

Univerzita Karlova v Praze

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Matěj Hlavička

Fenotypová plasticita a její role v rostlinných invazích

Phenotypic plasticity and its role in plant invasions

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Tomáš Herben, CSc.

Praha 2012

Prohlášení:

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

V Praze dne 24. 8. 2012

.....

Poděkování:

Tímto bych chtěl poděkovat svému školiteli prof. RNDr. Tomášovi Herbenovi, CSc. za podnětné připomínky a rady, které mi při zpracovávání tématu poskytl, a také za jeho ochotu při osobních konzultacích. Na závěr bych rád poděkoval svým rodičům za morální podporu během práce.

Abstrakt

Fenotypová plasticita je známa jako schopnost genotypu produkovat odlišný fenotyp v reakci na změnu podmínek prostředí. Pro svoji schopnost adaptivně reagovat na tyto změny se také stala předmětem zájmu invazních biologů. Ačkoli bylo na toto téma provedeno mnoho studií, dosud nebyla objasněna její skutečná role v rostlinných invazích. Praktické srovnávací experimenty s sebou stále nesou některá omezení, z nichž nejzávažnější jsou problémy s odhalením skutečné adaptivní hodnoty reakce a nejistý vztah mezi plasticitou a hodnotou znaku. Východiskem z této situace může být stanovování reakčních norem fitness namísto znaků a zohlednění vzájemných interakcí plastických odpovědí druhů. Naše znalosti o plasticitě a jejím vztahu k invazivnosti jsou však stále omezené. V současném stavu tedy není vhodné s plasticitou počítat při snaze o predikci invazních událostí.

Klíčová slova: fenotypová plasticita; invazní druhy rostlin; heterogenita prostředí; adaptivní hodnota znaku; predikce invazivnosti rostlin

Abstract

Phenotypic plasticity is the ability of given genotype to produce different phenotypes as a response to environmental cues. Its capability of adaptive response draws an attention of invasion biologists. Although many studies have been performed, the true role of plasticity in an invasion process is still unclear. Comparative experiments suffer from several major constraints - insufficiency in revealing adaptive value of plastic response and uncertain linkage between plasticity and trait value. Further experiments could be focused to reaction norms of fitness instead of trait plasticity. Also, the interspecific interaction of plastic responses is definitely an underestimated mechanism and deserves far more attention than it does today. Possible implications of plant phenotypic plasticity in predicting future invasions require further research.

Key words: phenotypic plasticity; invasive plants; spatial and temporal heterogeneity; trait adaptive value; prediction of plant invasions

Obsah

| | |
|---|----|
| 1. Úvod | 5 |
| 2. Fenotypová plasticita | 6 |
| 2. 1. Detekce a měření plasticity | 6 |
| 2. 2. Typy plasticity | 7 |
| 2. 2. 1. Aktivní plasticita | 8 |
| 2. 2. 2. Pasivní plasticita | 9 |
| 2. 3. Omezení fenotypové plasticity | 10 |
| 2. 3. 1. Ceny plasticity | 11 |
| 2. 3. 2. Jiná omezení | 12 |
| 2. 4. Kdy se vyplácí být plastický? | 13 |
| 2. 5. Další mechanismy související s plasticitou | 15 |
| 2. 5. 1. Maternální efekt | 15 |
| 2. 5. 2. Genetická asimilace | 15 |
| 3. Úvod do rostlinných invazí | 16 |
| 4. Fenotypová plasticita a invazivnost | 18 |
| 4. 1. Přínos plasticity pro invazní rostliny | 18 |
| 4. 2. Studium fenotypové plasticity u invazních rostlin | 19 |
| 4. 2. 1. Příklady experimentálních studií | 20 |
| 4. 3. Proč mohou být výsledky odlišné a co z toho vyplývá? | 22 |
| 4. 3. 1. Problémy s odhalením plastické odpovědi | 22 |
| 4. 3. 2. Problémy s propojením míry plasticity a invazivností | 23 |
| 4. 3. 3. Nový pohled na roli plasticity v invazích | 25 |
| 4. 4. Možnosti predikce invazních událostí pomocí plasticity | 26 |
| 5. Závěr | 27 |
| 6. Citovaná literatura | 29 |

1. Úvod

Všechny rostliny se řadí mezi sesilní organismy, které si nemohou (na rozdíl od pohybujících se živočichů) aktivně vybírat prostředí, kde chtějí růst. Jsou tedy často vystaveny heterogenním podmínkám (jak prostorovým, tak i časovým), s nimiž se musí umět vypořádat jiným způsobem, než je aktivní únik. K tomu jim dopomáhají dva základní mechanismy: genetická variabilita, která populacím poskytuje možnost reagovat na změny podmínek a fenotypová plasticita fungující na úrovni genotypu (Joshi et al. 2001; Grassein et al. 2010). Protože je plasticita ze své podstaty schopna zvýhodňovat daný genotyp v měnících se podmínkách, přitáhla na sebe i pozornost invazních biologů, kteří se snaží vysvětlit, jakou roli by mohla hrát v úspěchu invazních druhů rostlin.

Studium rostlinných invazí je bezesporu jednou z nejfrekventovanějších disciplín v botanice. Obzvláště v posledních desetiletích zaznamenaly invazní rostliny zvýšený zájem a staly se předmětem intenzivního výzkumu. Jejich možný negativní dopad na původní společenstva se projevuje zejména úbytkem biodiverzity, změnou dynamiky vegetace, ohrožením endemických a vzácných druhů rostlin. Vážné škody mohou způsobovat v zemědělství a obecně na člověkem obhospodařovaných lokalitách. Problematika rostlinných invazí se tedy nedotýká pouze ekologických důsledků, ale zasahuje navíc i do ekonomické sféry, což je srovnatelná (možná dokonce i silnější) motivace pro co nejlepší pochopení biologické invaze. Abychom toho docílili, je žádoucí věnovat velkou pozornost všem mechanismům, které mohou ovlivnit její úspěšnost. Mezi tyto významné činitele fenotypová plasticita rozhodně náleží.

Ve své bakalářské práci bych se chtěl zaměřit nejprve na obecnou problematiku fenotypové plasticity a poté na otázku, zda a jak ji lze spojovat s úspěchem invazních rostlin. Tímto tématem se zabývalo již mnoho teoretických i praktických studií, avšak i přes obrovský pokrok ve výzkumu fenotypové plasticity stále není možné jednoznačně určit, jaký měla vliv na konkrétní invazní proces. Je tedy zřejmé, že tato složitá problematika bude i nadále terčem zájmu.

2. Fenotypová plasticita

Definice popisující fenotypovou plasticitu je více, ale v zásadě se jedná o schopnost genotypu produkovat odlišnou fenotypovou odpověď v reakci na změnu podmínek, resp. na heterogenitu prostředí (prostorovou i časovou) (Gianoli 2004; Bradshaw 1965 in Valladeres et al. 2007); a to v rámci životního cyklu jedince. Heterogenitou prostředí se rozumí především proměnlivost abiotických podmínek, přítomnost a skladba okolních druhů rostlin a tlak herbivorů. Každý z těchto faktorů může vyvolat plastickou odpověď (Callaway et al. 2003). Z toho vyplývá, že se i dvě genotypově totožné rostliny mohou lišit v celé řadě znaků, jestliže podmínky pro jejich růst nebyly stejné. Taková situace je v přírodě běžná a z toho důvodu se plasticita v dnešní době považuje za důležitý zdroj fenotypové různorodosti u rostlin (Sultan 2004). Její přítomnost se může projevovat například ve variabilitě znaků ovlivňujících příjem zdrojů (*root:shoot ratio*, hustota jemného kořenového vlášení), ale týká se i dalších morfologických (velikost listové plochy), anatomických (četnost cév v listech) a fyziologických znaků (Sultan 2000). Dokonce i různé reprodukční strategie (čas kvetení) v rámci jednoho druhu jsou v mnoha případech výsledkem plastické odpovědi (Sultan 2000).

Přítomnost a intenzita plastických reakcí může v konečném důsledku modifikovat ekologickou niku druhu (Sultan et al. 1998) nebo zvyšovat kompetiční potenciál invazních rostlin a mít dle mého názoru nepřímý vliv na strukturu společenstev. Nejen z těchto důvodů je výzkum plasticity oblíbenou disciplínou v ekologii rostlin.

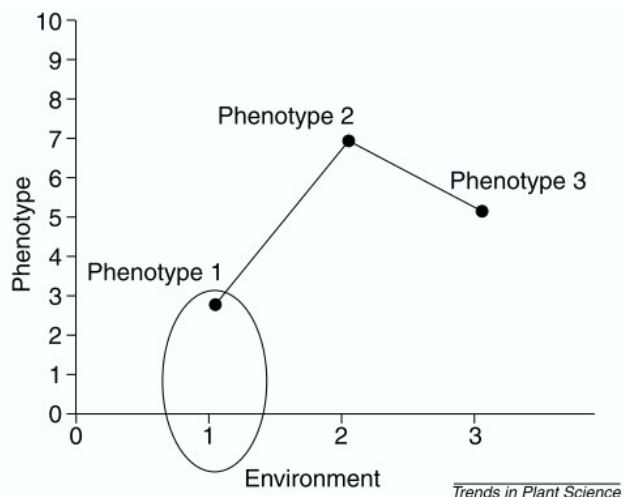
2.1. Detekce a měření plasticity

Studium fenotypové plasticity bohužel nelze provádět přímo v terénu, jelikož odlišný fenotyp by také mohl být produktem genetické variability. V některých biotopech sice je možné oba mechanismy rozlišit porovnáním znaků mezi druhy na malém měřítku (v rámci několika metrů) (Grassein et al. 2010), avšak přesto se využívají spolehlivější metody pro detekci plasticity.

V každém případě je nutné provést laboratorní nebo zahradní experiment, který nám umožní pozorovanou fenotypovou variabilitu oddělit od vlivů genetické variability (Gianoli & Valladeres 2012). Jako předměty takového experimentu se využívají zpravidla klony jednoho

genotypu nebo inbrední linie, aby se zamezilo zkreslení výsledků (Sultan 2000). Tito jedinci jsou vystaveni kontrolovaným podmínkám prostředí (tzv. ošetření, angl. *treatment*) a na konci experimentu se měří hodnoty sledovaných znaků, jejichž změna vyjadřuje intenzitu fenotypové odpovědi (Sultan 2000).

