

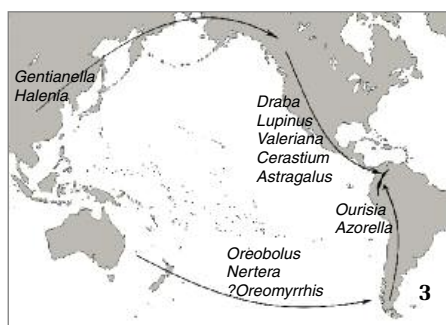
Rostliny zpod vrcholků rovníkových And

1. Historický vývoj květeny párama

Rovníkové kordillery Jižní a Střední Ameriky hostí jednu z druhově nejbohatších horských flór světa, která čítá více než 500 rodů a 3 500 původních druhů cévnatých rostlin. Složení této tropické alpínské květeny má svůj původ jednak mezi skupinami osídlujícími tropický horský les, které se postupně adaptovaly na vysokohorské podmínky, a také mezi skupinami, které do rovníkových kordiller doputovaly z temperátních oblastí severní i jižní polokoule. V následujícím textu, jenž představuje úvodní část seriálu pojednávajícího o diverzitě a ekologii rostlin rovníkových And, nastíníme historický vývoj květeny párama ve světle výsledků fylogenetických studií.

Páramo je druhově bohatý vysokohorský ekosystém rovníkových And Venezuely, Kolumbie, Ekvádoru a severního Peru, ale v omezeném rozsahu se nalézá také v kordilleře na hranici Panamy a Kostariky. Je vymezeno hranicí lesa, většinou ve výškách (3 000–) 3 500–4 000 m n. m., a hranicí věčného ledu, zpravidla mezi 4 800 až 5 100 m n. m. Vegetace párama tvoří pestrou mozaiku typů zahrnujících společenstva trsnatých trav a výběžkatých bambusů,

vzrostlých křovin tvořených především složnokvětými a vřesovcovitými druhy, mokřadů s polštářovými rostlinami a četnými mechorosty, rozvolněných porostů přizemních růžicovitých bylin a nízkých trav na skalnatých svazích a druhově chudých asociací bylin a bezcévných rostlin osídlujících skalní štěrbinu, písčité svahy a kamenité sutě (viz také Živa 1996, 2: 56–59; 1997, 3: 111–113; 1999, 6: 262–264; 2005, 4: 165–168 nebo 2009, 3: 137–141).



1 Barota (*Gunnera*) zahrnuje 40 recentních druhů široolistých bylin, které mají typicky nesouvislé gondwanské rozšíření v Africe, Australasii, na Novém Zélandu a v Jižní Americe, avšak vyskytují se také ve Střední Americe a na Havajských ostrovech. Páramo bylo osídleno nejméně dvěma nezávislými liniemi.

2 Jedním z typických představitelů polštářové životní formy rostlin párama je jitrocel tuhý (*Plantago rigida*). Zatímco tento druh jitrocele má afinitu k druhům z jižní temperátní oblasti, většina dalších páramových zástupců má zjevnou vazbu na mediteránní oblasti severní polokoule.

3 Hlavní migrační cesty rostlin z temperátních oblastí severní a jižní polokoule do párama rovníkových And



Geologie a paleoekologie severních And

Jihoamerické Andy jsou jedním z nejvýraznějších fyzicko-geografických útvarů na Zemi. Tvoří je téměř 9 000 km dlouhý systém horských hřebenů vinoucích se podél západního pobřeží kontinentu, které se člení na tři geografické oblasti – jižní, střední a severní Andy. Vymezení ekosystému párama přibližně odpovídá oblasti severních And, tedy území Venezuely, Kolumbie a Ekvádoru. Biogeografové za páramo ale považují také izolované horské oblasti na hranicích Panamy a Kostariky a přilehlou část severního Peru, kde páramo přechází do vysokohorských ekosystémů centrálních And – puny (plošiny, která je mimo jiné sušší a chladnější).

Andy jsou strukturně rozmanitým řetězcem hřebenů a hlubokých údolí, které prošly složitým geologickým vývojem. Zdvih kordiller zahájila kolize pevninských a oceánických tektonických desek koncem druhohor a začátkem třetihor. Vrásnění And byl komplikovaný proces probíhající v několika etapách, s rozdílnou rychlostí v jednotlivých částech kontinentu a v zásadě postupovalo od jihu směrem na sever. Např. v Kolumbii dosáhly kordillery přibližně poloviny své současné výšky teprve v průběhu pozdních třetihor a současnou výšku získaly až intenzivním zdvihem během posledních dvou až tří milionů let.

