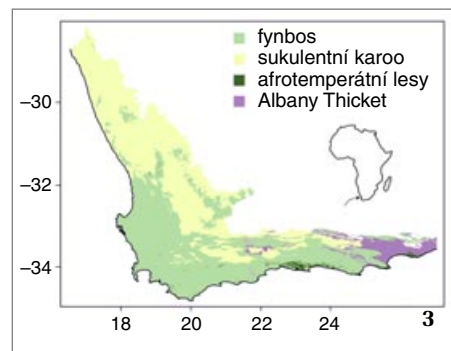


Český přínos k poznání kapské flóry

Věnováno památce Jana Sudy

Kapská květenná oblast (Greater Cape Floristic Region) patří mezi jedno z celosvětových center biodiverzity rostlin. Rozprostírá se na jihozápadním cípu afrického kontinentu na rozloze necelých 190 tisíc km². Vyznačuje se, podobně jako ostatní mediteránní oblasti, zejména teplými suchými léty a mírnou, na srážky bohatou zimou. Oblastem s podobným podnebím se však zcela vymyká počtem původních druhů cévnatých rostlin v poměru k rozloze. Najdeme jich tam více než 11 tisíc a téměř 79 % tvoří druhy endemické (nerostou nikde jinde na světě). Nezvykle vysoká diverzita květeny je zajímavá i svým složením. Skoro tři čtvrtiny kapských druhů spadají do 20 největších místních čeledí (ze 179) a v každém z 12 nepočtenějších rodů (z necelého tisíce) nalezneme více než stovku druhů. Rekordmanem je rod vřesovec (*Erica*) se zhruba 680 popsány druhy, který tvoří 6 % tamní flóry. Co za obrovskou diverzitou kapské květenné oblasti stojí a jak se českým botanikům daří přispívat k jejímu poznání?



Pro lepší představu si alespoň trochu přiblížíme místní flóru a vegetaci. Čtenářům, kteří by si o Kapsku rádi přečetli více, vřele doporučujeme seriál našich kolegů Honzy a Radky Sudových Kapsko – botanický ráj (Živa 2007, 1–6).

Jak již bylo zmíněno výše, velká část variability cévnatých rostlin je soustředěna do několika málo nepříbuzných skupin, u nichž došlo v relativně nedávné době k výrazné speciaci, tedy procesu, kdy vznikají nové biologické druhy. Deset největších čeledí zahrnuje téměř 60 % kapských druhů, 20 čeledí již více než 70 %. Nejzastoupenější je čeleď hvězdicovitých (*Asteraceae*) a kosmatcovitých (*Aizoaceae*), kterých zde roste více než tisíc druhů. Spolu s kosmatcovitými nikde jinde na světě

nenajdeme tak vysokou koncentraci kosmatcovitých (*Iridaceae*), vřesovcovitých (*Ericaceae*), proteovitých (*Proteaceae*) a travám podobné čeledi lanovcovitých (*Restionaceae*). Převaha těchto skupin bývá někdy používána jako jedno z kritérií vymezujících kapskou květenu.

Unikátní je také přítomnost čtyř endemických čeledí semenných rostlin, s nimiž se mimo kapskou oblast nesetkáme. Pro srovnání, na evropském kontinentě není ani jediná. Všechny zahrnují druhově nepočtené vřesovité dvouděložné rostliny s keřovitým vzrůstem, tuhými listy a většinou drobnými květy. Konkrétně jde o čeledi klišelovitých (*Penaeaceae*), Grubbiaceae, chejlarovitých (*Roridulaceae*) a *Geissolomataceae*.

Zcela jedinečné je v Kapsku zastoupení geofytů – rostlin, které přežívají nepříznivá období v podobě podzemních zásobních orgánů, např. cibulí a hlíz. Vyskytuje se jich tu více než 1,7 tisíce druhů (asi 15 % zdejší flóry), což představuje největší diverzitu této životní formy na světě. Většina z nich je jednoděložná (zejména rostliny kosatcovité, chřestovité – *Asparagaceae* a amarylkovité – *Amaryllidaceae*, obr. 1), dvouděložné geofyty reprezentují především rody šťavel (*Oxalis*, obr. 2) a některé muškáty (*Pelargonium*).

