

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Jan Binter

Anatomické a fyziologické adaptace vysokohorských rostlin Ladaku
Anatomical and physiological adaptations of high mountain plants in Ladakh

Bakalářská práce

Školitel: doc. Mgr. Jiří Doležal, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Aleš Soukup, Ph.D.

Praha, 2023

Poděkování

Chtěl bych poděkovat Jiřímu Doležalovi nejen za rady při psaní práce, ale hlavně za to, že jsem se mohl podívat do Ladaku. Velké díky patří také Aleši Soukupovi za cenné připomínky a čas, který mi věnoval.

Prohlášení:

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

V Praze, 3.5.2023

Podpis

Abstrakt

Ladak je horská oblast, nacházející se v severozápadní Indii, charakteristická velkým výškovým gradientem. V relativně nižších polohách se musejí rostliny potýkat zejména s vysokými teplotami a aridním klimatem. Množství srážek pak stoupá podél výškového gradientu, teplota naopak výrazně klesá. Ladak se díky tomu dá přirovnat k jakési přírodní laboratoři, ve které můžeme pozorovat změny různých vlastností rostlin v odpovědi na gradienty teploty a vlhkosti.

Nepříznivé podmínky ve vyšších polohách, jako je nízká teplota, zvýšené ozáření atd., selektovaly u vysokohorských rostlin Ladaku celou řadu morfologických, anatomických a fyziologických adaptací. Tyto adaptace umožňují růst rostlin i v extrémních nadmořských výškách sahajících až k 6150 m n. m. Horní limit výskytu rostlin není dán přítomností fyzických bariér, jako je například hranice trvalého sněhu, a je tedy odrazem toho, jakým podmínkám se rostliny ještě dokázaly přizpůsobit. To umožňuje studovat adaptace rostlin na ty opravdu nejextrémnější podmínky.

Díky výše uvedeným faktorům může studium rostlin v Ladaku nabídnout zajímavou perspektivu pro pochopení biologie horských rostlin.

Klíčová slova

Ladak, výškový gradient, vysokohorské prostředí, aridní klima, anatomické a fyziologické adaptace

Abstract

The Ladakh region of the northwestern Indian Himalaya is a high-elevation desert that presents a suite of environmental conditions that constrain plant growth. At lower elevations, aridity and high temperatures constrain plant growth. However, at higher elevations, temperature steeply drops and an increase in precipitation occurs. Therefore, the Ladakh region can be considered a natural laboratory where the adaptive responses of plant traits to moisture and temperature gradients can be observed.

Plants in high mountain regions had to evolve and adapt to harsh environmental stress including low temperatures, UV radiation, short growing seasons, etc. Morphological, anatomical and physiological adaptations allow plants in Ladakh to grow at altitudes up to 6150 meters. This limit for plant growth in Ladakh is not set by the permanent snow line or any other mechanical barrier, but instead by the inability of plants to survive at such an elevation. This situation allows us to study the physiological limits of plant adaptations in extreme conditions.

Thus, studying plants in Ladakh can bring an important understanding to adaptive ability of mountain plants.

Keywords

Ladakh, altitude gradient, high mountains, arid climate, anatomical and physiological adaptations

Seznam použitých zkratek

Zkratka	Termín v AJ	Termín v ČJ
ABA	abscisic acid	kyselina abscisová
AMF	arbuscular mycorrhizal fungi	arbuskulárně mykorhizní houby
ATP	adenosine triphosphate	adenosintrifosfát
DNA	deoxyribonucleic acid	deoxyribonukleová kyselina
DSE	dark septate endophytes	
LDMC	leaf dry matter content	obsah sušiny v listu
LHC II	light-harvesting complex II	Světlosběrný komplex II
Lhcb2	light-harvesting chlorophyll a/b-binding protein 2	
NADPH	nicotinamide adenine dinucleotide phosphate	nikotinamidadenindinukleotidfosfát (redukováný)
NSC	nonstructural carbohydrates	nestrukturální sacharidy
ROS	reactive oxygen species	reaktivní formy kyslíku
RUBISCO	ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase	ribulosa-1,5-bisfosfát-karboxylasa/oxygenasa
StDMC	stem dry matter content	obsah sušiny ve stonku
UVB	ultraviolet B	ultrafialové záření B
WUE	water use efficiency	efektivita využití vody

Obsah

1	Úvod	1
2	Ladak	2
2.1	Geografie a klima Ladaku.....	2
2.2	Rostliny v Ladaku.....	2
2.2.1	Diverzita	3
2.2.2	Vegetace.....	3
3	Funkční vlastnosti.....	6
3.1	Výška nadzemní části.....	6
3.2	Růstové formy	6
3.3	Biomasa orgánů.....	6
3.4	Sušina v listu a stonku.....	7
4	Fyziologické adaptace	8
4.1	Fotosyntéza	8
4.2	Nestrukturální sacharidy.....	11
4.3	Vodní provoz	12
4.4	Příjem živin.....	13
4.5	Symbiózy s mikroorganismy.....	14
4.6	Ostatní adaptace	16
5	Anatomické adaptace.....	18
5.1	Meristémy a růst pletiv.....	18
5.2	Xylém	20
5.3	List	21
6	Závěr.....	23
7	Seznam použité literatury	24

1 Úvod

Vysokohorské systémy (nad 3000 m n. m.) nabízí díky nepříznivým podmínkám prostředí zajímavé možnosti pro studium celé řady aspektů rostlinné biologie. Tyto oblasti jsou navíc velmi náchylné k dopadům klimatické změny a studium adaptací rostlin nám umožňuje lépe pochopit, jakým způsobem budou na změny prostředí reagovat. Řada výzkumníků se zabývá horskými rostlinami, nicméně kvůli špatné přístupnosti a velkým nadmořským výškám zůstává území Ladaku málo prostudované. Přitom právě velký výškový gradient, s postupně se měnícími podmínkami a výskytem rostlin až do 6150 m n. m., nabízí ideální možnosti pro studium rostlinných adaptací.

V první části této práce popisují charakteristiky prostředí Ladaku a jejich vliv na výskyt rostlin a složení vegetace. Druhy rostlin přizpůsobené aridnímu klimatu a vysokým teplotám s rostoucí nadmořskou výškou postupně nahrazují rostliny schopné tolerovat extrémně nízké teploty a krátkou vegetační sezónu. V hlavní části práce se zaměřuji na jednotlivé adaptace rostlin na prostředí Ladaku. Důraz je kladen na anatomii a fyziologii, nicméně jsou zmíněny i některé aspekty morfologie.

Práce si klade za cíl představit prostředí Ladaku a vybrané aspekty anatomie a fyziologie umožňující rostlinám přežít na tomto nehostinném území. Vzhledem k malému počtu studií provedených přímo na území Ladaku jsou často uváděny výsledky z jiných oblastí. Ačkoliv jsou některé aspekty života rostlin podobné pro většinu vysokohorských oblastí, jiné zřejmě mohou být relativně specifické pro území Ladaku a relevance výsledků z jiného prostředí je tedy diskutována.

2 Ladak

2.1 Geografie a klima Ladaku

Ladak je vysokohorská oblast (většina území se nachází ve výšce přes 3000 m n. m.), nacházející se v severozápadní Indii. Toto území dříve patřilo pod stát Džammú a Kašmír, od roku 2019 je indickým svazovým teritoriem. Ladak spadá do Transhimálaje, což je horské pásmo ležící ve srážkovém stínu Himálaje. Díky tomu je Ladak aridní oblast s ročními srážkami mezi 50–300 mm (Doležal et al. 2019). Významný je vlhkostní gradient, kdy níže položená místa jsou typicky sušší, oproti relativně vlhčím habitatům ve velké nadmořské výšce (Doležal et al. 2021). Ve výšce nad 5000 m n. m. spadne většina srážek ve formě sněhu (Doležal et al. 2019). Kolem 65 % všech ročních srážek sice spadne v Ladaku během zimy, přesto je srpen měsícem s největšími měsíčními srážkami. Nejmenší srážky naopak bývají v říjnu a listopadu (Doležal et al. 2019).

Z důvodu suchého klimatu se ledovce objevují až zhruba v 5500 m n. m. Často jsou však místa do 6200–6400 m n. m. úplně bez ledovců (Doležal et al. 2016). Kvůli stále vyšším teplotám, způsobeným klimatickou změnou, kdy například v Lehu (největší město Ladaku) stoupla průměrná roční teplota v minulém století o 1,6 °C (Bhutyany et al. 2007), dochází k významnému tání ledovců (Schmidt & Nüsser). Klimatická změna má také za následek zvýšení srážek (Doležal et al. 2016).

Pro oblast jsou charakteristické velké denní výkyvy teplot. Měření mikroklimatu v různých nadmořských výškách na východě Ladaku zjistili Dvorský et. al (2015) maximální denní rozpětí teplot vzduchu až 42,4 °C (minimum -14,1 °C, maximum 28,3 °C). Toto měření proběhlo v 6150 m n. m. a ilustruje extrémnost podmínek v podobných nadmořských výškách.

2.2 Rostliny v Ladaku

Různé faktory ovlivňují výskyt rostlin v Ladaku. Těmi nejdůležitějšími abiotickými jsou nadmořská výška, vlhkost a salinita (Dvorský et al. 2011). Horní limit výskytu cévnatých rostlin je v této oblasti 6150 m n. m. (Klimeš & Doležal 2010, Dvorský et al. 2015). I přes to, že teplota s nadmořskou výškou klesá, neplatí vždy, že výše položená místa výskytu rostlin jsou chladnější (Dvorský et al. 2015). To poukazuje na důležitost mikroklimatu konkrétního místa v růstu vysokohorských rostlin (Körner 2003, Dvorský et al. 2015). Roli ve výběru habitatu hrají především rozdíly ve vlivu větru, slunečního záření a sněhové pokrývky (Dvorský et al. 2015).

Díky tomu, že fyzické bariéry, jako je hranice trvalého sněhu, jsou v Ladaku situované výše, než je horní hranice výskytu rostlin, můžeme přisoudit limitaci výskytu rostlin jejich fyziologickým vlastnostem (Klimeš & Doležal 2010). To odlišuje Ladak od níže položených horských oblastí, kde je tato hranice často nastavena fyzickými bariérami.

2.2.1 Diverzita

Nejpřesnějším odhadem počtu druhů na území Ladaku jsou pravděpodobně výsledky práce Dvorského et al. (2018), podle kterých je zde 1250 druhů. Co se týče zastoupení jednotlivých taxonomických skupin, Kala (2011) uvádí jako nejpočetnější čeleď Asteraceae, dále pak čeledi Poaceae a Brassicaceae. Jako nejpočetnější rod uvádí *Astragalus*.

Nadmořská výška je, jak již bylo zmíněno, pro výskyt rostlin zásadní a početnost druhů se podél výškového gradientu značně mění. Největší druhovou rozmanitost objevili Kala & Mathur (2002) v rozmezí 4000–4500 m n. m.

2.2.2 Vegetace

V Ladaku je několik habitatů s rozdílnými podmínkami (Obr. 1). Dvorský et al. (2011) zde definovali těchto osm vegetačních typů:

- Typ *Puccinellia himalaica-Polygonum sibiricum* (habitat – slané mokřady) zahrnuje halofilní rostliny snášející vysokou salinitu prostředí. Hustota vegetace klesá se zvyšujícím se zasolením. Typická nadmořská výška je 4500 m n. m. a obsah živin v půdě je nízký.
- Typ *Elimus jacquemontii-Oxytropis tatarica* (habitat – křoviny), který má výškové optimum mezi 4200–5000 m n. m., je typický přítomností keřů, jako je dominantní druh *Caragana versicolor*. Vegetační pokryv se pohybuje okolo 30 % a vlhkost půdy je střední až vysoká, s nízkým obsahem živin.
- Typ *Potamogeton amblyphyllus-Halerpestes sarmentosa* (habitat – vodní tělesa) tvořený hydrofilními druhy rostlin, je vázán na trvalá vodní tělesa. Vegetační pokryv je celkem vysoký (> 60 %) a obsah živin nízký až střední.
- Typ *Oxytropis microphylla-Stipa caucasica* (habitat – polopouště a stepi) je nejčastěji ve výšce 4500–4900 m n. m. a je charakteristický velkým suchem a malým obsahem živin v půdě. Kvůli značnému suchu je vegetační pokryv velmi nízký.

