

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

**Funkční vlastnosti vysokohorských rostlin
východního Ladaku (SZ Himaláje)**

Diplomová práce

Bc. Zuzana Chlumská

vedoucí práce: **Mgr. Jiří Doležal, PhD.**
(JČU, Č. Budějovice a BÚ AV ČR, Třeboň)

Chlumská, Z., 2010: Funkční vlastnosti vysokohorských rostlin východního Ladaku (SZ Himaláje). [Functional traits of high-altitude plants in Eastern Ladakh (NW Himalayas). Mgr. Thesis, in Czech.] – 80 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

- Functional traits of 217 high altitude plants were studied in Eastern Ladakh (NW Himalayas, India). Changes in functional traits along altitudinal and moisture gradient were analysed. Plants were classified into 9 different habitats according to their frequency of occurrence.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

Datum

Podpis studenta

Poděkování

Obrovsky Dolymu děkuji za pomoc a za to, že mě vzal do Ladaku. Štěpánovi děkuji za rady, HPLC a oběma za to, že mě nezabili. Kájíně děkuji za ochotu a za pomoc při zpracovávání vzorků, Andree, Elišce a paní Struskové za pomoc v laborce. A také vůbec celému ladáckému týmu¹ – hlavně Leošovi Klimešovi, jakožto pionýrovi projektu, který v Ladaku udělal obrovský kus práce, Lubošovi Adamcovi a spolubojovníkům z první ladácké výpravy Čochymu, Kláře, Francescovi a Vlád'ovi – za skoro všecko :) a rodině za úplně všecko, hlavně za podporu a že mě v průběhu psaní nezavrhl, pomáhala mi a starala se o mě.

Práce byla podpořena grantem GAAV „Migrace rostlin do subniválních poloh: úloha rostlinných vlastností a interakcí v oteplujícím se klimatu“, IAA600050802.

¹ Že?

Obsah

Obsah.....	I
1. Úvod.....	1
1.1. Faktory ovlivňující život horských rostlin.....	2
1.2. Funkční vlastnosti rostlin.....	4
2. Cíle.....	8
3. Metodika a materiál.....	9
3.1. Charakteristika území – geologie, klima, vegetace.....	9
3.2. Metodika.....	13
4. Výsledky.....	25
4.1. Porovnání funkčních vlastností mezi jednotlivými typy habitatů.....	27
4.2. Nepřímá gradientová analýza (PCA) pro oblast Tsomoriri.....	30
4.3. Odpověď FV na gradient nadmořské výšky a vlhkosti.....	36
4.4. Alometrické vztahy mezi funkčními vlastnostmi.....	40
4.5. Obsah ¹³ C v listech na gradientu nadmořské výšky a vlhkosti.....	53
4.6. Vnitrodruhové rozdíly v obsahu živin na výškovém gradientu.....	57
5. Diskuse.....	60
5.1. Porovnání funkčních vlastností mezi jednotlivými typy habitatů.....	60
5.2. Nepřímá gradientová analýza (PCA) pro oblast Tsomoriri.....	65
5.3. Odpověď FV na gradient nadmořské výšky a vlhkosti.....	65
5.4. Obsah ¹³ C v listech na gradientu nadmořské výšky a vlhkosti.....	66
5.5. Vnitrodruhové rozdíly v obsahu živin na výškovém gradientu.....	67
6. Závěr.....	69
7. Literatura.....	70
8. Přílohy.....	74

1. Úvod

Vysokohorské systémy (nad 3000 m.n.m.) sice zabírají pouze necelé 2 % povrchu Země (hypsometrická křivka, Encyclopædia Britannica), ale přesto představují zásadní prostředí pro výzkum přírodních procesů pro celou řadu vědeckých oborů – klimatologii, glaciologii, geologii a také biologii. Zejména pro biologie – rostlinné ekology představují hory unikátní prostředí, jakési „komprimované“ vydání jednotlivých světových zonálních biotů, díky strmému klimatickému gradientu na krátkých vzdálenostech.

Přestože jsou vysokohorské ekosystémy již dlouhou dobu cílem mnoha alpských ekologů, stále existuje mnoho nezodpovězených otázek. Jednou z nich jsou absolutní výšková maxima výskytu rostlin: „ proč se rostliny nevyskytují ještě výše, až v místech těsně pod úrovní sněhu, co je brzdí“? Růst a vývoj rostlinných společenstev v horských ekosystémech je pomalý, proto jsou citlivé na jakékoli změny (Körner, 2003). V době, kdy jsou v souvislosti s globální změnou klimatu (Walther et al., 2005) zaznamenávány případy mizení rostlin subniválního pásu díky imigraci druhů pásma alpického (Pauli et al., 2007, Klanderud a Birks, 2003, Walther et al., 2006) , nám právě studium faktorů limitujících růst rostlin na absolutní výškové hranici rozšíření může pomoci predikovat, jak budou rostliny reagovat na měnící se podmínky prostředí.

Předložená diplomová práce se zabývá funkčními vlastnostmi rostlin vyskytujících se na území Ladaku (více viz kap. 3) v severozápadní Indii, ve státě Jammu a Kašmír. Území patří do tzv. Transhimaláje, což je oblast nacházející se ve srážkovém stínu severně od hlavního hřebene Himaláje (viz Obr. 1, kap. 3). Letní monzuny do Transhimaláje zabloudí jen výjimečně a oblast je proto velmi suchá (Miehe et al., 2001). Míra zalednění je díky tomu nízká a ledovce se nacházejí až ve velkých nadmořských výškách – ca od 5500 m n.m. Rostliny zde proto také mohou růst velmi vysoko. To činí Ladak, resp. Transhimaláj, ideálním místem pro studium limitací rostlin na výškovém a vlhkostním gradientu.

Většina ekologických studií zabývajících se horskými rostlinami se týká Evropy a severní Ameriky, ale jen málo prací se věnuje rostlinám na horní hranici výškového rozšíření¹, v Himalájích, které spolu s okolními pohořími tvoří nejrozsáhlejší vysokohorské ekosystémy světa. Přitom právě toto území může významně přispět k pochopení procesů, které ovlivňují život rostlin v horách.

¹ V nejvyšší nadmořské výšce rostoucí cévnatá rostlina je druh *Saussurea gnaphalodes*, zaznamenaná na Mount Everest ve výšce 6400 m.n.m. (Körner, 2003). Tato rostlina se vyskytuje také v oblasti Ladaku ve výškách kolem 6000 m.

1.1. Faktory ovlivňující život horských rostlin

Rostliny se na své absolutní hranici výškového rozšíření, v subniválním pásmu suchých Himalájí v nadmořských výškách 5500-6000 m n. m., musí vyrovnávat hned s několika faktory prostředí, které se v nižších nadmořských výškách neuplatňují. Tyto rostliny musí být přizpůsobeny nižšímu parciálnímu tlaku plynů (v 6000 m n. m. asi poloviční), vyšší intenzitě záření (např. UV), nízkým teplotám během růstové sezóny (pokles teploty v kontinentálních oblastech cca 0.4-0.6 K/100 m), značným rozdílem teplot mezi dnem a nocí (prakticky každonoční mrazy, velká celoroční pravděpodobnost sněhových srážek) (Körner a Alsos, 2009), krátké vegetační sezóně (cca 2.5 měsíce ve výšce kolem 5800 m n. m. s průměrnou denní teplotou nad 0 °C a méně než 1 měsíc ve výšce nad 6000 m n. m. (Klimeš a Doležal, 2010)). V těchto podmínkách je také zvýšené riziko "vynechané sezóny". Nízké teploty mají vliv na kvetení, opylení (také vítr), dozrání semen, či tvorbu zásobních látek. Dále se rostliny musí vyrovnávat s disturbancemi, např. soliflukcí (a následnou redukcí nadzemních prýtů), omezenou dostupností vody vázané v permafrostu a se střídavým zamrzáním a rozmrzáním svrchní vrstvy půdy (vedoucí k mechanickému narušení rostlin či vytlačení rostlin, hl. semenáčků z půdy). Rostliny jsou dále omezeny nepříliš vyvinutými půdami v důsledku omezených pedogenetických a dekompozičních procesů. (Předchozí odstavec z Körner, 2003).

Nízké teploty (především půdní) mohou limitovat celou řadu fyziologických procesů, od příjmu živin po tvorbu pletiv. Nejčastěji se hovoří o dvou hypotézách limitace rostlin nízkými teplotami. V prvním případě se jedná o termální restrikcí tvorby zdrojových a zásobních látek, tedy omezený příjem živin z půdy nedostatečně "zahřátým" kořenovým systémem rostlin, a dále omezenou tvorbou fotoasimilátů listovým aparátem (tzv. limitace zdrojem, "source limitation"). Podle druhé hypotézy nejsou utváření zásob uhlíku a příjem živin hlavními limitacemi. Ta je dána limitací sinkem ("sink limitation"). Tedy je výsledkem termální restrikce formování a diferenciací pletiv (investice do struktur a růstu) za jinak dostatečné asimilace uhlíku během růstové sezóny (Körner, 2003, Morecroft a Woodward, 1996). Představme si, že vyvíjející se rostlina v 6000 m je domem ve výstavbě, pak zastavení její stavby není otázkou nedostatku cihel, malty apod. (CO₂, voda, atd.), ale závisí na dělnících (enzymy, atd.), kteří když je jim zima jednoduše přestanou pracovat.

V případě limitace zdroji, tedy termální restrikce asimilace uhlíku a příjmu živin z půdy, by měly mít rostliny vyšších poloh nižší koncentrace zásobních sacharidů (škrobů, fruktanů a volných cukrů) a živin (dusík, fosfor a kationty) ve svých pletivech, ve srovnání s rostlinami

nižších poloh, které nejsou limitovány nízkými teplotami. Nicméně takovýto vztah nemusí vždy platit. V případě živin platí, že kromě extrémních situací (silně eutrofizované půdy) není obsah v listových pletivech přímo vztažený k přísunu živin z půdy, ale závisí v daleko větší míře na způsobu, jakým rostliny využívají živiny absorbované z půdy (Körner, 2003). Koncentrace živin v listových pletivech může být nízká pro nízkou dostupnost živin v půdě díky nízké míře mineralizace (Sveinbjörnsson et al., 1995) nebo omezenému příjmu kořenů z chladné půdy (Weih a Karlsson, 2001), ale také může být nízká díky "rozředění asimiláty", tj. zvýšenému přísunu uhlíkatých sloučenin během intenzivního růstu rostliny (Birmann a Körner, 2009). Podobně rostlinná pletiva mohou dosáhnout vysokých koncentrací živin díky zvýšenému příjmu ze živinami bohatých půd a nebo díky akumulaci živin v případě "retardovaného" růstu v důsledku nízkých teplot či vodního deficitu.

Většina prací zabývající se výškovými změnami v rostlinných pletivech zmiňuje zvyšující se obsahy živin s rostoucí nadmořskou výškou (Woodward, 1986, Körner, 1989, Morecroft et al., 1992). Listy rostlin z nejvyšších poloh mohou obsahovat například 5-6% dusíku, což je dvakrát až třikrát více než se uvádí pro rostliny v „optimálních“ podmínkách nižších poloh. Zvýšená koncentrace živin v pletivech vysokohorských rostlin je adaptací na krátkou a neprediktabilní růstovou sezónu (rostlina je připravena k zvýšené aktivitě, tj. fotosyntéze a rychlému růstu během krátké periody příznivého počasí, (Chapin et al., 1986)) a také výsledkem růstové limitace nízkými teplotami zvláště během jasných nocí, kdy dochází k intenzivnímu vyzařování (Morecroft a Woodward, 1996). Nicméně tyto závěry pochází z temperátních hor, které jsou vlhké a kde výškový pokles teplot je hlavním limitujícím faktorem pro růst rostlin. Méně prací se týká rostlin suchých subtropických pohoří, které jsou kromě nízkých teplot limitovány malým množstvím srážek. V horských oblastech Ladaku, které leží ve srážkovém stínu hlavního hřebene Himálaje, bránícího vstupu pravidelných monzunů, je roční úhrn srážek < 100 mm (Miehe et al., 2001). V takovýchto podmínkách je voda nedostupná především v nižších polohách (3500-4800 m n. m.), kde převládají polopouště a chladné stepi (Dvorský et al., 2010). Vodní deficit omezuje fotosyntézu, akumulaci karbohydrátů a tudíž růst. To může vést ke zvýšené koncentraci živin v rostlinných pletivech díky nedostatečnému "ředění" živin asimiláty. Kombinace teplotní limitace ve vyšších polohách a srážkové limitace v nižších polohách nemusí nutně vést k lineární odpovědi živin na nadmořskou výšku. Lze předpokládat vysoké koncentrace živin u rostlin rostoucích v nižších polohách v důsledku vodního deficitu, následované snížením obsahu se vzrůstající nadmořskou výškou a přibývajícím množstvím srážek na gradientu od polopouští po alpské trávníky (5000-5500 m n. m.), ve kterých rostliny rostou v optimálních

podmínkách (nejsou vystavené extrémnímu suchu ani chladu a koncentrace živin jsou ředěné asimiláty během rychlého růstu). Poté lze opět očekávat zvýšení koncentrace živin s rostoucí výškou a poklesem teplot od alpinských trávníků po subnivální zónu jako výsledek pomalého růstu v chladném prostředí, popř. nedostatku vody vázané v permafrostu.

1.2. Funkční vlastnosti rostlin

Pokud chceme zjistit, jak rostliny reagují na nejrůznější podmínky okolního prostředí, tj. klima (mráz, srážky), konkurenci, množství dostupných živin, atp., můžeme to zjistit buď přímo – experimentálně nebo nepřímo – predikovat ze znalostí o jejich funkčních vlastnostech (dále jen FV).

Funkční vlastnost je charakteristika organismu, která má prokazatelnou spojitost s jeho fungováním v různém prostředí (Díaz a Cabido, 2001). Můžeme ji kvantifikovat, např. spočítat hodnotu specifické listové plochy jako poměru listové plochy k suché váze listu (angl. SLA), která souvisí s půdní úživností a dostupností světla (Cornelissen et al., 2003). FV je tedy adaptací rostlin na specifické podmínky prostředí (Klimešová et al., 2008). FV související s pletivý (např. obsah živin, sekundárních metabolitů, hořlavost) a architekturou rostlin kontrolují ekosystémové procesy (např. cyklus C, jestliže mají rostliny pomalu se rozkádající opad) a určují prostředí a zdroje pro ostatní (Westoby a Wright, 2006). Funkční vlastnosti se jeví jako velmi užitečné pro pochopení ekosystémových procesů na malé, ale také na globální škále (Garnier et al., 2007).

Ekologicky důležité funkční vlastnosti rostlin, které jsme studovali ve vysokohorské oblasti Ladaku s afinitou k výškovému a vlhkostnímu gradientu jsou uvedeny níže se stručnou charakteristikou o významu pro fungování rostlin.

obsah N, P a C

Začneme FV spojenými s pletivý a růstem rostliny – obsahem živin v listech – N, P a také obsahem C. Zastoupení těchto prvků (a jejich poměry) nám může říci, jestli rostliny mají potenciál pro nízkou či vysokou metabolickou aktivitu, protože obsah živin, C, bílkovin a fyziologická aktivita jsou většinou úzce korelované (Körner, 2003). Obsah listového dusíku silně koreluje s obsahem na dusík bohatých sloučenin v listech (zvláště Rubisco a chlorofyl) (Evans, 1989). Obsah živin v pletivech rostlin není většinou spojen s přísunem živin, ale spíše se způsobem, jakým rostliny využívají živiny, které absorbovaly (viz kap. 1.1).

obsah nestrukturálních sacharidů v podzemních orgánech

Nestrukturální sacharidy² v podzemních orgánech rostlin mají zásobní funkci, ale stále častěji se u nich hovoří, zejména v souvislosti s fruktany, o další funkci – zřejmě mohou být zodpovědné za mrazovou odolnost a také za odolnost rostliny proti suchu (Valluru et al., 2008). Se snižující se teplotou (~ rostoucí nadmořskou výškou) je pozorován trend zvyšování celkových nestrukturálních sacharidů (TNC) nezávisle na taxonomické příslušnosti rostliny (Körner, 2003). Vysoká hladina TNC není zřejmě spojena s úrovní produkce biomasy, ani dostupností živin, ale právě nízkými teplotami (Körner, 2003).

výška rostliny

Rostliny mají s přibývajícím nadmořskou výškou kratší stonky. Je to adaptace na snižující se teplotu, toto přizpůsobení ale také slouží jako ochrana před poškozením větrem (Körner, 2003). Těsně nad povrchem půdy je teplota vzduchu daleko vyšší, než teplota okolního vzduchu, rostliny si tím udržují příznivé podmínky pro fotosyntézu (Körner a Cochrane, 1983). Nižší výška rostliny také chrání meristematická pletiva před mrazem (koncept Raunkiaerových životních forem, Raunkiaer, 1934). Čím jsou rostliny nižší, tím se více „izolují“ od okolního méně příznivého klimatu. Jednou z nejnápadnějších růstových forem v horách jsou polštářové rostliny, jejich hustě nahloučené prýty fungují jako efektivní tepelná past (Körner a de Moreas, 1979)³.

Očekáváme, že se s výškovým gradientem bude snižovat výška rostliny.

investice do biomasy

Investice rostlin do biomasy je ovlivňována podmínkami prostředí, ve kterém rostlina roste (klima, obsah živin), ale stejně tak může být záležitostí evoluční (společný znak sdílený skupinou příbuzných taxonů) (Reich et al., 2003).

Výsledky prací týkajících se rostlin aridního klimatu ukazují, že tyto rostliny více investují do stonků a méně do listů (Fan et al., 2009). Rostliny vysokých nadmořských výšek naproti tomu do stonků investují daleko méně a daleko více investují do biomasy kořenů (Körner a Renhardt, 1987). Rostliny méně produktivních prostředí mají obecně vyšší hustotu pletiv a vysoký poměr podzemní biomasy ku nadzemní biomase (Lavorel a Garnier, 2002).

Očekáváme, že se bude s klesající teplotou (rostoucí nadmořskou výškou) snižovat relativní investice rostlin do stonků. Stejný trend očekáváme také v případě rostoucí vlhkosti

² Nestrukturální sacharidy – sacharidy nepodílející se na stavbě rostlinných pletiv (tzn. neslouží jako mechanická opora). Patří mezi ně fruktany, škrob, rafinózy, volné cukry – sacharóza, glukóza, fruktóza a cukerné alkoholy.

³ Pozitivní účinky této růstové formy se však stále diskutují – je účelem zvýšit teplotu kvůli fotosyntéze (ale hrozí nebezpečí přehřátí) nebo tyto rostliny lépe hospodaří s živinami (vyšší mikrobiální aktivita a intenzita mineralizace pod polštářem + opad není odváť větrem)? Nebo je to ochrana před silným větrem? Či kombinace všech uvedených? (Körner, 2003)

habitatů. Předpokládáme také, že změny v relativních investicích mezi jednotlivými habitaty mohou být zastíněny větším zastoupením blízce příbuzných druhů, které sdílejí stejné vlastnosti – např. v polopouštích a stepích Ladaku je výrazně zastoupen rod *Artemisia*, který se v menší míře vyskytuje také v ostatních habitatech. Tento vliv bychom mohli odfiltrovat použitím fylogenetických korekcí (kap. 3.2).

obsah sušiny v pletivech

Obsah sušiny v listech (LDMC, leaf dry matter content) a stoncích (STDMC, stem dry matter content) jsou spojovány s hustotou pletiv a jejich pevností (Cornelissen et al., 2003, Wahl a Ryser, 2000) a také obsahem vody v nich (Lavorel a Garnier, 2002). LDMC je pak považován za FV dobře korelovanou se způsobem využívání zdrojů rostlinou (Wilson et al., 2002).

Obsah sušiny v listech má také spojitost se specifickou listovou plochou^{4,5} (specific leaf area, SLA), která je považována za jednu z FV s nejlepší indikační schopností pro zjišťování některých ekofyziologických charakteristik (Lavorel a Garnier, 2002) – relativní rychlosti růstu a obsahu živin v listech (Cornelissen et al., 2003). LDMC negativně koreluje s potencialem rychlosti růstu a pozitivně s životností listů (Cornelissen et al., 2003), což znamená, že dužnatější rostliny rostou rychleji, ale životnost jejich listů je menší.

obsah ¹³C v listech

Rostliny při asimilaci C diskriminují těžký izotop ¹³C a přijímají více ¹²C, výsledkem je daleko větší obsah zabudovaného ¹²C v pletivech. Je to dáno hned dvěma omezeními – 1) první se uplatňuje hned při vstupu CO₂ do listů přes průduchy, kdy ¹³C difunduje daleko pomaleji než lehčí izotop uhlíku, 2) druhé omezení je na úrovni biochemické – Rubisco má daleko větší afinitu k lehčímu izotopu uhlíku. Biochemické omezení (karboxylace) diskriminuje ¹³C daleko silněji. (Körner, 2003)

Obsah ¹³C jako FV je dáván do spojitosti s vodním stresem (Körner, 2003). Rostliny habitatů limitovaných nedostatkem vody zavírají průduchy a izolují tak vnitřní prostor mezofylu od okolního vzduchu. Tím se zvyšuje příjem těžkého izotopu C, protože rostliny jednoduše „berou, na co přijdou“.

Příjem ¹³C se ale zvyšuje také s nadmořskou výškou (1.2 ‰ – 1.3 ‰ na 1000 výškových m, Körner, 2003, Li et al., 2009). Hlavním důvodem je zvyšující se tloušťka listového mezofylu (tedy i listů) a vyšší obsah N v listech a tedy i více bílkovin pro fotosyntetický

⁴ Často je používána také převrácená hodnota specifické listové plochy – LMA – leaf mass per area.

⁵ Hodnota SLA se snižuje s klesající teplotou (~ nadmořskou výškou), vysvětlením může být větší tloušťka listů horských rostlin a tlustší buněčné stěny, hlavně v epidermis (Körner, 2003).

aparát^{6,7}. Oba faktory jsou indukované nízkými teplotami vysokých poloh. Difúze je ve vyšších nadmořských výškách (řidší vzduch) sice rychlejší než v nižších polohách, ale spotřeba CO₂ je díky účinnějšímu fotosyntetickému aparátu (tlustší mezofyl, více bílkovin) vyšší, přísun oxidu uhličitého je následně daleko nižší než poptávka po něm. Rostliny tak zase „berou, na co přijdou“ (i ¹³C), stejně jako rostliny stresované suchem. S gradientem nadmořské výšky se tedy mění poměr omezení, zmíněných na začátku, majících vliv na vstup CO₂ do listu a do fotosyntetického procesu. Zvyšuje se efekt difúzní limitace (vstup přes průduchy) oproti limitaci biochemické (navázání na Rubisco). (Körner, 2003)

Pro naše lokality, kde se uplatňuje jak gradient vlhkostní, tak gradient výškový, očekáváme v polohách limitovaných nedostatkem vody (polopouště, stepi) a ve vysokých nadmořských výškách vyšší obsah ¹³C v listech.

⁶ Nejméně polovina listových bílkovin se účastní fotosyntetického procesu (Körner, 2003).

⁷ Rostliny vyšších nadmořských výšek mají také více průduchů na plochu listu, v extrémních polohách se ale tento trend může obrátit (Körner, 2003).

2. Cíle

Tato diplomová práce se snaží odpovědět na tyto otázky:

- Existují výrazné rozdíly ve FV rostlin z rozdílných habitatů (polopoušť, step, eutrofizovaný trávník, alpinský trávník, alpinská suť, sněhové výležísko, říční náplav, stávaníště dobytka, subnivální vegetace)?
- Mění se FV rostlin s hlavními gradienty prostředí (nadmořská výška a půdní vlhkost)?
- Jaké jsou vzájemné vztahy (alometrie) FV rostlin?
- Jsou některé FV schopné predikovat druhové rozdíly v rozšíření vysokohorských rostlin?
- Jsou rostliny v extrémních podmínkách (sucho, chlad) limitovány příjmem živin a tvorbou asimilátů?

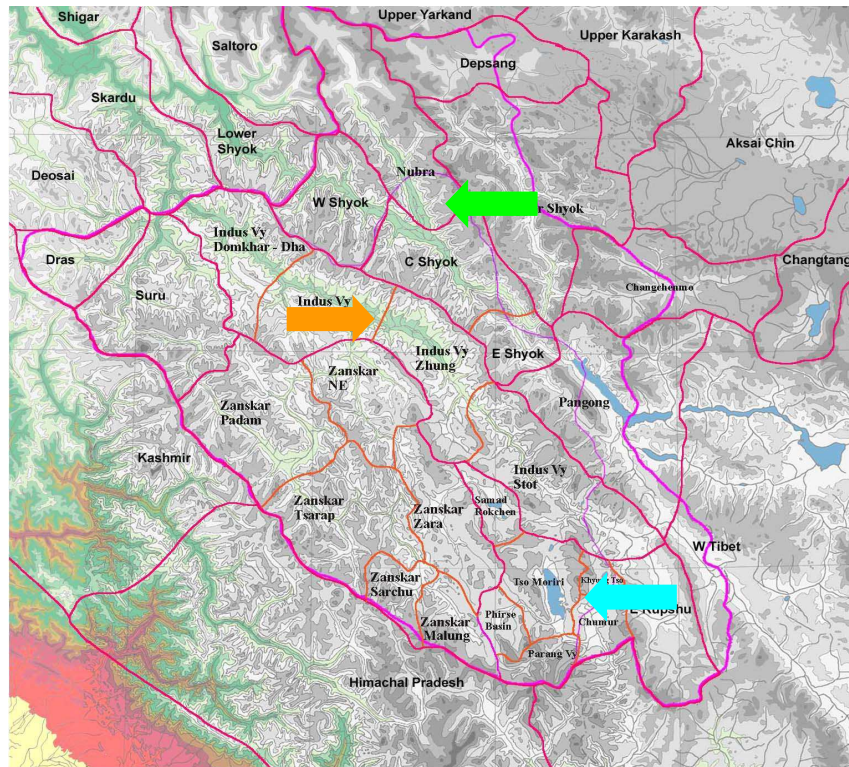
3. Metodika a materiál

3.1. Charakteristika území – geologie, klima, vegetace

Sběr dat byl prováděn v Indii, ve státě Jammu a Kašmír, ve třech horských pásmech východního Ladaku (Obr. 1, Obr. 2) – východním Karákoramu (oblast Nubry), Stoku (oblast Zanskaru) a v okolí jezera Tsomoriri (okolí Chamser Kangri a Mentoku), tzv. Malém Tibetu.



Obr. 1: Poloha zájmové oblasti. V pravém horním rohu je zobrazena mapa Indie, červeně je vyznačena oblast Ladaku. Na větší z mapek je v červené kružnici vyznačen východní Ladak a poloha okolních horských pásem. Mapy byly převzaty z <http://maps.google.com/> a upraveny.



Obr. 2: Východní Ladak. Zelenou šipkou je vyznačena oblast Nubra, oranžovou šipkou oblast Stok a modrou šipkou oblast Tsomoriri. Mapa je převzata z databáze cévnatých rostlin Ladaku (Klimeš nepubl.).

Ladak je hornaté území (dříve království) nacházející se na SZ Indie, ve srážkovém stínu hlavního hřebene Himaláje (tzv. oblast Transhimaláje) a tvoří nejzápadnější výběžek Tibetské náhorní plošiny. Monzunové deště sem z jihu dorazí zřídka, klima je tedy značně aridní a převládajícími typy prostředí jsou proto vysokohorské pouště, polopouště a stepi. Množství srážek se mezi jednotlivými oblastmi liší – průměrné roční srážky údolí Indu, v Lehu (3514 m n. m., 34°09' N, 77° 34' E), jsou nižší než 100 mm (Miehe et al., 2001) a směrem dále na východ klesají (Wang, 1988). Údaje z těchto meteorologických stanic jsou jediné relevantní pro naši sledovanou oblast. Vzhledem k tomu, že se ale klima jednotlivých oblastí východního Ladaku velmi různí a jiné meteorologické stanice v nejbližším okolí neexistují, umístili jsme na všechny studované lokality v různých nadmořských výškách teplotní datalogery *Comet R0110E* (Stok) a teplotní a vlhkostní datalogery *HOBO Pro V2 Temp/RH* (Nubra, Tsomoriri). Podrobná klimatická data viz kap. 8, Obr. 24 až Obr. 27.

Průměrné roční teploty se ve vyšších nadmořských výškách pohybují kolem 0°C, nad tuto hranici se měsíční průměrná teplota zvedne pouze od června do srpna; zimní teploty pak mohou spadnout až k -30°C (Klimeš a Doležal, 2010). V nižších nadmořských výškách,

v oblasti stepí a polopouští, může být teplota vzduchu v letních měsících velmi vysoká a může vystoupat až ke 40°C (Klimeš a Dickoré, 2005).

Pro celý Ladak existuje rozsáhlá databáze květeny vytvořená L. Klimešem (Klimeš nepubl.) a seznam druhů (Klimeš a Dickoré, 2005, 2006). Flóru Ladaku tvoří převážně středoasijské druhy, nalezneme zde však také mnoho tibetských elementů nebo druhů pouze himálajských, jejichž hranice rozšíření se často nachází právě v oblasti Ladaku (Klimeš a Dickoré, 2005). Ladak je oblast, kde se střetává západohimálajská lesní (s íránsko-turanskými prvky) a tibetská vysokohorská flóra. Dominují zde druhy široce rozšířené a pouze několik málo druhů může být považováno za endemity (Klimeš a Dickoré, 2005). Hranice rozšíření rostlin v této oblasti velmi často korespondují s hlavními oreografickými osami – hlavním hřebenem Himálaje, pohořím Ladak nebo Karákoramem, které oddělují klimaticky relativně homogenní oblasti. Další důležitou linií je údolí Indu, se stoupající nadmořskou výškou na západovýchodním gradientu. Složení vegetace Ladaku je výslednicí dvou nejdůležitějších gradientů – výškového a srážkového.

Velké oblasti Ladaku jsou po dlouhou dobu obydleny nomádkými pastevci se stády koz, ovcí a jaků. Vliv tradiční pastvy byl dříve díky řídkému osídlení a nomádkému způsobu života malý. To se však za posledních ca 50 let změnilo. Pastevní tlak se zejména v oblasti Čang-Tang, ve východním Ladaku, významně zvýšil. Přispěl k tomu nárůst populace díky ekonomickému rozvoji oblasti a zejména uzavření hranic s Tibetem, který v roce 1962 anektovala Čína. Pastevcům se následkem této události významně zmenšilo území, kde mohou pást a navíc se v Ladaku usídlilo kolem 10 tisíc tibetských uprchlíků se svými stády dobytka (Jina, 1995). Nadměrná pastva spolu s globální změnou klimatu tak mohou být jedny z největších hrozeb pro ekosystémy Ladaku.

východní Karákoram, Nubra

Oblast východního Karákoramu se nachází v severovýchodním cípu Ladaku (Obr. 2), a tvoří ji nízko položené údolí (2800 – 3200 m) a vysoké vrcholy (nejvyšší, Saser Kangri, má 7672 m n.m.) se strmými svahy. Nachází se v oblasti Karákoramského zlomu, kde Ladácký batolit naráží na Karákoramský batolit. (Weinberg a Dunlap, 2000, Phillips, 2008). Zaměřili jsme se na západní svah masivu Saser Kangri nad soutokem řek Nubra a Shyok, kde cévnaté rostliny dosahují horní hranice rozšíření v 5400 m n. m. Převládajícím podložím jsou ve vybrané oblasti granity a leukogranity (Weinberg a Dunlap, 2000, Phillips, 2008).

V nejnižších polohách, kolem 3000 m, nalezneme stepní vegetaci s keříčky *Kraschenninikovia ceratoides*, *Ephedra gerardiana* a se zástupci rodu *Artemisia*. Kolem

vodotečí rostou husté porosty druhu *Myricaria elegans* a v alpinském pásmu se přidávají zapojené trávníky s *Carex sagaensis* a rodem *Kobresia*. Dále od vody vegetace znovu přechází ve stepi. V subniválním stupni nalezneme řídkou vegetaci s druhy jako *Tanacetum tibeticum*, polštáři *Thylacospermum caespitosum*, druhem *Potentilla pamirica* a rody jako *Astragalus* a *Oxytropis*.

Podnebí nižších poloh je aridní, s rostoucí nadmořskou výškou množství srážek přibývá (Obr. 24 a Obr. 25, kap. 8). Roční průběh teploty vzduchu a relativní vzdušné vlhkosti byly měřeny v období 2008-2009 v údolí nad vesnicí Sumur v nadmořských výškách 4600 a 5100 m n. m. pomocí dataloggeru HOBO (Pro V2 Temp/RH Data Logger) viz kap. 8, Obr. 24 a Obr. 25. Z průběhu ročních teplot a relativní vlhkosti vzduchu vyplývá, že je nejvyšší lokalita, ležící těsně pod ledovcem, ca od poloviny září do začátku června pokryta sněhem. V zimě Nubra značně vymrzá, jak z okolních sedmitisícovek stéká údolími studený vzduch. To lze vidět na průběhu ročních teplot na nižší lokalitě (4600 m n. m.), která není pokryta tak dlouhou dobu sněhem a kde dochází v zimě k značným teplotním výkyvům, a teplota padá až k -30°C (Obr. 24).

pohoří Zanskar, Stok

Pohoří Zanskar, táhnoucí se v délce ca 250 km podél údolí Indu, je tvořeno především usazenými horninami – břidlicemi, slepenci a pískovci a místy také ofiolity (oceánské vulkanity) (Dèzes, 1999, Fuchs, 1986). Zaměřili jsme se na údolí asi 5 km SV od vrcholu Stok Kangri (6114 m.n.m), vedoucí do sedla Stok la (4800 m n. m.).

