

jediné skupiny) čeleď mechů. Striktní entomochorie u některých zástupců prakticky vylučuje přenos výtrusů na velké vzdálenosti, což s ohledem na současné disjunktivní rozšíření (= nesouvislé areály rozdělené výrazným přerušením) podporuje myšlenku rozšíření v dávné geologické minulosti — v době spojení kontinentů, tedy přibližně před 200 miliony let.

S tím jsou však spojeny dva problémy. První se týká původních exkrementů a mršin, protože dobytek, vysoká zvěř a člověk se objevují v geologickém čase na scéně až v recentní době. Předpokládá

se proto, že první živočišnou skupinou, která se účastnila evoluce těchto mechů, byli plazi. Druhým problémem jsou hmyzí přenašeči výtrusů. Dnešní známí přenašeči totiž patří k odvozenému rádu *Cyclorrhapha* (zástupci čeledí *Muscidae*, *Sepsidae*, *Calliphoridae*), který se objevil až v druhohorní křídě, tedy přibližně o 100 milionů let později než entomochorní čel. *Splachnaceae*. Zdá se proto, že původní přenašeči byli zástupci archaických much a později, po vymření plazů a s rozvojem savců, mechy r. *Splachnum* i příbuzné rody „přešly“ na exkrementy savců a došlo i ke změně hmyzích přena-

šečů výtrusů. Tento model vývoje demonstriuje úspěšnost evoluce celé čel. *Splachnaceae* a představuje i jedinečnou ukázkou koevoluce rostliny-hmyz.

Zcela zvláštním typem rozširování se ve zmíněné čeledi vyznačuje r. *Voitia*. Je zastoupen pouze alpínským druhem *V. nivalis* a arktickým druhem *V. hyperborea* (viz obr.). Tobolka je totiž kleistokarpní, tedy bez otevíracího aparátu. V době zralosti výtrusů dojde k odolení štětu a víceméně kulovitou tobolku žene vítr na vhodný substrát a výtrusy se uvolní až po jejím mechanickém poškození.

V Ekvádoru za školou: napříč vegetací tropických ekosystémů (II)

Petr Sklenář, Pavel Kovář

Hory rovníkových oblastí musí být dostatečně vysoké, aby se na nich mohla úspěšně vyvinout **tropická alpínská vegetace**. Zatímco ve východní Africe a v jihozápadní Asii se tomu tak stalo na jednotlivých izolovaných vrcholech nebo horských masivech, v Jižní Americe se tato vegetace, obecně nazývaná páramo, mohla vytvořit téměř souvisle na hřebenech And v délce přes 1 500 km. Páramo je starý španělský výraz pro bezlesé a nehostinné náhorní planiny Iberského poloostrova, kterým španělští dobyvatelé a později kolonisté označovali rozsáhlá území jihoamerických hor pokrytá travinnou vegetací. Dnešní význam slova páramo je značně široký a užívá se pro různé typy vegetace Severních And mezi horní hranicí lesa s hranicí věčného sněhu.

Geograficky jsou formace páramo vázány převážně na území tří států: Venezuely, Kolumbie a Ekvádoru. Na severu nepatrн zasahuje také do Kostariky a na jihu do severního Peru. Zde však mají již poněkud odlišný charakter a označují se častěji jako jalca. Dále směrem na jih v rozsáhlém altiplanu Peru, Bolívie a Argentiny se analogický typ vegetace označuje jako puna, nachází se v mnohem sušším a extrémnějším klimatu a má jiné floristické složení. Díky své geologické historii, trvale humidnímu podnebí, rozsáhlosti území a kontaktům s temperárními oblastmi severní i jižní polokoule tvoří dnes flóra páramos nejbohatší horskou květenou na světě, která čítá téměř 500 rodů a v odhadech 4 000 druhů cévnatých rostlin.

Páramos se v Ekvádoru vyvinuly na obou hlavních hřebenech And. Díky geografické pozici země a geologické historii determinované intenzivní sopečnou činností mají osobitý charakter. Vlhkostní rovník probíhá přibližně mezi 4° — 5° s. š.: a tak přestože Ekvádor leží na rovníku, klima ve vysokých Andách je obecně sušší v porovnání s Kolumbií a Venezuélu. Tato skutečnost se zvýrazňuje směrem na jih. Srážky mají v horách Ekvádoru dvě maxima, první v období našeho jara a druhé v čase našeho podzimu. Přestože jejich roční úhrn může místně přesahovat 2 000 mm, většinou nedosahuje hodnot zaznamenaných v sousední Kolumbii. Předpokládá se, že také z toho

to důvodу je ekvádorská horská flóra chudší a druhově částečně odlišná.

