

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie (bakalářské studium)



Jan David

Vznik lokální adaptace na hadcový substrát v rostlinných populacích

The patterns of local adaptation to serpentine bedrock in plant populations

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel: Mgr. Martin Čertner

Praha, 2017

Prohlášení

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

V Praze dne 20. 8. 2017

.....

Poděkování

V první řadě chci poděkovat svému trpělivému školiteli Mgr. Martinu Čertnerovi za prvotní nasměrování a za starostlivou péči o stav mé závěrečné práce v průběhu roku. Dále chci poděkovat své přítelkyni a zbytku rodiny za podporu a dočasné přehlížení mých nedostatků během kompletace textu.

Abstrakt

Pro sesilní organismy jako jsou rostliny hraje substrátová speciace velmi podstatnou roli, protože rostliny při výběru vhodného podkladu nemají příliš na výběr. Na různé substráty mohou rostliny reagovat velmi specificky a díky tomu často začnou vznikat lokální adaptace, zejména pokud je svým složením substrát zcela odlišný od mateřského substrátu, ve kterém rostlina roste běžně. Věnuji se konkrétně problematice hadcových populací, výzvam, s nimiž se tyto rostliny musí vypořádat a lokálním adaptacím, které v těchto populacích vznikají.

Klíčová slova: Serpentinofyt, hadec, hadcový endemit, lokální adaptace

Abstract

For sessile organisms such as plants, substrate specialization acts a very important role, because plants have no choice when choosing a suitable substrate. Plants can respond very specifically to substrate, and local adaptations often begin to emerge, especially if their substrate composition is completely different from the parent substrate in which the plant grows usually. The thesis deals specifically with the problem of serpentine populations, the challenges that these plants have to deal with, and the local adaptations that arise in these populations.

Keywords: Serpentinophyte, serpentine, serpentine endemism, local adaptation,

Obsah

Úvod	8
Hadcová stanoviště	9
Život rostlin na hadcích	10
Hlavní stresové faktory	10
Vysoký obsah těžkých kovů	10
Nízký podíl Ca proti Mg	11
Adaptace	12
Anatomické a morfologické adaptace	12
Fyziologické adaptace	14
Latentní kompetitoři	15
Mechanismy vzniku lokální adaptace na hadcích	16
Metody odhalení a studia lokálních adaptací	16
Silný přírodní výběr	17
Preadaptace	18
Podmínky lokální adaptace rostlin na hadcích	19
Genový tok	19
Hadcové lokality jako refugium rostlinné diverzity	20
Hadcové lokality – speciální generátory rostlinné diverzity	20
Reference:	22

Úvod

Rostliny jsou přisedlé organismy, které jsou po dobu svého života pevně spojeny s podkladem, na kterém rostou. Proto mají složení a vlastnosti tohoto substrátu obrovský vliv na život rostlin. V příliš zrnitých podkladech nedochází k dostatečnému zadržování vody, čím se snižuje její retenční schopnost a ty jsou tedy náchylnější k vysoušení. Zároveň se při nedostatku vody snižuje tepelná kapacita půdy a její teplota tedy může rychleji kolísat. Velkou roli hraje i barva substrátu – tmavé substráty pohlcují ve dne větší množství tepelné energie ze Slunce a výrazně rychleji se ohřívají. Tmavé a zrnité substráty jsou tedy výrazně tepelně nestabilní. Zrnitost substrátu nemá samozřejmě vliv jen na tepelnou stabilitu, ale také vlivem malého zadržování vody vede ke špatné dostupnosti vody pro rostliny.

Důležitý je též chemismus substrátu a množství obsažených látek, zejména základních živin. Pokud je substrát na tyto živiny chudý, rostliny je musí buď získávat alternativně (masožravé rostliny), nebo získat nějakou adaptaci, díky které se s nedostatkem vypořádají – buď snížením množství potřebného k fungování fyziologických dějů, hromaděním prvku, který je v nedostatku, či kombinací obou strategií. Navíc, některé substráty také obsahují látky, které jsou pro rostliny buď přímo toxické, nebo se díky nim ještě snižuje dostupnost nějaké jiné živiny.

Lze tedy říci, že některé substráty jsou pro rostliny velmi nehostinné – například antropogenní útvary, například toxické haldy a výsypky, nebo zcela přirozeně vzniklé substráty, jako jsou sádrovcové a hadcové půdy.

Stanoviště s takovým specifickým substrátem může vytvářet prostředí pro substrátovou speciaci, kde selekční tlak na rostlinu vytváří právě vlastnosti a složení půdy a může docházet k lokálním adaptacím na jevy, které nejsou běžné na „normální“ půdě. Právě hadcová podloží pro svůj velký vliv na život místních rostlin poskytují unikátní prostředí ke zkoumání mechanismů, pomocí kterých se rostliny adaptují na život v nehostinných podmínkách a umožňují rozkrýt doposud neznámé souvislosti a informace o fungování, či dokonce evoluční historii některých taxonů – toto podloží vzhledem ke svým specifickým nárokům tedy poskytuje dobré podmínky pro studium lokální adaptace v rostlinných populacích.

