

**Univerzita Karlova  
Přírodovědecká fakulta**

Geologie  
Praktická geobiologie



**Oleksandra Chernomorets**

Problematika prostředí vysokých zeměpisných šířek v křídě a paleogénu  
se zaměřením na suchozemské rostliny

Aspects of the high latitude environments in Cretaceous and Paleogene  
with special respect to land plants

Bakalářská práce

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

Konzultant bakalářské práce: doc. RNDr. Martin Košťák, Ph.D.

Praha 2017

**Prohlášení:**

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

V Praze, 15.05.2017

Podpis

## **Poděkování**

Především bych chtěla poděkovat svému školiteli doc. RNDr. Jakubovi Sakalovi, Ph.D., bez kterého by tato práce nevznikla. Moc děkuji za trpělivost, věnovaný čas při průběžných konzultacích, konstruktivní připomínky a rady, poskytnutou literaturu a rychlé odpovědi na jakékoli dotazy. Zvláště bych chtěla poděkovat za čas věnovaný gramatické korektuře mého ještě zdaleka nedokonalého českého jazyka a především za možnost psát závěrečnou práci na takto fascinující téma. Dále bych ráda poděkovala doc. RNDr. Martinovi Košťákovi, Ph.D. za poskytnutí skvělé literatury a pomoc při psaní jednotlivých kapitol. Za psychickou podporu v souboji s českým jazykem a cenné rady při formátování práce bych ráda poděkovala svým spolužačkám.

## **Abstrakt**

Tato práce se zabývá problematikou vysokých zeměpisných šířek v křídě a paleogénu. V úvodu jsou popsány a definovány oblasti vysokých zeměpisných šířek a krátce popsány jejich hlavní charakteristiky v současné době. To umožňuje lepší pochopení výrazných odlišností těchto oblastí dnes a v geologické minulosti.

Vlastní práce se stručně zabývá paleogeografickým postavením arktických a antarktických oblastí, jejich paleoklimatickou situací, organismy obývajícími suchozemská a mořská prostředí a způsoby jejich adaptací. Detailnější přehled je uveden u suchozemských rostlin.

Poslední část je věnována specifickým strategiím přežití suchozemských rostlin v polárních oblastech v teplých geologických obdobích. Na základě prostudované literatury se práce snaží odpovědět na otázku, jaká byla strategie rostlin při adaptaci na vysoké zeměpisné šířky, zda byla stálezelenost, nebo opadavost účinnější pro přežití dlouhých a relativně teplých polárních nocí. Na závěr je uveden význam studia vysokých zeměpisných šířek v období křídového a paleogenního skleníkového typu klimatu ve vztahu k možným budoucím důsledkům globálního oteplování.

*Klíčová slova: křída, paleogén, vysoké zeměpisné šířky, Antarktida, Arktida, suchozemské rostliny.*

## **Abstract**

This work is focused on the problematics of high latitudes in Cretaceous and Paleogene. The introduction describes and defines high latitude regions as well as their main characteristics nowadays. This allows one to achieve a better understanding of the substantial differences of these regions nowadays and in the geological past.

The work itself then provides a brief description of the palaeographic position of the Arctic and Antarctic regions, their palaeoclimatic situations, organisms inhabiting their terrestrial and marine environments and their adaptation mechanisms. Further, a more detailed review of the land plants is presented.

The last part is dedicated to the specific survival strategies of the land plants in the polar regions during the warm geological periods. On the basis of the studied literature, this work attempts to answer the questions: which strategy for adaptation to the high latitudes was used by the plants and whether being evergreen or deciduous was more effective on survival during the long and relatively warm polar nights. In conclusion, the relevance of the research of high latitude regions during the Cretaceous and Paleogene greenhouse type of climate is introduced in relation to the possible future consequences of the global warming.

*Key words: Cretaceous, Paleogene, land plants, high latitudes, Antarctic, Arctic.*

# Obsah

<b>1</b>	<b>Úvod</b> .....	<b>7</b>
<b>2</b>	<b>Definice a současný klimatický stav oblastí vysokých zeměpisných šířek</b> .....	<b>8</b>
<b>2.1</b>	<b>Subarktická a subantarktická klimatická pásma</b> .....	<b>8</b>
2.1.1	Kontinentální klima .....	8
2.1.2	Oceánické klima .....	9
<b>2.2</b>	<b>Arktická a antarktická klimatická pásma</b> .....	<b>10</b>
2.2.1	Arktické klimatické pásmo .....	11
2.2.2	Antarktické klimatické pásmo .....	12
<b>2.3</b>	<b>Světelný režim</b> .....	<b>13</b>
<b>3</b>	<b>Paleogeografická a paleoklimatická situace oblastí vysokých zeměpisných šířek v křídě a paleogénu</b> .....	<b>14</b>
<b>3.1</b>	<b>Antarktický region</b> .....	<b>14</b>
3.1.1	Paleogeografie .....	14
3.1.2	Paleoklimatologie .....	16
<b>3.2</b>	<b>Arktický region</b> .....	<b>18</b>
3.2.1	Paleogeografie .....	18
3.2.2	Paleoklimatologie .....	20
<b>4</b>	<b>Biota vyšších zeměpisných šířek v křídě a paleogénu</b> .....	<b>21</b>
<b>4.1</b>	<b>Společenstva suchozemských rostlin</b> .....	<b>21</b>
4.1.1	Arktický region .....	21
4.1.2	Antarktický region .....	23
<b>4.2</b>	<b>Suchozemští živočichové</b> .....	<b>24</b>
<b>4.3</b>	<b>Mořští živočichové</b> .....	<b>25</b>
<b>5</b>	<b>Adaptace rostlin na vysoké zeměpisné šířky</b> .....	<b>27</b>
<b>5.1</b>	<b>Strategie adaptace: stálezelenost, nebo opadavost</b> .....	<b>28</b>
<b>5.2</b>	<b>Fosilní dřeva</b> .....	<b>29</b>
<b>5.3</b>	<b>Ekologické zpětné vazby</b> .....	<b>32</b>
<b>6</b>	<b>Závěr</b> .....	<b>33</b>
<b>7</b>	<b>Seznam použité literatury</b> .....	<b>34</b>

# 1 Úvod

Extrémní prostředí a organismy se specifickými adaptacemi na tato prostředí už dávno fascinují ekology po celém světě. Jaké adaptace umožňují přežití savců v suchých pouštích, kolonizaci vysokých pohoří rostlinami nebo přežití rybám v extrémně studených vodách, kde teploty klesají pod bod mrazu? Jednou z takových otázek je i adaptace rostlin na vyšší zeměpisné šířky ve velmi teplém období křídly a paleogénu.

Tato rešeršní práce se zabývá polárními oblastmi v křídě a paleogénu. Důraz je kladen na charakteristiku klimatu, paleogeografickou situaci organismů obývajících suchozemská a mořská prostředí a způsoby jejich adaptací. Práce se především zaměřuje na suchozemské rostliny, které v tomto teplém období měly dostatečně vysokou teplotu pro růst a vývoj, ale musely se vyrovnat se specifickými světelnými podmínkami.

V současnosti je výzkum polárních oblastí v obdobích skleníkového typu klimatu velice podstatný, protože takové prostředí dnes nemá v současných ekosystémech obdobu. Nicméně pro pochopení možných budoucích změn v důsledku globálního oteplování má detailní poznání dynamiky procesů v těchto oblastech klíčový význam. Jakákoli změna klimatu v globálním měřítku se nejcitlivěji projeví právě v polárních regionech a zdejší podmínky do značné míry určují rychlost a povahu změny klimatu na planetě.

## 2 Definice a současný klimatický stav oblastí vysokých zeměpisných šířek

Země se otáčí kolem Slunce podle rotační osy, která je oproti svislému směru ukloněna o  $23,5^\circ$  (Ferreira *et al.* 2014), což má významný vliv na pochopení a definici pojmu “vysokých zeměpisných šířek,„. Tyto oblasti jsou charakterizovány velkým rozdílem v délce dne a noci během různých ročních období. V oblastech nad polárním kruhem, což je podle Burna (1996) myšlená kružnice při  $66^\circ 33'$  severní, resp. jižní šířky, nevystoupá střed Slunce v nejkratší den roku nad horizont. V blízkosti letního slunovratu den v této oblasti trvá skoro 24 hodin, po něm (nebo před ním) následuje až půl roku dlouhá polární noc. Úhel rotační osy Země se ve značné míře podílí na stupni osvitů polárních oblastí. Přesné stanovení hranice vysokých zeměpisných šířek je obtížné, ale v této práci budeme se držet Spicera (2003): vysoké zeměpisné šířky jsou oblasti nad  $60^\circ$  na severní, resp. jižní polokouli.

Podle názoru Wielgolaskiho (2003) je pro organizmy obývající tyto oblasti ve větší míře podstatné mít specifické adaptace na obtížné životní podmínky. Jako příklad jsou uváděny rostliny, které kvetou hned po tání sněhu, aby semena mohla úspěšně vyklíčit (Bliss 1971) nebo rostliny začínající růst ještě před táním sněhu, jak to bylo pozorováno v pobřežních oblastech Norska (Wielgolaski 2003). Ve vysokých zeměpisných šířkách můžeme rozlišit subarktická/subantarktická a arktická/antarktická klimatická pásma. Na severní polokouli v subarktickém klimatickém pásmu podle umístění kontinentu můžeme rozlišit kontinentální a oceánické klima, na jižní polokouli se nachází jenom oceánické (Khlebnikova 2009).

### 2.1 Subarktická a subantarktická klimatická pásma

#### 2.1.1 Kontinentální klima

Kontinentální klima subarktického pásma můžeme pozorovat v Asii a Severní Americe. Pozoruhodnou vlastností pásma jsou největší rozdíly v rozsahu teplot během různých ročních období. V asijské části Ruska může roční rozsah teplot být až  $65^\circ\text{C}$ . Průměrné teploty nejchladnějšího měsíce subarktického pásma jsou v rozsahu mezi  $-28$  až  $-50^\circ\text{C}$ . Léta jsou krátká, ale teplá. Teploty jsou v rozsahu mezi  $12$  až  $18^\circ\text{C}$  ve dne a až  $10^\circ\text{C}$  v noci. V místech nízkého reliéfu mohou být v létě krátké mrazy. V Americe je subarktické klimatické pásmo méně výrazné, a to nejen kvůli teplejší zimě, ale i kvůli chladnějšímu létu (Khlebnikova 2009).



Povětrnostní podmínky subarktického kontinentálního pásma jsou charakterizované převahou slabého větru a vysokou frekvencí bezvětří. Počasí v zimním období je dané nejen extrémně nízkými teplotami a slabým větrem, ale i malým množstvím srážek. Úhrn srážek je nižší než 200–300 cm za rok s tím, že větší část připadá na zimní období. Mraky se tvoří ve vysokých nadmořských výškách a mají nízkou hustotu. Zřídka můžeme pozorovat nízkou oblačnost. Léta jsou charakterizována zvýšenou oblačností, svého maxima oblačnost dosahuje v červenci. Srážky mají v létě charakter krátkodobých průtrží.

Specifickou vlastností subarktického kontinentálního klimatického pásma je kombinace nízké absolutní vlhkosti vzduchu s vysokou frekvencí mlh v zimním období. Počet dní s hustou mlhou nízko nad povrchem tak například v lednu může dosáhnout až patnácti. Takové atmosférické jevy jako sněhové bouře a bouřky jsou pro toto pásmo extrémně vzácné (Khlebnikova 2009).

