

Původ latinskoamerické flóry skrytý v DNA a role rozpadu Gondwany III. Kombinace mechanismů vzniku mezikontinentálních disjunkcí

V předchozích dvou dílech jsme si podrobně popsali jednotlivé mechanismy, kterými můžeme vysvětlit vznik mezikontinentálního areálu rostlin. Při rozšíření čeledi však často hraje roli více možností zároveň, tedy jak vikariance (viz Živa 2013, 1: 19–22; též vikariace nebo vikarizace), tak migrace nebo disperze na dlouhou vzdálenost (Živa 2013, 2: 62–65). Jakmile se dva taxony rozštěpí, mohou se buď vyvíjet izolovaně, nebo se dále šířit a diverzifikovat, případně postupně obojí. V následujícím článku vás seznámíme s čeleděmi, u nichž areály jednotlivých vývojových linií nebo taxonů vznikly kombinací různých způsobů šíření.

Prvním příkladem může být pantropicky rozšířená čeleď stálezelených dřevin s kožovitými listy *Monimiaceae* (z řádu vavřínotvaré – *Laurales*), zahrnující 200 druhů v 24 rodech. Jediné štěpení, které přesahuje stářím rozpad prakontinentu Gondwana, najdeme mezi chilským rodem *Peumus* a australskou vývojovou větví rodu *Palmeria* (obr. 1). Stáří tohoto štěpení se na základě molekulárních hodin odhaduje na 57 milionů let, kdy Jižní Amerika byla spojená s Austrálií přes Antarktidu, sloužící v té době jako migrační cesta. Tyto dva taxony vznikly vikariací (rozdělením souvislého areálu rozpadem Gondwany), a tudíž je můžeme považovat za rostliny gondwanského původu. Předek další jihoamerické vývojové linie zahrnující rody *Hennecartia* a *Mollinedia* se však dostal do Jižní Ameriky až pozdějším šířením na dlouhou vzdálenost přes oceán z Australasie.

Podčeleď *Chrysophylloideae* z čeledi zapotovitých (někdy nazývané též sapodilovitě – *Sapotaceae*; řád vřesovcotvaré –

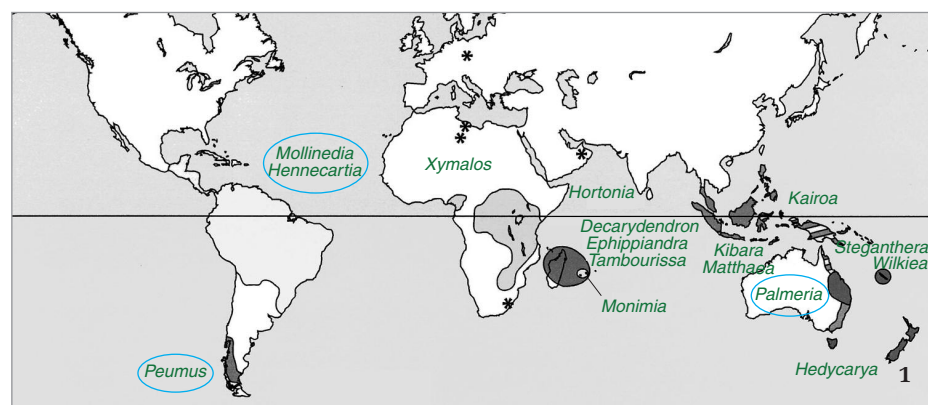
Ericales) je se svými 53 rody a 975 druhy rozšířená v Africe, Australasii a Jižní Americe a zahrnuje stálezelené keře a stromy, často s jedlými plody (obr. 2). Čeleď vznikla pravděpodobně během pozdní křídy asi před 100–70 miliony let v Africe. Nejranější štěpení mezi africkými a jihoamerickými liniemi je staré 61–72 milionů let, což by mohlo být způsobeno rozpadem pevninských mostů mezi těmito kontinenty během konce křídy a starších třetihor (paleogénu). Divergence mezi jihoamerickými a australasijskými liniemi je stará 60–65 milionů let, předcházela tedy rozpadu Jižní Gondwany (jih Jižní Ameriky, Antarktida, Austrálie, Nový Zéland a Nová Kaledonie), nenašel se však zatím žádný fosilní doklad potvrzující přítomnost zapotovitých na Antarktidě. O disperzi na dlouhou vzdálenost zase svědčí přítomnost zástupců čeledi na mnoha ostrovech v Tichém oceánu. Disjunkce v rodu *Sideroxylon* (Severní a Jižní Amerika, Afrika, Madagaskar a Maskarény) z podčeledi *Sapotoideae* vznikla navíc migrací

