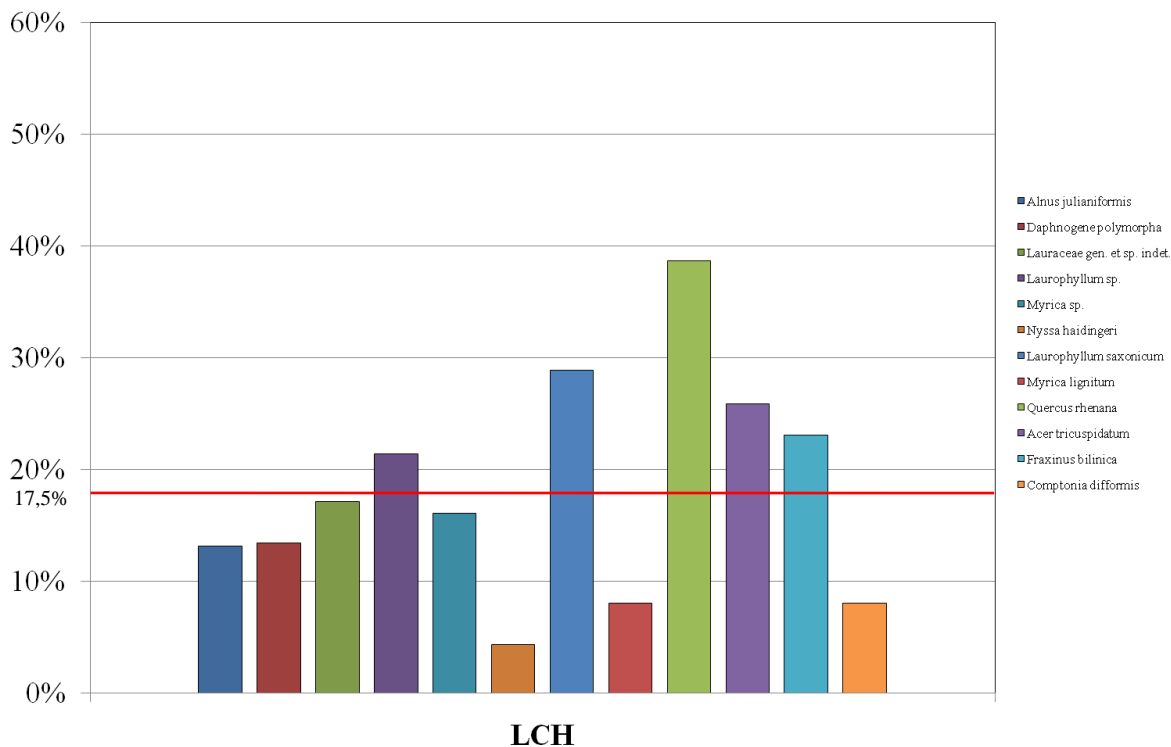
4.3 Jílovitý nadložní horizont – CSH

Pro úplnost je třeba zmínit i geologicky nejstarší jílovitý horizont z nadloží uhelné slaje, který obsahuje jen velmi málo kompresních fosilií listů a proto neumožňuje relevantní analýzu. Vzhledm k nízkému počtu vykazují přítomné taxony nereálně vysoké nebo naopak nízké úrovně poškození. Celkově je však míra i diverzita poškození v tomto relativně malém vzorku velmi vysoká.

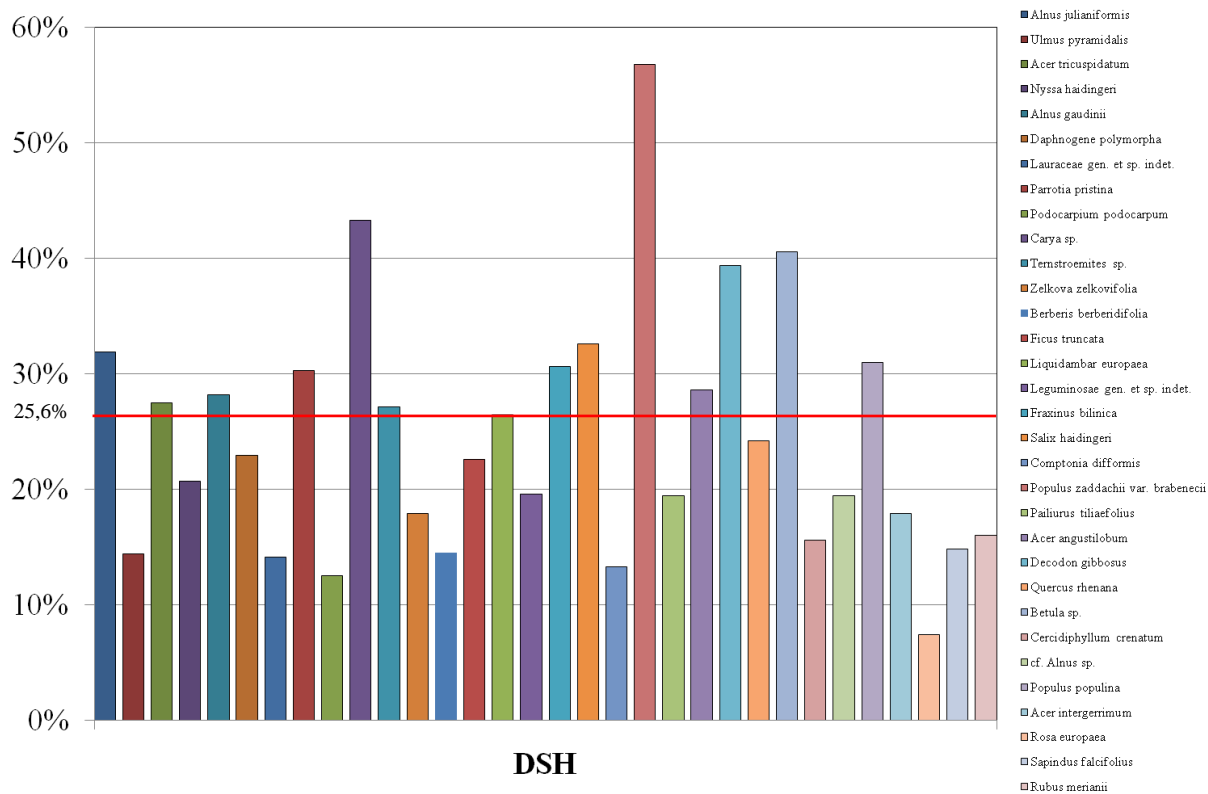
Tabulka č. 3: Přehled jednotlivých rostlinných taxonů zastoupených v jílovitém nadložním horizontu (CSH).

Čeleď (Familia)	Druh nebo rod (Species, genus)	Počet listů	Procento poškozených	Počet typů poškození	Zastoupené typy poškození
Betulaceae	<i>Alnus gaudinii</i>	2	50	2	14,145
	<i>Betula</i> sp.	2	0	0	
Cercidiphyllaceae	<i>Cercidiphyllum crenatum</i>	2	100	3	4,12,33
Juglandaceae	<i>Juglans acuminata</i>	1	100	1	9
Lythraceae	<i>Decodon gibbosus</i>	1	100	2	2,4
Rhamnaceae	<i>Berchemia multinervis</i>	1	0	0	
Theaceae	<i>Ternstroemites</i> sp.	1	0	0	
Tiliaceae	<i>Dombeopsis lobata</i>	1	100	1	16
Sapindaceae	<i>Acer tricuspidatum</i>	3	33,3	1	57
Ulmaceae	<i>Ulmus pyramidalis</i>	2	100	3	2,12,16
Celkem		16	56,25	9	2,4,9,12,14,16,33,57,145

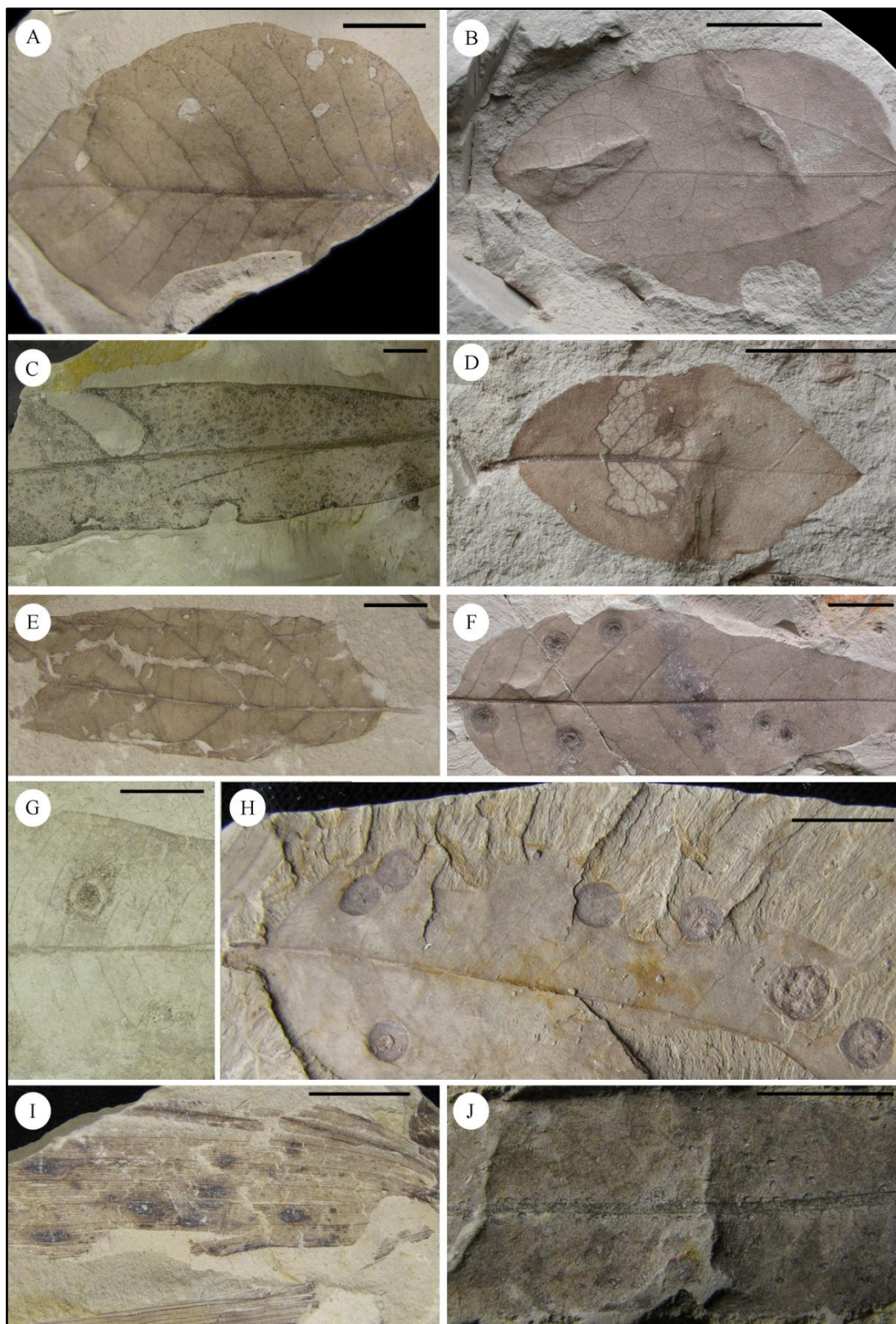
DIPLOMOVÁ PRÁCE



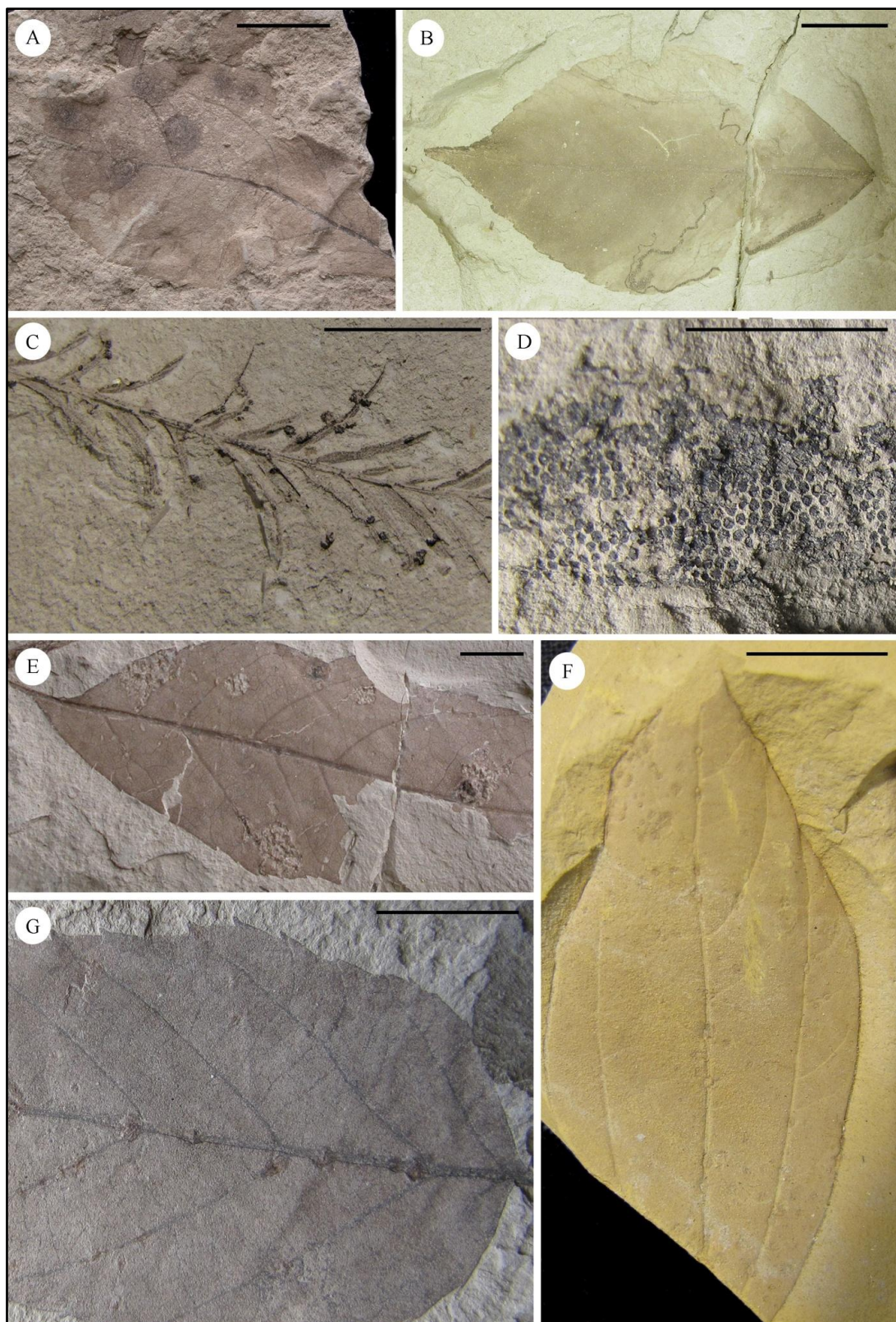
Graf č. 9: Srovnání percentuální míry poškození taxonů listnatých dřevin s výskytem ≥ 25 listů v rámci souboru LCH. Taxony jsou seřazeny zleva doprava podle míry četnosti (abundance) na lokalitě. Červená čára značí průměrnou míru percentuálního poškození listů všech rostlin souboru.



Graf č. 10: Srovnání percentuální míry poškození taxonů listnatých dřevin s výskytem ≥ 25 listů v rámci souboru DSH. Taxony jsou seřazeny zleva doprava podle míry četnosti (abundance) na lokalitě. Červená čára značí průměrnou míru percentuálního poškození listů všech rostlin souboru.



Obrázek č. 14: Příklady některých interakcí rostlin a členovců z lokalit Důl Bílina a Břešťany. **(a)** Dutinový žír – *Nyssa bilinica*, No. DB1 125; **(b)** Okrajový žír – *Cercidiphyllum crenatum*, No. ZDI 012; **(c)** Okrajový žír – *Quercus rhenana*, No. DB24 153; **(d)** Kostrový žír – *Viburnum atlanticum*, No. ZDI 041; **(e)** Povrchový žír – *Alnus julianiformis*, No. ZDI 036; **(f)** Tvorba hálek – *Fraxinus bilinica*, No. ZDI 023; **(g)** Tvorba hálek – *Decodon gibbosus*, No. ZDI 023; **(h)** Tvorba hálek – *Leguminosites* sp., No. G 7627; **(i)** Tvorba hálek – *Typha latissima*, No. DB73 104; **(j)** Ovipozice – *Salix haidingeri*, No. DB21 250. Měřítka – 10 mm.



Obrázek č. 15: Příklady interakcí rostlin a členovců (i houbových organismů) z lokalit Důl Bílina a Břešňany. (a) Tvorba hálek – *Carya* sp., No. ZDI 021 (původci z čeledi Cecidomyiidae, Diptera); (b) Míňující žír – ?*Schisandra* sp., No.DB36 186; (c) Tvorba hálek – *Taxodium dubium*, No. DB1 119; (d) Pyrenomycety (Fungi: Ascomycetes) – otisk kůry, No. DB23 394; (e) Tvorba hálek – *Fraxinus bilinca*, No. ZDI 004 (původci roztoči z nadčeledi Eriophyoidea, Acari) (f) rez (*Puccinia* sp.) – *Daphnogene polymorpha*, No. DB11 105; (g) Tvorba hálek – *Alnus julianiformis*, No. G 1680 (původci roztoči z nadčeledi Eriophyoidea, Acari). Měřítko – 10 mm.

4.4 Porovnání obou horizontů

Úvodní tabulka č. 4 stejně jako tabulka č. 20 (viz. Kap. 9 Příloha) zahrnuje souhrnná data ze všech tří horizontů. Údaje o stáří a průměrné roční teplotě mají jen orientační charakter. Důležité je zejména srovnání ohledně taxonomické diverzity hostitelských rostlin, podílu poškozených listů i proporcionálního výskytu poškození na jeden list v souboru. Velký význam pro srovnání má rovněž diverzita typů poškození, absolutní i rarifikovaná jednak na počet 400 listů souboru (kvůli možnosti srovnání výsledků rarefakce pomocí obou aplikovaných metod jsou uváděny hodnoty rarifikované na stejný počet jako v tabulce č. 20, tj. na 400 listů), jednak na počet výskytů toho samého poškození v rámci celku i jednotlivých vybraných funkčně potravních skupin. Stejně tak jsou uvedeny diverzity samotných funkčně potravních skupin i s jejich proporcionálním výskytem v obou sledovaných horizontech.

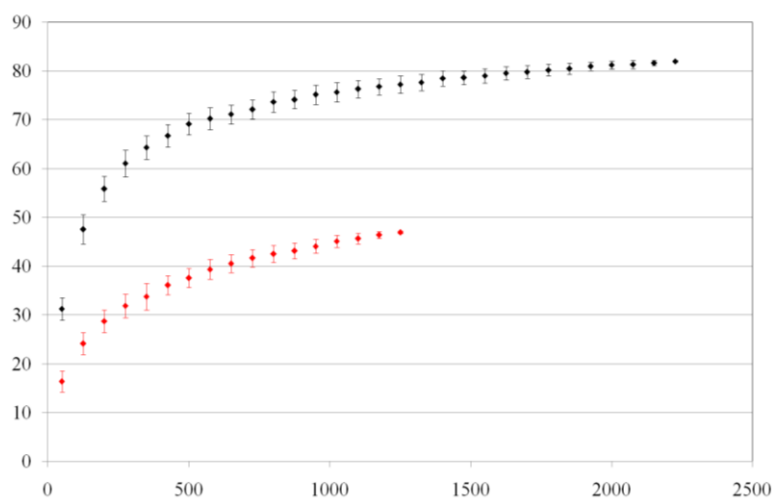
V souvislosti s rozdíly v druhovém složení obou horizontů (Tabulky č. 1 a 2) je třeba se rovněž zmínit o míře ekvitability, odvozené ze Simpsonova indexu diversity (Simpson 1949), která byla v LCH jen o něco málo nižší než v DSH (LCH – 0,902942, DSH – 0,9854299).

Tabulka č. 4

Lokalita	Souvrství	Stáří lokality (mil. let) (Kvaček a kol., 2004)	Prům. roční teplota (°C) (Teodoridis, 2006)	Počet listů	Poškozené listy		Celkový počet výskytů poškození			
					Počet	Procent				
Bilína	DSH	20,8 - 18,3	16,5±1,7	2233	571	25,6±0,92	745			
Bilína, Břešťany	LCH	20,8 - 18,3	16,5±1,7	1260	220	17,5±1,07	257			
Bilína	CSH	20,8 - 18,3	16,5±1,7	16	9	56,3±12,4	13			
Souvrství	Výskytů poškození na 1 list (proporcionálně)	Počet taxonů	Dtto rar. na 400 listů	Diverzita všech typů poškození	Dtto rar. na 400 listů	Dtto rar. na 100 výskytů				
DSH	0,334±0,001	81	65,04±2,58	54	24,76±3,04	21,76±2,62				
LCH	0,204±0,011	46	33,68±2,34	33	17,12±2,44	19,10±2,20				
CSH	0,810±0,097	10	-	9	-	-				
Souvrství	Celkový počet výskytů spec. typů poškození	Výskytů na 1 list (proporcionálně)	Celková diverzita spec. typů poškození	Dtto rar. na 400 listů	Dtto rar. na 50 výskytů					
DSH	106	0,047±0,004	33	11,72±2,36	19,85±2,10					
LCH	100	0,079±0,008	18	8,24±1,82	10,49±1,72					
CSH	3	0,181±0,097	3	-	-					
Souvrství	Celkový počet výskytů hálek	Výskytů na 1 list (proporcionálně)	Celková diverzita hálek	Dtto rar. na 400 listů	Dtto rar. na 20 výskytů					
DSH	61	0,027±0,003	13	5,99±1,50	8,05±1,25					
LCH	88	0,069±0,007	11	5,49±1,39	4,73±1,24					
CSH	2	0,125±0,083	2	-	-					
Souvrství	Celkový počet výskytů min	Výskytů na 1 list (proporcionálně)	Celková diverzita min	Dtto rar. na 400 listů	Dtto rar. na 5 výskytů					
DSH	23	0,010±0,002	11	3,00±1,30	3,60±0,88					
LCH	6	0,005±0,002	4	1,42±0,92	2,78±0,73					
CSH	0	0	0	-	-					
Souvrství	FFG celkem	Dtto rar. na 400 listů	Dutinový žír na 1 list (prop.)	Okrajový žír na 1 list (prop.)	Kostrový žír na 1 list (prop.)	Povrch. žír na 1 list (prop.)	Tvorba hálek na 1 list (prop.)	Minující žír na 1 list (prop.)	Vpich a sání na 1 list (prop.)	Kladení vajíček (prop.)
DSH	7	5,96±0,56	0,160	0,103	0,028	0,004	0,027	0,010	-	0,0004
LCH	8	5,84±0,90	0,050	0,070	0,007	0,001	0,070	0,005	0,001	0,001
CSH	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-

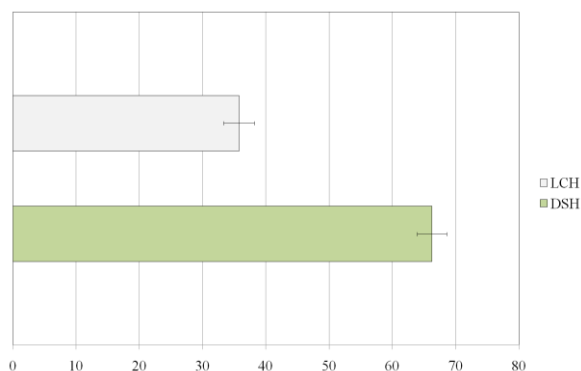
4.4.1 Porovnání diverzity rostlinných taxonů

Oba horizonty se výrazně liší nejen rozmanitostí jednotlivých rostlinných taxonů, ale i jejich proporčním zastoupením. Co do taxonomické diverzity se jeví v celkovém součtu jako výrazně chudší jílovitý jezerní horizont (LCH), 46 odlišných taxonů různé úrovně, oproti 81 v případě písčitého deltového horizontu. Vzhledem k tomu, že oba soubory zahrnují velmi rozdílné počty fosilních listů, bylo nutné užít ke stanovení očekávané taxonomické diverzity u vzájemně si velikostí odpovídajících náhodných vzorků již zmíněné modifikované rarefakční metody (tzv. *Resampling without replacement*) podle Wapplera (2010). Do tohoto



Graf č. 1: Rarefakční křivka taxonomické diverzity listnatých dřevin vzhledem k počtu kompresních fosilií. Černě deltový písčité horizont (DSH), červeně jílovitý jezerní horizont. Úsečky značí velikost směrodatné odchylky. Na svislé ose rarifikovaná diverzita (počet) taxonů, na vodorovné počet fosilií.

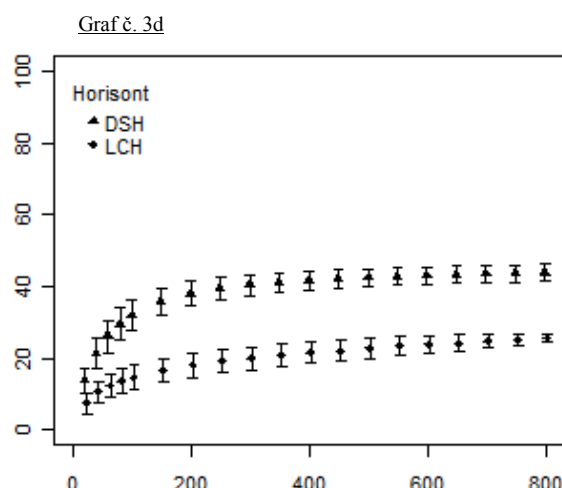
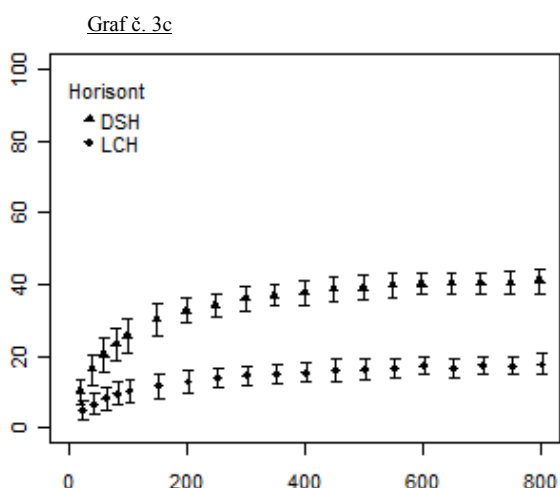
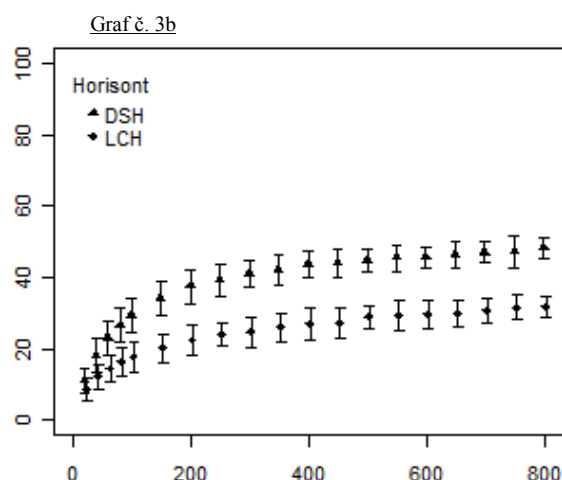
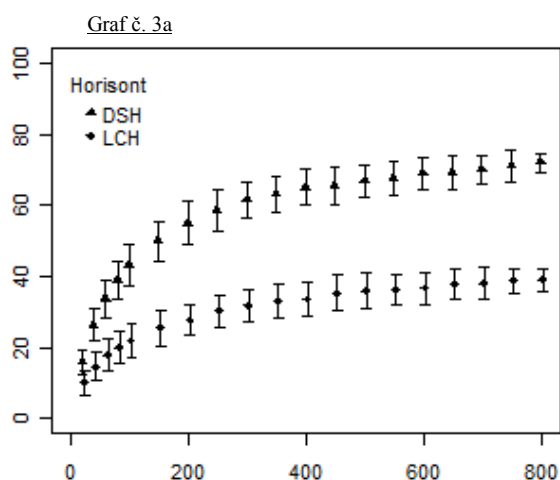
výpočtu byly zahrnuty všechny taxony uvedené v přehledových tabulkách 1 a 2, s výjimkou neidentifikovatelných dvouděložných dřevin (viz Dicot. indet.). Z výsledků bylo možné sestavit rarefakční křivky taxonomických diverzit pro oba horizonty, ze kterých lze vyčíst



Graf č. 2: Srovnání taxonomické diverzity rostlin obou horizontů rarifikované na počet 400 fosilií. Míra taxonomické diverzity LCH je 35,79±2,43 a DSH 66,29±2,33 Úsečky značí velikost směrodatné odchylky.

jejich podstatný rozdíl (Graf č. 1, 2). Toto zjištění je v souladu i s již publikovanými výsledky paleofloristických výzkumů z téže lokality (Kvaček a Teodoridis, 2007).

