

## **Genetické a epigenetické aspekty fenologické adaptace populací smrku ztepilého a buku lesního na klimatické podmínky lokality původu**

Genetic and epigenetic aspects of phenological adaptation of Norway spruce and European beech populations to the climate of the site of origin

**Dušan Gömöry<sup>1</sup>, Diana Krajmerová<sup>1</sup>, Roman Longauer<sup>2,3</sup>, Matúš Hrivnák<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>*Technická univerzita vo Zvolene, Lesnícka fakulta, TG Masaryka 24, 96053 Zvolen, Slovensko*

<sup>2</sup>*Národné lesnícke centrum, TG Masaryka 22, 96092 Zvolen, Slovensko*

<sup>3</sup>*Mendelova univerzita v Brně, Lesnická a dřevařská fakulta, Zemědělská 3, 613 00 Brno, Česká republika*

### **Abstrakt**

Príspevek sumarizuje výsledky tří studií vnitrodruhové proměnlivosti fenologických znaků u smrku ztepilého a buku lesního. V provenienčním pokusu s 32 populacemi buku lesního se prokázal klinální trend časnějšího rašení i ukončování vegetace u východních proveniencí. Genetické korelace mezi růstem a délkou vegetačního období a mezi dobou jarního rašení a poškozením mrazem prokazují, že fenologie vyplývá z evoluční kompenzace mezi snahou o vyhnutí se poškození mrazem a snahou o prodloužení vegetačního období. Školkařský pokus se smrkem prokázal vliv klimatických podmínek v době juvenilního růstu na jarní fenologii: provenience smrku, které byly vysety v chladnějších podmínkách i po přenesení do teplejší školky vykazují opožděné rašení. Tento jev spolu s patternem methylace cytosinu u buku prokazuje přinejmenším částečně epigenetickou kontrolu fenologie.

**Klíčová slova:** fenologie rašení, paměťové efekty, evoluční kompenzace, methylace cytosinu

### **Abstract**

The paper summarizes the outcomes of three studies of intraspecific variation of phenological traits in Norway spruce and common beech. A provenance trial with 32 beech populations demonstrated a clinal trend of earlier budburst and leaf discoloration in eastern provenances. Genetic correlations between growth and vegetation season length and between the budburst date and late frost damage showed that phenology results from evolutionary tradeoff between frost avoidance and prolongation of the growth season. A nursery experiment with Slovak provenances

of spruce showed an effect of juvenile-growth climate on the spring phenology: spruce provenances sown on a colder site exhibit later flushing even after being transplanted into a warmer nursery. This phenomenon along with cytosine methylation patterns in beech demonstrate an at least partial epigenetic control of phenology.

**Keywords:** budburst phenology, memory effects, evolutionary tradeoff, cytosine methylation

## Úvod

Na fenologii máme někdy tendenci pohlížet jako na znak, který je víceméně reakcí na průběh počasí v daném roce; ovlivnitelný vnějšími faktory jako je sociologické postavení stromu (Gressler et al. 2015) nebo minerální výživa (Jochner et al. 2013), nicméně charakteristický pro druh jako celek (Menzel et al. 2006). Ovšem už sama skutečnost, že se jednotlivé druhy ve své fenologické odezvě liší, naznačuje genetickou kontrolu průběhu životních procesů a tedy potenciál pro variabilitu i na individuální nebo populační úrovni a potenciál pro lokální adaptaci přirozeným výběrem. Různé druhy vykazují rozdílnou fenologickou odezvu na změny klimatu i na meziroční kolísání počasí (Primack et al. 2009).

Správné načasování vývinových procesů v průběhu roku jako odezva na signály z prostředí je zásadním faktorem pro biologickou zdatnost organismu, tedy jeho schopnost odevzdat své geny následné generaci. Nicméně, pro různá roční období jsou určující rozdílné kombinace signálů, takže i fenologické charakteristiky exprimované v různém čase podléhají odlišným selekčním tlakům. Rostliny včetně dřevin obvykle reagují na vícere signály, sloužící jako spolehlivé indikátory ročního období, zejména na světlo a teploty (Wilczek et al. 2010). Nicméně, navzdory relativní přesnosti a spolehlivosti predikčních matematických modelů založených na vnějších signálech, mechanistický model fyziologických procesů vedoucích k rašení, iniciaci kambiálního růstu, senescenci etc. zatím k dispozici není (Saxe et al. 2001), takže znalost mechanismů účinku vnějších signálů a zejména jejich interakcí je značně omezená, což omezuje i možnost identifikace jejich genetické kontroly.

