
Život v mladších prvohorách

Klimatické změny v průběhu mladšího paleozoika významně zasáhly také do vývoje bioty. Na kontinentu urychlily vývoj nových, progresivnějších forem organismů, lépe snášejících narůstající ariditu podnebí, která se v tropickém a subtropickém pásmu plně projevila v průběhu permu. K učebnicovým příkladům patří rozvoj synapsidů a sauropsidů, kteří postupně získali nadvládu nad vývojově staršími obojživelníky. Obdobou v rostlinné říši byla expanze nahosemenných rostlin, které postupně osídlily biotopy, v nichž se naopak nedařilo výtrusným rostlinám reprodukčně závislých na mokřadním prostředí. Dříve než se ponoříme do příběhů z našich permokarbonských pánví, pojďme se seznámit s flórou a faunou mladšího paleozoika trochu detailněji.

FLÓRA

Vysušování (aridizace) podnebí v průběhu mladšího paleozoika vedlo koncem karbonu k úbytku mokřadních prostředí, ve kterých se dařilo výtrusným rostlinám. Jejich místo postupně obsazovaly rostliny nahosemenné, které v permu zcela převládly. Tohoto trendu si všiml již v roce 1912 německý paleobotanik Walther Gothan, který jej popsal jako přechod z období s převahou výtrusné flóry (paleofytikum) do světa nahosemenných rostlin (mesofytikum). Pozdější výzkumy ukázaly, že Gothanem předpokládaná celosvětová změna flóry, probíhající v Evropě přibližně na hranici mezi karbonem a permem, nebyla v celosvětovém měřítku zdaleka izochronní (současná). Například v jižní Číně nastala až koncem permu, o několik desítek milionů let později než v Evropě a Severní Americe. Příčinou těchto rozdílů je opět klima. V Evropě se aridizace podnebí začala projevovat již od konce středního pennsylvanu, v jižní Číně, která byla tehdy ostrovem mezi oceány Paleotethys a Panthalassa, až ve svrchním permu. Přechod z „paleofytika“ do „mesofytika“ nebyl plynulý ani v oblasti tropické Pangei, kde se nacházel široký pás uhelných pánví tvořící dnes základ černouhelného bohatství střední a západní Evropy

a Severní Ameriky. Detailní výzkumy v posledních dvou desetiletích ukazují na značnou dynamiku změn terestrických ekosystémů v závislosti na intenzitě klimatických výkyvů. Méně intenzivní a obvykle kratší klimatické oscilace zaznamenané dnes v podobě cyklotém měly za následek většinou jen periodické změny v rozloze biotopů, tj. souborů ekosystémů s podobnými nároky na prostředí a klima. Při kontrakcích a expanzích jednotlivých biotopů se složení flóry v zásadě nezměnilo. Ke změnám docházelo až v případě intenzivnějších klimatických výkyvů trvajících několik milionů let. Počátkem svrchního pennsylvanu vedly například k redukci populací a diverzity stromovitých plavin ve prospěch stromovitých kapradin lépe snášejících sušší podnebí. Tuto představbu mokřadního biotopu již doprovázelo vymírání řady druhů; na rodové úrovni však byly změny většinou nevýrazné. K nápadnějším změnám v důsledku dlouhodobě narůstající aridizace došlo až počátkem permu. V té době mokřadní uhlotvorné ekosystémy trvale ztrácejí svoji někdejší nadvládu. Jejich poslední druhově chudé populace přežívají v drobných refugiiích podél říčních toků a v jezerních mělčinách.

