

Radovan Hendrych:

K otázce fylogenetického významu třídy *Gnetineae*.

„...natura altera magis evolvendo, altera hebetando producta sua variat...“ Gorjaninov (1834)

„...altera organa eo magis evolví, dum altera hebetantur...“ Gorjaninov (1843).

Během zevrubnějšího studia různých otázek, týkajících se krytosemenných rostlin, přihlédl jsem v souvislosti s rozбором Wettsteinova názoru na jejich původ, případně na původ květu ke skupině rodů *Ephedra*, *Gnetum* a *Welwitschia*, na kterých mě upoutalo několik problémů, souvisejících s jejich původem a vývojem.

Ve snaze ujasnit si celou problematiku co nejdříve vzniklo několik listů nahodilých poznámek, které jsem, když mě několik přátel vybídlo, skloubil v předložený rukopis.

Otázka původu i vývoje a tím i systematického zařazení a hodnocení rodů *Ephedra*, *Gnetum* a *Welwitschia* představuje nepochybně jednu z předních otázek fylogenetické systematiky vyšších rostlin. Již proto, že na jednotlivých těchto rodech byla vybudována řada teorií o původu krytosemenných. Jedním z prvních, kteří navrhovali odvozovat krytosemenné od *Gnetineae* (respektive od rodu *Welwitschia*) byl již Hooker (1863, p. 24). Vzpomeňme však hlavně Wettsteinovy (1907), Karstenovy (1918) nebo Fagerlindovy (1949) koncepce, z nichž zvláště první měla široký ohlas a uplatnění. Mnozí, tak jako Ilin (1951), jsou dosud názoru, že „гнеталиевые или сбочкокосеменные были непосредственными предками покрытосеменных, в качестве которых необходимо считать не современные роды *Gnetum*, *Welwitschia* или *Ephedra*, а ныне уже вымершие типы этого отдела растений“ (p. 144)¹).

Celá skupina, považovaná za samostatnou třídu — *Gnetineae* (Novák, 1930, 1950; Wettstein, 1933; Engler-Diels, 1936; Kuzněcov, 1936; Domin, 1938; Kursanov, 1951 a j.) nebo za řád — *Gnetales* (Bentham et Hooker, 1880; Pearson, 1929; Campbell, 1940; Swingle, 1946; Mejer, 1947 a j.) nebo *Gnemonanthae* (Čelakovský, 1890) byla a dosud je v naprosté většině případů zařazována mezi nahosemenné. Někteří autoři považují *Gnetineae* i za samostatné oddělení, rovnocenné oddělení *Gymnospermae* nebo *Angiospermae*. Tak na př. Grossgejm (1949) je považuje za oddělení *Chlamydospermae*; stejně celou skupinu hodnotí a nazývá Pulle (1950) a Johansen (1950), který ji uvádí pod jménem *Ephedrophyta*. Arnold (1948) nazývá *Gnetineae* *Chlamydospermophyta* a také je staví na roveň oddělení *Angiospermae*. Stejně je hodnotí pod názvem

¹) K stejnému závěru dochází Ilin i ve své poslední práci (p. 107) uveřejněné v časopise Botaničeskij žurnal, 1953, č. 1., p. 97—118.

Chlamydosperminae T a c h t a d ž j a n (1950). Všichni tito autoři *Gnetineae* považují však přesto za „besonders eigenartig differenzierte Gymnospermen“ (Z i m m e r m a n n, 1930, p. 315) a vesměs je odvozují od některé níže organizované skupiny nahosemenných. K stejným závěrům dochází ve své monografii i P e a r s o n (1929, p. 185). Podobně ani A r b e r o v á a P a r k i n (1908) nepovažují *Gnetineae* za krytosemenné, jak vyplývá z jejich slov: „We regard the *Gnetales* as a race of Gymnosperms, nearly related to the Angiosperms.“ (p. 512).

Přesto však v řadě morfologických i systematických prací můžeme nalézt pochybnosti — i když většinou slabé, o správnosti vyjímání těchto rodů nebo některých z nich z rámce krytosemenných rostlin. Názozy těchto systematiků charakterisoval B a c h (1947): „D'autres auteurs cependant considèrent les *Gnétales* comme dérivées des Angiospermes primitives“ (p. 97).

Tak již A g a r d h (1858) soudí, že *Gnetineae* (hlavně *Gnetum*) mají bližší vztahy k *Loranthaceae* než k jehličnanům (*Coniferae*). Stejný názor sdílí podle A r b e r o v é a P a r k i n a (1908) i H e n f r e y (1859). Jejich příbuznost s *Loranthaceae* a *Santalaceae* připouští i H o o k e r (1863), zatím co P a r l a t o r e (1867) poukazuje na vztahy *Gnetineae* k *Amentiferae* (*Betulaceae*), *Casuarinaceae* a *Piperales* (*Chloranthaceae*). Do posledního řádu, přímo mezi *Piperaceae* řadí *Gnetum* již B a r t l i n g (1830). V určitém směru podobnému závěru se blíží i S t r a s b u r g e r (1872), když o květu *Gnetineae*, jmenovitě rodu *Welwitschia* říká: „Eine solche Blüthe erinnert unmittelbar an die hermaphroditen Blüthen der höheren Phanerogamen und ohne Zweifel werden gewisse Gruppen derselben (vielleicht *Loranthaceae*) von hier aus abzuleiten sein.“ (p. 243). S t r a s b u r g e r ovšem naopak odvozuje *Loranthaceae* od rodu *Welwitschia*, ale tím zároveň doznává jejich vzájemnou příbuznost. H a l l i e r (1905) připojuje zástupce *Gnetineae* do řádu *Santalales* (incl. *Proteales* a *Thymelaeineae*) a považuje je za nejbližší příbuzné s *Loranthaceae*, *Myzodendraceae* a *Santalaceae*. Podle K o z o - P o l j a n s k é h o (1950) s ním souhlasí S e n n (1905). Také L i g n i e r e t T i s o n (1911) poukázali na možnou příslušnost *Gnetineae* ke krytosemenným. K o z o - P o l j a n s k i j (1922) považuje jen rod *Gnetum* za vyvinutý v rámci krytosemenných, zatím co o rodu *Ephedra* soudí, že jde o potomka jehličnanů a rod *Welwitschia* odvozuje od *Bennettitales* (podle Č i g u r j a j e v o v é, 1949). H e i n t z e (1937) také považuje *Gnetineae* za redukované *Dicotyledoneae* bez integumentu a odvozuje je od čeledi *Polygonaceae*. Podle K o z o - P o l j a n s k é h o (1950) připouštějí jako problematickou možnost zařazení „*Gnetaceae*“, zvláště *Gnetum* mezi *Angiospermae* J e f f r e y (1930) a C h a m b e r l a i n (1935). Jak uvádí Č i g u r j a j e v o v á (1949), odvozuje K o z o - P o l j a n s k i j v dalších svých pracích (1945, 1947) rod *Ephedra* od třídy *Cordaitineae* a rody *Welwitschia* a *Gnetum* považuje za zástupce čeledi *Santalaceae*. Podobný názor vyslovuje i ve své pozdější práci (K o z o - P o l j a n s k i j, 1950).

Ti, kteří považují *Gnetineae* za prvotně nahosemenné rostliny, hledají jejich původ v různých skupinách *Gymnospermae*. Tak již B l u m e (1834) se domnívá, že všechny tři rody jsou rodem *Ephedra* spojeny s jehličnany. Od *Taxaceae* je odvozoval Š p e r k (1870, p. 125), podle kterého *Gnetineae* představují další vývoj typu *Coniferae*. Také S t r a s b u r g e r (1872) zastával názor, že *Gnetineae* navazují na jehličnany, jmenovitě na čeleď *Taxaceae*: „Jedenfalls haben wir es hier mit einer merkwürdigen Pflanzengruppe zu thun, welche den Übergang von den niedern zu den höhern Phanerogamen

vermittelt und deren meisten Repräsentanten, wie es so häufig in Übergangsgruppen geschieht, ausgestorben sind“ (p. 233). Za nejbliže na jehličnany navazující typ považoval také rod *Ephedra*, o kterém přímo říká: „*Ephedra* schliesst fast unmittelbar an die Taxeen: an *Taxus* oder *Phyllocladus* an“ (p. 76). Stejně tak Wettstein (1901) považuje za nejsprávnější odvozovat *Gnetineae* od *Taxaceae* a v pozdějším vydání (1911) je přibližuje i k čeledi *Cupressaceae*. Goebel (1933) je v tomto ohledu chápe jako „... eine den Coniferen gleichwertige, eigenartig entwickelte Gymnospermengruppe“ (p. 1792). Mnozí systematikové, jako na př. Bach (1947) dodnes tvrdí, že „Il semble naturel de considérer ces formes, surtout les *Gnetum*, comme intermédiaires entre les Coniférales et les Angiospermes“ (p. 97). Vcelku k podobným závěrům dospěl u rodu *Ephedra* Vasilčenko (1950); rozhodně však popírá, že by z rodu *Ephedra* bylo možno odvozovat krytosemenné rostliny a pro vznik tohoto rodu uvádí dobu začátku paleogenu nebo konce druhohor (křídou).

Jiní vidí předky *Gnetineae* hlavně v okolí *Cycadineae* a *Bennettitineae*. Takového názoru byl i Čelakovský (1890, p. 120; 1896), jak vyplývá z jeho slov: „... die Cycadeen, aus deren Verwandtschaft die Gnetaceen hervorgegangen sind...“ (1896, p. 21). Stejně soudí Sykesová (1910 — podle Lotsyho, 1911) a zvláště Pearson (1929), který se domnívá, že *Gnetineae* se oddělily na nižším stupni vývoje od ostatních nahosemenných, poukazující jak na cykasovité tak i na jehličnany a jiné skupiny. Jeho názor je však zcela nesprávný, neboť jak je dnes zjištěno, vývoj nahosemenných byl difyletický a je proto pochybné mluvit o vývojových vztazích *Gnetineae* k oběma fylogenetickým větvím nahosemenných. Pravdou je, že tu jde vůči nahosemenným buď pouze o konvergenční shodu znaků (*Coniferae*) nebo o atavismy z nižších stupňů vývoje. Bezprostředně od *Bennettitineae* je odvozuje (s otazníkem) také Zimmermann (1930). S jeho představou se shoduje Tachtadžjanův (1950) názor, že „*Chlamydosperminae* представляют собою сильно редуцированный и специализированный отпрыск *Bennettitales*“ (p. 136). Němejce (1950) je odvozuje od předků, společných jim i skupinám *Cycadineae* a *Bennettitineae*. Podle jeho názoru „The *Gnetineae* represent thus a lower stage in the evolution of the macrophyllous plant type toward the angiospermy.“ (Němejce, 1950, p. 77).

Velenovský (1926) se dívá na *Gnetineae* jako na typ rostlin, „který tvoří přechod mezi nahosemennými a krytosemennými“, ale nesouhlasí s názorem, „že by se byl vyvinul z některé větve Gymnospermů, nebo že by z něho byly povstaly rostliny krytosemenné“. Podle Velenovského *Gnetineae* tak „tvoří svou vlastní skupinu vývojovou, která dosáhla složitějšího ustrojení než ostatní Gymnospermy“ (p. 232). Krištofovič (1946) se domnívá, že *Welwitschia* „отражает признаки своих далеких родичей-кордаитов палеозоя“ (p. 82). Také Fagerlind (1949) odvozuje *Gnetineae* od *Cordaitineae*. Podle Arnoldiho (1900, p. 67, 75, 84, 85) vyvinuly se *Gnetineae* (příp. *Gnetum*) z typů z okolí rodu *Sequoia*. Z uvedeného výčtu hlavních názorů vyplývá, že není téměř skupiny mezi nahosemennými rostlinami, v níž by se někdo nepokusil vidět předky *Gnetineae*.

