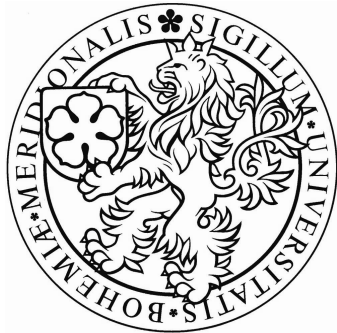


Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích  
Přírodovědecká fakulta



Bakalářská práce  
**Invaze rostlin – lokální adaptace a  
fenotypová plasticita**



Dušan Kunc  
2008

vedoucí práce: RNDr. Stanislav Mihulka, PhD.

Kunc D. (2008): Invaze rostlin – lokální adaptace a fenotypová plasticita. [Plant invasions – local adaptations and phenotypic plasticity. Bc. Thesis, in Czech.] – 26 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

## Anotace

A review is focused on local adaptations and phenotypic plasticity and their contribution to plant invasions. Advantages and disadvantages of being introduced and connected solutions are also mentioned.

Studie byla podporovaná granty MŽP SPII2d/37/07 a MSM 6007665801.

## Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou diplomovou práci vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47 b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

.....  
Dušan Kunc

V Českých Budějovicích, 30. dubna 2008

## Poděkování

Na tomto místě bych rád poděkoval zejména svému školiteli Staníku Mihulkovi, který mi vytrvale zodpovídal všechny kladené dotazy, ochotně pomáhal a morálně mě podporoval.

Děkuji také své rodině za bezchybný chod domácnosti a podmínky pro bádání vhodné.

A v neposlední řadě děkuji také všem svým přátelům, že mě vhodnými způsoby při tvorbě práce rozptylovali a nedovolili popustit uzdu mé zoufalosti.

# Obsah:

<b>1 Biologické invaze.....</b>	<b>1</b>
1.1 Úvod do invazí.....	1
1.2 Průběh invazí .....	1
1.3 Charakteristiky invazních druhů.....	1
1.4 Výhody a nevýhody zavlečení.....	2
1.5 Úbytek diverzity u zavlečených druhů?.....	3
<b>2 Lokální adaptace.....</b>	<b>4</b>
2.1 Role prostředí.....	5
2.2 Určení lokálních adaptací .....	5
2.3 Míra lokálnosti .....	6
2.4 Konkrétní příklady lokálních adaptací.....	6
<b>3 Rychlá adaptace vs fenotypová plasticita.....</b>	<b>10</b>
3.1 Dvě možné cesty přizpůsobení .....	10
3.2 Kdy je která cesta výhodou?.....	11
<b>4 Fenotypová plasticita.....</b>	<b>15</b>
4.1 Obecná charakteristika.....	15
4.2 Konkrétní příklady fenotypové plasticity .....	15
4.3 Hypotéza „EICA“ .....	17
<b>5 Praktické výstupy .....</b>	<b>20</b>
<b>6 Závěr .....</b>	<b>21</b>
<b>7 Literatura .....</b>	<b>22</b>

### Cíle práce:

- Vypracovat detailní rešerši na téma lokálních adaptací a fenotypové plasticity a jejich výskytu u invadujících rostlin.
- Zohlednit možnosti využití těchto poznatků v praxi.

# 1 Biologické invaze

## 1.1 Úvod do invazí

Téměř veškeré současné biologické invaze jsou způsobeny činností člověka (Myers et Bazely 2003). Jako takové jsou hrozbou původním ekosystémům (Williamson 1996) a jsou proto sledovány po staletí. Od 60. let se jimi zabývá věda známá jako invazní ekologie (Rejmánek et al. 2005).

Snaha odpovědět na základní otázky a příčiny ohledně invazí rostlin inspirovala mnoho praktických i teoretických prací spojených s touto tematikou, ať už z hlediska biogeografického (Hierro et al. 2005), evolučního (Maron et al. 2004a), kompetičního (Bossdorf et al. 2004), nebo například z hlediska genetické variability (Dlugosch et Parker 2008).

## 1.2 Průběh invazí

Celý proces invazí můžeme poněkud uměle rozdělit na několik fází, ačkoli se samozřejmě navzájem prolínají (Williamson 1996).

Richardson et Pyšek (2006) popisují tyto fáze: Vše začíná introdukcí, neboli zavlečením (introduction) nepůvodního druhu (alien) do nového prostředí. Tato fáze je obvykle zprostředkována lidmi. Další fází je uchycení (establishment), v níž se nachází tzv. naturalizované rostliny (naturalized), tedy rostliny schopné úspěšně produkovat životaschopné potomstvo bez lidské pomoci. V poslední fázi se druh stává invazním (invasive), to znamená, že vytváří velké populace a v krajině se šíří i na velké vzdálenosti.

## 1.3 Charakteristiky invazních druhů

Proces invaze pochopitelně předpokládá, že se nepůvodní druhy nějakým způsobem prosadí mezi druhy domácími. Z konkrétních znaků se u invazních rostlin často objevuje velká růstová rychlost, široká ekologická valence (Weber 2003), vysoká schopnost reprodukce (plodnost a klíčivost) a vysoká produkce biomasy (Pyšek 2001).

Schopnost invadovat do jiných prostředí souvisí také se stádiem sukcese, neboť jen některé zavlečené druhy dokáží obsazovat i pozdější sukcesní stádia (Meiners et al. 2002).

Podle pravidla „ten rule“ se pouze 10% z přichozích druhů stane naturalizovanými a z nich opět jen 10% invazními (Williamson 1993). Další faktory a charakteristiky druhů ovlivňující invaze souhrnně udává Richardson et Pyšek (2006): mezi jinými například čas

potřebný k aklimatizování, příslušnost k určitému taxonu, nebo předchozí existence příbuzných druhů v novém prostředí.

Často zmiňovanými znaky přispívající k rostlinným invazím jsou i vysoká fenotypová plasticita a schopnost se lokálně adaptovat, kterým bude dále věnována bližší pozornost.

#### 1.4 Výhody a nevýhody zavlečení

Zavlečená rostlina, ať již úmyslně či neúmyslně, se ve svém novém prostředí musí potýkat hned s několika problémy (Alpert 2006). Přesto se najdou druhy, které v nových areálech začnou vítězit nad druhy původními a rozběhnou tím proces invaze. O vysvětlení úspěchu, ale i neúspěchu introdukovaných druhů se snaží více hypotéz.

Příklad hypotézy, kdy se zavlečenému druhu v novém prostředí nenabízí výhody ani nevýhody, je „hypotéza souhrnné kompetice“ (global competition hypothesis) (Mack 2003). V tomto případě jsou všechny nově přichozí rostliny různých druhů chápány jako extrémně výkonný kompetitor a některá z nich bude tedy pravděpodobně v novém prostředí úspěšná.

Výhodou během invazí je jistě i mnohonásobné zavlečení, neboť šance uchytit se vzrůstá s počtem přichozích diaspor (Tilman 2004), ale také se zvyšuje genetická variabilita zavlečených populací (Bossdorf et al. 2005). Diskutabilní je role lidské selekce, k níž dochází zejména na kulturních rostlinách, která může mít na následné invaze pozitivní i negativní vliv. Každopádně se zdá, že člověk narušováním přirozených ekosystémů a pohybem mezi nimi invazím velmi napomáhá (Alpert 2006). Úspěch nepůvodních druhů je také tradičně vysvětlován únikem od jejich původních predátorů, a tudíž možností investovat více do růstu a rozmnožování než do obrany (Blossey et Nötzold 1995).

Nové druhy mohou také produkovat různé látky, kterým se původní druhy neumí bránit, protože jsou pro ně nové (Callaway et Aschehoug 2000). V některých případech dokonce nepůvodní druhy zásadně mění poměry v původních společenstvech, například ohledně fixace dusíku u invazních druhů z čeledi Fabaceae (Von Hole et al. 2006). Jiným příkladem mohou být invazní druhy podporující požáry, které svým příchodem přinášejí tento jev i do biotů, kde běžné nejsou (Brooks et al. 2004).