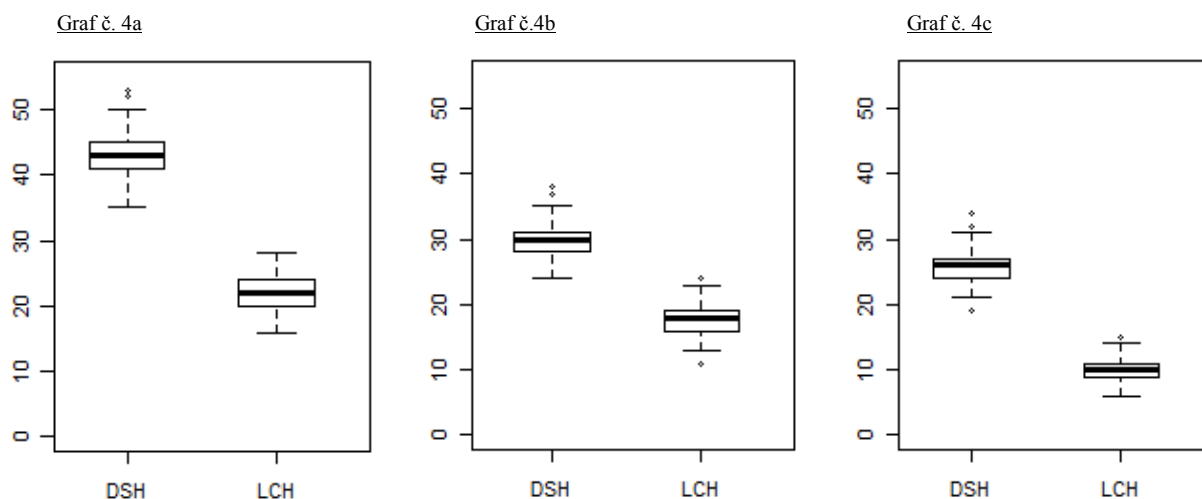
Obdobný postup, tentokrát s využitím opakovaného výběru s nahrazováním (*Resampling with replacement*), byl použit na kompletní soubory bez vyloučení „Dicot indet.“ a pak znova na oba soubory, ze kterých byly eliminovány všechny vyšší taxony než druh a neúplně určené druhy (sp. cf., sp. div., sp.). Stejná procedura pak byla aplikována i na taxony vyšší či nižší než rod. Pro srovnání je uvedena i rarefakční křivka založená na výběrech bez opakování (*Resampling without replacement*). Výsledné „rarefakční“ křivky (přesněji akumulční křivky, dále je však o nich souhrně pojednáváno jako o rarefakčních) jsou uvedeny na grafech č. 3a, b, c, d. I v těchto případech jsou vidět zjevné, byť kolísající rozdíly mezi taxonomickou diverzitou obou horizontů.



Grafy č. 3a–d: Na prvním grafu jsou rarefakční křivky při úplném zastoupení všech taxonů obou horizontů uvedených v tabulkách č 1 a 2. Na grafu č. 3b jsou rarefakční křivky pro diverzitu jednoznačně určených druhů, na grafu č 3c rarefakční křivky pro diverzitu jednoznačně určených rodů. Na grafu č. 3d jsou pak pro srovnání uvedeny rarefakční křivky pro jednoznačně určené rody získané metodou opakovaného výběru bez nahrazování. Na svislé ose uvedena diverzita (počet) příslušných taxonů, na vodorovné počet fosilií souboru. Svislé úsečky značí směrodatnou odchylku pro průměrnou míru diverzity rarifikovanou na příslušný počet fosilií.

Vyšší hodnota směrodatné odchylky taxonomické diverzity u grafu č. 3b ve srovnání s grafem č. 3c je dána především vyšší variabilitou druhů oproti variabilitě rodů ve stejném souboru, neboť jeden rod má v obou horizontech i několik druhů. Vyšší rozdíl ve stanovené diverzitě rodů na grafu č. 3c ve srovnání s diverzitou druhů (Graf č. 3b) jde na vrub faktu, že řada taxonů v DSH souboru je zastoupena taxonem určeným jako „genus sp.“, a tudíž nefiguruje v databázi jednoznačně určených druhů pro stanovení rarefakčních křivky zachycené na grafu č. 3b. Na grafu č. 3d je stejně jako na grafu č. 1 vidět stále se zmenšující směrodatná odchylka v důsledku zvolené metody opakovaného výběru bez nahrazování (*Resampling without replacement*).

Krabicové diagramy (*Box and whisker plot*) na grafech č. 4a, b, c poskytují představu o variabilitě jednotlivých iterací na hladině 100 tažených fosilií pro grafy 3a,b,c. Celkový trend je stejný jako na grafech 3a,b,c. Opět je zde patrný menší rozdíl mezi rarifikovanými diverzity jednoznačně určených druhů než mezi rarifikovanými diverzity jednoznačně určených rodů. V DSH se totiž vyskytovalo relativně více taxonů určených pouze do úrovně rodu než v LCH. Všechny tři rozdíly v diverzitě rostlin mezi horizonty byly statisticky signifikantní ($p < 0,001$, testováno na bázi zobecněného lineárního modelu binomiální rodiny).

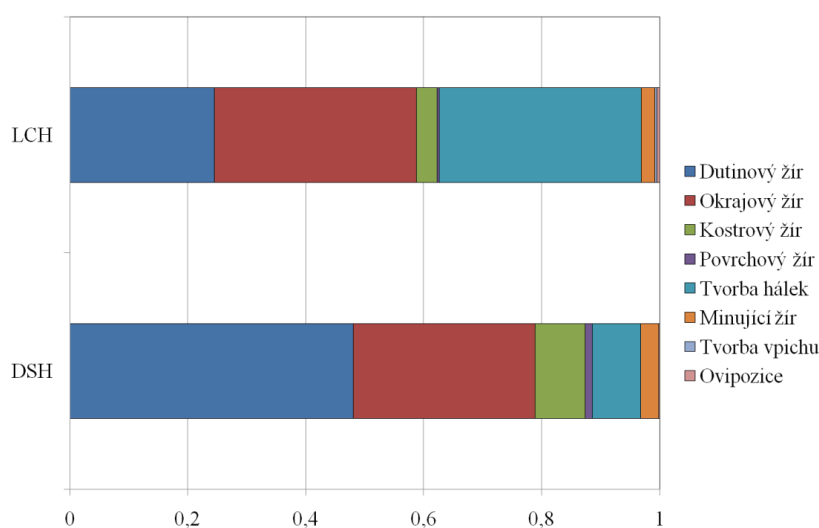


Grafy 4a-c: Na krabicovém diagramu grafu 3a je zachycený rozdíl v taxonomické diverzitě rostlin rarifikované na 100 listů v rámci úplných, taxonomicky neredukovaných souborů obou horizontů. Grafy 3b a 3c zobrazují totéž v rámci souborů redukováných na jednoznačně určené druhy (3b) a jednoznačně určené rody (3c). Na svislé ose grafu 3a je diverzita všech taxonů (různé úrovně), na svislé ose grafu 3b diverzita druhů a na svislé ose grafu 3c diverzita rodů. Silná horizontální čára značí medián, svislé úsečky interkvartilové rozpětí. Prázdné kroužky pak značí odlehlé hodnoty. Na vodorovné ose u všech třech grafů jsou znázorněny oba srovnávané horizonty.

4.4.2 Porovnání četnosti jednotlivých funkčně potravních skupin

Z úvodních kapitol pojednávajících o poměrech v jednotlivých horizontech z hlediska sledovaných interakcí vyplývá, že se horizonty liší proporčním zastoupením jednotlivých funkčně potravních skupin (viz Graf č. 5). Na základě výsledků chí-kvadrát testu ($\chi^2=111,14$, $df=5$, $p<0,001$) lze opravdu konstatovat, že se podíly jednotlivých kategorií mezi horizonty signifikantně liší. Zatímco dutinový žír je deltovém písčitém horizontu zastoupen relativně dvojnásobným počtem výskytů, okrajového žíru je naopak relativně o jednu desetinu méně, než u nálezů z jílovitého jezerního horizontu. Dalším výrazným rozdílem je výskyt kostrového žíru, jehož četnost dosahuje relativně téměř dvouapůlnásobku výskytů ve srovnání s LCH. Stejně tak povrchový žír se v DSH vyznačuje relativně trojnásobnou četností výskytu. Minující žír má relativní četnost výskytu v DSH jen o padesát procent vyšší než v LCH. Signifikantním je ale velmi vysoký podíl tvorby hálek v LCH, kde tvoří celou jednu třetinu všech diagnostikovaných poškození. Jeho relativní četnost zde dosahuje více než čtyřnásobku relativní četnosti v DSH. Tvorba vpichu a následného sání se vyskytuje jen v jediném případě (LCH), značně však zkresluje srovnání finální diverzity funkčně potravních skupin mezi oběma horizonty. Ojedinelým je rovněž výskyt stop po kladení vajíček, po jednom nálezu v obou horizontech.

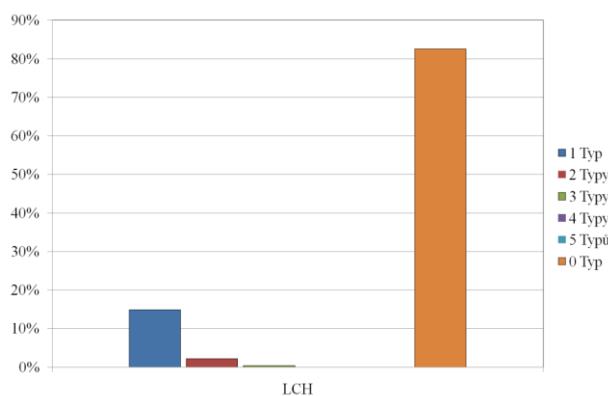
Počet listů nesoucí typy poškození z jednotlivých funkčně potravních skupin se od vlastního počtu výskytů odpovídajících typů poškození v rámci jednoho horizontu liší (Tabulka č 7, 8). Příčinou toho je různá míra zasažení poškozených listů odlišnými typy



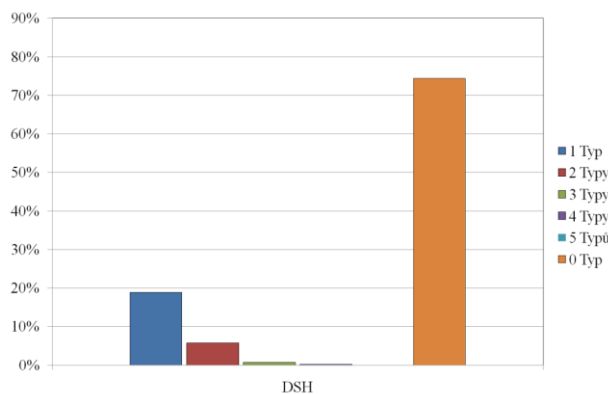
Graf č. 5: Rozdíly ve spektru rozložení četnosti jednotlivých funkčně potravních skupin mezi LCH a DSH. Jedná se o proporční výskyt, tedy o imaginární počet výskytů příslušné funkčně potravní skupiny na jeden list souboru.

DIPLOMOVÁ PRÁCE

poškození (počet DT na list). V tomto směru je důležitým ukazatelem vzájemný poměr listů s jedním a více typy poškození (Grafy č. 6a,b); (Tabulka č. 6), který je spolu s celkovou procentuální mírou poškozených listů určujícím faktorem celkové míry promořenosti (DT/list souboru). V obou případech vykazuje významně vyšší hodnoty písčitéy deltový horizont (DSH), ve kterém z 2233 listů nějaký typ poškození vykazuje 25,6 % (531) listů, oproti 17,5 % (220) z 1260 listů (Graf č. 7) v jílovitém říčním horizontu (LCH). Při celkovém počtu 745 výskytů poškození je to v průměru 0,33 výskytu odlišných typů poškození na list souboru, zatímco v případě LCH je to 257 výskytů poškození, tedy pouze 0,20 výskytu odlišných poškození na list v rámci celého souboru. Rozdíly mezi horizonty z hlediska (i) celkového procenta poškozených listů a (ii) počtu odlišných typů poškození na list jsou potvrzeny i výsledky statistických testů. Rozdíl v podílu poškozených listů mezi horizonty byl testován chí-kvadrát testem ($\chi^2=29,79$, $df=1$, $p<0,001$) a rozdíl ve vzájemném podílu listů s různým počtem poškození (viz Grafy 6a,b) byl rovněž testován chí-kvadrát testem ($\chi^2=13,40$, $df=3$, $p=0.004$).



Graf č. 6a: Procento poškozených listů s jedním a více typy různých poškození na jednom listu v jílovitém jezerním horizontu. Maximální počet různých poškození na list je v tomto případě roven třem.



Graf č. 6b: Procento poškozených listů s jedním a více typy různých poškození na jednom listu v písčitém deltovém horizontu. Maximální počet různých poškození na list je v tomto případě roven čtyřem.

DIPLOMOVÁ PRÁCE

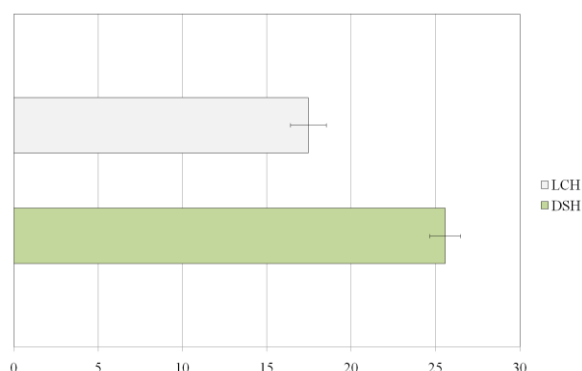
Zajímavým zjištěním je skutečnost, že ze 160 poškozených listů ze všech tří horizontů nesoucích dva odlišné typy poškození, jich jen 48 (30 %) vykazuje příslušnost ke shodné funkčně potravní skupině. Ze dvaceti listů se třemi odlišnými typy poškození pak jen v jednom případě všechna tři poškození patří k jedné funkčně potravní skupině, ale v deseti případech do dvou, a v devíti do třech funkčně potravních skupin. Z pěti listů se čtyřmi různými poškozeními tři vykazují přítomnost rovněž pouze dvou funkčně potravních skupin.

Tabulka č. 5: Ilustruje vzájemný vztah mezi počtem odlišných typů poškození a počtem odlišných funkčně potravních skupin na poškozený list souhrnně v rámci všech tří horizontů.

	0 FFG/list	1FFG/list	2 FFG/list	3 FFG/list
0 DT/list	2709	0	0	0
1 DT/list	0	615	0	0
2 DT/list	0	49	111	0
3 DT/list	0	1	10	9
4 DT/list	0	0	3	2

Tabulka č. 6: Rozdíl mezi oběma horizonty v počtu typů odlišných typů poškození na poškozený list.

		1DT/List	2DT/List	3DT/List	4DT/List
LCH	% poškozených listů	14,92	2,14	0,40	0,00
DSH	% poškozených listů	18,90	5,78	0,67	0,22



Graf č. 7: Ukazuje rozdílný podíl poškozených listů v LCH a DSH souboru.

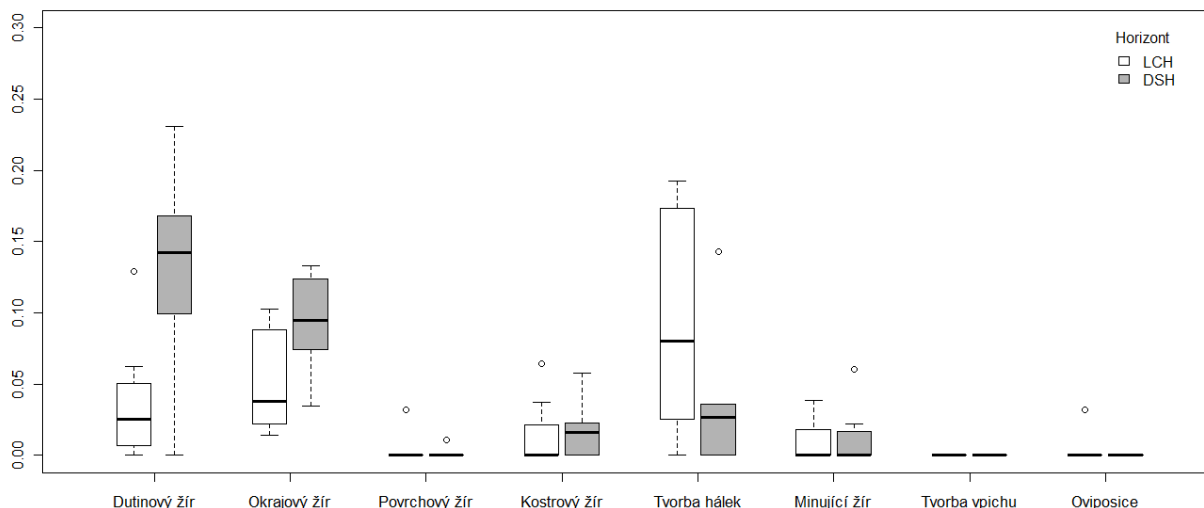
Tabulka č. 7: Celkový počet listů z daného souboru zasažených příslušnou funkční skupinou.

	Dutinový žír	Okrajový žír	Kostrový žír	Povrch. žír	Tvorba hálek	Minující žír	Vpich a sání	Kladení vajíček
LCH	57	86	9	1	83	6	1	1
DSH	326	207	63	9	60	23	0	1

Tabulka č. 8: Celkový počet výskytů typů poškození příslušné funkční skupiny v daném souboru.

	Dutinový žír	Okrajový žír	Kostrový žír	Povrch. žír	Tvorba hálek	Minující žír	Vpich a sání	Kladení vajíček
LCH	63	88	9	1	88	6	1	1
DSH	358	230	63	9	61	23	0	1

DIPLOMOVÁ PRÁCE



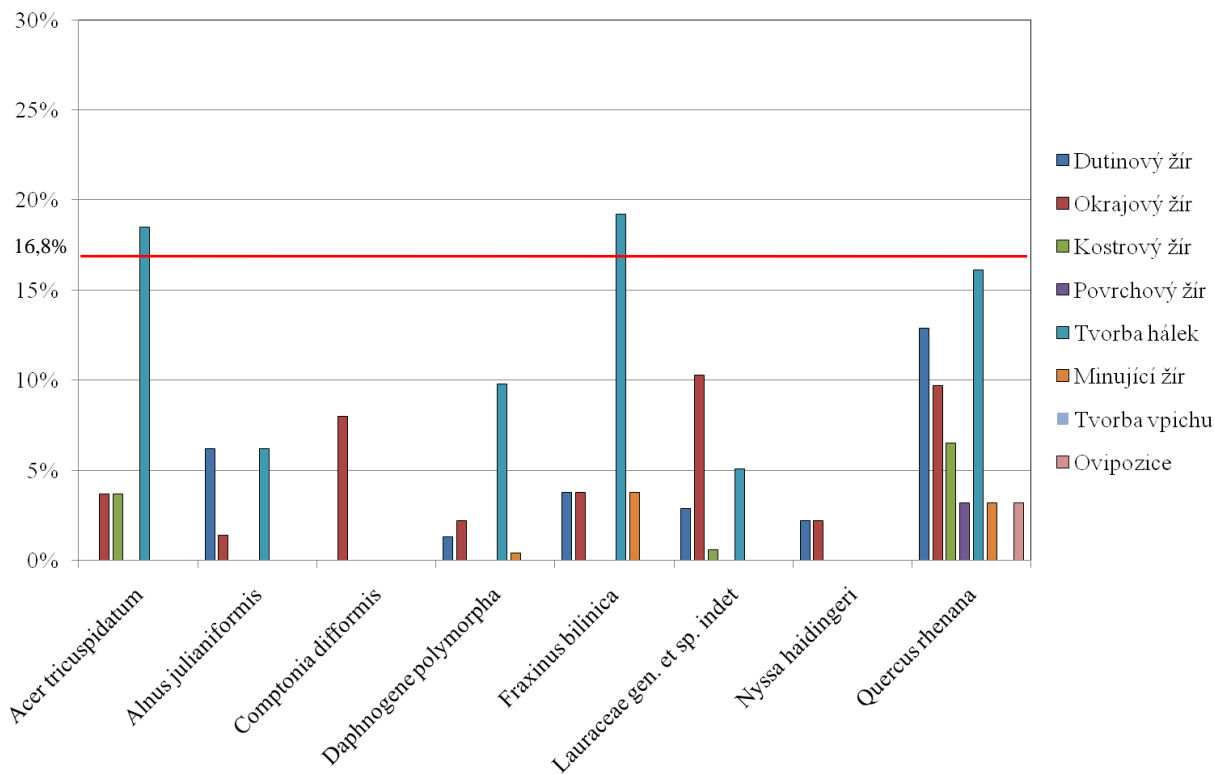
Graf č. 8: Krabicové diagramy porovnání četnosti výskytu jednotlivých funkčně potravních skupin u osmi nejčastěji se vyskytujících taxonů ($N \geq 25$) v rámci sledovaných horizontů. Na vertikální ose je uveden četnost výskytu listů s poškozením z příslušné funkčně potravní skupiny, na horizontální ose pak názvy jednotlivých funkčně potravních skupin. Tlustá čára značí medián, úsečky zjištěných hodnot pak interkvartilové rozpětí zjištěných hodnot míry poškození v rámci příslušné funkčně potravní skupiny. Prázdné kroužky představují odlehlé hodnoty.

Oba soubory byly rovněž testovány na rozdíly v míře zasažení listů typy poškození v rámci jednotlivých funkčně potravních skupin (Graf č. 8). Stejně jako v případě rozdílů v poměrech procentuálního zastoupení odlišnými funkčně potravními skupinami zasažených listů byly z testu z důvodů zanedbatelné četnosti, a v druhém případě i pro absenci herbivorního charakteru, vyloučeny funkčně potravní skupiny tvorba vpichu a kladení vajíček. Na základě pěti chí-kvadrát testů pro každou funkčně potravní skupinu zvlášť je možné konstatovat, že se podíl listů zasažených poškozeními příslušejícími k dané funkčně potravní skupině mezi horizonty lišil ve všech případech s výjimkou minujícího a povrchového žíru (viz Tabulka č. 9).

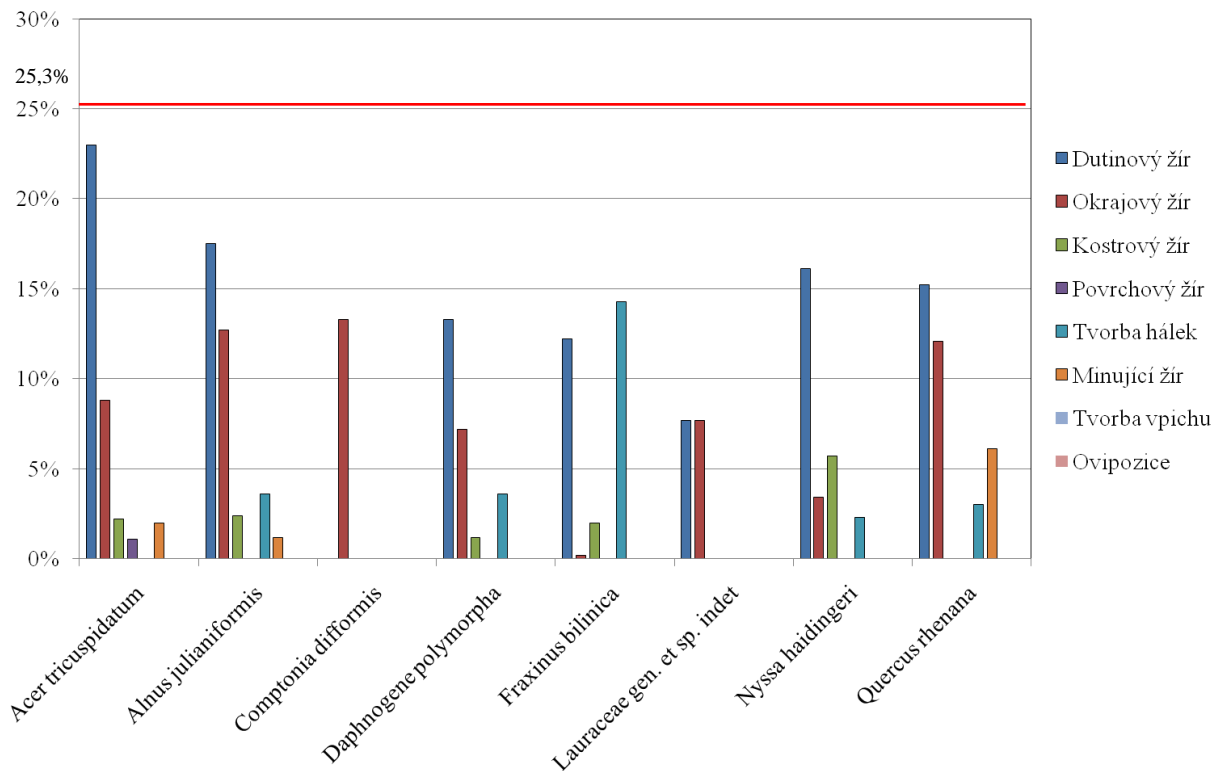
Tabulka č. 9

Odpovědní proměnná	DSH	LCH	χ^2	df	p-hodnota
Dutinový žír	14,6%	4,5%	82,73	1	<0.001
Okrajový žír	9,3%	6,8%	5,95	1	0,015
Kostrový žír	2,8%	0,7%	16,69	1	<0.001
Povrchový žír	0,4%	0,1%	1,93	1	n.s.
Tvorba hálek	2,7%	6,6%	29,33	1	<0.001
Minující žír	1,0%	0,5%	2,37	1	n.s.

DIPLOMOVÁ PRÁCE



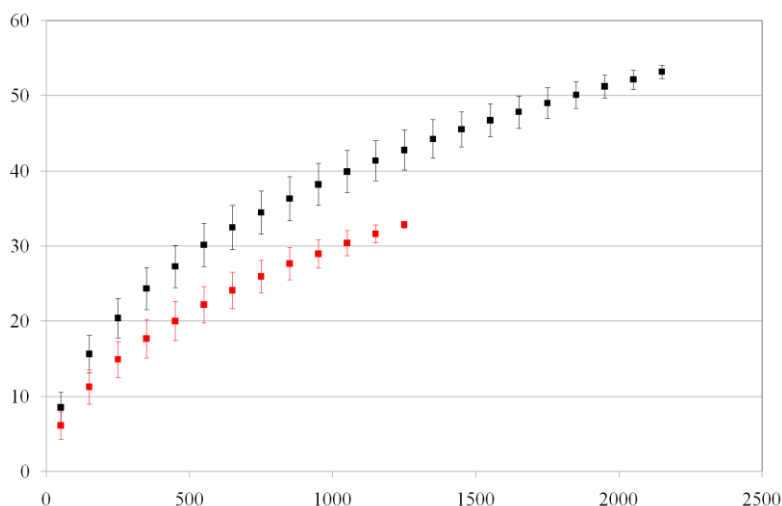
Graf č. 11: Vzájemné srovnání procentuální míry poškození listů distinktními funkčně potravními skupinami u dřevin s paritním výskytem ≥ 25 listů v obou souborech v rámci **LCH**. Červená čára označuje průměrnou procentuální míru poškození listů v kategorii všech dřevin s výskytem ≥ 25 fosilií.



Graf č. 12: Vzájemné srovnání procentuální míry poškození listů distinktními funkčně potravními skupinami u dřevin s paritním výskytem ≥ 25 listů v obou souborech v rámci **DSH**. Červená čára označuje průměrnou procentuální míru poškození listů v kategorii všech dřevin s výskytem ≥ 25 fosilií.

