

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: **Biologie** (B0511A030007)

Studijní obor: **Biologie**



Adaptace rostlin ke kultivaci
Plant adaptation to cultivation

Jakub Kotal

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. Hana Pánková, Ph.D.

Praha, 2024

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, 12.12. 2024

Poděkování:

Děkuji své vedoucí práce RNDr. Haně Pánkové, Ph.D. za její cenné připomínky, rady, a především za trpělivý a ochotný přístup. Dále bych chtěl poděkovat Centru Carolina poskytující služby pro studenty se speciálními potřebami, a se službami pro studenty s PAS, díky kterým jsem dokázal náročné období během psaní této práce překlenout. Jmenovitě Mgr. Aniče Vozkové, Ph.D., Mgr. Haně Draždíkové a Mgr. Lence Vídršperkové, Ph.D. Samozřejmě za totéž patří velké poděkování i mé rodině a přátelům. Také bych chtěl poděkovat všem pedagogům, kteří mne provázeli na všech stupních vzdělávání a mohli být mými morálními vzory.

Abstrakt

Adaptace rostlin jsou vedle inbrední deprese a genetického driftu jedním z hlavních problematických jevů z oblasti genetiky, ke kterým dochází během kultivaci rostlin ex-situ (tj. mimo jejich přirozené prostředí). Tyto jevy mohou trvale pozměnit charakteristické vlastnosti rostlin natolik, že nemusí dojít k úspěšné reintrodukcii rostlin do jejich přirozeného prostředí. V této práci se nejprve seznamujeme se s těmito riziky v obecné rovině, a dále se v jejich kontextu zaměřujeme na problematičnost kultivačního prostředí. Tím nejrozšířenějším jsou v současné době botanické zahrady. Přestože touto cestou lze zajistit odbornou a kvalitní péči, stávají se z různých technických důvodů pro ochranné pěstování nevyhovujícími, neboť kromě genetických rizik nejsou vhodné pro všechny druhy rostlin. To vede k hledání potenciálních alternativ kultivačních metod, jako jsou ochrana quasi in-situ nebo pěstování v domácích zahradách. Cílem práce je charakteristika genetických jevů v kontextu problematiky kultivace v botanických zahradách a zhodnocení možných řešení, které se v současnosti nabízejí.

Klíčová slova: Adaptace rostlin, inbrední deprese, genetický drift, kultivace ex-situ, quasi in-situ

Abstract

Plant adaptations are one of the main problematic phenomena in the field of genetics that occur during ex-situ cultivation of plants (i.e. outside their natural environment), besides inbreeding depression and genetic drift. These phenomena can permanently alter the characteristics of plants to such an extent that they may not be successfully reintroduced into their natural environment. In this paper, we first introduce these risks in general terms, and then focus on the problematic nature of the cultivation environment in their context. The most widespread of these are currently botanical gardens. Although expert and high-quality care can be provided in this way, they are becoming unsuitable for conservation cultivation for various technical reasons, as they are not suitable for all plant species, apart from the genetic risks. This leads to the search for potential alternative cultivation methods such as quasi in-situ conservation or cultivation in home gardens. The aim of this paper is to characterize genetic phenomena in the context of the problem of cultivation in botanical gardens and to evaluate the possible solutions currently offered.

Keywords: Plant adaptation, inbreeding depression, genetic drift, ex-situ, quasi in-situ cultivation

Obsah

Abstrakt	4
Abstract	4
Úvod.....	7
1. Genetické změny v prostředí ex – situ	8
1.1 Inbreeding a inbrední deprese	10
1.1.1 Obecná charakteristika inbrední deprese a jejich příčin	10
1.1.2 Projevy inbrední deprese	12
1.1.3 Inbreeding a ekologické interakce	13
1.2 Genetický drift	14
1.2.1 Příčiny vzniku genetického driftu.....	15
1.2.2 Faktory ovlivňující genetický drift	16
1.2.3 Vliv genetického driftu na rozmnožovací systém rostlin	17
1.3 Adaptace rostlin	18
1.3.1 Obecná charakteristika adaptací	18
1.3.2 Adaptace na kultivace ex-situ.....	21
1.4 Shrnutí kapitoly o genetických změnách	22
2. Kultivace ex-situ.....	23
2.1 Botanické zahrady.....	23
2.1.1 Přínosy botanických zahrad.....	23
2.1.2 Problémy botanických zahrad.....	24
2.2 Alternativy k botanickým zahradám	28
2.1.3 Quasi in-situ.....	28
2.1.4 Program Záchranné pěstování v soukromých zahradách	30
3. Závěr.....	31
4. Použitá literatura.....	33

Úvod

Kultivace rostlin v prostředí ex-situ je jedním ze způsobů ochrany rostlin, které jsou ohrožené nebo dokonce u nich hrozí vyhynutí. Je to metoda, kterou jsou rostliny ochraňovány, respektive kultivovány mimo jejich přirozené stanoviště. Cílem je rostliny vhodně zakonzervovat po dobu nutnou pro překlenutí nepříznivých podmínek, které nastaly v jejich přirozeném prostředí (Chen and Sun 2018). Ochrana ex-situ, která mimo kultivaci rostlin zahrnuje mnoho dalších technik, se vzájemně doplňuje s ochranou in situ. Tou je o ohrožené rostliny pečováno přímo v místě jejich přirozeného výskytu (Pritchard et al. 2012). Zároveň pokud je takovýto způsob ochrany značně komplikovaný, přistupuje se k doplňkové ochraně ex-situ. Jedná se o případy, kdy samotná ochrana přírodní lokality nedokáže zabránit vážnému riziku vyhynutí daného druhu (Havens et al. 2009).

Během kultivace dochází k řadě rizikových jevů, z nichž mnohé jsou spojené s adaptačními procesy rostlin. Ty pak dále mohou být doprovázeny dalšími genetickými jevy (Ensslin et al. 2015). Jedná se o přirozené procesy, které běžně probíhají i v přirozených populacích, avšak je zjevné, že v prostředí ex-situ se manifestují mnohem silněji. Zde jejich účinky mohou vykazovat nečekaný průběh a v závažných případech mohou vyústit až v celkové snížení zdatnosti populace (Rauschkolb et al. 2019). Adaptace nejsou jediným jevem, který můžeme během kultivace pozorovat. Výraznými hráči, které mohou způsobovat závažné negativní jevy, jsou také genetický drift a inbrední deprese (Ensslin and Godefroid 2019). Nezanedbatelnou složkou je rovněž ekologie daného prostředí. Tyto procesy nikdy nepůsobí zcela odděleně. Výsledná podoba populací tak závisí na interakcích těchto faktorů, přestože někdy můžeme pozorovat určitou dominanci jednoho z nich (Kawecki and Ebert 2004). Specifickým ekosystémem je i prostředí ex-situ, ve kterém rostliny kultivujeme a musíme tedy brát v potaz všechny tyto procesy, které zde probíhají (Rauschkolb et al. 2019). Výsledná interakce těchto procesů pak může zapříčinit výraznou diferenciaci kultivovaných rostlin od těch původních (Ensslin et al. 2015). To vede ke komplikacím při tzv. reintrodukci, procesu, kdy jsou kultivované rostliny zpětně vysazovány do volné přírody. Po dobu konzervace ex-situ probíhají na ohroženém biotopu ochranné obhospodařování nejrůznějšího charakteru. V momentě, kdy je takovéto místo připravené, se přistupuje

k reintrodukci materiálu získaného ex-situ kultivací (M. Wang et al. 2021). Aby tento materiál byl dostatečně kvalitní a na obnoveném stanovišti prosperoval, je třeba, aby si během konzervace uchoval co nejvíce svých přirozených vlastností. Bohužel se tento požadavek střetává právě s genetickými jevy, které v podmínkách ex-situ probíhají. Abychom tato rizika dokázali minimalizovat, musíme znát jejich podstatu, a také musíme znát podstatu místa, kde se odehrávají. Jen tak potom bude moci být kultivace ex-situ efektivní (Ensslin et al. 2015). A těmto rizikům je zasvěcena i tato práce.

1. Genetické změny v prostředí ex – situ

Inbrední deprese, genetický drift a adaptace jsou genetickými jevy, které výrazně ovlivňují kvality ex-situ sbírek. První dva jmenované mají společnou příčinu – sníženou populační velikost, nejčastěji v důsledku malé zakládající populace. Společný je také důsledek – snížená fitness potomstva (Newman and Pilson 1997). Společné jsou rovněž některé charakteristické rysy – snížené zastoupení heterozygotů v populaci a fixace potenciálně škodlivých alel (Ellstrand and Elam 1993a).

Tyto tři jevy bývá obtížné od sebe vzájemně odlišit, což dokládají různé závěry jednotlivých studií. Například Rauschkolb a spol. (2019) uvádějí jako pravděpodobnější vysvětlení příčin diferenciací mezi přírodními populacemi a rostlinami v ex-situ právě působení inbrední deprese a genetického driftu. Opačného názoru jsou autoři Benito a spol. (2017), kteří adaptačním procesům přiřkládají větší význam, než těmto dvěma genetickým jevům. Podobně je takto hodnotí i Nagel et al. (2019), avšak připouštějí, že vzhledem k relativně příliš krátkému časovému rámci studie nelze genetický drift jednoznačně vyloučit. Podle studie Ensslin a Godefroid (2019) však se tyto jevy odehrávají současně a výsledek záleží na tom, která z těchto sil převáží. Zároveň se tyto síly mohou navzájem ovlivňovat a genetický drift může některé adaptační procesy zcela eliminovat (Ensslin et al. 2015). Takovýto vztah mezi genetickým driftem a adaptacemi lze vidět i ve studii Bragg et al. (2022) zabývající se selekcí vhodných adaptativních znaků rostlin *Westringia fructiosa* a *Wilkiea huegeliana*. Bragg navrhuje sledování určitého znaku, který je výhodný pro zdatnost populace, například odolnost vůči suchu. V případě cílené

selekce takového znaku může zároveň dojít nerovnováze v distribuci znaků v populaci, která by mohla účinky genetického driftu zesílit. Následkem by mohlo být potlačení jiných, zpravidla přirozených, adaptačních schopností. Je tedy náročné vytvořit takovou rovnováhu znaků (alel) v populaci, ve které by byly zastoupeny preferované znaky, ale zároveň aby byla zachována její celková alelická variabilita.

Na druhou stranu ale stojí za zvážení, zda umělá selekce je vůbec vhodným nástrojem ochrany ex-situ. Nástroj umělé selekce je spíše typický pro výzkumy s komerčním zaměřením, jako je například šlechtění okrasných či jinak hospodářsky významných kultivarů. I v tomto sektoru je studium genetických jevů stěžejní, a i jeho zájmem je zachování genetické diverzity. Například u divokých variet višně jednoské (*Prunus yedonensis*) může materiál ex-situ sloužit jako potenciální zdroj pro šlechtění nových kultivarů této atraktivní a esteticky ceněné dřeviny (Cho and Kim 2019). Podobné využití mohou mít i planě rostoucí příbuzní révy vinné (*Vitis vinifera*) (Benito et al. 2017).

V rámci výzkumů s cílem primárně chránit ohrožené populace v přírodě se ale spíše snažíme původní adaptace zachovat, nikoliv vytvářet nové. Pro tyto účely je nejvhodnějším nástrojem distribuce nashromážděných čerstvých semen vyprodukovaných divokými rostlinami. Ovšem za dodržení specifických podmínek je možné tento materiál vyprodukovat i prostředí ex-situ. Zde vzniklé nežádoucí adaptace se totiž za určitých okolností po návratu do přírodního prostředí nemusí naštěstí nutně projevit (Ensslin, Sandner, and Godefroid 2023).

Dalším problémem při ex-situ kultivaci je přerušování tzv. **genového toku**. Jedná se o přirozený proces, při kterém jsou geny distribuovány v populaci, například díky šíření pylu či semen. Genový tok výrazně ovlivňuje vlastnosti rostlin, a dokonce i zanechává svůj obtisk v jejich mikroevoluci (Govindaraju 1988). Tento jev pomáhá zvětšit propojenost populací a zároveň snížit jejich vzájemnou diferenciaci (Levin 1981). Může tak zmírňovat dopady inbrední deprese a genetického driftu. Může být mimo jiné ovlivněn návštěvností opylovačů, množstvím vyprodukovaného pylu, vzdáleností opylených jedinců a vzájemnou kompatibilitou jejich pohlavních orgánů. Záleží také na mechanismu opylení – u samoopylení dochází jen k malému toku, ke středně velkému dochází během zoogamie a největší je u anemogamních (větrosnubných) rostlin. Nepřítomnost vhodných opylovačů v botanických zahradách je závažným problémem nejen pro cizosprašné rostliny, ale i pro rostliny samosprašné. Pokud se rostliny rozmnožují výhradně samosprašně, zvýší se u nich riziko inbrední deprese a ztráty genetické variability (Tang et al. 2020).

Genetický tok je jevem, který nám usnadňuje boj s negativními genetickými jevy a který se snažíme udržet uměle i v podmínkách ex-situ (Hagenblad et al. 2023). Na druhou stranu, ani tento postup není zcela bezrizikový, zejména ve fázi reintrodukce. Pokud například chceme posílit tok genů prostřednictvím výsadby nových rostlin, může se stát, že sazenice nebudou pro danou lokalitu geneticky vhodné a neujmou se. Případná příliš velká genetická odlišnost totiž může způsobit tzv. **outbrední depresi** (Dieterich Mabin et al. 2021). I tento jev je způsoben fragmentací populace. Tím, jak se

jednotlivé subpopulace individuálně diverzifikují, stávají se v průběhu času geneticky vzájemně neslučitelnými (Walisch et al. 2012a).

Na druhou stranu, šíření pylu je nežádoucí při tzv. **mezidruhovém hybridizaci**. K tomuto jevu dochází, pokud dojde k opylení geograficky nepříbuzných jedinců, typicky v botanických zahradách (M. Maunder et al. 2001). Tímto způsobem může dojít ke kontaminaci genofondu kultivované rostliny a k následnému trvalému znehodnocení genetického materiálu pro reintrodukcii (J.-J. Zhang et al. 2010).

1.1 Inbreeding a inbrední deprese

1.1.1 Obecná charakteristika inbrední deprese a jejích příčin

Příbuzenské křížení neboli inbreeding je křížení, při kterém dochází k přenosu genetické informace od rodičů, kteří jsou si vzájemně geneticky příbuzní. Tomu také odpovídá prostorová genetická strukturace dané populace. Geny jsou v ní obvykle šířeny prostřednictvím pylu a semen jen na omezenou vzdálenost od mateřských rostlin (Nason and Ellstrand 1995). (Sinclair, Emlen, and Freeman 2012). Negativním důsledkem tohoto procesu je patologický jev, který Charles Darwin popsal v roce 1876 jako inbrední depresi, který je znám již od 19. století, a jehož projevem je ztráta fitness u potomků příbuzných rodičů (WEB 1). Zároveň se tyto potomci vyznačují zvýšenou homozygotitou (D. Charlesworth and Charlesworth 1987), (Ellstrand and Elam 1993a). Její nárůst v populaci ale současně zvyšuje účinnost selekce proti recesivním nebo částečně recesivním škodlivým alelám. Takto mutované alely mohou být početně sníženy, pokud došlo i ke změně úrovně příbuzenského křížení (Barrett and Charlesworth 1991).

Pro vznik inbrední deprese je podstatná velikost populace, která limitujícím faktorem ex-situ sbírek. V nedostatečně velké populaci během několika generací dojde k poklesu genetické variability a zároveň tak dochází k nárůstu příčin inbrední deprese (Ellstrand and Elam 1993a).

V souladu s tradičními genetickými studiemi i moderními přístupy zkoumající evoluční pochody z hlediska molekulární biologie se předpokládá, že mezi tyto příčiny patří ukládání škodlivých mutací. Ty se nacházejí na recesivních alelách genů (Deborah Charlesworth and Willis 2009) a jejich lokusy mají multiplikativní účinky (Kirkpatrick and Jarne 2000). Riziko tedy nastává zejména u recesivních homozygotů. Existují ale dvě hypotézy pro vznik inbrední deprese. První z nich je hypotéza tzv. dominance, podle které příbuzenské křížení zvyšuje zastoupení jinak méně početných letálních recesivních alel v populaci. Podle druhé, tzv. overdominance, jsou za depresi zodpovědní

heterozygoti, jejichž alely jsou zvýhodněny na úkor homozygotů. Zvýhodnění je řízené jediným tzv. overdominantním lokusem. V případě, že takovýto lokus chybí, mluvíme o tzv. pseudooverdominanci, která je mnohem častější (Deborah Charlesworth and Willis 2009).

