

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program a obor: Ekologická a evoluční biologie



Magda Šplíchalová

Význam transgenerační plasticity pro adaptaci rostlin na měnící se klimatické podmínky

Importance of transgenerational plasticity for plant adaptations to changing climate

Bakalářská práce

Vedoucí práce: prof. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph.D.

Praha, 2025

Poděkování

Ráda bych poděkovala své školitelce paní prof. RNDr. Zuzaně Münzbergové, Ph.D. za odborné vedení, vstřícný přístup a velmi nápomocné rady pro psaní této bakalářské práce. Dále bych ráda poděkovala paní prof. RNDr. Jitce Klimešové, CSc. za cenné připomínky a praktické rady pro psaní bakalářské práce v oboru botaniky.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Zároveň prohlašuji, že jsem umělou inteligenci použila výhradně pro vyhledávání relevantní literatury, přičemž veškerá analýza, interpretace a formulace závěrů jsou výsledkem mé vlastní práce. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 29. 4. 2025

Magda Šplíchalová

Abstrakt

Tato bakalářská práce se zaměřuje na adaptaci rostlin na měnící se klimatické podmínky. Hlavní důraz je kladen na transgenerační plasticitu (TGP), která se posledních 25 let dostává do popředí výzkumů zaměřených na adaptace rostlin na globální změnu klimatu. V práci je také okrajově zmíněn mechanismus migrace, genetické adaptace a fenotypové plasticity. Bakalářská práce je zpracována jako literární rešerše vědeckých článků a shrnuje mechanismy TGP, roli TGP v reakci rostlin na různé faktory prostředí a techniky výzkumu TGP. Závěrem byla vyhodnocena adaptivní hodnota TGP pro reakci rostlin na změny klimatu. V této kapitole byly zanalyzovány míry použité pro hodnocení fitness rostlin a adaptivní hodnota TGP u různého typu reprodukce rostlin a různých faktorů prostředí. Přenos vlastností napříč generacemi se nejčastěji uskutečnil po dobu jedné generace, avšak v literatuře byly nalezeny i výjimky s přenosem vlastností i po dobu třech generací. Necelé dvě třetiny všech prozkoumaných případů vykazovaly adaptivní TGP. V těchto případech potomek vykazoval vyšší fitness v mateřském prostředí než v prostředí cizím. Ve zbylé třetině byl vliv TGP na rostlinné fitness neutrální či až maladaptivní. Zjištěné výsledky naznačují, že transgenerační plasticita je poměrně účinná strategie rostlin pro přizpůsobení se novým podmínkám prostředí. Tyto podmínky prostředí ovšem musí být poměrně stabilní pro pozitivní účinek adaptivní TGP. Vývoj adaptivní TGP v prostředí, které je nepredikovatelné a mezigeneračně proměnlivé, by mohl pro fitness rostlin představovat riziko.

Klíčová slova: transgenerační plasticita, změna klimatu, adaptivní hodnota, přizpůsobení rostliny, epigenetické změny

Abstract

This bachelor thesis focuses on the adaptation of plants to changing climate. The main emphasis is on transgenerational plasticity (TGP), which has come to the foreground of research focused on plant adaptation to global climate change in the last 25 years. In this thesis, migration, genetic adaptation and phenotypic plasticity are also briefly mentioned. My bachelor thesis is composed as a review of scientific papers and it summarizes the mechanisms of TGP, the role of TGP in plant reactions to various environmental factors, and the techniques to study TGP. Lastly, the adaptive value of TGP in plant adaptations to changing climate has been assessed. In this chapter, the measures of plant fitness and the adaptive value of TGP in different reproductive types and different environmental factors have been analysed. Traits have been transgenerationally carried mostly over one generation, but exceptionally they have been also carried over three generations. Almost two thirds of all researched cases showed adaptive TGP. In these cases, offspring fitness was higher in its maternal conditions than in other conditions. In the remaining one third the effect of TGP on plant fitness was neutral or even maladaptive. This review concluded that transgenerational plasticity is an effective strategy for plant adaptations to novel environmental conditions. However, these conditions need to be fairly stable for the effect of adaptive TGP to be positive. The development of adaptive TGP in environment that is unpredictable and intergenerationally variable could be hazardous for plant fitness.

Key words: transgenerational plasticity, climate change, adaptive value, plant adaptation, epigenetic changes

Obsah

1. Úvod.....	6
2. Migrace	7
3. Genetická adaptace	8
4. Fenotypová plasticita	9
5. Transgenerační plasticita (TGP)	11
5.1. Mechanismy TGP.....	12
5.1.1. Epigenetické změny	12
5.1.2. Negenetické změny – mateřská investice do semen, hormonální signalizace	14
5.2. Techniky a metody výzkumu TGP	15
5.2.1. Přesazovací pokusy	16
5.2.2. Experimentální demethylace	17
5.3. Role TGP v reakci rostlin na různé faktory prostředí.....	19
5.3.1. Sucho	19
5.3.2. Teplotní podmínky	20
5.3.3. Salinita.....	21
5.3.4. Dostupnost živin v půdě	23
5.3.5. Světelné podmínky	24
5.3.6. Interakce rostlin a herbivorů.....	24
5.3.7. Vyšší koncentrace CO ₂	25
5.4. Adaptivní hodnota TGP.....	26
6. Závěr	30
7. Použitá literatura	32

1. Úvod

Neudržitelná lidská aktivita vystupňovala frekvenci klimatických extrémů a s tím spojené poškození a ztráty ekosystémů (Lee et al., 2023). Hlavním katalyzátorem globálních změn je skleníkový plyn oxid uhličitý (CO₂) (Sage, 2020). Jeho rapidně rostoucí koncentrace na přibližných 420 ppm (parts per million = počet daných částic v jednom milionu částic) je nejvyšší za poslední 3 miliony let (Rae et al., 2021) a za posledních 60 let se koncentrace zvýšila o více než 50 % z původních 278 ppm (NASA, (n.d)). Vyšší koncentrace CO₂ a dalších skleníkových plynů způsobená lidskou aktivitou posílila skleníkový efekt, čímž se navýšila průměrná globální teplota o 1,1 °C než průměrná teplota preindustriálního období (Lee et al., 2023). Teplota je zásadním faktorem pro fungování organismů – ovlivňuje např. fotosyntézu (Berry & Bjorkman, 1980), aktivitu enzymů (Daniel et al., 2008), respiraci (Atkin & Tjoelker, 2003) nebo fenologii (Cleland et al., 2007). Ze 677 druhů rostlin, u kterých byly v rámci 16-132 let pozorovány fenologické změny, vykazovalo 62 % předčasný nástup vegetačního období (např. kvetení, pučení) vlivem globálního oteplování (Parmesan & Yohe, 2003). V případě révy (*Vitis*) je začátek pučení odhadován o 3-8 dnů dříve v roce 2050 než nyní a k dozrání může dojít až o 23 dnů dříve (Duchêne et al., 2010). Změny ve fenologii rostlin jsou problémem nejen pro člověka např. v oblasti zemědělství, ale i pro rostliny samotné. Předčasné kvetení může vést k tomu, že se rostlina vůbec neseťká s opylovačem, a kvůli tomu nebude schopna vyprodukovat semena (Mommott et al., 2007).

Aby organismus přešel extinkci vlivem změny klimatu, může reagovat několika způsoby – migrací (Walther et al., 2002), genetickou adaptací (Davis et al., 2005), fenotypovou plasticitou (Jump & Peñuelas, 2005) nebo transgenerační plasticitou (Münzbergová & Hadincová, 2017). První tři zmíněné strategie přežití a přizpůsobení klimatu jsou hojně studované (Anderson & Song, 2020; Godó et al., 2022; Sultan, 2000). Do popředí botaniky se ovšem za posledních cca 25 let dostal fenomén transgenerační plasticity (TGP). Kořeny tohoto procesu však sahají až do 50. let 20. století, kdy s prvními myšlenkami přišel sovětský biolog T. Lysenko (Lysenko, 1945). Pro svá tvrzení poháněná ideologií ale neposkytl empirické důkazy, a tak se na ně pohlíží spíše s rezervou. Nyní je TGP vědecky zkoumána jako jeden z předních mechanismů, pomocí něhož se rostliny přizpůsobují klimatickým změnám (Gallego-Tévar et al., 2022; Latzel & Klimesová, 2010). Cílem mé bakalářské práce je ucelit poznatky týkající se TGP rostlin pomocí literární rešerše dosavadních studií o transgenerační plasticitě rostlin a její roli v reakci rostlin na měnící se klimatické podmínky. Na závěr také zmíním potenciální adaptivní hodnotu TGP

a jak by tato oblast studia mohla být začleněna do budoucích prací. Nejdříve ovšem stručně popíšu ostatní výše zmíněné způsoby adaptace rostlin.

2. Migrace

Migrace je obecně poměrně jednoduchý mechanismus, jakým se organismus může vyrovnat s měnícími podmínkami tím, že z daných podmínek unikne. Efektivního posunu svého geografického areálu jsou schopny organismy vykonávající pohyb, mezi které můžeme zařadit např. živočichy (González-Varo et al., 2017). U rostlin jako sesilných, nepříliš pohyblivých organismů je proto migrace velmi omezená. I přesto se mohou v určité míře rozšiřovat pomocí semen (Corlett & Westcott, 2013), či pomocí vegetativních orgánů (Johansson & Nilsson, 1993).

Disperze semen probíhá za pomoci živočichů (zoochorie), větru (anemochorie), vody (hydrochorie) nebo samostatně – explozivní disperze (Howe & Smallwood, 1982). Nejúčinněji zajišťují rozptyl rostlin živočichové s velkým areálem výskytu a aktivním pohybem (Cunze et al., 2013). Pro efektivní transport živočichy si některé rostliny jako např. jalovec (*Juniperus*) tvoří zdužnatělé útvary na pohlavních orgánech či přímo na semenech, které jsou pro živočichy velmi lákavé (Adams & Thornburg, 2010). Disperze semen na velké vzdálenosti – stovky metrů až kilometry – je zprostředkována např. liškou obecnou (*Vulpes vulpes*) (González-Varo et al., 2017), medvědem hnědým (*Ursus arctos*) (Karimi et al., 2020) nebo slonem pralesním (*Loxodonta cyclotis*) (Poulsen et al., 2021). Na malé až střední vzdálenosti – desítky metrů – jsou významnými vektory (nejen) semenožraví a plodožraví ptáci kupř. drozd brávník (*Turdus viscivorus*) či vrána černá (*Corvus corone*) (Jordano et al., 2007). Další pomocnou silou pro migraci rostlin jsou vzdušné proudy. Pro transport větrem je účinný chmýr na semeni, který se chová jako padák, a tak napomáhá pozvolnému rozšiřování semen. Tento útvar nalezneme mimo jiné u rodu pampeliška (*Taraxacum*) (Tackenberg et al., 2003). Některé rostliny jsou dále schopny kompletně oddělit od podkladu svou nadzemní část těla, jež nese semena. Ta je poté unášena větrem a semena jsou z ní postupně uvolňována. Tato disperzní strategie je typická pro stepní běžce, mezi které patří např. slanobýl (*Salsola*) (Borger et al., 2007). Avšak i přes tyto adaptace se výše zmíněné rostliny šíří převážně na vzdálenosti pouhých desítek, maximálně několika stovek metrů, což je vzhledem k rychlosti klimatické změny a fragmentaci prostředí nedostatečné (Neilson et al., 2005).

Druhá možnost, rozšiřování pomocí vegetativních orgánů, se může pro rostliny zdát méně náročná, přeci jen u toho nemusí dojít ke složité sekvenci opylení, oplození a následné tvorbě semene. Rostliny mohou klonálním růstem vytvořit šlahouny nebo oddenky, ze kterých poté vyroste dospělý jedinec. Rozšíření vegetativními orgány se ale odehrává nejčastěji velmi blízko mateřské rostlině a domovskému areálu (Stuefer, 1998). I přesto bylo v případě vlhkomilného druhu pryskyřníku velkého (*Ranunculus lingua*) vypožorováno šíření pomocí proudu vody až na vzdálenosti 1,5 až 3 km (Johansson & Nilsson, 1993). Navzdory tomu ale kolonizaci nových oblastí znesnadňují až znemožňují přírodní a lidmi vytvořené bariéry a fragmentace prostředí (Schurr et al., 2007).

Přestože migraci rostlin omezuje mnoho již zmíněných faktorů, můžeme ji i tak pozorovat v šířkovém (latitudinálním) i výškovém (altitudinálním) směru. Globální oteplování zapříčiňuje posun severní linie lesa blíže k severnímu pólu a úbytek vegetace na jižní hranici lesa. Tímto bude v budoucnu nejvíce ovlivněn biot tajgy táhnoucí se po celé šířce boreální zóny severní polokoule (Boonman et al., 2022). Posun flóry do větších nadmořských výšek je také jedním z migračních důsledků změny klimatu (Jump & Peñuelas, 2005). Tento jev můžeme pozorovat např. u květeny Švýcarských Alp (Walther et al., 2005). Rostliny se ale nemohou změně klimatu vyrovnávat pouze únikem, který je nakonec vždy geograficky či ekologicky omezen. Změna klimatu je navíc poměrně rychlá v porovnání s pomalým tempem migrace, a tak si rostliny musí napomoci i jinými mechanismy adaptace (Cunze et al., 2013).

3. Genetická adaptace

Pokud je schopnost migrace u rostliny omezená, má možnost se přizpůsobit změněným podmínkám genetickou adaptací (Hoffmann & Sgrò, 2011). Základním principem genetické adaptace je přirozený výběr, který zajišťuje přežití jedinců s nejvyšším fitness. Tito jedinci do dalších generací předávají ty nejvýhodnější varianty genů (Flegr, 1998), které mohou umožnit přežití v prostředí ovlivněném globální změnou klimatu. Přirozený výběr např. selektuje jedince pro kvetení v optimálních podmínkách (Anderson et al., 2011). Předčasné či pozdní kvetení by zapříčinilo snížení reprodukčního úspěchu druhu, a tedy i jeho přežití (Diver & Savage, 2024).

Ke genetické adaptaci může také docházet skrz genový tok, kdy populace teplých stanovišť dotují svými geny populace téhož druhu žijící v chladnějších stanovištích, a připravují je tím tak na globální oteplování (Jump & Peñuelas, 2005). Nevýhodu v tomto budou mít rostlinné

populace tropických oblastí, které již budou fungovat blízko teplotního limitu svého metabolismu, a tedy nebudou mít k dispozici donory genů adaptované na ještě vyšší teploty (Crous et al., 2018). Vlivem překročení teplotního limitu pro správnou fyziologickou funkci tropických rostlin budeme moci pozorovat sníženou schopnost klíčení jejich semen, tudíž i jejich celkový úbytek (Sentinella et al., 2020).

Předpoklad pro realizaci genetické adaptace na nové podmínky je genetická variabilita v populaci. Čím vyšší je genetická variabilita, tím větší adaptační schopností populace disponuje (Chung et al., 2023). Ovšem některé rostlinné populace – malé, izolované nebo klonálně se množící – mají obvykle nízkou genetickou variabilitu, a z toho vyplývající sníženou schopnost adaptace (Birkeland et al., 2017; Dodd & Douhovnikoff, 2016). Genetická adaptace a evoluce se také zdají být příliš pomalé vzhledem k rychlým změnám klimatu (Etterson & Shaw, 2001). Na druhou stranu existuje několik poměrně nových studií o rychlé evoluci (*rapid evolution*) (Clements & Jones, 2021; Franks et al., 2007), která může mít zásadní význam v adaptaci rostlin na rapidní klimatickou změnu. Většina výzkumů rychlé evoluce se ovšem věnuje rostlinám s krátkým životním cyklem, kdežto význam u dlouhověkých rostlin zůstává otázkou. I přesto se ukazuje rychlá evoluce jako účinným mechanismem adaptace na změny klimatu, avšak i u tohoto procesu je nutná určitá míra genetické variability pro selekci, která není u všech populací dostačující (viz populace s nízkou genetickou variabilitou výše) (Franks et al., 2007).

