



REFERÁT – DISCUSSION PAPER

Volba lesného reprodukčného materiálu v podmienkach klimatickej zmeny

Choice of forest reproductive material under conditions of climate change

Dušan Gömöry^{1*}, Roman Longauer^{2,3}, Diana Krajmerová¹¹Technická univerzita vo Zvolene, Lesnícka fakulta, T. G. Masaryka 24, SK – 960 53 Zvolen, Slovenská republika²Národné lesnícke centrum - Lesnícky výskumný ústav Zvolen, T. G. Masaryka 2175/22, SK – 960 92 Zvolen, Slovenská republika³Mendelova univerzita v Brně, Zemědělská 3, CZ – 613 00 Brno, Česká republika**Abstract**

Climate change may endanger not only yield and fulfilling the social functions of European forests, but even the survival of several tree species. The study emphasises the complexity of climatic factors and physiological mechanisms, which may potentially endanger the persistence of tree populations and which cannot be reduced to problems of drought and temperature increase. A substantial inter-population variation in traits associated with the response to climatic stress, observed in provenance experiments, is a prerequisite for the choice of proper forest reproductive material (FRM) in reforestation as a strategy of climate-change mitigation. Assisted migration, i.e., transfer of FRM from source regions, currently characterised by such climate characteristics, which are expected in the target regions in the future, requires knowledge of key stress factors (depending on the climate scenario), physiological processes associated with the adaptation to this stress, identification of genes and eventually epigenetic mechanisms, controlling adaptation processes, and finally mapping of genetic and/or epigenetic variation in key genes. For most tree species, such information is not yet available. Therefore, assisted migration under such information uncertainty needs to be complemented by in situ gene conservation measures to preserve the possibility of reversing the effects of eventual erroneous decisions on FRM transfer.

Key words: climatic stress; provenance research; assisted migration; gene conservation

Abstrakt

Prebiehajúca klimatická zmena môže ohroziť nielen produkčné schopnosti európskych lesov a plnenie ich celospoločenských funkcií, ale aj samotné prežitie viacerých druhov drevín. Práca poukazuje na komplexnosť klimatických faktorov a fyziologických mechanizmov, ktoré môžu potenciálne ohrozovať prežitie drevín, a ktoré nemožno redukovať na problém sucha a zvýšenia teplôt. Značná medzipopulačná variabilita lesných drevín v znakoch súvisiacich s odolnosťou na klimatický stres, pozorovaná v provenienčných pokusoch, je predpokladom využitia voľby vhodného reprodukčného materiálu pri umelej obnove lesa ako stratégie adaptácie na klimatickú zmenu. Riadená migrácia, teda prenos lesného reprodukčného materiálu (LRM) zo zdrojových oblastí, ktoré v súčasnosti vykazujú klimatické charakteristiky, očakávané v cieľovej oblasti v budúcnosti, vyžaduje znalosť kľúčových stresových faktorov, závisiacich od klimatického scenára, fyziologických procesov, spojených s adaptáciou na tieto stresy, identifikáciu génov či epigenetických mechanizmov, kontrolujúcich adaptačné procesy a zmapovanie genetickej či epigenetickej variability kľúčových génov. Pri väčšine drevín tieto informácie zatiaľ nie sú k dispozícii. V podmienkach informačnej neistoty musí byť preto riadená migrácia doplnená opatreniami na zachovanie genofondu lesných drevín *in situ*, aby bolo možné v čo najväčšom rozsahu zvrátiť dôsledky prípadných chybných rozhodnutí pri prenose LRM.

Kľúčové slová: klimatický stres; provenienčný výskum; riadená migrácia; zachovanie genofondu

1. Úvod

Obnova lesa je z definície tohoto pojmu spojená s využívaním genetických zdrojov lesných drevín. Na rozdiel od prirodzenej obnovy, kde sa vždy jedná o lokálne zdroje, v prípade umelej obnovy je genetický materiál často prenášaný v lokálnom či regionálnom meradle, alebo aj mimo prirodzeného areálu. Tento prenos má dlhú históriu a jeho začiatok sa v princípe datuje rozsiahlejším uplatňovaním umelej obnovy a zalesňovania v 18. storočí, najmä u ihličnatých drevín a dubov (Tulstrup 1959). Práve negatívne skúsenosti nekontrolovaným prenosom semena, ktorého výsledkom boli často málo produktívne a zle adaptované porasty, viedli k postupnému zavádzaniu legislatívnych noriem na rôznej úrovni právnej záväznosti, ktoré regulovali problematiku získavania a používania lesného reprodukčného materiálu.

Problematika genetických zdrojov je jednou z mála tých v oblasti lesníctva a lesného hospodárstva, ktoré sú právne regulované nielen na národnej, ale aj na medzinárodnej úrovni. Obchod s lesným reprodukčným materiálom (LRM) v rámci Európskeho hospodárskeho spoločenstva bol od polovice šesťdesiatych rokov riadený smernicami 66/404/EEC, 71/161/EEC a 75/445/EEC, ktoré boli novelizované súčasne platnou Smernicou Rady Európskych spoločenstiev 105/1999/EC o obchode s lesným reprodukčným materiálom (v súčasnosti sa pripravuje jej ďalšia novelizácia). V podstate paralelne bola zavedená regulácia aj v rámci OECD: Schéma pre kontrolu lesného reprodukčného materiálu pohybujúceho sa v medzinárodnom obchode bola zavedená v roku 1967 a následne novelizovaná rozhodnutiami Rady OECD C(74)29(Final) a C(2007)69. V rámci RVHP, členom ktorej bolo v tejto dobe aj Československo, podobná

*Corresponding author. Dušan Gömöry, e-mail: gomory@tuzvo.sk, phone: +421 45 5206 226

právna regulácia neplatila (a vzhľadom na spoločensko-hospodársky systém ani nebola potrebná), ale aj tu došlo k harmonizácii noriem, vzťahujúcich sa na semená a sadenice lesných drevín. Vstup Slovenska do OECD a EÚ si vyžiadali prispôbenie národnej legislatívy – udialo sa to prijatím vyhlášky 64/2001 Z.z. a následne zákona 217/2004 Z. z. o lesnom reprodukčnom materiáli (novelizovaný zákonmi 138/2010 Z. z. a 49/2011 Z. z.). Zákon zahŕňa pod pojem lesného reprodukčného materiálu semeno alebo semennú surovinu, osivo, časti rastlín určené na produkciu sadbového materiálu, sadbový materiál, semenáčky a sadenice; inými slovami, tento pojem pokrýva akýkoľvek materiál, ktorý je možné použiť pri umelej obnove alebo zalesňovaní.

