

# Původ latinskoamerické flóry skrytý v DNA a role rozpadu Gondwany II. Šíření přes kontinenty a oceány

V prvním dílu (Živa 2013, 1: 19–22) jsme se dozvěděli, že mezikontinentální disjunkce na částech bývalé Gondwany mohou vznikat několika mechanismy. Detailně jsme si popsali vikarianci (rozdělení původního areálu) a v následujícím článku se seznámíme s příklady čeledí, u nichž hrála důležitou roli při vzniku (zdánlivě gondwanského) disjunktního rozšíření migrace a disperze na dlouhou vzdálenost.

## Migrace

Vývoj rostlinstva na jednotlivých kontinentech záhy po rozpadu Gondwany nebyl zcela izolovaný. Příčinou byla existence tzv. pevninských mostů, tvořených především řetězci ostrovů a spojujících rozpadajících se kontinenty, přes které docházelo k migraci flóry. Takové pevninské mosty existovaly i mezi Jižní Amerikou a okolními kontinenty (obr. 1). Mezi Jižní a Severní Amerikou se vytvořily tzv. Proto-Antily, kudy mohla probíhat výměna tropické flóry s dalšími světovými tropickými oblastmi, což je v dnešní době jen stěží představitelné. V teplotním maximu v pozdním paleocénu a raném eocénu (před 60–45 miliony let) bylo totiž klima velice příznivé, což umožnilo expanzi tropických taxonů i do boreotropického pásu, tedy oblasti současného temperátního klimatu severní polokoule. Důkazem je i množství fosilního záznamu tropické flóry nacházejícího se dokonce na našem území. Ukazuje se, že se u nás v období pozdního eocénu zrekonstruované roční průměrné teploty pohybovaly kolem 20 °C (Kvaček 2002), zatímco dnes jsou roční průměry okolo 7 °C. Průměrná teplota v nejchladnějším měsíci roku kolísala

mezi 6–13 °C, zatímco v současnosti je těsně pod bodem mrazu. Srážek bylo více a s přispěním vyšších teplot vedly k expanzi stálezeleného lesa, který se nyní vyskytuje jen v tropech a subtropích. Mezi rozpadajícími se budoucími kontinenty Severní Ameriky a Eurasie se v té době zformovaly dva mosty – Severoatlantský pevninský most a Beringův pevninský most, které sloužily jako migrační koridory této teplomilné bioty. Výměna tropických taxonů mezi Jižní Amerikou, Afrikou a jihovýchodní Asií tak mohla probíhat migrací přes severní polokouli.

Migrace přes boreotropickou oblast se potvrdila u čeledi zederachovitých (*Meliaceae*, řád mýdelníkotvaré – *Sapindales*) s 650 druhy v 50 rodech – převážně stromy a keři (obr. 2). Nejznámější je asi *Swietenia mahagoni*, jejíž dřevo – mahagon – představuje důležitou surovinu v dřevopracujícím průmyslu. Gondwanský původ čeledi zederachovitých vyvrací hned několik skutečností. Nejenže štěpení mezi rody *Cedrela* a *Toona* zjištěná na základě molekulárních hodin jsou stará pouze 48 milionů let, tj. vznikla až po rozpadu částí Gondwany, na nichž se dnes tyto rody vyskytují (obr. 3), ale na severní polokouli se

našly i fosilní záznamy staré 50–3 miliony let, které jsou jasným důkazem migrace.

