

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Šárka Škorpíková**

Nové analytické techniky studia jantaru a jeho fosilií

New analytical techniques for the study of amber inclusions

Bakalářská práce

Školitel: **RNDr. Jakub Prokop, Ph.D.**

Praha, 2016

**Poděkování:** Děkuji jednak oběma rodičům jak za celoživotní směřování k přírodovědě, tak za finanční podporu při studiu, a především děkuji svému školiteli, RNDr. Jakubu Prokopovi Ph.D. nejen za vedení této práce, ale i za možnost vyzkoušet si „dobývání“ jantaru na vlastní pěst, a v neposlední řadě za ochotný a vstřícný přístup při každé konzultaci.

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci zpracovala samostatně na základě níže uvedené literatury a konzultací se školitelem. Práce ani žádná její podstatná část nebyla předložena k získání jiného akademického titulu.

V Praze, 4. 5. 2016

Podpis

**Abstrakt:** Jantar je amorfni organická látka vzniklá fosilizací rostlinné pryskyřice především mezozoických a kenozoických stromů rostoucích na zamokřených stanovištích. Dříve byl využíván zejména ve šperkařství, avšak s rozvojem paleobiologie našel uplatnění také na poli vědy, a to díky svým jedinečným schopnostem konzervovat nejrůznější organizmy v jejich trojrozměrné podobě a neobvyklé zachovalosti jednotlivých struktur. Díky tomu má zvláštní postavení v oblasti výzkumu fosilií. Typickými inkluzemi nalezanými ve fosilních pryskyřicích jsou různé skupiny hmyzu a klepítkačů. Spektrum těchto fosilních organismů je však mnohem širší – od jednobuněčných až po obratlovce. Pro účelný výzkum fosilního materiálu jsou nutné přesné analytické techniky, jejichž vývoj se v posledních letech zásadně posunul kupředu. Práce shrnuje přehled vybraných technik i inkluzí, které byly popsány v několika minulých letech z různých světových nalezišť jantaru (jejichž stručný přehled je také uveden).

**Klíčová slova:** jantar, fosilie, inkluze, fosilní pryskyřice, paleobiologie

**Abstract:** Amber is an amorphous organic material, a fossil plant resin, mostly produced by Mesozoic and Cenozoic wetland trees. It was often used in jewelry in the past. However, together with the development of paleobiology it has begun to be used as an object of scientific studies, due to its unique abilities to conserve various inclusions in their three-dimensional matter and unusual preservation of their structures. These facts show its important role in the reconstruction of past ecosystems and organism interactions. Various groups of insects and chelicerates groups are typical inclusions that can be found in fossil resins. But the spectrum of these fossil organisms is much wider – from unicellular to vertebrates. For meaningful research of fossil material, precise analytic observations methods are necessary. Their development made a huge progress in last few years. This thesis summarizes the overview of some of these methods and also of inclusions described in several past years from various amber deposits (review of major deposits is included).

**Keywords:** amber, fossils, inclusions, fossil resin, paleobiology

# Obsah

<b>1. Úvod</b>	1
<b>1.1. Jantar v lidské kultuře</b>	1
<b>1.2. Chemické složení jantaru a jeho vlastnosti</b>	2
<b>1.3. Vznik jantaru</b>	5
<b>1.4. Producenti jantaru</b>	6
<b>2. Světová naleziště jantaru</b>	7
<b>3. Nové metody využívané při studiu jantaru a jeho inkluzí</b>	15
<b>4. Inkluze</b>	19
<b>4.1. Jednobuněčné organismy</b>	19
<b>4.2. Rostliny</b>	20
<b>4.3. Houby a lišejníky</b>	21
<b>4.4. „Bezobratlí“ živočichové (vyjma kmene Arthropoda)</b>	24
<b>4.5. Arthropoda (vyjma skupiny Hexapoda)</b>	25
<b>4.6. Hmyz</b>	26
<b>4.7. Obratlovci</b>	28
<b>5. Závěr</b>	29
<b>6. Použitá literatura</b>	30

## 1. Úvod

Spermatophyta, semenné rostliny, především třídy Pinopsida (jehličnany) a Magnoliopsida (dvouděložné), běžně vylučují pryskyřici za účelem zabránění průniku patogenů či herbivorů do vnitřních pletiv v případě mechanického poškození prýtu. Za vhodných podmínek může pryskyřice některých druhů fosilizovat, podstoupit dlouhodobý proces postupné polymerizace a dát vznik pevné látce o různé tvrdosti a zbarvení: od téměř průhledného přes obvyklou žlutou, oranžovou, červenou, hnědou až k černé. Zcela fosilizovanou pryskyřici (obvykle starší, než pleistocénní) nazýváme jantar, pryskyřice o stáří méně než cca 2,6 milionů let (pleistocén nebo holocén) a nižšího stupně fosilizace se označuje jako kopál (Lambert a kol. 2014). Někdy se hranice mezi jantarem a kopálem posouvají na pouhých 40 000 let (Grimaldi a Engel 2005) a terminologie zde dodnes není přesně vyřešena.

### 1.1. Jantar v lidské kultuře

Vedle své vědecké hodnoty, které se nadále bude věnovat zbytek této práce, doprovází jantar člověka již od dob mladého paleolitu jako dekorační i rituální předmět. Z archeologických nálezů známe nespočet jantarových korálků, přívěšků, amuletů a jiných šperků, nejstaršího datování cca 35000 let př.n.l. (Poinar 1992). Přes území České republiky v minulosti vedla tzv. Jantarová stezka umožňující severojižní transport této cenné suroviny. Její přesná trasa není dodnes známa a lišila se v průběhu staletí, alespoň v určité době své existence však protínala Moravskou bránu a pokračovala podél Moravy na jih k Dunaji. Pravděpodobně fungovala již v mezolitu, velkého rozkvětu zažila v době bronzové a byla lemována četným pravěkým osídlením (Květ 2003). Obyvatele antického Řecka zaujal jantar svými elektrickými vlastnostmi: při tření o vlněnou látku akumuluje elektrický náboj, přičemž jantar se nabíjí opačným nábojem, než látka. Toho Řekové dokonce využívali pro snazší třídění vlněných přízí (Grešl 2013). Dozajista nejkomplexnějším dílem využívajícím krásu jantaru a vystaveným rukou člověka zůstává tzv. Jantarová komnata, jejíž osud je dodnes neznámý a na jejímž místě se dnes nachází věrná kopie původního sálu. S jejím budováním se začalo již na počátku 18. století na území dnešního Německa. Darem pruského krále Fridricha I. ruskému caru Petrovi I. se umělecké dílo přesunulo na dlouhou dobu do Ruska. Při německé invazi do Ruska r. 1941 byla komnata jen provizorně zamaskována, avšak německá vojska jantarové tabule odhalila a mozaiky byly po částech rozebrány, znehodnoceny a rozkradeny. Někteří lidé se domnívají, že určité odcizené části původní výzdoby sálu mohou být ukryty na území naší republiky (Dvořáková 2012).

V jantaru lze nalézt inkluze širokého spektra organismů. Mimo svůj dekorační charakter sehrávají specifickou úlohu v paleobiologii. Díky jedinečné zachovalosti inkluzí (možnost pozorovat detailní struktury, trojrozměrnost fosilií, výjimečně i původní barevnost objektu) je jantar intenzivně studován. Tato práce si klade za cíl shromáždit poznatky o chemických a fyzikálních vlastnostech jantaru, o jeho producentech, o světových nalezištích fosilních pryskyřic; dále se pokusí shrnout nejnovější metody a přístupy ke studiu inkluzí a vybrat některé ze zajímavých nálezů inkluzí z poslední doby. Na závěr budou aspekty studia fosilních pryskyřic zhodnoceny.

## 1.2 Chemické složení jantaru a jeho vlastnosti

V minulosti byl jantar považován například za zkamenělé slzy Heliad či zkamenělou rysí moč. Římský filosof Plinius starší jej vzal poprvé v úvahu jako fosilizovanou pryskyřici stromů podobných borovicím. Všiml si také, že jantar často obsahuje inkluze hmyzu (Poinar 1992). Dnešní poznání dospělo k následujícím závěrům: Jantar je amorfni organická látka, stupně tvrdosti 2-3, lasturnatá na lomu a hustotou podobná vodě, avšak minimálně v ní rozpustná. Co se týče hustoty, ta bývá nepatrně vyšší, než je hustota vody, tím spíše s přibývajícím stářím, avšak při obsahu bublinek vzduchu se jantar může stát lehčím, než voda, čímž se usnadňuje jeho distribuce mořskými proudy. Na vzduchu jantar oxiduje a stářím často křehne. Dále je hořlavý - s teplotou tání okolo (200-380) °C (Poinar 1992). Tato veličina se různí v závislosti na stáří jantaru a podmínkách, za kterých pryskyřice fosilizovala. Starší jantary tají zpravidla neochotněji, než mladší kusy, avšak mechanismy působící při fosilizaci a uložení pryskyřice mohou hodnoty teploty tání značně vychýlit (Grimaldi a Engel 2005).

Barevná škála dosud objevených vzorků jantaru se pohybuje od světle žluté přes oranžovou, červenou až po hnědočernou (vyšší obsah organických látek), vzácně se objevují i zelené nebo modře fluoreskující kusy, které mohou po vystavení atmosféře své zajímavé barevné vlastnosti ztrácet. Dlouhodobá oxidace jantaru často způsobuje vlasovité popraskání povrchu a červenání míst okolo prasklin. Proto je nutné cenné vzorky uchovávat ve vzduchotěsném prostředí (Poinar 1992). Oxidační procesy jsou nejspíš zodpovědné za červenější zbarvení pryskyřice (Penney 2010). Podle obsahu vzduchových bublinek mohou být fosilní pryskyřice zcela průzračné, či naopak kalné a neprůhledné. V minulosti byly s různou mírou úspěšnosti prováděny pokusy o zaplnění vzduchových bublinek řepným olejem při procesu postupného zahřívání oleje a náhlého zchlazení (Poinar 1992). Mléčně zbarvené jantary obsahují velký podíl (až 50%) vzduchem vyplněných bublinek o malém průměru (okolo 0,001mm) (Czechowski a kol. 1996).

Dosud není přesně známo, jaké látky se uplatňují v modrém zbarvení jantaru. Některé jantary (Dominikánská republika, ale i český jantar z lokality Študlov) vzácně vykazují modré odlesky, zejména pod UV světlem. Chekryzhov a kol. (2014) se v blatském jantaru pokoušeli nalézt sloučeninu zodpovědnou za tyto netypické fyzikální vlastnosti. Podle těchto autorů vznikal modře fluoreskující jantar spolupůsobením lesních požárů, následného rychlého zchlazení v brakické vodě a tím extrémně rychlé a rozsáhlé polymerizaci za vzniku aromatických uhlovodíků a následného formování pyrelenu v redukčním prostředí (Bertrand a kol. 2013), kde byl jantar po miliony let uložen. Pyrelen se vyznačuje modrou fluorescencí pod UV světlem a může být velkou měrou zodpovědný za modrý lesk některých vzorků.

Chemické složení jantaru se liší podle lokality vzniku, a tedy podle druhu stromu, ze kterého fosilizovaná pryskyřice pochází. Vždy jsou obsaženy terpenoidy zodpovědné za příjemně pryskyřičnou vůni. Pro baltský jantar je typická kyselina jantarová, která jindy může zcela chybět (Vávra 2009). Otto a Wilde (2001) využili metodu plynové chromatografie-hmotnostní spektrometrie (GC-MS) a ve třech vzorcích jantaru původem z jehličnanů zjistili obsah mono-, sesqui-, a diterpenoidů. Měření se týkalo pryskyřic získaných z rostlin *Cupressospermum saxonicum* (miocén), *Doliosstrobis taxiformis* (eocén) a *Tritaenia linkii* (křída). Stejnou metodou postupovali i Pereira a kol. (2009) a ve vzorcích brazilské pryskyřice opět zjistili přítomnost již výše zmíněných skupin

terpenoidů a produktů jejich degradace. Gold a kol. (1999) zpochybnili charakteristiku jantaru coby kompletně nerozpustné hmoty tvořené sítí terpenoidů. Namísto toho objevili v baltském jantaru ve vodě bobtnající koloidní částice.

V indickém a Barmském jantaru se pyrolytickou a termochemolytickou GC-MS podařilo zjistit menší podíl sesquiterpenoidů oproti předchozím Pereirovým pokusům, naopak z diterpenoidů se potvrdilo hojné zastoupení labdanové a abietanové skupiny (Dutta 2010). Všechny tři pokusy se přitom zaměřovaly na přiřazení fosilních pryskyřic k jejich zdrojovým rostlinám s použitím vybraných terpenoidů coby biomarkerů. Diterpenoidy jsou často produkovány zejména jehličnany, zatímco triterpenoidy bývají typičtější pro krytosemenné rostliny (Otto a Wilde, 2001).

Ferruginol je biomarker typický pro čeledi Cupressaceae a Podocarpaceae, totarol pro Podocarpaceae (Cox a kol. 2007). Allobetulan je přítomný u rodu *Betula* (Yamamoto a kol. 2006). Další přehled je uveden v kapitole 1.4 - „producenti jantaru“.

Aquilina a kol. (2012) měřili obsah kationtů a některých radioaktivních prvků na vzorcích francouzského jantaru z období křídý a porovnávali výsledky s moderními rostlinnými pryskyřicemi. Nebyla nalezená žádná signifikantně odlišná hodnota, pouze u obsahu stroncia se jak v rámci jantaru, tak u moderních pryskyřic, potvrdil izotopový poměr blízký mořské vodě v době vzniku pryskyřice. Autoři předpokládají možné využití analýz stroncia při paleoklimatických rekonstrukcích. Zároveň podotýkají, že obsahy a poměry minerálů v pryskyřici jsou v naprosté většině případů definované již při jejím vzniku a jsou podobné poměrům, jež lze naměřit pro mizu stromů.

Nezanedbatelný vliv na vzorky jantaru může mít denní světlo. Pastorelli a kol. (2011) vystavili několik vzorků hrubého jantaru působení denního světla za skleněnou deskou simulující muzejní vitrínu. Byla zjištěna přerušena nenasycených uhlíkových vazeb, blednutí a oxidace povrchu. Autoři varují nejen před škodlivostí denního a UV světla, ale i např. před používáním blesků fotoaparátů při fotografování jantaru. Podle těchto výsledků by tak obrovské množství vzorků fosilních pryskyřic prodělávalo každodenní postupné poškozování znásobené špatnými vlhkostními podmínkami.

Velké pozornosti se v nedávných letech dostaly vzduchem vyplněné kapsy a bublinky vnitřních prostor jantaru. Dle některých autorů (Berner a Landis 1988) mohou poměry těchto uvězněných plynů ( $N_2$ ,  $O_2$ ,  $CO_2$ ) sloužit jako významný doklad o složení někdejší atmosféry. Měření poukazuje na koncentraci kyslíku 30% v období pozdní křídý, tedy o 9% vyšší oproti dnešku. Další práce (Hopfenberg 1988, Cerling 1989), hypotézu vyvracejí s připomínkami, že polymerní struktura jantaru nedovede zamezit difuzi malých molekul ani reakcím, jako např. oxidace vnitřních povrchů. Je tedy nejasné, zda poměry plynů uvězněných v jantaru může mít pro vědu vypovídací hodnotu. Czechowski a kol. (1996) považují výsledné složení vnitřního plynu jako kombinaci plynů z prehistorické atmosféry, produktů rostlinné respirace, mikrobiální aktivity a následných procesů, jako např. oxidace. Tappert a kol. (2013) navrhli jako proxy ukazatel koncentrace kyslíku v atmosféře  $\delta^{13}C$  v pryskyřicích rostlin s  $C_3$  metabolismem. Rekonstrukce složení paleoatmosféry by tak byla teoreticky možná pro období od karbonu do současnosti a jantar by se mohl stát univerzálním prostředkem. Podle výsledků by pak byla druhohorní a třetihorní atmosféra cca o 10% chudší na kyslík, než dnes. Takové výpočty však potřebují dodatečné kalibrace a je třeba na ně hledět s určitým

odstupem.

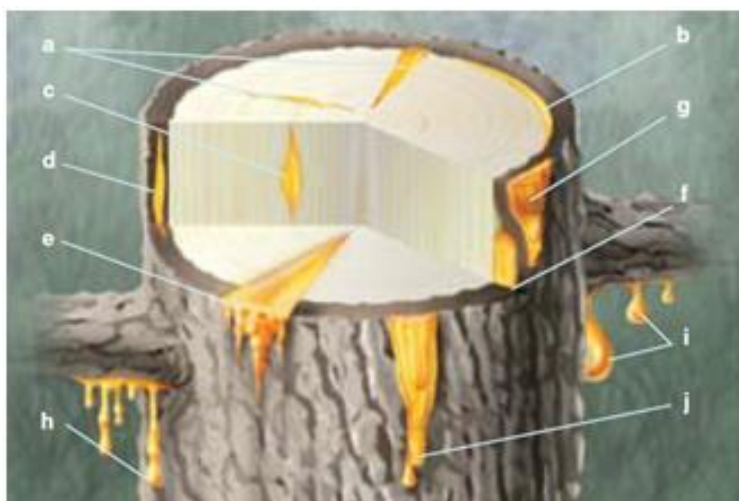
Z předchozích zdrojů vyplývá, že veškeré fosilní pryskyřice ze všech světových nalezišť obsahují terpenoidy a přesnějšími měřeními obsahu specifických látek lze přibližně zjistit druh (rod, čeleď) rostlinného producenta (Grimaldi a Engel 2005). Vždy je dobré kombinovat chemická data s rostlinnými fosiliemi z daných míst, pakliže existují.

V průběhu historie docházelo nezdědka k pokusům o umělou výrobu jantaru či jemu podobných látek, přičemž výroba falešného jantaru neustává ani v dnešní době. Výrobce padělků často vloží do nepravého jantaru inkluzi a vydává pak výrobek za zaručeně pravý. Takové jednání může teoreticky zkusit vědecké poznání, protože je vhodné znát metody, díky kterým lze rozeznat originál od podvrhu. O této problematice se rozepisuje Ross (1998). Například inkluze v pravých baltských jantarech bývají pokryté bílou vrstvičkou a nesou již známky rozkladu. V některých případech lze falešnost vzorku dokázat pouhým pohledem: lze spatřit rýhy pro vložení objektu, objekty jsou nápadně velké a centralizované a jde o recentní druhy organismů, přičemž jantarové inkluze obsahují z velké většiny již vyhynulé druhy živočichů. Přejídným typem „padělků“ jsou pak tzv. ambroidy – útvary vzniklé slisováním většího počtu menších úlomků fosilní pryskyřice, běžné pro viktoriánskou éru v Anglii a používané ve šperkařských odvětvích. Zajímavý je případ tzv. „Piltdownské mouchy“. Jedná se o vzorek baltského jantaru s inkluzí mouchy uloženého v Londýně nejspíš ještě před r. 1850. V roce 1966 se německému entomologovi Willimu Henningovi podařilo určit mouchu jako recentní druh *Fannia scalaris*, jejíž výskyt v období vzniku baltského jantaru by mohl znamenat zvrát nesrovnalosti pro tehdejší poznání. Až v r. 1993 byl vzorek přezkoumán a díky teplu vydávaném žárovkou lampy se v jantaru objevily praskliny nasvědčující rozpůlení a vydlabání pryskyřice, vložení inkluze a opětovnému spojení obou částí (Ross 1998). Nejčastěji využívanými materiály pro výrobu napodobenin jantaru jsou kopal, sklo, fenolické pryskyřice, celuloid, kasein a moderní polymery (plasty). Pro moderní podvrhy se využívají především kopal a plasty. Často bohužel není snadné rozpoznat padělek bez poškození vzorku. Pravý jantar by měl plavat v nasyceném roztoku soli, měl by po přiložení horkého drátku vonět příjemně po pryskyřici, mělo by být možné jeho povrch poškrábat a po aplikaci alkoholu na jeho povrch by se neměl stát lepkavým (na rozdíl od kopal, který je v organických rozpouštědlech z malé části rozpustný) (Poinar 1992). Chemická analýza pak může definitivně rozsoudit vzorek dle složení. Pomocí disperzního Ramanova spektra bylo odhaleno přidání  $\text{CaCO}_3$  do roztaveného mexického kopal za účelem vytvoření dekorativního předmětu. (Vandenabeele a kol. 2002). Naneštěstí zůstává faktem, že v zemích jako je Mexiko a Dominikánská republika, které jsou známé výskytem jantaru, se podvrhy vyrábí ve velkém více či méně dokonale (Ross 1998). V mnoha pražských ulicích může člověk za výlohou spatřit desítky kusů „jantarových“ šperků. Z vlastní zkušenosti mohu soudit, že zatím všechny obchody s jantarem v Praze, jejichž výlohy jsem si prohlédla, mají v nabídce nějakým způsobem padělaný materiál. Ne vždy musí jít o kompletní napodobení jantaru z jiného materiálu; nejčastějším typem „úpravy“ šperku bývá zahřátí pryskyřice nebo polymeru za účelem vytvoření několika desítek kruhových světlolomných prasklin.



