

Tab. X: Chronostratigrafická tabuľka najdôležitejších geologických období (upravené podľa Cohen et al., 2013).

Éra	Periódá	Epocha	Začiatok obdobia (pred mil. r.)
kenozoikum	kvartér	holocén	0,0117
		pleistocén	1,8
	neogén	pliocén	5,333
		miocén	23,03
	paleogén	oligocén	33,9
eocén		56,0	
paleocén		66,0	
mezozoikum	krieda		~ 145,0
	jura		201,3 ± 0,2
	trias		252,17 ± 0,06
paleozoikum	perm		298,9 ± 0,15
	karbón		358,9 ± 0,4
	devón		419,2 ± 3,2
	silúr		443,8 ± 1,5
	ordovik		485,4 ± 1,9
neoproterozoikum	kambrium		541,0 ± 1,0
			1000

Citácia

COHEN, K. M.; FINNEY, S. C.; GIBBARD, P. L.; FAN, J.-X. (2013, updated): The ICS International Chronostratigraphic Chart, ver. 2016/04. Episodes 36, pp. 199–204.

Stručný prehľad evolúcie suchozemských rastlín a vegetačného krytu

Klimatické podmienky sú na zemskom povrchu vytvárané širokou škálou globálnych aj lokálnych vplyvov, čím vzniká celá mozaika rozmanitých podnebí. Konkrétne podnebie na určitom mieste sa odzrkadľuje v druhovej skladbe charakteristických suchozemských (terestrických, pevninských) spoločenstiev rastlín a živočíchov. Vzhľad suchozemského spoločenstva je určený predovšetkým vegetáciou a preto práve na základe rozšírenia dominantných vegetačných formácií rozlišujú biogeografovia rozsiahlejšie zoskupenia – suchozemské biómy. Mapa suchozemských biómov teda nie je mapou výskytu druhov, ale je mapou ukazujúcou rozsiahle oblasti, v ktorých dominuje určitá typická vegetácia, zjednotená podobnými tvarmi a fyziológiou jednotlivých druhov. Inak povedané, bióm poznáme nie podľa druhov, ale podľa typu organizmov, ktoré v ňom žijú (Begon et al., 1997; Townsend et al., 2010).

Z uvedeného je jasné, že pre vymedzenie dnešných suchozemských biómov sú kľúčové dominantné vegetačné formácie v určitej oblasti zemského povrchu. Ale až kým rastliny neprenikli z vodného prostredia na súš, všetky pevniny na Zemi boli, bez ohľadu na zemepisnú šírku a klimatické podmienky, len nehostinnou pustatinou, v ktorej bol skalný podklad krytý výlučne povlakom siníc, rias, húb a hubových organizmov. Bolo to prvé obdobie vývoja rastlín v geologickej histórii Zeme nazývané vek rias (thalasofytikum). Vegetačný kryt sa vyskytuje len pomerne krátku časť existencie našej planéty; začal sa formovať v období ordoviku, kedy sa začala kolonizácia súše rastlinami a tak nastalo obdobie označované ako paleofytikum (Kenrick et Crane, 1997).

Na začiatku ordoviku došlo k poklesu pevnín a tým aj k rozsiahlejším morským záplavám. Kolísanie vodnej hladiny však niekedy viedlo až k úplnému vysušeniu plytkých lagún a zálivov. Zanášanie sedimentami splachovanými z pevniny tiež prispievalo k ich splytčovaniu. Tieto zmeny vplývali na pobrežné porasty, ktoré sa občas ocitali v novom, suchozemskom, prostredí. Prvé suchozemské rastliny pravdepodobne prenikali do suchozemských ekosystémov, ktoré boli už od neskorého proterozoika kolonizované baktériami, protistami, riasami, lišajníkmi a hubami. V silúre a devóne sa tu vyskytovali aj záhadné rastliny, napríklad *Protosalvinia* (Niklas et Phillips, 1976; obr. X.1) a najväčšími organizmami na súši boli gigantické huby rodu *Prototaxites* pripomínajúce stromy, ktoré mali priemer 1 m a dosahovali výšku viac ako 8 m, čím výrazne vyčnievali nad ostatnými živými organizmami (Boyce et al., 2007; obr. X.2). Významnú úlohu pri výstupe rastlín z vody na súš zohrali aj huby a vznik mykorízy. Poukazujú na to fosílné nálezky húb zo skupiny Glomales v dolomitických vápencoch vo Wisconsine z obdobia stredného ordoviku (Blackwell, 2000; Read et al., 2000; Redecker et al., 2000).

Doteraz najstaršie známe suchozemské mikrofosílie rastlín pochádzajú zo stredného ordoviku, teda z obdobia pred 460 miliónmi rokov. Jedná sa o disperzné spóry a zvyšky rastlinných tiel podobajúcich sa na dnešné machorasty (Kenrick et Crane, 1997; Wellman et Gray, 2000). Patrili drobným rastlinám dorastajúcim do výšky 0,5 m, bez cievnych zväzkov, ktoré rástli na okrajoch pevniny a poskytovali potravu a útočisko prvým suchozemským živočíchom. Ich globálny geografický výskyt bol výrazne obmedzený, pretože boli závislé na veľkom množstve kvapalnej vody nevyhnutnej pre prežitie, rast a rozmnožovanie (Bateman et al., 1998).

Prvé cievnaté rastliny (Tracheophyta) sú známe z obdobia silúru pred 420 až 430 miliónmi rokov a patria ku „ryniofytným rastlinám“ (je to nesúrodá skupina zahŕňajúca 4 oddelenia vyhynutých rastlín: Protracheophyta, Zosterophyllophyta, Rhyniophyta a Trimerophyta). Najstarším známym zástupcom cievnatých rastlín bol rod *Cooksonia* (Protracheophyta) z vrchného silúru barrandienu (Edwards et Feehan, 1980). Prvé cievnaté rastliny mali samostatný sporofyt a gametofyt, ale nemali ešte vyvinuté listy ani pravé korene a spôsobom rozmnožovania ostávali viazané na vlhké biotopy. Vznikali v podmienkach tropickej klímy, ktorá sa menila od výrazne humídnej až po arídnu. Proces ich evolúcie prebiehal v litoráli šelfových morí, ktorých hĺbka v ranom devóne výrazne kolísala a miestami dochádzalo až k ich úplnému vysychaniu. To v priebehu devónu viedlo k rýchlej diverzifikácii rôznych rastlinných foriem s rôznymi ekologickými nárokmi; v tomto období sa objavili rastliny s koreňmi, listami, vzpriameným habitom, bočnými (laterálnymi) meristémami a druhotným hrubnutím stonky. Cievnaté rastliny boli vyššie ako ich predchodcovia bez cievnych zväzkov. V strednom devóne vytvorili stromovité formy dosahujúce výšku niekoľkých metrov a tak mohli vzniknúť lesy. Nárast zložitosti (komplexnosti) telesnej stavby rastlín znamenal možnosť lepšieho využívania rozmanitých zdrojov, ktoré suchozemské prostredie potenciálne ponúkalo. To následne umožnilo vývoj popínavých rastlín, epifytov a rastlín podrastu. Veľkou evolučnou novinkou na konci devónu bol vznik semena, čo bolo základom pre šírenie spoločenstiev do suchších

oblastí v období karbónu. A približne pred 300 miliónmi rokov začali rastlinné spoločenstvá získavať vzhľad modernej vegetácie (Enquist et al., 2001; Roček, 2002).

K hlavným črtám karbónskej krajiny patrili uhl'otvorné močiare. Dominovali v nich stromovité plavúne (*Lepidodendron*, *Sigillaria*), prasličky (*Calamites*), stromovité paprade (*Psaronius*) a papraďosemenné rastliny (*Lyginopteris*, *Medullosa*). Vo vrchnom karbóne sa šírili kordaity (Cordaitopsida), predchodcovia ihličnanov. V podraсте rástli prasličky (*Sphenophyllum*), lianovité paprade (Coenopteridales), rozmanité plavúňovité a papraďosemenné rastliny. V perme v súvislosti s formovaním superkontinentu Pangea došlo k aridizácii klímy, čo bolo spojené so šírením nového typu suchomilnej vegetácie s ihličnanmi (*Walchia*) a papraďosemennými rastlinami (*Callipteris*). Vo vrchnom perme vyvrcholila aridizácia Európy. Prevládali konifery (*Pseudovoltzia*) a objavili sa prvé ginkgovité rastliny. Stromovité plavúne vymierali a prasličky výrazne redukovali svoj rast. V miernom pásme bola v období permu klíma stále dostatočne vlhká (Kvaček et al., 2000).

Na začiatku druhohôr, v spodnom triase, sa začalo obdobie mezofytika. Bolo to obdobie veľmi suchej klímy a to predovšetkým vo vnútrozemí Pangey a na jej východnom pobreží, ako dôsledok vplyvu tohto superkontinentu na oceánsku a atmosferickú cirkuláciu. Prevládali nahosemenné rastliny chrániace samičie gaméty – vajíčka – pred vyschnutím v kompaktných šiškách alebo šešuliach; iba ginkgá a niektoré ihličnany vybavili zrelé semená dužinatými obalmi. Samčie gaméty nahosemenných rastlín sú pohyblivé spermatozoidy s mnohými bičkami alebo bezbičkaté spermatické bunky. Charakteristickou zložkou vegetácie boli stromovité ihličnany radu Voltziales.

Neskôr, v jure, vznikali rozsiahle ložiská uhlia. Vo vnútri veľkých kontinentov prevládali pustatiny. Vo vývoji vegetácie nastala stagnácia. Prevládali nahosemenné rastliny, ktorých rozvoj pokračoval. Pteridofytne rastliny prežívali krízu – stali sa sekundárnym prvkom vegetácie. Prasličky a plavúne výrazne redukovali svoj vzrast, len u papradí dochádzalo k ich rozvoju. Kedy vzniklo najdokonalejšie ukrývanie vajíčok v plodolistoch, a teda kedy vznikli krytosemenné rastliny, je stále predmetom vedeckých debát. Molekulárne hodiny naznačujú, že sa tak mohlo stať už vo vrchnom triase, pred viac ako 200 miliónmi rokov a že k ich hlavným evolučným radiáciám (druhovým diverzifikáciám) dochádzalo počas vrchnej jury a spodnej kriedy (Li et al., 2019). Avšak prvé známe fosílie krytosemenných rastlín pochádzajú až z obdobia spodnej kriedy, teda sú približne o 70 miliónov rokov mladšie a paleobotanický záznam ukazuje, že ich hlavná diverzifikácia prebehla v kriede (van der Kooi et Ollerton, 2020). Za jednu z najstarších kompletných fosílií krytosemnej rastliny je považovaný rod *Archaeofructus* (Archaeofructaceae) zo spodnej kriedy severovýchodnej Číny, ktorej vek sa odhaduje na 125 miliónov rokov. *Archaeofructus* rástol pravdepodobne v plytkých jazerách a jeho stonky so semenami vyčnievali nad hladinu. Semená sa mohli šíriť hydrochórne do plytkých oblastí, kde zakorenili (Sun et al., 2002; Friis et al., 2003; Ji et al., 2004). Ale či krytosemenné rastliny vznikli vo vrchnej jure alebo už vo vrchnom triase, nemení to nič na fakte, že až do spodnej kriedy sa v celkovej flóre neuplatňovali ako významný ekologický prvok (Enquist et al., 2001).

Na rozhraní spodnej a vrchnej kriedy sa začína obdobie kenofytika, ktoré trvá až do súčasnosti. Hlavnú zložku flóry predstavujú predovšetkým krytosemenné rastliny spolu s ihličnanmi a niektorými papraďami. Ostatné skupiny rastlín, okrem machorastov, sú reliktné. Podľa fosilného záznamu boli vrchná krieda a paleogén obdobiami búrlivého vývoja krytosemenných rastlín (Magnoliidae, Hamamelididae, Rosidae, Dilleniidae, Liliopsida). Vo flóre prevládali vyhynuté typy krytosemenných rastlín, stromovité ihličnany (čiastočne aj modernejších skupín) a paprade radu Polypodiales. Do konca kriedy prežívali zvyšky mezofytických prvkov (Bennettitopsida, Pteridospermophyta), nahosemenné rastliny a paprade sa modernizovali a rozvíjali sa dnešné skupiny. Vegetácia bola prevažne lesnatá, s výnimkou mokradí a sladkých vôd s bylinnými typmi porastov. V miernom a subtropickom pásme vznikali uhl'otvorné močiare s dominanciou ihličnanov čeľade Taxodiaceae.

Na konci paleogénu bola klíma teplá, s niekoľkými fázami ochladenia, čo viedlo k rozvoju hnedouhoľných močiarnych lesov. Hlavnou zložkou suchozemskej flóry sa stali moderné krytosemenné rastliny a moderné ihličnany. V oligocéne sa začal rozvoj bylinnej vegetácie mimo barinného a vodného prostredia. V kvartéri dochádza k výrazným klimatickým výkyvom a striedajú sa ľadové a medziladové obdobia s kľúčovým vplyvom na rastlinné spoločenstvá. Vznikajú nové vegetačné typy charakterizujúce stepi, savany, tajgu a tundru a rozširujú sa pustatiny púštného a alpínsko-arktického typu. Posledný vývoj flóry bol a je výrazne ovplyvnený činnosťou človeka a dnešnou civilizáciou (Kvaček et al., 2000).

Literatúra

- BATEMAN, R. M.; CRANE, P. R.; DiMICHELE, W. A.; KENRICK, P. R.; ROWE, N. P.; SPECK, T.; STEIN, W. E. (1998): Early evolution of land plants: Phylogeny, Physiology, and Ecology of the primary terrestrial radiation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29, pp. 263–292.
- BEGON, M.; HARPER, J. L.; TOWNSEND, C. R. (1997): *Ekologie: Jedinci, populace, společenstva*. Univerzita Palackého, Olomouc, xxiv + 950 pp.
- BLACKWELL, M. (2000): Terrestrial life – fungal from the start? *Science*, 289, pp. 1884–1885.
- BOYCE, C. K.; HOTTON, C. L.; FOGEL, M. L.; CODY, G. D.; HAZEN, R. M.; KNOLL, A. H.; HUEBER, F. M. (2007): Devonian landscape heterogeneity recorded by a giant fungus. *Geology*, 35 (5), pp. 399–402.
- EDWARDS, D.; FEEHAN, J. (1980): Records of Cooksonia-type sporangia from the late Wenlock strata in Ireland. *Nature*, 287, pp. 41–42.
- ENQUIST, B. J.; HASKELL, J.; TIFFNEY, B. H.; NIKLAS, K. J. (2001): Plant communities, evolution of. *Encyclopedia of Biodiversity*, 4, pp. 631–644.
- FRIIS, E. M.; DOYLE, J. A.; ENDRESS, P. K.; LENG, Q. (2003): Archaeofructus – Angiosperm precursor or specialized early angiosperm? *Trends in Plant Sciences*, 8, pp. 369–373.
- Ji, Q.; LI, H.; BOWE, L. M.; LIU, Y.; TAYLOR, D. W. (2004): Early Cretaceous Archaeofructus eoflora sp. nov. with bisexual flowers from Beipiao, Western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica* 78 (4), pp. 883–896.
- KENRICK, P.; CRANE, P. R. (1997): The origin and early evolution of plants on land. *Nature*, 389, pp. 33–39.
- KRHOVSKÝ, J. (1992): Geologická činnost organismů. In: POKORNÝ, V. (Ed.): *Všeobecná paleontologie*. Univerzita Karlova, Praha, pp. 152–189.
- KVAČEK, Z.; FATKA, O.; FEJFAR, O.; HOLCOVÁ, K.; KOŠŤÁK, M.; KRAFT, P.; MAREK, J.; PEK, I. (2000): *Základy systematické paleontologie I*. Univerzita Karlova v Praze, Praha, 230 pp.
- Li, H.-T.; Yi, T.-S.; Gao, L.-M.; Ma, P.-F.; Zhang, T.; Yang, J.-B.; Gitzendanner, M. A.; Fritsch, P. W.; Cai, J.; Luo, Y.; Wang, H.; van der Bank, M.; Zhang, S.-D.; Wang, Q.-F.; Wang, J.; Zhang, Z.-R.; Fu, Ch.-N.; Yang, J.; Hollingsworth, P. M.; Chase, M. W.; Soltis, D. E.; Soltis, P. S.; Li, D.-Z. (2019): Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. *Nature Plants*, 5, 461–470.
- MIHULKA, S. (2001): Pomáhaly houby rostlinám na souš? *Vesmír*, 80 (7), pp. 374–375.
- NIKLAS, K. J.; PHILLIPS, T. L. (1976): Morphology of Protosalvinia from the upper Devonian of Ohio and Kentucky. *American Journal of Botany*, 63 (1), pp. 9–29.
- READ, D. J. et al. (2000): Symbiotic fungal associations in “lower” land plants. *Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B* 355, pp. 815–830.
- REDECKER, D. et al. (2000): Glomalean fungi from the ordovician. *Science*, 289, pp. 1920–1921.
- ROČEK, Z. (2002): *Historie obratlovců*. Academia, Praha, 512 pp.
- SÁDLO, J. (2001): Co když je to všechno na houby? *Vesmír*, 80 (7), pp. 374–375.
- SUN, G.; Ji, Q.; DILCHER, D. L.; ZHENG, S.; NIXON, K. C.; WANG, X. (2002): Archaeofructaceae, a New Basal Angiosperm Family. *Science* 296 (5569), pp. 899–904.
- TOWNSEND, C. R.; BEGON, M.; HARPER, J. L.; (2010): *Základy ekologie*. Univerzita Palackého, Olomouc, 505 pp.
- VAN DER KOOL, C.; OLLERTON, J. (2020): The origins of flowering plants and pollinators : New research raises questions about when flowering plants and their pollinators evolved. *Science*, 368 (6497), pp. 1306–1308.
- WELLMAN, C. H.; GRAY, J. (2000): The microfossil record of early land plants. *Phil. Trans. R. Soc. London, Ser. B* 355, pp. 717–731.

* * *



Obr. X.1 Hypotetická rekonštrukcia stielky záhadnej rastliny *Protosalvinia*, ktorá rástla v období silúru a devónu (Niklas et Philips, 1976).



Obr. X.2 Rekonštrukcia krajiny skorého devónu (pred približne 400 miliónmi rokov) s gigantickými hubami *Prototaxites* (maľba: Mary Parrish, Národné prírodovedné múzeum).

Pôvod a evolúcia arktickej a alpínskej bioty

Arktické a alpínske (vysokohorské) rastliny sú rozšírené za hranicou lesa vo vysokých zemepisných šírkach a nad hranicou lesa vo vysokých nadmorských výškach. Ich výskyt je obmedzený do týchto oblastí, pretože sú špecificky prispôbené drsnému arktickému a alpínskemu prostrediu, neznášajú teplejšiu klímu a v nízkych zemepisných šírkach a nadmorských výškach ich môže obmedzovať konkurencia väčších rastlín. Niektoré z týchto druhov majú veľmi obmedzenú geografickú distribúciu, čo môže byť spôsobené lokálnou evolúciou, náhodnými procesmi a historickými faktormi. Iné druhy majú distribúciu širšiu. Mnoho arktických rastlín je rozšírených za severnou hranicou stromov v severnej Európe, Severnej Amerike, na Sibíri a niektoré majú amfiatlantické alebo cirkumpolárne rozšírenie. Niektoré alpínske druhy sú obmedzené na jednotlivé pohoria, ale mnohé sú rozšírené a vyskytujú sa aj v Arktíde. Niekoľko druhov je rozšírených v arktických a alpínskych biotopoch celej pologule (napr. *Oxyria digyna*, *Arabis alpina*) a niektoré sa dokonca vyskytujú na oboch pologuliach (napr. *Koenigia islandica*, *Armeria maritima*) (Birks, 2008).

Pred 3–4 miliónmi rokov neexistovala žiadna vegetácia, ktorú dnes označujeme ako arktická. Dnešná arktická flóra nahradila trefohorné arktické lesy ku koncu pliocénu, kedy došlo ku globálnemu poklesu teploty. Najmä počas posledných 1,8 milióna rokov dochádzalo vplyvom kváziperiodicky sa opakujúcich oscilácií v prijímaní slnečného žiarenia (Milankovičove cykly) k striedaniu ľadových (glaciálnych) a medziľadových (interglaciálnych) období. Za posledných približne 700 000 rokov trvali chladné obdobia so zaľadnením priemerne 100 000 rokov a medziľadové obdobia s teplou klímou a ústupom ľadovcov okolo 15 000 rokov. Každý klimatický prechod do ľadovej doby bol charakterizovaný akumuláciou snehu a ľadu na pevnine, čo po tisíckach rokov viedlo k vytvoreniu kontinentálnych ľadovcov, poklesu morskej hladiny a rozširovaniu pevniny po ústupe mora. Počas posledného glaciálneho maxima vrstva ľadu tvoriaca kontinentálne ľadovce v Škandinávii a v Kanade dosahovala hrúbku viac ako 3 km. Každý prechod z ľadovej do medziľadovej doby mal za následok postupné topenie ľadu a ústup kontinentálnych ľadovcov.

Tieto klimatické cykly spôsobovali, že v priebehu štvrtohôr sa areály arktických a alpínskych rastlín často fragmentovali alebo, naopak, expandovali. Arktické a alpínske rastliny reagovali na klimatické a environmentálne zmeny v období zaľadnenia (napr. na tvorbu ľadovcov) migráciou do nižších nadmorských výšok a na juh. Počas teplých medziľadových období sa sťahovali späť na pôvodné miesta (obr. X.3). K takýmto posunom dochádzalo opakovane počas všetkých glaciálno-interglaciálnych cykloch a v menšej miere aj počas interštadiálov (Abbott, 2008; Birks, 2008; Hope, 2019).

Glaciálne podnebie v stredných zemepisných šírkach severnej pologule bolo chladné a suché. Tundra sa rozprestierala blízko okrajov ľadovcov, južnejšie prechádzala do stepnej tundry (známa aj ako mamutia step) a nakoniec až do stepi. Tieto ekosystémy zaberali obrovské plochy od západnej Európy, cez strednú Áziu a Sibír, až po Aljašku (Abbott et Brochmann, 2003). V Severnej Amerike bola zóna tundry pomerne úzka na južnom okraji Laurentínskeho ľadovca. Distribúcia a početnosť rastlín sa výrazne menili v závislosti od globálnych kvartérnych klimatických zmien (Bennett, 2004). V medziľadových dobách mali arktické a alpínske rastliny podobné rozšírenie ako v súčasnosti.

Evolúcia. Fosílny záznam ukazuje len malé morfológické zmeny (morfológickú stagnáciu) arktických a alpínskych rastlín počas celých štvrtohôr, čo by naznačovalo, že ich evolúcia prebiehala veľmi pomaly (Birks, 2008). Molekulárne dôkazy však naznačujú opak. Zdá sa, že dôležitou hnacou silou speciácie mnohých arкто-alpínskych rodov vo štvrtohorách bola hybridizácia nasledovaná duplikáciou genómu (allopolyploidia) (Brochmann et Brysting, 2008; Jordon-Thaden et Koch 2008). Okrem toho existuje niekoľko prípadov diploidnej speciácie v Arktíde, ktorá viedla len k minimálnym alebo nevedla vôbec k žiadnym morfológickým zmenám v niektorých skupinách rastlín. V takýchto prípadoch sa zdá, že genetická divergencia spôsobená genetickým driftom po fragmentácii areálu druhu počas glaciálov a/alebo interglaciálov vedie k nekompatibilitě medzi populáciami. Glaciálno-interglaciálny cyklus nie je dostatočne dlhý na to, aby sa genetické variácie prejavili morfológicky ako odlišné nové druhy (Bennett, 2004), ktoré je možné rozpoznať z fosílnych pozostatkov. Ale takéto populácie, aj keď sú morfológicky nerozlišiteľné, môžu byť považované za rôzne biologické druhy, pretože sú navzájom reprodukčne izolované (Brochmann et Brysting, 2008). Zaujímavou otázkou je, či sa táto „kryptická“ speciácia u arktických rastlín vyskytovala často alebo je obmedzená iba na niekoľko málo skupín?

Je nepochybné, že fragmentácia a expanzia areálov arktických a alpínskych druhov rastlín spôsobená klimatickými zmenami vo štvrtohorách viedla aj k vzniku nových druhov, ale fragmentácia častejšie

vytvárala rozdielne genetické línie patriace stále k rovnakému druhu. Identifikáciu týchto línií, ich evolučných vzťahov a geografických distribúcií umožňuje fylogeografická analýza druhu (Abbott et Brochmann, 2003). Rôzne arktické a alpínske rastliny majú často rôznu fylogeografiu, aj keď ich súčasné geografické rozšírenie je podobné. Fylogeografické rozdiely môžu odzrkadľovať napríklad rozdielny čas pôvodu konkrétneho druhu (recentný alebo starobyľý), rozdielny vplyv ľadových alebo medziľadových období na rozsah fragmentácie areálu druhu (v dôsledku deterministických alebo stochastických vplyvov), rozdiely vo vzájomnom krížení a ďalšie črty životného cyklu druhu (napríklad generačný čas alebo spôsob disperzie) (Abbott, 2008).

Refúgiá arкто-alpínskych rastlín. V priebehu ľadových a medziľadových období boli pre prežitie druhov kriticky dôležité útočiská (refúgiá). Pojem „refúgium“ označuje oblasť, v ktorej mohli rastliny a živočíchy prežívať nepriaznivé obdobia. Tieto oblasti mohli byť zdrojmi následnej rekolonizácie, keď sa podmienky prostredia stali opäť priaznivejšími. Refúgiá teda môžu byť izolované oblasti, v ktorých sa zachovali podmienky prostredia rozšírené v minulosti. Koncept refúgia sa zvyčajne používa v kontexte chladných ľadových dôb, ale rovnako môže byť použitý pre niektoré druhy v teplých medziľadových dobách. V ľadových dobách sú refúgiami napríklad južne orientované svahy, chránené údolia alebo vlhké riečne oblasti, kde prežívajú temperátne druhy. V medziľadových dobách to môžu byť severné svahy, strmé útesy, morské útesy a chladné rokliny, kde arktické a alpínske druhy môžu rásť v nižšej nadmorskej výške ako je horná hranica lesa alebo na juh od severnej hranice lesa

Donedávna sa predpokladalo, že arktické a alpínske rastliny boli počas ľadových dôb rozšírené v nížinných oblastiach strednej Európy a okolo okrajov kontinentálnych a horských ľadovcov a stromy prežívali v refúgiách južnej Európy a mediteránnej oblasti (obr. X.3B). Tento klasický pohľad sa však vo svetle nových paleobotanických poznatkov javí ako neúplný. Ukazuje sa, že rozšírenie stromov bolo počas ľadových dôb rozsiahlejšie a zahŕňalo mnoho malých lokálnych populácií v strednej a východnej Európe v tzv. „kryptických“ refúgiách (obr. X.3C). Boli to lokálne obmedzené refúgiá s chránenou topografiou a stabilnou mikroklimou v ľadových alebo medziľadových dobách, ktoré boli príliš malé na to, aby ich bolo možné rozpoznať peľovou analýzou alebo inou konvenčnou paleoekologickou technikou. V priebehu posledného glaciálneho maxima rástli v severnej a strednej Európe alpínske a arktické druhy bežne. Mnoho z nich rastie v kryptických refúgiách pod hornou hranicou lesa alebo na prirodzene otvorených biotopoch pred severnou hranicou lesa aj v súčasnosti a pravdepodobne to tak bolo aj na poča holocénneho lesného optima (Birks et Willis, 2008).

Reakcia arktických a alpínskych rastlín na kvartérne klimatické zmeny. Pokles teploty a chladné ľadové doby. Pokles teplôt v miernom pásme severnej pologule na konci interglaciálov a interštadiálov viedol k vylúčeniu stromov a bylín a krov mierneho pásma. Pôdy boli narúšané periglaciálnymi procesmi, dochádzalo k rastu pevninských (kontinentálnych) ľadovcov (ľadovcových štítov) a horských ľadovcov. Prostredia vhodné pre arktické a alpínske rastliny sa nachádzali južne od pevninských ľadovcov a v útočiskách, akými boli nunataky. V nich mohli prežívať veľmi odolné druhy, ako napríklad *Cerastium alpinum*, *Papaver radiculatum* agg., *Ranunculus glacialis* a *Saxifraga oppositifolia*.

Veľa rodov a druhov arкто-alpínskych rastlín má v súčasnosti cirkumpolárne rozšírenie. Počas dlhotrvajúcej glaciálnej klímy sa na severnej pologuli formovala rozsiahla ľadovcová a stepná tundra, takže mnoho druhov, ktorých populácie boli v priebehu interglaciálov rozdrobené, sa mohlo opäť stretnúť, spojiť a krížiť. Mnohé z cirkumarktických rastlín majú malé semená, ktoré silný zimný vietor ľahko prenáša po súvislom a hladkom snehovom povrchu na veľké vzdialenosti. Priekopnícke (pionierske) druhy z malých izolovaných zakladajúcich populácií tak mohli pomerne rýchlo kolonizovať vzdialené oblasti. Šírenie medzi kontinentami však bolo v niektorých prípadoch obmedzené (Birks, 2008).

Stredná Európa bola v ľadových dobách chladná, ale na juhu sa nachádzali klimaticky miernejšie oblasti, napríklad pozdĺž riečnych údolí v južnom Francúzsku, kde ľudia obývali jaskyne a stromy a kry mierneho pásma mohli nachádzať svoje refúgiá. V nížinných oblastiach Európy pozostávala glaciálna flóra z pestrej zmesi severských a kontinentálnych prvkov, ktorá sa nepodobá na zloženie súčasných arktických flór. V západnej Európe k nim pristupovali aj atlantické prvky (Birks, 2008).

V priebehu posledného glaciálneho maxima sa v severnej a strednej Európe nachádzalo veľa otvorených prostredí ideálnych pre rozsiahle šírenie arкто-alpínskych druhov. Je preto pravdepodobné, že veľkosť ich populácií a rozmanitosť boli v tomto období oveľa väčšie, ako je tomu v súčasnosti a že lokality ich dnešného výskytu predstavujú refúgiá v teplom období. Mnohé arкто-alpínske druhy vyskytujúce sa dnes len v pohoriach Škandinávie a strednej Európy a na Škótskej vysočine rástli počas posledného

glaciálneho maxima bežne v polárnej púšti, tundre, stepnej tundre a krovitej tundre. Niektoré vtedy rozšírené druhy, ako napríklad *Koenigia islandica*, *Silene uralensis*, *Salix polaris*, *Pedicularis hirsuta*, *Saxifraga cespitosa*, *Ranunculus hyperboreus* a *Diapensia lapponica*, sa v pohoriach strednej Európy v súčasnosti nevyskytujú. Dnes ich nájdeme iba ďaleko na severe alebo vo vysokých nadmorských výškach v Škandinávii, vrátane Špicbergov. Vysvetlením ich dnešnej absencie v strednej Európe môže byť teplejšia klíma a/alebo potreba dlhých dní. Veľmi málo sa vie o rozšírení arкто-alpínskych druhov počas posledného glaciálneho maxima rastúcich v súčasnosti v Pyrenejach a Alpách. Doterajšie dôkazy naznačujú, že mnohé z nich preživali a rástli pred ľadovcovým štítom, odkiaľ sa šírili a kolonizovali otvorené biotopy tak rýchlo, ako sa uvoľňovali ustupujúcim ľadovcom (Birks et Willis, 2008).

Prostredie posledného glaciálneho maxima v Európe bolo veľmi odlišné od dnešného a preto sa len ťažko hľadá súčasná analogická krajina. V pohoriach južnej Európy sa mohla v nízkych nadmorských výškach nachádzať mozaika stepnej a krovinevej vegetácie. V stredných nadmorských výškach mohli rásť stromy tam, kde bola dostatočná vlhkosť a teploty neboli natoľko nízke, aby bránili ich rastu. Vo vysokých nadmorských výškach sa nachádzali otvorené biotopy, v ktorých rástli vysokohorské a stepné druhy odolné voči chladu (obr. X.3). Vegetačná mozaika sa mohla vyskytovať aj severne od Álp v nížinných oblastiach strednej a východnej Európy. Otvorené biotopy na dobre odvodnených pôdach a exponovaných stanovištiach pravdepodobne podporovali zmes arкто-alpínskych a stepných rastlín a rastlín otvorených stanovišť, z ktorých niektoré sú dnes burinami a ruderalmi. Na vlhkých miestach mohli byť bežne krovité vŕby a vysoké byliny. Na chránených lokalitách pozdĺž brehov riek, v údoliach a depresiách s primeranou pôdnou vlhkosťou mohli vytvárať malé lokálne populácie stromy rodov *Pinus*, *Picea*, *Larix* a *Betula* (Birks et Willis, 2008).

Sibír a Aljaška (tieto oblasti boli spojené zaniknutou pevninou Beringia, ktorá tvorila Beringov pevninský most v oblasti dnešného Beringovho prielivu) neboli počas poslednej ľadovej doby zaľadené. Boli tu extrémne chladné zimy, ale letá neboli oveľa chladnejšie, ako je tomu v súčasnosti. Podnebie bolo suché a na veľkých rozlohách bol rozšírený permafrost. Vegetácia vytvárala mozaiku, ktorá závisela na lokálnej topografii a dostupnosti kvapalnej vody. Rastlinné makrozvyšky a peľ z východnej Beringie ukázali, že na vlhkých lokalitách rástli ostrice, rašeliniskové machy a lúky s *Deschampsia*, *Ranunculus*, *Polygonum alaskanum* a *Taraxacum*. V suchých oblastiach rástli trávy a *Kobresia*, *Chenopodium*, *Draba*, *Papaver* (sect. *Scapiflora*), *Androsace septentrionalis*, *Cerastium beerianum*, *Silene uralensis*, *Minuartia* spp., *Saxifraga oppositifolia*, *Bupleurum triradiatum*, *Polemonium*, *Phlox*, *Potentilla nivea* a *P. hyparctica* a trpasličie kry rodov *Salix* a *Dryas*. V severnej Sibíri bola typickou rastlinou *Salix arctica*, ktorá tvorila významnú súčasť potravy mamuta srstnatého (*Mammuthus primigenius*). V mnohých oblastiach sa ukladala spraš podporujúca druhovo rozmanité spoločenstvá arktických rastlín rastúcich v hustých vankúšoch ortotropických machov. Na lokalitách vystavených prudkým náporom vetra rástli byliny nízkeho vzrastu. Rozsiahle oblasti Beringie a Sibíri (rovnako tak aj Strednej Európy) zaberali suché stepné trávne porasty, v ktorých dominovali trávy tvoriace kompaktné trsy a *Carex myosuroides*, spolu s hojne zastúpeným rodom *Artemisia*. Boli natoľko produktívne, že dokázali užiť početné populácie veľkých a malých bylinožravcov a ich predátorov (Birks, 2008).

