

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Anna Potůčková

Gondwanský element ve flóře Latinské Ameriky

Gondwanan element of the Latin American flora

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Daniel Stančík, Ph.D.

Praha 2012

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 4. 5. 2012

Anna Potůčková

Poděkování

Chtěla bych především poděkovat svému školiteli Danielu Stančíkovi za obrovskou ochotu, věcné připomínky, neustálé nápady, jak práci ještě více vylepšit a elán, s jakým celé mé snažení vedl. Dále bych chtěla poděkovat za morální podporu všem mým přátelům, především Pavlíně Šourkové a ostatním přátelům, se kterými jsem se seznámila při studiu naší oblíbené botaniky. Velký dík patří i mé rodině, jelikož díky jejich víře ve mě a mé znalosti, jsem dnes tam, kde jsem. Největší podíl však patří mé mamince, protože jen díky jejímu vztahu k přírodě a obrovským botanickým znalostem jsem mohla jít studovat tuto školu.

Abstrakt

Přijetím konceptu deskové tektoniky v šedesátých letech dvacátého století se od základu změnil náhled na původ latinskoamerické flóry. Zjistilo se, že dnešní kontinent Jižní Ameriky byl před 100 miliony lety součástí pradávného kontinentu Gondwany a její jednotné flóry. Tento poznatek vedl k interpretaci vzniku disjunktních areálů taxonů, rozšířených v Jižní Americe a na ostatních částech bývalé Gondwany, v důsledku rozpadu dřívějšího kontinuálního areálu výskytu. Po následném oddělení kontinentu Jižní Ameriky od Gondwany přibližně před 100 miliony lety se předpokládalo, že se zde vegetace vyvíjela izolovaně až do vytvoření Panamské šíje před 3 miliony lety. Novějšími výzkumy a použitím molekulárních hodin se však ukazuje, že výměna bioty mezi Jižní Amerikou a sousedícími kontinenty v určitých obdobích ještě před uzavřením Panamské šíje přeci jen probíhala. Cílem práce je srovnání názorů na původ latinskoamerické flóry z „předmolekulární“ doby a nových prací, založených převážně na poznatcích odvozených z molekulárních dat.

Abstract

The concept of plate tectonics accepted during 20th century fundamentally changed general opinion on the origin of Latin American flora. It was found, that South America formed a part of the ancient continent Gondwana. This continent was covered by a unique flora until 100 million years ago. Actual disjunction of widely distributed tropical taxa present in South America originated after disruption of that original flora distribution. It was deduced that the separation of South America from Gondwana finished about 100 million years ago and led to the isolation of their flora until the formation of the Isthmus of Panama about 3 million years ago. However, recent studies based on molecular clock approaches shows that the exchange of biota between South America and rest of the World was possible several times in different ways before the closure of the Isthmus of Panama. The reevaluation of our opinion about the gondwanan origin of Latin American flora based on advanced molecular analysis is the aim of this work.

Klíčová slova: Gondwana, vikariance, flóra, Latinská Amerika, biogeografie

Key words: Gondwana, vicariance, flora, Latin America, biogeography

Obsah

Obsah.....	1
1. Úvod.....	2
2. Vznik disjunktních areálů a speciace.....	2
2.1 Vznik disjunktních areálů.....	2
2.2 Speciace.....	3
2.3 Hlavní události, které ovlivnily rozšíření a diverzitu latinskoamerické flóry.....	3
3. Vznik disjunktních areálů na kontinentech bývalé Gondwany.....	3
3.1 Desková tektonika a vikariance.....	3
3.2 Migrační trasy.....	5
3.2.1 Migrační trasy do Jižní Ameriky.....	6
3.2.2 Migrační trasy mezi Severní Amerikou a Eurasíí.....	7
3.3 Disperze na dlouhou vzdálenost.....	7
4. Určování stáří taxonů.....	8
4.1 Stáří štěpení mezi taxony a mechanismus, který je toho příčinou.....	8
4.2 Molekulární hodiny.....	8
4.3 Význam fosilního záznamu.....	8
5. Gondwanský element ve flóře Latinské Ameriky.....	9
5.1 Křídové fosílie Jižní Ameriky.....	9
5.2 Současná flóra Latinské Ameriky.....	12
6. Závěr.....	29
Seznam použité literatury.....	31

1. Úvod

Flóra Latinské Ameriky se vyznačuje vysokou druhovou diverzitou, danou nejen různorodostí prostředí a interakcemi mezi živočišnou a rostlinnou říší, ale také svou historií. Dnešní rozšíření a diverzita flóry Latinské Ameriky je výsledkem působení řady událostí v průběhu až sta milionů let. Jedna z hlavních událostí, která významně ovlivnila především vývoj krytosemenných rostlin v Jižní Americe, je rozpad prakontinentu Gondwana, jehož bývala součástí. Flóra přítomná na Gondwaně se od sebe separovala na jednotlivých částech rozpadajícího se prakontinentu a tak z původního kontinuálního areálu rozšíření flóry vznikly areály disjunktní. Výskyt taxonů přítomných zároveň na více kontinentech bývalé Gondwany byl proto často vykládán právě jako důsledek procesu rozpadu původního souvislého areálu, tzv. vikariance.

Zastáncem této interpretace rozšíření flóry byl i americký botanik Alwyn Howard Gentry, který v roce 1982 publikoval práci, v níž se zabývá původem neotropických taxonů a uvádí i výčet čeledí, které podle jeho mínění mají gondwanský původ. Studie na molekulární úrovni se v té době teprve rozvíjely, proto k interpretaci bývalého rozšíření taxonů mohl využít jen současná pattern výskytu taxonů. Hlavním cílem této práce je konfrontace jeho výsledků a názorů s novějšími studii založenými převážně na molekulárních analýzách a potvrdit či vyvrátit tak původ taxonů, jejichž historii považoval za ovlivněnou rozpadem Gondwany.

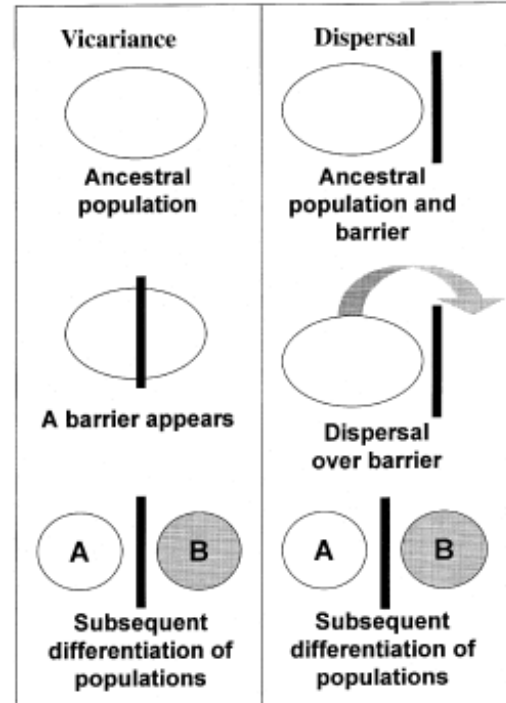
2. Vznik disjunktních areálů a speciace

2. 1. Vznik disjunktních areálů

Výskyt sesterských taxonů v Latinské Americe a na dalších kontinentech jižní polokoule mohl vzniknout dvěma mechanismy (Obr. 1), tj. vikariancí či disperzí (LDD).

Vikariance: Předek daných taxonů byl dříve rozšířen na větším území a roztržštěním souvislého areálu tak vznikly oddělené areály výskytu (Morrone & Crisci 1995).

Disperze: Společný předek se původně vyskytoval na jednom území a později se rozšířil na jiné území (Morrone & Crisci 1995). V současné literatuře se pod názvem disperze rozumí jakékoli šíření taxonů. Můžeme ji však rozlišit na tzv. migraci (šíření rostlin přes souš či řetězce ostrovů), nebo disperzi na dlouhou vzdálenost (LDD), kdy se vegetativní či generativní části rostlin šíří na velké vzdálenosti, např. přes oceány.



Obr. 1: Mechanismy vzniku disjunktních areálů (Crisci 2001)

2. 2. Speciace

Vznikem disjunktních areálů a následné izolaci jsou vytvořeny podmínky pro tzv. alopatickou speciaci. Areály mezi sebou musí mít nějakou nepřekonatelnou bariéru (např. pohoří, oceán atp.), aby nedocházelo k výměně genetické informace, a tak ke stírání nabytých vlastností. Protože v každém areálu působí na flóru jiné spektrum podmínek, rostliny se přizpůsobují daným podmínkám a začínají se vyvíjet odlišně, což může mít za následek vznik nových druhů.

Zvláštním typem alopatické speciace je tzv. speciace vikariantní, kdy se původně jednotná populace rozdělí na několik populací menších (Flégr 2005). Vikariantní speciací se odštěpily sesterské taxony na rozpadajících se částech bývalé Gondwany. Díky molekulárním hodinám (viz str. 7) můžeme tyto divergentní události datovat a srovnat tak se stářím rozpadu kontinentů.

2. 3. Hlavní události, které ovlivnily rozšíření a diverzitu latinskoamerické flóry

Jako nedůležitější procesy, které jsou zodpovědné za sdílení sesterských taxonů krytosemenných rostlin mezi Latinskou Amerikou a ostatními kontinenty, se považuje rozpad prakontinentu Gondwana, migrace taxonů mezi Jižní a Severní Amerikou a disperze na dlouhou vzdálenost přes oceány. Jako zdroj rostlinné diverzity v samotné Jižní Americe je považován především výzvih And (Pennington & Dick 2004), třetihorní a kvartérní klimatické změny, které byly hnací silou speciace (Pennington et al. 2000, Cowling et al. 2001), různorodé ekologické podmínky prostředí (Rundle et al. 2000) a speciace mezi biomy.

3. Vznik disjunktních areálů na kontinentech bývalé Gondwany

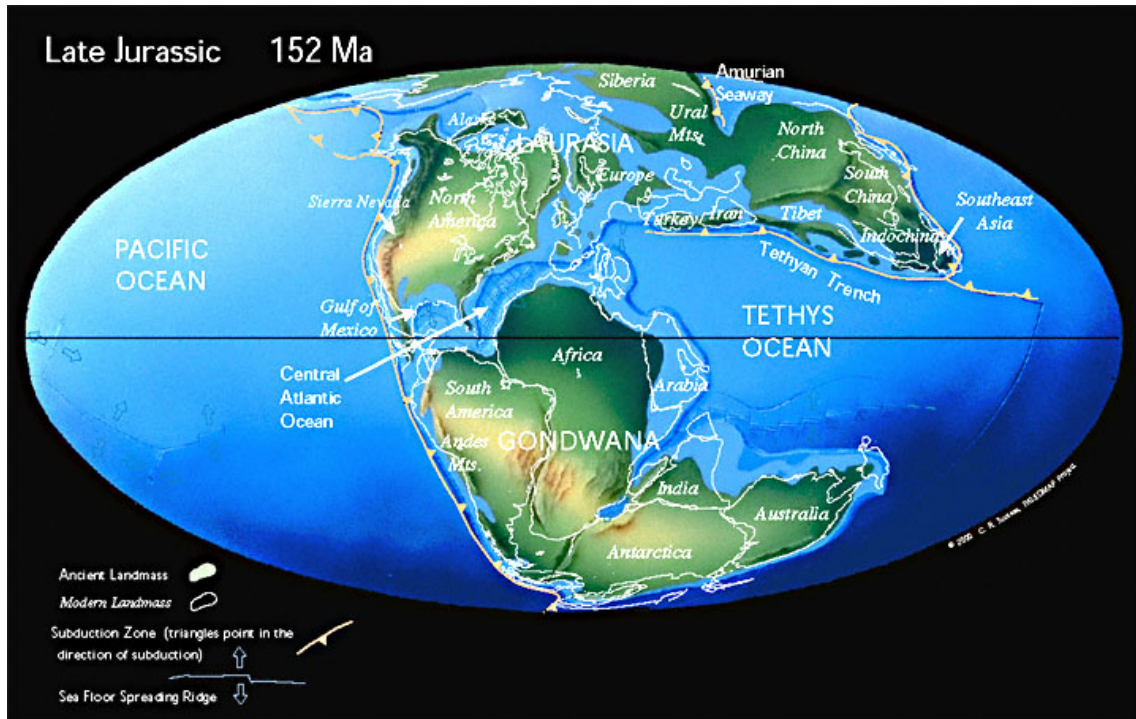
Nultou hypotézou pro nás bude gondwanský původ analyzovaných mezikontinentálních disjunkcí. Shoda či nesoulad mezi dobou štěpení taxonů a rozpadu Gondwany pak bude potvrzením či vyvrácením této hypotézy, vedoucí k závěru vzniku disjunktního areálu důsledkem pozdější migrace či disperze na dlouhou vzdálenost (LDD).

3. 1. Desková tektonika a rozpad Gondwany

Základy deskové tektoniky položil německý vědec Alfred Wegener (1922) svojí prací „Die Entstehung der Kontinente und Ozeane“ (Vznik pevnin a oceánů) a tento koncept byl ještě v šedesátých letech rozšířen teorií rozpínání oceánského dna, což způsobilo v té době revoluci ve vědách o Zemi. Paradigma statických kontinentálních pevnin bylo nahrazeno deskovou tektonikou, kde přesun kontinentů a ostrovů, otevírání a uzavírání moří, ovlivňuje rozšíření a historii organismů. Při statickém paradigmatu hraje roli pouze jeden druh mechanismu, který je odpovědný za disjunktní rozšíření bioty, a to je disperze. Při mobilním paradigmatu kontinentálních pevnin přistupuje k disperzi také vikariance (Posadas et al. 2006). Jako následek této geologické

revoluce byla disperze, resp. disperze na dlouhou vzdálenost nahrazena vikariací, jako základní akceptovanou nulovou hypotézou k vysvětlení disjunktního rozšíření taxonů mezi kontinenty.

