

Stromy – ich životnosť, genofond a chimerizmus

Zahradníková, E.: Trees – their Lifespan, Gene Pool and Chimerism. *Životné prostredie*, 2015, 49, 3, p. 156 – 161.

The main questions posed in ageing theories are how ageing evolved and whether or not it is programmed. While these questions have not yet been clearly resolved, several groups of possible theories have been published on this topic. However, most of these theories do not consider plants, and the specific traits involved in their ageing mechanisms. The first trait covers clonality and sectoriality and the second concerns the lack of a differentiated germ line. The lack of a germ line prevents telomere shortening and can lead to the transfer of somatic mutations into sexual offspring, while sectoriality in trees causes isolation of potentially catastrophic events in one tree part, thus creating a population of more or less independent modules within one axis. The processes of population dynamics, including ageing, can so act within the framework of an individual tree as well. The possibility of chimerism in trees can lead to genetic differences in various parts of the crown and to intraorganismal selection. It can be caused by spontaneous or induced mutations which do not disable the cell's division and spread through cell lines. The old exemplars can, besides other causes, due to chimerism and intraorganismal selection, have a great role in the enhancement of the gene pool of current populations.

Key words: tree ageing, longevity, dendrology

Od nepamäti ľudí fascinovala dlhovekosť stromov a rozmery, do ktorých môžu takýto starí veľikáni dorásť. Boli nájdené stromy staré tisícky rokov, ktoré sú svedkami vzostupu a pádu ľudských civilizácií. Mnohé z týchto stromov boli i uctievané a archetyp stromu dodnes predstavuje mocný symbol v ľudskom podvedomí, spájaný s najdôležitejšími aspektmi bytia, ako je život a zrodenie, poznanie či usporiadanie sveta. Tieto symboly sa dajú nájsť vo všetkých kultúrach, často až s prekvapivými podobnosťami. Biblický *Strom poznania dobra a zla*, z ktorého ponúkol had Eve jablko, je prítomný i v škandinávskej mytológii ako Yggdrasil, *Strom sveta*, okolo ktorého koreňov je omotaný had Níðhöggr. Odin po deväť dní visel na tomto strome, aby získal všetko poznanie, a potom priniesol ľuďom runové písmo. V Írsku boli stromy taktiež patrónmi písma, keďže celá abeceda ogham bola zložená zo znakov, reprezentujúcich jednotlivé stromy. Takmer všetky staroveké kultúry uctievali stromy ako sídlo nadprirodzených bytostí a božstiev. Jednotlivým božstvám boli zasväcované mohutné jedince stromov alebo celý druh, ako dub zasvätený v Grécku Diovi/Zeusovi a u Slovanov Perúnovi.

Jedným z vysvetlení tohto bohatého výskytu stromov v mytológii môže byť práve ich dlhovekosť. Odkiaľživa má človek úctu pred vysokým vekom, ktorý sa asociuje s bohatými skúsenosťami a múdrosťou. Súčasne však predstavuje vysoký vek aj blízkosť smrti a strach z nej. Aj preto boli staré stromy v minulosti často uctievané. Zdalo sa, že mohutnejší, získavajú skúsenosti, a pritom odolávajú času a stále plodia. Starnú vôbec stromy?

Starnutie a dlhovekosť stromov

Khokhlov (2010) definuje starnutie ako komplex vekovo závislých zmien v organizme, zvyšujúcich pravde-

podobnosť jeho smrti. Prečo však starneme? To je otázka, na ktorú by každý rád vedel odpovedať a ešte radšej tento proces zastaviť. Otázka starnutia však nie je vôbec jednoduchá a doteraz bolo publikovaných viacero teórií, ktoré sa snažia vysvetliť tento proces.

Tieto teórie sa dajú rozdeliť do viacerých skupín. Teórie akumulácie poškodenia hovoria o hromadení poškodenia biopolymérov a DNA počas života organizmu a možného odovzdávania mutácií do ďalších generácií. Ak je mutácia nepriaznivá, prírodným výberom sa z genómu sama odstráni. To však platí iba pre tie mutácie, ktorých negatívne účinky sa prejavujú ešte počas rozmnožovacieho obdobia organizmu. Mutácií, ale i génov, ktoré sa negatívne prejavujú až po strate plodnosti, sa prírodný výber netýka – môžu sa prenášať do ďalších generácií a hromadiť v genóme, čím spôsobujú chradnutie organizmu vo vyššom veku (Medawar, 1952). Ďalšia skupina teórií spája starnutie s veľkosťou organizmu, respektíve s jej obmedzením, ktoré zabraňuje deleniu a nahrádzaniu poškodených vysoko diferencovaných buniek (Esipov et al., 2008).

Teórie založené na delení buniek začali vznikať po objave telomér. Bunky vyznačujúce sa schopnosťou neobmedzeného delenia majú stabilizovanú dĺžku telomér a zároveň vysokú aktivitu telomeráz – enzýmov, ktoré teloméry opäť predlžujú. Sú to bunky, ktoré sú prakticky nesmrteľné *in vivo*: zárodočné bunky, niektoré vírusovo transformované bunky a bunky 90 % malígnych nádorov (Kim et al., 1994).