Flóra mladších prvohor je členěna do čtyř klimaticky podmíněných floristických provincií. Dvě z nich, euramerická a katasijská, pokrývaly rovníkové pásmo Pangey a východně ležících menších pevnin tvořících dnes základ Číny. Euramerická provincie zaujímala z hlediska dnešní geografické konfigurace území rozprostírající se mezi Kavkazem a severním Tureckem přes Ukrajinu, střední a jižní Evropu včetně severní Afriky a odtud dále na západ přes britské ostrovy do jihovýchodní Kanady a Spojených států. Katasijská provincie zaujímala stejné klimatické pásmo, geograficky však vázané na oblast dnešní Číny, která tehdy tvořila několik samostatných menších pevnin mezi oceány Paleotethys a Panthalassa. Obě tropické provincie mají podobný ráz flóry s převahou výtrusných typů rostlin včetně stromovitých plavuní. Mezi oběma provinciemi je poměrně značná shoda na úrovni čeledí a rodů. Naprostá většina druhů, ale i řada rodů jsou však pro obě oblasti unikátní. Nicméně morfoloická a ekologická podobnost obou flór je nápadná, a tak někteří autoři hovoří o společné provincii amerosinské. Euramerická provincie, jejíž součástí bylo i území naší republiky, vzniká koncem mississippu v souvislosti s globálním ochlazením a expanzí chladných klimatických pásem blíže k rovníku. Zaniká počátkem permu a největšího rozkvětu dosáhla ve spodním a středním pennsylvanu. Katasijská provincie vzniká společně s euramerickou, ale díky příznivým klimatickým podmínkám existovala déle. V severní Číně nejméně do poloviny permu, v jižní Číně do konce permu. Obě provincie byly významně uhlonosné.

Odlíšná flóra osidlovala oblasti mírného pásma severní a jižní polokoule v dobách, kdy to klimatické podmínky, především nepřítomnost ledovce, dovolovaly. I když tyto provincie vznikají již v pennsylvanu, největšího rozvoje dosahují v permu, na mnoha místech dokonce až koncem tohoto útvaru v souvislosti s postupným odledňováním Gondwany. Severní z těchto provincií se nazývá podle známé sibiřské řeky provincií angarskou a kromě dnešní Sibíře se podobná flóra našla i v severovýchodním cípu evropské části Ruska v povodí řeky Pečory. Provincie je charakteristická převahou nahosemenných rostlin, především kordaitům podobných stromů rodu *Rufloria*. Hojné jsou také kapradosemenné rostliny (pteridospermy), přesličky a drobné kap-

radiny. Popsány byly i plavuně, nedosahují však tak velkého vzrůstu jako v euramerické provincii. Typickou flóru této provincie známe například z permu kuzněcké pánve na Sibíři. V mírném pásmu jižní polokoule existovala provincie gondwanská, která zažila hlavní rozvoj po ústupu ledovců ve středním a svrchním permu. Také v této provincii převažovaly nahosemenné rostliny, zastoupené jak kordaitům podobným rodem *Noeggerathiopsis*, tak pro tuto provincii typickými pteridospermami rodu *Glossopteris* a *Gangamopteris*. Kromě těchto sezónně opadavých rostlin se zde dařilo také přesličkám (rody *Schizoneura* a *Phyllothea*) a kapradinám. Naopak plavuně tvořily pouze nečetné populace rostlin obvykle drobného či keřovitého vzrůstu.

Nejstarší tropické lesy z období karbonu pokrývaly v době své vrcholné slávy uprostřed pennsylvanu rozlehlé nížiny táhnoucí se od mořského pobřeží často až stovky kilometrů hluboko do vnitrozemí. Celkovou rozlohu těchto močálů je dnes vzhledem k rozsáhlé post-karbonské denudaci velmi obtížné rekonstruovat. Minimální odhadovaná plocha v rámci euramerické provincie začíná na hodnotách 1,2 mil. km², avšak pravděpodobnější se jeví odhad mezi 2–3 mil. km². Další nejméně 1 až 1,5 mil. km² pokrýval podobný les na území katasijské provincie. Většina těchto tropických lesů z období karbonu se od lesů dnešních tropů zásadním způsobem lišila. Rozdíl spočívaly nejen v odlišném charakteru vegetace, ale také v odlišné roli v rámci globálního uhlíkového cyklu. Díky velmi vlhkému podnebí se rostlinná biomasa karbonského lesa z velké části ukládala ve formě rašeliny, přeměněné dnes ve vrstvy uhlí zvané uhelné sloje. Výsledkem tohoto procesu byla intenzivní sekvestrace (vázaní) atmosférického uhlíku ukládaného prostřednictvím fotosyntézy v tělech rostlin, které pak v podobě uhlíkové „konzervy“ spočinuly na stovky milionů let v zemské kůře. Tropický uhlotvorný les z období pennsylvanu (a v Číně i z období permu) tak významně přispěl ke snižování obsahu CO₂ v atmosféře. Jen v euramerické provincii se množství uhlíku ročně vázaného v rostlinné biomase odhaduje na 25–90 Gt (gigatuna = 10⁹ tun). K ukládání v tomto měřítku docházelo po dobu asi 15 milionů let. Je však třeba podotknout, že přibližně polovina tohoto času připadá na období mořských záplav nebo neuhlonosnou