Charakter fenotypových projevů v několika ošetřeních se nazývá reakční norma genotypu (*reaction norm*), popřípadě znaku. Obrázek 1 ukazuje, jak by mohl vypadat potenciální výstup jednoduchého experimentu. Hypotetický druh reagoval plasticky po vystavení třem různým typům podmínek. Linka, spojující tři hodnoty fenotypového projevu, představuje reakční normu. Její průběh je specifický pro každý genotyp zvlášť a také dílčím výstupem mnoha skutečných experimentů.



Obrázek 1: Ilustrace výstupu hypotetického experimentu se třemi typy kontrolovaných podmínek (převzato od Sultan 2000)

Takto probíhá základní forma pokusu. Komplexnější studie pracují i s více genotypy, vystavují je sérii několika ošetření a díky tomu mohou pozorovat zejména rozdíly mezi genotypy za různých podmínek (tzv. GxE interakce). Konkrétní design pokusu samozřejmě závisí na cílech studie.

2.2. Typy plasticity

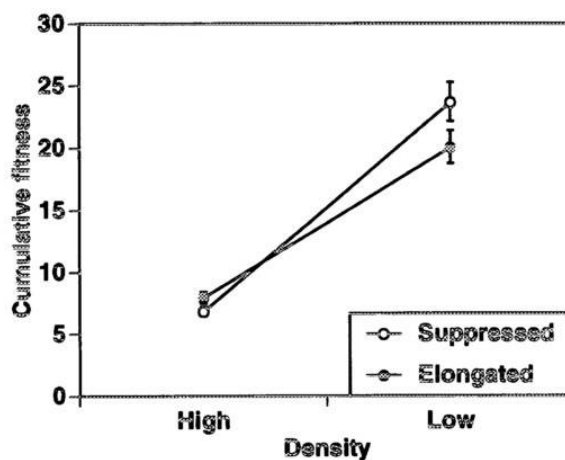
Plastická reakce je pouze zastřešující pojem pro dvě podružné složky: aktivní plasticitu a pasivní plasticitu. Mechanismus jejich působení je stejný, avšak rozdíl spočívá v podnětu, který je spouští a ve vyvolané odpovědi (viz. níže). Teoreticky mohou působit každá zvlášť (van Kleunen & Fischer 2005), nicméně může být velice ošemetné se pokoušet o jejich umělé oddělení pomocí experimentu, protože nelze spolehlivě stanovit, jak intenzivně která složka působila (viz. Obrázek 3).

2.2.1. Aktivní plasticita

Aktivní plastická reakce se od té pasivní liší v tom, že vyžaduje specifický podnět a k němu přidruženou signální dráhu, která rostlině umožní odpovědět změnou ve vývoji určitých znaků (například prodlužování internodií v reakci na zastínění, které je vnímáno pomocí fytochromů) (Galloway & Etterson 2009). Právě tento typ plasticity je obvykle terčem výzkumu, protože k němu náleží i tzv. adaptivní plastická reakce. Jak už název napovídá, jedná se o změnu fenotypu, která usnadňuje získávání zdrojů, zlepšuje pozici jedince ve společenstvu a tím zvyšuje jeho fitness (Sultan 1995 in Dorn et al. 2000; van Kleunen & Fischer 2005).

Je však nutné zdůraznit, že zdaleka ne všechny aktivní odpovědi lze považovat automaticky za adaptivní (van Kleunen & Fischer 2005, Pigliucci et al 2006). V této skupině se můžeme setkat i s maladaptivními reakcemi (se zcela opačným účinkem na fitness). Mezi adaptivní a maladaptivní reakcí je paradoxně velmi tenká hranice a jejich vymezení závisí vždy na konkrétní situaci, kdy plastická reakce působí.

Adaptivní plasticita byla již několikrát empiricky dokázána. Mezi ukázkové studie náleží experiment provedený Dudley & Schmitt (1996) s *Impatiens capensis*. Jako environmentální stimulus si vybrali kvalitu světla, kde posunem R:FR spektra (*red:far red*) rostliny vnímají zastínění biomasou sousedů prostřednictvím fytochromů. Semenáčky netýkavky byly rozděleny na čtyři skupiny. Dvě vystavili malému R:FR (simulace stínění od sousedů) a dvě vysokému R:FR (nezastínění). Měření znaků podle očekávání ukázalo, že jedinci ze zastíněné skupiny byli celkově vyššího vzrůstu, měli delší internodia a více nadzemní biomasy než nezastíněná skupina. Všechny skupiny byly poté přesazeny na místo, odkud původně pocházely semenáčky a vystaveny dvěma podmínkám – hustému a řídkému porostu. Z následného měření fitness vyplynulo, že rostliny vystavené malému R:FR (*elongated* – prodloužený fenotyp) měly na hustě osídleném místě vyšší fitness než v řídkém porostu. U rostlin vystavených vysokému R:FR (*supressed* – neprodloužený fenotyp) tomu bylo přesně naopak.



Obrázek 2: Fitness fenotypů pocházejících z obou ošetření po přesazení do hustého nebo řídkého porostu (převzato od Dudley & Schmitt 1996)

Zmíněné výsledky jsou také graficky znázorněny na Obrázku 2. Na něm je mimo jiné patrný rozdíl ve fitness fenotypů v obou typech prostředí. Tento příkladný experiment nejenom demonstruje přítomnost adaptivní plastické reakce, ale navíc se dotýká problému, že adaptivní výsledek (zvýšení fitness) je také silně závislý na podmínkách prostředí (v tomto případě na typu porostu).

Například i syntéza obranných látek v odpovědi na herbivorii je produktem adaptivní plasticity. Tam, kde je žír silnější, snižují tyto látky riziko poškození pletiv, zatímco při absenci herbivorů je výroba obranných látek omezena, protože by byla jejich stálá produkce nákladná (Burns & Winn 2006).

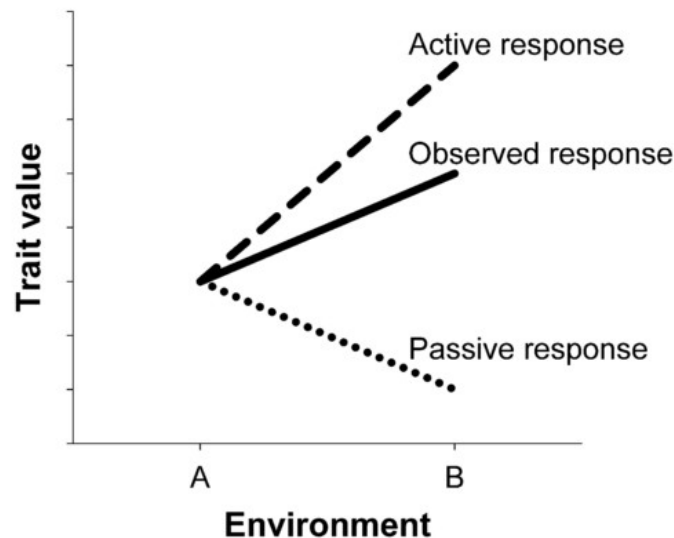
Na závěr je dobré připomenout, že produktem komplexní adaptivní reakce může být i neměnnost některého ze znaků (obzvláště pokud je znak klíčový pro fitness) (Lewontin 1957 in Sultan et al. 1998). Jeho stálá hodnota může být produktem plastické reakce probíhající na ostatních znacích (Sultan et al. 1998). Například zachování relativně stejné fotosyntetické aktivity v na živiny chudém i bohatém prostředí díky plastickému přizpůsobení morfologie kořenového systému a biochemických pochodů je přesně takový případ (Sultan et al. 1998).

2.2.2. Pasivní plasticita

Tento typ plasticity není vyvolán specifickým podnětem, nýbrž je pouhým důsledkem působení stresového faktoru nebo nedostatku zdrojů a způsobuje tak celkové snížení růstu jedince (Dechaine et al. 2007). Velice často působí současně (proti sobě) s aktivní odpovědí, protože i ta bývá vyvolána právě nedostatkem některého ze zdrojů. Nastává tím komplikovaná situace, kdy je sice rostlina limitována dostupností zdrojů (například nedostatek světla), což nevyhnutelně vede k celkové redukci růstu, avšak pomocí aktivní plastické odpovědi buď prodlouží internodia a zvětší nadzemní biomasu nebo zvětší SLA (*specific leaf area*), což jí umožní lepší přístup ke světlu. Konečný výsledek reakce tedy závisí na tom, s jakou intenzitou působila každá ze složek plasticity (viz. Obrázek 3).

Příkladem současného působení obou složek je pokus s *Campanulostrum americanum* (Galloway & Etersson 2009). Rostliny pěstované v lese byly celkově nižšího vzrůstu, s kratšími internodii a menší celkovou biomasou kvůli nedostatku světla - pasivní plasticita. Na druhou stranu vynikaly větší SLA, umožňující lepší zachycení světelného záření - aktivní plasticita. Poněkud odlišné výsledky v porovnání s Dudley & Schmitt (1996) mají dvě

příčiny. Za prvé, v lesním podrostu je vedle malého poměru R:FR snížena i celková intenzita světla, což zesiluje účinky pasivní plasticity. Za druhé, zdali rostlina bude prodlužovat internodia nebo raději zvětšovat plochu listů, závisí i na jejím původu (Galloway & Etterson 2009) a/nebo na selekčním tlaku, kterému byla vystavena (Schlichting & Smith 2002).