### **2.1.2 Oceánické klima**

Oceánické klima leží nad oceány, ostrovy a kontinentálními pobřežími na jižní a severní polokouli podél polárních kruhů v zeměpisných šířkách mezi 60° a 70°. Velice intenzivní činnost cyklony v průběhu celého roku ve značné míře ovlivňuje prostor subarktického (subantarktického) klimatického pásma a je nejpodstatnějším činitelem. Kvůli její činnosti máme v prostoru oceánického pásma velkou variabilitu směru větru, zvýšenou frekvenci srážek, časté bouřky a značnou oblačnost. Od kontinentálního klimatického pásma se oceánické liší především menším kolísáním teplot v průběhu roku, které nepřekročí 16 °C, v blízkosti pobřeží ovšem mohou dosahovat 20 až 30 °C. Zimní teploty jsou vyšší než na kontinentu, ale zároveň nad hladinou oceánu pozorujeme vyšší vlhkost vzduchu a prudší vítr. V lednu průměrné teploty obvykle neklesají pod -10 °C, ale v létě jsou teploty výrazně nižší než nad kontinentem. Roční úhrn srážek dosahuje 500 mm, ale v některých místech může být i vyšší. Zvýšené množství srážek pozorujeme především na konci léta na začátku podzimu. Před nástupem letního období vliv cyklón postupně klesá. Letní teploty rostou pomalu, a to kvůli vysoké oblačnosti a postupnému tání ledu. V Beringově moři a ve studených vodách Labradorského průlivu můžeme pozorovat led i v létě. Průměrné letní teploty obvykle nepřesahují 10 °C. Mlhy a vysoká vlhkost vzduchu (více než 70%) jsou typické pro léto oceánického subarktického a subantarktického klimatického pásma (Khlebnikova 2009).

## 2.2 Arktická a antarktická klimatická pásma

Stupeň osvitů v arktické oblasti a nad antarktickým kontinentem je velice specifický a je proto hlavním faktorem ovlivňujícím klima v arktickém a antarktickém klimatickém pásmu. Průměrné teploty často nepřesahují 0 °C i v létě. Příjem tepla ve formě slunečního záření je možný pouze v letním období, zatímco povrchová vrstva ve formě sněhu a ledu ztrácí vlivem vysokého albeda (odrazivosti) velké množství tepla (Khlebnikova 2009). Čerstvě padlý sníh může mít albedo až 90%, odkrytý ledovec má 70%, s táním sněhu albedo postupně klesá. Pro porovnání skalní nebo půdní povrch má albedo 15–20%. Z tohoto důvodu jsou arktická a antarktická klimatická pásma unikátními lokalitami, které přijímají velké množství slunečního záření v létě, mají ale nejnižší letní teploty na Zemi (Turner & Marshal 2011).

Specifickým pro polární oblasti jsou stálé letní a zimní teploty (mírné kolísání o několik stupňů), roční období jsou charakterizována jako stálá a jakýkoli měsíc může být nejchladnější/nejteplejší v roce. V průběhu jara a podzimu se teploty rychle mění. Výkyvy mohou dosáhnout až 30 °C. Denní kolísání teploty je taky velice specifické pro arktická a antarktická klimatická pásma. Je to způsobeno advekcí, která je častá pro zimní období. Jako advekce se v meteorologii označuje přemísťování vzduchových hmot ve vodorovném směru nebo přenos fyzikálních vlastností vzduchu (teploty, tlaku) vodorovným prouděním (větrem) v atmosféře (Fuchs 2001). Vertikální rozložení atmosféry je způsobeno teplotní inverzí, která vzniká nad povrchem země a je velice častá v zimním ročním období. V létě frekvence teplotní inverze klesá, je ale stále dost pravděpodobná a může se podílet na intenzitě tvorby oblak (Khlebnikova 2009).

Povětrnostní podmínky arktického a antarktického klimatického pásma jsou také jednou z nejpodstatnějších charakteristik podnebí, protože kombinace nízkých teplot a větru jsou pro danou oblast specifické a vytváří velice extrémní klima. Nejsilnější větry jsou obvykle u okraje arktické oblasti a antarktického kontinentu, kam dosahuje vliv cyklony. Tady mohou dosahovat intenzity hurikánu. V blízkosti pólů jsou větry slabší. Roční frekvence větrů je podobná středním zeměpisným šířkám a dosahuje svého maxima na jaře a na podzim. V létě jsou větry nejslabší. Pro oblast Antarktidy jsou charakteristické katabatické větry. Za katabatické větry můžeme podle Ahrense (2007) považovat v podstatě jakýkoli vítr, co vane dolů ze svahu, ale v oblasti Antarktidy jsou mnohem silnější a mohou nabýt i intenzity hurikánu (do 100 m/s). Extrémní hodnoty jsou charakteristické nejenom pro vítr, ale i pro teploty, vlhkost i tlak.

Vzhledem k nízkým teplotám je obsah vodní páry ve vzduchu nízký, relativní vlhkost je ale obvykle vyšší než 70–80%. Převládající formy oblak jsou stratus (v podstatě se neliší od mlhy) a stratocumulus (má podobu kupovitých valounů nebo peřin). Pro centrální část antarktického kontinentu je typickým cirostratus (průhledný bělavý závoj s vláknitou strukturou) a oblaka sněhu a krystalků ledu. Srážky jsou většinou pevné. Roční úhrn srážek je velice variabilní: v centrálních částech Antarktidy mohou být jen 40–45 mm, ale v jiných oblastech může dosahovat 600–700 mm. Mlhy jsou typickým jevem pro arktická a antarktická klimatická pásma ve všech ročních obdobích (Khlebnikova 2009).

### 2.2.1 Arktické klimatické pásmo

Hranice arktického klimatického pásma leží na hranici výskytu arktické fronty (Crithfield 1983). Arktická fronta je poměrně úzká přechodová vrstva mezi arktickými vzduchovými hmotami a těmi z mírného pásma (Rasmussen & Turner 2003). Občas je ale velice obtížné hranici přesně stanovit. Pro vyznačení hranice klimatického pásma se proto používá hranice výskytu vegetace. Tímhle způsobem lze jižní hranici arktického klimatického pásma proložit posledním výskytem tundrové vegetace v Grónsku. V arktickém klimatickém pásmu můžeme, stejně jako i v subarktickém klimatickém pásmu, rozlišit dva typy klimatu: oceánické a kontinentální (Khlebnikova 2009).

Kontinentální klima je typické pro centrální část Grónska. Během roku zde panuje anticyklóna, která přináší velice nízké teploty s nízkým obsahem vodní páry ve vzduchu. Průměrné letní teploty jsou -15 až 10 °C. Zimy jsou tuhé, průměrné teploty jsou -45 až -50 °C. Během léta a zimy převládá jasné počasí. Roční úhrn srážek nepřekračuje 100 až 150 mm.

Oceánické klima je známo ze širšího území. V porovnání s kontinentálním je mírnější a souvisí s činností cyklón a anticyklón. Průměrná teplota nejchladnějšího měsíce je zde -2 až -4 °C na jihu a -24 až -25 °C na severu. Teploty jsou nestálé, často můžeme pozorovat velké změny až směrem do kladných hodnot. Nejnížší teploty můžeme pozorovat v regionech poblíž Asie a Severní Ameriky, což je dáno blízkostí kontinentu a činností anticyklóny. Průměrná teplota v lednu tam může klesnout až na -32 °C. V létě jsou teploty oceánického klimatického pásma poměrně stálé. Průměrná teplota je 0 °C. Ovlivňujícími faktory jsou slabší cyklóny/anticyklóny a postupné tání ledu a sněhu. Slabší činnost cyklón vede k menší výměně vzdušných mas s mírnými zeměpisnými šířkami a ustaluje tak zdejší podnebí. Na okraji oblasti jsou teploty kladné v rozsahu 5 až 10 °C. V arktickém regionu můžeme rovněž pozorovat teplotní rozdíly mezi západní a východní částí (Khlebnikova 2009).

Povětrnostní podmínky oceánické části arktického pásma jsou charakterizované převahou silných větrů s vysokou frekvencí bouřek. Průměrná rychlost větru je kolem 8–10 m/s. V létě je vítr slabší, stejně tak i bouřky. Oblačnost a srážky mají velmi nepravidelné prostorové a sezónní rozložení. Oblačnost je velmi častá. Roční úhrn srážek je 300–500 mm. V centrální části arktického regionu je frekvence oblačnosti a mlh vyšší v letním období (Khlebnikova 2009).

### 2.2.2 Antarktické klimatické pásmo

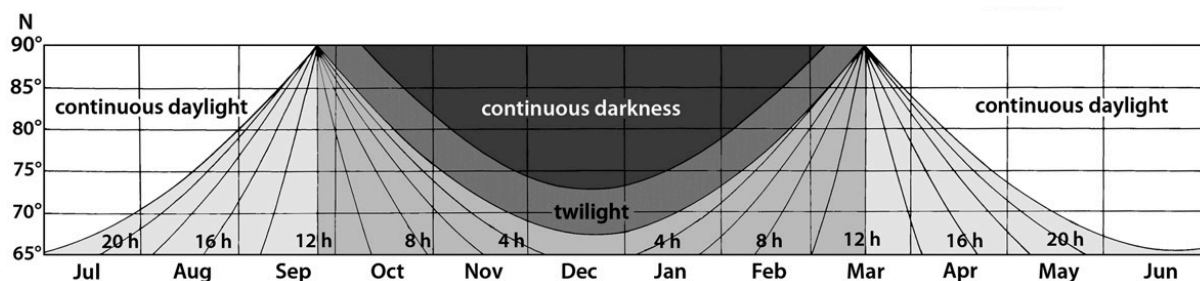
Hranice antarktického klimatického pásma leží na hranici výskytu antarktické fronty v průběhu celého roku, přibližně je stanovena na 60–70° jižní šířky (Crithfield 1983). Díky výskytu silných cyklón u antarktického pobřeží a pestrému reliéfu jsou klimatické podmínky na Antarktidě velice odlišné. Rozlišujeme dvě oblasti s odlišnými klimatickými podmínkami: vnitrozemí antarktického kontinentu a jeho pobřeží (Khlebnikova 2009).

Vnitrozemí a vysokohorská část antarktického kontinentu jsou nejchladnějšími místy na planetě. Průměrná teplota nejteplejšího měsíce je v rozsahu mezi -30 až -32 °C, nejchladnějšího je -72 °C. Nejnižší teplota na Zemi byla naměřena 21. července 1983 v oblasti centrální plošiny na stanici Vostok: -89.2 °C (Budretsky 1984). V porovnání s pobřežím je vnitrozemí Antarktidy charakterizováno slabým větrem, jehož průměrná rychlost obvykle nepřesahuje 4 až 5 m/s. Rychlost větru je stálá v zimním období (duben až říjen), v létě (prosinec až leden) je nejslabší. Vnitrozemí antarktického kontinentu je zároveň jedním z nejsušších míst na planetě (nejmenší obsah vodní páry). Relativní vlhkost vzduchu je nicméně velká, okolo 70–85%, protože se jedná o velmi studený vzduch. Oblačnost se vyskytuje zřídka, především pak v letních měsících. Roční úhrn srážek je pouze 40–50 mm, ale počet dnů se srážkami je více než 300. Je to dáno tvorbou krystalků ledu přímo ve vzduchu a jejich poklesem k povrchu sněhové pokrývky (Khlebnikova 2009).

