

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Alžběta Brožová

Schopnost rostlin adaptovat se při změně klimatu

Ability of plants to adapt to changing climate

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

Praha, 2020

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce doc. RNDr. Zuzana Münzbergové, Ph.D. za odborné vedení, cenné připomínky a vstřícnost během zpracovávání bakalářské práce.

Prohlášení:

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

V Praze, 5. 6. 2020

Podpis

Abstrakt:

Klima představuje jednu z hlavních selektivních sil, které určují rozšíření a vlastnosti rostlinných druhů. Rostliny reagují na změny klimatických podmínek plastickými změnami fenotypu, migrací sledující jejich klimatické optimum a adaptivní evolucí. Tyto mechanismy se navzájem nevylučují a pravděpodobně se uplatňují současně. Při současné rychlé a intenzivní změně klimatu může být schopnost rychlé adaptace klíčová pro přežití mnoha druhů. Existují důkazy především o migraci a změnách ve fenologii rostlinných populací, méně už je známo o evoluci fyziologických či morfologických znaků. Tato bakalářská práce je literární rešerší na téma adaptace rostlin na změnu klimatu. V první kapitole jsou shrnuty teoretické poznatky, druhá kapitola se zabývá metodami studia tohoto fenoménu. Pozornost je věnována především resurrection postupu.

Klíčová slova: rychlá adaptace, evoluce, ekologie rostlin, fenotypová plasticita, klimatická změna, resurrection experiment

Abstract:

Climate is one of the main selective forces in determining plant distribution and phenotype. Plant populations can cope with climate change through phenotypic plasticity or adaptive evolution or they can track their climatic optimum by migration. These mechanisms are not mutually exclusive and act probably all together. As the rate and intensity of ongoing climate change are very high, rapid adaptation could be of prime importance for many species to survive. There is now ample evidence of distributional and phenological shifts in plant populations, however, less is known about evolution in physiological and morphological traits. This bachelor project is a literature research on plant adaptation to climate change. The first part summarizes mainly theoretical findings, the second part focuses on the methods for testing plant evolution mainly on resurrection approach.

Key words: rapid adaptation, evolution, plant ecology, phenotypic plasticity, climate change, resurrection experiment

Obsah

Úvod	1
1. Reakce rostlin na změnu klimatu	3
1.1. Migrace	3
1.2. Fenotypová plasticita	5
1.3. Transgenerační plasticita	6
1.4. Adaptivní evoluce	6
1.4.1. Genový tok a genetická diverzita	8
1.4.2. Evoluce ve více znacích a evoluční omezení	9
1.4.3. Lokální adaptace	10
1.4.4. Rychlá adaptace	11
2. Metody studia	13
2.1. Dlouhodobé studie v terénu	13
2.2. Simulace změny klimatu	14
2.3. Postupy s využitím dendrochronologie	15
2.4. Resurrection experimenty	15
3. Diplomový projekt	18
Závěr	20
Použitá literatura	21

Úvod

Dle zprávy IPCC vydané pro rok 2018 (IPCC 2018) došlo v důsledku lidské činnosti ke zvýšení průměrné teploty Země přibližně o 1 °C oproti předindustriální době. Hlavní příčinou je zvyšování koncentrace CO₂ v atmosféře a zesílení skleníkového efektu. Průměrná teplota pevniny už je vyšší o 1,5 °C (IPCC 2019) a stejný nárůst pravděpodobně v následujících dekadách zaznamená i globální teplota (IPCC 2018). Trend oteplování je víceméně jednotný na celé planetě, nicméně rychlost, intenzita a konkrétní dopady změny klimatu se mohou regionálně lišit. Kupříkladu Antarktida se otepluje dvakrát až třikrát rychleji než ostatní oblasti, tání ledovců vede k výrazným změnám v tamějším ekosystému (Parmesan 2006) a ke zvyšování hladiny světových oceánů. Klimatická změna jakožto komplexní jev zahrnuje kromě oteplování planety i změny ve srážkových režimech a častější výskyt extrémních projevů počasí. V určitých oblastech se zvyšuje výskyt silných dešťů nebo se objevují častější a intenzivnější sucha. Stoupá i průměrná teplota oceánů a vlivem vyšší koncentrace CO₂ dochází k jejich acidifikaci (IPCC 2018).

Dojde-li do roku 2050 k oteplení o 2 °C, bude odhadem 24 % druhů živočichů a rostlin ohroženo extinkcí. Při navýšení teploty o více než 2 °C může být kvůli zmenšení areálu k vymření odsouzeno 35 % druhů, nebudou-li schopné se adaptovat na nové podmínky (Thomas et al. 2004). Značnému riziku jsou vystaveny vysokohorské a polární ekosystémy (Thuiller et al. 2005), kde klima působí jako hlavní ekologický faktor a kvůli extrémním podmínkám a členitosti terénu může být migrace pro mnoho druhů nemožná. Ve vyšších polohách navíc dochází k rychlejšímu oteplování (Sala et al. 2000). Zasaženy budou kromě terestrických ekosystémů i marinní společenstva. Negativní dopady oteplování a acidifikace lze dobře ilustrovat na korálových ekosystémech, které dnes vymírají vlivem blednutí korálů (ztráta fotosyntetizujících symbiontů) a dekalifikace (Parmesan 2006). Klimatická změna se významně podílí na ztrátě globální biodiversity (Butchart et al. 2010).

Negativní dopady změny klimatu se pravděpodobně projeví i na ekosystémových službách. Na západě Spojených států mají vyšší teploty, suchá léta a úbytek sněhové pokrývky za následek delší a větší požárovou aktivitu v lesích (Westerling et al. 2006). Lze očekávat i snížení produktivity rybářských farem, nižší výnosy v zemědělství postihující rostlinnou i živočišnou výrobu, jmenovitě vlivem nevhodných klimatických podmínek nebo napadením patogeny či škůdci (IPCC 2018). Nebezpečí chorob a kalamit působených škůdci roste i proto, že s oteplováním podnebí expandují patogeny, parazitické houby a hmyz (Parmesan 2006). Pro přirozené ekosystémy platí, že mezi parazity a jejich hostiteli funguje díky dlouhé koevoluci přibližná rovnováha sil. Ta může být ale klimatickou změnou rozvrácena, jak například předpovídají Logan et al. (2003) pro různé lesní škůdce. Obecně bude pravděpodobně častěji docházet k invazím nepůvodních druhů, přičemž půjde o takové druhy, které se budou schopné ubránit negativním vlivům změny klimatu,

a naopak využít vyšší teploty, delší vegetační dobu nebo vyšší koncentraci CO₂ ve svůj prospěch (Walther et al. 2002, Aitken et al. 2008, Parmesan 2006).

Mnoho rostlinných i živočišných druhů v současnosti ustupuje blíže k pólům nebo do vyšších nadmořských poloh (Parmesan and Yohe 2003). Hranice lesa se posouvá výš a blíže k pólům, jsou tak ohroženy druhy vázané na bezlesou tundru. V kanadské i sibiřské tundře expandují křoviny dále na sever díky vyšším teplotám a vyšší mikrobiální aktivitě a vlhkosti v půdě (Parmesan 2006). Nikoliv všechny druhy však úspěšně migrují, vlivem nepříznivých podmínek proto vymírají, nebo přežívají ve stavu quasi-extinkce a jsou náchylné k vyhynutí při jakýchkoliv disturbancích (Engler et al. 2009). Navíc mohou v budoucnu s postupující klimatickou změnou vzniknout takové biotopy, které svými klimatickými charakteristikami nemají v současnosti obdoby, a nadto zvýšené koncentraci CO₂ nelze uniknout migrací (Thomas et al. 2004). Nejohroženější jsou druhy s dlouhou generační dobou, malými areály a úzkou ekologickou nikou (Aitken et al. 2008), příkladem mohou být vysokohorské druhy, kterým hrozí kompetiční vyloučení lépe přizpůsobenými migranty z teplejších oblastí (Parmesan 2006).

Jednotlivé druhy se liší svou reakcí na změny v prostředí, dochází tak k desynchronizaci životních cyklů a využívání zdrojů. Mění se složení společenstev, mohou proto být narušeny vztahy mezi predátory a kořistí nebo opylovači a rostlinami. Nejvíce informací o reakcích rostlin na změnu klimatu se týká fenologie, tedy načasování důležitých přechodů v životním cyklu. Fenologii lze jednoduše pozorovat v terénu a její znalost je důležitá v zemědělství. Díky tomu existuje mnoho fytofenologických záznamů z minulosti (Parmesan 2006). Walther et al. (Walther et al. 2002) v rámci rozsáhlé metaanalýzy zjistili, že v současnosti dochází k časnějšímu nástupu jarních událostí (klíčení a kvetení rostlin, přilet stěhovavých ptáků, zpěv a reprodukce ptáků, počátek aktivity hmyzu). Oproti tomu jsou změny v načasování podzimních událostí nevýrazné, což obecně ukazuje na prodlouženou vegetační sezónu, ačkoliv v aridnějších oblastech může být vegetační doba naopak zkrácena kvůli suchu (Franks, Weber and Aitken 2014).