V Severnej Amerike sa v blízkosti Laurentínskeho pevninského ľadovca nachádzal boreálny les a oblasť tundry bola oveľa menšia než kdekoľvek inde. Tundrová vegetácia tu bola podobná tundrovej vegetácii v ostatných častiach Zeme. Typické boli trpasličie kry, ako *Vaccinium* a *Betula glandulosa*, *Dryas*, *Salix herbacea*, *Cassiope hypnoides* a *Rhododendron lapponicum* a rôzne arktické byliny vrátane *Koenigia islandica* (Birks, 2008).

Otepľovanie. Rôzne záznamy získané z ľadových, jazerných a morských jadier ukazujú, že na konci ľadovej doby sa podnebie rýchlo otepľovalo (Bølling-Allerød). Rovnako rýchlo reagovali aj arktické a alpínske rastliny. Vo všeobecnosti dochádzalo k ich obmedzovaniu v súvislosti s nárastom teploty a vplyvom postupujúcej konkurencie tráv, veľkých bylín, krov a stromov (Birks, 2008).

Mladší dryas. Po počiatocnom oteplení na konci posledného zaľadenia došlo k približne 1200 rokov trvajúceму návratu ku glaciálnym podmienkam. Toto ochladenie sa nazýva mladší dryas. Jeho najzreteľnejšie klimatické dopady sú pozorovateľné v okolí severného Atlantického oceánu. V Škandinávii sa znovu šírila pevninský ľadovec a v horských oblastiach sa opätovne vytvorili ľadovce. V Severnej Amerike, vo východnej, strednej a južnej Európe bol tento chladný výkyv menej výrazný.

V Európe sa arktické a alpínske druhy šírili na juh a do nižších nadmorských výšok, pretože došlo k obmedzeniu teplomilnejšej vegetácie. Avšak niektoré druhy (napr. *Silene uralensis* a *Salix polaris*) prítomné v ľadovej dobe sa do kontinentálnej severozápadnej Európy a do Británie už nevrátili (Birks, 2008).

Arkto-alpínska vegetácia v holocéne. Na začiatku holocénu, približne pred 11 500 rokmi, sa klíma rýchlo otepľovala. Výrazné klimatické zmeny viedli k ústupu kontinentálneho ľadovca a rýchlemu šíreniu lesov. Najvyššie teploty v oblasti severnej a strednej Európy sa vyskytovali približne pred 6–8 tisícami rokov, kedy boli letá približne o 2–2,5 °C a zimy o 1–1,5 °C teplejšie v porovnaní so súčasnosťou. V tomto období holocénneho teplotného maxima siahalo pásmo lesa a krov pravdepodobne do najvyššej nadmorskej výšky (Birks, 2008; Birks et Willis, 2008).

Mnohé arkto-alpínske rastliny netolerujú vyššie teploty alebo sú dokonca náročné na chlad, alebo môžu vyžadovať dlhé trvanie snehovej pokrývky a preto po holocénnom oteplení v nížinných oblastiach vyhynuli. Mohli prežiť iba v chladnejších oblastiach na severe alebo vo vysokých pohoriach. Preto niektoré z týchto druhov migrovali na sever a do vyšších nadmorských výšok a dnes sú súčasťou arktickej a alpínskej flóry.

Aj keď je výskyt arkto-alpínskych rastlín v úzkom vzťahu s maximálnou letnou teplotou, tá pravdepodobne nemá vždy priamy vplyv na ich rozšírenie. Niektoré sú totiž schopné tolerovať aj vyššie teploty. Skutočnosť, že arkto-alpínske rastliny nerastú na nižšie položených miestach môže byť teda spôsobená ich neschopnosťou odolávať konkurencii a zatieneniu stromov a krov skôr, ako ich citlivosťou voči vyšším teplotám. Dokážu prežívať v malých izolovaných nížinných oblastiach v potenciálne lesnom pásme, ale len na otvorených (bezlesných) biotopoch, akými sú morské pobrežia, riečne štrkové lavice a útesy. Podobne aj na miestach, kde je normálny rast stromov a krov eliminovaný silnými vetrami, zostupujú arkto-alpínske druhy do nižších nadmorských výšok. Takéto špecifické biotopy v potenciálne lesnom pásme predstavovali kryptické refúgiá pre arkto-alpínske druhy v holocéne (Birks, 2008; Birks et Willis, 2008).

Šírenie stromov z juhu obmedzovalo arktické a alpínske rastliny na Sibíri a v arktickej oblasti severnej Ameriky. Klimatická zmena v holocéne zahŕňala okrem nárastu teploty tiež zvýšenie zrážok na Sibíri a v Beringii. V týchto, predtým kontinentálnych oblastiach, bola klíma oblačná a vlhká, čo viedlo v lete k rozmrazovaniu povrchu a k vytváraniu plytkej aktívnej vrstvy nad permafrostom. V rozľahlých oblastiach sa šírila podmáčaná tundra s hrubou izolujúcou vrstvou machov a s trsmi ostrice páperníka pošvatého (*Eriophorum vaginatum*). Početné populácie veľkých aj malých bylinožravcov, ktoré počas pleistocénu udržiavali spásaním, zošľapovaním, hrabaním a recykláciou živín otvorené trávnaté plochy, na začiatku holocénu vyhynuli (Zimov, 2005). Takéto prostredie nebolo vhodné pre arktické a alpínske druhy.

Na Britských ostrovoch a na väčšine miest kontinentálnej Európy veľa arktických a alpínskych druhov lokálne vyhynulo alebo sa udržalo len veľmi vzácne ako relikty. V Británii a Írsku po skončení zaľadnenia alebo po mladšom dryase vyhynuli napríklad *Pedicularis hirsuta*, *P. lanata*, *Ranunculus hyperboreus*, *R. aconitifolius*, *Salix polaris*, *Silene uralensis* a *Stellaria crassifolia*. Veľmi vzácne reliktné populácie zachovali napríklad *Arenaria ciliata*, *Astragalus alpinus*, *Koenigia islandica*, *Linnaea borealis*, *Lychnis alpina*, *Minuartia stricta*, *M. rubella*, *Polemonium caeruleum*, *Saxifraga cespitosa* a machy *Aulacomnium turgidum* a *Polytrichum sexangulare*. Mnohé z uvedených druhov sú v súčasnosti rozšírené v pohoriach Škandinávie a v Arktíde.

Holocénne klimatické zmeny sa veľmi výrazne prejavili v Arktíde. Súostrovie Špicbergy bolo v ľadovej dobe zaľadnené. Rastliny sem začali migrovať zo severnej Európy, Sibíri a Severnej Ameriky na začiatku holocénu, kedy tu boli teploty približne o 2 °C vyššie ako v súčasnosti. Niekoľko teplomilných druhov malo vtedy väčšie areály ako má dnes. Ochladzovanie na Špicbergoch postupne pokračovalo, až do obdobia pred približne 2500 rokmi, kedy sa pobrežná vegetácia stala riedkou a otvorenou. Pokles teploty vyvrcholil medzi rokmi 1600–1900 n. l. počas Malej doby ľadovej. V súčasnosti ľadovce ustupujú.

Niekoľko málo veľmi odolných druhov kolonizovalo severovýchodné Grónsko už pred 11 500 rokmi. Boli medzi nimi napríklad *Papaver radicum*, *Silene uralensis*, *Oxyria digyna* a *Saxifraga oppositifolia*. Väčšina druhov kolonizovala južné Grónsko na začiatku holocénu (približne pred 11 000 rokmi) po ústupe ľadovca z pobrežných oblastí. Teplomilnejšie druhy, ako napríklad *Betula nana*, prišli pred približne 8 800 rokmi (Birks, 2008).

Teda oteplenie a konkurencia stromov a krov spôsobili, že arkto-alpínske rastliny, ktoré boli počas posledného glaciálneho maxima široko rozšírené v severnej a strednej Európe, v holocéne obmedzili svoj výskyt do arktických oblastí za severnou hranicou lesa alebo do alpínskych oblastí nad hornou hranicou lesa. Treba dodať, že k rozšíreniu niektorých alpínskych druhov v pohoriach južnej a strednej Európy počas

stredného a vrchného holocénu prispel aj človek. Napríklad antropogénne subalpínske lúky v Alpách sú bohaté na alpínske druhy rastlín a pritom sa nachádzajú niekoľko stoviek výškových metrov pod dnešnou potenciálnou hornou hranicou lesa (Birks et Willis, 2008).

Vznik a formovanie európskej arktickej a alpínskej flóry. Znalosti o ranej európskej arktickej vegetácii a jej evolúcii sú zatiaľ dosť obmedzené a len málo sa vie o tom, kde a kedy vznikli druhy dnešných arktických spoločenstiev. Fosílna vegetácia, podobná existujúcej tundrovej vegetácii, počas pliocénu, pred 5,3 – 1,8 miliónmi rokov, postupne nahrádzala lesy s dominanciou ihličnanov. Dôležitou zdrojovou oblasťou arktických rastlín mohli byť vysoké pohoria, pretože alpínske taxóny majú podobnú ekológiu ako arktické a do Arktídy mohli migrovať pozdĺž horských hrebeňov z južnejších oblastí. Napríklad palina (*Artemisia*) patrí medzi druhovo najbohatšie rastlinné rody vyskytujúce sa v Arktíde. Viaceré evolučné línie tohto rodu boli súčasťou arktického biómu od začiatku jeho vzniku. Najstaršie línie sa dnes vyskytujú v Beringii. Raná populácia rodu *Artemisia* sa vo vznikajúcom arktickom bióme mohla vyvinúť zo stepných a vysokohorských predkov. V každom prípade, hneď, ako sa arktická vegetácia sformovala, musela počas pleistocénu čeliť opakovaným postupom a ústupom kontinentálnych ľadovcov, dôsledkom čoho boli rozsiahle zmeny v jej rozšírení a preto je náročné rekonštruovať predpleistocénne rozšírenie arktických rastlín. Refúgiá mnohých druhov počas posledného glaciálneho maxima sú pomerne dobre známe, avšak o tom, kde prežívali počas starších ľadových dôb sa vie len málo (Tkach et al., 2008).

Flóra Álp úzko súvisí s flórou iných európskych pohorí, najmä Starej planiny (Balkánu), Dinárov, Karpát (vrátane Tatier), Apenín a Pyrenejí. K vyzdvihnutiu Álp a ďalších európskych alpských pohorí došlo pred 10 až 2 miliónmi rokov, takže založenie existujúcich spoločenstiev alpskej flóry evolučným vývojom a/alebo migráciou sa muselo uskutočniť v tomto období a počas nasledujúcich štvrtohôr. Už v druhej polovici 19. storočia Christ (1867) ako prvý poukázal na podobnosti medzi flórou Álp a flórou ázijských horských oblastí. Nižšia druhová diverzita rastlín v európskych alpských pohoriach v porovnaní s podstatne vyššou diverzitou v Ázii sa vysvetľuje ako dôkaz migrácie týchto taxónov z Ázie do Európy. Európske alpské a hlavné stredoázijské pohoria, ako Altaj, Tibetská náhorná plošina a Himaláje, sú prepojené viac-menej súvislým systémom pohorí, medzi ktoré patria (od západu na východ) Taurus, Kaukaz, Alborz, Koppe Dág, Hindúkuš, Pamír, Karakoram a Ťanšan. Tie v minulosti vytvárali severné (boreálne, subarktické, arktické) a južné (južné horské) prepojenie medzi európskymi alpskými a vysokými stredoázijskými pohoriami. Rastlinné druhy, ktoré dnes tvoria alpínsku flóru Álp obsahujú severné a južné floristické prvky, ktoré sem migrovali z Ázie. Ázia bola centrom pôvodu severných prvkov, ku ktorým patria napríklad rody *Epimedium*, *Primula* sect. *Auricula* a *Scopolia*. Mediteránna oblasť a juhozápadná Ázia boli centrami pôvodu južných prvkov, ako *Brachypodium*, trávy podtribu Loliinae, *Bupleurum*, *Doronicum* a *Atropa*. V súčasnosti nie je možná výmena rastlín ani jednou z týchto trás. Na severe sú to rôzne typy lesov, na východe stredomorská a iránsko-turánska vegetácia, ktoré predstavujú ekologické bariéry pre šírenie vysokohorských rastlín (Kadereit et al., 2008).

Cicavce arktickej tundry. Dnešnú faunu cicavcov arktickej tundry tvorí pomerne malý počet druhov – okolo 80 – žijúcich severne od severnej hranice lesa. Tieto endotermné stavovce sú špecializované na prežitie vo výrazne sezónnom prostredí, počas chladných zím a vlhkých liet a vyvíjali sa počas dramatických klimatických zmien prebiehajúcich posledné 3 milióny rokov. Práve v Arktíde boli tieto globálne zmeny najvýraznejšie.

Tvorba kontinentálnych ľadovcov v Európe a Severnej Amerike viedla k zatlačeniu mnohých cicavcov na juh pred čelo ľadovca do nezaľadnených refúgií. Ďalšie druhy boli vytlačené do kryptických refúgií na odhalenom pobreží kontinentálneho šelfu, ktoré sa počas medziľadového obdobia opäť zaplavilo. Veľká časť strednej a východnej Ázie ostala aj počas ľadových období nezaľadnená a pokles hladín morí viedol k prepojeniu medzi dovtedy izolovanými pevninami. Tým sa otvorili koridory umožňujúce opakované šírenie druhov. Napríklad Beringia opakovane umožňovala medzikontinentálne šírenie a podporovala diverzifikáciu arktických cicavcov v priebehu štvrtohôr.

Topenie a ústup kontinentálnych ľadovcov v medziľadových obdobiach spôsobil celosvetové zvýšenie hladiny morí o 130 m. Niektoré pevninské medzikontinentálne spojenia zanikli. Refúgiá cicavcov na pobrežných šelfoch boli zatopené, ale druhy z nich sa opätovne šírili do oblastí pevniny odkrytých po ústupe ľadovca.

Prvé arktické tundrové cicavce mohli pochádzať z lesných, trávnych alebo alpských taxónov, ktoré sa dokázali prispôbiť chladnému podnebiu. Mnohé z dnešných tundrových cicavcov je možné nájsť nie len v tundrových, ale aj v lesných biotopoch. Niektoré, napríklad veverice *Sciurus vulgaris* a *Tamiasciurus*

hudsonicus a kuny *Martes martes* a *Martes americana*, sa špecializovali na lesné prostredie a stali sa súčasťou moderných boreálnych lesov.

Klimatické podmienky ľadových dôb viedli k vzniku dvoch unikátnych biómov: arktická tundra a mamutia step. Arktická tundra sa šírila v medziľadových obdobiach v chladných a vlhkých severných oblastiach. Dominovali v nej machy, lišajníky, rôzne kvitnúce byliny (okrem tráv), trsnaté trávy a trpasličie kry rastúce na podmáčaných kyslých pôdach. Mamutia step sa vytvárala počas chladnejších a veľmi suchých ľadových dôb. V tomto bióme dominovali trávy a ostrice rastúce v hlbokých, dobre odvodnených a zásaditých pôdach. Obrovská rozloha vetrom bičovaných suchých trávnych porastov mamutej stepi rastúcich naprieč nezaľadnenými arktickými oblasťami počas ľadovcového maxima je len ťažko predstaviteľná. Bióm mamutej stepi zatlačil lesy až na juh dnešného Mongolska a Číny.

Aj keď arktickú tundru dnes vnímame ako bióm vyskytujúci sa v chladnom prostredí, v najchladnejších fázach ľadových období bola pravdepodobne fragmentovaná a priestorovo obmedzená a namiesto nej na severe prevládala mamutia step. V týchto časoch bol výskyt tundrových spoločenstiev obmedzený na mezické refúgiá pozdĺž veľkých riečnych kanálov a ďalších nízko položených oblastiach. Naopak, v medziľadových obdobiach bola arktická tundra rozľahlejšia. S jej šírením ustupovala mamutia step a na jej mieste teplejšie a vlhkejšie podnebie podporovalo šírenie boreálnych lesov.

Vo vlhkej arktickej tundre sa vyskytuje mnoho cicavcov, ktoré nachádzame za severnou hranicou lesa aj dnes. Žijú tu lumíky rodu *Lemmus*, ktoré sa živia najmä machmi a trávou. Lumíky rodu *Dicrostonyx* konzumujú bobule a kôru trpasličích krov rastúcich na vyšších miestach medzi polygonálnymi pôdnymi formami vznikajúcimi častým zamrzaním a rozmrzaním. Samce sysľov *Urocitellus parryii* si ukladajú zásoby tráv, ostríc a rôznych bylín na zimný spánok v norách vybudovaných na dobre odvodnených pôdach, kde je permafrost dostatočne hlboko. Hmyzožravé piskory *Sorex ugyubak*, *S. tundrensis* a ďalšie (podčľaď Soricinae), ktorým sa darí v intersticiálnych a subniválnych priestoroch, konzumujú množstvo článkonožcov trávnej a krovitej tundry. K zástupcom megafauny patria sob arktický – karibu (*Rangifer tarandus*) a pižmoň severský (*Ovibos moschatus*), živiace sa lišajníkmi a trpasličími krami. Vyhľadávanie potravy malými a veľkými bylinožravcami môže výrazne vplývať na plytko koreniacu a pomerne krehkú tundrovú vegetáciu. Soby zanechávajú v tundre výrazné stopy po svojich rozsiahlych migráciách vyvolaných sezónnymi zmenami počasia a snahou získať dostupné potravné zdroje. Lumíky a niektoré druhy hrabošov (*Microtus* sp., *Myodes* sp.) vykazujú nápadné viacročné cykly populačnej hustoty. Ich pre množenia (gradácie) môžu vyčerpať potravné zdroje alebo viesť z zvýšeniu početnosti predátorov. Vlk dravý (*Canis lupus*) vďaka spolupráci vo svorkách loví veľké kopytníky a konzumuje aj malé hľadavce podľa potravných ponuky na danom mieste a v danom roku. Táto potravná univerzálnosť môže byť vysvetlením jeho historického kozmopolitného rozšírenia na severnej pologuli. Rovnako potravné všestranný je aj medveď hnedý (*Ursus arctos*), ktorý sa môže pásť, vyhľadávať bobule, požírať zdochliny alebo aktívne loviť ryby a iné cicavce a odovzdávať tieto naučené schopnosti mladším generáciám. Menším predátorom je hranostaj čierochvostý (*Mustela erminea*), ktorý sa dokáže ľahko orientovať v členitej štruktúre tundrovej krajiny pri hľadaní hrabošov.

Na rozdiel od arktickej tundry podporovala suchá mamutia step pasúcu sa megafaunu. Tvrdá a suchá pôda, v ktorej rástli hlboko koreniace trávy, znášala nápor jej kopýt. Tento bióm bol domovom mamuta srstnatého (*Mammuthus* sp.), bizóna stepného (*Bison priscus*), koňa *Equus lambei*, nosorožca srstnatého (*Coelodonta antiquitatis*), tiav rodu *Camelops*, antilopy sajgy tatárskej (*Saiga tatarica*) a jaka divého (*Bos grunniens*). Z nich prežívajú len izolované populácie sajgy a polodomestikovaného jaka v suchých trávnych porastoch strednej Ázie južne od boreálnej oblasti. Žili tu aj dravce ako vlk, šablozubá mačkovitá šelma rodu *Homotherium*, lev jaskynný (*Panthera spelaea*) a medveď *Arctodus simus* vyznačujúci sa nezvyčajne krátkym ňufákom. Dodnes prežil iba vlk. Ostatné dravce vymreli v dôsledku vyhynutia ich koristi potom, ako mamutia step ustúpila arktickej tundre. Do holocénu prežili z fauny mamutej stepi väčšinou len menšie cicavce. Dravá lasica myšožravá (*Mustela nivalis*) v mamutej stepi lovila stepné hľadavce akými boli hraboše *Lasiopodomys gregalis* a *Microtus hyperboreus* a ďalšie suchu prispôsobené rody (*Lagurus* sp., *Eolagurus* sp., *Alticola* sp., *Marmota* sp. a *Alactaga* sp.) Zajac (*Lepus* sp.) a pískavka (*Ochotona* sp.) tiež ešte prežívajú v stepnom prostredí. Všetky uvedené cicavce prežívajú v stepných refúgiách strednej Ázie, ktoré mohli zároveň predstavovať hlavný geografický a evolučný zdroj fauny mamutej stepi počas štvrtohôr.

Je pravdepodobné, že v priebehu času bola Arktída veľmi premenlivá a rozmanitá. Tri hlavné biómy vysokých zemepisných širok – tundra, mamutia step a les – vytvárali zložitú a premenlivú mozaiku (obr. X.4). Klimatické zmeny tiež viedli k fluktuáciám početnosti populácií a generovaniu nových evolučných

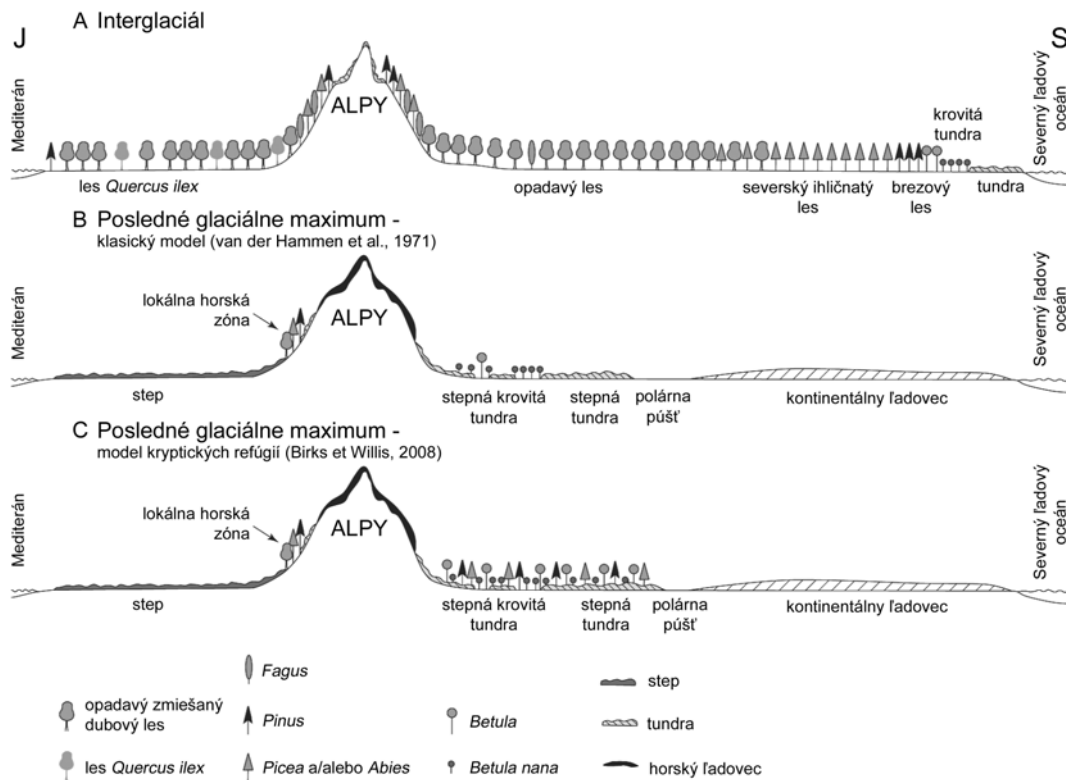
línii, z ktorých sa nakoniec stali nové arktické druhy. Na druhej strane iné druhy rovnako rýchlo zanikli. Vznik a zánik arktických druhov viedli k premenám lokálnych spoločenstiev v priebehu času.

Refúgiá, geografické bariéry, ekotóny medzi biómami a periodicky sa vytvárajúce koridory umožňujúce pohyb arktických cicavcov sa výrazne menili v závislosti od klimatickej fázy. Populácie cicavcov a ich rozmiestnenie v tundre bolo najviac rozdrobené počas najchladnejších fáz ľadových dôb. V Európe a Severnej Amerike obsadili izolované populácie refúgiá v periglaciálnej mesickej tundre s vyvinutým permafrostom, rozprestierajúcej sa južne od kontinentálnych ľadovcov. Tieto flaky tundry sa nachádzali v blízkosti lesov, ktoré boli tiež posunuté na juh a formovali sa tu spoločenstvá zmiešané z ekotónových druhov. V Ázii, ktorá bola prevažne nezaľadnená, predstavovali refúgiá pravdepodobne flaky nížinnej mesickej tundry popri veľkých riečnych korytách a obklopené mamuťou stepou. V centrálnej Beringii bola mesická tundra ohraničená zo západu aj východu stepnými spoločenstvami, čo umožňovalo vytvárať endemickú diverzitu tundry. Počas glaciálnych období dochádzalo k izolácii populácií tundrových cicavcov. Vytvárali sa malé populácie, v ktorých sa uplatňoval genetický drift a to viedlo k evolučnej divergencii. Pri každom prechode do medziľadového obdobia by rozsiahla expanzia populácie a oveľa väčšie populácie tundrových cicavcov podporovali diverzifikáciu, vrátane adaptívneho výberu. Dnešné rozšírenie arktických cicavcov potvrdzuje, že na začiatku medziľadových období sa predtým izolované populácie cicavcov šírili z refúgií spoločne so šírením ich tundrových biotopov do takmer kontinuálnych území celej holarktickej oblasti. So šírením lesných biotopov na sever však dochádzalo k fragmentácii severskej tundry na moderné tundrové refúgiá a to najmä pozdĺž kontinentálnych okrajov. Okrem toho, nie všetky glaciálne refúgiá boli zdrojmi post-glaciálnej expanzie populácií. Do niektorých boli počas glaciálu populácie opakovane zatlačené a následne vyhubené. Obzvlášť komplikovaná situácia sa prejavuje v populáciách, ktoré počas ľadových období obsadzovali pobrežné refúgiá. Nielenže boli malé, čo viedlo k rýchlemu genetickému driftu, ale ako ustupovali kontinentálne ľadovce, ostávali stále izolované vďaka stúpajúcej morskej hladine, a to podporovalo dlhodobý regionálny endemizmus (Hope, 2019).

Poznámka. Ortotropický mach – mach so vzpriamenou rastovou formou.

Literatúra

- Abbott R. J.; Brochmann, C. (2003): History and evolution of the arctic flora: in the footsteps of Eric Hultén. *Molecular Ecology*, 12, pp. 299–313.
- Abbott, J. R. (2008): History, evolution and future of arctic and alpine flora: overview. *Plant Ecology and Diversity*, 1 (2), pp. 129–133.
- Bennett, K. D. (2004): Continuing the debate on the role of Quaternary environmental change for macroevolution. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 2004 359, doi: 10.1098/rstb.2003.1395.
- Birks, H. H. (2008): The Late-Quaternary history of arctic and alpine plants. *Plant Ecology and Diversity*, 1 (2), pp. 135–146.
- Birks, H. J. B.; Willis, K. J. (2008): Alpines, trees, and refugia in Europe. *Plant Ecology and Diversity*, 1 (2), pp. 147–160.
- Brochmann, C.; Brysting, A. K. (2008): The Arctic – an evolutionary freezer? *Plant Ecology and Diversity*, 1, pp. 181–195.
- Hope, A. G. (2019): Arctic tundra mammals. *Earth Systems and Environmental Sciences*. <http://doi.org/10.1016/B978-0-120409548-9.11770-1>.
- Christ, H. (1867): Über die Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der europäischen Alpenkette. *Neue Denkschriften der Allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft der Gesammten Naturwissenschaften*, 22, pp. 1–85.
- Jordon-Thaden, I.; Koch, M. A. (2008): Species richness and polyploidy patterns in the genus *Draba* (Brassicaceae): a first global perspective. *Plant Ecology and Diversity*, 1, pp. 255–263.
- Kadereit, J. W.; Licht, W.; Uhlir, Ch. H. (2008): Asian relationships of the flora of the European Alps. *Plant Ecology and Diversity*, 1 (2), pp. 171–179.
- Tkach, N. W.; Hoffmann, M. H.; Röser, M.; Bernhard von Hagen, K. (2008): Temporal patterns of evolution in the Arctic explored in *Artemisia L.* (Asteraceae) lineages of different age. *Plant Ecology and Diversity*, 1 (2), pp. 161–169.
- Zimov, S. A. (2005): Pleistocene park: Return of the mammoth ecosystem. *Science*, 308, pp. 796–798.



Obr. X.3 Schéma ukazujúca distribúciu hlavných vegetačných typov a lesných stromov pozdĺž hypotetického transektu Európou, od mediteránnej oblasti po Severný ľadový oceán, v období (A) interglaciálu (napr. holocén) a (B a C) počas posledného glaciálneho maxima (napr. weichsel). Obrázok B ukazuje výskyt stromov počas posledného glaciálneho maxima podľa klasického modelu v horských refúgiách južnej Európy. Obrázok C zachytáva novšiu predstavu, podľa ktorej sa stromy počas posledného glaciálneho maxima vyskytovali v južných aj severných refúgiách (Birks et Willis, 2008).



Obr. X.4 Umelecká rekonštrukcia kvartérnej krajiny v oblasti Beringie ukazuje hypotetické spoločenstvo cicavcov zložené zo stepných, tundrových a boreálnych druhov. Takéto spoločenstvo dnes nemá analógiu. Maľba: Mauricio Anton (Hope, 2019).

Pôvod a evolúcia stromov a lesov

Čo je strom a čo je les? Na „prvý pohľad“ vieme les identifikovať ako spoločenstvo, v ktorom dominujú stromy, ktorých koruny sú blízko pri sebe (dotýkajú sa), čím vytvárajú viac alebo menej súvislú klenbu. Vznik lesných biómov bol teda podmienený objavením sa a evolúciou rastovej formy rastlín označovanej ako strom.

Strom (arbor) je rastová forma vyšších rastlín, ktorej nadzemnú časť tvorí drevnatejúca (zvyčajne nevetvená spodná časť (kmeň, truncus), ktorá sa v určitej výške nad zemou delí na jednotlivé vetvy vytvárajúce rozkonárenú korunu (corona) (aj keď niektoré dreviny môžu vytvárať viackmeňové formy) a u ktorej na konci vegetačného obdobia nedochádza k odumieraniu nadzemných častí, s výnimkou opadu listov (Allaby, 2010). Podľa Raunkiaerovho systému životných foriem rastlín sú stromy fanerofyty, teda rastliny, ktorých obnovovacie púčiky sa nachádzajú viac ako 2 m nad zemou (Raunkiaer, 1934). Stromy sú dreviny (lignida, holoxyla), čiže rastliny s celou stonkou zdrevnatievajúcou, trvácou, s obnovovacími púčikmi na nadzemných drevnatých stonkách (Futák, 1966). Zvláštnosťou rastu stromov je ich rast do hrúbky, pri ktorom dochádza k druhotnému (sekundárnemu) hrubnutiu stonky prostredníctvom druhotného delivého pletiva – kambia (otvorené cievné zväzky) a tým k tvorbe druhotného dreva (deuteroxylému). Ale presnú definíciu pojmu strom nie je možné vymedziť jednoznačne z dôvodu veľkej rozmanitosti rastlín a preto je niekedy vhodnejšie používať termín stromovitá forma / stromovitý vzrast. V súčasnosti k stromom s klasickým druhotným hrubnutím patria takmer výlučne krytosemenné dvojklíčnolistové rastliny (Magnoliophyta: Dicotyledonopsida) a nahosemenné rastliny (Pinophyta). U krytosemenných jednoklíčnolistových rastlín (Monocotyledonopsida) vytvárajú stromovité formy arekovité, známe aj ako palmy (Arecaceae = Palmae). Sú to dreviny, ktoré nemajú kambium (zatvorené cievné zväzky), čiže spravidla druhotne nehrubnú. Ich stonky preto hrubnú delivou činnosťou prvotného zhrubňujúceho meristému nachádzajúceho sa v kôre na obvode stonky celkom pod jej rastovým vrcholom (prvotné hrubnutie) (Černohorský, 1971). Stromovité formy vytvárali v geologickej minulosti aj zástupcovia výtrusných rastlín – plavúne, prasličky a paprade. Do súčasnosti prežíva len niekoľko rodov stromovitých papradí (napr. *Cyathea*, *Dicksonia*), i keď v minulosti boli mimoriadne významné.

Lesy sú dnes vnímané ako prevládajúci suchozemský rastlinný útvar na Zemi a sú rozšírené po celej planéte. Pokrývajú približne 30 % súše. Viac ako polovica svetových lesov sa nachádza len v piatich krajinách sveta (Brazília, Kanada, Čína, Rusko a Spojené štáty americké). Približne 45 % lesov sa nachádza v tropických oblastiach (tropické lesy), za nimi potom nasledujú boreálna (boreálne lesy – tajga), mierna (temperátne opadavé lesy, temperátne stálezelené lesy, temperátne dažďové lesy) a subtropická oblasť (subtropické vlhké lesy, subtropické suché lesy a subtropické ihličnaté lesy) (Pan et al., 2013). Ale nie vždy v geologickej histórii našej planéty tomu tak bolo a taxonomické zloženie prvých lesov bolo úplne iné, ako tých recentných.

