

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



# **Anatomie a funkční ekologie tropických alpínských rostlin Jižní Ameriky**

Anatomy and functional ecology of tropical alpine plants in South America

bakalářská práce

**Barbora Gorčicová**

vedoucí práce: RNDr. Petr Sklenář, Ph.D.

konzultant: RNDr. Aleš Soukup, Ph.D.

Praha 2010



### **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem svou bakalářskou práci vypracovala samostatně s použitím citované literatury a s pomocí školitele.

V Liberci dne

Barbora Gorčicová

## **Poděkování**

Vřelé díky patří mému školiteli Petru Sklenářovi, především za neskonalou ochotu, trpělivost a neocenitelnou pomoc. Poděkovat chci také Aleši Soukupovi za konstruktivní připomínky, opětovnou trpělivost a obyvatelům pracovny anatomické laboratoře za podporu a dobrou náladu. Obrovsky děkuji celé mé rodině.

# OBSAH

1. ÚVOD .....	5
2. PÁRAMO .....	6
2.1. Geografie párama .....	6
2.2. Historie vzniku And .....	6
2.3. Charakteristika prostředí.....	7
2.3.1. Klimatické podmínky párama .....	7
2.3.2. Půdy .....	8
2.4. Rostliny a párama .....	9
2.4.1. Počátky flóry .....	9
2.4.2. Diverzita vegetace a rostlin párama.....	9
2.4.3. Lidský faktor .....	10
3. ANATOMIE A FUNKČNÍ EKOLOGIE .....	11
3.1. Životní formy rostlin.....	11
3.2. Odolnost ke klimatickým podmínkám.....	13
3.2.1. Adaptace na nízké teploty.....	14
3.2.2. Adaptace na sucho.....	16
3.3. Adaptace rostlinných orgánů .....	16
3.3.1. List.....	16
3.3.2. Sekreční systém .....	17
3.3.3. Stonek .....	17
4. NÁSTIN BUDOUCÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE .....	19
4.1. Charakteristika rodu <i>Lasiocephalus</i> a jeho fylogeneze.....	19
4.2. Otázky a cíle diplomové práce .....	22
4.3. Metodika.....	23
5. ZÁVĚR.....	24

## Abstrakt

Ve své bakalářské práci se zabývám rostlinami v páramu. V první části popisuji páramo jako unikátní prostředí ležící v tropickém pásmu Jižní Ameriky ve velkých nadmořských výškách (nad 3000 m n.m.). Jedinečnost prostředí je dána propojením několika základních podmínek. Jsou to významné každodenní výkyvy teplot, tropická celoroční stálost klimatu a nadmořská výška.

Anatomie adaptovaných rostlin, probírané ve druhé části bakalářské práce, jsou velmi ovlivněny těmito extrémními podmínkami. Díky ojedinělosti prostředí se v páramu objevují specifické životní formy. Z hlediska anatomie se u rostlin modifikuje stavba listu i cévní systém. Přestože v páramovém prostředí jsou zcela specifické (a proto zajímavé) způsoby života, je dosavadní poznání anatomie rostlin minimální.

V poslední části práce naznačuji, jakým způsobem budu pokračovat na diplomové práci, která přispěje k lepšímu poznání tohoto nedostatečně prozkoumaného tématu.

### Klíčová slova

Adaptace rostlin; anatomie; Andy; páramo; tropické hory; životní formy rostlin.

## Abstract

The bachelor thesis discusses the plants in the páramo. The first part describes unique environment located at high altitudes of the tropical South America, the páramo. The uniqueness of the environment is caused by several basic conditions. The most important ones are significant daily temperature fluctuations, tropical climate stability during the whole year and high altitude.

Anatomy of adapted plants, discussed in the second part of this work, conform to the extreme conditions. There are specific páramo life forms thanks to the uniqueness of the environment. The leaf structure and the vascular system of the plants are significantly modified in terms of anatomy. Although there are quite specific (and therefore interesting) life forms in the páramo, the current knowledge of the plant anatomy is minimal.

The last part of the thesis suggests the questions for my future master thesis, which will contribute to better understanding of this underexplored topic.

### Keywords

Anatomy; Andes; páramo, plant adaptations; plant life forms; tropical high mountains.

# 1. ÚVOD

V bakalářské práci se zabývám rostlinami v páramu a jejich adaptacemi na specifické prostředí rovníkových velehor. V první části popisuji páramo, což je jedinečné prostředí, které leží v tropickém pásmu Jižní Ameriky ve velkých nadmořských výškách od Venezuely po Peru. Proto se tam snoubí podmínky jako tropická celoroční stálost prostředí, významné každodenní výkyvy teplot, relativně vysoká vlhkost a faktory způsobené nadmořskou výškou. Jelikož Andy vznikly až v pozdním pliocénu, je zajímavé sledovat cestu jejich kolonizace z tropů i temperátních oblastí a dnešní osídlení rostlinami.

Ve druhé části bakalářské práce se zabývám anatomickými adaptacemi, které jsou ovlivněny extrémními podmínkami prostředí. Rostliny se vyskytují v ojedinělých životních formách, které pravděpodobně reprezentují adaptivní odpověď na specifické podmínky párama. Tyto životní formy uvádím i v originálním názvu, jelikož neexistují české ekvivalenty a vlastní překlad nemusí být všude uznáván. Díky nadmořské výšce a klimatickému nedostatku vody se projevuje jak změna listové anatomie, tak změna v cévním systému. I přes specifické a tím i zajímavé způsoby života a přizpůsobení v páramovém prostředí jsou znalosti anatomie rostlin minimální.

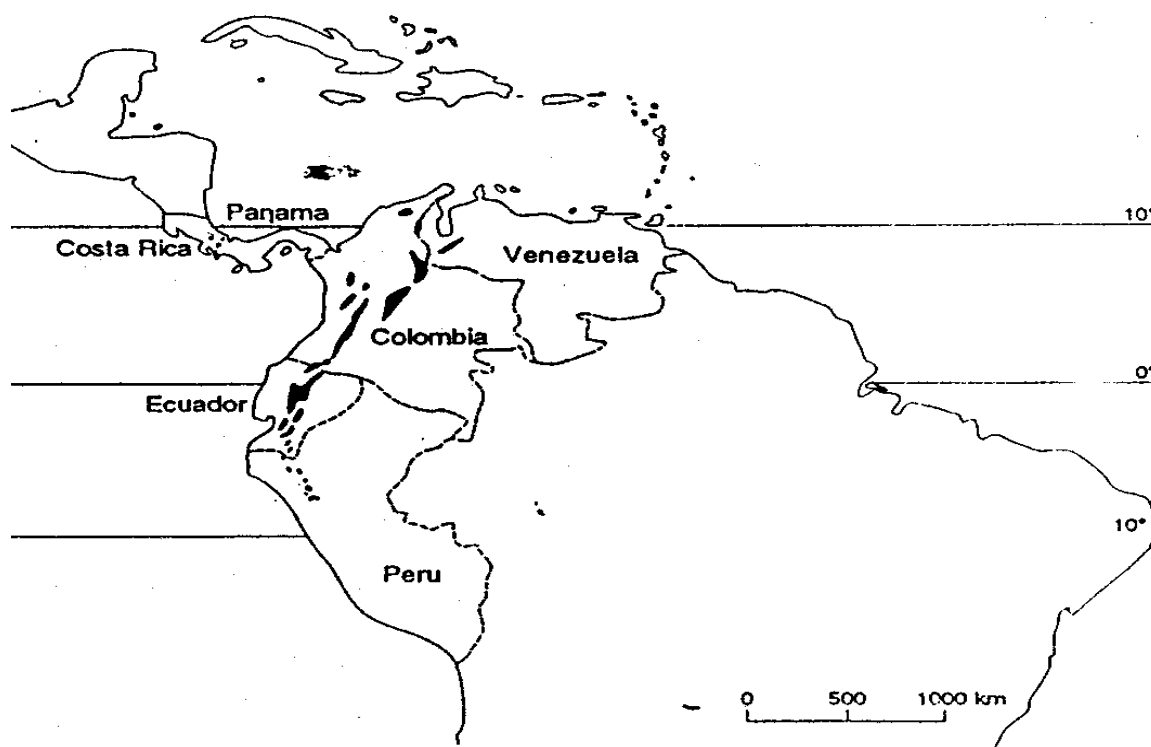
V poslední části naznačuji, jak budu pokračovat na diplomové práci, která přispěje k lepšímu poznání tohoto nedostatečně prozkoumaného tématu.

Bakalářskou práci jsem zpracovávala s cílem připravit se na diplomovou práci, proto není vyčerpávající studií celého párama a detailního zpracování veškerého rostlinstva, ale soustředím se hlavně na vše, co souvisí s mojí navazující diplomovou prací.

## 2. PÁRAMO

### 2.1. GEOGRAFIE PÁRAMA

Páramo je regionální termín, který se používá pro označení vysokohorských oblastí vlhkých severních And, kde se nevyskytuje sezónnost příkonu slunečního záření. Zahrnuje vysokohorskou tropickou krajinu mezi 3400-4800 m n.m., od hranice horského mlžného lesa k hranici trvalého sněhu. Sahá od Venezuely a Kolumbie přes Ekvádor až do severního Peru (Espinosa 1932). Jako páramo se někdy považuje i Cordillera Talamanca mezi Kostarikou a Panamou (Obr. 1).



Obr. 1: Geografické rozložení párama v Jižní Americe.

### 2.2. HISTORIE VZNIKU AND

Jihoamerické Kordillery jsou obrovský komplex horského systému, který může být podle svého vzniku rozdělen na tři části: jižní, centrální a severní Andy (Graham 2009). Páramo se nachází převážně v severních Andách. Výzdvih And je výsledkem kombinace různých tektonických událostí. Severní Andy dosáhly pouze 40% své výšky v raném pliocénu, následoval prudký výzdvih až do dnešní nadmořské výšky. Většina Ekvádorských And je vulkanického původu, což byl nejen v raném pliocénu důležitý faktor (Van der Hammen & Cleef 1986, Gregory-Wodzicki 2000, Graham 2009). Historické okolnosti, jako geologické změny, jsou zásadní, jelikož poskytují velmi důležité informace o událostech, které pomohou pochopit mechanismy vzniku vysoké biodiverzity (Simpson 1974).



## 2.3. CHARAKTERISTIKA PROSTŘEDÍ

Páramo, jako vysokohorské prostředí, má některé faktory podobné alpínskému. Zároveň teploty dosahují pod bod mrazu, čímž se podmínky přibližují vysokohorské tundře. Umístění párama přímo na rovníku však vytváří velmi specifické prostředí.

