

Fosilní doklady asociací rostlin a hmyzu

Jen málokteré soužití je v přírodě tak zjevné a přitom tak skryté jako v případě hmyzu a rostlin. Současná rozmanitost obou těchto početných skupin představuje do značné míry výslednici jejich vzájemného působení, jehož počátek máme doložen z konce spodního karbonu (před 324 miliony let), kdy nacházíme vůbec nejstarší doklady hmyzího žíru na listech kapradosemenných rostlin. Od té doby se mezi nimi vytvořila velmi komplikovaná a delikátní síť nejen trofických vazeb, které v průběhu evoluce zásadním způsobem, ať již přímo či nepřímo ovlivnily a nadále ovlivňují většinu ostatních terestrických organismů včetně člověka (viz též např. *Živa* 2012, 4: 200–202, 205–209 a 210–212 nebo 2010, 5: 219–221). Některé z nich zanechaly svou stopu i ve fosilním záznamu a nabízejí tak možnost hlubšího pochopení proměn těchto vztahů v čase. Řada jiných naopak dokládá jejich pozoruhodnou starobylost a stálost. Kvalitativní a kvantitativní analýza vybraných typů interakcí vykazujících vyšší citlivost ke změnám prostředí zase přispívá k poznání dynamiky dávno zaniklých ekosystémů a klimatických změn v geologické minulosti.

Kromě výskytu vlastních fyzických pozůstatků hmyzu, ať již uchovaných v podobě otisků nebo jantarových inkluzí (blíže článek na str. 198–202 tohoto čísla *Živy*), lze jeho existenci ve fosilním záznamu vysledovat i nepřímo prostřednictvím působení na jiné organismy, zejména rostliny. Stopy této činnosti, řazené obecně k ichnofosiliím (studium stop po činnosti organismů – viz také *Živa* 2014, 3: LII–LIII), vykazují řadu specifických charakteristik, díky nimž jsou často přiřaditelné ke konkrétním hmyzím původcům. Nejrozšířenějším typem těchto vzájemných interakcí jsou početné případy hmyzího žíru, přítomného hlavně na listech dvouděložných rostlin. Tuto trofickou asociaci lze dělit do dalších podskupin, jako jsou dutinový nebo okrajový žír, žír kostrový aj., přičemž následné porovnání rozdílů v jejich diverzitě a frekvenci

hraje důležitou úlohu v posouzení tehdejších klimatických podmínek a ekologických vztahů. Z hlediska taxonomického určení patří tento typ interakcí spíše k těm nesespecifickým. Výjimkou jsou např. okusy přisuzované pro svůj nezaměnitelný charakter včelám z čeledi čalounicovití (*Megachilidae*) nebo mravencům rodu *Atta*. K okrajovému žíru se řadí také nejstarší doložitelný příklad hmyzí herbivorie, popsaný na kapradosemenné rostlině druhu *Triphyllopteris austrina* z konce spodního karbonu Austrálie.

Minující žír

Zajímavý a velmi specifický typ interakcí představuje tzv. minující žír, vyskytující se ve fosilním záznamu nepoměrně vzácněji. V botanické terminologii se jako miny (anglicky mine, stejně jako častější význam

důl, dolovat) označují miniaturní chodby, kterými se hmyzí larva prokousává listovým parenchymem, aniž by poškodila jeho svrchní či spodní kutikulu. Jejich velikost a průběh jsou charakteristické pro jednotlivé hmyzí původce, a zaručují tak velmi dobrý diagnostický znak. Rovněž odložené trusu larvy (depozice), vinoucí se jako tmavá stopa v postupně se rozšiřující mině zakončené kukelní komůrkou, je druhově specifické. Vzhledem k možnosti rodové nebo dokonce druhové determinace původce může takový nález vést i k objasnění biogeografických a koevolučních aspektů vztahu příslušného hmyzího taxonu s jeho rostlinným hostitelem.