Hadcové podloží je pro mnohé rostliny velmi stresující prostředí, které neposkytuje příliš šancí na přežití. Díky selekci a oddělení adaptovaných druhů od původního taxonu můžeme na hadcových lokalitách nalézt mnohé významné endemity (Brady et al. 2005) a na mnoha místech tak lze sledovat evoluční procesy *in situ*. Samozřejmě nelze opomenout ani velice zajímavou ekologii hadcových stanovišť, která lze díky ekologické izolaci do jisté míry považovat za stanoviště podobná ostrovům (Kruckeberg 1986), (Kazakou et al. 2008) v pravém slova smyslu, tedy lokalitám se zvláštní druhovou skladbou, které jsou mezi sebou odděleny velmi obtížně překonatelnou bariérou, což dává velkou konkurenční výhodu takovým druhům, které se na toxické a nehostinné prostředí dokáží přizpůsobit.

Hadcová stanoviště

Ačkoli existuje přesné geologické vymezení hadcových hornin, čili serpentinitů, biologové tímto termínem většinou označují horniny charakteristické proměnlivým složením, s vysokým obsahem železa a hořčíku, s nízkým obsahem fosforu, vápníku, draslíku a s poměrně vysokým obsahem chromu, kobaltu a niklu (Proctor J 1975). V literatuře jsou tyto horniny označovány souhrnně jako ultrabazické (Proctor J 1975). Pro větší přehlednost se nadále budeme držet širšího pojetí termínu tak, jak je užíván biology.

Hadcové horniny jsou typické velmi pomalým zvětráváním a půdy vznikající na těchto matečných horninách bývají velmi mělké a skeletovité (tj. obsahující různě velké úlomky hornin, které přispívají k jejich hrubozrnnosti). Díky těmto vlastnostem hadcové půdy rychle propouštějí vodu a jejich retenční schopnost je minimální, čímž vystavují rostliny zvýšenému vlivu sucha (Walker 1954). Najdeme zde strmé svahy vznikající pomalým zvětráváním, které ve spojení se zmíněnými jevy ještě přispívají ke špatné dostupnosti vody. Právě tyto fyzikální faktory velmi ovlivňují dopad působení dalších vlivů na rostliny. Hadcové ostrůvky jsou malé, roztroušené a hlavně izolované od okolí, takže je lze skutečně považovat za ostrovy téměř v pravém slova smyslu (tj. že jsou oddělené obtížně překonatelnou bariérou), nelze však hovořit o tom, že by bylo hadcové podloží něčím výjimečně vzácným - udává se, že zabírají až 1 % povrchu pevniny (Proctor 1999).

Život rostlin na hadcích

Hlavní stresové faktory

Pro rostliny je život na hadcových oblastech velkou výzvou. Jsou zde vystavovány stresovým faktorům, jako je vysoký obsah těžkých kovů Ni, Cr, Co, které na řadu organismů působí toxicky (Homer et al. 1991). Velkým problémem je zejména špatná dostupnost Ca oproti Mg; v neposlední řadě samozřejmě i nedostatek základních živin N, P, a K; ale také již zmíněný nedostatek vody a s tím související vysoké teplotní výkyvy (Species et al. 1984).

Díky svému chemickému složení hadce obtížně zvětrávají, stanoviště jsou charakteristická nízkým půdním profilem, ostrými vystouplými kamennými útvary, svahy a hřbety. Spousta půd má velkou zrnitost – jsou málo zvětralé a textura půdy je hrubá – to vše přispívá k velmi špatné schopnosti zadržovat vodu, která snadno odtéká po matečné hornině a není příliš přístupná pro rostliny, což samozřejmě zvyšuje požadavky na efektivitu kontroly stomatálních průduchů a celkově vylepšené hospodaření s vodou.

Nedostatek základních živin byl označen za limitující faktor pro růst serpentinyfitů (Kazakou et al. 2008), avšak názor na to, který prvek je tedy skutečně limitující, se lišil dle lokalit. I přes vysoký obsah těžkých kovů v půdě to vypadá, že limitujícím je spíše právě nízký obsah zejména dusíku a fosforu, než toxicita stanoviště.

Nedostatek vody a základních živin jsou faktory působící intuitivně, zatímco následující faktory jsou pro hadcové substráty specifické.

Vysoký obsah těžkých kovů

Zvýšený obsah těžkých kovů v matečných horninách a v půdě představuje stresový faktor, který může rostlinu ovlivňovat více způsoby. Většina prací zabývajících se vlivem těžkých kovů se týkala toxicity niklu, protože je vzhledem ke množství, ve kterém je dostupný pro rostliny, nejsilnějším faktorem toxicity hadcových půd. (REEVES et al. 1999; Severne 1974; Gabbrielli & Pandolfini 1984). Niklu je v rozpustné formě v hadcových půdách řádově více než kobaltu. Chromu je sice stejně, či

několikrát více, ale většina ho je v nerozpustné formě, například jako chromit – lze tedy říci, že nejnebezpečnější je rozpustný nikl.