### 2.3.1. Klimatické podmínky páramo

Klima v tropech nemá sezónní charakter, i když by se to tak mohlo jevit díky srážkovým rozdílům. Léto a zima je zde chápáno jako šestiměsíční perioda, kdy je slunce nad severní či jižní polokoulí (Sarmiento 1986). Ve vyšších nadmořských výškách je velmi stručně, ale zcela výstižně, charakterizováno jako léto každý den a zima každou noc (Hedberg 1964). Jeden z hlavních rozdílů mezi alpínským prostředím a páramem je délka vegetační sezóny, kdy páramo má vegetační sezónu celoročně (Billings 1973). S tím souvisí absence zimy (není tuhý a dlouhodobý mráz, trvalá sněhová pokrývka) a dostatek času na reprodukci a jiné životní pochody rostlin.

#### Teplota

Teplota je jedním z nejdůležitějších limitujících faktorů v páramu. Ovlivňuje růst a vývoj rostlin díky rychlosti metabolismu a fyziologickým procesům (Bliss 1962). V tropech převažují nízké teploty pouze ve vysokých nadmořských výškách. Páramové prostředí se vyznačuje diurnálními změnami teplot mnohem významnějšími (3 až 10 krát většími), než rozdíly mezi nejteplejším a nejchladnějším měsícem. Noční teploty se pohybují kolem bodu mrazu a denní stoupají nad 10°C (Sarmiento 1986, Rundel 1994). Rozdíly teplot se vyskytují i v mikroklimatických stanovištních podmínkách. Teplotu ovlivňuje topografie, západní a východní svah, vzdálenost od povrchu země nebo rozdíl mezi vzduchem a povrchem rostliny (Wilson 1957, Bliss 1962, Sarmiento 1986). Změny teplot a občasný noční mráz, který je s tím spojený, jsou nejkritičtějším faktorem enviromentálního stresu v páramu (Rundel 1994). Rostliny však dokáží vzdorovat mrazu bez úhony.

#### Voda

Nedostatek zásobení vodou je možnou podmínkou pro limit růstu rostlin nad určitou hranicí nadmořské výšky (Webster 1961). Strmé svahy umožňují rychlý povrchový odtok vody (Forsait 1920). Nicméně páramo je charakterizováno jako relativně vlhký region (700-3000 mm srážek). Sezonalita srážek je variabilní, závisí na vzdálenosti od rovníku a pohybu zóny intertropické konvergence (ITCZ). Ta způsobuje dvě deštivé sezóny korelující s přechodem slunce přes rovník a dvě suché, odpovídající slunovratům. Výjimku tvoří venezuelské svahy, kde je pouze jedno srážkové maximum (Sarmiento 1986, Rundel 1994). Množství srážek je ovlivňováno sezonalitou nebo závětrnou a návětrnou stranou. Nerovnoměrnost ve srážkovém množství je například pozorována v ekvádorském páramu na srážkových i floristických ukazatelích, které vedou na západní straně hor ke srážkovému stínu (Sklenář & Laegaard 2003). Pokud nejsou k dispozici přesná srážková data, je možné k porovnání vlhkostních poměrů mezi stanovišti použít mrakovou frekvenci, jelikož koreluje s rozložením rostlin (Sklenář *et al.* 2008). Vlhkost v alpínském prostředí je také závislá na sněhu, jelikož

se díky větru a topografii mohou vytvořit závěje, kde se pak vyskytují specifické druhy rostlin (Billings & Bliss 1959). V páramu však sněh prakticky není a pokud napadne, tak roztaje během pár hodin. Tudíž sněh a závěje, jako faktory ve vyšších nadmořských podmínkách v mírném pásmu, neovlivňují tamní biotu.

### **Vítr**

Vítr patří mezi environmentální faktory upravující celkový povrch hor. Zpravidla je méně silný blízko povrchu země (Wilson 1959, Bliss 1962). Stanovištní podmínky se liší nejen závětrnou a návětrnou stranou hor, ale i terénními prohlubněmi a závětrnými oblastmi za skalami. Vítr u rostlin ovlivňuje evaporaci a tím jejich vysoušení, teplotu, která má vliv na ochlazování rostlin i okolního vzduchu, a vzrůst rostlin díky mechanickým efektům větru (Wilson 1959). V páramu však vítr není tak silný a pravděpodobně proto tam mohou růst i obří růžicovité rostliny (Billings 1974).

### **Sluneční záření**

Sluneční záření je velmi důležité, jelikož ovlivňuje mnoho faktorů: půdu, teplotu, vlhkost a hlavně celkovou energii, která koluje v ekosystému (Bliss 1962). V alpínském prostředí je větší intenzita ultrafialového záření než v nížinách. Listová epidermis chrání mezofylovou tkáň rostlin před UV-B zářením (Körner 2003). Listové trichomy odráží viditelné světlo a zmírňují tím jeho účinek na rostlinu (Billings & Morris 1951). Ovšem při zamračeném počasí není sluneční záření tak intenzivní a vliv nadmořské výšky se tím snižuje (Forsyth 1920).

### **Atmosférický tlak**

S větší nadmořskou výškou v páramu je menší atmosférický tlak a menší parciální tlak kyslíku a oxidu uhličitého (Billings 1974). To omezuje fotosyntetický potenciál a zvyšuje transpiraci, což celkově ovlivňuje u rostlin výdej vody (Forsyth 1920, Kouwenberg *et al.* 2007). Dokonce někteří autoři uvažují o nízkém tlaku CO<sub>2</sub>, jako faktoru limitujícím růst jistých druhů rostlin nad určitou nadmořskou výškou (Billings *et al.* 1961).

### **2.3.2. Půdy**

Intenzivní zamrzání a procesy s tím spojené mají velký význam v tundře a alpínském prostředí, menší roli hrají v páramu (Bliss 1962). Vytváří nestabilitu jak ve vegetaci, tak v půdě a společenstva mohou zůstat v neustálé fluktuaci půd (Sigafos 1961). V páramu se výrazně projevuje půdní soliflukce způsobená jehlovým ledem. Jehlový led se vytváří v dostatečně vlhkých půdách v tenké vrstvičce svrchní půdy (1-10 cm hluboko) při nočních mrazech, kde vytvoří sloupce pod svrchní částí půdy. Vyzdvihne půdní částice a po prvních ranních paprscích roztaje, čímž se půdní částice posunou a vytvoří se zbrázděná půda (Mackay & Mathews 1974a, Mackay & Mathews 1974b, Pérez 1984). Pro tropické hory v Kolumbii je rozdělení půd podle termosekvence se stoupající nadmořskou výškou následující: tropické šedo-hnědé půdy, humusové žluto-hnědé půdy, andské podzoly a chladné humusové půdy (Jenny 1948). Nedostatek dusíku v půdě pochází z nedostatečné bakteriální aktivity způsobené nízkou teplotou a malou úživností odumřelých pletiv (Russell 1940).

## 2.4. ROSTLINY A PÁRAMO

Výskyt rostlin v prostředí párama je ovlivňován řadou biotických a abiotických faktorů. Pro diverzitu rostlin je nutné znát historii prostředí. Díky specifickým klimatickým podmínkám se vyvinuly životní formy rostlin, které se snaží zlepšit mikroklima pro svůj vývoj. Je to forma adaptace, která pomáhá rostlinám přežít. Lidský faktor se v páramu projevuje pravidelným vypalováním, které se zasloužilo o snížení hranice lesa, a introdukcí domestikovaných zvířat (Wille *et al.* 2002).

### 2.4.1. Počátky flóry

Celé tropicko-horské prostředí je geologicky mladé. Vysokohorské životní prostředí se tvoří od pliocénu s výzdvihem And. Severní Andy byly vyzdvíženy z tropických nížin, kde převládal deštný les, savany či xerofytní vegetace. Už před pliocénem se objevuje otevřená vysokohorská vegetace, která připomíná dnešní páramo. Nově vytvořené prostředí bylo záhy osídleno rostlinami, které se adaptovaly z lokální neotropické flóry a převážně imigrací ze severní a jižní temperátní oblasti (Billings 1974, Van der Hammen 1974, Van der Hammen & Cleef 1986, Smith & Cleef 1988, Simpson & Todzia 1990). Úspěch kolonizace And migracemi rodů ze severní polokoule z temperátních zón závisí na podobnosti klimatu stejně, nebo dokonce více, než na vzdálenosti (Simpson & Todzia 1990). Podle některých autorů je signifikantnější původ z jižní temperátní zóny, i když proporcčně je větší ze severu (Smith & Cleef 1988), podle jiných je více taxonů ze severní polokoule (Sklenář nepublikovaná data).

Díky klimatickým podmínkám, se otevřená vegetace objevovala na izolovaných vrcholcích hor v nižších nadmořských výškách. V pleistocénu byly v rovníkových Andách doby ledové a meziledové srovnatelné s těmi na severní polokouli, což mělo za důsledek pohyb hranice lesa a otevřených vegetací. V glaciálních dobách byly vegetační pásy položeny níže a páramo bylo kontinuální, proto snadněji docházelo k migracím druhů i na dlouhé vzdálenosti. V interglaciálech došlo opět k izolaci páramových ostrůvků a tím ke vhodným podmínkám pro speciaci a vytvoření nových typů rostlin (Forsyth 1920, Van der Hammen 1974, Simson 1975, Hooghiemstra & Van der Hammen 2004). Dnešní druhová diverzita rostlin odpovídá spíše rozložení glaciálních ostrůvků párama, než rozložení, jaké páramo dosahuje dnes (Simpson 1974). Různé srážkové poměry a změny klimatu mají velký význam pro vysvětlení dnešního druhového rozložení. Během velké části pleistocénu bylo klima v jihoamerických tropech převážně suché. Hlavní suchá perioda nastala během posledního zalednění, kdy ledovce dosahovaly svého maxima (Van der Hammen 1974).

### 2.4.2. Diverzita vegetace a rostlin párama

#### Vegetační typy párama

Páramo (3200-4700 až 5000 m n.m., k hranici věčného sněhu, zima a vlhko, 12-(-2) °C roční průměr teplot, 700-3000 mm srážek, mlhy a vlhká země) navazuje na horský mlžný les (2400-3800 m n.m., 1000-3000 mm srážek, velmi časté až stálé mlhy). V páramu můžeme rozlišit 3 výškové stupně (Cuatrecasas 1979).

- **Subpáramo**, nižší část se střídáním křovinné vegetace, nízkých stromů a polokeřů.
- **Páramo**, hustě pokryté travinnými porosty, sklerofilními keřky, trsnatými travami a sesilními nebo obřími růžicovými rostlinami (zvláštní životní forma, která se skládá z rozsáhlé rozety složené z dlouhých, kožovitých, tuhých, hustě ochlupených listů na vrcholu vzpřímeného, nevětvěného, dřevitého stonku).
- **Superpáramo**, otevřená a roztroušená vegetace na nejvyšších vrcholcích hor, vystavená častému sněhu.

