

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Herbochronologická studie cévnatých rostlin vysokohorské vegetace
suchých Himalájí**

Magisterská práce

Bc. Tereza Myšková

Vedoucí práce: doc. Mgr. Jiří Doležal Ph.D. (PřF JU)

České Budějovice 2015

Myšková T., 2015 Herbochronologická studie cévnatých rostlin vysokohorské vegetace suchých Himalájí. [Herbochronological study of vascular plants in the mountain vegetation of dry Himalayas. Mgr. Thesis in Czech.] – xx p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

V suchých Himalájích byla provedena herbochronologická studie zaměřená na alometrické vztahy čtyř populací *Potentilla pamirica* nacházejících se v rozdílných nadmořských výškách.

Annotation

A herbochronological study was conducted in the dry Himalayas. The study was focused on allometric relationships in four populations of *Potentilla pamirica*. The population were situated in four different altitudes.

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

Chtěla bych poděkovat Dolyemu za to, že jsem mohla jet do Himalájí, Evě za to, že mi pomáhala s přípravou vzorků, Petrovi za pomoc se statistikou, Jitce, Vítkovi a Ondrovi za to, že mě podpořili, když to bylo potřeba, Maruši moruši a Dugongovi za korektury.

Obsah

1 Úvod	1
1.1 Faktory prostředí.....	2
1.2 Růstové trendy a růstová rychlost.....	2
1.3 Délka života	3
1.4 Rozmnožování rostlin	4
1.5 Životní formy.....	5
2 Cíle.....	6
3 Metodika a materiál	7
3.1 Charakteristika území.....	7
3.2 Metodika práce v terénu	9
3.3 Metodika – práce v laboratoři.....	9
3.4 Statistické zpracování.....	10
4 Výsledky	12
5 Diskuse.....	35
5.1 Věk rostlin	35
5.2 Průměrná šířka letokruhu	36
5.3 Podíly biomasy investované do jednotlivých orgánů.....	36
5.4 Investice do biomasy.....	38
5.5 Rozmnožování rostliny.....	39
6 Závěr	41
7 Literatura.....	42
Přílohy.....	44

1 Úvod

Vysokohorské rostliny vyvinuly mnoho adaptací a životních strategií, aby zvýšily své šance na přežití a zachování populace v nepříznivém horském prostředí (Klimeš *et al.*, 1997). Většina z těchto strategií a adaptací jsou reakcí na nízké teploty a na extrémní výkyv teplot jako takových (Bliss, 1971). Nejčastěji pozorované adaptace se týkají změn v růstu a způsobu rozmnožování (Klimeš *et al.*, 1997, Schweingruber & Poschlod, 2005). Schopnost přežít v nadmořských výškách vyšších než 5000 m n. m. je podmíněna volbou vhodné životní strategie. Růst rostlin podél výškového gradientu je tradičně spojován se snižováním míry kvetení, velikosti rostlin a zároveň se zvyšováním délky dožití, intenzity větvení a klonálního růstu se zvyšující se nadmořskou výškou (Douglas, 1981, Hautier *et al.*, 2009, Stocklin *et al.*, 2009). Nicméně většina studií, které se zabývají změnami funkčních vlastností podél gradientu nadmořské výšky, nezahrnuje jeden z klíčových parametrů popisujících životní strategii rostlin, a to věk.

Délka života je jedna z nejdůležitějších charakteristik v životní strategii rostlin (Weiher *et al.*, 1999). Přesto byla tato charakteristika často opomíjena. V posledních letech se začíná věku a délce života opět věnovat vyšší pozornost (Dietz & Schweingruber, 2002, Dietz & Ullmann, 1997, Schweingruber & Dietz, 2001).

Nepřihlédnutí ke stáří rostlin by mohlo vést ke zkresleným závěrům o růstových trendech uplatňujících se podél výškového gradientu (Wepler & Stocklin, 2005).

Mnoho studií týkajících se ekologie rostlin ve vysokohorském prostředí bylo provedeno na území Evropy a severní Ameriky, ale studií provedených v oblasti Himalájí je zatím nedostatek (např. (Billings & Mooney, 1968, Callaway *et al.*, 2002, Diggle, 1997, Woodward, 1986).

Předložená diplomová práce se zabývá srovnáním čtyř populací druhu *Potentilla pamirica* nacházejících se v odlišných nadmořských výškách v oblasti Ladak v suchých Himalájích. Jejím cílem bylo mezi těmito populacemi s odlišnými podmínkami prostředí porovnat věkovou strukturu a změny v alokaci biomasy a tvorby květů během ontogeneze. Dalším ze záměrů práce bylo zjištění vlivu klimatu na uchycování rostlin ve vyšších nadmořských výškách.

1.1 Faktory prostředí

Přežití rostliny ve vysokohorském prostředí je neustále omezováno drsnými a často nepředvídatelnými podmínkami prostředí (Körner, 2003a). Nejedná se pouze o snižování teploty a atmosférického tlaku nebo zvyšování slunečního záření a intensity UV záření ale také o zkracování vegetační sezony a prodlužování doby, kdy na zemi leží sněhová pokrývka, případně se zvyšuje frekvence výskytu extrémního počasí (Körner *et al.*, 1999, Stocklin *et al.*, 2009).

Ačkoliv na gradient nadmořské výšky je vázáno mnoho dalších environmentálních gradientů, řídicím faktorem pro horské ekosystémy je teplota (Körner, 2003b). Pokles teploty s nadmořskou výškou se pohybuje od 0,4 – 0,6 °C na 100 m nadmořské výšky (Körner & Alsos, 2009). Ve výškách nad 5000 m n. m. se teploty v období vegetační sezony pohybují kolem bodu mrazu, a přestože během dne vystoupají nad 0°C, k večeru se zase vrací pod bod mrazu. Podobný průběh teploty byl nalezen v půdě (Klimeš & Doležal, 2010).

1.2 Růstové trendy a růstová rychlost

Snižování velikosti rostlin s vyšší nadmořskou výškou je známý a často studovaný jev (Körner, 1999). Havstrom *et al.* (1993) ve své studii pozorovali, že s rostoucí nadmořskou výškou rostliny snižují množství listů, ale také se zvyšuje jejich hmotnost. Tento výsledek naznačuje, že rostliny ve vyšších polohách investují více do zpevnění listových pletiv.

Naopak Pellissier *et al.* (2010) ukázali, že listy se zpevněnými pletivy byly nalezeny v nižších polohách. Z těchto poznatků vyplývá, že větší tuhost listů není reakce na gradient nadmořské výšky, ale je to přizpůsobení se vysušování větrem ve vyšších polohách a vysušování vlivem suchého léta v nižších polohách (Havstrom *et al.*, 1993, Pellissier *et al.*, 2010). Aby rostliny omezily další rizika vyplývající z vlivu nízké teploty a povětrnostních podmínek ve vyšších polohách, snižují svůj vzrůst zkracováním stonků a stávají se více plazivé (Havstrom *et al.*, 1993, Pellissier *et al.*, 2010, Woodward, 1986). Při nižším vzrůstu klesá riziko zlomení stonku větrem, zároveň je v blízkosti povrchu země vyšší teplota, což je výhodné pro procesy fotosyntézy (Körner, 2003).

Růstová rychlost byla zpracována ve studii von Arxe *et al.* (2006) ze severovýchodního Oregonu. V této práci byla zjištěna závislost mezi vyšším věkem a vyššími nadmořskými výškami. Zároveň bylo zjištěno, že rostliny ve vyšších polohách vytvářejí téměř o polovinu užší letokruhy, než rostliny z nižších poloh (von Arx *et al.*, 2006). Snižování růstu je výsledek pomalejšího tempa růstu, který umožňuje rostlinám efektivněji využívat zdroje při nepříznivých klimatických podmínkách (Grime, 2001). Například některé monokarpické krátkověké druhy v nížinách dokončí svůj vývojový cyklus během dvou let, zatímco ve vyšších polohách jim to trvá i o několik let déle (von Arx *et al.*, 2006).

1.3 Délka života

Délka života je jedna z nejdůležitějších charakteristik v rámci životních strategií rostlin (Weiher *et al.*, 1999). Mimo jiné je na délce života rostlin založen teoretický koncept C–S–R strategie (Grime, 2001). Zároveň je analýza věkové struktury společenstev dobrý způsob, jak posuzovat kvalitu stanovišť a jejich dynamiku (Schweingruber & Poschlod, 2005). Nicméně informace o věku bylin popřípadě o jejich potenciálním maximálním věku jsou velmi málo dostupné (Dietz & Schweingruber, 2002).

V posledních letech se začala věku a délce života bylin věnovat větší pozornost. Dietz & Ullman (1997) vytvořili pojem herbochronologie pro studium letokruhových struktur bylinných druhů, keřů a keříků. Následující studie se zabývaly anatomii a spolehlivostí letokruhových struktur. Rozsáhlá studie provedená Schweingruber & Poschlodem (2005) ve střední Evropě odhalila letokruhové struktury u 781 druhů bylin a keříků z 62 čeledí. Délka života byla velmi variabilní, 40 % druhů se pohybovalo ve věku od jednoho do čtyř let, 60 % druhů se dožívalo vyššího věku. Byliny s primárním kořenem dosahovaly v průměru věku 50 let a keříků až 200 let. Schweingruber & Poschlod (2005) dále objevili souvislost mezi vyšším věkem a méně příznivými podmínkami jako jsou nízká teplota a malé množství živin. Vztahu mezi podmínkami prostředí a šířkou jednotlivých letokruhů se věnovali Dietz & Fattorini (2002). Jejich studie naznačuje, že šířka letokruhu odpovídá klimatickým podmínkám prostředí, ve kterém se rostliny nachází.

1.4 Rozmnožování rostlin

Dokončení životního cyklu je v nepříznivém vysokohorském prostředí ohroženo mnoha faktory, viz faktory prostředí (Bliss, 1971, Douglas, 1981, Pellissier *et al.*, 2010, Stocklin *et al.*, 2009). Jako odpověď na tvrdé životní prostředí vyvinuly rostliny buď adaptace umožňující ochranu obnovovacích se pupenů (jako odraz raunkierových životních forem) nebo rozložily riziko úmrtí pupenů znásobením jejich množství klonálním růstem (Klimeš, 2003). Vegetativní rozmnožování doplňuje či zcela nahrazuje pohlavní rozmnožování v sezonách s nepříznivými podmínkami, zatímco pohlavní rozmnožování přispívá k růstu populace v sezonách s přívetivějšími podmínkami (Stocklin, 1999, Weppler *et al.*, 2006). Stöcklin *et al.* (2009) a Hautier *et al.* (2009) došli ve svých studiích k závěru, že míra klonálního růstu se zvyšuje se stoupající nadmořskou výškou. Nicméně tento závěr není v souladu se zjištěními Klimeše (2003), který uvádí, že míra klonálního růstu ve výškách od

4000 m n. m. je víceméně neměnná nebo klesá a v nadmořských výškách nad 5800 m n. m. se rostliny s klonálním růstem téměř nevyskytují.

Tvorba květů a pohlavní rozmnožování je pro rostliny energeticky velmi náročné. Většina studií popisuje trend snižování tvorby květů a pohlavního rozmnožování se zvyšující se nadmořskou výškou (Hautier *et al.*, 2009, Stocklin *et al.*, 2009). Ačkoliv ve studii provedené (von Arx *et al.*, 2006) se tento trend nepotvrdil. Navíc tvorba květů není spojená pouze s podmínkami prostředí. Hautier *et al.* (2009) zjistili i závislost množství květů na velikosti rostliny.

1.5 Životní formy

Raunkiaerovy životní formy jsou kategorie druhů rostlin rozdělené podle způsobu přezimování s ohledem na umístění obnovovacích orgánů. Studie provedená Klimešem (2003) ukázala, že nejrozšířenější životní formou ve výškách od 4000 – 6000 m n. m. (Himaláje) jsou hemikryptofyty. Obnovovací pupeny hemikryptofytů jsou uloženy těsně nad povrchem půdy, kde jsou chráněné před nízkými teplotami (Körner, 1999). Naopak Pellissier (2010) odhalil klesající trend výskytu trsnatých hemikryptofytů s stoupající nadmořskou výškou (510 – 3000 m n. m.). Autoři si tento trend vysvětlují jako *trade-off* mezi získáním větší plochy trsem v nižších polohách a dokončením životního cyklu ve vyšších polohách. Zde pak byla pozorována spíše forma polštářového chamaefytu (Pellissier *et al.*, 2010).

2 Cíle

- 1, Zjištění věkové struktury rostlin podél gradientu nadmořské výšky v suchých Himalájích
- 2, Změny v alokaci biomasy a produkci květů během ontogeneze
- 3, Jaký vliv má na tyto změny nadmořská výška
- 4, Zjištění vlivu klimatu na uchycení rostlin

3 Metodika a materiál

3.1 Charakteristika území

Studie byla provedena v severní části Indie, ve státě Jammu a Kašmír, 15 km východně od jezera Tsomoriri (4 522 m n. m., 32° 54' N, 78° 18' E) mezi vrcholy Chalung, Shukule a Chamser Kangri – východní Ladak. Území Ladaku leží ve srážkovém stínu hlavního hřebene Himaláje (tzv. oblast Transhimaláje), proto je velmi suché a převládajícím biotopem jsou vysokohorské pouště, polopouště a stepi. Srážky jsou ve většině případů sněhové a to i v letních měsících. V zimních měsících jsou srážky nepravidelné a sněhová pokrývka je pouze tenká. Průměrné roční srážky zaznamenané na meteorologické stanici v Lehu (170 km západně od studované oblasti) se pohybují kolem 100 mm. Průměrné roční srážky zaznamenané stanicí v Garu se pohybují kolem 50 mm (160 km jihovýchodně od studované oblasti).

Teploty a vlhkost půdy byly získány ze sítě automatických HOBO and TOMST® TMS stanic, které zaznamenávají teplotu a vlhkost půdy v hodinových intervalech a jsou umístěny ve zhruba 100 m vzdálenostech podél celého výškového gradientu (5300 – 5800). Klimatická data získaná z datalogerů jsou zobrazeny v příloze na Obr. 1 -3. Data z lokality 5700 nebyla zaznamenána.

Vegetační sezona je definovaná jako počet dnů, kdy teplota půdy neklesne pod 0°C se zkracuje o 9,6 dne na každých 100 m nadmořské výšky. V rozmezí 5300 – 5800 m n. m. se počet dní bez mrazu sníží ze 110 na 50. Teplota půdy během vegetační sezony klesne průměrně o 0,39°C na 100 m nadmořské výšky z 5,2°C na 2,8°C. Vlhkost půdy se během vegetační sezony pohybuje od 4 – 15%. Nejvyšší hodnoty vlhkosti půdy byly naměřeny ve výšce 5700 m. Hodnoty od 1. 8. 2014 – 15. 9. 2014 na lokalitě 5800 nebyly zaznamenány.

Půdy v zájmové oblasti jsou nevyvinuté s hrubozrnnou strukturou a vysokým obsahem štěrku a větších kamenů. Povrch půdy je nestabilní v důsledku soliflukce^[1]. Půdy se vyznačují nízkým obsahem vody a organické hmoty, s hodnotami pH 7 – 8 (Dvorsky *et al.*, 2011).

Kolem vodotečí, ve výškách od ca 5000 m n. m., nalezneme husté alpínské trávníky tvořené převážně druhy *Kobresia pygmaea*, *Kobresia royleana* a *Carex sagaensis*. Na východních svazích pak polopouštní vegetace v nadm. výšce okolo 5000 m n. m. přechází v alpínský pás s rody *Artemisia*, *Stipa*, *Astragalus*, *Oxytropis* (Chlumská, 2010). V subniválních zónách nad 5000 m převládá vegetační typ *Poa attenuata* – *potentilla pamicica* s nízkorostoucími hemikryptofyty, jako jsou *Draba altaica*, *Saussurea gnaphalodes* nebo *Saxifraga nanesla* (Dvorsky *et al.*, 2011).

[1]

¹ pomalý pohyb půdního a zvětralinového materiálu po svahu dolů v periglaciálním klimatu. Pohyb je usnadňován prosycením vodou, opakovaným mrznutím a táním a zmrzlým, tj. nepropustným podkladem.

3.2 Metodika práce v terénu

Data byla sbírána v průběhu září roku 2014 na výškovém transektu poblíž jezera Tsomoriri. Rostliny byly odebrány vždy ze čtverce 10x10m v nadmořských výškách 5300, 5600, 5700, 5800 m n. m. a to včetně podzemních orgánů. Kořeny byly následně promyty a byla odstraněna stařina. Dále pak byly kořeny umístěny do plastových sáčků s etanolem, za účelem fixace vzorku po dobu jeho transportu a skladování. Nadzemní orgány pak byly sušeny pomocí silikagelu a skladovány v papírových sáčcích pro další převoz.

3.3 Metodika – práce v laboratoři

Po převozu do laboratoře byly rostliny rozebrány na jednotlivé orgány – kořeny, stonky, listy a květy; a změřeny – průměr nejstarší části kořene, počet a délka větví jednotlivých řádů (celkem 4 řády) a délka listů. Jednotlivé orgány byly následně sušeny 24 hodin při 80°C a zváženy, v případě květů byl zaznamenán i jejich počet. Poté byl oddělen kořenový krček (přechod hypokotylu a primárního kořene), kvůli určení věku jedince. Kořenový krček byl skladován ve 40-% etanolu.

Určování věku rostlin probíhalo pomocí herbochronologické metody popsané Gärtnerem & Schweingrubem (2013). Z kořenového krčku byly odebrány radiální řezy o tloušťce 10 – 20 μm pomocí mikrotomu (Lab microtome). Tyto řezy pak byly přeneseny na podložní sklíčko a zakápnuty několika kapkami glycerinu. Následně bylo provedeno bělení řezu pomocí 12-% roztoku chlornanu sodného (5 – 10minut). Po vymytí 12% roztokem chlornanu sodného destilovanou vodou se přistoupilo k barvení. Řezy byly barveny směsí barviv safraninu (45%) a astra blue (55%). Poté byly řezy propláchnuty 96% etanolem a xylenem. Předposledním krokem v přípravě vzorků bylo zalití řezů kanadským balzámem. Nakonec byly řezy zakonzervovány v kanadském balzámu a fixovány 12 – 18 hodin při 60°C. Věk byl určen spočítáním ročních přírůstků pomocí optického mikroskopu (Olympus BX53) při čtyřnásobném zvětšení.

Studovaný druh – *Potentilla pamirica* (Rosaceae)

Jedná se o vytrvalou 5 – 15 cm vysokou bylinu s plazivými stonky a zpeřenými listy, které jsou peřenosečné a na spodní straně šedě chlupaté. Květy mají 1 cm v průměru a jsou žluté. Typ květenství je chocholík. Tento druh patří k nejdéle žijícím bylinám na území Ladaku (u nejstarší nalezené rostliny byl určen věk 70 let). *P. pamirica* vytváří hlavní kořen; kořenový krček má průměr 15 – 20 mm. Roční přírůstky mají částečně kruhovou porézni strukturu a jsou od sebe rozpoznatelné podle jarních (40 – 50 μm) a letních (10 – 20 μm) buněk s cévami (průměr 5–10 μm ; délka 100 – 150 μm), které rostou odděleně. Průměrná šířka ročního přírůstku se pohybuje od 0,06 – 0,15 mm. *P. pamicase* vyskytuje na středně kamenitých svazích a polosuchých štěrkových sedimentech. Lze ji nalézt v rozmezí 4000 – 5850 m n. m. Rozšíření druhu sahá přes Irán, Tádžikistán, Afganistán, severní Pákistán, severovýchodní Indii (stát Jammu a Kašmír) až do Číny (Tibetská autonomní oblast) a jihozápadního Mongolska.