Najdeme zde čtyři biomy – fynbos, sukulentní karoo, afrotemperátní lesy a Albany Thicket (obr. 3). Každý z nich má specifickou druhovou skladbu odražející především půdní složení, množství srážek a přítomnost požárů, u některých se dále rozlišují vegetační typy.

● Fynbos zaujímá podstatnou část kapské květenné oblasti. Zahrnuje tři základní vegetační typy – fynbos, renosterveld a strandveld. Vegetačním typem fynbos myslíme zapojené keřovité porosty rostoucí na chudých půdách s dostatkem zimních srážek a periodickými letními požáry. Charakterizuje ho přítomnost tří rostlinných skupin – čeledí lanovcovitých, vřesovcovitých a jim podobných růstových typů s úzkými tuhými listy a čeledi proteovitých (obr. 4). Ačkoli fynbos pokrývá pouze 4 % území Jihoafrické republiky, nachází se v něm 75 % chráněných a ohrožených druhů rostlin státu. Vysoké zastoupení endemitů i jejich lokální výskyt z něj dělají jeden z neunikátnějších a zároveň neohroženějších ekosystémů na planetě.

Fynbos může postupně přecházet v renosterveld (obr. 5), druhý nejrozšířenější vegetační typ, jenž byl ale bohužel z velké části nenávratně přeměněn na zemědělskou půdu. Zásadním rozdílem oproti fynbosu je totiž jeho vazba na úživnější půdy, nejčastěji na břidlicové podloží. Díky tomu je renosterveld paradoxně výrazně druhově

- 1 Největší koncentraci cibulovin na světě lze nalézt v okolí městečka Nieuwoudtville, kterému se přezdívá hlavní město cibulovin. Jihoafrická republika
- 2 Štavel *Oxalis massoniana* var. *flavescens*, jeden z mnoha druhů rodu *Oxalis* vyskytujících se v Jižní Africe
- 3 Rozložení čtyř kapských biotů
- 4 Fynbos s typickými zástupci z čeledi proteovitých (*Proteaceae*)
- 5 Jaro v renosterveldu s rozkvetlými cibulovinami, dominantní *Romulea sabulosa* z čeledi kosatcovitých (*Iridaceae*), mezi keři *Stoebe rhinocerotis* (hvězdicovité – *Asteraceae*)
- 6 Rozkvetlý strandveld v národním parku West Coast

chudší a vyznačuje se i nižším procentem endemických rostlin. Přestože se oba vegetační typy mohou vyskytovat v těsném sousedství, vykazují jen minimum společných druhů. Hlavní složku renosterveldu tvoří keřiky hvězdicovitých s dominantním drobnolistým šedavým keřem *Stoebe rhinocerotis*, ke kterému se ještě vrátíme.

Strandveld (obr. 6) je keříčkovitá vegetace vázaná na pobřežní oblasti. Její častá sukulence zabraňuje šíření požáru, který zde proto není tak častý, i srážek tu v rámci biomu fynbos spadne nejméně. Výrazně je ve strandveldu zastoupena čeleď lanovcovitých, vřesovcovité a proteovitě tu ale nalezneme výjimečně.

- Do oblastí srážkového stínu při severním okraji kapské květenné oblasti částečně zasahuje další biot – vegetace tučnolistých rostlin zvaná sukulentní karoo (obr. 7). Obecně nahrazuje porosty renosterveldu či fynbosu tam, kde zimní srážky nepřesahují 200–250 mm a převážná část roku je zcela bez vody. Bývá pro něj charakteristická převaha nízkých vytrvalých keřů s dužnatými listy, které z valné části patří do čeledi kosmatcovitých a tlusticovitých (*Crassulaceae*). Druhově bohatost sukulentního karoo je navzdory nedostatečnému zásobení vodou nečekaně velká a mnohonásobně převyšuje diverzitu jakékoli jiné polopouštní oblasti na světě. V celkovém počtu druhů, podílu endemitů a bohužel i ve stupni ohrožení se sukulentní karoo blíží porostům fynbosu.