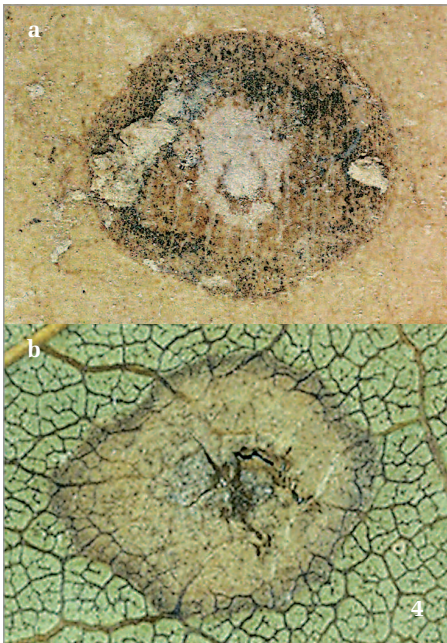
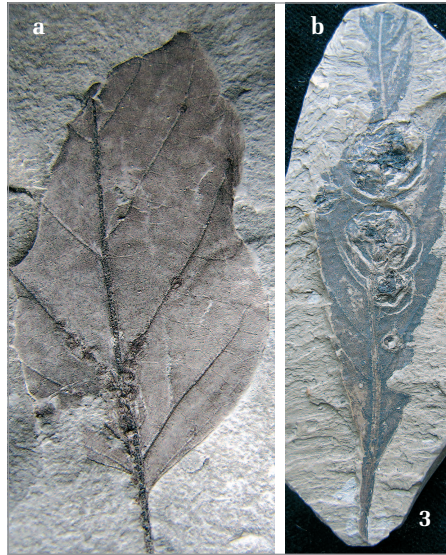
Miny se v průběhu evoluce objevují poměrně pozdě, nejstarší spolehlivě určený nález na listech kapradosemenné rostliny rodu *Pachypteris* (*Lyginopteridophyta*) se datuje teprve do rozhraní jury a křídly severní Austrálie (145 milionů let). Po náhlém vzestupu v průběhu křídly, který patrně souvisel s rozvojem krytosemenných rostlin, dochází okolo známé hranice křída/třetihory (K/T) k prudkému poklesu výskytu listů zasažených minami. Z toho lze usoudit, že dopad globální katastrofy ovlivnil frekvenci výskytu a pravděpodobně i diverzitu hmyzu. Po krátké době, v paleocénu, však dochází k pozvolné restituci co do rozmanitosti tohoto typu žíru a v eocénu a oligocénu je již hojně zastoupen. Z paleogénu lze také doložit některé recentní taxony. Příkladem může být nález ze spodního eocénu na území amerického státu Wyoming, poskytující doklad starobylosti asociace hostitelské rostliny rodu česnekovník (*Cedrela*) z čeledi zederachovitých (*Meliaceae*) s rodem listovníček (*Phyllonistis*) z motýlí čeledi vizprimenkovití (*Gracillariidae*), která trvá dodnes, tedy přes 50 milionů let. Podobný objekt ze světově známého oligocenního naleziště Florissant ve státě Colorado (USA) se týká přítomnosti drobných motýlů rodu chobotníček

1 Velmi specifický typ interakce hmyzu s rostlinami představují schránky tvořené výlučně jehlicemi tisovce pochybného (*Taxodium dubium*). Unikátní je jejich pravidelné paralelní uspořádání, sružené do na sebe navazujících prstenců. Tento způsob je sice charakteristický pro motýly čeledi vakonošovití (*Psychidae*), ale alternativními původci mohou být i eruciiformní (housenkovitě) larvy chrostíků (*Trichoptera*). Šířka jednotlivých jehlic ca 1,15 mm. Foto J. Prokop

2 Fosilní hálky u tisovce pochybného
3 Stopy hálek vlnovníků (roztoči – *Acarri*: *Eriophyoidea*, obr. a) na středové žilce listu vyhynulé olše julianotvaré (*Alnus julianiformis*). Na obr. b listy vyhynulého stálezeleného dubu porýnského (*Quercus rhenana*), vykazující přítomnost velkých, avšak komprimovaných hálek (původně zjevně kulovitěho tvaru). Jako nejpravděpodobnější původce se jeví blanokřídlý hmyz z okruhu dnešních žlabatek (blanokřídlí – *Hymenoptera*: *Cynipidae*).

4 Fosilní nález na listu vyhynulého jasanu *Fraxinus bilinica* (obr. a) – okrouhlé útvary o průměru 4 mm připomínají velikostí, tvarem a rozmístěním hálky recentního druhu bejlomorky *Dasineura fraxinea* na jasanu ztepilém (*F. excelsior*, b).