Jiní autoři (Sklenář & Ramsay 2001) rozlišují dvě hlavní zóny ve vysokohorském ekvádorském ekosystému: **travnaté páramo** (grass páramo) a **superpáramo**. K oddělení těchto dvou zón přispívají pravidelné požáry v travnatém páramu, které zvyšují mozaikovitost krajiny, což podporuje druhovou bohatost. Superpáramo je svou nadmořskou výškou nad 4100 m n.m. již nad environmentálními limity pro růst kontinuálního pokryvu trav, tudíž tam nemá co hořet a nedochází k vypalování (Sklenář & Ramsay 2001). Jižní ekvádorské páramo rozdělil Keating podle vegetačních společenstev na travnaté páramo (grass páramo), keřové páramo (shrub páramo) a mozaiku obou zmíněných typů (high-elevation patches of shrubs) (Keating 1999).

### Diverzita rostlin párama

Celková diverzita rostlin párama je určena třemi hlavními faktory: nadmořskou výškou, disturbancí a dostupností bezpečných míst v nejvyšších polohách (Sklenář & Ramsay 2001). Diverzita v lokálním místě také může být ovlivněna růstem polštářovitých rostlin, které mohou sloužit jako stabilizátory půdy (Sklenář 2009). V Ekvádoru se snižuje endemismus se stoupající nadmořskou výškou, na tomto trendu se podílí větší možnost migrací páramových rostlin během dnešních i minulých let (Sklenář & Jorgensen 1999).

Celkové zastoupení lokálních tropických rodů je stejné jako přimigrovaných. Nejvíce zastoupený je další neotropický element, který zahrnuje rody vyskytující se v jiných neotropických oblastech (Cleef 1979). Tropické rody přednostně rostou na vlhkých stanovištích a neobjevují se v největších nadmořských výškách superpárama a druhy s vazbou na jižní temperátní oblast se vyskytují také na vlhčích půdách, kdežto temperátní druhy z holarktidy preferují sušší prostředí a větší nadmořské výšky. Distribuce rostlin podle původu tak koreluje s rozdělením párama podle vlhkosti (Sklenář & Balslev 2007).

### 2.4.3. Lidský faktor

Činnost člověka se projevila v páramu snížením hranice lesa díky vypalování (Wille *et al.* 2002). Zemědělci travnaté páramo pravidelně vypalují, aby zvýšili úživnost půdy. Frekvence vypalování je však vyšší, než čas potřebný k celkové regeneraci párama, měla by se proto vytvořit rovnováha mezi zemědělským využitím a zachováním biodiverzity v páramu (Ramsay & Oxley 1996). Páramo je vypalováno mozaikovitě a hlavní důvod je zlepšení pastvy pro domestikovaná zvířata (Lægard 1992). V minulosti se les kácel pro získání půdy na kultivaci brambor a pro extenzivní pastvu. Pokud by se pastva dobytka udržovala dál od hranice lesa, mohlo by dojít k přirozenému návratu lesa (Verweij & Beukema 1992).

### 3. ANATOMIE A FUNKČNÍ EKOLOGIE

V rovníkovém páramu jsou podobné podmínky pro růst rostlin jako na vysokohorských alpských stanovištích temperátní zóny ve vegetační sezóně (Diemer 1996), proto je předpoklad, že anatomické adaptace alpských a páramových rostlin budou podobné. S nadmořskou výškou se rostliny snižují, celkově zmenšují a mají menší, silnější a ochlupené listy (Holch *et al.* 1941, Cuatrecasas 1968). Je to dáno částečně tím, že frekvence mrazů se zvyšuje spolu s nadmořskou výškou (Rundel 1994, Sarmiento 1986).

#### 3.1. ŽIVOTNÍ FORMY ROSTLIN

Konvergence životních forem rostlin (převážně typu obřích růžicovitých rostlin) mezi tropickou horskou flórou východní Afriky a Ameriky ukazuje na paralelní evoluci odpovídající na extrémní podmínky prostředí. Rozhodujícím faktorem jsou zřejmě nízké noční teploty. Teplotní izolace a udržení vodní rovnováhy jsou hlavní morfologické adaptace rostlin.

Raunkiaerovo rozlišení životních forem rostlin (Smith 1913) nevyhovuje prostředí tropických velehor, proto bylo navrženo pět životních forem podle různých ekologických adaptací na tropické horské klima s pravidelnými nočními mrazy. Jsou to tyto životní formy (Hedberg 1964, 1973, Hedberg & Hedberg 1979):

- **Obří růžicové rostliny**, kaulirosuly, vysoké rosety nebo stonkové rosety (giant rosette plants, caulirosulas, stem rosettes), jsou charakterizovány silným, nevětveným stonkem, pokrytým pláštěm hustých, suchých listů a na jeho vrcholu je rozsáhlá růžice hustě ochlupených bělavých listů. Mrtvé listy izolují stonk a živé listy pomocí parabolického tvaru usměrňují radiaci do centra rosety k apikálnímu vrcholu, který má díky tomu vyšší teplotu. Jediný nadzemní apikální meristém produkuje laterální květenství. Rostlina je polykarpická a má neukončený růst.
- **Trsnaté rostliny** (tussock plants) produkují vzpřímené výhonky ze silně pospolitého chomáče stébel u povrchu země. Výhonky a květenství jsou chráněny již dospělými listy. Mrtvé listy zůstávají a rozkládají se stále připojeny k rostlině. Skleromorfní listy mají tendenci být co nejvíc nitkovité.
- **Bezlodyžné růžicové rostliny** (acaulescent rosette plants) začínají těsně u země nebo pod zemí, listy jsou připojené na stejné úrovni. Kořen mají široký a mírně zakřivený. Jsou to nízké rostliny maximálně do 30 cm. Využívají mírnějších teplot a menších klimatických extrémů při zemi.
- **Polštářovité rostliny** (cushion plants) mají hojně větvené stonky s krátkými internody, větvičky končí šupinovitými listy méně, či více rozeznatelnou rosetou. Listy tvoří hustou vrstvu pokrývající rašelinový vnitřek, který se rozpadem vytvořil ze zbytků listů, větviček a kořenů. Také využívají příznivějšího klimatu v přízemí, ale nejsou to solitérní rostliny, nýbrž agregát rostlin.
- **Sklerofilní keře** (sclerophyllous shrubs) mají listy, které dokáží strmě snížit respiraci.

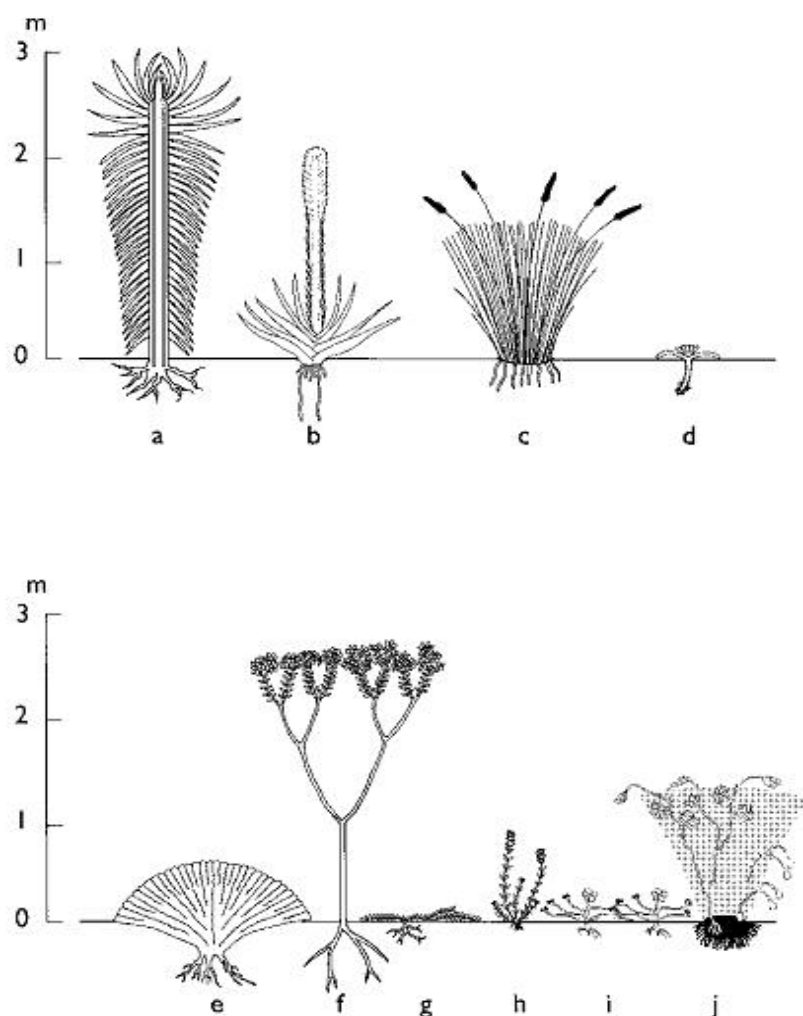
Jiné rozdělení podle životních forem bylo popsáno v páramu (Cuatrecasas 1968).

- **Obří růžicovité rostliny**
- **Cryptofrutex**, trpasličí dřevitá křovina, jejíž větve jsou nízko nad zemí, nebo plazivé a jsou schované pod nahromaděným humusem a zbytky zvadlých listů a jiných organických pozůstatků.
- **Byliny** (herbae) jsou trvalky, které mají různé habitusy.
- **Travniny** (graminae), které pokrývají rozsáhlé plochy páramo a typicky rostou v trsech.
- **Proteretum**, jako soubor mechů, hub a lišejníků.
- **Stromy, keře, polokeře** (arbor, frutex, suffrutex) dřeviny, které bývají menšího vzrůstu se stálezelenou korunou.

Další rozdělení podle životních forem vneslo neuspořádanost, nejednotnost a nadměrnou složitost do systému, proto bylo navrženo rozdělení páramových životních forem, které je sjednotilo do jednoduššího schématu (Obr. 2) (Ramsay & Oxley 1997).