přes severní polokouli a Severoatlantský pevninský most z tropů Starého světa do tropů Jižní Ameriky. V rozšíření této čeledi tak sehrály svou roli všechny již dříve zmíněné mechanismy – vikariance, migrace přes kontinenty a pevninské mosty i rozptyl na dlouhou vzdálenost přes oceány.

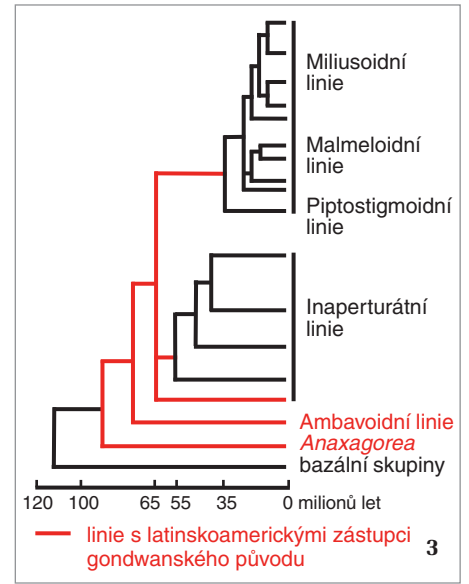
Velmi složitý vývoj svého areálu mají čeledi *Annonaceae* a *Melastomataceae*. U čeledi *Annonaceae* (šácholanotvaré – *Magnoliales*; zastoupena 2 100 druhy ve 123 rodech) je podle nejnovějších výzkumů odhadnuto minimální stáří pro dvě evolučně nejstarší vývojové linie na 69 milionů let pro ambavoidní linii (nazvána podle madagaskarského rodu *Ambavia*, dalším zástupcem je např. rod *Cyathocalyx*, obr. 7 a 8) a 66 milionů let pro inaperturátní vývojovou linii (název této linie je dán společnou vlastností pylových zrn – nemají zvláště klíčící štěrby, tedy apertury, ve vnějším obalu, exině). Evolučně nejmladší skupinou je tzv. PMM linie (obr. 3), která se dále štěpí na tři vývojové větve – piptostigmoidní (např. rody *Piptostigma*, *Polyceratocarpus*, *Greenwayodendron*), malmeloidní (*Malmea*, *Gutteria*, *Pseudoxandra*) a miliusoidní (*Orophea*, *Miliusa*, *Popowia*, *Desmopsis*). Stáří celé skupiny se odhaduje na 33 milionů let. Mezi zástupce této nejmladší skupiny patří také rod *Polyalthia* z miliusoidní linie (obr. 4–6). Stáří ambavoidní linie, inaperturátní linie a zároveň i bazálního rodu *Anaxagorea* představuje více než 65 milionů let. V rozšíření těchto taxonů mohl sehrát roli rozpad pevninských mostů v Atlantském oceánu, ale také následná migrace (přes pevninu) nebo disperze přes oceán do Asie. Inaperturátní linie se štěpila nejvíce ve spodním eocénu (asi před 55–40 miliony let) a z Afriky se dostala přes boreotropický pás do hlavních tropických oblastí, zatímco PMM linie se začala rozrůžňovat až během spodního oligocénu a středního miocénu (před 33–13 miliony let).

Pro výrazně diverzifikovanou čeleď *Melastomataceae* (obr. 16 a na 2. str. obálky) z řádu myrtotvaré (*Myrtales*) existuje řada studií vývoje areálu, nutno však podotknout, že se často prezentují někdy až protichůdné scénáře. Mezi 5 150 druhy (řazeny do 179 rodů) najdeme především keře a byliny, ale také stromy a liány. Někteří autoři předpokládají vznik neotropických a paleotropických linií v důsledku rozpadu Gondwany, jiní toto vysvětlení striktně odmítají a preferují disperzi přes oceány a migraci přes severní polokouli jako hlavní mechanismus vzniku současného areálu. Migraci přes boreotropický pás potvrzují fosilie eocénního stáří ze Severní Ameriky, není však zcela jasné, zda čeleď *Melastomataceae* nevznikla mnohem dříve, jen dosud nebyl objeven odpovídající fosilní záznam.

