Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Geologie
Studijní obor: Praktická geobiologie

Anna Čížková

Nejstarší suchozemské rostliny a ekosystémy

The earliest land plants and ecosystems

Bakalářská práce

Praha 2013 doc. RNDr. Stanislav Opluštil, Ph.D.

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 14. srpna 2013 Anna Čížková

Poděkování:

Na tomto místě bych chtěla velmi poděkovat svému školiteli doc. RNDr. Stanislavu Opluštilovi, Ph.D. za konzultace, trpělivost, věnovaný čas a cenné rady.

Abstrakt

Práce má za cíl shrnout poznatky o nejstarších suchozemských rostlinách, ale také poukázat na nejasnosti, které se u této problematiky vyskytují. V úvodní části budou uvedeny potřebné abiotické změny z prekambria, kambria a ordoviku, které nejsou přímou součástí rostlinné terestrializace, ale tento proces umožnily. Popsána bude také možná evoluční linie mezi řasami a suchozemskými rostlinami. Hlavním předmětem zájmu je popis potřebných adaptačních změn rostlinného těla při přechodu z vodního do suchozemského prostředí, narůstající rostlinná diverzita ekosystémů v období svrchního siluru až středního devonu, ale i nejstarší mikroskopické nálezy subaerického původu. Součástí je také přiblížení tehdejšího geografického rozložení kontinentů, lokalizace prvního výskytu suchozemských společenstev a krátká systematika nejstarších rostlin. Závěr je věnován detailnějšímu popisu dvou vybraných příkladů fosilních terestrických ekosystémů, lokalitám Rhynie Chert a Gilboa, kde budou popsány způsoby jejich zachování a možné mezidruhové vztahy.

Klíčová slova: silur, devon, suchozemské rostliny

Abstract

This thesis aims to summarize the known information about the earliest land plants while pointing to the unresolved issues in the field. The first part discusses the abiotic changes from the Precambrian, Cambrian and Ordovician which were not a part of terrestialization but which were its necessary precondition. The possible evolutionary link between algae and land plants will also be stressed. The centre of the thesis lies in the discussion of plant body adaptations during the transition from an aquatic to land environment, increasing plant diversity of the ecosystems from the Late Silurian to the Middle Devonian, and the earliest microscopic records of subaerial plants. Geographical distribution of the continents, localization of the first terrestrial ecosystems and a brief systematics of the earliest plants will also be mentioned. The final parts concern Rhynie Chert and Gilboa – two examples of fossil ecosystems. The process of the site preservation and the interspecies connections will be described.

Keywords: Silurian, Devonian, land plants

Obsah

1 Úvod **6**
1.1 Období prekambria a první formy života 6
1.2 Co je to rostlina 9
1.2.1 Systematika rostlin 11

2 Od vodní řasy k terestrickým rostlinám **12**
2.1 Období řas a evoluce suchozemských rostlin 12
2.1.1 Řasový předek 12
2.1.2 Vztah mechorostů a cévnatých rostlin 14
2.2 Kambrické a ordovické změny, které podpořily invazi na souš 15
2.3 První nálezy suchozemských rostlin 17
2.4 Adaptace rostlin k životu na souši 19
2.4.1 Mechanická opora k udržení vzpřímeného těla a vývin specializovaných buněk pro transport vody a živin 20
2.4.2 Pevné zakotvení rostliny v substrátu a příjem vody 22
2.4.3 Ochrana před vyschnutím a struktury pro výměnu plynů 23
2.4.4 Redukce reprodukční závislosti na vodě 24

3 Ekosystémy svrchního siluru až středního devonu **26**
3.1 Paleobiogeografie 27
3.2 Systematika nejstarších suchozemských rostlin 30
3.2.1 Psilofytní rostliny 30
3.2.2 Pteridofytní rostliny 33
3.3 Funkce hub v ekosystémech 35
3.4 Příklady fosilních ekosystémů 37
3.4.1 Rhynie Chert 37
3.4.2 Fosilní les z Gilboa 41

4 Diskuse **45**

5 Závěr **47**

A Stratigrafická tabulka **53**

B Rhynie Chert **54**

C Gilboa **55**

Seznam obrázků

1.1 Stromatolity 8
1.2 Jaspility 9

2.1 *Chara* 13
2.2 *Parka decipiens* 14
2.3 Kryptospory 18
2.4 Typy cévních ztlustlin 22
2.5 Stomata 24
2.6 Řasová rodozměna 25

3.1 Psilofytní rostliny 32
3.2 Pteridofytní rostliny 35
3.3 Mykorhiza 36
3.4 *Aglaophyton* (Rhynie Chert) 40
3.5 *Asteroxylon* (Rhynie Chert) 40
3.6 *Nothia* (Rhynie Chert) 40
3.7 Rhizom progymnospermní rostliny (Gilboa) 43
3.8 Rekonstrukce příbřežního lesa (Gilboa) 43
3.9 Rekonstrukce *Eospermatopteris* (Gilboa) 43

1 Úvod

V současné době jsou souše planety Země hustě pokryty různorodou vegetací, která vytváří složité ekosystémy. Tak tomu ale nebylo vždy. Před 500 miliony lety měly ještě všechny pevniny jen holý, pustý povrch a život se rozvíjel pouze v mořích. Brzy na to však začínají organismy pronikat do brakických a následně i sladkých vod a z těchto míst se pomalu začíná kolonizovat také suchý povrch kontinentů.

Všeobecně se uznává, že prvními kolonizátory souší byly rostliny, a to rostliny cévnaté, tedy zástupci skupiny *Tracheophyta*. Předpokládá se ale, že ještě dříve byl povrch osídlen primitivními organismy jako jsou bakterie, sinice a řasy, které však zatím ráz kontinentální krajiny nijak výrazně neměnily. Časový rámec tohoto přechodového období tvoří tzv. spodní paleozoikum a samotná terestrická invaze s následnou rostlinnou diverzifikací spadá předně do útvarů silur a devon (viz stratigrafická tabulka v příloze A). Předchozí období ordoviku a kambria ovšem hrají také důležitou roli, jelikož se v těchto dobách vytváří mnoho potřebných předpokladů pro následnou terestrializaci.

Úspěšnost rostlinné kolonizace závisela rovněž na vyvinutí mnoha speciálních adaptací potřebných k přežití v suchozemských podmínkách, které se výrazně liší od vodního prostředí. Fosilní záznam vývoje těchto adaptací je chudý, ale lze na něm potřebné změny alespoň částečně dokumentovat. Představu o nejstarších rostlinných společenstvech a hlavně jejich postupné diverzifikaci pak získáváme předně z unikátních fosilních záznamů, jaké jsou zachovány například na lokalitě Rhynie Chert nebo Gilboa. Z nich lze odvodit i ekologické vztahy a celkové fungování těchto prvních suchozemských ekosystémů.

1.1 Období prekambria a první formy života

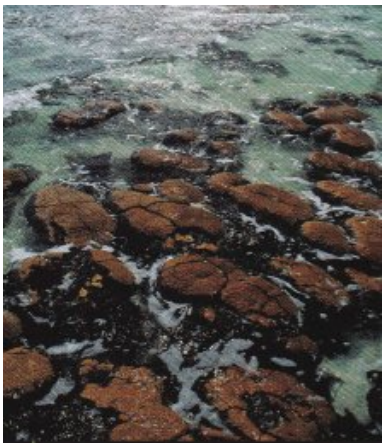
Naše planeta se začala formovat spolu s ostatními planetami sluneční soustavy z disku, který byl složený z prachu a plynů a rotoval kolem vznikajícího Slunce. Postupnou akrecí

různě velkých částí kolem gravitačního centra vznikla Země, jejíž stáří je odhadováno na 4,6 miliardy let. V následujícím období byla Země intenzivně bombardována vesmírnými tělesy o různých velikostech a její povrch byl žhavý (Chlupáč et al., 2011; Emiliani, 1992; van Andel, 1994). Postupně se však intenzita snižovala a zemský povrch začal chladnout, mohly tak začít vznikat první jádra kontinentů. Nejstarší známé horniny mají přibližné stáří 3,8 – 4,0 miliardy let. Spolu se vznikem pevné zemské kůry se začaly diferencovat i atmosféra a hydrosféra (Chlupáč et al., 2011). Ovšem obzvláště atmosféra měla výrazně jiné složení než dnes. Zcela v ní chyběl kyslík a dominovaly prvky jako dusík, vodík a oxid uhličitý. Tehdejší atmosféra měla tedy, na rozdíl od dnešní, redukční charakter (Thomas a Cleal, 2000).

Přesná hranice vzniku života není zatím známa. Z období 3,5 – 3,9 miliardy let máme několik problematických nálezů filamentózních či kulovitých struktur, připomínajících živé organismy. Většinou však nelze vyloučit mladší kontaminaci nebo abiotický vznik těchto struktur. Za již zcela jisté nejstarší stopy života jsou považovány stromatolity staré přibližně 3,2 miliardy let. Stromatolity jsou speciální laminované „pahorky“ tvořené cyklickým střídáním sedimentace a aktivního růstu kolonií sinic, jak je vidět na obrázku 1.1 (Chlupáč et al., 2011; van Andel, 1994). Sinice jsou organismy buď jednobuněčné nebo s jednoduchou vláknitou stélkou, jejichž tělo tvoří primitivní prokaryotní buňka. Velmi důležité však je, že sinice jsou organismy fotoautotrofní, tedy využívající princip fotosyntézy k získávání živin (Votrubová, 2010). Právě fotosyntéza je jeden ze základních mechanismů umožňující pozdější vývin složitějších forem života a kolonizaci souší (Greb et al., 2006; Taylor et al., 2009; Thomas a Cleal, 2000; Willis a McElwain, 2002).

Moderní fotoautotrofní organismy využívají k fotosyntéze vodu a CO_2 a za absorpce slunečního záření, jakožto zdroje energie, vyrábějí organické sloučeniny pro svou obživu (Luštinec a Žárský, 2005). Zpočátku ovšem sinice a jiné bakterie využívaly volný H_2. Postupně však jeho koncentrace v hydrosféře a následně i v atmosféře klesala, až byl téměř vyčerpán. Fotosyntetizující organismy byly nuceny hledat jiný zdroj vodíku a naučily se štěpit molekuly vody. Při tomto štěpení vznikají jako vedlejší produkt molekuly kyslíku, které jsou uvolňovány do okolí (Thomas a Cleal, 2000).

(a) Příklad zkamenělých stromatolitických struktur, vzorek má v průměru 15 cm. Převzato z Chlupáč et al. (2011).



(b) Živé stromatolitické struktury přežily až do současnosti. Zde příklad ze Shark Bay v Austrálii. Převzato z Palmer (2010).

Obrázek 1.1: Stromatolity

Trvalo ovšem ještě velmi dlouho, než se tento volný kyslík začal hromadit v hydrosféře a atmosféře. První vyprodukovaný kyslík byl spotřebováván vedlejším mechanismem, a to oxidací solí železa. Tehdejší vody byly bohaté na rozpuštěné železo, které bylo v bezkyslíkatém prostředí mobilní. Jakmile se ovšem objevil kyslík, ihned se spustily oxidační reakce. Železo začalo vstupovat do sloučenin a postupně se sráželo. Vznikaly tak typické červené horniny zvané jaspility (obr. 1.2) (van Andel, 1994). Dokud nebyly všechny soli zoxidovány, volný kyslík se téměř nehromadil, nicméně po utlumení oxidačních procesů koncentrace kyslíku v atmosféře začíná rychle stoupat. Přibližný start tohoto nárůstu se odhaduje před 1,8 miliardami let, což je zároveň hranice vzniku eukaryotní buňky (Thomas a Cleal, 2000). Tento typ buňky se od prokaryotní liší především velikostí, dosahuje větších rozměrů, zpravidla 5 – 100 µm, ale také přítomností jádra obaleného jadernou membránou a možností pohlavního rozmnožování. Se vznikem eukaryotní buňky souvisí rozvoj nových fotosyntetizujících organismů, řas. Produkce kyslíku se tímto ještě zvýšila a na počátku kambria bylo chemické složení atmosféry i oceánů již srovnatelné s dnešním. Vznik pohlavního rozmnožování zase urychlil biologickou evoluci a v období mesoproterozoika je odhadováno vyvinutí mnohobuněčných organismů, podříše *Metazoa* (Kvaček, 2007; Thomas a Cleal, 2000).

Obrázek 1.2: příklad typických prekambrických železitých hornin, jaspilitů, převzato z Palmer (2010)

Nárůst hladiny kyslíku v atmosféře neumožnil jen vznik eukaryotních organismů, které jej využívají k získávání energie v procesu dýchání, ale dal také vzniknout nesmírně důležité ozónové vrstvě. Bez této vrstvy by kolonizace kontinentů vůbec nebyla myslitelná, protože by nebylo odstíněno škodlivé ultrafialové záření (Kvaček, 2007; Thomas a Cleal, 2000).

Zvýšením koncentrace kyslíku, vytvořením ozónové vrstvy a vznikem řas byly splněny nejzákladnější prerekvizity umožňující výstup na souš. Než se tak ovšem stalo, muselo se vyvinout ještě mnoho dalších speciálních mechanismů a změnit mnoho struktur.

1.2 Co je to rostlina

Dříve, než bude možné se věnovat detailnějšímu rozboru přechodu rostlin z vodního prostředí na pevninu, při kterém se událo mnoho anatomických, morfologických i fyziologických změn, je nutné přesněji definovat rostlinu. Bohužel však přesné definování rostliny není úplně jednoduché. Moderní klasifikační metody již netřídí organismy jen na základě jejich vnější podobnosti, a netvoří tak tedy umělé systémy, ale snaží se zjistit jejich bližší evoluční vztahy a vytvořit systémy tzv. přirozené. I přes veškeré pokroky ve studiu vývojových vztahů, daných především molekulární biologií a biochemií, do dnes není zcela známa příbuznost některých organismů, což přináší také problémy pro vytvoření přesné definice rostlin (Mauseth, 2009; Votrubová, 2010).

Jednou ze základních vlastností rostlin je jistě jejich způsob výživy, tedy fotoautotrofie. Již v části 1.1 bylo ale řečeno, že fotoautotrofní nejsou jen rostliny, ale i sinice s prokaryotní buňkou. Nicméně ani zúžení definice rostliny na fotoautotrofní organismus s eukaryotním typem buňky není přesné kvůli některým problematickým typům řas (Mauseth, 2009; Votrubová, 2010).

Vzhledem k těmto problémům se občas k definici rostlin používá umělá skupina *Viridiplantae*[1] (zelené rostliny), která spojuje oddělení zelené řasy a suchozemské rostliny, jejichž evoluční vztah je již považován za jistý. V takovém případě už uvedená definice platí (Kvaček, 2007; Votrubová, 2010).

Kromě fotoautotrofie existuje ještě několik dalších důležitých znaků, které často souvisí s tímto typem výživy a kterými se rostliny odlišují od jiných organismů. Jde o sesilitu (tedy přisedlý způsob života), totipotenci (tj. schopnost tělních buněk vyvinout se v celý orgán nebo dokonce organismus), neukončený růst (díky přítomnosti dělivých pletiv, meristémů) a přítomnost tří genomů (jaderného, mitochondriálního a plastidového). Důležité je ovšem podotknout, že některé z těchto znaků se můžou jednotlivě vyskytnout i u jiných skupin organismů, například sesilní jsou i někteří živočichové. Nicméně všechny tyto znaky dohromady se vyskytují jen u skupiny *Viridiplantae* (Luštinec a Žárský, 2005; Votrubová, 2010).

K charakteristice rostlin se používá ještě jeden významný znak, a to jejich životní cyklus, nazývaný též rodozměna, při kterém dochází ke střídání pohlavní (gemetofytní) a nepohlavní (sporofytní) fáze. Gametofytní fáze je haploidní[2], vytváří samčí (antheridia) a samičí (archegonia) pohlavní orgány (gametangia), které produkují gamety. Po splynutí samčí a samičí gamety dojde k oplození a vznikne zygota, která se začne vyvíjet v embryo. Tím začíná sporofytní, diploidní[3] fáze, kdy dospělý sporofyt nese výtrusnice (sporangia), ve kterých se tvoří haploidní výtrusy (spory). Toto střídání fází je přítomno u všech rostlin, nicméně u různých rostlinných typů má různou podobu. Například u některých řas bývá

[1] nebo též *Chlorobionta*
[2] má jen jednu sadu chromozomů
[3] má dvě sady chromozomů

jedna z fází extrémně redukována (Kvaček, 2007; Mauseth, 2009; Thomas a Cleal, 2000; Votrubová, 2010).