Na pobřeží teploty neklesají pod -45 °C. Významné oteplení v porovnání s vnitrozemím kontinentu je dáno blízkostí oceánu, dosahem cyklón a adiabatickým jevem, jehož výsledkem je zvýšení teploty vzduchu v důsledku jeho komprese. Průměrná roční teplota na pobřeží je -10 až -12 °C. Průměrná teplota nejteplejšího měsíce (leden) je -4 °C. Pro tuto oblast jsou charakteristické silné větry. Jejich průměrná rychlost je sice jen 12 m/s, ale často mohou nabýt intenzity hurikánu (do 90 m/s). Srážky jsou pevné, jejich roční úhrn může dosahovat 600–700 mm. Relativní vlhkost vzduchu je mezi 60 a 80% (Khlebnikova 2009).

## 2.3 Světelný režim

Světelný režim je velice specifickým faktorem pro oblasti vyšších zeměpisných šířek. Rozložení světla v průběhu roku, jak bylo zmíněno na začátku kapitoly, je přímo závislé na úklonu rotační osy Země, která je oproti svislému směru ukloněna o  $23,5^\circ$  (Ferreira *et al.* 2014). Čím šikměji sluneční záření dopadá na zemskou plochu, tím větší jsou rozdíly v délce dne a noci během různých ročních období. Obr. 1 ukazuje světelný rozptyl ve vysokých zeměpisných šířkách při současném úklonu rotační osy pro severní polokouli (pro Antarktidu jsou stejné, jenom maximální doba trvání dne je v prosinci). Nicméně během geologické historie se tento úklon měnil a pohyboval se mezi  $21,8^\circ$  a  $24,4^\circ$  (Spicer 2003) v závislosti na Milankovičových cyklech s periodou 41 tisíc let. Tyto cykly ovlivňují cyklické



**Obr. 1** Rozložení doby trvání dne a noci v hodinách pro severní oblasti vysokých zeměpisných šířek při úklonu rotační osy Země o  $23,5^\circ$  (Herman & Spicer 2010).

kolísání úhlu ekliptiky o  $3^\circ$  podle úklonu osy rotace Země k rovině oběžné dráhy.

Pro křídlo a paleogén se předpokládá stejný úklon rotační osy Země jako je dnes. Popsané světelné podmínky v této kapitole proto můžeme použít i pro paleoprostředí v těchto obdobích (Herman 2004).

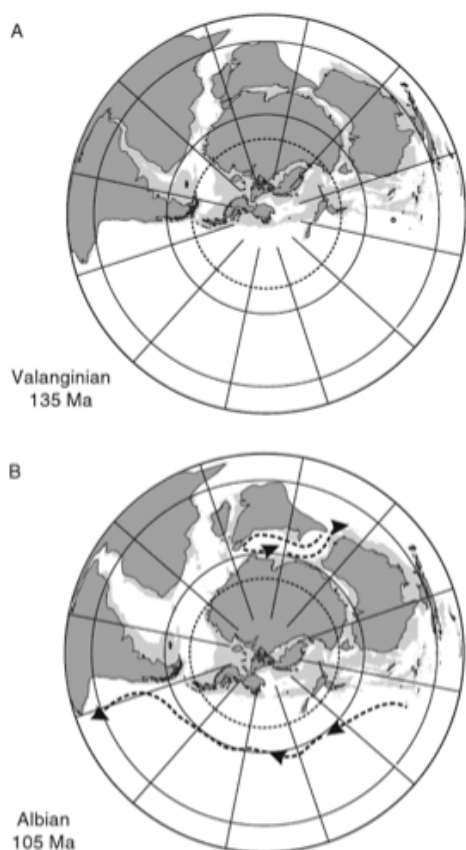
### 3 Paleogeografická a paleoklimatická situace oblastí vysokých zeměpisných šířek v křídě a paleogénu

#### 3.1 Antarktický region

Současná Antarktida je velice nehostinným prostředím, o čemž vypráví předchozí kapitola. Čtyři kilometry mocná ledová pokrývka a nepříznivé klima zde dnes neumožňují růst rostlinám, fosilní nálezy ale ukazují, že tomu tak nebylo vždycky. Jedněmi z nejhojnějších křídových fosilií nalezených na Antarktidě jsou zkamenělé suchozemské rostliny, které svědčí o odlišných podmínkách prostředí: vyšších teplotách, absenci ledové pokrývky, odlišné paleogeografické situaci a schopnosti rostlin růst v těsné blízkosti pólů (Francis *et al.* 2008). Fosilní rostliny jsou důležitým zdrojem informací o terestrickém paleoprostředí ve vysokých zeměpisných šířkách, regionech nejvíce citlivých na klimatické změny na planetě (Spicer 2003). Fosilní zbytky rostlin z jižního pólu známe již ze spodního devonu (Spicer & Chapman 1990), ale v křídě dosáhla vegetace výrazného rozvoje a i během paleogenního ochlazení rostliny přežívaly v relativně nehostinném prostředí, jak o tom svědčí fosilní materiál. Podle výskytu a diverzity suchozemských rostlin v oblasti Antarktidy tak můžeme sledovat přechod od křídového teplého období označovaného jako *greenhouse* k postupnému zalednění kontinentu (Francis *et al.* 2008).

##### 3.1.1 Paleogeografie

Paleogeografická poloha Antarktidy během křídě určuje nejenom klima kontinentu, ale i rozšíření vegetace a živočichů po kontinentech postupně se rozpadající Gondwany. Antarktida měla v rámci Gondwany unikátní polohu, protože koncem jury a ve spodní křídě byla propojena se všemi ostatními hlavními složkami tohoto superkontinentu. V přesném načasování pohybu a odtržení jednotlivých částí Gondwany nepadá v současnou dobu shoda, ale pochopení geologické a paleogeografické polohy Antarktidy je základní pro rekonstrukci suchozemských migračních cest na kontinentech (Cantrill & Poole 2012).



**Obr. 2** Pohled na postupně se rozpadající Gondwanu ve spodní křídě. Tenká přerušovaná čára ukazuje polární kruh. **A**, valangin (135 Ma) ukazuje blízkost Afriky a Indie s ostatními částmi Gondwany. **B**, alb (105 Ma) Indie a Jižní Afrika se odpojují od zbytku Gondwany. Světlešedá barva ukazuje kontinentální šelf, tmavošedá pevninu, čárkované šipky ukazují paleoproudy (podle Cantrilla & Pooleové 2012).

dřívějšího superkontinentu vznikají čtyři bloky: Afrika-Arabský poloostrov, Austrálie-Antarktida, Indie-Madagaskar a Jižní Amerika (Blakey 2008). Později (120 Ma) byly Indie a Madagaskar odpojeny od Antarktidy vyvíjecím se Indickým oceánem. Indie se postupně natočila směrem na sever a začala svůj pohyb po severní polokouli. Tenký průliv mezi Východní Antarktidou a Austrálií se vyvinul už někdy během spodní křídý a postupně se zvětšoval směrem na východ (obr. 2B). Začátkem paleocénu (nebo možná ještě ve svrchní křídě) se Antarktida úplně odpojila od Austrálie, ale podle společných nálezů dinosaurů na Madagaskaru, v Jižní Americe a Indii ještě pravděpodobně existovala suchozemská propojení mezi kontinenty přes Antarktický poloostrov a Tasmánii (Cantrill & Poole 2012).

Tektonická aktivita v průběhu svrchní křídý společně s měnicími se oceánickými proudy ve značně míře ovlivňovaly změny klimatu na antarktickém kontinentu. Hlavní změnou je odpojování Antarktidy od ostatních kontinentů a mizení suchozemských migračních cest (rozšiřující se vegetace ještě nějakou dobu používala stále existující archipelagy pro komunikaci mezi kontinenty). Tektonická aktivita během svrchní křídý se v porovnání se spodní

Přibližně před 180 Ma se začal rozpad Gondwany, což Cantrill & Poolová (2012) spojují se začátkem riftogeneze. Gondwana se rozdělila na východní Gondwanu (Antarktida, Indie, Austrálie, Nový Zéland, Madagaskar) a západní Gondwanu (Afrika, Arabský poloostrov, Jižní Amerika). Začátkem křídý (140 Ma) se díky vývoji Atlantického oceánu stává rozeznatelná pětice kontinentů. Mezi západní a východní Gondwanou se otevírá oceán. Začíná kontinentální riftogeneze mezi Jižní Amerikou a Jižní Afrikou (Blakey 2008). Jak vidíme na obrázku 2A v období valanginu (135 Ma) z jednoho

zmenšila, ale i malé změny v uspořádání kontinentů měly podstatný vliv na klima kontinentu. Odpojování od Austrálie mělo za následek vytvoření nového chladnějšího proudu na západní straně Antarktidy. Jediným místem propojení Antarktidy se zbytkem Gondwany (Jižní Amerikou) možná byly západní Antarktida a Andy (Cantrill & Poole 2012).

Postupná fragmentace Gondwany během paleogénu vedla k osamocení Antarktidy na jižním pólu. Izolace kontinentu způsobila vytvoření většího množství polárních proudů kolem Antarktidy, což spolu s dalšími klimatickými faktory vedlo k postupnému ochlazení a zalednění kontinentu. Podle Lawrence & Gahgana (2003) bylo rozhodujícím pro zalednění kontinentu otevření Drakeova průlivu mezi jihoamerickou pevninou a Antarktidou na hranici eocénu a oligocénu ( $31 \pm 2$  Ma): dochází ke vzniku cirkumpolárního proudu.

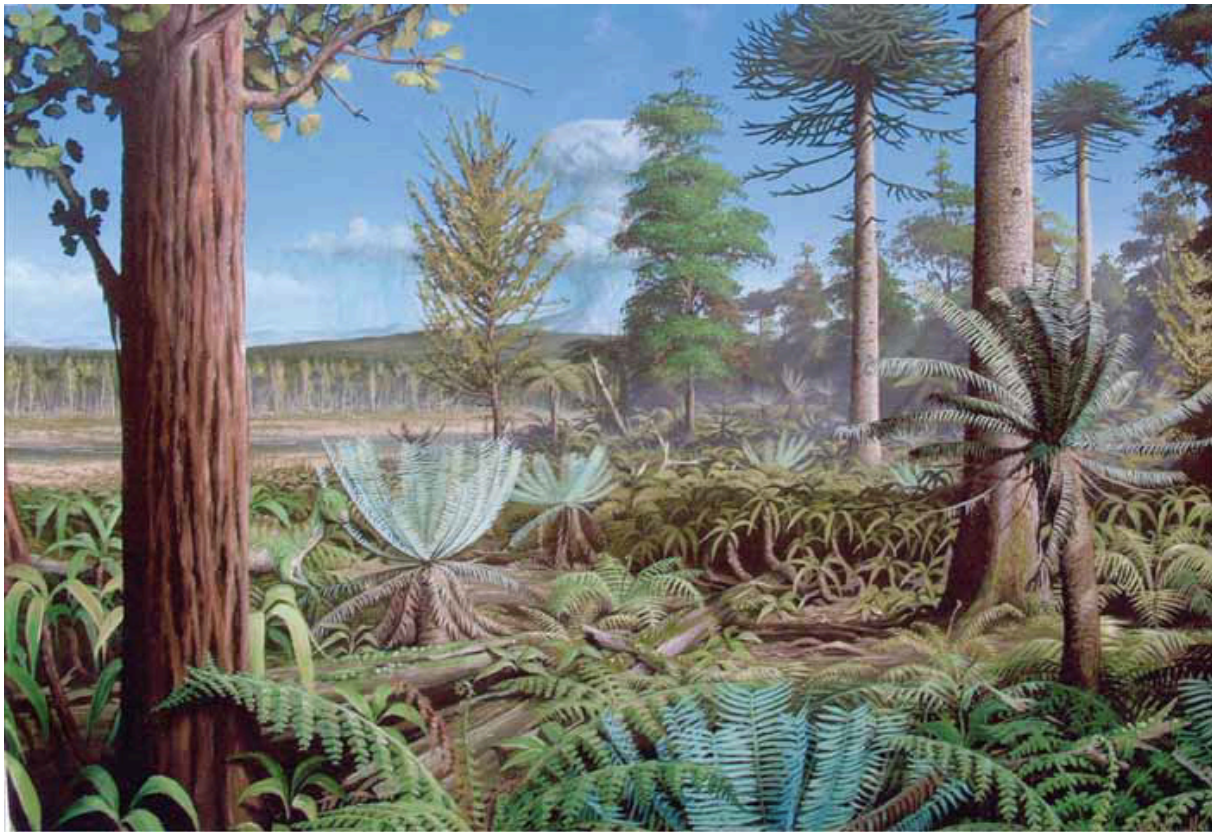
### 3.1.2 Paleoklimatologie

Podle názoru Spicera (2003) jsou současné polární regiony velice důležitými oblastmi na planetě. V období křídý a začátkem kenozoika měly ale úplně jiné klimatické podmínky a hostily výjimečné ekosystémy. Jsou obecně velice citlivé na klimatické změny, jako první reagují na globální teplotní výkyvy, a to buď adaptací, migrací nebo vymřením organismů, které tyto ekosystémy obývají. Protože dnes nemáme podobný ekosystém, je fosilní křídový materiál pocházející z polárních oblastí velice důležitý pro rekonstrukci paleoprostředí a pochopení mechanismu jeho fungování.

