

Karpaty – nedoceněné centrum evropské diverzity rostlin

Evropa sice nepatří mezi prvořadá centra světové diverzity cévnatých rostlin, nicméně s téměř 25 tisíci druhy a řadou endemitů rozhodně náleží k regionům zásadním. V rámci Evropy bychom největší množství rostlinných druhů našli ve Středozeří, na Kavkazu, v Alpách a v pohoří Balkánského poloostrova. S ohledem na diverzitu jsou stále trochu přehlíženy regionem Karpaty. A jelikož zasahují severozápadním okrajem i na naše území, mají zcela výjimečný význam i pro diverzitu české flóry.

Karpaty jsou součástí tzv. alpsko-himálajského systému a patří k nejmladším evropským pohořím (neogenní stáří). Jejich vrásnění začalo před 15 miliony let a trvá doposud. Záleží jistě na šíři pojetí, ale asi nejuznávanější vymezení podle Jerzyho Kondrackého (1989) činí z Karpat jedno z nejrozsáhlejších pohoří Evropy, zasahující na území 7 států (Česká republika, Rakousko, Slovensko, Polsko, Ukrajina, Maďarsko a Rumunsko). Karpaty lze rozdělit na základě geomorfologie i biogeografie na několik větších celků: Západní, Východní a Jižní Karpaty, Apuseni (Munții Apuseni) a Transylvánskou vysočinu. Nejvýraznější biogeografická hranice je přitom mezi Západními a Východními Karpaty, procházející podle dnes převažujícího pojetí Lupkovským průsmykem na slovensko-polské hranici. Je podložena mnoha biogeografickými a fylogeografickými studiemi a květena obou celků se už na první pohled značně liší. Naproti tomu hranice mezi Východními a Jižními Karpaty zdaleka tak jasná není a i květena obou území je velmi podobná.

Pestrost a jedinečnost karpatské flóry je, kromě ostrovního charakteru každého díl-

čího pohoří či pestrosti na úrovni substrátů, dána především zeměpisnou polohou Karpat. Setkávají se zde rostliny kontinentální (jihosibiřské a pontické) s druhy submediteránními a subatlantickými. Zcela specifický ráz pak dává složení karpatské flóry sousedství s panonskou oblastí. Horská a vysokohorská květena (montánní až subnivální) je reliktem z dob ledových a má jednoznačnou návaznost na Alpy (zejména jihem Dinárskými horami). Ve srovnání s Alpami byly ale přírodní podmínky v Karpatech během pleistocénu značně odlišné. Zatímco celá centrální část Alp byla ve vrcholných obdobích glaciálů souvisle zaledněna (ledovce pokrývaly téměř 80 % území) a přežití bylo možné jen v okrajových refugiích, případně v mnohem menší míře na nunatacích (skalnatých vrcholech vystupujících z ledovce), v Karpatech se nacházely horské ledovce pouze v nejvyšších pohořích a zabíraly ne více než 0,5 % území. Z toho důvodu byly Karpaty klimaticky natolik příznivé, že se zde mohla vyskytovat mezofilní flóra a některé listnaté dřeviny (buk, habr – např. Pokorný a Jankovská 2008), a proto se některé oblasti označují jako refugia (na Slovensku např.

Slovenský kras nebo Muráňská planina). V neposlední řadě měl na diverzitu karpatských rostlin výrazný vliv člověk a jeho hospodaření. Zvláště některé části Jižních Karpat byly souvisle osídleny již od mladší doby kamenné, i proto hostí tamní luční a pastvinná společenstva mimořádné množství rostlinných druhů. Bez přehánění lze tedy říct, že pestrý vývoj a široká škála abiotických podmínek a fyto geografických návazností vedla ke skutečně výrazné koncentraci reliktních rostlin a endemických druhů v karpatských pohořích.