Identifikace genů řídících začátek a průběh vývinových procesů je pochopitelně jednodušší u modelových jednorokních rostlin než u rozměrných a dlouhověkých dřevin. U *Arabidopsis thaliana* byla popsána sekvence genů kontrolujících kvetení a jejich induktorů. Podílejí se na ní regulátory transkripce (*CONSTANS*; Lee & Amasino 1995), represory (*FLC*, *SVP*, *MAF1-5*; Alexandre & Hennig 2008), vernalizační geny (*VIN3*; Finnegan & Dennis 2007) a další, jejichž

exprese je indukována fotoperiodou, akumulací teplot a zimním ochlazením, které se ovšem mohou navzájem kompenzovat protože spouštějí různé metabolické dráhy (Wilczek et al. 2010). U lesních dřevin je výzkum genetické kontroly fenologie komplikován výrazně omezenou možností manipulativních experimentů. Existuje několik metodických přístupů k této problematice. Nejčastěji využívaným postupem je sekvenování kandidátských genů, tedy ortologů genů, které u modelových rostlin (např. u zmiňované arábovky) kontrolují fenologii, s nevysloveným předpokladem, že budou plnit stejnou funkci i u cílové dřeviny (Müller et al. 2015). Obvykle se poté asociace s fenologií prověřuje na základě hledání signálů selekce v přirozených populacích rozmístěných podél klimatického gradientu (Chen et al. 2014), v provenienčních pokusech (Krajmerová et al. 2017) a pod. Dalšími, zatím méně využívanými (protože dražšími) možnostmi jsou celogenomové asociační studie (GWAS; McKown et al. 2018) a exprimované krátké sekvence (EST; Lamothe et al. 2006).

Dědičná kontrola fenologie ovšem nemusí být výlučně genetická. Ve Skandinávii byly semenné plantáže, tedy umělé výsadby fenotypově vynikajících stromů určené pro produkci osiva lesních dřevin, často vysazovány jižněji od místa původu mateřských stromů kvůli zvýšení produkce semen v klimaticky příznivějších podmínkách. Následně se ovšem ukázalo, že jejich potomstvo vykazovalo nižší mrazuvzdornost ve srovnání s populacemi původu (Johnsen 1989). Původně byla tato snížená odolnost připisována kontaminaci semenných plantáží pylem z okolitých porostů, ale pozdější studie prokázaly stejné chování i u potomstev z kontrolovaného křížení. Vypadalo to, jakoby si potomstva z jižně situovaných semenných sadů „pamatovala“ klima v místě produkce, i když jejich genetická výbava pocházela ze severních populací. Proto se tyto efekty označují také jako „paměťové efekty“. Experimenty s kontrolovaným křížením v polních i kontrolovaných podmínkách prokázaly, že pro fenologii potomstva je rozhodující průběh teplot a fotoperioda během oplodnění a embryogeneze, naopak se neprokázal vliv podmínek v prezygotickém stadiu (Johnsen et al. 2005).

Za paměťovými efekty se skrývá epigenetická dědičnost. Fenotypový projev neurčuje pouze alelický stav zděděných genů, ale i míra jejich exprese, která může být ovlivněna chemickou modifikací samotné DNA (methylace cytosinu) nebo molekul asociovaných s DNA (methylace, acetylace, ubiquitinace histonů), a která může ovlivnit expresi genu přímo nebo prostřednictvím rozdílné produkce mikro RNA (miRNA) nebo malé interferující RNA (siRNA).

Tento příspěvek ilustruje na třech příkladech dědičnou proměnlivost fenologie u dvou hlavních dřevin Evropy – smrku ztepilého (*Picea abies* Karst.) a buku lesního (*Fagus sylvatica* L.).