Obrázek 3: Ilustrace případu, kdy aktivní i pasivní odpovědi pracují současně. Pozorovaná plasticita je výsledkem působení obou dílčích složek. (převzato od van Kleunen & Fischer 2005)

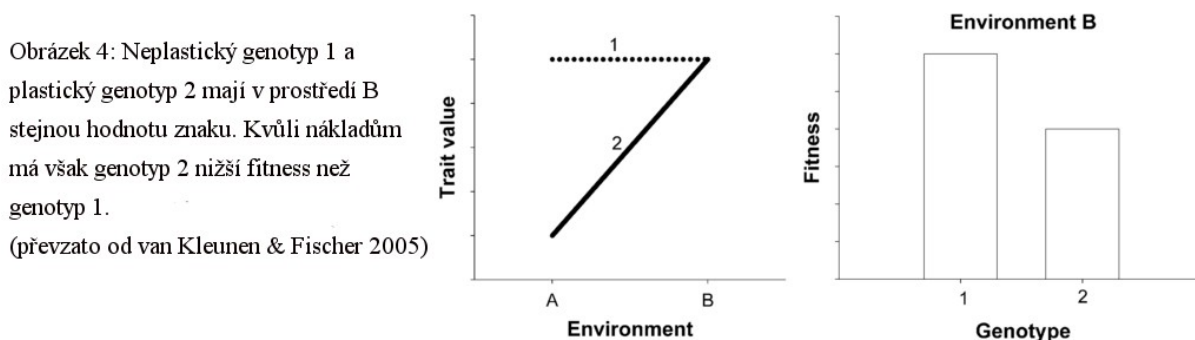
Skutečnost, že je pozorovaná plasticita výsledkem skrytého působení obou složek (van Kleunen & Fischer 2005), může klást překážky pro snahu kategorizovat druhy podle schopnosti plasticky reagovat na změny prostředí.

2.3. Omezení fenotypové plasticity

Plastický genotyp však skrývá i jistá omezení. Kdyby byly jeho výsledky vždy výhodné, proč tedy nejsou všechny rostliny maximálně plastické (DeWitt et al. 1998)? Takovýto genotyp je totiž zatížen limity, které mohou plastickou odpověď snižovat. Jedná se jak o ceny plasticity (nebo náklady), tak i o další omezení, která budou popsána níže. Tyto limity, podobně jako pasivní plasticita, „pracují“ v neprospěch aktivní odpovědi a pokud je jejich vliv příliš silný, může se plastická reakce stát nevýhodnou a za daných podmínek bude produkován spíše stálý fenotyp (DeWitt et al. 1998).

2.3.1. Ceny plasticity

Podle DeWitt et al. (1998) se cenami rozumí situace, kdy sice má plastický genotyp v jednom typu prostředí stejnou hodnotu znaku jako neplastický, avšak přesto vykazuje nižší fitness (viz. Obrázek 4). Autoři představili několik kategorií nákladů, které plastická odpověď obnáší (energetické náklady regulačních mechanismů, náklady na produkci nových struktur, genetické náklady), avšak jejich hlubší představování je mimo rozsah této práce. Při studiu fenotypové plasticity je nutné s nimi počítat, protože jejich velikost rozhoduje o intenzitě plastické odpovědi a možná dokonce i o tom, zda se vůbec nějaká vyvine.



Přestože mohou být náklady podobné, jejich vliv se pravděpodobně mění spolu s podmínkami prostředí (Steinger et al. 2003). V případě, že adaptivní hodnota plasticity genotypu nevyváží či nepřekoná s ní spojené náklady, reakce se může přerušit, případně vůbec nenastane. Například pokud bude jedinec stále vystaven nízkému R:FR (zastínění kompetitory), plastická odpověď se zastaví ve chvíli, kdy už není schopen dále prodlužovat nadzemní biomasu z důvodu nedostatku zdrojů (náklady převýšily zisk) (Weinig & Delph 2001). Důvodem ukončení odpovědi u tohoto případu však nemusí být pouze nedostatek světla. Prodlužování internodií zvětšuje nadzemní biomasu za cenu redukce kořenového systému a tím pádem omezuje schopnost čerpat živiny (Cipollini & Schultz 1999). Rostlina tedy může začít trpět nedostatkem obou zdrojů a nedokáže tak dále „sponzorovat“ plastickou odpověď. Tyto *trade-off* jsou údajně ještě závažnější na nehostinných stanovištích (Cipollini & Schultz 1999). Zde se z důvodu silného projevu nákladů ani nemusí vyplácet investice do plastické odpovědi, což koresponduje s tvrzením Lortie & Aarsen (1996), že v málo produktivních biotopech je spíše zvýhodněna exprese stálého fenotypu. Podle mě se tedy i ty nejnákladnější odpovědi mají šanci udržet, pokud zvyšují fitness rostliny o tolik, že převáží

všechna omezení. Náklady jsou spojeny obzvláště s adaptivní plasticitou. Maladaptivní nebo neadaptivní plastická reakce, zatížená byť i malými cenami, by se měla v přirozených populacích vyskytovat jen vzácně, protože nepřináší vůbec žádné výhody. Mnohem častěji by měla být eliminována selekcí (DeWitt et al. 1998; Dechaine et al. 2007).

Empirické důkazy přítomnosti a vlivu nákladů na vývoj fenotypu se notně liší, což může mít příčinu v tom, jaké genotypy a jaké stresující podmínky byly v experimentu připraveny (Dechaine et al. 2007). Pokus o kvantifikaci nákladů může tedy mít stejná omezení jako snaha o oddělení aktivní a pasivní složky plasticity.

2.3.2. Jiná omezení

Plastická odpověď se kromě nákladů potýká i s dalšími překážkami. Weinig & Delph (2001) ve svém experimentu s *Abutilon theophrasti* dokázaly, že fenotypová odpověď v rané fázi životního cyklu snižuje schopnost reagovat v pozdějších fázích životního cyklu. Pokusné rostliny vystavily postupně za sebou třem podmínkám. 1) Zastínění (neutrální stín či snižující R:FR), 2) plné světlo a 3) opětovné zastínění. Interval mezi změnou podmínek byl 7 dní. Ukázalo se, že ty rostliny, které byly v ošetření 1 a 3 vystaveny stínu se sníženým R:FR, reagovaly na konci experimentu mnohem méně plasticky než jedinci, kteří byli v první fázi vystaveni pouze neutrálnímu zastínění. Weinig & Delph (2001) dodávají, že snížená plasticita u dvakrát stíněných jedinců nebyla způsobena náklady, ale pravděpodobně tím, že druhé prodloužení internodií by způsobilo ohýbání a nadměrnou zátěž pletiv, a proto byla reakce ve třetí fázi už jen nepatrná. K prakticky totožným výsledkům dospěli i McGoey & Stinchcombe (2009) v experimentu s *Impatiens capensis*. Rostliny vystavené stálému stínění se sice začaly prodlužovat už na začátku života, ale na konci experimentu byly celkově nižší a měly menší počet internodií než druhá skupina, která zakusila zastínění až někdy v polovině sezóny.

Dalším omezením může být dle mého názoru skutečnost, že plastická reakce je v mnoha případech ireverzibilní. Jedná se zejména o morfologické přestavby. Jakmile jednou rostlina zareaguje například prodloužením lodyhy a redukcí kořenového systému (kompetice o světlo), nebude již schopna zvolenou cestu zvrátit, i kdyby se dostupnost zdrojů změnila. Může ji sice včas zastavit, ale nelze přeměnit již hotová pletiva zpět na organické a anorganické látky a investovat je do aktuálně výhodnějších struktur.

2.4. Kdy se vyplácí být plastický?

Jelikož má fenotypová plasticita možnost ovlivňovat fitness jedince, podléhá také selekčnímu tlaku (Via et al. 1995, Bossdorf et al. 2008). V případech, kdy má neutrální, ba dokonce negativní vliv na fitness, bude selekčně znevýhodněna. Míra fenotypové plasticity se tedy může lišit nejen mezi druhy, ale i mezi populacemi jednoho druhu (Weinig 2000) nebo mezi ekotypy (Schlichting & Smith 2002) právě v důsledku odlišného selekčního tlaku. Tento rozdíl byl zaznamenán například na dvou populacích druhu *Abutilon theophrasti*, kde každá reagovala různě plasticky na světelný podnět (Weinig, unpubl. ms. in Weinig 2000).

Je nezbytné mít na paměti, že vliv plastické reakce na fitness závisí vždy na konkrétních podmínkách. Také skladba okolního společenstva a načasování odpovědi má obrovský vliv na adaptivní hodnotu reakce. Například všeobecně uznávaný fakt, že prodlužování internodií je výhodné v místech, kde probíhá kompetice o světlo (Dudley & Schmitt 1996; Griffith & Sultan 2006), platí jen tehdy, když je výsledkem zisk takového množství zdrojů, které převyšují všechny náklady na odpověď. Tento benefit však mají pouze ty rostliny, které mohou s delšími internodiemi přerůst své sousedy a získat pro sebe více světla (v té chvíli se prodlužování zastaví) (Weinig 2000). Pokud je však okolní porost příliš vysoký, prodlužování internodií by trvalo do té doby, než by množství nákladů nebo celková nestabilita pletiv reakci neukončily. V tomto případě by šlo o maladaptivní plasticitu, jelikož se zde projevují pouze náklady, což vede ke snížení fitness (Weinig 2000). Z toho vyplývá, že ve společenstvech, kde rostlina není schopna přerůst své sousedy (typicky lesní podrost), je prodlužování internodií maladaptivní a kontraproduktivní (Steinger et al. 2003) a bude selekčně znevýhodněno. Naopak je zde výhodná plasticita ve velikosti listů, která souvisí s efektivnějším využíváním omezeného množství světla (Grassein et al. 2010).

Nesmíme zapomenout ani na časovou škálu. Plasticita bude obecně výhodnější v případě, že změny podmínek nastávají v kratším časovém intervalu, než je životní cyklus jedince (Bradshaw 1965 in Nicotra et al. 1997). Dokonce i samotné načasování odpovědi může být klíčové. Mnohdy ani tak nezáleží na tom, jaká morfologická změna nastane, ale především kdy nastane (Sultan 2000, Weinig 2000). Čili je důležité to, jak „spolehlivý“ byl environmentální podnět, který ji spustil. Mezi adaptivním a maladaptivním výsledkem zde může být poměrně tenká hranice. Weinig & Delph (2001) jsou toho názoru, že v některých případech dokonce selekce cíleně snižuje plasticitu v určité fázi životního cyklu a zvyšuje jí až té fázi, kdy aktivní odpověď vyústí v co nejlepší kompetiční schopnost. Autorky se při tom

opírají o výsledky experimentu, které ukázaly, že odpověď v rané fázi života potlačuje schopnost reagovat později.