Rovnaké motívy, ktoré iniciovali zavádzanie legislatívnych noriem, zároveň stimulovali provenienčné pokusy ako základný nástroj výskumu adaptačných procesov u lesných drevín. Od prvých lokálnych a prakticky orientovaných experimentov s obmedzenými počtami testovaných proveniencií a spravidla vysádzaných na jedinom stanovišti (prvý známy pokus Duhamela de Monceau s borovicou lesnou bol vysadený už v 18. storočí) pokročil provenienčný výskum už od začiatku 20. storočia k organizácii rozsiahlych medzinárodných pokusov, spravidla pod koordináciou IUFRO, ktorých zakladanie a vyhodnocovanie nenarušili dokonca ani svetové vojny (König 2005). Provenienčné pokusy preukázali, že populácie drevín z rôznych častí ich areálov sa odlišujú svojou reakciou na podmienky prostredia a mierou fenotypovej plasticity (Rehfeldt et al. 2001; Aitken et al. 2008).

Klimatická zmena predstavuje komplex procesov, ktoré môžu ovplyvniť populácie lesných drevín vo viacerých aspektoch. V prvom rade môže viesť k posunu hodnôt klimatických faktorov za hranice klimatickej niky druhu na konkrétnej lokalite a tým viesť k vymiznutiu lokálnych populácií. Extrémy v počasi a posun v priebehu počasia počas roka môžu narušiť klimatické signály vnímané drevinami a tým narušiť fyziologické procesy, ktoré tieto signály iniciujú, prípadne iniciovať ich v nevhodnom čase. Tento proces môže viesť k produkčným stratám a v konečnom dôsledku aj k vymiznutiu lokálnych populácií.

Voľba vhodného reprodukčného materiálu môže byť cestou k eliminácii či aspoň zmierneniu týchto rizík. Táto cesta však predpokladá, že rezistencia alebo tolerancia voči klimatickým či s klímou spojeným stresom je dedične podmienená a vykazuje geneticky podmienenú variabilitu v populáciách.

2. Kritické klimatické a synoptické faktory a odozva na ne

Za základný problém spojený s klimatickou zmenou sa všeobecne považuje stres zo sucha. Väčšina scenárov zmeny klímy predpovedá nárast teplôt a predlžovanie období sucha, výsledkom čoho je očakávaný nárast kontinentality v značnej časti Európy. Vysoké teploty v kombinácii s vodným stresom narušujú príjem živín, fotosyntézu a ďalšie procesy (Saxe et al. 2001). Fyziologické dopady výraznej periódy sucha sa nemusia prejavovať len v jednom vegetačnom období, ale môžu pretrvávajúť viac rokov (Jonard et al. 2012). Okrem poklesu vitality stromov môže opakované sucho ohrozovať aj reprodukčné procesy a prirodzenú obnovu. U viacerých

drevín existujú empirické dôkazy negatívneho dopadu letného sucha ako na semenné úrody, tak aj na prežívanie a odrastanie semenáčikov (Perez-Ramos et al. 2010; Silva et al. 2012).

Rastliny reagujú na stres zo sucha celým radom fyziologických a štrukturálnych adaptačných zmien, ktoré niekedy vedú k zmenám morfológie asimilačných orgánov či koreňového systému. Tieto adaptačné procesy majú dedičné pozadie (Ahuja et al. 2010; Kozłowski & Pallardy 2002; Newton et al. 1991) a teda môžu byť predmetom pôsobenia evolučných síl. Problém sucha je najaktuálnejší v populáciách na južnej hranici areálov drevín resp. na spodnej hranici vertikálneho rozšírenia. Mnohé z nich sú ohrozené už v podmienkach súčasnej klímy. Na druhej strane sa práve u nich predpokladá adaptácia na suchu a sú často navrhované ako zdroj materiálu pre obnovu lesa v budúcnosti (St.Clair & Howe 2007; Mátyás 1994; Robson et al. 2011).

Obdobia s výrazne zvýšenou teplotou v zime môžu u ihličnatých vždyzelených drevín vyvolať zimnú transpiráciu, ktorá nie je kompenzovaná príjmom vody zo zamrzutej pôdy. U európskych drevín je zimná transpirácia menej významná než napr. u duglasky (Larsen 1981), ale poškodenie v dôsledku tohoto faktora a následná strata ihličí boli pozorované aj u smrek a vo vyšších polohách (Kullman 1996). Keďže väčšina scenárov očakáva vyšší nárast zimných teplôt v porovnaní s letnými, vysychanie spojené s prerušením transpiračného prúdu v cievach a stratou asimilačného aparátu môže viesť k zníženiu produktivity porastov ihličnatých drevín.

Ďalšiu hrozbu predstavuje zmena priebehu a charakteru zimných zrážok. Viaceré dedičné prvky architektúry stromu (tvar koruny, forma vetvenia a pod.) sú výsledkom evolučnej adaptácie na tlak snehu a námrazy (Geburek et al. 2008). Posun ťažiska výskytu ťažkého mokrého snehu do vyšších nadmorských výšok môže vyvolať nadmerné poškodenie snehom a hospodárske straty.

