

Rostliny zpod vrcholků rovníkových And

4. Adaptace rostlin párama

Prostředí rovníkových And je charakteristické svým celoročně vyrovnaným chladným klimatem. Zdejší rostliny tak mají na jednu stranu vegetační sezonu po celý rok, na druhou stranu však musí snášet výrazné změny teplot v průběhu dne a celoroční výskyt nočních mrazíků. Mráz může navíc vyvolávat problémy při hospodaření s vodou – ráno, při intenzivním slunečním svitu rostliny silně transpirují, zároveň však nedokáží dostatečně nahrazovat ztráty vody příjmem z chladné a často i zmrzlé půdy. Selekcí tlak prostředí párama tak vedl k evoluci celé řady adaptací – o některých z nich pojednává tato část seriálu.

Léto každý den, zima každou noc

Tímto stručným výrokiem švédský botanik Olov Hedberg výstižně charakterizoval klima rovníkových velehor. Teplotní poměry v páramu lze docela dobře přirovnat k našemu časnému jaru. V noci mohou teploty vzduchu klesnout pod bod mrazu a kdykoli může napadnout sníh, který však většinou velmi rychle roztaje (obr. 1). Během dne je teplota dostatečně vysoká pro fotosyntézu, intenzivní růst rostlin však často omezuje chladná půda. Počasí je proměnlivé a po západu slunce se vzduch velmi rychle ochlazuje (viz obr. 2). Na rozdíl od střední Evropy se ale v páramu s touto změnou teplot setkáme celoročně a klima tak vykazuje jen malou sezonnost (obr. 3).

Noční mrazy se v páramu mohou vyskytovat prakticky během celého roku, ale trvají jenom krátce. Ojediněle, za bezoblačného počasí, mohou zůstat teploty pod bodem mrazu po celou noc, často se ale v průběhu noci obloha zatáhne a teploty

potom rychle stoupají k nule. Navíc noční mrazíky nebývají nijak extrémní. Během našeho tříletého měření v ekvádorských Andách v nadmořské výšce 4 300 m jsme zaznamenali nejnižší teplotu -11 °C, většinou nocí však teplota neklesla pod -5 °C (viz obr. 2). Klima párama však není zcela homogenní a směrem od rovníku se prohlubují sezonní rozdíly. Ve venezuelských Andách tak může noční teplota klesnout až k -18 °C.

Páramo je prostředí s dostatečným množstvím srážek, které obecně převažují nad potenciálním výparem. Přesto může být voda krátkodobě nedostupná – např. v některých oblastech Venezuely se v prosinci až březnu již výrazně projevuje období sucha. Dostupnost vody navíc ovlivňuje lokálně proměnlivé rozložení srážek. Značné srážkové rozdíly jsou např. mezi návětrnými a závětrnými svahy And – naše měření ze závětrné strany ekvádorské sopky Antisany dokumentují roční úhrn jen

okolo 900 mm (obr. 4), avšak na návětrné straně jsou srážky zhruba čtyřnásobně vyšší. Zatímco na závětrné straně sopky většinou panuje slunečné počasí s občasnými malými přeháňkami, na návětrné straně trvá hustá oblačnost a drobné mrholení střídané občasným deštěm často nepřetržitě i několik týdnů (obr. 4 a 5). Vzduch je většinou plně nasycený vodní párou a rostliny jsou pokryté kapičkami kondenzované vody. Velká oblačnost navíc výrazně snižuje množství dopadajícího záření a tím i tepelnou bilanci rostlin.

Kontrastní klima na opačných stranách Antisany se odráží např. v rozdílném izotopovém složení biomasy rostlin. Porovnáním druhů rostoucích na obou stranách sopky se ukázalo, že rostliny z návětrné východní strany obsahovaly méně těžšího izotopu ¹³C oproti rostlinám ze závětrné západní strany. Asimilace CO₂ během fotosyntézy je nutně spojená s výdejem vody. Její nedostatek často vede k uzavírání průduchů a tím i ke snížení koncentrace CO₂ v listech, což se projeví v jejich izotopovém složení – zjednodušeně řečeno, čím více jsou průduchy zavřené, tím jsou listy bohatší na ¹³C. Svou roli zde ale také hraje míra ozáření listů – při nízké ozáření je rychlost fotosyntézy limitována fotochemickými ději a naopak při vysoké radiaci již hrají roli koncentrace CO₂ a biochemické děje. Rozdíly v izotopovém složení rostlin z Antisany jsou zřejmě důsledkem působení obou faktorů, jak různé dostupnosti vody, tak i rozdílných hodnot ozáření.