- Typ *Kobresia royleana-Kobresia schoenoides* (habitat – alpínské louky) má ze všech osmi typů největší druhovou pestrost a je charakteristický vysokým vegetačním pokryvem. Vyskytuje se především okolo horských potoků a jezer, což má za následek značnou vlhkost substrátu. Obsah živin je střední až nízký a výškové optimum je mezi 4600–4900 m n. m.
- Typ *Chenopodium karoii-Leymus secalinus* (habitat – místa odpočinku zvířat) je díky zvířecím exkrementům typický vysokým obsahem živin. Substrát je spíše suchý a vegetační pokryv nepřekračuje 60 %. Výškové optimum je 4600–5000 m n. m.
- Typ *Thylacospermum caespitosum-Pleurospermum stellatum* (habitat – sutě a kamenná moře) se vyskytuje ve výškách mezi 4750–5620 m n. m. na prudkých svazích. Takové prostředí je značně nestabilní a vegetační pokryv je proto velmi nízký. Substrát je středně vlhký až vlhký s nízkým obsahem živin.
- Typ *Poa attenuata-Potentilla pamirica* (habitat – subnivální zóna) je nejvýše položený vegetační typ (4600–5700 m n. m.) sahající až k hranici sněhu. V nejvyšších nadmořských výškách u této hranice se rostliny většinou objevují pouze jako jednotlivci. Vlhkost je zde relativně velká a půda je chudá na živiny. Vegetační pokryv je proměnlivý a pohybuje se mezi 20–60 %.



Obrázek 1 – Osm hlavních habitatů Ladaku: 1 – slané mokřady, 2 – místa odpočinku zvířat, 3 – vodní tělesa, 4 – křoviny, 5 – polopouště a stepi, 6 – alpské louky, 7 – sutě a kamenná moře, 8 – subnivální zóna (převzato z Klimešová et al. 2011).

3 Funkční vlastnosti

Funkční vlastnosti organismu určují životní strategii ve vztahu k prostředí. Vzhledem k zaměření práce budou vybrané aspekty anatomie a fyziologie probírány ve vlastních kapitolách a v této části se pouze stručně zmíním o ostatních funkčních vlastnostech, které jsou důležité pro oblast Ladaku.

3.1 Výška nadzemní části

Výška nadzemní části rostliny může být důležitou adaptivní vlastností v horském prostředí. S rostoucí nadmořskou výškou se výška rostlin typicky zmenšuje z několika důvodů. Nižší rostliny nejsou tolik vystaveny studenému vzduchu a mohou čerpat teplo z vyhřátého substrátu (Körner 2003). Malý vzrůst také chrání před silným větrem (Körner 2003). Výhodnost nízkého vzrůstu potvrzují i výsledky z horní hranice výskytu cévnatých rostlin v Ladaku, kde jsou rostliny specializované na subnivální zónu nižší, než generalisté s širším optimem výskytu (Dvorský et al. 2015). Malý vzrůst rostlin by mohl být částečně zapříčiněn také tím, že nízké teploty omezují produkci biomasy, a tím i růst rostlin (Bliss 1956).

3.2 Růstové formy

Klonální rozmnožování může být v horském prostředí zvýhodněno, protože kvůli častým změnám podmínek je výsledek růstu ze semene nejistý (Evette et al. 2009). Na druhou stranu v nejvyšších nadmořských výškách Ladaku dominují neklonální polštářové rostliny (Klimešová et al. 2011), které díky nízkému vzrůstu a kompaktnosti dokážou oddělit klima uvnitř a vně polštářů, a tím udržovat vyšší vnitřní teplotu (Körner 2003). Nejvíce klonálních forem rostlin zaznamenali Klimešová et al. (2011) mezi 4500 a 5500 m n. m.

Přítomnost keřů je typická zejména pro nadmořské výšky mezi 4200 a 5000 m n. m. (Dvorský et al. 2011). Co se týče stromů, druh *Myricaria elegans* tvoří souvislý porost do 4100 m n. m. (Doležal et al. 2016b). Jednotlivci se vyskytují i ve vyšších nadmořských výškách, kde postupně ztrácejí stromový charakter (Doležal et al. 2019b).

3.3 Biomasa orgánů

Vegetativní orgány, tedy kořen, stonek a list, hrají v životě rostliny různé role. Rozdílné poměry v investici rostliny do biomasy těchto orgánů odráží životní strategii (Stearns 1992). V horských oblastech alokují rostliny s rostoucí nadmořskou výškou více biomasy do podzemních orgánů (Ma et al. 2010). Stejný trend pozorovala Chlumská (2010) na území Ladaku. Důvodem by mohl

být výše probíraný vzrůst rostlin (malá výška nadzemní části) (Körner 2003) či snížená dostupnost živin (Macek et al. 2015). Ta by mohla společně s menší kolonizací některými mykorrhizními houbami (Kotlínek et al. 2017) (viz. kapitola 4.5) selektovat rozsáhlejší kořenový systém pro zvýšení příjmu živin. Podzemní dlouholeté orgány navíc slouží pro ukládání zásobních látek a tvoří tak relativně velké množství biomasy (Ma et al. 2010).

3.4 Sušina v listu a stonku

Typicky se udává obsah sušiny v listech (LDMC – leaf dry matter content) a ve stonku (StDMC – stem dry matter content). S vyšším obsahem sušiny stoupá perzistence a tím i dlouhověkost, protože takové orgány jsou tužší, a tak odolnější vnějším vlivům (Lasky et al. 2014). V Ladaku mají rostliny ve větší nadmořské výšce menší obsah LDMC i StDMC (Dvorský et al. 2015). Nadzemní orgány, které by byly v zimním období více vystaveny nepříznivým podmínkám, jsou totiž jedno sezónní a musí tak být vytvořeny během krátké vegetační sezóny, na rozdíl od zimu přečkávajících, dlouhověkých podzemních orgánů (Webber & May 1977).

4 Fyziologické adaptace

Ladak je díky extrémním nadmořským výškám a aridnímu klimatu nehostinné místo pro život. Řada fyziologických pochodů je zde významně ovlivněna nejen enviromentálními podmínkami, ale také specifickými interakcemi s ostatními organismy. Rostliny se tomuto prostředí musely v evoluci přizpůsobit a regulace fyziologických procesů v tom hrála zcela zásadní roli.

4.1 Fotosyntéza

Podél rozsáhlého výškového gradientu na území Ladaku se výrazně snižuje teplota a zvyšuje sluneční ozáření (Řeháková et al. 2019). Především kombinace těchto dvou faktorů významně ovlivňuje fotosyntézu ve vysokohorském prostředí.

Se snižující se teplotou je fotosyntéza omezena pomalejší enzymatickou aktivitou (Li et al. 2018), nicméně úroveň ozáření je vysoká. Za takovýchto podmínek není v buňce využití pro energii dopadajícího záření, což může vést ke vzniku reaktivních forem kyslíku (ROS) a následnému poškození rostlinných struktur včetně fotosyntetického aparátu. Přebytkové energie se lze zbavit několika způsoby. Rostlina může například díky xantofylovému cyklu disipovat excitační energii na teplo (Demmig et al. 1987), což se uplatňuje i v horských podmínkách (Li et al. 2018). Přebytkové energie se mohou rostliny zbavovat také díky chlororespiraci (Laureau et al. 2013). Chlororespirace je proces v chloroplastech, při kterém jsou elektrony předávány na kyslík (Bennoun 1982). Součástí chlororespirační dráhy je plastidová terminální oxidáza (Carol et al. 1999), jejíž množství v listech roste s nadmořskou výškou (Streb et al. 2005). Díky schopnosti reoxidovat plastochinon může zabránit plastidová terminální oxidáza příliš redukovanému stavu a zajistit plynulý tok elektronů. Slouží tak jako bezpečnostní ventil pro přebytkovou energii (Laureau et al. 2013). Celá dráha tedy skrze elektrony z oxidace plastochinonu může fungovat jako alternativní sink energie.

Další alternativní, bezpečnou cestou, kterou může být energie směřována, je fotorespirace (Kozaki & Takeba 1996). Fotorespirace je způsobena oxygenázovou aktivitou enzymu ribulosa-1,5-bisfosfát-karboxylasa/oxygenasa (RUBISCO), ta má za následek vznik fosfoglykolátu, který musí být recyklován. Fotorespirace vede k spotřebě adenosintrifosfátu (ATP) a oxidaci redukovaného nikotinamidadenindinukleotidfosfátu (NADPH). Tím dojde k uvolnění energie ve chvíli, kdy k této oxidaci nemůže docházet tradiční cestou při redukci fixovaného CO₂

(Kozaki & Takeba 1996). To se děje především při snížení transpirace způsobené nedostatkem vody (Hernández-Fuentes et al. 2019), který je v Ladaku typický zejména pro rostliny relativně nižších poloh (Doležal et al. 2019). Při nedostatku vody totiž rostlina zavře průduchy, čímž se omezí příjem CO₂ a kvůli probíhající fotosyntéze se zvýší koncentrace O₂.

Důležitou roli v ochraně před nadměrným slunečním zářením hraje také ultrastruktura chloroplastů. Bascuñán-Godoy et al. (2010) ukázali, že rostliny vystavené většímu ozáření mají menší chloroplasty s menším počtem gran, což pravděpodobně vede ke sníženému zachytávání světla. Na druhou stranu, stejná studie ukazuje opačný trend u rostlin limitovaných teplotou a krátkou vegetační sezónou. Podobné výsledky by mohly poukazovat na určitý trade-off na území Ladaku. V extrémních nadmořských výškách je totiž velmi krátká vegetační sezóna, ale také značné ozáření. Rostliny si tedy potřebují vytvořit co nejvíce zásob na přečkání nepříznivých podmínek, zároveň se však musí vyhnout dopadům nadměrného záření.

Zajímavým způsobem, jak by i rostliny v horských oblastech mohly předcházet negativním dopadům nadměrného ozáření, je pohyb chloroplastů, který vede k vyhýbání se světlu (Kasahara et al. 2002).

Další možností, jak se rostliny vypořádávají s nadměrným slunečním zářením, může být omezení množství proteinů, které jsou součástí LHC II (light-harvesting complex II)¹, například Lhcb2 (light-harvesting chlorophyll a/b-binding protein 2) (Bascuñán-Godoy et al. 2010). Menší množství těchto proteinů znamená zmenšení aparátu pro zachycení slunečního záření. Jeho velikost se může v průběhu dne měnit v závislosti na aktuální úrovni ozáření a rostlina tak může regulovat zachytávání světla (Bascuñán-Godoy et al. 2010).

Příliš nízká teplota omezuje růst rostliny (Bliss 1956). Důvodem však nejspíš není nedostatek uhlíku způsobený nízkou fotosyntetickou aktivitou, ale možná omezení při tvorbě pletiv (Hoch & Körner 2012) (více v kapitole 5.1). To by znamenalo, že v momentě, kdy je teplota již tak nízká, že nemůže docházet k formování pletiv, fotosyntéza pořád probíhá. Tyto podmínky tedy vedou ke zvýšení celkového množství nestrukturálních sacharidů (NSC – nonstructural carbohydrates) (Hoch & Körner 2012, Körner et al. 2019). U horských rostlin se tak může oproti rostlinám z jiných podmínek významně zvýšit množství cukrů v listech, protože nedochází

¹ LHC II komplex zachycuje sluneční záření a přenáší excitační energii, typicky na fotosystém II

k růstu pletiv, který by fungoval jako sink. Tato zvýšená koncentrace vede k inhibici Calvinova cyklu (Stitt et al. 1991). Produktová inhibice Calvinova cyklu vede k hromadění redukováných koenzymů a může docházet ke vzniku ROS, jak bylo ilustrováno výše. U horských rostlin by mohly v tomto procesu hrát roli škrob a některé fruktany, kdy by konverze jednoduchých cukrů do polysacharidů zastavila výše zmíněnou inhibici, a tím obnovila chod Calvinova cyklu (Chlumská et al. 2022).