Tieto tri skupiny teórií sa všetky snažia objasniť otázku, ako k starnutiu dochádza. Rovnako dôležitá je však aj otázka „prečo“. Proti každej z týchto teórií totiž existujú protiargumenty hovoriace, že starnutie sa nemusí nutne odohrávať týmito procesmi (Mitteldorf, 2010). Starnutie teda môže byť sprostredkované kombináciou všetkých

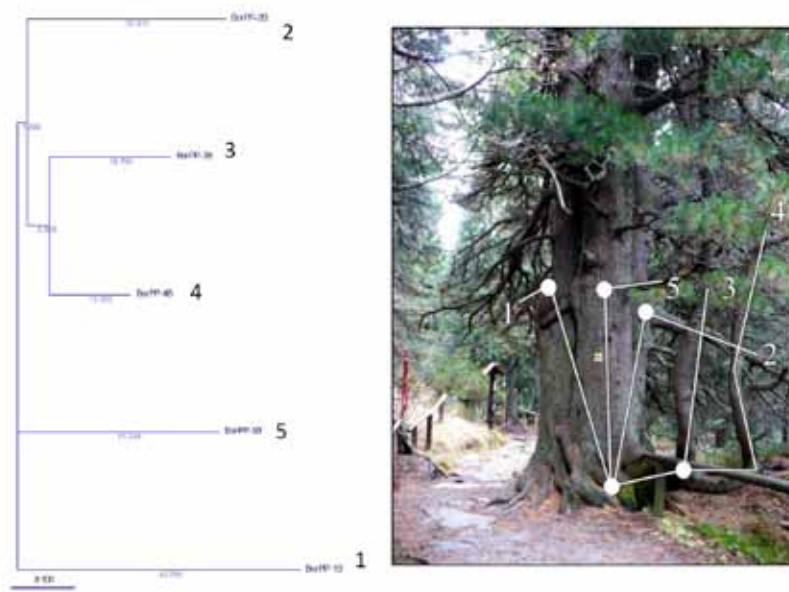
týchto javov, no ani jeden z nich nie je jeho prvotnou príčinou. Aby sme túto príčinu vypátrali, musíme sa na starnutie pozrieť z hľadiska evolúcie.

Teórie evolučných kompromisov sú založené na evolúcii organizmov v prostredí, v ktorom sú dostupné zdroje limitované. Rozmnožovanie a udržiavanie vlastných štruktúr sú dve z funkcií, ktoré o tieto zdroje súperia a tak je výsledná dĺžka života kompromisom medzi nimi. Na to, aby život pretrval, potrebuje bunkovú líniu nesmrtelných buniek. Touto bunkovou líniou sú zárodočné bunky – ich pretrvanie a prenos do ďalších generácií má preto prednosť pred pretrvaním ostatných, somatických buniek. To, nanešťastie pre nás, znamená, že sóma je iba „obalom na jedno použitie“ (Kirkwood, 2005), zabezpečujúcim prežitie zárodočnej línie buniek, v ktorých sú plne funkčné všetky reparačné mechanizmy a ani ich teloméry sa neskracujú. Životnosť tejto sómy potom určuje prirodzená miera prežívania daného druhu v prírode. Tam totiž iba minimum jedincov umiera „na starobu“. Väčšinou sú príčinou smrti predátori alebo vonkajšie podmienky. Ako príklad si môžeme zobrať myš, ktorá sa v prírode väčšinou nedožije viac ako rok, pretože dovtedy ju s veľkou pravdepodobnosťou zožerie predátor alebo uhynie v nepriaznivom počasí. Z hľadiska evolúcie preto pre tento druh nemá význam investovať zdroje do toho, aby sa dožil viac. Viac sa mu oplatí investovať do rozmnožovania a spotrebovať na to všetky svoje zdroje za rok svojho života tak, aby nevyšli nazmar, keď myš chytí jastrab.

