

Původ latinskoamerické flóry skrytý v DNA a role rozpadu Gondwany I. Vikariance

Studium historie geografického rozšíření rodů a čeledí vyskytujících se napříč několika kontinenty je jak časově, tak logisticky náročné. Doposud byl v různých laboratořích světa uskutečněn výzkum jen omezeného počtu taxonů. Cílem tohoto miniseriálu, který vychází z bakalářské práce vypracované na Přírodovědecké fakultě UK v Praze, bylo vyhledat uvedené studie, analyzovat je a na jejich základě vyhodnotit obecné poznatky o šíření a původu prvků latinskoamerické flóry domnělého nebo skutečně gondwanského původu.

Dnešní rozšíření a diverzita flóry Latinské Ameriky (tedy neotropické a části antarktické květenné oblasti) je výsledkem působení řady událostí v průběhu 100 milionů let. Podle G. T. Prance (1994) diverzita cévnatých rostlin tohoto území čítá přibližně 292 čeledí s 90 tisíci druhy (např. pro srovnání diverzita cévnatých rostlin v Evropě se nejčastěji pohybuje mezi 14–15 tisíci druhy). Světové tropické oblasti již od počátku přitahovaly pozornost biogeografů také kvůli nápadnému sdílení stejných nebo příbuzných rodů a druhů. Názor na původ tohoto tzv. disjunktního rozšíření se měnil spolu s rozvojem poznání ve vědách o Zemi. Po přijetí konceptu deskové tektoniky v 60. letech 20. stol., kde posun kontinentů hraje zásadní roli při distribuci organismů, se předpokládalo, že jedna z hlavních událostí, která významně ovlivnila rozšíření především tropických rostlin, byl rozpad jižního praktinentu Gondwana. Pro jednoznačné potvrzení gondwanského původu taxonu je důležitá informace o stáří speciace sesterských taxonů rostoucích na rozpadlých částech bývalé Gondwany, které bylo způsobeno izolovaným vývojem jednotlivých linií. Správnost tohoto předpokladu vyžaduje shodu časové posloupnosti rozpadu

Gondwany na jedné straně a stáří diferenciace jednotlivých vývojových linií na straně druhé. Donedávna toto srovnání umožňovaly pouze přibližně fosilní nálezy, dnes nám mohou významně pomoci data získaná z analýz DNA současných rostlin.

Molekulární studie fylogeneze řady taxonů umožňuje ověření a zpřesnění našich dosavadních představ o šíření organismů na Zemi včetně původu latinskoamerické flóry. Nejdůležitějším nástrojem pro zjištění stáří taxonů, resp. štěpení mezi jednotlivými taxony, jsou molekulární hodiny. Ty se snaží (různými metodami) určit rychlost mutací (změn) v DNA a na tomto základě odhadnout stáří štěpení. Zjednodušeně lze říci, že čím více se DNA mezi studovanými taxony liší v důsledku nahromaděných mutací, tím déle se vyvíjejí samostatně, tj. tím dříve mezi nimi došlo k rozruznění na odlišné evoluční linie. Molekulární analýzy tak často vyvrátily gondwanský původ mnoha čeledí zjištěním příliš mladého stáří štěpení ve fylogenezi, což vedlo k závěru, že jejich mezikontinentální areály vznikly až po rozpadu Gondwany. Za zdánlivé gondwanské rozšíření byla tedy odpovědná až pozdější migrace rostlin přes pevninské mosty nebo

disperze (šíření) na dlouhou vzdálenost přes oceány.