Současná klimatická změna představuje hrozbu pro biodiverzitu a stabilitu společenstev. Skrze narušení fungování ekosystémů může dojít i ke ztrátám ekosystémových služeb, například ke snížení zemědělské produktivity, což by mohlo mít výrazné negativní dopady na lidskou společnost. Porozumění dějům, které budou klimatickou změnu doprovázet, umožní výběr správných ochranných postupů (Franks et al. 2014). Cílem této bakalářské práce je shrnout dosavadní poznatky o reakci rostlin na současnou klimatickou změnu, a to se zaměřením na schopnost rychlé adaptace. V první části práce jsou popsány jednotlivé mechanismy, které se uplatňují v reakci rostlinných populací. V druhé části jsou uvedeny nejpoužívanější metody studia tohoto fenoménu.

1. Reakce rostlin na změnu klimatu

Strategie, kterými rostlinné populace reagují na klimatické změny lze rozdělit na ekologické (migrace a fenotypová plasticita) a evoluční (adaptace a genový tok). Klima je jedním z nejdůležitějších faktorů, které určují hranice výskytu druhu (Walther et al. 2002). V minulosti převládala hypotéza, že rostlinné populace reagují na výrazné změny klimatu především migrací do oblastí s příznivými podmínkami (Davis and Shaw 2001). Ne všechny druhy ovšem mohou migrovat a i ty, které budou schopné sledovat svou klimatickou niku migrací, budou v nových lokalitách čelit odlišným biotickým i abiotickým stresům, kterým se budou muset přizpůsobit (Davis, Shaw and Etterson 2005). Změna podmínek prostředí vede k posunu v adaptivní krajině druhů, jenž dané prostředí obývají. Nesoulad mezi prostředím a fenotypem způsobí snížení individuální fitness a vytvoří se selekční tlaky na změnu fenotypu (Reed, Schindler and Waples 2011).

Existují dva hlavní způsoby optimalizace fenotypu: fenotypová plasticita a adaptivní evoluce. Mírné změny podmínek, které jsou důsledkem přirozené proměnlivosti prostředí, vedou u rostlin k plastickým změnám vlastností, které krátkodobě minimalizují ztrátu fitness. Pokud jsou dlouhodobě zvýhodňováni jedinci s určitými extrémními vlastnostmi, působí směrovaná selekce, která je hnacím motorem adaptivní evoluce (Reed et al. 2011). Jelikož je plasticita fenotypu omezená a migrace za příznivějšími podmínkami nemusí být dostatečně rychlá a úspěšná, bude pravděpodobně určitá míra adaptace nezbytná pro přežití většiny druhů (Davis et al. 2005). Důležitost jednotlivých mechanismů pro konkrétní druhy závisí na několika faktorech: na síle a směru selekčního tlaku, přítomnosti relevantní genetické variability, generační době, způsobu rozmnožování, schopnosti disperze a míře fenotypové plasticity. Kombinace adaptivní evoluce, plastických změn znaků a migrace bude nutná k přežití populací v dnešní krajině pozměněné fragmentací a obecně poškozené činností člověka (Anderson, Panetta and Mitchell-Olds 2012b, Engler et al. 2009).

1.1. Migrace

V průběhu čtvrtohor mohlo při střídání dob ledových a meziledových na regionální úrovni docházet i k poměrně rychlým změnám klimatu (Davis and Shaw 2001, Hof et al. 2011). Z pylových a fosilních záznamů vyplývá, že se výrazně měnila distribuce druhů na planetě, nicméně tyto migrace byly pravděpodobně doprovázeny i evolucí (Aitken et al. 2008). Jelikož nemáme doklady o velkých extinkcích, můžeme se domnívat, že druhy současné flóry a fauny byly schopné se oscilacím klimatu přizpůsobit (Hof et al. 2011). Po skončení glaciálu mohly druhy migrovat rychlostí až 1000 m za rok, což výrazně převyšuje průměrné rychlosti disperze pozorované v současnosti (McLachlan, Clark and Manos 2005). Tento fenomén se označuje jako Reidův paradox,

jehož vysvětlení mohou poskytnout vzácné *long distance dispersal events*, tedy události migrace na velké vzdálenosti (Anderson et al. 2012b). Další z vysvětlení se zakládá na existenci malých refugií v blízkosti současných areálů, ve kterých i v rámci původního areálu zůstaly zachovány vhodné podmínky a z nichž mohl druh následně expandovat. Mnohem reálnější se ale zdají být nižší odhady rychlosti migrace (méně než 100 m za rok) získané z výzkumu chloroplastové DNA. Takové rychlosti ovšem nemusí být při současné změně klimatu dostatečné (McLachlan et al. 2005).

Při oteplování podnebí se populace posouvají do vyšších zeměpisných šířek a vyšších nadmořských poloh (Jump and Penuelas 2005, Parmesan 2006). Semena se přirozeně uchycují na lokalitách s vhodným klimatem; hranice areálu nejsou neměnné, ale dynamicky se vyvíjejí vzhledem k aktuálním podmínkám. Na vedoucím okraji areálu populace expanduje a na opačném vymírá (Davis and Shaw 2001). Extinkce na zadním okraji areálu může být způsobena samotným působením klimatických podmínek na fyziologii rostlin, nebo může docházet ke kompetičnímu vyloučení lépe přizpůsobenými druhy z teplejších oblastí (Jump and Penuelas 2005).

Chen et al. (2011) vypočítali, že do vyšších zeměpisných šířek druhy v současnosti migrují průměrnou rychlostí 1690 m za deset let. Podél výškového gradientu, kde se teplota i jiné charakteristiky prostředí mění daleko strměji, druhy urazí asi 10 m za deset let. Rychleji se přesouvají druhy v těch oblastech, které se oteplují výrazněji, což podporuje teorii, že oteplování je skutečnou příčinou migrace. Rychlost posunu podél latitudinálního gradientu se v tomto modelu vyrovnala dosavadní rychlosti změny klimatu. Nicméně modely budoucí distribuce druhů při scénáři pokračujícího ekonomického růstu většinou predikují, že rychlost klimatické změny výrazně převyší rychlost migrace druhů (Jump and Penuelas 2005, Davis and Shaw 2001). Fragmentace krajiny omezuje možnost migrace (Anderson et al. 2012b). Velká část půdy je zastavěna či využívána pro zemědělské a průmyslové účely, nezůstává proto mnoho vhodných stanovišť, přes která by mohla vést migrační trajektorie (Davis and Shaw 2001).

Pro některé druhy nemusí klimatická změna přinášet zhoršení životních podmínek. Rostliny obecně profitují z vyšších teplot a většího přísunu slunečního záření, dokud mají dostatek vláhy. U některých severních populací jehličnanů (*Pinus contorta*, *P. sylvestris*, *Larix sibirica*) byl při přesazovacích pokusech zaznamenán rychlejší růst, pokud byly pěstovány v teplejším klimatu. Rehfeldt et al. (2004 cit. podle Davis et al. 2005) tento fenomén vysvětlují existencí negativní korelace mezi rychlostí růstu a odolností vůči chladu. V severních oblastech se mohou vyskytovat pouze genotypy tolerující nízké teploty, ačkoliv pro jejich růst by byly optimální teploty vyšší. V teplejších oblastech jsou ale znevýhodněny v kompetici s rychleji rostoucími jedinci, kteří postrádají odolnost vůči chladu (Davis et al. 2005). Pro severní populace nemusí oteplení

znamenat snížení fitness, naopak z něj mohou profitovat alespoň do té doby, než budou nahrazeny kompetičně zdatnějšími populacemi z jihu (Jump and Penuelas 2005).

1.2. Fenotypová plasticita

Fenotypová plasticita, tedy schopnost vytvořit v rámci jednoho genotypu různé fenotypy v závislosti na environmentálních faktorech, je významným mechanismem, který rostlinám umožňuje chránit se před negativními dopady proměnlivosti klimatu. Rostliny mohou díky plasticitě pružně reagovat na aktuální podmínky v daném roce či sezóně (Franks et al. 2014). Evoluce probíhá v rámci více generací, kdežto fenotypová plasticita se uplatní už během jedné generace. Může tak prodloužit dobu, po kterou je populace schopná persistovat ve stresových podmínkách, a zvýšit pravděpodobnost vytvoření adaptace nebo úspěšné migrace (Jump and Penuelas 2005). Negenetické změny fenotypu také zmírňují působení přírodního výběru a mohou populace ochránit před rychlou ztrátou genetické variability, která je klíčová pro odolnost populace vůči nejrůznějším disturbancím. Na druhou stranu, zeslabení selekčního tlaku může snížit rychlost adaptivní evoluce (Franks et al. 2014).

Fenotyp je plastický jen v určitém rozsahu. To je dáno například tím, jak velké odchylky od optimálních podmínek jsou historicky pro danou oblast obvyklé (Franks et al. 2014). Přizpůsobení pomocí fenotypové plasticity nestačí, působí-li na populaci více stresorů naráz, což lze při současném rostoucím negativním vlivu člověka na ekosystém očekávat. Také je třeba mít na paměti, že plastické změny fenotypu nemusí vždy přinášet výhodu z hlediska přežívání či úspěchu reprodukce jedince. Neadaptivní změny mohou být jednoduše přirozenými reakcemi organismu na fyzikální faktory nebo nedostatek zdrojů (Nicotra et al. 2010). V některých prostředích, buďto ve velmi stálých, anebo v takových, jejichž proměnlivost je špatně předvídatelná, může být nízká plasticita výhodnější. Energetické náklady plasticity mohou být v takových případech ušetřeny a investovány například do vyšší odolnosti (Reed et al. 2011).