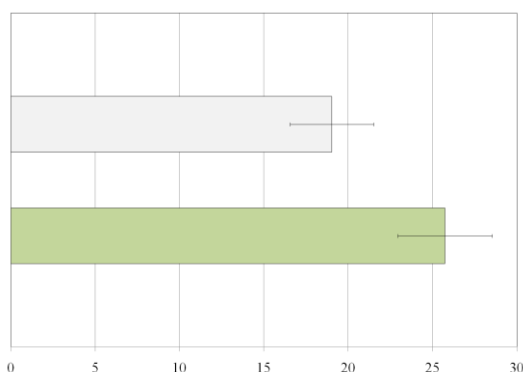
4.4.3 Porovnání diverzity funkčně potravních skupin a typů poškození

Stejně jako v případě taxonomické diverzity rostlin v rámci obou lokalit bylo ke stanovení diverzity všech typů poškození a funkčně potravních skupin využito obou výše uvedených metod. Rarefakční křivka na grafu č. 12 je vytvořena pomocí metody modifikované rarefakce podle Wapplera (2010). Je zde patrný postupný nárůst rozdílu v celkové míře rarifikované diverzity jednotlivých typů poškození v závislosti na přibývajícím počtu fosilií, přičemž nárůst průměrné míry diverzity je v obou případech spíše pozvolný. Rarifikované míry diverzit typů poškození DSH a LCH na počet 400 listů obou souborů dosahují sice poměrně rozdílných hodnot $25,73 \pm 2,79$ resp. $19,03 \pm 2,47$ (Graf č. 13), rozdíl však není zdaleka tak markantní jako v případě taxonomické diverzity. Míry diverzity typů poškození rarifikované

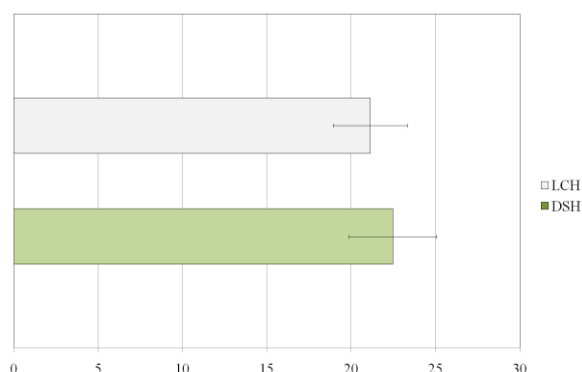


Graf č. 13: Rarefikační křivka celkové diverzity typů poškození vzhledem k počtu kompresních fosilií. Černě deltový písčité horizont (DSH), červeně jílovitý jezerní horizont (LCH). Úsečky značí velikost směrodatné odchylky.

Graf č 8



Graf č 9

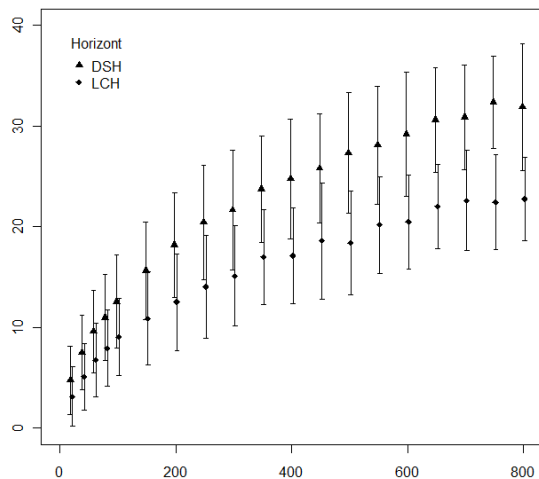


Grafy č. 14, 15: Srovnání diverzity všech typů poškození mezi oběma horizonty rarifikované na počet 400 fosilií (Graf č 8), s diverzitou všech poškození rarifikovanou na 100 jejich výskytů v daném souboru (Graf č. 9). Větší rozdíl míry diverzity u prvního grafu je dán vyšším procentem poškozených listů a vyšším procentem listů s více než jedním poškozením v DSH souboru.

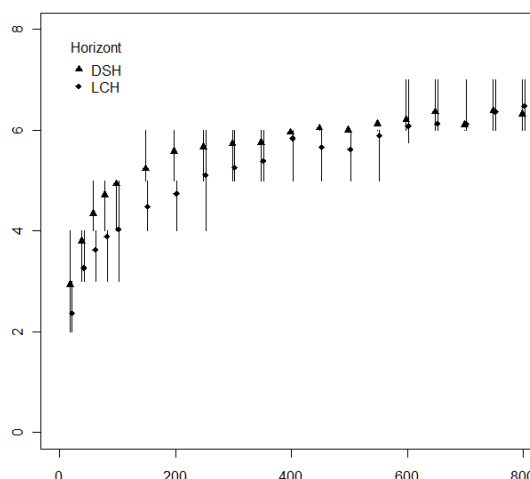
na počet vlastních výskytů jsou pak v obou souborech téměř shodné (Graf č. 14).

Výsledky získané metodou opakovaného výběru s nahrazováním (*Resampling with replacement*) se liší od výsledků předešlé metody jen poněkud nižší mírou průměrné diverzity z jednotlivých iteračních cyklů a relativně vyrovnanými hodnotami směrodatných odchylek.

Graf č. 16

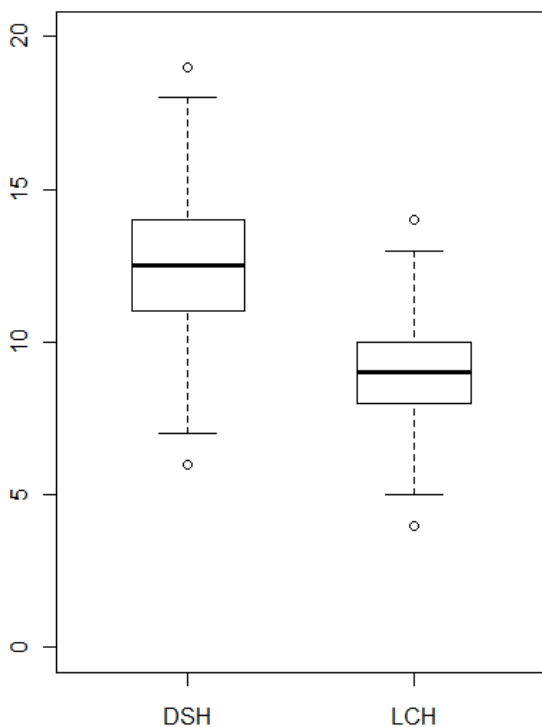


Graf č. 17

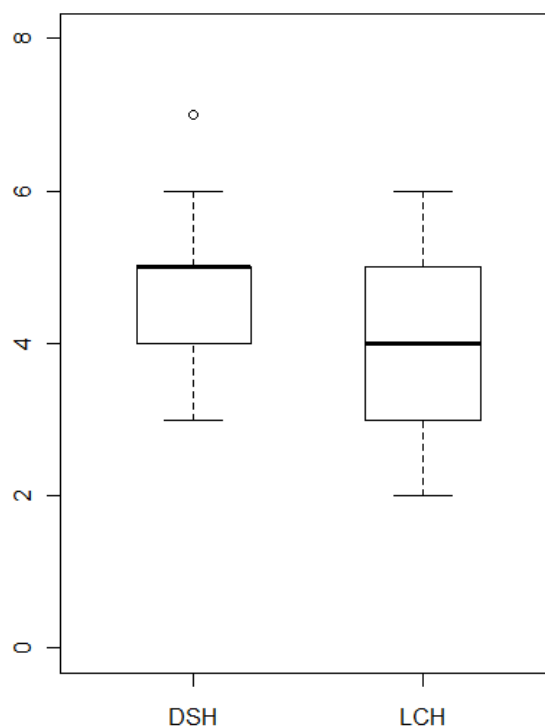


Grafy č. 16, 17: Na grafu č. 12 je akumulční křivka s průměrnými diverzity očekávanými na příslušný počet fosilií. Graf č. 14 znázorňuje průběh akumulční křivky pro funkčně potravní skupiny. Svislé úsečky jsou v případě prvního grafu intervaly spolehlivosti, svislé čáry na druhém pak interkvartilové rozpětí. Na svislé ose je počet typů poškození (funkčně potravních skupin), na vodorovné ose počet fosilií.

Graf č. 18



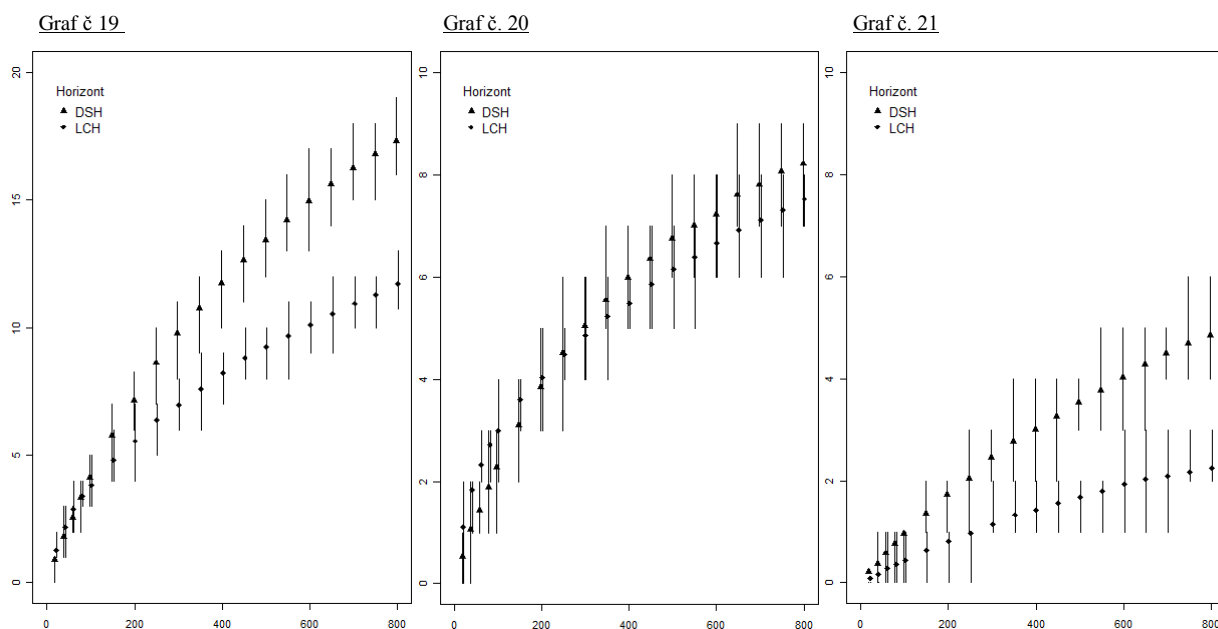
Graf č. 19



Grafy č. 18, 19: Krabicový diagram na grafu č. 17 zachycuje srovnání průměrné míry diverzity všech typů poškození listů rarifikované na 100 listů v rámci sledovaných horizontů. Graf č. 18 činí totéž ohledně funkčně potravních skupin. Svislá osa značí diverzitu DT a FFG, na vodorovné ose jsou znázorněny oba srovnávané horizonty.

Byl potvrzen rozdíl v míře diverzity typů poškození, stejně jako mírný rozdíl v diverzitě funkčně potravních skupin očekávaný na počet 100 fosilií. Zatímco v případě diverzity typů poškození se však rozdíl zejména v počáteční fázi akumulčních křivek pozvolna zvyšoval, u diverzity funkčně potravních skupin dochází v dalším průběhu k jejich překřížení. Je to dáno absolutně vyšším počtem funkčně potravních skupin v jílovitém jezerním horizontu (LCH) v důsledku přítomnosti jediného výskytu tvorby vpichu a následného sání (*Piercing and sucking*). Jinak je průběh akumulčních křivek diverzity funkčně potravních skupin dosti vyrovnaný, počáteční deficit LCH je dán především nižší incidencí jednotlivých typů poškození v důsledku nižšího podílu poškozených listů a průměrnému počtu distinktních typů poškození na zasažený list.

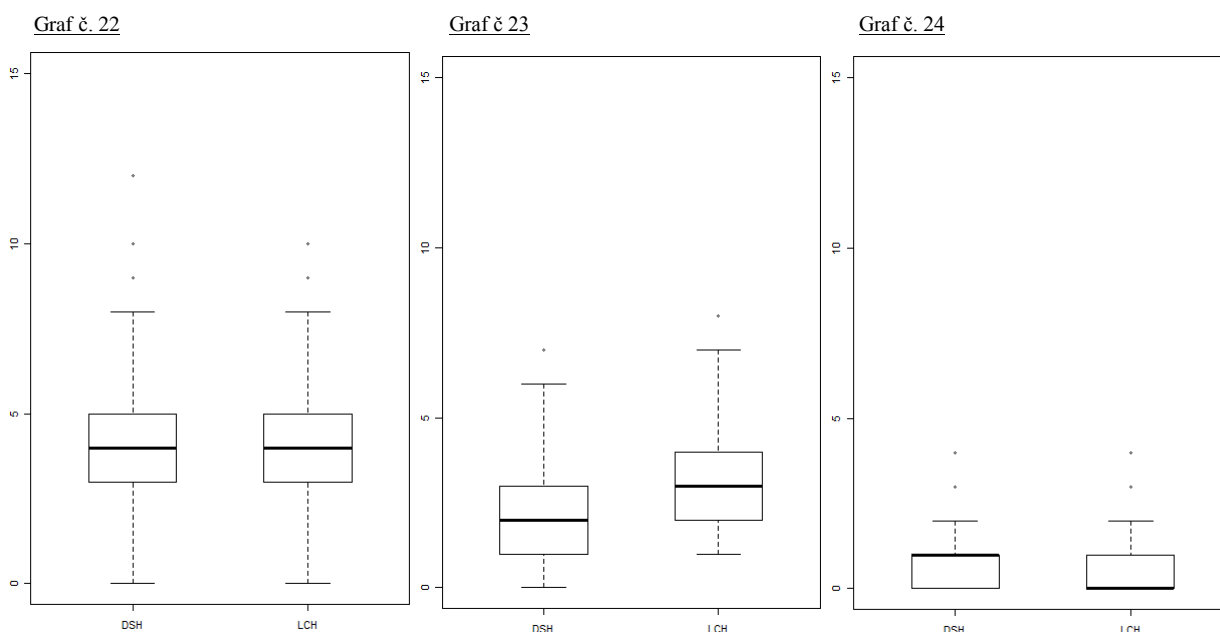
Ohledně horizontů jako celku byly rovněž sledovány a testovány odlišnosti v míře diverzity typů poškození v rámci vybraných funkčně potravních skupin. Z akumulčních křivek je v případě specializovaných typů poškození a minujícího žíru patrný, s množstvím rarifikovaných fosilií vzrůstající rozdíl v diverzitě. Naopak, mírný rozdíl v diverzitě typů, spadajících do funkčně potravní skupiny tvorby hálek, je od počátku více méně stabilní. Z průměrných diverzit iteračního cyklu, provedeného na 100 listů souboru obou horizontů, byly pro tyto funkčně potravní skupiny kvůli vizuálnímu srovnání sestrojeny krabicové grafy.



Grafy 19, 20, 21: Znáznorňují akumulční křivky pro očekávanou diverzitu typů poškození z vybraných funkčně potravních skupin. Na Grafu č. 19 jsou hodnoty diverzity pro specializované typy poškození, na grafu č. 20 hodnoty diverzity pro háčky a na grafu č. 21 totéž pro minující žír. Na svislé ose jsou hodnoty očekávané diverzity, na vodorovné pak počet fosilií. Svislé čáry představují interkvartilová rozpětí.

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Rovněž i na nich je patrný, byť vzhledem k hodnotám diverzity z počáteční fáze akumulární křivky jen velmi nepatrný rozdíl. Pro statistické testování byl stejně jako v případě taxonomické diverzity využit zobecněný lineární model z binominální rodiny, přičemž jako vstupní data byly použity průměrné diverzity z 20 opakování v rámci iteračního cyklu na 100 fosilií pro každou kombinaci prediktorů (horizont). Míry diverzity rarifikované na 100 fosilií se mezi oběma horizonty signifikantně lišily v případě diverzity (i) všech typů poškození a (ii) zastoupených funkčně potravních skupin ($p < 0,001$, resp. $p = 0,024$, viz Tabulka č. 10). Pokud jde o diverzitu specializovaných poškození, hálek a min, nebyly při velikosti výběru 100 rarifikovaných fosilií shledány signifikantní rozdíly. Poněkud komplikovanější bylo testování

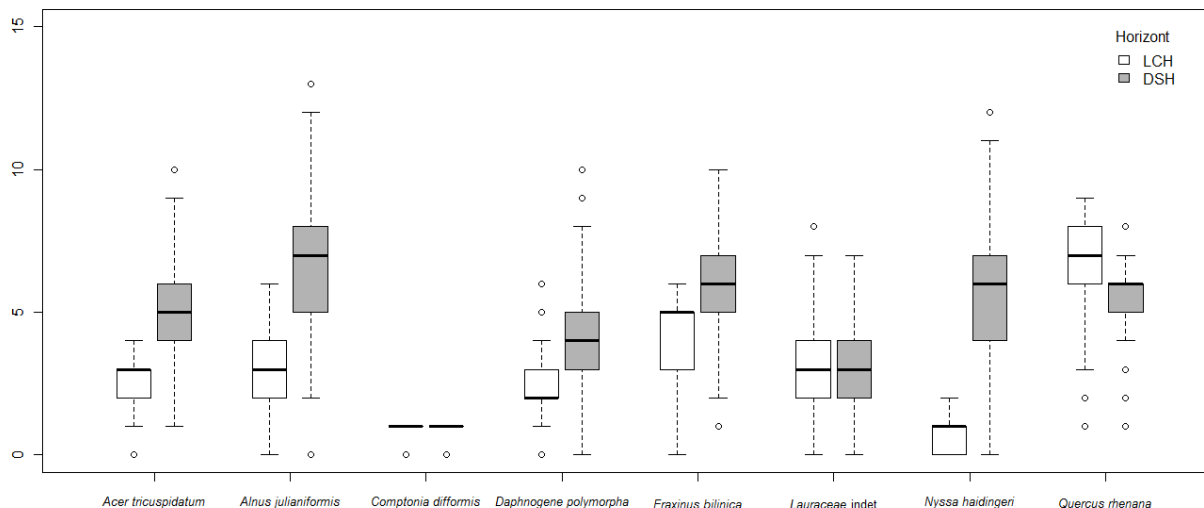


Grafy č. 22,23,24: Na všech třech krabicových diagramech jsou zachyceny rozdíly v průměrných diverzitách typů poškození z příslušných funkčně potravních skupin mezi horizonty, které odpovídají očekávaným hodnotám na 100 listů. Graf č. 22 znázorňuje stav v případě specializovaných typů poškození, graf č. 23 totéž v případě tvorby hálek a graf č. 24 v případě minového žíru. Tlustá čára značí medián, svislé úsečky interkvartilová rozpětí a prázdné kroužky značí odlehle hodnoty.

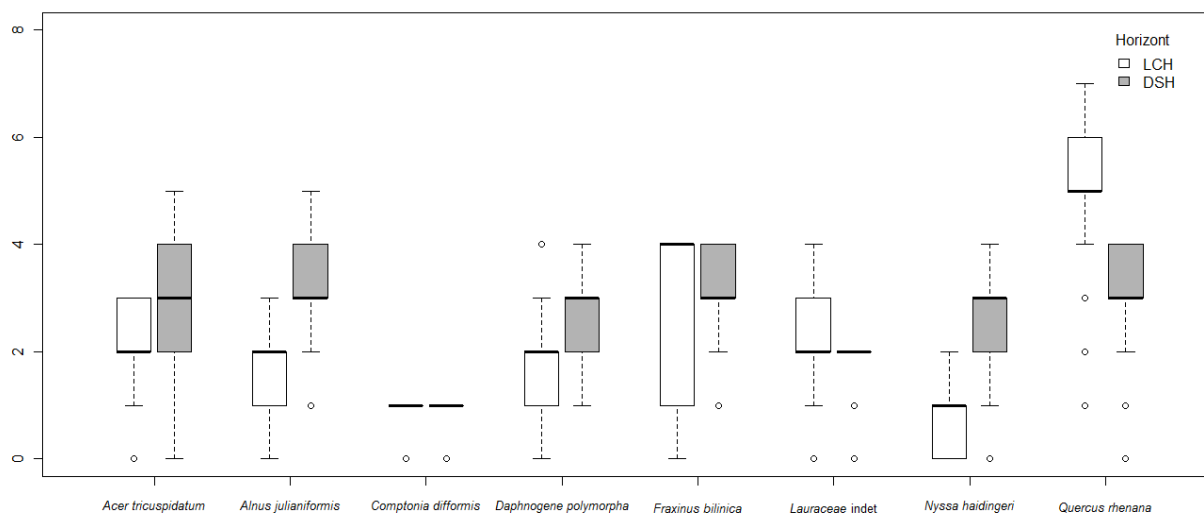
rozdílů v diverzitě všech typů poškození, specializovaných typů poškození a typů poškození z vybraných funkčně potravních skupin u rostlinných taxonů s paritním výskytem 25 a více listů v rámci obou horizontů. Zde byla rovněž použita analýza pomocí zobecněných lineárních modelů binomiální rodiny, přičemž jako vstupní data posloužily průměrné míry diverzity příslušných osmi dvojic příslušných taxonů z pěti opakování iteračního cyklu na 25 fosilií pro každou kombinaci prediktorů (druhy vs. horizonty) a s identitou druhu vloženou do modelu na pozici kovariáty (tj. v modelové rovnici před faktorem horizontu). Po korekci rozdílů mezi

DIPLOMOVÁ PRÁCE

horizonty na odlišnosti v druhovém složení rostlin a na mezidruhovou variabilitu diverzity sledovaných kategorií poškození byly shledány signifikantní rozdíly v případě diverzity **(i)** všech typů poškození, **(ii)** specializovaných poškození a **(iii)** tvorby hálek (viz Tabulka č. 10).

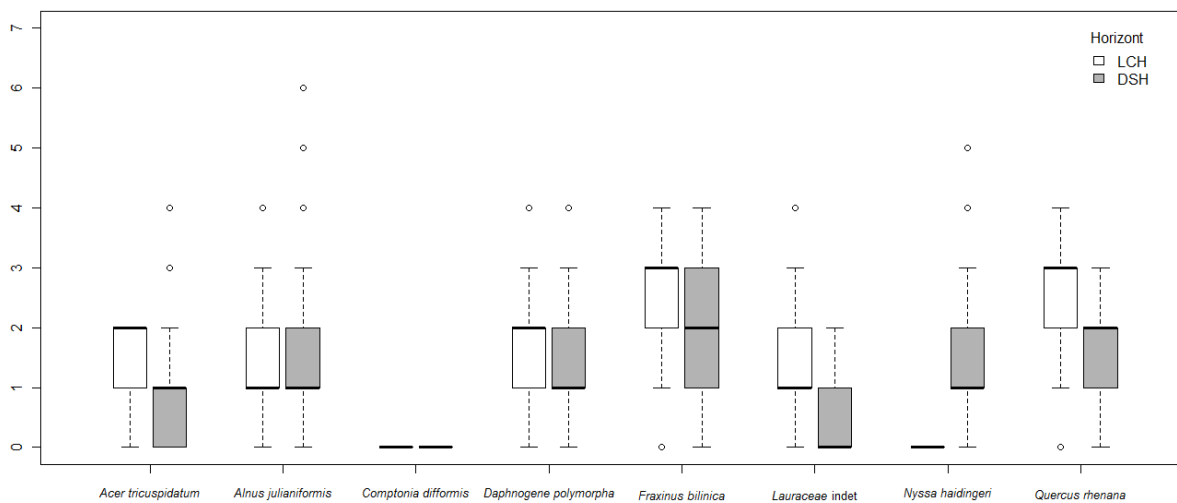


Graf č. 25: Krabicové diagramy porovnání celkové diverzity všech typů poškození u osmi nejčastěji se vyskytujících axonů ($N \geq 25$) v rámci sledovaných horizontů. Na vertikální ose je uveden počet odlišných typů poškození, na horizontální ose pak názvy jednotlivých rostlinných taxonů. Tlustá čára značí medián, úsečky zjištěných hodnot pak interkvartilové rozpětí zjištěných hodnot diverzity typů poškození příslušného taxonu. Prázdné kroužky představují odlehlé hodnoty. U tohoto i všech následujících čtyř krabicových grafů je vstupní informací míra diverzity příslušného typu poškození resp. funkčně potravní skupiny odpovídající 25 listů daného taxonu.

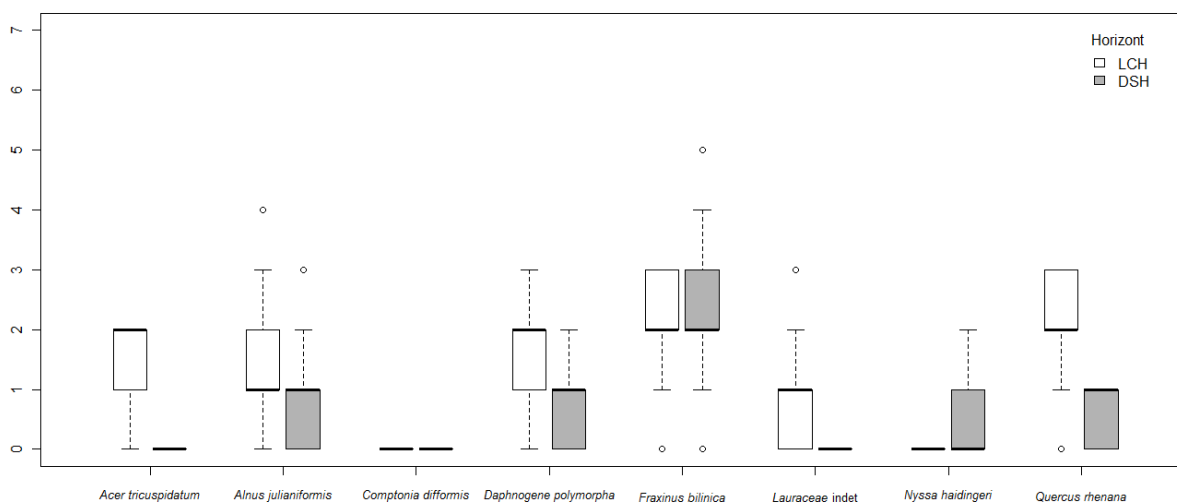


Graf č. 26: Krabicové diagramy porovnání celkové diverzity funkčně potravních skupin u osmi nejčastěji se vyskytujících taxonů ($N \geq 25$) v rámci sledovaných horizontů. Na vertikální ose je uveden počet odlišných potravních skupin, na horizontální ose pak názvy jednotlivých rostlinných taxonů. Symbolika značení krabicového grafu (medián, interkvartilové rozpětí) je stejná jako u grafu č. 25.

DIPLOMOVÁ PRÁCE



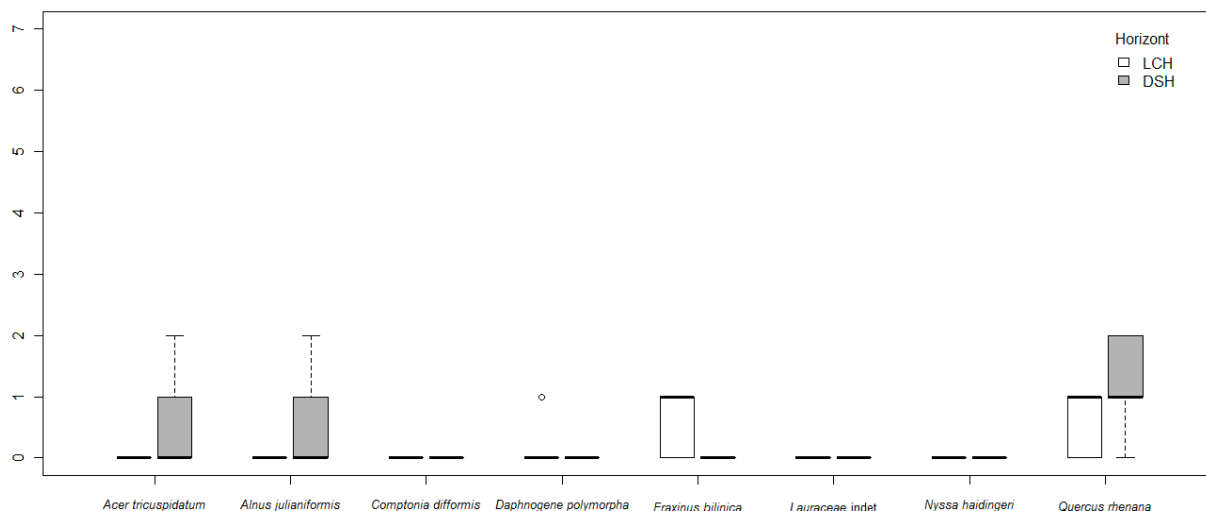
Graf č. 27: Krabicové diagramy porovnání celkové diverzity specializovaných typů poškození u osmi nejčastěji se vyskytujících taxonů ($N \geq 25$) v rámci sledovaných horizontů. Na vertikální ose je uveden počet odlišných typů poškození, na horizontální ose pak názvy jednotlivých rostlinných taxonů. Symbolika značení grafu (medián, interkvartilové rozpětí, odlehlé hodnoty) je stejná jako u předcházejících grafů.