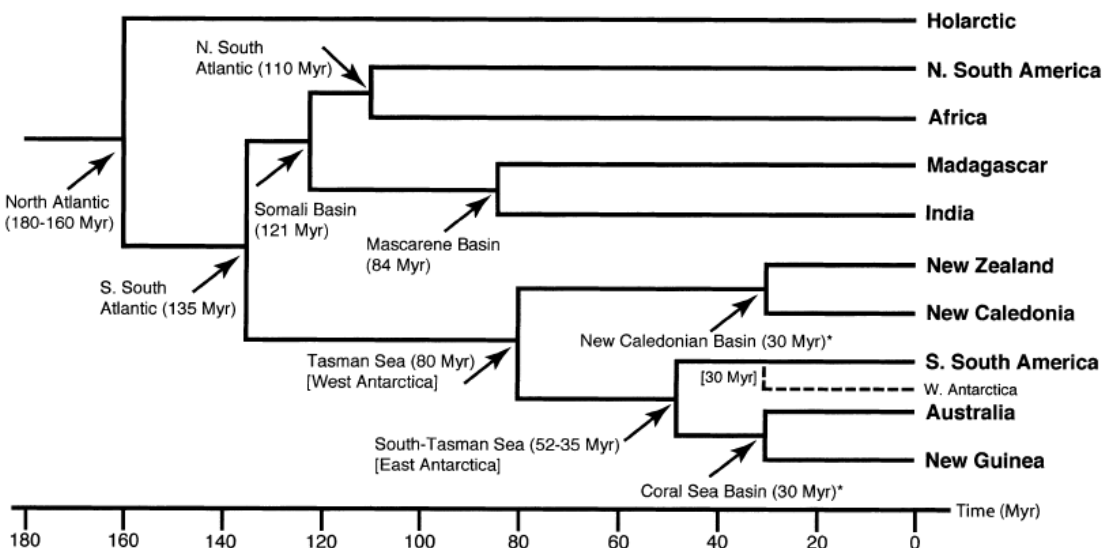
Rozpadem Pangey před 190 - 180 miliony lety vznikly dva prakontinenty: Laurasie na severní polokouli a Gondwana na polokouli jižní (Bartolini & Larson 2001). V té době ještě nebyly vyvinuty krytosemenné rostliny. První dosud známá krytosemenná rostlina *Archaeofructus* se objevila až ve svrchní Juře či spodní Křídě před 125 miliony lety (Sun et al. 2002). Vývoj prvních krytosemenných rostlin je proto úzce spjat až s pozdějším rozpadem Laurasijského a Gondwanského prakontinentu (Obr. 2 a 3). Předpokládalo se, že Gondwana ještě jako celistvý kontinent hostila jedinečnou flóru, ve které se rozvíjely první krytosemenné rostliny izolovaně od flóry, která se vyvíjela na Laurasii. Dnešní výskyt sesterských taxonů na jednotlivých částech bývalé Gondwany byl proto často interpretován jako důsledek rozpadu tohoto prakontinentu a jeho jednotné flóry (Raven & Axelrod 1974, Gentry 1982).



Obr. 2: Rozmístění kontinentů ve svrchní Juře (www.scotese.com)

Samotná Gondwana se začala rozpadat v Juře (před 165 - 150 mil. lety) riftem mezi Západní Gondwanou (Jižní Amerika a Afrika) a Východní Gondwanou (Indie, Austrálie a východní Antarktida). Jižní Amerika se začala oddělovat od Afriky ve spodní křídě (před 135 mil. lety). Sever Jižní Ameriky a Afriky zůstal spojen do střední křídě (před 110 - 95 mil. lety). Poté se Afrika začala posouvat severním směrem a narazila do Eurasie v paleocénu (před 60 mil. lety), zatímco jih Jižní Ameriky se posouval jihozápadním směrem a spojil se s Antarktidou. Nejdéle zůstává propojená tzv. Jižní Gondwana (jih Jižní Ameriky, Antarktida, Austrálie, Nový

Zéland a Nová Kaledonie). Před 80 miliony lety se kontinentální blok nazývaný Tasmantis, včetně Nového Zélandu a Nové Kaledonie, odlomil od Antarktidy a posouval se severovýchodním směrem, otevíraje Tasmánské moře. Během paleocénu Nový Zéland a Nová Kaledonie byly převážně pod mořskou hladinou. Austrálie se začala oddělovat od Antarktidy ve svrchní křídě, ale zůstaly spojeny až do svrchního eocénu (35 mil. let) přes Tasmánii. Jih Jižní Ameriky a Antarktidy byl ve spojení přes Antarktický poloostrov do oligocénu (30- 28 mil. let). Spojení se přerušilo otevřením Drakeova průplavu, což mělo za následek vznik circumantarktického oceánského proudu a počátek prvního antarktického zalednění. Kolize Australské a Pacifické desky v oligocénu (před 30 mil. lety) zahájila tektonický výzdvih Nové Guineje (Sanmartín & Ronquist 2004). Existují samozřejmě různé názory na čas rozpadu jednotlivých kontinentů, moc se ale od sebe neliší. Zcela alternativní hypotézu rozpadu Gondwany však uvádí např. Dobson (1992), převážná většina biogeografických analýz však pracuje s modelem uvedeným výše (Sanmartín & Ronquist 2004).



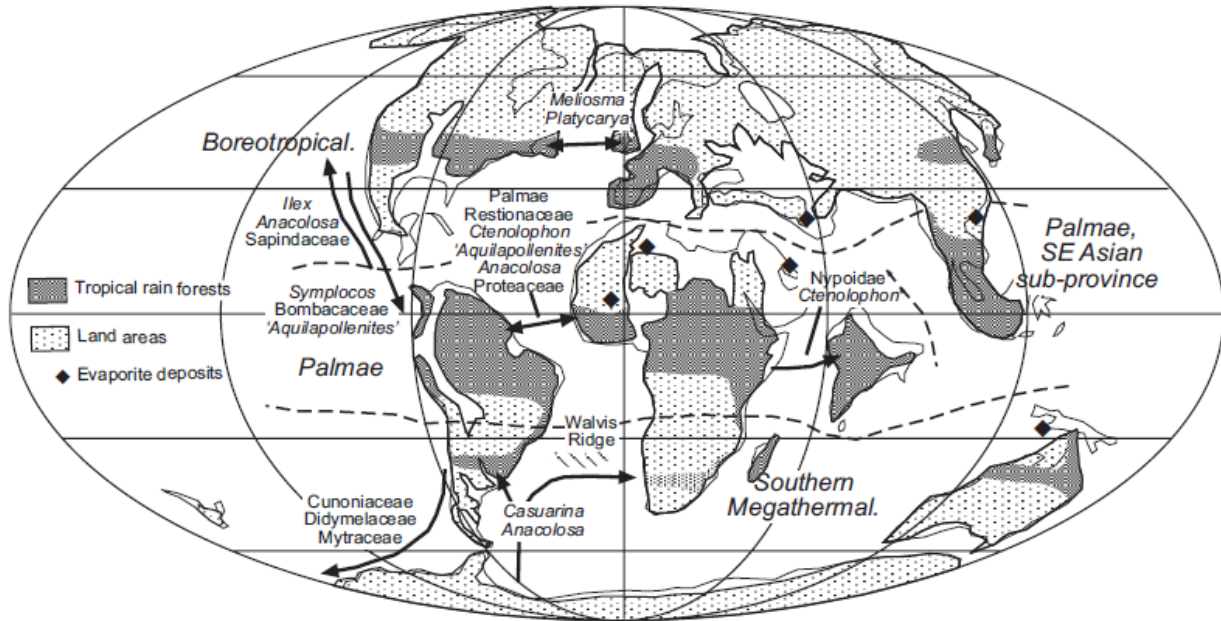
Obr. 3: Časová sekvence rozpadu Gondwany (Sanmartín & Ronquist 2004)

3. 2. Migrační trasy

Novějšími výzkumy se zjistilo, že při rozpadu Gondwany se mezi výslednými kontinenty začaly formovat tzv. pevninské mosty. Ty představovaly především řetězce ostrovů, které v různých obdobích vystupovaly více nad mořskou hladinu a mohly sloužit pro organismy jako migrační koridory (Obr. 4). Pevninské mosty existovaly nejen mezi rozpadajícími se částmi Gondwany, ale také mezi Gondwanou a Laurasií. Flóra na Gondwaně se proto nevyvíjela zcela izolovaně od flóry laursijské, jak se dříve předpokládalo.

Pevninské mosty existovaly i mezi kontinenty severní polokoule. V eocénním teplotním maximu (asi před 52 miliony lety) zde panovaly velmi příznivé klimatické podmínky, které umožňovaly migraci tropické flóry mezi kontinenty jižní polokoule přes tzv. boreotropickou oblast (Morley 2003, Kvaček 2002, Kvaček

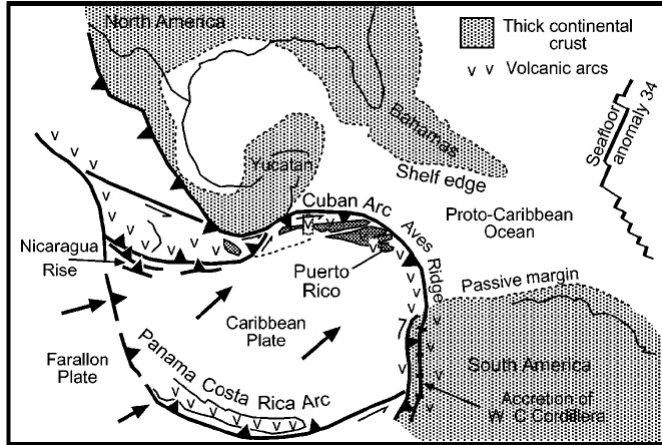
2010). Jižní Amerika byla v tomto období oddělena od Severní Ameriky mořskou bariérou, ale přes Proto-Antily a později přes Panamskou šíji se mohly tropické prvky, které žily na jihu Severní Ameriky, dostat do Jižní Ameriky a obráceně (Lavin & Luckow 1993, Manchester et al. 2007, Cody et al. 2010).



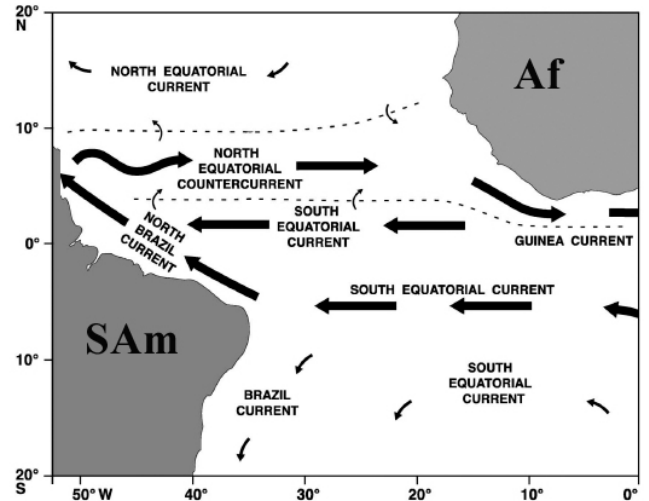
Obr. 4: Hlavní migrační trasy z období paleocénu/eocénu (Morley 2003)

3. 2. 1. Migrační cesty do Jižní Ameriky:

- 1) Spojení Jižní Ameriky a Afriky: Hřbety Rio Grande - Walvis (Obr. 4) a hřbety Sierra Leone propojovaly Afriku a Jižní Ameriku od svrchní křídy do spodního terciéru (Morley 2003).
- 2) Spojení Jižní Ameriky a Východní Gondwany: Jasně migrační události se vyskytovaly mezi Jižní Amerikou a Antarktidou po Nový Zéland a Austrálii přes Sandwichovy ostrovy a Jižní Georgii, které formovaly nepřetržité spojení během svrchní křídy a paleocénu (Morley 2003).
- 3) Spojení Jižní Ameriky a Severní Ameriky: Předchůdce Velkých Antil (Proto - Greater Antilles) vznikl ve svrchní křídě ve východním Pacifickém oceánu mezi Jižní a Severní Amerikou. Ze začátku to byl pouze jen oblouk vulkanických ostrovů, který se ve středním eocénu přibližně před 50 miliony lety vynořil více nad úroveň mořské hladiny a až do svrchního eocénu mohl sloužit jako ostrovní koridor k migraci bioty. Obr. 5 zobrazuje Velké Antily a Ptačí hřeben (Greater Antilles a Aves Ridge - GAARlandia), další migrační cestu, která mohla existovat asi 3 miliony let na rozhraní eocénu a oligocénu (před 35 - 33 miliony lety). Centrální pevninský most se začíná tvořit ve svrchním miocénu, ale až před 3 miliony lety se Panamská šíje jeví jako kompletní suchozemský koridor (Iturralde - Vinent & MacPhee 1999).



Obr. 5: Tektonická rekonstrukce Střední Ameriky ve svrchní křídě (Morley 2003)



Obr. 6: Rovníková oblast Atlantiku: směr mořských proudů (Renner 2004b)

3. 2. 2. Migrační cesty mezi Severní Amerikou a Eurasií

- 1) Spojení Severní Ameriky a Asie: Beringův pevninský most (Bering land bridge - BLB) představoval poslední terciární propojení pro migraci bioty mezi Asií a Severní Amerikou, které se před 15 mil. lety přerušilo díky náhlému ochlazení (Milne 2006).
- 2) Spojení Severní Ameriky a Evropy: Severoatlantický pevninský most (North Atlantic land bridge - NALB) ležel mnohem jižněji než Beringův pevninský most. Klima na přelomu paleocén/eocén (asi před 55 milionů lety) zde bylo mnohem příznivější a dovozovalo dokonce migraci tropické flóry. Proto disjunkce tropických taxonů mezi Afrikou, Amerikou a jihovýchodní Asií nemusí být jen důsledkem vikariance, nýbrž i migrace přes Eurasii a Severní Ameriku (Milne 2006).

3. 3. Disperze na dlouhou vzdálenost

Mohlo by se zdát, že mezi separovanými kontinenty, které dělí až tisíce kilometrů mořské hladiny, není možný přenos generativních ani vegetativních částí rostlin. Ale opak je pravdou. Řada taxonů, které mají podobné disjunktní rozšíření, odráží opakovanou disperzi na dlouhou vzdálenost přes stejné disperzní trasy. Na Obr. 6 je vidět zobrazení hlavních rovníkových mořských proudů v Atlantském oceánu, které mohou za dva týdny přenést větší plovoucí objekty z jednoho kontinentu na druhý. V terciéru, kdy byl Atlantský oceán užší, to mohlo trvat ještě kratší dobu. Výjimečné západní větrné proudění ze severovýchodní Brazílie do Západní Afriky může také přenášet diaspory rostlin, ale zdá se, že je méně časté. Diaspory mohou být také přenášeny ptáky, ale přes Atlantik nevedou žádné pravidelné ptačí migrační trasy (Renner 2004).

4. Určování stáří taxonů

4. 1. Stáří štěpení mezi taxony a mechanismus, který je toho příčinou

Mezi různými kontinenty působí výše zmíněné mechanismy v jiných obdobích a jinak dlouho, každé mezikontinentální spojení je svým způsobem specifické. Rekonstrukcí časově dimenzované molekulární fylogeneze daného taxonu lze tak určit, s jakým biogeografickým scénářem je shodná. Potřebnou informací nejsou jen molekulární data, ale také odpovídající fosilní záznam, díky kterému lze kalibrovat molekulární fylogenetické stromy a dále získat představu o minulém rozšíření zkoumaného taxonu.

Zjištěním stáří štěpení mezi taxony přítomnými v Jižní Americe a např. v Africe můžeme říci, zda bylo štěpení způsobeno vikariací (stáří nejméně 100 milionů let + fosílie křídového stáří na obou kontinentech), disperzí přes úzký oceán či přes pevninské mosty (stáří asi 100 až 65 milionů let + fosílie), migrací přes severní polokouli (stáří asi 50 milionů let + fosílie na severní polokouli), nebo disperzí (stáří asi 40 milionů let až dnes + disperzní schopnost taxonu), nebo působením jiných faktorů, např. člověka (recentní).

