

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie (B1501)

Studijní obor: BBI (1501R001)



**Kateřina Plachtová**

Funkční diverzita květů ve společenstvech alpínských rostlin  
*Functional diversity of flowers in alpine plant communities*

Bakalářská práce

Školitel:

doc. RNDr. Petr Sklenář, Ph.D.

Praha, 2020

Tímto bych chtěla poděkovat svému školiteli docentu RNDr. Petru Sklenářovi, Ph.D. za cenné rady a nesmírnou trpělivost. Zároveň bych chtěla poděkovat své rodině za podporu.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala sama z uvedené literatury a na základě konzultací se svým školitelem. Dále prohlašuji, že práce nebyla využita jako závěrečná práce k získání jiného nebo obdobného druhu vysokoškolské kvalifikace.

Praha 2020

Kateřina Plachtová

## **Abstrakt:**

Vysokohorské prostředí se od dalších biotopů liší speciálními abiotickými podmínkami prostředí, které ovlivňují zdejší rostlinná společenstva. Podél výškového gradientu se mění druhové složení rostlinných společenstev, vegetativní i generativní funkční znaky rostlin, i abundance a druhové složení jejich opylovačů. Tato práce se zabývá zejména květními funkčními znaky (morfologií květů, barvou květů a chemickými znaky) a jejich diverzitou podél výškového gradientu. Zároveň se snaží najít všeobecné trendy, které charakterizují změny těchto znaků. Hlavními vlivy, které působí na proměnlivost funkčních znaků květů, jsou především opylovači a abiotické faktory prostředí. Funkční znaky květů vysokohorských rostlin se mění podle množství a preferencí dostupných opylovačů. Dominantními opylovači vysokohorského prostředí jsou dvoukřídlí, proto jsou zdejší rostlinné druhy svými květními funkčními znaky přizpůsobené zejména jim. Květní znaky se ovšem mění i v závislosti na abiotických faktorech, které mohou působit opačným směrem než faktory biotické. Vzhledem ke komplexitě faktorů působících na vysokohorské rostlinné systémy, nelze jednoznačně popsat zákonitosti změn květních znaků podél výškového gradientu. Jsou zde však patrné určité trendy.

**Klíčová slova:** Vysokohorské rostliny, diverzita, funkční znaky, morfologie květů, barva květů, chemické znaky

## **Abstract:**

Alpine environment differs from other biomes with its special abiotic conditions, which may influence local plant communities. Species composition of plant communities' changes along the altitudinal gradient. So do its vegetative and generative functional traits, as well as abundance and species composition of their pollinators. This thesis mainly examines floral functional traits (morphology, color and chemical traits of flowers) and their diversity along altitudinal gradient. It attempts to find general trends that characterize altitudinal changes of these traits. Most crucial drivers are pollinators and abiotic factors of environment. Functional traits of alpine plants change in response to variation in abundance and species composition of pollinators. Since dominant pollinators in the alpine environment are *Diptera*, floral functional traits of local plant communities are adjusted according to their preference. However, floral functional traits are also depending on abiotic factors, which can have an opposite effect compared to biotic factors. Considering the complexity of alpine plant communities and also the complexity of the drivers, which influence them, it's extremely difficult to find unambiguous patterns to describe these changes. Nevertheless, some trends in the altitudinal changes of floral functional traits can be found.

**Keywords:** Alpine plants, diversity, functional traits, flower morphology, flower color, chemical traits

## Obsah:

1. Úvod .....	6
2. Vysokohorské prostředí .....	6
2.1. Abiotické faktory .....	7
2.2. Biotické faktory a specifika opylování ve vysokohorském prostředí .....	7
2.2.1. Opylování ve vysokohorském prostředí .....	8
2.2.2. Opylovači podél výškového gradientu .....	9
2.2.3. Fenologie kvetení .....	10
3. Změny vegetativních znaků ve vysokohorském prostředí .....	10
4. Květní funkční znaky .....	12
4.1. Morfologie květu .....	12
4.1.1. Tvar a symetrie květů .....	13
4.1.2. Velikost květů .....	14
4.2. Barvy .....	14
4.2.1. Barevné spektrum a vizuální schopnosti opylovačů .....	15
4.2.2. Proměnlivost barev květů ve vysokohorském prostředí .....	16
4.2.3. Chemické znaky .....	18
5. Klimatické změny a rizika pro vysokohorská společenstva rostlin a opylovačů .....	19
6. Závěr .....	20
7. Použitá literatura .....	22

## 1. Úvod

Vysokohorská rostlinná společenstva jsou formována speciálními podmínkami prostředí, a tudíž funkční ekologie alpských rostlin byla zkoumaná mnoha studiemi. Většina z nich se však věnuje změnám vegetativních znaků rostlin nebo jejich fyziologii. Neméně důležité jsou ale jejich generativní části, jejichž význam je pro rostliny nezpochybnitelný. Generativní orgány zprostředkovávají pohlavní rozmnožování rostlin. To je nezbytné z hlediska udržení genetické variability a zamezení imbrední deprese. Třebaže rostliny využívají různé způsoby opylování, včetně například větrosprašnosti či samosprašení, preferovaným způsobem pohlavního rozmnožování je cizosprašení. U alpských společenstev rostlin k němu dochází především prostřednictvím entomogamie. Právě těmto rostlinám, které využívají entomogamii jako dominantní způsob opylování, a jejich květům se věnuje tato práce.

Základním východiskem této práce je skutečnost, že vzhledem ke změně abiotických podmínek podél výškového gradientu a změně abundance a druhové skladby opylovačů, lze pozorovat rozdíly mezi nížinnými a vysokohorskými rostlinnými společenstvy. Pozorované změny jsou nejen v rámci vegetativních znaků, ale také v rámci funkčních znaků květů. Cílem této práce je na základě dostupné literatury popsat variabilitu funkčních znaků květů společenstev rostlin vysokohorských oblastí. Dále nalézt obecné trendy pro průběh jejich změn podél výškového gradientu, popsat jejich charakter a možné důvody jejich vzniku.

První část práce všeobecně popisuje vysokohorské prostředí, abiotické a biotické faktory působící na tamní rostlinná společenstva. Dále charakterizuje změny těchto faktorů s měnící se nadmořskou výškou a způsoby, jak se jim rostliny přizpůsobují. Další část práce uvádí, jak tato změna uvedených faktorů prostředí působí na vegetativní části rostlin. Hlavní část bakalářské práce se pak zabývá funkčními znaky květů, jejich charakteristikami, významem, a především změnami podél výškového gradientu. Mezi funkční znaky květů popisované v této práci patří morfologie květu, barva květu a chemické znaky květu. Morfologií rozumíme především tvar, velikost a symetrii květu, ale také jednotlivé části květu, například délku a šířku koruny či pozici prašníků. Barva zahrnuje odstín, jas a saturaci, zkoumané za využití vizuálních spekter různých opylovačů. Mezi chemické znaky květu patří především vůně a odměny opylovačům v podobě množství a koncentrace nektaru.

## 2. Vysokohorské prostředí

Vysokohorské (neboli alpské) oblasti jsou význačné svou vysokou mírou biodiverzity a velkým množstvím endemických druhů (Spehn et al, 2014). Za alpské prostředí považujeme oblasti nacházející se nad hranicí lesa, jejíž nadmořská výška je ovšem velmi proměnlivá se zeměpisnou šířkou. V Sikkimském Himálaji se hranice lesa nachází ve výšce kolem 3 800-3 900 m n. m. (Basnett et

al, 2019), v jižních Alpách (Ubaye, Francie) je již kolem 1 500 m n. m. (Lefebvre et al, 2018).

V alpínském prostředí se vyskytuje několik hlavních forem rostlin. Körner (2003) je rozdělil na nízké dřevnaté keře, traviny, víceleté byliny a polštářové rostliny. Jako méně dominantní jmenuje sukulenty, jednoleté rostliny, geofyty, velké rosety, mechy a lišejníky. Nejvýznamnější životní formou jsou zde patrně hemikryptofyty, které zahrnují traviny i vytrvalé byliny.

Funkční znaky květů jsou ovlivňovány biotickými i abiotickými faktory, jejichž význam a intenzita se ovšem liší v jednotlivých nadmořských výškách (Bergamo et al, 2018; Gray et al, 2018).

## **2.1. Abiotické faktory**

Abiotické podmínky ve vysokohorském prostředí jsou značně specifické a do jisté míry i extrémní v porovnání s jinými biomy (Körner, 2003). O vysokohorských oblastech se říká, že zde panuje větší intenzita ozáření a větrnost. Jak ale zmiňuje Körner (2003) o vyšší míře sluneční radiace lze mluvit pouze v případě jasné oblohy, bez stínění mraků. Totéž platí i v případě množství UV záření (především UV-B), avšak v tomto případě existuje mnohem výraznější trend zvyšování míry radiace se zeměpisnou šířkou (viz také Nagy & Grabherr, 2009). Vysoká větrnost je závislá na lokalitě, ve které se daná oblast nachází, a na reliéfu dané krajiny. Nelze tudíž říct, že zmíněné podmínky jsou všeobecným znakem alpínských oblastí. Všeobecně ale například platí, že s nárůstem nadmořské výšky se snižuje atmosférický tlak. Snižuje se také průměrná teplota, přičemž míra této změny závisí na vzdálenosti od moře nebo typu reliéfu. S poklesem atmosférického tlaku souvisí také pokles obsahu vody v ovzduší (Körner, 2003). Vysokohorské prostředí se liší také z hlediska úživnosti půdy, jelikož zde (i vzhledem k nižším teplotám, vlhkosti a dalším vlivům) dochází k pomalejší dekompozici rostlinného opadu a mineralizaci půdy (Körner, 2003). Vzhledem k chladnějšímu prostředí a přetrvávající sněhové pokrývce začíná vegetační období ve vysokohorském prostředí později a trvá výrazně kratší dobu.

