

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Studijní program: Geologie
Studijní obor: Paleobotanika



Mgr. Zuzana Heřmanová

**Systematics and palaeoecology of the Late Cretaceous plants in the Klikov
Formation, southern Bohemia**

**Systematika a paleoekologie svrchnokřídových rostlin klikovského souvrství
v jižních Čechách**

Disertační práce

Školitel: RNDr. Jiří Kvaček CSc.

Praha, 2014

Prohlášení

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

V Praze dne 12. 12. 2014

Zuzana Heřmanová

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala všem, kteří mi pomáhali během studia a bez kterých by tato práce nemohla vzniknout. V první řadě patří díky mým rodičům – Lence a Petru Váchovým, kteří mě podporovali po celou dobu studia. Stejně velký dík patří také manželovi Slávku Heřmanovi za jeho ochotu a trpělivost.

Děkuji rovněž svému školiteli RNDr. Jiřímu Kvačkovi, CSc. (Národní muzeum, Praha) za věnovaný čas, rady a ochotnou pomoc během mého studia svrchnokřídové flóry. Dále děkuji Prof. Else Marie Friis (Swedish Museum of Natural History, Stockholm), za uvedení do problematiky studia drobných fosilií. Doc. RNDr. Vasilu Teodoridisovi, Ph.D. (Pedagogická fakulta Univerzity Karlovy, Praha) za pomoc s CLAMP analýzou, Prof. Zlatko Kvačkovi, DrSc. za konzultace o flóře jihočeských pánví. RNDr. Lubomíru Adamcovi, CSc. (Botanický ústav Akademie věd ČR) děkuji za poskytnutý recentní materiál a informace o masožravé rostlině *Aldrovanda vesiculosa*, Jaroslavu Zajíčkovi za poskytnutí vajíček recentních strašilek a RNDr. Evě Smržové (Botanická zahrada, Praha) za vajíčka recentních motýlů. Můj dík patří také kolegům z Národního muzea, zvláště RNDr. Borisovi Ekrtovi a Dr. Kamilovi Zágorškovi za pomoc s prací na elektronovém mikroskopu, Mgr. Janu Sklenářovi, Ph.D. za grafické práce a také za péči, kterou spolu s Radkem Labuťou věnovali strašilkám vylíhnutým během výzkumu.

Abstrakt

Předkládaná práce se věnuje fosilním rostlinám klikovského souvrství. Souvrství stratigraficky odpovídající svrchnímu turonu až santonu, tvoří bazální a nejrozšířenější jednotku jihočeských pánví. Pochází z něho velké množství otisků listů, reproduktivních orgánů rostlin i bohatá pylová společenstva. V roce 2007 byly na lokalitě Zliv-Řídká Blana nalezeny výjimečně zachované zuhelnatělé plody, semena a květy, které jsou předběžně popsány v této práci. V pylových spektrech i mezi reproduktivními orgány převládají rostliny normapolového komplexu, jejichž systematické postavení je řešeno v předkládané práci. Jedním z výsledků studia je zjištění, že rody *Budvaricarpus* a *Caryanthus*, které náležejí mezi rostliny normapolového komplexu, jsou blízce příbuzné recentnímu rodu *Rhoiptelea*, sesterské skupině dnešních Juglandaceae. V klikovském souvrství se také nacházejí vajíčka fosilního hmyzu, která jsou velikostí i tvarem snadno zaměnitelná za semena rostlin. Dva druhy revidované v této práci, *Palaealdrovanda splendens* a *Knoblochbia cretacea*, byly původně mylně považované za pozůstatky krytosemenných rostlin. Oba druhy jsou v této práci interpretovány jako fosilní vajíčka hmyzu. Na základě znaků jako perforovaná stěna i bazální a apikální výstupek se jeví nejpodobnější vajíčku dnešních skupin Lepidoptera a Phasmatodea. Paleoekologické zhodnocení flóry klikovského souvrství pomocí metody CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program), NRL (Nearest Living Relative) a CoA (coexistence approach) ukazuje na flóru rostoucí v sezónním klimatu s průměrnými ročními teplotami okolo 15 °C.

Abstract

The present thesis focuses on plant fossils from the Klikov Formation (late Turonian - Santonian). This formation forms the basal part and the most widespread unit of the South Bohemian Basins, containing numerous leaf impressions, fossil plant reproductive structures and diverse pollen spectra. In 2007, extremely well preserved assemblages of fruits, seeds and flowers were found in the Zliv - Řídká Blana locality, preliminarily reported in this work. Plants of the Normapolles complex predominate in the pollen assemblages, as well as in the fossil reproductive structures. This work suggests that *Budvaricarpus* and *Caryanthus*, members of the Normapolles complex, are closely related to extant *Rhoiptelea*, which is a sister group of the recent Juglandaceae. Fossil insect eggs also occur in the Klikov Formation. Due to their similar shape and size, they are easily confused with small fruits and seeds. Two species of fossil insect eggs, *Palaeoaldrovanda splendens* and *Knoblochia cretacea*, were originally misinterpreted as angiosperms seeds. They are revised here - both species are interpreted in this work as fossil insect eggs. Based on characters like perforated walls, and basal and apical projections, they appear most similar to eggs of recent Lepidoptera and Phasmatodea. Palaeoecological evaluation of the flora using CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program), NRL (Nearest Living Relative) and CoA (Coexistence Approach) shows seasonally dry climate; mean annual temperature is believed to have been approximately 15 °C.

Obsah

Seznam článků.....	12
1. Cíle disertační práce	13
2. Úvod	14
3. Kritické zhodnocení vědeckého problému.....	15
4. Geologie a stratigrafie.....	16
4.1. Popis vybraných lokalit.....	17
4.1.1. Klikov	17
4.1.2. Zliv.....	17
4.1.3. Borek.....	17
4.1.4. Hrutov.....	17
4.1.5. Pískovna Kolný.....	18
5. Materiál a metody.....	19
5.1. Materiál	19
5.2. Metody.....	19
6. Výsledky.....	21
6.1. Systematická část	21
6.1.1. Rostliny normapolového komplexu	21
6.1.2. Fosilní vajíčka hmyzu	23
6.2. Paleoekologická část.....	24
7. Závěr	26
8. Literatura.....	27

Seznam článků

Tato práce je předkládána jako soubor následujících článků. Články I, III a V byly publikovány v impaktovaných časopisech, článek IV v časopise zařazeném do databáze Scopus.

č.	Název
I.	Váchová, Z. & Kvaček, J. 2009. Palaeoclimate analysis of the flora of the Klikov Formation, Upper Cretaceous, Czech Republic. <i>Bulletin of Geosciences</i> 84(2), 257–268.
II.	Heřmanová, Z. & Kvaček, J. 2010. Late Cretaceous <i>Palaeoaldrovanda</i> , not seeds of a carnivorous plant, but eggs of an insect. <i>Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series</i> 179(9), 105–118.
III.	Heřmanová, Z. , Kvaček, J. & Friis, E. M. 2011. <i>Budvaricarpus serialis</i> Knobloch & Mai, an unusual new member of the Normapolles complex from the Late Cretaceous of the Czech Republic. <i>International Journal of Plant Sciences</i> 172(2), 285–293.
IV.	Heřmanová, Z. & Kvaček, J. 2012. New record of genus <i>Caryanthus</i> from the Cretaceous of South Bohemia (Czech Republic). <i>Sborník národního muzea v Praze Řada B – Přírodní vědy</i> 68, 47–50.
V.	Heřmanová, Z. , Bodor, E. & Kvaček, J. 2013. <i>Knoblochia cretacea</i> , Late Cretaceous insect eggs from Central Europe <i>Cretaceous Research</i> 45, 7–15.
VI.	Heřmanová, Z. & Kvaček, J. Preliminary report on new plant mesofossils from the Klikov Formation, Cretaceous, Czech Republic <i>MS</i> .

1. Cíle disertační práce

Tato práce je zaměřená na výzkum křídových rostlin klikovského souvrství, které tvoří bazální a prostorově nejvýraznější litostratigrafickou jednotku obou jihočeských pánví.

Prvním cílem je systematická revize vybraných taxonů reprodukčních orgánů rostlin. Tyto taxony jsou součástí rozsáhlejší sbírky, kterou popsal a později daroval Národním muzeu Ervín Knobloch (Knobloch & Mai 1986). Kolekce obsahuje téměř 100 druhů fosilních rostlin, především mezofosilií, popsanych převážně z vrtů a povrchových výchozů v jižních Čechách.

Druhým cílem této disertační práce je popis nového materiálu z lokality Zliv-Řídká Blana sbíraného v roce 2007. Tento materiál obsahuje velké množství dobře zachovaných reprodukčních orgánů rostlin s převahou semen a plodů krytosemenných rostlin. Více než polovinu nově nalezených taxonů je možné přiřadit k již popsaným druhům, nicméně část představuje nové druhy.