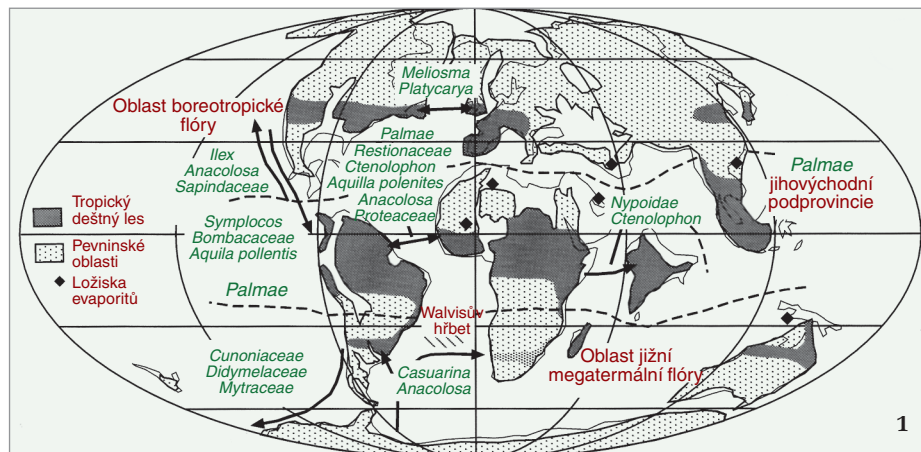
Dalším příkladem šíření tropických taxonů přes severní polokouli je čeleď ledvinovnikovitých (*Anacardiaceae*, řád mýdelníkotvaré), zahrnující 69 rodů s 850 druhy. Se zástupci čeledi, nebo alespoň s jejich semeny či plody se asi setkala většina z nás. Patří sem např. ledvinovník západní (*Anacardium occidentale*), který známe pro jeho nažky prodávané pod názvem kešu ořechy, dále mangovník indický (*Mangifera indica*, mango) a také rod řečik (*Pistacia*), jehož areál zasahuje i do jižní Evropy. Disjunkce mezi jihoamerickým rodem *Anacardium* a africkým rodem *Fegimanra* se vytvořila pravděpodobně díky migraci předchůdce rodu *Anacardium* přes Severoatlantský pevninský most do Severní Ameriky v raném nebo středním eocénu před 55–40 miliony let. Podobný scénář vzniku geografické disjunkce odráží také rod *Toxicodendron* (obr. 5) rozšířený v jihovýchodní Asii, Severní Americe a na severu Jižní Ameriky.

Intenzivně studovaná byla rovněž historie rozšíření pantropické čeledi *Malpighiaceae* (s 1 200 druhy v 68 rodech; viz obr. 6 a 7) z řádu *Malpighiales*, která vznikla v Jižní Americe v pozdní křídě asi před 65 miliony let. Zahrnuje malé stromy, keře nebo liány. Mezikontinentální disjunkce vznikly pravděpodobně migrací nebo disperzí na dlouhou vzdálenost v průběhu třetihor až po izolaci kontinentů bývalé Gondwany (obr. 4). Pro tento způsob vzniku disjunktního rozšíření svědčí také skutečnost, že se ho zúčastnily linie se suchými křídlatými plody, jejichž fosilní záznamy se rovněž našly na území severní polokoule (obr. 8).