I v případě, že fenotypová plasticita neumožní populaci přetrvat v původním areálu, bude nepostradatelná při kolonizaci nových oblastí. Klimatické podmínky tvoří zhruba souvislý latitudinální a altitudinální gradient. Rostlinné populace mohou migrací sledovat příznivé klimatické podmínky podél tohoto gradientu, ale ostatní charakteristiky prostředí (půdní podmínky, fotoperioda, složení společenstva) se nemění takto pravidelně (Matesanz, Gianoli and Valladares 2010). Dále koncentrace CO₂ se zvyšuje kontinuálně v rámci celé planety (Thomas et al. 2004). Fenotypová plasticita je nepochybně důležitým mechanismem reakce rostlin na změnu klimatu, a to v krátkém i delším časovém měřítku (Matesanz et al. 2010).

Plasticita ve funkčních znacích, tedy ve znacích souvisejících s fitness jedince (Nicotra et al. 2010), je sama o sobě také součástí fenotypu a je předmětem evoluce. Pokud v populaci existuje genetická

variabilita pro plasticitu ve funkčních znacích a pokud jsou některé genotypy úspěšnější než jiné, může dojít k adaptivní evoluci k nižší či k vyšší plasticitě (Matesanz et al. 2010, Franks et al. 2014). Kromě oteplování a změn ve srážkových režimech se jako následek současné změny klimatu uvádí častější výskyt extrémních projevů počasí. V takovém případě by mohli být zvýhodněni jedinci s vysokou plasticitou (Anderson et al. 2012b).

Plasticita se u rostlin i živočichů výrazně uplatňuje ve střídání fenologických fází. Fenologie je silně podmíněna environmentálními faktory, především teplotou a fotoperiodou (Franks et al. 2014). Posuny ve fenologii vlivem oteplování klimatu už byly dokumentovány u mnoha druhů. Kupříkladu Root et al. (2003) uvádí posun jarních událostí průměrně o $5,1 \pm 0,1$ dne během deseti let v životních cyklech živočichů a rostlin mírného pásu.

1.3. Transgenerační plasticita

Fenotyp organismů není určován pouze prostřednictvím genotypu. Transgenerační efekty se mezi rodiči a potomky přenáší negenetickou cestou. Může to být prostřednictvím změn v morfologii semen (velikost, množství a složení zásobních látek, vlastnosti osemení) nebo pomocí epigenetických modifikací, pak se jedná nejčastěji o metylaci či acetylaci DNA, změny ve struktuře chromatinu či modifikace na úrovni RNA. Podmínky, v nichž se vyvíjela generace rodičů, ovlivňují expresi genů v potomstvu, tento mechanismus se nazývá mezigenerační plasticita či maternální efekty (Anderson et al. 2012b, Walter et al. 2016). Takový přenos informace mezi generacemi je výhodný, pokud se potomci vyvíjí ve velmi podobných podmínkách jako jejich rodiče, tedy zejména u rostlin s omezenou disperzí (Galloway and Etterson 2007). Epigenetika může ovlivnit klíčení semene i úspěšnost rostliny během jejího životního cyklu, a tudíž má vliv na fenotypovou i genetickou strukturu celé populace. Walter et al. (2016) ukázali, že semena rostlin vystavených stresu (simulace extrémních projevů počasí: sucho a silné srážky) klíčila dříve. Předmětem výzkumu byly dva vytrvalé druhy (*Genista tinctoria*, *Calluna vulgaris*), pro které může být transgenerační plasticita výjimečně důležitá, vzhledem k jejich pomalejší evoluci způsobené delší generační dobou. V neposlední řadě mohou mít epigenetické modifikace vliv na rychlost rekombinací či mutační rychlost a trvale ovlivnit variabilitu a fitness populace (Franks and Hoffmann 2012).

1.4. Adaptivní evoluce

Evoluce označuje proces, při kterém se mění frekvence alel v genofondu populace. Tyto změny mohou být adaptivní, mohou zvyšovat životaschopnost či reprodukční úspěch jedinců. Hlavními předpoklady pro adaptivní evoluci jsou dostatečně silný selekční tlak působící jedním směrem a genetická variabilita, umožňující výběr výhodných alel (Franks et al. 2014). Klimatická změna může představovat selekční faktor, nicméně evoluční potenciál druhu závisí na mnoha dalších

okolnostech. Adaptace je výsledkem souhry přírodního výběru, genového toku, genetického driftu a mutací. Tyto procesy jsou navíc ovlivněny demografií a vlastnostmi konkrétního druhu (Davis et al. 2005).

Fenotypové znaky organismu jsou výsledkem složitého systému genů, jejich regulátorů, transkripčních faktorů a proteinů. Dosud nevíme, zda evoluce ve znacích asociovaných s klimatem probíhá na genech s malým účinkem nebo na klíčových regulačních genech. Změny spojené se změnou klimatu se mohou projevit i v alternativním sestřihu RNA transkriptu, v transkripčních faktorech či při posttranskripčních úpravách (Franks and Hoffmann 2012).

Při změně klimatu může k vytvoření adaptací dojít dvěma cestami. V pozadí přírodního výběru může být stres a zhoršující se podmínky prostředí, nebo naopak možnost využít výhody plynoucí z klimatické změny, například prodlouženou vegetační sezónu. Stresující prostředí selektuje především odolné jedince schopné přežít suboptimální podmínky. Adaptace v tomto smyslu mohou být širší fyziologická tolerance či různé mechanismy avoidance stresu. Druhou možností je evoluce směrem k úspěšnější migraci na delší vzdálenosti, která usnadní populaci uniknout před nevhodnými podmínkami. Pro některé druhy rostlin přinese klimatická změna možnost rozšíření areálu do oblastí, kde byly dříve nízké teploty limitujícím faktorem. Delší vegetační doba umožní některým druhům prodloužit reprodukční období nebo více investovat do vegetativního růstu (Franks and Hoffmann 2012). Dřívější nástup jara ale může pro některé alpské rostliny paradoxně přinést i větší riziko poškození mrazem. V okolí výzkumné stanice ve Skalistých horách (Rocky Mountain Biological Laboratory) nastává vlivem oteplování k časnějšímu tání sněhové pokrývky. To je pro mnoho rostlin signálem k započatí růstu. Rostliny, které vykvetou dříve, mají možnost využít delší vegetační sezóny, nicméně jejich květy a pupeny jsou vystaveny většímu riziku poškození červnovými mrazy, k nimž dochází s postupující klimatickou změnou častěji. Klimatická změna v této lokalitě tedy může vést k vývoji vyšší mrazové odolnosti při časném kvetení, nebo i k pozdějšímu kvetení navzdory delší vegetační době (Inouye 2008).

V aridních oblastech Jižní Kalifornie nastává opět jiná situace. Vegetační doba tam sice začíná dříve na jaře díky vyšším teplotám, ale je ukončena v pozdním létě nedostatkem srážek. Na nedostatek vody mohou rostliny reagovat vytvořením tolerančních mechanismů, nebo únikem před suchem neboli aviodancí. Tolerance nižší dostupnosti vody spočívá kupříkladu v efektivnějším vodním hospodaření rostliny. Příkladem avoidance je posunutí životního cyklu nebo některých jeho fází do období s dostatkem vodních srážek (Franks, Sim and Weis 2007). Adaptace ve smyslu úniku před suchem v reprodukční fázi vývoje byla prokázána u jednoleté rostliny *Brassica rapa* (Franks 2011). Při porovnání fenologie populací pocházejících z odlišných generací (před a po období několikaletého sucha) byl zjištěn rozdíl v načasování kvetení 1,9 dne na sušší lokalitě a dokonce 8,6 dne na vlhčí lokalitě. Mladší generace se zkušeností s nedostatkem

srážek na konci vegetační doby kvetla oproti starší generaci dříve a byla tak schopná dokončit reprodukční cyklus při zkrácené vegetační době.

Vyšší teploty, změny v dostupnosti vody, častější výskyt extrémních projevů počasí či požárů a vyšší koncentrace CO₂ jsou přímými efekty změny klimatu, které na rostliny působí. V rámci ekosystému se ovšem vytvoří i mnoho nepřímých vlivů, například dojde ke změnám v biotických interakcích. Změny ve složení společenstev mohou vyvolat tlak na vyšší kompetitivní schopnosti, vyšší resistenci k parazitům, nebo na druhé straně ke změně hostitele parazitického organismu (Franks and Hoffmann 2012).

1.4.1. Genový tok a genetická diverzita

Genový tok je klíčovým mechanismem udržování genetické diverzity, která je základním předpokladem pro evoluci. Může být zprostředkován transportem semen a pylu nebo hybridizací. K přenosu alel nedochází pouze v prostoru nýbrž i v čase, díky dormanci semen nebo různému přežívání jedinců. Genový tok mezi populacemi může usnadnit adaptaci při globálním oteplování přínosem preadaptovaných alel z teplejších oblastí. Tuto výhodu mají pouze subpopulace na expandujícím okraji areálu, na opačném okraji může genový tok z centra populace působit maladaptivně. Teoreticky může adaptivní evoluce držet tempo s klimatickou změnou, dokud bude v populaci dostatek genetické variability (Anderson et al. 2012b). Nicméně tok genů je v dnešní fragmentované krajině značně narušen. Silný selekční tlak může v krátké době vyčerpat genetickou diverzitu, a jakmile nebude možný přínos preadaptovaných alel nebo nebude vznikat mutacemi dostatek alel nových, populace ztratí schopnost adaptace. Nízká genetická variabilita je také spojena s nižší odolností k jiným disturbancím a stresům, kupříkladu k napadení škůdci nebo patogeny (Jump and Penuelas 2005, Davis et al. 2005).