Hypotézou zabraňující dlouhodobým invazím je „hypotéza lehkomyšlného vetřelce“ (reckless invader hypothesis) (Simberloff et Gibbons 2004). V tomto případě je například člověkem selektovaný druh (např. na vyšší vzrůst či plodnost) zvýhodněn, ale v přirozeném prostředí jsou tyto invaze díky výkyvům prostředí, na které nejsou rostliny přizpůsobeny, pomíjivé. Tento efekt je opět vysvětlován jako trade-off mezi odolností a

výnosem. Podle některých názorů může být též nevýhodou absence mutualistů a existence kompetice, parazitizmu a predace v novém areálu (Alpert 2006)

## 1.5 Úbytek diverzity u zavlečených druhů?

Otázkou negativního efektu úbytku genetické variability u invazních druhů se zabývali například Dlugosch a Parker (2008). Ačkoli zavlečené rostliny postihuje silný efekt hrdla lahve (bottle-neck effect) a k úbytku diverzity dochází téměř vždy, nové populace mohou opět získat genetickou bohatost prostřednictvím mnohonásobných zavlečení, která jsou ve skutečnosti velmi běžná (Bossdorf et al. 2005). Některé invaze jsou tedy možná přímým důsledkem zvýšení genetické variability v důsledku několikanásobného zavlečení (Dlugosch et Parker 2008). Příchod diaspor z různých zeměpisných šířek umožňuje rychlou evoluci adaptivních znaků (Maron et al. 2004a), z čehož můžou těžit i druhy s vysokou plasticitou (Richards et al. 2006).

U třezalky kanárské (*Hypericum canariense*, Hypericaceae), bylo poukázáno na to, že i přes silný efekt hrdla lahve, ztráty variability a jednorázové zavlečení, což vesměs ukazuje na silný efekt zakladatele (founder effect), byla invadující populace schopna rychlého adaptivního vývoje (Dlugosch et Parker 2008).

Druhou ukázkou je případ divizny malokvěté (*Verbascum thapsus*, Scrophulariaceae). Její populace jsou ovlivněné mnohonásobným zavlečením, které se však projeví až v delším časovém měřítku. Zároveň se předpokládá, že do té doby přežívají jednotlivé populace s maladaptacemi (tedy nevhodnými adaptacemi). Pravděpodobně zde nebylo mísení genů po vícenásobném zavlečení pro invazi klíčové (Dlugosch et Parker 2008).

Jak udává Lavergne et Molofsky (2007), v některých případech může dojít i k nárůstu genetické variability u zavlečených populací oproti populacím původním a v souhře s rychlou evolucí za účasti selekce pak může vést k větší schopnosti dále invadovat. To se stalo například právě u chrastice rákosovité *Phalaris arundinacea* (Poaceae), kterou zmínění autoři zkoumali.



## 2 Lokální adaptace

Podle Williams (1966) se síly selekce často v prostoru různí, což má za následek i odlišné interakce genotypů a prostředí. Toto vzájemné působení vede k úpravě znaků tak, aby co nejvíce zvýšily Darwinovu fitness. Divergentní selekce může za nepřítomnosti jiných sil a omezení způsobit v každé lokální populaci vývoj znaků, které jí zvýhodní za daných lokálních podmínek i přes možné ztráty na fitness v jiných biotopech. Za těchto předpokladů se očekává, že odolné genotypy v každé lokální populaci zde budou mít průměrnou nebo vyšší fitness než genotypy vzniklé v ostatních biotopech. Tento model a proces k němu vedoucí je obvykle nazýván lokální adaptací.

Příkladem dokládající význam divergentní selekce je i práce na kejkličce skvrnitě (*Mimulus guttatus*, Scrophulariaceae), u níž divergentní selekce měla vliv na vytvoření lokálních adaptací v odlišném načasování zahájení reprodukce (Hall et Willis 2006). Ony další síly, jako je tok genů, genetický drift, nebo nedostatek genetické variability jsou všudypřítomnou součástí procesů spojených se vznikem lokálních adaptací (Kawecki et Ebert 2004) a selekce jako taková jimi pro zdárný vznik lokálních adaptací nesmí být přemožena (Knight et Miller 2004).

Lokální adaptace místních populací mohou nově příchozím druhům v invazi bránit, ale v případě změny podmínek prostředí jim mohou i napomáhat, neboť původní adaptované druhy nebudou schopny se rychle přizpůsobit změnám podmínek prostředí (Alpert 2006). Z toho důvodu například v oblastech, kde jsou požáry běžné, invazním druhů brání, zatímco v místech, kde se vyskytují zřídka, invazím napomáhají (D'Antonio 2000). Lze ale přemýšlet nad pomíjivostí těchto invazí, protože při případné obnově původních podmínek budou opět zvýhodněny druhy, které se na daném stanovišti vyskytovaly původně (Alpert 2006).

Velkoplošně rozšířené druhy, tedy i invazní druhy, jsou často charakterizovány velkou fenotypovou plasticitou a vysokou genetickou variabilitou (Bazzaz 1986) a jejich úspěšnost tak může být vysvětlována přítomností více specializovaných genotypů na určité podmínky, spíše než univerzálního genotypu (van Tienderen 1990). Specializace genotypů jednotlivých populací invazních druhů v novém prostředí může podstoupit rychlou adaptivní evoluci, jejíž role je v posledních letech více vyzdvihována (Maron et al. 2004). Naopak některé vodní rostliny, které jsou také velice rozšířené, vykazují omezenou míru genetické variability, a tudíž poukazují právě na existenci „univerzálních genotypů“ (Santamaría 2002).

Dalo by se říci, že být lokálně adaptovaný je jednou z cest pro invazní druhy rostlin a tedy jednou z možností, jak se pokusit kvalitně konkurovat původním druhům v novém prostředí.

## 2.1 Role prostředí

Zdá se, že vliv prostředí na vznik lokálních adaptací je takřka nepopíratelný. Můžeme jej chápat na malém měřítku, kde se odchylky prostředí utvářejí prostřednictvím různých edafických a biotických podmínek (např. Knight et Miller 2004, Byars et al. 2007, Raabová et al. 2007), nebo na velkém měřítku prostřednictvím rozdílů v klimatu (např. Joshi et al. 2001, Santamaría et al. 2003, Maron et al. 2004a). V obou případech se vytvářejí lokálně přizpůsobené druhy, které mají v místě svého původu nejvyšší fitness ve srovnání s jinými populacemi pěstovanými v témže místě a naopak nižší relativní fitness na jiných stanovištích, což je důsledek trade-off (Knight et Miller 2004). Popisovaná heterogenita prostředí může být dána časově či prostorově (Alpert et Simms 2002).

Rostliny mohou být adaptovány buď zvláště na klima (kontinentální měřítko) nebo více na lokální specifické podmínky (například na domovskou půdu se všemi jejími biotickými i abiotickými faktory) nebo na obojí zároveň a tyto preference se mohou mezi jednotlivými druhy lišit (Macel et al. 2007).

Invaze na velké vzdálenosti lze tedy připisovat rychlé adaptaci na geografické rozdíly klimatu a místní ekologické podmínky (Barret et al. 2008), ale také zde hrají nezanedbatelnou roli preadaptace předchozím růstem v podobném klimatu (Thuiller et al. 2005) a fenotypová plasticita (Parker et al. 2003).

## 2.2 Určení lokálních adaptací

Kawecki et Ebert (2004) popisují coby funkční metody k odhalení lokálních adaptací reciproké přesazovací a zahradní experimenty. K rozpoznání adaptací se užívají experimenty, kde je místní populace pěstována s jinými a porovnávána v nejrůznějších znacích za stejných podmínek (stejného stanoviště). Ideální je reciproké pěstování přesně na místech, odkud vzorky populací pochází. Pokud to z nějakého důvodu není možné, lze se pokusit o vytvoření základních podmínek různých prostředí v laboratorních podmínkách, skleníku a podobně. V tomto případě může pochopitelně dojít ke zkreslení výsledků zanedbáním zřetele na nějaký klíčový faktor anebo vlastnost určitého genotypu. Snahou je toto riziko minimalizovat.

Tento nebo velmi podobný přístup využívá mnoho prací (např. Joshi et al. 2001, Knight et Miller 2004, Hall et Willis 2006, Byars et al. 2007, Raabová et al. 2007 a jiných). V poslední době jsou tyto experimenty úspěšně kombinovány s metodami molekulární biologie.

## 2.3 Míra lokálnosti

To, jak moc jsou lokální populace vázány na své stanoviště, představuje zajímavou obecnější otázku, která je nyní často diskutována v oblasti ochrany rostlin a ekologii obnovy.

Při ochraně některých ohrožených druhů musí být v případě snahy o obnovu jejich populací zvažován možný negativní efekt zavlečení nežádoucích genotypů adaptovaných na jiné podmínky (McKay et al. 2005). McKay et al. (2005) ale také zároveň uvádí, že vyšší genotypová variabilita může v některých případech napomoci vzniku lokálních adaptací a zároveň může bránit hrozící inbrední depresi. Je zřejmé, že tok genů mezi zachraňovanou populací a populací, z níž bereme další genetický materiál, musí být později omezen, aby nově vznikající lokální adaptace dostaly šanci se dál rozvíjet (Knight et Miller 2004).

