

Kapsko — botanický ráj

2. Proč je kapská květena tak jedinečná?

Jan Suda, Radka Sudová

V našem úvodním zastavení v Kapsku jsme si přiblížili přírodní podmínky, které panují v této části afrického kontinentu, a poodhalili jsme i historický vývoj zdejší jedinečné flóry (Živa 2007, 1: 22–24). Zvídavě čtenáře může napadnout otázka, jaké důvody vlastně umožnily vznik tak obrovské diverzity rostlin. Je nasnadě, že nezměrnou druhovou pestrost Kapska mohl jen stěží zapříčinit jediný dominantní činitel a vysvětlení je třeba hledat ve vzájemné souhře celé řady faktorů. A právě této problematice se budeme podrobně věnovat ve druhém pokračování seriálu a současně si představíme i jedny z magnetů kapské květeny — endemické čeledi.

Důvod první: diverzita stanovišť a lokální speciace

Nezastupitelnou roli v generování druhového bohatství hraje podle očekávání pestrá škála (mikro)stanovišť, která se v Kapsku vytvořila. Charakter jednotlivých lokalit bývá do značné míry určen množstvím srážek a teplotami, jež se prudce mění v závis-

losti na geografické poloze (především v západových směrech), vzdálenosti od pobřeží, nadmořské výšce i orientaci (např. návětrné/závětrné strany, chladnější a vlhčí jižní/teplejší a sušší severní svahy). Tato variabilita je dále umocněna mozaikovitostí půd. A právě půdní (edafické) podmínky se zdají být pro diverzifikaci kapské flóry zásadní. Převládajícím typem zde totiž bývají

půdy velmi chudé živinami (podobně jako např. v jihozápadní Austrálii, avšak na rozdíl od zbyvajících mediteránních oblastí), které obecně hostí druhově pestrá rostlinná společenstva. Na odlišných substrátech (např. kyselé vs. vápnné či jílovité vs. písčité) se navíc často vyvinuly rozdílné, byť blízké příbuzné druhy. Taková speciace (vznik druhů) se nazývá edafická a v kapské flóře je dobře zdokumentována např. v rodech *Leucospermum* a *Leucadendron* z čel. proteovitých (*Proteaceae*) nebo *Freesia* a *Galaxia* z čel. kosatcovitých (*Iridaceae*).

Četné výzkumy navíc ukazují, že valná část druhů chudých substrátů vykazuje jen velmi omezenou migrační schopnost, což snižuje tok genů, podporuje vznik místních druhů a vede k vysokému stupni endemismu. Budeme-li pozorně prohlížet semena kapských rostlin, záhy zjistíme, že většina z nich nemá žádné morfologické adaptace (např. ostny, přichytné háčky, chmýr) pro šíření na dlouhé vzdálenosti, ať již s pomocí živočichů (zoochorie) nebo větru (anemochorie). Podobně jen velmi malý podíl druhů vytváří barevně atraktivní bobule lákající ptáky — jejich produkce je totiž energeticky náročná a na chudých půdách by takové počinání bylo zbytečným luxusem. Experimentálně bylo prokázáno, že semena většiny zástupců původní flóry se nešíří dále než asi 5 m od mateřské rostliny. Jediný významnější aktivní transport semen zajišťují mravenci (jde o tzv. myrmekochorii), avšak ani ten není příliš účinný. V Kapsku se myrmekochorní semena vyskytují u více než 1 000 druhů z různých čeledí (např. bobovitých — *Fabaceae*, routovitých — *Rutaceae*, proteovitých) a lehce je poznáme podle přítomnosti masitých výrůstků (elaiozomů) sloužících jako potrava pro mravence.