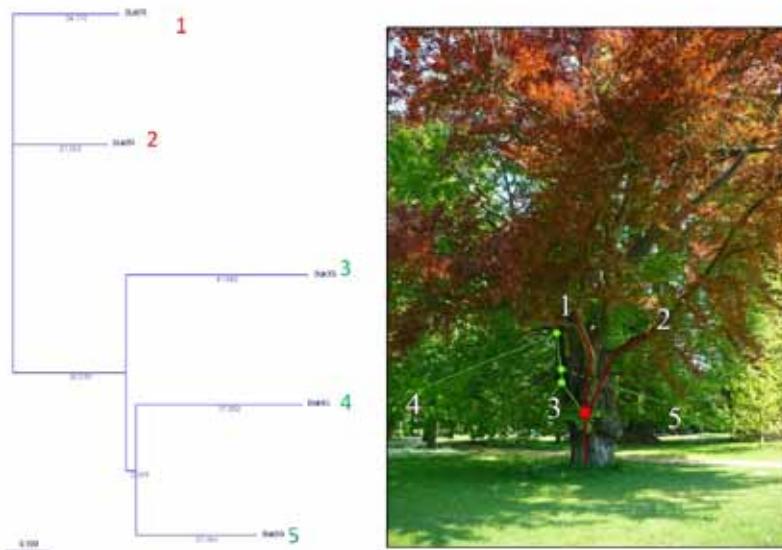
Spomínané teórie starnutia sa často považujú za všeobecné, neberú však do úvahy špecifiká, ktoré nachádzame v rastlinnej ríši. Lína zárodočných buniek, ktorá je taká dôležitá pre vysvetlenie starnutia, nie je u rastlín jasne vymedzená. Kým u živočíchov sa pohlavné bunky diferencujú už v embryonálnom vývine, u stromu sa môže ktorákoľvek vetva rozkonáriť a na konci vytvorí pohlavný orgán – kvet. Zo somatických buniek tak vznikajú bunky pohlavné. Preto to, čo platí pre zárodočnú líniu buniek u živočíchov, platí u rastlín aj pre somatické bunky – aktívne v nich pôsobia telomerázy, ktoré zabraňujú skracovaniu telomér (Riha et al., 1998). S vekom sa tiež neznižuje plodnosť stromov, napr. aj na sedemstoročnej Bojníckej lipe môžeme ešte stále vidieť kvety. Prírodný výber preto v nich pôsobí počas celej dĺžky života a keďže strom môže mať tým viac potomstva, čím vyšší vek dosiahne, je dlhovekosť pre neho selekčnou výhodou a prírodný výber pôsobí v jeho prospech. Investícia do dlhovekosti je teda súčasne i investíciou do potomstva a za takýchto podmienok sa z hľadiska evolúcie oplatí. S takouto investíciou majú stromy potenciál byť nesmrtelnými. Preto si ich reparačné mechanizmy s vekom zachovávajú svoju funkciu: v DNA starých stromov nebolo nájdené zvýšené množstvo poškodenia oproti stromom mladým (Zahradníková, 2014). Na čo teda stromy umierajú? Paradoxne, jednou z príčin ich chradnutia s vekom môže byť ich vlastná veľkosť.

Na rozdiel od väčšiny živočíchov, ktoré sú unitárne (majú geneticky daný tvar a veľkosť tela), sú rastliny modulárne organizmy, ktoré stále rastú a vetvia sa a ich výsledný tvar a veľkosť sú dané prostredím. Vyhýbajú sa tak jednej z možných príčin starnutia u živočíchov – obmedzeniu rastu, no zároveň narážajú na iné, fyzikálne limity. Vzťah medzi objemom a výškou u stromov nie je lineárny. Na dosiahnutie maximálnej stability by sa biomasa stromu musela zvyšovať exponenciálne, aby bol dosiahnutý konštantný výškový rast (Ryan et al., 2006). Pri dosiahnutí určitej veľkosti už strom nie je schopný vytvárať každý rok nový letokruh a zároveň jeho schopnosť vytlačiť vodu proti gravitácii limituje jeho výšku. Veľkosť stromu so svojimi fyzikálnymi obmedzeniami tak môže byť faktorom, nahrádzajúcim vek – strom tak nezačína prejavovať príznaky starnutia, keď dosiahne určitý vek, ale určitú veľkosť. Za určitých podmienok však ani to nie je limitom dlhovekosti stromu – dosiahnutiu limitujúcej veľkosti sa môže vyhnúť zakrpatenou formou rastu (ako to môžeme sledovať u bonsajov), čo sa často stáva v nepriaznivých podmienkach. Práve v takýchto nepriaznivých podmienkach môžeme hľadať najstaršie stromy na svete, borovice dlhoveké. Ich pomaly rastúce, pokrútené formy sú často odumreté s výnimkou úzkeho pásiku kôry, ktorý vyživuje jednu zelenú vetvu. Práve takto však strom prežíva tisícročia a keď si odmyslíme masu jeho mŕtveho dreva, jeho veľkosť zodpovedá mladému stromčeku. Schopnosť nadobudnúť takúto rastovú formu súvisí s ďalším dôležitým pojmom v starnutí stromov, ktorým je sektorialita.