1.2.1 Systematika rostlin

Z hlediska systematiky se rostlinná říše (*Plantae*) řadí do nadříše *Eukaryota*. Dále se nejčastěji používá dělení na dvě podříše: řasy (*Algobionta*), kam náleží i důležité oddělení zelené řasy (*Chlorophyta*) a suchozemské rostliny (*Embryophyta*). Zelené řasy, jsou převážně vodní organismy s jednoduchou stavbou těla, které se říká stélka neboli *thallus*. Složitější typy mohou mít i příchytná vlákna, tzv. rhizoidy, kterými se ukotvují k podkladu. Suchozemské rostliny, *Embryophyta*,[4] jsou organismy uzpůsobené k životu na souši a jejich tělo tvoří tzv. pravá pletiva (Kvaček, 2007; Votrubová, 2010). Tato pletiva jsou dále rozlišována podle funkce na krycí, vodivá a základní. Prvně jmenovaná vytváří povrch rostliny a komunikují s jejím okolím, pletiva základní vyplňují různé meziprostory, kde plní nejrůznější druhy funkcí, a pletiva vodivá jsou zodpovědná za transport všech potřebných látek po těle rostliny. Vodivé elementy jsou tvořeny buňkami floému (lýko) a xylému (dřevo) a podle jejich vzájemného uspořádání v těle rostliny hovoříme o různých typech cévních svazků, tzv. stélé (více viz Kvaček (2007)). Vývoj stélé je pozorován od nejstarších suchozemských rostlin a je významným znakem k určování jejich vzájemné příbuznosti a evolučního pokroku (Slavíková, 2002; Votrubová, 2010).

Embryophytní rostliny se dělí na mechorosty (*Bryophyta*) a cévnaté rostliny (*Tracheophyta*), které lze dále rozdělit na skupinu rostlin výtrusných (*Pteridophyta*) a semenných (*Spermatophyta*) (Kvaček, 2007; Votrubová, 2010). Pro přehlednost je možné Embryophyty rozdělit do pěti tzv. vývojových stupňů podle poměru mezi gametofytní a sporofytní fází: bryofytní rostliny, psilofytní rostliny, pteridofytní rostliny, gymnospermické rostliny a angiospermické rostliny. Nicméně toto dělení není vždy přirozené, a tedy plně neodráží evoluční linii rostlin (Kvaček, 2007).

[4] nebo též *Cormobionta*

2 Od vodní řasy k terestrickým rostlinám

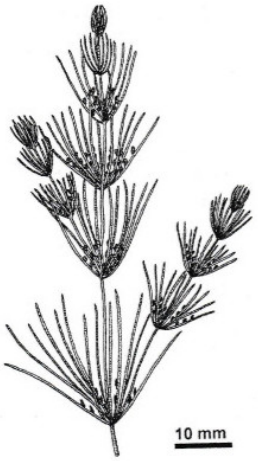
2.1 Období řas a evoluce suchozemských rostlin

Řasy se v pozdním prekambriu velmi rychle rozvíjely a v geologickém vývoji flóry nastává první etapa zvaná thalassiofytikum, tedy věk řas. V tomto období, trvajícím přibližně od neoproterozoika do konce ordoviku či spodního siluru, se řasy značně diverzifikovaly a postupně zdokonalovaly svoji stavbu z původních jednobuněčných bičíkatých forem až k složitým pletivným stélkám (Kvaček, 2007). Obecně se zastává názor, že z pokročilých trvale vodních zelených řas se před více jak 400 či 500 miliony lety vyvinuly všechny suchozemské rostliny, cévnaté i bezcévné (Bryophyta). Nicméně konkrétní spojovací článek, který by tuto hypotézu zcela podpořil, zatím není znám (Kvaček, 2007; Lewis a McCourt, 2004; Thomas a Cleal, 2000; Willis a McElwain, 2002).

Dále také není přesně znám ani samotný vztah cévnatých a bezcévných rostlin. Otázkou zůstává, zda se obě linie vyvíjely ze společného či odlišného řasového předka. V případě společného předchůdce se mohl vývoj rozdělit hned v počátcích nebo se cévnaté rostliny mohly oddělit až po nějaké době od rostlin bezcévných a jsou tedy vývojově mladší (Shear, 1991; Willis a McElwain, 2002). Existují ovšem důkazy, které nakonec alespoň částečnou odpověď na tyto otázky dávají.

2.1.1 Řasový předek

Při zkoumání evoluční linie rostlin se nejdříve hledá nejbližší druh řasy. Jak již bylo řečeno, je jisté, že suchozemské rostliny se vyvinuly z řasového předka, který patřil do oddělení *Chlorophyta*. Dokonce se blíže odhaduje, na základě různých morfologických,



Obrázek 2.1: nákres recentní řasy *Chara*, převzato z Kvaček (2007)

biochemických, molekulárních, ekologických a fosilních důkazů, že předchůdce patřil do třídy *Charophyceae*[1][2] (Lewis a McCourt, 2004; Willis a McElwain, 2002).

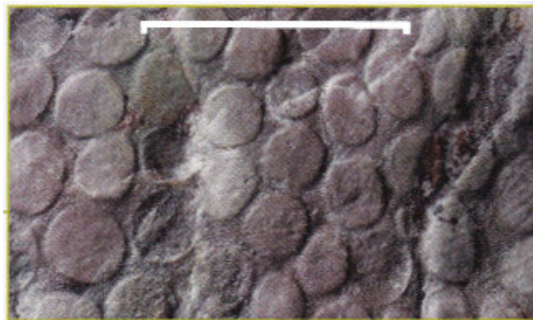
Biochemické důkazy jsou založeny na analýzách, které zkoumají metabolismus a fotosyntézu. Zjistilo se, že zelené řasy, bezcévné i cévnaté rostliny využívají pro fotosyntézu chlorofyl *a* a *b*. Navíc obsahují pravý škrob a celulosu v buněčných stěnách. Jejich vztah přímo s třídou *Charophyceae* je pak indikován analýzou enzymů, stejně tak jako přítomností sporopoleninu ve stěnách spor a kutikule některých zástupců této třídy.[3] Nejvíce se tak suchozemské rostliny přiblížily k rodům *Spirogyra*, *Chara* (obr. 2.1) a *Coleochaete* (Kenrick a Crane, 1997; Taylor et al., 2009; Willis a McElwain, 2002). Takové vztahy potvrzují i molekulární důkazy založené na studiu speciálních úseků DNA (Lewis a McCourt, 2004; Willis a McElwain, 2002).

Studium vnějších morfologických podobností má dlouhou tradici. V současné době se ovšem provádějí detailnější analýzy na ultrastrukturální úrovni. Ve vztahu zelená řasa a suchozemská rostlina se největší pozornost věnuje zkoumání buněčného dělení a reprodukce. Závěry z těchto výzkumů opět odhalují bližší vztah Embryophyt s *Charophyceae*, nejblíže s *Coleochaete* a *Chara* (Strother et al., 2010; Willis a McElwain, 2002).

[1] *Charophyceae*, neboli parožnatky, představují jednu z nejsložitějších skupin zelených řas.

[2] Situace v systematice je ovšem stále předmětem diskuze, například Kalina a Váňa (2005) vyčleňují skupinu parožnatek jako samostatnou vývojovou větev a vytváří oddělení *Charophyta*, které považují za sesterské k oddělení *Chlorophyta*.

[3] Sporopolenin je přítomem u všech suchozemských rostlin.



Obrázek 2.2: fosilní stélka rostliny *Parka decipiens*, bílé měřítko přibližně 1 cm, převzato z Palmer (2010)

Tuto příbuznost podporují i ekologické důkazy. Zelené řasy mají obrovskou ekologickou přizpůsobivost, vyskytují se takřka všude, což mohlo hrát důležitou roli při vzniku suchozemských rostlin. Ze všech zde speciálně vyniká rod *Coleochaete*. Jednotlivé druhy z tohoto rodu mají různou morfologii dle podmínek okolního životního prostředí. Najdeme zde tedy druhy které tvoří drny a jiné s filamentózní strukturou. Existuje názor, že právě tato široká morfologická variabilita odkazuje k přechodu *Charophyceae* na souš a pozdějšímu vývoji suchozemských rostlin (Willis a McElwain, 2002).

Všechny předešlé analýzy byly založeny na studiu žijících skupin, nicméně pro rýsující se příbuznost *Charophyceae* se suchozemskými rostlinami hovoří i fosilní nálezy. Nejvýznamnější fosílií, která působí dojmem jakéhosi přechodového stavu mezi oběma liniemi, je thaloidní terestrická rostlina zvaná *Parka decipiens* (obr. 2.2). Její morfologie je velice podobná rodu *Coleochaete*, ale zároveň je zde mnoho podobností s nejstaršími rostlinami. Stélky jsou oválného tvaru o velikosti až 7 cm a předpokládá se, že ležely na povrchu substrátu. Hlavně ale byly na jejich svrchní straně nalezeny diskovité útvary, ve kterých bylo mnoho malých, stlačených tělísek. Předpokládá se, že jde o výtrusnice plné spor. Tyto domněnky podpořily i chemické analýzy a není bez zajímavosti, že *Parka* byla nalezena hned vedle jedné z nejstarších rostlin, *Zosterophyllum* (Kvaček, 2007; Willis a McElwain, 2002).

2.1.2 Vztah mechorostů a cévnatých rostlin

Zastoupení oddělení *Bryophyta* ve fosilním záznamu je problematické. Většina nálezů jim přiřazovaných jsou pouze disartikulované mikrofosílie, makrozbytků je velmi málo.

I přestože cévnaté rostliny v záznamu jasně převažují, předpokládá se, že mechorosty byly stejně hojně zastoupeny v prvotní suchozemské flóře. Jejich nedostatečný záznam je vysvětlován horšími předpoklady k fosilizaci, neboť neobsahují vyztužené části (Strother, 2000; Willis a McElwain, 2002).

Vztah mezi těmito dvěma liniemi se tedy velmi obtížně studuje, mikrofosilní nálezy jsou neobjektivní. Většina výzkumů je tudíž založena na morfologické podobnosti. Žijící zástupci obou skupin sdílí mnoho společných evolučních znaků. Zkoumány byly i jednotlivé vztahy v rámci mechorostů, tedy mezi játrovkami, hlevíky a mechy. Dle molekulárních analýz byly následně vztahy detailněji rozpoznány. Předpokládá se, že játrovky představují nejbazálnější skupinu, která se od ostatních oddělila hned v počátcích. Následně se vyčlenila skupina hlevíků. Mezi mechy a cévnatými rostlinami je pravděpodobně nejužší příbuzenský vztah a k jejich rozdělení došlo nejpozději (Kenrick a Crane, 1997; Shear, 1991; Willis a McElwain, 2002).

2.2 Kambrické a ordovické změny, které podpořily invazi na souš

Počátek kambria ani ordovik nebyly příliš klidným obdobím. Rozpadem prakontinentu Rodinie vznikly nové kontinenty, jako Gondwana, Laurentie, Baltika a Siberie, které v průběhu paleozoika opět postupně kolidovaly, aby na jeho konci vytvořily superkontinent Pangeu. To vše bylo pochopitelně spjato s intenzivní tektonickou a vulkanickou činností, což velmi ovlivňovalo globální klima a jeho změny (Chlupáč et al., 2011; Emiliani, 1992).

Takovéto pohyby jsou spjaty také s měnící se hladinou oceánů a velikostí jejich epikontinentálních moří. Tato mělká moře s rozsáhlými příbřežními zónami byla vždy centrem života a proto není divu, že při jejich rozšíření došlo i k nárůstu organismů, například řas. Na změnách úrovně hladiny se výrazně podepsala i zalednění (Willis a McElwain, 2002). Počátkem kambria se hladina moří ještě zvedala, tedy měla transgresní režim, protože pokračovalo tání ledu svrchnoproterozoického varangerského zalednění. Oteplovalo se poměrně rychle, patrně následkem tektonických procesů a vulkanismu, při nichž se

do atmosféry uvolnilo velké množství CO_2, což způsobilo silný skleníkový efekt. Nicméně na konci ordoviku se výrazně ochladilo a začaly se opět tvořit ledovce. Odhaduje se, že hladina oceánu mohla poklesnout až o 70 m. Ovšem ono mezidobí s vysokou hladinou oceánů hrálo významnou roli při přípravě rostlinné invaze na souš. Vytvoření rozsáhlých, klidných, příbřežních oblastí a rovných údolních plošin, kterými protékaly řeky, kolem nichž se tvořily nivy, umožnilo postupné změny rostlinného těla (Lenton et al., 2012; Willis a McElwain, 2002).

Pro přežití vyšších forem rostlin na souši bylo nezbytné, aby tam existovala alespoň slabá vrstva substrátu s živinami. Existuje několik ordovických nálezů, které splnění této podmínky potvrzují a dokumentují tyto prastaré primitivní půdy (Retallack, 2000). Na jejich vzniku se podílely biotické i abiotické procesy. Vysoká koncentrace CO_2 a síry v atmosféře měla za následek kyselé deště, které značně podporují větrání hornin a uvolňují z nich tak potřebné živiny. Kromě kyselých srážek měla vysoká hladina oxidu uhličitého vliv i na zvýšenou aktivitu fotosyntetizujících mikroorganismů, které se tou dobou již nepochybně vyskytovaly na souši. Nárůst mikrobiálního matu také urychlil tvorbu půdního profilu a jeho obohacení o živiny. Na vzniku první půdy se pravděpodobně podílely i jednoduché rostlinné formy na úrovni mechorostů a lišejníky.[4] První primitivní rostliny podporovaly rozrušování hornin také produkcí organických kyselin a postupně se zvětšujícím ukotvujícím systémem, kdy ještě nešlo o pravé kořeny, ale o příchytné rhizoidy. Jejich přítomnost, vzrůst i plošné rozšíření ovšem stále není dostatečně doloženo a prozkoumáno (Edwards a Selden, 1992; Retallack, 2000; Shear, 1991; Willis a McElwain, 2002).

Nadměrná koncentrace CO_2 v atmosféře měla sice pozitivní vliv na vývoj půd, nicméně pro výstup rostlin na souš příliš příhodná nebyla. Silný skleníkový efekt způsoboval velmi vysoké teploty, které měly za následek značné rozšíření aridního a semi-aridního prostředí. Ochlazení, které nastalo v pozdním ordoviku, s sebou přineslo i více vlhkosti, globální klima se začalo měnit a bylo čím dál tím více příznivé pro rostlinnou kolonizaci kontinentálního povrchu. Příčiny tohoto ochlazení nejsou do dnes přesně známy, ale prav-

[4] Lišejník je speciální organismus, který je tvořen trvalou symbiózou mezi řasou, nebo sinicí a houbou.

děpodobně jde o kombinaci několika vlivů živé i neživé přírody (Retallack, 2000; Willis a McElwain, 2002).

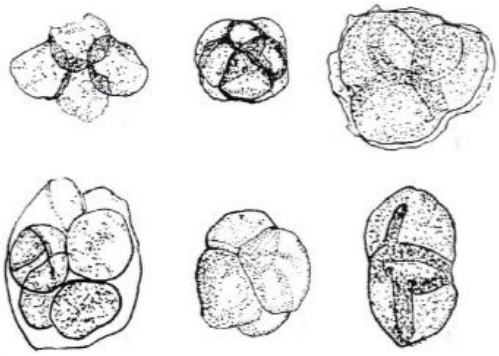
2.3 První nálezy suchozemských rostlin

Nejstarší, již zcela jisté, nálezy suchozemských cévnatých rostlin jsou staré přibližně 428 milionů let, což je zhruba na hranici mezi spodním a svrchním silurem. Úplně poprvé byly tyto rostliny, zvané *Cooksonia*, nalezeny v britském Walesu, ale nyní jsou známy z mnoha lokalit po celém světě (Thomas a Cleal, 2000; Willis a McElwain, 2002), včetně Barrandienu. Šlo o primitivní rostliny vysoké jen několik milimetrů a rozmnožující se pomocí spor. Netrvalo ovšem dlouho a přibylo k nim mnoho dalších druhů, které se velmi rychle diverzifikovaly (Thomas a Cleal, 2000).

Jakkoli se může *Cooksonia* zdát jako velice jednoduchá rostlina, je nutné si uvědomit, že již splňuje všechny složité, morfologické vlastnosti, které jí umožnily na souši přežít. Z tohoto důvodu se předpokládá, že terestrializace rostlin musela začít mnohem dříve. Navíc je zcela logické, že změny umožňující pobyt na suché zemi se musely udát ještě před tím, než samotná rostlinná invaze (Taylor et al., 2009). Existuje mnoho důkazů, které tuto úvahu podporují.

Úplně nejstarší fosilní nálezy, které naznačují přítomnost nějakých forem subaerických[5] rostlin jsou tzv. kryptospory (obr. 2.3). Jde o mikroskopické útvary, které jsou nápadně podobné pravým sporám, kterými se rozmnožovaly první suchozemské rostliny a kterými se nadále rozmnožuje ještě několik skupin žijících rostlin, například všechny mechorosty, ale i cévnaté kapradiny, přesličky a plavuně (Strother, 2000). Pravé spory jsou produkovány v tetrádách s tetraedrálním prostorovým uspořádáním. Po rozpadnutí této struktury na sobě každá ze 4 spor nese jizvu ve tvaru písmene Y, tyto spory jsou označovány jako trilétní (Kvaček, 2007). Spory jsou haploidní částice, kterými se rostliny šířily do svého okolí. Proto bylo nezbytné, aby byly opravdu odolné k nepříznivým vlivům. V jejich stěně se objevil velmi pevný biopolymer zvaný sporopolenin. Díky němu byly tyto částice velice

[5]Subaerické jsou ty rostliny, u kterých je alespoň malá část jejich životního cyklu vázána na suché prostředí.