(*Bucculatrix*) z čeledi *Bucculatricidae* na listech hostitelské rostliny rodu *Zelkova* z čeledi jilmovitých (*Ulmaceae*). Tato dřevina ze Severní Ameriky dávno vymizela a dnes roste jen v temperátních oblastech Eurasie. Fosilní miny rodu *Bucculatrix* se přitom nijak nepodobají minám recentních severoamerických druhů, ale právě recentním minám druhů téhož rodu, vyskytujících se na rodu *Zelkova* ve východní Evropě. Je to další příklad asociace hmyzího původce minujícího žíru s jeho rostlinným hostitelem, sahající i v tomto případě nejméně 30 milionů let do minulosti. Co do výskytu v rámci současných hmyzích řádů se minující druhy nacházejí výlučně mezi motýly (*Lepidoptera*), blanokřídlými (*Hymenoptera*), dvoukřídlými (*Diptera*) a brouky (*Coleoptera*), přičemž k rozvoji této potravní asociace došlo ve všech zmíněných řádech opakovaně a nezávisle.

Tvorba hálek

Nejpozoruhodnějšími útvary, s nimiž se můžeme na fosilizovaných (a nakonec i recentních) listech setkat, jsou však háčky. Jde o novotvary vznikající bujením rostlinných pletiv působením chemických látek produkovaných larvami háčkovatého hmyzu, popřípadě inokulovaných do pří-

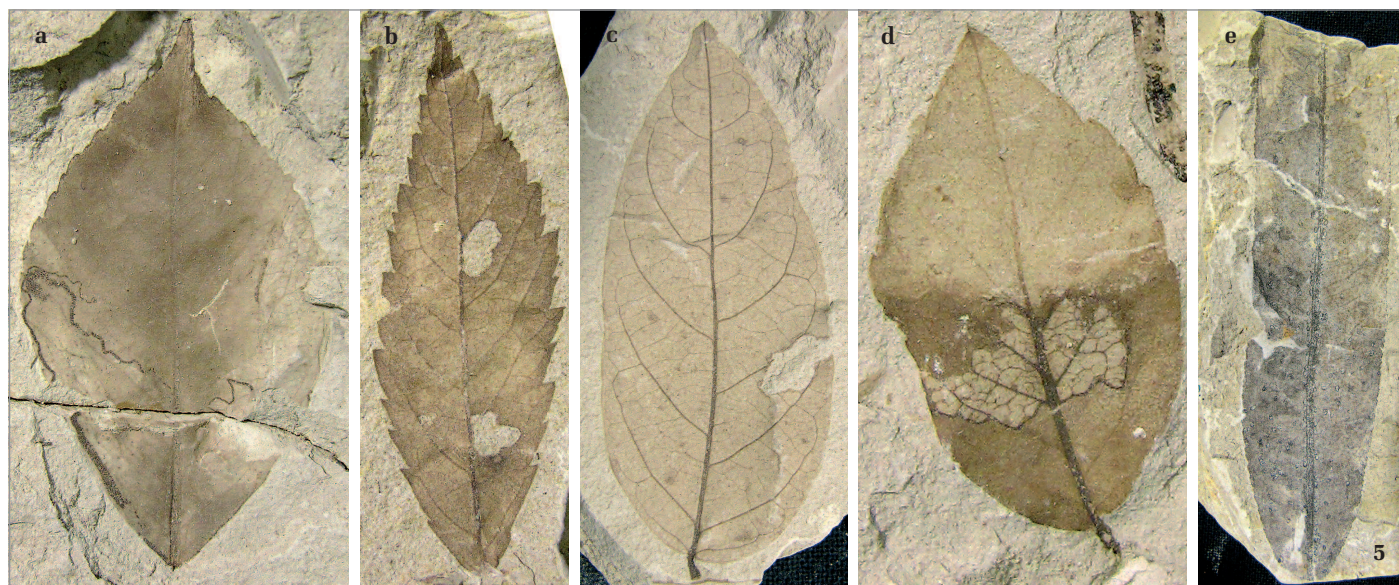
slušného místa kladoucí samicí (Živa 2010, 5: 219–221). Na kompresních fosiliích se háčky jeví jako trojrozměrné útvary, byť často deformované tlakem nadloží, vykazující velkou různorodost co do velikosti, tvaru a rozmístění. Všechny posledně jmenované morfologické charakteristiky jsou vysoce taxonomicky specifické, v mnoha případech pak odpovídají háčkům současného hmyzu. Potenciální původci však nepocházejí jen z řad háčkovatého hmyzu, ale i ostatních členovců, především roztočů (*Acari*). Navíc se nalézají rovněž mezi hlísticemi (*Nematoda*), houbami, bakteriemi a viry. Souhrnně se označují jako cecidozoa (termín se používá bez ohledu na to, že nejde o živočichy). Oproti háčkům ostatních původců vykazují ty hmyzí spíše symetrickou stavbu. Háčky slouží hmyzí larvě jako úkryt a také jako zdroj potravy, přičemž přibližně 80 % háček se vyskytuje na listech. V rámci třídy hmyzu vznikala schopnost tvorby háček v různých obdobích opakovaně a nezávisle na sobě. Háčkovatné druhy tvoří jen asi 2 % z celkového počtu dosud popsaných hmyzích druhů. Ačkoli je utváření háček běžným jevem na všech typech rostlin, vykazují vyšší míru četnosti háček rostliny sklerofylní (s listy přízpůsobenými suchému prostředí), a dále ty, které rostou v oblastech s velkými sezonními výkyvy srážek.