Existují dva mechanismy, pomocí kterých může přítomnost těžkých kovů ovlivňovat růst rostliny (Kazakou et al. 2008). Prvním mechanismem je přímé toxické působení, které může například za zakrnění růstu rostlin a chlorózu, či zastavení buněčného dělení, což je v buňkách kořenové špičky problém. Druhou možností je, že působí antagonisticky na příjem jiných živin.

Nízký podíl Ca proti Mg

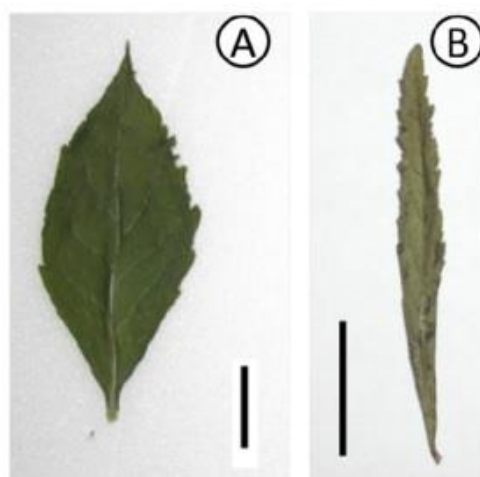
Ačkoli lze hovořit o přímém toxickém účinku hořčíku, který znesnadňuje příjem vápníku i dalších živin (hliníku, železa, boru, manganu, fosforu a dusíku), v prostředí bohatém na hořčík může docházet k odumírání kořenových špiček vlivem nedostatku vápníku (O'Dell & Claassen 2006), což bylo také pozorováno při reciprokých transplantačních experimentech u nehadcových semenáčků vysazených do hadcového substrátu, lze se na problém dívat i s ohledem na nízký obsah vápníku, který hadcové půdy obecně mají. Jinými slovy, už tak nízký obsah vápníku je ještě komplikován antagonistickým působením hořčíku na jeho příjem. Z tohoto důvodu je důležité u hadcových půd znát poměr obou těchto interagujících prvků, uvádí se tedy poměrem Ca:Mg, který by ve většině půd měl být alespoň 1, zatímco v hadcových půdách je tento poměr snížen nezřídka až k hodnotě 0,4 (Proctor J 1975).

Adaptace

Selekční tlaky působící na hadci na veškeré zde rostoucí rostliny vedou ke specifickým anatomickým, morfologickým a fyziologickým adaptacím a různé druhy často vykazují podobné znaky i přes svou fylogenetickou různorodost. Hadcové lokality jsou izolované a k vývoji podobných znaků dochází zcela nezávisle na sobě, dochází tedy ke konvergentní evoluci. Následující kapitola shrnuje některé konvergentní znaky, které se u rostlin na hadci projevují. Občas je obtížné určit, která z adaptací spadá do které kategorie, protože se anatomicko-morfologický projev adaptací prolíná s adaptacemi fyziologickými. Pro souhrn adaptací a jejich celkový vliv na vzhled a život rostliny je často používán termín „hadcový syndrom“ (anglicky serpentine syndrome).

Anatomické a morfologické adaptace

Morfologické adaptace jsou díky nerovnoměrnému rozložení živin v půdě například zvláště utvářené kořeny, kdy tolik nedochází k tvorbě postranních kořenů, ale rostlina hlavně investuje do dlouhých a hluboko rostoucích kořenů, což také částečně pomáhá rostlině přežít i při špatné dostupnosti vody. Dále mají rostliny na hadcích zvláště pokriveně utvářené listy s celkově menší listovou plochou, a menším základny listu (Ohga et al. 2012) kompaktní a podsaditou stavbu a znatelně nižší vzrůst, stejně tak jako velmi sníženou růstovou rychlost.



Obr. 1 Listy *Adenophora triphylla* var. *japonica* A: Nehadcový typ; B: Hadcový typ v Shingu.

Měřítko = 1 cm. (Ohga et al. 2012)

Když Kruckeberg (Kruckeberg 1951) prováděl skleníkové experimenty, kdy vyséval rostliny *Achillea borealis*, *Gilia capitata* a *Streptanthus glandulosus* (dva poddruhy – *S. g.* subsp. *typicus* a *S. g.* subsp. *secundus*), vždy jedince z hadcové a nehadcové populace na hadcový a nehadcový substrát a měřil výšku a celkovou biomasu rostliny, všiml si zvláštních jevů, které souvisí s hadcovým endemismem. V práci bohužel nejsou uvedeny výsledky pro *Streptanthus* rostoucí na nehadcovém substrátu, avšak porovnání ostatních taxonů ukazuje jasné rozdíly v dispozicích rostlin z hadcových a nehadcových populací – obě populace na nehadcových podložích sice prospívají lépe než na těch hadcových, avšak rostliny z hadcových populací mají na hadci mnohem menší pokles výšky i celkové biomasy než rostliny nehadcové. Je však třeba zmínit, že Kruckeberg neodhadoval, jaký faktor vedl k tomuto pozorování, tedy zda se jednalo o adaptace přímo na toxicitu hadce, či spíše o adaptacích na další k hadci přidružené faktory, jako je nízká schopnost zadržovat vodu a podobně. Ačkoli pro to nebyly žádné přímé důkazy, Kruckeberg ve své práci uvedl, že tyto hadcové ekotypy mohou být počátečními stádii nových endemitů, avšak pozdější výzkum jeho předpoklad podpořil (MAYER et al. 1994; MAYER & SOLTIS 1994)