Flóra Zanskaru je složením velmi podobná flóře Karákoramu. Převládají středoasijské, íransko-turanské a západohimalájské elementy. V nejnižších polohách převládá stepní vegetace s druhy *Stachys tibetica*, *Stipa roborovskyi*, *Tanacetum fruticulosum* a rodem *Artemisia*. Kolem vodotečí se vyskytují alpínské trávníky s rodem *Kobresia* a porosty *Salix sericocarpa*. V alpinském stupni v jemných sutích nalezneme druhy jako *Rosa webbiana*, *Rheum spiciforme*, *Thalictrum alpinum*, *Biebersteinia odora*, dominantu tvoří druh *Aconogon tortuosum*.

Velká fluktuace ročního průběhu teploty vzduchu (měřená dataloggerem Comet R0110, Brno) ve výšce 4010 a 4540 m n. m. naznačuje, že obě polohy zřejmě v zimních měsících téměř nejsou pokryty sněhovou pokrývkou (Obr. 26, kap. 8). Datalogger Comet nezaznamenává teploty pod -10°C .

jezero Tsomoriri, pohoří Korzok, Chamser Kangri

Jezero Tsomoriri a jeho okolí náleží do oblasti Rupšu (jihozápadní výběžek Tibetské náhorní plošiny), nalezneme je na východě Ladaku ve výšce 4500 m n.m. Východní strana, kolem vrcholu Chamser Kangri (6611 m n. m.), je tvořena mírnými svahy s převážně rulovým podložím, místy s pásmy chloritu a biotitu a také amfibolitovými faciemi. Západní strana jezera je součástí pohoří Korzok (vrchol Mentok I dosahuje 6250 m n.m.), je strmější a je tvořena žulou a pásmy chloritu a biotitu (Fuchs a Linner, 1996).

Ve flóře oblasti Rupšu, díky napojení na Tibetskou náhorní plošinu, dominují tibetské elementy. Přímo kolem jezera Tsomoriri, v nadm. výšce 4500 m najdeme mokřady s *Puccinellia himalaica* a *Polygonum sibircum*, dále od jezera pak stepi a polopouště s převahou druhů *Oxytropis microphylla* a *Stipa caucasica* (Dvorský et al., 2010). Kolem vodotečí, ve výškách od ca 5000 m n. m., nalezneme husté alpské trávníky tvořené převážně druhy *Kobresia pygmaea*, *Kobresia royleana* a *Carex sagaensis*. Na východní straně pak polopouštní vegetace v nadm. výšce okolo 5000 m n. m. přechází v alpský pás s rody *Artemisia*, *Stipa*, *Astragalus*, *Oxytropis*.

Oblast Rupšu je známá svou produkcí vlny pašmínových koz, ovcí a jaků. Z našich lokalit je nejintenzivněji spásán západní břeh jezera pod vrcholy Mentoku.

Roční průběh teplot a vlhkosti vzduchu na lokalitě Chamser, ve výšce 5600 m n. m., zaznamenávané dataloggerem (HOBO Pro V2 Temp/RH Data Logger) za období 2008-2010, ukazuje, že se sněhové události objevují v průběhu celého roku. V zimě se obevjuje trvalá sněhová pokrývka. Nad 0°C, kdy začíná vegetační sezóna, teploty vzduchu stoupají zhruba od začátku května do začátku října (Obr. 27, kap. 8). Datalogger z nejnižší polohy na lokalitě Chamser byl bohužel zničen při stavebních pracích, které od letošního roku u jezera probíhají.

3.2. Metodika

Sběr dat byl prováděn od konce července do první poloviny září roku 2008 na výškových transektech, ve třech oblastech východního Ladaku (Obr. 2, podrobný popis viz 3.1. a Tab. 1) – ve východním Karákoramu, v pohoří Stok (Zanskar) a kolem jezera Tsomoriri.

V Karákoramu jsme se zaměřili na oblast kolem řeky Nubry (dále jen Nubra), v údolí nad vesnicí Sumur (34° 39' N, 77° 44' E). V pohoří Stok (dále jen Stok) byla data sbírána v údolí nad vesnicí Stok (34° 2' N, 77° 31' E). Okolo jezera Tsomoriri jsme sbírali v údolí Lupgo pod vrcholem Chamser Kangri (dále jen Chamser), na východním břehu jezera (32° 58' N, 78° 20' E) a dále pod vrcholem Mentok (32° 56' N, 78° 13' E) na západním břehu (dále jen Mentok).

Při sběru vzorků jsme se zaměřili zejména na studium **mezidruhové variability** u vybraných **FV**⁹. Na každém výškovém transektu (viz Tab. 1) jsme odebírali cévnaté rostliny z hlavních vegetačních typů (polopouště, stepi, stávaníště dobytka, eutrofizované trávníky, říční náplavy, sutě, alpské trávníky, sněhová výležiška, subnivální vegetace, foto kap. 8, Obr. 28 a Obr. 29). Vykopali jsme vždy několik jedinců (4 a více^{8,9}) většiny druhů rostlin (druhy a počty jedinců viz Tab. 1) na dané lokalitě a důkladně promyli podzemní orgány a odstranili stařinu. Rostliny jsme v rámci jedné nadmořské výšky sbírali také na gradientu vlhkostním, kdy jsme postupovali z míst okolo vodotečí (trávníky) do míst od vody vzdálenějších a značně sušších (stepi). Rostliny jsme poté rozebrali na jednotlivé orgány – generativní orgán (květ, plod), list, stonek, báze, kořen a oddenek. Ty jsme rovnou v terénu zvážili na vahách Kern (typ CM-60-2N) s přesností na 0.01 g a nechali volně uschnout na slunci v prodyšných pytlících z monofilu. V laboratoři v BÚ Třeboň jsme rostliny dosušili při 50°C, poté znovu zvážili jednotlivé orgány a stanovili celkovou biomasu sušiny a poté obsah vody (%) v biomase. Zjišťované funkční vlastnosti viz Tab. 3 a Tab. 4. Vybrané orgány jsme rozemleli na moučku na kulovém mlýnu a provedli analýzy živin (N, P), obsahu nestrukturálních sacharidů (TNC) a obsahu ¹³C izotopu (viz Tab. 4).

Dále v textu jsou používány zkratky pro funkční vlastnosti, z nichž je velká část odvozena z angličtiny. Část těchto zkratek je v odborné literatuře již ustáleným termínem (např. LDMC, TDB). Seznam a vysvětlivky zkratk viz Tab. 2

Tab. 1: Souhrn oblastí a nadmořských výšek jednotlivých lokalit (označeny *, m n. m.), ve kterých byla data sbírána. Uvedeny jsou počty druhů, které byly na každé lokalitě posbírány a také datum sběru.

	Nubra *	počet druhů	Stok *	počet druhů	Tsomoriri Chamser *	počet druhů	Tsomoriri Mentok *	počet druhů	celkem
	4107	30	3700	23	4600	26	4771	35	
	4520	37	4010	32	5000	46	5238	13	
	4800	2	4542	40	5333	7	5386	44	
	5222	46	4900	23	5612	23	5200	2	
	5300	5			5664	20	5700	2	
	5500	2			5705	8	5500	2	
					5811	5			
					5975	7			
prům počet jedinců od každého druhu		2.79		2.83		2.25		2.4	4.67
počet druhů		97		84		104		78	217
celkem lokalit		6		4		8		6	24
období sběru	24.-29.8.		2.-6.9.		30.7.-9.8.		12.-16.8.		srpen

⁸ Část rostlin ještě nebyla zpracována, tj. zvážena za sucha. V Tab. 1 jsou tak uvedeny pouze průměrné počty jedinců na lokalitu u vzorků, které již byly zpracovány a které jsou dále použity v kap. 4. Výsledky.

⁹ U vybraných druhů (*Delphinium brunonianum*, *Poa attenuata*, *Waldheimia tridactylites*, *Thylacospermum caespitosum*) jsme vzali daleko větší množství jedinců a zjišťovali jsme také vnitrodruhovou variabilitu u některých FV (viz dále).

Tab. 2: Seznam a vysvětlivky zkratk FV. Zkratky byly odvozeny z angličtiny, protože se část z nich již v odborné literatuře používá jako ustálený termín.

	anglicky	česky
TNC rhi	total non-structural carbohydrate content in rhizomes	celkový obsah nestrukturálních sacharidů v oddencích
TNC ro	in roots	v kořenech
$\delta^{13}\text{C}$		obsah izotopu ^{13}C v listech
LCC	leaf carbon content	obsah C v listech
C/N		poměr listového C a N
LNC	leaf nitrogen content	obsah N v listech
LPC	leaf phosphorus content	obsah P v listech
RNC	root nitrogen content	obsah N v kořenech
RPC	root phosphorus content	obsah P v kořenech
RHNC	rhizome nitrogen content	obsah N v oddencích
RHPC	rhizome phosphorus content	obsah P v oddencích
LDMC	leaf dry matter content	obsah sušiny v listech
STDMC	stem dry matter content	obsah sušiny ve stoncích
TW	total water content	celkový obsah vody
Wabv	water content in aboveground biomass	obsah vody v nadzemní biomase
Wblv	in belowground biomass	obsah vody v podzemní biomase
HE	plant height maximum	maximální výška rostliny
TDB	total dry biomass	celková váha suché biomasy
TFB	total fresh biomass	celková váha "čerstvé" biomasy
R/S	root/shoot ratio	poměr váhy podzemní biomasy ku nadzemní
Lflnv	rel. investment into leaves	relativní investice rostliny do listů
Stlnv	stems	stonků
Reprlnv	reproductive organs	reprodukčních orgánů
Baslnv	base	báze
Rolnv	roots	kořenů
Rhilnv	rhizomes	oddenků

Tab. 3: Zjišťované funkční vlastnosti a jejich jednotky: TDB a TFB, tj. celková biomasa. LDMC a STDMC, tj. obsah sušiny v pletivech. R/S poměr, tj. poměr váhy podzemní a nadzemní biomasy. Výška rostliny, tj. výška nejvyšší větve bez báze rostliny. Raunkiaerova životní forma podle Raunkiaer (1934). Vysvětlivky zkratk viz Tab. 2.

m_o = váha orgánu, m_s = váha sušiny, m_z = živá váha, m_l = váha listů, m_{st} = váha stonků, m_n = váha nadzemní části rostliny, m_p = váha podzemní části rostliny.

funkční vlastnost	výpočet	jednotky
TDB	$\sum m_{so}$	g
TFB	$\sum m_{zo}$	g
investice do orgánů	$100 \cdot m_o / TB$	%
LDMC	$1000 \cdot m_{sl} / m_{zl}$	$\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$
STDMC	$1000 \cdot m_{sst} / m_{zst}$	$\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$
R/S poměr	$\sum m_{no} / \sum m_{po}$	
výška rostliny		cm
Raunk. životní forma		
N		%
P		%
C		%
C/N		
^{13}C		‰
TNC		%

Tab. 4: Zjišťované funkční vlastnosti podle rostlinných orgánů.

	investice	% obsah vody	TNC	N	P	C	C/N	¹³ C
generativní orgán	*							
stonek	*	*						
list	*	*		*	*	*	*	*
báze	*							
kořen	*		*	*	*			
oddenek	*		*	*	*			

Tab. 5: Počet druhů s jednotlivými funkčními vlastnostmi z celkových 217 druhů. Počet druhů, které mají určitou FV nedosahuje celkových 217 ze všech lokalit (Tab. 1) z několika důvodů: 1) rostlina danou FV nemá, což je časté u rel. investic do orgánů (nemá např. stonky), 2) analýzy (např. živin) nebyly provedeny u všech druhů, 3) při sběru či analýzách došlo k chybám a vzorky musely být vyřazeny. Vysvětlivky ke zkratkám FV viz Tab. 2.

FV	počet druhů	FV	počet druhů
TNC rhi	24	TW	191
TNC ro	65	Wabv	203
δ13C	209	Wblv	194
LCC	210	HE	217
C/N	210	TDB	208
LNC	212	TFB	205
LPC	130	R/S	207
RNC	124	Lflnv	205
RPC	124	Stlnv	195
RHNC	37	Reprlnv	197
RHPC	37	Baslnv	150
LDMC	203	RoInv	205
STDMC	184	RhiInv	61

U čtyř vybraných druhů cévnatých rostlin, které splňovaly zvolená kritéria výběru (viz dále), byla studována také **vnitrodruhová variabilita** vybraných **FV**, a to rozdíly v obsahu živin (N, P) v listových pletivech. Zvoleny byly druhy: *Delphinium brunonianum*, *Poa attenuata*, *Waldheimia tridactylites* a *Thylacospermum caespitosum* (foto kap. 8, Obr. 30). Cílem byly druhy široce rozšířené, s velkou výškovou amplitudou, které jsou dominantní v daném vegetačním typu a svým výskytem zasahují na horní hranici rozšíření cévnatých rostlin. Tyto podmínky splňovaly druhy *Poa attenuata* (*Poaceae*), *Waldheimia tridactylites* (*Asteraceae*), *Thylacospermum caespitosum* (*Caryophyllaceae*), *Delphinium brunonianum* (*Ranunculaceae*).

Poa attenuata je trsnatá 5-15 cm vysoká tráva s krátkými epigeogenními oddenky (Klimešová et al., 2010), kterou najdeme od 3630 do 6030 m n. m., tento druh dosahuje nejvyšších nadmořských výšek mezi cévnatými rostlinami Ladaku (Klimeš a Doležal, 2010). V nižších polohách je běžným druhem kamenitých stepí, říčních náplav a balvanitých sutí, ve vyšších polohách mezických trávníků, v subniválním stupni tvoří dominantu s druhy *Potentilla pamirica*, *Arenaria bryophylla*, *Thylacospermum caespitosum*, *Saussurea*

gnaphalodes a *Draba altaica*. *Poa attenuata* má centrum rozšíření ve středoasijských stepích a polopouštích.

Waldheimia tridactylites je 5-10 cm vysoká trvalka s centrem rozšíření v Tibetu. Tvoří trsy nadzemních růžic napojených podzemními větvemi ke krátkému hlavnímu kořenu (pleiokorm) (Klimešová et al., 2010). V Ladaku ji najdeme od 4410 do 6030 m n.m. Na rozdíl od lipnice *Poa attenuata* preferuje *Waldheimia* vlhčí stanoviště, říční náplavy a koryta potoků v nižších polohách a sněhová výležiska ve vyšších polohách, kde se vyskytuje společně s druhy *Saxifraga nanella*, *Eritrichium hemisphaericum*, *Primula macrophylla*, *Aphragmus oxycarpus*, *Festuca hartmanii*.

Thylacospermum caespitosum je typickou polštářovitou rostlinou extrémních stanovišť Tibetské náhorní plošiny s výskytem od 4550 do 5960 m n. m. Podzemním orgánem je hlavní kořen zakončený kaudexem (Klimešová et al., 2010), ze kterého vyrůstají nadzemní prýty nesoucí těsně nahloučené listové růžice a pod nimi odumřelou listovou biomasu z předchozích let. V nižších polohách ji najdeme na stabilizovaných kamenitých říčních sedimentech a vlhčích svazích, nepreferuje suché stepi. Je dominantou subniválních poloh od 5500 do 5800 m, kde se vyskytuje společně s druhy *Saussurea gnaphalodes*, *Saussurea glacialis*, *Stellaria decumbens*, *Stellaria depressa*, *Saxifraga nanella*, *Draba altaica*, *Poa attenuata*.

Delphinium brunonianum je statná 30-50 cm vysoká bylina s cirkumpolárním rozšířením. Hlavní kořen je zakončen kaudexem, ze kterého vyrůstají přízemní listové růžice a kvetoucí olistěné prýty (Klimešová et al., 2010). Je to dominantní druh balvanitých sutí na strmých svazích lemujících úzké rokle vyhloubené ledovcovými potoky, které „proráží“ pásmo stepí. Vyskytuje se od 4680 do 5650 m společně s druhy *Saussurea glanduligera*, *Corydalis moorcroftiana*, *Elymus schrenkianus* a *Urtica hyperborea*. Chybí v suchých stepích a subnivální zóně.

Údaje o výškovém rozšíření rostlin byly získány z nepublikované databáze cévnatých rostlin vytvořené L. Klimešem (čítající 1626 druhů rostlin Ladaku ze 4109 lokalit). Údaje o areálech byly získány z *Flora of China* a *Flora of Pakistan* (eFloras, 2010a, 2010b) a z nepublikovaného klíče k cévnatým rostlinám východního Ladaku vytvořeného L. Klimešem.

Odběr listů k analýzám živin byl proveden na devíti lokalitách v oblasti Tsomoriri, Stok a Nubra. Na každé lokalitě byly odebrány čerstvé nepoškozené listy 4-6 jedinců z několika populací cílových druhů v alpinském a subniválním stupni. Cílem bylo porovnat obsahy živin u populací z alpinské a subnivální zóny a dále testovat jak se v rámci těchto odlišných

habitatů mění obsahy s nadmořskou výškou. Do alpinské zóny patří převládající stepi a sutě (alpine steppes, alpine screes), v nadmořských výškách od ca. 4400 do 5500 m n. m., kde je limitujícím faktorem nedostatek srážek, jejichž množství přibývá s nadmořskou výškou (Hartmann, 1983, Wang, 1988). Subnivální zónu představuje řídká vegetace v nadmořských výškách od 5500 do 6000 m n. m., kde limitujícím faktorem nejsou srážky, ale snižující se teploty se stoupající nadmořskou výškou (Klimeš a Doležal, 2010). Jednotlivé lokality se lišily polohou a výškovým rozsahem alpinské a subnivální vegetace, což souvisí s mírou zalednění, orientací a sklonem svahů. V suché a málo zaledněné oblasti Tsomoriri (Tibetské nahorní plató) jsou vegetační stupně posunuté o 400 až 500 m výše než v zaledněné Nubře (východní Karákorám). V oblasti Tsomoriri jsou navíc poměrně výrazné rozdíly mezi západními a východními svahy. Západní svahy jsou sušší, sněžná čára začíná v 6000 m n. m. (o 250 m výše než na východních svazích) a subnivální vegetace s charakteristickými polštářovitými rostlinami (*Thylacospermum caespitosum*) je plošně nejrozsáhlejší.

biomasa, obsah vody, investice do orgánů

Z biomasy rostlin byly zjišťovány tyto funkční vlastnosti: viz Tab. 4. Seznam a vysvětlivky zkratk pro jednotlivé FV viz Tab. 2.

obsah živin

Obsah živin, N a P, v listech a podzemních orgánech byl stanovován v laboratoři BÚ Třeboň (dle Adamec, 2002, s menšími úpravami). Vzorky byly před vlastní analýzou vysušeny při 50°C, a rozemlety na prášek. K analýzám byly použity pouze zelené listy.

Pro stanovení celkového obsahu N byla použita Kjeldahlova metoda mineralizace, kdy se vzorky mineralizují H_2SO_4 v přítomnosti Se jako katalyzátoru při 240°C. Organické formy N jsou mineralizací převedeny na amonné ionty (NH_4^+-N), ty jsou pak po reakci plynného amoniaku s acidobazickým indikátorem spektrofotometricky stanoveny na průtokovém analyzátoru (FIAstar 5010 Analyzer, Tecator, Höganäs, Sweden) při vlnové délce 590 nm.

Při stanovení celkového obsahu P jsou jednotlivé formy fosforu nejprve mineralizovány v přítomnosti $HClO_4$ při teplotě 170°C. Zbytek je pak převeden do destilované vody a nerozpuštěné pyrofosfáty jsou hydrolyzované při 100°C. Veškerý fosfor je tímto převeden na fosforečnany (PO_4-P), které jsou stanoveny na průtokovém analyzátoru (FIAstar 5010 Analyzer).

Obsah živin v listech a kořenech byl proveden zatím pouze pro lokality Chamser a Mentok. Obsah dusíku v listech byl zjištěn u vzorků ze všech lokalit pomocí plynové chromatografie (viz dále).

analýza nestrukturálních sacharidů (TNC)

V laboratoři BÚ Třeboň byly analyzovány podzemní orgány (kořeny, oddenky) jednotlivých druhů rostlin nasbíraných v oblasti Tsomoriri na obsah nestrukturálních sacharidů. Analyzovali se vždy alespoň 2 jedinci od každého druhu z každé lokality. Ostatní oblasti (Stok, Nubra) nebyly zatím analyzovány z důvodu velké časové náročnosti procesu. Zjišťovali jsme obsah těchto sacharidů – fruktanů, škrobu, rafinózy a volných cukrů, tj. cukerných alkoholů (sorbitol atp.), sacharózy, fruktózy, galaktózy a glukózy.

Příprava vzorků: Při standardním postupu přípravy vzorků na analýzy sacharidů se musí nejprve co nejrychleji inaktivovat enzymy štěpící sacharidy. Rostliny se v terénu vykopou, podzemní orgány se promyjí ve vodě a co nejrychleji se buď lyofilizují (pokud je laboratoř blízko), nebo se uchovávají na ledu a poté se co nejrychleji nechají projít mikrovlnným zářením (Hoch et al., 2002, Popp et al., 1996), nejčastěji se však po vykopání a promytí ponoří do uchovávacích lahví s tekutým dusíkem (používají se také listy, viz dále) (Popp et al., 1996). V laboratoři se vzorky vyjmou z tekutého dusíku a nechají zlyofilizovat (sušení mrazem), poté se rozemelou na prášek. Ten je nutno uchovávat v suchu, protože by došlo k opětovné aktivaci enzymů štěpících sacharidy. Prášek se pak použije na analýzu TNC (viz dále).

Jelikož je transport lahví s tekutým dusíkem do Ladaku nemyslitelný – velká hmotnost a malá trvanlivost náplně – standardní metoda přípravy vzorků nemohla být použita. Proto jsme rostliny po vykopání a promytí podzemních orgánů nechali volně uschnout v monofilových pytlících¹⁰. V Třeboni jsme pak rostliny dosušili při 50°C, rozemleli a provedli analýzy (viz dále). Popsaný postup s sebou nese problémy – nedojde k okamžité inaktivaci enzymů štěpících složitější sacharidy na jednodušší sloučeniny, což ovlivní zejména koncentraci volných cukrů (zvýšení); větší vzorky také mohou začít při nedostatečném odvětrávání hnit; rostliny nejsou sušeny při stejných podmínkách – záleží na počasí a velikosti biomasy rostliny. Vzhledem k tomu, že však sledujeme mezidruhové rozdíly v obsahu TNC a nedíváme se na přesné poměry jednotlivých druhů sacharidů, posuny v koncentracích jednotlivých složek pro nás nejsou významné. Podzemní orgány jsme používali záměrně, nedochází v nich totiž během dne k takovým fluktuacím obsahu nestrukturálních sacharidů jako v listech (Sicher et al., 1984, Graham et al., 2003). Pro analýzu diurnálních změn sacharidů v listech v oblastech, kde nelze použít tekutý dusík a kde není v blízkosti dostupná

¹⁰ U většiny rostlin to nebyl problém, protože bylo přes den velmi slunečno.

laboratoř, nyní ve spolupráci se Štěpánem Janečkem vyvíjíme novou metodiku přípravy vzorků (in prep.), kdy místo tekutého dusíku využíváme extrakci v 50 % ethanolu.

analýza fruktanů: Při analýze obsahu fruktanů byla použita jednoduchá, přesná metoda Megazyme (AOAC Method 999.03, AACC Method 32.32.01; www.megazyme.com), založená na měření obsahu fruktózy a glukózy po hydrolyze fruktanů. Vzorky (ca 0,1 g) se nejprve půl hodiny povaří v destilované vodě, tím dojde k vyextrahování sacharidů do roztoku. Poté se nechají zchladnout a přefiltrují přes papírový filtr s retencí částic > 11µm. Následuje přidání enzymů (fa Megazyme), které při 40°C odstraní ostatní poly-, di- a monosacharidy. Sacharóza je hydrolyzována na glukózu a fruktózu pomocí specifické sacharázy. Škrob a maltosacharidy se hydrolyzují na glukózu sdruženou vysoce čistou β-amylázou, pullulanázou a maltázou. Tyto redukující cukry jsou poté redukovány při 40°C alkalickým boranem na cukernaté alkoholy. Neutralizace a odstranění přebytku boranu jsou provedeny pomocí zředěné kyseliny octové (200 mM). Poté se fruktany hydrolyzují při 40°C fruktanáзой (exo-inulináza) na fruktózu a glukózu. Tyto redukující cukry se redukuje pomocí PAHAB (www.megazyme.com) metody při 100°C, čímž dojde k obarvení. Poté byla měřena absorbance vzorků proti 410 nm ve spektrofotometru (Spekol 210). Z naměřených hodnot a navážek bylo spočítáno množství fruktanů ve 100 g sušiny kořenů.

analýza celkových škrobů: Obsah škrobů se také zjišťoval kolorimetricky, metodou dle Megazyme (AOAC Method 996.11, AACC Method 76.13, ICC Standard Method No. 168). Vzorky (ca 0,1 g) se nejprve 3x vyextrahují v 80% ethanolu při 83°C a 3x se odstředí. Supernatant se poté použil na chromatografickou analýzu volných cukrů (viz dále), rozpustných v ethanolu. Pevný zbytek se dále použil na analýzu obsahu škrobů. Při ní se škrob nejprve enzymaticky při 100°C částečně hydrolyzuje a úplně rozpustí termostabilní α-amylázou, poté se škrobové dextriny hydrolyzují při 50°C amyloglukosidázou na glukózu. Glukóza je následně při 50°C obarvena GOPOD reagenty (www.megazyme.com) a absorbance změřena na spektrofotometru (Spekol 210) při 510 nm. Z naměřených hodnot a navážek bylo spočítáno množství fruktanů ve 100 g sušiny kořenů.

analýza obsahu volných sacharidů: Supernatant (viz předchozí odstavec) byl vysušen při 50°C, sušina rozpuštěna v 10 ml destilované vody a výsledný roztok byl přefiltrován přes nitrocelulózy filtry s retencí částic > 0,4 µm. Filtrát byl použit na chromatografickou analýzu pro zjištění obsahu volných cukrů pomocí kapalinové chromatografie (HPLC) na systému ICS-3000 od firmy Dionex, s elektrochemickým detektorem a kolonou CarboPac PA1. Jako eluent byl použit 200 mM NaOH. Cukerné standardy pocházely od firmy Dr. Ehrenstorfer. HPLC analýzy volných cukrů prováděl Štěpán Janeček z BÚ Třeboň.

analýza frakcionace ^{13}C a poměru C/N

Analýzy obsahu izotopu ^{13}C a poměru C/N v listech byly prováděny v laboratoři na katedře fyziologie rostlin Přírodovědecké fakulty JČU na hmotnostním spektrofotometru (Thermo Finnigan Delta^{plus} XL, Bremen, Germany) a na analyzátoru CHNOS Elemental Analyzer vario MICRO.

Vzorek byl navážen do cínové kapsule a zplyněn (spálen) v oxidační koloně při 950°C. Poté byl plyn rozseparován pomocí plynové chromatografie podle tepelné vodivosti a relativní obsah C a N byl zjišťován v analyzátoru CHNOS Elemental Analyzer. Následně byl oddělený CO_2 analyzován na obsah ^{13}C izotopu na hmotnostním spektrofotometru (HS).¹¹ Hodnota $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ (Rp) získaná z hmotnostního spektrofotometru byla srovnána s hodnotou $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ (Rs) vápencového standardu V-PDB (Vienna-Pee-Dee-Belemnite). Výsledná hodnota pro obsah těžkého izotopu uhlíku byla vyjádřena jako rozdíl: $\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = [(Rp/Rs)-1]*1000$ (Pavlovič et al., 2010).¹²

analýza dat

Mnohorozměrná data o funkčních vlastnostech rostlin byla zhodnocena metodou nepřímé gradientové analýzy hlavních komponent (principal component analysis, PCA) v programu CANOCO (Braak a Šmilauer, 2002). Použití této ordinační metody je založeno na předpokladu lineární odpovědi. Matice druhů („samples in Canoco terminology“) a jejich vlastností („species in Canoco terminology“) byla vytvořena zprůměrováním naměřených dat FV jedinců jednotlivých druhů. Vzhledem k rozdílným jednotkám měřených druhových charakteristik byla PCA provedena na matici korelací, tedy po vycentrování a standardizaci jednotlivých proměnných (výsledná data mají nulový průměr a jednotkovou varianci). Chybějící údaje u některých druhů byly nahrazeny průměrem pro jednotlivé atributy. Ordinační osy PCA korespondují s dominantními gradienty ve skladbě funkčních vlastností. Z výsledků analýzy PCA byly vytvořeny ordinační diagramy, které znázorňují vzájemné vztahy mezi FV, podobnost mezi druhy na základě skladby FV a dále vyjadřují vztahy k faktorům prostředí, které byly pasivně promítnuty do výsledných diagramů. Každý druh byl charakterizován příslušností k jednomu z devíti základních typů prostředí (**habitatů**, Obr. 28 a Obr. 29, kap. 8) studované oblasti, tj. polopoušť (DE, „desert“), step (ST, „steppe“),

¹¹ Přirozený uhlík je tvořen z 98,93 % izotopem ^{12}C a z 1,07 % těžkým izotopem ^{13}C . (<http://www.webelements.com/carbon/>)

¹² Princip hmotnostní spektrofotometrie na http://en.wikipedia.org/wiki/Isotope_ratio_mass_spectrometry.

eutrofizovaný trávník (LG, „lowland grasses“), alpské trávníky (AG, „alpine grasses“), alpské sutě (SC, „screes“) sněhové výležísko (SB, „snowbed“), říční náplav (GB, „gravel bed“), stávaníště dobytka (RP, „resting place“), subnivální vegetace (SU, „subnivální pás“).

Příslušnost k danému typu prostředí byla stanovena na základě 1) našich dat a znalostí z terénu, 2) publikací týkajících se rozšíření cévnatých rostlin Ladaku (Hartmann, 1983, 1984, 1987, 1990, 1995, 1997, 1999, Klimeš a Dickoré, 2005, 2006, Dvorský et al., 2010); analýzy dat o rozšíření a výškové distribuce cílových druhů zahrnutých v Databázi cévnatých rostlin Ladaku (Klimeš, nepublikováno). Databáze obsahuje floristické údaje pro 1626 druhů ze 4109 lokalit, na kterých Leoš Klimeš provedl popis prostředí a soupis druhů na ca 1 ha plochách během let 1998-2006. Z těchto údajů byla pro každý druh vypočítána minimální, maximální a průměrná nadmořská výška výskytu a výšková amplituda. Optima druhů na dalších gradientech prostředí byla vypočítána ze souboru 369 fytoecologických snímků (Dvorský et al., 2010) o velikosti 100 m², které byly zaznamenány ve východní části Ladaku (oblast horního Indu, jezera Tsomoriri, Tsokar a Pangong). V každém snímku byly odhadnuty pokryvnosti jednotlivých druhů cévnatých rostlin a pomocí semikvantitativní stupnice bylo zaznamenáno pět abiotických faktorů prostředí: (1) stabilita povrchu substrátu – půdy (opakem frekvence narušení povrchu): 1 - nestabilní (sutě, duny, soliflukční půdy), 2 – částečně stabilní (rozvolněné/eutrofizované alpské trávníky, stepi), 3 - stabilní (skalní štěrbin, zapojené trávníky s *Kobresia pygmaea*). (2) Dostupnost světla: 1 – zastíněné stanoviště (rokle, stinné skalní štěrbin, převisy), 2 – částečně zastíněné (zapojená vegetace alpských trávníků), 3 – plně osluněné (řídká vegetace stepí a polopouští). (3) Půdní vlhkost: 1 – suché stanoviště (písečný substrát polopouští), 2 – suché (kamenitý substrát stepí), 3 – mezické (rozvolněné eutrofizované trávníky nižších poloh), 4 – vlhké (zapojené alpské trávníky), 5 – vlhké (hladina vody přechodně nad půdním povrchem, přeplavovaná místa kolem vodotečí, sněhová výležíška, prameniště), 6 – zavodněné (mokřady, tůně). (4) Dostupnost živin: 1 - nízká (polopouště, stepi), 2 - střední, 3 - vysoká (stávaníště dobytka). (5) Zasolenost: 1 – bez povrchových krust, 2 – krusty vzácné, 3 – krystaly solí tvoří spojitou vrstvu. Indikační hodnoty jednotlivých druhů byly vypočteny jako aritmetický průměr z hodnot abiotických faktorů prostředí zaznamenaných v jednotlivých plochách vážených logaritmem pokryvu. Indikační hodnoty byly vypočítány pro velkou většinu námi sebraných druhů východního Ladaku.

Rozdíly FV mezi habitaty byly testovány pomocí analýzy variance (ANOVA) bez a po fylogenetické korekci. Protože je v našem souboru větší počet blízké příbuzných druhů, je pravděpodobné, že podobné hodnoty FV měl i jejich společný předek a porovnávání znaky

"neměly čas" se mezi příbuznými taxony rozrůznit (tzv. evoluční setrvačnost, *evolutionary inertia*). Z tohoto pohledu mohou být mnohé z porovnávaných taxonů považovány za pseudo-replikace, tj. nepředstavují nezávislé příspěvky pro testovanou hypotézu. V případě, že testovanou hypotézou je vztah mezi charakteristikami druhů a vlastnostmi prostředí, ve kterém tyto druhy žijí, můžeme kromě evoluční setrvačnosti očekávat i s tzv. nikovou setrvačnost, často nazývanou nikový konservatismus (*niche conservatism*). Jestliže společný předek dvou nebo více druhů žil v určitém prostředí, pak je pravděpodobné, že i z něj vyvinuté (evolučně se postupně odlišující) druhy zůstaly v daném typu prostředí nebo se přesunuly do prostředí svými vlastnostmi podobného. Variabilitu v hodnotách vysvětlovaných i vysvětlujících proměnných, kterou lze vysvětlit evoluční setrvačností, jsme se pokusili zohlednit metodou fylogeneticky nezávislých kontrastů (PIC, *phylogenetically independent contrasts* (Webb et al., 2002)) pomocí statistické aplikace *ape* v programu R, verze 2.12.0 (R Development Core Team, 2010). Jedná se o asi nejvíce používanou metodu fylogenetické korekce, kterou lze použít především pro kvantitativní data. Původních n pozorování pro každou z porovnávaných proměnných je nahrazeno $n-1$ kontrasty – rozdíly mezi hodnotami, předpovídanými pro dva taxony (nejen srovnávané druhy, ale i hypotetické společné předky, odpovídající vnitřním nódům fylogenetického stromu), jejichž větve se ve stromu bezprostředně spojují. Tyto rozdíly jsou dále standardizovány očekávanou variabilitou jejich odhadů, a ta je vypočtena z délek větví. Vzhledem ke způsobu výpočtu kontrastů jako rozdílu dvou hodnot je nezbytné, aby byl použitý strom plně dichotomický (tj. v jednom nodu se spojovaly vždy dvě větve).