Dalším způsobem je napomáhání uchycení pouze vhodných genotypů z podobných stanovišť (tzv. „matching“), přitom nemusí nutně pocházet z těch nejbližších, ale spíše ekologicky podobných stanovišť (Bischoff et al. 2006, Raabová et al. 2007).

Může ale záležet na míře narušení prostředí, do kterého chceme ohrožené druhy navracet a v případě velkých a častých disturbancí se pak zdá výhodnější využití hybridů nebo směsice genotypů z různých prostředí (Lesica et Allendorf 1999). Na základě praktického experimentu (Raabová et al. 2007) je také doporučováno pěstování rostlin na obnovovaném stanovišti ze semen, protože se tak lépe eliminuje uchycení neadaptovaných genotypů.

V této oblasti zatím ještě nebyl vypracován dostatek studií, které by jednoznačně odpověděly na některé otázky a další postupy při ochraně ohrožených druhů.

## 2.4 Konkrétní příklady lokálních adaptací

V této kapitole bych rád uvedl některé příklady lokálních adaptací, jakožto malou ukázkou jejich rozmanitosti a rafinovanosti. V případě rozsáhlejších studií jmenuji jen postupy a výsledky týkající se lokálních adaptací. Ne vždy se jedná o invazní druhy, ale spíše o důležité příklady, které mohou napomáhat také invazním druhům.

Maron et al. (2004a) v klasických zahradních experimentech porovnávali velikost, plodnost a plochu listu třezalky tečkované (*Hypericum perforatum*, Hypericaceae) mezi jednotlivými populacemi z různých zeměpisných šířek u zavlečených i původních populací. K určení vzájemných genetických vztahů využili AFLP markerů.

Rostliny, které měly původ severněji, překonaly ve velikosti i plodnosti jižní populace, pokud byly pěstovány na severu a naopak. V ploše listu se rostliny lišily dle původu, ale nikoli v interakci s prostředím, kde byly pěstovány, neboť severnější populace tvořily větší listy na všech stanovištích. Navíc adaptace zavlečených rostlin nelze vysvětlit preadaptací, protože rostliny přicházely do nového prostředí z odlišných zeměpisných šířek, takže vývoj jejich lokálních adaptací byl patrně velmi rychlý.

V případě dalšího invazního druhu, sluncovky kalifornské (*Eschscholzia californica*, Papaveraceae), bylo zahradními experimenty zjištěno, že pobřežní rostliny z obou oblastí (zavlečené/původní) měly sklon být menší, mít menší semena a květy, produkovat méně biomasy a klíčit i kvést později než rostliny z vnitrozemí (Leger et Rice 2007). Navíc byly znaky související s plodností a velikostí korelovány s průměrným ročním úhrnem srážek. Největší a nejplodnější v prvním roce života byly rostliny z nejsušších míst.

Tyto adaptivní znaky se tedy v nové oblasti (Chile), kam byly rostliny zavlečeny, vyvinuly během 100-150 let.

Další krásnou ukázkou lokálních adaptací poskytuje Knight et Miller (2004) u klonální rostliny *Hydrocotyle bonariensis* (Araliaceae). Zde se jedná o adaptaci na malém měřítku – na úrovni různých stanovišť v písčných dunách. Typy z vyšších poloh duny byly podstatně delší, měly více internodií i větší listy. Rostliny namnožené ve skleníku byly vysazeny zpět ve všech kombinacích do nízkých a vysokých poloh v duně.

V místě, které odpovídalo jejich původu, si také vždy vedly lépe. Tato lokální adaptace tedy patrně souvisí se vztahy s okolní vegetací, protože se výrazně projevovala jen za přítomnosti kompetice.

Využitím reciprokých přesazování Hall et Willis (2006) prokázali divergentní selekci vedoucí k lokálním adaptacím u populací kejklíčky skvrnitě (*Mimulus guttatus*, Scrophulariaceae). Rostliny pocházely z horských nebo pobřežních populací.

V tomto případě byly obě populace lokálně adaptované na správné načasování tvorby prvního květu. Brzo kvetoucí rostliny jsou zvýhodněny v horských oblastech, kde se vyskytují

v kompetici s jednoletkami a tato místa jsou charakteristická suchem uprostřed léta. Naopak rostliny kvetoucí později se vyskytují na pobřeží společně s trvalkami, přičemž tady mají dostatek vláhy. Tato lokální adaptace vede i k částečné izolaci v toku genů mezi populacemi.

Byars et al. (2007) se zabývali adaptivním potenciálem alpinské trávy *Poa hiemata* (Poaceae), rostoucí v australských horách. Užili přesazovacích i zahradních experimentů na populacích pocházejících ze tří různých míst výškového gradientu.

Přesazovací experimenty ukázaly, že rozdíly byly dány částečně geneticky s přispěním faktorů prostředí. Rostliny z vysoko položených míst, které měly kratší listy, ale širší obvod trsu, vykazovaly delší dobu přežívání na svých původních stanovištích, stejně jako populace z nižších nadmořských výšek si vedly nejlépe ve svém „domácím“ prostředí. Toto bylo podpořeno výsledky analýzy fitness. Díky selekci na výškovém gradientu a potenciálu pro vývoj adaptivních znaků může tato rostlina odpovídat i na změny klimatu.

Rešerše Barret et al. (2008) se zaměřila na potenciál pro lokální adaptace v souvislosti s rozmnožovacím systémem u vodních rostlin. Dochází k závěru, že klonální rostliny (zde reprezentované šmelem okoličnatým, *Butomus umbellatus* (Butomaceae)) mají díky silnému efektu zakladatele a omezením reprodukčního systému také omezené možnosti tvorby lokálních adaptací. Naopak rostliny rozmnožující se sexuálně mají velký adaptivní potenciál, ať už díky změnám reprodukčních systémů (jako u tokozelky nadmuté, *Eichhornia crassipes*, Pontederiaceae, která v zavlečených areálech přechází od cizosprašnosti k samosprašnosti), nebo možnosti rychlé evoluce načasování doby reprodukce (kyprej vrstice, *Lythrum salicaria*, Lythraceae).

U běžně se vyskytujících druhů *Trifolium pratense* (Fabaceae), *Dactylis glomerata* (Poaceae) a *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae) hledali Joshi et al. (2001) pomocí reciprokých přesazovacích experimentů na devíti místech napříč Evropou lokální adaptace na kontinentálním měřítku. Celková zdatnost každého druhu, daná jeho plodností a schopností přežít, byla obecně nejvyšší na domovském stanovišti a se vzdáleností klesala.

Zmíněné tři druhy se lišily ve složkách fitness zodpovědných za zvýšený výkon a selekční výhody na původních stanovištích. Byla zaznamenána i ekotypová proměnlivost, která ale ve sledovaných znacích nikdy neztvrdila nad lokálně adaptovaným druhem.

Hereford et Moriuchi (2005): Zajímavá práce, která srovnává množství odchylek maternálních efektů dané prostředím mezi klony jednoletky *Diodia teres* (Rubiaceae) pocházejících ze tří stanovišť lišících se typem půdy. Měřeným znakem u dceřiných rostlin v reciprokém pěstování byla hmotnost semen a také klíčivost v závislosti na interakci se všemi typy prostředí.

Jednotlivé populace se v míře vlivu mateřského prostředí a místa pěstování lišily. Autoři usoudili, že se v případě rozdílů míry, do jaké mateřské rostliny ovlivňují své potomstvo, může jednat o neprozkoumanou složku lokálních adaptací.

Z těchto příkladů usuzuji, že lokální adaptace nejsou znakem, který rostliny zvýhodní během uchycování, ale spíše až později může v delším ale člověkem sledovatelném časovém měřítku podpořit danou populaci v jejím rozšiřování. Lokálně adaptovaná společenstva mohou být i k invazím více odolná.

Při studiu lokálních adaptací je podle mě nutné i přihlídnout k míře materiálního efektu. Dokáží si totiž představit, že i vysoce fenotypově plastický genotyp s poměrně vysokým maternálním efektem by mohl být prezentován jako lokální adaptace (jejíž vývoj je časově náročnější).