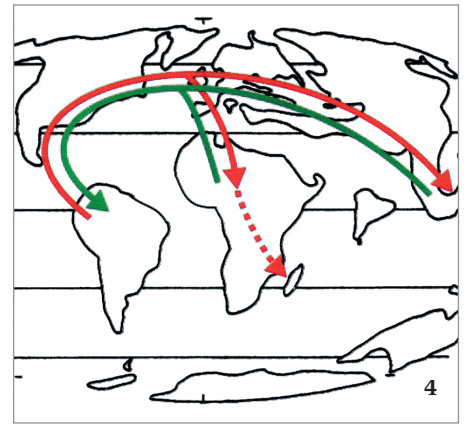
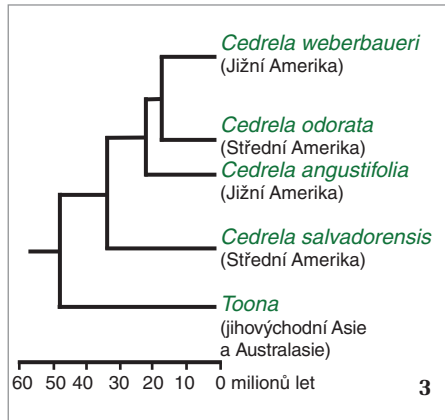
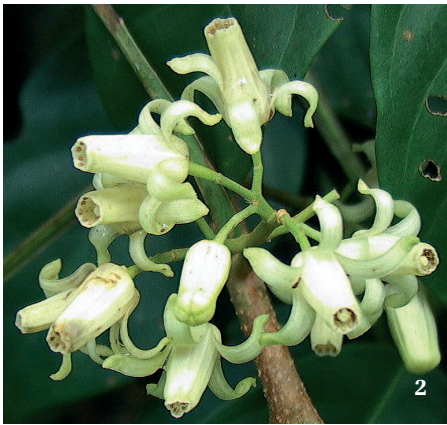
Čeleď badyánikovitých (*Illiciaceae*, řád *Austrobaileyales*) zahrnuje 73 druhů tří rodů – *Schisandra*, *Kadsura* (obr. 10) a badyáník (*Illicium*, obr. 9) se známým kořením badyán (badyáník pravý – *I. verum*). Rody *Illicium* a *Schisandra* mají disjunktní rozšíření mezi jihovýchodní Asií a jihem Severní Ameriky, rod *Illicium* se vyskytuje navíc ve Střední Americe. Z Kazachstánu jsou známy fosilní nálezy *Illiciospermum pusillum* staré 89–99 milionů let a ze Severní Ameriky fosilie *Illicium avitum* staré 16–23 milionů let. Z toho lze vyvodit, že disjunktní rozšíření rodu *Illicium* vzniklo pravděpodobně fragmentací dřívě souvislého boreotropického lesa díky pozdějším klimatickým změnám ve třetihorách a čtvrtohorách.

Rod *Symplocos* je jediným rodem čeledi *Symplocaceae* (řád vřesovcotvaré – *Ericales*), jeho 260 druhů je rozšířeno v jihovýchodní Asii, Austrálii, na Nové Kaledonii, v Severní a Jižní Americe. Jde převážně o stálezelené keře s květenstvími vyrůstajícími z úžlabí listů a typickými modrými plody (peckovice). Fosilní záznamy třetihorního stáří (paleocén/pliocén, před ca 65–3 miliony let) pocházejí ze Severní Ameriky, Evropy a Japonska. Rod *Symplocos* vznikl pravděpodobně ve východní Asii, odkud se rozšířil přes pevninské mosty po celé severní polokouli a posléze přes Antily do Jižní Ameriky.

Čeleď březulovitých (*Bursereaceae*, řád mýdelníkotvaré) zahrnuje 18 rodů s 640







1 Migrační trasy v období pozdního paleocénu a raného eocénu před asi 60–45 miliony let. Upraveno podle: R. J. Morley (2003)

2 Rod *Chisocheton* ukazuje typickou stavbu květu čeledi zederachovitých (*Meliaceae*) s charakteristickou trubkou tvořenou srostlými tyčinkami. Rod s asi 50 druhy je rozšířen od Číny až na Vanuatu. Extrakt z kůry druhu *Ch. morobeanus* se na Papui-Nové Guineji využívá ke speciální technice lovu ryb omračováním v uzavřených vodních nádržích.

3 Výřez z fylogenetického stromu čeledi zederachovitých s rody *Cedrela* a *Toona*. Upraveno podle: A. N. Muellner a kol. (2010)

4 Schematické znázornění migrací rostlin vedoucích k jejich dnešnímu pantropickému rozšíření. Červeně předpokládaný scénář šíření čeledi *Malpighiaceae*, zeleně vyznačeno šíření paleotropických taxonů. Upraveno podle: Ch. C. Davis a kol. (2002)

5 Rod *Toxicodendron* (čeleď ledvinov-níkovitě – *Anacardiaceae*) je blíže příbuzný rodu škumpa (*Rhus*). Zahrnuje řadu stromovitých, keřovitých a liánovitých zástupců, rozšířených v mírném a tropickém pásu převážně severní polokoule. Na snímku pocházejícím z Mexika je liána *Toxicodendron radicans*. Jde o vysoce toxickou rostlinu obsahující směs alergenů nazývaných urushiol (směs aromatických organických kyselin a pryskyřic). Při kontaktu s pokožkou způsobuje prudkou alergickou reakci a zánět.