Například nejcharakterističtější rod formace páramo *Espeletia*, který má v Kolumbii a Venezuele své vývojové centrum, kde je zastoupen více než 100 druhů vyskytujícími se od horského lesa až po horní hranici vegetace, zasahuje do Ekvádoru pouze jediným druhem (*E. pycnophylla*). Ten se vyskytuje ve statisících jedinců v rozsáhlých oblastech travinných páramos na severu země při hranici s Kolumbií a pak ve velice omezené populaci ve střední části Ekvádoru na východním hřebenu And v oblasti nazývané Llanganatis. Tento výskyt, který zároveň znamená jižní hranici rozšíření rodu, je z hlediska fytogeografie velice zajímavý. Všeobecně se předpokládá, že se druh do této odlehlej a extrémně humidní oblasti ekvádorských hor rozšířil v jednom z četných období zalednění, která se v Andách koncem třetihor a ve čtvrtohorách opakovala v podobných cyklech jako na severní polokouli. Po skončení poslední doby ledové se zde druh udržel díky příhodnému klimatu, zatímco v horách směrem na sever až ke hranici s Kolumbií vymizel. Jeho populace v oblasti Llanganatis tak zůstala účinně izolovaná od ostatních, o čemž svědčí i odlišnosti v morfologii — bývá proto považována za samostatný poddruh.

Sušší charakter hor se odráží také v celkové fyziognomii vegetace. V Ekvádoru jsou mnohem výrazněji zastoupeny trs-

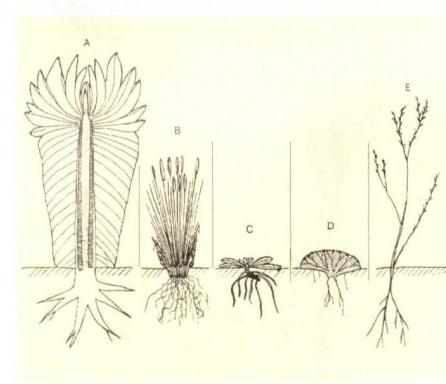
naté trávy, které na většině míst nahrazují horské bambusovité trávy r. *Chusquea* tvořící neproniknutelné porosty na vlhkých svazích kolumbijských And. Napopak, podstatně více jsou přítomny polštárovité rostliny, např. r. *Azorella* a *Nototrichia*, které pak dále na jih spolu s trsnatými trávami dominují vegetaci puna.

Sopečná aktivita sehrála také významnou roli při vývoji ekvádorských páramos. V severní a střední části země vévodí horám kužele vyhaslých nebo ještě stále činných stratovulkánů, jejichž čtvrtohorní explozivní aktivita formovala charakter této části And a byla zcela jistě důležitým faktorem pro vývoj vegetace. Na jih od 2° 30' nalezneme zcela jiný typ sopečné činnosti (tzv. efuzivní). Zde se nenacházejí žádné stratovulkány a sopečné formace jsou převážně staršího data. Hřebeny And v této části Ekvádoru jsou podstatně nižší a druhově složení flóry, jak páramos, tak horského lesa, je znatelně odlišné od květeny směrem na sever od této linie. Izolovanost oblasti a obtížný terén nepřály soustavnému botanickému výzkumu, a tak teprve nyní jsou zde objevovány pro vědu nové druhy.

Páramos zahrnují několik výrazných typů vegetace. V Ekvádoru se obecně popisuje (1) travinné páramo, (2) keřové a polštárové páramo a (3) pouštní páramo.

Travinné páramo, někdy také nazývané jako vlastní páramo nebo pajonal, nazavazuje na horský mlžný les. Vyskytuje se ve výškách od 3 400 do 4 000 m n. m., ale

Nejdůležitější životní formy alpínské tropické vegetace: A — obří růžicovité rostliny, B — trsnaté trávy, C — bezlodýžné růžicovité rostliny, D — polštárovité rostliny, E — stálezelené sklerofilní keře. (Podle Hedberga, 1964)