### 1.3.Vznik jantaru

Jantar vzniká fosilizací rostlinných pryskyřic. Souhrn procesů polymerace isoprenových jednotek, zesíťování molekul, a souvisejících chemických i fyzikálních reakcí pryskyřice označujeme jako „zrání“. Mnoho faktorů může ovlivnit výsledné vlastnosti pryskyřice – např. přítomnost kyslíku, slunečního záření, redepozice, teplota, tlak a různé další chemické a geologické procesy. Na počátku procesů stojí čerstvá rostlinná pryskyřice, která vyplňovala jak některá vnitřní pletiva stromů, tak byla vylučována na povrch, např. v případě mechanického poškození části rostliny, stejně, jako je tomu dnes. Tehdy se na její lepkavý povrch může uchytit organický materiál z okolí, často ještě znovu překryt novými vrstvami vytékající pryskyřice. Pryskyřice někdy stékala ze stromu ve svislých proudech po borce (tzv. brčka), nebo odkapávala k povrchu země, kde k ní mohly přilnout ještě další inkluze (vč. vodních organismů) (viz **obr. 1**). Některé stromy dokonce vylučovaly pryskyřici i kořenovým systémem, soudě podle inkluzí v některých druzích jantaru (Santiago-Blay a Lambert 2007).



**Obr. 1** - různá místa produkce pryskyřice. Legenda: A – výplň prasklin ve dřevě, B – kapsy mezi dřevem a borkou, C – kapsa v kmeni, D – kapsa v borce, E – jako odpověď na poranění, F – jako ložisko způsobující zduření pletiv, G – jako vrstva paralelní s letokruhem, H – v podobě „rampouchů“, I – v podobě kapek, J – v podobě „krápníků“ či „brček“. Převzato z: Santiago-Blay a Lambert (2007).

Aby pryskyřice mohla fosilizovat a nebyla degradována, bylo za potřebí specifických podmínek. Předpokládá se, že úspěšná fosilizace musela probíhat v anoxickém prostředí, jaké se často vyskytovalo v sedimentech říčních delt či pobřežních podmáčených ekosystémů, kde se producenti jantaru vyskytovali. Dnes bývá jantar nalézán právě ve vrstvách těchto sedimentů a u uhelných ložisek (Grimaldi 2003). Ačkoliv stromy vytvářející velké množství pryskyřice mohly porůstat i oblasti, které nebyly přímo vázané na pobřežní a podmáčené biotopy, jantar se z těchto lokalit mohl jen těžko dochovat. Sekundárně může docházet k vodní erozi původních ložisek jantaru a k jeho redepozici, což komplikuje jeho stratigrafické zařazení. Díky částečné propustnosti mohou z jantaru unikat plyny, naopak některé minerály vstupují dovnitř a vyplňují prázdné prostory (Santiago-Blay a Lambert 2007).

Neexistuje jasná hranice mezi subfosilní pryskyřicí a jantarem. Kvartérní pryskyřice, se obvykle označují jako kopál. Měřítkem zde může být např. rozpustnost po aplikaci ethanolu na povrch (kopál se stává oproti jantaru lepkavým). Pokud obě látky zahříváme, kopál bez potíží taje, kdežto

jantar spíše zuhelnatí a změkne, ale jen neochotně přechází do kapalné fáze (Grimaldi 2003). Jako nejkratší doba nutná k úplné polymerizaci pryskyřice se často uvádí 1 milion let (Santiago-Blay a Lambert 2007). Naopak nejstarší známý jantar pochází již z karbonu z Illinois, z doby před 320 miliony let (Bray a Anderson 2009). Faktem je, že kvůli souhře mnoha různých procesů, které v minulosti hrály roli při vzniku jantaru, nebude člověk pravděpodobně nikdy schopen vytvořit umělý jantar se všemi patřičnými vlastnostmi podobně, jako lze v současnosti vyrobit např. diamant.

#### 1.4. Producenti jantaru

Původce jantaru najdeme již mezi prvohorními primitivními nahosemennými rostlinami, ve velké míře pak u druhohorních a třetihorních čeledí jehličnatých stromů, ale i u rostlin krytosemenných. Mnoho druhů stromů je schopno tvořit pryskyřici, ale jen u některých její složení a okolní podmínky napomáhají následné fosilizaci. Pokud ještě rozšíříme pojmosloví, pak nějaký typ exsudátů produkuje před 160 čeledí rostlin (Santiago-Blay a Lambert 2007). Kombinací analýzy specifických rostlinných biomarkerů, znalostí o historické fyto geografii a rostlinných inkluzích a fosiliích získaných na daných lokalitách lze v některých případech vystopovat konkrétního producenta jantarové pryskyřice.

Již ohledně původu baltského jantaru v minulosti vyvstalo mnoho spekulací. Wolfe a kol. (2009) s pomocí FTIR a paleoklimatických analýz dospěli k závěru, že zde jako hlavní producenti fungovaly stromy z čeledi *Sciadopityaceae*, zastoupené dnes již jen jediným druhem *Sciadopitys verticillata*, endemitem Japonska. Starší dohady mluví odlišně. Tradičně se za producenta považuje *Pinus succinifera* (*Pinites succinifera*) (Larsson 1978 a další), a to jak dle fosilních dokladů pylových zrn, tak podle makrofosilií. Charakteristika samotné pryskyřice však nasvědčuje příslušnosti producenta k araukáriím, četností makrofosilií vyniká čeleď *Cupressaceae*. Kyselina jantarová, typická pro baltský jantar, nepatří mezi biomarkery recentních borovic ani smrků. Podobné infračervené spektrum má např. i křídový jantar z Kanady nebo miocénní jantar z Japonska, bohužel z něj nelze usodit na konkrétní rod či čeleď původce. Spektrum baltského jantaru bylo však nejpodobnější právě spektru *Agathis*, jež z baltského fosilního záznamu neznáme (Langenheim 1969). Dutta a kol. (2014) analyzovali vzorky indického eocénního a miocénního jantaru, přičemž jako vhodné biomarkery se ukázaly dammaranové sloučeniny, především hydroxydammaranon, vedoucí k čeledi *Dipterocarpaceae*. Jak ale autoři uvádějí, některé podstatné markery se mohou v jantaru vyskytovat v zatím nedetekovaných koncentracích. Další již výše zmíněnou významnou jantarotvornou čeledí byly *Araucariaceae*. Ty dnes zaujímají pouze reliktní areál Indonésie, Jižní Ameriky a Austrálie, avšak v minulosti byly rozšířeny i na severní polokouli, neboť jsou uváděny jako producenti jantaru ze střední Číny (Shi a kol. 2014). Araukárie se na tvorbě jantaru patrně podílely i v jižní Americe (Pereira a kol. 2011). Zajímavou studii provedli Yamamoto a kol. (2006). Po analýze šesti vzorků německých jantarů dospěli k následujícím výsledkům: dva glessity z Bitterfeldu (hnědá, neprůhledná fosilní pryskyřice) obsahovaly triterpenoidy (oleananové, ursanové, lupanové a allobetulanové skupiny) časté v krytosemenných rostlinách. Allobetulan je biomarker typický pro rod *Betula*, proto se v otázce původu těchto glessinitů soudí na břizu. U dvou succinitů (jantar typu baltského) a goitschitu (obvykle zcela neprůhledný, mléčně zakalený jantar) ukazovaly markery na jehličnany *Pinus* nebo *Picea*. Lambert a kol. (2014) vytvořili pět skupin fosilních pryskyřic na základě spektrálních analýz. Do

skupiny A náleží jantar asociovaný s čeledí Araucariaceae, jantar typu B pochází z Dipterocarpaceae. Skupina C zahrnuje baltský jantar s tím, že se v mnohém podobá skupině A, ale kvůli výše zmíněnému problému – absenci fosilií araukárií z baltské oblasti, nemohou být skupiny ztotožněny. Do této třídy spadal i moravský valchovit. Ke skupině D patří pryskyřice, již daly vznik Fabaceae a nejspíše strom *Hymenaea*, jako např. u dominikánského jantaru, Afriky, Karibiku i Latinské Ameriky. Skupina E byla vyhrazena pro raritní fosilní pryskyřici blízkou spíše uhlí. Konečně Nohra a kol. (2015) podrobili analýze 10 vzorků křídových i eocénních jantarů z území Francie. Na území tohoto jediného státu se podle jejich výsledků vystřídalo hned několik producentů pryskyřice: Cheirolepidaceae (např. naleziště Charentese), Cupressaceae pro oblasti Provence a Vendée ze svrchní křídly. Naproti tomu eocénní jantar z Oise byl přiřazen k čeledi Fabaceae. Autoři v článku uvádějí i přehlednou tabulku hlavních biomarkerů pro jimi uvedené čeledi.

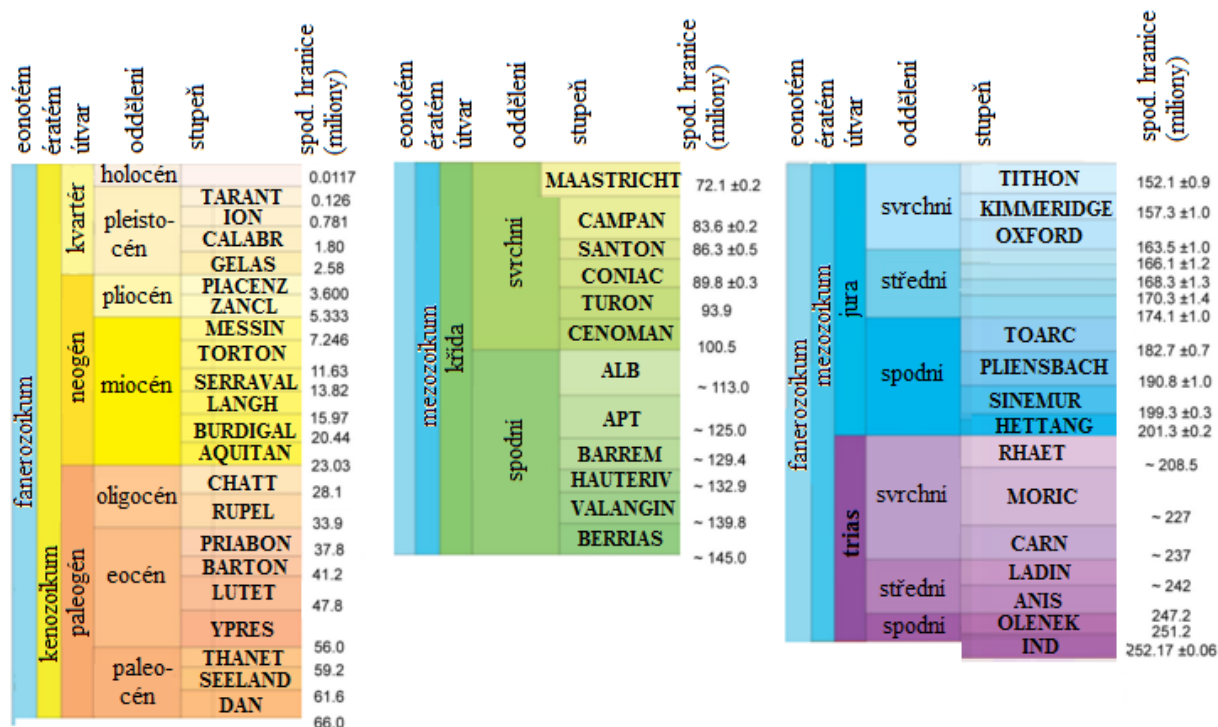
I dnes existují dřeviny produkující poměrně značné množství pryskyřice, např. *Copaifera* (kopaiva), stromy rodu *Hymenaea* (kurbaryl) nebo *Protium*. Ty se však obvykle nepodílejí na utváření takových ekosystémů, které by mohly v budoucnu dát vzniku jantaru.

## 2 Světová naleziště jantaru

Vznik nejstaršího známého jantaru datujeme již do doby karbonu (cca 320 milionů let), a to z Illinois, USA. Jeho původcem byly nejspíše již nejstarší nahosemenné rostliny, nikoliv však jehličnany (Bray a Anderson 2009). Světová naleziště fosilních pryskyřic by se dala rozdělit podle několika hledisek

- a) stáří pryskyřice, stratigrafické hledisko
- b) rostlinný původce pryskyřice, chemické složení
- c) paleogeografická poloha naleziště

Pro účely této práce se jeví jako nejpraktičtější volba seřadit jednotlivé nejvýznamější lokality výskytu jantaru podle jejich stáří s přihlédnutím k paleogeografické poloze. Bohužel zde není prostor pro vyjmenování všech dosud objevených jantarových úložišť – už jen z prostého důvodu, že jejich počet ještě jistě není konečný a v současné době se pohybuje okolo 170 lokalit (Martínez-Delclòs a kol. 2003). Za primární jsou považována přímo místa výskytu jantarových lesů, sekundární ložiska představují oblasti, kam byl jantar transportován a sedimentoval nejčastěji vlivem říčních a mořských proudů. Z důvodu, že je často složité vytvořit hranici mezi primárními a sekundárními depozity, nebudou zde tyto rozlišovány. Budou užity české stratigrafické termíny pro jednotlivé stupně podle tabulek Cohen a kol. (2013) a české verze [online] [http://www.geology.cz/stratigraphy/tabulka/CZ-CHRONOSTRAT\\_2012.pdf](http://www.geology.cz/stratigraphy/tabulka/CZ-CHRONOSTRAT_2012.pdf) (viz obr. 2)



**Obr. 2** - stratigrafická tabulka s českými názvy pro období od mezozoika po současnost, upraveno podle Cohen a kol.(2013) a online zdroje české stratigrafické komise (2012).

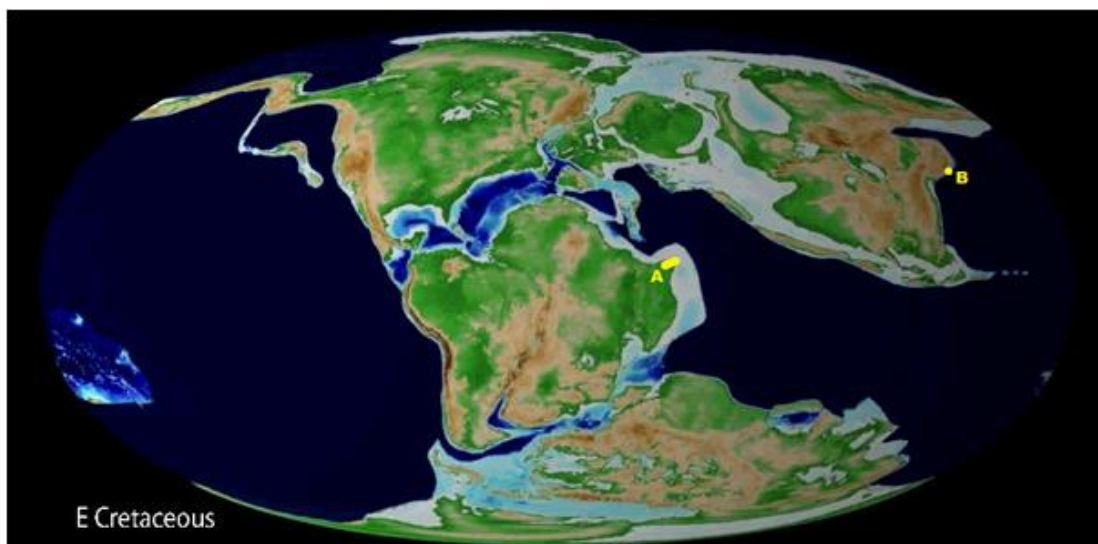
## Itálie, Dolomity

**Stáří:** Pozdní trias, ladin (Kustatscher a van Konijneburg-van Cittert 2005) či carn, cca 225 milionů let (Gianolla a kol. 1998).

**Rostlinný původce:** Cheirolepidaceae (Roghi a kol. 2006).

**Paleoekosystém:** Pobřeží moře, nejdříve vlhké, poté aridní klima (Gianolla a kol. 1998), uhličitánové či vulkanické ostrovy (Kustatscher a van Konijneburg-van Cittert 2005).

Teprve těsně před rokem 2000 začalo být zkoumáno úložiště jantaru v jižní Itálii v Dolomitech skrývající výjimečně starý jantar. Ačkoliv se v blízkých lokalitách vyskytuje údajně již permský jantar (Trevisani a Ragazzi 2013), až jantar z období triasu obsahuje inkluze.



**Obr. 3** - mapa pro spodní křídu podle C.R. Scotese. A - Liban+Izrael+Jordánsko, stáří 125-129 mil. let, B – naleziště poblíž města Miyako, Japonsko.

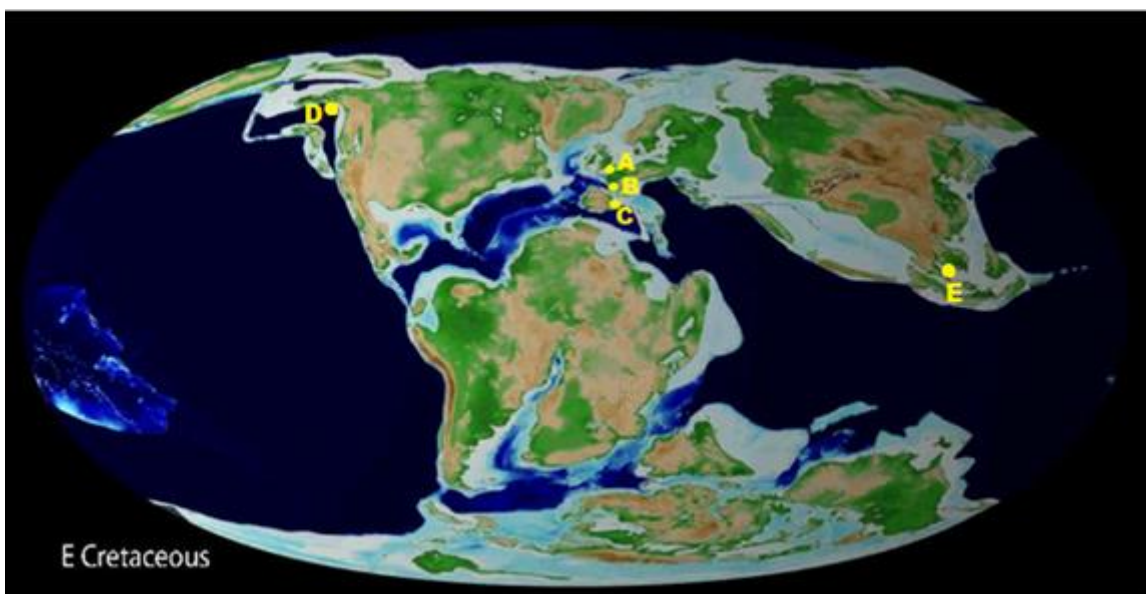
### Jordánsko, Izrael, Libanon

**Stáří:** Dnes udáván barrem (125-129,5 mil. let) (Maksoud a kol. 2016), dříve uváděna spodní křída, berrias, 135-140 milionů let (Kaddumi 2005).

**Rostlinný původce:** *Agathis* (Araucariaceae) (Kaddumi 2005).

**Paleoekosystém:** Močály s bohatou vegetací se zdroji sladké vody (Kaddumi 2005).

Jantar z Blízkého východu se vyznačuje vysokým obsahem vzduchových bublinek a vcelku vysokým stupněm zanesení rostlinným materiálem (borka, pyl). Bohužel bývá velmi křehký, ač lze najít i kusy velké přes 10 cm ø. Kvalita inkluzí je však vysoká. Libanonský, izraelský a jordánský jantar bývají společně označovány jako jantary tzv. levantského pásu (Nissenbaum a Horowitz 1992).



**Obr. 4** – mapa pro křídové stupně apt, alb a cenoman podle C.R. Scotese. A – Isle of Wight, velká Británie, 125 mil. let; B – Charentes, Francie; C – Alava, Španělsko; D – Aljaška – všechny tři stáří cca 100 mil. let, E – Myanmar, stáří 100 mil. let a méně.