Načasovanie biologických procesov u drevín a trvácich bylín je výsledkom evolučnej kompenzácie medzi navzájom protikladnými potrebami – v prípade vegetatívnej fenológie (načasovanie rašenia, ukončenia rastu výhonov, utvárania mrazuvzdornosti a pod.) je výsledkom rovnováhy medzi potrebou predĺženia vegetačného obdobia a potrebou vyhnúť sa poškodeniu mrazom (Bennie et al. 2010; Gömöry & Paule 2011; Leinonen & Hänninen 2002). Ročný rytmus ontogenézy je sčasti regulovaný vnútorne, a teda do istej miery priebehu nezávisle na signáloch z prostredia (Schwarz 1968), ale faktory ako fotoperiód a teploty sa na časovej regulácii rastu a reprodukcie nepochybne podieľajú tiež. Dreviny boreálneho a mierneho pásma sú v zime vystavené nízkym teplotám, ktoré môžu viesť k poškodeniu živých pletív (poškodenie bunkových membrán tvorbou kryštálov ľadu v bunkách, ktoré vedie k úniku cytoplazmy do apoplastu). Rastliny preto museli vyvinúť mechanizmy na prevenciu týchto škôd. Príprava na chladné obdobie zahŕňa zmeny v zložení lipidov bunkových membrán, akumuláciu fosfolipidov a sacharidov a syntézu proteínov chrániacich bunkové štruktúry proti mrazu. Aklimatizácia na mráz prebieha v dvoch fázach (Weiser 1970, Holliday et al. 2008). Pomalá fáza, ktorá sa prekrýva s ukončovaním rastu a nástupom dormancie, spravidla začína už dlho pred prvými jesennými mrazmi a odolnosť voči

nízkym teplotám narastá počas nej plynulo. Jej začiatok je riadený predovšetkým kritickou dĺžkou dňa (Cannell et al. 1990; Weiser 1970), ale určitú úlohu v jej iniciácii zohráva aj pokles minimálnych denných teplôt (Cannell et al. 1985). Pre dosiahnutie maximálnej odolnosti voči mrazom musí počas tejto fázy dôjsť k ochladeniu v konkrétnom čase vo vzťahu k dĺžke dňa. Vyššie teploty počas jesene a zimy teda vedú k nižšej úrovni odolnosti (Saxe et al. 2001). Následný nástup rýchlej fázy, v priebehu ktorej strom nadobúda maximálnu odolnosť, je indukovaný výskytom mrazov (Weiser 1970). Rýchla fáza je spojená so štrukturálnymi zmenami buniek.

Celý proces prebieha preto na jar v opačnom smere, keďže rast vyžaduje normálny fyziologický stav buniek. Ústup mrazovej odolnosti je riadený najmä teplotou a prebieha oveľa rýchlejšie. Zvýšenie minimálnych denných teplôt znižuje úroveň mrazuvzdornosti v priebehu niekoľkých dní, aj keď návrat nízkych teplôt môže celý proces spomaliť a dokonca aj zvrátiť, takže úroveň mrazuvzdornosti na jar môže kolísať (Leinonen et al. 1997). Na druhej strane, vývojové fyziologické zmeny smerujúce k pučeniu listov sú nezvratné. Akonáhle púčiky začnú pučiť, výhony strácajú schopnosť znovu nadobudnúť mrazuvzdornosť v odozve na nízke teploty (Repo et al. 1990; Leinonen et al. 1997). Proces utvárania a ústupu mrazuvzdornosti je teda riadený ako fotoperiódou, tak aj teplotami, ktoré indukujú zmeny expresie génov (Holliday et al. 2008; Joosen et al. 2006). Mrazuvzdornosť je v rôznych pletivách pravdepodobne kontrolovaná rovnakými génmi, ale genetická kontrola jej jesenného nástupu je nezávislá od jarného ukončovania (Aitken & Adams 1996; Anekonda et al. 2000). Zmena chodu teplôt v priebehu roka môže teda vyvolať ako nižšiu úroveň mrazuvzdornosti v zime, spojenú s poškodením v prípade výskytu silnejších mrazov, tak aj predčasné ukončovanie na jar spojené s rizikom poškodenia výhonov neskorými mrazmi.

Tvorba nových vegetatívnych orgánov (výhony, listy), ich rast a ukončovanie rastu predstavujú ďalšiu cyklickú sekvenciu procesov spojených s ročným cyklom, ktorej priebeh riadi fotoperiódou a chod teplôt v priebehu roka. Výhony a vegetatívne púčiky vstupujú do dormancie na jeseň. Tento proces je riadený predovšetkým dĺžkou dňa, ale teplotný režim sa na ňom podieľa tiež; vyššie minimálne denné teploty indukujú skoršie ukončovanie vegetácie (Hänninen & Tanino 2011). Posun teplôt v dôsledku klimatickej zmeny teda nutne vedie k tomu, že dreviny nevyužívajú celé disponibilné vegetačné obdobie pre rast.

Dormancia znamená ukončenie delenia buniek a rastu a ukončenie vývoja púčikov. Pre neskoršie pučanie púčiky okrem nárastu dĺžky dňa vyžadujú prechod cez obdobie nízkych teplôt (*chilling*), ktorý je predpokladom pre iniciáciu odozvy na postupné otepľovanie na jar. Požiadavky na hĺbku a dĺžku ochladenia sa líšia medzi druhmi a aj medzi genotypmi v rámci druhov. Proces rastu a delenia buniek vegetatívnych púčikov, ktorého výsledkom je rašenie, je indukovaný akumuláciou teplôt. Výpadok ochladenia ako možný následok nárastu zimných teplôt v rámci klimatickej zmeny môže pri niektorých drevinách spôsobiť abnormálne správanie (Morin et al. 2009). Zvýšené teploty počas obdobia indukcie dormancie počas neskorého leta a na jeseň dormanciu prehĺbujú, teda zvyšujú požiadavky na dĺžku či hĺbku ochladenia, prípadne na efektívnu sumu teplôt nutnú

ako signál pre pučanie (Heide 1993; Granhus et al. 2009). Je preto ťažké predpovedať výsledný efekt klimatickej zmeny na fenologické procesy drevín (Hänninen & Tanino 2011).