Obrázek 2.3: příklady ordovických kryptospor, převzato ze Strother (2000)

trvanlivé a proto se také hojně vyskytují ve fosilním záznamu (Stewart, 1993; Votrubová, 2010).

Kryptospory ovšem trilétni nejsou. Objevují se v tetrádách či dyádách seriálně uspořádaných, někdy dokonce i v monádách. Tyto čtveřice a dvojice mohly být permanentní a nebo se mohly rozpadat na jednotlivé kryptospory (Edwards a Selden, 1992; Kvaček, 2007; Strother, 2000). První nálezy těchto struktur jsou dokonce ještě prekambrické. Předpokládá se ovšem, že patřily vodním řasám. Nicméně od středního kambria přes celý zbytek spodního paleozoika jsou nacházeny kryptospory, jejichž subaerický původ je více či méně doložen a používají se tedy jako indikátory první terestrické vegetace (Edwards a Selden, 1992; Strother, 2000; Thomas a Cleal, 2000). Jejich přesná botanická příbuznost není ještě stoprocentně potvrzena, nicméně dle různých ultrastrukturálních analýz, podpořených fosilními nálezy, se předpokládá, že mají blízko k nějakým mechorostům, pravděpodobně k játrovkám. Druhá linie příbuznosti směřuje k oddělení *Rhyniophyta*, tedy cévnatým suchozemským rostlinám.[6] Tuto evoluční linii podporuje také následný rozvoj trilétních spor. Začínají se objevovat ve spodním siluru a jejich četnost ve fosilním záznamu rychle narůstá. To velmi dobře časově koresponduje s prvním makroskopickým rostlinným nálezem, Cooksonií (Mehlqvist, 2010; Strother, 2000). Kryptospory budou muset být ještě detailněji prostudovány, ale je pravděpodobné, že část z nich bude patřit semiakvatickým sladkovodním zeleným řasám, část mechorostům a část předchůdcům cévnatých rostlin nebo jejich nejprimitivnějším formám (Strother, 2000; Willis a McElwain, 2002). Je také

[6] více viz 3.2

možné, že některé kryptospory náleží do zvláštních skupin mořských mikroorganismů *Acritarcha* nebo *Chitinozoa* (Kvaček, 2007; Strother, 2000).

O nejstarších cévnatých rostlinách hovoří také různé trubičkovité nálezy, připomínající primitivní tracheidy, cévy. Ve fosilním záznamu se vyskytují od středního ordoviku. U některých z nich bylo možné rozeznat náznaky cévního vyztužení, tedy vnitřní podpory rostlin pro vzpřímený růst (Kvaček, 2007; Strother, 2000; Willis a McElwain, 2002). Také bývají doprovázeny fosilními fragmenty kutikuly, tedy jakési povrchové krycí vrstvy rostlin[7] (Mehlqvist, 2010). Ačkoliv se neví, k jakým rostlinám lze tyto trubičky přiřadit, ani zda už šlo o pravé cévnaté rostliny, jisté je, že v době ordoviku a siluru probíhala intenzivní rostlinná evoluce, při které postupně vznikaly důležité adaptace pro život na souši (Strother, 2000). Nicméně tyto ordovické a spodnosilurské nálezy kryptospor, tracheid i kutikul jsou relativně mladé a proto, zatím, nedostatečně probádané, i když se jejich studium rozvíjí. Kvůli tomu zde však stále zůstává mnoho nejasností, a tak jsou za nejstarší nálezy suchozemské vegetace i nadále formálně uznávány Cooksonie.

2.4 Adaptace rostlin k životu na souši

Kontinenty jako prostředí pro život se od řek a moří nesmírně liší. Předně mohly řasy ve vodním prostředí volně plavat, byly nadnášeny vodou a jejich tělo tedy nepotřebovalo oporu. Látky mohly přijímat celým povrchem těla a nepotřebovaly žádné ukotvení. Rozmnožování bylo snadné, voda byla ideálním transportním médiem. Ochrana před vyschnutím nebyla potřeba téměř žádná. Je tedy evidentní, že prostředí souše je v porovnání s vodním značně nepřívětivé (Taylor et al., 2009; Willis a McElwain, 2002).

Z těchto odlišných podmínek vyplývá několik zcela nezbytných adaptací, které se musely u rostlin vyvinout. Jsou to tyto: pevné zakotvení v substrátu, mechanická opora vzpřímeného těla, příjem vody a živin a jejich rozvod po těle, schopnost výměny plynů, vytvoření ochrany před vyschnutím a redukce reprodukční závislosti na vodě (Taylor et al., 2009; Willis a McElwain, 2002). Nicméně je nutné dodat, že tyto morfologické změny nelze takto striktně oddělovat, neboť mnohé z nich se vyvíjely ruku v ruce. Příkladem mohou

[7] detailněji v 2.4.3

být mechanická opora a vodivá pletiva rozvádějící živiny s vodou po těle. U moderních rostlin jsou tyto dvě funkce spojeny a zastává je jedno a to samé pletivo, proto je logické, že jejich vývin byl společný. Obdobně je to s příjmem vody a ukotvením v substrátu. Opět tyto funkce plní u současných rostlin jeden orgán, kořeny.

2.4.1 Mechanická opora k udržení vzpřímeného těla a vývin specializovaných buněk pro transport vody a živin

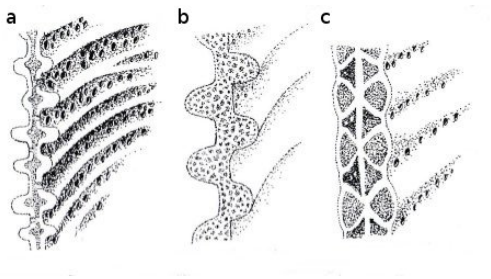
Ve vodním prostředí tvar rostlin udržovala voda, nebylo nutné se jakkoli orientovat. Když se ovšem rostliny snažily přizpůsobit terestrickým podmínkám, musely nutně vyvinout vlastní oporu těla. Pokud tedy, jak předpokládáme, první rostliny byly podobné thaloidním řasám, tak se jejich tělo ve chvíli, kdy se ocitly bez vodní opory, muselo „přilepit“ k substrátu. Taková pozice je pro život zcela nevyhovující. Velmi brzy dojde k překrytí stélky substrátem, ať už jej způsobí opakované zaplavování (např. v přílivo-odlivové zóně) a nebo na holé souši třeba silně působící vítr. Rostlinný organismus v takovém případě uhyne. Vertikální vzrůst však byl nutný i z jiného důvodu. Jak již bylo řečeno v kapitole 2.3, první rostliny se rozmnožovaly pomocí spor, které se tvořily v kulovitých či protáhlých útvarech zvaných sporangia. Když byla sporangia zralá, praskla a spory byly šířeny do okolí. Pokud se sporangia nacházela přímo na plochém těle, rozprostírajícím se horizontálně na povrchu, byla šance na vzdálenější rozptyl spor velice malá. Tedy i minimální šance, aby rozmnožovací částice našly nové prostředí k osídlení. To ohrožovalo i mateřskou rostlinu, protože růst dceřiných rostlin v těsné blízkosti zvyšoval vzájemnou kompetici. V neposlední řadě jsou sporangia ležící těsně na povrchu půdy i snáze napadnutelná škodlivými mikroby. Bylo tedy nezbytné, aby se rostliny dokázaly alespoň trochu vzpřímit nad úroveň povrchu (Taylor et al., 2009; Willis a McElwain, 2002).

První řešení tohoto problému bylo založeno na vnitrobuněčném tlaku, tzv. turgoru, jehož pomocí rostliny udržovaly vzpřímený tvar. Toto je ovšem možné jen při malém vzrůstu maximálně několika centimetrů. Druhým problémem tohoto řešení byla velká závislost na vodě. Pokud její koncentrace poklesla, zmenšil se i tlak v buňkách, což vedlo

k vadnutí a v konečné fázi k úhynu rostliny (Thomas a Cleal, 2000). Bylo tedy třeba najít nové způsoby tělní opory.

Se ztrátou vodního prostředí musely rostliny také řešit problém příjmu minerálních látek. Ty už nebyly rozptýleny všude kolem nich, ale nacházely se jen v půdě. Na druhé straně, rostliny jsou živeny převážně pomocí fotosyntézy, která mohla probíhat jen na těch částech rostliny, které byly vystaveny slunečnímu záření. Propojení těchto dvou zdrojů potřebných k přežití, vyžadovalo vznik systému, který by rozváděl všechny živiny po celém těle. První evoluční pokusy, snažící se vyřešit tento problém, jsou zaznamenány již z ordoviku (jak bylo uvedeno v sekci 2.3), kdy nalézáme pozůstatky prvních vodivých elementů. U nejstarších známých primitivních rostlin na úrovni Cooksonie se vyvinulo centrální vlákno, skládající se ze série trubiček. Jejich stěny byly tvořeny jen primární buněčnou stěnou a nebyly zatím nijak výrazně zpevněny (Taylor et al., 2009). Pro rostlinu, která chtěla zabránit kolapsu vodivého svazku při nedostatku vody, bylo nejvýhodnějším řešením vyvinout mechanické pletivo kolem tohoto centrálního vlákna. Velmi brzy se objevují tracheidy, které už nějaký stupeň vyztužení vykazují. Z počátku to byly jen náhodné výztužné pásky, bez větší organizace. Z jaké biochemické látky byla tato první forma podpory, zatím ale není známo (Willis a McElwain, 2002). Látkou, která vyztužuje moderní rostliny je lignin, který se ovšem dá v takto starých fosíliích jen těžko ověřit. Rozlišit přítomnost a typy cévních ztlustlin se podařilo až u spodnodevonských rostlin, u kterých byly obsaženy přímo v jejich těle, a nešlo již tedy pouze o jednotlivé trubičkovité nálezy. Identifikovány byly tři odlišné tracheidální typy: 1. G-typ, který má kroužkovité ztlustliny, 2. S-typ, kde jsou ztlustliny spirálovitě uspořádané a 3. P-typ, jehož ztlustliny byly síťovité, viz obrázek 2.4 (Votrubová, 2010; Willis a McElwain, 2002).

Dle těchto fosilních nálezů si můžeme ověřit, že ve spodním devonu měly rostliny vyvinuty již dostatečně pevné mechanické pletivo, které jim umožňovalo dosahovat vyššího vzrůstu. Zároveň se toto pletivo nacházelo ve stěnách jejich vodivých struktur, což dokazuje, že spojení těchto dvou adaptačních změn nezbytných pro pobyt na souši nastalo již velmi brzy a nadále se vyvíjely společně (Taylor et al., 2009).



Obrázek 2.4: příklady prvních typů cévních ztlustlin: a) kroužkovité, b) spirálovité, c) síťovité, převzato z Willis a McElwain (2002)

2.4.2 Pevné zakotvení rostliny v substrátu a příjem vody

Rostliny se potřebovaly nějakým způsobem ukotvit v substrátu hned nejméně za dvou důvodů. Předně, pokud chtěly (a potřebovaly) růst vzpřímeně a postupně nabírat na výšce, musely si vytvořit nějakou základnu, která by je v této pozici udržela. Samotná mechanická pletiva v jejich stonku by na to nestačila. Druhým, neméně důležitým důvodem byl příjem vody a minerálních látek, které se na souši nacházely pouze v půdě (Taylor et al., 2009; Willis a McElwain, 2002).

První záznamy o nějaké formě kořenění, o jednoduchých rhizoidech, jsou získávány z fosilních půd a spadají do období svrchního siluru. Stopy po kořenech jsou v paleopůdách pozorovány i v následujících mladších obdobích, což umožňuje snadné sledování jejich evoluce (Driese et al., 2000).

Samotný proces vzniku podzemní části není přesně znám. Nicméně se uznává teorie, že řasový předek rostl v nějaké periodicky zaplavované oblasti, a pohřbení části jeho thaloidního těla bahnitým sedimentem vedlo ke změně funkce tohoto segmentu (Taylor et al., 2009). Tuto myšlenku podporují i nejstarší nalezené makrofosílie rostlin, u kterých bylo zjištěno, že podzemní i vzdušné části mají naprosto totožnou stavbu. Stejně se větvily, obsahovaly stejné buňky a dokonce v nich byly nalezeny i struktury, zvané stomata, které na vzduchu slouží k fotosyntéze (Taylor et al., 2009; Willis a McElwain, 2002).

Kromě těchto nediferenciovaných částí existuje ještě jeden způsob první formy ukotvení. Většina nejstarších rostlin měla poléhavé tělo, tvořené rhizomoidy, a z něho vybíhaly vzpřímené části, telomy.[8] Z fosilních nálezů bylo zjištěno, že tam, kde se různě zprohý-

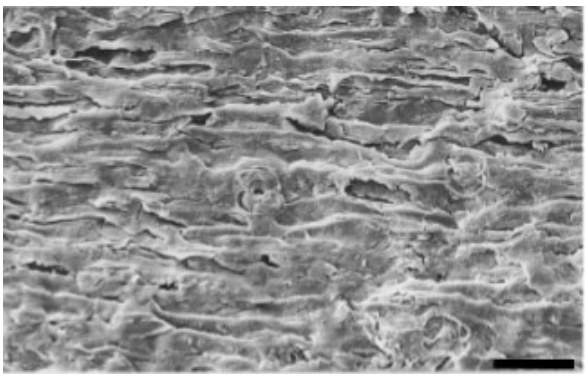
[8] více viz 3.2

baný rzhizomoid dotýkal substrátu, pouštěl vláskovitá příchytná vlákna, rhizoidy (Taylor et al., 2009). Tyto vlásky byly dle stop v paleopůdních horizontech od 0,5 do 2 cm dlouhé a měly 0,5 – 2 mm v průměru. Jde o nesporný důkaz o prvních ukotvovacích strukturách. Navíc, stejně jako nadzemní části, se velmi rychle vyvíjely a ve spodním devonu dorůstaly až 10 cm (Driese et al., 2000). Ve středním devonu pak první stromovité typy rostlin dokázaly proniknout až do hloubky 1 metru (Willis a McElwain, 2002). Ovšem původní malé vláskovité struktury zůstaly zachovány i po stranách zvětšujících se rhizoidů. Tyto droboučké nitky sloužily k čerpání vody a živin z půdy a je zajímavé, že tento způsob absorpce se zachoval až k současným rostlinám (Taylor et al., 2009).

2.4.3 Ochrana před vyschnutím a struktury pro výměnu plynů

Vodní prostředí bylo pro život velice příznivé. Přinášelo rozpuštěné živiny i CO_2, odnášelo zplodiny organismu a hlavně bylo stabilní z hlediska vodní koncentrace. Takovéto podmínky na souši samozřejmě nejsou. Voda je však pro rostliny životně důležitá, a tak si musely vyvinout mechanismy nejenom k její absorpci z půdy, ale i k jejímu udržení uvnitř těla. Potřebovaly zabránit rychlému vypaření vody a zároveň s tím i ochranu před UV-zářením, které na suché zemi působí mnohem silněji než ve vodě (Taylor et al., 2009; Willis a McElwain, 2002). Proti těmto nepříznivým vlivům vyvinuly na svém vnějším povrchu polysacharidový komplex, který je nazýván kutikula. Jde o velmi odolnou látku, která zajistila ochranu i před mechanickým poškozením nebo napadením mikroby (Thomas a Cleal, 2000; Willis a McElwain, 2002). Díky její odolnosti je hojně nalézána také ve fosilním záznamu a to dokonce už od středního ordoviku (Retallack, 2000; Strother, 2000).

Bohužel tato ochranná vrstva měla i negativní efekt. Její odolnost je tak vysoká, že je v podstatě nepropustná pro plynnou výměnu, která je pro rostliny stejně důležitá jako přísun vody. Kutikula brání příjmu CO_2 a výdeji zplodin metabolismu. Tento problém rostliny vyřešily vytvořením speciálních struktur, kterým se říká stomata (obr. 2.5) (Stewart, 1993; Thomas a Cleal, 2000; Willis a McElwain, 2002). U nejstarších rostlin, hlavně u mechorostů, měly ještě podobu spíše permanentních perforací v kutikule, nicméně velmi



(a) povrch vzdušného stonku s četnými stomaty, měřítko 50 µm

(b) detail stomata, měřítko 10 µm

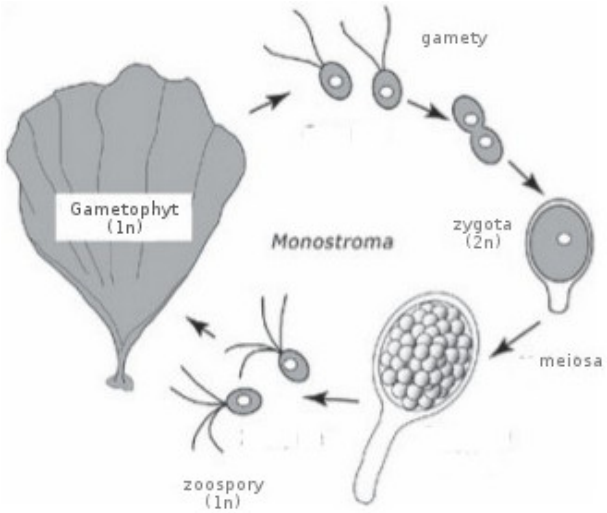
Obrázek 2.5: příklad fosilizovaných struktur pro výměnu plynů, tzv. stomat, převzato z Edwards et al. (1998)

brzy se rostliny naučily stomata cíleně otevírat či zavírat podle své aktuální potřeby, jak je možné pozorovat u současných rostlin. Na rozdíl od nich ovšem, byla stomata původně umístěna na zelených „stoncích“ a nikoli na listech. Nejstarší rostliny totiž nebyly ještě olistěné a fotosyntéza probíhala na povrchu těchto „stonků“ (Taylor et al., 2009). Zajímavé je zjištění, že hustota stomat na stonku koreluje s hladinou CO_2 v atmosféře. Pokud byla nižší, stomat bylo více a naopak. To znamená, že nejstarší rostliny přesně odpovídaly na aktuální dostupnost CO_2 a dokázaly se tedy velmi dobře přizpůsobovat průběžně se měnícím podmínkám (Willis a McElwain, 2002).