- **Stonkové rosety**
- **Přízemní rosety** (basal rosettes) mají širokou rosetu listů, ze které může vyrůstat stonkové květenství.
- **Trsnaté rostliny**
- **Bezlodyžné rosety**
- **Polštářovité rostliny** (cushion plants) jsou v tomto rozdělení pojaty v nejširším smyslu od měkkých po tvrdé kompaktní polštáře.
- **Vystoupavé keře** (upright shrubs) mají tenké, zřetelné, dřevnaté větvičky s tenkou kůrou. Listy jsou tuhé, kožovité, často malé a stočené, nebo složené. Vysoké od 50 cm až do 2 m.
- **Poléhavé keře** (prostrate shrubs) jsou dřevnaté, pokrývají zem, můžeme je vidět jako trpasličí keře.
- **Vzpřímené byliny** (erect herbs) se díky různě variabilnímu stupni dřevnatění neodlišují od trpasličích keřů.
- **Plazivé a poléhavé byliny** (reptant and prostrate herbs) postrádají vzpřímený, olistěný stonk. Prezентují se šlahouny a výhonky, kterými se vegetativně šíří po půdním povrchu, nebo těsně pod ním.
- **Úponkovité byliny** (trailing herbs) se slabým stoupajícím stonkem, některé pomocí úponků, nebo nepatrně zubatým stonkem, opírají o ostatní rostliny.

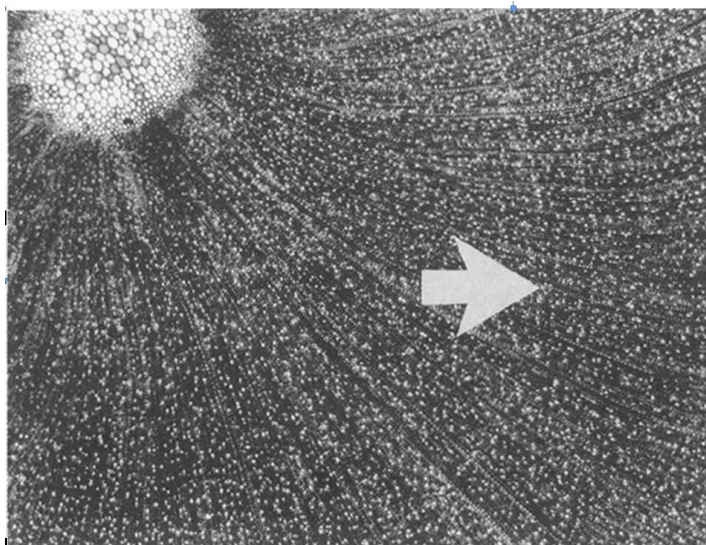
V ekvádorském páramu je zastoupení životních forem s dominancí trsnatých rostlin. S nadmořskou výškou jich však ubývá a začínají dominovat bezlodyžné rosety, které se s větší nadmořskou výškou dělí o dominanci s polštářovitými rostlinami (Ramsay & Oxley 1997).



Obr. 2: Životní formy rostlin párama: a) stonková roseta, b) přízemní roseta, c) trsnatá rostlina, d) bezlodyžná roseta, e) polštářovitá rostlina f) vystoupavý keř, g) poléhavý keř, h) vzpřímená bylina, i) plazivá a poléhavá bylina, j) úponkovitá bylina (Ramsay & Oxley 1997).

### 3.2. ODOLNOST KE KLIMATICKÝM PODMÍNKÁM

Jako adaptace na klimatické podmínky bereme i různorodé životní formy, jelikož svými habitusy často zlepšují své mikroklimatické podmínky. Polštářovité rostliny nekorelují teplotou na svém povrchu s teplotou vzduchu. Na východní, západní straně a na vrcholu polštáře mají díky přímým slunečním paprskům vyšší teplotu, než je teplota vzduchu (Sklenář 2007). Nepřítomnost růstových anomálií na příčném řezu stonku naznačuje relativně stabilní růstové podmínky. Jediná extrémní klimatická událost se projevila jediným růstovým pravděpodobně mrazovým kruhem (Diemer 1996). Podobné výsledky jsou i u rosetovitých rostlin, kde se letokruhy vyskytují jen při extrémní sezonalitě, v nejvyšších nadmořských výškách (Carlquist 1994) (Obr. 3).



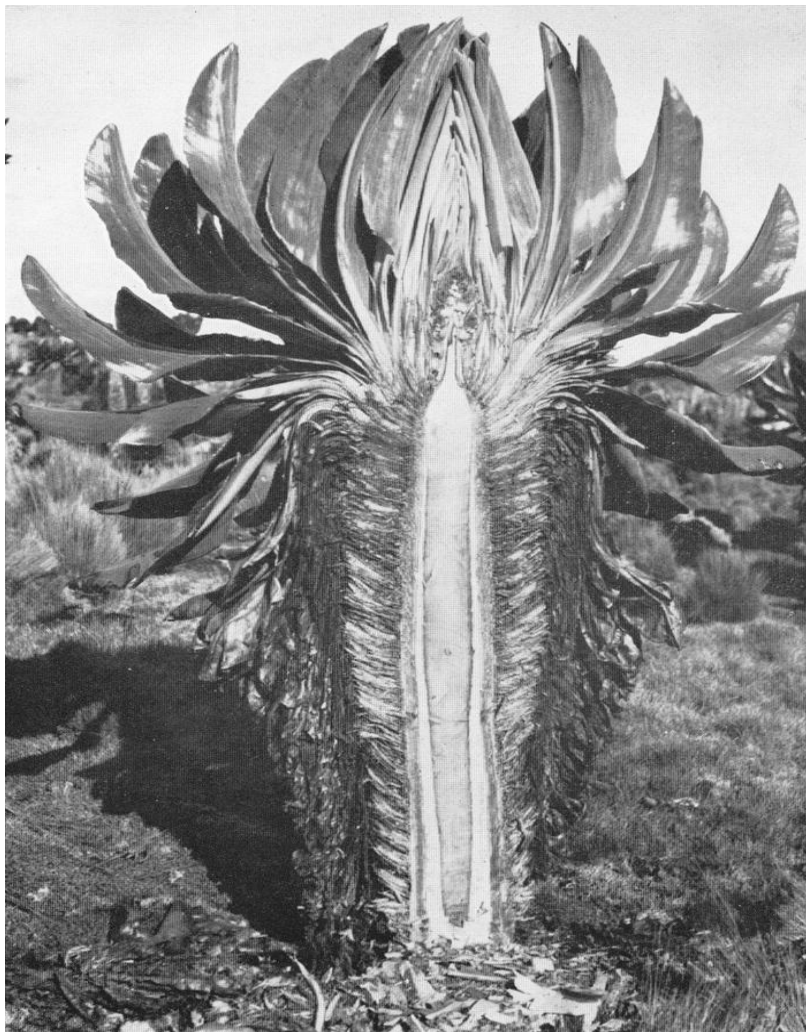
Obr. 3: Znárodnění jediného pravděpodobně růstového kruhu (Diemer 1996).

### 3.2.1. Adaptace na nízké teploty

Odolnost k mrazovým teplotám není primární faktor, který určuje přežívání podle nadmořské výšky, nicméně ovlivňuje distribuci rostlin nepřímo skrze půdní soliflukci, jehlový led či preventivní opatření k brzké ranní transpirační ztrátě. Nedostatek nastává, když jsou části vody stále zmrzlé ve stonku a půdě, ale listy již transpirují, díky prvním ranním slunečním paprskům (Beck 1994, Sklenář *et al.* 2010). Odolnost rostlin vůči mrazu můžeme rozdělit podle avoidance a tolerance. **Avoidance** znamená vyhnout se tvorbě ledových jader v pletivech, čehož typické vysokohorské rostliny docílí například tepelnou izolací odumřelými orgány (listy), teplotním vyrovnáváním (thermal buffering), nebo dočasným podchlazením (supercooling). Je to odolnost s účinností pro kratší časovou událost (Larcher 2003). Izolace je u rosetových rostlin kolem stonku tvořena mrtvými, suchými listy, které zůstávají na stonku připojeny a tvoří kolem něho celistvý plášť (Hedberg 1964) (Obr. 4). Mrtvé listy chrání stonky před poškozením dřevnatého rezervoáru vody mrazem a vznikem embolie v xylému. Po jejich odstranění dochází k úmrtí rostliny do 3-4 měsíců (Smith 1979, Goldstein & Meinzer 1983). Kolem apikálního meristému jsou dospělé listy, které se u některých druhů na noc nyktinastickými pohyby uzavírají a tím tvoří izolační vrstvu. Noční pupen (night bud) také chrání mladé listy před přehřátím vedoucím k nedostatku vody při prvních slunečních paprscích. Pokud je nyktinastie narušena, mladé listy vadnou a odumírají (Hedberg 1973, Smith 1974, Hedberg & Hedberg 1979, Torres 2003). Listy mohou mít až 2 mm silnou vrstvu mrtvých trichomů, která napomáhá izolaci a redukuje vyzářování tepla z rosety (Hedberg 1964). Teplotní vyrovnávání (thermal buffering) potřebuje velké množství látek s vysokou tepelnou kapacitou, které jsou uloženy ve stonku a listovém pupenu (Beck 1994). Při toleranci dochází v pletivech k tvorbě extracelulárního ledu. Tvorba ledu je přísně regulována, a proto nedojde k poškození buněk spontánním vytvořením krystalů ledu. Díky tomu rostliny vydrží nízké teploty delší dobu. Rostliny mohou mít kombinaci těchto dvou druhů mrazových rezistencí (Azocar *et al.* 1988, Beck



1994, Larcher 2003). Odolnost rostlin k mrazu korelovala s výškou rostlin, kdy přízemní rostliny používaly toleranci, kdežto stromovité rostliny avoidanci (Squeo *et al.* 1991). Proto byla vyslovena hypotéza, že vertikální mikroklima ovlivňuje způsob a stupeň mrazové odolnosti. Tato hypotéza však nebyla potvrzena při zkoumání druhů ekvádorského párama (Sklenář *et al.* 2010). Z této studie vyvstala otázka o způsobu mrazové rezistence a původu rostlin, kde rostliny temperátního původu mají být k mrazu tolerantní, kdežto rostliny neotropického původu avoidantní. Ukázalo se, že tropické a jižní temperátní rody se většinou mrazu vyhýbají podchlazením, zatímco severní tropické rody nejčastěji tolerují zamrzání (Sklenář *et al.* v tisku). Juvenilní rostliny používají podobné rezistentní mechanismy jako dospělé rostliny, ale mají zvýšenou podchlazovací kapacitu (García-Varela & Rada 2003).



Obr. 4: Na podélném řezu obří růžicovou rostlinou je vidět dřeň, sloužící jako zásobní pletivo pro vodu, teplotně-izolační plášť stonku tvořený mrtvými listy a živé listy vrcholové rosety (Hedberg 1964).

