

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, Ph.D.

Praha, 2018

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 užita k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 10. 5. 2018

.....

Poděkování

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

Abstrakt

Mezi nejvýznamnější abiotické faktory hadcových stanovišť patří sucho, nízký obsah hlavních živin, vysoký obsah hořčíku a značné zastoupení těžkých kovů. Hadcové půdy jsou tedy pro rostliny v mnoha ohledech stresujícím prostředím. Pro své výjimečné charakteristiky jsou hadcové lokality vhodné pro studium evolučních procesů. Literární rešerše obsahuje souhrn hlavních témat spojených s problematikou rostlinných populací rostoucích na hadcovém podloží. Dále jsou v práci rozebrány mechanismy vzniku lokální adaptace a podmínky, které tento proces umožňují. V závěru práce je diskutován ekologický aspekt hadcových stanovišť, které mohou sloužit jako oblasti se sníženou konkurencí a poskytovat životní prostor konkurenčně slabším druhům. Díky specifickým podmínkám působícím na hadcových lokalitách se tato místa vyznačují vyšší úrovní endemismu a často slouží jako refugia reliktních druhů.

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

Abstract

The most important abiotic factors of serpentine habitats are lack of water, low content of main nutrients, high magnesium content and a high concentration of heavy metals. Thus, serpentine soils are a very stressful environment for most plant. For their exceptional characteristics, serpentine sites are suitable for the study of evolutionary processes. The present literary review contains a summary of the main topics related to the issue of plant populations growing on serpentine bedrock. In addition, the mechanisms of the local adaptation and the conditions that allows these processes are analyzed. At the end of the thesis, the ecological aspect of the habitats is discussed, which can serve as areas with reduced competition and provide the living space to the competitively weaker species. Due to the specific conditions at the serpentine areas, these areas are characterized by a higher level of endemism and often serve as a refuge for relict species.

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

Obsah

1. Úvod	8
2. Hadcová stanoviště	10
3. Život rostlin na hadcích	13
3.1 Hlavní stresové faktory	13
3.1.1 Vysoký obsah těžkých kovů	13
3.1.2 Nízký podíl Ca proti Mg	15
4. Adaptace	16
4.1 Anatomické a morfologické adaptace	17
4.2 Fyziologické adaptace	18
4.2.1 Adaptace na obsah vápníku a hořčíku	18
4.2.2 Těžké kovy a jejich hyperakumulátory	19
4.3 Latentní kompetitoři	20
5. Mechanismy vzniku lokální adaptace na hadcích	21
5.1 Metody odhalení a studia lokálních adaptací	21
5.2 Silný přírodní výběr	23
5.3 Preadaptace	24
5.4 Fenotypová plasticita vs. lokální adaptace	24
5.5 Podmínky lokální adaptace rostlin na hadcích	25
5.5.1 Genový tok	25
5.6 Hadcové lokality jako refugium rostlinné diverzity	26
5.7 Hadcové lokality – speciální generátory rostlinné diverzity	26
6. Závěr	28
7. Reference:	29

1. Úvod

Rostliny jsou přisedlé organismy, které jsou po dobu svého života pevně spojeny s podkladem, na kterém rostou. Složení a vlastnosti tohoto substrátu proto mají obrovský vliv na život rostlin. V příliš zrnitých podkladech například nedochází k dostatečnému zadržování vody, čímž je omezena jejich retenční schopnost (Rawls et al. 1982) ústící ve větší náchylnost k vysoušení. Zároveň se při nedostatku vody snižuje tepelná vodivost půdy a její teplota tedy může v blízkosti povrchu rychleji kolísat (Abu-Hamdeh & Reeder 2000). Omezená schopnost zadržování vody vede zejména ke špatné dostupnosti vody pro rostliny, které se pak musí s jejím nedostatkem nějak vypořádat. Protože půdy s podobnými vlastnostmi najdeme v mnoha oblastech, existuje také mnoho různých strategií a adaptací, které se vyvinuly nezávisle u rostlin po celém světě. Pouštní rostliny potýkající se se suchem i s prudkými změnami teplot si vytvořily celou škálu adaptací, jako je například CAM metabolismus, pomáhající zmírnit vodní ztráty tím, že umožňuje rostlinám fixaci CO₂ během noci, takže během horkého dne mohou jejich průduchy zůstat uzavřené. Protože v noci teplota klesá, nedochází pak přes průduchy ke zvýšenému výparu vody (Cushman 2001).

Důležitý je pro rostliny též chemismus substrátu a množství obsažených látek, zejména základních živin. Pokud je substrát na některou z živin chudý, rostliny jej musí buď získávat zcela alternativně (například masožravé rostliny) (Juniper et al. 1989; Ellison & Gotelli 2001), nebo disponovat jinou adaptací, díky které se s nedostatkem vypořádají. Příkladem může být snížení množství živiny potřebné k zajištění fyziologických dějů, hromadění prvku, který je v nedostatku (Chapin 1980), či zvýšení efektivity příjmu živin, například pomocí mykorrhizy. Navíc, některé substráty také obsahují látky, které jsou pro rostliny buď přímo toxické, nebo se díky nim ještě snižuje dostupnost nějaké jiné živiny (Brady et al. 2005).

Společným působením několika nepříznivých faktorů tedy může vzniknout prostředí, které je pro rostliny velmi nehostinné – například antropogenní útvary jako jsou toxické haldy a výsypky, nebo zcela přirozeně vzniklé substráty, jako jsou sádrovcové a hadcové půdy. Kromě chemických a fyzikálních vlastností podkladu ovlivňují rostlinu i další abiotické faktory působící na rostlinných stanovištích. Mezi další faktory mající vliv na život rostlin se řadí i klimatické podmínky, srážkové úhrny a jejich rozložení v průběhu roku, či nadmořská výška stanoviště

Vznik lokální adaptace na hadcový substrát v rostlinných populacích

(Salisbury 1926). I přes přinejmenším nestandardní podmínky si taková místa našla své rostlinné obyvatelé.

Stanoviště s takovým specifickým substrátem mohou vytvářet prostředí pro substrátovou speciaci, kde je selekční tlak na rostlinu vytvářen právě vlastnostmi a složením půdy. Dochází zde také k lokálním adaptacím na jevy, které v běžných substrátech nejsou běžné. Pro růst na některých typech substrátů je pak zapotřebí tak vysoká míra specializace, že adaptovaný druh už na běžných substrátech nedokáže konkurovat jiným druhům, dostává se tedy do jakési specializační pasti. Cenou za tuto specializaci je pro rostlinu snížení kompetičních schopností v jiných prostředích.

Právě hadcová podloží pro svůj značný vliv na život místních rostlin poskytují unikátní prostředí ke zkoumání mechanismů, pomocí kterých se rostliny adaptují na život v nehostinných podmínkách a umožňují odhalit doposud neznámé souvislosti a informace o fungování i o evoluční historii některých taxonů. Toto podloží je vzhledem ke svým nárokům velmi často využíváno jako modelové prostředí pro studium substrátové speciace a lokální adaptace v rostlinných populacích.

