

Rostliny zpod vrcholků rovníkových And

3. Adaptivní radiace a bohatství růstových forem v páramu

Adaptivní radiace je proces rychlého rozrůznění druhů do široké palety forem v odpovědi na různorodé podmínky okolního prostředí. Jihoamerické páramo je právě typickou ukázkou biotopu, který díky svému rychlému vzniku takřka „najednou“ poskytl množství nových nik pro své kolonizátory. Zejména rostlinné druhy na to reagovaly nepřehlednou škálou různých morfologických, anatomických i fyziologických přizpůsobení, přičemž každý mohl jít svou vlastní mírně odlišnou cestou. Přijdeme-li do párama nyní, na první pohled nás upoutá variabilita bylin, keříčků, stromků, lián, trsů, bylinných polštářů a zcela bizarních tvarů, jakými jsou sloupovitá květenství nebo obří stonkové růžice. Právě na způsoby vzniku této výjimečné pestrosti se teď zaměříme.

Nejprve se podívejme, s jakými typy růstových forem se můžeme při návštěvě párama setkat. Jako první nás bezesporu upoutají obří stonkové růžice (anglicky caulirosula), reprezentované druhy z rodu klejovka (*Espeletia*). S trochou nadsázky můžeme říci, že právě podivné tvary klejovek jsou tím, co po vizuální stránce dělá páramo páramem (s výjimkou Ekvádoru, kde rod klejovka až na dvě oblasti téměř chybí, viz Živa 1999, 6: 262–264). Typická klejovka je tvořena růžicí velkých, stříbřitě chlupatých listů (může mít až 1 m v průměru), vyrůstající na silném nevětvěném kmínku (viz obr. na 4. str. obálky). Délka kmínku je velmi proměnlivá, závisí samozřejmě na

druhu, stanovišti a také na stáří rostliny – většinou nepřesahuje 2 m, ovšem některé druhy mohou být mnohem vyšší (obr. 1), až přes 10 m. Tato bizarní růstová forma zřejmě vznikla v odpovědi na řadu faktorů, které všechny můžeme shrnout slovy mraz a sucho. Vzrostlý vrchol, tedy nejcitlivější část rostliny, je vyzdvižen na kmínku mimo dosah přizemních mrazů, přes den ho ohřívají sluneční paprsky sklouzávající do středu růžice po stříbřitých listech a (u některých druhů) v noci je těmito listy naopak přiklopen a izolován před mrazem. Samotné listy chrání hustá plst' chlupů, a to jak před mrazem, tak i před nadměrným výparem vody (viz také Živa

2005, 4: 165–168). Vlastní stoněk, sloužící jako zásobárna vody pro dobu jejího raního nedostatku (ráno bývá vše zmrzlé), je obalen hustou vrstvou odumřelých listů, která funguje jako dokonalá tepelná izolace.

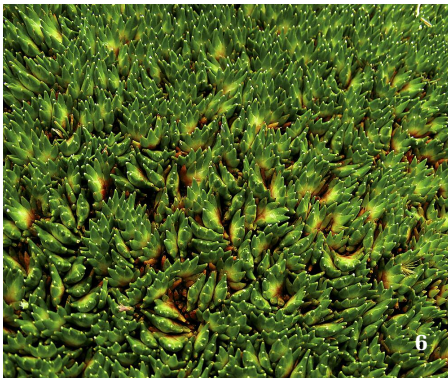
Menší přísedlé růžice pak nalézáme u různých zcela nepříbuzných rodů, jako jsou např. některé hvězdicovité (prasetník *Hypochaeris sessiliflora*), violkovité (*Viola nivalis*, obr. 2), jednoděložné *Eriocaulaceae* (rod *Paepalanthus*, obr. 3). Jejich hlavní výhodou je možnost „schovat“ si vzrostlý vrchol i zárodky květů do nitra růžice, kde je chráněn bázemi okolních listů. Květy nebo celá květenství mohou buď zůstat dále chráněny uprostřed růžice (koslík *Valeriana rigida*, obr. 15), nebo naopak vyčnívají vzhůru, někdy v podobě velkých sloupcovitých květenství (např. rod *Puya*, bromeliovitě – *Bromeliaceae*, obr. 5, nebo vlčí bob *Lupinus alopecuroides*, bobovitě – *Fabaceae*).