Mechanismy vzniku mezikontinentálních disjunkcí

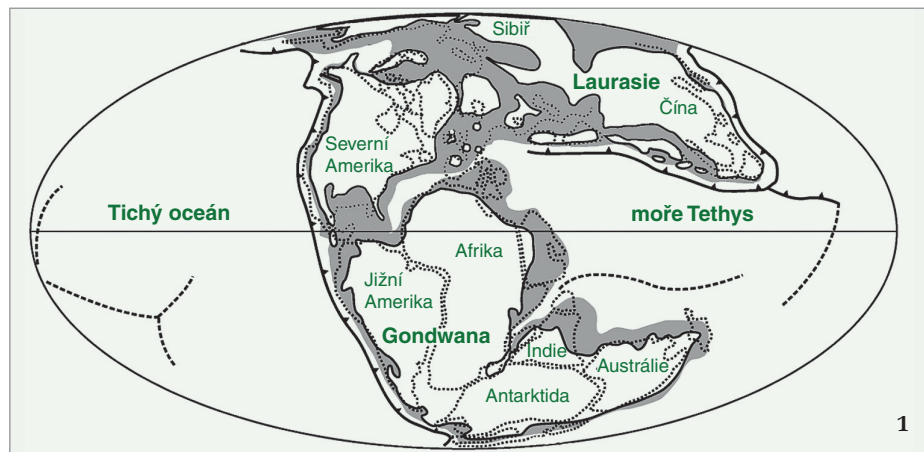
Geografická rozšíření typu mezikontinentálních disjunkcí (kdy je areál rozšíření rozdělen mezi více izolovaných kontinentů) mohou vypadat velmi podobně a přitom mít zcela odlišnou historii vzniku, který mohly způsobit tři mechanismy: vikariance, migrace a disperze na dlouhou vzdálenost. Jednotlivé možnosti si popíšeme v následujícím třídílném seriálu.

V tomto dílu se budeme zabývat prvním mechanismem – tzv. vikariací, kdy se původní souvislý areál rozpadá na několik areálů menších. Tak mohly vzniknout mezikontinentální disjunkce u některých tropických čeledí, jejichž předci dříve rostli na praktinentu zvaném Gondwana. Ve spodní juře, asi před 150 miliony let (první krytosemenné rostliny se začínají objevovat až několik milionů let poté), se začal rozpadat na jednotlivé kontinenty (obr. 1), na nichž zůstala flóra více či méně izolována. Separaci se taxony začaly vyvíjet samostatně, vznikaly nové druhy nebo rody, popř. celé čeledě. Součástí Gondwany byla i Jižní Amerika, takže přítomnost některých sesterských taxonů v Jižní Americe a na ostatních částech bývalé Gondwany mohla být interpretována jako důsledek rozpadu souvislého areálu výskytu při posunu kontinentálních desek.

Gondwanský původ latinskoamerických zástupců

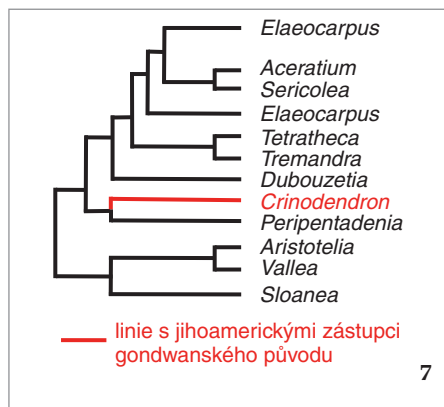
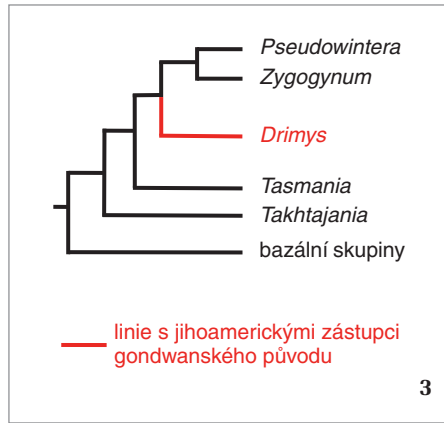
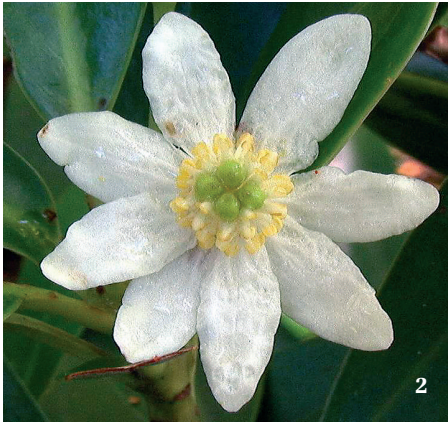
Mezi čeledi, u nichž je alespoň jedna štěpná událost ve fylogenezi mezi latinskoamerickými zástupci a sesterskými taxony na jiném kontinentu bývalé Gondwany způsobena vikariací, tedy rozpadem na menší areály, patří *Winteraceae* (řád *Winterales*). Tato čeleď zahrnuje čtyři (pět) rodů s 65 druhy a je rozšířena v Jižní Americe, Austrálii, na Madagaskaru, Papui-Nové Guineji a ostrovech jihozápadního Tichého oceánu. Jde o stálezelené aromatické stromy a keře. Jihoamerický rod *Drimys* (obr. 2) se odštěpil od své sesterské skupiny tvořené rody *Zygogynum* s. l. (obr. 4) z Nové Kaledonie a *Pseudowintera* z Nového Zélandu před 69–84 miliony let. V té době byla ještě Jižní Amerika propojena s Austrálií přes Antarktidu (tzv. Jižní Gondwana), takže k dané štěpné události (divergenci) pravděpodobně došlo rozpadem těchto kontinentů (obr. 3). Avšak diferenciace 11 druhů u samotného rodu *Drimys* je mnohem mladší (odhaduje se na zhruba 13–16 milionů let) a byla nejspíše způsobena výzdvihem And.