## **Materiál a metody**

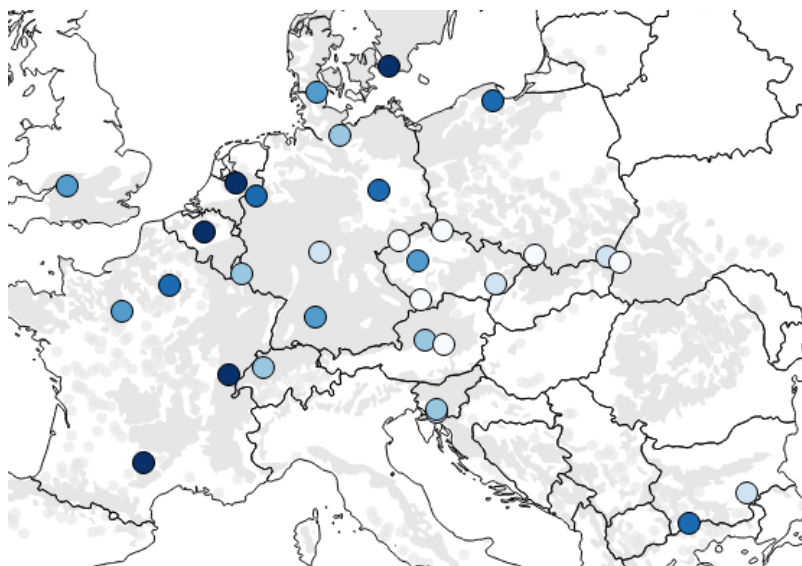
Příspěvek vychází ze třech studií. První se týká asociace jarní a podzimní fenologie populací buku lesního s růstem a klimatem v místě původu. Je založená na hodnocení slovenské pokusné plochy mezinárodního provenienčního pokusu s bukem Mláčik-Tále, na které je vysazeno 32 proveniencí buku z celého areálu. Ve vegetačním období 2007 (věk 11 let) tu byla hodnocena fenologie rašení, přebarvování listů, výškový a tloušťkový růst a poškození jarním mrazem, a byly vyhodnoceny jejich vzájemné fenotypové a genetické korelace a geografické trendy (Gömöry a Paule 2011). Fenologické stadium jedince bylo hodnoceno šestistupňovou škálou v 13 resp. 8 termínech (jaro/podzim), fenologické skóre bylo pro každého jedince vyrovnáno sigmoidní funkcí a na jejím základě byl určen juliánský střední den a délka trvání rašení resp. přebarvování.

Druhá studie je zaměřena na paměťové efekty asociované s klimatem v místě juvenilního růstu u smrku. Je založena na školkařském pokusu, kde 12 proveniencí smrku rozmístěných podél gradientu nadmořské výšky v rámci Slovenska bylo vyseto a pěstováno ve dvou klimaticky kontrastních školkách. Po roce byla polovina jedinců každé provenience přeškolkována na místě a druhá polovina byla recipročně vyměněna mezi školkami. Ve věku 3 let byla u jedinců hodnocena fenologie rašení a byly vyhodnoceny rozdíly v době rašení stejných proveniencí v závislosti na místě výsevu (Gömöry et al. 2015).

Poslední studie hodnotí variabilitu methylace cytosinu na dvou klimaticky kontrastních plochách mezinárodního provenienčního pokusu s bukem: již zmíněné plochy Mláčik-Tále a české plochy Zbraslav. Z 20 společných proveniencí byly odebrány zimní pupeny, z nich izolována celková genomická DNA a analyzována metodou MS-AFLP, při které je DNA střídavě štěpena dvojicí restričních endonukleáz vyhledávajících stejnou sekvenci s rozdílnou citlivostí na metylaci cytosinu, a vzniklé fragmenty jsou následně amplifikovány PCR. Použili jsme dvojici *HpaII/MspI*, vyhledávající motiv CCGG, v obou případech v kombinaci s *EcoRI*. Hledali jsme asociace přítomnosti/absence fragmentů s jarní fenologií (Hrivnák et al. 2017).

## Výsledky

Geografický trend doby rašení u buku potvrdil dřívější poznatky: západoevropské populace vykazují obecně pozdější nástup rozvoje listů ve srovnání se středoevropskými (obr. 1). Mezi začátkem a trváním rašení existuje korelace ( $r=-0,34^{**}$ ), tedy později rašící provenience mají tendenci rašit rychleji. Obdobný trend existuje i v době ukončování vegetace, ovšem vztah mezi začátkem a trváním je opačný ( $r=0,654^{***}$ ).