Graf č. 28: Krabicové diagramy porovnání celkové diverzity typů poškození funkčně potravní skupiny tvorba hálek u osmi nejčastěji se vyskytujících taxonů ($N \geq 25$) v rámci sledovaných horizontů. Na vertikální ose je uveden počet odlišných typů poškození, na horizontální ose pak názvy jednotlivých rostlinných taxonů. Symbolika značení grafu (medián, interkvartilové rozpětí, odlehlé hodnoty) je stejná jako u všech předcházejících grafů.

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Přítom vlastnosti horizontu samy o sobě mají výraznější vliv zejména v případě diverzity všech typů poškození (15,5% vysvětlené variability). Celkově však lze konstatovat, že autekologie jednotlivých druhů u nich ovlivňovala míru diverzity příslušných kategorií typů poškození mnohem více než ekologické podmínky charakterizující jednotlivé horizonty, což dokládá výrazně vyšší množství její variability vysvětlené faktorem druhové příslušnosti (pohybující se mezi 40-55% oproti max. 15% vysvětleným příslušností k horizontu).



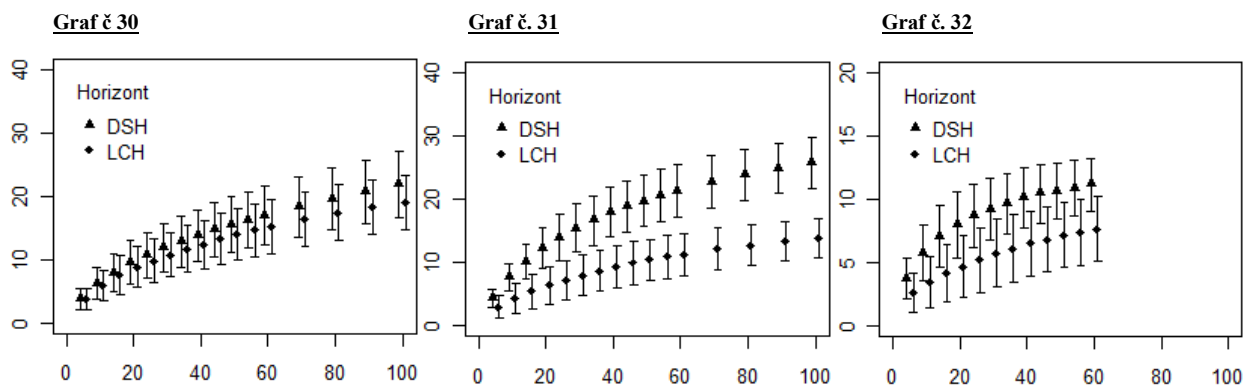
Graf č. 29: Krabicové diagramy porovnání celkové diverzity typů poškození funkčně potravní skupiny minujícího žíru u osmi nejčastěji se vyskytujících taxonů ($N \geq 25$) v rámci sledovaných horizontů. Na vertikální ose je uveden počet odlišných typů poškození, na horizontální ose pak názvy jednotlivých rostlinných taxonů. Symbolika značení grafu (medián, interkvartilové rozpětí, odlehle hodnoty) je stejná jako u všech předcházejících grafů.

Tabulka č. 10: Souhrnné výsledky testů na bázi zobecněných lineárních modelů (GLM) binomiální rodiny ohledně rozdílů v diverzitě jednotlivých kategorií typů poškození a funkčně potravních skupin mezi horizonty, resp. mezi horizonty po ošetření rozdílů v druhovém složení. Druhý sloupek udává signifikance vlivu horizontu při užití veškerých dat z obou horizontů (náhodně vybráno 20x po 100 fosiliích). Následující sloupky udávají signifikance rozdílů mezi jednotlivými taxony a mezi horizonty po separaci vlivu taxonů (náhodně vybráno 5x po 25 fosiliích). Poslední dva sloupky udávají množství vysvětlené variability na základě Nagelkerkeho R^2 (Nagelkerke 1991).

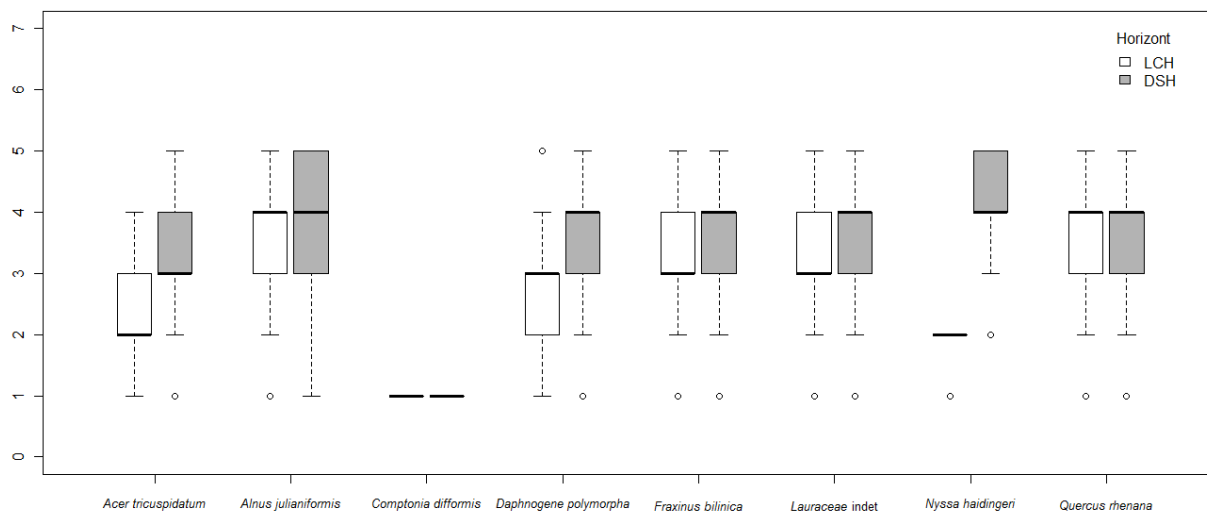
Druh interakce	Horizonty jako celek	Pouze taxony s ≥ 25 fosiliemi v obou horizontech			
		Taxon	Horizont	Taxon	Horizont
Všechny typy poškození	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	41,0%	15,5%
Funkčně potravní skupiny	$p = 0,024$	$p < 0,001$	n.s.	40,9%	-
Specializované typy poškození	n.s.	$p < 0,001$	$p = 0,019$	55,1%	5,6%
Tvorba hálek	n.s.	$p < 0,001$	$p = 0,013$	53,5%	6,7%
Minující žír	n.s.	$p < 0,001$	n.s.	51,1%	-

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Pro stanovení diverzity herbivorních interakcí v ekosystému má z hlediska vlastní taxonomické diverzity původců poškození z řad hmyzu i ostatních členovců zásadní význam zjištění diverzity všech typů poškození i některých vybraných skupin jako jsou specializované typy poškození, háčky a miny vztažené na počet výskytů poškození příslušné kategorie.



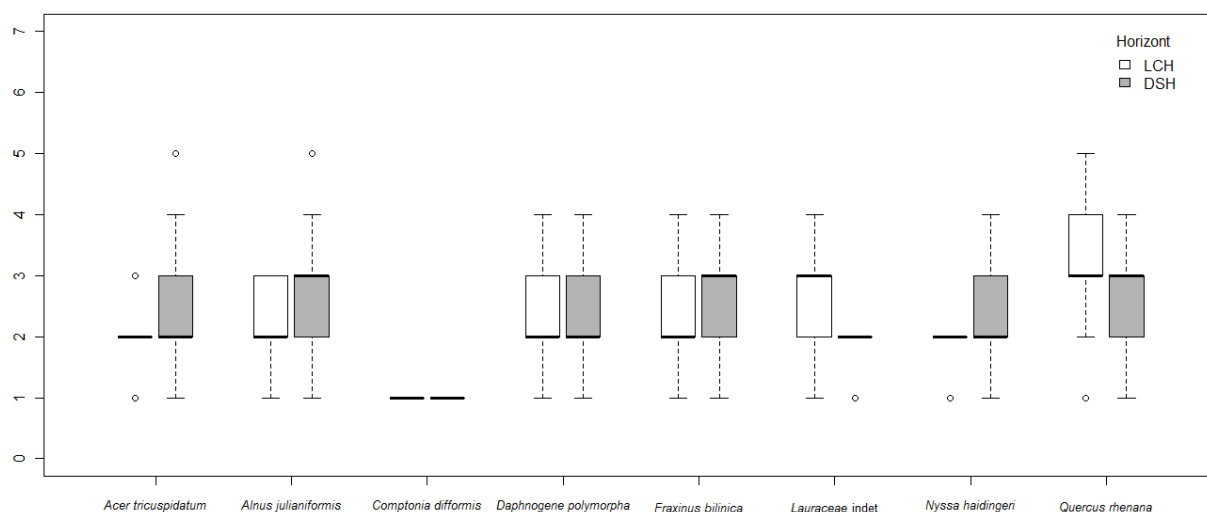
Grafy č. 30,31,32 Znázorňují akumulční křivky pro očekávanou diverzitu typů poškození z vybraných funkčně potravních skupin stanovenou na počet výskytů příslušného typu poškození. Na **Grafu č. 19** jsou hodnoty diverzity pro všechny typy poškození, na **grafu č. 20** hodnoty diverzity pro specializované typy poškození a na **grafu č. 21** totéž pro tvorbu háček. Na svislé ose jsou hodnoty očekávané diverzity, na vodorovné pak počet výskytů daného poškození. Svislé čáry představují interkvartilová rozpětí.



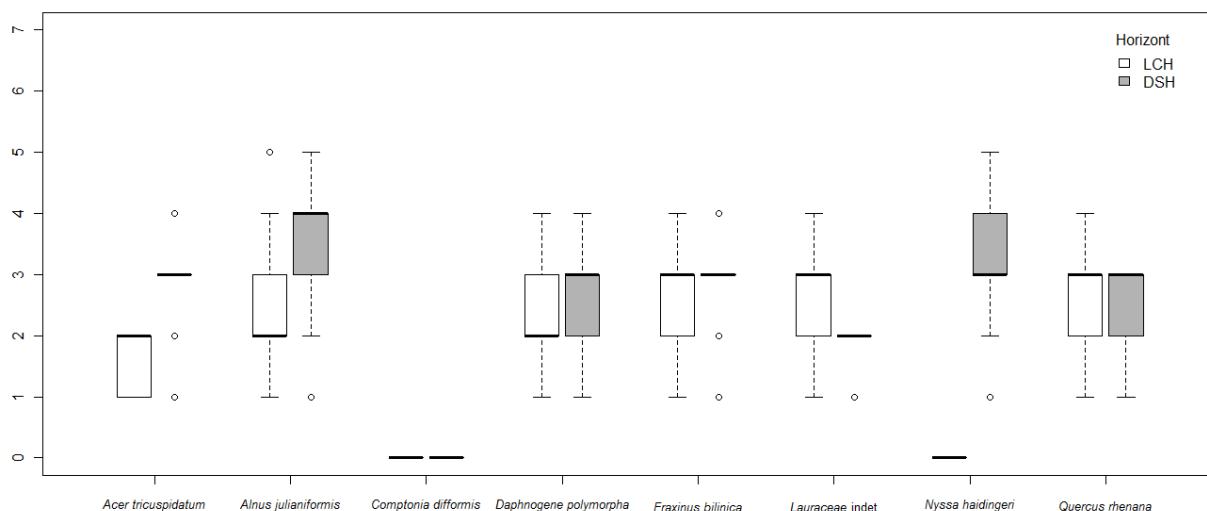
Graf č. 33: Krabicové diagramy porovnání celkové diverzity všech typů poškození rarifikované na počet jejich pět výskytů u osmi nejčastěji se vyskytujících axonů ($N \geq 25$) v rámci sledovaných horizontů. Na vertikální ose je uveden počet odlišných typů poškození, na horizontální ose pak názvy jednotlivých rostlinných taxonů. Tlustá čára značí medián, úsečky zjištěných hodnot pak interkvartilové rozpětí zjištěných hodnot diverzity typů poškození příslušného taxonu. Prázdné kroužky představují odlehle hodnoty.

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Průběh akumulčních křivek je v tomto případě poněkud odlišný od průběhu akumulčních křivek vytvořených za účelem stanovení závislosti diverzity typů poškození na počtu listů. Zde uváděné akumulční křivky a testované hodnoty průměrné diverzity příslušných typů poškození respektive funkčně potravních skupin byly rovněž získány metodou opakovaného výběru s opakováním (*Resampling with replacement*). Statistické



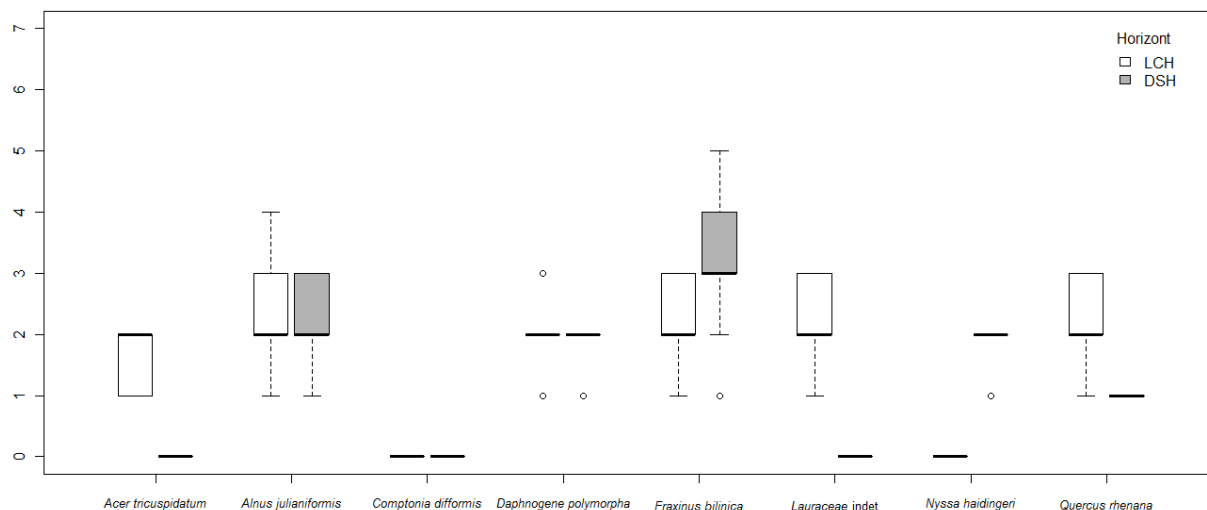
Graf č. 34: Krabicové diagramy porovnání celkové diverzity funkčně potravních skupin rarifikované na počet pěti výskytů poškození u osmi nejčastěji se vyskytujících taxonů ($N \geq 25$) v rámci sledovaných horizontů. Na vertikální ose je uveden počet odlišných typů poškození, na horizontální ose pak názvy jednotlivých rostlinných taxonů. Symbolika značení grafu je v tomto i v následujících třech případech stejná jako u všech předcházejících krabicových grafů.



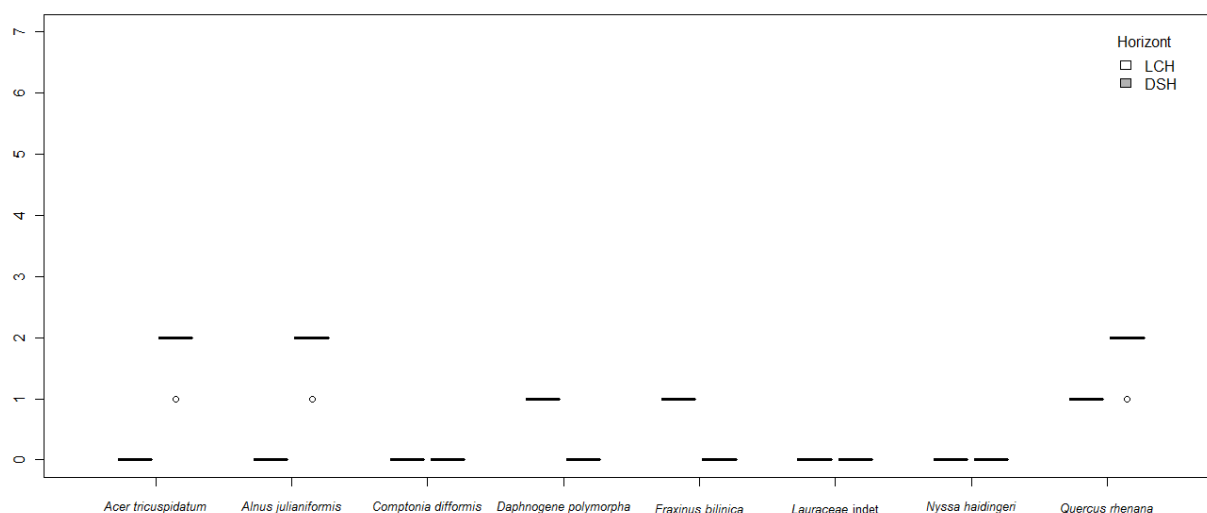
Graf č. 35: Krabicové diagramy porovnání diverzity specializovaných typů poškození rarifikované na počet jejich pěti výskytů u osmi nejčastěji se vyskytujících taxonů ($N \geq 25$) v rámci sledovaných horizontů. Na vertikální ose je uveden počet odlišných typů poškození, na horizontální ose pak názvy jednotlivých rostlinných taxonů.

DIPLOMOVÁ PRÁCE

testování stejně jako v předchozím případě bylo konstruováno na bázi zobecněných lineárních modelů binominální rodiny a zpracováno zcela identickým způsobem. Rozdíl byl jen ve vstupních datech, která tvořila v případě obou horizontů jako celku průměrná míra diverzity rarifikovaná u všech sledovaných kategorií typů poškození, tedy všech typů, specializovaných typů a hálek na 20 výskytů z pěti iterací. Při testování diverzity funkčně potravních skupin byly jako vstupní data rovněž užity jejich míry rarifikované na 20 výskytů všech typů poškození



Graf č. 36: Krabicové diagramy porovnání diverzity typů poškození z funkčně potravní skupiny tvorba hálek poškození rarifikované na počet jejich pět výskytů u osmi nejčastěji se vyskytujících axonů ($N \geq 25$) v rámci sledovaných horizontů. Na vertikální ose je uveden počet odlišných typů poškození, na horizontální ose pak názvy jednotlivých rostlinných taxonů.



Graf č. 37: Krabicové diagramy porovnání diverzity typů poškození z funkčně potravní skupiny minující žír rarifikované na počet jejich pět výskytů u osmi nejčastěji se vyskytujících axonů ($N \geq 25$) v rámci sledovaných horizontů. Na vertikální ose je uveden počet odlišných typů poškození, na horizontální ose pak názvy jednotlivých rostlinných taxonů.

DIPLOMOVÁ PRÁCE

z pěti iterací. V případě testování rozdílů míry diverzity vybraných kategorií typů poškození a funkčně potravních skupin mezi horizonty po korekci na vliv druhového složení a následně i autekologie jednotlivých druhů, byla jako vstupní hodnota použita průměrná míra diverzity příslušné kategorie typu poškození (všechna poškození, specializované typy poškození, tvorba hálek) respektive funkčně potravní skupiny z pěti iterací iteračního cyklu na pět výskytů odpovídající skupiny poškození. Ani jednomu případě nebyl testován rozdíl v míře diverzity u minujícího žíru z důvodů jeho málo početného výskytu v LCH.

Míry diverzity rarifikované na 20 výskytů odpovídajících typů poškození mezi oběma horizonty jako celky i na pět výskytů odpovídajících typů poškození u horizontů zastoupených pouze taxony v počtu ≥ 25 kusů (po korekci na druhové složení a následně na vliv mezidruhové variability příslušných taxonů) se signifikantně lišily pouze u specializovaných typů poškození. I v tomto případě byl však vlastní vliv horizontu na variabilitu příslušné diverzity malý a hlavní roli hrála autekologie jednotlivých taxonů (viz Tabulka č. 11).

Tabulka č. 11: Souhrnné výsledky testů na bázi zobecněných lineárních modelů (GLM) binomiální rodiny ohledně rozdílů v diverzitě jednotlivých kategorií typů poškození a funkčně potravních skupin (tentokrát rarifikované na počet výskytů typů poškození příslušné kategorie) mezi horizonty, resp. mezi horizonty po ošetření rozdílů v druhovém složení. Druhý sloupek udává signifikance vlivu horizontu při užití veškerých dat z obou horizontů (náhodně vybráno 5x po 20 výskytech). Následující sloupky udávají signifikance rozdílů mezi jednotlivými taxony a mezi horizonty po separaci vlivu taxonů (náhodně vybráno 5x po 5 výskytech). Poslední dva sloupky udávají množství vysvětlené variability na základě Nagelkerkeho R^2 (Nagelkerke 1991).

Druh interakce	Horizonty jako celek	Pouze taxony s ≥ 25 fosiliemi v obou horizontech			
		Taxon	Horizont	Taxon	Horizont
Všechny typy poškození	n.s.	0,001	n.s.	58,5%	-
Funkčně potravní skupiny	n.s.	0,005	n.s.	52,1%	-
Specializované typy poškození	0,005	<0,001	0,024	54,6%	8,3%
Tvorba hálek	n.s.	<0,001	n.s.	53,7%	-

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Tabulka č. 12: Četnost jednotlivých taxonů, proporcionální zastoupení poškozených listů, celková diverzita, počet výskytů a proporcionální četnost všech typů poškození a funkčně potravních skupin.

Taxony s 25 a více výskyty	počet listů	Četnost na lokalitě	Poškozené listy proporcionálně	SD	Všechny typy poškození				Funkčně potravní skupiny	
					Diverzita	N výskytů	N/list	SD	Diverzita	Dtto/ poškozený list
LCH										
<i>Acer tricuspidatum</i>	27	2,1%	0,259	0,084	4	8	0,296	0,088	3	1,000
<i>Alnus julianiformis</i>	289	22,9%	0,131	0,020	11	42	0,145	0,021	3	1,053
<i>Comptonia difformis</i>	25	2,0%	0,080	0,054	1	2	0,080	0,054	1	1,000
<i>Daphnogene polymorpha</i>	224	17,8%	0,134	0,023	7	34	0,152	0,024	4	1,033
<i>Fraxinus bilinica</i>	26	2,1%	0,231	0,083	6	8	0,308	0,091	4	1,333
Lauraceae gen. et sp. indet.	175	13,9%	0,171	0,028	10	33	0,189	0,030	4	1,100
<i>Laurophyllum saxonicum</i>	38	3,0%	0,289	0,074	7	12	0,316	0,075	4	1,000
<i>Laurophyllum sp.</i>	84	6,7%	0,214	0,045	8	21	0,250	0,047	3	1,111
<i>Myrica lignitum</i>	38	3,0%	0,316	0,075	8	14	0,368	0,078	4	1,083
<i>Myrica sp.</i>	56	4,4%	0,161	0,049	4	10	0,179	0,051	3	1,111
<i>Nyssa haidingeri</i>	46	3,7%	0,043	0,030	2	2	0,043	0,030	2	1,000
<i>Quercus rhenana</i>	31	2,5%	0,387	0,087	9	18	0,581	0,089	7	1,417
DSH										
<i>Acer angustilobum</i>	35	1,6%	0,286	0,076	6	10	0,286	0,076	4	1,000
<i>Acer intergerrimum</i>	28	1,3%	0,179	0,072	6	8	0,286	0,085	5	1,400
<i>Acer tricuspidatum</i>	91	4,1%	0,275	0,047	11	38	0,418	0,052	5	1,360
<i>Alnus gaudinii</i>	85	3,8%	0,282	0,049	13	28	0,329	0,051	5	1,042
<i>Alnus julianiformis</i>	166	7,4%	0,319	0,036	19	69	0,416	0,038	5	1,170
<i>Berberis berberidifolia</i>	55	2,5%	0,145	0,048	7	10	0,182	0,052	4	1,125
<i>Betula sp.</i>	32	1,4%	0,406	0,087	7	16	0,500	0,088	4	1,154
<i>Carya sp.</i>	60	2,7%	0,433	0,064	10	39	0,650	0,062	4	1,310
<i>Cercidiphyllum crenatum</i>	32	1,4%	0,156	0,064	5	7	0,219	0,073	3	1,400
cf. <i>Alnus sp.</i>	31	1,4%	0,194	0,071	6	7	0,226	0,075	2	1,000
<i>Comptonia difformis</i>	45	2,0%	0,133	0,051	1	6	0,133	0,051	1	1,000
<i>Daphnogene polymorpha</i>	83	3,7%	0,229	0,046	11	22	0,265	0,048	4	1,105
<i>Decodon gibbosus</i>	33	1,5%	0,394	0,085	9	17	0,515	0,087	5	1,231
<i>Ficus truncata</i>	53	2,4%	0,226	0,057	5	14	0,264	0,061	3	1,167
<i>Fraxinus bilinica</i>	49	2,2%	0,306	0,066	10	20	0,408	0,070	4	1,267
Lauraceae gen. et sp. indet.	78	3,5%	0,141	0,039	8	13	0,167	0,042	2	1,091
<i>Leguminosae gen. et sp. indet.</i>	51	2,3%	0,196	0,056	6	10	0,196	0,056	3	1,000
<i>Liquidambar europaea</i>	53	2,4%	0,264	0,061	7	17	0,321	0,064	4	1,214
<i>Nyssa haidingeri</i>	87	3,9%	0,207	0,043	15	27	0,310	0,050	4	1,333
<i>Paliurus tiliaefolius</i>	36	1,6%	0,194	0,066	4	8	0,222	0,069	2	1,143
<i>Parrotia pristina</i>	66	3,0%	0,303	0,057	9	28	0,424	0,061	5	1,400
<i>Podocarpium podocarpum</i>	64	2,9%	0,125	0,041	8	11	0,172	0,047	5	1,375
<i>Populus populina</i>	29	1,3%	0,310	0,086	5	11	0,379	0,090	2	1,222
<i>Populus zaddachii</i> var. <i>brabenecii</i>	37	1,7%	0,568	0,081	15	30	0,811	0,064	6	1,286
<i>Quercus rhenana</i>	33	1,5%	0,242	0,075	8	14	0,424	0,086	4	1,500
<i>Rosa europaea</i>	27	1,2%	0,074	0,050	2	2	0,074	0,050	1	1,000
<i>Rubus merianii</i>	25	1,1%	0,160	0,073	5	5	0,200	0,080	2	1,250
<i>Salix haidingeri</i>	46	2,1%	0,326	0,069	11	19	0,413	0,073	6	1,133
<i>Sapindus falcifolius</i>	27	1,2%	0,148	0,068	4	5	0,185	0,075	3	1,250
<i>Ternstroemites sp.</i>	59	2,6%	0,271	0,058	9	26	0,441	0,065	5	1,563
<i>Ulmus pyramidalis</i>	118	5,3%	0,144	0,032	8	19	0,161	0,034	4	1,059
<i>Zelkova zelkovifolia</i>	56	2,5%	0,179	0,051	7	14	0,250	0,058	3	1,100

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Tabulka č. 13: Celková diverzita, celkový počet výskytů a proporcionální četnost specializovaných typů poškození, tvorby hálek a minujících žírů.

