

Bez klejovek není páramo

Miloslav Studnička, Ines Esterková

Slovo páramo má nejasný prapůvod, snad keltský, snad bylo adoptováno do latiny v podobě *paramus* z některého jiného jazyka z dob prerománských. Jisté je až to, že v kastilské španělštině znamená plochou planinu. Suché vyvýšené plató Kastilie, lišící se od úrodných níže položených území, se vždycky nazývalo paramera. Španělští conquistadori asi tento výraz v poněkud zkrácené podobě začali používat i pro nehostinná a nevyužitelná území severních And. Jakkoli mohou být tato území suchá, denně tam přesto v určitou hodinu přichází mlha a mženi. V Kolumbii se asi proto přeneseně právě mženi nazývá paramitos, v Ekvádoru znamená parameando přímo déšť, ve Venezuele, když někdo provlhne a prochladne, praví estoy emparamado. V geobotanice se ze slova páramo stal termín označující vysokohorskou formaci ve venezuelských, kolumbijských, ekvádorských až severoperuánských Andách, mezi horní hranicí horských mlžných lesů (ležící 3 500–3 900 m n. m.) a hranicí rostlinného života (ležící podle geomorfologické situace 4 600–4 900 m n. m.). Dolní hranice bezlesí je někdy vypalováním uměle posunuta do výše pouhých 2 500–2 800 m n. m., a poté skutečné páramo sousedí nikoli s lesem, nýbrž s druhově velmi chudými společenstvy se zcela převládající kapradinou hasivkou orličí (*Pteridium aquilinum*).

Krásná párama jsou ve Venezuele, kde zaujímají plochy 4 100 km². Pro botaniky ovšem párama (špan. páramos) nejsou pustinou, neboť je v nich zastoupeno zhruba 300 rodů rostlin. To je bohatství srovnatelné s arкто-alpínskou vegetací mírné klimazóny. Ovšem ve srovnání s botanickou pestrostí tropických deštných lesů i v horách nad nimi položených mlžných lesů jsou společenstva páram mnohem chudší. Snad

pevně v lidské povaze zakotvený pravěký přístup k přírodě — totiž spíše utilitární — způsobuje, že produkčně zajímavé tropické deštné lesy jsou prozkoumány mnohem zevrubněji než nelesní tropická vegetace alpínského stupně. Velký užitek z páram opravdu snad nikdo neočekává, asi jen stanou-li se na některých místech v národních parcích cílem pro turismus. Věda, dnes obzvláště geobotanika a fyziologie rostlin, tam ovšem nalézá zlatý důl k získávání podivuhodných poznatků. V Živě byla párama již popisována (Živa 1966, 5: 161–165; 1996, 2: 56–59; 1997, 3: 111–113; 1999, 6: 262–264), a přesto, když se tam člověk octne mezi mlčícími „postavami“ klejovek (*Espeletia*) vystupujícími z mlh, proniká do myslí děsivé, nesrozumitelné neznámo. A co horšího, obvyklá časová tíseň botanika-cestovatele znamená dosáhnout těchto vysokohorských výšek prakticky bez aklimatizace.

Párama jsou vegetačně rozrůzněna, neboť v členitém vysokohorském terénu se pomístně liší makroklima a mezoklima. Určující je samozřejmě nadmořská výška, orientace a sklon svahů, působení oceánických vlivů podle expozice a v neposlední řadě délka méně oblačné, a tudíž slunečnejší periody i další faktory. Nejnížší párama bývají bohatá na trsnaté, ztuha přímé, asi 1 m vysoké trávy a šachorovité rostliny, jejichž mladé listy a stébla prorážejí mezi dlouhou vytrvávajícími odumřelými (tzv. tussock = trávy, čti tasok). Tím se ochrání před běžnými výkyvy teplot a také to zvýhodňuje při požárech vegetace. Běžnými druhy trav jsou chrastice *Calamagrostis recta*, *C. effusa*, kostřavy *Festuca dolichophylla*, *F. tolucensis*, *Lorenzochloa erectifolia* a některé druhy rodů *Cortaderia* a *Stipa*. Z šachorovitých jsou to určité ostrice (*Carex*) a r. *Uncinia*. Spolu s uvedenými

travinami dominují 0,5 až 1 m vysoké drobnolisté tvrdolisté husté keře, celkem podobné subtropickým vřesovcům nebo skalkovým pěnišníkům (*Ericaceae*), a proto jsou označovány jako keře „erikoidní“. Tu a tam lze spatřit velké chocholovité mnoholisté růžice klejovek (*Espeletia*) z čel. *Asteraceae*, jež jsou zcela charakteristické pro všechna párama. Je jich celkem 130 druhů. Pravda, druhy *Espeletia badilloi* a *E. nerifolia* jsou stromy vyskytující se v mlžných lesích, ale ostatní opravdu patří do alpínského vegetačního stupně.