Sektorialita stromu vyjadruje mieru prepojenia jeho vodivých pletív. Čím menej sú tieto pletivá prepojené, tým viac je strom sektorový – rozdelený do viacerých od seba nezávislých častí. Sektorialita závisí od druhu stromu a veľmi dobre koreluje s očakávaným vekom – čím je väčšia, tým väčší potenciál pre dlhovekosť má daný druh (Ellmore et al., 2006). Pri vylúčení vnútorných vplyvov na starnutie totiž ako príčina mortality stromov ostávajú iba vonkajšie vplyvy (Larson, 2001), ktoré môžu ukončiť život stromu náhle alebo postupne znižovať jeho odolnosť voči škodcom a chorobám. Nízka sektorialita znamená, že to, čo ovplyvní jednu časť stromu, ovplyvní celý strom. Príkladom takéhoto krátkovekého druhu s nízkou sektorialitou je breza: ak sa poškodí jeden jej koreň, ovplyvní to celú korunu stromu. Naproti tomu, ak sa poškodí koreň vysoko sektorového dlhovekého druhu, akým je napríklad dub, ovplyvní to iba časť koruny, ktorá je vodivým pletivom spojená s týmto koreňom v jednom sektore a zvyšok stromu rastie ďalej. Cez mŕtve drevo sa doň tiež ťažko dostane nákaza, pretože pletivá nie sú prepojené. Takýto vysoko sektorový strom sa tak môže správať ako populácia niekoľkých vzájomne nezávislých modulov v rámci jednej osi (Larson, 2001). Situáciu u stromov s vysokou mierou sektoriality tak možno prirovnať k živočíšnym populáciám, kde je omnoho jednoduchšie predpovedať maxi-



Obr. 1. Borovica limba (*Pinus cembra*), strom B, vek cca 450 rokov: porovnanie genetickej príbuznosti vzoriek a skutočného vetvenia stromu (Popradské pleso vo Vysokých Tatrách, 2013). Foto: Eva Zahradníková



Obr. 2. Chimerický buk lesný (*Fagus sylvatica*), vek cca 250 rokov: porovnanie genetickej príbuznosti vzoriek a skutočného vetvenia stromu (Kunín, Česká republika, 2013). Farba čiary zodpovedá farbe olistenia jednotlivých vetiev. Foto: Eva Zahradníková

málny vek prežívania jedinca, než predpokladať dobu prežívania celej populácie, ktorá môže byť ovplyvnená katastrofickými udalosťami a podmienkami prostredia.

Úplným extrémom sektoriality je klonalita, keď tieto moduly už nie sú usporiadané v rámci jednej osi, ale ako samostatné jedince, vzniknuté vegetatívnym rozmnožovaním. Tieto jedince potom tvoria raméty, kým celý ich

systém vzniknutý z jedného genotypu je genétou. Hranica medzi jedincom a populáciou je tu nejasná a preto ak hľadáme najstarší strom, musíme si položiť otázku, čo ešte za jeden strom pokladáme.

Najstaršie stromy

Ako najstaršie známe (jednotlivé) stromy na svete sa udávajú borovice dlhovke (*Pinus longaeva*). Ako prvý ich dlhovkosť popísal Schulman (1958). Najstaršie jedince sa dajú nájsť vo White Mountains (východná Kalifornia) a v Snake Range (východná Nevada). Najvyšší zistený vek u živého stromu bol donedávna 4 847 rokov (rok vyklíčenia 2832 p. n. l.) u stromu s prezývkou Methuselah (Matuzalem) na lokalite Schulman's Grove vo White Mountains (*Methuselah tree*). http://en.wikipedia.org/wiki/Methuselah_%28tree%29. Prednedávnom bol však nájdený nový držiteľ tohto rekordu, ktorého vek zistil Tom Harlan. Tento strom bol navštívaný E. Schulmanom koncom 50. rokov 20. storočia, ale pred svojou smrťou sa mu nepodarilo datovať ho. Strom stále žije a jeho udávaný vek bol vo vegetačnom období v roku 2012 udávaný 5 062 rokov (*Rocky Mountain Tree Ring Research: OldList*). <http://www.rmtrr.org/oldlist.htm>. Vek presahujúci 4 000 rokov bol zistený aj u borovice s prezývkou Prometheus na lokalite Wheeler Peak v Snake Range. Donald R. Currey ho v auguste 1964 zofal v rámci dendrochronologického výskumu (Currey, 1965) a až potom bol zistený jeho vek, v pôvodnej práci 4 844 rokov, neskôr opravený na 4 862 rokov. Letokruhy však boli počítané 2,5 m nad zemou, preto je k nim potrebné prirátavať čas na dosiahnutie tejto výšky a tiež prípadné chýbajúce letokruhy v dôsledku zlých podmienok v niektorých rokoch, preto výsledný vek stromu môže presahovať aj 5 000 rokov (*Prometheus tree*). http://en.wikipedia.org/wiki/Prometheus_%28tree%29. V roku 2002 získali David a Jared Milarchovci výhonky, ihlice a šišky stromu „Methuselah“, aby ich mohli klonovať