Období spodní a přelom spodní a svrchní křídý jsou definované jako teplé a humidní s mírným klimatem a absencí ledových pokrývek (Cantrill & Poole 2012). Pro letní teploty se předpokládá rozsah mezi 20 a 24 °C, zimní teploty neklesaly pod bod mrazu (nemáme doklady pro zámraz v paleopůdách). Podle záznamu z fosilních půd můžeme usuzovat, že srážky v daném regionu měly sezonní charakter: sušší léto a vlhčí zima (Francis *et al.* 2008). Přesný důvod, proč teploty byly tak vysoké, není jasný, ale předpokládá se vysoký obsah CO<sub>2</sub> a CH<sub>4</sub> v atmosféře. Různí autoři (Bice & Norris 2002, Breecker *et al.* 2009) uvádějí výrazně odlišné koncentrace CO<sub>2</sub> od 1000 ppm (Breecker *et al.* 2009) po 4500 ppm (Bice & Norris 2002), což jsou obecně vysoké hodnoty. Tento fenomén je spojován se zvýšeným vulkanismem v důsledku tektonické aktivity, která byla pro toto období charakteristická (Cantrill & Poole 2012).

Během svrchní křídý se krytosemenné rostliny stávají velice podstatnou složkou antarktického lesa (ukázku typickou pro toto období vidíme na obr. 3). Pomocí metody CLAMP (*Climate Leaf Analysis Multivariate Program*), která analyzuje morfologii listů krytosemen-





**Obr. 3** Umělecká rekonstrukce antarktického lesu během křídy. Na rekonstrukci vidíme přibližné složení vegetace (ginkga, konifery, araukárie, cykasovité, porosty játrovek, krytosemenné v podobě nevysokých stromů a keřů) s prostorovým rozložením jednotlivých typů. Na pozadí vidíme aktivní vulkán (Francis *et al.* 2008).

ných rostlin, získáváme hodnoty tehdejších teplot a množství srážek (Hayes *et al.* 2006). Podle autorů jsou průměrné roční teploty v rozsahu  $15,2 (\pm 2)$  až  $18,6 (\pm 1,9)$  °C pro coniak a  $17,1 (\pm 2)$  až  $21,2 (\pm 1,9)$  °C pro santon. Roční úhrn srážek je v rozsahu 594 až  $2142 (\pm 580)$  mm pro coniak a 673 až  $1991 (\pm 580)$  mm pro santon s velkým množstvím srážek během vegetačního období (Hayes *et al.* 2006). Teplé klima svrchní křídy je charakterizováno jako značně stabilní s velmi nízkými sezonními výkyvy. Předpokládá se absence ledových pokrývek, i když táním ledu se občas vysvětluje transgrese a regrese hladiny moře (Miller 2009). Paleogeografické změny a vulkanická činnost se taky do značné míry podílely na kolísání vodní hladiny: nejvyšší hladina byla dosažena někdy během cenomanu-turonu, po čemž následovala postupná regrese (Cantrill & Poole 2012).

Po dosažení teplotního maxima během coniakku, vedl postupný pokles koncentrace  $\text{CO}_2$  v atmosféře začátkem santonu k ochlazení klimatu a poklesu teplot (Cantrill & Poole 2012). Začátkem paleocénu jsou už průměrné roční teploty v rozsahu 4 až 8 °C, což je dostatečně nízko pro tvorbu ledové pokrývky, zvláště v oblastech vysokých pohoří (Francis & Poole 2002). Po ochlazení následuje návrat teplého klimatu do vysokých zeměpisných šířek během paleocénu a začátkem eocénu. Oteplení během eocénu je v oblastech vysokých šířek charakteristické studeným humidním klimatem s výraznou sezonalitou. Průměrné roční teplo-

ty jsou v rozsahu 7 až 15 °C (Francis & Poole 2002; Francis *et al.* 2008). Pozoruhodným je postupné ochuzování druhového složení vegetace během pozdního eocénu, což můžeme považovat za doklady návratu nepříznivých podmínek. Podle CLAMP analýz mělo klima ještě sezonní charakter, průměrná roční teplota byla  $10,8 \pm 1,1$  °C, roční úhrn srážek pak 1534 mm. Předpokládá se přítomnost ledu v zimě (Francis *et al.* 2008).

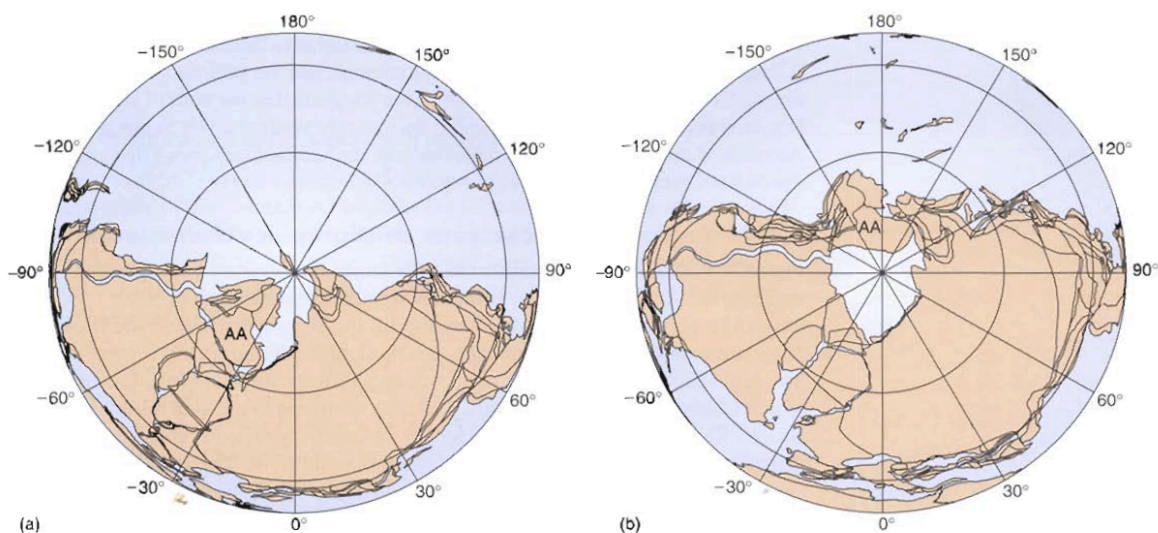
Přesto, že ledová pokrývka rostla ještě poměrně dlouhou dobu, se rostlinám dařilo na Antarktidě růst. Teplomilné formy většinou vyhynuly během eocénu a byly postupně nahrazeny taxony typickými pro tajgu. V miocénu ještě stále nacházíme fosilní zbytky keřovitých rostlin. Ty ještě stále udržovaly svoje pozice, postupně ale s dalším ochlazováním kontinentu opustily (až na dvě výjimky) cévnaté rostliny Antarktidu (Francis *et al.* 2008).

## 3.2 Arktický region

Stejně jako antarktický region měly i vysoké zeměpisné šířky severní polokoule v období křídý a paleogénu jinou paleogeografickou konfiguraci a paleoklimatické podmínky než dnes (Spicer 2003). Z bohatého paleontologického záznamu vyplývá, že v době příznivějších klimatických podmínek (teplé humidní klima) obývala regiony poblíž severního pólu bohatá vegetace (Herman 2004). Vývoj arktického regionu do značné míry ovlivnilo kolísání mořské hladiny, stejně jako otevírání a zavírání větších a menších průlivů během křídý a paleogénu (Baraboshkin *et al.* 2007).

### 3.2.1 Paleogeografie

Rozpad superkontinetu Pangea se začal během jury a na začátku křídý máme Gondwanu (Jižní Amerika, Afrika, Arabský poloostrov, Indie, Madagaskar, Antarktida a Austrálie) na jižní a Laurasii (Severní Amerika a část Eurasie) na severní polokouli. Pro období spodní křídý je charakteristická existence mořské komunikace mezi Laurasií a Gondwanou. Postupně se ve spodní křídě mezi Severní Amerikou a Západní Evropou otevírá Severní Atlantický oceán a během času se spojuje s centrálním a jižním Atlantikem. Na začátku svrchní křídý tak máme nepřerušovaný Atlantický oceán. Na rozdíl od jižní polokoule, kde jsme na pólu měli postupně se vyvíjející Antarktidu, se v oblasti severního pólu nacházel Severní ledový oceán, jak vidíme na obrázku č. 4. Tento oceán měl tenká a úzká propojení s ostatními oceány.



**Obr. 4** Pohled na severní pól **A**) na začátku spodní křídy (berrias, 150 Ma) a **B**) na konci svrchní křídy (maastricht, 70 Ma). AA ukazuje polohu Aljašky (Spicer 2003).

Během transgrese a regrese mořské hladiny se nové a již existující průlivy otvíraly a zavíraly, čímž umožňovaly existenci mořských a suchozemských migračních tras (Skelton 2003).

Podle Zakharova (2002) se období vyšších teplot časově shodují s otvíráním větších průlivů, což je důkazem přenosu tepla z nižších zeměpisných šířek pomocí oceánických proudů. Tento relativně snadný přenos tepla z rovníku autor považuje za jeden z důvodů vysokých teplot v arktickém regionu během křídy. Vysoké teploty vody u břehů kontinentů pomáhaly do značné míry udržovat teploty nad 0 °C během polárních nocí (Baraboshkin *et al.* 2007).

Pro období turonu a coniacu je významná existence Beringie, která izolovala oblast Severního ledového oceánu od možná ještě studenějšího Paleopacifiku a umožnila otevření Západního vnitřního průlivu. Tento průliv umožňoval přenos tepla od rovníku k pólu (ekvivalent dnešního Gofského proudu). Oblasti umístěné v coniacu poblíž Západního vnitřního průlivu se považují za teplejší než ty, které byly obrácené k Severnímu ledovému oceánu. Na konci svrchní křídy se Západní vnitřní proud uzavírá (nebo se komunikace se Severním ledovým oceánem stává velice omezenou), což vede ke značnému ochlazení regionu (Baraboshkin *et al.* 2007).

