

Jak přenést příběh cévnatých rostlin do středoškolské biologie

Na rozdíl od bouřlivých změn, které prodělala a jimiž stále prochází vyšší systematika eukaryot a které byly popsány v předchozím článku určeném středoškolským pedagogům (Živa 2016, 1: 27–30), zdají se být vody systematiky rostlin poměrně klidné. Skutečnost však taková není, a i skupiny většiny z nás důvěrně známé snad již ze základní školy doznaly v nedávné době, především díky metodám molekulární systematiky, docela zásadních změn. A co víc, recentní práce založené na tradičních i nových přístupech (např. multigenové nebo celogenomové sekvenování) někdy mění dlouho podporované hypotézy. Jak ale prezentovat současný stav poznání bez dojmu chaosu a neustálých nesmyslných změn? Jak vysvětlit a obhájit změny, které boří tradice a mění staré a dobře známé skupiny? S těmito otázkami se musí vypořádat každý, kdo chce současně poznatky ze systematiky předat posluchačům nejrůznějších znalostních úrovní.

Ze zkušenosti bohužel víme, že botanika dnes patří k nejméně oblíbeným oborům biologie a mnozí studenti nastupují na vysokou školu už s tím, že se nechťejí zabývat rostlinami, a vůbec ne jejich systematikou. Je otázkou, zda lze tento postoj k nepohyblivým rostlinám bez milého výrazu změnit. Jistě je ale možné výuku botaniky udělat atraktivní. Snad by pomohlo omezit výčty anatomických a morfolo- gických vlastností, stejně jako holé seznamy systematických skupin, a začlenit vše na patřičné místo fylogenetického výkladu, oživit ho zajímavostmi z biologie a historie

dané skupiny. Moderní pohled na systematiku rostlin je totiž opravdu vzrušujícím příběhem evoluce, a to evoluce skupin i jejich znaků. Na každou vlastnost lze nahlížet jako na předmět evoluční změny: na sympleziomorfii sdílenou po předcích (tedy sdílený původní primitivní znak), synapomorfii získanou třeba jako adaptaci k prostředí, jako významnou a klíčovou evoluční novinku (odvozený znak společný alespoň dvěma příbuzným skupinám), která otevírá nové možnosti osídlení, získání opylovače nebo konkurence s jinými skupinami. Jde o to, aby takový dynamický

pohled ukázal poutavě zásadní události v evoluci rostlin v kontextu vývoje prostředí (dramatické změny klimatu, zcela odlišné uspořádání kontinentů apod.), vlivu rostlin na toto prostředí i vztahů mezi různými organismy. Je třeba, aby slovo systematika neznamenovalo jen synonymum nudných škatulek, jejichž název i obsah co nejdříve po zkoušení studenti zapomenou a k rostlinám se už nikdy nevrátí.

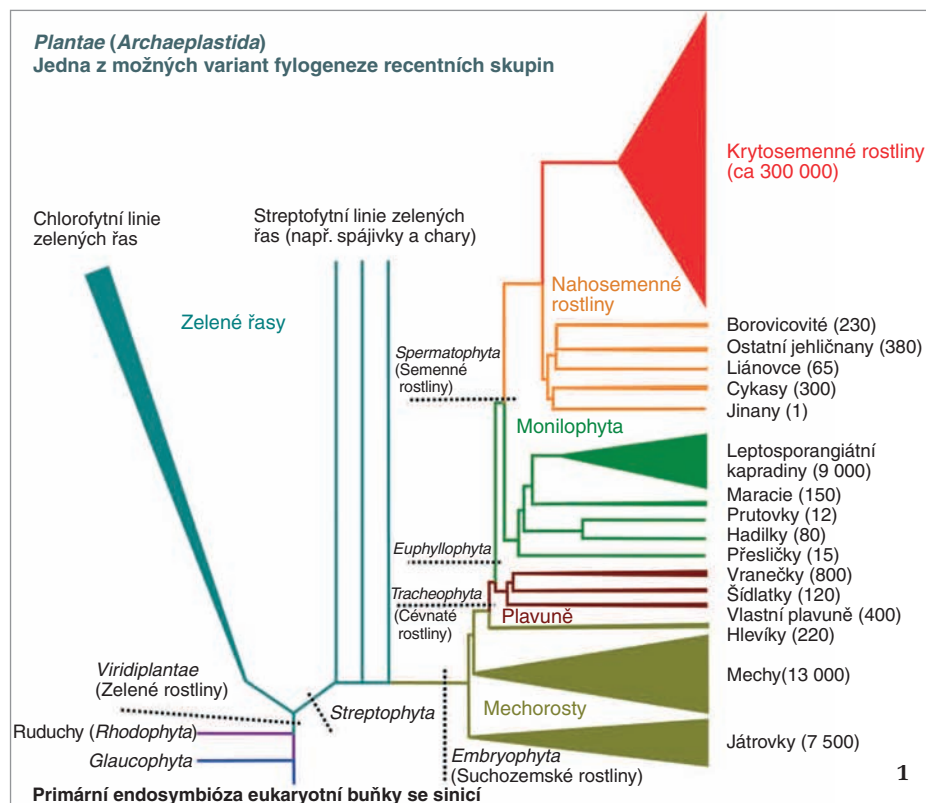
Jaký je tedy příběh rostlin, stojí za to ho znát? Každý z nás cítí, že rostliny hrají v životě na Zemi zásadní roli. Člověk se bez nich neobejde a je důležité se jejich výzkumem zabývat. Znalost širších souvislostí pak tvoří základ studia.

Co jsou rostliny a kde se vzaly?

Dávné koncepty zahrnovaly do říše rostlin vedle všech fotosyntetizujících organismů i houby (viz krátký přehled v minulém čísle). Nejednou z nás si vzpomene na dělení na rostliny nižší (především řasy) a vyšší – mechorosty a cévnaté rostliny. Co tedy pod pojmem rostliny rozumíme dnes a kam v současném systému eukaryot patří?