Třetím cílem je paleoekologické zhodnocení flóry klikovského souvrství založené na analýze CLAMP, která byla i součástí mé diplomové práce. Analýza je doplněna metodami CoA (coexistence analysis) a NRL (Nearest Living Relative).

2. Úvod

Disertační práce je předkládána jako soubor článků zaměřených na studium fosilií klikovského souvrství. Nový materiál z lokality Zliv-Řídká Blana obsahuje množství velmi dobře zachovaných reproduktivních orgánů rostlin a umožnil revizi několika dříve popsáných taxonů. Revize tvoří hlavní část předložené disertační práce, která je dále doplněna stručným popisem nově získaného materiálu a paleoekologickou analýzou. Reproductivní orgány – plody, semena a květy, zachované jako mezofosilie o velikosti zhruba 1 mm, poskytují značné množství informací o původní rostlině, včetně jejího systematického zařazení. Plody a semena jsou velikostí i tvarem snadno zaměnitelné s vajíčky hmyzu, která se v klikovském souvrství také nacházejí.

Flóru klikovského souvrství studoval poprvé v druhé polovině 19. století rakouský paleobotanik Constantin von Ettingshausen. Popsal odtud otisky listů, které zařadil k rodům *Vaccinium*, *Arbutus*, *Andromeda* a *Salix* a flóru považoval za třetihorní (Ettingshausen 1852). Tento názor se udržel déle než sto let, přestože už ve čtyřicátých letech 20. století František Němejc poukazoval na to, že by mohlo jít o uloženy starší (Němejc 1938). F. Němejc také revidoval nevelkou kolekci rostlinných otisků z železitých konkrécí od Hrutova. Tyto vzorky byly původně řazeny do neogénu, ale F. Němejc se klonil k názoru, že jde o podstatně starší flóru. On sám považoval klikovské souvrství za pozdně křídové až paleogenní (Němejc 1957). Až palynologické studie B. Pacltové (Pacltová 1955, 1958, 1961, 1981) jasně prokázaly svrchnokřídové stáří (koňak - santon) tohoto souvrství, a to na základě přítomnosti pylu skupiny *Normapolles*. Pyl normapolového typu tvoří charakteristickou součást pylových společenstev evropské svrchní křídové. Na základě studia mezofosilií, převážně semen a plodů, určil E. Knobloch stáří klikovského souvrství jako svrchní turon – santon (Knobloch 1985). Toto datování je přijato i v této práci.

E. Knobloch ve spolupráci s H. D. Maiem se studiu klikovského souvrství věnovali v několika pracích, ve kterých popsali a zařadili desítky druhů semen a plodů z různých lokalit střední Evropy (Knobloch & Mai 1983, 1984). Vše shrnuli v monografii „Monographie der Früchte und Samen in der Kreide von Mitteleuropa“ (Knobloch & Mai 1986), ve které flóru klikovského souvrství s téměř 100 druhy popisují jako nejdůležitější středoevropské svrchnokřídové společenstvo.

3. Kritické zhodnocení vědeckého problému

Krytosemenné („kvetoucí“) rostliny jsou dnes nejrozšířenější skupinou suchozemských rostlin, která zaznamenala bouřlivý rozvoj ve svrchní křídě. Fylogenetické analýzy založené na molekulárních i morfologických znacích přinášejí stále nové poznatky o jejich příbuznosti k ostatním rostlinám i o vztazích uvnitř krytosemenných rostlin. Podklady pro tyto analýzy poskytují i fosilní reprodukční orgány rostlin (Anderson *et al.* 2005; Crane *et al.* 2004; Doyle 2008; Eklund 1999; Friis *et al.* 2009). Reprodukční orgány se často nacházejí v jílovitých nebo písčítých sedimentech jako trojrozměrně zachované, drobné, asi 1 mm velké fuzitizované (zuhelnatělé) objekty. Pokud je jejich zachování příznivé, poskytují velmi často informace o postavení a struktuře květenství i květní vzorec. Důležité informace může poskytnout také pyl *in situ* zachovaný v prašnicích (Friis *et al.* 2011). Výzkum flóry klikovského souvrství může po mnoha stránkách přispět k porozumění vývoje krytosemenných rostlin. Mezi další klasické lokality a stratigrafické jednotky, na kterých se nacházejí svrchnokřídové květy, plody a semena patří perucko-korycanské souvrství české křídové pánve, Mira v Portugalsku, La Huerquina Limestone Formation ve Španělsku, Aachen a Quedlimburg v Německu a Åsen ve Švédsku.

Tato disertační práce přispívá k objasnění příbuzenských vztahů rostlin normapolového komplexu, které náleží k vývojově původnějším bukotvarým (Fagales). Už ve starších pracích byly rostliny normapolového komplexu považovány za předchůdce ořešákovitých (Juglandaceae), nicméně chyběl pro toto tvrzení jasný důkaz (Manos & Stone 2001). Kapitola 6.1.1. této disertační práce dokazuje blízkou podobnost členů normapolového komplexu, konkrétně rodů *Budvaricarpus* a *Caryanthus* s recentním rodem *Rhoiptelea* (Heřmanová *et al.* 2011). Čeleď Rhoipteleaceae je sesterskou skupinou ořešákovitých (Juglandaceae) a obě skupiny jsou řazeny k bukotvarým (Fagales).

Dalším tématem, kterým jsem se podrobněji zabývala, je otázka vzniku masožravých rostlin. Druh *Palaealdrovanda splendens* byl považován za spolehlivý důkaz existence masožravých rostlin (Rosnatkovité/Droseraceae) ve svrchní křídě (Anderson *et al.* 2005). Podrobné studium těchto fosilií však prokázalo, že jsou ve všech základních znacích, jako jizva (rafe), mikropyle a chaláza odlišné od rosnatkovitých a dokonce se nepodobají ani jiným semenům rostlin. Studium prokázalo, že nejde o fosilní semena, ale pravděpodobně o vajíčka hmyzu (Heřmanová & Kvaček 2010). Přesto není přítomnost masožravých rostlin v křídě vyvrácena, protože jako masožravá rostlina byla popsána i *Archaeamphora longicerchia* Li z čínské svrchní křídě (Li 2005). *Palaealdrovanda* není jediný taxon nově popsaný jako fosilní vajíčka hmyzu. Dalším zástupcem hmyzí říše v klikovském souvrství je *Knoblochia cretacea* (Heřmanová *et al.* 2013).

Předběžný popis nových nálezů mezofosilií z lokality Zliv-Řídká Blana přispívá k rozšíření poznatků o diverzitě flóry klikovského souvrství. Nově získaný materiál obsahuje zhruba 40 taxonů, z nichž polovinu je možné zařadit mezi již existující druhy. Toto fosilní rostlinné společenstvo je svým složením podobné ostatním pozdně křídovým flórám Evropy, které jsou charakteristické dominancí rostlin normapolového komplexu a rostlin z řádu Ericales.

Posledním výzkumným záměrem této disertace je paleoekologická analýza založená na otiscích listů dvouděložných dřevin klikovského souvrství (Váchová & Kvaček 2009).

4. Geologie a stratigrafie

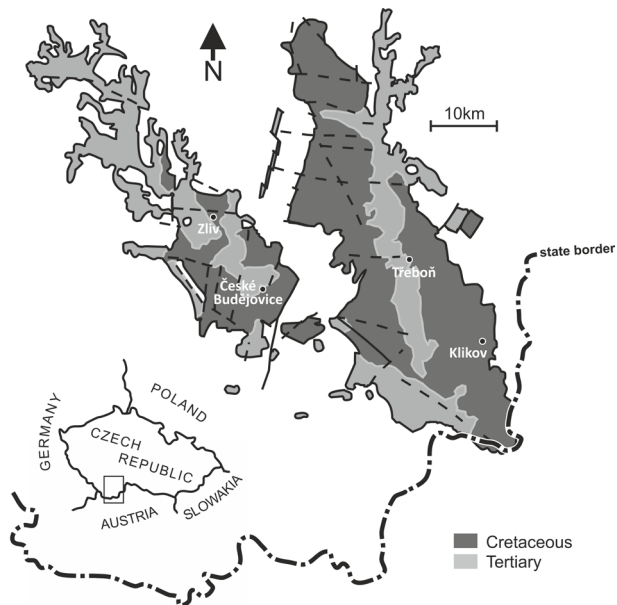
Jihočeské pánve představují dvě oddělené deprese vyplněné sedimenty křídý a terciéru, které dohromady zaujmají plochu 2300 km² (Obr. 1). Východní, třeboňská pánev je oddělena od západněji položené budějovické pánve lišovským hřbetem. Podloží obou pánví tvoří moldanubické krystalinikum Českého masivu. Sedimentace v obou pánvích začala v pozdní křídě (svrchní turon – santon) (Knobloch 1985) a pokračovala s přestávkami až do pliocénu (Pačtová 1963). Výplň pánví tvoří následující litostratigrafické jednotky: klikovské souvrství (svrchní turon–santon), lipnické souvrství (oligocén), zlivské a mydlovarské souvrství (miocén) a ledenické souvrství (pliocén) (Malecha *et al.* 1962; Slánská 1974).