Tímhle způsobem prodělala během křídy paleogeografická situace celé Země výrazné změny a postupně získala skoro současný charakter se všemi moderními kontinenty a oceány (Skelton 2003).

### 3.2.2 Paleoklimatologie

Období spodní a svrchní křída je v arktickém regionu na základě paleobotanického materiálu interpretováno jako teplé a humidní. Na základě přírůstkových zón fosilních dřev byla prokázána výrazná sezonalita s rovnoměrně rozloženými srážkami během vegetačního období (Herman 2004). Přesnější hodnoty paleoteplot byly získány pomocí CLAMP analýzy (Herman 2004, Spicer 2003). Nicméně, musíme tyto výsledky interpretovat s opatrností, protože společenstvo krytosemenných rostlin nemělo dostatečnou diverzitu.

Podle dat získaných analýzou CLAMP byly roční teploty v rozsahu 15,1 °C pro cenoman až 7,3 °C pro turon. Průměrné teploty nejchladnějšího měsíce jsou v rozsahu 9,7 °C pro cenoman až -2,0 °C pro turon, pro nejteplejší měsíc 21,7 °C pro cenoman až 16,6 °C pro turon. Humidita paleoprostředí se během těchto období výrazně neměnila. Srážky byly rovnoměrné během celého roku, bez období sucha. Roční úhrn srážek byl 94 až 156 mm. Podle hodnot paleoteplot vidíme, že v cenomanu bylo obecně tepleji než v turonu a coniacu. Po krátkém ochlazení v turonu nastupuje teplotní maximum během coniacu (Herman 2004). Roční teploty byly stanoveny na 12 až 13 °C (Herman 2004, Spicer 2003), po čemž následuje pokles globálních teplot na konci křída. V campanu a maastrichtu teploty klesly o 2–8 °C. Dost pravděpodobně v maastrichtu probíhala postupná aridizace (Herman 2004). Nemáme jednoznačný doklad pro dlouhodobá zalednění během svrchní křída. Během polární noci se mohly vyskytovat krátkodobé mrazy, ale nevydržely moc dlouho. Tvorba nestálé ledové pokrývky byla možná v oblastech vysokých pohoří, pravděpodobně se v této době vyskytujících u severního pólu, s nadmořskými výškami do 1500 m (Spicer 2003).

Další klimatické změny: ochlazení, oteplení a návrat ochlazení během paleocénu a eocénu se docela dobře shodují s antarktickým regionem, nicméně v arktickém regionu mají o pár stupňů chladnější celkový trend (Beard & Dawson 1999).



## 4 Biota vyšších zeměpisných šířek v křídě a paleogénu



**Obr. 5** Mrtvola dinosaura druhu *Leallynasaura amicographica* (110 Ma) na písčitém pobřeží vodního toku. Na umělecké rekonstrukci je vyobrazena podzimní krajina a zamrzlé okraje potoka, jv. Austrálie (Rich *et al.* 2002).

mořské a suchozemské flóry a fauny na úrovni rodů a druhů během křídý v porovnání s jurou a triasem výrazně stoupla, což Skelton (2003) spojuje s oddělováním jednotlivých geografických jednotek a nemožností komunikaci mezi nimi.

Polární regiony nejsou výjimkou. Podle fosilního materiálu vidíme, že v období křídý a paleogénu zde byly pevniny a oceány plné života. Adaptované na specifické podmínky, jako byly relativně vysoké tepoty během polární noci, či změněný světelní režim, organismy obsadily volné niky (Skelton 2003). Nicméně, podle Hermanovy (2004) analýzy flór severní polokoule nebyly tyto ekosystémy vyzrálé. Znamená to, že měly menší diverzitu v porovnání se společenstvími z rovníku a ztrácely každý rok velkou část biomasy. Jednalo se totiž většinou o opadavé stromy, které shazovaly celé větve, čehož potvrzením jsou dnes uhelné pánve křídového stáří (Herman 2004).

### 4.1 Společenstva suchozemských rostlin

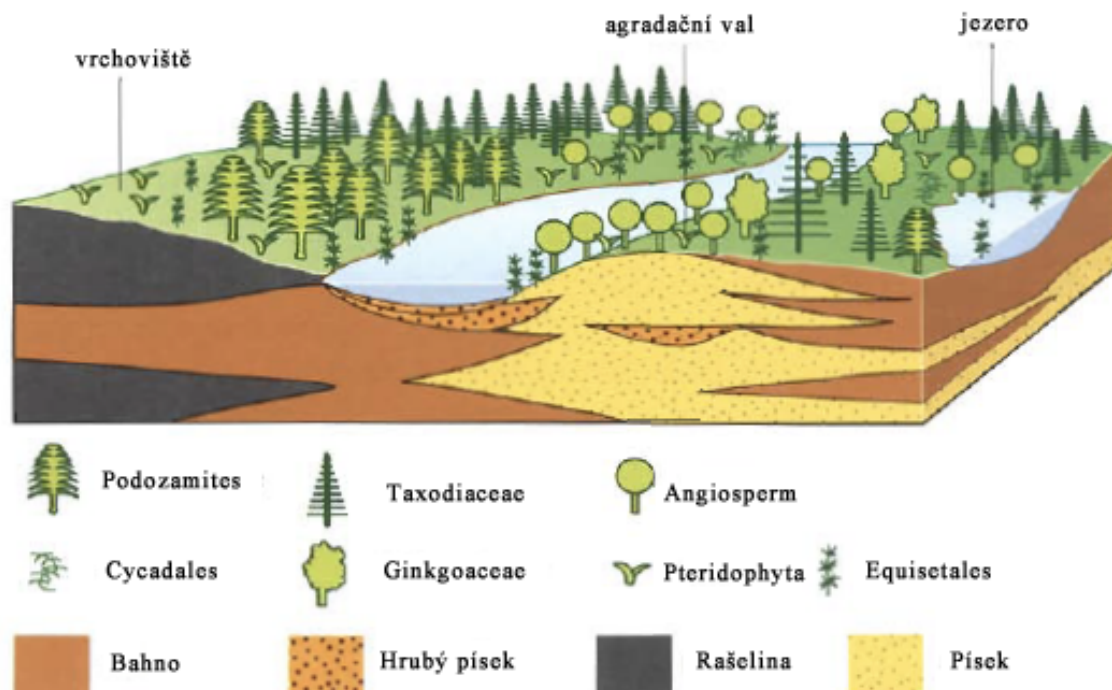
#### 4.1.1 Arktický region

Na obrázku č. 6 je rekonstrukce lesa z arktické oblasti typického pro cenoman. Podrost a niky uvolněné po katastrofách obsazovaly kapradiny a přesličky. Na březích řek a jezer rost-

Období křídý je z hlediska vývoje bioty charakterizované významnými makroevolučními událostmi a vznikem celé řady moderních skupin organismů (Krassilov 1985). Klimatické a paleogeografické podmínky měly podle Skeltona (2003) a Krassilova (1985) klíčový význam pro rozvoj mezozoické bioty, klíčovým byl postupný rozpad Pangey s vytvářením geografických bariér a nových biotopů. Diverzita

ly převážně krytosemenné a postupně ubývající cykasy. Nahosemenné jsou v nížinách a volnějších prostorech (Spicer 2003).

Před tím, než trávy nastoupily a začaly tvořit převážnou část podrostu, tvořily jej přesličky (řád Equisetales), což dokládají nálezy typických oddenků. Další složkou podrostu byly kapradiny, které spolu s přesličkami byly pionýrskými rostlinami a obsazovaly uvolněné ekologické niky po náhodných katastrofách jako první. Běžnou zkamenělinou ze severní oblasti



**Obr. 6** Rekonstrukce arktického lesa v období cenomanu, Aljaška (Spicer 2003).

v cenomanu je malá kapradina rodu *Birisia*, která tvořila převážnou část kapradinového podrostu (Spicer 2003). Ostatní kapradiny nacházíme ve větších vzájemných rozestupech a pravděpodobně tak byly složkou vyvrážděných ekosystémů. Jsou to například *Sphenopteris*, *Coniopteris*, *Arctopteris*, *Pityophyllum* (Herman & Spicer 2010; Spicer 2003).

Ve formě nižších stromů se vyskytovaly cykasy, zastoupené listy rodu *Nilssonia*. Fosilie se často nachází ve spojení více listů na zkrácených větévkách, předpokládá se tak, že někteří zástupci s olistěním *Nilssonia* byli opadaví (Spicer 2003). Dnešní cykasy jsou převážně teplomilné formy nesnášející mrazy, které nejdeme velmi často v tropické a subtropické oblasti. Nálezy těchto fosilií jsou tak považovány za důležité doklady teplejšího klimatu v polární křídě. Jehličnan *Piryophyllum* je taky docela běžnou zkamenělinou a možná byl rovněž keřovitěho vzrůstu, v této interpretaci nicméně nepanuje shoda (Spicer 2003).

Velice hojnou fosilií v arktickém regionu během celé křídý je *Podozamites* (Herman & Spicer 2010). Tento jehličnan měl pravděpodobně stromovitý vzrůst. Důležitou silně diverzifikovanou skupinou mající rovněž stromovitý vzrůst jsou ginkga, která byla vázána na vlhčí prostředí. Ve svrchní křídě bychom hojně našli takové fosilní rody jako *Sphenohaiera*, *Ginkgoites*. Jsou tam i další zástupci nahosemenných jako *Phoenicopsis* a *Czekanowskia* (Herman & Spicer 2010; Spicer 2003).

Coby jehličnany typické pro vyšší zeměpisné šířky severní polokoule během křídý musíme zmínit rody *Parataxodium*, *Taxodium* a *Metasequoia*. Všechny tři jsou spíše teplo-milné a pravděpodobně opadavé. Mezi jehličnany ale taky najdeme typické zástupce stálezelených forem: *Araucarites*, *Taxus*, *Pagiophyllum* (Spicer 2003).

Svoji místo začínají získávat i krytosemenné rostliny. Mezi typickými zástupci jsou *Platanus*, *Pseudoprotophyllum*, *Artholia*, *Paraprotophyllum*. Tyto rody netvořily v období křídý dominantní složku, ale postupně obsazovaly volné niky (Herman 2004).

#### 4.1.2 Antarktický region

Během konce spodní a začátkem svrchní křídý měla vegetace po celé východní Gondwaně skoro stejné složení: lesy obsahující především araukárie a nohoplody s hustým podrostem tvořeným kapradinami, mechy a játrovkami, které pokrývaly spadlé stromy nebo zastíněná místa. Ve svrchní křídě s nástupem krytosemenných rostlin a paleogeografickými změnami se jednotlivé regiony začaly měnit a specializovat (Cantrill & Poole 2012).

Antarktida byla před 100 milióny lety propojena s ostatními složkami jižní Gondwany (Nový Zéland, Austrálie, Antarktida, Jižní Amerika) suchozemskými migračními trasami a měla tak výjimečnou paleogeografickou polohu. Tento region je místem původu mnoha rostlin a živočichů, proběhly zde významné evoluční události, které daly vznik současným typickým zástupcům flóry jižní polokoule. Postupně se rozšiřují z oblasti Antarktidy do středních a nízkých zeměpisných šířek takové taxony jako například *Ilex*, *Nothofagus*, *Casuarinaceae* a *Proteaceae*, aby se posléze staly typickými zástupci tropických a subtropických oblastí jižní polokoule (Cantrill & Poole 2012).