Již dlouho víme, že řasy nejsou přirozenou monofyletickou jednotkou a jistě je nelze všechny označit za rostliny. Těto skupině by proto měl být v některém z dalších čísel Živy věnován samostatný příspěvek. Jako rostliny (*Plantae*, obr. 1) se nyní označují eukaryotní organismy, které prošly pouze primární endosymbiózou (kdysi na počátku pozřely sinici a staly se fototrofními), nikoli sekundární. Proto dnes skupina nese název *Archaeplastida* a časové odhady primární endosymbiózy se pohybují okolo 1,8 miliardy let. Nejmenší ze tří skupin řazených do *Archaeplastida* tvoří poněkud zvláštní *Glaucophyta*, obsahující ještě v podstatě nemodifikovanou sinici. Ruduchy (*Rhodophyta*) již mají skutečný chloroplast. Třetí a nejvýznamnější skupinou jsou zelené rostliny (*Viridiplantae*), jejichž chloroplast se od ruduch liší fotosyntetickými barvivy. Jde o monofyletickou skupinu zahrnující zelené řasy i suchozemské rostliny, jimž se budeme věnovat v tomto článku.

Významnou charakteristikou každé systematické skupiny je její postavení a vztah k nejbližším příbuzným (sesterským) skupinám. Již delší dobu je známo, že menší část zelených řas sdílí některé znaky se suchozemskými rostlinami. Kromě molekulárních znaků jmenujeme např. specifický vývoj buněčné stěny na zbytcích mitotického vřeténka (fragmoplast). Tato skupina, kam patří především chary (*Charophyceae*), spájkivky (*Zygnematophyceae*) a další menší skupiny, tvoří společně se suchozemskými rostlinami monofyletickou skupinu zvanou *Streptophyta*. Vznikla s velkou pravděpodobností před více než 700 miliony let. Podle některých hypotéz hrála roli při diferenciaci skupiny *Streptophyta* od ostatních zelených řas adaptace na sladkovodní biotopy a vytvoření specifických fotosyntetických drah v době extrémních vnějších podmínek, které na Zemi panovaly v „období sněhové koule“ zhruba před 600–800 miliony let. V té době opakované zalednění dosahovalo až daleko k rovníku. Suchozemské rostliny označujeme jako *Embryophyta*. Jak jméno napovídá, jejich základní charakteristikou je diploidní embryo,





1 Schematický strom evoluce rostlin. Čísla v závorkách u suchozemských rostlin představují odhadovaný počet druhů. Orig. M. Štech

2 až 4 Výtrusné cévnaté rostliny, kapradorosty, můžeme chápat jako určitou organizační úroveň tvořenou nepříliš příbuznými liniemi. Na první pohled podobné výtrusnicové klasy plavuníku (*Diphasiastrum*, obr. 2) a přesličky (*Equisetum*, 3) mají zcela odlišnou vnitřní stavbu. Tento rozdíl poukazuje na odlišné postavení výtrusnic u předchůdců dnešních plavuní a předchůdců všech ostatních cévnatých rostlin (*Euphyllophyta*). Přeslička je tedy mnohem příbuznější starobylé kapradině podezření (*Osmunda*, 4), se kterou náleží do skupiny *Monilophyta*, než plavuním.

5 Evoluce cévnatých rostlin na časové ose a schematické vyjádření zastoupení jednotlivých skupin. Orig. M. Štech, podle různých zdrojů

vyvíjející se v raných fázích uvnitř pohlavních orgánů vytvořených na haploidním gametofytu. V současnosti jasně vychází, že sesterskou skupinou *Embryophyta* je některá linie z výše zmíněných streptofytních řas. Poslední molekulární studie podporují jako sesterskou skupinu třídu spájivky, nelze však vyloučit, že další výzkum tuto hypotézu opět vyvrátí.

První kroky po souši

K osídlení souše zřejmě došlo v průběhu ordoviku a siluru před více než 420 miliony let. Toto období trvalo z pohledu historie Země i evoluce rostlin poměrně krátce, maximálně několik desítek milionů let. Předpokládá se, že významnou roli mohly mít opět vnější podmínky, zejména další zalednění, kdy aridizace klimatu vysušila rozsáhlé vodní plochy a byla spouštěcím mechanismem tohoto procesu. O jeho průběhu spíše jen tušíme z fosilních fragmentů rostlin, které pouze naznačují tehdejší skutečnou diverzitu. Je dobře známo, jaké adaptace k životu na souši bylo třeba vyvinout. Molekulární analýzy současných rostlin jasně ukazují, že nejdříve se ze společného předka všech suchozemských rostlin oddělily linie, u nichž převažoval gametofyt, tedy mechorosty. Pravděpodobně však

nikoli jako monofyletická skupina, ale jako tři linie. Pořadí vzniku a vzájemné vztahy jsou stále předmětem diskuzí. Řada studií předpokládá, že játrovky (*Marchantiophyta*) se mohly oddělit jako první, následovány mechy (*Bryophyta*). Stejně dobře ale tyto recentní skupiny mohly tvořit společnou linii, která se záhy rozštěpila. Hlevíky (*Anthocerotophyta*) bývají nejčastěji považovány za sesterskou skupinu suchozemských rostlin s dominujícím sporofytem, které se životu na souši přizpůsobily nejlépe. Uvedená nejspíše monofyletická linie bývá často nazývána *Polysporangiophyta* proto, že její zástupci mají větvený sporofyt, který nese na rozdíl od mechorostů více výtrusnic. Kromě dnešních cévnatých obsahuje i první málo diferencované rostliny, u nichž bychom nenašli strukturu současných vodivých pletiv, a tato zřejmě parafyletická skupina je někdy označována jako předcévnaté rostliny (*Protracheophyta*). Ani první rostliny již řazené mezi cévnaté (*Tracheophyta*) však nevypadaly jako dnešní rostliny, scházely jim vyvinuté orgány (listy, stonky a kořeny). Podle různých charakteristik se rozdělují na několik skupin ryiniových rostlin (*Rhyniophyta*), představujících parafyletickou skupinu na bázi všech cévnatých.