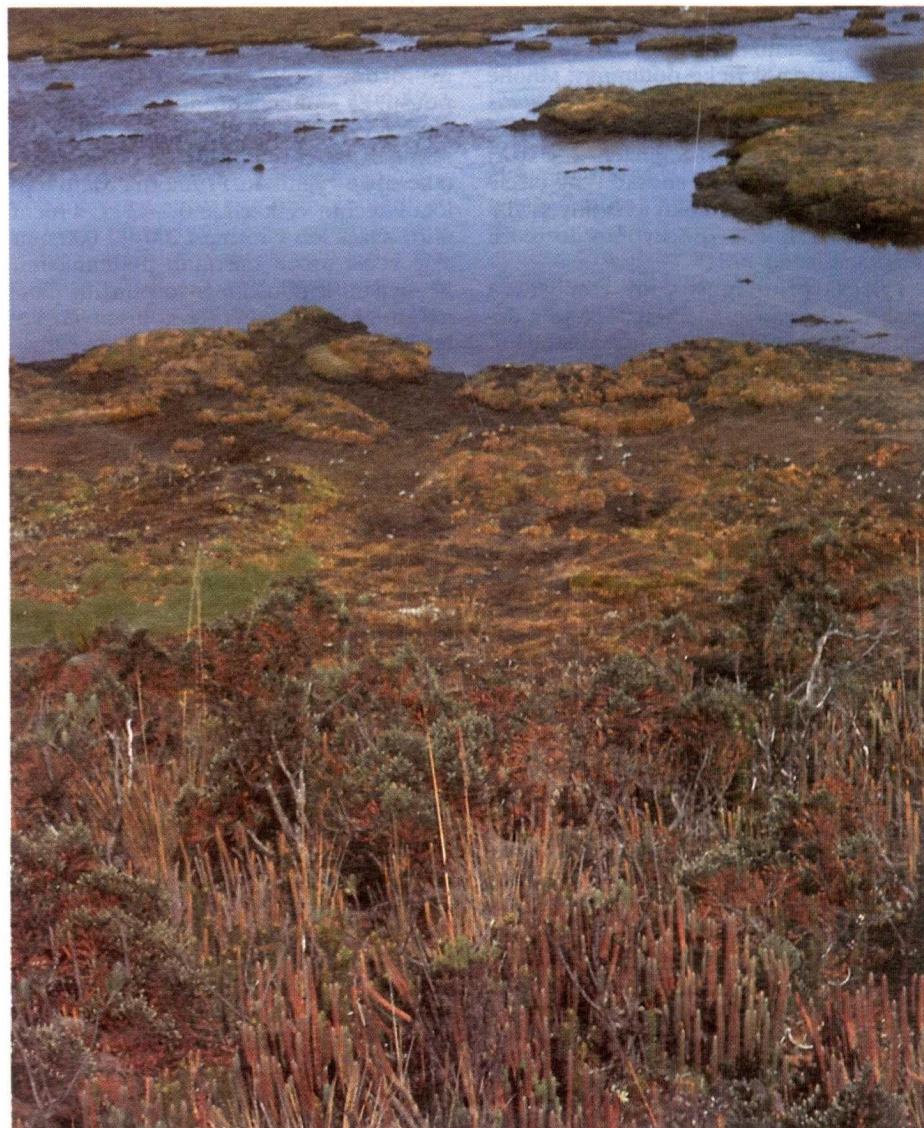
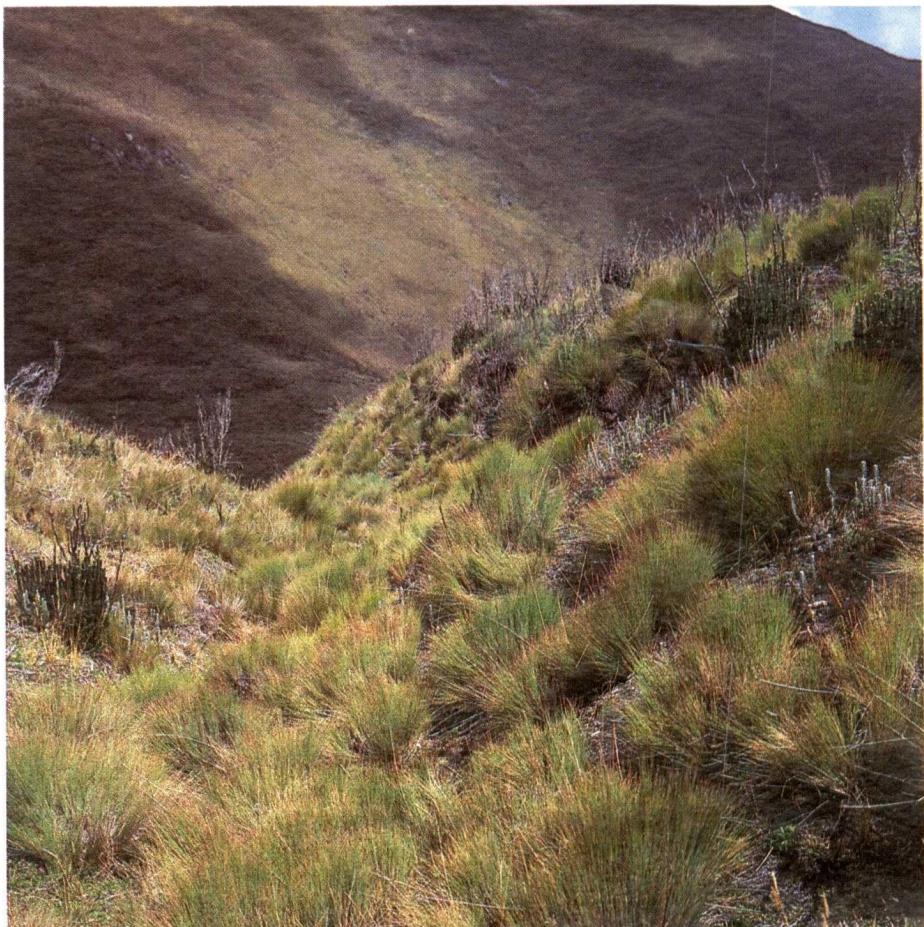