Pro svrchní křídý Antarktidy je typický následující typ polárního lesa. Stromovitou složku tvořily především stálezelené nahosemenné typy jako *Lagarostrobos*, *Dacrydium*, *Dacrycarpus*, *Podocarpus*, *Microcachrys*, *Araucariaceae* společně s krytosemennými rostlinami rodů *Knightia*, *Macadamia* a *Nothofagus*. Obecně, postupně se vyvíjecí krytosemenné rostliny nabývaly větší diverzity a vyvíjely nové znaky, které jim umožňovaly přechod do sušších

oblastí (například čeleď Epacridaceae). Stromovitou složku opadavých rostlin z jiných skupin tvořily například *Ginkgo* a *Pachypteris* (Cantrill & Poole 2012). Menší stromovité formy u břehů řek a na vlhčích místech obecně tvořily cykasovité (Francis *et al.* 2008).

Keřovité formy byly zastoupeny především krytosemennými rostlinami čeledí Winteraceae, Trimeniaceae a pravděpodobně i Epacridaceae, jakož i rodů *Ilex*, *Gunnera*, *Ascarina*. Některé z těchto taxonů můžeme pozorovat i v dnešních humidních tropických lesích (Cantrill & Poole 2012).

Podrost byl tvořen především kapradinami: *Sphenopteris*, *Cyathidites* a Gleicheniaceae. Byly přizpůsobeny na živiny chudší substráty a často tvořily spolu s mechorosty pionýrskou vegetaci (Cantrill & Poole 2012).

Postupné odpojování jednotlivých částí Gondwany od sebe a následná změna jednotlivých suchozemských migračních tras nám na příkladu Antarktidy dovoluje sledovat postupný nástup krytosemenných v aptu-albu, jejich vývoj, diverzifikaci a evoluci a nakonec i jejich převahu nad nahosemennými na konci svrchní křídy (Cantrill & Poole 2012).

## 4.2 Suchozemští živočichové

Fosilní doklady suchozemských živočichů z oblasti vysokých zeměpisných šířek severní a jižní polokoule doplňují paleobotanický přehled. Ne vždy se plně shodují s paleoklimatickými rekonstrukcemi (Rich *et al.* 2002), potvrzují ale obecný trend a existenci teplejších pólů během křídy bez dlouhodobých mrazů (Herman 2004).

V polárních oblastech jižní i severní polokoule se běžně nacházejí fosilie dinosaurů. Doklad ze severního pólu bez jakéhokoli doprovodu fosilií prokázaných studenokrevných živočichů dává možnost uvažovat o teplotnosti polárních dinosaurů (Rich *et al.* 2002). Dinosauri z Austrálie jsou ale větší záhadou. Izotopová analýza kyslíku ukazuje, že pro region, ve kterém byli dinosauri nalezeni, byla průměrná roční teplota stanovena asi  $-2^{\circ} \pm 5^{\circ}\text{C}$ . To je ale v rozporu s možností přežití dinosaurů (obr. 5) a diverzitou přítomné flóry. Na obrázku č. 5 vidíme pro jihovýchodní Austrálii typického, ale celosvětově velmi vzácného dinosaura z čeledi Hypsilophodontidae. Zvětšené orbity dinosaura svědčí o ostřejším zraku a přírůstkové zóny na kosti pak o aktivitě během celého roku (Rich *et al.* 2002). Jestliže by se o polárních dinosaurech ze severní polokoule dalo říci, že byli migrující a vyskytovali se ve vyšších zeměpisných šířkách jenom v příznivých obdobích (Spicer 2003), neplatí to pro drobnější formy hypsilofodontidů z Austrálie, které měly určitě problém překonávat v tu dobu existující široké průlivy (Rich *et al.* 2002).



Podle nálezů fosilních savců z oblasti vysokých zeměpisných šířek severní polokoule prokázal Brikiatis (2014) existenci a přesné načasování pevninských mostů mezi Severní Amerikou, Východní a Západní Eurasií během paleogénu. Nálezy vačnatců rodu *Maastrichtidelphys* a velkých placentálních savců ze Špicberků ukazují na to, že se předchůdci dnešních teplomilných forem savců dlouhodobě vyskytovali u severního pólu a využívali tyto oblasti pro rozšiřování se do nových biotopů (Brikiatis 2014).

### 4.3 Mořští živočichové

Velice důležitým nálezem v oblasti poblíž severního pólu na ostrově Axel Heiberg je nález sladkovodních champsosaurů (Beerling 2007). Tito krokodýlům podobní plazi byli studenokrevní, tudíž závislí na vnějších teplotách. Adaptovaní na vodní prostředí se champsosauři neměli šanci vyskytovat tam, kde zimní teploty klesaly pod 0 °C (Huber 1998). Pro dýchání champsosauři potřebovali, aby povrch hladiny nezamrzal a oni tak měli přístup ke vzdušnému kyslíku. Ale i při teplotách blízko bodu mrazu by champsosauři nemohli přežít. Současní studenokrevní živočichové obdobné velikosti při dlouhodobějším vystavení chladu umírají při kritické teplotě 5 °C. Proto se dá předpokládat, že teploty nejchladnějšího měsíce pro tyto oblasti neklesaly pod 5 °C a byly pravděpodobně i vyšší (Huber 1998).

Zajímavými nálezy z oblasti Aljašky jsou želvy. Dnes žijící sladkovodní zástupci jsou studenokrevní a mají přesné klimatické omezení výskytu. Délka a teploty léta jsou zde důležitými faktory. Pro dospívání vajec a přežití mláďat potřebují chladnomilné formy želv vegetační periodu bez mrazů dlouhou alespoň 100 dnů za rok. Podle porovnání fosilních želv s dnešními zástupci *Chelydra serpentina* a *Chrysemys picta* by měly průměrné roční paleoteploty být 2 °C a průměrné teploty nejteplejšího měsíce aspoň 25 °C s vegetačním obdobím dlouhým alespoň 100 dní (Tarduno *et al.* 1998). Nálezy a interpretace teplot pro přežití želv se shodují s teplotami nutnými pro život champsosaurů.

Bezobratlí živočichové severního polárního regionu také vykazují značnou diverzitu. Pro svrchní křídlo severoamerických a severosibiřských moří je charakteristický průnik endemických polárních druhů s tethydními, jakož i malou složku těch kosmopolitních. Typickými zástupci mlžů jsou inoceramidi, kteří pronikali do oblastí vyšších zeměpisných šířek v období transgresí nebo zdvihů hladiny světového oceánu, dále rody amonitů jako *Homolosomes*, *Speetonicerias*, *Simbirskites*, *Gastrolitinae*, *Cleoniceratinae*, či *Troepaerum*, kteří indikují nové migrační cesty mezi oceány a moři (Zakharov *et al.* 2002).

Některé skupiny mořských bezobratlých byly ve svém výskytu omezeny teplotou. Například v severoamerickém regionu v oblasti průlivu do severního Pacifiku nenajdeme během santonu rod mlžů *Sphenoceras*, pro který pravděpodobně existovala teplotní omezení a nerozšiřoval se tak do polárních oblastí. Rovněž vymizení rodu *Inoceras* z polárního regionu v campanu a maastrichtu je patrně dáno ochlazením na konci svrchní křídy, což nezávisle potvrzují i suchozemská společenstva (Zakharov *et al.* 2002).

## 5 Adaptace rostlin na vysoké zeměpisné šířky

Převládajícím zdrojem energie na planetě, který řídí všechny procesy včetně života, je sluneční záření. Nízké zeměpisné šířky kolem rovníku, hlavně pak tropy, dostávají největší dávky slunečního záření na jednotku plochy, protože jsou ke Slunci obrácené nejvíc zpříma. Na druhé straně oblasti postavené šikměji ke Slunci dostávají energii s menší intenzitou. Z tohoto důvodu máme takové teplotní rozdíly mezi rovníkem a póly, a proto je také přenos tepla přes oceány a atmosféru do vyšších zeměpisných šířek tak neskutečně důležitý (Spicer 2003).

Je vidět, že množství slunečního osvětlení je kriticky závislé na geografické šířce. Polární oblasti dostávají za rok přibližně jenom půlku záření připadajícího na oblasti rovníku. Nicméně v létě je množství slunečního záření ve vysokých zeměpisných šířkách přibližně stejně velké jako na rovníku díky prodlouženým dnům. Při dostatečně vysokých teplotách v zimním období v polárních oblastech může fotosyntéza proběhnout, ale velice krátce. Na druhou stranu v létě běží v oblastech vysokých zeměpisných šířek fotosyntéza nepřetržitě (Herman & Spicer 2010; Herman 2004).

S úhlem dopadu slunečního záření na zemský povrch se mění i kvalita záření. Sluneční záření ve vysokých zeměpisných šířkách má především charakter rozptýleného záření, které je snadněji přijímáno rostlinou a je více efektivní pro fotosyntézu než záření dopadající v jiných geografických oblastech. Oblasti v blízkosti pólu jsou v křídovém období interpretované jako ty s vysokou oblačností a tudíž velkým obsahem aerosolových částic ve vzduchu. Bylo to tak určitě důsledkem zvýšené vulkanické aktivity, která podporovala rozptýlení slunečního záření (Herman & Spicer 2010; Herman 2004).

Podle analýzy zachovaného materiálu a prostředí vysokých zeměpisných šířek v křídě a paleogénu můžeme konstatovat, že omezujícím faktorem pro růst rostlin v současných vyšších zeměpisných šířkách je teplota, nikoliv světlo (Beerling 2007; Herman 2004). Potvrzení tohoto faktu dnes můžeme vidět, když se v botanické zahradě na sever od Stockholmu na 59° s. š. pěstují tropické druhy vždyzelených rostlin bez umělého osvětlení (Beerling 2007). Stupeň osvětlení v zimním období tak není rozhodujícím faktorem pro omezení areálu rozšíření rostlin, nicméně prostředí vysokých zeměpisných šířek v teplých obdobích od rostlin celkově vyžaduje specifické adaptace. A je pravděpodobně, že rostliny neměly jednotnou strategii pro přežití dlouhých polárních nocí.

## 5.1 Strategie adaptace: stálezelenost, nebo opadavost

Jak známo, je rychlost metabolismu, stejně jako i ostatních chemických reakcí přímo závislá na teplotě. Popsané klimatické podmínky ve 3. kapitole, především pak specifický světelný režim, byly pro polární vegetaci ve vysokých zeměpisných šířkách docela obtížné: tři měsíce dlouhé období tmy bez možnosti fotosyntézy v kombinaci s teplotami nad nulou, za kterých bylo velice obtížné pozastavit metabolismus. Takové podmínky mohly vést k přeshraničnému odčerpání zásob rostlin kvůli nepřetržitému metabolismu během zimy. Mohlo to být zničující zejména pro mladé rostliny. Přejít do stavu zimního klidu je jednodušší za nižších teplot. Jelikož se náklon zemské osy v křídě výrazně nelišil, dá se předpokládat, že polární flóra rostla v obdobných světelných podmínkách jako dnes (Herman 2004).

Adaptací většiny rostlin rostoucích za polárním kruhem je opadavost. Znamená to, že v nepříznivém období dlouhých polárních nocí těmto typům opadávaly listy, popřípadě i celé větve a přecházely tak do stavu zimního klidu (Herman 2004). Názoru většinově opadavých polárních lesů se dlouhou dobu drželi vědci po celém světě, protože opadavost a zastavení metabolismu je intuitivně správnější řešení než dýchání a spotřeba živin během polárních nocí u stálezelených forem. Když si představíme korunu stálezelené dřeviny, je, zdá se, jasné, že takový strom spotřebuje mnohem víc energie za tři měsíce tmy než ten opadavý (Beerling 2007).