## **2.2. Biotické faktory a specifika opylování ve vysokohorském prostředí**

Mezi biotické faktory kromě opylovačů patří herbivoři, patogeny a interakce mezi rostlinami (Schowalter, 2016; Burdon, 1987; Newman, 1983). Mezi opylovači a rostlinami probíhá koevoluce, jejímž výsledkem je silná oboustranná závislost těchto organismů (Willmer, 2011). Rostliny se opylovačům přizpůsobují barvou květů, jejich symetrií, vůní, tvarem a dalšími speciálními znaky. Opylovači tudíž mají vliv na formování květních funkčních znaků a naopak. Gray et al (2018) ve své studii popisují, že včely pravděpodobně měly vliv na proměnlivost odstínu barev květů podél nadmořské výšky.

### 2.2.1. Opylování ve vysokohorském prostředí

Ve vyšších nadmořských výškách je kratší vegetativní období (například Kudo et al, 2006) a nižší denzita opylovačů (Arroyo et al, 1982), což znevýhodňuje zdejší rostlinné populace. Pro rostliny je poté složitější dosáhnout cizosprášení, které je preferovaným, nikoliv však jediným způsobem rozmnožování vysokohorských rostlin (Lefebvre et al, 2018; Körner, 2003). Nejvyužívanější formou cizosprášení v alpínských společenstvech je entomogamie (hmyzosnubnost): 95 % pozorovaných rostlin vyžadovalo právě návštěvu květů hmyzem pro cizosprášení (Lefebvre et al, 2018), podobný trend zaznamenali Gray et al (2018). Další možností opylování v alpínském prostředí je také anemogamie (větrosprášení, větrosnubnost; Ackerman, 2002).

Alpínské prostředí se oproti nížinám liší dobou výskytu opylovačů. Doba vrcholového opylování v jižních Alpách se v souvislosti s vrcholovým kvetením měnila s nadmořskou výškou: čím vyšší nadmořská poloha, tím později v sezóně nastal vrchol opylování (Lefebvre et al, 2018; podobně Basnett et al, 2019). Vrchol aktivity se lišil i mezi opylovači: dvoukřídlí a blanokřídlí měli kupříkladu maximum aktivity přibližně o deset dnů dříve než brouci, a to ve všech porovnávaných nadmořských výškách (Lefebvre et al, 2018). Můžeme také pozorovat změnu délky aktivity opylovačů v rámci dne. Vysokohorský poddruh zvonku *Campanula spatulata* byl navštěvován menším počtem menších opylovačů, po kratší dobu během dne, než níže položený poddruh *C. s. spruneriana* (Blionis & Vokou, 2002).

Mezi další typické změny generativních znaků pozorované u vysokohorských rostlin patří menší počet květů, výjimkou není jediný květ na rostlinu (například Fabbro & Körner, 2003; Blionis & Vokou, 2002). Toto je výhodné z hlediska nižší kompetice mezi květy jedné rostliny a také díky menší šanci opylení pylem z jiného květu stejné rostliny (geitonogamie – například Harder & Barrett, 1995).

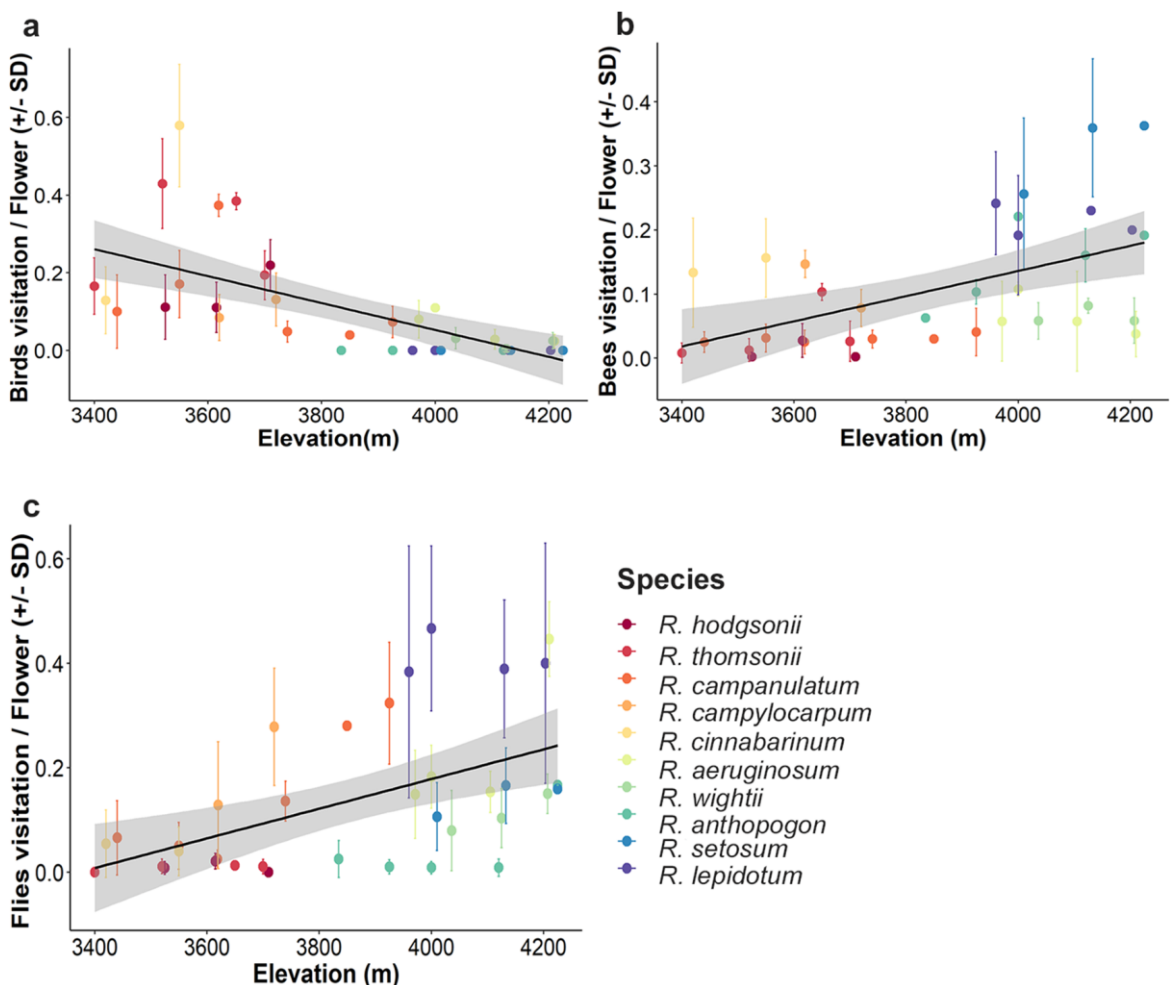
Se zvyšující se nadmořskou výškou roste tendence rostlin k samosprášení či vegetativní reprodukci (Körner, 2003), což působí jako kompenzace řídkého výskytu opylovačů a tím i vzácnějšího pohlavního rozmnožování. Vysokohorské druhy se vyznačují zvýšenou mírou samosprášení a nedostatečným přenosem pylu (*pollen limitation*), což se s rostoucí nadmořskou výškou dále zvyšuje (Basnett et al, 2019). V případě samosprášení ovšem hrozí imbrední deprese (Kudo et al, 2011). Druh *Rhododendron aureum* v pohoří Taisetsu v Japonsku v důsledku silné imbrední deprese abortuje velké množství semen, která vznikla samosprášením (Kudo et al, 2011). Tento druh se nachází zejména v nižších polohách, kde bývá typičtější a častější cizosprášení, nejspíš proto bylo takové množství semen vzniklých samosprášením abortováno.

Na druhou stranu, vysokohorské prostředí je nestálé a možnost samosprášení poskytuje zdejším rostlinám jistotu opylení. V případě, že nedojde k cizosprášení, může u oboupohlavních květů dojít k samosprášení (například Harder a Barrett, 1995; Kudo et al, 2011).

### 2.2.2. Opylovači podél výškového gradientu

Mezi nejběžnější opylovače rostlin vysokohorských společenstev patří *Diptera* (dvoukřídli), *Hymenoptera* (blanokřídli), v menší míře *Coleoptera* (brouci) a *Lepidoptera* (motýli – u nich je pozorování znesnadněno, jelikož mnoho z nich patří mezi noční živočichy). Složení a množství druhů opylovačů se mění s nadmořskou výškou (Lefebvre et al, 2018; Basnett et al, 2019; Shrestha et al, 2014).

Především v nižších polohách jsou u druhů rodu *Rhododendron* v Sikkimském Himálaji v roli významných opylovačů také ptáci. S rostoucí nadmořskou výškou však jejich podíl na opylování klesá (Obr. 1). Významná je hranice lesa (zde 3 800-3 900 m n. m.) nad kterou se ptáci v roli opylovačů rodu *Rhododendron* vyskytují jen zřídka (Basnett et al, 2019).



Obrázek 1: Změny četnosti návštěv různých skupin opylovačů (svislá osa) na květech druhů rodu *Rhododendron* v závislosti na rostoucí nadmořské výšce (vodorovná osa) v Sikkimském Himálaji. Převzato z Basnett et al (2019).