Další charakteristická růstová forma – polštář – je vlastně extrémně redukováný keříček. Jeho větve jsou zakončeny drobnými listovými růžicemi naskládanými těsně vedle sebe tak, že dohromady vytvářejí souvislý a často velmi tuhý povrch (po polštářích některých druhů můžeme bez problémů chodit). Díky tomuto uspořádání jsou pupeny a větve keříku účinně chráněny před suchem i hladovými živočichy. Vnitřní prostor pak slouží jako zásobárna vody a živin uvolňovaných z odumřelých částí rostliny. Celý polštář navíc může sloužit jako účinný zásobník tepla – přes den nahromaděné teplo se během noci postupně uvolňuje, čímž mírní negativní noční mrazivé výkyvy. Není proto divu, že se růstová forma polštáře rovněž vyskytuje nezávisle u různých skupin rostlin, např. u jitrocelovitých (jitrocel tuhý – *Plantago rigida*, jitrocelovitě – *Plantaginaceae*), miříkovitých (*Apiaceae*, rod *Azorella*), hvězdicovitých (*Asteraceae*, rod *Werneria*, obr. na 2. str. obálky), sítinovitých (*Juncaceae*, rod *Distichia*, obr. 6) nebo kozlíkovitých (*V. aretioides*, obr. 19).

Jiný způsob ochrany svých větví a pupenů zvolily drobné plazivé keříky – jejich



- 1 Stromovitý druh *Espeletia insipida* (čeleď hvězdicovitých – *Asteraceae*) rostoucí v horském lese nápadně vybočuje z podoby většiny zástupců rodu.
- 2 Kompaktní růžice páramové violky *Viola nivalis* (*Violaceae*)
- 3 Velké růžice s nápadnými vyčnívajícími květenstvími jsou charakteristické pro jednoděložný rod *Paepalanthus* (*Eriocaulaceae*).
- 4 Zástupce keřovitých vlčích bobů (*Lupinus*)



větve jsou z větší části skryty pod zemí, nebo se plazí těsně při zemi a nad povrch vyčnívají jen koncové části s listy (např. vlčí bob *L. microphyllus*, obr. 7). V extrémním případě pak může být celý keřík ukrytý pod povrchem a my vidíme jen jeho nejmladší výhony s listy a květy.

Vyšší páramové dřeviny mají často podobu keřů, jejichž drobné lístky s tuhým povrchem (sklerofylie) vhodně omezují nadměrný výpar vody i negativní vliv ultrafialového záření (obr. 8). Tyto funkce může dále podpořit husté poskládání lístků na stonku. Extrémním příkladem je hvězdnicovitý rod *Loricaria* (obr. 9), jehož tuhé vzpřímené větvičky se střechovitě uspořádanými lístky nedávají tušit, že jde o zástupce z příbuzenstva našich protěží. Velmi bizarně pak vypadá patrně sesterský rod *Mniodes*, který má lístky širší a ještě hustěji uspořádané, takže stonek spíše připomíná jakousi šišťici.

Husté trsy můžeme považovat za další oblíbenou růstovou formu v páramu. Choulostivé pupeny nalezneme opět v nitru trsu, kde jsou chráněny vrstvou stonků a mrtvých listových bází před mrazem, vysycháním i případným požárem. Na rozdíl od výše jmenovaných typů je však tato forma omezena téměř výhradně na jednu skupinu rostlin – trávy a jejich nejbližší příbuzné (např. rody kostřava – *Festuca*, třtina – *Calamagrostis*).

