UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Ústav pro životní prostředí
Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí
Studijní obor: Ochrana životního prostředí

Bakalářská práce

Horský fenomén a jeho role při speciaci na příkladu endemických zástupců rodu *Campanula* ve střední Evropě

The role of high-altitude habitats for speciation of central European endemics from the genus *Campanula*

Magdaléna Folbrová

Školitel: Mgr. Kristýna Šemberová
Konzultant: RNDr. Zdeňka Křenová, Ph.D.

Praha 2016

Poděkování

Velké díky patří Mgr. Kristýně Šemberové za vedení mé bakalářské práce, za její velmi vstřícný přístup a udílení mnoha užitečných rad a zkušeností. Dále děkuji rodině a přátelům za neskonalou podporu a trpělivost během psaní bakalářské práce.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze,

Podpis

Abstrakt

Horské prostředí je důležitým faktorem v životě rostlin. Vlivem extrémních podmínek na horách dochází k neustálé speciaci. Ta je provázena složitými procesy, jako je např. geografická izolace (vikariance) nebo polyploidizace. Tyto evoluční jevy lze studovat na vhodných příkladech rostlin, představovaných vybranými horskými endemickými druhy zvonků z komplexu *Campanula rotundifolia* agg. Tyto druhy jsou si morfologicky velmi podobné, ale předpokládá se u nich odlišný původ.

Horský ekosystém je považován za jedno z nejbohatších a ochranářsky cenných prostředí, hostící řadu ohrožených a zákonem chráněných rostlin, z vybrané modelové skupiny jsou to: *Campanula bohemica* Hruby*, Campanula gelida* Kovanda a *Campanula rotundifolia* subsp. *sudetica* (Hruby) Soó.

Cílem bakalářské práce je shrnout na základě dostupné literatury dosavadní poznatky o hostitelském prostředí, endemismu a popsat speciační mechanismy vedoucí k variabilitě horských zvonků a dále se zaměřit na jejich ohroženost, ochranu a původ.

V závěrečné části této rešerše je představena náplň navazující diplomové práce, která se bude zabývat původem českých a slovenských horských endemitů z rodu *Campanula* L. (zvonek), především cytotypovou a morfologickou diferenciací *C. tatrae* Borbás za využití moderních biosystematických metod (průtoková cytometrie, mnohorozměrná morfometrická analýza) a kultivačního experimentu.

Klíčová slova: speciace, endemismus, horské prostředí, horská flóra, *Campanula*

Abstract

Mountain environment plays an important role in plant´s life. Extreme conditions lead to continuous speciation accompanied by a complex processes e.g. geographical isolation (variation) or polyploidization. These processes can be studied by using a suitable model plant, represented in this thesis by selected mountain endemic bellflowers species belonging to *Campanula rotundifolia* agg. These species appear to be morphologically very similar but they are supposed to be of different origin.

Mountain ecosystem is considered to be one of the most diverse and the most valuable environment for nature conservation. It hosts many endangered plants as well as plants protected by law. From the model group, these plants are represented by *Campanula bohemica* Hruby*, Campanula gelida* Kovanda and *Campanula rotundifolia* subsp. *sudetica* (Hruby) Soó.

This thesis aims to sum up the up the current knowledge about a high altitude environment and endemism and to give a description of speciation mechanisms leading to the variability of mountain *Campanula* species. Further descriptions of their endangerment level, conservation and origin are also given.

The subsequent MSc Thesis, introduced in the last part of this thesis, aims to reveal the origin of Czech and Slovakian mountain *Campanula* endemics. It is mainly focused on cytotype and morphological differentiation of *Campanula tatrae* Borbás by using modern biosystematic tools (flow cytometry, multivariate morphometrics) and a cultivation experiment.

Key words: speciation, endemism, high altitude environment, mountain flora, *Campanula*

Obsah

1. Úvod 1
2. Specifika horského prostředí 3
2.1 Klima 3
2.2 Význam hor pro rostliny 4
2.3 Adaptace rostlin 5
2.4 Arktoalpinská vegetace (glaciál, migrace, refugia) 7
2.5 Endemismus 7
2.6 Relikty 8
3. Speciační mechanismy 9
3.1 Polyploidizace 9
3.2 Vikariance 11
3.3 Ostrovní speciace 12
3.4 Šíření na velkou vzdálenost (Long-distance dispersal) 12
4. Charakteristika vybraných modelových druhů rodu *Campanula* L. 14
4.1 Popis jednotlivých druhů 15
4.1.1 *Campanula bohemica* Hruby (zvonek český) 17
4.1.2 *Campanula gelida* Kovanda (zvonek jesenický) 18
4.1.3 *Campanula scheuchzeri* Vill. (zvonek Scheuchzerův) 20
4.1.4 *Campanula rotundifolia* subsp. *sudetica* (Hruby) Soó (zvonek okrouhlolistý sudetský) 21
4.1.5 *Campanula tatrae* Borbás (zvonek tatranský) 22
4.1.6 *Campanula rotundifolia* subsp. *rotundifolia* (zvonek okrouhlolistý pravý) 25
5. Ochranářská část 27
5.1 Ohrožení horských ekosystémů 27
5.2 Proč chránit horské ekosystémy 29
5.3 Jak chránit horský ekosystém 30
5.4 Územní ochrana 30
5.5 Druhová ochrana 32
5.6 Druhové bohatství horského ekosystému 32
5.7 Legislativa ochrany v ČR 33
5.8 Management NP 34
5.8.1 KRNAP 34
8.8.2 TANAP 36
6. Praktická část 39
6.1 Sběr dat v terénu 39

6.2 Zpracování materiálu 40
6.3 Metodika (FCM) 40
6.3.1 Teoretický úvod do metody průtokové cytometrie 40
6.3.2 Princip průtokové cytometrie 40
6.4 Vlastní výstup 41
6.5 Výsledky 42
7. Navazující diplomová práce 44
7.1 Morfometrická analýza 44
7.2 Průtoková cytometrie 44
7.3 Transplantačně-kultivační experiment 45
8. Závěr 46
Seznam použité literatury 47

1. Úvod

Horské prostředí hraje velmi významnou roli ve vývoji flóry. Díky extrémním klimatickým podmínkám (mráz, vítr, mělká půda, málo živin) mají horské rostliny vyvinuty adaptace, které je morfologicky a ekologicky odlišují od jejich nížinných příbuzných. Tyto rostliny mají i různý původ, buď jsou pozůstatky arktické flóry (arktoalpinský areál) nebo se rozšířily v důsledku kvartérních klimatických pochodů, které vedly ke vzniku ostrůvkovitých areálů rozšíření.

Ve střední Evropě docházelo ke vzniku geograficky izolovaných populací migrací pod vlivem vikariance a odlišných ekologických preferencí v horských oblastech v důsledku postglaciálních klimatických změn. Rod *Campanula* L. (zvonek) představuje vhodnou modelovou skupinu ke studiu speciačních procesů, jako je polyploidizace a geografická izolace, z několika důvodů - je to evolučně mladá skupina s aktivním vývojem a je ve střední Evropě zastoupena několika horskými endemickými taxony (Kovanda 1967). Ve vrcholových partiích Krkonoš a Jeseníků můžeme nalézt tři endemické zástupce rodu *Campanula*. Jsou to: *Campanula gelida* Kovanda (zvonek jesenický), *Campanula rotundifolia* subsp. *sudetica* (Hruby) Soó (zvonek okrouhlolistý sudetský) a *Campanula bohemica* Hruby (zvonek český). Nepřehlédnutelným slovenským endemitem je *Campanula tatrae* Borbás (zvonek tatranský), rostoucí na území Tater.

Všechny horské taxony jsou si morfologicky velmi podobné, přesto se na základě publikovaných literárních údajů předpokládá, že rostliny z Vysokých Sudet a Západních Karpat mají odlišného evolučního předka. První hypotéza pokládá české endemity (*C. bohemica*, *C. gelida*) za relikty alpínské flóry a předpokládá, že se vyvinuly z blízce příbuzného předka dnešní *Campanula scheuchzeri* Vill (zvonek Scheuchzerův), (Kovanda 1977) s minimálním výskytem hybridizace s běžně rostoucím druhem *C. rotundifolia* L. (zvonek okrouhlolistý), (Hanušová 2014). Případné rozdíly mezi morfotypy obou druhů jsou spíše důsledkem široké morfologické variability druhů (Kovanda 2000). Druhá hypotéza naopak považuje existenci intermediátních morfotypů za projev klinální variability mezi níže rostoucí *Campanula rotundifolia* L. s.l. a vysokohorskými rostlinami *Campanula tatrae*, jež je považována za druh vzniklý z nížinných populací *C. rotundifolia* (Goliášová et al. 2008). Rovněž *C. rotundifolia* subsp. *sudetica* je pokládána za vysokohorskou formu *C. rotundifolia,* lišící se zejména tetraploidním počtem chromozomů a stanovištními podmínkami - horské skalky (Kovanda 1967).

Je relativně obtížné určit, která z hypotéz se více blíží skutečnosti, protože všechny zmíněné druhy patří do cirkumpolárně rozšířeného, morfologicky velmi variabilního a taxonomicky komplikovaného polyploidního komplexu *C. rotundifolia* agg. Morfologické odlišnosti mezi

jednotlivými druhy mohou být vysvětleny odlišnou evoluční historií, ale také mohou být projevem adaptace na lokální mikroklimatické podmínky (Goliášová et al. 2008), nebo odlišné spektrum opylovačů v horském a níže položeném prostředí (Maad et al. 2013).

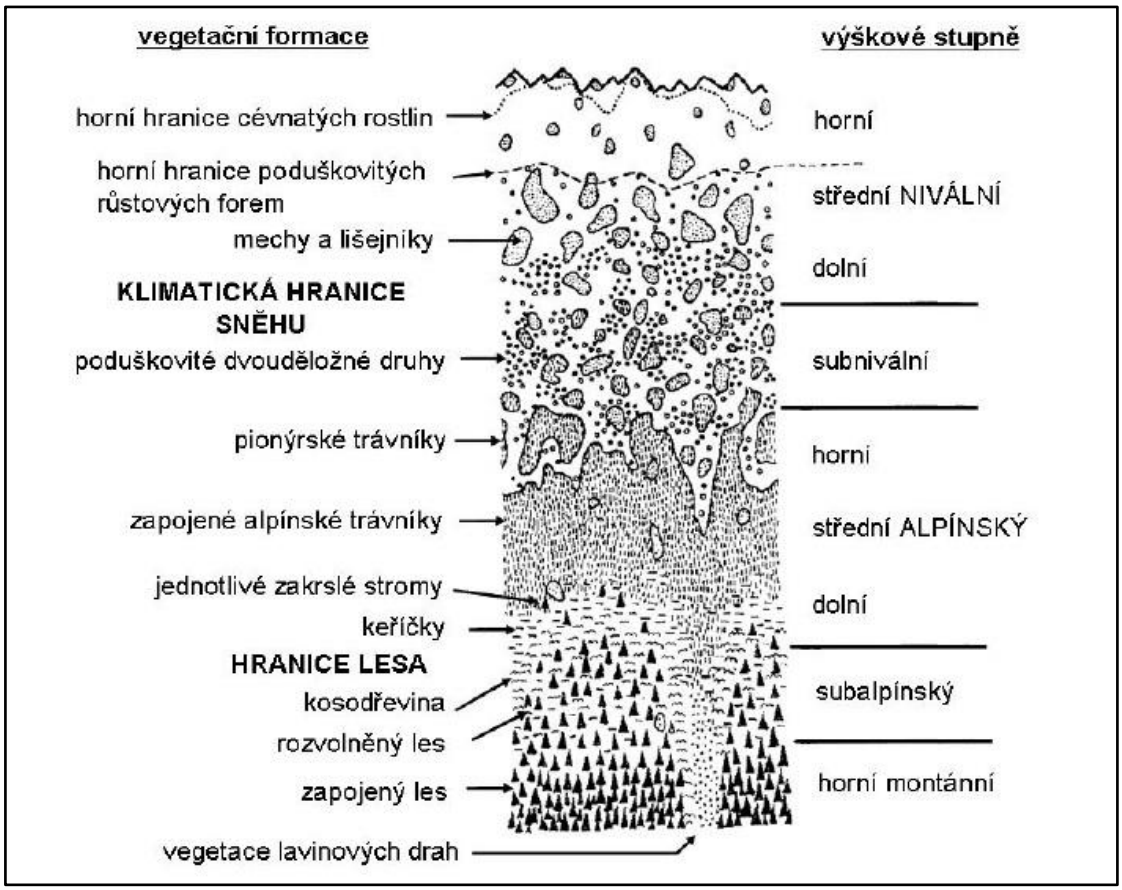
Bakalářská práce se zabývá obecnými vlastnostmi horského prostředí se zvláštním zaměřením na faktory podporující speciaci a popsání speciačních mechanismů. Dále následuje část věnovaná charakteristice vybraných modelových druhů rodu *Campanula*. Závěr práce je věnován horskému ekosystému, jeho ohroženosti a současné péči konkrétně aplikované v národních parcích KRNAP a TANAP, jež jsou domovem unikátní horské flóry včetně endemických zvonků.

2. Specifika horského prostředí

Hory střední Evropy (př. Krkonoše, Králický Sněžník, Hrubý Jeseník, Tatry, Alpy) lze vidět jako jedna z posledních míst, která nejsou tolik ovlivňována antropozoickými zásahy. V minulosti zde docházelo k hromadné těžbě dřeva a pastvě dobytka, avšak vzájemný vztah mezi půdně-klimatickými poměry a vegetačním pokryvem je nadále podřízen působení původní neovlivněné přírody. Matečná hornina, reliéf, vítr, vodní eroze a sněhové laviny rozhodují o rázu vegetace a fauny, který tvoří na mnohých nedostupných místech dosud nenarušenou kontinuitu živé přírody s postglaciální minulostí (Jeník 1961).

2.1 Klima

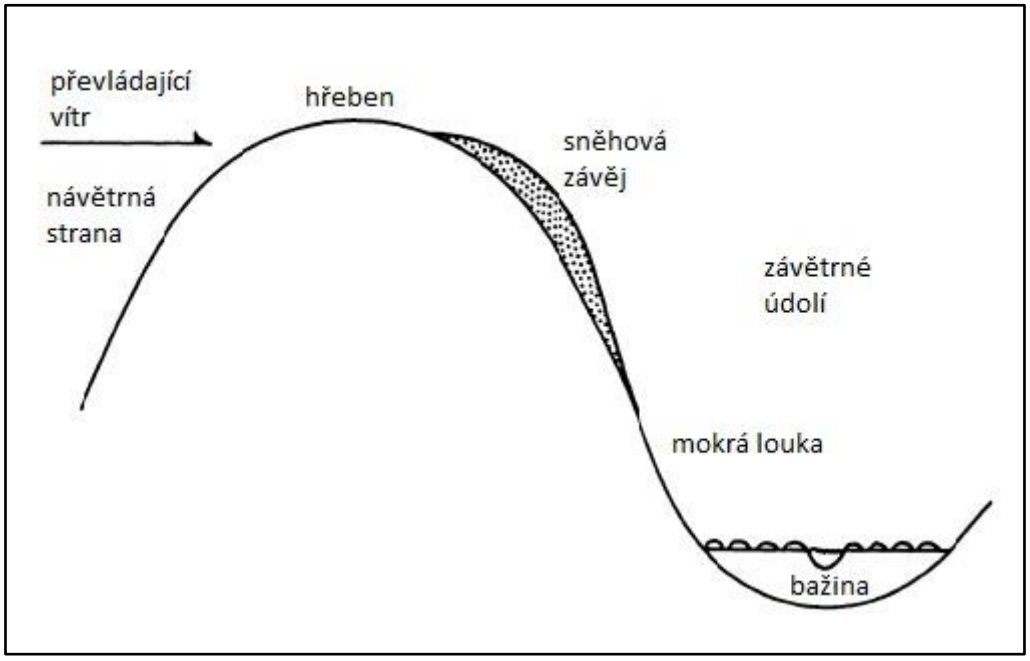
Vegetační stupňovitost (obr. 1) se od nížin do hor značně mění v závislosti na mnoha faktorech. Odlišné životní podmínky pro růst a vývoj rostlin v různých stupních nadmořské výšky se odráží v druhové skladbě (Zeidler et Banaš 2013). Druhová rozmanitost horských stanovišť je zásadně ovlivněna vztahem mezi charakterem větrného proudění a konfigurací horského terénu, tzv. anemo-orografickým systémem (Jeník 1961). Vzduch se s přibývající nadmořskou výškou adiabaticky ochlazuje (o 6,5 °C/km).



Obr. 1: Výškové vegetační stupně na příkladu centrálních Alp (podle Ellenberg 1988)

Nízký atmosférický tlak je příčinou toho, že vzduch je neschopný vázat vlhkost, což je způsobeno výměnou pozemního tepelného záření, které dá vzniknout zákalu během dne - nízké

oblačnosti nad horskými vrcholy. Dalšími faktory ovlivňující horský ekosystém jsou teplota a složení půdy, trvání a intenzita solárního záření, kolísání teplot mezi dnem a nocí (pokles nočních teplot omezuje metabolické, respektive respirační, pochody), soliflukce - pohyb kamení a půdy s táním sněhu (Billings 1973, Zeidler et Banaš 2013). Horské vrcholy čelí během celého roku silným poryvům větru, z tohoto důvodu je horský ekosystém suchý. Situace se liší na závětrných svazích, kde je naakumulován sníh, tvoří se závěje a po odtání sněhu se zde mohou tvořit bažiny (obr. 2).



Obr. 2: Diagram představující typickou topografickou situaci v alpínském a arktickém stupni s gradientem od horní návětrné strany po závětrné údolí, kde se drží vláha (podle Billings 1973, upraveno)

2.2 Význam hor pro rostliny

Specifické podmínky horského prostředí vedou ke vzniku jedinců přizpůsobených danému prostředí, čímž vznikají jednotlivé ekotypy rostlin (Zeidler et Banaš 2013). Kromě podmínek prostředí hrají důležitou roli faktory biotické, především koevoluce s opylovači (Suda et Kaplan 2012). Aby se mohla rostlina úspěšně reprodukovat, musí přežít působení environmentálního stresu horského klimatu, predace a kompetice o nedostatek zdrojů a to správnou kombinací morfologické, fyziologické a reprodukční adaptace (Billings 1974).

Schopnost přežít extrémní horské životní podmínky lze dosáhnout třemi způsoby (Zeidler et Banaš 2013):

- evoluční (fylogenetickou) adaptací
- ontogenetickou modifikací (ireverzibilní během života, ale ne dědičná)
- aklimatizací (reverzibilní přizpůsobení)

Vysokohorská vegetace se rozprostírá od alpínské hranice lesa po trvale zaledněné území horských vrcholů a je přímo závislá na teplotních poměrech. Je značně mozaikovitá, což je způsobeno celou škálou faktorů (nadmořská výška, dostupnost živin a vody, délka asimilačního období, topografický gradient, glaciální historie). Vegetační pokryv tvoří krátko stébelné a vytrvalé i jednoleté byliny, nízké křoviny, lišejníky a mechy. Nepřítomnost stromů v této horské vegetaci je způsobena zejména nízkými teplotami během velmi krátkého chladného letního vegetačního období (po odtání sněhu po první mrazy). Celý rostlinný život určuje doba trvání sněhové pokrývky, jakmile odtaje, rostlina začne okamžitě asimilovat (Billings 1973, 1974).

2.3 Adaptace rostlin

Nepříznivé vysokohorské podmínky způsobily, že rostlina musela během vývoje projít širokou škálou adaptací. Vysokohorská vegetace je často tvořena stálezelenými druhy (přechovávající lipidy a sacharidy v listech). Díky tepelné izolaci sněhové pokrývky v zimě mohou existovat i přes nedostatek světla, jehož minimální množství prostupuje skrz sníh a umožňuje fotosyntézu. Rostliny jsou přízemního vzrůstu, často rostou v trsech, růžicích či v polštářovitých shlucích, čímž výrazně snižují teplotní výměnu se svým prostředím. Kořenový systém není nijak bohatý, splňuje pouze základní funkce k čerpání vody a skladuje minimální množství živin (Billings 1973, 1974, Zeidler et Banaš 2013).

Ochranu před nepříznivými vlivy UV záření tvoří např. fenolické látky schopné absorpce škodlivého záření, které bývají často součástí epidermis. Listy mohou také být pokryty vrstvičkou vosků (Zeidler et Banaš 2013) nebo hustým ochlupením (Wolpert 1962).

S přibývající nadmořskou výškou se mění četnost hmyzích opylovačů. Jejich počet se vysoko v horách snižuje, což limituje rostlinu v mnoha ohledech. Rostlina se musí rozhodnout, zda investovat do atraktivnosti (barvy, velikosti, vůně květu) nebo do množství nasazených květů. V alpínském pásmu entomogamické rostliny investují spíše do atraktivnosti květů, dají přednost evolučně důležitější reprodukci před množstvím nadzemní biomasy (Maad et al. 2013).

Nižší návštěvnost opylovačů způsobuje přechod k autogamii a evoluční návrat k menším květům ve větším počtu. To však není případ zvonků, u kterých v průběhu evoluce došlo k adaptaci na menší frekvenci návštěv opylovačů, kterým nabízejí širokou škálu atraktantů, čímž u hmyzu naopak budí kompetici (Maad et al. 2013). Samoopylení brání mechanismus proterandrie (Shetler 1979). Proterandrie je jev, při kterém se pylová zrna uvolňují z prašníku introrzní tyčinky už v poupatech a jsou zachycena na chlupech čnělky, s otevřením květu dochází ke sběru pylu hmyzem (včely *Apis* L., čmeláci *Bombus* L., méně pak dvoukřídlí *Diptera* L.,

brouci *Coleoptera* L., blanokřídlí *Hymenoptera* L. či motýli *Lepidoptera* L.). Poté, co je část či veškerý pyl odnesen, dojde k otevření receptivní části blizny a znovu nalákání opylovače (Shetler 1979, Kovanda 2000). Ve studii Cresswell et Robertson (1994) bylo na horských loukách Švýcarska sledováno na druhu *C. rotundifolia*, že čmeláci rodu *Bombus* jsou schopni upřednostňovat na pyl bohaté květy pomocí vizuálního posouzení před přistáním na květ.

Druhým evolučním trendem je korelace velikosti opylovače s velikostí květu. V horském prostředí se nachází větší hmyzí opylovači, tudíž jsou i květy horských rostlin větší než v nížinách (Maad et al. 2013).

Dále jsou rostliny výrazně limitovány selekčním tlakem, dostupností zdrojů, environmentálními změnami nebo prostřednictvím nepříznivých vlivů - herbivorie, zarůstání plevely či invazivními rostlinami nebo špatným managementem (Maad et al. 2013, Zeidler et Banaš 2013).

S přibývající nadmořskou výškou se výška rostliny snižuje, stejně jako počet květů, ale velikost samotných květů naopak vzrůstá, jak bylo pozorováno na evolučních rozdílech mezi druhy patřícími do skupiny *C. rotundifolia* s.l. ve studii Maad et al. (2013). Velikost květu přímo koreluje s hmyzími opylovači v rámci společné lokality, vysokohorská skladba a velikost opylovačů se liší od nížinné. V obou výškových gradientech je hlavním opylovačem čmelák (*Bombus*), v horském prostředí dosahují čmeláci daleko větší velikosti těla než v nižších nadmořských výškách. Větší tělo hmyzu zajišťuje lepší regulaci tělesného tepla (endotermie), čímž se opylovač stává odolnější vůči mrazu a může se lépe aklimatizovat na výkyvy teplot (Maad et al. 2013).

