

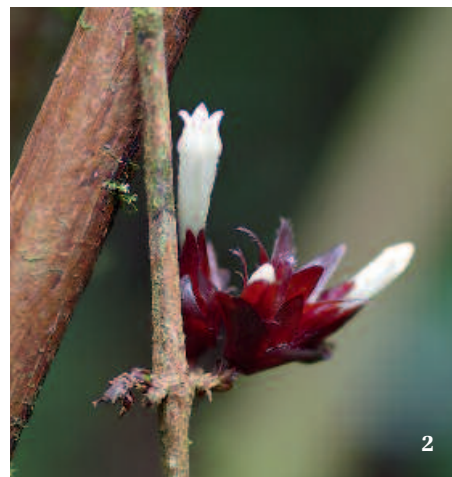
Květy strdimilů a strdimilové květů na Kamerunské hoře

Stejně jako tučňáci, sloni nebo lvi se i kolibříci stali oblíbenci fotografů a filmových štábů. Získali také značnou popularitu u vědců zkoumajících potravně-polinační vztahy a možnou koevoluci mezi ptáky a rostlinami. Značně opomíjeno však zůstává studium vztahů rostlin a ostatních ptačích skupin adaptovaných na konzumaci nektaru (nektarivorii). Jednou z nejpočetnějších jsou strdimilové (Nectariniidae). Tito pěvci se sice nemohou rovnat s kolibříky v míře morfologických a fyziologických adaptací, ale hlubší poznání jejich interakcí s květy nám může hodně napovědět o obecných evolučně-ekologických trendech. Studium potravně-polinačních vztahů strdimilů a rostlin na Kamerunské hoře, nejvyšším vrcholu západní Afriky (4 040 m n. m.), podél gradientu nadmořské výšky a v různých ročních obdobích přináší proto zajímavé poznatky.

Specializace ptáků na konzumaci nektaru, stejně jako specializace rostlin na ptačí opylování (polinaci), se vyvinula nezávisle mnohokrát během ptačí a rostlinné evoluce. Naše znalosti o potravně-polinačních vztazích rostlin a ptáků se však v jednotlivých oblastech světa výrazně liší. Nejintenzivněji jsou studovány vztahy mezi rostlinami a americkými kolibříky (Trochilidae). Díky množství těchto studií lze zkoumat řadu jevů, např. jak se mění specializace interakčních sítí podél zeměpisné šířky, jaký vliv na tyto vztahy měly a mají změny klimatu nebo jak se do těchto vztahů promítá fylogeneze interagujících skupin. Už méně jsou studovány vztahy kystaráčků (Meliphagidae) s těžištěm výskytu v Austrálii a na Novém Zélandu a téměř opomíjeny zůstávají potravně-polinační vztahy rostlin a zmíněných strdimilů, jejichž největší druhové bohatství nalézáme v tropech Afriky a Asie. Míra našich zna-

lostí není zjevně ovlivněna pouze unikátností kolibříků vykazujících nejvyšší míru specializace na nektarivorii, ale i tradicí vědeckého bádání v jednotlivých částech světa. Tento efekt je dobře patrný zejména v rámci studií interakcí rostlin a strdimilů. Naprostá většina poznatků pochází z Jihoafrické republiky, kde najdeme relativně malý počet druhů strdimilů, ale zato nejlépe hodnocené univerzity na africkém kontinentě. Velká část jihoafrických studií navíc pochází z floristicky unikátní, a tudíž populární kapské oblasti. Velkým problémem při zobecňování jednotlivých výsledků bádání však je, že flóra této oblasti se podobá spíše flóře australské než flóře afrických či asijských tropů, kde žije většina strdimilů.