Teplotní mikroklima rostlin

Vysokohorské rostliny jsou známy schopností účinně „si přizpůsobovat“ teplotní mikroklima. Ve dne je osluněná rostlina teplejší než okolní vzduch, v noci teplo ztrácí a její teplota odpovídá teplotě vzduchu nebo je nižší. Tyto obecné zákonitosti platí také v páramu. Do jaké míry ale teplota rostliny sleduje teplotu vzduchu, velmi záleží na její životní formě. Ve dne je teplota páramových keřů a vzrostlých bylin vždy o několik stupňů vyšší než teplota vzduchu. Povrch polštářových rostlin však může být o více než 20 °C teplejší (obr. 2). V noci bývá nejchladněji těsně nad povrchem země, a proto by se dalo

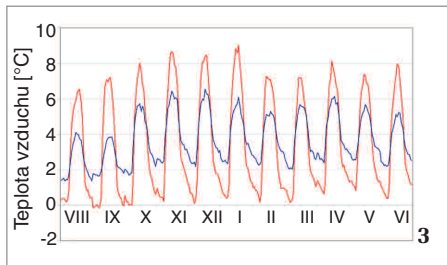
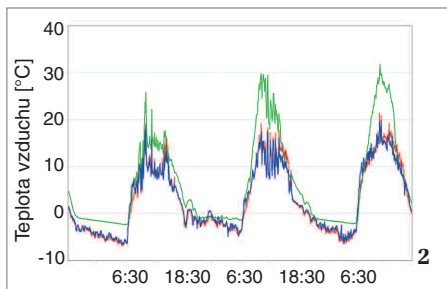
1 Sníh nebo spíše mrznoucí déšť se může v páramu vyskytnout prakticky kdykoli během roku.

2 Denní stav teplot vzduchu ve výšce 20 cm nad zemí (modře) a teplot listu vzpřímené byliny *Lasiocephalus ovatus* (červeně) a polštářové rostliny *Azorella pedunculata* (zeleně) dokumentuje rozdílné mikroklima obou životních forem.

3 Průměrný denní stav teplot ve výšce 1 m nad zemí na návětrné (modře) a závětrné (červeně) straně ekvádorské sopky Antisany ilustruje značné teplotní rozdíly způsobené rozdílnou četností oblačnosti. Graf zároveň dokumentuje minimální sezonnost klimatu během roku. Orig. A. Kučerová

4 Západní svah Antisany se nalézá v poměrně silném srážkovém stínu, s ročním úhrnem jen okolo 900 mm. Foto A. Kučerová





očekávat, že nejchladnější listy budou mít přizemní byliny, zatímco keříky budou naopak nejteplejší. Z našich měření však vyplývá pravý opak, nízké přizemní rostliny jsou na tom teplotně lépe (obr. 6 a 8). Jednak využívají tepla vyzařovaného z půdy, jednak také vlastního tepla akumulovaného během dne, což je jev opět známý především u polštářových rostlin. Největší noční mrazíky pak zažívají keře a vzpřímené byliny, které mohou být o více než 1 °C chladnější než okolní vzduch.

Rozdílným teplotám jsou ale vystaveny i jednotlivé orgány rostlin. Kořeny a další podzemní orgány spolehlivě kopírují pomalu se měnící teplotu půdy. U nadzemních částí je situace pochopitelně odlišná. Listy a kmínky, včetně stvolů či zdřevnatělých stonků, se obvykle liší svou tepelnou kapacitou a zdá se, že listy rostlin párama jsou vystaveny méně dramatickým změnám teplot než jejich kmínky nebo stonky. To může souviset s hustým ochlupením listů či květních orgánů, které příznivě ovlivňuje tepelnou bilanci. Nápadně chlupaté listy a květenství klejovek nebo sloupovitá květenství rodu *Puya* patří mezi typické příklady této adaptace v páramu (Živa 2011, 3: 115–118; obr. 7 a obr. na 4. str. obálky). U obou rodů bylo změřeno, že hustý plstnatý povrch velmi efektivně zpomaluje noční vychládání v řádu hodin.