Edifikátory čili dominantami vegetace se klejovky stávají až ve výše položených páramech, kde již trsnatých trav i přímých, erikoidních keřů není mnoho, vyskytují se přitom tu a tam keřky plazivé. Pro botanika vycházejícího ze zkušeností z mírné klimazóny je paradoxem, že druhy klejovek charakteristické pro nižší párama jsou přízemní růžicovité rostliny (akalescentní), ale se stoupající nadmořskou výškou jsou vystřídány klejovkami kaulescentními, tedy se stále vyššími a vyššími tlustými kmeny. Je tomu obráceně než v mírné klimazóně, kde se na horách projevuje tzv. vrcholový fenomén a vzrůst dřevin se při stoupající výšce snižuje. Ve výšce zhruba 4 200 m n. m. v Andách klejovek ubývá, kvůli nepříznivé kombinaci sucha a nočních mrazů. Ve výšce 4 500 m jejich výskyt úplně končí a v subniválním stupni, kde se uplatňují již jen nizoučké druhy jako psineček *Agrostis baenkeana* nebo osívka *Draba chionophila*, se již nemohou semenáčky klejovek uchytit. (Tato jen jednou plodící a pouze 3–10 let se dožívající zvláštní osívka se svou životní formou podobá miniatuře klejovky. Má kmínek a vrcholový chochol 2–10 cm listů.) Konstantní půdní teplota v hloubce 30 cm tam je asi jen 1 °C a půdní povrch je rozrušován kryopedogenními jevy, tj. jehlovým ledem a půdotokem čili soliflukcí.

V poměrně dobře prozkoumaných páramech u univerzitního města Méridy ve venezuelských Andách je rostlinstvo vyvinuto dokonale po celém výškovém gradientu a vše dověruje ledovec na Pico Bolívar (5 007 m n. m.). Vegetace cévnatých čili vyšších rostlin však končí překvapivě daleko od něj a zhruba 400 m pod hranicí věčného sněhu končí i výskyt většiny mechorostů a lišejníků. To v Evropě, v Alpách, je v niválním stupni ještě asi 110 kvetoucích druhů a zhruba 800 druhů mechorostů a lišejníků.

Někteří botanici rozlišují pod vlivem naznačených rozdílů ve vegetaci od nižších do nejvyšších poloh dolní zónu erikoidní a horní alpínskou, anebo jiní píší o subpáramu, páramu a superpáramu. Potíž je v tom, že vegetační gradient způsobený nadmořskou výškou je často zcela plynulý, anebo různá dobře rozpoznatelná rostlinná společenstva se kvůli geomorfologii a souvisejícím pomístním ekologickým vlivům mozaikovitě prolínají. Ohraničení vegetačních stupňů v terénu se stává nemožným, a proto mnozí odborníci uvedená členění páram ani nepoužívají.

Zvláštní klima

Podnebí páram se jeví jako chladné a vlhké, s náhlými proměnami počasí. Kontrasty

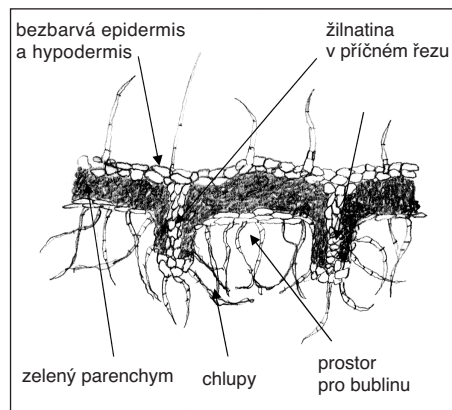
Páramo v Las Piedras ve Venezuele s dominantní klejovkou Espeletia angustifolia, jež má přízemní růžice. Tato životní forma je typická v relativně nízko situovaných páramech