4. Fenotypová plasticita

Další z mechanismů, díky kterému se rostlina může přizpůsobit změnám klimatu a předejít extinkci, je fenotypová plasticita. Je to schopnost rostlin stejného genotypu vytvářet různé fenotypy v závislosti na podmínkách prostředí (Gianoli & Valladares, 2012; Stotz et al., 2021). Jednotlivé fenotypy se mohou lišit morfologicky, fyziologicky, či behaviorálně (Chevin et al., 2010). Meta-analýza globálních dat ve studii Stotz et al., 2021 byla věnována vlivu vybraných faktorů (nadmořská výška, podnebí, klima a/nebo stresové podmínky) na plasticitu pěti vlastností rostlin různých druhů (morfologie listu, fyziologie, alokace živin, velikost a fitness rostliny). Tento průzkum ukázal, že rostliny vykazují silnější fenotypovou plasticitu při působení faktorů nesouvisejících s klimatem (světlo, živiny, kompetice) než při působení klimatických faktorů (srážky, teplota). Jediný ze zkoumaných klimatických faktorů, který pozitivně ovlivnil míru fenotypové plasticity, konkrétně ve schopnosti alokace živin, byla roční variabilita množství srážek. Byl ale také vypočítán signifikantní vztah mezi průměrnou roční

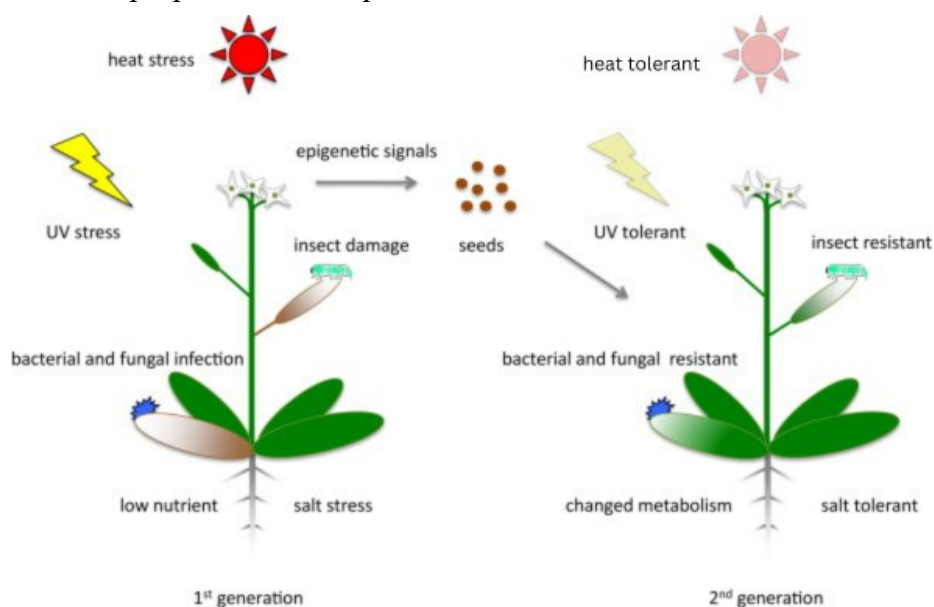
teplotou, jakožto klimatickým faktorem, a fenotypovou plasticitou fyziologie rostliny. Střední a vysoká průměrná roční teplota ($>20\text{ }^{\circ}\text{C}$) zvyšovala míru fenotypové plasticity fyziologie rostlin. Ukázalo se též, že teploty klesající pod $7\text{ }^{\circ}\text{C}$ představují pro rostliny stres, a tedy limitují plasticitu jejich fyziologických funkcí (Stotz et al., 2021). Do této meta-analýzy ovšem nebyl zahrnut teplotní gradient prostředí. Autoři spíše provedli kategorizaci rostlin do teplejších ($>20\text{ }^{\circ}\text{C}$) a chladnějších ($<7\text{ }^{\circ}\text{C}$) prostředí. Vzhledem k charakteru globální změny klimatu by bylo účelnější zkoumat plasticitu rostlin při působení širšího gradientu teplot (Arnold et al., 2022).

Na rozdíl od předchozího průzkumu se model ve studii Chevin et al. zabývá fenotypovou plasticitou pouze jednoho znaku. Z modelu vyplývá, že populace s hodnotou fenotypové plasticity bližší k hodnotě citlivosti selekce na prostředí pravděpodobněji odolají vyšší míře globální změny životního prostředí. Ve výzkumu je uvažována nulová cena za fenotypovou plasticitu (Chevin et al., 2010). Cena fenotypové plasticity organismu se odvíjí od stupně náročnosti metabolismu, produkce nebo např. schopnosti získávat informace o podmínkách prostředí (DeWitt et al., 1998). Model ovšem přesně nespecifikuje, zda je uplatnitelný pro rostlinné populace.

Regulační procesy fenotypové plasticity mohou probíhat velmi rychle, v rámci sekund, ale mohou být také pomalejší, trvající hodiny až týdny (Napier et al., 2023). Míra růstu stonku jako jedna z plastických odpovědí zaznamenanatelná již během několika minut je stimulována množstvím dopadajícího světla v červeném (660 nm) a far-red (730 nm) spektru na fotoreceptory, např. fytochrom B (Casal, 2013). Takováto rychlá přizpůsobení by mohla hrát klíčovou roli při vypořádání se s rapidní klimatickou změnou. Pro dlouhodobější přežití celé populace by bylo ještě přínosnější, kdyby plastická odpověď byla přenášena do dalších generací.

5. Transgenerační plasticita (TGP)

Transgenerační plasticita (TGP) je proces, při kterém rodičovská rostlina ovlivňuje fenotyp dceřiné generace bez změn jejího genotypu (Liu et al., 2024). Schématické znázornění tohoto procesu poskytuje Obr. 1. TGP je studována jak na rostlinných druzích, tak na živočišných (Salinas et al., 2013). Studie cílené na živočichy, potažmo savce, rozlišují za prvé *intergenerační* dědičnost a za druhé *transgenerační* dědičnost. Za prvé, *intergenerační* přenos označuje přenos epigenetických změn z rodičů (F0) na přímé potomky (F1), při kterém jsou obě tyto generace vystaveny daným podmínkám prostředí. U savců jsou tyto podmínky prostředí zprostředkovány potomkům ještě v děloze. Za druhé, *transgeneračním* přenosem je chápán přenos epigenetických změn z prarodičovských generací (F0) do následných (F2) generací bez toho, aniž by tyto F2 generace byly vystaveny počátečnímu stresoru, kterému byli vystaveni jejich prarodiče F0 (Heard & Martienssen, 2014). Ve studiích plasticity rostlin se ale tyto dva termíny stírají, jelikož metodologie experimentů je rozmanitá a různým faktorům prostředí jsou vystaveny různé generace. Pokud by byly stresovým faktorům vystaveny všechny zkoumané generace, odpovídalo by to spíše prvnímu případu – *intergenerační* dědičnosti. Pokud by ale bylo v nějaké zkoumané generaci působení stresových faktorů přerušeno, odpovídalo by to spíše druhému případu – *transgenerační* dědičnosti. Nicméně pro označení obou způsobů přenosu se u rostlin používá termín „*transgenerační* dědičnost“ a jeho varianty, které i já používám v mé bakalářské práci. Možná by mohlo být užitečné rozlišovat tuto terminologii i v rostlinném výzkumu, aby se lépe pochopily a odlišily mechanismy TGP při neustálém působení stresorů a při přerušovaném působení stresorů.



Obr. 1: Transgenerační plasticita – přenos epigenetického signálu z rodičovské generace na dceřinou generaci (Ito, 2014)(upraveno).

Projev TGP se studuje nejen u sexuálně se rozmnožujících rostlin (Liu et al., 2024), ale i u klonálně se množících rostlin (González et al., 2018; Münzbergová & Hadincová, 2017; Verhoeven & van Gurp, 2012). Potomek vzniklý generativním rozmnožováním ze semene je tedy na stejné funkční úrovni jako rameta vzniklá klonálním rozmnožováním. Oba způsoby reprodukce se mohou u jednoho jedince střídat vzhledem k okolním podmínkám a vždy ze semene i ramety vznikne plnohodnotná dospělá rostlina (Silvertown, 2008). Kvůli tomu je v této práci pojmem „potomek“ někdy označována i jednotlivá rameta.

Předpokládá se, že transgenerační efekt by měl být silnější u klonálních generací kvůli absenci meiózy při reprodukci. Meióza totiž rekombinuje daný znak, a tedy snižuje míru dědičnosti nerekombinované formy znaku (Latzel & Klimesová, 2010), či úplně maže epigenetický signál (Brukhin & Albertini, 2021). Oproti tomuto předpokladu studie Latzel a kol. (2025) došla k závěru, který ukázal, že síla transgeneračního přenosu byla vyšší u sexuálně se množící generace než u klonální generace jahodníku obecného (*Fragaria vesca*). Lze tedy soudit, že proces TGP je zprostředkován odlišně u sexuálních a klonálních jedinců, ovšem pro potvrzení je potřeba podrobnější empirický důkaz. Budoucí výzkumy mechanismů TGP by toto měly brát v potaz.

5.1. Mechanismy TGP

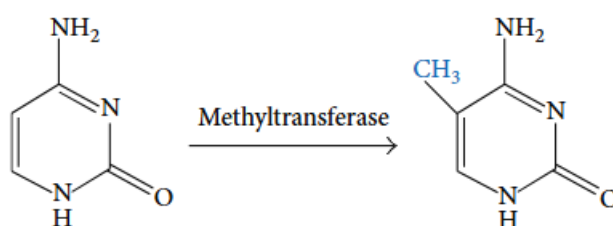
Transgenerační plasticita je složitý proces a je zprostředkován sadou mechanismů, které jsou stěžejním tématem současného výzkumu. Mezi tyto mechanismy patří epigenetické změny a další negenetické změny jako mateřská investice do semen či hormonální signalizace (Herman & Sultan, 2011). Jednotlivé mechanismy TGP postupně proberu v následujících odstavcích.

5.1.1. Epigenetické změny

Klíčovými mechanismy TGP jsou epigenetické změny, což jsou dědičné změny v genové expresi vznikající bez zásahu do DNA sekvence (Rival et al., 2010). Patří mezi ně DNA metylace, modifikace histonů a změny zprostředkované nekódujícími RNA úseky a transpozibilními elementy (Hou et al., 2019; Thiebaut et al., 2019).

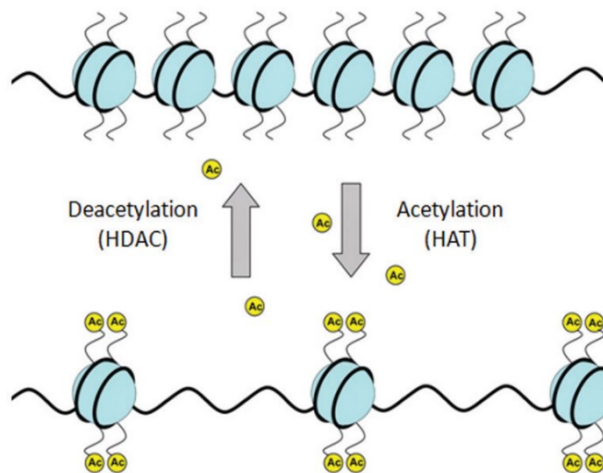
Při DNA metylaci dochází k navázání metylové skupiny (CH_3) na cytosin ve dvoušroubovici (viz Obr. 2) (Law & Jacobsen, 2010). Tento proces probíhá za pomoci enzymů metyltransferáz (Hauser et al., 2011). Mechanismus DNA metylace mění genovou expresi rostliny, což mimo jiné napomáhá regulovat její růst a vyrovnat se s biotickým i abiotickým stresem

(Rehman et al., 2022). Metylace se do jisté míry resetuje při meióze, ale i přesto se některé transgeneračně přenesené DNA metylace hromadí v organismu (Jullien & Berger, 2010). Předpokládá se tedy, že jedinec vykazující TGP bude mít více zděděných metylací a méně nově vytvořených metylací než jedinec s absencí TGP (Sobral et al., 2021). DNA metylace ovlivňuje např. barvu květu orchideje rodu *Oncidium* (Liu et al., 2012) nebo toleranci rýže vůči stresu ze salinity (Ferreira et al., 2015).



Obr. 2: Schéma metylace cytosinu pomocí enzymu metyltransferázy (Fakhr et al., 2013).

Histony jsou proteinové struktury, které podporují spiralizaci DNA, a tím zajišťují její kompaktnost v jádře. Histony spolu s DNA vláknem tvoří nukleozomy, jejichž soubor vytváří chromatin (Shahbazian & Grunstein, 2007). V histonech dochází k posttranslačním modifikacím jako je (de)acetylace (viz Obr. 3), metylace či fosforylace. Při těchto procesech dochází k navázání acetylové skupiny (CH_3CO), nebo metylové skupiny (CH_3), či fosfátové skupiny (PO_4^{3-}) do struktury histonu, či jejich odvázní (Sharma et al., 2023). Průběh jednotlivých dějů je kontrolován acetyltransferázami, deacetylázami, metyltransferázami a fosfatázami (Zhang et al., 2007). Tyto enzymy způsobují přestavbu chromatinu z transkripčně neaktivní formy (heterochromatin) do aktivní formy (euchromatin) a naopak (Hauser et al., 2011). Modifikace histonů napomáhá rostlině řádně reagovat na environmentální stresory skrz změnu genové exprese (Yuan et al., 2013). Také hraje roli při procesu vernalizace, kde ovlivňuje nastartování kvetení po chladné periodě, např. u rodu *Arabidopsis* (Schmitz & Amasino, 2007).



Obr. 3: Schéma (de)acetylace histonů – navázání acetylové skupiny (Ac) do struktury histonu (modré koule) a její následné odvázní (Eslaminejad et al., 2013).

Dalším z mechanismů TGP v oblasti epigenetiky je proces RNA interference zprostředkovaný malými nekódujícími úseky RNA. Tyto úseky tlumí expresi určitých genů, čímž napomáhají např. při rezistenci proti virům (Tsaftaris et al., 2005). Malé nekódující úseky RNA také usměrňují metyltransferázy do cílových míst v chromozomu (lokusů), a tím ovlivňují řízení DNA metylace (Zhao & Chen, 2014). RNA interference tak skrz změny v genové expresi může napomoci při adaptaci rostlin na nové podmínky (Duempelmann et al., 2020). Podrobný důkaz mezigeneračního přenosu epigenetických změn způsobených malými nekódujícími RNA úseky byl potvrzen u živočichů (Quarato et al., 2022). V rostlinné říši je funkce malých nekódujících úseků RNA zkoumána poměrně nově, avšak již bylo potvrzeno, že mohou regulovat odpověď rostlin při působení stresorů (Gelaw & Sanan-Mishra, 2021; Huang et al., 2016).

Do popředí výzkumu TGP se také dostává význam transpozibilních elementů neboli transpozonů. Jsou to sekvence DNA, které jsou schopny měnit svoji pozici („přeskakovat“) v genomu a upravovat genovou expresi (Bond & Baulcombe, 2014; Galindo-González et al., 2018). Zdá se, že pomocí množství transpozonů v genomu rostliny můžeme předpovědět míru změny jejich vlastností způsobenou vnějším prostředím. Genotypy huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*) s větším množstvím transpozonů se projevily větší náchylností ke vzniku změn vyvolaných okolními podmínkami (Lin et al., 2024). To vede ke zvýšené fenotypové variabilitě v populaci (Latzel et al., 2023).

Výše popsané mechanismy stimulující změny v genové expresi, které ovšem nejsou zprostředkované přepsáním DNA sekvence, jsou zásadní při studiu TGP. Ukázalo se, že přenos epigenetických změn může přetrvat až po čtyři generace (Lin et al., 2024), což představuje velký potenciál pro dlouhodobou adaptaci rostlin na charakteristické podmínky způsobené klimatickou změnou.

5.1.2. Negenetické změny – mateřská investice do semen, hormonální signalizace

Kromě epigenetických změn může být rostlina informována o konkrétních podmínkách prostředí již od své matky, a tak se jí lépe přizpůsobit. Jednou z možností, jak mateřská rostlina ovlivňuje fitness svých potomků, je skrz investici do semen (*seed provisioning*). Čím vhodnější jsou okolní podmínky mateřské rostliny, tím větší produkuje semena. Větší semena jsou úspěšnější při odolávání stresu, např. přílišnému zastínění (Leishman et al., 2000; Metz et al., 2010). Velká zásoba živin v semeni také vede k lepšímu vývoji nadzemních částí semenáčků než jejich podzemních částí. Poměr root:shoot (R:S) je tedy nízký (Masková & Herben, 2018).