Taxony s 25 a více výskytů	Specializované typy poškození				Tvorba hálek				Minující žír			
	Diverzita	N výskytů	N/list	SD	Diverzita	N výskytů	N/list	SD	Diverzita	N výskytů	N/list	SD
LCH												
<i>Acer tricuspidatum</i>	2	6	0,222	0,080	2	6	0,222	0,080	0	0	0	0
<i>Alnus julianiformis</i>	5	19	0,066	0,015	4	18	0,062	0,014	0	0	0	0
<i>Comptonia difformis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Daphnogene polymorpha</i>	4	26	0,116	0,021	3	25	0,112	0,021	1	1	0,004	0,004
<i>Fraxinus bilinica</i>	4	6	0,231	0,083	3	5	0,192	0,077	1	1	0,038	0,038
Lauraceae gen. et sp. indet.	4	12	0,069	0,019	3	9	0,051	0,017	0	0	0	0
<i>Lauraphyllum saxonicum</i>	3	4	0,105	0,050	3	4	0,105	0,050	0	0	0	0
<i>Lauraphyllum</i> sp.	3	5	0,060	0,026	4	6	0,071	0,028	0	0	0	0
<i>Myrica lignitum</i>	3	3	0,079	0,044	1	1	0,026	0,026	2	2	0,053	0,036
<i>Myrica</i> sp.	1	1	0,018	0,018	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nyssa haidingeri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Quercus rhenana</i>	4	7	0,226	0,075	3	6	0,194	0,071	1	1	0,032	0,032
DSH												
<i>Acer angustilobum</i>	1	1	0,029	0,028	1	1	0,029	0,028	0	0	0	0
<i>Acer intergerrimum</i>	2	2	0,071	0,049	1	1	0,036	0,035	1	1	0,036	0,035
<i>Acer tricuspidatum</i>	4	4	0,044	0,021	0	0	0	0	2	2	0,022	0,015
<i>Alnus gaudinii</i>	6	6	0,071	0,028	4	4	0,047	0,023	1	1	0,012	0,012
<i>Alnus julianiformis</i>	7	10	0,060	0,018	3	6	0,036	0,014	2	2	0,012	0,008
<i>Berberis berberidifolia</i>	1	1	0,018	0,018	0	0	0	0	1	1	0,018	0,018
<i>Betula</i> sp.	0	0	0	0	1	1	0,031	0,031	0	0	0	0
<i>Carya</i> sp.	3	4	0,067	0,032	5	6	0,100	0,039	0	0	0	0
<i>Cercidiphyllum crenatum</i>	1	1	0,031	0,031	2	3	0,094	0,052	0	0	0	0
cf. <i>Alnus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Comptonia difformis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Daphnogene polymorpha</i>	4	5	0,060	0,026	2	3	0,036	0,020	0	0	0	0
<i>Decodon gibbosus</i>	3	4	0,121	0,057	3	4	0,121	0,057	0	0	0	0
<i>Ficus truncata</i>	1	1	0,019	0,019	1	1	0,019	0,019	0	0	0	0
<i>Fraxinus bilinica</i>	4	5	0,102	0,043	5	7	0,143	0,050	0	0	0	0
Lauraceae gen. et sp. indet.	2	2	0,026	0,018	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leguminosae</i> gen. et sp. indet.	1	1	0,020	0,019	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Liquidambar europaea</i>	2	4	0,075	0,036	0	0	0	0	2	4	0,075	0,036
<i>Nyssa haidingeri</i>	5	5	0,057	0,025	2	2	0,023	0,016	0	0	0	0
<i>Paliurus tiliaefolius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parrotia pristina</i>	1	1	0,015	0,015	1	1	0,015	0,015	0	0	0	0
<i>Podocarpium podocarpum</i>	1	2	0,031	0,022	1	2	0,031	0,022	0	0	0	0
<i>Populus populina</i>	1	2	0,069	0,047	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Populus zaddachii</i> var <i>brabenecei</i>	7	9	0,243	0,071	3	3	0,081	0,045	1	1	0,027	0,027
<i>Quercus rhenana</i>	3	3	0,091	0,050	1	1	0,030	0,030	2	2	0,061	0,042
<i>Rosa europaea</i>	1	1	0,037	0,036	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus merianii</i>	1	1	0,040	0,039	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Salix haidingeri</i>	3	3	0,065	0,036	2	2	0,043	0,030	0	0	0	0
<i>Sapindus falcifolius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ternstroemites</i> sp.	2	3	0,051	0,029	1	1	0,017	0,017	0	0	0	0
<i>Ulmus pyramidalis</i>	1	1	0,008	0,008	0	0	0	0	1	1	0,008	0,008
<i>Zelkova zelkovifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Tabulka č. 14: Průměrné diverzity sledovaných kategorií interakcí rarifikované na 25 listů.

Taxony s 25 a více výskyty	Všechny typy poškození		Funkčně potravní skupiny		Specializované typy poškození		Tvorbba hálek		Minující žir	
	Diverzita	SD	Diverzita	SD	Diverzita	SD	Diverzita	SD	Diverzita	SD
LCH										
<i>Acer tricuspidatum</i>	2,848	0,855	2,194	0,697	1,616	0,499	1,600	0,502	0	0
<i>Alnus julianiformis</i>	2,738	1,178	1,890	0,734	1,234	0,751	1,146	0,771	0	0
<i>Comptonia difformis</i>	0,898	0,303	0,900	0,300	0	0	0	0	0	0
<i>Daphnogene polymorpha</i>	2,450	1,065	1,810	0,804	1,648	0,781	1,542	0,714	0,096	0,295
<i>Fraxinus bilinica</i>	3,946	1,563	2,864	1,455	2,812	0,831	2,194	0,705	0,606	0,489
Lauraceae gen. et sp. indet.	3,218	1,301	2,310	0,822	1,358	0,874	0,992	0,762	0	0
<i>Laurophyllum saxonicum</i>	4,370	1,246	3,138	0,696	1,672	0,816	1,758	0,823	0	0
<i>Laurophyllum</i> sp.	3,786	1,336	2,556	0,610	1,076	0,779	1,410	0,907	0	0
<i>Myrica lignitum</i>	4,820	1,463	3,136	0,712	1,516	0,824	0,506	0,500	0,966	0,731
<i>Myrica</i> sp.	2,570	0,898	2,280	0,715	0,362	0,481	0	0	0	0
<i>Nyssa haidingeri</i>	0,798	0,671	0,794	0,710	0	0	0	0	0	0
<i>Quercus rhenana</i>	6,678	1,465	5,356	1,010	2,790	0,949	2,268	0,760	0,534	0,499
DSH										
<i>Acer angustilobum</i>	3,626	1,099	2,550	0,840	0,504	0,500	0,514	0,500	0	0
<i>Acer intergerrimum</i>	3,810	1,709	3,310	1,245	1,230	0,680	0,582	0,494	0,608	0,489
<i>Acer tricuspidatum</i>	5,036	1,660	2,928	0,953	1,014	0,834	0	0	0,448	0,566
<i>Alnus gaudinii</i>	5,076	1,508	3,158	0,855	1,524	1,029	0,976	0,849	0,240	0,428
<i>Alnus julianiformis</i>	6,576	1,686	3,316	0,798	1,388	1,045	0,742	0,724	0,304	0,498
<i>Berberis berberidifolia</i>	3,168	1,372	2,396	0,932	0,310	0,463	0	0	0,404	0,491
<i>Betula</i> sp.	5,052	1,173	3,022	0,715	0	0	0,564	0,496	0	0
<i>Carya</i> sp.	5,864	1,249	3,276	0,552	1,246	0,841	1,926	1,054	0	0
<i>Cercidiphyllum crenatum</i>	3,258	1,199	2,526	0,680	0,518	0,500	1,338	0,639	0	0
cf. <i>Alnus</i> sp.	3,632	1,201	1,554	0,510	0	0	0	0	0	0
<i>Comptonia difformis</i>	0,978	0,147	0,956	0,205	0	0	0	0	0	0
<i>Daphnogene polymorpha</i>	4,472	1,430	2,684	0,788	1,222	0,884	0,728	0,650	0	0
<i>Decodon gibbosus</i>	5,956	1,187	3,990	0,723	1,868	0,767	1,890	0,802	0	0
<i>Ficus truncata</i>	2,914	0,998	2,140	0,778	0,410	0,492	0,392	0,489	0	0
<i>Fraxinus bilinica</i>	5,652	1,388	3,274	0,623	1,864	0,931	2,590	1,101	0	0
Lauraceae gen. et sp. indet.	3,004	1,439	1,720	0,504	0,578	0,676	0	0	0	0
<i>Leguminosae gen. et sp. indet.</i>	3,200	1,118	1,974	0,703	0,388	0,488	0	0	0	0
<i>Liquidambar europaea</i>	4,066	1,326	3,394	0,710	1,234	0,666	0	0	1,186	0,710
<i>Nyssa haidingeri</i>	5,688	2,004	2,738	0,860	1,242	0,921	0,498	0,602	0	0
<i>Pailiurus tiliaefolius</i>	2,938	0,846	1,734	0,456	0	0	0	0	0	0
<i>Parrotia pristina</i>	5,182	1,307	3,334	0,817	0,308	0,462	0,306	0,461	0	0
<i>Podocarpium podocarpum</i>	3,360	1,633	2,836	1,073	0,518	0,500	0,540	0,499	0	0
<i>Populus populina</i>	4,036	0,994	1,932	0,252	0,840	0,367	0	0	0	0
<i>Populus zaddachii</i> var <i>brabenecii</i>	9,664	1,735	4,712	0,824	3,892	1,333	1,502	0,831	0,486	0,500
<i>Quercus rhenana</i>	5,380	1,411	3,282	0,737	1,560	0,820	0,558	0,497	1,040	0,660
<i>Rosa europaea</i>	1,238	0,656	0,854	0,353	0,590	0,492	0	0	0	0
<i>Rubus merianii</i>	3,226	1,232	1,816	0,422	0,598	0,491	0	0	0	0
<i>Salix haidingeri</i>	5,870	1,598	4,082	1,042	1,254	0,846	0,772	0,682	0	0
<i>Sapindus falcifolius</i>	2,688	0,974	2,298	0,728	0	0	0	0	0	0
<i>Ternstroemites</i> sp.	5,320	1,320	3,614	0,763	0,964	0,675	0,336	0,473	0	0
<i>Ulmus pyramidalis</i>	2,920	1,344	2,008	0,773	0,162	0,369	0	0	0,188	0,391
<i>Zelkova zelkovifolia</i>	3,518	1,355	2,184	0,638	0	0	0	0	0	0

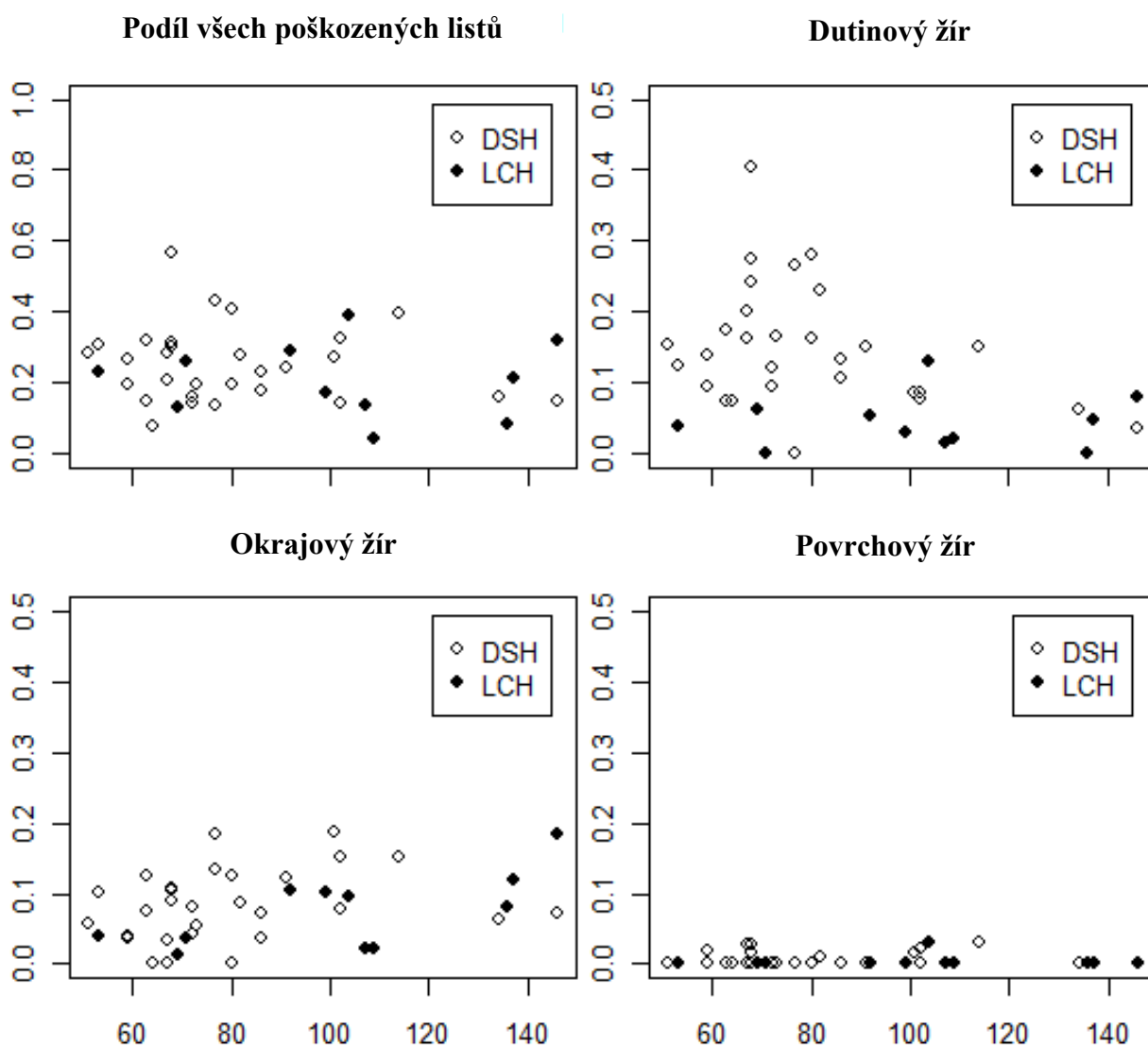
DIPLOMOVÁ PRÁCE

Tabulka č. 15: Průměrné diverzity sledovaných kategorií interakcí rarifikované na 5 jejich výskytů.

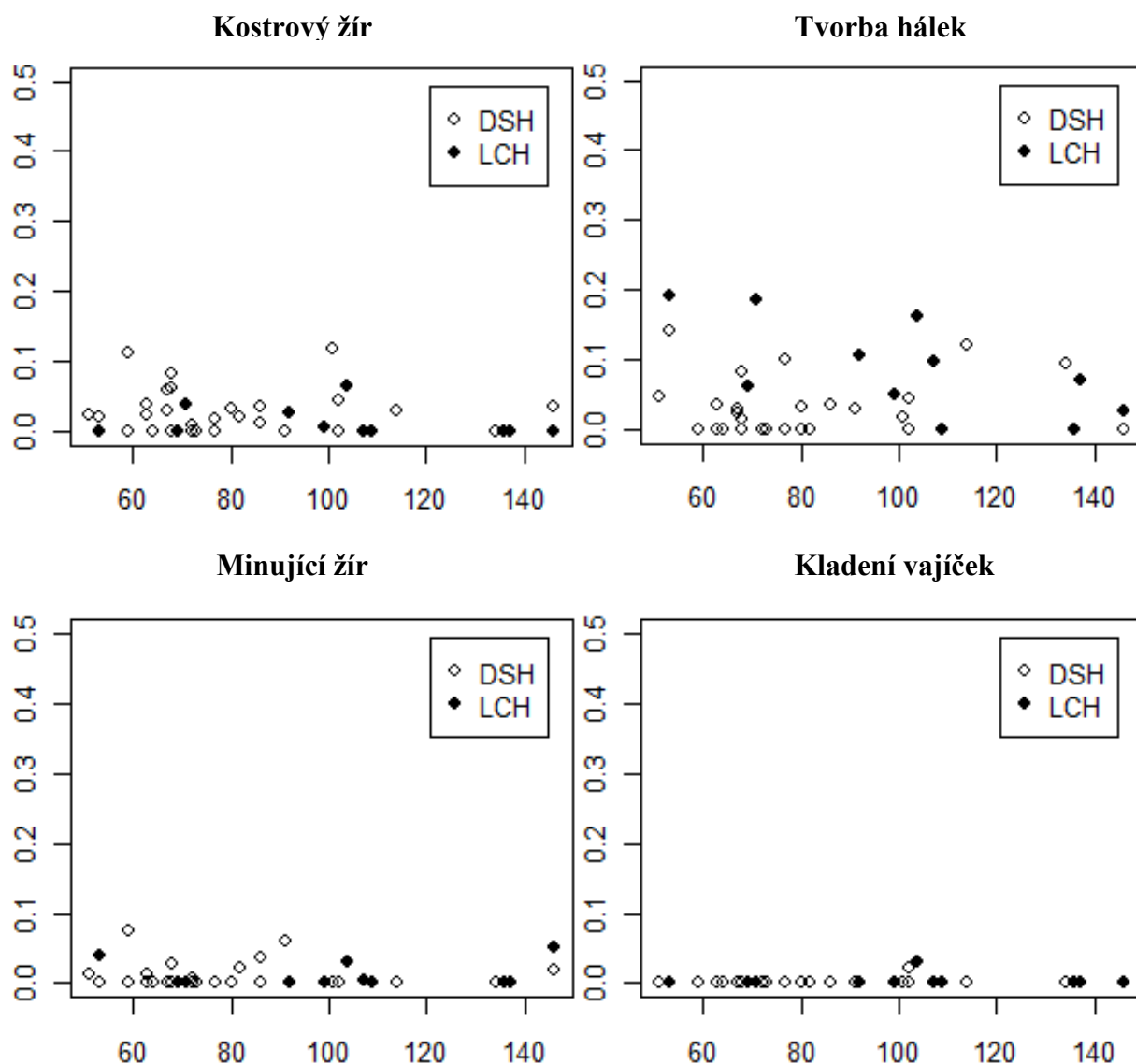
Taxony s 25 a více výskytů	Všechny typy poškození		Funkčně potravní skupiny		Specializované typy poškození		Tvorba hálek		Minující žír	
	Diverzita	SD	Diverzita	SD	Diverzita	SD	Diverzita	SD	Diverzita	SD
LCH										
<i>Acer tricuspidatum</i>	2,473	0,759	1,944	0,677	1,602	0,490	1,596	0,491	0	0
<i>Alnus julianiformis</i>	3,566	0,854	2,293	0,526	2,464	0,749	2,277	0,642	0	0
<i>Comptonia difformis</i>	1,000	0	1,000	0	0	0	0	0	0	0
<i>Daphnogene polymorpha</i>	3,012	0,763	2,047	0,701	2,262	0,584	2,085	0,444	1,000	0
<i>Fraxinus bilinica</i>	3,342	0,821	2,483	0,762	2,750	0,720	2,336	0,618	1,000	0
Lauraceae gen. et sp. indet.	3,362	0,888	2,492	0,650	2,866	0,650	2,308	0,534	0	0
<i>Laurophyllum saxonicum</i>	3,483	0,819	2,859	0,651	2,500	0,565	2,498	0,558	0	0
<i>Laurophyllum</i> sp.	3,420	0,849	2,507	0,554	2,381	0,610	2,751	0,712	0	0
<i>Myrica lignitum</i>	3,515	0,845	2,629	0,695	2,593	0,522	1,000	0	1,953	0,212
<i>Myrica</i> sp.	2,863	0,661	2,500	0,551	1,000	0	0	0	0	0
<i>Nyssa haidingeri</i>	1,942	0,235	1,942	0,234	0	0	0	0	0	0
<i>Quercus rhenana</i>	3,769	0,775	3,363	0,819	2,829	0,684	2,433	0,571	1,000	0
DSH										
<i>Acer angustilobum</i>	2,999	0,863	2,236	0,769	1,000	0	1,000	0	0	0
<i>Acer intergerrimum</i>	3,348	0,808	2,865	0,814	1,930	0,255	1,000	0	1,000	0
<i>Acer tricuspidatum</i>	3,393	0,869	2,330	0,712	3,063	0,637	0	0	1,931	0,254
<i>Alnus gaudinii</i>	3,737	0,859	2,626	0,797	3,603	0,735	3,043	0,654	1,000	0
<i>Alnus julianiformis</i>	3,989	0,796	2,589	0,686	3,536	0,787	2,439	0,559	1,928	0,259
<i>Berberis berberidifolia</i>	3,558	0,794	2,704	0,722	1,000	0	0	0	1,000	0
<i>Betula</i> sp.	3,373	0,821	2,397	0,671	0	0	1,000	0	0	0
<i>Carya</i> sp.	3,304	0,853	2,513	0,617	2,490	0,570	3,270	0,741	0	0
<i>Cercidiphyllum crenatum</i>	3,222	0,734	2,566	0,528	1,000	0	1,869	0,337	0	0
cf. <i>Alnus</i> sp.	3,508	0,777	1,540	0,499	0	0	0	0	0	0
<i>Comptonia difformis</i>	1,000	0	1,000	0	0	0	0	0	0	0
<i>Daphnogene polymorpha</i>	3,778	0,824	2,495	0,669	2,924	0,688	1,848	0,359	0	0
<i>Decodon gibbosus</i>	3,605	0,845	2,976	0,717	2,504	0,559	2,499	0,558	0	0
<i>Ficus truncata</i>	2,620	0,783	2,010	0,623	1,000	0	1,000	0	0	0
<i>Fraxinus bilinica</i>	3,701	0,830	2,736	0,635	2,934	0,696	3,263	0,732	0	0
Lauraceae gen. et sp. indet.	3,672	0,796	1,939	0,239	1,934	0,248	0	0	0	0
<i>Leguminosae</i> gen. et sp. indet.	3,425	0,783	2,092	0,635	1,000	0	0	0	0	0
<i>Liquidambar europaea</i>	3,321	0,817	2,903	0,659	1,942	0,235	0	0	1,934	0,248
<i>Nyssa haidingeri</i>	4,213	0,731	2,513	0,740	3,333	0,699	1,938	0,242	0	0
<i>Pailiurus tiliaefolius</i>	2,932	0,672	1,787	0,410	0	0	0	0	0	0
<i>Parrotia pristina</i>	3,501	0,782	2,572	0,765	1,000	0	1,000	0	0	0
<i>Podocarpium podocarpum</i>	3,804	0,786	3,188	0,757	1,000	0	1,000	0	0	0
<i>Populus populina</i>	3,166	0,739	1,804	0,397	1,000	0	0	0	0	0
<i>Populus zaddachii</i> var. <i>brabencii</i>	4,007	0,792	2,617	0,840	3,523	0,818	2,613	0,510	1,000	0
<i>Quercus rhenana</i>	3,616	0,796	2,692	0,658	2,626	0,502	1,000	0	1,942	0,235
<i>Rosa europaea</i>	1,940	0,238	1,000	0	1,000	0	0	0	0	0
<i>Rubus merianii</i>	3,368	0,718	1,919	0,274	1,000	0	0	0	0	0
<i>Salix haidingeri</i>	3,718	0,846	3,038	0,802	2,607	0,508	1,938	0,242	0	0
<i>Sapindus falcifolius</i>	2,948	0,669	2,518	0,538	0	0	0	0	0	0
<i>Ternstroemites</i> sp.	3,510	0,796	2,755	0,710	1,866	0,341	1,000	0	0	0
<i>Ulmus pyramidalis</i>	3,545	0,806	2,311	0,637	1,000	0	0	0	1,000	0
<i>Zelkova zelkovifolia</i>	3,267	0,809	2,207	0,512	0	0	0	0	0	0

4.4.4 Porovnání četnosti poškození v závislosti na LMA rostlinných taxonů

Posledním sledovanou závislostí byl vztah LMA fosilních listů a procentuální míry zasažení listů typy poškození z jednotlivých funkčně potravních skupin. Celkem byla získána LMA data od 11 druhů v počtu 78 listů z LCH a od 29 druhů v počtu 152 listů z DSH (Tabulka č 17). Průměrná hodnota LMA listů z LCH horizontu je 96 gm^{-2} s intervalem spolehlivosti v rozmezí $106 - 87 \text{ gm}^{-2}$ a průměrná hodnota LMA listů z DSH horizontu je 85 gm^{-2} s intervalem spolehlivosti v rozmezí $92 - 77 \text{ gm}^{-2}$. Jako vstupní data pro testování závislosti (i) podílu listů zasažených typy poškození z odlišných funkčně potravních skupin na jejich LMA a zároveň (ii) závislosti téhož na horizontu, byly tentokrát užity míry podílů poškozených listů u všech taxonů, které se vyskytují v daném horizontu v počtu ≥ 25 .



Graf č. 38: Vztah LMA a intenzity výskytu příslušných funkčně potravních skupin u všech taxonů o počtu ≥ 25 byt' jen v jednom horizontu (DSH 29 taxonů, LCH 11 taxonů). Na ose y procentuální míra poškození listů v rámci příslušné FFG, na vodorovné ose x míra LMA jednotlivých taxonů.



Graf č. 39: Vztah LMA a intenzity výskytu u dalších čtyř funkčně potravních skupin u všech taxonů o počtu 25 a více byt' jen v jednom horizontu (DSH 29 taxonů, LCH 11 taxonů). Na svislé percentuální míra poškození listů v rámci příslušné funkčně potravní skupiny, na vodorovné ose míra LMA jednotlivých taxonů.

Na základě výsledků provedeného testování lze konstatovat, že vliv LMA na frekvenci výskytu příslušné FFG byl prokázán pouze u dutinového žíru, kde se stupajícím LMA podíl jím poškozených listů klesá zejména v DSH. V rámci srovnání vlivu horizontů, byl podobně jako v předešlých testech (4.4.2) prokázán vliv horizontu v případě více FFG (Tabulka č. 16).

Tabulka č. 16: Vliv LMA a horizontu na podíl poškozených listů celkem a v rámci odlišných FFG.