Jak v páramu nezmrznout...

Opakované krátkodobé působení mrazu působilo jako selekční faktor a často vedlo k evoluci ojedinělých adaptací. Jednou z nich jsou spánkové (nyktinastické) pohyby listů růžic klejovek (např. *Espeletia schultzei*). Za soumraku se listová růžice uzavírá a vytváří ochranný „pupen“ okolo mladých vyvíjejících se listů ve svém středu. S rozbřeskem se růžice otevírá a listy začínají fotosyntetizovat (obr. 9). Noční pupen funguje jako tepelný obal, chrání mladé listy před poškozením mrazem a současně zajišťuje vyrovnání nočního mikroklima, aby nedošlo k zastavení růstových procesů. Tato adaptace je jedním z učebnicových příkladů paralelní evoluce u rostlin, neboť se s ní také setkáváme u některých starček (*Dendrosenecio*) a lobélií (*Lobelia*) v analogickém prostředí východoafrických rovníkových velehor.

Další účinnou strategií k přečkání nočních mrazíků je dočasné podchlazení pletiv bez tvorby ledových krystalků. Rostliny předcházejí změně skupenství bezprostředně při ochlazení pletiva pod 0 °C jednak zvýšeným obsahem osmoticky aktivních látek v buněčném roztoku, a také eliminací krystalizačních jader. U listů rostlin párama bylo změřeno, že buňky mohou být podchlazené až na -16 °C, aniž by v nich došlo ke vzniku krystalků ledu, které jsou primární příčinou mrazového poškození. Schopnost přečkat noční mráz ve stavu podchlazení je dobře zdokumentována např. u klejovek (viz článek M. Studničky, Živa 2005, 4: 165–168).

Podchlazení pletiv však představuje i relativně velké riziko – je totiž nestabilní a při dlouhém nebo velmi silném mrazu dochází k okamžitému promrznutí buněk. Méně riskantní strategií je „přesunout“ tvorbu ledu do mezibuněčných prostor. Pokud se led vytvoří nejdříve mimo buňku, vzníklá ledová jádra přitahují ze svého okolí (včetně protoplastu buňky) vodu, která umožňuje další růst krystalků ledu. Následkem tohoto procesu buňka postupně ztrácí vodu, zahušťováním cytoplazmy se snižuje bod jejího tuhnutí a tím vzrůstá odolnost proti promrznutí. Nutnou podmínkou je dostatečně vysoká odolnost buňky k dehydrataci, která zahrnuje řadu strukturálních a biochemických změn. Tento způsob přežívání nízkých teplot se nazývá mrazová tolerance a rostlinám umožňuje odolávat silnějším a dlouhodobějším mrazům než ve stavu podchlazení. Strategie tolerance ledu v mezibuněčných prostorách je přítomna u řady druhů párama, jako jsou kakosty (*Geranium*, viz obr. na 2. str. obálky), chudiny (*Draba*, obr. 11 a 14) nebo písečnice (*Arenaria*).

Schopnost některých druhů v páramu snášet tvorbu ledu vně buněk, zatímco jiné jsou schopné pouze podchlazení, vede k otázce, jaké faktory podnítily evoluci tak odlišných typů adaptací. Venezuelští ekologové tuto skutečnost vysvětlují selekčním tlakem mikroklima – chladnější mikroklima při povrchu země vedlo k evoluci větší odolnosti pomocí bezpečnější strategie mrazové tolerance u nízkých rostlin, zatímco méně extrémní teploty výše nad zemí vedly ke strategii podchlazování u rostlin vyššího vzrůstu. Tato teorie má ale jedno slabé místo – rostliny, které v dospělosti svým vzrůstem dosahují příznivějšího prostředí, musí překonat dlouhé juvenilní období v podmínkách extrémnějších teplot při povrchu země. A protože samotní autoři této teorie později alespoň na některých druzích klejovek ukázali, že strategie mrazové odolnosti se v průběhu vývoje rostliny nemění, vliv mikroklima na selekci strategie mrazové odolnosti v páramu není jednoznačný.

