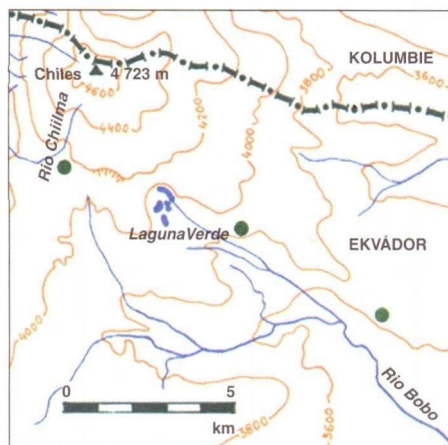
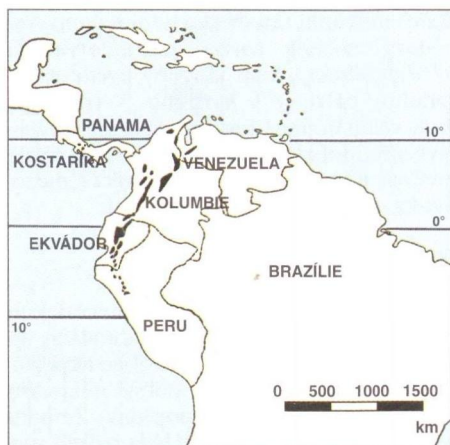


# Oheň ve vysokohorských stepích And a ekvádorské espelécie

Pavel Kovář

Ekvádor je čtvrtým nejmenším státem Jižní Ameriky. Leží v severozápadní části kontinentu na rovníku, z čehož odvozuje své jméno. Ze západu ho oblévá Pacifik, na severu sousedí s Kolumbií a na jihu s Peru. Má 20 provincií včetně souostroví Galapágy, v hlavním městě Quitu žije 10,2 milionu obyvatel.



Pohoří Andy prochází takřka středem země od severu k jihu. Sestává ze dvou pásem — Cordillera Occidental a Cordillera Oriental. Mnohé z vrcholů jsou vulkány a řadu z nich pokrývá sníh. Náhorní platů mezi oběma pásmi And (altiplano) je hustě zalidněno a leží zde hlavní centra osídlení. Hospodářství je převážně zemědělské, ačkoli ložiska ropy otevírají cestu průmyslovému růstu. Údaje z konce 80. let mluví o tom, že 51,1 % území kryjí lesy, 17 % louky a pastviny, 9,1 % plochy trvalé zemědělské kultivace a ostatní zahrnuje 22,8 %.

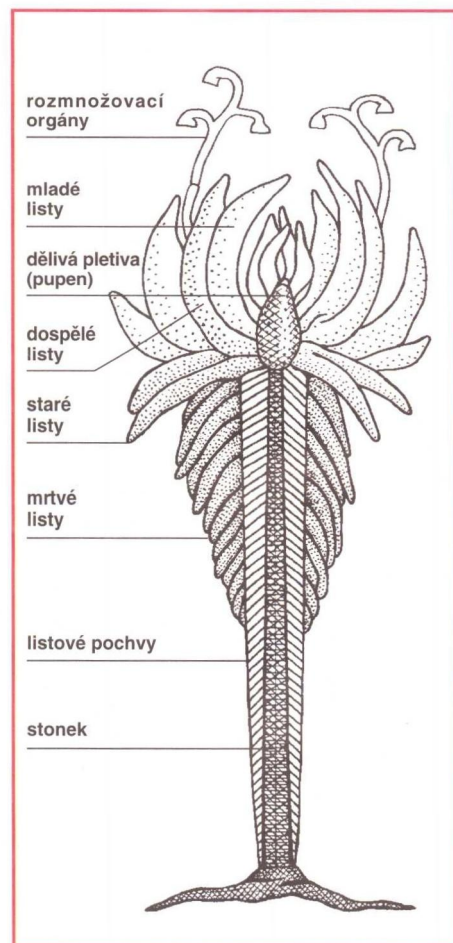
Slovo páramo je starý španělský výraz: neúrodná země bez stromů. Termín přenesli do Jižní Ameriky konkvistadoři a kolonisté, kteří ho tu použili pro travnaté pláně severních And. F. A. Novák uvádí ve svém díle *Vyšší rostliny* (Praha 1972) v souvislosti s výskytem r. *Espeletia* jako ekvivalent této vegetační formace vysokohorské stepi, což jsem použil v názvu tohoto článku. Páramos se rozkládají mezi hranicí horského mlžného lesa (Ceja Andina) a hranicí sněhu. Táhnou se od Venezuely do Ekvádoru a severního Peru (kde se jmenují jalca) a zasahují do Kolumbie, Bolívie, Panamy, Kostariky. Jsou podobné horské tropické vegetaci v jiných částech světa — centrální Andy (puna), východní Afrika (afroalpínská vegetace), Malajsie (tropicko-alpínský pás zde nemá určité označení) a Mexiko (zacatal).