Podobnou historii má čeleď *Elaeocarpaceae* z řádu šťavelotvarých (*Oxalidales*) s 12 rody a 600 druhy, která je rozšířena ve všech tropických oblastech kromě kontinentální Afriky. Životní formy této čeledi jsou opět keře a stromy. Ke štěpení mezi jihoamerickým rodem *Crinodendron* (viz obr. 5) a australským rodem *Peripentadenia* došlo před 73–91 miliony let, což také předchází rozpadu Jižní Gondwany (obr. 7).



1

1 Rozmístění kontinentů v juře, přibližně před 150 miliony let. Upraveno podle: J. Farkaš a kol. (2007)



2 Druh *Drimys winteri* z čeledi *Winteraceae* představuje jeden z přibližně 11 druhů (taxonomie rodu není doposud jednoznačná a ustálená) rozšířených v Latinské Americe (pět druhů), jihovýchodní Asii a na ostrovech v Tichém oceánu (ca 6 druhů). V Latinské Americe je tento stálezelený rod zastoupen od temperátního lesa Chile a Argentiny až po horský mlžný les Kolumbie a mezofilní les Mexika a Brazílie. Mezikontinentální disjunktní areál tohoto rodu vznikl v závěrečných fázích rozpadu a izolace jednotlivých částí Gondwany. Jeho diverzifikace v Jižní Americe je však mladšího data a souvisí s postupným formováním And.

3 Kladogram čeledi *Winteraceae*. Upraveno podle: X. Marquinez a kol. (2000)

4 Rod *Zyggynum* je dalším zástupcem čeledi *Winteraceae* s přibližně 50 druhy v deštném a horském mlžném lese Australasie a na Nové Kaledonii. Představuje mladší a odvozenější vývojovou linii této čeledi. Na snímku detail květu s apokarpním gynecem – typ gynecea tvořený většinou velkým počtem plodolistů, z nichž každý dává vzniknout samostatnému jednoplo-
listovému semeníku. Aromatické listy se



Do čeledi *Elaeocarpaceae* patří i rod *Aristotelia* (obr. 6) rostoucí v Austrálii, na Novém Zélandu, v Chile a Argentině. Štěpení mezi druhy v rámci rodu *Aristotelia* je mladšího stáří a vzniklo až po rozpadu kontinentů, na nichž se současné druhy vyskytují, což odporuje gondwanskému scénáři jejich vzniku.

Stejně štěpení mezi jihoamerickými zástupci a dalšími taxony rostoucími v Australasii odráží i čeleď proteovitých (*Proteaceae*, řád *Proteales*) čítající 75 rodů s 1 775 druhy. Jejimi představiteli jsou keře a stromy, jejichž kořeny obvykle netvoří mykorhizy, ale místo toho jsou vybaveny tzv. proteoidními kořeny s množ-

stvím krátkých jemných kořínků (viz také Živa 2007, 4: 164–168). Z proteovitých dnes již běžně známe semena převážně australského rodu *Macadamia* – makadamové oříšky, nebo řezanou květinu *Protea* (obr. 8). Gondwanský původ rozšíření byl také zjištěn u podčeledi *Embothriinae*, jejíž zástupce rodů *Embothrium* (obr. 10

na Papui-Nové Guineji lokálně využívají k vyvolání halucinací při kouření ve směsi s tabákem.

5 Nejvýraznějším zástupcem čeledi *Elaeocarpaceae*, rozšířeným v temperátním lese Chile, je endemický rod *Crinodendron*. Jeho starobylost ve vztahu k dalším zástupcům čeledi naznačuje vznik rodu na Gondwaně. Mezi pěti známými druhy vyniká nápadný stálezelený keř *C. hookerianum*, vyskytující se v podrostu vlhkého temperátního lesa.