Objavenie sa rastlín stromovitého vzrastu. Vznik prvých lesov môžeme datovať do obdobia stredného devónu pred 393–383 miliónmi rokov, kedy sa objavili prvé rastliny stromovitého vzrastu. Boli pravdepodobne rozšírené v teplom podnebnom pásme v nízkych južných zemepisných šírkach pozdĺž okrajov Laurentie a severoeurópskych okrajov vysokohorského pásu **Acadian**, ako aj na priľahlých častiach Gondwany, vrátane Južnej Ameriky. „Zalesňovanie“ bolo jedným z prelomových momentov v evolúcii života na Zemi, pretože viedlo k ďalekosiahlym zmenám v ekológii suchozemských spoločenstiev, geochemických cyklov, zloženia atmosféry (pomer CO₂ a O₂) a klímy (Algeo et al., 2001; Stein et al., 2019).

Fosílny záznam ukazuje, že vznik stromovitej rastovej formy bol evolučnou novinkou, ktorá sa objavila paralelne v niekoľkých evolučných líniách (**obr. X.5**). Stromovitý vzrast sa vyznačuje najmä dlhšou životnosťou a vysokým vertikálne rastúcim kmeňom. Tento vývoj bol adaptívny a veľkým rastlinám poskytoval v porovnaní s menšími funkčné výhody najmä z hľadiska reprodukcie a zachytávania slnečného žiarenia (Niklas, 1997). Z biofyzikálneho hľadiska však zväčšenie rozmerov rastlín zároveň znamenalo vznik nových obmedzení súvisiacich s biomechanickou oporou ich tela a transportom vody. Jednotlivé skupiny rastlín, v ktorých sa stromovitá forma rastu vyvinula, „vyriešili“ tieto problémy rôznymi špecifickými stratégiami, v závislosti od svojej vlastnej evolučnej histórie a zdedených znakov (Donoghue 2005). Všeobecne môžeme konštatovať, že čím je fosílny kmeň širší, tým mohol byť z biomechanického hľadiska aj vyšší (**obr. X.6**).

Najstaršie stromovité formy rastlín sa objavili vo vyhynutej triede Cladoxylopsida (eifel, pred 393–388 miliónmi rokov), po nich nasledovali rod *Archaeopteris* („Progymnospermophyta“: Archaeopteridales)

a skupina Lignophyta (givet, pred 388–383 miliónmi rokov). Cladoxylopsida sú bazálnou skupinou v komplexe taxónov neformálne označovaných ako „paprade s. l.“ (Polypodiopsida), zahŕňajúcich 4 hlavné línie vyčleňované na úrovni podtried (Equisetidae, Ophioglossidae, Marattiidae, Polypodiidae). Archaeopteridales sú bazálnymi zástupcami monofyletickej skupiny Lignophyta, ktorá zahŕňa aj semenné rastliny. Odvođeným znakom Lignophyta je prítomnosť kambia produkujúceho druhotné drevo (sekundárny xylém) a druhotné lyko (sekundárny floém); toto druhé pletivo zvyšuje kapacitu transportu asimilátov na veľké vzdialenosti.

Rastliny triedy Cladoxylopsida sa vyvinuli v spodnom devóne a v období od začiatku stredného devónu (eifel) do karbónu – kedy vyhynuli – boli hlavnými zložkami flóry na celom svete. Tradične sú považované za prechodnú skupinu medzi spodnodevónskymi cievnatými rastlinami a modernými papradami a prasličkami. Prvé lesotvorné rastliny patrili do radu Pseudosporochnales, do ktorého sa dnes zaraďuje 11 rodov, z ktorých niektoré vytvárali stromovité formy. Jedným z nich je rod *Calamophyton*, ktorého kmene dosahovali výšku od 0,8 do 2 m. Báza kmeňa (pôvodne opísaná ako *Duisbergia*) bola pri zemi rozšírená, tu mala priemer 13 cm. Smerom nahor sa kmeň zužoval približne po stred, kde mal priemer 5 cm a od tohto najužšieho miesta sa smerom k vrcholu opäť rozširoval na 10 cm. Z rozšírenej diskovitej základne smerom nadol vyrastali početné vedľajšie (adventívne) korene, ktoré sa nevetvili a dosahovali dĺžku do 20 cm. Zdá sa, že niekoľko málo koreňov vyrastalo aj priamo z kmeňa viac ako 5 cm nad diskovitou bázou. Boli dlhé vyše 30 cm, okolo kmeňa mohli vytvárať akýsi koreňový plášť a pevne držali rastlinu v substráte. Vrchol kmeňa sa prstovito rozvetvoval na bočné špirálovito usporiadané konáre. Najmladšie konáre tvorili korunu. Staršie postupne odpadávali, pričom na kmeni zanechávali krátke zvyšky, ktoré dávali rastline charakteristický ostnatý vzhľad. Tieto stromy nemali listy v pravom slova zmysle. Fotosyntézu u nich zabezpečovali sterilné vetvy. Fertilné vetvy niesli na svojich koncoch spórangia (obr. X.7; X.8) (Meyer-Berthaud et al., 2010; Giesen et Berry, 2013).

K najlepšie preštudovaným zástupcom tohto radu patrí rod *Pseudosporochnus*. Bola to rastlina stromovitého vzrastu dorastajúca do výšky 3 m.

Spôsob, akým prebiehal vývin a rast prvých stromovitých rastlín radu Pseudosporochnales, je stále predmetom diskusií. Doteraz boli navrhnuté štyri hypotetické rastové modely (Berry et Fairon-Demaret, 2002; Meyer-Berthaud et al., 2010; Giesen et Berry, 2013; Xu et al., 2017).

Podľa prvého modelu (Berry et Fairon-Demaret, 2002; obr. X.9a) boli tieto rastliny schopné značného sekundárneho rastu pomocou viac-menej radiálne usporiadaných platní sekundárneho xylému uzavretých vonkajšou vrstvou kôry so zhlukmi skleroidov. Toto usporiadanie by dodalo kmeňu značnú tuhosť a stromovitá rastlina mohla dosiahnuť značnú výšku (3 a viac metrov).

Podľa druhého modelu (Meyer-Berthaud et al., 2010; obr. X.9b) rástol kmeň v dvoch hlavných rastových fázach. V počiatočnej fáze rastu (epidogenetická fáza) sa výrazne zväčšovala veľkosť primárneho tela rastliny (teda tela tvoreného bunkami produkovanými apikálnymi meristémami) a vytvorila sa krátka obkónická základňa nachádzajúca sa z väčšej časti alebo úplne pod zemou a podopieraná zrastenými adventívnymi koreňmi tvoriacimi koreňový plášť. Najširšia časť kmeňa vytvorená primárnym rastom bola približne na úrovni terénu. Tento stav bol dosiahnutý v priebehu rastu veľmi skoro, na konci krátkej epidogenetickej fázy. Potom, ako rástol vrchol smerom dohora, veľkosť primárneho tela, a teda aj kmeňa, ostávala rovnaká alebo sa zmenšovala (apoxogenetická fáza). Táto rastová fáza bola najdlhšia a zodpovedá väčšine a možno aj celej nadzemnej časti kmeňa nesúceho vetvy. Ďalšia (menetogenetická) fáza, počas ktorej ostávala veľkosť primárneho tela rovnaká, mohla nasledovať po epidogenetickej fáze a predchádzať apoxogenetickej. Okolo jednotlivých cievných zväzkov sa mohol v obmedzenom rozsahu vyvinúť xylém sekundárneho typu s radiálne usporiadanými cievcami, ale k hrubnutiu a mechanickej opore primárneho tela prispieval len málo alebo vôbec nie. Hlavnú výhodu, ktorú sekundárne vodivé pletivá poskytovali vysokým rastlinám, súviseli s transportom vody. Podľa tejto hypotézy teda stratégia vytvárania veľkých rastlín triedy Cladoxylopsida bola odlišná od stratégie skupiny Lignophyta, čo naznačuje, že tvorba sekundárnych pletív nemusí nevyhnutne súvisieť s potrebou zlepšenia opornej funkcie.

Tretí rastový model (Giesen et Berry, 2013; obr. X.9c a obr. X.10) sa pokúša vysvetliť pozorovanie, že rod *Calamophyton* mal kmeň tvaru činky, teda, že bol najužší v strednej časti a širší v spodnej a hornej časti. Juvenilný jedinec bol malý a štíhly, so sekundárne hrubnúcou bázou a pomerne malými, jednoduchými vetvami. Ako rastlina mohutnela, pokračovalo sekundárne rozširovanie bázy a spodnej časti kmeňa a dochádzalo k intenzívnemu primárnemu rastu na vrchole.

Najnovšie Xu et al. (2017) opísali komplexnú rastovú stratégiu týchto prvých stromovitých rastlín, ktorá je v histórii Zeme jedinečná, aj keď je do určitej miery podobná rastu dnešných paliem. Vodivé pletivá tvoril kruh stoviek jednotlivých vlákien primárneho xylému, ktoré boli na mnohých miestach vzájomne prepojené. Tieto vlákna produkovali koncentricky sekundárny xylém a zväzkové kambium a vyvíjajúce sa neusporiadané parenchymatické bunky sa rozširovali v medzere oddeľujúcej polovice vlákna, čím sa zvýšil objem stonky (obr. X.11). Tento spôsob rastu sa javí ako nedeterminovaný a schopný vytvárať vysoké stromovité rastliny. Sekundárny xylém pravdepodobne plnil významnú podpornú funkciu a mal vysokú vodivú kapacitu.

Lignophyta sú rastliny, ktoré majú medzi lykom a drevom prvotného cievného zväzku druhotné delivé pletivo (kambium), ktoré produkuje odstredivo sekundárne lyko (deuterofloém) a dostredivo sekundárne drevo (deuteroxylém). Vďaka tejto novinke získali Lignophyta schopnosť vytvoriť najväčšie a najkomplexnejšie drevené telá v rastlinnej ríši. Objavenie sa Lignophyta bolo preto významnou udalosťou v histórii života. Stalo sa tak v období devónu a malo hlboký dopad na terestrické ekosystémy. Evolúcia stromového habitu u Lignophyta dovolila týmto rastlinám dosiahnuť väčšiu hmotnosť s nárastom mechanickej stability, vyššej efektívnosti šírenia diaspór a zachytávaním svetla. Bolo to tiež spojené s vytvorením dlhovekých koreňov, čo malo významné dôsledky pre vývoj raných pôd a zložitých mikrobiálnych spoločenstiev. Podľa fylogenetických predstáv patrí ku skupine Lignophyta parafyletická skupina „Progymnospermophyta“ (patria sem rady Aneurophytales, Archaeopteridales a Protospityales) a monofyletická skupina Spermatophyta (obr. X.12) (Gierienne et al., 2010).

Najstaršie zvyšky Lignophyta patria do radu Aneurophytales (stredný až vrchný devón) a možno aj do radu Stenokoleales (stredný devón až spodný karbón). Zástupcovia oboch radov boli byliny alebo kry strednej veľkosti. Najranejší stromovitý zástupcovia zo skupiny Lignophyta patria do radu Archaeopteridales, ktorý je známy od konca stredného devónu do začiatku karbónu. Rod *Archaeopteris* predstavoval prvé eustélkové stromy s mnohokrát zloženými listovými vejármi pozostávajúcimi z dvojradových, celistvých až slabo delených vejárikov s vejárovito dichotomickou žilnatinou. Fertilné vejáriky tvorili zóny vo vnútri sterilných vejárov alebo skladajú celé samostatné šištice. Mali redukovanú čepeľ a niesli na čiastočných výkrojkoch koncové spórangia. *Archaeopteris* dosiahol mimoriadne rozvoj počas neskorého devónu, kedy bol rozšírený kozmopolitne a dominoval v lesných ekosystémoch. Paleogeografická distribúcia Aneurophytales je obmedzená na východnú časť Laurussie a na severozápadnú Gondwanu; pozoruhodná je absencia v Číne a susediacich oblastiach. Prítomnosť Aneurophytales na oboch brehoch Reického oceánu dokazuje, že tento oceán nebol dostatočne veľký na to, aby zabránil výmene rastlín medzi Laurussiou a Gondwanou. Lokality, na ktorých sa Aneurophytales vyskytujú, majú širokú paleolatitudinálnu distribúciu. Toto naznačuje buď, že tieto rastliny mali širokú ekologickú valenciu alebo že paleoklimatické podmienky boli uniformnejšie alebo prinajmenšom priaznivé počas stredného devónu. Toto je v súlade s obdobím globálnej teplej periódy (Hot House Conditions). Môže to tiež znamenať, že kontinent Laurussia (Laurentia a Baltica) a Gondwana boli zhluknuté okolo rovníka tesnejšie, než ako sa to v súčasnosti paleogeograficky rekonštruuje (Edwards et al., 2000; Kvaček et al., 2000; Gierienne et al., 2010).

Prvé lesy. Fosílné pozostatky najstarších známych lesov pochádzajú z fosílnych pôd z lokalít Gilboa a Catskill (štát New York, USA). Tieto lokality sprostredkujú vzácny pohľad na ekológiu raných lesov na Zemi. Obidve lokality boli pravdepodobne súčasťou subtropického až temperátneho mokradného ekosystému v období pomerne vysokej hladiny mora v Apalačskej panve. Lokalita Gilboa mala charakter stromami porastenej suchozemskej mokrade s vysokou hladinou podzemnej vody a narušanej záplavami. Na lokalite Cairo dominovali stromy, pôdy tu boli dobre priepustné, periodicky sa tu striedali obdobia vlhka a sucha a ekosystém bol v porovnaní s predchádzajúcou lokalitou vystavený menšiemu narušeniu. Lokalita bola pod vplyvom morského alebo brakického prostredia, čo naznačujú nálezy makrofosílií drsnokožcov a prítomnosť leiosfér, ktoré sem boli prenesené pri občasných záplavách. V blízkosti sa tiež nachádzalo lakustrinné prostredie, čo dokazujú nálezy lastúrničiek („Conchostraca“) a pečienoviek (Hepaticae). Tieto prvé lesné porasty tvorili najmä stromovité paprade *Wattieza* (= *Eospermatopteris*) (Cladoxylopsida), *Archaeopteris* („Progymnospermophyta“), Aneurophytales a plavúňovité rastliny (Stein et al., 2019).

Na týchto lokalitách boli už koncom 19. storočia objavené pne stromovitých rastlín neskôr opísané ako *Eospermatopteris*. Dlhú dobu ostávali tajomné, pretože sa nevedelo, ako vyzerali nadzemné časti rastliny, z ktorej pochádzali. Mimoriadne významné ale bolo, že tieto pne boli zachované v rastovej pozícii. Až na začiatku

21. storočia bola ku kmeňom *Eospermatopteris* priradená neporušená koruna patriaca do rodu *Wattieza*. Rekonštruovaná, stromovým papradiam podobná rastlina, dosahovala výšku najmenej 8 m (obr. X.13). Báza kmeňa niektorých jedincov dosahovala obvod až 330 cm. Distálne sa kmeň zužoval a vo výške 50–150 cm nad bázou mal obvod 50–100 cm. Koreňový systém nebol rozsiahly; pozostával z mnohých nerozvetvených krátkovekých koreňov podobnej veľkosti. Nemali listy, ale kmeň, ktorý bol pravdepodobne jedinou trvácou (dlhovekou) časťou rastliny, niesol na vrchole korunu tvorenú veľkými vejárovitými konármi. Konáre sa vetvili prstovito, teda vytvárali niekoľko tesne pri sebe umiestnených konárikov rozprestretých v rovine. Vegetatívne konáriky boli na koncoch trojrozmerné a plnili fotosyntetickú funkciu analogickú funkcii listov. Na konci fertílých konárikov sa nachádzali vretenovité spórangia. Konáre boli krátkoveké, staršie konáre postupne opadávali, takže na povrchu kmeňa tesne pod korunou po nich ostávali jazvy. Podľa priestorového usporiadania prívov *in situ* sa odhaduje, že tieto stromovité rastliny na niektorých miestach vytvárali čiastočný alebo úplný korunový zápoj. Keďže im však chýbali listy, zatienenie bolo menšie, ako pozorujeme v moderných lesoch s papradami. Rastlina produkovala pravdepodobne veľké množstvo opadu, čo naznačuje možnosť značnej akumulácie uhlíka v rastlinnej nekromase na zemskom povrchu a tým podporu rozvoja fauny detritovorných článkonožcov (Meyer-Berthaud et Decombeix, 2007; Stein et al., 2007).

Predpokladalo sa, že rod *Wattieza* bol striktnie viazaný na vlhkejšie prostredie, ale jeho výskyt na oboch lokalitách dokazuje, že bol schopný prežívať v širšom spektre ekologických podmienok. Mal vzpriamený habitus. Rast do šírky zabezpečoval bočný (laterálny) meristém, ktorý však obmedzovali sklerenchymatické pletivá. Preto mali tieto rastliny štíhly vzrast, rástli veľmi rýchlo a keď došlo k lokálnemu narušeniu alebo otvoreniu súvislého korunového zápoja v týchto starobyľých lesoch, boli schopné rýchleho šírenia. Korene *Wattieza* boli plytké. Aj keď mohli dosahovať dĺžku niekoľko metrov, zdá sa, že neboli viacročné, takže ako jedinec rástol, bolo potrebné postupne ich nahrádzať aktívnymi koreňmi v rozsahu, ktorý zodpovedal aj zväčšovaniu nadzemných častí rastliny. Koreňový systém siahal len do bezprostredného okolia jedinca, čo všeobecne u devónskych rastlín znamenalo len obmedzenú schopnosť laterálneho šírenia sa v krajine (Stein et al., 2019).

Stromovitá rastlina rodu *Archaeopteris* („Progymnospermophyta“) (obr. X.14), blízko príbuzná semenným rastlinám, sa od prvých stromovitých rastlín zo skupiny Cladoxylopsida zásadne odlišovala (obr. X.15). Na základe nálezu drevnateho pňa s priemerom až 1,5 m sa odhaduje, že *Archaeopteris* mohol dorastať do výšky až 40 m. Mal veľké, trváce (dlhoveké) konáre s krátkovekými olistenými konárikmi. Ako rastlina rástla, na kmeni vyrastali postupne ďalšie konáre, čím sa jej veľkosť zväčšovala v trojrozmernom priestore. Rozsiahly a hlboký koreňový systém bol takmer neodlíšiteľný od koreňových systémov moderných semenných rastlín. Moderné dreviny majú zvyčajne stratégiu založenú na postupnom zväčšovaní, rozširovaní a predlžovaní trvácich koreňov, spolu so sezónnou obnovou menších efemérnych koreňov v neustále sa meniacej a rozširujúcej sa oblasti. Koreňový systém *Archaeopteris* fungoval podobným spôsobom, čo znamenalo značný nárast zložitosti a rozsahu zakorenenia porovnateľný s dnešnými suchozemskými rastlinami. Objavenie sa listov u *Archaeopteris* naznačuje výrazné zväčšenie asimilačnej plochy na jednotku biomasy. Tieto inovácie spolu s ďalšími znakmi po prvýkrát skombinovanými pri rode *Archaeopteris* znamenali zásadný evolučný krok k efektívnejšiemu využívaniu energie a lokálne dostupných zdrojov. Zdá sa, že táto zmena bola kľúčová pre následný úspech *Archaeopteris* a celej skupiny Lignophyta v suchozemskom prostredí (Kenrick et Strullu-Derrien, 2014; Stein et al., 2019).

Zástupcovia skupiny Aneurophytales produkovali druhotný xylém a floém, podobný tomu, aký sa vyskytuje u semenných rastlín. Vytvárali stromovité formy, ale produkcia druhotných pletív bola pravdepodobne obmedzená a stále nie je úplne zrejmé, ako tieto rastliny rástli.

Aj keď existujú určité vžitie predstavy o tom, ako vyzerali plavúňovité rastliny v devóne, stále nie je úplne jasné, ako by mali byť rekonštruované, do akej veľkosti dorastali a akú úlohu zohrávali v štruktúre prvých lesov. Je pravdepodobné, že mali rozšírenú bázu, ktorá ich stabilizovala v paludálnom prostredí; rovnakú špecializáciu nachádzame u mokradných karbónskych rastlín (napr. *Lepidosigillaria*), ale z obdobia devónu je k dispozícii len málo dôkazov o takýchto prostrediach. Potvrdenie tejto hypotézy by znamenalo, že stromovité plavúne mohli byť väčšie a mohli byť v prvých lesoch významnejšie už oveľa skôr, ako sa všeobecne uvádza (Stein et al., 2019).

V období stredného devónu v lesoch z belgickej lokality Goé rástli *Calamophyton*, *Pseudosporochmus* (Cladoxylopsida) a zástupcovia Aneurophytales. Keďže sa tu však nezachovali paleopôdy, neexistujú žiadne dôkazy o rastovej pozícii týchto rastlín (Berry et Fairon-Demaret 2002). V rovnakom období na

nemeckej lokalite Lindlar rástol lesný porast, v ktorom zástupcovia triedy Cladoxylopsida tvorili najmenej 90% flóry: dominoval rod *Calamophyton*, spolu s rodmi *Weylandia* a *Hyenia* (obr. X.8) (Giesen et Berry, 2013).

Evolučná paleoekológia lesov v paleozoiku. Rozsiahle paleotropické oblasti východu Severnej Ameriky, Európy, Strednej Ázie a Ďalekého východu boli v obdobiach karbónu a permu pokryté mokradnými lesmi. Vznikali v nich zásoby uhlia, preto sa označujú ako „uhľné lesy“. Karbón bol obdobím najväčšej akumulácie rašeliny a tvorby uhlia za poslednú pol miliardu rokov. V oblastiach paleotropických uhoľných lesoch sa nachádzalo niekoľko biotopov. Najlepší fosílny záznam pochádza z klastických sedimentov z biotopov nachádzajúcich sa pozdĺž hlavných riečnych kanálov. Rástli tu paprade, papraďosemenné rastliny a zástupcovia radu Sphenophyllales, ktorý je sesterskou skupinou dnešných prasličiek. Na rozbahnených okrajoch jazier rástli porasty prasličiek prispôsobených na nestabilné substráty (Gastaldo, 1992). V suchších horských oblastiach rástli kordaitové lesy (Falcon-Lang et Bashforth, 2004). Výskyt týchto biotopov však bol geograficky obmedzený. Nedochádzalo v nich k veľkej kumulácii mŕtvej rastlinnej hmoty a uhlík bol väčšinou rozkladačmi recyklovaný späť do atmosféry alebo bol odplavovaný vodnými tokmi (Cleal et Thomas, 2005; Wilson et al., 2017).

Kľúčové rastliny z pennsylvánskych ekosystémov patria medzi najlepšie preskúmané fosílné druhy (obr. X.16). Ikonickou skupinou, ktorá dominovala v tropických mokradných ekosystémoch stredného pennsylvánu, boli vysoké stromovité plavúne (obr. X.17). V lepšie odvodňovaných biotopoch nivných oblastí rástli aj papraďosemenné rastliny radu Medullosales. Táto skupina zahŕňa širokú škálu rastových foriem, od šplhavých a popínavých rastlín s malými stonkami, až po samostatne rastúce formy a úplne stromovité formy. Ich veľké peľové zrná naznačujú u niektorých druhov opelenie živočíchmi (Pfefferkorn et al., 1984; Wilson et al., 2015).

V mokradiach sa nachádzali aj ďalšie skupiny. Rástli tu zástupcovia skupiny Marattiales (rad Marattiales) so stromovitými papradami radu *Psaronius*. Bol to malý strom s veľkou kolonizačnou schopnosťou, vyskytujúci sa v močiaroch, na vlhkých pôdach, ale aj vo výrazne sezónne suchej krajine. Ďalšou skupinou boli prasličkovité rastliny čeľade Calamitaceae, ktoré mali klonálny habitus a osídľovali močiare, riečne koridory a okraje jazier. V podraсте rástol rod *Sphenophyllum* s poliehavou alebo vystúpavou stonkou. Kordaity, predstavujúce kmeňovú skupinu ihličnanov (Coniferophyta), boli ďalšou skupinou rastúcou v močiaroch, ale dominovali aj v sezónne suchých podmienkach (Falcon-Lang, 2004). O veľkom geografickom a ekologickom rozsahu kordaitov svedčí rod *Rufloria*, ktorý bol dominantným prvkom severných lesov mierneho pásma (Chaloner & Meyen, 1973; Meyen, 1997).

Počas 24 miliónov rokov na časovej škále rádovo 10^5 rokov, v období pennsylvánu až do začiatku permu, v súvislosti so striedaním glaciálnych a interglaciálnych období menilo sa aj rozšírenie rastlinných spoločenstiev (obr. X.18). Najnižšie úrovne morskej hladiny počas maximálnej akumulácie ľadovcov sa zhodujú s rozšírením tropickej stále vlhkej flóry v okolí rovníka. Počas úplnej deglaciácie, v čase najväčších záplav, dochádzalo k šíreniu vlhkých alebo sezónne suchých lesov. Viacero obrátov v zložení a relatívnom pomere hlavných skupín rastlín sa dialo na časovej škále 10^6 až 10^7 rokov v zhode s obdobiami veľkým zmien v tropickej klíme a koncentraciami CO_2 v atmosfére (Wilson et al., 2017).

Euramerické tropické lesy po svojej expanzii v strednom karbone prešli opakovane reštrukturalizáciou ekosystémov, ktorá zahŕňala kvantitatívne zmeny v druhovom zložení a architektúre vegetácie. Bližší pohľad na dynamiku tropických lesov odhalil opakované posuny medzi mokradnými biómami a sezónnymi suchými biómami, ku ktorým dochádzalo pri zmene klímy v časovej mierke 10^5 až 10^7 rokov (obr. X.19). V rámci neistoty datovania sa zdá, že prechody medzi biómami sa zhodujú so striedaním glaciálnych a interglaciálnych období. Prechod od mokradného biómu s dominanciou plavúňov (WB 1) k lesom s kordaitami a plavúňmi (WB 2) sa kryje so začiatkom pennsylvánskeho zaľadnenia a s ďalšími kvantitatívnymi zmenami v hojnosti a novou dominanciou flóry na začiatku dlhodobého ústupu gondwanských ľadových štítov, zvýšeného parciálneho tlaku CO_2 v atmosfére a zvýšenej sezónnosti (pred 311 miliónmi rokov). Zdá sa, že ďalšie dva nasledujúce obraty, sa udiali v súvislosti s návratom krátkodobého intenzívneho zaľadnenia a s tým súvisiaceho klimatického zhoršenia v paleotrópoch. Pri prvom z nich (WB 2/3; pred 308 miliónmi rokov) došlo k ústupu kordaitov a výraznému nárastu stromovitých papradí. Pri druhom (WB 3/4; pred 306 miliónmi rokov, na hranici stredného a vrchného pennsylvánu) došlo k ústupu stromovitých plavúňov a k dominancii stromovitých papradí *Psaronius* a semenných papradí *Medullosa*. Po tomto obrate sa početnosť a rozmanitosť plavúňov výrazne znížila v mokradiach vrchného pennsylvánu Eurameriky, ale v mokradných ekosystémoch východnej Pangey ostávali plavúne dominantné až do permu. Oteplenie vo vrchnom pennsylváne viedlo k nárastu

stromovitých papradí odolných voči vodnému stresu (WB 3) a postupnému objavovaniu sa stromovitých papradí skupiny Marattiales dominujúcich spolu s papraďosemennými rastlinami v močiarnych spoločenstvách (WB 4). K trvalému prechodu k sezónne suchej lesnej flóre s kordaitami a ihličnanmi (DB 2) došlo na hranici karbónu a permu (pred 299 miliónmi rokov) v súvislosti s rozsiahlou aridizáciou krajiny. Rastliny mokradí boli v tejto dobe obmedzené len na priestorovo diskontinuálne biotopy vo veľkých oblastiach Eurameriky (Montañez, 2016; Wilson et al., 2017).

Môžeme teda zhrnúť, že v priebehu paleozoika viedli glaciálno-interglaciálne výkyvy (obr. X.19) v tropických nížinách k striedaniu glaciálnych flór charakteristických močiarnymi biotopmi a medziľadových flór sezónne suchých biotopov, v ktorých boli hojné kordaity (DB 1) a ihličnany (DB 2) (Montañez, 2016). Okrem týchto glaciálno-interglaciálnych floristických cyklov a dlhších intervalov reštrukturalizácie flóry v nížinných tropických lesoch je možné definovať niekoľko ďalších zreteľných biómov, ktoré boli rozšírené po celej Pangey a pretrvávali počas celého pennsylvánu (obr. X.20). Tropický sezónne suchý bióm sa nachádzal na západe rovníkovej Pangey a pravdepodobne aj v horských oblastiach strednej Pangey. Pôvodne v tomto bióme dominovali kordaity. Na konci pennsylvánu a na začiatku permu sa začali presadzovať ihličnany, vrátane rodu *Walchia*. V rovnakom období sa v miernom pásme severnej pologule nachádzal paleokontinent Siberia pokrytý lesmi s dominanciou kordaitov rodu *Rufloria*. V teplých oblastiach mierneho pásma južnej pologule boli spoludominantné papraďosemenné rastliny radu *Medullosales*, *Psaronius*, prasličky čeľade *Calamitaceae* a rôzne druhy plavúňov. Mnoho z biómov nachádzajúcich sa mimo tropických oblastí si zachovalo viac-menej rovnaké zloženie v priebehu celého pennsylvánu, pričom najväčšou a najvýznamnejšou zmenou bola náhrada tropických mokradných biómov s dominanciou plavúňov flórou, v ktorej dominovali stromovité paprade a semenné paprade. Bióm tundry nachádzajúci sa vo vysokej nadmorskej výške mohol byť oveľa bohatší na machorasty ako dnešné analogické prostredie a pravdepodobne zahŕňal papraďosemenné rastliny a malé plavúne zo skupiny *Isoetopsida* (Wilson et al., 2017).

Rozsiahle tropické lesy rastúce v nížinných panvách počas karbónu a permu hromadili a ukladali obrovské množstvá organického uhlíka, čo viedlo k zníženiu parciálneho tlaku atmosférického CO₂ a mimoriadnemu zvýšeniu parciálneho tlaku O₂. To následne spustilo najdlhší a najrozsiahlejší fanerozoický glaciál a mohlo viesť aj k neobvyklým fyziologickým adaptáciám, akými bol vznik letu u hmyzu a gigantizmus v rôznych líniiach nielen lietajúceho hmyzu, ale aj v ďalších skupinách článkonožcov, akými boli mnohonôžky a *Arthropleuridea* (*Arthropleura armata* s dĺžkou 2,5 m je najväčším známym suchozemským bezstavovcom, ktorý na Zemi žil) (Dudley, 1998; Schneider et Werneburg, 2010).

Poznámka. Acadian – bolo pohorie, ktoré vzniklo zrážkou Baltiky a Avalonie v období stredného a na začiatku vrchného devónu.

Poznámka. Pre správne a úplné pochopenie súvislostí je potrebné pre čitateľa poznamenať, že špecifikom tafonómie rastlín je, že sa skladajú z rôznych častí (korene, stonky, listy, semená, plody, spóry), ktoré sa môžu oddeľovať od materského jedinca počas života alebo po jeho uhynutí, alebo v procese fosilizácie. Keďže sú v prípade rastlín často nachádzané len ich časti, zvyšky, úlomky, odliatky alebo odťažky najrôznejších orgánov, v paleobotanike sú klasifikované ako rozličné morfotaxóny. Na základe rôznych nálezov je potom snaha o priradenie jednotlivých morfotaxónov k sebe (tzv. celostný prístup), výsledkom čoho by mala byť kompletná rekonštrukcia celej rastliny (Matysová, 2009).

Tu spomínaný rod *Duisbergia* bol opísaný a rekonštruovaný už v prvej polovici 20. storočia na základe nálezu len neúplne zachovaného kmeňa s niekoľkými rozširujúcimi sa, plochými, ryhovanými štruktúrami, interpretovanými ako „listy“. Až začiatkom tohto storočia mohli paleobotanici spojiť samostatné nálezy základne kmeňa, samotný kmeň, jeho vrchol a prstovité bočné vetvy známe ako *Calamophyton* do jedného celku. To prinieslo nový pohľad na morfológiu pravdepodobne prvých rastlín stromového vzrastu na našej planéte (Giesen et Berry, 2013). Podobne je to aj s morfotaxónom *Eospermatopteris*, ktorý bude spomínaný nižšie.

Poznámka. Obkónický = obrátene kužeľovitý.

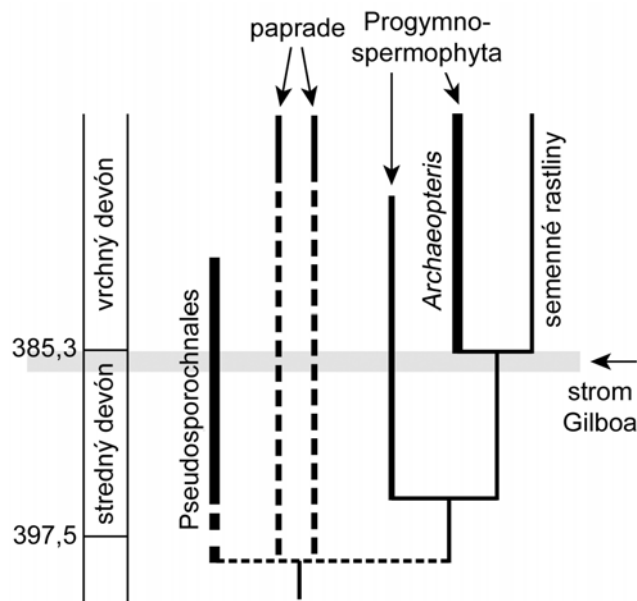
Poznámka. Leiوسفéry – tenkostenné alebo hladké, alebo slabo ornamentované sférické fosílie mikrorias. Jedná sa o morfológickú, nie taxonomickú skupinu, s neznámymi príbuzenskými vzťahmi v botanickom systéme.