*Espeletia pycnophylla* je jediným zástupcem rodu nalezeným v Ekvádoru a řada autorů se přimlouvá za to, aby hranice rozšíření tribu *Espeletiinae* (čel. *Compositae*) byla zároveň ukazatelem hranic rozšíření formace páramo. Existují odhady, že celková plocha páramos v Ekvádoru je 25 000 až 28 000 km<sup>2</sup>. Tato plocha však pravděpodobně zahrnuje i trvale zasněžené plochy. Je tu i předpoklad, že spodní výšková hranice je 3 000–3 300 m n. m. Současná hra-

nice lesa v Ekvádoru však silně kolísá v rozmezí od 3 000 do 4 000 m n. m. v závislosti na klimatických i antropických faktorech. Je jisté, že rozsah páramos se přinejmenším zvětšil po likvidaci lesa (s dominantami *Polylophus sericea*, *Gynoxis* sp.).

Než se však budeme věnovat životu rostlin, měli bychom poněkud osvětlit podmínky, v nichž se odehrává. Ekvádorské hory byly formovány dvěma (možná i více) orogenními epizodami. V paleozoiku byla v severojižní linii vyzdvížena Cordillera Oriental. Toto pásmo je podepřeno metamorfovanými horninami z období vulkanické činnosti v kenozoiku. V pozdním mezozoiku a kenozoiku vznikla Cordillera Occidental tvořená křídovými a spodně třetihorními vyvrěnými horninami. Mnoho nejvyšších oblastí kryjí neogenní vyvrěliny. V současnosti je na území Ekvádoru 8 aktivních sopek. Údolí mezi oběma pásmi And je široké asi 3 000 m a morfologicky se stává méně zřetelným k jihu.

Ve vysokohoří Ekvádoru bylo několik zalednění v mladší geologické době. Svědčí o tom U tvar údolí, morény, kary, fluvio-glaciální nánosy, ledovcová jezera. Opakované zalednění a sopečná činnost zabraňovaly plynulému vývoji půd v oblasti párama. Obecně se zdejší půdy dají charakterizovat jako kyselé, velmi tmavé, skeletovité a chabě vyvinuté s nízkým obsahem anorganických živin, ale s velkým obsahem humusu ve svrchní vrstvě. Rozklad odumřelých rostlinných hmoty je velmi pomalý (vysoký poměr v obsazích uhlíku/dusíku). Častou součástí mladých půd je cangagua, vymytý vulkanický spád spojovaný s erupční činností a následným působením chladných glaciálních period. Pokud je jeho vrstva hluboká, vytrácí se vliv podložní horniny na vegetaci. Uvedená generalizace platí především pro půdy s páramos trsná-



*Rozšíření formace páramos (vyznačeno černě) v neotropické oblasti podél Korďiller od Kostariky a Panamy po severní Peru (mapa vlevo) ♦ Oblast s výskytem Espeletia pycnophylla při hranici Ekvádoru s Kolumbií v okolí vulkánu Chiles. 3 body (zeleně) označují plochy, kde se ve 3 nadmořských výškách prováděla měření ♦ Životní forma espelécie s popisem některých částí. (Podle Balsleva a Luteyna /1992/ kreslila M. Chumchalová)*

tých trav, ve středních nadmořských výškách (cca 3 500 m). Většinou se vyskytuje mozaika půdních typů ovlivňovaná topografií, geologickou historií a nadmořskou výškou.