3.4 Statistické zpracování

Pro výpočet závislosti množství biomasy jednotlivých orgánů na věku rostliny byla použita metoda lineární regrese. Stejná metoda byla použita pro vypočítání závislosti podílu biomasy v jednotlivých orgánech na věku. Rozdíl sklonů křivek byl testován pomocí GLM metody jednorozměrného testu signifikance. Průměrný věk rostlin a počet květů na jednotlivých lokalitách byl spočítán pomocí metody krabicového diagramu a podobnost jednotlivých lokalit byla testována Tukeyho testem. Lineární regrese, jednorozměrný test signifikance a krabicový diagram byly spočítány pomocí programu Statistica 10.1 (StatSoft 2010).

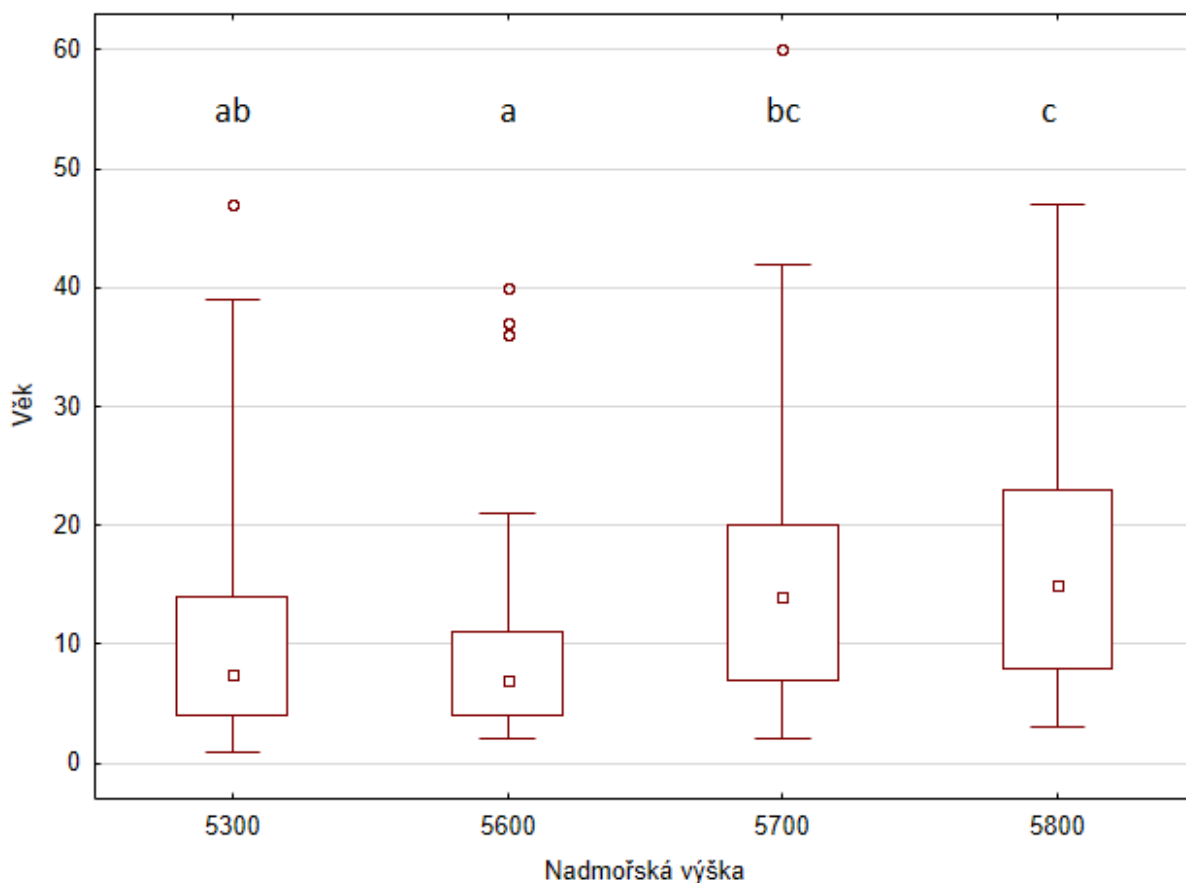
Výpočet množství kvetoucích a neketoucích rostlin a jejich relativní přispění ke kvetení v jednotlivých letech byl proveden v programu Microsoft Excel 2007. Závislost uchycování semenáčků na letních teplotách byla zjištěna pomocí lineární regrese. Pro analýzu byly

použity reziduály lineární regrese počtu semenáčů uchycených v jednotlivých letech (závislá proměnná) a rozdíly letních teplot (průměr od června do srpna) od jejich dlouhodobého průměru (11,7°C; prediktor). Výpočet byl proveden v programu Microsoft Excel 2007.

4 Výsledky

Celkem bylo nasbíráno 255 rostlin, z nichž u 240 byl určen věk, a mohly být zahrnuty do statistických analýz. Analyzován byl věk rostlin, množství vytvořené biomasy, podíl investic biomasy do jednotlivých orgánů (kořeny, stonky, listy, květy) a množství vytvořených květů během poslední sezony.

Průměrný věk rostlin se obecně zvyšoval se zvyšující se nadmořskou výškou. Na lokalitě 5800 byly rostliny v průměru nejstarší. Výjimku tvořila lokalita 5600. Ačkoliv je to až druhá nejnižší lokalita, rostliny se zde v průměru dožívaly nejnižšího věku. Průměrný věk mezi jednotlivými nadmořskými výškami se liší ($F_{3;234}=11,2$; $p<0,001$; obr. 4).



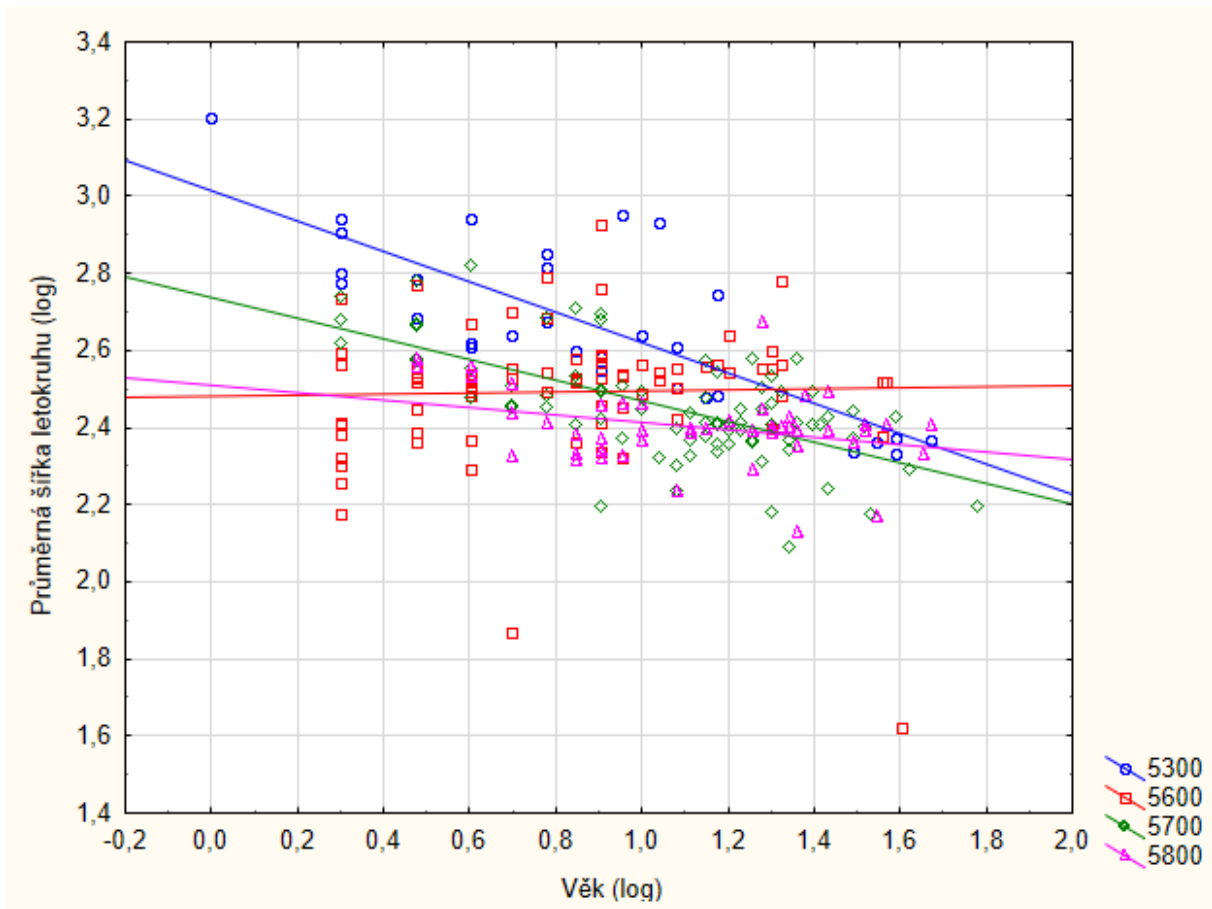
Obr1: Závislost věku na nadmořské výšce. Zobrazeny jsou medián, kvartily, rozpětí bez odlehlých hodnot a odlehlé hodnoty. Písmena ukazují výsledky Tukeyho testu.

Na obrázcích 5 – 17, 19 jsou znázorněny závislosti jednotlivých charakteristik rostlin (osa y) na věku (osa x). Věková škála a charakteristiky vyjádřené absolutními čísly byly logaritmovány. Charakteristiky vyjádřené procenty byly transformovány funkcí arcsin. V jednom grafu jsou vyneseny vždy hodnoty jedné charakteristiky pro všechny plochy. Hodnoty testových kritérií pro lineární regrese jsou uvedeny v Tab. 1.

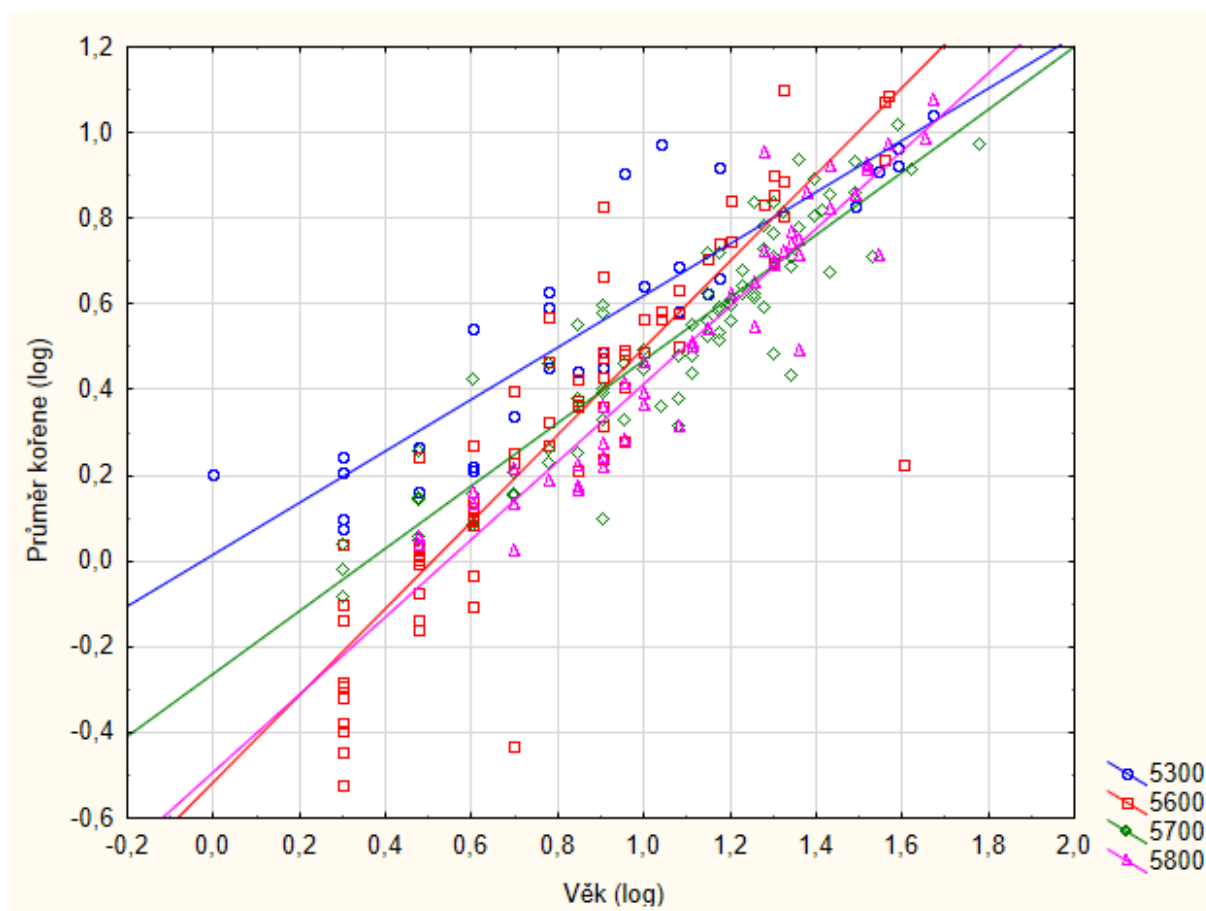
Tab. 1. Hodnoty testových kritérií pro lineární regres

č. Obr.	název proměnné	nadmořská výška			věk			Nadmořská výška x Věk		
		F	DF1	p	F	DF1	p	F	DF1	p
5	průměrná šířka letokruhu	22	3; 230	<0,001	50	1; 230	<0,001	13	3; 230	<0,001
6	průměr kořene	22	3; 230	<0,001	947	1; 230	<0,001	13	3; 230	<0,001
7	podíl biomasy kořenů z celkové biomasy	7	3; 230	<0,001	79	1; 230	<0,001	5	3; 230	<0,01
8	podíl biomasy stonků z celkové biomasy	19	3; 230	<0,001	118	1; 230	<0,001	16	3; 230	<0,001
9	podíl biomasy listů z celkové biomasy	8	3; 230	<0,001	8	1; 230	<0,001	6	3; 230	<0,01
10	podíl biomasy květů z celkové biomasy	2	3; 230	0,070	8	1; 230	<0,01	1	3; 230	0,294
11	hmotnost kořenů	9	3; 230	<0,001	743	1; 230	<0,001	6	3; 230	<0,001
12	hmotnost větví	20	3; 230	<0,001	969	1; 230	<0,001	17	3; 230	<0,001
13	celková délka větví	11	3; 230	<0,001	851	1; 230	<0,001	7	3; 230	<0,001
14	celkový počet článků větví	8	3; 230	<0,001	774	1; 230	<0,001	4	3; 230	<0,01
15	hmotnost listů	17	3; 230	<0,001	461	1; 230	<0,001	9	3; 230	<0,001
16	hmotnost květů	1	3; 168	0,472	229	1; 168	<0,001	3	3; 168	0,057
17	počet květů	1	3; 168	0,3	265	1; 168	<0,001	2	3; 168	0,07
19	hmotnost nadzemní biomasy	16	3; 230	<0,001	922	1; 230	<0,001	13	3; 230	<0,001

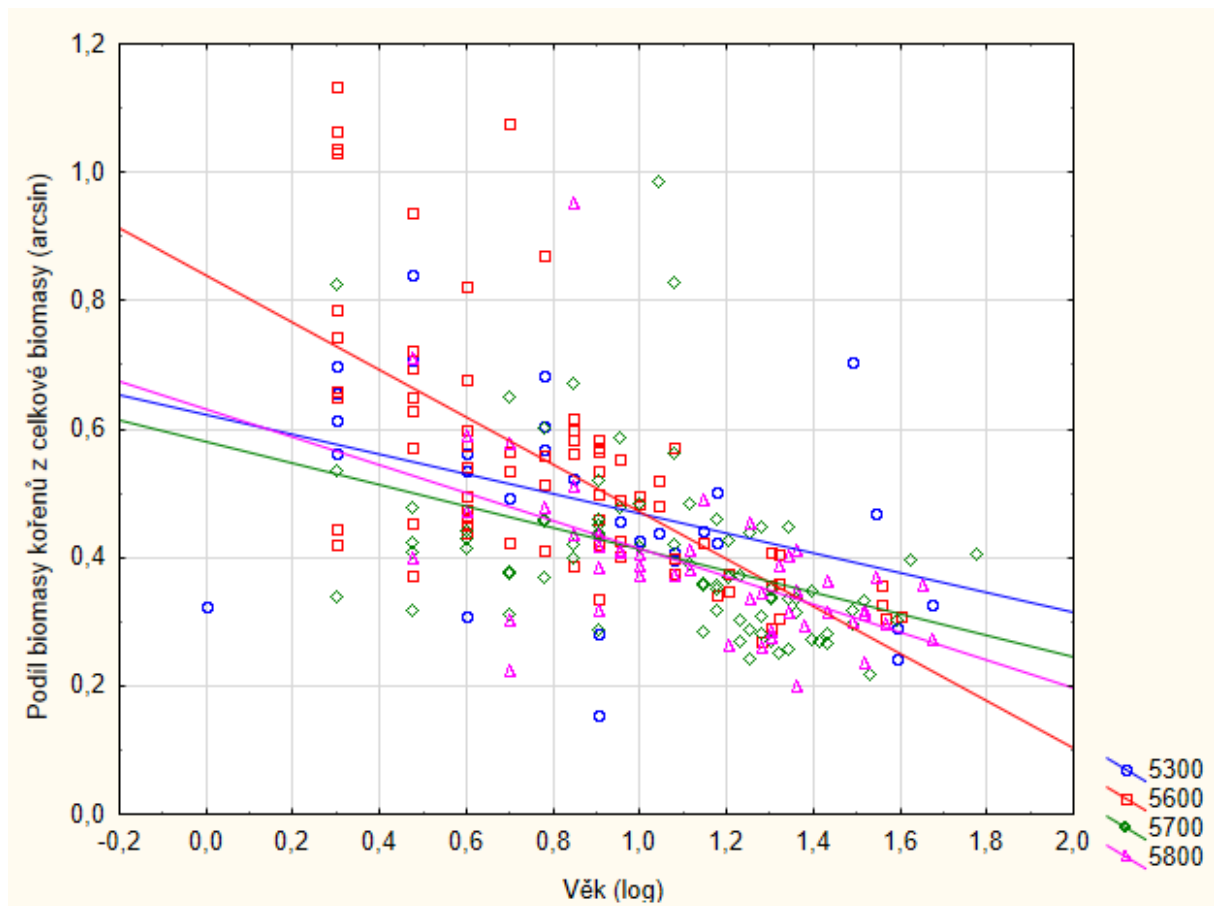
Průměrná šířka letokruhu klesala s věkem na všech lokalitách, kromě lokality 5600. V prvních letech byly letokruhy nejširší na lokalitě 5300. Šířka letokruhů se na této lokalitě (5300) snižovala nejrychleji. Nejužší letokruhy v prvních letech a zároveň nejmenší pokles šířky letokruhů v pozdějších letech byl změřen na lokalitě 5800. Rychlost snižování šířky letokruhů se mezi lokalitami byla signifikantně odlišná. (Obr. 5; Tab. 1)