- Afrotemperátní les v současné době pokrývá jen nevelkou část kapské květenné oblasti, neboť se po vytvoření mediteránního podnebí udržel jen na stanovištích s příznivými mikroklimatickými podmínkami. Těmi jsou především zaříznutá horská údolí, jižně orientované chráněné svahy a vlhké pobřežní oblasti na východě. Lesy bývají vícepatrové, s hustým zápojem korun. Poměrně často se zde vyskytují liány a epifyty (nekořenící v půdě, ale např. na stromech). Naproti tomu bylinný podrost bývá kvůli nedostatku světla málo vyvinutý nebo chybí úplně.

- Posledním biotem, který zmíníme, je Albany Thicket, volně přeloženo jako „křovina“. Byl popsán až v r. 1996 kvůli svému těžko uchopitelnému přechodovému charakteru. Obecně ho lze označit jako téměř neprostupnou houštinu, jež zpravidla není rozdělena do pater. Dominují zde keře s trny dosahující výšky asi 2 až 2,5 m a rostliny sukulentního typu. Najdeme ho převážně ve východní části Kapska.



Zdroje diverzity

Dosud se předpokládalo, že hlavními faktory stojícími za druhovým bohatstvím kapské květenné oblasti jsou stále klimatické podmínky (např. velmi malý vliv dob ledových, které zde neprovázelo zalednění), bohatost geologického podloží a půdních typů nebo rozmístění horských pásem

a jimi ovlivněné proudění větrů. Dále mezi ně patří specializace na opylovače s postupným přizpůsobováním květní morfologie, diferenciace nik vyvolaná přechodem na jiná stanoviště, nebo mechanismy, které mohou fragmentovat areály a vést ke vzniku geograficky izolovaných populací, jako jsou např. změny mořské hladiny či požáry.



Teprve nedávné výzkumy naznačily, že i v tomto klimaticky stabilním prostředí může hrát významnou roli polyploidizace, celogenomová změna, při níž dochází ke zmnožení počtu sad chromozomů (blíže na str. 159–163 této Živy). Obecně je pokládána za jednu z hlavních sil v evoluci rostlin, v kapské flóře však bývá považována za málo častou. U nejdíverzifikovanějších skupin, jako jsou vřesovec, čajovec (*Aspalathus*) nebo čeleď proteovitých, totiž nebyly zaznamenány žádné polyploidní druhy.

Jak se ale postupně ukazuje, toto tvrzení vychází spíše z nedostatečné probádanosti místní květeny a polyploidie je značně podhodnocena. Už v r. 2012 psal Jan Suda (Živa 2012, 4: 193–194) k výzkumu kapské květeny, že místní biosystematicky založené studie využívají především morfologické přístupy a molekulární data, případně řeší vztah rostlin a opylovačů. Nutno podotknout, že se toho za 12 let mnoho nezměnilo, takže český přínos v podobě cytogenetiky a karyologie jakožto spojujícího článku mezi těmito přístupy je stále vítán.

Průtoková cytometrie (více v Živě 2005, 1: 46–48) dál pomáhá s řešením taxonomických otázek, kdy mají podobně vypadající druhy jinou velikost genomu (liší se



v obsahu DNA). Občas se dokonce podaří přispět k popsání nového druhu (obr. 8). Značná variabilita ve velikosti genomu v rámci čeledi i rodů je nacházena poměrně běžně. Často jde o násobné rozdíly, pravděpodobně odkazující na proběhlou polyploidizaci. Zjištěná ploidní variabilita na vnitrodruhové úrovni zůstává nejvyšší u rodu šťavel, kterému byla v minulé dekádě věnována značná pozornost a bylo nalezeno až 7 ploidů v rámci jednoho druhu. Za zmínku z novějších poznatků

s českou stopou však stojí také studie celé čeledi lanovcovitých, rodu *Lachenalia* (chřestovité, obr. 9), *Heliophila* (brukvovité – *Brassicaceae*, obr. 10), šášina (*Schoenus*, šáchorovité – *Cyperaceae*), smil (*Helichrysum*), *Pteronia* nebo druhu *Stoebe rhinocerotis* (poslední tři zmíněné náležejí do čeledi hvězdnicovitých).