### 3.2.2. Adaptace na sucho

Ve vysokých nadmořských výškách může být transpirace tak intenzivní, jako je u pouštních rostlin (Smith & Geller 1979). Odolnost k suchu se projevuje hlavně xeromorfní anatomíí listu. Vodní stres však není limitujícím faktorem dospělých rostlin, nicméně abnormálně suché a vlhké roky utváří kompozici rostlin v tropickém vysokohorském prostředí (Wesche 2003). Rostliny rodu *Espeletia* se liší v kapacitě zásob vody ve dřevě, odpovídají tím na nedostatek vody v půdě způsobený nízkými teplotami (Goldstein & Meinzer 1983, Goldstein *et al.* 1984). Také mrtvé listy obalující stonek se podílejí na hospodaření rostlin s vodou a to hlavně díky teplotnímu efektu (Goldstein & Meinzer 1983). U některých rosetovitých rostlin jsou tenkostěnné buňky, sloužící jako vodní rezervoár, s mezibuněčnými prostory, obklopené kompaktním parenchymem z malých, tlustostěnných buněk, někdy kolenchymem a skupinami sklereid. Parenchymatický rezervoár slouží k ovládnutí nyktinastických pohybů dospělých živých listů roset (Torres 2003). Zvýšená kapacitance listů umožňuje rostlinám mít vyšší vodní potenciál, když je sucho, a tím zamezit vodnímu deficitu. Rostliny mohou dosáhnout zvýšené kapacitance přítomností extracelulárních polysacharidů, které jsou obsaženy v kanálcích probíhajících listem (Carlquist 1957, Robichaux & Morse 1990).

## 3.3. ADAPTACE ROSTLINNÝCH ORGÁNŮ

### 3.3.1. List

Anatomie listů alpských rostlin často vykazuje xeromorfní znaky. Rozdíly v anatomii a morfologii listu korelují s nadmořskou výškou a jsou geneticky kontrolované (Brauch 1979). Listy jsou celkově menší, silnější, mají menší povrch vůči objemu, jsou pokryty početnými trichomy, mají tlustší kutikulu a silnostěnné epidermální buňky. Je častější výskyt sklerenchymatických buněk, převážně kolem cév. Mesofyl inklinuje ke kompaktnosti a často obsahuje více vrstev palisádovitého parenchymu, jehož buňky jsou protáhlejší, v korelaci s menším houbovým parenchymem a intercelulárami. Průduchy jsou menší, ale početnější (Penfound 1931, Esau 1960, Körner & Cochrane 1985, Körner *et al.* 1985). Ovšem ne všechny alpské druhy mají list uzpůsobený k redukci transpirace (Oberbauer & Billings 1981).

Druhy z větších nadmořských výšek mají tendenci mít menší apoplastický obsah vody a mají menší interceluláry (Goldstein *et al.* 1985). Negativní korelace mezi nadmořskou výškou a velikostí buněk pokožky a mezofylu (Rada *et al.* 1987) také potvrzuje skutečnost, že ve větších nadmořských výškách jsou rostliny xeromorfnější. V páramovém prostředí je vyšší intenzita slunečního záření. Nízký atmosférický tlak se projevuje zvýšenou transpirací. Výměna plynů v listu je však závislá na mikroklimatických, zvláště na teplotních změnách, které ovlivňují difuzi CO<sub>2</sub> a evaporaci (Forsyth 1920, Kouwenberg *et al.* 2007).

Možnosti transpirace korelují velmi úzce s anatomíí a morfologií listu (Hygen 1953). Množství listových trichomů ovlivňuje odrazivost viditelného světla, odrazivost klesá se stářím listu (Shull

1929, Billings & Morris 1951). Trichomy, jejichž vrstva je mohutnější s nadmořskou výškou, zvětšují hraniční vrstvu listu (Meinzer & Goldstein, 1985).

Xeromorfní znaky listové anatomie stonkových roset jsou výraznější ve vyšších nadmořských výškách (Meinzer *et al.* 1985, Carlquist 1994). Dva druhy rosetovitých rostlin jednoho rodu ukázaly díky anatomickému srovnávání listů odlišné adaptace na podmínky páramu. Rozdíly byly jak ve vnějších znacích listu, jako hustota a délka ochlupení, postavení a množství průduchů, síla kutikuly, tak ve vnitřních, jako množství sekrečních kanálků nebo přítomnost houbových hyf (Torres *et al.* 1996).

Práce popisující anatomii listů se zaměřují nejen na popis celkových znaků jednotlivých rodů, ale i na srovnání rozdílů uvnitř rodu. Většinou jsou zaměřeny geograficky na určité území, kde nás seznamují s jednotlivými rody (Espinosa 1932, Mora-Osejo 1994, Raymúndez 2000). Z důvodu návaznosti mé diplomové práce jsem k popsání vybrala rod *Culcitium* H. et B. (*Compositae*) vyskytující se v Ekvádoru. Mnohé druhy tohoto vysloveně andského rodu rostou v nejvyšších částech Kordiller. Všechny druhy jsou byliny, které mají převážně rosetovitou životní formu a mohou dřevnatět. Listy mohou být delší, tloušťka silnostěnné epidermis je závislá na ochlupení a u velkolistých druhů v poměru k celkové velikosti listu je epidermis tenká. Pod epidermis můžeme pozorovat jednu až dvě vrstvy hypodermálních sklerenchymatických vláken a pod nimi tlustostěnné, většinou mrtvé buňky s velkými intercelulárami. Dále je obsažen cévní systém se silně vyvinutou dřevní částí. Stonky jsou bylinné, ale později se připojuje činnost kambia. Endodermis může a nemusí být vyvinuta. Kořeny jsou vláknité, často se vytvářejí adventivní. Ochlupení je v tomto rodu většinou velmi silně vyvinuto, nejčastěji se vyskytuje na obou stranách listu a je velmi husté, jedna třetina epidermálních buněk nesou trichomy. Trichomy jsou vícebuněčné, na bázi tenkostěnné a na konci ukončené jednou dlouhou tlustostěnnou buňkou. Vyskytují se však i neochlupené druhy (Espinosa 1932).

### 3.3.2. Sekreční systém

Jako u řady rostlin, tak i v páramu byly nalezeny sekreční systémy, které propojují celé primární rostlinné tělo. Od kořene, přes stonku až k listu byly nalezeny sekreční dutiny, které jsou spojené s endodermis (ve stonku jsou dutinky ve dřevu a také mohou být spojeny s endodermis) a tvoří tak ucelený systém. V některých rostlinách jsou sekreční kanálky převážně ve stonku a v listu jsou méně časté (Espinosa 1932, Carlquist 1957, Luque 2005). V kanálcích se mohou vyskytovat rostlinné oleje. Různé klimatické období v páramu, jako sucho a deště, mohou ovlivnit složení těchto rostlinných olejů u druhu *Lasiocephalus longepenicillatus* (Rondón *et al.* 2005).

### 3.3.3. Stonek

Dřevní anatomie je citlivý ukazatel adaptace na různé ekologické podmínky, zvláště u rostlin, které jsou evolučně mladé (Carlquist 1975). Sucho může ovlivnit transportní systém vody způsobením cévní embolie (Sperry & Tyree 1990). Xeromorfní stavba rostlin alpského prostředí se projevuje i na struktuře stonku. Cévy jsou menší, užší a kratší a celková plocha xylému je menší (Penfound

1931, Carlquist 1975, Ewers 1985). Trpasličí rostliny mají cévní články abnormálně krátké díky krátkým iniciálám (Bailey 1944). Délka a šířka sítkových elementů a sítkovic se snižuje s narůstajícím nedostatkem vody, zároveň se snižuje výška ve víceřadém paprsku (Carlquist 1966). U rosetovitých rostlin se zvyšuje objem zásobní dřevě s nadmořskou výškou (Meinzer *et al.* 1985). Vítr může modifikovat anatomii stonku. V reakci na působení tohoto faktoru bývají stonky silnější, kratší a tím pádem je růstová forma rostliny zhuštěnější. (Forsyth 1920).

U některých druhů páramových rostlin jsou příbuzné druhy z mlžného lesa (viz kapitola 4. Nástin budoucí diplomové práce), které se mohou vyskytovat v životní formě liány. Oproti xeromorfní stavbě rostlin z alpského prostředí nemusejí liány z vlhkého prostředí deštných lesů přizpůsobovat xylém na embolie způsobené suchem a mrazem. Proto mají liány cévní elementy jedny z nejširších, krátké a tlustostěnné a cévy jedny z nejdelších. Také obsahují méně mechanických sklerofilních elementů, jelikož nejsou samonosné (Ewers 1985).

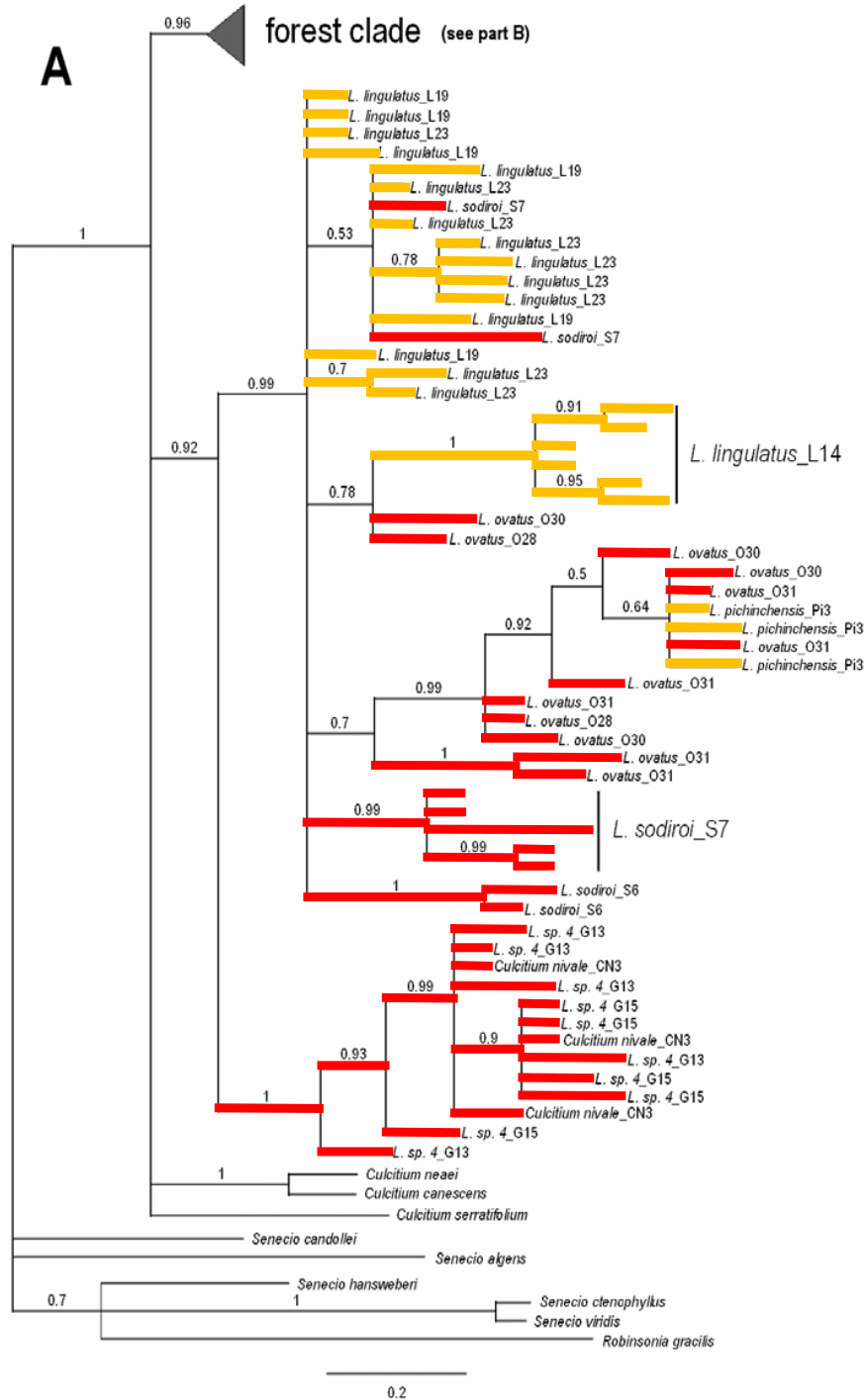
## 4. NÁSTIN BUDOUCÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