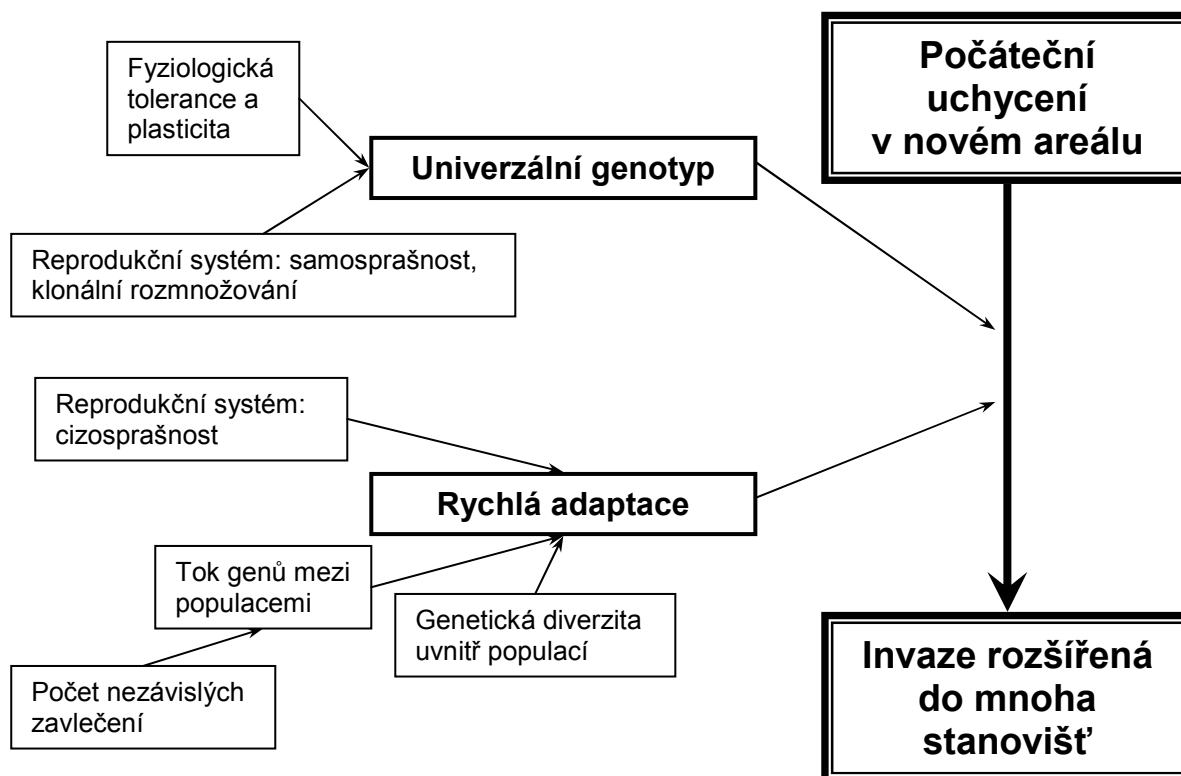
Zajímavé by mohlo být i zjišťování, zda se stupněm sukcese roste vždy také počet lokálně adaptovaných druhů a populací.

# 3 Rychlá adaptace vs fenotypová plasticita

## 3.1 Dvě možné cesty přizpůsobení

Lokální adaptace (adaptivní stálost – tedy nízká fenotypová plasticita) utvářená směřovanou selekcí může pro invazní rostliny být jen jednou alternativou evoluční odpovědi jak odpovědět na nová prostředí. Tou druhou je podle Alpert et Simms (2002) stejně důležitá (adaptivní) fenotypová plasticita.

Při invazích rostlin tedy existují dvě základní cesty, jak se přizpůsobit novému prostředí. Buď musí mít rostliny dostatečně vysokou fyziologickou toleranci a plasticitu, nebo musí projít evolucí, aby dosáhly určité hodnoty fitness (Richardson et Pyšek 2006). Tyto přístupy se nutně nevyklučují (Parker et al. 2003, Richardson et Pyšek 2006) a jsou ovlivňovány dalšími faktory a předpoklady (viz obr. 1).



Obrázek 1. - Faktory ovlivňující vývoj možných cest invazí rostlin posunují zavlečené druhy z fáze počátečního uchycení až po invazi rozšířenou do mnoha stanovišť, zejména přirozených ekosystémů. Znárodněny jsou dva možné, ale navzájem se nevyklučující mechanismy: rychlá adaptace a „univerzální genotyp“. Jsou zde nastíněny vlastnosti invazních druhů (např. reprodukční systém) nebo invazních procesů (např. počet zavlečení), které ovlivní tyto dva mechanismy. Upraveno podle Parker et al. (2003).

Podle Parker et al. (2003) se díky rychlé evoluci mohou vytvořit adaptace na mnoho různých typů prostředí. Vysoká hodnota genetické variability u populací umožní rychlý adaptivní vývoj na nová prostředí. Tento typ invaze je tedy ovlivněn stupněm cizosprašnosti,

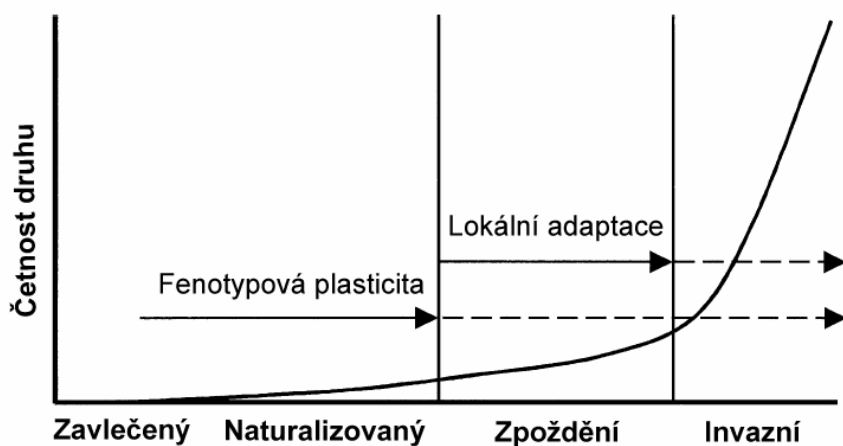
počtem zakladatelů a tvorbou nových genotypů prostřednictvím toku genů mezi nezávisle zavlečenými zakladateli.

Univerzálním genotypem („general-purpose genotype“), jak uvádí už Baker (1965) je označován takový druh, jenž díky fenotypové a vývojové plasticitě osídluje širokou škálu prostředí. Rozmnožovací systémy jako samosprašnost sice nepodporují výměnu genů, ale poskytují reprodukční jistotu (Richardson et Pyšek 2006).

### 3.2 Kdy je která cesta výhodou?

Podle Alpert et Simms (2002) jsou výhody plasticity nebo adaptace selektovány heterogenitou prostředí: (1) Prostorová heterogenita bude selektovat ve prospěch fenotypové plasticity v případě, že se potomci budou dostávat do prostředí, která se navzájem liší a oni budou schopni na tyto rozdíly odpovídat. Zároveň se výkyvy prostředí budou pohybovat v určitých středních hodnotách a budou co nejvíce předpověditelné. Z toho vyplývá, že v případě, kdy je rozmanitost prostředí zanedbatelná, tak vysoká fenotypová plasticita není výhodná a nebude selektována, stejně jako v případě, že je naopak fenotypové plasticitě umožněno přežití pouze jednoho genotypu. Přežívání jen určitého genotypu, může tedy být výhodnou strategií lokální adaptace. (2) Časová heterogenita prostředí bude selektovat adaptivní fenotypovou plasticitu pouze za předpokladu, že stav prostředí trvá relativně déle než doba potřebná přizpůsobení. Pokud je doba trvání stavu prostředí přibližně stejně dlouhá jako (nebo kratší než) odpověď, vytváření nevhodných genotypů je nežádoucí a spíše bude výhodné být svými projevy stálý. Pro selekci fenotypové plasticity časovou heterogenitou prostředí ale není mnoho dokladů.