Důvod druhý: stabilita klimatu

Pro současnou diverzitu rostlin se ukazuje být životně důležitá klimatická historie. V této charakteristice se totiž Kapsko (spolu s již zmíněnou jihozápadní Austrálií) liší od všech ostatních mediteránních oblastí světa. Zatímco např. květena severní polokoule čelila během čtvrtohor prudkému kolísání teplot (doby ledové a meziledové), Kapsko bylo takových změn ušetřeno a zdejší klima je v posledních zhruba pěti milionech let relativně stabilní. Hromadné vymírání druhů a dramatické změny ve složení vegetace, jak je známe z Evropy nebo Chile, zde nejsou dokumentovány. Příznivé podnebí tak umožnilo dlouhý nepřerušovaný vývoj místní flóry a dnes v Kapsku nacházíme elementy různého geologického stáří. Celkově tedy můžeme shrnout, že na generování variability se příznivě podepsala nejenom rychlá speciace (jak je zřejmé třeba v čeledích *Restionaceae* nebo kosatcovitých), ale i pomalejší vymírání (extinkce) druhů.

Důvod třetí: oheň

Z dalších významných ekologických faktorů nelze opomenout oheň, který podstatně ovlivňuje dynamiku kapské vegetace již od samého vzniku mediteránního klimatu (asi před 6 miliony let). Převažující životní forma — relativně nízké, prutnaté a drob-

Rozmanitost přírodních stanovišť spolu s prudkými gradienty vlhkosti, teplot i půdních typů přispívají k vysoké diverzitě kapské květeny



olisté keře — je totiž náchylná k občasným požárům, které se většinou objevují v intervalech 15–30 let. Na dospělé jedince mívají požáry většinou destruktivní účinek, avšak jejich působením se uvolní prostory, jež záhy obsadí početná flóra krátkověkých bylin, vyraší v zemi ukryté geofyty a zároveň se začínou objevovat semenáčky nejrozličnějších druhů, jejichž klíčení stimuluje vysoké teploty či působení kouře. A právě tyto druhy časných sukcesních stadií významně přispívají k vysoké různorodosti místní květeny.

Oheň však hraje nezastupitelnou úlohu i v koloběhu živin. Na chudých půdách totiž rychle dochází k vyčerpávání živin, následkem čehož vegetace začíná živořit, postupně přestává kvést a skomírá. Požáry vracejí živiny vázané v biomase zpět do půdy a otevírají tak možnost pro uchycení nové vitální vegetace (dojde k jakémusi omlazení). Velice citlivě reagují na letní požáry mnohé cibuloviny, které začínou překotně vytvářet květy (některé z nich dokonce kvetou výhradně po požárech). Ilustrativními příklady mohou být amarylkovité rody *Cyrtanthus* nebo *Haemanthus* (krvokvět), jež nezřídka rozkvétají pouhé dva týdny po požáru. Procházka takovým spáleništem, které je pokryto kobercem krátkověkých bylin střídajících se s atraktivními cibulovinami, patří k nezapomenutelným zážitkům (viz obr.).

Existuje několik různých hypotéz, jak požáry mohou přispívat ke zvyšování druhové variability. První předpokládá, že působením ohně dojde k fragmentaci kdysi souvislého areálu, případně až k úplné izolaci okrajových populací. Ty mohou postupně akumulovat drobné změny, které nakonec vyústí ve vznik nového druhu. Podobně požáry významně ovlivňují dynamiku rostlinných společenstev (některé taxony podporují, jiné eliminují), čímž vy-

Extrémní příklad přizpůsobení rostlin na pačiči opylovače. Nejvýraznějším útvarem u Babiana ringens z čel. kosatcovitých (Iridaceae) je sterilní vzpřímená část lodyhy, která slouží jako bidýlko pro strdimily Nectarinia famosa. Foto R. Sudová



tvářejí prostor pro nové interakce. Navíc spektrum druhů, které se po spálení uchytí, do značné míry závisí na náhodě, a výrazně tak kolísá mezi jednotlivými lokalitami i mezi roky. U rostlin přežívajících semeny můžeme předpokládat i rychlejší obrát generací (kratší generační dobu), a tedy větší pravděpodobnost výskytu nějaké mutace. Takové druhy zároveň mívají časově se nepřekrývající generace, čímž ještě více narůstá šance, že se nově vzniklá mutace v populaci skutečně udrží.