Pokud se rostlině nepodaří vypořádat se s nadměrným slunečním zářením, může dojít, jak již bylo zmíněno, k tvorbě ROS, které následně poškozují rostlinné struktury. Množství ROS obvykle stoupá se zvyšující se nadmořskou výškou (Ma et al. 2015, Cui et al. 2019, Zhao et al. 2019). K obraně proti ROS slouží antioxidační systémy, jako je například kataláza, peroxidáza, superoxid dismutáza, fenoly, flavonoidy, třísloviny a další. Obsah těchto látek v rostlinách také roste s nadmořskou výškou (Cui et al. 2019, Hashim et al. 2020).

Další možné omezení pro fotosyntézu ve velkých nadmořských výškách může představovat snížený parciální tlak CO_2 (Körner 2003). Na druhou stranu Shi et al. (2006) zaznamenali nárůst asimilace CO_2 ve větší nadmořské výšce. Podle Wanga et al. (2017) může být fotosyntéza efektivnější ve velkých nadmořských výškách, pokud snížená fotorespirace (nižší parciální tlak kyslíku) a zvýšené ozáření převáží efekt nízkého parciálního tlaku CO_2 . Je však potřeba si připomenout, že příliš vysoké ozáření může mít, zvláště při nízkých teplotách (Li et al. 2018), na fotosyntézu negativní vliv (Strand & Öquist 1985), sucho vede ke zvýšené fotorespiraci (Hernández-Fuentes et al. 2019) a nízká teplota omezuje asimilaci uhlíku (Li et al. 2018). Zda převáží snížená fotorespirace a zvýšené ozáření nebo nízký parciální tlak CO_2 a nízké teploty, bude možná záviset na podmínkách daného prostředí (míra ozáření, vlhkostní gradient, mikroklima...) a adaptacích konkrétních druhů rostlin. To by mohly naznačovat i neshody v empirických studiích. Cui et al. (2019) uvádí pokles fotosyntetické kapacity ve velkých nadmořských výškách. Na druhou stranu Fan et al. (2011) pozorovali vyšší fotosyntetickou kapacitu u rostlin ve větší nadmořské výšce a Kumar et al. (2006) ukázali podobnou fotosyntetickou kapacitu v malé i velké nadmořské výšce. Na území Ladaku mají rostliny zřejmě vysokou fotosyntetickou kapacitu (Flexas, nepublikováno). Rostliny v Ladaku jsou tedy možná v adaptacích, které regulují dopad slunečního záření, schopné najít optimální rovnováhu mezi snahou maximalizovat asimilaci uhlíku a zároveň snížit produkci ROS. Díky nízké míře fotorespirace a anatomickým adaptacím (viz. kapitola 5.3), které napomáhají

udržovat vyšší teplotu uvnitř listu, pak může být fotosyntetická kapacita vysoká i u rostlin ve velkých nadmořských výškách. Tu potřebují například k vytvoření dostatečného množství produktů fotosyntézy, které jsou pro rostlinu v horském prostředí velmi důležité (viz. níže).

4.2 Nestrukturální sacharidy

V průběhu fotosyntézy dochází k zafixování uhlíku, který může rostlina zabudovat do buněčných stěn, nebo ho využít k tvorbě nestrukturálních sacharidů (NSC), které jsou velmi důležitou součástí rostlinného metabolismu.

Na území Ladaku se celková koncentrace NSC zvyšuje s rostoucí nadmořskou výškou (Chlumská et al. 2022). Je možné, že tvorba pletiv je nízkou teplotou omezena více než fotosyntéza (Hoch & Körner 2012) (Podrobnější vysvětlení v kapitole 5.1). Za teplot, kdy už nedochází k formování pletiv, tedy fotosyntéza stále probíhá, čímž se zvyšuje obsah NSC (Hoch & Körner 2012). Velká diverzita NSC v horských rostlinách a jejich rozličné funkce ve fyziologických procesech však ukazují, že se nejedná pouze o pasivní akumulaci (Chlumská et al. 2022).

Velmi důležitá je pro horské rostliny funkce NSC jako zásobních látek, které organismus potřebuje zejména k přečkání zimního období. Období nepříznivých podmínek sice tráví rostlina v dormanci, i tak ale musí stále respirovat, čímž může spotřebovat více než 50 % těchto zásob (Wyka 1999). Dostatečné množství zásobních látek v podobě NSC je také důležité k obnovení růstu po přečkání této periody (Körner 2003), jejíž ukončení by mohlo u některých rostlin být signalizováno štěpením fruktanů (Benkeblia et al. 2005). Kromě toho, že mají funkci zásobních látek, se NSC podílejí v odpovědi na stres způsobený chladem (Pastorczyk et al. 2014). NSC mohou interagovat s fosfolipidy membrán (Hincha et al. 2000) a s proteiny, když dojde k zamrznutí vody. Tím je stabilizují a chrání rostlinu před poškozením mrazem (shrnuto v Hartmann & Trumbore 2016). Více odolné vůči mrazu jsou rostliny, které mají zvýšenou koncentraci fruktanů (Abeynayake et al. 2015), ale i jiných NSC (Leborgne et al. 1995). NSC se také mohou díky jejich osmotické aktivitě podílet na opravě mrazem způsobené kavitace (Trifilò et al. 2019) (viz. kapitola 5.2).

U studované dřeviny *Myricaria elegans* byla na území Ladaku na konci sezóny vysoká koncentrace NSC ve větvích, která by mohla potvrzovat zmiňovanou funkci NSC jako zásob pro znovuoobnovení růstu po zimním období (Doležal et al. 2019b). V průběhu dormance pak klesá

v bělovém dřevě koncentrace škrobu (jakožto energetické zásoby), naopak koncentrace některých cukrů a cukerných alkoholů (jakožto látek chránících strom proti mrazu) stoupá (Doležal et al. 2019b).

Jednoduché rozpustné cukry jsou důležité pro osmoregulaci (Acevedo et al. 1979), stejně tak jako cukerné alkoholy (Fujii et al. 1995). Zvýšené množství rozpustných NSC díky jejich schopnosti regulovat osmotický potenciál zvyšuje toleranci sucha (O'Brien et al. 2014). V relativně nižších polohách Ladaku, kde se rostliny musejí potýkat s nedostatkem vody (Doležal et al. 2021), by se tedy dala očekávat větší koncentrace rozpustných NSC. Zdá se však, že situace je odlišná (Chlumská et al. 2022) (Více v kapitole 4.3.).

4.3 Vodní provoz

Díky tomu, že se Ladak nachází ve srážkovém stínu, jsou zejména níže položené části tohoto území vystaveny značnému suchu (Doležal et al. 2021). Pro rostliny aridních oblastí je typická vysoká efektivita využití vody (WUE – water use efficiency) (Wang et al. 2021), která se projeví vysokým obsahem izotopu uhlíku ^{13}C v biomase (Farquhar & Richards 1984). V případě velkého sucha totiž rostlina zavírá průduchy, aby zamezila ztrátám vody, a je tak nucena asimilovat omezené množství uhlíku, který do listu prostoupil před uzavřením průduchů. Z toho důvodu musí využít větší množství jinak diskriminovaného izotopu ^{13}C (Farquhar & Richards 1984). Navzdory tomu mají často rostliny aridních částí Ladaku nízkou WUE (Liancourt et al. 2020). Tyto rostliny využívají strategie úniku před stresem (escape strategy) nebo vyhýbání se stresu (avoidance), díky kterým nejsou tolik vystaveny suchu (Liancourt et al. 2020). Nemusí tedy výrazně omezovat transpiraci, což se projeví na nižších hodnotách WUE (Kobata et al. 1996). V tomto případě je strategie úniku před stresem spojená s časovým „únikem suchu“ (růst až v příznivějších podmínkách), zatímco vyhýbání se stresu znamená, že rostliny mají lepší přístup k půdní vodě (Liancourt et al. 2020). Chlumská et al. (2022) navrhují u těchto rostlin jako možné strategie například schopnost získávat vodu z velkého objemu půdy díky dlouhým kořenům (např. *Delphinium brunonianum*, *Oxytropis* spp.), růst na místech, kde je snižena evaporace díky částečnému zastínění povrchu velkými balvany (*Delphinium brunonianum*) nebo například výskyt poblíž vodních toků u druhů s kratšími kořeny, jako je *Elymus schrenkianus* či *Poa attenuata*.

Klimatická změna způsobuje zvyšování teploty a množství srážek v Himálajích (Shrestha et al. 2012). Doležal et al. (2016) analyzovali dopady klimatické změny na vegetaci Ladaku. Trend,

kdy se teplomilnější druhy z nižších poloh posouvají do větších nadmořských výšek (Gottfried et al. 2012), se zde nepotvrdil a větší vliv má možná zvýšení srážek. V alpínském pásmu, které je přirozeně spíše vlhké, se složení vegetace změnilo směrem k druhům původně z azonálních, ještě vlhčích oblastí. Tyto druhy jsou navíc poměrně netradiční afinitou k vlhkému prostředí v kombinaci s vysokou WUE (Doležal et al. 2016). Klimatická změna vede v Ladaku k větším teplotním výkyvům, kdy jsou přes den významně zvýšené teploty, zatímco noční a ranní mrazy stále přetrvávají. Rostliny s vysokou WUE by se s těmito výkyvy měly lépe vypořádat (Doležal et al. 2016).

4.4 Příjem živin

Stoichiometrie prvků udává poměry mezi jednotlivými prvky v pletivech rostliny. Poměr N:P v listech se používá k určení limitujícího prvku, konkrétně je obvyklé $N:P < 14$ – limitace dusíkem, $N:P > 16$ – limitace fosforem (např. Reich & Oleksyn 2004). Zhang et al. (2019) pozorovali klesající poměr N:P v listech i v půdě s rostoucí nadmořskou výškou. Ve velkých nadmořských výškách byl pak tento poměr menší než 12. Větší limitace dusíkem ve velkých nadmořských výškách by mohla být zapříčiněna tím, že mladší půda (například po ústupu ledovce) obsahuje více fosforu, který se z půdy postupem času vymývá (Reich & Oleksyn 2004). Snížená mikrobiální aktivita při nižších teplotách ve velké nadmořské výšce by tak mohla mít větší vliv na příjem dusíku (Zhang et al. 2019). Na druhou stranu Zhang et al. (2021) ukázali zmenšení limitace dusíkem s rostoucí nadmořskou výškou. K rozdílným závěrům došli také například Zhao et al. (2014) (zmenšující se limitace dusíkem podél výškového gradientu) a Zhao et al. (2018) (zvětšující se limitace dusíkem ve velkých nadmořských výškách). V Ladaku studovali Macek et al. (2012) druhy *Poa attenuata* a *Waldheimia tridactylites* a zjistili, že *Poa attenuata* je limitovaná spíše fosforem, zatímco *Waldheimia tridactylites* dusíkem. Tato nekonzistence výsledků by mohla znamenat, že stoichiometrie prvků závisí na celé řadě faktorů, které se mohou lišit v závislosti na konkrétním výškovém gradientu a zkoumaném druhu. Například stáří půdy a mikrobiální aktivita mohou být odlišné v různých oblastech. Roli by také mohlo hrát lokální prostředí, které se může lišit množstvím opadu, obsahem vody v půdě atd. Pro limitaci konkrétním prvkem v horském prostředí zřejmě neexistuje zobecnitelný trend.