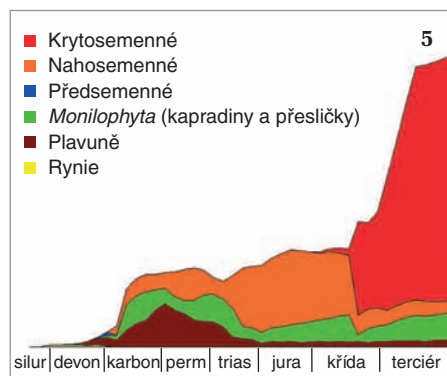
Počátky dnešních cévnatých rostlin

Klíčové události, při nichž se diferencovaly hlavní linie nejstarších dodnes žijících cévnatých rostlin, proběhly v devonu před více než 360 miliony let (obr. 5). Jednou z nejvýznamnějších je vznik listů jako specializovaných orgánů k fotosyntéze. Došlo k němu opakovaně a je jedním ze znaků,

jež oddělují první dodnes existující linii cévnatých rostlin – plavuně (*Lycopodiophyta*, obr. 2) – od všech ostatních cévnatých. Listy plavuní nazýváme mikrofyly, přestože u některých vymřelých zástupců měly velikost mnoha decimetrů. Předpokládá se, že vznikly jako první typ listů z povrchových pletiv. Je známo, že plavuně prožily období slávy především v prvohorách, kdy jedna z linií dosáhla rozměrů stromů a v karbonských močálech se stala základem černého uhlí. Již tehdy se od sebe diferencovaly dnešní třídy vranečky (*Selaginellopsida*), šídlatky (*Isoëtopsida*) a vlastní plavuně (*Lycopodiopsida*).

Druhým typem listů jsou megafyly, které se vyvinuly zřejmě modifikací bočních větví. Megafyly mají všechny ostatní cévnaté rostliny s výjimkou plavuní a jejich předků. Proto tuto monofyletickou skupinu označujeme *Euphyllophyta* (z řeckého eu – pravý a phyllon – list). V rámci ní zřejmě vznikaly tyto relativně velké listy nezávisle v různých skupinách, avšak na stejném principu. Z fosilního záznamu se zdá, že představovaly určitou „módu“ daného období. Některé hypotézy uvádějí, že fyziologické předpoklady jejich vývoje mohlo splnit až zvýšení hustoty prúdůchů na původních výhonech, vyvolané významným poklesem koncentrace CO₂ v atmosféře během devonu. Za tímto poklesem mohla stát mimo jiné expanze cévnatých rostlin, která způsobila globální změny prostředí včetně masivního zvětrávání hornin.

Dalším zásadním krokem evoluce cévnatých bylo oddělení dvou linií *Euphyllophyta*. První si udržela rozmnožování výtrusy a až na výjimky se nenaučila druhotně tloustnout. Patří do ní všechny dnešní kapradiny (obr. 4) a přesličky (obr. 3). Je označována *Monilophyta* podle náhrdelníkovité uspořádaného protoxylému v centrálním xylémovém svazku (z latinského monile – náhrdelník). Vzájemné vztahy v této skupině rovněž nejsou dosud zcela jasné, i když výzkum posledních let přinesl mnohé poznatky o evoluci moderních kapradin. Nejvíce nejasností zůstává u bazálních skupin, tzv. eusporangiálních kapradin s vícevrstevnými výtrusnicemi bez speciálního způsobu pukání (obr. na 2. str. obálky nahoře). K těmto liniím řadíme i přesličky (*Equisetopsida*) a naše vzácné kapradiny



jazyky (*Ophioglossopsida*, hadí jazyk – *Ophioglossum* a vratička – *Botrychium*), morfologicky zvláštní skupinu prutovek (*Psilotopsida*) a tropické kapradiny maraticovité (*Marattiopsida*) s listy již podobnými kapradinám odvozeným (leptosporangiát-ním), ale se zvláštními výtrusnicemi. Významnou evoluční novinkou kapradin byl vznik leptosporangiátní výtrusnice – jednovrstevné a se zvláštním pukacím mechanismem (prstenec a obústí). Do této skupiny patří více než 90 % současných kapradin a většina těch, které známe z naší přírody. Přestože jsou kapradiny jako celek starou skupinou, leptosporangiátní kapradiny prodělaly několik významných radiací a dodnes u nich probíhá aktivní speciace (vznik nových druhů). Některé dnešní druhy bývá proto obtížné určovat, protože u nich často dochází k hybridizaci, polyploidizaci a podobným jevům.

Zásadní vlastnosti druhé skupiny *Euphyllophyta* je druhotné tloušťnutí a tvorba sekundárního dřeva, tedy např. schopnost vytvořit skutečné stromy, jaké dnes známe. Podle této vlastnosti se skupina jmenuje *Lignophyta* (z latinského lignum – dřevo) a zahrnuje všechny semenné rostliny, ale nejen ty. Na počátku jejího vývoje totiž existovaly dřeviny, někdy s mohutnými kmeny podobnými dnešním jehličnanům, které se však rozmnožovaly výtrusy. Tato vymřelá parafyletická skupina se jmenuje předsemenné rostliny (*Progymnospermae*) a v ní musíme hledat vznik společného předka všech semenných (*Spermatophyta*).