Cílem této práce je shromáždit informace o abiotických faktorech, skrze které substrát působí na rostliny, zhodnotit jejich vliv a zmínit konkrétní typy adaptací, které si rostliny vytvářejí v odpovědi na jejich působení. Rád bych rovněž poodhalil některé evoluční aspekty růstu rostlin na hadcích, jakými jsou například lokální adaptace a substrátová speciace.

2. Hadcová stanoviště

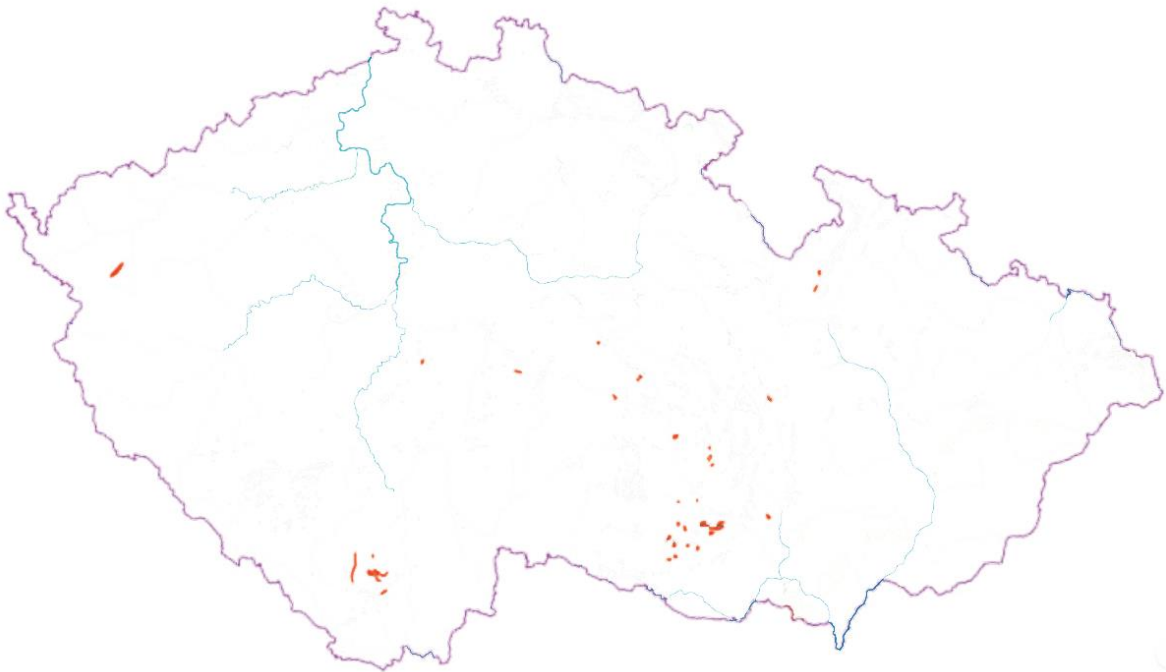
Hadcové horniny čili serpentinity jsou geologicky vymezeny jako metamorfované bazické a ultrabazické vyvřeliny vzniklé za zvýšeného tlaku a dostatku vody při teplotách kolem 300 °C až 700 °C. Mezi časté minerály podílející se na vzniku serpentinitů patří antigorit, chryzotil, lizardit, brucit a magnetit (Coleman 1971).

Biologické pojetí serpentinitů je však širší a obecnější. V biologicky orientované literatuře jsou tímto termínem většinou označována řada různých hornin charakteristická proměnlivým složením. Tyto horniny se většinou vyznačují zvýšeným obsahem železa a hořčíku, nízkým obsahem fosforu, vápníku a draslíku. Vzhledem k tomu, že v podobných geologických podmínkách vznikají i žíly některých kovových rud, jsou tyto horniny často prostoupeny i poměrně vysokým obsahem chromu, kobaltu, zinku či niklu, neboli těžkými kovy (Proctor & Woodell 1975). V literatuře jsou tyto horniny často označovány souhrnně jako ultrabazické (Proctor & Woodell 1975). Pro větší přehlednost se nadále budu držet širšího pojetí termínu tak, jak je užíván biology.

Hadcové horniny jsou typické velmi pomalým a obtížným 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 - jejich retenční schopnost je minimální a voda snadno odtéká po matečné hornině, čímž vystavují rostliny zvýšenému vlivu sucha (Walker 1954). Řídký rostlinný pokryv pak k této omezené schopnosti zadržovat vodu ještě přispívá (Arnold et al. 2016). Najdeme zde strmé svahy a různé ostré a vystouplé kamenné útvary a hřbety, které ve spojení se zmíněnými jevy ještě přispívají ke špatné dostupnosti vody, což klade vysoký důraz na efektivní hospodaření s vodou – místní rostliny bývají intenzivním suchem velmi ovlivněny a často u nich nalezneme mnoho viditelných adaptací spojených právě s nedostatkem vody, jako jsou například tuhé jehlicovité listy se silnou kutikulou a s malou asimilační plochou (Ohga et al. 2012) či listy s hustým oděním (Balkwill & Balkwill 1988). Ne všechny hadcové lokality jsou však charakteristické intenzivním suchem. Například Mnichovské hadce v CHKO Slavkovský les poblíž Mariánských lázní jsou v důsledku oceánicky laděného klimatu naopak velmi humidním prostředím.

Vznik lokální adaptace na hadcový substrát v rostlinných populacích

Na hadcích často nalezneme vegetaci, která se svou druhovou skladbou nápadně liší od okolních nehadcových stanovišť. Je to dáno tím, že hadce jsou pro zvýšenou toxicitu a nízký obsah minerálních živin pro mnoho rostlin neobyvatelným prostředím. Díky tomu na hadcích také panují mnohem slabší konkurenční tlaky. Hadcové porosty bývají nepřítlačně zapojené, což vede k dostatku světla v podrostu (Kolář & Vít 2008a). Díky selekci a oddělení adaptovaných druhů od původních taxonů 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 jejich ekologické izolaci do jisté míry považovat za stanoviště podobná ostrovům (Kruckeberg 1986; Kazakou et al. 2008), tedy lokalitám se zvláštní druhovou skladbou, které jsou mezi sebou odděleny velmi obtížně překonatelnou bariérou. Toto izolované prostředí tak může poskytovat životní prostor druhům, které se na toxické a nehostinné prostředí dokáží přizpůsobit. Detailněji jsou faktory působící na hadcových lokalitách rozebrány v dalších kapitolách, stejně jako evoluční procesy, které zde probíhají.



Obr. 1: Ostrůvkovitá distribuce hadcových lokalit v ČR. Zatímco v některých oblastech lze nalézt mnoho malých hadcových těles, v jiných částech republiky se vyskytuje pouze několik osamocených lokalit. Mapa založena na datech z digitálních geologických map ČR, Česká geologická služba.