říční sedimentaci. Ukládáním uhlíku do geologicky dlouhodobých rezervoárů v zemské kůře se tropické karbonské uhlotvorné lesy výrazně lišily od dnešních deštných tropických lesů, kde převážná část vyprodukované biomasy zetlí, aniž by se přeměnila v rašelinu. Výměna uhlíku mezi atmosférou a biosférou tak probíhá v krátkodobých cyklech odpovídajících přibližně životním cyklům rostlin. Složení atmosféry z hlediska dlouhodobého obsahu oxidu uhličitého proto ovlivňují méně než karbonské tropické uhlotvorné lesy. Další významný příspěvek tropických karbonských lesů spočívá v produkci kyslíku, která je rovněž výsledkem fotosyntézy. V důsledku expanze fotosyntetizujících rostlin na souš se již od devonu a po celý mississippi obsah kyslíku v atmosféře výrazně zvyšoval a dosáhl vrcholu po mořské regresi mezi mississippiem a pennsylvanem, kdy se rozloha lesů výrazně zvětšila o vynořené plochy kontinentálních šelfů. Zapomenout bychom neměli ani na historický význam těchto lesů, jejichž „pozůstatky“ ve formě uhelných slojí odstartovaly koncem 18. století průmyslovou revoluci vedoucí k dnešní technologicky vyspělé civilizaci. I přes skutečnost, že spalováním uhlí v uplynulých dvou stoletích se po desítky milionů let ukládaný atmosférický uhlík vrací zpět do atmosféry, zůstává uhlí v řadě zemí, především v Asii, důležitou energetickou surovinou, kterou se zatím jen zvolna daří nahrazovat „šetrnějšími“ energetickými zdroji.