Horské prostředí nehostí pouze zvonky, pro které jsou adaptace (nízký vzrůst s menším počtem atraktivních květů) na extrémní podmínky typické, ale také řadu dalších druhů, například různé druhy čeledi *Asteraceae* Bercht. et J. Presl (hvězdnicovité): *Senecio carniolicus* Willd. (starček kraňský) nebo *Hieracium alpinum* L. (jestřábník alpský). Dalším příkladem může být *Primula minima* L. (prvosenka nejmenší - *Primulaceae* Vent., prvosenkovité). Výjimku oproti dosavadním příkladům představuje vysokohorská forma pryskyřníku prudkého *Ranunculus acris* L. (*Ranunculaceae* Juss., pryskyřníkovité), (Totland 2004), u které se velikost květů ani jejich množství se vzrůstající nadmořskou výškou nijak výrazněji nemění. To však nemusí platit pro jiné druhy pryskyřníků (*R. alpestris* L., pryskyřník alpínský), jehož vysokohorská forma je opět nízkého vzrůstu s máločetnými bohatými květy (Wagner 1871).

2.4 Arktoalpinská vegetace (glaciál, migrace, refugia)

Vysokohorské rostliny byly do značné míry poznamenány klimatickými změnami během rozsáhlých čtvrtohorních glaciací. Odlišné environmentální podmínky působící na arktické a alpínské rostliny vedou ke změnám v morfologii a ekologii těchto rostlin. Je to způsobeno izolací populací a jejich evolucí během poslední doby ledové. Vytvoření nových floristických agregací bylo dále ovlivněno vzestupem a formací pohoří během pozdního pliocénu a pleistocénu (Billings 1974), což značně ovlivnilo distribuci a migraci druhů napříč pohořím, mající za následek bohatou diverzifikaci rostlinných druhů v horském prostředí (Luebert et Muller 2015). Následné teplotní fluktuace a expanze kontinentálního ledovce během pleistocenního zalednění zablokovaly migrační cesty a tak vznikla izolovaná glaciální refugia. Důležitá jsou také refugia vzniklá během interglaciálu, kde došlo k uzavření arktické flóry lesem (Billings 1974).

Některé alpínské druhy pravděpodobně přežily z časného kenozoika, migrovaly a prošly rozsáhlými diferenciacemi a specializacemi, ale některé rostlinné druhy zůstaly nepozměněny (Billings 1974).

2.5 Endemismus

Česká republika hostí několik desítek rostlinných endemických druhů a poddruhů a nejvíce z nich lze najít na horách, více jak polovina z nich roste ve Vysokých Sudetech. Míra endemitů je dána ekologickou pestrostí stanovišť (geologickou rozmanitostí, bohatostí biotických složek), čím větší je variabilita prostředí, tím více daná lokalita hostí endemitů (Suda et Kaplan 2012). V ČR jsou na endemity nejbohatší vrcholové partie a kary Krkonoš. Obecně pro střední Evropu platí, že výskyt endemitů je velmi vzácný (Krahulec 2006).

Vznik endemitů je striktně spjat s historickým vývojem území a zejména s kvartérními změnami klimatu. Rostlinné endemity jsou vázány na danou geografickou oblast a přirozeně se nevyskytují na žádném jiném místě na světě. Tvoří důležitý prvek každé květeny z hlediska poznání evolučního vývoje, biogeografických vazeb a ochrany přírody. O pozornost ochranářů stojí zejména endemické rostliny vyskytující se na malých územích, protože spadají mezi druhy vzácné a ohrožené. Klimatické změny většinou antropogenního původu razantně narušují výskyt endemitů.

Endemity se dělí podle doby vzniku na mladé čtvrtohorní neoendemity a na paleoendemity, které vznikly před začátkem kvartéru před více než 2,6 miliony let. Podle rozlohy areálu lze rozlišit endemity na široce rozšířené euryendemity a stenoendemity, obývající pouze malý areál (Suda et Kaplan 2012). Extrémně dochází k monotopnímu výskytu, kdy se organismus vyskytuje

na jediné lokalitě, příkladem je *Campanula gelida*, která roste pouze na jediné lokalitě na světě, na Petrových kamenech v Hrubém Jeseníku (Rybka et al. 2004, Krahulec 2006, Suda et Kaplan 2012, Bureš 2013).

Blízce příbuzné druhy se stejným chromozomovým počtem, které se diferencovaly ze společného předka po rozpadu jeho areálů na dvě (vikariance) nebo více částí, v nichž samostatně probíhal jednotlivý vývoj, se nazývají schizoendemity. Mechanismus vikariance je typický pro horské druhy (včetně zvonků *C. gelida* a *C. bohemica*). Za schizoendemity se považují např. rody alpské prvosenky (*Primula* L.) nebo lomikameny (*Saxifraga* L. - *Saxifragaceae* Juss., lomikamenovité).

Důležitou roli v evoluční historii mnoha endemických zástupců hraje mezidruhová hybridizace a možné následné znásobení počtu chromozomů (polyploidizace). To může způsobit i změnu ve způsobu rozmnožování (od sexuálního k apomiktickému), což představuje značný problém v příbuzenských vztazích. Příkladem apomiktů jsou jeřáby (*Sorbus* L. - *Rosaceae* Juss., růžovité), jedním z posledně objevených druhů je apomiktický endemit *S. omissa* Velebil (jeřáb opominutý), (Suda et Kaplan 2012).

2.6 Relikty

Během doby ledové docházelo k rozsáhlým migracím, kdy se druhy ze severní Evropy stěhovaly do jižněji položených teplotně příznivějších poloh a ve střední Evropě horské rostliny sestupovaly do nižších nadmořských výšek. Po oteplení a ústupu ledovce v době mladších čtvrtohor (počátek holocénu před 12-ti tis. lety) se většina druhů navrátila do vyšších poloh, ale na vhodných lokalitách (refugiích), které posloužily jako útočiště, se mohly udržet v podobě izolovaných reliktních populací, které se postupem času vyvinuly v samostatné taxony. Za typická reliktní stanoviště lze považovat hadcové výchozy, subalpínské polohy, písčiny, hrany zařízntých říčních údolí nebo slatinné biotopy a slaniska. Příkladem hadcového endemita je rožec kuřičkolistý (*Cerastium alsinifolium* Tausch - *Caryophyllaceae* Juss., hvozdíkovité), který se nejspíš vyvinul během glaciálu z alpského *C. alpinum* L. (Suda et Kaplan 2012).

3. Speciační mechanismy

Vznik horské flóry charakterizuje celá řada evolučních událostí spjatých s kvartérními změnami klimatu. Rychlý růst pohoří během pleistocénu vedl k vytvoření nových floristických agregací (Billings 1974), které se dále vlivem speciačních mechanismů formovaly až do dnešní podoby.

Zásadní vliv na bohatost živých organismů na horách má proces nazývaný speciace, v jehož průběhu vzniká ze starého druhu jeden či více druhů nových. Diverzita organismů byla v počátcích evoluce nižší, k jejímu nárůstu, spojenému s nárůstem počtu jednotlivých druhů, docházelo až postupem času. To dokládají paleontologické nálezy (Morris 1998). Proces speciace může probíhat celou škálou způsobů, které lze rozdělit do dvou velkých skupin - na **pozvolnou (dlouhotrvající)** a **saltační (skokovou, okamžitou) speciaci** (Briggs et Walters 2001).

3.1 Polyploidizace

U rostlin nejčastěji dochází k saltační speciaci, kdy vznikají jedinci, u kterých došlo ke zmnožení celých chromozomových sad, k tzv. **polyploidizaci**, v důsledku poruchy buněčného dělení (při meióze). Poruchy může vyvolat nežádoucí vliv, např. stres, působení biotických a klimatických faktorů nepříznivých pro rostlinu (Flégr 2009). Rostlina duplikací chromozomů získá nové geny s jinou funkcí, které jí umožní specializaci. Polyploidní jedinci jsou životaschopnější, odolnější vůči různým patogenům, lépe reagují na změnu prostředí a mohou kolonizovat širší rozpětí ekologických podmínek (Otto et Whitton 2000, Suda 2009). Je dokázané na základě molekulárních analýz, že polyploidizace u rostlin vznikla opakovaně, a to na různých místech a z různých populací diploidních předků (Suda 2009).

Polyploid může vzniknout splynutím redukovaných haploidních (x) a neredukovaných diploidních (2x) gamet, kdy vznikne triploidní potomek (2n=3x), který je často sterilní (triploidní blok). Může se však vytvořit triploidní most, při kterém je daný jedinec fertilní (Husband 2004). Dle způsobu vzniku rozlišujeme autopolyploidizaci vznikající duplikací počtu chromozomů v rámci jednoho druhu (potomci se geneticky příliš neliší od rodičů) a allopolyploidizaci. Allopolyploidizace je často důsledkem mezidruhové hybridizační speciace, kdy narušením reprodukčně-izolační bariéry dojde ke zkřížení dvou druhů s rozdílným počtem chromozomů a vznikne jedinec geneticky odlišný od rodičů (Suda 2009).

Změny životního prostředí ovlivňují vznik polyploidů, kteří mohou vzniknout sekundárním prolínáním diferencovaných jedinců po alopatrické speciaci (Parisod et al. 2010). Okamžitá a pozvolná speciace se tedy mohou navzájem prolínat či na sebe navazovat. Příkladem alopatricky vzniklého autopolyploida je tetraploidní řeřišnice *Cardamine amara* subsp. *austriaca*

Marhold, která vznikla z parapatricky se vyskytující diploidní příbuzné *Cardamine amara* subsp. *amara* L. (*Brassicaceae* Burnett, brukvovité) pravděpodobně pod vlivem postglaciálních změn klimatu. Tyto dva cytotypy rostou v odlišné nadmořské výšce a s tím spojenými odlišnými ekologickými faktory, jako je skladba vegetace, typ podloží a expozice mikrohabitatu. Výskyt intermediátních triploidních populací v sekundární kontaktní zóně mezi cytotypy však poukazuje na nepřítomnost reprodukční bariéry (Zozomová-Lihová et al. 2015).

Protikladem okamžité speciace je **speciace dlouhotrvající**, kdy se ze stávajícího druhu pod vlivem působení klimatických, edafických a biotických faktorů selektují noví jedinci téhož druhu, lépe přizpůsobení danému prostředí. Z těchto jedinců se časem může vyvinout i nový druh. Nejčastěji takovému pozvolnému procesu vzniku nového druhu předchází migrace na nová území (Briggs et Walters 2001). Aby se druhy od sebe mohly diferencovat, nesmí mezi druhy docházet ke genovému toku, tj. aby nedocházelo k možnosti vzájemné interakce, musí být obě populace - skupiny geneticky a ekologicky vymezených souborů jedinců téhož druhu ve společném prostředí - odděleny bariérou.

Prostorové nebo časové oddělení jednotlivých populací umožní vytvoření vnitřních reprodukčně izolačních mechanismů, schopných zabránit křížení a následně vedoucích ke vzniku nového druhu. Za příklad časové bariéry můžeme pokládat rozdílný životní cyklus. Jedinci se rozmnožují v odlišný čas, kdy se nemohou nikdy setkat, v různé době dochází ke kvetení, k opylení a také k následnému dozrání semen. Prostorovou bariérou jsou pak pohoří, lesy, řeky, či naopak pevninská šíje v případě vodních organismů (Flégr 2009).

Příkladem prolínání časové a prostorové bariéry jsou tři druhy dračíků *Penstemon* Schmidel (*Plantaginaceae* Juss., jitrocelovité) ze západní Ameriky (Great Basin´s mountains). Tyto druhy rostou v různé nadmořské výšce (s rozdílnou dobou kvetení) a s rozdílnou skladbou opylovačů (včely *Apis* a kolibřici *Trochilus* L.). Mezi populacemi druhů ještě existují krajinné bariéry - horské vrcholy a pánve (Kramer et al. 2011).

Bariéry se mohou vyskytovat i v malém měřítku a účinně oddělovat rostliny téhož druhu rostoucí v rámci jedné lokality. Takovým příkladem je starček *Senecio carniolicus* (*Asteraceae*) z východních Alp. Zde se na malé prostorové škále vyskytují dva odlišné cytotypy (hexaploidní a diploidní cytotyp). Hexaploidní jedinci upřednostňují místa se zapojenou vegetací s větším počtem druhů, na živiny bohaté půdy a vyšší teploty, zatímco diploidní jedinci rostou na skalních biotopech vystavených větru, s nižší druhovou diverzitou, za nižších teplot a sucha. Mezi diploidním starčkem rostoucím na východní straně Alp a hexaploidem byla dokázána

existence reprodukčně-izolační bariéry sníženou životaschopností hybridních semen a odlišnými nároky jednotlivých cytotypů na stanoviště. Situaci komplikuje existence západního vikariantního areálu diploidního cytotypu (jež je sympatrický k hexaploidnímu a tetraploidnímu cytotypu) a výskyt tetraploidního jedince, pravděpodobně vzniklého autopolyploidizací z východního diploidního cytotypu během sekundárního prolínání areálů (Hülber et al. 2009, Sonnleitner et al. 2013, 2016).

Nový druh vznikající pozvolnou speciací může být v kontaktu s mateřským druhem - potom jde o tzv. **sympatrickou speciaci** bez vnější reprodukční bariéry (geografické), (Flégr 2009). Velice často je během sympatrické speciace bariérou polyploidizace (Otto et Whitton 2000) a odlišné ekologické požadavky na stanoviště (Sonnleitner et al. 2016). Příkladem jsou sympatricky se vyskytující morfologicky neodlišitelné cytotypy (2x a 4x) srhy laločnaté *Dactylis glomerata* L. (*Poaceae* Barnhart, lipnicovité) rostoucí ve střední Galicii ve Španělsku. Liší se nároky na stanoviště, diploidní jedinci jsou vázáni na původní řídké lesy, zatímco tetraploidi byli detekováni na otevřených stanovištích s často antropogenním narušením. Odlišné fyziologické požadavky i jiná doba kvetení umožňují sympatrické soužití druhů (Lumaret et al. 1987).

Nejsnáze však vzniká nový druh tzv. **alopatrickou speciací**, postupným vývojem mimo přímý kontakt s druhem mateřským a pod vlivem odlišných selekčních tlaků s již přítomnými jak vnějšími tak vnitřními (reprodukčními) bariérami. Alopatrická speciace se rozděluje na speciaci vikariantní (dichopatrickou) a peripatrickou speciaci. Přechodem mezi sympatrickou a alopatrickou speciací je parapatrická speciace, kdy při oddělení areálů druhů dochází ke vzájemnému propojení - umožnění genového toku prostřednictvím migrantů (Flégr 2009).

3.2 Vikariance

Při alopatrické **speciaci vikariantní** (dichopatrické, geografické) jsou areály společného předka druhů odděleny geografickou bariérou na dvě srovnatelně velké populace, které se později ekologicky, fenotypově a následně i geneticky rozrůzní (Flégr 2009). Bariéry mezi dvěma populacemi mohou vzniknout působením horotvorného činitele nebo např. zvýšením mořské hladiny v důsledku tání ledovců v období postglaciálu, kdy došlo k propojení Irského a Severního moře (Briggs et Walters 2001).

Příkladem alopatrické speciace vikariantní jsou české endemické druhy zvonků *Campanula bohemica* a *C. gelida,* rostoucí v oblasti Vysokých Sudet. Jejich původ se na základě morfologické podobnosti odvozuje ze stejného předka v podobě dnes izolovaných arel příbuzného alpínského druhu *C. scheuchzeri* (Kovanda 1977). Následně po ústupu ledovce a vzniku bariér (les, klima) došlo k vikarianci vysokosudetského areálu na jesenickou

a krkonošskou arelu a vznikly dva, v současné literatuře rozlišované taxony *C. gelida* a *C. bohemica* (Bureš et Procházka 1999).

Častější než vikariantní speciace je **speciace peripatrická**, při které dochází k oddělení pouze malé části populace od populace mateřské, nejčastěji při kolonizaci nového území nebo jako pozůstatky (relikty) po kvartérních změnách klimatu (Flégr 2009). Příkladem složitější alopatrické speciace peripatrické jsou sesterské druhy ledňáčků rodu *Tanysiptera hydrocharis-galatea* Vigors, které se vyskytují na malých ostrovech v blízkosti Nové Guinei. V průběhu pleistocénu došlo k průniku oceánu do pevniny a vzniku ostrovů, na kterých se od sebe oddělily jednotlivé druhy. Poté formací pohoří na Nové Guinei došlo k zániku vzniklé mořské bariéry. Druhy v současnosti žijí vedle sebe, ale navzájem se nekříží a nijak si nekonkurují (Mayr 1966).

3.3 Ostrovní speciace

Extrémní prostředí horských vrcholů se areálem podobají malým a izolovaným ostrovům, kde je časté obsazení endemickými zástupci organismů (Begon et al. 1997). Jako ostrovy se v přeneseném smyslu označují i další izolovaná místa ekologicky kontrastní vůči okolí, např. bezodtoková jezera nebo výchozy hadcových hornin. Na tyto ostrovy se dostaly propagule organismů a vznikly zde jejich dceřiné populace, které se posléze specializovaly pod vlivem odlišných podmínek (Briggs et Walters 2001). Působení extrémního abiotického faktoru (nehostinné podmínky) na rostlinu vyžaduje od takového organismu určitou snášenlivost do doby, než dojde k zabezpečení a přizpůsobení se - např. vytvořením morfologické struktury nebo biochemického mechanismu, jaký se nevyskytuje u nejpříbuznějších druhů. To je energicky náročné nebo vyžadující v biologii organismu kompenzační změny vedoucí k finální adaptaci. Například rostliny, které citlivě snáší změnu pH v půdě, přežijí pouze tehdy, kdy mají specifické struktury nebo mechanismy, pomocí nichž se fluktuacím pH vyhnou, či jim úspěšně dokáží čelit (Begon et al. 1997, Hülber et al. 2011).

3.4 Šíření na velkou vzdálenost (Long-distance dispersal)

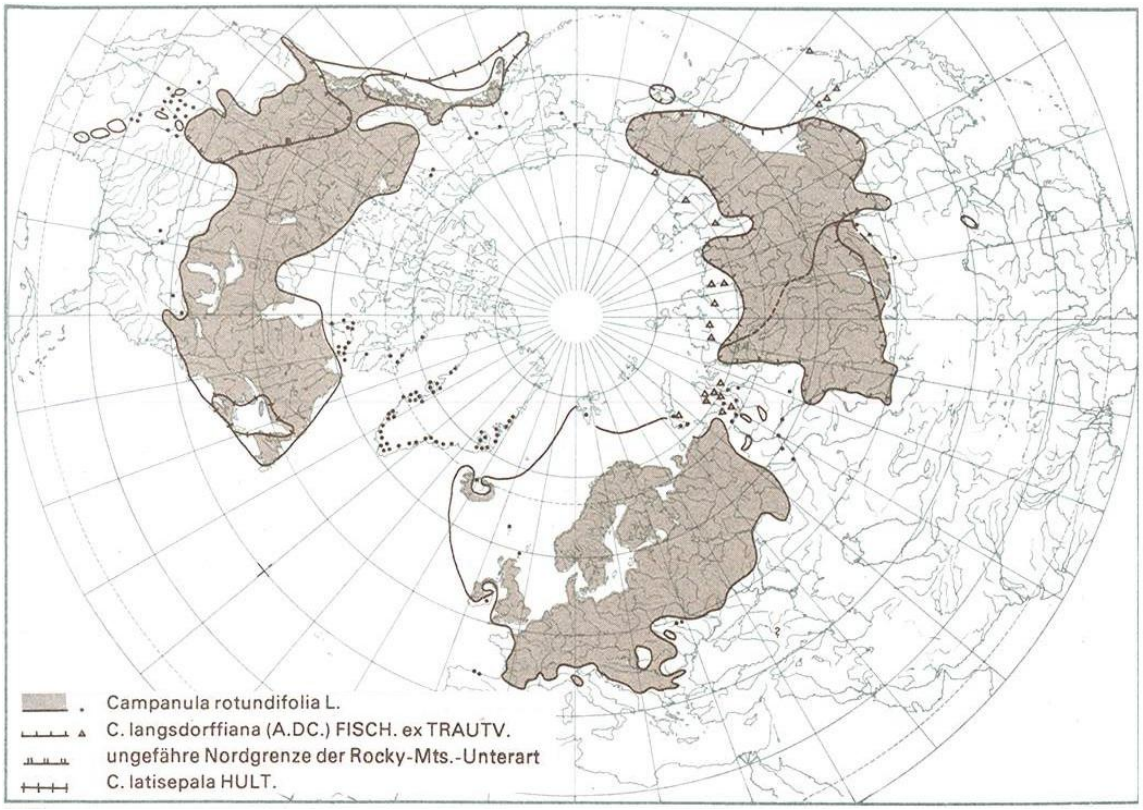
Rozmanitost zemského povrchu způsobuje, že populace mnoha druhů rostlin jsou od sebe prostorově izolovány. Výjimkou nejsou ani horské vrcholy, jež jsou od sebe odděleny údolími a pánvemi. Často je jediným možným způsobem kolonizace dalších obyvatelných území šíření rostlin na velkou vzdálenost (**long-distance dispersal**) a to především prostřednictvím semen, která jsou svou stavbou dokonale adaptována na různé překážky (Begon et al. 1997, Nathan 2006). Semena např. bez problému putují slanou vodou - takovým příkladem je plod kokosovníku ořechoplodého (*Cocos nucifera* L. - *Arecaceae* Bercht. et J. Presl, arekovité), který dokáže tolerovat kontakt se slanou vodou relativně dlouhou dobu v řádu měsíců (Harries 1978).

Nejčastějším způsobem je disperze za účasti aktivního činitele, ať už adheze semen na těle živočichů či rovnou přímá ingesce herbivory, šíření pomocí větru a vody a v dnešní době k šíření rostlin přispívá také člověk, který mj. napomáhá i šíření nepůvodních druhů - tzv. neofytů (Marková et Hejda 2011), např.: zlatobýl obrovský (*Solidago gigantea* Aiton - *Asteraceae*), netýkavka žláznatá (*Impatiens glandulifera* Royle - *Balsaminaceae* A. Richard, netýkavkovité) či bolševník velkolepý (*Heracleum mantegazzianum* Sommier et Levier - *Apiaceae* Lindl., miříkovité). Šíření semen na velkou vzdálenost má vliv na řadu klíčových aspektů biologie rostlin, včetně šíření invazivních druhů, metapopulační dynamiku a rozmanitost rostlinných společenstev (Cain et al. 2000, Nathan 2006). Biologická invaze nepůvodních rostlin společně s dalšími člověkem podmíněnými globálními změnami prostředí (př. znečištění) zásadně narušuje a ničí biodiverzitu (Marková et Hejda 2011). Příkladem invazivních rostlin, které jsou součástí komponent ovlivňujících globální změny, mohou být nepůvodní zavlečené kolonie křídlatky (*Reynoutria* Houtt - *Polygonaceae* Juss., rdesnovité), které na spoustě lokalit v České republice tvoří dominantní typ vegetace a svými velkými listy brání ostatním organismům koexistovat, čímž škodlivě narušují celé ekosystémy (Bímová et al. 2004, Marková et Hejda 2011).