Alespoň některé z těchto růstových forem patrně přímo vznikly jako adaptace na specifické podmínky tropického vysokohorského prostředí. Pro to svědčí také fakt, že i s těmi velmi zvláštními se můžeme setkat napříč tropickými vysokohorskými ekosystémy (kromě And i velehory tropické Afriky, jihovýchodní Asie a Nové Guineje),

ovšem u zcela nepříbuzných skupin. Např. východoafrické starčky rodu *Dendrosenecio* vytvářejí obří stonkové růžice (obr. 10), které byste při zběžném pohledu nerozeznali od zástupců andského rodu *Espeletia*. Některé africké lobelky (rod *Lobelia*, *Lobeliaceae*) zase vykvétají v hustých sloupcovitých květenstvích, které jako by z oka vypadly zmiňovanému vlčímu bobu *L. alopecuroides*. Další africké lobelky pak představují přesné paralely k jihoamerickému bromeliovitému rodu *Puya*. Není divu, že některé vysokohorské rostliny jako např. dvojice rodů *Espeletia* – *Dendrosenecio* představují učebnicový příklad konvergentní (souběžné) evoluce růstových forem vlivem obdobných podmínek prostředí (viz také článek I. Esterkové a M. Studničky, *Živa* 2005, 5: 206–207).

Tolik prostý výčet, to nejzajímavější však teprve přichází. V prostředí andského páramu existuje spousta druhově velmi bohatých skupin (na úrovni rodů nebo blíže příbuzných skupin rodů), které samy zahrnují zástupce hned několika z výše zmíněných typů růstových forem. U takových pestrých skupin se pak můžeme oprávněně domnívat, že právě adaptivní radiace růstových forem (a s tím souvisejících fyziologických vlastností i ekologických nároků) mohla stát v pozadí jejich obrovského druhového rozrůznění a evolučního úspěchu. Podrobné studium rozšíření, ekologie, fyziologie i vnitřních evolučních vztahů takových skupin tím může zásadně přispět k pochopení vzniku a udržení obrovské diverzity rovníkových And. Podívejme se proto na několika typických příkladech, jakými cestami se ubírá radiace růstových forem přímo v prostředí tropických And.

5 Bohatý andský rod *Puya* (bromeliovitě – *Bromeliaceae*) se vyznačuje masivními růžicemi tuhých listů, z nichž vyčnívá statně květenství.

6 *Distichia muscoides* z čeledi sítinovitých (*Juncaceae*) tvoří velmi tvrdé polštáře, po nichž je možné bez obav chodit i v podmáčeném terénu.

7 Drobný vlčí bob *Lupinus microphyllus* je typický svými plazivými keříky s pupeny v bezprostřední blízkosti půdního povrchu.

8 Typická forma drobnolistového keříku *Arragoa cupressina* (jitrocelovitě – *Plantaginaceae*) nijak nenapovídá, že jde o blízkého příbuzného našich jitrocelů.

9 Kompaktní keříky rodu *Loricaria* (na snímku *L. ilinissae*, hvězdnicovitě) mohou vytvářet dominantní formace v některých typech páramu.

10 Ve východoafrických velehorách nalezneme souběžně (konvergentně) vzniklé dvojníky k andským druhům se stonkovou růžicí – starček *Dendrosenecio erici-rosenii*. Foto J. Suda

11 Rod *Libanothamnus* obývá venezuelské a kolumbijské horské lesy a je typickým a nejrozšířenějším příkladem stromovité růstové formy ve skupině *Espeletiinae*.

12 Venezuelské páramo hostí i drobné, pouhých několik decimetrů vysoké zástupce rodu klejovek (*Espeletia*). Foto P. Sklenář

13 Typický venezuelský rod *Ruilopezia* je charakteristický monokarpickou životní strategií (kvete jednou za život), unikátní v rámci celé skupiny *Espeletiinae*. Foto P. Sklenář



Klejovky – záhadní mniši vzešli z lesních stromů

Monumentální stonkové růžice rostlin z rodu *Espeletia* jsou bez nadsázky pravou dominantou párama, kterou nemůže přehlédnout žádný z jeho návštěvníků. Místní obyvatelé tyto rostliny, připomínající lidské postavy nehybně čekající v horské mlze, překřtili jménem frailejón, tedy mnich. Již méně se ví, že impozantní klejovky mají blízké příbuzné, kteří vypadají podstatně jinak. Celá (navenek dobře vymezená) skupina *Espeletiinae* totiž zahrnuje celkem 8 rodů a přibližně 140 druhů rozšířených od nitra andského lesa po vysoké polohy párama a od sezonně suchých venezuelských hřebenů po vlhké oblasti kolumbijské Východní kordillery. S proměnlivostí stanovišť souvisí i bohatství růstových forem. V lesních oblastech se setkáme s klasickými mnohametrovými větvenými stromy (rody *Carramboa*, *Tamania* a *Libanothamnus*, obr. 11). Ve vysokých polohách venezuelského párama zase rostou drobné přízemní růžicovité druhy s velkou podzemní hlízou (ne nadarmo místní-