Schlichting & Smith (2002) dále uvádějí, že plasticita bude výhodná v případech, kdy jsou změny podmínek častější a do jisté míry předvídatelné. Naopak na stanovištích, kde je kupříkladu nestálý nebo špatně předvídatelný režim kompetice, bude tou adaptivní strategií spíše malá fenotypová plasticita (Griffith & Sultan 2006). Podle Schlichting & Smith (2002) můžeme plasticitu považovat jako nevýhodnou také tehdy, kdy byl podnět, který vyvolal reakci, pouze vzácným úkazem nebo pokud podmínky prostředí fluktuují rychleji, než je rostlina schopna zareagovat. Také když je jeden fenotyp optimální v obou typech podmínek (před i po změně), bude za dané situace výhodnější spíše nereagovat (Schlichting & Smith 2002).

Celá kapitola byla doposud věnována výhradně adaptivní plasticitě. Na jednu stranu je to logické, protože jediné ta adaptivní se vyplácí. Na druhou stranu není dobré úplně opomínat pasivní plasticitu. Tento typ, jak už bylo řečeno, vzniká pouze následkem nedostatku zdrojů a projevuje se vždy snížením růstu. Nicméně je možné, že i tato odpověď je do jisté míry kontrolována a má svoje opodstatnění - zabránit ještě větším škodám, které by jinak rostlinu nevyhnutelně postihly. Je pravda, že sice nezvyšuje fitness, ale zde záleží na úhlu pohledu. Oproti smrti je i malé fitness vysokým fitness.

Na závěr bych tedy mohl říci, že stanovování adaptivní plasticity může být velmi problematické. Vliv nového fenotypu na fitness se jen stěží určuje, protože záleží vždy na skladbě, dynamice a povaze okolního společenstva, zda se v něm takový fenotyp dokáže uplatnit. Nehledě na časovou dynamiku a abiotické podmínky. Galloway & Etterson (2009) připomínají, že experimenty, jejichž cílem je objevit adaptivní plasticitu, by se měly provádět v přirozeném prostředí (například přesazování netýkavek do zdrojové populace a měření fitness v pokusu Dudley & Schmitt (1996)). Podmínky prostředí, při kterých plastická odpověď proběhla, musí být při interpretaci výsledků vždy zohledněny, protože za jiné situace se může adaptivní hodnota změnit, ne-li zvrátit v maladaptivní.

2.5. Další mechanismy související s plasticitou

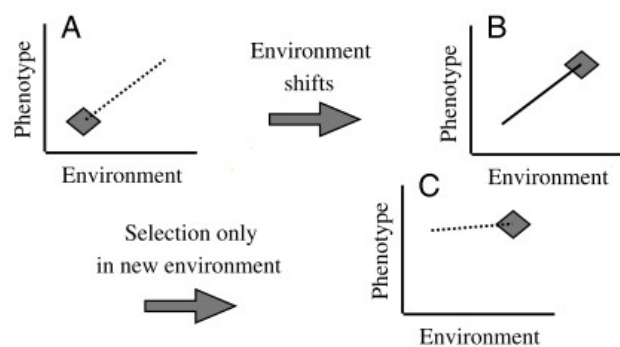
V této kapitole budou stručně představeny dva jevy, které sice s plasticitou souvisí, ale přesto si pro pořádek zaslouží zvláštní kapitolu. Prvním je mezigenerační plasticita a druhým genetická asimilace.

2.5.1. Maternální efekt

Také známý pod pojmem mezigenerační plasticita. Nejde však vždy o plasticitu v pravém slova smyslu. Přesněji se jedná o proces, kdy rostliny v reakci na změnu podmínek ovlivňují znaky svých budoucích potomků (Sultan 2004). Jak Sultan (2004) dále připomíná, výsledek může být stejně jako u klasické plastické odpovědi negativní (působením stresu) nebo pozitivní (adaptivní). Dobrým příkladem je zvýšená koncentrace obranných látek v pletivech semenáčku, pokud byla mateřská rostlina pod tlakem herbivorů (Agrawal 2002). Takováto rodičovská pomoc by se měla údajně vyskytovat nejen u generativně, ale i u vegetativně se rozmnožujících rostlin (Latzel & Klimešová 2010).

2.5.2. Genetická asimilace

Genetickou asimilací se rozumí stav, kdy se nový fenotyp, vyvolaný plastickou odpovědí, začne trvale produkovat, aniž by znovu vyžadoval signál (změnu podmínek), který ho původně spustil (Pigliucci et al. 2006). Obrázek 5 ilustruje hypotetickou populaci žijící v prostředí za daných podmínek (A). Podmínky na stanovišti se změnily a populace plasticky zareagovala, aby se jim přizpůsobila (B). Pokud se podmínky opět nezmění, selekce pracuje tak dlouho ve prospěch nového fenotypu, že se může stát geneticky fixovaným (asimilovaným) (C). Stará reakční norma pak může být úplně ztracena (protože se zde již nevyskytují původní podmínky). Podle Pigliucci et al. (2006) může takový proces zabrat pouze několik málo generací a teoreticky by mohla mít i vliv na vznik lokálních adaptací (Pigliucci & Murren



Obrázek 5: Koncept genetické asimilace (převzato od Pigliucci et al. 2006)

2003). Myšlenku genetické asimilace poprvé představil Conrad H. Waddington v roce 1942 a už od svého vzniku až do dnešní doby je velmi kontroverzní (Whitman & Agrawal 2009). Její největší přínos bude pravděpodobně pro evoluční biologii, nicméně pokud by opravdu fungovala, může mít i velký význam pro studium fenotypové plasticity u invazních druhů rostlin.

3. Úvod do rostlinných invazí

Samotný invazní proces zahrnuje několik etap, kterými musí každý druh projít, aby mohl být považován za invazní. Následující terminologické členění bylo použito podle Pyšek et al. 2004 a bude takto respektováno i v dalších kapitolách. Původní druh je ten, který na daném území vznikl nebo se na toto území dostal z místa, kde byl původní, bez jakéhokoliv přispění člověka. Nepůvodní druh zahrnuje ty, které se na dané území dostaly v důsledku lidské aktivity anebo přirozeně z území, kde jsou nepůvodní. Tento proces se nazývá introdukce. Další etapou je naturalizace. Naturalizované druhy jsou (vždy) druhy nepůvodní, které se již dokážou na daném území samostatně rozmnožovat nezávisle na činnosti člověka po dlouhou dobu. Až z naturalizovaných se mohou „rekrutovat“ druhy invazní, které dovedou produkovat potomstvo zpravidla v hojném počtu, na velké vzdálenosti od mateřské populace a mohou se tedy rozšířit na rozsáhlém území.

Aby však mohl rostlinný druh projít všemi zmíněnými etapami, musí překonat několik základních překážek. Geografickou bariéru bychom mohli považovat za primární, avšak v době, kdy je mezinárodní přeprava samozřejmostí, může být její váha mnohem nižší. Druhou překážkou jsou bezesporu abiotické podmínky (teplota, dostupnost vody a světla, množství živin v půdě) a dynamika stanoviště (sezonalita a disturbanční režim). Na místech která sahají mimo fundamentální niku druhu, nebude jedinec schopen vytvořit životaschopnou populaci. Třetí překážkou je druhová skladba cílového společenstva. Zde rozhodují zejména mezidruhové interakce. Nicméně úspěch invazních druhů nelze vysvětlit pouhou schopností překonat tyto překážky. Zde hrají roli i další faktory, které mohou podpořit invazní proces.

Například únik před přirozenými nepřáteli. Malá intenzita (popřípadě absence) herbivorie či parazitismu je jednou z diskutovaných příčin jejich úspěchu. Takzvaná *Enemy*

Release Hypothesis (ERH) říká, že druh introdukovaný na nové stanoviště již není vystaven tlaku svých původních herbivorů či parazitů, zatímco je okolní společenstvo stále regulováno (Keane & Crawley 2002). Nepůvodní druh sice může být napaden nesespecifickým herbivorem, ale v každém případě je okolní společenstvo navíc omezováno svými specializovanými domácimi herbivory, z čehož nejvíce profituje invazní rostlina (Keane & Crawley 2002).

Nepůvodní druhy jsou v novém prostředí také vystaveny jiným selekčním tlakům (Ross et al. 2009). Populace, které mají vysokou genetickou variabilitu mohou na tyto selekční tlaky rychle reagovat (Parker et al. 2003). Malé introdukované populace však často trpí tzv. efektem zakladatele, tedy snížením genetické variability (Sexton et al. 2002) působením genetického driftu. Ztrátou genetické diverzity však zpravidla zabrání mnohonásobné introdukce druhu na daném území, které jsou velmi častým jevem (Bossdorf et al. 2005) a snižují negativní důsledky efektu zakladatele (Lavergne & Molofsky 2007).

Navíc tyto druhy vynikají i rychlými evolučními změnami (Bossdorf et al. 2005). U nepůvodního druhu, který zatím nevykazuje nebezpečné „chování“, tedy nemůžeme předpokládat, že v takovém stavu setrvá. Jeho invazní potenciál se může díky rychlým evolučním změnám kdykoli objevit (Sexton et al. 2002). Podle Lavergne & Molofsky (2007) mohou evoluční změny podnítit invazní schopnosti dvěma způsoby. 1) nový genotyp, vzniklý rekombinací, může být sám o sobě více invazivní. 2) zvýšením fenotypové plasticity.

Před další kapitolou je dobré na okraj zmínit, že změny ve fenotypu, které mohou ovlivňovat invazní potenciál rostliny, nespádají pouze pod fenotypovou plasticitu. Také lokální adaptace jsou zodpovědné za fenotypovou diferenciaci populací a stejně tak mohou přispívat k šíření invazních druhů tím, že zvyšují jejich fitness na invadovaných stanovištích (Parker et al. 2003, Ross et al. 2009). V mechanismu působení se však zřetelně odlišují. U lokálních adaptací dochází ke generování nových znaků skrze rekombinaci, což vyžaduje dostatečnou genetickou variabilitu v populaci (Parker et al. 2003). Naproti tomu fenotypová plasticita může fungovat i v introdukované populaci trpící nízkou variabilitou (efekt zakladatele), jejíž jedinci se reprodukují pomocí autogamie nebo vegetativně (Williams et al. 1995, Parker et al. 2003)

4. Fenotypová plasticita a invazivnost

Možnost, že by fenotypová plasticita mohla mít pozitivní vliv na úspěch invazních rostlin, poprvé představil Herbert Baker v roce 1965 (Richards et al. 2006). Nicméně i z recentních studií vyplývá, že její role není dodnes zcela jednoznačná.