Důležitou roli při diverzifikaci v rámci rodu *Campanula* hraje podle recentních dat a biogeografických analýz západní Asie a východní středozemí. Pravděpodobně to souvisí s intenzivní orogenní aktivitou během pozdního neogénu (před 23 mil. let), která přispěla k izolaci a posléze k oddělení jednotlivých linií, v nichž pak docházelo k alopatrické speciaci. Silné selekční tlaky v důsledku rapidní změny klimatu (oteplení) a rozšíření horského regionu (výzdvih Alp a Karpat) koncem miocénu (cca 12,6 až 5,1 mil. let) mohou vysvětlovat adaptaci na sucho, chlad i další extrémní přírodní podmínky u mnoha druhů rodu *Campanula* (Roquet et al. 2009).

4. Charakteristika vybraných modelových druhů rodu *Campanula* L.

Rod *Campanula* L. (zvonek) je největším rodem čeledi *Campanulaceae* Juss. (zvonkovité) s 350-600 druhy (Mansion et al. 2012), obývající širokou škálu prostředí od mořského pobřeží, nížinných luk až po vysokohorská stanoviště. Některé druhy jsou cirkumpolárně rozšířené, např. *C. rotundifolia* (obr. 3) a dále sem patří druhy s malým areálem rozšíření, často rostoucí jen na jediné malé geografické oblasti na světě (Roquet et al. 2008), např. *C. gelida* (obr. 7).



Obr. 3: Cirkumpolární rozšíření druhu *Campanula rotundifolia* L. (převzato z: Meusel et al. 1992)

Rod *Campanula* je značně variabilní, což je dáno složitou evoluční historií (působily zde mikroevoluční procesy: polyploidizace, hybridizace a makroevoluční procesy: edafická speciace, vikariance, koevoluce s opylovači), (Roquet et al. 2008). Rod *Campanula* je na endemity bohatý (Liber et al. 2008) a v oblasti střední Evropy se s nimi lze hojně setkat zejména na horách. Původ středoevropských horských druhů je spjat s kvartérními změnami klimatu (Chejnová et al. 2000) a se schopností zvonků aklimatizovat se na lokální změny ekologických podmínek. Ve střední Evropě roste pět vysokohorských endemických druhů zvonků.

4.1 Popis jednotlivých druhů

Všechny tyto druhy patří do komplexu *C. rotundifolia* agg. Jedná se o vytrvalé byliny různého vzrůstu. Charakteristickými znaky rodu jsou: mléčí, obsahuje inulin (zásobní látka), má jednoduché střídavé listy se zpeřenou žilnatinou (bez palistů), květy zvonkovitého tvaru rostoucí v klasnatém či hroznovitém květenství nebo jednotlivě (často na horách) jsou modro-fialové (zbarvení způsobují antokyany), pravidelné pěticípé a oboupohlavné (entomogamní, proterandrie), se synkarpním gyneceem, tobolka je nící a pro komplex *C. rotundifolia* agg. je společným znakem heterofylie (různolistost): přízemní listy a listy rostoucí na bázi lodyhy mají dlouhé řapíky a čepel okrouhle srdčitého tvaru, lodyžní listy jsou kopinaté až čárkovité (Kovanda 2000, Goliášová et al. 2008). *Campanula rotundifolia* agg. je morfologicky vysoce variabilní komplex, což je způsobeno složitou polyploidní strukturou, potenciální hybridizací místech překryvu areálů jednotlivých druhů a recentní diverzifikací (ca 1 mil let), (Mansion et al. 2012).

Jednotlivé druhy se často liší morfologií (velikostí kališních cípů, koruny, tobolek, barvou květu, větvením lodyhy, olistěním, vzrůstem) ale především výskytem. Avšak morfologické znaky v mnohých případech selhávají (Kovanda 2000) a enormní rozsah variability tak značně ztěžuje správné taxonomické zařazení jednotlivých druhů (Kovanda 1977), jak je vidět z tabulky (tab. 1) shrnující znaky pro jednotlivé druhy.

Tab. 1: Shrnutí morfologických znaků a dalších charakteristik vybraných druhů *C. rotundifolia* agg. napříč dostupné literatury (Polívka 1901, Federov et Kovanda 1976, Kovanda 1977, 2000, 2002, Fischer et Adler 1994, Chejnová 2000, Sáez et Aldasoro 2001, Rybka et al. 2004, Finkenzeller 2007, Goliášová et al. 2008, Danihelka et al. 2012, Hanušová 2014)

*Campanula rotundifolia v Krkonoších roste v nadmořských výškách od 425 m (Poniklá) až do 1230 m (Růžohorky), (Chejnová et al. 2000), ale byla nalezena i výše, až v 1400 m. n. m. (Hanušová 2014)

- chybí údaje

Druh / Znak	*Campanula bohemica*	*Campanula gelida*	*Campanula scheuchzeri*	*Campanula rotundifolia* subsp. *sudetica*	*Campanula tatrae*	*Campanula rotundifolia* subsp. *rotundifolia*
Ploidie	4x	4x	4x, 6x	4x	4x	2x, 4x, 6x
Rostliny	jednotlivé	trsnaté	jednotlivé	trsnaté	trsnaté	± netrsnaté
Výška lodyhy (cm)	(10-)15-20 (-40)	(8-)12-18(-20)	(5-)10-25(-50)	(5-)10-15(-20)	5-20(-20)	20-40(-60)
Lodyha	v dolní části hranatá, chlupatá	v dolní části hranatá	na bázi zřídka krátce chlupatá	v dolní části chlupatá, vzácně lysá	v dolní části hranatá, vzácně chlupatá	větvená, není hranatá, v dolní části krátce pýřitá
Přízemní listy	odumírají před rozkvětem	přezimují	během květu nepřítomné	přezimují, během květu vždy přítomné	během květu přítomné	během květu vzácně přítomné
Morfologie přízemních listů	okrouhlé až srdčité	okrouhlé až okrouhle ledvinité	okrouhlé až srdčité, vroubkované	okrouhlé až tupě srdčité	okrouhlé, srdčité	okrouhlé až tupě srdčité
Lodyžní listy	nahloučené v dolní části	nahloučené v dolní části	nahloučené v dolní části	nahloučené v dolní části	nahloučené v dolní části	rovnoměrně po celé lodyze
Střední lodyžní listy	zúženou bází přisedlé	mohou chybět	zúženou bází přisedlé	většinou chybí	směrem vzhůru přisedlé	širší než 1,8 mm
Morfologie lodyžních listů	úzce kopinaté až čárkovité, tupé, pilovité nebo celokrajné	úzce kopinaté až čárkovité	úzce kopinaté až čárkovité, chlupaté při bázi	úzce kopinaté až čárkovité	úzce kopinaté až čárkovité	kopinaté až čárkovité, lysé
Květenství	(1-)2-5 květů	1-4 květy	(1-)2-6 květů	1-5 květů	(1-)2-6 květů	mnohokvěté
Poupě	vzpřímené (nící po dešti)	vzpřímené	nící	vzpřímené	vzpřímené	vzpřímené
Semeník	lysý	lysý	lysý	lysý	lysý	lysý
Tobolka (mm)	blanitá, nící (5-)6-8(-10)	blanitá, nící (4-)5-6(-7)	blanitá, kuželovitá 5-8(-12)	blanitá 5-7(-8)	blanitá, povislá (4-)5-10(-12)	blanitá 2-3(-5)
Semena (mm)	elipsoidní (0,7-)0,8-1,0	elipsoidní 0,7-0,9(-1,1)	0,4-0,9(-1,2)	-	(0,6-)0,7-1,0 (-1,2)	(0,5-)0,6-1,0 (-1,1)
Oddenek	tenký	tenký	tenký	tenký	tenký	tenký
Koruna	na bázi polokulovitá	k bázi zúžená	k bázi zúžená	-	-	-
Délka koruny (mm)	16-23(-25)	17-20(-22)	(16-)18-24 (-28)	(16-)18-22 (-24)	(15-)18-25 (-33)	(10-)12-18 (-20)
Šířka kališních cípů (mm)	2,1-3,00	2,2-3,1	1,3-2,6	1,0-1,5	1-1,5	0,8-1,2
Doba kvetení	VII-VIII(-IX)	VII-VIII	VI-VIII	VI-VII	VII-VIII	V-IX(-X)
Doba zrání semen	VIII-IX	-	-	-	VIII-IX	VI-IX
Rozšíření	endemit	stenoendemit	endemit	endemit	endemit	běžný
Výskyt	Krkonoše	Hrubý Jeseník (Petrovy kameny)	Alpy, Apeniny	Krkonoše, Hrubý Jeseník	Západní, Vysoké a Belianské Tatry	S. Amerika, S. Asie, Evropa
Nadmořská výška výskytu (m.n.m.)	705-1603	1446	1000-3200	980-1450	(760)1500-2000(2654)	425-1400*
Ohrožení	silně ohrožený C2b	kriticky ohrožený C1r	hojný	silně ohrožený C2r	hojný	hojný

V České republice rostou tři endemické horské zvonky: *Campanula bohemica*, *C. gelida* a *C. rotundifolia* subsp. *sudetica*.

4.1.1 *Campanula bohemica* Hruby (zvonek český)

Campanula bohemica (obr. 4a,b, 7) roste pouze v Krkonoších jak na české (např. hojně v okolí Svatého Petra) tak polské straně v dosud početném množství (Rybka et al. 2004). Roste primárně v ledovcových karech. Dále ji lze najít na osluněných místech horských luk s dostatečnou zásobou živin, může růst i na okrajích porostů kosodřevin (kleč), je součástí horských nízko-stébelných smilkových trávníků v subalpínském pásmu a je jediným endemickým zástupcem, který obývá druhotné louky (Kovanda 2000, Chejnová et al. 2000, Krahulec 2001, 2006).

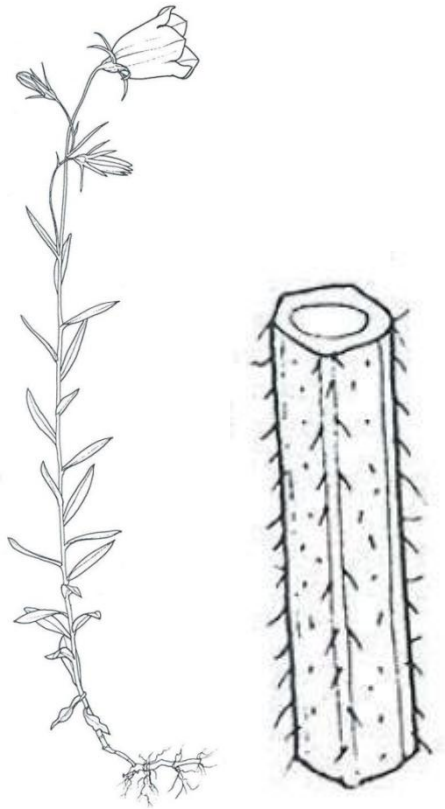
Campanula bohemica je tetraploidní (2n=4x=68), (Kovanda 2000). Vzácně se kříží s diploidní *C. rotundifolia* subsp. *rotundifolia* v místech styku areálů obou druhů (ve výšce 750-1400 m. n. m.), což je způsobeno přítomností druhotných květnatých luk, v takovém případě vzniká pentaploidní jedinec (Hanušová 2014). *Campanula bohemica* je v dolní části lodyhy zřetelně hranatá (obr. 4a), čímž druh lze odlišit od *C. rotundifolia* subsp. *rotundifolia*. Dalším hlavním rozlišujícím znakem je ploidie. Často k rozlišení druhů napomáhá i výrazně fialovější a větší květ *C. bohemica* (Kovanda 2000, 2002, Rybka et al. 2004).

Druh *C. bohemica* vznikl pravděpodobně vikariantní speciací v důsledku kvartérních změn klimatu ze společného předka s příbuzným druhem *C. scheuchzeri* z Alp, který se v době ledové dostal do Vysokých Sudet. V Krkonoších se z něj po ústupu ledovce a pod vlivem izolace a lokálních specifických podmínek vyvinul samostatný druh (Kovanda 1977, Chejnová et al. 2000, Rybka et al. 2004, Zeidler et Banaš 2013).

Campanula bohemica je v současnosti ohrožována změnami v obhospodařování luk a opouštěním od tradičních lukařských postupů (např. mulčováním, rozrůstajícími se porosty kleče). Určité riziko představované pronikáním *C. rotundifolia* do vyšších poloh Krkonoš způsobeným lidmi, a následné častější křížení ohrožující populace *C. bohemica* (Rybka et al. 2004), bylo recentní studií vyvráceno (Hanušová 2014).

Zvonek český je zařazen v Červeném seznamu cévnatých rostlin v ČR jako silně ohrožený druh C2b (Štursa et al. 2009, Grulich 2012) a také je veden v Mezinárodním seznamu IUCN (IUCNredlist.org). Rovněž je součástí soustavy na ochranu přírody NATURA 2000 (Rybka et al. 2004), a je uveden v Červeném seznamu Správy KRNAP z roku 1992 (Chejnová et al. 2000). Populace zvonku českého jsou téměř všechny součástí Krkonošského národního parku, mnohdy rostou v jádrových zónách parku, kde je ochrana nejpřísnější. Květnaté alpínské louky (kromě

luk v nejvyšších polohách) jsou jedenkrát ročně koseny, což zvonek vyžaduje. Na vybraných populacích probíhá monitorování a výzkum vědeckých pracovníků. Dochází také ke sběru semen jednotlivých druhů ohrožené flóry a jejich následné konzervaci při nízkých teplotách (až -18°C) za účelem zachování druhu (Dotlačil 1998, Rybka et al. 2004, Správa KRNAP 2010).



Obr. 4a

Obr. 4b

Obr. 4a: *Campanula bohemica* a detail hranaté lodyhy s chlupy (převzato z: Kovanda 2000)
Obr. 4b: *Campanula bohemica* ze Zlatého návrší v Krkonoších (foto: K. Šemberová)

4.1.2 *Campanula gelida* Kovanda (zvonek jesenický)

Campanula gelida (obr. 5a, b, 7) je stenotopním endemitem jediné lokality na světě, roste pouze na Petrových kamenech a jejich nejbližším okolí v Hrubém Jeseníku. Horské prostředí této lokality s častými poryvy větru, nízkými teplotami a výskytem sněhu ztěžuje životní podmínky druhu (Rybka et al. 2004, Bureš 2013). *Campanula gelida* vyžaduje polygonální půdu se silně kyselou reakcí (silikátové horniny), hlavně v asociaci alpínského acidofilního společenstva *Cetrario-Festucetum supinae* (Jeník 1961, Bureš et Procházka 1999). Najít ji lze na světlých i přímo osluněných svazích či ve štěrbinách vrcholových skal, skalek, karů a torů (izolovaných skalisek). Vyskytuje se také v nízkých kostřavových trávnících na úpatí skal (Bureš et Procházka 1999, Kočí et Sádlo 2001).

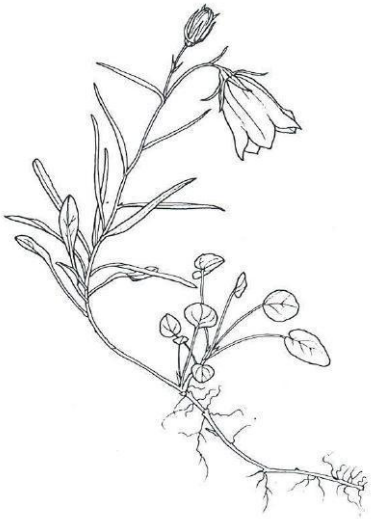
Campanula gelida je tetraploidní (2n=4x=68), (Kovanda 2000). Na základě morfologické a karyologické podobnosti (shodný počet chromozomů) je za nejbližšího příbuzného pokládána *C. bohemica* (odlišit je lze přítomností přízemních listů během doby kvetení u *C. gelida*) a původ

těchto druhů se odvozuje od izolovaných arel druhu *Campanula scheuchzeri*, který se na naše území dostal v době ledové (vikariantně), (Kovanda 1977, Bureš et Procházka 1999, Rybka et al. 2004, Zeidler et Banaš 2013).

V minulosti byl tento taxon silně ohrožován turistikou. Na počátku 80. let následkem nedostatečné ochrany, decimování rostlin návštěvníky a chtivými skalničkáři došlo téměř k vymizení druhu. Lokalita byla roku 1984 oplocena a po odklonu turistické stezky od Petrových kamenů se situace populace zvonků jesenických zlepšila (Rybka et al. 2004, Bureš 2013).

Díky extrémně malému areálu populace čítající přibližně padesát trsů (Rybka et al. 2004) patří mezi kriticky ohrožené druhy ČR, řazené do kategorie C1r na Červeném seznamu cévnatých rostlin ČR (Bureš et Procházka 1999, Grulich 2012). Rovněž je tento druh řazen do evropské soustavy NATURA 2000 (Rybka et al. 2004) a je chráněn Bernskou úmluvou (chm.nature.cz).

Petrovy kameny se staly přísně chráněnou zónou Chráněné krajinné oblasti Jeseníky v Národní přírodní rezervaci Praděd. Správa CHKO Jeseníky dále řeší provoz lyžařských vleků v blízkosti lokality a stará se o vymýcení šířícího se maliníku. Druh se kultivuje na experimentální ploše ve Staré Vsi u Rýmařova a podléhá přísnému dlouhodobému monitoringu (Bureš et Procházka 1999, Rybka et al. 2004, Bureš 2013).



Obr. 5a: *Campanula gelida* se zřetelnou heterofylií (převzato z: Kovanda 2000)
Obr. 5b: *Campanula gelida* z lokality Petrovy Kameny v Hrubém Jeseníku (foto: J. Suda)

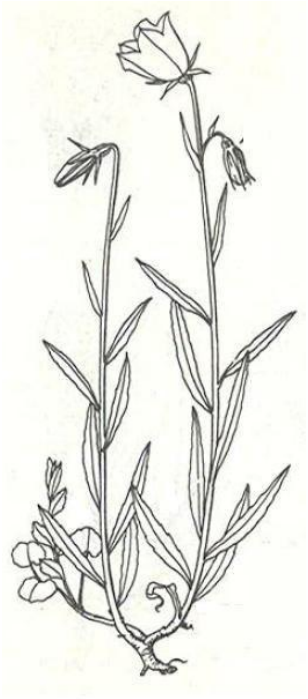
4.1.3 *Campanula scheuchzeri* Vill. (zvonek Scheuchzerův)

Campanula scheuchzeri (obr. 6a, b, 7) roste na horách jižní (Apeniny) a střední (Alpy) Evropy, v Pyrenejích, západních Karpatech a v Bulharsku (Fedorov et Kovanda 1976). Vyhledává skalní štěrbiny kyselých i bazických podkladů a neúplně zapojené krátkostébelné trávníky, louky a pastviny alpínského pásma (Fischer et Adler 1994). Je pojmenován po švýcarském přírodovědci J. J. Scheuchzerovi (Polívka 1901).

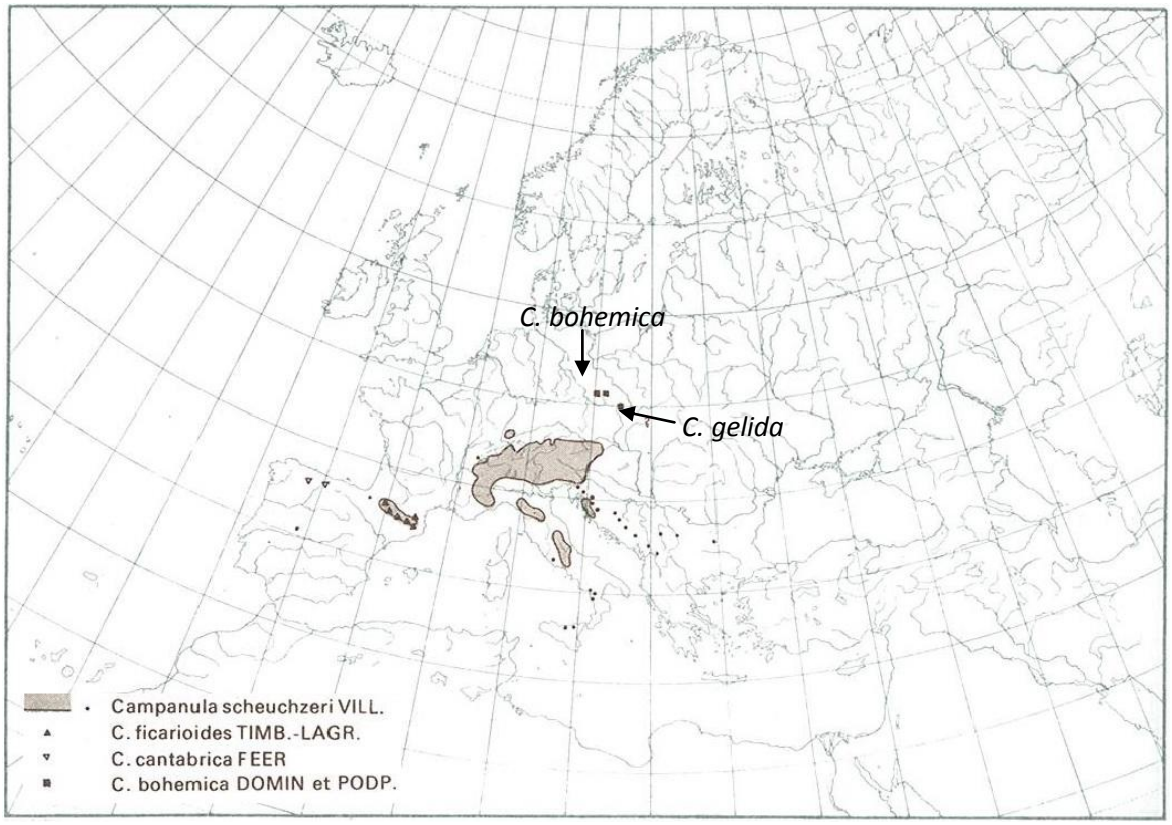
Campanula scheuchzeri je tetraploidní (2n=4x=68), v Apeninách hexaploidní (2n=6x=102), (Sáez et Aldasoro 2001) a zřejmě se během poslední doby ledové vyskytovala i v oblasti Sudet a její izolované populace pak v průběhu několika tisíc let speciovaly v samostatné druhy *C. bohemica* a *C. gelida* (Polívka 1901, Kovanda 1977, Zeidler et Banaš 2013).

Z celé skupiny vybraných druhů má nejtmavší květy, které vyrůstají na tenkých stopkách a směřují šikmo vzhůru, jen na počátku a konci kvetení jsou slabě nící. Od příbuzných druhů se dále liší nícími poupaty a chlupatými bázemi listů (Fedorov et Kovanda 1976).

Campanula scheuchzeri je v daných lokalitách hojně rozšířená, majoritně roste na území národních parků v Alpách (worldplants.webarchiv.kit.edu). Zvonek scheuchzerův nefiguruje na Červeném seznamu chráněných druhů rostlin (Bilz et al. 2011).



Obr. 6a: *Campanula scheuchzeri* s nícími poupaty (převzato z: Fischer et Adler 1994)
Obr. 6b: *C. scheuchzeri* z lokality Lago di Place Moulin v Itálii (foto: K. Šemberová)



Obr. 7: Rozšíření druhů *C. scheuchzeri*, *C. bohemica* a *C. gelida* (převzato z: Meusel et al. 1992, upraveno)

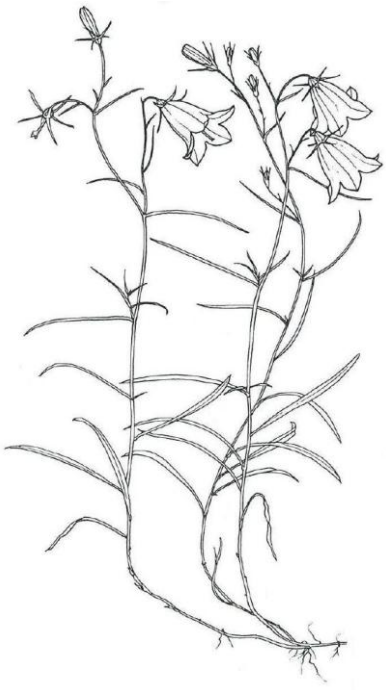
Třetím českým endemitem je *Campanula rotundifolia* subsp. *sudetica*.