Celkový obsah živin v sušině listů může růst s nadmořskou výškou (Körner 1989). Vysvětlením pro zvýšenou koncentraci je snížený přírůstek biomasy (Morecroft et al. 1992), jinými slovy

nedojde k takovému naředění asimilovaným uhlíkem. Situace s množstvím živin v pletivech rostlin může být v extrémních nadmořských výškách složitější. Macek et al. (2012) na území Ladaku zaznamenali místo očekávaného nárůstu koncentrace živin s nadmořskou výškou spíše její pokles. Příčinou by mohlo být již zmiňované snížení mikrobiální aktivity při nižších teplotách. Mladá půda navíc ještě není příliš vyvinutá (Macek et al. 2012). To by mohlo potvrzovat i to, že Řeháková et al. (2015) zaznamenali v Ladaku pokles většiny živin v půdě s rostoucí nadmořskou výškou a Doležal et al. (2016) ukázali větší množství živin v alpinské zóně oproti zóně subnivální. V průběhu vegetační sezóny v nejvyšších nadmořských výškách navíc dochází k dočasnému mrznutí a následnému tání (Doležal et al. 2016), což může mít negativní vliv na půdní mikrobiální společenstvo (Walker et al. 2006) i na kořeny rostlin (Kreyling et al. 2012). To by mohlo snižovat dostupnost a příjem živin.

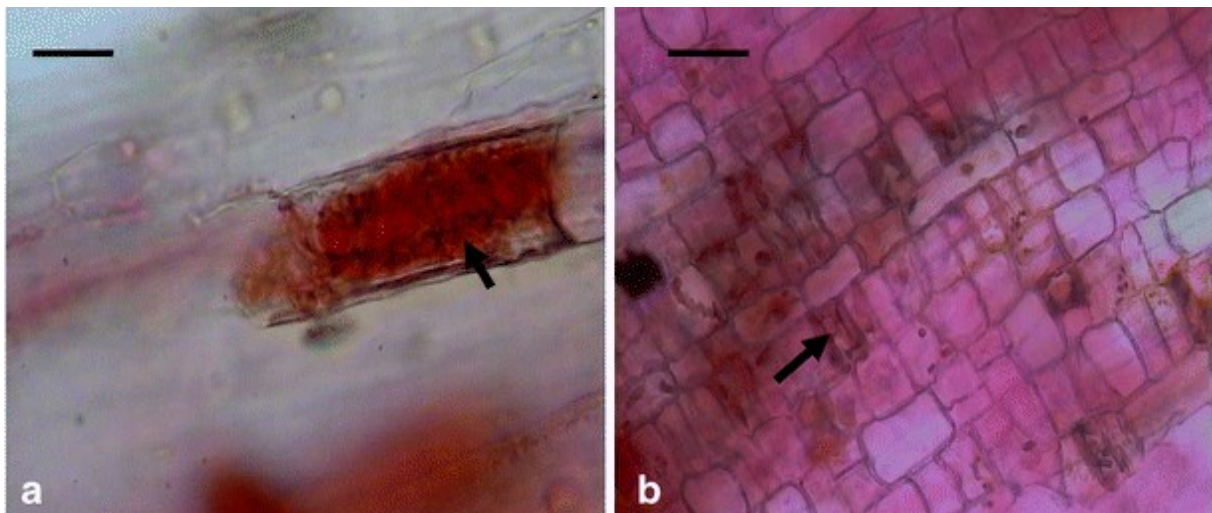
Uvedené výsledky naznačují, že adaptace k optimálnímu příjmu živin by v horském prostředí mohly být důležité. Spočívat by mohly v symbióze s mikroorganismy (viz. kapitola 4.5) nebo morfologii kořenového systému. Na jejich studium by bylo vhodné se zaměřit v budoucím výzkumu.

4.5 Symbiózy s mikroorganismy

Symbióza s houbami je pro rostliny velmi důležitá, nicméně jde o křehkou asociaci, která může být v extrémních podmínkách narušena. Dar et al. (2020) ukázali, že kolonizace kořenů mykorrhizními houbami má tendenci klesat s rostoucí nadmořskou výškou. To je trend často pozorovaný u arbuskulárně mykorrhizních hub (AMF – arbuscular mycorrhizal fungi) (např. Gai et al. 2012). Ve vysokých horách mají pro rostliny zřejmě velký význam DSE (dark septate endophytes) (Obr. 2) (Urcelay et al. 2011), jejichž výskyt s nadmořskou výškou naopak neklesá (Kotlínek et al. 2017). DSE jsou vřeckovýtrusné houby, obývající kořeny rostlin a jejich ekologický vztah s rostlinami není stále úplně objasněn, nicméně minimálně za určitých podmínek tvoří mutualistickou symbiózu (Jumpponen 2001). Kolonizací DSE jsou zřejmě pozitivně ovlivněny právě vysokohorské rostliny (Wu & Guo 2008).

Studie mykorrhizy v Ladaku je ve shodě s výše uvedenými výsledky (Kotlínek et al. 2017). Důvodů, proč kolonizace AMF na rozdíl od DSE klesá s rostoucí nadmořskou výškou, může být hned několik. Kvůli krátké vegetační sezóně musí rostliny v extrémních nadmořských výškách šetřit asimiláty. Je tedy možné, že se investice do AMF vysokohorským rostlinám tolik nevyplatí (Kotlínek et al. 2017). To by znamenalo, že je symbióza s DSE v těchto podmínkách

výhodnější. AMF jsou známy pro svou schopnost zvyšovat příjem fosforu u rostlin (Treseder 2013). Kotlínek et al. (2017) hypotetizují, že by vysokohorské rostliny mohly mít fosforu dostatek, a proto by mohla být symbióza s AMF méně důležitá. Situace s příjmem živin podél výškového gradientu je ale složitější (viz. kapitola 4.3), navíc AMF kromě fosforu dokážou zvyšovat příjem dusíku (Govindarajulu et al. 2005) i ostatních prvků (Briccoli Bati et al. 2015, Franco-Ramírez et al. 2021). Stejně tak mohou DSE významně zvyšovat příjem fosforu, dusíku (Vergara et al. 2018) a ostatních prvků (Vergara et al. 2019). Proto je podle mého názoru vysvětlení příjmem fosforu (Kotlínek et al. 2017) nebo jiných prvků zatím nedostatečné. Pro jeho potvrzení by bylo nezbytné ověřit, jakým způsobem přispívají oba typy mykorhizy k příjmu živin rostlinami, přímo ve vysokohorském prostředí. Každopádně je možné, že symbióza s DSE poskytuje vysokohorským rostlinám jiné výhody, které soužití s AMF nenabízí.



Obrázek 2 – Kořen druhu *Saussurea involucreta* kolonizovaný DSE: a) detail houbového mikrosklerocia v kořeni, b) tmavě pigmentované hyfy (převzato z Wu & Guo 2008).

AMF nebývají přítomné na nových půdách v začátečním stádiu sukcese, protože jejich spory nejsou přizpůsobené k šíření větrem (Cázares et al. 2005). Podobná situace by mohla hrát roli i v subnivální zóně v Ladaku, která je navíc fragmentovaná neobyvatelnými místy, čímž je zde ztížena kolonizace (Kotlínek et al. 2017). Největší kolonizace kořenů AMF byla v Ladaku zaznamenána na místech s nejpříznivějšími podmínkami pro rostliny (Kotlínek et al. 2017). Vypadá to tedy, že ve specifickém prostředí Ladaku je arbuskulární mykorhiza zvýhodněna v méně stresových podmínkách. Je však potřeba poznamenat, že i přes zmiňované trendy, našli Oehl & Körner (2014) na jednom z nejchladnějších míst s výskytem cévnatých rostlin

v Alpách, relativně bohaté společenstvo AMF. Pro pochopení změn v soužití rostlin a hub podél výškového gradientu, bude každopádně nezbytný další výzkum.

Některé rostliny mají symbiotické bakterie se schopností fixace vzdušného dusíku. Kessler et al. (1990) ukázali výrazný pokles symbiotické fixace při experimentálním snížení teploty, což by naznačovalo možný pokles fixace s rostoucí nadmořskou výškou. Ve velkých nadmořských výškách se ovšem aktivita symbiotických bakterií může výrazně podílet na příjmu dusíku u rostlin (Jacot et al. 2000, Sen et al. 2022). Některé symbiotické bakterie se zřejmě vyvíjely v koevoluci s rostlinami velkých nadmořských výšek a vytvořily si schopnost efektivně fixovat dusík i v extrémních podmínkách (Jacot et al. 2000).

Výskyt rostlin a půdních sinic v Ladaku je vzájemně ovlivněn (Řeháková et al. 2017). Sinice mají schopnost fixovat vzdušný dusík, čímž přispívají ke koloběhu dusíku na území Ladaku (Janatková et al. 2013) a mohou tak mít vliv na růst rostlin. Rostliny pak ovlivňují výskyt sinic díky vlivu na strukturu a úživnost půdy (Řeháková et al. 2017).

Řeháková et al. (2015) zjistili v Ladaku velké zastoupení aktinobakterií v rhizosféře a okolní půdě polštářové rostliny *Thylacospermum ceasptosum*. Aktinobakterie jsou známé pro svou schopnost rozkládat organickou hmotu (např. Bao et al. 2021), které je více v okolí rostliny. Zvýšený výskyt aktinobakterií má za následek větší rozklad organické hmoty a s ním spojené uvolňování živin, které má pozitivní vliv na růst rostlin (Solans et al. 2022). Tato asociace samozřejmě není specifická jen pro horské prostředí. Je ale potřeba připomenout její význam, protože půdní mikrobiální aktivita může být značně ovlivněna probíhající klimatickou změnou.

4.6 Ostatní adaptace

V této kapitole stručně zmíním některé zajímavé fyziologické adaptace rostlin, které se nedají zařadit do ostatních kapitol.

V této práci již byla zmiňována funkce některých kompatibilních solutů (viz. kapitola 4.2). Další látka, která mezi kompatibilní soluty patří a její akumulace byla zaznamenána ve vysokohorském prostředí, je prolin (Ma et al. 2015). Prolin zmírňuje stres díky tomu, že je osmoticky aktivní, stabilizuje strukturu proteinů a membrán a podílí se na zhášení ROS (shrnuto v Hayat et al. 2012). Chrání tak rostliny například před nízkými teplotami (Kumar & Yadav 2009) a oxidativním stresem (Smirnoff & Cumbes 1989).

ROS mohou poškozovat proteiny a lipidy membrán, kterých se rostlina následně potřebuje zbavovat, například pomocí autofágie (Xiong et al. 2007). Ve vysokohorském prostředí je v tomto kontextu zajímavý nárůst množství proteinů podílejících se na autofágii, která se účastní odstranění poškozených struktur (Ma et al. 2015). Stejně je to u proteinů, které se účastní degradace bílkovin v proteazomu (Ma et al. 2015). Při silném oxidativním stresu bude rostlinou využívána podle hypotézy Xionga et al. (2007) spíše autofágie: Při velké míře oxidace může docházet k agregaci a spojování oxidovaných proteinů. Proteazom je vůči bílkovinám, které degraduje, specifický a při agregaci oxidovaných bílkovin nemusí být přístupný cílový signál. Autofagie je oproti tomu nescifická, a proto může být využívána právě při silném oxidativním stresu.

Důležitou roli v toleranci vysokohorského prostředí hraje zřejmě zvýšená schopnost oprav DNA, potřebná kvůli vyššímu vystavení rostlin UVB záření (ultrafialové záření B) (Zhang et al. 2019b).

5 Anatomické adaptace

Podobně jako fyziologické procesy, mají anatomické charakteristiky významný dopad na fungování rostliny v daném ekosystému.