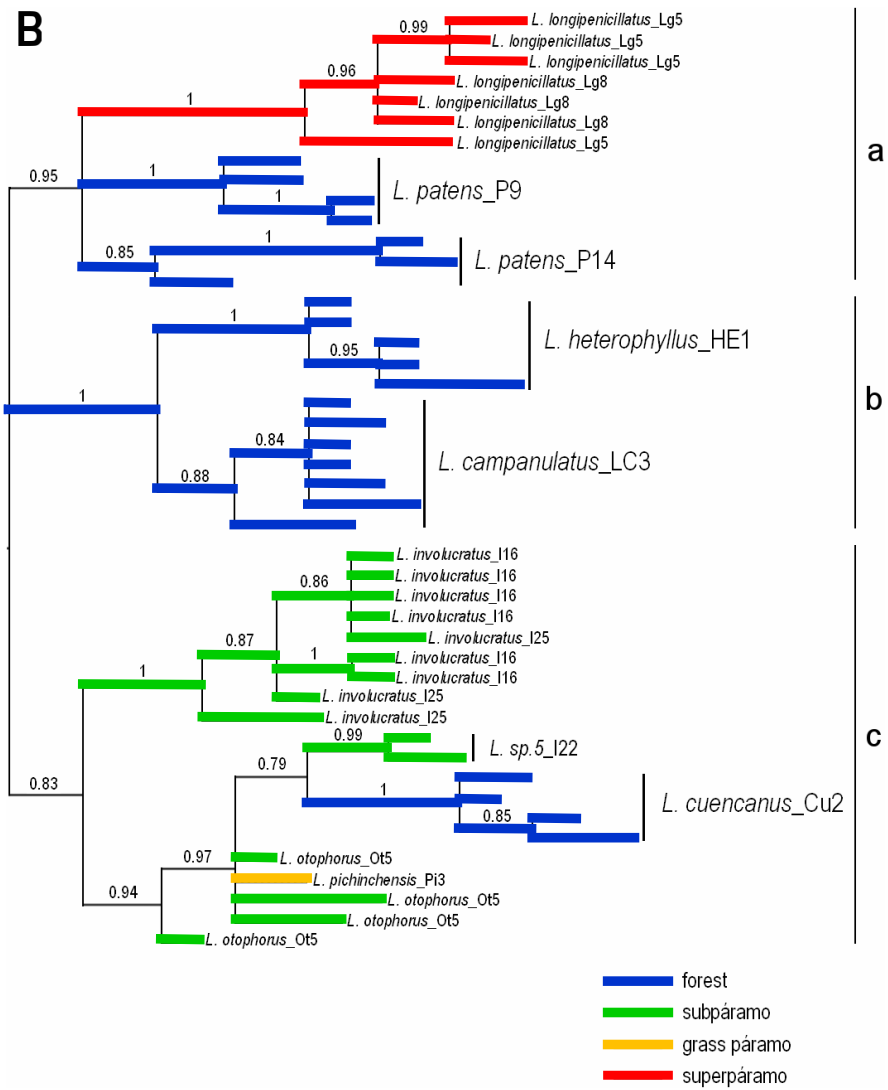
V diplomové práci se budu zabývat srovnávací anatomií rodu *Lasiocephalus* (*Asteraceae*, *Senecioneae*). Tento rod byl vybrán pro fylogenetické studium s cílem objasnit způsob kolonizace prostředí párama z horského lesa (Dušková *et al.* 2010). Evoluční původ je pravděpodobně v tropech v nižších nadmořských výškách a na páramová stanoviště se dostal v pleistocénu v souvislosti s postupným výzdvihem And. Podrobná znalost fylogenetických vztahů mezi druhy umožní kontinuální srovnání anatomických adaptací pro přežívání rostlin od nízkých poloh až k nadmořským výškám nad hranicí lesa.

### 4.1. CHARAKTERISTIKA RODU *LASIOCEPHALUS* A JEHO FYLOGENEZE

Rod *Lasiocephalus* je neotropický vysokohorský rod s přibližně 30 druhy v severní a centrální části andských Kordiller. Patří do druhově bohatého tribu *Senecioneae*, který je jednou z největších skupin v čeledi *Asteraceae*. Rozšíření zasahuje od Venezuely po Bolívii a Peru s největší druhovou diverzitou v Ekvádoru (Cuatrecasas 1978, Sklenář nepublikovaná data). Rod byl popsán roku 1818 na základě dvou druhů: *Lasiocephalus ovatus* a *Lasiocephalus lingulatus* (Schlechtendal 1818). Taxonomie andských zástupců tribu *Senecionae* byla dlouhou dobu nejasná. Z tohoto důvodu byly oba druhy a následně další zástupci skupiny postupně přeřazeny do rodu *Senecio* nebo *Aetheolaena*, aby nakonec byly opět zařazeny do rodu *Lasiocephalus* (Cuatrecasas 1978, Nordenstam 1978). Podle současných znalostí založených na molekulárních datech patří *Lasiocephalus* do rodu *Senecio* spolu s vysokohorským andským rodem *Culcitium*, který figuruje jako jeho sesterský taxon (Obr. 5) (Pelser *et al.* 2007, Dušková *et al.* 2010).

V rodu se vyskytují dvě hlavní životní formy: širokolisté dřevnaté liány horských pralesů a lesních ekotonů a vzpřímené nebo vystoupavé úzkolisté byliny až polokeře z vysokohorského párama (Obr. 6, Obr. 2 h) a i)). Morfologické adaptace vznikly pravděpodobně díky evolučním změnám, které nastaly během kolonizace párama z nižších nadmořských výšek (Cuatrecasas 1978). Rozdělení do dvou skupin bylo potvrzeno i molekulárními metodami (Obr. 5).





Obr. 5: Fylogenetický strom rodu *Lasiocephalus* (Dušková *et al.* 2010).



Obr. 6: Životní formy zastoupené v rodě *Lasiocephalus*. Bylina ze superpárama, polokeř, vrcholový díl dřevnaté liány a střední část liány (zleva).

Podle monofyletické teorie, naznačené Cuatrecasasem (Cuatrecasas 1978), rod mohl osídlit párama z horského lesa jednou a následně se tato (monofyletická) skupina rozšířila v páramu. Dosavadní výsledky založené na molekulárních markerech však tuto teorii nepotvrzují (Dušková *et al.* 2010). Příbuzenské vztahy druhů naznačují opakovanou kolonizaci párama, ke které mohlo dojít minimálně dvakrát. Byla pozorována kontinuální změna v jaderné DNA v korelaci s životní formou rostliny a preferovaného životního prostředí. Obecně velikost genomu rodu *Lasiocephalus* negativně koreluje s nadmořskou výškou. Proto můžeme rostliny rozdělit podle velikosti genomu na následující skupiny: rostliny superpárama, travnatého párama, subpárama a horských lesů. Podobně byl pozorován vzrůst jaderné DNA podle životních forem, tj. od bylin s úzkými listy s nejmenší DNA, následované širolistými bylinami, liánami, až po keře s největší DNA. Celkové oddělení na dvě skupiny sice nepotvrzuje monofyletickou teorii, ale na nižší fylogenetické úrovni ukazuje ovlivnění velikosti genomu ekologickými podmínkami stanovišť (Dušková *et al.* 2010).

## 4.2. OTÁZKY A CÍLE DIPLOMOVÉ PRÁCE

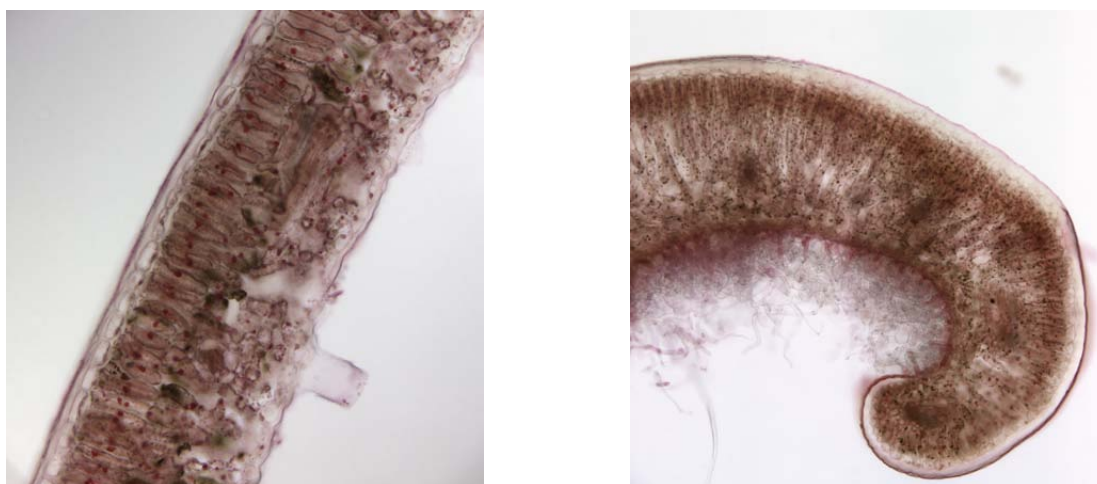
Cílem mé diplomové práce je popsat anatomické znaky druhů andského rodu *Lasiocephalus* a interpretovat je v kontextu evoluce celé skupiny a příbuzenských vztahů jednotlivých taxonů. Konkrétní řešené otázky jsou následující:

- Mění se tloušťka listu a krycích pletiv listu, poměr palisádovitého a houbovitého parenchymu nebo množství ochlupení listu podle nadmořské výšky kontinuálně nebo existují diskrétní kategorie těchto znaků?
- Koreluje uspořádání, velikost a funkčnost cév a jejich množství s nadmořskou výškou?
- Došlo v průběhu kolonizování prostředí párama z horského lesa u různých linií k opakované evoluci analogických anatomických znaků?