Hadcové ostrůvky jsou malé, roztroušené, a hlavně izolované od okolí, takže je lze skutečně z biogeografického hlediska považovat za ostrovy. Na druhou stranu nelze hovořit o tom, že by bylo hadcové podloží něčím výjimečně vzácným - udává se, že zabírají až 1 % povrchu pevniny (Proctor 1999). Na mapě ČR s červeně vyznačenými hadcovými lokalitami (Obr. 1) je vidět roztroušenost jednotlivých ostrůvků. Kromě několika kompaktnějších lokalit u nás nalezneme několik menších a izolovanějších těles, nacházejících se například na české straně Českomoravské vysočiny. Těmito lokalitami jsou zejména Dolnokralovické hadce u vodní nádrže Švihov a nedaleké hadcové těleso poblíž Hrnčič u Mladé Vožice. Tyto dvě lokality v současné době poskytují životní prostor vzácnému endemitu *Minuartia smejkalii*, který bylo v minulosti možné nalézt i na další lokalitě Borek u Chotěboře. V průběhu 70. let 20. století se však *M. smejkalii* z tohoto refugia vytratila a nalezneme ji tedy už pouze na dvou zmíněných hadcových tělesech. Na Dolnokralovických hadcích dále nalezneme dalšího významného endemita, *Potentilla crantzii* subsp. *serpentini* (Kolář & Vít 2008c; Kolář & Vít 2008b). Další významnou lokalitou jsou Mnichovské hadce, největší hadcové území v ČR. Mnichovské hadce tvoří kompaktní těleso ve Slavkovském lese, které svým klimatem sice patří mezi vlhčí lokality, nalezneme zde však i mnoho exponovaných hadcových výchozů. V této lokalitě nalezneme populace *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* (dnes *K. serpentinicola*, Kolář et al. 2015), *Cerastium alsinifolium*. Mezi další obyvatelé zdejších hadcových skalisek patří sleziníky *Asplenium adulterinum* a *A. cuneifolium* (Kolář & Vít 2008a; Kolář & Vít 2008b). Pravděpodobně nejznámější a nejbohatší (při botanických průzkumech zde byl zmapován výskyt přibližně 620 různých druhů) serpentinitová lokalita v ČR je národní přírodní rezervace Mohelenská hadcová step na Ivančicku. Pro svou nízkou polohu a jižní exponované svahy je domovem teplomilných druhů, jako je například drobná kapradinka *Notholaena marantae*, která však není na hadcová podloží výhradně vázána – na jižnějších a teplejších středomořských lokalitách ji lze nalézt zejména na břidlicích a pískovcích, na severní hranici svého výskytu ve střední Evropě roste však pouze na hadcovém podkladu. Dalšími významnými obyvateli Mohelenské hadcové stepi jsou *Armeria vulgaris* subsp. *serpentini*, *Scorzonera austriaca*, či *Stypa dasyphylla* (Kolář & Vít 2008a; Kolář & Vít 2008c; Kolář & Vít 2008b).

3. Život rostlin na hadcích

3.1 Hlavní stresové faktory

Pro rostliny je život v hadcových oblastech velkou výzvou. Často jsou zde vystavovány stresovým faktorům, které souvisejí s chemickými a fyzikálními vlastnostmi substrátu. Již zmíněný nedostatek vody a snížené množství základních živin jsou sice na hadcích běžnými jevy, ale nejsou to faktory působící výhradně na hadcích, proto jsou podrobněji rozebrány i v dalších kapitolách.

Jedním z často zmiňovaných stresorů působících na hadcových lokalitách je vysoký obsah těžkých kovů (především niklu, chromu, a kobaltu) v půdě, které na řadu organismů, včetně rostlin, působí toxicky (Homer et al. 1991). Samotná závažnost vlivu těžkých kovů v půdách na fyziologii a anatomii rostlin je jednou z diskutovaných otázek (Nyberg Berglund 2005; Nyberg Berglund et al. 2004; Kawecki & Ebert 2004; O'Dell et al. 2006). Dalším, pravděpodobně nejzávažnějším problémem, je snížená koncentrace a špatná dostupnost vápníku. Negativní vliv na život rostlin má nedostatek základních živin (zejména dusíku, fosforu a draslíku) ale také již zmíněný nedostatek vody a s tím související vysoké teplotní výkyvy (Species et al. 1984).

Nedostatek základních živin byl některými autory označen za limitující faktor pro růst serpentifytů (Kazakou et al. 2008), avšak názor na to, který prvek je tedy skutečně limitující, se různí. Mnoho studií identifikuje jako limitující prvek některý z makronutrientů. Výsledky studií se dle lokalit liší ve zjištění, která z těchto základních živin omezuje růst rostlin nejvíce, lze ale říci, že jejich koncentrace jsou celkově na všech lokalitách velmi nízké (Turitzin 1982; Huenneke et al. 1990; Nagy & Proctor 1997; Chiarucci et al. 1999).

3.1.1 Vysoký obsah těžkých kovů

Zvýšený obsah těžkých kovů v matečných horninách a v půdě představuje stresový faktor, který může rostlinu ovlivňovat více způsoby. Jednotlivé kovy se liší jak ve svém zastoupení v půdě, tak ve své rozpustnosti ve vodě, a tedy dostupnosti pro rostliny. Kobaltu je na rozdíl od niklu v hadcových půdách jen malé množství. Chrom je pak obsažen zejména v nerozpustné formě, například jako chromit. Lze tedy říci, že nejnebezpečnější je rozpustný nikl, protože je

Vznik lokální adaptace na hadcový substrát v rostlinných populacích

pro rostliny dostupný. Většina prací zabývajících se vlivem těžkých kovů se tedy týkala toxicity niklu. Nikl má ze všech obsažených těžkých kovů vzhledem k množství dostupnému pro rostliny největší potenciál ovlivňovat život rostlin (Reeves et al. 1999; Severne 1974; Gabbrielli & Pandolfini 1984; Tilstone & Macnair 1997). Obsah těžkých kovů v půdě ovlivňuje jejich obsah v rostlinách, záleží však na schopnostech jejich asimilace konkrétní rostlinou, jak moc bude nakonec ovlivněna (Brankovic et al. 2017).

Důležitost vlivu těžkých kovů na rostliny žijící na hadcových lokalitách je však poněkud sporná. Zatímco někteří autoři považují obsah těžkých kovů za hlavní příčinu neobyvatelnosti hadcových lokalit, jiní jeho vlivu nepřikládají velkou důležitost (Brady et al. 2005), či přímo varují před přikládáním přílišné pozornosti tomuto faktoru (D. Slingsby 1988). Ani O'Dellova poměrně rozsáhlá experimentální studie nepřipisuje těžkým kovům zásadní roli a hovoří zejména o vlivu poměru vápníku a hořčíku v substrátech na příjem těžkých kovů a jejich inkorporaci do pletiv (O'Dell et al. 2006). Existují však i důkazy existence vlivu obsahu niklu na *Cerastium alpinum* v půdě. Zatímco populace, která nebyla vystavena podmínkám hadcových lokalit byla náchylná na zvýšený obsah niklu v půdě, hadcová populace této rostliny vykazovala zvýšenou toleranci vůči niklu (Nyberg Berglund et al. 2004).