Proporce listů zasažených funkčně potravní skupinou	Vliv příslušného faktoru		Procenta vysvětlené variability	
	LMA	Horizont	vliv LMA	vliv horizontu
dutinového žíru	<0,001	<0,001	17,2%	25,7%
okrajového žíru	n.s.	0,007	-	4,0%
povrchového žíru	n.s.	n.s.	-	-
kostrového žíru	n.s.	n.s.	-	-
tvorby hálek	n.s.	0,001	-	20,2%
minujícího žíru	n.s.	n.s.	-	-
proporce všech poškozených listů	n.s.	0,012	-	2,1%

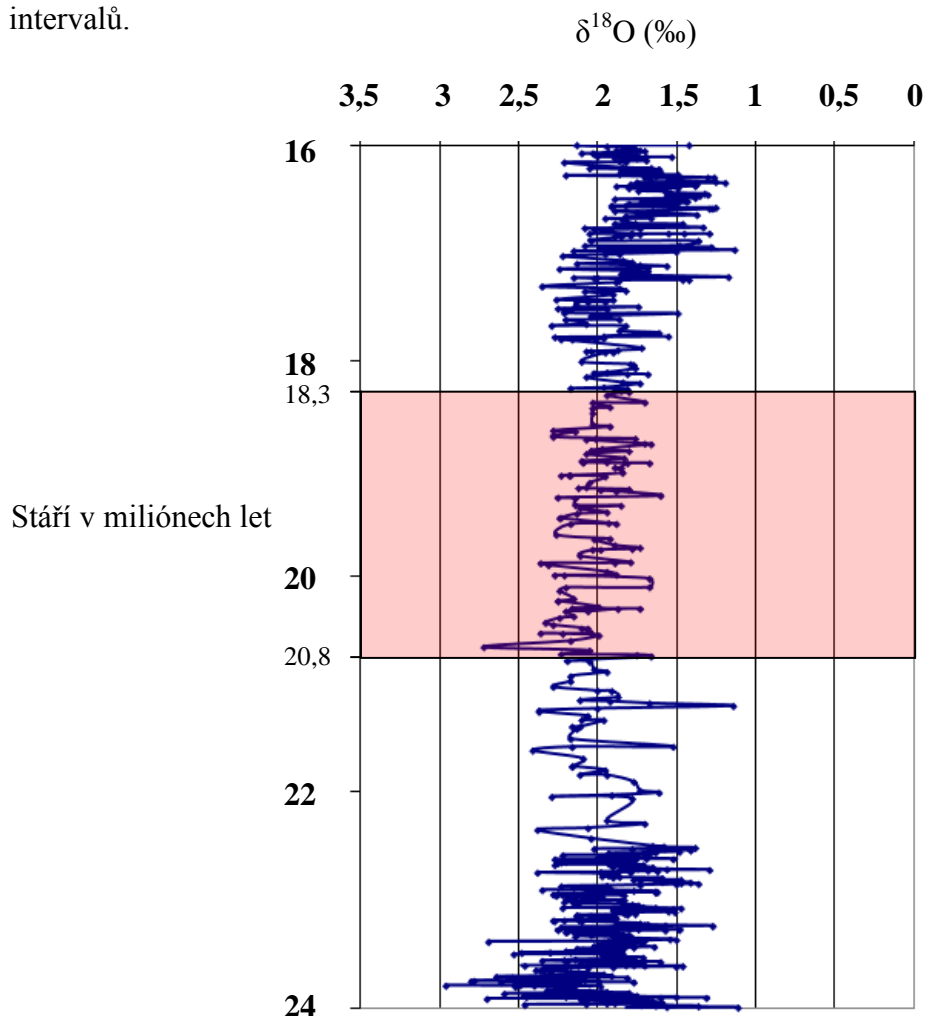
DIPLOMOVÁ PRÁCE

Tabulka č. 17

Taxony (25 a více výskytů)	Počet listů	Počet poškozených listů s příslušnou funkčně potravní skupinou								LMA
		Dutinový žír	Okrajový žír	Kostrový žír	Povrch. žír	Tvorba hálek	Minující žír	Vpich a sání	Kladení	
LCH										
<u>Acer tricuspidatum</u>	27	18	4	0	0	18	0	0	0	69
<u>Alnus julianiformis</u>	289	0	2	0	0	0	0	0	0	136
<u>Comptonia difformis</u>	25	3	5	0	0	22	1	0	0	107
<u>Daphnogene polymorpha</u>	224	1	1	0	0	5	1	0	0	53
<u>Fraxinus bilinica</u>	26	5	18	0	1	9	0	0	0	99
<u>Lauraceae gen et sp indet</u>	175	2	4	0	1	4	0	0	0	92
<u>Laurophyllum saxonicum</u>	38	4	10	0	0	6	0	0	0	137
<u>Laurophyllum sp</u>	84	3	7	0	0	1	2	0	0	146
<u>Myrica lignitum</u>	38	1	1	0	0	0	0	0	0	109
<u>Nyssa haidingeri</u>	46	4	3	1	2	5	1	0	1	104
<u>Quercus rhenana</u>	31	0	1	0	1	5	0	0	0	71
DSH										
<u>Acer angustilobum</u>	35	3	1	0	1	1	1	0	0	86
<u>Acer intergerimum</u>	28	21	8	1	2	0	2	0	0	82
<u>Acer tricuspidatum</u>	91	13	5	0	2	4	1	0	0	51
<u>Alnus gaudinii</u>	85	29	21	0	4	6	2	0	0	63
<u>Alnus julianiformis</u>	166	2	4	0	2	0	1	0	0	146
<u>Berberis berberidifolia</u>	55	9	4	0	1	1	0	0	0	80
<u>Betula sp</u>	32	16	11	0	1	6	0	0	0	77
<u>Carya sp</u>	60	2	2	0	0	3	0	0	0	134
<u>Cercidiphyllum crenatum</u>	32	5	0	0	1	0	0	0	0	80
<u>cf Alnus sp</u>	31	0	6	0	0	0	0	0	0	77
<u>Comptonia difformis</u>	45	11	6	0	1	3	0	0	0	86
<u>Daphnogene polymorpha</u>	83	5	5	1	1	4	0	0	0	114
<u>Decodon gibbosus</u>	33	6	5	0	1	7	0	0	0	53
<u>Fraxinus bilinica</u>	49	6	6	0	0	0	0	0	0	102
<u>Lauraceae gen et sp indet</u>	78	7	2	1	0	0	0	0	0	59
<u>Leguminosae gen et sp indet</u>	51	5	2	0	6	0	4	0	0	59
<u>Liquidambar europaea</u>	53	14	3	0	5	2	0	0	0	67
<u>Nyssa haidingeri</u>	87	6	2	0	0	0	0	0	0	73
<u>Pailiurus tiliaefolius</u>	36	16	6	1	4	1	0	0	0	68
<u>Parrotia pristina</u>	66	8	3	0	0	0	0	0	0	68
<u>Populus populina</u>	29	15	4	1	3	3	1	0	0	68
<u>Populus zaddachii var brabencii</u>	37	5	4	0	0	1	2	0	0	91
<u>Quercus rhenana</u>	33	2	0	0	0	0	0	0	0	64
<u>Rosa europaea</u>	27	3	2	0	0	0	0	0	0	72
<u>Rubus merianii</u>	25	4	7	1	2	2	0	0	1	102
<u>Salix haidingeri</u>	46	2	2	0	1	0	0	0	0	63
<u>Sapindus falcifolius</u>	27	5	11	1	7	1	0	0	0	101
<u>Ternstroemites sp</u>	59	11	5	0	1	0	1	0	0	72
<u>Ulmus pyramidalis</u>	118	7	0	1	1	1	0	0	0	67

5 Diskuze

Z hlediska interpretace rozdílů všech sledovaných kategorií je klíčový diagram na obrázku č. 16, znázorňující průběh křivky poměrů izotopů kyslíku ($\delta^{18}\text{O}$) z hlubokomořských vrtů do značné míry kopírující průběh teplotní křivky oceánských vod. Z nich lze nepřímo usuzovat na fluktuační globální atmosférické teploty (Zachos a kol. 2001a, 2001b). Z průběhu křivky jsou patrné značné změny sledované veličiny v průběhu relativně krátkých časových intervalů.



Obrázek č. 16: Grafické zobrazení křivky poměrů izotopů kyslíku ($\delta^{18}\text{O}$), na ose x, během období spodního miocénu. Červeně vyznačený interval odpovídá předpokládanému stáří LCH a DSH. Upraveno podle Zachose (2001b) – supplemental data. Osa y – stáří v miliónech let.

(i) Interpretace rozdílů taxonomické diverzity obou souvrství.

V DSH je vyšší taxonomická diverzita rostlin a liší se rovněž co do proporcí zastoupení jednotlivých druhů. Mezi oběma horizonty existuje statisticky prokazatelný rozdíl, dokonce i v případě, že oba horizonty porovnáváme na úrovni očekávané míry taxonomické diverzity

rarifikované na relativně nízký počet 100 listů obou horizontů. Zde je signifikantní rozdíl jak v případě kompletních souborů se všemi rozlišitelnými taxony, tak v případě souborů redukováných na jednoznačně určené druhy a rody (v posledních dvou případech sice poněkud menší, ale stále průkazný). Menší proto, že je vyšší podíl nejisté určených taxonů právě v DSH. Vzhledem k tomu, že DSH soubor vykazuje navíc přítomnost a vyšší abundanci teplomilných elementů, reflektuje svým taxonomickým složením teplejší a zřejmě i vlhčí klima (lépe řečeno s rovnoměrněji rozloženými srážkami v čase) než LCH. Test na ekvibilitu obou souborů naznačuje, že jsou oba vyrovnané, ale LCH přeci jen o něco méně. Je zde sice několik málo dominantnějších taxonů, ale jako celek je stále vyrovnaný. Tyto výsledky odpovídají zjištěním již proběhlých výzkumů taxonomického složení obou horizontů (Kvaček a Teodoridis, 2007).

Vyšší podíl poškozených listů i relativně vyšší počet listů se výskytem více odlišných DT v souboru DSH může souviset s vyšší taxonomickou diverzitou jen nepřímo, zřejmě jen odráží příznivější klimatické podmínky, příznivé rovněž pro nárůst populační hustoty hmyzích herbivorů (Coley a Aide, 1991; Coley a Barone, 1996). S taxonomickým složením souvisí i vyšší průměrná míra LMA v LCH, i když se značně širokým intervalem spolehlivosti, což svědčí pro relativně vyšší zastoupení neopadavých xerofilních dřevin. V oblastech kde převládají dlouhodobá období sucha, však převažují opět opadavé dřeviny, ale s vysokým LMA (Prior a kol., 2003). Předpoklad odlišných srážkových poměrů v LCH, ať se již jedná o celkově aridnější klima nebo klima se značně nerovnoměrnou distribucí dešťových srážek v čase, potvrzuje i následující interpretace.

(ii) Interpretace rozdílů v četnosti výskytu jednotlivých funkčně potravních skupin.

Jedná se zejména o potvrzení rozdílu (**y**) ve vzájemných poměrech odlišných funkčně potravních skupin v rámci obou jednotlivých horizontů a (**yy**) ve vzájemném poměru odpovídajících si funkčně potravních skupin mezi oběma horizonty. (To bylo testováno dvěma různými testy, první, chí – kvadrát test o pěti stupních volnosti má jeden signifikantní výsledek, druhý test je vlastně šest chí – kvadrát testů o jednom stupni volnosti pro každou funkčně potravní skupinu zvlášť a je signifikantní mimo povrchový žír a miny ve všech případech). Důležité jsou relativní rozdíly mezi vzájemně si odpovídajícími funkčně potravními skupinami náležejícím k odlišným horizontům. Zde nehraje roli ani absolutně vyšší počet fosilií DSH, ani vyšší podíl poškozených listů a vyšší incidence odlišných typů poškození na list tamtéž. V LCH je počet výskytů typů poškození náležejících do funkčně potravní skupiny tvorba hálek oproti DSH relativně čtyřnásobný. To svědčí pro aridnější klima v souladu s předpoklady na základě studií v úvodu citovaných autorů (Godfray, 1994;

Price a kol., 1998). Zjištěné rozdíly v četnosti výskytu odlišných funkčně potravních skupin u taxonů s počtem listů 25 a více, vyskytujících se v tomto množství v obou horizontech, odpovídají poměrům testovaným pro oba horizonty jako celek, i když se v rámci jednotlivých sledovaných taxonů liší. Je zajímavé, že se nejčastěji zastoupená funkčně potravní skupina u těchto taxonů v rámci LCH, tvorba hálek, vyskytuje zejména u *Acer tricuspidatum*, *Fraxinus bilinica* a *Quercus rhenana* na listech s frekvencí, která dosahuje nebo dokonce přesahuje průměrnou míru poškození listů všech dřevin s počtem 25 a více v tomto horizontu, zatímco v okrajový žír se stejně početným výskytem v rámci celého LCH je na listech těchto dřevin zastoupen relativně méně. O příčině tohoto jevu lze však jen spekulovat.

(iii) Interpretace rozdílů v diverzitě vybraných skupin typů poškození a funkčně potravních skupin rarifikovaných na počet 100 resp. 25 fosilií mezi horizonty jako celky resp. mezi horizonty zastoupenými vybranými taxony s četností 25 a více v obou horizontech.

V prvním případě byl shledán signifikantní rozdíl v diverzitě mezi oběma horizonty pouze pro všechny typy poškození a pro funkčně potravní skupiny. To je bohužel způsobeno rarifikací na pouhých sto listů. Na základě průběhu akumulací křivky je možné usuzovat, že při rarifikaci na 400 listů by vyšel signifikantní i rozdíl v diverzitě specializovaných typů poškození ve prospěch DSH, stejně jako je tomu v případě testu rozdílu jejich diverzity rarifikované na počet 50 jejich výskytů. To odpovídá samozřejmě rozdílnému počtu listů v obou horizontech, ale v obou případech mnohem většímu než sto. Naopak rozdíl v diverzitě funkčně potravních skupin vychází při rarifikaci na sto listů ve prospěch DSH, přičemž celkovou diverzitu má i přes nižší počet fosilií nakonec vyšší LCH. Děje se tak v důsledku jediného výskytu tvorby vpichu a sání. Může se však jednat o artefakt, neboť jiné další stopy této funkčně potravní skupiny nemusely být na dalších listech rozpoznány. Rozdíly v diverzitě funkčně potravních skupin se tak zdají být irelevantní a soubory jsou v tomto ohledu dle mého soudu rovnocenné. Každopádně mezi oběma horizonty existuje statisticky potvrzený signifikantní rozdíl v diverzitě všech typů poškození v souladu s předpokladem, že vyšší taxonomická diverzita hostitelských rostlin implikuje i vyšší diverzitu hmyzích herbivorů a tím i vyšší diverzitu typů poškození (Knops a kol., 1999; Haddad a kol., 2001; Hawkins a Porter, 2003; Dyer a kol., 2007). Při porovnávání horizontů zastoupených pouze vybranými taxony s četností 25 a více fosilií a vyskytujících se v obou horizontech se však určujícím faktorem rozdílu diverzit vybraných skupin poškození jeví vnitrodruhová variabilita diverzity poškození u jednotlivých vybraných taxonů. Vliv charakteristik samotného horizontu se projevuje v menší míře pouze v případě všech typů poškození, a pak v ještě o něco menší míře v případě specializovaných typů poškození a tvorby hálek.

DIPLOMOVÁ PRÁCE

(iv) Interpretace rozdílů v diverzitě vybraných skupin typů poškození a funkčně potravních skupin rarifikovaných na počet vlastních výskytů příslušné skupiny typů poškození mezi horizonty jako celky resp. mezi horizonty zastoupenými vybranými taxony s četností 25 a více v obou horizontech.

Poněkud odlišný obraz poskytují testované rozdíly diverzity typů poškození a funkčně potravních skupin rarifikované na počet výskytů příslušných poškození. V tomto případě poskytuje signifikantní výsledek pouze rozdíl v případě specializovaných typů poškození ve prospěch DSH, zatímco v případě diverzit všech ostatních sledovaných kategorií nebyl potvrzen žádný rozdíl. Důvodem, proč v případě všech typů poškození je mezi oběma přístupy rozdíl je v tom, že rarifikace na počet výskytů příslušného typu poškození eliminuje vliv rozdílného podílu poškozených listů a rozdílnou frekvenci výskytu odlišných typů poškození na zasaženém listu. Rarifikace na počet výskytů tak reflektuje spíše skutečnou diverzitu hmyzích herbivorů, zatímco rarifikace na počet listů do značné míry zohledňuje i ekologické podmínky lokality (v tomto případě hlavně populační hustotu hmyzích herbivorů). V této souvislosti je pozoruhodná skutečnost, že ačkoli průměrná diverzita specializovaných typů poškození v LCH je téměř poloviční oproti DSH, tvoří zde specializované typy poškození téměř dvě pětiny z výskytů všech typů poškození. Jedním z vysvětlení může být skutečnost, že velkou část specializovaných poškození tvoří tvorba hálek, jejíž relativní frekvence je v LCH oproti DSH čtyřnásobná. V případě srovnávání rozdílů míry diverzity mezi horizonty zastoupenými pouze vybranými taxony s četností 25 a více fosilií a vyskytujících se v obou horizontech se opět určujícím faktorem rozdílu diverzit vybraných skupin poškození jeví vnitrodruhová variabilita diverzity poškození u jednotlivých vybraných taxonů. Menší vliv horizontu po její eliminaci je však při tomto způsobu rarifikace pouze u specializovaných typů poškození. Příčina je již výše zmíněné očištění od vlivu vyššího podílu poškozených listů v DSH a v průměru vyšší incidence odlišných typů poškození na poškozený list.

(v) Interpretace vlivu LMA na frekvenci výskytu odlišných funkčně potravních skupin v rámci obou horizontů.

S výjimkou dutinového žíru v rámci DSH se nepodařilo prokázat žádný statisticky významný vliv LMA na frekvenci výskytu jednotlivých funkčně potravních skupin. V případě výše zmíněného dutinového žíru byl v DSH zaznamenán signifikantní pokles tohoto typu poškození se zvyšujícím se LMA taxonu. Příčina tohoto jevu může spočívat ve vyšší odolnosti morfotypu listu s vysokým LMA vůči tomuto typu žíru, při kterém musí nejprve dojít k narušení pevné vnější ochranné kutikuly listu, která je u těchto listů zřejmě odolnější.

Otázkou zůstává, proč podobná závislost není potvrzena v případě povrchového žíru, kde se dá předpokládat podobný „*modus operandi*“ herbivorního původce. Důvod je patrně stejný, proč stejný trend nebyl potvrzen ani v případě dutinového žíru v rámci LCH, a to nižší relativní i absolutní frekvence těchto funkčně potravních skupin v rámci uvedených souvrství. Skutečnost, že hodnota LMA nemá vliv na četnost tvorby hálek, jak by se možná také dalo předpokládat, není vůbec překvapivá. Vyšší LMA a vyšší frekvence tvorby hálek mají jen společnou příčinu, a tím je nižší průměrná atmosférická vlhkost. Vysokou frekvenci tvorby hálek totiž vykazují v rámci LCH taxony s nízkým i relativně vysokým LMA indexem.

6 Závěr

Vzájemné srovnání horizontů potvrdilo již dřívějšími výzkumy zjištěné rozdíly v charakteru jim odpovídajících biotopů.

LCH se ve srovnání s DSH jeví jako druhově ochuzený biotop aridnějšího charakteru s časově nerovnoměrně rozloženými srážkami a s celkově nižší diverzitou všech typů poškození. Signifikantní rozdíl v diverzitě odlišných skupin poškození, tj. specializovaných typů poškození, tvorby hálek a minujícího žíru nebyl s výjimkou specializovaných typů poškození potvrzen. Právě tvorba hálek však v LCH vykazuje mnohem vyšší četnost výskytu, což svědčí pro aridnější charakter tohoto biotopu. Rovněž specializované typy poškození, které, ač mají signifikantně nižší diverzitu v LCH, jsou zastoupeny v téměř jedné polovině všech výskytů typů poškození. Tuto skutečnost je možné vysvětlit jednak tím, že část specializovaných typů poškození tvoří hálky, jednak druhovou skladbou původců ostatních typů poškození, ve které byly silně zastoupeny druhy specializované na určitý typ hostitelské rostliny, vyznačující se relativně vysokou populační hustotou.

Z vytčených cílů byla potvrzena pozitivní korelace diverzity a celkové frekvence typů poškození se vzrůstající taxonomickou diverzitou hostitelských rostlin, neboť obě sledované kategorie vykazují v rámci DSH signifikantně vyšší hodnoty než v LCH. V případě diverzity je tomu tak alespoň u všech typů poškození rarifikovaných na počet listů v rámci horizontů jako celku a v případě specializovaných typů poškození rarifikovaných na počet výskytů. Při porovnávání horizontů v zastoupení osmi nejhojnějších taxonů je však rozhodujícím faktorem pro vznik rozdílné míry diverzity příslušných skupin poškození její vnitrodruhová variabilita u daných taxonů. Vliv podmínek samotného biotopu se zde uplatňuje méně než v rámci celku. Rovněž byla potvrzena souvislost mezi klimatickým charakterem biotopu, který je dokumentován taxonomickou skladbou rostlinných hostitelů a jejich průměrnou LMA s četností jednotlivých FFG, především však tvorby hálek, jejichž počet výskytů je vyšší za aridnějších podmínek.

Celkově lze konstatovat, že v kontextu herbivorních interakcí rostlin a členovců jsou mezi oběma horizonty rozdíly jak **(i)** v rámci frekvence poškození a podílu listů zasaženými typy poškození z odlišných funkčně potravních skupin tak **(ii)** v diverzitě vybraných skupin typů poškození. To se týká zejména její míry rarifikované na počet fosilií. V případě diverzity vybraných skupin typů poškození rarifikované na počet výskytů odpovídajících typů poškození byl prokázán signifikantní rozdíl pouze u specializovaných typů poškození. To

DIPLOMOVÁ PRÁCE

platí v případě horizontů jako celku i po separaci vlivu druhového složení rostlin a vlivu autekologie jednotlivých taxonů. Výraznější roli ve variabilitě mezi horizonty však hraje autekologie jednotlivých rostlinných taxonů (mezidruhová variabilita ve sledované diverzitě) než vlastní ekologické podmínky obou horizontů.

7 Poděkování

Rád bych poděkoval svému školiteli RNDr. Jakubu Prokopovi Ph.D. za cenné připomínky a všestrannou pomoc, Dr. Torstenu Wapplerovi za četné odborné konzultace, všem zaměstnancům paleontologického oddělení Národního muzea v Praze v čele s Dr. Jiřím Kvačkem za zpřístupnění sbírek a poskytnutí nezbytného pracovního zázemí, Bc. Zdeňkovi Janovskému za neocenitelnou pomoc při statistickém zpracování získaných dat, Mgr. Bernešce Říhové za pomoc při závěrečné jazykové úpravě a zvláštní poděkování patří panu Zdeňkovi Dvořákovi, bez jehož předchozí mnohaleté nadšené sběratelské činnosti by velká část mnou studovaného materiálu nebyla vůbec k dispozici, za všestrannou a nezištnou pomoc. Zároveň bych rád vyjádřil vděčnost Grantové agentuře Karlovy univerzity (Grant č. 46509/2008) za poskytnutí finančních prostředků k realizaci mé práce.

8 Literatura

Adami-Rodrigues, K., Iannuzzi, R., Pinto, I. D. 2004. Permian plant-insect interactions from a Gondwana flora of southern Brazil. *Fossils and Strata*, **51**: 106-125.

Adler L. S., de Valpine P., Harte J., Call J. 2007. Effects of long-term experimental warming on aphid density in the field. *Journal of the Kansas Entomological Society*, **80**: 156-168.

Allen A. P., Gillooly J. F., Savage V. M., Brown J. H. 2006. Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **103**: 9130–9135.

Anderson, J. M., Anderson, H. M., Cruickshank, A. R. I. 1998. Late Triassic ecosystems of the Molteno/Lower Elliot Biome of Southern Africa. *Palaeontology*, **41**: 387-421.

Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer T., M., Brown, V. K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J. C., Farrar, J. 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, **8**: 1–16.

Barker, P. F., Thomas, E. 2004. Origin, signature and palaeoclimatic influence of the Antarctic Circumpolar Current. *Earth-Science Reviews*, **66**: 143–162.

Basset, Y. 1994. Palatability of tree foliage to chewing insects: a comparison between a temperate and a tropical site. *Acta Oecologica*, **15**: 181–191.

Bennike, O. 1998. Late Cenozoic wood from Washington Land, North Greenland, *Geology of Greenland Survey Bulletin*, **180**: 155-158.

Benton, M. J., Twitchett, R. J. 2003. How to kill (almost) all life: the end-Permian extinction event. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**: 358-365.

Barclay, R. S., Johnson, K. R., Betterton, W. J., Dilcher, D. L. 2003. Stratigraphy, megafloora, and the K-T boundary in the eastern Denver Basin, Colorado. *Rocky Mountain Geology*, **38**: 45–71.

Bernays, E. A., Chapman, R. F. 1994. *Host-plant selection by phytophagous insects*. New York, NY, USA: Chapman and Hall, 312 pp.

Berry, E. W. 1923. Pathological conditions among fossil plants. In: Moodie, R. L. (ed.). *Paleopathology: An introduction to the study of ancient evidences of disease*. Urbana, Illinois, University of Illinois Press, pp. 99-109.

Blakey, R. 2009. Paleogeography. Internet website, <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/index.html>.

Banks, H. P., Colthart, B. J. 1993. Plant-animal-fungal interactions in Early Devonian trimerophytes from Gaspé, Canada. *American Journal of Botany*, **80**: 992-1001.

Beck, A. L., Labandeira, C. C. 1998. Early Permian insect folivory on a gigantopterid-dominated riparian flora from north-central Texas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **142**: 138-173.

Boulter M. C., Hubbard, R. N. L. B., Kvaček Z. 1993. A comparison of intuitive and objective interpretations of Miocene plant assemblages from north Bohemia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **101**: 81-96.

Brenner, R. L., Ludvigson, G. A., Witzke, B. J., Zawistoski, A. N., Kvale, E. P., Ravn, R. L., Joeckel, R. M. 2000. Late Albian Kiowa-Skull Creek marine transgression. Lower Dakota Formation, eastern margin of Western Interior Seaway, USA. *Journal of Sedimentary Research*, **70**: 868-878.

Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., West, G. B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**: 1771–1789.

Bůžek, Č. 1971. Tertiary flora from the northern part of the Pětipsy area (North-Bohemian basin). *Rozpravy Ústředního ústavu geologického*, **36**: 1–118.

Bůžek, Č., Dvořák, Z., Kvaček, Z., Prokeš, M. 1992. Tertiary vegetation and depositional environments of the Bílina delta in the North Bohemian brown coal basin. *Časopis pro mineralogii a geologii*, **37**: 117–134.

Ciesielski P. F., Ledbetter M. T., Ellwood B. B. 1982. The development of antarctic glaciation and the Neogene paleoenvironment of the Maurice Ewing Bank. *Marine Geology*, **46**: 1-51.

Coleman, B. D. 1981. On Random Placement and Species-Area Relations. *Mathematical Biosciences*, **54**: 191-215.

Colwell, R. K., Mao, C. X., Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, **85**: 2717–2727.

Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, **53**: 209–233.

Coley, P. D. 1998. Possible effects of climate change on plant/herbivore interactions in moist tropical forests. *Climatic Change*, **39**: 455–472.

Coley, P. D., Aide, T. M. 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In: Price PW, Lewinsohn TM, Fernandes GW, Benson BB, (eds.). *Plant animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. New York, NY, USA: Wiley, pp. 25–49.

Coley, P. D., Barone, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**: 305–335.

Crawley, M. J. 2007. *The R book*. John Wiley & Sons Ltd., Chichester, UK, 948 pp.

Cuevas-Reyes, P., Quesada, M., Hanson, P., Dirzo, R., Oyama, K. 2004. Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life-forms, host plant age and plant density. *Journal of Ecology*, **92**: 707–716.

Cuevas-Reyes, P., Quesada, Oyama, K. 2006. Abundance and Leaf Damage Caused by Gall-Inducing Insects in a Mexican Tropical Dry Forest. *Biotropica*, **38**: 107–115.

Cummins, K. W., Merritt, R. W. 1984. Ecology and distribution of aquatic insect. In: Merritt, R. W., Cummins, K. W. (eds.). *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*, 2nd edn. Dubuque, IA, Kendall-Hunt, pp. 59-65.

Currano E. D., Wilf P., Wing S. L., Labandeira C. C., Lovelock E. C., Royer D. L. 2008. Sharply increased insect herbivory during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**: 1960-1964.

Dettman, D. L., Fang, X., Garzione, C. N., Li, J. 2003. Uplift-driven climate change at 12 Ma: a long N18O record from the NE margin of the Tibetan plateau. *Earth and Planetary Science Letters*, **214**: 267-277.

Dopita, M., Havlena, V., Pešek, J. 1985. *Ložiska fosilních paliv*. SNTL, Praha, pp. 137-163.

Dowsett, H. J., Barron, J. A., Poore, R. Z., Thompson, R. S., Cronin, T. M., Ishman, S. E., Willard, D. A. 1999. Middle Pliocene Paleoenvironmental Reconstruction: PRISM2. U.S. Geological survey open file report 99-535, <http://pubs.usgs.gov/of/1999/of99-535/>.

Doyle, J. A., Hickey, L. J. 1976. Pollen and leaves from the mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early angiosperm evolution. In: Beck, C. B. (ed.). *Origin and Early Evolution of Angiosperms*. New York, Columbia University Press, pp. 139-206.

Dyer, L. A., Singer, M. S., Lill, J. T., Stireman, J. O., Gentry, G. L., Marquis, R. J., Ricklefs, R. E., Greeney, H. F., Wagner, D. L., Morais, H. C. 2007. Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature*, **448**: 696–699.

Edwards, D., Selde, P. A. Richardson, J. B., Axe, L. 1995. Coprolites as evidence for plant-animal interactions in Siluro-Devonian terrestrial ecosystems. *Nature*, **377**: 329–331.

Elsik, W. C. 1999. Reduviasporonites WILSON 1962; synonymy of the fungal organism involved in the Late Permian crisis. *Palynology*, **23**: 37–41

Engel, M. S., Grimaldi, D. A. 2004. New light shed on the oldest insect. *Nature*, **427**: 627–630.

Erwin, T. L. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists' Bulletin*, **36**: 74–75.

Erwin, D. M., Schick, K. N. 2007. New miocene oak galls (Cynipini) and their bearing on the History of cynipid wasp in western North America. *Journal of Paleontology*, **81**: 568–580.