Právě hvězdnicovité, které patří v Kapsku mezi nejpočetnější a byly u nich zaznamenány duplikace celého genomu, se zdají být dobrou modelovou skupinou pro výzkum polyploidie. I naše předběžná data naznačila, že několik rodů této čeledi vykazuje variabilitu velikosti genomu obvykle spojenou s ploidní heterogenitou, a proto jsme si je vybrali pro další výzkum.

● Rod *Pteronia*

Radí se mezi typické zástupce jihoafrické flóry, často tvoří dominantu v rostlinných společenstvech, ve kterých se vyskytuje (obr. 11). Najdeme jej především v sukulentním karoo a ve fynbosu, s přechody do pouští nebo savan. V současnosti je platně popsanych (uznávaných) 76 druhů (viz obr. 12–15 a na 2. str. obálky). Přibližně polovina z nich je endemická a více než 80 % má rozšíření především v kapské oblasti. V sukulentním karoo patří podle počtu druhů mezi 20 největších rodů. Přes 20 druhů roste též v Namibii. Jde o vytrvalé, dřevnaté a většinou stálezelené keře o výšce od 0,2 do 2 m. Morfologie rodu je rozmanitá, druhy se výrazně liší celkovým vzezřením, květenstvím i tvarem listů.

Můžeme u nich pozorovat četná přizpůsobení. Sukulentní a zároveň opadavé listy představují adaptaci na suché a sezonní klima, drobné listy pokryté plstnatými chloupky odrážejí sluneční záření, a snižují tak ztráty vody. Rostliny často obsahují aromatické látky. Z listů a květů vylučují lepkavou pryskyřici, která je chrání před okusem. Pro býložravce z řad kopytníků může být vysoce toxická, pro skot až smrtelná. Odpradávná se zástupci rodu používají jako léčivé rostliny, v kosmetice nebo např. jako odpuzovače hmyzu.

Co se týče našeho výzkumu, zjistili jsme, že rozsah velikosti genomu u rodu *Pteronia* činí od 6,10 pg (pikogramu) u druhu *P. heterocarpa* po 34,20 pg u *P. hutchinsoniana*. V rámci tribu *Astereae* má *Pteronia*



7 Typická ukázka sukulentního karoo v přírodní rezervaci Anysberg, malé nízké keříky, mezi kterými se skrývá i 10 druhů hvězdicovitého rodu *Pteronia*.

8 V r. 2020 popsaná *Heliophila goldblattii* s atypicky dvoubarevnými květy. Obvykle mívá rod *Heliophila* z čeledi brukvovitých (*Brassicaceae*) květy modré, bílé, případně růžové až fialové.

9 *Lachenalia framesii* z čeledi chřestovitých (*Asparagaceae*), jeden ze zástupců i v Evropě běžně pěstovaných cibulovin

10 Rok 2023 byl bohatý na srážky a v sukulentním karoo rozkvetly mimo jiné „lány“ rodu *Heliophila*.

11 *Pteronia incana*, nejrozšířenější druh rodu a častá dominanta porostu

12 a 13 Příklady zástupců rodu *Pteronia* (také obr. 14 a 15) – *P. camphorata*, typický pro fynbos, kde svou výškou vyčnívá nad ostatní porost (obr. 12), a *P. heterocarpa*, která má ze všech pteronií nejmenší velikost genomu (13).



11

v průměru jednu z největších velikostí genomu, její maximum dříve zdokumentované hodnoty dokonce překračuje. Tento trend jsme našli i mezi fanerofyty (růstová forma rostlin s obnovovacími pupeny výše než 30 cm nad povrchem země), k nimž rod *Pteronia* patří. Hodnoty velikosti genomu nápadně převyšují ty zjištěné jak u dvouděložných, tak i krytosemenných fanerofytů.