Škodlivé alely působící v raném stádiu mohou být efektivně vyselektovány během tzv. purgingu, neboť defekty jimi vyvolané mají zásadní vliv na fitness. V pozdějších stádiích se projevují převážně slabě škodlivé mutace, jejichž odstranění je tím pádem velmi obtížné (B. C. Husband and Schemske 1996). Zatímco vysoce deleční mutace mohou být vyselektovány během několika generací, u slabě delečních tento proces může probíhat až tisíce generací v populaci (P-O Cheptou 2019). K purgingu přispívá náhlé zmenšení populační velikosti po dobu alespoň jedné generace, tzv. efektu hrdla láhve. (Toczydowski and Waller 2019). V přirozených populacích k němu dochází během kolonizačních událostí či nestabilní demografie (Rosche et al. 2017). Vyčištění vysoce recesivních mutací má za následek, že inbrední deprese klesá po řadu dalších generací (Kirkpatrick and Jarne 2000). Zajímavý je v této oblasti i fenomén invazivních rostlin, jejichž kolonizační úspěšnost je zřejmě ovlivněna jejich schopností polyploidizace. Při zvýšené sadě chromosomů (polyploidii) jsou totiž škodlivé alely snadněji maskovány, což má zřejmě za následek úspěšnější osidlování nového území malým počtem jedinců, a tedy i při zvýšeném riziku inbreedingu (Rosche et al. 2017). Purging hraje také významnou roli při udržování samosprašnosti rostlin, protože eliminuje silně škodlivé mutace. Pokud jsou totiž mutace jen slabě škodlivé, je vysoká pravděpodobnost vymírání populace během přechodu cizosprašnosti (alogamii) k samosprašnosti (autogamii). Pokud se ale schopnost samooplození vyvíjí pomalu a mutace jsou více škodlivé, může být tento proces naopak vést k evoluční záchraně dané populace (P-O Cheptou 2019).

Udržování samosprašnosti ale má i své nevýhody, a proto se u rostlin vyvinul systém tzv. gametofytické samoinkompability (GSI) (Porcher and Lande 2005). Ačkoliv se dříve nepředpokládala přímá souvislost mezi mírou samoopylení a inbrední depresí (Ellstrand and Elam 1993b), může být samosprašnost považována za extrémní formu inbreedingu. S tím jsou také spojené nežádoucí projevy inbrední deprese. Přestože díky systému GSI rostliny netrpí inbrední depresí a jsou tak méně náchylné na vyhynutí, evolučně vznikl u méně než jedné poloviny všech rostlin. A i v rámci této menší skupiny celkem běžně dochází k přechodu na samosprašnost. Tímto způsobem se rostliny snaží kompenzovat nedostatek své atraktivity pro opylovače (Oliveira et al. 2021). Ovšem i u pro hmyz vysoce atraktivních rostlin může docházet k silné inbrední depresi projevující se sterilitou semen, neboť ne každý návštěvník je vhodným opylovačem (Moore et al. 2021).

Rozhodující pro vznik deprese je zřejmě také rychlost **změny velikosti populace v čase**. Pokud ex-situ sbírka se skládá z nevhodně vybraných jedinců a je dlouhodobě velikostně nevyhovující, může představovat rapidně zmenšenou populaci. Například u silenky ušnice (*Silene otites*) byla pozorována významná ztráta genetické diverzity během cca 30 let kultivace ex-situ. Ve stejném časovém rozmezí u

přirozených populacích nebyla tato ztráta natolik výrazná, a to ani u menších populací (LAUTERBACH, Burkart, and Gemeinholzer 2011). Na druhou stranu, snížená velikost populace ještě automaticky neznamená zvýšení rizika inbrední deprese. Důležitým faktorem je totiž také věk populace. Existují popisy malých populací, které nevykazovaly žádné známky inbrední deprese. Možným vysvětlením je pokročilé stáří jedinců, kteří se v minulosti museli vypořádat s nepříznivými podmínkami. Zároveň je u nich očekávatelné zvýšené zastoupení heterozygoty (Oostermeijer, Luijten, and den Nijs 2003).

Vznik inbrední deprese také může být **ovlivněn pohlavím jedince** (Scotti and Delph 2006). Existují totiž dva způsoby, kterými je možné zabránit expresi škodlivých alel antagonistických genů, (tzn. genů, které jsou pro jedno pohlaví prospěšné a zároveň pro druhé škodlivé (Mullon, Pomiankowski, and Reuter 2012). Prvním z nich je začlenění do nerekombinujících částí pohlavního chromozomu (gonosomu), což má za následek postupnou degeneraci samčího chromozomu (Scotti and Delph 2006). Samčí chromozomy X mají pro tyto antagonistické geny vždy účinně dominantní alelu. Jelikož ale samice mají dva chromozomy XX, může se u nich vyskytnout recesivní alela, což podmiňuje vznik inbrední deprese. Druhým způsobem je pohlavně řízená exprese. Na nepohlavních chromozomech (autozomech) se také nacházejí lokusy antagonistických genů, jejíž exprese podléhá kontrole gonozomů. A právě škodlivé recesivní alely těchto genů se mohou kvalitativně i kvantitativně lišit v závislosti na pohlaví (Schrieber et al. 2021). Samčí chromozom provádí kontrolu variace těchto znaků ve větším rozsahu, než samičí chromozom X či jakýkoliv autozom a také by na něm mohla probíhat řízení důležitých metabolických procesů, neboť kromě lokusů pro reprodukční funkce se v rekombinujících oblastech gonozomů vyskytují lokusy pro ekofyziologické funkce (Scotti and Delph 2006).

1.1.2 Projevy inbrední deprese

Projevy inbrední deprese mohou být nejrůznějšího charakteru. Může postihovat vzhledové či reprodukční vlastnosti rostlin (Tobias M. Sandner, Gemeinholzer, et al. 2022) (Kariyat et al. 2013) a měnit jejich různé fyziologické schopnosti (Tobias Michael Sandner and Matthies 2018) a (Heschel, Hausmann, and Schmitt 2005). Různé projevy můžeme také pozorovat na úrovni druhů i čeledí. Například ve studii těchto autorů silenka nadmutá (*Silene vulgaris*) dosahovala menšího vzrůstu, a to včetně délky listů a plochy listů (SLA). Snížená byla rovněž i produkce chlorofylu. Nižší produkci a kvalitu pylových zrn i semen objevili Kariyat et al. (2013) u lilku karolinského (*Solanum carolinense*). Snížení fitness ale nemusí být vždy důsledkem inbrední deprese. Například u ředkve seté (*Raphanus sativus*), u které však ale experimentálně provedené příbuzenské křížení vliv inbreedingu na kvalitu pylu a semen vyvrátilo (Nason and Ellstrand 1995). Naproti tomu semena inbrední vojtěšky seté (*Medicago sativa* L.) ve studii Dieterich Mabin et al. (2021) sice nevykazovaly snížení hmotnosti, zato

však jejich počet byl u inbredních potomků o 15 % nižší. Inbrední depresi můžeme pozorovat i na **fyzilogické úrovni**, jako například sníženou asimilaci uhlíku a omezenou transpiraci vlivem poškození průduchů (Heschel, Hausmann, and Schmitt 2005). Snížená může být i produkce některých specifických látek, jako například anthoykanů v listech (Tobias Michael Sandner and Matthies 2018), či odorantů v květech, které mohou být důležitým vodítkem pro noční opylovače (Schrieber et al. 2021). Některé znaky se na první pohled nemusí jevit jako patogenní, avšak indikují rozdílnost ve stavbě a uspořádání orgánů (Tobias M. Sandner, Gemeinholzer, et al. 2022).

Projevy inbrední deprese mohou být výrazně ovlivněny různými stresovými faktory. Podle autorů Hauser a Loeschcke (1996) však tento vztah nelze zobecňovat. Inbrední deprese u kohoutku lučního (*Lichnis flos cuculii*), výrazně snížila jeho schopnost přežití, avšak neovlivnila ani velikost listů a květů, či plodnost. Zcela protichůdné výsledky přinesla studie škardy posvátné (*Crepis santa*) (Pierre-Olivier Cheptou et al. 2000). Indukované sucho výrazně ovlivnilo fenologii, počet květů a rychlost růstu rostlin postižených inbrední depresí. Naopak úmrtnost rostlin nijak ovlivněna nebyla. V pozdějších studiích, například Sandner and Matthies Tobias (2016), (2018b) a (2022) uvádějí, že mezi inbrední depresí a stresovými faktory nemusí být přímý vztah. Významnější roli spíše sehrává fenotypová plasticita, adaptace proběhlé v předchozích generacích a specifčnost prostředí. Intenzita stresu tak nemusí mít vliv na projevy inbrední deprese ani v případě jeho dlouhodobé periody. Tato hypotéza se opírá o jejich experimentální výsledky, kdy paradoxně některé stresové podmínky v určitém typu prostředí vedly ke snížení inbrední deprese u silenky nadmuté (*Silene vulgaris*). Stejně paradoxní byla i reakce silenky na přidání živin do půdy, která naopak vedla k rozvoji inbrední deprese. Různá prostředí tedy způsobují rozdílné genové exprese u jednoho konkrétního druhu. Na schopnost fenotypové plasticity ovlivňovat účinky inbrední deprese poukazovali již Walisch a kol. (2012). Ti však sníženou fenotypovou plasticitu nezkoumali experimentálně v prostředí ex-situ, ale sledovali reálné populace lomikámenu zrnatého (*Saxifraga granulata*). I v přírodních podmínkách tedy můžeme pozorovat vliv specifčnosti prostředí na intenzitu inbrední deprese, respektive na snížení fitness daného jedince. Jiným specifickým prostředím může být agrikolturní krajina. Aplikace herbicidů může způsobovat selekci jedinců rezistentních proti těmto látkám. Zároveň u takto vyselektovaných jedinců nebyla pozorovaná přítomnost inbrední deprese (Van Etten, Soble, and Baucom 2021).

1.1.3 Inbreeding a ekologické interakce

Projevy inbrední deprese mívají často významný dopad na rozličné ekologické interakce, ať už se jedná třeba o kontakt s opylovači nebo o obranné strategie proti herbivorii. Například u inbredních jedinců lilku karolinského (*Solanum carolinense*) bylo pozorované významné snížení počtu abaxiálních i adaxiálních trichomů a internodiových trnů, které mají bránit ožeru (Kariyat et al. 2013). O několik let

později (2021) stejní autoři vypožorovali defekty ve vlastnostech květů (velikost korunních lístků, produkce pylu a vonných látek), které zprostředkovávají atrakci opylovačů.

Interakci s opylovači také negativně ovlivňuje tzv. „*selfing syndrom*“, což je zvláštní případ projevu inbrední deprese. Tento jev nastává při dlouhodobém přetrvávání samoopylení. Projevuje se nenápadnými květy s redukovanými a méně pigmentovanými korunními lístky, redukovanými pohlavními orgány a sníženým poměrem pylu vůči vajíčkům (Duncan and Rausher 2013). Nejasný je původ tohoto jevu. Jedním vysvětlením by mohl být mikroevoluční proces populací, které prodělaly přechod od alogamie k autogamii. Zde byly pozorovány redukované květy v mnoha místech i v rámci mnoha generací (Andersson 2012). Někdy však takovéto znaky nemusí značit úspornou investici rostlin, ale mohou být naopak projevem patogenity, jejímž následkem je snížená návštěvnost opylovačů. „Selfing syndrom“ tedy může být i přímým důsledkem příbuzenského křížení (Schrieber et al. 2021). Jednou ze strategií rostlin, jak předejít samosprašnosti, je vznik dvoudomosti. Dvoudomé rostliny jsou tedy díky zcela odděleným pohlavím v rámci jedné rostliny v evoluční výhodě (Sakai and Weller 1999). Přesto se zdá, že i samosprašnost může představovat v některých situacích evoluční zvýhodnění. Takovým případem může být dlouhodobá absence opylovačů. Bylo vypožorováno, že díky reprodukční jistotě samosprašní jedinci vyprodukovali více plodů a semen na květ. Zároveň ale pokud jsou opylovači přítomni, mohou se alely pro samosprašnost snadněji šířit i v rámci populací se smíšeným systémem opylování (Voillemot, Encinas-Viso, and Pannell 2019). Samosprašnost může být výhodná i při nedostatku opylovačů za současně nízké úrovně inbrední deprese. Například u ex-situ sbírek náprstníku žlutého (*Digitalis lutea*) byly květy menší, otevřené po kratší dobu a na rostlinách umístěné mnohem hustěji, než jak tomu bylo u divoce rostoucích exemplářů. Tato změna měla dopad na změnu chování opylovačů, kdy čmeláci inbrední jedince přehlíželi. Zároveň byla vyšší návštěvnost u divoce rostoucích náprstníků než u těch pěstovaných v botanické zahradě, neboť u nich došlo k redukcii kvality i kvantity pylu, nektaru a vonných látek (Tobias M. Sandner, Gemeinholzer, et al. 2022). Naproti tomu u *Linaria cavanillesii* navzdory předpokladu, že nižší atraktivita květenství samosprašných rostlin by mohla způsobovat nižší úspěšnost kříženého opylení, byla zaznamenána podobná návštěvnost opylovači jak u samosprašných, tak i u cizosprašných jedinců (Voillemot, Encinas-Viso, and Pannell 2019).

1.2 Genetický drift

Genetický drift je jevem, při kterém dochází k náhodné ztrátě alel v důsledku malé populační velikosti, omezeného toku genů a nedostatečného přenosu variability na potomstvo (Oostermeijer, Luijten, and den Nijs 2003). V malých populacích, zpravidla čítajících méně než sto jedinců, dochází ke snadnější fixaci některých alel v důsledku nahodilé změny jejich četnosti (Ellstrand and Elam 1993b). Jiné alely naopak mohou být ztraceny, což se v případě, že se jednalo o alely mutantní, může jevit jako

pozitivní jev, nicméně ale na druhé straně vlivem fixace jiných alel se zprvu latentní genetická zátěž viditelně projeví v jiné oblasti (Pinto et al. 2023). Také, stejně jako v případě inbrední deprese, dochází ke značné ztrátě heterozygoty (Ellstrand and Elam 1993c).

1.2.1 Příčiny vzniku genetického driftu

Jednou z hlavních příčin vzniku genetického driftu v přírodě je fragmentace stanovišť. S ní je spojené snížení efektivní velikosti populace. Zároveň drift může být hlavní silou formulující genetické změny populací na těchto stanovištích, neboť má kumulativní účinky. Pokud efektivní velikost populace nebude dostatečně velká, ani vysoká imigrace a úroveň selekce nebudou schopné kompenzovat dopady driftu. I v případě demograficky velkých populací se tyto problémy projevují u pravidelně disturbovaných stanovišť, kde dochází k opakovaně silné redukci a následnému opětovnému nárůstu populace z několika málo jedinců. Tyto procesy známe také pod označením jako **efekt hrkla láhve a efekt zakladatele**. Příkladem takového opakovaného populačního poklesu vlivem disturbance, který bývá následován populačním vzrůstem, může být pravidelně zaplavované stanoviště netýkavky *Impatiens capensis* v lužních lesích. V takovémto prostředí není možné se geneticky přizpůsobit, ani není možnost z něj emigrovat, neboť dochází k pravidelnému přerušení genetického toku (Toczydlowski and Waller 2019). Nicméně jak se v nedávné době ukázalo, účinky driftu a inbreedingu v jednotlivých subpopulacích mají dopad na celkovou metapopulaci mnohem složitější, zvláště dojde-li ke ztrátě některé z nich. Klíčový je intrapopulační genetický tok a s ním související rychlost migrace a ustálení její rovnováhy s driftem. Obzvláště zranitelná jsou ta místa, kde dochází k zeslabení toku. Pokud se tedy zaměříme na události odehrávající se na lokální úrovni, musíme je brát jako nedílnou část funkčního celku. K fragmentaci populací, ve kterých se genetický drift vyskytuje, nemusí dojít jen přirozenými procesy. Příkladem mohou být genetické studie dvou australských keřů, *Grevillea calleyi*, *Grevillea longifolia*. Zatímco u prvního keře fragmentace nastávala pod vlivem antropogenní činnosti, u druhého byla výsledkem různých přirozených procesů, nejčastěji požárů. Oba tyto keře prošlé podobnými událostmi se vyznačovaly značnou ztrátou heterozygoty, obdobnou populační strukturou, nedostatečným genetickým tokem a nízkou variabilitou alel (Llorens, Ayre, and Whelan 2018).