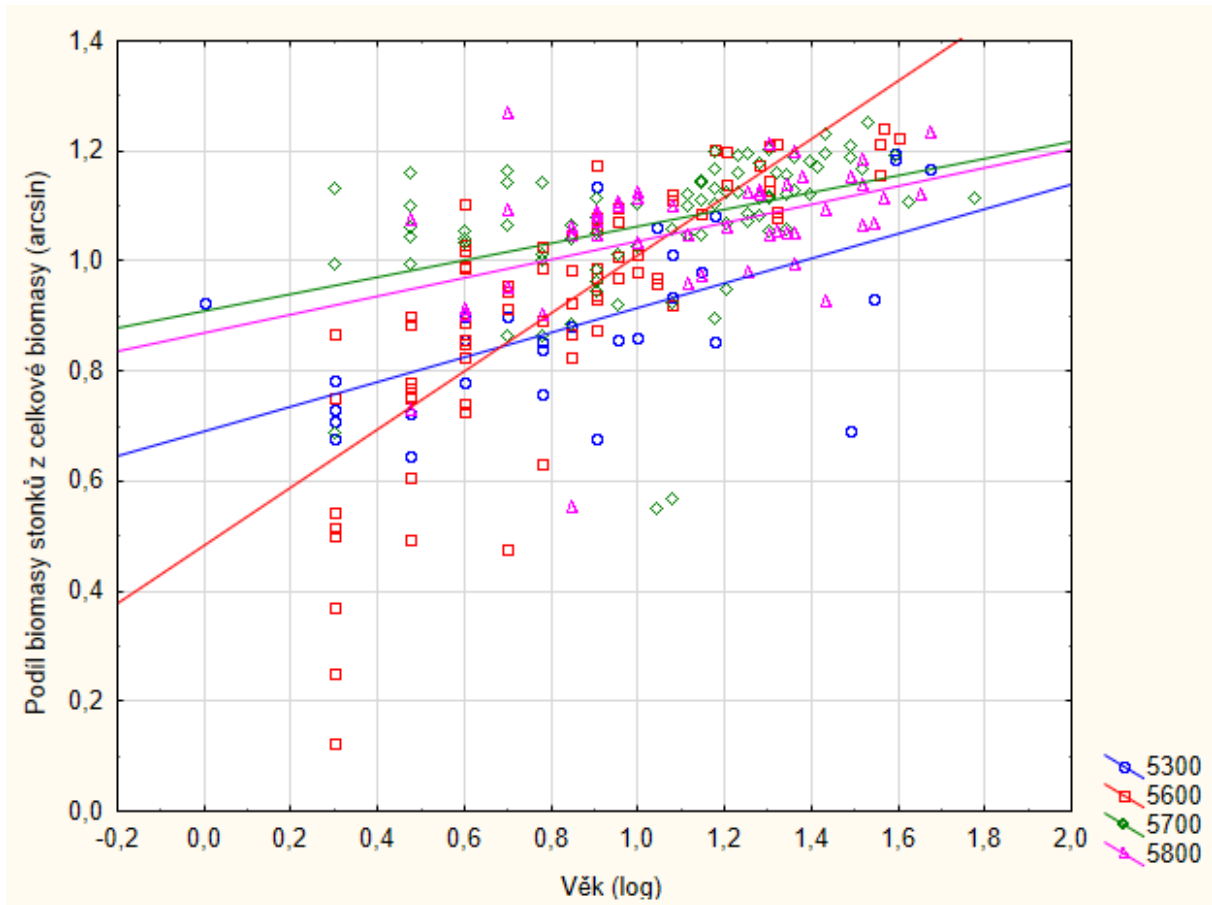
Průměr kořene se zvyšoval v průběhu celého života rostliny. V prvních letech byl průměr kořene největší na lokalitě 5300. Rychlost tloušťnutí kořene v dalších letech na této lokalitě (5300) byla nejnižší. Nejmenší průměr kořene a zároveň nejvyšší rychlost tloušťnutí kořene v pozdějších letech byla změřena na lokalitách 5600 a 5800. Rychlost tloušťnutí kořene byla mezi lokalitami signifikantně odlišná. (Obr. 6; Tab. 1)



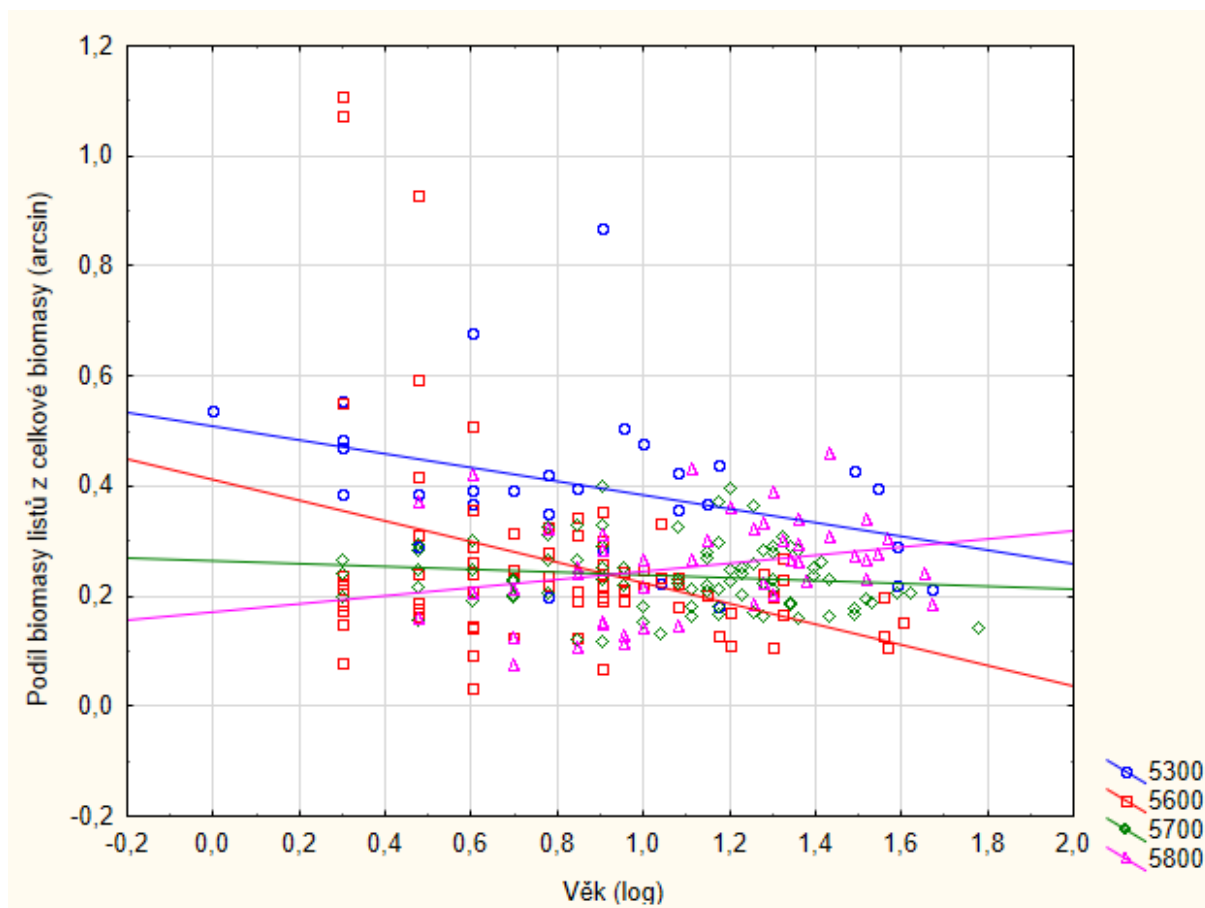
V prvních letech investovaly největší podíl biomasy do kořenů rostliny z lokality 5600. Rostliny z lokality 5600 snižovaly podíl biomasy kořenů nejrychleji. Podíl investované biomasy kořenů byl u rostlin z lokalit 5300, 5700 a 5800 podobný v průběhu celého života rostlin. (Obr. 7; Tab. 1)



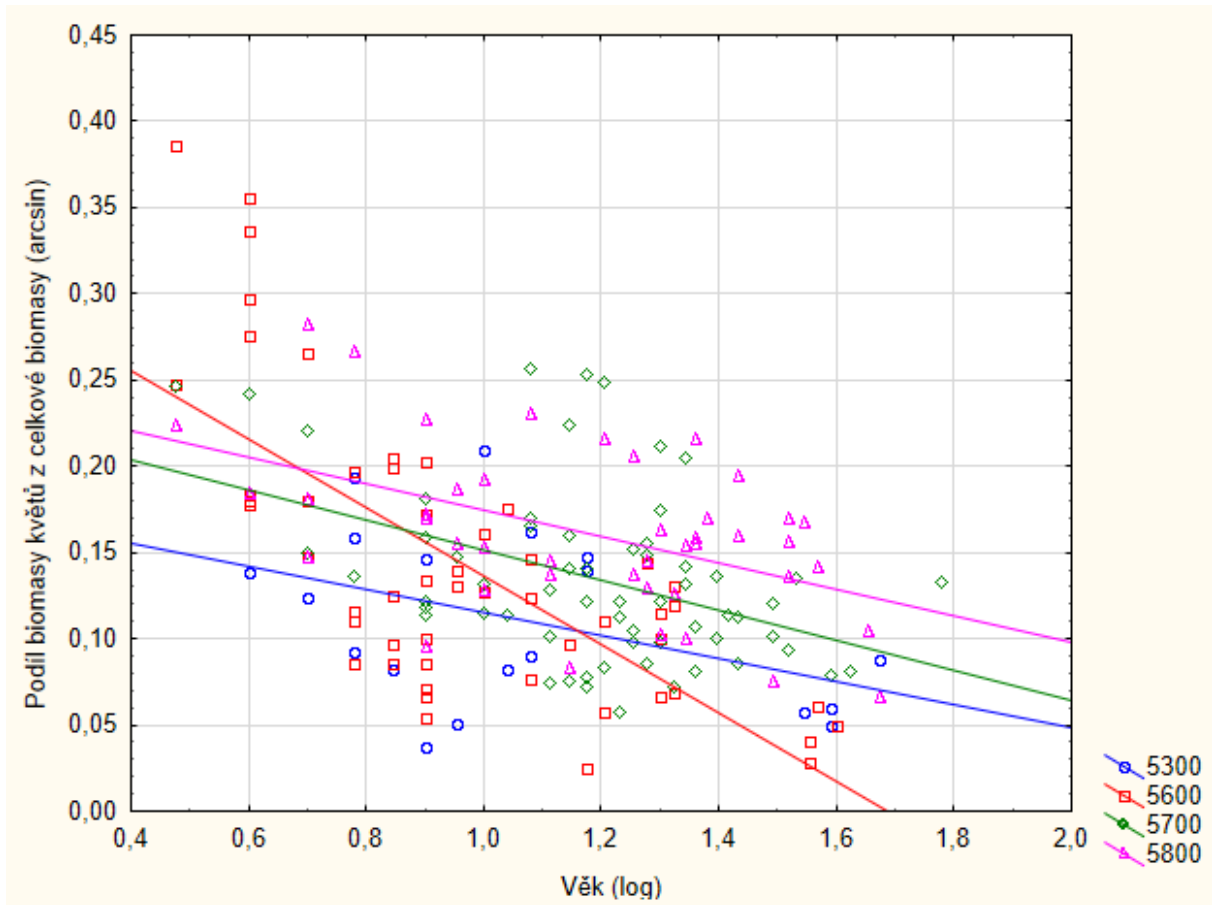
V prvních letech investovaly největší podíl biomasy do stonků rostliny z lokality 5600. Rostliny z lokality 5600 zvyšovaly podíl biomasy stonků nejrychleji. Nejmenší podíl biomasy do stonků investovaly rostliny z lokalit 5700 a 5800. Podíl biomasy stonků na lokalitách 5700 a 5800 stoupal nejpomaleji. (Obr. 8; Tab. 1)



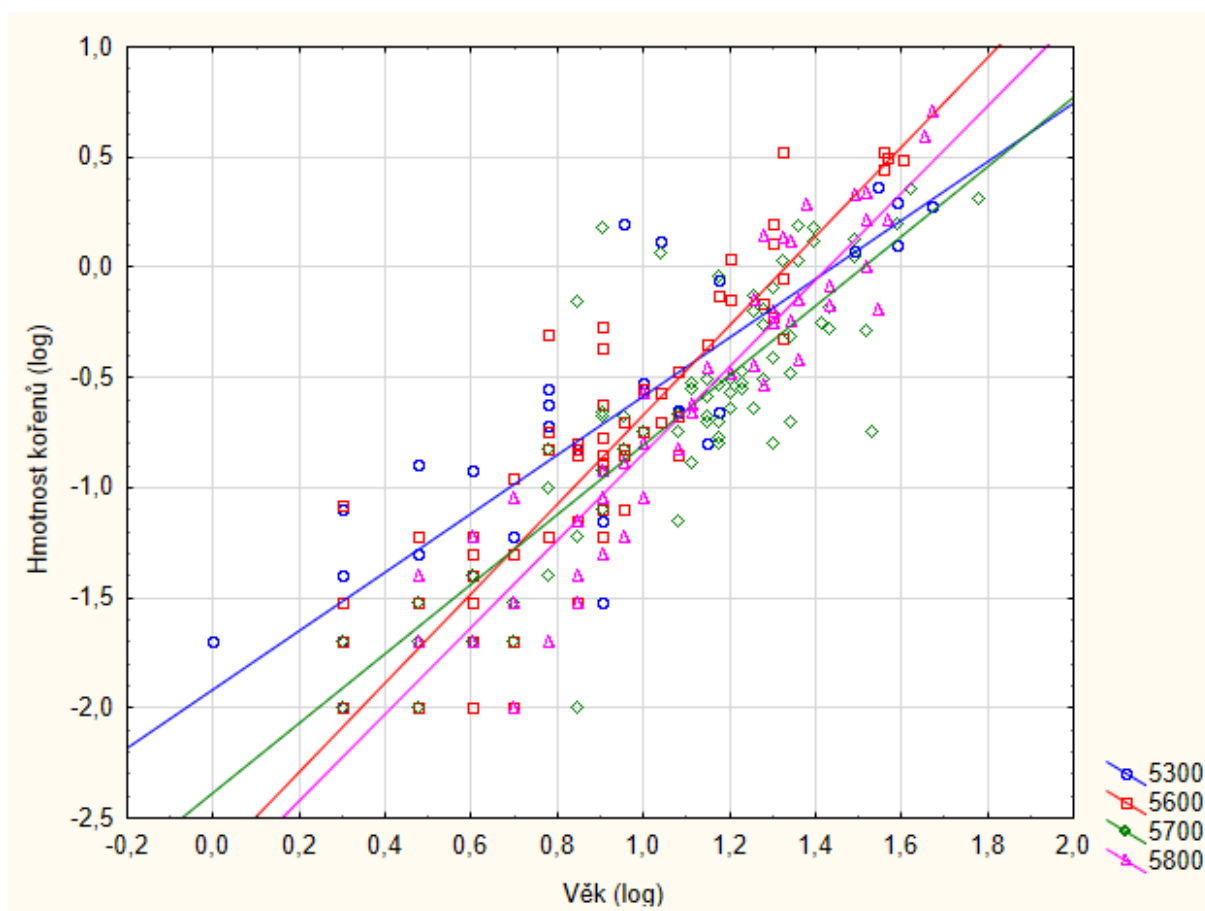
V prvních letech investovaly největší podíl biomasy do listů rostliny z lokalit 5300 a 5600. Podíl investované biomasy listů na lokalitách 5300 a 5600 klesal. Nejmenší podíl biomasy do listů investovaly rostliny z lokality 5800. Podíl biomasy listů na lokalitě 5800 stoupal. (Obr. 9; Tab. 1)



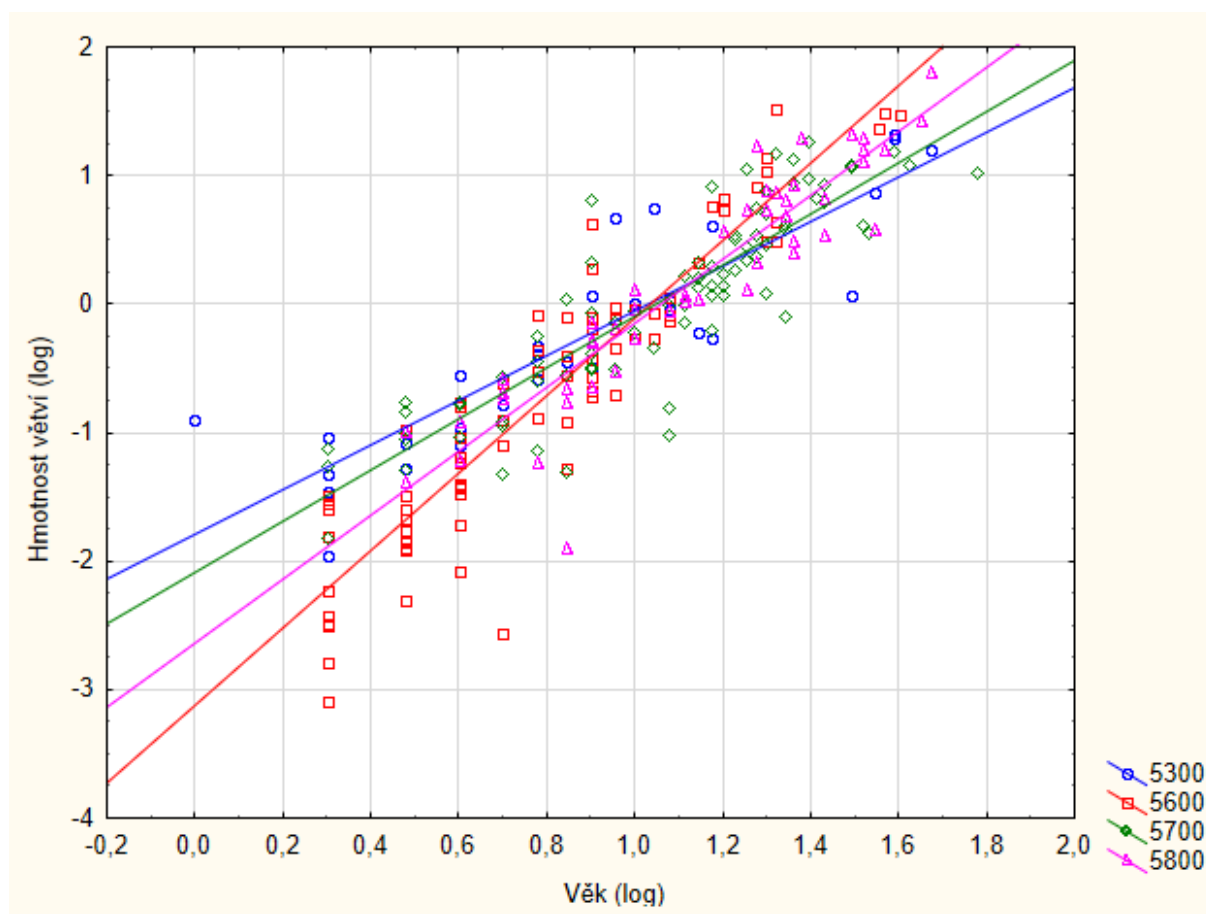
V prvních letech investovaly největší podíl biomasy do květů rostliny z lokality 5600. Rostliny z lokality 5600 snižovaly podíl biomasy květů nejrychleji. Nejmenší podíl biomasy do květů investovaly rostliny z lokality 5300. Podíl biomasy investovaný do květů se snižoval na lokalitách 5300, 5600 a 5700 podobnou rychlostí. (Obr. 10; Tab. 1)