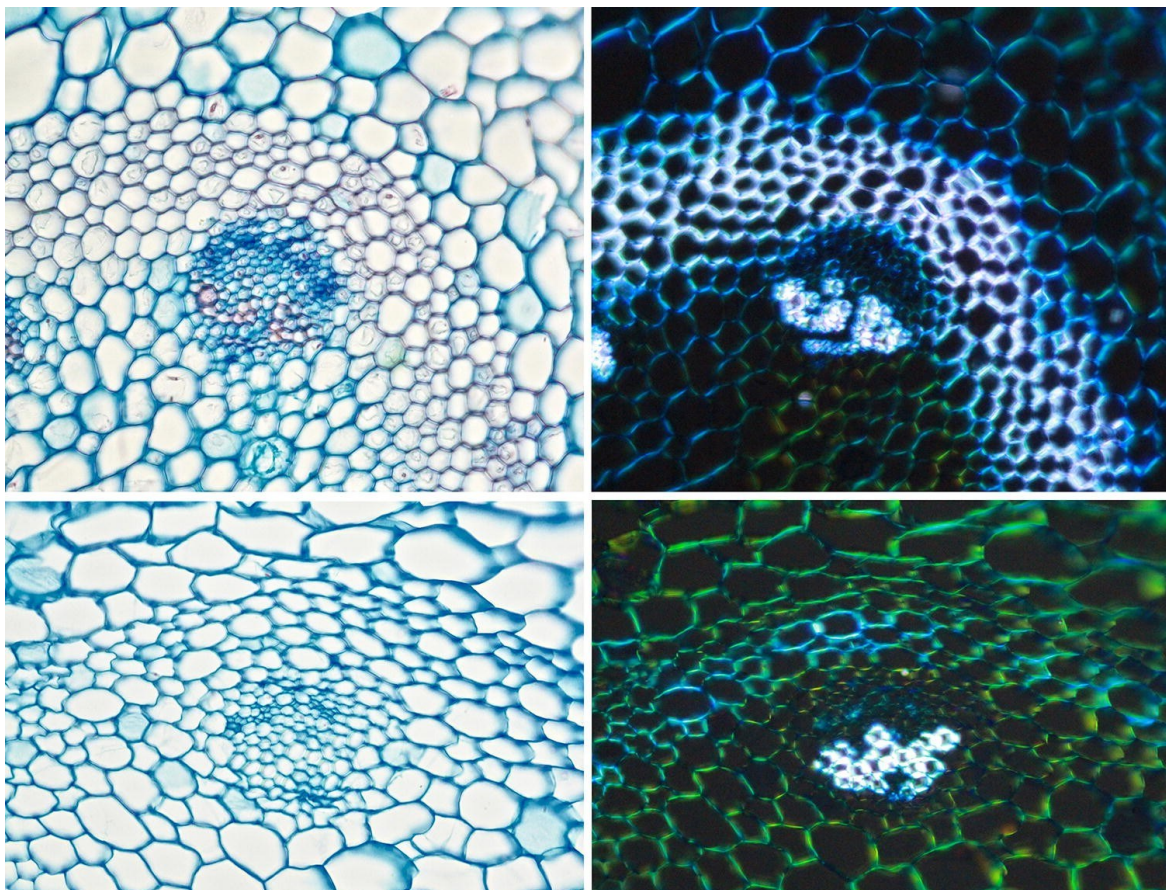
5.1 Meristémy a růst pletiv

Nízké teploty omezují produkci biomasy rostlin (Bliss 1956). Nagelmüller et al. (2016) zjistili teplotní limit pro růst listu 0 °C a Körner et al. (2019) ukázali růst stonku při stejné teplotě. Je tedy zřejmé, že rostliny jsou schopné růst v extrémních podmínkách. Růst rostlin bývá teplotou omezen již při vyšších teplotách (Alvarez-Uria & Körner 2007, Rossi et al. 2008, Hoch & Körner 2009), než fotosyntéza (Häsler 1982, Körner & Diemer 1987). Navíc u horských rostlin nedochází ke snížení koncentrace NSC podél výškového gradientu, spíše naopak (Hoch & Körner 2012, Chlumská et al. 2022). To může naznačovat, že zvýšená potřeba NSC (viz. Kapitola 4.2) u horských rostlin vede k vytvoření zásob na úkor investice do růstu. Může to ale také znamenat, že fotosyntéza běží i ve chvíli, kdy se již nemohou formovat pletiva, a tím pádem chybí sink pro vytvořené NSC, které se hromadí (Hoch & Körner 2012). To, že je rostlina omezena některým z procesů, které jsou nezbytné pro růst pletiva, je relativně rozšířený názor (např. Körner 2015) a řada studií se pokusila tuto problematiku objasnit. Rozřešení této otázky je v kontextu adaptací vysokohorských rostlin zásadní. Pro porozumění tomu, proč jsou některé rostliny schopné v extrémních podmínkách přežít a jiné ne, musíme nejprve pochopit, co rostliny v těchto podmínkách limituje.

Při vzniku nového pletiva dochází nejprve k dělení buněk, dále k jejich zvětšení a následné diferenciaci. Omezení v růstu rostliny při nízké teplotě není dáno dělením buněk (Körner 2003) ani poklesem turgoru (Thomas et al. 1989), na kterém závisí buněčný růst (Lockhart 1965). Růst buněk je závislý zejména na expanzi buněčné stěny (Lockhart 1965) a Thomas et al. (1989) navrhli právě změny v buněčné stěně při nízkých teplotách jako příčinu omezeného růstu pletiv. Další možné vysvětlení je porušení orientace aktinových filament, které má negativní efekt na správný vývoj pletiv (Plohovska et al. 2016).

Zajímavou perspektivu by mohla přinést studie druhu *Soldanella pusilla*, kterou provedli Körner et al. (2019). Díky schopnosti růstu pod sněhem za teplot okolo 0 °C, kvete *Soldanella pusilla* po roztání sněhové pokrývky (Körner et al. 2019). Nadzemní část rostliny, která prodělala svůj růst pod sněhem, má normální anatomické uspořádání. Rostlinné tělo je ale

oslabeno nedostatečnou lignifikací (Körner et al. 2019). K lignifikaci, a tedy zpevnění celého těla, pak rostlině stačí pouze pár hodin vyšší teploty (Obr. 3) (Körner et al. 2019). Nagelmüller et al. (2017) na základě pokusu s růstem kořene hypotetizují, že omezení v růstu pletiv by mohlo být dáno diferenciací buněk, konkrétně by mohla být omezujícím procesem právě lignifikace xylému. Ačkoliv by se z výše zmíněných výsledků mohlo zdát, že lignifikace limituje růst pletiv při nízkých teplotách, Körner et al. (2023) v experimentu ukázali, že lignifikace pravděpodobně není nízkou teplotou příliš ovlivněna. V pokusu však při velkém snížení teploty došlo k porušení v diferenciaci buněčné stěny cév, a takto porušené buňky následně nedokázaly dokončit svůj vývoj (včetně lignifikace) (Körner et al. 2023). To by teoreticky mohl být jeden z důvodů pro omezený růst rostlin. Celá tato problematika si každopádně v budoucnosti zaslouží větší pozornost.



Obrázek 3 – Příčný řez stonkem znázorňující rozdíly v lignifikaci u druhu *Soldanella pusilla*. V dolní části je rostlina před roztáním sněhu a v horní části rostlina 1-2 dny po roztání sněhu. Na pravé a levé straně jsou odlišné způsoby vizualizace ligninu (převzato z Körner et al. 2019).

V aridním prostředí Ladaku mohou mít na růst rostlin negativní vliv i jiné faktory než nízká teplota. Vysoké teploty a sucho mohou významně zamezovat růstu bylin (Hernandez-Santana

et al. 2021) i dřevin (Peters et al. 2021). Pro území Ladaku typická dřevina *Myricaria elegans* má kvůli tomu omezený růst nejen během chladné noci, ale také při vysokých denních teplotách (Doležal et al. 2019b). Na vině by mohla být zvýšená transpirace, která podle modelu Peterse et al. (2021) způsobí snížení turgoru v buňkách, a tím omezí růst. *Myricaria elegans* tak má malé přírůstky v nadmořských výškách, kde jsou již noci příliš studené, ale denní teploty jsou stále relativně vysoké a prostředí aridní (Doležal et al. 2019b). Problematické může být pro dřeviny v Ladaku také poškození kambia, které je zapříčiněné mrazy na začátku sezóny (Doležal et al. 2019b). Kambium je po mrznutí schopné obnovit svou činnost (Glerum & Farrar 1966), nicméně vzniklý letokruh bude menší, než kdyby k poškození nedošlo (Doležal et al. 2019b). Dřeviny se adaptovaly zvýšenou tloušťkou borky, která chrání kambium před mrazem (Molina et al. 2016).

5.2 Xylém

Při teplotách pod bodem mrazu, se kterými se potýkají rostliny ve velkých nadmořských výškách, může docházet ke vzniku kavitace. Mechanismus vzniku kavitace shrnul Venturas et al. (2017) takto: Ve vodě jsou rozpuštěné plyny, které při jejím zamrznutí vytváří bublinky v ledu. Ty se pak při tání nemusí rozpustit a vzniká tzv. kavitace. Čím větší je daná céva, tím více rozpuštěného plynu se může při snížení rozpustnosti uvolnit do mikrobublin, což zvyšuje pravděpodobnost kavitace. Proto je menší riziko vzniku kavitace při mrznutí u cév s malým průměrem (Ewers 1985). Z toho důvodu existuje trend ke zmenšení cév v horském prostředí (Ahmad et al. 2016, Doležal et al. 2019, Ahmad et al. 2020).

Doležal et al. (2019) ukázali tento trend i na území Ladaku. Kromě menšího průměru cév zde měly rostliny velké množství živých, parenchymatických buněk. Tyto parenchymatické buňky mohou sloužit jako zásobárna NSC, jejichž osmotický potenciál může rostlina využít k doplnění vody do místa kavitace (Trifilò et al. 2019). Zároveň se mohou na opravě kavitace podílet přímo jako zásobárna vody (Trifilò et al. 2019).

Velikost průměru lumen cév je na výškovém gradientu v Ladaku ovlivněna nadmořskou výškou, respektive teplotou (Doležal et al. 2019). Ačkoliv menší průměr cév může chránit rostlinu před vznikem kavitace i při snížené dostupnosti vody (Knipfer et al. 2015), vlhkostní gradient v Ladaku tento parametr zřejmě příliš neovlivňuje (Doležal et al. 2019). Vyšší vlhkost zde totiž často koreluje s nízkou teplotou (při které je potřeba menšího průměru cév viz. výše)

a v níže položených aridních oblastech se rostliny dokážou suchu vyhýbat různými strategiemi (Chlumská et al. 2022) (viz. kapitola 4.4).

5.3 List

Rostliny žijící ve velkých nadmořských výškách mají spíše menší a tlustší listy (Körner 2003), což vede ke snížení specifické listové plochy². Takovéto listy mají relativně menší povrch a jsou tak odolnější vůči působení silného větru a nízkých teplot (Körner 2003). Navíc menší specifická listová plocha snižuje transpiraci, která může být značná, když silné sluneční záření ohřeje list na vyšší teplotu, než je nízká teplota vzduchu (Sklenář et al. 2016). Relativně tlustší listy, které mají navíc tlustou epidermis, vytváří větší bariéru mezi vnitřními strukturami listu a vnějším prostředím, což by mohlo pomoci udržování větší teploty v listu (Liu et al. 2020).

Extracelulární led vytváří tlak na buněčnou stěnu. Pokud je buněčná stěna elastická, může být mechanicky poškozena přilehlá plazmatická membrána. Naopak, v případě rigidní buněčné stěny, nemusí být tlak na plazmatickou membránu přenesen, a ta je tak lépe chráněna (Zhang et al. 2016). Proto jsou rostliny s rigidnější buněčnou stěnou schopné lépe tolerovat nízké teploty (Zhang et al. 2016). Adaptivní význam pro horské rostliny by mohlo mít také měnění se chemické složení kutikuly (Guo et al. 2016). Fenolické látky v kutikule rostlin mohou sloužit jako ochrana proti UVB záření (González Moreno et al. 2022), což může být důležité ve velkých nadmořských výškách (Alonso-Amelot et al. 2007). Na druhou stranu, podle výsledků Bernala et al. (2013), jsou rozdíly v obsahu fenolických látek v kutikule a listu podél výškového gradientu dané spíše jinými faktory.

Na povrchu listu mají horské rostliny relativně větší hustotu trichomů (Ahmad et al. 2016), které jsou navíc delší (Ahmad et al. 2022). Hustý povrch trichomy zajišťuje menší kontakt epidermis se studeným vzduchem, čímž list chrání před chladem (Zhang et al. 2020). Při vysokých teplotách může převážit efekt odrazu slunečního záření. To vede naopak ke snížení teploty na povrchu listu, což má za následek redukci transpirace a díky tomu lepší toleranci sucha (Zhang et al. 2020). Trichomy by tedy mohly hrát důležitou roli i v suchých oblastech Ladaku. Trichomy rostlin aridního prostředí bývají na bázi kutinizované, aby se zamezil apoplastický transport vody do trichomu a nezvyšovala se kutikulární transpiraci (Fahn 1986).