Kromě fragmentace stanovišť a demografického vývoje je další častou příčinou pro vznik driftu samoopylení, jak podporuje následující studie (Willi and Määtänen 2011). U pozorovaného huseníčku *Arabidopsis lyratha* byl způsob přenosu pylu dominantním faktorem. Méně podstatnými, i když zcela nezanedbatelnými faktory byly typ substrátu a genetická struktura. Měřeným parametrem bylo zastoupení heterozygotů na mikrosatelitních lokusech. V případě srovnání samosprašných a cizosprašných byl rozdíl v heterozygotitě nejvýraznější. O něco méně výrazný byl rozdíl mezi vzorky z písčítých a skalních podloží a nejméně se projevila genetická struktura. Na druhou stranu, v malých

populacích může být mnohem náročnější nalézt vhodného partnera pro výměnu genetické informace a tudíž systém bránící samooplodnění není zdaleka zárukou vyhnutí se genetické zátěži vyvolanou driftem (Willi, Van Buskirk, and Fischer 2005).

1.2.2 Faktory ovlivňující genetický drift

Některými z dalších hledisek, které mohou působení genetického driftu ovlivnit, jsou stáří a demografie populace. Významný je také **Alleho efekt**, tedy stav, kdy je nízkopčetná populace ohrožena i jinými než genetickými faktory, jako je nižší pravděpodobnost výběru sexuálního partnera či vyšší riziko ohrožení predátory (Hopf and Hopf 1985). Byly pozorovány nižší výnosnost semen u dlouhověkých trvalek, neboť zde se projevilo dlouhodobé společné působení genetického driftu a Alleho efektu na sníženou plodnost rostlin v důsledku ztráty genetické variability (Oostermeijer, Luijten, and den Nijs 2003). Jak se v nedávné době ukázalo, provázanost Alleho efektu nejen s driftem, ale i s jinými genetickými parametry je složitá a projevuje se na více úrovních. Například zvýšený přísun nových alel migrací do malé populace s genetickou zátěží eliminuje účinky genetického driftu, ale zároveň tak působí proti odstraňování letálních recesivních alel (purgingu) (Sachdeva, Olusanya, and Barton 2022). Inbreedingem i driftem jsou zvláště ohrožené v důsledku fragmentace izolované populace dlouhožijících samosprašných druhů (Toczydlowski and Waller 2019). Existují ale i opačná tvrzení, a sice že v dlouhodobém časovém horizontu může naopak dojít ke snížení dopadů genetického driftu, jak bylo popsáno u vápnomilného endemitu *Astragalus bibullatus* v Tennessee. Dlouhověkost jedinců dosahující až 20 let a bohatá půdní semenná banka vedly k tomu, že mohl být udržován mezigenerační tok genů v rámci lokální populace. Ten byl navíc posílen bezprostřední blízkostí centrální populace, která byla v dosahu doletu opylovačů (včel) a omezenou mírou samoopylení. U jiného zástupce téže čeledi, *Astragalus michauxii*, endemita Severní Karoliny, byla v drobných populacích čítajících méně než dvacet jedinců nalezena relativně vysoká genetická diverzita v porovnání s celkovou genetickou variací známou u tohoto druhu (Wall et al. 2014). Pozitivní přínos dlouhověkých semenných bank a výhodu dlouhověkosti populací zmiňují i (Llorens, Ayre, and Whelan 2018), kteří se domnívají, že díky tomu mohlo dojít k zachování genetické variability fragmentovaných populací australských keřů. Nutno podotknout, že schopnost uchovávat si semennou banku a alelickou bohatost zajišťovanou genetickým tokem je důležité zejména na stanovištích často exponovaných různým stresovým vlivům a disturbancím. Dostatečně bohatá semenná banka a postupné klíčení semenáčků pomohla keři *Persoonia mollis* (Proteaceae) odolávat pravidelným požárům a zachovávat si tak svou efektivní velikost populace (Ayre et al. 2009).

Dlouhověkost rostlin také může výrazně ovlivnit výsledný projev genetických anomálií, tedy i driftu, a zároveň je tak možné zhodnotit, zda k danému jevu skutečně došlo. Například u orchideí, které se

vyznačují svou dlouhověkostí v řádu několik desítek až stovek let, se v případě prodělání redukce početnosti během několika dekád s negativním dopadem na genovou diverzitu může vyloučit role efektu hrdla láhve, neboť je to nedostatečně dlouhá doba na to, aby se tento efekt mohl projevit (Izawa, Kawahara, and Takahashi 2007).

1.2.3 Vliv genetického driftu na rozmnožovací systém rostlin

Příkladem, který může názorně ilustrovat vliv driftu na systém rozmnožování rostlin, je *Eichhornia paniculata*. Jedná se o rostlinu vyznačující se různou délkou čnělek (tristilií), v závislosti na tom, do jaké míry pod vlivem vnějších ekologických faktorů dochází k samooplození. V případě krátkých čnělek je nejvyšší, naopak u dlouhých nejmenší. V případě, že klesne efektivní velikost populace pod 40, začne působit genetický drift proti selekčním mechanismům a výsledkem je potlačení polymorfismu, neboli k vymizení květů s dlouhými a krátkými čnělkami (B. C. Husband and Barrett 1992).

Genetický drift také zřejmě ovlivňuje vlastnosti spojené s pohlavím, jako například fixací tzv. SA (sexual antagonistic) alel. Tyto alely způsobují, že při jejich expresi se v rámci jednoho pohlaví budou projevovat jako prospěšné a v rámci toho druhého jako škodlivé. Vzhledem k tomu, že pohlavní (gonozomy) a nepohlavní chromozomy (autozomy) podléhají selekčním tlakům za jiných okolností, liší se tak zároveň i jejich efektivní velikost populace. Tím pádem může drift působit na gonozomy, ale nikoliv na autozomy. V případě vyšší frekvence samců tedy tak dojde k fixaci SA alely na jejich X chromozom (Mullon, Pomiankowski, and Reuter 2012).

Pohlaví rostlin určují dva mechanismy. Jeden funguje na bázi mitochondriového genomu (chondriomu), který exprimuje geny samčí sterility (cytoplasmatic male sterility, CMS). Druhý mechanismus je řízen jadernými geny zvanými Rf, které způsobují obnovení samčí plodnosti. Oba tyto geny, jak CMS, tak Rf, zabraňují tomu, aby rostliny nesly v sobě obě pohlaví a vyvinuly se tak jako jednodomé. Populaci se tyto geny šíří buď mutací, nebo tokem genů. V případě, že jsou oba polymorfni, dochází k vyvážené selekci obou pohlaví v populaci. Tímto principem ale nelze vysvětlit abnormální produkci samic u *Lobelia siphilitica*. Nabízelo by se tedy vysvětlení, že mitochondriální mutace řízené driftem by mohly způsobit nefunkčnost genu CMS a tedy vysokou frekvenci samic. Nicméně zkoumaná populace s extrémním výskytem samic nebyla ani dostatečně malá pro vznik driftu, ani fragmentovaná pro přerušování genového toku. Mechanismus tedy zůstává nejasný, přičemž roli driftu zatím není možné zcela potvrdit, ani vyvrátit (Appiah-Madson et al. 2022)

1.3 Adaptace rostlin

1.3.1 Obecná charakteristika adaptací

Adaptace rostlin se vyznačují vysokým stupněm rigidity vyplývající z jejich sesilního způsobu života, neboť na rozdíl od živočichů nemohou za nepříznivých okolností ze svého stanoviště emigrovat. Mohou být krátkodobého i dlouhodobého charakteru. Zatímco krátkodobé adaptace umožňují bezprostřední reakce na daný stresový faktor, dlouhodobé zajišťují evoluční vývoj a předávání důležitých vlastností na potomstvo (Ashapkin et al. 2020). Adaptace rostlin umožnila osídlit i zcela nehostinná prostředí s extrémními podmínkami, jako jsou například vysoké hory. Zvládly se tedy přizpůsobit i nízkým teplotám, vysokému stupni UV záření a nízké koncentraci vzduchu (Q. Zhang, Wang, and Wang 2021), (X. Zhang et al. 2023).

Pojem „adaptace“ je neodmyslitelně spjat s Charlesem Darwinem, který svou hypotézu o přirozeném výběru publikoval ve svém slavném díle O původu druhů. Adaptace souvisí s přirozeným výběrem, ke kterému dochází, pokud se fitness jedince předvídatelně mění s geneticky určeným fenotypovým znakem. Tím se v následujících generacích mění distribuce znaků, přičemž jsou v rámci selekce upřednostňovány ty znaky, které zvyšují zdatnost jedince. Díky tomu má každá následující generace lepší průměrnou zdatnost než ta předchozí a tím je i lépe přizpůsobená (Darwin et al. 1859). Ačkoliv nebyl Darwin primárně botanikem, rostliny sehrály důležitou roli v jeho objevech a pomohly mu stanovit některé přelomové hypotézy, které jsou i dnes uznávány jako platné. Stěžejní z nich je především ta, podle které je rozmanitost rostlin a všechny jejich vlastnosti výsledkem adaptačních procesů. Nejviditelnější procesy se v evoluci odehrávaly na úrovni květů, které díky své širé variabilitě stály za úspěšností přenosu genetické informace na potomstvo a zároveň jsou tak důkazem o výhodách pohlavního rozmnožování (Harder and Johnson 2009).

Darwinovo myšlenkové dědictví nachází uplatnění i v dnešních evolučních teoriích. Jednou z nich je i tzv. koncept lokální adaptace. Podle něj v izolovaných populacích, kdy každá z nich podléhá specifickým adaptativním mechanismům, probíhá fenotypová diferenciace, která je dědičná. Zároveň celkové změny jsou výsledkem složitých interakcí různých evolučních procesů (Kawecki and Ebert 2004). Jedním důležitým z nich je tzv. mikroevoluce, která se odehrává na úrovni jednotlivých subpopulací. Ta dokáže rychle generovat viditelné změny, které se propíší na úrovni jednotlivých druhů a tímto způsobem generují makroevoluční trendy (Hendry and Kinnison 2001).

Selekční tlaky, které dávají vznik mnoha adaptacím, mohou být různého charakteru a jsou dány prostředím, ve kterém rostliny rostou. V takovémto prostředí se nachází celá řada abiotických a biotických faktorů (Ashapkin et al. 2020). Abiotické faktory mohou zahrnovat vlastnosti půdy (Brady, Kruckeberg, and Jr 2005) vydatnost vláhy (Y. Zhao et al. 2021), osvětlení a nadmořskou výšku (X.

Zhang et al. 2023), či stav ovzduší a teplotní rozsah (Bariotakis et al. 2023). Abiotické faktory jsou jakýmsi základními stavebními kameny prostředí, ve kterém rostliny rostou. Na ně navazují faktory biotické, které zahrnují nejrůznější ekologické interakce s jinými v daném prostředí vyskytujícími se organismy (Ashapkin et al. 2020), (War et al. 2018). Může se jednat o vztahy s jinými rostlinami (typicky konkurence) (Kong et al. 2019), ale i s organismy z jiných říší. Typickým příkladem je herbivorie (War et al. 2018) nebo patogenita (Chaudhry et al. 2021). Vzájemné vztahy ale mohou být i prospěšného charakteru, jako například symbiotické interakce s prospěšnými bakteriemi (Mostofa et al. 2018) nebo houbami (Xia et al. 2022). Souhrnně se dá říci, že každý z účastněných organismů si vytváří adaptace na přítomnost toho druhého, a že celý evoluční vývoj je jakýmsi soubojem těchto vzájemných adaptačních odpovědí (War et al. 2018). Zcela zvláštním faktorem je pak vznik určité bariéry, která pak vede k izolaci daného prostředí a s ním i k izolaci dané populace, která se v něm vyskytuje. Pokud v takto izolovaných populacích dochází ke specifickým adaptacím, za spoluúčasti mnoha dalších faktorů se takováto populace může stát endemickou (Kawecki and Ebert 2004).

Abiotické a biotické faktory na základě svých vzájemných interakcí vytvářejí komplexní ekosystém (Ashapkin et al. 2020), který můžeme studovat na mnoha úrovních. Takto hojně studovanou oblastí je půdní ekosystém. Typickou adaptací je morfologie kořenů přizpůsobená k absorpci živin ze substrátu. Zatímco na živinově chudých stresových půdních typech můžeme pozorovat bohatou variabilitu kořenových systémů, na úživných stanovištích jsou evoluční procesy formovány selekcí nadzemních částí. Zde se uplatňuje selekce jedinců, kteří dokážou nejlépe kompetovat o světelné zdroje. Naopak investice do kořenových částí nejsou v tomto případě prioritní záležitostí (P. Wang et al. 2014). Ovšem zásadní roli pro rozvoj adaptací rostlin ale hraje půdní chemismus. Ten může být dán jednak primárním chemickým složením podloží, jako je například hodnota pH nebo přítomnost minerálů vyluhovaných z matečné horniny (Macgregor and Wyatt 1945). Spoustu chemických látek si však ale rostliny vytvářejí samy a těmi pak ovlivňují půdní prostředí, potažmo jeho ekologii. Produkci takovýchto sekundárních metabolitů, jako mohou být například fenolické sloučeniny, dusíkaté látky nebo terpenoidy, zlepšují rostliny své kompetiční vlastnosti (Kong et al. 2019). Jiné metabolity zase mohou vytvářet rozsáhlé komunikační sítě v rámci symbióz s bakteriemi nebo houbami (Xia et al. 2022). Příkladem takovýchto metabolitů mohou být strigolaktany, což jsou látky odvozené od karotenoidů. Zprostředkovávají komunikaci rostlin s jejich bakteriálními symbionty a umějí také inhibovat klíčení parazitických rostlin. Tyto molekuly ovšem nepůsobí jen navenek, ale i v rámci rostliny jako tzv. fytohormony. Zde se zřejmě podílejí na oxidačním stresu, řízení osmotické rovnováhy a transportu těžkých kovů, jako je arsen. Produkce těchto látek je přísně řízena odpovědí na stresové podněty (Mostofa et al. 2018). Stejně tomu tak je v případě jiné „stresové molekuly“, kyseliny abscisové. Její syntézou je řízena adaptace rostlin jak na vnější morfologii, jako je modifikace kořenů a listů, tak i ve vnitřních strukturách, jako jsou vodivá pletiva. Ta mohou obsahovat zvláštní ochranné proteiny, například proti UV záření (Ma et al. 2015).

Hlavní adaptační mechanismy rostlin na jejich fyziologické a morfologické úrovni jsou tedy řízené chemickou cestou. Ta je tvořena složitými signálními dráhami a kaskádami řízené fytohormony a jinými signálními molekulami (War et al. 2018), (Kong et al. 2019). Produkce těchto látek, souhrnně označovaných jako sekundární metabolity, je řízena mnoha faktory. Jejich celková produkce může být zvýšena při sníženém příjmu vláhy. Syntéza některých látek, jako například fenolů a terpenoidů, může být podpořena zvýšenou koncentrací oxidu uhličitého. Tomuto procesu zase naopak brání zvýšená depozice dusíku (Bariotakis et al. 2023). Metabolismus fenolů může také záviset na pohlaví u dvoudomých rostlin, jak odhalila studie Xia et al. (2022). Samčí rostliny topolu čínského (*Populus cathayana*) vykazovaly výraznější biochemickou plasticitu oproti samicím. Z hlediska role fenolů v ekologii prostředí, což je zprostředkování mykorrhizy, však nejlépe prosperovaly populace pohlavně smíšené.