Fylogenetický strom, který jsme použili ke "korekci" našich statistických modelů, byl odvozen od „superstromu“ cévnatých rostlin Německa (Durka, 2002, Soltis et al., 2005). Vzhledem k tomu, že flora Ladaku je holarktická (s minimem paleotropických elementů) je „Durkův strom“ použitelný až na úroveň rodů a má tedy poměrně málo polytomických větvení. Pro skupiny zahrnující rody, které nejsou obsažené ve flóře Německa, byly použity následující aktualizace: *Amaranthaceae* (Kadereit et al., 2003, Müller a Borsch, 2005, Kadereit et al., 2006), *Compositae* (Funk et al., 2005), *Leguminosae* (Wojciechowski et al., 2004) a *Cruciferae* (Al-Shehbaz et al., 2006, Bailey et al., 2006, Beilstein et al., 2006). Pro některé rody jako *Saussurea* (Kita et al., 2004) nebo rody ze skupiny *Cruciferae* (Yue et al., 2006, Warwick, Al-Shehbaz, Harris et al., 2004, Warwick, Al-Shehbaz, Murray et al., 2004, O'Kane a Al-Shehbaz, 2003) existují fylogenetické analýzy na základě molekulárních dat i pro asijské druhy. I tak však v několika případech zůstaly vnitro-rodové polytomie nerozřešené, zvláště u rodů obsahujících vysoký počet asijských elementů (např. *Elymus*,

Taraxacum, *Ranunculus*, *Artemisia*, *Oxytropis*). Pro tyto případy byla použita funkce *multi2di* balíku *ape*, která arbitrárně "rozštěpí" polytomické větvení na sérii dichotomických, přičemž délka uměle vytvořených větví (oddělující jednotlivé dichotomie v sérii) je nastavena na nulovou hodnotu.

Fylogenetické korekce byly také použity při analýze vzájemných vztahů funkčních vlastností rostlin (alometrické vztahy např. mezi koncentrací listového dusíku a fosforu), a také v případě regresních analýz, kde jsme použili funkční vlastnosti rostlin jako prediktory druhových odpovědí na abiotické faktory prostředí (např. LNC jako prediktor optima druhů na výškovém a vlhkostním gradientu). K zhodnocení alometrických vztahů mezi dvěma charakteristikami byla použita metoda prokládání dat standardizovanou hlavní osou (SMA, *standardized major axis*). SMA přímka fituje data tak, aby byla minimalizována residuální variance u obou proměnných (Falster a Westoby, 2005). K výpočtu sklonu, průsečíku a 95% konfidenčních intervalů SMA přímky, byl použit „balík“ *smatr* v programu R (R Development Core Team, 2010).

Vnitrodruhová variabilita v obsahu N, P živin v listových pletivech u čtyř vybraných druhů byla zhodnocena pomocí obecného lineárního modelu pro faktory s pevnými a náhodnými efekty („*linear mixed effect models*„), v „balíku“ *lme4* v programu R, verze 2.8 (R Development Core Team, 2009). Nadmořská výška a typ prostředí (alpínský vs subnivální stupeň) byly faktory s pevným efektem a lokalita faktor s náhodným efektem. U třech druhů (*Poa*, *Thylacospermum*, *Waldheimia*) jsme hodnotili jak vliv nadmořské výšky, tak také rozdíly mezi alpínskými a subniválními populacemi. U druhu *Delphinium brunonianum* jsme testovali pouze vliv nadmořské výšky vzhledem k jeho vazbě na alpínské sutě a absenci v subnivální vegetaci.

vlastní podíl práce

Na sběru vzorků a analýzách se podílelo mnoho lidí. Můj podíl práce je: sběr vzorků, vážení a separování vzorků na jednotlivé orgány přímo v terénu a potom také další zpracování v ČR. Dále jsem prováděla analýzy TNC – škrobů a fruktanů v laboratoři BÚ Třeboň, podílela jsem se na přípravě vzorků pro jednotlivé analýzy (živin, ¹³C) a provedla jsem statistické zpracování dat

4. Výsledky

Studované druhy rostlin byly podle nejčastějšího výskytu zařazeny do jednotlivých habitatů (více viz kap. 3.2). Jedná se o polopoušť (DE, semidesert), step (ST), stávaníště dobytka (RP, animal resting places), eutrofizované trávníky (LG, lowland grassland), říční náplavy (GB, gravel bed), sutě (SC, scree), alpské trávníky (AG, alpine grassland), sněhová výležiška (SB, snowbed) a subnivální stupeň (SU). K druhově nejbohatším habitatům patří sutě, trávníky kolem vodotečí a stepi (Tab. 7). Naopak nejméně druhů nalezneme na říčních náplavách, ve sněhových výležiškách a na stávaníštích dobytka, což je zřejmě dáno také menším plošným výskytem těchto habitatů na lokalitách. Menší počet druhů nalezneme rovněž v subniválním pásu a v polopouštích.

Jednotlivé studované druhy rostlin se dají klasifikovat podle taxonomické příslušnosti, která nám říká, jestli je výskyt rostliny v určitém prostředí dán společnou evoluční minulostí druhů nebo podle funkčních vlastností, které nám podají informaci o tom, jak je rostlina přizpůsobena svému prostředí.

Druhově nejbohatšími čeleděmi (Tab. 6) jsou ve studované oblasti *Asteraceae* (např. druhově bohaté rody *Artemisia*, *Saussurea*), *Poaceae* (*Stipa*, *Elymus*), *Brassicaceae* (*Draba*), *Fabaceae* (*Astragalus*, *Oxytropis*), *Cyperaceae* (*Carex*, *Kobresia*) a *Rosaceae* (*Potentilla*).

Tab. 6: Zastoupení čeledí ve studovaném území a počet druhů patřících do jednotl. čeledí.

čeleď	počet druhů	čeleď	počet druhů	čeleď	počet druhů
<i>Asteraceae</i>	40	<i>Polygonaceae</i>	7	<i>Onagraceae</i>	2
<i>Poaceae</i>	20	<i>Saxifragaceae</i>	7	<i>Tamaricaceae</i>	2
<i>Brassicaceae</i>	17	<i>Scrophulariaceae</i>	7	<i>Caprifoliaceae</i>	1
<i>Fabaceae</i>	16	<i>Apiaceae</i>	5	<i>Ephedraceae</i>	1
<i>Cyperaceae</i>	15	<i>Boraginaceae</i>	5	<i>Euphorbiaceae</i>	1
<i>Rosaceae</i>	14	<i>Chenopodiaceae</i>	5	<i>Papaveraceae</i>	1
<i>Caryophyllaceae</i>	9	<i>Crassulaceae</i>	4	<i>Plantaginaceae</i>	1
<i>Lamiaceae</i>	9	<i>Geraniaceae</i>	3	<i>Salicaceae</i>	1
<i>Ranunculaceae</i>	9	<i>Primulaceae</i>	3	<i>Solanaceae</i>	1
<i>Gentianaceae</i>	7	<i>Juncaceae</i>	2	<i>Urticaceae</i>	1

Z 217 druhů sbíraných rostlin je 62 % neklonálních a 38 % klonálních (Tab. 7). Nejvíce neklonálních rostlin nalezneme v subniválním stupni (88%) a ve stepích (77%).

Tab. 7: Počet klonálních typů rostlin v jednotlivých habitatech a klasifikace podle typu podzemního orgánu. Vysvětlivky ke zkratkám habitatů viz výše. Použita byla klasifikace klon. typů podle Klimešová et al. (2010) s úpravami. Kategorie neklonálních rostlin byla dále rozdělena podle typu podzemního orgánu – na vytrvalé rostliny s hlavním kořenem či pleiocormem a na jednoleté rostliny.

habitat	neklonální					klonální	celkem druhů
	%	hl. kořen	pleiocorm	jednoletka			
DE	11	65	7	1	3	6	17
ST	27	77	21	1	5	8	35
RP	9	64	1	2	6	5	14
LG	19	51	11	2	6	18	37
GB	6	60	4	0	2	4	10
SC	29	69	15	11	3	13	42
AG	14	45	7	6	1	17	31
SB	4	29	4	0	0	10	14
SU	15	88	9	5	1	2	17
počet celkem	134		79	28	27	83	217
% z 217 druhů	62%					38%	

Většina studovaných druhů náleží k hemikryptoxytům (67% druhů). Nejméně druhů náleží do skupiny fanerofytů (3 %) a geofytů (2 %). Nejvíce geofytů nalezneme na stávanistích dobytka, nejvíce hemikryptoxytů roste v sutích a trávnicích, největší zastoupení chamaefytů nalezneme ve stepích, fanerofyty se nejvíce vyskytují ve stepích a na říčních náplavech a jednoletky (terofyty) na stávanistích dobytka, ve stepích a v eutrofizovaných trávnicích (Tab. 8).

Tab. 8: Počet zastoupení jednotlivých životních forem (Raunkiær, 1934) v habitatech. Životní formy jsou klasifikovány podle uložení meristematically aktivních pletiv. Zkratky živ. forem – g = geofyt, h = hemikryptoxyt, ch = chamaefyt, p = fanerofyt, t = terofyt (jednoletky). Vysvětlivky ke zkratkám habitatů viz výše.

habitat	živ. forma					celkem druhů
	g	h	ch	p	t	
DE	1	9	4	1	2	17
ST	0	17	10	3	5	35
RP	3	5	0	0	6	14
LG	1	28	2	0	6	37
GB	0	6	0	3	1	10
SC	0	32	8	0	2	42
AG	0	29	1	0	1	31
SB	0	10	4	0	0	14
SU	0	10	6	0	1	17
počet celkem	5	146	35	7	24	217
% z 217 druhů	2	67	16	3	11	

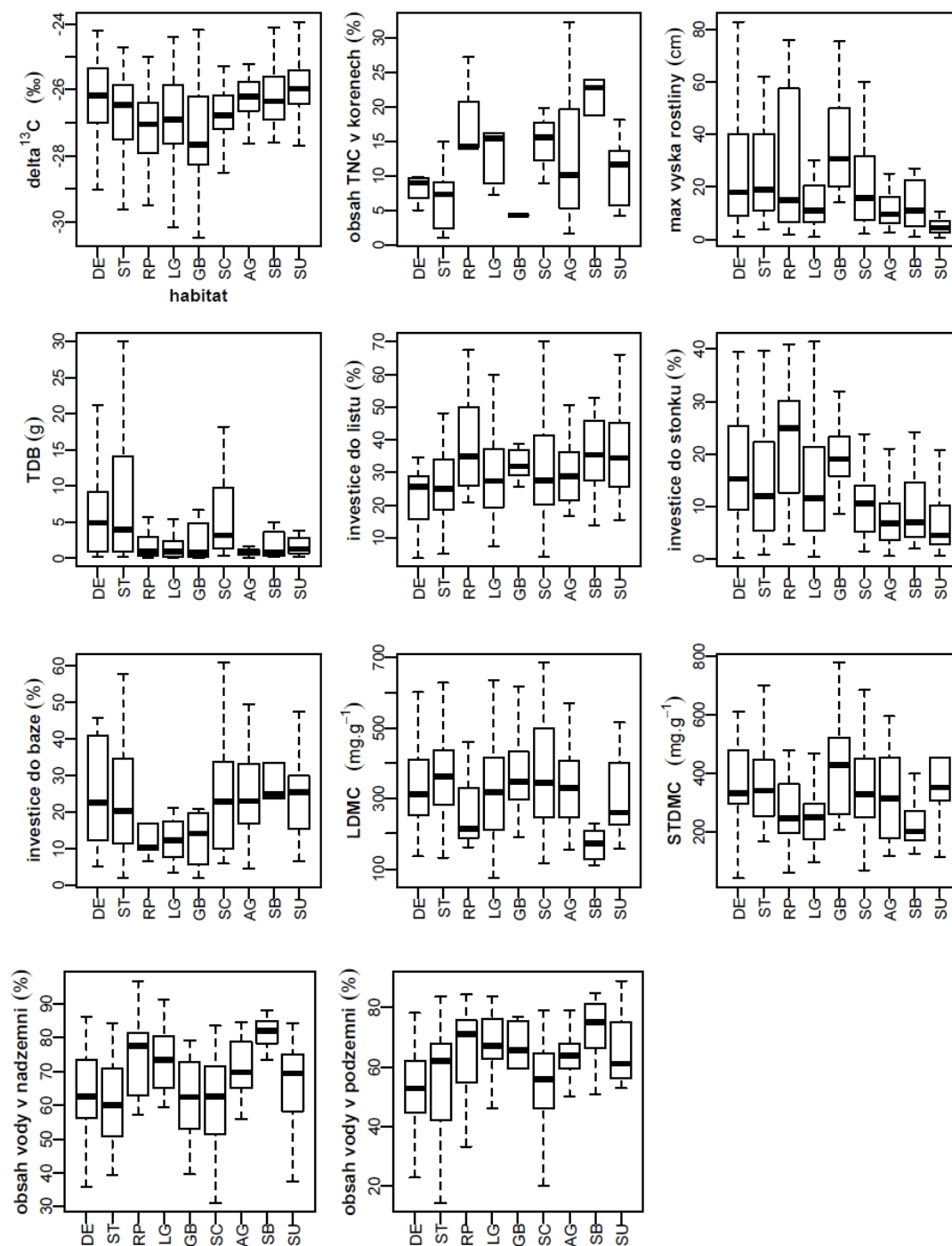
4.1. Porovnání funkčních vlastností mezi jednotlivými typy habitatů

Rozdíly ve FV mezi habitaty vyšly průkazně pro většinu vybraných vlastností (Tab. 9), kromě LNC, LCC, C/N poměru (vysvětlivky zkratk Tab. 2, 3.2), dále relativní investice do reprodukčních orgánů, kořenů a oddenků a poměru investice do podzemní ku nadzemní biomase (R/S). Po odfiltrování informace o příbuzenských vztazích pomocí fylogenetické korekce (metoda PIC, viz 3.2) zůstaly signifikantí rozdíly mezi habitaty u těchto FV: celkový obsah vody v biomase, a obsah vody v nadzemní biomase. Průkazný výsledek po fylogenetických korekcích (metoda PIC) značí, že i blízké příbuzné druhy mají rozdíly ve funkčních vlastnostech (a mohou využívat jinou niku).

Tab. 9: Porovnání funkčních vlastností mezi jednotlivými habitaty bez a s použitím fylogenetických korekcí (PIC). Rozdíly ve FV mezi jednotlivými habitaty byly porovnávány pomocí analýzy variance (ANOVA). Ve sloupci „anova“ je uvedena hladina signifikance před provedením fylogenetických korekcí. *** jsou pro $p < 0.001$; ** pro $p < 0.01$; * pro $p < 0.05$, „ns“ pro $p > 0.05$. Ve sloupci „anova PIC“ jsou uvedeny hladiny signifikance pro analýzu variance po fylogenetických korekcích (PIC). Počty stupňů volnosti nejsou uvedeny, místo nich je uveden počet druhů v každém habitatu. Habitaty jsou zleva doprava seřazeny podle rostoucí nadmořské výšky a také vlhkosti prostředí. Vysvětlivky ke zkratkám názvů FV viz Tab. 2, kap. 3.2.

Použité zkratky habitatů: DE = polopoušť, ST = step, RP = stávaníště dobytka, LG = eutrofizované trávníky, GB = říční náplavy, SC = sutě, AG = alpské trávníky, SB = sněhová výležiška, SU = subnivální pás.

FV	anova			anova											celkem druhů
	anova	F	PIC	DE	ST	RP	LG	GB	SC	AG	SB	SU			
$\delta^{13}\text{C}$	**	2.7835	ns	16	35	14	35	9	41	30	14	16	210		
LCC	ns	1.7108	ns	16	35	14	35	9	41	30	14	16	210		
LNC	ns	1.1551	ns	16	35	14	35	9	41	31	14	17	212		
C/N	ns	1.6965	ns	17	35	14	37	10	42	31	14	17	217		
TNC v kořenech	*	2.29	ns	4	9	3	10	1	4	16	5	13	65		
max vyska rostliny	**	3.3709	ns	17	35	14	37	10	42	31	14	17	217		
TDB	**	3.1569	ns	17	34	14	37	7	40	30	14	16	209		
celkový obsah vody	***	6.21	*	17	31	14	31	6	39	26	14	13	191		
obsah vody v nadzemní biomase	***	6.8641	***	17	33	14	34	9	40	28	13	15	203		
obsah vody v podzemní biomase	***	5.5427	ns	17	33	14	31	6	39	28	14	12	194		
LDMC	***	3.7607	ns	16	34	12	34	9	41	30	14	16	206		
STDMC	**	3.0272	ns	17	32	12	33	10	37	26	12	9	188		
inv. do repr. orgánů	ns	1.8537	ns	15	33	13	37	6	35	29	14	16	198		
inv. do listů	*	2.0102	ns	16	34	13	35	7	40	29	14	15	203		
inv. do stonků	***	4.3602	ns	16	30	12	28	6	30	27	13	12	174		
inv. do báze	*	2.0743	ns	10	25	7	26	4	33	26	5	15	151		
inv. do kořenů	ns	1.9824	ns	17	33	14	36	7	40	29	14	16	206		
investice do oddenků	ns	0.43	*	6	8	3	9	2	14	9	2	8	61		
podzemní/nadzemní biomasa	ns	1.7411	ns	17	33	14	37	7	41	30	13	16	208		
celkem druhů				17	35	14	37	10	42	31	14	17	217		



Obr. 3: Box and whiskers diagramy s vyneseními FV, jejichž hodnoty se průkazně liší mezi jednotlivými habitáty (Tab. 9). Černou vodorovnou čarou je v „krabici“ vyznačen medián distribuce. Dolní a horní okraj krabice odpovídají dolní a horní kvartile distribuce. Odlehlé hodnoty nebyly v diagramech vynášeny. Vysvětlivky ke zkratkám FV viz Tab. 2, kap. 3.2, zkratky habitatů jsou vysvětleny v úvodu kap. 4. Habitaty jsou zleva doprava seřazeny podle rostoucí nadmořské výšky a také vlhkosti prostředí.

Rostliny náležející k jednotlivým habitatům se v hodnotách některých FV průkazně liší (Obr. 3 a Tab. 9). Druhy suchých stanovišť nižších poloh (tj. polopouští, stepí a stávaníšť dobytka) a také druhy vyšších nadmořských výšek (tj. alpinských trávníků, sněhových výležísek a subniválu) mají v listech vyšší obsah těžkého izotopu uhlíku – ^{13}C (více kap. 4.5).

Habitaty se dále liší obsahem TNC v kořenech rostlin, v průměru největší koncentrace mají druhy sněhových výležísek (rod *Cremanthodium*). Tyto výsledky ale mohou být zkreslené malým počtem analyzovaných druhů u některých typů prostředí (např. říčních náplav, Tab. 9).

Nejvyšší rostliny se vyskytují na stávaních dobytka (*Physochlaina praealta*), v polopouštích (např. rod *Artemisia*), stepích (rod *Artemisia*, *Krascheninnikovia ceratoides*), sutích (*Polygonum tortuosum* a *Rosa webbiana*) a na říčních náplavech (rod *Salix* a *Myricaria*). Naopak nejmenší rostliny nalezneme v nejvyšších polohách v prostředích s dostatkem vody – v okolí vodotečí (alpínské trávníky) a v subniválním stupni. Nejvíce investují do celkové biomasy rostliny polopouští, stepí a sutí. Do biomasy listů investují nejvíce rostliny ze stávaních dobytka, ze sněhových výležísek a subniválního výškového stupně. Do stonků nejvíce investují rostliny stávaních dobytka, polopouští a říčních náplav, v těchto habitatech také nalezneme nejvyšší rostliny. Nejvíce investují do báze rostliny suchých stanovišť – polopouští a stepí a dále rostliny vyšších nadmořských výšek ze sutí, alpínských trávníků, sněhových výležísek a subniválního stupně. Nejnižší hodnoty LDMC (nejdužnatější listy) mají rostliny sněhových výležísek a stávaních dobytka. Nejpevnější stonky s nejmenším obsahem vody (nejvyšší STDMC) mají rostliny stepí, říčních náplav a sutí. Rostliny s největším celkovým obsahem vody v nadzemní biomase rostou zejména na zasolených stávaních dobytka (např. dužnatý rod *Polygonum*) a dále v prostředích s dostatkem vody – v trávnících (*Pedicularis*, *Ranunculus*) a sněhových výležiskách. Rostliny s nejdužnatějšími podzemními orgány rostou na stávaních dobytka, v trávnících (velké dužnaté kořeny a oddenky např. rod *Blysmus*), na říčních náplavech (to je dáno zejména výskytem rodu *Rhodiola*), v subniválu a ve sněhových výležiskách (např. *Primula macrophylla* či rod *Saxifraga*). Všechny informace viz Obr. 3 a Tab. 9.

4.2. Nepřímá gradientová analýza (PCA) pro oblast Tsomoriri

Nepřímá gradientová analýza (PCA) byla provedena pro funkční vlastnosti (FV) 130 druhů rostlin nasbíraných v oblasti jezera Tsomoriri. Ostatní lokality (Nubra, Stok) nebyly do analýzy zahrnuty kvůli chybějícím hodnotám pro listový P, kořenový P a N a obsah TNC v podzemních orgánech – analýzy těchto FV byly pro tyto lokality zatím provedeny pouze u několika druhů rostlin.

Na Obr. 4 je uveden PCA ordinační diagram s promítnutým skóre druhů rostlin. Ordinační osy korespondují s dominantními gradienty ve skladbě FV (viz Obr. 5). Vzdálenosti mezi jednotlivými druhy („snímky“) vypovídají o nepodobnosti resp. podobnosti ve FV a nárocích na podmínky prostředí (Obr. 5). Druhy se v prostoru ordinačního diagramu rozdělily podle 1. ordinační osy na druhy rostoucí v různých nadmořských výškách (zleva doprava rostliny nižších → vysokých nadmořských výšek) a podle 2. ordinační osy na druhy vlhko → suchomilné (směr shora dolů). Nadmořská výška a vlhkostní gradient¹³ se zdají být dvěma nejdůležitějšími gradienty prostředí pro výskyt a distribuci rostlin v oblasti Tsomoriri. Jejich vliv od sebe nejde oddělit, to lze vidět na Obr. 5, vlhkostní a výškový gradient jsou korelovány s oběma ordinačními osami (viz % vysvětlené variability pro obě osy, Obr. 5).

¹³ Zde nahrazen indikační hodnotou pro vlhkost vypočtenou z 369 fytoocenologických snímků, viz kap. 3.2.



StipCauc = *Stipa caucasica*, *StipRobo* = *S. roborovskyi*, *StipSubs* = *S. subsessiliflora*, *TanaFrut* = *Tanacetum fruticulosum*, *Taraxsp* = *Taraxacum* sp., *ThalAlpi* = *Thalictrum alpinum*, *ThylCaes* = *Thylacospermum caespitosum*, *TrisSpic* = *Trisetum spicatum*, *UrtiHype* = *Urtica hyperborea*, *VeroCili* = *Veronica ciliata*, *WaldTrid* = *Waldheimia tridactylites*.

Vysvětlivky ke zkratkám druh. názvů: *AconTort* = *Aconogon tortuosum*, *AlysKlim* = *Alyssum klimesii*, *AphrOxyc* = *Aphragmus oxycarpus*, *ArenBryo* = *Arenaria bryophylla*, *ArteDemi* = *Artemisia demissa*, *ArteMacr* = *A. macrocephala*, *ArteMino* = *A. minor*, *ArteMoor* = *A. moorcroftiana*, *ArteSals* = *A. salsoloides*, *ArteSant* = *A. santolinifolia*, *ArteStra* = *A. stracheyi*, *AsteFlac* = *Aster flaccidus*, *AstrConf* = *Astragalus confertus*, *AstrHend* = *Astragalus hendersonii*, *AstrStri* = *Astragalus strictus*, *BistVivi* = *Bistorta vivipara*, *CalaHolc* = *Calamagrostis holciformis*, *CareAtro* = *Carex atrofusca*, *CareMoEv* = *Cx. montis-everesti*, *CareMoor* = *Cx. moorcroftii*, *CareNiva* = *Cx. nivalis*, *CareOrbi* = *Cx. orbicularis*, *CarePseu* = *Cx. pseudofoetida*, *CareSaga* = *Cx. sagaensis*, *CeraPusi* = *Cerastium pusillum*, *CiceMicr* = *Cicer microphyllum*, *ComaAzur* = *Comastoma azureum*, *ComaFalc* = *Comastoma falcatum*, *ComaPedu* = *Comastoma pedunculatum*, *CoryMoor* = *Corydalis moorcroftiana*, *CremDeca* = *Cremanthodium decaisnei*, *CremElli* = *Cremanthodium ellisii*, *CremNanu* = *Cremanthodium nanum*, *CrepFlex* = *Crepis flexuosa*, *DelpBrun* = *Delphinium brunonianum*, *DesiPumi* = *Desideria pumila*, *DrabAlta* = *Draba altaica*, *Drabasp* = *Draba* sp., *DrabLanc* = *D. lanceolata*, *DrabOrea* = *D. oreades*, *DrabSten* = *D. stenobotrys*, *DracHete* = *Dracocephalum heterophyllum*, *ElshErio* = *Elsholtzia eriostachya*, *ElymJacq* = *Elymus jacquemontii*, *ElymSchr* = *E. schrenkianus*, *ElymSchu* = *E. schugnanicus*, *Elymussp* = *Elymus* sp., *EpheGera* = *Ephedra gerardiana*, *EuphTibe* = *Euphorbia tibetica*, *FestTibe* = *Festuca tibetica*, *GentNubi* = *Gentiana nubigena*, *HaleSarm* = *Halerpestes sarmentosa*, *HediTibe* = *Hedinia tibetica*, *HeteSemi* = *Heteropappus semiprostratus*, *ChamSabu* = *Chamaerhodos sabulosa*, *ChenPami* = *Chenopodium pamiricum*, *ChriCras* = *Christolea crassifolia*, *JuncSpha* = *Juncus sphacelatus*, *JuncThom* = *Juncus thomsonii*, *KnorPami* = *Knorringia pamirica*, *KobrPygm* = *Kobresia pygmaea*, *KobrRoyle* = *K. royleana*, *KobrScho* = *K. schoenoides*, *Kobrsp* = *Kobresia* sp., *KoelArge* = *Koeleria argentea*, *KrasPung* = *Krascheninnikovia pungens*, *LeonLeon* = *Leontopodium leontopodium*, *LeonPusi* = *L. pusillum*, *LeymSeca* = *Leymus secalinus*, *LindStyl* = *Lindelfia stylosa*, *LomaCari* = *Lomatogonium carinthiacum*, *LoniSpin* = *Lonicera spinosa*, *MyriGerm* = *Myricaria germanica*, *NepeFloc* = *Nepeta floccosa*, *NepeLong* = *N. longibracteata*, *OxyrDigy* = *Oxyria digyna*, *OxytHypo* = *Oxytropis hypoglottoides*, *OxytChil* = *O. chiliophylla*, *OxytMicr* = *O. microphylla*, *OxytPlat* = *O. platysema*, *OxytPusi* = *O. pusilla*, *OxytTata* = *O. tatarica*, *PediHeyd* = *Pedicularis heydei*, *PediLong* = *P. longiflora*, *PediRhin* = *P. rhinanthoides*, *PegaScap* = *Pegaeophyton scapiflorum*, *PhysPrae* = *Physochlaina praealta*, *PleuHook* = *Pleurospermum hookerii*, *PleuStel* = *P. stellatum*, *PoaAtte* = *Poa attenuata*, *PoaPrate* = *P. pratensis*, *PoteAngu* = *Potentilla angustiloba*, *PoteBifu* = *Potentilla bifurca*, *PoteGeli* = *P. gellida*, *PoteMult* = *P. multifida*, *PotePami* = *P. pamirica*, *PrimMacr* = *Primula macrophylla*, *PtilCane* = *Ptilotrichuma canescens*, *RanuLoba* = *Ranunculus lobatus*, *RanuLong* = *R. longicaulis*, *RhodImbr* = *Rhodiola imbricata*, *RhodTibe* = *R. tibetica*, *SausBrac* = *Saussurea bracteata*, *SausGlac* = *S. glacialis*, *SausGnap* = *S. gnaphalodes*, *SausHyps* = *S. hypsipeta*, *SausLeon* = *S. leontodontoides*, *SaxiCern* = *Saxifraga cernua*, *SaxiCili* = *S. ciliatopetala*, *SaxiFlag* = *S. flagellaris*, *SaxiHirc* = *S. hirculus*, *SaxiNane* = *S. nanella*, *SaxiTang* = *S. tangutica*, *ScroDent* = *Scrophularia dentata*, *SeneDubi* = *Senecio dubitabilis*, *SileCaes* = *Silene caespitosa*, *SileGono* = *S. gonosperma*, *StelDecu* = *Stellaria decumbens*, *StelDepr* = *S. depressa*.

Obr. 4 PCA ordinační diagram s promítnutými skóre 130 druhů (z oblasti Tsomoriri) a s pasivně promítnutými env. charakteristikami - nadmořskou výškou (ALT) a indikačními hodnotami pro dostupnost světla (shade), dále pro salinitu (salin), stabilitu (stabil), úživnost (nutr) a vlhkost (moist) substrátu. Druhy jsou zobrazeny jako snímky. Promítnuté skóre druhů znázorňuje jejich podobnost v jednotlivých FV a také vztah k faktorům prostředí (viz dále).

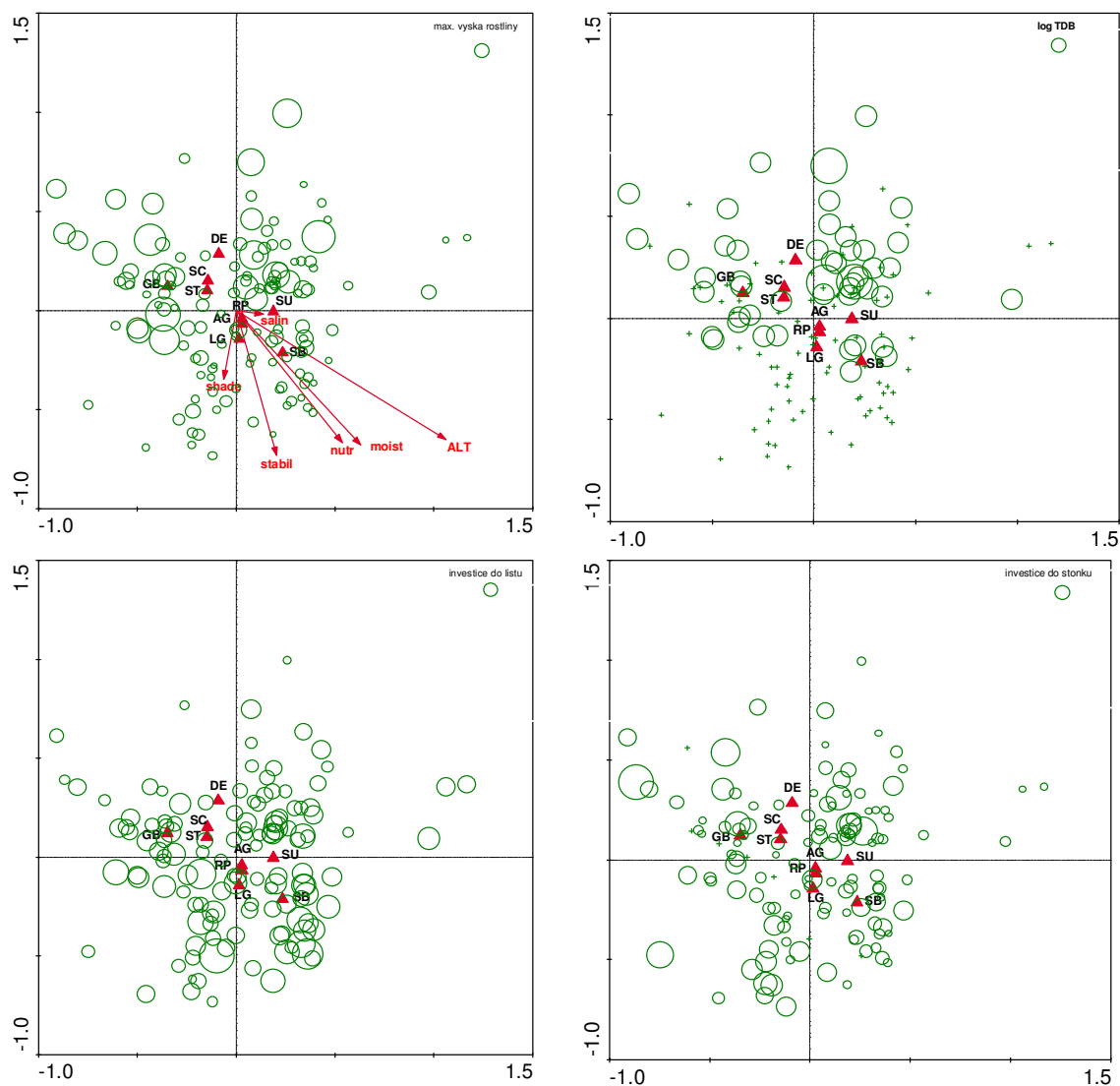
(GB) a většinu sutí (SC). Ve vyšších nadmořských výškách nalezneme druhy alpských trávníků (AG), subniválního pásu (SU) a sněhových výležísek (SB). Podle 2. osy se rozdělily na FV uplatňující se ve vlhčích habitatech, tj. subniválním pásu, sněhových výležískách, eutrofizovaných (LG) a alpských trávnících a na druhy sušších stanovišť, tj. polopouští, stepí a sutí.