Jestliže se podíváme do tropů Afriky, najdeme pouze hrstku publikovaných prací na úrovni společenstev, které berou v potaz i sílu jednotlivých interakcí, obvykle



měřenou jako jejich frekvenci. Především novější a rozsáhlejší studie pojmenovaná Promiskuitní opylovači – příklady v sítích rostlin a strdimilů transportujících jejich pyl (Nsor a kol. 2019) upozorňuje na značnou generalizaci vztahů mezi strdimily a rostlinami. Strdimilové jsou zde ukázáni jako ptáci krmící se na nespecializovaných, bohatě kvetoucích stromech s otevřenými volně přístupnými květy. Z tohoto pohledu se naskytá otázka, k čemu je strdimilům vlastně dobrý dlouhý zobák, když využívají víceméně otevřené květy stromů. Tento obraz je odlišný od řady prací z Ameriky, kde kolibříci často navštěvují specializované rostliny s typickými vlastnostmi květů adaptovaných na ptačí opylovače. Kombinace takových vlastností se nazývá ptačí polinační syndrom a patří mezi ně např. červená nebo oranžová barva květu, dlouhá květní trubka, velká produkce středně koncentrovaného nektaru či absence vůně a nektarových vodících linek. Problémem může být také fakt, že dosavadní výzkum vztahů strdimilů a rostlin v tropické Africe byl proveden v období sucha.

1 V nížinném pralese hojně rozkvétá v období sucha strom berlinie *Berlinia bracteosa* z čeledi bobovitých (Fabaceae).

2 Drobná liána *Sabicea pilosa* s nápadnými červenými listeny náleží do čeledi mořenovitých (Rubiaceae).

3 Pralesní liána *Hugonia micans* (Inovité – Linaceae) navštěvená samičí strdimila zelenohrdlého (*Chalcomitra rubescens*). Foto K. Chmel





Otázkou tedy zůstává, zda je naše představa o potravně-polinačních vztazích úplná. Různými aspekty interakcí strdimilů a rostlin se zabýváme již řadu let a v poslední době jsme se zaměřili na tato společenstva na Kamerunské hoře (Kamerun).

Vztahy podél výškového gradientu v období sucha

Období sucha na Kamerunské hoře je od nížiny až po horské lesy ve znamení kvetení stromů, které produkují obrovské množství nektaru a jsou i důležitým potravním zdrojem pro strdimily. V nížinném lese okolo 600 m n. m. rozkvétá řada stromů z čeledi bobovitých (*Fabaceae*) jako berlinie *Berlinia bracteosa* (obr. 1) nebo *Anthonotha fragrans* (obr. 4). Tyto stromy, jež jsou kromě strdimilů hojně navštěvovány hmyzem (především motýly), však postrádají typické vlastnosti květů rostlin adaptovaných na specializované

ptačí opylovače. Kromě stromů strdimilové nížinného lesa navštěvují v období sucha často i liány. Hlavní zdroj pro strdimila olivového (*Cyanomitra olivacea*) představuje drobná liána *Sabicea pilosa* (obr. 2) z čeledi mořenovitých (*Rubiaceae*). Má zářivě bílé květy, dobře viditelné v temném podrostu tropického lesa. Listeny květů jsou však červené, což by mohlo představovat adaptaci na opylování ptáky. Tuto hypotézu je ale třeba dále testovat, a to i vzhledem k tomu, že podobné barevné schéma sdílí řada druhů tribu *Sabiceae*. Na druhou stranu také hojně navštěvované žluté květy mohutné liány *Hugonia micans* (Inovité – *Linaceae*, obr. 3) specializované ptačí květy v ničem nepřipomínají. Z bylin vzácně využívají rostliny taxonomicky značně komplikovaného rodu aframom (*Aframomum*) z čeledi zázvorovitých (*Zingiberaceae*). V období sucha můžeme v nižších a středních nadmořských výškách