V souvislosti s nedostatkem vody byly zjištěny adaptace na anatomické úrovni, například menší hustota stomatálních průduchů na listech (Ohga et al. 2012), kdy autoři analyzovali množství průduchů na listech pomocí SUMP, což je metoda, při které je pod mikroskopem sečteno množství průduchů ve střední části listové čepele a následně použit přepočít k získání celkového množství průduchů na listu. Pokřivenost listů může být zřejmě způsobena sníženým počtem buněk v podélné ose listu, jak na listech *Aster hispidus* var. *leptocladus* demonstroval Hayakawa (Hayakawa 2012), avšak pravděpodobně se liší od jiných mechanismů, kterými vzniká pokřivenost listů u jiných rostlin při adaptaci na zcela rozdílné podmínky. Pokožkové buňky listů jsou menší, ale rozdíly v počtech epidermálních buněk se nepodařilo prokázat.

Fyziologické adaptace

Mezi fyziologické adaptace patří zejména nízká růstová rychlost, selektivita příjmu hořečnatých a vápenatých iontů, akumulace těžkých kovů.

Pokud na hadcovém substrátu pěstujeme hadcové i nehadcové rostliny, dojdeme ke zjištění, že hadcové rostliny přijímají menší množství hořčíku a větší množství vápníku, než nehadcový typ (Brady et al. 2005). U některých nehadcových kalifornských keřů tak byla zjištěna podobná koncentrace Ca vůči Mg v pletivech a v půdě, než u hadcové varianty těchto keřů pěstovaných ve shodných podmínkách (O'Dell et al. 2006). Ve fyziologickém pozadí této adaptace bude zajisté hrát velkou roli funkce selektivního transportu některého z přenašečů Ca či Mg a odlišné chelatační schopnosti těchto druhů. (O'Dell et al. 2006).

Hadcové rostliny patří do kategorie S-stratégů – nadzemní části pomalu rostou, protože větší množství zdrojů je investováno do kořenového systému. (Berglund 2005; Brady et al. 2005)

Zajímavý a nezanedbatelný je též fenomén hyperakumulátorů, tedy rostlin, které jsou schopny tolerovat velmi vysoké koncentrace těžkých kovů, které mohou v některých případech dokonce inkorporovat do pletiv a hromadit je tak ve vlastním těle. Existuje několik úvah o tom, proč je pro rostlinu tak výhodné shromažďovat velké množství jedovaté látky. Je možné, že se jedná o obranný mechanismus proti herbivorům, kteří se mohou otrávit požitím relativně malého množství rostlinné biomasy, což může přispět k ochraně proti spasení, navíc rostlina nemusí vynakládat zdroje na syntézu vlastních alkaloidů, kyanidů a dalších obranných látek z řad sekundárních metabolitů. Nabízí se možnost použití těchto rostlin pro detoxikaci půd s vysokými obsahy niklu – či dokonce jejich následné použití jako suroviny pro získávání niklu, což ale v praxi naráží na mnohé problémy, jako například na riziko kontaminace okolních půd, na neschopnost kořenů rostlin proniknout hluboko do půdy a dochází tak k extrakci niklu pouze z povrchu a v neposlední řadě na fakt, že rostliny nejsou schopny z půdy získávat nikl dostatečně efektivně, tedy tak, aby půda následně splnila limitní požadavky na jeho koncentraci.