S orogenezí And je těsně spjat vývoj bioty párama. Když došlo ke zdvihui hor nad určitou výškovou hranici omezující růst zapojeného lesa, teprve se mohly začít formovat páramové biotopy. Paleoekologické studie z kolumbijské Východní kordillery naznačují, že horní hranice lesa a prvotní polootevřené formace jako předchůdce párama se v severních Andách mohly vyskytovat před třemi až pěti miliony let. Není bez zajímavosti, že v pylovém záznamu z tohoto období se již objevují rody známé ze severní polokoule, jakými jsou kozlík (*Valeriana*) nebo jitrocel (*Plantago*) a zástupci čeledi pryskyřníkovitých (*Ranunculaceae*). Obohacováním této vegetace, které se v pylovém záznamu projevuje postupným přibýváním dalších skupin, jako jsou hvozdíkovité (*Caryophyllaceae*), kakost (*Geranium*), barota (*Gunnera*) nebo hořeček (*Gentianella*), vzniká moderní podoba párama. Řada skupin rostlin v páramu se následně výrazně druhově rozrůžňovala (speciovala) a druhová diverzifikace nezřídka zahrnovala i radiaci – rychlý vznik nových životních forem. Mezi příklady adaptivní radiace patří složitý komplex druhů klejovek (*Espeletia* s. l.) z čeledi hvězdicovitých (*Asteraceae*) spolu s dalšími skupinami, jako jsou již zmiňované kozlíky a hořečky nebo vlčí bobý (*Lupinus*).

Kolonizace párama rostlinami

Podle tradičních představ se květena párama formovala z původních tropických skupin horského lesa a dále ze skupin, které se do oblasti rovníkových And přistěhovaly podél horských hřebenů z temperátních oblastí obou polokoulí. Tyto klasické domněnky se zakládaly na srovnávacím studiu geografického rozšíření druhů. Studium příbuzenských vztahů mezi druhy s použitím molekulárních

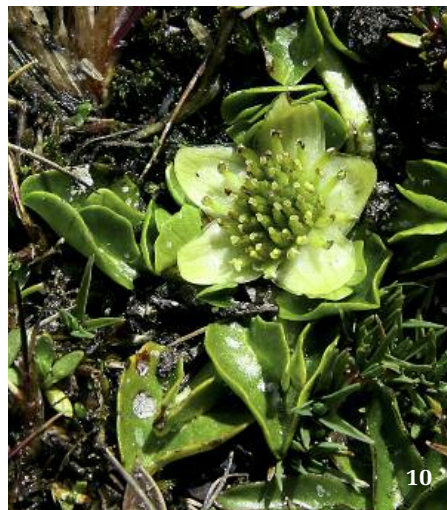


technik umožňuje ověřit platnost zmíněných biogeografických hypotéz a zároveň rekonstruovat evoluční historii jednotlivých skupin v prostředí párama.

Tropické skupiny v květeně párama

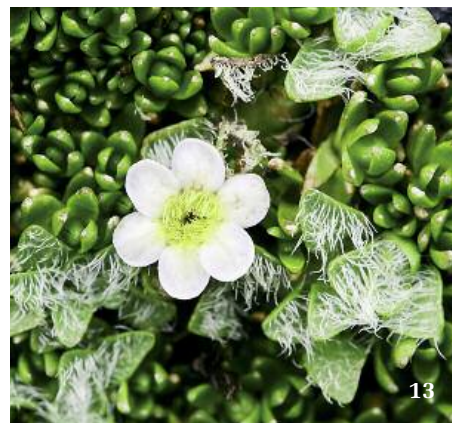
Tropický element květeny párama zahrnuje skupiny, které toto prostředí osídlily z horského mlžného lesa nebo jiných formací jihoamerického kontinentu, potenciálně i z tropických oblastí Starého světa. Pozvolna se přizpůsobovaly specifickým klimatickým podmínkám, které od určité nadmořské výšky zahrnují celoroční riziko nočních mrazů. Podle některých autorů omezovala tropické skupiny právě nutnost adaptovat se z podmínek teplého nížinného nebo chladného horského klimatu na mrazivé vysokohorské prostředí. Údaje o výškovém rozšíření rostlin opravdu naznačují, že rostliny odvozené od tropických předků mohou být ve vyšších polohách znevýhodněny oproti rostlinám odvozeným od temperátních skupin. Přesto se však předpokládá, že více než polovina všech rodů rostlin párama je tropického původu.