Podíváme-li se však na přítomnost obou strategií z pohledu evoluční historie rostlin párama (viz první díl, Živa 2011, 1: 19–22), můžeme navrhnout alternativní vysvětlení. Tolerance mezibuněčného ledu v zimním období je charakteristická pro rostliny vyšších zeměpisných šířek. Páramové druhy temperátního původu tak mohly schopnost tolerance mrazu „zdedičit“ po svých předcích. Naproti tomu rostlinám kolonizujícím párama z tropických horských lesů mohla bohatě „stačit“ schopnost vyhnout se poškození mrazem krátkodobým podchlazením. Porovnáním ekvádorských a venezuelských druhů jsme opravdu našli určitý vztah mezi evolučním původem a strategií mrazové tolerance (tab. 1). Jak jsme předpokládali, rostliny tropického původu přednostně uplatňují

Tab. 1 Četnosti výskytu mechanismů odolnosti vůči mrazu podchlazením, nebo tolerancí mezibuněčného ledu u páramových druhů rostlin různého geografického původu

	Tropický původ	Temperátní původ	
		severní	jižní
Strategie podchlazení	18	6	4
Mrazová tolerance	6	13	1



strategii podchlazení. Překvapivý však je nesoulad mezi rostlinami severního a jižního temperátního původu. Zatímco rostliny severního původu jsou spíše k mrazu tolerantní, což podporuje naši hypotézu, rostliny jižního původu naopak přednostně volí strategii podchlazení. Tento kontrast může být způsoben odlišnými klimatickými podmínkami mezi severní a jižní temperátní oblastí. Na rozdíl od severních šířek je podnebí mírného pásu jižní polokoule výrazně oceánické, a tedy bez mrazivých zim. V těchto podmínkách může být podchlazení dostatečnou strategií, jak přežít relativně mírné zimní mrazíky, aniž by evoluce vedla ke komplikované mrazové toleranci. V této souvislosti je zajímavé, že rostliny druhu *Colobanthus quitensis* (čeled' hvozdíkovitých – *Caryophyllaceae*) z Antarktického poloostrova nemají schopnost mrazové tolerance, ale uplatňují právě strategii podchlazení (viz článek J. Glosera v *Živě* 2008, 4: 166–168).

Přestože tropické druhy přednostně volí strategii podchlazení, nalezneme mezi nimi i takové, které využívají mrazovou toleranci a v opačném směru toto platí i pro skupiny temperátního původu. Naše představa o tom, že evoluční původ určuje strategii mrazové odolnosti rostlin pára-

ma, tedy také zcela neplatí. Druhy jednoho i druhého původu jsou zcela jasně schopny vlivem prostředí svou strategii změnit. Dokumentuje to např. tropický rod *Lasiocephalus*, který jsme představili ve druhém dílu seriálu. Asi není úplným překvapením, že druhy rostoucí ve vyšších nadmořských polohách jsou průkazně odolnější vůči poškození mrazem než druhy z nižších partií párama. Zatímco ale lesní druhy a většina druhů v páramu uplatňují strategii podchlazení, tři druhy z nejvyšších poloh párama jsou tolerantní. Tolerance mrazu se u nich zřejmě vyvinula jako odpověď na extrémní vysokohorské podmínky. A protože tyto druhy patří do odlišných vývojových linií rodu, mrazová tolerance u nich pravděpodobně vznikla nezávisle.

...ale také neuschnout

Přestože je páramo obecně vlhkostně příznivé, v určitých fázích roku nebo dne může být voda rostlinám těžko dostupná (viz obr. 10). Zvláště ráno po nočních mrazících, kdy je povrch půdy zmrzlý, mohou rostliny při intenzivním ozáření listů rychleji ztrácet vodu, než ji stačí čerpat z prochlazené půdy. Při kolonizaci páramového prostředí proto rostliny musely také

získat odolnost vůči stresu z nedostatečného zásobení vodou. Není tedy překvapivé, že jedním z nápadných znaků mnohých rostlin párama je jejich xeromorfní stavba (obr. 6 a 12).