mi přezdíváné „bramborové“, např. obr. 12). Vrchol podivnosti představuje rod *Ruilopezia* (obr. 13) s „normálně“ vyhlížejícími růžicemi, které však po prvním vykvetení celé odumrou – jsou monokarpické. Tím se podstatně liší od ostatních rodů ze skupiny *Espeletiinae*, které kvetou během svého života opakovaně a jsou dlouhověké (mohou žít i přes 100 let).

Právě toto bohatství růstových a životních forem vedlo dřívější badatele k formulování hypotézy o vzniku typických růžicovitých druhů klejovek z lesních stromovitých zástupců (obdoba vzniku páramových keříků z lesních lián z rodu *Lasiocephalus*, diskutovaném v předchozím dílu seriálu). Zdálnivě jednoznačnou představu o přechodu z lesu – párama však narušují stále nejisté vztahy uvnitř celé skupiny včetně nejasného vymezení rodů. To nám dobře ilustruje např. výlet do severovýchodní Kolumbie, kde rostou vzácné druhy rodu *Espeletiopsis* přímo v lese a velmi připomínají některé zástupce stromovitých rodů, jenom se nevětví (obr. 1). Většina zástupců tohoto rodu přitom tvoří typické růžice a roste v páramu. Nejsilnější důkazy přinášejí současné molekulární studie, které jasně ukazují genetickou nejednotnost tradičně vymezovaných rodů. Na druhou stranu, v předběžných fylogenetických stromech založených na sekvencích DNA se na bázi celé skupiny drží vzácný venezuelský stromový rod *Carramboa* – rod *Espeletia* a jeho příbuzenstvo tedy zřejmě pochází z lesního prostředí. Kolikrát však došlo k přechodu z lesa do párama (nebo na zpět) a kolikrát nezávisle mohly vzniknout jednotlivé růstové formy, zůstává stále záhadou. Již nyní je však zřejmé, že fascinující proměnlivost růstových forem skupiny *Espeletiinae* je zřejmě tvárnější, než se dříve soudilo, a že jednotlivé růstové formy mohly vznikat vícekrát nezávisle na sobě.

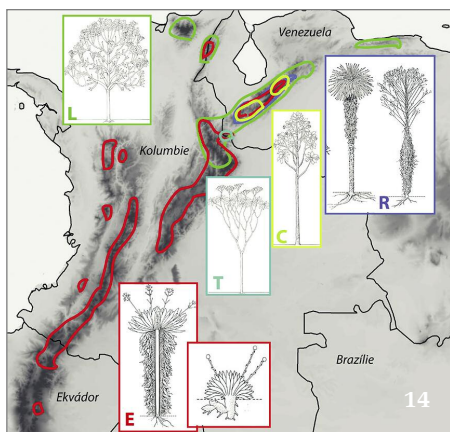
Na bohatství růstových forem této skupiny je zajímavý ještě jeden aspekt – jejich geografické rozšíření. Areál celé podčeledi sice pokrývá rozsáhlou oblast od pobřežního masivu hor tyčícího se nad venezuelskou metropolí Caracas až po střední Ekvádor, všechny růstové formy vyjma one nejtýpčtější obří růžice jsou však omezeny na relativně malé území představované venezuelskou kordillerou a přilehlou částí