Fylogenetické studie skutečně potvrzují, že skupiny osídlující primárně tropický horský les mají významný podíl v květeně párama. Zajímavou otázkou je, zda



k překonání bariéry mezi prostředím uzavřeného horského lesa a otevřeného párama došlo v každé skupině pouze jednou, nebo opakovaně. Studie různých skupin většinou dokládají druhou variantu. Páramové rody tropického původu tak často zahrnují nezávislé genetické linie, které v tomto prostředí prodělaly opakovanou radiaci, jak bylo doloženo u dvou blízce příbuzných rodů kapradin *Eriosorus* a *Jamesonia* (netíkovitě – *Pteridaceae*).

Na základě morfologie listů – *Eriosorus* má listy široce rozložené a zpeřené, zatímco *Jamesonia* silně redukováné, oválné a kožovité (obr. 4) – byla životní forma „jamesonia“ považována za vysokohorskou specializaci odvozenou od formy „eriosorus“. Studie využívající molekulárních markerů však poukazují na mnohem složitější a svým způsobem zajímavější evoluční historii. Celá skupina asi 45 druhů je monofyletická (zahrnuje jediného společného předka a všechny jeho potomky), ale oba tradičně pojmávané rody monofyletické nejsou – výsledky naznačují tři příbuzenské skupiny druhů, které zahrnují obě životní formy. Celý komplex se do And dostal pravděpodobně dvakrát prostřednictvím dálkového přenosu spor z oblasti Guyanské vysočiny. V Andách se pak jednotlivé linie rychle rozrůznily (radiovaly) a jako adaptace na vysokohorské podmínky se opakovaně vytvořila redukováná kompaktní životní forma „jamesonia“ z kapradovitě formy „eriosorus“. Opakovaná kolonizace z horského lesa byla zjištěna také u skupiny blízce příbuzných rodů lobéliovitých rostlin *Centropogon* a *Siphocampylus*, horských bambusů rodů *Chusquea* a *Neurolepis* (obr. 5 – podle nejnovějších poznatků představuje rod *Neurolepis* ojedinělou linií v rámci většího rodu *Chusquea*) a složnokvětých rodů



4 Kapradina *Jamesonia* (netíkovité – *Pteridaceae*) představuje kompaktní růstovou formu přizpůsobenou na nehostinné podmínky puny a párama. Podle současných poznatků tato forma vznikla opakovaně u dvou vývojových linií, které osídlily vysokohorské prostředí středních a severních And.

5 Rod *Neurolepis* tvoří unikátní vysokohorskou skupinu andských bambusů.

Svým výskytem je vázán na vlhké svahy kordiller, kde spolu s keři vytváří specifický vegetační typ párama.

6 a 7 Molekulární fylogenetické práce dokládají, že terestrické druhy rodu vranec (*Huperzia*) osídlující párama mají původ v epifytických zástupcích andského horského lesa. Přejichod k terestrickému způsobu života se odehrál opakovaně a v jednom případě vedl k výraznému a rychlému vzniku nových druhů.

8 Chudiny (*Draba*) mají celosvětové rozšíření a v oblasti párama se nalézá druhotné centrum jejich diverzity. V tomto prostředí prodělaly rychlou evoluci zahrnující složitou mnohonásobnou hybridizaci a polyploidizaci.

9 Rod *Halenia* (hořcovité – *Gentianaceae*) patří mezi skupiny, které opakovaně osídlily párama ze Střední Ameriky. Fylogenetické studie vyvrátily původní představy založené na geografickém rozšíření druhů u opačném směru migrace rodu, tj. z rovníkového párama do vyšších zeměpisných šířek severní polokoule.

10 Blatouch *Caltha sagittata* je jediným zástupcem rodu v květeně párama, který roste na vysokohorských vrchovištích. V Andách se vyskytuje v Patagonii, v okolí jezera Titicaca a na několika lokalitách v Ekvádoru. Toto ostrůvkovitě rozšíření je pravděpodobně výsledkem migrace druhu z jižní části kontinentu na sever.