Karpaty patří spolu s Alpami, Pyrenejemi, Kavkazem, Dinárskými horami a dalšími mediteránními pohořími k územím s nejvyšší mírou rostlinného endemismu v Evropě. Nedávná kritická studie (Kliment a kol. 2016) endemických a subendemických druhů, poddruhů i apomiktických mikrospecií Karpat došla dokonce ke konkrétnímu počtu 250 endemických a subendemických taxonů (spolu s apomiktickými mikrospeciemi 420). Vlastních endemitů bylo v Karpatech zjištěno 215 (s apomikty 381). Uvedená čísla naznačují, že Karpaty mohou směle soutěžit např. s Alpami (350–400 endemitů a přibližně 50 subendemitů), přičemž musí být ještě brána v potaz relativně větší prozkoumanost Alp. Řada endemitů je v Karpatech vázána spíše na určitou část, např. na Západní Karpaty 89 (resp. 198 s apomikty), Východní Karpaty 118 (152), Jižní Karpaty 113 (149), Apuseni 45 (49) a Transylvánskou vysočinu 5 (5). A i v rámci těchto celků můžeme nalézt „hotspoty“ diverzity i endemismu, např. v Jižních Karpatech jejich okrajové části – západní a východní, ve Východních Karpatech Pokucko-marmarošské hory. Uvažujeme-li o četnosti v různých typech vegetace, pak se nejvíce endemických a subendemických druhů vyskytuje v travinobylinných společenstvech, následují skalní biotopy, lesy a křoviny, naopak nejméně jich známe z mokřadů a vysokohorských keříčkových společenstev.

Stáří reliktních a endemických taxonů je v mnoha případech stále předmětem diskuzí. Polohy nad horní hranicí lesa a stanoviště s kontinentálním klimatem v kotlinách a podhůří (např. stepi, slatiny) hostí řadu glaciálních reliktních. Nicméně v Karpatech se v průběhu čtvrtohor pravděpodobně vyskytovaly klimaticky stabilní lokality (viz výše), na nichž se můžeme podle některých autorů setkat i s relikty třetihorního stáří, někdy označovanými jako paleoendemity (tj. starší než čtvrtohorní). Zaměříme-li se na cévnaté rostliny, jsou za paleoendemity považovány např. lýkovec slovenský (*Daphne arbuscula*), stračka karpatská (*Delphinium oxysepalum*), hvozdiček lesklý (*Dianthus nitidus*), smělek smutný (*Koeleria tristis*) nebo lomikámen tatranský (*Saxifraga wahlenbergii*). Nedávné studie využívající zejména datování pomocí molekulárních markerů ale do předpokládaného stáří některých endemitů nebo lokálních genetických linií vnášejí pochybnosti – tak západokarpatský endemit lomikámen tatranský podle všeho není třetihorním reliktem, ale diferencoval se až v pleistocénu. Podobně populace jiho-karpatského šejřku *Syringa josikaea* jsou zřejmě raně pleistocenního, nikoli třetihorního stáří (Lendvay a kol. 2016).





1 Druhově pestré louky v pohoří Slovenský ráj. Foto J. Košťál
2 Zvonek karpatský (*Campanula carpatica*). Foto T. Urfus
3 až 5 Prýskyřík karpatský (*Ranunculus carpaticus*, obr. 3), koniklec slovenský (*Pulsatilla slavica*, 4) a zvonečník Vagnerův (*Phyteuma vagneri*, 5). Snímky P. Turise
6 Řebříček *Achillea impatiens*. Foto F. Kolář

Karpatské endemity

Při bližším pohledu na endemity zjistíme, že jen poměrně málo druhů se rozšířilo po celém karpatském oblouku od Západních po Jižní Karpaty. Za bez nadsázky emblematický celokarpatský endemit lze označit nápadně velkokvětý zvonek karpatský (*Campanula carpatica*, obr. 2), i když těžiště jeho výskytu je v Západních Karpatech; někteří autoři ho dokonce považují za paleoendemit. Roste výhradně na vápencových a dolomitových skalách a sutích montánního stupně, nad horní hranici lesa nezasahuje. Kyčelnice žláznatá (*Dentaria glandulosa*) je také rozšířena po celém karpatském oblouku, severozápadním směrem zasahuje na severovýchodní a severní Moravu, na sever proniká až do severovýchodního Polska do okolí Białystoku (karpatský subendemit). Snadno se pozná podle růžových až nachových květů (duben a květen) a drobných žlázek ve výkroji mezi dvěma zuby na spodní straně listu. Najdeme ji především v horských květnatých bučinách a jedlobučinách, v nižších polohách i v dubohabřinách a suťových lesích. Kostival srdčitý (*Symphytum cordatum*) patří sice také ke karpatským subendemitům, těžiště výskytu má ale ve Východních