Poměr R:S je rovněž nízký u semenáčků rodičovských rostlin žijících v nepříznivých podmínkách (Zas et al., 2013). Opačný vliv lze ovšem pozorovat ve studii Herman et al. (2012), ve které dvě suchem sužované generace (rodičovská a prarodičovská) vykazovaly větší investici do semen. Semenáčky vzniklé z těchto semen se projevovaly lepším růstem kořenů a celkovým přežitím. Poměr R:S byl tedy vysoký. Tento efekt byl nižší v případě, že stres suchem byl vyvolán jen u jedné z generací – buď jen u rodičovské, nebo jen u prarodičovské.

Mateřská rostlina také může působit na své dceřiné generace prostřednictvím transportu hormonálních signálů do semene. Matka je na počátku formování semen schopna ovlivnit jejich hormonální složení v závislosti na tom, v jakém prostředí se nachází (Chen et al., 2024; Roach & Wulff, 1987). Kyselina jasmonová je jedním z rostlinných hormonů, který reguluje ochranu rostlin proti herbivorům (Wang & Wu, 2013). Při napadení herbivorem je koncentrace kyseliny jasmonové navýšena jak v rostlině, tak i v jejích potomcích – semenech. Větší množství této kyseliny v semenech způsobí zkrácení či bezprostřední přerušení jejich dormance, což může mít vliv na jejich růst a vývoj. Pokud takovéto narušení potomek přežije, je prokázáno, že je schopen lepší obrany proti herbivorům právě pomocí kyseliny jasmonové. Dá se říct, že potomek byl na očekávanou situaci připraven (z angl. *primed*) od matky skrz hormonální signalizaci (Singh et al., 2017).

Vliv mateřské rostliny na její potomky pomocí investice do semen či předání hormonálních signálů představuje velký potenciál pro přežití těchto potomků v podmínkách charakteristických pro změnu klimatu (Holeski et al., 2012; Rasmann et al., 2012). Kontrolovaná aplikace těchto mechanismů šlechtiteli by mohla do budoucna hrát roli v odvětví zemědělství či ochrany rostlin. Pro užitek veřejnosti je ovšem primárně potřeba důkladný výzkum TGP, který probíhá za pomoci několika technik a metod.

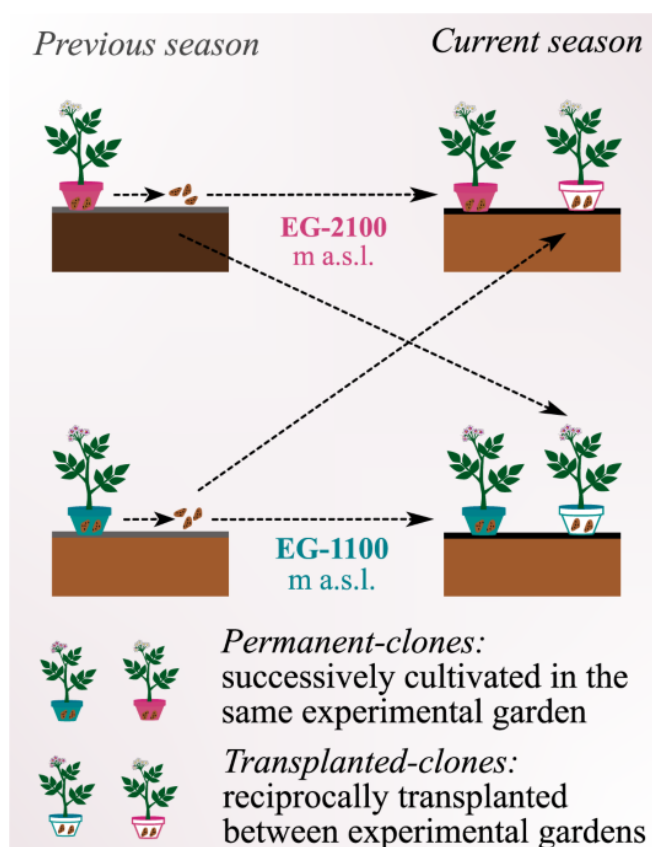
5.2. Techniky a metody výzkumu TGP

Hloubkové studium mechanismů TGP se odehrává na epigenetické úrovni. Pro analýzu výše zmíněných epigenetických změn se používá např. bisulfitové sekvenování (Colicchio et al., 2018) nebo sekvenování malých RNA úseků (Cao et al., 2022). Vzhledem k ekologickému zaměření této bakalářské práce jsou tyto molekulární metody zmíněny spíše pro ucelení pohledu, ale podrobněji nebudou rozebírány. Následovat naopak budou ekologické technické a metodické přístupy pro výzkum epigenetiky, což jsou např. přesazovací pokusy a experimentální demethylace.

5.2.1. Přesazovací pokusy

Pro studium vlastností rostlin podléhajících transgeneračnímu přenosu se hojně používají přesazovací pokusy. Experimentátoři mohou přesazovací pokus realizovat v přirozených podmínkách (tedy v terénu) či v experimentální zahradě (Sammarco et al., 2024). Techniky se často kombinují nebo užívají současně a výsledky z nich se porovnávají.

V principu jde o přesazení rostlin určitého druhu z jednoho prostředí do druhého. U techniky *common garden experiment* (společná experimentální zahrada) se potomci rostlin z odlišných populací a stanovišť přesazují do jednotného stanoviště (de Villemereuil et al., 2016). Na druhou stranu u techniky *recipročního/mismatch přesazení*, se potomci přesadí křížem do stanovišť neodpovídajících původu jejich rodičů (Engqvist & Reinhold, 2016). Je důležité také provést kontrolní přesazení, tedy přesazení potomků do podmínek, ve kterých žila jejich matka. Technika recipročního přesazení je schématicky znázorněna na Obr. 4.



Obr. 4: Reciproční přesazení (diagonální šipky) a kontrolní přesazení do mateřských podmínek (horizontální šipky). Ve studii použity rostliny z experimentální zahrady (EG) nacházející se v 2100 m nad mořem (EG-2100 m a.s.l.) a 1100 m nad mořem (EG-1100 m a.s.l.) (Ibañez et al., 2021).

Stanovištěm může být ohraničený venkovní prostor, skleník či růstová komora (Breitschwerdt et al., 2019). Ve venkovním prostředí rostliny čelí realistickým biotickým i abiotickým podmínkám (např. interakce s opylovači, edafonem, herbivory, aktuální počasí), které mohou ovlivnit výsledky experimentu. Tyto výsledky představují přirozené adaptace rostlin v reálných podmínkách spíše než v uměle ovládaných, což může být jak žádoucí, tak i nežádoucí vzhledem k účelu experimentu. Skleník či fóliovník představuje kontrolované stanoviště bez nežádoucích disturbancí. Ovšem se zde obvykle používají přídavná hnojiva a růstové přípravky, a tak může docházet k odchylkám určitých abiotických faktorů (Fernandez, 2007). V růstových komorách je možnost podmínky prostředí plně kontrolovat a monitorovat pomocí nastavení libovolné teploty, vlhkosti, koncentrace CO₂, proudění vzduchu a dalších komponentů (Liu et al., 2000). Výsledky potom nepodléhají externím vlivům.

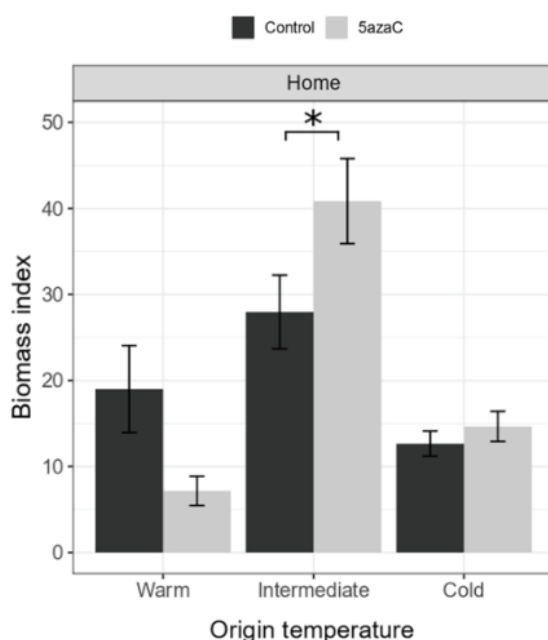
Aby bylo zřejmé, že se daná vlastnost přenesla transgeneračně, je vítané pro daný experiment provést oba typy přesazení – jak reciproční přesazení, tak přesazení do společné zahrady (Sammarco et al., 2022; Sammarco et al., 2024). Pěstování stejně starých rostlin stejného druhu ve společných i různých podmínkách umožní srovnat jejich reakce na dané podmínky prostředí. Aplikací přesazovacích vícegeneračních pokusů se tak vyloučí plasticita v rámci jedné generace či adaptace způsobené genetickými mutacemi.

5.2.2. Experimentální demetylace

Podrobné studium epigenetických změn bez molekulárního sekvenování lze provést prostřednictvím experimentální demetylace. Ta se realizuje za pomoci demetylačních činidel – 5-azacytidinu (5-azaC), 5-aza-2'-deoxycytidinu (decitabin) či zebularinu. Tyto sloučeniny inhibují funkci metyltransferáz, a tím snižují počet metylovaných úseků a ovlivňují expresi genů (Baubec et al., 2009; Tatra et al., 2000).

Tradiční technika aplikace 5-azaC sestává z ponoření semen do roztoku této látky a jejich následné klíčení a růst jedinců. Tato technika se ovšem prokázala jako nepříliš praktická, jelikož většina semen po tomto ošetření nebyla životaschopná a zbytek se vyznačoval zakrslým vzrůstem (Akimoto et al., 2007; Amoah et al., 2012). Sloučenina 5-azaC se tak projevila jako toxická a navíc touto technikou uplatnitelná jen na rostliny rozmnožující se pomocí semen. Proto bylo potřeba zavést novou techniku aplikace 5-azacytidinu. Její postup spočívá v rovnoměrném nanesení roztoku 5-azaC na listy pomocí rozprašovače. Tato technika nesnižuje životnost rostlin a navíc je použitelná i na klonálně se množící jedince (Puy et al., 2021; Puy et al., 2018).

Experimentální demethylace potvrzuje předpoklad, že TGP je řízena mimo jiné mechanismem DNA metylace (Boyko et al., 2010; Münzbergová et al., 2019). Po aplikaci 5-azacytidinu se rostliny nedokázaly fenotypově přizpůsobit daným podmínkám i přesto, že jejich rodiče již byli těmto podmínkám vystaveni a kontrolní linie mezigenerační přizpůsobení na dané podmínky vykazovaly (Bossdorf et al., 2010; González et al., 2016). Aplikace 5-azacytidinu tak vymazala transgenerační paměť rostliny. To znázorňuje *Obr. 5* – biomasa potomka v teplém prostředí, ve kterém rostla i jeho matka, byla nižší po aplikaci 5-azaC (Warm, šedý sloupec). Bez aplikace demetylačního činidla se očekává mezigenerační přizpůsobení na teplé podmínky a potomek by tak měl větší biomasu (Warm, černý sloupec). Vzhledem k opačným výsledkům u průměrných a nízkých teplot studie uvažuje o tom, že role DNA metylace je odlišná při adaptaci na teplé a na chladné podmínky (Sammarco et al., 2022).



*Obr. 5: Vliv aplikace demetylačního činidla azacytidinu (5azaC – šedé sloupce) na biomasu potomka (Biomass index, osa y) žijícího v mateřských podmínkách – teplých, průměrných, nebo chladných (Origin temperature, osa x) v porovnání s kontrolními rostlinami (bez aplikace azacytidinu, černé sloupce). Symbol * v grafu značí průkazný rozdíl mezi metylovanou a demetylovanou rostlinou na hladině významnosti $p < 0,05$. (Sammarco et al., 2022).*

5.3. Role TGP v reakci rostlin na různé faktory prostředí

V následujících podkapitolách se zaměřuji na roli TGP v reakci rostlin na vybrané faktory prostředí. Některé z těchto faktorů jsou přímo ovlivněné změnou klimatu (sucho, teplotní podmínky), kdežto ostatní faktory jsou klimatickou změnou ovlivněny spíše nepřímo skrz komplexní vazby ekosystémů (salinita, dostupnost živin v půdě, světelné podmínky, interakce rostlin a herbivorů). Jedna podkapitola je také věnována zvýšené koncentraci oxidu uhličitého (CO₂) v atmosféře, která je spíše původcem změny klimatu než jejím důsledkem. Pro rostliny je koncentrace CO₂ v jejich okolí důležitým faktorem, a proto je i v podmínkách zvýšené koncentrace tohoto plynu TGP rostlin zkoumána.

5.3.1. Sucho

Dostupnost vody je jedna z klíčových potřeb rostlin. Díky vodě mohou rostliny udržovat ve svých pletivech dostatečný turgor, který umožňuje správný průběh mnoha funkcí. Při snížené hladině vody v půdě se turgor v rostlinném těle snižuje, a kvůli tomu je omezen růst rostliny (Nonami & Boyer, 1989) či otevřenost průduchů související s výměnou plynů a průběhem fotosyntézy (Murtaza et al., 2016). Některé rostliny se dokáží přizpůsobit limitujícím vodním zdrojům morfologickými či fyziologickými strategiemi, např. tvorbou delších kořenů zajišťující lepší akvizici vody nacházející se v hlubokých vrstvách půdy (Lynch, 2013). Takovéto a podobné adaptace jsou zásadní vzhledem k očekávaným periodám sucha (Williams et al., 2020).

Tolerance sucha je vlastnost, která dle studií podléhá TGP (González et al., 2018; Herman et al., 2012). Tuto toleranci vykazuje např. jednoletá generativně se rozmnožující rostlina rdesno červivec (*Polygonum persicaria*). *P. persicaria* roste na suchých až mírně vlhkých podloží, zatímco sesterský druh rdesno pepřík (*Polygonum hydropiper*) obývá konstantně zamokřená stanoviště. Potomkům *P. persicaria* se daří lépe v podmínkách, kterým byli vystaveni jejich rodiče. Potomstvo suchem stresované *P. persicaria* rostoucí v suchých podmínkách tvoří více biomasy než ve stejných podmínkách žijící potomstvo dobře zavlažovaných rodičů. Principiálně je to stejné též u životnosti potomků *P. persicaria*, jejichž rodič se nachází v podmínkách s dostatečnou vláhou. Těmto potomkům se daří lépe ve vlhkých oblastech, tedy oblastech shodujících se s rodičovským stanovištěm, než v suchých oblastech. Můžeme říci, že se u *P. persicaria* uplatnila adaptivní TGP u vlastnosti tolerance k suchu. Naopak druh *P. hydropiper* vykazoval negativní, resp. maladaptivní TGP, kde biomasa potomků rodiče sužovaného suchem byla nižší v suchých i vlhkých oblastech. Ze studie na rodu *Polygonum*

vyplývá, že TGP je druhově specifická. TGP se také projevila v délce kořenového systému. Potomci rodičů *P. persicaria* suchých podmínek žijící ve stejných podmínkách vykazovali větší růst kořenů, tj. delší kořeny než potomci dobře zavlažovaných rodičů (Sultan et al., 2009). Tato vlastnost by byla velmi přínosná u rostlin v suchých oblastech či oblastech se snižujícím se úhrnem srážek vlivem globálního oteplování.

Další studie, tentokrát na klonálně se množící rostlině, jeteli plazivém (*Trifolium repens*), také potvrdila transgenerační přenos vlivu stresu ze sucha. Jednotlivé rostliny *T. repens* byly vystaveny periodám sucha, a poté jejich ramety byly ve čtyřech různých časových intervalech přesazeny do kontrolního stanoviště, tedy stanoviště bez působení sucha. U rodičů, kteří prožili sucho, nastal růst většího počtu ramet než u kontrolních (zavlažovaných) rodičů. Zdá se, že tak dceřiné generace (jednotlivé ramety) kompenzovaly nárůstem biomasy růstově nevhodné období rodičů. Toto se projevilo u rodičů sužovaných suchem 2 týdny před přesazením jejich ramet, tak i u rodičů sužovaných suchem 8 týdnů před přesazením jejich ramet. Z toho plyne, že „vzpomínka“ na prožitý stres se v mateřské rostlině uchovává poměrně dlouhou dobu a přímo ovlivňuje potomky (Quan et al., 2022).