severovýchodní Kolumbie (obr. 14). Tento obecný trend ochuzování směrem na západ podtrhává situace ve vlastním rodě klejovka – zatímco z kolumbijské Východní kordillery známe kolem 40 druhů, Střední a Západní kordilleru dohromady obývá asi 8 druhů a do Ekvádoru dorazil pouze jediný. Lesní stromové druhy skupiny *Espeletiinae* jsou navíc izolované do drobných reliktních areálů, často kriticky ohrožených rychlou destrukcí andských horských lesů (s výjimkou druhu *Libanothamnus nerifolius* zasahujícího až do hor u Caracasu). Tento typ prostorového rozmístění v souhrnu ukazuje na Venezuelu a přilehlou část Kolumbie jako na oblast pravděpodobného vzniku celé skupiny. Odsud se pak dále na západ a jih rozšířil pouze nejméně úspěšný růžicovitý typ. Je však dobré rovněž poznamenat, že venezuelská kordillera je velmi proměnlivým prostředím zahrnujícím mimo jiné sezonně velmi suché biotopy. Některé druhy a možná i celé životní formy se mohly vyvinout až posléze jako přímý důsledek působení těchto lokálních ekologických faktorů. Zajímavý příklad poskytuje několik druhů obývajících nejvyšší polohy venezuelského párama, které přešly k větrosnubnému způsobu opylování (např. druh *Coespeletia timotensis*, obr. na 4. str. obálky).

Vlčí boby – opravdu rychlá radiace

Vlčí boby (rod *Lupinus*) jsou další ukázkou pestrého rozrůznění růstových forem v horském prostředí And – jen z vysokých poloh tohoto pohoří známe přes 85 druhů. Na rozdíl od rodu *Espeletia* osídlily i jižní vysokohorské oblasti And (a také nížiny v jižní části kontinentu), ovšem i v samotném páramu nacházíme pestrou škálu jejich forem. Rostou zde drobné plazivé keříky (*L. microphyllus*), statné byliny s velkým květenstvím (*L. alopecuroides*) i několikametrové keře (viz obr. 4).

Přestože vztahy mezi jednotlivými druhy v rámci této skupiny neznáme, studium sekvencí DNA jasně prokázalo, že drtivá většina andských druhů (a všechny páramové) jsou potomky jediného kolonizátora pocházejícího ze západu Severní Ameriky (druhého centra diverzity rodu). Nejzajímavější je, že se pomocí molekulárních hodin podařilo dost přesvědčivě stanovit, že tento společný předek existoval před



14 Rozšíření rodů ze skupiny *Espeletiinae* (rodu klejovka a jejich nejbližších příbuzných). Všimněte si centra diverzity rodů ve venezuelské kordilleře. C – stromový rod *Carramboa*; E – stonkové růžice rodů *Espeletia*, *Espeletiopsis*, *Coespeletia* a *Paramiflos*; L – stromový rod *Libanothamnus*; R – monokarpická stonková růžice rodu *Ruilopezia*; T – stromový rod *Tamania*. Podle: J. Cuatrecasas (1986), orig. F. Kolář



15 Přitisklá růžice tuhých listů kozlíku *Valeriana rigida* vzdoruje i intenzivní pastvě. Foto V. Zeisek

16 Ekvádorský kozlík *V. henrici* s přisedlou růžicí a přitisklým květenstvím. Foto P. Sklenář

17 Statný bylinný druh *V. plantaginea* asi nejvíce připomíná typický „evropský model“ kozlíku. Foto V. Zeisek

18 Kozlík *V. microphylla* vytváří v prostředí párama drobnolisté keřky, v horském lese se však můžeme setkat i s liánovitou formou. Foto V. Zeisek

19 Polštářovitý kozlík *V. aretioides*

20 Liánovité druhy rodu *Valeriana* (na snímku *V. scandens*) obývají oblast horského lesa a křovin přiléhajících k páramu. Snímky F. Koláře, není-li uvedeno jinak

začínajícího výzkumu. Již nyní víme, že se některé páramové druhy liší počtem celých chromozomových sad (stupněm ploidie). A právě proces polyploidizace, tedy zvýšení počtu chromozomových sad, mohl na rychlém rozrůznění některých druhů také sehrát svou roli.