se s nadmořskou výškou prohlubují. V opravdu vysokých polohách nad 3 700 m n. m. lze spatřit led, sníh může napadnout kterýkoli den v roce. Mnohé o makroklimatu těchto oblastí bylo v Živě již popsáno. V páramech panuje „denní klima“, což znamená, že každodenní rozdíly v teplotách jsou větší než rozdíl mezi průměrem nejteplejšího a nejchladnějšího měsíce roku, jenž činí podle geografické polohy pouze 2 až 10 °C. Ve venezuelských páramech na různých lokalitách v polohách nad 4 000 m n. m. je průměrná roční teplota jen 2–6 °C. Za jasných nocí tam obvykle nastávají mírné mrazy do –4 °C, a vzácně i extrémní poklesy až na –11 °C, ale zato ve dne, při oslunění, teploty vystupují na 25–30 °C. Během jediného dne jako by se tak v páramech zkráceně odehrávalo čtvero ročních období. Za rozbřesku, ač to je v rovníkové zóně, tam zastihneme rostliny ještě ojiněné. Lze sledovat tropicky rychlý východ slunce. Jeho záření ohřívá zemský povrch včetně rostlinstva, ale to se děje i dole v podhůří, kde se horký vzduch sytí vlhkostí z tropických deštných lesů. Odtud stoupá po velehorských úbočích, rozpíná se vlivem poklesu atmosférického tlaku ve výšinách, přitom se ochlazuje, a proto již nemůže pojmout veškerou dosud obsaženou vlhkost. Ve stupni okupovaném horskými mlžnými lesy se vodní páry kondenzují. Jejich horní hranici, určenou hlavně s nadmořskou výškou klesající půdní teplotou v kořenovém prostoru stromů, překonávají mlhy v podobě oblaků. V páramech znamenají každodenní odpolední smáčení povrchu rostlin i půdy. Ve venezuelských páramech jsme zaznamenávali výstup oblak ve 12.30 hodin.

V prosinci, v sušším a slunečném období roku, rostliny nejbujněji, i když velice pomalu a málo rostou, a také většinou kvetou. Právě údobí s nejmenší oblačností se dají pokládat za hlavní vegetační sezonu, přestože rostliny jsou vystaveny největším denním výkyvům teplot, a také z celého roku nejčastějším nočním mrazům. Mimo tuto sušší periodu, tedy po větší část roku, je obloha skoro stále zatažená, a proto teploty během dne a noci vykazují menší amplitudu. Celkově ale nedosahují výše potřebné pro enzymatické procesy nutné k růstu, slunce zahřívá rostliny příliš málo. Je také málo světla. Pro růst důležitá sušší perioda souvisí s režimem pasátu. V různých částech And má kvůli geografické poloze a geomorfologii různou délku, a do-

Mikromorfologie a anatomie listu klejovky Espeletia schultzii v příčném řezu. Preparát z rostliny pěstované v Botanické zahradě Liberec naznačuje možnou dosud nepopsanou funkci vlnatého ochlupení (bližší v textu)



konce nemusí být jen jedno období sucha. Ve venezuelských Andách v oblasti Méridy trvá např. od prosince do dubna, přičemž na tuto dobu pěti měsíců připadá 25 % ročních srážek.

Zatímco v evropských alpských společenstvech, v podmínkách s normálními ročními obdobími, mají rostliny většinu své biomasy pod zemí a vegetace v nejvyšších polohách se co nejvíce tiskne k půdě, v páramech je tomu právě naopak. Klejovky, obří růžicovité dominantní rostliny, jsou s přibývajícím nadmořskou výškou stále vyšší a mohutnější a prakticky veškeré rezervní živiny mají v prýtu. Vegetační vrcholy oddalují od půdy. Je to důsledek půdního klimatu. Půda je v páramech stále stejně studená a vlivem oslunění během dne se v kořenovém prostoru dostatečně neprohřívá. V hloubce pouhých 30 cm je prakticky ustálena na hodnotě rovnající se průměrné roční teplotě vzduchu. Je-li půda vlivem geomorfologických poměrů místně zamokřena, stává se kvůli velké tepelné kapacitě a tudíž malé možnosti prohřívání alespoň v povrchové vrstvě, pro rostliny obzvláště nehostinnou. Půdy kamenité jsou naopak příznivé, mohou být sluncem relativně dobře prohřívány.