## Anglie, Isle of Wight

**Stáří:** Barrem (125 milionů let) (Bray a Anderson 2008).

**Rostlinný původce:** Pinaceae, popř. Cheirolepidaceae (Bray a Anderson 2008).

**Paleoekosystém:** Semiaridní s oddělenými suchými a vlhkými obdobími (Insole a Hutt 1994), celkově teplejší, než dnes a nejspíš temperátní a slabě sezonní - soudě podle výskytu fosilií Hymenoptera (Antropov a kol. 2014).

Jde o relativně nedávno (90 léta) objevený depozit jantaru z vrstev lignitu spodní křída, jedno z nejstarších fosiliferních nalezišť jantaru vůbec. Isle of Wight je lokalitou známou především fosiliemi dinosauřích kostí ze stejného období, z jakého pochází neredeponovaný jantar. Samotná pryskyřice obsahuje i krystalky pyritu a nejpočetnější rostlinnou inkluzí jsou zbytky rodu *Brachyphyllum* (Araucariaceae) (Nicholas a kol.1993). Naleziště bude uchovávat pravděpodobně jen limitovaný obsah jantaru. Velmi pozoruhodný je nejspíše ještě starší jantar z lokalit u blízkého Hastings, uvádí se cca 140 milionů let. I v tomto se nacházely drobné inkluze (Brasier a kol.2009).

## Španělsko, Alava

**Stáří:** Spodní křída, okolo 100 milionů let – alb/cenoman, ale rozsah je nejspíš mnohem širší (Delclòs a kol. 2007).

**Rostlinný původce:** *Agathis* (Araucariaceae) (Delclòs a kol. 2007).

**Paleoekosystém:** Lesy dominované různými druhy jehličnanů, kapradiny v podrostu (Delclòs a kol. 2007), občasné postižené požáry, vázané na brakickou vodu (Penney 2010).

Jen malé množství (8 z celkových 100 lokalit) španělského jantaru obsahuje bioinkluze. Většinou se jedná o typické spektrum nalézaných živočichů: dvoukřídly hmyz (Diptera) (38 %), blanokřídle (Hymenoptera) (23 %) a zástupce bývalého řádu stejnokřídlych (Homoptera) (5,08 %) (Delclòs a kol. 2007).

## Francie, Charentes

**Stáří:** Spodní/svrchní křída, cenoman, cca 100 milionů let (Ragazzi a kol. 2009).

**Rostlinný původce:** Cheirolepidaceae a/nebo Araucariaceae (Nohra a kol. 2015).

**Paleoekosystém:** Příbřežní jehličnanové lesy v blízkosti estuárů, vlhké podnebí (Schmidt a kol. 2010).

Botanický původ tohoto velmi starého jantaru je nejasný, v literatuře se objevuje názor současné produkce jantaru dřevinami z čeledí Araucariaceae a Cheirolepidaceae (Nohra a kol. 2015, Penney 2010). Vzorky bývají většinou neprůhledné a je nutné použít mikrotomografické metody. Diverzita inkluzí je tak rozsáhlá, že bylo možné na jejím základě rekonstruovat půdní potravní síť onoho jantarového lesa (Adl a kol. 2011). Francouzský jantar z Charentes se tak svým stářím a výjimečným spektrem inkluzí jeví jako jedno z podstatných světových nalezišť a žádá si dalšího výzkumu.

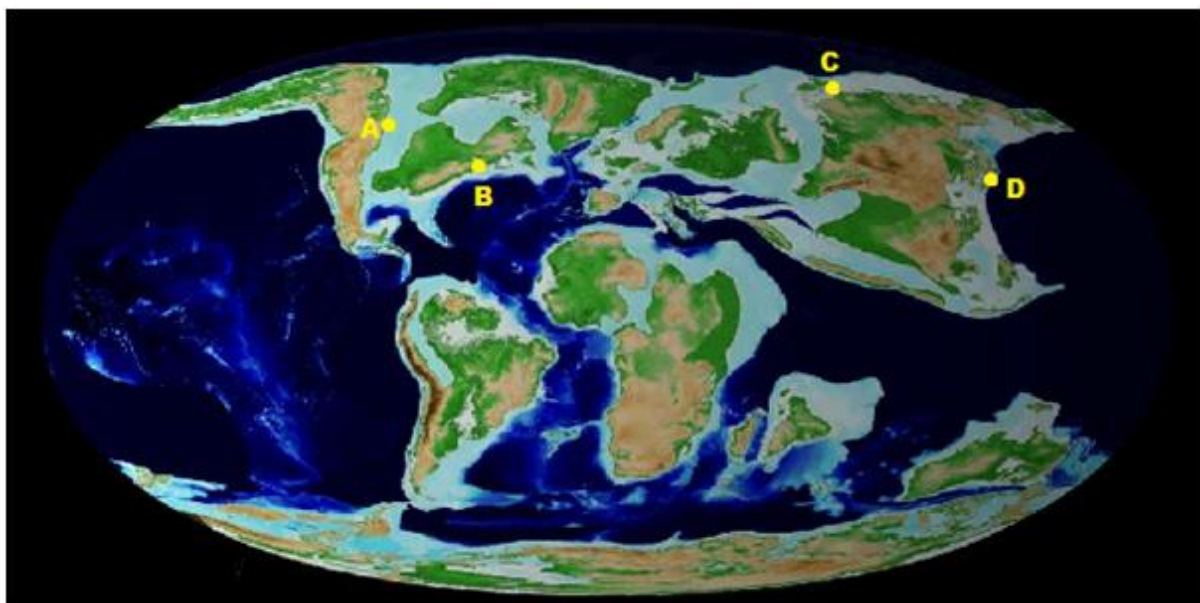
## Myanmar

**Stáří:** V současné době se obvykle odhaduje na alb (100 milionů let) (např. Cruickshank a Ko 2003).

**Rostlinný původce:** Patrně Araucariaceae (Poinar a kol. 2007c).

**Paleoekosystém:** Inkluze poskytují protichůdné důkazy, klima bylo nejspíš horké (Grimaldi a kol. 2002) a poměrně aridní [Scotese 2000, online].

Barmský jantar patří k těm nejcennějším a je také velmi dlouho znám a studován. Zajímavé je, že původní odhady jeho stáří se pohybovaly okolo miocénu, postupně začaly fosilní důkaz poukazovat na mnohem starší věk, hranici svrchní a spodní křídy. Jantar obsahuje jedny z nejstarších známých inkluzí mravenců (Penney 2010).



**Obr. 5** – mapa pro svrchní křídu podle C.R. Scotese. A – Grassy Lake , Kanada, stáří cca 79 mil. let; B – Raritan, USA – stáří 100-66 mil. let, C – Taimyr, Rusko, stáří neurčeno, D – Kuji, Japonsko, stáří 83-87 mil. let.

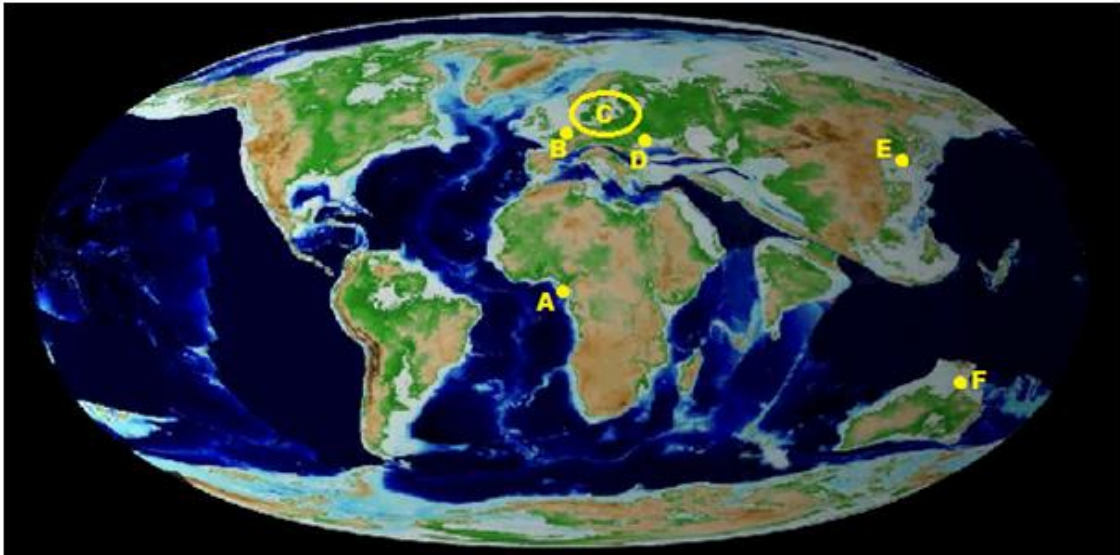
### USA – Raritan, New Jersey,

**Stáří:** Svrchní křída, pravděpodobně turon (90–94 milionů let) (Christopher 1979).

**Rostlinný původce:** Cupressaceae (Knight a kol. 2010)

**Paleoekosystém:** Říční delta s brakickou vodou, místy sladké stojaté vody a anoxická prostředí. Jehličnaté lesy, ale přítomny i krytosemenné rostliny a kapradiny v podrostu (Penney 2010).

Koncentrované úložiště jantaru v jílových vrstvách bylo poprvé ve velkém objeveno při těžbě surovin cihlářského průmyslu na počátku 20. století (Ries a kol. 1904). Dělníci prý dokonce shromažďovali pryskyřici do sudů a v zimě se zahřívali jejím pálením (Hollick 1905). Jantar z této oblasti je křehký a často zvětřalý, proto si vyžaduje opatrné zacházení (Biscula a kol. 2012). Avšak z hlediska diverzity inkluzí patří jantar z Raritan k těm nejzajímavějším. Byly v něm již objeveny inkluze Nematoda (hlístic), Tardigrada (želvušek), Arthropoda (členovců) i Vertebrata (obratlovců) (Grimaldi a Case 1995). Rostlinné inkluze zahrnují např. dost možná nejstarší fosilní doklad výskytu dubů a buků.



**Obr. 6** – mapa pro eocén podle C.R.Scotese. A – Nigérie, B – Oise, Francie, stáří 53 mil. let, C – baltská oblast, stáří cca 45 mil. let, D – Rovno, Ukrajina, stáří cca 37 mil. let, E – Fushun, Japonsko, stáří 50-53 mil. let, F-Cape York, Austrálie, přesné stáří neznámé

### Francie, Oise

**Stáří:** Časný eocén, ypres, (53 milionů let) (Penney 2010).

**Rostlinný původce:** *Aulacoxylon sparnacense* (Leguminosae, Caesalpinioideae, Fabaceae) (De Franceschi a De Ploëg 2003).

**Paleoekosystém:** Poloopadavý galeriový les se suššími oblastmi, ležící v deltové oblasti (Nel a kol.2004a), střídání sušších a vlhčích období (De Franceschi a De Ploëg 2003).

Teprve na konci minulého století objevený sediment Pařížské pánve ukrývá množství jantaru ve velmi dobré kvalitě, většinou světlé barvy a vysokého stupně průhlednosti (Penney 2010). Lze v něm nalézt relativně velké množství pozůstatků obratlovců, vč. dentálních a kosterních zbytků, koprolitů, peří a srsti (Nel a kol. 1999).

### Indie, Cambay

**Stáří:** Časný eocén, ypres (okolo 50-52 milionů let) (Rust a kol. 2010).

**Rostlinný původce:** Dipterocarpaceae (Rust a kol. 2010).

**Paleoekosystém:** Inkluze kombinují prvky především jihovýchodní Asie s prvky Eurasijskými, mnoho taxonů je společných s baltským jantarem. Překvapivě málo naopak s Afrikou. Soudí se, že v době vzniku jantaru již muselo existovat spojení driftující Indie s asijsou pevninou. Jednalo se o tropický les s pestrým zastoupením hmyzu, vč. mnoha sociálních druhů (Rust a kol. 2010).

### Baltský jantar

**Stáří:** Střední eocén (lutet nebo starší) (Wolfe a kol. 2016), ale ani tento údaj ještě není zcela jistý.

**Rostlinný původce:** Dodnes nepotvrzen, nejspíš nahosemenná rostlina z čeledi Sciadopityaceae , Araucariaceae nebo Pinaceae (viz kapitola 1.4 - „Producenti jantaru“).

**Paleoekosystém:** Deštné lesy tropů až subtropů velmi teplého a vlhkého klimatu se sezónními sladkovodními toky (Penney 2010).



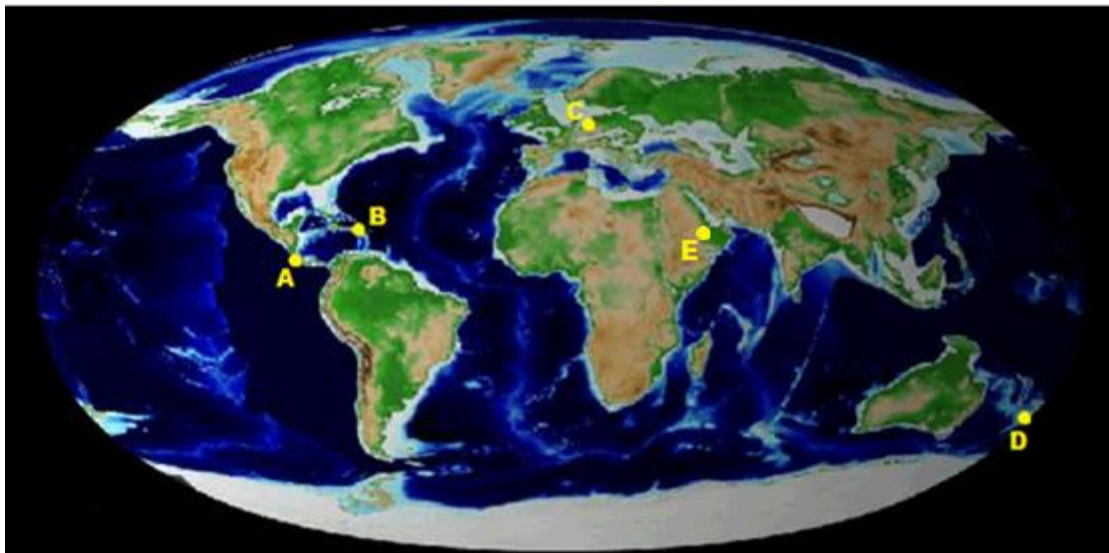
Nejznámější a nejlépe prozkoumaný jantar pochází z pobřeží Baltu. Glaciální procesy v pleistocénu opakovaně způsobovaly geologické změny v této oblasti (pokryv kontinentálním ledovcem, změny hladiny baltského moře) a značně se podílely na transportu pevného materiálu. Výskyt baltského jantaru je tedy úzce vázán s pohyby ledovců (Penney 2010). Rostlinný původ sukcinitu není dodnes dořešen (viz výše). Členovci tvoří přes 98% všech inkluzí, a to v počtu přesahujícím 3000 druhů (Hoffeins a Hoffeins 2003). Nálezy ryb a obojživelníků dosud známé ze sukcinitu jsou téměř jasnými podvrhy. Typickou inkluzí pro baltský jantar jsou stelátní trichomy přisuzované květním pupenům dubů (viz kapitola 4.2 – Rostliny). Tyto nejsou známy z žádných jiných světových depozitů jantaru a mohou tak sloužit k identifikaci baltské oblasti (Clark a Daly 2010).

### Ukrajina, Rovno

**Stáří:** Svrchní eocén – priabon/barton, cca 37 milionů let (Perkovsky a kol. 2007).

**Rostlinný původce:** Neznámý, vzhledem k určité podobnosti s baltským sukcinitem je možný stejný producent (Penney 2010).

**Paleoekosystém:** Fauna odlišná od baltské oblasti, sušší subtropické prostředí (Perkovsky a kol. 2007).



**Obr. 7** – mapa pro oligocén a miocén podle C.R. Scotese. A - Chiapas, Mexiko, cca 15-20 mil. let, B – Dominikánská republika, oligocén/miocén – cca 20 mil. let, C – Bitterfeld, Německo, pozdní oligocén – 25 mil. let, D – Nový Zéland, miocén, E- Etiopie, miocén.

### Dominikánský jantar

**Stáří:** Oligocén-časný miocén (zhruba 20-30 milionů let dle použitých metod) (Poinar 2010).

**Rostlinný původce:** *Hymenaea protera* (Leguminosae, Caesalpinioideae, Fabaceae) (Poinar 1991).

**Paleoekosystém:** vlhký tropický les obdobný dnešním neotropickým nížinným lesům (Penney 2010, fytotelmy i malé tůně (Poinar 2010).

Jantar z Dominikánské republiky představuje médium s výbornými vlastnostmi k uchování kvalitních inkluzí (Grimaldi a Engel 2005). Vyznačuje se širokou barevnou škálou (vč. zelených a modře fluoreskujících kusů). Škvoří, trásněnky ani kudlanky z tohoto naleziště známy nejsou, ač se na

daném území dnes vyskytují. Zato chvostnatky a střechatky se dochovaly pouze jako jantarové inkluze a na území Hispanioly dnes nežijí (Pérez-Gelabert 2008).

### **Etiopie**

**Stáří:** Miocén (Schmidt 2016, pers. comm.), dříve se však předpokládala křída.

**Rostlinný původce:** Dosud neznámý.

**Paleoekosystém:** Les kombinující nahosemenné rostliny s časnými krytosemennými a bohatou škálou hub, mechorostů a plavuní (Schmidt a kol. 2010).

Zatím málo prostudované naleziště ze svrchní křída, u nějž není stále znám rostlinný zdroj, ačkoliv se na daném místě vyskytovaly některé čeledi rostlin obvyklých produkcí jantaru na mnoha lokalitách (Cheirolepidaceae, Podocarpaceae). Dosud nebyli nalezeni ani opylovači potenciálních kvetoucích rostlin (Schmidt a kol. 2010).

### **Mexiko, Chiapas**

**Stáří:** Miocén (cca 20 milionů let) (Solórzano Kraemer 2007).

**Rostlinný původce:** *Hymenaea mexicana* (Leguminosae, Caesalpinioideae) (Poinar a Brown 2002) nebo *Hymenaea courbaril* (Solórzano Kraemer 2007).

**Paleoekosystém:** nížinný tropický les sousedící s mangrovovými oblastmi podobný lesům na pacifickém pobřeží jižního Mexika (Solórzano Kraemer 2007).

Mexický stát Chiapas ukrývá důležité kenozoické vrstvy jantaru. Pryskyřice, která byla potoky a řekami dopravena do moře, nemohla být v době styku s mořským prostředím ještě plně polymerovaná, jelikož se do jejího povrchu otiskly schránky mořských mlžů a plžů (Langenheim 1996). V průběhu zrání byla pravděpodobně ovlivněna vulkanickou činností (Bryant 1983), což negativně působilo na stupeň konzervace inkluzí. Mexický a dominikánský jantar prodělaly aspoň částečně společnou historii a lze si u nich všimnout nápadně podobného zastoupení fosilních živočichů (Solórzano Kraemer 2007).

### **Austrálie, Cape York**

**Stáří:** Třetihorní, pravděpodobně starší, než miocénní (Penney 2010).

**Rostlinný původce:** Podle nejnovějších studií Dipteroocarpaceae (Sonibare a kol. 2014).

**Paleoekosystém:** Horský deštný les, refugium lesa podobného Novoguinejskému (Penney 2010).

Jedno z velmi mála nalezišť jižní polokoule, konzervující navíc biotu biogeograficky jedinečné austrálské oblasti. Jantarové úložiště bylo na Cape York objeveno teprve před několika lety a ihned začalo být vědecky studováno. Výhoda austrálského jantaru tkví ve faktu, že není ve velké míře využíván pro šperkařské účely. Zvláštní je, že u nalezených kusů se často objevuje modrá fluorescence (Penney 2010). V hrubých rysech se chemicky podobá baltskému jantaru, v detailech se ale liší (Colchester a kol. 2006). Toto naleziště není v Austrálii jediné. Quinney a kol. (2015) podali zprávu o novém objevu jantaru z jižní Austrálie, předpokládaného stáří až 90 mln. let. Je to doposud nejjihnější lokalita výskytu jantaru na světě. Je spíše tmavé barvy a obsahuje organické inkluze.