Důvod čtvrtý: adaptace na opylovače

Přizpůsobení rostlin různým abiotickým podmínkám se projevuje především variabilitou ve vegetativních orgánech (zejména v listech a lodyhách). K takovému rozrůznění došlo v kapské flóře např. u rodu *Muraltia* (vitodovité — *Polygalaceae*), *Aspalanthus* (bobovité) nebo *Cliffortia* (ružovité — *Rosaceae*). Mnohé zdejší druhy však vykazují ve vegetativních částech nápadnou uniformitu a výrazné odlišnosti zjistíme teprve ve stavbě jejich květů (typickými příklady jsou extrémně bohaté rody vřesovec — *Erica* a mečík — *Gladiolus* nebo orchideje *Disa* a *Satyrium*). Vysvětlení takových rozdílů je třeba hledat v adaptaci na různé opylovače.

Jen malý počet druhů kapské flóry opyluje vítr (např. *Restionaceae*, některé vřesovce nebo několik zástupců z rodu *Leucadendron*). Důvod je prostý — při tomto způsobu přenosu pylu totiž dochází k jeho velkým ztrátám, které musí být kompenzovány značnou nadprodukcí. Takový postup však bývá neekonomický a zejména na živinově chudých půdách evolučně nevýhodný. Jako vhodné řešení se nabízí opylování pomocí živočichů. Celkově se Kapsko vy-

Příklad koevoluce květů a jejich opylovačů. Dvojice korunních lístků v rodu ostrubatika (Diascia) z čel. krtičníkovitých (Scrophulariaceae) bývá protažena v nápadné ostruhy, v nichž se ukrývají trichomy vylučující olejnaté látky. Tyto substance sbírají samotářské včely z rodu Rediviva pomocí dlouhých předních končetin a současně tak zajišťují přenos pylu. Foto R. Sudová



značuje větším spektrem opylovačů než jiné části Afriky. Setkáme se zde s různými blanokřídlými a dvoukřídlými (často s dlouhými sosáky), brouky, motýly, ptáky a dokonce i hlodavci. Překvapí zejména značný počet druhů adaptovaných na „nehmyzí“ opylovače, což zřejmě souvisí s relativně nízkou diverzitou hmyzu a krátkým obdobím příznivým jak pro kvetení rostlin, tak pro vývoj hmyzu. Výsledkem koevoluce se specifickými opylovači bývá pestrá škála tvarů, barev a vůní květů i variabilita v době kvetení. Např. květy opylované ptáky bývají většinou nevonné, mají však dlouhé a zářivé, nejčastěji červené nebo oranžové zbarvené květní trubky a vytvářejí dostatek nektaru. Zřejmě nejdokonaleji ze všech kapských rostlin se na pačiči opylovače přizpůsobila kosatcovitá *Babiana ringens* (viz obr.), jejíž hlavní lodyžní větev se přeměnila v jakési bidýlko využívané strdimily *Nectarinia famosa*, kteří opylují květy vyrůstající těsně nad úrovní půdy. Květy adaptované na opylování nočními motýly se naopak vyznačují pronikavými vůněmi a světlými barevnými tóny.

Kvetoucí rostliny lze v kapské flóře najít v průběhu celého roku, hlavní vrchol však spadá do pozdní zimy a jara (zhruba období srpen–říjen), druhé maximum pak nastává na podzim (únor–duben). Zajímavé je, že blízké příbuzné druhy (např. mečíky) nezřídka kvetou v odlišnou roční dobu, aby omezily vzájemnou kompetici o opylovače. Na druhou stranu často můžeme v opylovacích mechanismech pozorovat určitou konvergenci, kdy druhy ze zcela nepřibuzných skupin vytvářejí podobné květy a i jejich opylovači bývají shodní. Příkladem může být zřejmě neaktivnější motýlí opylovač — okáč *Aeropes tulbaghia*, který neselektivně vyhledává červené zbarvené květy (např. rodu *Disa*, *Brunsvigia* nebo *Gladiolus*). Ve skutečnosti tohoto největšího jihoafrického okáče přitahuje jakákoli červená barva, červené oblečení nevyjímá. Podobně opylovače vykazují i rody štavel (*Oxalis*) z čel.

Protáhlé a úzké okvětní trubky druhu Lapeirousia jacquini z čel. kosatcovitých signalizují opylování dvoukřídlým hmyzem s dlouhými sosáky





šťavelovitých (*Oxalidaceae*) a *Romulea* z čel. kosatcovitých, které nezdídká vytvářejí smíšené populace.