Co se týče podnebí, je důležité rozlišovat mezi alpínským podnebím mírného pásu a alpínským prostředím v tropech, jaké představují také Andy. Tropické klima nemá sezónní střídání teplot a délky dne, jako je tomu ve středních zeměpisných šířkách, byť ve vysokých horách. Charakteristickým rysem tropického klimatu je, že roční variace v teplotách nejsou ani tak velké jako rozpětí teplot během dne. Čili: cirkadiánní cyklus je pro rostliny důležitější než sezónnost.

Ačkoli sezónní, téměř konstantní teplota platí pro všechny nadmořské výšky, klesá teplota s rostoucí nadmořskou výškou v průměru o 0,6 °C na každých 100 m. Posouvá se tedy sezónní kolísání teplotních minim, a to je zvláště důležité s ohledem na počet mrazových dnů (viz níže).

Srážky jsou ještě mnohem variabilnější než teploty, protože závisí na celém spektru faktorů vztahovaných ke geografii každého horského systému. Ty nejvíce tropické oblasti mají 2 až 4 období se silnými dešti, která se střídají se suchými periodami. Andy nejsou pouze rozvodím mezi západem a východem, jsou zároveň dělicí klimatickou čarou mezi vzdušnými masami jižní hemisféry. Oblast Ekvádoru a Kolumbie má bimodální rozdělení dešťů s hlav-



ním suchým obdobím od prosince do března. Přímou kolem rovníku se toto období posouvá doprostřed roku, ale v severním Ekvádoru (kde se také vyskytuje *E. pycnophylla*) je druhé suché období nevýrazné a klima se stává víceméně dvousezónní se srážkovým minimem uprostřed roku. Jednotlivé úseky horského prostředí v Andách vykazují obrovské rozdíly v meteorologických rysech, což studoval Troll (1968), a fakt, že měření pořizovaná v jednom údolí mohou být úplně jiná než v údolí sousedním, je označován jako Trollův efekt. Topoklima tedy může být důležitější než oblastní klima — zejména orientace svahu, sklon a jejich vliv na efekt insolace, tedy oslunění. V ekvádorských Andách je významná dynamika oblačnosti a v této souvislosti je důležitější svahový aspekt v orientaci západ-východ než sever-jih.

Také vítr může mít vliv na výskyt a růst rostlin. Místní geomorfologie usměrňuje proudění větru, a tím vzniká vyhraněné mikroklima při svazích a dnech proláklín. Přítomnost, resp. převládání druhů se stonkovými růžicemi (jako u espelécií) bývá vysvětlována absencí prudkých větrů.

Průměrná teplota 10 °C zhruba koresponduje s klimatickou hranicí mezi stupněm horského lesa a stupněm vysokohorských stepí, což souhlasí s výskytem nočních mrazů po několik dnů v roce. Počet mrazových dnů vzrůstá kolem 3 300 m n. m., u přibližné horní hranice montánního (horského) lesa. V nadmořské výšce 4 500 m roste počet mrazových dnů na 100 a nivální hranice (věčného ledu a sněhu) se nachází kolem 4 700–4 900 m.

Současná vegetace páramos je přinejmenším 4 miliony let stará. Odhaduje se, že páramo má asi 30 endemických rodů ze 300 (tj. asi 10 %) — v případě kolumbijské Cordillera Oriental až 35 %. Podle rekonstrukčních studií existovaly před 4–5 miliony let mezi lesy v severních Andách nížinné i horské savany a další travinné ekosystémy podobné ekosystémům tepui (tj. venezuelských stolových hor), determinované buď edaficky (substrátově), nebo klimaticky.