Názorové rozdíly jsou i v hodnocení členění uvnitř *Gnetineae*. Neudržitelným je shrnování všech tří rodů v jedinou čeleď, jak to nalézáme u starších autorů, ale kterého se mnozí přidržují až do pozdější doby (Rendle, 1930, Kuzněcov, 1936 a j.). Nejčastěji jsou jednotlivé rody rozděleny v samo-

statné čeledi, tvořící jediný řád nebo třídu (M a r k g r a f, 1926; W e t t s t e i n 1933; E n g l e r - D i e l s, 1936; D o m i n, 1938; M e j e r, 1947). Jiní rozdělují *Gnetineae* na dva řády. Tak S c h a f f n e r (1929) a A r n o l d (1948) je rozdělují na *Ephedrales* a *Gnetales* nebo P u l l e (1950) na *Gnetales*, kam zařazuje *Ephedraceae* a *Gnetaceae* a na *Welwitschiales* se zbývající čeledí *Welwitschiaceae*.

Rozvedeme-li do důsledku skutečnost, že *Gnetineae* „... sind zum wenigsten eben so verschieden, wie die einzelnen Hauptabteilungen der Coniferen unter einander“ (S t r a s b u r g e r, 1872, p. 233), což svědčí nepochybně o tom, že představují trosky rozsáhlého a bohatého okruhu typů, musíme za nejsprávnější považovat důsledné rozdělení všech tří rodů do samostatných řádů, jak to vidíme na př. u N ě m e j c e (1950), T a c h t a d ž j a n a (1950) N o v á k a (1950) nebo K u r s a n o v a (1951).

Vzhledem k velkému roztržštění zpráv a nedostatku materiálu, zvláště čerstvého, omezím se v dalším hlavně na rozbor morfologických znaků, přestože mnoho důkazů o oprávněnosti zahrnovat *Gnetineae* mezi krytosemenné by se našlo i v jejich anatomii a zvláště embryologii, jak ukazuje S c h n a r f ů v (1933) výklad, týkající se vývoje ♀ gametofytu *Gnetineae*: „... dieselbe Entwicklung stattfindende, die in verschiedenen Angiospermenkreisen auftritt“ (p. 64)¹⁾.

Ephedra již výskytem pravých tracheí v sekundárním dřevě se podstatně liší od ostatních nahosemenných a „zřejmě poukazuje k rostlinám dvouděložným krytosemenným“ (V e l e n o v s k ý, 1926, p. 233), i když některé znaky (M a r k g r a f, 1926, p. 411) připomínají dřevo jehličnanů. V těch případech jde však nepochybně o konvergenci a nikoliv o vývojový vztah, protože ve většině ostatních znaků (morfologie listů, květu a pod.) nemá s jehličnany nic společného. Naproti tomu určitá odlišnost od stavby dřeva ostatních krytosemenných by ukazovala na to, že vývoj tohoto rodu (a *Gnetineae* vůbec) šel svou vlastní cestou a nedosáhl ve stavbě dřeva takové diferenciace jako u většiny ostatních krytosemenných.

Složitější je i morfologie listů, které mají čepel vyvinutou jen u několika druhů. V tom případě je polocylindrická, asi 1 mm tlustá, nejvýše 3 cm dlouhá a 1—1,5 mm široká, často opadavá. Většinou je vyvinutý jen řapík. Svědectvím že vznikly redukcí, jako výsledek přizpůsobení xerothermním podmínkám je to, že po 2 dlouhých dělohách se vyvíjejí ještě 2—3 páry listů s diferencovaným řapíkem a čepelí, tvarem zcela dikotylní povahy (C o u l t e r a n d C h a m b e r l a i n, 1928; G o e b e l, 1933 a j.). Vyšší stupeň vývoje je také v jejich vstřícném nebo přeslenitém postavení, která jsou u krytosemenných odvozenější (T a c h t a d ž j a n, 1948).

Zástupci rodu *Ephedra* jsou v převážné většině dvoudomými. Výlučně jednodomým není žádný druh. Jen u některých druhů, případně variet, se setkáváme někdy s jednodomými jedinci, u nichž jsou květy buď v různou-

¹⁾ Během tisku vyšla práce ukrajinského embryologa J. S. M o d i l e v s k é h o (Botaničeskij žurnal, 1953, č. 1., p. 31—43), řešící otázku původu zárodečného vaku u krytosemenných. Autor dochází k názorům, že některé kryjí s některými názory, které v této práci předkládám. V hlavním se však rozcházejí, neboť M o d i l e v s k i j klade rody *Ephedra*, *Gnetum* a *Welwitschia* nadále mezi nahosemenné.

pohlavných nebo řidčeji v obojakých květenstvích. Wettstein (1907) taková obojaká květenství považuje za jev progresivní a podepřel jím svou známou koncepci vzniku květu krytosemenných. Naopak je pravdou, že takové květy představují *atavismy*. Můžeme proto konstatovat vývojovou odvozenost i v květenstvích, i když není u rodu *Ephedra* tak důsledná jako u jiných krytosemenných. Oproti rodům *Gnetum* a *Welwitschia* došel vývoj květenství u rodu *Ephedra* dále, neboť tu proběhla redukce i v počtu květů, jak na to poukázal ruský monograf tohoto rodu Meyer (1846), který květenství u ní považuje za „... auf ein einziges Glied reduciertes Kätzchen ...“ (p. 225).

Samčí květy jsou složeny z jednoduchého dvoučetného perianthu, stojícího v mediáně, s jemnými šupinovitými lístky bez nervů, jen výjimečně u *E. fragilis* (Markgraf, 1926) s patrnou nervaturou. Dva postranní listeny nejsou vyvinuty.

Velká různost názorů je ve vysvětlování stavby a původu jediné tyčinky (redukci počtu), stojící uprostřed perianthu. Tak Thibout (1896) píše, že vznikla srůstem 2 mikrosporofylů, z nichž každý nesl 1—4 dvoupouzdrová mikrosporangia. Thibout se ve svém názoru opírá o to, že „sloupek“ tyčinky se nahoře někdy rozdvouje nebo se po jeho stranách objevují malé žlábký, sahající až do jeho poloviny. Také Velenovský (1910) mluví o 2 nebo o 2 tyčinkách, jejichž nitky jsou srostlé ve společný sloupek. Coulter a Chamberlain (1928) již v roce 1910 soudí, že jde o orgán osního původu. Thoday a Berridge (1912) i Arber a Parkin (1908) naopak výstižně mluví o orgánu listového původu — sporofylu. Thoday a Berridge (1912) tyčinku pro její svinutou polohu v poupěti u *Ephedra fragilis* a dichotomické rozeklání považují za homologickou kapradinovému sporofylu. Stejně tak srovnávají její nervaturu s listovou. Tento výklad doplňuje a rozšiřuje názor Markgrafa (1926), podle kterého jsou primitivnější tyčinky těch druhů rodu *Ephedra*, které mají větší počet *synangií* a jsou nahoře rozvětvené. Goebel (1933) připouští, že u druhů, kde jsou na tyčince pouze 2 synangia, jako je tomu typicky na př. u *E. altissima*, připomíná mikrosporofyl krytosemenných. Zároveň ale dodává, že jde o podobnost pouze zdánlivou a považuje ji za „Mikrosporangienträger“ osního původu. Domin (1938) považuje tyčinku u rodu *Ephedra* za synandrium, srostlé ze 2—8 tyčinek. Mnozí autoři, zvláště novější, jako na př. Campbell (1940), se při poukazu na její původ spokojují tím „vysvětlením“, že není zcela jasný.

Za nejsprávnější považují názor Thoday a Berridge (1912), který ukazuje, že fylogenetické základy tyčinky rodu *Ephedra* jsou mnohem níže, než je hledají ti, kteří vysvětlují její vznik srůstem. Doplníme-li hledisko předešlých spoluautorů názorem Markgrafa (1926) souhlasí nám výsledek i s představami o tvaru mikrosporofylu praprvotních krytosemenných, jak jej načrtli v klasické práci Arber a Parkin (1907). Takové vysvětlení nemá ve svých důsledcích význam jen pro samotný rod *Ephedra* nebo *Gnetineae*, ale pro krytosemenné vůbec, čehož si všimneme na jiném místě.

Primitivní rysy podržel si i mikrogametofyt, který se podobá v některých rysech více mikrogametofytu nahosemenných než krytosemenných. Zralá mikrospora má celkem 5 buněk, z nichž 2 jsou prothaliové, zbývající nástěnná, spermatogenní a láčková (Schneff, 1933). Plně ztotožňovat mikrogametofyt u rodu *Ephedra* s mikrogametofytem nahosemenných také nelze, protože v případě rodu *Ephedra* došlo k redukci (prostorové) v různých jeho částech, jak připouštějí i mnozí autoři (Wettstein, 1933 a j.).

Opylování děje se větrem i hmyzem. Je nepochybné, že tak jako u všech krytosemenných je i u rodu *Ephedra* *původnější entomofilie*, která je tu zachovaná vedle odvozenější anemofilie dosud ve své nejprimitivnější formě. Způsob opylování, při kterém je hmyz lákán pylem, který požírá, a zároveň sladkými šťavami, vylučovanými na vrcholu tubulu, je třeba považovat za velmi blízký, ne-li v mnohém totožný s tím procesem opylování u primitivních krytosemenných, z něhož se entomofilie vyvinula v té formě, jak ji dnes vidíme u většiny kvetoucích rostlin (G o l e n k i n, 1927). Sladké šťavy, vylučované na tubulu, však zároveň umožňují pronikání pylových zrn až k nucellu. Samotná skutečnost, že tu jedno zařízení vykonává dvě rozdílné funkce (lákáni hmyzu a doprava pylových zrn k nucellu), svědčí o poměrně malé diferenciaci, která se v tomto případě zachovala. Přesto však opylovačí proces není u rodu *Ephedra* dosud dobře znám, jak poznamenává M a r k g r a f (1926).

Samičí květy jsou velmi zjednodušené. Každý je složen z vajíčka s integumentem (vnitřní obal), které je uzavřeno ve střední a zevní obal. Vnitřní obal je tvořen dvěma vrstvami parenchymatických buněk, nemá žádných svazků cévních a je protažen v tubulus. Tvarem své svrchní části připomíná čnělku a bliznu, ale svou funkcí se od nich liší tím, že slouží *pouze k zachycování pylu*, k jehož vyklíčení dochází nikoliv na povrchu tubulu, ale až v pylové komoře. Podle S c h n a r f a (1933) vnitřní obal vzniká z dvou protilehlých hrboulků po stranách nucellu. Většina morfologů jej právem považuje za *integument*.

Protichůdné názory jsou na povahu středního obalu, který je mocnější než vnitřní, probíhají jím svazky cévní a je dvojlaločně ukončen. Důležitá je připomínka S t r a s b u r g e r a (1872), že ontogenese tohoto obalu „... stimmt weiter völlig überein mit der Fruchtknotenbildung bei sehr vielen höheren Phanerogamen: der Chenopodiaceen, Amarantaceen, Polygoneen, u. s. w.“ (p. 234). S tímto výkladem souhlasí S t r a s b u r g e r o v o pozdější pozorování, že „Das äussere Integument (t. j. prostřední obal — R. H.) ist stark entwickelt in älteren Blüthen verholzt, das innere schwach und dünn.“ (S t r a s b u r g e r, 1879, p. 97). Někteří v tomto obalu skutečně vidí semeník. Takového názoru je již Blume (1833 — podle S t r a s b u r g e r a, 1872). T i e g h e m (1869) ho vysvětluje jako plodolist, jehož okraje jsou srostlé, uvnitř s vajíčkem s jedním integumentem. V pozdějších pracích (T i e g h e m, 1884—91) svůj výklad zpřesňuje a považuje tento obal za ovarium, vzniklé srůstem 2 plodolistů.