Významné postavení mezi specializovanými hmyzími opylovači v Kapsku zaujímají dvoukřídlí s výrazně dlouhými sosáky z čeledi ovádovití (*Tabanidae*) a *Nemestrinidae*. Jde o skupinu asi 14 druhů, které jsou výhradními přenašeči pylu u více než 120 různých rostlin, zejména kakostovitých (*Geraniaceae*), kosatcovitých a vstačovitých (*Orchidaceae*). Květy adaptované na tyto dvoukřídlé snadno poznáme podle dlouhých květních trubek (viz obr.), nejčastěji dvoustranné souměrnosti, nápadných barev a velkého množství nektaru. Je samozřejmé, že koevoluce rostlin s opylovači probíhá neustále a i v současné době můžeme být svědky tohoto procesu. Např. u kosatcovité *Hesperantha falcata* se vyskytují jedinci s vonnými bílými a nevonnými žlutými květy, stejně tak u mečíku *Glaucium maculatum* existují hnědavě vonné a červenavě nevonné typy, které lákají jiné opylovače.

Kapsko a ostrovy — co mají společného?

Některé rysy kapské květeny připomínají vývoj na oceánských ostrovech. Jednak je zde značná část druhové diverzity soustředěna do malého počtu evolučních linií a jednak k masivní radiaci (rozdůlnění) došlo velice rychle a relativně nedávno (měřeno samozřejmě geologickými standardy). Přesné datování hlavních radiací je obtížné, neboť fosilní doklady většinou chybějí a je tedy nutné se opírat o nepřímé důkazy, jako třeba výsledky molekulárních analýz (tzv. molekulární hodiny) nebo ekologické nároky studovaných druhů. Často se ukazuje, že hlavní speciální vlny spadají do mladších třetihor, tedy do období, kdy se formovalo

mediteránní klima (zjištěno např. pro rody *Pelargonium* z čel. kakostovitých, *Phyllica* z čel. řešetlákovitých — *Rhamnaceae* nebo brukvovitou *Heliophila*). Na recentní vznik některých kapských rostlin můžeme též usuzovat podle jejich vazby na specifické lokality, které se v oblasti vytvořily až nedávno. Podobně mnohé druhové bohaté skupiny osidlují otevřená, relativně suchá stanoviště vystavená periodickým požárům, jež se objevila až se vznikem mediteránního klimatu. Krátká evoluční historie je patrná i z obtížného určení mnoha druhů, kdy ještě nedošlo k jejich dostatečné diferenciaci nebo vymizení přechodných typů. Další důkazy přináší i palynologie — zastoupení vybraných dominantních čeledí (např. kosatcovitých — *Aizoaceae*) v pylovém záznamu prudce narostlo teprve v nedávné době.

Kromě klimatických faktorů k rychlé speciaci nepochybně přispívaly i související změny ve výšce mořské hladiny a horotvorné pochody. V chladnějších obdobích se hladina moře nacházela až 500 m pod dnešní úrovní, naopak při teplotních maximech mohla dosahovat až 200 m nad dnešní linii. Je nasnadě, že takové fluktuace mohly mít za následek rozdělení kdysi souvislého areálu druhu, čímž došlo k urychlení speciálních procesů. A stejně jako u ostrovů nelze podcenit ani význam přenosu na dlouhé vzdálenosti, kdy uchycená diaspora dala vznik izolované populaci, z níž se postupně vyvinul nový druh.

Punc jedinečnosti — endemické čeledi

Z celkového počtu 467 v současnosti uznávaných čeledí semenných rostlin (Stevens 2006 — Angiosperm phylogeny website) jich v Kapsku můžeme najít 150, tedy zhruba jednu třetinu. Toto číslo samo o sobě není nikterak ohromující a je dobře

Dynamiku kapské vegetace významně ovlivňují periodické požáry, které eliminují nadzemní části zapojených keřovitých porostů a otevírají tak prostor pro druhově pestré flóru krátkověkých bylin a nejružnějších cibulovin

srovnatelné třeba s českou květenou. Unikátní je však přítomnost čeledí, které se mimo kapskou oblast nikde jinde nevyskytují — tedy čeledí endemických. Podle nejnovějších údajů jsou zde takové čeledi čtyři, přičemž několik dalších patří mezi subendemické, tedy takové, které pouze nepatrně zasahují za hranice provincie. Jen pro srovnání — celá jižní Afrika hostí jenom pět dalších endemických čeledí a náš evropský kontinent dokonce ani jedinou.