Floristické prvky těchto původních formací (prepárama) se po konečném zdvihů pohoří staly zdrojem neotropických a andských rostlinných elementů. V průběhu to-

hoto posledního vyvrášení v pliocénu (před 2–4 miliony let) se noční mrazy staly významným faktorem v nadmořských výškách 2 300 m a flóra byla nucena se těmto podmínkám přizpůsobit. Prvotní páramo (protopáramo) bylo rozsáhlejší, protože lesní flóra vyšších poloh byla chudá a lesní hranice lokalizována níže — je to dokladováno pylovými analýzami. Polovina druhů je tropického původu, druhá polovina pochází z mírného pásu. Nastěhování druhů mírného klimatického pásu z jihu, částečně i ze severu, spoluutvářelo dnešní podobu párama. Během interglaciálů mělo rozšíření formace ostrovní podobu — asi jako dnes, v glaciálech se rozsah zvětšoval přibližně do podoby někdejšího prvotního párama. Od dob protopárama (před 2 až 0,5 mil. let) se počítá s 15–20 hlavními klimatickými cykly (každý trval asi 100 tis. let), během nichž se pohybovala lesní hranice. Maximální příležitost k migraci měly rostliny horské stepi, když hranice lesa ležela ve výškách kolem 2 000 m (tzn. asi 5–10 % celé doby). Současné rozšíření mělo páramo v rozsahu asi 40 % celého období a migrace byla minimální. Po zbývajících 50 % času byl rozsah párama středního rozměru.

Při výškových posunech vegetačních stupňů za expanze nebo ústupu ledovce docházelo také k vymírání druhů a opakovaně a poměrně rychle vznikala izolovaná území (ostrovy). Spolu s půdními typy a změnou mikrostanovišť zanikaly ekologické niky pro určité druhy a další mizení druhů způsobovaly katastrofické účinky sopečné činnosti. Tropické alpské prostředí je tedy spíše závislé na doplňování druhů schopnými překonat dlouhé vzdálenosti, než místními nově adaptovanými druhy. Studie, které aplikovaly na různé okrsky páramos teorii ostrovní biogeografie, shledaly dobrou korelaci mezi vypočítanými a pozorovanými počty např. ptáků. U flóry byly lepší výsledky s korelacemi pro období za-

lednění než pro současnost — vysvětluje se to tím, že kontinuální posuny vegetačních stupňů zabraňují tomu, aby se vytvořila rovnováha — ta nastává v případech mobilních skupin bioty jako jsou právě ptáci.

Někdy se formace páramos dělí na provincie podle významnosti dominant, které se v jednotlivých okrscích uplatňují. Ekvádorskou provincií charakterizují trsnaté trávy z rodů mimotropických (*Festuca*, *Agrostis*, *Calamagrostis*); kolumbijská provincie má rovnocenné zastoupení rozetových rostlin (tvořících přízemní nebo stonkové růžice listů) a trav; venezuelská provincie je charakterizována více dominantami, ale převládají rozetové rostliny.

V Ekvádoru se rozlišují v různých nadmořských výškách 3 typy párama:

(1) travinné (pajonales) — do 4 000 m, (2) polštářovitě (cushion) — nad 4 000 m, (3) pouštní (desert; arenales) — nejčastěji ve vyšších polohách (výsušných) s omezeným růstem rostlin.

Kolumbijské páramo:

(1) subpáramo (3 000–3 500 m n. m.) — přechod od lesní k otevřené formaci (dominují zástupci čel. *Compositae*, *Guttiferae*, *Ericaceae*);