Literatúra

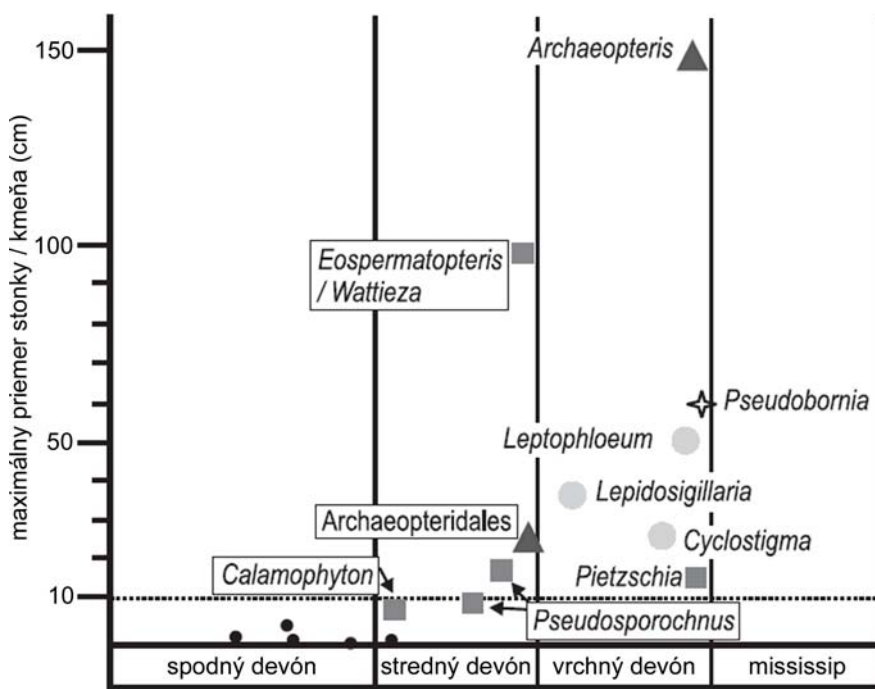
- Algeo, T. J.; Scheckler, S. E.; Maynard, J. B. (2001): Effects of the Middle to Late Devonian spread of vascular land plants on weathering regimes, marine biotas and global climate. In: Gensel, P. G.; Edwards, D. (Eds.): *Plants Invade the Land. Evolutionary & Environmental Perspectives*. Columbia University Press, New York, pp. 213–236.
- Allaby, M. (2010): *A dictionary of ecology*. 4th ed. Oxford University Press, Oxford.
- Beck, Ch. B. (1962): Reconstructions of *Archaeopteris*, and further consideration of its phylogenetic position. *American Journal of Botany*, 49, pp. 372-382.
- Berry, Ch. M.; Fairon-Demaret, M. (2002): The Architecture of *Pseudosporochneus nodosus* Leclercq et Banks: A Middle Devonian Cladoxypsid from Belgium. *International Journal of Plant Sciences*, 163 (5), pp. 699-713.

- Cleal, Ch. J.; Thomas, B. A. (2005): Palaeozoic tropical rainforests and their effect on global climates: is the past the key to the present? *Geobiology*, 3, pp. 13–31.
- Černohorský, Z. (1971): *Základy rastlinnej morfológie*. Slovenské pedagogické nakladateľstvo, Bratislava, 232 pp + 32 pp. obr. prílohy).
- Donoghue, M. J. (2005): Key innovations, convergence, and success: macroevolutionary lessons from plant phylogeny. *Paleobiology*, 31 (2, Supplement), pp. 77–93.
- Dudley, R. (1998): Atmospheric oxygen, giant paleozoic insects and the evolution of aerial locomotor performance. *The Journal of Experimental Biology*, 201, pp. 1043–1050.
- Edwards, D.; Fairon-Demaret, M.; Berry, C. M. (2000): Plant megafossils in Devonian stratigraphy: a progress report. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 220, pp. 25–38.
- Falcon-Lang, H. J.; Bashforth, A. R. (2004): Pennsylvanian uplands were forested by giant cordaitalean trees. *Geology*, 32, pp. 417–420.
- Futák, J. (Ed.) (1966): *Flóra Slovenska. I. Všeobecná časť*. Veda – Vydavateľstvo Slovenskej akadémie vied, Bratislava, 602 pp.
- Gastaldo, R. A. (1992): Regenerative growth in fossil horsetails following burial by alluvium. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*, 6 (3), pp. 203–219.
- Gerrienne, P.; Meyer-Berthaud, B.; Lardeux, H.; Régnault, S. (2010): (Aneurophytales) from Gondwana, with comments on First record of *Rellimia Leclercq & Bonamo* the earliest lignophytes. In: Vecoli, M.; Clément, G.; Meyer-Berthaud, B. (Eds.): *The Terrestrialization Process: Modelling Complex Interactions at the Biosphere–Geosphere Interface*. Geological Society, London, Special Publications, 339, pp. 81–92.
- Giesen, P.; Berry, Ch. M. (2013): Reconstruction and growth of the early tree *Calamophyton* (Pseudosporochnales, Cladoxylopsida) based on exceptionally complete specimens from Lindlar, Germany (Mid-Devonian): Organic connection of *Calamophyton* branches and *Duisbergia* trunks. *International Journal of Plant Sciences*, 174 (4), pp. 665–686.
- Chaloner, W. G.; Meyen, S. V. (1973): Carboniferous and Permian floras of the northern continents. In: Hallam A. (Ed): *Atlas of palaeobiogeography*. Elsevier, Amsterdam, pp. 169–186.
- Kenrick, P.; Strullu-Derrien, Ch. (2014): The origin and early evolution of roots. *Plant Physiology*, 166, pp. 570–580.
- Kvaček, Z.; Fatka, O.; Fejfar, O.; Holcová, K.; Košťák, M.; Kraft, P.; Marek, J.; Pek, I. (2000): *Základy systematické paleontologie I. : Paleobotanika, paleozoologie bezobratlých*. Univerzita Karlova v Praze, Karolinum, Praha, p. 52.
- Matysová, P. (2009): Psaronie, královny permokarbonu aneb Kapradiny trochu jinak. *Vesmír*, 88 (6), pp. 380–385.
- Meyen, S. V. (1997): Permian conifers of Western Angaraland. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 96, pp. 351–447.
- Meyer-Berthaud, B.; Decombeix, A.-L. (2007): A tree without leaves. *Nature*, 446 (19), pp. 861–862.
- Meyer-Berthaud, B.; Soria, A.; Decombeix, A.-L. (2010): The land plant cover in the Devonian. a reassessment of the evolution of the tree habit. In: Vecoli, M.; Clément, G.; Meyer-Berthaud, B. (Eds.) *The Terrestrialization Process: Modelling Complex Interactions at the Biosphere–Geosphere Interface*. Geological Society, London, Special Publications, 339, 59–70.
- Montañez, I. P. (2016): A Late Paleozoic climate window of opportunity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, DOI: 10.1073/pnas.1600236113.
- Niklas, K. J. (1997): *The Evolutionary Biology of Plants*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Pan, Y.; Birdsey, R. A.; Phillips, O. L.; Jackson, R. (2013): The structure, distribution, and biomass of the world's forests. *Annual Review of Ecology, and Systematics*, pp. 593–622.
- Pfefferkorn, H. W.; Gillespie, W. H.; Resnick, D. A.; Scheihing, M. H. (1984): Reconstruction and architecture of medullosan pteridosperms (Pennsylvanian). *The Mosasaur (Delaware Valley Paleontological Society)*, 2, pp. 1–8.
- Raunkiaer, C. C. (1934) *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford University Press, Oxford.
- Schneider, J. W.; Werneburg, R. (2010): *Arthropleura, der größte landlebende Arthropode der Erdgeschichte - neue Funde und neue Ideen*. *Semana*, 25, pp. 75–100.
- Stein, W. E.; Berry, Ch. M.; Morris, J. L.; Hernick, L. V.; Mannolini, F.; Ver Straeten, Ch.; Landing, E.; Marshall, J. E. A.; Wellman, Ch. H.; Beerling, D. J.; Leake, J. R. (2019): Mid-Devonian *Archaeopteris* roots signal revolutionary change in earliest fossil forests. *Current Biology*, 3, pp. 1–11.
- Stein, W. E.; Mannolini, F.; Hernick, L. V.; Landing, E.; Berry, Ch. M. (2007): Giant cladoxylopid trees resolve the enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa. *Nature*, 446 (19), pp. 904–907.
- Wilson, J. P.; Montañez, I. P.; White, J. D.; DiMichele, W. A.; McElwain, J. C.; Poulsen, Ch. J.; Hern, M. T. (2017): Dynamic Carboniferous tropical forests: new views of plant function and potential for physiological forcing of climate. *New Phytologist*, 215, pp. 1333–1353.
- Wilson, J.P.; White, J.D.; DiMichele, W.A.; Hren, M.T.; Poulsen, C.J.; McElwain, J.C.; Montañez, I.P. (2015): Reconstructing extinct plant water use for understanding vegetation–climate feedbacks: methods, synthesis, and a case study using the Paleozoic-era medullosan seed ferns. *Paleontological Society Papers*, 21, pp. 167–195.
- Xu, H.-H.; Berry, Ch. M.; Stein, W. E.; Wang, Y.; Tang, P.; Fu, Q. (2017): Unique growth strategy in the Earth's first trees revealed in silicified fossil trunks from China. *PNAS*, 114 (45), pp. 12009–12014.

* * *



Obr. X.5. Stromové formy v evolučnej histórii rastlín. Dve rozdielne cesty, ktoré viedli k vzniku stromovej rastovej formy, zaznamenané vo fosíliách stromu z Gilboa a *Archaeopteris*, sa vyvinuli v devóne a nachádzame ich dodnes. Strom z Gilboa patril do vyhynutej skupiny Pseudosporochnales. *Archaeopteris* patrí medzi Progymnospermyta, čo bola skupina príbuzná semenným rastlinám (Meyer-Berthaud et Decombeix, 2007).



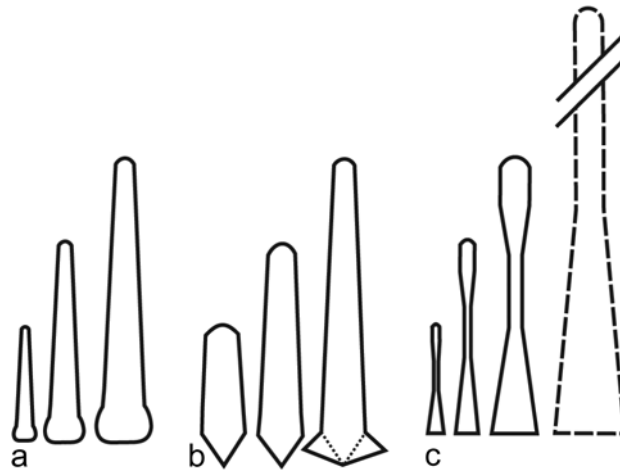
Obr. X.6. Evolúcia maximálneho priemeru stonky v devóne. Malé čierne krúžky: rastliny nevytvárajúce stromové formy; svetlosivé krúžky: Lycopsida; sivé štvorce: Cladoxylopsida; hviezda: Equisetopsida; tmavosivé trojuholníky: Archaeopteridales (Meyer-Berthaud et al., 2010).



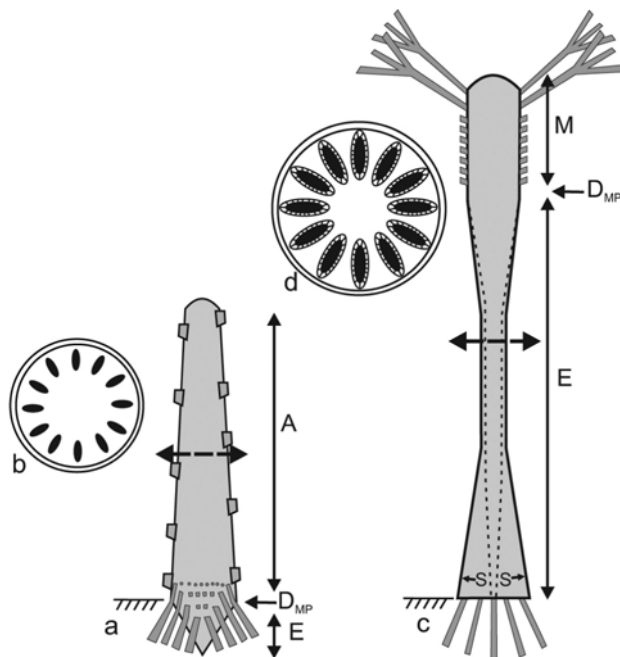
Obr. X.7 Nová rekonštrukcia dospelého a mladého jedinca *Duisbergia mirabilis*. Mierka 0,5 m (Giesen et Berry, 2013).



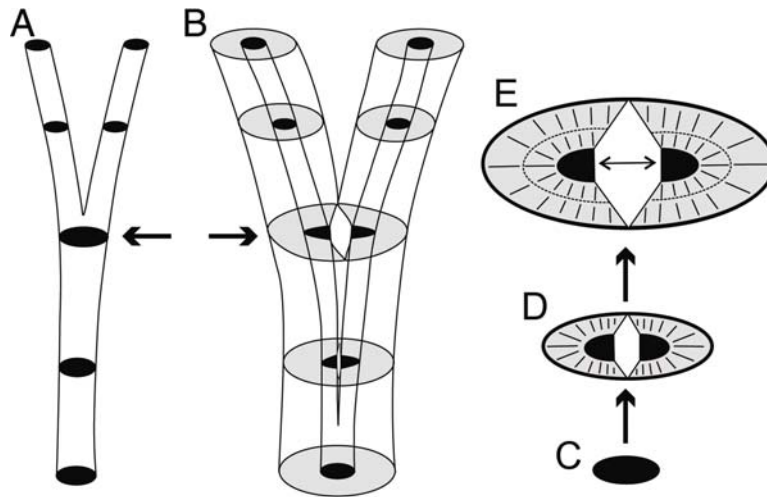
Obr. X.8 Lesný ekosystém tvorený stromami *Calamophyton primaeum* na lokalite Lindlar. Na rekonštrukcii sú proporcionálne vzdialenosti medzi jedincami odhadnuté na základe dĺžky konárov. Na zemi je zvýraznené veľké množstvo opadaných konárov; tento opad musel byť domovom mnohých detritovorných článkonožcov. Najvyššie jedince na obrázku majú 2–2,5 m. Kresba: Peter Giesen (Giesen et Berry, 2013).



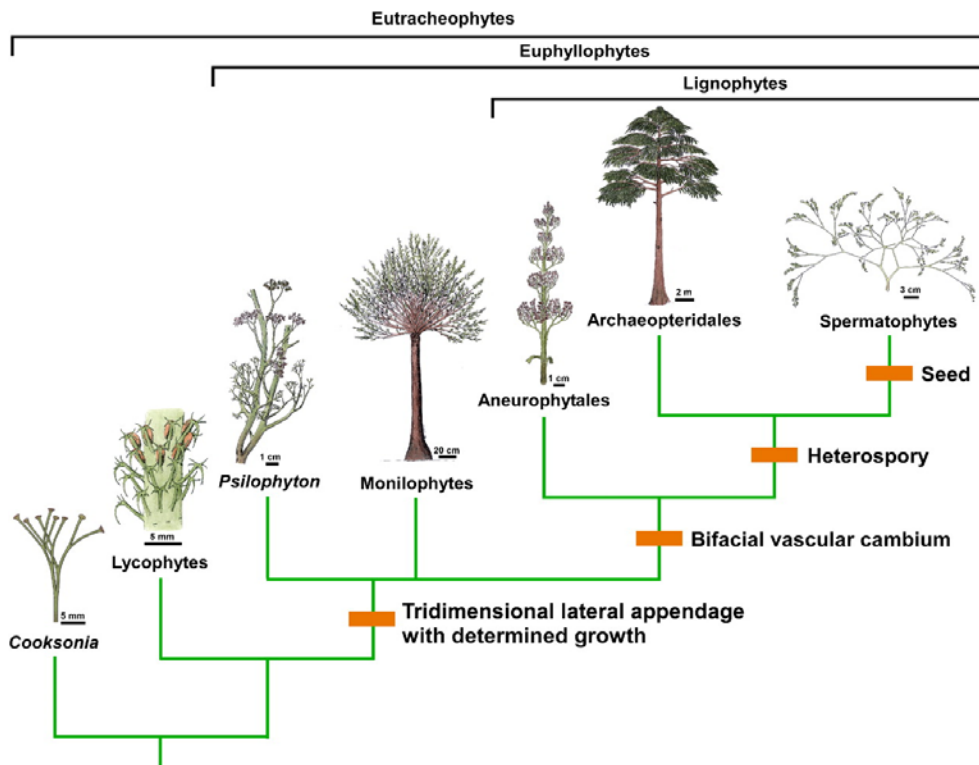
Obr. X.9. Schematické modely rastu zástupcov Pseudosporochnales; nie je zakreslené vo vzájomnom pomere. a) model BFD podľa Berry et Fairon-Demaret (2002), dovoľujúci postupný sekundárny rast vo všetkých častiach kmeňa. b) model MBS, založený na všeobecnom modeli pre Cladoxylopsida podľa Meyer-Berthaud et al. (2010), dovoľujúci sekundárny rast len v najnižšej časti stonky. c) model GB. Hypotetická fáza 4 (prerušované čiary) indikujúca konečnú fázu rastu v súlade s architektúrou Wattieza / Eospermatopteris (Giesen et Berry, 2013).



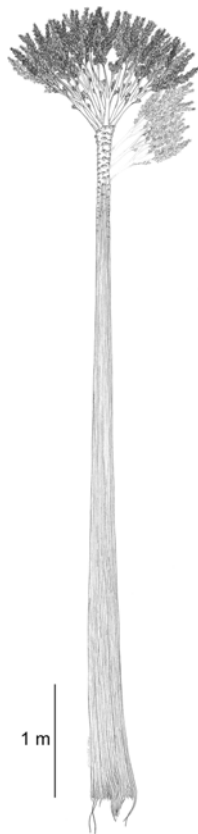
Obr. X.10. Rastový model rodov *Pietzschia* a *Calamophyton*. a), b) Vývin stonky u *Pietzschia*: a) prvá rastová fáza je epidogenetická (E), rýchle zväčšenie veľkosti primárneho tela. Druhá rastová fáza je apoxogenetická (A), s postupným poklesom veľkosti primárneho tela. Korene vytvárajú zrastený podporný / nosný plášť; maximálny primárny priemer (DMP) je na úrovni povrchu. b) Schematická anatomia kmeňa *Pietzschia*. Primárne xylémové vlákna (čierne) sú oddelené mohutnými pásmi sklerenchymatických pletív a obklopené širokou dreňou. c), d) Vývin stonky u *Calamophyton*, podľa modelu GB. c) Epidogenetická fáza (E) rastu je dlhá a nad úrovňou povrchu, s prerušovanými čiarami ukazujúcimi hypotetickú veľkosť primárneho tela v danej výške. Najväčší primárny priemer (DMP) je vo výške 1-2 m. Konečná fáza rastu je menogenetická (M), so stabilnou veľkosťou primárneho tela; všetky pletivá pod vrcholom podliehajú sekundárnej úprave a rastu (S). d) Schematická anatomia kmeňa *Calamophyton* / *Duisbergia*. Primárne xylémové vlákna (čierne) sú obalené sekundárnym xylémom a obklopené dreňou. Nie je zakreslené vo vzájomnom pomere (Giesen et Berry, 2013).



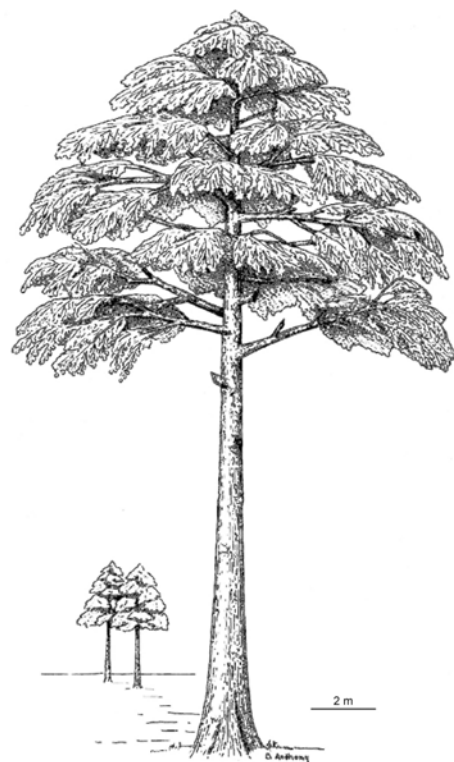
Obr. X.11. Spôsob rastu a štiepenie xylémových vlákien počas zväčšovania kmeňa *Xiniacaulis lignescens* (Cladoxylopsida) z vrchného devónu Sin-tiangu v severozápadnej Číne. (A) Distálne rozdelený primárny xylém v hornej časti stonky. (B) Odtrhnutie dcérskych xylémových vlákien spôsobilo, že sa trhlina šírila bazipetálne. Vývin a proliferácia sekundárneho xylému prebiehali zároveň so štiepením kambia, ale oblasť parenchýmu sa vyvinula pod relatívnym napätím v priestore vymedzenom primárnym a sekundárnym xylémom. (C–E) Vývin priečneho rezu xylémovým vláknom na úrovni označenej šípkou na obrázkoch A a B: (C) Len primárny xylém. (D) Jeden rastový prírastok sekundárneho xylému. Sekundárny xylém a cieвне kambium sa rozširovali. (E) Ďalšie oddeľovanie. Parenchymatické bunky vyvíjajúce sa v medzere medzi oddeľujúcimi sa polovicami vlákna vykazujú predĺženie pri relatívnom napätí v smere označenom obojstrannou šípkou. Čierna farba: primárny xylém; sivá: sekundárny xylém; hrubá čierna čiara: cieвне kambium; prerušovaná čiara: prírastok; biela plocha: parenchým (Xu et al., 2017).



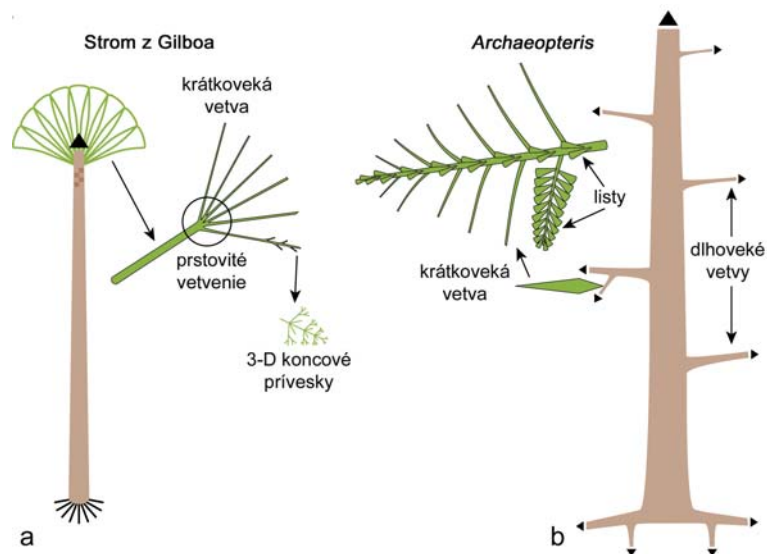
Obr. X.12. Fylogenetické postavenie skupín Aneurophytales a Lignophyta v skupine Eutracheophyta (Gerrienne et al., 2010).



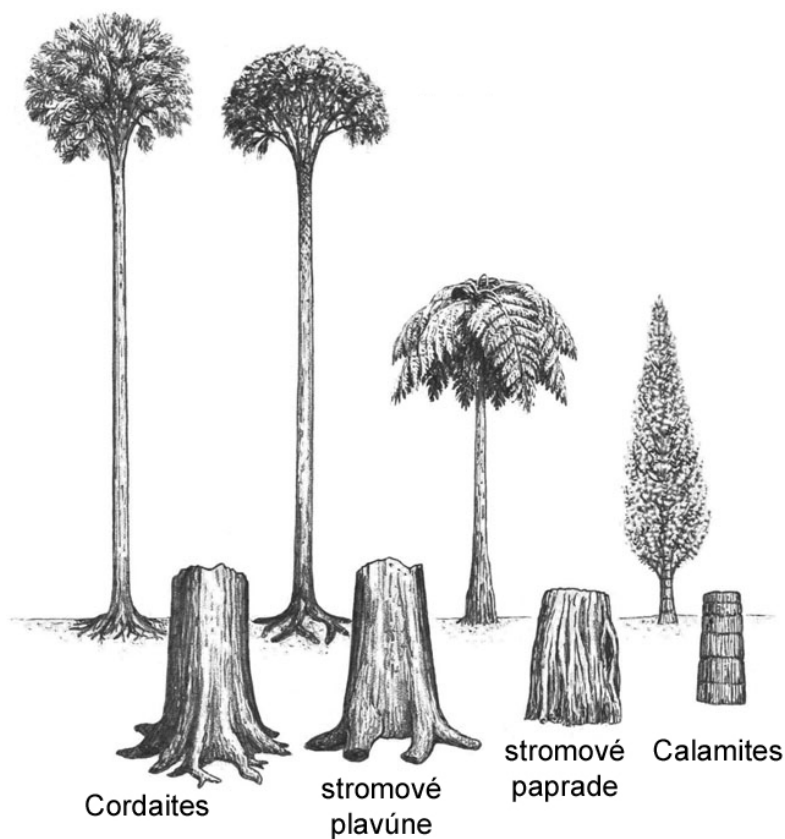
Obr. X.13. Rekonštrukcia rastliny zobrazujúca korunu *Wattieza* pripojenú ku kmeňu *Eospermatopteris*. Zobrazená je minimálna výška stromu. Svetlé vetvy vpravo sú zobrazené v životnej polohe, ale nie sú definitívne pripojené. Mierka 1 m (Stein et al., 2007).



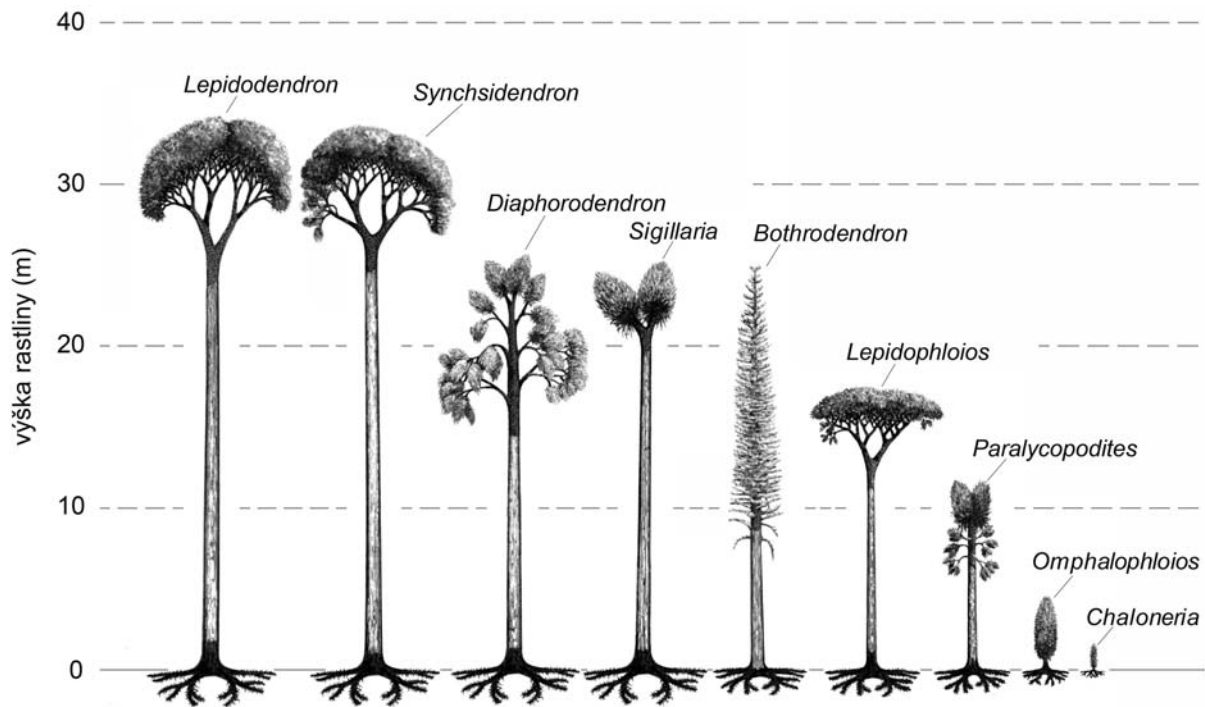
Obr. X.14. Rekonštrukcia celkového vzhľadu *Archeopteris* (Beck, 1962).



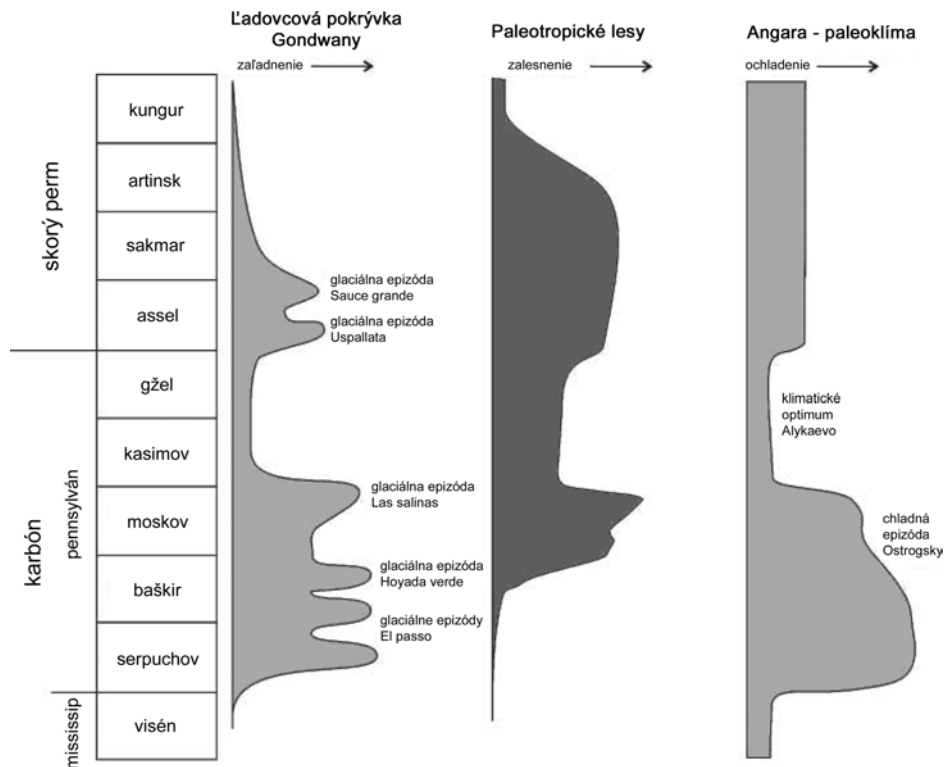
Obr. X.15. Dva typy devónskych stromových rastlín. a) Stromovitá rastlina z *Gilboa* zo skupiny *Pseudosporochnales*, nemala listy, mala len obmedzený koreňový systém a vykazovala úspornú rastovú stratégiu, pri ktorej jediný dlhoveký orgán - kmeň - rástol vertikálne. b) Na druhej strane rod *Archaeopteris* mal olistené vetvy a dlhové korene aj konáre, ktoré rástli spoločne s kmeňom. Fotosyntetické orgány sú znázornené zelenou farbou; čierne trojuholníky označujú dlhové orgány (Meyer-Berthaud et Decombeix, 2007).



Obr. X.16. Hlavné skupiny fosílnych rastlín a bázy ich kmeňov v uhľotvorných lesoch na východe Spojených štátov amerických v období pennsylvánu (prevzaté z <https://www.uky.edu/KGS/fossils/fossil-tree-stumps-types.php>).

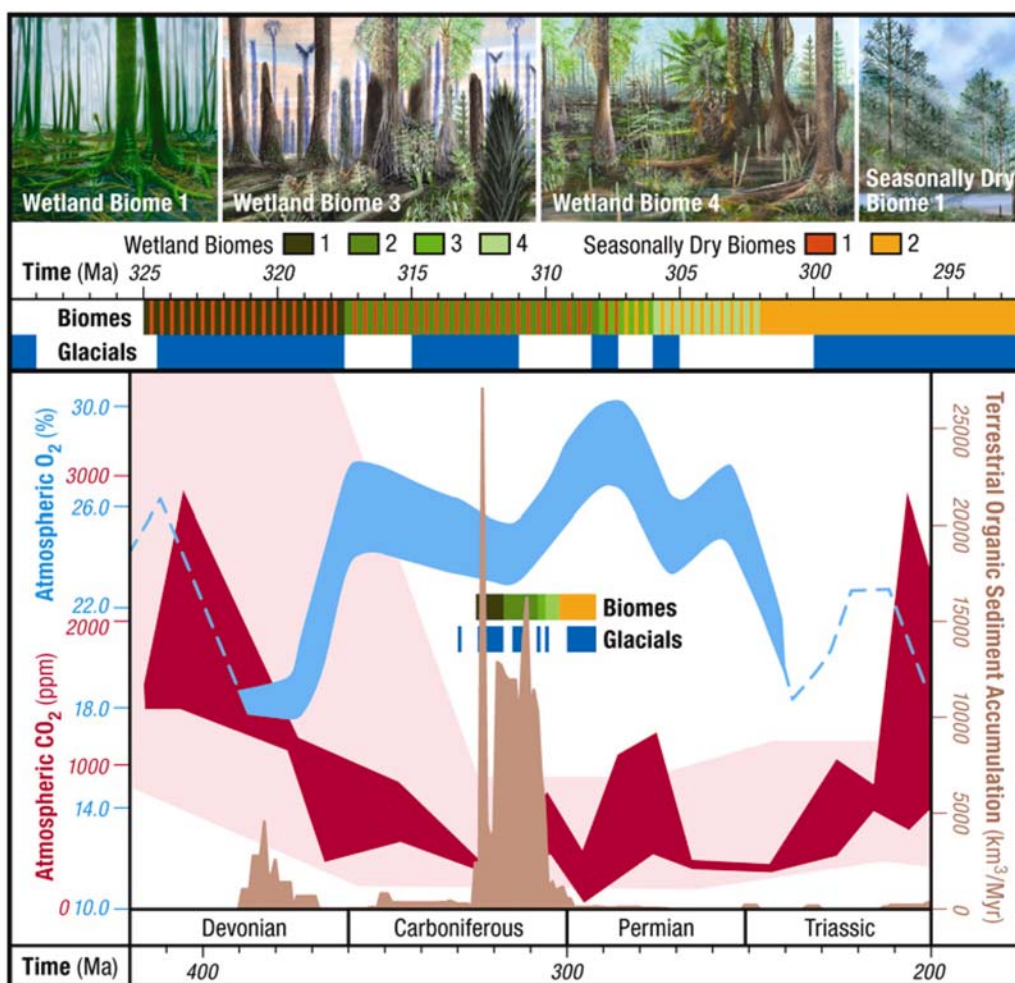


Obr. X.17. Odhadovaná výška, do ktorej dorastali rôzne rody plavňovitých rastlín stromovitého vzrastu (prevzaté z <https://www.uky.edu/KGS/fossils/fossil-tree-stumps-types.php>).