Z diagramu (Obr. 5) lze vyčíst, že v nižších polohách, v polopouštích a stepích, rostou druhy, které jsou vysoké (např. rod *Artemisia*), mají velkou biomasu a jsou dřevnaté (fanerofyty, chamaefyty), nalezneme tady i geofyty. Druhy stepí, polopouští a sutí mají nižší obsah vody, tužší listy a stonky (také kvůli tomu, že jsou vyšší), tedy vysoké hodnoty LDMC a STDMC a investují více do bází. V nižších nadmořských výškách také nalezneme říční náplavy s dřevinami (rod *Myricaria* a *Salix*). V sutích rostou vysoké druhy s velkou biomasou (např. *Aconogon tortuosum*). Ve vyšších nadmořských výškách jsou naopak rostliny menší, mají vyšší obsah vody (nízké LDMC a STDMC). Nejvíce vody obsahují pletiva rostlin sněhových výležísek. Ve vyšších polohách převažují hemikryptofyty a rostliny s malými stonky (malé investice do stonků). Na disturbovaných místech v eutrofizovaných trávnících a na stávanistích dobytka se více objevují jednoleté rostliny (terofyty), které hodně investují do reprodukčních orgánů.

Vysokohorské rostliny a rostliny suchých stanovišť mají více živin a obsahují méně celkového C v listech, to ukazuje i poměr listového C ku N, který je s obsahem N negativně korelovan. Navíc mají více dusíku a fosforu také v podzemních orgánech. Rostliny vysokých a také suchých stanovišť obsahují i více těžkého izotopu uhlíku v listech (^{13}C) než rostliny vlhkých stanovišť středních poloh (vysvětlení viz kap. 4.5).

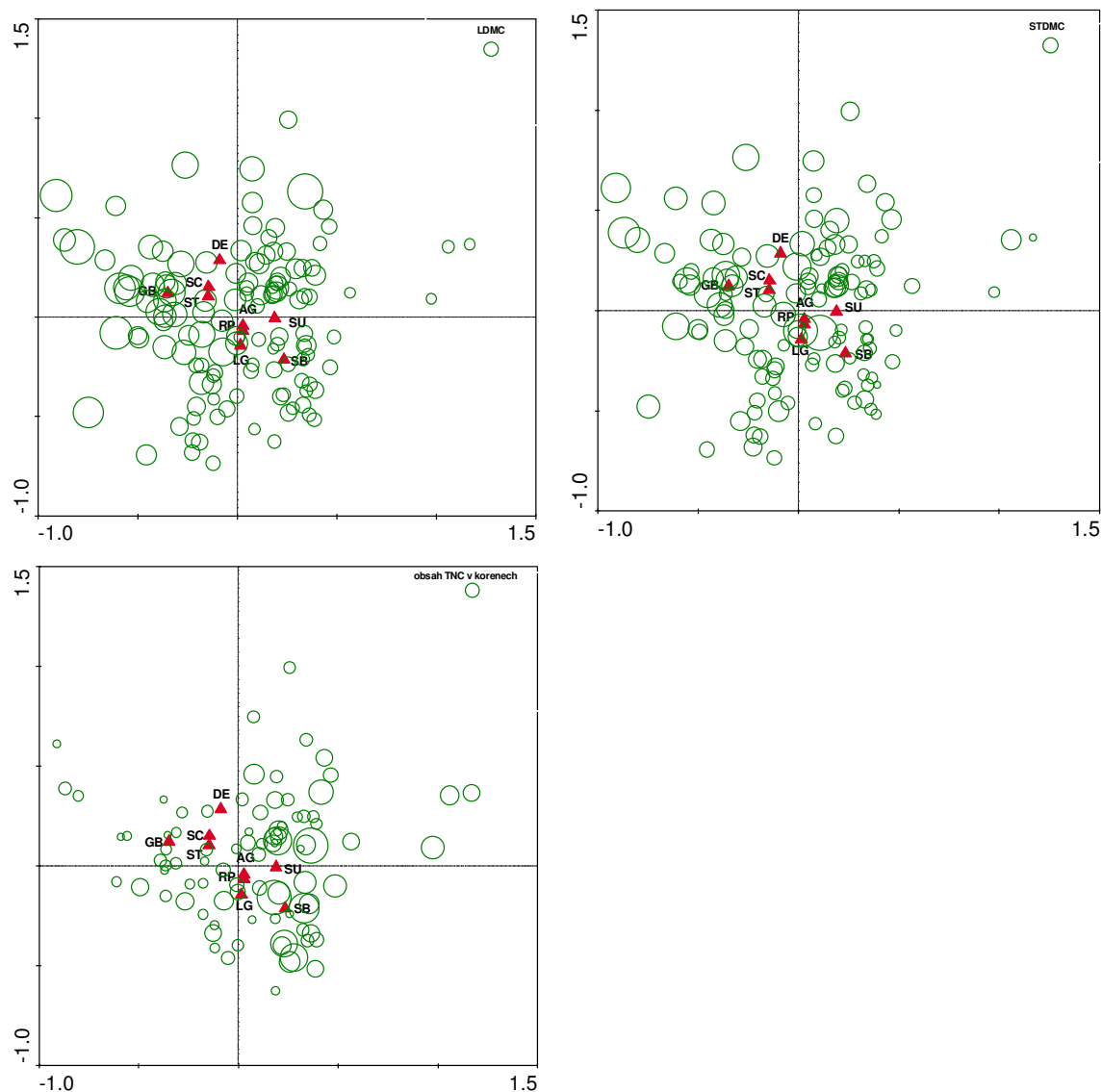
Faktory prostředí, nebo spíše indikační hodnoty (pro salinitu, stabilitu, vlhkost a obsah živin v substrátu a také zastíněnost) a nadmořská výška, jsou vzájemně korelované. To můžeme vysvětlit rozdílným zastoupením jednotlivých habitatů, na kterých rostou druhy s různými nároky, na gradientu nadmořské výšky (Obr. 5).

V polopouštích, stepích, sutích a na náplavách se vyskytují vyšší rostliny s větší celkovou biomasou (Obr. 6). Ve vlhčích habitatech (2. ordinační osa, dolní část) rostliny investují více do biomasy listů a méně do stonků, což může být zapříčiněno intenzivnější pastvou. Také rostliny vyšších poloh investují méně do biomasy stonků. Z diagramů je vidět, že se nám zde výrazně míchá vliv vlhkostního a výškového gradientu (Obr. 6).



Obr. 6: Ordinační diagramy s vybranými FV (max výška rostliny, log TDB, rel investice do listů a stonků) a pasivně promítnutými centroidy habitatů. Hodnota FV pro každý druh rostliny je vyjádřena velikostí symbolu (zelená kružnice). V pravém horním rohu každého diagramu je uvedeno, k jaké FV se symbol vztahuje. Křížek u diagramu s vyneseními hodnotami log TDB znamená log TDB <0,5. Křížek v diagramu s investicí do stonků znamená, že rostlina nemá stonky.

Rostliny s nízkým obsahem sušiny (tj. tužšími listy a stonky) a nízkým obsahem vody (vysoké LDMC a STDMC) se vyskytují v nižších nadmořských výškách (1. osa) a sušších habitatech (2. osa), Obr. 7. Rostliny vyšších nadmořských výšek (zejména sněhových výležísek) a suchých habitatů mají také vyšší obsah TNC v kořenech (což možná souvisí s odolností proti suchu a mrazu, viz kap. 5.1).



Obr. 7: Ordinační diagramy s vybranými FV (STDMC, LDMC, obsah TNC v kořenech) a pasivně promítnutými centroidy habitatů. Hodnota FV pro každý druh rostliny je vyjádřena velikostí symbolu (zelená kružnice). V pravém horním rohu každého diagramu je uvedeno, k jaké FV se symbol vztahuje.

4.3. Odpověď FV na gradient nadmořské výšky a vlhkosti

Rostliny s optimem ve vyšších polohách více fixují těžký izotop uhlíku ^{13}C (méně záporné hodnoty značí vyšší obsah ^{13}C , viz 3.2) a mají vyšší obsah N a P v kořenech a N v oddencích (rostliny mají méně dřevnaté kořeny než rostliny nižších poloh). Dále tyto rostliny investují více biomasy do báze a méně do stonků, jsou také nižší, mají menší biomasu a obsahují více vody, tedy mají méně sušiny v listech (nižší LDMC). Průkazný výsledek po fylogenetických korekcích (metoda PIC) značí, že i blízce příbuzné druhy mají rozdíly ve funkčních vlastnostech a mohou využívat jinou niku (Tab. 10).

Závislosti na výškovém optimu jsou pro výše uvedené FV (tj., s průkazným trendem, Tab. 10) zobrazeny pomocí regresní přímky na Obr. 8.

Tab. 10: Souhrn vztahů funkčních vlastností k optimu nadmořské výšky a vlhkosti (lin. regrese). Pro každou funkční vlastnost je uvedena hladina průkaznosti pro jednoduchý lineární model jejich závislosti na optimech před a po fylogenetických korekcích (řádek PIC) a také sklon regresní přímky (+ pro pozitivní závislost, - pro negativní závislost). *** značí hladinu signifikance <0.001 ; ** $p<0.01$; * $p<0.05$, „ns“ $p>0.05$.

Procento vysvětlené variability, průsečík regresní přímky s osou (intercept) a sklon přímky jsou pro vybrané FV s průkaznou závislostí na některém z optim zobrazeny na Obr. 8 a Obr. 9. Hodnoty F statistiky a df jsou v Tab. 11. Optimum nadmořské výšky a indikační hodnoty pro vlhkost pro většinu druhů byly vypočítány ze souboru 369 fytoecologických snímků (Dvorský et al., 2010), kap. 3.2. Použité zkratky viz 3.2, Tab. 2. Počet druhů pro jednotlivé FV viz Tab. 5., kap. 3.2.

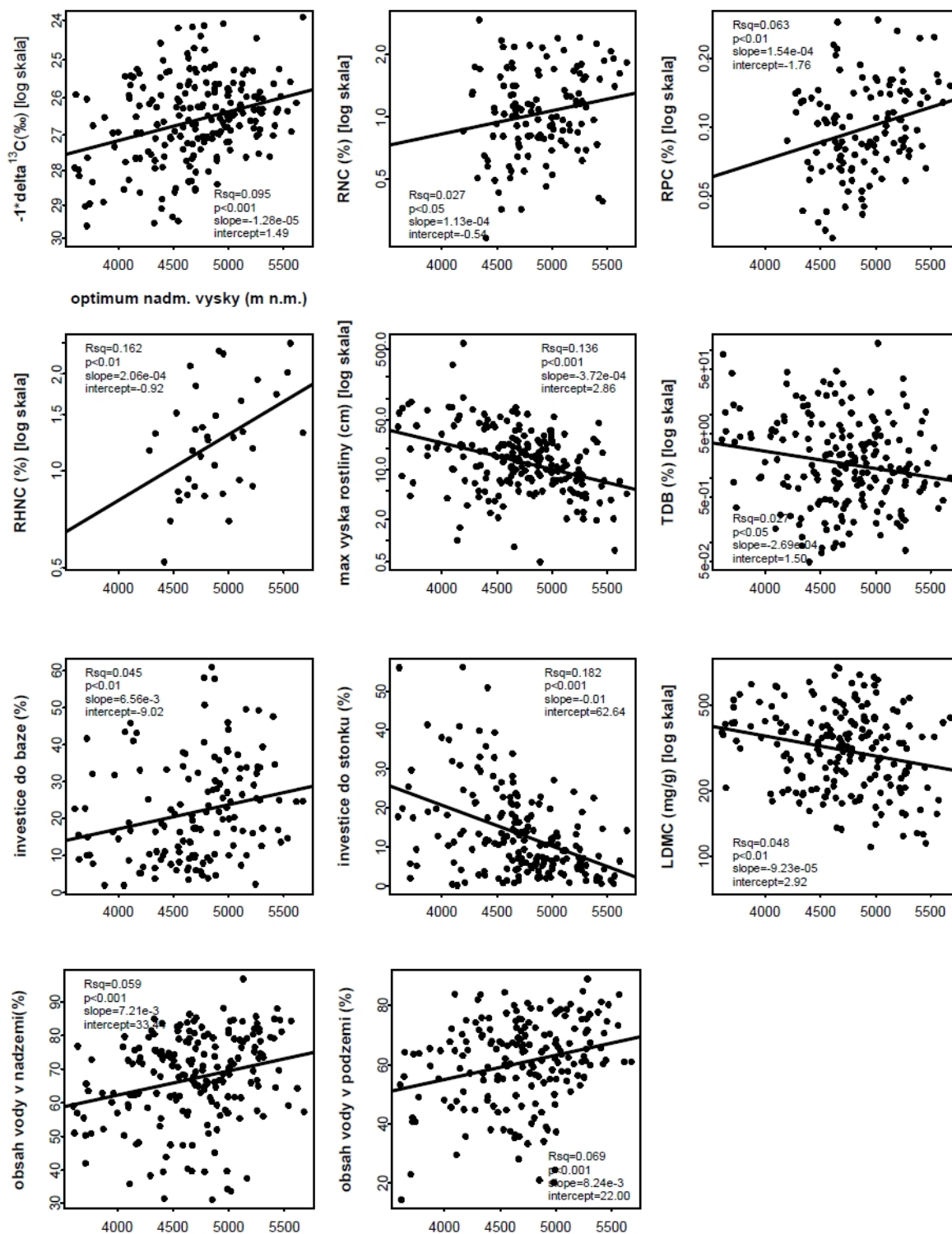
FV	výškové optimum	vlhkostní optimum	FV	výškové optimum	vlhkostní optimum	FV	výškové optimum	vlhkostní optimum
TNC rhi	ns	ns	RPC	** (+)	ns	ReprInv	ns	ns
PIC	-	-	PIC	ns	-	PIC	-	-
TNC ro	ns	ns	RHNC	** (+)	ns	max výška rostliny	*** (-)	** (-)
PIC	-	-	PIC	*	-	PIC	ns	**
$\delta^{13}\text{C}$	*** (+)	ns	RHPC	ns	ns	TDB	* (-)	*** (-)
PIC	***	-	PIC	-	-	PIC	ns	***
LCC	ns	* (+)	Lflnv	ns	ns	LDMC	** (-)	ns
PIC	-	*	PIC	-	-	PIC	**	-
C/N	ns	ns	BasInv	** (+)	ns	STDMC	ns	* (-)
PIC	-	-	PIC	ns	-	PIC	-	**
LNC	ns	ns	StInv	*** (-)	ns	R/S	ns	ns
PIC	-	-	PIC	***	-	PIC	-	-
LPC	ns	ns	Rolnv	ns	ns	Wabv	*** (+)	** (+)
PIC	-	-	PIC	-	-	PIC	*	*
RNC	* (+)	ns	Rhilnv	ns	ns	Wblv	*** (+)	** (+)
PIC	ns	-	PIC	-	-	PIC	ns	*

Tab. 11: Hodnoty F statistiky a počet stupňů volnosti pro závislost FV na výškovém a vlhkostním optimu z Tab. 10. Silně jsou vyznačeny F statistiky pro průkazné vztahy z Tab. 10.

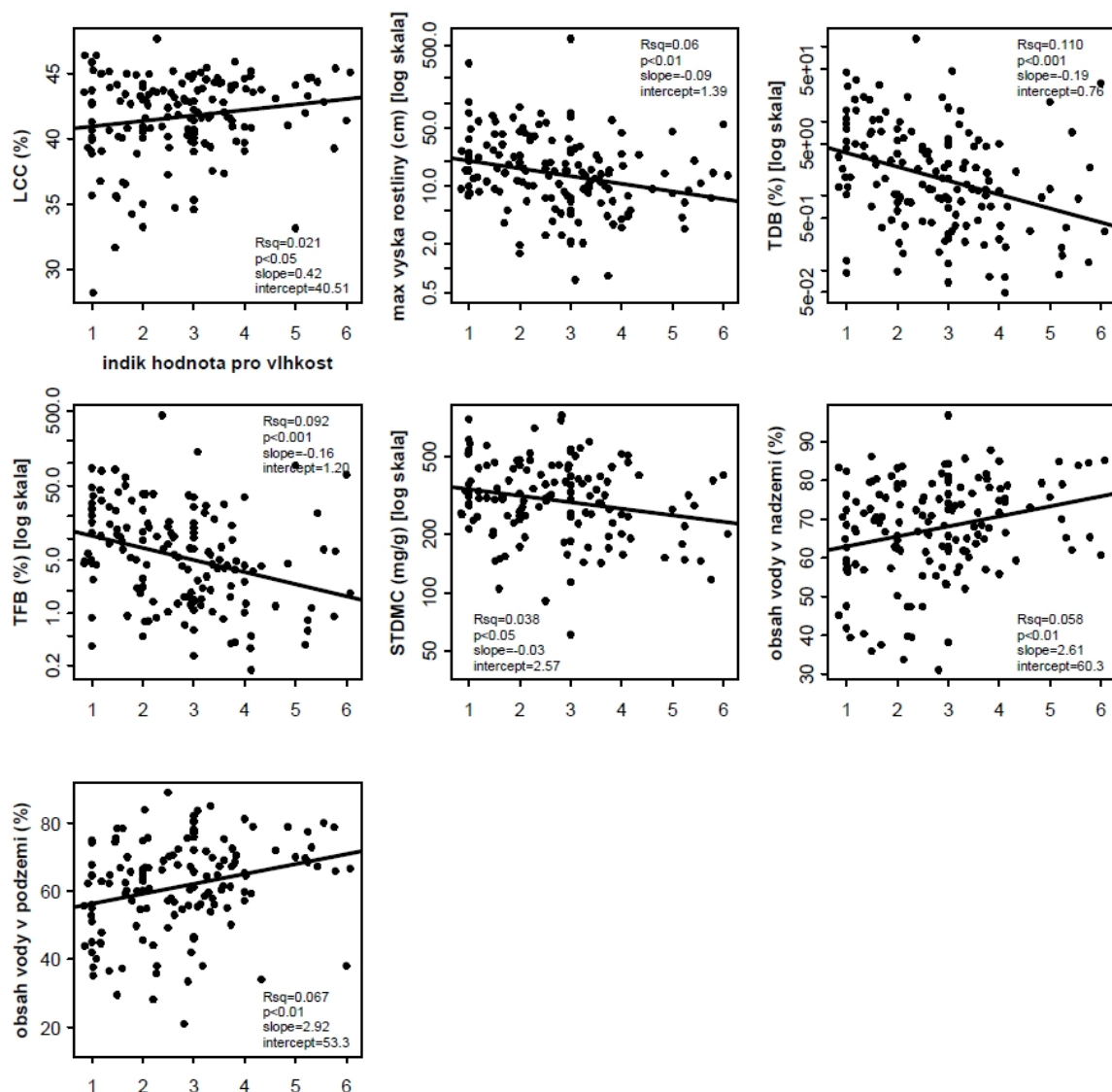
FV	výškové optimum	vlhkostní optimum	FV	výškové optimum	vlhkostní optimum	FV	výškové optimum	vlhkostní optimum
TNC rhi	$F_{1,22} = 3.66$	$F_{1,20} = 6.97e-4$	RPC	$F_{1,119} = \mathbf{9.04}$	$F_{1,99} = 0.23$	Reprlnv	$F_{1,184} = 0.06$	$F_{1,138} = 8.47e-4$
TNC ro	$F_{1,63} = 0.08$	$F_{1,55} = 3.75$	RHNC	$F_{1,34} = \mathbf{7.76}$	$F_{1,30} = 0.02$	max výška rostl.	$F_{1,203} = \mathbf{33}$	$F_{1,150} = \mathbf{10.62}$
$\delta 13C$	$F_{1,196} = \mathbf{21.64}$	$F_{1,146} = 1.63e-5$	RHPC	$F_{1,34} = 2.50$	$F_{1,30} = 0.03$	TDB	$F_{1,194} = \mathbf{6.37}$	$F_{1,146} = \mathbf{19.13}$
LCC	$F_{1,197} = 0.06$	$F_{1,147} = \mathbf{4.12}$	Lflnv	$F_{1,191} = 3.66$	$F_{1,143} = 0.25$	LDMC	$F_{1,190} = \mathbf{10.55}$	$F_{1,140} = 1.21$
C/N	$F_{1,197} = 2.18$	$F_{1,147} = 2.62$	Baslnv	$F_{1,138} = \mathbf{7.60}$	$F_{1,102} = 2.96$	STDMC	$F_{1,171} = 1.77$	$F_{1,129} = \mathbf{6.16}$
LNC	$F_{1,199} = 1.72$	$F_{1,148} = 1.13$	Stlnv	$F_{1,182} = \mathbf{42.57}$	$F_{1,136} = 2.17$	R/S	$F_{1,193} = 0.02$	$F_{1,143} = 0.20$
LPC	$F_{1,122} = 0.01$	$F_{1,102} = 0.9$	Rolnv	$F_{1,192} = 0.03$	$F_{1,145} = 0.10$	Wabv	$F_{1,191} = \mathbf{13.09}$	$F_{1,145} = \mathbf{10.07}$
RNC	$F_{1,119} = \mathbf{4.298}$	$F_{1,99} = 0.01$	Rhiinv	$F_{1,57} = 1.25$	$F_{1,47} = 0.19$	Wblv	$F_{1,182} = \mathbf{13.53}$	$F_{1,134} = \mathbf{10.76}$

Rostliny vlhčích stanovišť jsou nižší (opět se zde míchá vlhkostní a výškový gradient, s výškou totiž přibývá vlhkost), mají méně biomasy, dužnatější stonky (nižší STDMC) a více vody v nadzemních i podzemních orgánech a více C v listech (Tab. 10).

Závislosti na vlhkostním optimu jsou vyneseny pro výše uvedené FV (tj., s průkazným trendem) regresní přímkou na Obr. 9.



Obr. 8: Vztah vybraných FV z Tab. 10 k optimu nadmořské výšky. Jednoduchý lin. model. V legendě je uvedeno % vysvětlené variability lineárním modelem (upravený koeficient determinace, tj. $Rsq \cdot 100$), hladina průkaznosti (p), sklon regresní přímky (slope) a průsečík regresní přímky s osou (intercept). Některé FV bylo nutno logaritmičsky transformovat, pro takové případy je na svislé ose vynesena logaritmičká škála s vnesenými skutečnými hodnotami, průsečík a sklon reg. přímky jsou potom také vyneseny pro transformované hodnoty. Pro $\delta^{13}\text{C}$ je svislá osa převrácená a kvůli log transformaci bylo počítáno s kladnými hodnotami. Optimum nadmořské výšky pro každý druh bylo vypočítáno ze souboru 369 fytoecologických snímků (Dvorský et al., 2010), kap. 3.2. Použité zkratky viz 3.2, Tab. 2.



Obr. 9: Vztah vybraných FV z Tab. 10 k vlhkostnímu optimu. Jednoduchý lin. model. V legendě je uvedeno % vysvětlené variability lineárním modelem (upravený koeficient determinace, tj. $Rsq \cdot 100$), hladina průkaznosti (p), sklon regresní přímky (slope) a průsečík regresní přímky s osou (intercept). Některé FV bylo nutno logaritmičticky transformovat, pro takové případy byla na svislou osu vynesena logaritmičtá škála se zobrazenými skutečnými hodnotami; průsečík a sklon reg. přímky jsou potom také vyneseny pro transformované hodnoty. Vlhkost je seřazena od nejsušších habitatů po nejvlhčí (hodnota 1 pro polopouště, 3 pro mezická místa a 6 pro místa zavodněná, tj. mokřady, tůně, viz kap. 3.2). Vlhkostní optimum (indikační hodnoty) pro každý druh bylo vypočítáno ze souboru 369 fytoecnologických snímků (Dvorský et al., 2010), kap. 3.2. Použité zkratky FV viz 3.2, Tab. 2.

4.4. Alometrické vztahy mezi funkčními vlastnostmi

Byl nalezen pozitivní vztah mezi obsahem celkových nestrukturálních sacharidů (TNC) v kořenech, obsahem vody v těle a negativní vztah s množstvím sušiny ve stoncích a listech – dužnatější rostliny (nižší hodnoty pro LDMC a STDMC) mají vyšší obsah TNC (Tab. 12). Rostliny s vyšším obsahem TNC v kořenech mají také menší poměr C/N poměr v listech.

Obsah listového C a poměr C/N v listech pozitivně koreluje s množstvím sušiny v listech. Proto také rostliny s vyšším obsahem vody mají méně C a nižší C/N poměr (Tab. 12). Druhy, které mají větší obsah živin (N, P) v listech mají, až na výjimky (viz Tab. 12), také větší obsah živin v podzemních orgánech. Obsah N a P v nadzemí je vzájemně pozitivně korelován, také vztah N a P v podzemí je mezi různými orgány (i v rámci stejné živiny) průkazně pozitivní. Po použití fylogenetických korekcí nám ale průkazně vyšel pouze vztah obsahu listového P s listovým N a C/N poměrem (Tab. 12).

Rostliny s vyšším obsahem P v kořenech jsou celkově dužnatější a druhy s vyšším obsahem P v oddencích mají více vody v nadzemní biomase, to je zřejmě dáno spíš podobnými vlastnostmi příbuzných druhů, než působením prostředí, po fylogenetických korekcích totiž tyto vztahy nevyšly průkazně (Tab. 12).

Rostliny s vyšším C/N poměrem v listech mají v pletivech méně vody a mají také méně živin v podzemních orgánech. Po fylogenetických korekcích vztah C/N a živin v podzemí nevyšel průkazně (Tab. 12). Rostliny s hustšími listovými pletivy (vysoké LDMC) mají méně živin (N, P) v listech. Listový N je pak také negativně korelován s celkovým obsahem vody v nadzemí.

Z výsledků (Tab. 12) také vyplývá, že nižší rostliny mají více živin v kořenech, po fylogenetických korekcích však tento vztah vyšel neprůkazně. Je to zřejmě do velké míry dáno tím, že nižší rostliny rostou většinou ve vyšších polohách a nemají dřevnaté kořeny (s velkým podílem mrtvé biomasy).

Vyšší rostliny mají větší celkovou biomasu, z toho velký podíl ve stoncích (rostou nejčastěji v nejnižších polohách, viz Tab. 10), zároveň méně investují do biomasy listů (dáno spíš podobnými vlastnostmi příbuzných druhů – viz fyl. korekce), oddenků a reprodukčních orgánů (Tab. 13). Vysoké rostliny mají také pevnější stonky (vyšší hodnota STDMC) a celkově méně vody v pletivech. Pro obsah vody v nadzemí a výšku rostliny vyšel vztah po fylogenetických korekcích neprůkazně a pro podzemí průkazně.

Celková suchá biomasa je úzce korelovaná s celkovou čerstvou (živou) biomasou (korelační koeficient $r = 0.94$). Rostliny, které více investují do listové biomasy (druhy

vyšších poloh a stávaníšť dobytka Obr. 3, str. 28) mají vyšší obsah C v listech a nižší obsah N v listech (neprůkazné po fyl. korekcích), ale zato vyšší obsah N a P v kořenech. Tyto druhy mají méně pevné stonky, naopak druhy s velkými rel. investicemi do stonků mají stonky pevnější (vyšší STDMC), oba tyto vztahy po fylogenetických korekcích nevyšly průkazně (Tab. 13).

Obsah sušiny v listech a stoncích spolu pozitivně koreluje (Tab. 13). Rostliny s měkčími listy (nižším obsahem sušiny v listech) mají méně pevné stonky (nižší STDMC), vyšší obsah TNC v kořenech, méně C v listech a více N a P v listech (tedy menší C/N poměr) a více P (po fyl. korekcích neprůkazné) v kořenech (Tab. 13). Rostliny s pevnějšími stonky (vyšším obsahem sušiny) mají méně TNC v kořenech a více C v listech.

Rostliny, které mají vysoký poměr podzemní a nadzemní biomasy, mají vyšší obsah TNC v kořenech (po fyl. korekcích neprůkazné) a fixují více těžkého izotopu uhlíku (vyšší obsah ^{13}C v listech). Mají také menší C/N poměr a vyšší obsah živin v listech, to je ale asi zase dáno podobnými vlastnostmi příbuzných druhů (Tab. 13).

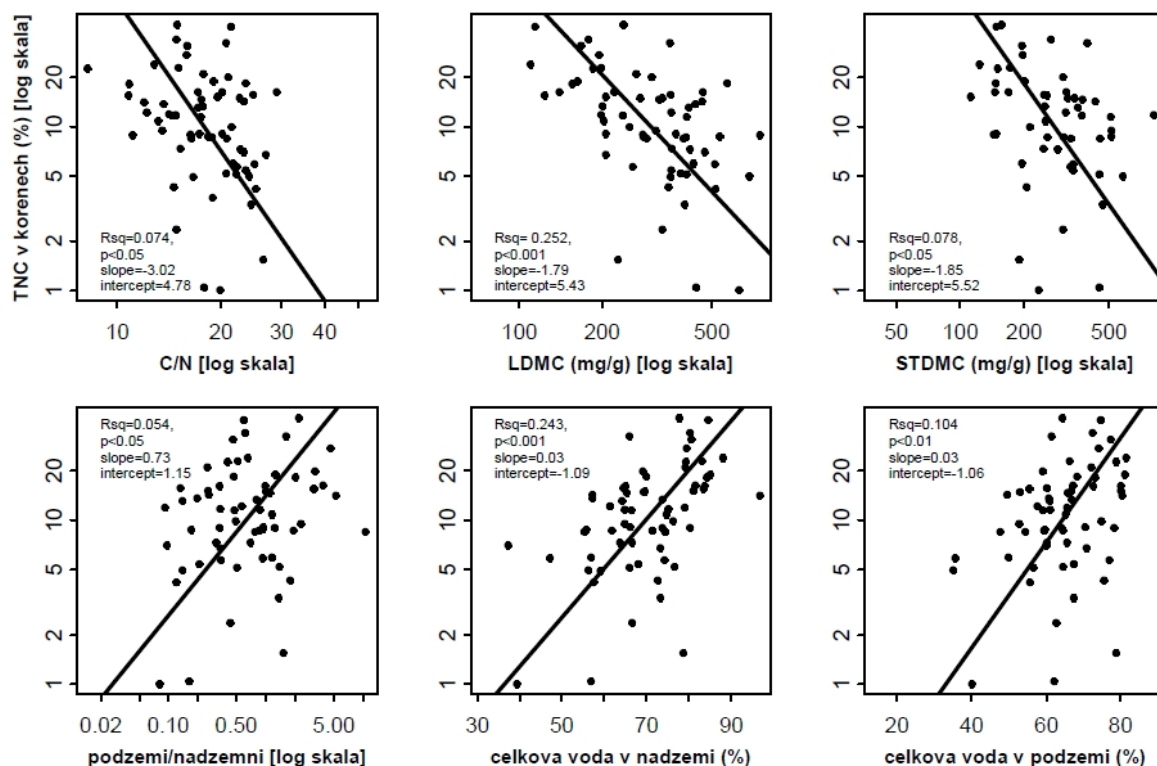
Tab. 12: Souhrn vztahů mezi jednotlivými FV. Pro každý vztah mezi FV je uvedena hladina průkaznosti pro jednoduchý regresní model před a po fylogenetických korekcích (řádek PIC) a také směr sklonu standardizované hlavní osy, tj. SMA (+ pro pozitivní, - pro negativní sklon). *** značí hladinu signifikance <0.001; ** p<0.01; * p<0.05, „ns“ p>0.05. Procento vysvětlené variability, průsečík SMA přímky s osou (intercept) a sklon SMA přímky jsou pro vybrané FV s průkazným vztahem k jiným FV vyneseny v Obr. 10- Obr. 17. Většina FV byla logaritmičsky transformována, kromě LCC, TW, Wabv a Wblv. Vysvětlivky ke zkratkám viz kap. 3.2, Tab. 2. Počet druhů pro jednotlivé FV viz Tab. 5., kap. 3.2.

	max výška																	
	rostliny	TNC ro	$\delta^{13}\text{C}$	LCC	C/N	LNC	LPC	RNC	RPC	RHNC	RHPC	TDB	LDMC	STDMC	TW	Wabv	Wblv	
TNC rhi	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
TNC ro	ns	-	ns	ns	* (-)	ns (+)	ns	ns	ns	-	-	ns	*** (-)	* (-)	*** (+)	*** (+)	** (+)	
PIC	-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	*	**	ns	ns	ns	
$\delta^{13}\text{C}$	ns	ns	-	ns	ns	ns	ns	* (+)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
PIC	-	-	-	-	-	-	-	ns	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
LCC	ns	ns	ns	-	-	ns	ns	* (-)	* (-)	ns	ns	ns	*** (+)	* (+)	***(-)	*** (-)	* (-)	
PIC	-	-	-	-	-	-	-	*	ns	-	-	-	***	*	***	***	*	
C/N	ns	* (-)	ns	-	-	-	*** (-)	*** (-)	** (-)	** (-)	ns	ns	** (+)	ns	* (-)	** (-)	ns	
PIC	-	*	-	-	-	-	***	ns	ns	ns	-	-	**	-	*	***	-	
LNC	ns	ns (+)	ns	ns	-	-	*** (+)	*** (+)	* (+)	* (+)	ns	ns	* (-)	ns	ns	* (+)	ns	
PIC	-	-	-	-	-	-	***	ns	ns	ns	-	-	**	-	-	*	-	
LPC	ns	ns	ns	ns	*** (-)	*** (+)	-	*** (+)	*** (+)	* (+)	** (+)	ns	** (-)	ns	ns	ns	ns	
PIC	-	-	-	-	***	***	-	ns	ns	ns	*	-	*	-	-	-	-	
RNC	*** (-)	ns	* (+)	* (-)	*** (-)	*** (+)	*** (+)	-	***(+)	*** (+)	** (+)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
PIC	ns	-	ns	*	ns	ns	ns	-	**	ns	ns	-	-	-	-	-	-	
RPC	*** (-)	ns	ns	* (-)	** (-)	* (+)	*** (+)	*** (+)	-	* (+)	*** (+)	ns	* (-)	ns	** (+)	* (+)	** (+)	
PIC	ns	-	-	ns	ns	ns	ns	**	-	ns	**	-	ns	-	ns	ns	ns	
RHNC	ns (-)	-	ns	ns	** (-)	* (+)	* (+)	*** (+)	* (+)	-	** (+)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
PIC	-	-	-	-	ns	ns	ns	ns	ns	-	ns	-	-	-	-	-	-	
RHPC	ns	-	ns	ns	ns	ns	** (+)	** (+)	*** (+)	** (+)	-	ns	ns	ns	ns (+)	* (+)	ns	
PIC	-	-	-	-	-	-	*	ns	**	ns	-	-	-	-	-	ns	-	

Tab. 13: Souhrn vztahů mezi jednotlivými FV. Pro každý vztah mezi FV je uvedena hladina průkaznosti pro jednoduchý regresní model před a po fylogenetických korekcích (řádek PIC) a také směr sklonu standardizované hlavní osy, tj. SMA (+ pro pozitivní, - pro negativní sklon). *** značí hladinu signifikance <0.001; ** p<0.01; * p<0.05, „ns“ p>0.05. Procento vysvětlené variability, průsečík SMA přímky s osou (intercept) a sklon SMA přímky jsou pro vybrané FV s průkazným vztahem k jiným FV vyneseny v Obr. 10-Obr. 17. Logaritmická transformace byla provedena u všech FV, kromě relativních investic do jednotlivých orgánů, LCC a obsahu vody v pletivech. Vysvětlivky ke zkratkám viz kap. 3.2, Tab. 2. Počet druhů pro jednotlivé FV viz Tab. 5., kap. 3.2.