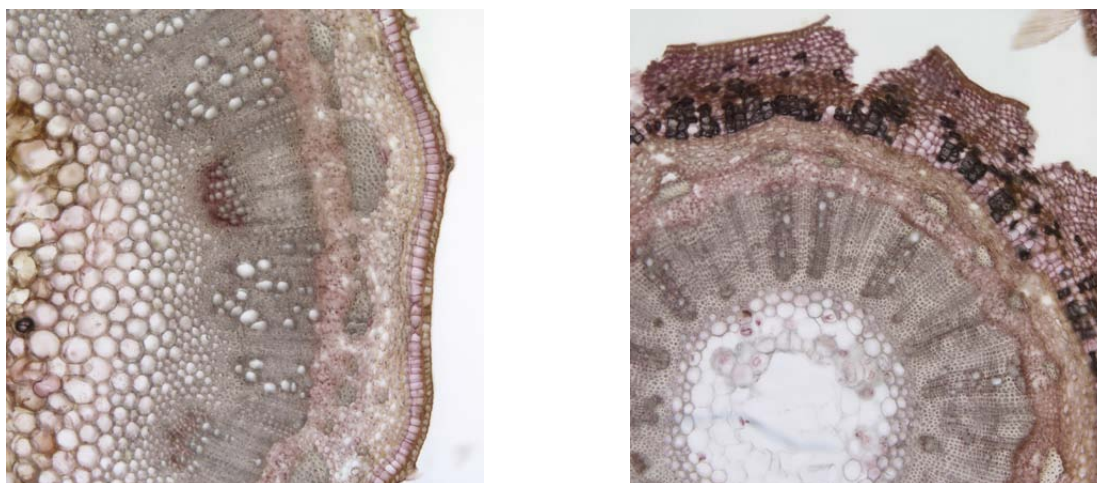


### 4.3. METODIKA

Nasbírané vzorky listů a stonků rodu *Lasiocephalus* nařežeme jak ručně, tak zhotovíme trvalé preparáty z řezů zalitých v histoplastu a řezaných na mikrotomu. Paradermální řezy listu použijeme pro analýzu průduchů. Příčné řezy listu poslouží pro změření celkové tloušťky listu, síly kutikuly, vrstvy trichomů, poměru palisádovitého a houbovitého parenchymu a celkové průměrné velikosti buněk listu. Podle podélných řezů stonku změříme délku cévních elementů, podle příčných jejich šířku, odhadneme funkčnost a celkové uspořádání ve stonku. Ruční řezy budeme barvit toluidinovou modří, sudanovou červení a floroglucinolem. Řezy zalité v histoplastu a řezané na mikrotomu budeme barvit safraninem s anilinovou modří.



Obr. 7: Příčný řez listem *Lasiocephalus patens* vlevo, příčný řez listem *L. sodiroi* vpravo. Oba preparáty mají stejné zvětšení a jsou barveny sudanovou červení.



Obr. 8: Příčný řez stonkem *L. patens* vlevo, příčný řez stonkem *L. sodiroi* vpravo. Oba preparáty mají stejné zvětšení a jsou barveny sudanovou červení.

Vhodnost zvolené metodiky demonstrují na dvou druzích z kontrastních podmínek prostředí. U příčného řezu listem *L. sodiroi* (Obr. 7 vpravo) je vidět ochlupení, podvinutí listu i silnější vrstva palisádovitého parenchymu a zároveň celkově menší stavba listu, což ukazuje na xeromorfnější stavbu rostliny než u *L. patens* (Obr. 7 vlevo). U příčného řezu stonkem jasně vidíme, že *L. sodiroi* (Obr. 8 vpravo) jako superpáramový druh má silnější krycí pletiva a jiné uspořádání vodivých pletiv než *L. patens* (Obr. 8 vlevo) jako lesní druh.

## 5. ZÁVĚR

Při zpracování bakalářské práce jsem poznala charakteristiky párama a okolního prostředí a adaptace rostlin, které z párama vycházejí. Seznámila jsem se s výzkumem, který v páramu probíhal a na co by bylo dobré se zaměřit v budoucnu. Získané poznatky mi pomohou při dalším studiu dané problematiky a při výzkumu pro diplomovou práci.

K literární rešerši byly použity články z nejrůznějších oblastí. Základní poznatky o tropickém alpínském prostředí včetně párama jsou krásně shrnuty v knize *Tropical alpine environments: Plant form and function*, edited by Rundel P.W., Smith A., Meinzer F.C., která je napsána srozumitelně a velmi čtivě. Chtěla bych zmínit i webové stránky, které mě nadchly svou čtivostí i zpracováním <http://www.sherwincarlquist.com/>.

Žádná studie se dosud nezabývala kompletním anatomickým srovnáním rostlin v korelaci s nadmořskou výškou v páramu, obzvláště u lián z lesů až polokeřů z párama. U skupiny, kde jsou známy příbuzenské vztahy mezi druhy, tak budu moci interpretovat změny v anatomické stavbě jako evoluční adaptivní odpověď na podmínky prostředí. Proto tato studie bude unikátní a doplňující neznámé články z páramového prostředí.

# Citace

- Azocar A., Rada F., Goldstein G., 1988. Freezing tolerance in *Draba chinophila*, a “miniature” caulescent rosette species. *Oecologia*, 75: 156-160.
- Bailey I.W., 1944. The development of vessels in Angiosperms and its significance in morphological research. *American Journal of Botany*, 31: 421-428.
- Beck E., 1994. Cold tolerance in tropical alpine plants. *Tropical alpine environments: Plant form and function* (edited by Rundel P.W., Smith A., Meinzer F.C.), Cambridge University Press, 77-110.
- Billings W.D., 1973. Arctic and alpine vegetations: Similarities, differences, and susceptibility to disturbance. *BioScience*, 23: 697-704.
- Billings W.D., 1974. Adaptations and origins of alpine plants. *Arctic and Alpine Research*, 6: 129-142.
- Billings W.D., Bliss L.C., 1959. An alpine snowbank environment and its effects on vegetation, plant development, and productivity. *Ecology*, 40: 388-397.
- Billings W.D., Clebsch E.E.C., Mooney H.A., 1961. Effect of low concentrations of carbon dioxide on photosynthesis rates of two races of *Oxyria*. *Science*, 133: 1934.
- Billings W.D., Morriss J.R., 1951. Reflection of visible light and infrared radiation from leaves of different ecological habitats. *American Journal of Botany*, 38: 327-331.
- Bliss L.C., 1962. Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions. *Arctic*, 15: 117-144.
- Brauch Z., 1979. Elevation differentiation in *Espeletia schultzii* (*Compositae*), a giant rosette plant of the Venezuelan paramos. *Ecology*, 60: 85-98.
- Carlquist S., 1957. Leaf anatomy and ontogeny in *Argyroxiphium* and *Wilkesia* (*Compositae*). *American Journal of Botany*, 44: 696-705.
- Carlquist S., 1966. Wood anatomy of *Compositae*: A summary with comments on factors controlling wood evolution. *Aliso*, 6: 25-44.
- Carlquist S., 1975. *Ecological strategies of xylem evolution*, University of California Press.
- Carlquist S., 1994. Anatomy of tropical alpine plants. *Tropical alpine environments: Plant form and function* (edited by Rundel P.W., Smith A., Meinzer F.C.), Cambridge University Press, 111-128.
- Cleef A.M., 1979. The phytogeographical position of the neotropical vascular páramo flora with special reference to the Colombian Cordillera Oriental. *Tropical Botany* (edited by Larsen, K., Holm-Nielsen, L.B.), Academic Press, 175-184.
- Cuatrecasas J., 1968. Paramo vegetation and its life forms. *Geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas*, 163-186.
- Cuatrecasas J., 1978. Studies in Neotropical *Senecioneae*, *Compositae* I. Reinstatement of genus *Lasiocephalus*. *Phytologia*, 40: 307-312.
- Cuatrecasas J., 1979. Growth forms of the *Espeletiinae* and their correlation to vegetation types of the high tropical Andes. *Tropical Botany* (edited by Larsen K., Holm-Nielsen L.B.), Academic Press, 397-410.
- Diemer M., 1996. Microclimatic convergence of high-elevation tropical páramo and temperate-zone alpine environments. *Journal of Vegetation Science*, 7: 821-830.
- Dušková E., Kolář F., Sklenář P., Rauchová J., Kubešová M., Fér T., Suda J., Marhold K., 2010. Genome size correlates with growth form, habitat and phylogeny in Andean genus *Lasiocephalus* (*Asteraceae*). *Preslia*, 82: 127-148.
- Espinosa R., 1932. Ökologische Studien über Kordillerenpflanzen. *Botanische Jahrbücher*, 65: 120-212.
- Esau K., 1960. The leaf: Variations in structure. *Anatomy of seed plants*, John Wiley & Sons, Inc., 277-295.
- Ewers F.W., 1985. Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees and lianas. *LAWA Bulletin n.s.*, 6: 309-317.
- Forsyth C.C., 1920: Anatomical reduction in some alpine plants. *Ecological Society of America*, 1: 124-135.