² Specifická listová plocha udává poměr listové plochy k suché biomase listu

Díky odrazu slunečního záření mohou také trichomy chránit rostlinu před poškozením UVB (Ahmad et al. 2020).

Bresson et al. (2011) pozorovali zvýšení hustoty průduchů s nadmořskou výškou. Jiní autoři, např. Schoettle & Rochelle (2000) ukázali trend opačný. Vzhledem k tomu, že větší hustota průduchů znamená také větší příjem CO₂, může být výhodná vzhledem ke krátké vegetační sezóně (Bresson et al. 2011). Na druhou stranu menší hustota může být ve vyšších polohách výhodná, pokud jsou tato místa suchá (Schoettle & Rochelle 2000). Zajímavý trend pozorovali Soukup et al. (2021) v Andách, kde sice s nadmořskou výškou rostla hustota průduchů, ale klesala jejich velikost. To by mohlo rostlině umožnit lepší regulaci vodního provozu (Soukup et al. 2021). Je možné, že hustota průduchů bude i v rámci jednoho výškového gradientu závislá na podmínkách konkrétního habitatu.

6 Závěr

Selekční tlaky vedly u rostlin Ladaku k vytvoření adaptací, které jim umožňují růst i v opravdu extrémních podmínkách. S aridním klimatem v nižších polohách se rostliny vyrovnávají zejména dlouhými kořeny pro získávání vody nebo růstem v blízkosti vodních toků. Ve velkých nadmořských výškách je krátká vegetační sezóna, která klade nároky na vytvoření dostatečného množství zásobních asimilátů pro přečkání období dormance. To vyžaduje vysokou účinnost fotosyntézy. Kombinace vysokého ozáření a nízkých teplot může vést ke vzniku ROS a poškození rostlinných struktur včetně fotosyntetického aparátu. Rostliny využívají různé mechanismy, jak snížit zachycení slunečního záření, musí však existovat určitá rovnováha mezi snahou zvýšit produkci asimilátů a snížit tvorbu ROS. Některé anatomické adaptace zase listu zajišťují fyziologické teploty pro průběh fotosyntézy. Proti častým mrazům chrání rostliny například některé NSC nebo anatomické charakteristiky, jako je menší průměr cév snižující pravděpodobnost vzniku kavitace. Tyto a mnohé další adaptace umožňují růst rostlin v Ladaku až do 6150 m n. m.

Probíhající klimatická změna má značný dopad na vysokohorské systémy. Druhy z nižších poloh se kvůli oteplování často posouvají do větších nadmořských výšek. Výzkum dopadů globálního oteplování v Ladaku tento trend nepotvrdil, naopak ukázal změny ve složení vegetace směrem k vlhkomilným druhům. V podmínkách alpského pásma Ladaku má tedy na rostliny zvýšení vlhkosti spojené s klimatickou změnou zřejmě větší vliv než zvýšení teplot. Toto zjištění na to, že při snaze o pochopení dopadů klimatické změny na horské ekosystémy je potřeba studovat různé oblasti s odlišnými lokálními podmínkami.

Rozsáhlý teplotní a vlhkostní gradient Ladaku, vedoucí až k horní hranici výskytu rostlin, nabízí možnost zkoumat změny určitého znaku v odpovědi na měnící se podmínky. Tato práce shrnující dostupnou literaturu jasně ukazuje, že je potenciál, který nabízí prostředí Ladaku značně nevyužitý. Prací, které se zabývají rostlinami na tomto území, je totiž stále velmi málo. Relativně málo je také studií, které zkoumají rostliny v blízkosti horní hranice jejich výskytu. Na vině je pravděpodobně odlehlost a špatná přístupnost těchto míst, navíc terénní práce v extrémních nadmořských výškách jsou velmi náročné z mnoha důvodů. Tato práce poukazuje na některé stále nevyřešené otázky týkající se vysokohorských rostlin a k zodpovězení některých z nich bych rád přispěl při zpracování navazující diplomové práce.

7 Seznam použité literatury

* označuje přehledový článek

Abeynayake, S. W., Etzerodt, T. P., Jonavičienė, K., Byrne, S., Asp, T., & Boelt, B. (2015). Fructan metabolism and changes in fructan composition during cold acclimation in perennial ryegrass. *Frontiers in Plant Science*, 6, 329.

Acevedo, E., Fereres, E., Hsiao, T. C., & Henderson, D. W. (1979). Diurnal growth trends, water potential, and osmotic adjustment of maize and sorghum leaves in the field. *Plant Physiology*, 64(3), 476-480.

Ahmad, K. S., Hameed, M., Deng, J., Ashraf, M., Hamid, A., Ahmad, F., ... & Akhtar, N. (2016). Ecotypic adaptations in Bermuda grass (*Cynodon dactylon*) for altitudinal stress tolerance. *Biologia*, 71(8), 885-895.

Ahmad, K. S., Javaid, A., Hameed, M., Fatima, S., Ahmad, F., Ashraf, M., ... & Ahmad, I. (2022). Survival strategies in two high altitude *Sorghum* species from western Himalayas. *Acta Physiologiae Plantarum*, 44(6), 60.

Ahmad, K. S., Wazarat, A., Mehmood, A., Ahmad, M. S. A., Tahir, M. M., Nawaz, F., ... & Ulfat, A. (2020). Adaptations in *Imperata cylindrica* (L.) Raeusch. and *Cenchrus ciliaris* L. for altitude tolerance. *Biologia*, 75, 183-198.

Alonso-Amelot, M. E., Oliveros-Bastidas, A., & Calcagno-Pisarelli, M. P. (2007). Phenolics and condensed tannins of high altitude *Pteridium arachnoideum* in relation to sunlight exposure, elevation, and rain regime. *Biochemical systematics and ecology*, 35(1), 1-10.

Alvarez-Uria, P., & Körner, C. (2007). Low temperature limits of root growth in deciduous and evergreen temperate tree species. *Functional ecology*, 21(2), 211-218.

Bascuñán-Godoy, L., García-Plazaola, J. I., Bravo, L. A., & Corcuera, L. J. (2010). Leaf functional and micro-morphological photoprotective attributes in two ecotypes of *Colobanthus quitensis* from the Andes and Maritime Antarctic. *Polar Biology*, 33(7), 885-896.

Benkeblia, N., Ueno, K., Onodera, S., & Shiomi, N. (2005). Variation of fructooligosaccharides and their metabolizing enzymes in onion bulb (*Allium cepa* L. cv. Tenshin) during long-term storage. *Journal of food science*, 70(3), S208-S214.

Bennoun, P. (1982). Evidence for a respiratory chain in the chloroplast. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 79(14), 4352-4356.

Bernal, M., Llorens, L., Julkunen-Tiitto, R., Badosa, J., & Verdaguer, D. (2013). Altitudinal and seasonal changes of phenolic compounds in *Buxus sempervirens* leaves and cuticles. *Plant physiology and biochemistry*, 70, 471-482.

Bhutiyani, M. R., Kale, V. S., & Pawar, N. J. (2007). Long-term trends in maximum, minimum and mean annual air temperatures across the Northwestern Himalaya during the twentieth century. *Climatic Change*, 85(1-2), 159-177.

Bliss, L. C. (1956). A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundras. *Ecological Monographs*, 26(4), 303-337.

Bresson, C. C., Vitasse, Y., Kremer, A., & Delzon, S. (2011). To what extent is altitudinal variation of functional traits driven by genetic adaptation in European oak and beech? *Tree physiology*, 31(11), 1164-1174.

Briccoli Bati, C., Santilli, E., & Lombardo, L. (2015). Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and on micronutrient and macronutrient uptake and allocation in olive plantlets growing under high total Mn levels. *Mycorrhiza*, 25(2), 97-108.

Carol, P., Stevenson, D., Bisanz, C., Breitenbach, J., Sandmann, G., Mache, R., ... & Kuntz, M. (1999). Mutations in the Arabidopsis gene *IMMUTANS* cause a variegated phenotype by inactivating a chloroplast terminal oxidase associated with phytoene desaturation. *The Plant Cell*, 11(1), 57-68.

- Cázares, E., Trappe, J. M., & Jumpponen, A. (2005). Mycorrhiza-plant colonization patterns on a subalpine glacier forefront as a model system of primary succession. *Mycorrhiza*, 15(6), 405-416.
- Cui, G., Ji, G., Liu, S., Li, B., Lian, L., He, W., & Zhang, P. (2019). Physiological adaptations of *Elymus dahuricus* to high altitude on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Physiologiae Plantarum*, 41(7), 1-9.
- Dar, M. A., Sheikh, A. H., Wani, G. A., Reshi, Z. A., & Shah, M. A. (2020). Dynamics of mycorrhizal mutualism in relation to plant invasion along an altitudinal gradient in Kashmir Himalaya. *The Botanical Review*, 86(1), 1-38.
- Demmig, B., Winter, K., Krüger, A., & Czygan, F. C. (1987). Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves: a possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy. *Plant physiology*, 84(2), 218-224.
- Dolezal, J., Dvorsky, M., Kopecky, M., Liancourt, P., Hiiesalu, I., Macek, M., ... & Schweingruber, F. (2016). Vegetation dynamics at the upper elevational limit of vascular plants in Himalaya. *Scientific Reports*, 6(1), 24881.
- Dolezal, J., Jandova, V., Macek, M., Mudrak, O., Altman, J., Schweingruber, F. H., & Liancourt, P. (2021). Climate warming drives Himalayan alpine plant growth and recruitment dynamics. *Journal of Ecology*, 109(1), 179-190.
- Dolezal, J., Klimes, A., Dvorsky, M., Riha, P., Klimesova, J., & Schweingruber, F. (2019). Disentangling evolutionary, environmental and morphological drivers of plant anatomical adaptations to drought and cold in Himalayan graminoids. *Oikos*, 128(11), 1576-1587.
- Dolezal, J., Kopecky, M., Dvorsky, M., Macek, M., Rehakova, K., Capkova, K., ... & Altman, J. (2019b). Sink limitation of plant growth determines tree line in the arid Himalayas. *Functional Ecology*, 33(4), 553-565.
- Dolezal, J., Leheckova, E., Sohar, K., Dvorsky, M., Kopecky, M., Chlumska, Z., ... & Altman, J. (2016b). Annual and intra-annual growth dynamics of *Myricaria elegans* shrubs in arid Himalaya. *Trees*, 30(3), 761-773.
- Dvorský, M., Altman, J., Kopecký, M., Chlumská, Z., Řeháková, K., Janatková, K., & Doležal, J. (2015). Vascular plants at extreme elevations in eastern Ladakh, northwest Himalayas. *Plant Ecology & Diversity*, 8(4), 571-584.
- Dvorský, M., Doležal, J., De Bello, F., Klimešová, J., & Klimeš, L. (2011). Vegetation types of East Ladakh: species and growth form composition along main environmental gradients. *Applied Vegetation Science*, 14(1), 132-147.
- Evette, A., Bédécarrats, A., & Bornette, G. (2009). Environmental constraints influence clonal traits of herbaceous plant communities in an Alpine Massif. *Folia Geobotanica*, 44(2), 95-108.
- Ewers, F. W. (1985). Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees, and lianas. *IAWA journal*, 6(4), 309-317.
- Fahn, A. (1986). Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Annals of Botany*, 57(5), 631-637.
- Fan, Y., Zhong, Z., & Zhang, X. (2011). Determination of photosynthetic parameters $V_{c_{max}}$ and J_{max} for a C3 plant (spring hulless barley) at two altitudes on the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(12), 1481-1487.
- Farquhar, G. D., & Richards, R. A. (1984). Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Functional Plant Biology*, 11(6), 539-552.
- Franco-Ramírez, A., Pérez-Moreno, J., Sánchez-Viveros, G., Cerdán-Cabrera, C. R., Almaraz-Suárez, J. J., Cetina-Alcalá, V. M., & Alarcón, A. (2021). Mobilization and transfer of nine macro-and micronutrients to *Pinus greggii* seedlings via arbuscular mycorrhizal fungi. *Revista mexicana de biodiversidad*, 92(2), 13.
- Fujii, S., Nishimoto, N., Notoya, A., & Hellebust, J. A. (1995). Growth and osmoregulation of *Chaetoceros muelleri* in relation to salinity. *Plant and cell physiology*, 36(5), 759-764.
- Gai, J. P., Tian, H., Yang, F. Y., Christie, P., Li, X. L., & Klironomos, J. N. (2012). Arbuscular mycorrhizal fungal diversity along a Tibetan elevation gradient. *Pedobiologia*, 55(3), 145-151.