Za nejstarší doklad tvorby háček jsou považovány podlouhlé útvary na řapíku stromovité kapradiny rodu *Psaronius* ze svrchního karbonu Severní Ameriky (před 300 miliony let), dosahující překvapivě délky až 24 cm, které jejich nálezcí (Labandeira a Phillips 1996) dokonce přisoudili hmyzu s proměnou dokonalou. Z dalších prvohorních nálezů jde třeba o háčky na listech kapradosemenné rostliny rodu *Odontopteris* z permu. Taxonomická příslušnost zůstává opět nejasná, navíc fosilní záznam žádný z moderních skupin háčkovatého hmyzu z tohoto období není znám. Z druhohor, hlavně z doby před nástupem svrchní křídy, je k dispozici jen malé množství nálezů. Jako příklad lze uvést vřetenovité ztlustěliny na bázi větviček nesoucích šišky jehličnanu *Aethophyllum stipulare* ze středního triasu Francie, nebo oválné listové háčky na nahosemenné rostlině *Dechellyia gormanii* ze svrchního triasu státu Arizona (USA).

Z jurského období je možné zmínit kupř. nález háček na listech nahosemenné rostliny rodu *Anomozamites* (*Bennettitales*). Pouze dvě moderní čeledi háčkovatého hmyzu, obě z řádu brouci (krasocovití – *Buprestidae*, nosatcovití – *Curculionidae*), mají fosilní záznam z období před křídou.

Četnost háček a jejich rozmanitost začínají stoupat až počátkem svrchní křídy, patrně v souvislosti s nástupem krytosemenných rostlin a objevením se dalších moderních skupin háčkovatého hmyzu. Množství nálezů na listech krytosemenných pochází zejména ze svrchního Dakoty (svrchní alb až střední cenoman) Kansasu a Nebrasky, kde se typové spektrum listových háček blíží recentním poměrům. Byl zde potvrzen výskyt zástupců moderních skupin – mšice (*Aphidomorpha*), mery (*Psyllomorpha*), dvoukřídlí (bejlmorkovití – *Cecidomyiidae*), blanokřídlí (žlabatkovití – *Cynipidae*) a také roztočů (vlnovníci – *Eriophyoidea*).

Přestože po K/T hranici některé typy háček mizejí a z paleocénu a počátku eocénu známe velmi málo nálezů, v následujícím časovém úseku středního eocénu byly jejich diverzita i relativní četnost mnohem vyšší než kdykoli předtím. Příčinou náhlého vzestupu se stala zřejmě druhá hlavní radiace kvetoucích rostlin, která proběhla v paleogénu. Morfologickým porovnáváním nálezů z eocenních lokalit se současnými vzorky vychází najevo, že nejčastější původce háček představovali roztoči vlnovníci, následováni bejlmorkami a žlabatkami. V menší míře byly zastoupeny i typy vyvolané merami. Listové háčky vytvořené zástupci brouků, motýlů a třásněnek (*Thysanoptera*) nebyly zatím z eocenních uloženin popsány. Brouci způsobují i dnes listové háčky vzácně, napadají spíše jiné orgány rostlinného hostitele, např. stonky a kořeny. V případě motýlů a třásněnek může tato skutečnost indikovat pozdější vznik uvedené larvální (juvenilní) potravní strategie. Z období oligocénu jsou ze severoamerické lokality Florissant popsány velmi dobře zachované nálezy háček na listech i stoncích rostlin. Rovněž jde především o zástupce roztočů vlnovníků a o žlabatky. Zaznamenány jsou i případy stonkových háček, které autoři nálezu (Cockerell 1908) srovnávají s háčkami recentního brouka kozlíčka topolového (*Saperda populnea*) z čeledi tesařkovitých (*Cerambycidae*). Další nálezy háček roztočů výše uvedené nadčeledi známe ze svrchního oligocénu Maďarska, odkud byly popsány na listech vavřínovité rostliny rodu *Daphnogene* (*Lauraceae*). Z miocénu a pliocénu máme množství nálezů, které se svou morfologií téměř shodují se současnými typy háček. Jako příklad lze uvést miocenní háčky bejlmorek na větvičkách tisovce (*Taxodium*), velmi podobné těm na dnešním tisovci dvouřadém (*T. distichum*), nebo háčky bejlmorek na šiškách sekvoji (*Sequoia*). Miocenního stáří jsou i háčky neobvykle protáhlého tvaru na listu dubu *Q. hannibali*, náležející žlabatkám z Nevady (USA). Z Oregonu byly opět z miocénu popsány otisky dvou listů dubu *Q. simulata*, z nichž každý nese jiný typ háček popsáných jako *Antronoides cyanomontana* a *A. oregonensis*, přisouzených také žlabatkám. Z evropské pliocenní lokality