Závěr

Naše znalost rychle radiujících skupin v prostředí andského párama se bohužel zatím stále opírá převážně o tradiční hypotézy založené na studiu vnějšího vzhledu, morfologie. Při pohledu na obrovskou plasticitu morfologických znaků, kterou jsme si nastínili výše, je však zřejmé, že studium pouhého vzhledu takto proměnlivých skupin nestačí. Molekulární studie DNA důkladně mapující příbuzenské vztahy mezi jednotlivými druhy jsou však zatím spíše v počátcích. Mnoho dostupných prací je navíc založeno na sekvenování herbářového materiálu, což znamená, že patříční výzkumníci své studované druhy ani nemuseli v přírodě vidět! V takovém případě je těžké vyvozovat jakékoli závěry o proměnlivosti jednotlivých forem a jejich možné funkci v prostředí párama. Již z dosavadních kusých údajů však můžeme shrnout, že rychlost evoluce páramových rostlin a schopnost reagovat na často extrémní vnější podmínky bude zřejmě větší, než se původně předpokládalo. Z příkladů rodu *Lasiocephalus* i dosavadních znalostí skupiny *Espeletiinae* také vyplývá, že podobně uzpůsobené formy mohou vznikat opakovaně v různých částech areálu, patrně v odpovědi na specifické podmínky jednotlivých stanovišť v pestrém prostředí rovníkových hor.

V tomto článku jsme nastínili, jak vypadá a jak může vznikat bohatství rostlinných růstových forem v páramu. Zatím jsme však pomíjeli důležitou otázku, proč vlastně vzniklo – tedy jak často bizarní vzhled rostlin může souviset s vlastní fyziologickou funkcí, která odpovídá na výzvy okolního prostředí. Těmto otázkám se bude věnovat následující díl seriálu.

Kolektiv spoluautorů: Petr Sklenář, Vojtěch Zeisek, Eva Dušková a Mauricio Diazgranados

Výzkum je podporován projekty Grantové agentury Univerzity Karlovy GAUK 261211 a GAUK 5110.

pouhým 1,5 milionu let. To znamená, že radiace růstových forem vlčích bobů byla ještě rychlejší, než se dříve předpokládalo na základě znalostí stáří párama (3–5 milionů let). Jihoamerické vlčí boby se tak staly rekordmanky v říši rostlin a dostaly se přibližně na úroveň učebnicového příkladu adaptivní radiace vrubozubcovitých ryb (*Cichlidae*) ve východoafrických jezerech.

Kozlíky – bohatství forem v jednom rodu

Pokud diskutujeme rozmanitost růstových forem, pak v žádném případě nelze opominout jihoamerické kozlíky (*Valeriana*). Právě mezi 55 druhů z tohoto rodu, které osídlují párama, můžeme nalézt takřka všechny dosud zmiňované růstové formy. Tak kromě širokolisté byliny *V. plantaginea* (obr. 17), ještě podobně našemu kozlíku lékařskému, známe i tuhé přisedlé růžice (*V. rigida*, obr. 15; *V. henrici*, obr. 16), husté polštáře (*V. aretioides*, obr. 19), drobnolisté keřky až liány (*V. microphylla*, obr. 18) i stromky (*V. arborea*). Ve středním Ekvádoru se nám dokonce podařilo nalézt růžicovitou rostlinu vyrůstající na krátkém kmínku chráněném zbytky odumřelých

listů – tedy jakousi miniaturní obdobu stonkové růžice klejovek. Navíc je vhodné zmínit, že přilehlé pásmo horského lesa osídlilo několik druhů liánovitých kozlíků (např. *V. scandens*, obr. 20).

Při pohledu na takovou bohatost forem se musíme ptát, jakým způsobem mohla vzniknout – je výsledkem adaptivní radiace přímo v prostředí párama (z jediného předka, který párama osídlil), nebo došlo k opakované kolonizaci párama zástupci různých růstových forem? Dosavadní fylogenetické studie bohužel na tuto otázku odpovědět nedokáží. Zatím máme indicie, že rod *Valeriana* osídlil Jižní Ameriku pravděpodobně ve dvou nezávislých kolonizačních vlnách. Tu první zřejmě představuje pouze jediný druh, druhá dala vznik dalším asi 150 jihoamerickým kozlíkům. Páramové druhy jsou však součástí jedné vlny zahrnující také druhy z jiných oblastí Jižní Ameriky a vnitřní vztahy v rámci této skupiny zůstávají nejasné. Podrobné vzájemné vztahy páramových druhů a ekofyziologické důsledky jejich bohatého rozrůznění na odlišné růstové formy se proto staly předmětem našeho