Latentní kompetitoři

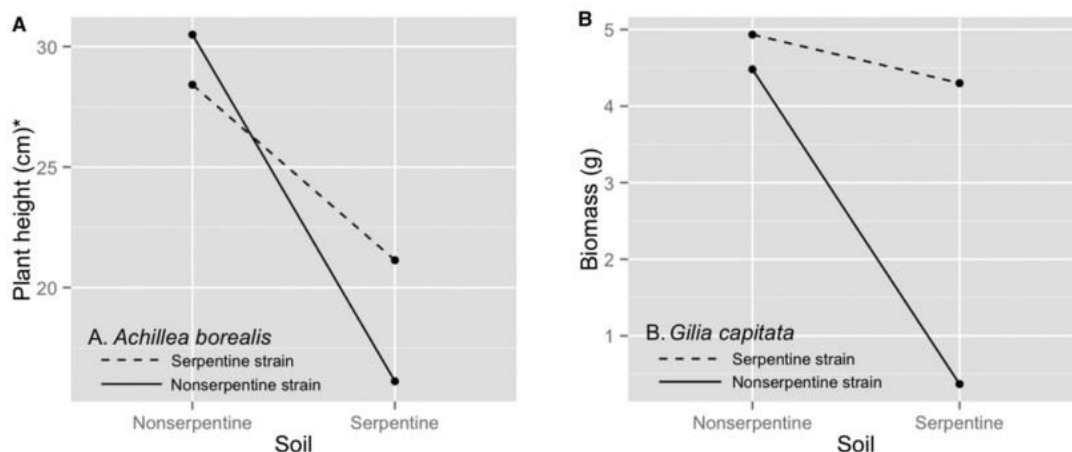
S nedostatkem základních živin souvisí i termín „latentní kompetitoři“, kterým označujeme některé obligátní serpentinofyty, které po odstranění limitace, tedy po přidání onoho prvku, který byl v nedostatku, velmi rychle reagovaly růstem. Nicméně, experimenty s jinými rostlinami, konkrétně s řebříčkem, neukázaly žádný signifikantní rozdíl v rychlosti reakce mezi rostlinami rostoucími na hadci a mimo něj. (Kazakou et al. 2008). Lze říci, že latentní kompetitor je vlastně životní strategie – rostlina si na hadci udržuje malé množství biomasy a snaží se zde přežít období nedostatku, aby po opuštění tohoto toxického stanoviště reagovala rychlým růstem a byla životaschopná i v jiných prostředích. Po jisté době se však rostliny vlivem specifického selekčního tlaku stanou na hadci fyziologicky závislé a opuštění hadce už pro ně není možné.

Mechanismy vzniku lokální adaptace na hadcích

Lokální adaptace je proces, který vede k vývoji či modifikaci určitých znaků, které jsou pro rostlinu v daném biotopu důležité a výhodné, čímž se zvyšuje její fitness na tom určitém místě, i přes to, že vede ke snížení fitness v jiných biotopech. Jak jsem již zmínil dříve, na hadcových podložích se vyskytují poměrně specifické selekční tlaky, na které za účelem zvýšení fitness musí každá hadcová rostlina odpovídat – dochází tedy k lokální adaptaci.

Metody odhalení a studia lokálních adaptací

Účinnou metodou k rozpoznávání projevů lokálních adaptací jsou reciproké transplantační experimenty, kdy se v ideálním případě populace z jednoho stanoviště zamění s populací z velmi rozdílného biotopu. Následně se sleduje přežívání a fitness obou přesazených populací a porovnává se s populacemi rostoucími ve svém mateřském prostředí. Alternativou k těmto přesazovacím experimentům je pěstování různých populací ve známých substrátech ve skleníku či v experimentální zahradě, je to však metoda, která může díky nechtěnému zanedbání některých, byť třeba neznámých faktorů způsobit nepřesnosti a zavádějící výsledky pozorování. Z těchto důvodů se laboratorní, zahradní a skleníkové experimenty provádějí pouze pokud reciproké transplantační experimenty není možné provést. (Kawecki & Ebert 2004).



Obr. 2 A: Pokles výšky u *Achillea borealis* a B: bioasy u *Gilia capitata* na hadcové půdě.

(Anacker 2014)

Jako demonstrace probíhající lokální adaptace může posloužit obrázek (Anacker 2014), který ukazuje rozdíly ve výšce či celkové biomase adaptovaných a neadaptovaných rostlin *Achillea borealis* a *Gilia capitata* rostoucích na dvou různých půdách, jak ve skleníkovém experimentu ukázal Kruckeberg (Kruckeberg 1951). Hadcové rostliny při vysazení na hadcový substrát vykazují mnohem menší snížení obou parametrů než rostliny, které předtím nebyly vystaveny hadcovému prostředí.

Silný přírodní výběr

Na takto nehostinném prostředí, kterým hadcové podloží bezesporu je, žijí adaptované rostliny, které zde našly místo pro přežití i přes to, že jsou jinde slabšími konkurenty, což velmi pěkně demonstruje experiment, kdy Kruckeberg (Kruckeberg 1954) vysel hadcové a nehadcové rostliny společně a pozoroval, že v běžné nehadcové půdě žádné semenáčky rostlin adaptovaných na hadec nevyrostly, zatímco v hadcovém truhlíku se kromě několika strádajících jedinců trav objevily i poměrně prospívající hadcové endemity. Lze tedy říct, že důležitým selekčním tlakem působícím pro rozvinutí lokálních adaptací je silný přírodní výběr, který funguje jako velmi jemné síto filtrující neadaptované rostliny.