## Študlov, Česká republika

Na území naší republiky se lze rovněž setkat s jantarem. Nejznámější lokalitou výskytu jantaru je Valchov poblíž Brna, dále Křížany, Nové Strašecí, Bílina v Čechách a Študlov v Bílých Karpatech. V žádném z českých jantarů se podle analýz (Havelcová a kol. 2014) nepotvrdila přítomnost kyseliny jantarové. U prvních třech lokalit je pravděpodobný stejný původ z období křídového cenomanu, u Študlova se předpokládá eocén. Společný botanický původ však není vyloučen. U této studie však byl pro některé lokality použit jen jediný vzorek, pročež výsledky výzkumu si žádají dalšího ověření. Jehlička a kol. (2004) uvádějí ještě další lokality z Čech i Moravy. Študlovský jantar je člověku znám přinejmenším od 50. let minulého století. Nalézá se ve flyšových eocénních vrstvách společně s černým uhlím, zraje nejspíš v poměrně velkých hloubkách a teplotách - narozdíl od baltského jantaru. Obvyklá je načervenalá až rudá nebo černá barva (Mátl a kol. 1999). Jantar po vybroušení údajně opaleskuje. Byly v něm nalezeny inkluze členovců (Mátl a kol. 1999 podle Ručky a Slámy 1997). Samotná pryskyřice pochází z listnatých stromů a je jistě mladší, než svrchnokřídová (Mátl a kol. 1999). Uváděné eocénní stáří pryskyřice je možné, neboť tehdy se oblast dnešních (Bílých) Karpat nacházela na okraji mělkého moře a nebyla vyvrásněna. Bylo by dobré v budoucnu potvrdit stáří pryskyřice a odhalit rostlinného producenta. I v tomto moravském jantaru lze však pozorovat inkluze hmyzu, např. štíhlopatý blanokřídlý hmyz rodu *Moravoscelio* (Platygastridae, Apocrita) (Nel a Prokop 2005) nebo tři nové druhy krátkorohých dvoukřídlých z čeledi Phoridae (hrbilkovití) (Prokop a Nel 2005).

### 3. Nové metody využívané při studiu jantaru a jeho inkluzí

Rychle se vyvíjející technické možnosti dnes vybízejí k aplikaci moderních metod v mnoha oborech. Oproti kompresním fosiliím, nemajícím příliš velký potenciál v poli nejnovějších postupů, slibují fosilní rostlinné pryskyřice nová možná hlediska výzkumu. Pokud si chceme vzorek podrobně prohlédnout, již ho není nutné poškozovat řezem, jako tomu bylo v dřívějších dobách. Jsou k dispozici moderní metody pozorování a chemické analýzy. Elektronovou mikroskopii, dnes již běžnou zobrazovací metodu, lze rovněž při zkoumání vzorků využít. V následujících odstavcích bude na několika příkladech uveden stručný přehled nejnovějších postupů, které přispěly k celkovému poznání bioty jantarových inkluzí.

Právě skenovací elektronová mikroskopie (SEM), resp. tzv. environmentální SEM byla v loňském roce využita při kontrole vzorku lišejníku *Alectoria succini* z baltského jantaru, určeného K. Mägdefrauem (1957). Po vizualizaci několika fragmentů údajné stélky byly patrné degradované buňky z jejich vnitřních vrstev, avšak buněčné vrstvy na rozhraní s okolní hmotou jantaru se zdály být porušené minimálně. Některé z buněk byly vyplněny krystalky pyritu. Je pozoruhodné, že pozorovaná struktura měla charakter spíše klasických rostlinných buněk (pravděpodobně kořenové části), nejednalo se tedy ani o buňky fotobionta, ani o houbové buňky a fosilie tak nemohla být označena za lišejník (Kaasalainen a kol. 2015). Na nedostatek mikrostrukturních analýz v minulém tisíciletí poukazuje také González a kol. (2009). Na vlastním pozorování dokládají, že metody schopné rozlišovat struktury v řádech několika mikrometrů, dnes již běžně dostupné, mohou rozřešit sporné nálezy inkluzí mikroorganismů. Vzorek španělského jantaru ze spodní křídvy vyšetřili pomocí dvou

různých metod SEM a byli tak schopni rozlišit 3D strukturu vláknitých houbových hyf a nově i potvrdit přítomnost kokobacilních bakterií. Ani transmisní elektronová mikroskopie nezůstává v tomto ohledu metodou bez potenciálu. Koller a kol. (2005) se rozhodli prověřit fosilní větvičku cypřišovitě rostliny z baltského jantaru. Bylo třeba provést ultratenké řezy rostlinnou tkání. Na výsledných fotografiích byly velmi dobře patrné některé vnitrobuněčné struktury, jako thylakoidy a lipoproteinové váčky – plastoglobuly – v chloroplastech, části endoplazmatického retikula, mitochondrie a Golgiho aparát. Řezy byly rovněž zkoumány pod fluorescenčním mikroskopem, silnou autofluorescencí vykazovala kutikula a pryskyřičný kanálek. Kombinace znaků ukazuje na možné přiřazení vzorku k recentnímu rodu *Glyptostrobus*.

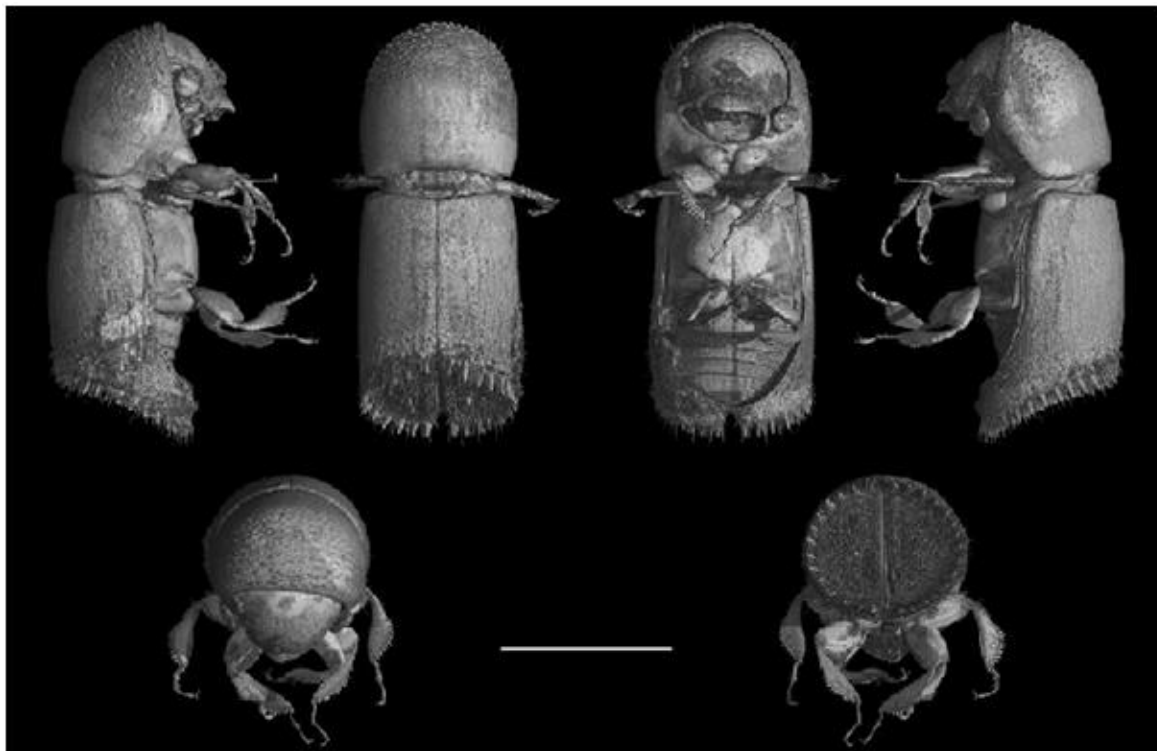
Také konfokální laserová skenovací mikroskopie (CLSM) nabízí excelentní možnosti ve zkoumání struktur inkluzí. Kirejtshuk a kol. (2014) vytvořili konfokálním mikroskopem fotografie brouků čeledi Sphindidae z libanonského jantaru. Tato metoda, jejíž výsledky jsou srovnatelné například s mikrotomografickými přístupy, stále není při analýze inkluzí příliš rozšířená, ačkoliv podle autorů článku nabízí hned několik výhod: poměrně nízkou cenu, neinvazivnost nebo malou časovou náročnost pro pozorovatele. Zásadní je zde použití média, na kterém je vzorek upevněn: zatímco autofluorescence epoxidových pryskyřic ruší signál mikroskopu a znemožňuje jeho pozorování, kanadský balzám se jeví jako ideální látka. V potaz se musí vzít i autofluorescence vzorku, zde nežádoucí. V tomto případě se s přispěním CLSM podařilo popsat novou podčeleď – Libanopsinae. Dalším zajímavým případem, kdy byla CLSM v kombinaci se SEM použita při vizualizaci jantarové inkluze, je nález pavoučí sítě z francouzského jantaru. Zde posloužila naopak autofluorescence ku prospěchu věci – recentní pavoučí sítě fluoreskují v podobném spektru. Pomocí zmíněných mikroskopických technik byly pak fragmenty sítě změřeny a vyfotografovány ve vysokém rozlišení, včetně šroubovitého zkroucení některých částí vláken (Saint Martin a kol. 2014).

Jednou z nejvyužívanějších metod při neinvazivním zkoumání inkluzí v posledních letech je tzv. „propagation phase-contrast X-ray synchrotron microphotography“ (PPC-SR $\mu$ CT), umožňující zobrazit nejen vnější, ale dokonce i vnitřní struktury objektu ve 3D. Výsledek připomíná fotografie z elektronového mikroskopu – černobílá škála a velmi vysoká rozlišovací schopnost (jednotka „voxelu“, který odpovídá prostorové verzi „pixelu“, může činit i 0,35 $\mu$ m). Nutnost poškodit zkoumaný vzorek byla vždy nepříjemným aspektem výzkumu jantarových fosilií. Objev a uplatnění této zobrazovací techniky by se dal v tomto ohledu označit za průlomový. Další nespornou výhodou je umožnění trojrozměrné projekce inkluze, která se nachází i ve zcela neprůhledné pryskyřici. Více než 350 inkluzí bylo takto objeveno ve francouzském jantaru z období spodní křídly, jehož struktura není průhledná (viz **obr. 8**) (Soriano a kol. 2010).

U brouků je často jedinou možností přesnějšího určení porovnání genitálních struktur. Perreau a Tafforeau (2011) popsali holotyp brouka ze skupiny Leiodidae, *Nemadus microtomographicus*. Autoři uplatnili možnost provést pomocí PPC-SR $\mu$ CT řezy vzorkem bez jeho poškození, přičemž se zdařilo vizualizovat i měkké tkáně, jako je zbytek mozku či svaly. Především však díky přesnému vyobrazení kopulačních orgánů byl druh popsán a porovnán s druhy příbuznými. PPC-SR $\mu$ CT patří k nejnadějnějším přístupům současné doby.

Sidorchuk (2015) navrhuje novou metodu ke studiu velmi malých inkluzí (pod 1mm) klasickou mikroskopií. Tyto vzorky je často třeba sledovat alespoň ze šesti stran, a proto je nutné

obrousit pryskyřici do tvaru podobného krychli či kvádru a inkluzi přitom nepoškodit. Postup sestává z ošetření epoxidovou pryskyřicí, broušení a závěrečného leštění, čímž se vzorek optimalizuje k pozorování světelným mikroskopem. Autorka dosahuje velmi dobrých výsledků při pozorování a určování fosilních roztočů.



**Obr. 8** – 3D rekonstrukce brouka z podčeledi Scolytinae (kůrovci) pomocí PPC-SR $\mu$ CT. Měřítko 1mm, Soriano a kol. (2010)

Diskutovanou otázkou byla v minulých desetiletích možnost získat z jantarových inkluzí fosilní DNA. Pokud by se toto povedlo alespoň u několika fosilií, získali bychom neocenitelný materiál ke studiu a k porovnávání s DNA současných druhů. Přítomnost DNA v buňkách fosilních organismů se však ukázala značně problematickou. DNA v takovýchto vzorcích není stabilní. Snadno degraduje vlivem vody, kyslíku a dalších faktorů (Veiga-Crespo a kol. 2003). Rogers a kol. (1999) se pokusili nasimulovat vliv rostlinné pryskyřice na strukturu DNA za různých podmínek (rychlé vs. Pomalé teplotní změny, vliv vody atd.). Pro pokus byly využity segmenty plodnic hub *Coprinus*, *Piptoporus* a *Tremiscus*, pryskyřice byla získána z douglasky tisolisté (*Pseudotsuga menziesii*). Vždy se projevilo alespoň nějaké poškození DNA. Při vystavení pryskyřice s obsahem DNA vodě (simulace mořského prostředí) se již poškodila či pozměnila nadpoloviční většina (60%) nukleotidů. Z pokusů vyplynul negativní vliv dlouhého a pomalého vysychání pryskyřice oproti relativně malému poškození (do 3.8%) v případě, že je pryskyřice vystavena pouze slunečnímu záření a polymeruje rychle. Výzkumy se tedy týkaly čerstvé rostlinné pryskyřice. Negativní vliv vody na tkáň v již fosilizované pryskyřici se nepředpokládá vzhledem k omezené schopnosti vody pronikat strukturou jantaru. Samotná pryskyřice nemá na strukturu DNA významnější vliv. Austin a kol. (1997) upozorňují, že do té doby ani jeden nález fosilní jantarové DNA nebyl zopakován a podložen nezávislou opětovnou izolací. Proto se pokusili izolovat DNA včely *Proplebeia dominicana*, ze které se pokusili DNA získat Cano a kol (1992a). Zároveň byly analýze podrobeny i další vzorky, kopálová inkluze včely *Trigona* a

dva rody dipterního hmyzu, *Megaselia* a *Puliciphora* z dominikánského jantaru. Ani v jednom případě se však nepodařilo amplifikovat DNA, která by prokazatelně patřila inkluzi a která by byla porovnatelná s dalšími vzorky.

Brzy byl odhalen další velký problém při amplifikaci fosilní DNA, kterým je kontaminace deoxyribonukleovou kyselinou moderních organismů. Roselló (2013) provedl reanalýzu genové sekvence *rbcL*, zhodnocené autory Veiga-Crespo a kol. (2008) jako fragment DNA jantarodárného stromu *Hymena protera*, zdroje dominikánského jantaru. Reanalýza nepotvrdila výsledky z r. 2008, naopak se ukázalo, že dříve zkoumaná DNA patřila všeobecně známému modelovému druhu brukvovité rostliny, huseníčku *Arabidopsis thaliana*. Produkce fosilních pryskyřic huseníčkem se jeví jako málo pravděpodobná, stejně tak konzervace jeho DNA v jantaru; nejspíš tedy došlo ke kontaminaci v laboratoři.

Jantar by se na první pohled mohl zdát jako ideální médium ke studiu konzervované DNA vymřelých organismů. Zatím se však nálezy a izolace této makromolekuly nepotvrdily jako přesvědčivé.

Nejen inkluze, ale i jantar samotný je hoden analýz. Idczak a kol. (2015) uplatnili metodu tzv. pozitroniové sondy PALS (positron annihilation lifetime spectroscopy) pro studium nanostruktury fosilních pryskyřic (českého křídového valchovitu, eocenního baltského jantaru a dominikánského a bornejského jantaru z oligocénu/miocénu). Cílem bylo změřit porozitu jantaru. Všechny póry měřily do  $0,25\text{mm}^3$  a potvrdilo se, že porozita se s časem mění – koncentrace, stejně jako objem pórů, s časem klesá. Autoři navrhuje tuto metodu jako způsob klasifikace věku fosilních pryskyřic. Nejspíše by však bylo nutné kalibrovat metodu pro více vzorků a nalezišť, aby byla skutečně univerzálně použitelná. Objemy a koncentrace pórů nemusí záviset jen na věku fosilní pryskyřice, ale např. i na mechanismech vzniku, zdrojové rostlině apod.

Tručič a kol. (2014) zhodnotili různé přístupy k nedestruktivní analýze vzorků baltského a rumunského jantaru. Infračervená spektroskopie nedovede sama o sobě přesně rozlišovat mezi jantary z různých oblastí. Jeví se tedy jako nutné skombinovat tuto metodu s dalšími, jako jsou „Fourier transform infrared“ (FTIR) spektroskopie, SEM či „X-ray photoelectron spectroscopy“ (XPS). Ke studii bylo použito pět různých vzorků evropského jantaru s různými chemickými i optickými vlastnostmi. Pomocí FTIR lze zjistit chemické vazby mezi uhlíkem, vodíkem a kyslíkem v jantaru a na základě výsledků pak porovnat např. stupeň degradace, hydrolyzy esterů, působení teplot a v konečném důsledku u paleoklimatické podmínky. Micro-Raman analýza odhalí vlastnosti jednotlivých vazeb, které se rovněž liší mezi nalezišti. Díky XPS analýze bylo zkoumáno zastoupení prvků vyskytujících se na povrchu pryskyřic. Baltský jantar se od rumunského lišil povrchovým zastoupením síry. Kromě C, O, N a S obsahoval mladší, rumunský jantar, také větší obsah Al, Ca, K a Fe ve stopovém zastoupení. Dokud nebude těmito metodami prozkoumáno více vzorků, nelze provést zobecnění pozorovaných údajů, avšak jak sami autoři podotýkají, komplementární použití více analytických metod může značně zpřesnit výsledky práce.

Na závěr této kapitoly lze zmínit velmi pozoruhodný ekologický experiment Solórzano Kraemer a kol. (2010), jehož cílem bylo porovnat biodiverzitu členovců z jantarových inkluzí s moderními typy pastí. Na dvou lokalitách v Mexiku bylo v 7 různých typech pastí za jedno suché a jedno deštivé období nasbíráno kolem 50000 jedinců členovců. V obou případech byly nejhojnější

zastoupenou skupinou Diptera (45–49 % celkového počtu jedinců členovců), po nich Hymenoptera (16 % a 11 % zastoupení), Coleoptera (okolo 9,5%) a Collembola (6,4 a 8,7 % zastoupení). Následovali Acari, Lepidoptera, Auchenorrhyncha, Araneae a další skupiny. Jako past s nejpodobnějším složením biodiverzity, jakou se vyznačuje jantar, se málo překvapivě osvědčila lepová past, po ní pak smýkání pomocí entomologické sítě. Autoři uvádějí, že podobnost diverzity inkluzí jantaru s výsledky smýkání může být dána i relativně malým počtem členovců polapených touto technikou. V rámci jednotlivých skupin členovců se ale situace liší, jmenovitě pro skupinu Diptera se osvědčily Malaiseho pasti, u pavouků nebylo možné určit jednoznačně nejpodobnější výsledky. Zajímavé jsou i porovnání ekologických skupin členovců. Snad nejpodobnější jantaru se v tomto ohledu jevila past Malaiseho (v obou případech téměř 90 % zastoupen létající hmyz, cca 11 % apterní hmyz, pod 1 % edafonu atd...). Jantar se ale zdá být komplexní biologickou pastí. Lepová past mu zůstává nadále nejpodobnější. Z výsledných údajů by vyplývalo, že miocénní společenstva bývala na diverzitu Arthropoda vyšší, než dnes, což ovšem může být způsobeno tím, že miocénní mexický jantar vznikl v průběhu tisíciletí, zatímco tento pokus byl uskutečněn v rámci jednoho roku a jednoznačné závěry nemohou být zatím vyneseny.

#### 4. Inkluze

Jako inkluze označujeme veškerý alogenní materiál v jantaru. Pochopitelně největší význam mají inkluze organického původu.

##### 4.1 Jednobuněčné organismy

Jednobuněční mohou v některých případech zastupovat většinu popsáných inkluzí z některých nalezišť, tak jako v případě křídového jantaru z lokality Schliersee, Německo (Schmidt a Schäfer 2005). Přehled mikroorganismů popsáných z jantaru poskytli např. González a kol. (2009). V nedávné době, díky pokroku analytických technik, došlo k dalším objevům jednobuněčných inkluzí. Příkladem může být objev bakterie podobné rodu *Borrelia*, nazvané příznačně *Palaeoborrelia*, z dominikánských vzorků. Spirochety se nacházely v hemocélu larválního stádia klíštěte *Ambylomma* (Poinar 2014). V celku hojně se v jantaru nacházejí testátní améby (polyfyletická skupina jednobuněčných organismů s pevnou schránkou). Dva rody, *Centropyxis* a *Leptochlamys* (Amoebozoa, Tubulinea), byly popsány z francouzského jantaru svrchního albu (stáří 100 milionů let) (Schmidt a kol. 2010). Tyto dva druhy se vzezřením odlišují od většiny nalezených fosilních i současných testátních améb a představují výjimku v jinak morfologicky málo variabilní, a nutno zopakovat polyfyletické skupině. Girard a Adl (2011) si také povšimli morfologické stáze a pro účely jejího potvrzení uvedli ve svém článku obsáhlý seznam mnoha dosud popsáných bakterií, hub, améb a řas nalezených v jantaru. Do třetice se morfologickou neměnností zabývá González a kol. (2008) na příkladu Euglenozoa (Excavata), řasy *Chlamydomonas* (pláštěnka – Chlorophyceae, Archaeplastida), nebo *Ciliophora* (nálevníci – Alveolata). Škaloud a kol. (2011) naopak morfologickou „zamrzlost“ popírají a vysvětlují ji obrovským množstvím forem protistních organismů, u kterých čas od času konvergentně vznikají podobné struktury. Na vlastních měřeních potvrzují, že jednobuněčné organismy jsou obvykle v reakci na stres schopny extrémně rychlých morfologických změn. Je navíc nutné vzít v úvahu předpoklad, že organismy podobné dnes žijícím budou spíše určeny a popsány, než takové, které se značně odlišují.