Obr. 1 Rozdělení středního dne rašení v populacích buku lesního na provenienční ploše Mláčik-Tále. Tmavší odstín znamená pozdější rašení.

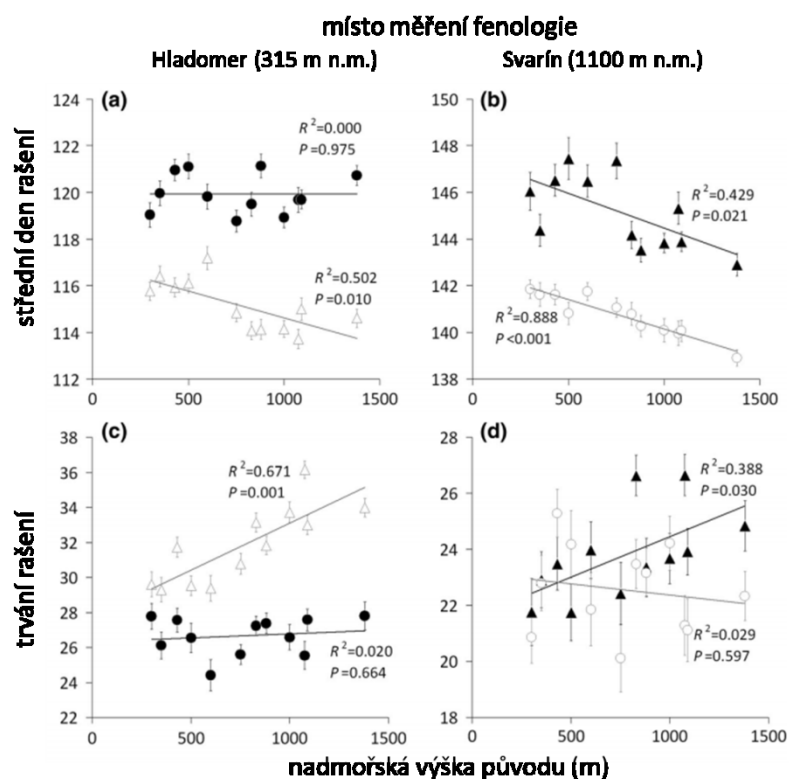
Tab. 1 Genetické ( $r_G$ ) a fenotypové ( $r_P$ ) korelace mezi růstem resp. poškozením mrazem a fenologickými znaky

Znak	$h$		$d_{0.2}$		poškození mrazem	
	$r_G$	$r_P$	$r_G$	$r_P$	$r_G$	$r_P$
SR	-0.202ns	-0.336***	-0.153ns	-0.237***	-0.878***	-0.665***
TR	0.432*	0.236***	0.388*	0.297***	-0.050ns	-0.079**
VO	0.515**	0.457***	0.430*	0.417***	NA	NA
SU	0.214ns	0.075**	0.345*	0.111***	NA	NA
TU	-0.017ns	0.060**	0.055ns	0.140***	NA	NA

$h$  – výška,  $d_{0.2}$  – tloušťka v kořenovém krčku, SR – střední den rašení, TR – trvání rašení, VO – délka vegetačního období, SU – střední den ukončování vegetace, TU – trvání ukončování vegetace

V tab. 1 jsou uvedeny korelace na populační ( $r_G$ ) a individuální úrovni ( $r_P$ ) mezi růstovými znaky resp. poškozením pozdním mrazem a fenologií. Fenotypové korelace jsou vesměs významné, ovšem jsou ovlivněny nejen individuální genetickou variabilitou, ale i potenciálním mikrostanovištními rozdíly. Nicméně, genetické korelace jsou konsistentně významné v případě délky vegetačního období, čili čím delší čas má jedinec k dispozici, tím lepších výsledků ve výškovém i tloušťkovém přírůstu dosahuje. Vysoce významná a záporná je genetická korelace mezi poškozením pozdním mrazem a začátkem rašení; zde se ukazuje, že načasování rašení je jediný významnější mechanismus, kterým se buk brání nízkým teplotám na jaře.