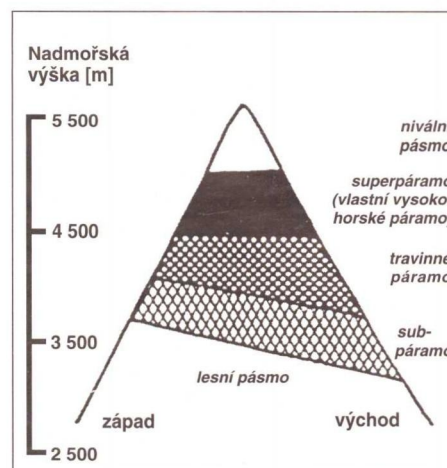
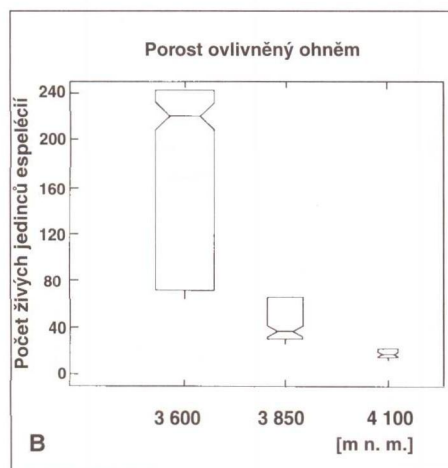
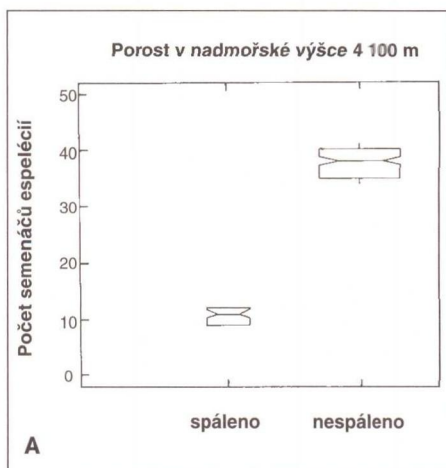
(2) travinné páramo (3 500–4 100 m n. m.) — trsnaté trávy (*Calamagrostis*, *Festuca*) s přítomností *Senecio vaccinioides*, zástupců rodů *Hypericum*, *Polylepis* a *Espeletia*, (3) superpáramo (nad 4 100 m n. m.) — dominantní r. *Culcitium*.

Ještě před několika desítkami let se zemědělství v ekvádorských horách pokládalo za jedno z nejzaostalejších na jižní poloce. Rolníci (campesinos) vlastnili malé okrsky půdy menší než 1 ha (minifundios), které sotva zabezpečovaly existenci jejich rodin. Zajišťovaly základní tradiční potravu: rajčata, rýži, boby a pšeničnou mouku (nedostatek bílkovin byl u dětí znatelný). Páramos nebyla využívána pro pěstování plodin kvůli mrazům, ale jen k pastvě dobytka, ovcí, koní; teprve pod tímto pásmem se pěstovaly hlíznaté plodiny (brambory) a ještě níže zrniny (kukuřice). Hlavním vlivem bylo odlesňování (je nedostatek paliva na vaření — každý 5. den kolem nejvyšší sopky Chimborazo olamují a sbírají Kečuánci větve *Chuquiraga jussieui*). To vede k degradaci půd, k erozi. Ještě častější je vypalování travinných páramos za účelem

*Exempláře espelécií na obr. vlevo nebyly vystaveny požáru (obal stonku vytvořený z odumřelých listů je zachován) — v nadmořské výšce kolem 4 000 m se proto udržela značná hustota porostu* ♦ *U dospělých jedinců espelécií mohou mít listové růžice i víc než 10 květenství s variabilním počtem jednotlivých úborů. Snímky P. Kováře*







A — Srovnání počtu semenáčů *Espeletia pycnophylla* na plochách, kde došlo k požáru, a na plochách nenarušených v nadmořské výšce 4 100 m; B — srovnání počtu všech živých jedinců téhož druhu espelécie ve třech nadmořských výškách vertikálně zhruba pokrývající výskyt druhu. [Krabicové diagramy demonstrují srovnání několika souborů dat. Medián mezi horní a dolní částí boxu indikuje 50 % údajů, šířka boxu je úměrná celkovému počtu dat. Linky („vousy“) prezentují extrémní údaje (odlehle bodnoty dat se případně vynáší zvlášť). Délka zářezu kolem mediánu (konfidenční interval) je významná při porovnání dvou diagramů v grafu — rozdíl mezi soubory údajů je statisticky významný tehdy, jestliže se intervaly nepřekrývají.] Orig. P. Kovář

zlepšení výživy pasoucích se zvířat, která na rostliny působí sešlapem a odstraňováním biomasy.