6 *Galphimia glauca* z pantropických *Malpighiaceae* nepatří mezi nejtypičtější zástupce své čeledi. Celému rodu čítajícímu 20 druhů rozšířených od jihu USA až do Argentiny chybí pro čeleď typické elaiofory – žlázky produkující olej. Jako odměna pro opylovače zde netradičně místo oleje slouží pyl.

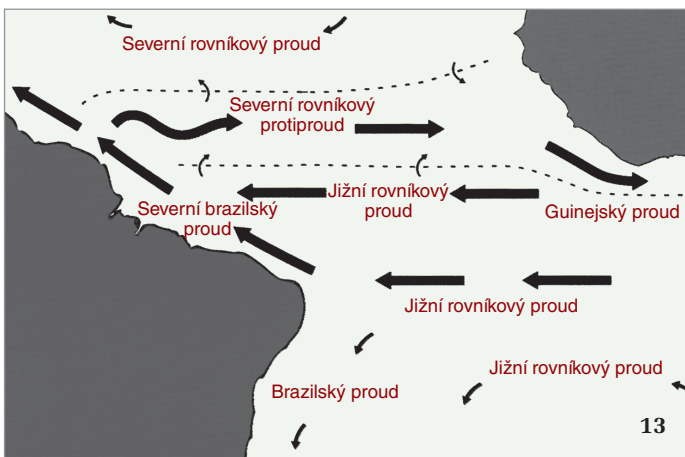
7 Rod *Bunchosia* (*Malpighiaceae*) tvoří spolu s rody *Byrsonima* a *Malpighia* skupinu zástupců čeledi, u nichž se nezávisle vytvořily charakteristické plody – dužnaté bobule šířené ptáky. Zahrnuje přibližně 55 druhů keřů a stromů savan a tropických lesů Latinské Ameriky.

8 Jedním z rodů čeledi *Malpighiaceae*, u nichž se setkáváme s tvorbou okřídlených nažek, je rod *Heteropterys*, rozšířený v tropické Jižní Americe (ca 130 druhů) a jedním druhem v západní Africe. Rod sdružuje zástupce celé škály životních forem, od lián

až po menší stromy. U brazilského druhu *H. aphrodisiaca* jsou známy afrodisiakální účinky, jejichž možné využití se v medicíně zkoumá a testuje. Významným zástupcem této čeledi je jihoamerický druh *Banisteriopsis caapi*, známý jako součást obřadní drogy amazonských indiánů – Ayahuascy.

druhů stromů a keřů s nápadnými pryskyřičnými kanálky v kůře. Nejspíše vznikla v Severní Americe před 60 miliony let a odtud se rozšířila do Laurasie a následně na kontinenty jižní polokoule. Americký rod březule (*Bursera*, obr. 11 a 12) se oddělil od svého sesterského rodu *Commiphora* (Afrika, Indie, Madagaskar, Jižní Amerika) před 50 miliony let – tedy až po rozpadu Gondwany. Rod *Bursera* poté diverzifikoval v období miocénu, kdy započala expanze sezonně suchého tropického lesa, na který jsou březule převážně vázány.





### Disperze na dlouhou vzdálenost

I mezi kontinenty oddělenými tisíci kilometry mořské hladiny máme potvrzen transport rostlinných částí. Přenos z Jižní Ameriky do Afriky umožňuje převážně vítr, zatímco disperzi z Afriky do Jižní Ameriky způsobují z větší části mořské proudy (obr. 13). Někdy si jen těžko dokážeme představit, jak lehce může docházet k šíření organismů na obrovské vzdálenosti. Jeden příklad za všechny. Po tsunami v Japonsku v r. 2011 se přibližně během jednoho roku dostalo velké množství materiálu přes oceán k pobřeží Severní Ameriky. Spolu s ním tam velmi pravděpodobně připluly i desítky organismů (např. nezmar *Sertularella mutsuensis*, Choong