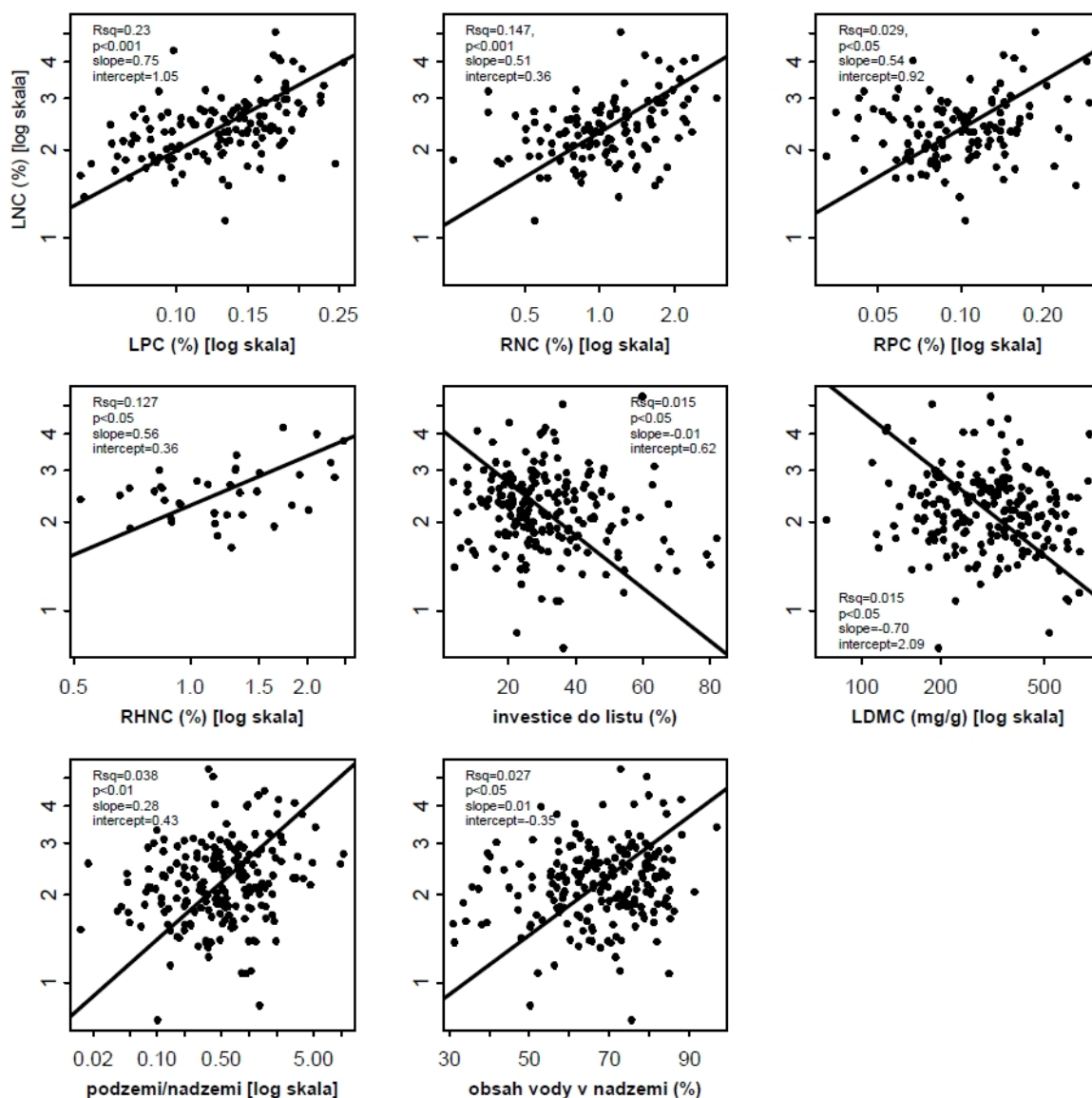
		max výška rostliny													
		TNC	ro	$\delta^{13}\text{C}$	LCC	C/N	LNC	LPC	RNC	RPC	RHNC	RHPC	TDB	LDMC	STDMC
TDB		*** (+)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-	ns	** (+)
	PIC	***	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	**
Lflnv		** (-)	ns	ns	* (+)	ns	* (-)	ns	** (+)	* (+)	ns	ns	-	ns	** (-)
	PIC	ns	-	-	*	-	ns	-	*	*	-	-	-	-	ns
Baslnv		ns	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	PIC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Stlnv		***(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	ns	*** (+)
	PIC	***	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	ns
Rolnv		ns	-	-	-	-	-	-	ns	ns	-	-	-	-	-
	PIC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rhilnv		* (-)	-	-	-	-	-	-	-	-	ns	ns	-	-	-
	PIC	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Reprlnv		*** (-)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	PIC	**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LDMC		ns	*** (-)	ns	*** (+)	** (+)	* (-)	** (-)	ns	* (-)	ns	ns	ns	-	*** (+)
	PIC	-	*	-	***	**	**	*	-	ns	-	-	-	-	***
STDMC		*** (+)	* (-)	ns	* (+)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	** (+)	*** (+)	-
	PIC	***	**	-	*	-	-	-	-	-	-	-	**	***	-
R/S		* (+)	* (+)	** (+)	ns	** (-)	** (+)	* (+)	ns	ns	ns	ns	-	ns	ns
	PIC	ns	ns	***	-	ns	ns	ns	-	-	-	-	-	-	-
TFB		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*** (+)	-	-
	PIC	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	***	-	-
TW		* (-)	*** (+)	ns	*** (-)	* (-)	ns	ns	ns	** (+)	ns	ns (+)	-	-	-
	PIC	ns	ns	-	***	*	-	-	-	ns	-	-	-	-	-
Wabv		* (-)	*** (+)	ns	*** (-)	** (-)	* (+)	ns	ns	* (+)	ns	* (+)	-	-	-
	PIC	ns	ns	-	***	***	*	-	-	ns	-	ns	-	-	-
Wblv		*** (-)	** (+)	ns	* (-)	ns	ns	ns	ns	** (+)	ns	ns	-	-	-
	PIC	**	ns	-	*	-	-	-	-	ns	-	-	-	-	-

Vyšší obsah TNC v kořenech (Obr. 10) mají rostliny s nižším poměrem C/N v listech (např. *Bistorta vivipara*, *Thalictrum alpinum*, *Physochlaina praealta*), měkčími listy a stonky (nízké LDMC a STDMC) a také ty rostliny, které více investují do podzemních orgánů a mají více vody v pletivech (dva posledně jmenované vztahy po fyl. korekcích nevyšly průkazně).



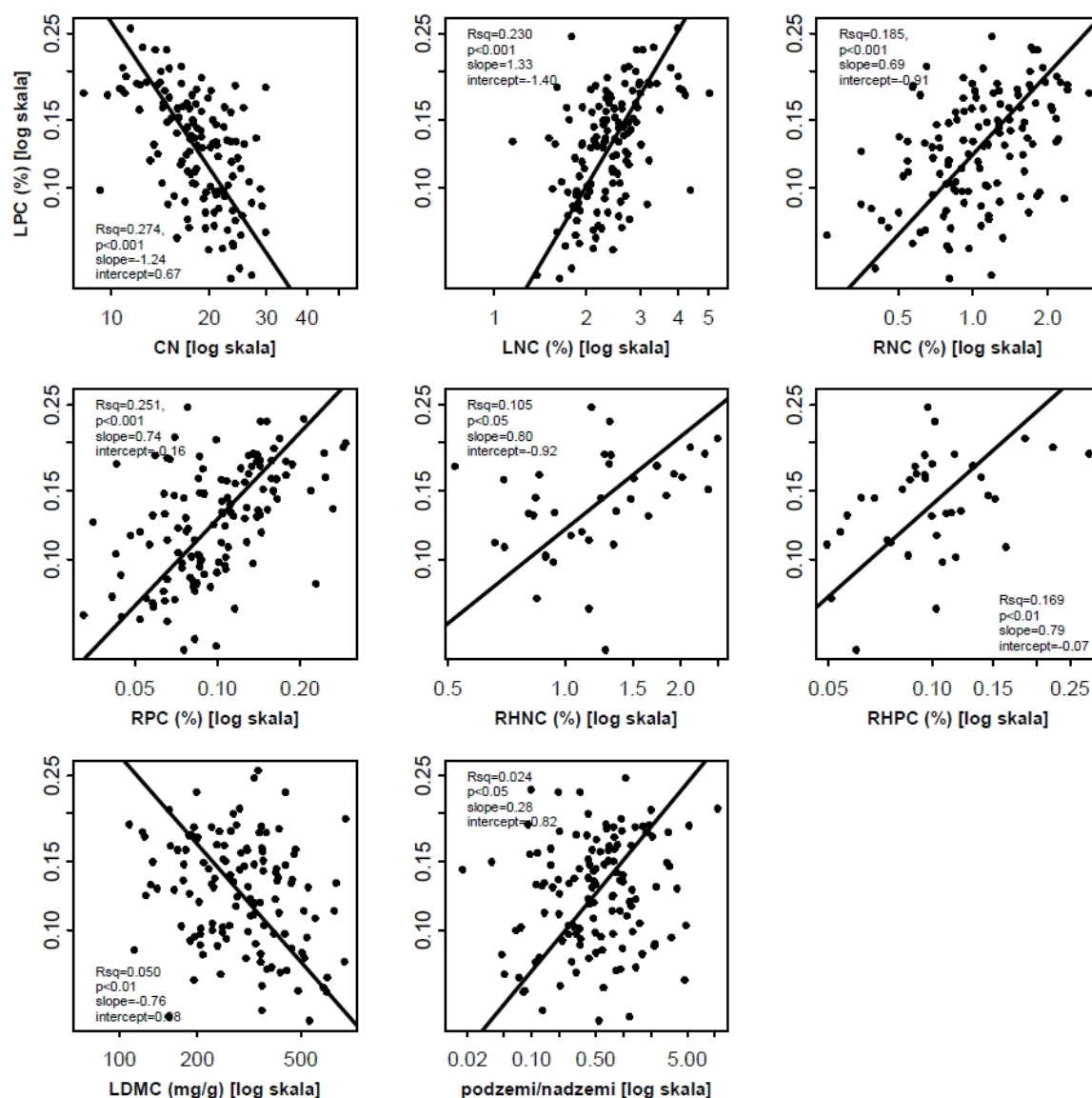
Obr. 10: Vztah obsahu nestrukturálních sacharidů v kořenech k ostatním FV. Vybrány jsou pouze ty FV s průkazným vztahem k TNC (Tab. 12, Tab. 13). Vztahy jsou zobrazeny pomocí standardizované hlavní osy (SMA), kdy přímka fituje data tak, aby byla minimalizována residuální variance u obou proměnných. Rsq je upravený koeficient determinace, nezávislý na počtu pozorování, p je hladina signifikance pro zobrazený vztah, $slope$ značí sklon SMA přímky a $intercept$ průsečík SMA se svislou osou. Vysvětlivky k použitým zkratkám viz Tab. 2, kap. 3.2.

Listový N (Obr. 11) je pozitivně korelovan s N v kořenech a oddencích a s kořenovým P, což je asi do značné míry dáno příbuzností druhů s takovými vlastnostmi (po fyl. korekcích neprůkazné). Rostliny, které méně investují do listů, mají více N v listech (po fyl. korekcích neprůkazné). Rostliny s vyšším obsahem listového N mají měkčí listy, investují více do podzemí (po fyl. korekcích nevyšlo průkazně) a mají také vyšší obsah vody v nadzemním prýtu (Obr. 11).



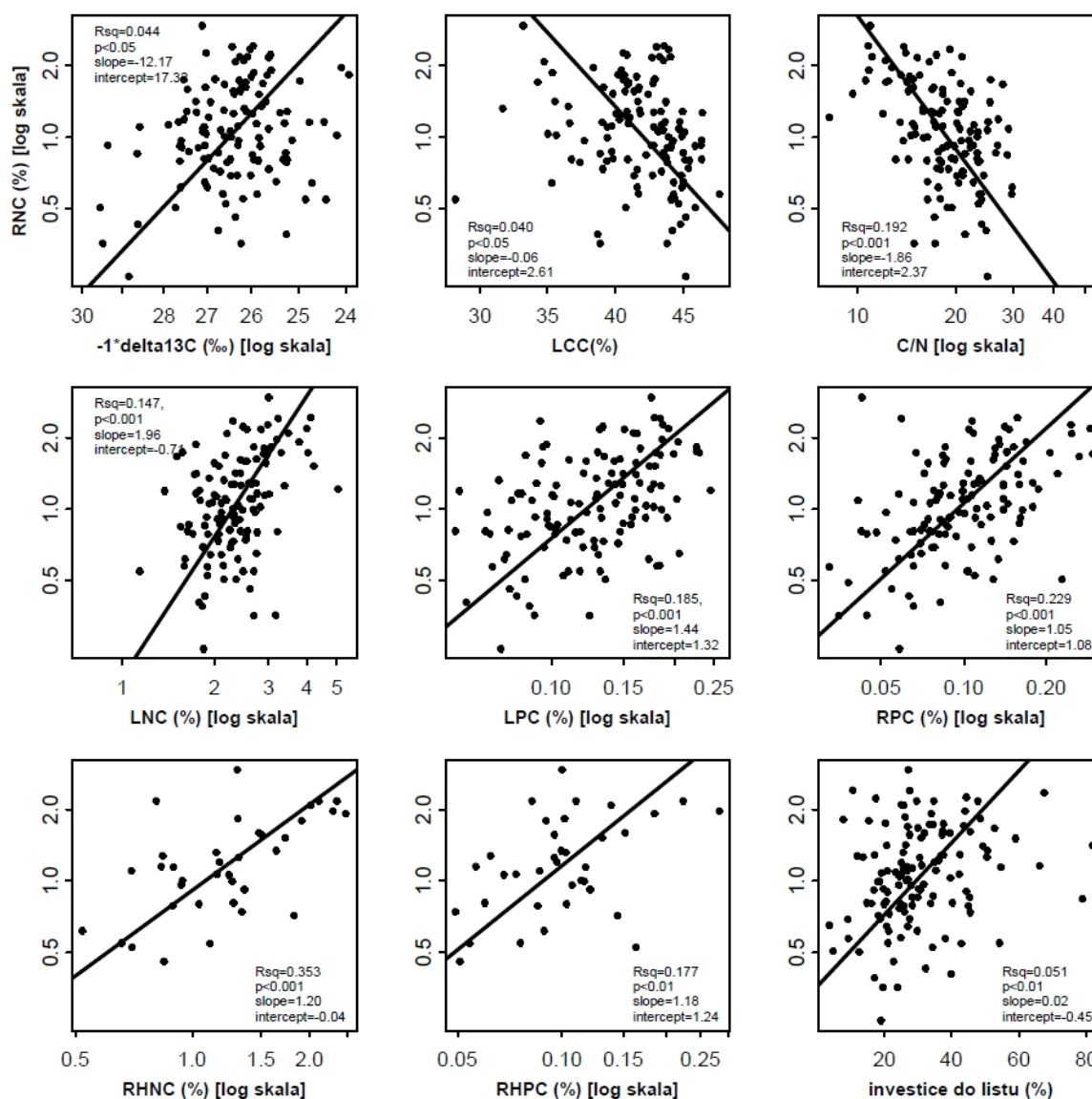
Obr. 11: Vztah obsahu listového N k ostatním FV. Vybrány jsou pouze ty FV s průkazným vztahem k LNC (Tab. 12, Tab. 13) Vztahy jsou zobrazeny pomocí standardizované hlavní osy (SMA), kdy přímka fituje data tak, aby byla minimalizována residuální variance u obou proměnných. *Rsq* je upravený koeficient determinace, nezávislý na počtu pozorování, *p* je hladina signifikance pro zobrazený vztah, *slope* značí sklon SMA přímky a *intercept* průsečík SMA se svislou osou. Vysvětlivky ke zkratkám Tab. 2 kap. 3.2.

Listový P (Obr. 12) je negativně korelovan s poměrem listového C/N, obsah P je totiž pozitivně korelovan s obsahem N. Vyšší obsah fosforu v určitém orgánu také značí vyšší obsah P ve všech orgánech (po korekcích ale neprůkazné). Nejvyšších hodnot listového P dosahovaly druhy, které najdeme v nejvyšších nadmořských výškách jako *Alyssum klimesii*, *Waldheimia tridactylites* a *Desideria pumila*. Rostliny s vyšším obsahem P také více investují do podzemních orgánů (po fyl. korekcích neprůkazné) a mají měkčí listy (stejně také u listového N).



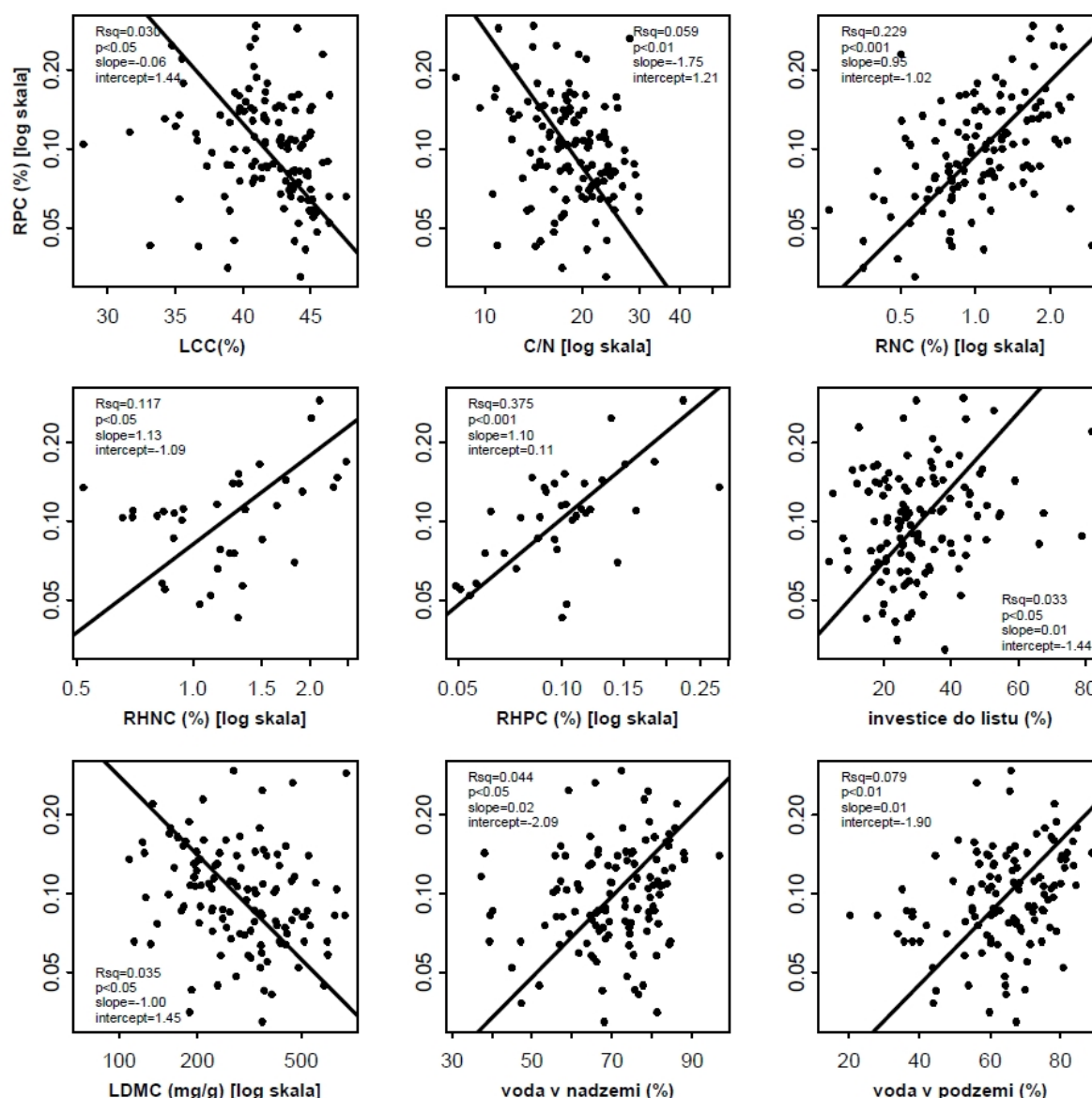
Obr. 12: Vztah obsahu listového P k ostatním FV. Vybrány jsou pouze ty FV s průkazným vztahem k LPC (Tab. 12, Tab. 13) Vztahy jsou zobrazeny pomocí standardizované hlavní osy (SMA), kdy přímka fituje data tak, aby byla minimalizována residuální variace u obou proměnných. Rsq je upravený koeficient determinace, nezávislý na počtu pozorování, p je hladina signifikance pro zobrazený vztah, $slope$ značí sklon SMA přímky a $intercept$ průsečík SMA se svislou osou. Vysvětlivky ke zkratkám Tab. 2 kap. 3.2

Rostliny s vyšším obsahem N v kořenech (Obr. 13) více fixují těžký izotop C (tzn. mají méně zápornou hodnotu pro ^{13}C , neprůkazné po korekcích), dále mají méně C v listech, a menší poměr listového C ku N, (což souvisí s pozitivním vztahem k listovému N; vztah je neprůkazný po korekcích) a více investují do biomasy listů. Kořenový N je dále pozitivně korelován s obsahem živin v podzemí i nadzemí (Obr. 13), všechny tyto vztahy ale vyšly po fyl. korekcích neprůkazně, kromě vztahu s kořenovým P. Nejvyšších hodnot kořenového N dosahovaly druhy fixující vzdušný dusík rodu *Oxytropis* a *Astragalus* a druh *Artemisia moorcroftiana*.



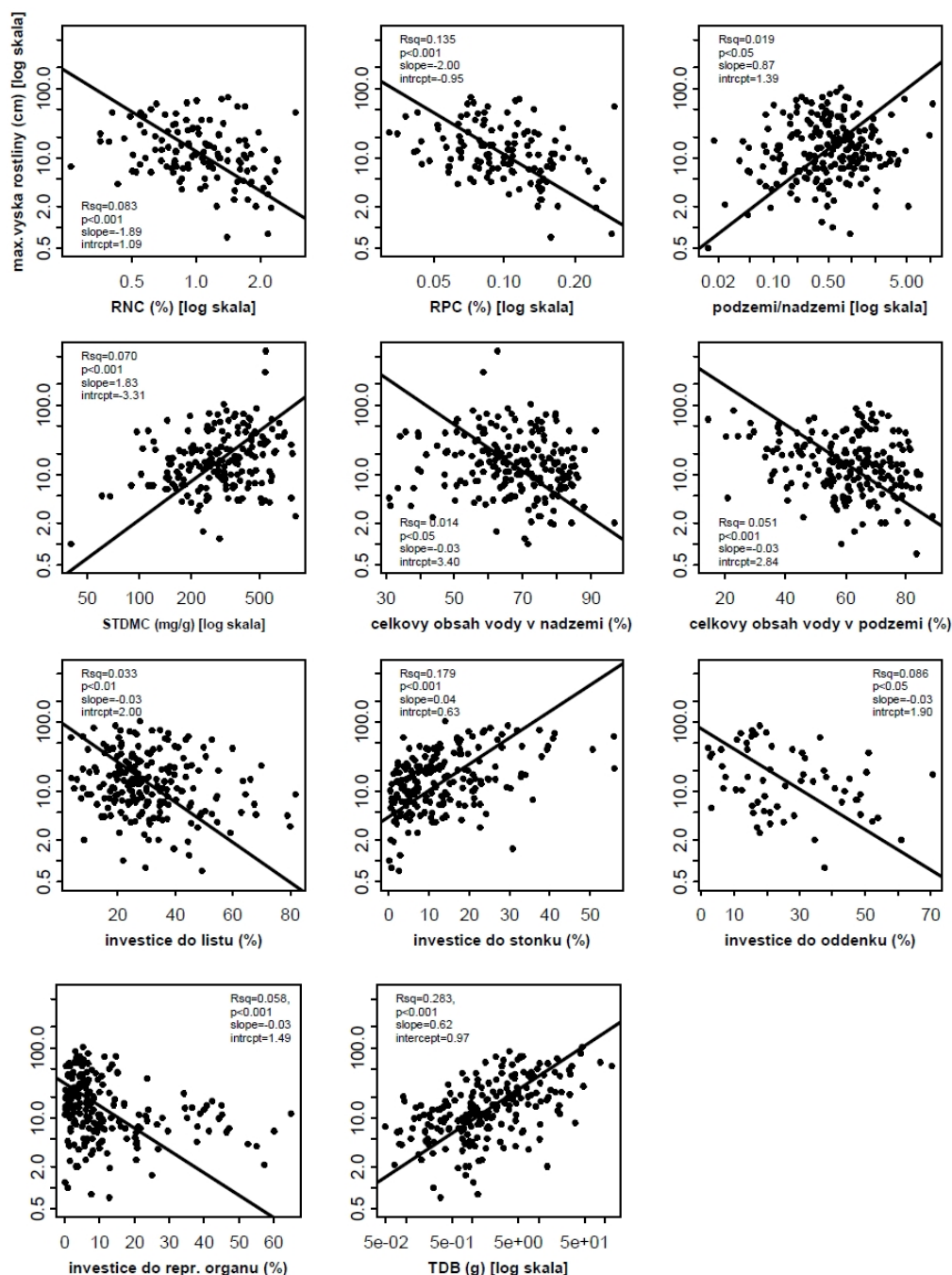
Obr. 13: Vztah obsahu kořenového N k ostatním FV. Vybrány jsou pouze ty FV s průkazným vztahem k RNC (Tab. 12, Tab. 13) Vztahy jsou zobrazeny pomocí standardizované hlavní osy (SMA), kdy přímka fituje data tak, aby byla minimalizována residuální variace u obou proměnných. Rsq je upravený koeficient determinace, nezávislý na počtu pozorování, p je hladina signifikance pro zobrazený vztah, $slope$ značí sklon SMA přímky a $intercept$ průsečík SMA se svislou osou. Pro delta ^{13}C je vodorovná osa převrácená a kvůli log transformaci bylo počítáno s kladnými hodnotami. Vysvětlivky ke zkratkám Tab. 2 kap. 3.2

Obsah P v kořenech (Obr. 14) pozitivně koreluje s obsahem živin (N a P) v listech, kořenech a oddencích (Tab. 12) a má negativní vztah k C/N poměru v listech. Rostliny s vyšším obsahem P mají měkčí listy (méně sušiny v listech) a více vody v pletivech. Z uvedených vztahů vyšel po fyl. korekcích (Tab. 12, Tab. 13) průkazně jen vztah s kořenovým N, což naznačuje, že jsou ostatní vztahy ovlivněny podobnými vlastnostmi příbuzných druhů.



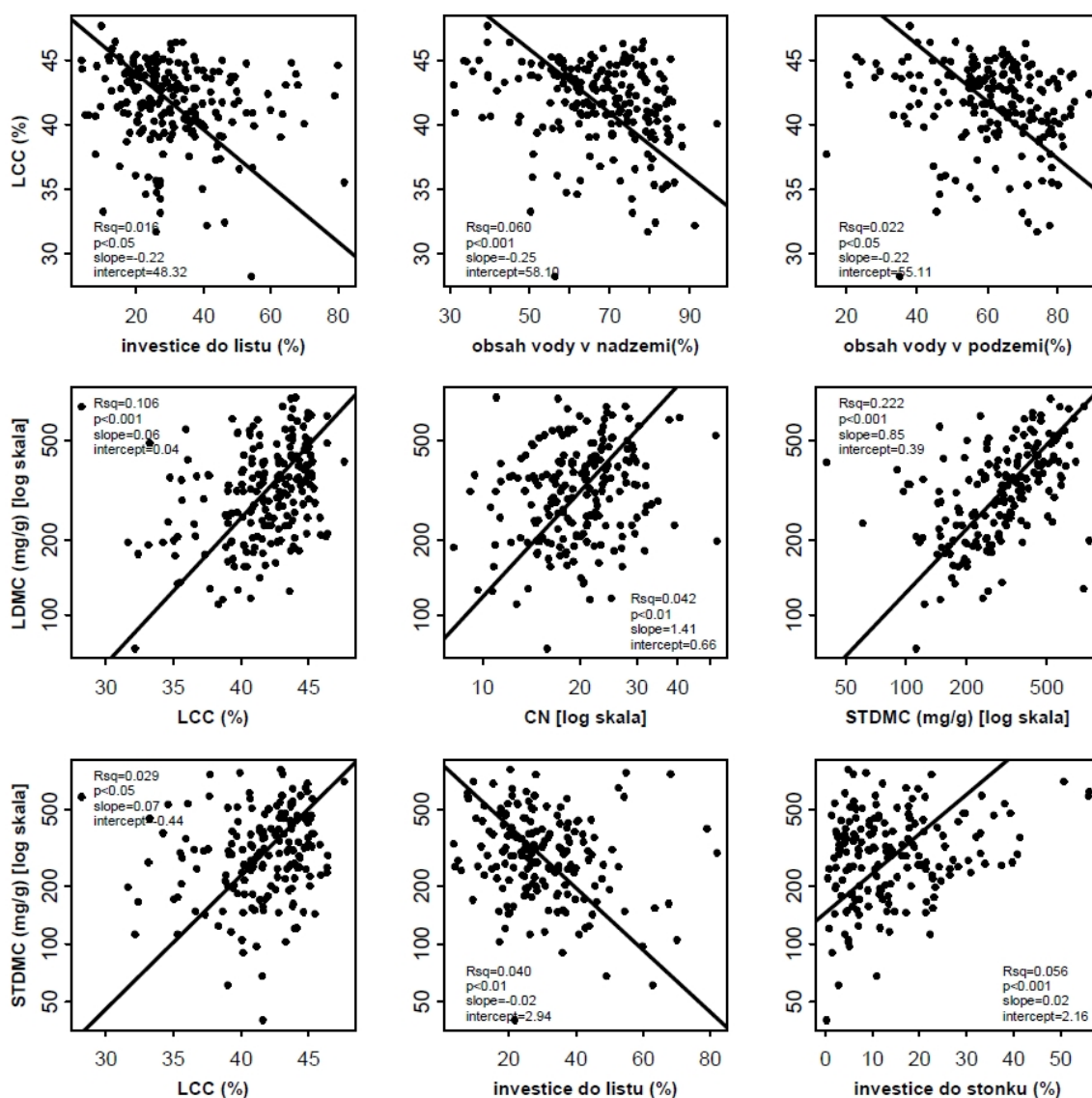
Obr. 14: Vztah obsahu kořenového P k ostatním FV. Vybrány jsou pouze ty FV s průkazným vztahem k RPC (Tab. 12, Tab. 13) Vztahy jsou zobrazeny pomocí standardizované hlavní osy (SMA), kdy přímka fituje data tak, aby byla minimalizována residuální variance u obou proměnných. Rsq je upravený koeficient determinace, nezávislý na počtu pozorování, p je hladina signifikance pro zobrazený vztah, $slope$ značí sklon SMA přímky a $intercept$ průsečík SMA se svislou osou. Vysvětlivky ke zkratkám Tab. 2 kap. 3.2

Nízké rostliny mají více živin v kořenech, investují méně do podzemí, mají méně sušiny ve stoncích, více vody v biomase, investují více do listů, oddenků a reprod. orgánů a méně do biomasy stonků (Obr. 15). Z uvedených vztahů po fyl. korekcích nevyšly průkazně vztah s kořenovými živinami, investice do podzemní biomasy, obsah vody v nadzemní biomase a relativní investice do listů (Tab. 12 a Tab. 13).