4.1. Přínos plasticity pro invazní rostliny

S využitím poznatků o možnostech, které nabízí fenotypová plasticita (obzvláště ta adaptivní; např. Dudley & Schmitt 1996) (viz. kap. 2) lze odvodit, že může poskytovat nemálo výhod pro invazní rostliny. Plastické odpovědi byly zatím zaznamenány v reakci na změny teploty, intenzity světla, množství vody, živin, CO₂, přítomnost vnitrodruhové i mezidruhové kompetice, typy půdy, výskyt herbivorie a na mechanické narušení pletiv (Dudley 2004 in Hulme 2008). Všechny tyto gradienty mohou sehrát roli v invazním procesu, a proto je pozornost věnovaná plasticitě více než oprávněná (Hulme 2008). Například zásadním znakem pro úspěch invazních rostlin je rychlé využívání dostupných zdrojů (Davis et al. 2000), což jim plasticita může poskytnout. Dawson et al. (2012) se zmiňují o tom, že ty nejdůležitější plastické reakce pro invazní rostliny jsou změny v množství biomasy, ve specifické listové ploše (SLA) a v R:S, které souvisejí s dostupností světla, vody a živin.

Také je známo, že plasticita může genotypu pomoci rozšířit ekologickou niku (Sultan et al. 1998); a druhy se širokou nikou jsou mnohem častěji způsobilější pro úspěšné šíření (Hulme 2008). Plasticita tedy může invazní populaci umožnit se naturalizovat na širokém spektru habitatů (Sexton et al. 2002, Bossdorf et al. 2005) nebo jí alespoň pomůže přežít, dokud se u ní nevyvine lokální adaptace (což může trvat poměrně dlouhou dobu) (Ren & Zhang 2009). Obecně je však role plasticity od stadia introdukce až po zdárné šíření (invaze) nejednoznačná, protože rostlině může přinášet výhody třemi způsoby. Buď umožňuje populaci přežít pouze po introdukci a ve fázi invaze se její míra snižuje evolučními procesy (Sexton et al. 2002, Palacio-López & Gianoli 2011) nebo je naopak nízká po introdukci a zvyšuje se až ve fázi invaze (Matesanz et al. 2010) anebo je relativně stejná od introdukce až po stadium invaze (Davidson & Nicotra 2012). Tyto tři odlišné případy podle mého názoru

kladou zásadní překážky snahám o využití míry fenotypové plasticity při predikci invazních událostí (více v kap. 4.4).

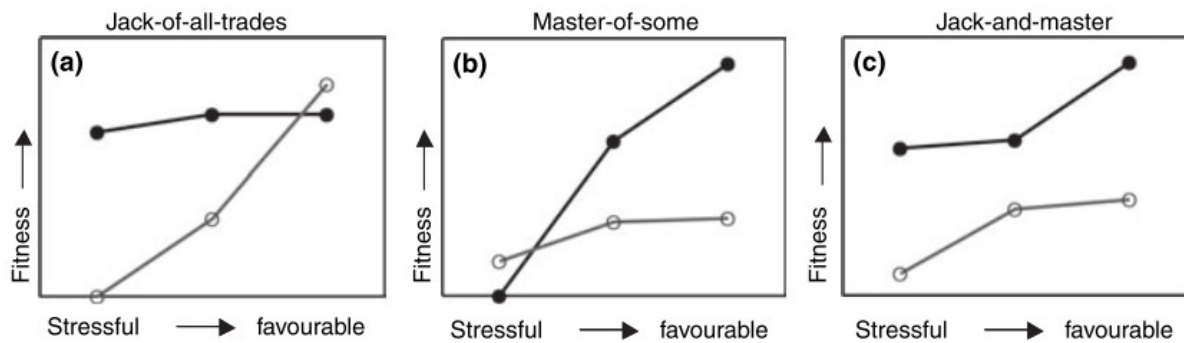
Druhy s vyšší adaptivní plasticitou mají také mnohem větší šanci, že přežijí nové podmínky prostředí, vytvořené aktivitami člověka, se kterými se ještě nesetkaly (Sultan 2004). Antropogenní změny probíhají moc rychle na to, aby umožnily evoluční odpověď, čili zde plasticita zastává klíčovou roli (Sultan 2004), ať už u invazních nebo neinvazních rostlin.

4.2. Studium fenotypové plasticity u invazních rostlin

Abychom byli schopni pochopit roli plasticity v rostlinných invazích, je nutné porovnávat plastické odpovědi mezi invazními a neinvazními jedinci (Richards et al. 2006). Existují zde dva přístupy rozdělené podle toho, které skupiny porovnááme. V prvním případě se srovnává plastická odpověď invazní rostliny s původními nebo nepůvodními neinvazními rostlinami (více druhů). V druhém případě se srovnává plasticita invazní populace s populací z původního/domácího areálu (v rámci druhu) (Matesanz et al. 2010). Každý z nich odpovídá na odlišnou otázku. Pokud nás zajímá, zdali a/nebo jak může plasticita ovlivňovat interakci mezi invazní rostlinou a původním společenstvem, volíme první možnost. Druhý přístup je vhodný tehdy, když chceme odhalit spíše evoluci fenotypové plasticity invazního druhu (Bossdorf et al. 2005).

Pro výstupy srovnávacích experimentálních studií představili Richards et al. (2006) tři možné typy plastických odpovědí s přihlédnutím k fitness. a) 'Jack-of-all-trades', kde si invazní jedinec díky plasticitě udržuje relativně stálou hodnotu fitness v reakci na nepříznivé podmínky. b) 'Master-of-some', kde invazní rostlina dokáže díky plasticitě rychle zareagovat na příznivější podmínky a zvýšit tak svojí fitness (oportunisté). c) 'Jack-and-master' představuje kombinaci předchozích dvou typů, tedy udržování relativně stálé fitness v nepříznivých podmínkách a zároveň schopnost efektivně zareagovat, pokud se podmínky zlepší (viz. Obrázek 6). Podle Droste et al. (2009) zahrnuje třetí scénář ty rostliny, které mohou být invazní v nejširším možném spektru podmínek. Richards et al. (2006) však připomínají, že aby bylo možné od sebe odlišit 'Master-of-some' a 'Jack-and-master', je nutné v experimentu zavést minimálně tři ošetření.

V současné době existuje velké množství experimentů, zabývajících se vlivem plasticity na invazivnost. Cílem mnoha z nich byla snaha o vysvětlení úspěšného šíření invazních rostlin pomocí vysoké plasticity, avšak občas docházelo i k rozporuplným výsledkům (viz. níže).



Obrázek 6: Ilustrace scénářů, jak může plasticita ve znacích ovlivňovat fitness genotypu/populace/druhu za různých podmínek. Reakční norma invazní rostliny je znázorněna černě a neinvazní šedou barvou (převzato od Richards et al. 2006)

4.2.1. Příklady experimentálních studií

Následující čtyři experimenty jsou příklady vnitrodruhových srovnání, která pracují pouze s populacemi jednoho druhu. Caño et al. (2008) porovnávali plastickou odpověď několika populací *Senecio pterophorus* - z invazních (Španělsko) a původních (jižní Afrika) areálů. Invazní populace vykazovala převážně vyšší fitness na gradientu dostupnosti vody a míry disturbance. Při disturbanci sice měly invazní rostliny nižší SLA než původní, avšak v nedisturbovaném ošetření se situace obrátila ve prospěch invazních. Autoři se tedy přiklánějí k 'Master-of-some' scénáři. Bossdorf et al. (2008) prováděli skleníkový pokus se *Senecio inaequidens* na 12 populacích z jižní Afriky (původní areál) a 11 evropských populacích (invazní). Rostliny byly pěstovány při vysoké a nízké koncentraci živin. Invazní populace reagovala mnohem více plasticky na zvýšenou koncentraci živin investicí do kořenové biomasy oproti původní africké populaci. Oba tyto experimenty sice odhalily u invazní populace vyšší plasticitu, avšak takové výsledky nejsou pravidlem. Například DeWalt et al. (2004) zjistili, že introdukovaná populace *Clidemia hirta* (Havajské ostrovy) v reakci na dostupnost světla nevykázala vyšší plasticitou oproti původní populaci (Kostarika) v 11 z 12 měřených znaků. Poulin et al. (2007) se zabývali druhem *Pennisetum setaceum*, který roste na

Havaji, v Arizoně a Kalifornii v různém stadiu invaze. V experimentu mezi nimi nenašli téměř žádné genetické rozdíly, ale populace ze všech tří oblastí měly velmi podobné reakční normy. Původním cílem této studie sice bylo odlišit vliv fenotypové plasticity od lokální adaptace, avšak podobné reakční normy různých populací mimo jiné napovídají, že se ve své plasticitě výrazně neliší.