Skutečnost, že při silném selekčním tlaku může dojít k rychlé ztrátě genetické variability, čímž se sníží evoluční potenciál druhu, byla potvrzena při experimentu s *Ipomoea purpurea* (Kuester et al. 2016). Tento polní plevel je do jisté míry resistantní vůči glyfosátu, v dnešní době nejrozšířenějšímu herbicidnímu prostředku. Z porovnání dvou časově oddělených vzorků vyplynulo, že během devíti let došlo k mírnému nárůstu odolnosti vůči glyfosátu, který je stále proti polním plevelům používán. Zároveň se ale výrazně snížila genetická diverzita sledované populace (Kuester et al. 2016).

Důležitost genového toku z teplejších částí areálu potvrdil experiment s *Arabidopsis thaliana* (Wilczek et al. 2014). Autoři experimentu použili skladovaná semena a testovali zdatnost různě starých genotypů v současných podmínkách. Zjistili, že ve většině lokalit napříč kontinentem lépe prosperovaly rostliny původem z teplejších oblastí než rostliny, které pocházely z dané oblasti.

Lokální genotypy nebyly nadále úspěšné. Otázkou zůstává, jak se změně přizpůsobí jižní subpopulace nacházející se u hranice teplotní tolerance druhu (Wilczek et al. 2014).

Ani v populacích s omezenou genetickou diverzitou ale není adaptivní evoluce nemožná, jak dokládají úspěšné expanze a invaze některých nepůvodních druhů rostlin. Zakladatelské populace jsou často malé, působí na ně různé selekční tlaky a většinou nemohou čerpat výhodné alely ze sousedních populací prostřednictvím genového toku. Nízká neutrální genetická diverzita nemusí nutně znamenat i nedostatečnou funkční diverzitu, klíčové ekologické znaky bývají málo variabilní i v populacích s vysokou neutrální diverzitou (Moran and Alexander 2014). *Bottleneck událost* může vést k očištění genofondu od škodlivých recesivních alel a následnému zvýšení fitness populace (Facon et al. 2011) a také k obnovení aditivní genetické variability (Prentis et al. 2008).

1.4.2. Evoluce ve více znacích a evoluční omezení

Vlastnosti organismů obvykle nejsou určovány monogenně, tedy jedním genem, nýbrž polygenně. Pro evoluci jednoho znaku jsou nutné změny v rámci mnoha genů s malým účinkem. Mezi jednotlivými geny mohou existovat interakce, které zpomalí proces adaptace. Přírodní výběr navíc působí komplexně na široký soubor znaků, které se nevyvíjí samostatně a nezávisle (Aitken et al. 2008). Negativní účinky antagonistických korelací mezi znaky byly demonstrovány například při přesazovacích pokusech s *Chamaecrista fasciculata*. Odhadovaná rychlost adaptace nepůvodních populací byla navzdory vysoké genetické diverzitě a heritabilitě selektovaných znaků velmi nízká (Etterson and Shaw 2001). Naopak pozitivní genetické korelace ve shodě s působící selekcí mohou proces adaptace uspišit (Reed et al. 2011). Pleiotropie genů je další možnou překážkou adaptace. Některé geny ovlivňují více fenotypových projevů, které mohou různým způsobem ovlivňovat fitness jedince, například jsou-li účastníky důležitých *trade-off* (Aitken et al. 2008).

Současná environmentální změna nezahrnuje pouze změnu klimatu, ale také fragmentaci krajiny a změny v jejím využívání, znečištění životního prostředí, introdukce nepůvodních druhů a nadměrné využívání zdrojů lidmi (Matesanz et al. 2010). Je možné, že jednotlivé složky globální změny nebo i jednotlivé aspekty změny klimatu vyvolají selekční tlaky, které budou na fenotyp jedince působit protichůdně. Výhodná změna jedním směrem tak může být maladaptivní vůči jinému selekčnímu tlaku. Posun klimatického optima bude pravděpodobně favorizovat jedince, jejichž potomci se budou schopni rozšířit z původního stanoviště na nové stanoviště s příznivým klimatem. Větší schopnost disperze proto může být výhodou. Na druhou stranu fragmentace krajiny výrazně snižuje pravděpodobnost úspěšného uchycení a může tak působit naopak ve prospěch málo disperzních jedinců (Moran and Alexander 2014).

1.4.3. Lokální adaptace

U mnoha rostlinných druhů byla nalezena variabilita ve fyziologických, fenologických a fitness určujících znacích korelující s gradientem klimatických podmínek (Davis et al. 2005). Adaptivní rozrůznění umožňuje jedincům nejlépe využívat zdroje dostupné v daném prostředí (Jump and Penuelas 2005, Jump et al. 2006). Existence lokálních adaptací dává naději, že stejně jako se populace v minulosti přizpůsobily podmínkám nově kolonizovaného stanoviště, které byly odlišné od podmínek stanoviště zdrojové populace, mohly by se i nyní přizpůsobit změně podmínek v souvislosti se změnou klimatu (Davis et al. 2005). Klíčovou silou při vytváření lokálních adaptací je směrovaná selekce ve prospěch fenotypů, které jsou uzpůsobené právě na podmínky v daném habitatu. Samotná genetická diferenciace mezi subpopulacemi nemusí v principu znamenat lokální adaptaci, je-li vytvořena jinými procesy, kupříkladu genetickým driftem nebo evolucí ve znacích nesouvisejících s podmínkami prostředí (Kawecki and Ebert 2004).

Lokální genotypy mívají ve svém habitatu oproti genotypům původem z jiných stanovišť v průměru vyšší fitness. To je výsledkem odlišných selekčních tlaků, které působí v různých prostředích. Nicméně v rozporu s působením těchto směrovaných selekčních tlaků může být genový tok v rámci metapopulace, který vede spíše ke genetické homogenizaci. Omezený genový tok je proto prerekvizitou pro vznik lokální adaptace. Dalším předpokladem je, že neexistuje jediný nadřazený genotyp úspěšný ve všech typech prostředí. To může být například výsledkem antagonistické pleiotropie genů, kdy mají určité alely opačných vlivů na fitness v různých podmínkách (Kawecki and Ebert 2004).

Příhodnými podmínkami pro vznik lokálních adaptací jsou omezená disperse a prostorová heterogenita v rámci areálu. Naopak pokud jsou podmínky proměnlivé v čase a mění se směr selekčních tlaků, jsou zvýhodněni spíše generalisté. Také proměnlivá kvalita a dostupnost zdrojů působí proti lokální adaptaci tím, že zvýhodňuje jedince s lepší schopností disperse. Významným mechanismem, kterým rostliny reagují na proměnlivost prostředí, je fenotypová plasticita. Teoreticky by se mohl vyvinout genotyp s velkou adaptivní plasticitou, který by byl schopen vytvořit vhodný fenotyp v každém prostředí. Existence lokálních adaptací je dokladem, že v mnoha případech k tomu nedošlo, zřejmě i kvůli příliš vysokým nákladům na udržování tak extrémní plasticity (Kawecki and Ebert 2004).

Pro výzkum přizpůsobení rostlin na prostorovou variabilitu prostředí se používají přesazovací pokusy (*transplant experiments* nebo *provenance trials*), při kterých se zjišťuje zdatnost a fenotyp jedinců v různých prostředích s ohledem na jejich původ (Franks et al. 2014). Obecně platí, že rostliny nejlépe prospívají v podmínkách, které jsou nejpodobnější jejich zdrojové lokalitě. Se

zvyšující se odlišností prostředí klesá rychlost růstu jedince, fekundita a přežívání (Davis et al. 2005). Pomocí přesazovacích pokusů byly v mnoha případech prokázány adaptace rostlin na různé podmínky podél latitudinálního i altitudinálního gradientu. Rozdílné mikroklimatické podmínky v různých nadmořských výškách či zeměpisných šířkách v rámci areálu druhu mohou simulovat globální oteplování nebo jiné důsledky změny klimatu (De Frenne et al. 2013a).

De Frenne et al. (2011) se zaměřili na vliv teploty na fenologii, růst a rozmnožování dvou rostlinných druhů typických pro lesní podrost. Zkoumané druhy (jarní bylina *Anemone nemorosa* a později kvetoucí tráva *Milium effusum*) jsou spíše pomalí kolonizátoři, a proto může být adaptace zásadní pro jejich přežití při globálním oteplování. Rostliny byly přesazeny z několika lokalit podél latitudinálního gradientu napříč Evropou do tří výzkumných zahrad. Vedle toho byla u *A. nemorosa* provedena simulace oteplování v otevřených komorách (OTC, *open top chambers*). Bylo zjištěno, že nejlépe prospívaly ty rostliny, které byly přesazeny do blízkosti své původní lokality, což ukazuje na lokální adaptaci. Rostliny z teplejších oblastí klíčily a kvetly dříve než severnější populace, ale jen v případě nejjižněji položené výzkumné zahrady. I rostliny vystavené vyšším teplotám v komorách kvetly časněji, je tedy pravděpodobné, že fenologie obou druhů reaguje plasticky na teplotu prostředí. U *A. nemorosa* byl zaznamenán větší růst a reprodukční úspěch ve vyšších teplotách při přesazovacích pokusech i při simulovaném oteplování. Naopak přežívání jedinců *M. effusum* bylo nižší v teplejších oblastech, pravděpodobně vlivem nedostatku světla pod hustším stromovým zápojem. Ačkoliv u obou druhů existují lokální adaptace a plasticita ve funkčních znacích, není jisté, zda budou schopné se přizpůsobit současné rychlé klimatické změně, její důsledky navíc mohou být pro oba druhy odlišné. Přestože lesní podrost může zůstat po určitou dobu ochráněn před výraznějším zvyšováním teplot díky specifickým mikroklimatickým podmínkám pod korunami stromů (De Frenne et al. 2013b), významnějším problémem může být nesoulad mezi životními cykly lesních bylin a stromů plynoucí z fenologických změn (De Frenne et al. 2011).