- Glerum, C., & Farrar, J. L. (1966). Frost ring formation in the stems of some coniferous species. *Canadian Journal of Botany*, 44(7), 879-886.
- González Moreno, A., de Cózar, A., Prieto, P., Domínguez, E., & Heredia, A. (2022). Radiationless mechanism of UV deactivation by cuticle phenolics in plants. *Nature Communications*, 13(1), 1786.
- Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Barančok, P., Benito Alonso, J. L., ... & Grabherr, G. (2012). Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature climate change*, 2(2), 111-115.
- Govindarajulu, M., Pfeffer, P. E., Jin, H., Abubaker, J., Douuds, D. D., Allen, J. W., ... & Shachar-Hill, Y. (2005). Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature*, 435(7043), 819-823.
- Guo, N., Gao, J., He, Y., & Guo, Y. (2016). Compositae plants differed in leaf cuticular waxes between high and low altitudes. *Chemistry & biodiversity*, 13(6), 710-718.
- *Hartmann, H., & Trumbore, S. (2016). Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees—from what we can measure to what we want to know. *New Phytologist*, 211(2), 386-403.
- Hashim, A. M., Alharbi, B. M., Abdulmajeed, A. M., Elkelish, A., Hozzein, W. N., & Hassan, H. M. (2020). Oxidative stress responses of some endemic plants to high altitudes by intensifying antioxidants and secondary metabolites content. *Plants*, 9(7), 869.
- Häsler, R. (1982). Net photosynthesis and transpiration of *Pinus montana* on east and north facing slopes at alpine timberline. *Oecologia*, 54(1), 14-22.
- *Hayat, S., Hayat, Q., Alyemeni, M. N., Wani, A. S., Pichtel, J., & Ahmad, A. (2012). Role of proline under changing environments: a review. *Plant signaling & behavior*, 7(11), 1456-1466.
- Hernández-Fuentes, C., Coopman, R. E., Cavieres, L. A., & Bravo, L. A. (2019). Photoprotective strategies against drought are depending on the elevation provenance in *Phacelia secunda*. *Alpine Botany*, 129(2), 123-135.
- Hernandez-Santana, V., Perez-Arcoiza, A., Gomez-Jimenez, M. C., & Diaz-Espejo, A. (2021). Disentangling the link between leaf photosynthesis and turgor in fruit growth. *The Plant Journal*, 107(6), 1788-1801.
- Hincha, D. K., Hellwege, E. M., Heyer, A. G., & Crowe, J. H. (2000). Plant fructans stabilize phosphatidylcholine liposomes during freeze-drying. *European Journal of Biochemistry*, 267(2), 535-540.
- Hoch, G., & Körner, C. (2009). Growth and carbon relations of tree line forming conifers at constant vs. variable low temperatures. *Journal of Ecology*, 97(1), 57-66.
- Hoch, G., & Körner, C. (2012). Global patterns of mobile carbon stores in trees at the high-elevation tree line. *Global Ecology and Biogeography*, 21(8), 861-871.
- Chlumská Z. 2010: Funkční vlastnosti vysokohorských rostlin východního Ladaku (SZ Himaláje). Jihočeská univerzita, Přírodovědecká fakulta, České Budějovice. Vedoucí práce doc. Mgr. Jiří Doležal, Ph.D.
- Chlumská, Z., Liancourt, P., Hartmann, H., Bartoš, M., Altman, J., Dvorský, M., ... & Doležal, J. (2022). Species- and compound-specific dynamics of nonstructural carbohydrates toward the world's upper distribution of vascular plants. *Environmental and Experimental Botany*, 201, 104985.
- Iqbal, U., Hameed, M., & Ahmad, F. (2021). Water conservation strategies through anatomical traits in the endangered arid zone species *Salvadora oleoides* Decne. *Turkish Journal of Botany*, 45(2), 140-157.
- Jacot, K. A., Lüscher, A., Nösberger, J., & Hartwig, U. A. (2000). Symbiotic N₂ fixation of various legume species along an altitudinal gradient in the Swiss Alps. *Soil Biology and Biochemistry*, 32(8-9), 1043-1052.
- Janatková, K., Řeháková, K., Doležal, J., Šimek, M., Chlumská, Z., Dvorský, M., & Kopecký, M. (2013). Community structure of soil phototrophs along environmental gradients in arid Himalaya. *Environmental Microbiology*, 15(9), 2505-2516.
- Jumpponen, A. (2001). Dark septate endophytes – are they mycorrhizal? *Mycorrhiza*, 11(4), 207-211.
- Kala, C. P. (2011). Floral diversity and distribution in the high altitude cold desert of Ladakh, India. *Journal of Sustainable Forestry*, 30(5), 360-369.

- Kala, C. P., & Mathur, V. B. (2002). Patterns of plant species distribution in the Trans-Himalayan region of Ladakh, India. *Journal of Vegetation Science*, 13(6), 751-754.
- Kasahara, M., Kagawa, T., Oikawa, K., Suetsugu, N., Miyao, M., & Wada, M. (2002). Chloroplast avoidance movement reduces photodamage in plants. *Nature*, 420(6917), 829-832.
- Kessler, W., Boller, B. C., & Nösberger, J. (1990). Distinct influence of root and shoot temperature on nitrogen fixation by white clover. *Annals of Botany*, 65(3), 341-346.
- Klimeš, L., & Doležal, J. (2010). An experimental assessment of the upper elevational limit of flowering plants in the western Himalayas. *Ecography*, 33(3), 590-596.
- Klimešová, J., Doležal, J., Dvorský, M., De Bello, F., & Klimeš, L. (2011). Clonal growth forms in eastern Ladakh, Western Himalayas: classification and habitat preferences. *Folia Geobotanica*, 46(2), 191-217.
- Knipfer, T., Brodersen, C. R., Zedan, A., Kluepfel, D. A., & McElrone, A. J. (2015). Patterns of drought-induced embolism formation and spread in living walnut saplings visualized using X-ray microtomography. *Tree physiology*, 35(7), 744-755.
- Kobata, T., Okuno, T., & Yamamoto, T. (1996). Contributions of capacity for soil water extraction and water use efficiency to maintenance of dry matter production in rice subjected to drought. *Japanese journal of crop science*, 65(4), 652-662.
- Körner, C. (1989). The nutritional status of plants from high altitudes: a worldwide comparison. *Oecologia*, 81(3), 379-391.
- Körner, C. (2003). *Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer Nature.
- Körner, C. (2015). Paradigm shift in plant growth control. *Current opinion in plant biology*, 25, 107-114.
- Körner, C., & Diemer, M. (1987). In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Functional Ecology*, 1(3), 179-194.
- Körner, C., Lenz, A., & Hoch, G. (2023). Chronic in situ tissue cooling does not reduce lignification at the Swiss treeline but enhances the risk of 'blue' frost rings. *Alpine Botany*, 133(1), 63-67.
- Körner, C., Riedl, S., Keplinger, T., Richter, A., Wiesenbauer, J., Schweingruber, F., & Hiltbrunner, E. (2019). Life at 0 °C: the biology of the alpine snowbed plant *Soldanella pusilla*. *Alpine Botany*, 129(2), 63-80.
- Kotlínek, M., Hiiesalu, I., Košnar, J., Šmilauerová, M., Šmilauer, P., Altman, J., ... & Doležal, J. (2017). Fungal root symbionts of high-altitude vascular plants in the Himalayas. *Scientific reports*, 7(1), 1-14.
- Kozaki, A., & Takeba, G. (1996). Photorespiration protects C3 plants from photooxidation. *Nature*, 384(6609), 557-560.
- Kreyling, J., Peršoh, D., Werner, S., Benzenberg, M., & Wöllecke, J. (2012). Short-term impacts of soil freeze-thaw cycles on roots and root-associated fungi of *Holcus lanatus* and *Calluna vulgaris*. *Plant and Soil*, 353(1-2), 19-31.
- Kumar, N., Kumar, S., Vats, S. K., & Ahuja, P. S. (2006). Effect of altitude on the primary products of photosynthesis and the associated enzymes in barley and wheat. *Photosynthesis Research*, 88(1), 63-71.
- Kumar, V., & Yadav, S. K. (2009). Proline and betaine provide protection to antioxidant and methylglyoxal detoxification systems during cold stress in *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze. *Acta Physiologiae Plantarum*, 31(2), 261-269.
- Lasky, J. R., Uriarte, M., Boukili, V. K., & Chazdon, R. L. (2014). Trait-mediated assembly processes predict successional changes in community diversity of tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(15), 5616-5621.
- Laureau, C., De Paepe, R., Latouche, G., Moreno-Chacón, M., Finazzi, G., Kuntz, M., ... & Streb, P. (2013). Plastid terminal oxidase (PTOX) has the potential to act as a safety valve for excess excitation energy in the alpine plant species *Ranunculus glacialis* L. *Plant, Cell & Environment*, 36(7), 1296-1310.

- Leborgne, N., Teulieres, C., Travert, S., Rols, M. P., Teissie, J., & Boudet, A. M. (1995). Introduction of specific carbohydrates into *Eucalyptus gunnii* cells increases their freezing tolerance. *European Journal of Biochemistry*, 229(3), 710-717.
- Li, Z., Li, X., Rubert-Nason, K. F., Yang, Q., Fu, Q., Feng, J., & Shi, S. (2018). Photosynthetic acclimation of an evergreen broadleaved shrub (*Ammopiptanthus mongolicus*) to seasonal climate extremes on the Alxa Plateau, a cold desert ecosystem. *Trees*, 32(2), 603-614.
- Liancourt, P., Song, X., Macek, M., Santrucek, J., & Dolezal, J. (2020). Plant's-eye view of temperature governs elevational distributions. *Global change biology*, 26(7), 4094-4103.
- Liu, W., Zheng, L., & Qi, D. (2020). Variation in leaf traits at different altitudes reflects the adaptive strategy of plants to environmental changes. *Ecology and Evolution*, 10(15), 8166-8175.
- Lockhart, J. A. (1965). An analysis of irreversible plant cell elongation. *Journal of theoretical biology*, 8(2), 264-275.
- Ma, L., Sun, X., Kong, X., Galvan, J. V., Li, X., Yang, S., ... & Hu, X. (2015). Physiological, biochemical and proteomics analysis reveals the adaptation strategies of the alpine plant *Potentilla saundersiana* at altitude gradient of the Northwestern Tibetan Plateau. *Journal of proteomics*, 112, 63-82.
- Ma, W., Shi, P., Li, W., He, Y., Zhang, X., Shen, Z., & Chai, S. (2010). Changes in individual plant traits and biomass allocation in alpine meadow with elevation variation on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Science China Life Sciences*, 53(9), 1142-1151.
- Macek, P., Klimeš, L., Adamec, L., Doležal, J., Chlumská, Z., de Bello, F., ... & Řeháková, K. (2012). Plant nutrient content does not simply increase with elevation under the extreme environmental conditions of Ladakh, NW Himalaya. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 44(1), 62-66.
- Molina, J. G. A., Hadad, M. A., Domínguez, D. P., & Roig, F. A. (2016). Tree age and bark thickness as traits linked to frost ring probability on *Araucaria araucana* trees in northern Patagonia. *Dendrochronologia*, 37, 116-125.
- Morecroft, M. D., Woodward, F. I., & Marris, R. H. (1992). Altitudinal trends in leaf nutrient contents, leaf size and $\delta^{13}\text{C}$ of *Alchemilla alpina*. *Functional Ecology*, 6(6), 730-740.
- Nagelmüller, S., Hiltbrunner, E., & Körner, C. (2017). Low temperature limits for root growth in alpine species are set by cell differentiation. *AoB Plants*, 9(6), plx054.
- Nagelmüller, S., Kirchgessner, N., Yates, S., Hiltbold, M., & Walter, A. (2016). Leaf Length Tracker: a novel approach to analyse leaf elongation close to the thermal limit of growth in the field. *Journal of Experimental Botany*, 67(6), 1897-1906.
- O'Brien, M. J., Leuzinger, S., Philipson, C. D., Tay, J., & Hector, A. (2014). Drought survival of tropical tree seedlings enhanced by non-structural carbohydrate levels. *Nature climate change*, 4(8), 710-714
- Oehl, F., & Körner, C. (2014). Multiple mycorrhization at the coldest place known for Angiosperm plant life. *Alpine Botany*, 124(2), 193-198.
- Pastorczyk, M., Giełwanowska, I., & Lahuta, L. B. (2014). Changes in soluble carbohydrates in polar Caryophyllaceae and Poaceae plants in response to chilling. *Acta Physiologiae Plantarum*, 36(7), 1771-1780.
- Peters, R. L., Steppe, K., Cuny, H. E., De Pauw, D. J., Frank, D. C., Schaub, M., ... & Fonti, P. (2021). Turgor – a limiting factor for radial growth in mature conifers along an elevational gradient. *New Phytologist*, 229(1), 213-229.
- Plovovska, S. G., Yemets, A. I., & Blume, Y. B. (2016). Influence of cold on organization of actin filaments of different types of root cells in *Arabidopsis thaliana*. *Cytology and Genetics*, 50(5), 318-323.
- Redha, A., Al-Mansour, N., Suleman, P., Afzal, M., & Al-Hasan, R. (2011). Leaf traits and histochemistry of trichomes of *Conocarpus lancifolius* a Combretaceae in semi-arid conditions. *American Journal of Plant Sciences*, 2(2), 165.