narazit i na kvetoucí ornitofilní netýkavku konžskou (*Impatiens niamniamensis*, netýkavkovité – *Balsaminaceae*, obr. 6), která dokáže rychle vykvést po příležitostných přeháňkách. Známé ji od nás jako oblíbenou okrasnou rostlinu – prodává se pod označením papoušek, upozorňujícím na podobu květů se zobákem papoušků. V nížinném lese během období sucha nalezneme také největší diverzitu strdimilů. Z celkového počtu 12 druhů zaznamenaných na lokalitě jsme při návštěvě některých ze sledovaných květů pozorovali 9 z nich. Nejpočetnějším, pokrývajícím téměř polovinu všech návštěv, je strdimil olivový. Na květech lze také pravidelně zahlédnout strdimila zelenohřbetého (*Anthreptes rectirostris*), s. hnědého (*Cyanomitra cyanolaema*, obr. 4), s. zelenohrdlého (*Chalcomitra rubescens*, obr. 3), s. malinkého (*Cinnyris minullus*, obr. 7), s. obojkového (*Hedydipna collaris*) nebo s. korunového (*Cinnyris*



4 Květy stromu *Anthonothea fragrans* (bobovité) přivábily strdimila hnědého (*Cyanomitra cyanolaema*). Foto K. Chmel

5 Otevřené květy stromovitěho škrtiče šeflery *Schefflera abyssinica* (aralkovité – *Araliaceae*) poskytují nektar nejen strdimilům, ale i dalším ptákům, jako je bulbul horský (*Arizelocichla tephrolaema*). Foto K. Chmel

6 Netýkavka konžská (*Impatiens niam-niamensis*) z čeledi netýkavkovitých (*Balsaminaceae*). Na Kamerunské hoře mají rostliny květní ostruhu zcela červenou, čímž se liší od pěstovaných forem s ostruhou červenožlutou.

7 Sameček drobného strdimila malinkého (*Cinnyris minullus*) vypadá jako miniatúra horského s. severního (*C. reichenowi*, viz obr. 9). Foto K. Chmel

8 Strdimil obojkový (*Hedydipna collaris*) s téměř rovným zobákem. Foto K. Chmel

9 Strdimil severní krmí se na květech stromu druhu *Nuxia congesta* (*Stilbaceae*). Foto F. L. Ewome

10 Včela medonosná (*Apis mellifera*) je nejčastějším návštěvníkem na květech šeflery *S. abyssinica* (viz obr. 5).

11 Také hřebíčkovec *Syzygium staudtii* (myrtovité – *Myrtaceae*) patří k horským stromům s květy poskytujícími v období sucha nektar i nespecializovaným ptákům druhům. Zde snovač hnědočapkový (*Ploceus insignis*). Foto K. Chmel

12 Třepotání strdimila kamerunského (*Cyanomitra oritis*) při kmení na netýkavce *I. sakeriana* připomíná chování amerických kolibříků.

13 a 14 Nektar v květech stromu kigélie zpeřené neboli k. africké (*Kigelia africana*) je oblíbenou potravou veverky čtyřpásé (*Funisciurus isabella*, obr. 13). Aby se dostala k nektaru, květy z boku nakusuje. Otvor pak využívá ke kmení strdimil biokoský (*Cinnyris ursulae*, 14). Foto K. Chmel (obr. 13) a F. L. Ewome (14)

batesi). Překvapením v tomto případě je strdimil obojkový. Jelikož má krátký a téměř rovný zobák (obr. 8), předpokládali jsme, že se specializuje spíše na lovení hmyzu a sát nektar bude velice zřídka.

Les středních nadmořských výšek, v rozmezí 1 000 až 1 600 m n. m., je na jihozápadní straně Kamerunské hory značně ovlivněn činností místní populace slonů pralesních (*Loxodonta cyclotis*). Krajinu