U rodu jsme odhalili čtyři ploidní stupně – diploidy, tetraploidy, hexaploidy a oktoploidy, které jsme ověřili počítáním chromozomů. Základní chromozomové číslo rodu je $x = 9$, diploidní zástupce má tedy $2n = 2x = 18$ chromozomů, oktoploid $2n = 8x = 72$. Polyploidní zástupce jsme objevili u 20 z 64 taxonů, což představuje 31 % z celkového počtu studovaných druhů, pouze 6 z nich však bylo výhradně polyploidních. Podíl druhů s ploidní heterogenitou u rodu *Pteronia* se shoduje s čeledí lanovcovitých, kde více než jednu ploidii najdeme u 30 % druhů. Srovnání s jinými skupinami rostlin v jižní Africe je omezeno malým počtem studií zabývajících se ploidní variabilitou v rámci druhů/čeledí.

Z hlediska diploidně-polyploidní evoluce je zřejmé, že se v současné době uznávané druhy skládají především z diploidů,

i když u některých nalezneme více cytotypů. To naznačuje, že rychlou radiací, kterou rod prošel zřejmě v průběhu miocénu (před 14–10 miliony let), vyvolal pravděpodobně vznik hlavních vegetačních typů, zejména sukulentního karoo, nikoli polyploidní speciace. V rámci vývoje druhu to tedy vypadá, že se rod celkem nedávno rychle rozrůznil na velké množství morfologicky odlišných taxonů přizpůsobených konkrétnímu prostředí, ale v rámci jednoho druhu vedle sebe najdeme často diploida i polyploida. U některých druhů navíc dochází ke zmenšování velikosti genomu. Zdá se, že polyploidizace je spíše recentní proces, kdy ještě nevíme, zda povede i k morfologickému, případně prostorovému vylišení dalšího druhu, zda se v populacích udrží ta či ona ploidie, nebo zda budou rostliny s různou ploidií schopny nadále koexistovat. Zejména otázek týkajících se 14 druhů vykazujících ploidní heterogenitu se nabízí mnoho. První data naznačují, že některé druhy jsou autopolyploidní, tedy vznikají znásobením chromozomových sad stejného druhu, přičemž polyploidie se vyskytují v extrémnějších (např. sušších a teplejších) podmínkách. To je případ *P. glabrata*, u které dochází

k minimálnímu překryvu areálů jednotlivých ploidií ($2x$, $4x$ a $8x$) a k viditelnému rozlišení jejich ekologických nároků. Diploidní populace nalezneme v sukulentním karoo, polyploidy ($4x$ i $8x$) na severní hranici sukulentního karoo a v poušti. Opačný případ, alopolyploidie, kdy dochází ke znásobení počtu chromozomových sad pocházejících od dvou i více druhů, předpokládáme u nejrozšířenějšího zástupce *P. incana*. Nalezli jsme dva ploidní stupně, které mají ale velký rozptyl ve velikosti genomu, polyploidní stupeň navíc neodpovídá dvojnásobku velikosti genomu diploida. Molekulární analýzy pak ukázaly pět skupin korespondujících především s geografickým rozložením populací, polyploidie se vyskytují ve třech z nich. Na finální rozuzlení původu polyploidů a potvrzení nebo vyvrácení našich domněnek si ale ještě budeme muset počkat. Je nezbytné provést podrobnější a populačně zaměřený screening, současná data nám však napověděla, kterými skupinami v rámci rodu se dále zabývat.