1.4.4. Rychlá adaptace

Dnešní distribuce druhů na planetě a jejich vlastnosti jsou výsledkem sta tisíců let evoluce, která byla mimo jiné poháněna změnami klimatu (Shaw and Etterson 2012). Ale protože je evoluce často považována za velmi pozvolný proces, může se zdát, že odpovědí na rychlou klimatickou změnu nemůže být adaptace ve smyslu změn v genofondu populace, nýbrž persistence v původních mezích tolerance. To by znamenalo migraci udržující populaci ve fenotypickém optimu, případně extinkci. Přibývá ovšem důkazů o tom, že jsou rostliny schopné se adaptovat na nové podmínky během výrazně kratších časových úseků, stromy během století a byliny dokonce během desetiletí. Adaptivní evoluce se v žádném případě nevyklučuje s dalšími mechanismy. Evoluce probíhá na úrovni druhu či populace, fenotypová plasticita se projevuje na úrovni jedince

a oba mechanismy spolu navíc interagují. Rychlost adaptace a míra plasticity fenotypu také udává rychlost a úspěšnost obsazování nových stanovišť při migraci, stejně tak jako pravděpodobnost udržení se na stanovištích původních (Davis et al. 2005).

V nových podmínkách nemusí být vlastnosti organismu nadále výhodné. Přírodní výběr pak zvýhodňuje jedince s určitými extrémními fenotypy, kteří předávají tyto vlastnosti úspěšně svým potomkům. Zpočátku populace hůře prospívá, sníží se její denzita a fekundita. Pokud dojde k překročení kritické dolní hranice dříve, než se přizpůsobí novým podmínkám nebo se přesune na nové stanoviště, populace vymře. Velmi důležitou roli hraje demografie populace: její velikost, hustota a kontakt s dalšími populacemi. Nejhroženějšími skupinami jsou proto druhy s málo početnými populacemi a limitovanou disperzí (Reed et al. 2011).

O rychlé adaptaci se často hovoří v souvislosti s invazními rostlinami. Existují důkazy o tom, že se adaptace na podmínky invadovaného prostředí mohou vytvořit už po 25 generacích (Moran and Alexander 2014). Druhy introdukované do nových oblastí jsou obvykle vystaveny podmínkám odlišným od jejich původního areálu. To zahrnuje odlišné klimatické podmínky, biotické interakce a nové možnosti migrace. Působení nových stresorů a selekčních tlaků může vyústit v adaptivní evoluci, díky které dojde k uchycení a expanzi. Druhy zavlečené na nová území se nacházejí do jisté míry v podobné situaci jako druhy vystavené rychlé klimatické změně (Prentis et al. 2008). Častým jevem v populační dynamice invazních druhů je *lag fáze*, tedy časový úsek mezi prvotní kolonizací a strmým růstem populace. Během tohoto období se zřejmě vyvíjí adaptace na nové prostředí (Sakai et al. 2001). Prerekvizitou pro adaptivní evoluci je dostatek relevantní genetické variability, která však může v nepočetné zakladatelské populaci chybět. Stejně tak mohou druhy vystavené klimatické změně přijít o část své genetické diverzity kvůli silnému selekčnímu tlaku. Invazní rostliny mohou získat výhodu oproti původním druhům díky hybridizaci. Hybridi disponují novými výhodnými alelami, nebo v procesu rekombinace dojde k utvoření nové úspěšné kombinace znaků. I při adaptaci na změnu klimatu mohou rostliny profitovat z hybridizace, ke které navíc může docházet častěji v důsledku migrací (Aitken et al. 2008).

Některé druhové vlastnosti mohou přispět k rychlejší adaptaci na nové podmínky. Populace rostlin s krátkou generační dobou se rychleji obměňují a mají tedy více prostoru reagovat na měnící se klima. Na druhou stranu se u nich mohou dříve projevit následky ztráty fitness. Cizosprašné rostliny by mohly mít výhodu díky vyšší genetické variabilitě, výraznějšímu genovému toku a genetické rekombinaci (Anderson et al. 2012b). Nicméně v literární rešerši zaměřené na vliv způsobu rozmnožování na míru lokální adaptace nebyl nalezen rozdíl mezi samosprašnými a cizosprašnými rostlinami (Hereford 2010). Navíc hmyzem opylované rostliny jsou ohroženy úbytkem opylovačů. Při migraci bude pravděpodobně nejdůležitější migrace na

dlouhé vzdálenosti. Nejenže umožní rychlejší posun areálu, ale může být i jedinou úspěšnou strategií ve fragmentované krajině (Anderson et al. 2012b).

2. Metody studia

Při zkoumání reakcí rostlin na změnu klimatu se používají nejrůznější metody. Některé studie se zabývají pouze ekologickými následky změny klimatu, jiné se zajímají i o genetické změny v populacích. Jak se bude klima vyvíjet v následujících letech či desítkách let můžeme pouze předpovídat s využitím našich znalostí o fungování klimatického systému Země. I při předpovídání reakcí jednotlivých rostlinných druhů a potažmo vývoje celého ekosystému Země se musíme spoléhat na znalosti z ekologie a genetiky populací a na dosavadní pozorování. Existuje několik metod, které se zaměřují na rychlou adaptaci rostlin na měnící se klimatické podmínky. Ve druhé kapitole práce představuji jednotlivé postupy a pro ilustraci uvádím příklady.

2.1. Dlouhodobé studie v terénu

Nejjednodušší metodou je sledování vývoje konkrétních rostlinných populací v přírodním prostředí. Pozorované změny ve fenotypu lze porovnat se zaznamenanými změnami klimatických podmínek. Vědci z coloradské vědecké stanice Rocky Mountain Biological Laboratory (Anderson et al. 2012a) zkoumali změny ve fenologii kvetení horského vytrvalého druhu *Boechnera stricta*. Využili dostupných fytofenologických záznamů sahajících až do roku 1973 a meteorologických dat o jarních teplotách a tání sněhu. Zjistili, že během necelých 40 let došlo k posunu kvetení do časnějších dat v souladu s dřívějším táním sněhu a vyššími teplotami. Kvetení je ve vysokohorských ekosystémech výrazně závislé na načasování tání sněhu. Objevem začíná vegetační sezóna a nesoulad kvetení s tímto signálem může způsobit to, že rostlina zůstane neopylena nebo nestihne dokončit svůj reprodukční cyklus (Inouye 2008). Vyšší teploty a prodloužená vegetační sezóna mohly vytvořit tlak na uspíšení vývoje a dřívější reprodukci, nicméně z pouhého monitorování fenotypových změn nelze rozlišit, zda je příčinou pouze fenotypová plasticita, nebo i evoluce (Franks et al. 2014). Experiment s rekombinantními inbredními liniemi (RILs) *Boechnera stricta* umožnil odhadnout, jestli a jak rychle by mohla evoluce ve fenologii kvetení probíhat. Bylo zjištěno, že za předpokladu trvajících směřované selekce a konstantní heritability znaku by mělo dojít dokonce k výraznějšímu posunu než při observační studii. V přirozených podmínkách ovšem síla a směr selekce i heritabilita kolísají. Bylo však ukázáno, že se na sledované fenotypové změně pravděpodobně podílely oba mechanismy: fenotypová plasticita i evoluce (Anderson et al. 2012a).

2.2. Simulace změny klimatu

Přirozené ekosystémy jsou velmi komplexní a je obtížné odlišit vlivy jednotlivých činitelů. Působení jednotlivých faktorů nebo jejich kombinací v rámci klimatické změny (zvýšené teploty, vodní stres, zvýšená koncentrace CO₂, délka vegetační doby) lze zkoumat při experimentálních simulacích. Je tak možné identifikovat změny způsobené konkrétním ošetřením, nicméně je nutné mít na paměti, že experimentální prostředí nikdy úplně neodpovídá prostředí přirozenému (Anderson et al. 2012b).

Aby získali výsledky co nejlépe odpovídající skutečnosti, provedli Ravenscroft et al. (2014) simulaci změny klimatu v přirozeném společenstvu vápencové louky. Vybrané plochy byly vystaveny různým teplotním a srážkovým režimům po dobu 20 let. Změna klimatických podmínek neměla u většiny rezidentních druhů po dobu experimentu za následek změny v demografii a abundanci, možná díky adaptivní evoluci. Populace *Plantago lanceolata* z kontrolních stanovišť a stanovišť ošetřených letním suchem byly sebrány k dalšímu experimentu ve skleníku: porovnání ve 24 znacích souvisejících se schopností kompetice a tolerance a avoidance sucha. Ukázalo se, že jedinci vystavení vodnímu stresu investovali více do reprodukce a díky tomu se mohli úspěšně rozmnožit i navzdory nedostatku vody. Naopak rostliny pěstované v optimálních podmínkách investovaly více zdrojů do vegetativního růstu, což podpořilo jejich kompetiční schopnosti. Rostliny vykazovaly odlišné strategie i pokud byly pěstovány v totožných podmínkách, nejednalo se tedy pouze o plastickou reakci, ale také o dědičné změny způsobené odlišnými podmínkami prostředí. Výsledkem studie byl důkaz o lokální adaptaci na nedostatek srážek, není ale jisté, jestli bude tato strategie úspěšná v podmínkách současné změny klimatu (Ravenscroft et al. 2014, Ravenscroft, Whitlock and Fridley 2015).