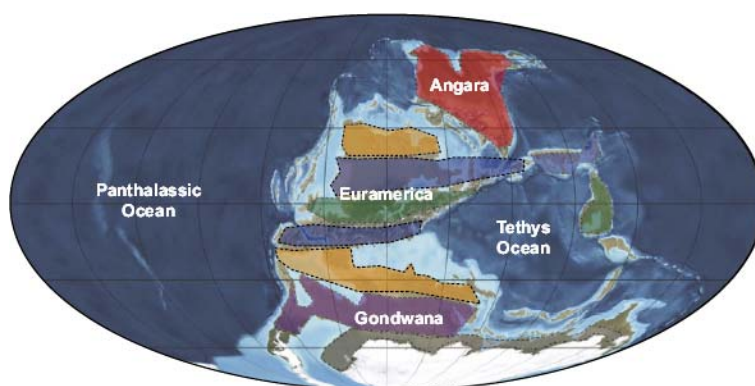


Obr. X.18. Vzťah medzi geografickým rozšírením paleotropických uhoľných lesov, rozsahom zaľadnenia Gondwany a zmenami, ktoré boli rozlíšené vo vegetačnom zázname **angarskej flóry** (Cleal et Thomas, 2005).

Poznámka: Angarská flóra - rastlinná provincia Sibírskej platformy počas karbónu a permu, ktorá ležala severne od vtedajšieho rovníkového pásma, mala mierne a vlhké podnebie. Charakteristickým znakom bol vznik sibírskych ložísk kamenného uhlia v perme podmienený rozvojom najmä machorastov rodov *Pursongia*, *Zamiopteris* a i. (definícia podľa Encyclopaedia Beliana <https://beliana.sav.sk/heslo/angarska-flora>).



Obr. X.19. Časové výskyty tropických biómov v Severnej Amerike v období neskorého paleozoika a ich koincidencia s koncentráciou atmosférického CO₂ a O₂, akumuláciou suchozemských organických sedimentov a výskytom glaciálov. Rekonštrukcia a maľba "Wetland biome 1, WB1" K. Johnson a J. Vriesen, kresby "WB3", "WB4" a "SDB1" Mary Parrish, Národné prírodovedné múzeum (Montañez, 2016).



Obr. X.20. Globálne rozšírenie biómov v strednom a neskorom pennsylváne počas ľadovej doby. Zelená - tropické stále vlhké lesy; modrá - subtropické lesy, niekedy sezónne suché; oranžová - púšte; červená - Angarské severné temperátne lesy s dominanciou *Rufloria*; fialová - temperátne lesy južnej pologule; sivá - tundra. Lokálna vegetácia a jej dynamika bola pravdepodobne výrazne ovplyvňovaná miestnou topografiou a klímou, vrátane oceánografických vplyvov (Wilson et al., 2017).

Pôvod a evolúcia lesov mierneho pásma

Geologický pôvod lesov mierneho pásma. Najstarší známy fosílny les rástol v strednom devóne (pred asi 385 miliónmi rokov). Nájdený bol v štáte New York v USA. V tomto období boli lesy mierneho pásma vlhké a močaristé a klíma bola teplejšia ako je tomu dnes. Dominovali v nich stromovité formy *Eospermatopteris* (obr. X.13) a drevnaté liany z vyhynutej skupiny výtrusných rastlín Aneurophytales. V lesnom podraze rástli stromovité plavúne. Prostredie bolo sezónne, s výrazným ročným klimatickým chodom. Zdá sa teda, že prvé lesy mierneho pásma sa objavili do 75 miliónov rokov po výstupe rastlín na súš v strednom ordoviku. Z geologického hľadiska teda netrvalo príliš dlho, kým začali rastliny vytvárať z jednoduchých a malých rastových foriem zložité a veľké stromovité formy.

Krytosemenné stromy, ktoré dominujú v holocénnych lesoch, sa vyvinuli počas vrchnej kriedy, pred približne 90 miliónmi rokov. Jedná sa o stromy z čeľadí Ulmaceae (vrátane druhov rodu *Ulmus*), Fagaceae (vrátane druhov z rodov *Quercus*, *Fagus* a *Castanea*) a Nothofagaceae (vrátane rodu *Nothofagus*, ktorý dominuje v lesoch mierneho pásma južnej pologule). Pôvodné taxóny týchto čeľadí (s výnimkou rodu *Nothofagus*) sa s najväčšou pravdepodobnosťou vyvinuli v tropických alebo subtropických lesoch, z ktorých migrovali na sever a vytvorili lesy mierneho pásma počas kriedového otepľovania. Okrem týchto pôvodom tropických taxónov, sa v raných lesoch mierneho pásma severnej pologule vyskytovali aj stálezelené a opadavé nahosemenné druhy (*Larix*, *Taxodium*) severného pôvodu. V mnohých moderných zmiešaných lesoch mierneho pásma severnej pologule je zachovaná táto kombinácia krytosemenných a nahosemenných rastlín. Príkladom sú bukovo-smrekové lesy v Európe alebo dubovo-borovicové lesy na východe Severnej Ameriky (Monson, 2014).

Za posledných 5 miliónov rokov dochádzalo v súvislosti s globálnymi klimatickými zmenami k zmenám v zložení, štruktúre a rozšírení európskych lesov. Posledných 2,6 milióna rokov dochádzalo k zmenám v súvislosti so striedaním glaciálnych a interglaciálnych štvrtohorných období. Zásadné zmeny spôsobili ľudské aktivity (fáza „*Homo sapiens*“) za posledných 5000 rokov, v dnešnom holocénom interglaciáli.

Európske lesy pred štvrtohornými ľadovými dobami. Poznatky o európskej flóre a vegetácii v období paleogénu a neogénu (pred 66 – 2,6 miliónmi rokov) sú veľmi útržkovité z dôvodu nedostatku vhodných sedimentov v Európe. V pliocéne (pred 5,3 – 2,6 miliónmi rokov) boli súčasťou európskej stromovej flóry jednak mnohé rody charakteristické pre moderné európske lesy (napr. *Quercus*, *Carpinus*, *Fagus*, *Pinus*, *Picea*, *Abies*), jednak aj rody rastúce dnes vo východnej Ázii a/alebo na východe Severnej Ameriky (napr. *Pterocarya*, *Liriodendron*, *Tsuga*, *Liquidambar*, *Nyssa*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Magnolia*, *Carya*, *Clethra*, *Engelhardia*, *Aesculus*). Tieto stromy patria k arкто-terciérnej geoflóre, ktorá bola široko rozšírená v Severnej Amerike, Európe a Ázii počas neogénu. Tieto taxóny počas pliocénu a skorého pleistocénu z európskych lesov postupne mizli a v súčasnosti sa vyskytujú vo východnej Ázii a na východe Severnej Ameriky. Európske pohoria ako Pyreneje, Alpy, Karpaty a Kaukaz a Stredozemné more sa tiahnu západovo-východným smerom, čím vytvárajú ekologické bariéry pre ústup mnohých taxónov stromov na juh. To malo za následok postupné vymieranie arкто-terciérnej geoflóry v Európe. Na druhej strane horské reťazce a údolia v juhovýchodnej Ázii (napr. Yunnan) a Severnej Ameriky (napr. Apalačské pohorie, Skalnaté vrchy) prebiehajú zo severu na juh a zasahujú do nízkych zemepisných šírok, čo umožňovalo stromom mierneho pásma šíriť sa na juh pozdĺž nezaľadnených oblastí alebo údolných koridorov v chladných obdobiach a na sever počas teplých intervalov (Birks et Tinner, 2016).

Európske lesy počas štvrtohôr. Kvartér bol obdobím rozsiahlych zmien klímy a prostredia. Kontinentálne ľadovce sa na severnej pologuli začali tvoriť pred približne 2,75 miliónmi rokov a následne prebehlo najmenej 50 glaciálno-interglaciálnych cyklov. Významnú úlohu pri týchto zvratoch zohrávali drobné zmeny príkonu energie na planétu alebo zmeny jej distribúcie medzi severnú a južnú pologuľu, resp. do rôznych zemepisných šírok (podobne v Markoš et Markoš, 2020). Glaciálne podmienky panovali počas 80 % doby trvania kvartéru a boli veľmi odlišné od podmienok súčasného interglaciálu (holocénu a dnešného antropocénu). Rozsiahle oblasti severne od 40° s. z. š. boli pokryté kontinentálnym ľadovcom a permafrostom a teploty tu mohli byť až o 10–25 °C nižšie ako dnes. V nižších zemepisných šírkach bolo veľmi sucho a o 2–5 °C chladnejšie v porovnaní so súčasnosťou. Zvyšných 20 % doby trvania kvartéru predstavovali kratšie medziľadové štádiá, počas ktorých boli podmienky prostredia podobné alebo o niečo teplejšie ako dnes.

Posledné glaciálne maximum preživali európske stromy v refúgiách nachádzajúcich sa v pomerne úzkej výškovej zóne (cca 500 až 800 m n. m.) hôr južnej Európy a časti západnej Ázie. Tieto zóny boli zdola ohraničené nížinnou suchou vegetáciou podobnej stepnej vegetácii a zhora vysokohorskou vegetáciou podobnou tundrovej alebo trvalým snehom a ľadom. Takéto pásy stromov v strednej nadmorskej výške je dnes možné nájsť v Andách, Skalnatých vrchoch, Sierra Nevade, Pamíre, častiach čínsko-himalájskej oblasti alebo v Ťanšane. Okrem toho sa stromy mohli vyskytovať aj roztrúsene na lokálne vlhkých stanovištiach v kryptických refúgiách, tak ako to v súčasnosti vidíme na Tibetskej náhornej plošine, v pohorí Zagros v Iráne a v juhovýchodnom Turecku, Tadžikistane, Uzbekistane a Kazachstane. V takýchto lokálnych mikrorefúgiách mohli počas posledného glaciálneho maxima rásť ihličnaté stromy ako *Pinus*, *Picea*, *Larix*, spolu s listnatými drevinami rodov *Betula*, *Salix* a možno aj *Alnus*, *Populus* a *Ulmus* (Birsk et Willis, 2008; Birks et Tinner, 2016).

Iversenov cyklus. V strednej a severozápadnej Európe má dlhú tradíciu paleoekologický výskum, ktorý metódou peľovej analýzy a štúdiu rastlinných makrozvyškov opisuje cyklický vývoj lesa na pozadí štvrtohorných klimatických zmien. Dánsky paleobotanik Johann Iversen (1958) opísal zákonitosti tohto vývoja ako následnosť fáz, ktorých striedanie zahŕňa zmeny druhového zloženia lesov, vývoj pôd a zmeny ich geochemických vlastností (obr. X.21). Kryokratická fáza predstavuje chladné a suché glaciálne štádium s riedkymi porastami pionierskych, arkticko-alpínskych, stepných a ruderalných rastlín rastúcich na skeletnatých minerálnych pôdach často narúšaných mrazovou činnosťou. Stromy sa vyskytujú len v refúgiách. Na začiatku interglaciálu teplota a vlhkosť stúpajú a začína sa protokratická fáza. Byliny, kry a stromy neznašajúce zatienenie, napríklad *Betula*, *Salix*, *Populus*, *Pinus*, *Juniperus*, *Sorbus aucuparia*, migrovali do oblastí, ktoré boli predtým zaľadnené, expandujú a vytvárajú mozaiku trávnych porastov, krovín a otvorených lesov rastúcich na úrodných nevyľuhovaných pôdach bohatých na dusík a fosfor, s nízkym obsahom humusu. Protokratické stromy majú vysokú rýchlosť reprodukcie a populačného rastu, malú konkurenčnú schopnosť a vlastnosti pionierskych druhov. Mezokratická fáza uprostred interglaciálu je charakteristická rozvojom opadavých lesov mierneho pásma. Na úrodných hnedozemných pôdach rastú *Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Corylus*, *Fraxinus* a *Alnus*. Mezokratické stromy sa vyznačujú nízkou reprodukčnou rýchlosťou, strednou rýchlosťou populačného rastu, vysokou konkurenčnou schopnosťou, vezikulárno-arbuskulárnou mykorrhízou a vlastnosťami neskoro-sukcesných druhov. Svetlomilné byliny a kry neznašajúce tieň, sú konkurenčne vytlačené a rastú len na miestach, ktoré sa otvorili vplyvom vetra, ohňa alebo pasúcou sa megafaunou. V oligokratickej fáze na konci interglaciálu sa šíria otvorené lesy s prevahou ihličnanov (*Pinus*, *Picea*, *Abies*), vresoviská a slatiny, rastúce na neúrodných oligotrofných podzolových pôdach. V poslednej telokratickej fáze nastáva klimatické zhoršenie; teploty a úhrny zrážok klesajú. Lesná vegetácia je veľmi podobná oligokratickej fáze, s tým rozdielom, že s ochladzovaním klímy na konci interglaciálu ubúdajú stromy a kry náročné na teplo a/alebo citlivé na mráz (napr. *Tilia*, *Ilex*, *Hedera*). Oligokratické a telokratické stromy majú strednú rýchlosť reprodukcie a populačného rastu, vysokú schopnosť konkurencie, ektomykorrhízu a schopnosť odolávať chladu a stresu. Nakoniec začína ďalšia kryokratická fáza, počas ktorej lesy ustupujú, mrazy a kryoturbácia ničia vyluhované neúrodné kyslé pôdy a byliny expandujú na novo odkrytých minerálnych pôdach (Ložek, 2007; Pokorný, 2011; Birks et Birks, 2004; Birks et Tinner, 2016).

Zjednodušene teda môžeme povedať, že pôdy v prvej polovici interglaciálov sú zásadité a bohaté na živiny, kým v druhej sú kyslé a chudobné. Inak devastujúce glaciálne procesy totiž rastlinám sprístupňujú čerstvo zvetrané podložie bohaté na životne dôležité minerálne prvky. Ekosystémy mierneho klimatického pásma z tohto zdroja ťažia väčšinu nasledujúceho medziľadového obdobia. Zdroj však postupne ubúda tak, ako vývoj pôd smeruje od bohatých stepných černoziemí, cez hnedé pôdy eutrofných listnatých lesov, až po oligotrofné hrdzavé pôdy a podzoly ihličnatých lesov. Pôdy sú totiž počas vlhkého interglaciálu postupne premývané. Živiny odtekajú do riek a riekami do oceánov. Časom sa prejaví ich nedostatok. Chýba najmä životne dôležitý fosfor. Stromy sa najviac aktívne podieľajú na spoluvytváraní vlastností pôdneho prostredia, a to najmä vďaka koreňom žijúcim v symbióze, zloženiu listového opadu a tvorbe metabolitov. Z krátkodobého hľadiska sú tieto zmeny pre samotné stromy prospešné, ale z dlhodobého hľadiska sa často ukazuje, že premena je jednosmerná a teda nevratná. Celý ekosystém postupne degraduje (Pokorný, 1999).

V strednej a severozápadnej Európe sa konkrétne floristické zloženie vegetácie a lesov medzi jednotlivými interglaciálmi líšilo. Tieto rozdiely môžu byť vysvetlené umiestnením refúgií v kryokratickej fáze, disperzibilitou druhov, vzdialenosťou, na ktorú došlo k šíreniu, konkurenciou a predáciou, genotypovou rozmanitosťou a aj náhodnými procesmi. Podobné cykly prebiehali aj v južnej Európe, ale

s podstatnými rozdielmi. Počas ľadovej doby (čo zodpovedá kryokratickej fáze v strednej a severnej Európe) tu síce boli dreviny značne redukované, ale vplyvom teplejšej klímy lokálne pretrvávali v prostredí podobnom stepiam. Na začiatku interglaciálu (čo zodpovedá protokratickej fáze) sa formujú otvorené lesy tvorené drevinami mierneho pásma (*Quercus*, *Ulmus*, *Ostrya*, *Carpinus*), spoločne so stálezelenými listnatými stromami (*Quercus ilex*, *Olea europaea*) a stredomorskými krovinami (*Pistacia*). Boreálna a stepná vegetácia ustupuje (*Betula*, *Juniperus*, *Artemisia*). V nasledujúcej fáze stredného glaciálu (ktorá zodpovedá mezokratickej fáze) sa do listnatých opadavých a stálezelených lesov šíria ihličnany mierneho pásma a stredomoria (*Abies*, *Pinus*). Rozsah lesov sa zvyšuje pravdepodobne v súvislosti s narastajúcou dostupnosťou vody. Na konci interglaciálov (zodpovedajúcich oligokratickej fáze) sú postupne stredomorské stálezelené širokolisté dreviny nahrádzané vlhkomilnými taxónmi ako *Fagus*, *Alnus* a *Abies*. Širokolisté opadavé listnáče ostávajú stále rozšírené. Nakoniec pri prechode z interglaciálu do nasledujúceho glaciálu teplota a zrážky klesajú, čím dochádza k ústupu lesov a šíreniu stepnej vegetácie (to zodpovedá telokratickej fáze strednej a severnej Európy) (Birks et Tinner, 2016).

Lesy mierneho pásma v Severnej a Južnej Amerike. Od jury pohyby kontinentálnych platní už výrazne neovplyvnili polohu Severnej a Južnej Ameriky z hľadiska zemepisnej šírky. Preto vznik rozsiahlych oblastí moderných lesov mierneho pásma na týchto kontinentoch nebol spojený s ich posunom do chladnejších oblastí, ale súvisel s postupnými zmenami globálnej klímy. Kontinentálny drift a sprievodná tektonická a horotvorná činnosť totiž zohrávajú kľúčovú úlohu v zmenách klímy a tým aj v histórii života na Zemi. Zásadnými udalosťami pri rozširovaní miernej klímy v Severnej a Južnej Amerike boli (1) vznik Atlantického oceána a posun oboch Amerík západným smerom (začiatok pred asi 125 miliónmi rokov), (2) oddelenie Severnej Ameriky od Európy a Južnej Ameriky od Afriky (vo vrchnej kriede) a (3) prerušenie spojenia medzi Južnou Amerikou a Antarktiko-Austrálskym kratónom (vo vrchnom oligocéne pred asi 29 miliónmi rokov).

Severoamerické a juhoamerické lesy mierne chladného a mierneho pásma sa vyvíjali nezávisle. Preto sa flóra a vegetácia týchto oblastí Severnej a Južnej Ameriky značne odlišuje svojim zložením, fyziognómiou a ďalšími všeobecnými aspektami. Fosílné záznamy ukazujú, že tieto rozdiely siahajú až do strednej kriedy (pred viac ako 100 miliónov rokov), takže lesy mierneho pásma oboch kontinentov sa líšia nielen v súčasnosti, ale boli veľmi odlišné už od čias, keď sa vyvinuli spoločenstvá nahosemenných a krytosemenných rastlín v chladnejších oblastiach lemujúcich trópy.

V Severnej Amerike sa moderná vegetácia po prvýkrát objavila v paleocéne až eocéne, kedy severne od Colorada rástol bohatý listnatý les, v ktorom dominovali dreviny produkujúce tvrdé drevo a nížinné ihličnany. Horské a zmiešané ihličnaté lesy boli prítomné v horských oblastiach Nevady a Idaho v strednom a vrchnom eocéne. Po prvýkrát sa na severe, napríklad v Aljašských horách, objavil takmer čistý horský ihličnatý les v miocéne. Do konca miocénu sa v nížinných oblastiach severnej Aljašky vyskytovala parková krajina s ihličnanmi (semi-tajga). Tajga sa šírila od pliocénu.

Vznik a šírenie lesov južnej pologule naprieč Antarktídou, Austráliou a juhom Južnej Ameriky je spojené s geologickou históriou Gondwany (obr. X.22). Prepojenie medzi Antarktickým polostrovom a juhom Južnej Ameriky bolo prerušené vznikom Drakeovho prielivu na konci oligocénu. Krytosemenné rastliny sa po prvý raz objavili v kriede; moderné lesné typy boli prítomné od stredného eocénu, teda takmer súbežne s modernými lesmi Severnej Ameriky. Juhoamerické lesy so subtropickými prvkami dosiahli najväčší rozvoj v spodnom a strednom miocéne a po klimatickom zhoršení migrovali na sever. Pred 83 miliónmi rokov sa v Antarktíde začal šíriť zmiešaný pabukový les (rod *Nothofagus*), v ktorom rástli ďalšie čeľade rastlín typické pre dnešné južné lesy (Podocarpaceae, Araucariaceae, Myrtaceae, Proteaceae a Lauraceae). V neogéne nastalo vymieranie, ktoré viedlo k ich ochudobneniu.

Vysoko rozmanité a biologicky bohatšie lesy mierneho pásma, aké sa vyskytovali až do stredného miocénu na severnej pologuli a na Gondwane, prežívajú dodnes na severe východnej Ázie, v juhovýchodnej Ázii a na juhu severovýchodnej Austrálie, vrátane Novej Kaledónie. Zo Severnej Ameriky sú známe fosílie rastlín, ktorých výskyt je v súčasnosti obmedzený len na východnú Áziu. Rovnako dnes existujú taxóny, ktoré sa vyskytujú len v oblasti Australázie, ale pred stredným miocénom rástli v lesoch mierneho pásma Južnej Ameriky (Axelrod et al., 1991).

Historické zmeny v rozšírení lesov mierneho pásma. Lesy mierneho pásma boli na všetkých miestach našej Zeme výrazne ovplyvňované a pozmeňované ľudskou činnosťou tisícky rokov. Táto oblasť s miernym podnebím, úrodnou pôdou a pomerne vysokou produktivitou rastlín bola vhodná pre budovanie ľudských sídel. Plochy pre rozvíjajúce sa poľnohospodárstvo sa získavali kľčovaním a vypaľovaním lesov a samotné

stromy boli zdrojom palivového a stavebného dreva. Osídľovanie a poľnohospodárstvo zahŕňali rozvoj mestských oblastí, rozširovanie plôch, na ktorých sa pestovalo obilie a ďalšie plodiny (zelenina, kukurica...) a pásol sa dobytok, zber mulču a zmeny prirodzeného odtoku vody. Historické dopady boli také intenzívne, že na celej Zemi len asi 1–2 % z pôvodnej rozlohy lesa mierneho pásma ostalo nedotknutých. V súčasnosti prevažnú väčšinu lesov mierneho pásma predstavujú sekundárne lesy, v ktorých sa ťaží alebo sú inak narušované ľudskou činnosťou.

Najdlhšie sa lesy v miernom pásme kľučujú v Európe a Ázii. Kľčovanie lesov sa v Európe začalo pred viac ako 5000 rokmi v súvislosti s rozvojom poľnohospodárstva. Začalo sa v dnešnom Turecku a Grécku a postupovalo severozápadne cez strednú až do severnej Európy. Aj na Britských ostrovoch bola veľká časť lesov vyklčovaná pre získanie plôch na pestovanie plodín a pasenie dobytká. Vysoké stromy v Británii a v západnej Európe boli vyrubované na stavbu lodí. V stredoveku sa v niektorých oblastiach lesy šírili znovu, avšak zvyšky európskych lesov mierneho pásma boli devastované a využívali sa na získavanie palivového dreva, lesných pastvín a neskôr na výrobu dreveného uhlia. Postupy pestovania lesa podporovali vysádzanie druhov rastúcich rýchlejšie ako buk – vrátane javorov a dubov, čím došlo k zmene prirodzeného zloženia flóry. Panské majetky sa stali jedným z mála útočísk pre prirodzené lesy. Opätovné zalesňovanie v Európe v posledných desaťročiach sa začalo potom, ako sa znížil tlak na využívanie lesov na vytváranie pasienkov a ťažbu palivového dreva; k zalesňovaniu došlo tiež vysádzaním hospodárskych lesov a vznikom lesníctva postaveného na vedeckých základoch. Avšak smrek, borovica a smrekovec boli vo veľkej miere vysádzané na miestach, na ktorých predtým rástli listnaté lesy mierneho pásma.

V Číne sa začalo kľčovať asi pred 5000 rokmi v povodí Žltej rieky (Chuang-che), ktoré bolo kolískou čínskej civilizácie. Primárnym sociálno-politickým faktorom, ktorý v priebehu storočí viedol k odlesneniu Číny, bola pravdepodobne orientácia krajiny na poľnohospodárstvo. Pôdna erózia robí dnešné pokusy o opätovné zalesňovanie čínskeho mierneho pásma veľmi problematickým.

Na Blízkom východe lesy mierneho pásma rastú v úzkom páse, vrátane Turecka a Iránu. Táto oblasť pravdepodobne poskytovala útočisko rastlinám počas ľadových dôb a ich floristické zloženie je pestrejšie ako v Európe. Niektoré lesy boli výmladkové, iné poskytovali drevo alebo plocha, na ktorej rástli, bola premenená na pole alebo plantáž ovocných stromov. V tejto oblasti sú dnes najvýznamnejšie bukové lesy.

Domorodé obyvateľstvo Severnej Ameriky kľčovalo a vypaľovalo z dôvodu poľnohospodárskych činností len malé oblasti. K výraznej zmene krajinnej pokrývky biómu lesov mierneho pásma Severnej Ameriky došlo až koncom 16. storočia v súvislosti s osídlením tohto kontinentu Európanmi. Východ Severnej Ameriky bol rýchlo vyklčovaný, keď sa osadníci v 19. storočí presúvali na západ. Začiatkom 20. storočia bolo zachované len minimum z pôvodného severoamerického lesa mierneho pásma. Keď sa zistilo, že úrodnejšie pôdy na americkom Stredozápade a Veľkých prériách sú pre poľnohospodársku produkciu vhodnejšie, farmy na východe boli opustené a prirodzené lesy sa začali obnovovať. V súčasnosti na východe a v strede Spojených štátov rastú znovu sekundárne lesy.

V Južnej Amerike zaberajú lesy mierneho pásma len malú oblasť. Boli mierne pozmenené po príchode Španielov v 16. storočí, ale čím postupujeme viac na juh, tým sú tieto porasty menej antropicky narušené.

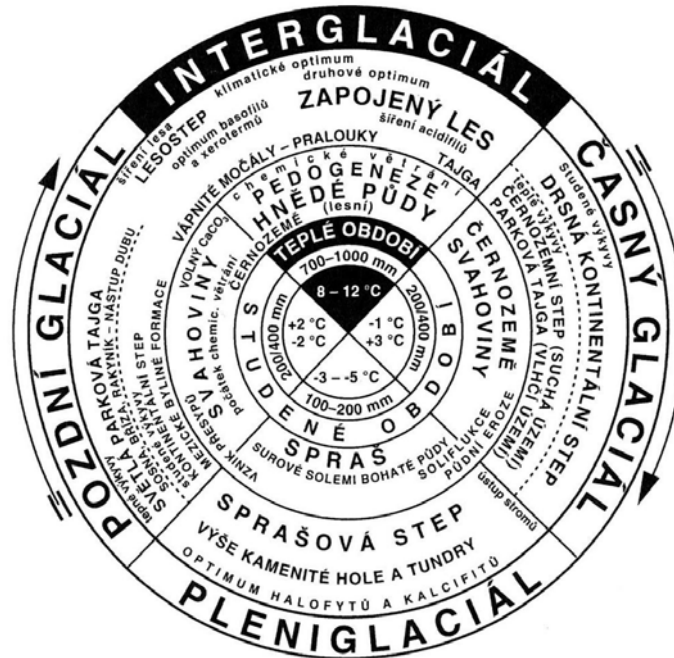
V Austrálii boli európske poľnohospodárske postupy po prvýkrát zavedené len pred približne 150 rokmi (Currie et Bergen, 2008; Roberts et al., 2018).

Literatúra

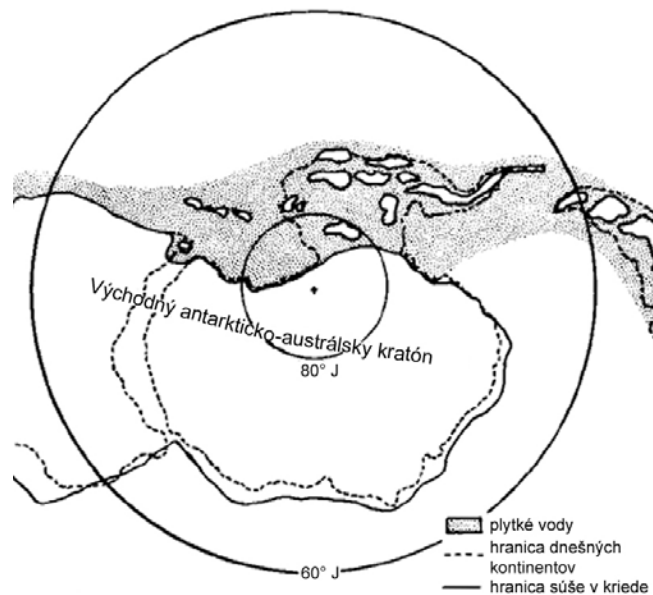
- Axelrod, D. I.; Arroyo, M. T. K.; Raven, P. H. (1991): Historical development of temperate vegetation in the Americas. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64, pp. 413-446.
- Birks, H. H.; Birks, H. J. B. (2004): The Rise and Fall of Forests. *Science* 305, pp. 484-485.
- Birks, H. J. B.; Tinner, W. (2016): Past forests of Europe. In: San-Miguel-Ayanz, J.; de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (Eds.): *European Atlas of Forest Tree Species*. Publ. Off. EU, Luxembourg, pp. e010c45+
- Birks, H. J. B.; Willis, K. J. (2008): Alpines, trees, and refugia in Europe. *Plant Ecology and Diversity*, 1 (2), pp. 147–160.
- Currie, W. S.; Bergen, K. M. (2008): Ecosystems : Temperate forest. In: Jørgensen, S. E; Fath, B. D. (Eds.): *Encyclopedia of Ecology*, Elsevier, pp. 3494-3503.
- Iversen, J. (1958): The bearing of glacial and interglacial epochs on the formation and extinction of plant taxa. Vol. 6. Uppsala Universiteit Arsskrift.
- Ložek, V. (2007): Zrcadlo minulosti. Česká a slovenská krajina v kvartéru. Dokořán, Praha, 200 pp.
- Markoš, P.; Markoš, A. (2020): Zahalená planeta : Vlastiveda pozemšťana. Pavel Mervart, Červený Kostelec, 305 pp.
- Monson, R. K. (2014): Ecology of Temperate Forests. In: R.K. Monson (Ed.): *Ecology and the Environment, The Plant Sciences* 8, pp. 273-296.
- Pokorný, P. (2011): Neklidné časy. Kapitoly ze společných dějin přírody a lidí. Dokořán, Praha, 370 pp.

Roberts, N. R.; Fyfe, M.; Woodbridge, J.; Gaillard, M.-J.; Davis, B. A. S.; Kaplan, J. O.; Marquer, L.; Mazier, F.; Nielsen, A. B.; Sugita, S.; Trondman, A.-K.; Leydet, M. (2018): Europe's lost forests: a pollen based synthesis for the last 11,000 years. Scientific Reports, 8, 716. DOI:10.1038/s41598-017-18646-7.

* * *



Obr. X.21 Iversenův cyklus (Ložek, 2007).



Obr. X.22 Paleogeografická situácia v okolí južného pólu od vrchnej kriedy do eocénu. Neprerušené spojenie medzi pevninami Južnej Ameriky, Antarktídy a Austrálie vytváralo cestu umožňujúcu vzájomnú výmenu bioty (Axelrod et al., 1991).

Pôvod a evolúcia trávnych ekosystémov

Trávne ekosystémy sa vyvíjali počas kenozoika (pred 66,4 miliónmi rokov až do recentu) v priebehu ochladenia a aridizácie globálnej klímy. Počas tohto obdobia sa kontinenty dostali do svojej dnešnej konfigurácie a geografickej polohy (Ford, 2009). Pôvod a evolúciu trávnych ekosystémov je možné zhrnúť do niekoľkých fáz: (1) vznik čeľade lipnicovité (trávy, Poaceae); (2) otvorenie pôvodne lesných spoločenstiev; (3) šírenie tráv s metabolizmom C₃; (4) vznik tráv s metabolizmom C₄ a (5) šírenie trávnych ekosystémov s dominanciou tráv C₄. Tieto prirodzené fázy vývoja trávnych spoločenstiev je možné doplniť ešte o ďalšiu, 6. fázu, v ktorej sa nachádzame v súčasnosti a ktorá zahŕňa človekom zámerný rozvoj poľnohospodárskych trávnych porastov (Jacobs et al., 1999).

Odhaduje sa, že trávy vznikli na konci kriedy alebo na začiatku kenozoika. Ich vznik môže byť vystopovaný na základe nálezov peľových zŕn vo fosílnom zázname. Najstaršie nálezy peľu tráv pochádzajú z paleocénu Južnej Ameriky a Afriky z obdobia pred 55 až 60 miliónmi rokov. Ešte staršie, z obdobia pred asi 70 miliónmi rokov (teda z konca kriedy), sú známe peľové zrná, ktorých príslušnosť k trávam nie je jednoznačná, ale mohli by patriť aspoň k ich priamym predchodcom (Jacobs et al., 1999).