Faktory pro vznik adaptací rostlin je tedy celá řada a v některých případech jejich souhra dává vznik tzv. lokálním adaptacím. Podstata těchto souher může být z větší části jak abiotická (např. geologické podloží (Kruceberg 1951), tak biotická (např. unikátní mikrobiom (Petipas, Geber, and Lau 2021)). Lokální adaptace se vyskytují na specifických zpravidla izolovaných místech, kde proběhla divergentní selekce původních genotypů s nejsilnější fitness. Takto vzniklé subpopulace se vyznačují dědičnou fenotypovou diferenciací (Kawecki and Ebert 2004). Fenotypová variabilita, která zahrnuje adaptace na různé stresové faktory, může být podmíněna jedním genovým lokusem (Brady, Kruceberg, and Jr 2005). Lokální adaptace se ale mohou nacházet i v rámci jednoho homogenního biotopu, pokud u nich proběhl rychlý „semiautonomní“ vývoj (Baughman et al. 2019). Lokální adaptace jsou jedním z klíčových faktorů pro vznik endemismu (Anacker 2014). Pro hypotézy o jeho vzniku přispěly i studie Kruceberga v polovině 20. století (1951), který se zabýval lokálními adaptacemi rostlin na hadcový substrát. Hadcové zeminy představují tzv. stresový půdní typ, vyznačující se vysokými hodnotami pH a vysokým poměrem hořčíku vůči vápníku. Ačkoliv je hořčík pro rostliny esenciálním prvkem, takto vysoké hodnoty jsou pro většinu rostlin toxické. Hadcový substrát se tak stal nikou pro drobné rostliny, které by v běžném prostředí nedokázaly obstát silnému kompetičnímu tlaku (Anacker 2014).

Kromě těchto abiotických faktorů pro vznik lokálních adaptací jsou v současnosti studovány i faktory biotické. Jedním takovým z nich mohou být interakce rostlin s bakteriemi. Přítomnost těchto kořenových symbiontů může mít pozitivní vliv na fitness dané populace, která může být vyšší než u populací bez těchto interakcí (Petipas, Geber, and Lau 2021). Symbiotické bakterie se nemusejí nacházet jen na kořenech, ale mohou vytvářet ochranný film na povrchu listů. Interakce tohoto typu jsou pro rostliny druhově specifické a prostřednictvím kolonizujících bakterií se tak adaptují na nepříznivé vlivy, jako jsou infekce. Tento mikrobiom zajišťuje stabilitu rostlinného povrchu z hlediska expozice biotickým i abiotickým vlivům (Chaudhry et al. 2021).

1.3.2 Adaptace na kultivace ex-situ

Adaptivní reakce rostlin na prostředí ex-situ vyplývají z nového selekčního tlaku, který v těchto umělých podmínkách vzniká. Stávající adaptace na konkrétní stresové faktory v přirozeném prostředí se jeví jako příliš nákladné a nevyužitelné a jsou tedy redukovány, zatímco jiné zároveň vznikají. Jedná se o absenci herbivorů, patogenů, mezidruhových kompetitorů. Naopak je rostlinám poskytováno optimum vláhy, živin a teploty (Conservation 2013), (B. Husband and Campbell 2004). Dále zde může být absence faktorů, které jsou specifické pro některé druhy. Například některé druhy jsou na svých přirozených stanovištích adaptovány na nestabilní substrát, který může být vyvolán sesuvy půdy nebo ošlapy zvířat (Rauschkolb et al. 2019). Rozhodujícím faktorem pro adaptace je také rychlost selekce, která je v ex situ prostředí vyšší. Mnohem rychleji a viditelněji také probíhají změny na fyziologické úrovni v porovnání s morfologickými znaky (Bone and Farres 2001).

Selekce v umělém prostředí také nemusí vést k předpokládaným výsledkům, které jsou typické pro konkrétní selekční tlak v přirozeném prostředí. Variabilita znaků jejich nositelů je tedy v ex situ prostředí mnohem širší. Některé očekávané fenotypové projevy se také nemusí projevit v důsledku působení inbrední deprese nebo genetického driftu (Rauschkolb et al. 2019). O nevyzpytatelnosti a nepředvídatelnosti adaptačních procesů vypovídá také proměnlivý výskyt některých znaků v delším časovém horizontu (Nagel et al. 2019).

Některé adaptace mohou být pozorovatelné na první pohled, jako je rozdíl ve velikosti kultivovaných rostlin oproti v přírodě rostoucím protějškům. Typické je také zkrácení výhonků a zvýšení počtu větví v důsledku absence kompetičního tlaku (Rauschkolb et al. 2019). Podobně snadno odhalitelné jsou i změny v načasování kvetení (Nagel et al. 2019). Jiné změny mohou být na první pohled nenápadné, ale mají zásadní vliv na fitness rostlin. Typická je v tomto ohledu změna v dormanci semen (Ensslin and Godefroid 2019), (Ensslin, Sandner, and Godefroid 2023) (Rauschkolb et al. 2019), nebo ztráta adaptací na sucho (Ensslin and Godefroid 2019).

Tyto projevy mohou vykazovat různou intenzitu a zastoupení a můžou být různě kombinované v rámci pozorovaných druhů. Například tollice dětelová (*Medicago lupulina*) ve studii Nagela a kol. (2019) dorostla v 1. generaci pěstované ex-situ do větší výšky, avšak celkově vyprodukovala nižší biomasu. Zároveň tento druh vykvetl pouze v 1. ze 4 pozorovaných generací. V téže studii svízel bílý (*Galium album*) ve 2. ze 4. generací dosáhl výrazně menší výšky, přičemž došlo k redukci počtu a velikosti listových růžic. Podobné morfologické změny vykazoval hulevník rakouský (*Sysimbrium austriacum*) ve studii Rauschkolba a kol. (2019). I u něj došlo k redukci počtů listů, ale celková produkce biomasy zůstala stejná, neboť došlo ke zvětšení listové plochy. Adaptace na prostředí ex-situ nastala i u semen, která začala klíčit až při vyšší teplotě. Opožděná střední doba klíčení byla pozorována i u jetele kaštanového (*Trifolium spadiceum*). Jeho semena navíc vykazovala sníženou dormanci a celkovou

životaschopnost, což je znak ztráty adaptace na kompetici. Zároveň ale nedošlo ke zkrácení větví a k jejich vyššímu nasazení, která klíčí předčasně a jsou také méně odolná vůči houbovým chorobám. Vyšší mortalita se netýká jen semen, ale i rostlin samotných, obzvláště těch se ztrátou tolerance na daný stresový faktor. Rozdíly v toleranci stresového faktoru je rovněž jedním z adaptativních znaků: rostliny netolerantní vůči suchu kvetou dříve a mají více květů (Ensslin and Godefroid 2019).

1.4 Shrnutí kapitoly o genetických změnách

Genetické jevy v kultivačním prostředí *ex-situ* mohou způsobit značné změny, které mohou znehodnotit genetický materiál určený k reintrodukcii (Ensslin et al. 2015). Velká část těchto změn je způsobena inbrední depresí, která může mít nejrůznější projevy. Závažné mohou být také důsledky inbrední deprese na ekologické interakce, jako je ztráta schopnosti atrakce opylovačů vlivem „selfing syndromu“ či ztráty vonných látek (Schrieber et al. 2021). Zároveň udržení interakcí rostlina – opylovač je důležitá pro zachování cizosprašnosti rostlin či pro zabránění vzniku inbrední deprese (Voillemot, Encinas-Viso, and Pannell 2019). Z tohoto hlediska se zdají být opylovači důležitým faktorem prostředí *ex situ*. Zvláště kritická je situace u dvoudomých rostlin, neboť ty se bez svých opylovačů neobejdou a navíc je u nich důležité rovnovážné zastoupení obou pohlaví vzhledem odlišné intenzity projevů inbrední deprese u samců a samic (Schrieber et al. 2021). V tomto kontextu by bylo zajímavé sledovat vývoj poznatků o účincích genetického driftu na určení pohlaví (Appiah-Madson et al. 2022) a o tzv. antagonistických alelách (Mullon, Pomiankowski, and Reuter 2012).

Zdá se, že inbrední deprese a adaptace jsou jevy úzce spojené a nelze je studovat odděleně: Projevy inbrední deprese mohou být navíc ovlivněny adaptačními schopnostmi rostlin, fenotypovou plasticitou a typem prostředí (Tobias Michael Sandner and Matthies 2016; Tobias M. Sandner, Dotzert, et al. 2022). Inbrední deprese také výrazně snižuje reakční schopnost rostlin na stresové podmínky, což se projevuje po reintrodukcii daného druhu do přirozeného prostředí (Ensslin and Godefroid 2019). Pro studium nežádoucích adaptačních vlastností rostlin na podmínky *ex-situ* je tedy klíčová znalost podstaty inbrední deprese, kterou bychom se měli snažit minimalizovat nastavením podmínek prostředí *ex-situ*. Stěžejní je především o zajištění dostatečné populační velikosti, což může být problematické, protože hodnota efektivní velikosti populace ale není zcela jednoduše stanovitelná a navíc se pro jednotlivé druhy rostlin liší (Kurland et al. 2023).

2. Kultivace ex-situ

Z hlediska genetických rizik je patrné, že kultivační techniky čelí vysokým nárokům ze strany ochranářů. Zároveň systém provádění kultivací by měl být transparentní z hlediska používaných metod a zachování odborného přístupu. K tomu je také zapotřebí uvádět potřebné protokoly (Např. (Web 2)).

2.1 Botanické zahrady

2.1.1 Přínosy botanických zahrad

Botanické zahrady představují nejnámější a také nejrozšířenější nástroj ochrany rostlin ex-situ, v současnosti se jich po celém světě nachází přes 3 a půl tisíce (Web 3).

Botanické zahrady se vyznačují převážně estetickou funkcí a živé sbírky bývají součástí venkovních expozičních atrakcí pro návštěvníky (Thomas et al. 2022). Botanické zahrady ale naštěstí neslouží vždy jen k prezentaci rostlin (Smith 2016), ale zároveň některé z nich mohou poskytovat důležité zázemí pro vědecké účely. Kromě laboratoří jsou vybaveny také herbářovými sbírkami, skleníky, semennými bankami a dalším nezbytným zařízením (Westwood et al. 2021). Provádějí se zde výzkumy zabývající se šlechtitelstvím, odolností vůči patogenům, taxonomií, a fenologií a podílejí se také na studiu globálních změn prostřednictvím bioklimatologického modelování (Smith 2019). Díky dlouhodobé tradici uchovávání dat a materiálů, jako jsou herbáře a fotografie, jsou zahrady dlouhodobě úspěšné v oblasti výzkumu fyziologie, anatomie a fenologie rostlin a jejich adaptivních schopností (Primack and Miller-Rushing 2009). Botanické zahrady mají velké pole působnosti, které dokáže zainteresovat jak laickou, tak odbornou veřejnost. Jsou schopny zapojit a podporovat zájemce z celé škály vzdělávání, od mateřských škol po doktorandská studia (Westwood et al. 2021).

2.1.2 Problémy botanických zahrad

2.1.2.1.1 Výběr vzorků, druhů a jejich zastoupení

Botanické zahrady nejsou bohužel vhodné pro pěstování všech ohrožených druhů, které vyžadují ochranu. Některé rostliny zde nelze pěstovat dlouhodobě, jiné zase neposkytují dostatek genetického materiálu ke konzervaci (typicky semena). Problematické jsou zejména monokarpní rostliny a letničky. Příkladem může být opakovaně neúspěšná snaha o záchranu kriticky ohroženého keře *Molucella bucharica* v uzbecké botanické zahradě v Taškentu (Volis 2023a). Botanické zahrady se dále obecně potýkají s kritérii pro výběr kultivovaných druhů a jejich skutečného zastoupení. Základní pravidla ochrany vycházejí z mezinárodních dohod, např. z Bernské úmluvy, která m.j. definovala kritéria pro určení stupně ohrožení daného druhu a nutnosti jeho ex-situ kultivace (Mike Maunder, Higgens, and Culham 2001). Výběr vzorků ke kultivaci ale zároveň vychází z komplexní politiky konkrétní botanické zahrady a měl by být v souladu s vytyčenými cíli konkrétního projektu. V souvislosti s tím by mělo docházet k pečlivému studiu divoké populace, která je zdrojem těchto vzorků. Nápomocny by pro výběr mohly být i studie na molekulární úrovni a sdílená data s ostatními druhy prostřednictvím digitalizace sbírek (Chen and Sun 2018). Na druhou stranu je ale klíčové sjednocení přístupu všech botanických zahrad, a to v oblasti prioritizace ochrany dle stupně jejich ohrožení. Vybraný vzorek by měl být dostatečně reprezentativní z hlediska druhové genetické rozmanitosti (Volis 2017). Nicméně odpověď na otázku, který zdroj by nejlépe uspokojil poptávku po dostatečně kvalitních vzorcích pro kultivaci, není zcela jednoznačná, a to i s ohledem na ochranu primárního přírodního zdroje. Sice se všeobecně předpokládá, že divoké populace jsou nejvhodnějším zdrojem kultivačního materiálu, nicméně současné ex-situ jsou také schopné poskytnout dostatečně kvalitní jedince pro rozšiřování sbírek nad rámec svých vlastních potřeb (Ensslin, Sandner, and Godefroid 2023). Zároveň je potřeba míst dostatečně velké množství vzorků distribuované po více institucích pomocí tzv. metasbírek, ať již z důvodu zajištění genetické variability, nebo jako pojistky proti nejrůznějšímu selhání některé ze zahrad (Westwood et al. 2021).

Z hlediska boje proti vymření rizikových druhů mají zahrady bohužel stále dosud nevyužitý velký potenciál. Míra zastoupení není často adekvátní, jak k podmínkám umožňujícím daný druh pěstovat, tak ani k jejich ekologickému a ochrannému významu. Například ex-situ kultivací je globálně chráněna pouhá jedna čtvrtina **tropických druhů**. Paradoxně ale v tropických oblastech, které by byly pro kultivaci nejvhodnější, je síť botanických zahrad nedostatečně vyvinuta (Mounce, Smith, and Brockington 2017). Dále některé taxony jsou v zahradách často velmi opomíjené pro jejich zdánlivě nízkou ekonomickou hodnotu a zároveň pro jejich velkou náročnost na kultivaci. Týká se to především **mechorostů a kaprad'orostů**. Odstranění jejich absence v zahradách je však zcela na místě, protože i tyto taxony mají svůj nezastupitelný ekologický význam (X. Zhao et al. 2022). O velice nízkém

zastoupení bezcévných rostlin v botanických zahradách svědčí i statistika. Zatímco z nahosemenných rostlin je celosvětově v zahradách zastoupeno 96,6 % známých druhů, z krytosemenných 62,8 % a z kaprad'orostů 54 %, v případě mechů, játrovek a hlevíků se nejedná ani o 5 %. Rovněž velice nízká je i celková pozornost věnována této taxonomické skupině, kdy pouhých 12 % druhů je zkoumáno z hlediska rizik jejich vyhytnutí (Mounce, Smith, and Brockington 2017).

Dalším problémem je jistá setrvačnost v **preferencích** pěstovaných druhů v zahradách. Pokud se na botanické zahrady nebudeme dívat jen jako na nástroj k ochraně, rostliny jsou obvykle vybírány na základě kvalitativních i kvantitativních vlastností, které vyhovují estetickým a hospodářským potřebám. Můžeme se tedy setkat s tím, že botanické zahrady běžně vysazují **okrasné rostliny**, které nutně **nepotřebují ochranu** a jsou primárně určeny ke zvýšení atraktivity pro potenciální návštěvníky (X. Zhao et al. 2022). Obvykle také nedochází k adekvátnímu zohlednění dramaticky se měnících klimatických podmínek v současnosti a místo zaměření se na pěstování odolných druhů se stále preferují tradiční zavedené druhy. Místo toho se spíše upravují podmínky pro pěstování i za cenu vyšší technické náročnosti (Egerer et al. 2019). Proto by se tedy měla schopnost růstu daných kultivarů pečlivě sledovat v kontextu klimatických změn, a to jak v ex-situ, tak v in situ podmínkách a na základě toho upravovat jejich výběr. Některé druhy dříve běžně kultivované v zahradách mohou nové změny těžko snášet a jiné z nich naopak mohou nově profitovat ve venkovním prostředí (Primack and Miller-Rushing 2009).