- Rehakova, K., Capkova, K., Hrouzek, P., Koblizek, M., & Dolezal, J. (2019). Microbial photosynthetic and photoprotective pigments in Himalayan soils originating from different elevations and successional stages. *Soil Biology and Biochemistry*, *132*, 153-164.
- Reich, P. B., & Oleksyn, J. (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *101*(30), 11001-11006.
- Rossi, S., Deslauriers, A., Gričar, J., Seo, J. W., Rathgeber, C. B., Anfodillo, T., ... & Jalkanen, R. (2008). Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global Ecology and Biogeography*, *17*(6), 696-707.
- Řeháková, K., Čapková, K., Dvorský, M., Kopecký, M., Altman, J., Šmilauer, P., & Doležal, J. (2017). Interactions between soil phototrophs and vascular plants in Himalayan cold deserts. *Soil Biology and Biochemistry*, *115*, 568-578.
- Řeháková, K., Chroňáková, A., Křišťůfek, V., Kuchtova, B., Čapková, K., Scharfen, J., ... & Doležal, J. (2015). Bacterial community of cushion plant *Thylacospermum ceasptosum* on elevational gradient in the Himalayan cold desert. *Frontiers in Microbiology*, *6*, 304.
- Sen, G., Sarkar, I., Chhettri, S., Kar, P., Roy, A., Sen, A., & Bhattacharya, M. (2022). Rhizospheric soil metabarcoding analysis of *Alnus nepalensis* from Darjeeling hills reveals the abundance of nitrogen-fixing symbiotic microbes. *Journal of Forest Research*, *27*(2), 106-112.
- Shi, Z., Liu, S., Liu, X., & Centritto, M. (2006). Altitudinal variation in photosynthetic capacity, diffusional conductance and $\delta^{13}\text{C}$ of butterfly bush (*Buddleja davidii*) plants growing at high elevations. *Physiologia Plantarum*, *128*(4), 722-731
- Shrestha, U. B., Gautam, S., & Bawa, K. S. (2012). Widespread climate change in the Himalayas and associated changes in local ecosystems. *PLoS one*, *7*(5), e36741.
- Schmidt, S., & Nüsser, M. (2012). Changes of high altitude glaciers from 1969 to 2010 in the Trans-Himalayan Kang Yatze Massif, Ladakh, northwest India. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *44*(1), 107-121.
- Schoettle, A. W., & Rochelle, S. G. (2000). Morphological variation of *Pinus flexilis* (Pinaceae), a bird-dispersed pine, across a range of elevations. *American Journal of Botany*, *87*(12), 1797-1806.
- Sklenář, P., Kučerová, A., Macková, J., & Romoleroux, K. (2016). Temperature microclimates of plants in a tropical alpine environment: how much does growth form matter? *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *48*(1), 61-78.
- Smirnoff, N., & Cumbes, Q. J. (1989). Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochemistry*, *28*(4), 1057-1060.
- Solans, M., Pelliza, Y. I., & Tadey, M. (2022). Inoculation with native actinobacteria may improve desert plant growth and survival with potential use for restoration practices. *Microbial ecology*, *83*(2), 380-392.
- Soukup, A., Pecková, E., Ježková, B., & Sklenář, P. (2021). Structural adaptations in plants from the humid equatorial Andes indicate a trade-off between hydraulic transport efficiency and safety. *American Journal of Botany*, *108*(11), 2127-2142.
- Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories*. Oxford university Press.
- Stitt, M., von Schaewen, A., & Willmitzer, L. (1991). "Sink" regulation of photosynthetic metabolism in transgenic tobacco plants expressing yeast invertase in their cell wall involves a decrease of the Calvin-cycle enzymes and an increase of glycolytic enzymes. *Planta*, *183*(1), 40-50.
- Strand, M., & Öquist, G. (1985). Inhibition of photosynthesis by freezing temperatures and high light Levels in cold-acclimated seedlings of Scots pine (*Pinus sylvestris*). - I. Effects on the light-limited and light-saturated rates of CO₂ assimilation. *Physiologia Plantarum*, *64*(4), 425-430.
- Streb, P., JOSSE, E. M., Gallouet, E., Baptist, F., Kuntz, M., & Cornic, G. (2005). Evidence for alternative electron sinks to photosynthetic carbon assimilation in the high mountain plant species *Ranunculus glacialis*. *Plant, Cell & Environment*, *28*(9), 1123-1135.

- Thomas, A., Tomos, A. D., Stoddart, J. L., Thomas, H., & Pollock, C. J. (1989). Cell expansion rate, temperature and turgor pressure in growing leaves of *Lolium temulentum* L. *New Phytologist*, *112*(1), 1-5.
- Treseder, K. K. (2013). The extent of mycorrhizal colonization of roots and its influence on plant growth and phosphorus content. *Plant and Soil*, *371*(1-2), 1-13.
- Trifilò, P., Kiorapostolou, N., Petruzzellis, F., Vitti, S., Petit, G., Gullo, M. A. L., ... & Casolo, V. (2019). Hydraulic recovery from xylem embolism in excised branches of twelve woody species: relationships with parenchyma cells and non-structural carbohydrates. *Plant Physiology and Biochemistry*, *139*, 513-520.
- Urcelay, C., Acho, J., & Joffre, R. (2011). Fungal root symbionts and their relationship with fine root proportion in native plants from the Bolivian Andean highlands above 3,700 m elevation. *Mycorrhiza*, *21*(5), 323-330.
- *Venturas, M. D., Sperry, J. S., & Hacke, U. G. (2017). Plant xylem hydraulics: what we understand, current research, and future challenges. *Journal of integrative plant biology*, *59*(6), 356-389.
- Vergara, C., Araujo, K. E. C., Alves, L. S., Souza, S. R. D., Santos, L. A., Santa-Catarina, C., ... & Zilli, J. É. (2018). Contribution of dark septate fungi to the nutrient uptake and growth of rice plants. *Brazilian journal of microbiology*, *49*(1), 67-78.
- Vergara, C., Araujo, K. E. C., Sperandio, M. V. L., Santos, L. A., Urquiaga, S., & Zilli, J. É. (2019). Dark septate endophytic fungi increase the activity of proton pumps, efficiency of ¹⁵N recovery from ammonium sulphate, N content, and micronutrient levels in rice plants. *Brazilian Journal of Microbiology*, *50*(3), 825-838.
- Walker, V. K., Palmer, G. R., & Voordouw, G. (2006). Freeze-thaw tolerance and clues to the winter survival of a soil community. *Applied and Environmental Microbiology*, *72*(3), 1784-1792.
- Wang, H., Li, X., Xiao, J., & Ma, M. (2021). Evapotranspiration components and water use efficiency from desert to alpine ecosystems in drylands. *Agricultural and Forest Meteorology*, *298*, 108283.
- Wang, H., Prentice, I. C., Davis, T. W., Keenan, T. F., Wright, I. J., & Peng, C. (2017). Photosynthetic responses to altitude: an explanation based on optimality principles. *New Phytologist*, *213*(3), 976-982.
- Webber, P. J., & May, D. E. (1977). The magnitude and distribution of belowground plant structures in the alpine tundra of Niwot Ridge, Colorado. *Arctic and Alpine Research*, *9*(2), 157-174.
- Wu, L., & Guo, S. (2008). Interaction between an isolate of dark-septate fungi and its host plant *Saussurea involucreta*. *Mycorrhiza*, *18*(2), 79-85.
- Wyka, T. (1999). Carbohydrate storage and use in an alpine population of the perennial herb, *Oxytropis sericea*. *Oecologia*, *120*(2), 198-208.
- Xiong, Y., Contento, A. L., Nguyen, P. Q., & Bassham, D. C. (2007). Degradation of oxidized proteins by autophagy during oxidative stress in *Arabidopsis*. *Plant physiology*, *143*(1), 291-299.
- Zhang, A., Li, X., Wu, S., Li, L., Jiang, Y., Wang, R., ... & Li, L. (2021). Spatial pattern of C: N: P stoichiometry characteristics of alpine grassland in the Altunshan Nature Reserve at North Qinghai-Tibet Plateau. *Catena*, *207*, 105691.
- Zhang, T., Qiao, Q., Novikova, P. Y., Wang, Q., Yue, J., Guan, Y., ... & Qiong, L. (2019b). Genome of *Crucihimalaya himalaica*, a close relative of *Arabidopsis*, shows ecological adaptation to high altitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *116*(14), 7137-7146.
- Zhang, Y. J., Bucci, S. J., Arias, N. S., Scholz, F. G., Hao, G. Y., Cao, K. F., & Goldstein, G. (2016). Freezing resistance in Patagonian woody shrubs: the role of cell wall elasticity and stem vessel size. *Tree physiology*, *36*(8), 1007-1018.
- Zhang, Y., Li, C., & Wang, M. (2019). Linkages of C: N: P stoichiometry between soil and leaf and their response to climatic factors along altitudinal gradients. *Journal of Soils and Sediments*, *19*(4), 1820-1829.
- Zhang, Y., Song, H., Wang, X., Zhou, X., Zhang, K., Chen, X., ... & Wang, A. (2020). The roles of different types of trichomes in tomato resistance to cold, drought, whiteflies, and botrytis. *Agronomy*, *10*(3), 411.

Zhao, N., He, N., Wang, Q., Zhang, X., Wang, R., Xu, Z., & Yu, G. (2014). The altitudinal patterns of leaf C: N: P stoichiometry are regulated by plant growth form, climate and soil on Changbai Mountain, China. *PloS one*, *9*(4), e95196.

Zhao, W., Reich, P. B., Yu, Q., Zhao, N., Yin, C., Zhao, C., ... & Liu, Q. (2018). Shrub type dominates the vertical distribution of leaf C: N: P stoichiometry across an extensive altitudinal gradient. *Biogeosciences*, *15*(7), 2033-2053.

Zhao, Y., Xu, F., Liu, J., Guan, F., Quan, H., & Meng, F. (2019). The adaptation strategies of *Herpetospermum pedunculosum* (Ser.) Baill at altitude gradient of the Tibetan plateau by physiological and metabolomic methods. *BMC genomics*, *20*(1), 1-15.