Podobný cyklický vývin riadený rovnakými klimatickými signálmi sa týka aj reprodukčných orgánov drevín. Pochopiteľne jednorázové či krátkodobé narušenie tvorby reprodukčných orgánov nie je pre dreviny zásadným problémom, ich poškodenie či strata v jednom roku môžu byť plne kompenzované bohatou semennou úrodou v inom, priaznivejšom roku (Saxe et al. 2001). Pokiaľ však poškodenie v dôsledku skorých či neskorých mrazov nastáva pravidelne, môže v dlhodobom výhlade ohroziť kompetičnú schopnosť dreviny a tým aj existenciu lokálnej populácie.

3. Genetické aspekty odozvy na vplyv klímy

Mrazuvzdornosť a fenologické znaky vykazujú nízke až stredné hodnoty dedivosti v užšom zmysle (Bower & Aitken 2006; O'Neill et al. 2000; Rweyongeza et al. 2010), čo je dokladom existencie aditívnej genetickej variability a teda aj evolučného potenciálu. V provenienčných pokusoch ako základnom type presadzovacích pokusov (*common-garden experiments*) u lesných drevín fenologické znaky často vykazujú klinálnu premenlivosť pozdĺž geografických či ekologických gradientov (Dæhlen et al. 1995; von Wuehlisch et al. 1995; Wright 1976). Potenciál pre adaptáciu na klimatickú zmenu prostredníctvom presunu reprodukčného materiálu by teoreticky aspoň vo vzťahu k vegetatívnej fenológii mal byť teda slubný. Problémom je odlišnosť odozvy v načasovaní životných procesov spojených s ročným cyklom medzi drevinami. Rovnaká zmena teplotného režimu môže u jednej skupiny drevín pučanie či ukončovanie vegetácie urýchliť a u iných spomaliť (Hänninen & Tanino 2011). Otázkou zostáva, či analogicky rozdielnu odozvu môžu vykazovať aj populácie z rôznych častí areálu dreviny. Doterajšie výsledky provenienčného výskumu zatiaľ nedávajú jednoznačnú odpoveď. Časť dedične podmienenej premenlivosti vo fenológii je navyše preukázateľne epigenetická, nie genetická. V prípade boreálnych ihličnanov fotoperiódou a teplotným režimom v priebehu embryogenézy a dozrievania semien určujú načasovanie pučania, ukončovania rastu, výškový rast aj mrazuvzdornosť budúcich stromov (Johnsen et al. 2005; Kvaalen & Johnsen 2008; Skrøppa 1994), pričom tieto tzv. pamäťové efekty pretrvávajú rádovo desiatky rokov. Analogické pamäťové efekty vyvoláva aj teplotný režim v priebehu klíčenia a juvenilného vývoja (Gömöry et al. 2015). V konečnom dôsledku vedú pamäťové efekty k rýchlej zmene fenologického režimu potomstva prenesených proveniencií už behom jednej generácie (Skrøppa et al. 2009). Zatiaľ nie je k dispozícii spoľahlivý mechanistický model fenologických procesov, v znalostiach fyziologických procesov v ich pozadí a faktorov prostredia, ktoré ich riadia, je veľa medzier a neistoty. Dostupné modely fenológie sú skôr empirické ako procesné. Presnosť ich predikcií resp. simulácie časového priebehu životných procesov v minulosti, vychádzajúca z porovnania s dlhodobými záznamami, býva často porovnateľná napriek tomu, že môžu byť založené na rozdielnych (niekedy dokonca protikladných) predpokladoch (Saxe et al. 2001). Preto zostáva otvorenou otázkou,

nakoľko spoľahlivo možno predikovať fenologické správanie translokovaného reprodukčného materiálu v podmienkach klimatickej zmeny.

4. Provenienčný výskum ako informačný základ pre reguláciu prenosu LRM

Jedným z deklarovaných cieľov provenienčného výskumu je identifikácia smerov a hraníc prenosu reprodukčného materiálu. Napriek tejto skutočnosti súčasné priestorové rámce pre právnu reguláciu či nezáväzné odporúčania pre prenos LRM (provenienčné či semenárske oblasti, výškové zóny) sú založené skôr na klimatickej či biogeografickej zonácii a rešpektovaní administratívnych hraníc. Základnou myšlienkou takéhoto prístupu je rozhodujúca úloha lokálnej adaptácie prostredníctvom prírodného výberu, pričom klíma a fotoperiód (súvisiace s geografickou pozíciou) sú považované za hlavné selekčné faktory. Čo sa však týka zmysluplného počtu a veľkosti takýchto oblastí resp. princípov a metód ich odvodenia, neexistuje žiadna všeobecná zhoda, a empirické štúdie často nepotvrdzujú správnosť vymedzenia ich aktuálnych hraníc (de la Mata & Zas 2010; Isik et al. 2000). Na druhej strane, informácie o správaní sa reprodukčného materiálu prenášaného do nových podmienok (produkcia, rast, prežívanie atď.) sa oddávna využívajú pri výbere vhodného materiálu pre zalesňovanie. Často však vychádzali len z praktických skúseností (napr. dovoz slavónskeho duba do strednej Európy, cf. Hesmer 1955) alebo informácií o konkrétnych najlepších provenienciách v jednotlivých provenienčných pokusoch (termín „proveniencia“ v tomto prípade znamená malý súbor porastov alebo plošne malú oblasť). Existencia silnej interakcie genotyp×prostredie, ktorá je typická pre dreviny, však vedie k tomu, že málokterá proveniencia sa správa rovnako dobre na každom stanovišti.