Vznik semene znamenal vskutku zásadní událost v evoluci rostlin. Zřejmě otevřel nové možnosti šíření a kolonizace biotopů. Zpravidla se předpokládá, že semenné rostliny jsou monofyletickou skupinou. Avšak záhy po vzniku, někdy na konci devonu došlo k jejich výraznému rozrůznění, a již ve spodním karbonu, tedy zhruba před 350 miliony let, existovaly velmi různorodé typy semen. První semenné rostliny zřejmě přežily ve stínu plavuní a kapradin. Dokonce mnohé z nich svými listy kapradiny připomínaly, proto se těmto typům často říká semenné kapradiny (*Pteridospermae*). Již v průběhu karbonu se však také objevily jiné skupiny srovnatelné nebo přímo předcházející současným jehličnanům, cykasům a jinanům. Postupné oteplení a aridizace klimatu byly zřejmě jednou z příčin, proč se semenné rostliny staly postupně dominující složkou vegetace. Odhaduje se, že ve svrchním permu ca před 260 miliony let tvořily nahosemenné rostliny zhruba 60 % vegetace Země. K dalšímu rozvoji nahosemenných docházelo ve víceméně stabilním klimatu po větší část druhohor. Od jejich počátku máme společlivě doložené mnohé dnešní rody nahosemenných. Hezký příklad představují blahočety (*Araucariaceae*), s bohatými nálezy z jury a dokonce i ze svrchního triasu. Fosilní doklady ukazují, že od konce druhohor tato skupina vymírala, podobně jako další hojně v druhohorách zastoupené (např. jinaný – *Ginkgo*).

Vítězové

Co se stalo ke konci druhohor, co zcela změnilo vegetaci Země? Na scénu vstoupili skuteční vítězové v evoluci rostlin, a to krytosemenné. Vlastně je třeba říct mo-



6 Jedním z mála zastupců bazálních krytosemenných v naší přírodě je leknín (*Nymphaea*), jehož květ splňuje tradiční představu o primitivní stavbě květu. Příbuzný rod chebule (*Cabomba*) má však drobné a převážně trojčetné květy. 7 a 8 Orchidej střevíčník pantoflíček (*Cypripedium calceolus*, obr. 7) a skřípinec (*Schoenoplectus*, 8) dobře zastupují dvě hlavní skupiny jednoděložných rostlin. 9 Vzájemné vztahy hlavních skupin současných krytosemenných rostlin. Orig. M. Štech, upraveno podle: Angiosperm Phylogeny Group (blíže v textu) 10 U bazálních jednoděložných rostlin ze skupiny „*Alismatidae*“ často dochází k rozrůznění vnějšího a vnitřního okvěti, které pak vypadá jako kalich a koruna.

derní krytosemenné rostliny. Jejich vznik totiž ve skutečnosti zůstává dosti neznámý (Živa 2009, 5: 204–208 a 209–211). Z fosilních dokladů víme, že moderní krytosemenné se objevily ve spodní křídě asi před 140 miliony let a záhy, někdy kolem 125 milionů let, došlo k prudké radiaci a vzniku víceméně všech důležitých linií. Jejich úspěch byl velkolepý a dosud se ho nepodařilo plně vysvětlit. Do té doby nikdy na Zemi nerostlo tolik druhů. Hypotéza existuje více – vznik květu a koevoluce s opylovači, rychlé a dvojité oplodnění, schopnost přejít na rychlý životní cyklus a vysoká speciální rychlost, polyploidizace, malé vymírání, rychlá schopnost adaptace a široká ekologická amplituda atd. Je pravděpodobné, že většina těchto faktorů sehrála určitou roli, a tak se stala z krytosemenných rostlin momentálně nejúspěšnější skupina, která konkurencí silně omezila mnoho svých předchůdců.

Co však tomuto grandióznímu úspěchu předcházelo? Ve fosilním záznamu nalézáme mnoho vymřelých skupin, jejichž systematické postavení není jasné, a mohly by patřit do linie, která skončila radiací krytosemenných. Horkými kandidáty jsou různé skupiny radící se k druhohorním semenným kapradinám. Vzhledem k tomu, že k oddělení této linie došlo zřejmě již

v prvohorách, ani molekulární analýzy recentních skupin nám nedávají jednoznačnou odpověď. Stáří krytosemenných odhadované pomocí molekulárních analýz vychází zpravidla výrazně větší než stáří fosilních nálezů, které bezpochyby patří krytosemenným rostlinám. A dokonce molekulární studie ani jednoznačně neodhalily vzájemné vztahy recentních semenných rostlin – tedy krytosemenných (*Magnoliophyta*), jehličnanů (*Pinophyta*), cykasů (*Cycadophyta*), jinanů (*Ginkgophyta*) a malé skupiny zvané liánovce (*Gnetophyta*), která obsahuje tři velmi svébytné a ve vegetativních znacích různorodé rody – vlastní liánovce (*Gnetum*), chvojníky (*Ephedra*) a welwitschii (*Welwitschia*). Různé datové soubory podporují odlišné alternativní hypotézy. Poměrně dlouho se předpokládalo, že dnešní nahosemenné tvoří spolu s řadou fosilií parafyletickou bázi semenných rostlin, zatímco krytosemenné jsou monofyletické. Nemí ale jasné, která z recentních skupin je jejich sesterská. V poslední době však došlo k významnému zvratu a začíná převládat názor, že i recentní nahosemenné skupiny vytvářejí, společně s patřičnými předky, monofyletickou skupinu sesterskou ke krytosemenným rostlinám s jejich předky. Této velké skupině nahosemenných se podle fylogenetických pravidel často říká nově *Acrogymspermae*. Další překvapivá hypotéza, kterou podporuje většina studií, říká, že jehličnany sestávají ze dvou velice dávno oddělených jednotek. Jedna z nich, čeled borovicovitých (*Pinaceae*), zahrnuje většinu důležitých rodů severní polokoule, dominujících v tajze (např. borovice – *Pinus*, smrk – *Picea*, jedle – *Abies*, modřín – *Larix*), a druhá všechny ostatní jehličnany rozšířené po celém světě, tedy např. mamutí sekvojovce (*Sequoiadendron*), blahočety (*Araucaria*), zeravy (*Thuja*), ale i náš jalovec (*Juniperus*) ad. Některé molekulární studie navíc tvrdí, že výše popsané liánovce představují sesterskou skupinu borovicovitých a tato monofyletická skupina je pak sesterská ostatním jehličnanům. Ovšem vzhledem k stáří této diverzifikace a rozporuplným výsledkům různých prací musíme zachovat klidnou hlavu a počkat na další studie.