I přes dlouhé soupisy porovnání nezpochybnitelných podobností některých fosilních a recentních jednobuněčných stále existuje velké množství takových inkluzí, které ke dnešním druhům přirovnat nelze. A v neposlední řadě: o naprosté většině druhů protistních organismů z mezozoika či kenozoika se již nikdy nedozvíme, neboť jen některé měly vhodné předpoklady k fosilizaci. Ani dnes nám obrovské množství jednobuněčných není vůbec známo. V rámci skupiny Amoebozoa jsou nejnápadnějšími organismy hlenky. Ač vzácně, i ty fosilizovaly (doposud 3 známé evidence, všechny z baltského jantaru). Nejnovějším záznamem je sporokarp (makroskopická kolonie améboidních buněk nesoucí pohlavně vzniklé spory) hlenky *Protophysarum phloigeneum* (Dörfeldt a Schmidt 2006). Saint Martin a kol. (2015) upozorňují na nález mořských rozsivek (dnes skupina Stramenopila) recentního rodu *Corethron* z francouzského jantaru pozdní křídly z Vendée. Do pryskyřice se mohly dostat buďto při přílivu, nebo v době, kdy ještě čerstvá stékala ze stromů do okolních mělkých vod.

Doložených objevů mikroorganismů z fosilních pryskyřic stále přibývá a jejich určování se zpřesňuje. Jak makrofosílie, tak i „protista“ nám mohou poskytnout důležité paleoekologické a paleoklimatologické údaje. Girard a kol. (2011) nabádají k ostražitosti při určování zejména takových protistních organismů, které postrádají schránky a buněčné stěny, neboť anorganické inkluze mohou vzhledem velmi připomínat např. některé nálevníky, což je časté v případě francouzského jantaru z Charentes.

## 4.2 Rostliny

Rostlinné makroinkluze nenalzáme v jantaru podobně často a v podobné diverzitě, jako členovce. Vzorky s pletivý cévnatých rostlin jsou poměrně vzácné, neboť tyto rostliny mají jen malou šanci být zachyceny do čerstvé pryskyřice. Pylová zrna lze však nacházet pravidelně, občasný je výskyt semen nebo trichomů. Větší šance k fosilizaci v pryskyřici mají epifyti jantarodárných dřevin. Foliozní játrovky lze díky snadno rozpoznatelné stélce v jantaru determinovat pouhým okem. V minulých letech bylo z jantaru určeno hned několik játrovek, a to z čeledi Lejeuneaceae (Mexiko, miocén) (Heinrichs a kol. 2015), Frullaniaceae (střední křída, Myanmar, stále existující rod *Frullania*) (Heinrichs a kol. 2012), nebo Geocalyceaceae (eocénní baltský jantar, opět recentní rod) (Heinrichs a kol. 2015). I mechy mají vhodné predispozice k fosilizaci. Hedenäs a kol (2014) přezkoumali vzorky barmského jantaru s inkluzemi mechů rodu *Vetiplanaxis*, u nichž navrhli zařazení do čeledi Hypnodendrales. Zdůrazňují naleziště v Myanmaru jako jedno z nejdůležitějších pro rekonstrukci flory mechorostů v křídovém období. V rámci eocénního baltského ložiska byla předloni zkoumána syninkluze společenstva mechorostů. Podle všeho se jednalo o nárost na borce stromu v jeho přízemní části, vč. recentního rodu *Rhizomnium* (měřík) (Heinrichs a kol. 2014). Jediný hlevík z jantarového fosilního záznamu, známý z dominikánského jantaru, byl přeuračen jako část květu rostliny z čeledi Fabaceae (Schmidt a kol. 2010). V rámci cévnatých rostlin jsou například pro baltský jantar charakteristické tzv. stelátní trichomy (Penney 2010), což jsou předpokládané trichomy listové pokožky a květních pupenů rodu *Quercus* (dub), a vyskytují se ve více než polovině baltských vzorků s inkluzemi. Studie Clarka a Dalyho (2010) potvrdily příslušnost trichomů do čeledi Fagaceae a rovněž odlišnost těchto trichomů od vizuálně podobných z mexického jantaru. Velkým překvapením byl objev prvních fosilních pastí masožravé rostliny morfologicky velmi podobných tentakulím rostlin



z čeledi Roridulaceae či spíše přímo rodu *Roridula* (Sadowski a kol. 2015). Neméně zajímavá je miocenní dominikánská inkluze včely obalené pylem, jenž s velkou pravděpodobností patří orchidejím (podčeleď Goodyerinae – smrkovníkové). Vzhledem k extrémně malému množství fosilních nálezů orchidejí je každá stopa v rekonstrukci fylogeneze této unikátní skupiny klíčová. Autoři odhadli radiaci orchidejí na dobu krátce po masové křídové extinkci (Ramírez a kol. 2007).

Rostlinné inkluze jsou pravděpodobně přítomné ve fosilních pryskyřicích častěji, než je známo, avšak málokdy jsou jejich struktury natolik morfologicky variabilní, že lze inkluzi určit, navíc bez možnosti izolovat DNA.

### 4.3 Houby a lišejníky

Houby (Fungi) vytvářejí obvykle měkké, rychle degradující a kolabující struktury, které mají k fosilizaci poměrně špatné předpoklady. Vegetativní stádia hub bývají tvořena tenkými a obtížně rozlišitelnými vlákny bez specifických útvarů, což podstatně ztěžuje identifikaci fosilií. Bazální skupiny hub, které postrádají mechanicky odolnější části, jsou v jantarovém fosilním záznamu extrémně vzácné a sporné. Ale ani při nálezu fruktifikujících částí se mnohdy nepodaří vzorek blíže zařadit. Až u dvou nejpokročilejších sesterských taxonů hub, čili u monofyla Dikarya zahrnující Ascomycota (vřeckovýtrusné) a Basidiomycota (stopkovýtrusné) houby, nacházíme v jantaru spolehlivé fosilní doklady.

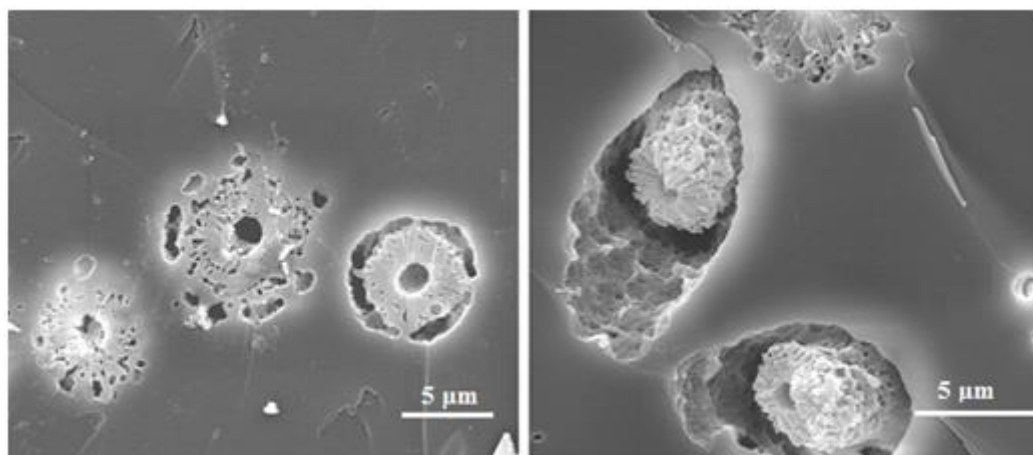
Houby z oddělení Glomeromycota tvoří nejstarší známou – arbuskulární mykorhizní symbiózu, přítomnou dnes u většiny rostlinných druhů. Unikátní nález glomeromycety staré cca 100 milionů let z francouzského jantaru uveřejnili Adl a kol. (2011). Ve vzorku byly přítomné chlamydospory, avšak nebylo možné s jistotou tvrdit, zda se skutečně jednalo o mykorhizní symbiózu.

Jedním z dnes již obecně známých nálezů fosilních hub je rod *Aspergillus* (kropidlák – Eurotiales, Eurotiomycetes, Pezizomycotina) z baltského jantaru. Mycelium druhu *Aspergillus collemcolorum* hustě porůstalo tělo chvostoskoka a vytvářelo na něm konidie, a to i po překrytí vrstvou tekuté pryskyřice (Dörfeldt a Schmidt 2006). Rod *Aspergillus* byl však v jantaru nalezen poprvé už v r. 1988 (Thomas a Poinar 1988). Další pozorovanou askomycetou je kvasinka *Geotrichum* (Saccharomycetales, Saccharomycotina). Mycelium netvořilo dceřiné buňky pučením, zato se v pryskyřici vyskytovalo mnoho arthrokonidií (Rikkinen a Poinar 2000). Kettunen a kol. (2015) se rozhodli přezkoumat jeden z nejstarších nálezů houby v jantaru, anamorfní rod kvasinky *Torula* popsaný známým německým botanikem Robertem Casparym, jehož údaj zůstával do té doby přehlížen. Vzhledem k tomu, že znaky viditelné na inkluzi neodpovídají dnešnímu rodu *Torula*, byla fosilie popsána jako nový rod *Casparyotorula*. Předpokládá se, že houba rostla epifyticky na stromech baltského jantarového naleziště. Pro nedostatek znaků se jí však nepovedlo blíže zařadit. Zajímavou skupinou askomycet jsou tzv. „soothy moulds“, česky překládané jako „sazovité plísně“ nebo „černě“, vázané na rostlinné exsudáty a na cukry bohaté výměšky hmyzu. Vytvářejí černé povlaky na površích listů a na borce, samotnou rostlinu však nepoškozují. V rámci jednoho kompaktního povlaku lze rozeznat společenstvo až osmi různých druhů černí (Mueller a kol. 2004). Ve většině případů jde o houby z řádu Capnodiales (Dothideomycetes, Pezizomycotina), avšak černě lze charakterizovat spíše jako ekologickou, než taxonomickou skupinu. Rikkinen a kol. (2003) přezkoumali inkluzi z baltského

jantaru, původně určenou jako vláknitá sinice rodu *Rosaria*. Po přeurčení vyšlo najevo, že se jedná o hyfy houby a druh byl popsán jako *Metacapnodium succinum* (Capnodiales, Dothideomycetes, Pezizomycotina). V souvislosti se současnými druhy tohoto rodu se zdá, že taxon prodělal jen minimální evoluční morfologické změny. Přehled osmi různých nálezů černí ze sedmi světových nalezišť poskytli Schmidt a kol. (2014).

Ucelený přehled většiny dosud nalezených fosilních askomycet včetně důsledků pro fylogenetické studie lze nalézt ve článku Beimforde a kol. (2014).

Některé houby jsou však schopné rostlinnou pryskyřici využít jako substrát. Ve fosilním záznamu se takových případů objevuje několik. Askomyceta *Chaenothecopsis* (recentní čeleď Mycolaliciaceae, Eurotiomycetes), jejíž zástupce lze nalézt okolo pryskyřičných výronů jehličnatých stromů, byla v jantaru pozorována v mnoha životních stádiích, což dokazuje schopnost houby pronikat amorfní strukturou pryskyřice. Spory houby nejspíše vyklíčily na již ztvrdlé pryskyřici, načež byla houba v různých stádiích vývoje zalita pryskyřicí čerstvou. K průniku pryskyřicí mohl pomoci štávelan vápenatý (Rikkinen a Pionar 2000). Schopnost hub využívat ke svému růstu látku, která primárně slouží rostlinám právě jako antipatogenní hmota, ukazuje na nesmírnou trofickou přizpůsobivost této skupiny. Speranza a kol. (2015) narazili na další příklad růstu mycelia v pryskyřici (viz **obr. 9**) Na některých španělských vzorcích byla patrná povrchová vrstva, cortex, různé tloušťky a vždy mléčně hnědě zakalená. Dle kombinace různých analýz se skutečně jedná o invaze houbových struktur, které v některých případech prorostly celý fragment jantaru, jenž byl produkován především kořenovým systémem rostliny.



**Obr. 9** – na obou mikrofotografiích ze skenovacího elektronového mikroskopu lze vidět degradované hyfy prorůstající pryskyřicí. Kolem samotných degradujících vláken mycelia se vytvořily prázdné prostory. V pravé části je patrná také degradovaná pryskyřice v okolí hyfy. Cytoplasma buněk se soustřeďovala v nevyplněném vnitřním prostoru. Podle Speranza a kol. (2015).

V rámci basidiomycet rovněž pomalu přibývají objevené inkluze ve fosilních pryskyřicích. Pro příklad lupenatá houba navržená jako nový druh *Aureofungus yaniguanensis* (Hibbet a kol. 2003). Spory nebylo možné pozorovat pod dostatečným zvětšením, klobouk fruktifikující plodnice měřil cca 3mm v průměru. Houba byla popsána z dominikánského jantaru, stejně jako většina z nepříliš četných nálezů stopkovýtrusných hub. Další dvě basidiomycety byly v dominikánském jantaru popsány v r. 1997, a to *Archaeomarasmius legetti* a *Protomycena electra* (obě Basidiomycota: Agaricales, Tricholomataceae). Velikostně se nálezy pohybovaly opět ve škále několika milimetrů.

*Archaeomarasmius* se nejspíše živil saprotrofně na dřevinách čeledi Cupressaceae a mohl by být příbuzný recentním rodům *Marasmius* (špička), *Marasmiellus* (špička), *Collybia* (penízovka) či *Mycena* (helmovka). U rodu *Protomyцена* se v inkluzi nedochovaly výtrusy, dobře patrné morfologické znaky odpovídají rodům *Mycena* nebo *Marasmius* (Hibbet a kol. 1997). I takto ojedinělé nálezy mohou zásadním způsobem pomoci při rozluštění evolučních vztahů mezi stopkovýtusnými houbami, jejichž tradiční systém založený na morfologii plodnic byl v nedávné době znatelně pozměněn molekulárními daty.

Poinar (2014) determinoval dva zástupce čeledi Nidulariaceae (hnízdovkovité), a to *Nidula baltica* z baltského a *Cyathus dominicanus* z dominikánského jantaru. Jedná se o morfologicky specializovanou čeleď hub, u níž by se dala předpokládat krátká evoluční historie. Nálezy potvrzují existenci této skupiny již v paleogénu (před cca 50 miliony let). Opět se jednalo o saprotrofní druhy rostoucí mimo jiné na dřevě jantarotvorných rostlin.

Vzorek barmského jantaru ze spodní křídly (cca 100 milionů let) skvěle dokládá rozvinuté hyperparazitické vztahy. Klobouk basidiomycety *Paleoagaracites antiquus* (Agaricales, Basidiomycota) je pokryt myceliem *Mycetophagites atrebora* (Hypocreales-masenkotvaré, Sordariomycetes, Ascomycota), která je navíc parazitována druhem *Entropezites patricii* (Hypocreales, Sordariomycetes, Ascomycota). *Mycetophagites* se jeví jako nekrotrofní parazit, stejně tak i *Entropezites* (Poinar a Buckley 2007). Minimálně stejně zajímavý je dost možná nejstarší doklad parazitismu živočicha houbou. Druh *Paleoophiocordyceps coccophagus* (Hypocreales, Pezizomycotina, Ascomycota) parazitující na červci ze skupiny Albicoccidae byl nalezen v barmském jantaru z rané křídly. Houba se nápadně podobala recentnímu rodu *Hirsutella*. Autoři článku publikovali rekonstrukci strategií skupiny *Hypocreales*, přičemž se jako původní jeví saprotrofie a vazba na rostlinný materiál, avšak ještě v juře se vyvinula parazitická interakce s živočichy, vyskytující se u většiny dnešních druhů terminálních skupin (Sung a kol. 2008). Mezi houby s asociací ke hmyzu patří také obligátní ektoparazitická skupina *Laboulbeniales* (roztřepenkotvaré - Laboulbeniomycetes, Ascomycota). Rossi a kol. (2005) našli v baltském jantaru stopkoočkovitou mouchu *Prospyracephala succini* napadenou myceliem houby přiřazené k žijícímu rodu *Stigmatomyces*. Jedná se o první nález svého druhu.

Mezi široké spektrum potravních strategií hub patří i predace. Pro lapání kořisti si několik desítek druhů hub vyvinulo speciální hyfové pasti, do kterých zachytávají Nematoda a další organismy malých rozměrů. Schmidt a kol. (2008) představili 100 milionů let starý nález karnivorní houby *Palaeoanellus dimorphus* zařazené jen zhruba mezi anamorfní askomycety. Tato houba pravidelně tvoří kvasinková stádia, čímž se liší od všech dnešních známých karnivorních druhů hub. Je to tedy další doklad toho, že adaptace k predaci živočichů se u hub vyvinula mnohokrát nezávisle. Houby jsou ekologicky významné také jako zdroj potravy. V etiopském miocénním a francouzském křídlovém jantaru byly zpozorovány fekální pelety s obsahem spor, konidií a hyf. Z etiopského jantaru byla přítomná houba popsána jako nový druh *Palaeoocurvularia variabilis* (Dothideales, Dothideomycetidae, Ascomycota), zatímco ve francouzských vzorcích se nacházela basidiomyceta ze skupiny tvořící chorošovitě plodnice (Hymenochaetales, Agaricomycetidae, Basidiomycota). Určit původce fekálních peletů však není snadné. Mohlo se jednat o fungivorní brouky či jejich larvy,

Psocoptera (pisivky), motýly ze skupiny Micropterygidae, nebo dokonce Thysanoptera (třásněnky) (Schmidt a kol. 2010).

Jedním z unikátních fosilních dokladů ektomykorhizy je inkluze v indickém eocenním jantaru. Houbový symbiont byl přibližně zařazen k anamorfním vřeckovýtrusným, rostlina k čeledi jantarodárných dipterokarpů. Tato symbióza mohla hrát v biogeografickém rozšíření Dipterocarpaceae klíčovou roli (Schmidt a kol. 2011).

Velmi cenné jsou ojedinělé, ač dost možná často přehlížené fosilie lišejníků. Bohužel ne vždy se povede potvrdit, že se ve vzorku skutečně nachází jejich stélka. Kaasalainen a kol. (2015) přezkoumali výš uvedený údajný nález lišejníku *Alectoria succini* určený Mägdefrauem (1957). Autoři zjistili, že se pravděpodobně nejedná o keříčkovitou provazovitou stélku lišejníku, ale o degradované části rostliny (pravděpodobně kořene). Byly však prověřeny vzorky paleogenního jantaru z Bitterfeldu a v nich objeveny daleko spolehlivější zástupci čeledi Parmeliaceae, do které patří i rod *Alectoria* (vousatec). Pro determinaci dvou inkluzí byly navrženy právě rody *Alectoria*, nebo příbuzný *Oropogon* a *Sulcaria*. Askospory, které by pomohly rozklíčovat podrobnější fylogenetické vztahy, se dohledat nepodařilo. Dalším nálezem fosilního lišejníku je tropický epixylický rod *Phyllospora* (Lecanorales, Ascomycota) z dominikánského jantaru. Stélka lišejníku byla ve vzorku dobře zachovaná a bylo možné pozorovat i fotobionta – jednobuněčnou zelenou řasu (pravděpodobně Chlorellales, Trebouxiophyceae) (Rikkinen a Poinar 2007). Stejní autoři popsali také druh *Anzia electra* (Parmeliaceae, Lecanorales) z cca 40 milionů let starého vzorku baltského jantaru. Tento rod lišejníků s lupenitou stélkou dnes vykazuje podobné areálové vlastnosti, jako rody *Magnolia*, *Ginkgo* nebo *Metasequoia*, čili dnešní areál rodu je pravděpodobně reliktní (Rikkinen a Poinar 2002).

V neposlední řadě jsou z baltského jantaru známy dvě inkluze lišejníků přiřaditelné do blízkosti rodů *Calicium* (Caliciaceae, Teloschistales) a *Chaenotheca* (Coniocybaceae, Lecanorales). Obecně se na fosilních lišejnících ukazuje jejich evoluční konzervovanost a reliktnost jejich dnešních areálů (Rikkinen 2003).