Podobný experiment byl proveden s mediteránní trvalkou *Fumana thymifolia*. Část populace byla vystavena vyšším teplotám a suchu. Po šesti letech byla provedena genomická analýza první generace potomků, na které působil selekční tlak vyvolaný simulovanou změnou klimatu. Porovnání s kontrolními rostlinami odhalilo pět lokusů, jejichž divergence byla u rostlin s manipulovanými podmínkami výrazně vyšší. Tyto lokusy označují části genomu potenciálně podrobené selekci. Na rozdíl od výše uvedené studie v tomto případě měla simulovaná klimatická změna za následek i výrazné snížení úspěšnosti klíčení rostlin a vedla k poklesu denzity populací. Výsledky experimentu sice potvrzují existenci genetické variability, avšak tato variabilita je v populacích pravděpodobně udržována meziročními výkyvy v podmínkách prostředí a není dostatečná, pokud populace čelí dlouhodobému trendu oteplování nebo ubývání srážek (Jump et al. 2008).

2.3. Postupy s využitím dendrochronologie

Odlíšné klimatické podmínky vedou ke genetické diferenciaci subpopulací a vytvoření lokálních adaptací (Jump and Penuelas 2005). Méně toho víme o tom, jak rychle k diferenciaci dochází. Spojení genetického skenování a dendrologického datování přináší možnost zkoumat vývoj genetické variability v čase bez nutnosti dlouhodobého experimentu. Při použití dalších metod (například *outlier analysis*) je možné identifikovat ty lokusy, které vykazují vyšší či nižší variabilitu oproti celogenomovému průměru a mohly být cílem přírodního výběru. Podařilo se například prokázat značnou diferenciaci v konkrétním lokusu mezi jedinci *Fagus sylvatica* na horním a dolním okraji výskytu. Frekvence dominantní alely se zvyšovala podél altitudinálního gradientu v souladu se snižující se teplotou. Prokázalo se, že i současné oteplování podnebí vede ke snížení frekvence této alely. Detekovatelné evoluční změny mohou vznikat stejnou rychlostí jako dosavadní změna klimatu díky existující genetické variabilitě a alespoň po určitou dobu umožnit rostlinám vyrovnat se se změnami podmínek (Jump et al. 2006).

Podat důkaz o existenci preadaptovaných alel v populacích a schopnosti rychlé adaptace u dřevin se podařilo i vědeckému týmu Kelly et. al (2003). Jejich studie se zaměřovala na genetickou diferenciaci mezi různě starými jedinci z jedné populace *Betula pendula*. Provedli analýzu DNA náhodně zvolených jedinců a pomocí dendrochronologie určili jejich věk. V celém souboru zkoumaných rostlin odhalili dvě geneticky odlišné skupiny, přičemž rozdělení jedinců do skupin se shodovalo s teplotními průměry v období jejich klíčení. Skupiny označili jako *cold-year* a *warm-year* genotypy. Meziroční teplotní rozdíly dosahovaly až 1 °C (Kelly et al. 2003), což je zároveň míra změny průměrné globální teploty, ke které už došlo ve 20. století v důsledku zvýšené koncentrace CO₂ v atmosféře (IPCC 2018).

2.4. Resurrection experimenty

Velmi zajímavým a poměrně novým postupem je takzvaný resurrection experiment. Spočívá v porovnání předků a potomků určité populace z jedné lokality s použitím propagulí získaných před a po změně podmínek prostředí, případně během této změny. Jsou-li rostliny pěstovány v totožných podmínkách, lze zamítnout vliv prostředí na fenotyp a detekovat pouze geneticky podmíněné rozdíly mezi generacemi (Franks and Hoffmann 2012). Ve spojení s populační genomikou je možné přímo odhadnout změny ve frekvencích alel a najít důkazy o působení selekce. Resurrection postup lze ovšem použít jen pro takové druhy, které lze dlouhodobě udržovat v dormantním stavu, to jsou například modelové organismy *Escherichia coli* nebo *Daphnia* nebo rostliny s dlouhodobě skladovatelnými semeny (Franks, Hamann and Weis 2018).

Resurrection experimenty jsou výjimečným nástrojem pro sledování mikroevolučních procesů v přírodních populacích rostlin, ke kterým dochází během současné změny klimatu. Ancestrální

genotypy lze získat z půdní semenné banky nebo ze semenných bank výzkumných ústavů. Z tohoto důvodu v současnosti vznikají různé iniciativy volající po rozšiřování zásob skladovaných semen. Příkladem může být projekt Baseline, který si klade za cíl vytvořit zásoby semen pro resurrection experimenty na 50 let dopředu (Franks et al. 2008).

Předpokladem adaptivní evoluce je selekční tlak plynoucí z měnících se podmínek prostředí. Za změnami v genetické struktuře populace ale stojí i jiné procesy: genetický drift, genový tok a mutageneze (Franks and Hoffmann 2012). Některé metody analýzy genomu přímo hledají stopy po selekci. Vyloučit genetický drift jako klíčový faktor lze například pomocí *Fst - Qst porovnání*. Principem této metody je srovnání divergence určitého kvantitativního znaku vůči divergenci neutrálního molekulárního markeru. Předpokladem je, že genetický drift působí přibližně stejně ve všech částech genomu. Proto je-li odchylka v kvantitativním znaku větší než v selekčně neutrálních oblastech, lze se domnívat, že na danou oblast genomu působila směřovaná selekce (Leinonen et al. 2013). Další možností jsou přesazovací pokusy, při kterých jsou ancestrální a descendentní rostliny pěstovány v takových podmínkách, které v jednom případě simulují prostředí starší generace a v druhém případě prostředí mladší generace. Porovnáním jejich fitness lze ověřit, jestli ta či ona generace opravdu lépe prospívá v podmínkách, ze kterých pochází (Franks et al. 2018).

Důležité je zajistit, aby genetické vzorky generací, které máme k dispozici, přinášely co nej přesnější informaci o skutečném genofondu zdrojových populací. Je nutné mít dostatečný počet semen (obecně se doporučuje minimálně 30 jedinců z jedné generace) a to ze skutečně náhodných sběrů. Ideálně by se měly sběry opakovat v průběhu vegetační sezóny, jinak hrozí, že budou ve vzorku například převažovat časně či pozdně plodící jedinci. V umělých semenných bankách vybudovaných za účelem výzkumu, ochrany biodiversity či šlechtitelství by měla být semena skladována v takových podmínkách, které zaručí minimální vliv skladování na jejich kvalitu, semena nicméně časem přirozeně ztrácí klíčivost. Důsledkem toho je takzvaný *invisible fraction problem*: genotypy semen, která nevyklíčí, chybí v genetickém fondu při experimentu. Zkreslený výběr, v němž je zastoupení genotypů jiné než ve zdrojové populaci, může vést k mylným závěrům o evolučním vývoji mezi generacemi (Franks et al. 2018).

Dalším úskalím jsou maternální a environmentální efekty, které mohou být přeneseny na potomky a odrazit se na jejich vlastnostech. K odstranění těchto vlivů je vhodné zařadit jednu či více *refresher generací* pěstovaných v kontrolovaných podmínkách v zahradě či ve skleníku a pro samotný experiment tak použít semena rostlin, které se vyvíjely ve stejném prostředí (Franks et al. 2018). Pro dodatečnou kontrolu je možné během *refresher generace* vytvořit F_1 hybridy předků a potomků. Pokud hybridní jedinci nevykazují žádné detekovatelné rozdíly s ohledem na to, zda

jejich mateřská rostlina pochází ze starší či mladší generace, znamená to, že maternální a environmentální efekty byly odstraněny (Franks et al. 2007).

V souhrnu z roku 2018 (Franks et al. 2018) je uvedeno 12 resurrection experimentů s různými kvetoucími rostlinami. Ačkoliv se některé studie mírně liší ve svém designu, ve všech případech autoři našli důkazy o rychlé evoluci v jednom či více studovaných znacích. Nejčastěji byla zaznamenána evoluce ve fenologii, která byla zároveň mezi sledovanými znaky nejčastěji zastoupena. Uvažované příčiny evolučních změn ve zkoumaných populacích byly velmi různorodé, nicméně často souvisely s antropogenní změnou prostředí, proto je velmi zajímavé, že téměř vždy se evoluce ukázala být adaptivní. Je ovšem nutné přiznat, že tento závěr je jen v některých případech podložen přímým testováním, jindy je odvozen z obecných teorií ekologie.

Resurrection experiment se semeny *Brassica rapa* (Franks et al. 2007), který je už zmíněn v předchozí kapitole, se zabýval rychlou adaptací v reakci na kolísání klimatických podmínek. Hlavní otázkou autorů bylo, zda se během několik let trvajících sucha vyvinuly v populaci tohoto původního druhu adaptace ve smyslu tolerance nebo avoidance nedostatku vody. Byla použita semena z generací před a po období sucha. Po jedné *refresher generaci* byli předci i potomci pěstováni v totožných podmínkách ve skleníku. Rostliny se zkušeností se suchem vykvetly dříve. Jelikož se nedostatek srážek projevoval především v pozdním létě, tedy na konci vegetační doby, nabízí se vysvětlení, že dříve kvetoucí jedinci byli schopni dokončit reprodukční cyklus ještě před nástupem nepříznivých podmínek. Populace *Brassica rapa*, které obývají aridnější oblasti, se obecně vyvíjejí rychleji a kvetou dříve. Navíc při pokusech s manipulovanou délkou vegetační doby měli potomci v podmínkách krátké vegetační doby vyšší fitness než předci (Franks et al. 2007). Při následném porovnání genomů ancestrálních a descendentních jedinců se potvrdila evoluce v mnoha genech včetně těch, které souvisí s reakcí na suchu a fenologií (Franks et al. 2016). Během sedmi let se rostliny adaptovaly na zkrácenou vegetační dobu (Franks et al. 2007).