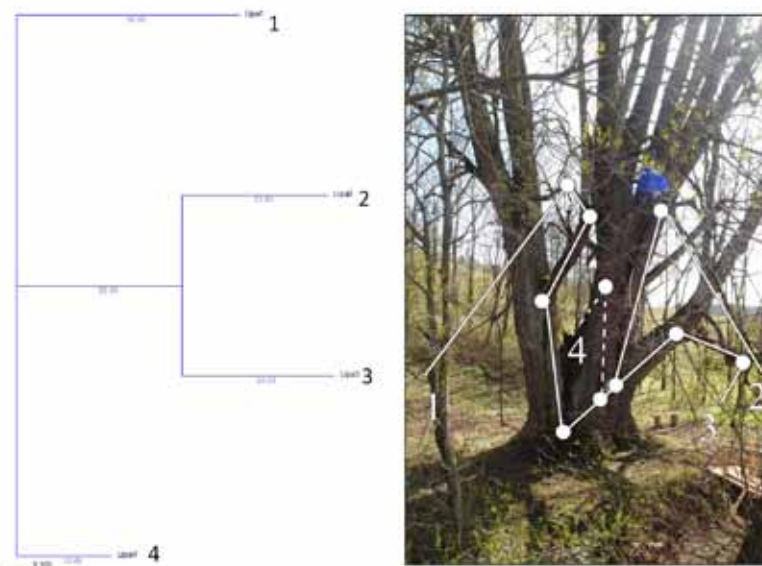
v rámci projektov „Champion Tree Project“ a „Archangel Ancient Tree Archive“, ktoré propagujú zachovanie a šírenie genetického materiálu starých stromov v USA pre konzervačné účely (Chaffey, Stokes, 2002).

Ak však berieme do úvahy vegetatívne rozmnožovanie, nehľadáme už najstarší strom, ale najstarší genotyp stromu a jeho možný vek sa podstatne zvyšuje, no zároveň je omnoho ťažšie ho presne určiť.

Larrea tridentata, ker rastúci v Mohavskej púšti, má rastovú formu, ktorá je niekde na pol cesty medzi genétou a systémom ramét. Jeho kmeň od stredu odumiera a na okrajoch sa delí na fragmenty. Tie pokračujú v raste smerom von a tvoria nové vetvy na vonkajšom okraji kruhu. Vytvára tak kruhy, ktoré pôvodne pochádzajú z jednej rastliny a ich vek sa dá odhadnúť na základe ich priemeru. Jeden z najväčších takýchto kruhov, tzv. „King clone“, má priemer 15 metrov, čo zodpovedá veku okolo 12 000 rokov (Vasek, 1980). Svoj život teda začína ako jeden individuálny organizmus a postupne sa cez rozštiepenie osi a tvorbu klonov vyvíja do formy funkčne nezávislých jednotiek.

Pravé klonálne systémy dosahujú ešte vyšší vek. Vek niektorých, ako *Gaylussacia brachycera* v Severnej Amerike a *Lomantia tasmanica* v Tasmánii, sa odhaduje na desiatky tisícov rokov (*Botanical Record Breakers*. <http://waynesword.palomar.edu/www0601.htm#oldest>). Pravdepodobne najstarším z nich je klonálny systém *Populus tremuloides* na lokalite Wasatch Range v Rocky Mountains v Utahu, v nadmorskej výške 2 697 m n. m. Jeho meno Pando, znamená po latinsky „širim sa“ (Grant, 1993). 47 000 stromov, pochádzajúce z jedného samčieho jedinca, pokrýva plochu 43 ha. Odhadovaný vek je od 10 000 rokov (od posledného zaľadnenia) až po 1 milión rokov. Pred 10 000 rokmi sa klíma na západe USA zmenila na semiaridnú a nepriaznivú pre klíčenie týchto topoľov zo semena. Na základe rýchlosti ich vegetatívneho šírenia koreňovými výhonkami (s ohľadom na nadmorskú výšku, klimatickú históriu stanovišťa na pomalšie šírenie samčích klonov), pokrytej plochy a porovnaním genómu so súčasnými generatívne sa množiacimi topoľmi bol výsledný odhad veku spresnený na 80 000 rokov (Mittton, Grant, 1996).

Patrut et al. (2013) nedávno datoval vzorky z rozštiepeného glencoeského baobabu (*Adansonia digitata*) v Juhoafrickej republike pomocou rádiokarbónovej metódy. Rádiokarbónový vek najstaršej vzorky bol $1\,838 \pm$



Obr. 3. Lipa veľkolistá (*Tilia platyphyllos*), vek cca 500 rokov: porovnanie genetickej príbuznosti vzoriek a skutočného vetvenia stromu (Toporec, okres Kežmarok, 2013). Foto: Eva Zahradníková

21, čo zodpovedá kalibrovanému veku $1\,835 \pm 40$ rokov. Glencoeský baobab je tak najstarším datovaným baobabom a zároveň najstarším krytosemenným stromom s presným určením veku. Z distribúcie výsledkov datovania vyplýva, že ide o multigeneračný strom s viacerými živými, odumretými alebo čiastočne zrastenými kmeňmi rôzneho veku.

OLDLIST je databáza starých stromov, ktorá obsahuje údaje o maximálnej dĺžke života zistenej u rôznych druhov drevín. Dá sa tak rozpoznať výnimočný vek u jedincov konkrétneho druhu. Iniciátorom tejto databázy bol Brown (1996) a je dostupná online na adrese <http://www.rmtrr.org/oldlist>.