Willershausen v Německu jsou doloženy listové háleky zástupců mšic čeledi *Aphidae* (stejnokřídlí – *Homoptera*), jejichž specifickým hostitelem je jilm (*Ulmus*). Z téže lokality pochází objev několika hálek připisovaných blanokřídlým z nadčeledi *Vespoidea*. Několik nálezů je známo i z pleistocénu, např. na šupinovitých jehlicích cypřiše (*Cupressus*) z ostrova Santa Cruz u břehů Kalifornie nebo různé typy hálek bejlmorek na tisovcích. Jak již bylo uvedeno, vyšší diverzita a četnost výskytu hálek se objevuje na xerofilní vegetaci a indikuje aridní typ klimatu, případně nerovnoměrné rozložení množství deštových srážek v čase. Proto můžeme těchto zjištěných hálek využít při zpětném stanovování pravděpodobných srážkových úhrnů ve studovaných paleoekosystémech.

Semenný žír

K zajímavým typům interakcí patří stopy působení hmyzu na rozmnožovacích orgánech rostlin, především na semenech. Fosilní záznam semenného žíru sahá až do svrchního karbonu, odkud se datují megaspory rodu *Setosisporites* ze skupiny plavuňovitých rostlin (*Lycopodiophyta*), nesoucí stopy vpichů, dále semena kapraděnosmenných rodu *Trigonocarpus* s druhotně uzavřeným otvorem a nakonec semena kordaitů (*Cordaitopsida*), mající rovněž okrouhlé otvory. Všechny tyto fosilie naznačují napadení hmyzím původcem, neboť parametry otvorů odpovídají rozměrům rostra tehdy se vyskytujícího hmyzu z nadřádu *Palaeodictyopteroidea*. Pozoruhodný nález pochází ze svrchní křídy Japonska, odkud byl popsán první případ hmyzí larvy v dužnatém obalu semen vyhnulé a dosud neurčené nahosemenné rostliny. Larva se nejvíce podobá zástupcům brouků nadčeledi *Cucujoidea*, zvláště pak těm z čeledi lesknáčkovití (*Nitidulidae*). Ze stejného období Argentiny známe ichnorod (formální taxon pro označení fosilní stopy) *Carpoichnus*, vykazující podobný typ poškození semen dvouděložné rostliny, které způsobují někteří dnešní brouci zrnokazi (*Bruchinae*). Hmyzím žírem poškozená semena dvouděložné rostliny rodu *Rutaspermum* z čeledi routovitých (*Rutaceae*) byla objevena na světoznámém nalezišti Messel v Německu a specifickým

způsobem narušená semena rodu žluto dřev (*Zanthoxylum*) z téže čeledi popsána ze spodního oligocénu Vermontu (opět USA). Plody břestovce (*Celtis*) vykazující přítomnost otvorů, pro něž byl stanoven ichnorod *Lamniporichnus*, jsou doloženy ze spodního miocénu severozápadních Čech. Obdobným způsobem poškozené plody břestovce byly nalezeny i v pleistocenních travertinových uloženinách.