2.4.4 Redukce reprodukční závislosti na vodě

Životní cyklus vodních řas se od suchozemských rostlin odlišoval a odlišuje do dnes. Produkované gamety byly pohyblivé, vlastnily bičík. Stejně tak spory, které jsou pro svou hybnost nazývány zoospory. Splynutí gamet a následné oplození bylo tedy zcela závislé na vodním prostředí a podobně tomu bylo i se šířením spor. Gametofytní fáze zcela dominovala, diploidní byla jen zygota, ve které velmi rychle docházelo k redukčnímu dělení a vzniku haploidních spor, ze kterých vyrůstal samotný řasový organismus (obr. 2.6) (Niklas a Kutschera, 2010).

Kdyby rostliny nijak nepozměnily tento cyklus, nemohly by nikdy kolonizovat suché prostředí. První změnou bylo „zrušení“ zoospor. Na souši mohou být šířeny například větrem, ale potřebují k tomu silnou ochranou vrstvu ve své buněčné stěně, aby nevyschly.



Obrázek 2.6: střídání fází u řasového životního cyklu na příkladu řasy *Monostroma*, převzato z Niklas a Kutschera (2010)

Touto pevnou bariérou se stal složitý polymer sporopolenin,[9] který se nachází ve stěnách výtrusů do dneška (Stewart, 1993; Taylor et al., 2009). Dále však ještě přetrvávala závislost na vodě při splynutí gamet, samčí gameta byla totiž stále pohyblivý spermatozoid se dvěma bičíky. I když i zde proběhla částečná redukce, takže k oplození už stačil například jen déšť nebo rosa. Tento způsob rodozměny se do dnes zachoval u oddělení *Bryophyta* (Kalina a Váňa, 2005).

Další adaptivní kroky vedly k potlačení dominance gametofytní fáze, která je totiž nejvíce závislá na vodě. Jakýsi mezistupeň této redukce je vidět opět u mechorostů, kdy je sice gametofytní fáze stále převažující a sporofyt je na ní výživově závislý, nicméně již není představován jen zygotou, ale mnohobuněčnou částí rostlinného těla. U nejstarších suchozemských rostlin jsou většinou tyto fáze oddělené, každá je výživově samostatná, ale jsou morfologicky identické. Hovoříme tak o izomorfním střídání generací, (Taylor et al., 2009). S pokračující evolucí získával sporofyt postupně převahu nad gametofytem, který byl redukován a po čase se stal na sporofytu zcela závislý. Je velice pravděpodobné, že tato změna v životním cyklu byla výsledkem velikého selektivního tlaku, který souš vytvářela (Taylor et al., 2009; Willis a McElwain, 2002). S rozšířením sporofytní fáze výrazně poklesla závislost na vodním prostředí a rostliny se mohly začít rozšiřovat dále, do sušších oblastí (Willis a McElwain, 2002).

[9] viz též 2.3

3 Ekosystémy svrchního siluru až středního devonu

Pomineme-li teď nejstarší ordovické důkazy o přizpůsobování se rostlin kontinentálním podmínkám a zaměříme-li se na makroskopické zbytky již zcela jistě suchozemské vegetace, pak se pohybujeme v období siluru a devonu (Thomas a Cleal, 2000). První ekosystémy, které se začaly objevovat na souši byly tvořeny velmi drobnými, jen lehce kořenícími, rostlinami. Toto společenství se nacházelo ve velmi dobře zavodněných oblastech a proto předpokládáme, že mělo bažinný charakter. Přesně klasifikovat jednotlivé bažinné paleozoické ekosystémy však není jednoduché. Pro jejich rozlišování se používá systém založený na recentních typech mokřadů (jako jsou například rašeliniště, marše nebo slaniska), nicméně toto je velmi problematické, protože je pravděpodobné, že přesný ekvivalent k nejstarším močálům se dnes na Zemi nevyskytuje. Rostliny byly tehdy dosti odlišné a někteří typičtí zástupci moderních vlhkých substrátů, jako je třeba rašeliník nebo vlhkomilné ostřice, samozřejmě ještě neexistovaly (Chytil, 1999; Greb et al., 2006). Z těchto důvodů se zatím hovoří většinou jen obecně o mokřadních společenstvech. Rozlišují se hlavně podle místa, kde rostly (zda to bylo podél pobřeží říčního toku, jezera nebo v záplavové oblasti) a také podle jejich růstové formy (bylinné, keřovité nebo stromovité).

Silurské mokřady byly tvořeny opravdu jen jednoduchými bylinnými typy, často vzrůstem připomínající mechovité rostliny. Dokonce se předpokládá, že některé z nich ještě nebyly zcela přizpůsobeny suché zemi a žily spíše semiakvatickým způsobem života (tedy z části stále zaplavené vodou). Ve spodním devonu již přibývá vyšších rostlin, které dorůstaly do velikosti drobných keříků a stále postupně mohutněly. Středně devonská společenstva byla výškově již značně strukturovaná. Nejpokročilejší byly vzrostlé keřovité formy, které doprovázaly četné keříčkovité rostliny. Podrost těchto vyšších druhů tvořila stále více diverzifikovaná bylinná vegetace spolu s mechorosty. Koncem středního devonu se přidá-

vají i stromkovité formy a první skutečné stromy dorůstající několika metrů. Takovéto společenství již představovalo složitý ekosystém plný různých mezidruhových interakcí a pochopitelně již také doplněný o rozmanitou živočišnou složku a plně srovnatelný s komplikovanými ekosystémy z recentu (Edwards a Selden, 1992; Greb et al., 2006; Kvaček, 2007; Shear, 1991).

3.1 Paleobiogeografie

Geografická situace, při které došlo k invazi do terestrických prostředí, byla značně odlišná od současné. Rozložení silurských i devonských kontinentů na planetě nebylo rovnoměrné. Většina se nacházela na jižní polokouli, i když se postupně všechny kontinenty pomalu posouvaly k severu a navíc se stále vzájemně přibližovaly (Chlupáč et al., 2011; Emiliani, 1992).

Počátkem siluru, asi před 443 miliony lety, existovalo přibližně sedm velkých či menších samostatných kontinentů. Největším z nich byla Gondwana, jejíž velká část byla v jižní polární oblasti, nicméně svým severovýchodním cípem zasahovala až k rovníku (Chlupáč et al., 2011; Wicander a Monroe, 2012). Severozápadně od tohoto obřího kontinentu, odděleny Rheickým oceánem a oceánem Paleo-Tethys, se rozkládaly Laurentie, Avalonie a Baltika (Thomas a Cleal, 2000; Wicander a Monroe, 2012). Mezi nimi se nacházel oceán Iapetus, který se v průběhu siluru neustále zužoval, až v jeho závěru zcela zanikl. Srážka Laurentie, Baltiky a drobné Avalonie je označována jako mladokaledonské vrásnění a dala vznik Severoatlantskému kontinentu, neboli Laurussii, nacházející se v rovníkové oblasti. Severně a východně od ní se pak rozprostíraly kontinenty Siberie, Kazachstanie a Čína, které se také postupně přibližovaly. Všechny kontinenty pak obklopoval obrovský oceán Panthalassa (Chlupáč et al., 2011; Kraft a Marek, 2011). Vývoj klimatu celkově směřoval k oteplení a mírné aridizaci. Na počátku siluru je ještě poměrně chladno, protože dosud odeznívá pozdněordovické zalednění. Ledovce však ustoupily velice rychle, což vedlo k prudkému nárůstu mořské hladiny a vzniku rozsáhlých šelfových moří. Klima se nadále celkem stabilizovalo a na konci siluru už existují rozsáhlé tropické oblasti (Chlupáč et al., 2011; Emiliani, 1992; Kvaček, 2007).

Vývoj v období devonu navázal na silurské trendy. Stále více se přibližovaly kontinenty, postupně kolidovaly a celkově se pak přesouvaly směrem k severu. Klima bylo docela teplé a sušší. Nicméně oproti siluru je to období mnohem neklidnější, ať už z hlediska tektoniky nebo klimatických výkyvů. Počátkem devonu ještě doznívá mladokaledonské vrásnění a již v jeho středním období nastupuje další. Variské vrásnění bylo výsledkem kolize Laurussie s obřím kontinentem Gondwanou, přičemž se zcela uzavřel Rheický oceán. Ještě později se pak ze severu připojila Siberie. Většina kontinentálních oblastí se tou dobou nacházela v teplých středních zeměpisných šířkách, přičemž výjimku tvořil jižní cíp Gondwany vybíhající stále ještě k pólu. Důvody rozkolísání klimatu nejsou přesně známy, ale jsou zde známky častých pohybů mořské hladiny a různých ochlazení. Nejvýznamnější z těchto výkyvů je tzv. kellwasserský event na hranici stupňů frasn a famen ve svrchním devonu, kdy došlo k jednomu z pěti největších vymírání v historii Země. Tato průběžná ochlazení byla tragická pro mořské ekosystémy, nicméně pro rozvoj suchozemských rostlin byla spíše příznivá. Přinesla totiž do tropických a subtropických oblastí více srážek a vytvořila tak příhodnější klima (Chlupáč et al., 2011; Kvaček, 2007; Willis a McElwain, 2002).

Oblasti mírných zeměpisných šířek byly pravděpodobně pro rostlinnou terestrializaci nejvhodnější, neboť odtud pocházejí nejstarší makrofosilní nálezy. Nejvíce fosílií je z pobřežních oblastí Laurentie, nicméně to poukazuje spíše na detailnější paleontologické prozkoumání těchto oblastí. Tehdejší Laurentie totiž dnes tvoří značnou část severoamerického a evropského kontinentu, kde je aktivita paleontologických výzkumů nejvyšší. Pozdější výzkumy zaměřující se na gondwanské oblasti však ukázaly i zde značné množství rostlinného materiálu. Na základě těchto pozorování se usuzuje, že migrace rostlin na souš probíhala nezávisle na sobě na mnoha místech okolo Rheického oceánu (Popławska-Raszewska, 2010; Prestianni et al., 2010; Thomas a Cleal, 2000). Z fosilního záznamu je známo, že v celém období siluru organismy (řasy i živočichové) postupně, ale intenzivně, pronikaly do brakických a sladkých vod. Předpokládá se, že právě v sladkovodních, říčních oblastech začala probíhat postupná evoluce rostlin a kolonizace souší (Chlupáč et al., 2011; Kenrick a Crane, 1997).

První suchozemské rostliny jsou nacházeny nejčastěji v říčních pískovcích a aluviálních sedimentech. Nicméně existují i nálezy, které pocházejí z mělkomořských litorálních uloženin a naznačují, že by rostliny mohly být schopné osídlovat i slané oblasti. Tato domněnka ovšem nebyla potvrzena, protože u žádných prvních terestrických rostlin nebyly nalezeny jakékoliv mechanismy, které by byly schopny regulovat často a silně se měnící salinní podmínky v litorálních oblastech. Předpokládá se, že rostlinné zbytky v mořských sedimentech jsou tedy alochtonní (Greb et al., 2006).

Z důvodů popsaných výše v kapitole 2.4 je zcela zřejmé, že ačkoliv první rostliny, které se snažily kolonizovat souše, měly už mnoho potřebných inovací, byly ještě stále na vodě značně závislé, a proto musely být první osídlené oblasti velmi vlhké (Greb et al., 2006). Šlo tedy pravděpodobně o podmáčené říční břehy v klidných částech dolních toků velkých řek a jejich delt. S postupným zdokonalováním rostlinného těla začala vegetace pronikat do vzdálenějších, často zaplavovaných (nivních) habitatů, kde už však byly schopné přežít občasné vysýchání substrátu. Tvořily se tak více či méně souvisle porostlé pásy a začaly se kolonizovat i oblasti lakustrinní. V průběhu spodního devonu rostliny zdokonalovaly svoje podzemní orgány a byly schopné čím dál tím lépe hospodařit s vodou, jak je možné pozorovat z fosilních půdních profilů (Driese et al., 2000). Speciální fyziologickou vlastností rostlin je, že svými rhizoidy (později kořeny) dokáží dostupnou vodu dobře zadržovat. Zároveň je rozrůstající se vegetace částečně schopna vodu v půdě přitahovat a tím si ulehčit další pronikání do sušších oblastí. Nehledě na to, že díky transpiraci (výdeji vodní páry) rostliny vytvářely při zemi příjemné humidní mikroklima, které bylo také nápomocné k jejich postupné invazi (Greb et al., 2006; Luštinec a Žárský, 2005). Ve středním devonu pak rostliny začaly postupovat stále více do nitra kontinentů a to dvojím způsobem. Jednak se šířily proti proudu řek, do vyšších nadmořských výšek, ale také se začaly propojovat jednotlivé vegetační pásy rostoucí podél sousedních toků. Během této invaze zvětšovaly i svůj vzrůst a tento trend vrcholí vytvořením prvních lesů a později i rozsáhlých pralesních oblastí (Driese et al., 2000; Willis a McElwain, 2002).

Zajímavé jsou výsledky zjištěné při srovnávání jednotlivých lokalit, odkud pocházejí nejstarší rostlinná společenstva. Ačkoliv by se mohlo zdát, že takto primitivní vegetace

se od sebe nebudou nijak výrazně lišit, jako je tomu u současné flóry,[1] zjistilo se, že už tehdy existovala určitá provincionalita. Od spodního devonu lze rozlišit 5 biogeografických oblastí s jejich typickými zástupci. Existují ovšem druhy, které nacházíme na většině lokalit a které tedy byly pravděpodobně kosmopolitní. Provincie odlišitelné na spodnodevonských kontinentech jsou tyto: siberijsko-severolaurusská, kazachstanská, jiholaurusskočínská, australská a gondwanská. Během devonu a dále v mladších geologických dobách se suchozemská vegetace stále více rozlišovala a vznikaly nové floristické regiony (Kvaček, 2007; Willis a McElwain, 2002).

3.2 Systematika nejstarších suchozemských rostlin

Systematika vymřelých skupin rostlin není do dnes jednoznačně vyřešena. Jejich vzájemné evoluční vztahy i vztahy k recentním rostlinám nejsou stoprocentně známy a názorů na jejich třídění je tedy více. Jelikož probíhající výzkumy přinášejí stále nové závěry, je jisté, že se jejich systém bude ještě měnit (Thomas a Cleal, 2000; Willis a McElwain, 2002). Poměrně přehledné je zatím používání umělých vývojových stupňů (více viz. kapitola 1.2.1), které jsou základem pro klasifikaci použitou v této práci. Podle těchto stupňů první vegetaci tvořily psilofytní a pteridofytní rostliny (Kvaček, 2007).

3.2.1 Psilofytní rostliny

Rodozměnu psilofyt označujeme jako izomorfní, to znamená, že její gametofyt i sporofyt jsou na sobě nezávislé a tvarově jsou si velmi podobné (o rodozměně více v kapitole 1.2). Bohužel se však ještě u mnoha fosílií neví, o jakou rostlinnou generaci se jedná. Často také došlo k mylnému určení a gametofyt se sporofytem jednoho druhu byly považovány za dvě rozdílné rostliny, což poukazuje na velké problémy s jejich klasifikací (Kerp a Haas, 2010; Thomas a Cleal, 2000).

Psilofyty byly jednoduché rostliny malého vzrůstu. Jejich tělo se většinou skládalo z poléhavých rhizomoidů a vzpřímených telomů. Pokožka byla pokryta pravými průduchy

[1] V současné době je celý svět rozdělen do velkého množství tzv. floristických provincií, kdy pro každou jsou typické jiné abiotické podmínky a jiné převažující rostlinné druhy (Hendrych, 1984).

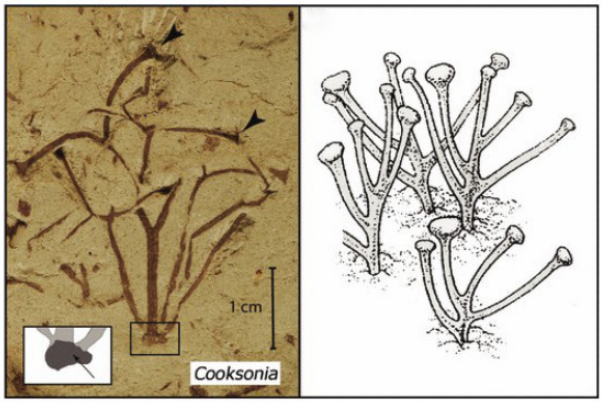
a rozmnožování probíhalo pomocí trilétních spor, které se tvořily v různě tvarovaných a různě umístěných sporangiích. Všechny typy těchto rostlin vlastní nejprimitivnější uspořádání cévního svazku, jde o tzv. protostélé. První fosílie pocházejí ze siluru, kdy je také zaznamenána již značná diverzifikace. Nicméně během devonu přišel silný kompetiční tlak ze strany rostlin pteridofytních, kterým psilofyty nestačí konkurovat. Až na pár nejpokročilejších výjimek proto tyto rostliny nepřekračují hranici devonu s karbonem. Z hlediska systematiky se dělí do čtyř oddělení: *Protracheophyta*, *Rhyniophyta*, *Zosterophyllophyta* a *Trimerophytophyta* (Kvaček, 2007; Stewart, 1993).