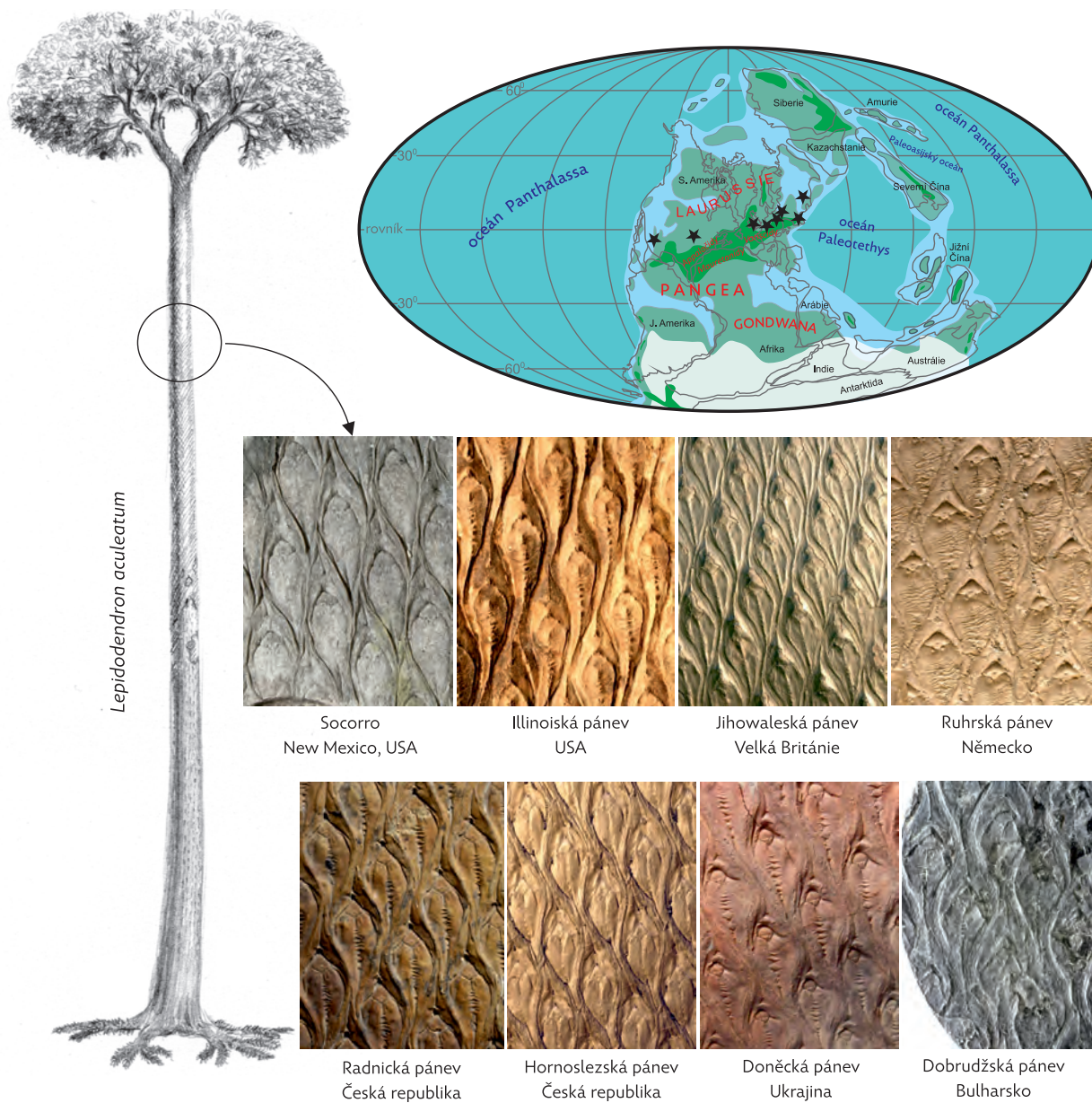
Jak vlastně vypadal tropický uhlotvorný les euramerické provincie, k níž naše mladší paleozoikum patří? Z taxonomického hlediska jej tvořilo pět skupin cévnatých rostlin zahrnujících plavuně, přesličky, kapradiny, prvosemenné a rostliny nahosemenné. V každé z těchto hlavních skupin nalezneme zástupce různého vzrůstu a architektury počínaje drobnými pokryvnými druhy přes rostliny keřovitěho vzrůstu až po stromovité formy čnějící vysoko nad okolní močál. Důležitou součástí tohoto mokřadního lesa tvořily rostliny liánovitěho habitu a podařilo se identifikovat i rostliny s epifytním způsobem života. Také zastoupení populací těchto hlavních rostlinných skupin nebylo stálé a v průběhu karbonu se výrazně měnilo, většinou v souvislosti s klimatickými změnami. Dříve, než se společně vydáme do tropického lesa z období karbonu, který pokrýval i rozsáhlé plochy naší země,

považujeme za vhodné seznámit čtenáře stručně s hlavními zástupci v každé z hlavních uvedených skupin rostlin.