Fahn, A. 1979. *Secretory Tissues in Plants*. London, Academic Press, 302 pp.

Fejfar, O. 1974. Die Eomyiden und Cricetiden (Rodentia, Mammalia) des Miozäns der Tschechoslowakei. *Palaeontographica*, **146**: 100–180.

Fejfar, O. 1990. The Neogene Vertebrate Paleontology sites of Czechoslovakia: A contribution to the Neogene terrestrial Biostratigraphy of Europe based on Rodents. In Lindsay, E. H., Fahlbusch, V., Mein, P. (eds). *Proceedings of a NATO Advanced Research workshop on European Neogene Mammal Chronology, Reims 1988*. Plenum Press, New York, pp 211–236.

Fejfar, O., Heizmann, E. R. J., Major, P. 1997. *Metaschizotherium* cf. *wetzleri* (KOWALEWSKI) from the early Miocene of Czech Republic. In: Aguilar, J. R., Legendre S., Michaux, J. (eds.). *Actes du Congrès Biochrom'97. Mémoires et travaux de l'Institut de Montpellier, École Pratique des Hautes Études*, **21**: 707–709.

Fejfar, O., Sabol, M. 2005. Czech Republic and Slovak Republic. In: Hoek Ostende, L. W., van den Doukas, C. S., Reumer, J. W. F. (eds), *The Fossil Record of the Eurasian Neogene Insectivores (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Mammalia)*, Part I. *Scripta Geologica Special Issue*, Leiden, **5**: 51–60.

Fejfar O., Kvaček Z. 1993. Excursion Nr. 3 – Tertiary basins in Northwest Bohemia. In *Paläontologische Gesellschaft, 63. Jahrestagung*, 21–26. September 1993, 35 pp.

Fikáček, M., Hájek, J., Prokop, J. 2008. New records of the water beetles (Coleoptera: Dytiscidae, Hydrophilidae) from the central European Oligocene-Miocene deposits, with a confirmation of the generic attribution of *Hydrobiomorpha enspelense* WEDMANN, 2000. *Annales de la Société Entomologique de France*, **44**: 187–199.

Fortelius, M., Eronen, J., Liu, L., Pushkina, D., Tesakov, A., Vislobokova, I., Zhang Z. 2006. Late Miocene and Pliocene large land mammals and climatic changes in Eurasia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **238**: 219–227

Givnish, T. J. 1987. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist*, **106**: 131–160.

Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton, NJ, USA, Princeton University Press, 488 pp.

Gotelli, N. J., Colwell, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**: 379–391.

Habgood, K., Hass, H., Kerp, H. 2004. Evidence for an early terrestrial food web: coprolites from the Early Devonian Rhynie Chert. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, **94**: 371–389.

Haddad, N. M., Tilman, D., Haarstad, J., Ritchie, M., Knops, J. M. H. 2001. Contrasting effects of plant richness and composition on insect communities: a field experiment. *American Naturalist*, **158**: 17–35.

Hao, S. - G., Beck, G. C. 1993. Further observations on *Euphylllophyton bellum* from the Lower Devonian (Siegenian) of Yunnan, China. *Palaeontographica B*, **230**: 27-41.

Harrell, F. E. 2009. Design: Design Package. R package version 2.3-0. <http://CRAN.R-project.org/package=Design>.

Harzhauser, M., Kroh, A., Mandic, O., Piller, W. E., Göhlich, U., Reuter, M., Berning, B. 2007 Biogeographic responses to geodynamics: A key study all around the Oligo-Miocene Tethyan Seaway. *Zoologischer Anzeiger*, **246**: 241–256

Havlena, V. 1964. Geologie uhelných ložisek 2. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha, 437 pp.

Havlena, V., Pešek, J. 1983: Geologie ložisek nerostných surovin - Kaustobiolity. Univerzita Karlova, SNP, Praha, 217 pp.

Hawkins, B. A., Porter, E. E. 2003. Does herbivore diversity depend on plant diversity? The case of California butterflies. *American Naturalist*, **161**: 40–49.

Heck, K. L., van Belle, G., Simberloff, D. 1975. Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. *Ecology*, **56**: 1459-1461.

Hickey, L. J., Hodges, R. W. 1975. Lepidopteran leaf mine from the Early Eocene Wind River Formation of northeastern Wyoming. *Science*, **189**: 718-720.

Hirst, S., Maulik, S. 1926. On some arthropod remains from the Rhynie Chert (Old Red Sandstone). *Geological Magazine*, **63**: 69-71.

Hsü, K. J. 1983. The Mediterranean was a Desert. A Voyage of the Glomar Challenger. Princeton University Press, 197 pp.

Hueber, F. M. 2001. Rooted wood-alga-fungus: the history and life of Prototaxites Dawson 1859. Review of Palaeobotany and Palynology, **116**: 123-158.

Hurlbert S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, **52**: 577-586.

Chlupáč, I., Brzobohatý, R., Kovanda, J., Stráník, Z. 2002. Geologická minulost České republiky. Praha, Academia, 436 pp.

Iannuzzi, R., Labandeira, C. C. 2008. The Oldest Record of External Foliage Feeding and the Expansion of Insect Folivory on Land. *Annals of the Entomological Society of America*, **101**: 79-94

Jarzewowski, E. A. 1990. A boring beetle from the Wealden of the Weald. In: Boucot, A. J. (ed.). *Evolutionary Paleobiology of Behavior and coevolution*, Amsterdam, Elsevier, pp. 373-376.

Johnson, K. R. 2002. The megaf flora of the Hell Creek and lower Fort Union formations in the western Dakotas: vegetational response to climate change, the Cretaceous-Tertiary boundary event, and rapid marine transgression. *Geological Society of America Special Paper*, **361**: 329–391.

Kachlík, V. 2003. Geologický vývoj území České republiky. Doplněk k publikaci „Příprava hlubinného uložení radioaktivního odpadu a vyhořelého jaderného paliva“. Správa úložišť radioaktivních odpadů, 64 pp.

Kennett J. P. 1977. Cenozoic evolution of Antarctic glaciation, the Circum-Antarctic Ocean, and their impact on global paleoceanography. *Journal of Geophysical Research*, **82**: 3843-3860.

Kevan, P. G., Chaloner, W. G., Savile, D. B. O. 1975. Interrelationships of early terrestrial arthropods and plants. *Palaeontology*, **18**: 391-417.

Klavins, S. D., Kellogg, D. W., Krings, M., Taylor, E. L. Taylor, T. N. 2005. Coprolites in a Middle Triassic cycad pollen cone; evidence for insect pollination in early cycads? *Evolutionary Ecology Research*, **7**: 479-488.

Knops, J. M. H., Tilman, D., Haddad, N. M., Naeem, S., Mitchell, C. E., Haarstad, J., Ritchie, M. E., Howe, K. M., Reich, P. B., Siemann, E. 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters*, **2**: 286–293.

Kozlov, M. V., 1988. Paleontology of lepidopterans and problems in the phylogeny of the order Papilionida. In: Ponomarenko, A. G. (ed.). *The Mesozoic-Cenozoic Crisis in the Evolution of Insects*. Moscow, Academy of Sciences, pp. 16-69.

Krassilov, V. A., Rasnitsyn, A. P. 1997. Pollen in the gut of Permian insect: first evidence of pollinivory and its evolutionary significance. *Lethaia*, **29**: 369-372.

Kürschner, W. M., Kvaček, Z., Dilcher, D. L. 2008. The impact of Miocene atmospheric carbon dioxide fluctuations on climate and the evolution of terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**: 449-453.

Kvaček, Z. 1998. Bílina: a window on Early Miocene marshland environments. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **101**: 111-123.

Kvaček, Z. 2003. Aquatic Angiosperms of the Early Miocene Most Formation of the North Bohemia (Central Europe). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **241**: 255–279.

Kvaček, Z., Böhme, M., Dvořák, Z., Konzalová, M., Mach, K., Prokop, J., Rajchl, M. 2004. Early Miocene freshwater and swamp ecosystems of the Most Basin (northern Bohemia) with particular reference to the Bílina mine section. *Journal of the Czech Geological Society*, **49**: 1-40.

Kvaček, Z., Hurník, S. 2000. Revision of Miocene plants preserved in baked rocks in the North Bohemian Tertiary. *Sborník Národního Muzea (Praha)*, **56**: 1–48.

Kvaček, Z., Teodoridis, V. 2007. Tertiary macrofloras of the Bohemian Massif: a review with correlations within Boreal and Central Europe. *Bulletin of Geosciences*, **82**: 409-418.

Labandeira, C. C. 1997. Insect mouthparts: ascertaining the paleobiology of insect feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**: 153-193.

Labandeira, C. C. 1998a. Early history of arthropod and vascular plants associations. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **26**: 329-377.

Labandeira, C. C. 1998b. Plant-insect associations from the fossil record. *Geotimes*, **43**: 18-24.

Labandeira, C. C. 2001. The rise and diversification of insects. In: Briggs, D. E. G., Crowther, P. R. (eds.). *Palaeobiology II*. London, Blackwell, pp. 82-88.

Labandeira, C. C. 2002. The history of associations between plants and animals. In: Herrera, C. M., Pellmyr, O. (eds.). *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. London, Blackwell, pp. 26-74, 248-261.

Labandeira, C. C. 2006. The four Phases of Plant-Arthropod Associations in Deep Time. *Geologica Acta*, **4**: 409-438.

Labandeira, C. C., Dilcher, D. L., Davis, D. R., Wagner, D. L. 1994. 97 million years of angiosperm-insect association: paleobiological insights into the meaning of coevolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **91**: 12278-12282.

Labandeira, C. C., Johnson, K., Lang, P. 2002. Preliminary assessment of insect herbivory across the Cretaceous/Tertiary boundary: major extinction and minimum rebound. *Geological Society of America Special Paper*, **361**: 297-327.

Labandeira, C. C., Phillips, T. L. 1996a. Insect fluid-feeding on Upper Pennsylvanian tree ferns (Palaeodictyoptera, Marattiales) and the early history of the piercing-and-sucking functional feeding group. *Annals of the Entomological Society of America*, **89**: 157-183

Labandeira, C. C., Phillips, T. L. 1996b. A late Carboniferous petiole gall and the origin of holometabolous insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA.*, **93**: 8470-8474.

Labandeira, C. C., Phillips, T. L. 2002. Stem borings and petiolegalls from Pennsylvanian tree ferns of Illinois, USA: implications for the origin of the borer and galler functional feeding groups and holometabolous insects. *Palaeontographica*, **264**: 1-84.

Labandeira, C. C., Phillips, T. L., Norton, R. L. 1997. Oribatid mites and decomposition of plant in Paleozoic coal-swamp forests. *Palaios*, **12**: 317-351.

Labandeira, C. C., Sepkoski, J. J. 1993. Insect diversity in the fossil record. *Science*, **261**: 310-315.

Labandeira, C. C., Wilf, P., Johnson, K. R., Marsh, F. 2007. Guide to Insect (and Other) Damage Types on Compressed Plant Fossils. Version 3.0. Smithsonian Institution, Washington, D. C., 25 pp.

Lawton, J. H., Lewinsohn, T. M., Compton, S. G. 1993, Patterns of diversity for the insect herbivores on bracken. In: Ricklefs, R. E., Schluter, D. (eds.). *Species Diversity in Ecological Communities*. Chicago, University of Chicago Press, pp. 178- 184.

Lewis, A. R., Marchanta, D. R., Ashworth, A. C., Hedena, L. Hemming, S. R., Johnson, J. V., Leng, M. J., Machlus, M. L., Newton, A. E., Raine, J. I., Willenbring, J. K., Williams, M., Wolfe, A. P. 2008. Mid-Miocene cooling and the extinction of tundra in continental Antarctica. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, **105**: 10676–10680.

Lotsch, D., Ahrens, H., Kretzschmar, W., Walther, H., Fischer, O., Heinicke, L. 1994. Gliederungsmöglichkeiten der Thierbacher Schichten nach Ergebnissen paläobotanischer Untersuchungen. *Hallesche Jahrbuch für Geowissenschaften*, **16**: 1-21

Mai, D. H., Walter, H. 1991. Die oligozänen und miozänen Floren NW-Sachsens und des Bitterfeldes Raumes. *Abhandlungen des Staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden*, **28**: 1-200.

Malkovský, M. (1979): Tektogeneze platformního pokryvu Českého masívu. Ústřední ústav geologický, Academia, Praha, 176 pp.

Mlíkovský, J. 1995. Tertiary Avian Localities of the Czech Republic. *Acta Universitatis Carolinae Geologica*, **39**: 551-557

Mlíkovský, J. 1998. A new parrot (Aves: Psittacidae) from the early Miocene of the Czech Republic. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, **62**: 335-341.

Moody, S., Roček, Z. 1980. *Chamaeleo caroliquarti* (Chamaeleonidae, Sauria): a new species from the Lower Miocene of central Europe. *Věstník Ústředního ústavu geologického*, **55**: 85-96

Mosbrugger, V., Utescher, T., Dilcher, D. L. 2005. Cenozoic continental climatic evolution of Central Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**: 14964–14969.

Nagelkerke, N. J. D. 1991. *Miscellanea*, A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika*, **78**: 691-2.

Naish, T. R., Woolfe, K. J., Barrett, P. J., Wilson, G. S., Atkins, C., Bohaty, S. M., Búcker, Ch. J., Claps, M., Davey, F. J., Dunbar, G. B., Dunn, A. G., Fielding, Ch. R., Florindo, F., Hannah, M. J., Harwood, D. M., Henrys, S. A., Krissek, L. A., Lavelle, M., van der Meer, J., McIntosh, W. C., Niessen, F., Passchier, S., Powell, R. D., Roberts, A. P., Sagnotti, L., Scherer, R. P., Strong, C. P., Talarico, F., Verosub, K. L., Villa, G. 2001. Orbitally induced oscillations in the East Antarctic ice sheet at the Oligocene/Miocene boundary. *Nature*, **413**: 719-723.

Nichols, D. J. 2007. Selected plant microfossil records of the terminal Cretaceous event in terrestrial rocks, western North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **255**: 22–34.

Nichols, D. J., Johnson, K. R. 2002. Palynology and microstratigraphy of Cretaceous-Tertiary boundary sections in southwestern North Dakota. *Geological Society of America Special Paper*, **361**: 95–143.

Nishida, H., Hayashi, N. 1996. Cretaceous coleopteran larva fed on a female fructification of extinct gymnosperm. *Journal of Plant Research*, **109**: 327–330.

Obrhelová, N. 1990. *Fishe des Nordböhmisches Braunkohlenbeckens*. Sborník Národního Muzea (Praha), Řada B, **46**: 1–36

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry M., Stevens, H., Wagner, H. 2010. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.17-1. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

Opler, P. A. 1973. Fossil lepidopterous leaf mines demonstrate the age of some insect-plant relationships. *Science*, **179**: 1321–1323.

Opler, P. A. 1982. Fossil leaf -mines of *Bucculatrix* (Lyonetiidae) on *Zelkova* (Ulmaceae) from Florissant, Colorado. *Journal of the Lepidopterists` Society*, **36**: 145–147.

Pancost, R. D., Steart, D. S., Handley, L., Collinson, M. E., Hooker, J. J., Scott, A. C., Grassineau, N. V., Glasspool, I. J. 2007. Increased terrestrial methane cycling at the Palaeocene – Eocene thermal maximum, *Nature*, **449**: 332–336

Poorter, L., van de Plassche, M., Willems, S., Boot, R. G. A. 2004. Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biology*, **6**: 746–754.

Price, P. W., Fernandes, G. W., Lara, A. F., Brawn, J., Barrios, H., Wright, M. G., Ribeiro, S. P., Rothcliff, N. 1998. Global patterns in local number of insect galling species. *Journal of Biogeography*, **25**: 581–591.

Prior, L. D., Eamus, D., Bowman D. M. J. S. 2003 Leaf Attributes in the Seasonally Dry Tropics: A Comparison of Four Habitats in Northern Australia. *Functional Ecology*, **17**: 504–515.

Prokop, J. 2002. An immature stonefly from Lower Miocene of the Bílina mine in northern Bohemia (Plecoptera: Perlidae). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, **66**: 235–239.

Prokop, J. 2003. Remarks on palaeoenvironmental changes based on reviewed Tertiary insect associations from the Krušné hory piedmont basins and the České středohoří Mts. in northwestern Bohemia (Czech Republic). *Acta Zoologica Cracoviensia*, **46** (suppl. – Fossil Insects): 329–344.

Prokop, J., Nel, A. 1999. Tertiary termite from Bilina Mine locality in northern Bohemia (Isoptera: Hodotermitidae). *Klapalekiana*, **35**: 141–144.

Prokop, J., Nel, A. 2003. New fossil Aculeata from the Oligocene of the České středohoří Mts and the Lower Miocene of the Most Basin in northern Czech Republic (Hymenoptera: Apidae, Vespidae). *Sborník Národního Muzea (Praha), Řada B*, **59**: 91–98.

R Development Core Team 2009. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Rögl, F. 1999. Mediterranean and Paratethys fact and hypotheses of an oligocene to miocene paleogeography (short overview). *Geologica Carpathica*, **50**: 339–349.

Royer, D. L., Sack, L., Wilf, P., Lusk, C. H., Jordan, G. J., Niinemets, Ü., Wright, I. J., Westoby, M., Cariglino, B., Coley, P. D. 2007. Fossil leaf economics quantified: calibration, Eocene case study, and implications. *Paleobiology*, **33**: 574–589.

- Sakala, J.** 2000. Flora and vegetation of the roof of the main lignite seam in the Bílina Mine (Most Basin, Lower Miocene). Sborník Národního Muzea (Praha), Řada B, **56**: 49–84.
- Sarzetti, L. C., Labandeira, C. C., Muzón, J., Wilf, P., Rubén, C. N., Johnson, K. R., Genise, J.** 2009. Odonatan endophytic oviposition from the Eocene of Patagonia: the ichnogenus *Paleoovoidus* and implications for behavioral stasis. Journal of Paleontology, **83**: 431- 447.
- Scotese, C. R., Gahagan, L. M., Larson, R. L.** 1988. Plate tectonic reconstructions of the Cretaceous and Cenozoic ocean basins. Tectonophysics, **155**: 27-48.
- Scott, A. C., Stephenson, Collinson, M. E.** 1994. The fossil record of plant galls. In Williams, M. A. J. (ed.). Plant Galls: Organisms, Interactions, Populations. Systematic Association Special Publication, **49**: 447-470.
- Scott, A. C., Anderson, J. M., Anderson, H. M.** 2004. Evidence of plant-insect interactions in the Upper Triassic Molteno Formation of South Africa. Journal of the Geological Society of London, **161**: 401-410.
- Shear, W. A., Kukulová-Peck, J.** 1990. The ecology of Paleozoic terrestrial arthropods: the fossil evidence. Canadian Journal of Zoology, **68**: 1807-1834.
- Shrbený, a kol.** 1994. Terciér Českého masívu. In: Klomínský, J. (ed.). Geologický atlas České republiky. Stratigrafie. Český geologický ústav, Praha, 17 tabulí.
- Schneider, W.** 1992. Floral successions in Miocene swamps and bogs in central Europe. Zeitschrift für Geologische Wissenschaften, **20**: 555–570.
- Schoonhoven, L. M., van Loon, J. J. A., Dicke, M.** 2005. Insect-plant biology, 2nd edn. Oxford, UK: Oxford University Press, 446 pp.
- Simpson, E. H.** 1949. Measurement of diversity. Nature, **163**: 688.
- Straus, A.** 1977. Gallen, Minen und andere Frassspuren im Pliokän von Willershausen am Harz. Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg, **113**: 43-80.
- Sun, J., Zhu, R., Bowler, J** 2004. Timing of the Tianshan Mountains uplift constrained by magnetostratigraphic analysis of molasse deposits. Earth and Planetary Science Letters, **219**: 239-253.
- Teodoridis, V.** 2001. Tertiary flora and vegetation of the Hlavačov gravel and sand and the surroundings of Holedeč in the Most Basin (Czech Republic). Sborník Národního Muzea (Praha), Řada B, **57**: 103-140.
- Teodoridis, V.** 2003. Tertiary flora and vegetation of the locality Záhoří near Žatec (Most Basin, Czech Republic). Bulletin of Czech Geological Survey, **78**: 261–276.
- Teodoridis, V.** 2004. Floras and vegetation of Tertiary fluvial sediments of Central and Northern Bohemia and their equivalents in deposits of the Most Basin (Czech Republic). Sborník Národního Muzea (Praha), Řada B, **60**: 113-142.
- Teodoridis, V., Kvaček, Z.** 2006. Palaeobotanical research of the Early Miocene deposits overlying the main coal seam (Libkovice and Lom Mbs.) in the Most Basin (Czech Republic). Bulletin of Geosciences, **81**: 93-113.
- Tipper, J. C.** 1979. Rarefaction and Rarefaction-The Use and Abuse of a Method in Paleocology. Paleobiology, **5**: 423-434.
- Trant, C. A., Gensel, P. G.** 1985. Branching in *Psilophyton*: a new species from the Lower Devonian of New Brunswick, Canada. American Journal of Botany, **72**: 1256-1273.
- Trewin, N., Rice, C. M.** (eds.). 2004. The Rhynie Hot Spring System: Geology, Biota and Mineralisation. Transactions of the Royal Society of Edinburgh (Earth Sciences), **94**: 279-521.
- Van Couvering J. A., Berggren W. A., Drake R. E., Aguirre E., Curtis G. H.** 1976. The terminal Miocene event. Marine Micropaleontology, **1**: 263-286.
- Wappler, T.** 2010. Insect herbivory close to the Oligocene-Miocene transition – a quantitative analysis. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **292**: 540–550.

- Wappler, T., Engel, M. S.** 2003. The Middle Eocene bee faunas of Eckfeld and Messel, Germany (Hymenoptera, Apoidea). *Journal of Paleontology*, **77**: 908-921.
- Wappler T., Curran E. D., Wilf P., Rust J., Labandeira C. C.** 2009. No post-Cretaceous ecosystem depression in European forests? Rich insect-feeding damage on diverse middle Palaeocene plants, Menat, France. *Proceedings of the Royal Society B*, **276**: 4271-4277.
- Webb, P. N., Harwood, D. M., Mabin, M. G. C., McKelvey B. C.** 1996. A marine and terrestrial Sirius Group succession, middle Beardmore Glacier – Queen Alexandra Range, Transantarctic Mountains, Antarctica. *Marine Micropaleontology*, **27**: 273-297
- Wedmann, S., Wappler, T., Engel, M. S.** 2009. Direct and indirect fossil records of megachilid bees from the Paleogene of Central Europe (Hymenoptera: Megachilidae). *Naturwissenschaften*, **96**: 703-712.
- Vejvalka, J.** 1997. Obojživelníci (Amphibia: Caudata, Salienta) a plazi (Reptilia: Lacertilia, Choristodera) miocénní lokality Merkur – Sever (Česká Republika). Manuskript, archiv Univerzity Karlovy, Praha.
- Wilf, P.** 2000. Late Paleocene-early Eocene climate changes in southwestern Wyoming: paleobotanical analysis. *Geological Society of America Bulletin*, **112**: 292–307.
- Wilf, P.** 2008. Insect-damaged fossil leaves record food web response to ancient climate change and extinction. *New Phytologist*, **178**: 486-502
- Wilf, P., Cúneo, N. R., Johnson, K. R., Hicks, J. F., Wing, S. L., Obradovich, J. D.** 2003a. High plant diversity in Eocene South America: evidence from Patagonia. *Science*, **300**: 122–125.
- Wilf, P., Johnson, K. R.** 2004. Land plant extinction at the end of the Cretaceous: a quantitative analysis of the North Dakota megafloral record. *Paleobiology*, **30**: 347–368.
- Wilf, P., Johnson, K. R., Huber, B. T.** 2003b. Correlated terrestrial and marine evidence for global climate changes before mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **100**: 599–604.
- Wilf, P., Labandeira, C. C.** 1999. Response of plant-insect associations to Paleocene-Eocene warming. *Science*, **284**: 2153-2156.
- Wilf, P., Labandeira, C. C., Johnson, K. R., Cúneo, R.** 2005. Extremely rich plant insect associations in Eocene Patagonia: a legacy for modern South American biodiversity? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**: 8944-8948.
- Wilf, P., Labandeira, C. C., Johnson, K. R., Ellis, B.** 2006. Decoupled plant and insect diversity after the End-Cretaceous extinction. *Science*, **313**: 1112-1115.
- Willis, K. J., Mc Elwain, J. C.** 2002. *The Evolution of Plants*. New York, Oxford University Press, 392 pp.
- Wing, S. L., DiMichele W. A.** 1995. Conflict between local and global changes in plant diversity through geological time. *Palaios*, **10**: 551–564.
- Wing, S. L., Harrington, G. J., Smith, F. A., Bloch, J. I., Boyer, D. M., Freeman, K. H.** 2005. Transient floral change and rapid global warming at the Paleocene-Eocene boundary. *Science*, **310**: 993–996.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Cornelissen, J. H. C., Falster, D. S., Groom, P. K., Hikosaka, K., Lee, W., Lusk, C. H., Niinemets, Ü., Oleksyn, J.** 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, **14**: 411–421.
- Wright, M. G., Samways, M. J.** 1998. Insect species richness tracking plantspecies richness in a diverse flora: gall-insects in the Cape Floristic Region, South Africa. *Oecologia*, **115**: 427-433.

Zachos, J. C., Shackleton, N. J., Revenaugh, J. S., Pälike, H., Flower, B. P. 2001a. Climate Response to Orbital Forcing across the Oligocene-Miocene Boundary. *Science*, **292**: 274-278.

Zachos, J. C., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K. 2001b. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science*, **292**: 686-693.

Zvereva, E. L., Kozlov, M. V. 2006. Consequences of simultaneous elevation of carbon dioxide and temperature for plant – herbivore interactions: a metaanalysis. *Global Change Biology*, **12**: 27–41.

9 Příloha

Tabule 1: Přehled různých klasifikací funkčně potravních skupin dle C. C. Labandeiry⁷.

Labandeira, 2007	Labandeira, 2002	Labandeira, 1998	Labandeira, 2006
External foliage feeding ¹	External foliage feeding	External foliage feeding ¹	External foliage feeding ¹
X	Generalized feeding ¹	<i>Generalized feeding</i>	
<i>Hole feeding</i>	Hole feeding ²	<i>Hole feeding</i>	
<i>Margin feeding</i>	Margin feeding ³	<i>Margin feeding</i>	
<i>Skeletonization</i>	Skeletonization ⁴	<i>Skeletonization</i>	
<i>Surface feeding</i>	X	X	
X	Free feeding ⁵	<i>Free feeding</i>	
X	Bud feeding ⁶	<i>Bud feeding</i>	
	Internal tissue feeding		
Piercing and sucking ²	Piercing and sucking ⁷	Piercing and sucking ²	Piercing and sucking ²
X	Boring ⁸	Boring ³	Boring ³
		<i>Live tissue</i>	
		<i>Dead tissue</i>	
Galling ³	Galling ⁹	Galling ⁴	Galling ⁴
Leaf mining ⁴	Leaf mining ¹⁰	Leaf mining ⁵	Leaf mining ⁵
Seed predation ⁵	Seed predation ¹¹	X	Seed predation ⁶
X	Surface fluid feeding ¹²	Surface fluid feeding ⁶	Surface fluid feeding ⁷
X	X	Surface abrasion ⁷	X
X	X	Spores, pollen ⁸	Palynivory ⁸
X	Pollination syndromes ¹³	Pollination syndromes ⁹	X
X	Aquatic feeding ¹⁴	X	X
Oviposition ⁶	X	X	Oviposition ⁹

⁷ Číselné koeficienty značí hlavní funkčně potravní skupiny, kurzívou jsou uvedené jejich podskupiny.