V rámci druhé studie jsme srovnávali fenologii smrku u podsouborů 12 populací s rozdílnou historií pěstování, z nichž některé strávily celý dosavadní vývoj ve stejných podmínkách (teplého nebo chladného klimatu) a u jiných se klima po prvním roce změnilo. Téměř ve všech podsouborech jsme pozorovali trend fenologických znaků v závislosti na nadmořské výšce původu, což je ovšem očekávatelný a triviální poznatek. U každé provenience se však juliánský den dosažení středního stadia rašení významně lišil mezi materiálem vyšetým v různých školcích: nezávisle na místě hodnocení fenologie a na tom, zda se jednalo o materiál přenesený nebo lokální, jedinci, kteří strávili první rok vývoje v teplejších podmínkách se opožďovali



Obr. 2 Fenologie proveniencí smrku (průměry  $\pm$  střední chyby): juliánský den dosažení středního stadia rašení (a+b), trvání rašení v dnech (c+d), skórované v klimaticky teplé školce Hladomer (a+c) a studené školce Svarín (b+d). Kroužky – nepřenesený materiál, trojúhelník – přeškolovaný materiál, černé symboly – místo výsevu Hladomer, bílé symboly – místo výsevu Svarín

v průměru o 5–10 dnů proti jedincům, kteří pocházeli z výsevu v chladné školce (obr. 2). Do jisté míry se tento rozdíl projevil i v trvání rašení, i když v tomto případě nebyl tak markantní.

Poslední studie se týkala opět buku, tentokrát z pohledu hodnocení variability v methylyaci cytosinu mezi populacemi různého původu. MS-AFLP jsou anonymní markery, neznáme jejich lokalizaci v genomu ani funkci genů resp. sekvencí, ve kterých se methylační polymorfismy nacházejí. Jejich označení v tab. 2 je pouze pracovní. Celkově bylo identifikováno 23 spolehlivě skórovatelných polymorfních lokusů, u nichž frekvence minoritního methylačního patternu byla vyšší než 2,5%. Víceré polymorfismy vykazovaly vztah ke klimatickým charakteristikám, nicméně tento příspěvek je zaměřen na fenologii, proto tab. 2 uvádí pouze polymorfismy, vykazující kontrastní chování ve vztahu k fenologickým znakům. Kombinace (+,+)/(–,+) znamená, že kontrastní trend vykazuje frekvence absence methylace (obě restriktázy jsou schopny štěpit příslušný lokus v DNA) vs. schopnost štěpení pouze *MspI*, která je indikátorem hemimethylace nebo plné methylace vnitřního cytosinu ( $C^mCGG$ ); tuto asociaci vykazuje marker R287 se středním dnem rašení. V ostatních případech jde o méně jednoznačnou kombinaci (+,+)/(–,–), kde neschopnost štěpení oběma restriktázami může indikovat jeden z jiných patternů (hemi)methylace které nedokáže štěpit ani jedna z restriktáz (kupříkladu  $C^mCGG$ ), ale i genetickou mutaci v cílové sekvenci. Celková úroveň methylace také vykazovala slabou ale významnou korelaci se středním dnem rašení ( $r=-0,115$ ;  $P=0,0404$ ).

Tab. 2 Methylační polymorfismy vykazující významnou asociaci s fenologií

Marker	Znak	<i>HpaII/MspI</i>	Wald	$P.R^2$	$\beta_1$	$P$	<i>HpaII/MspI</i>	Wald	$P.R^2$	$\beta_1$	$P$
R287	SR	(+,+)	8,51	0,077	0,143	0,0035	(–,+)	11,9	0,094	-0,159	0,0006
G166	SU	(+,+)	10,26	0,086	0,059	0,0014	(–,–)	9,7	0,084	-0,054	0,0018
	SR	(+,+)	18,49	0,108	0,131	<0,0001	(–,–)	19,33	0,109	-0,130	<0,0001
	mráz	(+,+)	10,51	0,095	-0,023	0,0012	(–,–)	7,64	0,082	0,016	0,0057
Y122	SR	(+,+)	6,32	0,082	0,011	0,0119	(–,–)	8,27	0,086	-0,013	0,0040

Wald Waldův test,  $P.R^2$  McFaddenovo pseudo- $R^2$ ,  $\beta_1$  regresní koeficient regrese mezi frekvencí methylačního polymorfismu a fenologickým znakem,  $P$  významnost regresního koeficientu