Sedimenty klikovského souvrství jsou přítomny v obou pánvích, dosahují průměrnou mocnost 100 až 150 metrů a představují stratigraficky nejrozšířenější jednotku (Obr. 2). Toto souvrství se vyznačuje cyklickým střídáním následujících tří typů sedimentů:

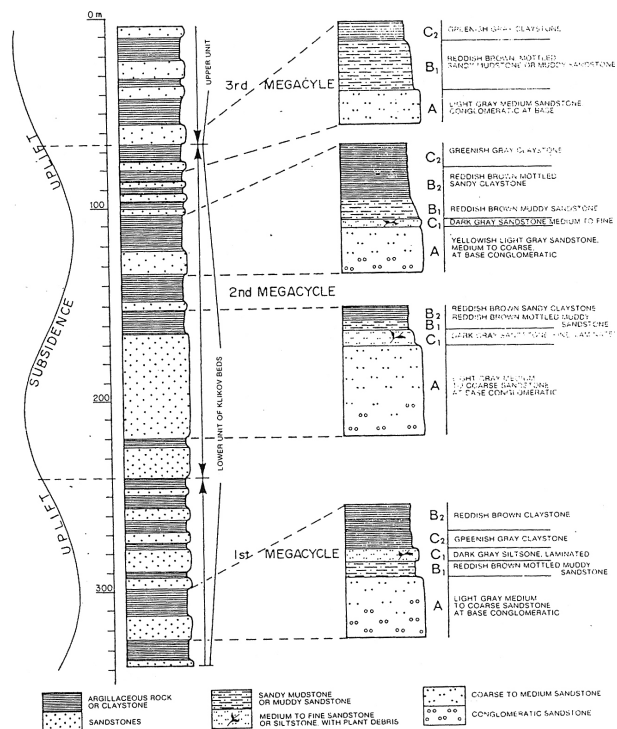
a) světle šedé nebo žluté konglomeratické nebo hrubě až středně zrnité pískovce. Středně až hrubě konglomeratické pískovce většinou obsahují příměs jílu; jsou masivní, nerovnoměrně zpevněné sideritem, limonitem nebo zřídka i barytem. Místy bylo v profilech pozorováno časté křížové zvrstvení.

b) červenohnědé, hnědočervené sedimenty, někdy purpurové až do šediva zbarvené, s proměnlivou zrnitostí. V podstatě jde o málo vytríděné konglomeratické, jemně až středně zrnité jílovité pískovce a písčité kalovce (mudstone) nebo písčité jílovce (claystone).

c) - šedé jílovcové vrstvy. Tyto šedo zelené nebo tmavě šedé sedimenty obsahují kolísající množství příměsí rostlinného materiálu. Je možné rozlišit dvě subfacie. První z nich reprezentují pískovce, středně až hrubě zrnité, většinou s velkým podílem zuhelnatělých rostlinných zbytků, druhou charakterizují jílovce s obecně malou příměsí



Obr. 1 Geologická mapa jižních Čech. (Slánská 1974 upraveno)



Obr. 2 Stratigrafické schéma klikovského souvrství. (Slánská 1976 upraveno)

písku (Slánská 1976). Rostlinné fosilie se vyskytují převážně v šedých vrstvách (např. lokality Zliv-Řídká Blana, Klikov), ale mohou být také v červených vrstvách (např. lokalita Borek). Podle interpretace Jiřího Laurina (AVČR, geofyzikální ústav, ústní sdělení) jde na většině lokalit s jílovitou sedimentací o sedimenty říční nivy, zatímco v místech výskytu psamitických sedimentů se jedná o fluvialní písky, pískovce až konglomeráty.

Němejc (1968) vyčlenil spodní a svrchní oddíl klikovského souvrství. Kromě vyššího zastoupení platanů však ve spodním oddílu nenašel žádné významnější rozdíly ve složení flóry. Knobloch (1985) sice toto dělení převzal, avšak také neuvedl jakékoliv zásadní rozdíly mezi oběma oddíly. Vzhledem k této skutečnosti popisují flóru klikovského souvrství jako jeden celek.

Určit přesné stratigrafické stáří sladkovodních sedimentů je obtížné, protože ve sladkovodních prostředích se nevyskytují vůdčí fosilie běžně užívané pro stratigrafické korelace mořských sedimentů. Pacltová (1961) určila na základě výskytu spor *Corrugatisporites toratus* Weyland et Greifeld a pylu ze skupiny Normapolles *Sporopollis peneserta* Pflug, *Quedlimburgipollis altenburgensis* Krutzsch santonské stáří klikovského souvrství. Knobloch (1985) tento názor převzal. Na základě studia mezofosilií však posunul hranici počátku sedimentace klikovského souvrství do svrchního turonu.

4.1. Popis vybraných lokalit

4.1.1. Klikov

Původní lokality se nachází severně od obce, kde byly těženy jílovce za účelem získávání hrnčírské hlíny (48° 54' 44.576" N, 14° 55' 6.775" E). Tyto Němejcovi lokality jsou dnes zaplavené. V Klikově stále ještě probíhá příležitostná těžba jílovců, která bohužel už na fosiliferní vrstvy nenarazila. Ani na lokalitě v korytu řeky Dračice u Klikova (48° 54' 19.694" N, 14° 54' 10.910" E) nebyly nalezeny žádné fosilie (Obr. 3H).

4.1.2. Zliv

Na lokalitě Zliv-Řídká Blana (49° 04' 94" 30N, 14° 23' 90" 40E) probíhá povrchová těžba. V profilu stěny lomu je možné pozorovat všechny tři typy sedimentů klikovského souvrství. Na bázi profilu se nacházejí šedé fosiliferní jílovce o mocnosti 2m (Obr. 3B). V těchto vrstvách jsme v roce 2007 našli jedinečnou flóru, kterou bude popsána v kapitole 6.2. Střední část profilu tvoří červené písčité jílovce až pískovce, horní světle žluté hrubě zrnité pískovce (Obr. 3A, C).

4.1.3. Borek

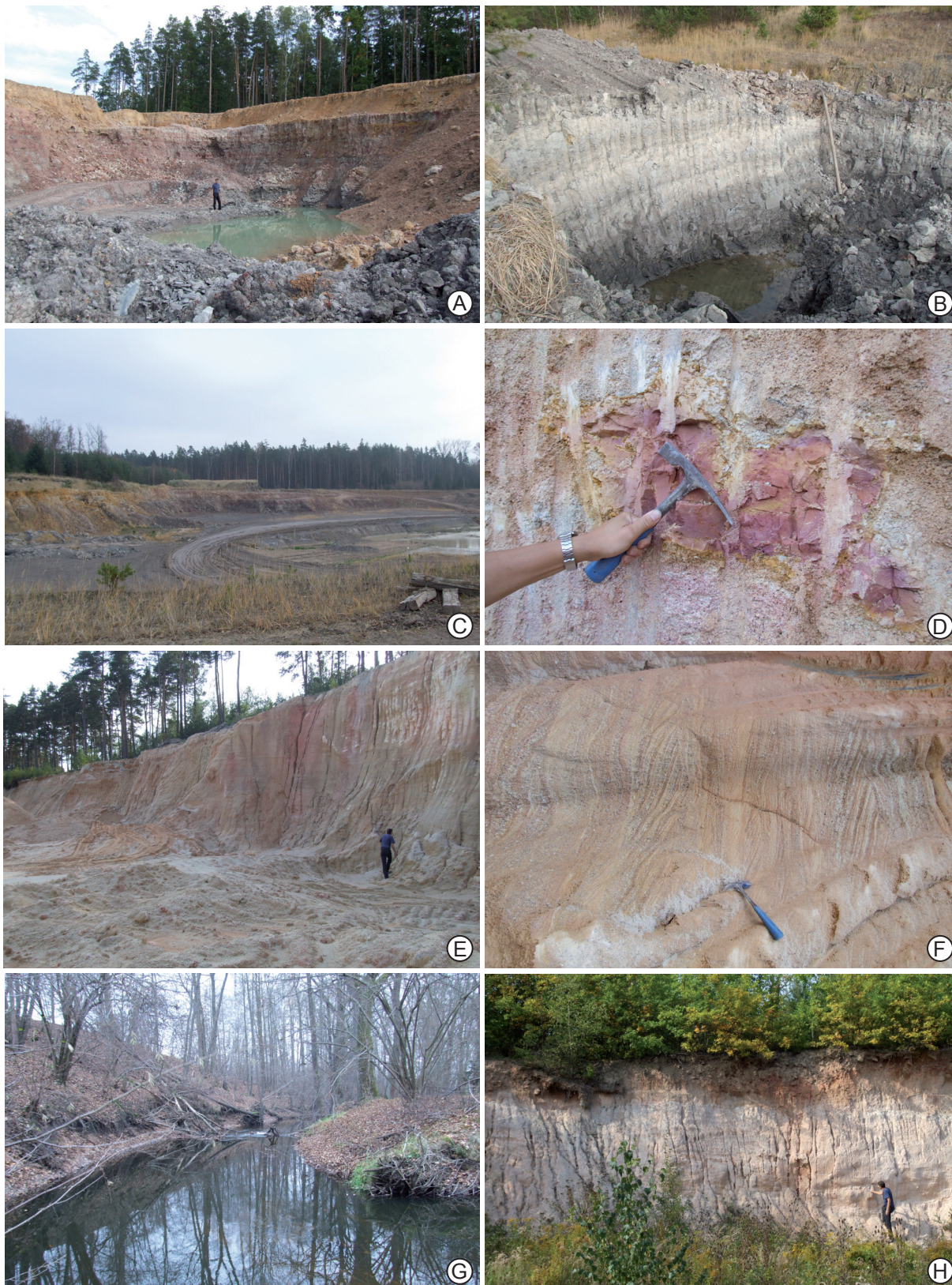
Lokalita objevená F. Němejcem se nachází v zalesněném svahu u silnice z vesnice Borek do vesnice Hosín (49° 03' 20" 93N, 14° 49' 54" 95E), kde místy vycházejí na povrch červené pískovce obsahující fragmenty fosilní flóry (Němejc & Kvaček 1975). V jejich nadloží jsou bílé pískovce, které je možné pozorovat v profilu bývalé pískovny (Obr. 3H).