Hranici lesa jakožto důležitý gradient zmiňují i Lefebvre et al (2018), kteří pozorovali opylovače v Alpách (ve výškách od 970 do 2 700 m n. m.). Nad hranicí lesa (kolem 1 500 m n. m) zde docházelo ke snížení počtu včel, motýlů a brouků, a naopak k výraznému zvýšení četnosti dvoukřídých.

V Nepálském Himálaji (900-4 100 m n. m.) byla pozorována převaha dvoukřídlých a motýlů v nejvyšších nadmořských výškách (Shrestha et al, 2014). V Himálaji (Gangtok, Indie) byla s rostoucí nadmořskou výškou zaznamenána zvyšující se abundance blanokřídlých (Basnett et al, 2019 – Obr. 1), kteří patří mezi významné opylovače vysokohorských (a samozřejmě i nížinných) oblastí. Zejména čmeláci jsou dobře přizpůsobeni chladným podmínkám, například díky fakultativní endotermii (Willmer, 2011) a také patří mezi velmi efektivní opylovače. Podobně se zvyšoval i výskyt dvoukřídlých (Obr. 1), kteří jsou dominantními opylovači v nejvyšších nadmořských výškách (Basnett et al, 2019). Podobný trend nástupu dvoukřídlých jakožto dominantních opylovačů lze pozorovat i se vzrůstající zeměpisnou šířkou (Elberling a Olesen, 1999). Bohužel role dvoukřídlých opylovačů není dostatečně prozkoumána. Přesto je jejich důležitost při opylování rostlin, a zvláště těch vysokohorských, zcela nepochybná (Lefebvre et al, 2018; Basnett et al, 2019). Minimální pozornost je věnována i nočním opylovačům (review Borges, 2018), většina studií je nezahrnuje do svých měření (zmiňují je například Basnett et al, 2019 či Shrestha et al, 2014).

### **2.2.3. Fenologie kvetení**

Mezi adaptace na kratší vegetační období a nižší abundanci opylovačů ve vysokohorských oblastech patří prodloužená životnost květu (Blionis et al, 2001; Blionis & Vokou, 2002; Fabbro & Körner, 2003; Trunschke & Stöcklin, 2017). Prodloužená délka životnosti květu samotná ale není všeobecným znakem alpských rostlin. Alpské rostliny jsou totiž mnohem plastičtější v délce kvetení (v závislosti na stochastické abundanci opylovačů) než nížinné druhy rostlin. V případě neoplenění u nich lze pozorovat prodlouženou délku kvetení (Trunschke & Stöcklin, 2017). S tímto tvrzením souhlasí i studie Blionis & Vokou (2001). Dalším znakem je rychlá senescence po opylení, což šetří rostlinám energii (Trunschke & Stöcklin, 2017; také Stead, 1992). Tato strategie také zabrání, aby opylovač navštívil již opylené květy (vanDoorn, 1997).

Vysokohorské rostliny jsou dále známé tím, že kvetou později v reakci na abiotické podmínky (Blionis & Vokou, 2002; Basnett et al, 2019). Podobně i aktivita opylovačů nastává později v sezóně (Lefebvre et al, 2018), viz výše. Pěnišníky ve vysokohorských podmínkách kvetou později v sezóně, přesto stihnou vytvořit plody a semena, díky jejich malé velikosti (Basnett et al, 2019). Menší velikost plodů a semen patří mezi typické adaptace vysokohorských rostlin na kratší vegetační období (Blionis & Vokou, 2001; Lefebvre et al, 2018).

## **3. Změny vegetativních znaků ve vysokohorském prostředí**

Jak už bylo zmíněno, vysokohorské oblasti jsou specifické z hlediska abiotických podmínek. Körner et al (1989) vyzdvihují dva nejvýraznější faktory: nízkou teplotu a vysokou intenzitu sluneční radiace, vůči kterým se rostlinné druhy konvergentně a prediktabilně přizpůsobují svými vegetativními znaky.

Je všeobecně známo, že vysokohorské rostliny mají mohutnější kořenový systém než nížinné rostliny. Alokují relativně více energie a zdrojů do podzemní části rostliny než nížinné druhy (Blionis & Vokou, 2002). Podle Körner & Renhardt (1987) tento fakt ovšem neplatí zcela, biomasa sušiny kořenů se podle jejich měření mezi nízkými a vysokými polohami příliš nemění. Mění se ovšem poměr kořene a stvolu (*root: shoot ratio*), jelikož ve vysokohorském prostředí se stvol zmenšuje. Zároveň se zvyšuje i délka kořenů a jejich větvení. Körner & Renhardt (1987) navrhují vysvětlení, že delší a rozvětvenější kořeny jsou náhradou omezených mykorhizních vztahů.

Vysokohorské rostliny typicky dosahují menšího vzrůstu (Körner, 2003; Körner et al, 1989; Blionis & Vokou, 2002), což je způsobeno snižováním počtu buněk pletiv, a nikoliv zmenšováním jejich velikosti (Körner et al, 1989). U vysokohorských rostlin jsou listy přizpůsobené zdejšímu prostředí, například průměrný počet vrstev palisádového parenchymu je zde větší. Díky tomu mají listy rostlin vysokohorského prostředí vyšší fotosyntetickou kapacitu (spolu s vyšším obsahem dusíku na plochu listu – viz Körner & Diemer, 1987). Listy vysokohorských rostlin bývají dále pokryty větším počtem trichomů, což souvisí s ochranou proti zvýšené intenzitě záření, konkrétně s poměrem odraženého a absorbovaného světelného záření. Nicméně je možné, že účinnost reflektance listů závisí mnohem více na morfologii trichomů než na jejich hustotě (Mershon et al, 2015).

Read et al (2014) provedli meta-analýzu předchozích studií. Popisují změny listových znaků s rostoucí nadmořskou výškou, například snižující se poměr hmotnosti listu vůči jeho ploše (snižuje se *leaf mass: area ratio* – LMA). Pozorovali také selekci ve prospěch nejlépe lokálně přizpůsobených druhů z hlediska listových znaků. Variabilita listových znaků je podle jejich analýzy srovnatelná nebo dokonce vyšší v rámci druhů než v rámci společenstva. Na toto poukazuje skutečnost, že listové znaky jednotlivých druhů se mění podél výškového gradientu. Oproti tomu listové znaky společenstva v určité výšce si jsou velmi podobné a jsou i podobně přizpůsobené daným abiotickým podmínkám. Vysoká variabilita listových znaků podél výškového gradientu pravděpodobně souvisí s vysokou fenotypovou variabilitou těchto znaků (Read et al, 2014). Obdobné výsledky získali i Junker & Larue-Kontić (2018). Pozorovali, že vegetativní znaky (délka, šířka a tloušťka listů, plocha listu) se podél gradientu nadmořské výšky a měnících se abiotických podmínek měnily prediktabilně, například zmenšováním vzrůstu rostliny a s tím úměrně i velikosti listů. Vegetativní znaky nebyly příliš diverzifikované ve společenstvech stejných nadmořských výšek, zato se ale lišily mezi jednotlivými měřenými výškami. To vše koreluje se změnou abiotických podmínek a jednotné, směrované adaptivní odpovědi rostlin (Junker & Larue-Kontić, 2018). Podobné trendy pozorovali například i Fabbro & Körner (2004) či Blionis & Vokou (2002).

Jak píše Fabbro & Körner (2004), ve vysokých nadmořských polohách se zásadně mění poměr biomasy vegetativních a generativních struktur rostlin. Konkrétně u vysokohorských druhů rostlin pozorovali

více jak ztrojnásobený poměr biomasy, která tvoří květy a podpůrné struktury (v porovnání s vegetativní částí rostliny – asimilační části listů a jejich opory) oproti nížinným druhům. Toto pozorování podle autorů souvisí s faktem, že se mění funkce stonku z podpory listů (asimilační funkce) na podporu květů (reprodukční funkce).

## 4. Květní funkční znaky

Květní funkční znaky jsou esenciální pro zprostředkování kontaktu mezi rostlinou a opylovačem. Opylovači diskriminují květy z hlediska jejich morfologie (tvar, symetrie, speciální znaky), barvy (v korelaci s jejich diskriminačními schopnostmi) a z hlediska chemických znaků (vůně, odměny). Komplexně jsou tyto aspekty součástí tzv. *pollinator syndrome hypothesis*.