a Jižních Karpatech. V Západních Karpatech není tak častý, severozápadní hranice areálu prochází Malou Fatrou a masivem Babia hora. Roste zejména v horských bučinách a jedlobučinách a poznáme ho podle nápadně srdčité čepele listů. Celokarpatským endemitem je také trýzel Witmannův (*Erysimum witmannii*), poměrně častý i na Slovensku. Jde o výrazně vápnomilný druh, vyskytující se na skalách a skeletovitých půdách. Na první pohled upoutá bledě sírově žlutou barvou korunních lístků, kterou se zároveň liší od blízkce příbuzného trýzele vonného (*E. odoratum*) se sytě žlutými květy. Z převážně vysokohorských druhů je za karpatský endemit považována např. podzimka vonná (*Scorzoneroidea pseudotaraxaci*, známější pod jménem *Leontodon pseudotaraxaci*), rostoucí na skalách, travnatých a kamenitých holích, hlavně na vlhčích místech na vápencích a mylonitech od montánního do subniválního stupně.

Západokarpatské endemity

Z pohledu čtenáře Živy jsou určitě nejznámější endemity a subendemity Západních Karpat, o mnoha z nich byla již zmínka i na stránkách tohoto časopisu (např. 2006, 5: 207–209). Dále se proto budeme věnovat několika vybraným druhům. Pravděpodobně nejznámějším západokarpatským (a také slovenským) endemitem je lýkovec slovenský, nízký kompaktní keřík vyskytující se výhradně na skalních teráskách a strmých skalnatých svazích vápencové Muránské planiny na středním Slovensku a považovaný za paleoendemický taxon. Podobně známé jsou stračka karpatská, rostoucí v Tatrách, Kriváňské Malé Fatře, Chočských vrších, Nízkých Tatrách a na

Muránské planině, a hvozdík lesklý, nejčastější v Kriváňské Malé Fatře. Můžeme se s ním ale setkat i ve Strážovských vrších, Velké Fatře, v Chočských vrších a Nízkých Tatrách. Koniklec slovenský (*Pulsatilla slavica*, obr. 4) je slovenským subendemitem; roste na skalnatých a travnatých svazích a v podrostu reliktních borů a vápnomilných bučin na vápencích a dolomitech. Dalším významným a již méně známým unikátem Západních Karpat je dřipatka karpatská (*Soldanella carpatica*). Vyskytuje se od Pilska a masivu Babia hora na slovensko-polské hranici a Strážovských vrchů na západě, na východ až po Galmus ve Slovenském rudohoří, na sever zasahuje do polských pohoří Gorce a Polica; nejčastější je přitom v Tatrách. Těžiště výskytu leží nad hranicí lesa v subalpínském a alpském stupni, vzácně se s ním ale setkáme i v nižších polohách, kde roste zejména ve vápnomilných bučinách. Nemá zvláštní nároky na substrát, vyhovují jí jak silikáty, tak krystalické vápence a dolomity. Od dalších dvou slovenských dřipatek – d. horské (*S. montana*) a *S. marmarossiensis* agg. (Valachovič a kol. 2019) – se spolehlivě pozná podle přisedlých žlázek na řapících listů, zbylé dva druhy mají žláзки vždy dlouze stopkaté. Ještě méně známým endemitem je rožec tatranský (*Cerastium tatrae*). Můžeme ho vidět pouze v Západních, Vysokých a Belianských Tatrách na skalách, kamenitých holích a suťových svazích v subalpínském až subniválním stupni, zejména na vápencích, dolomitech a mylonitech. Patří do přibuzenstva i u nás běžného rožce rolního (*C. arvense*), od kterého se liší menšími listy, delšími korunními lístky a kratšími prašníky, i ploidii (tetraploid, *C. arvense* je oktaploid). Jako v jiných případech by ale mohlo hrozit, že Západní Karpaty o tento endemit přijdou – podobně vysokohorské a také tetraploidní rožce blízké *C. arvense* rostou v dalších evropských pohořích – nejznámější široce rozšířené *C. strictum*, zasahující na východ až do dinárských pohoří. Podrobné morfologické a genetické srovnání by pak mohlo ukázat, že jde ve skutečnosti o jeden horský druh.