4.1.4. Hrutov

Němejc (1957) píše o pískovně ssz. od Hrutova. Na lokalitě Hrutov byly zjištěny pouze fragmenty železitých pískovců. Výchoz popisovaný Němejcem je už pravděpodobně zarostlý vegetací a jeho přesná poloha není známa.

4.1.5. Pískovna Kolný

V pískovně (49°4' 2.2", 14°34' 6.55"E) je odkryt asi 10 m vysoký profil. Celý profil tvoří nažloutlé pískovce, písky, slepence a štěrky. Lze zde pozorovat charakteristické struktury fluvialních sedimentů, jež obsahují až 50 cm velké závalky jílovců. V odkryvu nebyly zachyceny žádné jílovcové vrstvy s flórou (Obr. 3D-F).



Obr. 3 Fotografie z lokalit: **A–C** lokalita Zliv – Řídká Blana, **D–F** lokalita pískovna Kolný, **G** lokalita Klikov, koryto řeka Dračice, **H** lokalita Borek u Českých Budějovic.

5. Materiál a metody

5.1. Materiál

Při výzkumu křídových rostlinných fosilií klikovského souvrství byly použity dva typy materiálu – mezofosilie o velikosti několika milimetrů, zachované formou fuzitu (charcoal) a makrofosilie, většinou listy zachované jako otisky v jílovcích. Studovaný mezofosilní materiál zachovaný jako charcoal pochází ze dvou zdrojů – z vlastních sběrů a z kolekce E. Knoblocha uložené ve sbírkách Národního muzea, Praha. Kolekce E. Knoblocha obsahuje důležitý typový materiál, rozsáhlou sbírku semen a plodů ze svrchní křídý střední Evropy.

Druhým zdrojem je nově získaný materiál z lokality Zliv-Řídká Blana, sbíraný v roce 2007. Tato kolekce obsahuje velké množství dobře zachovaných reproduktivních orgánů rostlin. Velkou část nového materiálu představují zuhelnatělé kousky dřev. Jako systematicky důležité byly vybírány trojrozměrně zachované reproduktivní orgány rostlin, mladé listy kapradin, koprolity a vajíčka hmyzu. Studované makrofosilie ze sbírek Národního muzea zahrnovaly především sběry F. Němejce, doplněné o materiál z České geologické služby, a to z kolekce E. Knoblocha. Inventurní čísla použitých vzorků jsou uvedena v jednotlivých publikacích (Heřmanová *et al.* 2013, 2011; Heřmanová & Kvaček 2010, 2012; Váchová & Kvaček 2009).

5.2. Metody

Nový materiál z lokality Zliv-Řídká Blana, získaný z šedého jílovce macerací za pomoci změkčovače vody (NAMO), byl dále plaven na sítích (velikost 90 μ m). Organický zbytek byl čištěn pomocí kyseliny fluorovodíkové (40%) a chlorovodíkové (40%). Po propláchnutí vodou byl na závěr propláchnut destilovanou vodou. Usušený materiál byl studován pod stereoskopickým mikroskopem Olympus SZX 12. Starší materiál se sbírek E. Knoblocha čistil a preparoval Ervín Knobloch osobně nebo jej nechával čistit svými preparátory. Pokud to zachování vyžadovalo, byl i tento materiál čištěn kyselinou fluorovodíkovou, chlorovodíkovou a destilovanou vodou. Z obou zdrojů (starých i nových sběrů) byly vybírány vzorky pro studium pod rastrovacím elektronovým mikroskopem (SEM). Vzorky byly upevňovány na nosiče pomocí bezbarvého laku na nehty. Pro studium v SEM byly fosilie pokryty tenkou vrstvou zlata a studovány na elektronovém mikroskopu Hitachi S4300, Hitachi S3700 a JEOL JSM 6380 na 2kV pomocí detektoru SE. Holotypy a další typové kusy, které nebylo možné pozlatit, byly studovány nepokovené pomocí detektoru BSE na 15kV. Vnitřní struktury druhu *Budvaricarpus serialis* byly studovány metodou SRXTM (Synchrotron radiation X-ray tomographic microscopy) v Swiss Light Source of the Paul Scherrer Institut ve Švýcarsku pomocí popsané techniky (Donoghue *et al.* 2006). Vzorky vybrané pro SRXTM byly nalepeny na mosazný nosič (3mm v průměru) pomocí laku na nehty. Některé vzorky byly nejdříve studovány pozlacené na elektronovém mikroskopu a poté přemontovány a studovány pomocí metody SRXTM. Výsledná data byla zpracovávána pomocí programu Aviso pro trojrozměrné vizualizace. Černé pozadí na všech fotografiích bylo přidáno v programu Adobe Photoshop CS3. Pro paleoekolo-

gickou rekonstrukci klimatu flóry klikovského souvrství jsem použila dvě hlavní metody: metodu nejbližšího žijícího příbuzného (NRL) (Mosbrugger 1999) a metodu CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program) (Spicer 2006; Wolfe 1990, 1993) založenou na fyziognomii listů. Metoda NRL spočívá v hledání nejbližšího žijícího příbuzného a vychází z předpokladu, že podmínky nezbytné pro růst dnešních taxonů jsou stejné i u jejich fosilních předků. Jednou z novějších metod NRL je i CoA coexistence approach (Mosbrugger & Utescher 1997). Bohužel křídové flóry obecně obsahují velké množství taxonů, u kterých není možné určit jejich nejbližšího žijícího příbuzného. To může vést k chybám nebo nepřesnostem ve výsledcích paleoekologických analýz. Jako metody založené na srovnání listové fyziognomie a podmínek růstu jsme použili metodu (LMA) Leaf Margin Analysis (Bailey & Sinnott 1915; Wilf 1997; Wilf *et al.* 1998) a (CLAMP) Climate Leaf Analysis Multivariate Program. Metody založené na bázi listové fyziognomie mohou být použity i pro neurčené taxony. Problémem však v tomto případě je nedostatečné zachování a nízký počet taxonů fosilních rostlin z klikovského souvrství.