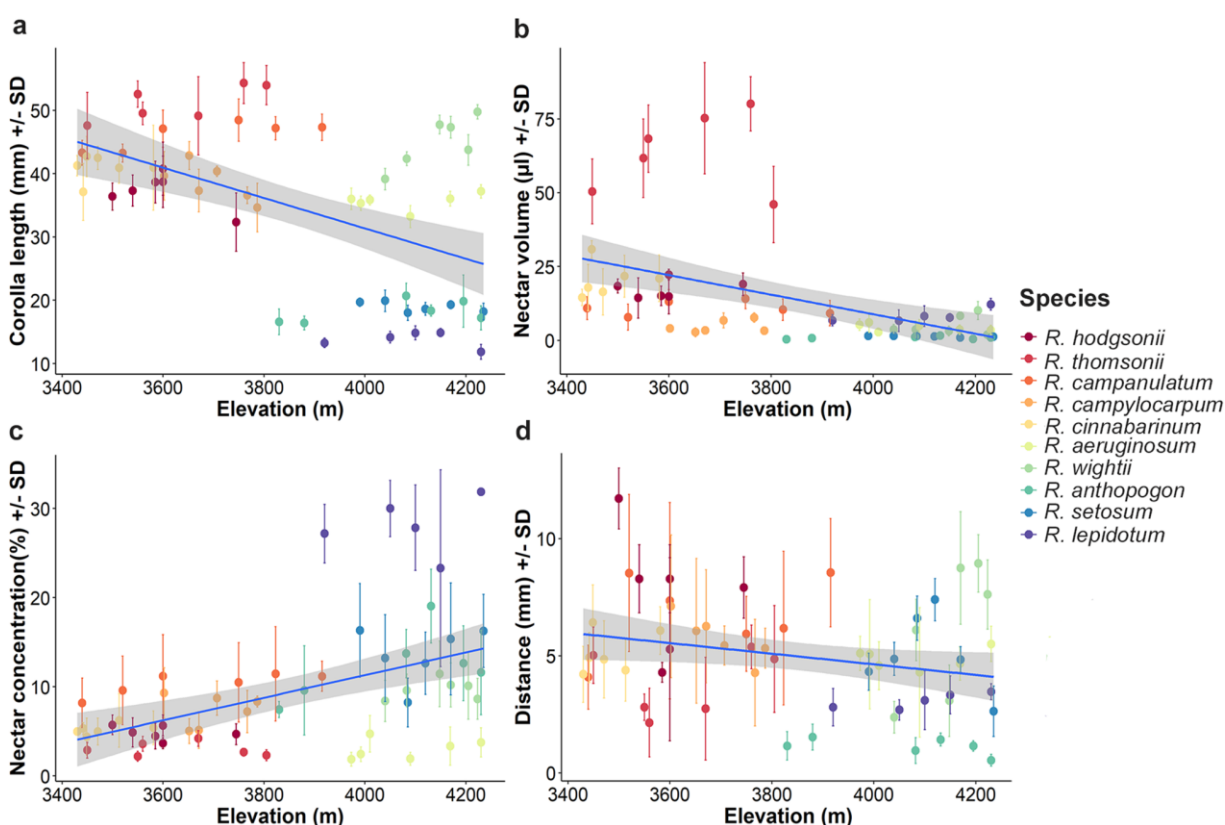
### 4.1. Morfologie květu

Ve studiích, které se zabývají květní morfologií, bývají nejčastěji měřeny znaky, jako jsou velikost a symetrie květu, délka a šířka koruny, pozice blizny a prašníků (Junker & Larue-Kontić, 2018; Basnett et al, 2019; Campbell, 1996).

Studie, kterou provedli Basnett et al (2019) na deseti druzích *Rhododendron* v Sikkimském Himálaji se krom jiného zabývala změnou květních znaků podél výškového gradientu (Obr. 2). Pro nižší nadmořské výšky ve sledované oblasti byly typické květy s větší vzdáleností mezi tyčinkami a bliznou a delší korunou. Toto koreluje s výskytem ptáků jakožto opylovačů v těchto nadmořských výškách a jejich preferencí výraznějších květů s dlouhou korunou. Se zvyšující se nadmořskou výškou se zkracovala délka koruny a snižovala se vzdálenost mezi bliznou a tyčinkami. Opět je zde patrná souvislost s opylovači – pro blanokřídlé, a zvláště čmeláky, je takováto květní morfologie příhodnější. Podobně byla změna podle dominantního typu opylovače pozorována i v rámci nektarových odměn (Basnett et al, 2019), což je popsáno níže. Ve studii Blionis & Vokou (2002), která sledovala poddruhy druhu *Campanula spatulata* podél výškového gradientu na hoře Olymp (Řecko), však nebyly pozorovány žádné podobné změny květní morfologie s rostoucí nadmořskou výškou.

Toto naznačuje, že změna morfologie květů v případě pěnišníků mohla nastat v souvislosti s druhovou změnou rostlin a také díky výrazné změně druhového spektra opylovačů, nikoliv pouze díky změně nadmořské výšky samotné. Podobnou studii provedli Junker & Larue-Kontić (2018), kteří měřili květní znaky a diverzitu vegetativních a generativních struktur u 70 druhů rostlinných společenstev podél výškového gradientu v rakouských Alpách. S výškou se mezi společenstvy většina měřených znaků neměnila, výjimkou byl sklon květů a šířka nektarové trubky. Toto je v mírném rozporu s dříve zmíněnými studiemi. Je však třeba podotknout, že Blionis a Vokou (2002), kteří žádnou změnu v květní morfologii nepozorovali, měřili jiné znaky, a navíc je měřili pouze na jednom druhu (*Campanula spatulata*). Podobně Basnett et al (2019) také studovali pouze jeden rod

(*Rhododendron*). Změny v morfologii zde však byly nalezeny, ty ovšem nejspíše souvisí se změnou opylovačů. Ve studii Junker & Larue-Kontić (2018) sami autoři předpokládají, že proměna květních znaků nastala díky růstu nadmořské výšky, a tudíž změna těchto znaků následně ovlivnila složení opylovačů. Toto tvrzení se mírně liší od dříve zmíněných studií, které předpokládají obměnu opylovačů, která proběhla v důsledku změny abiotických podmínek a následné přizpůsobení květních funkčních znaků. Náplní této bakalářské práce ale není řešit, který z partnerů má větší tlak na formování jejich vzájemných vztahů (což je vzhledem k těsné koevoluci rostlin a opylovačů poměrně obtížné).



Obrázek 2: Změna hodnot funkčních květních znaků rodu *Rhododendron* (svislá osa) pozorovaná s rostoucí nadmořskou výškou (vodorovná osa) v Sikkimském Himálaji ve studii Basnett et al (2019).

#### 4.1.1. Tvar a symetrie květů

Mezi trendy pozorovanými se vzrůstající nadmořskou výškou patří pokles složitosti květní morfologie (Gray et al, 2018). V nížinách se nachází více specializované (a tím i složitější) květy, na horách jsou spíše generalistické květy s jednoduchou morfologií (Lázaro & Totland, 2014). Tato změna s nejvyšší pravděpodobností souvisí se změnou opylovačů. Včely, které jsou schopné opylovat složitější, specializované květy se ve vysokých polohách nevyskytují v takové míře, zatímco dominantní dvoukřídlí opylují širší spektrum jednoduchých květů. Basnett et al (2019) citují studii Hegland & Totland (2005), kde bylo pozorováno, že dvoukřídlí často navštěvovali otevřené zvonovité květy,

avšak Basnett et al (2019) ve své studii žádnou podobnou korelaci nepozorovali. Lázaro & Totland (2014) popisují preferenci otevřených aktinomorfních květů dvoukřídlími, takovéto květy dokonce patřily mezi nejhojnější (z hlediska druhů) v pozorovaném alpínském systému: Hardangervidda, Norsko, 1450 m n. m.

#### **4.1.2. Velikost květů**

Třebaže je objem stvolu ve vyšších polohách výrazně menší, podle Fabbro & Körner (2004) se velikost a biomasa květů vzhledem k relativní velikosti rostliny nemění. V rozporu jsou jiné články, které tvrdí, že vysokohorské rostliny mají menší květy. Například Blionis & Vokou (2002) zjistili, že výše rostoucí poddruh *Campanula spatulata* ssp. *spatulata* měl menší květy. Velikost květů je zde ale zmíněna absolutně a nikoliv relativně, jako je tomu v případě studie od Fabbro & Körner (2004). Fabbro & Körner (2004) navíc porovnávali celá rostlinná společenstva podél výškového gradientu (bylo studováno 50 druhů: 20 nížinných a 30 alpínských, přičemž žádné druhy nebyly sdílené mezi měřenými oblastmi) a tudíž zde hraje roli změna druhového složení rostlin. Další názor vychází především z pozorování a tvrdí, že vysokohorské květy jsou větší. Argumentují to například tím, že květy jsou pak atraktivnější pro opylovače (pozoroval Naegeli; citoval Müller, 1881; převzato z Fabbro & Körner, 2004). Podobný výsledek získali i Maad et al (2013), kteří měřili květy *Campanula rotundifolia* podél výškového gradientu v Norsku (ve výškách od 240 do 1 100 m n. m.). Opět zde argumentují zvýšenou atraktivitou květu pro opylovače (což je v tomto případě čmelák). Dále předpokládají, že se květy přizpůsobují zvětšené velikosti opylovače. Další možností je snížení pravděpodobnosti neúspěšného opylení, jelikož pozorované rostliny měli méně květů ale větší velikosti.

Je patrné, že různé metody měření, provedené na různých druzích rostlin i opylovačů, v různých oblastech poskytují odlišné výsledky. Nelze tudíž tvrdit, že velikost květů se s rostoucí nadmořskou výškou mění jednoznačně.

#### **4.2. Barvy**

Mezi funkce barev květů patří zaujmutí a přilákání opylovače (Papierok et al, 2016), výběr opylovačů v korelaci s vizuálními schopnosti a preferencemi opylovačů, informace o zralosti květu a navádění opylovače k odměně (Owen & Bradshaw, 2011).

Barvy z lidského pohledu jsou části světla o vlnových délkách 390-760 nm. Vznikají odrazem světla od povrchu květů (a dalších objektů). Barvy jsou tedy vlnové délky, které nebyly pohlceny pigmenty květů (Wyszecki & Stiles, 1982). Pigmenty mají mnoho funkcí, například zachytávání světla pro fotosyntézu, ochrannou funkci či právě tvorbu barev květů, jako součást komunikace s opylovačem.

Mezi pigmenty patří například flavonoidy, z nichž pro barvu květů jsou důležité především antokyany a antoxantiny, dále například chlorofyl a, chlorofyl b či karotenoidy (Leins & Erbar, 2010).

Z hlediska fylogenetického signálu nepatří barvy mezi stabilní znaky (například McEwen & Vamosi, 2010; Shrestha et al, 2014; Bergamo et al, 2018). Je to patrné například z faktu, že nacházíme širokou škálu barev mezi příbuznými druhy.