Prostřední obal jako semeník hodnotí také S t r a s b u r g e r (1872, p. 234—235) a Č e l a k o v s k ý (1882, p. 58). S t r a s b u r g e r (1879) jej však později považuje na základě „... der Homologie der äusseren Hülle des Gnetaceen-Eichens und der einen des Coniferen-Eichens...“ (p. 96) za druhý integument. K u z n ě c o v (1936, p. 119), připouští, přestože s názorem, že jde o semeník, plně nesouhlasí, že u *Gnetales* plodolist vytváří pouze semeník, ale nikoliv bliznu a čnělku. Tím však „... wären die Gnetaceen keine echten Gymnospermen mehr und von den Angiospermen nur durch den Mangel einer Narbenbildung am Fruchtknoten und die abweichende Art der Pollenbestäubung verschieden.“ (Č e l a k o v s k ý, 1890, p. 116).

Uvážíme-li všechny skutečnosti, týkající se stavby a vývoje středního obalu, jakož i tendenci morfologických změn, které proběhly v ostatních orgánech, zvláště v květech rodu *Ephedra*, musíme se přiklonit k vysvětlení, že se tu skutečně jedná o *semeník* s velikou pravděpodobností vzniklý srůstem 2 plodolistů. Na oprávněnost takového výkladu ukazuje i popis ontogenese

tohoto obalu u Strasburgera (1879, p. 98), přestože v tom autor shledává identitu s rodem *Taxus*. Podle toho by se květ rodu *Ephedra* lišil od květů, zvláště nahých, ostatních krytosemenných hlavně tím, že „... nicht das Ovar, sondern das Integument den pollenauffangenden Apparat bildet.“ (Lotsy, 1911, p. 300).

Zcela nepřijatelným je vysvětlení, že tu jde o druhý integument (Endlicher, 1847; Strasburger, 1879; Coulter and Chamberlain, 1928; Campbell, 1940; Vasilčenko, 1950; a j.), protože známe případy, kdy v tomto obalu jsou uzavřena 2 vajíčka, každé s jedním integumentem. Takové případy nám potvrzují, že redukce semeníku byla spojena s redukcí počtu vajíček, kterýžto vývoj nalézáme v určité době i u ostatních krytosemenných. Jiní se domnívají, že jde o kalich, případně perigon (Tulasne, 1863 a Eichler, 1863 — podle Strasburgera, 1872; Šperk, 1870; Beccari — podle Čelakovského, 1890; Jaccard, 1894; Velenovský, 1910; Lotsy, 1911; Markgraf, 1926 a j.). Wettstein (1908, 1911) prostřední obal zprvu považuje za plodolist, ale později (1924, 1933) soudí, že jde o plodní val („Fruchtwulst“), k čemuž se připojuje i Domin (1938). Poslední názor je založen na představě vývojových vztahů *Gnetineae* (zvláště rodu *Ephedra*) k čeledi *Taxaceae* a prostřední obal má tu být rovnocenný arillu. Zevní obal lze si nejlépe vysvětlit jako značně redukovaný *perianth*.

S fylogenetického hlediska významným rysem rodu *Ephedra* je pylová komora, kterou z recentních nahosemenných nalézáme jen u typů, u nichž dochází k vývinu spermatozoidů (*Cycadineae*, *Ginkgoineae*). Jde tu o další podivuhodný zbytek struktury, který si *Ephedra* zachovala z nižšího stupně vývoje.

Jinou význačnou morfologickou zvláštností rodu *Ephedra* jsou archegonia, u kterých, na rozdíl od nahosemenných, jsou slabě potlačeny pouze krční buňky kanálové¹⁾. Jinak však nevykazují jiné podstatné redukce. Jak si tu vysvětlit přítomnost archegonií? Někteří autoři se domnívají, že u rodu *Ephedra* jde pouze o analogii, vzniklou nezávisle na ostatních archegoniálních typech. Takový výklad nelze přijmout, neboť naprosto nic neukazuje na takový původ. Archegonia u rodu *Ephedra* si lze vysvětlit, stejně jako shora uvedenou pylovou komoru jako *zbytek*, který si tento rod odnesl z *typů* nesrovnatelně primitivnějších, z *prvotních krytosemenných*. Tím můžeme dojít k závěru, že *archegonia byla prvotním krytosemenným vlastní*. Myslím, že oprávněnost takové domněnky potvrzuje to, jak různí autoři ukázali, že v některých skupinách krytosemenných se setkáváme s menšími či většími náznaky archegonií.

Oplozovací pochod je u rodu *Ephedra* jen málo znám nebo ho známe jen u několika jejích druhů. Markgraf (1926), Domin (1938) a jiní pouze mluví o tendenci nebo primitivní formě dvojitého oplození. Zásadně však lze tvrdit, že u rodu *Ephedra* je právě dvojité oplození, jak je nalézáme u většiny krytosemenných (Pearson, 1929). Stejně tak nelze ani v tomto směru vidět mezi nimi pouhou analogii, jak o tom soudí pro celé *Gnetineae* na př. Krečeto-
vič (1952, p. 91), ale naopak *vývojovou souvislost*. Ze studií Herzfeldové (1922) je jasné, že u rodu *Ephedra* jde o pochod totožný s tímto u ostatních krytosemenných, čemuž nasvědčují i změny na gametách, jejich rozdíly

¹⁾ Jak uvádí Modilevskij, (Bot. žur., 1953, č. 1., p. 31—53) u rodu *Ephedra* nad vaj. buňkou není již břišní buňka kanálová, ze které zbývá jen její jádro.

v tvaru, zabarvení, velikosti atd., které se shodují s povahou změn u ostatních krytosemenných rostlin. Jak připomíná S c h n a r f (1933, p. 264—265) liší se *Ephedra* od ostatních nahosemenných i tím, že u ní oplození následuje téměř bezprostředně (asi 10 hodin — jako u většiny krytosemenných) po opylení, zatím co u nahosemenných je tato doba nesrovnatelně delší (měsíce).

Za plodu se semeník mění v chrupavčitě ztvrdlou vrstvu a zevní obal v křídlatý létací aparát nebo u jiných druhů zdužnatuje a nápadně se zbarvuje. Podle toho slouží k anemochornímu nebo zoochornímu rozšiřování. V podstatě je to jednosemenný parakarpický plod pro rod *Ephedra* specifické morfologické stavby. V žádném případě se však nedá srovnat s některým plodem nahosemenných, kterým je svou stavbou a stupněm diferenciací zcela cizí.

Nad zemí klíčící rostlina má obvykle dvě dlouhé úzké dělohy, mající zhruba uprostřed 2 nervy. Z jejich uspořádání se dá soudit, že představují zbytek původně dlanité nervatury, kterou přisuzujeme primitivním krytosemenným. Pravděpodobně jen druh *E. ciliata* C. A. M. klíčí třemi dělohami, v čemž vidí V a s i l ě n k o (1950) jeden z důvodů, aby odvozoval rod *Ephedra* od některých jehličnanů (z *Taxoideae* nebo *Pinoideae*). Klíčení větším počtem děloh než dvěma není však ani u ostatních krytosemenných ojedinělým zjevem. Předně se setkáváme u nich s anomálními případy, kdy normálně dvouděložné typy vytvářejí tři dělohy, jak uvádí V e l e n o v s k ý (1907, p. 237). Více dělohami běžně klíčí na př. z čeledi *Loranthaceae* *Psittacanthus cucullans* (obvykle 4 dělohy), z čel. *Proteaceae* rod *Personia* (2—8 děloh) a z čel. *Rhizophoraceae* rod *Bruguiera* (V e l e n o v s k ý, 1907; G o e b e l, 1933). Myslím, že tyto případy stačí, aby vyvrátily bezpříkaznost V a s i l ě n k o v a závěru.

Dalším zástupcem je rod *Gnetum*. Přestože jeho dřevo má na první pohled charakter dřeva nahosemenných, jak uvádí Z i m m e r m a n n (1930, p. 310), přítomností tracheí, i když primitivních, připomíná spíše dřevo krytosemenných. Anomální tloušťnutí, kterým se dřevo rodu *Gnetum* vyznačuje, nelze považovat za následek druhotného zdřevnatění stonku, ale třeba ho vysvětlovat jako výsledek speciální modifikace typického dřevnatého stonku, jak uvádí T a c h t a d ě j a n (1948, p. 38) pro některé dřeviny, a což v určité době jistě platí i pro tento rod.

Pokud se týče listů u rodu *Gnetum*, přiznávají mnozí autoři, jako M a r k g r a f (1928), G o e b e l (1933), D o m i n (1938), že jejich vnější i vnitřní stavba je shodná se stavbou listů krytosemenných. Právě tak zcela dikotylní povaha je jejich nervatura. L o t s y (1911) to vystihuje slovy: „... das Blatt weicht so sehr von allen Gymnospermen ab, dass niemand daran denken würde, ein nicht blühendes *Gnetum* für eine Gymnosperme zu halten“ (p. 345). Žádný z autorů však nevyvozuje z toho závěr, kterým by revidoval nesprávný názor na fylogenetické postavení rodu *Gnetum*. Morfologickou a anatomickou stavbu jeho listů si však nelze vysvětlit jako konvergenci, vzniklou nezávisle na krytosemenných, ale je třeba ji chápat jako svým původem s ostatními krytosemennými spjatou, přesněji — jako vzniklou společně s ostatními krytosemennými typy na počátcích jejich vývoje z typů, známých nám dosud jen hypoteticky. Pro možnost oprávněnosti takových závěrů svědčí i ontogenese průduchů, stejná pro všechny *Gnetineae* a čeled *Magnoliaceae*.

Květenství u rodu *Gnetum* jsou převážně různopohlavná a jen zcela výjimečně se vyskytují (*G. gnemon*, *G. Brunonianum* a j.) v ♀ klasu též ♂ květy (P a r l a t o r e, 1868; M a r k g r a f, 1926 a j.). Podobně i v ♂ květenstvích

nalézáme na vrcholu jednotlivých klasů nedokonale vyvinuté ♀ květy. Jak uvádí G o e b e l (1933) v ♂ květenstvích některých druhů (*G. gnemon* a j.) mohou být sterilní vajíčka tak velká „... dass die Samen vortauschen“ (p. 1788). Objevování se těchto výjimek lze si vykládat jako svědectví toho, že jednopohlavná květenství dnešních zástupců rodu *Gnetum* vznikla v průběhu evoluce z květenství, složených z obojakých květů, jejich pohlavní diferenciací v rámci jednoho květenství, což později vedlo k vzniku jednopohlavných květenství v té formě, jak je známe dnes. K takovému morfologickému rozrůznění došlo v důsledku fyziologické diferenciacie, bylo vyvoláno a nerozlučně spjata se změnou způsobu opylování, jako vyššího přizpůsobení vnějšímu prostředí.

K a r s t e n pozoroval, jak uvádí G o e b e l (1933), že sterilní vajíčka v ♂ květenstvích vylučují nektar. Je to v podstatě tentýž jev, který je pravidlem u rodu *Welwitschia* s tím rozdílem, že vývoj opylování u rodu *Gnetum* dospěl k odvozenější formě, k dosažení úplné anemofilie. Náznaky entomofilie je třeba chápat jako atavismy. U rodu *Welwitschia* je vývoj způsobu opylování na rozhraní entomofilie a anemofilie. Ze všeho toho lze s jistotou tvrdit, že i u obou těchto rodů je *anemofilie* druhotnou, tak jako u celých *Gnetineae* a všech krytosemenných s anemofilním opylováním vůbec (T a c h t a d ž j a n, 1948). Zatím však většina autorů vidí neprávem ve zbytcích entomofilie u rodu *Gnetum*, a vůbec u *Gnetineae*, naopak počátky jejího rozvoje.