Novšie medzinárodné provenienčné pokusy obvykle obsahujú veľké počty proveniencií, ktoré pokrývajú prakticky celý areál študovaného druhu. Provenencie sú v nich spravidla vysádzané súčasne na veľkom počte testovacích stanovišť s rozmanitými klimatickými a pôdnymi podmienkami. Takýto design pokusu umožňuje testovať reakcie populácií na prenos, teda na jednej strane určiť optimálne prostredie pre jednotlivé provenencie, na druhej strane vybrať najvhodnejší materiál pre konkrétne stanovište, ktorý nemusí nutne predstavovať lokálna proveniencia. Pre určenie odozvy populácií drevín na zmenu klímy na základe tohoto typu provenienčných pokusov sa používajú empirické modely funkcií prenosu (*general transfer functions, population response functions*; Aitken et al. 2008; Rehfeldt et al. 1999), ktoré možno využiť ako základ pre výber vhodných proveniencií, ale aj pre definíciu a vymedzenie provenienčných oblastí (Ukrainetz et al. 2011).

Pre matematické modelovanie vzťahu medzi populáciami a klímou je kľúčovým faktorom výber vhodných klimatických premenných. Reakcie populácií drevín na prenos nemusia nutne vykazovať geografické trendy ani vzťah k hrubým klimatickým indikátorom typu priemerných ročných teplôt či úhrnom zrážok, ktoré nemusia vystihovať tie aspekty klímy, na ktoré genofond drevín reaguje. Často využívané rôzne typy klimatických indexov (cf. Kapeller et al. 2012; Mátyás & Yeatman 1992; Rehfeldt et al. 1999, 2002) sú problema-

tické z hľadiska použiteľnosti v každodennej praxi. Na druhej strane, sú využiteľné v automatických systémoch na podporu rozhodovania založených na geografických informačných systémoch.

Aplikácia poznatkov z dlhodobých provenienčných pokusov na prirodzené populácie je spojená s viacerými problémami. Jedným z nich je reprezentatívnosť materiálu, ktorý sa v pokusoch používa. Provenienciu často predstavuje obmedzený počet voľnoopelených potomstiev, spravidla pochádzajúcich z jedného porastu, ktorých alelická štruktúra nereprezentuje genofond lokálnej populácie. Navyše, nie vždy sa zber uskutočňuje v semennom roku, keď v zdrojovej populácii kvitne väčšina dospelých stromov. Ďalším problémom je spôsob pestovania materiálu. Aby sa vylúčil vplyv pestovania materiálu na neskoršie správanie proveniencií a aby sa zaisťovala maximálna výťažnosť, je materiál pre založenie pokusu spravidla pestovaný spoločne v jednej škôlke, teda v umelo optimalizovaných podmienkach. Zároveň sú plochy spravidla chránené proti škodcom a konkurencii buriny. Napriek tomu, že ide o logický prístup, obchádza sa tým selekcia, prebiehajúca v prírode najintenzívnejšie práve v juvenilných štádiách. Štúdie sú často založené na meraniach v mladom veku, pretože s rastúcim vekom sa meranie mnohých znakov (vrátane znakov spojených s biologickou zdatnosťou) stáva technicky obtiažnejšie a s postupnou mortalitou môže počet stromov poklesnúť pod hranicu reprezentatívnosti. Je ale otázkou, nakoľko možno výsledky takých meraní extrapolovať na vek rubnej zrelosti, keď sú z praktického hľadiska najviac relevantné. Aj keď si musíme byť pri interpretácii výsledkov provenienčných pokusov vedomí týchto obmedzení, provenienčný výskum stále zostáva najspoľahlivejším zdrojom informácií o zákonitostiach správania sa populácií lesných drevín v zmenených klimatických podmienkach.

5. Riadená migrácia?

Štvrtohorné klimatické výkyvy sú názornou ilustráciou faktu, že klíma sa mení neustále aj bez účasti človeka. Ale aj keby sme zabudli na striedanie glaciálov a interglaciálov, existuje dostatok dôkazov o významných zmenách teplotného a zrážkového režimu aj v priebehu samotného holocénu (Barber et al. 2004). Všetky organizmy, vrátane drevín, museli na tieto zmeny reagovať buď adaptáciou alebo migráciou, inak im hrozilo vyhynutie (Aitken et al. 2008). Problémom prebiehajúcej, činnosťou človeka vyvolanej klimatickej zmeny je jej rýchlosť. Je možné, že dreviny ani v minulosti nedokázali promptne reagovať na klimatické oscilácie posunu areálu (čo ostatne dokazuje výrazné ochudobnenie dendroflóry v porovnaní s treťohorami), ale človek to nemusel nutne vnímať ako problém vzhľadom na menší hospodársky význam lesov pre jeho život a podstatne menšiu veľkosť ľudskej populácie. V súčasnosti je však zrejmé, že prirodzené migračné schopnosti drevín zaostávajú za rýchlosťou posunu klimatických podmienok vhodných pre ich prežívanie, ktorá vyplýva aj z „umiernených“ scenárov klimatickej zmeny (Millar et al. 2007; Savolainen et al. 2007) a ani zďaleka nepostačujú na naplnenie predikcií zmien drevinového zloženia v jednotlivých častiach Európy, naivne modelovaných na základe klimatických obálok (*climatic envelopes*) jednotlivých drevín.

Ako jedno z riešení sa núka človekom riadená migrácia (*assisted migration*), teda prenos LRM zo zdrojových oblastí, ktoré v súčasnosti vykazujú klimatické charakteristiky, očakávané v cieľovej oblasti v budúcnosti. Prvý raz toto riešenie navrhli Ledig a Kitzmiller (1992), aj keď len v súvislosti s výškovým prenosom (t.j. prenosom na malú vzdialenosť), neskôr bol tento koncept zovšeobecnený a aplikovaný aj v kontexte celého areálu dreveniny (Millar et al. 2007; McKenney et al. 2009; O'Neill et al. 2008; Rehfeldt et al. 1999, 2001). Jeho cieľom nie je len vniesť do lesných ekosystémov genetický materiál, adaptovaný na budúce klimatické podmienky lepšie než lokálny, ale aj rozšíriť genetickú diverzitu v miestnom či regionálnom meradle a tým zväčšiť evolučný potenciál populácie.