4. 2. Molekulární hodiny

Důležitým mezníkem v interpretaci disjunktního rozšíření taxonů se stal příchod molekulárních metod. Myšlenka datování divergencí linií z časově závislých změn v jejich genomu a hypotéza molekulárních hodin je stará 47 let. Fytogeografové aplikují datování založené na sekvenci DNA, nebo proteinu od 90. let 20. století (Renner 2005).

Datování divergentních událostí (tj. míst štěpení vývojových linií ve fylogenezi) založené na molekulárních hodinách zahrnuje obdržení genetických vzdáleností (tj. počet substitucí, ve kterých se dvě sekvence liší) v analýze mezi dvěma sekvencemi, nebo taxony, kdy jeden z nich musí být datován a obsahovat informace o době vzniku, obvykle odvozenou z fosílií. Poté se vypočítá substituční rychlost, což je počet mutací, které vzniknou za daný čas. Použitím substituční rychlosti se přepočte množství mutací mezi dalšími taxony ve fylogenetickém stromu do odhadu jejich absolutního stáří. Hromadění substitucí není však konstantní, proto neexistují žádné univerzální molekulární hodiny. Molekulární studie na rostlinách odkryly jasnou různorodost v nukleotidových substitučních rychlostech mezi liniemi. K modelování změn v substituční rychlosti slouží různé analytické metody, tzv. relaxed clocks (Renner 2005).

4. 3. Význam fosilního záznamu

Jak již bylo zmíněno, stáří taxonů je stěžejní pro kalibraci molekulárních hodin. Taxony jsou datovány třemi metodami: srovnáním jejich stáří se stářím nejstarší známé fosílie, dále se stářím vrstvy, ke které je taxon endemický, a se stářím paleogeografické události. Využití každé z těchto metod má však svá rizika, jako např. použití nejstarší známé fosílie. Úskalím této metody je pravidelné nalézání nových fosílií, které jsou mnohem starší než ty dříve známé (Heads 2005). I přes toto riziko je kalibrace molekulárních hodin fosíliemi nejpoužívanější metodou. Z fosilního záznamu se totiž dají vyčíst další důležité informace, které nám napoví

o vývoji daných taxonů a jejich dnešních potomků. Přítomnost či nepřítomnost fosilií na určitém místě v určitém čase vypovídá o minulém rozšíření zkoumaného taxonu. Avšak je zde několik problémů, které je důležité mít při interpretaci vývoje taxonů z fosilního záznamu na vědomí. Nejprve musí být podmínky k tomu, aby určitá rostlinná část mohla fosilizovat. Jestli se na daném území nenašel žádný fosilní záznam určité rostliny, neznamená to jednoznačně, že se tam nevyskytovala. To komplikuje i různá schopnost uchování některých rostlinných částí. Nejvíce se zachovává fosilní pyl a fytolity, poté listy, dřevo, plody, a nejméně hojně jsou fosilní květy. Fosilní pyl je sice nejrozšířenější, ale mnoho pylových zrn je rozpoznatelných pouze na úrovni čeledi, zatímco ostatní typy fosilií je možné rozpoznat do úrovně rodu, v některých případech i do druhu (Burnham & Johnson 2004). Další komplikací je i různá míra celosvětového probádání určitých oblastí (Morley & Dick 2003).

5. Gondwanský element ve flóře Latinské Ameriky

Jak bylo uvedeno v úvodu, výchozí studií pro tuto práci byla podrobná analýza flóry Latinské Ameriky Gentryho (1982), který na základě areálu rozšíření určil čeledi s možným gondwanským původem. Pro ty je typický výskyt sesterských taxonů na některých částech bývalé Gondwany (Jižní Amerika, Afrika, Madagaskar, Antarktida, Austrálie, Nový Zéland, Nová Kaledonie a Indie).

O gondwanské flóře svědčí řada fosilních nálezů. V kombinaci s molekulárními analýzami se však názor na historický vývoj flóry zpřesnil, což často vedlo k přehodnocení předchozích závěrů o gondwanském původu některých taxonů.

5.1. Křídové fosílie Jižní Ameriky

Vzácné nálezy fosilií z období křídý v Jižní Americe vypovídají o dávném výskytu bioty na území, které bylo v té době ještě součástí Gondwany (Burnham & Johnson 2004). Je tedy možné, že taxony rozpoznané na základě křídových fosilií z Jižní Ameriky, byly v té době kontinuálně rozšířené na větším území Gondwany a po rozpadu na jednotlivé kontinenty se začaly vyvíjet samostatně. Jestli se křídové fosílie stejného taxonu vyskytují na více kontinentech bývalé Gondwany, nejpravděpodobněji sehrála roli v rozšíření tohoto taxonu vikariance. Největším úskalím této interpretace je extinkce určitého taxonu na určitém místě následovaná rekolonizací, což je zvláště obtížně odvoditelné z fosilního záznamu (Renner 2005). V tom případě by to znamenalo, že taxon se zde v období křídý vyskytoval, ale poté vyhynul. Jeho pozdější výskyt na tomto území by tedy mohl být výsledkem pozdější disperze, nebo migrace.

První výskyt krytosemenných rostlin na jihu Jižní Ameriky, kde v té době ve flóře dominovaly nahosemenné rostliny, kaprad'orosty a mechy, se datuje do pozdního Barremianu a Aptianu (spodní křída). Fosilní pyl odkazuje ke komplexu *Clavatipollenites* (Archangelsky et al. 2009), který by mohl být příbuzný

k dnešní čeledi Chloranthaceae (Friis et al. 2006). Fosilní záznam z Aptianu a Albianu z Brazílie, ukazuje hojný výskyt pylu *Classipoles*, naznačující výskyt lesa s dominantními zástupci nahosemenných rostlin řádu Cheirolepidales (Burnham & Johnson 2004). V nižších nadmořských výškách v Brazílii se v Aptianu našly fosílie Gnetales (Rydin et al. 2003, Kunzmann et al. 2009). Další fosilní záznamy z Jižní Ameriky z rané křídy s afinitami k dnešním čeledím krytosemenných rostlin jsou jak pyl, tak makrofosílie. Jedna z čeledí, která má hojný fosilní záznam i na ostatních částech bývalé Gondwany je čeleď Winteraceae (Doyle et al. 2000). Z Brazílie pochází fosílie, která by mohla být příbuzná s dnešním řádem Nymphaeales (Mohr & Friis 2000) a dále fosílie s možnou příbuzností k řádu Magnoliales, reprezentované druhem *Endressinia brasiliiana*, která má částečně podobné znaky s dnešními Eupomatiaceae, resp. Himantandraceae (Mohr & Bernardes-de-Oliveira 2004). Z Brazílie také pochází druh *Araripia florifera* (Friis et al. 2006), která je přirovnávána k dnešním Magnoliales a Laurales (Calycanthaceae). Jednoděložné rostliny jsou pravděpodobně poprvé reprezentovány pylem *Liliacidites* (Walker & Walker 1984). Pro lepší představu o dávné gondwanské flóře může posloužit následující tabulka (Tab. 1), reprezentující křídový fosilní záznam z Antarktidy. V té době převládalo na Antarktidě velmi příznivé klima, které se až před 30 miliony začalo měnit v ledovou pustinu, která ji charakterizuje dodnes. Zmíněné a mnohé další fosílie ukazují, že krytosemenné rostliny byly již v křídě široce rozšířené a diverzifikované.

Angiosperm taxa	Albian	Ceno- manian	Turon- ian	Conia- cian	Santo- nian	Campa- ninan	Maast- richtian	Type of fossils	
Chloranthaceae	—————							⊙	
Lauraceae	- - - -	- - - -	- - - -	- - - -	- - - -	—————	—————	☉ ☉	
Liliaceae		—————							⊙
Cunoniaceae		- - - -	- - - -	—————					⊙ ☉
Atherosper- mataceae				—		—————		☉	
Illiciaceae				—			—	☉	
Winteraceae					—			☉	
Myrtaceae						—————	—————	⊙ ☉	
Monimiaceae s.l.						—————	—————	☉	
Nothofagaceae						—————	—————	⊙ ☉	
Proteaceae						—————	—————	⊙ ☉	
Gunneraceae						—————	—————	⊙	
Aquifoliaceae							—————	⊙ ☉	
Loranthaceae							—————	⊙	
Bombacaceae							—	⊙	
Olacaceae							—	⊙	
Sapindaceae							—	⊙ ☉	
?Sterculiaceae				- - - -	- - - -	- - - -	- - - -	☉	
?Araliaceae							—	☉	
?Palmae							- - - -	⊙	
?Pedaliaceae							- - - -	⊙	
?Dilleniaceae							—	☉	

symbols: ⊙ = pyl ☉ = listy ☉ = dřevo

————— analyzované ředeli

Tab. 1: Fossilní záznam Antarktity z období křidy (Eklund 2003)

5.2. Současná flóra Latinské Ameriky

Diverzita současné flóry Latinské Ameriky je představována přibližně 292 čeleděmi s 90 000 druhy (Maas & Westra 1993, podle Prance 1994). Gentry (1982) ve své práci vytypoval 114 čeledí gondwanského původu. Nejdůležitější z nich jsou uvedeny v následující tabulce (Tab. 2). Barevně označené jsou čeledi podrobně analyzované v další části této práce. Cílem je zjistit, zda latinskoamerické taxony uvnitř těchto čeledí mají vikariantní spojení se sesterskými taxony na jiných kontinentech bývalé Gondwany. Potvrdí se Gentryho představa o gondwanském původu latinskoamerických zástupců pantropicky rozšířených čeledí ve světle molekulárních dat?

centrum rozšíření	čeleď	centrum rozšíření	čeleď	centrum rozšíření	čeleď
AMAZONIE	Anacardiaceae	ANDY	Acanthaceae	RŮZNÉ	Cactaceae
	Annonaceae		Araceae		Cannellaceae
	Apocynaceae		Begoniaceae		Cucurbitaceae
	Bignoniaceae		Bromeliaceae		Dipterocarpaceae
	Burseraceae		Campanulaceae		Chenopodiaceae
	Combretaceae		Coriariaceae		Malvaceae
	Elaeocarpaceae		Cunoniaceae		Podostemaceae
	Euphorbiaceae		Ericaceae		Potamogetonaceae
	Hernandiaceae		Haloragidaceae		Rapateaceae
	Lauraceae		Melastomataceae		Rutaceae
	Leguminosae		Monimiaceae		Verbenaceae
	Malpighiaceae		Myrtaceae		
	Meliaceae		Oxalidaceae		
	Menispermaceae		Passifloraceae		
	Moraceae		Piperaceae		
	Myristicaceae		Rubiaceae		
	Rhizophoraceae		Podocarpaceae		
	Sapindaceae		Proteaceae		
	Sapotaceae		Santalaceae		
	Sterculiaceae		Winteraceae		
	Vochysiaceae		Zingiberaceae		

Tab. 2: Významné čeledi Latinské Ameriky potenciálně gondwanského původu (upraveno podle Gentry 1982).

Barevně označeny čeledi analyzované v této práci.

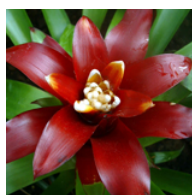
Studování zástupci recentní flóry jsou řazeni podle následujícího fylogenetického stromu (Obr.7). Ten představuje jednu z možných hypotéz štěpení a datování hlavních evolučních linií krytosemenných rostlin (Soltis et al.1999, Wikström et al. 2001). Konkrétně se bude hovořit o zástupcích jednoděložných rostlin a řádů Magnoliales, Laurales, Winterales, Proteales, Gunnerales, Myrtales, Malvales, Sapindales, Malpighiales, Oxalidales, Rosales a Cucurbitales, u kterých byla dostupná relevantní molekulární data.

Jednoděložné rostliny

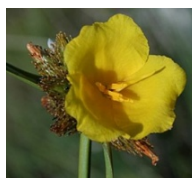
Jednoděložné jsou celosvětově rozšířené a jsou důležitou, někdy dokonce dominantní součástí mnoha rostlinných společenstev. Evoluce a historická biogeografie jednoděložných souvisí převážně se spojením Jižní Ameriky a Australasie prostřednictvím Antarktidy ve svrchním eocénu. Pro jednoděložné jako celek a pro fylogeneticky bazální skupinu **Alismatales** není možné určit původní areál rozšíření díky dnešnímu široce rozšířenému výskytu řady čeledí řádu Alismatales a jejich častou vazbou na azonální typ vegetace. Hlavní linie jednoděložných představují podle výsledků Bremer & Jansen (2006) skupinu původní z Jižní Gondwany, vyskytující se nejprve v Australasii a/nebo v Jižní Americe a převážně také na Antarktidě. Alternativně byly hlavní linie jednoděložných celosvětově rozšířené a pouze linie „Commelinidae“ a její blízké skupiny Asparagales a Liliales byly původně rozšířeny na Jižní Gondwaně.

Dioscoreales a **Pandanales** jsou převážně tropické skupiny. Holarktickým zástupcem řádu Dioscoreales je však čeleď **Nartheciaceae**. Pro tyto dva řády se stává těžké blíže vymezit původní distribuci, stejně jako pro jednoděložné obecně. **Liliales** i **Asparagales** mají australasijský původ. Commelinidy jsou pravděpodobně původně skupina z Jižní Gondwany. **Commelinales** mají ale původní areál rozšíření v Australasii. Řád **Zingiberales** je mnohem mladší než oddělení Afriky od Jižní Ameriky, takže přítomnost jeho zástupců v Africe musí být interpretována jako výsledek disperze z dřívějšího jihogondwanského rozšíření, který je předpokládán pro společného předka Commelinales a Zingiberales. **Poales** indikují původní rozšíření v Jižní Americe nebo Australasii, nebo obojí. Bremer (2002) v mnohem detailnější analýze Poales došel k závěru, že řád je původní v Jižní Americe.

Ačkoliv řád Poales vznikl v Jižní Americe, dnes je kosmopolitně rozšířen. Na jeho šíření se podílela nejen migrace přes kontinenty, ale i disperze na dlouhou vzdálenost, jak je tomu např. u čeledí Bromeliaceae a Rapateaceae.



Čeleď **Bromeliaceae** pravděpodobně vznikla na Guyánském štítě na severu Jižní Ameriky před 84 miliony lety. Disjunkce mezi americkými taxony a jediným africkým druhem *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms & Mildbraed je způsobena disperzí na dlouhou vzdálenost asi před 12 miliony lety přes Atlantský oceán (Givnish, 2004).



Stejně jako čeleď Bromeliaceae, tak i čeleď **Rapateaceae** vznikla přibližně před 65 miliony lety na Guyánském štítě v Jižní Americe. Disjunkce mezi Jižní Amerikou a Afrikou, kde se vyskytuje jen druh *Maschalocephalus dinklagei* Gilg & Schumann, je opět způsobena disperzí na dlouhou vzdálenost přibližně před 6 miliony lety (Givnish et al. 2000).