Problematické je také umístění **geograficky nepříbuzných taxonů**, u kterých může probíhat spontánní hybridizace. Příkladem může být botanická zahrada ve Wuchanu, která kultivuje v přírodě již vyhynulý strom *Sinojackia xylocarpa*. Spontánní hybridizace s příbuzným *S. rehderiana* způsobila kontaminaci genofondu potomstva.

2.1.2.1.2 Lokalizace

Na regionální úrovni je pro založení zahrady potřeba zajistit adekvátní prostor, který by umožňoval koexistenci výstavních ploch a živých sbírek a zároveň zohledňoval požadavky na minimalizaci genetických rizik (Huang et al. 2023). Dle starší publikace nemusí být tyto požadavky navzájem kompatibilní, což se následně odráží v nízké konzervační hodnotě sbírek botanických zahrad (Mike Maunder, Higgens, and Culham 2001). Výběr vhodného místa je rovněž náročný jednak z hlediska plnění klimatických a stanovištních podmínek specifické pro dané rostliny (Krigas et al. 2010), ale také z hlediska klimatických faktorů, které se v současnosti dynamicky mění a s nimi i lokalizace rostlinných druhů (Huang et al. 2023). Dále se před samotnou realizací obvykle posuzuje stav udržitelného regionálního rozvoje a ochota spolupráce místních samospráv (Ren and Blackmore 2023). Na druhou stranu, přestože je pro zakládání rozhodující druhová rozmanitost lokality, v současnosti stále převažuje

hledisko ekonomické vyspělosti a populační velikosti obyvatel a z tohoto důvodu jsou významné zahrady soustředěny spíše v bohatších regionech (X. Zhao et al. 2022).

Pokud se podíváme na problematiku botanických zahrad v globálním kontextu, již na první pohled je patrná jejich **nesymetrická distribuce po světě**. Značná část (cca 90 %) je soustředěna na severní polokouli, zatímco v tropických oblastech téměř chybí. Toto je nejvíce patrné v Evropě, která z globálního hlediska disponuje nejhustší sítí botanických zahrad. V jižní Evropě, která představuje bohaté ložisko druhové diverzity, je paradoxně zastoupení zahrad výrazně řidší oproti druhově chudšímu severu (Mike Maunder, Higgins, and Culham 2001). Zároveň se také Evropa potýká s nejvyšším zastoupením ohrožených druhů rostlin v globálním měřítku (EPIC, n.d.). Jedním z argumentů pro nutnost změny toho stavu je, že pěstování druhů mimo jejich domovinu je energeticky značně nevýhodné. Zároveň z hlediska endemismu je pouhá jedna polovina druhů pěstována v rámci původní domoviny (Mounce, Smith, and Brockington 2017). Kritická je situace zejména v **tropických oblastech**, kde je největší druhová diverzita, ale zároveň nízký stupeň ochrany před vyhynutím, které je zde v současnosti bohužel vysoce pravděpodobné. Z tohoto důvodu je tedy nutné posílit budování nových botanických zahrad v těchto oblastech (Westwood et al. 2021). Lze předpokládat, že nově vznikající zahrady v tropických a středomořské oblasti mají vysoký potenciál a v budoucnu budou mít dominantní postavení, a to ze dvou důvodů. Jednak se bude jednat o zahrady s nejmodernějším vybavením a jednak ty současně dominující budou v mírném pásu čelit čím dál dramatičtějšími změnám (Vernon H. Heywood 2017). Pro globální ochranu rostlin a stanovení jejich priorit je důležité znát současný stav ohrožení druhů, aby bylo možné rozhodnout o jejich případné kultivaci. Bohužel zejména v chudých regionech se tyto výzkumy nepodařilo naplnit, a tudíž hrozí zánik ohrožených druhů, které nejsou dostatečně prozkoumány. Chronické podfinancování nemá negativní dopad na výzkumy prioritizace ochrany, ale i na nemožnost globální podpory biologicky bohatých, ale ekonomicky chudých regionů. V ideálním případě by zahrady měly vytvářet koordinovanou síť umožňující integrovaný systém ochrany jejich ohrožení. Informačními zdroji pro popis rostlin mohou být.

Za nevyhovující prostředí lze také označit **velkoměsta**, ve kterých se zahrady nacházejí, vzhledem k jejich vysokému znečištění. Je tedy žádoucí vyhledávat nové lokality zahrad a k tomu vhodně modifikovat dostupné prostory, jako jsou veřejné parky a chráněné oblasti (Vernon H. Heywood 2017). Na druhou stranu, v městském prostředí botanické zahrady hrají zásadní roli v rekreaci a regeneraci obyvatelstva, navíc vysoké zastoupení zeleně je v současnosti strategickým cílem boje za udržitelné městské mikroklima v období veder (Turner-Skoff and Cavender 2019). Paradoxně ale tepelné ostrovy, které města vytvářejí, mohou zajistit vhodné podmínky ke kultivaci z hlediska teplotní stability. Zdá se tedy, že z tohoto z pohledu se prostředí velkoměst může jevit jako vhodné pro botanické zahrady, avšak je nutno brát na zřetel některé faktory, které mohou ovlivňovat vlastnosti tohoto pomyslného tepelného ostrova. V australském Melbourne, kde byla tato studie prováděna, totiž nedochází k umělému zavlažování městských trávníků a je zde i nižší pokrytí stromů, než jak je tomu například v případě

velkoměst v USA. Zároveň z hlediska odolnosti vůči teplotám zahrady lokalizované v jádru města dopadly výrazně lépe v porovnání s těmi na periferiemi (Egerer et al. 2019).

2.1.2.1.3 Zajištění vhodných podmínek

Botanické zahrady musejí zajistit celou řadu adekvátních podmínek pro kultivaci, zejména co se týče abiotických faktorů. Jedním takovým z nich je dostatek **vhodného osvětlení**. Některé druhy, které se ve svém přirozeném prostředí potýkají s nedostatkem světla, mají v botanických zahradách k dispozici mnohem větší oslunění, a to díky často druhově neodpovídající skladbě vyšších dřevin. To rostlinám může na jednu stranu prospívat, zároveň však zde na fyziologické úrovni **dochází k adaptativním změnám**. Ty se pak postupně mohou projevit na celkových změnách morfologie rostlin, se kterými je nutné v rámci ochrany počítat (Sun et al. 2022). Zdrojem nadbytku světla kromě eventuální nevhodné skladby rostlinných pater může být i umělé osvětlení, kterému jsou exponovány především zahrady ve velkých městech (Kovács et al. 2021). Velkou a v současnosti dosti skloňovanou výzvou jsou nepříznivé klimatické podmínky a **nárůst vysokých teplot**. Rostliny jsou schopné snášet rozsah teplo v určitém spektru, nicméně podmínky zahrad toto spektrum často překračují a rostliny tak neprospívají. Proto je tedy dobré toto teplotní spektrum znát a snažit se mu vhodně se přizpůsobovat. Experimentálně byly prováděny přesuny postižených rostlin do klimatizovaných místností s okny během letního období, kde došlo k výraznému zlepšení stavu (Krigas et al. 2010). Nicméně není jasné, nakolik je toto řešení aplikovatelné a reálně proveditelné pro širší spektrum kultivace.

Problémy s teplotami vyvolávané klimatickou změnou se nevyhýbají ani botanickým zahradám. Zaměstnanci jsou si toho již vědomi a snaží se adekvátně reagovat. Nejčastějším řešením je zvyšování zálivky, což ovšem není řešení ani dostatečné, ani dlouhodobě udržitelné. Zahradníci navíc v tomto směru často postupují na základě subjektivně vyhodnoceného stavu rostlin (Egerer et al. 2019). Dále je nutné si uvědomit, že změny nebudou všechny zahrady postihovat rovnoměrně a míra snášenlivosti vůči těmto změnám bude různá. Některým druhům již nebudeme schopni jejich požadavky zajistit, jiné naopak budou z globálních změn profitovat a na základě toho by měl být zohledňován výběr druhů k ochraně, potažmo ke kultivaci (Vernon H. Heywood 2017).

2.1.2.1.4 Personál

Další problematikou z hlediska správného fungování botanických zahrad jsou vysoké nároky na počet jejich zaměstnanců a jejich patřičnou kvalifikaci. Zároveň však pro kultivační práce je zaměstnanců nedostatek. Ačkoliv celosvětově působí ve významných zahradách působí asi 60 000 odborných

zaměstnanců, jen malá část se věnuje praktické vědecké činnosti a ohroženým rostlinám. Jedním z důvodů je preference estetické role botanických zahrad před rolí kultivace ex-situ, což vyžaduje značnou část nevědeckého personálu (zahradníků). (Smith 2019). Obtížná je také aplikace nových vědeckých poznatků do praxe a přenést je na technický personál, který o rostliny pečuje. Přesto se zdá, že vyšší stav zaměstnanců je spíše výhodou, neboť dokáže lépe zajistit druhovou rozmanitost zahrad (Egerer et al. 2019). Zároveň by také zahradníci měli dodržovat platné směrnice a rozlišovat péči o okrasné a ohrožené rostliny kultivované ex-situ. To se týká odstranění vědomé selekce, kdy preference zdatných jedinců, která je zavedená v tradičním zahradnictví, z hlediska ex-situ ochrany nežádoucí. Zároveň je nutné vysvětlit roli selekce nevědomé a její fungování v praxi (Ensslin and Godefroid 2019). Dalším závazkem je dodržování tzv. dobrovolného kodexu, které stanovuje zásady ochrany biologické rozmanitosti a šetrné zacházení s kultivovaným materiálem. Zaměstnanci by si měli počínat obezřetně při nakládání s rostlinami, aby nepodporovali šíření patogenů a invazních druhů (V. H. Heywood 2014). Komplexní školení zahradníků k záchrannému pěstování je jedním z pilířů Globální strategie pro ochranu rostlin (GSPC), které se zatím neúspěšněji projevilo v oblasti environmentální výchovy. Některé zahrady se tak významně soustřeďují na důležitost druhové rozmanitosti rostlin (Volis 2017)

2.2 Alternativy k botanickým zahradám

Nedostatky botanických zahrad v oblasti ochrany ohrožených druhů vedou k rozvoji alternativních metod kultivace ex-situ. Motivací je několik: Potřeba kultivovat rostliny, pro které botanické zahrady nejsou vhodné nebo jejich kultivace je zde jen obtížně realizovatelná. Jedná se například o letničky a monokarpické rostliny. Snahou je také vypořádání se s některými technickými nedostatky botanických zahrad. Těmi jsou například značná finanční nákladnost, malé velikosti sbírek, nevhodná lokalizace a nedostatečná simulace přírodních podmínek. Poslední dva jmenované faktory jsou spojené s cílem minimalizace genetických rizik popsaných v první kapitole. K tomu je zapotřebí respektovat lokální adaptace zachraňovaných rostlin, které jsou z těchto důvodů v botanických zahradách jen obtížně zachovatelné. Na druhou stranu, stejně jako některé druhy nejsou vhodné ke kultivaci v botanických zahradách, nejsou vhodné i některé druhy ke kultivaci alternativní cestou. Týká se to takových rostlin, které vyžadují náročnou a odbornou péči, jako je například ruční opylování (Volis and Blecher 2010; Volis 2017; 2023a) .

2.1.3 Quasi in-situ

Jednou z alternativ ke kultivaci v botanických zahradách je tzv. kultivace quasi in situ, která nejlépe vyhovuje podmínkám pro zachování lokálních adaptací. Tato metoda vychází z ochrany in situ, kdy ochranný management je rozšířen o kultivaci ohrožených rostlin v přílehlé blízkosti dané lokality. Snahou je obnovení dané populace ve znovuvytvořeném ekosystému v rámci jeho někdejšího rozsahu. Takto vytipovaná lokalita podléhá přísné legislativní ochraně. Cílem je zamezit negativním antropogenním vlivům, které by mohly destrukci tohoto prostředí prohloubit. Kontrole rovněž podléhá samotná kultivace, která jednak zajišťuje prosperitu daných rostlin, a jednak má zamezit vedlejším negativním důsledkům, jako je šíření invazních druhů a patogenů. Zároveň se péče o rostliny kontinuálně snižuje, dokud nedojde ke vzniku přirozeného ekosystému (Volis 2017; Volis and Blecher 2010). Takovýto způsob je vhodný pro vysoce fragmentované populace ohrožených druhů, neboť umožňuje zachování místní genetické variability. Příkladem mohou být brazilské státy Paraná a Santa Catarina, kde probíhá snaha o zlepšení reintrodukce ohroženého blahočetu (*Auracaria*). Zdejší lesní školky nedisponují dostatečně geneticky bohatou sbírkou tohoto stromu. Tuto poptávku by právě mohla uspokojit kultivace quasi in situ a lesní školky by tak nemusely potřebné zdroje (nejčastěji semena) získávat ve volné přírodě (Shaw 2019). Metoda quasi-in situ zřejmě také dokáže zachovat rovnováhu v genetických znacích tak, aby zůstala schopnost lokální adaptace a zároveň nedošlo k rozvoji tzv. outbreední deprese při reintrodukcí. Takto se celkem úspěšně podařilo reintrodukovat kosatec *Iris lortetii* v severním Izraeli, kdy pro pět nových lokalit bylo použito velké množství oddenků smíšeného původu (Shemesh et al. 2018).

Kromě chráněných oblastí lze jako prostor pro kultivaci rovněž využít ekonomicky snadno dostupné pozemky. Ty se mohou nacházet na samém rozhraní mezi chráněnými krajinnými oblastmi – tzv. nárazníkové zóny. Dále se může jednat o prostory po bývalé antropogenní činnosti, jako jsou opuštěná pole, lomy či bývalá archeologická naleziště. Pozitivním efektem je kromě rostlinné produkce celkové zvýšení ekologické hodnoty těchto prostorů (Volis and Blecher 2010). Zvláštním případem jsou pak antropogenně vzniklé lokality, ve kterých se vytvořila nika pro nové kolonizátory. Takovým příkladem jsou hlušiny z vytěžených dolů, které obsahují velké množství těžkých kovů. V Sardinii takovéto haldy úspěšně kolonizovala orchidej *Epicaptis tremolsii*. Rekultivace této lokality by představovala značnou ekologickou ztrátu, proto se přistupuje na quasi in-situ orchideí. Cílem je posílení těchto populací zachování lokální adaptace na zeminy s toxickými kovy. Výhodou je, že semena této orchideje i z populací mimo hlušiny jsou velmi odolná a zároveň adaptovatelná vůči kovové toxicitě.

2.1.4 Program Záchranné pěstování v soukromých zahradách

Kultivace ohrožených druhů v domácích zahradách je zatím bohužel nepříliš zavedený způsob ochrany. V České republice se mu v současnosti věnuje jeden jediný projekt, a sice “Life for Minuartia - Život pro kuřičku, který je inspirován švýcarským modelem Vermerhrung mit Freiwilligen / Privaten. Jeho výhodou jsou nízké finanční náklady a možnost síťové lokalizace, která umožňuje snížit vzdálenost mezi přirozenými populacemi. Vychází z principu dobrovolnosti neprofesionálních pěstitelů, což na druhou stranu obnáší nutnou odbornou koordinaci (WEB 5). Tento model ochrany ex-situ zapadá do obecné poptávky vědy po využití domácích zahrad jakožto centra genetické diverzity (Engels and Ebert 2024).