#### **4.2.1. Barevné spektrum a vizuální schopnosti opylovačů**

Barvy jsou kvantifikovány třemi proměnnými podle HSV (*hue, saturation, value*) modelu, který je také znám pod názvem HSB (*hue, saturation, brightness*) model, který poprvé popsal počítačový odborník a grafik Alvy Ray Smith (1978).

Odstín (*hue*) označuje dominantní vlnovou délku přijatého světla. Nasycení neboli saturace (*saturation*) vyjadřuje čistotu přijatého spektra. Když je saturace nízká, znamená to, že čistota dominantní vlnové délky je nízká (vysoký podíl šedé). Jas (*brightness*) vyjadřuje intenzitu signálu (relativní podíl černé a bílé).

##### **4.2.1.1. Vizuální spektra opylovačů**

Při výzkumu barevnosti květů je důležité brát v úvahu, že opylovači mají jiné barevně rozlišovací schopnosti než lidé. Zatímco většina hmyzu některé barvy nevidí (nebo mnohem hůře - např. červenou barvu, kterou vidí motýli či ptáci), jiné barvy, které se nám zdají homogenní, vidí hmyz mnohem více diverzifikovaně.

Vizuální spektrum dvoukřídlých může být posuzováno podle Trojova modelu (Troje, 1993), kde je odstín rozdělen do čtyř kategorií: fly-UV, fly-blue, fly-yellow a fly-purple. Pro posuzování vizuálního spektra blanokřídlých je využíván Chittkův hexagonový model (Chittka, 1992). Odstín je zde rozdělen do šesti kategorií, přičemž každý odstín zaujímá jednu šestinu hexagonu (Obr. 3). Tyto odstíny jsou: bee-blue, bee-blue-green, bee-green, bee-UV-green, bee-UV and bee-UV-blue. Zmíněné odstíny je možné přirovnat k odstínům barev, tak jak je vnímají lidé. Tento převod je však pouze přibližný. Dále je zde zobrazena i saturace, která je vyjádřena jako vzdálenost od středu hexagonu.

Vzhledem k *pollinator syndrome hypothesis* jsou například dvoukřídlí spojováni se žlutou a bílou barvou květů – respektive bee-blue-green a bee-green ve včelím spektru, ve kterém probíhá většina měření (například Campbell et al, 2010; Lázaro et al, 2008). Motýli patří mezi výjimky hmyzích opylovačů, protože dokáží rozeznávat červenou barvu (rozeznávají ji výrazně lépe než ostatní opylovači). Blanokřídlí preferují například modrou a fialovou barvu: bee-blue, bee-UV-blue nebo také bee-UV. Pro detekci květu je významná také saturace a jas. K opylovačům, které můžeme pozorovat v horských systémech, patří také ptáci, jejichž tetrachromatické vidění jim umožňuje diskriminaci červené barvy (například Goldsmith, 2006).

#### 4.2.1.2. UV znaky květů

Květy kromě pro lidské oko viditelné barvy nesou ještě UV znaky. Právě tyto znaky hrají důležitou roli při rozeznávání květů opylovači. Vznik UV znaků proběhl koevolučně mezi rostlinami a jejich opylovači a je konvergentní v různých částech světa (Papierok et al, 2016).

Ve studii Papierok et al (2016), která byla zaměřena na žluté květy, bylo popsáno, že žluté květy mají rozdílné UV znaky v závislosti na tom, zdali jsou opylovány včelami nebo ptáky. Včelami opylované květy měly UV absorpční středy, zatímco květy opylované ptáky byly UV absorpční celé. Důležité je zmínit, že všechny včely zahájily kontakt s květem právě na UV absorpčních plochách květu, a to i na umělých květech, na které byly tyto plochy umístěny náhodně. Toto potvrzuje, že UV znaky hrají klíčovou roli při rozpoznávání květů opylovači (Papierok et al, 2016). Jejich role dále spočívá v navádění opylovačů k odměně tak, aby přitom došlo k úspěšnému opylení rostliny. V opačném případě vede nepřítomnost těchto znaků (*nectar guides*) k neúspěšnému opylení (Owen & Bradshaw, 2011).

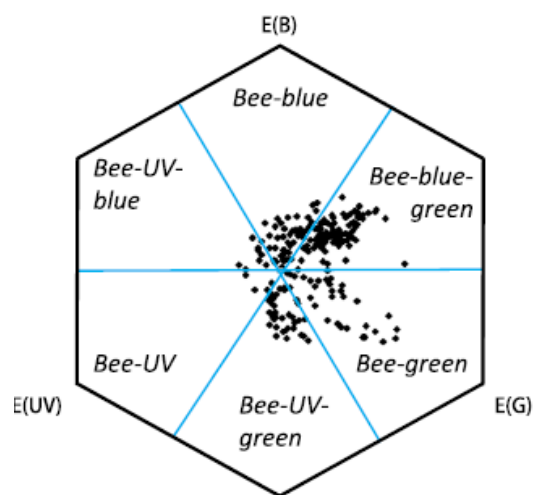
#### 4.2.2. Proměnlivost barev květů ve vysokohorském prostředí

Ve studii Gray et al (2018) ve Skalistých horách byly nejvýznamnějšími pozorovanými odstíny květů bee-blue-green (44,2 % abundance ve všech oblastech – žlutá v lidském vizuálním spektru), dále bee-green (24,5 % - bílá), bee-blue (17,4 %) a bee-UV-green (12,2 %). Odstíny v bee-UV-blue a bee-UV byly vzácné (1,6 % a 0,1 %; Obr. 3). Bergamo et al (2018) popisují podobné výsledky, kdy se ve vysokých nadmořských polohách nacházely především bee-blue-green odstíny květů. V subalpínských oblastech byly pozorovány obdobné trendy, například v Nepálu, Izraeli a v Austrálii byla pozorována převaha bee-blue-green odstínu včelího vizuálního spektra. Dalším významným pozorovaným odstínem byl bee-green v Nepálu a Izraeli, ale ne v Austrálii (Shrestha et al, 2014).

Ve studii Shrestha et al (2014) v Nepálském Himálaji v subalpínském prostředí bylo pozorováno široké spektrum barev květů (z lidského pohledu): bílé (24 %), žluté (22 %), růžové (20 %), fialové (17 %), modré (11 %), červené (6 %).

Ve vysokohorském prostředí jsou evidentně časté bílé a žluté květy, což může souviset s jejich preferencí dvoukřídlými (Lázaro et al, 2008; Campbell et al, 2010), jakožto hlavními opylovači.

Druhou možností je, že se jedná o protektivní znaky zvyšující fitness rostliny (Koski & Ashman, 2015;



**Obrázek 3:** Odstín a saturace 110 druhů rostlin znázorněné v Chittkově modelu včelího vizuálního spektra pozorované ve studii Gray et al (2018) v Rocky Mountain.

Bergamo et al, 2018) vzhledem k tomu, že tyto barvy absorbují UV světlo, které je na horách intenzivnější. Jak zmiňuje Bergamo et al (2018), bílá a žlutá zde patrně převládají, protože ostatní barvy nejsou tak dobře přizpůsobené vysokohorským podmínkám, a jsou tudíž z tohoto prostředí eliminovány.

Podle Bergamo et al (2018) je také možností, že rostliny těží z facilitačních interakcí, přičemž tato a předchozí možnost se navzájem nevylučují. Podobný názor jako Bergamo et al (2018) mají McEwen & Vamosi (2010). Ti popisují, že rostliny kvetoucí ve stejném společenstvu (především v druhově bohatších společenstvech nižších poloh) směřovaly k tomu, aby se jejich barvy v rámci společenstva lišily. Uplatňuje se zde totiž kompetice mezi rostlinami o opylovače, což se projevuje právě větší diverzitou barev (a dalších funkčních znaků) květů v těchto společenstvech. V druhově chudších společenstvech (což je případ rostlin ve vysokohorském prostředí) byly nalezeny podobné barvy květů u sousedících jedinců. Stejná barva květů totiž může přispívat k facilitaci, v tomto případě k lákání opylovačů, kteří jsou ve vysokohorských podmínkách méně dostupní. Podobně Tur et al (2016) pozorovali, že vzácné rostliny byly při své nízké denzitě v nevýhodě.

Gray et al (2018) provedli studii ve Skalistých horách (Colorado), která zkoumala změnu barev květů na úrovni společenstev podél výškového gradientu. Zkoumali zde odděleně všechny tři komponenty, které definují barvu: odstín (*hue*), nasycení (*saturation*) a jas (*brightness*). Ve studii byla popsána změna barev podél výškového gradientu, jak ve včelím a muším spektru, tak i bez určeného spektra. Se zvyšující se nadmořskou výškou byla pozorována rostoucí saturace ve včelím i muším spektru. Jas měl mnohem složitější průběh. Ve včelím i v muším vizuálním spektru byl mírný vzrůst jasu ve výškách od 2 700 do 3 200 m n. m., následovaný prudkým poklesem okolo 3 200 m n. m. S výškou se snižovalo zastoupení květů s odstínem bee-blue. Jiný vývoj s výškou měly květy s odstínem bee-UV-green, jejichž nelineární průběh měl peak kolem 3 400-3 600 m n. m. V muším vizuálním spektru byla pozorována převaha fly-yellow odstínu (výška 2 889 m n. m.). Žádný signifikantní vztah mezi výškou a odstíny ve fly-spektru však nebyl nalezen (Gray et al, 2018).