Magnoliales: Annonaceae 123/2100



Čeď Annonaceae patří do řádu Magnoliales, jehož stáří sahá pravděpodobně do spodní křídly (viz str. 9). Samotná čeď Annonaceae má pantropické rozšíření (Mabberley 2008). Tato čeď má komplikovanou evoluční a biogeografickou historii, na níž se podílela celá řada procesů. To je příčinou existence řady názorů na evoluci této čeďe.

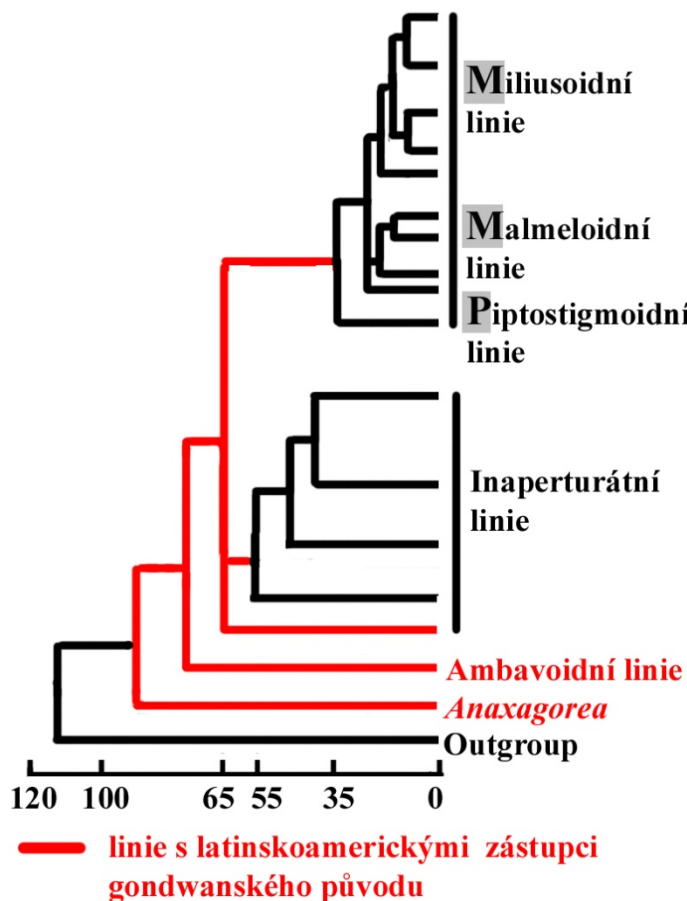
Rod *Anaxagorea* (Jižní a Centrální Amerika a jihovýchodní Asie) je sesterský ke zbývajícím liniím celé čeďe, včetně ambavoidní vývojové větve, sestávající se z malých rodů endemických v Jižní Americe, Africe, Madagaskaru a v Asii. Pro porozumění biogeografie celé čeďe záleží do značné míry na určení původního areálu vzniku rodu *Anaxagorea*. V případě že původní areál vzniku bude potvrzen jako jihoamerický, původní areál Annonaceae bude interpretován jako pocházející z Jižní Ameriky a/nebo Afriky. Původní areál pro PMM vývojovou linii (Obr. 8) a inaperturátní vývojovou linii, bude v tom případě vyložen jako výhradně africký. Toto schéma by jasně vymezilo původní areál celé čeďe na Gondwanu. S větší pravděpodobností než laurasijsko - gondwanské štěpení, by *Anaxagorea* mohla být výsledkem africko- jihoamerického štěpení, způsobené otevřením Atlantiku v Aptianu- Albianu (svrchní křída), nebo disperzí přes ještě úzký oceán (Doyle et al. 2004).

V navazující studii Scharaschkin a Doyle (2005) na základě historické rekonstrukce potvrzují, že původním areálem výskytu rodu *Anaxagorea* byla Jižní Amerika. To by vyvracelo laurasijský původ a potvrdilo gondwanský původ pro rod *Anaxagorea* a pro čeď jako celek (Doyle et al. 2004). Odhadované stáří pro rod *Anaxagorea* je ale 44 milionů let (střední eocén), pro celou vývojovou větev Asie + Jižní Amerika + Centrální Amerika je to 30 milionů let. Je tedy zřejmé, že stáří celé čeďe je mnohem mladší, což v tom případě odporuje gondwanskému původu. Proto je překvapující jejich interpretace vzniku rozšíření *Anaxagorey* a celé čeďe díky rozpadu Gondwany.

Richardson et al.(2004) pro změnu navrhuje celou řadu hypotéz, jak dnešní rozšíření čeďe Annonaceae mohlo vzniknout. Štěpení rodu *Anaxagorea* od zbytku Annonaceae je v jeho studii datované na 64,9 - 76,8 milionů let, štěpení mezi ambavoidní linií a inaperturátní či PMM linií na 59,8 - 70,6 milionů let a štěpení mezi inaperturátní a PMM linií na 56,6 - 66,7 milionů let. Inaperturátní linie má delší evoluční historii a divergence mezi rody (např. *Cymbopetalum*, *Artabotrys*, *Annona*, *Uvaria*) nastala mnohem dříve než u PMM linie, u které divergence mezi rody (např. *Piptostigma*, *Malmea*, *Polyathia*, *Miliusa*) nastala před 33 miliony lety (Couvreur et al. 2011). První tři výše zmíněné divergence jsou slučitelné s disperzí na kratší vzdálenost přes dosud úzký Atlantický oceán, nebo výsledek rozpadu pevninských mostů Rio Grande - Walvis a Sierra Leone (viz str. 5). To by tedy mohlo značit gondwanský původ pro tyto bazální divergence (Obr. 8). Naopak u většiny linií uvnitř Annonaceae obdrželi mladé odhady stáří divergencí mezi sesterskými taxony, které jsou rozšířené na dřívější Gondwaně nebo v jihovýchodní Asii. To žádá jiné vysvětlení, než striktně gondwanský původ pro celou čeď. V pozdní křídě mezi Gondwanou a Laurasií mohlo docházet k disperzi přes úzký oceán Tethys. Možnou roli

v transportu taxonů mohl také sehrát posun Indické desky, který se oddělil od Madagaskaru a posouval se směrem k Asii. Annonaceae se mohly následně rozšířit do Laurasie do tzv. boreotropické oblasti, která byla na konci terciéru ovlivněna klimatickým ochlazením, což vedlo k disjunktnímu rozšíření taxonů mezi Afrikou, Asií a Novým světem. Další možností, jak se mohly taxony šířit, je disperze na dlouhou vzdálenost mezi Jižní Amerikou, jihovýchodní Asií a Afrikou.

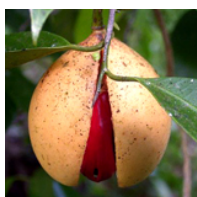
Couvreur et al. (2011) použil jiné postupy a molekulární data kalibroval nově objevenou fosílií *Endressinia* (viz str. 9), jejíž odhadované stáří je 115 milionů let, čímž se stáří celé čeledě posunulo na 110 až 102 milionů let. Odhady minimálních stáří pro tři hlavní vývojové linie jsou 69 milionů let pro ambavoidní linii,



66 milionů let pro inaperturátní vývojovou linii a 33 milionů let pro PMM linii (Obr. 8). Stáří ambavoidní linie, inaperturátní linie a zároveň i rodu *Anaxagorea*, jelikož je bazální, je starší než 65 milionů let, což by mohlo znamenat přerušení kontinuálního areálu rozšíření díky rozpadu pevninských mostů v Atlantském oceánu a v tom případě zase možný gondwanský původ těchto divergencí. Inaperturátní linie následně diverzifikovala nejvíce ve spodním eocénu a migrací z Afriky se dostala přes boreotropický pás do hlavních tropických oblastí, zatímco PMM linie začala diverzifikovat až během spodního oligocénu a středního miocénu. Hlavní migrační cesta PMM linie vedla také přes boreotropickou oblast, ale migrační události byly omezené, což vedlo k velkému rozrůznění mezi geografickými oblastmi.

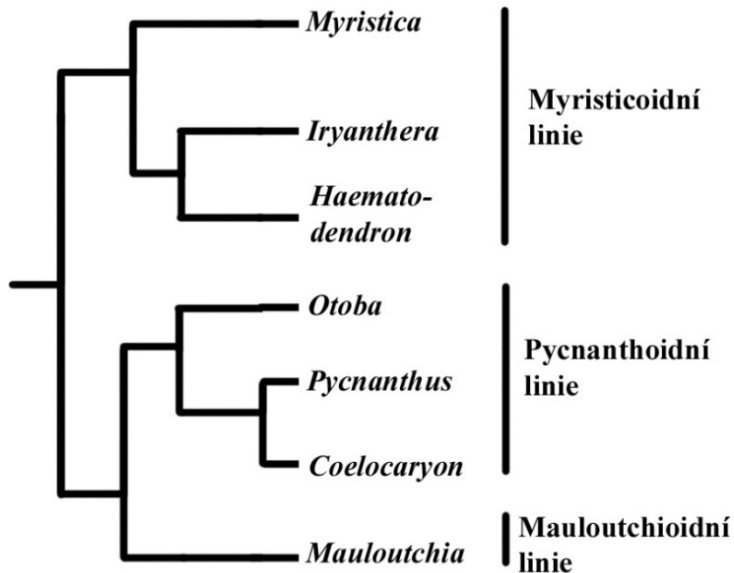
Obr. 8: Kladogram čeledi Annonaceae (upraveno podle Doyle et al. 2004 a Couvreur et al. 2011)

Magnoliales: Myristicaceae 19/520



Čeleď má pantropické rozšíření (Mabberley 2008). Doyle et al. (2004) odhadnul vznik č. Myristicaceae na spodní miocén, ale sám je k tomuto výsledku skeptický. Bazální štěpení mezi africkou a jihoamerickou vývojovou linií neumožňuje jednoznačně určit ancestrální

areál čeledi. Molekulární studie však odhalily několik příkladů LDD. Umístění amerického rodu *Otoba* v jinak africké pycnanthoidní vývojové větvi a afrického rodu *Haematodendron* v primárně americké myristicoidní vývojové větvi (Obr. 9) je přisuzováno disperzi přes jižní Atlantik (Doyle et al. 2004).



Obr. 9: Kladogram čeledě Myristicaceae (upraveno podle Doyle et al. 2004)



Obr. 10: Kladogram čeledě Atherospermataceae (upraveno podle Renner 2000)

Laurales: Atherospermataceae 7/25 (dříve součást Monimiaceae)



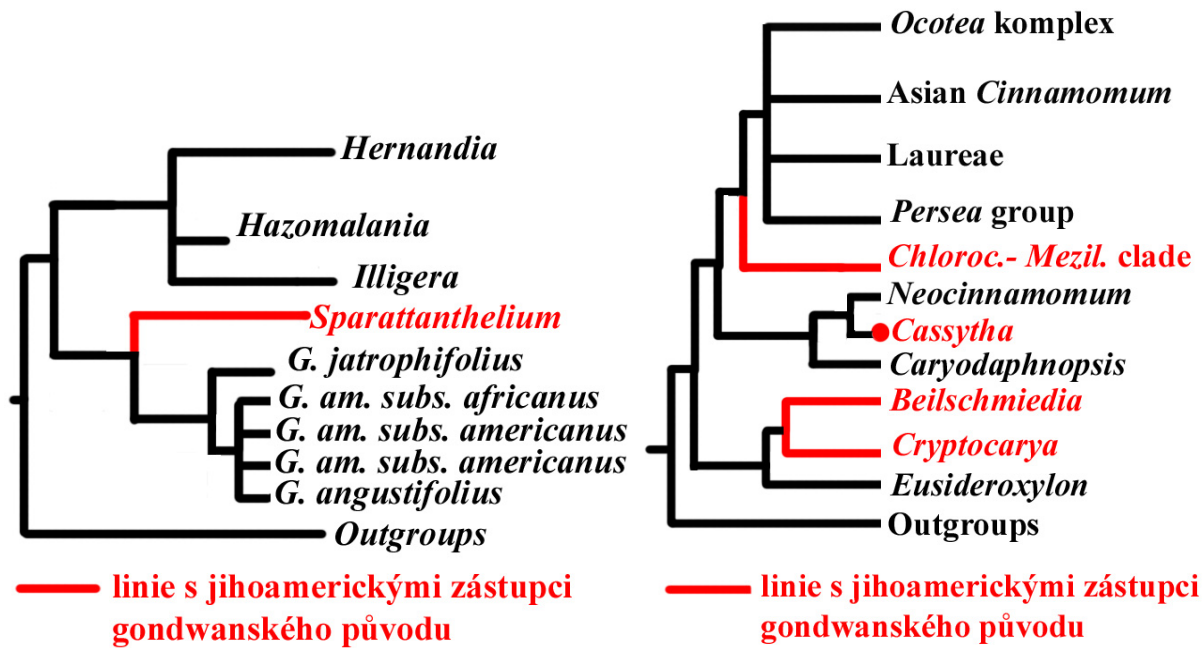
Čeď je rozšířená na Nové Guineji, Austrálii, Nové Kaledonii, Novém Zélandě a v Chile (Mabberley 2008). Podle Renner et al. (2000) se počáteční diverzifikace čeledě Atherospermataceae odehrála pravděpodobně na Západní Gondwaně před 100 - 140 miliony lety. Záhy kolonizovala Antarktidu (viz Tab. 1) a migrací se dostala do Australasie. Separací Afriky od zbytku kontinentů bývalé Gondwany, které zůstaly spojené přes Antarktidu až do svrchního eocénu/oligocénu, vzniká více či méně souvislý areál výskytu čeledi Atherospermataceae na Jižní Gondwaně. *Laureliopsis philippiana* (Looser) Schodde a *Laurelia sempervirens* (Ruiz&Pav.) Tul. přítomné v Jižní Americe jsou druhy, které vznikly pravděpodobně rozpadem tohoto kontinuálního rozšíření (Obr. 10).

Laurales: Hernandiaceae 4/60



Čeď Hernandiaceae má pantropické rozšíření (Mabberley 2008). Stáří společného předka podčeledi Gyrocarpoideae, do kterého patří rody *Gyrocarpus* (Latinská Amerika, Afrika, Madagaskar a Pacifik) a *Sparattanthelium* (Jižní Amerika), se odhaduje přibližně na 72 (43 - 102) milionů let. Disjunkce mezi rody *Gyrocarpus* a *Sparattanthelium* je interpretována jako důsledek rozpadu Západní Gondwany (Obr. 11). Z tohoto pohledu je překvapující výskyt druhů *Gyrocarpus*

americanus subs. *americanus* Jacq. a *G. jatrophifolius* Domin v Latinské Americe. Divergence jihoamerického druhu *G. jatrophifolius* od afrických druhů, jejíž stáří se odhaduje na 32 milionů let, podporuje hypotézu disperze tohoto druhu přes Atlantský oceán. Rovněž výskyt *Gyrocarpus americanus* subs. *americanus* v Asii a Latinské Americe je výsledkem disperze z Asie přes Pacifik (Michalak et al. 2010).