Současné krytosemenné rostliny

O fylogenezi současných krytosemenných už víme mnoho (obr. 9) a nové práce přináší další zajímavé informace. Je zřejmé, že hlavní náplň krytosemenných tvoří dvě monofyletické skupiny, do kterých lze zařadit asi 97 % všech současných druhů. Jednoděložným rostlinám (třída *Liliopsida*, *monocots*), kam patří téměř čtvrtina krytosemenných, molekulární studie neubraly nic na kráse ani obsahu. Avšak dvouděložné v klasickém vymezení jsou již neudržitelnou polyfyletickou skupinou. Jako monofyletická se dnes přijímá skupina tzv. pravých dvouděložných (třída *Rosopsida*, *eudicots*). Je sice vymezena molekulárními znaky, ale má i jednu důležitou synapomorfii – trikolpátní (se třemi rýhami v rovníkové rovině) nebo od nich odvozená pylová zrna (podle toho někdy označení *tricolpates*). Do ní dnes řadíme zhruba tři čtvrtiny krytosemenných. Pro pochopení jejich vývoje jsou však důležité

bazální linie, které se oddělily jako první a náleží do nich zhruba 3 % zástupců.

● Bazální skupiny krytosemenných

V naprosté většině analýz se jeví jako nejpůvodnější recentní rostlina *Amborella trichopoda* z Nové Kaledonie. Další původní linie jsou vodní leknínokvěté (řád *Nymphaeales*, obr. 6; viz Živa 2012, 2: 60–63) a řád badyánikokvěté (*Austrobaileyales*), převážně tropické dřeviny nebo liány. Z celkem známých rostlin např. koření badyán (badyánik pravý – *Illicium verum*) a dnes populární léčivá klanopraška čínská (neboli schisandra čínská – *Schisandra chinensis*, Živa 2015, 1: 19–20). Z prvních písmen názvů některých čeledí těchto bazálních linií je pro celou skupinu používána zkratka ANITA (někdy jen ANA). Skupina se vyznačuje některými velmi primitivními morfologickými vlastnostmi (např. plodolisty převážně uzavřeně jen lepkavým sekremem, nikoli zcela srostlé), je však morfologicky různorodá a vzájemné vztahy jednotlivých řádů nejsou jisté.

Všechny ostatní krytosemenné rostliny (99,95 %) tvoří monofyletickou skupinu, které se podle pravidel fylogenetické nomenklatury někdy říká *Mesangiospermae*. Jako bazální zde vychází obvykle skupina řádů příbuzných magnoliím (*Magnoliidae*). Do ní patří především dřeviny nebo liány tropů. Často obsahují silice, a jsou proto využívány jako koření (např. muškátový oříšek, vavřín, skořice, pepř). Převážně tropické nebo subtropické areály těchto rostlin jednoznačně poukazují na vznik krytosemenných v tropických podmínkách. Do mírného pásu proniklo jen málo zástupců; z u nás rostoucích pouze podražec (*Aristolochia*) a kopytník (*Asarum*). Na příslušnost kopytníku do této skupiny jednoznačně poukazují jeho trojčetné květy a silice, o jejichž přítomnosti se každý může přesvědčit rozemnutím oddenku voničího po pepři. Pokud jde o květy, musíme zmínit, že v těchto bazálních skupinách je utváření květu rozkolísané. Najdeme u nich nejen mnohočetné květy s květními částmi uspořádanými ve šroubovicích, které odpovídají tradiční představě původního květu, ale často i květy trojčetné a květní části v přeslenech, a to dokonce někdy i v případě tyčinek (např. u vavřínů – rod *Laurus*).



Skupinám ANITA a *Magnoliidae* se dnes v některých pramenech říká „nižší dvouděložné“. Není to však vhodné, mnohem lepší je používat označení bazální řády/skupiny krytosemenných rostlin. Jde o samostatné, dlouho izolované linie, jejichž mnohé vlastnosti tradiční definici dvouděložných rostlin ani neodpovídají. Pokud přistoupíme na možnost formálního pojmenování para-fyletických skupin, lze pro ně použít jméno třídy „*Magnoliopsida*“.