5.3.2. Teplotní podmínky

Zvyšující se teplota planety způsobena narůstající koncentrací skleníkových plynů v atmosféře, které brání rovnovážné tepelné výměně, tvoří pro rostliny hrozbu (Akitt, 2018; Hatfield & Prueger, 2015). V životním cyklu rostlin představuje teplota prostředí pro život i signál pro nástup činnosti. Oba faktory spolu se světelným cirkadiánním/cirkanuálním rytmem ovlivňují jejich růst, vývoj či počátek kvetení. Správný průběh těchto a dalších fyziologických procesů rostlin se odehrává v jejich teplotním optimu (Casal & Balasubramanian, 2019). Předpokládá se, že rostliny budou muset upravit své teplotní optimum v důsledku globálního oteplování (Wang et al., 2024). TGP pro ně může představovat způsob, jak se na tyto podmínky adaptovat.

Byl proveden experiment na huseníčku rolním (*Arabidopsis thaliana*), ve kterém jedinci po dobu prvních 2 generací (P, F1) rostli ve dvou teplotních podmínkách – buď jen v chladných (16 °C), nebo jen v teplých (30 °C). Třetí generace (F2) poté byla přesazena do prostředí s průměrnou teplotou (23 °C). Poslední zkoumaná čtvrtá generace (F3) byla vystavena teplotním podmínkám, které odpovídaly podmínkám prarodičovským (podmínky P, F1 generace). Tedy jedinci z F3 generace byli zasazeni do teplého prostředí v případě, že jejich P a F1 generace rostly též v teplém prostředí, a do chladného prostředí v případě, že jejich P a F1 generace rostly také v chladném prostředí. Výsledky ukázaly, že prostředí, ve kterém

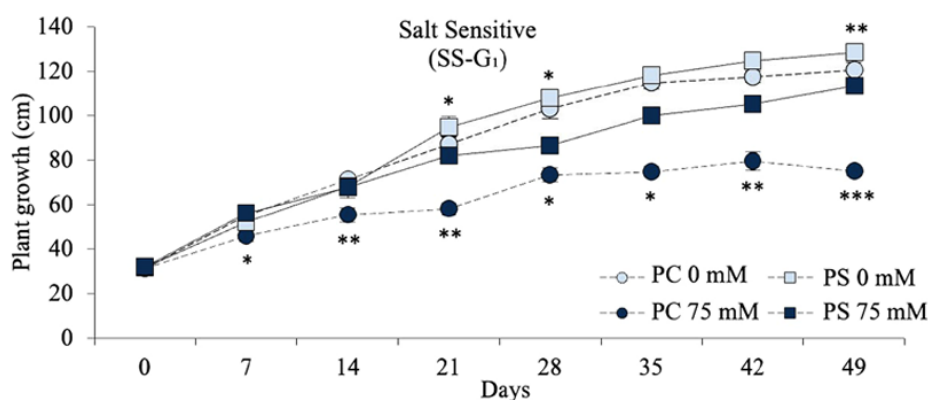
se nacházeli předci nejmladší generace, mělo vliv na fitness této generace. Produkce semen jako ukazatel fitness byla až pětikrát vyšší u rostlin F3 generace, které rostly v teplém prostředí a jejichž předci zároveň byli tomuto teplému prostředí také vystaveni, než u rostlin v chladném prostředí, jejichž předci pocházeli též z chladných podmínek. Pozitivní vliv vyšší teploty na fitness jedince se projevil i v případě, že byla F2 generace vystavena průměrným teplotám. To ve výsledku představuje adaptivní mezigenerační přizpůsobení jedince *A. thaliana* na vyšší teplotu (Whittle et al., 2009).

Další výzkum transgeneračního přenosu adaptace na vyšší teplotu byl opět prováděn na *A. thaliana*. Ve studii byl porovnáván vliv vystavení určité generace *A. thaliana* vyšší teplotě (30 °C) na fitness potomka (měřené v celkové hmotnosti semen) rostoucího v týchž teplotních podmínkách. Celkově byly porovnány tři případy: (a) vyšší teplotě (30 °C) byl vystaven jen prarodič, zatímco rodič byl vystaven kontrolním podmínkám (21 °C), (b) vyšší teplotě (30 °C) byl vystaven jen rodič, zatímco prarodič byl vystaven kontrolním podmínkám (21 °C), (c) vyšší teplotě (30 °C) byl vystaven prarodič i rodič. Lepší fitness vykazoval potomek rostoucí ve vyšší teplotě v případě, že jeho rodič i prarodič byli těmito podmínkám také vystaveni. Tedy případ (c) měl největší pozitivní vliv na fitness potomka, kdežto případy (a) a (b) byly bez vlivu na potomka. Naopak na další zkoumané vlastnosti mimo fitness – délka kvetení, průměr růžice – měl větší vliv případ (b) než (a), ale hlavně i než (c). Lze tedy říci, že v těchto morfologických a fenologických vlastnostech je rodičovský vliv (a jen ten) důležitější než vliv vícegenerační, či jen prarodičovský. Na druhou stranu vliv vícegenerační, potenciálně adaptivní byl potvrzen u fitness potomka (Groot et al., 2017). Takováto adaptace na vyšší teplotu by mohla hrát klíčovou roli vzhledem k očekávanému teplotnímu nárůstu z důvodu změny klimatu. Je ovšem vhodné zmínit i studii, která našla maladaptivní TGP na vysoké teploty u *A. thaliana* (Deng et al., 2021).

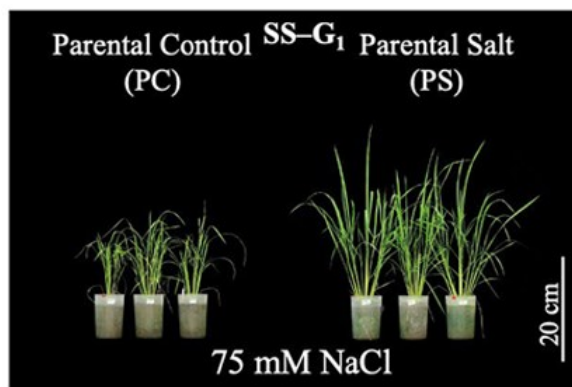
5.3.3. Salinita

Zvýšená evaporace a nedostatek srážek v aridních oblastech zapříčiňují srážení solí v půdním horizontu (Rengasamy, 2010). Sůl (NaCl) pro rostliny představuje osmotický stres a způsobuje jejich nižší vzrůst a rychlý opad listů vedoucí ke snížení produktivity. Některé rostliny – halofyty – se naučily stres vyvolaný solemi tolerovat, nebo si vytvořily mechanismy pro vylučování solných iontů ven z těla (Munns & Tester, 2008). Naopak jiné rostliny, jako např. rýže, jsou velmi citlivé na míru salinity a po překročení určité hranice může dojít k jejich úhynu (Aycan et al., 2023).

Aby se omezilo odumírání rostlin způsobené vysokou koncentrací solí v substrátu, probíhá výzkum mezigeneračního přenosu tolerance salinity na rýži seté (*Oryza sativa* ssp. *japonica*). Metodou recipročního přesazení byli do slaného a kontrolního (neslaného) prostředí umístěni potomci rodičů původem ze slaného i kontrolního prostředí. Experiment byl prováděn na kultivarech tolerantních i senzitivních vůči salinitě. Výsledky potvrdily projev TGP (viz Obr. 6) – potomci senzitivní vůči salinitě ve slaném prostředí, jejichž rodiče byli také vystaveni stresu ze soli, vykazovali lepší růst (PS 75 mM – černé čtverce) a fotosyntetickou aktivitu, než ve stejném prostředí potomci senzitivních rodičů z kontrolních neslaných podmínek (PC 75 mM – černé kruhy). Morfologické porovnání vzrůstu těchto potomků lze vidět na Obr. 7. Za povšimnutí také stojí fakt, že kultivar obecně tolerantní vůči salinitě výše popsané přizpůsobení nevykazoval, projev TGP byl u něj spíše maladaptivní (Aycan et al., 2024). Zvýšená koncentrace solí v půdě vlivem globálních změn může snížit výnos rýže (Genua-Olmedo et al., 2022), a tak transgeneračně přenášená tolerance salinity by mohla pozitivně podpořit toto zemědělské odvětví. Nicméně je zapotřebí dalšího bádání, jelikož perzistence tolerance salinity do nadcházejících generací je např. na huseníčku rolním (*Arabidopsis thaliana*) nízká (Boyko et al., 2010).



Obr. 6: Růst potomka (osa y) ve slaném prostředí (75 mM NaCl), jehož rodič nebyl vystaven stresu ze soli (PC 75 mM – černé kruhy). Růst potomka ve slaném prostředí (75 mM NaCl), jehož rodič byl vystaven stresu ze soli (PS 75 mM – černé čtverce). Růst zaznamenán po dobu 49 dnů (osa x) (Aycan et al., 2024).



Obr. 7: Morfologické porovnání potomků, jejichž rodiče nebyli vystaveni stresu ze soli (PC), a potomků, jejichž rodiče byli vystaveni stresu ze soli (PS), ve slaném prostředí (75 mM NaCl) (Aycan et al., 2024).

5.3.4. Dostupnost živin v půdě

Protipólem k suchému období je období záplav. Fluktuaci těchto dvou jevů způsobených klimatickou změnou můžeme již nyní na planetě Zemi pozorovat (Bai et al., 2023). Přebytek vody v půdě způsobuje anoxii a vyplavování živin (Tůma & Klaudyová, 2008). Pro růst, vývoj a celkový metabolismus rostlin jsou živiny velmi důležitým zdrojem (Hassan et al., 2018). Jejich nedostatek způsobuje snížený růst kořenů (Gruber et al., 2013), stonku i listů (Masaka et al., 2008). Množství živin dostupné mateřské rostlině může také ovlivnit celkovou biomasu a kořenové zásoby sacharidů jejího potomka.

Výsledky ze studie na *Plantago lanceolata* ukazují, že potomstvo rostoucí v prostředí stejném na množství živin jako rodič má větší biomasu než do daného prostředí recipročně přesazené potomstvo původem od rodičů z jiných nutričních podmínek prostředí. Tedy v prostředí s deficitem živin mají větší biomasu potomci deficitních rodičů než v tomto prostředí rostoucí potomci rodičů z prostředí bohatého na živiny. Princip platí i obráceně. V prostředí bohatém na živiny mají větší biomasu potomci hojně vyživených rodičů než potomci rodičů postrádající živiny. Potomci také tvořili větší zásoby cukrů v kořeni, pokud se nacházeli v rodičovském prostředí (Latzel et al., 2014). Lze tedy pozorovat, že výhodu v míře tvorby biomasy v daném prostředí mají potomci, jejichž rodiče rostli v témže prostředí. Tato výhoda byla potomkům zprostředkována transgeneračním přenosem a byla potvrzena i dalšími studiemi (Minden et al., 2025). Vzhledem k očekávaným častějším výkyvům počasí by tato vlastnost mohla být klíčová pro udržení rostlinných populací (Lavell et al., 2012).

5.3.5. Světelné podmínky

Rostlinám coby fotoautotrofním organismům slouží světelné záření jako zdroj energie pro tvorbu biomasy. Přílišné osvětlení nebo určitá část spektra ovšem může rostlinám spíše škodit, než podporovat jejich funkce. Rostliny si proto vyvinuly různé ochranné strategie. Tvoří např. fenolické látky sloužící jako fotoprotektanty proti UV-B záření (Jenkins, 2014) nebo voskovou vrstvu či hustou síť trichomů na povrchu listů pro lepší odraz světla (Hauser, 2014; Shepherd & Griffiths, 2006). Takovéto adaptace či přesun do stinných podmínek budou pro rostliny velmi důležité vzhledem ke snižujícímu se albedu planety Země kvůli tání ledů způsobené lidskou aktivitou (Marcianesi et al., 2021).

Potomci rdesna červivce (*Polygonum persicaria*) rostoucího ve stinných podmínkách vykazovali lepší fitness v zastíněném prostoru než v osluněném. Tito potomci se projeví rychlejším nástupem rozmnožování a vyšším celkovým reprodukčním úspěchem. Potomstvo zastíněných rodičů v téže podmínkách také vítězilo při kompetici proti potomstvu slunných stanovišť (Baker et al., 2019). Potomci zastíněných rodičů ve stinných podmínkách měli též zvýšenou alokaci do pletiva listů projevující se většími tenkými listy a rychlejší vývoj prýtu (Baker et al., 2018). K paralelním výsledkům se dopracoval Li a kol. ve studii na klonálně se rozmnožujícím pupečníku asijském (*Centella asiatica*). Míra maximální fotosyntetické kapacity, biomasy a délka stolonů značící adaptivní TGP byly větší u ramet rostoucích v rodičovských světelných podmínkách (světlo o nízké intenzitě) než u ramet jiných podmínek. Neadaptivní TGP ovšem byla pozorována při vysoké světelné intenzitě u potomků rodičů, kteří se nacházeli v totožných podmínkách (Li et al., 2018). Kultivace rostlin v podmínkách s intenzivnějším osvětlením by tak mohla napomoci tvorbě potomků, kteří budou na daný osvit adaptovaní skrz TGP, čemuž nasvědčuje i výzkum Galloway & Etterson (2007).

5.3.6. Interakce rostlin a herbivorů

S globálním oteplováním planety pozorujeme přesun druhů do vyšších zeměpisných šířek (Chen et al., 2011). Mezi ně patří nejen rostliny, ale i jejich hmyzí herbivoři, kteří mohou invadovat nové niky, a škodit tak původním druhům (Ward & Masters, 2007). Rostliny si proti těmto herbivorům vytvořily obranu – mechanickou (trichomy, vosky, trny) a chemickou (sekundární metabolity) (War et al., 2012). Předání této ochrany potomkům skrz TGP by znamenalo potenciál pro odolávání budoucím invazím.

Agrawal a kol. se ve studii zabývali rezistencí ředkve ohnice (*Raphanus raphanistrum*) vůči herbivorům. Vybraní jedinci byli podrobeni okusu larvou bělásky řepového (*Pieris rapae*).

Ukázalo se, že lepší odolnost (ve formě vyššího počtu trichomů na listu a koncentrace určitých forem glukosinolátů) byla zaznamenána u potomků rodičů dříve poškozených okusem (Agrawal, 2001; Agrawal et al., 1999). Větší počet trichomů na listu snižuje míru či vážnost poškození rostliny fytofágem. Experiment na kejklířce skvrnitě (*Mimulus guttatus*) prokázal, že uměle poškození rodiče (v listu vytvořena díra děrovačkou stimulující okus) produkují potomky s větší rezistencí vůči herbivorům díky větší hustotě trichomů (Colicchio, 2017). U ředkve seté (*Raphanus sativus*) bylo zjištěno, že dědičnost chemické a mechanické obrany je závislá na stádiu vývoje potomka, jehož rodič byl poškozen okusem. U takového potomka byla mechanická obrana indukovaná ve fázích od semenáčků až po dospělé jedince, zatím co chemická obrana byla vyvolána pouze u dospělců (Sobral et al., 2021). Opačný závěr ovšem naznačuje studie důsledku herbivorie brouků z čeledi mandelinkovití na fazoli měsíčním (*Phaseolus lunatus*). Chemická obrana (měřena vyšší koncentrací β -glukosidáz a kyanovodíku) u potomků se významně projevila v raných fázích ontogeneze, ale do 4 týdnů se snížila (Ballhorn et al., 2016). Tento transgenerační přenos rezistence vůči herbivorům by velmi pomohl rostlinám, do jejichž domovské oblasti byl introdukován fytofág bez přirozeného predátora, což je velmi častý fenomén zapříčiněný globalizací nebo globálním oteplováním.

5.3.7. Vyšší koncentrace CO₂

Rostliny pro svůj metabolismus mimo jiné potřebují CO₂, jehož koncentrace v atmosféře přibývá (Anwar et al., 2019). Nárůst tohoto plynu vede ke zvýšení fotosyntetické aktivity rostlin, a tedy k příbytku biomasy (Grodzinski et al., 1996). Tento jev ovšem můžeme pozorovat pouze při krátkodobě navýšeném CO₂, ale při dlouhodobém vystavení fotosyntéza začíná stagnovat (Leakey et al., 2009).