Lipnicovité sú monofyletická čeľaď, ktorá sa delí na 12 podčeľadí a v súčasnosti zahŕňa viac ako 10 tisíc druhov. Jej zástupcovia sú rozšírení kozmopolitne; vyskytujú sa od polárneho kruhu po rovník, od hladiny mora po najvyššie nadmorské výšky (Bouchenak-Khelladi et al., 2010; Prasad et al., 2011).

Trávy majú pôvod vo východnej časti Gondwany (dnešná severovýchodná Austrália) (Bremer, 2002) a všetky dnes existujúce tribusy sa vyvinuli v priebehu spodného eocénu. Trávy sú primárne opeľované vetrom a sú schopné prežívať v sezónnom prostredí. Preto sa predpokladá, že pôvodne rástli na tienistých okrajoch lesov; táto vlastnosť sa dodnes zachovala u niektorých zástupcov (napr. bambusy podčeľade Bambusoideae). V takomto prostredí trávy pretrvávali mnoho miliónov rokov a príliš sa nediverzifikovali. Šírenie do nových biotopov a veľká diverzifikácia v strednom miocéne nastali vtedy, keď sa u tráv zvýšila odolnosť voči suchu a schopnosť rásť na otvorených stanovištiach (Jacobs et al., 1999; Kellogg, 2001). Trávy sú hemikryptofyty, vytvárajú polykormony a ich charakteristickým znakom je vmedzerené delivé pletivo (interkalárny meristém), ktoré tvorí vrstvy medzi trváciami pletivami v stonkách tesne nad kolienkami. Všetky tieto vlastnosti zvyšujú odolnosť tráv pri strate biomasy pri spásaní bylinožravcami alebo pri požiaroch.

Z hľadiska fixácie CO₂ boli trávy pôvodne rastlinami C₃¹, ktorých metabolizmus je účinný najmä v miernom a chladnom pásme. Pravdepodobne v súvislosti s poklesom množstva CO₂ v atmosfére sa v oligocéne približne pred 25 miliónmi rokov objavili trávy C₄, ktorých metabolizmus je účinnejší pri vyšších teplotách. Najstarší dôkaz C₄ metabolizmu u tráv je založený na izotopových pomeroch uhlíka ($\delta^{13}\text{C}$) v paleopôdach a zuboch fosílnych pasúcich sa cicavcov a spadá do obdobia pred približne 15 miliónmi rokov (Latorre et al., 1997). Najstarší fragment listu trávy s anatomicou stavbou potvrdzujúcou metabolizmus C₄ je datovaný do obdobia pred 12,5 miliónmi rokov (Nambudiri et al., 1978). Zo začiatku boli evolúcia a šírenie C₄ tráv pomalé, ale ich výrazné rozširovanie sa začalo pred približne 8 miliónmi rokov. V Severnej a Južnej Amerike, východnej Afrike a v Pakistane došlo k expanzii C₄ druhov tráv v období medzi 9 až 4 miliónmi rokov (Jacobs et al., 1999). Keďže rastliny C₄ sú pri nižšej koncentrácii CO₂ v atmosfére v konkurenčnej výhode oproti rastlinám C₃, predpokladalo sa, že pokles množstva CO₂ v neogéne podporoval šírenie tráv C₄ na úkor tráv C₃. Súčasná poznávanie ekologickej dynamiky vegetácie a požiarov na savanách podporuje hypotézu, že kľúčovú úlohu v expanzii tráv C₄ zohrali zmeny v množstve a rozložení zrážok počas vegetačného obdobia a oheň (Osborne, 2008; Cotton, 2016).

Vznik metabolizmu C₄ bol v evolúcii tráv kľúčový evolučný krok, ktorý sa odohral niekoľkokrát nezávisle (Guissani et al., 2001) a v súčasnosti je známych viac ako 5 000 druhov tráv C₄ (Sage, 2016). Fyziológia rastlín C₄ im v porovnaní s rastlinami C₃ poskytuje konkurenčnú výhodu ak je pomer atmosférického CO₂ k O₂ nízky. Rastliny C₄ sú schopné zvyšovať koncentráciu CO₂ v listoch a znižovať vodivosť prieduchov, čo vedie k lepšiemu hospodáreniu s vodou. Takéto prispôsobenia sú výhodné v horúcom prostredí s priamym slnečným ožiarením a vodným deficitom (Pagani et al., 1999; Kellogg,

¹ C₃ rastliny fixujú CO₂ v Calvinovom cykle, ktorého prvým stabilným produktom je 3-fosfoglycerát, teda molekula s tromi atómami uhlíka (preto označenie C₃). Výrazne odlišný spôsob fotosyntetickej redukcie CO₂ sa vyskytuje u rastlín C₄, kde ako prvý vzniká oxalacetát, teda štvoruhlíkatá zlúčenina. Príjem CO₂ a následné procesy sú u rastlín C₄ umiestnené v dvoch priestorovo oddelených a anatomicky rozlíšiteľných pletivách (Larcher, 1988; Procházka et al., 1998).

2001). Trávy C4 sú charakteristické pre sezónne, vyprahnuté a teplé prostredie a preto sú najbežnejšími druhmi na prériách Severnej Ameriky, rozľahlých savanách Afriky a llanos a cerrados Južnej Ameriky (Kellogg, 2001). C3 trávne porasty sa dnes vyskytujú vo vyšších zemepisných šírkach a väčších nadmorských výškach (Jacobs et al., 1999).

Evolúcia trávnych ekosystémov prebiehala zároveň s evolúciou byľinožravcov. Kopytníky sa pôvodne pásli na porastoch tráv C3, ale ako sa šírili a stávali sa hojnejšími trávy C4, vytlačali trávy C3. To viedlo k zmene potravinovej ponuky pre spásace. V Severnej Amerike sa s touto zmenou spája výrazný pokles diverzity koní z deviatich na tri rody. Jedným z vysvetlení tohto poklesu mohla byť redukcia lesnej vegetácie a zväčšovanie trávnych plôch bez stromov, čím došlo k obmedzeniu potravných zdrojov podporujúcich vysokú rozmanitosť kopytníkov. Zaujímavý je ale názor, že pokles diverzity mohla zapríčiniť práve zmena v zložení trávnych porastov z prevládajúcich C3 na prevažne C4 druhy, ktoré sú ťažšie stráviteľné a menej výživné (Cerling et al., 1998). Na druhej strane mohla byť horšia výživová hodnota tráv C4 v porovnaní s trávami C3 kompenzovaná komplexnými koevolučnými zmenami medzi byľinožravcami a ich prostredím. V Afrike došlo k zvýšeniu početnosti pasúcich sa turovitých (Bovidae) po tom, ako sa tu stali C4 trávy dominantné. Dnešné trávne ekosystémy Serengeti na severe Tanzánie, v ktorých dominujú trávy C4, podporujú najpočetnejšie a najviac diverzifikované spoločenstvo kopytníkov na Zemi. Hoci tu sú pasúce sa zvieratá citlivé na kvalitu potravy, rozdielny spôsob konzumácie a migrácia im umožňuje spolunažívanie v tomto ekosystéme (McNaughton et al., 1985).

Už dlho sa diskutuje o význame trávnych ekosystémov pre evolúciu človeka. Paleobotanické záznamy z Afriky naznačujú, že vývoj trávnych ekosystémov zohrával dôležitú úlohu v evolúcii bipédie, ktorá je charakteristická pre čelaď ľudí (Hominidae). Podľa tradičného názoru paleoantropológov, ktorý je označovaný ako „savanová hypotéza“², došlo vo vrchnom miocéne pred približne 6,5 miliónmi rokov k ústupu dažďových pralesov a k šíreniu suchej riedkej lesnej krajiny a trávnych ekosystémov z dôvodu nástupu suchšej a sezónnejšej klímy. S redukciou rozlohy pralesov narastalo súperenie sympatrických druhov nadčelade Hominoidea. Šimpanzy sa špecializovali na lesy a ich okraje, zatiaľ čo vznikajúci a morfológicky nediferencovaní hominidi prenikali na savanu a koncom miocénu sa na ňu úplne adaptovali. Viacero morfológických a etologických adaptácií fosílnych hominidov je interpretovaných ako prispôsobenia sa na takúto otvorenú krajinu (Thurzo, 1998; Roček, 2002). Diskusia stále nie je ukončená, pretože neexistujú žiadne presvedčivé dôkazy, ktoré by jednoznačne spájali pôvod hominidov s rozvojom trávnych ekosystémov.

Paleoekológia eurázijských stepí. Predkovia hlavných taxónov rastlín, ktoré sú dnes charakteristické pre stepi a otvorené suché lesy Starého sveta, sa po prvýkrát objavili na rozhraní kriedy a paleogénu. Na začiatku eocénu bola Zem takmer úplne zalesnená, s dominanciou vždyzelených mega- a mezofylných³ krytosemenných rastlín s niekoľkými nahosemennými druhmi v nízkych a stredných zemepisných šírkach. Koncom eocénu sa v arídnych podmienkach eurázijskej krajiny začala šíriť trávna vegetácia. Moderné vegetačné typy trávnych ekosystémov sú po prvýkrát zaznamenané z oligocénu. Dnešné eurázijské trávne ekosystémy sú zvyšky kedysi oveľa väčšej trávami porastenej oblasti spájajúcej západnú a strednú Európu s južnými a východnými eurázijskými oblasťami počas obdobia glaciálov. V postglaciálnom období sa klimatické podmienky stali priaznivými pre šírenie lesa a hranica medzi lesom a stepou sa posunula na sever. Izolované enklávy xerotermných trávnych ekosystémov sa zachovali ako relikty predtým rozšírenej stepi na suchých skalnatých, štrkovitých a piesčitých lokalitách, ktoré vznikli v periglaciálnych podmienkach a umožňovali prežitie stepnej vegetácie (Pott, 1995).

Z historického hľadiska je zaujímavé, že pôvodne rozľahlé a súvislé eurázijské stepi spájali rôzne kultúrne a jazykové skupiny ľudí na veľké vzdialenosti. Je to oblasť, kde sa pravdepodobne vyvinulo jazdectvo, či už na koňoch, somároch alebo ťavách a kde sa formovali najstarší predchodcovia kolesových vozov. Vďaka tomu boli čoskoro vybudované migračné trasy, umožňujúce po tisíce rokov opakované šírenie alebo nájazdy ľudí (Bredenkamp et al., 2002).

Veľké oblasti v strednej a západnej Európe dnes pokrývajú trávne ekosystémy, ktoré sú sekundárne. Sú to lúky a pasienky, ktoré sa vyvíjali počas tisícročného odlesňovania ako dôsledok šírenia neolitického poľnohospodárstva z oblasti mediteránu. Medzi klimatickými stepami strednej Ázie a týmito

² Keďže hypotéza kombinuje vplyv zmien klímy na začiatku kenozoika a konkurenciu medzi vtedy žijúcimi druhmi nadčelade Hominoidea na vznik ľudí, označuje sa tiež ako „ekologicko-konkurenčná“.

³ Mezo- a megafyl sú veľkostné kategórie plochy listov rastlín, ktoré zaviedol Webb (1959). Mezofyl má plochu 4 500–18 225 mm², megafyl 164 025 mm² (prevzaté z Ash et al., 1999).

sekundárnymi trávnymi ekosystémami je zjavná floristická podobnosť na genetickej i druhovej úrovni. Na druhej strane sú tu však výrazne odlišné klimatické podmienky, ktoré sú pre rast lesa priaznivé. Stredná Európa by preto bola takmer úplne zalesnená, pokiaľ by človek svojou činnosťou nevytváral mozaiku obrábanej pôdy, lúk a pasienkov a po celé stáročia nepretržite neobmedzoval obnovu lesa. Bez ľudskej činnosti by bez stromov boli iba suché slané močiare, pobrežné duny, strmé skaly a hromady skál, lavínové dráhy a oblasti nad hornou hranicou lesa a príliš mokré rašeliniská alebo miesta extrémne chudobné na živiny. Keďže všetky lúky a pasienky boli vytvorené umelo a udržiavané sú pasením a kosením, ich ochrana sa stala problémom. Ak sa ukončí pasenie, začne sa sekundárna sukcesia, dreviny sa okamžite začínajú šíriť a tieto miesta sa pomerne rýchlo opäť zalesnia. Len v prípade veľmi plytkých pôd na skalách nemôžu nastúpiť stromy. Predtým, ako začal človek ovplyvňovať vegetáciu Európy, boli mezofilné a xerofilné vresoviská a svahy s ostrevkou karpatskou (*Sesleria caerulea*) poslednými útočiskami svetlomilných stepných rastlín, ktoré boli veľmi rozšírené bezprostredne po ústupe ľadovca, až kým ich nezatlačil nastupujúci les. Od neskorej doby kamennej opäť výrazne zväčšili svoje rozšírenie. Sekundárne suché trávne porasty, ktoré vznikli z bývalých lesných porastov, vyklčovanej alebo obrábanej pôdy, sa líšia od primárnych porastov druhovým zložením. Časom tieto rozdiely postupne miznú. Mnoho rastlín suchých trávnych ekosystémov sa môže prekvapivo rýchlo šíriť do nových otvorených miest, ako sú skalné sutiny, zárezy ciest, spáleniská a úhory ((Ellenberg, 1988; Pott, 1995; Breidenkamp et al., 2002; Hejman et al., 2013).

Paleoekológia prérií. Prérie sú veľmi podobné eurázijským stepiam v tom, že predstavujú trávne ekosystémy mierneho pásma a pravdepodobne majú prirodzený pôvod, podmienený klimaticky. V období neskorého mezozoika, v čase, keď náhle vznikli krytosemenné rastliny, došlo k rozdeleniu Severnej Ameriky na východnú časť (Appalachia) a západnú časť (Laramidia) vznikom Severoamerického vnútrozemského mora (nazývané aj Kriedové more alebo Niobrarské more). Tiahlo sa od Mexického zálivu na juhu, cez dnešné štáty USA a Kanadu a stretávalo sa so Severným ľadovým oceánom na severe. Tým bola Severná Amerika rozdelená na dve časti s paralelným vývojom, následkom ktorého je, že východná a západná časť USA majú spoločné všetky hlavné rody krytosemenných rastlín, ale takmer žiadne spoločné druhy. Temperátne a tropické mezofilné lesy, ktoré sa vyskytovali v týchto oblastiach počas paleocénu a eocénu, boli nahradené vegetáciou s dominanciou tráv odolných voči suchu. Toto nahradenie je vysvetľované rýchlym a výrazným globálnym ochladením a vyzdvihnutím Skalistých hôr v oligocéne, čo vytvorilo zrážkový tieň v oblasti krátkosteblových prérií. Dnešné severoamerické trávne ekosystémy majú len málo endemitov, čo poukazuje na to, že sú pomerne mladé; Veľké prérie (Great Plains) sa vyvíjajú od posledného glaciálneho maxima. Pred nástupom ľadových dôb bola táto oblasť pravdepodobne pokrytá smrekovými lesmi, i keď najmä v pliocéne bola Severná Amerika suchšia, takže v centrálnych častiach kontinentu, východne od Skalistých hôr, sa mohli trávne ekosystémy vyskytovať už pred pleistocénom. Po ústupe lesov malo na oblasť krátkosteblovej stepi značný vplyv striedanie kontinentálnych zaľadnení prerušované teplejšími medziľadovými obdobiami. Krátkosteblová step nebola nikdy priamo zaľadnená, k utváraniu krajiny významne prispelo alúvium z topiacich sa ľadovcov (Breidenkamp et al., 2002).

Smerom z východu na západ, ako sa znižuje úhrn zrážok a zvyšuje aridita, prechádzajú krátkosteblové prérie, cez zmiešané, až ku vysokosteblovým. Aj keď pôvod vysokosteblových prérií siaha až do stredného kenozoika, moderná vysokosteblová préria nie je staršia ako 11 000 rokov. Nálezy peľu stromov zo staršieho obdobia naznačujú predchádzajúcu existenciu lesov. Vysokosteblové prérie na severe sa vyvinuli na území, ktoré pokrýval ľadovec, na juhu sa vytvorili na starobyklých krajinných sedimentárnych formáciách. Zvyšovanie teploty a aridizácia viedli k šíreniu prérie na východ, na severe rýchlo nahrádzali ustupujúce smrekové lesy. K obnove lesa došlo pred 5 000 rokmi v dôsledku zvýšenia vlhkosti. Dôležitú úlohu pri zabránení invázie lesov do prérie, najmä vo vlhkejších východných častiach, mohol zohrať oheň, aj keď sa objavili názory, že vysokosteblové prérie boli stabilné bez ohľadu na to, či k požiarom dochádzalo alebo nie (Breidenkamp et al., 2002).

Paleoekológia juhoafrických trávnych ekosystémov. V období kriedy sa Afrika izolovala od zvyšku Gondwany. Globálne podnebie bolo pomerne teplé, krytosemenné rastliny boli celosvetovo rozšírené a značne diverzifikované. Počas vrchnej kriedy a v paleocéne Afriku pokrývali tropické dažďové lesy (Axelrod et Raven, 1978). V spodnom eocéne sa na suchých miestach medzi suchými lesmi a krovinami objavili trávy a šírili sa do nových suchých oblastí. Zaľadnenie Antarktídy vo vrchnom oligocéne a vznik chladného Benguelského prúdu, ktorý prináša chladnú vodu k západnému pobrežiu Afriky, viedlo

k zvýšeniu aridity nad dovtedy vlhkým západoafrickým pobrežím. V rovnakom období, v ktorom sa objavili trávy, objavili sa aj bylinožravé cicavce. Koevolúcia tráv s pasúcimi sa cicavcami a explozívna radiácia párnokopytníkov a na nich závislých mäsožravcov prebieha od miocénu. V tomto období sa vo vnútrozemí Afriky objavili aj zástupcovia hominidov.

Narastajúce sucho bolo podporované ďalšími zmenami v paleogeografii a topografii, čo v južnej Afrike počas neogénu a kvartéru spôsobilo výrazné klimatické zmeny podporujúce šírenie savanovej vegetácie odolnej voči suchu. Šírenie sezónnej suchej klímy vo vrchnom pliocéne a v pleistocéne zatlačilo horské dažďové lesy do chránených roklín s dostatočnou vlhkosťou, čo spôsobilo fragmentáciu lesa. V priebehu kvartéru dochádzalo k výrazným zmenám v zložení vegetácie a veľkým posunom v zložení biómov a ich hraníc, pravdepodobne v súvislosti s kolísaním teplôt, množstva zrážok a sezónnym rozložením vlhkosti. Počas vlhkejších pleistocénnych interglaciálov les opätovne expandoval a zatlačil skleromorfnú vegetáciu. Počas posledného glaciálneho maxima sa šírili spoločenstvá s vresovcovými kríkmi indikujúce trávne vresoviská bez stromov.

Pampy Južnej Ameriky. V súčasnosti neexistuje presná analógia trávnych ekosystémov Južnej Ameriky, ktoré sa vytvorili v období prechodu z neskorého glaciálu do holocénu. Prieto (2000) sa domnieva, že neskoroglaciálna vegetácia pámp pozostávala najmä z piesočnej (psammofytnej) stepi rozprestierajúcej sa na veľkých plochách centrálnej a juhozápadnej oblasti Južnej Ameriky, ktorá sa na juhozápade spája s kríčkovitou stepou, poukazujúc na mierne vlhké až polosuché podmienky. Nahradenie suchej stepi humídnymi trávnyimi ekosystémami a rýchla evolúcia prostredia s vodnými nádržkami počas skorého holocénu dokladuje posun smerom k vlhkejším klimatickým podmienkam. Paleopalynologický záznam prechodu z neskorého glaciálu do holocénu poukazuje na opakované a rýchle zmeny. Zdá sa, že na neskoroglaciálnych pampách sa mohlo vyskytovať veľa taxónov, ktoré v modernej vegetácii predstavujú druhy rastúce v človekom narušaných biotopoch (ruderalne druhy). Ich hojný výskyt naznačuje, že prostredie bolo často vystavené prírodným disturbanciam, akými boli rýchle a opakujúce sa záplavy depresii pozdĺž údolných nív ako následok nezvyčajne intenzívnych zrážok.

Austrália. Na konci kriedy sa Austrália izolovala od zvyšku Gondwany, takže vegetácia prešla dlhým obdobím izolácie. Trávne ekosystémy sa vyvinuli v oligocéne v dôsledku zvýšenia aridity a poklesu teploty. V priebehu kvartéru bol ďalší vývoj trávnych ekosystémov Austrálie ovplyvňovaný konzumáciou vačkovcami, zvýšeným množstvom prirodzených požiarov a využívaním ohňa pravekými ľuďmi. Najrozsiahlejšími sa stali xerofytne trávne ekosystémy s dominantným rodom trávy *Triodia*. Veľa trávnych ekosystémov predstavuje disklimax⁴, kedy pod vplyvom zvýšeného vypaľovania a pasenia domácimi zvieratami, došlo k nahradeniu pôvodných dominantných rastlín rodom *Triodia*. Tieto trávne ekosystémy sa preto môžu považovať za sekundárne a možný by bol ich návrat ku klimaxu (Moore, 1970; Bredenkamp et al., 2002).

Nový Zéland. Aj keď temperátne až subtropické lesy pokrývali oblasť počas celého kenozoika, trávy sa objavili v eocéne. Orogénne procesy a klimatické zhoršenie v pliocéne viedlo k vývinu trávnych ekosystémov s vyvrcholením v pleistocénnych ľadových dobách. Oheň a pasenie podporovali šírenie týchto spoločenstiev do oblastí predtým porastenými lesmi, v ktorých dominoval pabuk (*Nothofagus*) (Bredenkamp et al., 2002).

Oceánia. V Oceánii je pôvod trávnych ekosystémov neistý, z dôvodu veľmi dlhého historického využívania tejto oblasti ľuďmi. Vývoj trávnych ekosystémov ovplyvnili klimatické zmeny, najmä zaľadnenia a k ich šíreniu prispel oheň a človek (Gillison, 1993).

Subarktické ostrovy. Sú zvyčajne kenozoického sopečného pôvodu. Boli ovplyvnené zaľadnením a mnohé sú zaľadnené dodnes. Podnebie majú konštantné už približne 10 000 rokov a floristické zloženie ostalo od posledného zaľadnenia viac-menej nezmenené. Trávne porasty sú ovplyvňované chladným morským podnebí, stálymi silnými vetrami a dopĺňaním živín morskými vtákmi a cicavcami (Bredenkamp et al., 2002).

Literatúra

⁴ Ako disklimax sa označujú stabilné spoločenstvá (okrem edafického a klimatického klimaxu), ktoré sú udržiavané človekom (napríklad kosením) alebo hospodárskymi zvieratami (napríklad pasením).

- ASH, A.; ELLIS, B.; HICKEY, L. J.; JOHNSON, K.; WILF, P.; WING, S. (1999): Manual of Leaf Architecture - morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms by Leaf Architecture Working Group. Smithsonian Institution, Washington, DC, 65 pp.
- AXELROD, D. I.; RAVEN, P. H. (1978): Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa. In: WERGER, M. W. A. (ed.): Biogeography and ecology of southern Africa. W. Junk, The Hague.
- BOUCHENAK-KHELLADI, Y.; VERBOOM, G. A.; SAVOLAINEN, V.; HODKINSON, T. R. (2010): Biogeography of the grasses (Poaceae): a phylogenetic approach to reveal evolutionary history in geographical space and geological time. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 162, pp. 543–557.
- BREDENKAMP, G. J.; SPADA, F.; KAZMIERCZAK, E. (2002): On the origin of northern and southern hemisphere grassland. *Plant Ecology*, 163, pp. 209–229.
- BREMER, K. G. (2002): Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales). *Evolution*, 56 (7), pp. 1374–1387.
- CERLING, T. E.; HARRIS, J. M.; MACFADDEN, B. J. (1998): Carbon isotopes, diets of North American equids, and the evolution of North American C₄ grasslands. Pp. 363–379 In: GRIFFITHS, H. (ed.): Stable Isotopes. BIOS Scientific Publ., Oxford.
- COTTON, J. M.; CERLING, T. E.; HOPPE, K. A.; MOSIER, T. M.; STILL, CH. J. (2016): Climate, CO₂, and the history of North American grasses since the Last Glacial Maximum. *Sci. Adv.*, 2: e1501346.
- ELENBERG, H. (1988): Vegetation ecology of Central Europe. 4th ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- FORD, P. L. (2009): Grassland and Savannas, pp. 252–275. In: ČÍLEK, V. (ed.): Earth system: History and natural variability – Vol. 3. EOLSS Publications, 356 pp.
- GILLISON, A. N. (1993): Grasslands of Oceania. In: COUPLAND, R. T. (ed.): Natural Grasslands, Eastern Hemisphere and resume. Ecosystems of the World 8B. Elsevier, Amsterdam.
- GIUSSANI, L. M.; COTA-SÁNCHEZ, J. H.; ZULOAGA, F. O.; KELLOGG, E. A. (2001): A molecular phylogeny of the grass subfamily Panicoideae (Poaceae) shows multiple origins of C₄ photosynthesis. *American Journal of Botany*, 88 (11), pp. 1993–2012.
- HEJCMAN, M.; HEJCMANOVÁ, P.; PAVLŮ, V.; BENEŠ, J. (2013): Origin and history of grassland in Central Europe – a review. *Grass and Forage Science*, doi: 10.1111/gfs.12066
- JACOBS, B. F.; KINGSTONE, J. D.; JACOBS, L. L. (1999): The origin of grass-dominated ecosystems. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86 (2), pp. 590–643.
- KELLOGG, E. A. (2001): Evolutionary history of the grasses. *Plant Physiology*, 125, pp. 1198–1205.
- LARCHER, W. (1988): Fyziologická ekologie rostlin. Academia, Praha, 368 pp.
- LATORRE, C.; QUADE, J.; MCINTOSH, W. C. (1997): The expansion of C₄ grasses and global change in the late Miocene: Stable isotope evidence from the Americas. *Earth and Planetary Science Letters*, 146, pp. 83–96.
- MCNAUGHTON, S. J.; TARRANTS, J. L.; MCNAUGHTON, M. M.; DAVIS, R. D. (1985): Silica as a defense against herbivory and a growth promotor in african grasses. *Ecology*, 66 (2), pp. 528–535.
- MOORE, R. M. (1970): Australian grassland. ANU Press, Canberra, 456 pp.
- NAMBUDIRI, E. M. V.; TIDWELL, W. D.; SMITH, B. N.; HEBBERT, N. P. (1978): A C₄ plant from the Pliocene. *Nature*, 276, pp. 816–817.
- OSBORNE, C. P. (2008): Atmosphere, ecology and evolution: what drove the Miocene expansion of C₄ grasslands? *Journal of Ecology*, 96, pp. 35–45.
- PAGANI, M.; FREEMAN, K. H.; ARTHUR, M. A. (1999): Late Miocene atmospheric CO₂ concentrations and the expansion of C₄ grasses. *Science*, 285, pp. 876–879.
- POTT, R. (1995): The origin of grassland plant species and grassland communities in Central Europe. *Fitosociologia*, 29, pp. 7–32.
- PRASAD, V.; STRÖMBERG, C. A. E.; LEACHÉ, A. D.; SAMANT, B.; PATNAIK, R.; TANG, L.; MOHABEY, D. M.; GE, S.; SAHNI, A. (2011): Late Cretaceous origin of the rice tribe provides evidence for early diversification in Poaceae. *Nature communications* 2: 480, DOI: 10.1038/ncomms1482.
- PRIETO, A. R. (2000): Vegetational history of the Late glacial–Holocene transition in the grasslands of eastern Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 157, pp. 167–188.
- PROCHÁZKA, S.; MACHÁČKOVÁ, I.; KREKULE, J.; ŠEBÁNEK, J. a kol. (1998): Fyziologie rostlin. Academia, Praha, 486 pp.
- ROČEK, Z. (2002): Historie obratlovců. Academia, Praha, 512 pp.
- SAGE, R. F. (2016): A portrait of the C₄ photosynthetic family on the 50th anniversary of its discovery: species number, evolutionary lineages, and Hall of Fame. *Journal of Experimental Botany*, 67 (14), pp. 4039–4056.
- THURZO, M. (1998): Evolúcia človeka. Univerzita Komenského v Bratislave, Bratislava, 108 pp.
- WEBB, L. J. (1959): A Physiognomic Classification of Australian Rain Forests. *Journal of Ecology*, 47 (3), pp. 551–570.

* * *

Pôvod a evolúcia púští a polopúští

Púšte sú veľmi starým biómom. Napríklad v perme existoval obrovský superkontinent Pangea. Medzi vodami na západnom a východnom okraji Pangey bol výrazný teplotný rozdiel, čo ovplyvňovalo atmosférickú cirkuláciu nad kontinentom. Prúdenie na oboch pologuliach muselo smerovať trvalo z chladnejšieho oceánskeho brehu na teplejší, teda od západu na východ. Pri ceste nad pevninou sa vzduch ohrieval a to spôsobovalo nedostatok oblačnosti a výrazné obmedzenie zrážok. V rozsiahlych oblastiach severnej pologule tak došlo k rozsiahlej aridizácii pevniny. Počas triasu bola Pangea celistvá a podobne ako v perme, aj v triase prevládala suchá kontinentálna klíma, pričom najväčšia aridizácia spadá do stredného triasu. Na Pangey celý priestor medzi obratníkmi pokrývala arídna zóna, ktorá na juhu siahala až k polárnemu kruhu (Houša, 1992).

V púštnej vegetácii je zastúpených veľa sukulentov, ktoré sú pravidelne vystavované vysokým denným teplotám a nízkej relatívnej vlhkosti a bežným spôsobom fixácie CO₂ je metabolizmus CAM. Presný pôvod prvých CAM rastlín zatiaľ nie je známy, pretože chýbajú fosílné doklady (Ehleringer et Monson, 1993), ale jedná sa o starobylú metabolickú dráhu, ktorá sa pravdepodobne vyskytovala už v paleozoiku u vodných druhov rastúcich v plytkovodných močiaroch. Primárnym faktorom, ktorý ovplyvňuje súčasné geografické rozšírenie CAM rastlín je sucho, ale je možné, že ich vznik a prírodný výber mohli súvisieť aj so zníženým obsahom CO₂ v suchozemskom alebo vodnom prostredí. Aj keď množstvo CO₂ v atmosfére určite ovplyvňovalo vývoj mechanizmov fixácie uhlíka u suchozemských rastlín, je možné predpokladať, že minulé atmosférické zmeny nezohrávali takú dôležitú selektívnu úlohu u druhov rastúcich vo vodnom prostredí. Naopak, terestrické CAM rastliny sú selektne zvýhodnené pri extrémnom vodnom deficite, preto vysoké množstvo CO₂ v atmosfére počas mezozoika bezpochyby zvýhodňovalo CAM rastliny v suchej druhohornej krajine. Zníženia CO₂ v neskorom terciéry a v kvartéry, spolu so zvyšujúcou sa sezónnosťou, boli pravdepodobne obdobiami výraznej druchovej radiácie a ekologickej expanzie CAM rastlín (Keeley et Rundel, 2003; Hultine, 2019).

Evolúciu dnešných moderných púští výrazne ovplyvnilo striedanie chladných ľadových (glaciálnych) a teplých medziľadových (interglaciálnych) období počas posledných 2 miliónov rokov. Počas ľadových dôb pokrývali kontinentálne ľadovce rozsiahle oblasti vo vysokých zemepisných šírkach a spoločnosťami mierneho pásma sa posunuli južnejšie. Tieto migrácie spoločností boli nápadnejšie v Eurázii a Severnej Amerike, pretože na severnej pologuli sa nachádza väčší podiel súše ako na južnej (Ezcurra et al., 2006).

Počas posledného glaciálneho maxima (pred 25 000 až 17 000 rokmi) viedla prítomnosť rozsiahlych kontinentálnych ľadovcov a nižšia koncentrácia CO₂ v atmosfére k ochladeniu klímy a zníženiu intenzity letného monzúnu. To sa prejavilo zmenšením plochy lesných ekosystémov; tropický pás sa zúžil, púšte sa posunuli smerom k rovníku a v stredných zemepisných šírkach ich nahradili trávne ekosystémy, semiaridne kroviny, otvorené lesy alebo chladné stepi. Okraje svetových púští vo vyšších zemepisných šírkach boli chladnejšie a vlhkejšie ako dnes, ich tropické okraje boli suchšie. Počas tohto obdobia sa vyvinuli veľké duny v oblasti južnej Sahary a Sahelu a v indickej púšti Thar. Naopak, mediteránne pobrežie Alžírsko a Maroko sa stalo vlhkejším a chladnejším. Podobne bola dnešná juhoamerická púšť Chihuahua pokrytá lesmi s píniovými borovicami, borievkami a dubmi, zatiaľ čo sa tropické suché lesy v strednom Mexiku stali ešte suchšími a vyvinula sa v nich bohatá flóra kaktusov, ktorá túto oblasť charakterizuje aj dnes. Predkovia modernej púštnej bioty nachádzali v tomto období útočiská (refúgiá) na miestach, ktoré sú dnes suchými tropickými habitatmi; boli to najmä veľmi suché tropické savany alebo oblasti v zrážkovom tieni (Ezcurra et al., 2006).

Posledná doba ľadová skončila pred približne 15 000 rokmi (Denton et al., 2010). Po ústupe ľadovcov nastalo teplé obdobie skorého a stredného holocénu (pred približne 8 000–5 000 rokmi). Intenzita monzúnov sa zvýšila v celej subtropickej oblasti, kde bolo teraz oveľa vlhkejšie. Tropické lesy a suchá lesná krajina okolo rovníka expandovala severným a južným smerom a púšte sa presúvali do stredných zemepisných šírok. Čadské jazero vytvorilo vnútrozemské more a malo väčšiu rozlohu ako má dnes Kaspické more (Ezcurra et al., 2006).