Plavuně

Ikonou a dominantou uhlotvorného tropického lesa z období karbonu jsou bezesporu stromovité plavuně, které nechybí snad na žádné rekonstrukci krajiny z tohoto období. Pro svoji velikost v poměru k ostatním rostlinám a bizarní vzhled jsou někdy přirovnávány k „dinosaurům“ karbonu. Kromě těchto nepřehlédnutelných, dnes však zcela vymřelých zástupců byly karbonské močály domovem dalších, vzrůstem méně nápadných i zcela nenápadných typů plavuní. Z botanického hlediska jsou plavuně zcela samostatnou skupinou cévnatých rostlin, jejíž kořeny sahají nejméně do svrchního siluru a představují jednu ze dvou hlavních vývojových linií, z níž druhá skupina zahrnuje všechny zbývající cévnaté rostliny včetně kapradin, přesliček a semenných rostlin. Společný předek obou těchto hlavních vývojových linií postrádal kořeny a listy, zřejmě neobsahoval druhotná pletiva a rozmnožoval se pomocí spor. Kořeny, listy i sekundární (druhotná) pletiva si později plavuně i zástupci druhé skupiny vytvořili nezávisle na sobě a vyvinuli si i složitější reprodukční systémy, včetně semen nebo útvarů semena připomínajících. Každá z uvedených skupin tento proces zvládla po svém. Listy plavuní, zvané mikrofyly, se tak od listů ostatních cévnatých rostlin liší. Jsou úzkého „trávovitého“ tvaru s jedinou žilkou a nemají řapík. K větví či kmeni přisedají širokou listovou bází, která u některých rodů bývá rozšířena v kosočtverečné listové polštářky. Velikost těchto polštářků narůstá s průměrem osy, kterou pokrývají. S velikostí polštářků proto narůstá i velikost listů.

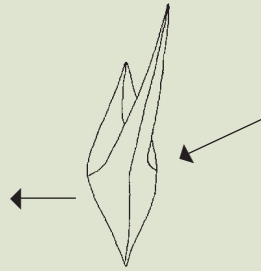
K radiaci plavuní dochází již ve svrchním devonu a počátkem mississippu, kdy vzniká několik samostatných vývojových linií (řádů), z nichž zástupci řádů Lycopodiales, Selaginellales a Isoëtales přežívají do současnosti v podobě sedmi rodů čítajících přes 2000 druhů. Plavuně z řádů Selaginellales a Isoëtales mají řadu společných znaků včetně liguly (jazýčku), drobného orgánu na bázi listů. Dalším



Vlhké podnebí rovníkové Pangey podporovalo rozvoj rašeliníšť s tropickou vegetací, jejíž charakter i druhové složení se na vzdálenost tisíců kilometrů příliš neměnilo. Příkladem je stromovitá plavuš *Lepidodendron aculeatum*, popsaná původně Kašparem M. hrabětem Sternbergem z radnické pánve u Rokycan. Fosilie tohoto druhu se vyskytují v podobně starých sedimentech na rozlehlém území od Nového Mexika na západě (v karbonu západní okraj rovníkové Pangey) až po doněckou pánev na Ukrajině nebo dobrudžskou pánev v Bulharsku. Jeho zbytky se našly také na Kavkaze a v severotureckém Zonguldaku při východním okraji Pangey. Hvězdičky v mapce ukazují pozici lokalit, odkud pocházejí nálezy této plavuš na obrázcích.

společným znakem je heterosporická reprodukce. Matěrské rostliny vytvářely spory dvojí velikosti, samičí megaspory a samčí mikrospory, z nichž vyklíčí samčí a samičí prokel (gametofyt) nesoucí příslušné

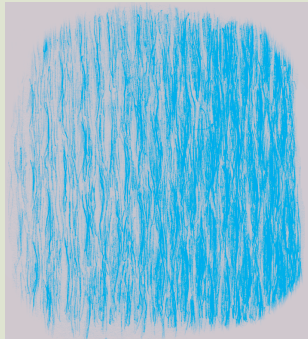
pohlavní orgány a buňky. Ve vlhkém a u některých plavuš vodním prostředí (například šídlatky z řádu Isoëtales) se z pelatek uvolňují samčí pohlavní buňky a pomocí „chemického signálu“ vysílaného samičími



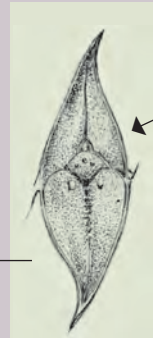
mikrofilní listy s rozšířenou bází (*Lepidophyllum*)