Pravděpodobný evoluční trend při adaptaci na nedostatek vody si opět můžeme ukázat na zástupcích rodu *Lasiocephalus*. Liánové druhy osídlující trvale vlhké prostředí horského lesa, jako *L. patens* nebo *L. involucratus*, mají relativně velké měkké listy, které po utrnutí začínají velice rychle uvadat – jejich buněčná stěna je málo elastická a rychle ztrácí objem, proto i malý nedostatek vody v buňkách vyvolá ztrátu turgoru (vnitřního tlaku). To, že liány neuvadnou ani při intenzivní transpiraci, zajišťují široké cévy, které listy efektivně zásobují vodou. Naproti tomu listy páramových druhů (např. *L. ovatus*, *L. lingulatus*) jsou typicky malé a kožovité a mají také vyšší četnost menších průduchů. Buněčná stěna je více elastická a obsahuje při plném turgoru více vody, kterou může podle potřeby uvolňovat a předcházet tak rychlému vadnutí. Navíc mají buňky vyšší koncentraci osmoticky aktivních látek, což nejenom pomáhá udržovat turgor, ale také zvyšuje mrazovou odolnost, jak bylo zmíněno výše. V souvislosti s nočními mrazíky



5 Četné mlhy a drobné mrholení na návětrné straně And výrazně snižují tepelnou bilanci rostlin. Foto A. Kučerová

6 Hvězdicovitý keř *Chuquiraga jussieui* je jednou z dominant vegetace párama na západní straně Antisany. Populace zde kvete po celý rok. Foto P. Macek

7 Květy druhu *Puya clava-herculis* jsou ukryty v hustém odění trichomů, které účinně zpomalují jejich noční ochlazování.

8 Vzhledem k teplu akumulovanému půdou během dne zažívají přízemní růžicové rostliny, jako je hořeček *Gentianella rupicola*, v noci mírnější mrazy než keře. Na druhou stranu jejich růst ovlivňuje občasná sněhová pokrývka. Foto P. Macek

9 Venezuelská klejovka *Espeletia schultzei* přes den otevírá růžici listů a na slunci intenzivně fotosyntetizuje.

10 Propustný substrát, intenzivní sluneční radiace a vítr ovlivňují dostupnost vody rostlinám na erozí zasažených svazích sopky Antisana.

11 Páramové chudiny (*Draba*), jako je tento druh osídlující nejvyšší horské polohy v kolumbijském národním parku Los Nevados, tolerují přítomnost krystalického ledu v mezibuněčných prostorech.

12 Střežovité uspořádané tuhé listy třezalky (*Hypericum*) dobře ilustrují xeromorfní charakter mnohých rostlin párama.

13 Řez mladou rostlinou ekvádorské klejovky *E. pycnophylla* ukazuje zásobní parenchymatické pletivo uvnitř kmínku.

nebo nedostatkem vody v půdě jsou druhy rostoucí v páramu navíc vystaveny riziku přerušování vodního sloupce ve vodivých pletivech (tzv. kavitate) v důsledku nerovnováhy mezi příjmem a výdejem vody. Rostliny proto mají cévy malé světlosti, které nejsou náchylné ke kavitaci, ale na druhou stranu obsahují jen malé zásoby vody. V horském lese je riziko kavitate minimální, a proto si liánové druhy mohou dovést využívat kmínky jako denní cisterny vody k rychlému zásobení listů (obr. 16).

Je celkem nasnadě, že plášť odumřelých listových pochev klejovek funguje jako izolační vrstva – během dne hromadí teplo, které v noci chrání kmínek před promrznutím. Odstranění ochranné vrstvy starých listů způsobí odumření rostlin během několika týdnů. Tato adaptace má ale těsnou vazbu na vodní provoz, protože úhyn rostlin je mrazem způsoben nepřímo. Mráz totiž poškodí parenchymatické