Grey et al (2018) jako nejpravděpodobnější důvod pozorované změny barev uvádí, že s rostoucí výškou došlo ke změně druhů rostlin. Díky změně skladby druhů se mění i skladba barev jejich květů. Ve své studii pozorovali 33 druhů v nižších polohách, 34 ve vysokých polohách, ale pouze 8 se jich nacházelo v obou nadmořských polohách. Z této studie vyplývá, že mezidruhová variabilita květních barev je mnohem větší než vnitrodruhová variabilita. Variabilitou květních barev se zabývala i studie Bergamo et al (2018), ve které autoři popisují, že nebyly pozorovány výrazné rozdíly v barvách mezi společenstvy. Pozorované rozdíly barev vycházejí z diverzity uvnitř společenstev.

Podobná studie jako Gray et al (2018) byla provedena již dříve v Norsku (Dovrefjell–Sunndalsfjella National Park; Arnold et al, 2009), ale tehdy nebyla pozorována žádná výrazná změna barev

v závislosti na nadmořské výšce. Gray et al (2018) ve své studii zvolili odlišný metodický přístup než Arnold et al (2009). Využili procentuální pokryvnost rostlin s danými vlastnostmi (barvami květů), čímž odfiltrovali například odlehlé hodnoty, které přináší málo početné druhy rostlin se vzácnými barvami květů. Gray et al (2018) se domnívají, že toto je důvod, proč Arnold et al (2009) nepozorovali žádnou změnu spektra barev se zvyšující se nadmořskou výškou.

Květní funkční znaky bývají pod vlivem vícero různých tlaků, které mohou působit opačnými směry. Pozorované změny vlastností funkčních znaků pak nemusí být lineární. Gray et al (2018) uvádí na příkladu jasu květů ve vizuálním systému much: v nižších polohách se s výškou jemně zvyšuje jas, patrně v souvislosti s rostoucí abundancí dvoukřídlých jakožto opylovačů a jejich preferencí jasnějších květů. Ve vyšších polohách začínají mnohem silněji působit abiotické faktory, především UV záření. Květ se přizpůsobuje zvýšenou koncentrací pigmentu (Llorens et al, 2015), který ovšem pohlcuje světlo, což se projeví úbytkem jasu barev květů.

### 4.2.3. Chemické znaky

Pro interakci s opylovači jsou důležité také chemické znaky, jelikož i ty jsou diskriminovány opylovači, kteří mají různé preference (součást *pollinator syndrome hypothesis*). V tomto případě se jedná především o vůni a nektar.

Vůně pomáhá zprostředkovávat interakce s opylovači, jejím hlavním cílem je atrakce a navigace opylovačů. Vůně je tvořena aromatickými těkavými látkami, které jsou produkovány vonnými žlázami, které se nachází především na korunních plátcích (Leins & Erbar, 2010). Tyto oflaktorické podněty jsou vnímány chemoreceptory opylovačů, kteří jsou tak schopni detekovat a diskriminovat květy (Willmer, 2011). Junker a Larue-Kontić (2018) jsou jedni z mála, kteří se zabývali aromatickými vlastnostmi květů a jejich proměnlivostí s nadmořskou výškou. Konkrétně měřili celkovou produkci vůně a pozorovali, že její množství bylo nezávislé na nadmořské výšce.

Nektar je jedna z odměn, které rostliny poskytují svým opylovačům. Nektar je produkován nektárii a obsahuje cukry, vitamíny, aminokyseliny či proteiny (Gonzalez Teuber & Heil, 2009). Rostlina se přizpůsobuje preferencím dominantních opylovačů vlastnostmi produkovaného nektaru. Patrné je to například ve studii Basnett et al (2019), kde byla pozorována změna množství a koncentrace nektaru se zvyšující se nadmořskou výškou v reakci na změnu opylovačů. Konkrétně v nižších polohách bylo typické větší množství nektaru o nízké koncentraci, což koreluje s vyšší četností ptáků. S nadmořskou výškou pak rostla koncentrace nektaru, což preferují blanokřídlí a dvoukřídlí, ale klesalo jeho množství. Ve studii Campbell (1996) je popsáno, že nektar je navíc velmi plastický znak reagující na abiotické podmínky prostředí měnícím se množstvím i koncentrací.

## 5. Klimatické změny a rizika pro vysokohorská společenstva rostlin a opylovačů

Studie provedené podél výškového gradientu umožňují předvídat možné scénáře chování rostlinných a hmyzích společenstev při změnách klimatu. Otázkou totiž je, jaký by byl osud vysokohorských společenstev při oteplení klimatu. Jednou z představ je, že při oteplení dojde k přesunu vysokohorských společenstev (hmyzích i rostlinných) do vyšších poloh, což by ovšem představovalo problém pro druhy, které se již vyskytují na samotném vrcholu vysokohorských oblastí (Lefebvre et al, 2018). Například areál výskytu včel by se v případě oteplení mohl nacházet výše, zatímco dvoukřídlí, jejichž areál výskytu se už nyní nachází v nejvyšších polohách, by byli potenciálně ohroženi. Možností je také negativní dopad na některá fragilní, úzce specializovaná rostlinná společenstva ve vysokohorských oblastech (Lefebvre et al, 2018).

Na druhou stranu Basnett et al (2019) popisují generalistický přístup dvoukřídlých k opylování, což je dozajista výhodné vzhledem ke stochastickým podmínkám vysokohorského prostředí. Zde by mohla být předpokládána jistá přizpůsobivost dvoukřídlých ve vyhledávání zdrojů v případě změny prostředí. Benadi et al (2014) také naznačují, že i velmi specializované druhy opylovačů jsou překvapivě flexibilní. Tudíž i specializovaní opylovači by nemuseli být v ohrožení kvůli změně fenologie a dostupnosti svých typických zdrojů v reakci na klimatické změny. Z jejich studie také vyplývá, že tato flexibilita existuje pouze v případě nadpočetných funkčních znaků. V méně diverzifikovaných společenstvech by to tak být nemuselo. Sami autoři poznamenávají, že míra této flexibility není prozkoumána v celé její šíři, a především není prozkoumána u všech opylovačů. Také zde zvažují možnost, že opylovači jsou schopni využít i nové zdroje, které předtím nevyužívali (Benadi et al, 2014). Podobně Lefebvre et al (2018) předpokládají možnost změny chování opylovačů a přizpůsobení se novým podmínkám.

Benadi et al (2014) pak dále uvádí, že rostlinná i hmyzí společenstva s širokou biodiverzitou by měla být mnohem odolnější vůči klimatickým změnám. Například širší diverzita květních znaků umožňuje větší počet opylovačů (Junker et al, 2013; 2015).

*„Bees are expected to shift toward higher elevation, whereas fly groups already present at the highest altitude levels can either disappear, shift their phenology or change their behavior, including their relationships with flowers.“*

(Lefebvre et al, 2018)

## 6. Závěr

Tato práce popisuje funkční znaky květů alpínských oblastí, jejich význam pro rostliny a rostlinná společenstva a změnu těchto znaků podél výškového gradientu. Zároveň se snaží najít obecné trendy těchto změn, vysvětlit důvody jejich vzniku a popsat faktory, které na květní funkční znaky působí.

S rostoucí nadmořskou výškou se mění jak vegetativní, tak generativní orgány rostlin.

Generativní část rostliny se mění v odpovědi na abiotické podmínky a opylovače. Vzhledem ke kratšímu vegetačnímu období vysokohorské rostliny začínají kvést později, přesto zde není pozorována kratší životnost květů. V reakci na nižší abundanci opylovačů jsou totiž zdejší rostliny velmi plastické v délce kvetení a mohou kvést i delší čas než nížinné druhy. Na nízkou abundanci opylovačů reagují rostliny také vyšší tendencí k samosprášení (především když nedojde k cizosprášení) a vysokou mírou vegetativního roznožování.

S nadmořskou výškou se mění zastoupení opylovačů: postupně klesá zastoupení ptáků, brouků, motýlů a blanokřídlých a roste zastoupení dvoukřídlých, kteří jsou dominantní v nejvyšších nadmořských polohách.

Se změnou druhového spektra opylovačů podél výškového gradientu se mění i morfologie květu, která zprostředkovává komunikaci a kontakt s opylovači. Je to patrné například na květní symetrii, kdy se v alpínském prostředí nachází velké množství aktinomorfních otevřených květů, bez speciálních struktur, které jsou snadno přístupné pro generalistické dvoukřídlé. Ve změně velikosti květů nenacházíme podél výškového gradientu jednoznačný trend. Jednotlivé studie se totiž liší svými výsledky, což patrně souvisí s rozdílnou metodikou včetně toho, že některé studie pozorují proměnlivost jednoho druhu podél výškového gradientu, zatímco jiné porovnávají rostlinná společenstva.

Některé květní funkční znaky se s nadmořskou výškou mění v reakci na společné působení biotických a abiotických faktorů. Příkladem může být hojný výskyt žluté a bílé barvy květů (či bee-blue-green a bee-green ve včelím spektru) ve vysokohorském prostředí. Tento fakt může souviset s abiotickými faktory, jelikož bílá a žlutá jsou protektivní barvy, které absorbují UV záření. Dalším faktorem je preference žlutých a bílých květů dvoukřídlými. K tomu se přidává i možnost, že vysokohorské rostliny těží z facilitačních interakcí, kdy vzhledem k nízké abundanci opylovačů působí podobnost barev květů k nalákání opylovačů, čímž se zvyšuje pravděpodobnost cizosprášení.