Všechny endemické čeledi Kapska zahrnují druhově nepočtené, málo specializované dvouděložné rostliny, které nejčastěji rostou na chudých písčitéch substrátech s kyselou půdní reakcí v horských oblastech. Konkrétně jde o čeledi *Penaecaceae* (z řádu myrtotvarých), *Grubbiaceae* (dřínovité), chejlavovité — *Roridulaceae* (vřesovcotvaré) a *Geissolomataceae* (ze zvláštního řádu *Crossosomatales*, kam z našich rostlin patří klokoč zpeřený — *Staphylea pinnata*). Mezi další společné znaky těchto endemitů patří keřovitý vzrůst, vždyzelelost, tuhé (sklerofylní) listy a většinou drobné květy. Předpokládá se, že jde o starobylé pozůstatky někdejší temperátní flóry, která byla adaptována na letní srážky. Na tuto skutečnost poukazuje fakt, že většina zástupců kvete v letních měsících, což kontrastuje s jarním vrcholem kvetení většiny kapských druhů. Se změnou srážkového režimu a převahou zimních dešťů po vytvoření chladného Benguelského proudu došlo k postupnému ústupu těchto skupin a do dnešní doby se zachovaly pouze na příhodných stanovištích, která vykazují dostatek vlhkosti i během léta.



Chejlava Roridula gorgonias z čel. chejlavovitých (*Roridulaceae*) je pozoruhodná zejména svým symbiotickým vztahem s plošticemi rodu *Pameridea*, nahoře. Foto R. Sudová ♦ V Kapsku se můžeme setkat se čtyřmi endemickými čeleděmi rostlin. Druhově nejpočetnější jsou 20 milionů let staré *Penaeaceae*, které zastupuje např. dekorativní *Saltera sarcocolla*, dole

Nejbohatší a zároveň nejmladší (asi 20 milionů let stará) endemická čeleď *Penaeaceae* celkem zahrnuje 23 druhů v 7 rodech. Její zástupci se vyznačují křížmostojnými a více či méně se překrývajícími listy, jež propůjčují zdřevnatělým stonkům čtyřhranný vzhled. Květy se objevují na koncích větví a mívají čtyři nápadně zbarvené, v dolní části srostlé kališní listy, uvnitř kterých jsou částečně ukryté čtyři tyčinky. Korunní lístky zcela chybějí, naopak často bývají přítomny výrazné listeny. Asi nejběžnější se v Kapsku můžeme setkat s druhem *Penaea mucronata*, který se snadno pozná podle ostře špičatých listů a nenápadných žlutavých květů. O poznání atraktivnější, avšak současně i vzácnější bývají červeno-

Neméně atraktivním, avšak výrazně vzácnějším zástupcem endemické čel. *Penaeaceae* je *Sonderothamnus speciosus*, nahoře ♦ Jeden ze tří zástupců čel. *Grubbiaceae* — prutnatý keř *Grubbia rosmarinifolia* s nepatrnými květy v paždí listů, dole. Snímky J. Sudy, není-li uvedeno jinak

květů zástupci této čeledi. Někteří z nich (např. *Saltera sarcocolla* s charakteristickými lepkavými listeny, viz obr.) mají ještě relativně rozsáhlý areál, jiní (např. *Sonderothamnus speciosus* — viz obr. či *Glischrocolla formosa*) jsou striktně vázány na plošně omezené oblasti (zpravidla v jihozápadní části Kapska) a jejich nalezení nezřídka vyžaduje notnou dávku štěstí. Zbývající tři endemické čeledi obsahují vždy jen jediný rod. Čeleď *Grubbiaceae* se odštěpila již na samém počátku třetihor (asi před 63 mil. let) a dodnes se dochovaly tři druhy. Jsou to zpravidla bohatě větvené, rozložitě rostoucí keře s úzkými listy (viz obr.), v jejichž paždí se zakládají shluky nenápadných květů tvořených čtyřmi okvětími lístky a 8 tyčinkami. Plody mohou za zralosti srůstat a vytvářet útvar připomíná-

jící bobuli — jde tedy o jednu z mála skupin kapské květeny s dužnatými plody. Jen o málo mladší čeleď *Geissolomataceae* zahrnuje jediný druh *G. marginatum* — keř se široce kopinatými, vstřícnými listy a drobnými čtyřčetnými květy.