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Tabulka č.18

Všechny taxony	Jednoznačně určené druhy	Jednoznačně určené rody
<i>Acer angustilobum</i>	<i>Acer angustilobum</i>	<i>Acer</i>
<i>Acer integrilobum</i>	<i>Acer integrilobum</i>	<i>Alnus</i>
<i>Acer intergerrimum</i>	<i>Acer intergerrimum</i>	<i>Berberis</i>
<i>Acer</i> sp.	<i>Acer tricuspidatum</i>	<i>Berchemia</i>
<i>Acer tricuspidatum</i>	<i>Alnus gaudinii</i>	<i>Carpinus</i>
<i>Ailanthus</i> sp.	<i>Alnus julianiformis</i>	<i>Carya</i>
<i>Alnus gaudinii</i>	<i>Alnus menzelli</i>	<i>Celtis</i>
<i>Alnus julianiformis</i>	<i>Berberis berberidifolia</i>	<i>Cercidiphyllum</i>
<i>Alnus menzelli</i>	<i>Berchemia multinervis</i>	<i>Comptonia</i>
<i>Alnus</i> sp.	<i>Carpinus grandis</i>	<i>Daphnogene</i>
<i>Aristolochia</i> sp.	<i>Carya cf costata</i>	<i>Decodon</i>
<i>Berberis berberidifolia</i>	<i>Carya serrifolia</i>	<i>Dicotylophyllum</i>
<i>Berchemia multinervis</i>	<i>Celtis japeti</i>	<i>Diospyros</i>
<i>Betula</i> sp.	<i>Cercidiphyllum crenatum</i>	<i>Diversiphyllum</i>
<i>Carpinus grandis</i>	<i>Comptonia difformis</i>	<i>Dombeopsis</i>
<i>Carpinus</i> sp.	<i>Daphnogene polymorpha</i>	<i>Engelhardia</i>
<i>Carya cf costata</i>	<i>Decodon gibbosus</i>	<i>Ficus</i>
<i>Carya serrifolia</i>	<i>Dicotylophyllum sp div</i>	<i>Fraxinus</i>
<i>Carya</i> sp-	<i>Diospyros brachysepala</i>	<i>Juglans</i>
<i>Celtis japeti</i>	<i>Diversiphyllum aesculapi</i>	<i>Laurophyllum</i>
<i>Cercidiphyllum crenatum</i>	<i>Dombeopsis lobata</i>	<i>Liquidambar</i>
<i>cf Alnus</i> sp.	<i>Engelhardia orsbergensis</i>	<i>Magnolia</i>
<i>cf Ampelopsis</i> sp.	<i>Ficus atlantidis</i>	<i>Mahonia</i>
<i>Comptonia difformis</i>	<i>Ficus truncata</i>	<i>Myrica</i>
<i>Crataegus</i> sp.	<i>Fraxinus bilinica</i>	<i>Nelumbium</i>
<i>Crataegus</i> sp.	<i>Juglans acuminata</i>	<i>Nyssa</i>
<i>Daphnogene polymorpha</i>	<i>Laurophyllum pseudoprinceps</i>	<i>Pailiurus</i>
<i>Daphnogene</i> sp.	<i>Laurophyllum saxonicum</i>	<i>Parrotia</i>
<i>Decodon gibbosus</i>	<i>Liquidambar europaea</i>	<i>Phyllites</i>
<i>Dicot indet</i>	<i>Magnolia kristinae</i>	<i>Platanus</i>
<i>Dicotylophyllum</i> sp. div.	<i>Mahonia bilinica</i>	<i>Podocarpium</i>
<i>Diospyros brachysepala</i>	<i>Myrica banksiaefolia</i>	<i>Populus</i>
<i>Diversiphyllum aesculapi</i>	<i>Myrica integerrima</i>	<i>Pungiphyllum</i>
<i>Dombeopsis lobata</i>	<i>Myrica lignitum</i>	<i>Quercus</i>
<i>Engelhardia orsbergensis</i>	<i>Nelumbium cf bruchii</i>	<i>Rhus</i>
<i>Ficus atlantidis</i>	<i>Nyssa haidingeri</i>	<i>Rosa</i>
<i>Ficus truncata</i>	<i>Pailiurus tiliaefolius</i>	<i>Rubus</i>
<i>Fraxinus bilinica</i>	<i>Parrotia pristina</i>	<i>Salix</i>
<i>Fraxinus</i> sp.	<i>Phyllites kvacekii</i>	<i>Sapindus</i>
<i>Gordonia</i> sp.	<i>Phyllites nemejcii</i>	<i>Sorbus</i>
<i>Juglandaceae</i> gen. et sp. indet.	<i>Platanus neptuni</i>	<i>Ternstroemites</i>
<i>Juglans acuminata</i>	<i>Podocarpium podocarpum</i>	<i>Tilia</i>
<i>Lauraceae</i> gen. et sp. indet.	<i>Populus populina</i>	<i>Trigobalanopsis</i>
<i>Laurophyllum pseudoprinceps</i>	<i>Populus zaddachii var brabenecii</i>	<i>Ulmus</i>
<i>Laurophyllum saxonicum</i>	<i>Pungiphyllum cruciatum</i>	<i>Vitis</i>

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Všechny taxony	Jednoznačně určené druhy	Jednoznačně určené rody
<i>Laurophyllum</i> sp.	<i>Quercus rhenana</i>	<i>Wisteria</i>
<i>Leguminosae</i> gen. et sp. indet.	<i>Rhus noeggerathii</i>	<i>Zelkova</i>
<i>Leguminosites</i> sp. div.	<i>Rosa europaea</i>	-
<i>Liquidambar europaea</i>	<i>Rubus merianii</i>	-
<i>Magnolia kristinae</i>	<i>Rubus vrsovicensis</i>	-
<i>Magnolia</i> sp.	<i>Salix haidingeri</i>	-
<i>Mahonia bilinica</i>	<i>Salix varians</i>	-
<i>Myrica banksiaefolia</i>	<i>Sapindus falcifolius</i>	-
<i>Myrica integerrima</i>	<i>Sorbus</i> sp.	-
<i>Myrica lignitum</i>	<i>Ternstroemites</i> sp.	-
<i>Myrica</i> sp.	<i>Tilia brabencii</i>	-
<i>Nelumbium</i> cf. <i>bruchii</i>	<i>Trigobalanopsis rhamnoides</i>	-
<i>Nyssa haidingeri</i>	<i>Ulmus pyramidalis</i>	-
<i>Pailiurus tiliaefolius</i>	<i>Vitis stricta</i>	-
<i>Parrotia pristina</i>	<i>Wisteria aff fallax</i>	-
<i>Phyllites kvacekii</i>	<i>Zelkova zelkovifolia</i>	-
<i>Phyllites nemejcii</i>	-	-
<i>Platanus neptuni</i>	-	-
<i>Podocarpium podocarpum</i>	-	-
<i>Populus populina</i>	-	-
<i>Populus zaddachii</i> var. <i>brabencii</i>	-	-
<i>Pungiphyllum cruciatum</i>	-	-
<i>Quercus rhenana</i>	-	-
<i>Rhus noeggerathii</i>	-	-
<i>Rosa europaea</i>	-	-
<i>Rosaceae</i> gen. et sp. indet.	-	-
<i>Rubus merianii</i>	-	-
<i>Rubus vrsovicensis</i>	-	-
<i>Salix haidingeri</i>	-	-
<i>Salix</i> sp.	-	-
<i>Salix varians</i>	-	-
<i>Sapindaceae</i> gen. et sp. indet.	-	-
<i>Sapindus falcifolius</i>	-	-
<i>Sorbus</i> sp.	-	-
<i>Ternstroemites</i> sp.	-	-
<i>Theaceae</i> gen. et sp. indet.	-	-
<i>Tilia brabencii</i>	-	-
<i>Trigobalanopsis rhamnoides</i>	-	-
<i>Ulmus pyramidalis</i>	-	-
<i>Ulmus</i> sp.	-	-
<i>Viscum</i> sp.	-	-
<i>Vitis stricta</i>	-	-
<i>Wisteria</i> aff. <i>fallax</i>	-	-
<i>Zelkova zelkovifolia</i>	-	-

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Tabulka č. 19: Přehled všech sledovaných typů poškození a jejich klasifikace do jednotlivých kategorií různých funkčně potravních skupin (s výjimkou specializovaných typů poškození).

Kategorie interakce	Číslo typu poškození
Všechny typy poškození	1-57, 59-72, 75-105, 107-113, 115-123, 125-139, 141-154, 156-159, 161-165, 168-171, 173, 175-220, 222, 223
Dutinový žír	1-10, 50, 51, 57, 63, 64, 68, 78, 98, 113, 126, 148
Okrajový žír	12-15, 26, 81, 142, 143
Kostrový žír	16-24, 56, 61, 79
Povrchový žír	25, 27-31, 75, 82, 97, 103, 130
Minující žír	35-45, 59, 60, 65, 66, 69, 71, 88-96, 99, 104, 105, 109, 111, 129, 131, 139, 141, 151, 152, 164, 170, 171, 173, 176, 182, 185, 187, 193-195, 210, 222, 223
Tvorba hálek	11, 32-34, 49, 52, 55, 62, 70, 80, 83-85, 87, 107, 110, 112, 115-117, 119, 120-123, 125, 127, 135, 144-147, 149, 150, 153, 161, 163, 169, 186, 188-190, 197, 199, 204-206, 208, 209, 213, 215, 217, 218
Tvorba vpichu a sání	46-48, 53, 77, 86, 118, 128, 132, 133, 138,
Kladení vajíček	54, 67, 72, 76, 100-102, 108, 134, 136, 137
Specializované typy poškození	6, 8-10, 15, 18-28, 32-53, 55-57, 59, 60-66, 68-71, 75, 79, 80, 83-97, 99, 104, 105, 109-112, 115-120, 122, 123, 125-128, 131-133, 135, 138, 139, 142, 144, 151-153, 157, 158, 161, 163-165, 170, 171, 173, 176, 182, 183, 185-191, 193-195, 197, 199, 204-206, 208-210, 213, 215, 217, 218, 222, 223

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Následující série tabulek č. 20 – 23 představuje výstupní data získané v případě diverzity metodou modifikované rarefakce bez nahrazování (*Resampling without replacement*) (Wappler, 2010), pro srovnání s hodnotami získanými alternativní testovanou metodou (*Resampling without replacement* – Tabulky 4, a 12 – 15) byla míra diverzity u příslušné kategorie poškození rarifikována na odpovídající počet listů resp. výskytů. V tabulkách č. 21 – 23 jsou uvedené taxony vyskytující se v daném horizontu v počtu ≥ 25 listů seřazeny podle četnosti na v rámci daného horizontu.

Tabulka č. 20

Lokalita	Souvrství	Stáří lokality (mil. let) (Kvaček a kol., 2004)	Prům. roční teplota (°C) (Teodoridis, 2006)	Počet listů	Poškozené listy		Celkový počet výskytů poškození			
					Počet	Procent				
Bílina	DSH	20,8 - 18,3	16,5±1,7	2233	571	25,6±0,92	745			
Bílina, Břešťany	LCH	20,8 - 18,3	16,5±1,7	1260	220	17,5±1,07	257			
Bílina	CSH	20,8 - 18,3	16,5±1,7	16	9	56,3±12,4	13			
Souvrství	Výskytů poškození na 1 list (proporcionálně)	Počet taxonů	Dto rar. na 400 listů	Diverzita všech typů poškození	Dto rar. na 400 listů	Dto rar. na 100 výskytů				
DSH	0,334±0,001	81	66,29±2,33	54	25,73±2,79	22,47±2,60				
LCH	0,204±0,011	46	35,79±2,43	33	19,03±2,47	21,13±2,20				
CSH	0,810±0,097	10	-	9	-	-				
Souvrství	Celkový počet výskytů spec. typů poškození	Výskytů na 1 list (proporcionálně)	Celková diverzita spec. typů poškození	Dto rar. na 400 listů	Dto rar. na 50 výskytů					
DSH	106	0,047±0,004	33	12,55±2,45	22,44±2,02					
LCH	100	0,079±0,008	18	8,99±1,89	12,08±1,65					
CSH	3	0,181±0,097	3	-	-					
Souvrství	Celkový počet výskytů hálek	Výskytů na 1 list (proporcionálně)	Celková diverzita hálek	Dto rar. na 400 listů	Dto rar. na 20 výskytů					
DSH	61	0,027±0,003	13	6,26±1,50	8,64±1,24					
LCH	88	0,069±0,007	11	5,95±1,42	5,03±1,27					
CSH	2	0,125±0,083	2	-	-					
Souvrství	Celkový počet výskytů min	Výskytů na 1 list (proporcionálně)	Celková diverzita min	Dto rar. na 400 listů	Dto rar. na 5 výskytů					
DSH	23	0,010±0,002	11	3,20±1,36	3,88±0,84					
LCH	6	0,005±0,002	4	1,64±0,92	3,50±0,50					
CSH	0	0	0	-	-					
Souvrství	FFG ⁸ celkem	Dto rar. na 400 listů	Dutinový žír na 1 list (prop.)	Okrajový žír na 1 list (prop.)	Kostrový žír na 1 list (prop.)	Povrch. žír na 1 list (prop.)	Tvorba hálek na 1 list (prop.)	Minující žír na 1 list (prop.)	Vpich a sání na 1 list (prop.)	Kladení vajíček (prop.)
DSH	6	5,82±0,39	0,160	0,103	0,028	0,004	0,027	0,010	-	04
LCH	7	5,51±0,74	0,050	0,070	0,007	0,001	0,070	0,005	0,001	0,001
CSH	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-

⁸ Zde nebyla započítána ovipozice.

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Tabulka č. 21: Abundance a proporcionální míra poškození listů jednotlivých taxonů spolu s celkovou diverzitou a absolutním i proporcionálním počtem výskytů hálek a min.

Taxon (25 a více listů)	Zast. (prop.)	Všechna poškození		Minující žir				Tvorbha hálek			
		Výskytů /list	SD	Diverzita	Počet výskytů	Dtto/ list	SD	Diverzita	Počet výskytů	Dtto/ list	SD
LCH											
<i>Comptonia difformis</i> ⁹	0,020	0,080	0,05	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fraxinus bilinica</i>	0,021	0,308	0,09	1	1	0,038	0,038	3	5	0,192	0,077
<i>Acer tricuspidatum</i>	0,021	0,296	0,09	0	0	0	0	2	6	0,222	0,080
<i>Quercus rhenana</i>	0,025	0,581	0,09	1	1	0,032	0,032	3	6	0,194	0,071
<i>Laurophyllum saxonicum</i>	0,030	0,316	0,08	0	0			3	4	0,105	0,050
<i>Myrica lignitum</i>	0,030	0,368	0,08	2	2	0,053	0,036	1	1	0,026	0,026
<i>Nyssa haidingeri</i>	0,037	0,043	0,03	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Myrica</i> sp.	0,044	0,179	0,05	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Laurophyllum</i> sp.	0,067	0,250	0,05	0	0	0	0	4	5	0,071	0,028
Lauraceae gen. et sp. indet.	0,139	0,189	0,03	0	0	0	0	3	9	0,051	0,017
<i>Daphnogene polymorpha</i>	0,178	0,152	0,02	1	1	0,004	0,004	3	25	0,112	0,021
<i>Alnus julianiformis</i>	0,229	0,145	0,02	0	0	0	0	4	18	0,062	0,014
DSH											
<i>Rubus merianii</i>	0,011	0,200	0,08	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rosa europaea</i>	0,012	0,074	0,05	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sapindus falcifolius</i>	0,012	0,185	0,07	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acer intergerrimum</i>	0,013	0,286	0,09	1	1	0,036	0,035	1	1	0,036	0,035
<i>Populus populina</i>	0,013	0,379	0,09	0	0	0	0	0	0	0	0
cf. <i>Alnus</i> sp.	0,014	0,226	0,08	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Betula</i> sp.	0,014	0,500	0,09	0	0	0	0	1	1	0,031	0,031
<i>Cercidiphyllum crenatum</i>	0,014	0,219	0,07	0	0	0	0	2	3	0,094	0,052
<i>Decodon gibbosus</i>	0,015	0,515	0,09	0	0	0	0	3	4	0,121	0,057
<i>Quercus rhenana</i>	0,015	0,424	0,09	2	2	0,061	0,042	1	1	0,030	0,030
<i>Acer angustilobum</i>	0,016	0,286	0,08	0	0	0	0	1	1	0,029	0,028
<i>Paliurus tiliaefolius</i>	0,016	0,222	0,07	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Populus zaddachii</i> var. <i>brabenecei</i>	0,017	0,811	0,06	1	1	0,027	0,027	3	3	0,081	0,045
<i>Comptonia difformis</i>	0,020	0,133	0,05	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Salix haidingeri</i>	0,021	0,413	0,07	0	0	0	0	2	2	0,043	0,030
<i>Fraxinus bilinica</i>	0,022	0,408	0,07	0	0	0	0	5	7	0,143	0,050
Leguminosae gen. et sp. indet.	0,023	0,196	0,06	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ficus truncata</i>	0,024	0,264	0,06	0	0	0	0	1	1	0,019	0,019
<i>Liquidambar europaea</i>	0,024	0,321	0,06	2	4	0,075	0,036	0	0	0	0
<i>Berberis berberidifolia</i>	0,025	0,182	0,05	1	1	0,018	0,018	0	0	0	0
<i>Zelkova zelkovifolia</i>	0,025	0,250	0,07	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ternstroemites</i> sp.	0,026	0,441	0,06	0	0	0	0	1	1	0,017	0,017
<i>Carya</i> sp.	0,027	0,650	0,06	0	0	0	0	5	6	0,100	0,039
<i>Podocarpium podocarpum</i>	0,029	0,172	0,05	0	0	0	0	1	2	0,031	0,022
<i>Parrotia pristina</i>	0,030	0,424	0,06	0	0	0	0	1	1	0,015	0,015
Lauraceae gen. et sp. indet.	0,035	0,167	0,04	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Daphnogene polymorpha</i>	0,037	0,265	0,05	0	0	0	0	2	3	0,036	0,020
<i>Alnus gaudinii</i>	0,038	0,329	0,05	1	1	0,012	0,012	4	4	0,047	0,023
<i>Nyssa haidingeri</i>	0,039	0,310	0,05	0	0	0	0	2	2	0,023	0,016
<i>Acer tricuspidatum</i>	0,041	0,418	0,05	2	2	0,022	0,015	0	0	0	0
<i>Ulmus pyramidalis</i>	0,053	0,161	0,03	1	1	0,008	0,008	0	0	0	0
<i>Alnus julianiformis</i>	0,074	0,416	0,04	2	2	0,012	0,008	3	6	0,036	0,014

⁹ Taxony zvýrazněné podtržením jsou zastoupené počtem 25 a více listů v obou horizontech (LCH i DSH), pomlčka v následujících tabulkách značí, že pro tento údaj nejsou v příslušné kategorii dostupná potřebná data.

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Tabulka č. 22: Průměrné diverzity sledovaných kategorií interakcí rarifikované na 25 listů.

Taxon (25 a více listů)	Všechny typy poškození		Specializované typy poškození		Minující žir		Tvorba hálek		Funkčně potravní skupiny	
	Diverzita	DT	Diverzita	DT	Diverzita	DT	Diverzita	DT	Diverzita	DT
LCH										
<i>Comptonia difformis</i>	0,940	0,239	-	-	-	-	-	-	0,960	0,197
<i>Fraxinus bilinica</i>	5,804	0,636	3,888	0,315	0,960	0,197	2,925	0,263	3,885	0,577
<i>Acer tricuspdatum</i>	3,784	0,434	1,921	0,270	-	-	1,926	0,261	2,857	0,359
<i>Quercus rhenana</i>	8,151	0,975	3,570	0,587	0,808	0,394	2,767	0,442	5,559	0,583
<i>Laurophyllum saxonicum</i>	5,386	1,046	2,204	0,712	-	-	2,209	0,714	3,759	0,441
<i>Myrica lignitum</i>	6,094	1,245	1,964	0,804	1,326	0,659	0,657	0,475	3,512	0,583
<i>Nyssa haidingeri</i>	1,087	0,699	-	-	-	-	-	-	1,086	0,696
<i>Myrica</i> sp.	2,895	0,828	0,447	0,497	-	-	-	-	2,527	0,598
<i>Laurophyllum</i> sp.	4,152	1,281	1,243	0,785	-	-	1,550	0,903	2,627	0,539
Lauraceae gen. et sp. indet.	3,258	1,287	1,439	0,904	-	-	1,061	0,776	2,401	0,790
<i>Daphnogene polymorpha</i>	2,531	1,033	1,753	0,758	0,109	0,312	1,660	0,693	1,808	0,764
<i>Alnus julianiformis</i>	2,804	1,278	1,290	0,828	-	-	1,181	0,780	1,925	0,723
DSH										
<i>Rubus merianii</i>	1,850	0,435	0,950	0,219	-	-	-	-	1,980	0,141
<i>Rosa europaea</i>	3,772	0,366	0,920	0,271	-	-	-	-	0,999	0,037
<i>Sapindus falcatifolius</i>	5,453	0,448	-	-	-	-	-	-	2,917	0,276
<i>Acer intergerrimum</i>	4,824	1,017	1,797	0,418	0,896	0,305	0,890	0,312	4,578	0,723
<i>Populus populina</i>	5,013	0,428	0,987	0,113	-	-	-	-	1,999	0,035
cf. <i>Alnus</i> sp.	6,260	0,858	-	-	-	-	-	-	1,804	0,397
<i>Betula</i> sp.	4,276	0,751	-	-	-	-	0,777	0,416	3,545	0,589
<i>Cercidiphyllum crenatum</i>	7,491	0,809	0,789	0,408	-	-	1,752	0,447	2,907	0,323
<i>Decodon gibbosus</i>	6,710	0,977	2,460	0,633	-	-	2,466	0,619	4,516	0,596
<i>Quercus rhenana</i>	4,565	0,992	2,277	0,721	1,517	0,594	0,764	0,425	3,707	0,482
<i>Acer angustilobum</i>	3,499	0,932	0,709	0,454	-	-	0,713	0,453	3,137	0,748
<i>Paliurus tiliaefolius</i>	11,781	0,605	-	-	-	-	-	-	1,901	0,298
<i>Populus zaddachii</i> var. <i>brabencii</i>	0,994	1,472	5,042	1,271	0,690	0,462	2,021	0,792	5,285	0,683
<i>Comptonia difformis</i>	7,037	0,077	-	-	-	-	-	-	0,995	0,068
<i>Salix haidingeri</i>	6,537	1,416	1,650	0,825	-	-	1,091	0,700	4,088	0,761
<i>Fraxinus bilinica</i>	3,787	1,289	2,296	0,932	-	-	3,058	1,003	3,492	0,529
Leguminosae gen. et sp. indet.	3,293	1,058	0,492	0,500	-	-	-	-	2,228	0,669
<i>Ficus truncata</i>	4,802	0,986	0,484	0,500	-	-	0,474	0,499	2,330	0,707
<i>Liquidambar europaea</i>	3,813	1,213	1,446	0,619	1,438	0,630	-	-	3,615	0,590
<i>Berberis berberidifolia</i>	4,056	1,288	0,457	0,498	0,447	0,497	-	-	2,793	0,871
<i>Zelkova zelkovifolia</i>	5,887	1,388	-	-	-	-	-	-	2,328	0,587
<i>Ternstroemites</i> sp.	6,434	1,244	1,109	0,675	-	-	0,430	0,495	3,757	0,727
<i>Carya</i> sp.	3,844	1,198	1,499	0,810	-	-	2,342	1,066	3,394	0,522
<i>Podocarpium podocarpum</i>	5,720	1,597	0,633	0,482	-	-	0,632	0,482	3,182	1,074
<i>Parrotia pristina</i>	3,526	1,249	0,381	0,486	-	-	0,371	0,483	3,574	0,787
Lauraceae gen. et sp. indet.	4,928	1,435	0,645	0,653	-	-	-	-	1,819	0,407
<i>Daphnogene polymorpha</i>	5,616	1,525	1,426	0,915	-	-	0,814	0,675	2,867	0,743
<i>Alnus gaudinii</i>	6,391	1,468	1,743	1,076	0,299	0,458	1,169	0,901	3,390	0,860
<i>Nyssa haidingeri</i>	5,539	2,026	1,436	0,966	-	-	0,582	0,641	2,938	0,787
<i>Acer tricuspdatum</i>	3,196	1,645	1,106	0,876	0,533	0,620	-	-	3,136	0,897
<i>Ulmus pyramidalis</i>	6,917	1,316	0,205	0,404	0,211	0,408	-	-	2,054	0,768
<i>Alnus julianiformis</i>	1,850	1,807	1,442	1,039	0,300	0,508	0,804	0,731	3,344	0,831

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Tabulka č. 23: Průměrné diverzity sledovaných kategorií interakcí rarifikované na 5 jejich výskytů.

Taxon (25 a více listů)	Všechny typy poškození		Specializované typy poškození		Minující zír		Tvorba hálek		LMA
	Diverzita	DT	Diverzita	DT	Diverzita	DT	Diverzita	DT	
LCH									
<i>Comptonia difformis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	136
<i>Fraxinus bilinica</i>	4,107	0,673	3,50	0,50	-	-	-	-	53
<i>Acer tricuspdatum</i>	2,875	0,709	1,833	0,373	-	-	1,83	0,37	71
<i>Quercus rhenana</i>	4,157	0,702	3,381	0,575	-	-	2,83	0,37	104
<i>Laurophyllum saxonicum</i>	3,960	0,737	-	-	-	-	-	-	92
<i>Myrica lignitum</i>	3,932	0,786	-	-	-	-	-	-	146
<i>Nyssa haidingeri</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	109
<i>Myrica</i> sp.	3,171	0,610	-	-	-	-	-	-	-
<i>Laurophyllum</i> sp.	3,666	0,822	3,00	0	-	-	3,50	0,50	137
Lauraceae gen. et sp. indet.	3,507	0,878	3,116	0,596	-	-	2,54	0,50	99
<i>Daphnogene polymorpha</i>	3,097	0,774	2,319	0,564	-	-	2,15	0,44	107
<i>Alnus julianiformis</i>	3,675	0,819	2,612	0,745	-	-	2,40	0,66	69
DSH									
<i>Rubus merianii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	72
<i>Rosa europaea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	64
<i>Sapindus falcifolius</i>	4	0	-	-	-	-	-	-	63
<i>Acer intergerrimum</i>	4,107	0,673	-	-	-	-	-	-	86
<i>Populus populina</i>	3,591	0,680	-	-	-	-	-	-	68
cf. <i>Alnus</i> sp.	4,524	0,499	-	-	-	-	-	-	80
<i>Betula</i> sp.	3,668	0,791	-	-	-	-	-	-	80
<i>Cercidiphyllum crenatum</i>	4,048	0,575	-	-	-	-	-	-	134
<i>Decodon gibbosus</i>	3,943	0,781	-	-	-	-	-	-	114
<i>Quercus rhenana</i>	4,033	0,737	-	-	-	-	-	-	91
<i>Acer angustilobum</i>	3,496	0,824	-	-	-	-	-	-	67
<i>Pailiurus tiliaefolius</i>	3,393	0,557	-	-	-	-	-	-	73
<i>Populus zaddachii</i> var. <i>brabencii</i>	4,236	0,752	4,286	0,665	-	-	-	-	68
<i>Comptonia difformis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	77
<i>Salix haidingeri</i>	4,087	0,788	-	-	-	-	-	-	102
<i>Fraxinus bilinica</i>	4,007	0,773	4,00	0	-	-	4,05	0,58	53
<i>Leguminosae</i> gen. et sp. indet.	3,972	0,675	-	-	-	-	-	-	59
<i>Ficus truncata</i>	2,838	0,786	-	-	-	-	-	-	-
<i>Liquidambar europaea</i>	3,629	0,786	-	-	-	-	-	-	59
<i>Berberis berberidifolia</i>	4,194	0,677	-	-	-	-	-	-	146
<i>Zelkova zelkovifolia</i>	3,597	0,803	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ternstroemites</i> sp.	3,723	0,794	-	-	-	-	-	-	101
<i>Carya</i> sp.	3,723	0,794	-	-	-	-	-	-	77
<i>Podocarpium podocarpum</i>	4,456	0,582	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parrotia pristina</i>	3,687	0,803	-	-	-	-	-	-	68
Lauraceae gen. et sp. indet.	4,172	0,693	-	-	-	-	-	-	102
<i>Daphnogene polymorpha</i>	4,069	0,766	4,00	0	-	-	-	-	86
<i>Alnus gaudinii</i>	3,936	0,828	-	-	-	-	-	-	51
<i>Nyssa haidingeri</i>	4,470	0,636	-	-	-	-	-	-	67
<i>Acer tricuspdatum</i>	3,526	0,867	-	-	-	-	-	-	82
<i>Ulmus pyramidalis</i>	3,871	0,746	-	-	-	-	-	-	72
<i>Alnus julianiformis</i>	4,104	0,780	4,194	0,677	-	-	2,83	0,37	63