Genofond starých stromov

Počas celého života stromu, rovnako ako u všetkých ostatných živých organizmov, nastávajú s určitou pravdepodobnosťou náhodné somatické mutácie. Somatické mutácie sú propagované cez bunkové línie a prispievajú k zvýšenej frekvencii výskytu chimér – organizmov, ktorých bunky patria k viac ako jednému genotypu. Meristém je tak analógom mikrobiologického termostatu (Klekowski, 1988), kde nepriaznivé mutácie sú potlačené intraorganizmovou selekciou, kým pozitívne mutácie môžu byť zdrojom zvýšenej schopnosti adaptácie. Takouto chimérou je napr. červenolistý kultivar buku lesného (*Fagus sylvatica*) v zámockom parku v Kuníne, ktorý má jednu vetvu so zelenými listami (obr. 2).

Iba mutácie, ktoré nespôsobujú štrukturálne zmeny DNA zabraňujúce úspešnej mitóze, môžu byť ďalej propagované. Aby z nej mohla vzniknúť bunková línia

Tab. 1. Prehľad výsledkov chimerizmu starých stromov pomocou metodiky AFLP (polymorfizmus dĺžky amplifikovaných fragmentov)

Strom	Lokalita	Preukazné rozdiely medzi vetvami	Korelácia rozdielov s vetvením
<i>Pinus cembra</i> „A“	Popradské pleso, SR	x	–
<i>Pinus cembra</i> „B“ (obr. 1)	Popradské pleso, SR	x	√
<i>Olea europaea</i>	Bar, Čierna Hora	√	x
<i>Platanus acerifolia</i>	Sad Janka Kráľa, SR	x	-
<i>Fagus sylvatica</i> (obr. 2)	Kunín, ČR	√	√
<i>Tilia platyphyllos</i> (obr. 3)	Pustovec, SR	√	√

Zdroj: Zahradníková (2014)

Vysvetlivky: x nepotvrdené štatisticky preukazné rozdiely, resp. korelácie, √ potvrdené štatisticky preukazné rozdiely, resp. korelácie, – koreláciu rozdielov nemožno hodnotiť

s odlišným genotypom, musí táto mutácia nastať v dostatočnej blízkosti vrcholu apikálneho meristému. To je u iných rastlín pomerne obmedzujúce, no u stromov, ktoré sa mnohonásobne vetvia a majú tak stovky až tisíce apikálnych meristémov, je vznik takejto mutácie omnoho pravdepodobnejší. To, akú časť stromu takáto mutácia postihne, závisí od veku, v ktorom vznikla. Ak nastala skoro v živote stromu, v čase jeho rozkonárovania na hlavné kostrové vetvy, potom celá časť koruny vyrastajúca z takejto vetvy bude niesť danú mutáciu. Čím skôr teda mutácia nastala v živote stromu, tým väčšia bude oblasť stromu zasiahnutá jej propagáciou. Ak predpokladáme konštantnú pravdepodobnosť vzniku mutácií u jedného druhu na rovnakej lokalite, potom je hlavným faktorom, ktorý ovplyvňuje ich frekvenciu vek. U starých stromov sa dá predpokladať, že v priebehu života akumulovalo viac takýchto mutácií. Medzi vekom stromu a pravdepodobnosťou vzniku mutácie je však pozitívna korelácia, keďže staršie a mohutnejšie stromy majú väčšiu a rozvetvenejšiu korunu s vyšším počtom apikálnych meristémov. Čím je teda strom starší, tým je väčšia pravdepodobnosť jeho chimerizmu v dôsledku takejto mutácie, no zároveň mutácia vzniknutá vo vyššom veku bude postihovať menšiu časť koruny.

Chimerizmus starých stromov sme zisťovali metodikou AFLP – polymorfizmus dĺžky amplifikovaných fragmentov. Táto metodika je tzv. „fingerprintová“, čo znamená, že nesekvencuje celý genóm, ale iba jeho náhodné úseky, ktoré potom porovnáva. Nedokážeme tak zachytiť všetky odlišnosti v genóme, no dokážeme získať približnú predstavu o ich zastúpení. Vzorky sme odoberali z rôznych vetiev v korune stromu a na základe ich genetických odlišností sme vytvorili dendrogram ich príbuznosti pre šesť starých stromov rôzneho druhu aj veku. Získané výsledky sú zhrnuté v tab. 1, ktorá ukazuje, pre ktoré zo skúmaných stromov boli zistené štatisticky preukazné rozdiely medzi jednotlivými vetvami a či tieto rozdiely zodpovedali skutočnému vetveniu stromu. Príkladom takéhoto porovnania sú obr. 1 – 3.