Samčí květy rodu *Gnetum* mají perianth srostlý ze 2 lístků v trubku, v čemž se shodují s květy rodu *Ephedra*. Na vznik a stavbu tyčinky, jediné v květu a tvarem velmi zajímavé, se názory různí. Většinou je její vznik vysvětlován srůstem dvou tyčinek (G o e b e l, 1933; D o m i n, 1938 a j.). Domnívám se, že nejde o srostlé tyčinky, ale o *tyčinku jedinou*, ponechavši si některé archaické rysy. Její vývoj pokračoval u rodu *Gnetum* velmi záhy vlastní cestou, o čemž svědčí i výskyt jediného prašného pytlíčku u *G. gnemonoides*. Utváření jejího dnešního tvaru třeba hledat v rychlých změnách způsobu opylování a pochopitelně s ním spojených změnách stavby celého květu.

Mikrogametofyt u rodu *Gnetum* se většinou shoduje se stavbou mikrogametofytu u rodu *Welwitschia*. Obsahuje celkem 3 buňky, a to prothaliovou, generativní a láčkovou, z nichž první záhy degeneruje a nevniká do pylové láčky (S c h n a r f, 1933). Z toho je patrné, že i v tomto případě došlo u rodů *Welwitschia* a *Gnetum* ke značné redukci, větší než u rodu *Ephedra*, což je v plném souladu i s poměrem vývoje jejich makrogametofytů. U prvních rodů se mikrogametofyt více přiblížil jeho charakteru u ostatních krytosemenných než se tak s ním stalo u rodu *Ephedra*.

Samičí květ u rodu *Gnetum* je velmi zjednodušený. Tvořen je u fertálních květů třemi koncentrickými obaly, z nichž vnitřní, protažený v tubulus, uzavírá nucellus. Ve většině prací je tento obal považován za *integument*. V sterilních ♂ květech ♀ květenství některých druhů se vyvíjí vcelku normálně. Někteří morfologové, jako B a i l l o n (1860), Š p e r k (1870), B e c c a r i (1877), M i e r s (podle V e l e n o v s k é h o, 1910) jej hodnotí jako semeník. Podle jejich názoru by vajíčko rodu *Gnetum* nemělo *integumentu*. Je nepochybné, že již na základě srovnání s ostatními *Gnetineae* nebo rozborem anatomické povahy tohoto obalu je první názor nejspřávnějším.

Prostřední obal, který je méně vyvinutý než vnitřní a má zachované zřetelné stopy po svazcích cévních, považují někteří autoři za *integument* (Blume, 1848 a Eichler, 1863, 1864 — podle L o t s y h o, 1911; Š t r a s b u r g e r, 1872, 1879; W e t t s t e i n, 1901, 1911; K u z n ě c o v, 1936;

Mejer, 1947), jiní za homologický útvar staminodiálnímu kruhu (Bailly, 1860; Beccari, 1877 a j.) nebo jej hodnotí jako přeměněný perianth (Šperk, 1870; Lotsy, 1899; Velenovský, 1910; Goebel, 1933), případně jako listeny (Lignier et Tison, 1913). Wettstein (1924, 1933) a po něm i Domin (1938) ze známých důvodů, podobně jako u rodu *Ephedra*, považují jej za plodní val. Třeba poznamenat, že v případě rudimentovaných ♀ orgánů v ♂ květenstvích se prostřední obal sterilního vajíčka nevyvíjí. Fagerlind (1949, p. 8) píše, že se sice vyvíjí, ale již v nejranější etapě růst zastavuje. Pouze v případech, kdy tyto květy (vajíčka) nezůstávají sterilními a po oplození se v nich vytváří embryo, vyvíjí se i střední obal zcela normálně.

Domnívám se, že jde v případě prostředního obalu také u rodu *Gnetum* o rudimentovaný semeník, který je tu ještě méně vyvinutý než u rodu *Ephedra*. Strasburger (1872), i když myslí, že tento obal je druhým integumentem, přináší svou zprávou, (stejně jako později Lotsy, 1899) že „... das äussere Integument hier Bündel erhält...“ (p. 237) důležitý doklad pro domněnku o pravděpodobnosti semeníkové povahy prostředního obalu. Svědectvím, že jde o semeník, případně jeho zbytky, je i to, že se zakládá, podobně jako i v jiných případech, v podobě souvislého valu a nikoliv jednotlivých hrboulků, jak by tomu bylo, kdyby šlo o jeho listenový původ. Zároveň z toho vyplývá, že semeník u rodu *Gnetum* je tvořen jedním plodolistem, na rozdíl od rodu *Ephedra*, kde je nepochybně z dvou plodolistů. Pravděpodobně tedy došlo u *Gnetineae* k stejnému vývoji coenokarpního semeníku jako u některých ostatních krytosemenných (*Urticales* a j.), který je charakterisován postupnou redukcí počtu plodolistů (Tachtadžjan, 1948, p. 153). Je možné říci, že tu parakarpní semeník monokarpíí a redukci vajíček na jediné dosáhl v určitém směru svého nejvyššího stupně vývoje. Konečně tendence semeníku k redukci oproti ostatním orgánům je u celé linie všech tří rodů nepochybná a proto není překvapením, že v případě, kdy se vajíčko stalo sterilním, se semeník nevyvíjí ani v té míře jako u fertilního.

Zevní obal si vysvětlují Blume (1848) a Eichler (1864) jako semeník (podle Lotsyho, 1911) nebo jako plodolist (Wettstein, 1908, 1911). Jak uvádí Lotsy (1911), Karsten (1893), a stejně Strasburger (1879) jej považují za třetí integument. Tyto názory jsou však nejméně pravděpodobné, protože by pak bylo nutno oba dva vnitřní obaly považovat za integumenty a to je vzhledem k struktuře prostředního obalu zcela vyloučeno. S tohoto hlediska je nevyhovujícím i názor Strasburgera (1872), a Čelakovského (1882) který se domnívá, že jde o „Fruchtknoten-hülle“. Šperk (1870) a Lignier et Tison (1913) v něm vidí přeměněné listeny. Pravdivým však je nepochybně názor většiny morfologů, podle nichž jde o redukovaný perianth (Eichler, 1863; Beccari, 1877; Lotsy, 1899; Velenovský, 1910; Wettstein, 1924, 1933; Goebel, 1933; Kuzněcov, 1936; Mejer, 1947; Domin, 1938 a j.). Dá se tak usuzovat z toho, že je tvořen dvěma na spodu srostlými lístky, jež jsou mediálně dvojčipé, čímž jej lze ztotožnit s perianthem ♂ květů. Strasburger (1879) uvádí, že „In älteren Samenanlagen kann man die Bündel des äusseren und mittleren Integuments fast bis an den oberen Rand dieser Integumente verfolgen.“ (p. 107).

Co se týče zárodečného vaku, můžeme si z výsledků, k nimž dospěl Pearson (1929, p. 171—182) učinit závěr, že u rodu *Gnetum*, ve srovnání

s jinými krytosemennými rostlinami, vykazuje zárodečný vak mnohem menší redukcí ve funkcích a tudíž i ve své stavbě. Ukrajinský embryolog *Arnoldi* (1900, p. VIII.) a *Kuzněcov* (1936, p. 112) připomínají, že ontogenese zárodečného vaku u rodu *Gnetum* (taktéž u rodu *Welwitschia*) probíhá jakoby *střední cestou* mezi typem jeho ontogenese u nahosemenných a krytosemenných. Totéž tvrdí později i *Fagerlind* (1941) a jiní. Že přesto jeho fylogenese dospěla u rodu *Gnetum* do své vyšší etapy vidíme z toho, že na rozdíl od rodu *Ephedra*, s kterou rod *Gnetum* spojuje charakter mnohých změn v reprodukčních orgánech, se nevytvářejí u *Gnetum* již archegonia ani tam nenalézáme struktur, o kterých bychom mohli říci, že jsou odvozeny z archegonií. Je tu však dosud zachována, jak uvádí *Schnearf* (1933), ještě typická pylová komora, u některých druhů alespoň v náznacích.

Význačným rysem, spojujícím *Gnetum* s ostatními krytosemennými je, jak připomíná *Arnoldi* (1900, p. 13), i dvojité oplazení.

Plod rodu *Gnetum* je morfologicky stejnocenný plodu rodu *Ephedra* s tím rozdílem, že zevní obal vždy zdužnatuje.

Angiospermního charakteru je i dvěma dělohami klíčeí rostlina, vytvářející silný kulový kořen „... s postranními kořínky, jež na rozdíl od všech Gymnospermů nesou hojné vlásky kořenové“ (*Velenovský*, 1926, p. 239).

Ze stručného rozboru hlavních morfologických a anatomických vlastností rodu *Gnetum*, vyplývá, že ve srovnání s rodem *Ephedra* dospěl u něho vývoj poněkud dále a současně se i v některých rysech odchýlil.

Nesporně jednou z nejpozoruhodnějších rostlin je třetí zástupce *Gnetineae* — monotypický rod *Welwitschia*, a to hlavně pro zvláštní stavbu vegetativních částí. Dřevnatý kmen, nahoru se dvoulaločně rozšiřující a dolů se prodlužující v kulový kořen, je nepochybně jednou z nejzajímavějších modifikací stonku a zároveň ukázkou širě přizpůsobovací schopnosti rostliny. Přítomnost pravých tracheí v druhotném dřevě ukazuje na vyšší morfologicko-anatomickou diferencovanost jeho stavby. S určitého hlediska již tato skutečnost, podobně jako tomu je u předešlých dvou rodů, ukazuje na vztah ke krytosemenným.

Neméně jsou zajímavé dva pentlicovité vstříčné listy, na basi s neomezeným růstem, někdy až 3 m dlouhé. Jejich žilnatina je souběžná, místy spojená příčkami. Připouštíme-li, že se souběžná (t. zv. „monokotylní“) nervatura objevuje zcela nezávisle na různých větvích vývoje krytosemenných rostlin, nepochybně představuje přizpůsobení ke kvalitativně různým podmínkám, je i u rodu *Welwitschia* pravděpodobný druhotný vznik této nervatury. Je pravděpodobné, že v tomto případě jde o přizpůsobení podmíněná změnami, souvisícími s *neomezeným růstem* jejích listů.

Welwitschia, která je vždy dvoudomou rostlinou, má květy uspořádané v racemosní květenství — šištice — tvarem připomínající šišky některých jehličnanů. Několik šištic tvoří dohromady složené dichasiální květenství. Celé toto složené květenství vzniklo podobně jako u jiných krytosemenných postupně větším a větším *nahloučením z prvopočátku jednotlivých květů*, vyvolaným neustále dokonalejším přizpůsobováním opylování. S vývojovým procesem utváření byla spojena redukce jednotlivých květů v jejich různých částech.

Je proto zcela nemožné srovnávat či odvozovat květenství nebo i květ rodu *Welwitschia* s *Bennettitineae*, jak to dělá na př. Pearson (1929), protože u *Bennettitineae* jde o květ či o jeho homologii a nikoliv o květenství.