Ovipozice a další typy interakcí

Zvláštní kapitola představují interakce, které nelze zařadit mezi herbivorní. Jde především o endofytickou ovipozici, čili kladení vajíček do rostlinných pletiv. Ta ve fosilním záznamu zanechává charakteristické, i když mnohem méně časté stopy než herbivorie. Již u několika linií prvohorního hmyzu se vyskytovalo vnější protáhlé kladélko, s jehož pomocí umísťoval hmyz svá vajíčka do různých substrátů, včetně rostlinných pletiv. Většina těchto kladélek byla laterálně zploštělá, zahrocená a pilovitá. Mezi skupiny, jejichž zástupci takto kladli vajíčka, patřily nepochybně dnes již vyhnulé vážky *Meganisoptera* a zástupci nadřádu *Palaeodictyopteroidea*. Z nich šlo především o řády *Palaeodictyoptera*, *Diaphanoptera* a *Megasecoptera*. Zatím nejstarší nález interpretovaný jako doklad endofytické ovipozice pochází ze svrchního karbonu Francie a jsou to dutiny ve vnějších vrstvách stonku přesličky rodu *Calamites* (*Equisetophyta*). Jako možní původci připadají v úvahu vážky (*Odonatoptera*), *Palaeodictyopteroidea* nebo *Archaeorhoptera*. Ze svrchního triasu (carn) byla popsána hmyzí vajíčka na povrchu listu nahosemenné rostliny rodu *Nilssoniopteris*. Tento nález je první svého druhu, který umožnil zkoumání metodou kutikulární analýzy, a poskytl tak detailní obraz morfologie vajíček i způsobu jejich kladení. Dva typy poškození rostlinného pletiva ovipozicí máme doloženy z německé spodní jury – první na listech jinanovité rostliny druhu *Schmeissneria microstachys*, druhé pak na listech nahosemenné rostliny rodu *Podozamites*. Původcem v obou případech byly nespíše vážky.

Nálezů přímých interakcí hmyzu a rostlin existuje mnohem více, neboť zejména v poslední době jich stále přibývá v dů-

5 a–e Ukázka vzácného nálezu minujícího žíru na listu taxonomicky blíže neurčené rostliny z čeledi čajovníkovitých (*Theaceae*). Pravděpodobným původcem byl motýl z čeledi drobníčkovití (*Nepticulidae*, obr. a). Příklad dutinového žíru se slabě vyvinutou reakcí okolního pletiva na listu rodu *Meriania* (*Rubus merianii*, b). Hluboký okrajový žír s jasně patrnou proliferační reakcí okolního pletiva na listu rodu *Wisteria*, bobovité – *Fabaceae*, obr. c). Kostrový žír, symetricky rozložený po obou stranách středové žilky listu zástupce vyhnulého rodu *Ternstroemites* (čajovníkovité, d). Jako příklad jiné než herbivorní interakce může posloužit velmi vzácný nález listu vyhnulé vrby *Haidingerovoy* (*Salix haidingeri*) se stopami po kladení vajíček (ovipozici) vážek z čeledi šídlatkovití (*Lestidae*, e).

6 Detail ovipozice na listu vrby *Haidingerovoy*. Délka všech tří, na sebe navazujících oválných impresí je 2 mm. Snímky S. Knora, pokud není uvedeno jinak

sledku intenzivního výzkumu v této oblasti. Setkáváme se také s využitím komponent rostlinného, ale i jiného původu, ke stavbě obytných schránek, jako např. u chrostíků (*Trichoptera*).

Zvláštním typem ichnofosilií, které sice nemají charakter interakcí, nicméně také dokazují přítomnost svých původců, jsou koprolity – v případě hmyzu převážně mikroskopické částice často se zbytky rostlinných pletiv. Zřejmě nejdůležitější zdroj koprolitů, tj. fosilního trusu, představují sférické karbonizované konkrce ze svrchního karbonu euramerické oblasti. Tyto útvary obsahují kromě trojrozměrně zachovaných rostlinných orgánů také rozptýlené koprolity různých původců, s identifikovatelnými zbytky hlavních rostlinných skupin. Velikost konkrací kolísá od 50–100 μm do 10 mm. Spektrum rostlinných zbytků v koprolitech svědčí pro konzumaci všech pletiv a částí rostlin. V důsledku chemismu okolního prostředí se v konkracích nezachovaly žádné zbytky členovců včetně hmyzu, vzhledem k převažující chitinné složce jejich exoskeletu. Původce koprolitů lze tedy určovat jen obtížně. Někdy se dá usuzovat podle specifických



morfolozických rysů: např. velké, oválné, na průřezu šestiúhelníkové koprolity se přisuzují zástupcům z orthopteroidního komplexu (rovnokřídli aj.). Důvodem je přítomnost rektálních papil podílejících se na formování výkalů u tohoto hmyzu. Důležitou okolnost při diagnostice koprolitů představuje i zastoupení rostlinné kutikuly a jejích derivátů, např. trichomů. Paleozoické koprolity s výskytem těchto zbytků ukazují na herbivorii svých původců, neboť obdobné nestrávené části se nacházejí i v trusu současného býložravého hmyzu. Nálezy velkých rozptýlených koprolitů obsahujících především zbytky spor kapradorostů a menší množství rostlinných pletiv pocházejí z období od svrchního karbonu do spodního permu. Též z křídového období známe koprolity převážně s pylovými zrny, dokumentující specifické potravní uzpůsobení – palynovorii.