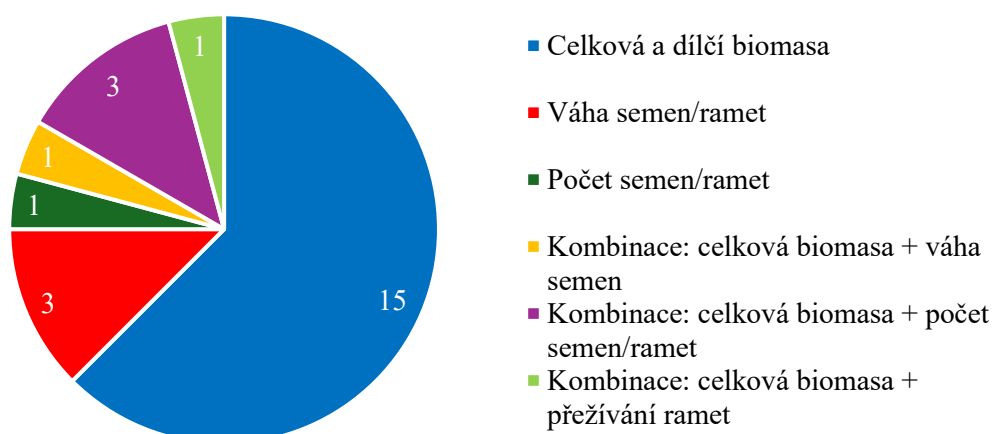
Výzkum, zda je adaptace rostlin na vyšší koncentrace CO₂ transgeneračně přenosná, došel k pozitivním výsledkům. Rostliny huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*) pěstované v růstových komorách o vysoké koncentraci CO₂ (1 000 ppm) se projevují větší mírou růstu než rostliny pěstované v mírné koncentraci CO₂ (450-500 ppm). Rodiče z prostředí s vysokým CO₂ produkují potomky, kteří mají zrychlený růst i v prostředí s mírným CO₂. Bez TGP by tito potomci v mírné koncentraci CO₂ zvětšenou míru růstu nevykazovali (Panda et al., 2023). Při podobném experimentu tentokrát na rýži seté (*Oryza sativa*) vedlo vícegenerační (tedy dlouhodobě) zvýšení CO₂ k relativnímu snížení čisté fotosyntézy a celkovému výnosu oproti dvougeneračnímu působení daného faktoru (Lv et al., 2022). To potvrzuje výše zmíněný fakt, že s postupem času produktivita rostlin přestane narůstat a spíše ustrne na určité úrovni koncentrace CO₂ (Lau et al., 2008).

5.4. Adaptivní hodnota TGP

Transgenerační plasticitu můžeme vyhodnotit jako adaptivní, pokud potomek vykazuje vyšší fitness v mateřském prostředí, tedy právě takovém prostředí, ve kterém se nacházela i jeho matka, než v prostředí cizím (Mousseau & Fox, 1998). TGP lze ovšem zhodnotit i jako maladaptivní, pokud potomek vykazuje nižší fitness v mateřském prostředí (Deng et al., 2021). Jestliže se fitness potomka v mateřském prostředí nezmění, TGP lze popsat jako neadaptivní – neutrální. Zdá se také důležité, jakou vlastností se fitness neboli reprodukční úspěch měří a po dobu kolika generací, aby výsledky co nejvíce odrážely adaptivnost procesu TGP u rostlin.

Proto jsem primárně hledala studie, které experimentálně testovaly vliv TGP právě na fitness potomka. Celkově jsem našla 24 studií na téma TGP a její adaptivní hodnoty (viz *Příloha č. 1 – samostatný excelový soubor*). Tyto studie určovaly fitness potomka měřením jeho celkové nebo dílčí biomasy (15), váhou jeho semen/ramet (3), či počtem jeho semen/ramet (1). Některé studie také zvolily kombinaci těchto a dalších parametrů (5) (*Graf č. 1*). Biomasa potomka a vlastnosti semen/ramet ve všech 24 studiích se opravdu jeví jako odpovídající míry pro hodnocení fitness (Younginger et al., 2017). Avšak na každý individuální výzkum plasticity (fenotypové i transgenerační) by se mělo nahlížet kriticky a zvážit, zda měřené vlastnosti adekvátně hodnotí fitness potomka, a tím i adaptivní hodnotu TGP. Pro rostliny, které nevytváří semena, ale rozmnožují se pomocí ramet, je jejich počet ideálním ukazatelem fitness. Naopak pro rostliny tvořící semena je právě jejich počet či váha vhodnou mírou pro fitness (Kawecki & Ebert, 2004). Jelikož ale neexistuje žádný pevný vědecký konsenzus pro měření fitness rostlin a jejich plasticity, mnoho studií může adaptivnost interpretovat mylně (Bonser, 2021). V rámci mé rešerše jsem narazila na studie, které pro výzkum vlivu TGP na fitness např. měřily nástup kvetení či hustotu průduchů, což jsou ale parametry, které přímo nereflektují reprodukční úspěch (fitness) rostliny. V takovýchto studiích jsem se pokoušela najít, zda fitness neměřily i pomocí lépe odpovídajících mír (viz výše), a pokud ne, do výsledků z rešerše o adaptivní hodnotě TGP jsem je nezahrnovala. V kapitole 5.3.6 *Interakce rostlin a herbivorů* se dvě studie (Colicchio, 2017; Sobral et al., 2021) zabývaly spíše rolí TGP u rezistence potomka proti herbivorům než jejímu vlivu na fitness potomka. Tyto dvě studie použily jako míru pro fitness potomka hustotu trichomů na jeho listu. Adaptivní hodnota TGP v nich nebyla hodnocena, a proto jsem je do celkového shrnutí (*Příloha č. 1 – samostatný excelový soubor*) a grafických znázornění nezahrnula.

Míra pro fitness potomka

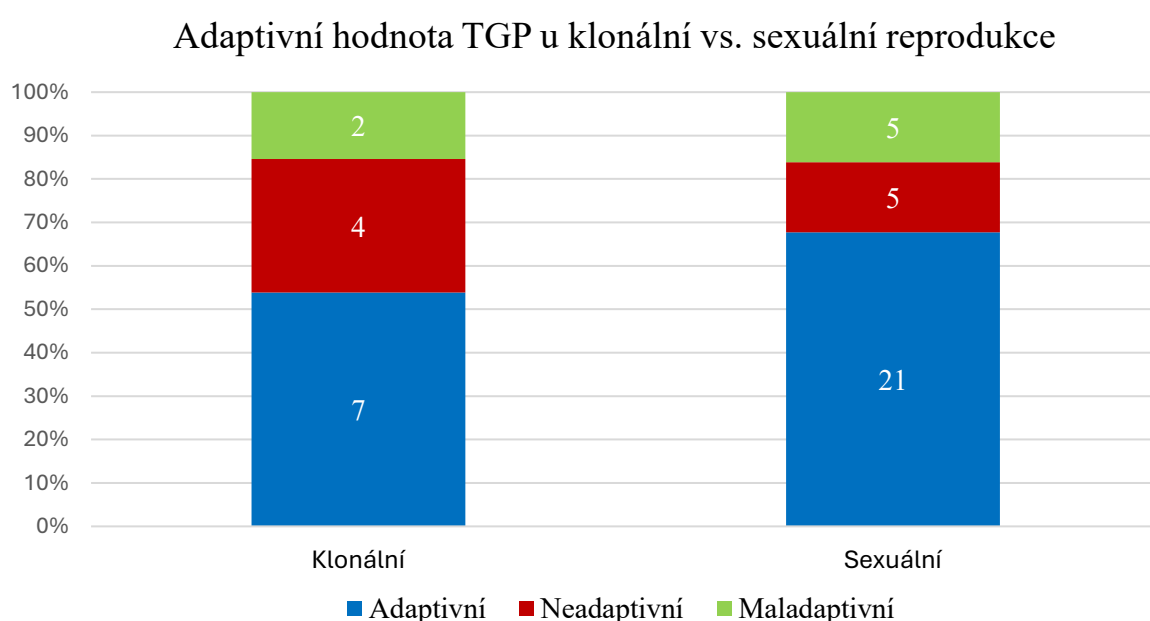


Graf č. 1: Míry pro fitness potomka použité ve studiích vybraných pro rešerši a jejich zastoupení v těchto studiích. Hodnota uvnitř výseče značí počet studií.

Různé metody měření fitness na různých druzích rostlin mohou také vypovídat o skutečnosti, že nález adaptivní hodnoty TGP se ve výzkumech liší. V tomto souboru 24 studií bylo průzkumu TGP podrobena celkem 27 druhů rostlin – 17 druhů jednoletých rostlin (např. *Arabidopsis thaliana*, *Polygonum persicaria*, *Oryza sativa*) a 9 druhů vytrvalých rostlin (např. *Fragaria vesca*, *Trifolium repens*). Jedna studie se věnovala jedincům *Campanulastrum americanum* s jednoletým i dvouletým životním cyklem (Galloway & Etterson, 2007). Z celkového počtu 27 druhů rostlin se jich 22 rozmnožovalo sexuálně, zatímco 4 druhy se rozmnožovaly výhradně klonálně. U jednoho druhu (*Fragaria vesca*) byli testováni jak potomci vzniklí sexuálním rozmnožováním, tak klonálním (Latzel et al., 2025). Sexuálně se množící druhy byly ve většině případů (18 z 22) jednoleté, pouze čtyři druhy byly vytrvalé. Všechny klonálně se množící druhy byly vytrvalé.

Při rešerši literatury o TGP jsem věnovala důraz hlavně na faktory prostředí, které jsou buď přímo ovlivněné změnou klimatu, nebo na ně má klimatická změna částečný účinek skrz komplexní vazby ekosystémů. Ze 24 studií se jich sedm věnovalo suchu, pět teplotním podmínkám, čtyři živinám v půdě, tři světelným podmínkám a koncentraci CO₂ ve vzduchu, dvě studie se věnovaly salinitě půdy a jedna herbivorii. Jedna další studie (Puy et al., 2021) se věnovala roli TGP v kompetici mezi rostlinami, avšak pro roli TGP v kompetiční zdatnosti rostlin jsem v mé bakalářské práci samostatnou kapitolu nevytvořila. Některé z 24 studií se věnovaly více jak jednomu faktoru prostředí.

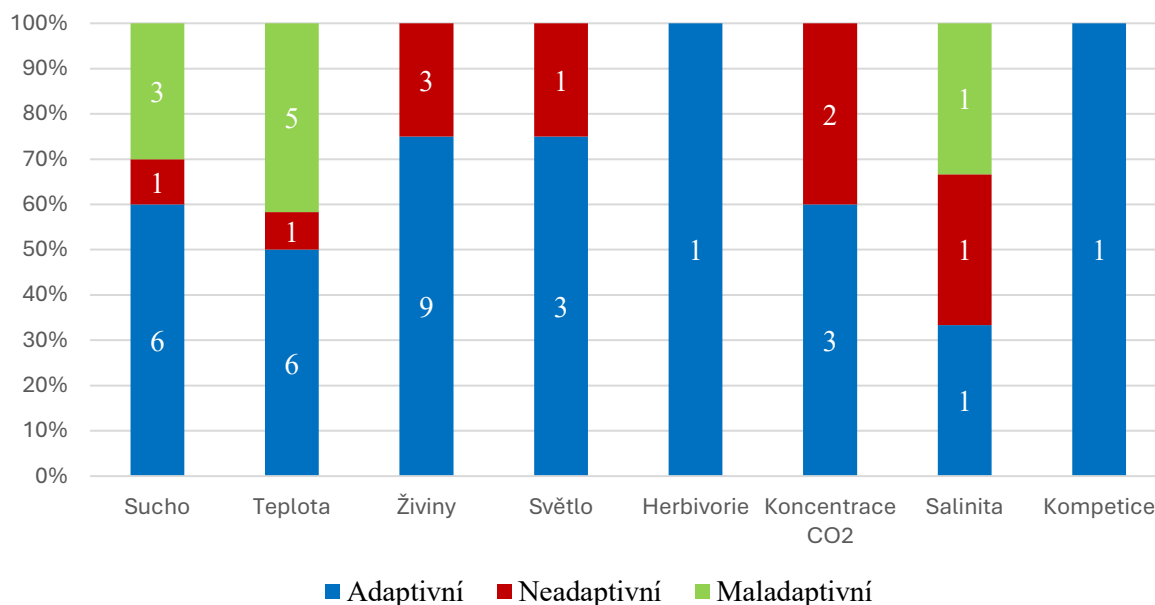
Ve 24 studiích jsem celkem našla testovaných 44 konkrétních případů – některé studie vyhodnotily adaptivní hodnotu TGP u více druhů, více faktorů prostředí či více typů reprodukce. Dohromady bylo nalezeno 28 případů, kdy byla TGP adaptivní, 9 případů, kdy byla TGP neadaptivní a 7 případů, kdy byla TGP maladaptivní. Ve 31 případech se sexuálními druhy jich vykazovalo 68 % adaptivní TGP, 16 % neadaptivní TGP a 16 % maladaptivní TGP. Ve 13 případech s klonálními druhy jich vykazovalo 54 % adaptivní TGP, 31 % neadaptivní TGP a 15 % maladaptivní TGP (*Graf č. 2*). I přesto, že se TGP hlavně zkoumá na sexuálně se množících jedincích, lze si povšimnout, že transgenerační přenos vedoucí k adaptivní TGP byl poměrně silný jak u sexuálně se množících jedinců (68 %), tak i u klonálních jedinců (54 %).



Graf č. 2: Adaptivní hodnota TGP u klonální vs. sexuální reprodukce ze studií vybraných pro rešerši. Hodnota uvnitř sloupce značí počet případů.

Zajímavý je např. výsledek studie Sultan et al., 2009 zmíněné v kapitole 5.3.1, ve které jeden druh rodu *Polygonum* vykazuje adaptivní TGP, kdežto druhý druh téhož rodu projevuje maladaptivní TGP. Za pozornost dále stojí současný nálezk adaptivní i maladaptivní TGP ve třech studiích na stejném druhu (*A. thaliana*) ve stejných zkoumaných podmínkách (teplota) (viz Deng et al., 2021, Groot et al., 2017, Whittle et al., 2009). Důvodem může být různé načasování nebo délka vystavení stresoru či odlišný teplotní gradient ve studiích. Můžeme si také všimnout objevu všech variant adaptivní hodnoty TGP na gradientu teplot od nízkých, přes průměrné, až po vysoké ve studii Sammarco et al., 2022. Na závěr lze ale konstatovat, že ve většině případů v různých podmínkách prostředí převládá projev adaptivní TGP (*Graf č. 3*).

Adaptivní hodnota TGP v různých podmínkách prostředí



Graf č. 3: Poměr adaptivní, neadaptivní a maladaptivní TGP v případech s různými podmínkami prostředí. Hodnota uvnitř sloupce značí počet případů.

Pro studium TGP je tedy nutné správně volit odpovídající vlastnosti pro měření fitness. Je také žádoucí vést experimenty na jedincích z různých populací a po dobu více generací, jelikož doposud se vlastnosti přenesené TGP často projevovaly pouze v prvních či druhých generacích potomků, zatímco v dalších generacích vymizely (Turcotte et al., 2022). Jen v této rešerši došlo 18 studií k závěru, že se vlastnosti mezigeneračně přenesli po dobu jedné generace, v 5 studiích se přenesly vlastnosti po dobu dvou generací a pouze v jedné studii se přenesly vlastnosti po dobu 3 generací. Pozorování transgeneračního přenosu je ale samozřejmě ovlivněno délkou experimentů, potažmo celkovým počtem testovaných generací. Výzkum přítomnosti transgeneračně přenesených vlastností může být nedostatečný, pokud je prováděn jen krátkodobě. Dlouhodobá adaptivní TGP u rostlin by ovšem mohla mít zásadní vliv na jejich přizpůsobení a přežití klimatických změn. Také je ale důležité zmínit, že adaptivní TGP by byla nejvýhodnější v prostředí s málo proměnlivými klimatickými podmínkami, které lze predikovat z generace na generaci. Pokud by se podmínky prostředí mezigeneračně výrazně měnily, mohla by adaptivní TGP jedné generace představovat spíše překážku pro generaci nadcházející. Vzhledem k častěji se vyskytujícím obdobím sucha následovaných obdobími povodní, přizpůsobení se jednomu faktoru prostředí by mohlo vyústit v neúspěch při reakci na druhý faktor prostředí (Bai et al., 2023; Deng et al., 2021). Roli a celkový potenciál TGP je proto nutné zkoumat i v proměnlivých podmínkách prostředí a zhodnotit její adaptivní hodnotu a případnou adaptivní výhodnost v nestabilním prostředí.