Z dosavadního popisu podnebných poměrů by se mohlo zdát, že se rostliny každodenně syčené vlhkostí z mlhy nesetkávají se skutečným suchem. Ve skutečnosti však v rámci „denního klimatu“ za jasného počasí po východu slunce dochází k tak rychlému prohřívání atmosféry, že prudce klesá relativní vzdušná vlhkost. Tak má atmosféra, jež je při 0 °C na 100 % nasycena vlhkostí, po ohřátí na 15 °C jen 37 % relativní vzdušné vlhkosti. To je méně, než mívá pouštní atmosféra. Vzdušná vlhkost ovlivňuje značně složení rostlinných společenstev a pro mnohé druhy je limitujícím faktorem. Právě proto je pro charakter páramu tolik důležitý reliéf a význam mezoklimatu a mikroklimatu je veliký.

Klejovky — životní forma a strategie

Životní forma obřích růžicovitých rostlin s plstnatým oděním, někdy s tlustým kmenem majícím zvláštní anatomii, se vyskytuje leckde jinde na světě v podobné vysoko-horské vegetaci. V andských páramech se však vyskytují s nejvyšší stálostí, stávají se dominantami, a také dosahují největší dru-

Klejovka Espeletia schultzii je nejhojnějším druhem nejvýše položených páram čili „superpáram“ Venezuely. Vyskytuje se ve 2 600–4 300 m n. m., optimum má nad 4 000 m

hové diverzity. Jsou to hlavně zmíněné klejovky (*Espeletia*) s růžicemi širokými i přes 1 m, složenými z měkkých masitých listů, vlivem odění skoro bílých anebo žlutavých. Na určité lokalitě však lze zjistit zpravidla jen jeden až pět druhů, neboť tyto rostliny jsou vázány na určitou makroklimaticky i mezoklimaticky vymezenou část pohoří, a přitom se nešíří nijak snadno. Mají nelétavá semena zůstávající v nedalekém okolí semenících jedinců. Na některých lokalitách se vyskytují i kříženci, což je způsobeno hlavně možností relativně dalekého přenosu pylu. Většinu klejovek, jež jsou až na několik výjimek autosterilní, sprašují totiž mohutní a dobře létající opylovači: nejčastěji čmeláci anebo i kolibríci. Klejovky *E. floccosa* a *E. schultzii* jsou opylovány kolibríkem *Oxyopogon guerinii* žijícím ve výškách kolem 4 000 m n. m.

Úbory entomogamních a ornitogamních druhů jsou syté žluté, početné, dlouho kvetoucí. Určitý úbor kvete desítky dní a také doba kvetení určité rostliny se při postupném rozkvétání protáhne na 2–6 měsíců. Její význam je, že optimum kvetení nastává obvykle až ke konci popsané slunečné periody, a potom trvá dlouho ještě během deštivého období. Dešť ani sníh příliš neomezují aktivitu kolibríků a i čmeláci jsou dosti odolní. V nejdrsnějších nejvýše položených páramech, výhradně nad 4 000 m n. m., se vyskytují vedle takovýchto nápadně kvetoucích druhů také klejovky s úbory bez paprskových květů, skloněnými dolů. Jsou to druhy větrosprašné čili anemogamní, jež se považují za vývojově nejmladší (*E. moritziana*, *E. semiglobulata*, *E. spicata*, *E. timotensis*).

Život klejovek závisí na vysemenování, neboť vegetativně se nerozmnožují. O přítomnosti nebo nepřítomnosti druhu na stanovišti zpravidla rozhoduje možnost přežití semenáčků. Přízrakem mikroklima je přitom obzvláště v mrazivých hodně vysokých polohách důležitější než značně odlišné podmínky několik decimetrů nad zemí, v nichž se nacházejí růžice starých mateřských klejovek. Velký význam pro mikroklima má různici se větrnost lokalit, působící na vertikální teplotní gradient, na odvod



Zleva: *Elaphoglossum dombeyanum* patří do tropického až subtropického rodu o zhruba 500 druzích. Tato kapradina roste v páramech Venezuely a Ekvádoru zpravidla u skal a balvanů, využívající tepelně výhodného mikroklimatu ♦ *Elaphoglossum mathewsii* je kapradinou z nejzajímavějších a její nevysvětlená životní strategie by určitě vydala na solidní vědeckou studii. V kultuře podle našich znalostí není. V páramu na úbočí Pico Espejo ve Venezuele ve výšce asi 4 450 m n. m. byla dosti častá, ač botanicky přehlížená (uprostřed) ♦ Kapradinou hluboce specializovanou na podmínky páram je *Jamesonia imbricata*. Neroste níže než 3 000 m n. m., na Pico El Aguila ve Venezuele ve výškách kolem 4 000 m byla zachycena v optimálním vývinu. Patrně sloupkovité listy mají neukončený růst a prodlužují se asi jen o 1 cm ročně. Nejvyšší listy mohou být staré až asi 80 let

tepla z povrchu rostlin a na evaporaci. Svou roli při vyrovnávání se klejovek s podmínkami stanoviště hraje také rozdílná celková mohutnost mladých a starých rostlin.