Obr. 11: Kladogram čeledě Hernandiaceae (upraveno podle Michalak et al. 2010)

Obr. 12: Kladogram čeledě Lauraceae (upraveno podle Chanderbali et al. 2001)

Laurales: Lauraceae 52/ 2550



Rozšíření této čeledě sahá od tropů po subtropy a/nebo teplý mírný pás. Centrum rozšíření je v Jižní Americe a východní Asii (Mabberley 2008). Čeleď Lauraceae je jednou z dalších velmi diverzifikovaných čeledí. Evoluce tribu Cryptocaryeae, rodu *Cassytha* a jihoamerické vývojové linie *Chlorocardium - Mezilaurus* indikuje gondwanskou historii (Obr. 12).

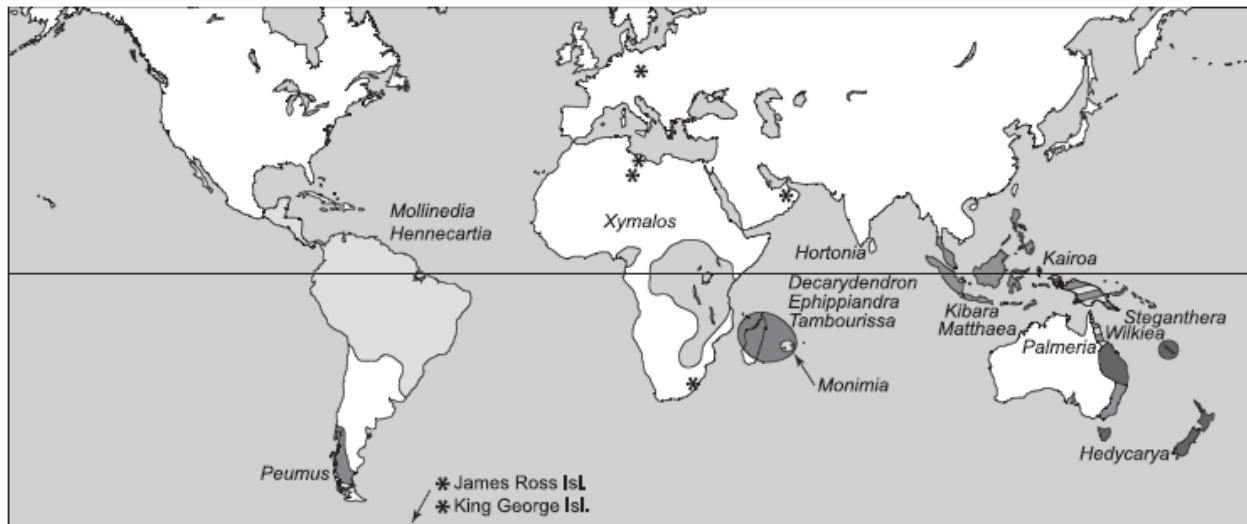
Vývojová větev *Chlorocardium - Mezilaurus* zaujímá v čeledi Lauraceae izolovanou bazální pozici. Tyto její vlastnosti dokazují ranou izolaci *Chlorocardium - Mezilaurus* linie v Jižní Americe, vyvolanou pravděpodobně rozpadem Západní Gondwany. Pantropické rody patřící ke Cryptocaryeae - *Beilschmiedia* a *Cryptocarya* divergovaly od svého nejbližšího společného předka před přibližně 90 ± 20 miliony lety. Tento odhad stáří divergence je slučitelný s historickým rozpadem Gondwany. Pantropická distribuce rodu *Cassytha*, která se vyskytuje i v Jižní Americe, ale nejvyšší druhové diverzity dosahuje ve starém světě, upřednostňuje převážně historii spjatou s rozpadem Východní Gondwany. Laurasijská historie původu jihoamerických zástupců nemůže

být však vyloučena. Rod *Caryodaphnopsis* je disjunktní mezi Jižní Amerikou, kde se nachází např. druh *Caryodaphnopsis tomentosa* van der Werff a mezi Asií, kde ve Vietnamu roste např. *Caryodaphnopsis bilocellata* van der Werff. Tato disjunkce je pravděpodobně způsobena přerušením boreotropického rozšíření v důsledku ochlazování v pozdním eocénu. Také štěpení mezi *Persea* group, *Cinnamomum* group, *Laureae* a *Ocotea* komplexu je příliš mladé na to, aby bylo výsledkem rozpadu Gondwany (Chanderbali et al. 2001).

Laurales: Monimiaceae 24/200



Čeleď Monimiaceae má široké rozšíření s vysoce disjunktním areálem (Obr. 13) a fosilním záznamem jdoucím hluboko do minulosti (viz Tab. 1). Jediné štěpení, které přesahuje stářím rozpad Gondwany, je mezi chilským rodem *Peumus* a australskou vývojovou větví rodu *Palmeria*. Stáří tohoto štěpení je na základě molekulárních hodin odhadnuto na 57 milionů let, kdy Jižní Amerika byla spojená s Austrálií přes Antarktidu sloužící v té době jako migrační cesta. Předek neotropické vývojové linie *Hennecartia* - *Mollinedia* se dostal do Jižní Ameriky disperzí na dlouhou vzdálenost z Australasie (Renner et al. 2010).



Obr. 13: Geografické rozšíření zástupců čeledě Monimiaceae (Renner et al. 2010)

Winterales: Winteraceae 4(5)/65



Čeleď je rozšířena v horách Jižní Ameriky, na Madagaskaru, Austrálii, Nové Guineji a ostrovech JZ Pacifiku (Mabberley 2008). Předpoklad geografického rozšíření čeledi Winteraceae během křídy na Gondwaně se shoduje s nálezy fosilního pylu *Walkeripollis* v Izraeli a Gabonu a fosilního dřeva na Antarktidě (Doyle 2000, Poole & Francis 2000). Gondwanský původ odráží pravděpodobně jihoamerický rod *Drimys*, jelikož štěpení od své sesterské skupiny (rod *Zygogynum* s.l. z Nové Kaledonie a novozélandský rod *Pseudowintera*) je staré přibližně 69 - 84 milionů

let, což předchází oddělení Jižní Ameriky od Austrálie (Obr. 14). Speciace samotného rodu *Drimys* se avšak zdá mnohem mladší (posledních 13 - 16 milionů let) a byla pravděpodobně stimulována výzdvihem And (Marquínez et al. 2009).

Proteales: Proteaceae 75/1775



Čeď je rozšířena v tropech a subtropích, obzvláště na jižní polokouli (Mabberley 2008). Stáří čeďe Proteaceae je odhadnuto na $118 \pm 8,2$ milion let (Barker et al. 2007). To vede k závěru, že současné disjunktní rozšíření subtrib. Embothriinae (např. *Alloxylon* - Austrálie, Nová Guinea, *Telopea* - Austrálie/ Tasmánie, *Embothrium* - Jižní Amerika) reflektuje historii rozpadu Jižní Gondwany. K podobným závěrům vede i datování štěpení mezi rody *Panopsis* (Jižní Amerika) a *Macadamia* (Austrálie, Sulawesi) a rozšíření rodu *Lomatia* (Austrálie, Tasmánie, Jižní Amerika). Dalším možným gondwanským prvkem je i rod *Gevuina* (Jižní Amerika), který divergoval asi před 50 miliony lety od společného předka s rodem *Cardwellia* (Austrálie).



Obr. 14: Kladogram čeledě Winteraceae (upraveno podle Marquínez et al. 2000)



Obr. 15: Kladogram čeledě Gunneraceae (upraveno podle Wanntorp et al. 2002)

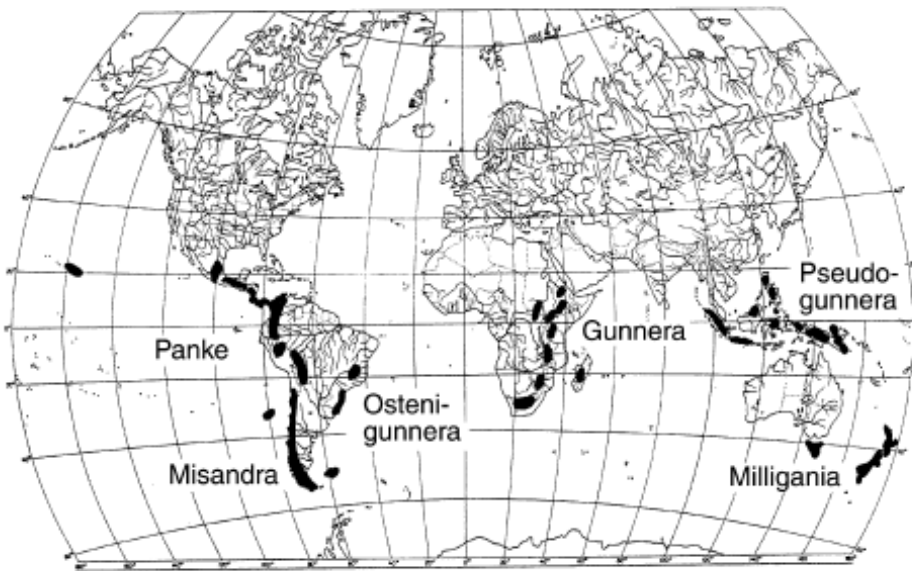
Gunnerales: Gunneraceae 1/40 (dříve součást Haloragidaceae)



Čeď Gunneraceae s jediným rodem *Gunnera* je rozšířena převážně na jižní polokouli a člení se do šesti podrodů (Obr. 15 a 16). Nejčasnější větvení v této čeďi mezi subgen. *Ostenigunnera* (*Gunnera herteri* Osten - Jižní Amerika) a subgen. *Gunnera* (*Gunnera perpensa* L. - Afrika) je způsobeno pravděpodobně rozpadem Západní Gondwany na

Afriku a Jižní Ameriku asi před 100 miliony lety. Následující štěpení souvisí s rozpadem Jižní Gondwany, což

vedlo ke vzniku dvou linií díky australasijskému předchůdci subgen. *Milligania* a subgen. *Pseudogunnera* a americkému předchůdci subgen. *Panke* a subgen. *Misandra*. Druh *Gunnera herteri* zůstává izolována od zbytku čeledě na území dnešní Uruguaye a jižní Brazílie. Americká linie se ještě před rozpadem Jižní Gondwany dále vyvíjí díky disperzi předchůdce podrodu *Panke* do Severní Ameriky, kde zanechává fosilní záznam křídového stáří. Ze Severní Ameriky se dále šíří ještě na Hawaj. Díky nepříznivým podmínkám se však ve třetihorách stahuje zpět na jih, kde se už díky izolaci stačil vytvořit nový podrod *Misandra*. Gondwanský původ neotropických druhů této čeledě proto odráží jen *Gunnera herteri* (*Ostenigunnera*) a podrod *Misandra* (Wanntorp & Wanntorp 2003, Wanntorp et al. 2002).



Obr. 16: Geografické rozšíření podrodů rodu *Gunnera* (Wanntorp & Wanntorp 2003)

Myrtales: Melastomataceae 179/5150



Velmi diverzifikovaná čeleď Melastomataceae je rozšířena v tropech, subtropích a/nebo teplých oblastech mírného pásu, zejména v Jižní Americe (Mabberley 2008). Podle Renner et al. (2001) začala čeleď Melastomataceae diverzifikovat na přelomu paleocénu a eocénu v tropickém lese severně od moře Tethys. Jejich nejstarší fosilní záznam je eocénního stáří a pochází ze Severní Ameriky. Během oligocénu se Melastomataceae rozšířily i do Eurasie a do Jižní Ameriky.

Morley a Dick (2003) kritizují předchozí práci Renner et al. (2001) kvůli jejímu úsudku o stáří některých linií odvozených z fosilního záznamu. Autoři tvrdí, že tercierní fosilní záznam je v Severní Americe, Evropě a severní Asii nadhodnocený, jelikož zde má studium fosilních listů a plodů dlouhou tradici v porovnání s ostatními oblastmi, odkud je málo dat. Jejich vlastní předpoklad vzniku rozšíření čeledě Melastomataceae a sesterských taxonů upřednostňuje proto spíše roli rozpadu Gondwany, nežli migraci v oligocénu. Podle

Morleyho a Dicka (2003) můžeme u bazálních Melastomataceae a sesterských taxonů Alzateaceae (Jižní Amerika), Crypteroniaceae (JV Asie), Penaeaceae (Afrika), Oliniaceae (Afrika) a Rhynchocalycaceae (Afrika) uvažovat o dvou scénářích vývoje areálu. V pozdní křídě vznikly buď v Jižní Americe, nebo v Africe, odkud se potom rozšířily dále buď přes pevninské mosty, Laurasii, či disperzí přes oceán. Nejpravděpodobnější je ale vznik v Africe, odkud se dostaly posunem Indické desky do jihovýchodní Asie před 45 miliony lety a daly vznik čeledi Crypteroniaceae. Disperzí přes úzký oceán či migrací přes pevninské mosty se předchůdce Alzateaceae mohl dostat zase do Jižní Ameriky přibližně před 65 miliony lety, což by mohlo značit gondwanský původ pro tuto neotropickou čeleď. Čeleď Memecylaceae (dnes Melastomataceae subfam. Olisbeoideae) vznikla pravděpodobně na Západní Gondwaně, kde byla rozšířena v pozdní křídě asi před 74 miliony lety. Odtud se následně posunem na Indickém platu rozšířila do Asie. Většina bazálních skupin Melastomataceae má jihoamerický původ s následným větvením souvisejícím s diferenciací v Africe, Madagaskaru a jihovýchodní Asii, na kterou se její zástupci dostali díky posunu Indické desky.

Renner (2004a) pro změnu testuje jen hypotézu příchodu zástupců čeledě Melastomataceae (triby Dissochaeteae, Melastomaeae a Sonerileae) do jihovýchodní Asie díky rozpadu Východní Gondwany a následnému posunu Indické desky severním směrem (Morley & Dick 2003).

Její výsledky vyvracejí, že by rozpad Východní Gondwany hrál roli v šíření zástupců čeledi Melastomataceae do Asie a potvrzují, že současné rozšíření je způsobeno převážně disperzí. Tribus Sonerileae se v Miocénu disperzí přes oceán dostal z Asie do Afriky a na Madagaskar, stejný scénář se navrhuje i pro rod *Medinilla* (tribus Dissochaeteae). Také rody *Osbeckia* a *Melastoma* (tribus Melastomeae), dosáhly současného rozšíření v Asii a Africe několika disperzními událostmi, ovšem v opačném směru (Renner 2004).