11 Prasetník *Hypochaeris sessiliflora* představuje skupinu, která se přes svůj původ v mediteránní euroasijské oblasti do párama dostala až migrací z jižní části jihoamerického kontinentu. Obdobná situace mohla nastat i u dalších páramových skupin, jako např. hrachor a kozinec, které mají na jihoamerickém kontinentu největší diverzitu v jižní (sub)temperátní oblasti a do párama zasahují pouze několika málo druhy.

12 Rod *Oreobolus* (šáchorovité – *Cyperaceae*) osídlil mírnou oblast Jižní Ameriky po dálkové migraci z australsijské oblasti. Podél hřebenu And se následně rozšířil až do párama, včetně kordiller na hranicích Panamy a Kostariky.

13 Drobná bylina *Ourisia muscosa* (jitrocelovité – *Plantaginaceae*) patří k dalšímu rodu květeny párama s areálem na západní i východní straně Tichého oceánu. *Ourisia* má původ v mírné oblasti Jižní Ameriky, do párama se dostala migrací podél hřebenu And.

Lasiocephalus a *Espeletia* s. l., ke kterým se podrobněji vrátíme v příštích dílech seriálu.

Zajímavým příkladem vývoje andských rostlin jsou vrance (*Huperzia*, obr. 6 a 7), které přibližně se 60 druhy patří mezi nejoboatší páramové rody. Jsou to terestrické plavuně kompaktního vzrůstu, připomínající náš vranec jedlový (*H. selago*). Drtivá většina druhů párama tvoří monofyletickou skupinu, která je odvozena od společného předka rostoucího jako epifyt na stromech v horském lese. Poté, co jejich předchůdce překonal bariéru horní hranice lesa a přešel na terestrický způsob růstu, skupina explozivně radiovala a rozšířila se v celém geografickém rozsahu párama. Přejichod z epifytického k terestrickému způsobu růstu se u andských vranců odehrál alespoň dvakrát, přestože pouze v jednom případě ho následovala tak nápadná speciace. Opakovaný přejichod k terestrickému růstu v párama z původně epifytických zástupců se odehrál i u druhově bohatého andského rodu kapradin *Elaphoglossum*.

Temperátní skupiny v květeně párama

Temperátní zóny obou polokoulí byly tradičně pokládány za významný zdroj kolonizátorů pro horské oblasti rovníkových And. Po vyvrátnění kordiller vznikly migrační koridory pro rostliny z jižních And i z horských oblastí Střední a Severní Ameriky. Obecně se předpokládá, že rostliny původem z mírného pásu byly z podmíněk sezonního klimatu s jasně vymezeným zimním obdobím již předem připraveny na přítomnost nočních mrazů v párama. Schopnost přežít mráz tak pro ně mohla znamenat výhodu oproti skupinám tropickým. Přesvědčivé ověření této hypotézy však dosud chybí. V některých temperátních skupinách následovala migraci do rovníkových And rychlá speciace, čímž se zde vytvořilo druhotné centrum jejich diverzity (např. rody *Halenia*, viz dále a *Valeriana*).

Severní temperátní rody

Tato skupina zahrnuje rody s vazbou na oblasti mírného a mediteránního klimatu severní polokoule. Primárním zdrojem migrantů pro květeny párama byla Střed-

ní a Severní Amerika, ale nepřímou, a v ojedinělých případech také přímo, se migrace účastnily i druhy původem z horských oblastí jihovýchodní Asie nebo Evropy a severní Afriky.

Mezi rody s prokázanou severní migrační cestou patří hořečky, vlníčky, chudiny (*Draba*) a kozlíky, které zároveň v severních Andách a především v prostředí párama výrazně speciovaly. Každý z nich má v párama okolo 50 druhů, z nichž řada představuje lokální endemity jednotlivých horských masivů. Současně s druhovou speciací došlo k rozrůznění růstových forem, včetně druhotné evoluce dřevnatosti. Migrace z euroafrické mediteránní oblasti je dokumentována u prasetníku (*Hypochaeris*, obr. 11), který dosáhl jižní části jihoamerického kontinentu asi před 3,5 miliony let a diverzifikoval zde do 45 druhů. Některé se později rozšířily severně podél hřebenu And až do párama. Přestože prasetník představuje severní temperátní element, rod se fakticky do párama dostal až migrací z jižních částí kontinentu. Podobnou migrační historii mají zřejmě i další skupiny, jako kozinec (*Astragalus*) a hrachor (*Lathyrus*).