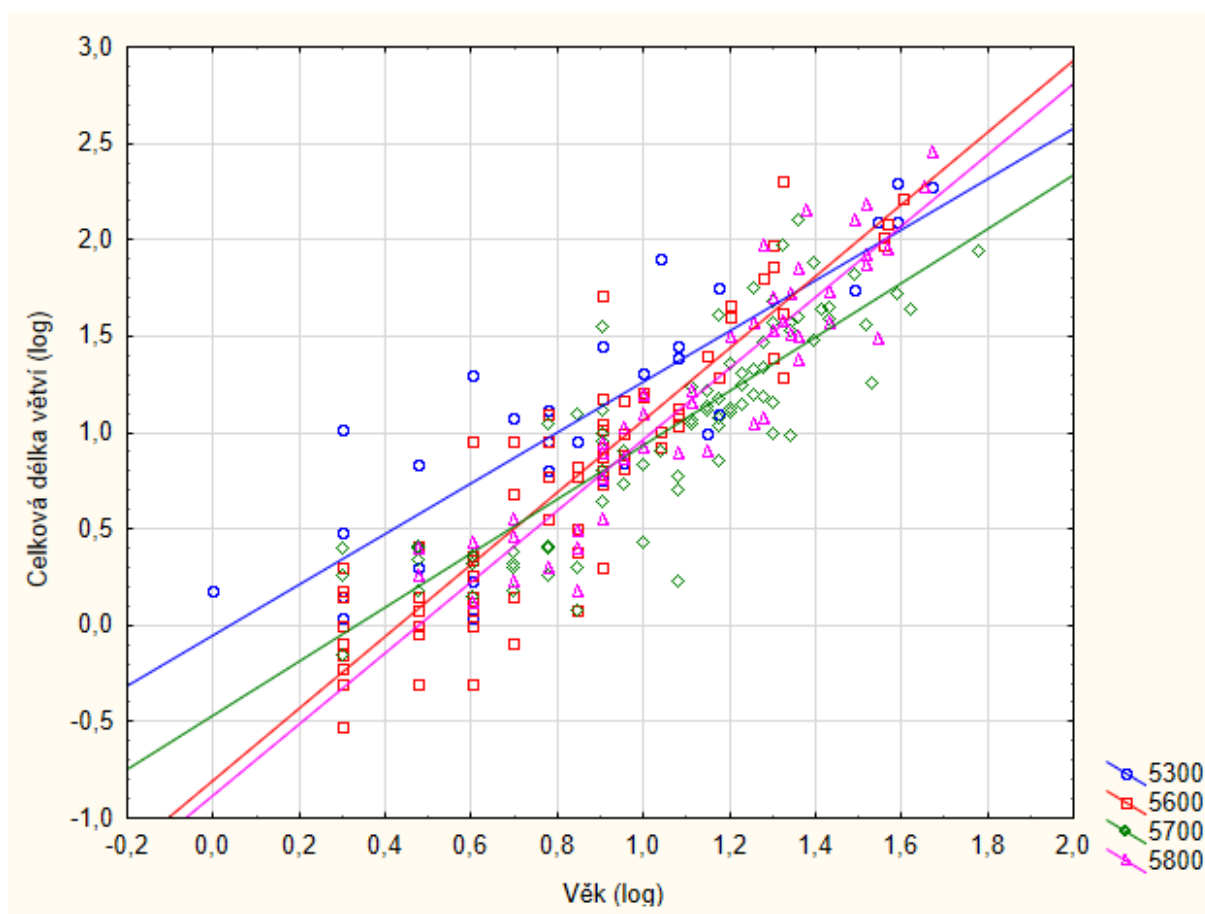
Hmotnost kořenů vzrůstala v průběhu celého života rostliny. V prvních letech byla hmotnost kořenů nejvyšší na lokalitě 5300. Rychlost nárůstu hmotnosti kořenů v pozdějších letech byla na této lokalitě nejnižší. Nejnižší hmotnost kořenů v prvních letech a zároveň nejrychlejší nárůst hmotnosti kořenů v pozdějších letech byla změřena na lokalitách 5600 a 5800. Rychlost nárůstu hmotnosti byla mezi lokalitami signifikantně odlišná. (Obr. 11; Tab. 1)



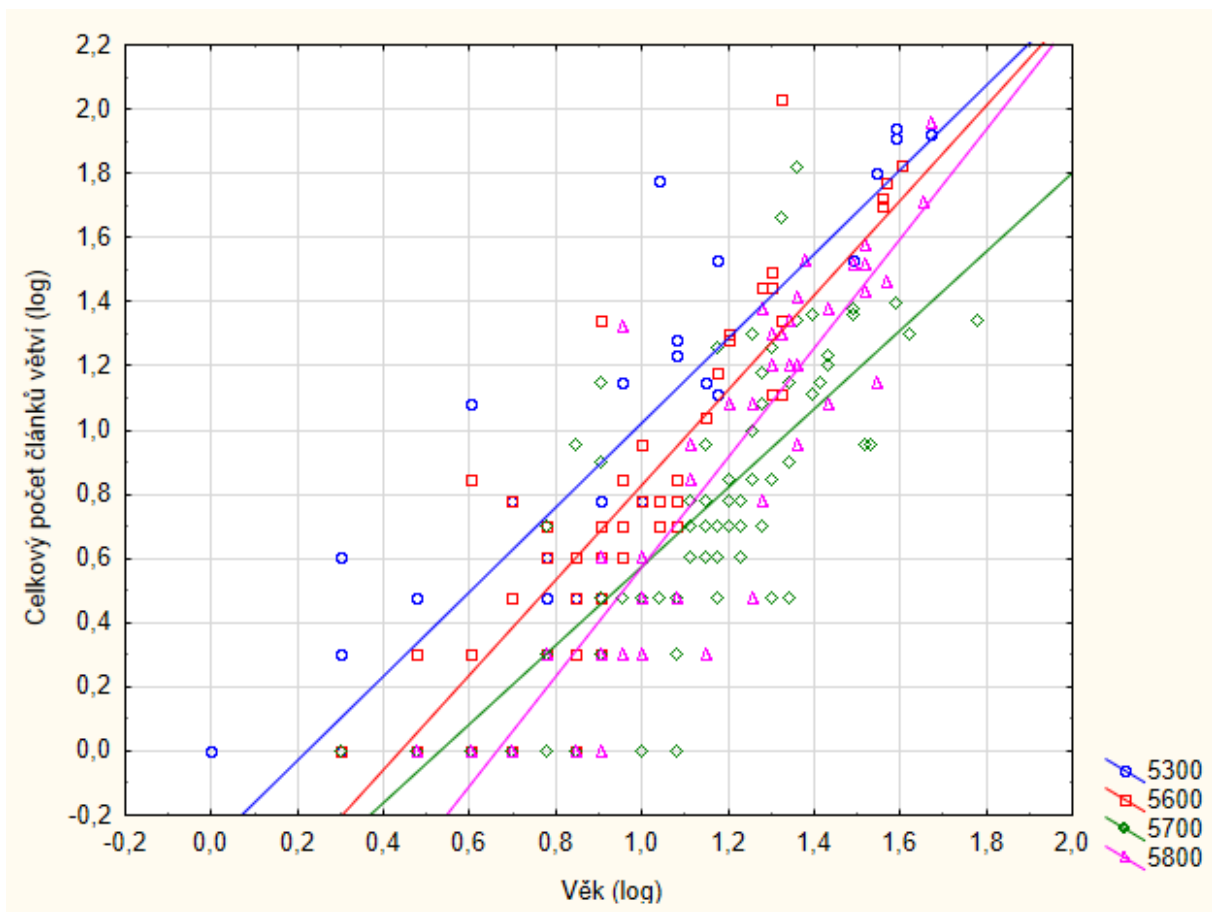
Hmotnost větví vzrůstala v průběhu celého života rostliny. V prvních letech byla hmotnost větví nejvyšší na lokalitě 5300 a 5700. Rychlost nárůstu hmotnosti větví byla na těchto lokalitách (5300, 5700) v pozdějších letech nejnižší. Nejnižší hmotnost větví v prvních letech a zároveň nejrychlejší nárůst v pozdějších letech byl změřen na lokalitách 5600 a 5800. Rychlost nárůstu biomasy byla mezi lokalitami signifikantně odlišná. (Obr. 12; Tab. 1)



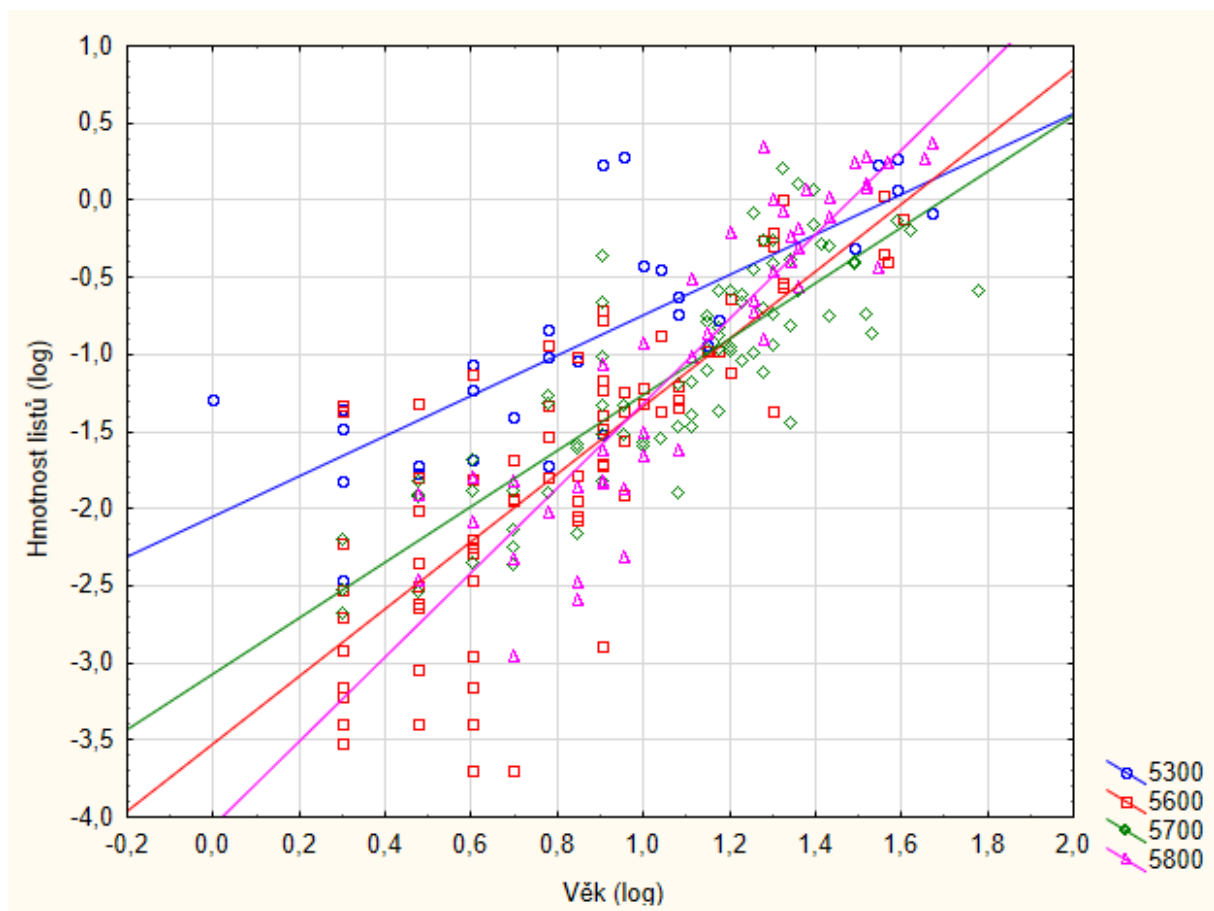
Celková délka větví rostla v průběhu celého života rostliny. V prvních letech byla celková délka větví nejdelší na lokalitě 5300. Rychlost růstu do délky na této lokalitě v pozdějších letech byla nejnižší. Celkově nejkratší větve v prvních letech a zároveň nejvyšší rychlost růstu větví do délky byla změřena na lokalitách 5600 a 5800. Rychlost růstu větví byla mezi lokalitami signifikantně odlišná. (Obr. 13; Tab. 1)



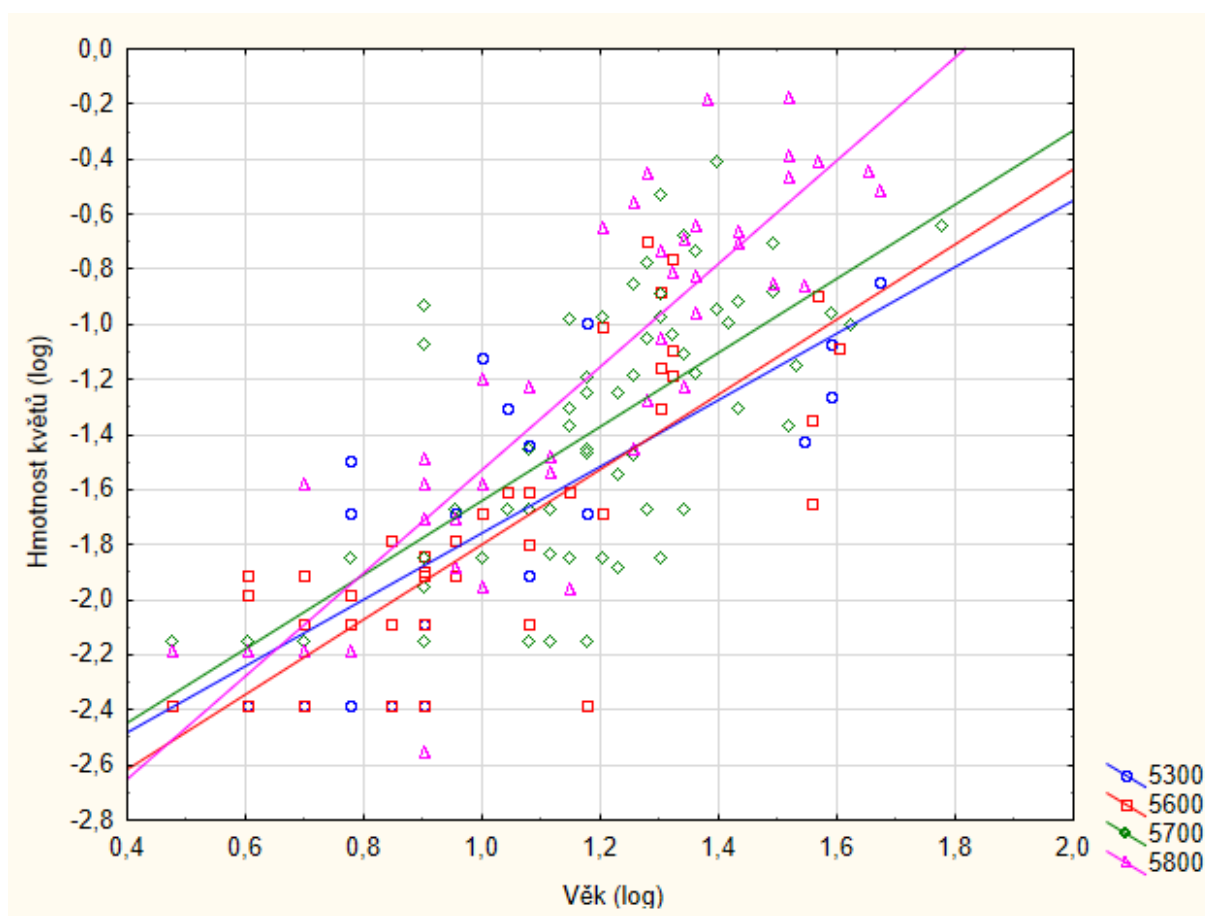
Celkový počet článků větví stoupal v průběhu celého života rostliny. V prvních letech byl největší počet článků větví na lokalitě 5300, zároveň se rostliny na této lokalitě (5300) začaly větvit nejdříve. Rostliny z ostatních lokalit se začaly větvit v tomto pořadí 5600, 5700, 5800. Nejrychleji se zvyšoval počtu článků větví na lokalitě 5800. Nejpomaleji se zvyšoval počet článků rostliny na lokalitě 5700. Rychlost zvyšování počtu článků větví byla mezi jednotlivými lokalitami signifikantně odlišná. (Obr. 14; Tab. 1)



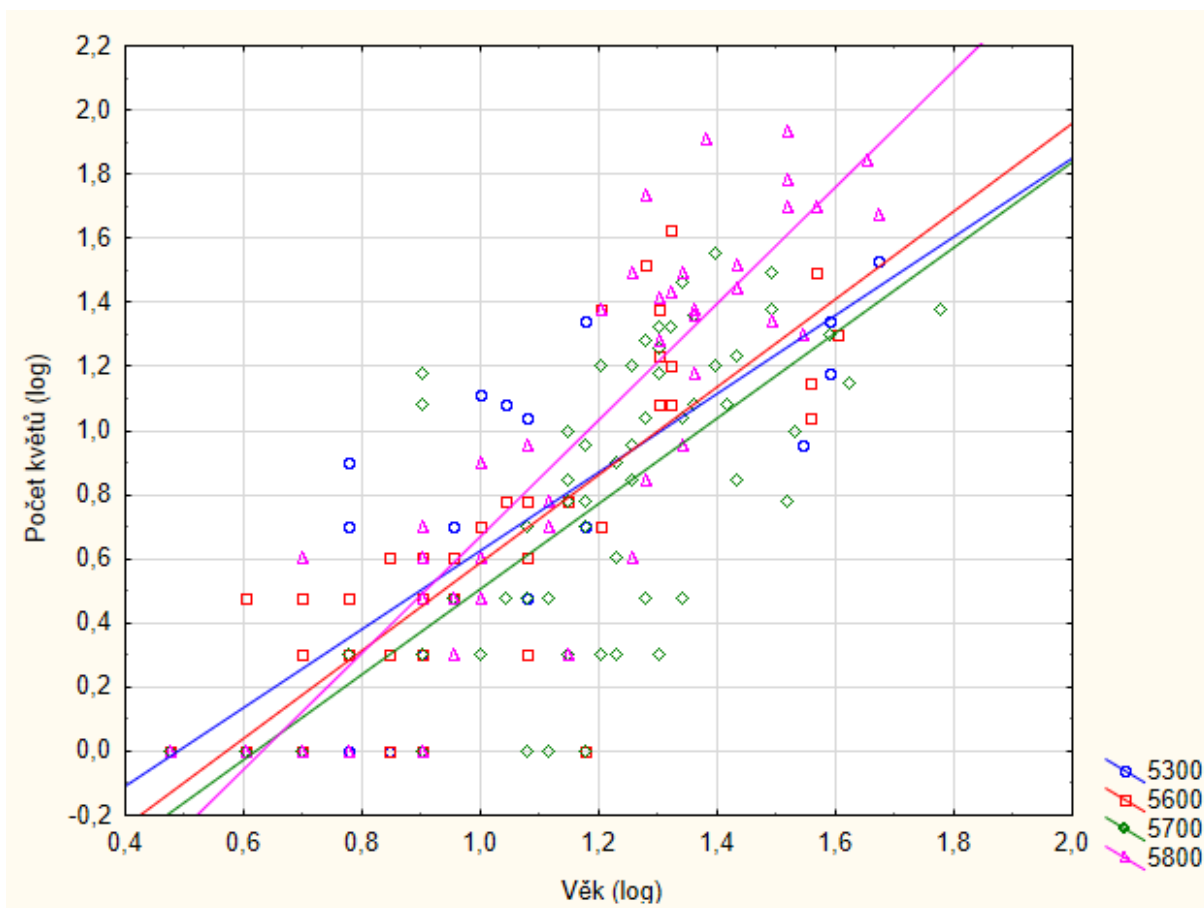
Hmotnost listů vzrůstala v průběhu celého života rostliny. V prvních letech byla hmotnost listů nejvyšší na lokalitě 5300. Rychlost nárůstu hmotnosti listů v pozdějších letech byla na této lokalitě (5300) nejnižší. Nejnižší množství biomasy listů v prvních letech a zároveň nejrychlejší nárůst hmotnosti listů v pozdějších letech byla zaznamenána na lokalitě 5800. Rychlost nárůstu hmotnosti listů byla mezi lokalitami signifikantně odlišná. (Obr. 15; Tab. 1)