Do jisté míry je to pravda: stálezelenost jako strategie pro přežití polárních nocí vyžaduje větší energetický výdej během nepříznivého období. Na druhou stranu ale nevyžaduje ještě větší energetický výdej na začátku vegetačního období pro vytváření nové koruny každý rok (Beerling 2007). Strategie stálezelenosti spočívá v uchování listové koruny a pomalém rovnoměrném růstu během celého roku. Fosilní listy stálezelených taxonů zde nacházíme s výraznými xeromorfními znaky: malá listová čepel, silná pokožka, háčkovitý tvar listu. Xeromorfie rostlin obvykle ukazuje na nedostatek vlhka. To ale nesouhlasí s místními paleoklimatickými rekonstrukcemi. Xeromorfní charakter těchto stálezelených forem tak svědčí spíše o něčem jiném: listy zpomalují ztráty vody a dochází tak ke zmenšování rychlosti metabolismu snížením intenzity využití vodivé soustavy včetně kořene (Herman 2004).

Podle názoru Beerlinga (2007) existuje ještě jeden významný faktor, který by mohl rozhodovat o zastoupení stálezelených a opadavých forem, a tím je složení půdy. Rychlé rostoucí opadavé formy, které každý rok vytvářejí novou korunu, vyžadují na živiny bohatou půdu. Naopak stálezeleným formám se daří i na půdách relativně chudých na živiny, které jsou schopny podporovat jejich pomalý růst. Strategie, kterou využívají rostliny, má také zpětnou

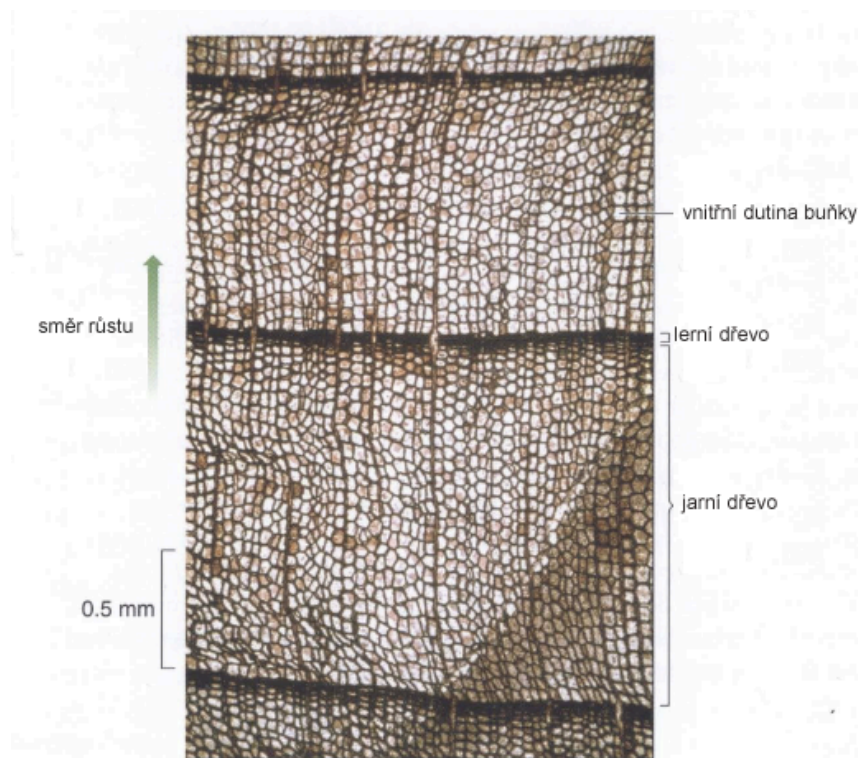
vazbu v tom, že listy opadavých forem se rychleji rozkládají; podporují tím návrat živin zpět do půdy a udržují její mineralogické bohatství. Jehlice stálezelených forem se ale rozkládají pomalu a tím udržují bohatství půdy jen v úrovni nutné pro vlastní potřebu (Beerling 2007).

Za speciální adaptaci na prostředí vyšších zeměpisných šířek u krytosemenných rostlin považuje Herman (2004) rozšířenou listovou čepel se zubatým okrajem. Tato adaptace pravděpodobně sloužila opadavým rostlinám pro maximální využití zdrojů nabízených prostředím. Větší plocha listu v těchto podmínkách znamenala účinnější fotosyntézu, protože rozptýlené světlo je lépe využíváno rostlinami, skoro neobsahuje infračervené záření a nemůže tak způsobit přehřátí listu. Tendence ke zvětšení listů můžeme pozorovat i u současných forem rostoucích ve vyšších zeměpisných šířkách v porovnání s formami z nižších šířek v rámci stejného taxonu. Experimentálně bylo prokázáno, že nejintenzivnější fotosyntézy rostliny dosahují při asi třetině plného osvětlení (Herman 2004). Ze široké čepele ještě ale můžeme odvodit jeden závěr: rostliny rostly v prostředí s vysokou vlhkostí vzduchu, což může pomoci při rekonstrukci paleoklimatu.

Na otázku, zda rostliny během křídového a paleogenního skleníkového typu klimatu (*greenhouse*) byly stálezelené, nebo opadavé, je tak možné odpovědět, že používaly obě dvě strategie. Každá ze strategií měla svoje výhody a nedostatky a je dnes těžké posoudit, která z nich byla pro rostlinu výhodnější. V oblastech, kde zimní teploty neklesaly pod bod mrazu a rostliny během vegetačního období nebyly omezeny na úrovni živin nebo teploty, bychom očekávali převahu opadavých forem. Naopak stálezelené formy je možné očekávat v oblastech, kde teploty klesaly dostatečně pro zpomalení metabolismu a půdy byly chudší na živiny (Herman 2004).

## 5.2 Fosilní dřeva

Zkamenělá dřeva jsou hojnou fosilií v oblastech vyšších zeměpisných šířek. Z těchto oblastí máme široký fosilní záznam listů krytosemenných rostlin (Spicer 2003), ale dřeva s cévami, která by byla přiřaditelná ke krytosemenným, nejsou tak běžná. Spicer (2003) to vysvětluje jednoduše: přítomnost cév není nutným znakem pro všechny krytosemenné rostliny. Dnešní formy krytosemenných občas mají cévy nevyvinuté, nebo jen slabě vyvinuté. Absence cév má nicméně i svoji výhodu – usnadnění paleoklimatické rekonstrukce, kdy se snadněji mohou porovnávat fosilní dřeva napříč různými taxony (Spicer 2003).



**Obr. 7** Příčný řez dřevem jehličnanu ze souvrství Nanushuk (Aljaška) (Spicer 2003).

Jako letokruh označuje vrstvu buněk produkovaných kambiem stromu nebo keře během jednoho vegetačního období (viz internetový odkaz č. 1). Letokruhy se ve dřevě vytvářejí v případě, že existují rozdíly v rychlosti tvorby a typu buněk tvořících dřevo. Existují dva základní druhy vodivých buněk: cévice (tracheidy) a cévy (tracheje). Cévice jsou původnějším typem

vodivých elementů a jsou přítomné ve všech cévnatých rostlinách. Jsou to několik milimetrů dlouhé protáhlé vřetenovité buňky. Jejich vnitřní prostor je odumřelý. Jsou cévice rozvádějící vodu s minerálními živinami od kořene k listu, ale i ty rozvádějící živiny radiálním směrem. U krytosemenných rostlin máme druhý typ vodivých elementů – cévy. Jsou to široké rourkovité odumřelé buňky bez protoplastu s rozpuštěnými příčnými přepážkami (Spicer 2003).

Díky aktivnímu dělení buněk v kambiu se uskutečňuje růst dřeva do šířky. Kambium šířky prstence je druhotné dělivé pletivo, které produkuje nové buňky směrem dovnitř i ven. Buňky produkované směrem ven zůstávají živé a uskutečňují transport živin od listů ke kořenům. Jsou to sekundární floémová pletiva. Buňky floému jsou bohaté na cukry a bílkoviny, proto jsou po odumření rychle napadeny bakteriemi a houbami a rychle se tak rozkládají. Z uvedených důvodů se tato pletiva zachovávají ve fosilním stavu velmi vzácně (Spicer 2003). Směrem dovnitř je produkováno sekundární dřevo.

Za příznivých podmínek během vegetačního období se nová vrstva cévic vytváří každých několik dnů. Takové buňky jsou velké, tenkostěnné a mají široký lumen pro aktivní transport vody s rozpuštěnými živinami. Při zhoršení podmínek prostředí klesá rychlost tvorby nových buněk a produkované buňky mají silnější buněčnou stěnu s menším průsvitem (lumenem). Tyto buňky tvoří lepší mechanickou oporu, ale jsou méně výkonné při rozvádění vody se živinami. Jakákoli změna prostředí může vést ke změně produkce buněk, ale nejčas-

těji je to způsobeno sezonalitou, tj. každoročními změnami v délce dne, teplot nebo dostupnosti vody. Velké tenkostěnné buňky jsou zpravidla produkovány na jaře, na začátku vegetačního období, když rostliny vyžadují velké množství vody a živin pro rychlý růst. Tlustostěnné menší buňky s malým lumenem jsou produkovány na konci vegetačního období. Jejich schopnost rozvádět vodní roztoky je výrazně menší, ale rostlina už v té době nevyžaduje takové množství živin. Výhoda tlustostěnných buněk je v lepší mechanické opoře stromu během zimy. V období zimního klidu se nevytváří žádné dřevo (Spicer 2003).

Na obrázku č. 7 vidíme dřevo ze souvrství Nanushuk z Aljašky: jarní dřevo je tvořené velkým počtem cévic, což svědčí o rychlém růstu stromu a velké spotřebě vody. Letní dřevo má výrazně menší buňky. Hranice přechodu od jarního k letnímu dřevu jsou prudké. Dřevo na obrázku má široké zóny jarního dřeva, můžeme tak předpokládat, že během vegetačního období měl strom dostatečné množství vody s rozpuštěnými živinami, dostatek světla pro aktivní fotosyntézu a příznivé teploty. Úzké zóny letního dřeva ukazují na rychlý přechod do klidového stavu na konci léta. Pravděpodobně, podle anatomie dřeva, měly vysoké zeměpisné šířky v křídle obdobný světelný režim jako dnešní polární oblasti (Spicer 2003).

Ještě jedním zajímavým ukazatelem vztahu mezi anatomii dřeva a podmínkami, ve kterých strom vyrůstal, jsou nepravé letokruhy. Ty se vytváří během vegetačního období a ukazují na nějaké omezení vnějších podmínek. Při jejich zhoršení se začínají tvořit buňky s tlustšími stěnami a menším průměrem. V extrémních případech, kdy jsou stále produkovány tenkostěnné buňky, mohou být poškozeny, např. mrazem. Odlišit nepravé letokruhy od skutečných můžeme, když se podíváme na buňky, které následují po tlustostěnném pruhu. V případě, že se jedná o skutečný letokruh, vidíme náhlý přechod do tenkostěnných velkých buněk, v případě nepravého letokruhu bude přechod postupný, jak postupný bude návrat do příznivých podmínek (Spicer 2003).

Na anatomické stavbě zachovalých dřev vidíme, jak se polární stromy vyrovnávaly s neobvyklou kombinací teplot vhodných pro růst a výraznou sezonalitou světelného režimu. Letokruhy, které pozorujeme, jsou vyjádřením každoročního ekologického vlivu na produktivitu stromu (Beerling 2007). Široké zóny jarního dřeva svědčí o příznivém vegetačním období s dostatkem živin, vody, světla a teploty. Postupné zkracování těchto zón a převaha letního dřeva ukazují nástup zhoršených klimatických podmínek na konci křídly. Frekvence nepravých letokruhů ukazuje náhodné výkyvy do horších podmínek během vegetačního období (Spicer 2003).