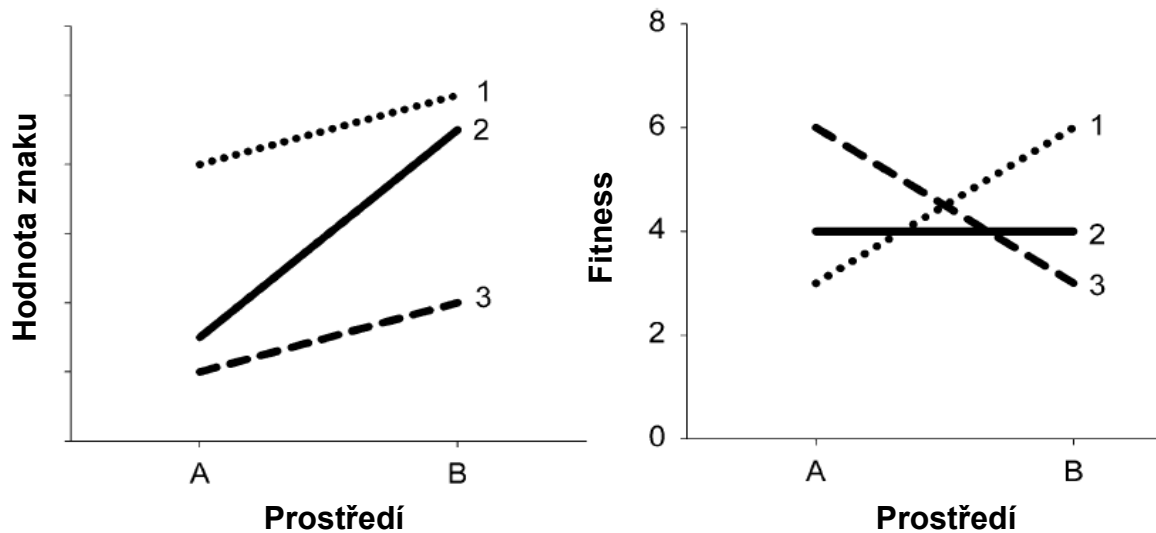
Tyto procesy (1 a 2) mohou pochopitelně do jisté míry působit současně.



*Obrázek 2. Hypotetický vývoj invazních druhů v čase. Na počátku fenotypová plasticita zvýší počet možných stanovišť, kde se druh stane naturalizovaným. Selektace pak může adaptivní evolucí během fáze zpoždění posunout projevy fenotypu směrem k optimu a může vést i ke zvýšení plasticity některých znaků. Evoluce počítá s kombinováním efektu zakladatele, tokem genů, rekombinací a mutacemi a podpoří jí i vícenásobné zavlečení. Upraveno podle Sexton et al. (2002).*



Další možností je, že fenotypová plasticita je důležitá v raných stádiích invazí (umožní rostlinám rychle obsadit širokou škálu prostředí), ale později selekce upřednostní lokální adaptace ke zvýšení místní invazivnosti (Sexton et al. 2002, viz také Obr 2.).



Obrázek 3. Nastínění situace, kdy selekce tlačí na určitý znak ve dvou různých prostředích (A a B). Zde plasticita nemusí být výhodná, pokud selekce nezvýhodňuje plasticitu daného znaku. Zprůměrovaná fitness z obou prostředí plastického genotypu 2 (fitness = 8) je nižší než průměrná hodnota méně plastických genotypů 1 a 3 (fitness = 9). Tento jev může být způsoben nelineárními vztahy mezi znakem nebo cenou plasticity. Upraveno podle van Kleunen et Fischer (2005).

Van Kleunen et Fischer (2005) se zabývali podobnými otázkami. Podle nich nemusí být plasticita určitého znaku výhodná, pokud selekce nepracuje právě ve prospěch plasticity tohoto znaku. Teoreticky nemusí být plastický genotyp upřednostňován před strategií dvou méně plastických (Obr. 3), dokonce uvažovaná cena za plasticitu může způsobit nižší celkovou fitness rostliny i při dosažení stejných hodnot v určitém znaku ve srovnání s méně plastickým genotypem. Práci, které by však zohlednily tento přístup, je zatím minimálně.

Z řady studií je patrné, že míru invazivnosti určuje celý komplex znaků, a tak mohou být jejich vlastnosti v plasticitě a stálosti různě kombinovány, aby rostlina dosáhla v různých prostředích co nejvyšší fitness (např. Sexton et al. 2002, Griffith et Sultan 2006, Muth et Pigliucci 2006).

Příklady dokládající úspěšnost invazních rostlin prostřednictvím lokálních adaptací jsem již uvedl výše, nyní tedy několik takových, které se přímo zabývaly sporným vysvětlením invazivnosti daných druhů.

Studii divizny malokvěté (*Verbascum thapsus*, Scrophulariaceae) a jejího možného rozšíření do vyšších poloh španělského pohoří Sierra Nevada provedl Parker et al. (2003). Klimaboxové a zahradní experimenty pomohly určit, že některé znaky byly závislé na výškovém gradientu (nepř. velikost listů), ale mnoho dalších naopak ne (např. počet listů, velikost rostlin, rychlost růstu či tolerance k mrznutí ovlivněná venkovními teplotami). Genetická variabilita populací odhalila efekt zakladatele a genetický drift.

Zjištění, že většina rozdílů u všech znaků vznikala na úrovni jedinců z populací, poukazuje na to, že podmínky prostředí silně ovlivní fenotyp. Úspěch divizny je tak vysvětlován spíše „univerzálním genotypem“ než rychlou adaptací.

Tráva *Pennisetum setaceum* (Poaceae) roste na Havaji, v Arizoně a Kalifornii, přičemž je na těchto místech různě invazní. V zahradním experimentu (Poulin et al. 2007) byla pěstována na dvou velmi odlišných prostředích a ve znacích spojených s fitness se populace dle původu nelišily. Shodně odpovídaly i na míru zavlažování. Potomstvo také nevykázalo žádný maternální efekt.

Výsledky autoři interpretovali jako invaznost způsobenou spíše fenotypovou plasticitou než lokálními adaptacemi. Různá míra invaznosti byla vysvětlena v souvislosti s množstvím srážek.

Van Kleunen et al. (2007) a Lenssen et al. (2004) ve svých studiích u pryskyřníku (*Ranunculus reptans*, Ranunculaceae) na morfologických znacích studovali selekční tlak prostorové i časové heterogenity mezidruhové kompetice a záplav. Kompetice snižovala velikost klonů, růžic, listů i tloušťku internodií. Zaplavování mělo podobný efekt a navíc snižovalo kompetici. Rostliny pocházely vždy z populací, kde část populace byla v určitém ročním období zaplavována a část nikoli (a byly tak časově a díky jinému načasování kvetení částečně i geneticky oddělené).

Byly nalezeny rozdíly uvnitř jednotlivých populací (rozdíly mezi populacemi byly v porovnání s nimi malé) podle místa, kde rostliny rostly (zaplavovaná oblast, nebo oblast bez záplav). Plastické odpovědi některých morfologických znaků byly v souladu se selekcí. Účinek selekce se dle místa původu liší. U zaplavované části populace snižuje plasticitu délky internodií, zatímco v případě kompetice (část bez záplav) ji naopak zvyšuje. Toto poukazuje na lokální adaptace, které se mohly vyvinout v přímé odpovědi selekce na plasticitu.

Experimenty se semenáčky v růstové komoře pomohly Sexton et al. (2002) odhalit rozdíly mezi severnějšími a jižnějšími populacemi tamaryšku (*Tamarix ramosissima*, Tamaricaceae), který invaduje v USA.

Ve znacích pro výměnu plynů (rychlost asimilace CO<sub>2</sub> a vodivost průduchů) nebyla nalezena genetická variabilita v populacích ani mezi nimi. V růstových znacích se však populace podle původu lišily. A to jak v průměrných hodnotách daných znaků, tak v jejich plasticitě. Severní typy investovaly více do růstu kořenů než jižní, ale pouze za nízkých teplot, což jim zřejmě usnadní přežití první zimy jejich života. Při pěstování za vyšších teplot zvýšily růst nadzemních částí populace ze severu i jihu.

Výsledky podpořily představu, že k invaznímu potenciálu těchto rostlin může přispívat fenotypová plasticita i lokální adaptace.

U společně se vyskytujících druhů rdesna (generalisty *Polygonum persicaria* a specialisty *P. Hydropiper*, Polygonaceae) našli Griffith et Sultan (2006) v různých znacích mladých rostlin odlišnou plasticitu reakce na míru zastínění. Semenáčky *P. persicaria* měly větší plasticitu růstu internodií při zastínění (jako adaptace na únik ze stínu) a tudíž větší vzrůst a vyšší fitness, ačkoli oba druhy projevily adaptaci na tyto podmínky prodloužením své délky. Naopak semenáčky *P. hydropiper* stále produkovaly více internodií, a tedy i více listů umožňujících světlo lépe využít při vyšším zastínění.

Ačkoli se nejedná o invazní druhy, kombinace plastických a stálých znaků nám zde ukazují, že mohou přispívat k rozdílným adaptacím za podobných podmínek.

Na závěr této kapitoly bych rád uvedl několik otázek, které by si zasloužily další zkoumání.

Mohl by proces evoluce fungovat i opačně než je často zamýšleno? Tedy tak, že by byly rostliny již lokálně preadaptovány a až v novém prostředí by za účelem větší invaznosti vyvinuly větší fenotypovou plasticitu za účelem obsadit více stanovišť? Myslím, že teoreticky ano, pokud se budeme na fenotypovou plasticitu dívat jako na znak, který může také podléhat adaptivnímu vývoji.