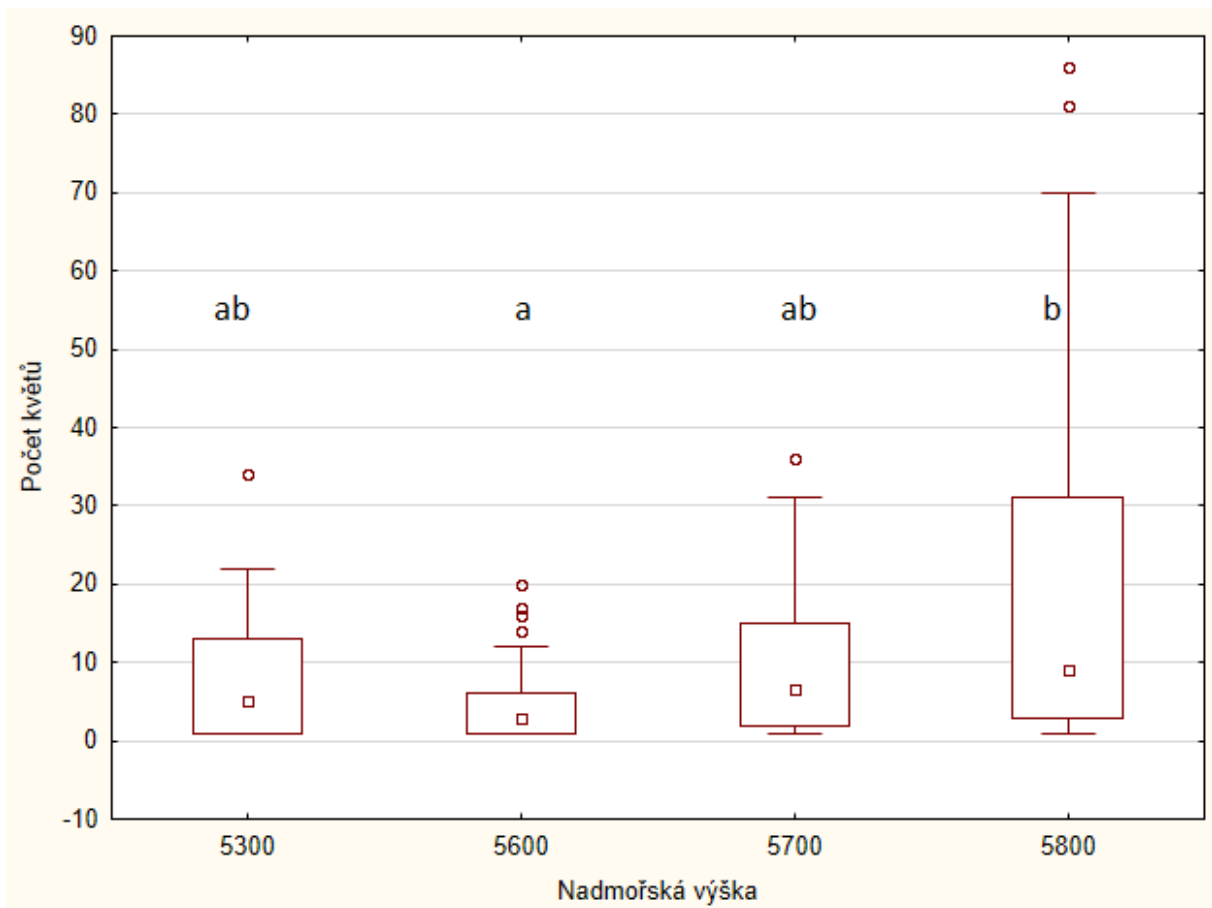
Celková hmotnost květů vzrůstala v průběhu celého života rostliny. V prvních letech byla hmotnost květů v prvních letech na všech lokalitách podobná. Rychlost nárůstu hmotnosti květů v pozdějších letech byla na lokalitách 5300, 5600 a 5700 podobná. Rychlost nárůstu hmotnosti květů v pozdějších letech byla na lokalitě 5800 oproti ostatním lokalitám vyšší. Nicméně průkazný vliv (na hmotnost květů) měl pouze věk, vliv nadmořské výšky a interakce věku a nadmořské výšky nebyl průkazný. (Obr. 16; Tab. 1)



Počet květů stoupal v průběhu celého života rostliny. V prvních letech vytvářely největší počet květů rostliny na nejnižší lokalitě. Rychlost nárůstu počtu květů na této lokalitě (5300) byla nejvyšší. Nejmenší počet květů v prvních letech a zároveň nejrychlejší nárůst počtu květů v pozdějších letech byl zaznamenán na lokalitě 5800. Nicméně průkazně vyšel pouze vztah mezi množstvím květů a věkem. Vztah mezi nadmořskou výškou a počtem květů vyšel neprůkazně, stejně jako vztah interakce nadmořské výšky a věku a počtu květů (Obr. 17; Tab. 1).

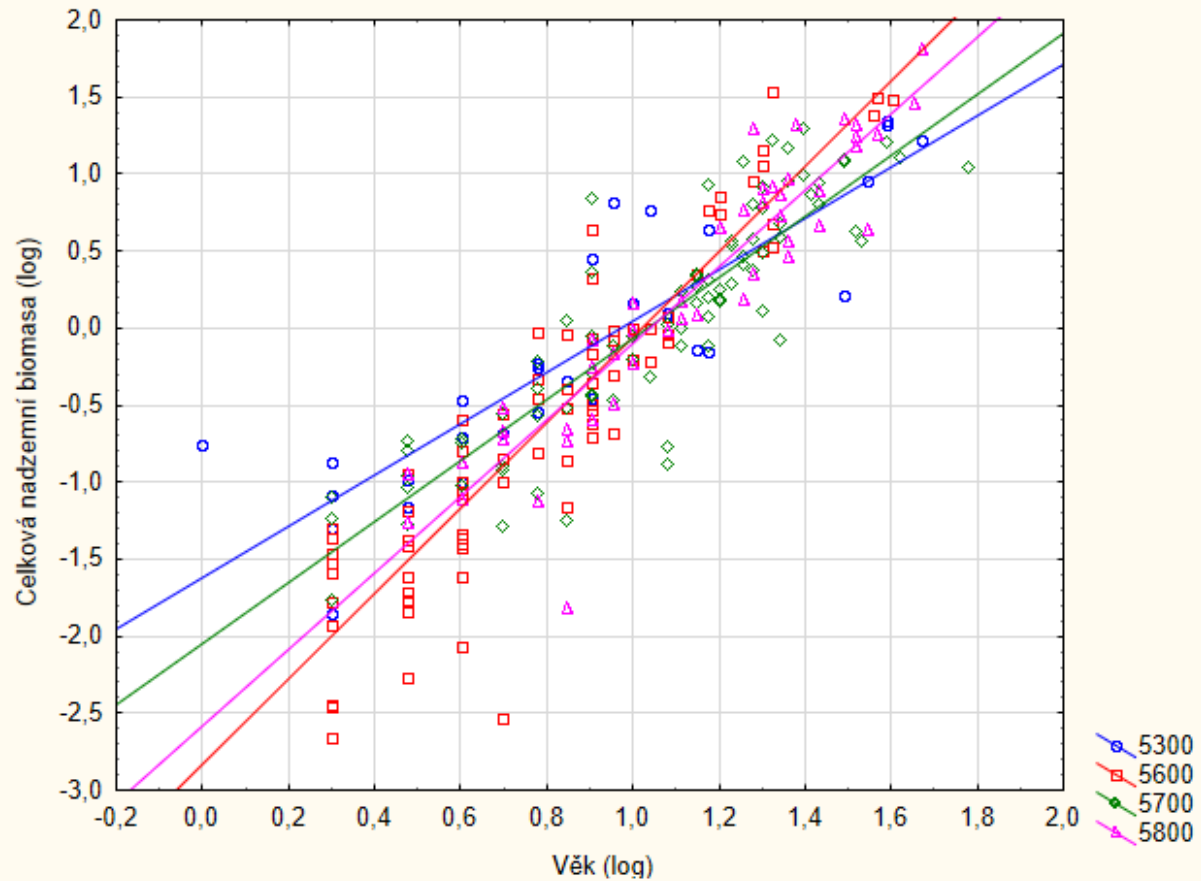


Průměrný počet květů se obecně zvyšoval se stoupající nadmořskou výškou. Na lokalitě 5800 měli rostliny v průměru nejvyšší počet květů. Na lokalitě 5600 byl naměřen v průměru nejnižší počet květů. Průměrný počet květů se na mezi jednotlivými nadmořskými výškami liší (Obr 18)



Obr18: Závislost počtu květů na nadmořské výšce. Zobrazeny jsou medián, kvartily, rozpětí bez odlehlých hodnot a odlehlé hodnoty. Písmena ukazují výsledky Tukeyho testu.

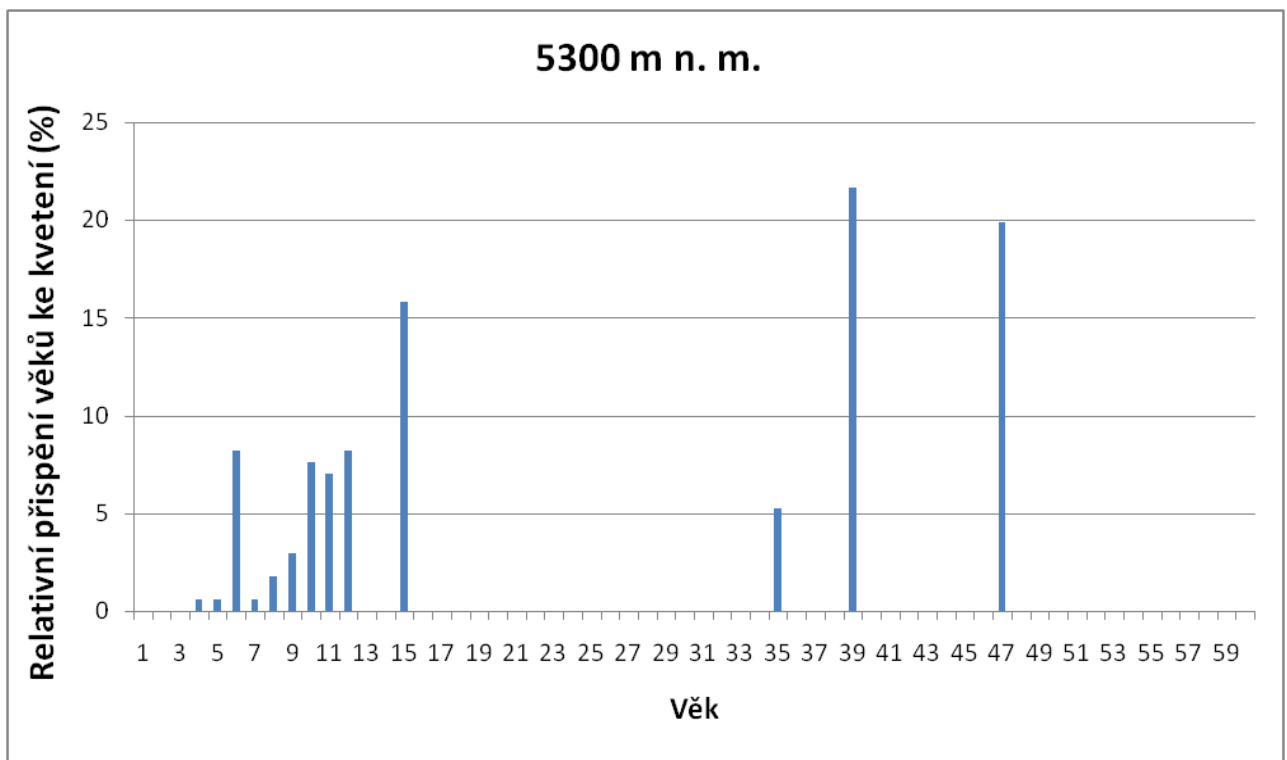
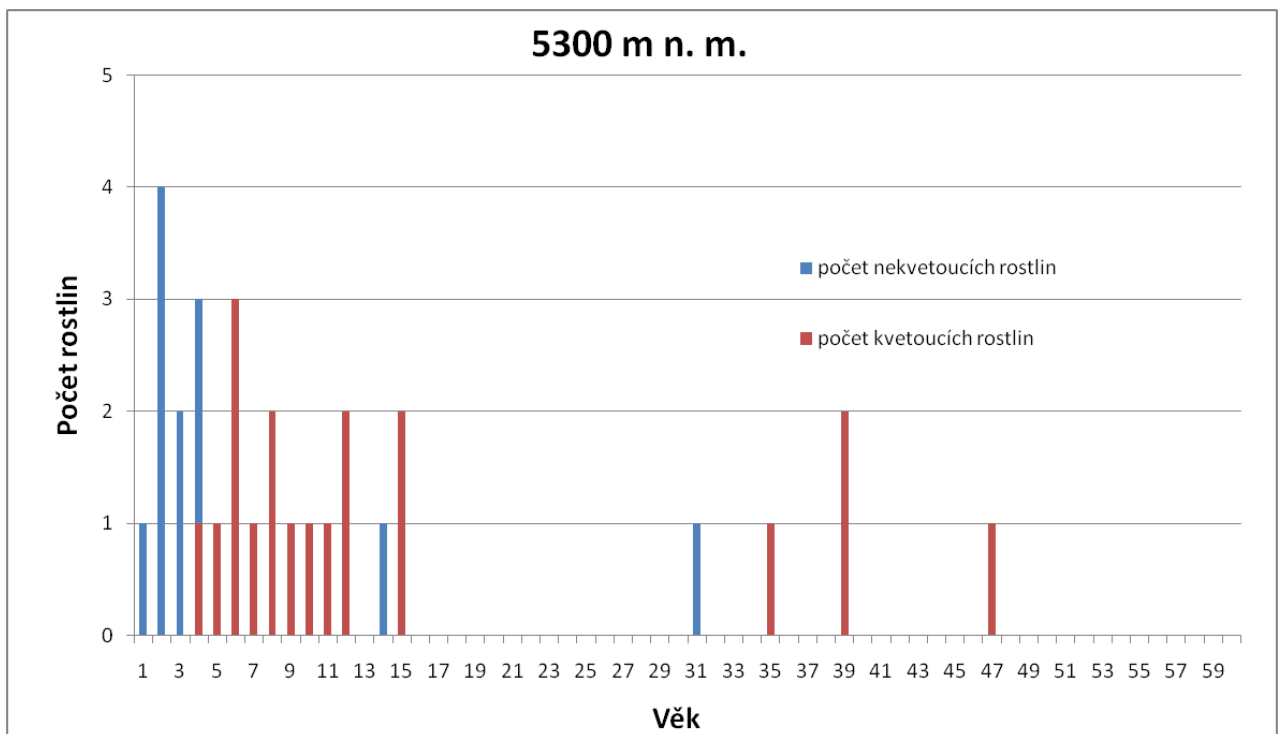
Hmotnost celkové nadzemní biomasy stoupala v průběhu celého života rostliny. V prvních letech byla hmotnost celkové nadzemní biomasy nejvyšší na lokalitách 5300 a 5700. Rychlost nárůstu hmotnosti celkové nadzemní biomasy s věkem byla na těchto lokalitách (5300, 5700) nejnižší. Nejnižší hmotnost nadzemní biomasy v prvních letech a zároveň nejrychlejší nárůst v pozdějších letech byl změřen na lokalitách 5600 a 5800. Rychlost nárůstu hmotnosti celkové nadzemní biomasy byla mezi lokalitami signifikantně odlišná. (Obr. 19; Tab. 1)