Tím se dostáváme k tomu nejzajímavějšímu u klejovek, ke schopnosti vyrovnávání teploty rostlinného těla oproti teplotám prostředí, vlastně jakési termoregulaci. Tato schopnost v podmínkách často rychlých a velkých proměn denního klimatu umožňuje homeostázi důležitých životních funkcí, jako je vedení vody cévním systémem, asimilace CO₂ a růst. Těmto tropickým rostlinám pomáhá prazvláštním a celkem složitým způsobem přecházet ve funkčním stavu i silný, avšak krátkodobý mráz. Je důležitá hlavně během sušší slunné periody, se silným vzařováním a vyzařováním tepla, využíváním nejvíce k růstu. Adaptace umožňující klejovkám vyhnout se nepříznivým účinkům zmrznutí jsou jiné než u rostlin z mírné nebo arktické klimazóny s dlouhým mrazivým obdobím, přecházejících vlivem biochemických změn v buňkách do stavu dormance.

Nejdůležitější adaptace organismu klejovek jsou sice velmi nápadné, ale nabízející se jednoduchá vysvětlení jejich funkce se leckdy při vědeckém zkoumání nepotvrzují. Např. vlnaté odění veškerého povrchu listů klejovek (čím výše rostou, tím silnější) se nedá vysvětlit jako izolace proti chladu. Až přes 2 mm silná vlnatá vrstva z mrtvých chlupů, známá u *E. schultzii* nebo *E. timotensis*, nebrání dlouhodobému tepelnému vzařování, a tedy ztrátám tepla. Oděný

i ochlupení zbavený list je podle měření za nočního chladu, a to přes celou noc, stejně studený. Za slunečního svitu zase záření prochází vlnatou vrstvou, aniž ji ohřeje, a potom otepluje až živá pletiva listu. Ohřátí listů je prospěšné, neboť to je výhodné pro přežívání nočního chladu či předjitřního mrazu. Odění listů, existující u všech druhů klejovek, však nějaký význam musí mít. Snad jeho albedo brání příliš náhlému ohřívání listů po východu slunce, a tím přispívá ke zmírňování teplotních výkyvů asimilačních pletiv. Podle našich pozorování také odění klejovek snadno za mlhy či deště zvlhne, nasákne vodou. Snad i to má význam, neboť pro klejovky by mohlo být ničivé již zmíněné denní údobí náhlého poklesu relativní vzdušné vlhkosti po východu slunce. K ochlupení klejovek se ještě vrátíme, až bude popsána zvláštní funkce celé listové růžice.

Celé růžice klejovek, u velkých druhů při průměru kolem 1 m a počtu až asi 200 listů opravdu mohutné a hmotné, jsou složité fungujícím akumulátorem tepla. Listy jsou za dne postaveny tak, že tvoří vlastně parabolický útvar, v jehož ohnisku se nachází mohutný vrcholový pupen z juvenilních stěsnaných listů. Ten je za slunečního svitu vyhrátý natolik, že za případného krátkodobého nočního mrazu má ještě teplotu nad nulou. V některých momentech lze naměřit, že vrcholový pupen je o 5 až 15 °C teplejší než okolní vzduch. Zdánlivě ideální model přirovnávající růžici k parabolickému reflektoru však také asi funguje nějak jinak. Rostlinám jsou totiž k dispozici poměrně málokdy potřebné sluneční paprsky ve směru osy „paraboly“. Nejčastěji na ně působí osvětlení difúzní, rozptýlené. Domnělá parabola slouží možná spíše k ochraně vnitřního prostoru růžice před ochlazujícím větrem, jako členitá manžeta kolem vrcholového pupenu.

Dospělé listy se na noc ohýbají a přiklání se jako obal ke zmíněnému nikdy nepromrzajícímu vrcholovému pupenu. Změňuje se plocha, z níž může do vnějšího prostředí vzařovat teplo, a z listů vzniká „sendvičová struktura“. Vzduch mezi stěsnanými, k sobě přikloněnými listy neproudí a stává se též tepelným izolantem. Celý útvar, vznikající každou noc sevřením růžice, bývá nazýván „nočním pupenem“. Ekologové si kladou otázku, zda listy mají funkci jako izolanty sloužící k uchránění

vrcholového meristému před mrazem, anebo zda naopak akumulované a postupně vydávané teplo vrcholového pupenu neslouží za jasných mrazivých nocí spíše dospělým listům k udržování teplot dostatečných k metabolickým procesům.