Čeleď *Hernandiaceae* (vavřínotvaré), dělicí se na podčeledi *Hernandioideae* a *Gyrocarpoideae*, zahrnuje 60 druhů stromů, keřů a lián (v pěti rodech). Stáří společného předka podčeledi *Gyrocarpoideae*, do kterého patří rody *Gyrocarpus*



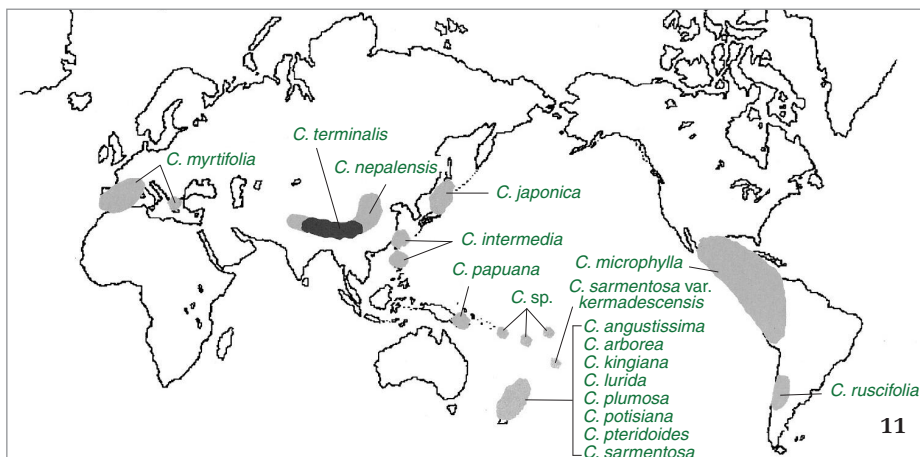
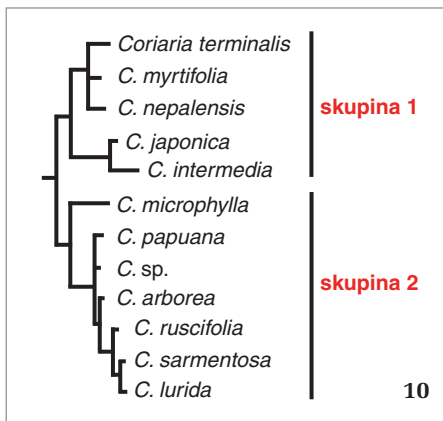
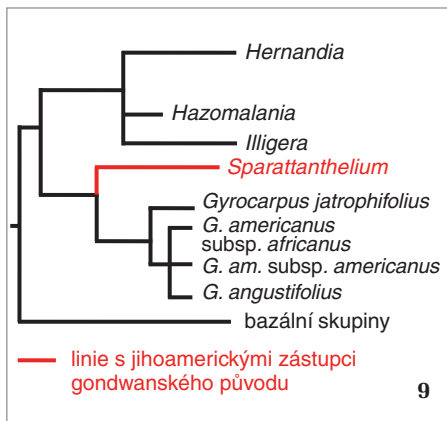
1 Geografické rozšíření zástupců čeledi *Monimiaceae* (vavřínotvaré – *Laurales*). Upraveno podle: S. Renner a kol. (2010)



(Afrika, Madagaskar, Latinská Amerika a ostrovy Tichého oceánu) a *Sparattanthelium* (Jižní Amerika), se odhaduje asi na 72 milionů let. Disjunkce mezi těmito rody je proto interpretována jako důsledek rozpadu Západní Gondwany (na Jižní Ameriku a Afriku). Avšak neotropický výskyt

G. americanus subsp. *americanus* a *G. jatrophifolius* v Latinské Americe se považuje za důsledek disperze na dlouhou vzdálenost. U *G. americanus* subsp. *americanus* šlo nejspíše o šíření do Ameriky přes Tichý oceán a dnešní výskyt ve vnitrozemí Jižní Ameriky byl pravděpodobně

zpřičiněn zaplavením údolí řeky Magdaleny mořem. Neotropické rozšíření *G. jatrophifolius* odráží disperzi přes Atlantický oceán. Dalším rodem vyskytujícím se v Latinské Americe, a to převážně ve Střední Americe, je *Hernandia*, jehož centrum druhové diverzity leží v jihovýchodní Asii.