Dokonce ani mezidruhové srovnávací experimenty nepřinesly jednoznačné výsledky. Některé z nich (navzdory předpokladům) neobjevily u invazních druhů vyšší plasticitu než u neinvazních. Zde jsou čtyři příklady. Godoy et al. (2011) ve svém pokusu využili 20 párů invazních/původních mediteránních druhů (ekologicky i fylogeneticky příbuzné), které byly ve skleníku vystaveny gradientu živin a světla. Měření provedené na 20 znacích však nepotvrdilo očekávání, že je invazivnost spojena s vysokou plasticitou. V několika případech měly invazní rostliny dokonce nižší plasticitu než neinvazní. Všechny druhy navíc vykazovaly poměrně silnou plastickou odpověď v celém gradientu živin, což nesouhlasí s předpokladem, že na chudých stanovištích mají rostliny zpravidla malou plasticitu (Lortie & Aarsen 1996). Autoři se domnívají, že za úspěchem invazních rostlin v tomto případě stojí jiné mechanismy, například únik před přirozenými nepřáteli (ERH) anebo plastická reakce ve znaku (spojeným s fitness), který už původně vykazoval vysokou hodnotu (tento případ bude více rozveden v kapitole 4.3.2.). Funk (2008) zkoumala plastické reakce pěti párů invazních a původních druhů (fylogeneticky příbuzné) při snížené koncentraci živin. Přestože invazní rostliny vykazovaly vyšší plasticitu v reakci na zvýšení množství živin než neinvazní, v odpovědi na rozdílnou dostupnost světla se jejich plasticita nelišila. Z toho vyplývá, že pokud by na chudém stanovišti došlo k náhlému zvýšení koncentrace živin, tyto invazní druhy by dokázaly mnohem efektivněji zareagovat (snížením R:S a RWR (root weight ratio)). Takový případ by mohl opět odpovídat Master-of-some scénáři, avšak autorka zde neměřila fitness, takže to nemohu tvrdit s jistotou. Velice zajímavý postup zvolili Burns & Winn (2006). Čtyři páry invazních a neinvazních rostlin z čeledi *Commelinaceae* byly vystaveny pouze dvěma podmínkám: přítomnost a absence kompetitorů. Zatímco v nekompetitivním prostředí si invazní druhy vedly výrazně lépe, za přítomnosti kompetitorů nevykázaly vyšší plasticitu v délce internodií ani v SLA oproti neinvazním. Van Kleunen et al. (2011) využili 14 párů invazních/neinvazních druhů (opět fylogeneticky příbuzných) a vystavili je buď plnému světlu anebo zastínění. Invazní skupina sice produkovala více biomasy v obou ošetřeních, nicméně míra plasticity v délce listů, R:S a SLA byla podobná neinvazním. Úspěch invazních

druhů tedy nemohl být důsledkem vyšší plasticity (alespoň ne ve znacích, které byly měřeny) (van Kleunen et al. 2011).

Někteří autoři však došli k pozitivním výsledkům. Například Daehler (2003) ve svém review zmiňuje, že mezi 12 srovnávacími pokusy většina objevila vyšší plasticitu právě u invazních druhů v reakci na různé podmínky. Davidson et al. (2011) zase prozkoumali 47 studií a z nich zjistili, že invazní druhy měly vyšší plasticitu oproti neinvazním. Nevýhodou je, že navzdory vysoké plasticitě neobjevili ani Master-of-some ani Jack-of-all-trades scénář. Tyto výsledky tedy nemusely vypovídat o skutečné roli plasticity v invazním procesu (více v kap. 4.3.2.).

4.3. Proč mohou být výsledky odlišné a co z toho vyplývá?

V předchozí kapitole jsem uvedl jen pouhý zlomek studií, které se zabývaly rolí fenotypové plasticity v invazním procesu. Zdánlivá nekonzistence výsledků (nejenom výše popsaných) může mít celou řadu důvodů, které se nyní pokusím představit a které mohou úspěšně bránit využití plasticity jako součást prediktivních modelů budoucích invazí. První problém souvisí s možnými nepřesnostmi při odhalování plasticity u invazních druhů. Druhou překážkou je nejasný vztah mezi velikostí plastické odpovědi a invazní schopností.

4.3.1. Problémy s odhalením plastické odpovědi

V prvé řadě bych se rád vrátil ke konceptu genetické asimilace (viz. kapitola 3.5.2.). Ta by teoreticky mohla být jednou z příčin, proč některé studie nezaznamenaly vysokou plasticitu u invazních druhů. Fixací/asimilací indukovaného fenotypu se jedinec mohl přizpůsobit novým podmínkám prostředí, tudíž už pro přežití nepotřebuje plastickou odpověď jako před asimilací (to samozřejmě nemusí platit jen pro invazní druhy). Godoy et al. (2011a) se domnívají, že právě asimilace byla zodpovědná za malou plasticitu u invazní populace *Prunella vulgaris*, rostoucí na stinném stanovišti, oproti původní populaci, která pochází ze světlých stanovišť. Plasticita zde mohla sehrát roli jen při prvotním obsazení stinných stanovišť a po několika generacích již nebyla patrná. Podobný průběh můžeme údajně očekávat na těch místech, kde je pro invazní populaci nějaký zdroj limitující a asimilace může

být jednou z cest, jak minimalizovat dopady nákladů spojených s plastickou odpovědí (Crispo 2007, Godoy et al. 2011a).

Další příčinou rozdílných výsledků může být samotný genotyp. V případě, že jeho původní fenotyp byl optimální v obou (či více) typech kontrolovaných podmínek, nepotřeboval se plasticky přizpůsobovat a při konečném měření byla jeho plasticita malá (Schlichting & Smith 2002). Ve druhé kapitole jsem se také zmínil o tom, jak náklady spolu s pasivní plasticitou „pracují“ proti aktivní plastické odpovědi. Vezmeme-li pro zjednodušení v úvahu, že ceny plasticity jsou stále stejné, pasivní plasticita se mění vždy podle toho, jak silná je stresová zátěž (přímá úměra). Jestliže nepříznivé podmínky simuluje i experiment, což se často děje (málo vody, zastínění, málo živin), můžeme se dostat do bodu, kdy určité genotypy (každý je jinak citlivý na simulovaný stres) vykážou pouze minimální anebo žádnou plastickou odpověď. Nabízí se tak otázka, kdy ještě zkoumáme aktivní plasticitu, a kdy namísto toho odhalujeme spíše projevy nákladů a pasivní reakci. Nehledě na to, zda vůbec experimentální ošetření odpovídají reálným podmínkám, se kterými genotyp přichází (či může přijít) v přírodě do styku.

Nakonec je třeba počítat i s existencí variability ve fenotypové plasticitě, kdy se jednotlivé populace invazního druhu liší v plastické odpovědi na stejné podmínky (Droste et al. 2009). Příčinou mohou být mnohonásobné introdukce anebo také rychlé evoluční změny druhu (Droste et al. 2009), čili se nelze spoléhat na data získaná pouze z jediné populace.

4.3.2. Problémy s propojením míry plasticity a invazivnosti

Hypoteticky vzato, i kdybychom si odmysleli nástrahy s genetickou asimilací a správnou volbou kontrolovaných podmínek, stále zůstává ve hře ještě závažnější otázka. Lze si úspěšnost invazí vysvětlovat experimentálně naměřenou mírou fenotypové plasticity?

Mnoho studií sice objevilo vyšší plasticitu u invazních druhů oproti neinvazním, avšak není vždy jasné, zda se jednalo o adaptivní plasticitu (van Kleunen et al. 2011). Podle mého názoru je toto tvrzení naprosto trefné a ukazuje zásadní nedostatek, který doprovází srovnávací studie. Invazní druhy mohou logicky profitovat pouze z adaptivní plasticity, jež zvyšuje fitness. Je-li však naměřená plasticita (resp. nový indukovaný fenotyp) adaptivní či nikoliv (neutrální/maladaptivní), je velmi složité spolehlivě určit, pokud není konfrontován s přirozenými podmínkami (v případě invazních rostlin s podmínkami, které představují

invadovaný habitat). Toho by šlo dosáhnout například přesazováním nových fenotypů na místa, kde je druh invazní a zkoumat, zda se dokáže prosadit (po vzoru Dudley & Schmitt 1996). Touto komplikovanou procedurou bychom však mohli definovat adaptivní výsledek pouze pro místo, kam byly druhy přesazeny a pouze pro danou sadu podmínek (ošetření), které vyvolaly reakci. Za jiných okolností by se klidně mohla adaptivní odpověď obrátit v maladaptivní nebo naopak. Přirozené podmínky, které testují úspěch nového fenotypu, jsou komplexní „pavučinou“ mnoha proměnných, které podle Hulme (2008) není možné podchytit v experimentu. Navíc nový fenotyp invazního druhu podléhá interakci (tím se zpravidla rozumí kompetice) s původním společenstvem, jehož druhy mají zase svojí plasticitu a mohou tak patričně reagovat na změny fenotypu invazního jedince. Experimenty srovnávající plasticitu invazních a původních druhů (z napadeného habitatu) však tento jev nepopisují; jejich cílem je spíše porovnat velikost plasticity mezi invazními/původními druhy na několika znacích. U těchto experimentů však Burns & Winn (2006) upozorňují na to, že invazní potenciál původních druhů je zpravidla neznámý, čili taková srovnání nemusejí být vždy dostatečně vypovídající.

Muth & Pigliucci (2007) tvrdí, že čím více ošetření využijeme, tím je větší pravděpodobnost, že zachytíme současně stresové i ideální podmínky pro růst. Celou reakční normu genotypu však nelze experimentálně popsat (simulovat všechny podmínky) (Hulme 2008). Jediným východiskem je tedy vybrat určitý počet, pokud možno co nejrepresentativnějších ošetření, což je i tak velmi zavádějící, protože Hulme (2008) dále upozorňuje, že výsledky různých studií mohou být špatně srovnatelné, pokud v každé z nich byly použity odlišné podmínky prostředí a/nebo druhy. Na druhou stranu není ani možné, aby všechny studie měly shodný experimentální design (alespoň co se týče ošetření) z důvodu odlišné ekologické niky testovaných druhů.

V neposlední řadě musíme také počítat s možností, že se zjištěná vysoká plasticita u invazních druhů mohla vyvinout až sekundárně a na samotný invazní proces neměla žádný vliv (Davidson et al. 2011). Autoři připustili tuto možnost díky tomu, že kromě plasticity samotné testovali i platnost tří scénářů (reakčních norem fitness invazní rostliny; podle Richards et al. (2006)). Abych tento případ uzavřel, objevená vysoká plasticita rozhodně nemusí být zárukou (a ani příčinou) úspěchu invazního druhu.

S dalším důležitým tvrzením přišli Godoy et al. (2011b). Důvodem, proč někteří autoři u invazních druhů neobjevili vyšší plasticitu, je podle nich možnost, že invaznímu druhu

stačila pouze malá plastická odpověď na to, aby dosáhl větší hodnoty znaku (spojeného s fitness) než jeho soused. Invazní druh tak může snadno zvítězit v kompetici, přestože jeho plasticita byla nižší/srovnatelná se sousedem. Čili mnohem důležitější je propojení plastické reakce s hodnotou znaku než velikost plasticity samotné (Godoy et al. 2011b). I Matesanz et al. (2010) jsou toho názoru, že plasticita invazních druhů nemusí být nutně vyšší, než u okolních druhů. Malá/srovnatelná plasticita u invazních i neinvazních druhů však může mít i mnohem snazší vysvětlení: plasticita jednoduše nemusela v průběhu invaze hrát žádnou významnou roli. K takovému závěru došli Palacio-López & Gianoli (2011), kteří na základě 35 studií zjistili, že invazní druhy vykazovaly podobnou míru plasticity, jako fylogeneticky příbuzné neinvazní druhy. Autoři se tedy přiklání k vysvětlení, že za invazním úspěchem zkoumaných rostlin stojí spíše lokální adaptace než vysoká plasticita.