#### 4.4 „Bezobratlí“ živočichové (vyjma kmene Arthropoda)

Velké množství bezobratlých živočichů je primárně vázáno na vodu, takže je v jantaru nalézáme jen výjimečně. Nebudeme-li prozatím brát v potaz skupinu Arthropoda, mohou překvapit tyto nálezy: pijavenka rodu *Habrotrocha* Bryce, 1910 (Rotifera, dominikánský jantar) (Waggoner a Poinar 1993), rhabdocélní ploštěnka *Palaeosoma* Poinar, 2003 (Turbellaria, baltský jantar) (Poinar 2003), drápkovec (Onychophora, baltský jantar) (Poinar 1996), či hlístice *Heydnius* parazitující v těle mravence *Prenolepis* Mayr, 1861 (Mermithida, baltská jantar) (Poinar 2002). Málokdo se však specializuje na skupiny nesnadno dohledatelné ve fosilních pryskyřicích, a tak je většina popisů nově nalezených inkluzí bezobratlých živočichů spíše náhodná a nesystematická a některá podstatná data nám mohou stále unikat. Následující odstavce budou patřit již pouze nejlépe fosilně doloženým skupinám členovců.

#### 4.5 Arthropoda (vyjma skupiny Hexapoda)

Záznam členovců (a to i poté, co vyloučíme hmyz) ve fosilním záznamu je relativně hojný. Serrano-Sánchez a kol. (2015) popsali z miocénního mexického jantaru faunu členovců typickou pro estuarinní společenstva či mangrovové porosty. Byli nalezeni členovci ze skupin Amphipoda, Copepoda, Isopoda, Ostracoda i Tanaidacea. Mexický jantar z provincie Chiapas obsahuje vyšší poměr ostatních skupin taxonu Pancrustacea oproti hmyzu, čímž je unikátní. Dokonce byli nalezeni i krabi ze skupiny Grapsoidea. Také z období křídly existují nálezy korýšů. V barmském jantaru byl objeven živočich ze skupiny suchozemských stejnooáčů (Oniscidea), přesněji dobře dochované tělo samice druhu *Myanmariscus deboiseae* Broly, Maillet & Ross, 2015. Jde pravděpodobně o nejstarší známý nález suchozemského korýše (období cenomanu, stáří cca 100 milionů let) (Broly a kol. 2015). I zde tedy platí, že každá fosilie tohoto druhu může být zásadní pro náhled na historický vývoj důležité skupiny. Mimo taxon Pancrustacea (a jeho vnitřní skupinu Hexapoda, která bude rozvedena níže), však velký počet inkluzí tvoří další dvě skupiny členovců: pavoukovci (Arachnida) a stonožkovci (Myriapoda). Např. pavoučí vlákno je sice strukturou snadno přehlédnutelnou, přesto v jantaru pozorovanou (jak již bylo uvedeno v kapitole „Nové analytické techniky“ na příkladu z francouzské pozdní křídly) (Saint Martin a kol. 2014). Překvapivým nálezem z barmského ložiska je blíže neurčený zástupce řádu Solifugae (Dunlop a kol. 2015). Solifugy dnes přežívají v aridním prostředí, navzdory tomu tento jedinec musel s největší pravděpodobností obývat biotop vlhkého lesa. Pokud by tropický les byl původním domovem solifug, bylo by možné, že některé jejich druhy preferují lesní prostředí i dnes, avšak nebyly dosud objeveny. Naopak štíři z jantaru známí jsou a zároveň se často stávají předmětem padělaných šperků. Z posledních let byl uveden např. hodnotný popis asi 1,75 cm dlouhého miocénního štíra *Tityus apozonalli* Riquelme, Villegas, & González, 2015 z Mexika. V inkluzi lze bezpečně rozpoznat pedipalpy i telson a přiřadit tak fosilního štíra k tomuto hojnému recentnímu rodu. Pozoruhodné je, že ačkoliv rod *Tityus* Koch, 1836 vykazuje neotropické rozšíření a v minulosti se v Mexiku vyskytoval, dnes se zde již nenachází, patrně vlivem geologické minulosti dané oblasti (Riquelme a kol. 2015). Roztoči představují důležitou skupinu organismů kvůli své velikosti často přehlížených. Ze zásadních prací z posledních let uveďme inkluze čtyř roztočů z dolomitského jantaru, výjimečného svým stářím: cca 230 milionů let (carn, trias) (Sidorchuk a kol. 2013). Jde o jedny z nejstarších jantarových inkluzí vůbec a nejstarší inkluze členovců z jantaru. Morfologie roztočů zaujme např. pouze dvěma páry končetin (dobře viditelné např. u *Triasacarus fedelei* Lindquist & Grimaldi, 2012). Další dva roztoči – *Minyacarus aderces* Sidorchuk & Lindquist, 2014 a *Cheirolepidoptus dolomiticus* & Lindquist, 2014 – pocházejí ze syninkluzy. Potravu všech čtyř zástupců (vč. rodu *Ampezzo* Lindquist & Grimaldi, 2012) tvořily převážně rostlinné roztoky. V práci lze dohledat detailní popis morfologických struktur i návrh ekologických strategií těchto roztočů. Dunlop a kol. (2013) pozorovali na dvou dospělých tesaříkovitých brouků z baltského jantaru roztoče ze skupiny Mesostigmata (čmelíkovci), jinak v jantaru extrémně vzácné, a to ze skupin Mycrogyniina, Uropodina a Ascidae. Roztoči z taxonu Uropodina obklopovali bázi končetin prvního z brouků, patrně za účelem forézy. Ostatní se v inkluzi mohli vyskytnout náhodou díky asociaci s rozkládajícím se dřevem, jež původně tvořilo potravní zdroj obou popsáných tesaříkovitých brouků. Jinou pozoruhodností je baltská inkluze dvou pářících se roztočů druhu *Glaesacarus rhombeus* Koch & Berendt, 1854 (Astigmatina). Páření zde kontrolovala samice, což nebývá obvyklé (Sidorchuk a Klimov 2011). V rámci skupiny Myriapoda vyberme za příklad francouzskou svrchnokřídovou

(cenoman) stonožku *Buziniphilus antiquus* Edgecombe, Minelli & Bonato, 2009 ze skupiny Geophilomorpha. Dobře patrná jsou zejména tykadla a hlavová část živočicha (Edgecombe a kol. 2009).

#### 4.5 Hmyz

Hmyz tvoří podstatný podíl dosud popsáných inkluzí z fosilních pryskyřic. Tato živočišná skupina osídlila téměř všechny typy prostředí, což přičteno k relativně odolné tělesné stavbě a chitinizovanému exoskeletu umožňuje účinnou fosilizaci. Známý jsou jak fosílie bazálních skupin, např. *Zygentoma* (šupinušky, stáří Albian, naleziště Myanmar; Mendes a Poinar 2008), tak zástupci skupin korunových, např. sociální včela (stáří Burdigalian-raný miocén, dominikánský jantar; Greco a kol. 2011). V baltském jantaru byli také nalezeni strašilkovci- např. *Adicophasma grylloblattoides* (Arillo a Engel 2006). Taxon Mantophasmatodea byl popsán pro vědu relativně nedávno (Klass a kol. 2002), a to právě díky exemplářům z baltského jantaru. Inkluzí hmyzu existuje nepřeborné množství, proto se omezme na několik význačných prací z nedávné doby.

V rámci bazálních skupin byly nalezeny rovněž Archaeognatha (chvostnatky) z baltské oblasti (Hädicke a kol. 2014). Právě v baltském jantaru byly uchovány dva exempláře chvostnatek, z nichž samičí jedinec měl na zadečku strukturu označenou autory za ovipozitor. Kompozice a struktura ovipozitoru sestávala ze čtyř valv a vzdáleně připomínala cerky, avšak i přes skvělou zachovalost fosílie nebylo možné kladélko nebo jeho části jednoznačně homologizovat s jinými tělními přívesky ani s kladélky ostatních skupin členovců. Pozoruhodný je také fenomén péče o potomstvo. Nejstarší známý doklad rodičovské péče byl uveřejněn v loňském roce. Wang a kol. (2015) potvrdili u červce rodu *Wathondara* Simon et al., 2015 přítomnost vaječných váčků na těle dospělé, což jsou útvary vyskytující se i u recentních zástupců Coccoidea. Péče o potomstvo mohla v mezozoiku usnadnit radiaci červců. Za pozornost stojí i veškeré poznatky o ekologii hmyzu, které lze výzkumem tohoto typu fosilizace získávat snáze, než za pomoci např. kompresních fosilií. Solórzano Kraemer a kol. (2015) popsali několik fosilií ploštic z Francie (Charentes, alb/cenoman) jako semiakvatické či akvatické druhy, které pravděpodobně osídlily brakické vody. Autoři uvádějí, že 4 ze 12 druhů příslušné čeledi Mesoveliidae v dnešní době obývají mořskou hladinu. Kolonizace vod se u ploštic navíc ukazuje jako relativně stará strategie. Z prakticky stejného geologického období, avšak z území Myanmaru, je popsána vodoměrka *Burmametra macrocarinata* (Huang a kol. 2015).

S netradičním tématem práce přišli Vršanský a kol. (2013). Za pomoci mikrotomografie dospěli k hypotéze, že se švábi vymřelé skupiny Blattulidae ze spodní křídy (Libanon) mohli živit dinosaurůmi exkrementy a zastupovat tak úlohu dnešních brouků a dvoukřídých. Tomu nasvědčují oválné kousky dřeva nalezené poblíž řitního otvoru fosílie, které byly nejspíš natráveny endosymbiotickou houbou ve střevech hmyzu. Právě endosymbiotické mikroorganismy mohli švábi získávat požíváním exkrementů vymřelých ještěřů. Ekologicky neobvyklé chování charakterizuje skupinu Berothidae v rámci síťokřídých. Předpokládá se, že u některých zástupců této čeledi se po několika svlecích u larvy redukuje stavba a larva přechází k termitofilnímu životu, produkuje termití feromony a živí se jedinci v jejich společenstvech, často druhově specificky. Jelikož Berothidae jsou starší, než termiti, uvažuje se o vzniku této asociace v průběhu křídy. V baltském eocénním jantaru byly nalezeny čtyři larvy této skupiny, z nichž dvě vykazovaly znaky termitofilní strategie (Wedmann a

kol. 2013). Také známá skupina Chrysopoidea (zlatoočky) zaujme ojedinělými doklady ekologie larev: alokryptické mimeze. Cca 120 milionů let stará fosilie ze severního Španělska se sice dochovala ve fragmentované podobě, autoři práce se však pokusili rekonstruovat její původní vzezření (viz **obr. 10**). Larvě z dorsální strany těla vyrůstala soustava větvených kutikulárních výběžků, do kterých se mohl zachytávat cizorodý materiál (v tomto případě trichomy kapradin) a maskovat tak jedince. Podobná mimeze je popsána i u larev dnešních zlatooček (Pérez-de la Fuente a kol. 2012).



**Obr. 10** – rekonstrukce larvy zlatoočky (Neuroptera: Chrysopidae) podle Pérez de la Fuente a kol. (2012), autorem rekonstrukce je J.A. Peñas

Klíčovým vztahem pro evoluci rostlin je vztah s opylovačem. Peñalver a kol. (2015) navrhli dvoukřídlý hmyz z čeledi Zhangsolvidae, kterou charakterizuje protažený sosák, jako možné opylovače křídových nahosemenných. Podstatné je, že na těle cca 100 milionů let staré fosilie ze Španělska ulpívala pylová zrna nahosemenné rostliny rodu *Exesipollenites* Balme, 1957. Dalšími kandidáty na opylovače nahosemenných jsou Mecoptera (srpice), avšak ty zatím nebyly pozorovány v inkluzi společně s pylem. Nedávno byla nalezena dosud jediná známá exuvie kukly Chironomidae (pakomárovitých) (Andersen a kol. 2015). Dobře dochovaná svlečka tvořila inkluzi v eocénním jantaru z Ukrajiny. Morfologické znaky ukazují na podčeleď Orthoclaadiinae.

Engel (2014) popsal z miocénního mexického jantaru včelu rodu *Eulanema* Engel, 2014 z tribu Euglossini. Bohužel se stále nedaří určit počátek opylovacího vztahu s orchidejemi. V rámci Hymenoptera jsou dalším vděčným objektem studia mravenci. Perkovsky (2011) popisuje syninkluzy mravenců *Prenolepis* Mayr, 1861 a mšic *Germaraphis* Heie, 1967 z baltského a ukrajinského jantaru a usuzuje na známý fakultativní vztah, který přetrval dodnes. Mravenci *Prenolepis* se vyznačují aktivitou při nižších teplotách – (1-26)°C.

Pozoruhodných inkluzí hmyzu existuje nepřeborný počet a pouze zlomek lze uvést v této práci.

#### 4.7 Obratlovci

Inkluze vertebratního původu bývají vzácné a nečastěji dochází k jejich napodobování a prodeji. Pro zajímavost je možné uvést, že častým objektem podvrhů bývají ještěrky. Snad nejstarší „pravou“ ještěrkou z fosilní pryskyřice zůstává *Baabdasaurus xenurus* (Arnold a kol. 2002) (libanonský jantar, spodní křída, 120 milionů let). Dle morfologických znaků dovedlo zvíře šplhat po strmých povrchích, vč. borky stromů (Arnold a kol. 2002). Ne vždy se ale zdaří identifikovat nižší taxon, např. v případě útržku kůže šupinatého plaza z francouzského jantaru z období albu (Perrichot a Néraudeau 2005). Patrné byly pouze nespecifické kusy svlečené pokožky, náležící buď ještěrce, nebo hadovi. Často se nálezy omezují pouze na tělní pokrvy. Thomas a kol. (2014) ověřovali nedestruktivními metodami (konfokální Ramanova spektroskopie) přítomnost barviv v šesti vzorcích drobných per (střední křída až miocén). Podařilo se potvrdit dochování melaninu, nikoliv však karotenoidů, které již pravděpodobně degradovaly. U několika vzorků odpovídala ultrastruktura per moderním rodům ptáků: *Coragyps* (kondor) Le Maout, 1853; *Tringa* Linnaeus 1758 (vodouš) a *Corvus* Linnaeus 1758 (vrána). Vcelku nenápadnými se mohou jevit inkluze per z Francie (svrchní křída), které skýtají dost možná klíčový prvek v evoluci peří: již je členěno na osten a větve a působí zploštěle, což může být v evoluci velký krok k vytvoření dnešního typu pera vhodného k letu (Perrichot a kol. 2008). Nutno podotknout, že ještě podstatnější by byly fosilie z období jury. McKellar a kol. (2011) uvádějí pak důležité nálezy per z pozdní křídly (Kanada, campan) (viz **obr.11**). Na celkem jedenácti perech lze pozorovat nejružnější přechodové struktury: různé délky a tloušťky větví, základy paprsků, výrazné tmavé pigmenty. Potvrzuje se tak role křídového období jako doby, kdy koexistovalo mnoho různých typů tělních pokrývů založených na opeření. Posledním ze zde uvedených nálezů tělního pokrývku jsou dva savčí chlupy z francouzského jantaru svrchní křídly. Na jejich povrchu jsou patrné příčné linie, stejně jako na chlupcích savců známých z dneška. Taxonomické zařazení živočicha, jemuž chlupy náležely, zatím není možné (Vullo a kol. 2010). Jedinečnou inkluzí je velký fragment skořápky ptačího vejce z dominikánského jantaru, náležící podle všeho čeledi Trochilidae (kolibříkovití) (Poinar a kol. 2007).



**Obr. 11** – opeření křídového plaza (ptáka) z pozdní křídly, naleziště Grassy Lake, Kanada. Převzato z McKellar a kol. (2011).



## 5. Závěr:

Inkluze fosilních pryskyřic představují nenahraditelný zdroj informací o organismech a jejich interakcích od křídy (či ještě dříve) až do dnešních dob. Každé nově nalezené úložiště má potenciál poskytnout zásadní údaje pro období svého vzniku. Přestože odkrytí nových jantarových ložisek by nebylo ani dnes překvapivou událostí, je třeba si uvědomit, že se po celém světě stále nachází velké množství nezpracovaných a nepřezkoumaných uskladněných vzorků. Jantar je i přes svůj klíčový význam pro poznání evoluční historie a biogeografie organismů často přehlížen. Přitom potenciál získání údajů je zde značný a dalo by se mluvit o několika tzv. tafonomických oknech, zejména v případě jantaru baltského, dominikánského nebo barmského. Jantar poskytuje vědcům údaje o výskytu hmyzu vázaného na dřeviny, sociálního hmyzu, pavouků, roztočů, epifytických rostlin, rostlinných diaspor a saprotrofních i parazitických hub; v neposlední řadě také o vztazích mezi organismy a jejich životě (mimeze, ovipozice, vztah predátor-kořist, parazitace, foréza (Poinar 2010), mykorhizní symbioza (Adl a kol. 2011), trofická symbioza mravenců se mšicemi (Perkovsky 2011), hnízdění (Poinar a kol. 2007), tělní pokryvy a podobně.

Inkluze mikroorganismů mohou představovat obrovské rezervy, neboť se stále těší jen minimálnímu zájmu a často u nich narážíme na limity zobrazovacích a analytických metod, např. bez DNA nejsme schopni mikroinkluzi přesněji zařadit a bez patřičných přístrojů ani zobrazit v dostatečném zvětšení. Inkluze obratlovců nebo jejich částí se většinou omezují na těla ještěřů či tělní pokryvy.

Nesmírně důležité je uvědomit si u konkrétních nálezů časový kontext v kombinaci s biogeografickými aspekty. Jantarové fosílie mohou být při správném odhadu stáří cennými kalibračními body pro fylogenetické rekonstrukce. U hmyzu a některých dalších skupin členovců často narážíme na fenomén „The oldest known“ neboli „nejstarší známý“. Hmyzí rody či čeledi často přetrvávají mezi jednotlivými epochami a jejich zástupce známe v jantaru ve větším počtu. Proto se jeví jako důležité nalézt vždy nejstarší známý exemplář rodu či čeledi a určit, kdy přibližně se skupina ve fosilním záznamu objevila či naopak který zástupce byl nalezen jako poslední v případě pozdější extinkce. U hmyzu jsou pak především pozoruhodné nejrůznější interakce a symbiosy jak v rámci druhu, tak mezidruhově.

V posledních letech se závratným tempem posunul vývoj mikroskopických zobrazovacích technik, díky nimž jsme dnes schopni vytvářet podrobné 3D modely inkluzí, stejně tak jako virtuální řezy bez nutnosti mechanicky narušit vzorek. To je obrovský pokrok oproti minulým desetiletím. Je možné podrobně prozkoumat i vzácné vzorky. Nepříjemným faktem prozatím zůstává vysoká cena přístrojů a příslušenství. Bohužel jen malé procento nově aplikovaných metod zobrazování a chemické analýzy se hodí k výzkumu fosilních pryskyřic a jejich inkluzí, neboť mnoho z nich pracuje s hydratovanými materiály. Oproti dřívějším pokusům se nejeví nadějný výzkum fosilní DNA. Zde totiž existuje problém nenávratného poškození DNA, a také kontaminací.

Jistě by bylo přínosné se pokusit komplexněji, než je uvedeno v této práci, zabírat původními ekosystémy jantarodárných lesů a jejich geografickou polohou v rámci neustále se pohybujících kontinentálních desek. Podle paleogeografických animací a map lze přibližně vysledovat historickou

lokaci nalezišť. Snad u všech si můžeme všimnout polohy při pobřeží, dokonce i u triasového jantaru z Dolomit rekonstruované mapy jasně ukazují na blízkost moře.

S velkou tolerancí by se člověk mohl pokusit predikovat další dosud neobjevené lokality výskytu jantaru. Zatímco v křídě se nám známé oblasti jantarových lesů omezovaly na střed Evropy a blízký východ, tou dobou náležící k Africe, v eocénu už přibývají naleziště na všech kontinentech kromě Jižní Ameriky. Otázkou zůstává, jaké množství fosilních pryskyřic je člověkem neodhaleno. Naprostá většina dnes známých lokalit leží a i v minulosti ležela na severní polokouli, což může být dáno např. vyšší členitostí pobřeží, vyšším podílem pevniny na severní polokouli nebo historickým vývojem biogeografie jantarodárných stromů. Rovněž je možné, že jde o artefakt – obecně lepších údajů o územích severní polokoule. V dnešní době již produkce pryskyřic zdaleka není tak rozšířená. Pryskyřici ve větším množství produkuje např. strom rodu kopaiva (*Copaifera*), původce kopálů z Jižní Ameriky a zejména západního pobřeží Afriky. Aby se inkluze současné bioty zachovaly v pryskyřici vznikající v současnosti, musely by kopaivy vyrůstat v okolí zamokřených půd. Pryskyřice, jež se včas nedostane do anoxického prostředí, po čase degraduje.