Šafrány (rod *Crocus*) mají sice hlavní evoluční centra a největší druhovou diverzitu na Balkánském poloostrově a v Malé Asii, i v Karpatech se ale setkáme s velmi zajímavými druhy. Šafrán banátský (*C. banaticus*) je lesní druh morfologicky odlišný snad od všech ostatních šafránů, což

vedlo k jeho oddělení do podrodu *Crociris*. To ale platilo jen do nástupu molekulárních markerů, které vcelku jednoznačně ukázaly (Harpke a kol. 2013), že *C. banaticus* patří do stejné skupiny (evoluční linie) jako šafrány z okruhu š. jarního (*C. vernus* agg.). Šafrán banátský je subendemitem Východních a Jižních Karpat (zde je uveden vzhledem k příbuznosti s okruhem š. jarního), nejbližší roste v dubohabrových lesích na vněkarpatských vyvýštinách u Mukačeva na Zakarpatské Ukrajině; mimo Karpaty je pak znám pouze z okolí srbské osady Tekija, vlastně jen přes Dunaj od rumunského Banátu. Alespoň u nás jsou ale mnohem známější brzy na jaře kvetoucí šafrány (*C. banaticus* kvete v září a říjnu) z taxonomicky velice obtížné skupiny *C. vernus*, do které je dnes řazeno přibližně pět druhů. Zatímco jiho- a východokarpatské populace jednoznačně patří k šafránu karpatskému (*C. heuffelianus*, byl odtud popsán), západokarpatské jsou někdy oddělovány do samostatného š. spišského (*C. discolor*, syn. *C. scepusiensis*), odlišného užšími a v době květu ne zcela vyvinutými listy. Liší se i počtem chromozomů, jiho- a východokarpatské populace mají somatický počet $2n = 10$, západokarpatské $2n = 18$. A protože v celé skupině *C. vernus* známe mnoho chromozomových počtů ($2n = 8–23$), je skupina přitažlivá z hlediska evoluce karyotypu. Podle některých autorů je pak *C. heuffelianus* ($2n = 18$) alloploidem vzniklým z druhů *C. discolor* ($2n = 10$) a *C. vernus* ($2n = 8$); jiní ale upozorňují na chromozomální přestavby (spojování dvou chromozomů) v tomto rodu a s křížením nepočítají. Roste na subalpínských a alpínských holích a pastvinách, méně často na podhorských loukách; na šíření měla jistě vliv i tzv. valašská kolonizace. Setkáme se s ním i v moravských Karpatech, zvláště v Javornících.