4.3.3. Nový pohled na roli plasticity v invazích

Na základě dvou předchozích podkapitol jsme se dostali do nepříjemné situace pro srovnávací experimenty. Vysoká plasticita nemusí být zárukou úspěchu, stejně jako snížená plasticita nemusí značit kompetitivní indispozici. Dokonce tomu může být přesně naopak. Možná právě v reakci na nejistý vztah mezi plasticitou a invazivností se nedávno začaly vynořovat nové názory a pohledy na celou problematiku. Dva autoři došli k závěru, že hlavní důraz by se měl klást až na konečný výsledek fenotypové plasticity, kterým je fitness jedince za různých podmínek; spíše než na samotnou plasticitu znaků (Dawson et al. 2012, Godoy et al. 2012). Davidson & Nicotra (2012) mají podobný názor. Podle nich není tak důležitá otázka, zda je plasticita v daném znaku adaptivní (což je podle mě velmi složité určit), ale spíše bychom se měli ptát, jak se za daných podmínek liší fitness invazní a neinvazní rostliny. Těmito přístupy by se hlavní pozornost soustředila na staré známé scénáře Jack-of-all-trades, Master-of-some a Jack-and-master (podle Richards et al. 2006), kde jsou reakční normy genotypu přímo reprezentovány fitness a ne znakem. Pokud bychom přistoupili na tento návrh, nové experimenty by již nemusely separátně měřit plasticitu na mnoha znacích, ale místo toho by hodnotily fitness/performance v gradientu podmínek. V žádném případě se však nejedná o rezignaci na vliv plasticity ve srovnávacích experimentech; pouze by se její výsledek měřil prostřednictvím fitness, jež představuje společné působení dílčích plastických odpovědí na všech znacích. Každopádně i zde se nabízí otázka, zdali naměřená fitness (či

performance) odpovídá skutečné schopnosti genotypu obstát v přirozených podmínkách (včetně mezidruhových interakcí). Do tohoto tématu se však již netroufám hlouběji pouštět.

4.4. Možnosti predikce invazních událostí pomocí plasticity

Když zohledníme všechny výhody a omezení experimentálních prací s fenotypovou plasticitou, vyvstává na povrch otázka, zda s ní můžeme počítat při predikci budoucích invazí. Ren & Zhang (2009) se domnívají, že ano. Predikce budoucích invazí pomocí plasticity je však podle mě dokonce složitějším tématem, než zpětné vysvětlování úspěchu invazních rostlin pomocí plasticity. Důvodem je to, že si s sebou nese všechna omezení popsaná v předchozích kapitolách a k tomu jedno navíc – evoluci fenotypové plasticity.

Stále je třeba mít na paměti fakt, že každý znak, který nějakým způsobem ovlivňuje fitness jedince v novém prostředí, bude předmětem selekce – včetně plasticity samotné (Bossdorf et al. 2008). Právě evoluce plasticity je pro potřeby predikce omezující, protože ať už u introdukované/naturalizované populace naměříme vysokou či nízkou plasticitu, její míra se může v invazním stadiu změnit a nemůžeme tak předvídat, jakou roli sehraje v úspěšném šíření. Ve skutečnosti může způsobovat nepřesnosti i v klasických srovnávacích experimentech (invazní/neinvazní), avšak pro prediktivní využití je obzvláště závažná.

Lze se tedy vůbec na plasticitu spoléhat? Na základě dosavadních zjištění jsem toho názoru, že při určování míry rizika rozvoje invazí na základě poměrování velikostí plasticity je třeba postupovat s velkou opatrností. Například objevení nízké plasticity nám říká velmi málo. Za prvé podléhá selekčnímu tlaku a může se kdykoli změnit. Za druhé může produkovat klidně i vyšší hodnoty znaku než okolní druhy. Za třetí nemusí hrát žádnou zásadní roli a druh se tak může stát nebezpečným díky jiným mechanismům (lokální adaptace). Zavedením systému tří scénářů namísto měření velikosti plasticity znaků (Richards et al. 2006) sice můžeme částečně eliminovat druhou překážku, ale první a třetí stále zůstávají. V případě predikcí je také nutné se zajímat o to, jakým kontrolovaným podmínkám vystavíme testovaný genotyp i druhy, se kterými bude srovnáván. Tato otázka je však stále nevyřešena. Logické je počítat s takovými podmínkami (tedy i ošetřeními), které odpovídají reálným podmínkám panujícím na stanovišti. Klasické srovnávací experimenty, které se snaží „pouze“ o vysvětlení již probíhajících invazí pomocí plasticity na dané lokalitě mají volbu snazší; mohou zavést taková ošetření, která představují podmínky na kýžené lokalitě

(pominu-li skutečnost, že simulace reálných podmínek je sama o sobě náročná). Nicméně potenciální experimenty pro potřeby predikce žádnou takovou konkrétní cílovou lokalitu nemají (jinak řečeno, cílem jsou všechny v daném regionu).

V neposlední řadě se s plasticitou spojuje omezení, že její měření je poměrně náročná procedura (i časově), zvláště pokud se klade důraz na preciznost (více ošetření, více populací, mezidruhová srovnání, tvorba inbredních linií, vyloučení vlivu genetické variability, případné přesazování). Aby však mohla být součástí prediktivních modelů, je důležité mít tyto informace dostupné pro velké množství druhů (Goodwin et al. 1999) (v našem případě i pro původní druhy). To je však velmi náročný úkol. V současné době tedy nemusí být široké uplatnění plasticity v prediktivních modelech výhodné. Nicméně pokud u introdukovaného/naturalizovaného druhu objevíme vyšší plasticitu (klasický přístup) či Jack-and-master scénář (případně zbylé dva), může nám tato informace alespoň posloužit jako určitá výstraha, že je druh schopen efektivně reagovat na dostupnost zdrojů, i přestože nám nedává vůbec žádnou jistotu, že se později invazním opravdu stane nebo zda za jeho přechod do invazní fáze byla zodpovědná právě plasticita.

5. Závěr

Fenotypová plasticita u rostlin byla již prokázána ve velkém množství znaků a v reakci na nejrůznější biotické i abiotické podněty. Jelikož je stejně jako ostatní znaky předmětem selekčního tlaku, může adaptivně reagovat na heterogenitu prostředí a tím zvyšovat fitness svému nositeli. Z tohoto důvodu se také stala předmětem zvýšeného zájmu invazních biologů, kteří předpokládali, že by její velikost mohla pozitivně ovlivňovat vlastnosti invazních druhů v novém prostředí a přispívat tak k jejich šíření.

Na toto téma se provedlo již mnoho experimentů, jejichž cílem bylo propojit velikost plasticity s invazivností. Nejednoznačnost výsledků však ukazuje, že ačkoliv je plasticita schopná poskytovat mnoho výhod v invazním procesu, stále čelíme jak praktickým, tak i teoretickým omezením. Z těch nejzávažnějších bych jmenoval především problém s nalezením adaptivní hodnoty plastické reakce objevené v experimentu. V přirozených podmínkách by byl nový fenotyp nejen vystaven více faktorům prostředí než v experimentu,

ale také interakci s původním společenstvem (jehož jedinci taktéž plasticky reagují). Až tyto vlivy determinují pravou adaptivní hodnotu, kterou bohužel nemůžeme v experimentu prokázat a musíme se tak spokojit s jistým zjednodušením. Skutečnost, že mnoho studií odhalilo u invazních a neinvazních druhů podobnou plasticitu, vedlo k názorům, abychom se ve srovnávacích pokusech zaměřovali spíše na reakční normy fitness než na velikost plasticity. S tímto názorem si dovolím taktéž souhlasit. Avšak rád bych upozornil na to, že pro určení kompetiční zdatnosti nového fenotypu, kterou považuji za důležitou součást adaptivní hodnoty reakce, si s pouhou reakční normou fitness nemusíme vystačit (samozřejmě pokud není vnitro/mezidruhovú kompetice přímou součástí experimentálního ošetření, např. Burns & Winn (2006)). Abychom ji zahrnuli do své studie, můžeme buď měřit kromě fitness i hodnoty těch znaků, které s kompetiční zdatností souvisí anebo přímo zahrnout okolní druhy do daného ošetření. Osobně bych se přikláněl k druhé variantě. V ní totiž máme jedinečnou možnost zachytit i interakce plastických odpovědí mezi druhy, které mohou mít dle mého názoru lví podíl na výsledné fitness sledovaného genotypu.

K problematice využití fenotypové plasticity v prediktivních modelech budoucích invazí jsem na základě dosavadních zjištění spíše skeptický. Zásadní překážku vidím v existenci evoluce fenotypové plasticity, která dovoluje změny ve velikosti plasticity na základě aktuálního selekčního tlaku v konkrétním místě i čase. Jakékoliv zjištěné výsledky tudíž nemusí být relevantní, poněvadž za jiných podmínek se může změnit selekční tlak a s ním i plasticita samotná. Druhou překážkou je to, že experimentální design pro studium plasticity není triviální záležitostí a jen stěží lze očekávat data o většině druhů, což je pro prediktivní modely důležité. V každém případě objev vysoké plasticity nebo některého ze tří scénářů (Jack-and-master) u introdukovaných/naturalizovaných druhů může alespoň částečně informovat o efektivitě využívání dostupných zdrojů.

V invazním procesu kromě plasticity figuruje mnoho dalších mechanismů (lokální adaptace, ERH). Plasticita je sice sama o sobě teoreticky schopna genotypu poskytnout takové výhody, které ho zařadí na seznam invazních druhů, avšak bylo by troufalé s ní pracovat naprosto odděleně. Zejména výsledky, ve kterých byla u invazních druhů srovnatelná s neinvazními, jsou dokladem toho, že studium plasticity, ač jde o velmi komplexní disciplínu, je jen střípkem k pochopení celé biologické invaze. Avšak stále nová zjištění v recentních literárních zdrojích ukazují, že se jedná o velice progresivní téma a bude se i nadále intenzivně vyvíjet.