Něco zvláštního napovídá příčný řez listem, upravený jako mikroskopický preparát ve vodném prostředí. Dolní povrch listu je hustě dvůrkatý, tj. rozčleněný vyniklou síťnatou žilnatinou v konkávní políčka. Tento členitý povrch ovšem překrývá vlnaté odění. Pod mikroskopem je mezi vystouplými žebry vždy vidět vzduchová bublina, zaklesnutá ve spleti chlupů. Představíme-li si noční pupen klejovky, jenž je v přírodě zpravidla vystaven nejprve mlze kondenzující při ochlazování vzduchu, a teprve potom poklesu teploty pod nulu, pochopíme možná význam takové úpravy dolního povrchu listů. Tato abaxilární strana vnějších listů může sice být podrobena mrazu, ale led nemůže začít krystalizovat na povrchu pokožky, jenž je od povrchového vodního filmu izolována vzdušným prostorem. Naše laboratorní pozorování samozřejmě nemůžeme pokládat za prokázanou ekologickou funkci, neboť v literatuře jsme nenašli o něčem podobném ani zmínky a neměli jsme dosud možnost potvrdit si popsaný efekt ani v přírodě. Každopádně však je správné pokládat členitý povrch a jeho ochlupení za funkční celek, zkoumání významu samotného odění mnoho nepochopí.

Asimilující vrcholová růžice je zajisté nejdůležitější, ale přes 80 % hmotnosti starých exemplářů s kmenem 1,5–3 m vysokým tvoří stěsnané pozůstatky odumřelých listů. Vrcholová růžice představovala např. u přesně prozkoumané *E. timotensis* pouze 2,2 % celkové hmotnosti. Stařina má velký význam. Izoluje proti mrazům jako tlustý obal živá pletiva, vedoucí uvnitř kmene vodu od kořenů k růžici, a také mohutnou dužninou sloužící jako hlavní rezervuár vody. Zásoba vody je důležitá právě na zvláště vysoko položených lokalitách kaulescentních klejovek, neboť vzdušné proudy již v nižších polohách ztrácejí vodu a srážek je potom málo. Na bázích kmenů, kde stařina po dlouhých letech už podlehla rozpadu, je u starých klejovek vidět silná korková vrstva, nahrazující původní izolaci. Exempláře pokusně zbavené izolačního obalu neodvratně uhynou, aniž na nich lze pozorovat přímé rozrušení pletiv mrazem.

Seznámili jsme se tedy se dvěma cestami, jak se klejovky vyhýbají zmraznutí: Je to hromadění a skladování tepla, a dále zmenšení možnosti přenosu tepla do studeného ovzduší.

V botanické literatuře lze nalézt ještě šalamounské tvrzení, že klejovky jsou tolerantní k mrazu, ale nikoli ke zmrazení. Srozumitelným se stane, jakmile popíšeme, čím ještě jsou ochráněny před destrukcí pletiv v důsledku roztrhání buněk ledem. Je to výhodný „patent“, jaký nemají ani prslulé stromovité starčie (*Senecio*) a růžicovitě obří lobelky (*Lobelia*), jež rostou v podobné situaci na velkých sopkách východní Afriky. Princip využívaný klejovkami je účinný pouze v podmínkách velice krátkodobých a současně i celkem mírných mrazů, většinou jen do $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$. Spočívá ve schopnosti přechlazení čili podchlazení pod bod mrazu, aniž dochází ke vzniku ledu. Buněčná šťáva je tekutá a biochemické procesy pokračují i za teplot pod nulou, i když zpomaleně. V listech klejovek by ke krystalizaci ledu došlo až asi při $-6,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (u druhů rostoucích níže) až $-10,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (u druhů rostoucích výše). Nikdo však promrznutí listů ledem v přírodě nepozoroval. Klejovky zabraňují vzniku krystalizačních jader ledu v buňkách (nukleaci), poněvadž, jak se zatím bez přímých důkazů předpokládá, vnitřní prostředí buněk se mění denním rytmem v proměně mezi nerozpustným polysacharidem a rozpustnými oligosacharidy. Důležité přitom je, že podle výzkumu anatomů mají pletiva v listech klejovek minimalizované mezibuněčné prostory, jež kdyby byly vyplněny vodou či příliš slabým roztokem, umožnily by vznik ledu v pletivu. Nedořešené detaily má ekofyziologie ještě kolem mechanismu neškodného přechlazení pod nulu, jež nastává, jak již víme, většinou jen u vnějších listů „nočního pupene“.