4.1.4 *Campanula rotundifolia* subsp. *sudetica* (Hruby) Soó (zvonek okrouhlolistý sudetský)

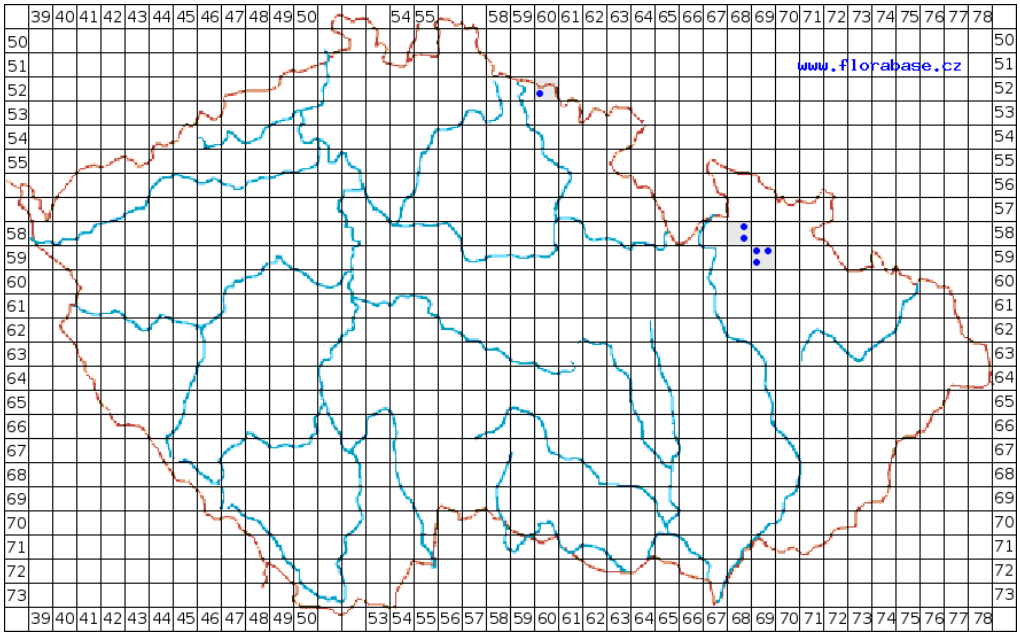
Campanula rotundifolia subsp. *sudetica* (obr. 8a, b, c) je neoendemitem sudetských pohoří s výskytem pouze v Hrubém Jeseníku a Krkonoších (Kovanda 2000). Roste na skalách, skalnatých svazích a zarostlých sutích. Vyžaduje kyselejší, vlhčí půdy chudší na živiny. Často roste ve společenstvu s *Agrostion alpinae* (květnaté skalní trávníky sudetských karů), (Kočí et Sádlo 2001, Kočí 2007).

Campanula rotundifolia subsp. *sudetica* je považována za vysokohorskou formu *C. rotundifolia*, od kterého byla odlišena na základě morfologických znaků a chromozomového počtu (2n=4x=68), (Kovanda 2000). Od nominátního podruhu se odlišuje menším vzrůstem, menším počtem květů na lodyze, trsnatou formou a nevětvenou lodyhou (Kovanda 2000, 2002). Studie K. Hanušové (2014) vyvrátila korelaci morfologických znaků s nadmořskou výškou.

V Červeném seznamu ČR je zvonek okrouhlolistý sudetský veden jako silně ohrožený druh C2r, rovněž je chráněn ze zákona stejně jako zvonek jesenický *C. gelida* (Grulich 2012).



Obr. 8a: *Campanula rotundifolia* subsp. *sudetica* rostoucí v trsech (převzato z: Kovanda 2000)
Obr. 8b: *Campanula rotundifolia* subsp. *sudetica* z Tabulových skal v Jeseníkách (foto: K. Šemberová)



Obr. 8c: Výskyt *Campanula rotundifolia* subsp. *sudetica* (www.florabase.cz)

4.1.5 *Campanula tatrae* Borbás (zvonek tatranský)

Campanula tatrae (obr. 9a, b, c) je západokarpatský endemit Slovenska a Polska, s nejhojnějším výskytem v Západních, Vysokých a Belianských Tatrách a v celém masívu Babej hory (Západní Beskydy), dále vzácně v Nízkých Tatrách a na vrcholu Pilska. Rovněž zřídka roste na Gerlachovském štítu v nadmořské výšce 2654 m (Kovanda 1977, Valachovič 2002, Goliášová et al. 2008).

Campanula tatrae roste na primárních alpínských loukách, v lučních enklávách mezi kosodřevinou, v lavinových polích, ve skalnatých sutinách (vápenec, dolomit), ve flyšových štěrbinách, sekundárně na holinách po vysečené kosodřevině nebo na pastvinách (úpatí Tater, Spišská Magura). Je součástí vysokostébelných společenstev (*Calamograstion villosa*), (Pawlowski et al. 1928) horských niv s dlouhotrvající sněhovou pokrývkou (Kliment et Valachovič 2002), ale nalézt ji lze i v travino-bylinných porostech subalpínského a alpínského stupně ve společenstvu *Seslerio-Asterion* (Hadač 1962, Petrík et Valachovič 2002). Preferuje humózní jemnozemě na silikátovém podloží s dobře dostupným přísunem vláhy z blízkých bystřin a ples (Kovanda 1977, Kliment et Valachovič 2002).

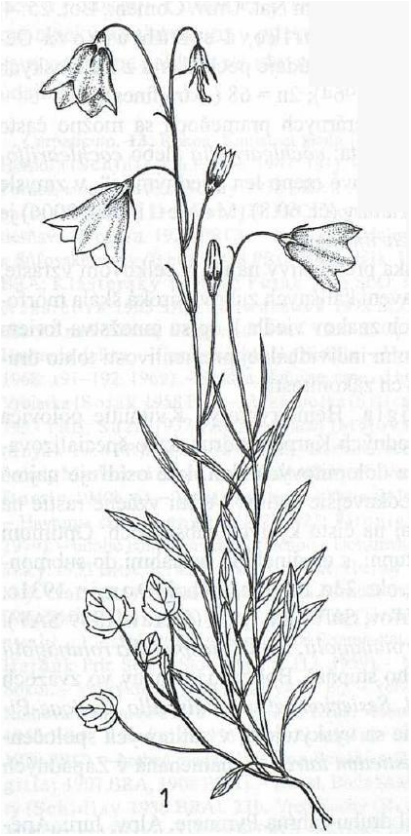
Campanula tatrae je tetraploidní (2n=4x=68), (Kovanda 1977).

Vzhledem k vnitrodruhové proměnlivosti horských populací v Západních Karpatech bylo nomenklatorické řazení tohoto taxonu v minulosti velmi komplikované. *Campanula tatrae* se v rámci svého areálu vyznačuje větší variabilitou ve více kvantitativních znacích, jako jsou celkový vzrůst, odění lodyhy, šířka a délka lodyžních listů, délka koruny, postavení a délka kališních zubů (Goliášová et al. 2008). Některé z těchto znaků vykazují návaznost na klinální změny, např. počet květů se s rostoucí nadmořskou výškou snižuje (Kovanda 1970).

Morfologické rozdíly ovlivňují i další faktory: půdní a mikroklimatické podmínky, vegetativní rozmnožování, polyploidie a pravděpodobný allopolyploidní původ taxonu a introgresivní hybridizace s *C. rotundifolia*. Přechodné morfotypy mezi *C. rotundifolia* a *C. tatrae* jsou považovány za důkaz toho, že *C. tatrae* se vyvinula z nížinných populací *C. rotundifolia* (Goliášová et al. 2008), protože u tohoto druhu bylo pozorováno (Maad et al. 2013), že květy rostlin z nížinných populací jsou zpravidla menší, s rostoucí nadmořskou výškou se jejich velikost zvětšuje a barva je sytější.

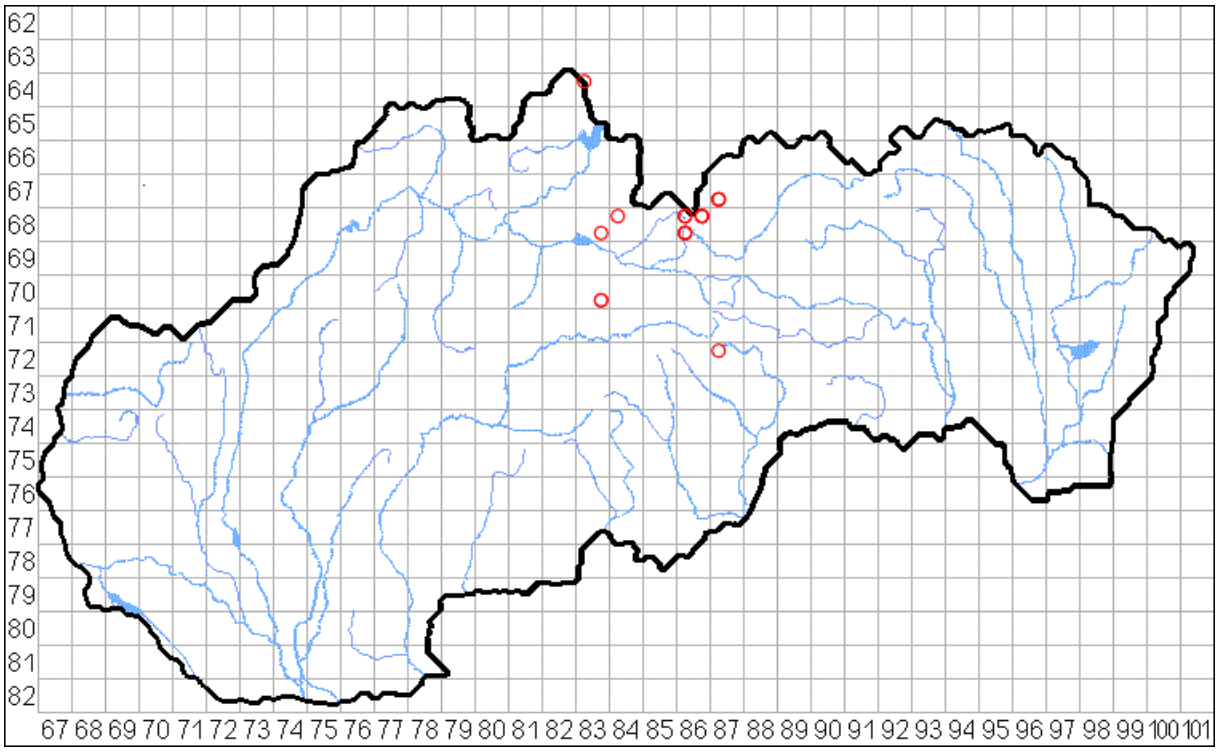
Morfologická diferenciace *C. tatrae* bude předmětem navazující diplomové práce.

Zvonek tatranský roste v hojném množství na území Tatranského národního parku, a není v literatuře uveden jako chráněný druh (Hindák et Marhold 1998, Kukula et al. 2003), rovněž není součástí Červeného seznamu rostlin Slovenska (Baláž et al. 2001). Flóra Tatranského národního parku podléhá mapování přirozených porostů nad horní hranicí lesa, ale může být ohrožována nepřiměřenou výsadbou smrku a kosodřeviny (Kliment et Valachovič 2002).



Obr. 9b: *C. tatrae* z lokality Široké sedlo v Tatrách (foto: K. Šemberová)

Obr. 9a: *Campanula tatrae* se zřetelnou heterofylií (převzato z: Goliášová et al. 2008)



Obr. 9c: Výskyt *Campanula tatrae* (www.chromosomes.sav.sk)

4.1.6 *Campanula rotundifolia* subsp. *rotundifolia* (zvonek okrouhlolistý pravý)

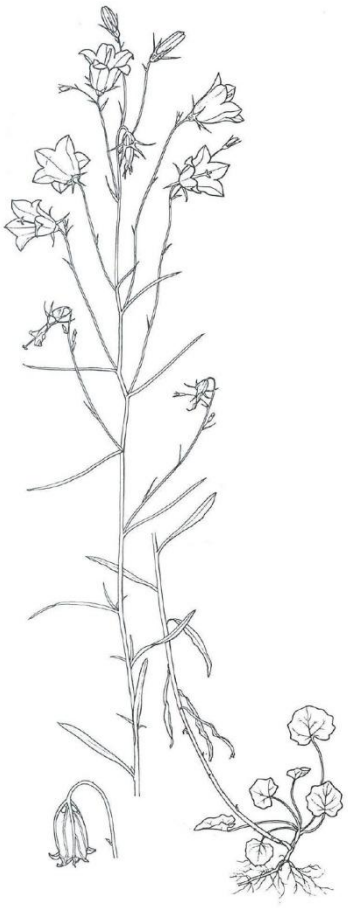
Campanula rotundifolia subsp. *rotundifolia* (obr. 10a, b, c) je cirkumpolárně rozšířená (obr. 3). Hojně roste v mírném pásu Evropy a Asie, vzácněji v panonské oblasti xerotermní květeny ve střední Evropě (Slovensko, Maďarsko, přilehlé části Rakouska) a stepní oblasti na Ukrajině a na jihu Ruska. Příbuzné druhy lze nalézt v Severní Americe (Kovanda 2000, Wendling et al. 2011, Mansion et al. 2012). V oblasti Českého masivu se vyskytuje roztroušeně až hojně v pásmu od nížin až do hor, velmi zřídka zasahuje do alpínského stupně. V Karpatech ji lze nalézt vzácně. Na jižní a východní Moravě *C. rotundifolia* nahrazuje druh *Campanula moravica* (Spitzner) Kovanda (zvonek moravský), (Chejnová et al. 2000, Kovanda 2000).

Campanula rotundifolia roste napříč širokou škálou prostředí: upřednostňuje vlhké až vysýchavé půdy, velmi silně až slabě kyselé, humózní, písčité nebo hlinité půdy jednosečných luk, svahová prameniště, údolní nivy, druhotné smilkové trávníky (Krahulec et al. 1997), pastviny, štěrbiny silikátových skal a drolin (Kočí 2001), meze lesních lemů, vřesoviště či acidofilní bory. Dokáže se přizpůsobit sezónnímu vysychání (Kovanda 2000, Chytrý et Kolbek 2001).

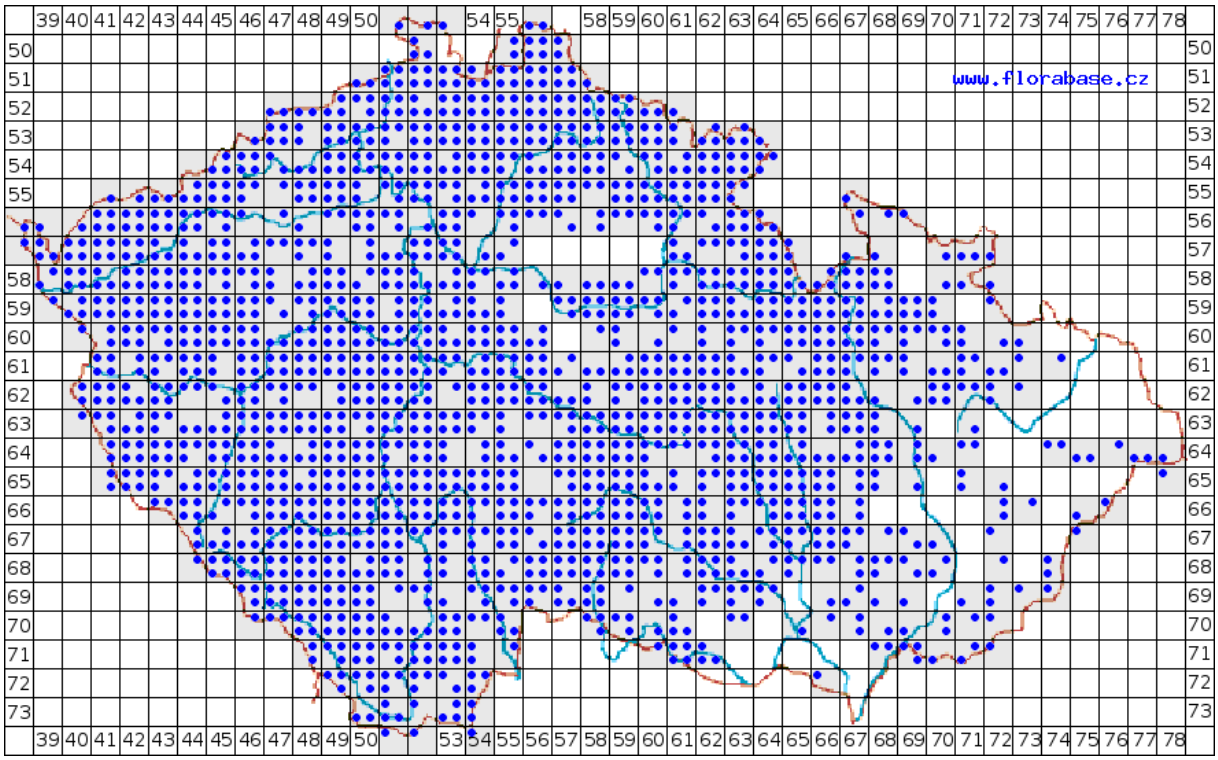
Campanula rotundifolia je na území střední Evropy diploidní (2n=2x=34), tetraploidní (2n=4x=68) nebo hexaploidní (2n=6x=102), v cytotypově míšených nebo uniformních populacích (Šemberová 2013).

Ve vyšších nadmořských polohách Krkonoš (750-1400 m. n. m.) se *C. rotundifolia* subsp. *rotundifolia* setkává např. ve společenstvu *Arrhenatheretalia* s *C. bohemica*, kam se *C. rotundifolia* dostala za troficky příznivých podmínek. *Campanula rotundifolia* se vyskytuje podél horských cest, kam migrovaly její diaspory vlivem turismu (Kovanda 1977, 2000, 2002, Chejnová et al. 2000, Hanušová 2014). V Krkonoších byli pozorováni jedinci, kteří svým vzhledem neodpovídali ani *C. bohemica* ani *C. rotundifolia* a byli považováni za hybridy těchto dvou druhů (Kovanda 2000). Přítomnost hybridizace není častá a spíše než o hybridy se jedná o morfologicky variabilní jedince obou druhů (Hanušová 2014).

Campanula rotundifolia vzhledem k hojnému rozšíření není chráněná (Danihelka et al. 2012).



Obr. 10a: *Campanula rotundifolia* subsp. *rotundifolia* (převzato z: Kovanda 2000)
Obr. 10b: *C. rotundifolia* z lokality Na Černčí u Litoměřic (foto: K. Šemberová)



Obr. 10c: Výskyt *Campanula routndifolia* subsp. *rotundifolia* (www.florabase.cz)

5. Ochranářská část

5.1 Ohrožení horských ekosystémů

Horský ekosystém představuje jeden z příkladů „ekologických ostrovů“, jedná se o důležité speciační centrum s vysokou biologickou diverzitou, které se v důsledku globálních změn a aktivit člověka neustále zmenšuje. Trend ubývání horského ekosystému představuje pro organismy alpínského prostředí našich Vysokých Sudet velké riziko, i z důvodu malé rozlohy pohoří a bezprostřední blízkosti hranice alpínského lesa k vrcholu, čímž je snížena rozloha alpínského bezlesí (Zeidler et Banaš 2013).

Horský ekosystém je silně ovlivňován mj. klimatickými změnami. Významným činitelem je zvyšující se teplota vzduchu. Vzrůst teploty vede k posunutí hranice lesa a tím k vytlačení původní alpínské vegetace. Horské světlomilné druhy, které by se nedokázaly adaptovat životu v lesním prostředí, by byly donuceny k migraci do vyšších poloh, ale to omezená rozloha horského ekosystému neumožňuje (Krajick 2004, Zeidler 2012).

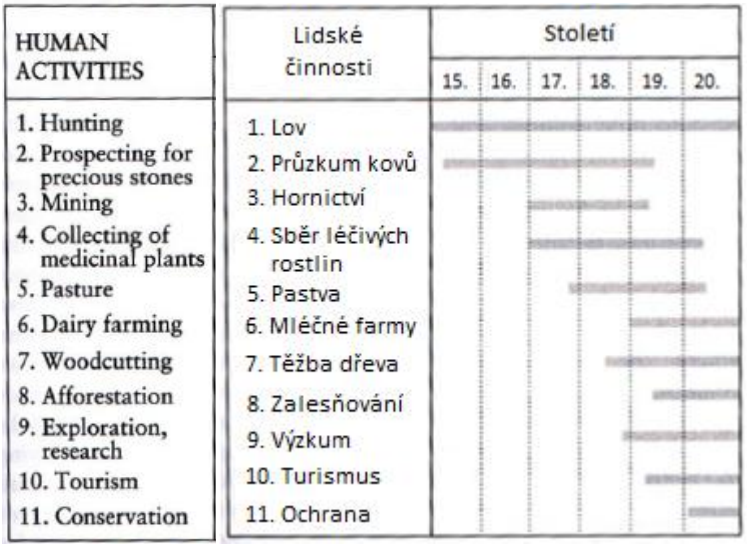
Ustupující plošné zalednění v důsledku oteplování lze zcela zřetelně pozorovat na řadě evropských vrcholů s celoroční sněhovou pokrývkou (obr. 11). V Alpách kupříkladu došlo od roku 1850 k poklesu plošného zalednění o dvě třetiny v důsledku pokračujícího klimatického oteplování (EEA 2012). Oteplování způsobuje invazi/expanzi rostlin z nižších poloh, která může v nejhorším případě způsobit i vytlačení původní alpínské flóry (Körner 2000).

Obr. 11: Ilustrační foto ubývajícího ledovce na vrcholu Matterhorn 4478 m. n. m. (Alpy na hranici Itálie a Švýcarska). Vlevo snímek ze dne 16. 8. 1960 (9 hod) a vpravo 18. 8. 2005 (9^{10} hod), (UnofficialNetworks 2015)

S rostoucí nadmořskou výškou přibývá srážek a narůstá celková vlhkost, ale zároveň klesá schopnost evapotranspirace ekosystému. To vede ke zvyšování obsahu vody v systému, jejíž nevyužitý odtok může vést až k erozi, což vhledem k nedostatku přirozeného substrátu v horských polohách představuje značný problém (Zeidler et Banaš 2013).

Hory, stejně jako ostatní ekosystémy, jsou silně ovlivňovány činností člověka. Antropogenní vliv na horské ekosystémy lze rozčlenit na přímý a nepřímý. Přímé antropogenní vlivy působí změny v rostlinných společenstvech na lokální úrovni, často jsou způsobené mechanickou disturbancí či zastavěním části biotopu. Nepřímé vlivy probíhají v rozsáhlých prostorových a časových škálách a vedou ke změnám v chemických, geochemických a biologických (populační dynamika) procesech a cyklech. Za nejvýznamnějšího činitele ovlivňujícího biodiverzitu terestrických ekosystémů v průběhu 21. století se v současnosti považuje změna způsobů využití krajiny člověkem. To má přímou návaznost na globální klimatické změny (antropogenní depozice sloučenin dusíku, zvyšující se koncentrace oxidu uhličitého CO_2 v ovzduší, eutrofizace, kyselé deště, invaze nepůvodních druhů), (Körner 2000, Zeidler et Banaš 2013).