a Calder 2013), což ukazuje na skutečnost, že toto šíření může být snadnější, než si myslíme. Další transport ve značné míře umožňují převážně hurikány. Výzkum ukazuje, že intenzita a frekvence hurikánů vzrůstá se stoupající teplotou zemského povrchu. Můžeme proto předpokládat, že ve třetihorách docházelo k častějším a silnějším hurikánům, které pravděpodobně vedly k intenzivnější výměně bioty. Nejteplejší výkyvy se datují do období po dopadu asteroidu – před 65 až 45 miliony let. V těchto obdobích byla navíc vzdálenost mezi Afrikou a Jižní Amerikou poloviční až dvoutřetinová, než je dnes, a tím ještě snadněji probíhalo šíření přes Atlantický oceán. Další teplá období se datují před 23–12 mi-

liony let (maximum před 18–14 miliony let) a před 3–4 miliony let (Graham 2006).

Příkladem šíření na dlouhou vzdálenost je čeleď *Humiriaceae* (řád *Malpighiales*), čítající 50 druhů v 8 rodech. Tyto stálezelené keře a stromy s bělavými oboupohlavnými květy se vyskytují v Latinské Americe, s jediným druhem *Sacoglottis gabonensis* známým z Afriky. Jeho předek migroval pravděpodobně šířením plodů (peckovice) pomocí mořských proudů.

Stejný scénář vzniku mezikontinentální disjunkce nalézáme u čeledi *Vochysiaceae* (řád myrtotvaré – *Myrtales*), zastoupené 8 rody s 220 druhy v Latinské Americe a Africe (obr. 14). Jde o stromy, keře a vzácně byliny, semena jsou často okřídlená





15



16



17



18

**9** Souplodí dřevnatějících měchýřků je typické pro apokarpní semeník starobylého rodu badyáník – *Illicium* (čeleď badyáníkovitých – *Illiciaceae*). Známe celkem 34 druhů s disjunktním rozšířením v jihovýchodní Asii, na jihu Severní Ameriky a ve Střední Americe. Na snímku mexický druh *I. floridanum*, keř z podrostu mezofilního horského lesa

**10** *Kadsura* (badyáníkovité) – dvou-  
domý popínavý keř z Indie, jihovýchodní  
Asie a Moluckých ostrovů. Samčí rostli-  
na druhu *K. japonica* s velkým počtem  
do červena zabarvených tyčinek. Plody  
příbuzného druhu *Schisandra chinensis*  
se dnes hojně prodávají a konzumují  
jako posilující doplněk stravy a zdroj  
vitamínu C.

**11 a 12** Rod březule – *Bursera*  
(březulovité – *Burseraceae*) zahrnuje  
přes 100 druhů keřů a menších stromů  
rostoucích převážně v křovitých  
xerofilních formacích Mexika.  
Mezi druhy vytvářející vzrostlé stromy  
patří *B. simaruba*, typicky rostoucí  
ve vlhčích typech subtropického  
a tropického lesa, od Floridy  
až do Venezuely a Brazílie. Na Yucatánu  
v Mexiku vstupuje dokonce do mangro-  
vových porostů. Nápadná je červeně  
zabarvená borka, odlučující se ve  
velkých šupinovitých plátech.

**13** Zobrazení směru mořských proudů  
v rovníkové oblasti Atlantského oceánu.  
Upraveno podle: S. S. Renner (2004)

**14** Disjunkce mezi africkými a latinsko-  
americkými zástupci čeledi *Vochysiaceae*  
(černá) je datována na 28 milionů let.

Upraveno podle: K. J. Systma a kol. (2004)

**15** Diverzifikovaný (ca 100 druhů)  
jihoamerický rod *Neoregelia* (bromelio-  
vité) reprezentuje převážně terestrickou  
vývojovou linii – podčeď *Bromelioideae*  
s typickými ostnitými listy a dužnatými  
plody. Na obr. běžně pěstovaná pokojová  
rostlina *N. carolinae*. Foto A. Potůčková

**16** Centrum druhové diverzity rodu  
*Scaevola* (s celkem ca 100 druhů) leží  
v Austrálii, kde se vyskytuje zhruba  
70 endemických druhů. Mezi ty s rozsáh-  
lejším areálem patří *S. sericea*, která se  
adaptovala na šíření dužnatých plodů  
mořskými proudy a pro život na plážích.  
Známa je až z Havajských ostrovů.