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 některých intenzivně se dělících buňkách (například v kořenové špičce) velký problém. Druhou možností je, že působí antagonisticky na příjem jiných živin.

Zajímavým zjištěním je, že ačkoli se půdy vzniklé z různých matečných hornin liší v relativním zastoupení sloučenin obsahujících nikl a kobalt ve formě dostupné pro rostliny, sledované druhy na tuto skutečnost nereagují předpokládaným způsobem. Zatímco v půdách vzniklých na serpentinitech (tedy vzniklých z hadcových matečných hornin) je obsaženo téměř poloviční množství těžkých kovů dostupných pro rostliny než na půdách vzniklých ze serpentinizovaného peridotitu, rostliny rostoucí právě na půdách vzniklých na serpentinitech obsahovaly ve svých pletivech několikanásobně větší koncentrace těžkých kovů než jejich protějšky rostoucí na půdách vzniklých na serpentinizovaném peridotitu. Tento jev zřejmě souvisí s obsahem Ca a Mg v půdách – půdy vzniklé ze serpentinizovaného peridotitu obsahují jak více těžkých kovů,

tak řádově více vápníku a hořčíku. Sledovaný jev souvisí právě s poměrem koncentrací těžkých kovů oproti Ca a Mg – v případě dostupnosti Ca (a Mg) rostliny přednostně přijímají tyto prvky namísto těžkých kovů (i přes jejich zvýšenou koncentraci v půdě), takže výsledné množství těžkých kovů ukládané rostlinami je pak výrazně nižší (Pędziwiatr et al. 2018).

I přes vysoký obsah toxických těžkých kovů v půdě se zdá, že limitujícím faktorem pro růst rostlin je spíše právě nízký obsah zejména dusíku a fosforu než toxicita stanoviště, i když se v různých lokalitách může lišit konkrétní prvek, který rostliny v růstu limituje (O'Dell et al. 2006).

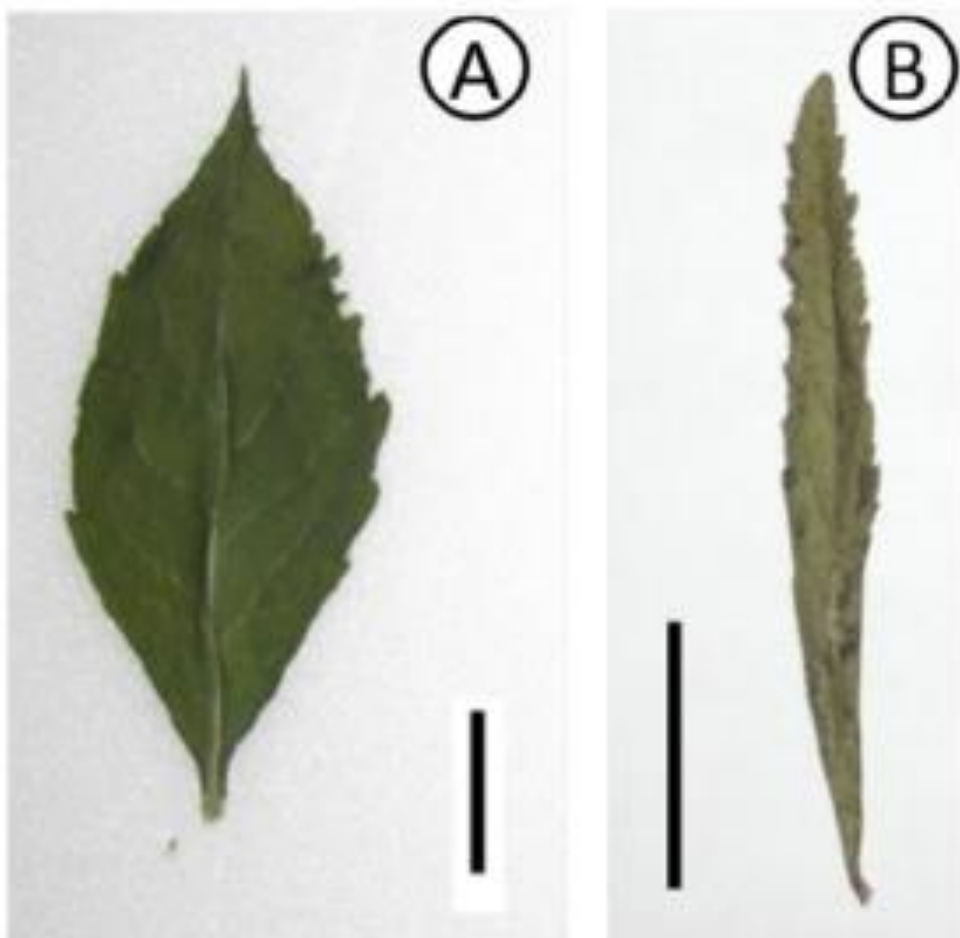
3.1.2 Nízký podíl Ca proti Mg

Problém se zvýšenými koncentracemi hořčíku a sníženými koncentracemi vápníku v hadcových půdách je poněkud dvojsečný. Lze hovořit jak o přímém toxickém vlivu hořčíku, který znesnadňuje příjem různých důležitých živin (vápníku, hliníku, železa, boru, manganu, fosforu a dusíku), tak o negativním vlivu nedostatku vápníku na růst rostliny. Při jeho nedostatku může docházet například k odumírání kořenových špiček (O'Dell & Claassen 2006), což bylo také pozorováno při reciprokových transplantačních experimentech u nehadcových semenáčků vysazených do hadcového substrátu.

Tento snížený obsah vápníku je tedy ještě navíc komplikován antagonistickým působením hořčíku. Dostupnost vápníku pro rostliny je dána nejen jeho skutečnou koncentrací v půdě, ale také vlivem hořčíku na jeho příjem. Z tohoto důvodu je důležité u hadcových půd znát poměr obou těchto interagujících prvků, který by měl pro optimální růst rostlin být alespoň 1, zatímco v hadcových půdách je poměr Ca:Mg nezdědka snížen až k hodnotě 0,4 (Proctor & Woodell 1975).

4. 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“) (Jenny 1980).



Obr. 2: Listy *Adenophora triphylla* var. *japonica* A: Nehadcový typ; B: Hadcový typ v Shingu.

Na obrázcích je patrné protažení a zúžení listové plochy, což je pravděpodobně důsledek adaptace na nedostatek vody.

Měřítko = 1 cm. (Ohga et al. 2012)

4.1 Anatomické a morfologické adaptace

Morfologickou adaptací 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 pokřiveně utvářené listy s celkově menší listovou plochou a menší základnou listu (Ohga et al. 2012), kompaktní a podsaditou stavbu a znatelně nižší vzrůst, stejně tak jako velmi sníženou růstovou rychlost.

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. Pozdější výzkum jeho předpoklad podpořil (Mayer et al. 1994; Mayer & Soltis 1994).