6. Závěr

Vzhledem k aktuálně se odehrávající globální změně klimatu, jejíž síla bude do budoucna nabírat na intenzitě, je pro rostliny schopnost adaptace klíčová. Přizpůsobení se nehostinným periodám sucha či kriticky se navyšujícím teplotám a koncentracím skleníkových plynů je nutné pro přežití nejenom rostlin. Některé rostliny mohou nevhodným podmínkám utéct, avšak fragmentace prostředí tento proces znesnadňuje. Migrace je tedy pro rostliny jako organismy s omezenou možností pohybu nepříliš účinným mechanismem. Pro dlouhodobé překonání nevlídných období jsou pro rostliny výhodnější genetické adaptace. Působení selekce a evoluce je ovšem velmi pomalé v porovnání s rychlou změnou klimatu. Této rychlosti se tedy musí vyrovnat i tempo rostlinné adaptace.

Velmi pohotové změny zprostředkovává proces fenotypové plasticity. Modifikace fenotypu rostlinného jedince odehrávající se již během týdnů přináší pozitivní východisko pro vyrovnání se náhle změněným podmínkám prostředí. Avšak pro dlouhodobější vliv tohoto procesu je potřeba, aby fenotypová změna neovlivnila jen jednu generaci, ale aby byla přenesena i do následujících generací. Výzkumy postupně potvrzují fakt, že dědičnost plastické odpovědi na určité faktory prostředí může být zprostředkována transgenerační plasticitou (TGP).

Schopnost matky ovlivnit fenotyp svého potomka bez zásahu do jeho genotypu, a tím ho připravit na očekávané klima, představuje velký potenciál pro reakci na dlouhodobé klimatické změny. Tento proces je mimo jiné zprostředkován mechanismem epigenetických změn, které regulují genovou expresi bez zásahu do DNA sekvence. Jedním z mechanismů epigenetiky je DNA metylace, jejíž podíl na TGP lze potvrdit moderní technikou experimentální demethylace, která se aktuálně hojně využívá pro transgenerační experimenty. Tradiční způsob studia role TGP v adaptaci rostlin ovšem probíhá prostřednictvím přesazovacích experimentů. Pomocí nich můžeme pozorovat, jakou fitness má potomek v prostředí shodujícím se s prostředím jeho matky, či v odlišném prostředí. Z porovnání metylovaných a demetylovaných rostlin a z přesazovacích experimentů můžeme vyhodnotit adaptivní hodnotu TGP.

Pro úspěšnou adaptaci rostlin na podmínky charakteristické pro klimatickou změnu by bylo důležité nalézt adaptivní TGP, kdy se fitness potomka v mateřském prostředí zvyšuje. Ze 44 případů vycházejících z rešerše vybraných studií byla nalezena 28krát adaptivní TGP, 9krát neadaptivní TGP a 7krát maladaptivní TGP. Adaptivní TGP byla nalezena přeci jen ve vyšším zastoupení u sexuálních rostlin než u klonálních. 21 případů ze 31 (tedy 68 % případů) na sexuálních rostlinách a 7 případů ze 13 (tedy 54 % případů) na klonálních rostlinách

vykazovalo adaptivní TGP (*Graf č. 2*). Silnější signál TGP u sexuálních rostlin, než u klonálních rostlin potvrdila i studie Latzel et al., 2025. Výsledky mé rešerše ovšem mohly být ovlivněny celkovým nižším počtem nalezených studií na klonálních rostlinách (pouze 7 studií z 24). Výsledky studií také naznačují, že plastická odpověď byla nejčastěji přenesena pouze po dobu jedné až dvou generací, což představuje vcelku nízký počet pro adaptaci na změněné klimatické podmínky v dlouhodobém měřítku. Takovéto závěry ovšem mohou být ovlivněny krátkým časovým rozsahem výzkumů. Většina studií právě zkoumala přenos plastické odpovědi pouze z rodiče na potomka, tj. přenos po dobu jedné generace, a následné generace výzkumu podrobeny už nebyly. Naopak zbylé studie, které provedly pokus na více generacích (třech až čtyřech), se dopracovaly k výsledkům, že se vlastnost přenesla až do poslední zkoumané generace, tedy právě třetí, či čtvrté. To by mohlo značit, že přenos vlastnosti by se mohl projevit i v následných generacích, pokud by výzkumy pokračovaly déle.

Výše zmíněné poznatky přináší ucelený pohled na význam TGP pro adaptaci rostlin na měnící se klimatické podmínky. Transgenerační přenos vlastností probíhá jak u sexuálně se rozmnožujících druhů, tak i u klonálně se rozmnožujících druhů rostlin v reakci na působení různých faktorů prostředí. Jelikož se ale počet generací, po jejichž dobu byl uskutečněn přenos plastické odpovědi, a finální adaptivní hodnota TGP ve studiích liší, může tato oblast výzkumu podněcovat vhodné téma pro budoucí práci. Ta by se mohla věnovat druhu, který má schopnost jak klonálního, tak i sexuálního rozmnožování pro výzkum síly transgeneračního přenosu na těchto dvou typech reprodukce. Dále by mohlo být zajímavé ohodnotit měřítko pro fitness rostlin, zda právě ta nemohou ovlivňovat výzkum adaptivní hodnoty TGP. Cílem by mohlo být experimentálně ověřit, zda je v různých podmínkách TGP vždy adaptivní, nebo jestli se prokáže i jako maladaptivní, například ve variabilním prostředí mezi generacemi. Budoucí práce by se také mohla zabývat průzkumem přenesení vlastností po dobu více generací než jen jedné, či dvou, pro vyhodnocení adaptivní hodnoty TGP v delším časovém horizontu. Pro to by bylo vhodné zvolit druh s rychlým životním cyklem. Budoucí práce na toto téma by tak mohla rozšířit vědomosti o adaptivní hodnotě TGP a celkové adaptaci rostlin na stresové faktory prostředí.

7. Použitá literatura

- Adams, R. P., & Thornburg, D. (2010). Seed dispersal in *Juniperus*: a review. *PHYTOLOGIA*, 92(3), 424-434.
- Agrawal, A. (2001). Transgenerational consequences of plant responses to herbivory: An adaptive maternal effect? *AMERICAN NATURALIST*, 157(5), 555-569.
- Agrawal, A., Laforsch, C., & Tollrian, R. (1999). Transgenerational induction of defences in animals and plants. *NATURE*, 401(6748), 60-63.
- Akimoto, K., Katakami, H., Kim, H., Ogawa, E., Sano, C., Wada, Y., & Sano, H. (2007). Epigenetic inheritance in rice plants. *ANNALS OF BOTANY*, 100(2), 205-217. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm110>
- Akitt, J. (2018). Some observations on the greenhouse effect at the Earth's surface. *SPECTROCHIMICA ACTA PART A-MOLECULAR AND BIOMOLECULAR SPECTROSCOPY*, 188, 127-134. <https://doi.org/10.1016/j.saa.2017.06.051>
- Amoah, S., Kurup, S., Lopez, C., Welham, S., Powers, S., Hopkins, C.,...King, G. (2012). A Hypomethylated population of *Brassica rapa* for forward and reverse Epi-genetics. *BMC PLANT BIOLOGY*, 12, Article 193. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-193>
- Anderson, J., & Song, B. (2020). Plant adaptation to climate change-Where are we? *JOURNAL OF SYSTEMATICS AND EVOLUTION*, 58(5), 533-545. <https://doi.org/10.1111/jse.12649>
- Anderson, J., Willis, J., & Mitchell-Olds, T. (2011). Evolutionary genetics of plant adaptation. *TRENDS IN GENETICS*, 27(7), 258-266. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2011.04.001>
- Anwar, M., Iftikhar, M., Khush Bakhat, B., Sohail, N., Baqar, M., Yasir, A., & Nizami, A. (2019). Sources of carbon dioxide and environmental issues. *Sustainable Agriculture Reviews 37: Carbon Sequestration Vol. 1 Introduction and Biochemical Methods*, 13-36.
- Arnold, P., Wang, S., Catling, A., Kruuk, L., & Nicotra, A. (2022). Patterns of phenotypic plasticity along a thermal gradient differ by trait type in an alpine plant. *FUNCTIONAL ECOLOGY*, 36(9), 2412-2428. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14128>
- Atkin, O., & Tjoelker, M. (2003). Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *TRENDS IN PLANT SCIENCE*, 8, 343-351. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(03\)00136-5](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(03)00136-5)
- Aycan, M., Nahar, L., Baslam, M., & Mitsui, T. (2023). B-type response regulator hst1 controls salinity tolerance in rice by regulating transcription factors and antioxidant mechanisms. *PLANT PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY*, 196, 542-555. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.02.008>
- Aycan, M., Nahar, L., Baslam, M., & Mitsui, T. (2024). Transgenerational plasticity in salinity tolerance of rice: unraveling non-genetic phenotypic modifications and environmental influences. *JOURNAL OF EXPERIMENTAL BOTANY*, 75(16), 5037-5053. <https://doi.org/10.1093/jxb/erae211>
- Bai, X., Zhao, C., Tang, Y., Zhang, Z., Yang, B., & Wang, Z. (2023). Identification, physical mechanisms and impacts of drought-flood abrupt alternation: a review. *FRONTIERS IN EARTH SCIENCE*, 11, Article 1203603. <https://doi.org/10.3389/feart.2023.1203603>
- Baker, B., Berg, L., & Sultan, S. (2018). Context-Dependent Developmental Effects of Parental Shade Versus Sun Are Mediated by DNA Methylation. *FRONTIERS IN PLANT SCIENCE*, 9, Article 1251. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01251>
- Baker, B., Sultan, S., Lopez-Ichikawa, M., & Waterman, R. (2019). Transgenerational effects of parental light environment on progeny competitive performance and lifetime fitness. *PHILOSOPHICAL TRANSACTIONS OF THE ROYAL SOCIETY B-BIOLOGICAL SCIENCES*, 374(1768), Article 20180182. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0182>
- Ballhorn, D., Kautz, S., & Laumann, J. (2016). Herbivore damage induces a transgenerational increase of cyanogenesis in wild lima bean (*Phaseolus lunatus*). *CHEMOECOLOGY*, 26(1), 1-5. <https://doi.org/10.1007/s00049-015-0201-x>
- Baubec, T., Pecinka, A., Rozhon, W., & Mittelsten Scheid, O. (2009). Effective, homogeneous and transient interference with cytosine methylation in plant genomic DNA by zebularine. *PLANT JOURNAL*, 57(3), 542-554. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03699.x>

- Berry, J., & Bjorkman, O. (1980). Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher Plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 31, 491-543.
- Birkeland, S., Skjetne, I., Brysting, A., Elven, R., & Alsos, I. (2017). Living on the edge: conservation genetics of seven thermophilous plant species in a high Arctic archipelago. *AOB PLANTS*, 9, Article plx001. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plx001>
- Bond, D., & Baulcombe, D. (2014). Small RNAs and heritable epigenetic variation in plants. *TRENDS IN CELL BIOLOGY*, 24(2), 100-107. <https://doi.org/10.1016/j.tcb.2013.08.001>
- Bonser, S. (2021). Misinterpreting the adaptive value of phenotypic plasticity in studies on plant adaptation to new and variable environments. *PLANT BIOLOGY*, 23(5), 683-685. <https://doi.org/10.1111/plb.13282>
- Boonman, C., Huijbregts, M., Benítez-López, A., Schipper, A., Thuiller, W., & Santini, L. (2022). Trait-based projections of climate change effects on global biome distributions. *DIVERSITY AND DISTRIBUTIONS*, 28, 25-37. <https://doi.org/10.1111/ddi.13431>
- Borger, C., Walsh, M., Scott, J., & Powles, S. (2007). Tumbleweeds in the Western Australian cropping system: seed dispersal characteristics of *Salsola australis*. *WEED RESEARCH*, 47(5), 406-414.
- Bossdorf, O., Arcuri, D., Richards, C., & Pigliucci, M. (2010). Experimental alteration of DNA methylation affects the phenotypic plasticity of ecologically relevant traits in *Arabidopsis thaliana*. *EVOLUTIONARY ECOLOGY*, 24(3), 541-553. <https://doi.org/10.1007/s10682-010-9372-7>
- Boyko, A., Blevins, T., Yao, Y., Golubov, A., Bilichak, A., Ilnytsky, Y.,...Kovalchuk, I. (2010). Transgenerational adaptation of *Arabidopsis* to stress requires DNA methylation and the function of dicer-like proteins. *PLOS ONE*, 5(3), Article e9514. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009514>
- Breitschwerdt, E., Jandt, U., & Bruelheide, H. (2019). Trait-performance relationships of grassland plant species differ between common garden and field conditions. *ECOLOGY AND EVOLUTION*, 9(4), 1691-1701. <https://doi.org/10.1002/ece3.4818>
- Brukhin, V., & Albertini, E. (2021). Epigenetic Modifications in Plant Development and Reproduction. *EPIGENOMES*, 5(4), Article 25. <https://doi.org/10.3390/epigenomes5040025>
- Cao, S., Wang, L., Han, T., Ye, W., Liu, Y., Sun, Y.,...Chen, Z. (2022). Small RNAs mediate transgenerational inheritance of genome-wide trans-acting epialleles in maize. *GENOME BIOLOGY*, 23(1), Article 53. <https://doi.org/10.1186/s13059-022-02614-0>
- Casal, J. (2013). Photoreceptor Signaling Networks in Plant Responses to Shade. In *ANNUAL REVIEW OF PLANT BIOLOGY*, VOL 64 (Vol. 64, pp. 403-427).
- Casal, J., & Balasubramanian, S. (2019). Thermomorphogenesis. In *ANNUAL REVIEW OF PLANT BIOLOGY*, VOL 70 (Vol. 70, pp. 321-346).
- Chen, I., Hill, J., Ohlemüller, R., Roy, D., & Thomas, C. (2011). Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *SCIENCE*, 333(6045), 1024-1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
- Chen, X., Bezodis, W., González-Suárez, P., Knitthoffer, V., Goldson, A., Lister, A.,...Penfield, S. (2024). Trans-generational adaptation to maternal climate through hormone transport in plants. *bioRxiv*, 2024.2010.2004.616646.
- Chevin, L., Lande, R., & Mace, G. (2010). Adaptation, Plasticity, and Extinction in a Changing Environment: Towards a Predictive Theory. *PLOS BIOLOGY*, 8, Article e1000357. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000357>
- Chung, M., Merilä, J., Li, J., Mao, K., Lopez-Pujol, J., Tsumura, Y., & Chung, M. (2023). Neutral and adaptive genetic diversity in plants: An overview. *FRONTIERS IN ECOLOGY AND EVOLUTION*, 11, Article 1116814. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1116814>
- Cleland, E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H., & Schwartz, M. (2007). Shifting plant phenology in response to global change. *TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION*, 22, 357-365. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.04.003>
- Clements, D., & Jones, V. (2021). Rapid Evolution of Invasive Weeds Under Climate Change: Present Evidence and Future Research Needs. *FRONTIERS IN AGRONOMY*, 3, Article 664034. <https://doi.org/10.3389/fagro.2021.664034>
- Colicchio, J. (2017). Transgenerational effects alter plant defence and resistance in nature. *JOURNAL OF EVOLUTIONARY BIOLOGY*, 30(4), 664-680. <https://doi.org/10.1111/jeb.13042>