Člověk, především prostřednictvím pastvy a dalších aktivit, ovlivňuje alpínskou vegetaci v mírném pásmu (obr. 12), (Jeník et Hampel 1992). Extenzivní pastva často nevhodnými zvířaty zásadně ohrožuje rostlinné druhy, v důsledku pastvy dochází k narušení stability půdy a ke zvyšování trofie půdy trusem. Avšak sešlap pasoucími se stády dobytka pozitivně ovlivňuje vegetační skladbu degradovaných ploch, proto je špatné i úplné upuštění od pastvy (Körner 2000, Başnou et al. 2009, Prach et al. 2009, Zeidler et Banaš 2013, Zeidler et al. 2014). V České republice vzrůstá snaha navrátit na původní horské pastviny tradiční management (např. pokusné pastvy na hřebenech Krkonoš), (Jiřiště 2000).



Obr. 12: Přehled lidských činností ovlivňujících biodiverzitu v nejvyšších polohách Vysokých Sudet (podle Jeník et Hampel 1992, upraveno)

Člověk dále výrazně ovlivňuje prostředí turistikou. Šíří se tak např. antropofyty (rostlinné druhy vyskytující se synantropně s člověkem) podél horských komunikací (Zeidler et Banaš 2013). Např. v KRNAP-u se takto rozšířily: *Senecio fuchsii* C. C. Gmel. (starček Fuchsův -

Asteraceae), *Cirsium arvense* (L.) Scop. (pcháč rolní - *Asteraceae*) nebo *Rumex alpinus* L. (šťovík alpský - *Polygonaceae*). Šíření antropofytů způsobuje změny ve vegetaci (skladbě, vertikální a horizontální struktuře krajiny). Cílem ochrany přírody je sledovat degradaci původních společenstev, aplikovat vhodná opatření - vyvezení chemicky cizorodých navážek, rekultivace okolí objektů, likvidace zvláště nebezpečných plevelných druhů v nejcennějších ekosystémech 1. zóny KRNAP (Málková et al. 1997, Jiřiště 2000).

Zvýšenou pozornost a cílenou ochranu vyžadují endemické rostliny, které jsou evolučně unikátní. Pro mnohé druhy, např. pro jesenické endemity: pupava Biebersteinova jesenická (*Carlina biebersteinii* subsp. *sudetica* Kovanda - *Asteraceae*), lipnice jesenická (*Poa riphaea* (Asch. Et Graebn.) Fritsch - *Poaceae*), jitrocel černavý sudetský (*Plantago atrata* subsp. *sudetica* (Pilger) Holub - *Plantaginaceae*), (Bureš 2013) představuje nebezpečí nepůvodní populace kamzíků (*Rupicapra rupicapra* L.), (Suda et Kaplan 2012).

V Krkonoších, Jeseníkách, Králickém Sněžníku a v Nízkých Tatrách horskou biodiverzitu ovlivňuje rozrůstající porost borovice kleče (*Pinus mugo* Turra - *Pinaceae* Spreng. ex Rudolphi, borovicovité), která zde nad horní hranici lesa byla uměle introdukovaná v minulosti (19. a 20. stol.), (Wagnerová 2001, Štursa et Wild 2014) za účelem zamezení erozních pochodů v horních částech horských svahů. Spolu s ní byla vysazena limba (*Pinus cembra* L. - *Pinaceae*) a smrk (*Picea* A. Dietr. - *Pinaceae*). Kleč se v horském prostředí začala agresivně šířit prostřednictvím úspěšného vegetativního rozmnožování a došlo ke kolonizaci nových stanovišť a tím k ohrožení horské flóry (Hošek 1964, Wagnerová 2001, Zeidler et al. 2010, Šibík et al. 2010). Rychlý růst kořenového systému kleče vede k destrukci půdních kryoforem (rostlin žijících na hranici celoroční sněhové pokrývky). Růst nadzemní biomasy na dotčených plochách zodpovídá za změny v přirozené dynamice a správném fungování horského ekosystému (ovlivňuje mikroklima stanovišť, sněhové poměry, chemismus půd), (Málková et al. 1997, Kuras et al. 2009, Zeidler et al. 2010, Zeidler et Banaš 2013).

5.2 Proč chránit horské ekosystémy

Hlavním ničitelem přírody je člověk, degraduje původní ekosystémy (např. neúměrnou výsadbou kosodřeviny), (Wagnerová 2001) a fragmentuje biotopy (např. výstavbou silnic), (Schonewald-Cox et Buechner 1992), nadměrně využívá přírodní zdroje (lov, holoseče), je příčinou ekologických katastrof (např. větrné kalamity oslabených monokulturních porostů po depozici oxidu siřičitého SO_2 nebo po napadení kůrovcem, známy z Krušných Hor, Šumavy nebo Tater), (Bridges et al. 2002, Vicena et al. 2004, Jurčo et Koreň 2014), způsobuje transfery nepůvodních druhů, škůdců (př. kůrovec *Ips typographus* L.) a s tím spojených choroboplodných

organismů. Znečišťuje životní prostředí, což vede k ochuzení biodiverzity, například působením kyselých dešťů (Briggs et Walters 2001). I přes současný úbytek emisí SO_2 (odsiřováním elektráren) není zcela možné negativní ovlivňování přírody znečištěním ovzduší zastavit (dopravní zátěž, vytápění budov uhlím). Je možné tento vliv částečně zpomalit např. změnou obhospodařování postižených lesů (větším zastoupením listnatých stromů), (Hruška et Kopáček 2005). Také neustálý růst lidské populace vede k ohrožení mnoha organismů v důsledku větších nároků lidstva na ornou půdu (Meffe et al. 2006). Ale činnost člověka lze do jisté míry regulovat existencí legislativních opatření či morálních zásad.

Důvodem, proč chránit krajinu je prosté rčení, že rostliny jsou pro přežití lidstva nezbytností. Rostliny představují pro lidi zdroj kyslíku, živin, léčiv, bez něhož se neobejdou, rovněž tak bez správného komplexního fungování všech součástí ekosystémů (potravní řetězec, koloběh prvků). Dále je to otázka morálního postoje - každé zvíře i rostlina má právo existovat a je chybou vést organismy sdílející s lidmi tuto planetu k vyhubení. Další skupina argumentů pracuje z pohledu estetického cítění - svět plný různých organismů je lepším místem k žití než bez nich a to zvláště z hlediska biodiverzity a uchování původní přírody (Heslop-Harrison 1973, Briggs et Walters 2001, Storch 2006).

5.3 Jak chránit horský ekosystém

Chránit přírodu lze dvěma způsoby. Ochrana přirozených biotopů na původních lokalitách se nazývá ochrana *in situ*, pro tento způsob ochrany je důležitá role právně podložených chráněných území. Ochrana *ex situ* je prací botanických zahrad a genetických bank, taková ochrana však není trvalým řešením. Je ale prospěšná z jiných důvodů: poskytuje materiál pro výzkum, nabízí demografické nebo genetické zásoby, využitelné rezervy pro zakládání nových nebo pro rekonstrukci populací ohrožených druhů (Krahulec et Holubec 1998, Svoboda et Tábor 1998). Dále lze způsob ochrany rozdělit na územní a druhovou ochranu, jež jsou vzájemně propojené, tudíž nelze chránit konkrétní druh bez znalosti obývaného stanoviště (Begon et al. 1997, AOPK ČR 2016).

5.4 Územní ochrana

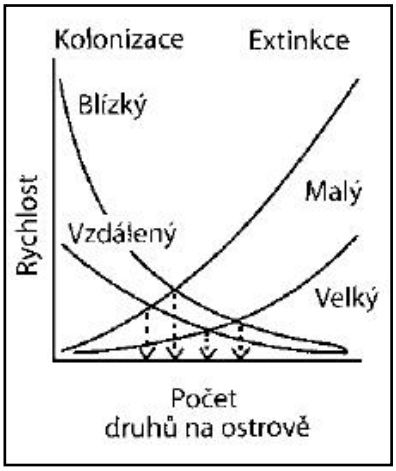
Rostliny v přírodě rostou v populacích, čím menší tato populace je, tím je náchylnější k vyhynutí. Poklesne-li stav jedinců v populaci, může dojít k efektu „hrdla láhve“ (tzv. bottle-neck effect), kdy dochází k fragmentaci populace. Genetická diverzita je moc nízká a nestačí k udržení variability a životaschopnosti populace, a druh takové populace se stává druhem ohroženým (Lacy 1992, Briggs et Walters 2001).

Aby nedocházelo k nechtěnému poklesu stavů populací, je lepší mít jednu velkoplošnou rezervaci než několik menších různě roztroušených. Na velkých rozmanitých plochách se, díky variabilitě stanovišť, přirozeně nachází více druhů organismů než na ploše menší. Například rostliny, osídlující široký areál různých typů stanovišť, poskytují na sebe vázanému hmyzu, mnohem širší výběr zvýhodňujících klimatických a konkurenčních podmínek a jsou na něm samy závislé (Begon et al. 1997). Ochranáři by měli konstruovat celoplošné rezervace kulovitého tvaru, kde je působení okrajového efektu (edge effect - vzniká na rozhraní dvou prostředí, kde je nejbohatší diverzita, ale neustálenost jednotlivých složek brání koexistovat druhům, které preferují stálé prostředí) slabší, než u podlouhlé rezervace s úzkým půdorysem. Kulatá území se lépe brání průniku herbicidů, hnojiv, plevelů a invazivních organismů (Shafer 1995, 1999, Harrison et Bruna 1999).

Přímé pojítko mezi jednotlivými chráněnými územími představují koridory (Briggs et Walters 2001), které jsou důležitými komponenty v krajině. Koridory jsou fyzikálně nebo funkčně vymezené, většinou úzké pásy (např. remízky), které zajišťují konektivitu dvou izolovaných ploch a umožňují šíření rostlin a pohyb živočichů mezi nimi (Schonewald-Cox et Buechner 1992, Kovář 2014).

Výběr vhodného tvaru a velikosti rezervace vychází z teoretické a experimentální studie ostrovní biogeografie (Briggs et Walters 2001).

MacArthurova a Wilsonova (1967) teorie ostrovní biogeografie je založena na principu kolonizace a extinkce, nepřetržitého toku jedinců (migrace, úhyn, zrod), mezi nimiž posléze dojde k ustálení dynamické rovnováhy (obr. 13). Tuto teorii lze praktikovat v přeneseném slova smyslu i na terestrické plošné útvary (ostrovy azonálního podnebí, vodní plochy, enklávy extrémních půdotvorných procesů - hadce, chráněné části přírody ve zkulturněné krajině, vrcholy hor). Přesto výkyvy ve velikosti populace nejsou neomezené, žádné společenstvo druhů neroste bez omezení a druhy jen výjimečně vyhynou úplně (Falk 1992, Begon et al. 1997, Kovář 2014).



Obr. 13: Graf znázorňuje závislost druhové rozmanitosti na rychlosti kolonizace a extinkce v případě různě velkých a různě vzdálených ostrovů od pevniny. S přibývající vzdáleností ostrova od pevniny pomalu klesá počet druhů a zároveň se snižuje rychlost vymírání druhů, čím menší ostrov tím rychleji (podle Forman et Godron 1993)

Příkladem dynamické rovnováhy je studie zabývající se populací pryskyřníku plazivého (*Ranunculus repens* L. - *Ranunculaceae*) na staré trvalé pastvině v severním Walesu.

Sčítáním a mapováním rozložení rostlin včetně semenáčků získali přehled o jejich životní strategii. V době nejrychlejšího vegetačního růstu dospělých rostlin nastalo rovněž období hynutí. Populace se doplňovala klíčením semen v ročních vlnách a klonálním množením růžic. Přestože neustále docházelo ke změnám v populaci (úhyn, vznik jedinců), zůstávala populační hustota pryskyřníku konstantní (Sarukhán et Harper 1973, Sarukhán 1974).

Dnes na speciačních strategiích a teorii ostrovní biogeografie staví ochranáři podobu, správu a management rezervací, řídící se heslem: ‘‘s rostoucí plochou území roste diverzita přírodních prostředí a zdrojů, jež následně hostí vyšší počet druhů‘‘ (Feinsinger 2006).

5.5 Druhová ochrana

Aplikovat ochranu v přírodních rezervacích na konkrétním druhu není možné bez znalosti ekologie druhu - úzké korelace vztahů mezi stanovištěm a společenstvem druhů. Podobné to je s ochranou stanoviště, nejprve je nutné odhalit klíčové druhy, zjistit, co tyto druhy vyžadují, poté vytyčit vhodný areál a aplikovat ochranu stanoviště jako celku (Begon et al. 1997). Například péče o ohrožené rostliny musí brát v potaz existenci trvalé semenné banky, klonální růst rostlin a různé reprodukční způsoby (např.: obligátní cizosprašnost, dvoudomost, gynodioecii - na jedné rostlině jsou květy oboupohlavné a na druhé pouze samičí, apomixii - vznik zárodku bez předchozího splynutí gamet), (Briggs et Walters 2001).

Na počátcích ochrany přírody se postupuje s citem (rozmyslel k větším zásahům). Cílem ochrany je zachování cenných přírodních biotopů a budování stanovišť pro ohrožená společenstva na zemědělské půdě nebo na původních, člověkem nedotčených územích (Briggs et Walters 2001).

5.6 Druhové bohatství horského ekosystému

Druhové bohatství společenstev (= biocenóza - soubor populací organismů žijících na určitém stanovišti) souvisí s mnoha faktory, které lze chápat jako faktory ‘geografické‘. Jsou to nadmořská výška, zeměpisná šířka a dále produktivita prostředí a proměnlivost podnebí, charakter a strukturu společenstva významně ovlivňují biologické faktory jako konkurence, sukcese a heterogenita prostředí.

Počet druhů klesá se vzrůstající nadmořskou výškou, vysoko položená společenstva zaujímají menší území a jsou často izolovaná (to vede ke zvýšené míře endemismu na horách). Rovněž druhové bohatství klesá s rostoucí zeměpisnou šířkou. Od pólů k tropům roste produktivita prostředí a dostupnost zdrojů (intenzivnější světelné záření, vyšší teploty a rozmanitost vodních režimů) vytváří v tropech ideální podmínky pro růst většího množství biomasy, a současná

stálost podnebí vedou ke specializaci druhů (tvorbě užších nik) a tak ke zvýšení druhového bohatství (Begon et al. 1997, Orians et Groom 2006).

5.7 Legislativa ochrany v ČR

I přes malou rozlohu státu, se Česká republika pyšní značným druhovým bohatstvím, především díky poloze státu na hranici několika cenných biogeografických oblastí, a také historickým a kulturním vývojem území. Podle zákona č. 114/1992 Sb. o ochraně přírody a krajiny jsou všechny druhy vyskytující se v ČR chráněny, a dále je hodnotí jako zvláště chráněné vyhláška č. 395/1992 Sb. (AOPK ČR 2016).

Seznamy ohrožených druhů jsou publikovány v sérii „Červených knih" (Red Data Books), které přitahují pozornost ochranářů nejvíce. Tyto seznamy vytváří Mezinárodní unie ochrany přírody a přírodních zdrojů organizace IUCN (International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources), (Begon et al. 1997). IUCN kategorizuje druhy do škál: vyhynulé/vyhubené (EX), vyhynulé/vyhubené v přírodě (EW), kriticky ohrožené (CR), ohrožené (EN), zranitelné (VU), téměř ohrožené (NT), málo dotčené (LC), chybí údaje (DD), nezhodnocené (NE), (IUCN 2012). V České republice jsou kategorie stupně ohroženosti následující: vyhynulé (A1), nezvěstné (A2), nejasné (A3), kriticky ohrožené (C1), silně ohrožené (C2) - podkategorie pro C1 a C2: t = snižování stavů, r = vzácný, b = kombinace t+r, aut = pouze autochtonní (přirozené) populace, ohrožené (C3) a vyžadující další pozornost (C4a téměř ohrožené a C4b chybí údaje), (Danihelka et al. 2012).

Dále jsou rostliny a živočichové chráněni na mezinárodní úrovni, to zajišťuje například Bernská úmluva, která chrání planě rostoucí druhy rostlin, volně žijící živočichy a jejich přírodní stanoviště (např. *C. gelida*) a úmluva o mezinárodním obchodu ohroženými druhy volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin CITES, např. všechny druhy čeledi vstavačovité (*Orchidaceae* Juss.), (Bureš 2013, AOPK ČR 2016).

Se vstupem do Evropské unie (EU) se Česká republika dostala do celoevropského systému ochrany přírody NATURA 2000, který má za účel chránit nejvzácnější a nejohroženější přírodní stanoviště, včetně rostlinných a živočišných druhů, které se na území EU vyskytují. Povinnosti, jak zacházet s prostředky na ochranu přírody a krajiny, vyplývají ze směrnic EU na ochranu přírody (č. 2009/147/ES o ochraně volně žijících ptáků a č. 92/43/EHS o ochraně přírodních stanovišť, volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin), (AOPK ČR 2016).

Každý stát s členstvím v NATURA 2000 je povinen o ohrožené lokality pečovat se zvýšenou pozorností. Všechny druhy podléhají pravidelnému monitoringu - zejména sledování vývoje početních stavů jejich populací (NATURA 2000 2006).

5.8 Management NP

Poté, co se ochrana přírody stala vědeckou disciplínou, se transformovaly tyto strategické cíle: zachování ekologických vazeb a vztahů v živých systémech přírody, záchrana genetické biodiverzity (genofondu) a zabezpečení trvale udržitelného vývoje druhů a ekosystémů (Vološčuk 1994).

V historii bylo člověku bráněno zasahovat do přírodní rezervace. Účelem této ochrany bylo izolovat taková území a umožnit v nich přirozenou obnovu „ekologické rovnováhy“ (Pickett et al. 1992). Dnes už však člověk krajinu ovlivnil natolik, že je bezzásahovost jako způsob ochrany nepřijatelná. Management vegetačního pokryvu hor vyžaduje pravidelné zasahování: výsev, výsadbu, pletí, kácení, vypalování atd. (Carroll 1992, Briggs et Walters 2001).

Péče a management o chráněná území lze shrnout do dvou aspektů. Zaprvé, procesy vědecké - řízené, převážně jde o preventivní (např. monitoring, konzervace gen. materiálu), regulační (např. vymýcení nepůvodních druhů) a rekonstrukční (např. obnova mokřadů) zásahy. Zadruhé, procesy prakticky usměrňované, kdy dochází k eliminaci, modifikaci, povolování a zakazování aktivit lidí pohybujících se na chráněném území (Dotlačil 1998, Vološčuk 1994).

Velkoplošnou územní ochranu představují národní parky a chráněnné krajinné oblasti. Hory jsou tak důležitým prvkem, že nejpřísnější režim ochrany se soustředí právě na tato místa. V České republice a na Slovensku jsou to tyto dva parky: KRNAP a TANAP.

5.8.1 KRNAP

Krkonošský národní park (KRNAP) se rozkládá na území Vysokých Sudet v nejvyšším pohoří ČR v Krkonoších. KRNAP je díky pestré skladbě organismů tvořící unikátní horský ekosystém nazýván ostrovem tundry uprostřed Evropy. Svahy horních partií hřebenů porůstají druhově bohaté alpínské trávníky, severské smilkové trávníky, klečové porosty a subarktická rašelinná společenstva, dále v nižších polohách horské lesy. Druhově bohaté karové oblasti, vzniklé působením horských ledovců v minulosti, jsou rovněž floristicky zajímavé. Národním parkem byl KRNAP vyhlášen roku 1963 právě díky rozmanitosti přírody a krajiny, pro tyto vlastnosti se stal velice navštěvovanou lokalitou (Správa KRNAP 2010, Štursa 2014).

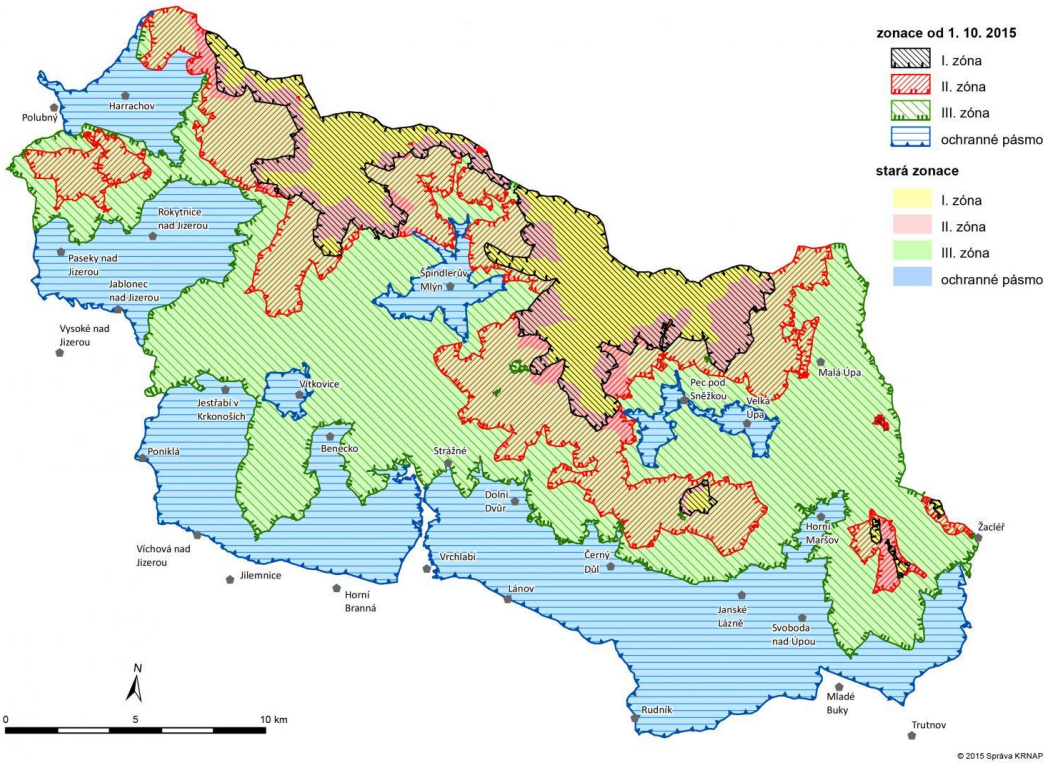
O Krkonošský národní park pečuje Správa KRNAP se sídlem ve Vrchlabí. Od roku 1991 je státní organizací spadající pod Ministerstvo životního prostředí ČR (zákon č. 114/1992 Sb. o ochraně přírody a krajiny). O rok později se Krkonoše staly součástí celosvětové sítě biosférických rezervací UNESCO v rámci programu Člověk a Biosféra, jejímž účelem je zajistit harmonický vztah mezi ochranou a využíváním přírodního bohatství. KRNAP je rovněž členem evropské soustavy NATURA 2000 (Správa KRNAP 2010).