Samčí květy, sedící v paždí křídlaté braktee, si zachovaly původnější stavbu než ♀ květy. Předně jsou složeny ze dvoučetných perianthů, vnějšího a vnitřního, jak je hodnotí většina autorů, a snad jen Parlatores (1869) je považuje za bracteolae. Vnitřní perianth tu odpovídá perianthům (případně jejich zbytkům) u *Gnetum* a rodu *Ephedra*, jak to na př. uvádí Kuzněcov (1936). Dovnitř následuje kruh šesti tyčinek, srostlých na basi ve vysoký „límeček“. Vznikly rozštěpením původně 2 tyčinek, stojících v mediáně a dosud se v ontogenesi vyvíjejí ze dvou primordií (McNab, 1873). Uprostřed je nevyvinuté vajíčko, jehož integument četní autoři, jako Parlatores (1869), Strasburger (1872), McNab (1873) považují za plodolist. Jak uvádí Lotsy (1911) Bertrand (1878) se domnívá, že jde o „listovitý (!) integument“. Jeho anatomická struktura a postavení ukazují, že správným je názor Hookera (1863), Strasburgera (1879), Eichlera (1889), Coultera and Chamberlaina (1928), Wettsteina (1901, 1911, 1924, 1933) a j., podle nichž jde o *integument*. Jak uvádí Lotsy (1911), považují ho za integument i Bentham et Hooker (1880), kteří připouštějí, že může jít o nedokonale vyvinutý („imperfektní“) semeník.

Sterilní vajíčko není v ♂ květech bez funkce (proto se tam zachovalo), ale podílí se na opylovacím procesu tím, že nektarem, vylučovaným v ústí tubulu je lákán hmyz k návštěvě květů a tím je umožněno entomofilní opylení, které však může být uskutečněno i anemofilií. Že si rod *Welwitschia* podržel v široké míře původní entomofilii, více než *Ephedra* a *Gnetum*, je patrné i na pylu, který je znatelně lepkavý, jak uvádí na př. Goebel (1933). V souhlasu se zachováním původního způsobu opylování zachoval si květ i původnější složení. Rudiment ♀ orgánů v ♂ květu rodu *Welwitschia* má obdobu i v jiných skupinách krytosemenných.

Skutečnost, že tam schází semeník, jak jej známe u fertilních ♀ květů je snadno vysvětlitelná. V tomto případě platí o něm totéž, co jsem uvedl v případě stejného jevu u rodu *Gnetum*. Domnívám se, že i u rodu *Welwitschia*, důsledkem nepochybně silné redukce semeníku i v plodných ♀ květech, se ve fyziologicky jednopohlavném ♂ květu semeník vůbec nevytváří. Nesprávným je tvrzení, že „obojaký květ rodu *Welwitschia* není zjev atavistický, nýbrž *progresivní*“ (Velenovský, 1910, p. 651). Jak uvádí Čelakovský (1890), také Strasburger považuje za původní diklinické květy a morfologicky obojaké květy rodu *Welwitschia* uvádí jako důkaz, že tento rod (a s ním i celé *Gnetineae*) je nejvyvinutějším nahosemenným typem. Podobného názoru byl zprvu i sám Čelakovský (1874), ale později (Čelakovský, 1890) tuto představu zcela rozhodně popírá a zdůrazňuje, „... es kann nicht sein, dass die Zwitterblüthe der *Welwitschia* aus einer rein männlichen entstanden ist, sondern umgekehrt die männliche (und auch die weibliche) Blüthe ist aus der Zwitterblüthe hervorgestanden, und zwar nicht bloss hier, sondern überall, auch im ganzen Bereiche der Angiospermen.“ (p. 112). Při této příležitosti je třeba uvést další větu, kterou přímo z kořene vyvrací reakční pseudanthiové koncepce vzniku květu: „Es ist ein Irrthum, wenn man glaubt — und man hat es vielfach geglaubt, — dass jemals aus einer eingeschlechtigen Blüthe phylogenetisch eine hermaphrodite Blüthe sich gebildet hätte“ (p. 112). Z toho všeho rozhodně vyplývá, že sterilní vajíčko ve fertilním ♂ květu je

dalším svědectvím toho, že květy rodu *Welwitschia* a s ní příbuzných rodů *byly původně obojaké*.

Pylové zrno u rodu *Welwitschia* obsahuje v době zralosti 3 buňky: prothaliovou, generativní a láčkovou. Již na samotné prothaliové buňce, záhy degenerující (Schনারf, 1933) vidíme, že u ní a tudíž u celého mikrogametofytu došlo k mnohem větší redukci než u rodu *Ephedra*.

Samičí květy, ukryté v křídlaté bractee, mají jednoduchý, po straně křídlatý obal (zevní) a v něm jen jedno vajíčko s *integumentem*, za který ho skutečně většina morfologů považuje. Parlatore (1868) jej považuje za plodolist, Šperk (1870) za semeník, ale anatomická stavba, umístění a stejně tak funkce (ve srovnání s rodem *Ephedra* a *Gnetum*) ukazuje jednoznačně na jeho integumentovou povahu. Vnější obal ve většině prací je vysvětlován jako redukovaný perianth (Hooker, 1863; Šperk, 1870; Eichler, 1889; McNab, 1873; Coulter and Chamberlain, 1928 a j.), jako přeměněné androeceum (Bertrand, 1878); Parlatore (1869) v něm vidí bracteolae, Strasburger (1879) druhý integument, a Wettstein (1933) plodní val. Za plodolist jej považuje Wettstein (1901) a Strasburger (1872), který se o něm jinde vyslovuje jako o „Fruchtknote“ (. 100) nebo „Fruchtknotenöhülle“ (p. 235). Stejného názoru je Čelakovský (1882, p. 58—59). Jak uvádí Lotsy (1911) přijímá McNab citovaný Strasburgerův výklad poznámkou: „srůstem dvou plodolistů“. Důležitá jsou Strasburgerova (1872) slova, vztahující se k povaze vnějšího obalu: „Je ein Bündel läuft rechts und links in der Mediane beider Carpellblätter (prolož. R. H.), dicht unter dem Flügel und lässt sich bis an ihren Scheitel verfolgen“ (p. 235) a dále — „Die Bildung der Fruchtknotenöhülle beginnt ziemlich gleichmässig im ganzen Umfange der Blütenaxe, doch so, daß die Medianen beider Carpellblätter sofort an ihren weiteren Zuständen wird ihre Mündung auch deutlich zweilippig“ (p. 236). Ze všeho nejpravděpodobnější je, že vnější obal představuje redukovaný semeník, na jehož dnešní stavbě se podílí zčásti snad i zbytky značně potlačeného perianthu. Jak ukazuje Strasburger (1879, p. 108), vyvíjí se v ontogenesi dříve než integument.

Podobně jako u *Gnetum* nenalézáme u rodu *Welwitschia* již archegonií, která jsou tu „... schon auf eine einzige Zelle reducirt.“ (Strasburger, 1879, p. 138), což potvrzuje Arnoldi (1900, p. 25).

Semeník za plodu dozrává v parakarpní plod — křídlatou nažku s jediným semenem, uzpůsobenou k rozšiřování větrem. Nelze říci, že by plod rodu *Welwitschia* se nějak podstatně lišil od jemu obdobných plodů jiných krytosemenných. Naproti tomu nelze u žádného zástupce nahosemenných nalézt nějakou obdobu, protože celou svou strukturou je nahosemenným zcela cizí.

Z toho, co jsem na předešlých stránkách uvedl vyplývá, že *Gnetineae* považuji za skupinu krytosemenných rostlin nebo lépe řečeno — za jednu z linií vývoje z původně monofyletického jádra evoluce všech krytosemenných. Vzhledem k jejich, v některých částech poměrně velké morfologické a anatomické různosti, která je výsledkem rychlého vývoje, mám za správné důsledné rozdělení všech tří rodů do samostatných řádů s podřazenými čeleděmi, jak to provedli na př. Němec (1950), Tachtadžjan (1950) Novák (1950)

a K u r s a n o v (1951). Ve smyslu G r o s s g e j m o v a (1945) pojetí evoluce krytosemenných rostlin považují všechny tři řady za samostatný vývojový směr („stvol“) a navrhuji pro něj název *G n e t o g e n a e*.

Protože u nich nalézáme semeník (i když redukovaný — nebo právě proto, že již redukovaný?) nesouhlasím s kladením jejich vzniku mezi hypotetickou skupinu *Hemiangiospermae*, jak to navrhli A r b e r a n d P a r k i n (1908). Od ostatních linií (nebo od většiny ostatních linií) vývoje krytosemenných se musely oddělit na *vyšším stupni vývoje*, kdy již u nich *byl vyvinutý* více či méně *uzavřený pestík* a ne otevřené makrosporofyly, jaké u Hemiangiosperm předpokládají předešní spoluautoři ve své starší práci (A r b e r a n d P a r k i n, 1907). Bylo to v době, kdy ostatní vývojové linie oddělení *Angiospermae* neexistovaly nebo se teprve ve svých počátcích formovaly, t. j. v době, o jejíž květeně nemáme dodnes jediného spolehlivého paleontologického svědectví.

Vývoj celé linie musel být velmi rychlý, ale také značně krátkodobý, takže záhy dosáhly vysokého stupně diferenciace, již v době, kdy ostatní typy krytosemenných se teprve utvářely a zatím zůstávaly na primitivním stupni vývoje. Nedá se říci, že by vývojový proud *Gnetogenae* byl chudý na rozmanitost typů, jak se mnozí autoři domnívají. Naopak, byla to jistě, jak říkají A r b e r a n d P a r k i n (1908) „... a great and complex group, forming one of the dominant factors in the vegetation of the period“ (p. 491). Vyjádřeno slovy Č e l a k o v s k é h o (1890), představují proto dnešní *Gnetineae* jen „... Aufflackern einzelner kleinen Flämmchen auf der Brandstätte nach einem gelöschtten grossen Brande“ (p. 122). Již proto musely být rozvětvenou skupinou, že všechny tři rody jsou navzájem dnes natolik izolované, že je třeba předpokládat mezi nimi množství středních a obvodových typů. Na druhé straně však není správné je pro tuto vzájemnou rozdílnost klást k různým vývojovým liniím nebo je od sebe jinak odtrhovat (na př. K o z o - P o l j a n s k i j, 1950, nebo R o t h m a l e r, 1951), protože z charakteru redukce je zřejmé, že v *hlavních rysech* tu vývoj šel *jednou cestou*, mnohdy se podstatně lišící od vývoje ostatních krytosemenných.

V rychlosti a k ostatním vývojovým proudům poměrně krátké době, za kterou dosáhly tak značného stupně diferenciace, se s nimi dají srovnávat jen linie vedoucí k řádu *Casuarinales* nebo jiná z nich, představovaná poněkud větším bohatstvím zachovaných forem a tvořící řady, kdysi shrnované pod názvem „*Amentiferae*“.

Důvody, vedoucí k tak značnému prořídnutí *Gnetogenae* je třeba hledat v klimatických a jiných změnách, které v době po jejich mohutném (optimálním) rozvoji nastaly (již před koncem ne-li začátkem spodní křídy?) a jimž se většina zástupců *Gnetogenae* nedovedla pravděpodobně pro svou vysokou jednostrannou specialisaci v takové míře přizpůsobit, jak to na rozdíl od nich dokázala v průběhu svého vývoje většina ostatních fylogenetických linií krytosemenných. Ve fylogenesi je to velmi častý případ, kdy „... специализация органов или приспособлений часто заводит природу в тупик и имеет своим результатом вытеснение и вымирание целых групп растений при существенном изменении условий среды и появление новых растений с более совершенными приспособлениями к среде“ (K e l l e r, 1951, p. 344). Neboť — „Hlavní věc je, — píše E n g e l s — že každý pokrok v organickém vývoji je zároveň krokem nazpět, neboť upevňuje *jednostranný* vývoj

a vylučuje možnost vývoje v mnoha jiných směrech. Ale to je *základní zákon*.¹⁾

Zběžný rozbor morfologických poměrů zástupců dnešních *Gnetogenae* nám dává možnost soudit i na vlastnosti jejich předků a na fylogenetické cesty, kterými proběhly než dosáhly toho stupně diferenciace, v kterém je vidíme dnes.