Rod *Espeletia* (Compositae, Heliantheae) s přibližně 130 druhy je znám jako endemický z And Venezuely, Kolumbie a severního Ekvádoru. Tyto vytrvalé stonkaté rostliny jsou charakteristické růžicemi velkých listů na nevětvených nebo málo větvených stoncích. Mladé listy vytvářejí hustý obal (pupen) obklopující vrcholový meristém. Staré listy často přetrvávají a tvoří tlustý obal kolem stonku. O této životní formě se předpokládá, že je adaptivní odpovědí na tropické alpské prostředí. Z tohoto důvodu je zajímavé studovat jak bezlodyžné, tak stonkaté rozetové rostliny, které se zde vyskytují v nadmořských výškách od 2 700 do 4 600 m.

Espeletie jsou považovány za jeden z nejlepších příkladů rozrůznění a adaptivního rozšíření v nově vytvořeném prostředí. Existuje hypotéza, že se rod vyvinul z předků žijících v tropickém lese a majících stromovité formy i ve vyšších nadmořských výškách. Za pravděpodobně vývojově nejmladší typ bývá považována *Espeletia pycnophylla*. V Ekvádoru vykazuje regionální rozdělení intraspecifické hodnoty — *E. p.* subsp. *angelensis* při hranici s Kolumbií a *E. p.* subsp. *llanganatensis* vyskytující se v oblasti Cordillera de los Llanganatis.

Vzácnost espelécií na území Ekvádoru vyvolává potřebu studovat ekologické faktory ovlivňující její život v rostlinných společenstvech, která jsou navíc vysoce exponována vůči dopadům lidské činnosti. Především je to oheň (uměle zakládané požáry) a spásání chovanými domácími zvířaty. Frekvence spalování porostů závisí na rychlosti vegetační obnovy po vypálení, zde to je typicky každé 2 až 4 roky. Narůstající intenzita zemědělství a rekreace

v páramos přináší pravděpodobně častější pálení vegetace, což by mohlo vést k mizení druhů z tohoto druhově poměrně bohatého ekosystému.

Literární zdroje se snaží sebrat důkazy týkající se vztahů ekologických faktorů a parametrů rostlin pro různé druhy r. *Espeletia*, a to ve srovnání na plochách postížených požárem a bez požáru. I my jsme si mohli na materiálu ze severoekvádorské populace *E. pycnophylla angelenensis* prověřit některá tvrzení či pozorování.

(1) Hustota jedinců je údajně výrazně vyšší na spálených páramos a klíčení, resp. uchycení semenáčů je ohněm podporováno (Laegaard 1992: *E. pycnophylla*).

(2) Spálení zvyšuje úmrtnost, zvláště mezi dospělými jedinci (Verweij et Kok 1992: *E. hartwegiana*).

(3) Výška dospělých rostlin narůstá s rostoucí nadmořskou výškou (Smith 1980: *E. schultzii*).

(4) Snížení uchycování semenáčů s rostoucí nadmořskou výškou snižuje hustotu dospělců a také vnitrodruhovou konkurenci mezi dospělými jedinci, navíc zvyšuje přežívání dospělců (Smith 1980: *E. schultzii*).

(5) Travniný kryt jako hlavní součást bylinného patra páramos klesá s rostoucí nadmořskou výškou, což snižuje mezidruhovou konkurenci (Smith 1980); nicméně, oheň potlačuje konkurenci také v nižších nadmořských výškách (Ramsay et Oxley 1996).