Péče o KRNAP a jeho ochranné pásmo (přechod mezi 3. zónou a volnou krajinou Podkrkonoší) je předem naplánován v desetiletých plánech péče. Plán péče rozvádí cíle a opatření ke krátkodobému i dlouhodobému využívání parku při respektování všech přírodních a kulturně-historických hodnot Krkonoš. Plán péče se rovněž zabývá neživými složkami přírody, které jsou stejnou nezbytností pro reliéf a krajinnou funkci jako příroda živá. V současné době je platný plán péče na období 2010-2020 (Správa KRNAP 2010 plán péče A+B). Území parku je rozděleno do tří zón (tab. 2, obr. 14):

Tab. 2: Zonace KRNAP (Plán péče o KRNAP 2010-2020, přehled - Správa KRNAP 2010)

Zóna KRNAP	Typ ochrany	Rozsah	Obsah
1. jádrová	přísný přírodní	nejvyšší partie arkto-alpínské tundry + původní lesy	alpínské louky, ledovcové kary, kameniny vrcholů, kulturní lesy s přírodě blízkou dřevinou
2. středová	řízený přírodní	široký pás kolem alpínské hranice lesa	druhotné lesní porosty, svahová rašeliniště, květnaté horské louky
3. okrajová	lesní a zemědělský management	střední a nižší polohy	hospodářské lesy, sídelní útvary

Krkonoský národní park - překryv zonace 2015/1991



Obr. 14: Znázornění překryvu zonace Krkonošského národního parku z roku 2015 a původní staré zonace platné od roku 1991 (Správa KRNAP 2010*[1])

Příroda a krajina KRNAP-u byla po staletí ovlivňována člověkem, proto je nezbytná intenzivní péče (Správa KRNAP 2010).

Přímým důsledkem vysoké návštěvnosti KRNAP-u je poškozování a ničení vegetačního krytu včetně na něj vázaných společenstev živočichů, vážnější dopad na krajinu ale představuje nepřímé působení rekreantů, především problémy s likvidací odpadků z turistických objektů. Půda kolem těchto objektů je často obohacena o organické, především dusíkaté látky, následkem čehož vznikají rozsáhlé porosty nitrofilních rostlin (šťovíků *Rumex* L. - *Polygonaceae*; kopřiv *Urtica* L. - *Urticaceae* Juss., kopřivovité; krablice chlupaté *Chaerophyllum hirsutum* L. - *Apiaceae*; kontryhelů *Alchemilla* L. - *Rosaceae*), které vytlačují původní vzácné druhy horské flóry např.: violku sudetskou (*Viola lutea* subsp. *sudetica* Nyman - *Violaceae* Batsch., violkovité) téměř zlikvidovala invaze plevelné violky trojbarevné (*Viola tricolor* L.), nebo zvonek český (*Campanula bohemica*) je ohrožen rozrůstající se kosodřevinou (Pilous et Štursa 1983, Rybka et al. 2004).

V minulosti (20. stol.) představovalo problém špatné hospodaření s krajinou: bylo opouštěno od pravidelného obhospodařování horských luk, následkem toho docházelo k ústupu vzácné krkonošské flóry (např. hořce tolitového *Gentiana asclepiadea* L. - *Gentianaceae* Juss., hořcovité; ostružiníku moruška *Rubus chamaemorus* L. - *Rosaceae*; horských druhů jestřábníků *Hieracium* - *Asteraceae*), (Štursa 2014), odvodňováním pramenišť a slatinišť ubývalo vstavačovitých rostlin (*Orchidaceae*): vemeník *Platanthera* Rich., pětiprstka *Gymnadenia* R. Br., kruštík *Epipactis* Zinn. Změny v druhové skladbě porostů (např. vlivem zemědělské činnosti) či neuvážená těžba dřeva (holoseče) mají drastický dopad na dnešní podobu Krkonoš (Pilous et Štursa 1983, Hejcman et al. 2004, Správa KRNAP 2010).

Vybrané druhy cévnatých rostlin Krkonoš jsou pěstovány v genetické bance Správy KRNAP ve Vrchlabí za účelem zachování „náhradních populací“ druhů jako zdroje pro případnou rekonstrukci původních stanovišť/populací ve volné přírodě. Souběžně je realizována banka semen vybraných kriticky ohrožených druhů cévnatých rostlin a uchován genofondový sad starých odrůd ovocných dřevin. V Krkonošském národním parku probíhá pravidelné monitorování a výzkum biologických projevů s cílem udržení správného managementu parku (Správa KRNAP 2010).

8.8.2 TANAP

Tatranský národní park (TANAP) se rozkládá v komplexu vnitřních západních Karpat a jeho součástí jsou nejvyšší pohoří Slovenska Vysoké Tatry s nejvyšší horou Gerlachovským štítem (2655 m. n. m.), Západní Tatry a Belianské Tatry (TANAP.org 2015). Tatry jsou díky bohaté horotvorné činnosti a působení pleistocénního ledovce jedinečné svým povrchem, skýtajícím široké kotliny, skalnaté hřebeny, štíty a skalní stěny, působením ledovce vzniklo mnoho ples

a jezer (Správa TANAP 2012). TANAP byl zřízen roku 1949 a je tak nejstarším parkem na území Slovenska (TANAP.org 2015).

Péči o TANAP zařizuje správa Tatranského národního parku sídlící v Tatranské Štrbě. Od roku 1993 je členem biosférické organizace UNESCO a evropské soustavy NATURA 2000 s cílem udržet příznivý stav vzácných a ohrožených druhů rostlin, živočichů a přirozených biotopů a tím zachovat biodiverzitu na území EU (Správa TANAP 2012). Péči o životní prostředí zajišťuje zákon č. 525/2003 Z. z. O státní správě péče o životní prostředí (MŽP SR 2016).

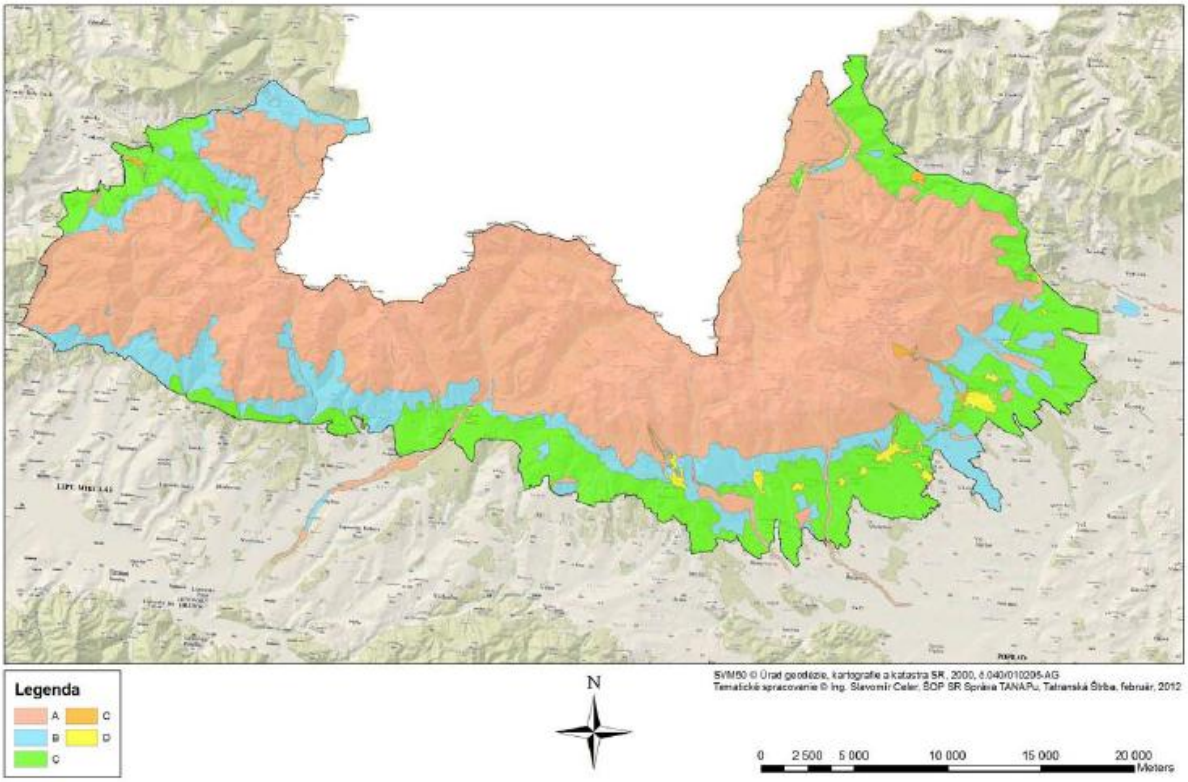
V současné době jsou největším problémem TANAP-u větrné a kůrovcové kalamity a dále poměrně silné působení antropogenních vlivů (Správa TANAP 2012). Často zmiňovaná je větrná pohroma z roku 2004, kdy k úhoně přišlo 12 tisíc hektarů lesa (Jurčo et Koreň 2014). Po této události došlo k navržení nové zonace parku, která však nebyla schválena veřejností ani vědeckými odborníky a není platná (obr. 15). Další problém vyvstal ve spolupráci s vlastníky určitých území parku, kteří rovněž nesouhlasili s rozvržením zón parku vládou. Na rozdělení parku do zón se v současné době stále pracuje (MŽP SR 2016).

Zonace biosférické rezervace TANAP v plánu péče na roky 2001-2005 vypadala takto (tab. 3):

Tab. 3: Zonace TANAP (ŠOP SR 2002)

Zóna TANAP	Výška	Rozsah	Obsah
1. jádrová	1250-2655	subniválnί, alpínský a subalpínský stupeň	horské louky, vysokohorské smrkové lesy, kosodřeviny
2. nárazníková	800-1250	podhorský stupeň	podhorské lesy, lesy intravilánu osad
3. přechodná	600-800	ochranné pásmo	polnohospodářská a lesní krajina, historicky cenné podtatranské osady a města

Odborný návrh zonace TANAP-u 2012



Obr. 15: Návrh zonace Tatranského národního parku z roku 2012. A (červená barva) = jádrová zóna, B (modrá barva) = nárazníková zóna, C (zelená barva) = přechodná zóna, C+D (žlutá, oranžová barva) = městská zóna (Celer - ŠOP SR Správa TANAP-u, Tatranská Štrba et Úřad geodézie, kartografie a katastra SR, 2000, č. 040/010205-AG 2012, ŠOP SR 2002)

Počátky TANAP-u se váží především na druhovou ochranu kamzíka (*Rupicapra rupicapra tatrica* Blahout) a tatranských lesů (porosty borovice limby *Pinus cembra*), jež byly značně poznamenány těžbou dřeva (např. z kosodřeviny - borovice horské *Pinus mugo* subsp. *pumilio* (Haenke) Domin byl získáván olej s léčivými účinky) a pastvou domácích zvířat na územích po vymýceném dřevu. Teprve po první světové válce se začala objevovat snaha o ochranu území přísnějším ochranným režimem - založením ptačích oblastí v Tatrách (pro ořešníka kropenatého *Nucifraga caryocatactes* L.), (Kolektiv autorů Správy TANAP 2015).

Stejně jako v České republice je i na Slovensku problémem neúnosná návštěvnost jedinečného horského ekosystému. Pohyb turistů je usměrňován vyznačenými turistickými chodníky a opatřeními ze zákona č. 525/2003 Z. z. O státní správě péče o životní prostředí (MŽP SR 2016). Další problém při péči o park představuje struktura vysokohorských, často špatně přístupných ploch, zvláště z pohledu aplikace managementu v těchto polohách (Vološčuk 1994).

Ochrana Tatranského národního parku integruje ochranářské funkce (výchova, výzkum, poznávání, péče o původní ekosystémy a jejich diverzitu) a staví na modelech národních parků

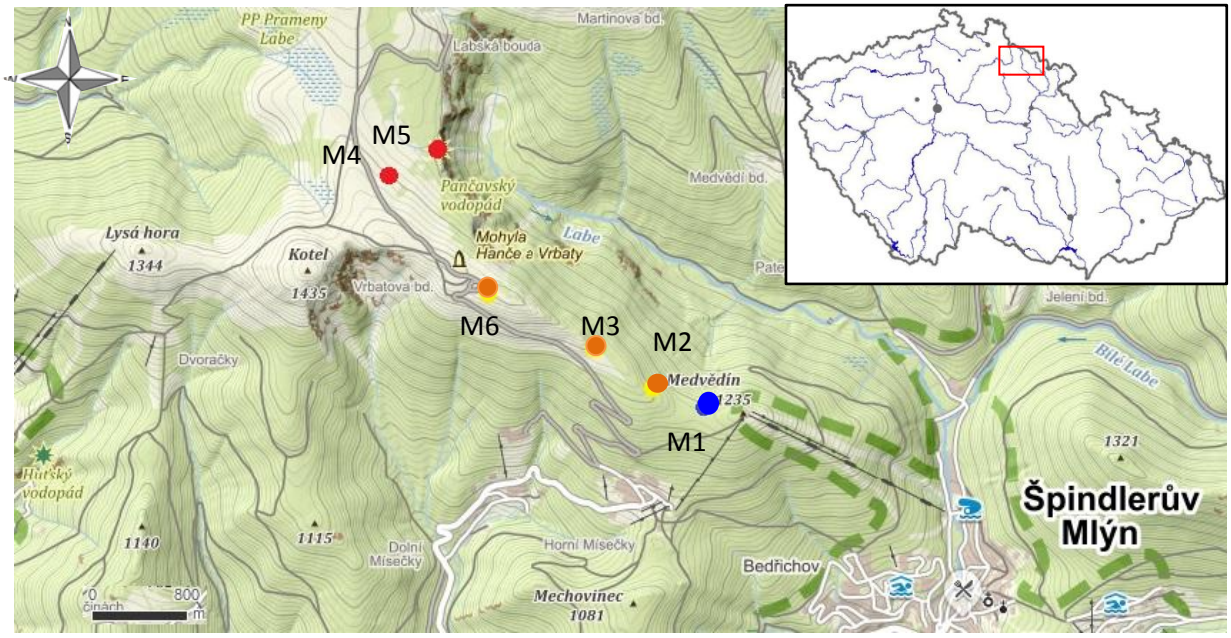
v Severní Americe, kde byl vůbec poprvé na světě zřízen národní park (Yellowstone založen roku 1872), (NPS.gov 2016). Optimální podmínky modelu umožňují kombinovat ochranu s rekreační funkcí parku (Vološčuk 1994).

Na Slovensku věnují velkou péči především lesům, zachování původního genofondu lesních dřevin, podpoře jejich přirozené obnovy a usměrňování zásahů při těžbě dřeva. Pod vědeckým dohledem v parku probíhá monitoring stavů populací některých endemických (kamzík vrchovský tatranský *Rupicapra rupicapra tatrica*, svišť tatranský *Marmota marmota latirostris* Kratochvíl) a vzácných druhů živočichů (orel skalní *Aquila chrysaetos* L., medvěd hnědý *Ursus arctos* L., rys ostrovid *Lynx lynx* L.) a rostlinných druhů (plesnivec alpský *Leontopodium alpinum* Cass. - *Asteraceae*, zvonek alpský *Campanula alpina* Jacq. - *Campanulaceae*), (Vološčuk 1994).

6. Praktická část

6.1 Sběr dat v terénu

Z důvodu seznámení se s metodikou, která bude využita v magisterské práci, bylo koncem srpna roku 2015 v Krkonoších nasbíráno několik vzorků rostlin z rodu *Campanula.* Z náhodně vybraných populací zvonků byla odebrána jedna lodyha s nepoškozenými listy a s co možná nejzachovalejšími otevřenými květy vzhledem k pokročilému ročnímu období. Dále byl pro každou populaci zaznamenán popis habitatu, GPS souřadnice (WGS 1984) a nadmořská výška (tab. 4, obr. 16). Vzhledem k ohroženosti druhu *Campanula bohemica* byly sběry prováděny s největší ohleduplností. O povolení správy KRNAP bylo zažádáno.



Obr. 16: Mapka lokalit navštívených v Krkonoších (M1 Svinské louže, M2 Pod Šmídovou vyhlídkou, M3 Zlaté návrší, M4 Harrachova louka, M5 Pančavský vodopád, M6 Vrbatova bouda). Červená = *Campanula bohemica*, Modrá = *Campanula rotundifolia* subsp. *rotundifolia*, Oranžová = lokality s výskytem obou druhů

6.2 Zpracování materiálu

Sebrané vzorky byly zpracovány hned následující den. Z rostliny bylo odebráno malé množství (cca 4 mm^2) živých pletiv z apikální části listu pro analýzu průtokovou cytometrií. Pro budoucí využití (např. morfometrické analýzy) byly z jednotlivých vzorků odebrány květy a zafixovány v 80% roztoku etanolu (EtOH). Čtyři až pět listů bylo uloženo v čajových sáčcích do silikagelu na případné molekulární analýzy DNA. Zbytek lodyhy byl vylisován a zaherbářován.

Tab. 4: Základní charakteristiky lokalit, navštívených dne 26. 8. 2015 v Krkonoších
C.r. *Campanula rotundifolia* subsp. *rotundifolia*, C.b. *Campanula bohemica*

Lokalita	Název lokality	Popis lokality	Taxon	Počet rostlin	GPS souřadnice	Nadm. výška (m. n. m)
M1	Svinské louže	okraj cesty, bezlesí	C.r.	1	N 50° 44' 29.4" E 15° 34' 28.6"	1223
M2	Pod Šmídovou vyhlídkou	okraj cesty, kleč, borůvčí	C.r.+C.b.	5	N 50° 44' 33.8" E 15° 34' 14.5"	1250
M3	Zlaté návrší	okraj cesty, travnatá plocha s ojedinělými dřevinami (smrk)	C.r.+C.b.	8	N 50° 44' 43.9" E 15° 33' 45"	1269
M4	Harrachova louka	sešlapaný okraj cesty	C.b.	1	N 50° 45' 31.2" E 15° 32' 16.2"	1369
M5	Pančavský vodopád	okraj cesty, v kamení	C.b.	4	N 50° 45' 40.2" E 15° 32' 42.2"	1287
M6	Vrbatova bouda	okraj cesty, ruderál	C.r.+C.b.	4	N 50° 45' 3.25" E 15° 33' 0.94"	1399

6.3 Metodika (FCM)

6.3.1 Teoretický úvod do metody průtokové cytometrie

Průtoková cytometrie (anglicky *flow cytometry*, FCM) představuje jednu z nejmodernějších a perspektivních metod, jež jsou používané v současnosti v základním aplikovaném výzkumu mnoha biologických oborů. Průtoková cytometrie nenachází uplatnění pouze ve vědě, ale i v klinické praxi. Pokrývá například stanovení obsahu jaderné DNA, určení ploidního stupně, analýzu buněčného cyklu, studium genové exprese, počítání a určení typu krevních buněk, detekci a charakterizaci mikroorganismů, třídění požadovaných částic, atd. (Suda 2005).

6.3.2 Princip průtokové cytometrie

Principem průtokové cytometrie je navázání fluorescenčního barviva (fluorochrom) na DNA studovaného vzorku (Shapiro 2003). Postupů přípravy vzorků existuje celá řada (Galbraith et al. 1983, Doležel et al. 2007). Následující postup byl využit pro účely této bakalářské práce.

Buněčná jádra jsou z rostlinných pletiv uvolněna homogenizací (rozsekáním pletiva ostrou žiletkou) v hypotonickém roztoku, obarvena fluorochromem a po následném odstranění pletiv filtrací měřena průtokovým cytometrem (Doležel et al. 2007). V přístroji je suspenze částic,

kterou tvoří buněčná jádra, zbytky buněčných organel a buněčných stěn, přiváděna unášecí kapalinou (destilovaná voda nebo slabý roztok solí) pod větším tlakem v tenké kapiláře do průtokové komůrky, kde se částice řadí jedna za druhou. Průchodem světelného záření o specifické vlnové délce skrz průtokovou komůrku dojde k excitaci fluorochromu, při níž se uvolní energie v podobě fluorescence. Zdrojem světla bývá nejčastěji laser (barvivo PI propidium jodid, který se váže na celou DNA) nebo UV lampa (barvivo DAPI 4‘,6-diamidino-2-fenylindol, který se selektivně váže k oblastem DNA bohatým na A-T báze). PI excituje v (modro-) zelené oblasti spektra (max. 350 nm) a emituje kolem 610 nm červené záření, DAPI je excitován v ultrafialové oblasti (max. 359 nm) a vyzařuje modré světlo (max. 461 nm), (Suda 2005, 2011). Excitační energii, kterou zachytí cytometr, lze následně převést do digitální podoby a výsledky lze kvantifikovat a uchovat v grafické formě v počítači. Výsledkem je histogram, kdy se na ose x promítne relativní intenzita fluorescence a na ose y množství částic. Protože se práce zabývá ploidií zkoumaného vzorku, je nutné použít standard, u něhož je známa velikost genomu. Podle ní můžeme srovnat ploidní stupeň a velikost genomu taxonu, který je předmětem studie (Suda 2011).

Hlavní přednosti FCM zahrnují jednoduchost přípravy vzorků, velkou rychlost analýz (desítky vzorků za den), nedestruktivnost (spotřeba minimálního množství materiálu), možnost analyzovat širokou škálu pletiv, nezávislost na dělících se buňkách, snadnou detekci částic a v neposlední řadě i nízké finanční náklady analýz (Suda 2005).

6.4 Vlastní výstup

Ke zpracování vzorků metodou průtokové cytometrie je nezbytností co nejčerstvější materiál, i když v poslední době se ukazuje, že úspěšných výsledků lze dosáhnout i při využití usušeného materiálu v silikagelu či recentní herbářové položky. Tímto způsobem byla metoda průtokové cytometrie úspěšně použita na některých zástupcích čeledí vřesovcovitých (*Ericaceae* Juss.), lipnicovitých (*Poaceae*) a šáchorovitých (*Cyperaceae* Juss.), přičemž věk nejstarší analyzované položky přesahoval šest let (Suda 2005, Suda et Trávníček 2006).

Ke stanovení ploidního stupně studovaných rostlin byl využit průtokový cytometr Partec PA II (Partec GmbH, Münster, Německo) v Laboratoři průtokové cytometrie v Botanickém ústavu AV ČR v Průhonicích (jako zdroj světla využívá UV lampu a jako barvivo DAPI), (BÚ AV ČR 2016).

Malá část listového pletiva (cca 4 mm^2) vzorku společně s dvakrát tak větší částí (cca 10 mm^2) pletiva standardu (*Pisum sativum* cv. ‘Ctirad‘ velikost genomu = 9,09 pg; Doležel et al. 1998) byla rozsekána ostrou žiletkou v 600 µl extrakčního pufru OTTO I (0,1 M $C_6H_8O_7.H_2O$ monohydrát kyseliny citronové, 0,5% Tween 20), (Otto 1990). Z některých lokalit (M2, M3, M5,

M6) bylo analyzováno až osm rostlin současně. Následně byla směs promíchána pipetou a přefiltrována přes nylonový filtr do zkumavky. Směs byla 30 minut inkubována při pokojové teplotě. Před samotnou analýzou bylo přidáno 1000 µl barvícího roztoku (DAPI, beta-mercaptoethanol a OTTO II: 0,4 M $Na_2HPO_4.12H_2O$ dodekahydrát hydrogenfosforečnanu sodného), (Doležel et al. 2007).

Ze vzorku bylo analyzováno 3000 částic, pokud koeficient variance (CV) vzorku i standardu dosahoval větších hodnot než 3 %, byly analýzy opakovány.