V souvislosti s nedostatkem vody byly zjištěny adaptace na anatomické úrovni, jako je například menší hustota průduchů na listech (Ohga et al. 2012), kdy autoři analyzovali jejich množství na listech pomocí metody, při které je pod mikroskopem sečteno množství průduchů ve střední části listové čepele a následně použit přepočítání k získání celkového množství průduchů. Pokřivenost listů může být zřejmě způsobena sníženým počtem buněk v podélné ose, 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 rozdílné podmínky. Pokožkové buňky listů jsou menší, ale rozdíly v počtech epidermálních buněk se nepodařilo prokázat.

Recentní práce pomáhají lépe poodhalit příčiny vzniku hadcové tolerance tak, že porovnávají jednotlivé orthologní geny se známou úlohou u dvou velice příbuzných na hadcová podloží adaptovaných a neadaptovaných druhů *Arabidopsis arenosa* a *Arabidopsis lyrata*. Adaptovaný druh (*A. arenosa*) vykazuje změny například v genu CASP1, který kóduje membránový protein důležitý pro tvorbu Casparyho proužků (Arnold et al. 2016). Casparyho proužky mají v kořenech rostlin velmi důležitou úlohu, protože tvoří bariéru mezi vnějším prostředím a rostlinným apoplastem. Hrají důležitou roli v příjmu vody a minerální výživy a mají tedy vliv na odolnost rostliny vůči stresu (Pfister et al. 2014). Další mutace byly nalezeny i v genech kódujících proteiny zapojené v iontových transportních řetězcích K^+ , NO_3^+ , Mg_2^+ , Ca_2^+ či v signalizaci obsluhující transport těchto iontů (Arnold et al. 2016).

4.2 Fyziologické adaptace

Mezi fyziologické adaptace patří zejména nízká růstová rychlost, selektivita příjmu hořečnatých a vápenatých iontů a akumulace těžkých kovů. Hadcové rostliny patří do kategorie S-stratégů – nadzemní části pomalu rostou, protože větší množství zdrojů je investováno do kořenového systému (Nyberg Berglund 2005; Brady et al. 2005).

4.2.1 Adaptace na obsah vápníku a hořčíku

Pokud jsou na hadcovém substrátu pěstovány hadcové i nehadcové rostliny, dochází ke zjištění, že hadcové rostliny přijímají menší množství hořčíku a větší množství vápníku, než nehadcový typ (Brady et al. 2005; Walker et al. 1955). U některých nehadcových kalifornských keřů tak byla zjištěna podobná koncentrace Ca vůči Mg v pletivech a v půdě, zatímco v pletivech (zejména v listech) hadcové varianty těchto keřů pěstovaných ve shodných podmínkách byl zjištěn vyšší poměr Ca vůči Mg (O'Dell et al. 2006), z čehož lze usuzovat, že u hadcové rasy působí nějaká adaptace, která dokáže nepříznivý poměr obou prvků kompenzovat. 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. Může docházet i k cílenému vylučování hořčíku (O'Dell et al. 2006), čemuž odpovídá i objev mutací v genech kódujících transport vápníku a hořčíku (Arnold et al. 2016). Velmi zajímavé je zjištění, že některé z mutovaných genů kódujících proteiny činné v odpovědi na osmotický stres *HOS2*, které mají zároveň vliv na dobu kvetení. Dřívější kvetení je přitom další

Vznik lokální adaptace na hadcový substrát v rostlinných populacích

z mechanismů, které může rostlinám vystaveným suchu pomoci s přežitím. Zatímco u *Arabidopsis lyrata* na nehadcových lokalitách docházelo k vykvetení během 88 až 119 dnů (což se lišilo dle konkrétní lokality), *Arabidopsis arenosa* na hadcových lokalitách vykvetla po 49 dnech (Arnold et al. 2016).

Dalším zajímavým zjištěním je objev mutací v genu kódujícím vakuolární kanál *TPC1* (Arnold et al. 2016), který hraje roli v Ca^{2+} stresové signalizaci z kořene do prýtu (Peiter et al. 2005). *TPC1* dále hraje roli v transportu Ca^{2+} mezi vakuolou a cytosolickým prostorem při signalizaci odpovědi na přítomnost dusičnanů v blízkosti kořenových vlásků, díky čemuž mohou přispívat k navázání symbiotických vztahů s mykorrhizními houbami (Doubková et al. 2012; Branco & Ree 2010), což může hrát důležitou roli ve zmírňování dopadů sucha na rostliny, jak bylo dokázáno v experimentální studii prováděné na *Knautia arvensis* (Doubková et al. 2013). Mycelium symbiotických hub pomáhá zlepšit dostupnost vody pro rostlinu, což se projevilo menší alokací zdrojů do růstu kořenů a zvýšeným množstvím biomasy v nadzemní části, stejně tak jako přítomností menšího množství markerů ukazujících na stres z nedostatku vody. Dále mohou symbiotické houby rostlinám pomáhat s příjmem fosforu, což je jeden z prvků základní minerální výživy rostlin, kterého je v hadcových půdách jen omezené množství (Doubková et al. 2013).

Rostliny rostoucí na hadci mohou také na nízký poměr Ca ku Mg reagovat vytvořením tolerance vůči zvýšenému obsahu Mg v půdě, čehož mohou dosahovat například zvýšením hladiny minimálního obsahu Mg v půdě nutné pro jeho příjem (Kruckeberg 1954). Marrs a Proctor (Marrs et al. 1976) toto podpořili i experimentálními daty, kdy porovnávali tři populace *Agrostis stolonifera* z hlediska tolerance vůči vysokému obsahu Mg v půdě. Hadcová rasa vykazovala mnohem vyšší toleranci vůči jeho nadbytku, avšak důkazy o snížené potřebě Ca u hadcových populací zjištěny nebyly. Zajímavé je, že některé hadcové rostliny, jako například *Poa curtifolia*, mohou pak pro optimální růst tyto vyšší koncentrace Mg dokonce vyžadovat (Main 1981), ale jejich úplná neschopnost přežít na nehadcovém substrátu nebyla prokázána.

4.2.2 Těžké kovy a jejich hyperakumulátory

Okrajový, avšak velmi zajímavý je též fenomén hyperakumulátorů, tedy rostlin schopných tolerovat velmi vysoké koncentrace těžkých kovů, které mohou v některých případech dokonce cíleně 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 (Rascio & Navari-Izzo 2011), což ale v praxi naráží na mnohé problémy, jako například na riziko kontaminace okolních lokalit, na neschopnost kořenů rostlin proniknout hluboko do půdy, takže dochází k extrakci těžkých kovů pouze z jejího povrchu. Dalším úskalím užití rostlin akumulujících těžké kovy je, že nejsou schopny z půdy kovy získávat dostatečně efektivně, tedy tak, aby půda následně splnila limitní požadavky na jejich bezpečnou koncentraci. S postupujícím výzkumem na poli molekulární biologie se však zdá, že s aplikací genetického inženýrství a dalších metod bude v budoucnu možné tyto problémy vyřešit (Alkorta I, Hernandez-Allica J, Becerril JM, Amezaga I, Albizu I 2004; Synkowski et al. 2004; Mejáre & Bülow 2001). Zastoupení hyperakumulátorů mezi hadcovými rostlinami je však relativně malé (Kazakou et al. 2008).