## Diskuse

Fenologické projevy jsou nutně adaptovány na klima místa, kde populace dřevin roste. U buku empirické modely obecně naznačují, že spouštěčem rašení je akumulace teplot následující po zimním ochlazení (von Wuehlisch et al. 1995, Kramer et al. 2017). Suma teplot musí být ovšem rozdílná v různých místech areálu: stejná úroveň signálu pro celý druh by nutně znamenala neefektivní využití vegetačního období v kontinentálnějších podmínkách nebo naopak posun rašení už do konce zimy v oceánickém klimatu. Populace dlouhověkových rostlin včetně dřevin nutně musely vyvinout mechanismy, které jim umožňují vyrovnat se s touto klimatickou variabilitou. Rostliny obecně se dokáží chránit proti nízkým teplotám akumulací různých látek v cytoplazmě a buněčných strukturách (oligosacharidů, volného prolinu, dehydrinů), změnou složení lipidů buněčných membrán a pod. Tyto změny vedou ke snížení teploty zamrznání cytosolu, stabilizaci membrán, chrání proti dehydrataci (ReyesDiaz et al. 2005). Nicméně, tyto mechanismy se dají očekávat spíše ve zralých tkáních než v čerstvě rašících listech, protože vyžadují čas k tomu, aby mohly proběhnout. Dřeviny jsou samozřejmě také schopny obnovit asimilační orgány zničené mrazem, nicméně tato nová generace listů vykazuje známky vyčerpání zásob živin a sacharidů, a tedy poškození mrazem má za následek růstové ztráty (St. Clair et al. 2009). U buku navíc kvetení probíhá současně s rašením; systematicky opakované poškození pozdními mrazy tedy ohrožuje i reprodukci. Naše výsledky, prokazující genetickou korelaci mezi délkou vegetačního období a výškovým resp. tloušťkovým přírůstem na jedné straně, a těsnou korelaci mezi dobou rašení a poškozením mrazem na druhé straně, experimentálně potvrzují hypotézu, že adaptace dřevin na klimatické podmínky načasováním životních procesů je výsledkem evoluční kompenzace mezi dvěma protichůdnými silami: snahou o omezení poškození nízkými teplotami v chladné části roku vs. maximálním využitím příznivých teplotních poměrů pro fotosyntézu a produkci biomasy (Leinonen and Hänninen 2002). Otázkou ovšem zůstává, zda je tato dědičná adaptace podmíněna stabilizační selekcí, tedy genetickým mechanismem preferujícím konkrétní geny resp. jejich kombinace, nebo důsledkem epigenetických paměťových mechanismů, tedy rozdílné míry exprese při stejné genetické výbavě fenotypově kontrastních jedinců nebo populací. Studie methylace DNA založená na 23 MS-AFLP polymorfismech jistě není zdaleka postačujícím důkazem pro druhou možnost, nicméně naznačuje možnou účast epigenetických jevů ve fenologické adaptaci.



Naopak, studii založenou na školkařském pokusu se smrkem považujeme za relativně spolehlivou demonstraci paměťových efektů, i když v tomto případě lze mluvit pouze o mitotické, nikoliv meiotické epigenetické dědičnosti. Fenologie zde byla vybrána jako cílový znak záměrně. U růstových znaků se efekt předcházejících pěstování musí projevit zákonitě: juvenilní růst v nepříznivých klimatických podmínkách vede k nižší akumulaci zásob energie a živin, které ovlivní růst v následujících letech. Nalezení rozdílů je v tomto případě triviálním výsledkem. Zda to platí i pro fenologii, je otázkou. Rozdílná úroveň živin může ovlivnit i načasování rašení (Heide 1974), v našem experimentu však všechen materiál byl pěstován na stejném umělém substrátu, takže přinejmenším zásoby živin v půdě byly stejné. Zároveň byly všechny provenience v rámci jedné školky vystaveny stejným podmínkám, takže jejich reakce na případné rozdíly mezi školkami by měly být konzistentní; to ovšem neplatí pro trvání rašení a pouze v omezené míře pro střední den rašení.