Jaký by byl design pokusu, který by pomohl odhalit cenu fenotypové plasticity ve srovnání vysoce plastického genotypu s genotypy méně plastickými?

Zajímavé ověření by bylo i zda jsou strategie lokální adaptace či adaptivní fenotypové plasticity alespoň částečně podmíněny příslušností druhu k určité čeledi. Liší se druhy ve stupni preference těchto cest?

## 4 Fenotypová plasticita

### 4.1 Obecná charakteristika

Téma fenotypové plasticity jsem již sice otevřel, ale pro upřesnění je myslím vhodné tento jev trochu více přiblížit.

Fenotypová plasticita je obecně definovaná jako prostředím vyvolané rozdíly v růstu nebo vývoji organismu (Alpert et Simms 2002). V souvislosti s invazemi a zejména se strategií „univerzálního genotypu“ je důležitá tzv. adaptivní fenotypová plasticita, tedy případ, kdy selekce přímo podporuje fenotypovou proměnlivost (Burns et Winn 2006). Jinými slovy fenotypová plasticita ještě nutně nesouvisí s invazivností a pouze plasticita zvyšující fitness rostlin může být označována jako adaptivní (Gianoli et González-Teuber 2005). Tento typ má větší tendenci se vyvinout v časově nebo prostorově heterogenním prostředí (van Kleunen et Fischer 2005) a má pak opět větší šanci jej obsadit. Role prostředí a selekce je zde stejně klíčová jako u lokálních adaptací.

Ještě by bylo dobré znovu zmínit, že vysoká fenotypová plasticita může být výhodou zejména v počátečních stádiích invazí (jako prostředek k obsazení mnoha biotopů), za měnících se podmínek a v narušených prostředích, ale později může být prostředí obsazeno domácími nebo jako jinými invazními druhy, jež se lokálně adaptují (Baker 1974, Sexton et al. 2002, Parker 2003).

Burns et Winn (2006) na konkrétních případech vyzdvihli dle mého názoru velmi důležitý aspekt studia fenotypové plasticity. K vyšší invazivnosti v různých biotopech může vést pouze adaptivní fenotypová plasticita, nikoli taková, co pouze odráží limitace v růstu dané prostředím. Pouze vysoký rychlost růstu, schopnost přežít a rozmnožit se na nejrůznějších stanovištích poukazuje na adaptivní fenotypovou plasticitu.

### 4.2 Konkrétní příklady fenotypové plasticity

Již jsem uvedl několik příkladů, kde je adaptivní fenotypová plasticita prostředníkem pro úspěch rostlinných invazí v souvislosti se sporným vysvětlením schopnosti invadovat nová prostředí. Zde uvádím další příklady fenotypové plasticity jako pomocníka při invazích rostlin.

Prvním příkladem je invazní rostlina *Parthenium hysterophorus* (Asteraceae), která byla pěstována na dvou typech půd lišících se obsahem živin (Annapurna et Singh 2003). Na těchto půdách vyrostlé rostliny se výrazně lišily.

Na půdách bohatých na živiny rychle vyrůstaly vysoké rostliny s velkým množstvím malých semen vhodných pro další rychlé šíření, zatímco na chudší půdě rostly menší rostliny s většími a odolnějšími semeny (ale menšího počtu) vhodnými pro pomalé budování nové populace s postupně narůstajícím počtem semen.

Porovnáním čtyř invazních a čtyř neinvazních příbuzných druhů z čeledi křížatkovitých (Commelinaceae) chtěli Burns et Winn (2006) získat poznatky o souvislostech adaptivní fenotypové plasticity s invazností. Pokud rostliny rostly v kompetici, druhy se v plasticitě některých znaků lišily, ale ne v těch, které jsou spojeny s invazností.

To poukazuje na invazní strategii této čeledi invadovat do preferovaných prostředí (bez přítomnosti kompetice) a vykazuje fenotypovou plasticitu, ale nikoli adaptivní, která by jí umožnila prostřednictvím univerzálního genotypu obsazovat prostředí bez kompetice i s kompeticí.

Chilský druh svlačce (*Convolvulus chilensis*, Convolvulaceae) pocházející ze tří populací z oblastí lišících se srážkami v průběhu roku, byl pěstován od semen ve skleníkovém pokusu při dvou různých stupních zavlažení. Gianoli et González-Teuber (2005) ověřovali, zda vyšší heterogenita prostředí selektuje vyšší stupeň fenotypové plasticity.

Rozdíly v plasticitě reakce na vlhkost půdy vykazovaly pouze čtyři znaky - plocha listu, tvar listu, hodnota listové plochy a hustota listových trichomů. Všechny tyto znaky měly nejvyšší plasticitu u rostlin z populací s nejproměnlivějším ročním úhrnem srážek. Autoři rovněž testovali, zda se jedná o plasticitu adaptivní, spojenou s nárůstem celkové biomasy.

Adaptivním znakem na sucho se zdá být pouze plasticita v hustotě listových trichomů. Rostliny s vyšší plasticitou tohoto znaku měly více trichomů při růstu v sušším prostředí a celková biomasa rostla v tomto prostředí právě v závislosti na hustotě trichomů.

Tento pokus ukazuje důležitost ověření adaptivní podstaty sledované fenotypové plasticity.

V dalším pokusu Hastwell et Panetta (2005) zkoumali rozdíly fenotypové plasticity na živinovém gradientu u 24 druhů invazních rostlin. Tyto druhy se lišily mírou invaznosti. Testována byla hypotéza, že invazní druhy s větším rozšířením mají také větší fenotypovou plasticitu v odpovědi na množství živin.

Výsledkem bylo, že všechny druhy sice na gradient reagovaly, ale podle míry úspěšnosti invaze se v tomto znaku nelišily. Fenotypová plasticita reakce na živiny tedy není u těchto druhů spojena s mírou invaznosti.

Následující studii vypracovali Mal et Lovett-Doust (2005) na fenotypové plasticitě vegetativních i reprodukčních znaků 12 genotypů jedné populace invazního druhu kypřeje (*Lythrum salicaria*, Lythraceae). Na vlhkostním gradientu půdy se ukázalo, že vlhkost může ovlivnit řadu znaků, například hmotu kořenů i stonků, počet semen, ale i pozice tyčinek a pestíků. Navzdory křížení mezi jednotlivci jsou různé genotypy v populaci prostředím udržovány.

Invazní druh boryt barvířský (*Isatis tinctoria*, Brassicaceae) byl vystaven různému osvětlení, zálivce a množství dusíku v půdě (Monaco et al. 2005). Množství dusíku nemělo vliv na žádný z měřených znaků (např. hmota sušiny, poměr kořenů a stonku (R/S), plocha listu či vodivost průduchů). Řada znaků však plasticky odpověděla na míru osvětlení a zálivky.

Plastické znaky vedoucí ke zvýšení zachyceného světla při vyšším zastínění a další znaky výše vyjmenované, vedly autory k myšlence, že boryt je schopen stejně dobře kolonizovat špatné, živinami chudé půdy, jako může invadovat do zastíněných a nenarušených prostředí.

### 4.3 Hypotéza „EICA“

Tato hypotéza je s biologickými invazemi a rychlou evolucí velmi úzce spjata, jedná se v podstatě o variantu adaptivní fenotypové plasticity. Proto bych jí zde rád věnoval samostatnou část.

Co tedy tato hypotéza říká? Blossey et Nötzold (1995) jako první publikovali hypotézu, že zavlečené druhy se v novém prostředí vyhnou svým nepřítelům a prostředky dříve vynaložené na obranu tak budou moci být využity ke zvýšení kompetiční schopnosti, jako je zvýšení velikosti či plodnosti. Hypotéza „evoluce zvýšené schopnosti kompetice“ (Evolution of Increased Competitive Ability hypothesis), tedy „EICA“ předpokládá, že zavlečené rostliny budou obecně plodnější nebo vyšší, než jejich předci (ohrožovaní svými původními predátory).

O potvrzení či vyvrácení zmíněné hypotézy se pokusila již řada autorů. Výsledky těchto studií jsou nicméně rozporuplné. Ačkoli v mnoha případech rostliny zvýšily v novém prostředí svůj růst nebo snížily odolnost, málokdy se tak dělo zároveň na jedné populaci (Bossdorf 2005).