Zajímavé poučení o evoluční a migrační historii páramových skupin nabízí rod *Halenia* (hořcovité – *Gentianaceae*), zahrnující vystoupavé a vzpřímené byliny se žlutými, bělavými až zelenými čtyřčetnými květy, většinou opatřeny nápadnými ostruhami (obr. 9). Zastoupen je dvěma druhy v horách mírného pásu východní Asie, jedním druhem v Severní Americe, 15 ve Střední Americe a přibližně 50 druhy v Jižní Americe, z nichž většina osídluje párama. Vzhledem k tomuto geografickému rozšíření byla *Halenia* považována za příklad skupin s původem v rovníkových Andách, odkud se rozšířily do temperátní oblasti severní polokoule. Molekulární analýzy však dokládají pravý opak – rod velmi pravděpodobně pochází z asijských hor, odkud se přes Severní a Střední Ameriku rozšířil do rovníkových And, a to zřejmě třikrát v průběhu posledního jednoho milionu let. V párama se následně bohatě rozrůznil především v těch liniích, které zahrnují druhy s ostruhatými květy.

Jižní temperátní rody

V květeně párama jsou také zastoupeny skupiny s těžištěm rozšíření na jižní polokouli, často s nesouvislým výskytem zahrnujícím obě strany Tichého oceánu – výskyt v párama většinou představuje severní hranici jejich areálu. Jde typicky o byliny nezávisle vázané na azonální sta-



noviště, které v chladném a vlhkém klimatu párama připomínajícím oceánické podnebí mírného pásu jižní polokoule našly vhodné podmínky k růstu. Mezi rody s transoceánickým rozšířením, pro něž byla doložena jižní migrace, patří *Oreobolus* (šáchorovitě – *Cyperaceae*, obr. 12), *Ourisia* (jitrocelovitě – *Plantaginaceae*, obr. 13) a korálovka (*Nertera*, mořenovitě – *Rubiaceae*, obr. 14). V případě rodu *Oreobolus* byla dálková migrace z australské oblasti do Patagonie stanovena na období před 5,5 až 6 miliony let. Fylogenetická rekonstrukce příbuzenských vztahů mezi jihoamerickými druhy pak naznačuje, že se rod následně šířil severním směrem, zřejmě s postupným vrásněním kordiller, až v pozdním pliocénu dosáhl severních And, kde se vyskytují nejednodušší druhy. Dalšími reprezentanty této jižní migrační cesty, jejichž areál však nezahrnuje opačnou stranu Tichého oceánu, jsou *Azorella* (miříkovitě – *Apiaceae*, viz obr. 15), *Calceolaria* (*Calceolariaceae*) a *Perezia* (hvězdicovitě).

Oproti páramovým rodům severního temperátního původu se jižní temperátní rody odlišují jednou zvláštností – až na výjimky se u nich nesetkáváme s druhovou radiací. V květeně párama se řadí mezi relativně chudé a většinou k nim patří pouze několik málo zástupců. Výjimku tvoří rod *Calceolaria*, který v páramu čítá přes 60 druhů. *Calceolaria* je nápadná relativně velkými, pyskatými květy a rozmanitým způsobem opylování, na němž se podílejí různé skupiny hmyzu a ojedinele dokonce ptáci. Naproti tomu květy ostatních jižních rodů (především *Azorella*, *Nertera* a *Oreobolus*) jsou drobné a nenápadné. Je možné, podobně jako tomu zřejmě bylo u některých druhově bohatých severních temperátních rodů, že k diverzifikaci rodu *Calceolaria* v jižní části kontinentu a v páramu vedla interakce s opylovači.