● *Stoebe rhinocerotis*

Jeden druh africké flóry z čeledi hvězdicovitých jsme ale na populační úrovni studovali, a to keř *Stoebe rhinocerotis* (dříve



12



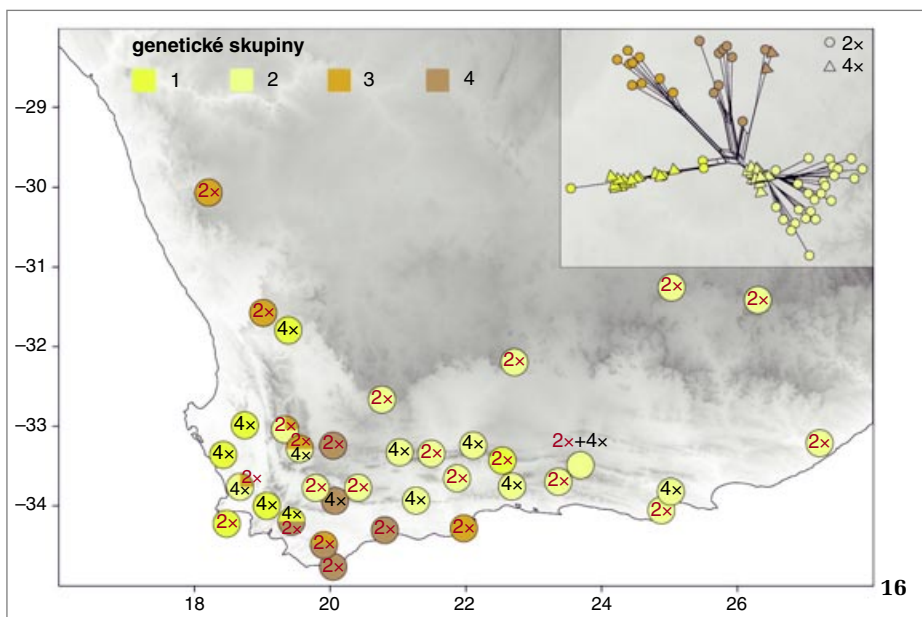
13

užívaná jména a platná synonyma *Elytropappus/Dicerotheramnus rhinocerotis*, viz obr. 5). Není nápadný ani krásný, je ale zajímavou a důležitou součástí původní kapské flóry. V afrikánštině se jmenuje renosterbos a tvoří dominantu druhého nejrozšířenějšího vegetačního typu biomu fynbos, který se právě po tomto druhu nazývá renosterveld. Druhé jméno *rhinocerotis* poukazuje na skutečnost, že se v jeho porostech údajně kdysi pásly početné populace nosorožců, především dvourohých (*Diceros bicornis*), anglicky black rhinoceros.

Keř vysoký 0,4–1,6 m se střídavými šupinovitými listy těsně přitisknutými k větvičkám má v době květu nepočetné a velmi drobné úbory na koncích postranních větví. Je důležitým ekologickým indikačním druhem, o to zajímavější je, že mu nebyla botaniky věnována přílišná pozornost.

Během našich afrických cest jsme potkali *Stoebe* opravdu často, sebrali jsme tedy několik větviček na změření velikosti genomu, zjistili nápadnou variabilitu a rozhodli se podrobit druh detailnější populační studii. Během 10 let jsme sesbírali materiál z mnoha populací napříč celým geografickým areálem. Odhalili jsme zastoupení diploidních a tetraploidních jedinců a překvapivě žádné přechodné velikosti genomu, ačkoli v rámci obou ploidních úrovní jistá míra variability ve velikosti genomu nalezena byla (obr. 16). Většina zkoumaných populací byla ploidně uniformních (93 diploidních, 50 tetraploidních), ale našli jsme i 29 smíšených populací, které zahrnovaly jedince obou cytotypů. Rozšířenějším cytotypem je ten diploidní, vyskytuje se v celém areálu a zároveň je jediným cytotypem zjištěným mimo oblast Kapska. Také pouze diploidy jsme našli na Kapském poloostrově, v pobřežních biotopech a na jihovýchodě areálu. Tetraploidní cytotyp je geograficky mnohem omezenější, roste spíše v jižní části areálu, velmi často se vyskytuje společně s diploidy na pobřeží jihozápadně od Kapského Města směrem na východ.