- Colicchio, J., Kelly, J., & Hileman, L. (2018). Parental experience modifies the *Mimulus methylome*. *BMC GENOMICS*, 19, Article 746. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-5087-x>
- Corlett, R., & Westcott, D. (2013). Will plant movements keep up with climate change? *TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION*, 28, 482-488. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.04.003>
- Crous, K., Drake, J., Aspinwall, M., Sharwood, R., Tjoelker, M., & Ghannoum, O. (2018). Photosynthetic capacity and leaf nitrogen decline along a controlled climate gradient in provenances of two widely distributed *Eucalyptus* species. *GLOBAL CHANGE BIOLOGY*, 24(10), 4626-4644. <https://doi.org/10.1111/gcb.14330>
- Cunze, S., Heydel, F., & Tackenberg, O. (2013). Are Plant Species Able to Keep Pace with the Rapidly Changing Climate? *PLOS ONE*, 8, Article e67909. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0067909>
- Daniel, R., Danson, M., Eisenthal, R., Lee, C., & Peterson, M. (2008). The effect of temperature on enzyme activity: new insights and their implications. *EXTREMOPHILES*, 12, 51-59. <https://doi.org/10.1007/s00792-007-0089-7>
- Davis, M., Shaw, R., & Etterson, J. (2005). Evolutionary responses to changing climate. *ECOLOGY*, 86, 1704-1714.
- de Villemereuil, P., Gaggiotti, O., Mouterde, M., & Till-Bottraud, I. (2016). Common garden experiments in the genomic era: new perspectives and opportunities. *HEREDITY*, 116(3), 249-254. <https://doi.org/10.1038/hdy.2015.93>
- Deng, Y., Bossdorf, O., & Scheepens, J. (2021). Transgenerational effects of temperature fluctuations in *Arabidopsis thaliana*. *AOB PLANTS*, 13(6), Article plab064. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plab064>
- DeWitt, T., Sih, A., & Wilson, D. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION*, 13, 77-81.
- Diver, D., & Savage, J. (2024). Weighing the risks and benefits of flowering early in the spring for the woody perennial *Prunus pumila*. *AMERICAN JOURNAL OF BOTANY*, 111(11). <https://doi.org/10.1002/ajb2.16417>
- Dodd, R., & Douhovnikoff, V. (2016). Adjusting to Global Change through Clonal Growth and Epigenetic Variation. *FRONTIERS IN ECOLOGY AND EVOLUTION*, 4, Article 86. <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00086>
- Duchêne, E., Huard, F., Dumas, V., Schneider, C., & Merdinoglu, D. (2010). The challenge of adapting grapevine varieties to climate change. *CLIMATE RESEARCH*, 41, 193-204. <https://doi.org/10.3354/cr00850>
- Duempelmann, L., Skribbe, M., & Bühler, M. (2020). Small RNAs in the Transgenerational Inheritance of Epigenetic Information. *TRENDS IN GENETICS*, 36(3), 203-214. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2019.12.001>
- Engqvist, L., & Reinhold, K. (2016). Adaptive trans-generational phenotypic plasticity and the lack of an experimental control in reciprocal match/mismatch experiments. *METHODS IN ECOLOGY AND EVOLUTION*, 7(12), 1482-1488. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12618>
- Eslaminejad, M., Fani, N., & Shakhoseini, M. (2013). Epigenetic Regulation of Osteogenic and Chondrogenic Differentiation of Mesenchymal stem Cells in Culture. *CELL JOURNAL*, 15(1), 1-10.
- Etterson, J., & Shaw, R. (2001). Constraint to adaptive evolution in response to global warming. *SCIENCE*, 294(5540), 151-154.
- Fakhr, M., Hagh, M., Shانهbandi, D., & Baradaran, B. (2013). DNA Methylation Pattern as Important Epigenetic Criterion in Cancer. *GENETICS RESEARCH INTERNATIONAL*, 2013, Article 317569. <https://doi.org/10.1155/2013/317569>
- Fernandez, G. (2007). Design and analysis of commonly used comparative horticultural experiments. *HORTSCIENCE*, 42(5), 1052-1069.
- Ferreira, L., Azevedo, V., Maroco, J., Oliveira, M., & Santos, A. (2015). Salt Tolerant and Sensitive Rice Varieties Display Differential Methylome Flexibility under Salt Stress. *PLOS ONE*, 10(5), Article e0124060. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124060>
- Flegr, J. (1998). On the "origin" of natural selection by means of speciation. *RIVISTA DI BIOLOGIA-BIOLOGY FORUM*, 91(2), 291-304.

- Franks, S., Sim, S., & Weis, A. (2007). Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE UNITED STATES OF AMERICA*, 104(4), 1278-1282. <https://doi.org/10.1073/pnas.0608379104>
- Galindo-González, L., Sarmiento, F., & Quimbaya, M. (2018). Shaping Plant Adaptability, Genome Structure and Gene Expression through Transposable Element Epigenetic Control: Focus on Methylation. *AGRONOMY-BASEL*, 8(9), Article 180. <https://doi.org/10.3390/agronomy8090180>
- Gallego-Tévar, B., Hidalgo-Galvez, M. D., Cambrollé, J., Martínez-Muñoz, M., Villar-Godoy, A., & Pérez-Ramos, I. M. (2022). Transgenerational responses to climate change in Mediterranean annual species with contrasting functional strategies. *Environmental and Experimental Botany*, 196, Article 104817. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.104817>
- Galloway, L., & Etterson, J. (2007). Transgenerational plasticity is adaptive in the wild. *SCIENCE*, 318(5853), 1134-1136. <https://doi.org/10.1126/science.1148766>
- Gelaw, T., & Sanan-Mishra, N. (2021). Non-Coding RNAs in Response to Drought Stress. *INTERNATIONAL JOURNAL OF MOLECULAR SCIENCES*, 22(22), Article 12519. <https://doi.org/10.3390/ijms222212519>
- Genua-Olmedo, A., Temmerman, S., Ibáñez, C., & Alcaraz, C. (2022). Evaluating adaptation options to sea level rise and benefits to agriculture: The Ebro Delta showcase. *SCIENCE OF THE TOTAL ENVIRONMENT*, 806, Article 150624. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150624>
- Gianoli, E., & Valladares, F. (2012). Studying phenotypic plasticity: the advantages of a broad approach. *BIOLOGICAL JOURNAL OF THE LINNEAN SOCIETY*, 105, 1-7. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01793.x>
- Godó, L., Valkó, O., Borza, S., & Deák, B. (2022). A global review on the role of small rodents and lagomorphs (clade Glires) in seed dispersal and plant establishment. *GLOBAL ECOLOGY AND CONSERVATION*, 33, Article e01982. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01982>
- González, A., Chrtek, J., Dobrev, P., Dumalasová, V., Fehrer, J., Mráz, P., & Latzel, V. (2016). Stress-induced memory alters growth of clonal off spring of white clover (*Trifolium repens*). *AMERICAN JOURNAL OF BOTANY*, 103(9), 1567-1574. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500526>
- González, A., Preite, V., Verhoeven, K., & Latzel, V. (2018). Transgenerational effects and epigenetic memory in the clonal plant *Trifolium repens*. *FRONTIERS IN PLANT SCIENCE*, 9, Article 1677. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01677>
- González-Varo, J., López-Bao, J., & Guitián, J. (2017). Seed dispersers help plants to escape global warming. *OIKOS*, 126(11), 1600-1606. <https://doi.org/10.1111/oik.04508>
- Grodzinski, B., Woodrow, L., Leonardos, E., Dixon, M., & Tsujita, M. (1996). Plant responses to short- and long-term exposures to high carbon dioxide levels in closed environments. In *NATURAL AND ARTIFICIAL ECOSYSTEMS* (Vol. 18, pp. 203-211).
- Groot, M., Kubisch, A., Ouborg, N., Pagel, J., Schmid, K., Vergeer, P., & Lampei, C. (2017). Transgenerational effects of mild heat in *Arabidopsis thaliana* show strong genotype specificity that is explained by climate at origin. *NEW PHYTOLOGIST*, 215(3), 1221-1234. <https://doi.org/10.1111/nph.14642>
- Gruber, B., Giehl, R., Friedel, S., & von Wirén, N. (2013). Plasticity of the *Arabidopsis* Root System under Nutrient Deficiencies. *PLANT PHYSIOLOGY*, 163(1), 161-179. <https://doi.org/10.1104/pp.113.218453>
- Hassan, S. M., Ibrahim, A., Hassan, S. K., Haasan, H., Majeed, A., Siddiqi, S. A., & Naeem, N. (2018). Importance of Nutrients on Growth and Development: A Review. *Lahore Garrison University Journal of Life Sciences*, 2(3), 190-196.
- Hatfield, J., & Prueger, J. (2015). Temperature extremes: Effect on plant growth and development. *WEATHER AND CLIMATE EXTREMES*, 10, 4-10. <https://doi.org/10.1016/j.wace.2015.08.001>
- Hauser, M. (2014). Molecular basis of natural variation and environmental control of trichome patterning. *FRONTIERS IN PLANT SCIENCE*, 5, Article 320. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00320>
- Hauser, M., Aufsatz, W., Jonak, C., & Luschig, C. (2011). Transgenerational epigenetic inheritance in plants. *BIOCHIMICA ET BIOPHYSICA ACTA-GENE REGULATORY MECHANISMS*, 1809(8), 459-468. <https://doi.org/10.1016/j.bbagr.2011.03.007>

- Heard, E., & Martienssen, R. (2014). Transgenerational Epigenetic Inheritance: Myths and Mechanisms. *CELL*, 157(1), 95-109. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2014.02.045>
- Herman, J., & Sultan, S. (2011). Adaptive transgenerational plasticity in plants: case studies, mechanisms, and implications for natural populations. *FRONTIERS IN PLANT SCIENCE*, 2, Article 102. <https://doi.org/10.3389/fpls.2011.00102>
- Herman, J., Sultan, S., Horgan-Kobelski, T., & Riggs, C. (2012). Adaptive transgenerational plasticity in an annual plant: grandparental and parental drought stress enhance performance of seedlings in dry soil. *INTEGRATIVE AND COMPARATIVE BIOLOGY*, 52(1), 77-88. <https://doi.org/10.1093/icb/ics041>
- Hoffmann, A., & Sgrò, C. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *NATURE*, 470, 479-485. <https://doi.org/10.1038/nature09670>
- Holeski, L. M., Jander, G., & Agrawal, A. A. (2012). Transgenerational defense induction and epigenetic inheritance in plants. *Trends in ecology & evolution*, 27(11), 618-626.
- Hou, J., Lu, D., Mason, A., Li, B., Xiao, M., An, S., & Fu, D. (2019). Non-coding RNAs and transposable elements in plant genomes: emergence, regulatory mechanisms and roles in plant development and stress responses. *PLANTA*, 250(1), 23-40. <https://doi.org/10.1007/s00425-019-03166-7>
- Howe, H., & Smallwood, J. (1982). Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 201-228.
- Huang, J., Yang, M., & Zhang, X. (2016). The function of small RNAs in plant biotic stress response. *JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY*, 58(4), 312-327. <https://doi.org/10.1111/jipb.12463>
- Ibañez, V., Masuelli, R., & Marfil, C. (2021). Environmentally induced phenotypic plasticity and DNA methylation changes in a wild potato growing in two contrasting Andean experimental gardens. *HEREDITY*, 126(1), 50-62. <https://doi.org/10.1038/s41437-020-00355-z>
- Ito, H. (2014). Plant models of transgenerational epigenetic inheritance. In *Transgenerational Epigenetics* (pp. 147-161). Elsevier.
- Jenkins, G. (2014). The UV-B Photoreceptor UVR8: From Structure to Physiology. *PLANT CELL*, 26(1), 21-37. <https://doi.org/10.1105/tpc.113.119446>
- Johansson, M., & Nilsson, C. (1993). Hydrochory, population dynamics and distribution of the clonal aquatic plant *Ranunculus lingua*. *JOURNAL OF ECOLOGY*, 81(1), 81-91.
- Jordano, P., García, C., Godoy, J., & García-Castaño, J. (2007). Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE UNITED STATES OF AMERICA*, 104(9), 3278-3282. <https://doi.org/10.1073/pnas.0606793104>
- Jullien, P., & Berger, F. (2010). DNA methylation reprogramming during plant sexual reproduction? *TRENDS IN GENETICS*, 26(9), 394-399. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2010.06.001>
- Jump, A., & Peñuelas, J. (2005). Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *ECOLOGY LETTERS*, 8, 1010-1020. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x>
- Karimi, S., Hemami, M., Esfahani, M., & Baltzinger, C. (2020). Endozoochorous dispersal by herbivores and omnivores is mediated by germination conditions. *BMC ECOLOGY*, 20(1), Article 49. <https://doi.org/10.1186/s12898-020-00317-3>
- Kawecki, T., & Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *ECOLOGY LETTERS*, 7(12), 1225-1241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x>
- Latzel, V., Janecek, S., Dolezal, J., Klimesová, J., & Bossdorf, O. (2014). Adaptive transgenerational plasticity in the perennial *Plantago lanceolata*. *OIKOS*, 123(1), 41-46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00537.x>
- Latzel, V., & Klimesová, J. (2010). Transgenerational plasticity in clonal plants. *EVOLUTIONARY ECOLOGY*, 24, 1537-1543. <https://doi.org/10.1007/s10682-010-9385-2>
- Latzel, V., Mizgur-Hribar, D., Sammarco, I., & Janousková, M. (2025). Transgenerational effects of mycorrhiza are stronger in sexual than in clonal offspring of *Fragaria vesca* and are partly adaptive. *JOURNAL OF ECOLOGY*, 113(2), 289-301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14420>
- Latzel, V., Puy, J., Thieme, M., Bucher, E., Götzenberger, L., & de Bello, F. (2023). Phenotypic diversity influenced by a transposable element increases productivity and resistance to competitors in

- plant populations. *JOURNAL OF ECOLOGY*, 111(11), 2376-2387. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14185>
- Lau, J., Peiffer, J., Reich, P., & Tiffin, P. (2008). Transgenerational effects of global environmental change: long-term CO₂ and nitrogen treatments influence offspring growth response to elevated CO₂. *OECOLOGIA*, 158(1), 141-150. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1127-6>
- Lavell, A., Oppenheimer, M., Diop, C., Hess, J., Lempert, R., Li, J., & Myeong, S. (2012). Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation. *A special report of working groups I and II of the intergovernmental panel on climate change (IPCC)*, 3, 25-64.
- Law, J., & Jacobsen, S. (2010). Establishing, maintaining and modifying DNA methylation patterns in plants and animals. *NATURE REVIEWS GENETICS*, 11(3), 204-220. <https://doi.org/10.1038/nrg2719>
- Leakey, A., Ainsworth, E., Bernacchi, C., Rogers, A., Long, S., & Ort, D. (2009). Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. *JOURNAL OF EXPERIMENTAL BOTANY*, 60(10), 2859-2876. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp096>
- Lee, H., Calvin, K., Dasgupta, D., Krinner, G., Mukherji, A., Thorne, P.,...Barret, K. (2023). IPCC, 2023: Climate Change 2023: Synthesis Report, Summary for Policymakers. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland.
- Leishman, M. R., Wright, I. J., Moles, A. T., & Westoby, M. (2000). The evolutionary ecology of seed size. In *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (pp. 31-57). CABI publishing Wallingford UK.
- Li, K., Chem, J., Wei, Q., Li, Q., & Lei, N. (2018). Effects of Transgenerational Plasticity on Morphological and Physiological Properties of Stoloniferous Herb *Centella asiatica* Subjected to High/Low Light. *FRONTIERS IN PLANT SCIENCE*, 9, Article 1640. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01640>
- Lin, X., Yin, J., Wang, Y., Yao, J., Li, Q., Latzel, V.,...Zhang, Y. (2024). Environment-induced heritable variations are common in *Arabidopsis thaliana*. *NATURE COMMUNICATIONS*, 15(1), Article 4615. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-49024-3>
- Liu, L., Hoogenboom, G., & Ingram, K. (2000). Controlled-environment sunlit plant growth chambers. *CRITICAL REVIEWS IN PLANT SCIENCES*, 19(4), 347-375.
- Liu, X., Chuang, Y., Chiou, C., Chin, D., Shen, F., & Yeh, K. (2012). Methylation effect on chalcone synthase gene expression determines anthocyanin pigmentation in floral tissues of two *Oncidium* orchid cultivars. *PLANTA*, 236(2), 401-409. <https://doi.org/10.1007/s00425-012-1616-z>
- Liu, X., Man, X., Chen, M., Zhao, C., Liu, C., Tong, J.,...Qu, B. (2024). Transgenerational plasticity in morphological characteristics and biomass of the invasive plant *Xanthium strumarium*. *Ecological Applications*, 34(1), e2920.
- Lv, C., Hu, Z., Wei, J., & Wang, Y. (2022). Transgenerational effects of elevated CO₂ on rice photosynthesis and grain yield. *PLANT MOLECULAR BIOLOGY*, 110(4-5), 413-424. <https://doi.org/10.1007/s11103-022-01294-5>
- Lynch, J. (2013). Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *ANNALS OF BOTANY*, 112(2), 347-357. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs293>
- Lysenko, T. (1945). Heredity and Its Variability.
- Marcianesi, F., Aulicino, G., & Wadhams, P. (2021). Arctic sea ice and snow cover albedo variability and trends during the last three decades. *POLAR SCIENCE*, 28, Article 100617. <https://doi.org/10.1016/j.polar.2020.100617>
- Masaka, J., Muguti, P., & Chivandi, E. (2008). Nutrient deficiency effects on the biometric characteristics of tobacco seedlings in float tray systems. *JOURNAL OF PLANT NUTRITION*, 31(5), 797-808. <https://doi.org/10.1080/01904160802043072>
- Masková, T., & Herben, T. (2018). Root:shoot ratio in developing seedlings: How seedlings change their allocation in response to seed mass and ambient nutrient supply. *ECOLOGY AND EVOLUTION*, 8(14), 7143-7150. <https://doi.org/10.1002/ece3.4238>
- Memmott, J., Craze, P., Waser, N., & Price, M. (2007). Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *ECOLOGY LETTERS*, 10(8), 710-717. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01061.x>