Shrneme-li dosavadní poznatky, můžeme říci, že historie této čeledě je velice spletitá. Podle Renner (2001) gondwanský scénář vzniku neotropických taxonů nepřipadá v úvahu díky nedávnému vzniku celé čeledě. Podle Morleyho a Dicka (2003) se bazální skupiny čeledi Melastomataceae vyvinuly v křídě v Jižní Americe, odkud se rozšířily dále, což může podporovat hypotézu vzniku některých neotropických taxonů pod vlivem rozpadu Gondwany. Další možné linie, které by mohly mít neotropické zástupce gondwanského původu (Obr. 17), je čeleď Alzateaceae a původní čeleď Memecylaceae (dnes Olisbeoideae, rody *Memecylon* a *Mouriri*), která má dnes pantropické rozšíření.

Myrtales: Myrtaceae 131/5500



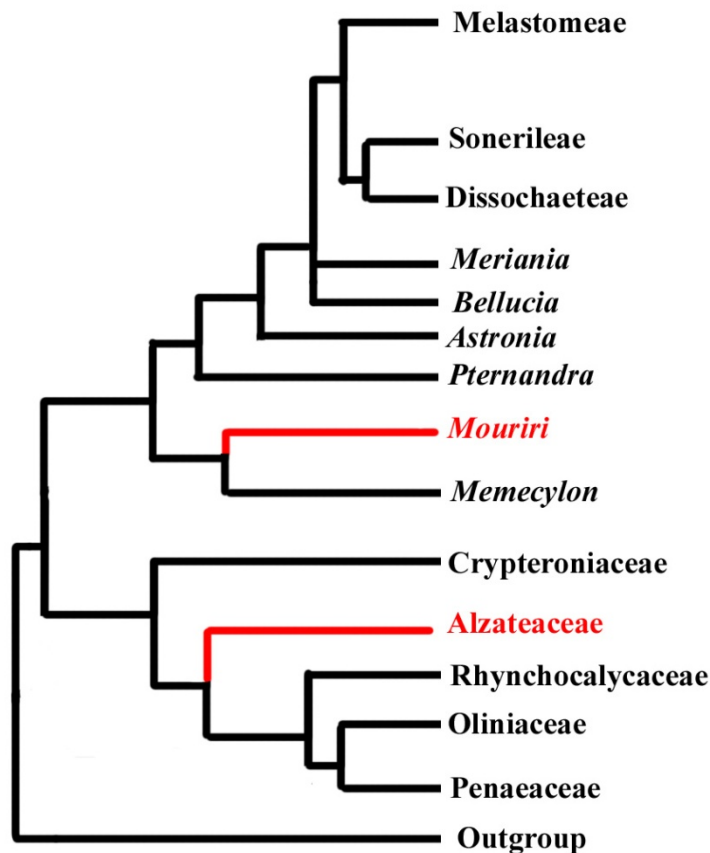
Rozšíření je pantropické, zasahující do subtropického a mírného pásu (Mabberley 2008). Čeleď Myrtaceae se člení do několika vývojových linií, avšak pouze myrtoïdní vývojová větev má disjunktní areál rozšíření na více kontinentech. Její zástupci jsou rozšířeni v Austrálii, Africe, Jižní Americe a Mediteránu. Nejbližší společný předek myrtoïdní

skupiny existoval nejméně před 56 miliony lety, což je období, kdy kontinenty Jižní Gondwany byly stále v kontaktu a panovalo na nich příznivé klima. Proto disjunktní rozšíření mezi Jižní Amerikou a Australasií může odrážet pravěký rozpad Jižní Gondwany s pozdějšími disperzními událostmi mezi těmito dvěma kontinenty, Afrikou a Mediteránem. Jediným rodem, který se vyskytuje v Jižní Americe a zároveň v Australasii a Africe je rod *Eugenia*, jehož disjunktní areál v Africe je však způsoben disperzí na dlouhou vzdálenost (Sytsma et al. 2004).

Myrtales: Vochysiaceae 8/220

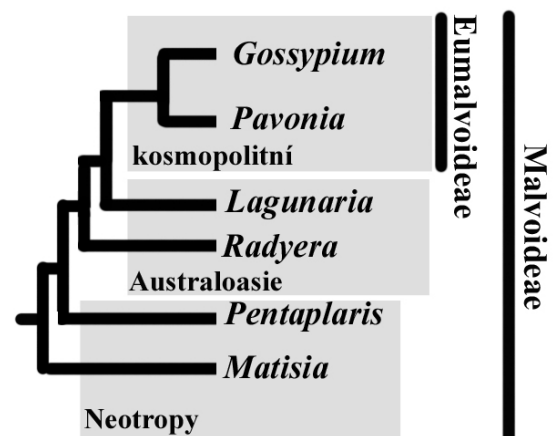


Čeleď je rozšířená v neotropích a dva rody (*Erismadelphus* a *Korupodendron*) žijí v západní Africe. Testována byla divergence mezi jihoamerickým rodem *Erisma* a africkým rodem *Erismadelphus*. Její stáří je datováno na 28 milionů let, což značí disperzi přes Atlantický oceán z Jižní Ameriky do Afriky (Sytsma et al. 2004).



— Linie s jihoamerickými zástupci gondwanského původu

Obr. 17: Kladogram čeledi Melastomataceae a sesterských čeledí (upraveno podle Renner 2004)



Obr. 18: Kladogram subf. Malvoideae (upraveno podle Carvalho et al. 2011)

Malvales: Malvaceae 113/5000



Čeď Malvaceae je další diverzifikovanou čeledí, jejíž pojetí se po detailní molekulární analýze proměnilo. V zájmu vymezení monofyletických skupin zahrnuje dnes vedle čeledi Malvaceae s.s. také čeledi Bombacaceae, Sterculiaceae a Tiliaceae. Čeď Malvaceae má kosmopolitní rozšíření s centrem druhové diverzity v tropech (Mabberley 2008). Carvalho et al. (2011) komentuje vznik čeledě Malvaceae (dnes subf. Malvoideae) a jako stěžejní pro porozumění biogeografie celé čeledě vidí určení původního areálu vzniku kosmopolitně rozšířené vývojové linie „Eumalvoideae“ (Obr. 18). Jako nejpravděpodobnější scénář se jeví vznik linie „Eumalvoideae“ v Jižní Americe, odkud se do Australasie dostala buď disperzí přes Pacifik, nebo migrací přes Antarktidu. Díky tomuto scénáři se vznik subf. Malvoideae v pozdní křídě předpokládá jako severoamerický, odkud se následně rozšířil do Jižní Ameriky. Dick et al. (2007) se zase zajímá o rozšíření druhu *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn., která roste v Mexiku, Centrální Americe, na severu Jižní Ameriky a v západní Africe. Podle jeho výsledků je disjunkce mezi americkými a africkými jedinci způsobena disperzí na dlouhou vzdálenost přes Atlantik pomocí větrného nebo mořského proudění.

Malvales: Dipterocarpaceae 17/535

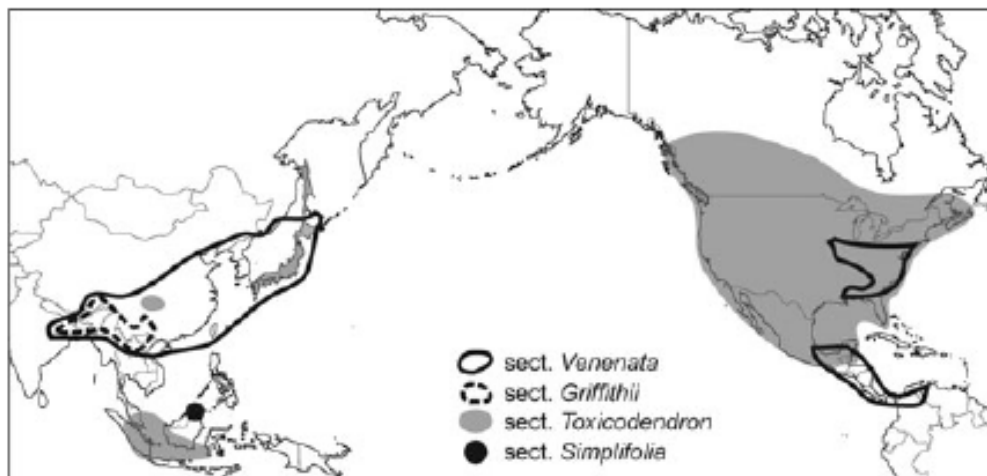


Čeď Dipterocarpaceae je pantropická s centrem druhové diverzity v Malajsii (Mabberley 2008). Dipterocarpaceae vznikly ve spodní křídě (před 121 až 117 miliony let) v západní části Gondwany, což podporuje hypotézu o gondwanském původu čeledě Dipterocarpaceae, která se díky posunu Indické desky dostala k asijské pevnině. Datování odštěpení subf. Pakaraimoideae (Jižní Amerika) a afrických vs. jihoamerických (*Pseudomonotes*) zástupců subf. Monotoideae podporuje existenci přímého pevninského propojení mezi Jižní Amerikou a Afrikou do pozdní křídě (Gunasekara 2004).

Sapindales: Anacardiaceae 69/850



Čeď je rozšířena v tropech, subtropích a mírném pásu Severní Ameriky (Mabberley 2008). Historická biogeografie celé čeledě nebyla zatím komplexně zkoumána, existují však studie, které se zabývají vznikem disjunkcí některých sesterských taxonů. Podle Manchester et al. (2007) se disjunkce mezi jihoamerickým rodem *Anacardium* a africkým rodem *Fegimanra* vytvořila pravděpodobně díky migraci předchůdce rodu *Anacardium* přes Severoatlantický pevninský most do Severní Ameriky v raném nebo středním eocénu. Podobný scénář vzniku geografické disjunkce odráží i rod *Toxicodendron* (Obr. 19). Disjunkce mezi subgen. *Griffithii* rozšířeným v Číně, Indii a Nepálu a *Toxicodendron striatum* (subgen. *Venenata*) rozšířeným od Mexika po Peru a Brazílii, vznikla pravděpodobně díky migraci přes Severoatlantický pevninský most v raném miocénu, před 21 miliony lety (Nie et al. 2009).



Obr. 19: Geografické rozšíření podrodů rodu *Toxicodendron* (Nie et al. 2009)

Sapindales: Burseraceae 18/640

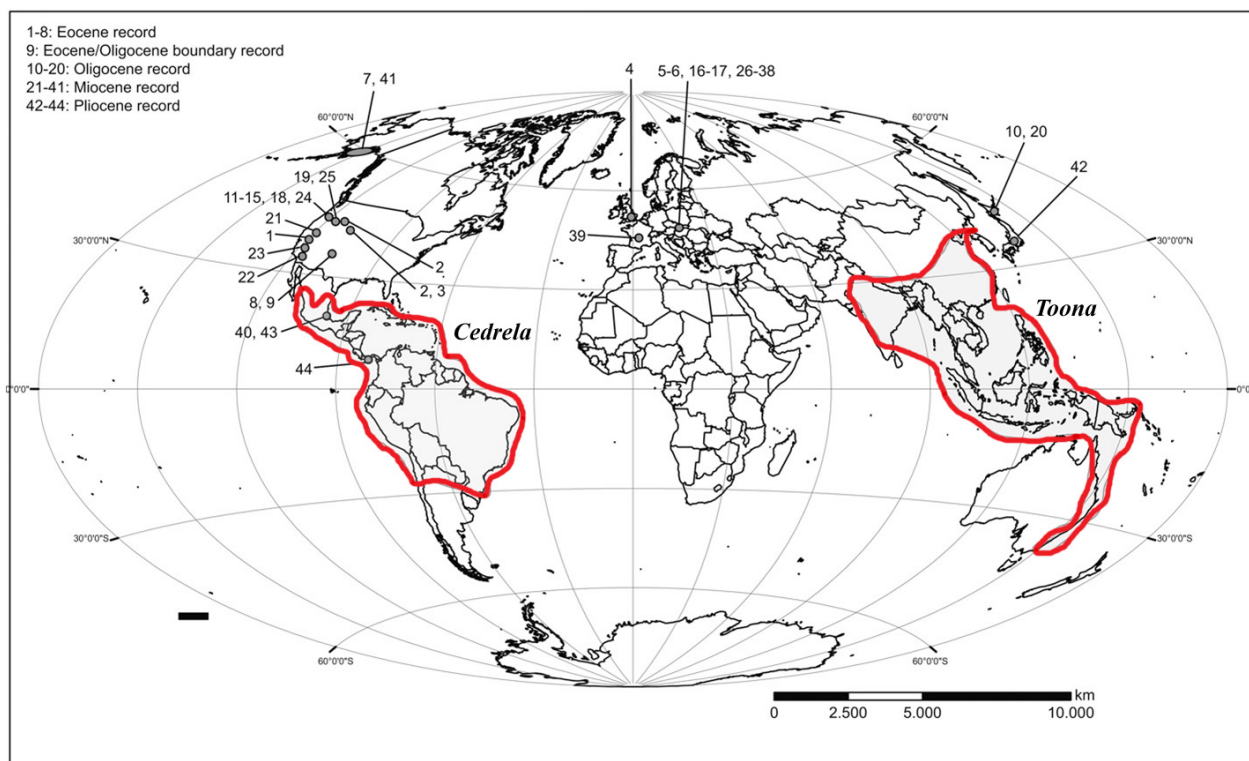


Přestože je čeleď dnes rozšířena v tropech, obzvláště v Latinské Americe a severovýchodní Africe (Mabberley 2008), vznikla pravděpodobně před 60 miliony lety v Severní Americe. Odtud se pak rozšířila do východní Laurasie a na kontinenty jižní polokoule (Weeks et al. 2004). To popírá možný gondwanský původ této čeledi.

Sapindales: Meliaceae 50/650



Zástupci čeledi Meliaceae jsou rozšířeni v tropech s přesahem do subtropů (Mabberley 2008). Meliaceae pravděpodobně vznikly v Africe po posledním známém spojení mezi Jižní Amerikou a Afrikou. K jejich rozšíření přispěla zřejmě migrace přes Laurasii a Severní Ameriku a migrace mezi Severní Amerikou a Jižní Amerikou hrála důležitou roli k vytvoření současné distribuce č. Meliaceae (Muellner et al. 2006). Migraci přes Laurasii potvrzuje i disjunkce mezi rody *Cedrela* a *Toona* (Obr. 20), jejichž nejbližší společný známý předek žil před 40 až 50 miliony lety. Předchůdce subfam. Cedrelae migroval z Afriky do Evropy, nebo v Evropě přímo vznikl a poté se rozdělil do dvou linií (Muellner et al. 2010). Jedna putovala západním směrem do Severní Ameriky a následně do Jižní Ameriky (*Cedrela*) a druhá do Asie (*Toona*).



Obr. 20: Geografické rozšíření rodů *Cedrela* a *Toona* (upraveno podle Muellner et al. 2010).

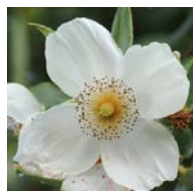
Malpighiales: Malpigiaceae 68/1200



Anderson 2010).