buňky uvnitř kmínku, jež slouží jako zásobárna vody pro ranní transpiraci (obr. 13). Promrznutím kmínku dojde k narušení vodního provozu rostlin, které následně usychají. Specifika vodního provozu klejovek zřejmě také mohou objasnit jeden paradox – jejich vzrůst se (v rámci daného druhu) totiž zvyšuje s nadmořskou výškou. Protože počet listů ve vrcholové růžici se s nadmořskou výškou nijak zásadně nemění, vyšším vzrůstem rostliny zvětší objem zásobní vody v kmínku vzhledem k celkovému transpiračnímu povrchu. A protože s rostoucí nadmořskou výškou se zvyšuje nedostupnost vody pro ranní transpiraci, zvětšení zásobní kapacity prostřednictvím vyššího vzrůstu je elegantním řešením.

Některé chudiny (rod *Draba*) z vysokých poloh venezuelského párama svým způsobem představují zdobnělinu životní formy klejovek – rostliny tvoří dřevnatý „kmínek“ zakončený růžicí čárkovitých, polosukulentních listů (obr. 14). Kmínek a listy druhu *D. chionophila* obsahují zásoby vody, které u plně nasycených rostlin mohou udržet transpiraci po dobu několika hodin. Tedy dostatečně dlouho na to, aby se ohřála prochládlá půda a rostliny mohly začít čerpat vodu. Tento druh

14 Dřevnatá venezuelská chudina *Draba lindenii* představuje miniaturu životní formy klejovek.

15 Stromy rodu *Polylepsis* tvoří v rovníkových Andách horní hranici lesa. Vyobrazený druh *P. sericea* se poškození mrazem „vyhýbá“ podchlazením a k zajištění turgoru je schopen sezonně upravovat osmotickou složku vodního potenciálu.

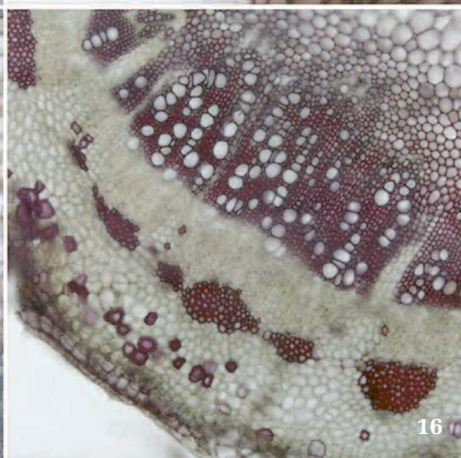
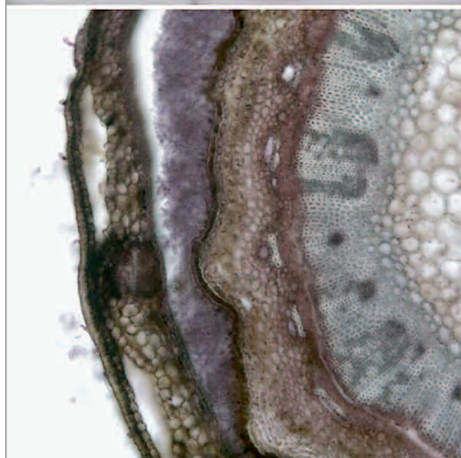
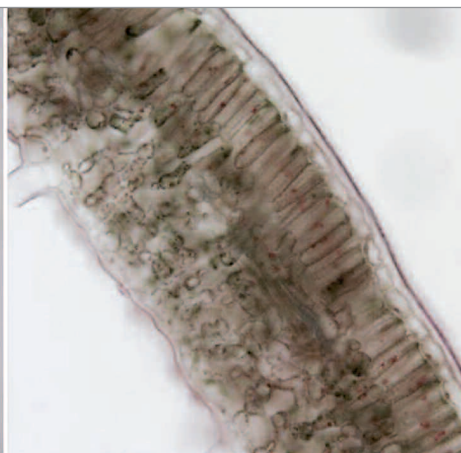
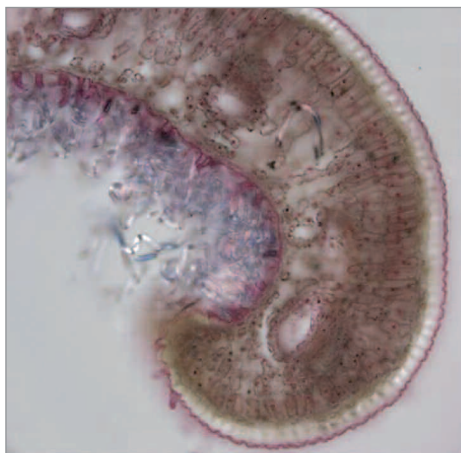
chudiny roste na stanovištích s dobře vyvinutou půdou, takže snížené zásoby vody v důsledku ranní transpirace mohou být během dne celkem snadno doplněny. Jiné druhy venezuelských chudin, jako jsou *D. arbuscula* a *D. empetroides*, osídlily exponované skály a kamenité svahy, kde voda bývá sezonně nedostupná. Skály se během dne navíc intenzivně přehřívají, což zvyšuje potenciální výpar. Strategie každodenního doplňování zásob na těchto stanovištích tak není bezpečná, a proto tyto druhy vyřešily hospodaření s vodou jiným způsobem. Jsou to až 25 cm vysoké vzpřímené keříky s malými, střechovitě uspořádanými chlupatými lístky na koncích větévek. Díky vzpřímenému růstu nejsou listy vystaveny tak vysokým teplotám, které panují bezprostředně při povrchu skal. To společně s postavením listů snižuje jejich přehřívání a zároveň i výdej vody. Dále, v reakci na sezonně vzrůstající deficit vody jsou rostliny schopny osmotického přizpůsobení, které jim pomáhá udržet turgor v buňkách i při snížené hydrataci pletiv (viz také obr. 14 a 15).