6. Výsledky

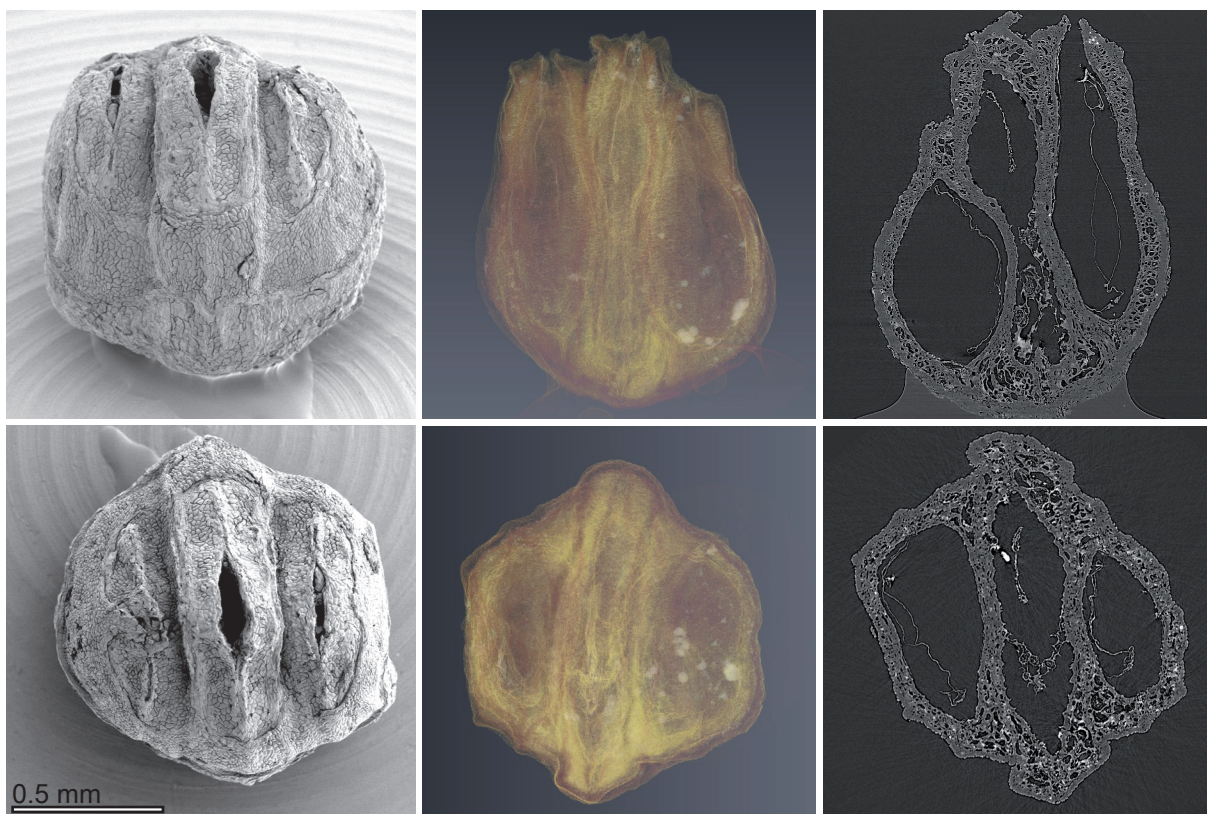
Tato kapitola je rozdělená do dvou částí, části systematické a části paleoekologické. Část systematická je založena na revizi staršího materiálu a popisu materiálu nového. Část paleoekologická je zaměřena na celkové paleoekologické zhodnocení flóry z lokality Zliv – Řídká Blaná.

6.1. Systematická část

6.1.1. Rostliny normapolového komplexu

Rostliny normapolového komplexu tvoří důležitou složku mnoha pozdně křídových a raně kenozoických společenstev severní polokoule. Původně se název Normapolles používal pouze pro triaperturátní typy pylových zrn (Pflug 1953). Pylová zrna typu Normapolles jsou charakteristická zploštěným triaperturátním tvarem, kde póry leží v ekvatoriální rovině. Pyl typu Normapolles s více než 80 rody a 100 druhy představuje významný svrchnokřídový stratigrafický element (Góczán *et al.* 1967; Skarby 1968). V některých evropských společenstvech tvoří pyl normapolového typu víc než 80 % pylu ze všech krytosemenných rostlin (Pacltová 1981). Jediná dnes žijící rostlina s podobným typem pylu, jako má normapolový komplex, je *Rhoiptelea chiliantha* z monotypické čeledi Rhoipteleaceae, která roste v severovýchodní Číně a v severním Vietnamu (Sun *et al.* 2006).

K pylu normapolového typu byly popsány i reprodukční orgány rostlin. První pyl normapolového typu nalezený *in situ* v květech *Caryanthus*, *Manningia* a *Antiquocarya* popsala Friisová (Friis 1983). Za poslední tři desetiletí přibýly k této skupině další rody



Obr. 4 *Budvaricarpus serialis*, inventární číslo NMP F 03291, z lokality Zliv – Řídká Blana.

a vytvořily tak širokou skupinu příbuzných fosilií. Jako zatím poslední k nim byl v rámci této disertační práce přiřazen i *Budvaricarpus serialis* Knobloch et Mai (Heřmanová et al. 2011) (Obr. 4).

Normapolový komplex nyní obsahuje asi 25 druhů a osm druhů normapolových „květů“: *Antiquocarya*, *Bedellia*, *Budvaricarpus*, *Calathiocarpus*, *Caryanthus*, *Dahlgrenianthus*, *Endressianthus*, *Manningia* a *Normanthus* (Friis et al. 2006, 2011; Sims et al. 1999). Většina normapolových reproduktivních orgánů se zachovává jako jednotlivé květy/plody. V několika případech (*Endressianthus* a *Normanthus*) (Friis et al. 2003) byly nalezeny i části květenství. Jako součást této disertační práce bylo popsáno i neúplné květenství rodu *Caryanthus* (Heřmanová & Kvaček 2012). Ve všech případech by se dalo květenství reproduktivních orgánů normapolového komplexu klasifikovat jako dichazium. Všechny normapolové květy jsou oboupohlavné s výjimkou rodu *Endressianthus*, který je jednopohlavný. Zajímavým případem je *Budvaricarpus*, řešený v této disertační práci, který má v dicháziu vždy prostřední květ oboupohlavný, zatímco dva zbývající květy jsou samičí. Semeník je vždy spodní, s výjimkou *Dahlgrenianthus*, kde je semeník svrchní. Okvětní lístky mají různý tvar i velikost. Andreceum se skládá z jediného kruhu tyčinek, které se střídají s okvětními lístky s výjimkou *Endressianthus* a *Normanthus*. *Budvaricarpus* a *Caryanthus* mají tyčinek vždy šest. Pylová zrna nalezená in situ náležejí rodům *Interporopollenites* (v *Endressianthus*), *Minorpollis* (v *Dahlgrenianthus*), *Plicapollis* (v *Caryanthus* a *Budvaricarpus*), *Pseudopapillopollis* (v *Normanthus*), *Semioculopollis* (v *Antiquocarya*) a *Trudopollis* (v *Calathiocarpus* a *Manningia*) (Friis et al. 2011).

Dva rody, *Caryanthus* a *Budvaricarpus*, byly studovány v této disertační práci:

Budvaricarpus

Fosilní reproduktivní orgány rostlin druhu *Budvaricarpus serialis* byly původně označovány jako plod se třemi vedle sebe sedícími karpely. Nyní jsou však interpretovány jako dílčí květenství (dichazium) se třemi až čtyřmi květy uzavřenými společným listenem (bract) Typické dichazium rodu *Budvaricarpus* má jeden prostřední oboupohlavný květ a dva postranní jednopohlavné samičí květy. Všechny květy mají spodní semeník a čtyři okvětní lístky ve dvou protilehlých párech. Na prostředních květech je možné někdy nalézt šest bazálních částí tyčinek. Semeník má dva karpely, je dole dvoupouzdrý a nahoře jednopouzdrý. Na každý karpel zřejmě připadá jedno vajíčko, ale z celého semeníku dozrávána pouze jedno semeno. Plody jsou tak jednopouzdré, jednosemenné oříšky. Pylová zrna přichycená na svrchní části plodu jsou typu *Plicapollis*, charakteristického členu normapolového komplexu. Jednotlivé květy/plody rodu *Budvaricarpus* jsou velmi podobné rodu *Caryanthus*, který má také typ pylu *Plicapollis*. Celková stavba květu *Budvaricarpus* je podobná stavbě květu recentního druhu *Rhoiptelea chiliantha* (Rhoipteleaceae), stejně jako se podobá související typ pylu *Plicapollis* pylu *Rhoiptelei* (Heřmanová et al. 2011).

Caryanthus

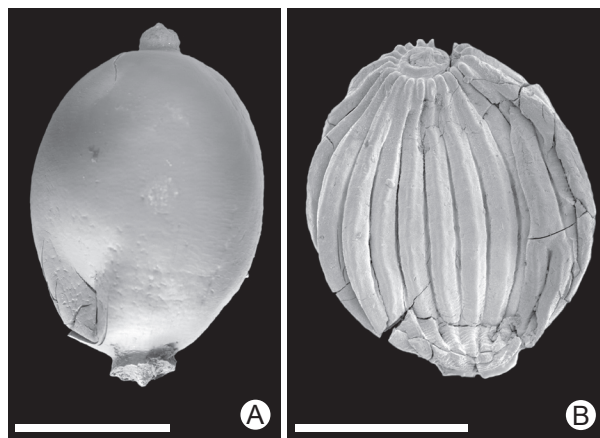
Nové květenství/plodenství určené jako *Caryanthus* sp. bylo popsáno z lokality Zliv-Řídká Blana. Jde o první úplnější kus rodu *Caryanthus* ukazující uspořádání květu / plodu, který tak umožňuje přesnější interpretaci rodu. Je složené ze tří, vedle sebe sedících plodů /květů, z nichž prostřední je posazený výše než ostatní. Každý z nich má několik listenů (bracts) a je uzavřený v češuli (hypanthium). Češule má z každé strany tři výrazné rýhy. Na květech je možné někdy nalézt dvě blizny a šest bazálních částí tyčinek. (Heřmanová & Kvaček 2012).