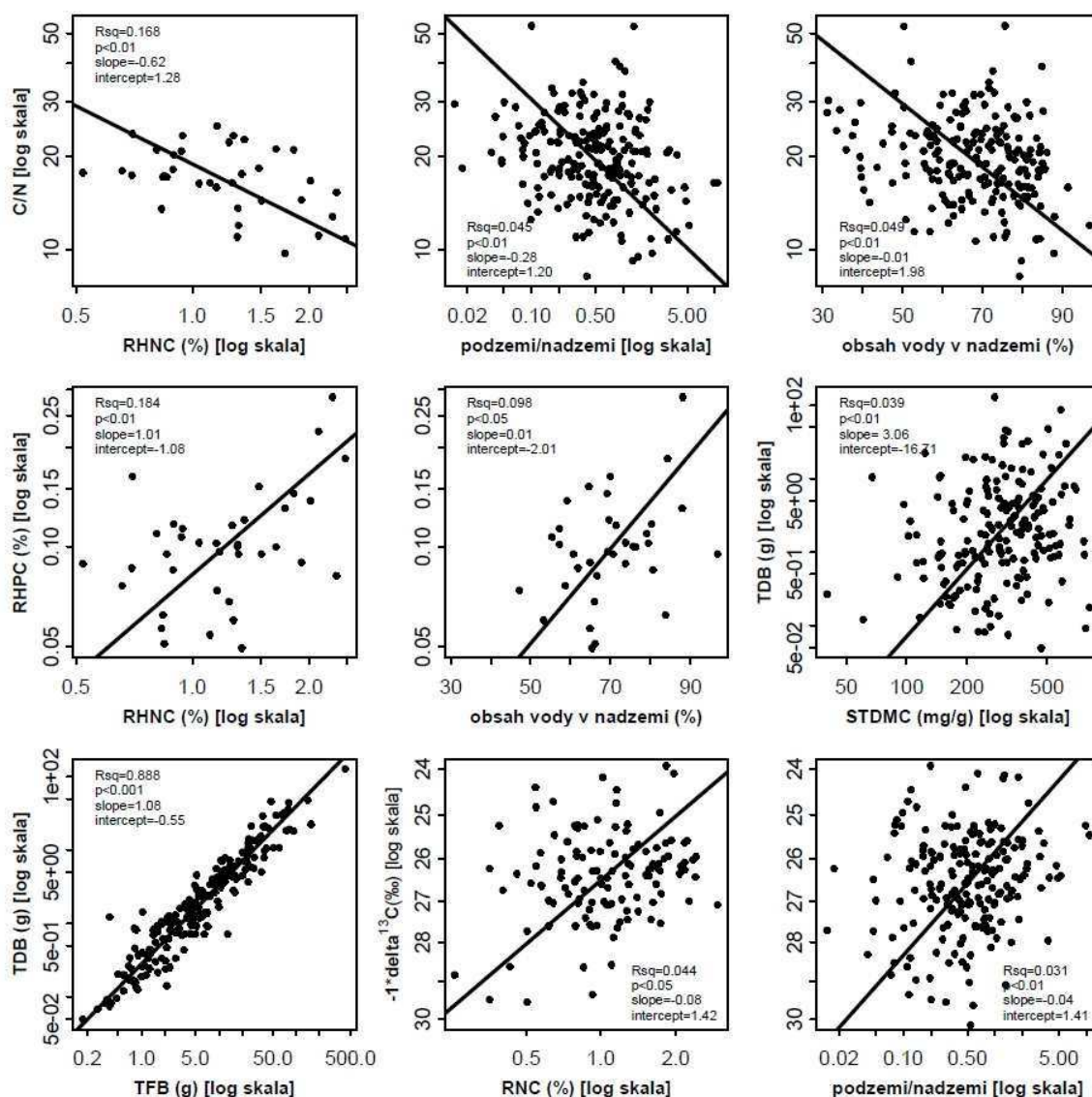
Obr. 15: Vztah maximální výšky rostliny k ostatním FV. Vybrány jsou pouze ty FV s průkazným vztahem k výšce rostliny (Tab. 12, Tab. 13). Vztahy jsou zobrazeny pomocí standardizované hlavní osy (SMA), kdy přímka fituje data tak, aby byla minimalizována residuální variance u obou proměnných. Rsq je upravený koeficient determinace, nezávislý na počtu pozorování, p je hladina signifikance pro zobrazený vztah, $slope$ značí sklon SMA přímky a $intercept$ průsečík SMA se svislou osou. Vysvětlivky k použitým zkratkám viz Tab. 2, kap. 3.2.

Rostliny s vyšším obsahem listového C (Obr. 16) méně investují do biomasy listů a mají menší obsah vody v těle a tužší listy (dominanty polopouští a stepí jako *Artemisia salsoloides*, *Artemisia santolinifolia*, *Perovskia abrotanoides*, *Stipa caucasica*, *Astragalus munroi*). Rostliny s menším obsahem sušiny v listech (nízké LDMC) mají nižší poměr listového C/N (více N) a také méně pevné stonky (nízké STDMC). Rostliny s pevnějšími stonky mají více C v listech, více investují do stonků a méně do listů (neprůkazné po fyl. korekcích, Tab. 13).



Obr. 16: Vztah listového C, listové a stonkové sušiny k ostatním FV. Vybrány jsou pouze ty FV s průkazným vztahem (Tab. 12, Tab. 13). Vztahy jsou zobrazeny pomocí standardizované hlavní osy (SMA), kdy přímka fituje data tak, aby byla minimalizována residuální variace u obou proměnných. Rsq je upravený koeficient determinace, nezávislý na počtu pozorování, p je hladina signifikance pro zobrazený vztah, $slope$ značí sklon SMA přímky a $intercept$ průsečík SMA se svislou osou. Vysvětlivky k použitým zkratkám viz Tab. 2, kap. 3.2.

Rostliny s nižším listovým C/N poměrem (Obr. 17) mají více N v oddencích (neprůkazné po fyl. korekcích), více investují do podzemní biomasy (neprůkazné po fyl. korekcích) a mají více vody v nadzemí. Obsah jednotlivých živin v oddencích spolu pozitivně koreluje (neprůkazné po fyl. kor.). Rostliny s vyšším obsahem P v oddencích mají více vody v nadzemním prýtu (neprůkazné po fyl. kor.). Suchá celková biomasa pozitivně koreluje



Obr. 17: Vztah listového CN poměru, oddenkového P, celkové suché biomasy a obsahu ^{13}C k ostatním FV. Vybrány jsou pouze ty FV s průkazným vztahem (Tab. 12, Tab. 13). Vztahy jsou zobrazeny pomocí standardizované hlavní osy (SMA), kdy přímka fituje data tak, aby byla minimalizována residuální variance u obou proměnných. Rsq je upravený koeficient determinace, nezávislý na počtu pozorování, p je hladina signifikance pro zobrazený vztah, $slope$ značí sklon SMA přímky a $intercept$ průsečík SMA se svislou osou. Pro $\delta^{13}C$ je svislá osa převrácená a kvůli log transformaci bylo počítáno s kladnými hodnotami. Vysvětlivky k použitým zkratkám viz Tab. 2, kap. 3.2.

se živou biomasou (korelační koeficient 0.94). Rostliny, které mají větší biomasu, mají také více sušiny ve stoncích. Rostliny, které více investují do podzemní biomasy (vyšší R/S

poměr), více fixují těžký izotop C, stejně jako ty s vyšším obsahem N v kořenech (neprůkazné po fyl. korekcích)

4.5. Obsah ^{13}C v listech na gradientu nadmořské výšky a vlhkosti

V podmínkách s dostatkem vody a normálním tlakem plynů, je při asimilaci C diskriminován těžký izotop uhlíku – ^{13}C (kap. 1) – daleko více než v podmínkách kde rostliny trpí vodním stresem a/nebo kde je nižší parciální tlak plynů (Körner, 2003). K diskriminaci ^{13}C dochází hned na dvou úrovních – 1) při difúzi $^{13}\text{CO}_2$ proniká do mezofylu daleko pomaleji než $^{12}\text{CO}_2$, 2) Rubisco „dává přednost“ při fixaci CO_2 lehkému izotopu C před těžkým (Körner, 2003). Rostliny z míst s nedostatkem vody a rostliny vysokých nadmořských výšek (kde je parciální tlak plynů daleko menší, tudíž je snazší také difúze) by tedy měly přijmat těžký izotop C daleko více než rostliny z „optimálních“ podmínek.

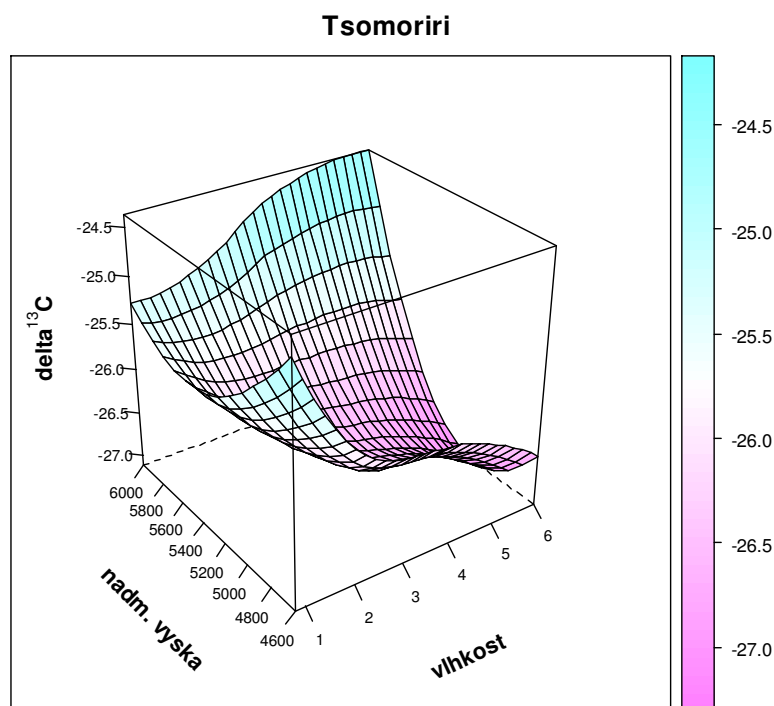
Protože máme na studovaných lokalitách jak gradient vlhkostní, tak gradient výškový, nejsme schopni odlišit samostatný vliv každého z faktorů. Proto se použití trojrozměrného modelu, kde obsah listového ^{13}C vysvětlujeme oběma gradienty, jeví jako nejlepší řešení. (Dvourozměrný konturový model, kde byl obsah ^{13}C vyneseno isoliniemi proti oběma gradientům, nebyl přehledný.)

C_4 rostliny – *Salsola Jacquemontii* a rostliny s CAM metabolismem - rod *Rhodiola*, nebyly do modelu zahrnuty, protože jejich způsob fixace C zvýhodňuje těžký izotop uhlíku (zůstává pouze „limitace difúzí“) více než je tomu u rostlin s C_3 metabolismem rostoucích ve stejných podmínkách (Körner, 2003).

Pro oblast jezera Tsomoriri je typické, že v nejnižších nadmořských výškách (okolo 4600 m n. m.) se vyskytují nejsušší habitaty – polopouště – rostliny tady mají nejvyšší hodnoty těžkého izotopu C (Obr. 18), protože trpí suchem (zavřené průduchy). S rostoucí nadmořskou výškou následují stepi s indikační hodnotou vlhkosti kolem 2, v pásu stepí se pak již začínají objevovat habitaty s vyšší vlhkostí – trávníky kolem vodotečí (indik. hodnota 3 a více) a v nejvyšších polohách následují sněhová výležiště, prameniště a subnivální stupeň. S rostoucí vlhkostí klesá obsah ^{13}C v listech (Obr. 18). Na výškovém gradientu je nejprve v suchých nejnižších polohách obsah ^{13}C vysoký a s rostoucí nadmořskou výškou dochází k propadu, který se dá vysvětlit větším zastoupením vlhkých habitatů (trávníky), kde rostliny nejsou limitovány vodou, to zřejmě ovlivnilo podobu výsledného modelu (polopouště, jejichž indik. hodnota pro vlhkost je 1, se zhruba od 4900 m n. m. nevyskytují)¹⁵. Se stoupající nadmořskou výškou se pak dále znovu zvyšuje fixace ^{13}C , protože se zvyšuje účinnost fotosyntetického aparátu (kap. 1.2) a tento efekt „přebije“ účinek vyšší vlhkosti habitatů.

¹⁵ Stejný efekt, tedy v nízkých nadmořských výškách vyšší obsah ^{13}C , se stoupající nadmořskou výškou nejprve pokles a od určité výšky zase nárůst popsali také Li et al. (2009) a Liu et al. (2007).

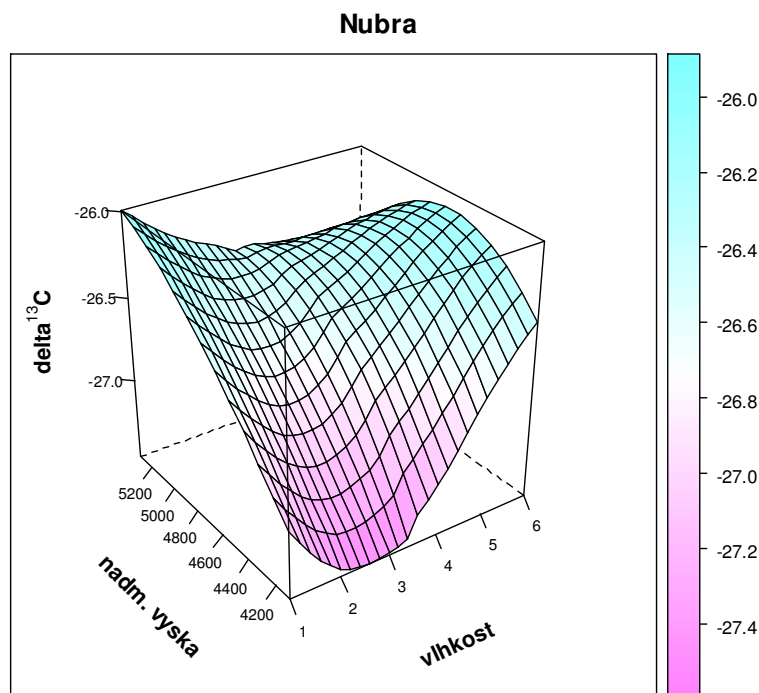
Popsaný efekt je vidět u habitatů s nejvyšší vlhkostí (kole hodnoty 6) v nejvyšších nadmořských výškách. Rostliny nejvyšších poloh navíc mohou být, stejně jako pouštní a stepní druhy, limitovány suchem, protože voda může být po značnou část dne vázána ve formě ledu. (Obr. 18.)



Obr. 18: Vrstevnicový diagram modelující obsah listového ¹³C pomocí vlhkostního a výškového gradientu pro oblast Tsomoriri. Na horizontálních osách je uvedena skutečná nadmořská výška sběru (m n. m.) a indikační hodnoty pro vlhkostní optimum vypočítané z 369 fytoecologických snímků (kap. 3.2). Indikační hodnoty pro vlhkostní optimum jsou seřazeny od nejsušších míst (1 - polopouště) po nejvlhčí (6 - zavodněná místa). Použit byl model loess (neparametrický lokální regresní model) s parametry bandwidth = 1 a stupněm polynomu = 2; DF = 7. Barevný pás na pravé straně obrázku zobrazuje hodnoty pro listový ¹³C, kladnější hodnoty (modrá barva) znamenají, vyšší obsah těžkého izotopu C v listech. Model zahrnuje 126 druhů rostlin.

Na modelu závislosti ¹³C na vlhkostním a výškovém gradientu v oblasti Nubra (Obr. 19) se zřejmě projevilo to, že jsou vegetační stupně oproti jezeru Tsomoriri posunuty do nižších nadmořských výšek, v nejnižším pásu se nám proto zřejmě ještě moc neuplatňuje efekt usnadněné difúze (nižšího parciálního tlaku plynů) a uplatňuje se pouze efekt vlhkostní (zavřené průduchy). Naopak na Tsomoriri se nám zřejmě účinek obou těchto faktorů sčítá (Obr. 18). Dokládá to např. to, že i tak striktně suchomilné druhy, jako např. *Tanacetum fruticosum* (indik. hodnota pro vlhkost 1.18), se v Nubře lišily v obsahu ¹³C, a to tak, že jedinci nejnižší nadmořské výšky okolo 4100 m mají hodnotu pro ¹³C rovnu -30 ‰ a další jedinci z vyšší nadmořské výšky okolo 4500 m mají hodnotu -27.8 ‰. Z oblasti Tsomoriri máme tento druh až ve výšce 4600 m n. m. a obsah těžkého izotopu C je roven -24.5 ‰. Také rozpětí hodnot, minima a maxima pro obsah ¹³C jsou u obou lokalit rozdílné. Dalším

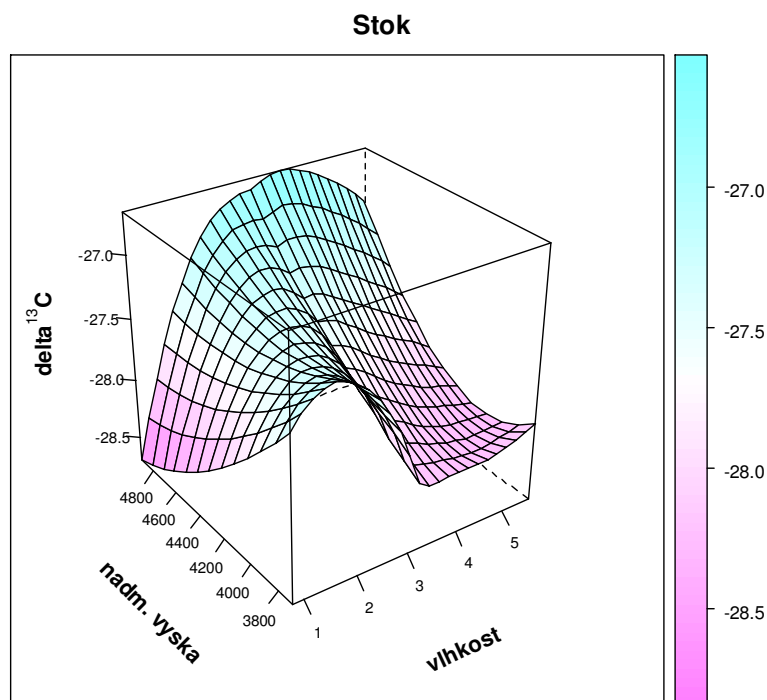
vysvětlením pro rozdíly v trendu může být, že v Nubře bylo opravdu suchomilných druhů, které byly sebrány a analyzovány daleko méně (méně druhů polopouští). V nejnižších polohách jsme začali sbírat až v pásmu stepí, kde se kolem vodotečí vyskytovaly druhově velmi bohaté trávníky, poměr sebraných stepních a vlhkomilných druhů nebyl stejný jako u jezera Tsomoriri a byl posunut ve prospěch druhů s vlhkostranným optimem 3 a více, což mohlo do značné míry ovlivnit výsledky. Stejně jako u Tsomoriri je patrný trend zvyšování obsahu ^{13}C na gradientu nadmořské výšky.



Obr. 19: Vrstevnicový diagram modelující obsah listového ^{13}C pomocí vlhkostranného a výškového gradientu pro oblast Nubra. Na horizontálních osách je uvedena skutečná nadmořská výška sběru (m n. m.) a indikační hodnoty pro vlhkostranné optimum vypočítané ze 369 fytoecologických snímků (kap. 3.2). Indikační hodnoty pro vlhkostranné optimum jsou seřazeny od nejsušších míst (1 - polopouště) po nejvlhčí (6 – zavodněná místa). Použit byl model loess (neparametrický lokální regresní model) s parametry bandwidth = 1 a stupněm polynomu = 2; DF = 6.76. Barevný pás na pravé straně obrázku zobrazuje hodnoty pro listový ^{13}C , kladnější hodnoty znamenají, vyšší obsah těžkého izotopu C v listech. Model zahrnuje 92 druhů rostlin.

Pro oblast Stoku je trend v obsahu ^{13}C na vlhkostranném gradientu v některých aspektech podobný jako v oblasti Tsomoriri (Obr. 17). Tzn., že v nejnižších nadmořských výškách, se stepní vegetací, rostliny trpí suchem a mají více ^{13}C . S rostoucí zavodněností substrátu (tj. vlhkomilné rostliny sebrané blíž k vodnímu zdroji) se pak obsah ^{13}C snižuje (Obr. 20). „Hrb“ na trendu na vlhkostranném gradientu (mezi indik. hodnotami pro vlhkost 1 až 3) se dá vysvětlit tím, že je oblast Stoku typická výhřevnými jemnozrnými sutěmi tmavé barvy, které se vyskytují i ve vyšších polohách. Suchomilné rostliny se tady také vyskytují i ve vyšších polohách, dole jsou stresovány suchem, tedy mají vyšší hodnoty pro ^{13}C a s rostoucí nadmořskou výškou se k vodnímu stresu přidává ještě snadnější difúze pro plyny přes

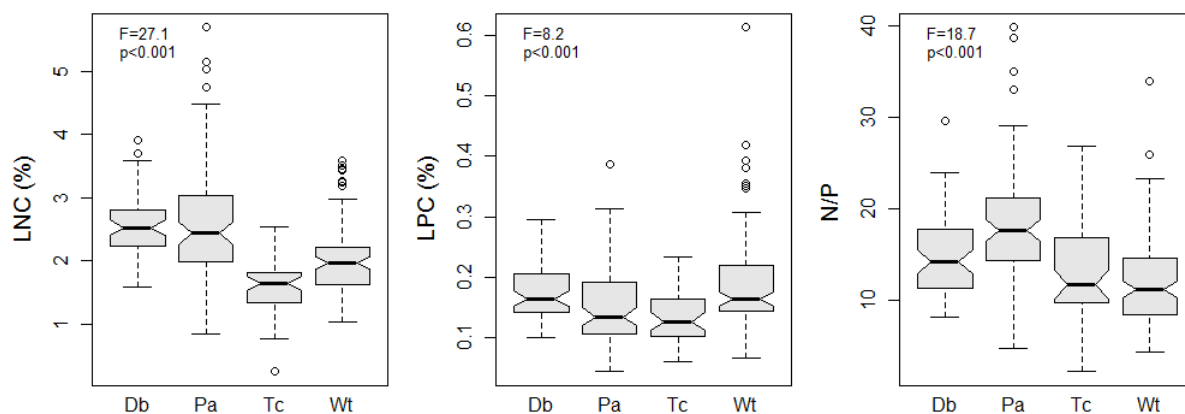
průduchy a tím také vyšší intenzita fixace ^{13}C . V celém údolí početně převažovaly na celém výškovém gradientu rostliny s vlhkostním optimem převážně okolo 1 až 2, což může být další příčina vzniku „hrbu“. Nízké hodnoty ^{13}C (růžová barva) v nejvyšších polohách si u rostlin s optimem v suchých habitatech (okolo hodnoty 1 a 2) vysvětlují výskytem druhu *Aconogon tortuosum*, což je dužnatá rostlina s rozsáhlým kořenovým aparátem, není tedy limitována nedostatkem vody a má proto nižší obsah ^{13}C v listech oproti méně dužnatým rostlinám. Zvyšování obsahu těžkého izotopu C s nadmořskou výškou u rostlin vlhčích habitatů (ve kterých se neprojevuje limitace nedostatkem vody) je zřejmě zase spojeno se snadnější difúzí pro těžký izotop C se snižujícím se parciálním tlakem plynů (Körner, 2003, Li et al., 2009). Lokalita Stok je v porovnání s předešlými dvěma celkově nejnižší položená (3700-4900 m n. m.) a má proto nejnižší minimální hodnoty pro obsah ^{13}C , je to zřejmě dáno vyšším parciálním tlakem plynů a tedy pomalejší difúzí pro $^{13}\text{CO}_2$ přes průduchy.



Obr. 20: Vrstevnicový diagram modelující obsah listového ^{13}C pomocí vlhkostního a výškového gradientu pro oblast Stok. Na horizontálních osách je uvedena skutečná nadmořská výška sběru (m n. m.) a indikační hodnoty pro vlhkostní optimum vypočítané ze 369 fytocenologických snímků (kap. 3.2). Indikační hodnoty pro vlhkostní optimum jsou seřazeny od nejsušších míst (1 - polopouště) po nejvlhčí (6 – zavodněná místa). Použit byl model loess (neparametrický lokální regresní model) s parametry bandwidth = 1 a stupněm polynomu = 2; DF = 6.76. Barevný pás na pravé straně obrázku zobrazuje hodnoty pro listový ^{13}C , kladnější hodnoty znamenají, vyšší obsah těžkého izotopu C v listech. Model zahrnuje 81 druhů rostlin.

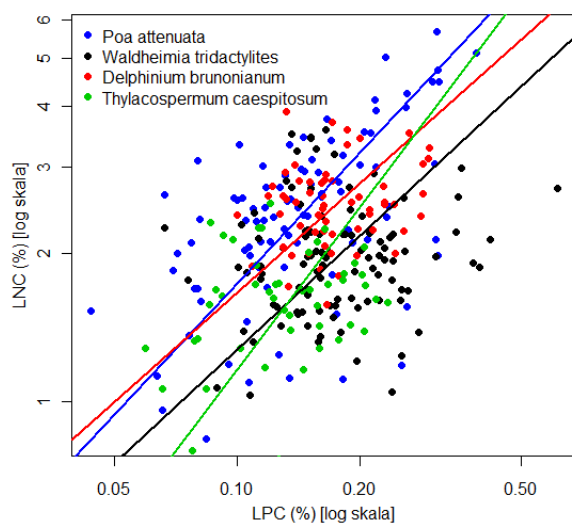
4.6. Vnitrodruhové rozdíly v obsahu živin na výškovém gradientu

Obsah živin (listového N a P) se u čtyř vybraných druhů průkazně lišil (Obr. 21). Druhy *Poa attenuata* a *Delphinium brunonianum* měly větší průměrné hodnoty listového N (2-3%) než druhy *Thylacospermum caespitosum* a *Waldheimia tridactylites* (1-2 %). Druh *Poa* měl největší rozptyl hodnot koncentrací listového N (od 0.9 do 5.9 %), což odpovídá největšímu výškovému rozsahu (od 3600 do 6000 m!) a počtu kontrastních habitatů (od polopouští po horní hranici rozšíření cévnatých rostlin), ve kterých daný druh najdeme. Menší rozptyl hodnot měly druhy s užší ekologickou valencí (*Delphinium*, *Thylacospermum*). Nejvyšších průměrných hodnot listového P dosahovaly druhy v tomto pořadí *Waldheimia*, *Delphinium*, *Poa* a nakonec *Thylacospermum*.



Obr. 21: Box and whiskers diagramy mezidruhového srovnání hodnot koncentrací listového dusíku (LNC), fosforu (LPC) a poměru dusíku a fosforu (N/P). Celkem bylo hodnoceno 293 jedinců čtyř druhů: Db - *Delphinium brunonianum*, Pa - *Poa attenuata*, Tc - *Thylacospermum caespitosum*, Wt - *Waldheimia tridactylites*. Nepřekrývající se „zářezy“ (notch) značí průkazně odlišné mediany.

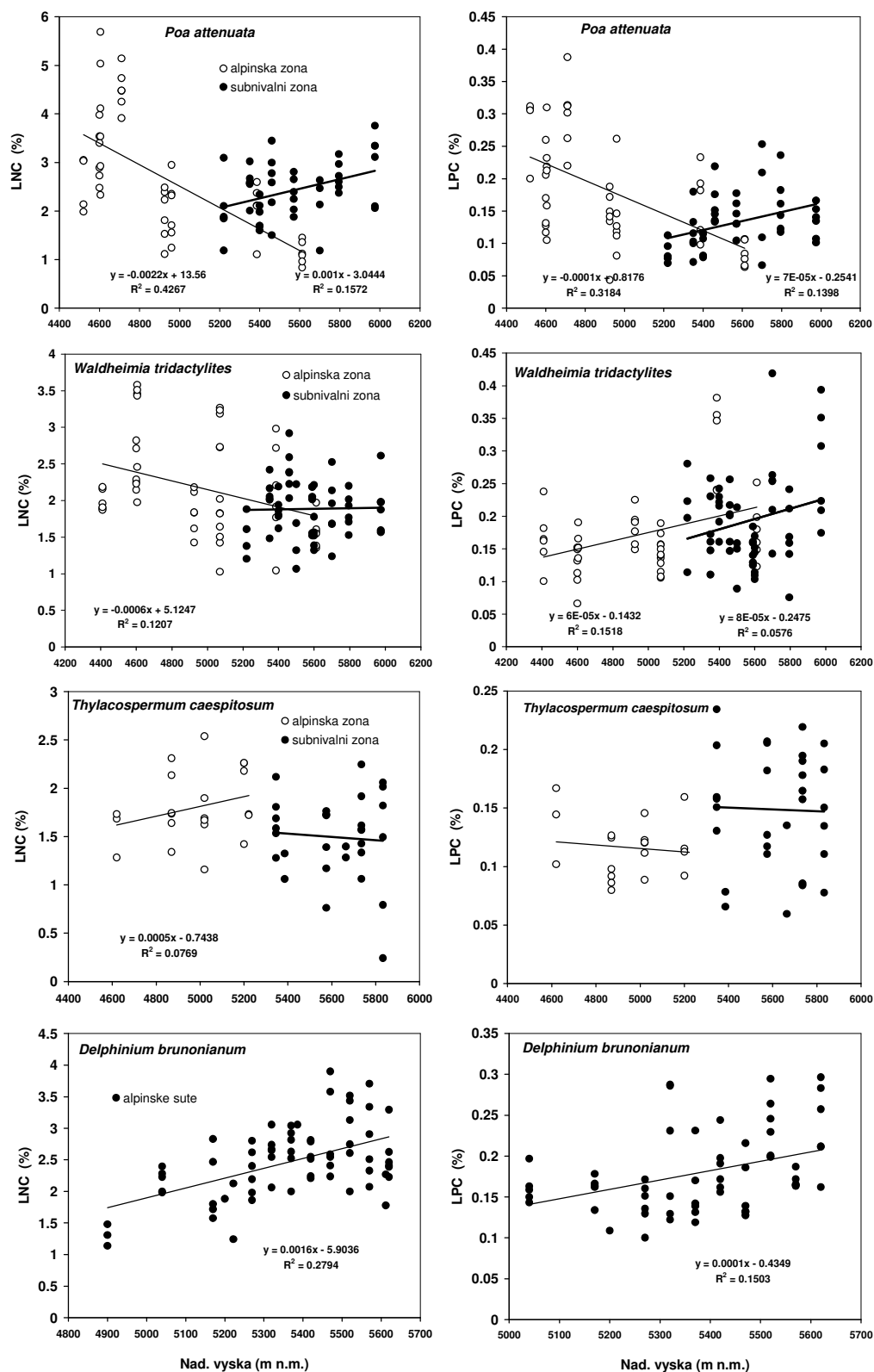
Průkazně také vyšlo mezidruhové srovnání hodnot poměru N/P (Obr. 22). Druh *Poa* má průměrnou hodnotu N/P poměru 17.9 (větší hodnoty než 15 indikují možnou limitaci fosforem, Koerselman a Meuleman, 1996, Güsewell, 2004), zatímco druhy *Waldheimia* a *Thylacospermum* mají hodnoty 12.1 a 12.9, což naznačuje možnou limitaci dusíkem. Druh *Delphinium* měl průměrnou hodnotu N/P poměru 15.03.



Obr. 22: Vztah listového dusíku (LNC) a fosforu (LPC). Celkem bylo hodnoceno 293 jedinců čtyř druhů: Db – *Delphinium brunonianum*, Pa – *Poa attenuata*, Tc – *Thylacospermum caespitosum*, Wt – *Waldheimia tridactylites*. Vztahy jsou zobrazeny pomocí standardizované hlavní osy (SMA), kdy přímka fituje data tak, aby byla minimalizována residuální variace u obou proměnných.

Zajímavě vychází srovnání obsahu živin mezi alpinským a subniválním stupněm a změny s nadmořskou výškou v těchto kontrastních habitatech (Obr. 23). U druhu *Poa* nejsou u populací z alpinské a subnivální zóny průkazně odlišné průměrné hodnoty pro listový N ($P = 0.154$), nicméně ty se mění s nadmořskou výškou a to v opačném směru (průkazná interakce výšky a prostředí, $P < 0.001$). V alpinském stupni se obsah listového N snižuje s rostoucí nadmořskou výškou, od stepí a polopouští v nejnižších polohách, kde jeho hodnoty dosahují 5-6 %, po zapojené trávníky na horním okraji alpinského stupně, kde se hodnoty pohybují v normálním (Körner, 1989) rozmezí od 2 do 3%. V subniválním stupni dochází opět k nárůstu hodnot s rostoucí nadmořskou výškou s maximem kolem 4 % obsahu listového N v 6000 m n. m. Průběh listového P u studované lipnice je podobný jako u listového N, s tím rozdílem, že průměrné hodnoty živin v subniválním stupni jsou průkazně nižší než v alpinském stupni ($P < 0.001$).

U druhu *Waldheimia* jsou průměrné hodnoty živin v subniválním stupni průkazně nižší než v alpinském stupni ($P = 0.027$), a klesají s nadmořskou výškou, průkazně v alpinském stupni. Listový P u druhu *Waldheimia* a obě živiny u druhu *Delphinium* se zvyšují s nadmořskou výškou ($P < 0.01$). Živiny u druhu *Thylacospermum* nevykazují žádný výrazný trend s rostoucí nadmořskou výškou v rámci alpinské a subnivální zóny. Nicméně, jedinci z alpinské zóny mají průkazně vyšší hodnoty listového N ale průkazně nižší hodnoty listového P než jedinci ze subnivální zóny (obě $P < 0.01$).