2.1.4.1 Charakteristika domácích zahrad

Domácí zahrady patří k nejstarším (Niñez 1987) a také k celosvětově nejrozšířenějším způsobům kultivace rostlin, vyznačujícím se zpravidla malou obhospodařovanou plochou (Korpelainen 2023). Patrně nejrozšířenější a všeobecně nejprůběžnější definici domácích zahrad stanovil (Niñez, n.d.), podle které se jedná o malovýrobní systém obvykle v bezprostřední blízkosti obydlí, vyznačující se nízkým kapitálovým vstupem a jednoduchými technologiemi, kterými je obhospodařován. Jsou zřizovány v místech mimo hlavní ekonomickou aktivitu příslušných domácností a na půdách mimo polní produkci. Pěstují se zde druhy ekologicky přizpůsobené k tomuto prostředí a druhy doplňkové (*Household Gardens: Theoretical Considerations on an Old Survival Strategy* 1984). Bývají rozděleny živými nebo umělými ploty, příkopy nebo hranicemi stanovenými vzájemným porozuměním. Jejich velikost je značně individuální, avšak v případě, že jejich majitelé současně vlastní polní či jiné hospodářské nemovitosti, zpravidla bývá zahradní plocha výrazně menší (Galhena, Freed, and Maredia 2013). Díky tomu, že se tento systém drobného obhospodařování praktikuje na celé řadě míst, máme k dispozici širokou škálu ekosystémů s unikátními vlastnostmi, které umožnily rostlinám se různě diverzifikovat (Korpelainen 2023). Tyto ekosystémy se mohou vyskytovat ve značně odlišných místech, z nichž některé díky své poloze představují zdroj adaptací kultivovaných rostlin na extrémní podmínky - například ve východních Himalájích v severní Indii (Barbhuiya, Sahoo, and Upadhyaya 2016), v tropických oblastech v Indonésii (Suwardi et al. 2023), z oblasti tropů pak dále země Afriky a latinské Ameriky (Galhena, Freed, and Maredia 2013). Korpelainen (2023) uvádí tyto studie jako příklady úspěšnosti šetrného zahradničení v různých typech prostředí, které mimo jiné umožnilo i zachování mnoho vzácných a ohrožených druhů a kultivarů. Díky těmto skutečnostem jsou domácí zahrady unikátními ostrovními ekosystémy, což je činí zajímavými adepty na realizaci kultivace ex-situ. Zároveň také mohou být cenným zdrojem genetického materiálu pro genetické banky (Engels and Ebert 2024).

2.1.4.2 Záchranné pěstování a zainteresovanost dobrovolníků

Funkčnost domácích zahrad je však velmi široká, odráží životní hodnoty a potřeby jejich vlastníků, a tedy zdaleka ne vždy musí sloužit svému původnímu účelu – ke kultivaci rostlin. V řadě případů tak primárně slouží k rekreačním, společenským, estetickým a účelům (van Heezik et al. 2020). Na druhou stranu však mohou svým zainteresovaným majitelům umožnit se zapojit do celé řady projektů na podporu ochrany biodiverzity na svém vlastním pozemku, a to na základě jejich aktivního zapojení do různých odborníky koordinovaně řízených aktivit (Engels and Ebert 2024). Jedním z nich je právě i již zmiňovaný unikátní projekt „Život pro kuřičku,“ v rámci kterého zainteresovaní zahrádkáři na bázi altruismu a pod odborným dohledem kultivují na svých pozemcích ohroženou kuřičku hadcovou. Její kultivace se ovšem neomezuje jen na domácí zahrady. Obecně ke kultivaci lze využít také veřejných prostranství, jako jsou parky a městské zeleně, ale i místa zcela marginální, jako jsou střešní plochy, brownfieldy nebo tzv. technosoly (Deeb et al. 2020). V případě kuřičky však není možnost výběru takto široká, neboť stanoviště musí splňovat klíčovou podmínku – přítomnost hadcového substrátu. Ten je důležitý pro zachování adaptačních schopností kuřičky na své přirozené stanoviště. Umělými stanovišti, kam bylo možné hadec umístit, se staly místní školní pozemky a návsi (Schrieber et al. 2021).

Koncept ochrany kuřičky hadcové je ukázkovým řešením problémů, na které poukazuje Segar (2022). Podle něj je nezbytně nutné nastavit takové legislativní změny, které by umožnily širší zapojení dobrovolníků do záchranných procesů v rámci tzv. občanské vědy. S tím také souvisí využití velkého potenciálu domácích zahrad nejen pro kultivaci, ale také pro integraci do městského ekosystému.

3. Závěr

Kultivace rostlin *ex-situ* je doprovázená rizikovými genetickými jevy, se kterými se snažíme vypořádat různými způsoby v závislosti na prostředí, kde kultivaci provádíme (Volis 2023b). Aby práce s těmito riziky byla dostatečně efektivní, musíme znát podstatu těchto jevů a být seznámeni s nejnovějšími poznatky z této oblasti. To samé platí i pro znalost kultivačních technik.

Z kapitoly o genetických faktorech mě zaujal fenomén tzv. *purgingu*, který je také zvažován pro genetickou záchranu v rámci konzervační ochrany rostlin. Tento jev ve velkých populacích probíhá pomaleji, ale účinněji (Pérez-Pereira, Caballero, and García-Dorado 2022). V malých populacích má purging omezenou schopnost, následkem čehož je zde přítomná nízká inbrední deprese (Tobias M. Sandner, Gemeinholzer, et al. 2022). Je pravděpodobné, že efekt křížení (heterózní efekt) následovaný po purgingu vede k trvalé záchraně, ovšem existují určitá rizika, například pokud cílová populace pro

introdukované vyčištěné jedince je příliš malá (Pérez-Pereira, Caballero, and García-Dorado 2022). Dále pak tento „čisticí proces“ sice může kompenzovat negativní účinky křížení v historicky malých populacích s absencí opylovačů, ale může vést ke ztrátě genetické variability (Weisenberger, Weller, and Sakai 2014). Vzhledem k nepředvídatelnosti tohoto procesu tedy není na místě cíleně provádět inbreeding za účelem odstranění škodlivých alel v populaci (Byers and Waller 1999). V současné době se ovšem za účelem efektivní ochrany stále žádoucí pracovat s modely purgingu, k jejichž tvorbě se používají různé softwarové technologie. Například tzv. „model IP“ (Inbreeding – purging) v rámci softwaru „PURGD“ se jeví, pokud není populace příliš malá, jako vhodným nástrojem pro odhad vývoje průměrné fitness v různě dlouhém časovém horizontu (López-Cortegano et al. 2018). V rámci snahy o minimalizaci inbrední deprese v kultivaci navrhuji podrobnější studování purgingu za využití softwarových nástrojů tohoto typu.

Zaujal mě také vztah mezi inbrední depresí a opylovači. Jen někteří zástupci hmyzu, kteří květy navštíví, jsou schopni skutečného opylení (Moore et al. 2021). Dále některé specifické interakce rostlin s opylovači mohou ovlivnit přechod rostlin od cizosprašnosti k samosprašnosti, kdy paradoxně k šíření alel pro samosprašnost mohou přispět i samotní opylovači (Voillemot, Encinas-Viso, and Pannell 2019). Znalost těchto interakcí by tedy měla být důležitá pro zhodnocení vhodnosti kultivace některých druhů rostlin. Ty by měly zahrnovat informace o konkrétním druhu a o způsobu interakce (např. *Silene latifolia* interaguje s nočními motýly prostřednictvím odorantů) (Schrieber et al. 2021).

Z pohledu kultivačních technik se zdá, že z hlediska dostupnosti opylovačů mají nejbližší kultivace v přírodě (quasi in-situ

Na základě informací vyplývajících z kapitoly o rostlinných adaptacích navrhuji zaměřit se na problematiku interakcí rostlin s jejich mikrobiomem (Petipas, Geber, and Lau 2021), neboť se zdá, že tento fenomén ovlivňuje adaptační plasticitu rostlin mnohem více, než se dosud předpokládalo. Je možné, že by nepřítomnost specifického mikrobiomu v kultivačním prostředí mohla způsobovat maladaptace či jinak negativně ovlivňovat celkovou hodnotu sbírek. V tomto směru jsou dosud málo probádané mechanismy nejen interakcí s bakteriemi, ale i s houbami, a představují velkou výzvu do budoucnosti. Klíčová je v této oblasti produkce specifických metabolitů, která navíc může vykazovat pohlavní dimorfismus (Xia et al. 2022). Zdá se, že by tedy bylo dobré provádět půdní analýzy ve zdrojových populacích pro ex-situ, zjistit stav a povahu místních interakcí a ty se pak snažit zachovat i v umělých podmínkách. Zajímavá je také oblast výzkumů na syntetickou přípravu analogů přírodních substancí. Strigolaktany patří mezi skupiny látek, které se v současnosti těší velkému vědeckému zájmu, a to ve výzkumech aplikovaných jak v zemědělství, tak v kultivacích i v obnově ekosystémů. Jejich pozornost je směřována především na jejich schopnost inhibice klíčení semen parazitických rostlin a transportu těžkých kovů. Další využití se nabízí obnovu ekosystémů v rámci reintrodukce, neboť díky strigolaktanům jsou rostliny schopné v sobě bezpečně akumulovat těžké kovy a mohl by to tedy být

způsob, jak dekontaminovat půdu zamořenou toxickými kovy (Mostofa et al. 2018). V případě budoucího rozvoje výzkumů těchto látek by se možná nabízela možnost je aplikovat na rekultivaci stanovišť v rámci kultivace quasi in-situ. Zde bych ale byl velmi obezřetný a sledoval bych potenciální rizika při vývoji těchto látek.

Co se týče minimalizace genetických rizik z hlediska kultivačních metod, v případě botanických zahrad se mi nepodařilo nalézt uspokojivou odpověď na otázku, zda a případně jaké konkrétní návrhy na řešení problematických jevů botanické zahrady nabízejí. Je však zjevné, že by musely projít výraznou proměnou, co se jejich uspořádání týče, aby bylo možné např. zajistit optimální velikost sbírek. Ideální by bylo budovat botanické zahrady dle zcela nového schématu, který by vyhovoval potřebám záchranného pěstování. Zároveň se zdá, že vzhledem k vysoké hustotě stávajících zahrad v mírném pásu, zejména pak v Evropě (Mike Maunder, Higgens, and Culham 2001) a současnému globálnímu trendu iniciovat jejich výstavbu v tropických oblastech (Westwood et al. 2021) nebude v Evropě příliš docházet k jejich zakládání de novo. Zároveň zakládání nových zahrad v mírném pásmu se jeví jako neefektivní a ekonomicky nerentabilní, neboť zde bude stále náročnější zajistit vhodné podmínky z hlediska adaptací na globální změny (Vernon H. Heywood 2017). Zde se nabízí prostor k úvaze, zda nedostatečně rozvinutou síť botanických zahrad v tropických oblastech nepřijmout jako výzvu k rozvoji alternativních kultivačních metod. V tomto ohledu mají veliký potenciál domácí zahrady, které jsou v klíčových oblastech hojně rozšířené a mají předpoklady pro zachování lokálních adaptací kultivovaných rostlin (Korpelainen 2023). Další rozvoj alternativních způsobů kultivací by měl směřovat ke snaze kultivovat ty druhy rostlin, které v botanických zahradách nejsou dostatečně zastoupeny (mechorosty a kaprad'orosty); (X. Zhao et al. 2022) nebo jejich kultivace je téměř nemožná (letničky, monokarpické rostliny) (Volis 2023b).

4. Použitá literatura

Anacker, Brian L. 2014. 'The Nature of Serpentine Endemism'. *American Journal of Botany* 101 (2): 219–24. <https://doi.org/10.3732/ajb.1300349>.

Appiah-Madson, Hannah J., Eric B. Knox, Christina M. Caruso, and Andrea L. Case. 2022. 'Do Genetic Drift and Gene Flow Affect the Geographic Distribution of Female Plants in Gynodioecious *Lobelia siphilitica*?' *Plants* 11 (6): 825. <https://doi.org/10.3390/plants11060825>.

- Ashapkin, Vasily V., Lyudmila I. Kutueva, Nadezhda I. Aleksandrushkina, and Boris F. Vanyushin. 2020. 'Epigenetic Mechanisms of Plant Adaptation to Biotic and Abiotic Stresses'. *International Journal of Molecular Sciences* 21 (20): 7457. <https://doi.org/10.3390/ijms21207457>.
- Ayre, David J., Kym M. Ottewell, Siegfried L. Krauss, and Robert J. Whelan. 2009. 'Genetic Structure of Seedling Cohorts Following Repeated Wildfires in the Fire-Sensitive Shrub *Persoonia Mollis* Ssp. *Nectens*'. *Journal of Ecology* 97 (4): 752–60. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01516.x>.
- Barbhuiya, A. R., U. K. Sahoo, and K. Upadhyaya. 2016. 'Plant Diversity in the Indigenous Home Gardens in the Eastern Himalayan Region of Mizoram, Northeast India'. *Economic Botany* 70 (2): 115–31. <https://doi.org/10.1007/s12231-016-9349-8>.
- Bariotakis, Michael, Luciana Georgescu, Danae Laina, Margianna Koufaki, Maria Souma, Sotirios Douklias, Konstantinos A. Giannakakis, et al. 2023. 'Climate Change Dependence in Ex Situ Conservation of Wild Medicinal Plants in Crete, Greece'. *Biology* 12 (10): 1327. <https://doi.org/10.3390/biology12101327>.
- Barrett, S. C. H., and D. Charlesworth. 1991. 'Effects of a Change in the Level of Inbreeding on the Genetic Load'. *Nature* 352 (6335): 522–24. <https://doi.org/10.1038/352522a0>.
- Baughman, Owen W., Alison C. Agneray, Matthew L. Forister, Francis F. Kilkenny, Erin K. Espeland, Rob Fiegenger, Matthew E. Horning, et al. 2019. 'Strong Patterns of Intraspecific Variation and Local Adaptation in Great Basin Plants Revealed through a Review of 75 Years of Experiments'. *Ecology and Evolution* 9 (11): 6259–75. <https://doi.org/10.1002/ece3.5200>.
- Benito, A., G. Muñoz-Organero, M.t. de Andrés, R. Ocete, S. García-Muñoz, M.á. López, R. Arroyo-García, and F. Cabello. 2017. 'Ex Situ Ampelographical Characterisation of Wild *Vitis Vinifera* from Fifty-One Spanish Populations'. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 23 (1): 143–52. <https://doi.org/10.1111/ajgw.12250>.
- Bone, Elizabeth, and Agnes Farres. 2001. 'Trends and Rates of Microevolution in Plants'. *Genetica* 112 (1): 165–82. <https://doi.org/10.1023/A:1013378014069>.
- Brady, Kristy U., Arthur R. Kruckeberg, and H. D. Bradshaw Jr. 2005. 'Evolutionary Ecology of Plant Adaptation to Serpentine Soils'. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36 (Volume 36, 2005): 243–66. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105730>.

Bragg, Jason G., Marlien van der Merwe, Jia-Yee Samantha Yap, Justin Borevitz, and Maurizio Rossetto. 2022. 'Plant Collections for Conservation and Restoration: Can They Be Adapted and Adaptable?' *Molecular Ecology Resources* 22 (6): 2171–82. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.13605>.

Byers, D. L., and D. M. Waller. 1999. 'Do Plant Populations Purge Their Genetic Load? Effects of Population Size and Mating History on Inbreeding Depression'. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30 (1): 479–513. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.30.1.479>.

Charlesworth, D., and B. Charlesworth. 1987. 'Inbreeding Depression and Its Evolutionary Consequences'. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:237–68.

Charlesworth, Deborah, and John H. Willis. 2009. 'The Genetics of Inbreeding Depression'. *Nature Reviews Genetics* 10 (11): 783–96. <https://doi.org/10.1038/nrg2664>.

Chaudhry, Vasvi, Paul Runge, Priyamedha Sengupta, Gunther Doehlemann, Jane E. Parker, and Eric Kemen. 2021. 'Shaping the Leaf Microbiota: Plant–Microbe–Microbe Interactions'. *Journal of Experimental Botany* 72 (1): 36–56. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa417>.

Chen, Gao, and Weibang Sun. 2018. 'The Role of Botanical Gardens in Scientific Research, Conservation, and Citizen Science'. *Plant Diversity* 40 (4): 181–88. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2018.07.006>.

Cheptou, P -O. 2019. 'Does the Evolution of Self-Fertilization Rescue Populations or Increase the Risk of Extinction?' *Annals of Botany* 123 (2): 337–45. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy144>.