12



13

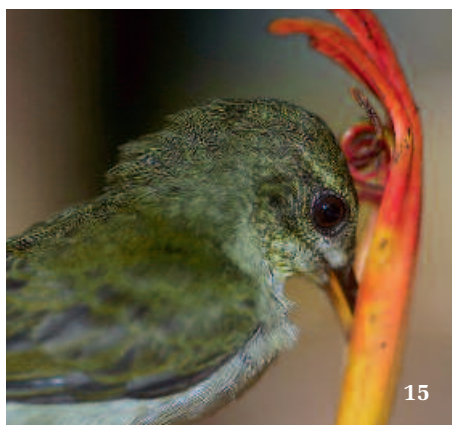


14

tak tvoří především rozlehlé plochy bylinné vegetace a malé lesní fragmenty. Hlavními živými rostlinami strdimilů jsou zde menší stromy jako *Tabernaemontana ventricosa* (obr. na 2. str. obálky) a *Voacanga africana* z čeledi toješťovitých (*Apocynaceae*), dále *Psydrax dunlapii* (mořenovitě) či kigélie zpeřené neboli k. africké (*Kigelia africana*) z čeledi trubačovitých (*Bignoniaceae*, obr. 13 a 14). Díky červené barvě a velké produkci nektaru mohou květy posledně jmenovaného druhu připomínat ornitofilní květy. Obecně se však předpokládá, že květy kigélie zpeřené jsou primárně přizpůsobeny kaloňům. Množstvím nektaru však vábí celou řadu živočichů od hmyzu přes ptáky až po veverky a opice (Namah a kol. 2019). Na Kamerunské hoře probíhá častá „spolupráce“ při využívání nektaru kigélie. Veverky prokousají velký otvor na bázi relativně dlouhých květů (obr. 13) a ostatní návštěvníci včetně ptáků pak těchto děr využívají ke snadnému hodování na nektaru. Ve středních elevacích se začíná diverzita strdimilů výrazně snižovat. Zatímco okolo 1 100 m n. m. jsme na květech v období sucha pozorovali pět druhů, kolem 1 500 m n. m. již pouze dva – strdimila severního (*Cinnyris reichenowi*, obr. 9) a s. kamerunského (*Cyanomitra oritis*, obr. 12 nebo také na 2. str. obálky). Zajímavým obyvatelem nižších středních poloh je strdimil biokoský (*Cinnyris ursulae*, obr. 14). Jde o endemický druh kamerunských hor a ostrova Bioko, který se vyskytuje ve velice úzkém rozmezí nadmořských výšek. Na Kamerunské hoře jsme tento druh zaznamenali od 900 do 1 500 m n. m. Vyznačuje se velmi drob-

ným vzrůstem a hodně hbitým pohybem, při kterém mu nedělá problém časté třepotání na místě. Jeho místní výskyt je vázán na období sucha. Zmizení naprosté většiny jedinců v období dešťů si dokážeme vysvětlit pouze tím, že dochází k přesunu v rámci stejné nadmořské výšky do jiné části hory, kde panují pro tento drobný druh z hlediska srážek příznivější podmínky.

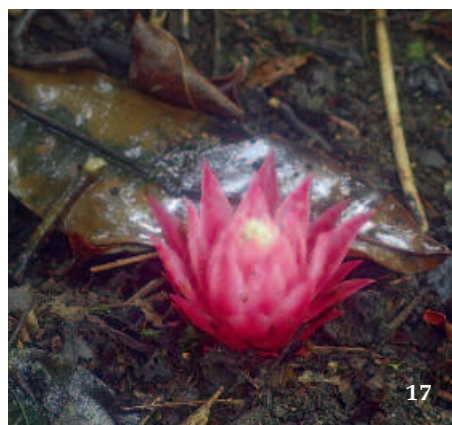
Také horský les, který dosahuje do výšek asi 2 200 m n. m., je v období sucha nápadný masivním kvetením stromů produkujících obrovské množství nektaru. Ve zdejších porostech najdeme už pouze dva výše uvedené druhy strdimilů, přičemž s. severní vystupuje i nad hranici lesa. Pozorovali jsme ho až do zhruba 3 500 m n. m., kde se živil na místní keřovité třezalce *Hypericum revolutum* (třezalkovité – *Hypericaceae*) vyskytující se roztroušeně v horských trávnících. V horském lese se strdimilové povětšinou krmí na čtveřici stromů, mezi něž patří *Nuxia congesta* (*Stilbaceae*, obr. 9), šeflera *Schefflera abyssinica* (aralkovité – *Araliaceae*, obr. 5 a 10), již zmiňovaný *Psydrax dunlapii* a hřebíčkovec *Syzygium staudtii* (myrtovité – *Myrtaceae*, obr. 11). Všechny tyto stromy nejsou nikterak specializované a poskytují potravu nejen strdimilům, ale i dalším návštěvníkům. To platí především u škrtiče šeflery *S. abyssinica*, tedy rostliny, která klíčí na jiných dřevinách a postupně je zahubí. Na jejích květech jsme pozorovali kromě hmyzu, jemuž dominuje včela medonosná (*Apis mellifera*), i řadu druhů nespecializovaných ptáků, veverky a opice. Z bylin stojí za zmínku ornitofilní netýkavka *I. sakeriana* (obr. 12), která kvete po celý rok