Rajakaruna (Rajakaruna 2004) nastiňuje zajímavý fenomén, kdy se případní hybridní rostlin ze dvou populací (hadcové a nehadcové) vlivem nejspíše ekologického znevýhodnění a silného selekčního tlaku nevyskytují ani v jednom z mateřských edafických typů, avšak i přes tento fakt mohou nalézt svou ekologickou niku, jak poukazují autoři Forde a Faris ve své práci na rodu *Quercus*, kteří v řadě morfologických znaků porovnávali populace *Q. durata* a *Q. dumosa* a jejich poměrně vzácné hybridy rostoucí na kontaktní zóně hadcových těles. Zatímco *Q. dumosa* na hadcových tělesech nikdy neroste, *Q. durata* je typickým hadcovým endemitem. Na rozhraní těchto dvou lokalit našli hybridy, kteří vykazovali diverzitu v jinak typických znacích (poměry šířky a výšky žaludu, listů, délku žilnatiny listů, parametry okrajů listu a další). Tito hybridní byli nalezeni na skalnatém, exponovaném a suchém – avšak nehadcovém – stanovišti, kde zřejmě ani jeden z mateřských druhů nemohl přežít (Forde & Faris 1962).

Preadaptace

Myšlenkou, která velmi souvisí s existencí silného přírodního výběru, je též existence preadaptací (Krukeberg 1954). Pokud by bylo hadcové podloží neobyvatelné pro veškeré rostliny, připomínaly by hadcové lokality měsíční krajinu bez života. Avšak není tomu tak, v historii evidentně opakovaně docházelo k uchycení některých druhů na hadcovém substrátu, zatímco jiné druhy takové štěstí neměly. Lze tedy předpokládat existenci jakýchsi preadaptací, tedy vlastností rostliny, které umožňují prvním jedincům nějakým způsobem na hadci přežít, rozmnožit se a založit tak novou linii hadcových rostlin. Získání preadaptací může také souviset s existujícím genovým tokem z hadcové populace (Krukeberg 1954).

Lze říci, že některé taxony jsou lépe předurčeny – preadaptovány k tomu, že u jejich zástupců vznikne hadcová tolerance. Znalost těchto kritérií nám tedy může poskytnout určité vodítko k lepšímu porozumění samotnému vzniku a funkce hadcové tolerance (Pepper & Norwood 2001).

Jistým typem preadaptací jsou tedy i jakékoli vlastnosti, které rostlinu zvýhodňují při kolonizaci nového biotopu bez ohledu na to, zda v minulosti vznikla jako adaptace na podobné prostředí – například rostlina přizpůsobená k životu bez mykorhizy se s absencí symbiotických hub vyrovná snadněji a za menší ztráty fitness než rostlina běžně rostoucí v půdách, kde je mykorhiza možná, stejně tak předchází adaptace na charakteristické vlastnosti půdy (nedostupnost vody, zrnitá textura, vystavení intenzivnímu osvětlení) mohou být považovány za preadaptaci k úspěšné kolonizaci hadcových půd (Pepper & Norwood 2001).

Model lokálně adaptované rostliny zahrnuje změny v genomu, které ji zvýhodňují v daném prostředí, zatímco v jiných prostředích jsou nevýhodné a fitness nezvyšují – vylučuje zde existenci univerzálního genotypu, který je schopen osidlovat různá stanoviště, avšak ke změnám dochází v rámci jeho fenotypové plasticity. Takové působení alel, které populaci zvýhodňuje v určitém prostředí, avšak v jiných prostředích působí opačně, se nazývá **antagonistická pleiotropie**. Proč tedy lokálně adaptované rostliny vůbec existují a nebyly v historii nahrazeny jinými rostlinami s vysokou fenotypovou plasticitou? Jaké jsou výhody lokálně adaptovaných rostlin?

Podmínky lokální adaptace rostlin na hadcích

Aby mohl proces lokální adaptace na stanovišti probíhat, musí být dodrženo několik podmínek.

Genový tok

Genový tok z nehadcové do hadcové populace musí být velmi omezen, aby mohlo docházet k fixaci nových alel, které na novém stanovišti zvýhodňují adaptované rostliny. Kdyby docházelo k intenzivnímu genovému toku mezi populacemi, respektive k přísunu množství neadaptovaných genů z větších populací, šance na vznik a udržení adaptací v populaci se díky vlivu genetickému driftu na méně hojně zastoupené mutace velmi snižuje (Bridle & Vines 2007). Populace tedy musí být dostatečně geograficky či reprodukčně oddělené, tedy alespoň v pozdějších fázích lokální adaptace, jinak je rozdíl mezi genofondy obou populací značně redukován.

Na druhou stranu, existence příležitostného genového toku z jiné populace napomáhá k udržení genetické variability, bez něj by tedy mohlo začít docházet ke křížení mezi příbuznými rostlinami, což může mít negativní vliv na fitness rostlin.

Efektivní metodou, jak omezit genový tok mezi rodičovskou nehadcovou a odvozenou hadcovou populací by mohlo být například navýšení ploidie, tedy počtu chromozomů rostlin v jedné z populací. Jiným způsobem oddělení místní populace od původních mateřských populací je omezená schopnost šířit svou genetickou informaci na dlouhé vzdálenosti, tedy například u rostlin hojně využívajících autogamii (Rajakaruna 2004) či nějaké specifické místní opylovače, kteří nenavštěvují více populací. K izolaci může též přispět například změna květní morfologie.