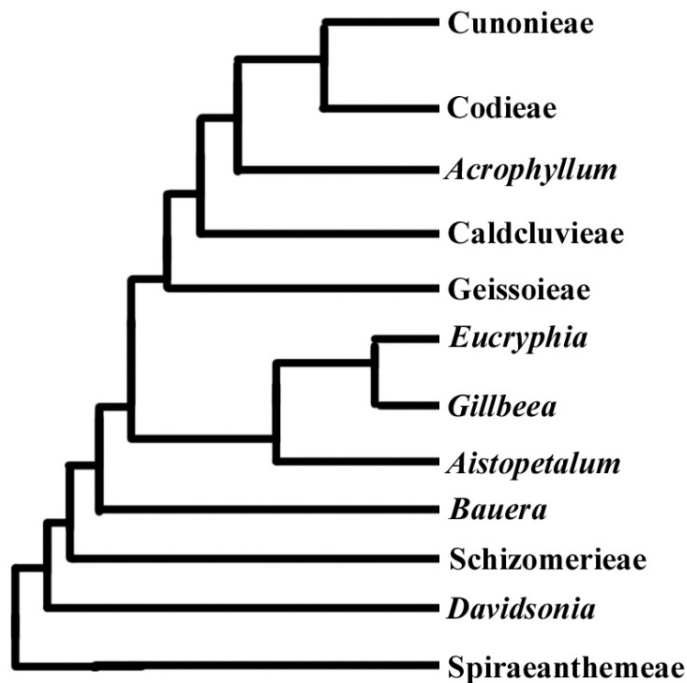
Čeď je rozšířena v tropech a subtropích a/nebo teplých oblastech mírného pásu, obzvláště v Jižní Americe (Mabberley 2008). Malpigiaceae vznikly v Jižní Americe v pozdní křídě asi před 65 miliony lety a devět amfi - atlantických disjunkcí vzniklo pravděpodobně díky disperzi či migraci v průběhu třetihor až po izolaci kontinentů bývalé Gondwany (Davis &

Oxalidales: Cunoniaceae 27/340

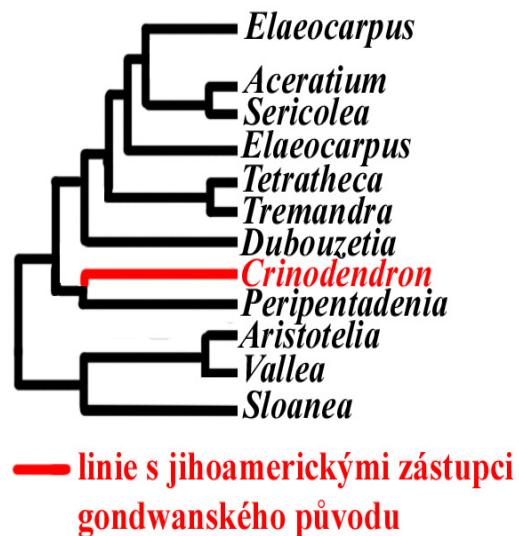


Čeď je rozšířena převážně na jižní polokouli, obzvláště v Austrálii, na Nové Guineji a Nové Kaledonii (Mabberley 2008). Druhy rodu *Eucryphia* a zástupci tribů Cunonieae, Caldcluvieae, Geissoieae a Schizomerieae (Obr. 21) mají disjunktní rozšíření na kontinentech jižní polokoule. Podle Bradford a Barnes (2001) představuje č. Cunoniaceae přeživší potomky dávné linie, která byla rozšířená na Gondwaně a následně diverzifikovala po rozpadu kontinentů. Že se čeď nevyvíjela izolovaně na Gondwaně, dokládají naopak fosílie křídového stáří nalezené v jižním Švédsku (Schönenberg et al. 2001). Ačkoliv je jasné, že čeď prodělala největší diverzifikaci na jižní polokouli, počáteční rozšíření nebylo omezené jen na Gondwanu. Bylo by potřeba dalších, zejména molekulárních

fylogenetických analýz k tomu, aby se jednoznačně potvrdil, či vyvrátil gondwanský původ taxonů žijících v Latinské Americe.



Obr. 21: Kladogram čeledě Cunoniaceae (upraveno podle Brandford & Barnes 2000)



Obr. 22: Kladogram čeledě Elaeocarpaceae (upraveno podle Crayn et al. 2006)

Oxalidales: Elaeocarpaceae 12/600



Rozšíření čeledi je pantropické (mimo Afriku) s přesahem do subtropů a teplých oblastí mírného pásu (Mabberley 2008). Stáří divergence mezi jihoamerickým rodem *Crinodendron* a australským rodem *Peripentadenia* je odhadováno na 73 - 91 milionů let, proto je nejpravděpodobnějším vysvětlením vzniku jejich dnešního geografického rozšíření vikariance v důsledku rozpadu Gondwany (Obr. 22). Minimální stáří divergence mezi druhy rodu *Aristotelia* (Austrálie, Nový Zéland, Chile a Argentina) se odhaduje na 24 - 27 milionů let, což podporuje disperzní scénář vzniku jejich dnešního rozšíření. Vysvětlení vzniku divergencí mezi rody *Sloanea*, *Vallea* a *Aristotelia* se podrobněji nestudovalo (Crayn et al. 2006). Významným příspěvkem k poznání historie rodu *Sloanea* (dnes pantropicky rozšířený) jsou fosilní nálezy plodů paleocenního stáří ze Severní Ameriky a Grónska (Manchester & Kvaček 2009). Z Evropy jsou známy fosilní nálezy listů a plodů z období oligocénu (Kvaček et al. 2001). Velmi pravděpodobná je migrace mezi Severní Amerikou a Evropou přes Severoatlantický pevninský most, čímž mohla vzniknout disjunkce mezi neotropickými a paleotropickými taxony. Stejně jako u č. Cunoniaceae jsou potřeba další fylogenetické analýzy, které by vyjasnily historickou biogeografii celé čeledi.

Rosales: Moraceae 38/1150



Čeleď je rozšířena od tropů po teplé oblasti mírného pásu (Mabberley 2008). Moraceae diverzifikovaly přibližně před 89 miliony lety, kdy Afrika a Indie byly separované od Gondwany. Africké linie jsou mnohem mladšího stáří (eocén nebo oligocén) a nejsou tím pádem výsledkem rozpadu Jižní Ameriky od Afriky (Západní Gondwany). V rozšíření této čeledě mohl však sehrát svou roli rozpad Jižní Gondwany s následnou disperzí do Afriky a na severní polokouli. Tato hypotéza je však málo pravděpodobná, jelikož klimatické podmínky na Jižní Gondwaně neumožňovaly migraci náročných tropických linií, které mají dnes disjunktní rozšíření mezi starým a novým světem. Další hypotézou je vznik č. Moraceae v Eurasii, odkud se rozšířila do Afriky a po kolizi Indie s Asií i do této geografické oblasti. Přes Severoatlantický pevninský most se mohla šířit do Severní Ameriky a následně i do Jižní Ameriky. Ačkoliv je místo vzniku č. Moraceae neznámé, nejpravděpodobnější vysvětlení jejího dnešního výskytu je migrace přes Laurasii (Zerega et al. 2005).

Cucurbitales: Coriariaceae 1/5+



Čeleď je rozšířena v Eurasii, na Novém Zélandě a v Centrální a Jižní Americe (Mabberley 2008). Rod *Coriaria* vznikl na severní polokouli buď v Severní Americe, nebo v Eurasii. První vývojová větev reprezentovaná druhem *Coriaria microphylla* Poir. se dostala do Jižní Ameriky až po uzavření Panamské šíje (cca před 3 miliony lety). Druhá větev vznikla po disperzi rodu ze Severní Ameriky na ostrovy v Pacifiku (Yokoyama et al. 2000). Čeleď tedy nemá gondwanskou minulost.

6. Závěr

Použití molekulárních dat v biogeografických analýzách přispělo k lepším znalostem o vzniku distribuce určitých taxonů v prostoru a čase. Datování jednotlivých kladogenetických událostí ve fylogenezi umožnilo srovnání doby vzniku nových linií s minulými geologickými událostmi. Takové srovnání v čase nám dovolí říci, zda kladogenetická událost nastala přibližně souběžně s událostí geologickou (např. rozpad kontinentů), čímž by vznik dané kladogenetické události byl interpretován jako důsledek tohoto geologického děje. Jestli však kladogenetická událost nastala až mnohem později po působení této geologické události, musel zde sehrát svou roli jiný mechanismus (disperze či migrace), který toto štěpení způsobil. Bohužel nejde často s jistotou říci, zda v určitém období může za vznik nových linií ten, či onen mechanismus, jelikož jsou tzv. šedé zóny, kde se působení těchto procesů prolíná. Potom se stává zatěžko rekonstruovat přesný původ vzniku nových vývojových linií. V tom případě nám musí postačit jen odhad původu vzniku linie podle určitých možných scénářů. Velmi užitečnou informací je proto fosilní záznam, z kterého zjistíme, kdy a hlavně kde se určitý taxon v minulosti vyskytoval. I tyto znalosti však musíme brát s rezervou, protože jsou velice fragmentární (viz str. 7). Důležité je také znát, jaké klimatické podmínky v určitých obdobích panovaly a jestli umožňovaly migraci tropické flóry. Dodatečné poznatky jako je disperzní schopnost určitých taxonů a s tím spojené rozmístění větrných a mořských proudů, či interakce s živočichy, vazba na specifické substráty atd., nám dokreslí schopnost šíření taxonu. Díky těmto znalostem, které máme dnes k dispozici, je určení historické biogeografie taxonů mnohem detailnější.

Dřívější představa, že převážná většina disjunktních areálů výskytu taxonů na jižní polokouli je způsobena rozpadem Gondwany, je dnes přehodnocena. S použitím nových analýz se zjistilo, že velká část disjunktních areálů výskytu taxonů na těchto částech bývalé Gondwany není způsobena jen důsledkem vikariance, ale také migrace přes kontinenty severní polokoule a disperze přes oceány. Ačkoli rozpad Gondwany často ovlivnil raný vývoj řady čeledí, rostliny se šířily a vyvíjely dále, což vedlo k další diverzifikaci, za kterou už nebyl zodpovědný rozpad kontinentů. Proto říci, že tato čeleď má gondwanský původ, a tato nemá, není přesné, jelikož řada čeledí má kladogenezi mezi bazálními liniemi způsobenou vikariancí, ale kladogeneze pokročilejších vývojových linií je způsobena migrací přes kontinenty či disperzí přes oceány (Richardson et al. 2004, Renner et al. 2010, Chanderbali et al. 2001). Při hodnocení gondwanského původu je proto často nutno jít na nižší taxonomickou úroveň než je čeleď a přesně říci, které kladogenetické události jsou způsobeny vikariancí a jaké druhy, rody, či celé vývojové linie touto divergencí vznikly. Historická biogeografie některých čeledí je proto velmi komplikovaná, jelikož na ně působila celá řada vlivů v různých obdobích jejich vývoje, která se odrazila na jejich dnešním rozšíření a diverzitě.

Gentryho představa gondwanského původu latinskoamerických taxonů pantropicky rozšířených čeledí se proto dnes ukazuje jako velmi zjednodušená. S dalšími nově dostupnými informacemi dokážeme zjistit vznik jednotlivých vývojových linií uvnitř samotných čeledí a tak modelovat jejich minulý vývoj. Nepracuje se

s čeledí jako s kompaktním celkem, ale jako se systémem, který má spoustu dalších podsystémů, které prodělaly svůj vlastní vývoj. Historický popis vývoje čeledí se proto zdokonaluje až do té míry, kdy na časové ose můžeme vymezit hlavní události, které ovlivnily vývoj čeledí a vznik jednotlivých vývojových linií a taxonů. Potvrzení Gentryho představy o gondwanském původu latinskoamerických taxonů pantropicky rozšířených čeledí se tak neomezuje jen na konstatování pravda/nepravda, ale vyžaduje mnohem detailnější komentář ke vzniku jednotlivých taxonů. Aby se však daly srovnat a vyhodnotit Gentryho představy a výsledky nových analýz, tak se jako výsledné potvrzení gondwanského původu určily čeledě, které mají alespoň jednu divergentní událost ve fylogenezi mezi latinskoamerickými zástupci a sesterskými zástupci, žijícími na jiném kontinentu bývalé Gondwany, způsobenou vikariací. Tyto čeledě se ještě dále rozdělily podle vlivu rozpadu jednotlivých částí Gondwany na jejich dnešní distribuci.

Čeledě, jejichž disjunktní areál mezi některými latinskoamerickými taxony a sesterskými taxony přítomnými na bývalých částech Gondwany mohl vzniknout rozpadem:

- 1) Západní Gondwany a Východní Gondwany: Annonaceae (Richardson 2004), Lauraceae (Chanderbali et al. 2001), Melastomataceae (Morley & Dick 2003) a Dipterocarpaceae (Gunasekara 2004)
- 2) Západní Gondwany: Annonaceae (Couvreur 2010) a Hernandiaceae (Michalak et al. 2010)
- 3) Západní a Jižní Gondwany: Atherospermataceae (Renner et al. 2000) a Gunneraceae (Wanntorp & Wanntorp 2003)
- 4) Jižní Gondwany: Jednoděložné (Bremer & Jansen 2006), Monimiaceae (Renner et al. 2010), Winteraceae (Marquínez et al. 2009), Proteaceae (Barker et al. 2007), Myrtaceae (Sytsma et al. 2004) a Elaeocarpaceae (Crayn et al. 2006)

U těchto čeledí se potvrdil vznik disjunktního rozšíření některých taxonů mezi Latinskou Amerikou a bývalými částmi Gondwany jako důsledek jejího rozpadu. Neodporuje to však ani možnosti, že některé disjunktní areály dalších taxonů uvnitř těchto čeledí jsou způsobeny pozdější migrací nebo disperzí na dlouhou vzdálenost. Z 23 analyzovaných čeledí z práce Gentryho (1982), se u 11 (9 + 2) z nich potvrdila alespoň jedna kladogeneze, která je způsobena rozpadem Gondwany (Atherospermataceae byly řazeny dříve do Monimiaceae, jednoděložnými jako celek se Gentry (1982) nezabýval). Disjunktní areály u zbylých čeledí vznikly buď migrací přes severní polokouli, např. čeleď Meliaceae (Muellner et al. 2010), pozdější disperzí přes oceány, např. čeleď Vochysiaceae (Sytsma 2004), nebo vznikly na severní polokouli a až posléze osídlily kontinenty jižní polokoule, např. čeleď Coriariaceae (Yokoyama et al. 2000). U některých čeledí je potřeba dalších analýz, díky nimž by se rozhodlo, jaké události sehrály v jejich historické biogeografii zásadní roli, např. čeleď Moraceae (Zerega et al. 2005).