15



16



17

a pro niž jsou oba strdimilové efektivními opylovači (Janeček a kol. 2011).

Naše výzkumy tak v období sucha potvrdily obecně přijímanou představu strdimilů jako nektarivorů interagujících s nesespecializovanými rostlinami, především stromy.

Období dešťů, tak trochu jiný příběh

Kamerunská hora je jedním z nejdeštnějších míst světa. Během období dešťů spadne v okolí přímořské vesničky Debundsha na západním úpatí pro nás těžko představitelných 11 000 – 12 000 mm srážek ročně (v České republice se roční úhrny pohybují průměrně okolo 680 mm). Celkový roční srážkový úhrn pak strmě klesá s nadmořskou výškou, avšak i na hranici lesa (okolo 2 200 m n. m.) dosahuje úctyhodných 3 000 mm. Ačkoli je zřejmé, že za těchto podmínek mohou fungovat vztahy mezi rostlinami a strdimily dosti jinak, nikdo je doposud v afrických tropech nestudoval. Jak je to tedy na Kamerunské hoře?

V období dešťů kvete jen minimum druhů stromů. Naopak rozkvétá mnoho bylin a nápadné je především kvetení epifytů, které v období sucha trpěly v osluněných korunách nedostatkem vláhy. Rozkvétá také řada druhů specializovaných na ptačí opylování, neboť ptáci jsou schopni létat i za silných dešťů. Uzavřené ptačí květy navíc lépe brání výplachem nektaru a poškozením reprodukčních orgánů.

V nížinném lese byly pro strdimily nejdůležitější dvě červeně kvetoucí netýkavky a velký žluto-oranžově kvetoucí parazitický keř *Phragmanthera kamerunensis* z čeledi ochmetovitých (*Loranthaceae*, obr. 15). Netýkavka *I. hians* kvete výlučně v tomto období a n. konžská (obr. 6), kterou můžeme potkat v květu i během sucha, zažívá v období dešťů vrchol kvetení. Také druh *P. kamerunensis* můžeme pozorovat v květu pouze v této části roku. Obě netýkavky vyhledávají především dva strdimilové pohyblivé se v podrostu tropického lesa. Prvním z nich je strdimil olivový (obr. 15), v nížinném lese stejně jako v době sucha nejhojnější druh, a druhým s. kamerunský, jinak horský pták, který za dešťů zalétá i do nižších poloh. Naopak parazitická *P. kamerunensis*, kterou jsme pozorovali výhradně na vrcholcích korun stromů berlinie *B. bracteosa*, je hojně navštěvována strdimily pohyblivými se především ve vyšších vegetačních patrech – s. zelenotemenným (*Cinnyris johannae*) a s. malinkým. První představuje na poměry



18



19

strdimilů značně velký druh, druhý se naopak, jak jméno napovídá, řadí mezi ty nejmenší. Pro úplnost je ještě potřeba zdůvodnit dva druhy rostlin, kterým chybí adaptace květů na ptačí opylování – mohutnou liánu blahokeř *Clerodendrum silvanum* z čeledi hluchavkovitých (*Lamiaceae*, obr. 16) a malý stromek lea guinejská (*Leea guineensis*) náležející k révovitým (*Vitaceae*). Oba tyto druhy jsou navštěvovány výhradně strdimilem olivovým.