Primární, díky které se změní i spektrum opylovačů. V některých případech také dochází k časovému posunu doby kvetení, či vzniku pylové nekompatibility. (Rajakaruna 2004)

Hadcové lokality jako refugium rostlinné diverzity

Studium hadcových lokalit může poskytnout důležitá vodítka pro pochopení historického vývoje okolních stanovišť. Vlivem měnících se podmínek může nakonec dojít k tomu, že budou okolní mateřské populace rostoucí na “normální” nehadcové půdě vytlačeny silnějším kompetitorem, zatímco okolní hadcová stanoviště neposkytují novému druhu možnost přežití. Populace adaptovaných rostlin nebude novým kompetitorem ovlivněna a má šanci tyto změny na rozdíl od mateřské populace přežít.

Prostředí hadcových podloží je pro rostliny velmi stresující, nicméně zvládnutí stresu může poskytovat ochranu před silnými kompetitory, což je pravděpodobně důvod, proč serpentinofyty rostou pouze na hadcích, a ne v jejich okolí – rostlina přizpůsobená k životu v takovém prostředí sice zvládne růst v normální půdě, ale při opuštění hadce se setká s lepšími kompetitory, kteří ji vytlačí. Hadcové lokality se tedy dají v jistém smyslu považovat za ostrůvky snížené konkurence, ovšem pouze pro rostliny, které zde dokáží přežít (Krukkeberg 1984).

Pokud jsou okolní mateřské populace vytlačeny a zbyde pouze její hadcový typ, lze ho poté považovat za serpentinokolní reliktní.

Protože hadcové endemity většinou postrádají mechanismy šíření na dlouhou vzdálenost, vyhynutím okolních nehadcových zpravidla dochází k úplnému zastavení genového toku z neadaptované populace, což může vytvořit podmínky pro alopatrickou speciaci (Krukkeberg 1984), díky které se z hadcového typu stane nový, plnohodnotný druh.

Hadcové lokality – speciální generátory rostlinné diverzity

Hadcové lokality však nemusí produkovat nové druhy pouze výše popsáným způsobem. Některé druhy rostlin zde mohou nalézt prostředí téměř bez konkurence, kde přežívají nepříznivá období. Vlivem selekčního tlaku působícím na rostliny v takovém refugiu může časem dojít k událostem, které zapříčiní vznik nového, endemického druhu (například polyploidizace). (Hanzl et al. 2014). Mezi tyto rostliny lze řadit *Streptanthus*, z našich rostlin *Cerastium alsinifolium*, *Potentilla crantzii* ssp. *serpentina*, *Minuartia smejkalii* a *Knautia serpentinicola* (Kolář & Vít 2008)

Nové druhy nemusí však hadcové podloží vytvářet jen výše popsaným způsobem- Na taxonech *Quercus durata* a *Quercus dumosa* bylo zjištěno, že ve vhodných podmínkách, kdy spolu koexistují dvě oddělené, avšak reprodukčně kompatibilní populace různých druhů s jasně oddělenou ekologickou nikou, může dojít k vyštěpení hybridů, kteří sice nenalézají životní prostor ani v jednom z obou mateřských míst, avšak díky vhodné kombinaci alel vzešlých z lokálně adaptačních mechanismů dokáží přežít v místech, které jsou pro oba mateřské druhy z různých důvodů nevhodné, což by též mohlo vést ke speciačnímu procesu (Forde & Faris 1962).

Reference:

- Anacker, B.L., 2014. The nature of serpentine endemism. *American Journal of Botany*, 101(2), pp.219–224.
- Berglund, A.N., 2005. *Postglacial Colonization and Parallel Evolution of Metal Tolerance in the Polyploid Cerastium alpinum*,
- Brady, K.U., Kruckeberg, A.R. & Bradshaw Jr., H.D., 2005. Evolutionary Ecology of Plant Adaptation to Serpentine Soils. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), pp.243–266. Available at: <http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105730> [Accessed August 15, 2017].
- Bridle, J.R. & Vines, T.H., 2007. Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail? *Trends in Ecology and Evolution*, 22(3), pp.140–147.
- Forde, M.B. & Faris, D.G., 1962. Effect of introgression on the serpentine endemism of *Quercus durata*. *Evolution*, 16, pp.338–347.
- Gabbrielli, R. & Pandolfini, T., 1984. EFFECT OF MG-2+ AND CA-2+ ON THE RESPONSE TO NICKEL TOXICITY IN A SERPENTINE ENDEMIC AND NICKEL-ACCUMULATING SPECIES. *Physiologia Plantarum*, 62(4), pp.540–544.
- Hanzl, M. et al., 2014. Nonadaptive processes governing early stages of polyploid evolution: Insights from a primary contact zone of relict serpentine *Knautia arvensis* (Caprifoliaceae). *American Journal of Botany*, 101(6), pp.935–945.
- Hayakawa, H., 2012. Comparative Study of Leaf Morphology in *Aster hispidus* Thunb. var. *leptocladus* (Makino) Okuyama (Asteraceae). *American Journal of Plant Sciences*, 3(1), pp.110–113.
- Homer, F.A. et al., 1991. COMPARATIVE-STUDIES OF NICKEL, COBALT, AND COPPER UPTAKE BY SOME NICKEL HYPERACCUMULATORS OF THE GENUS *ALYSSUM*. *Plant and Soil*, 138(2), pp.195–205.
- Kawecki, T.J. & Ebert, D., 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology*