- Metz, J., Liancourt, P., Kigel, J., Harel, D., Sternberg, M., & Tielbörger, K. (2010). Plant survival in relation to seed size along environmental gradients: a long-term study from semi-arid and Mediterranean annual plant communities. *JOURNAL OF ECOLOGY*, 98(3), 697-704. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01652.x>
- Minden, V., Verhoeven, K., & Venterink, H. (2025). Parental environment nitrogen and phosphorus availability affects offspring traits of eight annual plant species. *OIKOS*, 2025(4). <https://doi.org/10.1111/oik.10993>
- Mousseau, T., & Fox, C. (1998). The adaptive significance of maternal effects. *TRENDS IN ECOLOGY & EVOLUTION*, 13(10), 403-407.
- Munns, R., & Tester, M. (2008). Mechanisms of salinity tolerance. *ANNUAL REVIEW OF PLANT BIOLOGY*, 59, 651-681. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>
- Murtaza, G., Rasool, F., Habib, R., Javed, T., Sardar, K., Ayub, M. M.,...Rasool, A. (2016). A review of morphological, physiological and biochemical responses of plants under drought stress conditions. *Imp. J. Interdiscip. Res*, 2(12), 1600-1606.
- Münzbergová, Z., & Hadincová, V. (2017). Transgenerational plasticity as an important mechanism affecting response of clonal species to changing climate. *ECOLOGY AND EVOLUTION*, 7(14), 5236-5247. <https://doi.org/10.1002/ece3.3105>
- Münzbergová, Z., Latzel, V., Surinová, M., & Hadincová, V. (2019). DNA methylation as a possible mechanism affecting ability of natural populations to adapt to changing climate. *OIKOS*, 128(1), 124-134. <https://doi.org/10.1111/oik.05591>
- Napier, J., Heckman, R., & Juenger, T. (2023). Gene-by-environment interactions in plants: Molecular mechanisms, environmental drivers, and adaptive plasticity. *PLANT CELL*, 35, 109-124. <https://doi.org/10.1093/plcell/koac322>
- NASA. ((n.d)). *Atmospheric Carbon Dioxide Increase*. Retrieved 19. 9. from <https://science.nasa.gov/resource/atmospheric-carbon-dioxide-increase/>
- Neilson, R., Pitelka, L., Solomon, A., Nathan, R., Midgley, G., Fragoso, J.,...Thompson, K. (2005). Forecasting regional to global plant migration in response to climate change. *BIOSCIENCE*, 55(9), 749-759.
- Nonami, H., & Boyer, J. (1989). Turgor and Growth at Low Water Potentials. *PLANT PHYSIOLOGY*, 89(3), 798-804.
- Panda, K., Mohanasundaram, B., Gutierrez, J., McLain, L., Castillo, S., Sheng, H.,...Slotkin, R. (2023). The plant response to high CO₂ levels is heritable and orchestrated by DNA methylation. *NEW PHYTOLOGIST*, 238(6), 2427-2439. <https://doi.org/10.1111/nph.18876>
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *NATURE*, 421, 37-42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Poulsen, J., Beirne, C., Rundel, C., Baldino, M., Kim, S., Knorr, J.,...Wright, J. (2021). Long Distance Seed Dispersal by Forest Elephants. *FRONTIERS IN ECOLOGY AND EVOLUTION*, 9, Article 789264. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.789264>
- Puy, J., de Bello, F., Dvorakova, H., Medina, N., Latzel, V., & Carmona, C. (2021). Competition-induced transgenerational plasticity influences competitive interactions and leaf decomposition of offspring. *NEW PHYTOLOGIST*, 229, 3497-3507. <https://doi.org/10.1111/nph.17037>
- Puy, J., Dvoráková, H., Carmona, C., de Bello, F., Hiiesalu, I., & Latzel, V. (2018). Improved demethylation in ecological epigenetic experiments: Testing a simple and harmless foliar demethylation application. *METHODS IN ECOLOGY AND EVOLUTION*, 9(3), 744-753. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12903>
- Quan, J., Münzbergová, Z., & Latzel, V. (2022). Time dynamics of stress legacy in clonal transgenerational effects: A case study on *Trifolium repens*. *ECOLOGY AND EVOLUTION*, 12(5), Article e8959. <https://doi.org/10.1002/ece3.8959>
- Quarato, P., Singh, M., Bourdon, L., & Cecere, G. (2022). Inheritance and maintenance of small RNA-mediated epigenetic effects. *BIOESSAYS*, 44(6), Article 2100284. <https://doi.org/10.1002/bies.202100284>
- Rae, J., Zhang, Y., Liu, X., Foster, G., Stoll, H., & Whiteford, R. (2021). Atmospheric CO₂ over the Past 66 Million Years from Marine Archives. In *ANNUAL REVIEW OF EARTH AND PLANETARY SCIENCES*, VOL 49, 2021 (Vol. 49, pp. 609-641).

- Rasmann, S., De Vos, M., Casteel, C., Tian, D., Halitschke, R., Sun, J.,...Jander, G. (2012). Herbivory in the Previous Generation Primes Plants for Enhanced Insect Resistance. *PLANT PHYSIOLOGY*, 158(2), 854-863. <https://doi.org/10.1104/pp.111.187831>
- Rehman, R. S., Ali, M., Zafar, S. A., Bashir, H., Pasha, A. N., Javed, A.,...Shah, W. A. (2022). Regulatory Role of DNA Methylation and Its Significance in Plants. *Asian J. Biochem. Gen. Mol. Bio*, 11(3), 1-15.
- Rengasamy, P. (2010). Soil processes affecting crop production in salt-affected soils. *FUNCTIONAL PLANT BIOLOGY*, 37(7), 613-620. <https://doi.org/10.1071/FP09249>
- Rival, A., Beulé, T., Bertossi, F., Tregear, J., & Jaligot, E. (2010). Plant Epigenetics: From Genomes to Epigenomes. *NOTULAE BOTANICAE HORTI AGROBOTANICI CLUJ-NAPOCA*, 38(2), 9-15.
- Roach, D., & Wulff, R. (1987). Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 209-235.
- Sage, R. (2020). Global change biology: A primer. *GLOBAL CHANGE BIOLOGY*, 26, 3-30. <https://doi.org/10.1111/gcb.14893>
- Salinas, S., Brown, S. C., Mangel, M., & Munch, S. B. (2013). Non-genetic inheritance and changing environments. *Non-Genetic Inheritance*, 1.
- Sammarco, I., Muenzbergova, Z., & Latzel, V. (2022). DNA Methylation Can Mediate Local Adaptation and Response to Climate Change in the Clonal Plant *Fragaria vesca*: Evidence From a European-Scale Reciprocal Transplant Experiment. *FRONTIERS IN PLANT SCIENCE*, 13, Article 827166. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.827166>
- Sammarco, I., Rodríguez, B. D., Galanti, D., Nunn, A., Becker, C., Bossdorf, O.,...Latzel, V. (2024). DNA methylation in the wild: epigenetic transgenerational inheritance can mediate adaptation in clones of wild strawberry (*Fragaria vesca*). *NEW PHYTOLOGIST*, 241(4), 1621-1635. <https://doi.org/10.1111/nph.19464>
- Schmitz, R., & Amasino, R. (2007). Vernalization: A model for investigating epigenetics and eukaryotic gene regulation in plants. *BIOCHIMICA ET BIOPHYSICA ACTA-GENE STRUCTURE AND EXPRESSION*, 1769(5-6), 269-275. <https://doi.org/10.1016/j.bbaexp.2007.02.003>
- Schurr, F., Midgley, G., Rebelo, A., Reeves, G., Poschlod, P., & Higgins, S. (2007). Colonization and persistence ability explain the extent to which plant species fill their potential range. *GLOBAL ECOLOGY AND BIOGEOGRAPHY*, 16, 449-459.
- Sentinella, A. T., Warton, D. I., Sherwin, W. B., Offord, C. A., & Moles, A. T. (2020). Tropical plants do not have narrower temperature tolerances, but are more at risk from warming because they are close to their upper thermal limits. *GLOBAL ECOLOGY AND BIOGEOGRAPHY*, 29(8), 1387-1398.
- Shahbazian, M. D., & Grunstein, M. (2007). Functions of site-specific histone acetylation and deacetylation. *Annu. Rev. Biochem.*, 76(1), 75-100.
- Sharma, M., Sidhu, A., Samota, M., Gupta, M., Koli, P., & Choudhary, M. (2023). Post-Translational Modifications in Histones and Their Role in Abiotic Stress Tolerance in Plants. *PROTEOMES*, 11(4), Article 38. <https://doi.org/10.3390/proteomes11040038>
- Shepherd, T., & Griffiths, D. (2006). The effects of stress on plant cuticular waxes. *NEW PHYTOLOGIST*, 171(3), 469-499. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01826.x>
- Silvertown, J. (2008). The evolutionary maintenance of sexual reproduction: Evidence from the ecological distribution of asexual reproduction in clonal plants. *INTERNATIONAL JOURNAL OF PLANT SCIENCES*, 169, 157-168. <https://doi.org/10.1086/523357>
- Singh, P., Dave, A., Vaistij, F., Worrall, D., Holroyd, G., Wells, J.,...Roberts, M. (2017). Jasmonic acid-dependent regulation of seed dormancy following maternal herbivory in *Arabidopsis*. *NEW PHYTOLOGIST*, 214(4), 1702-1711. <https://doi.org/10.1111/nph.14525>
- Sobral, M., Sampedro, L., Neylan, I., Siemens, D., & Dirzo, R. (2021). Phenotypic plasticity in plant defense across life stages: Inducibility, transgenerational induction, and transgenerational priming in wild radish. *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE UNITED STATES OF AMERICA*, 118(33), Article e2005865118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2005865118>
- Stotz, G., Salgado-Luarte, C., Escobedo, V., Valladares, F., & Gianoli, E. (2021). Global trends in phenotypic plasticity of plants. *ECOLOGY LETTERS*, 24, 2267-2281. <https://doi.org/10.1111/ele.13827>

- Stuefer, J. F. (1998). Two types of division of labour in clonal plants: benefits, costs and constraints. *PERSPECTIVES IN PLANT ECOLOGY, EVOLUTION AND SYSTEMATICS*, 1(1), 47-60.
- Sultan, S. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *TRENDS IN PLANT SCIENCE*, 5, 537-542.
- Sultan, S., Barton, K., & Wilczek, A. (2009). Contrasting patterns of transgenerational plasticity in ecologically distinct congeners. *ECOLOGY*, 90(7), 1831-1839.
- Tackenberg, O., Poschlod, P., & Kahmen, S. (2003). Dandelion seed dispersal: The horizontal wind speed does not matter for long-distance dispersal - it is updraft! *PLANT BIOLOGY*, 5(5), 451-454.
- Tatra, G., Miranda, J., Chinnappa, C., & Reid, D. (2000). Effect of light quality and 5-azacytidine on genomic methylation and stem elongation in two ecotypes of *Stellaria longipes*. *PHYSIOLOGIA PLANTARUM*, 109(3), 313-321.
- Thiebaut, F., Hemerly, A., & Ferreira, P. (2019). A Role for Epigenetic Regulation in the Adaptation and Stress Responses of Non-model Plants. *FRONTIERS IN PLANT SCIENCE*, 10, Article 246. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00246>
- Tsaftaris, A. S., Polidoros, A. N., Koumproglou, R., Tani, E., Kovacevic, N., & Abatzidou, E. (2005). Epigenetic mechanisms in plants and their implications in plant breeding. *In the wake of the double helix: from the green revolution to the gene revolution*. Avenue Media, Bologna, 157-171.
- Turcotte, H., Hooker, J., Samanfar, B., & Parent, J. (2022). Can Epigenetics Guide the Production of Better Adapted Cultivars? *AGRONOMY-BASEL*, 12(4), Article 838. <https://doi.org/10.3390/agronomy12040838>
- Tůma, J., & Klaudyová, L. (2008). Vyplavování živin z půdy průsakovými vodami v oblasti Seče. In *Východočeský sborník přírodovědný PRÁCE A STUDIE* (Vol. 15, pp. 17-24).
- Verhoeven, K., & van Gurp, T. (2012). Transgenerational Effects of Stress Exposure on Offspring Phenotypes in Apomictic Dandelion. *PLOS ONE*, 7(6), Article e38605. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038605>
- Walther, G., Beissner, S., & Burga, C. (2005). Trends in the upward shift of alpine plants. *JOURNAL OF VEGETATION SCIENCE*, 16(5), 541-548.
- Walther, G., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.,...Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *NATURE*, 416, 389-395.
- Wang, L., & Wu, J. (2013). The Essential Role of Jasmonic Acid in Plant-Herbivore Interactions - Using the Wild Tobacco *Nicotiana attenuata* as a Model. *JOURNAL OF GENETICS AND GENOMICS*, 40(12), 597-606. <https://doi.org/10.1016/j.jgg.2013.10.001>
- Wang, Y., Sarmah, S., Singha, M., Chen, W., Ge, Y., Liang, L.,...Niu, S. (2024). Increasing Optimum Temperature of Vegetation Activity Over the Past Four Decades. *EARTHS FUTURE*, 12(10), Article e2024EF004489. <https://doi.org/10.1029/2024EF004489>
- War, A., Paulraj, M., Ahmad, T., Buhroo, A., Hussain, B., Ignacimuthu, S., & Sharma, H. (2012). Mechanisms of Plant Defense against Insect Herbivores. *PLANT SIGNALING & BEHAVIOR*, 7(10), 1306-1320. <https://doi.org/10.4161/psb.21663>
- Ward, N., & Masters, G. (2007). Linking climate change and species invasion: an illustration using insect herbivores. *GLOBAL CHANGE BIOLOGY*, 13(8), 1605-1615. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01399.x>
- Whittle, C., Otto, S., Johnston, M., & Krochko, J. (2009). Adaptive epigenetic memory of ancestral temperature regime in *Arabidopsis thaliana*. *BOTANY*, 87(6), 650-657. <https://doi.org/10.1139/B09-030>
- Williams, A., Cook, E., Smerdon, J., Cook, B., Abatzoglou, J., Bolles, K.,...Livneh, B. (2020). Large contribution from anthropogenic warming to an emerging North American megadrought. *SCIENCE*, 368(6488), 314-+. <https://doi.org/10.1126/science.aaz9600>
- Younginger, B., Sirová, D., Cruzan, M., & Ballhorn, D. (2017). Is biomass a reliable estimate of plant fitness? *APPLICATIONS IN PLANT SCIENCES*, 5(2). <https://doi.org/10.3732/apps.1600094>
- Yuan, L., Liu, X., Luo, M., Yang, S., & Wu, K. (2013). Involvement of Histone Modifications in Plant Abiotic Stress Responses. *JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY*, 55(10), 892-901. <https://doi.org/10.1111/jipb.12060>

- Zas, R., Cendán, C., & Sampedro, L. (2013). Mediation of seed provisioning in the transmission of environmental maternal effects in Maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton). *HEREDITY*, *111*(3), 248-255. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.44>
- Zhang, K., Sridhar, V., Zhu, J., Kapoor, A., & Zhu, J. (2007). Distinctive Core Histone Post-Translational Modification Patterns in *Arabidopsis thaliana*. *PLOS ONE*, *2*(11), Article e1210. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001210>
- Zhao, Y., & Chen, X. (2014). Non-coding RNAs and DNA methylation in plants. *NATIONAL SCIENCE REVIEW*, *1*(2), 219-229. <https://doi.org/10.1093/nsr/nwu003>