**17 a 18** Vlnovec pětimužný (*Ceiba pen-  
tandra*) z čeledi slézovitých (*Malvaceae*,  
podčeď *Bombacoideae*) představuje  
výraznou dominantu deštného a xerofil-  
ního lesa Střední a Jižní Ameriky  
a západní Afriky. Dorůstá obrovských  
rozměrů, často převyšuje ostatní složky  
stromového patra. Výrazně ztlustlé  
kmeny, které slouží jako zásobárna vody,  
podpírají mnohdy nápadné pilíře  
(viz seriál J. Jeníka v Živě 1973, 1–6),  
s ostnitými výrůstky na povrchu.  
Z ochmýřených semen, uvolňovaných  
z velkých tobolek, se získává vlákno  
ke spřádání, nazývané kapok. Snímky  
D. Stančíka, pokud není uvedeno jinak

nebo ochmýřená. Divergence mezi jiho-  
americkým rodem *Erisma* a africkým ro-  
dem *Erismadelphus* se datuje podle mole-  
kulárních hodin na 28 milionů let. Jelikož  
fosilní záznam nedokládá migraci přes se-  
verní polokouli, předpokládáme vznik této  
disjunkce šířením přes Atlantský oceán.

Čeleď bromeliovitých (*Bromeliaceae*,  
řád lipnicotvaré – *Poales*, obr. 15), s 2 650  
druhy 59 rodů, nejspíše vznikla na Guyan-  
ském štítu (pevninský blok, z něhož zbyly  
v současnosti stolové hory – tepuis) na  
severovýchodě Jižní Ameriky před 84 mi-  
liony let. Zástupci jsou bezlodyžné epify-  
tické byliny, nebo mají xeromorfní ztlustlé  
stonky (pachykauly). Disjunkce mezi ame-  
rickými taxony a jediným africkým dru-  
hem *Pitcairnia feliciania* je také způsobe-  
na disperzí na dlouhou vzdálenost přes  
Atlantský oceán asi před 12 miliony let.

Stejně jako bromeliovitě, tak i čeleď *Ra-  
pateaceae* z řádu lipnicotvarých vznikla  
přibližně před 65 miliony let na Guyan-  
ském štítu. Jejimi představiteli jsou pře-  
vážně vytrvalé byliny s oddenky a žlutými  
nebo červenými trojčetnými květy, řazené  
do 16 rodů s 90 druhy. Disjunkce mezi Již-  
ní Amerikou a Afrikou, kde roste pouze  
druh *Maschalocephalus dinklagei*, je opět  
způsobena disperzí na dlouhou vzdále-  
nost zhruba před 6 miliony let.

Rozšíření vlnovce pětimužného (*Ceiba  
pentandra*, obr. 17 a 18) z čeledi slézovi-  
tých (*Malvaceae*, 5 000 druhů ze 113 rodů;  
řád slézotvaré – *Malvales*), rostoucího  
v Mexiku, Střední Americe, na severu Již-  
ní Ameriky a v západní Africe, zobrazuje  
jednoznačně další disperzi přes Atlantský  
oceán z Ameriky do Afriky.

Rod *Scaevola* (obr. 16) z čeledi *Goode-  
niaceae* (11 rodů s 400 druhy; řád hvěz-  
dicotvaré – *Asterales*) má centrum diverzi-  
ty v Austrálii, dále ho najdeme na ostrovech  
v Tichém a Indickém oceánu, na Havaji,  
v Americe a Africe. Většina australských  
druhů se vyznačuje suchými plody a by-  
líným nebo keřovitým vzrůstem, avšak  
ostatní druhy rostoucí mimo Austrálii mají  
dužnaté plody a jsou to často keře či stro-  
my. Hlavním disperzním vektorem byly  
tedy ptáci a mořské proudy.

Příště si povíme o tropických čeledích  
se složitější historií vzniku areálu v dů-  
sledku kombinace různých způsobů šíření.

Použitá literatura uvedena na webu Živý.