Obecné znaky vývoje květeny párama

Přestože pouze malá část květeny párama byla podrobena fylogenetickému studiu a některé druhově bohaté skupiny nejsou ve vědeckých pracích zastoupeny vůbec, základní fakta o jejím vývoji jsou dnes již zřejmá. Prvním znakem je rozmanitá historie jednotlivých rodů při osídlování této

vysokohorské oblasti. Fylogenetické práce vypovídají o opakované kolonizaci párama nezávislými genetickými liniemi v řadě tropických a často i temperátních skupin, v ojedinelých případech, jako tomu bylo u baroty a jitrocele, dokonce ze dvou odlišných oblastí (u obou jmenovaných rodů je pravděpodobná migrace ze severu i z jihu). Kapradiny z komplexu *Eriosorus-Jamesonia* představují skupinu, v níž došlo k opakované kolonizaci a zároveň také k nezávislé evoluci stejné růstové formy jako adaptivní odpovědi na vysokohorské prostředí. Důležitým aspektem historie páramové květeny je též časový rámcem jednotlivých událostí – přes shodnou migrační cestu se jednotlivé skupiny mohou výrazně odlišovat v tom, kdy párama kolonizovaly; tyto údaje jsou bohužel k dispozici jen u velmi malého počtu rodů.

Podobně jako v případě tropických velehor východní Afriky a jihovýchodní Asie, temperátní oblasti významným způsobem obohatily květenou rovníkových vysokých And. Migraci temperátních rostlin do prostředí rovníkových And často následovala výrazná speciace, především mezi severními rody. Příčiny, které k této radiaci druhů a často také životních forem vedly, nejsou spolehlivě objasněny. Přes dřívější předpoklady dosud nebyl nalezen doklad o přímé migraci mezi jednotlivými tropickými velehorskými oblastmi (Andy, východní Afrika, jihovýchodní Asie) – navzdory tomu, že se některé rostliny zjevně mohou šířit přes oceán, sdílené rody (např. *Oreobolus*, *Oreomyrrhis*, *Uncinia*) se do párama zřejmě dostaly podél hřebenů kordiller. Podobně nebyla dosud prokázána migrace páramových skupin do temperátních oblastí – tato možnost byla vyvrácena u rodu *Halenia*, pro zbývající potenciální skupiny dosud nejsou k dispozici věrohodné fylogenetické studie.

Nápadným znakem ve složení květeny párama je nerovnoměrné zastoupení rodů z mírného pásu severní a jižní polokoule. Obecně platí, že podíl severních temperátních skupin je výrazně vyšší, a to i přes skutečnost, že nejstarší alpské prostředí na jihoamerickém kontinentu vzniklo v jižních temperátních Andách, které tak mohly sloužit jako primární zdroj temperátních rostlin párama. Nakonec však zřej-

14 Korálovka *Nertera granadensis* je nenápadná, plazivá bylina rostoucí na trvale vlhkých stanovištích.

Vyskytuje se téměř v celých Andách, za což zřejmě vděčí výrazně červeným plodům šířeným ptáky.

15 Polštářová *Azorella pedunculata* (miříkovitě – *Apiaceae*) představuje v květeně párama jižní temperátní element.

16 Rožec (*Cerastium*) je druhově bohatým rodem vysokých poloh severních a středních And, který se na jihoamerický kontinent dostal migrací ze Severní a Střední Ameriky. Na rozdíl od některých dalších severních rodů nedošlo u rozců v páramu k diverzifikaci jejich základní růstové formy. Snímky a orig.: P. Sklenář a F. Kolář (obr. 1, 2, 4 a 9)

mě převážila mnohem větší rozloha souše v mírném pásu severní polokoule, který tak mohl nabídnout výrazně bohatší soubor možných migrantů. Severní rody se jeví jako úspěšnější oproti jižním nejenom při vlastním osídlování rovníkových And, ale také ve vytváření druhové diverzity. S výjimkou rodu *Calceolaria* žádný z jižních rodů v prostředí párama neprodělal tak výraznou druhovou radiaci, jak tomu bylo u řady rodů severních.

Fylogenetické studie mapují hlavní aspekty historického vývoje květeny párama, které se v obecných rysech zřejmě shodují se situací u řady skupin živočichů – jižní migrační cesta byla zjištěna např. u jihoamerických ještěřů tejobčků rodu *Proctoporus*, vznik nových druhů s rostoucí nadmořskou výškou (vertikální speciace) podél přechodu (ekotonu) horského lesa a párama se odehrála u některých andských skupin motýlů. Díky intenzivnímu botanickému výzkumu máme dnes poměrně dobrou představu o celkové druhové bohatosti květeny párama. Další směr výzkumu vedoucí k objasnění příčin vzniku této vysoké druhové diverzity vede přes studium evolučních procesů probíhajících na úrovni populací a blízké příbuzných taxonů. V příští části si přiblížíme kolonizování párama rodem *Lasiocephalus*.