Stavba dřeva byla u jejich předků zřejmě jednodušší, ale je pravděpodobné, že již u nich byly vyvinuté trachee, ovšem krajně primitivní. Pokud se týče listů, můžeme říci, že byly stavbou obdobné těm, které pro prvotní krytosemenné předpokládá T a c h t a d ů j a n (1948) a pravděpodobně se blížily takovým, jaké vidíme dnes u zástupců rodu *Gnetum*. Jejich redukce nastala u rodu *Ephedra* a *Welwitschia* nebo u předků jim bližších, jistě mnohem později. Takový názor sdílí i V e l e n o v s k ý (1910), který se domnívá, že přeměna listů u rodů *Ephedra* a *Welwitschia* „pochází od zvláštního života těchto rodův“ (p. 650).

Květy byly původně amfisorangiátní a nikoliv hemisorangiátní, jak si to vykládají mnozí autoři. Č e l a k o v s k ý (1890, 1896) se sice správně domníval, že se tu jedná o *zbytek* bývalého *amfisorangiátního* květu, ale považoval rod *Welwitschia* za „... offenbar sehr alten Gymnospermentypus...“ (1896, p. 313). Viděl v stavbě jejího květu hlavně důkaz pro svou teorii podle které „... auch die ältesten gymnospermen Blüten mussten noch zwitтерig sein...“ (1896, p. 13) a jak již ve své starší práci (1890) píše: „Die Gnetaceen haben (in *Welwitschia*) noch einen Rest der Zwitterblüthe der Archigymnospermen erhalten“ (p. 123). Také A r b e r a n d P a r k i n (1908) soudí, že jednopohlavnost je druhotnou u všech tří zástupců. S jejich názory v podstatě souhlasí L o t s y (1911) a K u z n ě c o v (1936). Nedostatkem jejich výkladu je, že odtrhují *Gnetineae* od ostatních krytosemenných i v jejich vzniku a odvozuje je od *Bennettitineae* nebo od předků nám dosud neznámých, které měly dát původ s jedné strany linii *Bennettitineae* a s druhé strany *Gnetineae* a mající své fylogenetické kořeny v jednodušších *Cycadineae* (stejného názoru je N ě m e j c, 1951). Právě tak nesprávnými jsou názory, ... dass nämlich die männliche Gnetaceenblüthe ebenso wie die weibliche, direkt an die Coniferen ausschliesst.“ (S t r a s b u r g e r, 1872, p. 242).

Perianth prvotních *Gnetogenae* byl zřejmě stejný jako u ostatních prvotních krytosemenných, t. j. jak říká T a c h t a d ů j a n (1948) „... был простой, с постепенным переходом от наружных зеленых листков к внутренним белым“ (p. 270). Jistě nesprávnými jsou názory, že jde u recentních zástupců o *základy* perianthu. Vznik perianthu tak jako jiných orgánů *Gnetogenae* nelze řešit odtržitě do ostatních krytosemenných a těžko mu přisuzovat samostatný původ (difyletický). Je pravda, že s útvary analogickými perianthu krytosemenných setkáváme se na různých větvích a stupních vývoje rostlin. Nikdy však tu nejde o skutečný „funkčně homologický“ útvar, ale čistě o jeho *tvarovou analogii*. Funkce podobných orgánů není nikdy natolik podstatná, aby se podílely *takovou měrou* na tak biologicky důležitém pochodu, jakým je opylovací proces. Z těch důvodů podobné útvary tak rychle a beze stop zanikají v dalším vývoji, aniž sehrály podstatnější úlohu. Přitom je třeba si uvědomit,

¹⁾ Bedřich E n g e l s : Dialektika přírody. Praha, 1950, p. 262.

že bez *možnosti vzniku* perianthu nemohla by entomofilie dosáhnout takového bohatství svých forem a tím i takového významu ve vývoji krytosemenných (mnohotvárnosti jejich květů), na kterém se nepochybně značně podílela.

Mikrosporofyly u prvotních *Gnetineae* byly podobné stavby jaké jsou u některých dnešních druhů rodu *Ephedra*; byly větvené a nesly větší počet mikrosporangii. Během vývoje docházelo více ke zmenšení počtu tyčinek než ke změnám jejich stavby. Opylování bylo uskutečňováno hmyzem, který byl lákán, jak jsem již dříve uvedl, jednak pylem, který požíral a zřejmě krůpěkami opylovacích šťav, vylučovaných bliznou. V průběhu vývoje, ale teprve když vznikla nahloučenější květenství, začala se uplatňovat anemofilie, nepochybně hlavně vlivem vnějších podmínek, méně vhodných entomofilii — což vše vedlo k vzniku jednopohlavných květenství a záhy současně s tím i k vzniku jednodomosti. Pestíky byly synkarpické, s větším počtem vajíček v semeníku. Lze předpokládat, že stejně jako u některých odvozenějších skupin krytosemenných došlo i u *Gnetogenae* k vymizení druhého integumentu, takže se u nich dnes setkáváme pouze s jediným integumentem. S redukcí počtu vajíček byla spojena i redukce pestíku a funkci jeho blizny převzal současně s tím se vyvíjející tubulus integumentu. Ve vajíčku se vytvářelo makroprothallium s archegonií. Předpokládám, že při oplození docházelo nejen k splnutí jedné ze spermií s vaječnou buňkou, ale již i k splnutí druhé spermie s břišní buňkou. K vzniku endospermu u nich docházelo tudíž také po oplození. To by však nevylučovalo — a nevylučuje — možnost, že nedošlo k ztrátě dvojitého oplození u některých typů či druhů na některém z vyšších stupňů vývoje celé linie, tak jako se to stalo i u některých jiných zástupců krytosemenných.

Během bouřlivého vývoje od předpokládaných předků nepochybně prodělaly *Gnetogenae* velké změny. Jejich vývojové větve dosáhly tak značného zdokonalení takřka podivuhodnou redukcí květu, při čemž se však u nich rozvíjely i jiné orgány, struktura dřeva, listy a jiné. Dnes u nich vidíme analogii či spíše homologii nejrozličnějších morfologických přeměn nebo změn procesů, které nalézáme v *různém stupni* i u *některých jiných*, dnes bohatších vývojových větví krytosemenných. Příkladem je sympetalie, kterou můžeme v určitých rysech vidět i v srůstu zbytků obalu u rodu *Gnetum*. Naproti tomu stejně jako na příklad „*Amentiferae*“ nedosáhly ani *Gnetogenae* nikdy stupně s bylinným stonkem, čímž se m. j. jejich vývoj liší od většiny linií ostatních krytosemenných.

Současně se však u nich zachovaly i mnohé rysy jejich prvotních předků, které u později se formujících vývojových proudů krytosemenných vymizely. Jsou to předně archegonia (hlavně u *Gnetum*), poměrně ještě nedokonalý(?) průběh dvojitého oplození, a tvar tyčinky u některých druhů rodu *Ephedra*. Na druhé straně však mnoho znaků vymizelo. Jak jsem na jiném místě uvedl, představuje *Ephedra* ještě typickou archegoniátní rostlinu, zatím co *Welwitschia* i *Gnetum* si ponechaly velmi málo archegoniátních rysů. Třeba však podotknout, že u těchto dvou rodů šel vývoj vaječného aparátu poněkud odlišně od ostatních krytosemenných. Obdobné odchylky však nejsou u krytosemenných jistě ojedinělé. K u z n ě c o v (1936) připomíná, že oba rody však nemají dvojitého oplození, ale Arnoldi (1900) je uvádí ještě pro *Gnetum*. I když však nelze považovat celou otázku za vyřešenou, můžeme říci, že ani to by nebylo ojedinělým případem mezi krytosemennými, neboť i u jiných typů se setkáváme se ztrátou dvojitého oplození. Redukce pro *Angiospermae* obvyklých struktur nastala hlavně v částech květních, což vedlo většinu autorů

k tomu, že je zařazovali mezi *Gymnospermae*. Většinou však nedošlo ke konečné redukci a tak se jmenovitě v opylovacím procesu zachovaly některé rysy, charakteristické pro primitivní zástupce krytosemenných.

S těchto hledisek můžeme vytěžit i některé závěry pro vývoj a původ všech krytosemenných. Tak vývoj dvojitého oplození, které sehrálo velickou úlohu v evoluci krytosemenných a v jejich vítězství nad starou florou, uskutěčnil se podle těchto dat asi ještě dříve, než došlo k zániku archegonií. Lze se značnou určitostí tvrdit, že *prvotní krytosemenné* byly také *ještě rostlinami archegoniátními*. S tohoto důvodu je nesprávné vytvářet rozdělováním vyšších rostlin na archegoniátní a „nearchegoniátní“ zdánlivě nepřeklenutelnou propast mezi oběma skupinami. Uplatňuje se tu zkušenost, po prvé formulovaná Engelsem,¹⁾ že „... od té doby, co se pěstuje biologie ve světle vývojové theorie, mizela na poli organické přírody jedna ztrnulá klasifikační hraniční čára za druhou; mezičleny, téměř nezařaditelné do dosavadní klasifikace, se množí den ode dne, přesnější zkoumání přehazuje organismy z třídy do třídy a rozlišovací znaky, jež se staly skoro články víry, pozbývají své bezpodmínečné platnosti...“

Dvojité oplození má *původ starší než zánik archegonií a bylo zřejmě v jednodušším procesu vlastní i nejprimitivnějším krytosemenným*, u kterých sehrálo velickou úlohu i v jejich vývoji právě tak, jako má velký význam i u nyní žijících jejich dokonalejších nástupců, jak na to poukázal ve své práci Prezent (1948).

Důkaz o odvození *Gnetogenae* až od *primitivních krytosemenných* můžeme nepřímou vidět i v tom, že se jejich zástupci *bezpečně* objevují ne v starších vrstvách než je svrchní křída nebo terciér, tedy společně s množstvím angiospermních typů a to i v zástupcích značně podobných dnešním, což svědčí o tom, že jejich aromorfní vývoj (ve smyslu Severcova) byl již tehdy v hrubých rysech ukončen. Přitom nemůžeme pro ně spolehlivě nalézt předky mezi některou ze skupin, žijících v starších epochách.

Mnozí autoři se pro důkazy o hluboce druhohorním stáří *Gnetineae* uchylují i k poukazům na jejich současné rozšíření, v jehož roztříštěnosti vidí svědectví pro takové stáří celé skupiny. Domnívám se, že takové areály, jaké zaujímají jmenovitě rody *Ephedra* a *Gnetum*, mají mnohé jiné rody nebo skupiny, u kterých nejsme ani na okamžik na pochybách, že jde o typy původu alespoň ze svrchní křídly, ne-li ještě pozdějšího. Větší průkaznost by bylo možno vidět v rozšíření *Welwitschia mirabilis*, jejíž areál má krajně reliktní ráz. Z nálezu Čigurjaevové (1951), která objevila mikrospory rodu *Welwitschia* v třetihorních (eocen) uloženinách v Turanské poušti západního Kazachstanu, dá se předpokládat, že „ještě“ v té době byl tento pozoruhodný typ mnohem rozšířenější než je tomu dnes.

Předloženo 12. XII. 1952.

¹⁾ Engels, B.: Anti-Dühring. Praha 1949, p. 14—15.