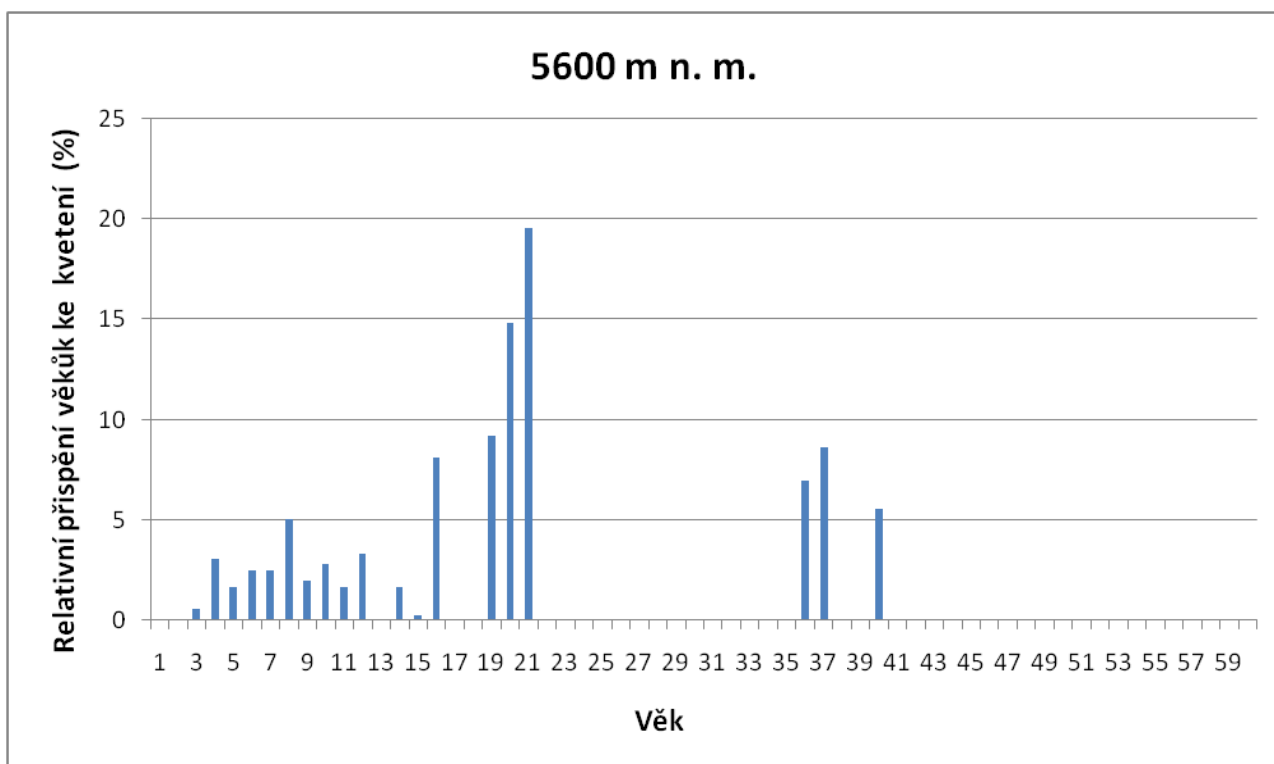
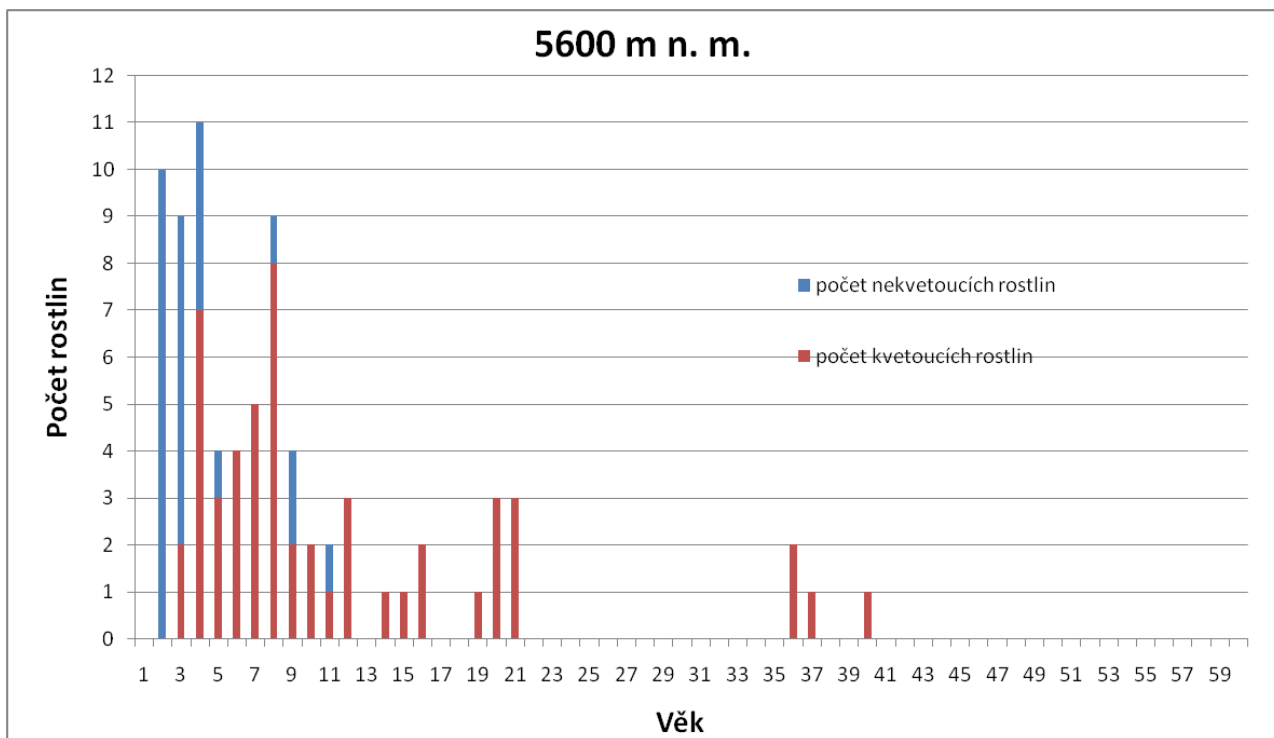


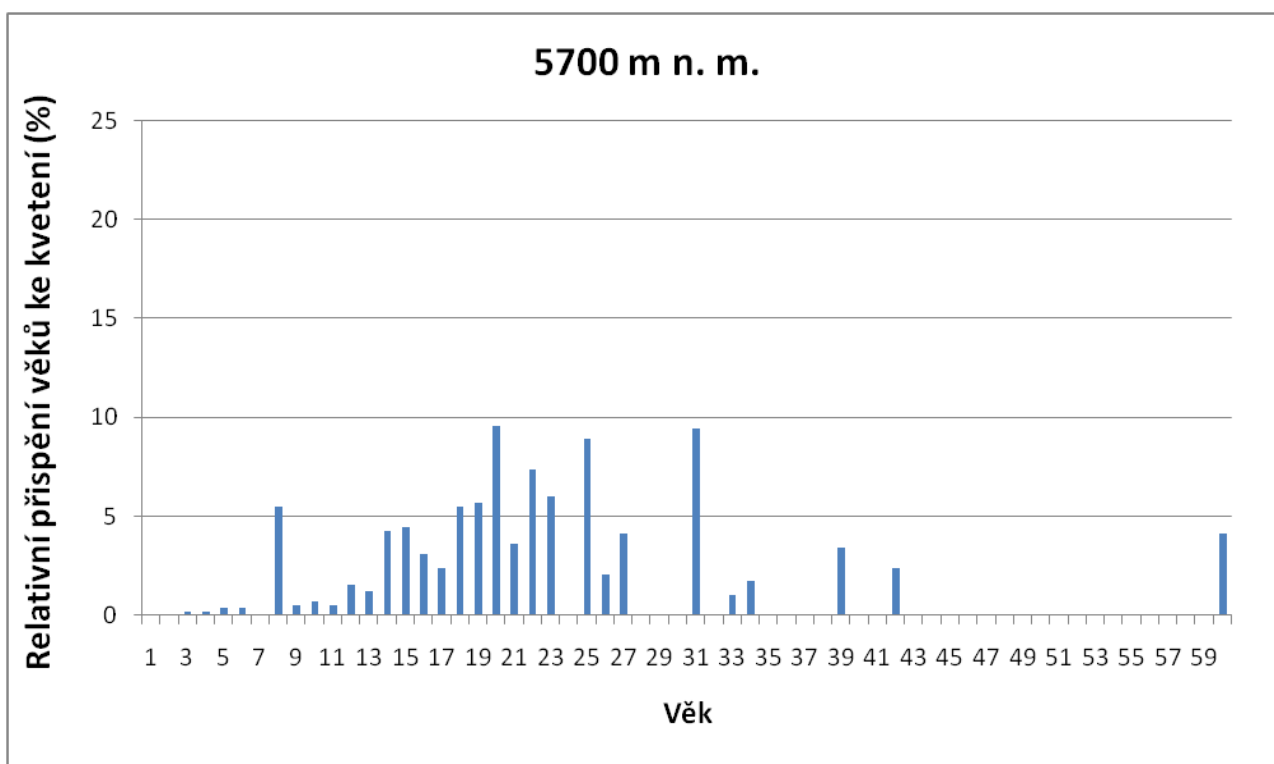
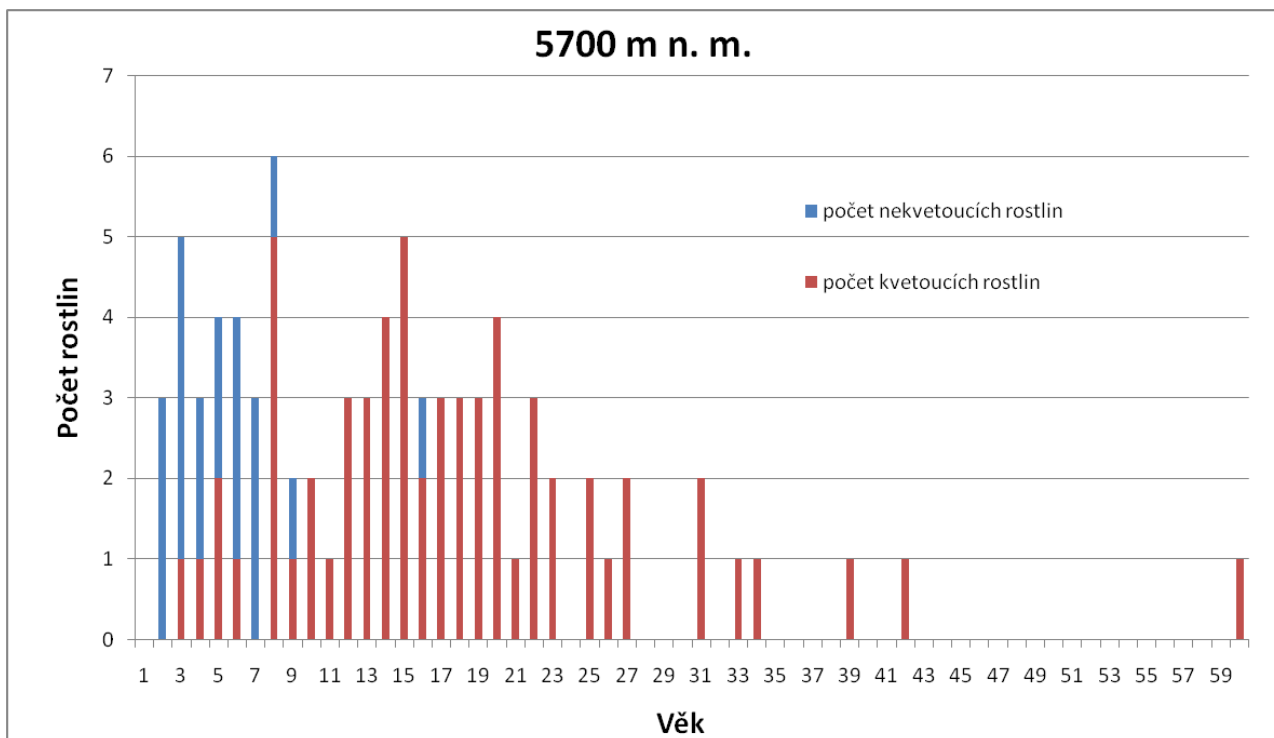
Na obrázcích 20, 22, 24, 26 (počet rostlin) jsou zobrazeny počty kvetoucích a nekvetoucích rostliny jednotlivých věků na všech lokalitách. Z grafů vyplývá, že rostliny mladší 3 let obvykle nevytváří žádné květy. S věkem klesá celkový počet jedinců a přeživší rostliny jsou ve většině případů kvetoucí.

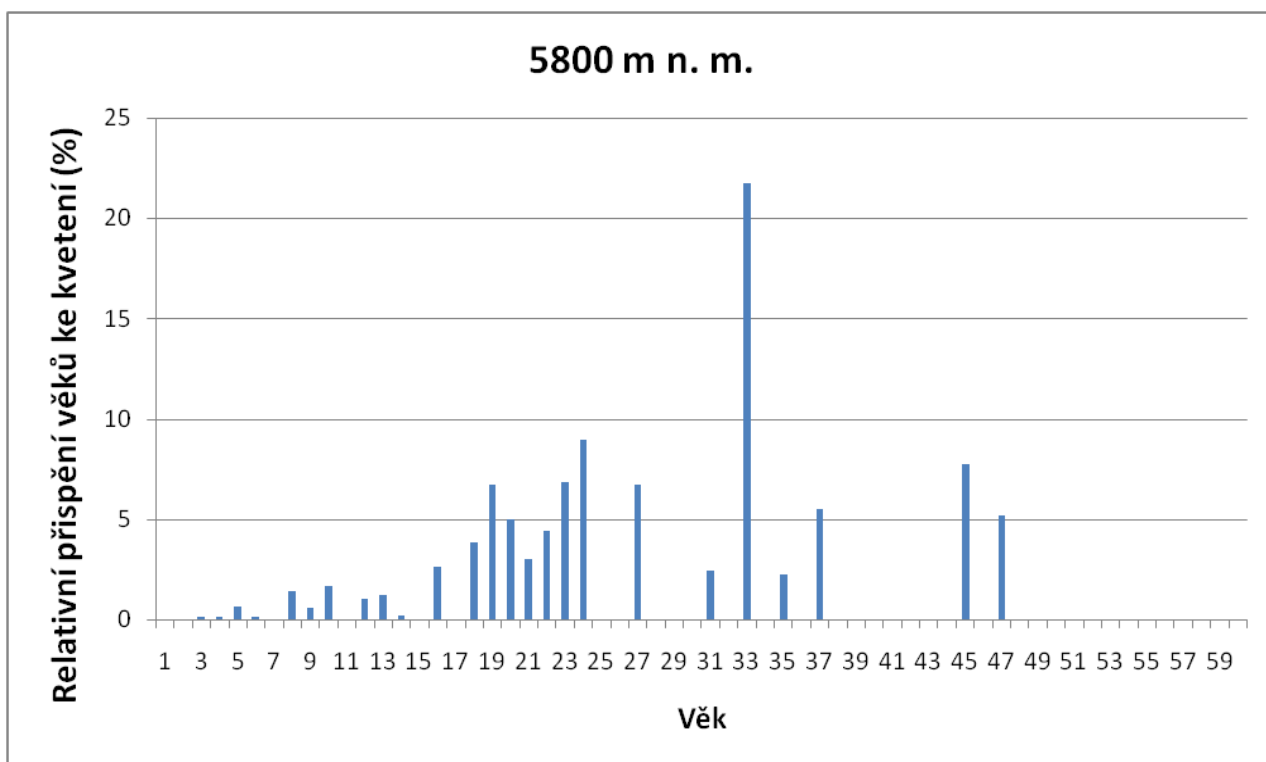
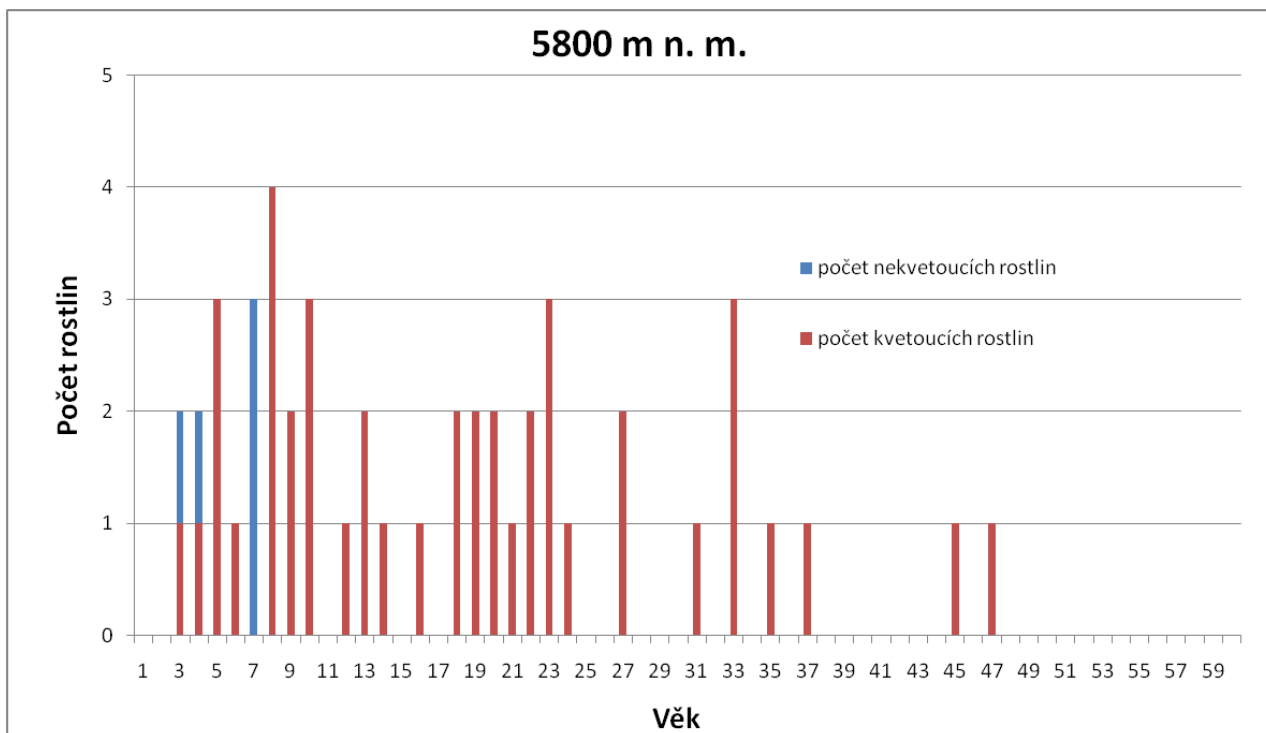
Na obrázcích 21, 23, 25, 27 (relativní příspěví) je zobrazeno relativní příspěví jednotlivých věků k celkové produkci květů v populaci na všech lokalitách. Z grafů vyplývá, že na lokalitách 5300 a 5800 platí že, čím jsou rostliny starší, tím více přispívají k celkové produkci květů. Například na lokalitě 5300 bylo 20 % květů vytvořeno jednou rostlinou ve věku 47 let a pouze necelých 10 % květů bylo vytvořeno dvěma rostlinami ve věku 13 let. Na lokalitách 5600 a 5700 rostliny v pozdějším věku svůj podíl na tvorbě květů nezvyšují ani nesnižují.

Grafy zobrazující počet květů a relativní příspěví jsou řazeny pod sebe tak, aby bylo vidět, jaký počet rostlin vytváří procento příspěví v každém věku.

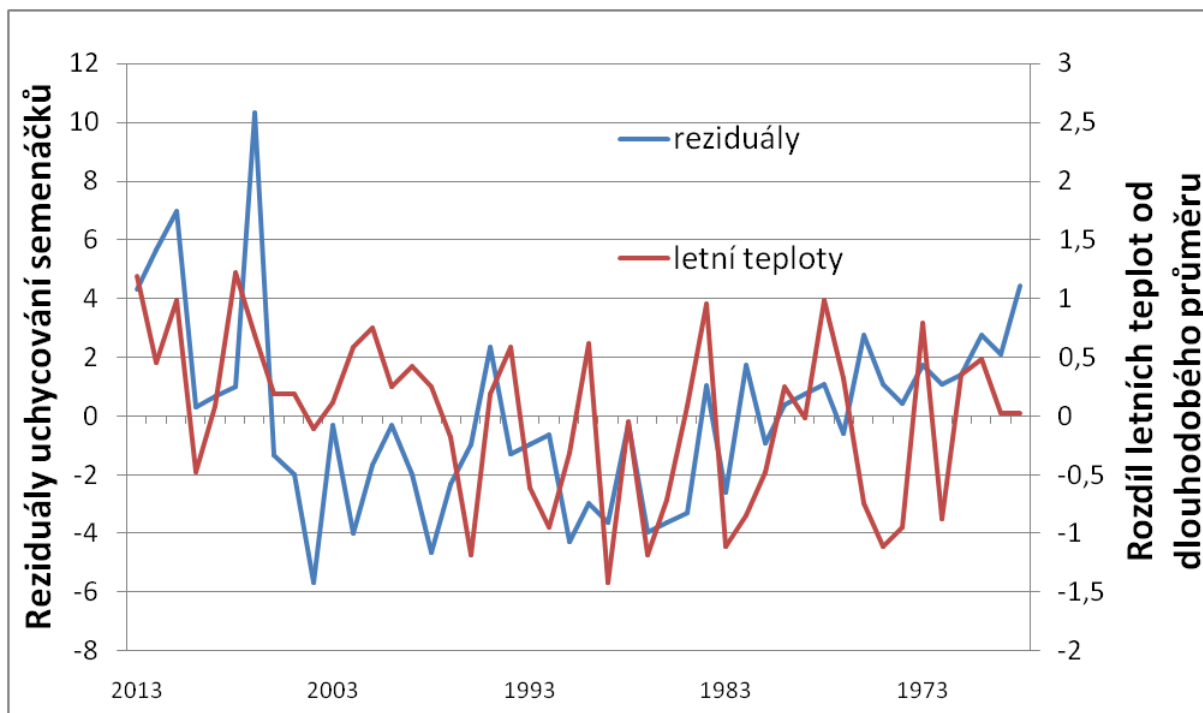








Na obrázku 28 je zobrazen průběh letních teplot (červená křivka – odchylka průměrných letních teplot od dlouhodobého průměru letních teplot) a uchycování semenáčů (modrá křivka – reziduály lineární závislosti počtu uchycených semenáčů na jednotlivých letech). Letní teploty mají pozitivní vliv na uchycování rostlin.