## Použitá literatura

(sekundární citace jsou označeny hvězdičkou)

- Antropov A.V., Belokobylskij S.A., Compton S.G., Dlussky G.M., Khalaim A.I., Kolyada V.A., Kozlov M.A., Perfilieva K.S., Rasnitsyn A.P. (2014): The wasps, bees and ants (Insecta: Vespida=Hymenoptera) from the Insect Limestone (Late Eocene) of the Isle of Wight, UK. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* **104**: 335-446
- Adl S., Girard V., Breton G., Lak M., Maharning A., Mills A., Perrichot V., Trionnaire M., Vullo R., Néraudeau D. (2011): Reconstructing the soil food web of a 100 million-year-old forest: The case of the mid-Cretaceous fossils in the amber of Charentes (SW France). *Soil biology & Biochemistry* **43**: 726-735
- Andersen T., Baranov V., Goral T., Langton P., Perkovsky E., Sykes D. (2015): First record of a Chironomidae pupa in amber. *Geobios* **48**: 281-286
- Aquilina L., Girard V., Henin O., Beuhnik-Le Coz M., Vilbert D., Perrichot V., Néraudeau D. (2013): Amber inorganic geochemistry: New insights into the environmental processes in a Cretaceous forest of France. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **369**: 220-227
- Arilla A., Engel M. (2006): Rock Crawlers in Baltic Amber (Notoptera: Mantophasmatodea). *American museum novitates* **3539**: 1-10
- Arnold E.N., Azar D., Ineich I., Nel A. (2002): The oldest reptile in amber: a 120 million year old lizard from Lebanon. *Journal of Zoology* **258**: 7-10
- Austin J.J., Ross A.J., Smith A.B., Fortey R.A., Thomas R.H. (1997): Problems of reproducibility – does geologically ancient DNA survive in amber – preserved insects? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **264**: 467-474
- Beimforde C., Feldberg K., Nylinder S., Rikkinen J., Tuovila H., Dorfelt H., Gube M., Jackson D.J., Reitner J., Seyfullah L.J., Schmidt A.R. (2014): Estimating the Phanerozoic history of the Ascomycota lineages: Combining fossil and molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **78**: 386-398
- Berner R.A., Landis G.P. (1988): Gas-bubbles in fossil amber as possible indicators of the major gas-composition of ancient air. *Science* **239**: 1406-1409
- Bertrand O., Montarges-Pelletier, E., Mansuy-Huault, L., Losson B., Faure, P., Michels, R., Pernot A., Arnaud, F., (2013): A possible terrigenous origin for perylene based on a sedimentary record of a pond (Lorraine, France). *Organic Geochemistry* **58**: 69-77
- Biscula C., Nascimbene P.C., Elkin L., Grimaldi D.A. (2012): Variation in the deterioration of fossil resins and implications for the conservation of fossils in amber. *American Museum Novitates* **3734**: 1-19

- Brasier M., Cotton L., Yenney I. (2009): First report of amber with spider webs and microbial inclusions from the earliest Cretaceous (c. 140 Ma) of Hastings, Sussex. *Journal of the Geological Society, London* **166**: 989-997
- Bray P.S., Anderson K.B. (2008): The nature and fate of natural resins in the geosphere XIII: a probable pinacous resin from the early Cretaceous (Barremian), Isle of Wight. *Geochemical Transactions* **9**: 3-5
- Bray P.S., Anderson K.B. (2009): Identification of Carboniferous (320 Million Years Old) Class Ic Amber. *Science* **326**: 132-134
- Broly P., Maillet S., Ross A.J. (2015): The first terrestrial isopod (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) from Cretaceous Burmese amber of Myanmar. *Cretaceous Research* **55**: 220-228
- Bryant D.D. (1983): A recently discovered amber source near Totolapa, Chiapas, Mexico. *American Antiquity* **48**: 354-357
- Cano, R. J., Poinar, H. & Poinar G. O. Jr. (1992a): Isolation and partial characterisation of DNA from the bee *Proplebeia dominicana* (Apidae: Hymenoptera) in 25±40 million year old amber. *Medical Science Research* **20**: 249-251
- Cerling T. E. (1989): Does the gas content of amber reveal the composition of palaeoatmospheres? *Nature* **339**: 695-696
- Clark N.D.L., Daly C.J. (2010): Using confocal laser scanning microscopy to image trichome inclusions in amber. *Journal of Paleontological Techniques* **8**: 1-7
- Cohen K.M., Finney S.C., Gibbard P.L., Fan J.-X. (2013; updated): The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes* **36**: 199-204
- Colchester D.M., Webb G., Emseis P. (2006): Amber-like fossil resin from north Queensland. *Australian Gemmol* **22**, 378-385
- Cox R.E., Yamamoto S., Otto A., Simoneit B.R.T. (2007) : Oxygenated di- and tricyclic diterpenoids of southern hemisphere conifers. *Biochemical Systematics and Ecology* **35**: 342-362
- Cruikshank, R.D., Ko, K. (2003). Geology of an amber locality in the Hukawng Valley, northern Myanmar. *Journal of Asian Earth Sciences*. **21**: 441–455.
- Czechowski F, Simoneit B.R.T, Sachanbinski M, Chojcan J, Wolowiec S. (1996): Physiochemical structural characterization of ambers from deposits in Poland. *Applied Geochemistry* **11**: 811-834
- Česká stratigrafická komise. Stratigrafická tabulka. [online]. © 2012 [cit. 2016-04-04]. Dostupné z: [http://www.geology.cz/stratigraphy/tabulka/CZ-CHRONOSTRAT\\_2012.pdf](http://www.geology.cz/stratigraphy/tabulka/CZ-CHRONOSTRAT_2012.pdf)
- Delclòs X., Arillo A. Peñalver E., Barrón E., Soriano C., López Del Valle R., Bernárdez E., Corral C., Ortuño V.M. (2007): Fossiliferous amber deposits from the Cretaceous (Albian) of Spain. *Comptes Rendus Palevol* **6**: 135-149
- Dörfeldt H., Schmidt A.R.(2006): An archaic slime mould in baltic amber. *Palaeontology* **49**, 1013-1017
- Dörfeldt H., Schmidt A.R. (2005): A fossil *Aspergillus* from Baltic amber. *Mycological Research* **109**: 956-960
- Dunlop J.A., Bird T.L., Brookhart J.O., Bechly G. (2015): A camel spider from Cretaceous Burmese amber. *Cretaceous Research* **56**: 265-273
- Dunlop J.A., Kotschán J., Zwanzing M. (2013): Fossil mesostigmatid mites (Mesostigmata: Gamasina, Microgyniina, Uropodina), associated with longhorn beetles (Coleoptera: Cerambycidae) in Baltic amber. *Naturwissenschaften* **100**:337-344
- Dutta S, Mallick M, Kumar K, Mann U, Greenwood P. (2011): Terpenoid composition and botanical affinity of cretaceous resins from India and Myanmar. *International Journal of Coal Geology* **85**: 49-55
- Dutta S., Saxena R., Singh H. (2014): Exceptional preservation of angiosperm markees in Miocene and Eocene ambers. *Geology* **42**:155-158
- Dvořáková Radka (2012): Jantarová komnata – po stopách zmizelé unikátní umělecké památky. Plzeň, bakalářská práce. Západočeská univerzita v Plzni, fakulta pedagogická, katedra historie.
- Edgecombe G.D., Minelli A., Bonato L. (2009): A geophilomorph centipede (Chilopoda) from La Buzinie amber (Late Cretaceous, Cenomanian), SW France. *Geodiversitas*: **31**: 29-39
- Engel M.S. (2014): An orchid bee of the genus *Eulanema* in early Miocene Mexican amber (Hymenoptera: Apidae). *Novitates Paleontologicae* **7**:1-15
- Franceschi, D., De Ploeg G (2003): Origin of the amber from the Sparnacian facies (lower Eocene) of the Paris Basin: the wood of the producing tree. *Geodiversitas* **25**: 633-647

- Gianolla P., Ragazzi E., Roghi G. (1998): Upper triassic amber from the Dolomites (Northern Italy). A paleoclimatic indicator? *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* **104**:381-390
- Girard V., Adl S. (2011): Amber microfossils: On the validity of species concept. *Comptes Rendus Palevol* **10**: 189-200
- Girard V., Néraudeau D., Adl S.M., Breton G. (2011): *European Journal of Protistology* **47**: 59-66
- \* Goepfert H.R., Berendt G.C. (1845): Der Bernstein und die in ihm befindlichen Pflanzenreste der Vorwelt. In: Berendt G.C. (1845). *Die in Bernstein befindlichen, organischen Reste der Vorwelt*, Vol. I. In comission der Nicolaischen buchhandlung
- Gold D., Hazen B., Miller W.G. (1999): Colloidal and polymeric nature of fossil amber. *Organic Geochemistry* **30**: 971-983
- González A.M., Wierchos J., Gutiérrez J.C., Alonso J., Ascaso C. (2008): Morphological stasis of Protists in Lower Cretaceous Amber. *Protist* **159**: 251-257
- González A.M., Wierchos J., Gutiérrez J.C., Alonso J., Ascaso C. (2009): Microbial Cretaceous park: biodiversity of microbial fossils entrapped in amber. *Naturwissenschaften* **96**: 551-564
- Greco M.K., Welz P.M., Siegrist M., Ferguson S.J., Gallmann P., Roubik D.W., Engel M.S. (2011): Description of an ancient social bee trapped in amber using diagnostic radioentomology. *Insectes Sociaux* **58**: 487-494
- Grešl Tomáš (2013): Dějiny a současnost pokusů v elektrostátice, bakalářská práce. Plzeň, bakalářská práce. Západočeská univerzita v Plzni, fakulta pedagogická, katedra matematiky, 40p.
- Grimaldi D.A. (1996): *Amber: window to the past*. American Museum of Natural History, New York 216p.
- Grimaldi D., Case G.R. (1995): A feather in amber from the Upper Cretaceous of New Jersey. *American Museum Novitates* **3126**: 1-6
- Grimaldi David a Engel Michael S. (2005) : *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press 772p.
- Grimaldi, D.A., Engel, M.S. & Nascimbene, P.C. 2002. Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): Its rediscovery, biotic diversity, and paleontological significance. *American Museum Novitates*, **3361**: 1–71.
- \*Grimaldi, D.A., Shedrinsky, A., Wampler, T.P., (2000): A remarkable deposit of fossiliferous amber from the Upper Cretaceous (Turonian) of New Jersey. In: Grimaldi, D.A. (2000), *Studies of Amber with Particular Reference to the Cretaceous of New Jersey*. Backhuys Publishers, Leiden, 498p.
- Hädicke Ch.W., Höring M.K., Haug J.T., Haug C. (2014): New data on fossil Archaeognatha from Baltic amber and the origin of the insect ovipositor. *Palaeodiversity* **7**: 167-183
- Havelcová M., Sýkorová I., Mach K., Dvořák Z. (2014): Organic geochemistry of fossil resins from the Czech Republic. *Procedia Earth and Planetary Science* **10**: 303-312
- Hedenäs L., Heinrichs J., Schmidt A.R. (2014): Bryophytes of the Burmese amber forest: Amending and expanding the circumscription of the Cretaceous moss genus *Vetiplanaxis*. *Review of Palaeobotany and Palynology* **209**: 1-10
- Heinrichs J., Schmidt A.R., Verwimp A.S., Gröhn C., Renner M.A.M. (2015): The leafy liverwort *Notoscyphus balticus* sp. nov. (Jungermanniales) in Eocene Baltic amber. *Review of Palaeobotany and Palynology* **217**: 39-44
- Heinrichs J., Hedenäs L., Schäfer-Verwimp A., Feldberg K., Schmidt A.R. (2014): An in situ preserved moss community in Eocene Baltic amber. *Review of Palaeobotany and Palynology* **210**:113-118
- Heinrichs J., Kettunen E., Ee Lee G., Marzano G., Pócs T., Ragazzi E., Renner M.A., Rikkinen J., Sass-Gyarmati A., Verwimp A.S., Scheben A., Solórzano Kreamer M., Svojtka M., Schmidt A.R. (2015): Lejeuneaceae (Marchantiophyta) from a species-rich taphocenosis in Miocene Mexican amber, with a review of liverworts fossilised in amber. *Review of Palaeobotany and Palynology* **221**: 59-70
- Heinrichs J., Reiner-Drehwald M.E., Feldberg K., Konrat M.v., Hentschel J., Váňa J., Grimaldi D.A., Nascimbene P.C., Schmidt A.R. (2012): The leafy liverwort *Frullania* (Jungermanniopsida) in the Cretaceous amber forest of Myanmar. *Review of Palaeobotany and Palynology* **169**: 21-28
- Hibbett D.S., Binder M., Wang Z. (2003): Another fossil agaric from Dominican amber. *Mycologia* **95**: 685-687
- Hibbet D.S., Grimaldi D., Donoghue M.J. (1997): Fossil mushrooms from miocene and cretaceous ambers and the evolution of Homobasidiomycetes. *American Journal of Botany* **84**: 981-981

- Hoffeins C., Hoffeins H.W (2003): Untersuchungen über die Häufigkeit von Inklusionen in Baltischem und Bitterfelder Bernstein (Tertiär, Eozän) aus unselektierten Aufsammlungen unter besonderer Berücksichtigung der Ordnung Diptera. *Studia Dipterologica* **10**: 381-392
- Hollick A. (1905): The occurrence and origin of amber in the eastern United States. *The American Naturalist* **39**: 137-145
- Hopfenberg (1988): Is the air in amber ancient? *Science* **241**: 717
- Huang D., Garrouste R., Azar D., Engel M.S., Nel A. (2015): The fourth Mesozoic water measurer discovered in mid-Cretaceous Burmese amber (Heteroptera: Hydrometridae: Hydrometrinae). *Cretaceous Research* **52**: 118-126
- Chekryzkov I., Nechaev V.P., Kononov V. (2014): Blue-fluorescing amber from Cenozoic lignite, eastern Sikhote-Alin, Far East Russia: Preliminary results. *International Journal of Coal Geology* **132**: 6-12
- Christopher R.A. (1979): Normapolles and triporate pollen assemblages from the Raritan and Magothy formations (Upper Cretaceous) of New Jersey. *Palynology* **3**: 73-121
- Idczak R., Sachanbiński M., Chojcan J., Konieczny R. (2015): Nanostructure of Amber observed by positronium probes. *Acta Physica Polonica* **128**, 64-66
- Insole A.N., Hutt S. (1994): The palaeoecology of the dinosaurs of the Wessex Formation (Wealden Group, Early Cretaceous), Isle of Wight, Southern England. *Zoological Journal of the Linnean Society* **112**: 197-215
- Jehlička J., Villar S.E.J., Edwards H.G.M. (2004): Fourier transform Raman spectra of Czech and Moravian fossil resins from freshwater sediments. *Journal of Raman Spectroscopy* **35**: 761-767
- Kaasalainen U., Heinrichs J., Krings M., Myllys L., Grabenhorst H., Rikkinen J., Schmidt A.R. (2015): Alectorioid Morphologies in Paleogene Lichens: New Evidence and Re-Evaluation of the Fossil *Alectoria succini* Mägdefrau. *Public Library of Science* **10**, e0129526
- Kaddumi H.F. (2005): *Amber of Jordan, the oldest prehistoric insects in fossil resin*. Eternal River Museum of Natural History, 2007, 298p.
- Kettunen E., Grabenhorst H., Grohn C., Dörfelt H., Sadowski E.-M. (2015): The enigmatic hyphomycete *Torula* sensu Caspary revisited. *Review of Palaeobotany and Palynology* **219**: 183-193
- Kirejtschuk G.K., Ccherverikov P.E., Azar D. (2014): Libanopsinae, new subfamily of the family Sphindidae (Coleoptera, Cucujoidea) from Lower Cretaceous Lebanese amber, with remarks on using confocal microscopy for the study of amber inclusions. *Cretaceous Research* **52**: 461-479
- Klass K.-D., Zompro O., Kristensen N.P., Adis J. (2002): Mantophasmatodea: A new insect order with extant members in the Afrotropics. *Science* **296**: 1456-1459
- Knight T.K., Bingham P.S., Grimaldi D.A., Anderson K., Lewis R.D., Savrda C.E. (2010): A new Upper Cretaceous (Santonian) amber deposit from the Eutaw Formation of eastern Alabama, USA. *Cretaceous Research* **31**: 85-93
- Koller B., Schmitt J. M., Tischendorf G. (2005): Cellular fine structures and histochemical reactions in the tissue of a cypress twig preserved in Baltic amber *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **272**: 121-126.
- \* Krumbiegel G. (2008): Die Eidechse im Bitterfelder Bernstein. In: Rascher J. ed. *Bitterfelder Bernstein versus baltischer Bernstein: Hypothesen, Fakten, Fragen* (2008), 167p.
- Kustatscher E., Konijnburg-van Cittert J.H.A. (2005): The Lanidian flora (Middle Triassic) of the Dolomites: Paleoenvironmental reconstructions and paleoclimatic considerations. *Geo.Alp* **2**: 31-35
- Lambert J.B., Santiago-Blay J.A., Wu Y., Levy A.J. (2014): Examination of amber and related materials by NMR spectroscopy. *Magnetic Resonance in Chemistry* **53**: 2-8
- Langenheim J.H. (1966): Botanical source of amber from Chiapas, Mexico. *Ciencia* **24**: 201-210
- Langenheim J.H. (1969): Amber: A botanical inquiry. Amber provides an evolutionary framework for interdisciplinary studies of resin secreting-plants. *Science*, **136**: 1157-1169
- Larsson S.G. (1978): *Baltic amber : a paleobiological study*. Scandinavian Science Press, 192p.
- Makesoud S., Azar D., Granier B., Gèze R. (2016): New data on the age of the Lower Cretaceous amber outcrops of Lebanon. *Palaeoworld*, in press
- Martínez-Delclòs X., Briggs D.E.G., Peñalver E. (2003): Taphonomy of insects in carbonates and amber. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **203** (2004): 19-64

- \* Ručka M., Sláma P. (1997): Nepoznaný drahý kámen retinit z Valašských Klobouk. In: Mátl V., Franců J., Boháček Z., Krejčí O. (1999): Výskyt jantaru na lokalitě Študlov. *Bulletin Mineralogicko Petrologického Oddělení Národního Muzea*. 7: 179-183
- McKellar R.C., Chatterton B.D.E., Wolfe A.P., Currie P.J. (2011): A diverse assemblage of late Cretaceous dinosaur and bird feathers from Canadian amber. *Science* **333**: 1619-1622
- Mendes L.F., Poinar G.O. (2008): A new fossil silverfish (Zygentoma: Insecta) in Mesozoic Burmese amber. *European Journal of Soil Biology* **44**: 491-494
- Moseyko A.G., Kirejtschuk A.G., Nel A. (2010): New genera and new species of leaf beetles (Coleoptera, Polyphaga, Chrysomelidae) from Lowermost Eocene amber. *Annales de la Société Entomologique de France* **46**: 116-123
- Mueller G.M., Bills G.F., Foster M.S. (2004): *Biodiversity of Fungi: Biodiversity and Monitoring Methods Elsevier*, pp: 271–302
- Nel A., De Ploëg G., Dejux G., Dutheil D., De Franceschi D., Gheerban E., Godinot M., Hervet S., Menier J.-J., Augé M., Bignot G., Cavagnetto C., Duffaud S., Gaudant J., Hua S., Jossang A., De Lapparent de Broin F., Pozzi F., Paicheler J.-P., Bouchet J.-C., Rage J.-C. (1999): Un gisement sparnacien exceptionnell à plantes, arthropodes et vertébrés (Éocène basal, MP7): Le Quesnoy (Oise, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **329**: 65-72
- Nel A., De Ploëg G., Menier J.J., Waller A. (2004a): The French ambers: a general conspectus and the Lowermost Eocene amber deposit of Le Quesnoy in the Paris Basin. *Geologica Acta* **2**: 3-8
- Nel A., Prokop J. (2005): New fossil Scelionidae (Insecta: Hymenoptera) in early Paleogene amber from eastern Moravia (Czech Republic) and northern France. *Polskie Pismo Entomologiczne* **74**: 339-347
- Nicholas Ch.J., Henwood A.A., Simpson M. (1993): A new discovery of early Cretaceous (Wealden) amber from the Isle of Wight. *Geological Magazine* **130**: 847-850
- Nissenbaum A., Horowitz A. (1992): The Levantine amber belt. *Journal of African Earth sciences* **14**: 295-300
- Nohra Y.A., Perrichot V., Jeanneau L., Le Pollès L., Azar D. (2015): Chemical characterization and botanical origin of French ambers. *Journal of Natural Products* **78**: 1284-1293
- Otto A., Wilde V. (2001): Sesqui-, Di-, and triterpenoids as chemosystematic markers in extant conifers - A review. *Botanical Review* **67**: 141-238
- Pastorelli G., Richter J., Shashoua Y. (2011): Photoageing of Baltic amber- influence of daylight radiation Behind Windows glass on surface colour and chemistry. *Polymer Degradation and Stability* **96**: 1996-2001
- Peñalver E., Arillo A., Pérez de-la Fuente R., Riccio M.L., Delclòs X., Barrón E., Grimaldi D.A. (2015): Long-proboscid flies as pollinators of Cretaceous Gymnosperms. *Current Biology* **25**: 1917-1923
- Peñalver E., Delclòs X., Soriano C. (2007): A new rich amber outcrop with palaeobiological inclusions in the Lower Cretaceous of Spain. *Cretaceous Research* **28**: 791-802
- Penney D. (2010): *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposit*. Siri Scientific Press Manchester, 304 p.
- Pereira R., Carvalho I.D., Simoneit B.R.T., Azevedo D.D. (2009): Molecular composition and chemosystematic aspects of Cretaceous amber from the Amazonas Araripe and Reconcavo basins, Brazil. *Organic Geochemistry* **40**: 863-875
- Pereira R., San Gil R. A. S., Carvalho I. S., Fernandes A. C. S., Azevedo A. (2011): Solid state <sup>13</sup>C NMR analysis of Brazilian Cretaceous Ambers. *Journal of the Brazilian Chemical Society* **22**: 92-97
- Pérez-de la Fuente R., Delclòs X., Peñalver E., Speranza M., Wierzchos J., Ascaso C., S.Emgel M. (2012): Early evolution and ecology of camouflage in insects. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* **109**: 21414-21419
- Pérez-Gelabert D.E. (2008): Arthropods of Hispaniola (Dominican Republic and Haiti): a checklist and bibliography. *Zootaxa* **1831**: 1-530
- Peris D., Delclòs X., Soriano C., Perrichot V. (2014): The earliest occurrence and remarkable status of the family Bostrichidae (Coleoptera: Polyphaga) in Cretaceous Charentes amber. *Paleontologica Electronica* **17**: 1-8
- Perkovsky (2011): Syninclusions of the Eocene winter ant *Prenolepis henschei* (Hymenoptera: Formicidae) and *Germaraphis* aphids (Hemiptera: Eriosomatidae) in the late Eocene Baltic and Rovno ambers: some