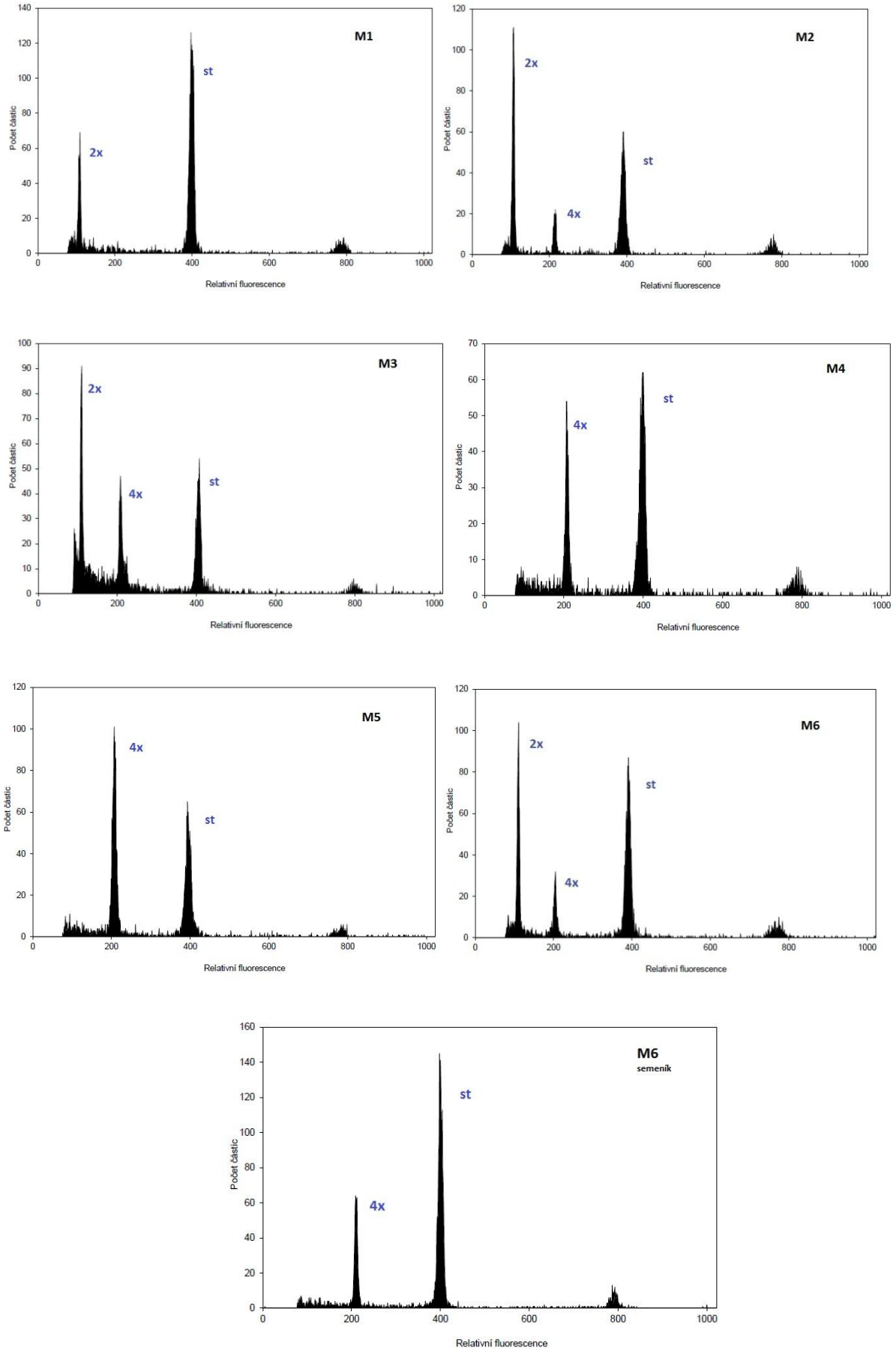
6.5 Výsledky

Pomocí průtokové cytometrie byly detekovány dvě ploidie s rozdílnou intenzitou fluorescence, konkrétně diploidní jedinci, kteří se na základě floristických informací určili jako *C. rotundifolia* subsp. *rotundifolia* a tetraploidní jedinci jako *C. bohemica*, (tab. 5). V Krkonoších rostou tyto dva taxony s minimálním výskytem mezidruhové hybridizace (Hanušová 2014).

Tab. 5: Výsledné hodnoty ploidního stupně, intenzity fluorescence a variačního koeficientu z průtokového cytometru zpracované programem FloMax (v. 2.4 Partec GmbH, Münster, Německo). FL = fluorescence (bezrozměrná veličina-odražené záření), CV = variační koeficient, C.r. = *Campanula rotundifolia,* C.b. = *Campanula bohemica*, standard = *Pisum sativum* cv.'Ctirad'

Vzorek	Ploidie	Taxon	FL standard	FL vzorek	CV standard [%]	CV vzorek [%]
M1	2x	C.r.	398,43	107,8	1,47	2,92
M2	4x	C.b.	389,96	213,57	1,66	1,8
M2	2x	C.r.	389,96	106,43	1,66	2,68
M3	4x	C.b.	404,68	209,12	1,33	2,5
M3	2x	C.r.	404,68	109,08	1,33	3,02
M4	4x	C.b.	397,32	207,68	1,84	2,1
M5	4x	C.b.	394,85	207,25	1,89	2,57
M6 semeník	4x	C.b.	400,13	210,11	1,34	1,7
M6	4x	C.b.	390,38	204,12	1,71	2,1
M6	2x	C.r.	390,38	109,9	1,71	2,66

Výsledné histogramy (obr. M1-6) znázorňují ploidie sebraného materiálu.



Obr. M1-6: Tetraploidní *Campanula bohemica* (4x), diploidní *C. rotundifolia* (2x), st = standard *Pisum sativum* cv. 'Ctirad'. Pík na hodnotě 800 je tvořen buňkami standardu v G2 fázi buněčného cyklu

7. Navazující diplomová práce

Navazující diplomová práce se bude zabývat cytotypovou strukturou a morfologickou diferenciací středoevropských populací horských taxonů rodu *Campanula* L., konkrétně slovenského druhu *C. tatrae*.

O všech druzích (*C. bohemica, C. gelida, C. scheuchzeri, C. rotundifolia* subsp. *sudetica, C. rotundifolia* subsp. *rotundifolia*) bylo v minulosti předpokládáno, že jsou ploidně uniformní (Kovanda 1977), u *C. tatrae* však bylo v rámci pilotního výzkumu (Šemberová 2015 - nepublikovaná data) zjištěno několik smíšených populací.

V diplomové práci si budu pokládat tyto otázky:

- Jaká je cytotypová struktura populací *C. tatrae*?
- Jaká je morfologická a ekologická diferenciace horských endemických taxonů?
- Jaké jsou rozdíly ve velikosti genomu alpských a Sudetsko-karpatských druhů?
- Jaká je variabilita fenotypu v závislosti na environmentálních faktorech?

Náplní práce budou terénní sběry v Tatrách (*C. tatrae*), případně Alpách (*C. scheuchzeri*) a sudetských pohořích a dále doplněné o materiál (*C. bohemica, C. rotundifolia* subsp. *sudetica*) získaný z předchozích studií K. Hanušové (2014), a K. Šemberové (*C. scheuchzeri*). Na lokalitách budou zjištěny údaje: GPS, nadmořská výška, orientace svahu, zápoj vegetace, typ podloží, vlhkost a další ekologické korelace podle Hülber et al. (2009) a navazující současné studie (Sonnleitner et al. 2016 podle Landolt et al. 2010).

7.1 Morfometrická analýza

K nalezení spolehlivých rozlišovacích znaků mezi studovanými taxony budou použity mnohorozměrné morfometrické analýzy. Na vybraných rostlinách (výběr náhodný, s cílem pokrýt morfologickou variabilitu, cca 10 jedinců/lokalita) budou měřeny morfologické znaky vybrané na základě předchozích studií (Rauchová 2007, Maad et al. 2013, Šemberová 2013, Hanušová 2014) a určovacích klíčů (Kovanda 2002). K eliminaci subjektivního rozhodování je nezbytné velké množství materiálu. Bude využita numerická morfometrika, která používá ručně naměřené hodnoty, k metodě se využívá herbářová položka, případně separovaná část rostliny např. květy přechovávané v lihu. Mnohorozměrná výsledná data budou dále zpracována vhodnou statistickou metodou (Marhold et Suda 2002).

7.2 Průtoková cytometrie

Sebrané rostliny budou dále analyzovány metodou průtokové cytometrie - k ověření ploidní úrovně bude použito fluorescenční barvivo DAPI a bude měřeno až 10 rostlin současně, ke zjištění velikosti genomu bude jako fluorescenční barvivo použit PI, z populace budou vybrány

3 rostliny, které budou opakovaně měřeny ve dvou následujících dnech. V obou případech bude jako interní standard použit hrách *Pisum sativum* cv. ´Ctirad´ (velikost genomu: 9,09 pg; Doležel et al. 1998). Více k metodě výše.

K objasnění variability smíšených populací *C. tatrae* budou případně použity molekulární markery.

7.3 Transplantačně-kultivační experiment

Proměnlivost rostlin striktně souvisí s odpovědí na vzájemné působení genotypu a prostředí, a lze ji pozorovat na změnách fenotypu a životních projevech rostliny. Různé genotypy reagují různě na určité podmínky prostředí, a tudíž rostliny se stejným genotypem tvoří odlišné fenotypy v kontrastních podmínkách prostředí (Briggs et Walters 2001). Součástí práce bude rovněž sběr semen pro srovnávací kultivaci, následné pěstování v botanické zahradě a sledování morfologických změn v odlišných ekologických podmínkách (oslunění, vlhkost, zápoj).

8. Závěr

Tato bakalářská práce je rešerší, zabývají se obecnými vlastnostmi horského prostředí (působení nehostinných podmínek na rostlinu a její adaptace) se zvláštním zaměřením na faktory podporující speciaci rostlin (např. omezení genového toku bariérou, přítomností odlišných opylovačů na horách či v podhůří, kvartérní migrací) a na popsání speciačních mechanismů (polyploidizace, geografická izolace).

Rešerše je směrována na konkrétní skupinu vybraných endemických středoevropských druhů zvonků z komplexu *Campanula rotundifolia* agg. (*C. bohemica*, *C. gelida*, *C. rotundifolia* subsp. *sudetica*, *C. tatrae*). Evolučně mladá skupina zvonků s aktivním vývojem představuje ideální modelovou skupinu ke studiu speciace probíhající v horách. V bakalářské práci jsou shrnuty dosavadní poznatky o ekologii a původu vybraných druhů zvonků se zaměřením na jejich ohroženost a příčiny tohoto jevu (změna managementu prostředí). Ačkoli jsou si vybrané druhy zvonků morfologicky a karyologicky podobné, předpokládá se jejich odlišný původ.

V závěru práce je nástin navazující diplomové práce, jež se bude zabývat problematikou evolučního původu slovenského endemita a českých endemických zástupců.

Seznam použité literatury:

BALÁŽ D., MARHOLD K. et URBAN P. (2001): Červený zoznam rastlín a živočichov Slovenska. Banská Bystrica: Štátná ochrana prírody SR, Centrum ochrany prírody a krajiny. Ochrana prírody. Supplement. ISBN 80-89035-05-1.

BAŞNOU C., PINO J. et ŠMILAUER P. (2009): Effect of grazing on grasslands in the Western Romanian Carpathians depend on the bedrock type. Preslia, 81: 91-104.

BEGON M., HARPER J. L. et TOWNSEND C. R. (1997): Ekologie: jedinci, populace a společenstva. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.

BILLINGS W. D. (1973): Arctic and alpine vegetations: similarities, differences, and susceptibility to disturbance. BioScience, 23(12): 697-704.

BILLINGS W. D. (1974): Adaptations and origins of alpine plants. Arctic and Alpine Research, 6(2): 129-142.

BILZ M., KELL S. P., MAXTED N. et LANSDOWN R. V. (2011): European red list of vascular plants. Luxemburg: Publications Office of the European Union.

BÍMOVÁ K., MANDÁK B. et KAŠPAROVÁ I. (2004): How does *Reynoutria* invasion fit the various theories of invasibility? Journal of Vegetation Science, 15: 495-504.

BRIDGES K. S., JICKELLS T. D., DAVIES T. D., ZEMAN Z. et HŮNOVÁ I. (2002): Aerosol, precipitation and cloud water chemistry observations on the Czech Krusne Hory plateau adjacent to a heavily industrialised valley. Atmospheric Environment, 36: 353-360.

BRIGGS D. et WALTERS S. M. (2001): Proměnlivost a evoluce rostlin. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.

BUREŠ L. (2013): Chráněné a ohrožené rostliny: Chráněné krajinné oblasti Jeseníky. Olomouc: Rubico. Příroda. ISBN 978-80-7346-158-4.

BUREŠ L. et PROCHÁZKA F. (1999): *Campanula bohemica* Hruby subsp. *gelida* (Kovanda) Kovanda. - In: Čeřovský J., Feráková V., Holub J., Maglocký Š., Procházka F.: Červená kniha ohrožených a vzácných druhů rostlin a živočichů ČR a SR. Vol. 5. Vyšší rostliny. Príroda, Bratislava.

CAIN M. L., MILLIGAN B. G. et STRAND A. E. (2000): Long-distance seed dispersal in plant populations. American Journal of Botany, 87(9): 1217-1227. Dostupné z: http://www.amjbot.org/content/87/9/1217.full

CARROLL C. R. (1992): Ecological management of sensitive natural areas. Chapter 14: 347-372. - In: Fiedler P. L. et Jain S. K. [ed.]: Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management. London: Chapman et Hall. ISBN 0-412-01961-2.

CRESSWELL J. E. et ROBERTSON A. W. (1994): Discrimination by pollen-collecting bumblebees among differentially rewarding flowers of an alpine wildflower, *Campanula rotundifolia* (*Campanulaceae*). Oikos, 69(2): 304-308.

DANIHELKA J., CHRTEK J. jr. et KAPLAN Z. (2012): Checklist of vascular plants of the Czech Republic. Preslia, 84: 684-685.

DOLEŽEL J., GREILHUBER J., LUCRETTI S., MEISTER A., LYSÁK M. A., NARDI M. et OBERMAYER R. (1998): Plant genome gize estimation by flow cytometry: interlaboratory comparison. Annals of Botany, 82: 17-26.

DOLEŽEL J., GREILHUBER J. et SUDA J. (2007): Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry. Nature protocols, 2(9): 2233-2244.

DOTLAČIL L. (1998): Metody konzervace genetických zdrojů rostlin a možnosti jejich využití: 25-36. - In. Výzkumný ústav rostlinné výroby Praha-Ruzyně. „Genetické zdroje č. 75“: Sborník referátů ze semináře: Metody konzervace genofondu rostlin a možnosti jejich využití v ČR. ISBN 80-238-3569-6. Dostupné z: http://docplayer.cz/4928918-Metody-konzervace-genofondu-rostlin-a-moznosti-jejich-vyuziti-v-cr.html

EEA European Environment Agency (2012): Climate change, impacts and vulnerability in Europe 2012: An indicator-based report. Luxembourg. EEA Report, 12: 20.

ELLENBERG H. (1988): Vegetation ecology of central Europe. 4th ed. Cambridge University Press, Cambridge: p. 389.

FALK D. A. (1992): From conservation biology to conservation practise: Strategies for protecting plant diversity. Chapter 16: 397-431. - In: Fiedler P. L. et Jain S. K. [ed.]: Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management. London: Chapman et Hall. ISBN 0-412-01961-2.

FEDOROV A. A. et KOVANDA M. (1976): *Campanula* L. - In Tutin T. G., Heywood V. H., Burges N. A., Moore D. M., Valentine D. H., Walters S. M., Webb D. A. [ed.]: Flora Europaea. Vol. 4. *Plantaginaceae* to *Compositaceae* (and *Rubiaceae*). Cambridge University Press, Cambridge.

FEINSINGER P. (2006): Habitat ‘‘Shredding‘‘. Chapter 7: Habitat fragmentation, Essay 7.1: 214-217. - In: Groom M. J., Meffe G. K. et Carroll C. R. [ed.]: Principles of conservation biology. 3rd ed. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates. ISBN 0-87893-518-5.

FINKENZELLER X. (2007): Rostliny Alp: poznávání a určování. 1st ed. Academia, Praha. *Campanula*. ISBN 978-80-200-1472-6.

FISCHER M. A. et ADLER W. (1994): Exkursionsflora von Österreich: Bestimmungsbuch für alle Österreich wildwachsenden sowie die wichtigsten kultivierten Gefässpflanzen (Farnpflanzen und Samenpflanzen) mit Angaben über ihre Ökologie und Verbreitung. Stuttgart: Eugen Ulmer: 778-781. ISBN 3-8001-3461-6.

FLÉGR J. (2009): Evoluční biologie. Academia, Praha: 386-393.

FORMAN R. T. T. et GODRON M. (1993): Krajinná ekologie. Academia, Praha: p. 74.

GALBRAITH D. W., HARKINS K. R., MADDOX J. M., AYRES N. M., SHARMA D. P. et FIROOZABDY E. (1983): Rapid flow cytometric analysis of the cell cycle in intact plant tissues. Science, 220: 1049-1051.

GOLIÁŠOVÁ K., MICHÁLKOVÁ E. et MRÁZ P. (2008): *Campanula* L. - In: Goliášová K. et Šípošová H. [ed.] (2008): Flóra Slovenska 6/1. Veda, Bratislava: 331-335.

GRULICH V. (2012): Red list of vascular plants of the Czech Republic: 3rd ed. Preslia, 84: 631-345. Dostupné z: http://portal.nature.cz/publik_syst/ctihtmlpage.php?what=1264

HADAČ E. (1962): West Carpathian subalpine calciphilous grasslands - In: Kukula K. [ed.] (2003): Carpathian list of endangered species. WWF and Institute of Nature Conservation, Polish Academy of Sciences. Vienna-Krakow.

HANUŠOVÁ K. (2014): Endemický taxon Krkonoš *Campanula bohemica*: zhodnocení rizika hybridizace s *C. rotundifolia*. - Ms. [Dipl. práce, depon. In: Knihovna katedry botaniky Přírodovědecké fakulty UK, Praha].

HARRIES H. C. (1978): The evolution, dissemination and classification of *Cocos nucifera* L. Botanical Review, 44(3): 265–319.

HARRISON S. et BRUNA E. (1999): Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? Ecography, 22: 225-232.

HEJCMAN M., NEŽERKOVÁ P., PAVLŮ V. et GAISLER J. (2004): Krkonošské hřebeny praktickým pohledem zemědělce. Úroda, 52(10): 54-57. Dostupné z: http://profipress.cz/archiv/uroda-102004/?text=Krkono%C5%A1sk%C3%A9%20h%C5%99ebeny%20praktick%C3%BDm%20pohledem%20zem%C4%9Bd%C4%9Blce#page/54

HESLOP-HARRISON J. (1973): The plant kingdom: An exhaustible resource? Transactions of the Botanical Society of Edinburgh, 42(1973-1976): 1-15.

HINDÁK F. et MARHOLD K. (1998): Zoznam nižších a vyšších rastlín Slovenska. Bratislava: Veda. ISBN 80-224-0526-4.

HOŠEK E. (1964): Zalesňování horských holí na Králické Sněžníku a Keprníku kolem r. 1900. Časopis Slezského Muzea, Opava (C), 3: 65–73.

HRUŠKA J. et KOPÁČEK J. (2005): Kyselý déšť stále s námi - zdroje, mechanismy, účinky, minulost a budoucnost. Praha: Ministerstvo životního prostředí. Planeta.

HUSBAND B. C. (2004): The role of triploid hybrids in the evolutionary dynamics of mixed-ploidy populations. Biological Journal of the Linnean Society, 82: 537-546.

HÜLBER K., BARDY K. et DULLINGER S. (2011): Effect of snowmelt timing and competition on the performance of alpine snowbed plants. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 13: 15-26.

HÜLBER K., SONNLEITNER M., FLATSCHER R., BERGER A., DOBROVSKY R., NEISSNER S., NIGL T., SCHNEEWEISS G. M., KUBEŠOVÁ M., RAUCHOVÁ J., SUDA J. et SCHÖNSWETTER P. (2009): Ecological segregation drives fine-cytotype distribution of *Senecio carniolicus* in the Eastern Alps. Preslia, 81: 309-319.

CHEJNOVÁ S., PETRÁS P. et KRAHULEC F. (2000): Fytocenologická charakteristika druhů *Campanula bohemica* Hruby a *Campanula rotundifolia* L. v Krkonoších. Opera Corcontica, 37: 211-216.

CHYTRÝ M. et KOLBEK J. (2001): Suché bory. - In: Chytrý M., Kučera T., Kočí M. [ed.]: Katalog biotopů České republiky: interpretační příručka k evropským programům Natura 2000 a Smaragd. 1st ed. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. ISBN 80-86064-55-7.

IUCN (2012): IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1 2nd ed. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: p. 32.

JENÍK J. (1961): Alpinská vegetace Krkonoš, Králického Sněžníku a Hrubého Jeseníku: teorie anemo-orografických systémů. Praha: Nakl. ČSAV.

JENÍK J. et HAMPEL R. (1992): Die waldfreien Kammlagen des Altvatergebirges: geschichte und Ökologie. Kirchheim/Teck: Mährisch-Schlesischer Sudetengebirgsverein: p. 27.

JIŘIŠTĚ L. (2000): Management nelesních ekosystémů - realizace plánu péče o Krkonošský národní park a jeho ochranné pásmo. Opera Corcontica, 37: 563-570.

JURČO M. et KOREŇ M. (2014): Kalamita. Tatry - mimoriadne vydanie. Dostupné z: http://www.lesytanap.sk/sk/casopis-tatry/obsah/2014-a/

KLIMENT J. et VALACHOVIČ M. (2002): Vysokosteblové společenstvá horských nív na silikátovom podklade. - In: Stanová V. et Valachovič M. [ed.]: Katalóg Biotopov Slovenska. DAPHNE - Inštitút aplikovanej ekológie, Bratislava. ISBN 80-89133-00-2.

KOČÍ M. (2001): Štěrbinová vegetace silikátových skal a drolin. - In: Chytrý M., Kučera T., Kočí M. [ed.]: Katalog biotopů České republiky: interpretační příručka k evropským programům Natura 2000 a Smaragd. 1st ed. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. ISBN 80-86064-55-7.

KOČÍ M. (2007): *Agrostion alpinae* Jeník et al. 1980. - In: Chytrý M. [ed.] (2010): Vegetace České republiky. 1. Travinná a keříčková vegetace. 2nd ed. Academia, Praha: p. 85. ISBN 978-80-200-1896-0.

KOČÍ M. et SÁDLO J. (2001): Acidofilní vegetace alpínských skal a drolin. - In: Chytrý M., Kučera T., Kočí M. [ed.]: Katalog biotopů České republiky: interpretační příručka k evropským programům Natura 2000 a Smaragd. 1st ed. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. ISBN 80-86064-55-7.

KOLEKTIV AUTORŮ SPRÁVY TANAP (2015): Príroda Tatier pohl´adom Správy TANAP-u. TANAP. ISBN 978-80-972050-0-3.

KOVANDA M. (1967): Polyplodie a variabilita v komplexu *Campanula rotundifolia*. - Ms. [Kandid. práce, depon. In: Knihovna katedry botaniky Přírodovědecké fakulty UK, Praha].

KOVANDA M. (1970): Polyploidy and variation in the *Campanula rotundifolia* complex. Part I. (general). - Rozpravy Československé Akademie Věd, 80(2): 43-45.

KOVANDA M. (1977): Polyploidy and Variation in the *Campanula rotundifolia* Complex. Part II. (Taxonimic). 2. Revision of the groups *Vulgares* and *Schreuchzerianae* in Czechoslovakia and adjacent regions. Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, 12: 23-89.

KOVANDA M. (2000): *Campanula* L. - zvonek. In: Slavík B. [ed.]: Květena České republiky 6. Academia, Praha: 726-748.