Jarní fenologie vykazovala obecně vcelku zřetelné klinální trendy podél gradientu nadmořské výšky, a to navzdory skutečnosti, že některé provenience nebyly autochtonní, což dokazuje srovnání pozice proveniencí z nižších nadmořských výšek se spolehlivými údaji o přirozeném rozšíření smrku (Fekete a Blattný 1914). Nicméně, načasování i trvání rašení velice dobře zapadá do lineárních trendů (viz obr. 2), navzdory faktu, že jejich mateřské porosty se na současné lokalitě nacházejí pouze po jednu generaci a byly sem přeneseny z vyšších nadmořských výšek (legislativní omezení pro vertikální přenos semene lesních dřevin byly na území Slovenska zavedeny až v roce 1985). Podobně rychlá změna fenologie byla pozorována i v souvislosti s introdukcí středoevropských proveniencí smrku do Norska (Skrøppa et al. 2009), a nelze ji smysluplně vysvětlit usměrněným přírodním výběrem.

## **Závěr**

V případě lesních dřevin má otázka dědičné kontroly fenologické variability řadu čistě praktických aspektů. Fenologie je významným adaptivním znakem, který ve značné míře spolurozhoduje o přežití populace na konkrétním stanovišti. Při jakýchkoliv úvahách o asistované migraci jako nástroji na zmírnění dopadů klimatické změny je nutné zvažovat nejen odolnost vůči suchu a vysokým teplotám, ale i fenologické chování přenášeného lesního reprodukčního materiálu (LRM). Novým poznatkům se musí přizpůsobit i legislativa regulující získávání a použití LRM. Současná směrnice 105/1999/EC u vnitrostátní legislativa členských zemí EU

vycházejí ze značně zjednodušeného pohledu na dědičnou kontrolu fenotypových znaků včetně fenologie a ignorují možné epigenetické dopady umístění zdrojů LRM nebo místa jeho pěstování na budoucí prosperitu nově zakládaných lesních porostů.

## Literatura

- Alexandre CM, Hennig L (2008) *FLC* or not *FLC*: the other side of vernalization. *J Exp Bot* 59: 1127–1135 doi: 10.1093/jxb/ern070
- Fekete L, Blatný T (1914) Die Verbreitung der forstlich wichtigen Bäume und Sträucher im ungarischen Staate. Erster Band. Commissionsverlag von August Joerges' Witwe & Sohn, Selmechánya
- Finnegan EJ, Dennis ES (2007) Vernalization-induced trimethylation of histone H3 lysine 27 at *FLC* is not maintained in mitotically quiescent cells. *Curr Biol* 17: 1978–1983 doi: 10.1016/j.cub.2007.10.026
- Gömöry D, Paule L (2011) Trade-off between height growth and spring flushing in common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Ann For Sci* 68: 975–984
- Gömöry D, Foffová E, Longauer R, Krajmerová D (2015) Memory effects associated with the early-growth environment in Norway spruce and European larch. *Eur J For Res* 134: 89–97
- Gressler E, Jochner S, Capdevielle-Vargas RM, Morellato LPC, Menzel A (2015) Vertical variation in autumn leaf phenology of *Fagus sylvatica* L. in southern Germany. *Agric For Meteorology* 201: 176–186 doi: 10.1016/j.agrformet.2014.10.013
- Heide OM (1974) Growth and dormancy in Norway spruce ecotypes (*Picea abies*). I. Interaction of photoperiod and temperature. *Physiol Plant* 30:1–12
- Hrivnák M, Krajmerová D, Frýdl J, Gömöry D (2017) Variation of cytosine methylation patterns in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Tree Genet Genomes* 13: 117 doi: 10.1007/s11295-017-1203-3
- Chen J, Tsuda Y, Stocks M, Källman T, Xu NN, Kärkkäinen K, Huotari T, Semerikov VL, Vendramin GG, Lascoux M (2014) Clinal variation at phenology-related genes in spruce: parallel evolution in *FTL2* and *Gigantea*? *Genetics* 197: 1025 doi: 10.1534/genetics.114.163063