6.1.2. Fosilní vajíčka hmyzu

Hmyz dnes představuje nejdíverzifikovanější skupinu ze všech známých žijících organismů a jeho zástupci pronikli do téměř všech ekosystémů na Zemi. Objevil se už v paleozoiku a jednu z jeho velkých radiací je možné sledovat v souvislosti s rozvojem krytosemenných rostlin, která začala ve svrchní křídě (Grimaldi & Engel 2005). Přestože hmyz představuje takto vysoce rozrůzněnou skupinu, jeho fosilní záznam je značně neúplný, a proto každý nový důkaz existence fosilního hmyzu je přínosný. Zásadní problém při interpretaci fosilního hmyzu představuje metamorfóza během ontogeneze, která je spojená s celkovou změnou vzhledu i chování jedince. Vajíčko může mít podle jednotlivých druhů různý tvar i velikost a bez znalosti životního cyklu je velmi těžké jej přiřadit k dospělému jedinci. Hmyzí vajíčka se ve fosilním záznamu svrchní křídly objevují zřídka a většinou se nacházejí na listech (Gall and Tiffney 1983; Van Konijnenburg-Van Cittert and Schmeissner 1999; Krassilov *et al.* 2007; Popa and Zaharia 2011; Pott *et al.* 2008). Jednotlivá fuzitizovaná vajíčka se ve fosilním záznamu nacházejí ve výplavech mezi semeny a plody. Tvarem a velikostí se semenům a plodům velmi podobají a snadno se s nimi dají zaměnit. Z jihočeských pánví jsou známy dva druhy fosilních vajíček hmyzu a to *Knoblochchia cretacea* Heřmanová Bodor Kvaček (Obr. 5B) a *Palaeoaldrovanda splendens* Knobloch et Mai (Obr. 5A).

Rod *Knoblochchia* je definován pro fosilní vajíčka hmyzu. Tyto fosilie jsou malé, podélně rýhované, oválné až kulaté, s výstupky na obou koncích. Tenká perforovaná stěna je pokryta malými papilami, vnitřní povrch stěny je hladký nebo je pokryt obdélníkovými, buňkám podobnými tvary. Fosilie přiřazené ke druhu *Knoblochchia cretacea* byly dříve řazeny k rodu *Spirellea*. Ten představuje heterogenní soubor malých semen krytosemenných rostlin a jim podobných fosilií ze svrchní křídly. Většina druhů rodu *Spirellea* skutečně reprezentuje pozůstatky krytosemenných rostlin. Nicméně *Spirellea kvacekii* Knobloch a Mai (1986) je odlišná, částečně tím, že má vnější stěnu perforovanou a tím, že ani apikální ani bazální výstupek není podobný mikropyle v botanickém slova smyslu. Kvůli zařazení těchto fosilií k hmyzu bylo nutné je nově pojmenovat jako *Knoblochchia cretacea* s novým holotypem tohoto druhu. Porovnání rodu *Knoblochchia* s vajíčky recentního hmyzu se skupin Phasmatodea a Lepidoptera a semeny Stemonaceae ukázalo jasnou příslušnost těchto fosilií k hmyzu.

Palaeoaldrovanda splendens byla také původně popsána jako fosilní semeno úzce související s dnešním druhem *Aldrovanda vesiculosa* Linné (Droseraceae). Fosilní *Palaeoaldrovanda* se podobá semenům aldrovandy malou velikostí a vejčítým tvarem s kruhovým výstupkem na jednom konci a černým, lesklým povrchem. Nové výzkumy fosilií však ukazují, že jinak je *Palaeoaldrovanda* od semen aldrovandy odlišná ve všech důležitých znacích, jako jsou celková struktura semene a stavba stěny. Po přehodnocení všech diagnostických znaků je nyní jasné, že blízký vztah mezi rodem *Palaeoaldrovanda* a *Aldrovanda* a dalšími zástupci čeledi Droseraceae lze vyloučit. Naše studie ukazuje, že



Obr. 5 Fosilní vajíčka hmyzu. **A** *Palaeoaldrovanda splendens*, holotyp, inventární číslo NMP F 03387, z lokality Opatovice HL-1 178,9 m, měřítko 0,5 mm. **B** *Knoblochchia cretacea*, holotyp, inventární číslo NMP K 00974, z lokality Sievering, měřítko 0,5 mm.

Palaealdrovanda není semenem krytosemenné rostliny, ale jde o fosilní vajíčko hmyzu. Rozmanitost hmyzích vajíček, která se podobají semenům, je velká, takže jsem dosud nebyla schopna identifikovat skupiny hmyzu, jejichž vajíčka přesně odpovídají fosilnímu materiálu.

Palaealdrovanda splendens spolu se raně křídovou rostlinou *Archaeamphora longicervia* (Li 2005) z Číny byly původně považovány za jasný důkaz existence křídových masožravých rostlin a *Palaealdrovanda* byla citována v souvislosti s výskytem čeledi Drosereaceae v období křídý (Anderson *et al.* 2005). *Archaeamphora longicervia* však představuje problematickou fosilii a *Palaealdrovanda splendens*, jak dokazuje předchozí článek, není semenem, nýbrž vajíčkem hmyzu. Postrádá totiž zásadní znak semene jako je jizva (raphe) a obdélníkové struktury na vnitřní straně stěny fosilie se nepodobají žádné rostlině. Je možné, že se apomorfie jakou je masožravost objevila až mnohem později, než v křídě.

Fosilie náležející rodu *Palaealdrovanda splendens* a *Knoblochia cretacea* jsou si v mnoha ohledech podobné. Obě se vyskytují v křídě jihočeských pánví, obě byly původně mylně interpretovány jako rostlinné zbytky a obě jsou nyní považovány za vajíčka hmyzu. Jak *Palaealdrovanda*, tak *Knoblochia* mají přibližně vejčitý tvar a velikost kolem jednoho milimetru. Vnější povrch palealdrovandy je lesklý a hladký, zatímco povrch knoblochie je žebrovaný, pokrytý miniaturními papilami. Obě *Palaealdrovanda* i *Knoblochia* mají výstupky na obou koncích.

Důležitým znakem, jakým je konický výstupek ohraničený kruhovým límcem, má rod *Palaealdrovanda* i rod *Knoblochia*. Tento výstupek je téměř stejný, jako bazální výstupek dnešního rodu *Lonchodes* (Phasmatodea). Vnitřní struktura stěny u rodu *Palaealdrovanda* je složená z obdélníkových, buňkám podobných útvarů. V několika případech byly podobné struktury pozorovány na vnitřní straně stěny u rodu *Knoblochia*.

6.2. Paleoekologická část

Flóra klikovského souvrství obsahuje diverzifikovaná rostlinná společenstva. Makrofosilie, z velké části listy krytosemenných rostlin, jsou zachované jako otisky v jílovcích a pískovcích. V mnoha případech mají zachované kutikuly. Celkem je dnes známo z klikovského souvrství zhruba 35 taxonů makrofosilií.

Jsou zde zastoupeny kapradiny, jehličnany, a hlavně krytosemenné rostliny, Palaeoklimatická analýza klikovského souvrství pomocí metody LMA (Leaf Margin Analysis), metody CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program) a metody nejbližšího žijícího příbuzného nám umožňují dospět k závěru, že tato flóra rostla v sezónně suchém subtropické klimatu. Průměrná roční teplota se pravděpodobně pohybovala okolo 15 °C. Výskyt hojných fuzitizovaných fosilií by mohl být způsoben častými požáry, typickými pro sezónně suché klima.

Z celkem 23 taxonů listů dvouděložných krytosemenných dřevin z klikovského souvrství má 63 % celokrajné listy. Metoda LMA (Leaf Margin Analysis), založená na tomto znaku, tak udává poměrně vysokou průměrnou roční teplotu, tj. okolo 18 °C.

CLAMP analýza pro všech 23 morfotypů poskytuje následující výsledky: MAT (průměrná roční teplota) 14 °C; WMMT (průměrná teplota nejteplejšího měsíce) 24 °C; CMMT (průměrná teplota nejchladnějšího měsíce) 6 °C; GROWSEAS (délka vegetačního období) 8 měsíců; GSP (srážky vegetačního období) 800 mm; MMGSP (průměrné měsíční srážky vegetačního období) 100 mm; 3-WET (srážky během tří nejvlhčích měsíců) 430 mm

a 3-DRY (srážky během tří nejsušších měsíců) 190 mm. Rostlinné zbytky z klikovského souvrství byly kalibrovány podle 173 recentních lokalit jako chladnomilnější flóra. Kalibrace podle 144 recentních lokalit jako teplomilnější flóra dávaly extrémně nízké teploty. Směrodatná odchylka byla pro analýzu všech vzorků z klikovského souvrství 1,7 °C, proto je přesnější uvádět, že odhad průměrné roční teploty pro klikovské souvrství se pohybuje od 10 °C do 14 °C.