Střední nadmořské výšky se v období dešťů vyznačují bohatým kvetením parazitické rostliny *Thonningia sanguinea* z čeledi hlívcovitých (*Balanophoraceae*, obr. 17), tvořící květenství na povrchu země. Navštěvuje ji výhradně strdimil kamerunský. Dále zde rozkvétají kromě netýkavky konžské i další dva epifytické druhy netýkavek specializované na ptáky, *I. frithii* a *I. etindensis* (obr. 18). I vzhledem k tomu, že oba kvetou jen v období dešťů, byly objeveny až nedávno. *Impatiens frithii* je také zajímavá tím, že na rozdíl od ostatních netýkavek má ostruhu stočenou mírně nahoru. Díky tomu se květ při vsunutí ptačího zobáku otočí a pyl je umísťován na ptačí hrdlo, bradu nebo spodní stranu zobáku, tedy odlišná místa

15 Jeden z nejhojnějších strdimilů Kamerunské hory s. olivový (*Cyanomitra olivacea*) u květu parazitického keře *Phragmanthera kamerunensis* z čeledi ochmetovitých (*Loranthaceae*)

16 Květenství mohutné liány blahokeř *Clerodendrum silvanum* (hluchavkovité – *Lamiaceae*)

17 Samčí květenství parazitického druhu *Thonningia sanguinea* z čeledi hlívcovitých (*Balanophoraceae*)

18 Epifytická netýkavka *I. etindensis* – endemit vyskytující se pouze na Kamerunské hoře

19 Nektar v květech karynty *Psychotria hypsophila* (mořenovitě) vykvétající v období dešťů je chráněn před výplachy orientací květů směrem dolů.

Snímky Š. Janečka, není-li uvedeno jinak

než u jiných netýkavek. Tento trik mohl vést nejen ke zmenšení kompetice o umístění pylu na těle ptáka, ale i napomoci k vytvoření reprodukční bariéry, a tudíž specií druhů (Bartoš a Janeček 2014).

V horském lese okolo 2 200 m n. m., kde stejně jako v období sucha potkáme pouze dva druhy strdimilů, je nejvýznamnějším potravním zdrojem karynty *Psychotria hypsophila* z čeledi mořenovitých (obr. 19), keř dominující v lesním podrostu. Z ornitofilních bylin zde najdeme jen netýkavku *I. sakeriana*. Horský les tak hostí nejméně specializovaných rostlinných druhů.

Závěrem

Bádání na Kamerunské hoře přineslo nejen řadu biologických poznatků, ale poukazuje také na jeden významný evoluční fenomén. Fenotypické specializace, které můžeme v přírodě pozorovat, se mohou uplatňovat jen za určitých podmínek. Z evolučního pohledu můžeme říci, že zatímco v období sucha, kdy je všude pro ptáky dostatek potravy a pro rostliny dostatek opylovačů, působí na nektarivorní znaky ptáků a ornitofilní znaky rostlin jen minimální selekční tlak, v sezoně dešťů nastává opačná situace. To, jak bude jedinec a druh úspěšný, rozhoduje období dešťů, kdy se kvůli drsnějším podmínkám otevírá prostor pro vlastní adaptivní děje.

Práce vznikla za podpory Grantové agentury České republiky (projekt 18-10781S).

Použitá literatura uvedena na webu Živy. S tématem souvisejí např. i články v Živě 2004, 1 a 2; 2012, 4: 213–215 nebo 2018, 6: 295–301 a CLXIX–CLXXII.