podle místních podmínek může sestupovat či vystupovat až o několik set metrů.

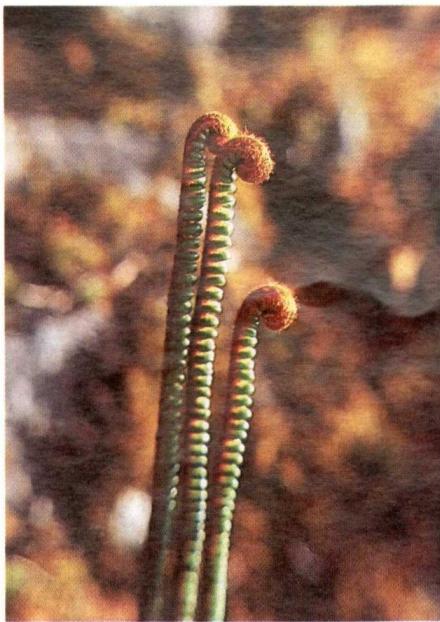
Průměrná roční teplota se pohybuje mezi 6 — 10 °C, dešťové srážky jsou časté a sníh není výjimkou. Většina oblačnosti do And přichází z východu z Amazonské nížiny, proto je východní hřeben výrazně vlhčí. Podstatně vlhčí jsou však oba návětrné vnější svahy, zatímco vnitřní, směrem do meziandské deprese, jsou sušší. Vegetaci dominují nezřídka přes 1 m vysoké a husté trsnaté trávy. Typickými rody jsou *Calamagrostis* a *Festuca*, k nimž na řadě míst přistupuje např. r. *Cortaderia*. V místech mezi jednotlivými trsy se vyskytuje keře r. *Hypericum*, *Pentacalia* (*Senecio*), *Diplostephium* či *Lupinus* spolu s přezemními bylinami, které jsou pak mnohem více zastoupeny výše.

Místy se nacházejí až několikahektarové lesíky tvořené především druhy r. *Polylepis* z čeledi růžovitých (*Rosaceae*). Velice často jsou vázány na horské rokle nebo strmé kamenité svahy, ale ojediněle se vyskytují i na pozvolných svazích obklopené travinným porostem páramo a mohou vystupovat až do výšek 4 200 m n. m. Jejich původ a existence je dodnes nezcela objasněným jevem. Podle některých autorů tyto lesíky znamenají pouze horní limit možné existence lesa v severních Andách a jejich výskyt je zcela podmíněn lokálně příznivými klimatickými podmínkami. Vlastní klimaxová horní hranice lesa pak leží mnohem níže v nadm. výškách mezi 3 400 — 3 600 m. Zcela opačný názor zastává druhá skupina botaniků a ekologů, kteří tvrdí, že tyto porosty představují zbytky dřívě mnohem rozsáhlejšího výskytu lesa v Andách, který byl až na nepatrné výjimky devastován lidskou činností. Původní horní hranice lesa podle nich odpovídala hornímu limitu rozšíření těchto lesíků a ležela mezi 4 100 — 4 300 m n. m. Toto tvrzení vychází ze skutečnosti tisíciletého osídlení jihoamerických hor. Často až do dnešní doby je jediným zdrojem energie pro obyvatele vysokých And dřevo, a tak je horský les neustále kácen. Zachovat se mohl právě jen na obtížně přístupných místech. (Názorným příkladem je kráter Pasocha ležící ve výšce 4 200 m n. m., vzdálený od Quita přibližně půl hodiny, kde se uchoval jako na jediném místě v centrálním andském údolí souvislý porost původního horského mlžného lesa.) Na většině míst vykámeného lesa se pak druhotně vyvinulo travinné páramo, které se udrželo a udržuje intenzivní pastvou a vypalováním.