Seznam použité literatury

- Archangelsky, S., Barreda, V., Passalia, M. G., Gandolfo, M., Prámparo, M., Romero, E., Cúneo, R., et al. (2009). Early angiosperm diversification: evidence from southern South America. *Cretaceous Research*, 30(5), 1073-1082.
- Barker, N. P., Weston, P. H., Rutschmann, F., & Sauquet, H. (2007). Molecular dating of the “Gondwanan” plant family Proteaceae is only partially congruent with the timing of the break-up of Gondwana. *Journal of Biogeography*, 34(12), 2012-2027.
- Bartolini, A., & Larson, R. L. (2001). Pacific microplate and the Pangea supercontinent in the Early to Middle Jurassic. *Geology*, (8), 735-738.
- Bradford, J. C., Barnes, R. W., Botany, S. S., Jun, N. A., & Bradford, C. (2012). Phylogenetics and Classification of Cunoniaceae (Oxalidales) Using Chloroplast DNA Sequences and Morphology. *Systematic Botany*, 26(2), 354-385.
- Bremer, K. (2002). Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales). *Evolution; international journal of organic evolution*, 56(7), 1374-87.
- Bremer, K., & Jansen, T. (2006). Gondwanan origin of major monocot groups inferred from dispersal-vicariance analysis. *Aliso*, 22-27.
- Burnham, R. J. & Johnson, K. R. (2004). South American palaeobotany and the origins of neotropical rainforests. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 359(1450), 1595-610.
- Carvalho, M. R., Herrera, F., Jaramillo, C., Wing, S. L., & Callejas, R. (2011). Paleocene Malvaceae from northern South America and their biogeographical implications. *American journal of botany*, 98(8), 1337-55.
- Chanderbali, A. S., Werff, H. V. D., & Renner, S. S. (2001). Phylogeny and Historical Biogeography of Lauraceae : Evidence from the Chloroplast and Nuclear Genomes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 88(1), 104-134.
- Cody, S., Richardson, J. E., Rull, V., Ellis, C., & Pennington, R. T. (2010). The Great American Biotic Interchange revisited. *Ecography*, 33(February), 326-322.
- Couvreur, T. L. P., Pirie, M. D., Chatrou, L. W., Saunders, R. M. K., Su, Y. C. F., Richardson, J. E., & Erkens, R. H. J. (2011). Early evolutionary history of the flowering plant family Annonaceae: steady diversification and boreotropical geodispersal. *Journal of Biogeography*, 38(4), 664-680.
- Cowling, S., Maslin, M., & Sykes, M. T. (2001). Paleovegetation Simulations of Lowland Amazonia and Implications for Neotropical Allopatry and Speciation. *Quaternary Research*, 55(2), 140-149.
- Crayn, D. M., Rossetto, M., & Maynard, D. J. (2006). Molecular phylogeny and dating reveals an Oligo-Miocene radiation of dry-adapted shrubs (former Tremandraceae) from rainforest tree progenitors (Elaeocarpaceae) in Australia. *American journal of botany*, 93(9), 1328-42.

- Crisci, J. V. (2001). The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 28(2), 157–168.
- Davis, C. C., & Anderson, W. R. (2010). A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *American journal of botany*, 97(12), 2031-48.
- Dick, C. W., Bermingham, E., Lemes, M. R., & Gribel, R. (2007). Extreme long-distance dispersal of the lowland tropical rainforest tree *Ceiba pentandra* L. (Malvaceae) in Africa and the Neotropics. *Molecular ecology*, 16(14), 3039-49.
- Dobson, J. E. (2012). Spatial Logic In Paleogeography and the Explanation Of Continental Drift. *Computing*, 82(2), 187- 206.
- Doyle, J. (2000). Paleobotany, relationships, and geographic history of Winteraceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 87(3), 303-316.
- Doyle, J., Sauquet, H., & Scharaschkin, T. (2004). Phylogeny, molecular and fossil dating, and biogeographic history of Annonaceae and Myristicaceae (Magnoliales). *International Journal of Plant Sciences*, 165.
- Eklund, H. (2003). First Cretaceous flowers from Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 127(3-4), 187-217.
- Flégr J. (2005). *Evoluční biologie*. Academia, Praha
- Friis, E. M., Pedersen, K. R., & Crane, P. R. (2006). Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 232(2-4), 251-293.
- Gentry, A. (1982). Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69(3), 557-593.
- Givnish, T. J., Evans, T. M., Zjhra, M. L., Patterson, T. B., Berry, P. E., & Sytsma, K. J. (2000). Molecular evolution, adaptive radiation, and geographic diversification in the amphiatlantic family Rapateaceae: evidence from *ndhF* sequences and morphology. *Evolution; international journal of organic evolution*, 54(6), 1915-37.
- Givnish, T., Millam, K., & Evans, T. (2004). Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and South American-African disjunctions in Rapateaceae and Bromeliaceae. *Journal of Plant*, 165(4), S35-54.
- Gunasekara, N. (2004). Phylogenetic and molecular dating analyses of the tropical tree family Dipterocarpaceae based on chloroplast *matK* nucleotide sequence data. [Dipl. práce, depon In: Concordia University, Montreal]
- Heads, M. (2005). Cladistics dating nodes on molecular phylogenies : a critique of molecular biogeography. *Cladistics*, 21(1), 62-78.
- Iturralde-Vinent, M. A., & MacPhee, R. D. E. (1999). Paleogeography of the Caribbean region: Implications for Cenozoic biogeography. *Natural History*, 238(238), 95.

- Kvaček, Z., Hably, L., & Manchester, S. R. (2001). *Sloanea* (Elaeocarpaceae) fruits and foliage from the Early Oligocene of Hungary and Slovenia. *Palaeontographica abt. B*, 259(1-6), 113-124.
- Kvaček, Z. (2002). Late Eocene landscape, ecosystems and climate in northern Bohemia with particular reference to the locality of Kučlín near Bílina. *Bulletin of the Czech Geological Survey*, 77(3), 217-236.
- Kvaček, Z. (2010). Forest flora and vegetation of the European early Palaeogene – a review. *Bulletin of Geosciences*, 85(1), 63-76.
- Kunzmann, L., Mohr, B. A. R., & Bernardes-de-Oliveira, M. E. C. (2009). *Cearania heterophylla* gen. nov. et sp. nov., a fossil gymnosperm with affinities to the Gnetales from the Early Cretaceous of northern Gondwana. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 158(1-2), 193-212. Elsevier B.V.
- Lavin, M., & Luckow, M. (1993). Origins and relationships of tropical North America in the context of the boreotropics hypothesis. *American Journal of Botany*, 80(1), 1-14.
- Maas, P. M. J., & Westra, L. (1993). Neotropical plant families. Koenigstein, Koeltz Scientific Books *
- Mabberley D. J. (2008). Mabberley's Plant-book. Cambridge University Press, Cambridge
- Manchester, S. R., Wilde, V., & Collinson, M. E. (2007). Fossil Cashew Nuts from the Eocene of Europe: Biogeographic Links between Africa and South America. *International Journal of Plant Sciences*, 168(8), 1199-1206.
- Manchester, S. R., & Kvaček, Z. (2009). Fruits of *Sloanea* (Elaeocarpaceae) in the Paleogene of North America and Greenland. *International Journal of Plant Sciences*, 170(7), 941-950.
- Marquínez, X., Lohmann, L. G., Salatino, M. L. F., Salatino, A., & González, F. (2009). Generic relationships and dating of lineages in Winteraceae based on nuclear (ITS) and plastid (rpS16 and psbA-trnH) sequence data. *Molecular phylogenetics and evolution*, 53(2), 435-49. Elsevier Inc.
- Michalak, I., Zhang, L.-B., & Renner, S. S. (2010). Trans-Atlantic, trans-Pacific and trans-Indian Ocean dispersal in the small Gondwanan Laurales family Hernandiaceae. *Journal of Biogeography*, 37(7), 1214-1226.
- Milne, R. I. (2006). Northern Hemisphere plant disjunctions: a window on tertiary land bridges and climate change? *Annals of botany*, 98(3), 465-72.
- Mohr, B. A. R., & Friis, E. M. (2000). Early Angiosperms from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil), a Preliminary Report. *International Journal of Plant Sciences*, 161(6), S155-167.
- Mohr, B. A. R., & Bernardes-de-Oliveira, M. E. C. (2004). *Endressinia brasiliana*, a magnolialean angiosperm from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *International Journal of Plant*, 165(6), 1121-1133.
- Morrone, J., & Crisci, J. V. (1995). Historical biogeography: introduction to methods. *Annual review of ecology and systematics*, 26, 373-401.
- Morley, R. (2003). Interplate dispersal paths for megathermal angiosperms. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and*, 6(12), 5-20.

- Morley, R., & Dick, C. W. (2003). Missing fossils, molecular clocks, and the origin of the Melastomataceae. *American Journal of Botany*, 90(11), 1638-1644.
- Muellner, A. N., Savolainen, V., Samuel, R., & Chase, M. W. (2006). The mahogany family “out-of-Africa”: divergence time estimation, global biogeographic patterns inferred from plastid rbcL DNA sequences, extant, and fossil distribution of diversity. *Molecular phylogenetics and evolution*, 40(1), 236-50.
- Muellner, A. N., Pennington, T. D., Koecke, A. V., & Renner, S. S. (2010). Biogeography of *Cedrela* (Meliaceae, Sapindales) in central and South America. *American journal of botany*, 97(3), 511-8.
- Nie, Z.-L., Sun, H., Meng, Y., & Wen, J. (2009). Phylogenetic analysis of *Toxicodendron* (Anacardiaceae) and its biogeographic implications on the evolution of north temperate and tropical intercontinental disjunctions. *Journal of Systematics and Evolution*, 47(5), 416-430.
- Pennington, R. T., Pradot, D. E., & Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27(2), 261-273.
- Pennington, R. T., & Dick, C. W. (2004). The role of immigrants in the assembly of the South American rainforest tree flora. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 359(1450), 1611-22.
- Poole, I., & Francis, J. E. (2000). The First Record of Fossil Wood of Winteraceae from the Upper Cretaceous of Antarctica. *Annals of Botany*, 85(3), 307-315.
- Posadas, P., Crisci, J. V., & Katinas, L. (2006). Historical biogeography: A review of its basic concepts and critical issues. *Journal of Arid Environments*, 66(3), 389-403.
- Raven, P. H., & Axelrod, D. I. (1974). Angiosperm Biogeography and Past Continental Movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61(3), 539-673. JSTOR.
- Renner, S. S., Foreman, D. B., & Murray, D. (2000). Timing Transantarctic Disjunctions in the Atherospermataceae (Laurales): Evidence from Coding and Noncoding Chloroplast Sequences. *Systematic Biology*, 49(3), 579-591.
- Renner, S. S., Clausen, G., & Meyer, K. (2001). Historical biogeography of Melastomataceae: the roles of Tertiary migration and long-distance dispersal. *American journal of Botany*, 88(7), 1290-1300.
- Renner, S. S. (2004a). Multiple Miocene Melastomataceae dispersal between Madagascar, Africa and India. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 359(1450), 1485-94.
- Renner, S. S. (2004b). Plant dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. *International Journal of Plant Sciences*, 165(S4), S23-S33.
- Renner, S. S. (2005). Relaxed molecular clocks for dating historical plant dispersal events. *Trends in plant science*, 10(11), 550-8.

- Renner, S. S., Strijk, J. S., Strasberg, D., & Thébaud, C. (2010). Biogeography of the Monimiaceae (Laurales): a role for East Gondwana and long-distance dispersal, but not West Gondwana. *Journal of Biogeography*, 37(7), 1227-1238.
- Richardson, J. E., Chatrou, L. W., Mols, J. B., Erkens, R. H. J., & Pirie, M. D. (2004). Historical biogeography of two cosmopolitan families of flowering plants: Annonaceae and Rhamnaceae. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 359(1450), 1495-508.
- Rundle, H. D., Nagel, L., Wenrick Boughman, J., & Schluter, D. (2000). Natural selection and parallel speciation in sympatric sticklebacks. *Science (New York, N.Y.)*, 287(5451), 306-8.
- Rydin, C., Mohr, B. A. R., & Friis, E. M. (2003). *Cratonia cotyledon* gen. et sp. nov: a unique Cretaceous seedling related to Welwitschia. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 270, S29-32.
- Sanmartín, I., & Ronquist, F. (2004). Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Systematic biology*, 53(2), 216-43.
- Scharaschkin, T., & Doyle, J. A. (2005). Phylogeny and Historical Biogeography of *Anaxagorea* (Annonaceae) Using Morphology and Non-Coding Chloroplast Sequence Data. *Systematic Botany*, 30(4), 712-735.
- Schönenberger, J. (2001). Cunoniaceae in the Cretaceous of Europe: Evidence from Fossil Flowers. *Annals of Botany*, 88(3), 423-437.
- Soltis, P. S., Soltis, D. E., & Chase, M. W. (1999). Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes as a tool for comparative biology. *Nature*, 402(6760), 402-4.
- Sun, G., Ji, Q., Dilcher, D. L., Zheng, S., Nixon, K. C., & Wang, X. (2002). Archaeofractaceae, a new basal angiosperm family. *Science (New York, N.Y.)*, 296(5569), 899-904.
- Sytsma, K., Litt, A., Zihra, M., & Pires, J. (2004). Clades, clocks, and continents: historical and biogeographical analysis of Myrtaceae, Vochysiaceae, and relatives in the southern hemisphere. *International Journal of Plant Sciences*, 165(4), 85-105.
- Wanntorp, L., Wanntorp, H. E. & Källersjö, M. (2002). Phylogenetic Relationships of *Gunnera* Based on Nuclear Ribosomal DNA ITS Region, rbcL and rps16 Intron Sequences. *Systematic Botany*, 27(3), 512-521.
- Wanntorp, L., & Wanntorp, H. E. (2003). The biogeography of *Gunnera* L.: vicariance and dispersal. *Journal of Biogeography*, 30(7), 979-987.
- Walker, J. V., & Walker, A. G. (1984). Ultrastructure of Lower Cretaceous angiosperm pollen and the origin and early evolution of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71(2), 464-521.
- Wegener, A. (1922). Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. Vieweg & Sohn, Braunschweig
- Weeks, A., Daly, D. C., & Simpson, B. B. (2005). The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Molecular phylogenetics and evolution*, 35(1), 85-101.

Wikström, N., Savolainen, V., & Chase, M. W. (2001). Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 268(1482), 2211-20.

Yokoyama, J., Suzuki, M., Iwatsuki, K., & Hasebe, M. (2000). Molecular phylogeny of *Coriaria*, with special emphasis on the disjunct distribution. *Molecular phylogenetics and evolution*, 14(1), 11-9.

Zerega, N. J. C., Clement, W. L., Datwyler, S. L., & Weiblen, G. D. (2005). Biogeography and divergence times in the mulberry family (Moraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37, 402-416.

Sekundární citace označeny hvězdičkou (*)

Internetové zdroje:

www.scotese.com

<http://www.flmnh.ufl.edu/deeptime/datingdivergences.html>