- implications. *Russian Entomological Journal* **20**: 303-313
- Perkovsky E.E., Rasnitsyn A.P., Vlaskin A. P., Taraschuk M.V. (2007): A comparative analysis of the Baltic and Rovno amber arthropod faunas: representative samples. *African Invertebrates* **48**: 229-245
- Perreau M., Tafforeau P. (2011): Virtual dissection using phase-contrast X-ray synchrotron microphotography: reducing the gap between fossils and extant species. *Systematic Entomology* **36**: 573-580
- Perrichot V., Lacau S., Néraudeau D., Nel A. (2008): Fossil evidence for the early and evolution. *Naturwissenschaften* **95**: 85-90
- Perrichot V., Marion L., Néraudeau D., Vullo R., Tafforeau P. (2008): The early evolution of feathers: fossil evidence from Cretaceous amber of France. *Proceedings of the Royal Society B* **275**: 1197-1202
- Perrichot V., Néraudeau D. (2005): Reptile skin in the Cretaceous amber of France. *Comptes Rendus Palevol* **4**: 47-51
- Perrichot V., Néraudeau D. (2012): Amber inorganic chemistry: New insights into the environmental processes in a Cretaceous forest of France *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **369**: 220-227
- Perrichot V., Néraudeau D., Azar D., Menier J.-J., Nel A. (2002): A new genus and species of fossil mole cricket in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime, SW France (Insecta: Orthoptera: gryllotalpidae). *Cretaceous Research* **23**: 307-314
- Poinar G. (2010): Palaeoecological perspectives in Dominican amber. *Annales de la Société entomologique de France (Nouvelle série)* **46** 23-52
- Poinar G. (2014): Bird's nest fungi (Nidulariales: Nidulariaceae) in Baltic and Dominican amber. *Fungal biology* **118**: 325-329
- Poinar G. (2014): Spirochete-like cells in a Dominican amber *Amblyomma* tick (Arachnida: Ixodidae). *Historical Biology* **27**: 565-570
- Poinar G., Brown A.E. (2002): *Hymenaea mexicana* sp nov (Leguminosae: Caesalpinioideae) from Mexican amber indicates Old World connections. *Botanical Journal of the Linnean Society* **139**: 125-132
- Poinar G. Jr. (1996): Fossil Velvet Worms in Baltic and Dominican amber: Onychophoran Evolution and Biogeography. *Science*, 1370-1370
- Poinar G. Jr. (2002): First fossil record of nematode parasitism of ants; a 40 million year tale. *Parasitology* **125**: 457-459
- Poinar G. Jr. (2003): A rhabdocoel turbellarian (Platyhelminthes, Typhloplanoida) in Baltic amber with a review of fossil and sub-fossil platyhelminths. *Invertebrate Biology* **122**: 308-312
- Poinar G. Jr., Poinar R. (1999): *The Amber Forest: A Reconstruction of a Vanished World*. Princeton University Press, 264p.
- Poinar G. Jr., Voisin C., Voisin F.-F. (2007c): Bird eggshell in dominical amber. *Palaeontology* **50**: 1381-1383
- Poinar G.O. (1991): *Hymenaea protera* sp.n. (Leguminosae, Caesalpinioideae) from Dominican amber has African affinities. *Experientia* **47**: 1075-1076
- Poinar G.O. Jr. (1992): *Life in amber*, Stanford University Press, California, 368p.
- Poinar G.O., Buckley R. (2007): Evidence of mycoparasitism and hypermycoparasitism in Early Cretaceous amber. *Mycological Research* **111**: 503-506
- Poinar, G.O. Jr., Lambert, J.B, Wu, Y. (2007c). Araucarian source of fossiliferous Burmese amber: spectroscopic and anatomical evidence. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, **1**: 449-455.
- Prokop J., Nel A. (2005): New scuttle flies from early Paleogene amber in eastern Moravia, Czech Republic (Diptera: Phoridae). *Studia dipterologica* **12**: 13-22
- Quinney A., Mays C., Stilwell J.D., Zelenitsky D.K., Therrien F. (2015): The range of bioinclusions and pseudoinclusions preserved in a new Turonian (~90 Ma) amber occurrence from Southern Australia. *Public Library of Science* **10** (5): e0121307
- Ragazzi E., Giaretta A., Perrichot V., Néraudeau D., Schmidt A., Rodhi G. (2009): Thermal analysis of Cretaceous ambers from southern France. *Geodiversitas*, **31**: 163-175
- Ramírez S., Gravendeel B., Singer R., Marshall C.R., Pierce N. (2007): Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. *Nature* **448**: 1042-1045
- Ries H., Kummel H.B., Knapp G.N. (1904): The clays and clay industry of New Jersey. *Geological Survey of*

- New Jersey*, Vol. 6. MacCrellish & Quigley, printers, 704p.
- Rikkinen J. (2003): Calicioid lichens from European Tertiary amber. *Mycologia* **96**: 1032-1036
- Rikkinen J., Dörfelt H., Schmidt A.R., Wunderlich J. (2003): Sooty moulds from European Tertiary amber, with notes on the systematic position of *Rosaria* ('Cyanobacteria'). *Mycological Research* **107**: 251-256
- Rikkinen J., Poinar G. (2000): A new species of resinicolous *Chaenothecopsis* (*Mycocaliciaceae*, *Ascomycota*) from 20 million year Bitterfeld amber, with remarks on the biology of resinicolous fungi. *Mycological Research* **104**: 7-15
- Rikkinen J., Poinar G. (2007): A new species of *Phyllospora* (Lecanorales, lichen-forming *Ascomycota*) from Dominican amber, with remarks on the fossil history of lichens *Journal of Experimental Botany* **59**: 1007-1011
- Rikkinen J., Poinar G. (2002): Fossilized *Anzia* (*Lecanorales*, lichen-forming *Ascomycota*) from European Tertiary amber. *Mycological research* **106**: 984-990
- Rikkinen J., Poinar G.O. jr.: Fossilised fungal mycelium from Tertiary Dominican amber. *Mycological research* **105**: 890-896
- Rikkinen J., Schmidt A. (2015): The enigmatic hyphomycete *Torula* sensu Caspary revisited. *Review of Palaeobotany and Palynology* **219**: 183-193
- Riquelme F., Villeegas-Guzmán G., González-Santillán E., Córdova-Tabares V., Francke O.F., Piedra-Jiménez D., Estrada-Ruiz E., Luna-Castro B. (2015): New Fossil Scorpion from the Chiapas Amber Lagerstätte. *Public Library of Science* **10**: e0133396.
- Rogers S.O., Langenegger K., Holdenrieder O. (1999): DNA Changes in Tissues Entrapped in Plant Resins (the Precursors of Amber). *Naturwissenschaften* **87**: 70-75
- Roghi G., Ragazzi E., Gianolla P (2006): Triassic amber of the Southern Alps (Italy). *Palaios* **21**:143-154
- Roselló J.A. (2013): The never-ending story of geologically ancient DNA: was the model plant *Arabidopsis* the source of Miocene Dominican amber? *Biological Journal of the Linnean Society* **111**: 234-240.
- Ross A. (1998): *Amber*, Harvard University Press, 73p.
- Rossi W., Kotrba M., Triebel D. (2005): A new species of *Stigmatomyces* from Baltic amber, the first fossil record of *Laboulbeniomyces*. *Mycological Research* **109**: 271-274
- Rust J., Singh H., Rana R.S., McCann T., Singh L., Anderson K., Sarkar N., Nascimbene P.C., Stenber F., Thimas J.C., Solórzano Kraemer M., Williams C.J., Engel M.S., Sanhi S., Grimaldi D. (2010): Biogeographic and evolutionary implications of a diverse palaeobiota in amber from the early Eocene of India. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**: 18360-18365
- Sadowski E-M., Seyfullah L.J., Sadowski F., Fleischmann A., Behling H., Schmidt A.R. (2015): Carnivorous leaves from Baltic amber. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **112**: 190-195
- Saint Martin S., Saint Martin J.P., Schmidt A., Girard V., Néraudeau D., Perrichot V. (2015): The intriguing marine diatom genus *Corethron* in Late Cretaceous amber from Vendée (France). *Cretaceous Research* **52**: 64-72
- Saint Martin, J.-P., Saint Martin S., Bolte S., Néraudeau D. (2014): Spider web in Late Cretaceous French amber (Vendée): The contribution of 3D image microscopy. *Comptes Rendus Palevol* **13**: 463-472
- Santiago-Blay J.A., Lambert J.B. (2007): Amber's botanical origins revealed. *American Scientist* **95**: 150-157
- Scotese C.R. Late Cretaceous climate. PALEOMAP Project. [online]. © 2000 [cit. 2016-04-03]. Dostupné z: <http://www.scotese.com/lcretcli.htm>
- Serrano-Sánchez M.d.L., Hegna T.A., Schaaf P., Pérez L., García E.C., Vega F.J. (2015): The aquatic and semiaquatic biota in Miocene amber from the Campo LA Granja mine (Chiapas, Mexico): Paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences* **62**: 243-256v
- Shi G., Dutta S., Paul S., Wang B., Jacques F.M.B. (2014): Terpenoid compositions and botanical origins of Late Cretaceous and Miocene amber from China. *Public Library of Science* **10**: 1-8
- Schmidt A., Perrichot V., Svojtka M., Anderson K.B., Belete K.H., Bussert R., Dörfelt H., Jancke S., Mohr B., Mohrmann E., Nascimbene P.C., Nel A., Nel P., Ragazzi E., Roghi G., Saupe E.E., Schmidt K., Schneider H., Selden P.A., Vávra N. (2010): Cretaceous African life captured in amber. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**: 7329-7334
- Schmidt A.R., Beimforde CH., Seyfullah L.J., Wege S.E., Dörfelt H., Girard V., Grabenhorst H., Gube M.,



- Heinrichs J., Nel A., Nel P., Perrichot V., Reitner J., Rikkinen J. (2014): Amber fossils of sooty moulds. *Review of Palaeobotany and Palynology* **200**: 53-64
- Schmidt A.R., Dörfelt H., Perrichot V. (2008): *Palaeoanellus dimorphus* gen.et sp. nov. (Deuteromycotina): a Cretaceous predatory fungus. *American Journal of Botany* **95**: 1328-1334
- Schmidt A.R., Dörfelt H., Sturwe S., Perrichot V. (2010): Evidence for fungivory in Cretaceous amber forests from Gondwana and Laurasia. *Palaeontographica abteilung B* , **4-6**: 157-173
- Schmidt A.R., Girard V., Perrichot V., Schönborn W. (2010): Testate Amoebae from a Cretaceous Forest Floor Microbiocenosis in France. *The Journal of Eukaryotic Microbiology* **57**: 245-249
- Schmidt A.R., Hentschel J., Heinrichs J. (2010): The fossil hornwort described from dominican amber is an angiosperm flower. *Review of Palaeobotany and Palynology* **160**: 209-211
- Schmidt A.R., Jancke S., Lindquist E.E., Ragazzi E., Roghi G., Nascimbene P.C., Schmidt K., Wappler T., Grimadi D.A. (2012): Arthropods in amber from the Triassic Period. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* **109**:14796-14801
- Schmidt A.R., Ragazzi E., Coppellotti O., Roghi G. (2006): A microworld in Triassic amber. *Nature* **444**: 835
- Schmidt A.R., Schäfer U. (2005): Leptotrichites resinatus new genus and species: a fossil sheathed bacterium in alpine cretaceous amber. *Journal of Paleontology* **79**: 175-184
- Sidorchuk E.A., Klimov P.B. (2011): Redescription of the mite *Glaesacarus rhombeus* (Koch & Berendt 1854) from Baltic amber (Upper Eocene): evidence for female-controlled mating. *Journal of Systematic Palaeontology* **9**: 183-196
- Sidorchuk E.A., Schmidt A.R., Ragazzi E., Roghi G., Lindquist E.E. (2013): Plant-feeding mite diversity in Triassic amber (Acari: Tetrápodili). *Journal of Systematic Palaeontology* **13**: 129-151
- Solórzano Kraemer M., Perrichot V., Soriano C., Damgaard J. (2015): Fossil water striders in Cretaceous French amber (Heteroptera: Gerromorpha: Mesoveliidae and Veliidae). *Systematic Entomology* **39**: 590-605
- Solórzano Kraemer M.M. (2007): Systematic, palaeoecology, and palaeobiogeography of the insect fauna from Mexican amber. *Palaeontographica Abt. A* **282**: 1-117
- Solórzano Kraemer M. M.S., Kraemer A. S., Stebner F., Bickel D., Rust J. (2015): Entrapment Bias of Arthropods in Miocene Amber Revealed by Trapping Experiments in a Tropical Forest in Chiapas, Mexico. *Public Library of Science* **10**: 1-24
- Sonibare O.O., Agbaje O.B., Jacob D.E., Faithful J., Hoffmann T., Foley S.F. (2014): Terpenoid composition and origin of amber from the Cape York Peninsula, Australia. *Australian Journal of Earth Sciences* **61**: 979-985
- Soriano C., Archer M., Azar D., Creaser P., Delcos X., Godthelp H., Hand S., Jones A., Nel A., Néraudeau D., Ortega-Blanco J., Pérez-de la Fuente R., Perrichot V., Saupe E., Kraemer M.S., Tafforeau P. (2010): Synchrotron X-ray imaging of inclusions in amber. *Comptes Rendus Palevol* **9**: 361-368
- Speranza M., Ascaso C., Delclòs X., Peñalver E. (2015): Cretaceous mycelia preserving fungal polysaccharides: taphonomic and paleoecological potential of microorganisms preserved in fossil resins. *Geologica Acta* **13**: 363-385
- Sung G.-H., Poinar G.O., Spatafora J.W. (2008) The oldest fossil evidence of animal parasitism by fungi supports a Cretaceous diversification of fungal-arthropod symbioses. *Molecular phylogenetics and evolution* **49**: 495-502
- Škaloud P., Nemjová K., Veselá J., Černá K., Neustupa J. (2011): A multilocus phylogeny of the desmid genus *Micrasterias* (Streptophyta): Evidence for the accelerated rate of morphological evolution in protists. *Phylogenetics and Evolution* **61**: 933-943
- Tafforeau P., Boistel R., Boller E., Bravin A., Brunet M., Chaimanee Y., Cloetens P., Feist M., Horszowska J., Jaeger J.-J., Kay R.F., Lazzari V., Marivaux L., Nel A., Nemoz C., Thibault X., Vignaud P., Zabler S. (2006): Applications of X-ray synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimens. *Applied Physics A – Materials science and Processing* **83**: 195-202
- Tappert R., Mckellar R.C., Wolfe A.P., Tappert M., Blanco J.O., Muehlenbachs K. (2013): Stable carbon isotopes of C3 plant resins and ambers record changes in atmospheric oxygen since the Triassic. *Geochemica et Cosmochemica Acta* **121**: 240-262
- Thomas D.B., Nascimbene P.C., Dove C.J., Grimaldi D.A., James H.F. (2014): Seeking carotenoid pigments in amber-preserved fossil feathers. *Scientific Reports* **4**: 5226

- Thomas, G. M., Poinar, G. O. jr. (1988) A fossil *Aspergillus* from Eocene Dominican Amber. *Journal of Paleontology* **62**: 141-143
- Trevisani E., Ragazzi E. (2013): L'ambra nelle Alpi Meridionali: stato delle conoscenze. *Quaderni del Museo di Storia Naturale di Ferrara* **1**:25-32
- Truică G.I., Ditaranto N., Caggiani M.C., Mangone A., Lițescu C., Teodor E.D., Sabbatini L., Radu G.L. (2014): A multi-analytical approach to amber characterisation. *Chemical Papers* **68**, 15-21
- Vandenabeele P, Grimaldi D.M., Edwards H.G.M., Moens L. (2002): Raman spectroscopy of different types of Mexican copal resinos. *Spectrochimica Acta Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy* **59**: 2221-2229
- Vávra N. (2009): The chemistry of amber – facts, findings and opinions. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* **111A**: 445-474
- Veiga-Crespo P, Ruiz Martínez L., Vinas M., Villa T.G.(2008): Fragment of the ancient *rbcL* gene from the Miocene. *Scholarly Research Exchange*
- Veiga-Crespo P., Poza M., Prieto-Alcedo M., Villa T.G. (2003): Ancient genes of *Saccharomyces cerevisiae*. *Microbiology* **150**: 2221-2227
- Vršanský P., van de Kamp T., Azar D., Prokin A., Vidlička L., Vagovič P. (2013): Cockroaches probably cleaned up after dinosaurs. *Public Library of Science* **12**: 1-11
- Vullo R., Girarg V., Azar D., Néraudeau D. (2010): Mammalian hairs in Early Cretaceous amber. *Naturwissenschaften* **97**: 683-68
- Waggoner B. M., Poinar G. O. Jr. (1993): Fossil habrotrochid rotifers in Dominican amber. *Experientia* **49**: 354-357
- Wang B., Xia F., Wappler T., Simon E., Zhang H., Jarzembowski E.A., Szewo J. (2015): Brood care in a 100-million-year-old scale insect. *Elife sciences* **4**: 1-8
- Wedmann S., Makarkin V.N., Weiterschan T., Hörnschemeyer T. (2013): First fossil larvae of Berothidae (Neuroptera) from Baltic amber, with notes on the biology and termithophily of the family. *Zootaxa* **3716**: 236-258
- Weitschat W. (2008): Biterfelder und Baltischer Bernstein aus paläoklimatischer und paläontologischer Sicht. *Exkursionsführer und Veröffentlichungen der deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften (DGG), Hannover* **236**: 88-97
- Weitschat W., Wichard W. (1998): *Atlas of plants and Animals in Baltic Amber*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 260p.
- Wolfe A. P., McKellar R. C., Tappert R., Sodhi R.N.S., Muehlenbachs K. (2016): Bitterdeld amber is not Baltic amber: Three geochemical tests and further constraints on the botanical affinities of succinite. *Review of Palaeobotany and Palynology* **225**: 21-32
- Wolfe A.P., Tappert R., Muehlenbachs K., Bourdeau M., McKellar R.C., Basinger J.F., Garrett A. (2009): A new proposal concerning the botanical origin of Baltic amber. *Proceeding of the Royal Society of Biology* **276**: 3403-3412
- Yamamoto S., Otto A., Kumbiegel G., Simoneit B.R.T (2006): The natural product biomarkers in succinite, glessite and stantienite ambers from Bitterfeld, Germany. *Review of Paleobotany and Palynology* **140**: 27-49