Zřejmě nejzajímavější z endemických čeledí Kapska jsou však chejlavovité. U této skupiny rostlin, která zahrnuje dva druhy (chejlava *Roridula dentata* rostoucí v horách severně od Kapského Města a mohutnější *R. gorgonias* — viz obr., osidlující horské oblasti východně od kapské metropole), se totiž vyvinul jedinečný způsob získávání živin z těl hmyzu. Jejich úzce kopinaté a na koncích větví nahloučené listy bývají hustě pokryty nepohyblivými žlázkami vylučujícími lepkavou tekutinu, podobně jako např. listy masožravých rosnatek. Chejlavy tak mohou polapit množství hmyzu, avšak na rozdíl od pravých masožravých rostlin nevytvářejí žádné trávicí enzymy, které by těla kořisti rozložily a umožnily jejich vstřebání. Na listech chejlav však žijí symbiotické plošnice z rodu *Pameridea*, jež se specializovaly na vysávání chyceného hmyzu. Jejich exkrementy bohaté živinami pak ulpívají na listech a v této podobě již mohou být rostlinou zužitkovány nebo padají k zemi, čímž obohacují půdu s mléce uloženým kořenovým systémem. Pětčetné květy s růžovými korunními lístky dosahují až 2 cm v průměru. Chejlavy bývají vyhledávány sběrateli botanických kuriozit, jejich úspěšné pěstování však není vůbec snadné.

Mezi kapské endemity ještě nedávno patřila i čel. *Retziaceae* z řádu hluchavkotvarých s jediným zástupcem *Retzia capensis*. Druh vytváří vzprímené dřevnaté lodyhy hustě pokryté úzkými listy s podvinutými okraji. Za pozornost stojí barva listů — mladé listy na vrcholech lodyh bývají rezavé, obvyklou zelenou barvu získávají až v dospělosti. Tato dvoubarevnost dodává rostlinám nevšední až exotický vzhled. Atraktivní je *Retzia* zejména v době květu, kdy bývá poseta až 4 cm dlouhými, trubkovitými, oranžovými a na vrcholu téměř černými květy, které opylují ptáci. Současné molekulární výzkumy však nepodporují samostatné postavení čel. *Retziaceae* (její morfologické odlišnosti bývají vysvětlovány právě opylovací strategií) a spojují ji s jinou význačnou kapskou skupinou — čeledí *Stilbaceae*. Ostatně i ona byla v minulosti řazena mezi kapské endemity, po začlenění východoafrických rodů však tento status ztratila.

Při představování jedinečných rostlin Kapska nelze opomenout čeleď nejasného taxonomického postavení *Bruniaceae* (viz obr. na 4. str. obálky). Ta sice nepatří přímo mezi čeledi endemické, valná většina druhově diverzity (61 ze 64 druhů) je však vázána na kapskou oblast a navíc na příhodných lokalitách její zástupci tvoří nepřehlédnutelné dominanty porostů. Pro mnoho botaniků se tak právě *Bruniaceae* stávají skutečným symbolem kapské květeny. Čeleď je dobře poznatelná podle úzkých (erikoidních) listů s tmavým bradavičnatým výrůstkem na špičce. Bělavé květy bývají zpravidla sdruženy do květenství, nejčastěji podobných hlávkám jako u rodů *Brunia* a *Berzelia*, vzácněji do hroznů či lat.

V Kapsku se samozřejmě nevyskytují jen jednotlivé pozoruhodné druhy a čeledi rostlin, ale najdeme zde i celé charakteristické vegetační typy. A právě jim bude věnováno třetí pokračování seriálu.