Naše záznamy byly pořízeny ve vlhké oblasti, u vulkánu Chiles, při hranici Ekvádoru s Kolumbií. Plochy, na nichž se měření prováděla, jsou umístěny mezi vrcholem a sedlem asi 40 km od Tulcánu.

Celkem byly rozmístěny 3 série čtverců o straně 5 m zahrnující nadmořské výšky 3 600, 3 850 a 4 100 m. Srovnávala se řada morfometrických a bionomických parametrů pro populace espelécií ve spálených a nespálených porostech. V každém čtverci byla zaznamenána celková pokrývnost rostlin (v %), odděleně pro espelécie, keře, trávy a pro zbytek bylinné vegetace, zvláště pro polštářovité typy. Byl zjištěn počet jedinců espelécií ve čtvercích, a rozdělen do 3 kategorií podle vzrůstu: (1) nad 1,1 m výšky (dospělci), (2) mezi 1,1 a 0,3 m (střední třída) a (3) juvenilní rostliny do 0,3 m.

Hustota populace. Stonek kryje vrstva hustých starých listů, které zadržují vodu a chrání rostlinu proti ohni. Jako světlo milná rostlina toleruje *E. pycnophylla* do jisté míry oheň, protože ji zbavuje potenciálních konkurentů. Nicméně literatura dokumentuje, že příliš intenzivní požár, který spálí izolační vrstvu listů, může způsobit smrt dospělých jedinců, což naše

Rozložení vegetace páramos v Andách na řezu východ-západ. (Upraveno podle Hedberga, 1992)

záznamy též podporují. Při srovnání spálených a nespálených porostů ve výšce 4 100 m n. m. je jednoznačný vzrůst počtu rostlin na nespálené ploše, zároveň platí totéž pro kategorii semenáčků. To je v rozporu s hypotézou (1). Zdá se však, že dané tvrzení platí pouze zde, na horní hranici výskytu *E. pycnophylla*. Tato nadmořská výška s sebou nese značný stres prostředí, což může přispět k vysvětlení: oheň má zde relativně menší efekt než v nižších nadmořských výškách, kde je vyšší pokrývnost konkurujících druhů, jež tam mohou být potlačeny pouze narušením (ohněm). Je to podpořeno i srovnáním hustot porostu podél výškového gradientu, kde nejen celkový počet jedinců, ale také počet semenáčků roste s klesající nadmořskou výškou. Mezidruhová konkurence je ohněm snížena zejména v menších nadmořských výškách a následně roste vnitrodruhová konkurence mezi rostlinami espelécií.

Struktura populace a porostní parametry. Srovnání 3 vzrůstových (věkových) kategorií espelécií ukazuje, že spálené plochy u všech kategorií charakterizují nižší čísla proti nespáleným (4 100 m). Podobné výsledky získali Verweij et Kok (1992) pro druh *E. hartwegiana*. Když spálené plochy porovnáme podél výškového gradientu, je vidět progresivní nárůst počtu semenáčků směrem dolů. Podobná tendence, spojená s odstraněním mezidruhové konkurence ohněm, je v literatuře zmiňována.

Kvetení. Počty (složených) květenství na ploše (5 × 5 m) jsou srovnatelné jak u spálených, tak nespálených porostů espelécií, avšak v normalizované formě (počet květenství na jedince) můžeme sledat vyšší hodnoty pro spálená stanoviště. Jestliže chceme diskutovat reprodukční účinnost, musíme vzít do úvahy také počty úborů na jedno květenství. Nespálená místa vykazují významně vyšší počty jednotlivých úborů. Obecně, oheň pravděpodobně stimuluje kvetení, ačkoliv reprodukční účinnost by mohl limitovat počet úborů v květenství.

Člověk nepředstavuje pouze jednoho ekologického činitele — různými mechanismy vyvolává celé řetězce vlivů na přírodu, zejména tam, kde organismy žijí v extrémních přirozených podmínkách, jako je tomu v andských páramos. Účinky ohně nebo pastvy jsou nejnápadnější, a přesto ještě nebyly dostatečně poznány.