Závěr

Předchozí příklady ilustrovaly rozmanité typy adaptací, s jejichž pomocí se rostliny vyrovnávají s prostředím párama. Slovem adaptace ale nechceme vyvolat dojem, že všechna zmiňovaná funkční přizpůsobení vznikla jako přímá evoluční odpověď na podmínky panující v páramu. Řada z nich se nepochybně vyvinula v oblastech, kde sídlili předchůdci dnešních páramových druhů, nicméně se dobře osvědčily i v prostředí rovníkových velehor. To je případ polštářové životní formy (obr. 17). Na druhou stranu životní forma obřích růžicových rostlin klejovek a s ní spojené adaptace evidentně vznikly jako odpověď na podmínky párama; již dříve jsme zmínili fascinující skutečnost, že se analogická forma se stejnými adaptacemi vytvořila nezávisle ve východoafrických rovníkových velehorách. Abychom tedy správně porozuměli zákonitostem evoluce znaků a funkčních přizpůsobení, je potřeba adaptace rostlin v páramu (a nejen jich) studovat v kontextu příbuzenských vztahů mezi druhy.

Podobně jako v předchozích dílech jsme se tentokrát na příkladech z funkční ekologie rostlin pokusili představit rovníkové Andy jako unikátní prostředí v rámci ekosystémů světa. Páramo je však stále intenzivněji ovlivňováno činností člověka se všemi z toho vyplývajícími negativními důsledky. Tímto tématem se budeme zabývat v příštím pokračování seriálu.

Kolektiv spoluautorů: Andrea Kučerová, Petr Macek, Jana Macková, Aleš Soukup



16 Rozdíly v anatomické stavbě listů (nahore) a stonků (dole) páramového druhu *Lasiocephalus ovatus* (vlevo) a lesní liány *L. patens* (vpravo). U *L. ovatus* jsou výrazně ztlustlé vnější buněčné stěny pokožky a patrné ochlupení spodní strany listu. Sekundární dřevo tohoto druhu obsahuje cévy s výrazně menší světlostí, než u lesní liány (řez listem zvětšení 20×, řez stonkem 10×). Foto A. Soukup

17 Přestože polštářové rostliny tvoří významnou složku vegetace párama, u většiny druhů se tato životní forma nevytvořila jako odpověď na podmínky párama, nýbrž vznikla u jejich předchůdců v jiných částech světa. Ranní slunce již rozpustilo jinovatku na východní, osluněné části polštáře *Distichia muscoides* (sítinovitě – *Juncaceae*). Snímky P. Sklenáře, není-li uvedeno jinak