Ve výškách 4 000 — 4 500 m n. m. se vyskytuje keřové a polštářové páramo. V této zóně trsnaté trávy ustupují keřům r. *Loricaria*, *Chuquiraga* a *Diplostephium* z čel. složnokvětých a různým polštářovitým rostlinám. Prakticky všudy přítomné jsou polštáře tvořené jitrocellem *Plantago rigida*, které mohou dosa-



Travinné páramo v členitém terénu v okolí vrchu sopky Pichincha, (kolem 4 000 m n. m.) je tvořeno převážně rody *Festuca*, *Calamagrostis*, *Trisetum*, *Poa*, *Agrostis* a *Cortaderia* (nahore). ♦ Mokřadní podoba vysokohorských páramos s vyšším podílem mechovrstů a lišejníků; Volcán Chiles. Snímky P. Kováře

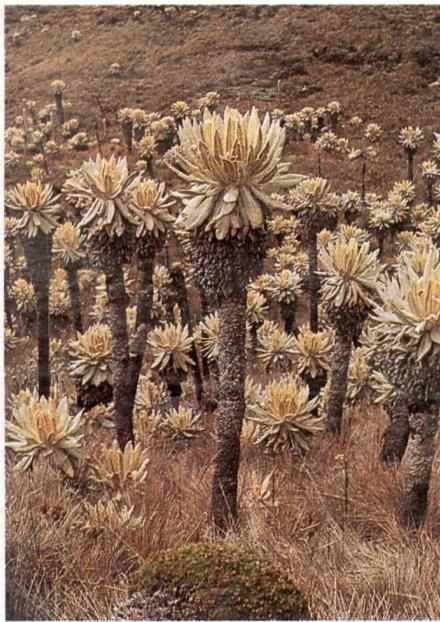


Kapradina *Jamesonia cinnamomea* se vyskytuje pouze v dostatečně vlhkých oblastech vysokohorských ekvádorských páramos

hovat až 1 m výšky. Dalšími příklady této růstové formy jsou kozlík *Valeriana aretioides* (Valerianaceae) a zástupci r. *Arenaria* (Caryophyllaceae), *Azorella* (Apiaceae), *Werneria* (Asteraceae), *Nototrichie* (Malvaceae), *Distichia* (Juncaceae) a *Oreobolus* (Cyperaceae). Polštárovité rostliny jsou časté v pouštích a polopouštích oblastech a jejich výskyt v páramu byl proto často spojován s adaptací na xerické podmínky. Mnohé z nich, především r. *Distichia*, *Oreobolus* a jitrocel *Plantago rigida*, však běžně rostou ve vlhkých sníženinách, kde tvoří spolu s dalšími druhy andské typy rašelinišť, nebo v okolí potoků a na jiných vlhkých místech, což zpochybňovalo teorii adaptace na sucho.

Fyzická přítomnost vody v substrátu však ještě nemusí znamenat, že je v dostatečné míře také přístupná rostlinám. Značná nadmořská výška způsobuje časté poklesy teplot pod bod mrazu v nočních a ranních hodinách, přestože se hory nacházejí na rovníku. Voda zamrzlá v půdě je rostlinám nedostupná často až do pozdních dopoledních hodin, kdy slunce pomalu prohřívá vzduch a horní vrstvu půdy a led postupně taje. Rostliny tak musí v ranních hodinách čelit opakování vodnímu deficitu a polštárovitá růstová forma se tedy může uplatňovat jako adaptace ke skutečnému, ale i fyziologickému suchu. Opakování cyklu promrzání a tání vody v horní vrstvě půdy má za následek také tvorbu jehlového ledu, který se vytváří, je-li půda v dostatečné míře nasycena vodou. Přes noc se tvořící krystalky ledu zdívají horní vrstvičku půdy, přes den zase tají, a to má za následek neustálý pohyb substrátu. Rostliny jsou tedy vyštaveny problému, že neustálý vertikální pohyb půdy znemožňuje uchycení semenáčků. To je také jedním z důvodů, proč zde téměř nenajdeme jednoleté druhy a proč se převážná část rostlin rozmnožuje vegetativně.