Letters, 7(12), pp.1225–1241.

Kazakou, E. et al., 2008. Hypotheses, mechanisms and trade-offs of tolerance and adaptation to serpentine soils: From species to ecosystem level. *Biological Reviews*, 83(4), pp.495–508.

Kolář, F. & Vít, P., 2008. Endemické rostliny českých hadců 1 . Zvláštnosti hadcových ostrovů. , pp.59–61.

Kruckeberg, A.R., 1986. An Essay: The Stimulus of Unusual Geologies for Plant Speciation. *Systematic Botany*, 11(3), pp.455–463.

Kruckeberg, A.R., 1984. California Serpentes: Flora, Vegetation, Geology, Soils and Management Problems. *University of California Press*.

Kruckeberg, A.R., 1951. INTRASPECIFIC VARIABILITY IN THE RESPONSE OF CERTAIN NATIVE PLANT SPECIES TO SERPENTINE SOIL. *American Journal of Botany*, 38(6), pp.408–419.

Kruckeberg, A.R., 1954. THE ECOLOGY OF SERPENTINE SOILS .3. PLANT SPECIES IN RELATION TO SERPENTINE SOILS. *Ecology*, 35(2), pp.267–274.

MAYER, M.S. & SOLTIS, P.S., 1994. THE EVOLUTION OF SERPENTINE ENDEMICS - A CHLOROPLAST DNA PHYLOGENY OF THE STREPTANTHUS-GLANDULOSUS COMPLEX (CRUCIFERAE). *SYSTEMATIC BOTANY*, 19(4), pp.557–574.

MAYER, M.S., SOLTIS, P.S. & SOLTIS, D.E., 1994. THE EVOLUTION OF THE STREPTANTHUS-GLANDULOSUS COMPLEX (CRUCIFERAE) - GENETIC-DIVERGENCE AND GENE FLOW IN SERPENTINE ENDEMICS. *AMERICAN JOURNAL OF BOTANY*, 81(10), pp.1288–1299.

O'Dell, R.E. & Claassen, V.P., 2006. Serpentine and nonserpentine *Achillea millefolium* accessions differ in serpentine substrate tolerance and response to organic and inorganic amendments. *Plant and Soil*, 279(1–2), pp.253–269.

O'Dell, R.E., James, J.J. & Richards, J.H., 2006. Congeneric serpentine and nonserpentine shrubs differ more in leaf Ca : Mg than in tolerance of low N, low

- P, or heavy metals. *Plant and Soil*, 280(1–2), pp.49–64.
- Ohga, K. et al., 2012. Morphological and Anatomical Analyses of the Serpentine Ecotype of *Adenophora triphylla* var. *japonica* (Campanulaceae). *Journal of Plant Studies*, 1(2), pp.180–187. Available at: <http://www.ccsenet.org/journal/index.php/jps/article/view/19293>.
- Pepper, A.E. & Norwood, L.E., 2001. Evolution of *Caulanthus amplexicaulis* var. *barbarae* (Brassicaceae), a rare serpentine endemic plant: A molecular phylogenetic perspective. *American Journal of Botany*, 88(8), pp.1479–1489.
- Proctor, J., 1999. Toxins, nutrient shortages and droughts: The serpentine challenge. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(9), pp.334–335.
- Proctor J, W.S., 1975. The ecology of serpentine soils. *Advances in Ecological Research*, (9), pp.255–365.
- Rajakaruna, N., 2004. The Edaphic Factor in the Origin of Plant Species. *International Geology Review*, 46(May 2004), pp.471–478.
- REEVES, R. et al., 1999. Nickel Hyperaccumulation in the Serpentine Flora of Cuba. *Annals of Botany*, 83(1), pp.29–38.
- Severne, B.C., 1974. NICKEL ACCUMULATION BY *HYBANTHUS-FLORIBUNDUS*. *Nature*, 248(5451), pp.807–808.
- Species, S.P. et al., 1984. The Ecology of Plant Populations Growing on Serpentine Soils. *Phyton (Buenos Aires)*, 24, pp.225–238.
- Walker, R.B., 1954. THE ECOLOGY OF SERPENTINE SOILS .2. FACTORS AFFECTING PLANT GROWTH ON SERPENTINE SOILS. *Ecology*, 35(2), pp.259–266.