Oddělení *Protracheophyta* není úplně standardní a není vždy rozlišováno. Bývají sem řazeny *Cooksonia pertoni* (obr. 3.1(a)) a *Aglaophyton* (obr. 3.1(b)). *Cooksonia* byla velmi drobná, dorůstala maximálně 6 cm, za to *Aglaophyton* mohl být až 20 cm vysoký. Obě rostliny byly dichotomicky (vidličnatě) větvené a jejich sporangia přisedala terminálně. Neměly však ještě nijak vyztužené vodivé buňky a existuje názor, že se tím přibližují spíše k mechorostům než k cévnatým rostlinám. Někdy bývá *Cooksonia* řazena do oddělení *Rhyniophyta*, *Aglaophyton*, se svými poléhavými rhizomoidy nesoucí příchytná vlákna, je pak ještě více problematický (Kvaček, 2007; Stewart, 1993; Thomas a Cleal, 2000; Willis a McElwain, 2002).

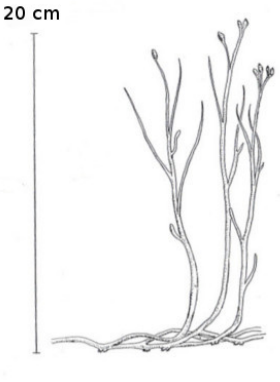
Oddělení *Rhyniophyta* bylo už lehce pokročilé. První zástupci se objevily ve spodním devonu a měly ve svých vodivých pletivech již spirálovité ztlustliny, které byly podobné pravým tracheidám S-typu. Jejich sporangia byla umístěna také terminálně, ale nově i subterminálně. Způsob větvení zůstal převážně stejný, dichotomický, nicméně tu byly i první známky pseudomonopodie[2]. Typickým zástupcem tohoto oddělení byla *Rhynia gwynnevaughanii* (obr. 3.1(c)) (Kvaček, 2007; Stewart, 1993; Thomas a Cleal, 2000; Willis a McElwain, 2002).

Zajímavostí oddělení *Zosterophyllophyta* je pravděpodobná blízká příbuznost s dalšími druhy spodnodevonské flóry, plavuněmi (*Lycopodiophyta*). Za možný spojovací článek je považována rostlina *Koniora andrychoviensis*, jejíž sporangia měly již částečný ochranný obal podobný právě plavuním. Jestli to byla přímo *Koniora* se neví, ale zosterofyly obecně

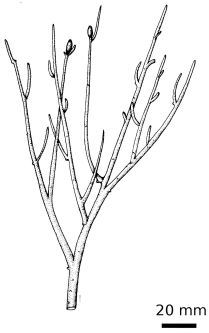
[2]O způsobech větvení stonku více v Slavíková (2002).



(a) *Cooksonia* – fosilní nález (šipky ukazují na sporangia) a rekonstrukce, převzato z Niklas a Kutschera (2010)

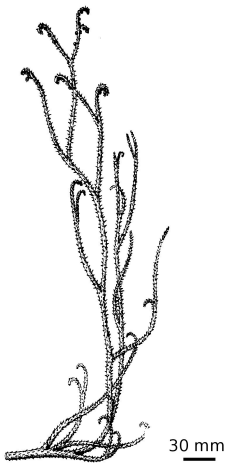


(b) *Aglaophyton*, převzato z Willis a McElwain (2002)

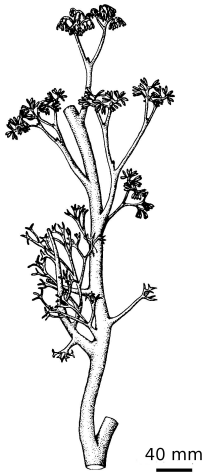


(c) *Rhynia*, převzato ze Selden a Nudds (2004)

(d) *Zosterophyllum*, převzato z Niklas a Kutschera (2010)



(e) *Sawdonia*, převzato z Kvaček (2007)



(f) *Psilophyton*, převzato z Kvaček (2007)

Obrázek 3.1: Psilofytní rostliny

jsou jim velice podobné (Thomas a Cleal, 2000). Vytvářely spletitou síť hojně větvených rhizomoidů, ze které vybíhaly velmi chudě větvené (dichotomicky až pseudomonopodiálně) telomy. U vodivého pletiva lze rozlišit pravé tracheidy G-typu. Sporangia přisedaly novým způsobem, bočně, a někdy vytvářely dokonce jakési koncové „klasy“. Mezi zástupce patří například *Zosterophyllum diraricatum* (obr. 3.1(d)) nebo *Sawdonia* (3.1(e)). Poslední jmenovaná a *Koniora* měly své tělo pokryté hustými ostnitými výběžky, tzv. enafyly, které představují pravděpodobně výchozí stádium mikrofylní linie olistění (Kvaček, 2007; Thomas a Cleal, 2000; Willis a McElwain, 2002).

Čtvrtým oddělením psilofytních rostlin pak jsou *Trimerophytophyta*, které dosáhly nejpokročilejších vlastností a růstových forem. Nacházíme je také od spodního devonu a jejich nejvýznamnější evoluční inovací byl monopodiální, způsob větvení, díky kterému mohly dosahovat vyššího vzrůstu, a to až 1 m. Tvořily jeden mohutnější stonek, ze kterého vyrůstaly boční vegetativní i fertilní „větve“, které byly mnohokrát dichotomicky nebo dokonce i trichotomicky větvené. Toto mohutné rozvětvení představuje pravděpodobně výchozí stav pro megafylní evoluci olistění. Vodivé pletivo bylo vyztuženo ligninem a dosahovalo rozvinutého P-typu. Na fertilních telomech se tvořily shluky vřetenovitých sporangií. Typickým představitelem tohoto oddělení je *Psilophyton dawsonii* (obr. 3.1(f)). *Trimerophytophyta* svou morfologií naznačují velmi blízký vztah k dalším vývojovým liniím rostlin, jako jsou přesličky, kapradiny a rostliny semenné. Neví se však přesně, jestli tvoří přímo jejich předchůdce a nebo představují ancestrální větev (Kvaček, 2007; Strullu-Derrien et al., 2010; Willis a McElwain, 2002).

3.2.2 Pteridofytní rostliny

Životní cyklus pteridofyt je představován samostatným sporofytem i gametofytem, který je ovšem výrazně redukován. Takovýto stav je označován jako heteromorfní rodozměna s převahou sporofytu. Jak už bylo naznačeno výše (kapitola 3.2.1), tyto rostliny se pravděpodobně vyvinuly z primitivních psilofyt (Kvaček, 2007). Rozmnožují se i nadále pomocí spor vytvářených ve sporangiích, nicméně je zde zaznamenán postupný vývoj komplikované sporangiální ochrany a ani samotné spory nezůstaly beze změn. V průběhu středního devonu jsou důkazy o první odlišnosti ve velikosti spor. Rostliny začaly produkovat vetší megaspory a menší mikrospory což znamená, že již nebyly homosporické, ale heterosporické. Postupnou redukcí v tetrádě větších spor nakonec zůstala jen jedna megaspora a tento stav je považován za počátek vývoje vajíčka. Obdobně se předpokládá, že mikrospory jsou předchůdci pylu. I samotná těla rostlin jsou složitěji organizovaná, už rozlišujeme stonek, rozvinuté kořeny a listy. Značně pokročil i vývoj stélé, který tak umožnil mohutnější vzrůst (Willis a McElwain, 2002). Ve vyšší části středního devonu (zhruba před 380 miliony lety) došlo pravděpodobně také ke vzniku sekundárních vodivých pletiv

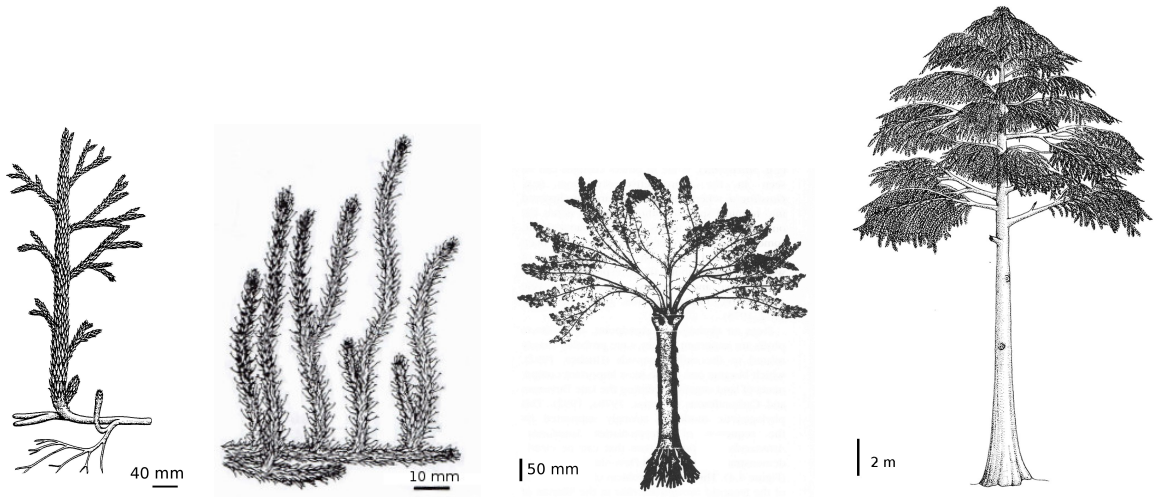
(sekundárního floému i xylému), která jsou zodpovědná za sekundární tloustnutí rostlin, což opět vedlo k možnosti většího vzrůstu (Strullu-Derrien et al., 2010; Votrubová, 2010; Willis a McElwain, 2002).

První pteridofytní rostliny se objevují v průběhu spodního devonu. Jde o drobné bylinné druhy, nicméně se velmi rychle diverzifikují a již na konci středního devonu někteří zástupci tvoří nejstarší stromovité typy. Tento vývojový stupeň je rozdělován do čtyř oddělení: *Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta* a *Progymnospermophyta* (Kvaček, 2007; Willis a McElwain, 2002).

Plavuňovité rostliny, *Lycopodiophyta*, představují nejstarší zástupce tohoto vývojového stupně a část z nich přežívá do recentu. Jsou představitely mikrofilní linie olistění. Sporangia jsou připojena bočně a shlukují se do jednoduchých koncových šištic. Vývoj stélé vede od protostélé až k složitému plektostélé. Ve svrchním devonu dosáhly stromovitého vzrůstu, nicméně nikdy nezačaly druhotně tloustnout. Typickými představitely spodního a středního devonu byly bylinné plavuně *Asteroxylon mackei* (obr. 3.2(a)) a *Protolepidodendron* (obr. 3.2(b)) (Kvaček, 2007; Thomas a Cleal, 2000; Willis a McElwain, 2002).

Oddělení *Polypodiophyta*, tedy kapradinovité rostliny se začínají objevovat v průběhu středního devonu a to opět nejdříve jako bylinné formy. V pozdějších dobách dorůstají i stromovitého vzrůstu. Původní protostélé se u nich vyvíjí v diktyostélé, tedy odlišný typ něž u plavuní, od nichž se kapradiny odlišují navíc jiným typem olistění. Pravděpodobně vývojově navazují na *Trimerophytophyta* a mají tedy megafylní typy listů, které zřejmě vznikly fúzí bohatě rozvětvených bočních telomů. Sporangia jsou umístěna na spodní straně listových vějířů, kde tvoří kupky. V průběhu vývoje se u kapradin rozlišila sporangia tenkostěnná a tlustostěnná. Nejprimitivnější zástupci ze středního devonu náleží do řádu *Cladoxylales*. Nejběžnější je rod *Pseudosporochorus* (obr. 3.2(c)), který vytvářel menší stromky o velikosti do 3 m (Kvaček, 2007; Thomas a Cleal, 2000; Willis a McElwain, 2002).

Evolučně velmi významnou střednědevonskou skupinou pteridofyt jsou *Progymnospermophyta*, neboli prvosemenné rostliny, ze kterých se později vyvinuly všechny semenné rostliny dominující současné flóře. Ačkoliv se v tomto období teprve začaly vyvíjet, do-



(a) *Asteroxylon*, převzato ze Selden a Nudds (2004)

(b) *Protolepidodendron*, převzato z Kvaček (2007)

(c) *Pseudosporochorus*, převzato z Kvaček (2007)

(d) *Archaeopteris*, převzato z Kvaček (2007)

Obrázek 3.2: Pteridofytní rostliny

růstají už keřovitého a stromovitého vzrůstu. Poprvé se u nich vyvíjí eustélé, tedy nejpokročilejší typ cévního svazku a mohutné druhotné tloustnutí. Typ olistění je stejně jako u kapradin megafylní. I když nesou název prvosemenné, rozmnožování probíhá stále pomocí spor. Typickým zástupcem je robustní rostlina *Archaeopteris* (obr. 3.2(d)), dorůstající až deseti metrů. Na vrcholu pevného kmene se vytvářely veliké složené vegetativní listové vějíře, mezi kterými vyrůstaly menší, fertilní, nesoucí vřetenovitá sporangia. Mohutný byl již i kořenový systém, který umožnil pronikání také mimo bažinné oblasti a dosahoval až jednoho metru (Willis a McElwain, 2002).

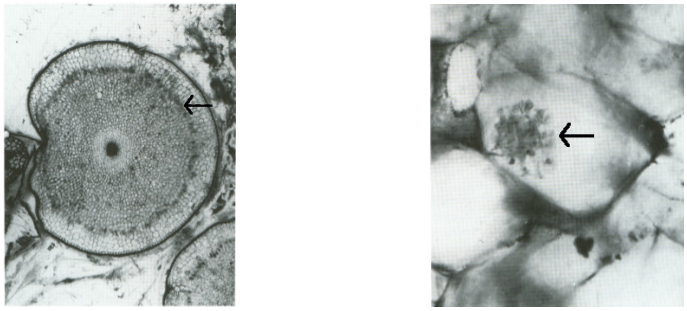
Poslední oddělení pteridofyt *Equisetophyta*, tedy rostliny přesličkovité, se začínají objevovat až v průběhu svrchního devonu (Kvaček, 2007).

3.3 Funkce hub v ekosystémech

V nejstarších suchozemských ekosystémech existovala ještě jedna důležitá složka, houby. Tyto speciální eukaryotní organismy mají mnoho znaků společných s živočichy (jako je třeba heterotrofní způsob výživy nebo přítomnost chemické látky chitinu v buněčných stěnách) nicméně morfologicky by se daly přirovnat i k rostlinám (nemají žádný způsob

aktivního pohybu a jejich tělo je tvořeno stélkou). Z těchto důvodů jsou považovány za samostatnou vývojovou linii, která není přímo spojena ani s rostlinami ani s živočichy. Stélka hub je tvořena trubicovitými, vláknitými útvary, kterým se říká hyfy. Ty se často mohutně větví, různě splétají a tvoří tak hustou hyfální síť, tzv. mycelium, neboli podhoubí. Houby se rozmnožují převážně nepohlavně, kdy vytváří na konci hyf tzv. konidie, tedy nepohlavní spory (Kalina a Váňa, 2005; Kvaček, 2007).

Všechny houby jsou heterotrofové, ale rozlišují se u nich různé potravní strategie. Velké množství skupin hub se živí saprofyticky, což znamená, že rozkládají odumřelou a hnijící organickou hmotu. Tím uvolňují mnoho látek zpět do půdy, uzavírají tak jejich cykly a hrají tudíž klíčovou roli v koloběhu živin na zemi. Z fosilních záznamů víme, že tuto funkci saprofytické druhy hub plnily už v nejstarších suchozemských ekosystémech. Mnoho dalších druhů je parazitických, a to jak na rostlinách tak i u živočichů, a jsou taktéž známy ze spodnopaleozoických fosílií (Kalina a Váňa, 2005; Thomas a Cleal, 2000).



(a) příčný řez stonkem, zvětšeno 15x

(b) detail pletivných buněk stonku, zvětšeno 600x

Obrázek 3.3: Příklad mykorhizy u rostliny *Aglaophyton*, šipka odkazuje na symbiotickou houbu. Převzato z Remy et al. (1994).