Zajímavá studie zabývající se rychlou adaptací byla provedena v souvislosti s rekultivací préríjních společenstev. Předmětem výzkumu byly dvě populace *Chamaecrista fasciculata* založené s použitím stejného postupu před šesti lety v rámci rekultivačního experimentu. Populace pocházely ze stejné semenné směsi, která byla dosud k dispozici pro porovnání se semeny současných rostlin. Byl proveden vzájemný přesazovací pokus, při kterém byly na obou lokalitách (zkráceně označovaných Marshall a Lux) pěstovány rostliny rezidentní, rostliny pocházející z druhé populace a ze zdrojové směsi. Populace Marshall byla na svém domovském stanovišti úspěšnější než její předci, což ukazuje na lokální adaptaci. U druhé populace nebyly důkazy o adaptaci nalezeny. Ačkoliv se lokality nacházejí nedaleko od sebe, mohou se lišit v biotických i abiotických faktorech, které tak vedou k jiným selekčním tlakům. Populace Lux byla trvale menší, vykazovala menší roční přírůstky a mohla trpět nedostatkem potřebné genetické

diverzity. Studie poukazuje na to, že se i jednotlivé populace stejného druhu vystavené podobným podmínkám mohou lišit v evolučním potenciálu (Magnoli 2020).

3. Diplomový projekt

V rámci svého diplomového projektu bych ráda zkoumala možnou evoluci horských rostlin v reakci na současnou změnu klimatu. Z genofondové zahrady Správy KRNAP ve Vrchlabí jsme získali semena 9 krkonošských druhů rostlin (jmenovitě *Alchemilla fissa*, *Anemone narcissiflora*, *Arnica montana*, *Gentiana cruciata*, *Gladiolus imbricatus*, *Luzula spicata*, *Saxifraga nivalis*, *Scabiosa lucida*, *Veronica bellidioides*), která lze použít pro resurrection experiment. Semena byla naklíčena různými postupy zvolenými podle předchozích testů klíčivosti (Zahradníková and Harčariková 2010, Zahradníková and Harčariková 2013) a poté přesazena do sadbovačů se substrátem napodobujícím přirozené podmínky.

Od většiny druhů máme k dispozici vzorky tří různých generací, pouze u *Alchemilla fissa* a *Scabiosa lucida* máme vzorky jen ze dvou sběrů, které pocházejí vždy ze stejné lokality. V průměru činí rozdíl ve stáří nejmladšího a nejstaršího vzorku jednoho druhu 16,1 let. Franks et al. uvádí v review resurrection experimentů (Franks et al. 2018) průměrný generační rozdíl 19,8 let. V dosud provedených pokusech převažují jednoleté druhy rostlin, u kterých lze očekávat rychlejší evoluční odpověď. V našem případě se jedná o vytrvalé druhy, které zatím ve výzkumech chybí, a bude proto velmi zajímavé zjistit, jak reagují na změnu klimatických podmínek. Jediná z uvedených studií se zabývala adaptivní evolucí u vytrvalého druhu *Beta vulgaris* ssp. *maritima* během 20 let. Byl prokázán adaptivní posun v načasování kvetení v reakci na zvyšující se teploty. U severních populací navíc došlo ke snížení nároků na vernalizaci (Van Dijk and Hautekeete 2014).

Cílem mého diplomového projektu je zjistit, jestli u daných druhů došlo ke změnám vlastností a jestli jsou tyto změny adaptivní odpovědí na změnu klimatu. Mezi jednotlivými vzorky, se kterými budu pracovat, je poměrně malý generační rozdíl a je tu velké riziko, že nebudou objeveny žádné evoluční změny jednoduše proto, že jejich vývoj vyžaduje více generací. To navíc platí ještě více pro vytrvalé druhy. S ohledem na to nebude můj experiment zahrnovat *refresher generaci*, což ovšem zvyšuje nebezpečí, že se na vlastnostech rostlin projeví následky různě dlouhého skladování a výsledky experimentu tím budou zkresleny. Na druhou stranu mohou transgenerační efekty u druhů s dlouhou generační dobou hrát zvláště významnou roli v adaptaci na měnící se podmínky prostředí (Walter et al. 2016). V případě, že se potvrdí fenotypové rozdíly mezi generacemi, bude ještě nutné ověřit jejich souvislost s vývojem klimatických podmínek na dané lokalitě a vyloučit, že byly způsobeny jinými mechanismy než selekcí. Většina důkazů o rychlé adaptaci v kontextu klimatické změny se týká fenologie, která je silně responsivní vůči environmentálním signálům (Franks et al. 2014), nebo pozorované změny nepřekračují rozsah

lokálních adaptací. To ale v budoucnu nemusí být dostatečné pro odvrácení extinkce. Málo se ví o tom, zda a jak rychle může dojít k rozšíření fyziologických limitů na úrovni celého druhu (Moran and Alexander 2014). Bylo by proto velice zajímavé zaměřit se v experimentu na fyziologické vlastnosti rostlin, například resistenci k různým extrémním podmínkám, efektivitu vodního hospodaření nebo efektivitu fotosyntézy, a zjistit, zda došlo k rozšíření klimatické niky studovaných druhů.

Závěr

Současná změna klimatu představuje bezprecedentní hrozbu pro globální biodiverzitu i ekosystémové služby. V reakci rostlin na změnu podmínek prostředí se uplatňují mechanismy ekologické, které zahrnují migraci a fenotypovou plasticitu, a mechanismy evoluční. Současná klimatická změna svou rychlostí a intenzitou společně s dalšími environmentálními dopady lidské činnosti patrně převyšuje míru plasticity a rychlost migrace mnoha druhů, adaptivní evoluce pak bude klíčová pro jejich přežití. Při sledování změn fenotypu je často obtížné rozlišit evoluční změny od plastických. Resurrection experimenty to umožňují a představují tak výjimečný nástroj pro studium současné evoluce. Ačkoliv přibývá důkazů o rychlé adaptaci rostlin během několika generací, zůstává otázkou, jak dlouho si populace udrží adaptivní potenciál a jestli je možná evoluce i ve fyziologických vlastnostech, které určují hranice tolerance druhu. Studium těchto procesů je cenné nejen pro pochopení základních evolučních otázek, ale i pro volbu náležitých ochranných postupů, jež by mohly zmírnit dopady klimatické změny. Bohužel předpovídání reakce ekosystémů na změnu klimatu je ztíženo mimo jiné tím, že dostatečně nerozumíme ani klimatické změně jako takové.

Použitá literatura:

- Aitken, S. N., S. Yeaman, J. A. Holliday, T. L. Wang & S. Curtis-McLane (2008) Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1, 95-111.
- Anderson, J. T., D. W. Inouye, A. M. McKinney, R. I. Colautti & T. Mitchell-Olds (2012a) Phenotypic plasticity and adaptive evolution contribute to advancing flowering phenology in response to climate change. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 279, 3843-3852.
- Anderson, J. T., A. M. Panetta & T. Mitchell-Olds (2012b) Evolutionary and Ecological Responses to Anthropogenic Climate Change. *Plant Physiology*, 160, 1728-1740.
- Butchart, S. H. M., M. Walpole, B. Collen, A. van Strien, J. P. W. Scharlemann, R. E. A. Almond, J. E. M. Baillie, B. Bomhard, C. Brown, J. Bruno, K. E. Carpenter, G. M. Carr, J. Chanson, A. M. Chenery, J. Csirke, N. C. Davidson, F. Dentener, M. Foster, A. Galli, J. N. Galloway, P. Genovesi, R. D. Gregory, M. Hockings, V. Kapos, J. F. Lamarque, F. Leverington, J. Loh, M. A. McGeoch, L. McRae, A. Minasyan, M. H. Morcillo, T. E. E. Oldfield, D. Pauly, S. Quader, C. Revenga, J. R. Sauer, B. Skolnik, D. Spear, D. Stanwell-Smith, S. N. Stuart, A. Symes, M. Tierney, T. D. Tyrrell, J. C. Vie & R. Watson (2010) Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science*, 328, 1164-1168.
- Chen, I. C., J. K. Hill, R. Ohlemuller, D. B. Roy & C. D. Thomas (2011) Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, 333, 1024-1026.
- Davis, M. B. & R. G. Shaw (2001) Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, 292, 673-679.
- Davis, M. B., R. G. Shaw & J. R. Etterson (2005) Evolutionary responses to changing climate. *Ecology*, 86, 1704-1714.
- De Frenne, P., J. Brunet, A. Shevtsova, A. Kolb, B. J. Graae, O. Chabrierie, S. A. O. Cousins, G. Decocq, A. De Schrijver, M. Diekmann, R. Gruwez, T. Heinken, M. Hermy, C. Nilsson, S. Stanton, W. Tack, J. Willaert & K. Verheyen (2011) Temperature effects on forest herbs assessed by warming and transplant experiments along a latitudinal gradient. *Global Change Biology*, 17, 3240-3253.
- De Frenne, P., B. J. Graae, F. Rodriguez-Sanchez, A. Kolb, O. Chabrierie, G. Decocq, H. De Kort, A. De Schrijver, M. Diekmann, O. Eriksson, R. Gruwez, M. Hermy, J. Lenoir, J. Plue, D. A. Coomes & K. Verheyen (2013a) Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature. *Journal of Ecology*, 101, 784-795.
- De Frenne, P., F. Rodriguez-Sanchez, D. A. Coomes, L. Baeten, G. Verstraeten, M. Vellend, M. Bernhardt-Romermann, C. D. Brown, J. Brunet, J. Cornelis, G. M. Decocq, H. Dierschke, O. Eriksson, F. S. Gilliam, R. Hedl, T. Heinken, M. Hermy, P. Hommel, M. A. Jenkins, D. L. Kelly, K. J. Kirby, F. J. G. Mitchell, T. Naaf, M. Newman, G. Peterken, P. Petrik, J. Schultz, G. Sonnier, H. Van Calster, D. M. Waller, G. R. Walther, P. S. White, K. D. Woods, M. Wulf, B. J. Graae & K. Verheyen (2013b) Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 18561-18565.
- Engler, R., C. F. Randin, P. Vittoz, T. Czaka, M. Beniston, N. E. Zimmermann & A. Guisan (2009) Predicting future distributions of mountain plants under climate change: does dispersal capacity matter? *Ecography*, 32, 34-45.
- Etterson, J. R. & R. G. Shaw (2001) Constraint to adaptive evolution in response to global warming. *Science*, 294, 151-154.