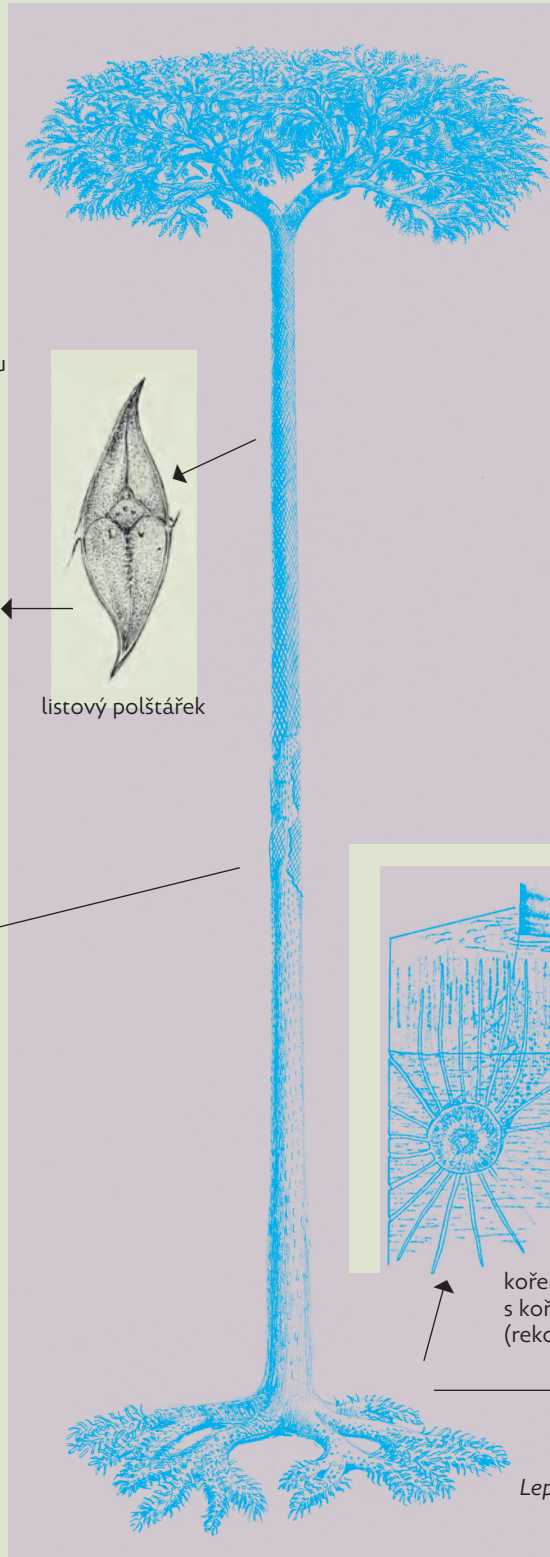
Lepidodendron; povrch kmene s listovými polštářky



dekortikovaný kmen (*Knorria*)



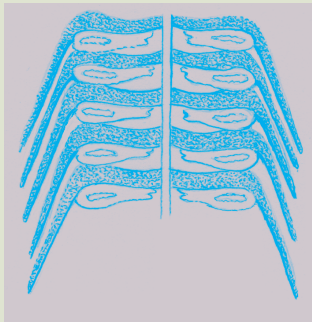
listový polštářek



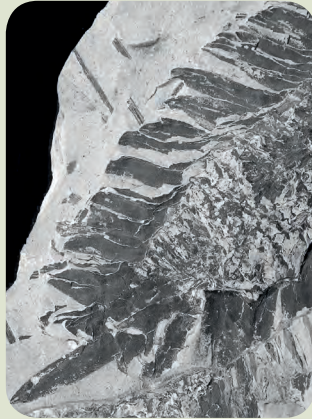
kořenonoše *Stigmaria* s kořínky apendices (rekonstrukce)