Literatura:

- Agardh, J. G. (1858): Theoria systematis plantarum. Lundae.
- Arber, E. A. N. and Parkin, J. (1907): On the Origin of Angiosperms. Journ. of Linn. Soc. of London, Bot., vol. 38, (1907—1909), p. 29—80.
- Arber, E. A. N. and Parkin, J. (1908): Studies on the Evolution of the Angiosperms. — The Relationship of the Angiosperms to the Gnetales. Annals of Botany, vol. 22, (1908), p. 489—515.
- Arnold, Ch. A. (1948): Classification of Gymnosperms from the viewpoint of Paleobotany. The Botanical Gazette, vol. 110, (1948), p. 2—12.
- Arnoldi viz níže.
- Baillon, M. H. (1860): Recherches organogénique sur la fleur des Conifères. Adanson I.-V. Annal. Sc. nat., tome 14., (1860), p. 186—199.
- Bartling, F. T. (1830): Ordines naturales plantarum. Gottingae.
- Beccari, O. (1877): Della organogenia dei fiorifemini del *Gnetum gnemon*. Nuov. Giorn. bot. ital., 9 (1877). (Abstract in Bot. Zeit., 1877, p. 342).
- Bentham, G. et Hooker, J. D. (1880): Genera plantarum. Vol. 3. pars 1. London.
- Bertrand, C. E. (1878): Etude sur les téguments séminaux des végétaux phanérogames gymnospermes. Annal. Sc. nat., tome 7, (1878), p. 61—92.
- Blume, C. L. (1834): Denovis quibusdam plantarum familiis expositio, et olim jam expositarum enumeratio. Annal. Sc. nat., tome 2, (1834), p. 89—106.
- Campbell, D. H. (1940): The Evolution of the Land Plants. London.
- Coulter, J. M. and Chamberlain, Ch. J. (1928): Morphology of Gymnosperms. Chicago.
- Čelakovský, L. (1874): Über die morphologische Bedeutung der Samenknospen. — Flora, neue Reihe 32. Jg. (1874), p. 113—119, 129—137, 145—150, 161—173, 178—185, 201—208, 215—221, 225—238, 241—252.
- Čelakovský, L. (1882): Zur Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der Abietineen. — Abhandlungen der Kön. böhm. Gesellschaften. VI. Folge, 11. Band, Math.-naturw. Classe No 6.
- Čelakovský, L. (1890): Die Gymnospermen. — Abhandlungen der. kön. böhm. Gesellschaften. VII. Folge, 4. Band, Math.-naturw. Classe No 1.
- Čelakovský, L. (1896): Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüthe und über den Ursprung der Blumenkrone. I. Teil. — Ber. d. kgl. b. Ges. d. Wiss., 1896/II. No 40.
- Čigurjajeva viz níže.
- Domin, K. (1938): Gymnospermae. Praha.
- Eichler, A. W. (1863): Excursus morphologicus de formatione florum gymnospermarum in: Martius Flora Brasil. (Recension in Flora, 1863, p. 529—536).
- Eichler, A. W. (1889): Gnetaceae. In Engler u. Prantl: Nat. Pfl. Fam., II./1, p. 116—127. Leipzig.
- Endlicher, S. (1847): Synopsis Coniferarum. Sangalli.
- Engler, A. — Diels, L. (1936): Syllabus der Pflanzenfamilien. 11. Aufl. Berlin.
- Fagerlind, F. (1941): Bau und Entwicklung der *Gnetum*-Gametophyten. — K. Svenska Vetenskapssakad. Handl., Ser. 3, 19.
- Fagerlind, F. (1949): Strobilus und Blüte von *Gnetum* und die Möglichkeit, aus ihrer Struktur den Blütenbau der Angiospermen zu deuten. — Arkiv för botanik, Band 33A, (1949) No 8, p. 1—57.
- Goebel, K. (1933): Organographie der Pflanzen, III. Teil — Samenpflanzen. 3. Aufl., Jena.
- Golenkin viz níže.
- Gorjaninov viz Horaninow.
- Grossgejm viz níže.
- Hallier, H. (1905): Ein zweiter Entwurf des natürlichen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen. — Ber. d. Deutsch. Bot. Gesell. Band 23, (1905), p. 85—91.
- Heintze, A. (1927): Cormofyternas fylogeni. Lund.
- Henfrey, A. (1859): In Griffith, W.: Remarks on *Gnetum*. — Trans. Linn. Soc. London, vol. 22, (1859).
- Herzfeld, S. (1922): *Ephedra campylopoda* Mey. Morphologie der weiblichen Blüte und Befruchtungsvorgang. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Klasse. 98, (1922), p. 243—268.
- Hooker, J. D. (1863): On *Welwitschia*, a new Genus of *Gnetaceae*. — Trans. Linn. Soc. London, vol. 24, (1863).
- Horaninow, P. (1834): Primae lineae systematis naturae, nexui naturali omnium evolutionique progressivae etc. — Petropoli.

- Horaninow, P. (1843): *Tetractys naturae, seu systema quadrimembre omnium naturalium* etc. — Petropoli.
- Ilin viz níže.
- Jaccard, P. (1894): *Recherches embryologiques sur l'Ephedra helvetica*. Bulletin de la Société Vandoise, tome 30, (1894).
- Johansen, D. A. (1950): *Plant Embryology*. Waltham.
- Karsten, G. (1918): Zur Phylogenie der Angiospermen. — *Zeitschr. für Botanik*, Band 10, (1918), p. 369—388.
- Keller viz níže.
- Kozo-Poljanskij viz níže.
- Krečetovič viz níže.
- Krištofovič viz níže.
- Kursanov viz níže.
- Kuzněcov viz níže.
- Lignier, O. et Tison, A. (1911): Les *Gnetales* sont des Angiospermes apetales. C. R. d. l'Acad. d. Sci. Jan., tome 23, (1911).
- Lignier, O. et Tison, A. (1913): L'ovule tritégumenté des *Gnetum* est probablement un axe d'inflorescence. Bull. Soc. Bot. France, tome 13, (1913), p. 64—72.
- Lotsy, J. P. (1899): Contributions to the life history of the genus *Gnetum*. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg II., Tom 1. (1899), p. 46—114.
- Lotsy, J. P. (1911): Vorträge über botanische Stammesgeschichte. III. Band, Cormophyta siphonogamia. I. Teil. Jena.
- Margraf, F. (1926): *Gnetales*. In Engler, A.: Die natürlichen Pflanzenfamilien. II. Aufgabe, Band 13. (*Gymnospermae*). Leipzig.
- McNab, W. R. (1873): On the Development of the Flowers of *Welwitschia mirabilis*. Trans. Linn. Soc. Lond., vol. 28, (1873).
- Mejer, viz níže.
- Meyer, C. A. (1846): Versuch einer Monographie der Gattung *Ephedra*. Mém. de l'Acad. imp. sci. S.-Petersbourg, tome 5, (1846).
- Němejč, F. (1950): Pírožená systematika rostlin ve světle dosavadních paleontologických dokladů. Sborník Národ. Musea v Praze, vol. 6. B (1950), No 3, p. 1—83.
- Novák, F. A. (1930): Systematická botanika, díl I. — Praha.
- Novák, F. A. (1950): Farmaceutická botanika. Praha.
- Parlatore, P. (1867): Flora Italiana. Vol. 4. Firenze.
- Parlatore, P. (1868): *Gnetaceae*. (p. 347—360) In De Candoilés Prodrum, pars 16. Parisiis.
- Pearson, H. H. W. (1909): Further observations on *Welwitschia*. Phil. Trans. Royal. Soc. Lond. (B), 1909, p. 331.
- Pearson, H. H. W. (1929): *Gnetales*. Cambridge.
- Prezent viz níže.
- Pulle, A. A. (1950): Compendium van de terminologie, nomenklatuur en systematik der zaadplanten. Utrecht.
- Rendle, A. B. (1930): The Classification of Flowering Plants. IInd Ed. Vol. I. Cambridge.
- Rothmaler, W. (1951): Die Abteilungen und Klassen der Pflanzen. — Fed. Repert., Bd. 54, H. 2—3, p. 256—266.
- Schaffner, J. (1929): Principles of Plant Taxonomy. VII. Ohio Jour. Sci., vol. 29, (1929), p. 243—252.
- Schnarf, K. (1933): Embryologie der Gymnospermen. Berlin.
- Strasburger, E. (1872): Die Coniferen und die Gnetaceen. Leipzig.
- Strasburger, E. (1879): Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena.
- Swingle, D. B. (1946): A Textbook of Systematic Botany. IIIrd Ed. New York and London.
- Šperk viz níže.
- Tachtadžjan viz níže.
- Thibout, E. (1896): Recherches sur l'appareil male des gymnospermes. Lille.
- Thoday, M. G. and Berridge, E. M. (1912): The Anatomy and Morphology of the Inflorescences of and Flowers of *Ephedra*. Ann. of Botany, 26, (1912).
- Tieghem, P. (1869): Anatomie comparée de la fleur femelle et du fruit des Cycadées. Ann. Sci. Nat. Bot. 10, (1869), p. 269—304.
- Vasilčenko viz níže.
- Velenovský, J. (1907): Srovnávací morfologie. Díl II. Praha.
- Velenovský, J. (1910): Srovnávací morfologie. Díl III. Praha.

- Velenovský, J. (1926): Systematická botanika. Díl II. *Cryptogamae vasculares a Gymnospermae*. Praha.
- Wettstein, R. (1907): Über das Vorkommen zweigeschlechtiger Infloreszenzen bei *Ephedra*. Sonderabdruck aus der Festschrift des Naturwissenschaft. Vereines an der Univ. Wien, p. 21—28. Wien.
- Wettstein, R. (1908): Handbuch der Systematischen Botanik. II. Band. Leipzig u. Wien.
- Wettstein, R. (1911): Handbuch d. System. Botan. II. Auflage. Leipzig u. Wien.
- Wettstein, R. (1924): Handbuch d. System. Botan. III. Auflage. Leipzig u. Wien.
- Wettstein, R. (1933): Handbuch d. System. Botanik. IV. Aufl. Leipzig und Wien.
- Zimmermann, W. (1930): Die Phylogenie der Pflanzen. Jena.
- Арнольди, В. М. (1900): Очеркъ явлений исторіи индивидуальнаго развитія у нѣкоторыхъ представителей группы Sequoiaceae. — Ученыя записки император. московск. универс., отд. естест.-истор., вып. 15, стр. I—IX, 1—87.
- Васильченко, И. Т. (1950): Материалы по истории происхождения эфедры. — Ботанич. журнал, т. 35, № 3, стр. 263—273.
- Голенкин, М. И. (1927): Победители в борьбе за существование. Москва.
- Гроссгейм, А. А. (1945): К вопросу о графическом изображении системы цветковых растений. — Сов. ботаника, 13, № 3, стр. 3—27.
- Гроссгейм, А. А. (1949): Определитель растений Кавказа. Москва.
- Ильин, М. М. (1951): Основные принципиальные положения к построению новой системы растений. — Ботан. журнал, т. 36 (1951), стр. 129—145.
- Келлер, Б. А. (1951): Избранные сочинения. Москва.
- Козо-Полянский, Б. М. (1950): О систематическом положении Gnetaceae. — Бюл. Моск. о-ва исп. природы, отд. биологии, т. 55 (1950), стр. 51—57.
- Кречетович, Л. М. (1952): Вопросы эволюции растительного мира. — Москва.
- Криштофович, А. Н. (1946): Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы, стр. 21—86. — Матер. по истор. флоры и растит. СССР. Выпуск 2. Москва - Ленинград.
- Курсанов, Л. И. (1951): Ботаника. Т. 2. Систематика растений. Москва.
- Кузнецов, Н. И. (1936): Введение в систематику цветковых растений. Ленинград.
- Мейер, К. И. (1947): Систематика архегониальных растений. Москва.
- Презент, И. И. (1948): Биологическое значение двойного оплодотворения. — Агро-биология, 1948, № 5, стр. 43—57.
- Тахтаджян, А. Л. (1948): Морфологическая эволюция покрытосеменных. Москва.
- Тахтаджян, А. Л. (1950): Филогенетические основы системы высших растений. — Ботан. журнал, т. 35 (1950), стр. 113—139.
- Чигуряева, А. А. (1949): Строение пыльцы у Gnetales. — Докл. АН СССР, т. 65, № 4 (1949).
- Чигуряева, А. А. (1951): О находке микроспоры вельвичии в зоценовых отложениях Западного Казахстана. — Ботанич. журнал, т. 36, № 5, стр. 515—516.
- Шперкъ, Г. (1870): Учение о гимноспермии въ растительномъ царствѣ. — Прилож. къ 17-му тому записокъ имп. акад. наукъ, № 2. Санктпетербургъ.