6 Do čeledi *Elaeocarpaceae* v Jižní Americe zahrnujeme také druh *Aristotelia chilensis* s vikariantním *A. serrata* (na snímku) rozšířeným na Novém Zélandu. Zdá se, že vnitrorodová divergence je mnohem mladší a disjunktní rozšíření rodu vzniklo následkem disperze na dlouhou vzdálenost.

7 Kladogram čeledi *Elaeocarpaceae*. Upraveno podle: D. M. Crayn a kol. (2006)

8 *Protea cynaroides* je zástupce nejznámějšího a nejcharakterističtějšího rodu čeledi proteovitých (*Proteaceae*). Bohatý rod s asi 100 druhy má centrum diverzity v kapské oblasti, kde je typickou součástí tamější mediteránní křovištní vegetace fynbos. Foto A. Potůčková

9 V rámci proteovitých odráží rozpad Gondwany a vznik disjunktního areálu (Jižní Amerika, Austrálie a další oblasti) především podčeleď *Embothriinae*. Jedním z jejích rodů je *Lomatia* s 12 druhy v Austrálii a Jižní Americe. Na snímku stálezelený strom *L. ferruginea* z temperátního lesa Chile

10 a 11 Rovněž rod *Embothrium* (podčeleď *Embothriinae*) je typickým zástupcem proteovitých v Jižní Americe (Chile a západní Argentina).

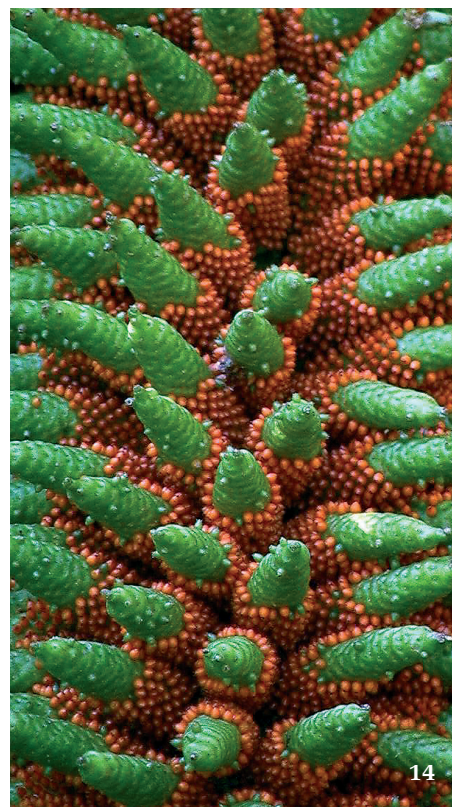
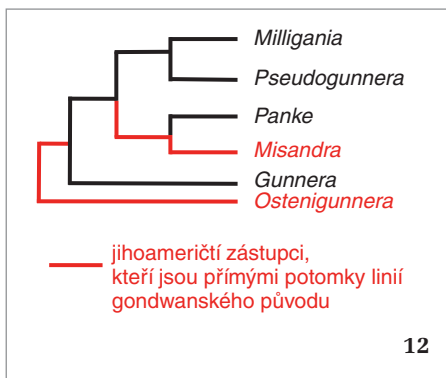
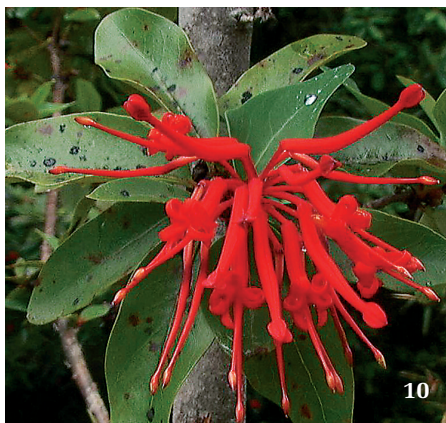
Jeho 2–8 druhů (taxonomie rodu doposud nebyla vyjasněna) roste v temperátním lese, a také bývá častou dominantou různých stadií sekundární sukcese na pastvinách apod. Na snímcích dvě barevné varianty běžného chilského druhu *E. coccineum*