### 5.3 Ekologické zpětné vazby

I když se může zdát, že pochopení složení a způsobů fungování ekosystémů ve vyšších zeměpisných šířkách v geologické minulosti má význam jenom pro vědce, není tomu tak. Polární ekosystémy jsou významným indikátorem globálních změn klimatu. Jak již bylo řečeno výše, tyto oblasti jako první reagují na jakoukoliv změnu a do jisté míry určují směr globálního vývoje klimatu (Spicer 2003).

Z recentních ekosystému víme, že polární oblasti se neustále oteplují. Za posledních 30 let se zimy na Aljašce oteplily o 2 až 3 °C, což je třikrát více než střední hodnota v jiných regionech planety. Globální změny už ovlivňují vegetaci a způsobují postupnou migraci jednotlivých elementů do vyšších zeměpisných šířek, až kam jim to dovolují pozměněné teploty. Historický záznam z Aljašky ukazuje, že keře a smrky se v poslední době postupně rozšiřují do tundry. Zrychlené oteplování je pravděpodobně výsledkem urychleného sezónního tání sněhu. Po tání sněhu na jaře se totiž odkrývají tmavší porosty vegetace a půdy pod ní. Tmavý povrch půdy a vegetace má pak výrazně menší albedo (viz kap. 2.2) a absorbuje mnohem víc slunečního záření, což má za výsledek oteplování (Beerling 2007).

Pochopení fungování fosilních lesů v teplých obdobích je velice důležité, protože bychom na základě dosažených výsledků mohli předpovědět budoucí následky globálního oteplování a určit, jestli budou výraznější kvůli změně vegetace v polárních oblastech. V zimním období krajina krytá opadavými stromy vytváří lepší podmínky pro udržování sněhové pokrývky, co způsobuje větší odrazivost slunečního záření od povrchu planety a zadržování chladu blíž povrchu Země. Na druhou stranu krajina krytá tmavými, kuželovitými, stálozelenými rostlinami tvoří překážku usazování sněhu, má snížené albedo a přispívá tak k oteplování atmosféry. Kvůli uvedeným odlišnostem bude mít migrace rostlin do vyšších zeměpisných šířek klimatické důsledky podle toho, zda se bude jednat o stálezelené, nebo opadavé druhy. Pokud dnešní tundrové oblasti obsadí stálezelené formy, budou ještě zvětšovat antropogenní oteplování. Pokud budou naopak převládat opadavé dřeviny, antropogenní oteplování bude ovlivněno v menší míře (Beerling 2007).



## 6 Závěr

Paleogeografická a paleoklimatická situace oblastí vysokých zeměpisných šířek na severní i jižní polokouli v období křídý a paleogénu byla výrazně odlišná od té dnešní. Díky přenosu tepla z rovníkových oblastí a zvýšené koncentraci CO<sub>2</sub> v atmosféře je klima v polárních oblastech křídý charakterizováno jako teplé a humidní s absencí ledových pokrývek. Na konci svrchní křídý sledujeme výrazné ochlazení přecházející do paleocénu. Koncem paleocénu a začátkem eocénu se do oblastí vysokých zeměpisných šířek navrácí teplé klima, které se dá charakterizovat jako studené a humidní s výraznou sezonalitou. Od konce eocénu pak sledujeme postupné zalednění oblastí Antarktidy a později i Arktidy.

Ekosystémy vysokých zeměpisných šířek v období křídového a paleogenního skleníkového typu klimatu nemají v současnosti obdobu. Z bohatého paleontologického záznamu flóry a fauny vidíme, že tyto oblasti měly bohaté druhové zastoupení. Nicméně, pro život v polárních oblastech se musely organismy vyrovnávat se specifickými podmínkami prostředí, především pak až půl roku dlouhými polárními zimami.

Podle publikovaných dat a pozorování je možné usoudit, že omezujícím faktorem pro výskyt vegetace ve vysokých zeměpisných šířkách v současné době je teplota, nikoliv světlo. Za příhodných klimatických podmínek během křídý a paleogénu byly póly bohatě obydleny vegetací, která se ale musela přizpůsobit specifickému světelnému režimu. Na tyto podmínky rostliny reagovaly dvěma adaptacemi: stálezeleností, nebo opadavostí. Ve dnešní době nemůžeme posoudit, která z nich byla učenější, ale vidíme, že každá strategie měla za určitých podmínek svoje výhody i nedostatky.

V současnosti je výzkum polárních oblastí v obdobích skleníkového typu klimatu velice podstatný. Z recentních ekosystému totiž víme, že polární oblasti se stále oteplují a umožňují tak migraci flóry z nižších zeměpisných šířek. Pochopení dynamiky procesů a složení flór vysokých zeměpisných šířek v geologické minulosti tak do určité míry umožňuje zodpovědět otázku, zda antropogenní oteplování klimatu bude podpořeno typem polární vegetace, nebo zda následky globálního oteplování jím budou ovlivněny méně.

## 7 Seznam použité literatury

AHRENS, C.D. 2007. *Meteorology today: an introduction to weather, climate, and environment*. 244 pp. Thomson Books, Belmont.

BARABOSHKIN, E.Y., NAJDIN, D.P., BENJAMOVSKIJ, V.N., HERMAN, A.B. & АХМЕТЈЕВ, М.А. 2007. *Проливы Северного Полушария в мелу и палеогене*. 182 pp. Московский Государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва.

BEARD, K.C. & DAWSON, M.R. 1999. International dispersal of Holarctic land mammals near the Paleocene/Eocene boundary paleogeographic, paleoclimatic and biostratigraphic implications. *Bulletin de la Societe Geologique de France* 170, 697–706.

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

BICE, K.L. & NORRIS, R.D. 2002. Possible atmospheric CO<sub>2</sub> extremes of the Middle Cretaceous (late Albian–Turonian). *Paleoceanography* 17, 1–22.

BLAKEY, R.C. 2008. Gondwana paleogeography from assembly to breakup – A 500 m.y. odyssey. 28 pp. In FIELDING, C.R., FRANK, T.D. & ISBELL, J.L. (eds) *The Geological Society of America Special Paper 441*.

BLISS, L.C. 1971. Arctic and alpine life cycles, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2, 405–438.

BREECKER, D.O., SHARP, Z.D. & MCFADDE, L.D. 2010. Atmospheric CO<sub>2</sub> concentration during the Cretaceous supergreenhouse. *Science* 319, 189–192.

BRIKIATIS, L. 2014. The De Geer, Thulean and Beringia routes: key concepts for understanding early Cenozoic biogeography. *Journal of Biogeography* 41, 1036–1054.

BUDRETSKY, A.B. 1984. "New absolute minimum of air temperature". Bulletin of the Soviet Antarctic Expedition. *Leningrad: Gidrometeoizdat*, 105, 82–83.

BURN, C. 1996. *The polar night*. 4 pp. The Aurora Research Institute, Inuvik.

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

CRITCHFIELD, H.J. 1983 *General Climatology (4th ed.)*. 446 pp. PHI Learning, New Delhi.

HAYES, P.A., FRANCIS, J.E. & CANTRILL, D.J. 2006. Paleoclimate analysis of Late Cretaceous angiosperm leaf floras, James Ross Island, Antarctica, 49–61. *In* CRAME, J.A. (ed) *Cretaceous–Tertiary High-Latitude Paleoenvironments, James Ross Basin, Antarctica*, Geological Society, London.

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

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

HUBER, B.T. 1998. Tropical Paradise at the Cretaceous Poles. *Science* 282, 2199–2200.

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

FRANCIS, J.E., ASHWORTH, A., CANTRILL, D.J., CRAME, J.A., HOWE, J., STEPHENS, R., TOSOLINI, A.M. & THORN, V. 2008. 100 Million Years of Antarctic Climate Evolution: Evidence from Fossil Plants, 19–27. *In* COOPER, A. K., BARRETT, P., STAGG, H., STOREY, B., STUMP, E. & WISE, W., and the 10th ISAES editorial team (eds) *Antarctica A Keystone in a Changing World*, The National Academic press.

FRANCIS, J.E. & POOLE, I. 2002. Cretaceous and early Tertiary climates of Antarctica: evidence from fossil wood. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 182, 47–64.

- FUCHS, E. 2001. *Technický slovník naučný (A-Č)*. 33pp. Praha: Encyklopedický dům.
- KHLEBNIKOVA, E. I. 2009. High-Latitude Climate Zones and Climate types, 62–73. In GRUZA G.V. (ed) *Environmental structure and function: climate system – Vol. II – High-Latitude Climate Zones and Climate Types*, Eolss Publishers, Oxford.
- KRASILOV, V.A. 1985. *Меловой период и эволюция земной коры и биосферы*. 239 pp. Nauka, Moscow.
- LAWRENCE, L.A. & GAHAGAN, L.M. 2003. Evolution of Cenozoic seaways in the circum-Antarctic region. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 198, 11–37.
- MILLER, K.G. 2009. Broken greenhouse windows. *Nature Geoscience* 2, 465–466.
- RASMUSSEN, E.A. & TURNER, J. 2003. *Polar lows: mesoscale weather systems in the polar regions*. 612 pp. Cambridge University press, New York.
- RICH, T.H., VICKERS-RICH, P. & GANGLOFF, R.A. 2002. Polar Dinosaur. *Science* 295, 979–980.
- SKELTON, P.W. 2003. Introduction to Cretaceous, 9–42. In SKELTON, P.W. (ed) *The Cretaceous World*, Cambridge University press, New York.
- SPICER, R.A. 2003. Changing Climate and Biota, 85–162. In SKELTON, P.W. (eds) *The Cretaceous World*, Cambridge University press, New York.
- SPICER, R.A. & CHAPMAN, J.L. 1990. Climate Change and the Evolution of High-latitude Terrestrial Vegetation and Floras. *TREE* 5, 279–284.
- TARDUNO, J.A., BRINKMAN, B.D., RENNE, P.R., COTTRELL, R.D., SCHER, H. & CASTILLO, P. 1998. Evidence for Extreme Climatic Warmth from Late Cretaceous Arctic Vertebrates. *Science* 282, 2241–2244.

TURNER, J. & MARSHALL, G.J. 2011. *Climate changes in polar regions*. 434 pp. Cambridge University press, New York.

WIELGOLASKI, F. E. 2003. Climatic factors governing plant phenological phases along a Norwegian fjord, *International Journal of Biometeorology* 47(4), 213–220.

ZAKHAROV, V.A., SHURYGIN, B.N., KURUSHIN, N.I., MELEDINA, S.V. & NIKITENKO, B.L. 2002. A mesozoic ocean in the Arctic: paleontological evidence. *Russian Geology and Geophysics* 43, 143–170.

ZAKHAROV, V.A. 2002. Климат Северо-Восточной Азии в мезозое (обзор), 262–269. In АХМЕТЬЕВА, М.А., GERMAN, A.B., DOLEDEKHO, M.P. & IGHATYEV, I.A. (eds) *Сборник памяти члена-корреспондента АН СССР профессора Всеволода Андреевича Вахрамеева*, ГЕОС.

**Internetové zdroje:**

- 1) GRISSINO-MAYER, H.D. 2017. *Principles of Dendrochronology*. [online]. [cit. 2017-05-14].  
URL: <<http://web.utk.edu/~grissino/principles.htm>>.