Lepidodendron

Stromovité plavuně se nikdy nenacházejí celé, ale v podobě úlomků různých částí jejich mohutných těl. Paleontologům nezbylo nic jiného, než jednotlivým nalezeným orgánům dávat vlastní rodová a druhová jména. Poznat, které orgánové druhy patřily ke stejnému rostlinnému druhu, není jednoduché. Proto ani po dvou stoletích výzkumů není toto paleobotanické „puzzle“ u všech rostlinných druhů spolehlivě vyřešeno.



megasporangiální
šišťice (*Lepidocarpon*)



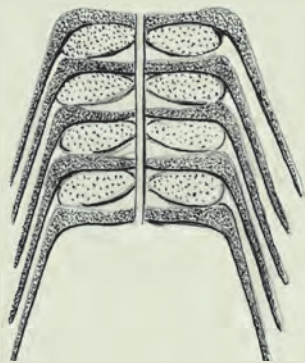
Lepidocarpon



Lepidostrobohyllum; plodolist se sporangiem



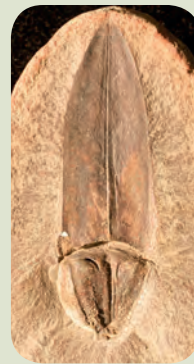
boční
pohled



mikrosporangíální
šišťice (*Lepidostrobus*)



Lepidostrobus



pohled shora



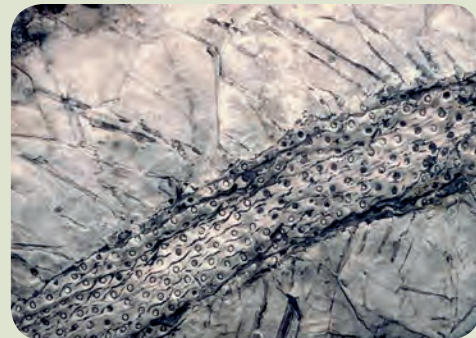
megaspora
(*Cystosporites*)



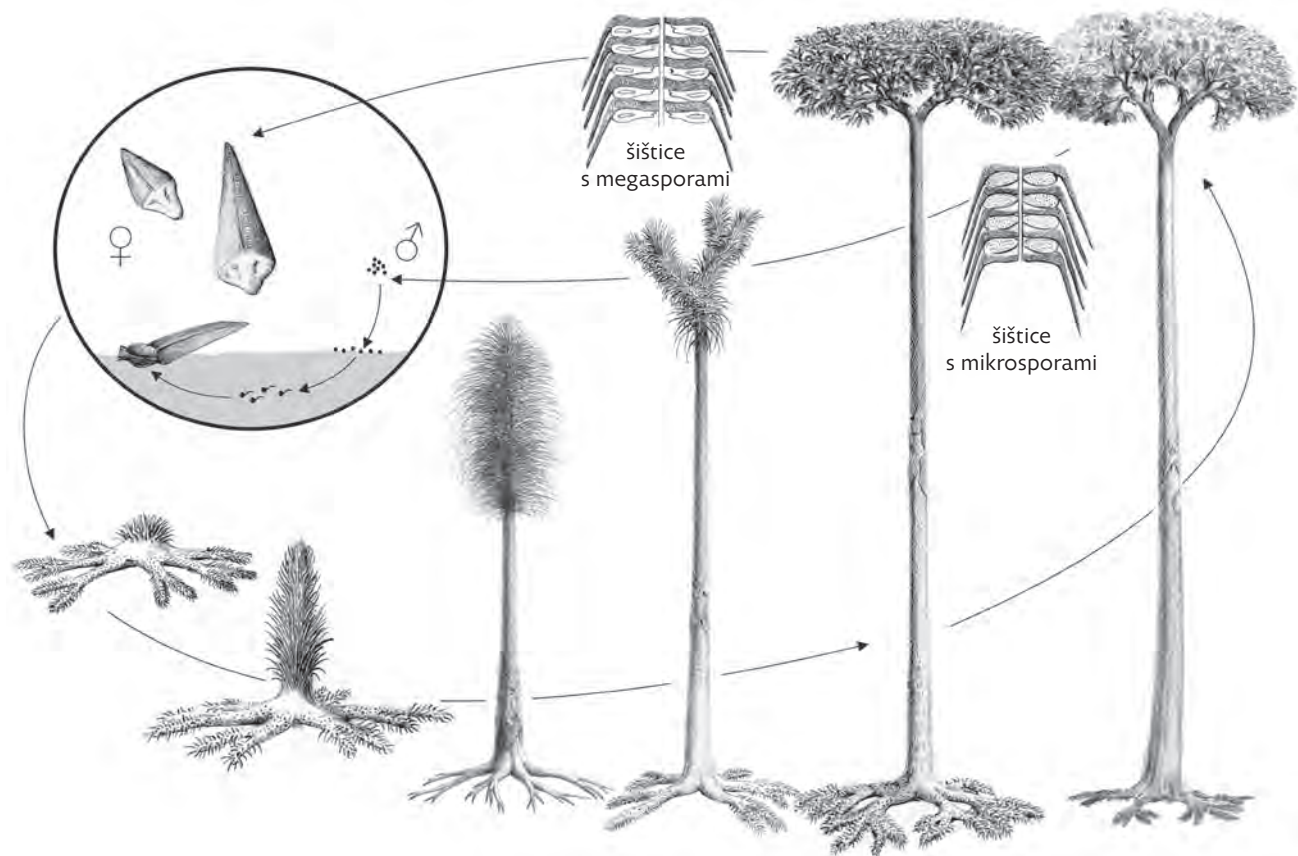
mikrospora (*Lycospora*)