Pri troch zo šiestich testovaných stromov boli zistené štatisticky preukazné rozdiely medzi jednotlivými vetvami oproti tým u kontrolného mladého stromu. Okrem

toho u *Pinus cembra* „B“ (obr. 1) boli tieto rozdiely tesne pod hranicou preukaznosti a presne korelovali s vetvením stromu, čím by teoreticky tiež mohli byť klasifikované ako preukazné. Pri ostatných stromoch, kde rozdiely medzi jednotlivými vetvami neboli preukazné, sú tieto rozdiely veľmi malé, preto sa ich korelácia s vetvením nedá hodnotiť. Z ostatných troch stromov, kde boli zistené preukazné rozdiely medzi genotypom rôznych častí stromu, pri dvoch tieto rozdiely taktiež korelovali s ich vetvením. Jediným stromom, pri ktorom to tak nebolo, bola *Olea europaea* v Čiernej Hore. Pri tomto strome bolo tiež zistené vysoké percento polymorfných fragmentov, zodpovedajúce skôr individuálnym rozdielom medzi jedincami, než rozdielom v rámci jedného stromu. Vzhľadom na svoj udávaný, hoci nepotvrdený, vek 2000 rokov, by to však bolo možné. Torzo pôvodného kmeňa tohto stromu je dnes už z väčšej časti odumreté a korunu tvoria najmä listy rastúce na výmladkoch tvoriacich samostatné kmene. Je však tiež možné, že dlhým transportom vzoriek nastala ich degradácia, čo spôsobilo zistené rozdiely.

Tieto výsledky je možné chápať ako predbežné potvrdenie teórie o zvýšenej miere chimerizmu u starých stromov spolu s jej dôsledkami. Pre jej definitívne potvrdenie však bude potrebné mnoho ďalších výskumov na stromoch rôzneho druhu a veku. Ďalšie možné smerovanie výskumu tejto problematiky je v rozšírení testovania vzoriek DNA z fingerprintových na sekvenčné metódy pre presné zistenie odlišností genetickej informácie v rámci jedného stromu a percentuálneho podielu týchto odlišností v genóme.

Takéto mutácie, akumulované v priebehu života stromu, môžu byť z hľadiska rastu, rozmnožovania a prežívania stromu pozitívne, negatívne alebo neutrálne. Ak sú však negatívne mutácie potláčané vnútroorganismovou selekciou založenou na konkurencii jednotlivých vetiev o zdroje, môže táto skutočnosť prispievať k adaptabilite starých stromov, ako to predpokladali Gill et al. (1995) a Orive (2001). Na to, aby sa takáto v priebehu života získaná mutácia dostala do sexuálneho potomstva, musí pôvodne nastať v druhej vrstve tuniky apikálneho meristému, z ktorej vznikajú gaméty (Line-

berger, 2000). Iba malá časť získaných mutácií spĺňajúca túto podmienku sa tak dostane do ďalšej generácie, aj keď vnútroorganismová selekcia môže preukázať jej výhodnosť. Zmutovaný genotyp sa v tomto prípade dokonca môže stať u stromu v priebehu jeho života prevládajúcim a postupne vytlačí pôvodný genotyp, ktorý je zachovaný iba v starých odumretých pletivách kmeňa.

* * *

Práve toto môže byť mechanizmus, ktorým sa dlhoveké dreviny vyrovnávajú so zmenou podmienok prostredia, v určitom rozsahu, vrátane klimatickej zmeny. Dlhovekosť u sesilných organizmov, ako sú rastliny, totiž nevyhnutne vedie k problémom pri zmene vonkajších podmienok, bez možnosti zmeniť stanovisko. Adaptácie na takéto zmeny na populačnej úrovni prebiehajú počas dostatočného počtu generácií pomocou prírodného výberu. No napríklad pre borovice dlhoveké celý holocén predstavuje iba 3 až 4 generácie. Adaptčné mechanizmy dlhovekých stromov sú najmä na individuálnej úrovni a zahŕňajú fenotypickú plasticitu, genetický imprinting a migráciu pomocou rozširovania semien (Mátyás, 2005). Chimerizmus takýchto stromov a vnútroorganismová selekcia môže byť ďalším z týchto mechanizmov.

Táto skutočnosť má význam najmä pri záchrane genofondu významných stromov, keď treba brať do úvahy, že genotyp stromu môže byť v rôznych častiach jeho koruny odlišný a dokonca už nemusí ani zodpovedať pôvodnému genotypu stromu pri jeho vyklíčení. Tento fakt však nehovorí proti týmto snahám o zachovanie ich genofondu, či už vegetatívnym množením alebo konzervovaním genetickej informácie. Práve naopak, možnosť vnútroorganismovej selekcie a adaptácie prispieva ku kvalite tohto genómu, o ktorej svedčí aj fakt, že sa daný strom dožil takého vysokého veku. S ohľadom na tento fakt sú projekty ako „Archangel Ancient Tree Archive“ (*Archangel Ancient Tree Archive*. <http://www.ancienttreearchive.org/>), ktorý má za cieľ genofondom takýchto stromov obohacovať súčasné stromové populácie, najmä v tejto dobe mimoriadne významné.

Tento príspevok bol podporený VEGA grantom č. 1/0380/13 a projektom Vedeckého parku Univerzity Komenského v Bratislave podporeného grantom ERDF: ITMS 26240220086.