Reziduály uchycování rostlin jsou průkazně pozitivně závislé na odchylkách letních teplot od dlouhodobého průměru ($r^2 = 0,1147$; $p = 0,0213$, Obr. 28).

5 Diskuse

Vysokohorská krajina je charakteristická svou prostorovou různorodostí abiotických vlivů a silně proměnlivou časovou dynamikou (Körner, 2003). Nicméně jednotlivé podmínky samy o sobě obvykle nejsou rozhodujícím faktorem pro odezvu rostlin, tím je jejich interakce (Scott & Billings, 1964). Těmto zjištěním odpovídají také výsledky mé práce, ve které se odezva rostlin nemění výhradně kontinuálně podél výškového gradientu.

Mezi nejnižší a nejvyšší lokalitou můžeme sledovat opačný trend investic do hmotnosti nadzemní a podzemní biomasy. Podobný trend můžeme na těchto lokalitách sledovat u podílů investic do jednotlivých orgánů. Z těchto výsledků vyplývá, že populace na nejnižší a nejvyšší lokalitě se zřetelně řídí gradientem nadmořské výšky. Trendy populací středních výšek nevykazují výrazný vztah ke gradientu nadmořské výšky a řídí se spíše gradientem půdní vlhkosti a gradientem teploty v půdě (Billings & Mooney, 1968).

5.1 Věk rostlin

Z mých výsledků vyplývá, že v průměru nejstarší rostliny byly nalezeny na nejvyšší lokalitě. Nejnižšího věku se rostliny dožívaly na lokalitě 5600. Zvyšování věku rostlin s rostoucí nadmořskou výškou pozorovali také (Nobis & Schweingruber, 2013, von Arx *et al.*, 2006). Grime (2001) Schweingruber & Poschlod (2005) pozorovali, že rostliny dosahují vyššího věku při snížené dostupnosti zdrojů. Tyto zjištění by mohly vysvětlit rozdíly v chování populací 5600 a 5800. Na lokalitě 5600 je v průběhu celého roku dostupná půdní voda v kapalném stavu, zatímco na lokalitě 5800 půdní voda pravidelně zamrzá. Podobně pozitivní vliv na dosahování vyššího věku má krátká vegetační sezona (Schweingruber & Poschlod, 2005). Podle Billingse & Mooneyho (1968) a Grima (2001) je delší životnost ve vyšších nadmořských výškách kompenzace k vysokému riziku nedokončení cyklu pohlavního rozmnožování. Také Klimeš & Doležal (2010) došli k závěru, že v extrémních podmínkách prostředí je vhodná strategie růstu, která není závislá na úspěšné reprodukci v každém roce.

5.2 Průměrná šířka letokruhu

Nejširší letokruhy mladých a středně starých rostlin byly naměřeny na nejnižší lokalitě.

V rámci mladých a středně starých rostlin se letokruhy zužovaly se stoupající nadmořskou výškou. Průměrná šířka letokruhu klesala s věkem na všech lokalitách kromě lokality 5600. Rychlejší pokles šířky letokruhy byl zaznamenán na nejnižší lokalitě, nejpomalejší pak na nejvyšší lokalitě. Šířka letokruhu odráží klimatické poměry stanoviště v jednotlivých letech (Dietz & Fattorini, 2002, Rixen *et al.*, 2010).

Pokles průměrné šířky letokruhu objevil také vonArx *et al.* (2006) ve své studii provedené na Wallowa Mountains v Oregonu. V této studii rostliny z nadmořské výšky 1200 m n. m. vytvářely až o polovinu širší letokruhy než rostliny z nadmořské výšky 2 400 m n. m. Rixen *et al.* (2010) odhalili, že rostliny z nižších poloh vytvářejí širší letokruhy než rostliny z vyšších poloh pouze v chladných letech.

Malé změny v šířce letokruhů s věkem na lokalitě 5600 mohou být způsobeny příznivými klimatickými podmínkami na stanovišti, zvláště pak vodním režimem stanoviště. Z mých klimatických dat vyplývá, že na této lokalitě půdní voda v průběhu roku téměř nezamrzá, což může být způsobeno vyšší vrstvou sněhové pokrývky. Pozitivní vliv sněhu na šířku letokruhu pozoroval také Rixen *et al.* (2010). V této studii byl sníh důležitým faktorem při ochraně rostlin před zmrznutím a zároveň zásobárnou vody při jarním tání. Naproti tomu Dietz & Fattorini (2002) zjistili, že sněhová pokrývky v mnoha případech zkracuje vegetační sezonu, což vede k vytváření užších letokruhů.

5.3 Podíly biomasy investované do jednotlivých orgánů

Rostliny mohou do biomasy přerozdělit pouze množství energie, které jsou schopny získat z prostředí, ve kterém rostou. Způsob jakým investují do biomasy orgánů, určuje jejich další vývoj (Kozłowski, 1992).

Populace ve výškách nad 5000 m n. m. investují s věkem více energie do biomasy stonků, než do biomasy ostatních orgánů. Navíc se podíl energie investovaný do biomasy stonků zvyšuje s rostoucí nadmořskou výškou. Tato zjištění se shodují se závěry Billingse & Mooneyho (1968), kteří se zabývali porovnáním tundrových a vysokohorských druhů vytrvalých rostlin. K odlišným výsledkům došli Körner & Renhardt (1987), jejichž studie provedená v rakouských Alpách naznačuje, že podíl investic do nadzemní biomasy se stoupající nadmořskou výškou klesá, a to právě na úkor investic do biomasy stonků. Podle jejich výsledků v nadmořských výškách 2600 – 3000 m n. m. je podíl energie investovaný do biomasy stonků až o 22 % nižší než v nadmořské výšce 600 m n. m. Zatímco v mé studii investice energie do biomasy stonků stoupají na úkor investic energie do kořenového systému, ve studii Körnera & Renhardta (1987) je tomu naopak. Rozdíly mezi našimi výsledky jsou způsobeny odlišnou strukturou kořenového systému druhů studovaných v Alpách a druhu *Potentilla pamirica*. Alpské rostliny vytváří s rostoucí nadmořskou výškou více jemných kořínků, proto podíl energie investovaný do biomasy kořenů stoupá (Körner, 2003). Rostliny v nadmořské výšce nad 5000 m n. m. jemné kořeny nevytváří, což je způsobeno pravidelným zamrzáním a rozmrzáním vody půdě, které by tyto jemné kořeny zničilo.

V mé studii podíl energie investované do biomasy listů na nejnižší lokalitě s věkem klesá oproti tomu, na nejvyšší lokalitě mírně stoupá. Ve studii provedené Körnerem & Renhardtem (1987) je podíl energie investované do biomasy listů ve vyšších polohách vyšší nejvíce však o 6 %. Naše výsledky se tedy v zásadě shodují. Körner & Rendhardt (1987) zjistily vliv nadmořské výšky na podíl investic energie do biomasy listů. Mé výsledky doplnily tyto znalosti o poznatky vlivu věku.

Podíl energie investovaný do biomasy květů klesá jak s nadmořskou výškou, tak s věkem. Pokles podílu energie investované do biomasy listů s nadmořskou výškou se shoduje

také s výsledky studie provedené v rakouských Alpách. Podíly energie investované do biomasy jednotlivých orgánů odpovídají rychlosti jejich růstu.

5.4 Investice do biomasy

Zvyšování hmotnosti biomasy jednotlivých orgánů rostliny během ontogeneze je očekávaný a sám o sobě nepříliš významný výsledek. Nicméně porovnání rychlosti zvyšování hmotnosti jednotlivých orgánů mezi lokalitami nám může přiblížit rozdíly v ontogenezi rostlin v jednotlivých nadmořských výškách. Mé výsledky naznačují, že v prvních letech po uchycení investují rostliny nejvíce biomasy do kořenů. V následujících letech, po vytvoření dostatečného kořenového systému, investují rostliny více do nadzemních orgánů, zejména pak stonků. Vysoké množství investic do kořenového systému v mladším věku je nejvýraznější na nejnižší lokalitě. Naopak vysoké množství investic do nadzemní biomasy a stonků je v mé práci příznačné pro nejvyšší lokalitu.

Podle Müllera *et al.* (2000) je preference investic do biomasy kořenů v mladém věku a do nadzemní biomasy ve starším věku nejběžnější alometrická strategie rostlin. Mladé rostliny na nejnižší lokalitě investují intenzivněji do kořenů pravděpodobně kvůli nedostatku vody. Naopak starší rostliny na nejvyšší lokalitě investují hlavně do nadzemní biomasy, aby podpořily větší míru rozmnožování (Fabbro & Körner, 2004).

Příčina velkého množství investic do stonků ve vyšších lokalitách může spočívat v jejich opěrné funkci pro listy a květy. Fabbro & Körner (2004) odhalili, že funkce stonku se mění podél gradientu nadmořské výšky. V nižších polohách hraje stonek důležitou roli jako opora pro listy, ve vyšších polohách má větší významu pro oporu květů. Změnou investic do biomasy stonků se vzrůstající nadmořskou výškou se zabývali Hawström *et al.* (1993) a Woodward (1986). Jejich studie odhalily postupné zkracování stonků se zvyšující se nadmořskou výškou. Z poznatků Woodwarda (1986) vyplývá, že rostliny se stoupající

nadmořskou výškou zkracují stonky, kvůli většímu působení větru ve vyšších nadmořských výškách. Ze stejného důvodu se rostliny ve vyšších nadmořských výškách drží více při zemi (Körner, 2003, Woodward, 1986). Studie Woodwarda (1986) naznačuje, že zkracování stonků se vzrůstající nadmořskou výškou může být také způsobeno snížením míry kompetice o světlo ve vyšších nadmořských výškách. Stonek nemusí nést listy kvůli světlu tak vysoko.

V mé studii se množství listů a květů na jednotlivých lokalitách mění v závislosti na věku. Na nejnižší lokalitě mají rostliny největší množství listů v mladém věku, v pozdějších letech je pak množství listů oproti rostlinám v ostatních lokalitách nižší. Ve srovnání rostliny z nejvyšší lokality mají největší množství listů ve starším věku, ačkoliv v prvních letech bylo množství listů ze všech lokalit nejmenší. Změnami v listové biomase podél gradientu nadmořské výšky se zabývali Hawström *et al.* (1993). Hawström *et al.* (1993) pozorovali snižování množství listů s rostoucí nadmořskou výškou. Pellissier *et al.* (2010) se zabývali specifickou listovou plochou (SLA), nicméně se stoupající nadmořskou výškou nezaznamenali v SLA žádné změny. Velikost SLA rostlin se měnila spíše s vlhkostním gradientem.

Rozdíly mezi mými výsledky a výsledky studií provedených Hawströmem *et al.* (1993), Woodwardem (1986) a Pellissierem *et al.* (2010) jsou pravděpodobně způsobeny nezahrnutím věku do jejich studií.

5.5 Rozmnožování rostliny

Množství květů se na třech nejnižších lokalitách s věkem zvyšovalo podobnou rychlostí. Na nejvyšší lokalitě se množství květů s věkem zvyšovalo mírně rychleji. Navíc vzhledem k vyššímu počtu starších rostlin na této lokalitě je zde množství květů nejvyšší ze všech lokalit. K podobným výsledkům došli také vonArx *et al.* (2006). V jejich studii zaznamenali nárůst počtu květů se stárnutím rostliny a zároveň se zvyšující se nadmořskou výškou. Ve

výšce 2450 m n. m. napočítali až pětkrát více květů než o 1000 výškových metrů níže (v této studii, stejně jako v mé studii byl zaznamenán také výskyt starších rostlin ve vyšších nadmořských výškách, viz výše). Schopnost vytvářet větší počet květů ve vyšším věku lze vysvětlit závislostí tvorby květů na velikosti rostliny (potažmo stáří). Podle Stöcklina *et al.* (2009) a Hautiera *et al.* (2009) rostliny mohou začít vytvářet květy až od určité velikosti. Dále se zvyšující se velikostí rostliny se zvyšuje i počet vytvářených květů (Hautier *et al.*, 2009, Stocklin *et al.*, 2009). S výše uvedenými poznatky se shodují také mé výsledky týkající se relativního přispění různě starých rostlin ke kvetení. Starší rostliny přispívaly k produkci květů mnohem vyšší měrou než mladší rostliny, zvláště pak na nejvyšší lokalitě.

Přestože má studia a studie von Arxe *et al.* (2006) poukazují na zvyšování množství květů s nadmořskou výškou, většina dalších studií došla k opačnému závěru. Billings and Mooney (1968), Bliss (1971) Hautier *et al.* (2009), Stöcklin (1999) Stöcklin *et al.* (2009) a Pellissier *et al.* (2010) ve svých studiích odhalili trend snižování množství květů se vzrůstající nadmořskou výškou. Podle Kozlowského (1992) vysokohorské rostliny snížením přidělu zdrojů do pohlavního rozmnožování snižují riziko úmrtnosti. Pohlavní rozmnožování je energeticky velmi náročné, navíc ve vysokých nadmořských výškách je velké riziko, že proces pohlavního rozmnožování nebude dokončen (Stocklin *et al.*, 2009). Z tohoto důvodu rostliny ve vyšších nadmořských výškách často investují spíše do klonálního rozmnožování (Bliss, 1971, Pellissier *et al.*, 2010, Stocklin *et al.*, 2009). Navíc podle Weplera & Stöcklina (2005) se rostliny mohou rozmnožovat vegetativně mnohem dříve než pohlavně. Tyto poznatky společně s poznatky o snižování velikosti rostliny se zvyšující se výškou mohou vysvětlovat snižování míry kvetení s nadmořskou výškou nalezených v předchozích studiích (Wepler & Stocklin, 2005, Wepler *et al.*, 2006). Z mých výsledků vyplývá, že uchycování rostlin je závislé na letních teplotách.

6 Závěr

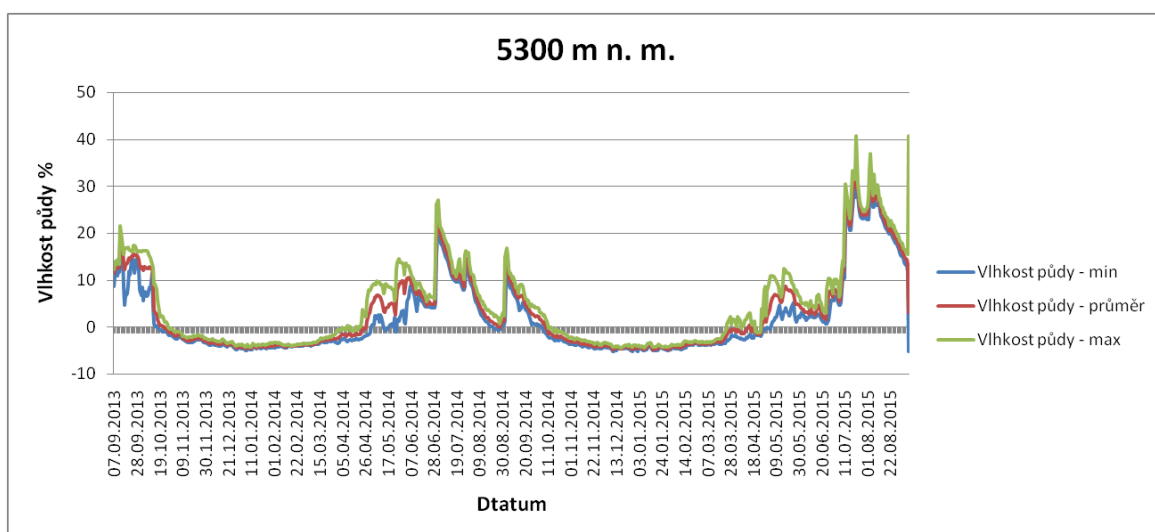
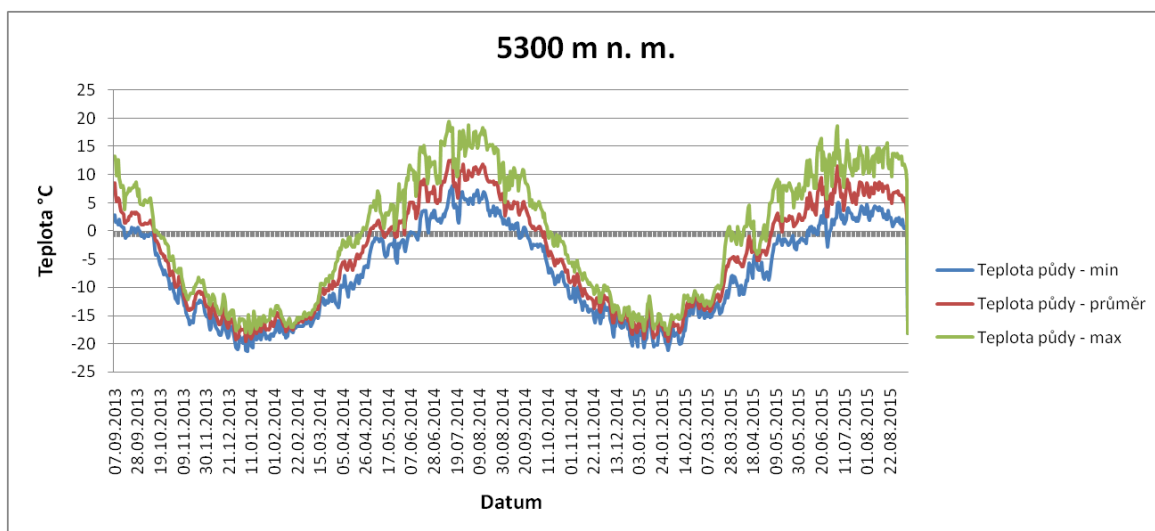
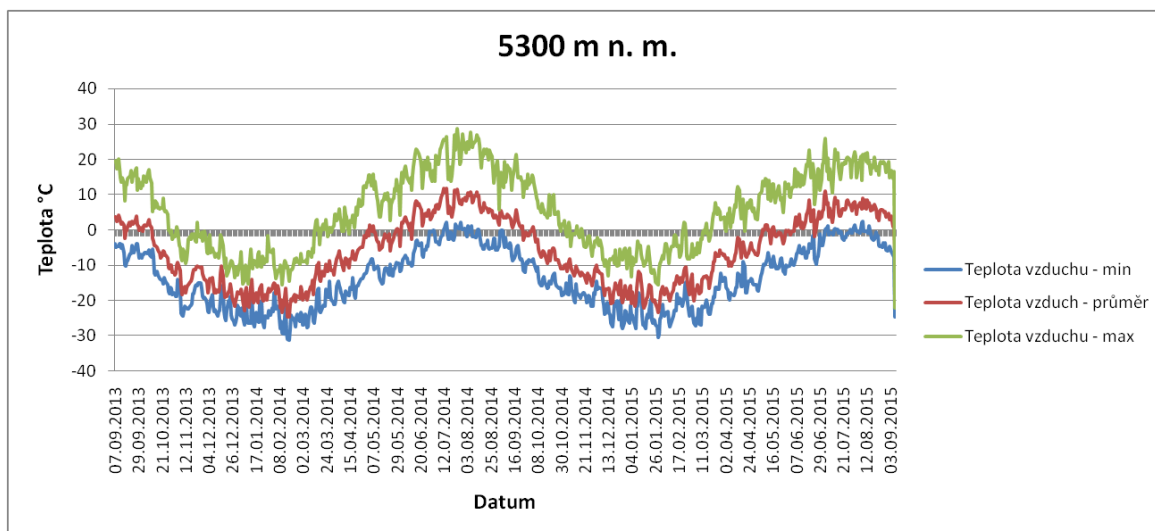
Většina zde citovaných autorů nezahrnuje do svých studií faktor věku. Opomíjení této charakteristiky může vést ke zkresleným výsledkům. Rostliny v mladém věku se často chovají odlišně, než rostliny ve starším věku. Mladé rostliny na nižších lokalitách, rostou rychleji, dříve se větví a investují více do kořenů než starší rostliny. Starší rostliny na vyšších lokalitách rostou pomaleji, později se větví a investují více do stonků, listů a květů než mladší rostliny. Mladých rostlin bývá zpravidla více, proto v mnoha případech mohou určovat trend, který na první pohled vypadá jako trend způsobený nadmořskou výškou. Ve skutečnosti je tento trend způsobený velkým množstvím mladých rostlin, které se chovají jinak než starší rostliny, kterých je méně. Dále byla zjištěna úzká korelace mezi uchycováním rostlin a letními teplotami.