Jedním z příkladů, který podpořil tvrzení „EICA“ hypotézy, je studie dřeviny *Sapium sebiferum* (Euphorbiaceae). Tento druh pochází z Číny a invaduje například v USA. Autoři pěstovali semenáčky z obou oblastí společně za přítomnosti herbivorů v původním prostředí (Čína). Hmoty nadzemních částí, ale i větší poškození listů, dané menšími investicemi do obrany, bylo patrné u rostlin pocházejících z USA. V tomto případě jsou tedy výsledky v souladu s hypotézou „EICA“ a navíc se prokázala u zavlečených populací větší tolerance k herbivorii. (Zou et al. 2008).

Jiné studie však koncept „EICA“ příliš nepodpořily. Trade-off mezi odolností a invazních chováním rostlin zpochybnilo několik prací, kde v novém prostředí docházelo dokonce k nárůstu investic do obrany bez poklesu plodnosti či růstu.

Například pokus se žírem dvěma druhy housenek na sluncovce kalifornské (*Eschscholzia californica*, Papaveraceae) ukázal, že zavlečené populace investují ještě více do obrany než jejich předkové, neboť se mohou vyhnout predaci ze strany specialistů, které můžou obranné látky vábit, ale nikoli generalistů (které látky zastraší). (Leger et Forister 2005). Podobně dopadl i pokus na invazní vesnovce (*Lepidium draba*, Brassicaceae), jejíž populace se vzrůstem mezi původními a invazními populacemi nelišily a ochranných látek bylo zaznamenáno více u zavlečených invazních populací (Müller et Martens 2005). Koneckonců i hnědá řasa *Fucus evanescens* (Fucaceae) obsahovala v nových areálech více protižirových látek a fauna na ní byla méně diverzifikovaná, i když v obou areálech převládali herbivoři - generalisti (Wikström et al. 2006).

Obsah fenolů u kypřeje vrbice (*Lythrum salicaria*, Lythraceae), zjištěný ve studii Willis et al. (1999) byl v souladu s hypotézou „EICA“. Původní populace měla vyšší obsah těchto látek. Ovšem jejich celkové množství bylo tak malé, že by nestačilo nějak významně zabránit herbivorii a zdá se, že v tomto případě opět „EICA“ nefunguje (Willis et al. 1999).

Populace třezalky tečkované (*Hypericum perforatum*, Hypericaceae) sice v invazní populaci ztratila látky toxické pro patogeny (generalisty) a herbivory, ale tento fakt neměl vliv na změnu plodnosti ani velikosti rostlin (Maron et al. 2004b).

Příklady testování „EICA“ hypotézy uzavřu prací na česnáčku lékařském (*Alliaria petiolata*, Brassicaceae). Rostliny z invazních areálů byly testovány v párech s rostlinami z areálů původních. Když rostly samostatně, nevykazovaly žádné rozdíly, ale ve společné

kompetici původní rostliny svými projevy předčily zavlečené druhy. Autoři tak formulovali novou hypotézu „evolučně snížené schopnosti kompetice“ (evolutionary reduced competitive ability, zkráceně ERCA), která říká, že pokud je v novém areálu menší kompetice a kompetiční znaky souvisejí s fitness, pak selekce může působit proti těmto znakům (Bossdorf et al. 2004).

Z dostupných studií vyplývá, že hypotéza „EICA“ spíše neplatí, nebo funguje jen za určitých okolností. Rozdílnost výsledků v potvrzení či vyvrácení hypotézy na různých druzích může ovlivňovat míra speciace původních nepřátel v domácím prostředí a typ obranných látek pak může mít charakter spíše obecný (proti generalistům) nebo spíše unikátní (proti specialistům) (Alpert 2006). Při ověřování této hypotézy je třeba klást větší důraz na prozkoumání vlastností kompetice a odolnosti a také zohlednit další možné faktory (Bossdorf et al. 2005).

Další výzkum by se dle mého názoru mohl ubírat studiem těchto otázek:

Jaké druhy mohou pomocí vysoké fenotypové plasticity kolonizovat i pozdní sukcesní stádia?  
Který z vysoce invazních druhů rostoucích u nás má nejvíce plastický fenotyp na několika gradientech prostředí?

Může být vyšší plasticita výhodou také při obnově ohrožených nebo vyhynulých populací?



## 5 Praktické výstupy

Z uvedených prací dříve vyplývá, že při managementu obnovy populací je vhodné využívat rostliny pocházející z ekologicky podobných stanovišť. Nemělo by se zapomínat ani na kontinentální měřítko, které může určovat například načasování začátku reprodukce. Pěstováním od semen může pomoci uchycení pouze vhodných genotypů.

Pomocí přesazovacích experimentů a porovnáváním populací lze určit míru lokálních adaptací. Zároveň můžeme pěstováním populací na nejrůznějších gradientech určovat jejich fenotypovou plasticitu, tedy jednu z možných vlastností úspěšného invazního druhu. Společným poznáním potenciálu pro přizpůsobení se novým podmínkám je možné svým způsobem předpovídat vývoj invazí rostlin. Stejný princip může pomoci předpovídat také postup rostlin pod tlakem globálního oteplování. Rostlinné invaze jsou tak jedinečnou možností pro sledování evoluce v reálném čase.

## 6 Závěr

Myslím, že lokální adaptace a adaptivní fenotypová plasticita jsou komplexní děje, vzájemně propojené (a jejich oddělování vlastně může být do jisté míry umělé). Díky interakcím jednotlivých populací s dalšími faktory (okolní fauna, kompetice, mutualismus, selekce,...) se při nejrůznějších studiích můžeme vyhnout zpozorování jejich důležité role a ovlivnit tak výsledky. K pochopení těchto vztahů bude dozajista potřeba další výzkum, protože jen postupným odkrýváním jednotlivých dílků si lze později udělat představu o obrazu celé „skládačky“.

Praktické využití těchto poznatků pomůže nejen lépe usměřňovat invazní druhy, ale také nám znalost lokálních adaptací může pomoci při obnově populací ohrožených druhů, či nám pomůže předpovědět reakce rostlin na globální změny klimatu. Avšak poznáním jedné konkrétní populace nelze dělat obecné závěry. Jednotlivé přístupy čeledí, rodů, druhů, ale i populací k invazím se liší a vzrůstající počet prací odpovídajících na některé z otázek nám snad pomůže víc pochopit tyto jevy.

## 7 Literatura

Alpert P. (2006): The advantages and disadvantages of being introduced. *Biological Invasions* 8: 1523–1534.

Alpert, P., Simms E.L. (2002): The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology* 16: 285–297.

Annapurna C., Singh J. S. (2003): Phenotypic plasticity and plant invasiveness: Case study of congress grass. *Current Science* 85: 197–201.

Baker H.G. (1965): Characteristics and modes of origin of weeds. In: Baker H. G., Stebbins G. L., (eds.): *The genetics of colonizing species*, pp. 147–168, Academic Press, New York.

Baker H.G. (1974): The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 1–24.

Barrett S.C.H., Colautti R.I., Eckert C.G. (2008): Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Molecular Ecology* 17: 373–383.

Bazzaz F.A. (1986): Life history of colonizing plants: some demographic, genetic, and physiological features. *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii*, eds Mooney, H.A.

Bischoff A., Crémieux L., Šmilauerová M., Lawson C.L., Mortimer S.R., Doležal J., Lanta V., Edwards E.A., Brook A.J., Macel M., Lepš J., Steinger T., Müller-Schärer H. (2006): Detecting local adaptation in widespread grassland species – the importance of scale and local plant community. *Journal of Ecology* 94: 1130–1142.

Blossey B., Nötzold R. (1995): Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* 83: 887–889.

Bossdorf O., Auge H., Lafuma L., Rogers W.E., Siemann E., Prati D. (2005): Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia* 144: 1–11.

Bossdorf O., Prati D., Auge H., Schmid B. (2004): Reduced competitive ability in an invasive plant. *Ecology Letters* 7: 346–353.

Brooks M.L., D'Antonio C.M., Richardson D.M., Grace J.B., Keeley J.E., Ditomaso J.M., Hobbs R.J., Pellant M., Pyke D. (2004): Effects of invasive alien plants on fire regimes. *Bioscience* 54: 677–688.

Burns J. H., Winn A. A. (2006): A comparison of plastic responses to competition by invasive and non-invasive congeners in the Commelinaceae. *Biological Invasions* 8: 797–807.

Byars S.G., Papst W., Hoffmann A.A (2007): Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient. *Evolution* 61(12): 2925–2941.