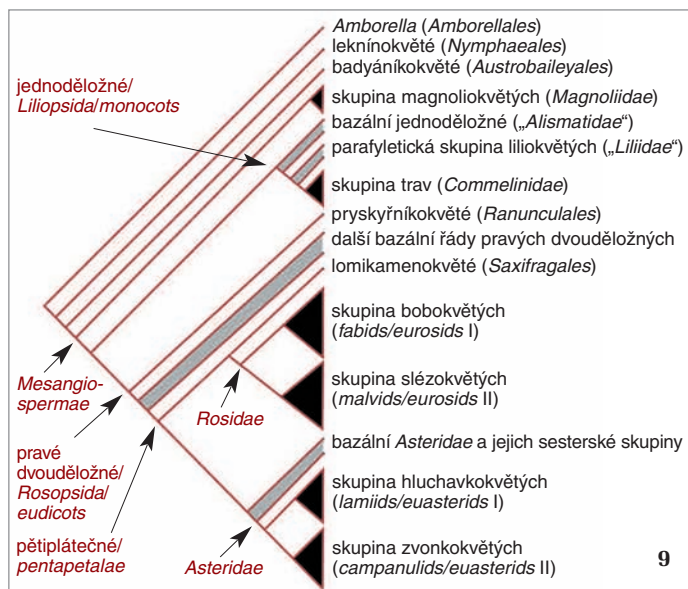
● Jednoděložné rostliny

Současná systematika výrazně proměnila také obraz vnitřních vztahů jednoděložných a pravých dvouděložných rostlin. Vše napovídá, že starší skupinou jsou jednoděložné. Z recentních zástupců vychází jako nejpůvodnější jednoděložná rostlina známý voňavý puškvorc (rod *Acorus*, řád *Acorales*). Přítomnost silic se obvykle vykládá jako pleziomorfní znak (společný s předchozí skupinou magnolií), který všechny další jednoděložné ztratily. Druhou linií bazálních jednoděložných je řád žabníkovekvětých (*Alismatales*) zahrnující áronovité (*Araceae*) s květenstvím pozoruhodně podobným puškvorci, a řadu převážně mokřadních nebo přímo vodních čeledí. Jde také o jedinou skupinu krytosemenných, jíž se podařilo (zřejmě opakovaně) vstoupit do moře a její zástupci dokáží vytvářet „podmořské louky“, dokonce se pod vodou

opylují. Pokud chceme těmto bazálním liniím jednoděložných dát z didaktických důvodů latinské jméno, pak je můžeme označit jako „*Alismatidae*“. Další para-fyletickou jednotkou shrnující několik řádů jsou „*Liliidae*“ (obr. 7), tvořené především typickými jednoděložnými s nápadnými květy – lilie (rod *Lilium*), orchideje (čeledi vstavačovitéch – *Orchidaceae*), kosatce (rod *Iris*), česneky (*Allium*), sněženky (*Galanthus*), ladoňky (*Scilla*) a mnohé další. Jedinou vyšší monofyletickou jednotkou jednoděložných rostlin je skupina *Commelinidae*. Její jméno je odvozeno od u nás málo známé, ale občas pěstované a zplahující křížatky (*Commelina*) s poměrně nápadnými květy. Velmi specifické květy s tyčinkami z velké části přeměněnými na nápadná barevná staminodia (zakrnělé, sterilní tyčinky) má řád zázvorokvětých (*Zingiberales*). Zvláštní je pozice palem (arekovité – *Arecaceae*) jako bazální linie skupiny *Commelinidae*; k jejím nejdůležitějším zástupcům však patří linie s nenápadnými květy, opylované větrem. Řeč je o travách (*Poaceae*) a jejich příbuzných (např. ostrice – *Carex*, skřípince – *Schoenoplectus*, obr. 8, a sítiny – *Juncus*). Rozvoj trav jako relativně velmi mladé skupiny se dává do souvislosti s postupnou aridizací klimatu v průběhu třetihor a šířením travinných biotů (stepí, savan) na úkor lesů.

● Pravé dvouděložné rostliny

Systematika pravých dvouděložných je ještě mnohem komplikovanější. Bazální skupiny zjevně stále nemají stavbu květu, kterou známe ze střední školy jako typickou vlastnost dvouděložných. Významnou bazální linií tvoří pryskyřníkovité (*Ranunculaceae*) a jim příbuzné čeledi. Např. mákovité (*Papaveraceae*) nesou většinou dvojčetné květy, naopak u pryskyřníkovitých nacházíme významnou rozkolísanost stavby květu (viz např. obr. 11–13). Jsou v ní mimo jiné zastoupeny druhy s mnohočetným okvětím (např. upolín – *Trollius*), trojčetným okvětím ve dvou kruzích (některé sasanky – *Anemone* a většina konikleců – *Pulsatilla*) i s pětičetnými květy, které mají květní obaly rozlišené (pryskyřník – *Ranunculus*). Morfologicky velice různorodé jsou i další bazální řády pravých dvouděložných. Z nejzajímavějších tam patří např.





11



12



13

platany (*Platanus*) a známé vodní lotosy (*Nelumbo*).

Typické pětičetné utváření květu s důsledným rozlišením na kalich a korunu se objevilo až u další monofyletické skupiny, jež obsahuje většinu pravých dvouděložných a lze jí říkat pětiplátečné (*pentapetalae*). Obsahuje dvě velké skupiny *Rosidae* a *Asteridae* a jejich sesterské linie. Obě skupiny i jejich vnitřní podskupiny byly vymezeny především molekulárními charakteristikami, a tak zde, snad více než kde jinde, platí, že jen obtížně hledáme morfologické znaky, které by je spojovaly. Přesto snad můžeme říci, že mezi *Rosidae* náleží zejména čeledi s volnými korunními lístky, podobně jako mají růže (*Rosa*; nejnápadnější výjimkou jsou např. tykvovitě – *Cucurbitaceae*); naopak mezi *Asteridae* hlavně rostliny se srostlými korunními lístky, podobně jako zvonky (*Campanula*), nebo všichni zástupci hvězdnicovitých (*Asteraceae*).