Apomiktické skupiny (o apomixii např. v Živě 2012, 4: 168–174, jde o rozmnožování semen, ale bez oplození, potomci jsou geneticky shodní s mateřskou rostlinou a tvoří linie/klony) stojí v seznámení endemitů vždy poněkud bokem a někdy nejsou v celkových počtech ani zohledněny. Důvodem je často velmi obtížné rozlišování apomiktických druhů, ale i nerovnoměrná prozkoumanost, a tudíž obtížná srovnatelnost jednotlivých území. Nejznámější příklady představují kontryhele (*Alchemilla*), jeřáby (*Sorbus*), jestřábníky (*Hieracium*) a pampelišky (*Taraxacum*). Přesto jsou ale některé apomiktické druhy dobře poznatelné – např. jestřábník roháčský (*H. rohacsense*), popsán od Roháčských ples a vcelku běžný v Západních Tatrách s přesahem na polskou stranu. Poměrně častý je ještě v důlberské části Nízkých Tater, na východ rychle ubývá, ve Vysokých Tatrách je spíše vzácný, zcela chybí v Belianských Tatrách a ve východní části Nízkých Tater. Izolované výskyty má na Velké Fatře a Pilsku. Roste v subalpínském stupni, zejména v travnatých ostrůvcích v kleči a na sekundárních vysokohorských loukách a holích. Jde o tzv. hybridogenní druh, vzniklý kdysi křížením mezi jestřábníkem alpickým (*H. alpinum*) a j. dvouklaným (*H. bifidum*).

Osud některých domnělých endemitů je však s postupujícím vědeckým poznáním nejistý. Phylogenetická studie z r. 2010 (Ko-

larčík a kol.) ukázala, že známý slovenský endemit ruměnice turnianská (*Onosma tornensis*) ve skutečnosti náleží k jihokarpatské *O. viridis*. Slovensko (Slovenský kras) tak přišlo o endemit, nicméně *O. viridis* je stále endemitem Karpat, který svým exklávním výskytem v Západních Karpatech o to víc podtrhuje svou výjimečnost. Evoluce části druhů rodu ruměnice je opravdu pozoruhodná, neboť sexuální rozmnožování se účastní jen část jejich genomu a zbytek je děděn nepohlavně (stejně jako např. u některých druhů růží). Taxonomické přehodnocení se nevyhnulo ani poloparazitickému všivci statnému (*Pedicularis exaltata*), východoevropskému druhu s těžištěm výskytu ve Východních a Jižních Karpatech a Transylvánii a jedinou lokalitou v rezervaci Porážky v Bílých Karpatech vzdálenou více než 500 km. Na základě morfologické a molekulárněgenetické analýzy byl sloučen s všivcem Hacquetovým (*P. hacquetii*), rozšířeným zejména v Karpatech a jihovýchodních Alpách.

Endemity Východních a Jižních Karpat

Jedním z nejznámějších endemitů této části je šerík karpatský (*S. josikaea*), který se dříve vyskytuje v pohoří Apusení a pak ve Východních Karpatech v pouhých 25 populacích. Nedávné výzkumy potvrdily, že jeho současný výskyt je jen zbytkem podstatně většího areálu (včetně střední Evropy). Jde o druh se submontánním rozšířením, který se v mnoha ohledech podobá známějšímu šeríku obecnému (*S. vulgaris*, včetně dlouze trubkovitých vonných květů), a proto bývá poměrně často pěstován v parcích a zahradách. Od šeríku obecného ho nejsnáze poznáme podle výrazně rozvolněných květenství. Další dva druhy se vyskytují převážně v lesích. Jaterník sedmihradský (*Hepatica transsilvanica*) je endemit rumunských Karpat, kde roste v montánním stupni. Od rozšířeného jaterníku podléšky (*H. nobilis*) se jednoznačně odlišuje větším vzrůstem a jinou stavbou trojlaločného listu, jehož okraje jsou charakteristicky vroubkované až laločnaté. Pryskyřník karpatský (*Ranunculus carpaticus*, obr. 3) patří do příbuzenského okruhu p. horského (*R. montanus*). Vyskytuje se ve Východních a Jižních Karpatech, na západ zasahuje do Bukovských vrchů na Slovensku (jediná slovenská lokalita). Roste na prosvětlených místech v bukových, smíšených i jehličnatých lesích, na lesních okrajích, vzácněji i na horských loukách a pastvinách.