- Facon, B., R. A. Hufbauer, A. Tayeh, A. Loiseau, E. Lombaert, R. Vitalis, T. Guillemaud, J. G. Lundgren & A. Estoup (2011) Inbreeding Depression Is Purged in the Invasive Insect *Harmonia axyridis*. *Current Biology*, 21, 424-427.
- Franks, S. J. (2011) Plasticity and evolution in drought avoidance and escape in the annual plant *Brassica rapa*. *New Phytologist*, 190, 249-257.
- Franks, S. J., J. C. Avise, W. E. Bradshaw, J. K. Conner, J. R. Etterson, S. J. Mazer, R. G. Shaw & A. E. Weis (2008) The Resurrection Initiative: Storing Ancestral Genotypes to Capture Evolution in Action. *Bioscience*, 58, 870-873.
- Franks, S. J., E. Hamann & A. E. Weis (2018) Using the resurrection approach to understand contemporary evolution in changing environments. *Evolutionary Applications*, 11, 17-28.
- Franks, S. J. & A. A. Hoffmann. 2012. Genetics of Climate Change Adaptation. In *Annual Review of Genetics*, Vol 46, ed. B. L. Bassler, 185-208. Palo Alto: Annual Reviews.
- Franks, S. J., N. C. Kane, N. B. O'Hara, S. Tittes & J. S. Rest (2016) Rapid genome-wide evolution in *Brassica rapa* populations following drought revealed by sequencing of ancestral and descendant gene pools. *Molecular Ecology*, 25, 3622-3631.
- Franks, S. J., S. Sim & A. E. Weis (2007) Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 1278-1282.
- Franks, S. J., J. J. Weber & S. N. Aitken (2014) Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations. *Evolutionary Applications*, 7, 123-139.
- Galloway, L. F. & J. R. Etterson (2007) Transgenerational plasticity is adaptive in the wild. *Science*, 318, 1134-1136.
- Hereford, J. (2010) Does selfing or outcrossing promote local adaptation? *American Journal of Botany*, 97, 298-302.
- Hof, C., I. Levinsky, M. B. Araujo & C. Rahbek (2011) Rethinking species' ability to cope with rapid climate change. *Global Change Biology*, 17, 2987-2990.
- Inouye, D. W. (2008) Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. *Ecology*, 89, 353-362.
- Jump, A. S., J. M. Hunt, J. A. Martinez-Izquierdo & J. Penuelas (2006) Natural selection and climate change: temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus sylvatica*. *Molecular Ecology*, 15, 3469-3480.
- Jump, A. S. & J. Penuelas (2005) Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8, 1010-1020.
- Jump, A. S., J. Penuelas, L. Rico, E. Ramallo, M. Estiarte, J. A. Martinez-Izquierdo & F. Lloret (2008) Simulated climate change provokes rapid genetic change in the Mediterranean shrub *Fumana thymifolia*. *Global Change Biology*, 14, 637-643.
- Kawecki, T. J. & D. Ebert (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7, 1225-1241.
- Kelly, C. K., M. W. Chase, A. de Bruijn, M. F. Fay & F. I. Woodward (2003) Temperature-based population segregation in birch. *Ecology Letters*, 6, 87-89.
- Kuester, A., A. Wilson, S. M. Chang & R. S. Baucom (2016) A resurrection experiment finds evidence of both reduced genetic diversity and potential adaptive evolution in the agricultural weed *Ipomoea purpurea*. *Molecular Ecology*, 25, 4508-4520.

- Leinonen, T., R. J. S. McCairns, R. B. O'Hara & J. Merila (2013) Q(ST)-F-ST comparisons: evolutionary and ecological insights from genomic heterogeneity. *Nature Reviews Genetics*, 14, 179-190.
- Logan, J. A., J. Regniere & J. A. Powell (2003) Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1, 130-137.
- Magnoli, S. M. (2020) Rapid adaptation (or not) in restored plant populations. *Evolutionary Applications*, 8.
- Matesanz, S., E. Gianoli & F. Valladares. 2010. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. In *Year in Evolutionary Biology*, eds. C. D. Schlichting & T. A. Mousseau, 35-55. Malden: Wiley-Blackwell.
- McLachlan, J. S., J. S. Clark & P. S. Manos (2005) Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change. *Ecology*, 86, 2088-2098.
- Moran, E. V. & J. M. Alexander (2014) Evolutionary responses to global change: lessons from invasive species. *Ecology Letters*, 17, 637-649.
- Nicotra, A. B., O. K. Atkin, S. P. Bonser, A. M. Davidson, E. J. Finnegan, U. Mathesius, P. Poot, M. D. Purugganan, C. L. Richards, F. Valladares & M. van Kleunen (2010) Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15, 684-692.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. In *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 637-669. Palo Alto: Annual Reviews.
- Parmesan, C. & G. Yohe (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421, 37-42.
- Prentis, P. J., J. R. U. Wilson, E. E. Dormontt, D. M. Richardson & A. J. Lowe (2008) Adaptive evolution in invasive species. *Trends in Plant Science*, 13, 288-294.
- Ravenscroft, C. H., J. D. Fridley & J. P. Grime (2014) Intraspecific functional differentiation suggests local adaptation to long-term climate change in a calcareous grassland. *Journal of Ecology*, 102, 65-73.
- Ravenscroft, C. H., R. Whitlock & J. D. Fridley (2015) Rapid genetic divergence in response to 15 years of simulated climate change. *Global Change Biology*, 21, 4165-4176.
- Reed, T. E., D. E. Schindler & R. S. Waples (2011) Interacting Effects of Phenotypic Plasticity and Evolution on Population Persistence in a Changing Climate. *Conservation Biology*, 25, 56-63.
- Root, T. L., J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweig & J. A. Pounds (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421, 57-60.
- Sakai, A. K., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman, R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. O'Neil, I. M. Parker, J. N. Thompson & S. G. Weller (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, 305-332.
- Sala, O. E., F. S. Chapin, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker & D. H. Wall (2000) Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770-1774.
- Shaw, R. G. & J. R. Etterson (2012) Rapid climate change and the rate of adaptation: insight from experimental quantitative genetics. *New Phytologist*, 195, 752-765.
- Thomas, C. D., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L. J. Beaumont, Y. C. Collingham, B. F. N. Erasmus, M. F. de Siqueira, A. Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A. S. van

- Jaarsveld, G. F. Midgley, L. Miles, M. A. Ortega-Huerta, A. T. Peterson, O. L. Phillips & S. E. Williams (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145-148.
- Thuiller, W., S. Lavorel, M. B. Araujo, M. T. Sykes & I. C. Prentice (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 8245-8250.
- Van Dijk, H. & N. C. Hautekeete (2014) Evidence of genetic change in the flowering phenology of sea beets along a latitudinal cline within two decades. *Journal of Evolutionary Biology*, 27, 1572-1581.
- Walter, J., D. E. V. Harter, C. Beierkuhnlein & A. Jentsch (2016) Transgenerational effects of extreme weather: perennial plant offspring show modified germination, growth and stoichiometry. *Journal of Ecology*, 104, 1032-1040.
- Walther, G. R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J. M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg & F. Bairlein (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389-395.
- Westerling, A. L., H. G. Hidalgo, D. R. Cayan & T. W. Swetnam (2006) Warming and earlier spring increase western US forest wildfire activity. *Science*, 313, 940-943.
- Wilczek, A. M., M. D. Cooper, T. M. Korves & J. Schmitt (2014) Lagging adaptation to warming climate in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 7906-7913.
- Zahradníková, J. & L. Harčariková (2010) Banka semen ohrožených druhů rostlin Krkonoš. *Opera corcontica*, 47, 211-230.
- (2013) Banka semen ohrožených druhů rostlin Krkonoš – klíčivost a hmotnost semen, část 2. *Opera corcontica*, 50, 119-142.