4.3 Latentní kompetitoři

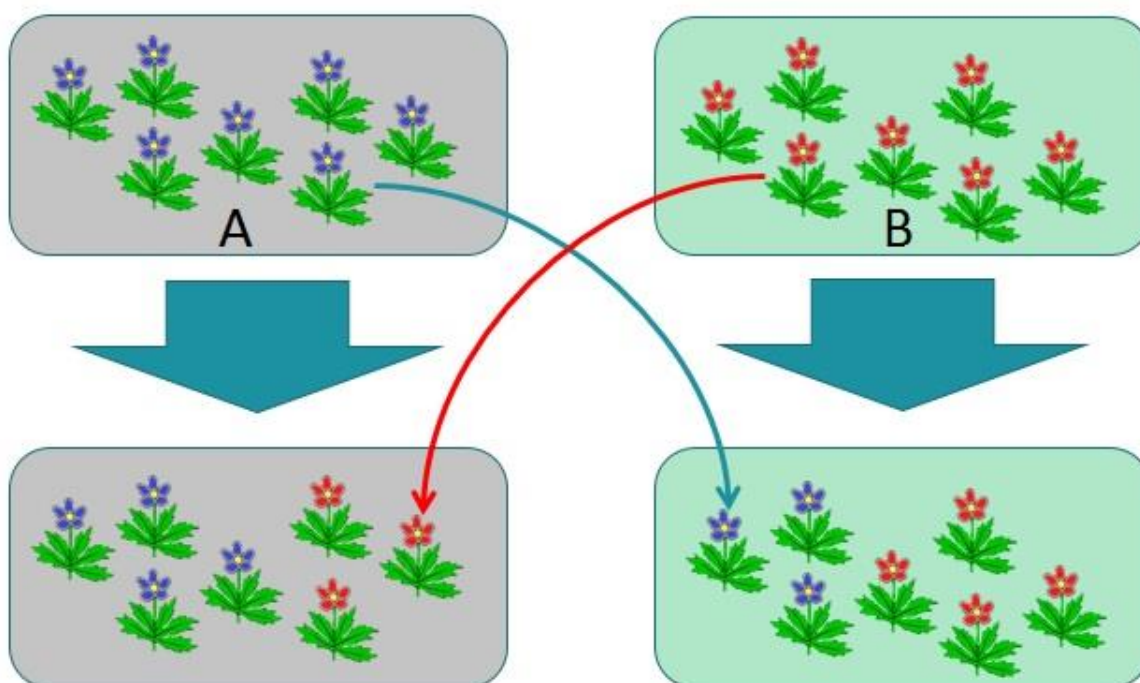
S nedostatkem základních živin souvisí i termín „latentní kompetitoři“, kterým označujeme některé obligátní serpentinyfyty, které po odstranění limitace, tedy po přidání onoho prvku, který byl v nedostatku, velmi rychle reagovaly růstem. Nicméně, experimenty s jinými rostlinami neukázaly žádný signifikantní 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 mohou stát na hadci fyziologicky závislé a opuštění hadce už pro ně není možné.

5. 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.

5.1 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. Některé studie však naznačují, že lokální adaptace se u déle žijících rostlin v prvních letech jejich života nemusí



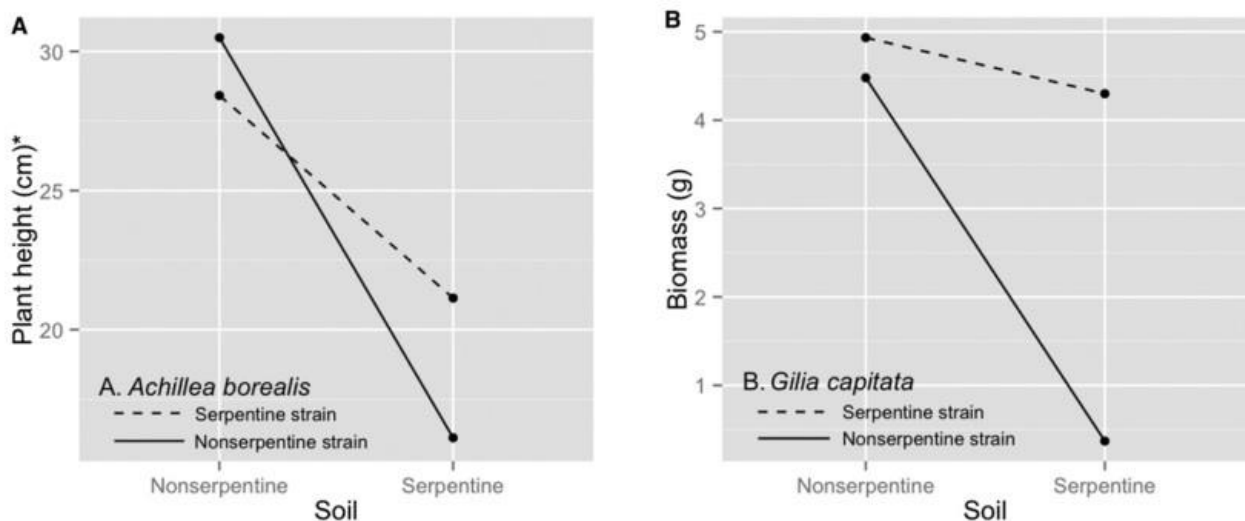
Obr. 3: A: Hadcový podklad a B: Nehadcový podklad.

Schéma průběhu recipročních transplantačních experimentů, kdy jsou rostliny přesazovány mezi hadcovým a nehadcovým substrátem.

Vznik lokální adaptace na hadcový substrát v rostlinných populacích

projevit – krátkodobé transplantační experimenty dle autora známky lokální adaptace nenalézají. K ověření tohoto tvrzení je však třeba získat další data (Wright 2007).

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. 4: A: Pokles výšky u *Achillea borealis* a B: biomasy u *Gilia capitata* na hadcové půdě.

V obou případech je viditelný menší pokles u hadcových kmenů oproti kmenům nehadcovým.

(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 (1951). Hadcové rostliny při vysazení na hadcový substrát vykazují mnohem menší snížení obou parametrů než rostliny, které předtím nebyly vystaveny hadcovému prostředí.

5.2 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 (1954) vysel hadcové a nehadcové rostliny společně a pozoroval, že v běžné nehadcové půdě téměř 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 (2004) nastiňuje zajímavý fenomén, kdy se případní hybridy 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 (1962) 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 hybridy byli nalezeni na skalnatém, exponovaném a suchém – avšak nehadcovém – stanovišti, kde zřejmě ani jeden z mateřských druhů nemohl přežít (Forde & Faris 1962).