Život pod klejovkami

Procházíme-li alpskou vegetací třeba v Tatrách, povšimneme si nejnápadněji kvetoucích rostlin, ale mnoho zajímavostí naší pozornosti uniká. V páramu ve výšce asi 4 500 m n. m. na úbočí Pico Espejo ve Venezuele právě při naší návštěvě upoutávaly pozornost světlivě červené květy hemiparazitických rostlin *Castilleja fissifolia* z čel. krtičníkovitých (*Scrophulariaceae*) (viz obr.), připomínající celkovým charakterem naše světlíky (*Euphrasia*). Na Pico El Aguila byl zase ve výškách kolem 4 000 m n. m. nepřehlédnutelný starček *Senecio formosus*, jenž je jasně fialový a nikoli žlutý, jak je u tohoto rodu běžné.

Byli jsme odhodláni pátrat spíše po nenápadných druhých kapradin, jež jsou dalekosáhle adaptovány na výjimečné podmínky páram a jsou k vidění jedině tam. Nelze je totiž vůbec pěstovat. Pišeme o nich, ač ne všemu z jejich životní strategie jsme při spěšném a namáhavém průzkumu ve výškách nad 4 000 m n. m. mohli porozumět. Ve všech páramech od Venezuely po severní Peru se udává přes 260 druhů kapradin, což je výrazný podíl v jejich flóře. Z výtrusných rostlin lze připočítat ještě přes 60 druhů plavuňovitých z rodu vranec (*Huperzia*) a 18 druhů šidlatek (*Isoetes*), převážně jezerních, výjimečně i mokřadních. Rejstřík kapradin se skládá většinou z druhů patřících od rodů bohatě zastoupených zase jinými druhy i v tropických deštných nebo mlžných lesích, jako je hlavně *Elaphoglossum*



Castilleja fissifolia je asi 40 cm vysoká hemiparazitická rostlina vyskytující se ve společenstvech s klejovkou *Espeletia schultzei*. Loma Redonda, Venezuela. Všechny snímky M. Studničky

sum (65 druhů), *Hymenophyllum* (20), *Eriosorus* (14), *Polypodium* (12), *Melpomene* (11) aj. Kromě nich jsou v páramech i druhy rostoucí v mírných pásmech, jako je *Athyrium filix-femina*, *Cystopteris fragilis*, *Polystichum aculeatum*, *Pteridium aquilinum* nebo *Opbioglossum petiolatum* (Nový Zéland). Tak je složena vlastně celá flóra páram, kde základ představují adaptované druhy, jejichž vývoji předchůdci vzešli z květeny nižších poloh tropů. Přidružený jsou ovšem i druhy proniklé z chladných území od severu i jihu.

Zamýšleli jsme se nad tím, že by párama měla představovat dosti nehostinné prostředí pro život kapradin, neboť klimatopy se vyznačují rychlými a velmi kontrastními změnami teplot i vzdušné vlhkosti, mnohde také nedostatkem půdní vlhkosti. Vysušující vzduch, vítr a mrazové jevy by měly přímo ničit zejména prokly kapradin a znemožnit tak rozmnožování. Proč tolik kapradin nakonec získalo zvláštní vlastnosti, že obtoží vedle vyslovené „moderních“ rostlin, např. dominantních klejovek a vůbec přebohaté zastoupené čel. hvězdicovitých (*Asteraceae*)? Přes složitě spekulace jsme nakonec dospěli k neuvěřitelně jednoduchému nápadu. Co když zde hlavní roli sehrál prostě jen enormní počet náhodných průniků kapradin do alpského stupně, a tedy oproti semenným rostlinám daleko větší počet „experimentů“ přírody právě s těmito výtrusnými rostlinami? Tropy jsou přece na kapradiny přebohaté, výtrusy bývají produkovány v obrovských množstvích a navíc při jejich mikroskopicky malých rozměrech musejí být vždy vynášené výstupnými vzdušnými proudy. Této teorii by odpovídal poznatek, že na neosídlené čerstvé vulkanické terény jako pionýrské rostliny zpravidla také pronikají kapradiny.