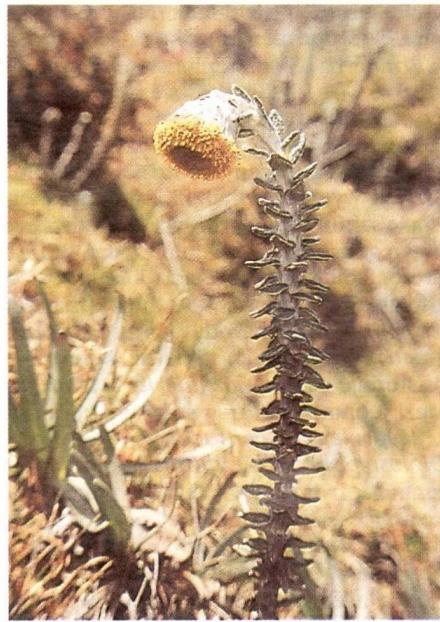
Nejvyšše se mezi 4 500 m až 4 800 m n.m. rozkládá tzv. pouští páramo (desert pá-



Druh *Espeletia pycnophylla* (Asteraceae) je typickým představitelem životní formy obřích růžicových rostlin, v popředí „polštář“ r. *Azorella ovatus*. Snímky P. Sklenáře (není-li uvedeno jinak)

amo). Tento v literatuře často užívaný název však není významově zcela přesný, protože ve srovnání s „pravými“ pouštěmi nalezneme kromě shodných rysů také řadu podstatných rozdílů. Oproti pouštím má tento typ páramu celoročně dostatečné množství srážek ve formě deště, sněhu nebo mlhy. Půda obecně je vždy vlhká, přestože její nejsvrchnější část poměrně rychle vysouší častý vítr. Také denní rozdíly teplot nedosahují extrému pouště. Za slunečného dne teplota vzduchu ve výšce 4 600 m n.m. jen zřídka dosáhne 10 °C a noční mráz pod -5 °C je také spíše výjimkou. Průměrná roční teplota v těchto výškách je 0 – 3 °C a roční úhrn srážek leží v rozmezí 200 – 1 000 mm a je zcela určen místními podmínkami. Přirovnání k pouštím bylo použito patrně pro typický výskyt štěrkopisčitých, velice slabě vyvinutých půd a celkově chudý charakter vegetace.

Extrémní klima a vlastnosti substrátu způsobují, že rostliny nikdy netvoří uzavřený zápoj a rostou jednotlivě nebo jen v malých shlucích. Pohyb půdy se zde uplatňuje velmi výrazně a cyklus promrzání a tání vody v půdě působí prakticky po celý rok. Opět jsou hojně zastoupeny polštárovité rostliny r. *Draba*, *Nototrichie* a *Werneria*, které jako jedny z mála mohou kolonizovat pohyblivý písek. Ostatní druhy využívají ke své existenci stabilnější substrát v okolí velkých balvanů, na mírnějších svazích, nebo rostou na kamenité suti či ve štěrbinách skal. Mezi charakteristické druhy patří *Culcittium canescens*, *Lupinus alopecuroides*, *Lachemilla tanacetifolia*, *Valeriana alypifolia*, *Geranium ecuadoriensis*, *Poa cucullata*, *Calamagrostis aurea*. Jiným možným způsobem, jak se vyhnout problému s pohyblivým substrátem, je růst na povrchu polštářů ostatních rostlin. Kromě stability substrátu rostliny nacházejí uvnitř polštáře trvale vláhu a také teplotní poměry při povrchu polštáře jsou výhodnější. V Ekvádoru bylo napočítáno několik desítek druhů rostlin, které příležitostně využívají tuto možnost, např. *Lasiocephalus*