Argumenty v prospech človekom riadenej migrácie sú nespochybniteľné. Lokálna populácia aj v súčasných podmienkach nemusí nutne byť najlepšie adaptovaná na lokálne podmienky, keďže genofond populácie utvára nielen prírodný výber (selektujúci najvhodnejšie genotypy z dostupného materiálu), ale aj množstvo ďalších, tzv. neutrálnych procesov (mutácie, tok génov, genetický drift). Skúsenosti z praxe dokladujú, že introdukovaná populácia neraz prevýši kvantitou či kvalitou produkcie lokálnu. Naviac, za predpokladu klimatickej zmeny možno očakávať, že genofond lokálnej populácie prestane vyhovovať zmeneným podmienkam už v priebehu jednej generácie. Jej nahradenie vhodnejším materiálom vyzerá ako logické riešenie.

Prax je však komplikovanejšia. Problémom je práve identifikácia vhodnejšieho materiálu. Návrhy na výber zdrojových populácií často vychádzajú z paušálnych predstáv o adaptačných procesoch (napr. použitie marginálnych populácií z južného okraja areálu). Základným zdrojom neistoty je budúci klimatický vývoj – predpovede rôznych klimatických scenárov sa výrazne odlišujú, obzvlášť problematická je predikcia výskytu extrémov, ktoré sú najdôležitejším zdrojom klimatického stresu. Avšak aj v prípade, že by bola k dispozícii spoľahlivá predpoveď budúcej klímy a mapa klimatických parametrov s vysokým rozlíšením, zodpovedný výber zdrojových populácií vyžaduje sekvenciu viacerých krokov:

- identifikácia kľúčových stresových faktorov (pravdepodobne pri rôznych drevinách budú odlišné), pochopiteľne závisiacich od klimatického scenára,
- identifikácia fyziologických procesov, spojených s adaptáciou na tieto stresy, v ideálnom prípade až na úrovni biochemických mechanizmov,
- identifikácia génov či epigenetických mechanizmov (metylácia DNA, chemická modifikácia histónov a pod., meniace expresiu génov), kontrolujúcich adaptačné procesy,
- zmapovanie genetickej či epigenetickej variability kľúčových génov.

K ukončeniu procesu zberu súvisiacich poznatkov máme u ktorejkoľvek dreveniny zatiaľ ďaleko. Ani v prípade intenzívne študovaných javov typu vegetatívnej fenológie zatiaľ nedisponujeme procesnými modelmi, ktoré by krok za krokom rekonštruovali celý fyziologický mechanizmus od prijatia signálu z prostredia po výslednú fenotypovú odozvu. Rovnako aj napriek súčasnému pokroku funkčnej genomiky drevín je znalosť adaptívnej genetickej variability v začiatkoch. Riadená migrácia teda v súčasnosti môže vychádzať

len z geografických a ekologických trendov, identifikovaných v rámci provenienčného výskumu.

Vzhľadom na riziká a značnú mieru neistoty, spojenú s touto stratégiou, je potrebné počítať s tým, že v mnohých prípadoch nepovedie k očakávaným výsledkom, a zachovať si čo najširšiu možnosť návratu k pôvodnému stavu. Riadená migrácia musí nutne byť doplnená opatreniami na zachovanie genetických zdrojov *in situ*, či už v právnom rámci ochrany prírody alebo lesného hospodárstva. Sieť národných prírodných rezervácií v lesoch síce pokrýva rôzne typy lesných spoločenstiev na Slovensku, ale rozšírenie legislatívnej ochrany na všetky existujúce zvyšky prírodných lesov („pralesov“) pri vylúčení akéhokoľvek „aktívneho manažmentu“ by zvýšilo reprezentatívnosť súboru chránených lesných ekosystémov z hľadiska genofondu, keďže režim ochrany prírody jediný garantuje prirodzenosť procesov, prebiehajúcich v chránených územiach. Z hľadiska aktívne obhospodarovateľných lesov Slovensko vďaka spojenému úsiliu Lesov SR, š. p. a Národného lesníckeho centra disponuje sieťou génových základní, ktoré prinajmenšom pri hlavných drevinách pokrývajú v dostatočnej miere všetky lesné vegetačné stupne a semenárske oblasti. Keďže sú zaradené do kategórie lesov osobitného určenia, je v nich zaistený osobitný režim obhospodarovania s dôrazom na prirodzenú obnovu. Adaptívna fenotypová variabilita môže byť v značnej miere výsledkom skôr epigenetických pamäťových efektov než zmeny genetickej štruktúry selekciou (Skrøppa et al. 2009). Pre potvrdenie tejto hypotézy je potrebné získať viac poznatkov, ale ak je pravdivá, potomstvá populácií drevín postihnutých súčasnými klimatickými extrémami môžu vykazovať vyššiu odolnosť v porovnaní s ich rodičovskou generáciou. Zvýšenie podielu prirodzenej obnovy aj v hospodárskych lesoch a aplikácia postupov prírode blízkeho lesného hospodárstva s čo najväčším zapojením prirodzených procesov je preto schodnou alternatívnou stratégiou adaptácie na klimatickú zmenu.

Podakovanie

Práca bola podporená grantmi Vedeckej grantovej agentúry MŠVVŠ SR a SAV VEGA 1/0218/12 a Agentúry pre výskum a vývoj APVV-0135-12.