6. Citovaná literatura

* sekundárně citované zdroje

- Agrawal, A. (2002). Herbivory and maternal effects: mechanisms and consequences of transgenerational induced plant resistance. *Ecology*, 83, 3408–3415.
- Bossdorf, O., Auge, H., Lafuma, L. & Rogers, W. (2005). Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia*, 144, 1–11.
- Bossdorf, O., Lipowsky, A. & Prati, D. (2008). Selection of preadapted populations allowed *Senecio inaequidens* to invade Central Europe. *Diversity and Distributions*, 14, 676–685.
- *Bradshaw, A. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 98, 5446–5451.
- Burns, J. & Winn, A. (2006). A comparison of plastic responses to competition by invasive and non-invasive congeners in the Commelinaceae. *Biological Invasions*, 8, 797–807.
- Callaway, R., Pennings, S. & Richards, C. (2003). Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology*, 84, 1115–1128.
- Caño, L., Escarré, J., Fleck, I., Blanco-Moreno, J. & Sans, F. (2008). Increased fitness and plasticity of an invasive species in its introduced range: a study using *Senecio pterophorus*. *Journal of Ecology*, 96, 468–476.
- Cipollini, D. & Schultz, J. (1999). Exploring cost constraints on stem elongation in plants using phenotypic manipulation. *The American Naturalist*, 153, 236–242.
- Crispo, E. (2007). The Baldwin effect and genetic assimilation: revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity. *Evolution*, 61, 2469–2479.
- Daehler, C. (2003). Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 183–211.
- Davidson, A., Jennions, M. & Nicotra, A. (2011). Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters*, 14, 419–431.
- Davidson, A. & Nicotra, A. (2012). Beware: alien invasion. Where to next for an understanding of weed ecology? *New Phytologist*, 194, 602–605.
- Davis, M., Grime, J. & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88, 528–534.
- Dawson, W., Rohr, R., van Kleunen, M. & Fischer, M. (2012). Alien plant species with a wider global distribution are better able to capitalize on increased resource availability. *New Phytologist*, 194, 859–867.

- DeWalt, S., Denslow, J. & Hamrick, J. (2004). Biomass allocation, growth, and photosynthesis of genotypes from native and introduced ranges of the tropical shrub *Clidemia hirta*. *Oecologia*, 138, 521–531.
- DeWitt, T., Sih, A. & Wilson, D. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 77–81.
- Dechaine, J., Johnston, J., Brock, M.T. & Weinig, C. (2007). Constraints on the evolution of adaptive plasticity: costs of plasticity to density are expressed in segregating progenies. *New Phytologist*, 176, 874–882.
- Dorn, L., Pyle, E. & Schmitt, J. (2000). Plasticity to light cues and resources in *Arabidopsis thaliana*: testing for adaptive value and costs. *Evolution*, 54, 1982–1994.
- Droste, T., Flory, S. & Clay, K. (2009). Variation for phenotypic plasticity among populations of an invasive exotic grass. *Plant Ecology*, 207, 297–306.
- *Dudley, S. (2004). The functional ecology of phenotypic plasticity in plants. *Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches* (eds. T.J. DeWitt & S.M. Scheiner), pp. 151–172. Oxford University Press, Cary, NC.
- Dudley, S. & Schmitt, J. (1996). Testing the adaptive plasticity hypothesis: density-dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens capensis*. *American Naturalist*, 147, 445–465.
- Funk, J. (2008). Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology*, 96, 1162–1173.
- Galloway, L. & Etterson, J. (2009). Plasticity to canopy shade in a monocarpic herb: within- and between- generation effects. *New Phytologist*, 182, 1003–1012.
- Gianoli, E. (2004). Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (Convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *International Journal of Plant Sciences*, 165, 825–832.
- Gianoli, E. & Valladares, F. (2012). Studying phenotypic plasticity: the advantages of a broad approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105, 1–7.
- Godoy, O., Saldaña, A., Fuentes, N., Valladares, F. & Gianoli, E. (2011a). Forests are not immune to plant invasions: phenotypic plasticity and local adaptation allow *Prunella vulgaris* to colonize a temperate evergreen rainforest. *Biological Invasions*, 13, 1615–1625.
- Godoy, O., Valladares, F. & Castro-Díez, P. (2011b). Multispecies comparison reveals that invasive and native plants differ in their traits but not in their plasticity. *Functional Ecology*, 25, 1248–1259.
- Godoy, O., Valladares, F. & Castro-Díez, P. (2012). The relative importance for plant invasiveness of trait means, and their plasticity and integration in a multivariate framework. *New Phytologist*, 195, 912–922.
- Goodwin, B., McAllister, A. & Fahrig, L. (1999). Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conservation Biology*, 13, 422–426.

- Grassein, F., Till-Bottraud, I. & Lavorel, S. (2010). Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. *Annals of Botany*, 106, 637–645.
- Griffith, T. & Sultan, S. (2006). Plastic and constant developmental traits contribute to adaptive differences in co-occurring *Polygonum* species. *Oikos*, 114, 5–14.
- Hulme, P. (2008). Phenotypic plasticity and plant invasions: is it all Jack? *Functional Ecology*, 22, 3–7.
- Joshi, J., Schmid, B., Caldeira, M., Dimitrakopoulos, P., Good, J., Harris, R., et al. (2001). Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecology Letters*, 4, 536–544.
- Keane, R. & Crawley, M. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 164–170.
- van Kleunen, M. & Fischer, M. (2005). Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166, 49–60.
- van Kleunen, M., Schlaepfer, D., Glaetli, M. & Fischer, M. (2011). Preadapted for invasiveness: do species traits or their plastic response to shading differ between invasive and non-invasive plant species in their native range? *Journal of Biogeography*, 38, 1294–1304.
- Latzel, V. & Klimešová, J. (2010). Transgenerational plasticity in clonal plants. *Evolutionary Ecology*, 24, 1537–1543.
- Lavergne, S. & Molofsky, J. (2007). Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 3883–3888.
- *Lewontin, R. (1957). The adaptations of populations to varying environments. *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology*, 22, 395–408.
- Lortie, C. & Aarssen, L. (1996). The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of Plant Sciences*, 157, 484–487.
- Matesanz, S., Gianoli, E. & Valladares, F. (2010). Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals Of The New York Academy Of Sciences*, 1206, 35–55.
- McGoey, B. & Stinchcombe, J. (2009). Interspecific competition alters natural selection on shade avoidance phenotypes in *Impatiens capensis*. *New Phytologist*, 183, 880–891.
- Muth, N.Z. & Pigliucci, M. (2007). Implementation of a novel framework for assessing species plasticity in biological invasions: responses of *Centaurea* and *Crepis* to phosphorus and water availability. *Journal of Ecology*, 95, 1001–1013.
- Nicotra, A., Chazdon, R. & Schlichting, C.D. (1997). Patterns of genotypic variation and phenotypic plasticity of light response in two tropical *Piper* (*Piperaceae*) species. *American Journal of Botany*, 84, 1542–1552.
- Palacio-López, K. & Gianoli, E. (2011). Invasive plants do not display greater phenotypic plasticity than their native or non-invasive counterparts: a meta-analysis. *Oikos*, 120, 1393–1401.

- Parker, I., Rodriguez, J. & Loik, M. (2003). An evolutionary approach to understanding the biology of invasions: local adaptation and general-purpose genotypes in the weed *Verbascum thapsus*. *Conservation Biology*, 17, 59–72.
- Pigliucci, M. & Murren, C. (2003). Perspective: genetic assimilation and a possible evolutionary paradox: can macroevolution sometimes be so fast as to pass us by? *Evolution*, 57, 1455–1464.
- Pigliucci, M., Murren, C. & Schlichting, C.D. (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, 209, 2362–2367.
- Poulin, J., Sakai, A., Weller, S. & Nguen, T. (2007). Phenotypic plasticity, precipitation, and invasiveness in the fire-promoting grass *Pennisetum setaceum* (Poaceae). *American Journal of Botany*, 94, 533–541.
- Pyšek, P., Richardson, D. & Rejmánek, M. (2004). Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, 53, 131–143.
- Ren, M. & Zhang, Q. (2009). The relative generality of plant invasion mechanisms and predicting future invasive plants. *Weed Research*, 49, 449–460.
- Richards, C., Bossdorf, O., Muth, N., Gurevitch, J. & Pigliucci, M. (2006). Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9, 981–993.
- Ross, C., Faust, D. & Auge, H. (2009). Mahonia invasions in different habitats: local adaptation or general-purpose genotypes? *Biological Invasions*, 11, 441–452.
- Schlichting, C. & Smith, H. (2002). Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. *Evolutionary Ecology*, 16, 189–211.
- Sexton, J., McKay, J. & Sala, A. (2002). Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. *Ecological Applications*, 12, 1652–1660.
- Steinger, T., Roy, B. & Stanton, M. (2003). Evolution in stressful environments II: adaptive value and costs of plasticity in response to low light in *Sinapis arvensis*. *Journal of Evolutionary Biology*, 16, 313–323.
- *Sultan, S. (1995). Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica*, 44, 363–383.
- Sultan, S. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 5, 537–542.
- Sultan, S. (2004). Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 6, 227–233.
- Sultan, S., Wilczek, A., Bell, D. & Hand, G. (1998). Physiological response to complex environments in annual *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Oecologia*, 115, 564–578.
- Valladares, F., Gianoli, E. & Gómez, J. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176, 749–63.

- Via, S., Gomulkiewicz, R., De Jong, G., Scheiner, S., Schlichting, C. & Van Tiederen, P. (1995). Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 212–217.
- Weinig, C. (2000). Differing selection in alternative competitive environments: shade-avoidance responses and germination timing. *Evolution*, 54, 124–136.
- Weinig, C. & Delph, L. (2001). Phenotypic plasticity early in life constrains developmental responses later. *Evolution*, 55, 930–966.
- Whitman, D. & Agrawal, A. (2009). What is phenotypic plasticity and why is it important. *Phenotypic Plasticity of Insects*, 16, 555–561.
- Williams, D., Mack, R. & Black, R. (1995). Ecophysiology of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii: the role of phenotypic plasticity. *Ecology*, 76, 1569–1580.