Opylování

Zvláštní kapitolou vztahu rostlin a hmyzu je opylování a s ním spojené morfolozické a ekologické aspekty v rámci obou zúčastněných skupin. Entomofilie, opylování rostlin hmyzem, je pravděpodobně jednou z nejrozšířenějších forem mutualismu v přírodě. Dnešní opylovači zahrnují členy prakticky všech velkých hmyzích řádů, zejména třásněnky, brouky, motýly, dvoukřídle a blanokřídle. Fossilní doklady této koevoluční asociace jsou z podstaty věci pouze nepřímé. Tento typ vztahu spadá svým původem do středního triasu, kdy bazální linie hmyzu s proměnou dokonalou kolonizovaly ekologickou niku spojenou s nahosemennými rostlinami. Důkazy pro toto tvrzení zahrnují specificky utvářené typy ústního ústrojí, výskyt pylových zrn přizpůsobených entomofilii nebo do-
stupných palynovorii, a další morfolozické a funkční charakteristiky reprodukčních orgánů u hlavních skupin tehdejších kapradosemenných (nahosemenných) rostlin. Jako nejlepší příklad slouží rostliny z vymřelé skupiny *Bennettitales* a rovněž cykasy (*Cycadales*), pro které máme entomofilii doloženou fossilními i současnými důkazy. Skutečnost, že dnes existuje polinační mutualismus mezi cykasy a některými brouky, svědčí spolu s fossilními doklady cykasů a jejich opylovačů jedno-

značně pro nezávislý původ této asociace již v době před objevením se krytosemenných rostlin. V juře byly cykasy (i zástupci *Bennettitales*) silně diverzifikovanou skupinou. Podporou pro toto tvrzení mohou být příklady pravděpodobných polinačních syndromů u jehličnanů druhu *Frenelopsis alata* z vymřelé čeledi *Cheirelepidiaceae* (viz Živa 2002, 2: 57) a rodu *Cycadeoidea* z čeledi *Cycadeoideaceae* (*Bennettitales*) z konce spodní křídly. Nejstarší krytosemenná rostlina *Archaeofructus liaoningensis* pochází z uloženin spodní křídly v Číně (viz Živa 2009, 5: 209–211). Ze stejné lokality jsou i nálezy čtyř druhů řádu dvoukřídli (*Brachycera*, *Orthorrhapha*) s prodlouženým ústním ústrojím, přizpůsobeným k sání nektaru z květů. Ze svrchní křídly New Jersey byl popsán dosud nejstarší nález sociální včely druhu *Trigona prisca*, jehož stáří se odhaduje na 96–74 milionů let. Jako nepřímý doklad entomofilie v následujícím geologickém útvaru paleogénu může sloužit velmi dobře zachovaný květ eocenní rostliny *Eoglandulosa warmannensis* (souvrství Clairborne, severozápadní Tennessee, USA) z okruhu čeledi *Malpighiaceae*, vykazující podobnou morfolozii jako některé její dnešní druhy s úzkou vazbou na včelí opylovače. Ačkoli se úroveň polinačního mutualismu mezi hmyzem a rostlinami v průběhu eocénu může jevit jako velmi pokročilá, nedosahovala takového adaptačního stupně jako dnes. Řada recentních čeledí se specializovanými entomofilními květy, např. vstavačovité (*Orchidaceae*), je doložena jen sporně, nebo pouze na základě pylových zrn, jako třeba hvězdicovitě (*Asteraceae*).

Často diskutovanou otázkou bývá problematika evoluční provázanosti druhové bohatosti hmyzu a krytosemenných rostlin. Někteří autoři nepokládají opylování za nezbytnou ani za dostačující podmínku pro nárůst jejich diverzity. Jako příklad uvádějí převážně entomofilní skupiny *Gnetales*, *Cheirelepidiaceae*, *Bennettitales*, *Cycadales* a *Medullosales*, jejichž diverzita zůstala po celou dobu jejich existence na nízké úrovni nebo se zvýšila jen přechodně. Oproti tomu celá jedna třetina druhů krytosemenných rostlin je anemofilních (větrosprašných), přičemž lipnicovitě (*Poaceae*), jedna z druhově nejbohatších čeledí, dokonce výhradně. Z třídy hmyzu můžeme jako analogický příklad jmenovat čeled mravencovitě (*Formicidae*), více než 14 700 druhů ve 300 rodech) s nejstaršími doklady z počátku svrchní křídly. V této čeledi, která prodělala hlavní adaptivní radiaci počátkem kenozoika, existuje pouze málo antofilních druhů (vyhledávajících květy jako hlavní zdroj potravy). Jak vidno, evoluční problematika týkající se polinačního mutualismu je komplikovaná a před-
běžné závěry nejednoznačné.