Oddělení systematiky a morfologie vyšších rostlin
katedry botaniky biologické fakulty
university Karlovy v Praze.

Р. Гендрих:

К вопросу филогенетического значения класса *Gnetineae*.

За исключением немногих авторов, гнетине принимались как голосеменные растения, и на отдельных родах этой группы были созданы различные концепции возникновения покрытосеменных растений.

В предлагаемой статье я указываю на неправильность таких заключений и включаю гнетине к покрытосеменным растениям, точнее — принимаю их за одну из линий развития из первоначального монофилетического ядра эволюции всех покрытосеменных. Согласно пониманию эволюции покрытосеменных по А. А. Гроссгейму считаю все три отряда самостоятельной эволюционной ветвью и предлагаю его назвать *Gnetogenae* по следующим соображениям.

1) Характер древесины всех гнетогене напоминает голосеменные типы, но присутствие настоящих сосудов во вторичной древесине указывает на признаки покрытосеменных растений. Вместе с тем определенная разница в строении древесины гнетогене и древесины большинства покрытосеменных показывает, что эволюция древесины, так же как и других частей, у гнетогене происходила своим самостоятельным путем и не достигла дифференциации, характерной для большинства покрытосеменных. Примитивные черты древесины современных гнетогене сохранили от низших этапов своей эволюции. Строение древесины у их предшественников было очевидно еще более простое, чем у современных представителей, но вероятно, что уже и у них были развитые сосуды, хотя и очень примитивные. Аномальное утолщение древесины у гнетума является результатом специальной модификации типичного древесинного стебля.

2) Морфологическое и анатомическое строение листьев гнетума нельзя объяснить как конвергенцию в отношении к другим покрытосеменным растениям, но нужно считать, что оно по своему происхождению тесно связано с другими покрытосеменными и что оно возникло вместе с ними в начале эволюционного развития покрытосеменных из типов, известных нам до настоящего времени только гипотетически. Такое заключение подтверждается также онтогенезом устьиц, одинаковым у современных гнетогене и у семейства магнолиевых. Форма листьев эфедры возникла редуцией, как результат приспособления к засушливым условиям. Доказательством такого предположения является то обстоятельство, что после развития двух длинных семядолей развиваются еще две или три пары листьев, имеющих отличительный черешок и пластинку, совершенно дикотильного характера. Параллельная нерватура листьев вельвичии является явно производной и находится в тесной связи с неограниченным ростом ее листьев.

3) Однополые соцветия гнетогене возникли в процессе эволюции из соцветий, сложенных из двуполых цветов, их половой дифференциацией внутри одного соцветия, вследствие чего возникли однополые соцветия в той форме, которую мы знаем в настоящее время. Такая морфологическая дифференциация, которая явилась следствием физиологической дифференциации, была вызвана и неразрывно связана с изменением способа опыления, как высшей степени приспособления к внешней среде. У рода эфедра это развитие достигло наивысшей степени. Появление

двуполых соцветий или цветов нужно рассматривать как явление атавизма. Цветы предшественников настоящих гнетогене были амфиспорангиатные, а не гемиспорангиатные, как это утверждают до сих пор многие авторы. Одинаково ошибочным является предположение, что у рецентных представителей гнетогене идет речь об основе перианта. Наоборот — периант предшественников гнетогене был несомненно такой же, как и у первичных покрытосеменных.

4) Мужские цветы сохранили отчасти первоначальное строение только у вельвичин, у которой остался внешний и внутренний периант. Шесть тычинок цветка этого рода возникли расщеплением двух тычинок, оставшихся из первоначально неопределенного количества, которое было несомненно у исходных типов. Стерильная яйцепочка в физиологически однополном цветке является следующим доказательством того, что цветы гнетогене были первоначально двуполые. Что касается эфедры, то ее тычинка не является сростшейся из нескольких простых микроспорофиллов, а представляет собой единый расчлененный микроспорофил. Самые примитивные тычинки здесь те, которые имеют большее число синангиев и которые сверху разветвлены. Такие тычинки отвечают папоротникообразному спорофилу (включая его нерватуру) гипотетических предшественников покрытосеменных. Подобно этому и у гнетума, где тычинка продолжала свое развитие очень рано самостоятельным путем. Об этом также свидетельствует появление единственного пыльника у *G. gnetomoides*. Микроспорофилы предшественников гнетогене были подобного строения, как и тычинки некоторых настоящих видов эфедры. Они были ветвистые и имели большое количество микроспоронгиев. В процессе развития целого ствола гнетогене доходило больше к изменению числа тычинок, чем к изменению их строения.

5) Микрогаметофит у эфедры удержал более примитивные черты и напоминает микрогаметофит некоторых голосеменных типов. Однако полностью отождествлять его с ним нельзя, потому что у микрогаметофита эфедры в отличие от голосеменных произошла редукция (главным образом пространственная) в различных его частях. У гнетума и вельвичии развитие микрогаметофита шло дальше и согласуется гораздо больше с микрогаметофитом большинства остальных покрытосеменных, что находится в полном согласии и с отношением к развитию их макрогаметофита.

6) Опыление у предшественников гнетогене было такое же, как и у предшественников всех покрытосеменных, осуществлялось насекомыми, но в процессе эволюции, когда возникли более накопленные соцветия, начала развиваться анемофилия, главным образом несомненно под влиянием внешних условий, менее благоприятных энтомофилий. Всё это привело к возникновению однополых соцветий, а вскоре вместе с тем и к возникновению однодомности. Анемофилия у настоящих гнетогене является поэтому вторичной, так же как и у иных покрытосеменных. В остатках первоначальной энтомофилии, которая у этих типов сохранилась в разной степени, нельзя искать основу ее возникновения. Энтомофилия больше всего была подавлена у гнетума и в большом количестве сохранилась у вельвичии, вследствие чего мужской цветок вельвичии оставил за собой полный первоначальный состав. Остатки энтомофилии у эфедры сходны во многом отношении с наиболее примитивными известными формами опыления насекомыми.

7) Семяпочка гнетогене имеет единственный интегумент, удлиненный в тубулус. Эфедра и гнетум имеют семяпочку закрытую в две оболочки, в то время как велвичия — в одну оболочку. Внутреннюю оболочку, которая не развивается вокруг семяпочки в стерильных цветках я считаю очень редуцированной завязью, возникающей в течение онтогенеза у эфедры срастанием вероятно двух плодолистиков, а у гнетума из одного плодолистика. Внешняя оболочка у гнетума и эфедры возникла модификацией перианта. Равным образом одна оболочка у велвичии представляет редуцированную завязь, на строении которой частично принимали участие, может быть, и остатки очень сильно подавленного перианта. У предшественников настоящих гнетогене пестики были синкарпические, с большим числом плодолистиков и с большим числом семяпочек в завязи. С редуцией числа семяпочек была связана редукция завязи, не только в отношении количества плодолистиков, но и целого пестика. Функцию рыльца взял на себя развивающийся тубулус интегумента, единственной оставшейся семяпочки. Исчезновение второго интегумента произошло, вероятно, очень скоро.

8) Архегоний и пыльцевую камеру у эфедры нельзя рассматривать аналогично как строения, возникшие независимо от остальных архегониатных типов, но их надо объяснить, как остаток, который этот род унаследовал от типов несравненно более примитивных, от первичных покрытосеменных. По моему мнению из всего этого вытекает, что первичные покрытосеменные имели архегонии. На этом основании было бы неправильно разделением высших растений на архегониатные и «неархегониатные» создавать как бы непреодолимую пропасть между обеими группами. У велвичии архегоний уже нет, они у нее вытеснены в одну клетку. У гнетума они исчезли без следа, и только у некоторых видов мы еще находим типичную пыльцевую камеру.

9) Равным образом нельзя смотреть как на простую аналогию с другими покрытосеменными в двойном оплодотворении, которое многие авторы наблюдали у разных видов гнетума и эфедры. Во всех этих случаях на двойное оплодотворение надо смотреть как на эволюционную связь. Об этом свидетельствуют изменения, наблюдаемые на гаметах, их отличия по форме, окраске, величине и т. п., которые вполне согласуются с характером изменений, наблюдаемых у остальных покрытосеменных. Вместе с этим не исключено, что в процессе эволюции у некоторых видов могло дойти ко вторичному исчезновению двойного оплодотворения, с чем мы встречаемся и среди других покрытосеменных растений. У предшественников настоящих гнетогене во время оплодотворения доходило не только к слиянию одной из спермий с яйцеклеткой, но вместе с тем и к слиянию второй спермий с брюшной клеткой. Из этого заключения с большой вероятностью вытекает, что у первичных покрытосеменных двойное оплодотворение возникло гораздо раньше, чем архегонии прекратили свое существование. Надо заметить, что и промежуток времени между опылением и оплодотворением у эфедры одинаков со средним периодом у покрытосеменных, что в основном является отличием от голосеменных типов.

10) Завязь у гнетогене созревает в паракарпный односемянный плод. Оболочка завязи у эфедры и гнетума изменяется в хрящеватый затвердевший слой, а внешняя оболочка (измененный периант) изменяется в мя-

систый слой, часто окрашенный в ярко выраженный цвет. У некоторых видов эфедры эта оболочка изменяется в крылатый лётный аппарат. Завязь вместе с определенной частью редуцированного перианта созревает у вельвичии в крылатую семянку. Нельзя утверждать, что плоды современных гнетогене существенно отличаются от подобных им плодов других покрытосеменных. С другой стороны ни у одного представителя голосеменных нельзя найти сходства, потому что они по своему строению голосеменным типам совершенно чужды.

11) Семена прорастают двумя семядолями, при чем, например, у эфедры каждая из них имеет два нерва, представляющие несомненно остаток первично пальчатой нервотуры. Возможно, что только *E. ciliata* прорастает тремя семядолями, но в этом нельзя усматривать признак какого-то ее отношения к хвойным, потому что здесь идет речь о подобном явлении, с которым мы встречаемся на самых различных линиях эволюции покрытосеменных, у которых семена прорастают тремя или большим числом семядолей. Характерной чертой гнетогене является также и то, что генетум во время прорастания образует вместе с сильным шаровым корнем боковые корешки с изобильными корневыми волосками, чего не наблюдается ни у одной группы голосеменных.

Так как у современных представителей гнетогене мы находим настоящую завязь, мы совершенно не можем согласиться с представлением, что основа их возникновения находится в гипотической группе *Hemiangiospermae* (A r b e r and P a r k i n, 1908). *Gnetogenae* должны были отделиться от остальных линий (или от большинства остальных линий) эволюции покрытосеменных на высшей степени эволюции, на которой уже была развита более или менее закрытая завязь, а не открытые макроспорофилы, которые для гемиянгиосперм предполагают ранее упомянутые авторы в своей предыдущей работе (1907).

Эволюция всего ствола *Gnetogenae* должна была происходить очень быстро и вместе с тем очень коротко, в результате чего гнетогене достигли высокой стадии дифференциации уже в то время, когда остальные стволы эволюции покрытосеменных начинали только формироваться и между тем оставались на более примитивной ступени своего развития.

Отделение систематики и морфологии высших растений
кафедры ботаники биологического факультета
Пражского Карлова Университета.