- García-Varela S., Rada F., 2003. Freezing avoidance mechanisms in juveniles of giant rosette plants of the genus *Espeletia*. *Acta Oecologica*, 24: 165-167.
- Goldstein G., Meinzer F., 1983. Influence of insulating dead leaves and low temperatures on water balance in an Andean giant rosette plant. *Plant. Cell and Environment*, 6: 649-656.
- Goldstein G., Meinzer F., Monasterio M., 1984. The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant, Cell and Environment*, 7: 179-186.
- Goldstein G., Rada F., Azocar A., 1985. Cold hardiness and supercooling along an altitudinal gradient in Andean giant rosette species. *Oecologia*, 68: 147-152.
- Graham A., 2009. The Andes: A geological overview from biological perspective. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 96: 371-385.
- Gregory-Wodzicki K.M., 2000. Uplift history of the central and northern Andes: A review. *Geological Society of American Bulletin*, 112: 1091-1105.
- Hedberg O., 1964. Features of afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeographica Suecica*, 49: 1-144.
- Hedberg O., 1973. Adaptive evolution in a tropical alpine environment. *Taxonomy and ecology* (edited by Heywood V.H.), 71-92.
- Hedberg I., Hedberg O., 1979. Tropical-alpine life-forms of vascular plants. *Oikos*, 33: 297-307.
- Holch A. E., Hertel E. W., Oakes W. O., Whitwell H. H., 1941. Root habits of certain plants of the foothill and alpine belts of Rocky Mountain National Park. *Ecological Monographs*, 11: 327-345.
- Hooghiemstra H., Van der Hammen T., 2004. Quaternary ice-age dynamics in the Colombian Andes: developing an understanding of our legacy. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 359: 173-181.
- Hygen G., 1953. Studies in plant transpiration. II. *Physiologia Plantarum*, 6: 106-133.
- Jenny H. 1948. Great soil groups in the equatorial regions of Colombia, South America. *Soil Science*, 66: 5-28.
- Keating P.L., 1999. Changes in páramo vegetation along an elevation gradient in southern Ecuador. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 126: 159-175.
- Körner Ch., 2003. Climatic stress. *Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2nd edition, 101-119.
- Körner Ch., Bannister P., Mark A.F., 1985. Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia*, 69: 577-588.
- Körner Ch., Cochrane P.M., 1985. Stomatal responses and water relations of *Eucalyptus pauciflora* in summer along an elevational gradient. *Oecologia*, 66: 443-455.
- Kouwenberg L.L.R., Kürschner W.M., McElwain J.C., 2007. Stomatal frequency change over altitudinal gradients: Prospects for paleoaltimetry. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, 66: 215-241.
- Larcher W., 2003. Stress due to extreme temperatures. *Physiological plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 4th edition, 364-395.
- Luque R., 2005. El sistema secretor interno del cuerpo primario en *Espeletiinae* (*Asteraceae*). *Plantula*, 3: 129-139.
- Lægård S., 1992. Influence of fire in the grass páramo vegetation of Ecuador. *Páramo: An Andean ecosystem under human influence* (edited by Balslev H., Luteyn J.L.), Academic Press, 151-170.
- Mackay J.R., Mathews W.H., 1974a. Movement of sorted stripes, the cinder cone, Garibaldi Park, B. C., Canada. *Arctic and Alpine Research*, 6: 347-359.
- Mackay J.R., Mathews W.H., 1974b. Needle ice striped ground. *Arctic and Alpine Research*, 6: 79-84.
- Meinzer F., Goldstein G., 1985. Some consequences of leaf pubescence in the Andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Ecology*, 66: 512-520.
- Meinzer F.C., Goldstein G.H., Rundel P. W., 1985. Morphological changes along an altitude gradient and their consequences for an Andean giant rosette plant. *Oecologia*, 65: 278-283.
- Mora-Osejo L.E., Becerra de Lozano N., Coba de Gutiérrez B., 1994. Anatomía foliar de las plantas del páramo. *Estudios ecológicos del páramo y del bosque alto andino cordillera oriental de Colombia*, Santafé de Bogotá, 257-348.

- Nordenstam B., 1978: Taxonomic studies in the tribe *Senecioneae* (*Compositae*). *Opera bot. Lund*, 44: 1-83.
- Oberbauer S.F., Billings W.D., 1981. Drought tolerance and water use by plants along an alpine topographic gradient. *Oecologia*, 50: 325-331.
- Pelser P.B., Nordenstam B., Kadereit J.W., Watson L.E., 2007. An ITS phylogeny of tribe *Senecioneae* (*Asteraceae*) and new delimitation of *Senecio* L. *Taxon*, 56: 1077-1104.
- Penfound W.T., 1931. Plant anatomy as conditioned by light intensity and soil moisture. *American Journal of Botany*, 18: 558-572.
- Pérez F.L., 1984. Striated soil in an Andean paramo of Venezuela: Its origin and orientation. *Arctic and Alpine Research*, 16: 277-289.
- Rada F., Goldstein G., Azocar A., Torres F., 1987. Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzii*, a caulescent giant rosette species. *Journal of Experimental Botany*, 38: 491-497.
- Ramsay P.M., Oxley E.R.B., 1996. Fire temperatures and postfire plant community dynamics in grass páramo. *Vegetatio*, 124: 129-144.
- Ramsay P.M., Oxley E.R.B., 1997. The growth form composition of plant communities in the Ecuadorian páramos. *Plant Ecology*, 131: 173-192.
- Raymúndez M.B., Xena de Enrech N., Escala M., 2000. Estudios morfoanatómicos foliares en especies del género *Hymenocallis* Salisb. (*Amaryllidaceae*) presentes en Venezuela: Relación entre los caracteres morfoanatómicos foliares y el ambiente en al que se desarrollan las plantas. *Acta Botanice Venezuelica*, 23: 69-87.
- Robichaux R.H., Morse S.R., 1990. Extracellular polysaccharide and leaf capacitance in a Hawaiian bog species, *Argyroxiphium grayanum* (*Compositae-Madiinae*), *American Journal of Botany*, 77: 134-138.
- Rondón M.E., Morales A., Buitrago D., Rojas J., Gualtieri M., 2005. Comparative study of the chemical composition of the essential oil of the *Lasiocephalus longepenicillatus*. *CIENCIA*, 13: 440-442.
- Rundel P.W., 1994, Tropical alpine climates. *Tropical alpine environments: Plant form and function* (edited by Rundel P.W., Smith A., Meinzer F.C.), Cambridge University Press, 21-44.
- Russell R.S., 1940. Physiological and ecological studies on an arctic vegetation: II. The development of vegetation in relation to nitrogen supply and soil micro-organisms on Jan Mayen island. *Journal of Ecology*, 28: 269-288.
- Sarmiento G., 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. *High Altitude tropical Biogeography* (edited by Vuilleumier F., Monasterio M.), Oxford University Press, 11-45.
- Shull Ch.A., 1929. A Spectrophotometric Study of Reflection of Light from Leaf Surfaces. *Botanical Gazette*, 87: 583-607.
- Schlechtendal D.F.L. von, 1818. *Lasiocephalus* eine neue Pflanzen-Gattung. *Gesellschaft Naturforschender Freunde Berlin Magazin*, 8: 308-309.
- Sigafoos, R.S., 1951. Soil instability in tundra vegetation. *Ohio Journal of Science*, 51:281-98.
- Simpson B.B., 1974. Glacial migrations of plants: Island biogeographical evidence. *Science*, 185: 698-700.
- Simpson B.B., 1975. Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. *Paleobiology*, 1: 273-294.
- Simpson B.B., Todzia C.A., 1990. Patterns and processes in the development of the high Andean flora. *American Journal of Botany*, 77: 1419-1432.
- Sklenář P., 2007. Temperature environment of *Xenophyllum humile* (Kunth) V.A. Funk, a high Andean cushion plant. *Arnaldoa*, 14: 97-104.
- Sklenář P., 2009. Presence of cushion plants increases community diversity in the high equatorial Andes. *Flora*, 2009: 270-277.
- Sklenář P., Balslev H., 2005. Superpáramo plant species diversity and phytogeography in Ecuador. *Flora*, 200: 416-433.
- Sklenář P., Balslev H., 2007. Geographic flora elements in the Ecuadorian superpáramo. *Flora*, 202: 50-61.
- Sklenář P., Bendix J., Balslev H., 2008. Cloud frequency correlates to plant species composition in the high Andes of Ecuador. *Basic and Applied Ecology*, 9: 504-513.

- Sklenář P., Dušková E., Balslev H., v tisku. Tropical and temperate: Evolutionary history of the nontropical alpine flora. *Botanical Review*.
- Sklenář P., Jorgensen P.M., 1999. Distribution patterns of páramo plants in Ecuador. *Journal of Biogeography*, 26:681-691.
- Sklenář P., Kučerová A., Macek P., Macková J., 2010. Does plant height determine the freezing resistance in the páramo plants? *Austral Ecology*, doi:10.1111/j.1442-9993.2009.02104.x
- Sklenář P., Lægaard S., 2003. Rain-shadow in the high Andes of Ecuador evidenced by páramo vegetation. *Arctic, antarctic, and alpine research*, 35: 8-17.
- Sklenář P., Ramsay P. M., 2001. Diversity of zonal páramo plant communities in Ecuador. *Diversity and distributions*, 7: 113-124.
- Smith A.P., 1974. Bud temperature in relation to nyctinastic leaf movement in an Andean giant rosette plant. *Biotropica*, 6: 263-266.
- Smith A.P., 1979. Function of dead leaves in *Espeletia schultzii* (Compositae), and Andean caulescent rosette species. *Biotropica*, 11: 44-47.
- Smith J.M.B., Cleef A.M., 1988. Composition and origins of the world's tropicalpine floras. *Journal of Biogeography*, 15: 631-645.
- Smith W.G., 1913. Raunkiaer's „Life-Forms“ and statistical methods. *Journal of Ecology*, 1: 16-26.
- Smith W.K., Geller G.N., 1979. Plant transpiration at high elevations: Theory, field measurements, and comparisons with desert plants. *Oecologia*, 41: 109-122.
- Sperry J.S., Tyree M.T., 1990. Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant, Cell and Environment*, 13: 427-436.
- Torres F., 2003. Estructura y función nictinástica de la vaina foliar de *Coespeletia* Cuatrec. *Plantula*, 3: 88-99.
- Torres F., Gaviria J., Peraza J., 1996. Anatomía foliar de *Oritrophium* (H.B.K) Cuatrec. del páramo de Sierra Nevada, Estación Loma Redonda. *Plantula*, 1: 65-73.
- Van der Hammen T., 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, 1: 3-26.
- Van der Hammen T., Cleef A.M., 1986. Development of the high Andean páramo flora and vegetation. *High Altitude tropical Biogeography* (edited by Vuilleumier, F., Monasterio, M.), Oxford University Press, 153-201.
- Verweij P.A., Beukema H., 1992. Aspects of human influence on upper-Andean forest line vegetation. *Páramo: An Andean ecosystem under human influence* (edited by Balslev H., Luteyn J.L.), Academic Press, 171-175.
- Wesche K., 2003. The importance of occasional droughts for afroalpine landscape ecology. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 197-208.
- Wille M., Hooghiemstra H., Hofstede R., Fehse J., Sevník J., 2002. Upper forest line reconstruction in a deforested area in northern Ecuador based on pollen and vegetation analysis. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 409-440.
- Wilson J.W., 1957. Observations on the temperatures of arctic plants and their environment. *Journal of Ecology*, 45: 499-531.
- Wilson J.W., 1959. Notes on wind and its effects in arctic-alpine vegetation. *Journal of Ecology*, 47: 415-427.