5.3 Preadaptace

Myšlenkou, která velmi souvisí s existencí silného přírodního výběru, je též existence preadaptací (Kruckeberg 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 (Kruckeberg 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 mykorrhizy se s absencí symbiotických hub vyrovná snadněji a za menší ztráty fitness než rostlina běžně rostoucí v půdách, kde je mykorrhiza 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).

5.4 Fenotypová plasticita vs. lokální adaptace

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? Podle Sultana a Spencera (2002) velmi záleží na míře migrace

mezi jednotlivými populacemi, respektive jejich schopností šíření na velké vzdálenosti. Takové rostliny mají častěji univerzální genotyp a nevytvářejí lokálně adaptované populace. Při zvýšeném genovém toku může být tedy výhodnější univerzální fenotyp než lokální specializace. Dle uvedených výsledků však univerzální genotyp stojí rostliny relativně vysoké ztráty na jejich fitness – čím méně je nové prostředí podobné tomu, ze kterého se rostlina rozšířila, tím jsou ztráty větší. (Sultan & Spencer 2002)

5.5 Podmínky lokální adaptace rostlin na hadcích

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

5.5.1 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 přisunu 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 (Kolář & Vít 2008b). 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 (Westerbergh & Saura 1992). K izolaci mohou přispět i další události, jako například změna květní morfologie, díky

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

5.6 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.

5.7 Hadcové lokality – speciální generátory rostlinné diverzity

Hadcové lokality však nemusí produkovat nové druhy pouze výše popsaným způsobem. Některé druhy rostlin zde mohou nalézt prostředí téměř bez konkurence, kde přežívají nepříznivá období. Vlivem selekčního tlaku působícího 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

dále *Cerastium alsinifolium*, *Potentilla crantzii* subsp. *serpentini*, *Minuartia smejkalii* a *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* (Kolář & Vít 2008a)

Nové druhy nemusí však hadcové podloží vytvářet jen výše popsáním 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, ale díky vhodné kombinaci alel vzešlých z lokálně adaptačních mechanismů dokáží přežít v místech, které jsou pro oba mateřské druhy z různých důvodů nevhodné. Taková diferenciací ekologických nik by též mohla vést k iniciaci speciálního procesu (Forde & Faris 1962).

Jiným příkladem takové speciace je mechanismus katastrofické (saltační) speciace, který předpokládá existenci populace rostoucí v silně stresujícím prostředí, takže na hranici svých ekologických možností. Při stupňování stresu vymře velká část této populace, pouze nejodolnější jedinci přežijí. Pokud tito jedinci nesou nějakou významnou mutaci (například chromozomální přestavbu), která jim znemožňuje křížení s dalšími jedinci v jiných populacích stejného druhu, vznikne nový, reprodukčně izolovaný druh (Lewis 1962). Podobný mechanismus se nejspíše uplatnil při vzniku kalifornského endemita *Layia discoidea* (Gottlieb 2004; Baldwin 2005), který se od svého předka *L. glandulosa* významně liší v morfologii květu. Zajímavé je, že tyto změny řídí jen malé množství majorgenů (genů velkého účinku) (Gottlieb 2004), oba zmíněné druhy se však spolu bez problému kříží, o saltační speciaci v pravém smyslu se v tomto případě tedy nejedná (Gottlieb 2004).

6. Závěr

Hadcové lokality jsou pro své specifické nároky a ostrůvkovité rozšíření v krajně vhodném prostředí pro studium evolučních a speciálních procesů. Tyto lokality rostlinám poskytují konkurenčně „bezpečné prostředí“, kam se mohou při změně okolních podmínek uchýlit, proto často slouží jako refugia druhů, které byly na okolních územích rozšířeny v minulosti.

I přes patrnou proměnu rostlin rostoucích na hadcových podložích se v literatuře nepodařilo nalézt zmínku o druhu běžně rostoucím na hadci, který by nebylo možné kultivovat na běžném podkladu. Rostlinám v rozšíření mimo hadcové lokality brání spíše vysoká konkurence, se kterou se rostliny adaptované na nedostatek nutrientů a další formy stresu nedokáží vypořádat.

Adaptace na hadcové podloží lze jen s obtížemi rozdělit do jednotlivých kategorií, protože odpověď rostliny na prostředí je velmi komplexní a adaptace na jeden konkrétní faktor se může projevit zároveň jak na morfologické, tak na anatomické a fyziologické úrovni.

7. Reference:

- Abu-Hamdeh, N.H. & Reeder, R.C., 2000. Soil thermal conductivity effects of density, moisture, salt concentration, and organic matter. *Soil science society of America Journal*, 64(4), pp.1285–1290.
- Alkorta I, Hernandez-Allica J, Becerril JM, Amezaga I, Albizu I, G.C., 2004. Recent Findings on the Phytoremediation of Soils Contaminated with Environmentally Toxic Heavy Metals and Metalloids Such as Zinc, Cadmium, Lead, and Arsenic. *Reviews in Environmental Science and Biotechnology*, 3(i), pp.71–90.
- Anacker, B.L., 2014. The nature of serpentine endemism. *American Journal of Botany*, 101(2), pp.219–224.
- Arnold, B.J. et al., 2016. Borrowed alleles and convergence in serpentine adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(29), pp.8320–8325. Available at: <http://www.pnas.org/lookup/doi/10.1073/pnas.1600405113>.
- Baldwin, B.B., 2005. Origin of the Serpentine-Endemic Herb *Layia discoidea* from the Widespread *L. glandulosa* Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/3449154> Society for the Study of Evolution. *Society for the Study of Evolution*, 59(11), pp.2473–2479.
- Balkwill, K. & Balkwill, M.-J., 1988. Studies on serpentine flora: a new species of *Brachystelma* (Asclepiadaceae). *South African Journal of Botany*, 54(1), pp.60–62.
- Brady, K.U. et al., 2005. Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), pp.243–266.
- Branco, S. & Ree, R.H., 2010. Serpentine soils do not limit mycorrhizal fungal diversity. *PLoS ONE*, 5(7), pp.1–8.
- Brankovic, S. et al., 2017. Phytoaccumulation in plants of mountain GOC in Serbia. *Studia Universitatis Vasile Goldis Arad, Seria Stiintele Vietii*, 27(3), pp.196–201.
- 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.

- Chapin, F.S., 1980. THE MINERAL-NUTRITION OF WILD PLANTS. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, pp.233–260.
- Chiarucci, A. et al., 1999. Effects of nutrient addition on community productivity and structure of serpentine vegetation. *Plant Biology*, 1(1), pp.121–126.
- Coleman, R.G., 1971. Petrologic and geophysical nature of serpentinites. *Bulletin of the Geological Society of America*, 82(4), pp.897–918.
- Cushman, J.C., 2001. Crassulacean Acid Metabolism . A Plastic Photosynthetic Adaptation to Arid Environments. *American Society of Plant Biologists*, 127(4), pp.1439–1448.
- D. Slingsby, 1988. The Serpentine Problem : Too Much ' Stress ' ? *Journal of Biogeography*, 15(2), pp.389–390.
- Doubková, P., Suda, J. & Sudová, R., 2012. The symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungi contributes to plant tolerance to serpentine edaphic stress. *Soil Biology and Biochemistry*, 44(1), pp.56–64. Available at:
<http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.09.011>.
- Doubková, P., Vlasáková, E. & Sudová, R., 2013. Arbuscular mycorrhizal symbiosis alleviates drought stress imposed on *Knautia arvensis* plants in serpentine soil. *Plant and Soil*, 370(1–2), pp.149–161.
- Ellison, A.M. & Gotelli, N.J., 2001. Evolutionary ecology of carnivorous plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(11), pp.623–629.
- 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.
- Gottlieb, L.D., 2004. Rethinking classic examples of recent speciation in plants. *New Phytologist*, 161(1), pp.71–82.