Pro analýzu CoA (Coexistence Approach) byly použity čtyři taxony krytosemenných rostlin (*Platanus-Ettingshausenia*, *Liriodendron*, *Sabia*, *Saurauia*). Analýza poskytla příbližnou průměrnou roční teplotu (MAT) 15–21 °C, průměrnou teplotu nejchladnějšího měsíce (CMMT) 5–15 °C, průměrnou teplotu nejteplejšího měsíce (WMMT) 24–28 °C a průměrné roční srážky (MAP) 900–1600 mm (Uhl 2006 upraveno).

Mezofosilie klikového souvrství představují diverzifikovaný soubor více než 100 taxonů fosilních rostlin. Tento soubor byl doplněn v roce 2007 novým materiálem z lokality Zliv-Řídká Blana.

Nový materiál, který byl nalezený na lokalitě Zliv-Řídká Blana v roce 2007 autorkou a školitelem, poskytl výjimečně dobře zachovaný různorodý soubor mezofosilií. Obsahuje celkem 36 taxonů fosilních rostlin, megaspor, semena, plody a květy. Kromě toho obsahuje ještě vajíčka a koprolity hmyzu. Systematické zařazení fosilního materiálu z lokality Zliv-Řídká Blana je podobné ostatním mezofosilním flórám z Evropy, které jsou charakteristické hojným výskytem rostlin normapolového komplexu a mnoha druhy rostlin, které mohou mít vztah k dnešním Ericales.

Při celkovém zhodnocení flóry klikovského souvrství lze konstatovat, že v pylových analýzách (Pacltová 1961) i mezi mezofosiliemi (Knobloch & Mai 1986) shodně dominují rostliny normapolového komplexu. Makrofosilie, které by odpovídaly rostlinám normapolového komplexu, však nebyly zaznamenány. Mezi makrofosiliemi dominují platanoidní a lauroidní typy listů (*Ettingshausenia*, *Myrtophyllum*); jejich reprodukční orgány však nebyly nalezeny. Jedním z možných vysvětlení rozdílů ve složení makroflóry a mezofosilií je způsob zachování a transport. Zatímco platanoidní a lauroidní typy rostlin pravděpodobně rostly v blízkosti řeky a neprodělaly výrazně delší transport, mezofosilie mohou pocházet z odlehlejších výše položených stanovišť, tzv. „uplands“. Transportem fosilního materiálu v řece došlo k jeho roztrídění a pravděpodobně uložení na různých místech v říčním prostředí. Z tohoto důvodu se nacházejí fosilní listy a mezofosilie v různých typech sedimentů.

7. Závěr

Tato disertační práce sledovala tři cíle:

1. revizi vybraných druhů reproduktivních orgánů rostlin z klikovského souvrství,
2. popis nového materiálu z lokality Zliv-Řídká Blana
3. paleoekologické vyhodnocení klikovského souvrství.

Systematicky byly revidovány tři taxony. Taxon *Budvaricarpus serialis* Knobloch et Mai, původně popsáný jako jediný plod (Knobloch & Mai 1983, 1984), byl reinterpretován jako souplodí tří nebo čtyř vedle sebe rostoucích plodů. Na základě pylu nalezeného v jejich apikálních částech byl *Budvaricarpus* zařazen k normapolovému komplexu a na základě morfologických znaků zde byla zjištěna jasná podobnost s dnešním taxonem *Rhoiptelea chiliantha* Diels et Hand.-Mazz (Heřmanová *et al.* 2011).

Taxon *Palaeoladrovanda splendens* Knobloch et Mai byl považován za jasný důkaz existence masožravých rostlin v období křídý (Anderson *et al.* 2005). Tato fosilie však postrádá důležité taxonomické znaky, jako jizva (rafe) a mikropyle, které jsou charakteristické pro semena recentního druhu *Aldrovanda vesiculosa* Linné. Naopak stěna, apikální a bazální výstupek jsou znaky, které dokazují, že tato fosilie je vajíčko hmyzu (Heřmanová & Kvaček 2010).

Taxon *Spirellea kvacekii* (Knobloch) Knobloch et Mai byl původně považován za semeno krytosemenné rostliny. Rod *Spirellea* skutečně zahrnuje fosilie řazené mezi krytosemenné, nicméně druh *Spirellea kvacekii*, se znaky jako je bazální a apikální výstupek a stavba stěny, liší od typového druhu *Spirellea bohemica* i od většiny ostatních druhů řazených do rodu *Spirellea*. Na základě znaků, jako perforace stěny a přítomnost papil na povrchu, jsou tyto fosilie interpretovány jako vajíčka hmyzu. Proto byl pro ně stanoven nový rod a druh *Knoblochia cretacea* Heřmanová, Bodor et Kvaček (Heřmanová *et al.* 2013).

Nový materiál z lokality Zliv-Řídká Blana poskytl velké množství velmi dobře zachovaných mezofosilií. V tomto materiálu bylo nalezené první a zatím jediné květenství rodu *Caryanthus* (Heřmanová & Kvaček 2012).

Paleoklimatická analýza klikovského souvrství pomocí metod CLAMP, LMA a CoA ukazuje, že tato flóra rostla v sezónně suchém subtropickém podnebí. Průměrná roční teplota se pohybovala okolo 15 °C (Váchová & Kvaček 2009).

8. Literatura

- ANDERSON, C. L., BREMER, K. & FRIIS, E. M. 2005. Dating phylogenetically basal eudicots using rbcL sequences and multiple fossil reference points. *American Journal of Botany* 92(10), 1737–48.
- BAILEY, I. W. & SINNOTT, E. W. 1915. A botanical index of Cretaceous and Tertiary climates. *Science* 41, 831–834.
- CRANE, P., HERENDEEN, P. S. & FRIIS, E. M. 2004. Fossils and plant phylogeny. *American Journal of Botany* 91(10), 1683–1699.
- DONOGHUE, P. C. J., BENGTSON, S., DONG, X., GOSTLING, N. J., HULDTGREN, T., CUNNINGHAM, J. A., YIN, CH., YUE, Z., PENG, F. & MARCO, S. 2006. Synchrotron x-ray tomographic microscopy of fossil embryos. *Nature* 442, 680–83.
- DOYLE, J. A. 2008. Integrating molecular phylogenetic and paleobotanical evidence on origin of the flower. *International Journal of Plant Sciences* 169(7), 816–43.
- EKLUND, H. 1999. *Big survivors with small flowers. Fossil history and evolution of Laurales and Chloranthaceae*. 52 pp. Uppsala: PhD Thesis, Faculty of Science and Technology, University of Uppsala.
- ETTINGSHAUSEN, C. 1852. Über fossile Pflanzen bei Wittingau in Böhmen. *Jahrbuch der kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt, Sitzung. am 15. 12. 1852*, 144.
- FRIIS, E. M. 1983. Upper Cretaceous (Senonian) floral structures of juglandalean affinity containing Normapolles pollen. *Review of Palaeobotany and Palynology* 39, 161–88.
- FRIIS, E. M., CRANE, P. & PEDERSEN, K. R. 2011. *Early Flowers and Angiosperm Evolution*. 585 pp. Cambridge University Press.
- FRIIS, E. M., PEDERSEN, K. R., GRIMM, G. W. & CRANE, P. 2009. *Monetianthus mirus* gen. et sp. nov., a nymphaealean flower from the Early Cretaceous of Portugal. *International Journal of Plant Sciences* 170(8), 1086 – 1101.
- FRIIS, E. M., PEDERSEN, K. R. & SCHÖNENBERGER, J. 2006. Normapolles plants: a prominent component of the Cretaceous rosoid diversification. *Plant Systematics and Evolution* 260, 107–40.
- GALL, L. F. & TIFFNEY, B. H. 1983. A Noctuid moth egg from the Late Cretaceous of Eastern North America. *Science* 219, 507–9.
- GÓCZÁN, F., GROOT, J. J., KRUTZSCH, W. & PACLTOVÁ, B. 1967. Die Gattungen des „Stemma Normapolles Pflug 1953b“ (Angiospermae) – Neubeschreibungen und Revision europäischer Formen (Oberkreide bis Eozän). *Palaöntologische Abhandlungen* B(2), 427–633.
- GRIMALDI, D. & ENGEL, M. S. 2005. *Evolution of the Insects*. 755 pp. Cambridge University Press.
- HEŘMANOVÁ, Z., BODOR, E. & KVAČEK, J. 2013. *Knoblochia cretacea*, Late Cretaceous insect eggs from Central Europe. *Cretaceous Research* 45, 7–15.
- HEŘMANOVÁ, Z. & KVAČEK, J. 2010. Late Cretaceous *Palaeoaldrovanda*, not seeds of a carnivorous plant, but eggs of an insect. *Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series* 179, 105–18.
- HEŘMANOVÁ, Z. & KVAČEK, J. 2012. New record of genus *Caryanthus* from the Cretaceous of South Bohemia (Czech Republic). *Sborník Národního musea v Praze* 68(1), 47–50.