7 Literatura

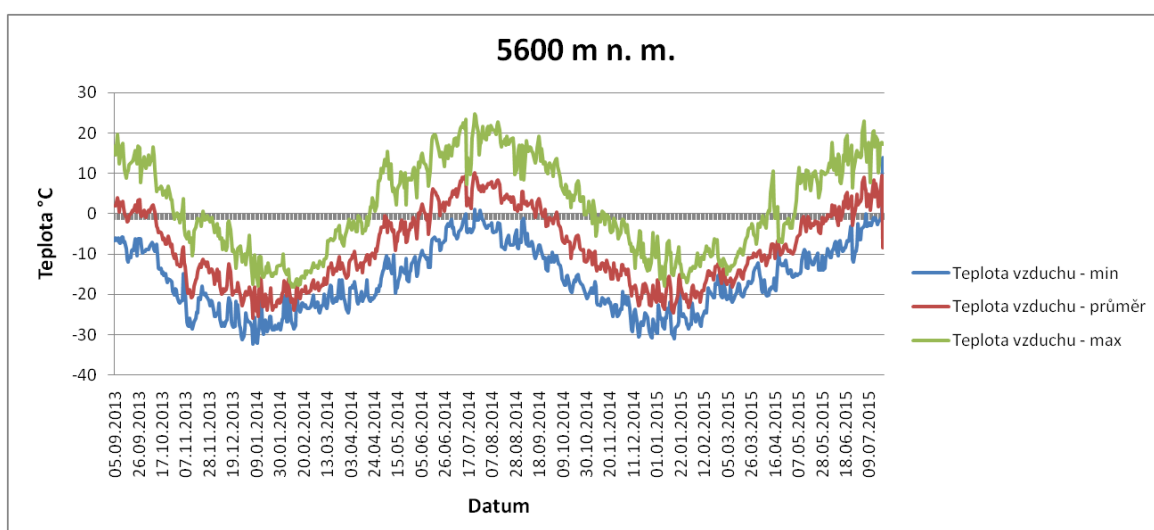
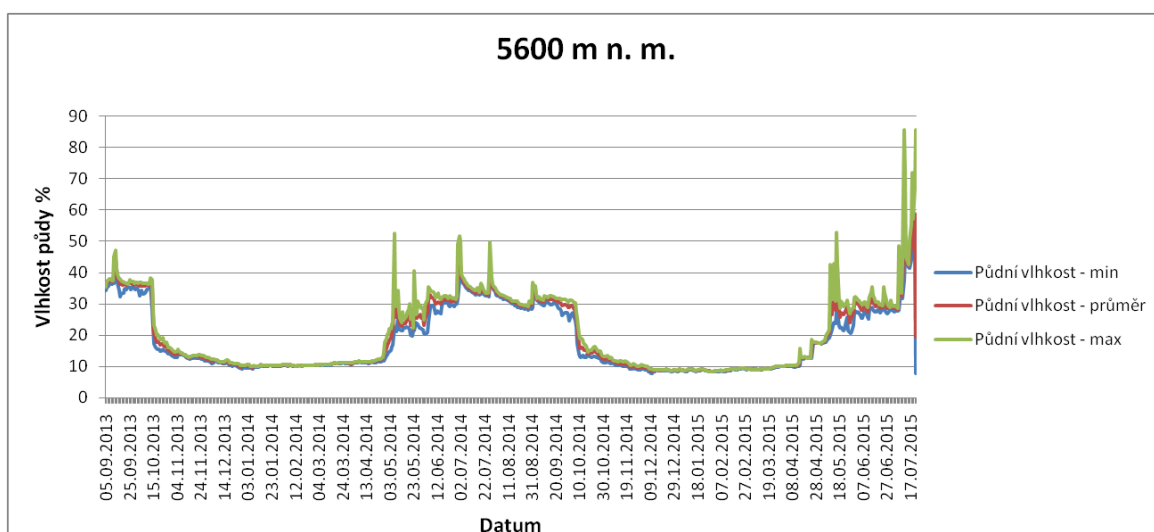
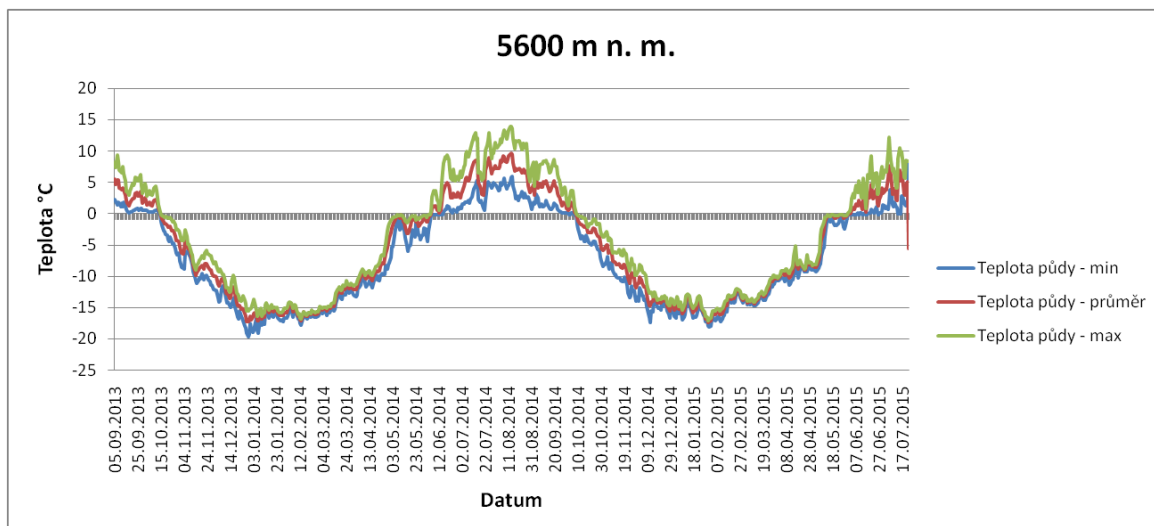
- Billings W, Mooney H (1968) The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Reviews*, **43**, 481-529.
- Bliss L (1971) Arctic and alpine plant life cycles. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **2**, 405-438.
- Callaway R, Brooker R, Choler P *et al.* (2002) Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, **417**, 844-848.
- Chlumská Z (2010) Funkční vlastnosti vysokohorských rostlin východního Ladaku (SZ Himaláje). Unpublished Diplomová práce Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, 80 pp.
- Dietz H, Fattorini M (2002) Comparative analysis of growth rings in perennial forbs grown in an alpine restoration experiment. *Annals of Botany*, **90**, 663-668.
- Dietz H, Schweingruber F (2002) Annual rings in native and introduced forbs of lower Michigan, USA. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, **80**, 642-649.
- Dietz H, Ullmann I (1997) Age-determination of dicotyledonous herbaceous perennials by means of annual rings: Exception or rule? *Annals of Botany*, **80**, 377-379.
- Diggle P (1997) Extreme preformation in alpine *Polygonum viviparum*: An architectural and developmental analysis. *American Journal of Botany*, **84**, 154-169.
- Douglas D (1981) The balance between vegetative and sexual reproduction of *Mimulus-primuloides* (*Scrophulariaceae*) at different altitudes in California. *Journal of Ecology*, **69**, 295-310.
- Dvorsky M, Doležal J, De Bello F, Klimešova J, Klimeš L (2011) Vegetation types of East Ladakh: species and growth form composition along main environmental gradients. *Applied Vegetation Science*, **14**, 132-147.
- Fabbro T, Körner C (2004) Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora*, **199**, 70-81.
- Grime Jp (2001) *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*, Wiley.
- Gärtner H, Schweingruber Fh (2013) *Microscopic Preparation Techniques for Plant Stem Analysis*, Kessel.
- Hautier Y, Randin C, Stocklin J, Guisan A (2009) Changes in reproductive investment with altitude in an alpine plant. *Journal of Plant Ecology*, **2**, 125-134.
- Havstrom M, Callaghan T, Jonasson S (1993) Differential growth-responses of *Cassiope-tatragona*, an arctic dwarf shrub, to environmental perturbations among 3 contrasting high sites and sub-arctic sites. *Oikos*, **66**, 389-402.
- Klimeš L (2003) Life-forms and clonality of vascular plants along an altitudinal gradient in E Ladakh (NW Himalayas). *Basic and Applied Ecology*, **4**, 317-328.
- Klimeš L, Doležal J (2010) An experimental assessment of the upper elevational limit of flowering plants in the western Himalayas. *Ecography*, **33**, 590-596.
- Klimeš L, Klimešová J, Hendriks R, Van Groenendal J (1997) Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. In: *The ecology and evolution of clonal plants*. (eds De Kroon H, Van Groenendal J) pp Page. Leiden, Backhuys.
- Körner C (2003a) Limitation and stress - always or never ? *Journal of Vegetation Science*, **14**, 141-143.
- Körner C (2003b) Nutrients and sink activity drive plant CO₂ responses - caution with literature-based analysis. *New Phytologist*, **159**, 537-538.
- Körner C, Alsos I (2009) Freezing resistance in high arctic plant species of Svalbard in midsummer. *Bauhinia*, **21**, 25-32.

- Körner C, Press M, Scholes J, Barker M (1999) Alpine plants: stressed or adapted? *Physiological Plant Ecology*, 297-311.
- 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.
- Kozlowski J (1992) Optimal allocation of resources to growth and reproduction – implications for age and size at maturity. *Trends in Ecology & Evolution*, **7**, 15-19.
- Körner C (1999) *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*, Springer Berlin Heidelberg.
- Körner C (2003) *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems ; with 47 Tables*, Springer Berlin Heidelberg.
- Müller I, Schmid B, Weiner J (2000) The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **3**, 115-127.
- Nobis M, Schweingruber F (2013) Adult age of vascular plant species along an elevational land-use and climate gradient. *Ecography*, **36**, 1076-1085.
- Pellissier L, Fournier B, Guisan A, Vittoz P (2010) Plant traits co-vary with altitude in grasslands and forests in the European Alps. *Plant Ecology*, **211**, 351-365.
- Rixen C, Schwoerer C, Wipf S (2010) Winter climate change at different temporal scales in *Vaccinium myrtillus*, an Arctic and alpine dwarf shrub. *Polar Research*, **29**, 85-94.
- Schweingruber F, Dietz H (2001) Annual rings in the xylem of dwarf shrubs and perennial dicotyledonous herbs *Dendrochronologia*, **19**, 115-126.
- Schweingruber F, Poschlod P (2005) Growth rings in herbs and shrubs: life span, age determination and stem anatomy. *Forest Snow and Landscape Research*, **79**.
- Scott D, Billings W (1964) Effects of Environmental Factors on Standing Crop and Productivity of an Alpine Tundra. *Ecological Monographs*, **34**, 243-270.
- Stocklin J (1999) Differences in life history traits of related *Epilobium* species: Clonality, seed size and seed number. *Folia Geobotanica*, **34**, 7-18.
- Stocklin J, Kuss P, Pluess A (2009) Genetic diversity, phenotypic variation and local adaptation in the alpine landscape: case studies with alpine plant species. *Botanica Helvetica*, **119**, 125-133.
- Von Arx G, Edwards P, Dietz H (2006) Evidence for life history changes in high-altitude populations of three perennial forbs. *Ecology*, **87**, 665-674.
- Weier E, Van Der Werf A, Thompson K, Roderick M, Garnier E, Eriksson O (1999) Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 609-620.
- Weppler T, Stocklin J (2005) Variation of sexual and clonal reproduction in the alpine Geum reptans in contrasting altitudes and successional stages. *Basic and Applied Ecology*, **6**, 305-316.
- Weppler T, Stoll P, Stocklin J (2006) The relative importance of sexual and clonal reproduction for population growth in the long-lived alpine plant Geum reptans. *Journal of Ecology*, **94**, 869-879.
- Woodward F (1986) Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium-myrtillus* taken from a wide altitudinal range. *Oecologia*, **70**, 580-586.

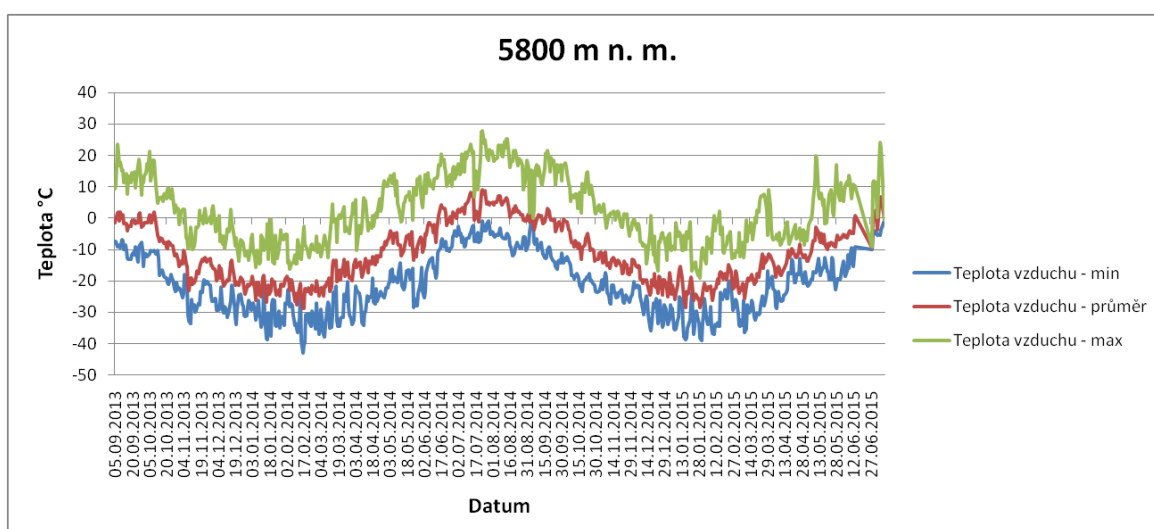
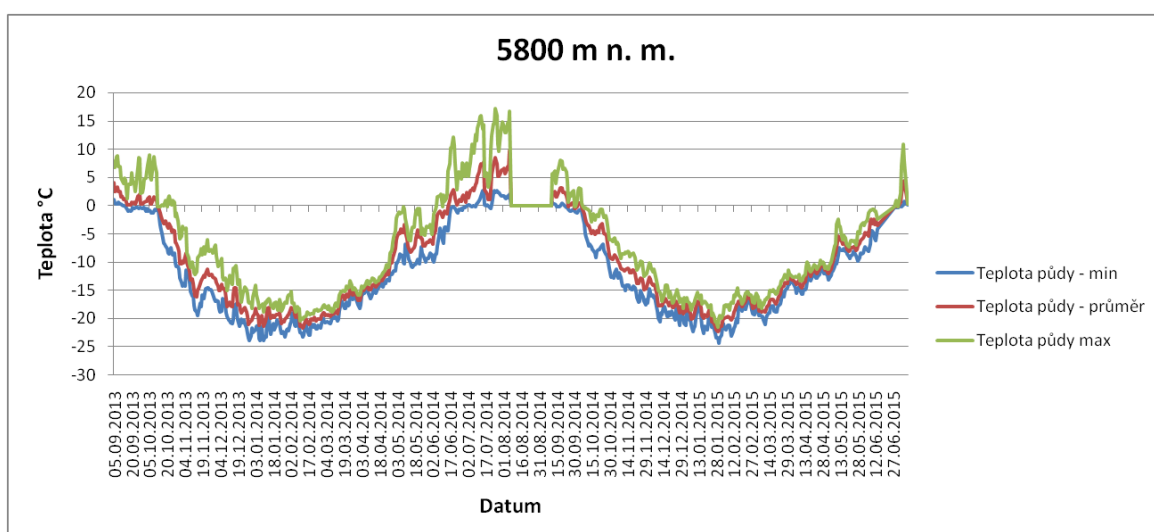
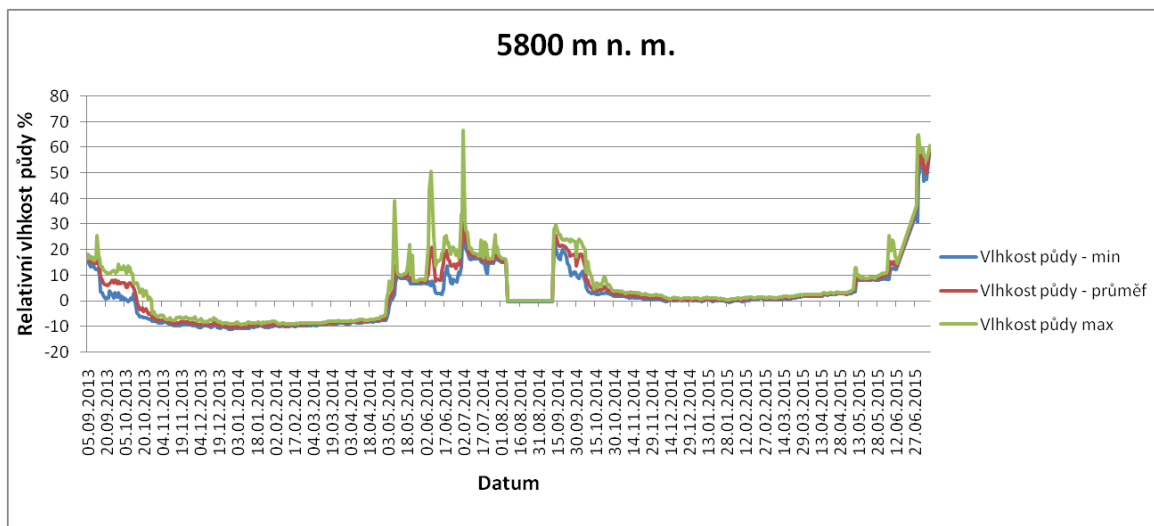
Přílohy



Obr 1: Klimatická data zachycená automatickými HOBO and TOMST® TMS stanicemi na lokalitě 5300



Obr 2: Klimatická data zachycená automatickými HOBO and TOMST® TMS stanicemi na lokalitě 5600



Obr 3: Klimatická data zachycená automatickými HOBO and TOMST® TMS stanicemi na lokalitě 5800