12 Kladogram čeledi *Gunneraceae*. Upraveno podle: L. Wanntorp a kol. (2002)

13 a 14 Komplexní vývoj disjunktního areálu pozorujeme také u rodu *Gunnera*, zastoupeného v Jižní Americe, Africe, Australasii, na Havaji a Novém Zélandu. O rozpadu Gondwany svědčí nejstarší vývojové linie rodu reprezentující štěpení mezi Afrikou (podrod *Gunnera*) a Jižní Amerikou (podrod *Ostenigunnera*). Gondwanského původu jsou dále přímí potomci podrodu *Misandra*. Větší část areálu a druhová diverzita vznikla následkem migrace a disperze na dlouhou vzdálenost. Snímky chilského druhu *G. chilensis* (z podrodu *Panke*) – pohled na rostlinu v přirozených podmínkách břehu jezera v zóně temperátního lesa a detail plodenství

a 11) a *Lomatia* (obr. 9) nalézáme v Latinské Americe.

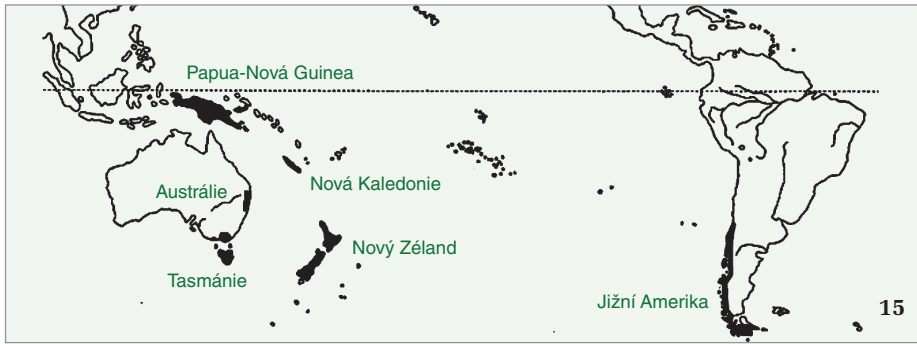
Mimořádně komplexní historii latinskoamerické flóry zobrazuje pantropicky rozšířená čeleď *Gunneraceae* z řádu *Gunnerales* (obr. 13 a 14). Její jediný rod *Gunnera* se člení do 6 podrodů s 40 druhy (obr. 12) převážně vytrvalých bylin s velkými listy.



Velmi specifická je pro ně symbióza se sinicí *Nostoc*, která proniká do rostliny skrze žlázy na bázi stonku. Nejčasnější větvení proběhlo mezi podrody *Ostenigunnera* (*G. herteri* z Jižní Ameriky) a *Gunnera* (*G. perpensa* z Afriky) a bylo pravděpodobně zapříčiněno rozpadem Západní Gondwany na Afriku a Jižní Ameriku asi před 100 miliony let. Následující štěpení souviselo s rozpadem Jižní Gondwany, který vedl ke vzniku dvou linií – z australského předchůdce se vyvinuly podrody *Milligania* a *Pseudogunnera*, z jihoamerického předchůdce podrody *Panke* a *Misandra*. Americká linie se ještě před rozdělením Jižní Gondwany dále vyvíjela díky disperzi předchůdce podrodu *Panke* do Severní Ameriky (součástí severního prakontinentu Laurasie), kde zanechala fosilní záznam křídového stáří (80 milionů let). Ze Severní Ameriky se dále šířila na Havajské ostrovy a tam diverzifikovala v samostatný druh *G. petaloidea*. Kvůli nepříznivým podmínkám se však ve třetího stáří stáhla ze Severní Ameriky zpět na jih, kde se mezitím izolací stačil vytvořit nový podrod *Misandra*. Gondwanský původ neotropických druhů této čeledi proto odráží jen *G. herteri* a podrod *Misandra*.

Čeleď pabukovitých (*Nothofagaceae*, řád bukovtaré – *Fagales*) byla vždy považována za typický příklad gondwanského elementu z důvodu jejího omezeného rozšíření na jižní polokouli (obr. 15). Do této čeledi patří jediný rod s 34 druhy představujícími stálezelené nebo opadavé keře a stromy s jednoduchými listy s palisty (obr. 18). Ačkoli nové studie vyvracejí gondwanský původ novozélandských druhů, všechny molekulární analýzy nasvědčují tomu, že disjunkce mezi jihoamerickými a australskými taxony vznikly posunem kontinentů (kontinentálním driftem). K potvrzení gondwanského původu v biogeografických analýzách lze použít i parazitickou houbu rodu *Cyttaria* (obr. 19 a na 2. str. obálky), která se rozrůznila společně se svými hostiteli – některými zástupci rodu pabuk (*Nothofagus*, obr. 16 a 17).