Obr. 23: Srovnání obsahu listových živin (N, P) u 4 druhů rostlin mezi alpským a subniválním stupněm a změny v rámci těchto habitatů s nadmořskou výškou vyjádřené regresní přímkou. Byl použit lineární regresní model, rovnice regresní přímkou je uvedena přímo v grafech, R^2 je upravený koeficient determinace. Rovnice regresní přímkou je uvedena pouze u průkazných trendů. Použité zkratky jsou vysvětleny v Tab. 2 v kap. 3.2.

5. Diskuse

Z výsledků práce vyplývá, že se některé funkční vlastnosti rostlin (~ adaptace) uplatňují ve větší míře v určitých habitatech a jiné vlastnosti ne kap. 4.1. Za rozdíly jsou většinou zodpovědné dva faktory – gradient nadmořské výšky a vlhkostní gradient – jejichž působení v oblasti Ladaku nelze oddělit. Roli ale hraje také vzájemná příbuznost druhů v jednotlivých habitatech a s ní spojené vlastnosti, které si rostliny uchovávají nezávisle na prostředí. K odfiltrování příbuzenských vztahů byla použita metoda fylogenetická korekce (PIC), která je ale částí vědecké veřejnosti také kritizována (Westoby et al., 1995). Použili jsme ji, protože v některých habitatech, zejména ve stepích a trávnicích, roste velký počet blízce příbuzných druhů, které vykazují podobné morfologické charakteristiky a které mají velmi podobné areály rozšíření (nejčastěji Tibet a centrální Asie). Jedná se zejména o rody *Artemisia* (polopouště, stepi), *Oxytropis* (stepi, trávničky), dále *Astragalus* (trávničky) a rody *Carex* a *Kobresia* (trávničky). Rod *Artemisia* v oblasti Ladaku zahrnuje nejčastěji vysoké, dřevnaté druhy, rod *Oxytropis* a *Astragalus* zahrnuje rostliny s hluboko zasahujícím hlavním kořenem a blízce příbuzné rody *Carex* a *Kobresia* zahrnují klonální rostliny s rozsáhlými oddenky. Pokud se jedná o konzervativní vlastnosti udržované pouze v rámci taxonomických skupin, které se nemění s environmentálními faktory, pak by nám mohly zkreslit výsledky – zejména predikční schopnost jednotlivých FV pro distribuci rostlin.

5.1. Porovnání funkčních vlastností mezi jednotlivými typy habitatů

Je jasné, že klasifikace rostlin do habitatů je pouze zobecnění, většina sbíraných druhů se vyskytuje s menší či větší frekvencí také v jiných habitatech (Dvorský et al., 2010). Klasifikace do jednotlivých habitatů může být ale přínosná pro nastínění základních mechanismů, které jsou zodpovědné za distribuci rostlin v Ladaku. Habitaty se mezi sebou nejvíce lišily ve funkčních vlastnostech spojených s relativními investicemi rostlin do biomasy orgánů (Tab. 9 a Obr. 3, str. 27-28).

investice rostlin do biomasy orgánů

Studované druhy cévnatých rostlin Ladaku investují do biomasy orgánů v tomto pořadí – listy (průměr 31 %, medián 28%), kořeny (průměr 30 %, medián 29 %) > oddenky (průměr 26 %, medián 21%) > báze (průměr 22 %, medián 19 %) > stonky (průměr 13 %, medián 11%) a reprodukční orgány (průměr 12 %, medián 7 %). Tento trend je shodný s pozorováním Körnera a Renhardta (1987), kteří porovnávali alokaci biomasy do jednotlivých orgánů u

nížinných a horských alpských bylin¹⁶. Vyšlo jim, že se s rostoucí nadmořskou výškou zmenšuje investice rostlin do stonků, což je ve shodě s naším pozorováním (Obr. 3 a Obr. 8, str. 38).

Nejvíce biomasy (Obr. 3) mají rostliny ze spodních partií (stepí a polopouští), říčních náplav a také rostliny sutí¹⁷. Po fylogenetických korekcích nám rozdílly mezi habitaty vyšly neprůkazně, což může znamenat, že je výsledek značně ovlivněn příbuzností druhů a jejich podobných vlastností. To může být případ polopouští a stepí s výskytem velkých pelyňků (*A. salsoides*, *A. santolinifolia*, *A. stracheyi*, *A. brevifolia*, *A. moorcroftiana*), a dále subniválního stupně s těžištěm výskytu rodu *Saussurea* (*S. gnaphalodes*, *S. hypsipeta*, *S. glacialis*, *S. medusa*) a s rodem *Saxifraga* typickým pro sněhová výležiska (*S. cernua*, *S. ciliatopetala*, *S. nanella*, *S. flagellaris*). Podobně v alpínských sutích najdeme blízce příbuzné druhy rodů *Leontopodium* (*L. leontopodium*, *L. ochroleucum*, *L. pusillum*), *Saussurea* (*S. glanduligera*, *S. jacea*, *S. schultzii*), a *Elymus* (*E. schrenkianus*, *E. schugnanicus*).

Nejvyšší rostliny jsou nalézány v polopouštích, stepích, na stávaních dobytka, říčních náplavech a sutích. Za rozdílly zřejmě stojí stejné druhy jako v případě investic do celkové biomasy. V této analýze jsme navíc již přibrali také dřeviny¹⁷. Výška rostlin pozitivně koreluje s investicí do stonků, která se s nadmořskou výškou výrazně snižuje (Körner a Renhardt, 1987), tento trend jsme pozorovali také u našich rostlin (Obr. 3, Obr. 8). Nejnižší rostliny byly nalézány v nejvyšších polohách – sněhová výležiska, subnivální pás a také v níže položených eutrofizovaných trávnících, které jsou do značné míry ovlivněny pastvou.

Také investice do listů se mezi jednotlivými habitaty liší, zřejmě to není způsobeno jenom gradientem nadmořské výšky (Obr. 3), ale hrají zde roli další faktory jako zvýšená vlhkost a úživnost půd. Větší investice do listů najdeme u druhů stávaní dobytka, říčních náplav, sněhových výležisek a subniválního pásu. Navíc nelze hovořit o nízkých investicích do listů u žádného z habitatů v porovnání např. s loukami temperátní zóny¹⁶ (Körner a Renhardt, 1987), viz první odstavec.

Investice do stonků byla mezi jednotlivými habitaty vysoce rozdílná (Obr. 3 a Tab. 9). Nejméně do stonků investují rostliny habitatů vysokých nadmořských výšek, což zřejmě souvisí se změnou funkce stonků od opěrné funkce pro listy na oporu pouze květů (Fabbro a Körner, 2004). Rostliny si ale díky redukci stonků více stíní – je v horách větší tlak na

¹⁶ Byliny nižších poloh Alp investovaly nejvíce do stonků s květy (35 %), listů (22 %) a bází (28%) a nejméně do kořenů a speciálních zásobních orgánů (14 %). Horské alpské rostliny naproti tomu nejvíce investovaly do kořenů a speciálních zásobních orgánů (30 %), báze (28%), listů (24%) a nejméně do stonků s květy (18 %).

¹⁷ Keře a stromy (*Salix sericocarpa*, *Myricaria elegans* – říční náplavy a *Rosa webbiana* – stepi) byly kvůli velké celkové biomase v poměru k bylinným druhům vyloučeny.

rozmnožování, který přebije důležitost asimilace? Nebo rostliny mají dostatek asimilátů i přes toto „omezení“? Dalším vysvětlením snižování investic do stonků může být větší pravděpodobnost poškození rostliny silnými větry ve vyšší nadmořské výšce.

Při sběru materiálu bylo v několika případech obtížné zjistit přesné investice do kořenů, zejména u některých hluboko kořenících druhů. Körner (2003) a Ma et al. (2010) popisují u horských rostlin trend zvyšování množství zejména tenkých kořínků s nadmořskou výškou, tyto kořínky se ale velmi snadno přetrhají a při manipulaci zůstanou v substrátu. Myslím si ale, že jsme vykopali většinu podzemních orgánů u studovaných rostlin. Větší problém byl s klonálními rostlinami, typicky rod *Kobresia*, u těchto rostlin rostoucích v hustých travnících navzájem propojených klonů není odlišení jedince a celého individuálního klonu možný. Myslím si však, že i u klonálních rostlin jsme se skutečným proporcím investic do jednotlivých orgánů alespoň přiblížili.

obsah nestrukturálních sacharidů (TNC)

Obsah celkových nestrukturálních sacharidů v kořenech a také rozpětí hodnot se mezi habitaty významně lišily (Obr. 3, kap. 4.1). Za rozdíly v rozpětí jsou zodpovědné často 1-2 druhy daného habitatu. Ve sněhových výležiskách, které měly malý rozptyl hodnot koncentrace TNC a v průměru nejvyšší obsah TNC (Obr. 3) ze všech habitatů, mají nejvyšší obsah druhy *Cremanthodium elisii* (24 %, čeleď *Asteraceae*¹⁸), *Rhodiola imbricata* (41 %) a *Oxyria digyna* (22 %). Dalším habitatem s vysokým obsahem TNC jsou stávaníště dobytka s druhem *Physochlaina praealta* (27%, čeleď *Solanaceae*) a *Leymus secalinus* (14 %, čeleď *Poaceae*). Pro stávaníště byl ale zatím na obsah TNC analyzován pouze malý počet druhů. Největší rozptyl v obsahu TNC vykazovaly alpské travníky (1-40 %), které měly také největší podíl druhů analyzovaných na TNC. Druhem alp. travníků s nejnižším obsahem TNC byl *Saxifraga hirculus* (1.5 %), nejvíce nestrukturálních sacharidů měl druh *Polygonum viviparum* (41 %) a *Thalictrum alpinum* (32 %). K rozdílům v obsahu TNC mezi jednotlivými habitaty mohla přispět také doba sběru materiálu, která se pohybovala u různých lokalit v rozmezí jednoho měsíce. Obsah TNC totiž prodělává sezónní změny, nejvyšší koncentrace TNC v podzemních orgánech se objevují na konci vegetační sezóny (Körner, 2003), což je v Ladaku přelom srpna a září. Z rozdílů TNC mezi habitaty zatím nemůžeme učinit definitivní závěr, je potřeba zjištění obsahu TNC u více druhů, analyzováno bylo zatím 65 z celkových 217ti druhů.

¹⁸ Čeledi jsou udávány pouze pro rody, které nemusí být českým botanikům známé.

Obsah TNC pozorovaný pro podzemní orgány rostlin nižších poloh temperátu, např. ze suchých luk (Janeček et al., 2010) či z mediteránu (Palacio et al., 2007) rozhodně není nižší než obsah TNC v kořenech našich rostlin. Celkově nejvyšších hodnot obsahu TNC v kořenech mezi všemi druhy, okolo 40%, dosahovaly *Pleurospermum hookerii*, *Aconogon tortuosum* a *Polygonum viviparum* (*Polygonaceae*), *Rhodiola imbricata*, *Thalictrum alpinum*. Naopak nejnižší obsah vykazoval rod *Saxifraga* (okolo 1- 3%) s drobnými tenkými kořínky, které zřejmě neplní zásobní funkci a také rod *Stipa* (okolo 1 %), u nějž je to zřejmě způsobeno také typem kořenů (tenké svazčité kořeny), které nemají zásobní funkci, zásobním orgánem jsou nejspíše báze. Pro učinění závěru je tedy potřeba také analýza více druhů orgánů, které u některých rostlin mohou plnit zásobní funkci namísto/spolu s kořeny a oddenky.

Rod *Cremanthodium* obsahoval až kolem 30 % fruktanů, zvýšený obsah těchto sloučenin je dáván do souvislosti s mrazovou odolností rostlin a s odolností rostlin proti suchu (Körner, 2003, Valluru et al., 2008). To by mohlo vysvětlovat proč se druh *Cremanthodium ellisii* objevuje v tak rozdílných habitatech jako jsou sněhová výležiště ve vysokých nadmořských výškách a sušší sutě nižších poloh. Další studium této problematiky je nutné.

Ačkoliv obsah TNC nebyl analyzován pro všechny druhy rostlin, i tak můžeme kapitolu sacharidů uzavřít tím, že distribuce vysokohorských rostlin zřejmě není limitovaná omezenou tvorbou fotoasimilátů, protože rostliny nevykazují nízké hodnoty TNC ve srovnání s druhy nížinnými (Körner, 2003, Janeček et al., 2010, Palacio et al., 2007).

obsah živin v listech

Obsah živin v listech se mezi jednotlivými habitaty neliší. Koncentrace N v listech rostlin která se průměrně pohybuje okolo 2.3 % sušiny listu (nejnižší hodnota 0.7 % a nejvyšší 5.4 %) ¹⁹ i u habitatů nejsušších (polopouště průměrně 2.1 %) a také u habitatů nejvyšších nadmořských výšek (subnivální stupeň průměrně 2.3%) naznačuje, že rostliny zřejmě nejsou omezeny nedostatkem N ²⁰ (Körner, 1989) a mají ho dostatek (Körner, 2003). Za normální koncentrace listového N pro rostliny nižších poloh je brána hodnota okolo 2.5 %, hodnoty kolem 3-4% jsou považovány za vysoké (Körner, 2003).

obsah ¹³C izotopu v listech

Obsah izotopu se mezi jednotlivými habitaty liší (Obr. 3), nejvyšší hodnoty ¹³C v listech měly rostliny nejsušších habitatů nižších nadmořských výšek a dále rostliny nejvyšších poloh.

¹⁹ Po vyloučení druhů fixujících vzdušný N₂ (čeleď *Fabaceae*) se průměrný obsah N v listové sušině nezměnil (2.3 %), min hodnota také zůstala stejná a nejvyšší hodnota se pohybovala kolem 5 %.

²⁰ Christian Körner (1989) porovnával obsah listového N alpských a skandinávských rostlin nízkých a vysokých nadmořských výšek u podobných druhů a zjistil, že rostliny nejvyšších poloh obsahovaly daleko více N než rostliny z nižších nadmořských výšek (kap. 1.1).

Tento výsledek je ve shodě s výsledky jiných prací (Liu et al., 2007, Li et al., 2009, Körner, 2003), které pozorovaly u rostlin suchých biotopů (polopouště, stepi) a u rostlin vyšších poloh (s účinnějším fotosyntetickým aparátem, mechanismus je popsán v kap. 1) vyšší obsah ^{13}C v pletivech. Více bude tato problematika rozebrána v kap. 5.4.

obsah sušiny a vody

Obsahy sušiny v listech a stoncích (LDMC, STDMC) mají společný trend – vysoký obsah sušiny vykazují rostliny polopouští a stepí, říčních náplav a alpských trávníků. U polopouští a stepí obsahují rostliny méně vody. V alpských trávnících se zase vyskytuje více graminoidů, které mají obecně více sušiny ve stoncích a listech (Garnier et al., 2007). Na náplavech rostou dřeviny a ty obsahují méně vody ve větvích (stoncích) a mají více sušiny (více opěrných pletiv). V případě vysoké hodnoty LDMC u náplavů výsledky ovlivnil druh *Elymus jacquemontii* (*Poaceae*) s LDMC okolo 740 mg.g^{-1} . Náplavy jsou jedním z nejhůře vymezených habitatů a jednotlivé druhy (kromě dřevin) nalezneme i v jiných prostředích. Vysoký obsah sušiny u rostlin alpských sutí by se dal vysvětlit vyšším podílem vysokých bylin jako *Delphinium brunonianum*, a *Heracleum pinnatum*, *Dasiphora dryadanthoides* (*Rosaceae*), *Aconogon tortuosum* a *Rheum spiciforme* (*Polygonaceae*); to je zřejmě dáno stabilnějším klimatem sutí, vyšším obsahem vody (Körner, 2003) a také tím, že jsou vysoké byliny mezi blavany chráněny před poničením větrem. Větší výška klade vyšší nároky na oporná pletiva (Niklas, 1995). Nízký obsah sušiny vykazují stávaníště dobytka a sněhová výležiška. Stávaníště jsou často zasolená, rostou na nich dužnaté druhy jako *Knorringia pamirica* (*Polygonaceae*), *Polygonum aviculare* a *P. cognatum*. Sněhová výležiška jsou naproti nim vodou zásobená velmi dobře a rostou na nich velmi dužnaté rostliny – rod *Saxifraga*, *Rhodiola imbricata*, *Ranunculus lobatus*. Podobně nejnižší hodnoty STDMC měly rostliny stávaníšť dobytka a sněhových výležišek, což se dá vysvětlit stejně jako nižší LDMC velkou dužnatostí rostlin. Nízký obsah stonkové sušiny měly ale také rostliny eutrofizovaných trávníků, u nichž se to dá vysvětlit vyšším podílem dvouděložných rostlin než v případě alpských trávníků, bezprostřední blízkostí vodotečí, ale možná stejně jako u stávaníšť dobytka také zasoleností v důsledku intenzivní pastvy.

Rozdílný obsah vody v nadzemním prýtu mezi jednotlivými habitaty (Obr. 3) se dá vysvětlit podobně jako LDMC a STDMC. Nízký obsah vody mají rostliny polopouští a stepí, vysoký zase rostliny v těsné blízkosti vodotečí nebo ve vysokých polohách dostatečně zásobených vodou (subnivál, výležiška) a dužnaté rostliny stávaníšť dobytka. Obsah vody v nadzemním prýtu je zřejmě do značné míry dán stanovištěm a ne příbuzností druhů – po fylogenetických korekcích tato FV vyšla průkazně. Obsah vody v podzemních orgánech se

zvyšoval s nadmořskou výškou (Obr. 8) a také s rostoucí vlhkostí habitatů (Obr. 9), což se dá vysvětlit klesajícím podílem dřevnatých kořenů, které mají nižší obsah vody, v těchto habitatech.

5.2. Nepřímá gradientová analýza (PCA) pro oblast Tsomoriri

Oblast Tsomoriri (potažmo lokalita Chamser) je oproti ostatním – Nubře a Stoku – výjimečná velmi dlouhým výškovým a vlhkostním gradientem a pozvolně stoupajícími svahy v nejvyšších polohách. Rostliny v této oblasti dosahují nejvyšších nadmořských výšek²¹, protože se ledovce vyskytují až od ca 6000 m n. m. a výše. Tsomoriri je díky tomu ideálním místem pro studium limitací subniválních rostlin nejvyšších poloh.

Na této lokalitě výskyt rostlin ovlivňují dva hlavní gradienty prostředí – vlhkostní a výškový (kap. 4.2, Obr. 4 a Obr. 5), vliv těchto faktorů prostředí nelze od sebe oddělit, protože s rostoucí nadmořskou výškou roste počet vlhkých habitatů (trávníků, vlhčích sutí, sněhových výležisek až k nejvyššímu subniválnímu stupni). Ačkoliv nebyla měřena půdní vlhkost přímo, ale jako náhrada byla použita indikační hodnota pro půdní vlhkost (tedy optimum druhu pro vlhkost, kap. 3.2), druhy se v prostoru ordinačního diagramu rozmístily celkem předpovědatelně.

Trendy pro investice rostlin do biomasy jednotlivých orgánů popsané v kap. 5.1 nám pro oblast Tsomoriri vycházejí podobně. Znovu se nám tady objevuje negativní vztah výšky rostlin s gradientem nadmořské výšky. Pokud se podíváme na korelace mezi jednotlivými FV (Obr. 6), zjistíme, že se nám rozdělily na vlastnosti spojené zejména s investicemi do nadzemního prýtu a obsahem vody, a na ty spojené s obsahem živin.

Negativní vztah obsahu N a C u rostlin habitatů suchých a také u habitatů ležících ve vysokých nadmořských výškách naznačuje, že zde existuje limitace sinkem (popsaná v kap. 1.1). Rostliny mají vyšší obsah N a nemohou jej „naředit“ C (využít k růstu) V nízkých polohách je to zřejmě kvůli nedostatku vody a ve vysokých polohách kvůli nízkým teplotám, které růst omezují (Körner, 2003).

5.3. Odpověď FV na gradient nadmořské výšky a vlhkosti

Funkční vlastností, která se nejvíce mění u rostlin s optimem ve vyšších nadmořských výškách je velikost investice rostlin do stonků (regresní model vysvětlil asi 18 % variability), Obr. 8, str. 38. Investice do stonků se tak zdají být jedním z nejlepších prediktorů distribuce

²¹ Např. druh *Alyssum klimesii* (*Brassicaceae*) roste ještě okolo 6000 m n. m

rostlin v Ladaku. Po fylogenetických korekcích investice do stonků vyšly průkazně, což naznačuje, že jde o FV, která je ovlivňována spíše prostředím, než genotypem (Tab. 10).

Rostliny s optimem ve vyšších nadmořských výškách a také rostliny s optimem ve vlhčích biotopech jsou nižší a mají méně biomasy (Tab. 10). Zatímco pro vlhkostní optimum vyšel tento vztah po fylogenetických korekcích průkazně (tzn., že není ovlivněn podobností vlastností u příbuzných druhů), pro optimum nadmořské výšky tomu tak nebylo. Příčinou je zřejmě, již zmíněná, podobnost ve funkčních vlastnostech u příbuzných druhů (kap. 5.1) – dole rostou příbuzné vysoké pelyňky (*Artemisia*), ve středních polohách vysoké, vzájemně příbuzné chrpice (*Saussurea*) a v nejvyšších polohách další skupina vzájemně příbuzných nízkých chrpic, nebo také lomikamenů (*Saxifraga*).

Rostliny typické pro vyšší polohy mají vyšší množství N v podzemních orgánech (Tab. 10 a Obr. 8), zajímavé je, že stejný trend vzrůstající koncentrace živin v podzemních orgánech nesleduje také listový N, i když je s obsahem N v podzemních orgánech pozitivně korelován (Obr. 5, str. 32 a Obr. 11, str. 45). Možným vysvětlením je, že rostliny mají dostatek N v listech, který je potřebný pro tvorbu bílkovin fotosyntetického aparátu, na celém výškovém gradientu (kap. 1.2). Nicméně rostliny v nízkých suchých polohách a také vysokých chladných polohách kvůli nedostatku vody resp. nízkým teplotám rostou pomalu a hromadí živiny v listech. Přebytný N, který nelze využít pro růst a tvorbu bílkovin fotosyntetického aparátu, pak zůstává v podzemních orgánech. Tato schopnost bude navíc zřejmě ovlivněna taxonomickou příslušností druhu, jak naznačují neprůkazné vztahy po fylogenetických korekcích (Tab. 10). Vliv na trend může mít např. čeleď *Fabaceae*, s druhy, které mají optimum v alpinských trávnicích a alpinských sutích. Tato čeleď je totiž obecně známá schopností fixovat vzdušný N₂ a mezi studovanými druhy měla jedny z největších hodnot obsahu N v podzemních orgánech. Dále výsledky mohl ovlivnit výskyt druhů s dřevnatými kořeny (rod *Artemisia*), které mají v kořenech hodně mrtvé biomasy s ligninem a obsah N je u takových druhů nižší (Hua et al., 2001, Freschet et al., 2010). Vyšší hodnoty obsahu kořenového N měly také druhy čeledi *Brassicaceae*, které se vyskytují hlavně v subiválu a v alpinských sutích.

5.4. Obsah ¹³C v listech na gradientu nadmořské výšky a vlhkosti

Lokality stok a Nubra mají oproti Tsomoriri vegetační stupně posunuty o 400-500 výškových metrů níže (kap. 3.1), proto vypadají výsledné vrstevnicové modely jinak (Obr. 19 a Obr. 20)! Navíc jsme zde při sběru materiálu nezahrnuli pás polopouští a začali jsme až v pásmu stepí, nejnižší polohy byly totiž značně ovlivněné člověkem.

Z rozdílného intervalu rozpětí obsahu listového ^{13}C v oblasti Tsomoriri (Obr. 18, str. 54) v porovnání s oblastmi Stok a Nubra (Obr. 19, str. 55 a Obr. 20, str. 56) lze vidět, že jeho obsah opravdu stoupá s nadmořskou výškou²². Pokud se podíváme na skutečné hodnoty naměřeného obsahu ^{13}C v listech, zjistíme, že v oblasti Tsomoriri jsou na nejvyšších lokalitách (okolo 6000 m n. m.) hodnoty pro ^{13}C nejčastěji v rozmezí -23 až -24‰, na lokalitě Nubra je to v 5200 m nejčastěji hodnota -25 až -27‰ a na Stoku je to v 4900 m n. m. nejčastěji hodnota mezi -26 a -27‰.

Na Tsomoriri, lokalitě s nejdelším výškovým gradientem, kde se nejvyšší odběrové místo nachází až okolo 6000 m n. m., mají rostliny nejvyšší obsah těžkého izotopu C právě zde (nejvýše sebraná rostlina *Alyssum klimesii* má -23.5‰) a také na nejnižše položeném odběrovém místě v polopoušti ve 4600 m n. m. (*Cicer microphyllum* -23 ‰). To potvrzuje hypotézu (kap. 1.2), že v nízkých nadmořských výškách je vyšší fixace těžkého izotopu zřejmě způsobena vodním stresem a v nejvyšších polohách vyšší účinností fotosyntetického aparátu rostlin (Körner, 2003) a možná také vodním stresem, v důsledku zamrzlé půdní vody (Körner, 2003).

Velká část této kapitoly je již diskutovaná přímo ve výsledcích (kap.4.5), přikročila jsem k tomu kvůli lepší orientaci, protože je nutné při čtení textu do obrázků neustále nahlížet.

5.5. Vnitrodruhové rozdíly v obsahu živin na výškovém gradientu

Ze všech čtyř sledovaných druhů, tj. *Waldheimia tridactylites*, *Poa attenuata*, *Delphinium brunonianum* a *Thylacospermum caespitosum* dosahovaly nejvyšších hodnot obsahu živin *Poa* a *Delphinium* (Obr. 21). U druhu *Poa* to může být dáno typem kořenů, lipnice má totiž svazčité kořeny, které zřejmě neplní zásobní funkci (Marschner, 1995), což bylo vidět také na obsahu TNC diskutovaném v kap. 5.1, zásoby může uchovávat spíše v listech, to by mohlo vysvětlovat vyšší obsah N. Obsah listového P u lipnice je naopak nižší, poměr N/P v listech naznačuje, že by mohla být lipnice limitována nedostatkem P (Koerselman a Meuleman, 1996). Normální obsah N (2-3 %) u druhu *Delphinium* by se dal vysvětlit jeho prezencí v sutích, které mají stabilnější mikroklima (jejich povrch se díky přítomnosti velkých balvanů méně přehřívá²³) a lépe drží vlhkost (Körner, 2003), což může podporovat rozklad živin (aktivitu dekompozitorů) a půdotvorné procesy. V sutích může být vyšší obsah živin, protože organický materiál není odnášen větrem, živiny naopak mohou být přineseny katabatickými

²² Podobný trend popisují např. Li et al. (2009), Liu et al. (2007) anebo Körner (2003).

²³ Na jaře mohou mít sutě delší dobu zamrzlou půdu (ledové čočky), na podzim mohou být zase naopak teplejší než okolní habitaty. Teplotní režim v sutích záleží na konkrétní suti, na konkrétním reliéfu atd. (Delaloye et al., 2003).

větry vanoucími od ledovců (sutě prach „zadrží“). Druh *Delphinium* zřejmě není limitován nedostatkem živin^{24,25,26}. Druh typický pro subnivální stupeň, *Thylacospermum*, měl naopak nejnižší obsah živin vůbec, u něj by se to dalo vysvětlit polštářovitou růstovou formou. Polštářové rostliny si totiž zřejmě vytváří svůj vlastní ekosystém s vlastním cyklem živin, bylo pozorováno, že půda je pod těmito rostlinami daleko vlhčí a udržuje si stálější teplotu (Cavieres et al., 2006, Körner a de Moreas, 1979). Díky tomu je pod polštáři také daleko vyšší mikrobiální aktivita, protože jsou živiny dostupnější než v okolních habitatech, *Thylacospermum* je neukládá do listů, nejvíce jich může být v opadu pod polštářem (Badano a Cavieres, 2006). Dalším vysvětlením nižšího obsahu živin v listech u druhu *Thylacospermum* může být jednoduše to, že má poměrně tuhé listy, což může být adaptace zabraňující nadměrným ztrátám vody a přehřívání. Tužší listy pak mohou mít na jednotku sušiny míň živin (velké zastoupení vosků a sklerenchymatických pletiv?).

Obsah živin u druhu *Delphinium* se s nadmořskou výškou zvyšuje (Obr. 23, str. 28), což naznačuje, že by mohla být rostlina limitována nízkými teplotami, sutě mají, jak již bylo řečeno, stabilnější klima, ale s rostoucí nadmořskou výškou klesá počet dní, kdy teplota vystoupí nad 0°C (Klimeš a Doležal, 2010). Rostliny tak nemohou živiny využít k růstu, jejich obsah tak není „ředěn“ uhlíkem (Körner, 1989). Obdobný trend sleduje obsah živin v listech druhu *Poa*, v nejnižších a nejsušších polohách zřejmě rostliny nemohou růst kvůli nedostatku vody (Hu a Schmidhalter, 2005), s přibývajícím nadmořskou výškou ale vlhkost biotopů roste, rostliny rostou lépe a živiny jsou tak „ředěny“ asimilovaným uhlíkem. V subnivální zóně nastupuje efekt nízkých teplot, rostliny totiž v suboptimálních teplotách pro růst zase nemohou obsah živin naředit uhlíkem. Trend pro listový N je u druhu *Waldheimia* v alpínské zóně podobný jako u druhu *Poa*, v subniválu se však obsah N již nemění, poměru N/P u tohoto druhu naznačuje, že je druh *Waldheimia* limitován nedostatkem N (Koerselman a Meuleman, 1996). Může to být dáno prostředím, kde *Waldehimia* roste, nejčastěji jsme ji nacházeli v okolí pramenišť, kde může být N vyplavován z půdy, je tedy omezen příjem N z půdy.

²⁴ Obsah listového N kolem 3-4 % je považován za zvýšenou hodnotu, normální hodnota se u luk nižších poloh mírného pásu pohybuje okolo 2-3 % (Körner, 2003).

²⁵ Poměr listového N/P okolo 15 u tohoto druhu naznačuje, že není limitován ani nedostatkem N ani P (Koerselman a Meuleman, 1996, Güsewell, 2004).

²⁶ Sutě jsou po alpínských trávnících jedním z nejbohatších habitatů Ladaku (Dvorský et al., 2010), rostou v nich často velké byliny, které by na otevřených plochách nepřežily (poničením mrazem a větrem).

6. Závěr

- Mezi habitaty vysokohorských oblastí Ladaku existují výrazné rozdíly ve funkčních vlastnostech cévnatých rostlin v součinnosti s hlavními gradienty prostředí – nadmořskou výškou a půdní vlhkostí.
- FV vlastností s nejlepší predikční schopností pro distribuci rostlin v Ladaku jsou relativní investice do stonků. Rostliny vyšších poloh méně investují do stonků.
- Nejlepším prediktorem odpovědi rostlin na extremity prostředí je obsah ^{13}C v listech.
- Vzájemně korelované jsou tyto FV: obsah živin v rámci stejného orgánu; obsah uhlíku v listech s obsahem sušiny v listech a stoncích a obsahem vody v pletivech celé rostliny; dále výška rostliny s obsahem sušiny ve stoncích, s celkovou biomasou a velikostí investice do stonků a reprodukčních orgánů.
- Rostliny nejvyšších poloh a nejsušších habitatů zřejmě nejsou limitované nedostatkem asimilátů (kap. 4.1, 5.1) a nedostatkem živin, ale nemohou energii z těchto zdrojů investovat do růstu, díky nízkým teplotám během růstové sezóny (nejvyšší polohy) nebo díky nedostatku vody (polopouště, stepi).