Houby ovšem nejsou důležité jen díky své roli rozkladačů organické hmoty. V současných ekosystémech vytvářejí velmi silné symbiotické vztahy s naprostou většinou rostlin. Tomuto druhu symbiózy, prospěšnému pro oba účastníky, se říká mykorhiza (obr. 3.3). Rostlina houbovému partnerovi poskytuje uhlík získaný při fotosyntéze a on jí umožňuje lepší získávání potřebných látek z půdy (Taylor et al., 2009; Townsend et al., 2010). Dlouho byl tento mezidruhový vztah považován za relativně mladší evoluční novinku, nicméně nejnovější výzkumy ukázaly, že byl přítomen i u prvních suchozemských roslin a je velice pravděpodobné, že zde hrál zcela klíčovou roli (Taylor et al., 2009; Thomas a

Cleal, 2000). Mikroskopická hyfální síť půdních hub, která je více či méně pevně napojena na podzemní části rostlin, dorůstá často značných rozměrů, a tím zvětšuje zásadním způsobem jejich rozsah pro čerpání živin a vody ze substrátu. Toto mohlo být naprosto zásadní při kolonizaci souše a je velmi pravděpodobné, že právě díky rozvinuté mykorhize dokázaly první rostliny přežít v terestrických podmínkách, ačkoliv neměly pořádně vyvinutý kořenový systém (Remy et al., 1996; Taylor et al., 1999, 2009; Townsend et al., 2010).

3.4 Příklady fosilních ekosystémů

3.4.1 Rhynie Chert

V centrální oblasti skotského hrabství Aberdeenshire leží vesnice Rhynie, poblíž které byl v roce 1912 objeven naprosto unikátní spodnodevonský terestrický ekosystém. Při geologickém mapování okolí Rhynie nalezl William Mackie zvláštní silicit,[3] na jehož výbrusu později rozeznal detailně zachovaný rostlinný stonek. Velmi brzy si uvědomil jedinečnost tohoto nálezu a nechal jej prostudovat odbornými paleontology, kteří v následujících letech dobře popsali celou lokalitu. Zjištěny byly rostliny i živočichové a to v dokonale zachovaných detailech, které umožňují studovat i jemnou vnitřní stavbu jejich těl na buněčné úrovni (příklady nálezů viz příloha B.1). Od 60. let minulého století je zde obnovena intenzivní výzkumná činnost. Neustále jsou objevovány nové nálezy, které umožňují lépe pochopit fungování nejstarších společenstev a také srovnávání hůře zachovalých fosílií z jiných lokalit (Selden a Nudds, 2004; Thomas a Cleal, 2000).

Způsob zachování

Komplexní ekosystém Rhynie je zachován v jemných chemogenních silicitech, pocházejících ze spodního devonu, konkrétněji ze stupně prag (přibližně 400 mil let). Na podloží z ordovických hornin jsou uloženy porézní písčité a vulkanické vrstvy s křemitými sintry, které jsou součástí sedimentárního komplexu označovaného jako starý červený pískovec

[3] Odtud název lokality – „Rhynie“ podle nedaleké vesnice a „Chert“ je anglický výraz pro silicit.

(tzv. Old Red Sandstone, ORS). Ten je typický pro celý devon a nacházíme jej ve všech částech světa, které tehdy patřily ke kontinentu Laurussie. Červený pískovec obsahuje kontinentální sedimenty ukládané v prostředí vodních toků a jezer. Předpokládá se, že lokalita ležela jižně od rovníku v tropických či subtropických oblastech (Parry et al., 2011; Rice et al., 1995; Selden a Nudds, 2004).

Ve vnitrozemí Laurussie se nacházela úzká sedimentační pánev, protáhlá přibližně v severo-jižním směru, která poklesávala podél aktivního zlomového systému při jejím západním okraji (viz mapa v příloze B.1). V podloží pánve se nacházel rozsáhlý vřídelní systém, jehož horké vody se dostávaly podél zlomů k povrchu a tvořily tam mělká, krátkodobá jezera. Zlomová aktivita a horké prameny byly pravděpodobně ovlivněny nedalekým činným vulkánem. V oblasti zlomů, mezi jezery, rostla devonská flóra, která byla často zaplavena nově vyvěrajícím pramenem. Hydrotermální vody byly velmi bohaté na rozpuštěné oxidy křemíku. Jak se dostávaly k povrchu, rychle chladly a po zaplavení části vegetace, se křemičitany začaly takřka okamžitě srážet na povrchu organického materiálu. Nicméně křemičité roztoky pronikaly snadno i dovnitř uhynulých těl a postupně nahrazovaly také všechny vnitřní pletiva rostlin i tkáně živočichů. Silicifikace, jak je nazýván tento typ fosilizace, proběhla opravdu extrémně rychle, díky čemuž jsou organismy zachovány v nejjemnějších detailech a navíc tzv. *in situ*, tedy v konkrétní životní pozici (obr. 3.4). Z těchto důvodů je lokalita světově unikátní (Parry et al., 2011; Rice et al., 1995; Selden a Nudds, 2004; Thomas a Cleal, 2000).

Biota

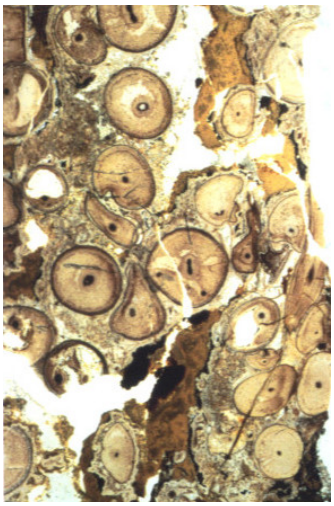
Společenství organismů, které se vyskytovalo v pramenné oblasti bylo již dosti bohaté a lze z něho vyčíst různé mezidruhové interakce u prvních terestrických organismů. Dominantní složku nálezů tvoří flóra, která je zde zastoupena několika vývojovými stupni. Nacházíme zde mnoho druhů řas, rozvinuté mechorosty, rostliny psilofytní, ale i prvního zástupce pteridofyt. Rostlinné společenství je doplněno také o houby, lišejníky, různé prokaryotické bakterie a četné zástupce bezobratlých živočichů, a to jak přímo suchozemských, tak i sladkovodních (Selden a Nudds, 2004; Thomas a Cleal, 2000).

Z cévnatých terestrických rostlin bylo popsáno 7 druhů, z nichž každý již vlastnil všechny potřebné adaptace k plně suchozemskému životu. Nejvyšším druhem tehdejší vegetace a pravděpodobně i nejpokročilejším byl *Asteroxylon* (obr. 3.5), který představuje nejstaršího zástupce pteridofyt. Dorůstal výšky až 40 cm a osídloval pravděpodobně i velmi suchá prostředí. Nicméně byl nacházen také na vlhčích místech ve společnosti s jinými druhy a to na organicky bohatých půdách. Dalším zástupcem, který dokázal růst na suchých písčitých substrátech, které dokonce ani nebyly příliš bohaté na živiny byl *Aglaophyton* (Selden a Nudds, 2004; Stewart, 1993; Thomas a Cleal, 2000). Možné vysvětlení, jak dokázaly tyto dva druhy přežít suché podmínky, přinesl nález symbiotických hub (patřících pravděpodobně do skupiny hub *Zygomycetes* nebo *Ascomycetes*) na částech rostlinných těl. Mykorhiza však není jedinou mezidruhovou interakcí. Ve sporách rostliny *Aglaophyton* byly rozlišeny parazitické houby, zjištěné i na buňkách řas. Tyto houby se velice podobají současné skupině *Chytridiomycetes*, kde je mnoho parazitických zástupců (Hass et al., 1994; Kalina a Váňa, 2005; Remy et al., 1996; Thomas a Cleal, 2000).

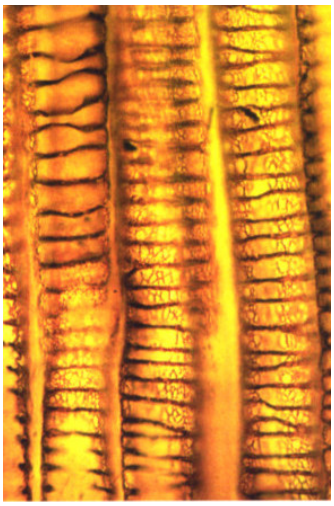
Další významnou rostlinou byla *Nothia*, u které byla pozorována zajímavá životní strategie. Bylo zjištěno, že se dokázala rozmnožovat vegetativním, tedy nepohlavním, způsobem. Na jejím těle vyrůstaly boční „výhony“, které se skládaly z rhizomoidální části nesoucí rhizoidy, částečně rozvětvených telomů a fertilních koncových částí. Takováto jednotka se pak celá odlomila od mateřské rostliny (obr. 3.6). Tato strategie se pravděpodobně hodila k rychlému osídlování vlhčích míst. Ty preferovala i rostlina *Horneophyton*, u které byl tento způsob rozmnožování také pozorován (Daviero-Gomez et al., 2005; Selden a Nudds, 2004).

Zcela nejběžnějším zástupcem, který tvořil velmi bujnou vegetaci a který byl také jako první popsán z této lokality je *Rhynia*. Tato rostlina byla vysoká maximálně 20 cm a svou stavbou byla velice jednoduchá, nicméně se zdá, že měla nejmenší ekologické nároky. Často je nacházena ve společenství s jinými rostlinami vlhčích míst, ale stejně tak dobře dokázala prosperovat v sušších písčitých oblastech (Selden a Nudds, 2004).

Je možné, že rostliny byly vystaveny i jiným interakčním tlakům než jen boji o živiny nebo parazitickým houbám. Na některých nálezech lze pozorovat bodná poškození



Obrázek 3.4: *Aglaophyton*, silicifikované stonky, příčný řez, šířka vzorku 2,3 cm, převzato z Kerp (2002)



Obrázek 3.5: *Asteroxylon*, silicifikované tracheidy, šířka vzorku 130 µm, převzato z Kerp (2002)

Obrázek 3.6: *Nothia*, rekonstrukce vegetativního rozmnožování, převzato z Daviero-Gomez et al. (2005)

rostlinného těla, která dávají tušit, že existoval nějaký živočišný druh, který se živil sáním rostlinných šťáv. Takovému způsobu života odpovídají nálezy roztočů, *Acari* (kmen *Arthropoda*, podkmen *Chelicerata*), jejichž ústní ústrojí jsou k tomu uzpůsobena. Navíc tento způsob obživy u mnohých druhů přetrval do dneška. Na některých částech rostlin je možné najít také stopy po okusu. Je možné, že kvůli tomu se u některých rostlin, například u druhu *Trichopherophyton* (systematické určení není ještě vyřešeno), vyvinuly první obrané mechanismy. Na jejich těle vyrůstaly výběžky, připomínající malé trny. Jaký živočich však způsoboval tato poranění není známo. Zdá se totiž, že praví herbivoři se vyvinuli až později (Edwards a Selden, 1992; Papáček et al., 2010; Selden a Nudds, 2004).

Tomu, že skuteční býložravci v tomto ekosystému ještě chyběli odpovídají i jiní fosilní zástupci živočišné říše, jako jsou chvostoskoci (*Collembola*), další druhy roztočů, nebo záhadní členovci euthycarcinoidi (vedli pravděpodobně obojživelný způsob života), kteří jsou považováni za detritovory.[4] Tito rozkladači zde měli několik nebezpečných predátorů. Unikátním nálezem je trigonotarbidní pavoukovec, který netvořil sítě, ale byl aktivním pozemním lovcem. Morfologicky je velmi podobný současným skupinám. Bylo u něj prokázáno i mimotělní trávení, které se vyskytuje u všech druhů pavoukovců (Kamenz et al.,

[4]Detritovor je organismus živící se mrtvou organickou hmotou, tedy detritem.

2008). Dalším karnivorem byl zástupce patřící do podkmene *Myriapoda*, dravá stonožka *Crussolum*, v jejímž těle byly zjištěny jedové žlázy. Na základě těchto nálezů se předpokládá, že potravní řetězec nejstaršího terestrického ekosystému byl založen na rozkladačích organické hmoty, mezi které patřily i bakterie a houby (viz též 3.3) (Edwards a Selden, 1992; Selden a Nudds, 2004; Shear, 1991; Townsend et al., 2010).

Jak je patrné z předchozího textu, zkamenělý ekosystém Rhynie Chert je tak komplexní, že umožňuje opravdu široký pohled na tehdejší terestrické společenství. Díky němu je možné získat dobrou představu o prvních kolonizátorech kontinentů. Rhynie je i nadále intenzivně studována a výzkumy se zaměřují hlavně na zkoumání buněčné úrovně organismů, ze kterých je pak možné usuzovat evoluční příbuznost nebo mezidruhové vztahy. Potenciál Rhynie tedy ještě určitě není vyčerpán.

3.4.2 Fosilní les z Gilboa

Druhým vzácným příkladem zkamenělého ekosystému, který dokumentuje rané fáze kolonizace země, jsou nálezy z americké lokality nedaleko města Gilboa. Ve srovnání s Rhynií jsou to nálezy mladší (pocházejí z konce středního devonu, jsou tedy staré přibližně 390 milionů let) a odhalují již rozsáhlý lesovitý porost, na toto období překvapivě vzrostlý. Gilboa leží ve státě New York v jižním cípu okresu Schoharie County a je známa již od poloviny 19. století (viz mapa v příloze C.1). Tehdy se celou oblastí prohnala veliká povodeň a kvůli nutným opravám probíhala v nedalekém lomu intenzivní těžební činnost. Při odstřelování skal byly nalezeny veliké zkamenělé pařezy, které byly poslány do Kanady, aby je tamější paleontologové popsali. I když původní určení vzorků nebylo přesné, protože u pařezů se se nenašly žádné vrcholové části, bylo jasné, že jde o unikátní nálezy nejstarší stromovité flóry. V roce 1920 bylo rozhodnuto o stavbě přehrady na místním toku Schoharie Creek. V rámci toho bylo nařízeno detailní prozkoumání této oblasti a při výkopových pracích bylo nalezeno okolo padesáti zkamenělých pařezů, nicméně stále nebyly známy žádné vrcholové části, které by pomohly s bližším určením. Až v nedávné době dokázal profesor William Stein najít koruny těchto rostlin a podařilo se mu rekonstruovat jejich podobu (Meyer-Berthaud a Decombeix, 2012; Nudds a Selden, 2008).

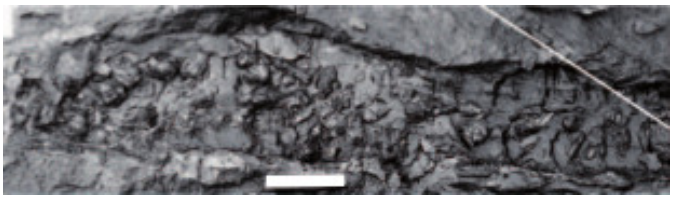
Způsob zachování

Lokalita Gilboa je zachována úplně odlišným způsobem než výše popisovaná Rhynie a vznikala také ve zcela jiných podmínkách. Předpokládá se, že tato vegetace rostla v tropické oblasti okolo 20° jižní šířky při pobřeží vnitrozemského moře. Byly to bažinaté oblasti, nicméně je dokázáno, že nešlo o příliš klidné prostředí. Pobřeží bylo postihováno častými disturbancemi, způsobovanými například silnými bouřemi. Hladina moře se zvedla, zaplavila pobřežní vegetaci a přinesla velké množství písku, který se usadil kolem rostlin. Tento zásah rostliny většinou nepřežily, uhynuly a začaly se rozkládat. Naplavený písek obklopující jejich spodní část však zabránil odplavení uhynulé rostliny (tedy alespoň její spodní části) a umožnil postupné nahrazování vyhnívajících částí dalším písčitým sedimentem. Nejde tedy přímo o zkamenělé rostliny, ale jde o výlitky vzniklé po postupném rozkladu jejich odumřelých těl, dokonce v *in situ* růstovém postavení. Později nalezené vrcholové části rostlin jsou zuhelnatělé (Meyer-Berthaud a Decombeix, 2012; Nudds a Selden, 2008; Stein et al., 2012).

Biota

Předpokládá se, že nalezené pískovcové odlitky patří jednomu druhu rostliny, která dostala jméno *Eospermatopteris* a původně byla řazena ke skupině *Pteridospermophyta*, což je skupina tzv. kapraďosemenných rostlin, které jsou ovšem nacházeny až v mladším období. Na kamenných pařezech byly nalezeny otisky po drobných kořenech, ale bližší představu o celkové morfologii neposkytovaly. Nešlo ani blíže odhadnout, jaké výšky stromovité rostliny dorůstaly a zda byly doprovázeny nějakými dalšími druhy. Nicméně když profesor Stein v nedalekém lomu nalezl vrcholové části, podařilo se zjistit mnoho detailů a bylo zjištěno jejich pravé systematické zařazení (Kvaček, 2007; Nudds a Selden, 2008; Stein et al., 2007).

Eospermatopteris dorůstal výšky okolo 8 metrů a měl holý štíhlý kmen na vrcholu zakončený hojně rozvětvenou korunou (obr. 3.9). Tuto korunu tvořily efemerní, bezlisté, vějířovité větve. Na kmeni jsou patrné jizvy po jejich odpadnutí, což se pravděpodobně dělo ze dvou důvodů. Prvním bylo přirozené přirůstání rostliny ve vrcholové části, zatímco



Obrázek 3.7: rhizome progymnospermní rostliny se sekundárním tloustnutím, měřítko 5 cm, převzato ze Stein et al. (2012)

Obrázek 3.8: Rekonstrukce příbřežního lesa. Nejvyšší patro je tvořeno *Eospermatopteris*, střední stromovitou plavuní a bylinné tvoří rostlina patřící do skupiny *Progymnospermophyta* Převzato z Meyer-Berthaud a Decombeix (2012).