Sesterskou skupinu vlastních *Rosidae* tvoří řád lomikamenokvětých (*Saxifragales*, obr. 14). Do něj patří kromě dobře známých horských lomikamenů (*Saxifraga*) mnoho dřevin s četnými původními znaky, jejichž nesouvislé areály svědčí o značném stáří skupiny. Hlavní náplň *Rosidae* jsou dvě monofyletické skupiny, kterým dnes často říkáme s ohledem na významné skupiny *fabids* (podle bobovitých – *Fabaceae*) a *malvids* (podle slézovitých – *Malvaceae*). Skupina *fabids* obsahuje vedle bobokvětých (*Fabales*) také růžokvěté (*Rosales*), buko-květé (*Fagales*, obr. 15) a tykvo-květé (*Cucurbitales*). Tyto řady skládají monofyletickou jednotku zajímavou zastoupením všech krytosemenných rostlin se schopností fixovat vzdušný dusík za pomoci bakterií nebo jiných organismů. Proto se jí někdy říká N2 skupina. Dalšími nám známými rostlinami patřícími mezi *fabids*, ale nikoli do její N2 skupiny, jsou třezalky (*Hypericum*), vrby (*Salix*), violky (*Viola*), prýšce (*Euphorbia*) a mnohé další. Skupina *malvids* (viz obr. 16) zahrnuje několik důležitých řádů. Nalezneme v nich řadu hospodářsky významných rostlin, které často produkují významné sekundární metabolity – např. silice typické pro eukalypty a citrusy, pryskyřičné exsudáty využívané jako kadidlo (získávané z dřevin rodu kadidlovník – *Boswellia*), léčivé slizy u slézů (*Malva*), glukosinoláty (sirné glykosidy) způsobující palčivou chuť brukvovitých (*Brassicaceae*) a jejich příbuzných apod.

Vlastní skupinu *Asteridae* představují několik izolovaných linií. Pozoruhodný je řád santálokvětých (*Santalales*), z většiny

poloparazitický. Zajímavostí je, že vznik životní formy podobné jmelí máme v tomto řádu doložen nezávisle asi pětikrát. Proto naše domácí jmelí a ochmet řadíme do různých čeledí, přestože mají podobnou životní strategii. Důležitou linií je dále skupina z okolí řádu hvozdíkokvětých (*Caryophyllales*), její zástupci se vyznačují zvláštními adaptacemi na extrémní ekologické podmínky sucha a zasolení. Náleží sem např. téměř výhradně americké kaktusy i „kvetoucí kameny“ (kosmatcovité – *Aizoaceae*) s centrem výskytu v jižní Africe. Sukulentní jsou i mnozí zástupci merlíkovitých (*Chenopodiaceae*), zejména na mořském pobřeží. Tyto skupiny byly považovány za příbuzné vřdy, ale molekulární analýzy řádily do řádu hvozdíkokvětých i masožravé rosnatkovité (*Droseraceae*) a láčkovkovité (*Nepenthaceae*), které v minulosti patřily zcela jinam.

Na bázi vlastních *Asteridae* existuje několik morfologicky různorodých linií se značně rozličnými květními poměry. Z nejznámějších např. dřín (*Cornus*), prvosenky (*Primula*), vřes (*Calluna*, obr. na 2. str. obálky) a vřesovce (*Erica*) nebo čajovník (*Camellia*). Hlavní náplň skupiny *Asteridae* tvoří opět dvě skupiny pojmenované podle významných představitelů: *lamiids* (podle hluchavkovitých – *Lamiaceae*) a *campanulids* (podle zvonkovitých – *Campanulaceae*). Původnější zástupci skupiny *lamiids* mají květy často pravidelné, s výrazně srostlými a nápadnými korunními lístky, jako např. hořcovité – *Gentianaceae* nebo svlačce (*Convolvulus*, obr. 17, svlačcovité – *Convolvulaceae*). Zajímavostí je, že k nim řadíme mnoho nejedovatějších druhů na světě. Z nám dobře známých jde též o rulík zlomocný (*Atropa bella-dona*) a běžně pěstovaný oleandr obecný (*Nerium oleander*). Patří sem také rostliny poskytující strychnin a podobné jedy, které jihoameričtí indiáni využívali do šípových jedů kurare. Nejedovatenější řád skupiny *lamiids* – hluchavkovitě (*Lamiales*) mají typické a většinou snadno poznatelné květy s jednou rovinou souměrnosti, jako u hluchavek (*Lamium*), rozrazilů (*Veronica*) nebo tučnic (*Pinguicula*). Je příkladem skupiny, v níž molekulární systematika zcela změnila vymezení a vzájemné vztahy mnoha čeledí.

Pro skupinu *campanulids* je poměrně typické sdružování květů do bohatých květenství a časté spodní postavení semeníku. V některých případech ještě vytvářejí vcelku rozvolněná květenství. Patří sem např. miříkovité (*Apiaceae*), nesoucí nejčastěji složené okolíky. Mají také zdánlivě volně



14

korunní lístky, avšak detailní studium vývoje květů ukazuje, že se korunní lístky původně zakládají v jediném společném kruhu a k jejich rozdělení dochází při dalším vývoji pupat. U většiny ostatních skupin nalezneme srostlé korunní lístky a některé z nich mají květenství zdánlivě připomínající jediný květ (pseudanthium). Nejlepším příkladem je úbor – unikátní květenství hvězdnicovitých (obr. 19), jež představují s více než 23 tisíci zástupců po vstavačovitých druhou největší čeleď.

Proč měnit jména?

Pokrok ve studiu systematiky se odráží nejen změnami ve vymezení vyšších systematických jednotek a objasňování jejich vztahů, ale i v novém vymezení čeledí a nižších jednotek. Jak již bylo zmíněno, významným trendem se stalo vymezení pouze monofyletických skupin. Převážně tento přístup je používán v tzv. APG systému čeledí, na kterém dlouhodobě pracuje skupina vědců pro výzkum krytosemenných (Angiosperm Phylogeny Group). Systém byl dosud publikován ve čtyřech shrnujících článcích a je stále aktualizován a on-line dostupný na adrese www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/, kde lze získat nejen představu o aktuálním systému krytosemenných rostlin, ale zároveň vyčerpávající informace o jednotlivých skupinách a odkazy na literární zdroje.