Literatúra

- Ahuja, I., de Vos, R. C. H., Bones, A. M., Hall, R. D., 2010: Plant molecular stress responses face climate change. *Trends in Plant Science*, 15:664–674.
- Aitken, S. N., Yeaman, S., Holliday, J. A., Wang, T., Curtis-McLane, S., 2008: Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evolutionary Applications*, 1: 95–111.
- Aitken, S. N., Adams, W. T., 1996: Genetics of fall and winter cold hardiness of coastal Douglas-fir in Oregon. *Canadian Journal of Forest Research*, 26:1828–1837.
- Anekonda, T. S., Adams, W. T., Aitken, S. N., Neale, D. B., Jermstad, K. D., Wheeler, N. C., 2000: Genetics of cold hardiness in a cloned full-sib family of coastal Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research*, 30:837–840.

- Barber, K., Zolitschka, B., Tarasov, P., Lotter, A. F., 2004: Atlantic to Urals – the Holocene climatic record of mid-latitude Europe. In: Battarbee R. W., Gasse, F., Stickley, C. E. (eds.): Past Climate Variability through Europe and Africa. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, p. 417–442.
- Bennie, J., Kubin, E., Wiltshire, A., Huntley, B., Baxter, R., 2010: Predicting spatial and temporal patterns of bud-burst and spring frost risk in north-west Europe: the implications of local adaptation to climate. *Global Change Biology*, 16: 1503–1514.
- Bower, A. D., Aitken, S. N., 2006: Geographic and seasonal variation in cold hardiness of whitebark pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 36:1842–1850.
- Cannell, M. G. R., Sheppard, L. J., Smith, R. I., Murray, M. B., 1985: Autumn frost damage on young *Picea sitchensis*. 2. Shoot frost hardening and the probability of frost damage in Scotland. *Forestry*, 58:145–166.
- Cannell, M. G. R., Tabbush, P. M., Deans, J. D., Hollingsworth, M. K., Sheppard, L. J., Philipson, J. J., Murray, M. B., 1990: Sitka spruce and Douglas-fir seedlings in the nursery and in cold storage – root growth potential, carbohydrate content, dormancy, frost hardiness and mitotic index. *Forestry*, 63:9–27.
- Dæhlen, A. G., Johnsen, Ø., Kohmann, K., 1995: Høstfrosterdighet hos unge granplanter fra norske provenienser og frøplantasjer. Rapport frå Skogforsk 1/95, 24 p.
- de la Mata, R., Zas, R., 2010: Transferring Atlantic maritime pine improved material to a region with marked Mediterranean influence in inland NW Spain: a likelihood-based approach on spatially adjusted field data. *European Journal of Forest Research*, 129:645–658.
- Geburek, T., Robitschek, K., Milasowszky, N., 2008: A tree of many faces: Why are there different crown types in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.)? *Flora*, 203:126–133.
- Gömöry, D., Foffová, E., Longauer, R., Krajmerová, D., 2015: Memory effects associated with the early-growth environment in Norway spruce and European larch. *European Journal of Forest Research*, 134:89–97.
- Gömöry, D., Paule, L., 2011: Trade-off between height growth and spring flushing in common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science*, 68:975–984.
- Granhus, A., Floistad, I. S., Sogaard, G., 2009: Bud burst timing in *Picea abies* seedlings as affected by temperature during dormancy induction and mild spells during chilling. *Tree Physiology*, 29:497–503.
- Hänninen, H., Tanino, K., 2011: Tree seasonality in a warming climate. *Trends in Plant Science*, 16:412–416.
- Heide, O. M., 1993: Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy in some northern deciduous trees. *Physiologia Plantarum*, 88:531–540.
- Hesmer, H., 1955: Die Späteiche in Westfalen und im Rheinland. *Forstarchiv*, 26:197–203.
- Holliday, J. A., Ralph, S. G., White, R., Bohlmann, J., Aitken, S. N., 2008: Global monitoring of autumn gene expression within and among phenotypically divergent populations of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). *New Phytologist*, 178:103–122.
- Isik, F., Keskin, S., McKeand, S. E., 2000: Provenance variation and provenance-site interaction in *Pinus brutia* Ten.: Consequences of defining breeding zones. *Silvae Genetica*, 49:213–223.
- Johnsen, Ø., Daehlen, O. G., Østreng, G., Skråppa, T., 2005: Daylength and temperature during seed production interactively affect adaptive performance of *Picea abies* progenies. *New Phytologist*, 168:589–596.
- Jonard, M., Legout, A., Nicolas, M., Dambrine, E., Nys, C., Ulrich, E. et al., 2012: Deterioration of Norway spruce vitality despite a sharp decline in acid deposition: a long-term integrated perspective *Global Change Biology*, 18:711–725.
- Joosen, R. V. L., Lammers, M., Balk, P. A., Bronnum, P., Konings, M. C. J. M., Perks, M. et al., 2006: Correlating gene expression to physiological parameters and environmental conditions during cold acclimation of *Pinus sylvestris*, identification of molecular markers using cDNA microarrays. *Tree Physiology*, 26:1297–1313.
- Kapeller, S., Lexer, M. J., Geburek, T., Hiebl, J., Schueler, S., 2012: Intraspecific variation in climate response of Norway spruce in the Eastern Alpine range: selecting appropriate provenances for future climate. *Forest Ecology and Management*, 271:46–57.
- König, A., 2005: Provenance research: evaluation the spatial pattern of genetic variation. In: Geburek, T., Turok, J. (eds.): Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Arbora Publishers, Zvolen and IPGRI, Rome, p. 275–334.
- Kozłowski, T. T., Pallardy, S. G., 2002: Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Botanical Review*, 68:270–334.
- Kullman, L., 1996: Recent cooling and recession of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst) in the forest-alpine tundra ecotone of the Swedish Scandes. *Journal of Biogeography*, 23:843–854.
- Kvaalen, H., Johnsen, Ø., 2008: Timing of bud set in *Picea abies* is regulated by a memory of temperature during zygotic and somatic embryogenesis. *New Phytologist*, 177:49–59.
- Larsen, J. B., 1981: Geographic variation in winter drought resistance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco). *Silvae Genetica*, 30:109–114.
- Ledig, F. T., Kitzmiller, J. H., 1992: Genetic strategies for reforestation in the face of global climate change. *Forest Ecology and Management*, 50:153–169.
- Leinonen, I., Repo, T., Hänninen, H., 1997: Changing environmental effects on frost hardiness of Scots pine during dehardening. *Annals of Botany*, 79:133–138.
- Leinonen, I., Hänninen, H., 2002: Adaptation of the timing of bud burst of Norway spruce to temperate and boreal climates. *Silva Fennica*, 36:695–701.
- Mátyás, C., 1994: Modeling climate change effects with provenance test data. *Tree Physiology*, 14:797–804.
- Mátyás, C., Yeatman, C. W., 1992: Effect of geographical transfer on growth and survival of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb) populations. *Silvae Genetica*, 41:370–376.
- McKenney, D. W., Pedlar, J., O'Neill, G. A., 2009: Climate change and forest seed zones: past trends, future prospects and challenges to ponder. *The Forestry Chronicle*, 85:258–265.
- Millar, C. I., Stephenson, N. L., Stephens, S. T., 2007: Climate change and forests of the future: managing in the face of uncertainty. *Ecological Applications*, 17:2145–2151.
- Morin, X., Lechowicz, M. J., Augspurger, C., O'Keefe, J., Viner, D., Chuine, I., 2009: Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century. *Global Change Biology*, 15:961–975.
- Newton, R. J., Funkhouser, E. A., Fong, F., Tauer, C. G., 1991: Molecular and physiological genetics of drought tolerance in forest species. *Forest Ecology and Management*, 43:225–250.
- O'Neill, G. A., Ukrainetz, N. K., Carlson, M., Cartwright, C., Jaquish, B., King, J. et al., 2008: Assisted migration to address climate change in British Columbia: recommendations for interim seed transfer standards. Technical Report 048. Victoria, B.C. Ministry of Forest and Range, Research Branch, 38 p.
- O'Neill, G. A., Aitken, S. N., Adams, W. T., 2000: Genetic selection for cold hardiness in coastal Douglas fir seedlings and saplings. *Canadian Journal of Forest Research*, 30:1799–1807.
- Pérez-Ramos, I. M., Ourcival, J. M., Limousin, J. M., Rambal, S., 2010: Mast seeding under increasing drought: results from a long-term data set and from a rainfall exclusion experiment. *Ecology*, 91:3057–3068.