2 Druh *Pouteria sapota* (z čeledi zapotovitých, někdy též sapodilovitých – *Sapotaceae*) pochází z Mexika, dnes však patří k často pěstovaným ovocným a okrasným dřevinám tropů. Ovoce nazývané v angličtině mamey poskytuje velké množství oranžově zbarvené dužniny sladké, avšak spíše mdlé chuti, vhodné např. k přípravě marmelád.

3 Kladogram čeledi *Annonaceae* (šáchanotvaré – *Magnoliales*). Upraveno podle: J. A. Doyle a kol. (2004) a T. L. P. Couvreur a kol. (2011)

4 až 6 Rod *Polyalthia* (čeleď *Annonaceae*) je se zhruba 100 druhů rozšířen převážně v jihovýchodní Asii, několika druhy však zasahuje až do Austrálie, na Madagaskar a do Afriky. Jde o kauliflorní stromy s typicky trojčetnými květy na kmenech i hlavních větvích (obr. 4), s kruhem kališních a dvěma kruhy korunních lístků, s velkým počtem tyčinek a plodolistů (apokarpní gynecium). Květ je adaptován na opylení brouky. Na obr. 6 detail květu druhu *P. cf. cauliflora* z Nové Guineje. Po opylení vzniká velké a nápadné souplodí bobulí (obr. 5). Tento rod reprezentuje nejmladší z hlavních vývojových linií čeledi.

7 a 8 Do bazální a evolučně staré vývojové linie (ambavoidní linie) čeledi *Annonaceae* patří také druh *Cyathocalyx obtusifolius* z deštného lesa Nové Guineje. Do rodu *Cyathocalyx* se řadí na 37 druhů rozšířených v jihovýchodní Asii. Pro tento rod je typická tzv. ramiflorie – růst květů ve svazcích na silnějších větvích stromu (obr. 7). Na detailu květu (obr. 8) je dobře patrné množství tyčinek a stopkaté gynecium z velkého počtu plodolistů.

9 Kladogram čeledi *Hernandiaceae* (vavřínovité). Upraveno podle: I. Michalak a kol. (2010)

10 Kladogram rodu *Coriaria* z čeledi *Coriariaceae* (tykvotvaré – *Cucurbitales*). Upraveno podle: J. Yokoyama a kol. (2000)

11 Geografické rozšíření rodu *Coriaria*. Upraveno podle: J. Yokoyama a kol. (2000)

12 Jihoamerickým zástupcem rodu *Coriaria* je např. keř *C. ruscifolia* z Chile. Často tvoří dominantní složku keřových formací temperátního lesa. Plody jsou jedovaté, místně se využívají k výrobě jedu na krysy.

Výskyt v Americe se vysvětluje transatlantickou a transpaciifickou disperzí (obr. 9).

Čeleď *Coriariaceae* (tykvotvaré – *Cucurbitales*) představuje keře a menší stromy sdružené v jediném rodu *Coriaria*, z něhož se dva druhy vyskytují v Latinské Americe a další druhy v Eurasii (včetně Středozeemí), na Novém Zélandu a dalších ostrovech v Tichém oceánu (obr. 11). Rod *Coriaria* pravděpodobně vznikl v Eurasii, nebo v Severní Americe v třetihorách, kdy byla umožněna migrace přes pevninské mosty (Severoatlantický a Beringův). Bazální štěpení ve fylogenezi se událo přibližně před 60 miliony let, kdy se jedna větev (skupina 1) rozšířila v Eurasii, zatímco druhá větev (skupina 2) se patrně vyvinula ze společného předka v Severní Americe (obr. 10). Přes Proto-Antily (systém ostrovů vulkanického původu vzniklý na konci druhohor v důsledku oddělení Jižní Ameriky od Afriky; během třetihor se částečně integrovaly do Panamské šíje a vytvořily současné Malé a Velké Antily; viz Živa 2013, 2: 62–65) se rozšířila do Jižní Ameriky, kde vznikla *C. microphylla* (hory Střední Ameriky a tropické Jižní Ameriky). Další část