Niekedy v období medzi 6 000 až 5 000 rokmi pred dneškom sa klíma stala opäť suchšia. Mezofytá vegetácia rýchlo mizla, úroveň vodnej hladiny dramaticky klesla a kultúry usadené na brehoch jazier boli nahradené kultúrami kočovných pastierov. V Liwe, dnes najväčšej oáze Spojených Saudských Emirátov, dochádzalo k ukladaniu piesku a tvorbe obrovských dún s výškou presahujúcou až 160 m. Do severoamerických púští Mohave, Chihuahua a Sonora migrovali z juhu rastliny ako agáve, kaktusy,

Fouquieria (Fouquieriaceae) a Creotosov ker (*Larrea tridentata*, Zygophyllaceae), ktoré sú charakteristické pre túto oblasť dodnes (Ezcurra et al., 2006).

Najstaršou púšťou na svete je Atacama, v ktorej panujú semiarídne až arídne klimatické podmienky od vrchnej jury, teda už 150 miliónov rokov (Hartley et al., 2005). Veľmi starou je aj púšť Namib, ktorá je vyprahnutá najmenej 55 miliónov rokov (Barnard, 1998), ale niektoré údaje naznačujú, že už počas posledných 80 miliónov rokov sa v tejto púšti nevyskytli vlhkejšie podmienky ako semiarídne (Ward et al., 1983).

V súčasnosti najväčšou ázijskou púšťou je chladná púšť Gobi. V druhohorách vyzerala úplne inak ako dnes a obývalo ju diverzifikované spoločenstvo dinosaurov a iných plazov. Vo vrchnej jure a spodnej kriede sa tu nachádzali rieky a veľké jazerá. V období vrchnej kriedy sa krajina postupne menila na polosuché aluviálne nivy so sezónnymi jazerami a s oblasťami dún s efemérnymi riekami a malými vodnými telesami. Na konci kriedy sa vlhkosť zvýšila a vznikali meandrujúce vodné toky (Jerzykiewicz et Russell, 1991). Pre vznik modernej púšte Gobi boli nutné tieto podmienky: 1) suchá klíma, 2) základné krajinné formy a 3) vysoká produkcia sedimentov. Suchá klíma v strednej a v častiach východnej Ázie sa pravdepodobne vytvorila na začiatku kenozoika, pred približne 50 miliónmi rokov. V eocéne sa Indická kontinentálna doska zrazila s juhovýchodnou Áziou. Tím došlo k uzatvoreniu a úplnému ústupu oceána Paratethys zo strednej Ázie, k vyvrásneniu Himalájí a Tibetskej náhornej plošiny. Tieto topografické zmeny viedli k zablokovaniu prísunu vlhkého vzduchu z Indického oceána a zvýšeniu aridizácie ázijského vnútrozemia. Postupné globálne ochladzovanie od začiatku oligocénu a najmä od vrchného miocénu oslabilo ázijské monzúnové prúdenie, posilnilo západné prúdenie a zvýšilo fyzikálne zvetrávanie v horských oblastiach, čo ďalej podporovalo aridizáciu vnútrozemia Ázie a produkciu sedimentov. Tieto procesy nakoniec vyústili do vzniku modernej púšte Gobi vo vrchnom pliocéne, pred približne 2,6 miliónmi rokov (Lu et al., 2019; obr. X.23).

Nie všetky dnešné púšte sú také staré a dlhodobo vyprahnuté. Nehostinná a hyperarídna Sahara v severnej Afrike je v súčasnosti najväčšia horúca púšť na Zemi. Ale nebolo to vždy tak. Zmeny v parametroch obežnej dráhy Zeme a jej albedo ovplyvňovali množstvo slnečného žiarenia dopadajúceho na severnú pologuľu počas letného obdobia a monzúnové prúdenie (Street-Perrott et al., 1990), čo malo dopad na hydroklimatický režim v severnej Afrike minimálne od vrchného miocénu. Severoafrický hydroklimatický režim je charakteristický striedaním dlhodobých období sucha a vlhka. Periodicky sa opakujúce „Africké vlhké obdobia“ („The African Humid Periods“) s početnými zrážkami sa vyskytovali v časoch zvýšenej intenzity západoafrického monzúnu vyvolanej vyšším množstvom dopadajúceho slnečného žiarenia na severnú pologuľu v letnom období. To viedlo k šíreniu trávnych ekosystémov a krovín do oblastí, v ktorých sa v súčasnosti nachádza púšť, čím vznikala „Zelená Sahara“ („Green Sahara“ alebo „Green Sahara periods“) (tab. X.1 a obr. X.24). Za posledných 8 miliónov rokov bolo takýchto období Zelené Sahary viac ako 230. Obdobia Zelené Sahary mali dôležitý dopad na evolúciu a migráciu prvých ľudí. Počas nich mohli byť množstvá zrážok postačujúce na vytvorenie kontinuálnych „savanových koridorov“ naprieč dnešnými hyperarídnymi oblasťami Sahary. Nimi viedli migračné trasy archaických a anatomicky moderných ľudí z Afriky von (Kuper et Kröpelin, 2006; Castañeda et al., 2009; Larrasoña et al., 2013; Svoboda, 2014; Pausata et al., 2020).

Posledné Africké vlhké obdobie prebehlo v spodnom a strednom holocéne medzi 11 000 až 5 000 rokmi pred dneškom (Claussen et Gayler, 1997). Množstvo zrážok, hranica severného rozšírenia západoafrického monzúnu a rýchlosť nástupu a ukončenia tohto najmladšieho vlhkého obdobia sú stále predmetom diskusií. Rôzne paleoklimatické archívy z tohto obdobia poskytujú široký rozsah rekonštruovaného množstva monzúnových zrážok z oblastí, kde je dnes zrážkový úhrn 100–150 mm za rok. Na jednej strane peľové analýzy ukazujú, že v uvedenom období neboli ročné zrážky vyššie o viac ako 400 až 500 mm v porovnaní so súčasnosťou. Tropická vegetácia sa posunula o 6–9° severnejšie v porovnaní s dneškom. Trávne ekosystémy dominovali okolo 25° až 28° severnej zemepisnej šírky, medzi 20° až 25° severnej zemepisnej šírky sa vyskytovali trávne porasty spolu s porastami krovín a severná hranica tropického dažďového lesa sa pravdepodobne nachádzala medzi 15° až 20° severnej zemepisnej šírky. Paleojazerá sa rozšírili prinajmenšom po 28° severnej zemepisnej šírky a výdatnejšie zrážky (okolo 200–250 mm za rok) mohli zasahovať až nad severnú časť dnešnej Sahary, po približne 30° severnej zemepisnej šírky. Na druhej strane iné paleoklimatické rekonštrukcie uvádzajú, že zrážky počas posledného Afrického vlhkého obdobia mohli byť o 700 až > 1 500 mm za rok vyššie ako dnes. To je však nepravdepodobné. Takéto výrazné rozdiely v odhadoch môžu byť vysvetlené veľkou priestorovou heterogenitou africkej krajiny, ktorá

vytvára množstvo mikroklim. Ale v každom prípade je jasné, že v minulosti bola Sahara oveľa „zelenšia“, ako je tomu dnes, pretože dlhodobo pretrvávajúce jazerá sa vyskytovali aj v oblastiach, ktoré sú dnes horúce, suché a bez povrchovej vody (Pausata et al., 2020).

Už Alexander von Humboldt sa v 19. storočí zamýšľal nad tým, ako dlho trval prechod do a z holocénneho Afrického vlhkého obdobia. Usudzoval, že tento prechod musel byť rýchly, pretože si nevedel predstaviť zmenu rozsiahlych afrických pláni na „piesočné more“ bez nejakej významnej prírodnej udalosti. Dnešné detailné poznatky o dynamike posledného Afrického vlhkého obdobia potvrdzujú, že jeho začiatok a koniec boli z geologického hľadiska náhlymi udalosťami, ktoré sa odohrávali v časovom horizonte storočí. Tieto náhle prechody sa však nepozorovali všade a neboli synchronne naprieč celým kontinentom. To naznačuje, že na lokálnej úrovni boli zmeny zrážok v minulosti náhle, ale na regionálnej úrovni neboli časovo zosúladené. Tieto rozdiely mohli opäť súvisieť s vysokou heterogenitou africkej krajiny (Pausata et al., 2020).

Otázne je, či aj dopady ľudských aktivít na ekosystémy na lokálnej a regionálnej úrovni prispeli k ukončeniu posledného Afrického vlhkého obdobia. Mohli by sme predpokladať, že nadmerné spásanie rastlín domácim dobytkom redukovalo vegetačnú pokrývku a že rýchly populačný rast mohli počas poslednej fázy najmladšieho Afrického vlhkého obdobia viesť k aridizácii a nakoniec vyústiť do dezertifikácie severnej Afriky (e. g. Jaouadi et al., 2016). Avšak odlišenie, do akej miery išlo skutočne o dopad poľnohospodárskych aktivít a do akej miery sa jednalo o prirodzené geologické procesy, je problematické (Horowitz, 1992). Niektoré modely naopak ukazujú, že pastva mohla mať pozitívny vplyv na lokálnu ekologickú diverzitu, čím sa ekologický kolaps, teda ukončenie holocénneho Afrického vlhkého obdobia, oddialilo (Brierley et al., 2018). Vplyv pasenia na lokálnu a regionálnu vegetáciu je potrebné hodnotiť opatrne, pretože závisí od viacerých faktorov (reziliencia ekosystému, intenzita pasenia, sezónna premenlivosť zrážok a pod.) a nie je možné ho zovšeobecniť na veľké geografické oblasti. Na jednej strane by selektívne sa pasúce bylinožravce mohli podporiť zvýšenie diverzity rastlín a zlepšiť funkčnosť ekosystému podporením zníženej konkurencieschopnosti medzi druhmi. Na druhej strane sa v prípade nadmerného pasenia očakáva zníženie druchovej diverzity v dôsledku odstránenia vegetačnej pokrývky a narušenia štruktúry spoločenstiev. Ešte stále obmedzené poznatky o ekologickej odolnosti, ľudskej populácii (e. g. Manning et Timpson, 2014) a poľnohospodárskych postupoch v období stredného holocénu a teda o vplyvoch na lokálne a regionálne ekologické procesy, sťažujú vyslovenie definitívneho záveru o úlohe ľudí – ak vôbec nejakú zohrali – pri ukončení posledného Afrického vlhkého obdobia (Pausata et al., 2020).

Tab. X.1 Index aridity, albedo a index listovej plochy dnešných ekosystémov v Saharsko-Arabskej oblasti a porovnanie ich rozlohy v období posledného glaciálneho maxima a holocénneho optima (upravené podľa Lioubimtseva, 2004).

Ekosystém	Index aridity*	Albedo (%)	Index listovej plochy**	Rozloha (km ² × 10 ⁶)	
				Posledné glaciálne maximum	Holocénne optimum
Hyperaridne tropické púšte	< 0,05	40–90	0–0,25	0,74	–
Aridne tropické púšte	0,05–0,2	30–70	0,01–1	9,97	2,1
Polopúšte a stepi	0,2–0,5	10–80	0,25–4,0	1,07	1,1
Savana	0,2–1,0	17–50	0,6–0,4	1,14	6,9–8,0
Polopúšťová mediteránna lesná krajina	0,5–1,0	14–20	1,0–4,0	1,05	0,76

* Index aridity (AI, Aridity index) je číselný ukazovateľ stupňa suchosti (aridity) na danej lokalite. Umožňuje vymedziť oblasti s nedostatkom vody, ktorá je hlavným limitujúcim faktorom biologických procesov. Tu je vyjadrený ako pomer medzi priemerným množstvom ročných zrážok *P* a priemernou ročnou potenciálnou evapotranspiráciou *PET* (AI = *P*/*PET*).

** Index listovej plochy (LAI, Leaf area index) udáva pomer plochy listov na jednotku plochy pôdneho povrchu (LAI = plocha listov / plocha pôdneho povrchu, m² / m²).

Keď pred 20 000 až 15 000 rokmi kontinentálny ľadovec ustupoval, mnohé druhy flóry a fauny mierneho pásma migrovali do vyšších zemepisných šírok a púštne biómy expandovali v stredných zemepisných šírkach do dnešnej podoby. Biota mierneho pásma sa zachovala v drsnom a chladnom prostredí vysokých púštnych pohorí, ktoré sa týčia nad púštnymi rovinami. Vládnu tu podmienky podobné

podmienkam panujúcim počas doby ľadovej na nížinách. Preto tu po oteplení táto biota našla útočisko a keďže sa už niekoľko tisícročí vyvíja v izolácii (vysoké pohoria sú „ostrov“ vysokých nadmorských výšok v „mori“ nížin), nájdeme v nej veľa endemických druhov. Sú to spoločenstvá veľmi cenné z pohľadu biologickej ochrany (Migliore et al., 2013; Ezcurra et al., 2020; Vanderplank et Ezcurra, 2020).

Saharsko-Arabské púšte. Z oblasti dnešných Saharsko-Arabských púští je k dispozícii pomerne veľa údajov o paleoenvironmentálnych zmenách, ktoré prebehli počas neskorého pleistocénu a holocénu. Ako bolo uvedené už vyššie, vývoj prostredia tu bol veľmi komplikovaný: vlhké periódy boli prerušované početnými suchými fázami trvajúcimi stovky rokov.

Počas posledného glaciálneho maxima, pred približne 21 000 rokmi, sa v Afrike a na Arabskom polostrove nachádzala 100-mm **izohyeta** na 13–14° severnej zemepisnej šírky, teda južnejšie v porovnaní s dnešnou pozíciou na 17–18° severnej zemepisnej šírky. **Oblasť savany na južnom okraji Sahary sa redukovala približne na $3,3 \times 10^6$ km² (Lioubimtseva, 2004).**

V skorom až strednom holocéne, pred približne 9 000 až 4 000 rokmi, sa v tomto regióne nachádzalo oveľa menej púštnych oblastí. Prevažnú časť tohto obdobia púšť Sahara neexistovala a na jej dnešnom území sa nachádzala mozaika krovín, trávnatých plôch a lesov, obývaných gazelami, nosorožcami, hrochmi, antilopami, žirafami a slonmi, ktoré dnes žijú oveľa južnejšie. Počas Saharského klimatického optima, pred približne 8 500 až 6 500 rokmi, tu mohol byť ročný úhrn zrážok 50-krát vyšší ako je v súčasnosti. Výrazný nárast humidity viedol k šíreniu subhumídnych ekosystémov. Hranica Sahara-Sahel sa posunula na 23° severnej zemepisnej šírky, čo je o 500 km severnejšie v porovnaní so súčasnosťou a o 1 000 km severnejšie v porovnaní so situáciou počas posledného glaciálneho maxima (Petit-Maire et al., 1995). Na Arabskom polostrove došlo tiež k výraznému nárastu zrážok, následkom čoho púštne oblasti úplne zmizli a rozšírila sa step a savana (Sanlaville, 1992). Celková rozloha púšte v Saharsko-Arabskej oblasti v tomto období neprekračovala $1,7 \times 10^6$ km², čo je v porovnaní so súčasnosťou redukcia o približne $4,2 \times 10^6$ km² (Lioubimtseva et al., 1998; Lioubimtseva, 2004).

Austrálske púšte. Veľká časť dnešnej Austrálie je v súčasnosti arídna alebo poloarídna, ale takmer vôbec sa tu nevyskytujú také extrémne púšte, aké nájdeme v Saharsko-Arabskej oblasti. Počas posledného glaciálneho maxima, pred približne 25 000 až 12 000 rokmi, tu však bolo extrémne púštne podnebie a rozľahlé oblasti mobilných dún zasahovali až do častí, ktoré sú v súčasnosti zalesnené a v ktorých sa nachádzajú **efemérne púštne jazerá** (Keshow et al., 1991; Nanson et al., 1992; 1998; Cupper et al., 2000). Peľový záznam z juhozápadného Nového Južného Walesu dokumentuje, že obdobie pred 7 000–6 000 rokmi bolo arídne. Približne v tomto období došlo aj k aktivácii dún. Výskyt lesného taxónu prasličníka *Allocasuarina luehmannii* (Casuarinaceae, Fagales), ktorý sa dnes nachádza len na miestach s vyšším zrážkovým úhrnom, poukazoval na nárast lokálnych zrážok a vysokú hladinu podzemnej vody. Lesné spoločenstvá sa stiahli a prasličníky rodu *Casuarina* (Casuarinaceae, Fagales) zmizli z flóry pred 4 000 rokmi. Holocén bol najsuchší pred 3 000 až 1 000 rokmi, kedy niektoré efemérne jazerá úplne vyschli. Veľa nepriamych dokladov svedčí o tom, že v priebehu stredného holocénu bol Austrálsky kontinent všeobecne teplejší počas zimných a jarných mesiacov, ale letá a jesene boli chladnejšie ako dnes (Kershaw et al., 2000; Moss et Kershaw, 2000; Simmonds, 2003). V dôsledku toho pravdepodobne došlo k zníženiu sily letného monzúnu a s ním spojeného množstva zrážok.

Púšte (iránsko-turanskej oblasti) strednej Ázie. Z tejto oblasti sú paleoekologické údaje z obdobia neskorého pleistocénu a holocénu pomerne chudobné. Počas posledného glaciálneho maxima sa v strednej Ázii vyskytovala chladná a suchá fáza. K najväčšiemu postupu ľadovcov dochádzalo pred 19 000 až 20 000 rokmi a posledný postup bol v období mladšieho dryasu pred približne 11 500 rokmi (Hetzl et al., 2002).

Počas holocénneho klimatického maxima v strednom holocéne došlo k nárastu zrážok v púšti Kyzylkum (Mamedov, 1990). Takéto klimatické podmienky podporovali rozvoj stepí s palinou (*Artemisia*) a trávami na dnešnej púštnej náhornej plošine Usturt rozprestierajúcej sa na 200 000 km² (Varushchenko et al., 1987). Za posledných 10 000 rokov dochádzalo k výrazným a opakovaným ústupom a naopak rozširovaniam Aralského jazera, ktorého hladina kolísala najmenej o 20 m, ale pravdepodobne to mohlo byť aj o viac ako 40 m. Dnešné rozsiahle cyklické výkyvy výšky hladiny sú dôsledkom veľkým zmien v prítokoch spôsobených klimatickými zmenami a prirodzeným odklonom rieky Amu-Darya od Aralského jazera (Kes et al., 1993).

Z historických dokumentov a archeologických údajov zo západného Turkmenistanu a Kazachstanu vyplýva, že zrážky v oblasti medzi Kaspickým morom a Aralským jazerom boli v 9. až 14. storočí n. l. o niečo vyššie, ako dnes. Nie je jasné, či zvýšenie aridity od 14. storočia porovnateľnú s dnešnou úrovňou

bolo primárne spôsobené internými faktormi (albedo, zmeny vodnej bilancie ako následok ľudskej činnosti) alebo externými globálnymi procesmi. Suchá fáza v západnom Turkmenistane môže zodpovedať Malej dobe ľadovej, dokladovanej z mnohých častí sveta (Varushchenko et al., 1987).

Je dôležité si uvedomiť, že mechanizmus atmosférickej cirkulácie v púšťach Strednej Ázie je v mnohých ohľadoch odlišný od mechanizmu, ktorý ovplyvňuje zrážky v tropických púšťach. Hlavnými faktormi, ktoré regulujú teploty a zrážky na Turanskej nížine, sú atmosférické procesy nad európskou časťou Ruska a Sibírou, výška hladiny a rýchlosť výparu Kaspického mora a výška hladiny Aralského jazera. Kaspické more zásobujú vodou rieky Volga a Ural, čím dochádza k prepojeniu podnebia Strednej Ázie s európskou časťou Ruska. Do Aralského jazera zase ústia stredoázijské rieky Syrdarja a Amudarja prameniace v pohoriach Tian-Shan a Pamír, ktorých vodnatosť sa menila v rytme horských zaľadnení. Klíma južnej subtropickej oblasti, v ktorej sa nachádza púšť Karakum, je výrazne ovplyvňovaná ázijským monzúnom (Lioubimtseva, 2004).

Púšte a polopúšte Severnej Ameriky. Vysoká nadmorská výška, zložité orografické podmienky a lokálne topografické vplyvy vysvetľujú veľmi komplexné časo-priestorové vegetačné zmeny v oblasti amerického západu. Počas poslednej doby ľadovej bol juhozápad USA vlhkejší a chladnejší ako v súčasnosti. Väčšinu územia dnešnej Kanady a severozápadu USA pokrýval Laurentínsky ľadovec, ktorý mal veľký vplyv na atmosférickú cirkuláciu a zatlačil západné vetry oveľa južnejšie, ako je tomu dnes. V oblasti Veľkej panvy sa nachádzali veľké jazerá a otvorené ihličnaté lesy s borovicami, borievkami a stepnými rastlinami. V týchto podmienkach pravdepodobne nemohli prežívať moderné púštne druhy a preto boli zatlačené na juh, kde panovalo teplejšie podnebie (Thompson et al., 1993; Thompson et Anderson, 2000).

V skorom holocéne stále pretrvávali vlhkejšie podmienky ako sú dnes, ale z iného dôvodu, ako to bolo počas posledného glaciálneho maxima. Počas obdobia najvyššej letnej slnečnej radiácie bol letný juhozápadný monzún oveľa silnejší ako dnes. Táto zvýšená cirkulácia priniesla na juhozápad dostatočné množstvo zrážok a oblačnosti, čo umožnilo druhom adaptovaným na chlad prežiť v moderných púšťach. Horná hranica lesa bola vyššie ako dnes, čo dokazuje teplejšie letá vo vyšších nadmorských výškach. V strednom holocéne sa klíma v oblasti juhozápadných púští stala teplejšia a suchšia. Mnohé z dnešných púštnych druhov sa šírilo do svojich súčasných areálov v priebehu posledných 6 000 rokov. Niektoré údaje z tohto obdobia ukazujú, že klimatické zmeny v tejto oblasti boli pomerne malé (Thompson et al., 1993; Thompson et Anderson, 2000), iné naznačujú značnú časovú variabilitu holocénnej klímy (Dean, 1996; Polyak et Asmerom, 2001).

Púšte Južnej Ameriky. V Južnej Amerike sa nachádza niekoľko púští. K nim patrí aj najstaršia púšť na svete, Atacama, ktorá je zároveň aj najsuchším miestom na Zemi. Už od vrchnej jury tu panuje semiaridná až aridná klíma, čo naznačuje, že rovnaké faktory ovplyvňujúce klímu tu pôsobia už 150 miliónov rokov. Za toto obdobie nedošlo ani ku významnej zmene paleografickej polohy tejto oblasti. Hlavný vplyv na vznik a existenciu púšte Atacama mali stabilná subtropická tlaková výš a kontinentalita, ktorá bola vo vrchnej jure a spodnej kriede zosilnená existenciou superkontinentu Gondwana. Vplyv týchto kľúčových faktorov bol ďalej zosilnený na konci kriedy alebo na začiatku kenozoika vytvorením predchodcu dnešného studeného Humboldtovho prúdu pozdĺž západného pobrežia Južnej Ameriky a nakoniec, pred približne 30 miliónmi rokov, boli Andy vyzdvihnuté do takej výšky, že vytvorili zrážkový tieňom (Hartley, 2003; Hartley et al., 2005).

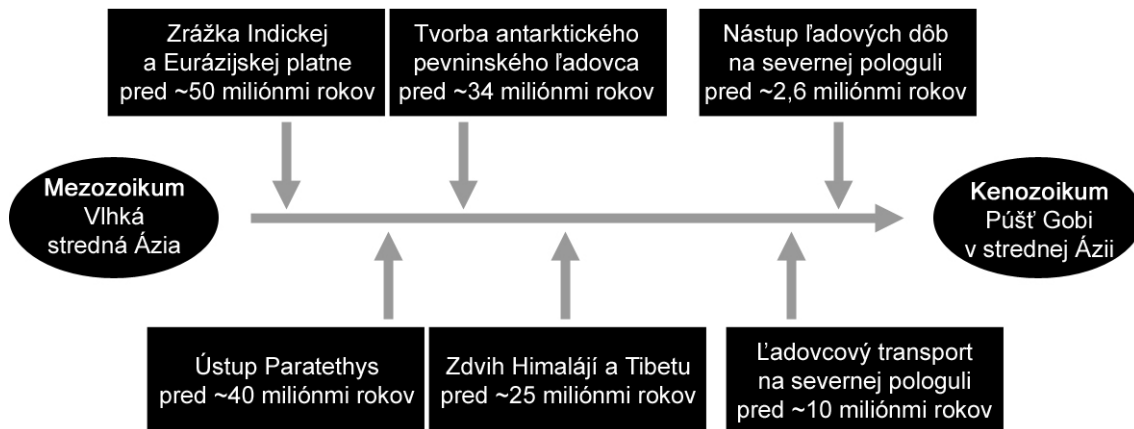
Poznámka: Označenie CAM je akronym z anglického „Crassulacean acid metabolism“, v preklade „metabolizmus kyselín u rastlín čeľade tučnolistovitých“ (tučnolistovité, Crassulaceae), pretože po prvýkrát bol tento spôsob fixácie uhlíka objavený u zástupcov tejto čeľade. Dnes je známych 38 čeľadí rastlín, ktoré majú CAM metabolizmus, čo naznačuje, že vznikol niekoľkokrát nezávisle. Rastliny CAM sú adaptované na extrémny nedostatok vody. V priebehu dňa majú prieduchy uzatvorené. Otvárajú ich v noci, kedy je teplota nižšia a teda relatívna vlhkosť je vyššia a prijímajú CO₂. Získaný uhlík vstupuje do ďalších procesov prebiehajúcich nasledujúci deň. Tak rastlina optimalizuje uchovávanie vody (Larcher, 1988; Procházka et al., 1998; Hultine et al., 2019).

Poznámka: Izohyeta – čiara na mape spájajúca miesta s rovnakým úhnom atmosférických zrážok za určité časové obdobie (deň, mesiac, rok).

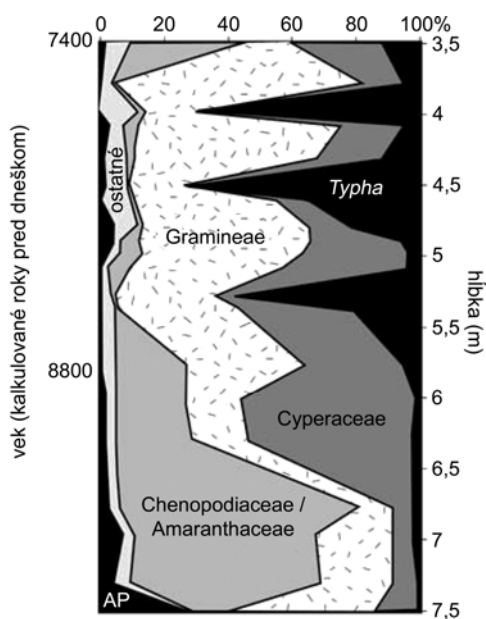
Poznámka: Efemérne púštne jazerá (angl. „playas“) vznikajú na dne panvy, do ktorej prinášajú najmenejšie čiastočky (bahno a hlinu) efemérne rieky, stekajúce sem z hôr počas občasných privalových dažďov a ktoré nesú erodovaný materiál. Soli prenášané vodou sa tu usádzajú tiež (Ezcurra et al., 2006).

Literatúra

- Barnard, P. (1998) (ed.): *Biological Diversity in Namibia*. Namibian National Biodiversity Task Force, Directorate of Environmental Affairs, Windhoek.
- Brierley, Ch.; Manning, K.; Maslin, M. (2018): Pastoralism may have delayed the end of the green Sahara. *Nature Communications*, 9, 4018. DOI: 10.1038/s41467-018-06321-y
- Castañeda, I. S.; Mülitz, S.; Scheffuß, E.; Lopes dos Santos, R. A.; Sinninghe Damsté, J. S.; Schouten, S. (2009): Wet phases in the Sahara/Sahel region and human migration patterns in North Africa. *PNAS*, 106 (48), pp. 20159–20163.
- Claussen, M.; Gayler, V. (1997): The greening of the Sahara during the Mid-Holocene: Results of an Interactive Atmosphere–Biome model. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 6 (5), pp. 369–377.
- Dean, J. S. (1996): Demography, environment, and subsistence stress. In Tainter, J. A.; Tainter, B. B. (eds.): *Evolving complexity and environmental risk in the prehistoric Southwest*. Reading, MA: Addison Wesley, pp. 25–56.
- Denton, G. H.; Anderson, R. F.; Toggweiler, J. R.; Edwards, R. L.; Schaefer, J. M.; Putman, A. E. (2010): The last glacial termination. *Science*, 328, pp. 1652–1656.
- Ezcurra, E.; Martínez-Berdeja, A.; Villanueva-Almanza, L. (2020): The evolution of North American deserts and the uniqueness of Cuatro Ciénegas. In: Mandujano, M.; Pisanty, I.; Eguiarte, L. (eds.): *Plant diversity and ecology in the Chihuahuan Desert. Cuatro Ciénegas Basin: An Endangered Hyperdiverse Oasis*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-44963-6_3
- Ezcurra, E.; Mellink, E.; Wehncke, E.; González, C.; Morrison, S.; Warren, A.; Dent, D.; Driessen, P. (2006): Natural History and Evolution of the World's Deserts. In: Ezcurra, E. (ed.): *Global Deserts Outlook*. United Nations Environment Programme (UNEP), Nairobi, Kenya. pp. 1–26.
- Hetzel, R.; Niedermann, S.; Tao, M.; Kubik, P.W.; Ivy-Ochs, S.; Gao, B.; Strecker, M. R. (2002): Low slip rates and long-term preservation of geomorphic features in Central Asia. *Nature*, 417, p. 428.
- Horowitz, A. (1992): *Palynology of Arid Lands*. Elsevier, Amsterdam, 546 pp.
- HOUŠA, V. (1992): Paleobiogeografie. In: POKORNÝ, V. (Ed.): *Všeoobecná paleontologie*. Univerzita Karlova v Praze, Praha, pp. 115–151.
- Hultine, K. R.; Cushman, J. C.; Williams, D. G. (2019): New perspectives on crassulacean acid metabolism biology. *Journal of Experimental Botany*, 70 (22), pp. 6489–6493.
- Jerzykiewicz, T.; Russell, D. A. (1991): Late Mesozoic stratigraphy and vertebrates of the Gobi Basin. *Cretaceous Research*, 12, pp. 345–377.
- Kuper, R.; Kröpelin, S. (2006): Climate-control Holocene occupation in the Sahara: Motor of Africa's evolution. *Science*, 313, pp. 803–807.
- LARCHER, W. (1988): *Fyziologická ekologie rostlin*. Academia, Praha, 368 pp.
- Larrasoana, J. C.; Roberts, A. P.; Rohling, E. J. (2013): Dynamics of Green Sahara Periods and Their Role in Hominin Evolution. *PLoS ONE* 8(10): e76514. DOI:10.1371/journal.pone.0076514.
- Lioubimtseva, E. (2004): Climate change in arid environments: revisiting the past to understand the future. *Progress in Physical Geography*, 28 (4), pp. 502–530.
- Lioubimtseva, E.; Simon, B.; Faure, H.; Adams, J. M. (1998): Impacts of climatic change on carbon storage in the Sahara-Gobi desert belt since the Late Glacial Maximum. *Global and Planetary Change* 16-17, 95–105.
- Lu et al. (2019): Formation and evolution of Gobi Desert in central and eastern Asia. *Earth-Science Reviews*, 194, pp. 251–263.
- Manning, K.; Timpson, A. (2014): The demographic response to Holocene climate change in the Sahara. *Quaternary Science Reviews*, 101, pp. 28–35.
- Migliore, J.; Baumel, A.; Juin, M.; Fady, B.; Roig, A.; Duong, N.; Médail, F. (2013): Surviving in mountain climate refugia: New insights from the genetic diversity and structure of the relict shrub *Myrtus nivellei* (Myrtaceae) in the Sahara Desert. *PLoS ONE* 8(9): e73795. doi:10.1371/journal.pone.0073795
- Pausata, F. S. R.; Gaetani, M.; Messori, G.; Berg, A.; Maia de Souza, D.; Sage, R. F.; deMenocal, P. B. (2020): The greening of the Sahara: Past changes and future implications. *One Earth*, 2, pp. 235–250.
- Petit-Maire, N.; Sanlaville, P.; Yan, Z. (1995): Oscillations de la limite nord du domaine des moussons africaine, indienne et asiatique, au cours du dernier cycle climatique. *Bulletin Société Géologique France*, 166, pp. 213–220.
- Polyak, V. K.; Asmerom, Y. (2001): Late Holocene climate and cultural changes in the southwestern United States. *Science*, 294 (5540), pp. 148–151.
- PROCHÁZKA, S.; MACHÁČKOVÁ, I.; KREKULE, J.; ŠEBÁNEK, J. a kol. (1998): *Fyziologie rostlin*. Academia, Praha, 486 pp.
- Sanlaville, P. (1992): Sciences de la terre et archéologie: l'évolution de la Basse Mésopotamie à l'Holocène. In Miskovsky, J. C. (ed.): *Les applications de la géologie à la connaissance de l'environnement de l'homme*. Bulletin de la Société Géologique de France 160, pp. 11–18.
- Street-Perrot, F. A.; Mitchell, J. F. B.; Marchand, D. S.; Brunner, J. S. (1990): Milankovitch and albedo forcing of the tropical monsoons: a comparison of geological evidence and numerical simulations for 9000 yBP. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 81, pp. 407–427.
- SVOBODA, J. A. (2014): *Předkové: Evoluce člověka*. Academia, Praha, 480 pp.
- Thompson, D.; Anderson, P. (2000): Biomes of western North America reconstructed at 18,000, 6,000 and 0 14C yr BP reconstructed from pollen and packrat midden data. *Journal of Biogeography*, 27, pp. 555–584.
- Thompson, R. S.; Whitlock, C.; Bartlein, P. J.; Harrison, S. P.; Spaulding, W. G. (1993): Climatic changes in the western United States since 18,000 yr. B.P. In Wright, H. E. Jr.; Kutzbach, J. E.; Webb, T.; Ruddiman, W. F.; Street-Perrott, F. A.; Bartlein, P. (eds.): *Global climates since the last glacial maximum*. Minneapolis MN: University of Minnesota Press, pp. 468–513.
- Vanderplank, S. E.; Ezcurra E. (2020): Deser rarity, endemism and uniqueness. *Encyclopedia of the world's biomes*, pp. 47–56.
- Ward, J. D.; Seeley, M. K.; Lancaster, N. (1983): On the antiquity of the Namib. *South African Journal of Science*, 79, pp. 175–183.
- Hartley, A. J.; Chong, G.; Houston, J.; Mather, A. E. (2005): 150 million years of climatic stability: evidence from the Atacama Desert, northern Chile. *Journal of Geological Society, London*, 162, pp. 421–424.
- Hartley, A. J. (2003): Andean uplift and climate change. *Journal of Geological Society, London*, 160, pp. 7–10.