- Rehfeldt, G. E., Tchebakova, N. M., Parfenova, Y. I., Wykoff, W. R., Kuzmina, N. A., Milyutin, L. I., 2002: Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris*. *Global Change Biology*, 8:912–929.
- Rehfeldt, G. E., Ying, C. C., Spittlehouse, D. L., Hamilton, D. A., 1999: Genetic responses to climate in *Pinus contorta*: niche breadth, climate change, and reforestation. *Ecological Monographs*, 69:375–407.
- Rehfeldt, G., Wykoff, W. R., Ying, C. C., 2001: Physiological plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Climatic Change*, 50:355–376.
- Repo, T., Makela, A., Hänninen, H., 1990: Modelling frost resistance of trees. *Silva Carelia*, 15:61–74.
- Robson, T. M., Alia, R., Božić, G., Clark, J., Forstreuter, M., Gömöry, D. et al., 2011: The timing of leaf flush in European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings. *Monografiás INIA, Seria Forestal*, p. 61–81.
- Rweyongeza, D. M., Yeh, F. C., Dhir, N. K., 2010: Genetic parameters for bud flushing and growth characteristics of white spruce seedlings. *Silvae Genetica*, 59:151–158.
- Savolainen, O., Pyhäjärvi, T., Knurr, T., 2007: Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 38:595–619.
- Saxe, H., Cannell, M. G. R., Johnsen, B., Ryan, M. G., Vourlitis, G., 2001: Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist*, 149:369–399.
- Schwarz, W., 1968: Der Einfluss der Temperatur und Tageslänge auf die Frosthärte der Zirbe. In: Poster, H. (ed.): *Klimaresistenz, Photosynthese und Stoffproduktion*. Berlin, Deutsche Akademie für Landwirtschaft, p. 55–63.
- Silva, D. E., Mazzella, P. R., Legay, M., Corcket, E., Dupouey, J. L., 2012: Does natural regeneration determine the limit of European beech distribution under climatic stress? *Forest Ecology and Management*, 266:263–272.
- Skrøppa, T., 1994: Growth rhythm and hardiness of *Picea abies* progenies of high-altitude parents from seed produced at low elevations. *Silvae Genetica*, 43:95–100.
- Skrøppa, T., Tollefsrud, M. M., Sperisen, C., Johnsen, Ø., 2009: Rapid change in adaptive performance from one generation to the next in *Picea abies* – Central European trees in a Nordic environment. *Tree Genetics and Genomes*, 6:93–99.
- St. Clair, J. B., Howe, G. T., 2007: Genetic maladaptation of coastal Douglas-fir seedlings to future climates. *Global Change Biology*, 13:1441–1454.
- Tulstrup, N. P., 1959: International trade in forest tree seed. *Unasylva*, 13:196–201.
- Ukrainetz, N. K., O'Neill, G. A., Jaquish, B., 2011: Comparison of fixed and focal point seed transfer systems for reforestation and assisted migration: a case study for interior spruce in British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 41: 1452–1464.
- von Wuehlisch, G., Krusche, D., Muhs, H.-J., 1995: Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances. *Silvae Genetica*, 44:343–346.
- Weiser, C. J., 1970: Cold resistance and injury in woody plants. *Science*, 169:1269–1278.
- Wright, J. W., 1976: *Introduction to Forest Genetics*. New York, Academic Press, 463 p.