Obrázek 3.9: Rekonstrukce *Eospermatopteris*: a. sestavení z jednotlivých nálezů, b. přibližný nákres skutečné podoby, převzato ze Stein et al. (2007)

staré spodní větve odumíraly. Druhým důvodem bylo pravděpodobně klima. Předpokládá se, že v této příbřežní oblasti se střídala období monzunových dešťů a periodického sucha, kdy zřejmě *Eospermatopteris* větve shazoval. Zjištěno také bylo, že se rozmnožoval pomocí spor a že má bližší vztah přímo ke kapradinám než k původně odhadované skupině *Pte-*

ridospermophyta. Zařazen byl do vyhynulé třídy kapradinovitých rostlin *Cladoxylopsida* (Stein et al., 2007).

V roce 2010 proběhlo obnovení přístupu k původní lokalitě. Byla odvezena lomová navážka a obnaženo patro o velikosti 1200 m^2, ze kterého byly získány zkamenělé pařezy. Ukázalo se, že podložní tmavě šedý písčitý jílovec nese známky bohatého kořenového systému, z něhož se podařilo získat důkazy o dalších rostlinných druzích a struktuře lesa (Meyer-Berthaud a Decombeix, 2012; Stein et al., 2012).

Nejvyšší a nejmohutnější byli zástupci *Eospermatopteris*, ale je zvláštní, že ačkoliv dorůstaly velké výšky, pravděpodobně netvořili pevná sekundární pletiva. Ta byla ovšem nalezena u nového druhu. Tato rostlina není ještě přesně systematicky určena, pravděpodobně však náleží do skupiny *Progymnospermophyta*, nicméně lze u ní pozorovat zajímavou životní strategii. Pod povrchem půdy vytvářela rozsáhlé spletité rhizomy, které nesly adventivní kořeny a ze kterých vyrůstaly větvené vzdušné stonky. Právě u podzemních rhizomů, které měly až 15 cm v průměru, bylo zjištěno sekundární tloustnutí, a to velmi silně vyvinuté (obr. 3.7). Ačkoliv byly rhizomy mohutné, pravděpodobně byly jen mělce uloženy v půdě a nebyly schopny vzdušné části dostatečně podepřít. Proto je možné, že tato rostlina šplhala po okolní vegetaci, tedy například po *Eospermatopteris* (Meyer-Berthaud a Decombeix, 2012; Nudds a Selden, 2008; Stein et al., 2012).

Celý lesní ekosystém doplňovalo i střední rostlinné patro (viz obr. 3.8), které představovaly menší stromky dorůstající přes 3 m. Rostliny měly holý hlavní stonek s průměrem asi 15 cm, ze kterého vyrůstaly boční větve. Ačkoliv detailnější morfologie ještě není známa, považuje se za velice pravděpodobné, že tyto fosílie náleží k třídě *Lycopsida* (plavuňovité rostliny) a jde tak o nejstarší nález stromovité formy těchto rostlin (Meyer-Berthaud a Decombeix, 2012; Stein et al., 2012). Detailnější výzkum této lokality je teprve v počátcích, nicméně již teď je jasný její velký význam. Skutečnost, že ve středním devonu zde existovaly již takto vzrostlé lesní porosty s dobře rozlišitelnou vertikální strukturou podtrhuje rychlost rostlinné diverzifikace velmi brzy po přechodu na souš (příklady nálezů viz příloha C.1).

4 Diskuse

Z výše uvedených poznatků je zcela zřejmé, že existující fosilní nálezy dobře dokumentují nejranější zemskou flóru. Přesto však není zcela jasné, kdy přesně a jakým způsobem terestrická flóra vznikla. I kdybychom pominuli kambrické a ordovické nálezy kryptospor, jejichž předběžné určení nemusí být správné, je jasné, že první nálezy Cooksonie a jí podobných rostlin nemůžou poukazovat na přesnou dobu vzniku suchozemských rostlin. Předpokladů pro úspěšné osídlení kontinentů bylo totiž tolik, že se nutně musely vyvýjet postupně, tak jako každé zásadní evoluční změny. Vzdáleně je možné tento problém přiblížit prvním nálezům měkkotělní mořské fauny z australské lokality Ediacara Hills (Selden a Nudds, 2004). Jakkoliv se může zdát, dle dnešních měřítek, že jde o primitivní organismy, vytváří už rozmanité společenství s řadou unikátních adaptací. To odkazuje na nutnost dlouhého evolučního vývoje, který musel začít mnohem dříve. Z těchto důvodů se zdá, že je pravdivá teorie, která předpokládá, že před objevením prvních suchozemských cévnatých rostlin, byl už povrch souší kolonizován drobnými rostlinami, například mechorosty.

Většina autorů, například Strother (2000) nebo Retallack (2000), se pak přiklání k názoru, že důvodem, proč z předsilurského období existují jen těžko určitelné nálezy vzdáleně odkazující na subaerický původ, je jednoduše primitivní rostlinné tělo bez pevných struktur, které by zvyšovaly možnost fosilizace. Zde je opět použitelná paralela s vývojem mořských organismů, jejichž nálezy rapidně stoupají po vzniku pevných částí. Nicméně Ediacara ukazuje, že v mořích existoval bujný život již mnohem dříve, jen neměl vhodné předpoklady k fosilizaci. Proto lze předpokládat, že probíhající výzkumy na silurských a ordovických nálezech, mohou brzy změnit představu o prvních terestrických ekosystémech.

Určité nejasnosti se ovšem vyskytují také okolo již zcela nepochybných suchozemských nálezů, a to i takových kvalit, jako je Rhynie Chert nebo Gilboa. Oba ekosystémy poskytují

mnoho podrobností o tehdejší flóře, nicméně existují názory, viz například (Wellman, 2004), že nemohou zcela reprezentovat běžná první terestrická společenstva. Obě lokality jsou totiž zachovány jen díky velmi extrémnímu prostředí, ve kterém se tehdy nacházely. Pramenná oblast Rhynie Chert bývá připodobňována k současnému ekosystému horkých pramenů v americkém Yellowstonském národním parku. Rostou zde jen rostliny speciálně adaptované na tyto extrémní podmínky a nelze říci, že představují typické zástupce dnešní flóry. Obdobný problém je řešen i u lokality Gilboa, kde šlo o často a velmi narušované prostředí a podle všeho i zde přežily jen rostliny, které se dokázaly přizpůsobit těmto vlivům. Představy o prvních terestrických ekosystémech, které vycházejí z těchto nálezů tedy nemusí být úplně přesné.

Existuje také otázka, zda lze tehdejší ranou flóru srovnávat s recentní a na základě toho ji rekonstruovat a odhadovat její mezidruhové vztahy. Je jasné, že moderní ekosystémy jsou mnohem bohatší a musí se vyrovnávat s odlišnými stresovými podmínkami (například antropogenního původu). Nicméně nové výzkumy naznačují, že nejstarší společenstva fungovala obdobným způsobem jako dnešní. Příkladem může být objevení silných mykorhizních vztahů nebo spodnodevonské provincionality, které odkazují na určité podobnosti s recentem. Nehledě na to, že již od vzniku „moderní“ atmosféry (přibližně kambrium) na zemi patrně působí stále stejné abiotické vlivy, jen v různých dobách různě silné. Proto je velice pravděpodobné, že existuje určitá paralela mezi dnešními a prvními terestrickými ekosystémy. Tuto domněnku podporují také velmi primitivní druhy, jako jsou jednoduché mechorosty nebo kapradiny a plavuně. Ty přetrvaly téměř nezměněné, a je zajímavé, že vůbec do recentu přežily, ačkoliv je v průběhu vývoje značně omezovaly druhy, které se dokázaly lépe adaptovat okolním podmínkám. Mnoho druhů prvních suchozemských rostlin sice již vyhynulo, ale přesto se zdá, že srovnávání s recentní flórou je do určité míry možné a nové nálezy a výzkumy tuto podobnost většinou podporují.

5 Závěr

První předpoklady umožňující kolonizaci souší vznikaly již v průběhu prekambria, kdy sinice při procesu fotosyntézy začaly uvolňovat volný kyslík. Ten se postupně hromadil v atmosféře a dal vzniknout ozónové vrstvě, která výrazně odstínila škodlivé účinky UV-záření a umožnila tím budoucím organismům na souši přežít. V této době také vzniká eukaryotní typ buněk, ze kterých je složeno každé rostlinné tělo. Evoluční původ suchozemských rostlin není přesně objasněn. Předpokládá se, že postupně vznikly z vodních zelených řas (nejbližší vztah je pravděpodobně s třídou *Charophyceae*).

V období kambria a ordoviku se na souši vytvořila alespoň slabá vrstva substrátu nutná pro rostlinnou invazi. Na konci ordoviku také došlo k celkovému ochlazení, které přineslo do tropických a subtropických oblastí více srážek a vytvořilo tak pro suchozemské rostliny příhodnější klima.

Nejstarší nálezy indikující výskyt terestrické vegetace pocházejí přibližně ze středního kambria a ordoviku. Jde o tzv. kryptospory, jejichž vztah k suchozemským rostlinám není ještě přesně vyřešen. Předpokládá se, že je produkovaly rostliny na úrovni mechorostů, které tedy pravděpodobně tvořily nejstarší společenstva na souši. K mikrofosíliím kryptospor brzy přibývají silurské nálezy roztroušených tracheid a části kutikuly naznačující intenzivní rostlinnou evoluci v tomto období. Nejstarší makrofosílii suchozemské cévnaté rostliny představuje *Cooksonia* (stáří přibližně 428 milionů let).

Před vlastní kolonizací souše rostliny musely získat mnoho speciálních adaptací. Patří mezi ně vyvinutí vodivých pletiv rozvádějících po těle vodu s živinami a zároveň s tím vznik mechanické opory. Tato opora, společně s rozvinutím podzemních částí, rostlinám pomohla udržet vzpřímený tvar těla a umožnila vyšší vzrůst. Primitivní kořenovité struktury pak ještě zajistily příjem vody a potřebných minerálních látek z půdy. Proti nadměrné ztrátě vody a jako ochrana před UV-zářením byla vyvinuta odolná povrchová vrstva ku-

tikuly se stomaty. Poslední nutnou adaptací byla redukce reprodukční závisloti na vodě, která proběhla vznikem odolných spor, a sílícím významem sporofytní fáze v životním cyklu.

První terestrická vegetace začala kolonizovat souš v teplých středních zeměpisných šířkách a měla povahu mokřadů. Z počátku jde pouze o bylinné rostliny, ze kterých se v průběhu spodního devonu vyvinuly první keře a ve středním devonu i stromovité formy a nejstarší lesy. Tato rostlinná společenstva byla tvořena převážně psilofytními a pteridofytními rostlinami, které doprovázely mechorosty a různé druhy symbiotických hub. Je pravděpodobné, že právě houby významně podpořily rostlinnou terestrializaci. Předně rozkládaly odumřelou organickou hmotu a tak z ní opět uvolňovaly různé živiny, ale také vytvářely s rostlinami silnou symbiotickou vazbu, tzv. mykorhizu, díky které měly rostliny lepší přístup k vodě a některým živinám.

Jedinečné spodnodevonské fosílie z lokality Rhynie Chert poskytují kvalitní materiál k detailnímu studiu první terestrické vegetace. Silicifikované nálezy umožňují zkoumání rostlin i na buněčné úrovni. Nacházeny jsou zde i první suchozemští živočichové, sinice, bakterie, houby a lišejníky. Nálezy v pískovcích na lokalitě Gilboa pak ukazují středněde-vonské lesy, vzniklé velmi brzy po rostlinné terestrializaci. Potenciál obou lokalit, dobře dokumentujících narůstající komplexitu a diverzitu nejstarších suchozemských společenstev, není stále vyčerpán.

Literatura

I. Chlupáč, R. Brzobohatý, J. Kovanda a Z. Stráník. *Geologická minulost České republiky.* Academia, 2011. 463 str.

J. Chytil. *Mokřady České republiky: přehled vodních a mokřadních lokalit České republiky.* Český ramsarský výbor, 1999. 327 str.

V. Daviero-Gomez, H. Kerp a H. Hass. Nothia aphylla: the number of clonal development in early land plants. *American Journal of Biology*, 162(2):319–326, 2005.

S. G. Driese, C. I. Mora a J. M. Elick. The paleosol record of increasing plant diversity and depth of rooting and changes in atmospheric co_2 in the siluro-devonian. *The Paleontological Society Papers*, 6:47–61, 2000.

D. Edwards, H. Kerp a H. Hass. Stomata in early land plants: an anatomical and ecophysiological approach. *Journal of Experimental Botany*, 49(Special Issue):255–278, 1998.

D. Edwards a P. A. Selden. The development of early terrestrial ecosystems. *Botanical Journal of Scotland*, 46(2):337–366, 1992.

C. Emiliani. *Planet Earth.* Cambridge University Press, 1992. 721 str.

S. F. Greb, W. A. DiMichele a R. A. Gastaldo. Evolution and importance of wetlands in earth history. *Wetlands through Time: Geological Society of America Special Paper 399*, str. 1–40, 2006.

H. Hass, T. N. Taylor a W. Remy. Fungi from the Lower Devonian Rhynie Chert: Mycoparasitism. *American Journal of Biology*, 81(1):29–37, 1994.

R. Hendrych. *Fytogeografie.* Státní pedagogické nakladatelství, 1984. 220 str.

T. Kalina a J. Váňa. *Sinice, řasy, houby, mechorosty a podobné organismy v současné biologii.* Karolinum, 2005. 606 str.

C. Kamenz, J. A. Dunlop, G. Scholtz, H. Kerp a H. Hass. Microanatomy of early devonian book lungs. *Biology Letters*, 4(2):212–215, 2008.

P. Kenrick a P. R. Crane. The origin and early evolution of plants on land. *Nature*, 389 (6646):33–39, 1997.

H. Kerp. The Rhynie Chert: The Oldest and Most Completely Preserved Terrestrial Ecosystem. In: M. Barthel a U. Dernbach, ed., *Secrets of petrified plants: fascination from millions of years*, str. 23–27. D'ORO Publishers, 2002.

H. Kerp. The Rhynie Chert and its Flora, 2013. URL `http://www.uni-muenster.de/GeoPalaeontologie/Palaeo/Palbot/erhynie.html`. přístup: 14. srpna, 2013.

H. Kerp a H. Haas. Reproduction ecology of Rhynie Chert plants. *8th European Paleobotany – Palynology Conference 2010, Budapest: Program and Abstracts*, str. 133, 2010.

P. Kraft a J. Marek. Silur. In: M. Mazuch a M. Košťák, ed., *Putování naším pravěkem*, str. 130–145. Granit, 2011.

Z. Kvaček. *Základy systematické paleontologie I.: paleobotanika, paleozoologie bezobratlých*. Karolinum, 2007. 228 str.

T. M. Lenton, M. Crouch, M. Johnson, N. Pires a L. Dolan. First plants cooled the Ordovician. *Nature Geoscience*, 5(2):86–89, 2012.

L. A. Lewis a R. M. McCourt. Green algae and the origin of land plants. *American Journal of Botany*, 91(10):1535–1556, 2004.

J. Luštinec a V. Žárský. *Úvod do fyziologie vyšších rostlin*. Karolinum, 2005. 261 str.

J. Mauseth. *Botany: An Introduction to Plant Biology*. Jones & Bartlett Learning, 2009. 624 str.

K. Mehlqvist. Relation between embryophytes and vascular plant spores in Upper Silurian strata of Skåne, Sweden. *8th European Paleobotany – Palynology Conference 2010, Budapest: Program and Abstracts*, str. 167, 2010.

B. Meyer-Berthaud a A.-L. Decombeix. In the shade of the oldest forest. *Nature*, 483 (7383):41–42, 2012.

K. J. Niklas a U. Kutschera. The evolution of the land plant life cycle. *New Phytologist*, 185:27–41, 2010.

J. Nudds a P. Selden. *Fossil Ecosystems of North America*. Manson Publishing, 2008. 289 str.

D. Palmer. *Prehistorie*. Knižní klub, 2010. 512 str.

M. Papáček, V. Matěnová, J. Matěna a T. Soldán. *Zoologie*. Scientia, 3. vydání, 2010. 286 str.

S. F. Parry, S. R. Noble, Q. G. Crowley a C. H. Wellman. A high-precision U–Pb age constraint on the Rhynie Chert Konservat-Lagerstätte: time scale and other implications. *Journal of the Geological Society*, 168(4):863–872, 2011.

A. Popławska-Raszewska. Rhyniophytes and other flora from the Upper Silurian of the Holy Cross Mountains, Poland – the new results. *8th European Paleobotany – Palynology Conference 2010, Budapest: Program and Abstracts*, str. 196, 2010.

C. Prestianni, B. Mayer-Berthaud a P. Gerrienne. The Lower to Middle Devonian transitional flora from Dechra-Aït-Abdallah (Morocco). *8th European Paleobotany – Palynology Conference 2010, Budapest: Program and Abstracts*, str. 198, 2010.