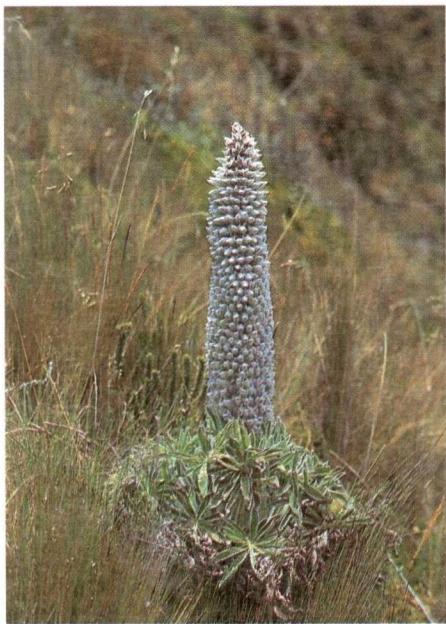
Jeden z mnoha bylinných zástupců složnokvětých rostlin v Andách, široce rozšířený druh *Lasiocephalus ovatus*. Snímky P. Sklenáře (není-li uvedeno jinak)

ovatus, *Cerastium floccosum*, různé druhy r. *Gentianella*, krátkostébelné trávy r. *Calamagrostis*, atd. Protože tyto rostliny koření ve stařině uvnitř vlastního polštáře a nedosahují půdy, hovoří se často o zvláštní formě epifytismu. Je třeba dodat, že tyto druhy běžně rostou také v normální půdě.

Kromě uvedených hlavních typů páramos se vyskytuje celá řada dalších, vázaných na specifická stanoviště: např. zmíněná andská rašelinisté nebo rostlinstvo pobřežních partií četných lagun.

Způsob, jakým se rostliny jihoamerických páramos i prvky afroalpinské flóry a květeny tropických hor jv. Asie denně vyrovnávají s nepříznivými podmínkami prostředí, byl dlouho předmětem zájmu rostlinných ekologů. Možnost existence rostlin v klimaticky proměnlivém prostředí je spojena s evolucí **specifických adaptací** a růstových forem, kterými rostliny čelí značným teplotním výkyvům během dne, intenzivní radiaci a vodnímu deficitu v pletivech v ranních hodinách. Podstatná část rostlin páramos se dá zahrnout do pěti hlavních forem: obří růžicovité rostliny, trsnaté trávy, bezlodyžné růžicovité rostliny, polštárovité rostliny a sklerofilní kere.

Obří růžicovité rostliny mají v Ekvádoru zastoupeni zmíněným druhem *E. pycnophylla*. Někdy se však k nim rádi i stromové kapradiny, např. přes metr vysoká kapradina *Blechnum loxense*, hojně rozšířená v dostatečně vlhkých horských oblastech Ekvádoru. Tato růstová forma reprezentuje celý soubor adaptací na nepříznivé prostředí tropických velehor a byla nejvíce studována v prostředí páramos Kolumbie a Venezuely. Rostlina vytváří na úzkém kmeni vrcholovou růžici hustě plstnatých listů o průměru až 1 m. Listy na kmeni jsou poskládány ve šroubovici a celá růžice má tvar paraboly. Ve vrcholové části kmene uprostřed růžice se vytváří kvetenství. Dlouhé bílé trichomy listů odrážejí nadměrné záření a chrání pletiva listů před poškozením ultrafialovými paprsky a přehříváním.

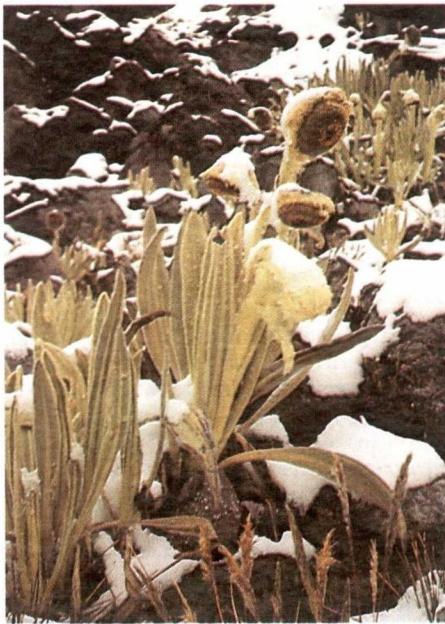


Patrně nejnápadnějším horským druhem z rodu vlčí bob je majestátní *Lupinus pubescens*; Pichincha, 4 000 m n. m.; foto P. Kovář

Parabolický tvar růžice zajišťuje, že se odražené paprsky sbíhají do jejího středu, kde je umístěno kvetenství. Teplota uvnitř růžice je tak o několik stupňů vyšší než teplota okolního vzduchu, což je důležité pro tvorbu květních orgánů. Staré, odumřelé listy přetrvávají na kmene a tvoří tepelný izolační plášť chránící vodivá pletiva uvnitř a teplota kmene tak na rozdíl od okolní teploty vzduchu nikdy neklesá pod bod mrazu. Vodivá pletiva rostlin, u nichž byl pokusně odstraněn ochranný plášť starých listů, byla při prvních poklesech teplot pod bod mrazu nenávratně poškozena a rostliny během následných týdnů odumřely. Uvnitř kmene se nachází také zvláštní druh zásobního pletiva. Obsah vody v tomto pletivu pomáhá v ranních hodinách snižovat vodní deficit v rostlině, kdy sluneční záření způsobuje intenzivní transpiraci, a zmrzlá voda v půdě je kořenům nedostupná.