- Callaway R. M., Aschehoug E. T. (2000): Invasive plants versus their old and new neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290: 521–523.
- D'Antonio C. (2000): Fire, plant invasions, and global changes. Mooney H., Hobbs R.J. (eds) *Invasive Species in a Changing World*, pp 65–94. Island Press, Washington.
- Dlugosch K. M., Parker I. M. (2008): Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology* 17: 431–449.
- Gianoli E., González-Teuber M. (2005): Environmental heterogeneity and population differentiation in plasticity to drought in *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae). *Evolutionary Ecology* 19: 603–613.
- Griffith T., Sultan S. E. (2006): Plastic and constant developmental traits contribute to adaptive differences in co-occurring *Polygonum* species. *Oikos* 114: 5–14.
- Hall M.C., Willis J.H. (2006): Divergent selection on flowering time contributes to local adaptation in *Mimulus guttatus* populations. *Evolution* 60(12): 2466–2477.
- Hastwell G.T., Panetta F.D. (2005): Can differential responses to nutrients explain the success of environmental weeds? *Journal of Vegetation Science* 16: 77–84.
- Hereford J., Moriuchi K. S. (2004): Variation among populations of *Diodia teres* (Rubiaceae) in environmental maternal effects. *Journal of Evolutionary Biology* 18:124–131.
- Hierro J.L., Maron J.L., Callaway R.M. (2005): A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology* 93: 5–15.
- Joshi J. , Schmid B., Caldeira M.C., Dimitrakopoulos P.G., Good J., Harris R., Hector A., Huss-Danell K., Jumpponen A., Minns A., Mulder C.P.H., Pereira J.S., Prinz A., Scherer-Lorenzen M., Siamantziouras A.- D., Terry A.C., Troumbis A.Y., Lawton J.H. (2001): Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecology Letters* 4: 536–544.
- Kawecki T.J., Ebert D. (2004): Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7: 1225–1241.
- Knight T.M., Miller T.E. (2004): Local adaptation within a population of *Hydrocotyle bonariensis*. *Evolutionary Ecology Research* 6: 103–114.
- 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* 104: 3883–3888.
- Leger E.A., Forister M.L. (2005): Increased resistance to generalist herbivores in invasive populations of the California poppy (*Eschscholzia californica*). *Diversity and Distributions* 11: 311–317.

- Leger E.A., Rice K.J. (2007): Assessing the speed and predictability of local adaptation in invasive California poppies (*Eschscholzia californica*). *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1090–1103.
- Lenssen J.P.M., van Kleunen M., Fischer M., de Kroon H. (2004): Local adaptation of the clonal plant *Ranunculus reptans* to flooding along a small-scale gradient. *Journal of Ecology* 92: 696–706.
- Lesica P., Allendorf F.W. (1999): Ecological genetics and the restoration of plant communities: mix or match? *Restoration Ecology* 7: 42–50.
- Macel M., Lawson C.S., Mortimer S.R., Šmilauerová M., Bischoff A., Crémieux L., Doležal J., Edwards A.R., Lanta V., Bezemer T.M., van der Putten W.H., Igual J.M., Rodriguez-Barreuco C., Müller-Schärer H., Steinger T. (2007): Climate vs. soil factors in local adaptation of two common plant species. *Ecology* 88: 424–433.
- Mack R.N. (2003): Phylogenetic constraint, absent life forms, and preadapted alien plants: a prescription for biological invasions. *International Journal of Plant Sciences* 164: S185–S196.
- Mal T.K., Lovett-Doust J. (2005): Phenotypic plasticity in vegetative and reproductive traits in an invasive weed, *Lythrum salicaria* (Lythraceae), in response to soil moisture. *American Journal of Botany* 92: 819–825.
- Maron J.L., Vilà M., Bommarco R., Elmendorf S., Beardsley P. (2004a): Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs* 74(2): 261–280.
- Maron J.L., Vilà M., Arnason J. (2004b): Loss of natural enemy resistance among introduced populations of St. John's Wort, *Hypericum perforatum*. *Ecology* 85: 3243–3253.
- Meiners S. J., Pickett S. T. A., Cadenasso M. L. (2002): Exotic plant invasions over 40 years of old field successions: community patterns and associations. *Ecography* 25: 215–223.
- McKay J.K., Christian C.E., Harrison S., Rice K.J. (2005): "How local is local?"-A review of practical and conceptual issues in the genetics of restoration. *Restoration Ecology* 13: 43–440.
- Monaco T.A., Johnson D.A., Creech J.E. (2005): Morphological and physiological responses of the invasive weed *Isatis tinctoria* to contrasting light, soil-nitrogen and water. *Weed Research* 45: 460–466.
- Muth N. Z., Pigliucci M. (2006): Traits of invasives reconsidered: phenotypic comparisons of introduced invasive and introduced noninvasive plant species within two closely related clades. *American Journal of Botany* 93: 188–196.
- Müller C., Martens N. (2005): Testing predictions of the 'evolution of increased competitive ability' hypothesis for an invasive crucifer. *Evolutionary Ecology* 19: 533–550.
- Myers J., Bazely D. (2003): *Ecology and Control of Introduced Plants*. Cambridge University Press, Cambridge.

Parker I.M., Rodriguez J., Loik M.E. (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.

Poulin J., Sakai A. K., Weller S. G., Nguyen T. (2007): Phenotypic plasticity, precipitation, and invasiveness in the fire-promoting grass *Pennisetum setaceum* (Poaceae). *American Journal of Botany* 94: 533–541.

Pyšek P. (2001): Past and future of predictions in plant invasions: a field test by time. *Diversity and Distributions* 7: 145–151.

Raabová, J., Münzbergová Z., Fischer M. (2007): Ecological rather than geographic or genetic distance affects local adaptation of the rare perennial herb, *Aster amellus* *Biological Conservation*, 139(3-4): 348–357.

Rejmánek M., Richardson, D.M., Higgins S.I., Pitcairn M.J., Grotkopp, E. (2005): Ecology of invasive plants: state of the art. In: Mooney, H.A., Mack, R.M., McNeely, J.A., Neville, L., Schei, P., Waage, J., (eds.): *Invasive alien species: searching for solutions*, pp. 104–61, Island Press, Washington, DC.

Richards C.L., Bossdorf O., Muth N.Z., 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.

Richardson D.M., Pyšek, P. (2006): Plant invasions – merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30: 409–431.

Santamaría L. (2002): Why are most aquatic plants broadly distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecologica* 23:137–154.

Santamaría L., Figuerola J., Pilon J.J., Mjelde M., Green A.J., de Boer T., King R.A., Gornall R.J. (2003): Plant performance across latitude: the role of plasticity and local adaptation. *Ecology* 84: 2454–2461.

Sexton, J. P., McKay J. K., Sala A. (2002): Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. *Ecological Applications* 12: 1652–1660.

Simberloff D., Gibbons L. (2004): Now you see them, now you don't! – population crashes of established introduced species. *Biological Invasions* 6: 161–172.

Thuiller W., Richardson D.M., Pyšek P., Midgley G.F., Hughes G.O., Rouget M. (2005): Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology* 11: 2234–2250.

Tilman D. (2004): Inaugural Article: Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 10854–10861.

- van Kleunen M., Fischer M. (2005): Constraints on the evolution of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166: 49–60.
- van Kleunen M., Lenssen J.P.M., Fischer M., de Kroon H. (2007): Selection on phenotypic plasticity of morphological traits in response to flooding and competition in the clonal shore plant *Ranunculus reptans*. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 2126–2137.
- van Tienderen P.H. (1990): Morphological variation in *Plantago lanceolata*: limits of plasticity. *Evolutionary Trends in Plants* 4: 35–43.
- Von Holle B., Joseph K.A., Largay E.F., Lohnes R.G. (2006): Facilitations between the introduced nitrogen-fixing tree, *Robinia pseudoacacia*, and nonnative plant species in the glacial outwash upland ecosystem of Cape Cod, MA. *Biodiversity and Conservation* 15: 2197–2215.
- Weber E. (2003): *Invasive plant species of the world: a reference guide to environmental weeds*. CABI Publishing, 560 pp., Wallingford.
- Wikström S.A., Steinarsdottir M.B., Kautsky L., Pavia H. (2006): Increased chemical resistance explains low herbivore colonization of introduced seaweed. *Oecologia* 148: 593–601.
- Williams G.C. (1966): *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Williamson M. (1993): Invaders, weeds and the risk from genetically manipulated organisms. *Experientia* 49: 219–24.
- Williamson M. (1996): *Biological invasions*. Chapman et Hall, London.
- Willis A. J., Thomas M. B., Lawton J. H. (1999): Is the increased vigour of invasive weeds explained by a trade-off between growth and herbivore resistance?. *Oecologia* 120: 632–640.
- Zou J., Rogers W.E., Siemann E. (2008): Increased competitive ability and herbivory tolerance in the invasive plant *Sapium sebiferum*. *Biological Invasions* 10(3): 291–302.