W. Remy, T. N. Taylor, H. Hass a H. Kerp. Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(25):11841–11843, 1994.

W. Remy, H. Kerp a H. Hass. The Veterans of the Scottish Rhynie Chert. *German Research – Reports of the DFG*, 96(3):16–17, 1996.

G. J. Retallack. Ordovician life on land and early paleozoic global change. *The Paleontological Society Papers*, 6:21–45, 2000.

C. M. Rice, W. A. Ashcroft, D. J. Batten, A. J. Boyce, J. B. D. Caulfield, A. E. Fallick, M. J. Hole, E. Jones, M. J. Pearson, G. Rogers, J. M. Saxton, F. M. Stuart, N. H. Trewin a G. Turner. A Devonian auriferous hot spring system, Rhynie, Scotland. *Journal of the Geological Society*, 152(2):229–250, 1995.

P. Selden a J. Nudds. *Evolution of Fossil Ecosystems*. Manson Publishing, 2004. 161 str.

W. A. Shear. The early development of terrestrial ecosystems. *Nature*, 351(6324):283–289, 1991.

Z. Slavíková. *Morfologie rostlin*. Karolinum, 2002. 212 str.

W. E. Stein, F. Mannolini, L. VanAller Hernick, E. Landing a C. M. Berry. Giant cladoxylopsid trees resolve the enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa. *Nature*, 446(7138):904–907, 2007.

W. E. Stein, C. M. Berry, L. VanAller Hernick a F. Mannolini. Surprisingly complex community discovered in the mid-Devonian fossil forest at Gilboa. *Nature*, 483(7387): 78–81, 2012.

W. N. Stewart. *Paleobotany and the Evolution of Plants*. Cambridge University Press, 2. vydání, 1993. 521 str.

P. K. Strother. Cryptospores: The origin and early evolution of the terrestrial flora. *The Paleontological Society Papers*, 6:3–20, 2000.

P. K. Strother, W. A. Taylor a M. Vecoli. The fossil record and the evolution of the plant sporophyte. *8th European Paleobotany – Palynology Conference 2010, Budapest: Program and Abstracts*, str. 221, 2010.

C. Strullu-Derrien, P. G. Gensel, P. Gerrienne a P. Steemans. Evolution of anatomical complexity, including an early type of cambium in *Psilophyton*-grade plants. *8th European Paleobotany – Palynology Conference 2010, Budapest: Program and Abstracts*, str. 222, 2010.

T. N. Taylor, H. Hass a H. Kerp. The oldest fossil ascomycetes. *Nature*, 399(6737):648, 1999.

T. N. Taylor, E. L. Taylor a M. Krings. *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants*. Academic Press, 2009. 1230 str.

The International Commission on Stratigraphy. Chronostratigraphic chart 2013. URL `http://www.stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2013-01.jpg`. přístup: 14. srpna, 2013.

B. A. Thomas a C. J. Cleal. *Invasion of the Land.* National museums & Galleries of Wales, 2000. 25 str.

C. R. Townsend, M. Begon a J. L. Harper. *Základy ekologie.* Univerzita Palackého v Olomouci, 2010. 505 str.

T. van Andel. *New Views on an Old Planet.* Cambridge University Press, 2. vydání, 1994. 441 str.

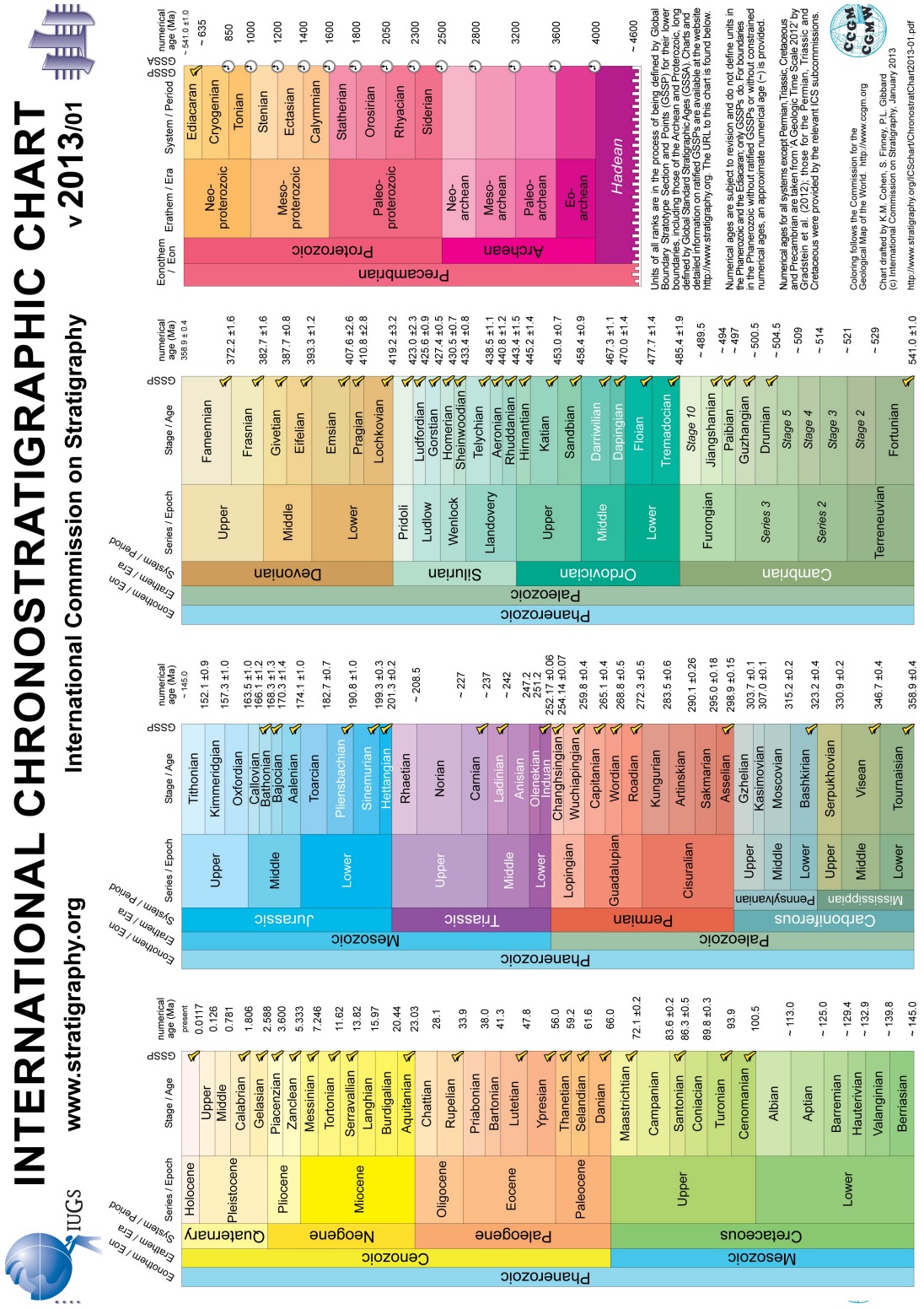
O. Votrubová. *Anatomie rostlin.* Karolinum, 2010. 192 str.

C. H. Wellman. Palaeoecology and palaeophytogeography of the Rhynie Chert plants: evidence from integrated analysis of in situ and dispersed spores. *Proceedings of the Royal Society London, series B: Biological Sciences*, 271(1542):985–992, 2004.

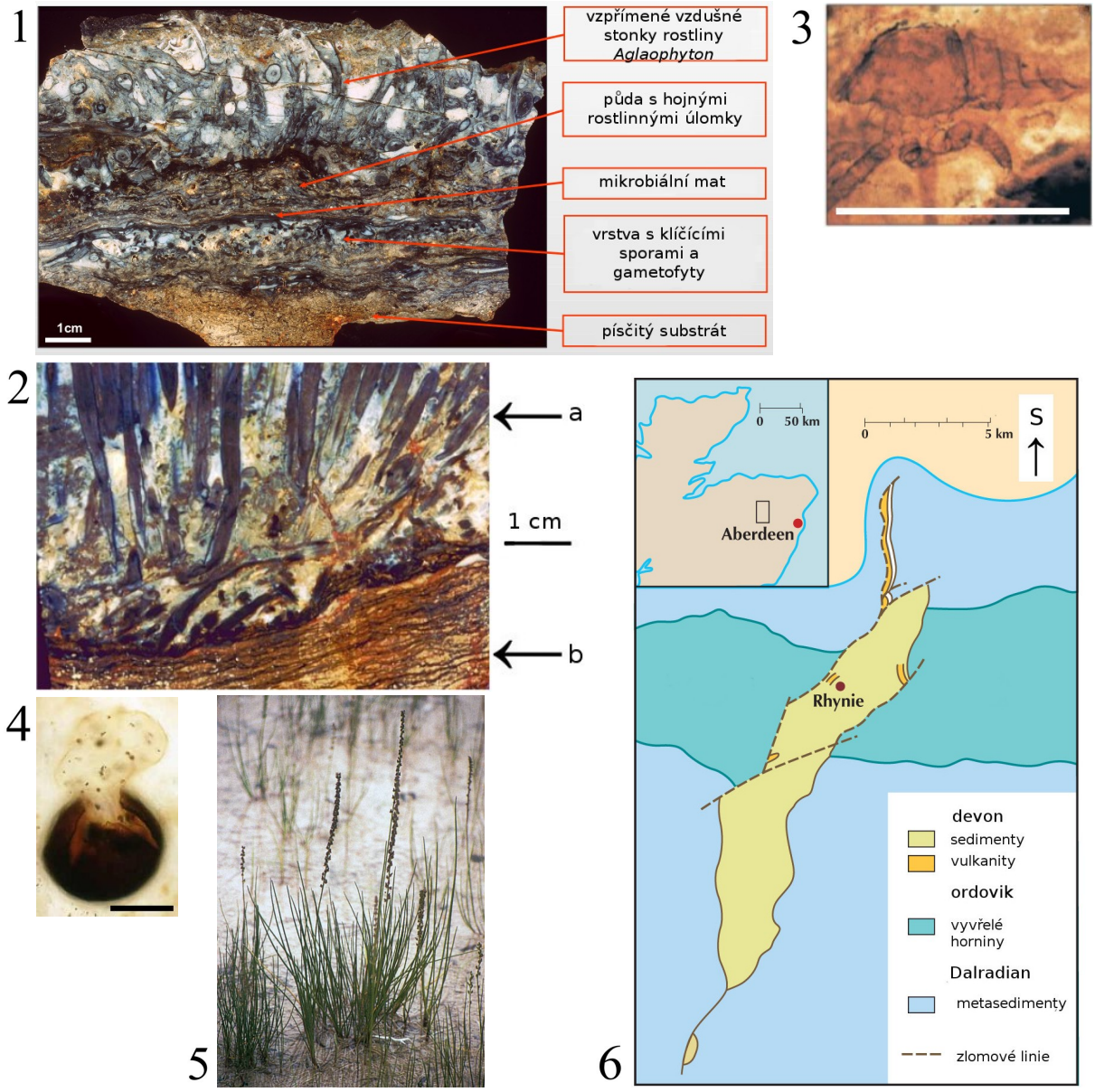
R. Wicander a J. Monroe. *Historical Geology: Evolution of Earth and Life Through Time.* Cengage Learning, 7. vydání, 2012. 448 str.

K. Willis a J. C. McElwain. *The Evolution of Plants.* Oxford University Press, 2002. 378 str.

A Stratigrafická tabulka

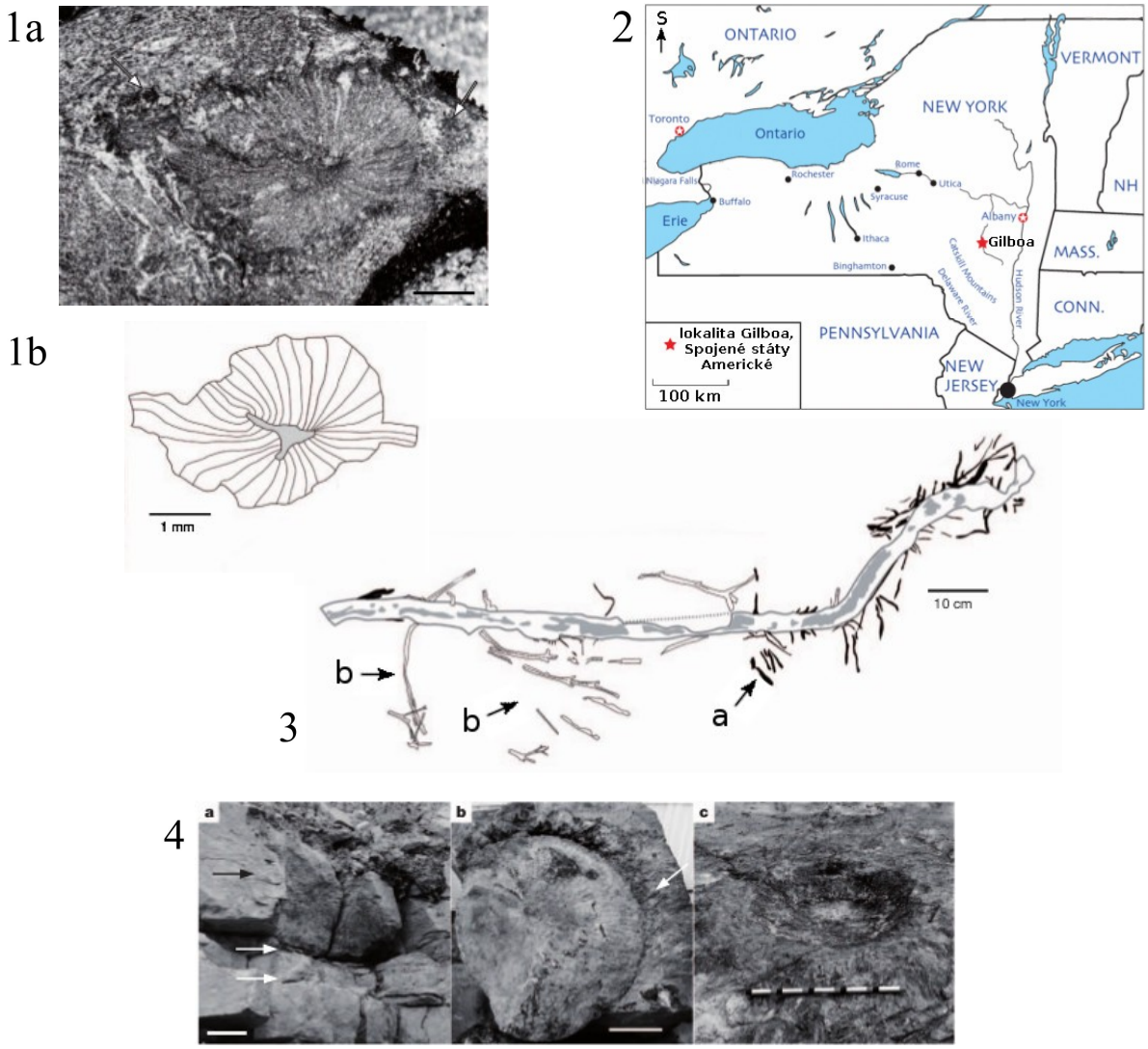


B Rhynie Chert



Obrázek B.1: **1:** vertikální průřez vzorkem silicitu, převzato z Kerp (2013); **2:** vertikální průřez silicifikovaným vzorkem rostliny *Rhynia*, převzato z Kerp (2013), **a)** vzdušné stonky vyrustající ze substrátu, **b)** písčitý půdní profil s rhizoidy; **3:** silicifikovaný trigonotarbidní pavoukovec, měřítko 2 mm, převzato ze Selden a Nudds (2004); **4:** klíčící spora rostliny *Horneophyton*, měřítko 15 µm, převzato z Kerp (2013); **5:** recentní rostlina *Triglochin* obývající termální oblasti v Yellowstonu, vzrůst 30 cm, převzato ze Selden a Nudds (2004); **6:** zjednodušená geologická mapa lokality, pževzato ze Selden a Nudds (2004)

C Gilboa



Obrázek C.1: **1:** Větvící se rhizom progymnospermické rostliny, převzato ze Stein et al. (2012), **a)** příčný řez, šipky ukazují na sekundární pletiva, měřítko 1 mm, **b)** šedá část představuje primárni pletiva; **2:** geografická pozice lokality Gilboa, převzato z Nudds a Selden (2008); **3:** rekonstrukce rozsáhlého fosilního rhizomu progymnospermické rostliny, převzato ze Stein et al. (2012) **a)** adventivní kořeny, **b)** náčrt vyrůstajících vzdušných částí; **4:** nálezy rostliny *Eospermatopteris* a fosilní půdy v lomu u Gilboa, převzato ze Stein et al. (2012) **a)** stěna lomu s fosíliemi, černá šipka označuje pískovcové odlitky, bílé šipky vymezují rozsah prokořeněné vrstvy paleopůdy, měřítko 20 cm, **b)** spodní část odlitku s připojenými kořeny, které vybíhají do okolního pískovce (bílá šipka), měřítko 20 cm, **c)** fosilizovaný lesní půdní horizont s rozsáhlým prokořeněním, měřítko 50 cm