KOVANDA M. (2002): *Campanulaceae*. - In: Kubát K. [ed.] (2002): Klíč ke květeně České republiky. Academia, Praha: 607-613.

KOVÁŘ P. (2014): Ekosystémová a krajinná ekologie. 3. vyd. Praha: Karolinum. ISBN 978-80-246-2788-5. Dostupné z: http://site.ebrary.com/lib/cuni/detail.action?docID=11052333

KÖRNER CH. (2000): The alpine life zone under global change. Gayana Botánica, 57: 1-17. Dostupné z: http://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0717-66432000000100001&lng=en&nrm=iso&tlng=en

KRAHULEC F. (2001): Smilkové trávníky. - In: Chytrý M., Kučera T., Kočí M. [ed.]: Katalog biotopů České republiky: interpretační příručka k evropským programům Natura 2000 a Smaragd. 1st ed. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. ISBN 80-86064-55-7.

KRAHULEC F. (2006): Species of vascular plants endemic to the Krkonoše Mts (Western Sudetes). Preslia, 78: 503-516.

KRAHULEC F., BLAŽKOVÁ D., BALÁTOVÁ-TULÁČKOVÁ E., ŠTURSA J., PECHÁČKOVÁ S. et FABŠIČOVÁ M. (1997): Louky Krkonoš: Rostlinná společenstva a jejich dynamika. Opera Corcontica, 33: 3-252.

KRAHULEC F. et HOLUBEC V. (1998): Ochrana biodiversity in situ: 73-79. - In. Výzkumný ústav rostlinné výroby Praha-Ruzyně. „Genetické zdroje č. 75“: Sborník referátů ze semináře: Metody konzervace genofondu rostlin a možnosti jejich využití v ČR. ISBN 80-238-3569-6. Dostupné z: http://docplayer.cz/4928918-Metody-konzervace-genofondu-rostlin-a-moznosti-jejich-vyuziti-v-cr.html

KRAJICK K. (2004): Climate change: All downhill from here? Science, 303 (5664): 1600-1602.

KRAMER A. T., FANT J. B. et ASHLEY M. V. (2011): Influences of landscape and pollinators on population genetic structure: Examples from three *Penstemon* (*Plantaginaceae*) species in the Great Basin. American Journal of Botany, 98(1): 109-121.

KUKULA K., OKARMA H., PAWLOWSKI J., PERZANOWSKI K., RUZICKA T. [ed.] (2003): Carpathian list of endangered species. WWF and Institute of Nature Conservation, Polish Academy of Sciences. Vienna-Krakow.

KURAS T., SITEK J., LIŠKA J., MAZALOVÁ M. et ČERNÁ K. (2009): Motýli (*Lepidoptera*) národní přírodní rezervace Praděd (CHKO Jeseníky): implikace poznatků v ochraně území. Čas. Slezské muzeum, Opava (A), 58: 250-288.

LACY R. C. (1992): The effects of inbreeding on isolated populations: are minimum viable population sizes predictable? Chapter 11: 277-296. - In: Fiedler P. L. et Jain S. K. [ed.]: Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management. London: Chapman et Hall. ISBN 0-412-01961-2.

LANDOLT E, BÄUMLER B., ERHARDT A. [ed.] (2010): Flora indicativa: Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen = Ecological indicator values and biological attributes of the flora of Switzerland and the Alps. 2., völlig neu bearb. und erw. Aufl. Bern: Haupt Verlag. ISBN 978-3-258-07461-0.

LIBER Z., KOVAČIĆ S., NIKOLIĆ T., LIKIĆ S. et RUSAK G. (2008): Relations between western Balkan endemic *Campanula* L. (*Campanulaceae*) lineages: Evidence from chloroplast DNA. Plant Biosystems, 142(1): 40-50.

LUEBERT F. et MULLER L. A. H. (2015): Effects of mountain formation and uplift on biological diversity. Frontiers in Genetics, 6: 1-2.

LUMARET R., GUILLERM J. L., DELAY J., LHAJ LOUTFI A. A., IZCO J. et JAY M. (1987): Polyploidy and habitat differentiation in *Dactylis glomerata* L. from Galicia (Spain). Oecologia (Berlin), 73(3): 436-446.

MAAD J., ARMBRUSTER W.S. et FENSTER CH.B. (2013): Floral size variation in *Campanula rotundifolia* (*Campanulaceae*) along altitudinal gradients: patterns and possible selective mechanisms. Nordic Journal of Botany, 31: 361-371.

MACARTHUR R. H. et WILSON E. O. (1967): The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press.

MANSION G., PAROLLY G., CROWL A. A., MAVRODIEV E., CELLINESE N. [ed.] (2012): How to handle speciose clades? Mass taxon-sampling as a strategy towards illuminating the natural history of *Campanula* (Campanuloideae). PLoS ONE, 7(11): 1-23. e50076. doi: 10.1371/journal.pone.0050076

MARHOLD K. et SUDA J. (2002): Statistické zpracování mnohorozměrných dat v taxonomii (Fenetické metody). Karolinum, Praha.

MARKOVÁ Z. et HEJDA M. (2011): Invaze nepůvodních druhů rostlin jako environmentální problém. Živa, 1: p. 10.

MAYR E. (1966): Animal species and evolution. Cambridge: Harvard University Press.

MÁLKOVÁ J., MALINOVÁ J. et OŠLEJŠOVÁ H. (1997): Příspěvek k rozšíření antropofytních druhů v hřebenových partiích východních Krkonoš. Opera Corcontica, 34: 105-132.

MEFFE G. K., CARROLL C. R. et GROOM M. J. (2006): What is conservation biology? Chapter 1: 3-25. - In: Groom M. J., Meffe G. K. et Carroll C. R. [ed.]: Principles of conservation biology. 3rd ed. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates. ISBN 0-87893-518-5.

MEUSEL H., JÄGER E. J., RAUSCHERT S. et WEINERT E. (1992): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. - Karten Bd. III. Jena: Gustav Fischer, Stuttgart.

MORRIS S. C. (1998): The evolution of diversity in ancient ecosystems: a review. Philosophical Transaction of the Royal Society of London B: Biological Science, 353(1366): 327-345.

NATHAN R. (2006): Long-distance dispersal of plants. Science, New Series, 313(5788): 786-788.

ORIANS G. H. et GROOM M. J. (2006): Global Biodiversity: Patterns and Processes. Chapter 2: 27-62. - In: Groom M. J., Meffe G. K. et Carroll C. R. [ed.]: Principles of conservation biology. 3rd ed. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates. ISBN 0-87893-518-5.

OTTO J. (1990): DAPI staining of fixed cells for high-resolution flow cytometry of nuclear DNA. - In: Darzynkiewicz Z. et Crissman H. A. [ed.] (1991): Methods in Cell Biology, 33: 105-110. [online] [cit. 2016-02-06], dostupné z: http://www.google.cz/books?hl=cs&lr=&id=Gl3FM4EeyEkC&oi=fnd&pg=PA105&dq=DAPI+staining+of+fixed+cells+for+high-resolution+flow+cytometry+of+nuclear+DNA&ots=iPIQ-cQUiM&sig=Ng3jqiL4l2TY11jw_J4j_3fM-M&redir _esc=y#v=onepage&q=DAPI%20staining%20of%

OTTO S. P. et WHITTON J. (2000): Polyploid incidence and evolution. Annual Review of Genetics, 34: 401-437.

PARISOD CH., HOLDEREGGER R. et BROCHMANN CH. (2010): Evolutionary consequences of autopolyploidy. New Phytologist, 186: 5-17. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03142.x.

PAWLOWSKI B., SOKOLOWSKI M. et WALLISCH K. (1928): Wooly small-reed tall grass communities - In: Kukula K. [ed.] (2003): Carpathian list of endangered species. WWF and Institute of Nature Conservation, Polish Academy of Sciences. Vienna-Krakow.

PETRÍK A. et VALACHOVIČ M. (2002): Alpínske a subalpínske vápnomilné travinno-bylinné porasty - In: Stanová V. et Valachovič M. [ed.] (2002): Katalóg Biotopov Slovenska. DAPHNE - Inštitút aplikovanej ekológie, Bratislava. ISBN 80-89133-00-2.

PICKETT S. T. A., PARKER V. T. et FIEDLER P. L. (1992): The New Paradigm in Ecology: Implications for Conservation Biology Above the Species Level. Chapter 4: 65-88. - In: Fiedler P. L. et Jain S. K. [ed.]: Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management. London: Chapman et Hall. ISBN 0-412-01961-2.

PILOUS V. et ŠTURSA J. (1983): Současné ohrožení a možnosti ochrany flóry, fauny a neživé přírody Krkonoš. - In: Sýkora B. [ed.]: Krkonošský národní park. Praha: Státní zemědělské nakladatelství: 199-203.

POLÍVKA F. (1901): Názorná květena zemí koruny české: obsahující též čelnější rostliny cizozemské, pěstované u nás pro užitek a okrasu se zvláštním zřetelem k jevům životním. Olomouc, Prombergra: 302-306.

PRACH K., JONGEPIEROVÁ I., JÍROVÁ A. et LENCOVÁ K. (2009): Ekologie obnovy IV. Obnova travinných ekosystémů. Živa, 4: 165-168.

RAUCHOVÁ J. (2007): Karyologická, fenetická a genetická diferenciace českého subendemického taxonu *Campanula gentilis* Kovanda. - Ms. [Dipl. práce, depon. In: Knihovna katedry botaniky Přírodovědecké fakulty UK, Praha].

ROQUET C., SÁEZ L., ALDASORO J. J., SUSANNA A., ALARCÓN M. L. et GARCIA-JACAS N. (2008): Natural delineation, molecular phylogeny and floral evolution in *Campanula*. Systematic Botany, 33(1): 203-217.

ROQUET C., SANMARTÍN I., GARCIA-JACAS N., SÁEZ L., SUSANNA A., WIKSTRÖM N. et ALDASORO J. J. (2009): Reconstructing the history of *Campanulaceae* with a Bayesian approach to molecular dating and dispersal-vicariance analyses. Molecular Phylogenetics and Evolution, 52: 575-587.

RYBKA V., RYBKOVÁ R. et. POHLOVÁ R. (2004): Rostliny ve svitu evropských hvězd. Rostliny soustavy Natura 2000 v České republice. Olomouc: Saggitaria: 28-31. ISBN 80-239-4177-1.

SARUKHÁN J. (1974): Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L.: II. Reproductive strategies and seed population dynamics. Journal of Ecology, 62(1): 151-177.

SARUKHÁN J. et HARPER J. L. (1973): Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L.: I. Population flux and survivorship. Journal of Ecology, 61(3): 675-716.

SÁEZ L. et ALDASORO J. J. (2001): Campanula L.: 105-137. - In: Castroviejo S. [ed.]: Flora Iberica: plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Vol. 14, Myoporaceae-Campanulaceae. Madrid: Real Jardín Botánico de Madrid. ISBN 84-00-07953-1.

SHAFER C. L. (1995): Values and shortcomings of small reserves. BioScience, 45(2): 80-88.

SHAFER C. L. (1999): National park and reserve planning to protect biological diversity: some basic elements. Landscape and Urban Planning, 44: 123-153.

SHAPIRO H. M. (2003): Practical flow cytometry. 4th ed. New York: Wiley-Liss, L, 681 s. ISBN 0-471-41125-6.

SHETLER S. G. (1979): Pollen-collecting hairs of *Campanula* (*Campanulaceae*), I: Historical review. Taxon, 28 (1/3): 205-215.

SCHONEWALD-COX CH. et BUECHNER M. (1992): The protection and public roads. Chapter 15: 373-395. - In: Fiedler P. L. et Jain S. K. [ed.]: Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management. London: Chapman et Hall. ISBN 0-412-01961-2.

SONNLEITNER M., HÜLBER K., FLATSCHER R., GARCÍA P. E., WINKLER M., SUDA J., SCHÖNSWETTER P. et SCHNEEWEISS G. M. (2016): Ecological differentiation of diploid and polyploid cytotypes of *Senecio carniolicus sensu lato* (*Asteraceae*) is stronger in areas of sympatry. Annals of Botany, 117: 269-276.

SONNLEITNER M., WEIS B., FLATSCHER R., GARCÍA P. E., SUDA J. [ed.] (2013): Parental ploidy strongly affects offspring fitness in heteroploid crosses among three cytotypes of autopolyploid *Jacobaea carniolica* (*Asteraceae*). PLoS ONE, 8(11): 1-11. e78959. doi: 10.1371/journal.pone.0078959.

SPRÁVA KRNAP (KRKONOŠSKÉHO NÁRODNÍHO PARKU VRCHLABÍ), (2010): Plán péče - Krkonošský národní park a jeho ochranné pásmo (2010-2020). Část A - rozbory. Vrchlabí.

SPRÁVA KRKONOŠSK0HO NÁRODNÍHO PARKU VRCHLABÍ (2010): Plán péče - Krkonošský národní park a jeho ochranné pásmo (2010-2020). Část B - návrh. Vrchlabí.

SPRÁVA KRKONOŠSK0HO NÁRODNÍHO PARKU VRCHLABÍ (2010): Plán péče o Krkonošský národní park 2010-2020, přehled. Dostupné z: http://www.krnap.cz/data/File/letaky_brozury/planpeceweb.pdf

STORCH D. (2006): Pochybnosti o stavu přírody aneb proč ji vlastně chránit. Ekolist, 3: 12-15.

SUDA J. (2005): Co se skrývá za průtokovou cytometrií? Živa, 53: 46-48.

SUDA J. (2009): Darwinova „odporná záhada“ po 130 letech aneb souvisí polyploidie s rozmanitostí krytosemenných rostlin? Živa, 5: 204-209.

SUDA J. (2011): Průtoková cytometrie a její využití v botanice. - In: Mandák B., Krahulec F., Hroudová Z. [ed.]: Zprávy České Botanické Společnosti, Praha, Materiály, 25: 21-42.

SUDA J. et KAPLAN Z. (2012): Rostlinný endemismus a endemity české květeny. Živa, 4: 168-174.

SUDA J. et TRÁVNÍČEK P. (2006): Realiable DNA ploidy determination in dehydrated tissues of vascular plants by DAPI flow cytometry: New prospects for plant research. Cytometry, 69: 273-280.

SVOBODA A. M. et TÁBOR I. (1998): Botanické zahrady a arboreta - jejich úloha a příspěvek ke konservaci genofondu rostlin: 80-89. - In. Výzkumný ústav rostlinné výroby Praha-Ruzyně. „Genetické zdroje č. 75“: Sborník referátů ze semináře: Metody konzervace genofondu rostlin a možnosti jejich využití v ČR. ISBN 80-238-3569-6. Dostupné z: http://docplayer.cz/4928918-Metody-konzervace-genofondu-rostlin-a-moznosti-jejich-vyuziti-v-cr.html

ŠEMBEROVÁ K. (2013): Populační struktura a fenotypová diferenciace *Campanula moravica*. - Ms. [Dipl. práce, depon. In: Knihovna katedry botaniky Přírodovědecké fakulty UK, Praha].

ŠIBÍK J., ŠIBÍKOVÁ I. et KLIMENT J. (2010): The subalpine *Pinus mugo*-communities of the Carpathians with a European perspective. Phytocoenologia, 40(2-3): 155-188.

ŠTURSA J. (2014): Krkonošský národní park: kouzlo Krkonoš. Správa KRNAP. Dostupné z: http://webserv.krnap.cz/data/Kouzlo_Krkonos_web.pdf

ŠTURSA J., HARČARIK J., KRAHULEC F., ZAHRADNÍKOVÁ J. et KWIATKOWSKI P. (2009): Černý a červený seznam cévnatých rostlin Krkonoš. Opera Corcontica, 46: 67-104.

ŠTURSA J. et WILD J. (2014): Kleč a smilka - klíčový hráči vývoje alpínského bezlesí Krkonoš (Vysoké Sudety, Česká republika). Opera Corcontica, 51: 5-36.

TOTLAND Ø. (2004): No evidence for a role of pollinator discrimination in causing selection on flower size through female reproduction. Oikos, 106: 558-564.

VALACHOVIČ M. (2002): Karbonátové sutiny v montánnom až alpínskom stupni - In: Stanová V. et Valachovič M. [ed.] (2002): Katalóg Biotopov Slovenska. DAPHNE - Inštitút aplikovanej ekológie, Bratislava. ISBN 80-89133-00-2.

VICENA I., JUHA M. et NOŽIČKA S. (2004): Větrné polomy a vývraty na území NP a CHKO Šumava v roce 2002, jejich příčiny a následky. Aktuality Šumavského výzkumu II, Sborník z konference. Vimperk: Správa NP a CHKO Šumava: 290-296.

VOLOŠČUK I. [ed.] (1994): Tatranský národný park: biosférická rezervácia. Martin: Gradus. ISBN 80-901392-4-8.

WAGNER H. (1871): *Ranunculus alpestris*: p. 14. - In. Illustrirte deutsche Flora: eine Beschreibung der in Deutschland und der Schweiz einheimischen Blütenpflanzen und Gefässcryptogamen. Stuttgart: Julius Hoffmann. Dostupné z: https://babel.hathitrust.org/cgi/pt?id=coo.31924003518341;view=1up;seq=86

WAGNEROVÁ Z. (2001): Vliv výsadeb kosodřeviny stáří 20, 40, 60 a 90 let na vegetační kryt. Opera Corcontica, 38: 163-170.

WENDLING B. M., GALBREATH K. E. et DECHAINE E. G. (2011): Resolving the evolutionary history of *Campanula* (*Campanulaceae*) in western north America. PLoS ONE 6(9): 1-10. e23559. doi: 10.1371/journal.pone.0023559

WOLPERT A. (1962): Heat transfer analysis of factors affecting plant leaf temperature. Significance of leaf hair. Plant physiology, 37(2): 113-120.

ZEIDLER M. (2012): Potenciální změny alpínské vegetace ve střední Evropě pod vlivem oteplování. Životné prostredie, 46: 330-333.

ZEIDLER M. et BANAŠ M. (2013): Vybrané kapitoly z ekologie horských ekosystémů. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc. Dostupné z: http://www.ekologie.upol.cz/assets/uploads/EKO/HOEK/Zeidler,%20Banas%20-%20Vybrane%20kapitoly.pdf

ZEIDLER M., BANAŠ M., DUCHOSLAV M. et LEŠKOVÁ M. (2010): Vliv vysazených klečových porostů na alpínskou vegetaci v Hrubém Jeseníku. Příroda, 29: 37-50.

ZEIDLER M., CHMELINOVÁ B., BANAŠ M. et LEŠKOVÁ M. (2014): Dlouhodobé změny subalpínské vegetace svahu Petrových kamenů v Hrubém Jeseníku. Příroda, 32: 5-17.

ZOZOMOVÁ-LIHOVÁ J., MALÁNOVÁ-KRÁSNÁ I., VÍT P., URFUS T., SENKO D., SVITOK M., KEMPA M. et MARHOLD K. (2015): Cytotype distribution patterns, ecological differentiation, and genetic structure in a diploid-tetraploid contact zone of *Cardamine amara.* American Journal of Botany, 102(8): 1380-1395. doi: 10.3732/ajb.1500052

Internet:

AOPK ČR (2016): Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky. Resort životního prostředí. Dostupné z: http://www.ochranaprirody.cz/druhova-ochrana/ Celer 2012 cit. v minzp.sk - odborný návrh zonácie TANAP-u

BÚ AV ČR (2016): Botanický ústav AV ČR, v.v.i. Průhonice: Oddělení průtokové cytometrie [online] [cit. 2016-01-29]. Dostupné z: http://www.ibot.cas.cz/cs/vedecke-skupiny-a-laboratore/oddeleni-prutokove-cytometrie/

CELER S. ŠOP SR Správa TANAPu, Tatranská Štrba et Úřad geodézie, kartografie a katastra SR, 2000, č. 040/010205-AG (2012): Vedecký návrh zonácie TANAP-u, 14. február 2012. Výsledky VI. - In: Topercer J., Šibík J., Janiga M., Celer S. [ed.]: Vedecký návrh zonácie Tatranského národního parku. MŽP SR, Bratislava. Dostupné z: http://www.minzp.sk/files/sekcia-ochranyprirodyakrajiny/vedecky_navrh_zonacie_tanapu_jt.pdf

CHM.NATURE.CZ (2016): Informační system Úmluvy o biologické rozmanitosti: Text Bernské úmluvy - příloha I (čj) - Seznam ohrožených druhů rostlin [online] [cit. 10-06-2016] Dostupné z: http://chm.nature.cz/dalsi-mezinarodni-zavazky/bernska-umluva/text-bernske-umluvy/#kapitola-iiiochrana-druhu

IUCNredlist.org (2016): The IUCN Red List of Threatened Species 2015-4. [online] [cit. 09-06-2016]. Dostupné z: http://www.iucnredlist.org/

MŽP SR (2016): Ministerstvo životného prostredia Slovenskej republiky [online] [cit. 2016-04-07]. Dostupné z: http://www.minzp.sk/sekcie/temy-oblasti/ochrana-prirody-krajiny/priprava-zonacie-tatranskeho-narodneho-parku/

NATURA 2000 (2006): NATURA 2000, AOPK ČR. Ochrana lokalit Natura 2000. Dostupné z: http://www.nature.cz/natura2000-design3/sub-text.php?id=1848&akce=&ssHledat=

NPS.gov (2016): Yellowstone National Park. [online] [cit. 2016-04-07]. Dostupné z: https://www.nps.gov/yell/learn/historyculture/index.htm

Správa KRNAP (2010): Správa Krkonošského národního parku. [online] [cit. 2016-04-02]. Dostupné z: http://www.krnap.cz/

Správa KRNAP (2010)*[1]: Správa Krkonošského národního parku - nová zonace KRNAP-u. [online] [cit. 2016-06-25]. Dostupné z: http://www.krnap.cz/aktuality/tz-nova-zonace-vstoupila-v-platnost/

Správa TANAP (2012): Správa Tatranského národního parku. [online] [cit. 2016-04-03]. Dostupné z: http://spravatanap.sk/web/index.php

ŠOP SR (2002): Štátna ochrana prírody Slovenskej republiky [online] [cit. 2016-04-03]. Dostupné z: http://www.sopsr.sk/tatry/index.html

TANAP.org (2015): Sprievodca pre Tatranský národný park. [online] [cit. 2016-04-03]. Dostupné z: http://www.tanap.org/

UNOFFICIAL NETWORKS (2015): NASA Proves The Earth is Melting in These 10 Images. Ice melt, Italy / Switzerland. [online] [cit. 2016-07-14]. Dostupné z: http://unofficialnetworks.com/2015/02/nasa-proves-the-earth-is-melting-in-these-10-images

WORLDPLANTS.WEBARCHIV.KIT.EDU (2016): Flora der Alpen [online] [cit. 12-06-2016]. Dostupné z: https://worldplants.webarchiv.kit.edu/alpen/

BIOLIB.CZ (1999-2016): Biological Library - Taxonomic three of plants and animals with photos [online]. Dostupné z: www.biolib.cz

FLORABASE.CZ: Portál botanických dat. Výskyt cévnatých rostlin v ČR. *C. rotundifolia* subsp. *sudetica*, *C. rotundifolia* subsp. *rotundifolia* [online]. Dostupné z: www.florabase.cz

CHROMOSOMES.SAV.SK (2016): Karyologickej databázy papraďorastov a semenných rastlín Slovenska. *C. tatrae* [online]. Dostupné z: www.chromosomes.sav.sk

TROPICOS.ORG (2016): Tropicos - Name search [online]. Dostupné z: www.tropicos.org