7. Literatura

- Adamec, L. (2002) Leaf absorption of mineral nutrients in carnivorous plants stimulates root nutrient uptake. *New Phytologist*, **155**, 89-100.
- Al-Shehbaz, I., Beilstein, M. & Kellogg, E. (2006) Systematics and phylogeny of the *Brassicaceae* (*Cruciferae*): an overview. *Plant Systematics and Evolution*, **259**, 89-120.
- Badano, E. I. & Cavieres, L. A. (2006) Impacts of ecosystem engineers on community attributes: effects of cushion plants at different elevations of the Chilean Andes. *Diversity & Distributions*, **12**, 388-396.
- Bailey, C. D., Koch, M. A., Mayer, M., Mummenhoff, K., O'Kane, S. L., Warwick, S. I., Windham, M. D. & Al-Shehbaz, I. A. (2006) Toward a Global Phylogeny of the Brassicaceae. *Molecular Biology and Evolution*, **23**, 2142-2160.
- Beilstein, M. A., Al-Shehbaz, I. A. & Kellogg, E. A. (2006) *Brassicaceae* phylogeny and trichome evolution. *American Journal of Botany*, **93**, 607-619.
- Birmann, K. & Körner, C. (2009) Nitrogen status of conifer needles at the alpine treeline. *Plant Ecology & Diversity*, **2**, 233-241.
- Braak, C. J. F. T. & Šmilauer, P. (2002) CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows User's Guide: software for Canonical Community Ordination (version 4.5).
- Cavieres, L. A., Badano, E. I., Sierra-Almeida, A., Gómez-González, S. & Molina-Montenegro, M. A. (2006) Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist*, **169**, 59-69.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., D, Az, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., Steege, H. T., Morgan, H. D., Heijden, M. G. A. V., Pausas, J. G. & Poorter, H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335-380.
- Delaloye, R., Reynard, E., Lambiel, C., Marescot, E. & Monnet, R. (2003) Thermal anomaly in a cold scree slope (Creux du Van, Switzerland). *Proceedings 8th International Conference on Permafrost, 2003* (ed S. S. A. L. Phillips M), pp. 175 - 180., Zurich.
- Dèzes, P. (1999) Tectonic and metamorphic evolution of the Central Himalayan Domain in Southeast Zaskar (Kashmir, India). pp. 15-24. *Mém. Géol.*, Lausanne.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646-655.
- Durka, W. (2002) Phylogenie der farn-und blütenpflanzen Deutschlands. *Schriftenreihe Vegetationskunde*, **38**, 75-91.
- Dvorský, M., Doležal, J., De Bello, F., Klimešová, J. & Klimeš, L. (2010) Vegetation types of East Ladakh: species and growth form composition along main environmental gradients. *Applied Vegetation Science*, 1-17.
- eFloras (2010a) Flora of China, www.efloras.org [26 prosince 2010].. Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO & Harvard University Herbaria, Cambridge, MA.
- eFloras (2010b) Flora of Pakistan, www.efloras.org [26 prosince 2010].. Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO & Harvard University Herbaria, Cambridge, MA.
- Evans, J. R. (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia*, **78**, 9-19.
- Fabbro, T. & Körner, C. (2004) Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **199**, 70-81.
- Falster, D. S. & Westoby, M. (2005) Alternative height strategies among 45 dicot rain forest species from tropical Queensland, Australia. *Journal of Ecology*, **93**, 521-535.
- Fan, J. W., Wang, K., Harris, W., Zhong, H. P., Hu, Z. M., Han, B., Zhang, W. Y. & Wang, J. B. (2009) Allocation of vegetation biomass across a climate-related gradient in the grasslands of Inner Mongolia. *Journal of Arid Environments*, **73**, 521-528.
- Freschet, G. T., Cornelissen, J. H. C., Van Logtestijn, R. S. P. & Aerts, R. (2010) Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, **98**, 362-373.
- Fuchs, G. (1986) The geology of the Markha-Khurnak region in Ladakh (India). *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt*, **128**, 403-437.
- Fuchs, G. & Linner, M. (1996) On the geology of the Suture Zone and Tso Morari Dome in Eastern Ladakh (Himalaya). *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt*, **139**, 191-207.
- Funk, V. A., Bayer, R. J., Keeley, S., Chan, R., Watson, L., Gemeinholzer, B., Schilling, E., Panero, J. L., Baldwin, B. G., Garcia-Jacas, N., Susanna, A. & Jansen, R. K. (2005) Everywhere but Antarctica: Using a supertree to understand the diversity and distribution of the *Compositae*. *Biologische Skrifter*, **55**, 343-374.

- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Lepš, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V. P., Queded, H., Quétier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J., Thébault, A., Vile, D. & Zarovali, M. P. (2007) Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized methodology and lessons from an application to 11 european sites. *Annals of Botany*, **99**, 967 - 985.
- Graham, E. A., Mulkey, S. S., Kitajima, K., Phillips, N. G. & Wright, S. J. (2003) Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **100**, 572 -576.
- Güsewell, S. (2004) N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, **164**, 243-266.
- Hartmann, H. (1983) Pflanzengesellschaften entlang der Kashmirroute in Ladakh. *Jahrbuch Verein zum Schutz der Bergwelt*, **48**, 131 - 173.
- Hartmann, H. (1984) Neue und wenig bekannte Blütenpflanzen aus Ladakh mit einem Nachtrag zur Flora des Karakorum. *Candollea*, **39**, 507 - 537.
- Hartmann, H. (1987) Pflanzengesellschaften trockener Standorte aus der subalpinen und alpinen Stufe im südlichen und östlichen Ladakh. *Candollea*, **42**, 277 - 326.
- Hartmann, H. (1990) Pflanzengesellschaften aus der alpinen Stufe des westlichen, südlichen und östlichen Ladakh mit besonderer Berücksichtigung der rasenbildenden Gesellschaften. *Candollea*, **45**, 525 - 574.
- Hartmann, H. (1995) Beitrag zur Kenntnis der subalpinen Wüsten-Vegetation im Einzugsgebiet des Indus von Ladakh (Indien). *Candollea*, **50**, 367 - 410.
- Hartmann, H. (1997) Zur Flora und Vegetation der Halbwüsten, Steppen und Rasengesellschaften im südöstlichen Ladakh (Indien). *Jahrbuch Verein zum Schutz der Bergwelt*, **62**, 129 - 188.
- Hartmann, H. (1999) Studien zur Flora und Vegetation im östlichen Transhimalaya von Ladakh (Indien). *Candollea*, **45**, 171 - 230.
- Hoch, G., Popp, M. & Körner, C. (2002) Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline. *Oikos*, **98**, 361-374.
- Hu, Y. & Schmidhalter, U. (2005) Drought and salinity: A comparison of their effects on mineral nutrition of plants. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, **168**, 541-549.
- Hua, C., Harmon, M. E. & Griffiths, R. P. (2001) Decomposition and nitrogen release from decomposing woody roots in coniferous forests of the Pacific Northwest: a chronosequence approach. *Canadian Journal of Forest Research*, **31**, 246.
- Chapin, I. F. S., Vitousek, P. M. & Cleve, K. V. (1986) The nature of nutrient limitation in plant communities. *The American Naturalist*, **127**, 48-58.
- Janeček, Š., Lanta, V., Klimešová, J. & Doležal, J. (2010) Effect of abandonment and plant classification on carbohydrate reserves of meadow plants. *Plant Biology*, no-no.
- Jina, P. S. (1995) High pasturelands of Ladakh Himalaya. pp. 36-62. Indus Publishing Co. (New Delhi).
- Kadereit, G., Borsch, T., Weising, K. & Freitag, H. (2003) Phylogeny of *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae* and the evolution of C₄ photosynthesis. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, 959-986.
- Kadereit, G., Hohmann, S. & Kadereit, J. W. (2006) A synopsis of *Chenopodiaceae* subfam. *Betoideae* and notes on the taxonomy of *Beta*. *Willdenowia*, **36**, 9-19.
- Kita, Y., Fujikawa, K., Ito, M., Ohba, H. & Kato, M. (2004) Molecular phylogenetic analyses and systematics of the genus *Saussurea* and related genera (*Asteraceae*, *Cardueae*). *Taxon*, **53**, 679-690.
- Klanderud, K. & Birks, H. J. B. (2003) Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants. *The Holocene*, **13**, 1 -6.
- Klimeš, L. & Dickoré, B. (2005) A contribution to the vascular plant flora of Lower Ladakh (Jammu & Kashmir, India). *Willdenowia*, **35**, 125-153.
- Klimeš, L. & Dickoré, B. (2006) Flora of Ladakh (Jammu & Kashmir, India). A preliminary check-list., pp. Available at: <http://www.butbn.cas.cz/klimes..>
- Klimeš, L. & Doležal, J. (2010) An experimental assessment of the upper elevational limit of flowering plants in the western Himalayas. *Ecography*, **33**, 590-596.
- Klimešová, J., Doležal, J., Dvorský, M., de Bello, F. & Klimeš, L. (2010) Clonal growth forms in Eastern Ladakh, Western Himalayas: classification and habitat preferences. *Folia Geobotanica*, 1-27.
- Klimešová, J., Latzel, V., de Bello, F. & Groenendaal, J. M. (2008) Plant functional traits in studies of vegetation changes in response to grazing and mowing: towards a use of more specific traits. *Preslia*, **80**, 245-253.
- Koerselman, W. & Meuleman, A. F. M. (1996) The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 1441-1450.
- Körner, C. (1989) The nutritional status of plants from high altitudes. *Oecologia*, **81**, 379-391.

- Körner, C. (2003) *Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. 2nd edition. Springer, Berlin.
- Körner, C. & Alsos, I. G. (2009) Freezing resistance in high arctic plant species of Svalbard in mid-summer. *Bauhinia*, **21**, 25-32.
- Körner, C. & Cochrane, P. (1983) Influence of plant physiognomy on leaf temperature on clear midsummer days in the Snowy Mountains, south-eastern Australia. *Acta Oecologia/Oecologia Plantarum*, **4**, 117-124.
- Körner, C. & de Moreas, J. A. P. V. (1979) Water potential and diffusion resistance in alpine cushion plants on clear summerdays. *Oecologia plantarum*, **14**.
- Körner, C. & Renhardt, U. (1987) Dry matter partitioning and root length/leaf area ratios in herbaceous perennial plants with diverse altitudinal distribution. *Oecologia*, **74**, 411-418.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545-556.
- Li, J., Wang, G., Liu, X., Han, J., Liu, M. & Liu, X. (2009) Variations in carbon isotope ratios of C₃ plants and distribution of C₄ plants along an altitudinal transect on the eastern slope of Mount Gongga. *Science in China Series D: Earth Sciences*, **52**, 1714-1723.
- Liu, X., Zhao, L., Gasaw, M., Gao, D., Qin, D. & Ren, J. (2007) Foliar $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of C₃ plants in the Ethiopia Rift Valley and their environmental controls. *Chinese Science Bulletin*, **52**, 1265-1273.
- Ma, W., Shi, P., Li, W., He, Y., Zhang, X., Shen, Z. & Chai, S. (2010) Changes in individual plant traits and biomass allocation in alpine meadow with elevation variation on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Science China Life Sciences*, **53**, 1142-1151.
- Marschner, H. (1995) *Mineral nutrition of higher plants*. Academic Press, London.
- Miehe, G., Winiger, M., Böhner, J. & Yili, Z. (2001) Climatic diagram map of high Asia. *Erdkunde*, **55**, 94-97.
- Morecroft, M. D. & Woodward, F. I. (1996) Experiments on the causes of altitudinal differences in the leaf nutrient contents, size and $\delta^{13}\text{C}$ of *Alchemilla alpina*. *New Phytologist*, **134**, 471-479.
- Morecroft, M. D., Woodward, F. I. & Marris, R. H. (1992) Altitudinal trends in leaf nutrient contents, leaf size and $\delta^{13}\text{C}$ of *Alchemilla alpina*. *Functional Ecology*, **6**, 730-740.
- Müller, K. & Borsch, T. (2005) Phylogenetics of *Amaranthaceae* based on matK/trnK sequence data: Evidence from parsimony, likelihood, and Bayesian analyses. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **92**, 66-102.
- Niklas, K. J. (1995) Plant height and the properties of some herbaceous stems. *Annals of Botany*, **75**, 133-142.
- O'Kane, S. & Al-Shehbaz, I. A. (2003) Phylogenetic position and generic limits of *Arabidopsis* (*Brassicaceae*) based on sequences of nuclear ribosomal DNA. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **90**, 603-612.
- Palacio, S., Maestro, M. & Montserrat-Martí, G. (2007) Relationship between shoot-rooting and root-sprouting abilities and the carbohydrate and nitrogen reserves of Mediterranean dwarf shrubs. *Annals of Botany*, **100**, 865-874.
- Pauli, H., Gottfried, M., Reiter, K., Klettner, C. & Grabherr, G. (2007) Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994 - 2004) at the GLORIA* master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology*, **13**, 147-156.
- Pavlovič, A., Singerová, L., Demko, V., Šantrůček, J. & Hudák, J. (2010) Root nutrient uptake enhances photosynthetic assimilation in prey-deprived carnivorous pitcher plant *Nepenthes talangensis*. *Photosynthetica*, **48**, 227-233.
- Phillips, R. J. (2008) Geological map of the Karakoram fault zone, Eastern Karakoram, Ladakh, NW Himalaya. *Journal of Maps*, **2008**, 21-37.
- Popp, M., Lied, W., Meyer, A. J., Richter, A., Schiller, P. & Schwitte, H. (1996) Sample preservation for determination of organic compounds: microwave versus freeze-drying. *Journal of Experimental Botany*, **47**, 1469-1473.
- R Development Core Team (2009) R: A language and environment for statistical computing, reference index version 2.8.. Foundation For Statistical Computing, Austria, Vienna.
- R Development Core Team (2010) R: A language and environment for statistical computing, reference index version 2.12.0.. Foundation For Statistical Computing, Vienna Austria.
- Raunkjær, C. (1934) *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford University Press, Oxford.
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M. & Walters, M. B. (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, S143-S164.
- Sicher, R. C., Kremer, D. F. & Harris, W. G. (1984) Diurnal carbohydrate metabolism of Barley primary leaves. *Plant Physiology*, **76**, 165-169.
- Soltis, D. E., Soltis, P. S., Endress, P. K. & W, C. M. (2005) *Phylogeny and evolution of Angiosperms*. Sinauer Associates.

- Sveinbjörnsson, B., Davis, J., Abadie, W. & Butler, A. (1995) Soil carbon And nitrogen mineralization at different elevations In Chugach Mountains of South-Central Alaska, USA. *Arctic and Alpine research*, **27**, 29-37.
- Valluru, R., Lammens, W., Claupein, W. & Van den Ende, W. (2008) Freezing tolerance by vesicle-mediated fructan transport. *Trends in Plant Science*, **13**, 409-414.
- Wahl, S. & Ryser, P. (2000) Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. *New Phytologist*, **148**, 459-471.
- Walther, G., Hughes, L., Vitousek, P. & Stenseth, N. C. (2005) Consensus on climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 648-649.
- Walther, G., Pott, R. & Beißner, S. (2006) Climate change and high mountain vegetation shifts. *Mountain and northern ecosystems* (eds B. Keplin, G. Broll & H. Mattes)., Münster.
- Wang, J. (1988) The steppes and deserts of the Xizang Plateau (Tibet). *Plant Ecology*, **75**, 135-142.
- Warwick, I. S., Al-Shehbaz, I., Sauder, C. A. & Murray, D. F., et al. (2004) Phylogeny of *Smelowskia* and related genera (*Brassicaceae*) based on nuclear ITS DNA and chloroplast trnL intron DNA sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **91**, 99-123.
- Warwick, I. S., Al-Shehbaz, I., Sauder, C. & Harris, J. G., et al. (2004) Phylogeny of *Braya* and *Neotorularia* (*Brassicaceae*) based on nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast trnL intron sequences. *Canadian Journal of Botany*, **82**, 376-392.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A. & Donoghue, M. J. (2002) Phylogenies and Community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475-505.
- Weih, M. & Karlsson, P. S. (2001) Growth response of Mountain birch to air and soil temperature: is increasing leaf-nitrogen content an acclimation to lower air temperature? *New Phytologist*, **150**, 147-155.
- Weinberg, R. F. & Dunlap, W. J. (2000) Growth and deformation of the Ladakh Batholith, Northwest Himalayas: Implications for timing of continental collision and origin of calc-alkaline batholiths. *The Journal of Geology*, **108**, 303-320.
- Westoby, M. & Wright, I. J. (2006) Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 261-268.
- Westoby, M., Leishman, M. R. & Lord, J. M. (1995) On misinterpreting the "phylogenetic correction". *Journal of Ecology*, **83**, 531-534.
- Wilson, P. J., Thompson, K. & Hodgson, G. J. (2002) Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, **143**, 155-162.
- Wojciechowski, M. F., Lavin, M. & Sanderson, M. J. (2004) A phylogeny of legumes (*Leguminosae*) based on analysis of the plastid matK gene resolves many well-supported subclades within the family. *American Journal of Botany*, **91**, 1846-1862.
- Woodward, F. I. (1986) Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* L. taken from a wide altitudinal range. *Oecologia*, **70**, 580-586.
- Yue, J. P., Sun, H., Al-Shehbaz, I. A. & Li, J. H. (2006) Support for an expanded *Solmslaubachia* (*Brassicaceae*): Evidence from sequences of chloroplast and nuclear genes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **93**, 402-411.

Elektronické zdroje:

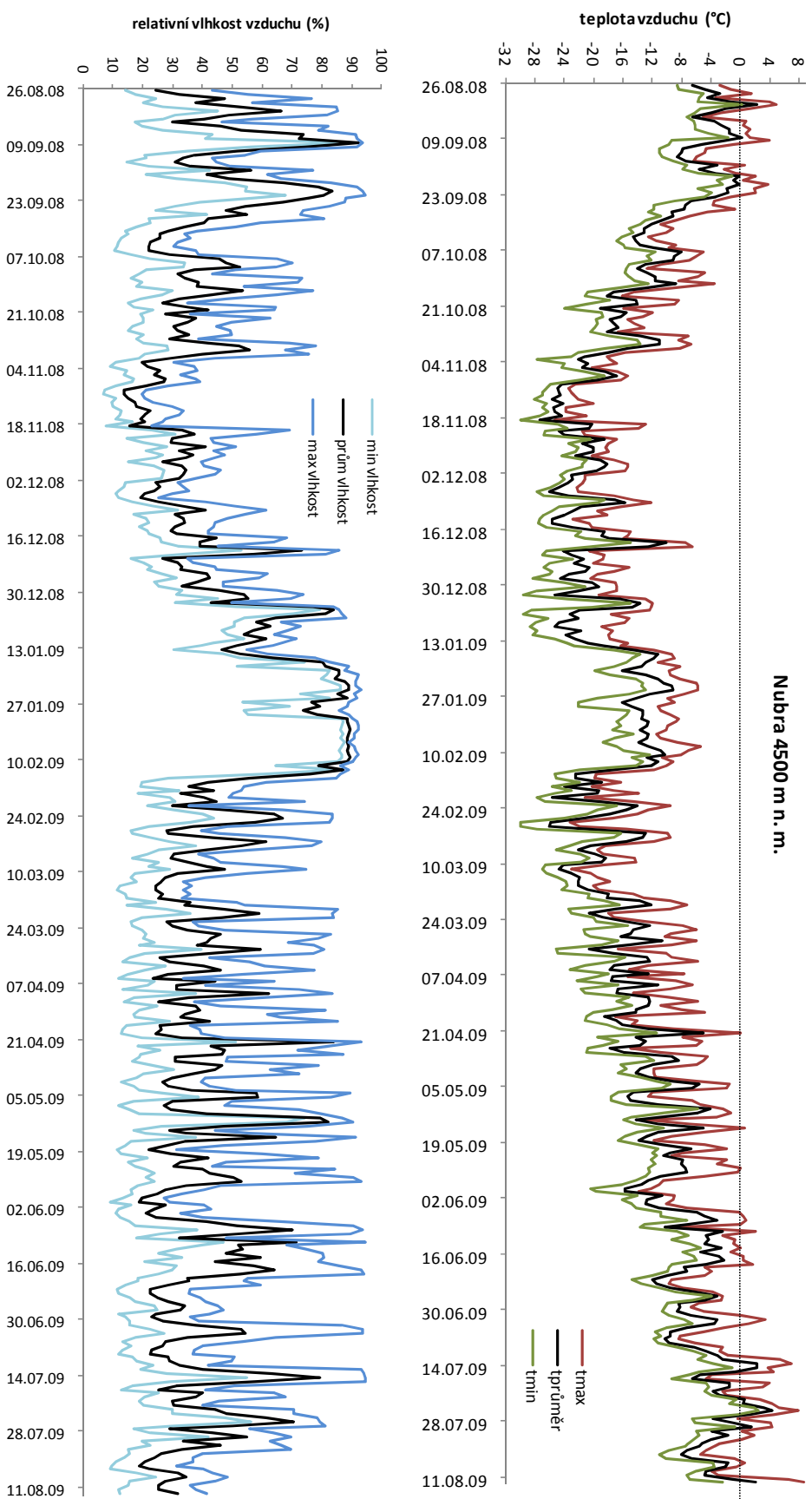
www.britannica.com

www.megazyme.com

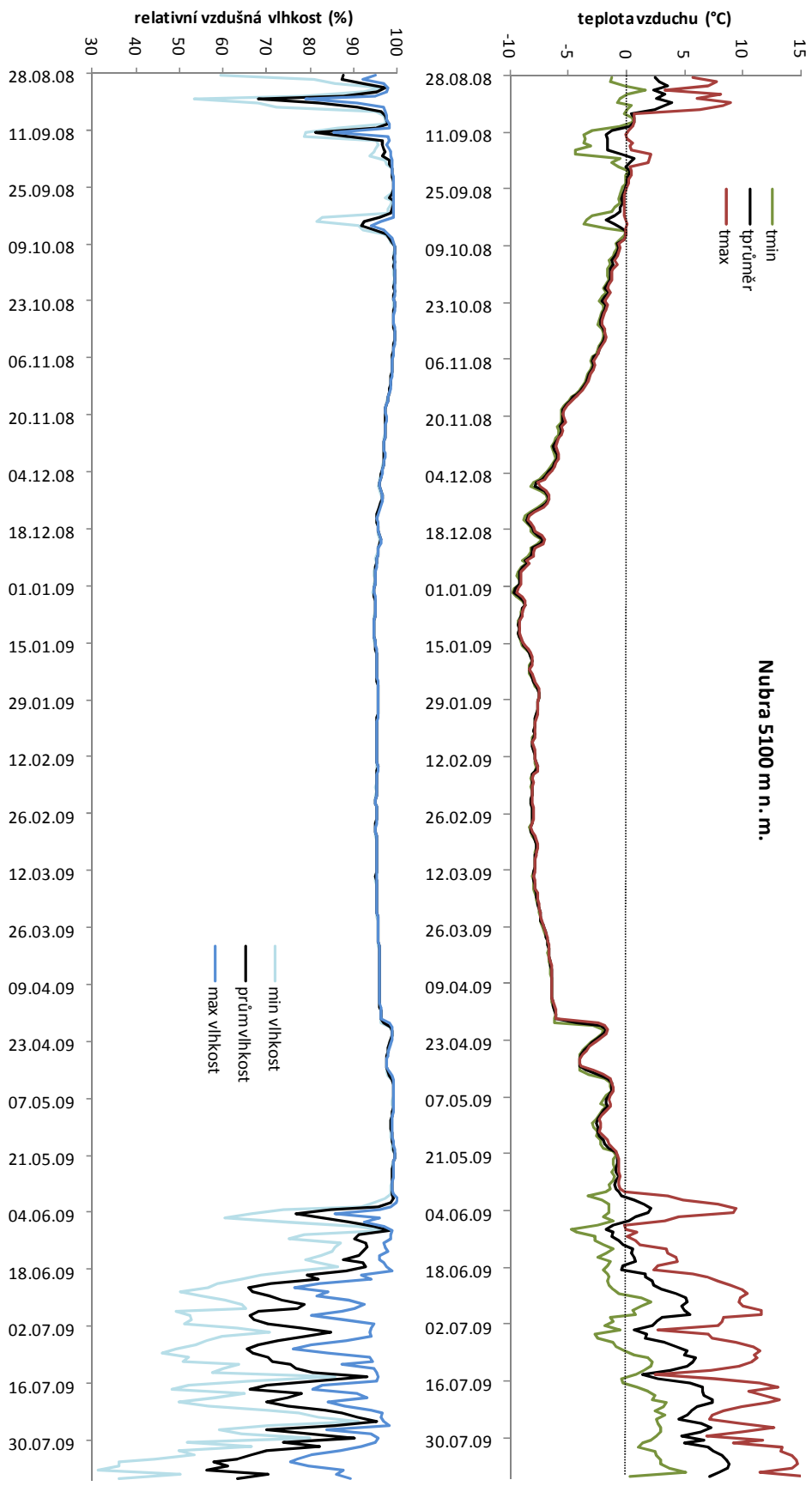
<http://www.webelements.com/carbon/>

http://en.wikipedia.org/wiki/Isotope_ratio_mass_spectrometry

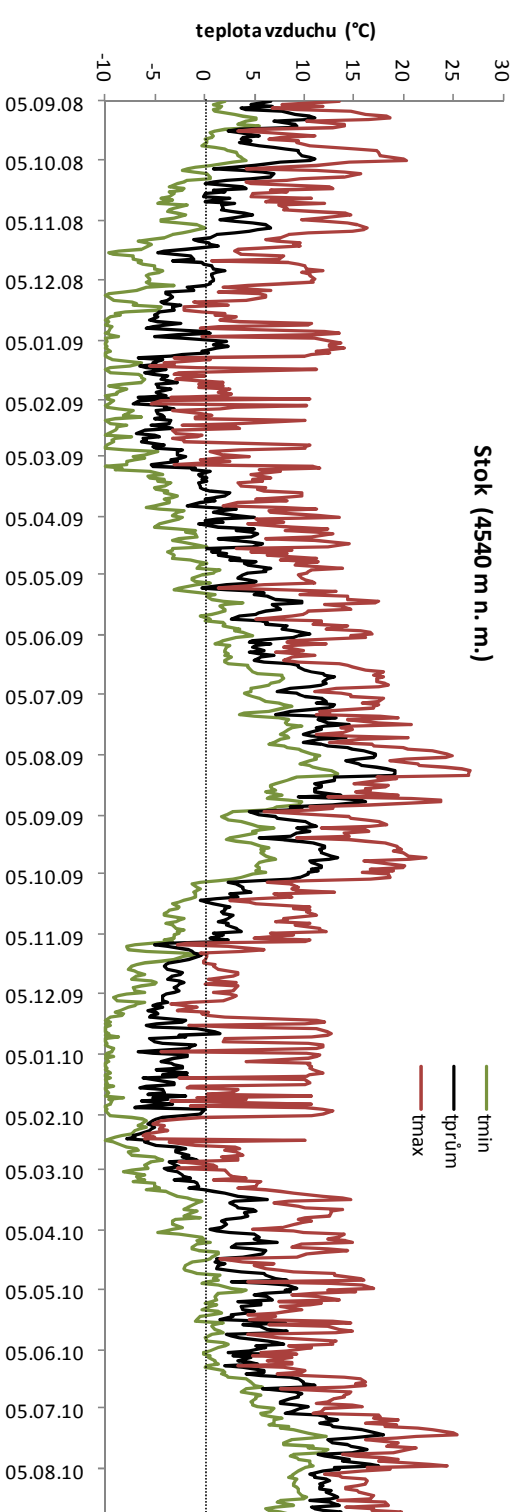
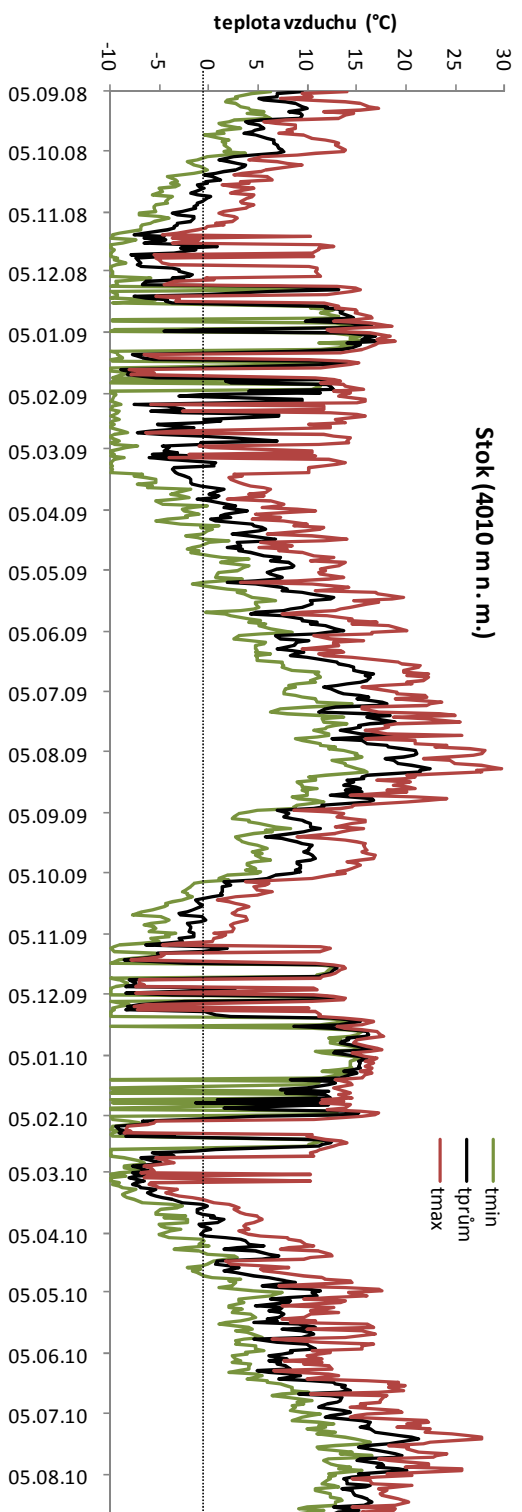
8. Přílohy



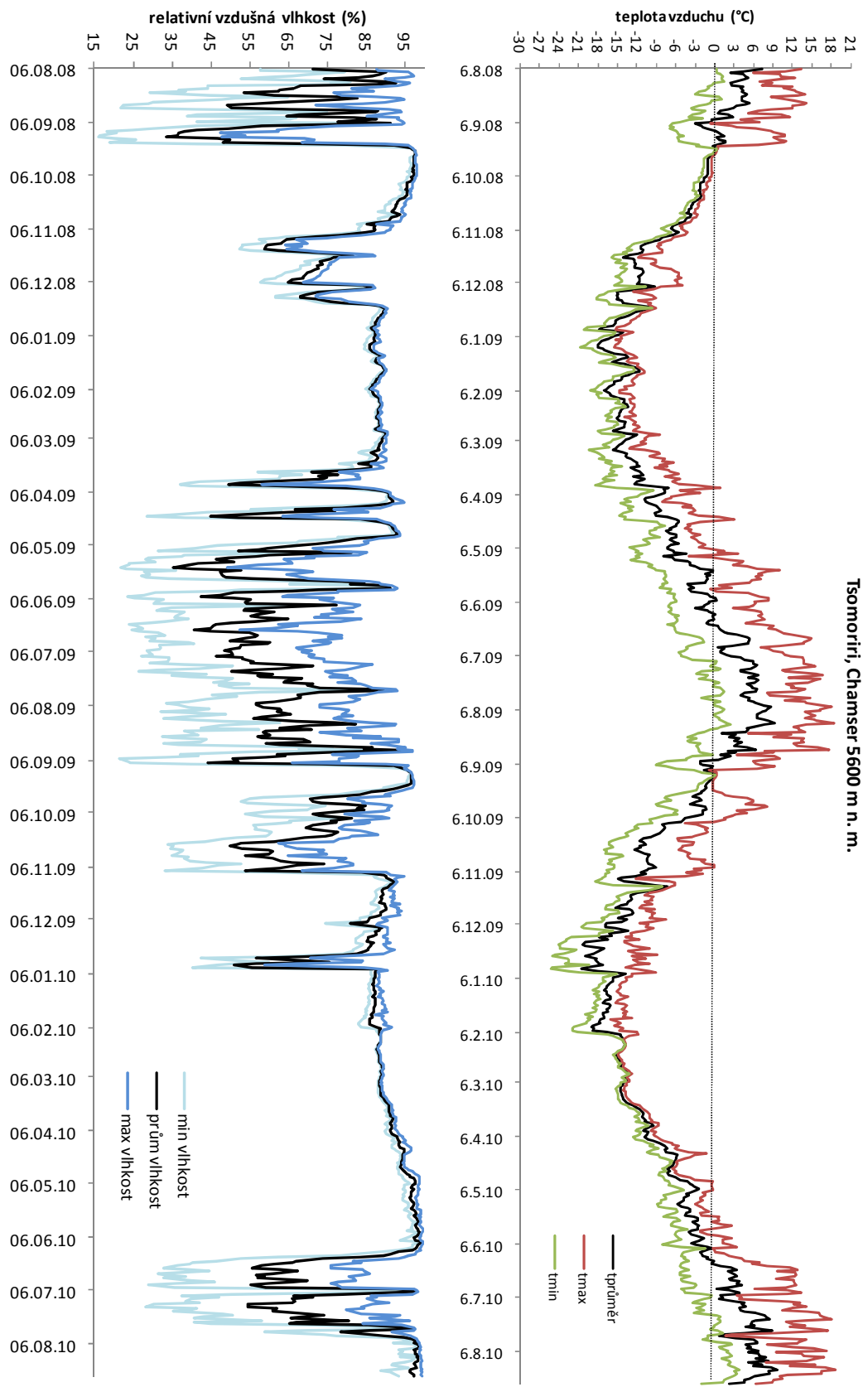
Obř. 24: Průběh ročních teplot vzduchu a relativní vlhkosti vzduchu v oblasti Nubra, v údolí nad vesnicí Sumur, v nadm. výšce 4500 m n. m. za období 2008/2009.



Obr. 25: Průběh ročních teplot vzduchu a relativní vlhkosti vzduchu v oblasti Nubra, v údolí nad vesnicí Sumnur, v nadm. výšce 5100 m n. m. za období 2008/2009.



Obr. 26: Průběh ročních teplot vzduchu v oblasti Stok, v údolí nad vesnicí Stok, v nadm. výšce 4010 a 4540 m n. m. za období 2008/2010. Datalogery nezaznamenávaly teploty pod -10°C.



Obr. 27: Průběh ročních teplot vzduchu a relativní vlhkosti vzduchu v oblasti Tsomoriri, pod vrcholem Chamser, v nadm. výšce 5600 m n. m. za období 2008/2010.



Obr. 28: Habitaty studovaného území, dle Dvorský et al. (2010): 1 – říční náplavy s druhem *Myricaria elegans*, 2 – stávaníště dobytka s druhem *Physochlaina praealta*, 3 – intenzivně spásané eutrofizované trávníky nižších poloh, 4 – polopouště kolem jezera Tsomoriri, 5 – stepní vegetace z okolí jezera Tsomoriri, 6 – alpské trávníky kolem vodotečí s hustým porostem *Kobresia pygmaea*.



Obr. 29: Habitaty studovaného území, dle Dvorský et al. (2010): 7 – alpinské sutě s *Delphinium brunonianum*, 8 – subnivální vegetace s *Thylacospermum caespitosum*, 9 – druhově bohaté sněhové výležíško s *Primula macrophylla*, *Gentiana nubigena* a dalšími.



Obr. 30: Vybrané druhy rostlin, u kterých byla studována vnitrodruhová variabilita. 1 – *Poa attenuata*, 2 – *Thylacospermum caespitosum*, 3 – *Delphinium brunonianum*, 4 – *Waldheimia tridactylites*.