Kromě cytotypového složení jsme byli zvědaví i na genetickou strukturu. Využili jsme jedné z metod sekvenování nové generace (Next-Generation Sequencing, NGS), sekvenování DNA štěpené restrikčním enzymem (Restriction-site Associated DNA Sequencing, RADseq). Výsledky analýz odhalily čtyři genetické skupiny vykazující silnou korelaci s geografii (obr. 16). Tetraploidy jsou přítomny ve třech skupinách, pouze jednu genetickou skupinu (oranžovou na obr. 16) tvoří výhradně diploidy. Skupiny nevykazují žádné shlukování na základě ploidní úrovně, což naznačuje vysokou míru sdílení genetické informace mezi oběma cytotypy a velmi pravděpodobný vznik tetraploidů nezávisle v každé genetické skupině, která je obsahuje. Ačkoli původ tetraploidů rodu *Stoebe* s jistotou neznáme, data spíše naznačují jejich autopolyploidní původ. Co se ale ukázalo alespoň částečně na ploidii závislé, je celková morfologická variabilita, zejména variabilita znaků listů a korunních lístků. Je zajímavé, že morfologické studie provedené v první polovině 20. století tři formy u tohoto druhu rozlišovaly. Dvě hlavní, široce rozšířené, byly popsány jako snadno rozpoznatelné v době květu díky rozdílnému uspořádání květenství, v čistě vegetativním



14 a 15 Jeden z namibijských endemitů *Pteronia eenii* (obr. 14). Nejrozšířenější druh tétohož rodu *P. incana* (15) přesahuje areál kapské květenné oblasti.

16 Prostorové rozložení populací keře *Stoebe rhinocerotis* (viz obr. 5) se zvyrazněním genetických skupin doplněné o ploidní stupně. Převzato a upraveno podle: Z. Chumová a kol. (2024). Všechny snímky a orig. autoři článku

stavu se údajně rozlišovaly hůře. Nejsme schopni přímo spojit formy popsané před sto lety s ploidními úrovněmi, určité shody jsou však zcela zjevné. Pozoruhodné zůstává, že navzdory rozsáhlému zkoumání variability nebyla považována tehdejší zjištění za impuls k přehodnocení taxonomického nazírání na druh. Svádějí k tomu i naše nová data. Potenciální posun v době kvetení, absence triploidů i ve smíšených populacích, rozdílné preference nik a v neposlední řadě morfologické rozlišení cytotypů naznačují, že by mohly být oba cytotypy považovány za samostatné taxony.

Na druhou stranu se morfologická diferenciace a prokázané posuny nik neodrážejí v genetické struktuře. Mohou tak být pouze projevem adaptace na místní ekologické podmínky, což následně způsobuje i zjevné rozdíly ve fenologii.

A co dál...

Přestože se naše studie zabývají jen zlomkem obrovské variability kapské flóry, upozorňují na skryté nebo dosud přehlížené aspekty rozmanitosti. Zejména populačně zaměřené studie by mohly poskytnout nové poznatky o vnitrodruhové variabilitě způsobené ploidními úrovněmi. Takové studie jsou v Kapsku stále velmi vzácné, ačkoli ideální modely by se našly. Řada otázek, které se běžně řeší na severní polokouli, zůstává na té jižní otevřená – od vzniku a udržování cytotypů ve smíšených populacích přes jejich adaptabilitu na různá prostředí po zjišťování původu polyploidů rostlin. Honza Suda v r. 2012 v Živě psal, že „doufá, že současné projekty položí základ pro dlouhodobý výzkum našich botaniků v tomto centru světové diverzity“. Doufáme, že se to povedlo a že dál budeme moci přispívat k odhalování procesů stojících za rostlinnou bohatostí Kapska. Na zpracování čekají data z téměř 2 000 druhů 139 čeledí.

Práce vznikla za podpory Grantové agentury ČR (GA19-20049S), Grantové agentury Univerzity Karlovy (GAUK 202123) a dlouhodobého výzkumného záměru Botanického ústavu AV ČR (RVO 67985939).

Použitá literatura uvedena na webu Živy.