Důležitými pro komunikaci s opylovači jsou také chemické znaky prostřednictvím vůně a odměn opylovačům. Tyto znaky nejsou zkoumány v takové míře, patrně díky složité metodice. Jedním z mála dostupných výsledků je, že nebyla pozorována žádná změna v míře produkce vůně podél výškového gradientu. Naproti tomu v množství a koncentraci nektaru změny pozorované byly, a to v korelaci se změnou dominantních opylovačů.

Cílem řady studií je lépe předpovídat možné vlivy změny klimatických podmínek na rostlinná společenstva a jejich interakci s opylovači. Některé studie popisují možné ohrožení nejméně se vyskytujících druhů v případě oteplení klimatu, jiné naopak předpokládají jistou flexibilitu vysokohorských rostlinných i hmyzích společenstev.

## 7. Použitá literatura

- ACKERMAN, J. D. Abiotic pollen and pollination: Ecological, functional, and evolutionary perspectives. *Plant Systematics and Evolution*. 2000, 222(1-4), 167-185. DOI: 10.1007/BF00984101. ISSN 0378-2697. Dostupné také z: <http://link.springer.com/10.1007/BF00984101>
- ARNOLD, Sarah E. J., Vincent SAVOLAINEN a Lars CHITTKA. Flower colours along an alpine altitude gradient, seen through the eyes of fly and bee pollinators. *Arthropod-Plant Interactions*. 2009, 3(1), 27-43. DOI: 10.1007/s11829-009-9056-9. ISSN 1872-8855. Dostupné také z: <http://link.springer.com/10.1007/s11829-009-9056-9>
- ARROYO, Mary T. Kalin, Richard PRIMACK a Juan ARMESTO. Community Studies in Pollination Ecology in the High Temperate Andes of Central Chile. I. Pollination Mechanisms and Altitudinal Variation. *American Journal of Botany*. 1982, 69(1), 82-97. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1982.tb13237.x. ISSN 00029122. Dostupné také z: <http://doi.wiley.com/10.1002/j.1537-2197.1982.tb13237.x>
- BASNETT, Shweta, Rengaiyan GANESAN a Soubadra M. DEVY. Floral traits determine pollinator visitation in *Rhododendron* species across an elevation gradient in the Sikkim Himalaya. *Alpine Botany*. 2019, 129(2), 81-94. DOI: 10.1007/s00035-019-00225-3. ISSN 1664-2201. Dostupné také z: <http://link.springer.com/10.1007/s00035-019-00225-3>
- BENADI, Gita, Thomas HOVESTADT, Hans-Joachim POETHKE, Nico BLÜTHGEN a Thomas INGS. Specialization and phenological synchrony of plant-pollinator interactions along an altitudinal gradient. *Journal of Animal Ecology*. 2014, 83(3), 639-650. DOI: 10.1111/1365-2656.12158. ISSN 00218790. Dostupné také z: <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2656.12158>
- BERGAMO, Pedro Joaquim, Francismeire Jane TELLES, Sarah E. J. ARNOLD a Vinícius Lourenço Garcia DE BRITO. Flower colour within communities shifts from overdispersed to clustered along an alpine altitudinal gradient. *Oecologia*. 2018, 188(1), 223-235. DOI: 10.1007/s00442-018-4204-5. ISSN 0029-8549. Dostupné také z: <http://link.springer.com/10.1007/s00442-018-4204-5>
- BLIONIS, G. J. a D. VOKOU. Structural and functional divergence of *Campanula spatulata* subspecies on Mt Olympos (Greece). *Plant Systematics and Evolution*. 2002,

- 232(1-2), 89-105. DOI: 10.1007/s006060200029. ISSN 0378-2697. Dostupné také z: <http://link.springer.com/10.1007/s006060200029>
- BLIONIS, George J., John M. HALLEY a Despina VOKOU. Flowering phenology of *Campanula* on Mt Olynipos, Greece. *Ecography*. 2001, **24**(6), 696-706. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2001.tb00531.x. ISSN 09067590. Dostupné také z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0587.2001.tb00531.x>
  - BORGES, Renee M. Dark Matters: Challenges of Nocturnal Communication Between Plants and Animals in Delivery of Pollination Services. *Yale Journal of Biology and Medicine*. 2018, 91(1), 33–42. ISSN 0044-0086. Dostupné také z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5872639/>
  - BURDON, Jeremy J. *Diseases and Plant Population Biology*. 1. Cambridge, England: Cambridge University Press, 1987. ISBN 0521316154.
  - CAMPBELL, Diane R. Evolution of Floral Traits in a Hermaphroditic Plant: Field Measurements of Heritabilities and Genetic Correlations. *Evolution*. 1996, **50**(4). DOI: 10.2307/2410882. ISSN 00143820. Dostupné také z: <https://www.jstor.org/stable/2410882?origin=crossref>
  - CAMPBELL, Diane R., Mascha BISCHOFF, Janice M. LORD a Alastair W. ROBERTSON. Flower color influences insect visitation in alpine New Zealand. *Ecology*. 2010, **91**(9), 2638-2649. DOI: 10.1890/09-0941.1. ISSN 0012-9658. Dostupné také z: <http://doi.wiley.com/10.1890/09-0941.1>
  - ELBERLING, Heidi a Jens M. OLESEN. The structure of a high latitude plant-flower visitor system: the dominance of flies. *Ecography*. 1999, **22**(3), 314-323. DOI: 10.1111/j.1600-0587.1999.tb00507.x. ISSN 09067590. Dostupné také z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00507.x>
  - FABRO, Thomas a Christian KÖRNER. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 2004, **199**(1), 70-81. DOI: 10.1078/0367-2530-00128. ISSN 03672530. Dostupné také z: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0367253004700961>
  - GOLDSMITH, Timothy H. What Birds See. *Scientific American*. 2006, **295**(1), 68-75. DOI: 10.1038/scientificamerican0706-68. ISSN 0036-8733. Dostupné také z: <http://www.nature.com/doi/10.1038/scientificamerican0706-68>
  - GONZÁLEZ-TEUBER, Marcia a Martin HEIL. *Nectar chemistry is tailored for both attraction of mutualists and protection from exploiters*. 2014, **4**(9), 809-813. DOI:

- 10.4161/psb.4.9.9393. ISSN 1559-2324. Dostupné také z:  
<http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.4161/psb.4.9.9393>
- GRAY, Michelle, Marcus J. STANSBERRY, Joshua S. LYNN, Charles F. WILLIAMS, Thomas E. WHITE, Kenneth D. WHITNEY a Nicole RAFFERTY. Consistent shifts in pollinator-relevant floral coloration along Rocky Mountain elevation gradients. *Journal of Ecology*. 2018, **106**(5), 1910-1924. DOI: 10.1111/1365-2745.12948. ISSN 00220477. Dostupné také z: <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2745.12948>
  - HARDER, Lawrence D. a Spencer C. H. BARRETT. Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants. *Nature*. 1995, **373**(6514), 512-515. DOI: 10.1038/373512a0. ISSN 0028-0836. Dostupné také z: <http://www.nature.com/articles/373512a0>
  - HEGLAND, Stein Joar a Ørjan TOTLAND. Relationships between species' floral traits and pollinator visitation in a temperate grassland. *Oecologia*. 2005, **145**(4), 586-594. DOI: 10.1007/s00442-005-0165-6. ISSN 0029-8549. Dostupné také z: <http://link.springer.com/10.1007/s00442-005-0165-6>
  - CHITTKA, Lars. The colour hexagon: a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. *Journal of Comparative Physiology A*. 1992, **170**(5). DOI: 10.1007/BF00199331. ISSN 0340-7594. Dostupné také z: <http://link.springer.com/10.1007/BF00199331>
  - JUNKER, Robert R. a Anne-Amélie C. LARUE-KONTIĆ. Elevation predicts the functional composition of alpine plant communities based on vegetative traits, but not based on floral traits. *Alpine Botany*. 2018, **128**(1), 13-22. DOI: 10.1007/s00035-017-0198-6. ISSN 1664-2201. Dostupné také z: <http://link.springer.com/10.1007/s00035-017-0198-6>
  - JUNKER, Robert R., Nico BLÜTHGEN a Alexander KELLER. Functional and phylogenetic diversity of plant communities differently affect the structure of flower-visitor interactions and reveal convergences in floral traits. *Evolutionary Ecology*. 2015, **29**(3), 437-450. DOI: 10.1007/s10682-014-9747-2. ISSN 0269-7653. Dostupné také z: <http://link.springer.com/10.1007/s10682-014-9747-2>
  - JUNKER, Robert R., Nico BLÜTHGEN, Tanja BREHM, Julia BINKENSTEIN, Justina PAULUS, H. MARTIN SCHAEFER, Martina STANG a Tia-Lynn ASHMAN. Specialization on traits as basis for the niche-breadth of flower visitors and as