kořenonoše rodu *Stigmaria*



stigmaria s kořínky (apendices)



Ontogenetický cyklus stromovitých plavuní rodu *Lepidodendron*.

pohlavními orgány se dostanou k vajíčku, ze kterého po oplodnění vyroste sporofytní generace.

Zástupci řádů Lycopodiales a Selaginellales v celé své geologické historii představují rostliny drobného vzrůstu, což předurčovalo jejich pozici v lesních ekosystémech jako součást bylinného podrostu nebo jako rostliny liánovité či epifytní. Naproti tomu někteří zástupci řádu Isoëtales, reprezentovaného dnes pouze drobnými rostlinami, dorůstali v prvohorách a druhohorách výšky keřů i menších stromků. Pro permokarbon má však zásadní význam vymřelý řád *Lepidodendrales*. Jeho zástupci produkovali silné vrstvy sekundárních pletiv, která jim umožnila vytvářet mohutné, až 30 metrů vysoké kmeny o průměru přes 1 metr. Od konce mississippu do konce středního pennsylvanu po dobu asi 20 milionů let tyto plavuně vévodily uhlotvorným močálům. Počátkem svrchního pennsylvanu se však jejich populace s nastupující

aridizací výrazně snížily a koncem pennsylvanu na prostá většina z nich v euramerické provincii vymírá.

Kmeny stromovitých plavuní řádu *Lepidodendrales* obsahovaly na rozdíl od semenných rostlin velmi málo dřeva. Základem kmene a větví byla několikavrstvá kůra, která současně poskytovala mechanickou oporu mohutnému tělu. Korová pletiva obsahovala látky podobné pryskyřicím dnešních jehličnanů, které poskytovaly pletivům odolnost proti rozkladu ve vlhkém prostředí. Mohutná kůra těchto stromů je tak základem uhelných slojí od konce mississippu do středního pennsylvanu. Dřevo,

Otisky povrchu kůry plavuní z řádu *Lepidodendrales* nalezené v dolech na Kladensku. A – *Lepidodendron longifolius*, B – *Lepidophloios macrolepidotus*, C – *Bergeria dilatata* (dříve *Lepidodendron acutum*), D – *Lepidodendron aculeatum*. A, B, C – Sběrka Národního muzea, Praha; D – Sběrka J. Haldoavský. Délka úsečky = 1 cm. Foto S. Opluštil.