Vystoupíme-li nad horní hranici lesa, můžeme se setkat s pěnišníkem karpatským (*Rhododendron kotschyi*), známým též jako *R. myrtifolium*. Vyskytuje se v Jižních a Východních Karpatech, odkud zasahuje dále na jih do Rily, Staré Planiny a části Dinárských hor. Těžiště rozšíření má převážně v Karpatech, a proto je označován jako typický karpatský subendemit. Jde o nízký, růžově kvetoucí keřík, zejména v rumunské části Karpat obtížně přehlédnutelný. Je podobný a příbuzný alpskému pěnišníku rezavému (*R. ferrugineum*). Pouze ve Východních a Jižních Karpatech lze na vysokohorských trávnících a horských nivách potkat tmavě fialově kvetoucí zvonečník Vagnerův (*Phyteuma vagneri*, obr. 5). Na vápencových skalách a skalnatých svazích od podhůří do alpínského

stupně v této části Karpat roste nápadný bělokvětý hvozdík *D. spiculifolius*.

Doposud zmíněné východo- a jihokarpatské druhy patří sice mezi endemity této části Karpat, jsou ale vázány na větší území a místy bývají i celkem běžné; stenoendemitů není v této části Karpat mnoho. V r. 1961 objevili rumunští botanici na vrcholových skalách hor Pietrosul Broșteni a Pietrosul Bogolin v Munții Bistriței nedaleko města Vatra Dornei ve východních Karpatech několik malých populací nápadných rostlin z čeledi hvězdnicovitých (*Asteraceae*), připomínajících andryaly (*Andryala*) nebo jestřábníky. Následné srovnání ukázalo, že jde o nepopsaný taxon. A i když v rumunských Karpatech byla v té době stále ještě místa botanicky téměř neznámá, nález zcela nového druhu a uvažovaného rodu byl více než překvapivý. Rostliny byly popsány jako *Pietrosia laevitomentosa*, později byly převedeny do rodu *Andryala* (obr. na 2. str. obálky). Druh se přitom většinou andryal vůbec nepodobá, má přizemní růžici bělošedě chlupatých listů a poměrně krátkou lodyhu zakončenou pouze jedním úborem, zatímco většina ostatních druhů rodu má více menších úborů, nahloučených do různé uspořádaných květenství, a obvykle vyšší olistěnou lodyhu. Nápadně se podobá jedinému druhu, *A. agardhii*, známému z několika pohoří v jižní části Pyrenejského poloostrova a jednou doloženému i z marockého Atlasu. Nedávná fylogenetická rekonstrukce s použitím jaderných a chloroplastových markerů (Ferreira a kol. 2015) ukázala, že druhy *A. laevitomentosa* a *A. agardhii* představují dvě dobře podpořené bazální linie, zatímco ostatní druhy spadají do třetí linie, označované major radiation group (významná radiující skupina); oba zmíněné druhy mají ve srovnání se zástupci skupiny nápadně větší jaderné genomy. Jak ale vysvětlit současné geograficky výrazné oddělené areály *A. agardhii* a *A. laevitomentosa*, vzdálené od sebe více než 2 000 km? Vysvětlení může být více, nejpravděpodobnější je ale představa kdysi mnohem větších areálů a následného zatlačení do dnešních refugií (druhy proto můžeme označovat jako relikty, související se změnami klimatu během ledových dob).

Výjimečná Transylvánská vysočina

Závěrem musíme zmínit vnitrokarpatské kotliny a nižší pohoří Transylvánie. Zdejší kontinentální klima umožňuje výskyt mnoha boreo-kontinentálních druhů (zejména rašelinné a slatinné louky a stepi). Soustřeďuje se tu proto výskyt řady jihosibiřských druhů se značně nesouvislými (disjunktivními) areály – např. řebríček *Achillea impatiens* (obr. 6) nebo šišák *Scutellaria supina*. Přesto však i zde narazíme na endemity, mezi nimiž je nepřehlédnutelný kozinec *Astragalus peterfii*, hybridizací vzniklý stenoendemit Fânațele Suatu asi 30 km východně od města Cluj-Napoca.

Znalosti karpatské flóry za posledních desetiletí velmi pokročily, přesto ale poznání endemismu zejména u apomiktických skupin bude ještě vyžadovat podrobné studium zahrnující srovnání s dalšími evropskými pohořími.

Použitá literatura uvedena na webu Živy.