- Johnsen Ø (1989) Phenotypic changes in progenies of northern clones of *Picea abies* (L.) Karst. grown in a southern seed orchard. I. Frost hardiness in a phytotron experiment. *Scand J For Res* 4: 317–330
- Johnsen Ø, Fossdal CG, Nagy N, Molmann J, Dæhlen OG, Skrøppa T (2005) Climatic adaptation in *Picea abies* progenies is affected by the temperature during zygotic embryogenesis and seed maturation. *Plant Cell Environ* 28: 1090–1100
- Jochner S, Hofler J, Beck I, Gottlein A, Ankerst DP, Traidl-Hoffmann C, Menzel A (2013) Nutrient status: a missing factor in phenological and pollen research? *J Exp Bot* 64: 2081–2092
- Krajmerová D, Hrivnák M, Ditmarová Ľ, Jamnická G, Kmeť J, Kurjak D, Gömöry D (2017) Nucleotide polymorphisms associated with climate, phenology and physiological traits in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *New Forests* 48: 463–477 doi: 10.1007/s11056-017-9573-9
- Kramer K, Liesebach M, Lorent A, Ducouso A, Gömöry D, Hansen J, Ionita L, Schüler S, Sulkowska M, de Vries S, von Wuehlisch G (2017) Chilling and forcing requirements for foliage bud burst of European beech (*Fagus sylvatica* L.) differ between provenances and are phenotypically plastic. *Agric For Meteorology* 234: 172–184.
- Lamothe M, Meirmans P, Isabel N (2006) A set of polymorphic EST-derived markers for *Picea* species. *Mol Ecol Notes* 6: 237–240
- Lee I, Amasino RM (1995) Effect of vernalization, photoperiod, and light quality on the flowering phenotype of *Arabidopsis* plants containing the *Frigida* gene. *Plant Physiol* 108: 157–162
- Leinonen I, Hänninen H (2002) Adaptation of the timing of bud burst of Norway spruce to temperate and boreal climates. *Silva Fenn* 36: 695–701
- McKown AD, Klápště J, Guy RD, El-Kassaby YA, Mansfield SD (2018) Ecological genomics of variation in bud-break phenology and mechanisms of response to climate warming in *Populus trichocarpa*. *New Phytologist* 220: 300–316 DOI: 10.1111/nph.15273
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Koch E, Aasa A, Ahas R, Alm-Kubler K, Bissolli P, Braslavská O, Briede A, Chmielewski FM, Crepinšek Z, Curnel Y, Dahl A, Defila C, Donnelly A, Filella Y, Jactza K, Mage F, Mestre A, Nordli O, Peñuelas J, Pirinen P, Remišová V, Scheifinger H, Stríž M, Susnik A, Van Vliet AJH, Wielgolaski FE, Zach S,

- Zust A (2006) European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biol* 12: 1969–1976 DOI: 10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x
- Müller M, Seifert S, Finkeldey R (2015) Identification of SNPs in candidate genes potentially involved in bud burst in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Silvae Genet* 64: 1–19
- Primack RB, Ibanez I, Higuchi H, Lee SD, Miller-Rushing AJ, Wilson AM, Silander JA (2009) Spatial and interspecific variability in phenological responses to warming temperatures. *Biol Conserv* 142: 2569–2577 doi: 10.1016/j.biocon.2009.06.003
- Reyes-Diaz M, Alberdi M, Piper F, Bravo LA, Corcuera LJ (2005) Low temperature responses of *Nothofagus dombeyi* and *Nothofagus nitida*, two evergreen species from south central Chile. *Tree Physiol* 25: 1389–1398
- Saxe H, Cannell MGR, Johnsen B, Ryan MG, Vourlitis G (2001) Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytol* 149: 369–399
- Skrøppa T, Tollefsrud MM, 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 Genet Genomes* 6: 93–99
- St. Clair SB, Monson SD, Smith EA, Cahill DG, Calder WJ (2009) Altered leaf morphology, leaf resource dilution and defense chemistry induction in frost-defoliated aspen (*Populus tremuloides*). *Tree Physiol* 29: 1259–1268
- von Wuehlisch G, Krusche D, Muhs HJ (1995) Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances. *Silvae Genet* 44: 5–6
- Wilczek AM, Burghardt LT, Cobb AR, Cooper MD, Welch SM, Schmitt J (2010) Genetic and physiological bases for phenological responses to current and predicted climates. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 365: 3129–3147.

**Poděkování** Práce byla podpořena grantem Agentury pro podporu výzkumu a vývoje Slovenské republiky č. APVV-16-0306.

**Kontakt:**

prof. Ing. Dušan Gömöry, DrSc.

Technická univerzita vo Zvolene, Lesnícka fakulta

TG Masaryka 24, 96053 Zvolen, Slovenská republika

tel. +421 45 5206226, e-mail [gomory@tuzvo.sk](mailto:gomory@tuzvo.sk)