Nálezy na našem území

Z České republiky byly popsány jedinečné nálezy fossilního hmyzu (viz Živa 1999, 1: 32–33) i stop jeho četných interakcí s rostlinami především z oblasti mostecké pánve. Jemnozrnné jezerní (lakustrinní) a říční (fluviatilní) sedimenty poskytují výborné možnosti uchování i těch nejjemnějších detailů. Rozsáhlá sbírka kompresních fossilních listů z dolu Bílina a dnes již ze zaniklé

lokality Břešťany obsahuje řadu exemplářů se zjevnými stopami působení hmyzu, případně roztoče. (Ve skutečnosti důl Bílina zahrnuje i katastrální území této dnes neexistující obce. Tamější, již odtěžené uložení, představované tzv. brešťanskými jíly, bohatými na nálezy rostlinných zbytků, reprezentují ze stratigrafického hlediska mladší vrstvy, než jsou ty z dnešního dolu.) Za zmínku stojí háčky na tisovci pochybném (*T. dubium*, obr. 2), morfolozicky téměř identické s dosud nepopsanými recentními háčkami bejломorek na severoamerickém tisovci dvouřadým, nebo háčky na listu jasanu bílinském (*Fraxinus bilinica*, obr. 4a), značně podobné těm druhu *Dasineura fraxinea* (bejломorkovít), vyskytujícím se na dnešním jasanu ztepilém (*F. excelsior*). Z taxonomicky určitelných hálek musíme uvést ještě útvary žlabatek na listech stálezeleného dubu porýnského (*Q. rhenana*, obr. 3b) a háčky roztoče vlnovníku na olši julianotvaré (*Alnus julianiformis*, obr. 3a a na 4. str. obálky). Příbuzný druh roztoče je pravděpodobně původcem hálek na vyhynulém skořicovníku mnohotvárném (*Cinnamomum polymorphum*), hojně zastoupeném v brešťanských jílech. Nálezy minujícího žíru jsou u nás mnohem vzácnější. Asi nejprůkaznější poškození tohoto typu se nalézá na listu blíže neurčené dvouděložné rostliny z čeledi čajovníkovitých (*Theaceae*, obr. 5a). Mnohem častěji se objevují případy okrajového a dutinového žíru, vyskytují se i pěkné příklady žíru kostrového (obr. 5b–d). V souboru čítajícím tisíce listů najdeme pouze jeden případ ovipozice, a to na listu vrby Haidingerovy (*Salix haidingeri*, obr. 5e a 6). Jako pravděpodobný původce byla v tomto případě označena vázka z čeledi šídlatkovitě (*Lestidae*). Unikátní nález představují schránky zbudované výlučně z jehlic tisovce pochybného (obr. 1), uspořádaných paralelně do na sebe navazujících prstenců. Nález je zajímavý i tím, že se podobná asociace v místech, kde v současnosti rod tisovec roste (jihovýchodní státy USA, Mexiko), nevyskytuje. Morfolozicky podobný typ schránek vytvářejí dnes motýli z čeledi vakonošovitě (*Psychidae*), nicméně vzhledem k absenci přímých pozůstatků původce nelze vyloučit ani chrostíky.

Je zřejmé, že studium stop interakcí hmyzu a rostlin ve fossilním záznamu může podstatným způsobem vyplnit mezery ve znalostech evolučních a zvláště koevolučních procesů a jejich zákonitostí. Kvantitativní analýzu jednotlivých typů poškození zahrnujících různé okusy, miny a háčky lze navíc využít při stanovování teplotních a srážkových poměrů i jiných paleoekologických aspektů dané lokality. Obecně přítom platí, že jejich frekvence i diverzita stoupají se vzrůstající teplotou a množstvím dešťových srážek. Pouze v případě tvorby hálek obě uvažované veličiny klesají úměrně s rostoucí humiditou prostředí. Samotná diverzita všech typů poškození se pak zvyšuje rovněž s narůstající druhovou rozmanitostí hostitelských rostlin.

Studium uvedených asociací rostlin a hmyzu ve fossilním záznamu podpořila Grantová agentura ČR (14-23108S).

Použitá literatura uvedena na webu Živý.