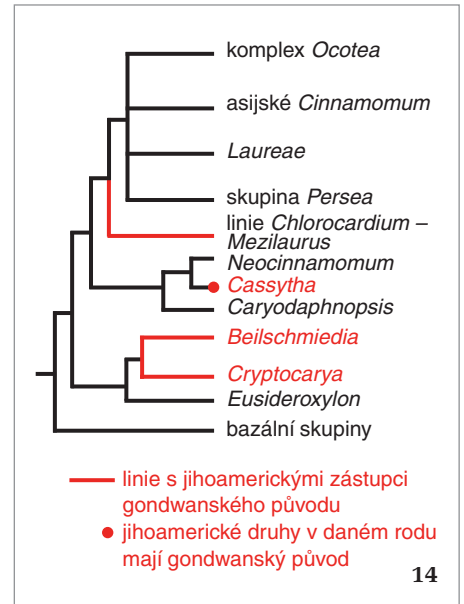
se díky disperzi na dlouhou vzdálenost dostala na ostrovy v Tichém oceánu, odkud se její zástupce vrátil zpět do Jižní Ameriky (Chile), kde se oddělil v samostatný druh *C. ruscifolia* (obr. 12).

Pantropicky rozšířené vavřínovité (*Lauraceae*, obr. 13 a 14) z řádu vavřínovité mají centrum diverzity v Jižní Americe a ve východní Asii. Do čeledi čítající 2 550 druhů v 52 rodech náleží zástupci s aromatickými stálezelenými listy, hlavně keře a stromy. Výjimku tvoří parazitický rod *Cassytha* liánovitěho vzrůstu. Gondwanskou historií odráží evoluce tribu *Cryptocaryeae*, rod *Cassytha* a jihoamerická vývojová linie s rody *Chlorocardium* a *Mezilaurus*. Bazální pozice této linie dokazuje její ranou izolaci v Jižní Americe, vyvolanou zřejmě rozpadem Západní Gondwany (Jižní Amerika a Afrika). Proti tomu např. disjunkce v rodu *Caryodaphnopsis* mezi Jižní Amerikou a Asií vznikla nejspíše přerušením dřívějšího boreotropického rozšíření. Také štěpení mezi skupinami *Persea*, *Cinnamomum*, *Laureae* a komplexem *Ocotea*, rozšířeným ve Střední Americe i na atlantských ostrovech Makaronésie, je příliš mladé na to, aby bylo výsledkem rozpadu Gondwany (obr. 14).

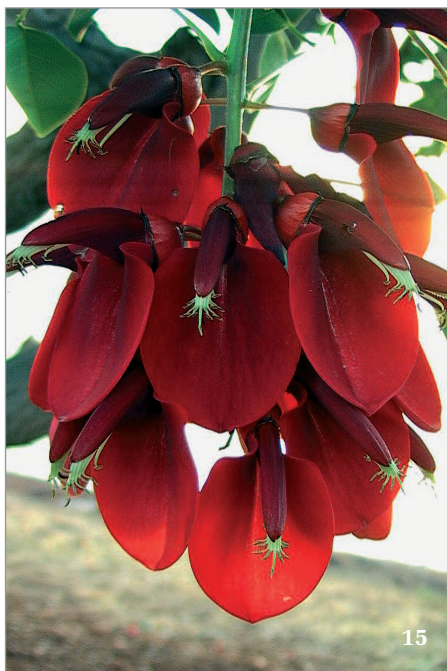
Plody stromu *Andira inermis* z čeledi bobovitých (*Fabaceae*; 720 rodů s 19 500 druhů) z řádu bobotvaré (*Fabales*) jsou schopny plavat po vodě a rychle kolonizovat nová území. K disjunkci tohoto druhu mezi Jižní Amerikou a Afrikou tedy s velkou pravděpodobností došlo šířením přes Atlantický oceán. Na šíření zástupců bobovitých se však nepodílela jen disperze na dlouhou vzdálenost, ale i migrace přes severní polokouli, jako např. u rodu zarděnice (*Erythrina*, viz obr. 15) vyskytujícího se v Australasii, Africe, na Madagaskaru