Na příkladech námi pozorovaných ve Venezuele můžeme popsat, jak zajímavé jsou kapradiny páram. V páramech se kamenité a skalnaté terény pokládají za tepelně nejvýhodnější pro rostliny. Půdy, zejména vlhké až mokré, jsou studené, neboť následkem příliš velké tepelné kapacity se za slunce nestačí prohřát. Kapradiny tedy v pára-

mech nenacházejí výhodná stanoviště v nejakých shlucích přímo pod obřími klejovkami, ale místo toho se přimykají k balvanům nebo skalám, jako např. drobná vlnatě oděná kapradina *Elaphoglossum dombeyanum*, jež roste pouze ve Venezuele a v Ekvádoru 3 200 až 4 500 m n. m., využívá jako zdroje tepla sluncem vyhřívané a teplo akumulující balvany zdejší horniny, krystalické břidlice.

Jiným případem jsou extrémně vysokohorské kapradiny z r. *Jamesonia*, jichž v páramech roste 18 druhů, v námi navštívených venezuelských Andách 6 druhů. Vlastně ani jako kapradiny nevypadají. Jsou to skupiny bílých, jakoby věčně ojiněných sloupků vysokých kolem 40 cm, někdy až 80 cm. Každý takový sloupek je zpeřeným listem až se 400 jařmy (jařma je pár protistojných lístků u zpeřeného listu), vytočenými do vodorovné polohy, k sobě těsně shloučenými a hustě ochlupenými. Opět se zde setkáváme se „sendvičovou strukturou“, která hraje významnou roli u dříve popsaných „nočních pupenů“ klejovek. Také mezi jařmy kapradin r. *Jamesonia* se při přecházení mrazů nejspíše zachovává bezmrazé vnitřní mikroklima. Tyto listy mají neukončený růst, ale přirůstají nejvýše 1 cm za rok. Na Pico El Aguila ve venezuelských Andách byla ve výšce zhruba 4 050 m n. m. pořízena vzácná fotografie nádherného druhu *Jamesonia imbricata* (viz obr.), jenž se tam nejčastěji skrýval před větry pod převísy vznikajícími půdní erozí a soliflukcí. Další životní strategií je tedy využívání mikroklimat daných mikrorelieфом modelovaným půdotvornými a zejména mrazovými jevy. Tento druh mívá listy až 80 cm vysoké a lze jej ve třech varietách nalézt v páramech 3 000 až 4 400 m n. m., od Venezuely až po Peru.

Nejpodivnější kapradinou, s nepochopitelnou morfologií listů, se nám zdál být druh *Elaphoglossum matthewsii* (viz obr.). Neroste jen ve venezuelských páramech, kde byl na Pico Espejo poblíže kóty Loma Redonda ve výšce zhruba 4 450 m n. m. fotografován, ale má areál ve vysokohoří od Mexika po Peru (3 200–5 100 m n. m.). Zprávy o jeho autekologii se však nepodařilo v žádné literatuře vypátrat. V terénu lze postřehnout jen to, že listy této kapradiny mají částečně svinuté 3–10 cm dlouhé čepele, nesené nad terénem na 3–15 cm dlouhých řapících. Listy jsou vertikální a čepele mají líc na konkávní straně. Konvexní rub čepele je silně vlnatě ochlupený. Lze si lámat hlavu nad tímto podivným tvarem, kdy rostlina vystavuje světlu více původně spodní, tedy rubovou stranu, k tomu překrytou příkrovem chlupů, kdežto líc víceméně skrývá. Vzpomeneme-li však na strategie předešlých rostlin r. *Espeletia* nebo *Jamesonia*, se schopností vytvářet pomocí výhodného uspořádání listů jakési vlastní „vnitřní mikroklima“, můžeme zde pomýšlet na analogii. Nikdo sice neposal noční pozorování listů druhu *Elaphoglossum matthewsii*, je ale pravděpodobné, že v noci za mrazu bychom našli jejich čepele úplně svinuté, sevřené. Uvnitř, v uzavřeném vzdušném prostoru, bychom nejspíše naměřili teplotu nad bodem mrazu. Teprve po východu slunce, vlivem tepla a světla, se asi čepele opět rozvírají. V tomto případě jsme tedy z And přivezli nejen fotografie, ale také pěknou fyziologickou otázku: Má rovněž *E. matthewsii* schopnost aktivní termoregulace jako klejovky?