Trsnaté trávy představují další růstovou formu, která je na rozdíl od předchozí v celém Ekvádoru zastoupena hojně a řadou druhů. Typické jsou: *Calamagrostis intermedia* (z taxonomického hlediska široký a značně variabilní komplex) *Festuca dolichophylla* a *Cortaderia nitida*. Staré listy trsnatých trav přetrvávají dlouhou dobu, takže vzbuzují mylný dojem, že je celý trs suchý a odumřelý. Uprostřed něho jsou však umístěna obnovovací dělivá pletiva (meristémy) dávající vznik novým listům a kvetenstvím. Listy jsou velmi úzké, dlouhé a značně tuhé a jejich xeromorfní charakter zajišťuje minimální ztrátu vody. Teplota uvnitř trsu je o několik stupňů vyšší než v okolním prostředí, a tím je usnadněn vývoj reprodukčních orgánů. Odumřelé báze listů, mezi nimiž jsou ukryty obnovovací meristémy, jsou trvale nasáklé vodou. Je to jeden z důvodů, proč trsnaté trávy přežívají opakováné pálení a snadno obrázejí.

Celá řada rostlin reprezentuje další růstovou formu — **bezlodžné růžicovité rostliny**, např. *Eryngium humile* (Apiales), *Hypochaeris sonchoides*, *Oritro-*



Typickým druhem nejvyšších poloh dokonale přizpůsobeným extrémním klimatickým podmínkám je *Culcitium canescens* (Asteraceae)



Nahoře velkokvětý pryskyřník Guzmanův (*Ranunculus guzmanii*); (foto P. Kovář) ♦ Jehlový led; délka krystalů 30 mm

phium peruvianum, *Senecio repens* (Asteraceae), *Calandrinia acaulis* (Portulacaceae), *Luzula racemosa*, *Isoetes andina*, *Lachemilla hispidula*. U těchto druhů evoluce vedla k maximálnímu zkrácení internodií. Listy tvoří růžici většinou těsně přiléhající k povrchu půdy, zatímco redukovaný stonk je obvykle celý schován v půdě. Odumřelé listy zůstávají přichyceny k rostlině, udržují vlnkost a tvoří izolační vrstvu stonku chránící před poklesy teplot pod bod mrazu.

Také u **polštárovitých rostlin** dosáhlo zkracování internodií v průběhu evoluce výrazné míry. Stonk je umístěn nad povrchem půdy, bohatě se větví a dává vznik polštářů různých velikostí a tvarů. Staré části polštáře postupem času odumírají a rostlina se rozpadá na několik menších, které se dále vyvíjejí nezávisle. Staré listy zůstávají uvnitř polštáře, udržují vodu a postupně se rozkládají a slouží rostlině jako důležitý zdroj živin. Další výhodou, kterou tato růstová forma rostlinám poskytuje, jsou vysíti teploty v průběhu celého dne při povrchu, kde se vyvíjejí květní orgány.

Poslední z pěti růstových forem jsou stálezelené **sklerofilní keře**. Listy těchto keřů jsou velmi tuhé, kožovité, často hustě chlupaté a většinou malých rozměrů, aby se minimalizovaly ztráty vody transpirací. Výška keřů může dosáhnout na příhodných místech až 2 m, ale s přibývající nadmořskou výškou se zmenšuje až na několik desítek cm. Přestože noční mrazy jsou poměrně časté, obnovovací pupeny nemají žádnou zvláštní ochranu.

Ne všechny rostliny vyskytující se v páramos by bylo snadné zařadit do uvedených 5 kategorií, u většiny ostatních však zvláštní adaptace nejsou tak výrazné.

Pokusíme-li se rekonstruovat **vznik formací páramos**, musíme se vrátit do doby hlavního zdvihu And v období pozdních třetihor, kdy horské hřebeny dosáhly dostatečné výšky nad horní hranici lesa a kdy se vytvořilo vhodné prostředí