13



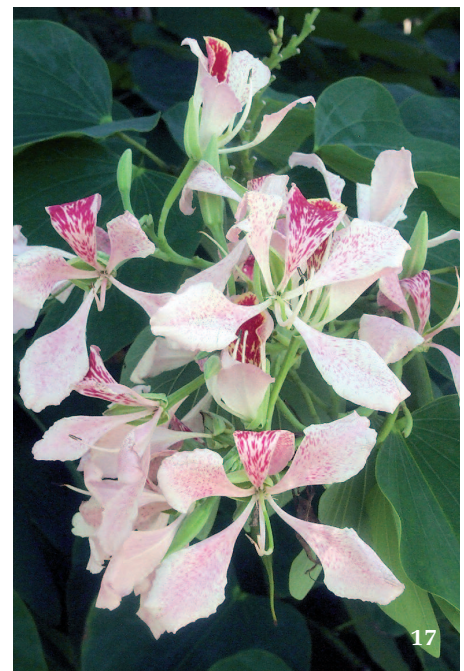
14



15



16



17

a v subtropické a tropické Americe. U něj se předpokládá, že mezikontinentální disjunkce proběhla rozpadem dřívějšího boreotropického areálu, což dokládají fosilní nálezy ze Severní Ameriky z období středního eocénu (stáří ca 40 milionů let). Podobnou historii diverzifikace a formování areálu můžeme předpokládat u dalšího významného, převážně tropického zástupce čeledi bobovitých (podčeledi *Caesalpinioideae*) rodu *Bauhinia* (obr. 17).

Závěrem seriálu můžeme shrnout, že velká část disjunktních areálů taxonů na částech bývalé Gondwany není způsobena jen rozpadem souvislého areálu na několik menších (vikariance), ale i šířením přes kontinenty severní polokoule a přes oceány. Ačkoli rozpad Gondwany ovlivnil raný vývoj řady čeledí, rostliny se šířily a vyvíjely dále, což vedlo k další diverzifikaci, za kterou už nebyl odpovědný rozpad kontinentů. Rozdělení areálu mezi více izolovaných kontinentů (mezikontinentální disjunkce) způsobené vikariací jsou často na úrovni celých vývojových linií, případně rodů, u migrace jde většinou o rody i druhy, zatímco u šíření (disperze) na

13 Rod *Nectandra* patří mezi druhově nejbohatší (ca 115 druhů) rody vavřínovitých (*Lauraceae*) v tropech Jižní Ameriky. Typickými plody jsou jednosemenné bobule na bázi uložené v nápadné češuli (hypanthium). Díky velké produkci dužnatých plodů, zdroje potravy pro široké spektrum živočichů (především ptáků), patří rod i celá čeleď k významným složkám tropických ekosystémů.

14 Kladogram čeledi vavřínovitých. Upraveno podle: A. S. Chanderbali a kol. (2001)

15 Pantropicky rozšířený rod *Erythrina* (čeleď bobovitých – *Fabaceae*) s přibližně 130 druhy keřů a vzrostlých, často opadavých stromů, rostoucích od polo-pouštních křovisek přes deštné lesy až do horských mlžných lesů. Na snímku *E. crista-galli* pocházející z oblasti Brazílie a Argentiny, dnes běžně pěstovaný okrasný strom teplejších oblastí celého světa.

16 Rod *Melastoma* (čeleď *Melastomataceae*) představuje s přibližně 20 druhy typický prvek tropické flóry jihovýchodní Asie. Převážná část druhů vytváří suché plody tobolek. Mezi zástupce s dužnatými

plody patří *M. sanguineum* (na snímku), po zavlečení jako okrasná rostlina na Havajské ostrovy se stala nežádoucím invazním druhem, úspěšným díky šíření plodů ptáky.

17 Rod *Bauhinia* je s ca 200 druhy dalším diverzifikovaným pantropicky rozšířeným zástupcem bobovitých, u kterého můžeme předpokládat kombinaci vlivu rozpadu Gondwany a eocenní migrace přes severní polokouli. Na obr. oblíbený okrasný druh *B. monandra*, pocházející z Madagaskaru. Snímky D. Stančíka, pokud není uvedeno jinak

dlouhou vzdálenost převažuje druhová úroveň. Je zřejmá taxonomická posloupnost, způsobená zkracováním času potřebného k rozrušení disjunktních taxonů. O pravděpodobné historii vzniku jednotlivých disjunktně rozšířených pantropických taxonů nám proto může napovědět i jejich taxonomické postavení (druh, rod, podčeleď, čeleď).

Seznam použité literatury najdete na webových stránkách Živa.