- structuring mechanism of ecological networks. *Functional Ecology*. 2013, **27**(2), 329-341. DOI: 10.1111/1365-2435.12005. ISSN 0269-8463. Dostupné také z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/1365-2435.12005>
- KÖRNER, Ch. a M. DIEMER. In situ Photosynthetic Responses to Light, Temperature and Carbon Dioxide in Herbaceous Plants from Low and High Altitude. *Functional Ecology*. 1987, **1**(3). DOI: 10.2307/2389420. ISSN 02698463. Dostupné také z: <https://www.jstor.org/stable/2389420?origin=crossref>
  - KÖRNER, Christian a U. RENHARDT. Dry matter partitioning and root length/leaf area ratios in herbaceous perennial plants with diverse altitudinal distribution. *Oecologia*. 1987, **74**(3), 411-418. DOI: 10.1007/BF00378938. ISSN 0029-8549. Dostupné také z: <http://link.springer.com/10.1007/BF00378938>
  - KÖRNER, Christian, Monika NEUMAYER, Susanna Pelaez MENENDEZ-RIEDL a Angelika SMEETS-SCHEEL. Functional Morphology of Mountain Plants1)1Dedicated to prof. H. Meusel, on the occasion of his 80th birthday. *Flora*. 1989, **182**(5-6), 353-383. DOI: 10.1016/S0367-2530(17)30426-7. ISSN 03672530. Dostupné také z: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0367253017304267>
  - KÖRNER, Christian. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. 2nd edition. New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2003. ISBN 978-3-642-18970-8.
  - KOSKI, Matthew H a Tia-Lynn ASHMAN. An altitudinal cline in UV floral pattern corresponds with a behavioral change of a generalist pollinator assemblage. *Ecology*. 2015, **96**(12), 3343–3353.
  - KUDO, Gaku a Akira S. HIRAO. Habitat-specific responses in the flowering phenology and seed set of alpine plants to climate variation: implications for global-change impacts. *Population Ecology*. 2006, **48**(1), 49-58. DOI: 10.1007/s10144-005-0242-z. ISSN 1438-3896. Dostupné také z: <http://doi.wiley.com/10.1007/s10144-005-0242-z>KUDO, Gaku, Akira S. HIRAO a Yuka KAWAI. Pollination Efficiency of Bumblebee Queens and Workers in the Alpine Shrub *Rhododendron aureum*. *International Journal of Plant Sciences*. 2011, **172**(1), 70-77. DOI: 10.1086/657282. ISSN 1058-5893. Dostupné také z: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/657282>
  - LÁZARO, A. a Ø. TOTLAND. The influence of floral symmetry, dependence on pollinators and pollination generalization on flower size variation. *Annals of*

- Botany*. 2014, **114**(1), 157-165. DOI: 10.1093/aob/mcu083. ISSN 0305-7364.  
Dostupné také z: <https://academic.oup.com/aob/article-lookup/doi/10.1093/aob/mcu083>
- LÁZARO, Amparo, Stein Joar HEGLAND a Ørjan TOTLAND. The relationships between floral traits and specificity of pollination systems in three Scandinavian plant communities. *Oecologia*. 2008, **157**(2), 249-257. DOI: 10.1007/s00442-008-1066-2. ISSN 0029-8549. Dostupné také z: <http://link.springer.com/10.1007/s00442-008-1066-2>
  - LEFEBVRE, Vincent, Claire VILLEMANT, Colin FONTAINE a Christophe DAUGERON. Altitudinal, temporal and trophic partitioning of flower-visitors in Alpine communities. *Scientific Reports*. 2018, **8**(1). DOI: 10.1038/s41598-018-23210-y. ISSN 2045-2322. Dostupné také z: <http://www.nature.com/articles/s41598-018-23210-y>
  - LEINS, Peter a Claudia ERBAR. *Flower and Fruit: Morphology, Ontogeny, Phylogeny, Function and Ecology*. 2. Stuttgart: Schweizerbart, 2010. ISBN 3510652614.
  - LLORENS, Laura, Francisco Rubén BADENES-PÉREZ, Riitta JULKUNEN-TIITTO, Christian ZIDORN, Alberto FERERES a Marcel A.K. JANSEN. The role of UV-B radiation in plant sexual reproduction. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2015, **17**(3), 243-254. DOI: 10.1016/j.ppees.2015.03.001. ISSN 14338319. Dostupné také z: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1433831915000219>
  - MAAD, Johanne, W. Scott ARMBRUSTER a Charles B. FENSTER. Floral size variation in *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae) along altitudinal gradients: patterns and possible selective mechanisms. *Nordic Journal of Botany*. 2013, **31**(3), 361-371. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2013.01766.x. ISSN 0107055X. Dostupné také z: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1756-1051.2013.01766.x>
  - MCEWEN, Jamie R. a Jana C. VAMOSI. Floral colour versus phylogeny in structuring subalpine flowering communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2010, **277**(1696), 2957-2965. DOI: 10.1098/rspb.2010.0501. ISSN 0962-8452. Dostupné také z: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2010.0501>

- MERSHON, JP, M BECKER a CP BICKFORD. Linkage between trichome morphology and leaf optical properties in New Zealand alpine *Pachycladon* (Brassicaceae). *New Zealand Journal of Botany*. 2015, **53**(3), 175-182. DOI: 10.1080/0028825X.2015.1042486. ISSN 0028-825X. Dostupné také z: <http://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/0028825X.2015.1042486>
- MÜLLER, Hermann. *Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassungen an dieselben*. Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1881.
- NAGY, Laszlo a Georg GRABHERR. *The Biology of Alpine Habitats*. 1. New York: Oxford University Press, 2009. ISBN 978-0-19-856703-5.
- NEWMAN, E. I. Interactions Between Plants. *Physiological Plant Ecology III*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1983, 679-710. DOI: 10.1007/978-3-642-68153-0\_19. ISBN 978-3-642-68155-4. Dostupné také z: [http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-68153-0\\_19](http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-68153-0_19)
- OWEN, Christina R. a H. D. BRADSHAW. Induced mutations affecting pollinator choice in *Mimulus lewisii* (Phrymaceae). *Arthropod-Plant Interactions*. 2011, **5**(3), 235-244. DOI: 10.1007/s11829-011-9133-8. ISSN 1872-8855. Dostupné také z: <http://link.springer.com/10.1007/s11829-011-9133-8>
- PAPIOREK, S., R. R. JUNKER, I. ALVES-DOS-SANTOS, et al. Bees, birds and yellow flowers: pollinator-dependent convergent evolution of UV patterns. *Plant Biology*. 2016, **18**(1), 46-55. DOI: 10.1111/plb.12322. ISSN 14358603. Dostupné také z: <http://doi.wiley.com/10.1111/plb.12322>
- READ, Quentin D., Leigh C. MOORHEAD, Nathan G. SWENSON, Joseph K. BAILEY, Nathan J. SANDERS a Charles FOX. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Functional Ecology*. 2014, **28**(1), 37-45. DOI: 10.1111/1365-2435.12162. ISSN 02698463. Dostupné také z: <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2435.12162>
- SCHOWALTER, Timothy D. *Herbivory*. Insect Ecology. Elsevier, 2016, 405-443. DOI: 10.1016/B978-0-12-803033-2.00012-1. ISBN 9780128030332. Dostupné také z: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780128030332000121>
- SHRESTHA, Mani, Adrian G. DYER, Prakash BHATTARAI, Martin BURD a Richard SHEFFERSON. Flower colour and phylogeny along an altitudinal gradient in the Himalayas of Nepal. *Journal of Ecology*. 2014, **102**(1), 126-135. DOI:

- 10.1111/1365-2745.12185. ISSN 00220477. Dostupné také z:  
<http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2745.12185>
- SMITH, Alvy Ray. Color gamut transform pairs. *Proceedings of the 5th annual conference on Computer graphics and interactive techniques – SIGGRAPH '78*. New York, New York, USA: ACM Press, 1978, 1978, 12-19. DOI: 10.1145/800248.807361. Dostupné také z:  
<http://portal.acm.org/citation.cfm?doid=800248.807361>
  - SPEHN, Eva M., Katrin RUDMANN-MAURER a Christian KÖRNER, MASELLI, Daniel, ed. *Mountain Biodiversity and Global Change*. 1. Basel: GMBA-DIVERSITAS, 2010. ISBN 978 3 605835 23 6.
  - STEAD, A. D. Pollination-induced flower senescence: a review. *Plant Growth Regulation*. 1992, **11**(1), 13-20. DOI: 10.1007/BF00024427. ISSN 0167-6903. Dostupné také z: <http://link.springer.com/10.1007/BF00024427>
  - TROJE, Nikolaus. Spectral Categories in the Learning Behaviour of Blowflies. *Zeitschrift für Naturforschung C*. 1993, **48**(1-2), 96-104. DOI: 10.1515/znc-1993-1-218. ISSN 1865-7125. Dostupné také z:  
<http://www.degruyter.com/view/j/znc.1993.48.issue-1-2/znc-1993-1-218/znc-1993-1-218.xml>
  - TRUNSCHKE, Judith a Jürg STÖCKLIN. Plasticity of flower longevity in alpine plants is increased in populations from high elevation compared to low elevation populations. *Alpine Botany*. 2017, **127**(1), 41-51. DOI: 10.1007/s00035-016-0176-4. ISSN 1664-2201. Dostupné také z: <http://link.springer.com/10.1007/s00035-016-0176-4>
  - TUR, C., A. SÁEZ, A. TRAVESET, M. A. AIZEN a José María GÓMEZ. Evaluating the effects of pollinator-mediated interactions using pollen transfer networks: evidence of widespread facilitation in south Andean plant communities. *Ecology Letters*. 2016, **19**(5), 576-586. DOI: 10.1111/ele.12594. ISSN 1461023X. Dostupné také z:  
<http://doi.wiley.com/10.1111/ele.12594>
  - VAN DOORN, Wouter G. Effects of Pollination on Floral Attraction and Longevity. *Journal of Experimental Botany*. 314. 1997, **48**, 1615–1622. Dostupné také z:  
[www.jstor.org/stable/23695718](http://www.jstor.org/stable/23695718).
  - WILLMER, Pat. *Pollination and Floral Ecology*. 1. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 2011. ISBN 9780691128610.

- WYSZECKI, Günther a Walter Stanley STILES. *Color Science: Concepts and Methods, Quantitative Data and Formulae*. 2. New York: Wiley-VCH, 1982. ISBN 978-0-471-39918-6.