- 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*, 03(01), pp.110–113.
- Homer, F.A. et al., 1991. Comparative-studies of nickel, coal, and copper uptake by some nickel hyperaccumulators of the genus *Alyssum*. *Plant and Soil*, 138(2), pp.195–205.
- Huenneke, L.F. et al., 1990. Effects of Soil Resources on Plant Invasion and Community Structure in Californian Serpentine Grassland. *Ecology*, 71(2), pp.478–491.
- Jenny, H., 1980. *The Soil Resource: Origin and Behavior*, Springer-Verlag New York.
- Juniper, B.E., Robins, R.J. & Joel, D.M., 1989. *The carnivorous plants*, London, etc.: Academic Press.
- Kawecki, T.J. & Ebert, D., 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7(12), pp.1225–1241. Available at: wos:000225078000013.
- 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. et al., 2015. Populations of *Knautia* in ecologically distinct refugia on the Hercynian massif belong to two endemic species. *Preslia*, 87(4), pp.363–386.
- Kolář, F. & Vít, P., 2008a. Endemické rostliny českých hadců 1 . Zvláštnosti hadcových ostrovů. *Živa*, pp.59–61.
- Kolář, F. & Vít, P., 2008b. Endemické rostliny českých hadců 2 . Chrastavec , mochna , hvozdík a trávnička V úvodní části miniseriálu o našich hadcových (sub) endemitech jsme se věno-. *Živa*, pp.67–69.
- Kolář, F. & Vít, P., 2008c. Endemické rostliny českých hadců 3 . Rožec kuřičkolistý a kuřička

Vznik lokální adaptace na hadcový substrát v rostlinných populacích

Smejkalova. *Živa*, pp.111–113.

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 Serpentine: 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.

Lewis, H., 1962. Catastrophic Selection as a Factor in Speciation. *Society for the Study of Evolution*, 16(3), pp.257–271.

Main, J.L., 1981. Magnesium and Calcium Nutrition of a Serpentine Endemic Grass. *American Midland Naturalist*, 105(1), pp.196–199.

Marrs, R.H. et al., 1976. The Response of Serpentine and Non-Serpentine *Agrostis Stolonifera* to Magnesium and Calcium. *Journal of Ecology*, 64(3), pp.953–964.

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.

Mejárez, M. & Bülow, L., 2001. Metal-binding proteins and peptides in bioremediation and phytoremediation of heavy metals. *Trends in Biotechnology*, 19(2), pp.67–73.

Nagy, L. & Proctor, J., 1997. Plant growth and reproduction on a toxic Alpine ultramafic soil: adaptation to nutrient limitation. *New Phytologist*, 137(2), pp.267–274.

- Nyberg Berglund, A.B., 2005. Postglacial Colonization and Parallel Evolution of Metal Tolerance in the Polyploid *Cerastium alpinum*. *New Phytologist*.
- Nyberg Berglund, A.B., Dahlgren, S. & Westerbergh, A., 2004. Evidence for parallel evolution and site-specific selection of serpentine tolerance in *Cerastium alpinum* during the colonization of Scandinavia. *New Phytologist*, 161(1), pp.199–209.
- 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.
- Pędziwiatr, A. et al., 2018. Rock-type control of Ni, Cr, and Co phytoavailability in ultramafic soils. *Plant and Soil*, 423(1–2), pp.339–362.
- Peiter, E. et al., 2005. The vacuolar Ca²⁺-activated channel TPC1 regulates germination and stomatal movement. *Nature*, 434, p.404. Available at: <http://dx.doi.org/10.1038/nature03381>.
- 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.
- Pfister, A. et al., 2014. A receptor-like kinase mutant with absent endodermal diffusion barrier displays selective nutrient homeostasis defects. *eLife*, 3, p.e03115.
- Proctor, J., 1999. Toxins, nutrient shortages and droughts: The serpentine challenge. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(9), pp.334–335.

Vznik lokální adaptace na hadcový substrát v rostlinných populacích

- Proctor, J. & Woodell, 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.
- Rascio, N. & Navari-Izzo, F., 2011. Heavy metal hyperaccumulating plants: How and why do they do it? And what makes them so interesting? *Plant Science*, 180(2), pp.169–181.
Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2010.08.016>.
- Rawls, W.J., Brakensiek, D.L. & Saxton, K.E., 1982. Estimation of Soil Water Properties. *Transactions of the ASAE*, 25(5), pp.1316–1320 & 1328.
- Reeves, R. et al., 1999. Nickel Hyperaccumulation in the Serpentine Flora of Cuba. *Annals of Botany*, 83(1), pp.29–38.
- Salisbury, E.J., 1926. The geographical distribution of plants in relation to climatic factors. *The Geographical Journal*, 67(4), pp.312–335.
- 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.
- Sultan, S.E. & Spencer, H.G., 2002. Metapopulation Structure Favors Plasticity over Local Adaptation. *The American Naturalist*, 160(2), pp.271–283.
- Synkowski, E.C.C. et al., 2004. Breeding considerations for improving cadmium hyperaccumulation in two French *Thlaspi caerulescens* J. and C. Presl populations. , (January), pp.295–303.
- Tilstone, G.H. & Macnair, M.R., 1997. Nickel tolerance and copper-nickel co-tolerance in *Mimulus guttatus* from copper mine and serpentine habitats. *Plant and Soil*, 191(2), pp.173–180.
- Turitzin, S.N., 1982. Nutrient limitations to plant-growth in a california serpentine grassland.

Vznik lokální adaptace na hadcový substrát v rostlinných populacích

American Midland Naturalist, 107(1), pp.95–99.

Walker, R.B., 1954. The Ecology of Serpentine Soils. 2. Factors Affecting Plant Growth on Serpentine Soils. *Ecology*, 35(2), pp.259–266.

Walker, R.B., Walker, H.M. & Ashworth, P.R., 1955. Calcium-magnesium Nutrition With Special Reference To Serpentine Soils. *Plant Physiology*, 30(3), pp.214–221.

Westerbergh, A. & Saura, A., 1992. The effect of serpentine on the population structure of *Silene dioica* (Caryophyllaceae). *Evolution*, 46(5), pp.1537–1548.

Wright, J.W., 2007. Local adaptation to serpentine soils in *Pinus ponderosa*. In *Plant and Soil*. pp. 209–217.