Literatúra

- Brown, P. M.: OLDLIST: A Database of Maximum Tree Ages. In: Dean, J. S., Meko, D. M., Swetnam, T. W. (eds.): Proceedings of the International Conference on Tree Rings, Environment, and Humanity: Relationships and Processes. 17–21 May 1994, Tucson, Arizona: Radiocarbon, 1996, p. 727 – 731.
- Currey, D. R.: An Ancient Bristlecone Pine Stand in Eastern Nevada. *Ecology*, 1965, 46, 4, p. 564 – 566.
- Ellmore, G. S., Zanne, A. E., Orians, C. M.: Comparative Sectoriality in Temperate Hardwoods: Hydraulics and Xylem Anatomy. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2006, 150, p. 61 – 71.
- Esipov, D. S., Gorbacheva, T. A., Khairullina, G. A., Klebanov, A. A., Nguyen, T. N. T., Khokhlov, A. N.: Studies of 8-oxo-2'-deoxyguanosine Accumulation in DNA of «Stationary Phase Aging» Cultured Cells. *Advances in Gerontology*, 2008, 21, 3, p. 485 – 487.
- Gill, D. E., Chao, L., Perkins, S. L., Wolf, J. B.: Genetic Mosaicism in Plants and Clonal Animals. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 1995, 26, p. 423 – 444.
- Grant, M. C.: The Trembling Giant. *Discover*, 1993, 14, 10.
- Chaffey, N., Stokes, T.: Cloning Methuselah. In *Brief. Trends in Plant Science*, 2002, 7, p. 527 – 529.
- Khokhlov, A. N.: Does Aging Need an Own Program or the Existing Development Program is More than Enough? *Russian Journal of General Chemistry*, 2010, 80, 7, p. 1507 – 1513.
- Kim, N. W., Piatyszek, M. A., Proese, K. R., Harley, C. B., West, M. D., Ho, P. L. C., Coviello, G. M., Wright, W. E., Weinrich, S. L., Shay, J. W.: Specific Association of Human Telomerase Activity with Immortal Cells and Cancer. *Science*, 1994, 266, p. 2911 – 2915.
- Kirkwood, T. B. L.: Understanding the Odd Science of Aging. *Cell*, 2005, 120, p. 437 – 447.
- Klekowski, E. J.: Progressive Cross- and Self-Sterility Associated with Aging in Fern Clones and Perhaps Other Plants. *Heredity*, 1988, 61, p. 247 – 253.
- Larson, D. W.: The Paradox of Great Longevity in a Short-Lived Tree Species. *Experimental Gerontology*, 2001, 36, p. 651 – 673.
- Lineberger, R. D.: Origin, Development and Propagation of Chimeras. *Anything but Green*, 2000, 15, p. 7 – 14.
- Mátyás, Cs.: Expected Climate Instability and its Consequences for Conservation of Genetic Resources. In: Geburek, Th., Turok, J. (eds.): Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe. Zvolen: Arbora Publishers, 2005, p. 465 – 476.
- Medawar, P. B.: An Unsolved Problem of Biology. London: Lewis, 1952.
- Mitteldorf, J.: Programmed and Non-Programmed Theories of Aging. *Russian Journal of General Chemistry*, 2010, 80, 7, p. 1465 – 1475.
- Mitton, B. M., Grant, M. C.: Genetic Variation and the Natural History of Quaking Aspen. *BioScience*, 1996, 46, 1, p. 25 – 31.
- Orive, M. E.: Somatic Mutations in Organisms with Complex Life Histories. *Theoretical Population Biology*, 2001, 59, p. 235 – 249.
- Patrut, A., von Reden, K. F., Mayne, D. H., Lowy, D. A., Patrut, R. T.: AMS Radiocarbon Investigation of the African Baobab: Searching for the Oldest Tree. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section B*, 2013, 294, p. 622 – 626.
- Riha, K., Fajkus, J., Siroky, J., Vyskot, B.: Developmental Control of Telomere Lengths and Telomerase Activity in Plants. *The Plant Cell*, 1998, 10, p. 1691 – 1698.
- Ryan, M. G., Phillips, N., Bond, B. J.: The Hydraulic Limitations Hypothesis Revisited. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29, p. 367 – 381.
- Schulman, E.: Bristlecone Pine, Oldest Known Living Thing. *National Geographic Magazine*, 1958, 113, p. 355 – 372.
- Vasek, F. C.: Creosote Bush: Long Lived Clones in the Mohave Desert. *American Journal of Botany*, 1980, 67, p. 246 – 255.
- Zahradníková, E.: Dlhovekosť drevín a ekogenotoxická deteriorácia prostredia ako jeden z vplyvov na genetické poškodenie spojené so starnutím. Dizertačná práca. Bratislava: Katedra botaniky Prírodovedeckej fakulty UK, 2014, 122 s.

Ing. Mgr. Eva Zahradníková, PhD.,

zahradnikova@fns.uniba.sk

Katedra botaniky Prírodovedeckej fakulty Univerzity Komenského, Révová 39, 811 02 Bratislava