Čeleď myrtovitých (*Myrtaceae*, obr. 20) z řádu *Myrtales* obsahuje celkem 131 rodů s 5 500 druhy, které se člení do několika vývojových linií. Pouze myrtoidní vývojová větev (podčeleď *Myrtoideae*) má disjunktní areál rozšíření, zasahující na více kontinentů, čímž by mohla být potenciálně gondwanského původu. *Myrtoideae* představují pantropicky rozšířenou linii,



15 Dnešní rozšíření zástupců čeledi pabukovitých (*Nothofagaceae*). Upraveno podle: U. Swenson a kol. (2001)

16 a 17 Detail samčích květenství pabuků *Nothofagus betuloides* – Chile, podrod *Nothofagus* (obr. 16) a *N. solandri* – Nový Zéland, podrod *Fuscospora* (obr. 17). Právě novozélandské druhy těchto dvou podrodů ukázaly, že se na vzniku disjunktního areálu a diverzifikaci rodu podílely také výrazně mladší události než rozpad Gondwany. V případě Nového Zélandu šlo o disperzi na dlouhou vzdálenost mezi ním a Austrálií.



18 Klasickým objektem zájmu při studiu disjunktního areálu rozšíření rostlin jižní polokoule je rod pabuk se 34 druhy na Papui-Nové Guineji, Nové Kaledonii, Novém Zélandu, v Austrálii a Jižní Americe. Na snímku tři nejrozšířenější jihoamerické druhy z temperátního lesa až alpského pásu Chile: zleva *N. antarctica*, *N. betuloides* (podrod *Nothofagus*) a *N. obliqua* (podrod *Lophozonia*), jejichž vznik a přítomnost v Jižní Americe jsou spjaty s rozpadem Gondwany.

19 Na starobylost některých vývojových linií rodu pabuk a disjunktní původ části jeho areálu poukazuje také evoluční historie rodu *Cyttaria*. Tato houba parazitující výhradně na pabucích vykazuje podobný disjunktní areál – 12 druhů v Jižní Americe, Austrálii, na Novém Zélandu a Papui-Nové Guineji.

Na snímku *C. gunnii* z Nového Zélandu **20** Druh *Metrosideros robusta* (myrtovitě – *Myrtaceae*, podčeď *Leptospermoideae*) je typickým prvkem mezofilního lesa Nového Zélandu. Rod zahrnuje asi 50 druhů rozšířených především na Nové Kaledonii (21 druhů), na Novém Zélandu (10 druhů) a v jihovýchodní Asii. *M. polymorpha* je dominantním prvkem mezofilního lesa Havajských ostrovů (vedle dalších čtyř druhů) a spolu s jediným africkým druhem *M. angustifolia* dokládá schopnost řady zástupců myrtovitých překonávat velkou vzdálenost pomocí semen šířených větrem. Snímky D. Stančíka, pokud není uvedeno jinak



nazvanou podle rodu myrta (*Myrtus*) vyskytujícího se ve Středozeří. Zahrnuje přibližně 75 rodů, převážně keřů a stromů, s celistvými vstřícnými listy a dužnatými plody, čímž se liší od další velké vývojové linie – podčeďi *Leptospermoideae* z oblasti Australasie, pro niž jsou charakteristické střídavé listy a suché otvírající se plody tobolek. Zástupci linie *Myrtoideae* jsou rozšířeni v Austrálii, Africe, Jižní Americe a Středozeří. Nejbližší společný předek myrtoidní skupiny existoval nejméně před 56 miliony let – v období, kdy kontinenty Jižní Gondwany (Jižní Amerika, Antarktida a Austrálie) byly stále v kontaktu a panovalo na nich příznivé klima. Proto může disjunktní rozšíření mezi Jižní Amerikou a Australasií odrážet právě rozpad Jižní Gondwany s pozdějšími disperzními událostmi mezi těmito dvěma kontinenty, resp. mezi Afrikou a Středozeří.

Příště se budeme zabývat dalšími mechanismy, které jsou odpovědné za zdánlivé gondwanské rozšíření organismů.

Použitá literatura na webových stránkách Živý.