Obr. X.23. Hlavné mechanizmy a model formovania a vývoja púšte Gobi v strednej a východnej Ázii. Zľava doprava: I. Akrécia Ázijskej platne po kolízii Indickej a Eurázijskej platne, čo viedlo k izolácii ázijského vnútrozemia od prísunu vlhkosti z oceána a okrajových morí a k jeho vysušaniu. II. Ústup oceána Paratethys a vyzdvihnutie Himalájí a Tibetskej náhornej plošiny viedlo k ďalšiemu blokovaniu prísunu vlhkosti. III. Globálne ochladenie oslabilo hydrologický cyklus. IV. Zaľadnenie severnej pologule ďalej oslabovalo hydrologický cyklus, viedlo k poklesu hladiny svetových morí a k zintenzívneniu mechanického zvetrávania vo vnútrozemí Ázie, čo spoločne formovalo púštnu krajinu Gobi (Lu et al., 2019).



Obr. X.24. Peľový diagram z dna zaniknutého jazera z oblasti západnej Sahary ukazuje od skorého do stredného holocénu zmeny relatívneho zastúpenia štyroch hlavných nestromových taxónov rastlín (*Typha*, Cyperaceae, Gramineae, Amaranthaceae/Chenopodiaceae), peľu stromov (AP = arboreal pollen) a ostatných taxónov. Nápadné je výrazné kolísanie relatívnej početnosti rodu *Typha*, ktorý indikuje sladkovodné jazerné prostredie, medzi 8,8 až 7,4 tisíc kal. rokmi pred dneškom. Podobné výkyvy boli zistené aj na iných miestach tohto regiónu (Renssen et al., 2003).

Pôvod a evolúcia tropických dažďových lesov

Tropické dažďové lesy sú druhovo najbohatšie suchozemské ekosystémy na Zemi. Vyznačujú sa uzavretým viacvrstvovým korunovým zápojom, v ktorom dominujú krytosemenné rastliny. V súčasnosti pokrývajú iba 7% zemského povrchu. Vyskytujú sa iba v oblastiach bez mrazov, s vysokými priemernými mesačnými teplotami a zrážkami a malou sezónnosťou. Nachádzame ich v Indo-Pacifickej oblasti a v rovníkových oblastiach Strednej a Južnej Ameriky a Afriky (Gentry, 1992; Couvreur et al., 2011).

Vznik a expanzia tropických lesov vo vrchnej kriede. Krytosemenné rastliny, ktoré dnes dominujú v tropických dažďových lesoch, sa v spodnej kriede v reakcii na klimatický stres šírili zo stredných do nízkych zemepisných šírok a nad ostatnými skupinami rastlín začali dominovať na prechode medzi spodnou a vrchnou kriedou. V tom období bola rovníková oblasť asi horúca s výrazným monzúnovým režimom a preto je nepravdepodobné, že by sa v nej formovali prvé tropické mezické lesy. Ale v stredných zemepisných šírkach na oboch pologuliach rástli v perhumídnej klíme bez výskytu mrazov mezické lesy, ktoré sa stali prvým významným prostredím pre krytosemenné rastliny. Na začiatku vrchnej kriedy sa tu objavili typy listov charakteristických pre tropické lesy, vrátane jednoduchých celistvých listov s čepeľou pretiahnutou v odkvapkávaciu špičku, zložených alebo dlaňovitých listov. Prvý fosílny záznam mnohých skupín rastlín, ktoré dnes považujeme za „tropické“, pochádza zo stredných zemepisných šírok z obdobia vrchnej kriedy. Na severnej pologuli sa po prvýkrát objavili čeľade Bombacaceae, Clusiaceae, Cunoniaceae, Icacinaceae, Menispermaceae, Rutaceae, Sabiaceae, Saurauiaceae, Theaceae a Zingiberaceae. Na južnej pologuli to boli čeľade Aquifoliaceae a Proteaceae, spolu s Winteraceae a Chloranthaceae, ktoré tu našli útočisko. V rovníkovej oblasti sa mezické lesy s dominanciou krytosemenných rastlín objavili až o niečo neskôr. Prvé dôkazy naznačujúce vznik stále vlhkej klímy v rovníkovej oblasti pochádzajú z Nigérie z konca kriedy. Tu sa začala radiácia čeľadí Annonaceae, Arecaceae, Ctenolophonaceae, Gunneraceae, Fabaceae, Myrtaceae, Restionaceae a Sapindaceae (Morley et al., 2011).

Ďalší vývoj tropických krytosemenných rastlín počas zvyšného obdobia kriedy a v treťohorách je možné rozdeliť do dvoch hlavných fáz. Prvá fáza, od konca kriedy po stredný eocén, charakteristická rozpadom Gondwany a teplou (skleníkovou) klímou, bola obdobím rozsiahleho šírenia a diverzifikácie tropických rastlín. V druhej fáze, od stredného eocénu, dochádzalo ku kolíziám pevninských platní, globálne sa ochladzovalo a rozširovala sa chladná klíma. To následne viedlo k zmenšovaniu areálov tropických taxónov (Morley et al., 2011).

Obdobie, od ktorého si môžeme mezické tropické lesy predstaviť už ako uzavreté viacetážové lesné spoločenstvá fyziognomicky pripomínajúce moderné dažďové pralesy, ostáva diskutabilné. Molekulárne dôkazy naznačujú, že rad Malpighiales, do ktorého patrí veľké percento druhov rastúcich v zatienenej, krovitej vrstve a etáži nízkych stromčekov tropických dažďových lesov celého sveta, prešiel rýchlou radiáciou na prechode medzi spodnou a vrchnou kriedou a že táto radiácia bola adaptáciou na prežitie a rozmnožovanie pod uzavretými korunami lesného porastu (Davis et al., 2005). Najstarší fosílny dôkaz uzatvorených viacetážových lesných spoločenstiev pochádza zo Senegalu a Nigérie z konca vrchnej kriedy. Jedná sa o odliatky veľkých semien s veľkou zásobou endospermu, ktorý umožňoval klíčenie pod lesnou korunou, nálezy semien a plodov popínavých rastlín a dreva krytosemenných rastlín svedčiacom o ich veľkom obvode. Prvé viacetážové lesy sa preto pravdepodobne nachádzali v rovníkovej oblasti. Od paleocénu došlo k šíreniu veľkých semien v Severnej Amerike, čo naznačuje, že po vymretí dinosaurov sa šírili uzavreté viacetážové lesy vďaka radiácii plodožravých cicavcov. Vznik korunovej klenby dažďového pralesa bola jednou z hlavných etáp vývoja suchozemských rastlín (Kubitzki, 2005). Korunová klenba nielenže dovtedy nevídaným spôsobom uľahčila diverzifikáciu mnohých čeľadí krytosemenných rastlín, ale vytvorila tiež zatienené prostredie vhodné pre ďalšiu diverzifikáciu výtrusných cievnatých rastlín (paprade a papradiam podobné rastliny, Lycopodiophyta a Monilophyta) (Morley et al., 2011).

Výraznú dominanciu krytosemenných rastlín v tropických lesoch je možné vysvetliť ich vysokou fotosyntetickou kapacitou, ktorá znamenala výhodu oproti iným skupinám rastlín. Vďaka vysokej transpirácii sa dominujúce krytosemenné rastliny podieľajú na zabezpečovaní v priebehu roka sa nemeniaceho (nesezónneho) vysokého množstva zrážok v trópoch. Nahradenie vegetácie bez krytosemenných rastlín vegetáciou, v ktorej krytosemenné rastliny prevládajú, malo v nízkych zemepisných šírkach za následok chladnejšie, vlhkejšie a menej sezónne podnebie. Ekologická dominancia krytosemenných rastlín teda výrazne zmenila tropickú klímu a globálny hydrologický cyklus (Morley et al., 2011).

Dopad asteroidu na hranici kriedy a terciéru (K/T) mal pravdepodobne globálny dopad aj na dažďové lesy, ale nemal zásadný vplyv na hlavné evolučné línie krytosemenných rastlín charakterizujúce každú oblasť. Nahosemenné rastliny boli po udalosti na hranici K/T ovplyvnené obzvlášť negatívne v nízkych zemepisných šírkach; na začiatku treťohôr absentovali prakticky v každej oblasti rovníkového dažďového pralesa. Všeobecne sa predpokladá, že obnova diverzity dažďových lesov po vymieraní na konci kriedy trvala asi 10 miliónov rokov (Frederiksen, 1994), ale nálezy fosílnych listov z lokality Castle Rock v štáte Colorado naznačujú, že mohla vyžadovať oveľa kratší čas, možno len do 1,4 milióna rokov (Johnson et Ellis, 2002).

Tropické dažďové lesy v období „skleníkovej“ klímy raných treťohôr. Na začiatku treťohôr boli tropické dažďové lesy rozšírené v troch paralelných zemepisných šírkach. Na severnej pologuli sa nachádzali severné tropické (nazývané aj boreotropické) mesické a monúnové lesy, na južnej pologuli to boli južné tropické lesy. Medzi nimi sa rozprestierali rovníkové lesy provincie Palmae (obr. X.25). V paleocéne došlo k zvýšeniu množstva CO₂ v atmosfére (Pearson et Palmer, 2000) a tým k výraznému nárastu globálnej teploty. Preto na hranici paleocénu a eocénu pokrývali tropické lesy najrozsiahlejšiu oblasť a zasahovali až do polárnych oblastí: na severnej pologuli po 60° s. z. š. na Aljaške, na južnej pologuli na 57° j. z. š. v Tasmánii. Klíma tohto obdobia nemala modernú analógiu. Vyznačovala sa absenciou mrazov a vodného deficitu. Snáď najviac sa podobala dnešnej letnej vlhkej klíme v Indočíne a Mexiku; neprekvapuje teda, že v týchto oblastiach sa vyskytuje veľa boreotropických relikto. Vysoká hladina morí spôsobila, že pevninské spojenia medzi viacerými kontinentami boli prerušené, ale aj napriek tomu sa tropické rastliny boli schopné rozšíriť nevídaným spôsobom. Predpokladalo sa, že v tomto období došlo k redukcii globálnych gradientov, ale paleoflóra naznačuje, že klimatická a vegetačná šírková zonácia bola výrazná (Morley et al., 2011).

Tropické dažďové lesy počas ochladenia v strednom eocéne až oligocéne. Po skončení teplotného maxima viedli klimatické oscilácie v strednom a vrchnom eocéne ku kontrakciám a expanziám tropických lesov v stredných zemepisných šírkach. Na konci eocénu nastal ďalší rýchly pokles globálnej teploty. To viedlo ku kumulácii polárnych ľadovcov a následnému poklesu hladiny svetového oceánu. Podnebie v stredných zemepisných šírkach sa pre tropickú vegetáciu stalo príliš chladné, takže došlo k stiahnutiu tropických dažďových lesov do nízkych zemepisných šírok (obr. X.26). Tropické lesné druhy severnej pologule museli migrovať k rovníku alebo čelili vyhynutiu. Úspech ich migrácie na juh závisel od usporiadania litosférických dosiek. Keďže existovalo nepretržité pevninské prepojenie medzi východnou Áziou a rovníkovou oblasťou, mnoho ázijských boreotropických prvkov našlo útočisko v lesoch Juhovýchodnej Ázie. Tropické prvky Severnej Ameriky mohli nájsť útočisko pozdĺž južného okraja Severoamerickej platne, ale nemohli sa šíriť až do rovníkovej oblasti skôr ako vznikla panamská šija v pliocéne. Dôsledkom je, že v oboch Amerikách pravdepodobne vyhynulo oveľa viac severských tropických prvkov, ako v Juhovýchodnej Ázii. Európskym prvkom v migrácii smerom na juh bránili tri výrazné východo-západne orientované bariéry: more Tethys, pohorie Alpy a púšť Sahara. Preto sa v dnešných afrických dažďových pralesoch nevyskytujú takmer žiadne pravé severské tropické prvky.

Pokles teploty na konci eocénu mal na južnej pologuli dopad na južné tropické lesy v Južnej Afrike a Južnej Amerike. Väčšina austrálskych južných tropických prvkov túto udalosť prežila vďaka driftu Austrálskej dosky smerom na sever v období veľkého treťohorného ochladenia. Zároveň izolácia Austrálie a príľahlých kontinentálnych fragmentov umožnila prežiť mnohým primitívnym prvkom tejto oblasti (Morley et al., 2011).

Ochladenie na konci eocénu viedlo k zásadným zmenám klímy aj v nízkych zemepisných šírkach. Táto oblasť sa stala výrazne chladnejšia a suchšia. To vyústilo do vyhynutia mnohých druhov žijúcich v trópoch. Všeobecne platí, že rovníkové flóry začali v priebehu oligocénu nadobúdať čoraz modernejší aspekt (Morley et al., 2011).

Tropické dažďové lesy počas návratu „skleníkovej“ klímy v strednom miocéne. Koniec oligocénu a začiatok miocénu sa vyznačoval globálne teplejším podnebím s niekoľkými chladnejšími epizódami. Najvyššie globálne teploty boli na začiatku stredného miocénu, v období tzv. klimatického optima stredného miocénu, hoci množstvo CO₂ v atmosfére ostalo stabilné (Pearson et Palmer, 2000). Oteplenie viedlo k rozšíreniu vlhkých tropických lesov do subtropických oblastí, ale len na krátky čas (obr. X.27).

Na hranici medzi oligocénom a miocénom, pred 23,3 miliónmi rokov, sa v nízkych zemepisných šírkach v oblasti juhovýchodnej Ázie zmenilo podnebie zo sezónne suchého (monzúnového) na stále vlhké. Pravdepodobne to súviselo s kolíziou Austrálskej platne s Filipínskou a Eurázijskou platňou, čo malo za

následok rozsiahlu zmenu atmosférického prúdenia. Už v tomto období mohla vzniknúť oscilácia El Niño, ktoré je aj dnes hlavným spúšťačom regenerácie Sundských dažďových pralesov, pretože vďaka nej všetky stromy plodia súčasne, čo znižuje celkovú predáciu semien.

Z rovníkovej Afriky a Južnej Ameriky je menej dôkazov o zmene podnebia na začiatku miocénu, ale na základe peľového záznamu môžeme predpokladať, že africké lesy v tomto období prešli značnou redukciou. Pred 21 miliónmi rokov sa začal zvyšovať rozsah trávneho biómu, najmä v období nízkej hladiny mora, a prvý dôkaz o požiaroch pochádza približne z pred 15 miliónmi rokov.

Globálne ochladenie a stiahnutie tropických dažďových lesov do trópov v neskorom strednom miocéne až pliocéne. Globálne ochladenie, ktoré sa začalo približne pred 15 miliónmi rokov v strednom miocéne a pokračovalo približne pred 2,8 miliónmi rokov v strednom pliocéne, viedlo k obmedzeniu tropickej vegetácie len do tropickej oblasti a k šíreniu trávnych biómov a púští do nízkych a stredných zemepisných šírok. Tropické prvky zo stredných zemepisných šírok zmizli. Výnimkou bola oblasť Austrálie, kde sa tropické lesy zachovali v malých enklávach pozdĺž východného pobrežia so stále vlhkou klímou bez mrazov. Na Novom Zélande, ktorý ležal južnejšie, vymizli megatermálne prvky v pliocéne. India, tým že driftovala do oblasti vysokého tlaku severnej pologule, tiež stratila väčšinu svojej vlhkomilnej vegetácie. V juhovýchodnej Ázii počas posledných 12 miliónov rokov pretrvávala dostatočne stabilná vlhká klíma dlhodobo podporujúca diverzifikáciu a prežitie všetkých floristických a faunistických prvkov dažďových pralesov charakteristických pre túto oblasť. To umožňuje vysvetliť, prečo sa napríklad v niektorých oblastiach Bornea nachádzajú floristicky najrozmanitejšie dažďové pralesy sveta (Wright, 2002).

Peľový záznam z delty rieky Niger v Afrike ukazuje od vrchného neogénu do konca pliocénu výrazne suché „glaciálne“ intervaly v obdobiach nízkej hladiny morí, ale s pomerne slabými dôkazmi o zmene teploty. V obdobiach nízkej hladiny morí bola klíma podstatne suchšia, takže sa savany rozširovali, zatiaľ čo dažďový prales expandoval v obdobiach vysokej hladiny morí, keď bola klíma vlhkejšia. Pravdepodobne menej rozsiahle boli savany na začiatku pliocénu, ale asi pred 3 miliónmi rokov až do kvartéru sa začali opäť šíriť (Morley et al., 2011). Podobne ako v delte Nigeru, aj fosílna listová flóra z miocénu Tanzánie a Kene ukázala striedanie vlhkejších a suchších fáz, avšak s celkovým trendom smerujúcim ku chladnejšej a suchej klíme. Suchá mali rôznu intenzitu; niekedy viedli k ústupu dažďového lesa a šíreniu otvorenej vegetácie, inokedy k suchej lesnej vegetácii (Jacobs, 1999; 2002). Aridizácia klímy v rovníkovej Východnej Afrike do značnej miery súvisela s tektonickým zdvihom, ktorý spôsobil zmenu atmosférického prúdenia (Sepulchre et al., 2006).

V oblasti Amazónie prebiehali teplotné oscilácie počas celého neogénu. Chladnejšie obdobia prerušovali klímu, ktorá bola zvyčajne teplejšia ako v súčasnosti. Pliocén bol všeobecne chladnejší a podstatne suchší, ako miocén a výrazné ochladenie medzi 3 až 2,5 miliónmi rokov viedlo k prvému glaciálu, podobne ako v Juhovýchodnej Ázii a Západnej Afrike (Hooghiemstra et Hammen, 1998; van der Hammen et Hooghiemstra, 2000). Dostupné peľové záznamy ukazujú, že aj v najsuchších obdobiach pleistocénnych ľadových dôb pokrýval väčšinu nížin povodia Amazonky súvislý prales, i keď jeho zloženie spoločenstiev sa menilo najmä v reakcii na pokles teploty. K najväčším zmenám dochádzalo po náraste teploty na začiatku medziľadových dôb. Les však nikdy nebol rozdrobený na „refúgiá“ navzájom izolované savanami nepriechodnými pre lesnú biotu (Colinvaux et al., 2000).

Evolúcia a diverzifikácia dažďových lesov. Dlhú dobu sa predpokladalo, že bióm tropických dažďových lesov bol dlhodobo ekologicky stabilný. Novšie údaje však naznačujú, že je to vysoko dynamický ekosystém. V čase sa menil nielen rozsah jeho rozšírenia, ale aj diverzita rastlín. Tieto poznatky viedli k formulovaniu troch hypotetických evolučných modelov, ktoré sa snažia vysvetliť dnešnú vysokú druhovú diverzitu tropických dažďových lesov (obr. X.28). Podľa „modelu starobylej kolísky“ („the ancient cradle model“) prebehla najskôr rýchla speciácia ako odozva na priaznivé klimatické podmienky, po ktorej nasledovalo spomalenie diverzifikácie v dôsledku globálneho ochladenia a zmenšenie rozsahu rozšírenia tropických dažďových lesov. „Model múzea“ („the museum model“) predpokladá, že rýchlosť diverzifikácie bola konštantná a miera vymierania nízka, čo viedlo k postupnému zvyšovaniu diverzity. Podľa „modelu nedávnej kolísky“ („the recent cradle model“) sa rýchlosť diverzifikácie smerom k súčasnosti zvyšovala v dôsledku tektonických, klimatických a biotických zmien. Uvedené hypotetické modely predstavujú alternatívy, ktorých výsledkom je nahromadenie evolučných línií v čase (Couvreur et al., 2011). Rôzne skupiny a evolučné línie rastlín nevykazujú zmeny diverzity len podľa jedného z uvedených modelov. „Model starobylej kolísky“ je podporený rýchlou radiáciou rastlín radu

Malpighiales v strednej kriede (Davis et al., 2005). Konštantná rýchlosť diverzifikácie paliem (Arecaceae), jednej z najdôležitejších čeľadí rastlín tropických dažďových lesov, zodpovedá „modelu múzea“, a to prinajmenšom od neogénu a žiadne zmeny v rýchlosti diverzifikácie v tejto čeľadi neboli zaznamenané ani počas hromadného vymierania na hranici krieda-terciér (Couvreur et al., 2011). Rýchla diverzifikácia neotropických stromov rodu *Inga* (Fabaceae) prebehla za posledných 10 miliónov rokov v súlade so zdvihom Ánd, vytvorením Panamskej šije a štvrtohornými glaciálnymi cyklami, čo je zase v súlade s „modelom nedávnej kolísky“ (Richardson et al., 2001).

Evolúcia a diverzifikácia tropických dažďových pralesov súvisela s geologickými a klimatickými udalosťami riadenými tektonickými a astronomickými procesmi, prebiehajúcimi zároveň s evolučnými tlakmi na rastliny. Tieto udalosti prebehli v jedinečnej časovej postupnosti. Ich výsledkom je, že dnes každá geograficky oddelená oblasť dažďových pralesov má jedinečné spoločenstvo druhov, ktoré z veľkej časti pochádzajú z predkov starších ako 70 miliónov rokov a ktorí sa modifikovali a diverzifikovali tak, aby obsadzovali dostupné ekologické priestory v každom regióne.

Podľa hypotézy „o refúgiách“ (Haffer, 1969) dochádzalo v priebehu pleistocénu v súvislosti s Milankovičovými cyklami ku klimatickým zmenám spôsobujúcimi expanziu a spájanie zalesnených oblastí v medziľadových dobách a ich fragmentáciu, sťahovanie a izoláciu v dobách ľadových. To malo fungovať ako akási „druhá pumpa“ vyvolávajúca speciáciu. Amazonské dažďové pralesy však boli minimálne počas kvartéru súvislé (Colinvaux et al., 2000) a spomenutá hypotéza neberie do úvahy starobylý pôvod druhov tropických dažďových pralesov, ako to naznačuje treťohorný palynologický záznam, molekulárne štúdie a vysoká diverzita treťohornej flóry. Aby sme mohli pochopiť rozmanitosť tropických dažďových lesov, musíme sa na ich vývoj pozeráť v oveľa dlhšom časovom meradle. Zmeny klímy charakteristické pre kvartér prebiehali aj počas dlhšej časti treťohorného obdobia. Jediný zásadný rozdiel bol v rozsahu zmien, pretože klíma v rovníkovej oblasti počas glaciálu sa stala od obdobia pred 2,8 miliónmi rokov zjavne chladnejšou a vertikálna migrácia vegetácie do tropických pohorí bola odvtedy výraznejšia.

V priebehu neogénu sa diverzita tropických dažďových lesov Juhovýchodnej Ázie postupne zvyšovala vďaka pretrvávajúcej vlhkej klíme. V rovnakom období došlo v západoafrickej flóre k výraznému zníženiu diverzity v dôsledku striedavého rozširovania a zmršťovania pralesov v súvislosti so striedaním suchých a vlhkých období. V suchých obdobiach, ktoré sa stávali čoraz výraznejšími, sa šírili savany, na ktorých sa bežne vyskytovali požiare. To dokazuje, že vysoká diverzita v refúgiách tropických dažďových pralesov, alebo „hot-spots“, bude pravdepodobne pozorovaná skôr v oblastiach s dlhodobou kontinuitou vlhkej klímy a nebude až tak súvisieť s alopatrickou speciáciou spôsobenou fragmentáciou biotopov. Najvyššiu diverzitu však možno pozorovať na miestach, kde sa klimatická stabilita prelína s oblasťami, ktoré prešli orogenézou a najmä kolíziou kontinentálnych dosiek. Príkladom môžu byť kolízie Indickej a Eurázijskej platne v eocéne alebo Austrálskej a Eurázijskej platne v miocéne v Sundaickej oblasti. Vysoká diverzita v neotropickej oblasti môže súvisieť s vyzdvihnutím Ánd v miocéne a so vznikom panamskej šije v pliocéne.

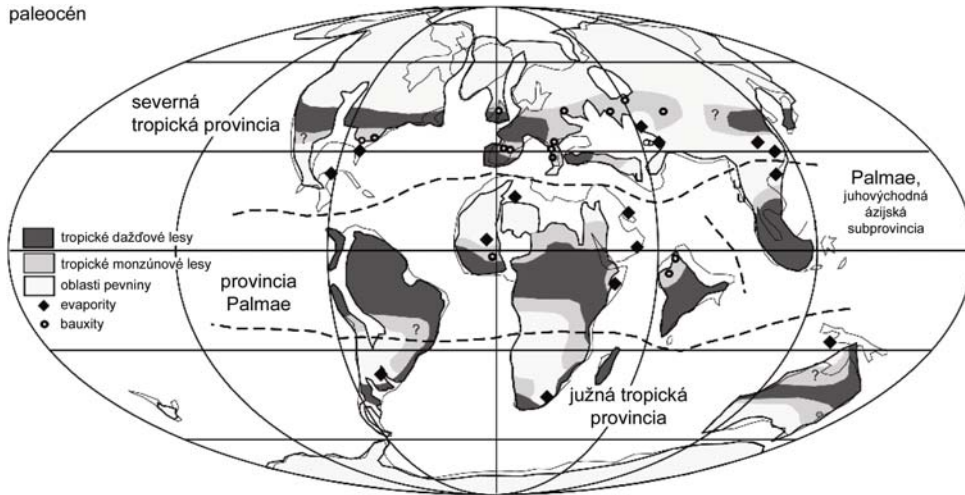
K poklesu diverzity flóry na rovníku dochádzalo v obdobiach chladnej a obzvlášť suchej klímy, ako je to napríklad v rovníkovej Afrike, kde zvýšenie sezónnosti od miocénu viedlo k ochudobneniu flóry afrických dažďových pralesov (Morley et al., 2011).

Literatúra

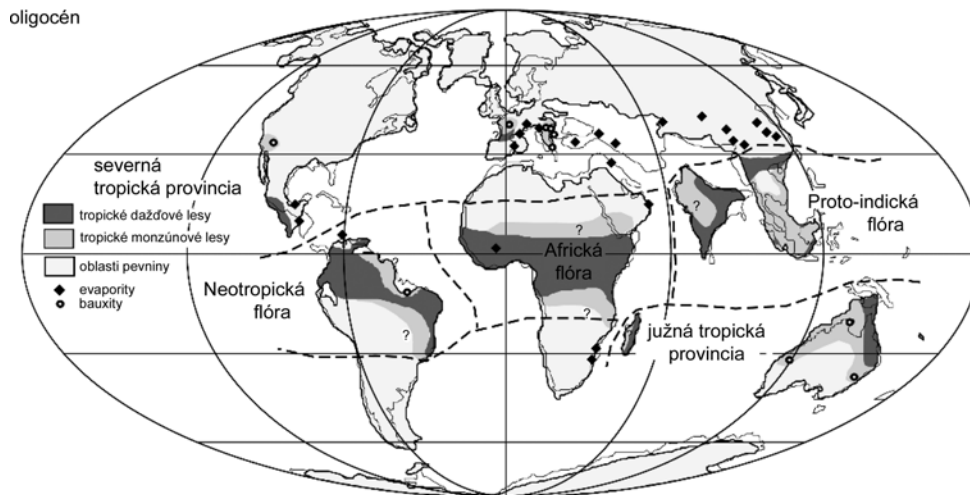
- Colinvaux, P. A.; De Oliveira, P. E.; Bush, M. B. (2000): Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews*, 19, pp. 141-169.
- Couvreur, T. L. P.; Forest, F.; Baker, W. J. (2011): Origin and global diversification patterns of tropical rain forests: inferences from a complete genus-level phylogeny of palms. *BMC Biology*, 9 (44), pp. 1-12.
- Davis, C. C.; Webb, C. O.; Wurdack, K. J.; Jaramillo, C. A.; Donoghue, M. J. (2005): Explosive radiation of Malpighiales supports a Mid Cretaceous origin of modern tropical rain forests. *The American Naturalist*, 165, pp. E36-E65.
- Frederiksen, N. O. (1994): Paleocene floral diversities and turnover events in eastern North America and their relation to diversity models. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 82, pp. 225-238.
- Haffer, J. (1969): Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165, pp. 131-137.
- Hooghiemstra, H.; Van der Hammen, T. (1998): Neogene and Quaternary development of the Neotropical rain forest. *Earth Science Reviews*, 44, pp. 147-183.
- Jacobs, B. F. (1999): Estimation of rainfall variables from leaf characters in tropical Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 145, pp. 231-250.
- Jacobs, B. F. (2002): Estimation of low-latitude climates using fossil angiosperm leaves: Examples from the Miocene Tugen Hills, Kenya. *Palaeobiology*, 28, pp. 399-421.

- Johnson, K. R.; Ellis, B. (2002): A tropical rain forest in Colorado 1.4 million years after the Cretaceous–Tertiary boundary. *Science*, 296, pp. 2379–2383.
- Kubitzki, K. (2005): Major evolutionary advances in the history of green plants. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, 56, pp. 1–10.
- Morley, R. J. (2011): Cretaceous and Tertiary climate change and the past distribution of megathermal rainforest. In: Bush, M. B.; Flenley, J. R.; Gosling, W. D. (Eds.): *Tropical Rainforest Responses to Climatic Change*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2nd ed., 34 pp.
- Pearson, P. H.; Palmer, M. R. (2000): Atmospheric carbon dioxide concentrations over the past 60 million years. *Nature*, 406, pp. 695–699.
- Richardson, J. E.; Pennington, R. T.; Pennington, T. D.; Hollingsworth, P. M. (2001): Rapid Diversification of a Species-Rich Genus of Neotropical Rain Forest Trees. *Science*, 293, pp. 2242–2245.
- Sepulchre, P.; Ramstein, G.; Fluteau, F.; Schuster, M.; Tiercelin, J.-J.; Brunet, M. (2006): Tectonic uplift and eastern Africa aridification. *Science*, 313, pp. 1419–1422.
- Van der Hammen, T.; Hooghiemstra, H. (2000): Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Reviews*, 19, pp. 725–742.
- Wright, S. J. (2002): Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, pp. 1–14.

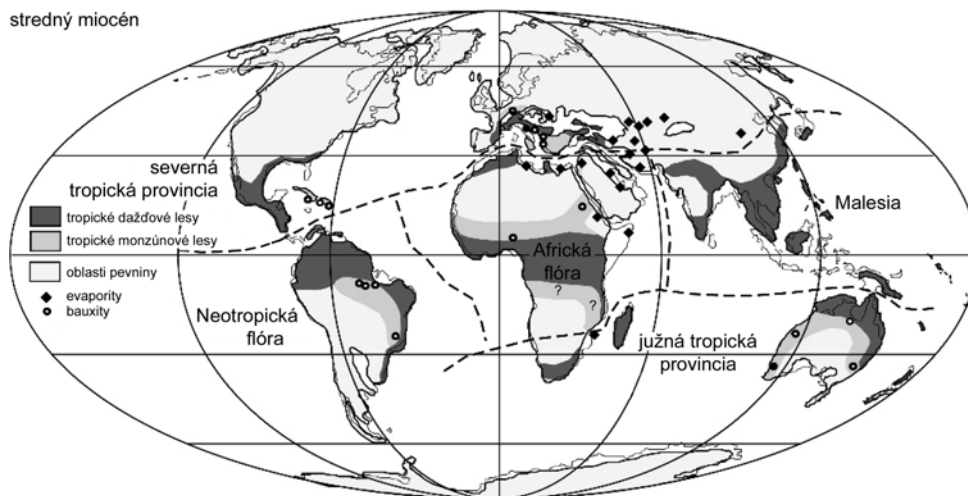
* * *



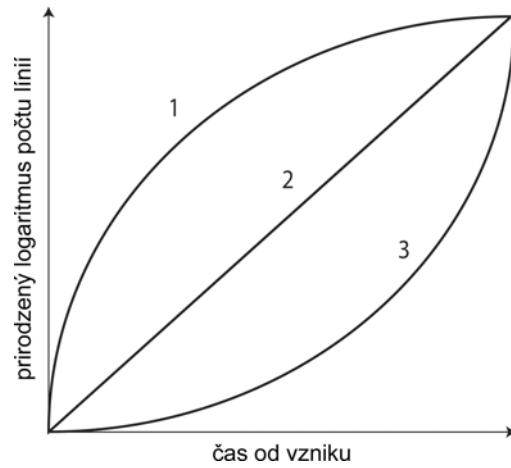
Obr. X.25. Súvislé zapojené tropické dažďové lesy sa po prvýkrát rozšírili počas paleocénu. Prerušované čiary označujú hranice floristických provincií (Morley, 2007).



Obr. X.26. Rozšírenie zapojených tropických dažďových lesov v období oligocénu, ktoré nasledovalo po ukončení chladnej eocéennej udalosti. Prerušované čiary označujú hranice floristických provincií (Morley, 2007).



Obr. X.27. Rozšírenie zapojených tropických dažďových lesov v období stredného miocénu koincidovalo s miocénnym teplotným maximom. Prerušované čiary označujú hranice floristických provincií (Morley, 2007).



Obr. X.28. Tri alternatívne hypotetické evolučné modely vysvetľujúce vysokú druhovú diverzitu tropických dažďových lesov. (1) po počiatočnej rýchlej radiácii dochádza k poklesu rýchlosti diverzifikácie, „model starobylej kolísky“; (2) rýchlosť diverzifikácie je stále konštantná, „model múzea“; (3) postupné zrýchľovanie diverzifikácie s recentnou radiáciou, „model nedávnej kolísky“ (Couvreur et al., 2011).