Cheptou, Pierre-Olivier, André Berger, Alain Blanchard, Christian Collin, and José Escarre. 2000. 'The Effect of Drought Stress on Inbreeding Depression in Four Populations of the Mediterranean Outcrossing Plant *Crepis sancta* (Asteraceae)'. *Heredity* 85 (3): 294–302.

<https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2000.00759.x>.

Cho, Myong-Suk, and Seung-Chul Kim. 2019. 'Multiple Lines of Evidence for Independent Origin of Wild and Cultivated Flowering Cherry (*Prunus yedoensis*)'. *Frontiers in Plant Science* 10 (December). <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01555>.

Conservation, Center for Plant. 2013. *Ex Situ Plant Conservation: Supporting Species Survival In The Wild*. Island Press.

'Darwin, C. R. 1876. The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom. London: John Murray.' n.d. Accessed 21 November 2024. <https://darwin->

online.org.uk/converted/published/1876_CrossandSelfFertilisation_F1249/1876_CrossandSelfFertilisation_F1249.html.

- Darwin, Charles, Charles Darwin, John Murray, William Clowes and Sons, and Bradbury & Evans. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or, The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London: John Murray, Albemarle Street. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.82303>.
- Deeb, Maha, Peter M. Groffman, Manuel Blouin, Sara Perl Egendorf, Alan Vergnes, Viacheslav Vasenev, Donna L. Cao, Daniel Walsh, Tatiana Morin, and Geoffroy Séré. 2020. 'Using Constructed Soils for Green Infrastructure – Challenges and Limitations'. *SOIL* 6 (2): 413–34. <https://doi.org/10.5194/soil-6-413-2020>.
- Dieterich Mabin, Molly E., Johanne Brunet, Heathcliffe Riday, and Lauren Lehmann. 2021. 'Self-Fertilization, Inbreeding, and Yield in Alfalfa Seed Production'. *Frontiers in Plant Science* 12 (July):700708. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.700708>.
- Egerer, Monika H., Brenda B. Lin, Caragh G. Threlfall, and Dave Kendal. 2019. 'Temperature Variability Influences Urban Garden Plant Richness and Gardener Water Use Behavior, but Not Planting Decisions'. *Science of The Total Environment* 646 (January):111–20. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.07.270>.
- Ellstrand, Norman C., and Diane R. Elam. 1993a. 'Population Genetic Consequences of Small Population Size: Implications for Plant Conservation'. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24 (1): 217–42. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.001245>.
- . 1993b. 'Population Genetic Consequences of Small Population Size: Implications for Plant Conservation'. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:217–42.
- Engels, Johannes M. M., and Andreas W. Ebert. 2024. 'How Can We Strengthen the Global Genetic Resources' Conservation and Use System?' *Plants* 13 (5): 702. <https://doi.org/10.3390/plants13050702>.
- Ensslin, Andreas, and Sandrine Godefroid. 2019. 'How Cultivating Wild Plants in Botanic Gardens Can Change Their Genetic and Phenotypic Status and What It Means for Their Conservation Value'. *Sibbaldia: The International Journal of Botanic Garden Horticulture* 17 (February):51–69. <https://doi.org/10.24823/Sibbaldia.2019.267>.
- Ensslin, Andreas, Tobias M. Sandner, and Sandrine Godefroid. 2023. 'Does the Reduction of Seed Dormancy during Ex Situ Cultivation Affect the Germination and Establishment of Plants Reintroduced into the Wild?' *Journal of Applied Ecology* 60 (4): 685–95. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14354>.

- Ensslin, Andreas, Okka Tschöpe, Michael Burkart, and Jasmin Joshi. 2015. 'Fitness Decline and Adaptation to Novel Environments in Ex Situ Plant Collections: Current Knowledge and Future Perspectives'. *Biological Conservation* 192 (December):394–401. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.10.012>.
- EPIC. n.d. 'Conserving Europe's Threatened Plants'. *Botanic Gardens Conservation International* (blog). Accessed 9 March 2024. <https://www.bgci.org/resources/bgci-tools-and-resources/conserving-europethreatened-plants/>.
- Galhena, Dilrukshi Hashini, Russell Freed, and Karim M. Maredia. 2013. 'Home Gardens: A Promising Approach to Enhance Household Food Security and Wellbeing'. *Agriculture & Food Security* 2 (1): 8. <https://doi.org/10.1186/2048-7010-2-8>.
- Govindaraju, Diddahally R. 1988. 'Relationship between Dispersal Ability and Levels of Gene Flow in Plants'. *Oikos* 52 (1): 31–35. <https://doi.org/10.2307/3565978>.
- Hagenblad, Jenny, Karolina Aloisi, Petter Marum, Linda Öhlund, Svein Øivind Solberg, Åsmund Asdal, and Anna Palmé. 2023. 'Limited Genetic Changes Observed during in Situ and Ex Situ Conservation in Nordic Populations of Red Clover (*Trifolium Pratense*)'. *Frontiers in Plant Science* 14 (August). <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1233838>.
- Harder, Lawrence D., and Steven D. Johnson. 2009. 'Darwin's Beautiful Contrivances: Evolutionary and Functional Evidence for Floral Adaptation'. *New Phytologist* 183 (3): 530–45. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02914.x>.
- Hauser, Thure P., and Volker Loeschcke. 1996. 'DROUGHT STRESS AND INBREEDING DEPRESSION IN LYCHNIS FLOS-CUCULI (CARYOPHYLLACEAE)'. *Evolution* 50 (3): 1119–26. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1996.tb02352.x>.
- Havens, Kayri, Pati Vitt, MIKE MAUNDER, Edward Guerrant, and Kingsley Dixon. 2009. 'Ex Situ Plant Conservation and Beyond'. *BioScience* 56 (September):525–31. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[525:ESPCAB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[525:ESPCAB]2.0.CO;2).
- Heezik, Yolanda van, Claire Freeman, Katherine Davidson, and Blake Lewis. 2020. 'Uptake and Engagement of Activities to Promote Native Species in Private Gardens'. *Environmental Management* 66 (1): 42–55. <https://doi.org/10.1007/s00267-020-01294-5>.
- Hendry, A.P., and M.T. Kinnison. 2001. 'An Introduction to Microevolution: Rate, Pattern, Process'. *Genetica* 112–113:1–8. <https://doi.org/10.1023/A:1013368628607>.

- Heschel, M. Shane, Neil Hausmann, and Johanna Schmitt. 2005. 'Testing for Stress-Dependent Inbreeding Depression in *Impatiens Capensis* (Balsaminaceae)'. *American Journal of Botany* 92 (8): 1322–29. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.8.1322>.
- Heywood, V. H. 2014. 'Voluntary Codes of conduct for botanic gardens and horticulture and engagement with the public'. *EPPO Bulletin* 44 (2): 223–31. <https://doi.org/10.1111/epp.12112>.
- Heywood, Vernon H. 2017. 'The Future of Plant Conservation and the Role of Botanic Gardens'. *Plant Diversity* 39 (6): 309.
- Household Gardens: Theoretical Considerations on an Old Survival Strategy*. 1984. <https://www.echocommunity.org/resources/215088df-b25a-4d67-a87c-56c5d6c7a262>.
- Huang, Hongwen, Peter H. Raven, Lisong Wang, Jingping Liao, and Qingqing Zhan. 2023. 'China: The Role of Botanical Gardens in Conservation'. *The Innovation* 4 (3). <https://doi.org/10.1016/j.xinn.2023.100433>.
- Husband, Brian C., and Spencer C. H. Barrett. 1992. 'EFFECTIVE POPULATION SIZE AND GENETIC DRIFT IN *TRISTYLOUS EICHORNIA PANICULATA* (PONTEDERIACEAE)'. *Evolution* 46 (6): 1875–90. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1992.tb01175.x>.
- Husband, Brian C., and Douglas W. Schemske. 1996. 'EVOLUTION OF THE MAGNITUDE AND TIMING OF INBREEDING DEPRESSION IN PLANTS'. *Evolution* 50 (1): 54–70. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1996.tb04472.x>.
- Husband, Brian, and Lesley Campbell. 2004. 'Population Responses to Novel Environments: Implications for Ex Situ Plant Conservation'. *Ex Situ Plant Conservation: Supporting Species Survival in the Wild*, January, 231–66.
- Izawa, Takeshi, Takayuki Kawahara, and Hideki Takahashi. 2007. 'Genetic Diversity of an Endangered Plant, *Cypripedium Macranthos* Var. *Rebunense* (Orchidaceae): Background Genetic Research for Future Conservation'. *Conservation Genetics* 8 (6): 1369–76. <https://doi.org/10.1007/s10592-007-9287-1>.
- Kariyat, Rupesh R., Christopher M. Balogh, Ryan P. Moraski, Consuelo M. De Moraes, Mark C. Mescher, and Andrew G. Stephenson. 2013. 'Constitutive and Herbivore-Induced Structural Defenses Are Compromised by Inbreeding in *Solanum Carolinense* (Solanaceae)'. *American Journal of Botany* 100 (6): 1014–21. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200612>.

- Kawecki, Tadeusz J., and Dieter Ebert. 2004. 'Conceptual Issues in Local Adaptation'. *Ecology Letters* 7 (12): 1225–41. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x>.
- Kirkpatrick, Mark, and Philippe Jarne. 2000. 'The Effects of a Bottleneck on Inbreeding Depression and the Genetic Load'. *The American Naturalist* 155 (2): 154–67. <https://doi.org/10.1086/303312>.
- Kong, Chui-Hua, Tran Dang Xuan, Tran Dang Khanh, Hoang-Dung Tran, and Nguyen Thanh Trung. 2019. 'Allelochemicals and Signaling Chemicals in Plants'. *Molecules* 24 (15): 2737. <https://doi.org/10.3390/molecules24152737>.
- Korpelainen, Helena. 2023. 'The Role of Home Gardens in Promoting Biodiversity and Food Security'. *Plants* 12 (13): 2473. <https://doi.org/10.3390/plants12132473>.
- Kovács, Zsófia, Anna Mária Csergő, Péter Csontos, and Mária Höhn. 2021. 'Ex Situ Conservation in Botanical Gardens – Challenges and Scientific Potential Preserving Plant Biodiversity'. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* 49 (2): 12334–12334. <https://doi.org/10.15835/nbha49212334>.
- Krigas, Nikolaos, Georgios Mouflis, Katerina Grigoriadou, and Eleni Maloupa. 2010. 'Conservation of Important Plants from the Ionian Islands at the Balkan Botanic Garden of Kroussia, N Greece: Using GIS to Link the in Situ Collection Data with Plant Propagation and Ex Situ Cultivation'. *Biodiversity and Conservation* 19 (12): 3583–3603. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9917-7>.
- Kruckeberg, Arthur R. 1951. 'Intraspecific Variability in the Response of Certain Native Plant Species to Serpentine Soil'. *American Journal of Botany* 38 (6): 408–19. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1951.tb14842.x>.
- Kurland, Sara, Nils Ryman, Ola Hössjer, and Linda Laikre. 2023. 'Effects of Subpopulation Extinction on Effective Size (Ne) of Metapopulations'. *Conservation Genetics* 24 (4): 417–33. <https://doi.org/10.1007/s10592-023-01510-9>.
- LAUTERBACH, DANIEL, Michael Burkart, and Birgit Gemeinholzer. 2011. 'Rapid Genetic Differentiation between Ex Situ and Their in Situ Source Populations: An Example of the Endangered *Silene Otites* (Caryophyllaceae)'. *Botanical Journal of the Linnean Society* 168 (October):64–75. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2011.01185.x>.
- Levin, Donald A. 1981. 'Dispersal Versus Gene Flow in Plants'. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68 (2): 233–53. <https://doi.org/10.2307/2398797>.

- López-Cortegano, Eugenio, Diego Bersabé, Jinliang Wang, and Aurora García-Dorado. 2018. 'Detection of Genetic Purging and Predictive Value of Purging Parameters Estimated in Pedigreed Populations'. *Heredity* 121 (1): 38–51. <https://doi.org/10.1038/s41437-017-0045-y>.
- Ma, Lan, Xudong Sun, Xiangxiang Kong, Jose Valero Galvan, Xiong Li, Shihai Yang, Yunqiang Yang, Yongping Yang, and Xiangyang Hu. 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 (January):63–82. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2014.08.009>.
- Macgregor, J. M., and F. A. Wyatt. 1945. 'STUDIES ON SOLONETZ SOILS OF ALBERTA'. *Soil Science* 59 (6): 419.
- matejk. n.d. 'LIFE for Minuartia – Život pro kuřičku'. *Záchrana Kuřičky hadcové* (blog). Accessed 9 December 2024. <https://www.kuricka.cz/life/>.
- Maunder, M., B. Lyte, J. Dransfield, and W. Baker. 2001. 'The Conservation Value of Botanic Garden Palm Collections'. *Biological Conservation* 98 (3): 259–71. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00160-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00160-9).
- Maunder, Mike, Sarah Higgins, and Alastair Culham. 2001. 'The Effectiveness of Botanic Garden Collections in Supporting Plant Conservation: A European Case Study'. *Biodiversity & Conservation* 10 (3): 383–401. <https://doi.org/10.1023/A:1016666526878>.
- Moore, Philip A., William E. Klingeman, Phillip A. Wadl, Robert N. Trigiano, and John A. Skinner. 2021. 'Seed Production and Floral Visitors to *Pityopsis Ruthii* (Asteraceae: Asterales), an Endangered Aster Native to the Southern Appalachians'. *Journal of the Kansas Entomological Society* 93 (4): 327–48. <https://doi.org/10.2317/0022-8567-93.4.327>.
- Mostofa, Mohammad Golam, Weiqiang Li, Kien Huu Nguyen, Masayuki Fujita, and Lam-Son Phan Tran. 2018. 'Strigolactones in Plant Adaptation to Abiotic Stresses: An Emerging Avenue of Plant Research'. *Plant, Cell & Environment* 41 (10): 2227–43. <https://doi.org/10.1111/pce.13364>.
- Mounce, Ross, Paul Smith, and Samuel Brockington. 2017. 'Ex Situ Conservation of Plant Diversity in the World's Botanic Gardens'. *Nature Plants* 3 (10): 795–802. <https://doi.org/10.1038/s41477-017-0019-3>.
- Mullon, Charles, Andrew Pomiankowski, and Max Reuter. 2012. 'THE EFFECTS OF SELECTION AND GENETIC DRIFT ON THE GENOMIC DISTRIBUTION OF SEXUALLY ANTAGONISTIC ALLELES'. *Evolution* 66 (12): 3743–53. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01728.x>.

- Nagel, R., W. Durka, O. Bossdorf, and A. Bucharova. 2019. 'Rapid Evolution in Native Plants Cultivated for Ecological Restoration: Not a General Pattern'. *Plant Biology* 21 (3): 551–58. <https://doi.org/10.1111/plb.12901>.
- Nason, John D., and Norman C. Ellstrand. 1995. 'Lifetime Estimates of Biparental Inbreeding Depression in the Self-Incompatible Annual Plant *Raphanus Sativus*'. *Evolution* 49 (2): 307–16. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1995.tb02243.x>.
- Newman, Dara, and Diana Pilson. 1997. 'INCREASED PROBABILITY OF EXTINCTION DUE TO DECREASED GENETIC EFFECTIVE POPULATION SIZE: EXPERIMENTAL POPULATIONS OF *CLARKIA PULCHELLA*'. *Evolution* 51 (2): 354–62. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb02422.x>.
- Nifiez, Vera K. n.d. 'Theoretical Considerations on an Old Survival Strategy'.
- Niñez, Vera. 1987. 'Household Gardens: Theoretical and Policy Considerations'. *Agricultural Systems* 23 (3): 167–86. [https://doi.org/10.1016/0308-521X\(87\)90064-3](https://doi.org/10.1016/0308-521X(87)90064-3).
- Oliveira, Aline Mystica S., Paulo Henrique P. Peixoto, Bruno C. Barbosa, and Ana Paula G. Faria. 2021. 'Reproductive Success, Herbivory and Ex Situ Conservation of *Neoregelia Ibitipocensis* (Bromeliaceae): An Endemic and Endangered Species from the Atlantic Forest'. *Australian Journal of Botany* 69 (4): 237–46. <https://doi.org/10.1071/BT21011>.
- Oostermeijer, J. G. B., S. H. Luijten, and J. C. M. den Nijs. 2003. 'Integrating Demographic and Genetic Approaches in Plant Conservation'. *Biological Conservation, Plant Conservation Biology: Emerging Tools and Strategies*, 113 (3): 389–98. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00127-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00127-7).
- Pérez-Pereira, Noelia, Armando Caballero, and Aurora García-Dorado. 2022. 'Reviewing the Consequences of Genetic Purging on the Success of Rescue Programs'. *Conservation Genetics* 23 (1): 1–17. <https://doi.org/10.1007/s10592-021-01405-7>.
- Petipas, Renee H., Monica A. Geber, and Jennifer A. Lau. 2021. 'Microbe-Mediated Adaptation in Plants'. *Ecology Letters* 24 (7): 1302–17. <https://doi.org/10.1111/ele.13755>.
- Porcher, Emmanuelle, and Russell Lande. 2005. 'Loss of Gametophytic Self-Incompatibility with Evolution of Inbreeding Depression'. *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 59 (1): 46–60.
- Primack, Richard B., and Abraham J. Miller-Rushing. 2009. 'The Role of Botanical Gardens in Climate Change Research'. *New Phytologist* 182 (2): 303–13. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02800.x>.