Striktní výhradně monofyletické vymezení čeledí však s sebou přináší různé potíže, zejména pokud jde o rozpoznatelnost skupin. Proto je někdy vhodné konzerva-



11 až 13 Čeleď pryskyřníkovitých (*Ranunculaceae*) překvapí diverzitou květů: pryskyřník velký (*Ranunculus lingua*, obr. 11), sasanka rozkošná (*Anemone blanda*, 12) a koniklec velkokvětý (*Pulsatilla grandis*, 13).

14 Ani molekulární systematika zatím nevyřešila příbuzenské vztahy všech problematických skupin. Poměrně úspěšně odolávají některé zcela parazitické rostliny, které ztratily funkčnost určitých genů chloroplastu nebo byl u nich prokázán horizontální přenos genů z hostitelské rostliny. *Cynomorium podivné* (neboli pýjnatka rudá, *Cynomorium coccineum*), vyskytující se ve Středozeří a parazitující často na merlíkovitých (*Chenopodiaceae*), bylo řazeno do různých skupin. V současnosti patří do samostatné čeledi v řádu lomikamenokvětých (*Saxifragales*). Její postavení v rámci řádu zůstává dosud nejasné.

15 a 16 Příkladem různorodosti květů ve skupině *Rosidae* je dub (*Quercus*, obr. 15) a cist (*Cistus*, 16).

17 a 18 Svlačec (*Convolvulus*, obr. 17) i kokrhel (*Rhinanthus*, 18) jsou typičtí zástupci skupiny *lamiids*. Mají nápadně srostlé korunní lístky, ale zřetelně se liší souměrností květů. Blíže v textu

19 Schopnost vytvářet hustá květenství dosáhla dokonalosti u čeledi hvězdicovitých (*Asteraceae*). Hadí mord růžový (*Scorzonera rosea*). Snímky M. Štecha

vymezené skupiny. Vznik parafyletických jednotek je samozřejmou součástí evoluce. Dobrý příklad poskytuje čeleď áronovitých, která v pojetí APG zahrnuje 8 podčeledí. Jednou z nich jsou okřehkové (*Lemnoideae*), známé jako samostatná čeleď okřehkovitých (*Lemnaceae*). Je zřejmé, že skupina vznikla adaptací na vodní prostředí u jedné linie áronů. Z historických i praktických důvodů považují za vhodné obě čeledi udržet samostatně. Takový konzervativní přístup je praktický i proto, že pokračující výzkum někdy změní vzájemné pozice jednotlivých skupin, a tím chápání vymezení některých taxonů. Proto bude použít i v připravovaném novém vydání Klíče ke květeně České republiky. Skutečnost, že je spíše konzervativní, ale neznamená, že by neměl přijímat jednoznačné posuny v poznání a že má akceptovat polyfyletické skupiny. Zde poslouží jako vhodný příklad čeleď krtičníkovitých (*Scrophulariaceae*) ve vymezení, jak ji čtenáři znají z minulého vydání Klíče (Academia, Praha 2002) a také Květeny ČR (svazek 6, Academia, Praha 2000). Již téměř 20 let se objevují stále přesvědčivější důkazy, že v tomto tradičním vymezení je čeleď polyfyletická a nelze ji dále přijímat. Dokonce původně molekulární data jsou dnes silně podpořena morfologickými a biologickými vlastnostmi jednotlivých skupin. Proto v novém vydání Klíče bude rozdělena do tří velkých a několika malých čeledí. Ve vlastních krtičníkovitých zůstává kromě krtičníku (*Scrophularia*) např. rod divizna (*Verbascum*). Rody rozrazil, Inice (*Linaria*) a ná-

prstník (*Digitalis*) patří dnes k jitrocelovitým (*Plantaginaceae*). Obě tyto skupiny se mimo jiné liší utvářením prašníků. Poloparazitické rody, třeba černýš (*Melampyrum*), kokrhel (*Rhinanthus*, obr. 18) a světlík (*Euphrasia*), náležejí do čeledi zárazovitých (*Orobanchaceae*), s níž je spojuje částečně parazitický způsob výživy.

Zásadní změny se ale nevyhnu ani vymezení rodů. Pro nezasevěné bude snad největším překvapením rozpad rodu vstavač (*Orchis*) do tří oddělených rodů. Molekulární data, podpořená některými biologickými vlastnostmi, jsou však natolik přesvědčivá, že je nelze přehlížet. Napříště se tedy už jedna z našich nejkrásnějších a kdysi také nejhojnějších orchidejí vstavač kukačka nebude jmenovat latinsky *Orchis morio*, ale *Anacamptis morio*.

Chtěl bych ujistit čtenáře, že systematice nejsou škůdci, kteří neustále vnášejí chaos do jmen jen proto, aby ztrpčovali život všem milovníkům rostlin, ekologům i učitelům. Naopak, snažíme se udržet tradici, ale přitom vzít v potaz aktuální výsledky. Nové moderní metody přináší množství poznatků, které musíme přijmout a začlenit do našeho obrazu. Kdybychom to neudělali a odvolávali se jen na tradici a známá jména, byli bychom ještě dnes na úrovni slavného Linnéova díla *Species Plantarum* z r. 1753. V lepším případě na úrovni Dostálova Klíče z r. 1954, z něž se mnozí z nás kdysi učili. Nad jeho pojetím liliovitých se nezbyvá dnes než pousmát, protože rody řazené tehdy do jediné čeledi nyní náležejí do čtyř různých řádů. Nesmíme se tedy bát změn v systematice, pokud jsou řádně podloženy. Pro novou generaci botaniků, kterou chceme vychovávat, bude nové pojetí stejně přirozené jako pro starší generaci pojetí Dostálova Klíče.

Doporučenou literaturu uvádíme na webové stránce Živý.