- HEŘMANOVÁ, Z., KVAČEK, J. & FRIIS, E. M. 2011. *Budvaricarpus serialis* Knobloch & Mai, An unusual new member of the Normapolles complex from the Late Cretaceous of the Czech Republic. *International Journal of Plant Sciences* 172(2), 285–93.
- KNOBLOCH, E. 1985. Paläobotanisch-biostratigraphische Charakteristik der Klikov-Schichtenfolge (Oberturon – Santon) in Südböhmen. *Sborník geologických věd, Geologie* 40, 101–145.
- KNOBLOCH, E. & MAI, D. H. 1983. Carbonized seeds and fruits from the Cretaceous of Bohemia and Moravia and their stratigraphical significance. *Knihovnička Zemního plynu a nafty*, 305–332.
- KNOBLOCH, E. & MAI, D. H. 1984. Neue Gattungen nach Früchten und Samen aus dem Cenoman bis Maastricht (Kreide) von Mitteleuropa. *Feddes Repert* 95, 3–41.
- KNOBLOCH, E. & MAI, D. H. 1986. Monographie der Früchte und Samen in der Kreide von Mitteleuropa. *Rozprawy Ústředního ústavu geologického* 47, 1–219.
- VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J.H.A. & SCHMEISSNER, S. 1999. Fossil insect eggs on Lower Jurassic plant remains from Bavaria (Germany). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 152, 215–23.
- KRASSILOV, V., SILANTIEVA, N., HELLMUND, M. & HELLMUND, W. 2007. Insect egg sets on angiosperm leaves from the Lower Cretaceous of Negev, Israel. *Cretaceous Research* 28, 803–11.
- LI, H. 2005. Early Cretaceous sarraceniacean-like pitcher plants from China. *Acta Botanica Gallica* 152(2), 227–234.
- MALECHA, A., ŠPINAR, Z., BOŘKOVÁ – GABRIELOVÁ, N., MRÁZEK, A., NĚMEJC, F., PACLTOVÁ, B., ŘEHÁKOVÁ, Z. & SLÁNSKÁ, J. 1962. Nové dělení a označení stratigrafických jednotek jihočeských pánví. *Věstník Ústředního ústavu geologického* 37(3), 161–170.
- MANOS, P. S. & STONE, D. E. 2001. Evolution, Phylogeny, and Systematics of the Juglandaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88(2), 231–69.
- MOSBRUGGER, V. 1999. The nearest living relative method. 261–265 In JOHNES, T. P. & ROWE, N. P. (eds) *Fossil Plants and Spores modern techniques. The Geological Society, London*.
- MOSBRUGGER, V., & UTESCHER, T., 1997. The coexistence approach - a method for quantitative reconstructions of Tertiary terrestrial palaeoclimate data using plant fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 134, 61–86.
- NĚMEJC, F. 1938. První nález křídové květeny v jihočeské pánvi. *Časopis Národního muzea, oddíl přírodovědecký* 112, 167.
- NĚMEJC, F. 1957. Fossil plants from the iron stones of Hrutov (near Lišov in S. Bohemia). *Sborník Národního muzea v Praze* 13(3), 97 – 122.
- NĚMEJC, F. 1968. Paleofloristické studie v křídových a třetihorních uloženinách Jihočeských pánví a pánve Plzeňské. *Sborník Národního muzea v Praze* 24(1), 7– 30.
- NĚMEJC, F. & Z. KVAČEK, Z. 1975. *Senonin plant macrofossils from the region of Zliv and Hluboká (near České Budějovice)*. 82 pp. Univerzita Karlova, Praha.
- PACLTOVÁ, B. 1955. Mikropaleontologický výzkum v oblasti jihočeského terciéru. *Zprávy o geologických výzkumech v roce 1954*, 132–134.
- PACLTOVÁ, B. 1958. Palynologický výzkum křídových, terciérních a kvartérních hornin v jihočeských pánvích v roce 1956. *Věstník Ústředního ústavu geologického* 33, 330–338.

- PACLTOVÁ, B. 1961. Některé rostlinné mikrofosilie ze sladkovodních uloženin svrchní křídy (senon) v jihočeských pánvích I. *Sborník Ústředního ústavu geologického 26 oddíl palontologický*, 47–102.
- PACLTOVÁ, B. 1963. Palynologická charakteristika ledenického souvrství (svrchní pliocén) v Třeboňské pánvi v jižních Čechách, *Sborník geologických věd řada paleontologická 2*, 7–55.
- PACLTOVÁ, B. 1981. The evolution and distribution of Normapolles pollen during the Cenophytic. *Review of Palaeobotany and Palynology 35*, 175–208.
- PFLUG, H. D. 1953. Zur Entstehung und Entwicklung des angiospermiden Pollen in der Erdgeschichte. *Palaeontographica 95(B)*, 60–171.
- POPA, M. & ZAHARIA, A. 2011. Early Jurassic ovipositories on Bennettitalean leaves from Romania. *Acta Palaeontologica Romaniaae 7*, 285–90.
- POTT, C., LABANDEIRA, C. C., KRINGS, M. & KERP, H. 2008. Fossil insect eggs and ovipositional damage on bennettitalean leaf cuticles from the Carnian (Upper Triassic) of Austria. *Journal of Paleontology 82*, 778–89.
- SIMS, H., PATRICK, J., HERENDEEN, S., LUPIA, R., CHRISTOPHER, R. A. & CRANE, P. 1999. Fossil flowers with Normapolles pollen from the Upper Cretaceous of southeastern North America. *Review of Palaeobotany and Palynology 106(3–4)*, 131–51.
- SKARBY, A. 1968. Extratriporopollenites (Pflug) emend. from the Upper Cretaceous of Scania, Sweden. *Stockholm Contributions in Geology 16*, 1–60.
- SLÁNSKÁ, J. 1974. Continental Cretaceous and Tertiary Sedimentation in the South Bohemian Basin. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlung 146/3*, 385 – 406.
- SLÁNSKÁ, J. 1976. A red-bed formation in the South Bohemia Basin, Czechoslovakia. *Sedimentary Geology, 15(2)*, 135–164.
- SPICER, R. A. 2006. Clamp. <http://www.open.ac.uk/earth-research/spicer/CLAMP/Clampset1.html>
- SUN, S. G., LU, Y. & HUANG S. Q. 2006. Floral phenology and sex expression in functionally monoecious *Rhoiptelea chiliantha* (Rhoipteleaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society 152*, 145–51.
- UHL, D. 2006. Fossil plants as palaeoenvironmental proxies – some remarks on selected approaches. *Acta Palaeobotanica 46(2)*, 87–100.
- VÁCHOVÁ, Z. & KVAČEK, J. 2009. Palaeoclimate analysis of the flora of the Klikov Formation, Upper Cretaceous, Czech Republic. *Bulletin of Geosciences 84(2)*, 257–268.
- WILF, P., WING, S. L., Greenwood, D. R. & Greenwood, C. L. 1998. Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: An Eocene example. *Geology 26*, 203–206.
- Wing, S. L. & Greenwood, D. R. 1993. Fossils and fossil climate: the case for equable continental interiors in the Eocene. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B 341*, 243–252.
- WOLFE, J. A. 1990. Palaeobotanical evidence for a marked temperature increase following the Cretaceous/Tertiary boundary. *Nature 343*, 153–156.
- WOLFE, J. A. 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. *U.S. Geological Survey Bulletin 2040*, 1–73.

příloha I.

Váchová, Z. & Kvaček, J. 2009. **Palaeoclimate analysis of the flora of the Klikov Formation, Upper Cretaceous, Czech Republic.** *Bulletin of Geosciences* 84(2), 257–268.

příloha II.

Heřmanová, Z. & Kvaček, J. 2010. **Late Cretaceous Palaeoaldrovanda, not seeds of a carnivorous plant, but eggs of an insect.** *Journal of the National Museum (Prague), Natural History Series* 179(9), 105–118.

příloha III.

Heřmanová, Z., Kvaček, J. & Friis, E. M. 2011. **Budvaricarpus serialis** Knobloch & Mai, an unusual new member of the Normapolles complex from the Late Cretaceous of the Czech Republic. *International Journal of Plant Sciences* 172(2), 285–293.

příloha IV.

Heřmanová, Z. & Kvaček, J. 2012. **New record of genus *Caryanthus* from the Cretaceous of South Bohemia (Czech Republic)**. *Sborník národního muzea v Praze Řada B – Přírodní vědy* 68, 47–50.

příloha V.

Heřmanová, Z., Bodor, E. & Kvaček, J. 2013. **Knoblochia cretacea**, Late Cretaceous insect eggs from Central Europe. *Cretaceous Research* 45, 7–15.

příloha VI.

Heřmanová, Z. & Kvaček, J. **Preliminary report on new plant mesofossils from the Klikov Formation, Cretaceous, Czech Republic** *MS.*