- Pritchard, Diana J., John E. Fa, Sara Oldfield, and Stuart R. Harrop. 2012. 'Bring the Captive Closer to the Wild: Redefining the Role of Ex Situ Conservation'. *Oryx* 46 (1): 18–23. <https://doi.org/10.1017/S0030605310001766>.
- Rauschkolb, Robert, Liliana Szczeparska, Alexandra Kehl, Oliver Bossdorf, and J.F. Scheepens. 2019. 'Plant Populations of Three Threatened Species Experience Rapid Evolution under Ex Situ Cultivation'. *Biodiversity and Conservation*, December. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01859-9>.
- Ren, Hai, and Stephen Blackmore. 2023. 'The Role of National Botanical Gardens to Benefit Sustainable Development'. *Trends in Plant Science* 28 (7): 731–33. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2023.04.009>.
- Rosche, Christoph, Isabell Hensen, Patrik Mráz, Walter Durka, Matthias Hartmann, and Susanne Lachmuth. 2017. 'Invasion Success in Polyploids: The Role of Inbreeding in the Contrasting Colonization Abilities of Diploid versus Tetraploid Populations of *Centaurea Stoebe* s.l.'. *Journal of Ecology* 105 (2): 425–35. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12670>.
- Sandner, Tobias M., Anna Dotzert, Florian Gerken, and Diethart Matthies. 2022. 'Inbreeding Depression Changes with Stress Response over Time in Flooded *Mimulus Guttatus*'. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 57 (December):125697. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2022.125697>.
- Sandner, Tobias M., Birgit Gemeinholzer, Julia Lemmer, Diethart Matthies, and Andreas Ensslin. 2022. 'Continuous Inbreeding Affects Genetic Variation, Phenology, and Reproductive Strategy in Ex Situ Cultivated *Digitalis Lutea*'. *American Journal of Botany* 109 (10): 1545–59. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16075>.
- Sandner, Tobias Michael, and Diethart Matthies. 2016. 'The Effects of Stress Intensity and Stress Type on Inbreeding Depression in *Silene Vulgaris*'. *Evolution* 70 (6): 1225–38. <https://doi.org/10.1111/evo.12929>.
- . 2018. 'Inbreeding Limits Responses to Environmental Stress in *Silene Vulgaris*'. *Environmental and Experimental Botany* 147 (March):86–94. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.11.011>.
- Schrieber, Karin, Sarah Catherine Paul, Levke Valena Höche, Andrea Cecilia Salas, Rabi Didszun, Jakob Mößnang, Caroline Müller, Alexandra Erfmeier, and Elisabeth Johanna Eilers. 2021. 'Inbreeding in a Dioecious Plant Has Sex- and Population Origin-Specific Effects on Its Interactions with Pollinators'. *eLife* 10 (May):e65610. <https://doi.org/10.7554/eLife.65610>.

- Scotti, Ivan, and Lynda F. Delph. 2006. 'Selective Trade-Offs and Sex-Chromosome Evolution in *Silene Latifolia*'. *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 60 (9): 1793–1800.
- Segar, Josiane, Corey T. Callaghan, Emma Ladouceur, Jasper N. Meya, Henrique M. Pereira, Andrea Perino, and Ingmar R. Staude. 2022. 'Urban Conservation Gardening in the Decade of Restoration'. *Nature Sustainability* 5 (8): 649–56. <https://doi.org/10.1038/s41893-022-00882-z>.
- Shaw, Taylor E. 2019. 'Species Diversity in Restoration Plantings: Important Factors for Increasing the Diversity of Threatened Tree Species in the Restoration of the Araucaria Forest Ecosystem'. *Plant Diversity, Restoration of threatened plant species and their habitats*, 41 (2): 84–93. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2018.08.002>.
- Shemesh, Hagai, Gavriella Shani, Yohay Carmel, Rafi Kent, and Yuval Sapir. 2018. 'To Mix or Not to Mix the Sources of Relocated Plants? The Case of the Endangered *Iris Lortetii*'. *Journal for Nature Conservation* 45 (September):41–47. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2018.08.002>.
- Sinclair, Jordan P., J. Emlen, and D. C. Freeman. 2012. 'Biased Sex Ratios in Plants: Theory and Trends'. *The Botanical Review* 78 (1): 63–86. <https://doi.org/10.1007/s12229-011-9065-0>.
- Smith, Paul. 2016. 'Building a Global System for the Conservation of All Plant Diversity : A Vision for Botanic Gardens and Botanic Gardens Conservation International'. *Sibbaldia: The International Journal of Botanic Garden Horticulture*, no. 14 (December), 5–13. <https://doi.org/10.24823/Sibbaldia.2016.208>.
- . 2019. 'The Challenge for Botanic Garden Science'. *PLANTS, PEOPLE, PLANET* 1 (1): 38–43. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10>.
- Sun, Qinglin, Liming Lai, Jihua Zhou, Xin Liu, and Yuanrun Zheng. 2022. 'Ecophysiological Leaf Traits of Forty-Seven Woody Species under Long-Term Acclimation in a Botanical Garden'. *Plants* 11 (6): 725. <https://doi.org/10.3390/plants11060725>.
- Suardi, Adi Bejo, Zidni Ilman Navia, Albian Mubarak, and Mardudi Mardudi. 2023. 'Diversity of Home Garden Plants and Their Contribution to Promoting Sustainable Livelihoods for Local Communities Living near Serbajadi Protected Forest in Aceh Timur Region, Indonesia'. *Biological Agriculture & Horticulture* 39 (3): 170–82. <https://doi.org/10.1080/01448765.2023.2182233>.
- Tang, Rong, Ying Li, Yulin Xu, Johann Schinnerl, Weibang Sun, and Gao Chen. 2020. 'In-Situ and Ex Situ Pollination Biology of the Four Threatened Plant Species and the Significance for Conservation'. *Biodiversity and Conservation* 29 (2): 381–91. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01887-5>.

- Thomas, Georgia, Rebecca Sucher, Andrew Wyatt, and Iván Jiménez. 2022. 'Ex Situ Species Conservation: Predicting Plant Survival in Botanic Gardens Based on Climatic Provenance'. *Biological Conservation* 265 (January):109410. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109410>.
- Toczydlowski, Rachel H., and Donald M. Waller. 2019. 'Drift Happens: Molecular Genetic Diversity and Differentiation among Populations of Jewelweed (*Impatiens Capensis* Meerb.) Reflect Fragmentation of Floodplain Forests'. *Molecular Ecology* 28 (10): 2459–75. <https://doi.org/10.1111/mec.15072>.
- Turner-Skoff, Jessica B., and Nicole Cavender. 2019. 'The Benefits of Trees for Livable and Sustainable Communities'. *PLANTS, PEOPLE, PLANET* 1 (4): 323–35. <https://doi.org/10.1002/ppp3.39>.
- 'Unie Botanických Zahrad ČR - O Nás - Metodiky'. n.d. Accessed 12 December 2024.
- <https://www.ubzcr.cz/clanky/o-nas/metodiky/>.
- Van Etten, Megan L., Anah Soble, and Regina S. Baucom. 2021. 'Variable Inbreeding Depression May Explain Associations between the Mating System and Herbicide Resistance in the Common Morning Glory'. *Molecular Ecology* 30 (21): 5422–37. <https://doi.org/10.1111/mec.15852>.
- Voillemot, Marie, Francisco Encinas-Viso, and John R. Pannell. 2019. 'Rapid Loss of Self-Incompatibility in Experimental Populations of the Perennial Outcrossing Plant *Linaria Cavanillesii*'. *Evolution* 73 (5): 913–26. <https://doi.org/10.1111/evo.13721>.
- Volis, Sergei. 2017. 'Conservation Utility of Botanic Garden Living Collections: Setting a Strategy and Appropriate Methodology'. *Plant Diversity, Plant Conservation and Botanic Gardens*, 39 (6): 365–72. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2017.11.006>.
- . 2023a. 'Living Collections of Threatened Plants in Botanic Gardens: When Is Ex Situ Cultivation Less Appropriate than Quasi In Situ Cultivation?' *Journal of Zoological and Botanical Gardens* 4 (2): 462–75. <https://doi.org/10.3390/jzbg4020034>.
- . 2023b. 'Living Collections of Threatened Plants in Botanic Gardens: When Is Ex Situ Cultivation Less Appropriate than Quasi In Situ Cultivation?' *Journal of Zoological and Botanical Gardens* 4 (2): 462–75. <https://doi.org/10.3390/jzbg4020034>.
- Volis, Sergei, and Michael Blecher. 2010. 'Quasi in Situ: A Bridge between Ex Situ and in Situ Conservation of Plants'. *Biodiversity and Conservation* 19 (August):2441–54. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9849-2>.

- Walisch, Tania J., Guy Colling, Myriam Poncelet, and Diethart Matthies. 2012a. 'Effects of Inbreeding and Interpopulation Crosses on Performance and Plasticity of Two Generations of Offspring of a Declining Grassland Plant'. *American Journal of Botany* 99 (8): 1300–1313. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100479>.
- . 2012b. 'Effects of Inbreeding and Interpopulation Crosses on Performance and Plasticity of Two Generations of Offspring of a Declining Grassland Plant'. *American Journal of Botany* 99 (8): 1300–1313. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100479>.
- Wang, Meina, Suzhen Li, Lijun Chen, Jian Li, Liqiang Li, Wenhui Rao, Hong Liu, Jianbin Chen, and Hai Ren. 2021. 'Conservation and Reintroduction of the Rare and Endangered Orchid *Paphiopedilum Armeniacum*'. *Ecosystem Health and Sustainability* 7 (1): 1903817. <https://doi.org/10.1080/20964129.2021.1903817>.
- Wang, Ping, Jacob Weiner, James F. Cahill Jr, Dao Wei Zhou, Hong Feng Bian, Yan Tao Song, and Lian Xi Sheng. 2014. 'Shoot Competition, Root Competition and Reproductive Allocation in *Henopodium Acuminatum*'. *Journal of Ecology* 102 (6): 1688–96. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12313>.
- War, Abdul Rasheed, Gaurav Kumar Taggar, Barkat Hussain, Monica Sachdeva Taggar, Ramakrishnan M Nair, and Hari C Sharma. 2018. 'Plant Defence against Herbivory and Insect Adaptations'. *AoB PLANTS* 10 (4): ply037. <https://doi.org/10.1093/aobpla/ply037>.
- Weisenberger, Lauren A., Stephen G. Weller, and Ann K. Sakai. 2014. 'Remnants of Populations Provide Effective Source Material for Reintroduction of an Endangered Hawaiian Plant, *Schiedea Kaalae* (Caryophyllaceae)'. *American Journal of Botany* 101 (11): 1954–62. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400271>.
- Westwood, Murphy, Nicole Cavender, Abby Meyer, and Paul Smith. 2021. 'Botanic Garden Solutions to the Plant Extinction Crisis'. *PLANTS, PEOPLE, PLANET* 3 (1): 22–32. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10134>.
- Willi, Yvonne, and Kirsti Määttänen. 2011. 'The Relative Importance of Factors Determining Genetic Drift: Mating System, Spatial Genetic Structure, Habitat and Census Size in *Arabidopsis Lyrata*'. *New Phytologist* 189 (4): 1200–1209. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03569.x>.
- Willi, Yvonne, Josh Van Buskirk, and Markus Fischer. 2005. 'A Threefold Genetic Allee Effect: Population Size Affects Cross-Compatibility, Inbreeding Depression and Drift Load in the Self-Incompatible *Ranunculus Reptans*'. *Genetics* 169 (4): 2255–65. <https://doi.org/10.1534/genetics.104.034553>.

- Xia, Zhichao, Yue He, Helena Korpelainen, Ülo Niinemets, and Chunyang Li. 2022. 'Sex-Specific Interactions Shape Root Phenolics and Rhizosphere Microbial Communities in *Populus Cathayana*'. *Forest Ecology and Management* 504 (January):119857. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119857>.
- Zhang, Jin-Ju, Qi-Gang Ye, Xiao-Hong Yao, and Hong-Wen Huang. 2010. 'Spontaneous Interspecific Hybridization and Patterns of Pollen Dispersal in Ex Situ Populations of a Tree Species (*Sinojackia Xylocarpa*) That Is Extinct in the Wild'. *Conservation Biology* 24 (1): 246–55. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01357.x>.
- Zhang, Qi-peng, Jian Wang, and Qian Wang. 2021. 'Effects of Abiotic Factors on Plant Diversity and Species Distribution of Alpine Meadow Plants'. *Ecological Informatics* 61 (March):101210. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2021.101210>.
- Zhang, Xu, Tianhui Kuang, Wenlin Dong, Zhihao Qian, Huajie Zhang, Jacob B. Landis, Tao Feng, et al. 2023. 'Genomic Convergence Underlying High-Altitude Adaptation in Alpine Plants'. *Journal of Integrative Plant Biology* 65 (7): 1620–35. <https://doi.org/10.1111/jipb.13485>.
- Zhao, Xiao, Hui Chen, Jianyong Wu, Hai Ren, Jianhe Wei, Pengcheng Ye, and Qin Si. 2022. 'Ex Situ Conservation of Threatened Higher Plants in Chinese Botanical Gardens'. *Global Ecology and Conservation* 38 (October):e02206. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02206>.
- Zhao, Yancui, Wenying Zhang, Salah Fatouh Abou-Elwafa, Sergey Shabala, and Le Xu. 2021. 'Understanding a Mechanistic Basis of ABA Involvement in Plant Adaptation to Soil Flooding: The Current Standing'. *Plants* 10 (10): 1982. <https://doi.org/10.3390/plants10101982>.

Webové zdroje:

- (WEB 1) 'Darwin, C. R. 1876. The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom. London: John Murray.' n.d. Accessed 21 November 2024. https://darwin-online.org.uk/converted/published/1876_CrossandSelfFertilisation_F1249/1876_CrossandSelfFertilisation_F1249.html.
- (WEB 2) 'Unie Botanických Zahrad ČR - O Nás - Metodiky'. n.d. Accessed 12 December 2024. <https://www.ubzcr.cz/clanky/o-nas/metodiky/>.
- (WEB 3) 'BGCI GardenSearch'. n.d. Accessed 7 December 2024. <https://gardensearch.bgci.org/>.

(WEB 4) EPIC. n.d. 'Conserving Europe's Threatened Plants'. *Botanic Gardens Conservation International* (blog). Accessed 9 March 2024. <https://www.bgci.org/resources/bgci-tools-and-resources/conserving-europethreatened-plants/>

(WEB 5) matejk. n.d. 'LIFE for Minuartia – Život pro kuřičku'. *Záchrana Kuřičky hadcové* (blog). Accessed 9 December 2024. <https://www.kuricka.cz/life/>.

(WEB 6) adminakorada. n.d. 'Pěstujeme kuřičku v zahradách'. *Záchrana Kuřičky hadcové* (blog). Accessed 12 December 2024. <https://www.kuricka.cz/pestujeme-kuricku-v-zahradach/>.